挥发性化合物对枯叶蛱蝶觅食的引诱作用*

唐宇翀[1，2**] 陈晓鸣[2***] 周成理[2]

（1. 广安职业技术学院，广安 638000；2. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所，昆明 650224）

摘 要 **【目的】** 鉴于枯叶蛱蝶 *Kallima inachus*(Boisduval) 在觅食过程中以嗅觉信息为主导，本研究试图找出吸引枯叶蛱蝶觅食的关键化合物。**【方法】** 本文利用顶空抽样法收集了西瓜、柿子、香蕉、苹果、橙和梨 6 种半腐烂水果的挥发物，并用 GC/MS 测定了其成分。然后从中筛选出 5 种挥发物以及前人报道的存在于腐烂发酵物中的乙醇和乙酸，通过田间行为观察研究了枯叶蛱蝶对这些挥发物分别与乙醇和去离子水对比的引诱效果。**【结果】** 在 0.5%浓度下，供试挥发物都对枯叶蛱蝶觅食有一定的引诱作用，其中，乙酸乙酯、丁酮和α-蒎烯引诱效果与乙醇无显著差异（P>0.05），且均显著高于去离子水（P<0.05）；异戊醇、乙酸和乙酸异戊酯的引诱效果均显著低于乙醇（P<0.05），略高于去离子水但均差异不显著（P>0.05）；乙醇的引诱次数高于丁酮、α-蒎烯、异戊醇、乙酸和乙酸异戊酯。**【结论】** 乙醇是枯叶蛱蝶觅食的关键化合物；枯叶蛱蝶在觅食过程中可利用多种气味信息。结果可为今后制定枯叶蛱蝶保护措施提供依据。

关键词 枯叶蛱蝶，挥发物，取食反应，引诱效果

The attractiveness of volatile compounds to foraging *Kallima inachus* (Boisduval)

TANG Yu-Chong[1, 2**] CHEN Xiao-Ming[2***] ZHOU Cheng-Li[2]

(1. Guang' an Vocational & Technical College, Guangan 638000, China;
2. The Research Institute of Resource Insects, CAF, Kunming 650224, China)

Abstract **[Objectives]** To determine the key compounds that attract foraging *Kallima inachus* (Boisduval) to fruits. **[Methods]** The dynamic headspace adsorption method was used to collect volatile compounds from six different rotting fruits (pear, apple, banana, watermelon, orange, and persimmon) which were then analyzed by auto thermal-desorption gas chromatography/mass spectrometry. The five volatile compounds found in the six fruits, as well as two others found in other fermented foods by previous studies, were selected to test the feeding responses of naive adults to each compound relative to ethanol and deionized water. **[Results]** All the test compounds were attractive to adults at a dose of 0.5%. There was no significant difference in the attractiveness of ethyl acetate, butanone, α-pinene and ethanol (P>0.05) but all of these compounds were significantly more attractive than deionized water (P<0.05). 3-methyl-1-butanol, 3-methyl-1-butanoacetate and acetic acid were not significantly more attractive than deionized water (P>0.05) and were much less attractive than ethanol (P<0.05). Ethanol was the most attractive the substance tested except ethyl acetate. **[Conclusion]** The results show that ethanol plays a crucial role in the foraging of adult *K. inachus* but also that foraging adults are attracted by a variety of chemical signals. These results provide a basis for developing methods to control *K. inachus*.

Key words *Kallima inachus*, volatile compounds, foraging responses, attraction

* 资助项目：云南省社会发展重大项目：大理蝴蝶泉蝴蝶飞舞自然景观构建重现技术研究及应用（2-351）

**E-mail: tangyuchong@126.com

***通讯作者，E-mail: xmchen@vip.km169.net

收稿日期：2013-10-31，接受日期：2014-01-20

补充营养对昆虫繁衍后代、维持日常生命活动和寿命意义重大（Braby and Jones，1995；O'Brien *et al.*，2004；Mevi-Schütz and Erhardt，2005；Bauerfeind *et al.*，2007；Dierks and Fischer，2008；Molleman *et al.*，2008）。根据食性可将蝶类划分为访花类、食腐类及既访花又食腐类（Gilbert，1972；DeVries，1988；DeVries e*t al.*，1997；DeVries and Walla，2001；Fischer *et al.*，2004；Molleman e*t al.*，2005；Ômura and Honda，2009）。绝大多数蝴蝶为访花种类，以花蜜为补充营养，个别种类取食花粉（Gilbert，1972），主要分布在温带地区。目前所知，凤蝶科 Papilionidae、粉蝶科 Pieridae 和弄蝶科 Hesperiidae，以及蛱蝶科 Nymphalidae 中斑蝶亚科 Danainae 的所有种类均属这类。食腐蝶类主要为蛱蝶科种类，大多分布在热带和亚热带地区，主要栖息于森林内部。成虫专性取食腐烂水果、阔叶树干虫蛀伤口渗出的树液、动物粪便及尸体等腐烂物（Boggs and Jackson，1991；Igarashi and Fukuda，1997；Ômura *et al.*，2000；DeVries and Walla，2001；Krenn，2008）。

Ômura 等（2000）认为与花相比，腐烂发酵物为成虫提供的视觉信息有限，食腐蝶类主要依靠嗅觉来发现和定向食物。一些专门设计的、用于研究食腐蝶类群落或种群的水果引诱实验结果也表明嗅觉信息是食腐蝶类觅食的重要线索（DeVries *et al.*，1997；Molleman *et al.*，2005）。Dierks 和 Fischer（2008）认为，腐烂水果中的糖类和醇类是眼蝶 *Bicyclus anynana* 的取食刺激物质，醇类作为远程信号，引导成虫对食物的定位。乙醇和乙酸激发琉璃蛱蝶 *Kaniska canace*（L.）、大红蛱蝶 *Vanessa indica*（Herbst）和朱蛱蝶 *Nymphalis xanthomelas*（L.）的喙伸张性反应（Ômura *et al.*，2000；Ômura and Honda，2009）。当乙醇或乙酸与低浓度糖混合后，对朱蛱蝶 *N. xanthomelas*、琉璃蛱蝶 *K. canace* 和大红蛱蝶 *V. indica* 取食有增效作用（Ômura and Honda，2003）。

枯叶蛱蝶 *Kallima inachus* Boisduval 隶属于鳞翅目 Lepidoptera 蛱蝶总科 Nymphaloidea 蛱蝶科 Nymphalidae 蛱蝶亚科 Nymphalinae 斑蛱蝶族 Hypolimni 枯叶蛱蝶属 *Kallima* Doubleday，分布于亚洲东部和南部的热带和亚热带地区（周尧，1994）。其精致的拟态和保护色，被认为是生物进化理论的经典例证，具有极高的观赏和收藏价值，是众多博物馆、标本馆、蝴蝶园和昆虫工艺产品中不可缺少的种类，也在学校生物教学和科普宣传中广泛使用。但随着生境破坏和片段化加剧，许多地区野生种群急剧下降。了解成虫对特定食物和食物信息的偏好，有利于我们利用气味源来调查估算成虫种群数量，为制定成虫保护措施提供重要依据。在自然条件下，枯叶蛱蝶以腐烂水果、阔叶树干虫蛀伤口流出的树液和动物粪便作为补充营养；虽然有报道该种成虫偶尔访花（Igarashi and Fukuda，1997），但我们在多年的野外工作中未发现此现象。根据枯叶蛱蝶可取食腐烂水果的食性，本文选取试验时间内，市场上供应的主要水果：西瓜、柿子、香蕉、苹果、橙和梨为供试水果，通过顶空抽样法测定了这 6 种腐烂水果的挥发物，然后从中选取半数以上水果所共有的 5 种挥发物以及腐烂发酵物的特征性气味物质乙酸和乙醇（Ômura *et al.*，2000；Ômura and Honda，2003）进行嗅觉行为测定。由于在人工设施内，成虫对乙醇有强烈的趋性（周成理等，2006），因此将 6 种挥发物逐一与乙醇和去离子水对比，观察不同化合物相较于乙醇对枯叶蛱蝶取食的引诱效果，以了解不同化学信号对觅食枯叶蛱蝶的引诱。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试蝴蝶 实验用枯叶蛱蝶为羽化 2~3 d 后的人工饲养成虫，幼虫以板蓝【*Strobilanthes cusia*（Acanthaceae）】为食。实验开始前，仅提供蒸馏水供其任意吸食。实验开始前一晚，将 180 头成虫释放于网室内，任其自由飞行，以适应网室内环境。每天实验完毕后，更换成虫。

1.1.2　实验场地　实验地点位于中国云南元江县干热河谷区中国林业科学研究院资源昆虫研究所试验站，海拔约 400 m，实验在网室内（12 m×8 m×5 m）进行。网室内透光良好，光照均匀。

1.1.3　供试化合物　根据 6 种水果中挥发物的测定结果，我们发现，在 6 种水果中，至少 3 种水果中所共有的挥发物共有 16 种，其中酯类占 8 种，烷醇类 1 种，酮类 2 种，醛类 3 种，萜烯类 2 种。结合文献报道、测定的挥发物种类和含量等方面，我们在酯类中选择了乙酸乙酯和乙酸异戊酯；在烷醇类中选择了异戊醇；酮类中选择了 2-戊酮类似物丁酮；醛类含量均较低，所以没有选取；萜烯类中选择了*α*-蒎烯；以及在腐烂发酵物中普遍存在的乙醇和乙酸等进行嗅觉行为实验（Ômura *et al*.，2000；Ômura and Honda，2003，2009）（表 1）。以去离子水为溶剂，将 7 种化合物按体积比配制成浓度为 0.5%的水悬液或水溶液。

1.2　方法

1.2.1　水果挥发物的鉴定　6 种发酵水果的挥发物的测定采用便携式动态顶空密闭循环吸附法捕集，采样时间为 40 min。收集到的挥发物采用全自动热脱附-气相色谱/质谱（ATD-GC/MS）联用法分析其成分，并用峰面积归一法计算各化合物在总挥发物组分中的相对含量。

1.2.2　田间行为测定　选择网室中部一个长方形（6 m×3 m）区域的四角及对角线的交叉点为布样点，在每个布样点上分别按“品”字形摆放铺有深棕色毛巾的白色瓷盘（D=20 cm）3 个（相邻瓷盘间距约 50 cm），分别加入 50 mL 浓度为 0.5%供试挥发性有机化合物、0.5%乙醇和去离子水。每天于成虫活动高峰期观察 4 h（9:30—11:30，14:00—16:00），记录成虫对各处理及对照的取食次数。每隔 1 h 更换一次供试样品。每种化合物观察 1~2 d，至获得枯叶蛱蝶对乙醇对照至少 50 次取食记录为止。以去离子水为空白对照，乙醇为化合物引诱效果对照。

枯叶蛱蝶取食行为判断标准：枯叶蛱蝶着落在食物上，并伸出喙管取食直至其取食完毕飞离，记为一次取食。

1.3　数据分析和处理

采用 SPSS16.0 统计分析软件对数据进行 K-S 检验，如果数据服从正态分布，则采用单因素方差分析，当方差齐性时用 SNK 法进行多重比较。

2　结果与分析

2.1　水果挥发物的鉴定

6 种水果挥发物包括醇类、酯类和酮类，在不同水果中其含量差异也较大。6 种水果挥发物均含有醇类、酯类和酮类化合物（表 2）。半数

表 1　所用标准化合物列表

Table 1　The list of test chemicals used in behavior experiments

试剂 Reagent	生产厂家 Manufacturer	含量 Contents（%）
乙酸乙酯 Ethyl acetate	天津市大茂化学试剂厂	≥99.5
乙酸异戊酯 Isobutyl acetate	天津市大茂化学试剂厂	99.0-100.5
α-蒎烯*α*-pinene	天津市致远化学试剂有限公司	≥98.0
异戊醇 3-methyl-1-butanol	天津市福晨化学试剂厂	≥98.5
丁酮 Butanone	天津市风船化学试剂科技有限公司	≥99.5
无水乙醇 Ethanol	天津市大茂化学试剂厂	≥99.7
乙酸 Acetic acid	汕头市西陇化工厂有限公司	≥99.5

表 2　6 种发酵水果挥发物及其相对含量（%）

Table 2　Chemical components of six kinds of fermented fruits and their relative contents (%)

挥发物 Coumpound	香蕉 Banana	苹果 Apple	橙 Orange	柿子 Persimmon	梨 Pears	西瓜 Watermelon
脂族化合物 Aliphatic						
酯类 Esters						
乙酸异丁酯 Isobutyl acetate	9.35	0.87	ND	0.92	ND	6.43
乙酸乙酯 Ethyl acetate	ND	33.58	2.81	ND	31.01	37.48
乙酸异戊酯 3-methyl-1-butanoacetate	15.66	ND	ND	5.74	1.19	7.17
丁酸-3-甲基丁酯 3-methylbutyl butyrate	10.64	0.29	ND	0.42	ND	2.76
乙酸仲戊酯 Sec-pentyl acetate	5.97	ND	ND	0.69	ND	2.62
己酸乙酯 Ethyl hexanoate	0.06	0.93	ND	ND	4.51	ND
丁酸异丁酯 Isobutyl butyrate	5.25	ND	ND	0.46	ND	1.59
丁酸乙酯 Ethyl butyrate	3.99	4.44	ND	ND	2.91	ND
乙酸丁酯 Butyl acetate	2.04	1.49	ND	ND	ND	ND
乙酸己酯 Hexanyl acetate	ND	0.54	ND	ND	0.30	ND
丁酸丁酯 Butyl butyrate	1.63	0.65	ND	ND	ND	ND
丁酸-1-甲基丁酯 1-methylbutyl butyrate	1.97	ND	ND	ND	ND	0.36
异酸异丁酯 3-methylbutyl 2-methylbutanoate	0.94	0.87	ND	ND	ND	ND
2-甲基丁酸乙酯 Ethyl 2-methylbutyrate	ND	7.71	ND	ND	1.28	ND
乙酸戊酯 Amyl acetate	ND	0.16	ND	ND	ND	ND
乙酸甲酯 Methyl acetate	ND	ND	1.59	ND	ND	ND
乙酸-4-甲基-2-戊酯 4-methyl-2-pentyl acetate	0.14	ND	ND	ND	ND	ND
乙酸-2-庚酮 2-heptylacetate	2.53	ND	ND	ND	ND	ND
戊酸戊酯 Pentyl pentanoate	6.19	ND	ND	ND	ND	ND
戊酸-2-戊酯 1-methylbutyl acetate	0.14	ND	ND	ND	ND	ND
甲酸-3-甲基-1-丁酯 Isopentyl formate	0.34	ND	ND	ND	ND	ND
己酸-2-甲基丁酯 2-methylbutyl hexanoate	0.34	ND	ND	ND	ND	ND
丁酸己酯 1-hexyl butyrate	0.12	ND	ND	ND	ND	ND
丁酸-1-甲基己酯 1-methylhexyl butyrate	0.50	ND	ND	ND	ND	ND
3-甲基丁酸乙酯 Ethyl isovalerate	0.66	ND	ND	ND	ND	ND
异戊酸己酯 Hexyl isovalerate	0.16	ND	ND	ND	ND	ND
3-甲基丁酸丁酯 2-methylbutyl butanoate	0.62	ND	ND	ND	ND	ND
3-甲基丁酸异丁酯 2-methylpropyl 3-methylbutanoate	1.56	ND	ND	ND	ND	ND
2-甲基丁酸异丁酯 2-methyl-1-propyl 2-methylbutyrate	0.41	ND	ND	ND	ND	ND
Amyl isobutyrate	0.04	ND	ND	ND	ND	ND
异丁酸异戊酯 Isopentyl isobutyrate	1.17	ND	ND	ND	ND	ND

续表 2（Table 2 continued）

挥发物 Coumpound	香蕉 Banana	苹果 Apple	橙 Orange	柿子 Persimmon	梨 Pears	西瓜 Watermelon
异丁酸异丁酯 Isobutyl isobutyrate	0.34	ND	ND	ND	ND	ND
乙酸-2-甲基-1-丁酯 2-methyl-1-butyl acetate	ND	5.32	ND	ND	ND	ND
己酸异戊酯 Isopentyl hexanoate	ND	0.24	ND	ND	ND	ND
己酸丁酯 Butyl hexanoate	ND	1.09	ND	ND	ND	ND
己酸丙酯 Propyl hexanoate	ND	0.82	ND	ND	ND	ND
丁酸丙酯 Propyl butyrate	ND	1.37	ND	ND	ND	ND
丙酸丁酯 Butyl propionate	ND	0.23	ND	ND	ND	ND
丙酸丙酯 Propyl propionate	ND	0.26	ND	ND	ND	ND
丙酸异戊酯 Iso-Pentyl propionate	ND	0.58	ND	ND	ND	ND
2-甲基丁酸丙酯 2-methyl-1-butylbutanoate	ND	3.00	ND	ND	ND	ND
2-甲基丁酸丁酯 Butyl 2-methyl-butyrate	ND	1.22	ND	ND	ND	ND
2-甲基丁酸己酯 Hexyl 2-methylbutyrate	ND	0.68	ND	ND	ND	ND
亚硝酸仲丁酯 2-butylnitrite	ND	ND	ND	0.29	ND	ND
辛酸乙酯 Ethyl caprylate	ND	ND	ND	ND	0.97	ND
惕各酸乙酯 Ethyl tiglate	ND	ND	ND	ND	0.43	ND
己酸甲酯 Methyl hexanoate	ND	ND	ND	ND	0.27	ND
庚酸乙酯 Ethyl heptanoate	ND	ND	ND	ND	0.26	ND
苯甲酸乙酯 Ethyl benzoate	ND	ND	ND	ND	0.28	ND
3-甲基丁酸-3-甲基丁酯 3-methylbutyl 3-methylbutyrate	ND	ND	ND	ND	ND	0.97
烷醇类化合物 Alkanols						
异戊醇 3-methyl-1-butanol	6.31	ND	ND	5.37	2.32	1.89
2-戊醇 2-pentanol	3.94	ND	ND	ND	ND	ND
2-庚醇 2-heptanol	0.36	ND	ND	ND	ND	ND
2-甲基-1-丁醇 2-methyl-1-butanol	ND	2.47	ND	ND	ND	ND
1-己醇 1-Hexanol	ND	ND	ND	ND	ND	3.25
(*Z*)-3-壬烯-1-醇 (*Z*)-3-nonen-1-ol	ND	ND	ND	ND	ND	1.64
1-壬醇 1-nonanol	ND	ND	ND	ND	ND	0.90
1-辛醇 1-octanol	ND	ND	ND	ND	ND	0.50
酮类 Ketones						
2-戊酮 2-pentanone	4.12	1.60	ND	ND	ND	1.63
2-庚酮 2-heptanone	0.48	ND	ND	ND	ND	ND
1-硝基-2-丙酮 1-nitro-2-propanone	ND	0.18	ND	ND	ND	ND
6-甲基-5-庚烯-2-酮 6-methyl-5-hepten-2-one	ND	ND	0.31	0.28	0.13	0.78
醛类 Aldehydes						
壬醛 Nonanal	ND	ND	ND	0.95	0.96	1.83

续表 2（**Table 2 continued**）

挥发物 Coumpound	香蕉 Banana	苹果 Apple	橙 Orange	柿子 Persimmon	梨 Pears	西瓜 Watermelon
癸醛 Decanal	ND	ND	ND	0.72	1.29	1.77
辛醛 Octanal	ND	ND	ND	0.45	0.36	0.85
庚醛 Heptaldehyde	ND	ND	ND	0.17	ND	ND
3-甲基戊醛 3-methylpentanal	ND	ND	ND	ND	ND	2.47
酮醇类 Keto-alcohol						
3-羟基-2-丁酮 3-hydroxy-2-butanone	ND	ND	ND	14.03	ND	ND
酸类 Acids						
3-甲基-4-羰基戊酸 3-methyl-4-oxopentanoic acid	ND	ND	ND	49.36	ND	ND
烃类 Hydrocarbons						
壬烷 Nonane	ND	ND	ND	ND	0.44	ND
1-壬烯 1-Nonene	ND	ND	ND	ND	0.24	ND
萜类化合物 Terpenoids						
柠檬烯 Limonene	ND	0.29	85.91	1.56	0.43	0.85
α-蒎烯*α*-pinene	ND	0.17	0.47	0.13	0.27	0.96
β-蒎烯*β*-pinene	ND	ND	0.63	ND	ND	ND
α-法呢烯*α*-farnesene	ND	0.45	ND	ND	1.32	ND
β-月桂烯*β*-myrcene	ND	ND	4.16	ND	ND	ND
3-蒈烯 3-carene	ND	ND	0.69	ND	ND	ND
4-蒈烯 4-carene	ND	ND	0.52	ND	ND	ND
1-甲基-4-(1-甲基乙基)-1,4-环己二烯 p-mentha-1,4-diene	ND	ND	0.36	ND	ND	ND
芳香族化合物 Aromatics						
对异丙烯基甲苯 1-methyl-4-(1-methylethenyl)-benzene	ND	ND	0.82	ND	ND	ND

ND：未检测到。Not detected.

以上水果共有挥发物为*α*-蒎烯、柠檬烯、乙酸异丁酯、乙酸乙酯、乙酸异戊酯、丁酸-3-甲基丁酯、异戊醇和 6-甲基-5-庚烯-2-酮 8 种，酯类占一半，说明酯类普遍存在于水果挥发物中。其中，香蕉所含挥发物种类最多，共 36 种，橙所含挥发物种类最少，共 12 种。除香蕉外，其余 5 种水果还含烯烃类化合物。其中香蕉、苹果和西瓜的挥发物以酯类为主；橙的挥发物主要为烯烃类，还含有极少量芳香烃如对异丙烯基甲苯；柿子挥发物中所含酸类虽然只有 3-甲基-4-羰基-戊酸，但含量较高，占 49.36%；梨的挥发物以酯类和含氮化合物为主，还含少量烷烃类如壬烷和 1-壬烯。

2.2 田间行为测定

在乙酸乙酯与乙醇和去离子水的对比实验中，枯叶蛱蝶对乙酸乙酯、乙醇和去离子水的取食次数百分数依次为 46.14%、41.39% 和 12.47%，乙酸乙酯和乙醇的引诱效果显著高于去离子水（$P<0.05$），乙酸乙酯的引诱效果略高于

乙醇，但差异不显著（P>0.05）（图 1：A）。

在乙酸异戊酯与乙醇和去离子水的对比中实验中，枯叶蛱蝶对乙酸异戊酯、乙醇和去离子水的取食次数百分数依次为 16.42%、70.27%和 13.31%，乙醇的引诱效果显著高于乙酸异戊酯和去离子水（P<0.05）（图 1：B）。

在α-蒎烯与乙醇和去离子水的对比中实验中，枯叶蛱蝶对α-蒎烯、乙醇和去离子水的取食次数百分数依次为 39.29%、48.21%和 12.50%，α-蒎烯和乙醇的引诱效果显著高于去离子水（P<0.05），乙醇的引诱效果略高于α-蒎烯，但差异不显著（P>0.05）（图 1：C）

在丁酮与乙醇和去离子水的对比中实验中，枯叶蛱蝶对丁酮、乙醇和去离子水的取食次数百分数依次为 42.62%、45.74%和 11.64%，丁酮和乙醇的引诱效果显著高于去离子水（P<0.05），乙醇的引诱效果略高于丁酮，但差异不显著（P>0.05）（图 1：D）。

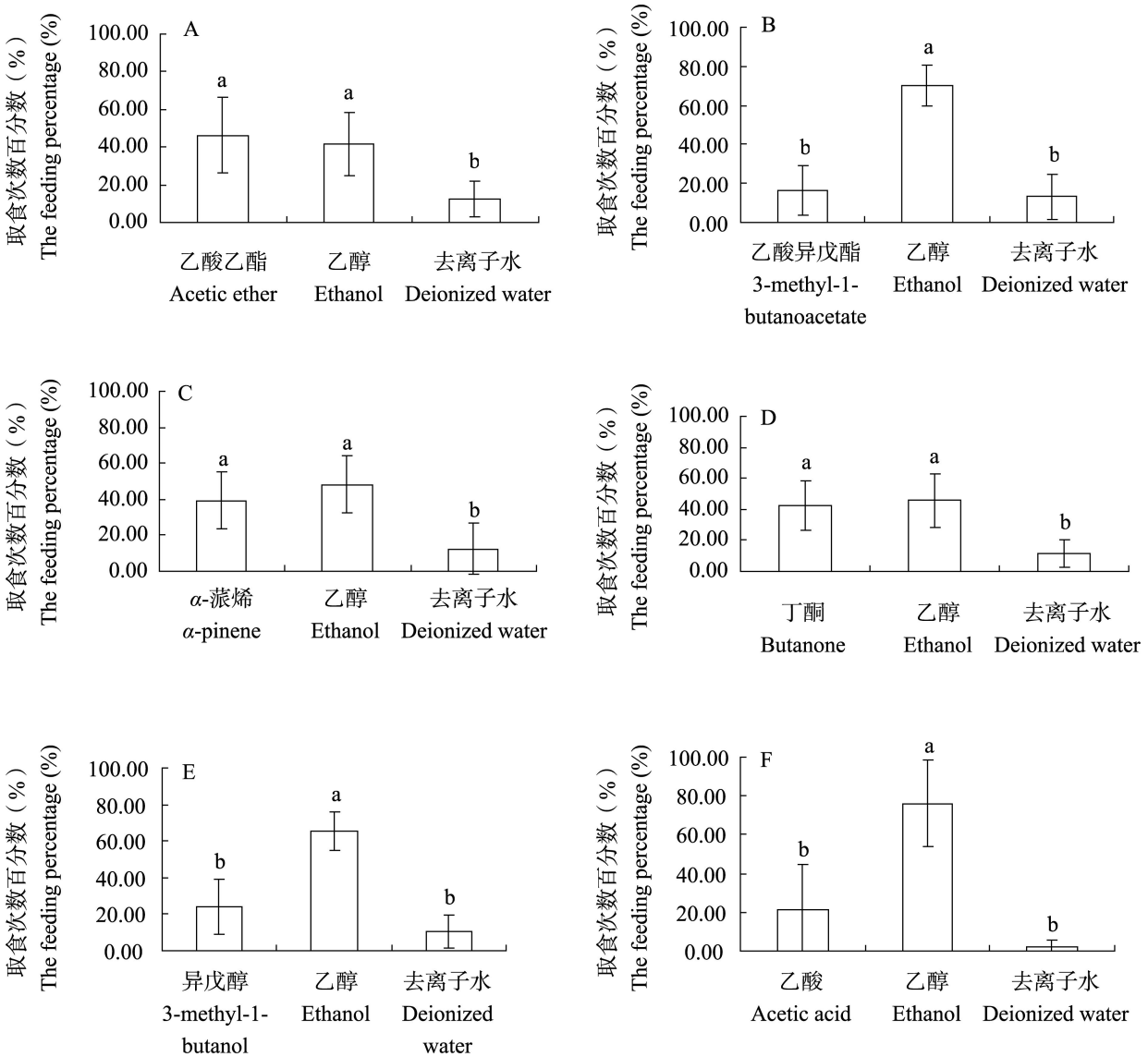

图 1　枯叶蛱蝶对不同引诱物的取食百分数

Fig. 1　The feeding responses of *Kallima inachus* to different compound *vs*. ethnol and deionized water

同一图中不同字母表示经 SNK 检验差异显著（P<0.05）。

Histograms with different letters indicate significant difference by the SNK test (P<0.05).

在异戊醇与乙醇和去离子水的对比中实验中，枯叶蛱蝶对异戊醇、乙醇和去离子水的取食次数百分数依次为 24.15%、65.41%和 10.44%，乙醇的引诱效果显著高于异戊醇和去离子水（P<0.05）（图 1：E）。

在乙酸与乙醇和去离子水的对比中实验中，枯叶蛱蝶对乙酸、乙醇和去离子水的取食次数百分数依次为 21.63%、75.97%和 2.40%，乙醇的引诱效果显著高于乙酸和去离子水（P<0.05）（图 1：F）。

3 讨论

与其他食腐蝶类类似，觅食枯叶蛱蝶着落在食物周围，在探食中步行来到食物或引诱物处。表明发散在空气中的气味物质使其不能精准定位气味源（Ômura *et al*.，2000）。从结果可以看出，在 0.5%浓度下，乙醇的引诱效果显著高于去离子水，乙酸乙酯、α-蒎烯和丁酮 3 种化合物的引诱效果与乙醇无显著差异，且乙酸乙酯的引诱效果略高于乙醇。乙酸异戊酯、异戊醇和乙酸的引诱效果均显著低于乙醇，但与去离子水无显著差异。说明觅食成虫天性地偏好乙醇。除乙醇外，另外 6 种化合物都表现出高于去离子水的引诱效果说明它们也可以被成虫利用为觅食信号，枯叶蛱蝶觅食成虫可利用多种食物信号。因此，推断觅食成虫可以利用的食物信息十分广泛，符合枯叶蛱蝶在自然界中以树液、腐烂水果和动物粪便等多种发酵物为食的习性。但本实验中，乙酸并不具有强烈的引诱作用，且引诱效果较乙醇差异显著，仅略高于去离子水。说明 0.5%乙酸虽然能被感知，但不能激发枯叶蛱蝶强烈的取食反应。乙酸同样不能激发专性食腐的眼蝶 *Bicyclus anynana*（Butler）成虫的探食或取食反应（Dierks and Fischer，2008）。

前人研究表明，乙醇和乙酸虽能引起朱蛱蝶 *Nymphalis xanthomela*（L.）、琉璃蛱蝶 *Kaniska canace*（L.）和大红蛱蝶 *V. indica*（Herbst）较高的喙伸张性反应（Proboscis extension reflex）（Ômura *et al*.，2000；Ômura and Honda，2009），但并不激发取食反应，只有当低浓度糖与乙醇或乙酸混合时，才对刺激蝴蝶取食有增效作用（Ômura and Honda，2003）。在本实验中即使没有糖类存在，枯叶蛱蝶依然对乙醇表现出强烈的持续取食反应（超过 10 s）。说明乙醇强烈吸引枯叶蛱蝶定向并取食。醇类（乙醇、丁醇和异丙醇）也是以水果为食的蛱蝶科 *Bicyclus anynana*（Butler）的取食刺激物，并作为远程信号，引导食物定向；乙酸、氨基酸、维生素类、脂类和盐类等不能激发其探食或取食反应（Dierks and Fischer，2008）。说明食腐蝶类可能普遍以乙醇作为远程信号，乙酸对食腐蝶类的引诱作用则因蝶种而异。

0.5%浓度下，乙酸乙酯引诱效果最好，乙酸异戊酯引诱效果最差，同为酯类化合物，二者表现出的引诱效果截然不同；而在 5%浓度下，二者引诱效果接近（Tang *et al*.，2013）。造成这种现象的原因可能主要是化合物浓度。昆虫对气味的反应依赖于嗅觉系统中的气味受体，Kreher（2008）认为对不同浓度的相同气味的反应由不同受体调控。推测枯叶蛱蝶觅食成虫受嗅觉上的气味受体影响可能对化合物浓度具有反应阈值。不过造成此现象的原因还有待于进一步研究。

除乙酸与乙醇和去离子水的对比实验外，其余 5 个对比实验中访水百分数在 10.44%~13.31%之间。访水次数不少，或许是因为在实验地干热天气条件下，水具有与营养物质同等重要的意义。为了防止可能发生的糖类发酵产生挥发物干扰实验，所有的处理中均未加入糖类，所以所有处理可能都是无回报的。越冬成虫常被观察到取食雨水或露水，如果没有这种液态水供应，成虫

* 资助项目：云南省社会发展重大项目：大理蝴蝶泉蝴蝶飞舞自然景观构建重现技术研究及应用（2-351）

**E-mail: tangyuchong@126.com

***通讯作者，E-mail: xmchen@vip.km169.net

收稿日期：2013-10-31，接受日期：2014-01-20

在越冬期间脱水死亡。所以本实验中成虫访水到底是水本身的吸引（即成虫能感知水源），还是视觉学习的经验行为，有待进一步观察。

目前为止，有关食物嗅觉信息对蝴蝶成虫作用的认识大多来自室内的 PER 实验，供试成虫在很小距离内感知方位明确的固定气味源，实验结果不一定能完全反映野外生境中的成虫实际反应情况。本实验虽然是在野外的一个大型网室中进行，环境因素差异并不能完全排除。下一步我们将在严格控制条件的 PER 实验和近自然条件下的野外行为实验结合起来，同时结合触角电位实验，以弄清枯叶蛱蝶成虫的食物信息利用机制。

参考文献 (References)

Bauerfeind SS, Fischer K, Hartstein S, Janowitz S, Martin-Creuzburg D, 2007. Effects of adult nutrition on female reproduction in a fruit-feeding butterfly: The role of fruit decay and dietary lipids. *J. Insect Physiol*., 53(9): 964–973.

Boggs CL, Jackson LA, 1991. Mud Puddling by butterflies is not a simple matter. *Ecol. Entomol.*, 16(1): 123–127.

Braby MF, Jones RE, 1995. Reproductive patterns and resource-allocation in tropical butterflies: influence of adult diet and seasonal phenotype on fecundity, longevity and egg size. *Oikos*, 72(2): 189–204.

DeVries PJ, 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *J. Res. Lepidoptera*, 26(1/4): 98–108.

DeVries PJ, Murray D, Lande R, 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biol. J. Linn. Soc.*, 62(3): 343–364.

DeVries PJ, Walla TR, 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.*, 74(1): 1–15.

Dierks A, Fischer K, 2008. Feeding responses and food preferences in the tropical, fruit-feeding butterfly, *Bicyclus anynana*. *J. Insect Physiol*., 54(9): 1363–1370.

Fischer K, O'Brien DM, Boggs CL, 2004. Allocation of larval and adult resources to reproduction in a fruit-feeding butterfly. *Funct. Ecol.*, 18(5): 656–663.

Gilbert LE, 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69(6): 1403–1407.

Igarashi S, Fukuda H, 1997. The Life Histories of Asian Butterflies. vol. 1. Tokyo: Tokai Daigaku Shuppankai.1-572

Kreher SA, Mathew D, Kim J, Carlson JR, 2008. Translation of sensory input into behavioral output via an olfactory system. *Neuron*, 59(1): 110–124.

Krenn HW, 2008. Feeding behaviours of neotropical butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *Biologiezentrum*, 88(80): 295–304.

Mevi-Schutz J, Erhardt A, 2005. Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: a long-awaited link. *Am. Nat.*, 165(4): 411–419.

Molleman F, Ding J, Wang JL, Zwaan BJ, Carey JR, Brakefield PR, 2008. Adult diet affects lifespan and reproduction of the fruit-feeding butterfly *Charaxes fulvescens*. *Entomol. Exp. Appl.*, 129(1): 54–65.

Molleman F, van Alphen ME, Brakefield PM, Zwaan BJ, 2005. Preferences and food quality of fruit-feeding butterflies in Kibale Forest, Uganda. *Biotropica*, 37(4): 657–663.

O'Brien DM, Boggs CL, Fogel ML, 2004. Making eggs from nectar: the role of life history and dietary carbon turnover in butterfly reproductive resource allocation. *Oikos*, 105(2): 279–291.

Ômura H, Honda K, Hayashi N, 2000. Identification of feeding attractants in oak sap for adults of two nymphalid butterflies, *Kaniska canace* and *Vanessa indica*. *Physiol. Entomol.*, 25(3): 281–287.

Ômura H, Honda K, 2003. Feeding response of adult butterflies, *Nymphalis xanthomelas*, *Kaniska canace* and *Vanessa indica*, to components in tree sap and rotting fruits: synergistic effects of ethanol and acetic acid on sugar resPonsiveness. *J. Insect Physiol.*, 49(11): 1031–1038.

Ômura H, Honda K, 2009. Behavioral and electroantennographic responsiveness of adult butterflies of six nymphalid species to food-derived volatiles. *Chemoecology*, 19(4): 227–234.

周成理, 史军义, 陈晓鸣, 易传辉, 石雷, 2006. 枯叶蛱蝶规模化人工繁育研究. 北京林业大学学报, 28(5): 107–113. [Zhou CL, Shi JY, Chen XM, Yi CH, Shi L, 2006. Large-scale artificial breeding of kallima inachus doubleday. *Journal of Beijing Forestry University*, 28(5): 107-113.]

周尧, 1994. 中国蝶类志. 郑州: 河南科学技术出版社. 1–854. [Zhou R, 1994. Monograpghia Rhopalocerorum Sinensium. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 1-854]