向日葵对向日葵螟抗虫性的研究进展*

孟瑞霞[1**] 白全江[2] 刘文明[1] 赵艳平[1] 张青文[3]

（1. 内蒙古农业大学，呼和浩特 010019；2. 内蒙古自治区农业科学院植物保护研究所，呼和浩特 010000；
3. 中国农业大学，北京 100010）

摘 要 向日葵螟是取食向日葵花盘及籽粒最为猖獗的一种害虫，可造成严重的产量损失。本文综述了向日葵对两种向日葵螟（欧洲葵螟 *Homoeosoma nebulellum* Denis *et* Schiffermüller 和美洲葵螟 *Homoeosoma electellum* Hulst）抗虫性的研究进展，从向日葵的花药腺毛、瘦果性状、次生化合物（黑色素、倍半萜类化合物和花粉萃取物）等方面概括了向日葵和向日葵螟的互作关系，阐述了向日葵的形态结构及化学组成对向日葵螟抗虫性的作用，初步说明了向日葵对向日葵螟抗虫性的物理生化机制，并对未来在抗虫育种工作的启示及可能的应用进行了展望。

关键词 欧洲向日葵螟，美洲向日葵螟，抗生性，花药腺毛，瘦果果壁，黑色素，倍半萜内酯

Advances in the resistance of sunflower plants to the sunflower moth

MENG Rui-Xia[1**] BAI Quan-Jiang[2] LIU Wen-Ming[1]
ZHAO Yan-Ping[1] ZHANG Qing-Wen[3]

(1. College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010019, China; 2. Institute of Plant Protection, Academy of Agricultural Sciences of Inner Mongolia, Huhhot 010000, China; 3. China Agricultural University, Beijing 100010, China)

Abstract The sunflower moth (Lepidoptera: Pyralidae) is one of the most serious pests of sunflower heads and seeds resulting in heavy economic losses to sunflower growers. This paper reviews the current status of resistance of sunflowers to two closely related species of sunflower moth, *Homoeosoma nebulellum* Denis *et* Schiffermüller and *Homoeosoma electellum* Hulst. Interactions between the morphological structure and chemical composition of different sunflower varieties, and the effects of tubular florets, achene characteristics and secondary components (phytomelanin, sesquiterpene lactones, and pollen extracts) on resistance are outlined. Finally, some potentially useful traits for breeding more resistant sunflower varieties are proposed.

Key words *Homoeosoma nebulellum*, *Homoeosoma electellum*, antibiosis, glandular trichome, achene pericarp, phytomelanin, sesquiterpene lactones

向日葵螟是向日葵上的重要害虫，简称葵螟，属鳞翅目 Lepidoptera，螟蛾科 Pyralidae，同斑螟属 *Homoeosoma* Curtis。向日葵螟因其地理分布的不同，主要包括 2 个种，欧洲葵螟 *Homoeosoma nebulellum* Denis *et* Schiffermüller 和美洲葵螟 *Homoeosoma electellum* Hulst，在我国已经报道的主要是欧洲葵螟。近年来随着向日葵种植面积的扩大，欧洲葵螟在我国向日葵主栽区（内蒙古、东北和新疆等）的发生日趋严重，成为危害向日葵种仁最猖獗的害虫（王满贵等，2007；贾永红等，2009；Cao *et al.*，2010）。向日葵螟作为危害向日葵花盘及籽粒的一种钻蛀性害虫，其隐蔽性强，而向日葵属大型高杆植物，在田间使用喷雾机喷药不易操作，并且极易杀伤向日葵最重要的授粉昆虫蜜蜂；而且，在植株生长后期大多数向日葵螟幼虫已在成熟变硬的籽

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（31160366）；内蒙古自然科学基金（2015MS0348）

**通讯作者 Corresponding author，E-mail：mengrx@hotmail.com

收稿日期 Received：2016-05-31，接受日期 Accepted：2016-08-10

粒内危害，杀虫剂对这类取食种仁的害虫的防治也是非常困难的（Rogers，1992；Charlet *et al.*，1997）。因此，开展以选用抗虫品种为主并协调配合其它生态控制手段的综合治理策略，是持续控制葵螟危害的安全有效的途径。

由于欧洲葵螟在世界范围内地域分布的局限性（仅分布于中国、东欧、法国、阿塞拜疆）（Ismayilzade *et al.*，2015；刘文明等，2016），目前国内外有关欧洲葵螟的研究报道甚少。在国外，南斯拉夫提出以野生向日葵品种作为抗螟种源（Dozet *et al.*，1993），自 1995 年后，国外有关欧洲葵螟研究的独立报道极少。我国很早就注意到了向日葵抗虫性对防治欧洲葵螟的作用（俞世蓉，1982），并对不同品种（系）的抗螟性进行了初步鉴定（沙洪林等，2004），近年来我国学者对欧洲葵螟的寄主选择及抗虫性进行了进一步的评价研究（徐利敏等，2008；贾永红等，2012；王丹等，2014；刘文明等，2016）。而有关向日葵螟与向日葵互作的最新研究主要来自对美洲葵螟 *H. electellum* 的一些报道，通过广泛选取向日葵种质资源，经过多年的田间抗虫评价，证实了发展向日葵抗虫基因型在降低美洲葵螟种子为害和产量损失的潜力（Charlet et *al.*，2008），并认为向日葵的几个主要物理生化特性即腺毛（Glandular trichome）数量（Prasifka，2015）、黑色素层（Phytomelanin）（Rogers and Kreitner，1983；Seiler *et al.*，1984；Pandey and Dhakal，2001）、瘦果（Pericarp）硬度（Prasifka *et al.*，2014）和倍半萜内脂（Sesquiterpene lactone）含量（Prasifka *et al.*，2015）等因子与其对美洲葵螟的抗虫性有关。

本文就现有文献综述了向日葵对两种向日葵螟（欧洲葵螟和美洲葵螟）抗虫性的研究进展，从花药腺毛、瘦果性状、次生化合物（黑色素、倍半萜类化合物和花粉萃取物）等方面概括了向日葵和向日葵螟的互作关系，阐述了向日葵的形态结构及化学组成对向日葵螟抗虫性的作用，初步说明了向日葵对向日葵螟抗虫性的物理生化机制，并对未来在抗虫育种工作的启示及可能的应用进行了展望。

1 向日葵对葵螟的物理抗虫性及机制

对于葵螟来说，其幼虫主要危害向日葵筒状小花与发育中的种子（吴敏等，2010），因此，小花和籽粒的形态结构最有可能与其对葵螟的抗虫性相关。

1.1 颜色

很早就有文献报道，植物颜色与害虫对寄主的选择密切相关，尤其对迁飞扩散性昆虫寻找降落植物更为重要。王刚等（2010）发现向日葵白皮种子较黑皮种子品种受欧洲葵螟危害轻。向日葵红色种子象 *Smicronyx fulvus* Leconte 也有类似现象，白色种子比黑色种子受害轻，并且两者的种子被害率存在显著差异，证明是因为有些向日葵品系具有不同的种子颜色表现型，从而对红色种子象的抗性表现不同（Gao and Brewer，1998）。因此，在具有 2 种或 2 种以上不同种子颜色表现型的一个品系内，抗虫性有时与其中特定的一种颜色相关（Gao and Brewer，1998）。但种子颜色与葵螟抗虫性之间到底是怎样的一种关系尚不清楚，有待进一步研究。

1.2 花盘及筒状小花大小

Chen 和 Welter（2003）的研究发现，花盘大小与美洲葵螟卵量成正相关，与天敌寄生率成负相关，认为花盘大小的不同可能是影响美洲葵螟及其天敌寄主选择性的重要因素。近年来我国对不同向日葵品种的田间抗虫性试验表明，欧洲葵螟对食葵的选择性强，对油葵的选择性弱（王满贵等，2007；王刚等，2010；贾永红等，2012；王丹等，2014），并且欧洲葵螟的寄主选择性与向日葵花盘直径呈显著正相关（贾永红等，2012；王丹等，2014）。葵螟是在向日葵花期花药圈内壁产卵，1~2 龄幼虫嗜食筒状小花（王满贵等，2007）。食葵的筒状小花开口均大于油葵，并且筒状小花开口大小与向日葵籽粒被害虫情指数呈显著正相关，即开口越小越抗虫（王丹等，2014）。向日葵筒状小花 3 个生长发育阶段的解剖结构见图 1。

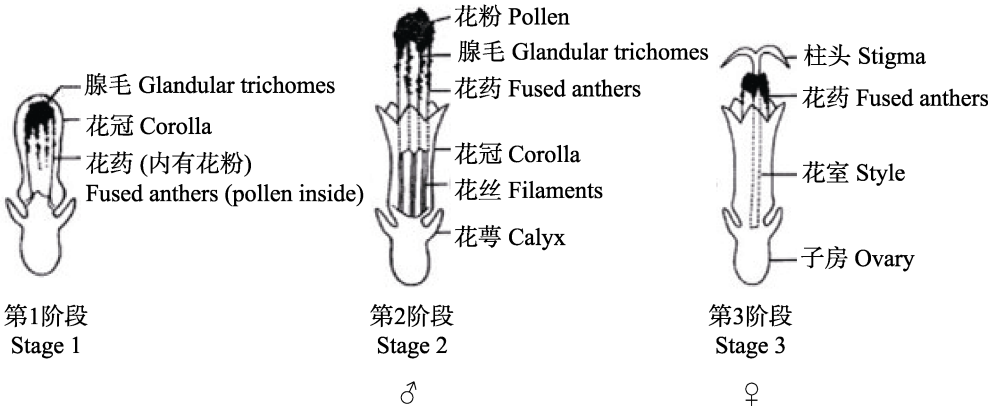

图 1　向日葵筒状小花 3 个发育阶段的解剖结构图（仿自 Rossiter *et al.*，1986）

Fig. 1　Floret anatomy for three developmental stages of *Helianthus* species (from Rossiter *et al.*, 1986)

1.3　花药腺毛（Glandular trichome）

花药腺毛对葵螟的抗虫机制兼具物理抗性和化学抗性（Prasifka *et al.*，2014）。过去一直认为，许多商业化的向日葵栽培品种之所以对美洲葵螟敏感，是由于其筒状小花邻近花粉部位的花药上没有或有很少的腺毛；而野生向日葵之所以对美洲葵螟具有抗性，是由于其花药上具有高密度的腺毛（Gershenzon and Mabry，1984；Gershenzon *et al.*，1985；Melek *et al.*，1985），而花药腺毛着生于花药的顶端，与低龄幼虫的主要食物花粉很接近（Rogers *et al.*，1987），可阻止美洲葵螟取食花粉和花组织（Rossiter *et al.*，1986）。但最新研究表明，栽培向日葵上的腺毛也常常是很丰富的，并且在大众栽培种质中腺毛数量差异很大；自交系（Inbred）保持品系的每一小花上也有着与野生向日葵相同的腺毛数量；而商业化杂交种的腺毛数量则不到野生向日葵腺毛数量的 20%；野生向日葵的腺毛数量是相对较多的（Prasifka，2015）。Prasifka（2015）所描述的不同向日葵种质上的腺毛见图 2。

1.4　瘦果果壁

葵螟从 3 龄幼虫开始便逐渐蛀入花盘钻食种仁进行危害，且有转粒危害习性（王满贵等，2007）。向日葵籽粒即瘦果是一种假果，果皮与

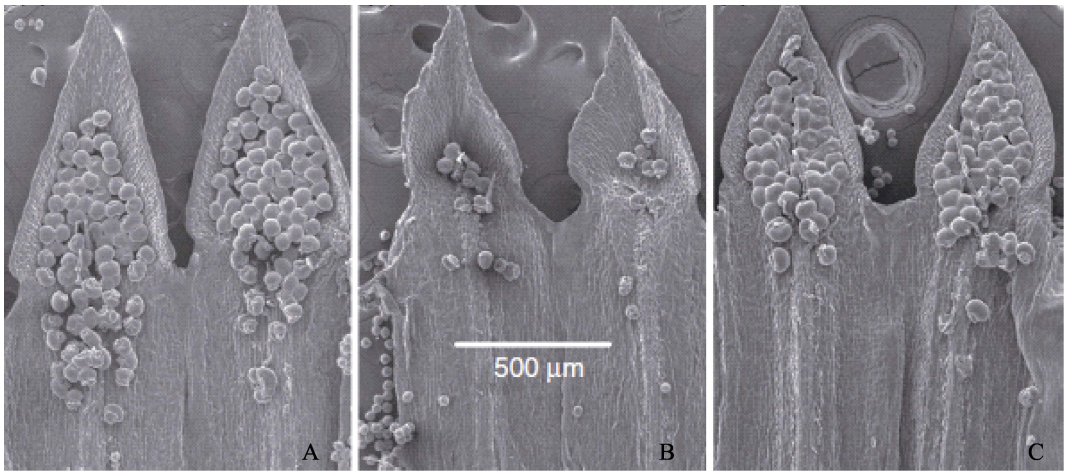

图 2　向日葵小花花药顶部扫描电镜纵切展开图（×45）（引自 Prasifka，2015）

Fig. 2　Scanning electron micrographs (×45) of anther tips which were cut longitudinally and unfurled on sunflower florets(from Prasifka, 2015)

A，B. 不同自交；C. 野生种。

A, B. Inbred lines; C. Wild sunflower.

花筒合生在一起，较难区分，有的将它统称为“果壁”（Esau，1962)。不同向日葵品种的瘦果果壁（种皮）厚度及解剖结构是不一样的（俞世蓉，1982），因此果壁所起的机械保护作用对幼虫取食也有一定的影响。果壁由外向内分为外皮、厚壁组织层和薄壁组织层，外皮似一层薄膜且极易被葵螟幼虫所咀蚀；而厚壁组织在接近成熟时外侧的厚壁细胞会分泌蜡状物质而形成一层角质层，并且在不同品种中角质层因厚薄不一而导致坚硬程度不同，因此这一层主要决定着对葵螟的抗虫性；最内层的薄壁组织随瘦果的发育至成熟干燥时完全解体（俞世蓉，1982）。

向日葵瘦果性状与欧洲葵螟寄主选择关系的研究表明，食葵瘦果果壁厚度、果壁茸毛密度均大于油葵，而且与向日葵籽粒被害虫情指数呈显著正相关关系，即果壁越厚、果壁茸毛密度越高，向日葵越不抗虫；并且葵螟选择性强的品种其子房壁及瘦果果壁都较厚，说明籽粒对葵螟幼虫的抵制作用可能并不依赖于果壁整体的厚度（王丹等，2014）。

1.5 果壁硬度

Prasifka 等（2014）研究了向日葵籽粒果壁硬度在防御美洲葵螟为害中所起的作用，表明孵化 7~9 d 的美洲葵螟喜欢取食果壁硬度较弱的向日葵籽粒，然而孵化 10 d 的美洲葵螟对果壁硬度则没有选择性。

2 向日葵对葵花螟的生化抗虫性及机制

国外主要对向日葵果壁黑色素、倍半萜类化合物及花粉萃取物等次生化合物的存在及其防御效应进行了报道。

2.1 黑色素

有关向日葵黑色素的抗性及机制的研究主要集中在 20 世纪 80 年代，之后相关文献极少。

2.1.1 黑色素的形成　黑色素层是在坚硬、黑色和耐磨的向日葵属果皮中发现的，在不成熟的瘦果层是柔软的，但瘦果成熟后黑色素层会变得致密和坚硬（Pandey and Dhakal，2001）。黑色素层是非多孔的有机质，黑色物质可抵抗可溶性和破坏性的介质，能承受酸碱，不溶于水和有机溶剂，并且抗病虫害（Pandey *et al.*，1989）Carlson 等（1972）所描述的含有黑色素的向日葵瘦果果壁横切结构见图 2。黑色素层存在于果壁真皮层与厚壁组织间，在受精后第 3 天开始沉积，在之后的 13 d 内继续以极快的速度沉积，之后逐渐下降，并随果壁的成熟而变硬。在瘦果果壁中具有黑色素的真皮细胞，加速分裂增殖，导致细胞挤压重排；而果壁中缺少黑色素的真皮细胞，细胞大且细胞壁薄，排列整齐。而且，果壁厚壁组织细胞壁有黑色素的细胞与无黑色素的细胞相比，木质化更早，细胞壁更厚（Rogers and Kreitner，1983）。显微分析表明，快速分裂的真皮组织细胞壁破裂并释放细胞内容物于真皮组织与厚壁组织间的细胞间隙，从而形成黑色素层（Rogers and Kreitner，1983）。解剖具有黑色素层的成熟向日葵瘦果果壁，可将黑色素层形容为石炭层、树脂质或无定形的（Carlson *et al.*，1972）。向日葵种子果壁横切面见图 3。

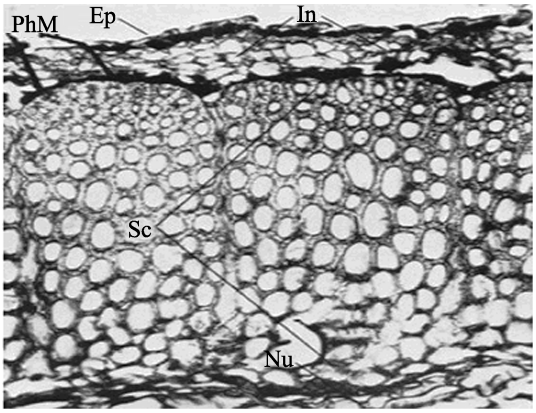

图 3　向日葵种子果壁横切图（引自 **Carlson *et al.*, 1972**）

Fig. 3　Cross-section of the hull or pericarp of a sunflower seed (from Carlson *et al.*, 1972)

PhM：黑色素层；Ep 表皮层；In：外皮层；Sc：厚壁组织。

PhM: Phytomelanin layer; Ep: Epidermis; In: integument; Sc: Sclerenchyma.

2.1.2 黑色素对葵螟的抵制作用　黑色素层具有抗葵螟特性（俞世蓉，1982）。种皮中含有的

植物黑色素也是野生向日葵对美洲葵螟幼虫具有抗生性的主要机制(Rogers and Kreitner，1983；Seiler *et al.*，1984）。室内实验表明，高龄期的美洲葵螟幼虫可以穿透即将成熟的向日葵瘦果，即使其瘦果果壁具有黑色素层，但对不具有黑色素层的瘦果的危害更为严重；而低龄期的幼虫虽然也能穿透未成熟的瘦果（受精后 1~3 d），但随着瘦果的发育，幼虫穿透瘦果果皮变得越来越困难，具有黑色素层的瘦果在受精 13~15 d 后则不能再被低龄幼虫穿透（Johnson and Beard，1976）。因此，向日葵螟 1 龄、2 龄幼虫难以钻食含有黑色素的瘦果，却能为害不含黑色素的瘦果，但老熟幼虫可为害任何瘦果（Beard *et al.*，1977）。

欧洲学者认为黑色素层的硬化对欧洲葵螟幼虫的穿透起到机械阻碍作用；而大多北美学者则认为黑色素层通过毒杀作用对美洲葵螟幼虫起到生理上的阻碍作用，并结合黑色素层的机械阻碍作用，使具有黑色素层的向日葵瘦果果壁对美洲葵螟幼虫的危害起到抑制作用(Beard *et al.*，1977）。含有黑色素的人工饲料对美洲葵螟幼虫有拒食和抗生作用（Rogers and Kreitner，1983）。

黑色素层是由 1 对显性等位基因控制的，用黑色素纯合子显性基因的亲本进行杂交，培育出的杂交向日葵品种的抗性仅次于母本，导致葵螟幼虫因对瘦果的危害减轻而使产量损失明显降低（Pandey and Dhakal，2001)。

此外，向日葵瘦果果壁黑色素层被认为对保护胚芽和种子萌发也起着重要的作用（Pandey and Dhakal，2001）。但是，至今依然没有关于黑色素层化学成分分析的报道，因而对向日葵不同品种瘦果果壁中黑色素含量变化的确定或比较不同品种中黑色素形成的研究，都是未来值得探索的内容（Rogers and Kreitner，1983）。

2.2　萜类化合物

2.2.1　倍半萜类化合物的存在　在向日葵的次生化合物中，目前主要对萜类化合物进行了一些研究。其中，由于倍半萜内酯类化合物是向日葵属植物中特有的物质，在该属植物中广泛存在，也是该属植物呈现很多较强生物活性的根本原因所在，从而使这类化合物受到的关注最多（Spring *et al.*，1992；索茂荣和杨峻山，2006）。在向日葵属植物中已发现的倍半萜类化合物有 83 种，其中倍半萜内酯类化合物 68 种（索茂荣和杨峻山，2006）。Spring 等（1981，1982）和 Melek 等（1985）先后从野生向日葵上分离出了倍半萜内酯，但栽培向日葵上尚未分离到，归咎于栽培向日葵花药腺毛相对较少的缘故（Rogers *et al.*，1987）。然而，Prasifka 等（2015）在广泛的向日葵种质资源范围内，如野生和栽培种之间、生产杂交种的不同自交系群之间，都可从管状小花提取出倍半萜内酯，但提取出的倍半萜内酯的组成有差异，其中 3 种成分 Argophyllone B、向日葵素（Niveusin B）和 15-羟基-3-去氢去氧灌木石蚕素（15-hydroxy-3-dehydrodesoxyfruticin）的存在及相对丰度通常可有效（75%）区分野生种、栽培自交系和杂交种。

虽然一直以来认为栽培向日葵缺乏倍半萜内酯（Mphosi and Foster，2010），但因为倍半萜内酯类化合物已在野生和栽培向日葵的腺毛中反复被鉴定出，因此，栽培向日葵似乎也有着与野生向日葵相同的以萜类化合物为基础的寄主植物抗虫机制（Spring *et al.*，1985；Spring，1989；Chou and Mullin，1993a，1993b；Göpfert *et al.*，2005）。这些研究结果均否定了过去一直认为的栽培向日葵腺毛匮乏并缺少相应的防御性萜类物质的结论（Gershenzon，1984；Rossiter *et al.*，1986；Rogers *et al.*，1987）。

2.2.2　倍半萜类化合物对葵螟的抗生性　向日葵中的倍半萜内酯，在向日葵与病原物、杂草及昆虫的的互作中均起着重要作用（Prasifka *et al.*，2015）。已知倍半萜内酯对许多植食性害虫具有毒素作用，是一种生长、取食抑制剂（Rossiter *et al.*，1986）。一些栽培向日葵品种虽有腺毛但没有或含有极少的倍半萜内酯，从而使其对美洲葵螟极为敏感；而野生抗虫品种 *H. maximiliani* 的腺毛中含有大量的倍半萜内酯（Gershenzon and Mabry，1984），导致美洲葵螟幼虫取食后死亡（Rossiter *et al.*，1986）。因此，栽培向日葵比野生向日葵更感虫的一个原因很有可能是其倍

半萜内酯的含量低于后者（Gershenzon *et al.*，1985)。已先后有事例证明了倍半萜内酯的抗生作用。Rossiter 等（1986）认为倍半萜内酯类物质可以使幼虫减少取食花粉和其他花器，或者引起幼虫发病，并从蓝茎向日葵 *Helianthus ciliaris* 花药腺毛内提取出 3 种倍半萜内酯，把其中的 1 种加入人工饲料中来饲养不同龄期的美洲葵螟幼虫，发现蛹重明显减轻，而且这种影响随着幼虫龄期的增加而减少，但存活率和发育历期未受影响；在行为反应试验中，当人工饲料中次生物质的浓度占干重的 1%时，美洲葵螟对未处理的人工饲料并没有表现出更多的喜好；但当次生物质的浓度增加到干重的 5%时，除末龄老熟幼虫外，美洲葵螟其他龄期幼虫明显偏好未处理的人工饲料（Rossiter *et al.*，1986）。从向日葵属植物的筒状小花花药腺毛内提取出的倍半萜类化合物能有效抵制美洲葵螟的危害，当浓度达到 0.1%~1.0%时，可使美洲葵螟幼虫生长缓慢，生活史延长，甚至出现高死亡率（Rogers *et al.*，1987）。最新的室内生测研究也进一步表明，把刚孵化到第 9 日龄的美洲葵螟幼虫暴露于腺毛提取物中，可增加其死亡率，并且提取物可显著降低幸存幼虫的体重和头宽；其中成分 Argophyllone B 可降低美洲葵螟幼虫重量达 30% 以上，但这只有在高于小花中发现的剂量时才会发生；从栽培小花提取的低剂量的混合物同样也可使幼虫重量减少达 40%，说明倍半萜内酯成分组合后会产生增效作用（Prasifka *et al.*，2015）。

2.2.3 双萜类化合物的存在及抗生作用 Beard 等（1977）的试验证明不论是抗虫品种还是感虫品种，从其管状小花中都可以分离得到双萜酸，但不同品种中双萜酸的浓度不同。野生向日葵腺毛的主要成分是双萜类化合物，其中的双萜酸也已被证实具有昆虫毒素和生长抑制剂的作用（Schuh and Benjamin，1984；Melek *et al.*，1985），从而使野生向日葵具有抗虫性。Elliger 等（1976）报道在人工饲料中加入从向日葵小花中分离出的粗糙裂片酸（Trachyloban-19-oic）和贝壳杉烯酸（Kaur-16-en-19-oic acid），当浓度达到 1%时会严重抑制美洲葵螟幼虫的生长；当把 1%或更高浓度的松香酸（Abietic acid）加入饲料中时不仅能抑制幼虫生长，而且导致幼虫死亡率增高，蛹重减轻。当给美洲葵螟成虫饲喂 1% 的两种酸(Ciliaric acid 或 Angelylgrandifloric acid），成虫的死亡率也明显增加（Herz and Kumar，1981）。

2.2.4 萜类化合物对其他昆虫的作用 虽然腺毛对寄主植物抗虫性的价值有限，但向日葵腺毛中倍半萜内酯和双萜类化合物的取食抑制或毒性作用不只局限于葵螟幼虫，对其他向日葵害虫也有一定的抗虫潜力（Prasifka，2015；Prasifka and Bazzalo，2016）。并且向日葵叶片和小花的腺毛中倍半萜内酯的组成成分是相似的（Spring and Bienert，1987；Rowe *et al.*，2012），这样对取食叶片的害虫也有一定抗生作用。Watanabe 等（1982）认为，大多数野生向日葵属植物都具有杀虫作用，并指出泽兰内酯（Eupatolide）是很多向日葵属植物抗虫的主要因子，泽兰内酯在浓度为 1×10^{-5} 时对斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 的致死率是 60%（Watanabe *et al.*，1982）。

向日葵属植物所富含的倍半萜类化合物对昆虫不仅有防御的一面，也有报道其有利的一面，如 Morris 等（2005）从未开花（R3~R4 阶段）的向日葵花头上采用不同极性的溶剂先后分离出两种双萜醇对映-贝壳杉-16α-醇（Ent-kauran-16α-ol）和对映-阿替烷-16α-醇（Ent-atisan-16α-ol），随后又分离出另外 3 种双萜类物质(Morris *et al.*，2009)，每一种对向日葵细卷蛾 *Cochylis hospes* 都有刺激产卵作用（Morris *et al.*，2005，2009），而且这 5 种双萜的化学结构与刺激产卵的活性能力具有一定关系（Morris *et al.*，2009）。向日葵细卷蛾幼虫数量及种子受损比例均与异贝壳杉烯酸酸（Kaurenoic acid)的浓度呈正负相关，与 Kauranol 的浓度呈负相关（Chirumamilla *et al.*，2014）。

2.2.5 萜类化合物的生物化学合成途径 由于向日葵中产生倍半萜内酯的生物化学途径也同样能够产生萜类化合物，可以吸引植食者或者产生刺激产卵的作用（Mozuraitis *et al.*，2002；Morris *et al.*，2009），因此有人认为防御性的萜类化合物和昆虫用来寻找或选择寄主的物质有相反的关系（Mphosi and Foster，2010），并且已揭示了花

药腺毛中生物合成倍半萜内酯的关键酶的存在（Göpfert *et al.*，2009）。

近来又有在栽培向日葵中线性腺毛分布的记录（Aschenbrenner *et al.*，2013），从而为增强寄主植物对向日葵害虫的抗性提供了新的途径。

2.3　花粉及其萃取物

向日葵的花粉有助于美洲葵螟未交配雌蛾的求偶及卵巢发育（McNeil and Delisle，1989），是美洲葵螟的产卵刺激物（Delisle *et al.*，1989）。这样，来自不同品种的花粉其刺激美洲葵螟产卵的程度可能不同，从而影响着其对各品种的嗜食程度。

当给美洲葵螟雌蛾每日分别提供 1 mg 花粉和相当于 1 mg 的花粉乙醇萃取物时，其产卵量没有显著差异；但如果同时为雌蛾提供不同的产卵基质时，雌蛾的喜好程度依次为：花粉>再造花粉（萃取物+萃取后的花粉残留物）=花粉萃取物>花粉残留物=作为对照的蜡纸，说明花粉中存在刺激葵螟产卵的物质；而且，产卵量和可利用的花粉量呈正相关关系。这也说明了为什么刚开放的向日葵是最吸引美洲葵螟产卵的场所（Delisle *et al.*，1989），而随着花龄的增大，性活力和花粉量都减少，向日葵的可接受性也在降低（DePew，1983）。

花粉的乙醇提取物也能刺激美洲葵螟产卵并影响成虫求偶开始的时间，这是花粉中的利它素诱导生理变化的结果，而不是花粉中营养物质的作用（Delisle *et al.*，1989）。美洲葵螟刺探产卵刺激物的大部分感受器均存在于雌蛾的触角上（Delisle *et al.*，1989）。

3　向日葵对向日葵螟的间接抗虫性

植物体表的形态结构和化学组成不仅直接影响昆虫的取食、产卵和活动，还可以通过影响其天敌而对昆虫发生间接影响。美洲葵螟及其天敌对栽培向日葵和野生向日葵的选择性不同（Chen and Welter，2002，2003）。Chen 和 Welter（2002）在调查中发现，在栽培向日葵上美洲葵螟成虫和幼虫的数量一直高于野生向日葵上的数量；而野生向日葵上美洲葵螟的寄生性天敌数量却比栽培向日葵上的数量多出 6~10 倍，并且在栽培向日葵上天敌的种类也较少。另外，美洲葵螟更喜欢把卵产在栽培向日葵上。

作物的驯化对向日葵-美洲葵螟-寄生性天敌三重营养关系也有一定影响，可以会破坏向日葵原来的三重营养关系，导致葵螟幼虫数量增多，发育加速；而天敌数量减少，寄生率降低，说明了在农业生态系统中为什么一些害虫可以猖獗发生而不被天敌所控制（Chen and Welter，2005）。

此外，Rowe 等（2012）研究了外源茉莉酸甲酯处理后向日葵叶表面腺体毛的防御反应，但对害虫的反应未进行报道。

4　展望

向日葵野生品种中具有一些栽培品种缺乏的重要种质资源，如对病虫害及其他不利自然因素的抗性资源、改良某些遗传性状所需要的种质资源等，因此，充分利用野生向日葵资源，可以扩大栽培种的遗传变异基础，改善栽培种的抗病虫性状和其它遗传性状，达到改良向日葵栽培种的目的（孙敏等，1990）。如可进一步研究掌握腺毛在向日葵商业化种质中的遗传性和价值，以及腺毛中萜类化合物的组成在野生和栽培向日葵种质中的不同（Prasifka，2015）。在间接抗虫性方面，未来培育的向日葵品种还应考虑有利于葵螟寄生性天敌活动的品种，从而间接减少植食性昆虫对寄主植物的危害（Chen and Welter，2005）。

向日葵对向日葵螟的抗虫性及其机制的研究不仅为理论上探讨昆虫与植物的协同进化关系提供了依据，而且也可为向日葵螟的综合治理提供新的防控途径。如未来对含有大量腺毛的自交系或杂交种可进行有目地的开发以提高其物理和生化抗虫性；在了解花粉产卵刺激化学组成的基础上，选育花粉中没有或含有很少这类刺激化合物的品系，使得花对葵螟成虫产卵不再具有吸引性，同时还可利用花粉作为引诱剂直接干扰葵螟的寄主定位、交配产卵；通过培育种皮含有植物黑色素的品系，减少葵螟对种仁的蛀食；而

开展向日葵次生化合物的化学结构、生物学功能的研究，可为今后生物杀虫活性物质的利用提供了可能；并有望通过辅助的标记选择结合传统育种将抗虫基因导入栽培向日葵品种中。

致谢：感谢内蒙古农业大学向日葵科技创新团队的大力支持。

参考文献 (References)

Aschenbrenner AK, Horvath S, Spring O, 2013. Linear glandular trichomes of *Helianthus* (Asteraceae) morphology, localization, metabolite activity and occurrence. *AoB Plants*, 5(5): 319–327.

Beard BH, Carlson BC, Waiss AS, Elliger C, Klisilewicz JM, Jonson A, Chan Bock, 1977. Sunflower Resistance to sunflower moth. *California Agriculture*, 31(11): 17–19.

Cao LZ, Liu, XX, Zhang QW, 2010. The sunflower moth, *Homoeosoma nebulella* (Denis *et* Schiffermuller) (Lepidoptera: Pyralidae): outbreaks and pest management in Linhe, Inner Mongolia 2007–2008. *Entomologica Fennica*, 21(2): 65–69.

Carlson EC, Knowles PF, Dille JE, 1972. Sunflower varietal resistance to sunflower moth larvae. *California Agriculture*, 26(6):11–13.

Charlet LD, Aiken RM, Seiler GJ, Chirumamilla A, Hulke BS, Knodel JJ, 2008. Resistance in cultivated sunflower to the sunflower moth (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Agric. Urban Entomol.*, 25(4): 245–257.

Charlet LD, Brewer GJ, Franzmann B, 1997. Insect pests// Schneiter AA(ed.). Sunflower Technology and Production. Madison: American Society of Agronomy. 183–261.

Chen YH, Welter SC, 2002. Abundance of a native moth, *Homoeosoma electellum* (Lepidoptera:Pyralidae), and activity of indigenous parasitoids in native and agricultural sunflower habitats. *Environ. Entomol.*, 31(4): 626–636.

Chen YH, Welter SC, 2003. Confused by domestication: incongruent behavioral responses of the sunflower moth, *Homoeosoma electellum* (Lepidoptera: Pyralidae) and its parasitoid, *Dolichogenidea homoeosomae* (Hymenoptera: Braconidae), towards wild and domesticated sunflowers. *Biol. Control*, 28(2): 180–190.

Chen YH, Welter SC, 2005. Crop domestication disrupts a native tritrophic interaction associated with the sunflower, *Helianthus annuus* (Asterales: Asteraceae). *Ecol. Entomol.*, 30(6): 673–683.

Chirumamilla A, Knodel JJ, Charlet LD, 2014. Ovipositional preference and larval performance of the banded sunflower moth (Lepidoptera: Tortricidae) and its larval parasitoids on resistant and susceptible lines of sunflower (Asterales: Asteraceae). *Environmental Entomology*, 43(1): 58–68.

Chou JC, Mullin CA, 1993a. Phenologic and tissue distribution of sesquiterpene lactones in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Plant Physiology*, 142(6): 657– 663.

Chou JC, Mullin CA, 1993b. Distribution and antifeedant associations of sesquiterpene lactones in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.) on western corn root-worm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte). *Journal of Chemical Ecology*, 19(7): 1439–1452.

Delisle J, McNeil JN, Underhill EW, Barton D, 1989. *Helianthus annuus* pollen, an oviposition stimulant for the sunflower moth, *Homoeosoma electellum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 50(1): 53–60.

Depew LJ, 1983. Sunflower moth (Lepidoptera: Pyralidae): Oviposition and chemical control of larvae on sunflowers. *J. Econ. Entomol.*, 76(5): 1164–1166.

Dozet B, Bedov M, Atlagic J, Marinkovic R, 1993. Wild sunflower species-sources of resistance to the sunflower moth (*Homeosoma nebulella* Hubner; *Homeosoma electellum* Hulst). *Helia*, 16(19): 55–60.

Elliger CA, Zinkel DF, Chan BG, Waiss ACJr, 1976. Diterpene acids as larval growth inhibitors. *Experientia*, 32(11): 1364–1366.

Esau K, 1962. Plant Anatomy. Beijing: Science Press. 437–441. [K. 伊稍著 (李正理等译), 1962. 植物解剖学. 北京: 科学出版社. 437–441.]

Gao H, Brewer GJ, 1998. Sunflower resistance to the red sunflower seed weevil (Coleoptera: Curculionidae). *J. Econ. Entomol.*, 91(3): 779–783.

Gershenzon J, Mabry TJ, 1984. Sesquiterpene lactones from a Texas population of *Helianthus maximiliani*. *Phytochemistry*, 23(9): 1959–1966.

Gershenzon J, Rossiter M, Mabry TJ, Roger CE, Blust MH, Hopkins TL, 1985. Insect antifeedant terpenoids in wild sunflower a possible source of resistance to the sunflower moth//Hedin PA (ed.). Bioregulators for Pest Control. Utah: Division of Pesticide Chemistry at the Division of Pesticide Chemistry Special Conference II. 433–446.

Göpfert JC, Heil N, Conrad J, Spring O, 2005. Cytological development and sesquiterpene lactone secretion in capitate glandular trichomes of sunflower. *Plant Biology*, 7(2): 148–155.

Göpfert JC, MacNevin G, Ro DK, Spring O, 2009. Identification, functional characterization and developmental regulation of sesquiterpene synthases from sunflower capitate glandular trichomes. *BMC Plant Biology*, 34(9): 1255–1267.

Herz W, Kumar N, 1981. Heliangolides from *Helianthus maximiliani*. *Phytochemistry*, 20(1): 93–98.

Ismayilzade NN, Samedov VS, Kard B, Jones CL, 2015. Sunflower seed damage and economic injury level of the European sunflower moth (Lepidoptera: Pyralidae) in the Republic of Azerbaijan. *Journal of Entomological Science*, 50(2): 138–146.

Jia YH, Meng RX, Huang ZQ, Feng SJ, Yi WD, 2009. Investigation and identification of main species of pest and nafural enemies on sunflower in hetao region of Inner Mongolia. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 30(3): 78–80. [贾永红, 孟瑞霞, 黄志强, 冯淑军, 伊卫东, 2009. 内蒙古河套地区向日葵主要害虫及天敌种类的调查与鉴定. 内蒙古农业大学学报, 30(3): 78–80.]

Jia YH, Meng RX, Liu SP, Bai QJ, Huang JX, Li DZ, 2012. Selection of sunflower moth for different sunflower cultivars. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(2): 464–470. [贾永红, 孟瑞霞, 刘双平, 白全江, 黄俊霞, 李德智, 2012. 向日葵螟对不同向日葵品种的寄主选择性. 应用昆虫学报, 49(2): 464–470.]

Johnson AL, Beard BH, 1976. Sunflower moth damage and inheritance of the phytomelanin layer in sunflower. *Crop Science*, 17(3): 369–372.

Liu WM, Hou LL, Meng RX, Bai QJ, Jia YH, 2016. Relationship between sunflower flowering phenology and host plant resisitance to European sunflower moth *Homoeosoma nebulellum*. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 38(3): 368–372. [刘文明, 侯林林, 孟瑞霞, 白全江, 贾永红, 2016. 向日葵开花物候期与其对欧洲葵螟抗虫性的关系. 中国油料作物学报, 38(3): 368–372.]

Mcneil JN, Delisle J, 1989. Host plant pollen influences calling behavior and ovarian development of the sunflower moth, *Homoeosoma electellum*. *Oecologia*, 80(2): 201–205.

Melek FR, Gage DA, Gershenzon J, Mabry TJ, 1985. Sesquiterpene lactone and diterpene constituents of *Helianthus annuus*. *Phytochemistry*, 24(24): 1537–1539.

Morris BD, Charlet L, Foster S, 2009. Isolation of three diterpenoid acids from sunflowers, as oviposition stimulants for the banded sunflower moth, *Cochylis hospes*. *J.Chem. Ecol.*, 35(1): 50–57.

Morris BD, Foster SP, Grugel S, Charlet LD, 2005. Isolation of the diterpenoids, ent-kauran-16a-ol and ent-atisan-16a-ol, from sunflowers, as oviposition stimulants for the banded sunflower moth, *Cochylis hospes*. *J. Chem. Ecol.*, 31(1): 89–102.

Mozuraitis R, Stranden M, Ramirez MI, Borg-Karlson AK, Mustaparta H, 2002. (-)-germacrene D increases attraction and oviposition by the tobacco budworm moth *Heliothis virescens*. *Chem. Senses*, 27(6): 505–509.

Mphosi MS, Foster SP, 2010. Female preference and larval performance of sunflower moth, *Homoeosoma electellum*, on sunflower pre-breeding lines. *Entomol. Exp. Appl.*, 134(2): 182–190.

Pandey AK, Dhakal MR, 2001. Phytomelanin in compositae. *Current Science*, 80(8): 933–940.

Pandey AK, Wilcox LW, Sack FD, Stuessy TF, 1989. Development of the phytomelanin layer in fruits of *Ageratum conyzoides* (Compositae). *American Journal of Botany*, 76(5): 739–746.

Prasifka JR, 2015. Variation in the number of capitate glandular trichomes in wild and cultivated sunflower germplasm and its potential for use in host plant resistance. *Plant Genet. Resour.*, 13(1): 68–74.

Prasifka JR, Bazzalo ME, 2016. Susceptibility of sunflower inbreds to *Melanagromyza minimoides* in Argentina and potential association with plant resistance traits. *International Journal of Pest Management*, 62(2): 105–110.

Prasifka JR, Hulke BS, Seiler GJ, 2014. Pericarp strength of sunflower and its value for plant defense against the sunflower moth, *Homoeosoma electellum*. *Arthropod Plant Interact.*, 8(2): 101–107.

Prasifka JR, Spring O, Cook LW, Palmquist DE, Foley ME, 2015. Sesquiterpene lactone composition of wild and cultivated sunflowers and biological activity against an insect pest. *J. Agric. Food Chem.*, 63(16): 4042–4049.

Rogers CE, 1992. Insect pests and strategies for their management in cultivated sunflower. *Field Crops Res.*, 30(3/4): 301–332.

Rogers CE, Gershenzon J, Ohno N, Mabry TJ, Stipanovic RD, Kreitner GL, 1987. Terpenes of wild sunflowers (*Helianthus*):an effective mechanism against seed predation by larvae of the sunflower moth, *Homoeosoma electellum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Environ. Entomol.*, 16(3): 586–592.

Rogers CE, Kreitner GL, 1983. Phytomelanin of sunflower achenes: a mechanism for pericarp resistance to abrasion by larvae of the sunflower moth (Lepidoptera: Pyralidae). *Environ. Entomol.*, 12(2): 277–285.

Rossiter M, Gershenzon J, Mabry TJ, 1986. Behavioral and growth responses of specialist herbivore, *Homeosoma electellum*, to major terpenoid of its host, *Helianthus* spp. *J. Chem. Ecol.*, 12(6): 1505–1521.

Rowe HC, Ro DK, Rieseberg LH, 2012. Response of sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaf surface defenses to exogenous methyl jasmonate. *PLoS ONE*, 7(5): 22–24.

Schuh BA, Benjamin DM, 1984. The chemical feeding ecology of *Neodiprion dubiosus* Schedl., *N. rugifrons* Midd., and *N. leconti* (Fitch) on jack pine (Pinus banksiana Lamb.). *J. Chem. Ecol.*, 10(7): 1071–1079.

Seiler GL, Stafford RE, Rogers CE, 1984. Prevalence of

phytomelanin in pericarps of sunflower parental lines and wild species. *Crop Science*, 24(6): 1202–1204.

Sha HL, Jin QM, LI H, Zhou SY, Fen Z, 2004. Identification of sunflower germplasm resisitance to of sunflower moth in Jilin province. *Jilin Agricultural Sciences*, 29(2): 33–35, 37. [沙洪林, 晋齐鸣, 李红, 周世艳, 冯莺, 2004. 吉林省向日葵品种资源抗向日葵螟鉴定. 吉林农业科学, 29(2): 33–35, 37.]

Spring O, 1989. Microsampling: an alternative approach using sesquiterpene lactones for systematics. *Biochemical Systematics and Ecology*, 17(7/8): 509–517.

Spring O, Albert K, Gredman W, 1981. Annuithrin, a new biologically active germacranolide from *Helianthus annuus*. *Phytochemistry*, 20(8): 1883–1885.

Spring O, Albert K, Hagar A, 1982. Three biologically active heliangolides from *Helianthus annuus*. *Phytochemistry*, 21(10): 2551–2553.

Spring O, Bienert U, 1987. Capitate glandual hairs from sunflower leaves: development, distribution and sesquiterpene lactone content. *Journal of Plant Physiology*, 130(s4/5): 441–448.

Spring O, Priester T, Stransky H, Hager A, 1985. Sesquiterpene lactones in sunflower seedlings: distribution in the plant and occurrence in genetic varieties as determined by an isocratic HPLC technique. *Journal of Plant Physiology*, 120(4): 321–329.

Spring O, Rodon U, Macias FA, 1992. Sesquiterpenes from noncapitate glandular trichomes of *Helianthus annuus*. *Phytochemistry*, 31(5): 1541–1544.

Sun M, Liang XL, Niu QJ, 1990. The application of wild sunflower in breeding. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, (3): 35–37. [孙敏, 梁秀丽, 牛庆杰, 1990. 向日葵野生种在育种中的应用. 吉林农业科学, (3): 35–37.]

Suo MR, Yang JS, 2006. Survey in studies on chemical constituents of sesquiterpene and their physiological activities in plants of *Helianthus* L. *Chinese Herbal Medicines*, 37(1): 135–140. [索茂荣, 杨峻山, 2006. 向日葵属植物倍半萜类化学成分及其生物活性研究概况. 中草药, 37(1): 135–140.]

Wang D, Zhao YP, Meng RX, Bai QJ, Jia YH, 2014. The relationship between morphological structure of tubular florets and achene of sunflower and host plant selection of European sunflower moth. *Journal of Plant Protection*, 41(3): 298–304. [王丹, 赵艳平, 孟瑞霞, 白全江, 贾永红, 2014. 向日葵筒状小花和瘦果性状与欧洲葵螟寄主选择的关系. 植物保护学报, 41(3): 298–304.]

Wang G, Hou YM, Wang EY, 2010. The damage of sunflower moth on sunflower and its integrated control. *Modern Agricultural*, (11): 20. [王刚, 侯玉明, 王二英, 2010. 向日葵葵花螟的危害与综合防治. 现代农业, (11): 20.]

Wang MG, Qiao XX, Su YH, Hao SY, Wang HM, 2007. The control techniques on sunflower moth in Hetao region. *Inner Mongolia Agricultural Science and Technology*, (7): 122–123. [王满贵, 乔晓霞, 苏元红, 郝水源, 王慧敏, 2007. 河套地区向日葵螟防治技术. 内蒙古农业科技, (7): 122–123.]

Watanabe K, Ohno N, Yoshioka H, 1982. Sesquiterpene lactones and diterpenoids and diterpenoids from *Helianthus argophyllu*. *Phytochemistry*, 21(3): 709–713.

Wu M, Xue LJ, Li L, Liu XF, 2010. The damage and control in sunflower moth. *Modern Agricultural Science and Technology*, (8): 176. [吴敏, 薛丽静, 李丽, 刘兴凤, 2010. 向日葵螟的危害与防治. 现代农业科技, (8): 176.]

Xu LM, Yun XP, Li J, Zhao Q, Yang X, Han WQ, Wang XM, 2008. The influence of different planting dates on the sunflower resistance to sunflower moth. *Inner Mongolia Agricultural Science and Technology*, (6): 45–46. [徐利敏, 云晓鹏, 李杰, 赵强, 杨晓, 韩文清, 王秀梅, 2008. 不同播种期对向日葵螟抗虫性的影响. 内蒙古农业科技, (6): 45–46.]

Yu SR, 1982. Comparision of achene pericarp anatomy of different resistant sunflower cultivars to sunflower moth and genetic analysis on two characteristics. *Journal of Nanjing Agricultural College*, (2): 22–29. [俞世蓉, 1982. 向日葵抗螟品系瘦果果壁的解剖比较和两个性状的遗传分析. 南京农学院学报, (2): 22–29.]