

# 草地贪夜蛾在不同状态棉花上的产卵偏好\*

刘晓晗<sup>1\*\*</sup> 李向东<sup>1</sup> 赵梦钰<sup>1</sup> 陆永跃<sup>2</sup> 王光宇<sup>1\*\*\*</sup> 陈立<sup>1\*\*\*</sup>

(1. 河北大学生命科学学院, 生命科学与绿色发展研究院, 保定 071002)

2. 华南农业大学植物保护学院昆虫学系, 广州 510642)

**摘要** 【目的】草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* Smith 是我国重要的农林业害虫。本研究旨在明确健康、机械损伤和受幼虫为害棉花在第 1 天、第 2 天和第 3 天 3 个时间段内挥发物组分的变化, 以及草地贪夜蛾雌成虫对 3 种状态棉花的产卵选择。【方法】室内实验观察草地贪夜蛾雌成虫在不同时间段内对 3 种不同处理棉花的产卵选择; 采用顶空吸附法收集健康、机械损伤和受害后不同时间段内的挥发物, 然后用气相色谱-质谱联用技术分析挥发物成分及释放量; 最后利用主成分分析和聚类分析解释挥发物成分的变化。【结果】雌成虫第 1 天内在健康棉花上的卵块数及产卵量显著多于机械损伤和虫害棉花, 但 3 种状态间在第 2 天和第 3 天没有差异。同时, 雌成虫第 1 天内在健康棉花上的卵块数及产卵量显著多于第 2 天和第 3 天。在不同处理的棉花挥发物中共鉴定出 25 种成分, 不同处理间挥发物在第 1 天内差异最大, 机械损伤和虫害植株释放的挥发物种类与含量明显多于健康植株。健康植株中仅存在 1-癸炔和苯甲醛两种成分; 机械损伤植株中鉴定出 11 种成分, 其中仅正辛醛和十九烷醇为特有成分; 虫害植株第 1 天内产生大量萜烯类物质, 而后随时间延长由虫害诱导的挥发物含量逐渐降低。虫害棉花挥发物的变化与柠檬烯、(3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯、芳樟醇、吡嗪、 $\beta$ -罗勒烯和  $\beta$ -石竹烯等 14 种成分密切相关。【结论】健康棉花吸引草地贪夜蛾雌成虫产卵, 而虫害棉花驱避草地贪夜蛾雌成虫的产卵。推测 1-癸炔和苯甲醛在吸引草地贪夜蛾雌成虫产卵行为中发挥关键作用, 虫害棉花释放的特有成分如(3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯、芳樟醇和吡嗪等在驱避产卵行为中发挥关键作用。

**关键词** 草地贪夜蛾; 棉花; 产卵选择; 挥发物

## Effects of cotton plant health status on *Spodoptera frugiperda* oviposition behavior

LIU Xiao-Han<sup>1\*\*</sup> LI Xiang-Dong<sup>1</sup> ZHAO Meng-Yu<sup>1</sup>  
LU Yong-Yue<sup>2</sup> WANG Guang-Yu<sup>1\*\*\*</sup> CHEN Li<sup>1\*\*\*</sup>

(1. School of Life Sciences, Institute of Life Science and Green Development, Hebei University, Baoding 071002, China)

2. Department of Entomology, College of Plant Protection, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract** 【Objectives】To investigate the effect of changes in the volatile components of cotton plants on the oviposition behavior of adult female *Spodoptera frugiperda* Smith, an important agricultural and forestry pest in China. 【Methods】Adult female *S. frugiperda* were allowed to choose between volatiles collected from healthy, mechanically damaged or insect damaged, cotton plants under laboratory conditions. Volatile samples were collected from cotton plants using the dynamic headspace adsorption technique at 3 different time periods. The chemical identities of the volatile components and their contents were analyzed by gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). Qualitative and quantitative changes in volatile components were further analyzed by principal component analysis (PCA) and cluster analysis (CA). 【Results】Significantly more egg masses and eggs were laid on healthy plants than on mechanically damaged, or caterpillar damaged, plants on the 1st

\*资助项目 Supported projects: 广东省重点领域研发计划项目 (2020B020223004)

\*\*第一作者 First author, E-mail: 3130355386@qq.com

\*\*\*共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: 17863800784@163.com; chenli1@hbu.edu.cn

收稿日期 Received: 2022-12-05; 接受日期 Accepted: 2023-01-31

day. However, no significant preference was apparent on the 2nd and 3rd day. Significantly more egg masses and eggs were laid by adult females on the 1st day compared to the 2nd and the 3rd day. A total of 25 compounds were identified in volatiles from all three kinds of plants and plants that had been subject to mechanical or caterpillar damage produced a higher number of volatile compounds with more diverse components than undamaged plants on the 1st day. Eleven compounds were identified in mechanically damaged cotton. Octanal and 1-nonadecanol were characteristic components of the volatiles of damaged plants, whereas only 1-decayne and benzaldehyde were detected in those from healthy cotton. Large amounts of terpenes were released from caterpillar-damaged cotton on the 1st day, after which the amount gradually decreased. Changes in the composition of volatiles released by caterpillar-damaged cotton were attributed to changes in the ratio of 14 compounds, such as limonene, (3E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonadiene, linalool, indole,  $\beta$ -ocimene and  $\beta$ -caryophyllene. **[Conclusion]** Healthy cotton attracted more female *S. frugiperda* whereas caterpillar-damaged cotton appeared to inhibit oviposition. It is possible that the 1-decayne and benzaldehyde released by healthy cotton plays an important role in attracting female moths for egg-laying, whereas the different volatiles released by caterpillar-damaged cotton, such as (3E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonadiene, linalool and indole, repel females.

**Key words** *Spodoptera frugiperda*; *Gossypium* spp.; oviposition preference; volatiles

植物组织如叶片、花和果实等产生的挥发性有机化合物(Volatile organic compounds, VOCs),在促进植物与昆虫交流、调节昆虫行为方面发挥着重要作用。如十字花科植物产生的特异性挥发物异硫氰酸酯吸引鳞翅目昆虫小菜蛾 *Plutella xylostella* 产卵(Liu *et al.*, 2020)。昆虫通过感知植物的特异性挥发物成分或某些组分的特定比例来识别寄主,进而做出相应的寄主选择行为(Tang *et al.*, 2016)。葡萄花翅小卷蛾 *Lobesia botrana* 可通过感知植物挥发物中  $\beta$ -石竹烯、(3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯和  $\beta$ -法尼烯 3 种物质的比例区分寄主葡萄和非寄主苹果(Tasin *et al.*, 2006)。当遭受植食性昆虫取食时,植物会释放不同于健康状态下的虫害诱导挥发物(Herbivore induced plant volatiles, HIPVs) 调控植物与昆虫间的关系。如象鼻虫 *Anthonomus eugenii* 更趋向于在被同类侵害的辣椒树上取食(Addesso *et al.*, 2011); 受二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 危害的利马豆 *Phaseolus lunatus* 能够吸引天敌智利小植绥螨 *Phaseolus lunatus* (Dicke *et al.*, 1990)。由同种昆虫幼虫诱导产生的 HIPVs 通常能抑制其成虫的产卵,用于避免后代的种内竞争,如烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 幼虫取食危害后的烟草会抑制雌蛾产卵(De Moraes *et al.*, 2001); 相较于幼虫危害过的柳树,柳树锯蝇 *Nematus oligospilus* 对健康柳树有显著的产卵偏好性

(Valladares *et al.*, 2020)。可见,植食性昆虫的产卵偏好性受植物挥发物的调控。

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* Smith(鳞翅目 Lepidoptera, 夜蛾科 Noctuidae) 的寄主范围广,可为害 300 余种植物,包括玉米、小麦、棉花和水稻等农作物(Hardke *et al.*, 2015)。根据寄主偏好性,草地贪夜蛾被分为“玉米”和“水稻”两种品系,其中“玉米”品系的寄主主要为玉米和高粱,而“水稻”品系的寄主主要为水稻和草坪草(Nagoshi *et al.*, 2007)。“玉米”品系的成虫通常将卵产在棉花冠层叶片的背面,卵块通常包含 10-500 粒卵(Hardke *et al.*, 2015)。草地贪夜蛾在棉花植株上的产卵量受成虫密度、植株日龄等因素影响(Júnior *et al.*, 2013)。怀卵的草地贪夜蛾雌虫还能够区分其寄主植物的状态,并选择适宜的寄主植物进行产卵。相比于健康玉米,雌虫在受同种幼虫取食危害的玉米上产很少的卵块,卵块数与植株上的幼虫密度呈负相关(Ingber *et al.*, 2021)。

本研究通过室内产卵选择实验观察了草地贪夜蛾“玉米”品系雌成虫对健康、机械损伤和幼虫危害 3 种不同状态下棉花在第 1 天、第 2 天和第 3 天内的产卵行为;利用动态顶空法收集了 3 种不同处理的棉花在 3 个时间段内的挥发物,利用气相色谱-质谱联用技术(Gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)对挥发物进行定性

和定量分析; 并对挥发物成分进行聚类分析, 试图解析棉花挥发物成分和草地贪夜蛾成虫产卵行为之间的联系, 为草地贪夜蛾植物源引诱或趋避剂的开发和应用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试昆虫

成虫: 将河南省济源白云实业有限公司提供的草地贪夜蛾蛹, 放置于培养箱中进行培养, 其培养条件为: 温度 27.5 °C, 相对湿度 70% ± 5%, 光周期 14L : 10D。羽化后饲养于养虫笼内, 每笼雌雄成虫各 5 头, 以 10% 蔗糖水提供能量, 使其交配 2 d 后备用。

幼虫: 将河南省济源白云实业有限公司提供的草地贪夜蛾 2 龄幼虫, 放置于培养箱中进行培养, 其培养条件为: 温度 27.5 °C, 相对湿度 70% ± 5%, 光周期 14L : 10D。

### 1.2 供试植株

所用棉花种子来自新疆, 品种为新陆早 41 号。先将种子播种于 3 cm × 3 cm 的育苗盘中, 播种用土由营养土和黄壤土按照 3 : 1 的比例混合而成。发芽后将棉花苗 (约 1 周大) 移栽到方形花盆中 (上口 × 下口 × 高 = 12 cm × 10 cm × 8 cm), 选用具有 7 片完全展开真叶的棉花用于实验。

不同状态棉花的处理: 健康棉花为大小相似且无损伤的棉花; 机械损伤棉花系在健康棉花的每片叶子上用打孔器随机打 2 个直径为 1 cm 的圆孔; 虫害棉花在健康棉花的每片叶子上接 4 头体型相近的 2 龄草地贪夜蛾幼虫, 持续为害 1 d 后移走幼虫。

### 1.3 草地贪夜蛾产卵行为

在 150 cm × 70 cm × 70 cm 的养虫笼 (100 目) 内放入 6 盆健康棉花, 每 3 盆棉花为 1 列, 两列间距 80 cm。将 16 对 1 日龄成虫放入养虫笼内进行 2 d 的预适应, 在养虫笼的中心和 4 个角放置蘸有 10% 糖水的脱脂棉供成虫补充营养, 暗期用黑布笼罩。在第 3 天时将新的 6 株健康棉花放入养虫笼内, 随机选 2 株棉花作为健康处

理、2 株棉花进行机械损伤处理, 另外 2 株棉花进行虫害处理。在每株植物下的托盘中加入清水以防止幼虫在植株间的转移。而后分别于第 1 天、第 2 天和第 3 天后统计不同状态棉花和养虫笼上的卵块数和落卵量, 每次统计后用毛刷轻轻将卵块清理掉。试验重复 4 次。

### 1.4 寄主植物挥发物的采集

本实验采用顶空吸附法分别收集不同处理 (健康、机械损伤和虫害) 第 1 天、第 2 天和第 3 天的棉花枝叶挥发物, 每组处理均设置 4 个重复和空白对照。试验前将活性炭管置于 200 °C 活化 1 h, 依次使用 1.5 mL 甲醇和 1.5 mL 二氯甲烷淋洗吸附管 (长 12.5 cm, 进气口: 内径 5 mm, 外径 8 mm; 出气口: 内径 3 mm, 外径 5 mm; 内填 200 mg Porapak Q 吸附剂) 各 2 次, 并在 150 °C 下通入氮气烘烤吸附管 40 min。依次连接大气采样仪 (QC-1S 型大气采样仪, 北京市劳动保护科学研究所)、活性炭管、罩住棉花植株的保鲜袋、吸附管、大气采样仪, 气体流速为 500 mL/min。健康、机械损伤和虫害棉花挥发物均连续收集 3 d, 每 1 d 更换一次吸附管, 其中虫害处理在收集气体 1 d 后, 先将草地贪夜蛾幼虫移除, 然后再继续收集棉花植株的挥发性气体, 通过设置空白及幼虫对照以排除杂质对物质鉴定的影响。收集完成后, 用二氯甲烷洗脱得到 0.5 mL 样品, 于 -20 °C 冰箱保存备用。

### 1.5 GC-MS 定性及定量分析

使用气相色谱-质谱联用 GC-MS (Shimadzu GCMS-QP Plus, DB-WAX 色谱柱) 技术对收集到的植物挥发物样品进行定性和定量分析。氮气作为载气, 流速为 1 mL/min, 进样量 1 μL, 不分流模式, 进样口温度 230 °C, 离子源温度 250 °C, EI 离子源 (70 eV)。气相色谱柱箱升温程序为: 起始温度 40 °C, 保持 2 min, 以 5 °C/min 速率升至 240 °C, 保持 4 min, 整个程序 64 min。利用 NIST14 MS 数据库进行比对进行初步鉴定, 然后利用标准品进行验证。以直链烃类正十三烷为内标进行定量, 其余成分以苯甲酸甲酯为内标进行定量。根据所得结果中内标与各成分的峰面

积计算样品中各成分浓度。

## 1.6 数据分析

用 SPSS 23.0 对草地贪夜蛾的产卵数据及棉花挥发物定量数据进行克鲁斯卡尔-沃利斯 (Kruskal-Wallis) 成对比较检验, 利用 Origin 2018 进行主成分分析和聚类分析, 并对不同状态下的棉花挥发物进行评价。

## 2 结果与分析

### 2.1 草地贪夜蛾室内产卵选择行为

草地贪夜蛾对不同状态的棉花表现出产卵偏好性, 在虫害处理和机械损伤处理棉花上产的卵块数和产卵量均小于健康对照(给出总数的统计分析结果)。第 1 天草地贪夜蛾在健康棉花上

产的卵块数与产卵量与虫害处理下存在显著差异 ( $P = 0.004$ , 图 1: A;  $P = 0.023$ , 图 1: B), 与机械损伤棉花间的差异基本达到显著水平 ( $P = 0.005$ , 图 1: A;  $P = 0.044$ , 图 1: B)。成虫对棉花的产卵偏好顺序为健康>机械损伤>虫害; 在第 2 天和第 3 天时草地贪夜蛾对 3 种状态棉花的产卵选择均无显著差异。

### 2.2 不同状态下棉花挥发物分析

**2.2.1 棉花挥发物定性及定量结果** 和健康棉花相比, 机械损伤处理和虫害处理能诱导棉花释放不同的挥发物成分。在健康、机械损伤、虫害棉花中共鉴定出 25 种成分, 包括 6 种醇、5 种醛、5 种萜烯、3 种酯、3 种烯烃、1 种炔烃、1 种吡啶和 1 种酮, 且挥发物的种类和含量在不同状态及不同处理时间的棉花中均发生了改变。

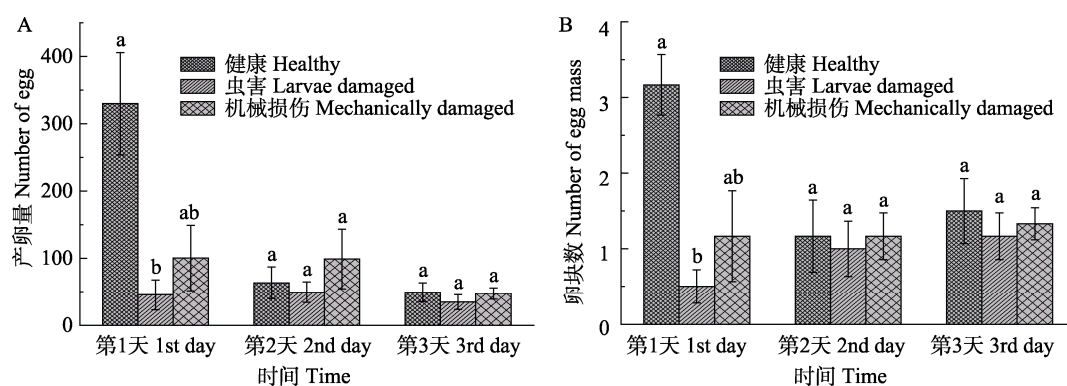


图 1 草地贪夜蛾对 3 种状态下不同处理时间棉花的产卵选择

Fig. 1 Oviposition preference of *Spodoptera frugiperda* to cotton plants under 3 states at different time

A. 草地贪夜蛾在棉花上的产卵量; B. 草地贪夜蛾产在棉花上的卵块数。柱上标有不同字母代表相同时间不同处理之间的显著性差异 ( $n = 6$ ,  $P < 0.05$ , 克鲁斯卡尔-沃利斯检验)。

A. The number of eggs oviposited by *S. frugiperda*. B. The number of eggs masses oviposited on cotton by *S. frugiperda*; Histograms with different letters represent significant differences between different treatments at the same time ( $n = 6$ ,  $P < 0.05$ , Kruskal Wallis test).

相同时间内, 不同状态的棉花挥发物种类及含量变化较大, 第 1 天 3 种状态下共有的挥发物成分有 1-癸炔和苯甲醛 2 种, 且虫害状态下棉花 1-癸炔的释放量显著多于机械损伤 (表 1)。第 1 天健康棉花中仅鉴定出 2 种成分, 与第 2 天和第 3 天相同, 分别为 1-癸炔和苯甲醛; 第 1 天虫害棉花挥发物种类最多, 共鉴定出 18 种成分, 其中萜烯类物质种类最多共 5 种, 以及 4 种

醛、3 种酯、2 种醇、1 种烯烃、1 种炔烃、1 种吡啶和 1 种酮; 24 h 机械损伤棉花中鉴定出 6 种成分, 为 3 种醇、1 种醛、1 种酯和 1 种炔烃。第 2 天 3 种状态下共有的挥发物成分仅 1-癸炔 1 种, 且健康状态下棉花 1-癸炔的释放量显著多于机械损伤 (表 1)。第 2 天虫害棉花挥发物共 15 种, 其中萜烯类物质种类最多共 4 种, 以及 3 种醇、3 种烯烃、1 种醛、1 种酯、1 种炔烃、1 种

表 1 不同处理时间 3 种状态棉花挥发物成分  
Table 1 Compounds of cotton under 3 states with different treating times

| 序号<br>No. | 化合物<br>Compound                       | CAS 号<br>CAS no. | 保留时间<br>Retention<br>time (min) | 类别<br>Category | 含量 Content (µg/mL)              |                                 |                                 |                                     |                                         |                                            |                                                  |                                                   |                                                |   |   |
|-----------|---------------------------------------|------------------|---------------------------------|----------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------------|--------------------------------------------------|---------------------------------------------------|------------------------------------------------|---|---|
|           |                                       |                  |                                 |                | 健康第<br>1 天<br>Health<br>1st day | 健康第<br>2 天<br>Health<br>2nd day | 健康第<br>3 天<br>Health<br>3rd day | 虫害第<br>Larval<br>damaged<br>1st day | 虫害第 2 天<br>Larval<br>damaged 2nd<br>day | 虫害第<br>3 天<br>Larval<br>damaged<br>3rd day | 机械损伤第<br>1 天<br>Mechanical<br>damaged 1st<br>day | 机械损伤<br>第 2 天<br>Mechanical<br>damaged 2nd<br>day | 机械损伤<br>第 3 天<br>Mechanical<br>damaged 3rd day |   |   |
| 1         | $\alpha$ -蒎烯<br>$\alpha$ -Pinene      | 7785-70-8        | 5.395                           | 萜烯类<br>Terpene | —                               | —                               | —                               | 0.693±<br>0.230                     | —                                       | —                                          | —                                                | —                                                 | —                                              | — | — |
| 2         | 正己醛<br>Hexanal                        | 66-25-1          | 7.020                           | 醛类<br>Aldehyde | —                               | —                               | —                               | 0.022±<br>0.003                     | —                                       | —                                          | —                                                | —                                                 | —                                              | — | — |
| 3         | $\beta$ -蒎烯<br>$\beta$ -Pinene        | 18172-67-3       | 7.700                           | 萜烯类<br>Terpene | —                               | —                               | —                               | 0.140±<br>0.027 a                   | 0.055±<br>0.012 ab                      | 0.041±<br>0.014 b                          | —                                                | —                                                 | —                                              | — | — |
| 4         | 3-己烯醛<br>3-Hexenal                    | 4440-65-7        | 9.005                           | 醛类<br>Aldehyde | —                               | —                               | —                               | 0.029±<br>0.005                     | —                                       | —                                          | —                                                | —                                                 | —                                              | — | — |
| 5         | 柠檬烯<br>Limonene                       | 5989-27-5        | 10.970                          | 萜烯类<br>Terpene | —                               | —                               | —                               | 0.042±<br>0.003 a                   | 0.043±<br>0.006 aB                      | 0.040±<br>0.003 aA                         | —                                                | 0.090±<br>0.016 aA                                | 0.080±<br>0.016 aA                             | — | — |
| 6         | (E)-2-己烯醛<br>(E)-2-Hexenal            | 6728-26-3        | 11.750                          | 醛类<br>Aldehyde | —                               | —                               | —                               | 0.204±<br>0.029 a                   | 0.016±<br>0.004 a                       | 0.098±<br>0.059 a                          | —                                                | —                                                 | —                                              | — | — |
| 7         | (Z)-2-己烯基乙酸酯<br>(Z)-2-Hexenyl acetate | 42125-10-0       | 12.180                          | 酯类<br>Ester    | —                               | —                               | —                               | 0.006±<br>0.001                     | —                                       | —                                          | —                                                | —                                                 | —                                              | — | — |
| 8         | 1-癸炔<br>1-Decyne                      | 764-93-2         | 12.465                          | 炔烃类<br>Alkynes | 0.091±<br>0.010 aAB             | 0.080±<br>0.006 aA              | 0.110±<br>0.017 aA              | 0.132±<br>0.022 aA                  | 0.070±<br>0.018 aAB                     | 0.083±<br>0.055 aAB                        | 0.041±<br>0.010 aB                               | 0.022±<br>0.002 aB                                | 0.022±<br>0.002 aB                             | — | — |
| 9         | 1-十三烯<br>1-Tridecene                  | 2437-56-1        | 12.940                          | 烯烃类<br>Olefins | —                               | —                               | —                               | —                                   | 0.018±<br>0.004 A                       | —                                          | —                                                | 0.023±<br>0.007 A                                 | —                                              | — | — |
| 10        | $\beta$ -罗勒烯<br>$\beta$ -Ocimene      | 3338-55-4        | 13.260                          | 萜烯类<br>Terpene | —                               | —                               | —                               | 0.209±<br>0.012 a                   | 0.129±<br>0.032 b                       | —                                          | —                                                | —                                                 | —                                              | — | — |
| 11        | 环己酮<br>Cyclohexanone                  | 108-94-1         | 14.570                          | 酮类<br>Ketone   | —                               | —                               | —                               | 0.029±<br>0.001 a                   | 0.027±<br>0.004 aA                      | —                                          | —                                                | 0.031±<br>0.006 aA                                | 0.036±<br>0.004 a                              | — | — |
| 12        | 正辛醛<br>Octanal                        | 124-13-0         | 14.795                          | 醛类<br>Aldehyde | —                               | —                               | —                               | —                                   | —                                       | —                                          | —                                                | 0.012±<br>0.002 a                                 | 0.010±<br>0.001 a                              | — | — |
| 13        | 2-己烯酸甲酯<br>Methyl 2-hexenoate         | 2396-77-2        | 14.850                          | 酯类<br>Ester    | —                               | —                               | —                               | 0.020±<br>0.003                     | —                                       | —                                          | —                                                | —                                                 | —                                              | — | — |

续表 1 (Table 1 continued)

| 序号<br>No. | 化合物<br>Compound                                              | CAS 号<br>CAS no. | 保留时间<br>Retention<br>time (min) | 类别<br>Category | 含量 Content (µg/mL)              |                                 |                                 |                                            |                                               |                                            |                                                   |                                                  |                                                   |
|-----------|--------------------------------------------------------------|------------------|---------------------------------|----------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------------------------------------------|--------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
|           |                                                              |                  |                                 |                | 健康第<br>1 天<br>Health<br>1st day | 健康第<br>2 天<br>Health<br>2nd day | 健康第<br>3 天<br>Health<br>3rd day | 虫害第<br>1 天<br>Larval<br>damaged<br>1st day | 虫害第<br>2 天<br>Larval<br>damaged<br>2nd<br>day | 虫害第<br>3 天<br>Larval<br>damaged<br>3rd day | 机械损伤<br>第 1 天<br>Mechanical<br>damaged<br>1st day | 机械损伤第<br>2 天<br>Mechanical<br>damaged<br>2nd day | 机械损伤<br>第 3 天<br>Mechanical<br>damaged<br>3rd day |
| 14        | (3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯<br>(3E)-4,8-Dimethylnona-1,3,7-triene | 19945-61-0       | 15.645                          | 烯烃类<br>Olefins | —                               | —                               | —                               | 0.210±<br>0.027 a                          | 0.172±<br>0.032 ab                            | 0.034±<br>0.009 b                          | —                                                 | —                                                | —                                                 |
| 15        | (Z)-3-己烯基乙酸酯<br>(Z)-3-Hexenyl acetate                        | 3681-71-8        | 16.105                          | 酯类<br>Ester    | —                               | —                               | —                               | 0.511±<br>0.104 aA                         | 0.054±<br>0.015 abA                           | 0.022±<br>0.010 b                          | 0.017±<br>0.005 aB                                | 0.013±<br>0.003 aA                               | —                                                 |
| 16        | 正己醇<br>1-Hexanol                                             | 111-27-3         | 17.890                          | 醇类<br>Alcohol  | —                               | —                               | —                               | —                                          | —                                             | 0.042±<br>0.018                            | —                                                 | —                                                | —                                                 |
| 17        | (Z)-3-己烯醇<br>(Z)-3-Hexen-1-ol                                | 928-96-1         | 19.170                          | 醇类<br>Alcohol  | —                               | —                               | —                               | 0.262±<br>0.034 A                          | —                                             | —                                          | 0.030±<br>0.004 B                                 | —                                                | —                                                 |
| 18        | (E)-2-己烯醇<br>(E)-2-Hexenol                                   | 928-95-0         | 20.170                          | 醇类<br>Alcohol  | —                               | —                               | —                               | 0.125±<br>0.014 aA                         | 0.029±<br>0.005 ab                            | 0.031±<br>0.017 b                          | 0.014±<br>0.002 B                                 | —                                                | —                                                 |
| 19        | 苯甲醛<br>Benzaldehyde                                          | 100-52-7         | 24.525                          | 醛类<br>Aldehyde | 0.162±<br>0.021 aA              | 0.046±<br>0.003 aB              | 0.116±<br>0.027 aA              | 0.062±<br>0.016 A                          | —                                             | —                                          | 0.071±<br>0.014 aA                                | 0.072±<br>0.009 aA                               | 0.051±<br>0.007 aB                                |
| 20        | 芳樟醇<br>Linalool                                              | 78-70-6          | 26.175                          | 醇类<br>Alcohol  | —                               | —                               | —                               | —                                          | 0.096±<br>0.020 a                             | 0.014±<br>0.002 b                          | —                                                 | —                                                | —                                                 |
| 21        | β-石竹烯<br>β-Caryophyllene                                     | 87-44-5          | 27.605                          | 萜烯类<br>Terpene | —                               | —                               | —                               | 0.246±<br>0.010 a                          | 0.076±<br>0.006 ab                            | 0.058±<br>0.008 b                          | —                                                 | —                                                | —                                                 |
| 22        | 2-甲基-1-戊烯<br>2-Methyl-1-pentadecene                          | 29833-69-0       | 28.470                          | 烯烃类<br>Olefins | —                               | —                               | —                               | —                                          | 0.012±<br>0.001 A                             | —                                          | —                                                 | 0.014±<br>0.003 A                                | —                                                 |
| 23        | 十九烷醇<br>1-Nonadecanol                                        | 1454-84-8        | 29.995                          | 醇类<br>Alcohol  | —                               | —                               | —                               | —                                          | —                                             | —                                          | 0.062±<br>0.005                                   | —                                                | —                                                 |
| 24        | 苯乙醇<br>Benzene ethanol                                       | 60-12-8          | 39.925                          | 醇类<br>Alcohol  | —                               | —                               | —                               | —                                          | 0.048±<br>0.009 a                             | 0.027±<br>0.008 a                          | —                                                 | —                                                | —                                                 |
| 25        | 吡啶<br>Indole                                                 | 120-72-9         | 51.200                          | 吡啶类<br>Indoles | —                               | —                               | —                               | 0.186±<br>0.025 a                          | 0.355±<br>0.079 a                             | —                                          | —                                                 | —                                                | —                                                 |

—: 未被检测到的物质。表中数据为平均值±标准误 ( $n=4$ ); 数据后的不同字母表示显著性差异 ( $P < 0.05$ , 克鲁斯卡尔-沃利斯检验), 小写字母表示在同一状态下不同时间处理的显著性差异, 大写字母表示在不同状态下相同时间内的显著性差异。

—: Not detected. Data in the table are mean ± SE ( $n=4$ ). Different letters following the data indicate significant differences ( $P < 0.05$ , Kruskal-Wallis test). The different lowercase letters show the significant differences at different time under the same state, while the different uppercase letters show the significant differences at the same time under different states.

吡啶和 1 种酮; 第 2 天机械损伤棉花中鉴定出 8 种成分, 为 2 种醛、2 种烯烃、1 种萜烯、1 种酯、1 种酮和 1 种炔烃。第 3 天 3 种状态下共有的挥发物成分仍仅为 1-癸炔, 且健康状态下棉花 1-癸炔的释放量显著多于机械损伤 (表 1)。第 3 天虫害棉花挥发物共 11 种, 其中醇类物质种类最多共 4 种, 以及 3 种萜烯、1 种醛、1 种烯烃、1 种酯和 1 种炔烃; 机械损伤棉花中鉴定出 5 种成分, 为 2 种醛、1 种萜烯、1 种酮和 1 种炔烃。

相同状态下, 不同时间内棉花挥发物的成分种类和含量变化较小, 健康棉花中的 2 种挥发物成分 1-癸炔和苯甲醛, 在不同时间内 2 种物质的释放量差异均不显著。虫害棉花中鉴定出 23 种挥发物成分, 在 3 个时间段内共同存在的成分有 8 种, 包括 3 种萜烯、1 种醇、1 种醛、1 种酯、1 种烯烃和 1 种炔烃, 其中第 1 天释放的  $\beta$ -蒎烯、(3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯、(Z)-3-己烯基乙酸酯、(E)-2-己烯醇和  $\beta$ -石竹烯显著多于第 3 天 (表 1); 第 1 天存在的特有成分有 7 种, 分别为  $\alpha$ -蒎烯、正己醛、3-己烯醛、(Z)-2-己烯基乙酸酯、2-己烯酸甲酯、(Z)-3-己烯醇和苯甲醛, 第 2 天存在的特有成分仅 1-十三烯 1 种。机械损伤棉花中鉴定出 11 种挥发物成分, 其中仅正辛醛和十九烷醇两种物质为机械损伤棉花的特有成分, 在 3 个时间段内共同存在的成分为 1-癸炔和苯甲醛, 且不同时间释放量无显著差异; 相较于其他两个时间段, 第 1 天存在的特有成分有 3 种, 分别为 (Z)-3-己烯醇、(E)-2-己烯醇和十九烷醇, 第 2 天存在的特有成分有 2 种, 为 1-十三烯和 2-甲基-1-戊烯。

**2.2.2 棉花挥发物主成分分析 (PCA) 及聚类分析 (CA)** 对不同状态下的棉花所释放的挥发物成分进行主成分分析, 结果表明, 25 种成分中的 3 个主成分可解释的方差百分比达到 76.6%。前两个主成分可解释总变异程度的 65.3%, 其中第一主成分对总体的解释程度为 47.9%, 第二主成分为 17.4% (图 2)。前两个主成分的聚类分析结果表明, 各处理中的 4 个重复之间相差不大, 但是相同处理的不同时间段间的相似性差异明显。健康棉花第 1 天、第 2 天和第

3 天 3 个处理之间的相似性相差小于 10%, 虫害第 1 天、第 2 天和第 3 天时 3 个处理之间的相似性相差约为 80%, 机械损伤棉花第 1 天、第 2 天和第 3 天时 3 个处理之间的相似性相差约 70%。不同处理之间的相似性由大到小依次排列为健康第 1 天、健康第 3 天、健康第 2 天、机械损伤第 1 天、虫害第 3 天、机械损伤第 3 天、虫害第 2 天、机械损伤第 2 天和虫害第 1 天 (图 3)。

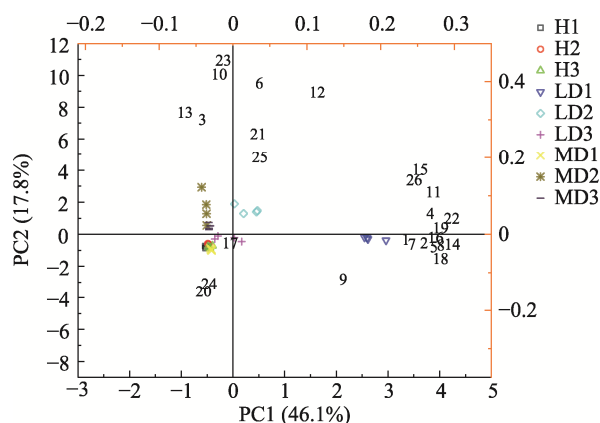


图 2 3 种状态下不同时间棉花挥发物主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis (PCA) of volatile compounds of cotton under 3 states at different times

H1- H3: 分别代表健康棉花第 1 天、第 2 天和第 3 天释放的挥发物; LD1-LD3: 分别代表虫害棉花第 1 天、第 2 天和第 3 天释放的挥发物; MD1-MD3: 分别代表机械损伤棉花第 1 天、第 2 天和第 3 天释放的挥发物。图中数字 1-25 分别与表 1 中的成分相对应。

H1- H3: Volatiles released by healthy cottons in the 1st day, 2nd day and 3rd day, respectively; LD1-LD3: Volatiles released by larval damaged cottons in the 1st day, 2nd day and 3rd day, respectively; MD1-MD3: Volatiles released by mechanical damaged cottons in the 1st day, 2nd day and 3rd day, respectively. Number 1-25 inside the figure corresponds to compounds in table 1.

根据各成分在主成分 1 和主成分 2 上所占权重, 健康棉花挥发物主要与 1-癸炔和苯甲醛 2 种物质密切相关; 虫害棉花挥发物主要与柠檬烯、芳樟醇、苯乙醇、环己酮、(3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯、吡啶、 $\beta$ -罗勒烯、 $\beta$ -蒎烯、 $\beta$ -石竹烯、(E)-2-己烯醇、 $\alpha$ -蒎烯、(Z)-3-己烯基乙酸酯、正己醛、(Z)-2-己烯基乙酸酯、(E)-2-己烯醛、3-己烯醛、2-己烯酸甲酯、(Z)-3-己烯醇等成分密切相关; 机械损伤棉花与正辛醛、1-十三烯、2-

甲基-1-戊烯、柠檬烯、芳樟醇和苯乙醇等成分密切相关。

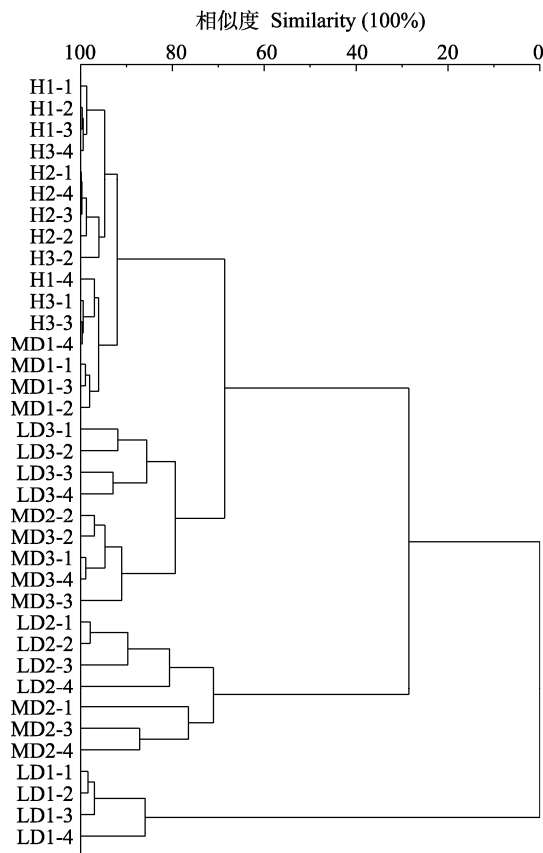


图3 基于3种状态下不同时间棉花挥发物主成分1和2的聚类分析

Fig. 3 Clustering analysis based on principal components 1 and 2 of cotton volatiles under 3 states at different time

H1-1 – H1-4 – H3-1 – H3-4: 分别代表健康棉花 1-4 在第 1 天、第 2 天和第 3 天释放的挥发物; LD1-1 – LD1-4 – LD3-1 – LD3-4: 分别代表虫害棉花 1-4 在第 1 天、第 2 天和第 3 天释放的挥发物; MD1-1 – MD1-4 – MD3-1 – MD3-4: 分别代表机械损伤棉花 1-4 在第 1 天、第 2 天和第 3 天释放的挥发物。H1-1 – H1-4 – H3-1 – H3-4: Volatiles released by healthy cottons 1-4 in the 1st day, 2nd day and 3rd day, respectively; LD1-1 – LD1-4 – LD3-1 – LD3-4: Volatiles released by larval damaged cottons 1-4 in the 1st day, 2nd day and 3rd day, respectively; MD1-1 – MD1-4 – MD3-1 – MD3-4: Volatiles released by mechanical damaged cottons 1-4 in the 1st day, 2nd day and 3rd day, respectively.

### 3 讨论与结论

在与植物的长期共同进化中,植食性昆虫形

成了一套独特的适应机制,即成虫可以通过感受寄主植物状态来判断并选择对后代更加有利的植株,如相比于受同种幼虫危害的玉米植株,草地贪夜蛾的雌蛾更加偏好在未受损伤的植株上进行产卵 (Signoretta *et al.*, 2012); 夜蛾 *Copitarsia decolora* 能够通过区分健康、机械损伤与虫害 3 种状态下的寄主植物挥发物,并选择健康植株进行产卵 (Reyes-Prado *et al.*, 2020); 黄地老虎雌虫在幼虫危害的棉花上的产卵量显著低于健康棉花 (李梦宇等, 2022)。本研究测试了草地贪夜蛾已交配雌虫对健康、虫害和机械损伤 3 种不同状态下棉花挥发物第 1 天、第 2 天和第 3 天 3 个时间段内的产卵选择,发现在 3 个时间段内虫害处理雌虫的卵块数和产卵量均小于健康和机械损伤 2 个处理,且第 1 天健康与虫害两个处理的选择有显著差异,产卵偏好为健康>机械损伤>虫害。在第 2 天和第 3 天两个时间段内,不同处理间产卵选择差异不明显。草地贪夜蛾的这种产卵选择行为可有效避免同种或不同个体在同一植株上的生态位竞争,为后代的提供充足的生存空间。

自然环境下生长的植物会受到环境中的多种损害,大致可分为两类,即机械损伤与虫的取食危害。受到损害的植物会释放与健康状态下不同的挥发物,或改变部分挥发物的释放量以达到自我防御的目的,在调控昆虫的种内关系中发挥着重要作用 (Skoczek *et al.*, 2017; 王志宇等, 2020)。本实验通过对 3 个状态下不同时间段内棉花挥发物的定性与定量分析,发现挥发物的种类及含量会随棉花状态的变化而发生变化。PCA 与 CA 分析结果显示,3 个处理间棉花挥发物在相同时间段内相差较大,相较于虫害棉花,机械损伤棉花挥发物与健康棉花更为接近。机械损伤棉花挥发物中有 11 种成分,除十九烷醇和正辛醛为特有成分外,其余 9 种中有 2 种为健康状态下的共有成分,7 种为虫害状态下的共有成分。虫害棉花释放的挥发物种类最多共 23 种,其中萜烯类物质种类最多,相较于机械损伤和健康两种状态下的棉花,由虫害诱导产生的特有成分包括  $\alpha$ -蒎烯、正己醛、 $\beta$ -蒎烯、3-己烯醛、(E)-2-己烯醛、(Z)-2-己烯基乙酸酯、 $\beta$ -罗勒烯、2-己烯

酸甲酯、(3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯、正己醇、芳樟醇、 $\beta$ -石竹烯、苯乙醇和吡嗪 14 种物质。斜纹夜蛾幼虫为害后的棉花会释放吡嗪类物质,能够抑制雌蛾的产卵 (Fukushima *et al.*, 2002); 海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 取食棉花后会诱导产生 (3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯,能够抑制其对于信息素的选择进而影响交配和产卵行为 (Hatano *et al.*, 2015); 在产卵笼试验中,芳樟醇可显著驱避黄地老虎雌蛾产卵,而苯甲醛则吸引其产卵 (李梦宇等, 2022)。被草地贪夜蛾幼虫危害后的玉米释放的 (Z)-3-己烯基乙酸酯、 $\beta$ -芳樟醇、(E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯和吡嗪等成分可以引起其雌蛾的触角电位反应 (Pinto-Zevallos *et al.*, 2016)。因此,结合产卵行为实验结果,推测草地贪夜蛾在不同状态下棉花上的着卵量差异主要是由于棉花受害后产生的具有驱避作用的挥发物成分所影响。

此外,植物在受到损伤后次生代谢产物的种类和含量会随时间变化而发生改变,当植物遭受害虫危害或机械损伤后,挥发物在一定时间内大量产生,随后开始降低 (Baldwin and Schultz, 1983)。与健康棉花相比,草地贪夜蛾幼虫的持续为害会导致棉花释放的挥发物,尤其是萜烯类物质在 2 d 后上升到较高水平,且在一定程度上维持较高的挥发物释放量 (Magalhães *et al.*, 2018)。茶树在被茶尺蠖 *Ectropis oblique hypulina* 危害后 6 h,主要诱导挥发物的释放量显著高于危害后的 28 h (蔡晓明, 2009)。双斑长跗萤叶甲 *Monolepta hieroglyphica* 取食危害棉花 6、18、24、36 和 48 h 后各时间段收集到的挥发性物质中均以萜烯类为主,危害后 18 h 释放的挥发物含量最多,随后下降 (杨陈等, 2022)。高浓度的寄主植物棉花、玉米、番茄挥发物能够显著抑制草地贪夜蛾产卵 (Rojas *et al.*, 2003)。本研究分析了第 1 天内草地贪夜蛾严重为害棉花时挥发物的释放情况,发现在第 1 天内释放了大量萜烯类物质。随时间的增加,虫害与机械损伤棉花释放的挥发物逐渐降低,趋同于健康状态下的挥发物。高浓度的植物挥发物能够抑制夜蛾的产卵行为 (Rojas *et al.*, 2003),且受害后产生的大量萜烯类挥发物对夜蛾的产卵具有明显的驱

避作用 (Zakir *et al.*, 2013)。这可能说明本研究中草地贪夜蛾在第 1 天内的产卵抑制很可能与萜烯类挥发物的高释放量有关。此外, HIPVs 不仅可以吸引天敌而且可以刺激邻近植物产生相似的防御反应以达到抵御害虫的目的。但长时间存在的高水平次生代谢产物也可能对植物自身产生不良影响,如增加植物自身的消耗、抑制自身生长等 (Panda *et al.*, 2021)。因此,在有限的资源条件下,植物合理调整自我防御水平是十分重要的。

结合挥发物成分分析及主成分分析,推测虫害棉花对草地贪夜蛾的产卵的驱避作用与(3E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬二烯、芳樟醇和吡嗪等成分有关,苯甲醛可能参与草地贪夜蛾对棉花的寄主定位,但棉花挥发物在草地贪夜蛾产卵行为中发挥的作用则需要具体到单个成分进行更加深入的研究。

## 参考文献 (References)

- Addesso KM, McAuslane HJ, Alborn HT, 2011. Attraction of pepper weevil to volatiles from damaged pepper plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 138(1): 1–11.
- Baldwin IT, Schultz JC, 1983. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: Evidence for communication between plants. *Science*, 221(4607): 277–279.
- Cai XM, 2009. The emission of tea plant volatiles induced by three herbivore insect pests. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [蔡晓明, 2009. 三种茶树害虫诱导茶树挥发物的释放规律. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- De Moraes C, Mescher M, Tumlinson J, 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410(6828): 577–580.
- Dicke M, Van Beek TA, Posthumus MA, Ben Dom N, Van Bokhoven H, De Groot A, 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions involvement of host plant in its production. *Journal of Chemical Ecology*, 16(2): 381–396.
- Fukushima J, Kainoh Y, Honda H, Takabayashi J, 2002. Learning of herbivore-induced and nonspecific plant volatiles by a parasitoid, *Cotesia kariyai*. *Journal of Chemical Ecology*, 28(3): 579–586.
- Hardke JT, Lorenz GM, III, Leonard BR, 2015. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) ecology in southeastern cotton. *Journal*

- of *Integrated Pest Management*, 6(1): 10.
- Hatano E, Saveer AM, Borrero-Echeverry F, Strauch M, Zakir A, Bengtsson M, Ignell R, Anderson P, Becher PG, Witzgall P, Dekker T, 2015. A herbivore-induced plant volatile interferes with host plant and mate location in moths through suppression of olfactory signaling pathways. *BMC Biology*, 13: 75.
- Ingber DA, Christensen SA, Alborn HT, Hiltbold I, 2021. Detecting the conspecific: Herbivory-induced olfactory cues in the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Metabolites*, 11(9): 583.
- Júnior ALB, Campos ZR, Campos AR, Filho WVV, Campos OR, 2013. *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) in cotton: Vertical distribution of egg masses, effects of adult density and plant age on oviposition behavior. *Arquivos do Instituto Biológico*, 80(4): 424–429.
- Li MY, Zhang T, Xia SK, Xiao HJ, Lu YH, 2022. Cotton plant volatiles induced by larval feeding of *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae) deter oviposition of conspecific females. *Acta Entomologica Sinica*, 65(3): 304–311. [李梦宇, 张涛, 夏施珂, 肖海军, 陆宴辉, 2022. 黄地老虎幼虫取食诱导的棉花植株挥发物驱避雌蛾产卵. 昆虫学报, 65(3): 304–311.]
- Liu XL, Zhang J, Yan Q, Miao CL, Han WK, Hou W, Yang K, Hansson BS, Peng YC, Guo JM, Xu H, Wang CZ, Dong SL, Knaden M, 2020. The molecular basis of host selection in a crucifer-specialized moth. *Current Biology*, 30(22): 4476–4482.
- Magalhães DM, Borges M, Laumann RA, Moraes MCB, 2018. Influence of multiple- and single-species infestations on herbivore-induced cotton volatiles and *Anthonomus grandis* behavior. *Journal of Pest Science*, 91(3): 1019–1032.
- Nagoshi RN, Adamczyk-Jr JJ, Meagher RL, Gore J, Jackson R, 2007. Using stable isotope analysis to examine fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in a cotton habitat. *Journal of Economic Entomology*, 100(5): 1569–1576.
- Panda S, Kazachkova Y, Aharoni A, 2021. Catch-22 in specialized metabolism: Balancing defense and growth. *Journal of Experimental Botany*, 72(17): 6027–6041.
- Pinto-Zevallos DM, Strapasson P, Zarbin P, 2016. Herbivore-induced volatile organic compounds emitted by maize: Electrophysiological responses in *Spodoptera frugiperda* females. *Phytochemistry Letters*, 16: 70–74.
- Reyes-Prado H, Jimenez-Perez A, Arzuffi R, Robledo N, 2020. *Copitarsia decolora* Guenee (Lepidoptera: Noctuidae) females avoid larvae competition by detecting larvae damaged plants. *Scientific Reports*, 10(1): 5633.
- Rojas JC, Virgen A, Cruz-López L, 2003. Chemical and tactile cues influencing oviposition of a generalist moth, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 32(6): 1386–1392.
- Skoczek A, Piesik D, Wenda-Piesik A, Buszewski B, Bocianowski J, Wawrzyniak M, 2017. Volatile organic compounds released by maize following herbivory or insect extract application and communication between plants. *Journal of Applied Entomology*, 141(8): 630–643.
- Signoretti AG, Peñaflo MF, Bento JM, 2012. Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), female moths respond to herbivore-induced corn volatiles. *Neotropical Entomology*, 41(1): 22–26.
- Tang R, Zhang F, Kone NG, Chen JH, Zhu F, Han RC, Lei CL, Kenis M, Huang LQ, Wang CZ, 2016. Identification and testing of oviposition attractant chemical compounds for *Musca domestica*. *Scientific Reports*, 6: 33017.
- Tasin M, Backman AC, Bengtsson M, Ioriatti C, Witzgall P, 2006. Essential host plant cues in the grapevine moth. *Naturwissenschaften*, 93(3): 141–144.
- Valladares GA, Coll-Aráoz MV, Alderete M, Vera MT, Fernández PC, 2020. Previous herbivory alerts conspecific gravid sawflies to avoid unsuitable host plants. *Bulletin of Entomological Research*, 110(4): 438–448.
- Wang ZY, Hao C, Wang CZ, Yan XZ, 2020. Olfactory responses of *Plutella xylostella* adults to intact and mechanically damaged *Mentha spicata* plants. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(2): 371–378. [王志宇, 郝赤, 王琛柱, 闫喜中, 2020. 小菜蛾成虫对健康和机械损伤薄荷的嗅觉反应. 应用昆虫学报, 57(2): 371–378.]
- Yang C, Guo DD, He WJ, Meng HY, Zhu JW, Shi WL, Chen J, 2022. Effects of feeding by *Monolepta hieroglyphica* Motschulsky on composition and quantity of cotton volatiles. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 50(8): 117–124. [杨陈, 郭丹丹, 何婉洁, 孟涵颖, 朱佳伟, 施文龙, 陈静, 2022. 双斑长跗蚱叶甲取食对棉花挥发物组成和含量的影响. 江苏农业科学, 50(8): 117–124.]
- Zakir A, Bengtsson M, Sadek MM, Hansson BS, Witzgall P, Anderson P, 2013. Specific response to herbivore-induced de novo synthesized plant volatiles provides reliable information for host plant selection in a moth. *Journal of Experimental Biology*, 216(17): 3257–3263.