综述和进展

飞蝗及沙漠蝗信息素概述*

李 嘉** 张 龙***

(中国农业大学农学与生物技术学院昆虫系 北京 100193)

摘 要 飞蝗和沙漠蝗自古以来就是重要的农业害虫,这与其生物学特性是密不可分的。信息素对飞蝗和沙漠蝗生物学特征的调节起到了非常重要的作用。到目前为止,沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 和飞蝗 *Locusta migratoria* 的研究较为深入,本文对其主要成果进行了综述,以此作为以后飞蝗和沙漠蝗信息素进一步研究的参考。目前人们对飞蝗和沙漠蝗信息素的认识有待于进一步完善,这不仅有其理论意义,更重要的是服务于新的治蝗理念:利用飞蝗和沙漠蝗信息素以实现对飞蝗和沙漠蝗行为等生物学特性的人工调控。

关键词 飞蝗,沙漠蝗,信息素,行为控制,综合治理

An overview of locust pheromones

LI Jia** ZHANG Long***

(Department of Entomology, College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract Locusts have been regarded as serious agricultural pests since ancient times. Although pheromones play an important role in locust biology, to date, studies of locust pheromones have been mainly focused on the desert locust *Schistocerca gregaria* and the migratory locust *Locusta migratoria*. To provide a reference for further research on locust pheromones we here outline the principal findings of previous studies. Improving our understanding of locust pheromones is not only of theoretical significance but may also allow us to make use of these compounds to artificially mediate the behavior, or other biological characteristics, of locusts.

Key words migratory locusts, desert locust, pheromones, behavioral control, IPM

飞蝗和沙漠蝗自古以来就是重要的农业害虫,史书上把蝗灾、水灾和旱灾并称为三大自然灾害。它们之所以能够频繁猖獗成灾,除了其具有生长发育快、繁殖力强、取食量大、抗逆性强、无滞育等生物学特征外,更为重要的是它们具有不同的生物型以及聚集和迁飞行为。密度极大的飞蝗迁飞群可包括几亿头成员,每天行进上百公里,并能在没有任何预兆的情况下突然出现,迅速毁灭农田和草场(Magor *et al.*, 2008; Simpson and Sword, 2008)。信息素对飞蝗和沙漠蝗生物学特征的调节起到了非常重要的作用,尤其是挥发性嗅觉信息物(Ferenz and Seidelmann, 2003; Bashir and Hassanali, 2010)。这些信息素涉及很多类型,有短期内直接诱导某种具体行为发生的 releaser 信息素;也有长期缓慢影响生理、发育或行为的 primer 信息素(Ferenz and Seidelmann, 2003)。但目前人们对飞蝗和沙漠蝗信息素还知之甚少,很多还有待于进一步研究。本文对沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 和飞蝗 *Locusta migratoria* 信息素的主要成果进行了综述,以此作为以后飞蝗和沙漠蝗信息素进一步研究的参考。

1 沙漠蝗信息素

沙漠蝗在千年历史上是引发非洲蝗灾的头号

* 资助项目:公益性行业(农业)科研专项(200903021)。

** E-mail: teacher135@sina.cn

*** 通讯作者,E-mail: locust@cau.edu.cn

收稿日期:2011-05-13,接受日期:2011-05-30

害虫,其大暴发年份的侵袭区可波及整个非洲大陆、中东及地中海沿岸的 57 个国家(朱恩林,1999)。目前已知的沙漠蝗信息素包括群集信息素、促成熟信息素、性信息素以及产卵聚集信息素。

1.1　群集信息素

在群居型沙漠蝗成虫中大量的挥发性化合物已经被鉴定,包括苯乙腈、苯甲醛、藜芦醚、苯甲醚、愈创木酚和苯酚(图 1),它们大多数由老熟成虫释放,尤其是群居型雄虫,而在刚羽化的或散居型雄虫中检测不到(Luber *et al.*, 1993; Torto *et al.*, 1994; Pener and Yerushalmi, 1998; Seidelmann *et al.*, 2003)。用这些化合物进行嗅觉仪生物测定,结果表明它们组成了群居型雄成虫专一性的群集信息素系统,后来证实有效的成分为苯乙腈、苯甲醛、愈创木酚和苯酚(Torto *et al.*, 1994; Pener and Yerushalmi, 1998; Ferenz and Seidelmann, 2003; Bashir and Hassanali, 2010)。这些化合物中最主要的成分是苯乙腈(Pener and Yerushalmi, 1998; Ferenz and Seidelmann, 2003; Anton *et al.*, 2007; Bashir and Hassanali, 2010)。沙漠蝗蝗蝻则有另一个群集信息素系统,主要成分为来自蝗蝻虫体挥发物的己醛、辛醛、壬醛、癸醛、己酸、辛酸、壬酸和癸酸,以及来自粪便挥发物的愈创木酚和苯酚(Torto *et al.*, 1996; Pener and Yerushalmi, 1998; Ferenz and Seidelmann, 2003; Bashir and Hassanali, 2010)。有实验证实这些化合物主要表现对蝗蝻的吸引作用,而不能诱导其由散居型到群居型的行为型变;诱导行为型变的主要因素可能是一种来自于表皮的接触信息素(Pener and Yerushalmi, 1998)。苯酚、愈创木酚以及苯酚、愈创木酚、藜芦醚三者的混合物都不能对沙漠蝗五龄蝗蝻产生吸引作用,但可以维持其群聚状态而阻止其扩散(Pener and Yerushalmi, 1998)。另外,Dillon 等(2000)曾报道苯酚和愈创木酚主要是由蝗虫肠道共生菌产生的;无菌的蝗虫粪便不会释放愈创木酚,释放的苯酚量也极少。

1.2　促成熟信息素

早年有很多研究表明成熟的雄沙漠蝗能够对未成熟的雌、雄蝗虫产生促成熟作用,刺激物可能是来自表皮细胞的一类脂溶性物质(Loher, 1961)。近些年的研究肯定了促成熟作用的存在,并通过气相色谱——质谱联用技术鉴定了相关成分:苯乙腈、苯甲醛、藜芦醚、苯甲醚和乙烯基藜芦醚(Mahamat *et al.*, 1993, 2000)。实验证明它们的自然混合物对加速沙漠蝗雄虫的性成熟很有效,如果去掉苯甲醚,影响不大;但是,如果去掉其余 4 个中的任何一个,都会对加速性成熟产生很大影响,影响最大的是去掉苯乙腈,说明它起到了最关键的作用(Ferenz and Seidelmann, 2003)。也有研究表明,当与成熟雄成虫或它们的提取物接触后,非成熟雄成虫的成熟速度明显加快了,这预示着可能存在一种触觉化学信号,能与上述挥发性促成熟信息素间产生协同促进的作用(Mahamat *et al.*, 1993; Schmidt and Albütz, 2002)。另外,Assad 等(1997)报道沙漠蝗蝗蝻对未成熟的成虫能产生成熟延迟的作用,但相关的活性化合物没有鉴定出来。成熟成虫产生的成熟促进作用以及蝗蝻产生的成熟延迟作用被认为能使蝗虫发育同步化(Ferenz and Seidelmann, 2003)。

1.3　性信息素

群居型和散居型飞蝗在求偶和交配上需要不同的策略。当种群密度较低时,远距离定位和吸引配偶对于繁殖成功是重要的,但这方面研究报道得很少。当考虑到短距离通讯时,近来的研究揭示出雌虫挥发物或许强化了两性间的联系(Inayatullah *et al.*, 1994)。在沙漠蝗,(*E*, *Z*) - 2, 6 - 壬二烯醛,雌成虫专一性挥发物组分之一,激起了雄虫显著的触角电位反应,并且在嗅觉计行为生测中表现出吸引雄虫的活性(Torto *et al.*, 1995; Seidelmann and Warnstorff, 2001; Ferenz and Seidelmann, 2003)。声音信号好像对于雄虫反应来说并不重要,但视觉信息对于成功寻找雌虫是有帮助的(Ferenz and Seidelmann, 2003)。在沙漠蝗,当雌虫怀有发育好的卵时,它要找个雄虫进行配对交合。雌虫 Comstock-Kellog 氏腺体在卵子发生时产生的戊酸可能是一种刺激雄虫预交配行为的信息素(Njagi and Torto, 2002; Ferenz and Seidelmann, 2003)。除此之外,群居型成熟沙漠蝗雄成虫能释放一种新型性信息素——求偶抑制信息素(主要成分为苯乙腈),驱避同种其它雄虫,目的是减少求偶竞争,提高交配效率(Seidelmann and Ferenz, 2002; Ferenz and Seidelmann, 2003)。

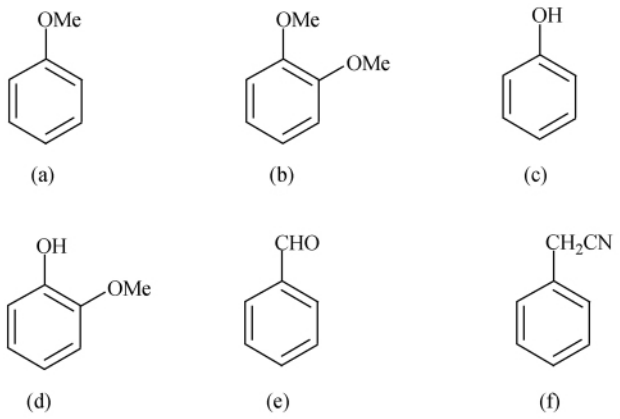

图 1 群集型沙漠蝗成虫虫体挥发物组分

Fig. 1 Components of body volatiles of gregarious *Schistocerca gregaria* adults

a: **苯甲醚** anisole; b: **藜芦醚** veratrole; c: **苯酚** phenol; d: **愈创木酚** guaiacol; e: **苯甲醛** benzaldehyde; f: **苯乙腈** phenylacetonitrile(Torto *et al.*, 1994) .

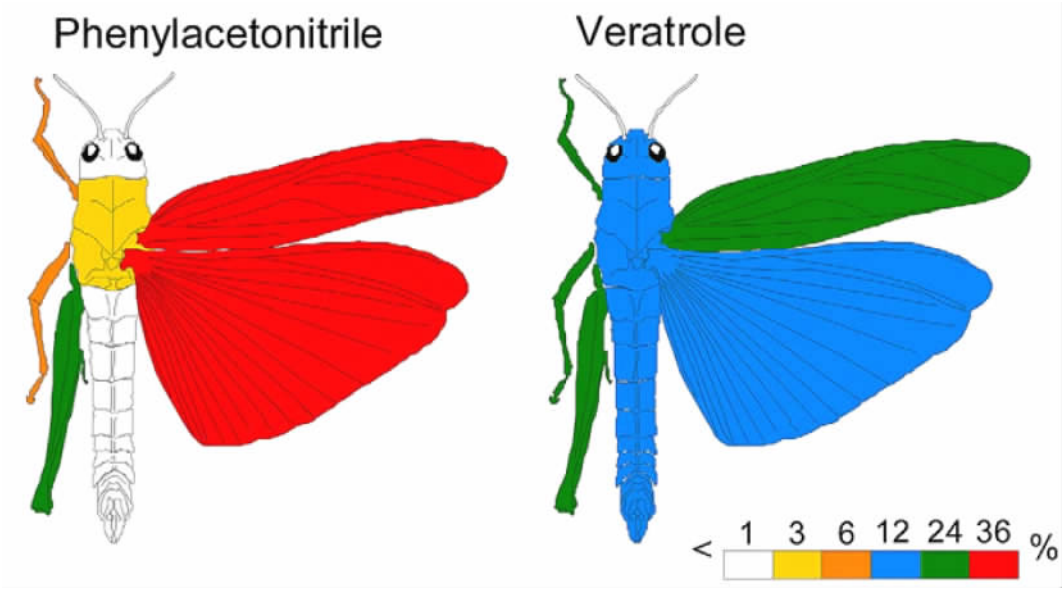

图 2 群居型成熟沙漠蝗雄成虫彩图,揭示出身体不同部位对苯乙腈(phenylacetonitrile) 和藜芦醚(veratrole) 总释放量的相对贡献(Seidelmann *et al.*, 2003)

Fig. 2 Color-coded maps of gregarious *Schistocerca gregaria* adult (mature male) , showing the relative contribution of the body parts to the total emission of phenylacetonitrile and veratrole respectively (Seidelmann *et al.*, 2003)

雄蝗翅和足,尤其前翅和后足,是该信息素主要的释放位点(Seidelmann *et al.*, 2003) (图 2) 。有研究表明不同浓度的苯乙腈能产生不同的作用: 低浓度诱导群集,高浓度下才有求偶抑制的作用,这是与不同密度的生活条件相适应的 (Seidelmann and Ferenz, 2002; Ferenz and Seidelmann, 2003; Rono *et al.*, 2008) 。

1. 4 产卵聚集信息素

在自然界,沙漠蝗常把卵产在相同的位置,人们最初设想这是由信息素调控的(Norris, 1970) 。2 种芳香族挥发性化合物,苯乙酮和藜芦醚,来自于卵囊, 被认为是沙漠蝗产卵聚集信息素的主要活性成份,但这 2 种物质并不具有协同效应(Saini *et al.*, 1995; Rai *et al.*, 1997; Ferenz and

Seidelmann, 2003)。产卵聚集信息素由产卵器上的感受器进行感知,当蝗虫触角、下唇须、下颚须、跗节等被破坏后,该行为的发生均不受到影响。视觉效应和接触信息素或许也在诱导沙漠蝗产卵聚集方面起到一定的作用(Pener and Yerushalmi, 1998)。另外,研究表明在交配过程中,雄虫产生的信息素能够刺激雌虫卵黄形成和产卵。若将性成熟的雄虫附腺提取物注入雌虫,可明显提高雌虫的产卵率;但雄虫咽侧体被切除后,其附腺抽提物注入雌虫,则对产卵没有影响,这说明刺激产卵信息素的分泌受咽侧体控制(Norris, 1954)。

2　飞蝗信息素

飞蝗在全世界分为若干亚种,其中非洲飞蝗 *L. m. migratorioides* 与沙漠蝗在地理区系上非常相似,因而也有其一些信息素方面的研究。非洲飞蝗被认为也会释放一些具信息素活性的物质,如维持同种个体的群集状态,调节同步成熟,排斥同性交配个体以减少配子竞争、诱导聚集产卵等(Hassanali *et al.*, 2005)。非洲飞蝗成虫虫体挥发物的主要组分是脂肪族的醛和醇,这与沙漠蝗成虫是不同的,后者主要释放芳香族化合物(Niassy *et al.*, 1999)。非洲飞蝗雄成虫虫体挥发物中群集信息物在组成上要比雌成虫的更加丰富(Niassy *et al.*, 1999)。东亚飞蝗 *L. m. manilensis* 与非洲飞蝗和沙漠蝗在地理区系上相隔相对遥远,主要分布在亚洲中国、日本及东南亚地区。中国历代蝗灾的发生,主要是由东亚飞蝗的暴发所致。东亚飞蝗虫粪挥发物中一些电生理活性的物质已经得以揭示。Yu 等(2007)利用气相色谱技术证实东亚飞蝗成虫粪便挥发物中含有 30 多种化合物,其中有 11 种能够激起雄成虫触角电位反应;在这 11 种化合物中,有 9 种通过它们的质谱分析结果和保留时间得以鉴定:己醛、2 – 己烯醛、环己醇、2,5 – 二甲基吡嗪、苯甲醇、苯甲醛、壬醛、2,6,6 – 三甲基 – 2 – 环己烯基 – 1,4 – 二酮以及 β – 紫罗兰酮(图 3)。东亚飞蝗对这些触角电位活性物质的行为反应需要进一步验证,以明确真正的信息素组分。另外东亚飞蝗虫体挥发物中的活性成分至今还未被揭示,这是一个亟待解决的问题。

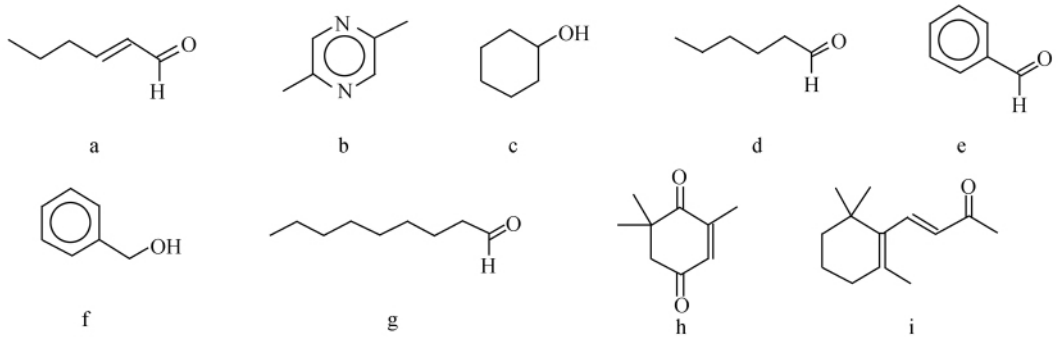

图 3　已报道的东亚飞蝗虫粪挥发物电生理活性组分

Fig. 3　Compounds with electrophysiological activity in fecal volatiles of *Locusta migratoria manilensis*

a: 2 – 己烯醛 2 – hexenal; b: 2,5 – 二甲基吡嗪 2,5 – dimethyl pyrazine; c: 环己醇 cyclohexanol; d: 己醛 hexanal; e: 苯甲醛 benzaldehyde; f: 苯甲醇 benzyl alcohol; g: 壬醛 nonanal; h: 2,6,6 – 三甲基 – 2 – 环己烯基 – 1,4 – 二酮 2,6,6 – trimethylcyclohex – 2 – en – 1,4 – dione; i: β – 紫罗兰酮 β – lonone(Yu *et al.*, 2007).

总之,虽然人们对沙漠蝗和飞蝗信息素已有了一定程度的了解,但这毕竟还很初浅,很多实验结果仍存在着问题,需要更多细致的研究。相信在化学感受的分子机制、行为学、电生理学等研究的推动下,对飞蝗和沙漠蝗信息素的探索将会不断深入,并最终能够揭示信息素在飞蝗和沙漠蝗行为、生理调控上的真面目,而这些认识不仅具有其理论意义,更重要的是其应用前景。有效利用飞蝗和沙漠蝗信息素以实现对飞蝗行为等生物学特性的人工调控已逐渐成为被人们普遍认可的无公害飞蝗和沙漠蝗防治理念。

参考文献(References)

Anton S, Dufour MC, Gadenne C, 2007. Plasticity of

olfactory-guided behaviour and its neurobiological basis: lessons from moths and locusts. *Entomol. Exp. Appl.*, 123 (1): 1—11.

Assad YOH, Hassanali A, Torto B, Mahamat H, Bashir NHH, Bashir SE, 1997. Effects of fifth-instar volatiles on sexual maturation of adult desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Chem. Ecol.*, 23 (5): 1373—1388.

Bashir MO, Hassanali A, 2010. Novel cross-stage solitarising effect of gregarious-phase adult desert locust (*Schistocerca gregaria* (Forskål)) pheromone on hoppers. *J. Insect Physiol.*, 56 (6): 640—645.

Dillon RJ, Vennard CT, Charnley AK, 2000. Exploitation of gut bacteria in the locust. *Nature*, 403 (6772): 851.

Ferenz HJ, Seidelmann K, 2003 Pheromones in relation to aggregation and reproduction in desert locusts. *Physiol. Entomol.*, 28 (1): 11—18.

Hassanali A, Njagi PGN, Bashir MO, 2005. Chemical ecology of locusts and related acridids. *Annu. Rev. Entomol.*, 50 (1): 223—245.

Inayatullah C, Bashir S, Hassanali A, 1994. Sexual behaviour and communication in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: sex pheromone in solitaria. *Environ. Entomol.*, 23 (6): 1544—1551.

Loher W, 1961. The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. *Proceedings of the Royal Society*, 153 (952): 380—397.

Luber K, Wieting J, Zeeck E, Ferenz HJ, 1993. Isolation and characterization of a volatile aromatic infochemical released by sexual maturing gregarious male desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 86: 261.

Magor JI, Lecoq M, Hunter DM, 2008. Preventive control and desert locust plagues. *Crop Protection*, 27 (12): 1527—1533.

Mahamat H, Hassanali A, Odongo H, Torto B, El Bashir ES, 1993. Studies on the maturation accelerating pheromone of the desert locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Chemoecology*, 4 (3/4): 159—164.

Mahamat H, Hassanali A, Odongo H, 2000. The role of different components of the pheromone emission of mature males of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera: Acrididae) in accelerating maturation of immature adults. *Insect Sci. Appl.*, 20 (1): 1—5.

Niassy A, Torto B, Njagi PGN, Hassanali A, Obeng-Ofori D, Ayertey JN, 1999. Intra- and interspecific aggregation responses of *Locusta migratoria migratorioides* and *Schistocerca gregaria* and a comparison of their pheromone emissions. *J. Chem. Ecol.*, 25 (5): 1029—1042.

Njagi PGN, Torto B, 2002. Evidence for a compound in Comstock-Kellog glands modulating premating behavior in male desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Chem. Ecol.*, 28 (5): 1065—1074.

Norris MJ, 1954. Sexual maturation in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål) with special reference to the effects of grouping. *Anti-locust Bull.*, 18: 1—44.

Norris MJ, 1970. Aggregation response in ovipositing females of the desert locust, with special reference to the chemical factor. *J. Insect Physiol.*, 16 (8): 1493—1515.

Pener MP, Yerushalmi Y, 1998. The physiology of locust phase polymorphism: an update. *J. Insect Physiol.*, 44 (5/6): 365—377.

Rai MM, Hassanali A, Saini RK, Odongo H, Kahoro H, 1997. Identification of components of the oviposition aggregation pheromone of the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 43 (1): 83—87.

Rono E, Njagi PGN, Bashir MO, Hassanali A, 2008. Concentration-dependent parsimonious releaser roles of gregarious male pheromone of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 54 (1): 162—168.

Saini RK, Rai MM, Hassanali A, Wawiye J, Odongo H, 1995. Semiochemicals from froth of egg pods attract ovipositing female *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 41 (8): 711—716.

Schmidt GH, Albütz R, 2002. Sexual maturation and yellow coloration of adult males in the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria*, in relation to volatile emitted (Caelifera: Acrididae). *Entomol. Gen.*, 26 (2): 121—141.

Seidelmann K, Ferenz HJ, 2002. Courtship inhibition pheromone in desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 48 (11): 991—996.

Seidelmann K, Warnstorff K, 2001. Ein kombiniertes Y-T-Olfactometer für Biotests mit grösseren Insekten. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 13: 403—408.

Seidelmann K, Weinert H, Ferenz HJ, 2003. Wings and legs are production sites for the desert locust courtship-inhibition pheromone, phenylacetonitrile. *J. Insect Physiol.*, 49 (12): 1125—1133.

Simpson SJ, Sword GA, 2008. Locusts. *Current Biology*, 18 (9): R364—R366.

Torto B, Njagi PGN, Hassanali A, 1995. Sex pheromone studies in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål)

(Orthoptera: Acrididae). Proceedings of XII Annual Meeting of the International Society of Chemical Ecology, Santiago.

Torto B, Njagi PGN, Hassanali A, Amiani H, 1996. Aggregation pheromone system of nymphal gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål). *J. Chem. Ecol.*, 22 (12): 2273—2281.

Torto B, Obeng-Ofori D, Njagi PGN, Hassanali A, Amiani H, 1994. Aggregation pheromone system of adult gregarious desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål). *J. Chem. Ecol.*, 20 (7): 1749—1762.

Yu Y, Cui X, Jiang Q, Jin X, Guo Z, Zhao X, Bi Y, Zhang L, 2007. New isoforms of odorant-binding proteins and potential semiochemicals of locusts. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 65 (1): 39—49.

朱恩林, 1999. **中国东亚飞蝗发生与治理. 中国农业出版社, 北京**. 1—576.