

东方粘虫雄蛾信息素的生成时期与释放行为*

刘磊^{1,2**} 张蕾¹ 程云霞¹ 江幸福^{1***}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

2. 华中农业大学, 植物科学技术学院, 武汉 430070)

摘要 【目的】东方粘虫 *Mythimna separata* (Walker)雄蛾味刷的表面超微结构、味刷位置变化节律还未被报道, 并且雄蛾信息素的生成时期还没有被确定。【方法】本实验利用扫描电子显微镜观察味刷不同区域的表面结构。应用气相色谱-质谱 (GC-MS) 检测不同时间段的处于两种位置状态的味刷提取液中苯甲醇的含量, 并分析交配过后味刷中苯甲醛的含量变化。【结果】东方粘虫雄蛾的前腹两侧各有一只味刷, 电镜扫描发现味刷的毛干内部呈现中空网状, 毛干近轴端的表面具有平行的纵脊与孔, 过渡区的表面纵脊消失并且分布着大小不一的孔, 末端表面呈“蜂窝”状。在雄蛾羽化后 8 h, 6.67%的味刷从腹部第 2 节节间膜处缩回到第 3、第 4 腹节囊中; 羽化后 24 h, 96.67%的味刷缩回至腹部囊中。雄蛾味刷缩回至囊内 2 h 后, 所有雄蛾均检测到了苯甲醇; 味刷在节间膜处时也有部分雄蛾检测到苯甲醇, 尤其是在羽化后 24 h, 80%的雄蛾生成了苯甲醇。雄蛾在交配后苯甲醛并没有显著下降。【结论】雄蛾信息素的生成取决于味刷的位置变化, 味刷在节间膜处时信息素已经生成, 并在完全缩回囊内后大量合成。雄蛾在求偶、交配过程中味刷不会外翻, 只是通过挤压腹部使得囊的边缘张开, 从而释放信息素。

关键词 东方粘虫, 味刷, 味刷的位置变化, 苯甲醇, 雄蛾信息素的释放

Male pheromone releasing behavior in *Mythimna separata* (Walker)

LIU Lei^{1,2**} ZHANG Lei¹ CHENG Yun-Xia¹ JIANG Xing-Fu^{1***}

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract [Objectives] To describe the surface ultrastructure and rhythmic movement of hair-pencils in male *Mythimna separata* (Walker) and the period of pheromone release. [Methods] The surface structure of different regions of hair-pencils was observed under a scanning electron microscope. Gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) was used to detect the content of benzyl alcohol in extracts from hair-pencils at two different positions at different times, and changes in benzaldehyde content in hair-pencils after mating were analyzed. [Results] Male moths have a hair-pencil on each side of the anterior abdomen. The interior of the hair stem is hollow and reticulate and the surface of the proximal shaft has longitudinal ridges and punctate holes. There is a transition area in which the longitudinal ridges are gradually replaced by holes of different sizes. The end of the surface was “honeycomb” shaped. 6.67% of hair-pencils began to retract from the second internode of the abdomen into pockets on the 3-4 segments 8h after males had emerged. 96.67% of hair-pencils retracted within their pockets 24 h after emergence. 80% of males produced benzyl alcohol, which was detected on hair-pencils after these had been retracted into their pockets for 2 h. Benzyl alcohol was also detected at the internode membrane, especially 24 h after male emergence. There was no significant decrease in the benzaldehyde detected on hair-pencils after mating. [Conclusion] The generation of male pheromone depends on changing the position of hair-pencils. Hormone begins

*资助项目 Supported projects: 国家公益性行业 (农业) 科研专项 (201403031); 国家自然科学基金 (31672019, 31871951); 国家重点研发计划 (2017YFD0201701, 2017YFD0201802); 国家绿肥产业技术体系 (CARS-22); 北京市自然科学基金 (6172030)

**第一作者 First author, E-mail: 540243053@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: xfjiang@ippcaas.cn

收稿日期 Received: 2018-08-25, 接受日期 Accepted: 2018-09-21

to be generated as hair-pencils are retracted from the intersegmental membrane into their pockets, rather than after hair-pencils are fully retracted into their pockets. Eversion of hair-pencils during courtship and mating behavior was not observed, rather males released pheromone by pressing their anterior abdomen to open the edge of their hair-pencil pockets.

Key words *Mythimna separata*, hair-pencils, changing of position of hair-pencils, benzyl alcohol, releasing of male pheromones

东方粘虫 *Mythimna separata* (Waker) 属鳞翅目夜蛾科, 幼虫可危害小麦、玉米和水稻等粮食作物, 危害面积广且造成的损失严重, 成为我国重要的农业害虫 (江幸福等, 2014), 传统的化学防治手段存在污染环境、天敌以及使害虫产生抗性等诸多不足, 且无法进行长期可持续的治理。信息素在昆虫两性之间的通讯交流中起着关键作用, 国内外已有较多的东方粘虫雌性信息素成分检测和性诱剂研发的报道, 并成功在田间应用性诱剂进行粘虫种群动态监测与防治 (Sato *et al.*, 1980; 刘孟英等, 1985; Zhu *et al.*, 1987; 汪新文和刘孟英, 1997; 宋亚茹等, 2017), 但目前国内对东方粘虫雄蛾信息素的研究非常匮乏, 仅国外的少数学者在 20 世纪 70-80 年代有过相关研究报道, 且雄蛾信息素生成的相关的生物学研究也还不够清楚。

东方粘虫雄蛾信息素分泌器官主要由四部分构成: 一是由许多膨大的细胞簇构成的腺体, 作为前体物质生成与分泌的部位; 二是与腺体相连的导管, 用于输送前体物质; 三是由许多细长的毛状鳞片构成的味刷, 用于储存与释放信息素; 四是与味刷相连的杆状物, 起到支撑与固定的作用 (Eltringham, 1925; Birch, 1970b; Clearwater, 1975b; Birch *et al.*, 1990)。东方粘虫雄蛾味刷位于前腹, 雄蛾初羽化时味刷交叉折叠在腹部第 2 节节间膜处, 一段时间后缩回至腹部第 3-4 节囊中 (Birch, 1970b; Clearwater and Sarafis, 1973), 此外一点粘虫 *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Fitzpatrick *et al.*, 1985)、甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* (Poppy and Birch, 1994)、蓓带夜蛾 *Mamestra configurata* (Clearwater, 1975b, 1975c) 和鼠褐衫夜蛾 *Phlogophora meticulosa* (Birch, 1970b) 等味刷位于前腹的蛾类中也发现了类似的现象。腺体分

泌的前体物质——苯甲基- β -糖苷由导管输送到味刷的中部, 在糖苷酶与水解酶的作用下生成苯甲醇, 继而被氧化生成苯甲醛 (Clearwater, 1975a, 1975b)。苯甲醛是一种具有苦杏仁味的挥发性物质, Clearwater (1975a, 1975b) 发现东方粘虫雄蛾味刷缩进囊内几小时后出现明显的刺激性气味; Birch (1970b) 发现鼠褐衫夜蛾雄蛾味刷缩回囊后前体物质才从腺体排出, 而前体物质进入囊内是信息素产生的必要条件。这说明雄蛾信息素的产生与味刷的位置变化有着必然的联系, 但目前还未具体报道出任何物种雄蛾味刷位置的变化节律, 而且东方粘虫雄蛾信息素生成的起始时期与味刷位置变化的相关性也不清楚。此外, 东方粘虫雄蛾味刷的超微结构也还未被报道。

雄蛾信息素生成后被储存在腹部囊内, 并在求偶交配过程中释放。雄性甘蓝夜蛾飞到雌蛾上方, 外翻的味刷靠近雌蛾触角 (Poppy and Birch, 1994), 味刷缺失的雄蛾会影响与雌蛾的配对形成, 使得雌蛾更容易挣扎 (Birch *et al.*, 1989), 甚至使得两性不能成功交配 (Birch, 1970a; Fitzpatrick and Mcneil, 1988)。东方粘虫在求偶、交配过程中检测到苯甲醛的释放, 但是没有观察到味刷的外翻 (Clearwater, 1972; Hirai, 1980), 也还不清楚信息素是以何种方式释放到体外。

本文通过电镜扫描观察东方粘虫雄蛾味刷的超微结构, 确定雄蛾味刷位置变化节律, 并对不同时间段的处于两种位置状态的味刷提取液进行气相色谱-质谱 (GC-MS) 分析, 以明确雄蛾信息素的生成与味刷位置变化之间的关系, 进而阐释东方粘虫雄蛾信息素分泌与释放的相关生物学特性, 为雄蛾信息素的功能研究奠定基础并提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验虫源和饲养方法

实验所用虫源为中国农业科学院植物保护研究所室内继代饲养的东方粘虫种群。室内饲养温度为 $(23 \pm 1)^\circ\text{C}$, 湿度为 $70\% \pm 5\%$, 光周期为 14L:10D。幼虫放入玻璃瓶 ($8\text{ cm} \times 13\text{ cm}$) 中并用玉米叶饲养, 在 6 龄末期时放入 5 cm 厚度的土中供其入土化蛹, 成虫羽化后用 10% 蜂蜜水饲喂。

1.2 粘虫雄蛾味刷结构的观察方法

初羽化雄蛾味刷观察: 取羽化后 4-8 h 的雄蛾, 用乙醚麻醉后固定在白纸上, 在解剖镜 (Leica MZ75, Meyer Instruments, Inc., Germany) 下观察并用镊子小心地去掉前腹多余的鳞片, 直到露出清晰可见的味刷, 然后用相机 (佳能 5D) 拍摄; 4 日龄雄蛾味刷观察: 剪去 4 日龄雄蛾头和胸部, 并沿腹背中line剪至生殖器, 刮去虫体内多余的组织, 将内表皮朝上平铺并固定在滤纸上, 可以看到腹部两侧各有一个突起的囊状物, 在解剖镜 (Leica MZ75, Meyer Instruments, Inc., Germany) 观察并通过图像采集系统 (Leica application suite) 获取图片; 味刷扫描电镜观察: 将初羽化雄蛾的味刷粘在圆柱形金属台上, 然后置于临界干燥仪 (Leica EM CPD030, Meyer Instruments, Inc.) 中进行干燥处理, 再进行喷金镀膜 (Eiko IB-5, Eiko Engineering Co., Japan), 制成的后腹毛刷电镜样品置于环境扫描电子显微镜 (ESEM, Quanta 200 FEG, FEI Company, Netherlands; 中国农业科学院原子能研究所) 下进行观察拍照。

1.3 雄蛾味刷位置变化节律的观察方法

粘虫雄蛾羽化后, 每隔 2 h 收集 1 次, 放入有机玻璃管内并标记时间。经前期观察粘虫雄蛾味刷缩回囊内的行为在羽化后第 2 日龄基本结束。因此, 本试验设计 5 个观察时间点, 即雄蛾羽化 8、12、16、20、24 h 后观察味刷的位置状态。每个时间点独立观察 30 只雄蛾, 5 组共 150

只雄蛾。

1.4 雄蛾味刷位置变化对雄蛾信息素生成影响的鉴定

雄蛾羽化后, 每隔 1 h 收集一次, 放入有机玻璃管内并标记时间。将收集的雄蛾分为两组, 其中一组在羽化后 6、14、22 h 选出味刷位于第 2 腹节节间膜处的雄蛾, 并在 2 h 后选择味刷已经缩回至囊内的雄蛾, 然后将雄蛾味刷浸泡在含有内标 (苯乙醇, $>99.9\%$) 的正己烷中; 另一组在羽化 8、16、24 h 选择味刷处于节间膜处的雄蛾, 提取处于此状态的雄蛾味刷。利用气相色谱-质谱联用仪 (Gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS, 美国 Thermo Fisher 公司) 对粘虫味刷浸提液进行分离检测, 通过质谱库 (NIT Mass Spectral Library, 2005 version, 美国 Thermo Fisher 公司) 对分离化合物进行定性与定量分析, 每组检测 5 只以上雄蛾。

GC-MS 测试条件: GC-MS 测试条件: 色谱柱 HP-5MS (长 30 m, 内径 0.25 mm, 膜厚 0.25 μm , 美国安捷伦科技有限公司); 载气为高纯 He (99.999%), 载气流速为 1.0 mL/min; 进样口温度 270°C , 进样 1 μL , 不分流进样; 程序升温: 起始温度 50°C , 保持 1 min, 然后 $8^\circ\text{C}/\text{min}$ 升至 220°C , 保持 5 min; 电离方式 EI, 电离能量 70 eV, 离子源温度 250°C , 扫描范围 40-150 amu。

1.5 数据分析

雄蛾信息素的生成与释放试验中, 数据利用 SPSS 16.0 软件进行统计分析。不同位置状态下味刷中苯甲醇的含量变化和雄蛾交配前后苯甲醛的含量变化采用 t -检验; 1 日龄雄蛾各发育时期味刷中苯甲醇的含量采用单因素方差分析 (One-way ANOVA: LSD), 差异显著水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 粘虫味刷的结构与位置变化

2.1.1 粘虫雄蛾味刷超微结构 雄蛾味刷的扫描电镜图片结果显示: 味刷是由许多毛状鳞片和

与之相连的“帽”状组织构成(图1:A)，“帽”状组织内部包裹肌肉用于控制味刷，其内表面分布大量毛囊(图1:B)，每一个毛囊连接单根毛干，而毛干可以划分为近轴端、过渡区和末端这三部分。近轴端的毛干内部中空网状结构(图1:

C)，表面分布纵向排列的脊和小孔(图1:D)，；过渡区毛干表面的脊消失并且分布着大小不一的孔(图1:E)；末端毛干表面呈“蜂窝”状(图1:F)。毛干中部过渡区的直径最小，其次是末端，直径最大的是近轴端。

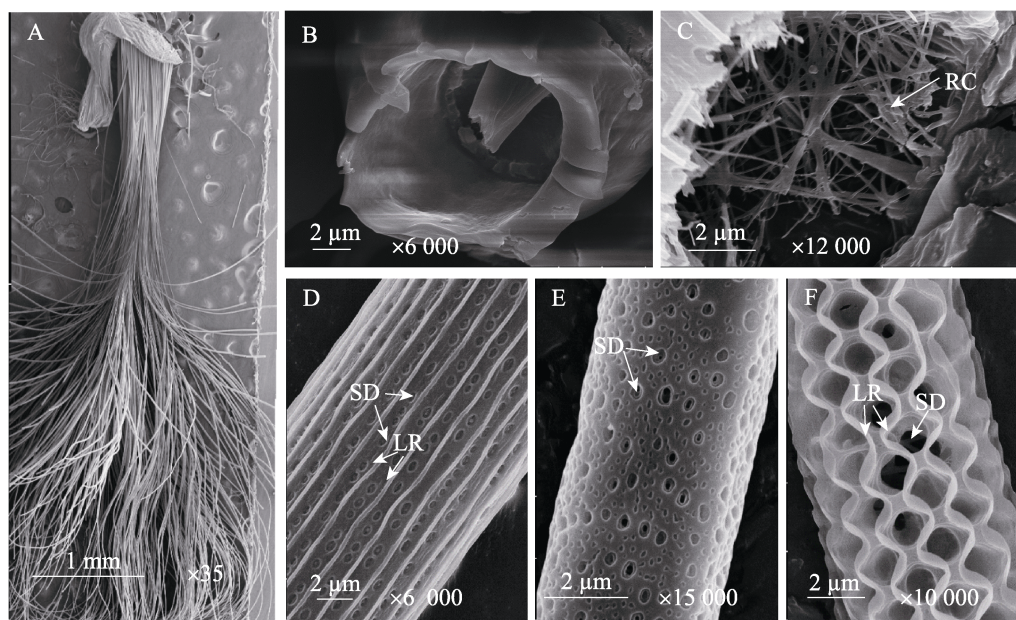


图1 东方粘虫雄蛾前腹味刷的扫描电镜图

Fig. 1 Scanning electron micrographs of the anterior abdominal hair-pencil of male *Mythimna separata*

A. 味刷整体结构；B. 毛囊；C. 毛干的横截面；D. 毛干近轴端的表面结构；E. 过渡区的表面结构；

F. 末端表面结构。CT：帽状组织；TA：过渡区；RC：网状连接；SD：表面孔隙；LR：纵脊。

A. The whole structure of hair-pencil; B. Socket; C. Internal lumen of hair stem of proximal shaft; D. Surface structure of proximal shaft of hair stem; E. The transition area of hair stem; F. The distal sculpture area. CT: Cap tissue;

TA: Transition area; RC: Reticular connections; SD: Surface depressions; LR: Longitudinal ridge.

2.1.2 味刷位置变化 初羽化雄蛾的味刷交叉折叠在腹部第2腹节节间膜处(图2:A)，味刷为淡黄色，区别于腹部其他鳞片，此时味刷完全被包裹在节间膜处，并由一层鳞片(被摘除)覆盖。羽化后一段时间内，前腹两侧味刷由节间膜处缩回至两侧腹部囊中(图2:B)，囊位于腹部第3、第4节由表皮凹陷特化形成，用于储藏味刷。

2.2 雄蛾羽化后味刷位置变化节律

味刷位置变化节律相关观察试验结果(图3)显示，在雄蛾羽化后8 h左右，有6.67%的雄蛾味刷从腹部节间膜处缩回至囊中，随着羽化后时

间的延长，味刷缩回囊内的雄蛾比例逐渐增加；约60%雄蛾的味刷位置变化是在羽化后12-16 h这个时间段发生；在羽化24 h后，96.67%的雄蛾味刷处于腹部囊中。

2.3 味刷位置变化与对雄性信息素的生成的影响

雄蛾信息素的生成相关试验(图4)结果显示：雄蛾在羽化后8 h与16 h，处于节间膜处和囊内的味刷中苯甲醇的含量之间均有极显著差异(8 h: $df=8$; $t=-3.332$; $P=0.01$; 16 h: $df=10$; $t=-4.453$; $P=0.001$)，而雄蛾在羽化后24 h的两种位置状态的味刷中苯甲醇的含量之间没有

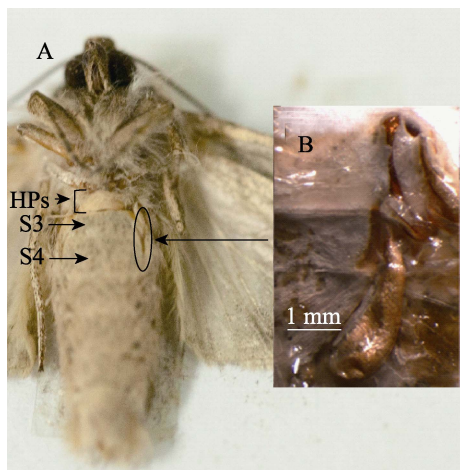


图 2 东方粘虫雄蛾味刷

Fig. 2 Anterior abdominal hair-pencils of male *Mythimna separata*

A. 味刷位于腹部第 2 节节间膜, 画圈部分为囊的边缘 ;
B. 味刷缩回囊内。S3-S4 : 第 3-4 腹节 ; HPs : 味刷。

A. The hair-pencils are found near the posterior edge of second abdominal segments, and circled part is the edge of pouch; B. the hair-pencil has retracted into the pouch.

S3-4: Segments3-4; HPs: Hair-pencils.

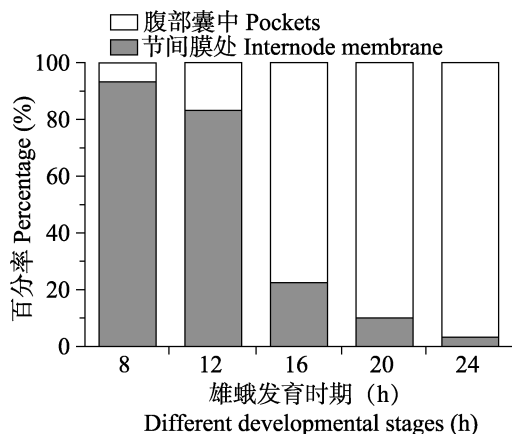


图 3 味刷的位置变化节律

Fig. 3 Rhythm of hair-pencils position variance of male *Mythimna separata*

显著差异 ($df=8$; $t = - 2.027$; $P=0.077$)。味刷缩回囊内 2 h 后所有的雄蛾均生成苯甲醇且含量在

不同发育时期的雄蛾之间没有显著差异 ;味刷处于节间膜处时 , 雄蛾羽化后 8 h 和 16 h 分别有 20%和 17%的雄蛾检测到苯甲醇 , 而在羽化后 24 h 则有 80%的雄蛾生成了苯甲醇 , 且羽化后 24 h 的雄蛾味刷中的苯甲醇的含量较羽化后 8 h 和 16 h 有显著差异 ($F_{2,13}=4.112$; $P=0.041$)。可知味刷在节间膜处时苯甲醇生成 , 并在完全缩回囊内后大量合成。

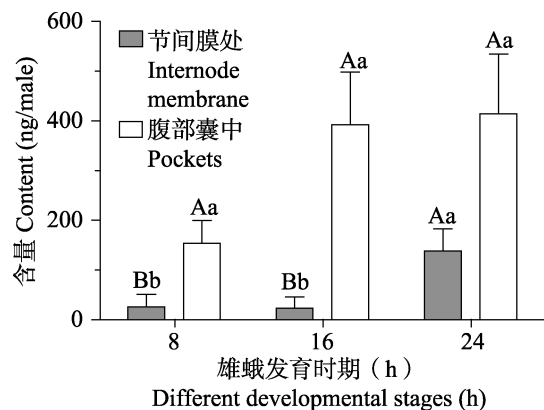


图 4 1 日龄雄蛾的味刷中苯甲醇的含量变化

Fig. 4 Content variation of benzyl alcohol of male hair-pencils in one day age

图中数据为平均值±标准误, 柱上标有不同大写字母表示组间差异显著 ($P<0.05$) , 不同小写字母表示组内差异显著 ($P<0.05$)。

Data in the figure are mean±SE. Histograms with different capital letters indicate significant difference between groups at 0.05 level, while followed by the different small letters indicate significant difference within the group at 0.05 level.

2.4 雄蛾信息素的释放方式

观察发现东方粘虫雄蛾在求偶、交配过程中味刷没有外翻的现象 , 交配后的雄蛾较交配前苯甲醛含量降低 (表 1) , 但两组数据无显著差异 ($df=19$; $t=1.203$; $P=0.244$) , 可知味刷在求偶、交配过程中不会出现外翻的现象 , 不然雄蛾信息

表 1 雄蛾交配后味刷中苯甲醛的含量变化

Table 1 Content variation of benzaldehyde of male hair-pencils after mating

试虫 Test insect	苯甲醛含量 平均值 ± SE Mean ± SE (μg/male)	苯甲醛含量 Content of benzaldehyde 最大值-最小值 Max.-Min. (μg/male)	
处女雄 Virgin male (N=10)	19.51 ± 1.59	29.26-12.33	P=0.244
交配雄 Copulatory male (N=11)	16.32 ± 3.12	35.79-1.23	



图5 交配后的雄蛾

Fig. 5 Male after mating

圈内为味刷被挤压出体外。

Hair-pencil is squeezed out of pocket within white circle.

素的含量会显著下降。进一步观察发现,雄蛾在求偶、交配过程中存在两种信息素的释放行为:一种是雄蛾在求偶过程中通过挤压前腹,导致囊边缘张开并伴随着振翅从而向环境中释放信息素,但不是所有的雄蛾都会出现此现象;另一种是雌、雄蛾生殖器结合的过程中雄蛾会弯曲腹部,其中一侧腹部的囊边缘被挤压而张开,不同雄蛾弯曲腹部的程度有差异,甚至极少数的雄蛾(1%-2%)因弯曲过度导致味刷被挤压出来(图5)。

3 讨论

通过电镜扫描观察到东方粘虫雄蛾味刷的毛干内部呈中空状,其表面分布孔和纵脊,孔的直径从近轴端到末端逐渐增大,而在过渡区纵脊消失。蓓带夜蛾味刷近轴端的表面分布小孔而没有纵脊,而在过渡区发现了纵脊的存在(Clearwater, 1975c)。味刷内部中空结构有利于信息素的储存,其表面孔状结构形成了巨大的蒸发面积有利于信息素的释放(Birch, 1970b)。信息素分泌器官位于前腹的雄蛾主要集中于夜蛾科,例如甘蓝夜蛾、蓓带夜蛾、一点粘虫、东方粘虫以及鼠褐衫夜蛾,此外在烟草天蛾 *Manduca sexta* (Grant and Eaton, 1973) 的前腹中也发现了味刷的存在。

前腹味刷在雄蛾羽化后会发生位置变化,而

味刷的位置变化与雄蛾信息素的合成之间存在直接的联系。如鼠褐衫夜蛾雄蛾味刷缩回囊中3 h后腺体中的前体物质排出进入囊中,雄蛾羽化后24 h,囊中产生特殊气味,并且只有味刷缩回至囊中信息素才开始生成(Birch, 1970a, 1970b); Clearwater (1975a)发现东方粘虫与蓓带夜蛾雄蛾味刷缩回囊中几小时后能闻到一股刺激性气味; Clearwater 和 Sarafis (1973)认为腺体内的前体物质在雄蛾羽化后的第1日龄开始排出,并且味刷中的气味物质在随后的几天内迅速增加(Clearwater, 1972)。但本试验结果(图4)表明东方粘虫雄蛾味刷位于节间膜处时信息素已经少量生成,并在完全缩回囊内后大量合成,这与前人的报道存在分歧。

鼠褐衫夜蛾(Birch, 1970b)、蓓带夜蛾(Clearwater, 1975a, 1975b)雄蛾信息素的合成步骤与东方粘虫相似,都是腺体排出前体物质经过导管输送到味刷的过渡区,在相应糖苷酶与水解酶的作用下生成雄蛾信息素,不同之处在于糖苷酶与水解酶合成的部位。参与鼠褐衫夜蛾雄蛾信息素前体物质分解的酶是由腹部囊内的表皮腺体分泌,通过与腺体相连的鳞片输送到囊内,而味刷的基部内没有任何腺体的存在(Birch, 1970b),这解释了鼠褐衫夜蛾雄蛾只有味刷缩回囊后,相关的酶才能作用于前体物质产生信息素。东方粘虫与蓓带夜蛾的“帽”状组织中的每一个毛囊内对应一个大型细胞,并且蓓带夜蛾的“帽”状组织细胞内含有 β -糖苷酶(Clearwater, 1975b),所以理论上来讲酶和前体物质从不同部位被排出后,味刷的位置并不会影响两者在过渡区发生反应。味刷缩回囊内2 h后的雄蛾均产生了苯甲醇,而味刷位于节间膜处时,部分雄蛾也产生了苯甲醇,尤其是在羽化后24 h,有80%的雄蛾味刷中检测到苯甲醇。绝大多数雄蛾在羽化后24 h味刷缩回到囊内,而味刷的缩回是一个持续的过程,此时未缩进囊内的味刷基本处于缩回的状态,且在两种位置状态的味刷中苯甲醇的含量之间没有显著差异,说明东方粘虫雄蛾信息素的生成不是在味刷完全缩回囊内才开始的,而是开始于味刷从节间膜处缩回

到囊内这一过程中。味刷在节间膜处的时候不一定会有信息素的生成,即使生成了也只是少量的并且没有明显气味的苯甲醇,缩回囊内几小时后才能闻到明显的刺激性气味。Clearwater(1975b)是通过味刷中气味的产生来判断信息素的生成,这可能是与本研究结果出现差异的主要原因。

味刷位于节间膜处时也检测到雄蛾信息素,说明酶的产生部位不在囊内表皮腺体,并且产生前体物质的腺体也不可能成为酶合成的部位,如果酶和前体物质都在腺体产生,两者会在导管内发生反应(Clearwater, 1975a),短时间内就会有大量的信息素生成,这不利于信息素的储存也与试验结果不符合。因此我们认为东方粘虫雄蛾的“帽”状组织内是糖苷酶与水解酶的合成部位,在味刷缩回时沿中空的毛干内部运输至过渡区并与前体物质发生反应,生成苯甲醇、苯甲醛。

交配过程中,雄性甘蓝夜蛾飞到雌性上方并外翻前腹味刷,从而释放信息素(Poppy and Birch, 1994)。Hirai(1980)在东方粘虫雄蛾求偶过程中检测到了苯甲醛,但没有观察到味刷的外翻(Hirai, 1977),本试验的研究结果也证明了雄蛾在求偶、交配过程中没有味刷的外翻,但有少量苯甲醛的释放。雄蛾在这一过程中腹部末端膨大,尾毛完全竖起成球状并张开抱握器夹住雌蛾腹末(崔金杰, 1993),但腹末尾毛中并不产生任何气味物质(Hirai, 1980)。东方粘虫雄蛾的两种信息素释放行为可能作用于不同的对象,Hirai(1982)认为东方粘虫雄蛾在求偶过程中释放信息素,并不作用于雌蛾而是抑制同种其他雄蛾。但Clearwater(1972)发现苯甲醛能够抑制雌蛾活动并防止其逃离,从而促进交配成功,雄蛾在交配过程中始终处于雌蛾的下方,此时释放的信息素很可能具有抑制雌蛾的功能。

参考文献 (References)

Birch MC, 1970b. Structure and function of the pheromone producing brush organs in males of *Phlogophora meticulosa* (L.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Ecological Entomology*, 122(9): 277–292.

Birch MC, 1970a. Pre-courtship use of abdominal brushes by the

nocturnal moth, *Phlogophora meticulosa* (L.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Animal Behaviour*, 18: 310–316.

Birch MC, Poppy GM, Baker TC, 1990. Scents and eversible scent structures of male moths. *Annual Review of Entomology*, 35(1): 25–54.

Birch MC, Lucas D, White PR, 1989. The courtship behavior of the cabbage moth, *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae), and the role of male hair-pencils. *Journal of Insect Behavior*, 2(2): 227–239.

Clearwater JR, 1975a. Pheromone metabolism in male *Pseudaletia separata* (Walk.) and *Mamestra configurata* (Walk.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 50(1): 77–82.

Clearwater JR, 1975b. Synthesis of a pheromone precursor in the male noctuid moth, *Mamestra configurata*. *Insect Biochemistry*, 5(6): 737–746.

Clearwater JR, Sarafis V, 1973. The secretory cycle of a gland involved in pheromone production in the noctuid moth, *Pseudaletia separata*. *Journal of Insect Physiology*, 19(1): 19–28.

Clearwater JR, 1972. Chemistry and function of a pheromone produced by the male of the southern armyworm *Pseudaletia separata*. *Journal of Insect Physiology*, 18(4): 781–789.

Clearwater JR, 1975c. Structure development and evolution of the male pheromone system in some Noctuidae (Lepidoptera). *Journal of Morphology*, 146(1): 129–175.

Cui JJ, 1993. Observation on courtship behavior of adults of *Mythimna separata* (Walker). *Journal of Henan Vocational and Technical College*, (4): 11–13. [崔金杰, 1993. 粘虫成虫求偶行为观察. 河南职业技术学院学报, (4): 11–13.]

Eltringham H, 1925. On the abdominal brushes in certain male noctuid moths. *Ecological Entomology*, 73(1/2): 1–5.

Fitzpatrick SM, Mcneil JN, 1988. Male scent in lepidopteran communication: the role of male pheromone in mating behaviour of *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 120(S146): 131–151.

Fitzpatrick SM, Miller D, Weatherston I, Mcneil JN, 1985. Determining pheromone content of hairpencils from individual virgin males of *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Chemical Ecology*, 11(2): 207–215.

Grant GG, Eaton JL, 1973. Scent brushes of the male tobacco hornworm *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 66(4): 901–904.

Hirai K, 1982. Directional flow of male scent released by

- Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) and its repellent effect on adults and larvae of four noctuid and one phycitine moth. *Journal of Chemical Ecology*, 8(10): 1263–1270.
- Hirai K, 1980. Male scent emitted by armyworms, *Pseudaletia unipuncta* and *P. separata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology and Zoology*, 15(3): 310–315.
- Hirai K, 1977. Observations on the function of male scent brushes and mating behavior in *Leucania separata* W. and *Mamestra brassicae* L.: Lepidoptera, Noctuidae. *Applied Entomology and Zoology*, 12(4): 347–351.
- Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Luo LZ, 2014. Current status and trends in research on the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(4): 881–889. [江幸福, 张蕾, 程云霞, 罗礼智, 2014. 我国粘虫研究现状及发展趋势. 应用昆虫学报, 51(4): 881–889.]
- Liu MY, Pan H, Wu DM, Su RH, Meng HP, 1985. Attractive activity of synthetic attractants against of *Mythimna separata* (Walker). *Biological Control Bulletin*, 1(2): 1–5. [刘孟英, 潘恒, 伍德明, 苏荣辉, 孟和平, 1985. 合成性诱剂对粘虫雄蛾的引诱活性. 生物防治学报, 1(2): 1–5.]
- Poppy GM, Birch MC, 1994. Evidence of the eversion of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) hair-pencils during courtship. *Journal of Insect Behavior*, 7(6): 885–889.
- Sato Y, Takahashi S, Sakai M, Kodama T, 1980. Attractiveness of the synthetic sex pheromone to the males of the armyworm, *Leucania separata* (Walker) and the lorey leafworm, *Leucania loreyi* Duponchel (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology and Zoology*, 15(3): 334–340.
- Song YR, Zhang L, Cheng YX, Luo LZ, Jiang XF, Li K, 2017. Identification of the characteristic components of female sex pheromone of the oriental armyworm *Mythimna separata* and attractive effects of them in different ratios indoors. *Journal of Plant Protection*, 44(3): 393–399. [宋亚茹, 张蕾, 程云霞, 罗礼智, 江幸福, 李柯, 2017. 粘虫雌性信息素特征成分鉴定及其不同配比的室内引诱效果. 植物保护学报, 44(3): 393–399.]
- Wang XW, Liu MY, 1997. Variation of mating cycle and sex pheromone content in female of *Mythimna separata*. *Acta Entomologica Sinica*, 40(2): 158–165. [汪新文, 刘孟英, 1997. 利用超微量技术分析粘虫单腺体性信息素的化学组成. 昆虫学报, 40(2): 158–165.]
- Zhu PC, Kong FL, Yu YQ, 1987. Sex pheromone of oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Journal of Chemical Ecology*, 13(5): 977–981.