应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2023, 60(2): 577−584. DOI: 10.7679/j.issn.2095−1353.2023.054

草地贪夜蛾和东方粘虫幼虫在轨迹球上对玉米常见挥发物的趋向反应比较*

游秀峰[1**] 邢怀森[1] 余明辉[1] 刘晓光[1,2]
赵 曼[1,2] 郭线茹[1,2] 原国辉[1] 李为争[1,2***]

（1. 河南农业大学植物保护学院，郑州 450002；2. 河南省害虫绿色防控国际联合实验室，郑州 450002）

摘 要 **【目的】**探讨外来入侵种草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 和本地种东方粘虫 *Mythimna separata* 由嗅觉信息激发的爬行反应差异。**【方法】** 采用轨迹球技术测定了草地贪夜蛾和东方粘虫的 3 龄幼虫对玉米广泛释放的 11 种气味物质的爬行反应参数（爬行速度、爬行轨迹长度、爬行位移、轨迹直线度、矢量角正弦、逆风定向位移和逆风轨迹直线度）。**【结果】** 主成分分析发现，原始记录到的 7 个爬行参数可以简化为 2 个主成分，就能够解释总方差的 85.45%。其中，第一主成分和第二主成分的生物学意义分别是“活泼因子”和“定向因子”。整体上看，草地贪夜蛾幼虫的活泼因子得分低于东方粘虫幼虫。在 11 种供试化合物中，反-β-石竹烯和乙酸香叶酯分别是激活草地贪夜蛾和东方粘虫幼虫最有效的物质；但 β-蒎烯和癸醛分别是二者定向因子得分最高的物质。**【结论】** 在所有供试的挥发物气流中，东方粘虫幼虫总是比草地贪夜蛾幼虫更活泼。就定向因子的种间比较来看，草地贪夜蛾幼虫对 β-蒎烯和芳樟醇的嗅觉定向偏好性显著强于东方粘虫幼虫，而东方粘虫幼虫对乙酸顺-3-已烯酯的嗅觉定向偏好性显著强于草地贪夜蛾幼虫。

关键词 草地贪夜蛾；东方粘虫；轨迹球；玉米挥发物；主成分分析；趋向

Attractiveness of common corn volatiles to *Spodoptera frugiperda* and *Mythimna separata* larvae

YOU Xiu-Feng[1**] XING Huai-Sen[1] YU Ming-Hui[1] LIU Xiao-Guang[1,2]
ZHAO Man[1,2] GUO Xian-Ru[1,2] YUAN Guo-Hui[1] LI Wei-Zheng[1,2***]

(1. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;
2. Henan International Laboratory for Green Pest Control, Zhengzhou 450002, China)

Abstract **[Objectives]** To investigate differences in the olfactory-cues that attract larvae of an invasive species, *Spodoptera frugiperda*, and a native species, *Mythimna separata*, on a locomotion compensator. **[Methods]** We recorded seven walking parameters (walking speed, track length, vector length, straightness, sine of the vector angle, upward length and upward straightness) of third instar larvae of both species to 11 volatiles commonly emitted from the leaves of different corn varieties. **[Results]** Principal component analysis indicates that the original seven walking parameters recorded by this system can be simplified to two principal components that explain 85.45% of the total cumulative variance. These principal components were respectively, “activity factor” and “attractivity factor”. Analysis of variance, and *post hoc* comparisons, indicate that activity factor scores of *S. frugiperda* larvae were always lower than those of *M. separata*, regardless of the volatiles tested. Among the 11 corn volatiles tested, (E)-β-carophyllene and geranyl acetate activated larvae the most, whereas β-pinene and

*资助项目 Supported projects：河南省重大科技专项：河南省草地贪夜蛾发生规律及防控技术研究与示范（201300111500）
**第一作者 First author，E-mail：kxxf1978@163.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：wei-zhengli@163.com
收稿日期 Received：2023-01-01；接受日期 Accepted：2023-03-02

decanal elicited the highest attractivity factor scores. **[Conclusion]** Larvae of *M. separata* always exhibited a more active response than those of *S. frugiperda* to the corn volatiles tested. Interspecific comparison of the attractivity factor score indicates that β-pinene and linalool are significantly more attractive to *S. frugiperda* larvae than *M. separata* larvae, whereas *cis*-3-hexenyl acetate is significantly more attractive to *M. separata* larvae than to *S. frugiperda* larvae.

Key words *Spodoptera frugiperda*; *Mythimna separata*; locomotion compensator; corn volatiles; principle component analysis; attraction

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*（Smith）俗称“秋粘虫”（Fall armyworm），原产于美洲，尤其偏好玉米等禾本科作物。自 2019 年 1 月于我国云南首次发现后，迅速在多个省份蔓延（吕亮等，2022）。这种入侵性害虫和我国本土种东方粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 的习性有诸多相似之处，它们均有远距离迁飞、生殖力强、嗜食禾本科作物叶片及区域性爆发成灾等特点（姜玉英等，2018），但二者对最重要的共性寄主玉米挥发物嗅觉趋向反应的差异还不清楚。

没有遭受虫害的健康玉米或遭受虫害的玉米释放的气味成分，近 10 年来得到了大量研究（Block *et al.*，2018；Magalhães *et al.*，2019；Sokame *et al.*，2019；Micheref *et al.*，2021；Yactayo-Chang *et al.*，2021）。例如，de Lange 等（2020）发现 Delprim 品种的玉米释放的气味成分主要是芳樟醇（71.68%）、顺-3-己烯醛（13.56%）、β-香叶烯（6.58%）和反-β-石竹烯（5.77%）。谷实夜蛾 *Helicoverpa zea* 为害的 DKC61-24 玉米自交系释放的挥发物主要是β-香叶烯、乙酸顺-3-己烯酯、芳樟醇、(反，反)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯、吲哚、乙酸香叶酯、佛手柑烯、反-β-法尼烯和(反,反)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯（Dean and de Moraes，2006）。Ichiki 等（2008）报道“Honey-bantam Peter 619”品种释放的主要挥发物成分是乙酸顺-3-己烯酯（31.67%）、反-2-己烯醛（26.69%）、己醛（14.79%）、顺-3-己烯醇（13.50%）和芳樟醇（13.34%）。然而，文献涉及的品种繁多，很难在不同学者的结果之间横向比较；此外，玉米品种的选育往往关注病原菌抗性，对于食性宽泛的害虫种类，如本研究的草地贪夜蛾和东方粘虫，还没有高抗性的品种。换言之，不同品种的玉米均会受到其为害。因此，作者根据过去玉米挥发物的分析文献，从中选择不同玉米品种均能大量释放的挥发物，比较了两种害虫嗅觉趋向反应的基本差异。

草地贪夜蛾和东方粘虫幼虫短距离的株内扩散以爬行运动为主。轨迹球（又称为位移补偿器 Locomotion compensator，伺服球 Servosphere）是为定量研究小型动物如鳞翅目幼虫的爬行运动而研发的，轨迹记录精确，记录参数类型丰富，能够很好地实现以小见大的目标（Heisswolf *et al.*, 2007），可用于研究昆虫空间导航、嗅觉信息导航及多感觉信息通道的定向等（Sakiyama *et al.*，2021）。目前已用于探索包括鳞翅目幼虫在内的许多昆虫的爬行运动，如亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*（Piesik *et al.*，2009）、舞毒蛾 *Lymantria dispar*（Wittman and Aukema，2019）、鹿蜱 *Ixodes scapularis* 和美洲钝眼蜱 *Ambylomma americanum*（Otálora-Luna *et al.*，2022）和日本黑褐蚁 *Formica japonica*（Sakiyama *et al.*，2021）等。

为此，作者采用轨迹球技术，研究了外来入侵种草地贪夜蛾和本土种东方粘虫的 3 龄幼虫对各种品种的玉米叶片释放的 11 种共性挥发物的趋向反应。利用主成分分析对该系统记录的 7 个爬行反应参数进行了简化，并比较了这些挥发物引诱能力的强弱及两种害虫对玉米挥发物爬行反应的种间差异。从共享相同寄主的、习性相似物种嗅觉趋向行为的比较入手，有助于阐明两种害虫在幼虫期短距离寄主选择行为的机制。如能筛选出一些活性较强的引诱性挥发物，可以改变害虫的隐蔽取食习性和大田分布格局，为精准施药提供依据。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

草地贪夜蛾和东方粘虫幼虫于 2020 年 8 月采集于河南农业大学许昌校区的玉米田。带回后饲养于人工气候箱中[白天温度（28±2）℃，夜间温度（26±2）℃，相对湿度 60 %±10%，光周期 16L∶8D，每天 8:00 开启光照]。人工饲料均采用 Ahn 等（2011）的配方制备。在 2 cm 内径×8 cm 长的指形管中单独饲养到化蛹。蛹壳由绿色变为红色后从蛹室中取出，用 0.2%次氯酸钠喷雾消毒，无菌水短暂冲洗，埋于干热灭菌的洁净沙子中 4 cm 左右。成虫用 10%蔗糖液饲养。本试验所用的幼虫已经在实验室内饲养了 24-26 代，取 3 龄幼虫饥饿 12 h 后进行测试。

1.2　供试试剂

共选择了 11 种玉米常见挥发物，包括反-2-己烯醇（Aladdin，97.0%）、乙酸顺-3-己烯酯（TCI，>97.0%）、反-橙花叔醇（TCI，> 97.0%）、乙酸香叶酯（TCI，>90.0%）、芳樟醇（Aladdin，98.0%）、β-蒎烯（TCI，>94.0%）、癸醛（Sigma-Aldrich，>98.0%）、香叶烯（Macklin，>90.0%）、顺-3-己烯醛、顺-3-己烯醇和反-β-石竹烯（Sigma-Aldrich，>98.0%）。上述试剂按 1∶10 的体积比稀释于石蜡油中，每次在 6 cm×0.5 cm 滤纸条上滴加 20 μL 作为供试样品。

1.3　生物测定方法

在每天晚上 19:00-23:00 之间采用配置 30 cm 直径白球的 Syntech LC-300 型轨迹球测试草地贪夜蛾和东方粘虫幼虫的爬行趋向反应。测试环境为 27 ℃，大约 58%相对湿度，无光照。气味源放置在洁净的 200 mL 锥形瓶中，锥形瓶的气流入口端用泰富隆管（1 cm 内径）依次连接活性炭净化瓶和气流加湿用的蒸馏水瓶，出口端连接 Syntech CS-55 型刺激气流控制器的连续性气流入口端。刺激气流控制器的下游连接内嵌大孔烧结玻璃（创造紊流）的、水平安置的 10 cm×1.0 cm 内径不锈钢管，将紊流化的气味物质吹送到轨迹球的球顶，气流出口距离球顶 12 cm，气流速度为 600 mL/min。

测试时，将 1 头草地贪夜蛾或者东方粘虫的 3 龄幼虫置于球顶，在洁净空气流中预适应 60 s 后，再接通气味源记录爬行路径。记录时间持续 300 s。草地贪夜蛾幼虫对乙酸顺-3-己烯酯的反应测定 12 头，其余物质均测定 8 头。东方粘虫幼虫对乙酸顺-3-己烯酯、癸醛和香叶烯的反应各测定了 8 头，其余 8 种物质均测定了 16 头。为避免经历效应的影响，每头幼虫仅测试一次。

该系统配置的 TrackSphere 3.1 软件可以记录到每头幼虫的 8 个爬行反应参数，包括爬行速度、爬行速度标准差、爬行轨迹长度、爬行位移、轨迹直线度、矢量角正弦、逆风定向位移和逆风轨迹直线度。由于爬行速度标准差衍生于爬行速度本身，没有实际的生物学意义，故剔除分析。

1.4　统计分析

统计分析软件为 SPSS 19.0。首先采用主成分分析（Principle component analysis，PCA）简化原始记录到的 7 个爬行反应参数，坐标轴旋转方法为最大方差法（Varimax）。根据 KMO 检验（Kaiser-Meyer-Olkin）判断样本容量是否满足要求，结合 Bartlett 球对称性检验判断原始记录参数之间的相关性是否满足主成分分析的要求。最终获得主成分分析的旋转成分矩阵及成分得分系数矩阵。

针对上述提取的主成分进行方差分析，探讨供试昆虫种类之间以及玉米挥发物之间的差异。统计之前，分别用 Shapiro-Wilk 检验和 Levene 检验判断数据的正态性和方差齐性。执行饱和模型的方差分析，固定因素为供试玉米挥发物和昆虫种类，因变量为主成分分析得到的两个主成分。然后，根据方差分析结果中主效应和交互效应的显著性，采用 Student-Newman-Keuls 多重比较法判断不同玉米挥发物激发同种昆虫反应的差异，采用独立组 t 检验判断两种幼虫针对每种玉米挥发物趋向反应的种间差异显著性。显著性水平均设定为 $\alpha<0.05$。

2 结果与分析

2.1 草地贪夜蛾和东方粘虫幼虫爬行反应参数的主成分分析

共测试了 92 头草地贪夜蛾 3 龄幼虫和 152 头东方粘虫 3 龄幼虫对 11 种常见玉米挥发物的爬行趋向反应。主成分分析表明，用于检验样本容量是否满足主成分分析要求的 Kaiser-Meyer-Olkin 值为 0.641 7，说明本研究的样本容量能够满足主成分分析条件。Bartlett 球对称性检验概率 $P<0.000\ 1$，说明 6 个原始记录的爬行参数存在显著相关性，适合进行主成分分析。不同爬行参数在提取之后的信息保留量分别为：逆风轨迹直线度（96.88%）>爬行位移（95.36%）>平均爬行速度（89.30%）>爬行轨迹长度（89.27%）>逆风定向位移（84.03%）>矢量角正弦（83.70%）>轨迹直线度（59.63%）。提取 2 个主成分就能够解释总方差的 85.45%，其中第一主成分和第二主成分分别能够解释总方差的 47.78% 和 37.68%。

旋转成分矩阵和成分得分系数矩阵整合入表 1，并绘制主成分分析载荷图（图 1）。从表 1 的旋转成分矩阵和图 1 可以看出，原始记录的爬行参数均反映在唯一主成分上，说明两种鳞翅目食叶害虫的爬行运动参数有极为简单的数据结构。第一主成分与爬行位移、爬行速度、爬行轨迹长度及轨迹直线度高度相关，第二主成分与逆风轨迹直线度、逆风定向位移和矢量角正弦高度相关。因此，第一主成分主要反映了幼虫是否在轨迹球上积极活泼地爬行，其生物学意义可以概括为“活泼因子”；第二主成分主要反映了幼虫爬行的方向性，其生物学意义可以概括为“定向因子”。

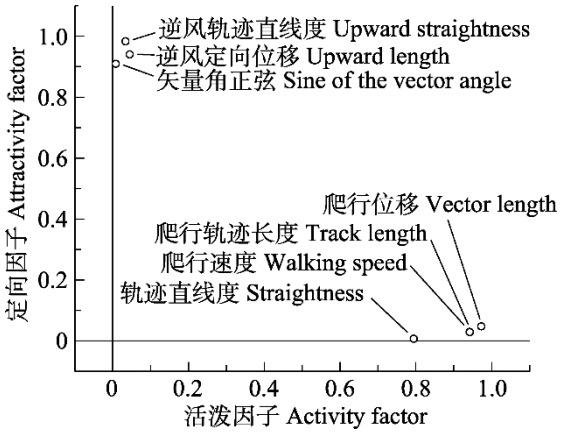

图 1 轨迹球爬行反应参数在活泼因子和定向因子上的主成分分析载荷图

Fig. 1 Principle component analysis plot of walking parameters obtained from tracksphere loaded on activity factor and attractivity factor

根据表 1 的成分得分系数矩阵，可以获得活泼因子和定向因子关于原始爬行参数的回归方程如下：

$$活泼因子 = 0.292\,1 \times z_{爬行位移} + 0.282\,5 \times (z_{爬行速度} + z_{爬行速度}) + 0.230\,9 \times z_{轨迹直线度}$$

$$定向因子 = 0.373\,3 \times z_{逆风轨迹直线度} + 0.347\,2 \times z_{逆风定向位移} + 0.345\,4 \times z_{矢量角正弦}$$

上式中，“z”表示 z 标准化得分值。

表 1 主成分分析旋转成分矩阵和成分得分系数矩阵

Table 1 Rotated component matrix and component score coefficient matrix of principle component analysis

原始爬行参数 Original walking parameters	旋转成分矩阵 Rotated component matrix		成分得分系数矩阵 Component score coefficient matrix	
	活泼因子 Activity factors	定向因子 Attractivityl factors	活泼因子 Activity factors	定向因子 Attractivity factors
爬行位移 Vector length	0.976 4		0.292 1	0.010 3
爬行速度 Walking speed	0.944 9		0.282 5	- 0.001 3
爬行轨迹长度 Track length	0.944 7		0.282 5	- 0.001 1
轨迹直线度 Straightness	0.772 1		0.230 9	- 0.000 7
逆风轨迹直线度 Upward straightness		0.984 3	0.003 6	0.373 3
逆风定向位移 Upward length		0.914 7	0.021 9	0.347 2
矢量角正弦 Sine of the vector angle		0.911 6	- 0.019 0	0.345 4

2.2　草地贪夜蛾和东方粘虫幼虫对玉米常见挥发物趋向反应主成分得分的比较

双因素方差分析结果表明，针对活泼因子，在玉米挥发物环境下两种幼虫之间的活泼程度有极显著差异（$F_{1, 222}$=159.49，P < 0.000 1），不同玉米挥发物激发幼虫活泼程度之间也存在着极显著差异（$F_{10, 222}$=2.56，P=0.006 0），但交互效应是不显著的（$F_{10, 222}$=0.94，P=0.495 3）。相反，针对定向因子，两个主效应均不显著（昆虫种类：$F_{1, 222}$=1.06，P=0.303 3；玉米挥发物种类：$F_{10, 222}$=1.74，P=0.073 9），但二者的交互效应达到了显著性水平（$F_{10, 222}$=2.10，P=0.025 6）。

表 2 展示了同种幼虫对不同玉米挥发物活泼因子得分之间的差异，以及两种昆虫针对每种供试玉米挥发物的活泼因子得分的种间差异。从多重比较结果看出，草地贪夜蛾的活泼因子得分均为负值，相对而言，反-β 石竹烯得分最高（ -0.41±0.08)且与其他 10 种玉米挥发物存在显著性差异（P<0.05），而除了反-β 石竹烯之外的所有玉米挥发物之间均无显著性差异（P> 0.05）。东方粘虫幼虫在乙酸香叶酯刺激气流中的活泼因子得分最高（1.19±0.19），且与乙酸顺- 3-己烯酯、癸醛和香叶烯的活泼因子得分之间存在显著性差异（P < 0.05），其他 7 种玉米挥发物激发东方粘虫幼虫的活泼因子得分居中。独立组 t 检验分析表明，所有玉米挥发物激发两种幼虫的活泼因子得分均存在着极显著差异（P< 0.01），且差异的方向是一致的，即东方粘虫幼虫在各种玉米挥发物刺激中的活泼因子得分均高于草地贪夜蛾。

表 3 展示了每种昆虫幼虫对不同玉米挥发物定向因子得分之间的差异，以及两种昆虫幼虫针对每种玉米挥发物定向因子得分的种间差异。从多重比较结果可以看出，β-蒎烯激发草地贪夜蛾幼虫的定向因子得分最高（0.91±0.16），且与乙酸顺-3-己烯酯、反-橙花叔醇、顺-3-己烯醛的定向因子得分之间存在显著性差异（P < 0.05），其他 7 种玉米挥发物激发东方粘虫幼虫的活泼因子得分居中。东方粘虫幼虫定向因子得分最高的物质则是癸醛（0.42±0.28），且与乙酸顺-3-己烯酯的定向因子得分之间存在显著性差异（P < 0.05），其他 9 种玉米挥发物激发东方粘虫幼虫的活泼因子得分居中。昆虫种类之间反应差异的独立组 t 检验结果表明，两种幼虫定向因子得分表现出显著性差异的 3 种物质是 β-蒎烯（$t_{21.98}$=4.67，P=0.000 1）、乙酸顺-3-己烯酯（t_{18}=2.62，P=0.017 5）和芳樟醇（t_{22}=2.10，P=0.047 9），其他 8 种供试玉米挥发物的定向因子得分在昆虫种类之间没有显著差异（P > 0.05）。

表 2　草地贪夜蛾幼虫和东方粘虫幼虫在轨迹球上对不同玉米挥发物反应的活泼因子得分

Table 2　Activity factor scores of *Spodoptera frugiperda* and *Mythimna separata* 3rd instar larvae to different corn volatiles on the locomotion compensator

供试玉米挥发物 Test corn volatiles	草地贪夜蛾幼虫 *S. frugiperda* larvae	东方粘虫幼虫 *M. separata* larvae	t	df	P
反-2-己烯醇 *E*-2-hexen-1-ol	- 0.94±0.06 b	0.41±0.27 ab	4.84	16.56	0.000 2
乙酸顺-3-己烯酯 *cis*-3-hexenyl acetate	- 0.96±0.05 b	- 0.13±0.19 b	4.24	8.17	0.002 7
反-橙花叔醇 Nerolidol	-0.84±0.08 b	0.46±0.25 ab	4.90	17.84	0.000 1
乙酸香叶酯 Geranyl acetate	- 0.82±0.05 b	1.19±0.19 a	10.18	17.36	<0.000 1
芳樟醇 Linalool	- 0.91±0.07 b	0.26±0.23 ab	4.95	17.69	0.000 1
β-蒎烯 β-Pinene	- 0.75±0.07 b	0.53±0.23 ab	5.36	17.76	<0.000 1
葵醛 Decanal	- 0.93±0.07 b	- 0.04±0.15 b	5.43	9.80	0.000 3
香叶烯 Myrcene	- 0.92±0.07 b	0.01±0.17 b	4.97	9.04	0.000 8
顺-3-己烯醛 *cis*-3-Hexenal	- 0.80±0.12 b	0.51±0.28 ab	4.22	19.75	0.000 4
顺-3-己烯醇 *cis*-3-Hexen-1-ol	- 0.78±0.18 b	0.49±0.28 ab	3.81	21.81	0.001 0
反-β-石竹烯 E-β-Caryophyllene	- 0.41±0.08 a	1.00±0.13 ab	7.18	22.00	<0.000 1

为了更明确地表达两种幼虫（草地贪夜蛾和东方粘虫）、11 种物质和 2 个指标（活泼因子和定向因子）之间的复杂关系，将这些主成分分析结果整合于图 2。

表 3 草地贪夜蛾幼虫和东方粘虫幼虫在轨迹球上对不同玉米挥发物反应的定向因子得分

Table 3 Attractivity factor scores of *Spodoptera frugiperda* and *Mythimna separata* 3rd instar larvae to different corn volatiles on the locomotion compensator

供试玉米挥发物 Test corn volatiles	草地贪夜蛾幼虫 *S. frugiperda* larvae	东方粘虫幼虫 *M. separata* larvae	*t*	*df*	*P*
反-2-己烯醇 *E*-2-hexen-1-ol	0.22±0.23 ab	0.10±0.34 ab	0.22	22.00	0.824 1
乙酸顺-3-己烯酯 *cis*-3-hexenyl acetate	- 0.35±0.18 b	- 1.06±0.19 b	2.62	18.00	0.017 5
反-橙花叔醇 Nerolidol	- 0.37±0.23 b	- 0.15±0.26 ab	0.53	22.00	0.599 7
乙酸香叶酯 Geranyl acetate	0.00±0.22 ab	0.21±0.28 ab	0.48	22.00	0.632 6
芳樟醇 Linalool	0.35±0.32 ab	- 0.45±0.22 ab	2.10	22.00	0.047 9
β-蒎烯 β-Pinene	0.91±0.16 a	- 0.47±0.25 ab	4.67	21.98	0.000 1
葵醛 Decanal	0.01±0.21 ab	0.42±0.28 a	1.19	14.00	0.255 7
香叶烯 Myrcene	0.29±0.24 ab	0.14±0.47 ab	0.28	14.00	0.780 4
顺-3-己烯醛 *cis*-3-Hexenal	- 0.45±0.33 b	0.24±0.19 ab	1.95	22.00	0.063 7
顺-3-己烯醇 *cis*-3-Hexen-1-ol	- 0.10±0.23 ab	0.25±0.26 ab	0.87	22.00	0.395 3
反-β-石竹烯 E-β-Caryophyllene	0.38±0.35 ab	0.17±0.37 ab	0.37	22.00	0.717 8

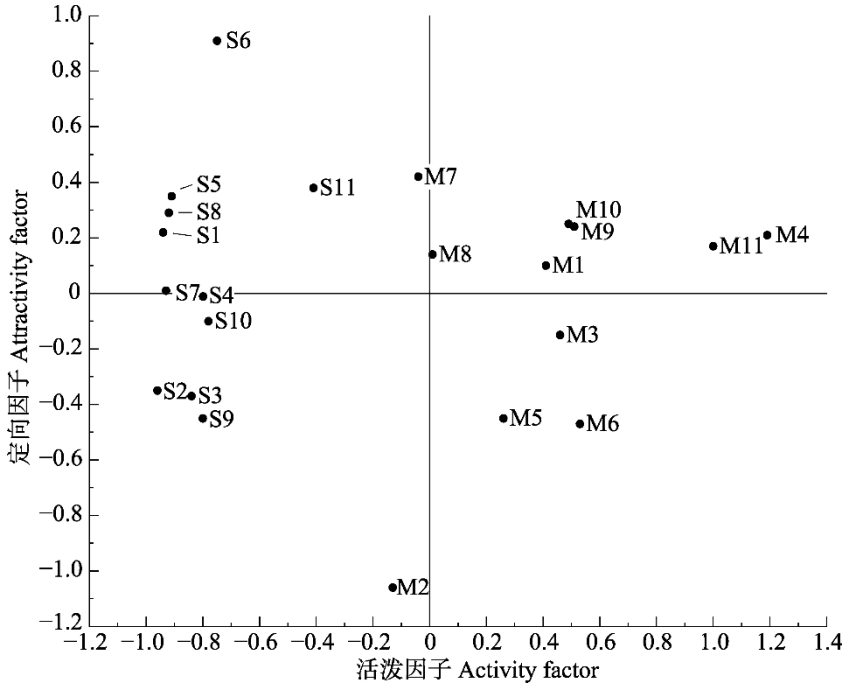

图 2 草地贪夜蛾和东方粘虫幼虫活泼因子和定向因子载荷图上不同玉米挥发物的分布

Fig. 2 Distribution of different corn volatiles in the component loadings of activity factor and attractivity factor of *Spodoptera frugiperda* and *Mythimna separata* larvae

M：东方粘虫；S：草地贪夜蛾。挥发物散点编号：1. 反-2-己烯醇；2. 乙酸顺-3-己烯酯；3. 反-橙花叔醇；4. 乙酸香叶酯；5. 芳樟醇；6. β-蒎烯；7. 葵醛；8. 香叶烯；9. 顺-3-己烯醛；10. 顺-3-己烯醇；11. 反-β-石竹烯。

M: *Mythimna separata*; S: *Spodoptera frugiperda*. Codes of volatile points: 1. E-2-hexen-1-ol; 2. *cis*-3-hexenyl acetate; 3. trans-Nerolidol; 4. Geranyl acetate; 5. Linalool; 6. β-Pinene; 7. Decanal; 8. Myrcene; 9. *cis*-3-Hexenal; 10. *cis*-3-Hexen-1-ol; 11. E-β-Caryophyllene.

3　结论与讨论

尽管轨迹球技术已经大量用于鳞翅目幼虫爬行趋向运动的精细研究，但试验完成之后，这些众多记录参数的统计分析却存在极大挑战性。作者测试了 92 头草地贪夜蛾和 152 头东方粘虫对 11 种常见玉米挥发物的爬行趋向反应，采用主成分分析克服这个难题。结果发现，两种鳞翅目昆虫幼虫的爬行运动参数具有非常简单的数据结构，提取 2 个主成分就能够解释总方差的 85.45%。其中，第一主成分的生物学意义是“活泼因子”，第二主成分的生物学意义是“定向因子”。主成分分析提取的主成分的重要性是依次递减的，这也就意味着，一种玉米挥发物首先必须能够使幼虫处于积极活泼的觅食搜索状态，然后才是爬行方向问题，强调了幼虫定向寄主前期步骤中“无规则运动”的重要性。这对当前昆虫趋向选择反应常用的生物测定设备如 Y 形嗅觉仪等数据统计方法有很好的启示，因为 Y 形嗅觉仪主要是比较选择两根支臂气味源的试虫数量差异，相当于轨迹球测试中的“定向因子”。试验观察期间始终停留在主臂中而未作出选择反应的试虫，从卡方检验或二项检验的角度来看是“无效”的选择。然而，这类试虫在被试昆虫总数中所占的比例，反映了一种气味源对试虫的“激活水平”，相当于轨迹球测试中的“活泼因子”。由于活泼因子比定向因子更重要，建议在此后 Y 形嗅觉仪测试中，将做出选择反应的试虫比例（即进入两支臂的试虫数量之和，除以试虫总数）作为重要试验指标来统计。

本文研究发现，草地贪夜蛾幼虫在轨迹球上的活泼因子得分总是低于东方粘虫的幼虫，可能与它们的取食习性有关。草地贪夜蛾又称“玉米钻心虫”，喜欢隐藏在玉米心叶为害，而东方粘虫幼虫对玉米叶龄的选择性可能不强，因为在大爆发年份往往将玉米剃成光秃秃的茎秆。反-β-石竹烯是草地贪夜蛾活泼因子最高的物质，而乙酸香叶酯是东方粘虫幼虫活泼因子得分最高的物质。就定向因子得分来看，β-蒎烯和癸醛分别是草地贪夜蛾幼虫和东方粘虫幼虫偏好性最强的物质。在利用“终端选择”作为试验指标的其他生物测定设备如 Y 形嗅觉仪中，我们相信也会筛选出这样的结果。这就说明了将一种供试化合物分解为“激发活泼运动”的能力和“激发定向运动”的能力是非常重要的。

就种间比较来看，两种幼虫定向因子得分表现出显著性差异的 3 种物质是 β-蒎烯、乙酸顺-3-己烯酯和芳樟醇。海灰翅夜蛾幼虫（Degen *et al.*，2004）、甜菜夜蛾幼虫（Turlings *et al.*，2000）、草地贪夜蛾幼虫（Peñaflor *et al.*，2011；Magalhães *et al.*，2019）取食为害或者反吐液处理诱导的玉米叶片，也会释放出大量芳樟醇和乙酸顺-3-己烯酯。在某些研究中，芳樟醇也是健康玉米和草地贪夜蛾幼虫为害的玉米气味差异的主要贡献因子（Block *et al.*，2018；Micheref *et al.*，2021）。以前发现，Golden Queen 品种的玉米健康植株上补偿芳樟醇，对草地贪夜蛾 6 龄幼虫的引诱力总是比玉米对照植株更强，且补偿的芳樟醇浓度越高，对草地贪夜蛾的引诱力就越强（Carroll *et al.*，2006），与本研究的结论是相似的。

总之，经过相同时间（12 h）的饥饿处理之后，东方粘虫幼虫比草地贪夜蛾幼虫更活泼。反-β 石竹烯有可能用于化学杀虫剂对草地贪夜蛾幼虫防治效果的改善，因为草地贪夜蛾幼虫具有隐蔽取食习性，如能诱使其积极活泼地爬行，其体壁与杀虫剂接触的机会将有可能大大增加。两种幼虫定向因子得分有显著差异的 3 种物质是 β-蒎烯、乙酸顺-3-己烯酯和芳樟醇。就种间定向反应差异的方向和数值比较来看，β-蒎烯可能在草地贪夜蛾幼虫定向玉米的过程中，发挥着比芳樟醇更重要的功能。未来需要用反-β 石竹烯、β-蒎烯和芳樟醇等功能多样的物质组成更复杂的混合气味谱，通过调控幼虫的行为来改善这些害虫与化学杀虫剂接触的机会。

参考文献 (References)

Ahn SJ, Badenes-Pérez FR, Heckel DG, 2011. A host-plant specialist, *Helicoverpa assulta*, is more tolerant to capsaicin from *Capsicum annuum* than other noctuid species. *Journal of Insect Physiology*, 57(9): 1212–1219.

Block AK, Hunter CT, Rering C, Christensen SA, Meagher RL, 2018. Contrasting insect attraction and herbivore induced plant volatile production in maize. *Planta*, 248(1): 105–116.

Carroll MJ, Schmelz EA, Meagher RL, Teal PE, 2006. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 32(9): 1911–1924.

Dean JM, de Moraes CM, 2006. Effects of genetic modification on herbivorer-induced volatiles from maize. *Journal of Chemical Ecology*, 32(4): 713–724

Degen T, Dillmann C, Marion-Poll F, Turlings TCJ, 2004. High genetic variability of herbivore-induced volatile emission within a broad range of maize inbred lines. *Plant Physiology*, 135(4): 1928–1938.

de Lange ES, Laplanche D, Guo H, Xu W, Vlimant M, Erb M, Ton J, Turlings TCJ, 2020. *Spodoptera frugiperda* caterpillars suppress herbivore-induced volatile emissions in maize. *Journal of Chemical Ecology*, 46(3): 344–360.

Heisswolf AD, Gabler EO, Müller C, 2007. Olfactory versus contact cues in host plant recognition of a monophagous chrysomelid beetle. *Journal of Insect Behavior*, 20(2): 247–266.

Ichiki RT, Kainoh Y, Kugimiya S, Takabayashi J, Nakamura S, 2008. Attraction to herbivore-induced plant volatiles by the host-foraging parasitoid fly *Exorista japonica*. *Journal of Chemical Ecology*, 34(5): 614–621.

Jiang YY, Liu J, Zeng J, 2018. Using a national searchlight trap network to monitoring the annual dynamics of the oriental armyworm in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(5): 778–793. [姜玉英, 刘杰, 曾娟, 2018. 我国粘虫周年区域动态规律的监测. 应用昆虫学报, 55(5): 778–793.]

Lv L, Xia HX, Guo L, Chang XQ, Wan P, Zhang S, 2022. Effect of feeding *Spodoptera frugiperda* corn or sorghum on oviposition site selection and fitness. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 59(3): 542–550. [吕亮, 夏红霞, 郭蕾, 常向前, 万鹏, 张舒, 2022. 草地贪夜蛾对玉米和高粱的产卵选择及寄主适合度. 应用昆虫学报, 59(3): 542–550.]

Magalhães MMFF, Hassemer DM, Laumann MJRA, Zhou JJ, de A. Ribeiro PE, Viana PA, de O. Guimarães PE, Schimmelpfeng PHC, Borges M, Pickett JA, Birkett MA, Blassioli-Moraes MC, 2019. Variability in herbivore-induced defence signalling across different maize genotypes impacts significantly on natural enemy foraging behaviour. *Journal of Pest Science*, 92(2): 723–736.

Micheref MFF, Grynberg P, Togawa RC, Costa MCC, Laumann RA, Zhou JJ, Schimmelpfeng PHC, Borges M, Pickett JA, Birkett MA, Blassioli-Moraes MC, 2021. Priming of indirect defence responses in maize is shown to be genotype specific. *Arthropod-Plant Interactions*, 15(3): 313–328.

Otálora-Luna F, Dickens JC, Brinkerhof J, Li AY, 2022. Geotropic, hydrokinetic and random walking difer between sympatric tick species: The deer tick *Ixodes scapularis* and the lone star tick *Ambylomma americanum*. *Journal of Ethology*, 40(2): 133–143.

Peñaflor MFGV, Erb M, Robert CAM, Miranda LA, Werneburg AG, Dossi FCA, Turlings TCJ, Bento JMS, 2011. Oviposition by a moth suppresses constitutive and herbivore-induced plant volatiles in maize. *Planta*, 234(1): 207–215.

Piesik D, Rochat D, van der Pers J, Marion-Poll F, 2009. Pulsed odors from maize or spinach elicit orientation in European corn borer neonate larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 35(9): 1032–1042.

Sakiyama T, Nagaya N, Fujisawa R, 2021. Ant foragers might present variation and universal property in their movements. *Journal of Comparative Physiology A,* 207(3): 429–435.

Sokame BM, Ntiri ES, Ahuya P, Torto B, Ru BPL, Kilalo DC, Juma G, Calatayud PA, 2019. Caterpillar-induced plant volatiles attract conspecific and heterospecific adults for oviposition within a community of lepidopteran stemborers on maize plant. *Chemoecology*, 29(3): 89–101.

Turlings TCJ, Alborn HT, Loughrin JH, Tumlinson JH, 2000. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: Isolation and bioactivity. *Journal of Chemical Ecology*, 26(1): 189–202.

Wittman JT, Aukema BH, 2019. Foliage type and deprivation alters the movement behavior of late instar european gypsy moth *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae). *Journal of Insect Behavior*, 32(1): 24–37.

Yactayo-Chang JP, Mendoza J, Willms SD, Rering CC, Beck JJ, Block AK, 2021. *Zea mays* volatiles that influence oviposition and feeding behaviors of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Chemical Ecology*, 47(89): 799–809.