草地贪夜蛾幼虫对三种拒食剂的味觉电生理和取食行为反应*

马 英[1**] 张佳佳[2**] 刘永冲[2] 仵 春[3] 刘 龙[2]
牛 林[2] 闫凤鸣[2] 赵新成[2] 汤清波[2***]

（1. 国家小麦技术创新中心（筹），河南农业大学农学院，郑州 450046；2. 河南省害虫绿色防控国际联合实验室，河南农业大学植物保护学院，郑州 450046；3. 河南省产品质量检验技术研究院，郑州 450047）

摘 要 **【目的】** 探究草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 幼虫对 3 种植物次生代谢物质苦参碱、印楝素和鱼藤酮的味觉电生理反应和取食行为，为利用植物源物质防控草地贪夜蛾提供理论依据。**【方法】** 分别利用单感受器记录技术和二项叶碟法测定草地贪夜蛾幼虫对苦参碱、印楝素和鱼藤酮的味觉电生理反应和取食选择行为。利用浸叶法测定了 3 种植物次生代谢物质的化学制剂对草地贪夜蛾 1 龄、2 龄和 3 龄幼虫的致死作用。**【结果】** 草地贪夜蛾幼虫口器下颚外颚叶上的味觉中栓锥感器内存在对鱼藤酮敏感的味觉受体神经元，侧栓椎感器内存在对印楝素和苦参碱敏感的味觉受体神经元；苦参碱、印楝素以及鱼藤酮均能够显著抑制幼虫的取食选择行为；其中，印楝素抑制草地贪夜蛾幼虫取食选择行为的阈值浓度最低。3 种植物次生代谢物质的化学制剂均能够对草地贪夜蛾幼虫产生有效的致死作用。如 6.0%鱼藤酮和 0.3%印楝素稀释 120 倍时，对草地贪夜蛾 1 龄幼虫的致死率分别为 100%和 74.3%。**【结论】** 3 种植物次生代谢物质均能够对草地贪夜蛾幼虫的取食产生拒食作用，其拒食作用的趋势与幼虫味觉受体神经元对这些物质的反应趋势一致。3 种植物次生代谢物质的相应制剂均能对草地贪夜蛾幼虫产生明显的致死作用。

关键词 草地贪夜蛾；植物源次生代谢物质；味觉感受；拒食；致死作用

Gustatory electrophysiological and behavioral responses of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae to three plant secondary metabolites

MA Ying[1**] ZHANG Jia-Jia[2**] LIU Yong-Chong[2] WU Chun[3] LIU Long[2]
NIU Lin[2] YAN Feng-Ming[2] ZHAO Xin-Cheng[2] TANG Qing-Bo[2***]

(1. National Engineering Research Center for Wheat, College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China; 2. Henan International Laboratory for Green Pest Control/College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China; 3. Institute of Product Quality Inspection Technology of Henan Province, Zhengzhou 450047, China)

Abstract **[Objectives]** To determine the gustatory electrophysiological and behavioral responses of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to three plant secondary metabolites; rotenone, azadirachtin and matrine, and thereby provide a basis for the environmentally-friendly control of this important pest. **[Methods]** Gustatory electrophysiological responses were measured by single sensillum recording whereas behavioral responses were determined using a dual-leaf-disc choice assay. In addition, the leaf-dipping method was used to investigate the lethality of the three plant secondary metabolites to first, second and third instar larvae. **[Results]** The medial sensillum styloconicum on the maxillary galea of *S. frugiperda* caterpillars has

*资助项目 Supported projects：河南省自然科学基金重点科学基金项目（232300421110）；河南省重大科技专项（201300111500）
**共同第一作者 Co-first authors，E-mail: maying999@126.com；jiajiazhang0125@163.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail: qbtang@henau.edu.cn
收稿日期 Received：2022-09-29；接受日期 Accepted：2023-02-28

a gustatory receptor neuron (GRN) sensitive to rotenone, whereas the lateral sensillum on the maxillary galea has GRNs sensitive to matrine and azadirachtin. Certain concentrations of rotenone, azadirachtin and matrine inhibited feeding by larvae with azadirachtin having the strongest inhibitory effect, inhibiting feeding even at relatively low concentrations. Chemical agents of the three plant secondary metabolites had significant lethal effects on larvae; 6.0% rotenone and 0.3% azadirachtin (120 dilution ratio) caused 100% and 74.3%, respectively, mortality in first instar larvae. **[Conclusion]** The plant secondary metabolites rotenone, azadirachtin and matrine, clearly suppress feeding by *S. frugiperda* larvae. This is consistent with the gustatory responses of the GRNs of larvae to these compounds, and their high lethality to first instar *S. frugiperda* larvae.

Key words　*Spodoptera frugiperda*; plant secondary metabolites; gustatory perception; antifeedant; lethal effect

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*（J. E. Smith）(Lepidoptera：Noctuidae)，又称秋粘虫，具有杂食性、迁飞性、食量大、爆发性和入侵性的特点（Johnson，2011；FAO，2017；吴秋琳等，2019；吴孔明，2020）。其寄主范围广泛，能够取食玉米、水稻、高粱、烟草、番茄、马铃薯等 76 科 353 种植物（Montezano*et al.*，2018），该害虫 2019 年 1 月入侵我国云南省后，迅速在国内蔓延，不但严重威胁我国的玉米生产，而且已经发现危害我国水稻和小麦等主要粮食作物（Xu *et al.*，2019；Batuxi *et al.*，2020）。因此，草地贪夜蛾是我国粮食丰产丰收的一个重要威胁。

草地贪夜蛾入侵后，我国已经相继建立了国内分布区及潜在分布区的全国及地方监测预警机制，制定了包括生物防治、理化诱控和应急化学防控在内的综合防控技术体系，国内相应科研单位也展开了对草地贪夜蛾研究的高潮（王磊等，2019；吴孔明，2020；郭井菲等，2022）。但是，作为害虫绿色防控之一的植物源农药以及拒食剂的研究却鲜有报道。植物源农药或拒食剂如萜烯类、生物碱和酚类化合物，因其具有低毒、低残留、环境安全及对非靶标生物无影响或影响小的优势越来越受到重视（Isman，1994；Koul，2005；范佳等，2014）。因此，有必要加强对草地贪夜蛾植物源农药或拒食剂的基础和应用研究。

植物源农药或拒食剂一般系植物的次生代谢物质，这些物质在昆虫与植物的关系中起着重要的作用（Chapman，2003；Schoonhoven *et al.*，2005；闫凤鸣，2011）。对于植食性昆虫，源于非寄主植物的次生代谢物质往往是昆虫的拒食剂，如三叶蔓荆子 *Vitex trifolia* 叶片提取物对小菜蛾 *Plutella xylostella* 3 龄幼虫具有较好的拒食活性（高燕等，2012），烟碱对假眼小绿叶蝉 *Empoasca vitis* 和茶尺蠖 *Ectropis oblique* 具有明显的拒食活性（李喜旺等，2016）。而一些植物的特异次生物质却能够刺激昆虫的取食，这些次生物质是昆虫的“标志性刺激物质”（Token stimuli），如寡食性的烟草天蛾 *Manduca sexta* 趋向取食其茄科植物的特异次生代谢物质紫花茄皂苷（Indioside D）（del Campo *et al.*，2001）；强心苷（Cardenolide）是诱导帝王斑蝶 *Danaus plexippus* 取食萝藦科 Asclepiadaceae 乳草属植物如马利筋 *Asclepias curassavicad* 的“标志性刺激物质”(Agrawal *et al.*，2021)。昆虫对这些次生代谢物质的趋向或者拒食往往是由于其具有识别这些物质的味觉受体神经元（Gustatory receptor neurons，GRNs），如棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 幼虫口器下颚外颚叶上栓锥感器内存在识别番茄苷和棉酚的 GRNs（Sun *et al.*，2022），而小菜蛾幼虫栓锥感器存在识别十字花科植物标志性刺激物质的 GRN（Yang *et al.*，2020）。我们前期研究发现草地贪夜蛾幼虫栓锥感器内存在对黑芥子苷和单宁酸敏感的 GRNs，而且对这 3 种物质具有明显的拒食作用（侯文华等，2020），表明植物源次生代谢物质具有防治草地贪夜蛾的潜力。

苦参碱（Matrine）、印楝素（Azadirachtin）和鱼藤酮（Rotenone）系 3 种植物源次生代谢物质，其在防治不同类别的害虫中有着广泛的应用（李水清等，2005；文吉辉等，2007；张怀江等，

2016；王小武等，2017；夏丽娟等，2022）。但是，这 3 种物质对草地贪夜蛾的拒食、毒杀及味觉机理的研究尚不多见。本研究拟探究这 3 种物质是否具有抑制草地贪夜蛾幼虫取食的效应，幼虫是否存在对这 3 种物质敏感的 GRNs；最后，探索这 3 种物质的制剂对草地贪夜蛾幼虫的致死作用，从而为防治草地贪夜蛾提供理论和实践上的基础。

1 材料与方法

1.1 供试植物与昆虫

草地贪夜蛾幼虫采于中国农业科学院新乡试验基地，在实验室条件下利用自制的人工饲料饲养多代（表 1），成虫饲喂含有维生素的 10%的蔗糖水，养虫室相对湿度为 70% ± 5%，光周期为 14 L∶10 D，温度为（26 ± 1）℃。草地贪夜蛾幼虫人工饲料配方如表 1 所示。

供试玉米品种为秋乐 368，购自河南省秋乐种业科技股份有限公司。

1.2 主要试剂

苦参碱（Matrine）、印楝素（Azadirachtin）和鱼藤酮（Rotenone）购自 Sigma-Aldrich 公司，氯化钾（KCl）购自天津华东试剂厂，均为分析纯。试验中所用溶液多现配现用或者溶液配好后置于 4 ℃冰箱保存，每次存放时间不超过 7 d。

植物源制剂 0.3%苦参碱购自乳山韩威生物科技有限公司；0.3%印楝素购自成都绿金生物科技有限公司；6.0%鱼藤酮购自北京三浦百草绿色植物制剂有限公司。

1.3 取食选择行为试验

草地贪夜蛾幼虫的取食选择行为试验采用二项叶碟法（汤清波和王琛柱，2007），试验中用边长为 1.0 cm 的正方形打孔器将新鲜的玉米叶片打孔作为叶碟，然后将处理组叶碟和对照组叶碟分别用处理溶液和对照进行浸泡，浸泡时间为 10 min。根据前期取食选择行为预试验结果，3 种化合物的处理浓度有所不同。苦参碱取食选择试验的处理分别为 10、30 和 100 mmol·L^{-1} 苦参碱溶液处理的玉米叶碟，对照均为蒸馏水（溶剂）处理的玉米叶碟；印楝素取食选择行为试验的处理分别为 0.001、0.01 和 0.1 mmol·L^{-1} 印楝素溶液处理的玉米叶碟，对照均为 5.8%甲醇（溶剂）处理的玉米叶碟；鱼藤酮取食选择试验处理分别为 0.1、1.0、10 和 30 mmol·L^{-1} 鱼藤酮处理的玉米叶碟，对照均为 3%氯仿溶液（溶剂）处理的玉米叶碟。

取食选择试验所用昆虫为 6 龄第 2 天的幼虫，试验前首先将幼虫饥饿约 12 h。在直径为 12 cm 的玻璃培养皿中放入标记“十”字的湿润滤纸，然后将已经浸泡过的 4 片对照组叶碟（A）对应“十”字 4 个方向置于培养皿的边缘，而 4 片处理组叶碟（B）则分别置于对照组叶片之间，即按照 ABABABAB 的顺序沿滤纸边缘排列；测试时，将饥饿过的幼虫放置在滤纸的“十”字线交叉处，每隔 10 min 观察一次幼虫的取食情况。

对于每头取食选择的幼虫，当其取食对照组或者处理组任何一组叶片面积约二分之一（2 片叶碟）时，即结束该头幼虫的取食选择，然后用印有小网格的透明胶片分别测量该头幼虫对应

表 1 草地贪夜蛾幼虫人工饲料配方取食

Table 1 Components of artificial diet of *Spodoptera frugiperda* larvae

饲料成分 Artificial diet ingredient	含量（g） Content（g）	饲料成分 Artificial diet ingredient	含量（g） Content（g）
麦胚粉 Wheat germ	40	酵母粉 Yeast	34
玉米叶粉 Corn leaf powder	100	尼泊金甲酯 Methylparaben	4
山梨酸 Sorbic acid	2	琼脂 Agar	18
维生素 C Vitamin C	2.5	亚油酸 Linoleic acid	5-6 滴 Drops
蒸馏水 Distilled water	900（mL）		

培养皿中对照叶碟和处理叶碟被取食的面积。每个处理-对照组试验至少测试 50 头幼虫，3 次重复，1 头幼虫只使用一次。

用取食选择指数来分析幼虫对处理叶碟和对照叶碟的取食选择差异，取食选择指数计算公式为：

对照组叶碟的取食选择指数（Pc）= 取食对照组叶碟的面积/取食所有叶碟的面积；

处理组叶碟的取食选择指数（Pt）= 取食处理组叶碟的面积/取食所有叶碟的面积。

使用 SPSS 20.0 分析软件，利用配对 *t* 检验法（Paired-sample *t*-test）比较草地贪夜蛾幼虫对一个浓度处理叶碟和对照叶碟的取食选择差异显著性（$P < 0.05$），并计算草地贪夜蛾幼虫对不同的处理叶碟和对照叶碟的取食选择指数的平均数及标准误。

1.4　幼虫下颚外额叶栓锥感器的电生理反应

利用单感受器记录（Single sensillum recording）（van Loon，1990）技术测定草地贪夜蛾幼虫中栓锥感器和侧栓锥感器对不同浓度的苦参碱（0.01、0.1、1.0 和 10 mmol·L^{-1}）、印楝素（0.000 1、0.001、0.01、0.1 和 1.0 mmol·L^{-1}）和鱼滕酮（0.01、0.1、1.0 和 10 mmol·L^{-1}）的电生理反应，对照为 2 mmol·L^{-1} 的 KCl。印楝素浓度最低浓度设置较低是因为草地贪夜蛾幼虫对印楝素的最低电生理反应阈值浓度较低。选取刚进入 6 龄第 2 天的草地贪夜蛾幼虫，将其饥饿约 3 h，然后利用锋利的解剖刀将幼虫头部切下，将连接于地线的银丝沿切口腹部轻轻插入至幼虫头部的吐丝器处并轻轻挤压，使栓锥感器向外突出；充满刺激液的玻璃毛细管电极连接信号放大器，并进一步连接味觉探头（DTP-1）和信号处理系统（IDIC-4）。轻推微动操作仪手柄，在显微镜下将玻璃毛细管电极端部的液面与幼虫栓锥感器的顶端轻轻接触，栓锥感器内相应的味觉神经元受到化学物质刺激后产生的反应经过处理后以电位的形式被连接的个人电脑中的 Autospike 32 软件记录。刺激时间持续 2 s，对于同一头昆虫，每两次刺激操作间隔至少 2 min。每一种物质一般测定 10 头以上幼虫。

利用 Autospike 32 软件对记录的电信号进行处理，分析、鉴定并统计刺激物在第 1 秒内激活幼虫中栓锥感器或侧栓锥感器内反应味觉神经元的种类和反应频率，即 1 s 内某神经元被激活反应的电位数目。利用 SPSS 20.0 软件统计分析，用单因素方差分析法（One-way ANOVA）比较同一个味觉神经元对不同浓度的同一种刺激液的反应频率差异（Tukey-HSD，$P < 0.05$）。

1.5　次生代谢物质对昆虫的致死作用

采用浸叶法（中华人民共和国农业部，2008）在室内条件下测定 3 种植物源农药制剂对草地贪夜蛾低龄（1 龄、2 龄和 3 龄）幼虫的致死作用。将 0.3%的苦参碱、0.3%的印楝素和 6%的鱼滕酮用水分别稀释 1 920、960、480、240、120 和 60 倍，以清水为对照，然后从健康玉米苗植株上摘取宽度比较均匀且比较完好的玉米叶，将叶片剪成 2 cm × 1 cm 的小块长形叶片，再将剪好的叶片放入处理药液中浸泡 10 s，待其自然晾干，放入直径 5 cm 的一次性盒中，每个盒中放入等量叶子；再选取大小一致的幼虫放入一次性盒子中，每个盒子放置 1 头幼虫，每个处理测试 10 头，重复 3 次。

试验均在温度（26 ± 2）℃、光周期 L：D = 14：10、相对湿度 65% ± 5%的人工培养箱中进行，药后处理 24、48、72 h 分别检查和记录幼虫的存活状态。由于观察时段比较长，部分叶子可能会变质，需要适时更换新的经相应处理的玉米叶，避免因为食物原因导致其死亡而影响实验结果。观察时用镊子轻触幼虫体表，若一动不动，则判定其为死亡，记录药后 72 h 后各处理的幼虫死亡数、存活数，计算死亡率。

死亡率（%）=死亡虫数/供试虫数×100。

利用 SPSS 20.0 软件统计分析，用单因素方差分析法（One-way ANOVA）分析计算 3 种植物源制剂对 1 龄、2 龄和 3 龄幼虫的死亡率（Tukey-HSD，$P < 0.05$）。

2　结果与分析

2.1　幼虫对植物次生代谢物质的味觉感受

利用单感器记录技术测定了草地贪夜蛾 6

龄幼虫口器下颚外颚叶中栓锥感器和侧栓锥感器对不同浓度苦参碱、鱼藤酮和印楝素的电生理反应。幼虫对 3 种次生植物代谢物质的代表性电生理反应波如图 1 所示。利用 Autospike 32 软件中“amplitude”（振幅）分类功能，可把中栓锥感器和侧栓锥感器对每种次生物质的反应电位分为 3 类，根据电位振幅由低向高依次命名为电位Ⅰ（图 1，对应 a）、电位Ⅱ（图 1，对应 b）和电位Ⅲ（图 1，对应 c），其对应的味觉神经元则为神经元Ⅰ、神经元Ⅱ和神经元Ⅲ。对照 2.0 mmol·L^{-1} KCl 溶液诱导的电位可分为电位Ⅰ和电位Ⅲ，其对应的味觉神经元则为神经元Ⅰ和神经元Ⅲ。

2.1.1 幼虫中栓锥感器对 3 种植物次生代谢物质的电生理反应 比较了不同浓度苦参碱溶液诱导中栓锥感器内味觉神经元的反应频率。首先，中栓锥内神经元Ⅰ对 0.01、0.1、1.0、10.0 mmol·L^{-1} 苦参碱溶液的反应频率分别为（12.0 ± 2.485 5）、（7.25 ± 2.067 5）、（8.47 ± 2.716 6）和（10.77 ± 4.302 9）spikes/s，反应频率之间差异不显著（P = 0.717）；但是，均显著低于对照 2.0 mmol·L^{-1} KCl 溶液诱导神经元Ⅰ的反应频率（27.10 ± 3.323 4）spikes/s（P <0.05）。其次，神经元Ⅱ对 0.01、0.1、1.0、10.0 mmol·L^{-1} 苦参碱溶液的反应频率分别为（30.79 ± 2.337 4）、（36.73 ±3.428 8）、（35.72 ± 4.028 3）和（35.67 ± 5.342 3）spikes/s，反应频率之间差异不显著（P = 0.811）。神经元Ⅲ对不同浓度苦参碱溶液与对照 KCl 溶液的反应频率差异也不显著（P = 0.342）（图 2：A）。表明中栓锥感器内不存在对苦参碱敏感的 GRN。

不同浓度印楝素溶液诱导中栓锥感器内味觉神经元的反应如图 2（B）所示。神经元Ⅰ对 0.000 1、0.001、0.01、0.1 和 1.0 mmol·L^{-1} 印楝

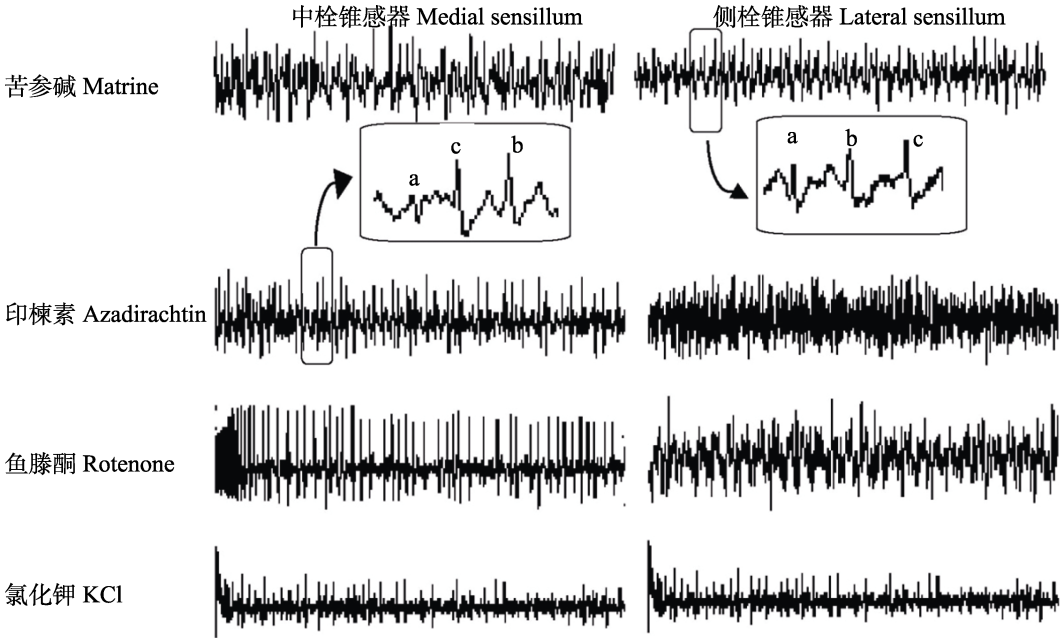

图 1 幼虫下颚外颚叶上的栓锥感器对 3 种次生代谢物质的电生理反应示意波形

Fig. 1 Representative recordings of electrophysiological responses of the sensilla styoconicum on maxillary of larvae to three plant secondary metabolites

次生物质的示意波均为 1.0 mmol·L^{-1} 物质诱导的反应。对照是 2 mmol·L^{-1} KCl。
大方框内波形是对应小方框内波形的放大示意图。大框内的 a，b 和 c 代表对应小框内反应电位的分类（a：电位Ⅰ；b：电位Ⅱ；c：电位Ⅲ）。图中波形持续时间均为 1 s。

The concentration of each plant representative secondary metabolite was 1.0 mmol·L^{-1}. The control was 2 mmol·L^{-1} KCl. Spikes in each big rectangle show the expansion trace in the corresponding small rectangle. Letters of a, b and c in big rectangle represent the classified spikes in the corresponding small rectangle (a: Spike Ⅰ; b: Spike Ⅱ; c: Spike Ⅲ). The duration of waveform is 1 s.

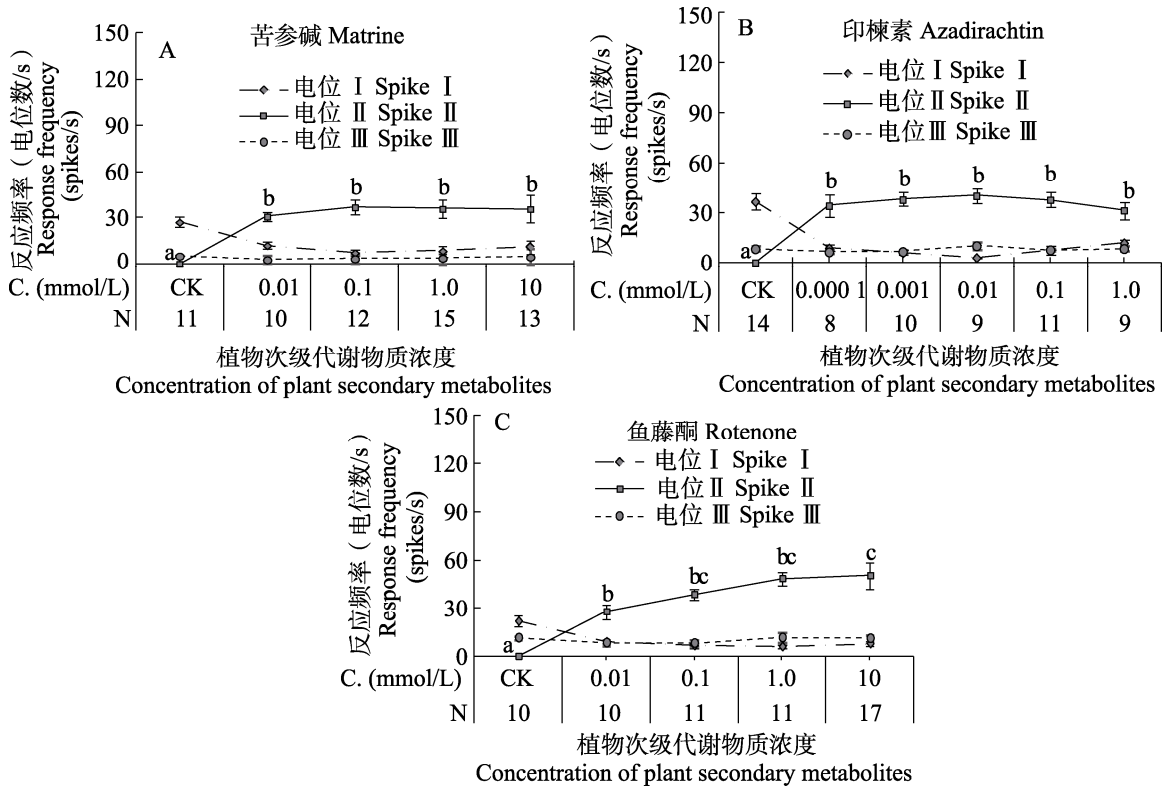

图 2　幼虫中栓锥感器对 3 种次生代谢物质的电生理反应

Fig. 2　Electrophysiological responses of the medial sensilla styoconica of *Spodoptera frugiperda* caterpillars to three plant secondary metabolites

曲线显示中栓锥感器内不同类别的神经元（对应电位Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ）对苦参碱（A）、印楝素（B）和鱼藤酮（C）的电生理反应平均数±SE（标准误）。电位Ⅱ反应曲线上的小写字母表示神经元Ⅱ对不同浓度的同一种物质平均反应频率的差异显著水平($P < 0.05$)（Tukey-HSD 检验）。C. (mmol/L): 表示刺激物质物质浓度（mmol·L^{-1}）。CK: 2 mmol·L^{-1} KCl。N: 昆虫重复头数。图 3 同（除了栓锥感器不同）。

Curves show the mean ± SE of different GRNs (corresponding spike Ⅰ, Ⅱ and Ⅲ) to matrine (A), azadirachtin (B) and rotenone (C). Lowcase letters on curve Ⅱ show the significantly different levels of neuron Ⅱ to that plant secondary metabolite with different concentration ($P < 0.05$) (Tukey-HSD test after ANOVA). C. (mmol/L): Concentration of stimulus (mmol·L^{-1}). N: Replicates of larvae tested. The same as Fig. 3 (except the type of sensillum styoconica)

素溶液的反应频率分别为（8.75 ± 1.729 5）、（6.00 ± 1.619 3）、（3.00 ± 0.372 7）、（7.27± 2.359 1）和（11.89 ±1.918 1）spikes/s，反应频率之间差异不显著（$P = 0.500$），但是均显著低于对照 2.0 mmol·L^{-1} KCl溶液诱导神经元Ⅰ的反应频率（36.64 ± 4.529 0）spikes/s（$P < 0.05$）。神经元Ⅱ对不同浓度印楝素溶液（浓度由低到高）的反应频率分别为（34.09 ± 4.733 7）、（37.81 ± 4.106 1）、（40.09 ± 4.355 6）、（37.73 ±4.519 2）和（31.31 ± 3.215 3）spikes/s，反应频率之间差异不显著（$P = 0.599$）。中栓锥感器内神经元Ⅲ对不同浓度印楝素溶液与对照 KCl 溶液的反应频率差异不显著（$P = 0.430$）。表明中栓锥感器内不存在对印楝素敏感的 GRN。

不同浓度鱼藤酮溶液诱导中栓锥感器内味觉神经元的反应如图 2（C）所示。神经元Ⅰ对 0.01、0.1、1.0 和 10 mmol·L^{-1} 鱼藤酮溶液的反应频率分别为（8.91 ± 1.209 5）、（6.67 ± 1.598 6）、（6.00 ±1.174 3）和（7.86 ± 1.502 8）spikes/s，反应频率之间差异不显著（$P = 0.730$），但是均显著低于神经元Ⅰ对对照 2.0 mmol·L^{-1} KCl溶液的反应频率（21.73 ± 3.286 6） spikes/s（$P < 0.05$）。神经元Ⅱ对不同浓度鱼藤酮溶液（浓度由低到高）的反应频率依次升高，分别为（27.67 ± 4.655 2）、（38.45 ±3.334 0）、（48.42± 4.204 0）和（50.31 ± 8.499 9）spikes/s。其中，0.1、1.0 和 10 mmol·L^{-1}

鱼藤酮溶液诱导神经元Ⅱ的反应频率差异不显著（P = 0.534），0.01、0.1、1.0 mmol·L^{-1} 鱼藤酮溶液诱导神经元Ⅱ的反应频率差异也不显著（P = 0.062）；但是，10 mmol·L^{-1} 鱼藤酮溶液诱导神经元Ⅱ的反应频率显著高于 0.01 mmol·L^{-1} 诱导的反应频率（P < 0.05）。中栓锥感器内神经元Ⅲ对不同浓度鱼藤酮溶液与对照 KCl 溶液的反应频率差异不显著（P = 0.878）。表明中栓锥感器内神经元Ⅱ对鱼藤酮敏感。

2.1.2 幼虫侧栓锥感器对 3 种植物次生代谢物质的电生理反应 测定了幼虫侧栓锥感器对不同浓度苦参碱、印楝素和鱼滕酮 3 种刺激液的电生理反应。结果显示，侧栓锥内神经元Ⅰ对 0.01、0.1、1.0、10.0 mmol·L^{-1} 苦参碱溶液的反应频率分别为（2.375 0±1.034 0）、（6.50±1.040 8）、（7.33 ± 1.145 0）和（8.43 ±2.191 5）spikes/s，反应频率之间差异不显著（P = 0.428）；但是，均显著低于对照 2.0 mmol·L^{-1} KCl 溶液诱导神经元Ⅰ的反应频率（17.86 ± 4.743 1）spikes/s（P < 0.05）（图 3：A）。其次，神经元Ⅱ对 0.01、0.1、1.0、10.0 mmol·L^{-1} 苦参碱溶液的反应频率分别为（9.90 ± 2.330 7）、（16.01 ± 4.781 0）、（19.00 ± 1.997 3）和（39.36 ±5.060 1）spikes/s，反应呈正浓度梯度反应模式。其中，10.0 mmol·L^{-1} 苦参碱溶液诱导神经元Ⅱ的反应频率显著其它浓度苦参碱诱导的反应（P < 0.05）。神经元Ⅲ对不同浓度苦参碱溶液与对照 KCl 溶液的反应频率差异也不显著（P = 0.604）（图 3：A）。表明侧栓锥感器内神经元Ⅱ对苦参碱敏感。

不同浓度印楝素溶液诱导侧栓锥感器内味觉神经元的反应如图 3（B）所示。神经元Ⅰ对 0.000 1、0.001、0.01、0.1 和 1.0 mmol·L^{-1} 印楝素溶液的反应频率分别为（9.83 ± 4.467 8）、（9.17± 3.910 8）、（8.80±3.023 2）、（4.50 ±1.848 4）

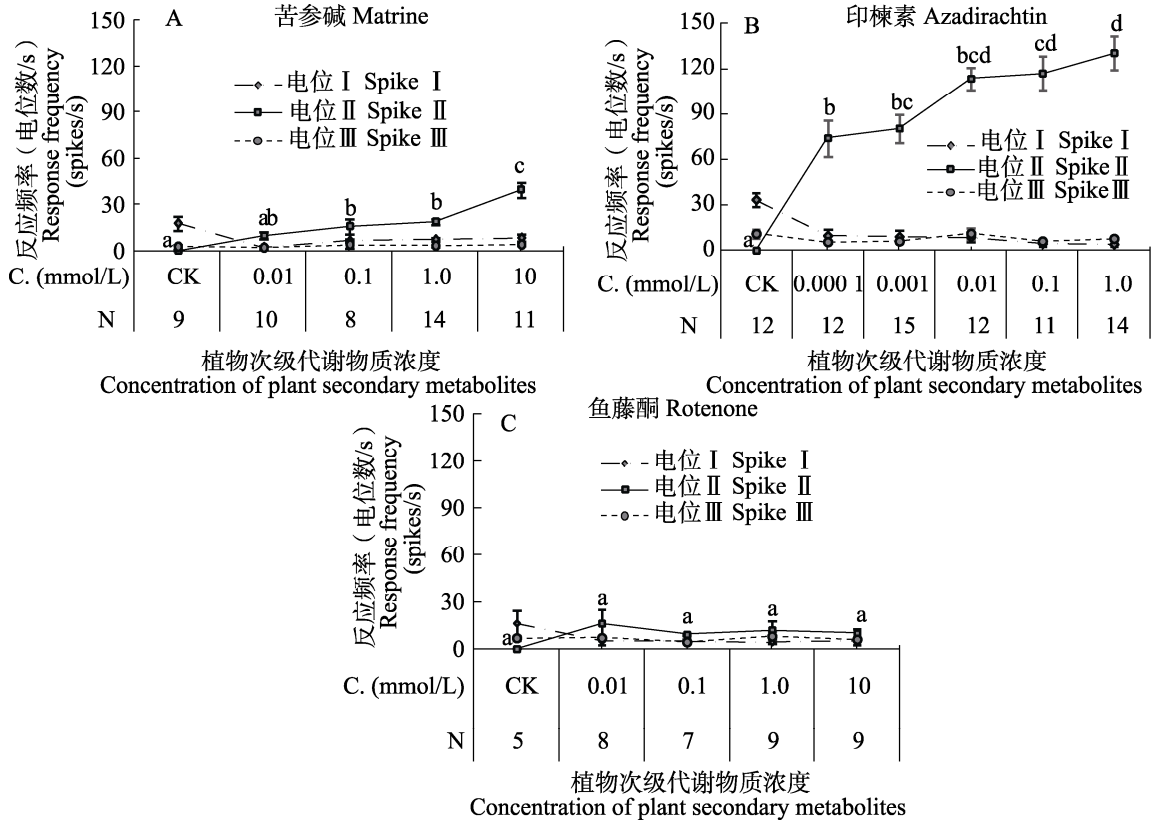

图 3 幼虫侧栓锥感器对 3 种次生代谢物质的电生理反应

Fig. 3 Electrophysiological responses of the lateral sensilla styoconica of *Spodoptera frugiperda* caterpillars to three plant secondary metabolites

A. 苦参碱；B. 印楝素；C. 鱼藤酮。

A. Matrine; B. Azadirachtin; C. Rotenone.

和（4.11 ±0.949 3）spikes/s，反应频率之间差异不显著（P = 0.860），但是均显著低于对照 2.0 mmol·L^{-1}KCl 溶液诱导神经元Ⅰ的反应频率（33.42 ± 4.250 6）spikes/s（P < 0.05）。神经元Ⅱ对不同浓度印楝素溶液的反应呈明显的正浓度梯度反应模式，1.0 mmol·L^{-1} 印楝素诱导神经元Ⅱ的反应频率最高，为（130.43 ± 11.23）spikes/s，显著高于 0.001 mmol·L^{-1} 和 0.000 1 mmol·L^{-1} 印楝素诱导的反应频率[0.000 1 mmol·L^{-1}：（73.91 ± 11.769 5）spikes/s；0.001 mmol·L^{-1}：（80.27 ± 9.317 9）spikes/s（P <0.05）]；0.1 mmol·L^{-1} 印楝素溶液诱导神经元Ⅱ的反应频率（116.91 ± 11.12） spikes/s 也显著高于 0.000 1 mmol·L^{-1} 诱导的反应频率（P <0.05）。侧栓锥感器内神经元Ⅲ对不同浓度印楝素溶液与对照 KCl 溶液的反应频率差异不显著（P = 0.627）（图 3：B）。表明侧栓锥感器内神经元Ⅱ对印楝素敏感。

不同浓度鱼藤酮溶液诱导侧栓锥感器内味觉神经元的反应如图 3（C）所示。神经元Ⅰ对 0.01、0.1、1.0 和 10 mmol·L^{-1} 鱼藤酮溶液及对照 2.0 mmol·L^{-1} KCl 溶液的反应频率差异不显著（P = 0.790）。神经元Ⅱ对不同浓度鱼藤酮溶液（浓度由低到高）的反应频率分别为（16.17 ± 9.195 7）、（9.20 ± 0.969 5）、（12.0 ± 5.529 1）和（9.87 ± 3.061 5）spikes/s，反应频率之间差异也不显著（P = 0.240）。侧栓锥感器内神经元Ⅲ对不同浓度鱼藤酮溶液与对照 KCl 溶液的反应频率差异也不显著（P = 0.433）（图 3：C）。表明侧栓锥感器内不存在对鱼藤酮敏感的 GRN。

2.2　幼虫对植物次生代谢物质的取食选择行为

利用二项叶碟法测定了草地贪夜蛾 6 龄幼虫对不同浓度的苦参碱、印楝素和鱼滕酮的取食选择行为。结果显示，随着次生代谢物质处理溶液浓度的升高，幼虫对其处理玉米叶碟的取食选择指数逐渐降低（图 4）。幼虫对 10.0、30.0 和 100.0 mmol·L^{-1} 苦参碱处理的叶碟的取食选择指数分别为 0.471 4 ± 0.022 8、0.460 8 ± 0.028 5 和 0.423 6 ± 0.032 4。其中，幼虫对 10.0 mmol·L^{-1} 和 30.0 mmol·L^{-1} 苦参碱的取食选择指数与对照均不显著（10.0 mmol·L^{-1} 处理-对照：df = 121，t = -1.255，P = 0.212；30.0 mmol·L^{-1} 处理-对照：df = 88，t = - 1.375，P = 0.173），而幼虫对 100.0 mmol·L^{-1} 苦参碱处理叶碟的取食选择指数显著低于对照叶碟（df = 78，t = -2.354，P = 0.021）（图 4：A）。

草地贪夜蛾 6 龄幼虫对 0.001、0.01 和 0.1 mmol·L^{-1} 印楝素处理玉米叶碟和对照玉米叶碟的取食选择如图 4（B）所示。幼虫对这该 3 个浓度处理叶碟的取食选择指数分别为 0.531 9 ± 0.024 8、0.356 8 ± 0.027 2 和 0.189 2 ± 0.023 6。其中，幼虫对 0.001 mmol·L^{-1} 印楝素处理叶碟和对照叶碟的取食选择指数差异不显著（df = 125，t = 1.287，P = 0.200），而幼虫对 0.01 mmol·L^{-1} 和 0.1 mmol·L^{-1} 印楝素处理叶碟的取食选择指数均显著低于对照叶碟（0.01 mmol·L^{-1} 处理-对照：df = 92，t = - 5.257，P < 0.000 1；0.1 mmol·L^{-1} 处理-对照：df = 102，t = - 13.150，P <0.000 1）。

幼虫对不同浓度鱼滕酮处理玉米叶碟的取食选择趋势与印楝素类似，即随着鱼滕酮处理溶液浓度的升高，幼虫对其的取食选择指数逐渐降低（图 4：C）。幼虫对 0.1、1.0、10.0 和 30.0 mmol·L^{-1} 鱼滕酮处理叶碟的取食选择指数分别为 0.522 5 ± 0.023 0、0.463 4 ± 0.020 1、0.412 9 ± 0.030 2 和 0.314 6 ± 0.026 9。其中，幼虫对 0.1 mmol·L^{-1} 和 1.0 mmol·L^{-1} 鱼滕酮处理叶碟与对照叶碟的取食选择指数差异均不显著（0.1 mmol·L^{-1} 处理-对照: df = 101，t = 0.978，P = 0.331；1.0 mmol·L^{-1} 处理-对照: df = 167，t = - 1.819，P = 0.071），而对 10.0 mmol·L^{-1} 和 30.0 mmol·L^{-1} 鱼滕酮处理叶碟的取食选择指数均显著低于对照叶碟（10.0 mmol·L^{-1} 处理-对照：df = 99，t = - 2.884，P = 0.005；30.0 mmol·L^{-1} 处理-对照: df = 97，t = - 6.886，P < 0.000 1）。

2.3　3 种植物源制剂对低龄幼虫的室内毒杀活性

为评价使用 3 种植物源制剂制剂对草地贪夜蛾幼虫的毒杀活性，在室内采用浸叶法分别测定了 0.3%苦参碱、6.0%鱼滕酮和 0.3%印楝素对

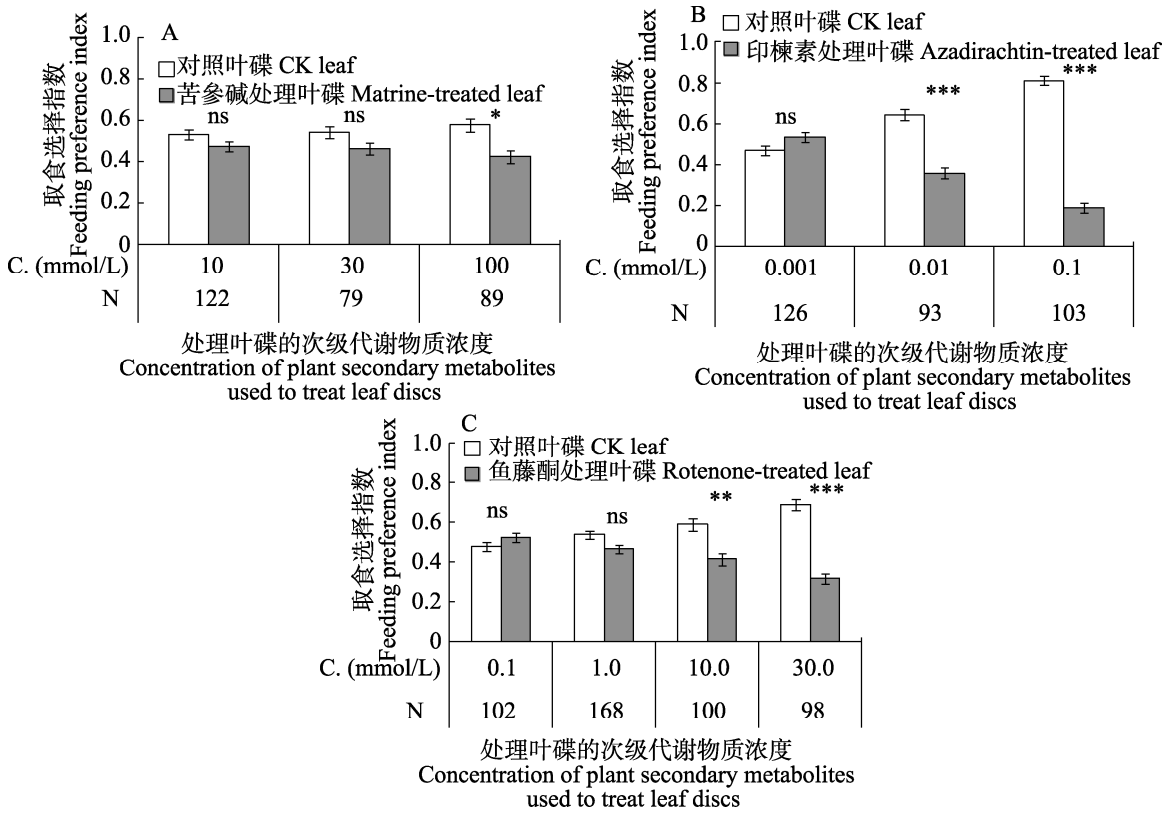

图 4　草地贪夜蛾幼虫对 3 种植物次生代谢物质的取食选择偏好

Fig. 4　Feeding preferences of the *Spodoptera frugiperda* caterpillars for plant secondary metabolites

A. 苦参碱；B. 印楝素；C. 鱼藤酮。

A. Matrine; B. Azadirachtin; C. Rotenone.

柱状体表示幼虫对植物次生代谢物质处理的叶碟（treated leaf）和对照叶碟（CK leaf）的取食选择指数平均数±标准误（SE）。A，B 和 C 中对照（CK）分别是水处理、5.8%甲醇和 3%氯仿溶液处理的玉米叶碟。C.（mmol/L）表示次生代谢物质浓度；N 表示测试幼虫头数。ns 表示幼虫对处理叶碟和对照叶碟的取食选择指数平均数差异不显著，*、**、***分别表示幼虫对处理叶碟和对照叶碟的取食选择指数平均数的差异显著水平（*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$）。

Columns show the mean ± SE of feeding preferences index of caterpillars for leaf discs treated by secondary metabolites and for CK leaf discs. CK leaf discs in A, B and C were treated by water, 5.8% methanol and 3% chloroform, respectively. C. (mmol/L): Concentration of secondary metabolites (mmol·L^{-1}). N: Replicates of larvae tested. ns means the difference is not significant. *, ** and *** mean the difference is significant (*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).

低龄草地贪夜蛾幼虫（1 龄、2 龄和 3 龄）的室内毒杀活性。3 种植物源制剂制剂被稀释的倍数均为 1 920、960、480、240、120 和 60 倍，玉米叶片浸泡后用来饲喂幼虫。

不同倍数的制剂对草地贪夜蛾幼虫的毒杀活性如图 5 所示，3 种植物源制剂对 1 龄和 2 龄幼虫的毒杀活性均高于 3 龄幼虫。对于 0.3%苦参碱，其被稀释 120 倍时，1 龄幼虫的死亡率达到 45.0%，显著高于对照（25.0%）（$P = 0.007$）；而在稀释 480 倍时，2 龄幼虫的死亡率为 20%，3 龄幼虫在不同稀释倍数下的死亡率与对照均无显著性差异（$P > 0.05$）（图 5：A）。

0.3%印楝素分别稀释 1 920、960、480、240、120 和 60 倍后，1 龄幼虫的死亡率分别为 40.6%、42.0%、40.6%、48.0%、74.3%和 96.0%（图 5：B），均显著高于对照的死亡率（20.0%）（1 920 倍-对照：$P = 0.005$；960 倍-对照：$P = 0.002$；480 倍-对照：$P = 0.005$；240 倍-对照、120 倍-对照、60 倍-对照均 $P < 0.000\ 1$）；2 龄幼虫的死亡率分别为 49.5%、40.5%、61.9%、58.6%、59.5%和 78.6%，均显著高于对照的死亡率（24.8%），3 龄幼虫在稀释480倍时死亡率最高，却仅有21.7%。

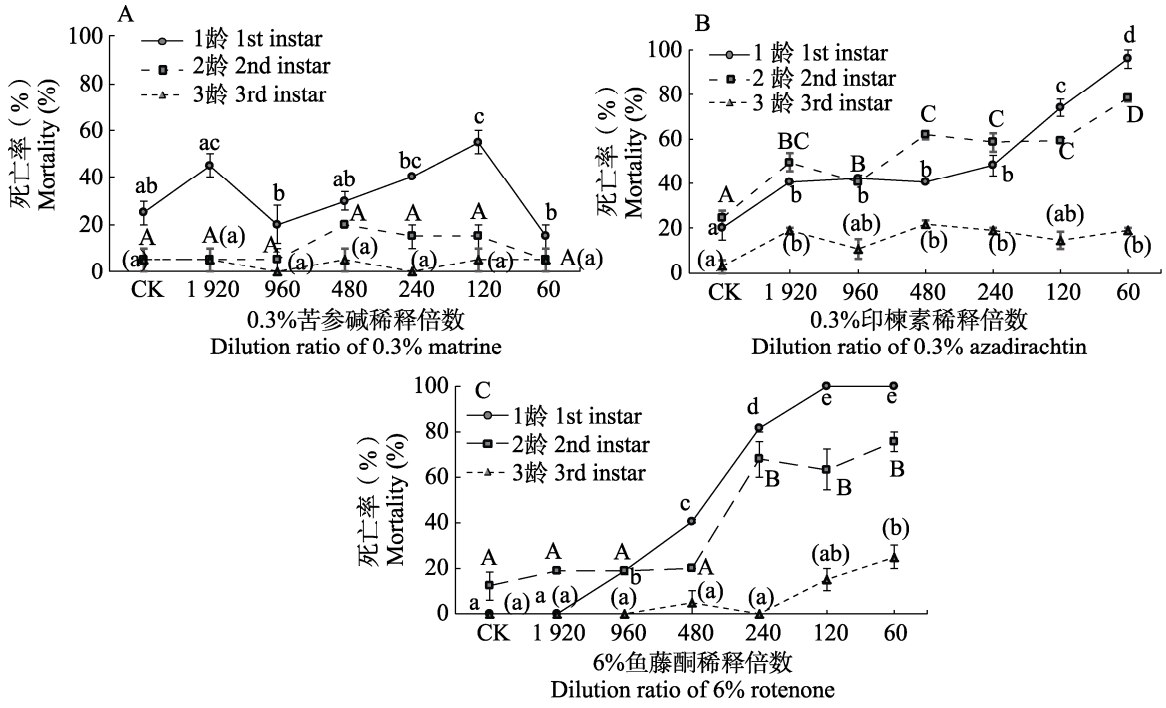

图 5　3 种植物源制剂对草地贪夜蛾 1 龄、2 龄和 3 龄幼虫的致死作用

Fig. 5　Lethal effects of the three plant pesticides against the 1st, 2nd and 3rd instar larvae of *Spodoptera frugiperda*

A. 苦参碱；B. 印楝素；C. 鱼藤酮。

A. Matrine; B. Azadirachtin; C. Rotenone.

图中同一条曲线上字母不同表示同一种代谢物质的制剂稀释不同倍数后对幼虫致死作用（平均死亡率±SE）差异的显著水平。

Different letters on the same curve show the significantly different levels of the lethal effects (mean mortality rate) under treatments of the same plant pesticide with different dilution ratios.

6.0%鱼滕酮分别被稀释 1 920、960、480、240、120 和 60 倍处理幼虫 72 h 后，1 龄幼虫的死亡率分别为 0、18.6%、40.7%、81.4%、100.0% 和 100.0%（图 5：C）。除了 1 920 倍，其他倍数处理后的 1 龄幼虫死亡率均显著高于清水对照（$P < 0.000\ 1$），在稀释 240、120、60 倍时，2 龄幼虫死亡率分别高达 67.7%、63.3%、75.6%，均显著高于对照（12.2%）（$P < 0.000\ 1$）；3 龄幼虫在稀释 60 倍时死亡率最高，为 25.0%（图 5：C）。

3　结论与讨论

植物次生代谢物由初级代谢产物衍生而来，是植物体内复杂分支代谢途径的最后产物，又称天然产物，不直接参与维持产生者的生长和生殖有关的原始生化活动（Dixon，2001；闫凤鸣，2011），也不为植食性昆虫提供营养，但能够影响昆虫的摄食、生长发育以及存活等（钦俊德，1995），如印楝素能够抑制菜粉蝶 *Pieris rapae* 幼虫的取食(Reina *et al.*，1995)，也能够影响赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 和玉米象 *Sitophilus zeamais* 的发育（Huang *et al.*，1997）；常彦鹏等（2022）发现棉铃虫幼虫饲喂印楝素后，幼虫可以长期处于幼虫或形成幼虫-蛹中间体，直至死亡。

本研究结果表明一定浓度的苦参碱、印楝素和鱼藤酮均能够抑制草地贪夜蛾幼虫的取食，且随着处理液浓度的增加，幼虫对其的取食选择指数减少。与苦参碱和鱼滕酮相比，印楝素抑制幼虫取食的最低浓度阈值较低，为 0.01 mmol·L^{-1}。路伟等（2017）研究发现，印楝素对棉铃虫也有良好的拒食活性，5 μg /mL 处理 48 h 对棉铃虫 3

龄幼虫的拒食率达到 85.17%。此外，本研究团队前期研究发现黑芥子苷和盐酸奎宁等次生代谢物质也能够抑制草地贪夜蛾幼虫的取食选择（侯文华等，2020）。这些结果均表明，一定浓度的次生代谢物质能够起到昆虫“拒食剂”的作用。但是，并不是所有植物的次生代谢物质都系昆虫“拒食剂”。一般来说，寡食性昆虫寄主特异次生代谢物质可能能够刺激或吸引昆虫的取食，如烟草天蛾对茄科植物次生代谢物质紫花茄皂苷（Indioside D）的趋向取食（del Campo *et al.*，2001）；多食性的棉铃虫的寄主棉花和番茄苷产生的次生代谢物质棉酚和番茄苷也能够诱导棉铃虫幼虫取食，但是却抑制寡食性的烟青虫幼虫的取食（Sun *et al.*，2022）；丁布增强了寡食性昆虫墨西哥玉米根虫 *Diabrotica virgifera* 对玉米根的取食，而抑制了多食性巴西玉米根虫 *Diabrotica balteata* 的取食（Robert *et al.*，2012）。这些结果说明，植物次生代谢物质是否能够作为某种昆虫的“拒食剂”，不但与该物质的浓度有关，也与昆虫的种类及其与产生它的植物相关。

鳞翅目昆虫幼虫口器下颚外颚叶上的栓锥状感器在很大程度上决定了幼虫的取食选择（Schoonhoven *et al.*，2005）。如菜粉蝶 *P. rapae* 幼虫中栓锥感器存在对苦味物质柚皮苷（Naringin）和番木鳖碱（Strychnine）敏感的 GRNs，这些 GRNs 的味觉反应在一定程度上决定了对这些物质的取食选择（Zhou *et al.*, 2009）；棉铃虫 *H. armigera*、烟青虫 *Helicoverpa assulta* 和粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 幼虫两栓锥感器内均存在对黑芥子苷敏感的 GRNs，决定着对黑芥子甘的取食选择（Shields and Mitchell，1995；王艳，2018）。本研究团队前期的工作也发现草地贪夜蛾幼虫趋向取食蔗糖、拒食黑芥子苷、单宁酸和盐酸奎宁的行为均与其栓锥感器内的 GRNs 密切相关（侯文华等，2020）。本研究发现草地贪夜蛾对鱼藤酮、苦参碱和印楝素的取食选择行为取食也与其味觉神经元对这些物质的味觉电生理反应趋势一致；此外，我们还发现，比较 3 种植物代谢物质诱导草地贪夜蛾幼虫味觉栓锥感器的电生理反应，印楝素诱导侧栓锥感器内味觉神经元的反应强度最高，这也与印楝素抑制草地贪夜蛾幼虫取食行为的阈值浓度最低（即最敏感）的结果也是一致的。因此，本研究的结果也初步证明了草地贪夜蛾幼虫味觉神经元对苦参碱、印楝素和鱼藤酮的味觉电生理反应在一定程度上决定了对这些物质的取食选择行为。

目前生产中防治草地贪夜蛾的药剂仍以化学药剂为主，但长期使用化学药剂会使草地贪夜蛾的抗药性增加，而且化学农药的使用不当会对农作物的品质和环境产生不良影响（李永平等，2019），而来源于植物的生物制剂可能会将这些负面影响降低到较小的水平。本研究发现，0.3%印楝素、6.0%鱼藤酮和 0.3%苦参碱 3 种制剂均对草地贪夜蛾 1 龄、2 龄和 3 龄幼虫有一定的杀虫活性。但是，相对于对 3 龄幼虫的毒杀活性（一般不高于 30%），3 种制剂对 1 龄和 2 龄草地贪夜蛾幼虫的毒杀效果较好；与 0.3%苦参碱相比，0.3%印楝素和 6.0%鱼藤酮对低龄幼虫的毒杀活性较好，对 1 龄幼虫的死亡率高达 95%以上，而对 2 龄幼虫的死亡率也高达 70%以上。这些结果也与苦参碱抑制草地贪夜蛾幼虫取食的程度以及诱导幼虫 GRNs 活性的程度低于鱼藤酮和印楝素的结果是一致的。

本研究发现草地贪夜蛾幼虫对印楝素、鱼藤酮和苦参碱 3 种植物次生代谢物质的味觉电生理反应、取食选择行为以及致死作用的趋势是一致的，一方面说明幼虫的取食选择在很大程度上决定于昆虫的味觉感受，另外一方面显示了植物源物质具有较好的杀虫或者抑制昆虫取食的效果。这些结果能够为我们了解昆虫的取食选择基础以及利用植物源次生代谢物质防治草地贪夜蛾奠定理论基础。

参考文献 (References)

Agrawal AA, Boroczky K, Haribal M, Hastings AP, White RA, Jiang RW, Duplais C, 2021. Cardenolides, toxicity, and the costs of sequestration in the coevolutionary interaction between monarchs and milkweeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(16): e2024463118.

Batuxi, Zhang YH, Zhang Z, Guan DD, Li CC, Ji ZY, Yin XT, Zhang AH, Tang QB, Liu YH, Zhu X, 2020. The host preference

and population life tables of *Spodoptera frugiperda* (Lepidopteran: Noctuidae) fed on maize and wheat. *Plant Protection*, 46(1): 17–23. [巴吐西,张云慧, 张智, 关豆豆, 李翠翠, 季昭云, 殷新田, 张爱环, 汤清波, 刘延辉, 李祥瑞, 朱勋, 2020. 草地贪夜蛾对小麦和玉米的产卵选择性及其种群生命表. 植物保护, 46(1): 17–23.]

Chang YP, Zhang B, Geng ZC, Wei JZ, An SH, Zhao WL, 2022. Molecular mechanism of azadirachtin inhibiting trehalase activity leading to abnormal molting and metamorphosis of *Helicoverpa armigera* larvae. *Chinese Journal of Biological Control*, doi:10.16409/j.cnki.2095-039x.2022.03.015. [常彦鹏, 张博, 耿梓宸, 魏纪珍, 安世恒, 赵文丽, 2022. 印楝素抑制基因转录导致棉铃虫幼虫蜕皮变态异常的分子机理. 中国生物防治学报, doi:10.16409/j.cnki.2095-039x.2022.03.015.]

Chapman RF, 2003. Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 48: 455–484.

del Campo ML, Miles CI, Schroeder FC, Mueller C, Booker R, Renwick JA, 2001. Host recognition by the tobacco hornworm is mediated by a host plant compound. *Nature*, 411(6834): 186–189.

Dixon RA, 2001. Natural products and plant disease resistance. *Nature*, 411(6839): 843–847.

Fan J, Liu Y, Zeng JG, Guo M, Sun JR, Cheng P, Chen JL, 2014, Advancement of new prevent and control technologies for aphids in wheat and vegetable. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1413–1434. [范佳, 刘勇, 曾建国, 郭梅, 孙京瑞, 程辟, 陈巨莲, 2014. 小麦与蔬菜蚜虫新型防控技术研究进展. 应用昆虫学报, 51(6): 1413–1434.]

FAO, 2017. Integrated management of the fall armyworm in maize. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations.

Gao Y, Sheng GW, Shen JX, Xiao C, 2012. Antifeeding activity of *Vitex trifolia* extracts against third-instar larvae of *Plutella xylostella*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(5): 1298–1303. [高燕, 盛广为, 沈嘉祥, 肖春, 2012. 三叶蔓荆子提取物对小菜蛾的拒食活性. 应用昆虫学报, 49(5): 1298–1303.]

Guo JF, Zhang YJ, Wang ZY, 2022. Research progress in managing the invasive fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in China. *Plant Protection*, 48(4): 79–87. [郭井菲, 张永军, 王振营, 2022. 中国应对草地贪夜蛾入侵研究的主要进展, 植物保护, 48(4): 79–87.]

Hou WH，Sun LL, Ma Y, Sun HW, Zhang JJ, Bai RE, Zhao XC, Tang QB, 2020. Gustatory perception and feeding preference of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae to four stimuli. *Acta Entomologica Sinica*, 63(5): 545–557. [侯文华, 孙龙龙, 马英, 孙惠婉, 张佳佳, 白润娥, 赵新成, 汤清波, 2020. 草地贪夜蛾幼虫对四种刺激物质的味觉感受和取食选择. 昆虫学报, 63(5): 545–557.]

Huang Y, Tan JMWL, Kini RM, 1997, Ho SH. Toxic and antifeedant action of nutmeg oil against *Tribolium castaneum* (Herbst) and *Sitophilus zeamais* Motsch. *Journal of Stored Products Research*, 33(4): 289–298.

Isman MB, 1994. Botanical insecticides and antifeedants: New sources and perspectives. *Pesticide Research Journal*, 6(1): 11–19.

Johnson SJ, 2011. Migration and the life history strategy of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* in the western hemisphere. *International Journal of Tropical Insect Science*, 8(4/5/6): 543–549.

Koul O, 2005. Insect Antifeedants. Boca Raton, USA: CRC Press. 79–84.

Li XW, Zhang J, Xin ZJ, LÜ RQ, Jin LM, Ye XJ, Sun XL, 2016. Repellent and appetite-suppressive effect of nicotine on *Empoascavitis* and *Ectropis oblique*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(3): 528–535. [李喜旺, 张瑾, 辛肇军, 吕闰强, 金李孟, 叶小江, 孙晓玲, 2016. 烟碱对假眼小绿叶蝉和茶尺蠖的忌避(拒食)活性. 应用昆虫学报, 53(3): 528–535.]

Li SQ, Sun JH, Zhang ZJ, 2005. Effects of rotenone on oviposition and feeding of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Acta Entomologica Sinica*, 48(5): 687–691. [李水清, 孙江华, 张钟宁, 2005. 鱼藤酮对松墨天牛产卵和取食行为的影响. 昆虫学报, 48(5): 687–691.]

Li YP, Zhang S, Wang XJ, Xiao XP, Liang P, Zhang L, Gu SH, Gao XW, 2019. Current status of insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda* and strategies for its chemical control. *Plant Protection*, 45(4): 14–19. [李永平, 张帅, 王晓军, 解晓平, 梁沛, 张雷, 谷少华, 高希武, 2019. 草地贪夜蛾抗药性现状及化学防治策略. 植物保护, 45(4): 14–19.]

Lu W, Li JQ, Kuang, PK, Xiao SW, Wang MY, Guo YC, Xu HH, 2017. Effects of azadirachtin A and azadirachtin B on the growth and development of *Heliothis armiger*a. *Journal of Environmental Entomology*, 39(4): 945–949. [路伟, 李佳琪, 邝鹏昆, 肖绍伟, 王茂源, 郭永超, 徐汉虹, 2017. 印楝素 A 和印楝素 B 对棉铃虫生长发育的影响. 环境昆虫学报, 39(4): 945–949.]

Ministry of Agricultural and Rural Affairs of the People's Republic of China, 2008. The Agricultural Industry Criteria: Guideline for laboratory bioassay of pesticides Part 14: leaf-dipping method, NY/T1154. 14-2008. [中华人民共和国农业农村部, 2008. 中华人民共和国农业行业标准：农药室内生物测定试验准则 杀虫剂: 第 14 部分: 浸叶法, NY/T1154. 14-2008S.]

Montezano DG, Specht A, Sosa-gómez DR, Roque-specht VF, Hunt T, 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African Entomology*, 26(2): 286–301.

Qin JD, 1995. Studies on insect-plant relationships: Recent trends and prospect. *Acta Zoologica Sinica*, 41(1): 12–20. [钦俊德,

1995. 昆虫与植物关系的研究进展和前景. 动物学报, 41(1): 12–20.]

Reina M, Mericli AH, Cabrera R, González-Coloma A, 1995. Pyrrolizidine alkaloids from *Heliotropium bovei*. *Phytochemistry*, 38(2): 355–358.

Robert CA, Veyrat N, Gaétan G, Marti G, Doyen GR, Villard N, Gaillard MD, Köllner TG, Giron D, Body M, Babst BA, FerrieriRA,Turlings TC, Erb M, 2012. A specialist root herbivore exploits defensive metabolites to locate nutritious tissues. *Ecology Letters*, 15(1): 55–64.

Schoonhoven LM, Van Loon JJA, Dicke M, 2005. Insect-Plant Biology. Oxford University Press. 183–208.

Shields VDC, Mitchell BK, 1995. The effect of phagostimulant mixtures on deterrent receptors in two crucifer feeding lepidopterous species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 347: 459–464.

Sun LL, Liu XL, Wang YN, Berg BG, Xie GY, Chen WB, Liu Y, Wang GR, Zhao XC, Tang QB, 2022. Neuronal architecture and functional mapping of the larval taste center of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Science*, 29(3): 730–748.

Tang QB, Wang CZ, 2007. Leaf disc test used in caterpillar feeding preference study. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(6): 912–915. [汤清波, 王琛柱, 2007. 一种测定鳞翅目幼虫取食选择的方法——叶碟法及其改进和注意事项. 昆虫知识, 44(6): 912–915.]

van Loon JJA, 1990. Chemoreception of phenolic acids and flavonoids in larvae of two species of *Pieris*. *Journal of Comparative Physiology A*, 166(6): 889–899.

Wang L, Chen KW, Zhong GH, Xi JD, He XF, Lu YY, 2019. Progress for occurrence and management and the strategy of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith). *Journal of Environmental Entomology*, 41(3): 479–487. [王磊, 陈科伟, 钟国华, 冼继东, 何晓芳, 陆永跃. 2019. 重大入侵害虫草地贪夜蛾发生危害、防控研究进展及防控策略探讨. 环境昆虫学报, 41(3): 479–487.]

Wang XW, Ding XH, Tunsun A, Fun KY, He J, Fu WJ, Guo WC, 2017. Toxicity, antifeedant activity and control effect of different biological insecticides to *Lissorhoptrus oryzophilus* Kuschel. *Journal of Biosafety*, 26(1): 68–74. [王小武, 丁新华, 吐尔逊·阿合买提, 付开赟, 何江, 付文君, 郭文超, 2017. 不同生物药剂对稻水象甲的毒力、拒食活性及防效分析. 生物安全学报, 26(1): 68–74.]

Wang Y, 2018. Effects of sucrose and sinigrin on feeding preferences and gustatory perceptions of caterpillars in two *Helicoverpa* species. Master dissertation. Zhengzhou: Henan Agricultural University. [王艳, 2018. 蔗糖和黑芥子苷对铃夜蛾属两近缘种昆虫取食选择行为和味觉感受的影响. 硕士学位论文. 郑州: 河南农业大学.]

Wen JH, Hou ML, Lu W, Li JW, 2007. Insecticidal activities of azadirachtin and its effects on sweetpotato whitefly *Bemisia tabaci*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(4): 491–496. [文吉辉, 侯茂林, 卢伟, 黎家文, 2007.印楝素的杀虫活性及其对烟粉虱的驱避作. 昆虫知识, 44(4): 491–496.]

Wu KM, 2020. Management strategies of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in China. *Plant Protection*, 46(2): 1–5. [吴孔明, 2020. 中国草地贪夜蛾的防控策略. 植物保护, 46(2): 1–5.]

Wu QL, Jiang YY, Wu KM, 2019. Analysis of migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) from Myanmar to China. *Plant Protection*, 45(2): 1–6. [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明, 2019. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析. 植物保护, 45(2): 1–6.]

Xia LJ, Li J, Liang JY, Wang XG, Zhu XC, Li B, Li YQ, 2022. Toxicity and field efficacy of azadirachtin against *Ostrinia furnacalis* Guenee and safety evaluation to sorghum. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 45(3): 539–544. [夏丽娟, 李靖, 梁竞宇, 王学贵, 朱新成, 李彬, 李涌泉, 2022. 印楝素对亚洲玉米螟的毒力与防效及对寄主作物高粱的安全性评价. 南京农业大学学报, 45(3): 539–544.]

Xu LN, Hu BJ, Su WH, Qin RD, Qiu K, Zheng ZY, Zhang QY, Zhou ZY, Qin SS, Hu F, Wang ZY, 2019. Fall armyworm damaging early sowing wheat in Anhui province. *Plant Protection*, 45(6): 87–89. [徐丽娜, 胡本进, 苏卫华, 戚仁德, 邱坤, 郑兆阳, 张启勇, 周子燕, 戚士胜, 胡飞, 王振营, 2019. 安徽发现草地贪夜蛾为害早播小麦. 植物保护, 45(6): 87–89.]

Yan FM, 2011, Chemical Ecology (2nd ed.). Beijing: Science Press. 74–92. [闫凤鸣, 2011, 化学生态学 (第二版). 北京科学出版社. 74–92.]

Yang K, Gong XL, Li GC, Huang LQ, Wang CZ, 2020. A gustatory receptor tuned to the steroid plant hormone brassinolide in *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *eLife*, 9: e64114.

Zhang HJ, Wang X, Qiu GS, Fang JS, Li Z, Zhang QW, Liu XX, 2016. Effectiveness of azadirachtin EC in controlling the oriental fruit moth *Grapholita molesta* (Busck). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(5): 1012–1017. [张怀江, 王秀, 仇贵生, 方江升, 李贞, 张青文, 刘小侠, 2016. 印楝素乳油对梨小食心虫的防控效果研究. 应用昆虫学报, 53(5): 1012–1017.]

Zhou DS, Wang CZ, van Loon JJ, 2009. Chemosensory basis of behavioural plasticity in response to deterrent plant chemicals in the larva of the small cabbage white butterfly *Pieris rapae*. *Journal of Insect Physiology*, 55(9): 788–792.