

昆虫寄主选择行为的进化机制*

王争艳^{1**} 李心田¹ 鲁玉杰¹ 莫建初²

(1. 河南工业大学粮油食品学院 郑州 450052; 2. 浙江大学昆虫科学研究所 杭州 310029)

摘要 昆虫的寄主选择行为受到遗传、可传承的环境因素或学习行为的调控。尽管大量实验已证实昆虫寄主选择中的遗传变异,但在实际中很难将其与温度、营养、条件作用和可传承的环境因素的作用区别开来。一些报道已证实可传承的环境因素会影响昆虫的寄主选择行为。幼虫期和成虫期对寄主的经历可以改变该虫态的取食和产卵寄主偏嗜行为。虽然巴甫洛夫条件反射和神经组织移植实验初步揭示了幼虫经历对成虫气味选择行为的影响,但寄主选择行为中的前印象条件作用尚需进一步验证。在城市垃圾生态系统中,杂食性的蝇类的取食和产卵选择行为较腐食性的蝇类更易受到学习经历的重塑。

关键词 寄主选择,遗传性偏嗜,学习性偏嗜,前印象条件作用

Principles of host-selection evolution in insects

WANG Zheng-Yan^{1**} LI Xin-Tian¹ LU Yu-Jie¹ MO Jian-Chu²

(1. College of Food Sciences, Henan University of Technology, Zhengzhou 450052, China;

2. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract The host preference of an insect can be genetic, caused by otherwise heritable environmental effects, or shaped by experience within the insect's lifetime. While genetic variation in habitat selection appears to be widespread it can be extremely difficult to prove that host preferences observed in the field have a genetic basis and are not the result of other factors, such as temperature, nutrition, conditioning and inherited environmental effects. There is some published evidence that inherited environmental effects influence habitat selection and that experience can modify feeding and oviposition preferences. Although a Pavlovian conditioning test and a nervous tissue grafting test challenged the assumptions of the preimaginal conditioning hypothesis, this result needs further investigation. The feeding and oviposition preferences of polyphagous flies in urban garbage were more plastic than those of saprophagous flies.

Key words host choice, heritable preference, learned host preferences, preimaginal conditioning

雌虫产卵偏嗜行为和幼虫取食偏嗜行为是评价昆虫对某种寄主接受程度的2个指标(Thompson, 1988)。据此,可以将一种昆虫的寄主分为3类:自然寄主,可以接受的非自然寄主,不可接受的营养基质(De Boer and Hanson, 1984)。取食或对自然寄主的产卵偏嗜行为的可遗传性会引起昆虫偏嗜在某种食物或植物上生长。另外,昆虫生活史某时期对某植物或食物的经历也会引起昆虫的偏嗜行为。因此,昆虫的寄主选择行为受到以下机制的调控:遗传调控,如昆虫对自然寄主的嗜食或产卵偏嗜;可传承的环境因素的调控,如亲代残留的食物气味物质的影响;自身先前经

历(学习行为)的影响。后两者为条件作用性偏嗜。在特定的进化时段,这三种机制独立或协同来调控昆虫的寄主选择行为(Barron, 2001)。

1 遗传和可传承的环境因素的调控

遗传和可传承的环境因素引起的昆虫寄主偏嗜行为都属于遗传性偏嗜。尽管大量实验已证实昆虫寄主选择中的遗传变异,但在实验中很难区分遗传变异与温度、营养、条件作用或可传承的环境因素的作用(Rossiter, 1996)。一些实验已证实可传承的环境因素会影响昆虫的寄主选择行为,如 *Ophraella notulata* 亲代取食过的食物能显著影

* 资助项目:河南工业大学博士基金项目(150434)的支持。

** 通讯作者, E-mail: zywangedu@yahoo.cn

收稿日期:2010-04-22, 接受日期:2010-12-01

响后代的产卵行为(Barron,2001);亲代经历反-茴香脑和川楝素后,粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 和小菜蛾 *Plutella xylostella* F₁ 代幼虫对两者的拒食行为显著降低(Akhtar and Isman,2003)。

尽管有很多实验证实寄主多态性(host-associated polymorphism)的存在,但是仅有少数文献记载基因变异如何影响昆虫的寄主选择行为。如可能由于周边感受器对寄主引诱物信息的感受作用存在差异,苹果绕实蝇 *Rhagoletis pomonella* 和越桔绕实蝇 *Rhagoletis mendax* 以及苹果实蝇不同寄主宗(host race)的寄主偏嗜存在差异。触角敏感度在寄主变更和该属物种形成的过程中起到了重要的作用。另外,遗传因素控制的寄主偏嗜行为很不稳定,经常会被经历和条件作用重塑(Barron,2001)。

2 学习行为

对寄主的经历可以改变昆虫的取食和产卵寄主偏嗜行为。很多目的昆虫都能够学习寄主的特征信息,但是尚需进一步证实幼虫期的条件性偏嗜行为对成虫寄主选择行为的影响。

2.1 幼虫期的学习行为

幼虫期的经历对幼虫随后的行为有显著的影响。如幼虫期的取食经历能明显影响幼虫随后对潜在拒食剂的反应。在其它寄主上的取食经历促进昆虫对拒食剂敏感性的发展,而连续接触拒食剂则会引起习惯性反应或抑制敏感性的发展(Renwick and Huang,1995;Chow *et al.*,2005)。值得注意的是,昆虫寄主选择行为诱导的程度受到虫龄以及诱导作用持续时间的影响。Szentesi 和 Jermy(1990)认为昆虫在学习敏感期(sensitive period)的寄主经历会持久影响随后的选择行为,并在烟草天蛾 *Manduca sexta* 的寄主选择实验得到了证实(Renwick and Huang,1996;De Boer,2004)。

2.2 成虫期的学习行为

成虫期的经历对成虫随后的行为有显著的影响。如果蝇属 *Drosophila* 成虫期的气味经历能明显减弱成虫对薄荷醇的驱避行为(Barron and Corbet,1999);粉斑螟 *Ephestia cautella* 和印度谷螟 *Plodia interpunctella* 羽化初期的食物经历能显著提高两者羽化后的成虫对该食物选择。并且与寄主定位过程(飞行搜索)相比,学习行为对成虫寄主接受行为(产卵)的影响更显著(Olsson *et al.*,

2006);玉米螟赤眼蜂 *Trichogramma ostrinae* 通过羽化后的学习才能获得对同种昆虫产生的抑制素的识别能力(王素琴等,2007);桃木虱 *Cacopsylla pyricola*、小麦瘿蚊 *Mayetiola destructor*(李月红和刘树生,2004)和小菜蛾(吕建华和刘树生,2006)等昆虫的成虫随着与不嗜好的寄主植物接触时间的延长,在该植物上产卵的相对嗜好性增加。

2.3 前印象条件作用

早期的文献认为幼虫期经历能够影响成虫的行为是合理的假设,并将其称作“前印象条件作用(preimaginal conditioning)”(Thorpe and Jones,1937)。在变态过程中,完全变态昆虫的神经系统发生显著的变化。在神经系统剧烈的重组过程中,很难保留以神经系统为基础的感受记忆信息。果蝇属 *Drosophila* 幼虫的感受组织在蛹期解体,成虫的感觉器官从器官芽中重新生成。大脑中参与学习和记忆行为的蕈形体与外部神经纤维重新连接。这些神经解剖学的研究进展对前印象条件作用产生了质疑。而最近的研究结果显示,在变态的早期,幼虫的高级神经元 Kenyon 的神经纤维溶解,但细胞体在变态过程中得以保存。这种神经元位于蕈形体和触角叶内,它们是嗅觉学习的核心,并参与了跨越变态的记忆行为(Tissot and Stocker,2000)。另外,在蛹期嗅觉神经纤维生成的过程中仍可发现嗅觉传入神经纤维,这些纤维可能仍具有传导功能(Tissot *et al.*,1997)。

昆虫其它行为的前印象条件作用已得到研究者的肯定。有关昆虫对光照、电击这些不利物理刺激回避行为的学习表明,幼虫所记忆的回避经历信息经历蛹期变态后,仍可保留到成虫并影响成虫行为(李月红和刘树生,2004)。而有关完全变态昆虫寄主选择行为的前印象条件作用的直接例证很少。这主要是由于幼虫的寄主信息可能存在成虫体内和蛹壳中及其表面,并且实验表明蛹表面残留的寄主信息足以诱导羽化后成虫的选择行为(Corbet,1985),因此无法排除幼虫期环境中化合物的持续污染,从而使研究者无法彻底证实前印象条件作用的存在。

但是,Tully 等(1994)证实了果蝇属的学习行为中存在前印象条件作用。作者使用巴甫洛夫条件反射方法研究野生果蝇幼虫的相关性学习和记忆保留行为。实验中,幼虫前后经历两种气味(乙酸乙酯和乙酸异戊酯),将其中一种气味与电击联

系。在其它前印象条件作用研究中,人们仅研究接触过新环境的幼虫羽化后的成虫行为变化。而 Tully 等(1994)将气味与电击进行绑定测试,观察成虫的条件性驱避行为。结果显示,乙酸乙酯和乙酸异戊酯对没有学习经历的果蝇具有引诱性,而将气味与电击(非条件刺激)共同作用于果蝇幼虫后,引起处理过的果蝇幼虫及其羽化后成虫对这两种气味产生驱避性的条件反射行为,而只经历气味或电击处理的果蝇未表现出类似的行为。这些行为不是简单的条件性气味的化学遗赠作用的结果。尽管与成虫期的条件作用相比,这种前印象条件作用较弱。但这至少证明了在变态过程中,昆虫能够保存对驱避作用的记忆。Tully 等(1994)的实验结论和方法值得在其它昆虫中进一步验证。

在另一个实验中, Ray (1999) 将羽化前 72 h 的家蝇 *Musca domestica* 用具有驱避活性的薄荷油和香叶醇处理 24 h 后,用蒸馏水漂洗蛹。随后羽化后的成虫对这些气味表现出明显的趋向性。在家蝇预蛹期脑部组织移植实验中,作者将经历过气味的幼虫的脑部组织移植到未经历气味的预蛹家蝇的头部,随后羽化的成虫表现出类似的气味条件学习行为。尽管在该实验中蛹被水洗,但无法完全排除化学遗赠的影响。不过该实验证实了神经组织移植可以传递行为变更的信息。如果能够排除化学遗赠的影响,该实验将会初步证实前印象条件作用的真实性。因此,用关联和非关联的条件作用和各种行为生测来揭示组织移植引起的行为变化的本质具有重要的意义。

3 城市蝇类的寄主选择行为

在城市生态系统中,蝇类赖以生存的畜粪、腐败的食物和动物组织等是城市垃圾的主要组分。而垃圾是一种不稳定的资源,通常不能满足一个或多个世代蝇生长发育的营养需求,因此,蝇类面临着不断更换幼虫食物和成虫产卵基质的情形。昆虫对经历过基质的学习行为有助于栖息地定位和选择行为,是昆虫面临易变资源的一种进化性行为,可以提高昆虫的存活率和促进种群的繁荣。在实验室,取食经历对 2 龄家蝇幼虫食物选择行为有显著影响,并且蛹期经历对雌家蝇产卵基质选择行为有显著影响,而幼虫期的经历对雌蝇产卵基质选择行为无显著影响,这证实了化学遗赠

假说。家蝇选择行为的可塑性与其杂食性相符,这在一定程度上受遗传控制,这也解释了家蝇的全球广泛分布。而取食经历并不能改变 2 龄大头金蝇 *Chrysomya megacephala* 幼虫的取食选择行为,并且幼虫或蛹期经历也不能改变羽化后的大头金蝇雌蝇的产卵基质选择行为(Wang and Mo, 2009),这可能是由于遗传前决定作用(Wood, 1963)使雌大头金蝇失去了选择和适应新产卵基质的能力。

参考文献(References)

- Akhtar Y, Isman MB, 2003. Larval exposure to oviposition deterrents alerts subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. *J. Chem. Ecol.*, 29(8): 1853—1870.
- Barron AB, Corbet SA, 1999. Preimaginal conditioning in *Drosophila* revisited. *Anim. Behav.*, 58(3): 621—628.
- Barron AB, 2001. The life and death of Hopkins' host-selection principle. *J. Insect Behav.*, 14(6): 725—737.
- Chow JK, Akhtar Y, Isman MB, 2005. The effects of larval experience with a complex plant latex on subsequent feeding and oviposition by the cabbage looper moth: *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*, 15(3): 129—133.
- Corbet SA, 1985. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecol. Entomol.*, 10(2): 143—153.
- De Boer G, 2004. Temporal and developmental aspects of diet-induced food preferences in larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Entomol. Exp. Appl.*, 113(3): 197—204.
- De Boer G, Hanson FE, 1984. Foodplant selection and induction of feeding preference among host and non-host plants in larvae of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Entomol. Exp. Appl.*, 35(2): 177—193.
- 李月红, 刘树生, 2004. 植食性昆虫的学习行为. *昆虫学报*, 47(1): 106—116.
- 吕建华, 刘树生, 2006. 欧洲山芥对小菜蛾个体发育及产卵选择性的影响. *植物保护学报*, 33(1): 6—10.
- Olsson PO, Anderbrant CO, Löfstedt C, 2006. Experience influences oviposition behaviour in two pyralid moths, *Ephestia cautella* and *Plodia interpunctella*. *Anim. Behav.*, 72(3): 545—551.
- Ray S, 1999. Survival of olfactory memory through metamorphosis in the fly *Musca domestica*. *Neurosci. Lett.*, 259(1): 37—40.
- Renwick JAA, Huang XP, 1996. Development of sensitivity to feeding deterrents in larvae of *Pieris rapae*. *Entomol. Exp.*

- Appl. ,80(1): 90—92.
- Renwick JAA, Huang XP, 1995. Rejection of host plant by larvae of cabbage butterfly: diet-dependent sensitivity to an antifeedant. *J. Chem. Ecol.* ,21(4): 465—474.
- Rossiter MC, 1996. Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* ,27: 451—476.
- Szentesi Á, Jermy T, 1990. The role of experience in host plant choice by phytophagous insects//Bernays EA. *Insect-Plant Interactions*, vol. 2. Boca Raton, FL: CRC Press. 39—74.
- Thompson JN, 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol. Exp. Appl.* ,47(1): 3—14.
- Thorpe WH, Jones FGW, 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*, 124: 56—81.
- Tissot M, Gendre N, Hawken A, Störtkuhl KF, Stocker RF, 1997. Larval chemosensory projections and invasion of adult afferents in the antennal lobe of *Drosophila*. *J. Neurobiol.* ,32: 281—297.
- Tissot M, Stocker RF, 2000. Metamorphosis in *Drosophila* and other insects: the fate of neurons throughout the stages. *Prog. Neurobiol.* ,62(1): 89—111.
- Tully T, Cambiazo V, Kruse L, 1994. Memory through metamorphosis in normal and mutant *Drosophila*. *J. Neurosci.* ,14(1): 68—74.
- 王素琴, 练永国, 康总江, 墨铁路, 2007. 玉米螟赤眼蜂 *Trichogramma ostrinae* 寄主标记信息素和学习经历对产卵行为的影响. *生态学报*, 27(9): 3910—3915.
- Wang ZY, Mo JC, 2009. Effects of experience on subsequent feeding or oviposition preference in *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) and *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *J. Entomol. Sci.* ,44(3): 187—192.
- Wood DL, 1963. Studies on host selection by *Ips confusus* (Leconte). *Univ. Calif. Publ. Entomol.* ,27(3): 241—282.