应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2021, 58(4): 868−875. DOI: 10.7679/j.issn.2095−1353.2021.084

美凤蝶觅食过程中的视觉和嗅觉利用*

刘 杰[1, 2**] 李明涛[1] 陈顺安[1] 石 雷[1***] 陈晓鸣[1]

（1. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所，国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室，昆明 650224；
2. 南京林业大学，南京 210037）

摘 要 **【目的】**植物的花色和花香是访花蝴蝶识别花蜜的重要信息来源，本研究旨在利用花香挥发物、蜂蜜水加花色的诱集试验探讨美凤蝶 *Papilio memnon* 视觉、嗅觉在觅食行为中的作用。**【方法】** 测试美凤蝶对不同颜色的假花和喷施蜂蜜的假花的行为反应，采用触角电位仪（EAG）测定美凤蝶对花香挥发物的触角电位反应，并通过行为学进行验证。**【结果】** 在无气味的 7 种颜色的假花诱集时，美凤蝶对蓝色（440-475 nm）、紫色（380-420 nm）和红色（615-630 nm）显示出明显的颜色趋性；在假花上喷洒蜂蜜水后，雌雄蝶总体访花次数增加 1.85 倍；在单一蜂蜜水、苯甲醇和苯甲醛气味诱集时，美凤蝶访问次数较少，而在气味基础上加蓝色假花诱集时，蜂蜜水诱集时美凤蝶访问次数增加了 27.40 倍，苯甲醇和苯甲醛诱集时美凤蝶访问次数增加了 52.59 倍和 75.80 倍。而在颜色与颜色加气味比较时，蜂蜜水诱集时美凤蝶访问次数只增加了 1.41 倍，苯甲醇和苯甲醛诱集时美凤蝶访问次数增加了 2.67 倍和 2.16 倍。雌雄蝶对花颜色和挥发物的敏感性均有区别，美凤蝶雌蝶对颜色和挥发物（蜂蜜水、苯甲醇和苯甲醛）的敏感性高于雄蝶（$P<0.05$）。**【结论】** 颜色是美凤蝶觅食的主要因子，单一气味对美凤蝶的引诱作用有限。美凤蝶在觅食过程中，以视觉为主嗅觉为辅，雌蝶对颜色和气味的识别能力和敏感性高于雄蝶，推断可能与雌蝶在繁殖中扮演的角色相关。

关键词 美凤蝶；视觉；嗅觉；花色；挥发物；触角电位；行为反应

Visual and olfactory responses of foraging *Papilio memnon*

LIU Jie[1, 2**] LI Ming-Tao[1] CHEN Shun-An[1] SHI Lei[1***] CHEN Xiao-Ming[1]

(1. Key Laboratory of Cultivating and Utilization of Resources Insects of State Forestry Administration, Research Institute of Resources Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China; 2. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract **[Objectives]** To investigate the use of visual and olfactory information during foraging by the butterfly *Papilio memnon*. **[Methods]** The cues used by *P. memnon* to locate food plants were investigated using different colored artificial flowers and artificial flowers sprayed with honey water. In addition, the antennal responses of *P. memnon* to floral volatiles were measured with an Electroantennogram (EAG), and significant responses to specific volatiles were later verified in behavioral trials. **[Results]** When given a choice between 7 colours of odorless, artificial flowers butterflies displayed an obvious preference for blue (440-475 nm), purple (380-420 nm) and red (615-630 nm), flowers. The application of 10% honey solution to these flowers resulted in a 1.85-fold increase in the mating frequency of female and male butterflies. Butterflies did not respond to a single odor (honey, benzyl, alcohol or benzaldehyde). However, the application of honey to artificial blue flowers was followed by a 27.4 fold increase in the chasing frequency of adults, and the application of benzyl alcohol and benzaldehyde increased the number of visits to these flowers by 52.59 and 75.80 fold, respectively. Compared to color, color plus honey solution increased the number of visits by 1.41 times, whereas the use of benzyl alcohol and benzaldehyde increased the visitation rate by 2.67 and 2.16 times, respectively. Females were more responsive than males to both color and volatile compounds ($P<0.05$). **[Conclusion]** Color is the main factor influencing the foraging activity of *P. memnon*. Single

*资助项目 Supported projects：中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目“特色资源昆虫主导的乡村振兴示范样板建设”（CAFYBB2019ZC004）

**第一作者 First author，E-mail：lj014@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：leishi@139.com

收稿日期 Received：2021-02-17；接受日期 Accepted：2021-05-13

odors have a limited effect, olfaction playing a secondary, but complementary, role to vision. Females have better color and odor recognition than males, which may be related to their reproductive role.

Key words　*Papilio memnon*; visual; olfactory; colors; floral volatiles; electroantennogram; behavioral responses

昆虫和植物之间的生态相互作用在很大程度上是由花、果实和叶子散发的挥发物及花色调控的。昆虫通过视觉、嗅觉感知这些信号进而产生特定的行为反应，如觅食、求偶和产卵寄主的选择等(Kinoshita and Arikawa，2000；Tiple *et al.*，2009；Sollai *et al.*，2014；Fouchier *et al.*，2017；Li *et al.*，2017)。蝴蝶也不例外（Carlsson *et al.*，2013)，在觅食过程中，蝴蝶利用视觉和嗅觉对补充营养物进行定向、识别与选择。

花蜜是访花蝴蝶补给营养的主要来源，蝴蝶寻找花蜜的线索来自花的颜色和气味（Kinoshita and Arikawa，2000；Sourakov and Duehl，2012；王华，2017)。虽然蝴蝶成虫的蜜源植物分布范围广，但植物花的外形特征（如花色、花形和花朵大小)为蝴蝶觅食提供重要的视觉线索（Dafni and Kevan，1997；Tang *et al.*，2013a；王翻艳，2015)，蝴蝶在蜜源搜寻过程中充分利用这些视觉线索（Andersson and Dobson，2003a；Borges *et al.*，2003；Ômura and Honda，2003；Blackiston *et al.*，2011)。除了花色，花的气味同样为蝴蝶寻找花蜜的行为提供了重要的嗅觉线索（Honda *et al.*，1998；Andersson and Dobson，2003a；Mevi-schutz and Erhardt，2005；Ômura and Honda, 2005；Bergerot *et al.*，2010；Schäpers *et al.*，2015；Yuya *et al.*，2016)。同时蝴蝶也对特定蜜源植物表现出偏好（Kevan and Baker，1983；Ômura and Honda，2005)。如 Andersson 和 Dobson（2003b ）利用气相色谱和触角电位联用技术（GC-EAD ）研究了孔雀蛱蝶 *Inachis io*、荨麻蛱蝶 *Aglais urticae* 和钩粉蝶 *Gonepteryx rhamni* 对花香气味的生理反应，结果表明 3 种蝴蝶均是利用气味信号作为识别蜜源的可靠线索。Andersson 和 Dobson（2003b ）对蝴蝶经常取食的花中存在的特定挥发性化合物进行了相关研究，发现这些化合物中的大多数具有触角电位反应。

美凤蝶 *Papilio memnon* 隶属于鳞翅目 Lepidoptera 锤角亚目 Rhopalocera 凤蝶科 Papilionidae 凤蝶族 Papilionini 凤蝶属 *Papilio*。美凤蝶寄主有芸香科 Rutaceae 的柑橘类 *Citrus* spp.、双面刺 *Zanthoxylum nitidum*、食茱萸 *Zanthoxylum ailanthoides* 等植物（周尧，2000)。美凤蝶在国内主要分布于南方各地，在国外广布于日本、东南亚和印度等地。美凤蝶是著名的观赏昆虫，具有很高的观赏价值和经济价值，是目前人工养殖及市场供应的主要蝴蝶品种，特别是在活体蝴蝶观赏园中应用较多（周尧，2000；周成理等，2009)。蝴蝶觅食过程中，不同蝶种的视觉和嗅觉的利用差异较大，而美凤蝶觅食过程中视觉、嗅觉利用的研究目前尚未见报道。本文拟通过花香挥发物、蜂蜜水加花色的觅食行为学探讨美凤蝶视觉、嗅觉在觅食行为中的作用，以期了解美凤蝶对花香挥发物偏好，有助于明确其与当地显花植物间的生态关系，也可以为开展蝴蝶繁育、景观营造提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　试验地点

实验地点位于云南省昆明市，海拔 1 930 m，年平均气温 15-16 ℃，年平均降雨量 900-1 000 mm，属于亚热带高原季风气候。行为学观察试验在中国林业科学研究院资源昆虫研究所（102°45′E，25°03′N ）网室（8 m×4 m×5 m ）内进行。网室内透光良好，光照均匀。

1.2　供试材料

1.2.1　供试虫源　试验用美凤蝶来自于中国林业科学研究院资源昆虫研究所元江试验站人工饲养的种群，美凤蝶幼虫用新鲜柑橘叶喂养，蝴蝶羽化前在中国林业科学研究院资源昆虫研究所的人工气侯室内饲养，饲养条件为 L：D=13：11，温度（26±2 ）℃，湿度 50%-70%。供试蝴蝶均为羽化后的健康成虫。试验前 1 d，将待试蝴蝶释放于网室内，以适应网室环境。试验前，

仅提供去离子水供所有蝴蝶任意吸食。

1.2.2 供试化合物 选择蝴蝶常见蜜源中存在的 10 种花香挥发物（Andersson and Dobson，2003b；张雯雯，2011；Tang *et al*，2013b），进行美凤蝶对 10 种花香挥发物的触角电位 EAG 试验。触角电位试验所用的 11 种分析纯化合物（α-蒎烯、芳樟醇、β-石竹烯、苯甲醛、月桂烯、水杨酸甲酯、双戊烯、苯甲醇、苯乙醇、β-蒎烯和正己烷）均购自阿拉丁试剂（上海）有限公司（http://www. aladdin-e.com/），含量均≥99.0%。将上述化合物用正己烷溶剂配制 100 μg/μL 的溶液，用于雌雄蝶成虫的 EAG 反应测定。正己烷作为对照。

1.2.3 供试假花 选择红、橙、黄、蓝、紫、绿和白色花冠的人造花（图 1：A）。7 种颜色假花均由棉布制成，且形状基本相同。用光谱仪（USB200+，Ocean Optics，Inc.，USA）测量花色的反射光谱，该光谱仪针对 MgO 涂覆的表面作为参考进行校准，在 380-780 nm 波长范围内各色假花的光谱反射率（图 1：B）

1.2.4 供试蜂蜜水 以洋槐花蜂蜜为原料，用纯净水稀释配制为 10%浓度的蜂蜜水。

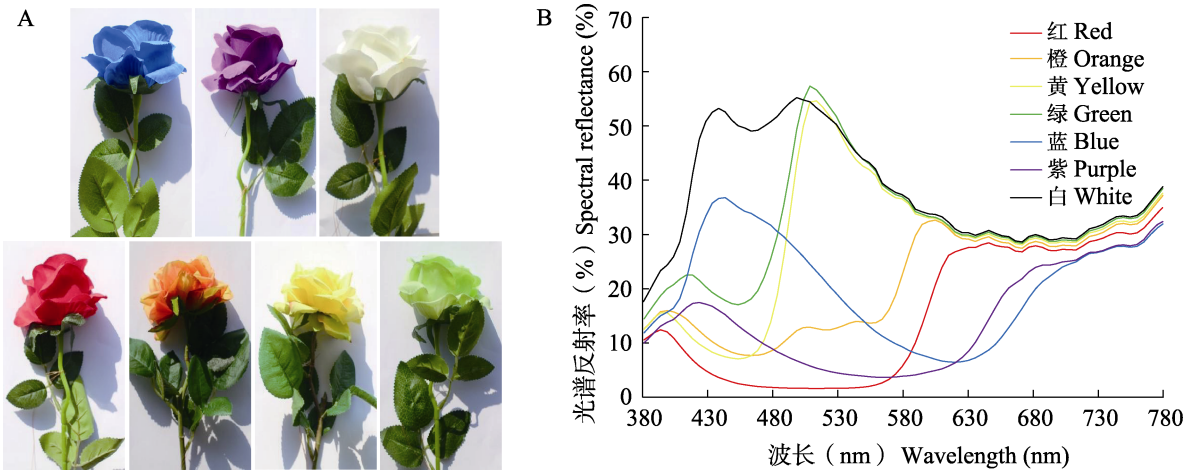

图 1 7 种颜色的假花和可见光范围内光谱反射率

Fig. 1 Artificial flowers with seven colors and their spectral reflectance in visible light

A. 7 种颜色的假花；B. 7 种颜色假花可见光范围内光谱反射率。

A. Artificial flowers with seven colors; B. Spectral reflectance of the seven colors in visible light.

1.3 颜色对美凤蝶的诱集

将红、橙、黄、蓝、紫、绿和白色 7 种颜色的假花分别按相同颜色各自集中在一起，花朵距地面约 0.5-0.7 m，相邻花束间距为 80 cm。在天气晴朗、光照充足，温度 18-30 ℃，相对湿度 60%-80%的环境条件下，放入雌、雄美凤蝶各 10 只，在蝴蝶觅食高峰期（9:30-11:30，15:30-17:30）观察蝴蝶访花行为，7 种颜色的假花 30 min 位置按顺时针方向移动一次，避免位置带来的误差。重复试验 2 d（下同）。

1.4 气味（蜂蜜水）+颜色对美凤蝶的诱集

在红、橙、黄、绿、蓝、紫、白色 7 种假花束上各喷洒 10%的蜂蜜水 10 mL，为避免蒸发带来的影响，每隔 1 h 在各花束上补喷 10%的蜂蜜水 10 mL。观察并记录美凤蝶对不同颜色花朵的访问次数。

取食：蝴蝶停落在假花上，探食后伸出喙管并开始吸食假花上的蜂蜜水，记录为取食。

访花次数：从蝴蝶着落在花朵上伸出喙管探食或取食，至蝴蝶卷曲喙管飞离花朵记为一次访花。若同一只蝴蝶飞离后，在不超过 1 m 距离内又折回到同一花朵上，则仅记为一次访花（下同）。

1.5 10%蜂蜜水对美凤蝶的诱集

为了明确气味对美凤蝶的诱集效果，实验将

花冠去掉，剩下花枝和叶片，将 10%蜂蜜水喷洒在无花冠的花托上，观察并记录美凤蝶对无花冠的花托的访问次数。

1.6　美凤蝶对常见花香挥发物的诱集试验

1.6.1　美凤蝶对花香挥发物触角电位（EAG）试验　触角电位试验方法参考(唐宇翀，2013)，并略有改动。将新羽化 2-3 d 的美凤蝶触角端部剪去约 2 mm 后，再自触角基部剪下，用导电胶将触角的两端连接在电极上进行 EAG 测定（德国 Syntech 公司，型号 PRG-2）。选用花香挥发物 α-蒎烯、芳樟醇、β-石竹烯、苯甲醛、月桂烯、水杨酸甲酯、双戊烯、苯甲醇、苯乙醇、β-蒎烯，以正己烷为溶剂配制样品，每次取 20 μL 的测试样品均匀地滴在滤纸条（4 cm×0.5 cm）上，待溶剂挥发后将滤纸条放置在巴斯德吸管中。吸管末端连接刺激气体控制装置，保持每次刺激时间为 0.1 s，连续 2 次刺激的时间间隔为 30 s，每头成虫的触角对同一个样品重复 5 次，每只蝴蝶仅用一根触角，每个样品重复测 10 根触角（雌雄各 5 根）。化合物测试次序为对照、花香挥发物及对照。

花香挥发物的 EAG 值（R）与其前后 2 个参照化合物 EAG 值（C_1、C_2）的平均值相比获得 EAG 相对值（V），即 $V=2R/(C_1+C_2)$。

1.6.2　单一花香挥发物对美凤蝶的诱集　为明确花香挥发物对美凤蝶的诱集作用，将假花花冠去掉，剩下花枝和叶片，结合触角电位的结果，选取美凤蝶触角电位 EAG 值较高的花香挥发物喷洒在无花冠的花托上，观察并记录美凤蝶对无花冠的花托的访问次数。

1.6.3　花香挥发物+颜色对美凤蝶的诱集　选取美凤蝶访花最多的蓝色假花，将 5 朵扎成一束并在花冠上喷洒配好的花香挥发物溶液，观察并记录美凤蝶对花冠+花香挥发物溶液的访问次数。

1.7　数据处理

数据采用 SPSS18.0 进行分析，通过单因素方差分析（ANOVA）统计检验雌雄蝶触角对花香挥发物及的 EAG 值的差异显著性，当方差齐性时用 LSD 法进行多重比较。采用独立样本 t-检验分析美凤蝶对喷洒蜂蜜水及花香挥发物的访问次数的差异。

2　结果与分析

2.1　颜色对美凤蝶的诱集

美凤蝶主要访问蓝花（440-475 nm）、红花（615-630 nm）和紫花（380-420 nm）3 种颜色假花，对其它花色访问次数相对较少。雌蝶和雄蝶访问蓝花、红花和紫花的次数分别占总数的 77.56%和 88.18%。且雌雄蝶对 3 种花色的访问次数存在差别（$P<0.01$）。雌蝶访问蓝花、红花和紫花的比例分别为 46.82%、20.78%和 9.97%，雄蝶访问蓝花、红花和紫花的比例分别为 48.82%、26.37%和 12.99%，说明不同颜色对蝴蝶觅食具有不同的引导作用，而雌雄蝶在觅食中对 7 种不同颜色的趋性存在差别（图 2：A）。

2.2　气味（蜂蜜水）+颜色对美凤蝶的诱集

与颜色诱集的访花次数相比，在无气味假花的上喷洒 10%蜂蜜水后，美凤蝶种群总体访花次数增加 1.85 倍（$P<0.05$），雌雄蝶总访花次数分别增加为 1.84 倍和 1.87 倍，雌蝶访花次数略高于雄蝶，增加气味后雌雄蝶对蓝色的访花次数分别增加 1.46 倍和 1.32 倍，雌雄蝶对红色的访花次数分别增加 2.00 倍和 1.82 倍，雌雄蝶对紫色的访花次数分别增加 3.75 倍和 3.09 倍，雌蝶的访花次数略高于雄蝶，其它颜色访问也有不同程度的增加（图 2：B），说明气味可以增强对美凤蝶的诱集。

2.3　蜂蜜水对美凤蝶的诱集

在无花冠的花托上喷洒 10%的蜂蜜水后，发现美凤蝶对单一气味的反应不活跃，雌雄蝶访问次数平均值只有 3 次和 2 次，而雌雄蝶访问单一颜色（蓝色）则有 56 次和 41 次（图 2：C），二者的差异达到极显著水平（$P<0.01$）。说明没有颜色的指引，单一的气味对美凤蝶的引诱效果较差。对美凤蝶访问无气味和添加气味后的蓝色假花的次数进行比较，访问蓝花的总次数增加 1.41 倍，雌雄蝶分别增加 1.48 倍和 1.31 倍，而美凤

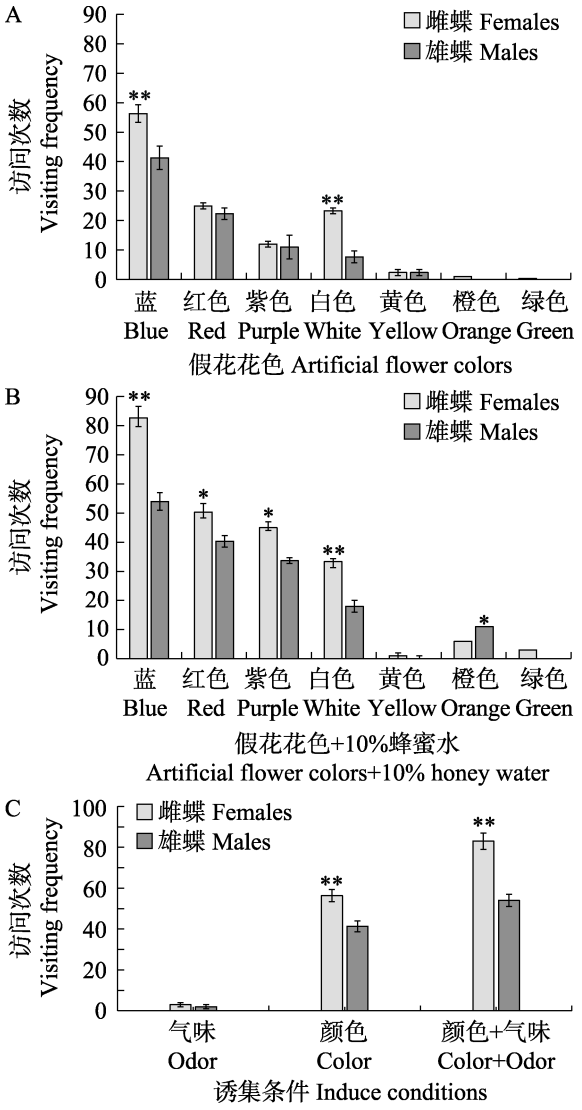

图 2 美凤蝶对颜色及颜色+气味的行为反应

Fig. 2 Behavior response of the *Papilio memnon* butterfly to the colors and colors plus odor

A. 美凤蝶访问 7 种颜色假花的次数；B. 美凤蝶访问 7 种颜色假花+10%蜂蜜水的次数；
C. 美凤蝶对仅 10%蜂蜜水、蓝色假花及蓝色假花+10%蜂蜜水的识别反应比较。

A. Visiting frequencies of *Papilio memnon* butterflies to artificial flowers of seven colors; B. Visiting frequencies of *Papilio memnon* butterflies to artificial flowers of seven colors + 10% honey water; C. Comparison of the recognition responses of *Papilio memnon* butterflies to 10% honey water, blue artificial flower and blue artificial flower + 10% honey water.

柱上标有*表示雌雄蝶差异显著（*t*-检验，*P*<0.05），**表示差异极显著（*t*-检验，*P*<0.01）。下图同。

Histograms with * indicate significant difference between the female and male at the 0.05 level by *t*-test, while with ** indicate extremely significant difference at the 0.01 level by *t*-test. The same below.

蝶访问气味加颜色与单一气味比较，访问蓝花的总次数增加 27.40 倍，雌雄蝶分别增加 27.67 倍和 27.00 倍（图 2：C）。说明在觅食过程中，颜色是美凤蝶寻找食物的主导信息因子。

2.4 常见花香挥发物对美凤蝶的诱集

2.4.1 美凤蝶对常见花香挥发物 EAG 反应 本研究选用 10 种花香挥发物对美凤蝶进行 EAG 反应试验（图 3）。与对照相比，美凤蝶对 10 种常见花挥发物的响应均高于对照，其中对苯甲醇（雌蝶：2.47，雄蝶：2.20）和苯甲醛（雌蝶：1.89，雄蝶：1.61）的 EAG 反应最为强烈。两性成虫对花香挥发物的 EAG 反应存在差别（*P*>0.05）。

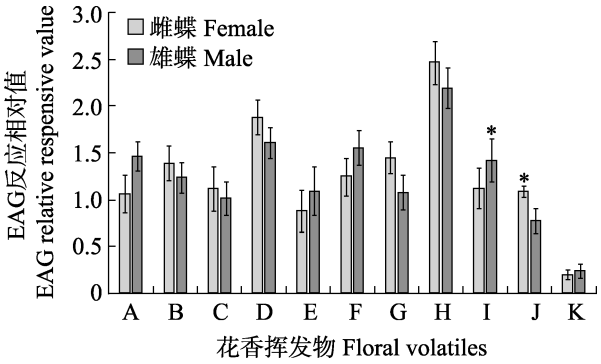

图 3 美凤蝶对花香挥发物的触角电位反应

Fig. 3 Electroantennogram responses of the *Papilio memnon* butterfly to floral volatiles

A：α-蒎烯；B：芳樟醇；C：β-石竹烯；D：苯甲醛；E：月桂烯；F：水杨酸甲酯；G：双戊烯；H：苯甲醇；I：苯乙醇；J：β-蒎烯；K：对照。

A: α-Pinene; B: Linalool; C: β-Caryophyllene; D: Benzaldehyde; E: Myrcene; F: Methyl salicylate; G: Cinene; H: Benzyl alcohol; I: 2-pheny lethanol; J: β-Pinene; K: Control.

2.4.2 美凤蝶对单一花香挥发物诱集 选用 EAG 反应较强烈的花香挥发物苯甲醇和苯甲醛进行诱集验证。结果显示，美凤蝶对单一花香挥发物反应不敏感，美凤蝶对 2 种花香挥发物总访问次数平均值分别为雌蝶 5 次和雄蝶 3 次，雌雄蝶对挥发物（苯甲醇）访问次数平均值分别为雌蝶 3 次和雄蝶 2 次，雌雄蝶对挥发物（苯甲醛）访问次数平均值分别为雌蝶 2 次和雄蝶 1 次，说明没有颜色的指引，单一气味对美凤蝶的引诱作用有限（图 4）。

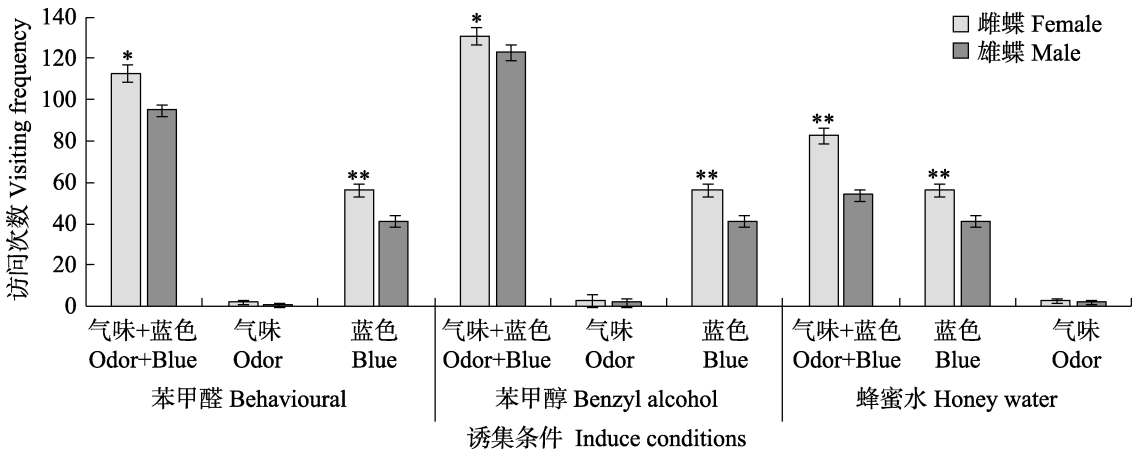

图 4　美凤蝶对气味（花香挥发物，蜂蜜水）+蓝色，单一气味（花香挥发物，蜂蜜水）及单一蓝色的行为反应

Fig. 4　The recognition responses of the *Papilio memnon* butterfly to odor materials (floral volatiles and honey water) combined with the blue color or floral volatiles and honey water or blue color only

2.4.3　美凤蝶对花香挥发物+颜色诱集　在单一挥发物基础上加上蓝色假花后，美凤蝶诱集量剧增，对 2 种花香挥发物苯甲醇、苯甲醛和蜂蜜水的访问次数平均值分别为 244 次、218 次和 137 次。单一苯甲醇基础上增加蓝色假花诱集时，雌雄蝶访花次数平均值分别为 131 次和 123 次；与单一苯甲醇相比，分别增加 43.67 倍和 61.50 倍，与单一蓝色相比，在蓝色基础上增加苯甲醇，访花只增加了 2.67 倍，雌雄蝶分别增加 2.34 倍和 3.00 倍；单一苯甲醛基础上增加蓝色，雌雄蝶访花次数平均值分别为 113 次和 95 次，与单一苯甲醛相比，分别增加 56.60 倍和 95.00 倍，与单一蓝色相比，在蓝色基础上增加苯甲醛访花只增加了 2.16 倍，雌雄蝶分别增加 2.02 倍和 2.29 倍；在单一蜂蜜水和蜂蜜水+蓝色诱集中，雌雄蝶访花次数均有极显著差异（$P<0.01$）。说明颜色在美凤蝶觅食的过程中是最重要的物理信息，而挥发物只是辅助信息因子。

3　结论与讨论

蝴蝶访花时利用植物花色提供的视觉线索（唐宇翀，2013；Arikawa, 2017；Mcculloch *et al.*，2017；王华，2017；李明涛等，2020）。如 Blackiston 等（2011）发现君主斑蝶 *Danaus plexippus* 对长波长范围的橙色及黄色敏感，且能明确区分红、橙、黄色光。李承哲（2017）研究表明青斑蝶对长波红色（620-700 nm）和黄色（570-600 nm）花较敏感，而本研究美凤蝶对蓝花（440-475 nm）和红花（615-630 nm）最为敏感，说明不同的蝴蝶种类具有自己独特的视觉特征。蝴蝶在觅食过程中除了视觉，也利用植物的花香和花蜜提供的嗅觉线索寻找寄主（Honda *et al.*，1998；Andersson，2003；Andersson and Dobson，2003b；Wright and Schiestl，2009；Perry *et al.*，2016）。植物花的挥发物成分复杂，不同蝴蝶种类对花的挥发物的敏感度不同，实际上，植物的花香成分是为了适应访花昆虫的对嗅觉的要求而逐渐进化的（Anna-Laetitia and Krenn, 2011；Tang *et al.*，2013a，2013b；张雯雯等，2011）。本研究中对花的 10 种常见挥发物 EAG 结果表明，美凤蝶对苯甲醇和苯甲醛反应最为强烈，单一的苯甲醇和苯甲醛对美凤蝶的诱集作用大于蜂蜜水挥发物的诱集，说明美凤蝶可能是利用某些刺激强烈的挥发物作为嗅觉信号，而 10%的蜂蜜水挥发物复杂，缺乏强烈的刺激性挥发物，所以诱集效果低于苯甲醇和苯甲醛，说明植物的花中某些特殊的挥发物对蝴蝶觅食有指示作用，不同蝴蝶种类对植物花的挥发物中特殊挥发物识别种类不同（Tang *et al.*，2013a，2013b）。美凤蝶雌雄蝶对花香挥发物的 EAG 反应存在差别，刘晓梅等（2013）认为雌雄成虫 EAG 反应对挥发物有差异，这可能是由于不同性别之间的生理状态、触角感器的种类和数量以及社会分工（雌性繁育后代）有差异所致。

不同蝴蝶种类视觉、嗅觉利用权重不同，美凤蝶对单一颜色的访问次数远高于其对单一气味的访问次数，说明颜色作为觅食的视觉信息比气味作为嗅觉信息更具有影响力，表明美凤蝶在觅食过程中，以视觉为主嗅觉为辅。唐宇翀（2013）蝶类觅食分为 4 种类型：以视觉信号为主，嗅觉信号为辅；嗅觉信号为主，视觉信号为辅；视觉和嗅觉信号同等重要。本研究的结果支持视觉信号为主，嗅觉信号为辅。Briscoe 等（2003）认为亲缘关系密切的物种在觅食时具有相似的颜色偏好，这可能归因于它们的颜色视觉的系统发育特征。本研究结果与同一蝶属玉带凤蝶 *Papilio polytes* 觅食时视觉、嗅觉利用类似（李明涛等，2020），凤蝶科同一蝶属蝴蝶觅食时的这种类似性反应了它们视觉、嗅觉利用的趋同进化。在本实验中，美凤蝶雌蝶对颜色和气味的响应高于雄蝶，Andersson 和 Dobson（2003a）指出雌蝶可能更具有通过挥发物精准定位花粉来源的能力，雌蝶的嗅觉灵敏性比雄蝶要高（Erhardt and Rusterholz，1998），这可能与雌蝶需要更多的营养来保证孕卵和繁殖后代相关。

本研究结果表明，美凤蝶在觅食过程中，颜色诱导作用高于气味，单一气味对美凤蝶的引诱作用有限，说明美凤蝶以视觉为主嗅觉为辅，这可能是因为颜色的指示较为直观醒目，而自然界中挥发物种类较复杂，而且易受环境影响。所以，在长期的进化过程中，美凤蝶演化出以颜色为主的视觉识别系统，雌蝶对颜色和气味的识别能力和敏感性高于雄蝶，推断可能与雌蝶在繁殖中扮演的角色相关。

参考文献 (References)

Andersson S, Dobson HEM, 2003a. Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent. *Journal of Chemical Ecology*, 29(10): 2303–2318.

Andersson S, 2003. Foraging responses in the butterflies *Inachis io*, *Aglais urticae* (Nymphalidae), and *Gonepteryx rhamni* (Pieridae) to floral scents. *Chemoecology*, 13(1): 1–11.

Andersson S, Dobson HEM, 2003b. Antennal responses to floral scents in the butterfly *Heliconius melpomene*. *Journal of Chemical Ecology*, 29(10): 2319–2330.

Anna-Laetitia H, Krenn HW, 2011. Pollen processing behavior of heliconius butterflies: A derived grooming behavior. *Journal of Insect Science*, 11(99): 1–13.

Arikawa K, 2017. The eyes and vision of butterflie. *Journal of Physiology*, 595(16): 5457–5464.

Bergerot B, Fontaine B, Renard M, Cadi A, Julliard R, 2010. Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landscape and Urban Planning*, 96(2): 98–107.

Blackiston D, Briscoe AD, Weiss MR, 2011. Color vision and learning in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Nymphalidae). *Journal of Experimental Biology*, 214(3): 509–520.

Borges RM, Gowda V, Zacharias M, 2003. Butterfly pollination and high-contrast visual signals in a low-density distylous plan. *Oecologia*, 136(4): 571–573.

Briscoe AD, Bernard GD, Szeto AS, Nagy LM, White RH, 2003. Not all butterfly eyes are created equal: Rhodopsin absorption spectra, molecular identification, and localization of ultraviolet-, blue-, and green-sensitive rhodopsin-encoding mRNAs in the retina of *Vanessa cardui*. *Journal of Comparative Neurology*, 485(4): 334–349.

Carlsson MA, Schäpers A, Nässel DR, Niklas J, 2013. Organization of the olfactory system of nymphalidae butterflies. *Chemical Senses*, 38(4): 355–367.

Dafni A, Kevan PG, 1997. Flower size and shape: Implications in pollination. *Israel Journal of Plant Sciences*, 45(2/3): 201–211.

Erhardt A, Rusterholz HP, 1998. Do peacock butterflies (*Inachis io* L.) detect and prefer nectar amino acids and other nitrogenous compounds? *Oecologia*, 117(4): 536–542.

Fouchier AD, Walker WB, Montagné N, Steiner C, Binyameen M, Schlyter F, Chertemps T, Maria A, Francois MC, Monsempes C, Hansson B, Larsson MC, Jacquin-Joly E, 2017. Functional evolution of lepidoptera olfactory receptors revealed by deorphanization of a moth repertoire. *Nature Communications*, 8:15709.

Honda K, Ômura H, Hayashi N, 1998. Identification of floral volatiles from *Ligustrum japonicum* that stimulate flowervisiting by cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Journal of Chemical Ecology*, 24(12): 2167–2180.

Kinoshita M, Arikawa K, 2000. Colour constancy in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *Journal of Experimental Biology*, 203(23): 3521–3530.

Kevan PG, Baker HG, 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology*, 28(1): 407–453.

Li CZ, Wang H, Chen XM, Yao J, Shi L, Zhou CL, 2017. Role of visual and olfactory cues in sex recognition in butterfly *Cethosia cyane cyane*. *Scientific Reports*, 7(1): 5033.

Li CZ, 2017. Species and sex recognition mechanism during courtship and butterfly flying landscape construction based on

adult behavior of butterflies. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [李承哲, 2017. 基于蝴蝶成虫行为学的两性求偶识别机制及蝴蝶飞舞景观构建. 博士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]

Li MT, Liu J, Chen SA, Shi L, Yao J, Chen XM, 2020. Visual and olfactory response of *Papilio polytes* Linnacus during foraging and courtship. *Forest Research*, 33(6): 39–48. [李明涛, 刘杰, 陈顺安, 石雷, 姚俊, 陈晓鸣, 2020. 玉带凤蝶访花及求偶过程中的视觉及嗅觉识别行为. 林业科学研究, 33(6): 39–48.]

Liu XM, Ling B, Zhang MX, 2013. Pheromone research progress of *Phyllotreta striolata*. *Journal of Environmental Entomology*, 35(5): 656–7663. [刘晓梅, 凌冰, 张茂新, 2013. 跳甲聚集信息素的研究进展. 环境昆虫学报, 35(5): 656–663.]

Mcculloch KJ, Yuan F, Zhen Y, 2017. Sexual dimorphism and retinal mosaic diversification following the evolution of a violet receptor in butterflies. *Molecular Biology and Evolution*, 34(9): 2271–2284.

Mevi-schutz J, Erhardt A, 2005. Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: A long-awaited link. *American Naturalist*, 165(4): 411–419.

Ômura H, Honda K, 2003. Feeding responses of adult butterflies, *Nnymphalis xanthomelas*, *Kaniska canace* and *Vanessa indica*, to components in tree sap and rotting fruits: Synergistic effects of ethanol and acetic acid on sugar responsiveness. *Journal of Insect Physiology*, 49(11): 1031–1038.

Ômura H, Honda K, 2005. Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies. *Oecologia*, 142(4): 588–596.

Perry M, Kinoshita M, Saldi G, Huo L, Arikawa K, Desplan C, 2016. Molecular logic behind the three-*way* stochastic choices that expand butterfly colour vision. *Nature*, 535(7611): 280–284.

Schäpers A, Carlsson MA, Gamberale-Stille G, Janz N, 2015. The role of olfactory cues for the search behavior of a specialist and generalist butterfly. *Journal of Insect Behavior*, 28(1): 77–87.

Sollai G, Tomassini BI, Masala C, Solari P, Crnjar R, 2014. Gustatory sensitivity and food acceptance in two phylogenetically closely related papilionid species: *Papilio hospiton* and *Papilio machaon*. *PLoS ONE*, 9(6): e100675.

Sourakov A, Duehl A, 2012. Foraging behavior of the blue morpho and other tropical butterflies: The chemical and electrophysiological basis of olfactory preferences and the role of color. *Psyche: A Journal of Entomology*, 4(11): 1–10.

Tang YC, Zhou CL, Chen XM, Zheng H, 2013a. Visual and olfactory responses of seven butterfly species during foraging. *Journal of Insect Behavior*, 26(3): 387–401.

Tang YC, Zhou CL, Chen XM, Zheng H, 2013b. Foraging behavior of the dead leaf butterfly, *Kallima inachus*. *Journal of Insect Science*, 13(58): 1–16.

Tang YC, 2013. The research of olfactory and visual response during butterflies foraging. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [唐宇翀, 2013. 蝴蝶觅食过程中的嗅觉和视觉行为反应研究. 博士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]

Tiple AD, Khurada AM, Roger LH, Dennis RLH, 2009. Adult butterfly feeding-nectar flower associations: Constraints of taxonomic affiliation, butterfly, and nectar flower morphology. *Journal of Natural History*, 43(13/14): 855–884.

Wang H, 2017. Visual and olfactory utilization in butterfly foraging and courtship: A case study of two butterfly species. Master dissertation. Beijing: Beijing Chinese Academy of Forestry. [王华, 2017. 蝴蝶觅食和求偶中视觉和嗅觉利用-两种蝴蝶为例. 硕士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]

Wang FY, 2015. Behavior observation and courtship mechanism study of *Ideal leuconoe* adults. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [王翻艳, 2015. 大帛斑蝶成虫行为学观察及其求偶机制研究. 硕士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]

Wright GA, Schiestl FP, 2009. The evolution of floral scent: The influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. *Functional Ecology*, 23(5): 841–851.

Yuya F, Yosuke T, Ibrahim FS, Takuma K, Hemmi JM, 2016. Flower-visiting butterflies avoid predatory stimuli and larger resident butterflies: Testing in a butterfly pavilion. *PLoS ONE*, 11(11): e0166365.

Zhang WW, 2011. Study on volatile components in nectar plants and host plants of butterfly. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [张雯雯, 2011. 蝴蝶蜜源及寄主植物挥发物成分的研究. 硕士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院.]

Zhang WW, Zheng H, Zhang H, 2011. Difference between nectar plants and non-nectar plants of butterfly in volatile components. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University* (*Natural Science Edition*), 40(3): 302–306. [张雯雯, 郑华, 张弘, 2011. 蝴蝶蜜源与非蜜源植物挥发物成分的差异. 福建农林大学学报 (自然科学版), 40(3): 302–306.]

Zhou CL, Chen XM, Shi JY, Yi CH, 2009. Morphological records of immature stages and biology of *Papilio memnon* and *P. helenus* (Lepidoptera: Papilionidae). *Forest Research*, 22(5): 683–690. [周成理, 陈晓鸣, 史军义, 易传辉, 2009. 美凤蝶和玉斑凤蝶幼期形态记述及生物学初步观察. 林业科学研究, 22(5): 683–690.]

Zhou Y, 2000. Monograph of Chinese Butterflies. Zhengzhou Scientific and Technological Publishing House. 123–125. [周尧, 2000. 中国蝶类志. 郑州: 河南科学技术出版社. 123–125.]