

番茄潜叶蛾对番茄品种的产卵 选择性与关键响应物质*

魏玉红^{1,2**} 袁伟宁^{1,2} 张美娇^{1,2} 郭致杰^{1,2***}

(1. 甘肃省农业科学院植物保护研究所, 兰州 730070; 2. 甘肃省农业害虫天敌工程研究中心, 兰州 730070)

摘要 【目的】番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 是危害番茄的重大入侵害虫, 为了丰富绿色防控技术方法, 本研究对番茄潜叶蛾在不同番茄品种上的产卵选择性和内在机理进行了分析。【方法】首先通过田间自然感虫法评价了番茄潜叶蛾在 4 个番茄品种上的产卵选择性, 并通过气质联用 (GC-MS) 测定了不同品种间的次生代谢产物差异; 其次通过饲喂“补充营养”的方式观察了番茄潜叶蛾对脱氢抗坏血酸的行为响应; 最后再次利用田间自然感虫法评价了番茄植株外施脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾产卵选择性的影响。【结果】番茄潜叶蛾在筛选的 4 个番茄品种上的产卵选择性具有明显差异 ($P < 0.05$), 其中在台湾黄圣女上的产卵选择性显著 ($P < 0.05$) 强于甜蜜 80, 48 h 着卵量分别为 24.84 和 7.22 粒。台湾黄圣女和甜蜜 80 的次生代谢产物相对含量存在显著差异 ($P < 0.05$), 主要差异性物质为脱氢抗坏血酸, 且甜蜜 80 和金红低架王脱氢抗坏血酸的相对含量显著 ($P < 0.05$) 高于台湾黄圣女和小仙女。将脱氢抗坏血酸添加至 10% 蜂蜜水 (补充营养) 中饲喂番茄潜叶蛾成虫发现, 番茄潜叶蛾对脱氢抗坏血酸具有负选择性, 而且随着脱氢抗坏血酸浓度升高, 负选择性响应越强烈, 当浓度增加至 0.004 mg/mL 时, 取食补充营养的番茄潜叶蛾数量减少 92.00%。对番茄植株喷施脱氢抗坏血酸后, 番茄潜叶蛾在 4 个番茄品种上的产卵量整体呈下降趋势, 且脱氢抗坏血酸喷施浓度与番茄品种存在主体间效应 ($P < 0.05$) 和交互响应 ($P < 0.05$), 但脱氢抗坏血酸浓度 ($F = 19.92$) 引起番茄潜叶蛾产卵量差异的效应强于番茄品种 ($F = 4.29$), 随着喷施的脱氢抗坏血酸浓度升高, 番茄潜叶蛾在台湾黄圣女上的着卵量下降速率最快, 拟合趋势线的斜率 K 为 -20.93, 而在甜蜜 80 上的下降速率最慢, 拟合趋势线的斜率 K 为 -8.67。【结论】脱氢抗坏血酸可能是形成番茄潜叶蛾对不同番茄品种产卵选择性的关键响应物质之一, 且番茄潜叶蛾对该物质的行为响应表现为负选择性。

关键词 番茄潜叶蛾; 番茄品种; 产卵选择性; 化感物质; 寄主选择偏好性

Oviposition preferences of the tomato leaf miner *Tuta absoluta* for different tomato varieties and the key attractants of tomato plants

WEI Yu-Hong^{1,2**} YUAN Wei-Ning^{1,2} ZHANG Mei-Jiao^{1,2} GUO Zhi-Jie^{1,2***}

(1. Institute of Plant Protection, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China;

2. Gansu Agricultural Pest Natural Enemy Engineering Research Center, Lanzhou 730070, China)

Abstract [Aim] To improve environmentally-friendly prevention and control methods for the tomato leaf miner *Tuta absoluta*, a major invasive pest of tomato crops. [Methods] The oviposition preferences of the tomato leaf miner for 4 tomato cultivars were evaluated using the natural field infection method, and differences in secondary metabolites among the different cultivars were determined with GC-MS. The behavioral responses of adult tomato leaf miners to hehydroascorbate were examined using the "supplemental nutrition" method. Finally, the field natural infection method was used to evaluate the effect of the external application of hehydroascorbate on oviposition preferences. [Results] There were significant

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发项目 (2021YFD1400200); 甘肃省农业科学院重点研发项目 (2022GAAS44)

**第一作者 First author, E-mail: 727339710@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: guozhijie@gsagr.ac.cn

收稿日期 Received: 2024-08-26; 接受日期 Accepted: 2024-10-09

differences in the preference of the tomato leaf miner for each of the 4 tomato cultivars. Preference for the TWHSN variety was significantly stronger than for TM80, with 24.84 and 7.22 eggs laid on each cultivar, respectively, after 48 h. There were significant differences in the secondary metabolites of the TWHSN and TM80 varieties; the main difference was hehydroascorbate, the amount of which was significantly higher in TM80 and JHDJW than in TWHSN and XXN. Adding hehydroascorbate to the supplemental food fed to adult tomato leafminers reduced its palatability a dose-dependent manner. Adding 0.004 mg/mL of hehydroascorbate to supplemental food reduced the number of tomato leafminers feeding on supplemental food by 92.00%. Spraying hehydroascorbate on tomato plants generally reduced the number of eggs laid on all 4 varieties, but there was a between-subject effect ($P < 0.05$) and an interaction ($P < 0.05$) between hehydroascorbate concentration and tomato cultivar. However, hehydroascorbate concentration was a more significant factor ($F = 19.92$) than tomato cultivar ($F = 4.29$). The most rapid decline in the number of eggs laid as the hehydroascorbate concentration increased was on TWHSN, with a slope K of the fitted trend line of -20.93 . The slowest decline in the number of eggs laid was on TM80, with a slope K of the fitted trend line of -8.67 . **[Conclusion]** Hehydroascorbate could be a key substance reducing the attractiveness of tomato plants to the tomato leaf miner for oviposition.

Key words *Tuta absoluta*; tomato variety; ovipositional tropism; chemosensory substances; host selection preference

番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 属鳞翅目 Lepidoptera 麦蛾科 Gelechiidae, 原发于南美洲西部, 是危害番茄的重要害虫(张桂芬等, 2019)。2017 年该虫侵入了我国新疆伊犁, 随后借助种苗调运在云南、四川、贵州等近 20 个省(直辖市、自治区)持续扩散(胡珊珊等, 2024), 目前已成为我国茄科蔬菜上最具危害性的入侵害虫之一, 尤其给我国鲜食番茄生产及河西地区番茄制种带来了巨大经济损失(王浩等, 2023; 袁伟宁等, 2024)。为了有效防治番茄潜叶蛾, 学者们对化学、物理、生物和农业防治措施进行了多方面研究, 其中番茄抗性育种是防控番茄潜叶蛾的根本措施之一, 因此探明番茄潜叶蛾对不同番茄品种的产卵选择性及其关键响应物质, 可以为番茄抗性育种筛选提供基础依据和理论指导。

在不同的寄主间, 番茄潜叶蛾尤其嗜食番茄, 具有极强的生态适应性和寄主适应性, 当前栽培番茄品种均不能完全免疫该害虫, 但不同品种的感抗水平不同(Aslan and Birgücü, 2022)。例如野生番茄 *Solanum habrochaites* 对番茄潜叶蛾的感虫率相对较低, 而 *S. lycopersicum* 较其他野生品种则更加易感(Proffit et al., 2011); 在栽培品种中, Sahara 比 Dawson 和 Toufan 等更易感虫, 幼虫为害造成的损失也相对较高(Allache et al., 2017)。这些低感虫品种形成的原因可能与番茄潜叶蛾对不同番茄品种的挥发性有机化

合物和次生代谢产物的选择性相关(Barbehenn and Peter Constabel, 2011; 梁薇等, 2022)。研究表明, 植食性昆虫能够通过感受寄主的次生代谢产物和挥发性物质等化学信号进行定位, 进而寻找适宜的寄主植物和生态位(顾亚欣等, 2022)。例如番茄潜叶蛾虽然能以马铃薯、人参果、辣椒等多种茄科作物为寄主, 但在不同种植结构下, 却均以番茄为最优寄主, 这主要与番茄挥发的 β -水芹烯、柠檬烯和 (E)- β -香紫苏烯等代谢物质相关(Siqueira et al., 2000; Anastasaki et al., 2015), 并且这些物质往往在番茄植株顶空具有较高汇聚量, 因此番茄潜叶蛾更喜欢聚集在植株上部进行生活繁殖(Proffit et al., 2011)。虽然挥发性有机物对植食性昆虫较长距离的寄主定位有重要导向作用, 但当其寻找到寄主植物之后, 则是利用味觉等感觉系统(接触、刺探、试食等)探测寄主植物表面和内在的化学物质(信息化合物), 并最终决定是否接受该寄主(陆宴辉等, 2008), 这些化学物质包括植物体表蜡质中的长链烷烃(Mitra et al., 2017)、吲哚族芥子油苷、阿魏酸和 p -香豆酸等, 其中拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 吲哚芥子油苷含量降低时能显著降低小菜蛾 *Plutella xylostella* 的着卵量(Sun et al., 2009); 利用阿魏酸和 p -香豆酸处理芸薹属芜菁 *Brassica rapa* 植株后, 菜粉蝶 *Pieris rapae* 产卵数会显

著增加 (Walker *et al.*, 2014)。植物的化学信号除可以帮助昆虫区分适宜的寄主和生态位外,也可以阻止昆虫产卵、取食、寻求庇护和定居,形成驱避效应 (Light and Knight, 2005; Hardie and Minks, 2010; Gray *et al.*, 2015), 例如 α -古巴烯和二甲基二硫醚等可以显著驱避柑橘木虱 *Diaphorina citri* (Zaka *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2016); β -蒎烯和 6-甲基-5-庚烯-2-酮等可以驱避桃小食心虫 *Carposina sasakii* 雌成虫, 干扰其对寄主的有效定位 (刘柳等, 2022); (S)-芳樟醇、2-庚酮和水杨酸甲酯等对褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的寄主选择和产卵有良好的驱避作用 (林娜等, 2023)。类似具有驱避作用的效应物质在苹蓇带卷蛾 *Adoxophyes orana*、绿带妒尺蛾 *Phthonoloba viridifasciata* 和亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 等多种害虫的寄主植物上也得到验证 (张文璐等, 2018; 李广伟等, 2022; 杜燚等, 2023)。

昆虫在复杂的环境中寻找合适的寄主是其完成生活史必不可少的行为过程, 而寄主植物的化学信号对害虫的产卵、取食、生存和发育等方面具有重要的调节作用, 因此了解介导植食性昆虫定位寄主植物的化学物质和机制对于理解植物与害虫的关系至关重要, 并且有利于开发害虫综合治理的新工具。本研究从番茄潜叶蛾产卵选择性出发, 筛选了 4 种番茄潜叶蛾着卵量差异较大的番茄品种, 并对品种间的关键次生代谢产物进行了分析和验证, 以期丰富番茄潜叶蛾的绿色防控技术方案。

1 材料与方法

1.1 材料

番茄品种: 试验用的 4 个番茄品种分别为甜蜜 80 (简称 TM80, 生产厂家为西安市临潼区栎阳丰农蔬菜种苗研究所)、金红低架王 (简称 JHDJW, 生产厂家为西安市金晟种业有限公司)、小仙女 (简称 XXN, 生产厂家为酒泉希望种业有限公司) 和台湾黄圣女 (简称 TWHSN, 生产厂家为酒泉市春旺农业开发有限责任公司)。将所得番茄种子用清水催芽, 发芽后移入花盆中培

养, 培养基为腐殖质和砾石混合物, 培养温度 (25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 $75\%\pm 1\%$, 光周期 16 L : 8 D, 待生长出 7 片复叶时备用。

试剂和仪器: 甲醇 ($\geq 99.0\%$)、乙腈 ($\geq 99.9\%$)、异丙醇 ($\geq 99.9\%$), 赛默飞世尔科技公司 (Thermo Fisher Scientific); 甲氧胺吡啶 (98%)、(L)-脱氢抗坏血酸 ($\geq 80\%$), 西格玛奥德里奇贸易有限公司 (Sigma-Aldrich); N,O-双三甲硅基三氟乙酰胺 ($\geq 97.0\%$), 东京化成工业株式会社 (Tokyo Chemical Industry); 冷冻离心机 (H1850-R), 湖南长沙湘仪检测设备有限公司; 混匀仪 (QL-866), 其林贝尔仪器制造有限公司; 真空浓缩仪 (5305), 德国艾本德股份公司 (Eppendorf); 鼓风干燥箱 (DHG-9240), 上海一恒科学仪器有限公司; 组织研磨器 (SCIENTZ-48), 宁波新芝生物科技股份有限公司; 气相色谱仪 (7890B), 安捷伦科技有限公司 (Agilent); 质谱仪 (Pegasus BT), 美国力可公司 (LECO)。

1.2 方法

1.2.1 番茄潜叶蛾在 4 个番茄品种上的产卵量 番茄潜叶蛾在不同番茄品种上的产卵量试验采用田间自然感虫法 (李德伟等, 2024)。试验地为甘肃省兰州安宁区农科院实验基地番茄温室大棚 ($36^{\circ}6' \text{N}$, $103^{\circ}41' \text{E}$), 面积 667 m^2 , 棚内基础番茄品种为新中蔬 4 号 (生产厂家为酒泉市春旺农业开发有限责任公司), 生长期为花期, 田间设置 3 套性诱剂诱捕器 (生产厂家为北京中捷四方生物科技股份有限公司), 平均每诱捕器 24 h 诱蛾量 91.72 头。每个试验品种选取长势相仿的盆栽苗 12 株, 随机放置在基础番茄的行间, 间距 5 m, 自然感虫 48 h 后统计全株着卵量。

1.2.2 番茄品种差异性次生代谢产物测定 待测叶片采集: 待采集叶片的番茄植株培养方式和条件同 1.1, 每植株均使用透明 PVC 防护罩罩住, 待生长出 7 片复叶时, 筛选长势一致的植株, 用灭菌的剪刀将植株形态学由上而下舒展开的第 2 片复叶剪下, 装入自封袋并在液氮中迅速冷冻, 每品种 6 个生物学重复, 送深圳微科盟科技集团

有限公司 (<https://www.bioincloud.tech/>) 进行叶片次生代谢产物测定。

代谢物提取: 精确称量样本 50 mg 于 2 mL EP 管中, 准确加入 0.5 mL 体积比为 3 : 3 : 2 的乙腈、异丙醇、水混合溶液 (- 20 °C 预冷), 加入 3-4 颗 2 mm 的铅珠, 放入高通量组织研磨仪中, 30 Hz 震荡 20 s, 静置 10 s, 循环 8 次, 冰水浴超声 5 min; 再次加入 0.5 mL 体积比为 3 : 3 : 2 的乙腈、异丙醇、水混合溶液 (- 20 °C 预冷), 冰水浴超声 5 min; 12 000 r/min 离心 2 min, 取上清液 500 μ L 溶液加入到新的 2 mL EP 管中, 真空浓缩仪浓缩 8-10 h, 剩余上清液放置 - 80 °C 冰箱备份; 在浓缩的样品中, 加入 80 μ L 的 20 mg/mL 的甲氧胺吡啶溶液复溶, 涡旋震荡 30 s, 60 °C 孵育 60 min, 最后加入 100 μ L BSTFA-TMCS (99 : 1) 试剂, 涡旋震荡 30 s, 70 °C 条件下孵育 90 min, 14 000 r/min 离心 3 min, 取上清液 90-100 μ L 加入到检测瓶中, 于 24 h 内完成 GC-TOF 上机检测。

次生代谢产物测定: 次生代谢产物样品检测基于气质联用 (GC-MS), 气相色谱采用 DB-5MS 毛细管柱 (内径 30 m $\times$ 250 μ m, 膜厚度 0.25 μ m, Agilent J & W Scientific, Folsom, CA, USA) 以 1 mL/min 的恒流氮气来分离衍生物, 1 μ L 样品以分流比 1 : 10 的方式通过自动进样器注入。进样口温度为 280 °C, 传输线和离子源温度分别为 320 和 230 °C。升温程序以 50 °C 为初始温度, 持续 0.5 min, 以 15 °C/min 的速率上升到 320 °C, 并在 320 °C 停留 9 min。质谱采用全扫描方法, 采集频率为 10 样本/s (spec/s), 电子能为 - 70 V, 溶剂延时 3 min。

该步骤均由深圳微科盟科技集团有限公司 (<https://www.bioincloud.tech/>) 完成。

1.2.3 脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾补充营养取食的影响 番茄潜叶蛾试虫种群采自酒泉市肃州区东洞乡敦煌种业戈壁农业产业园 ((39°32' N, 98°37' E)), 在室内用新中蔬 4 号番茄品种饲养 11 代以上形成稳定种群。在该种群中选择能够活跃飞行的番茄潜叶蛾成虫 50 头, 不分雌雄, 置入 1 m $\times$ 1 m 的养虫笼中, 养虫笼中央放置一

盆 7 叶期的新中蔬 4 号盆栽苗供番茄潜叶蛾栖息。共准备 5 个相同配制的养虫笼, 在温度 (25 $\pm$ 1) °C, 相对湿度 75% $\pm$ 1%, 光周期 16 L : 8 D 条件下静息 24 h 后备用。

配制相对浓度为 10% 的蜂蜜水作为番茄潜叶蛾的补充营养混合液, 以此混合液为溶剂, 根据预实验结果, 再将脱氢抗坏血酸配制成 0.000 25、0.001 和 0.004 mg /mL 的溶液。配置好后, 将脱氢抗坏血酸溶液倾倒在铺有脱脂棉的 10 cm 培养皿中, 脱脂棉完全浸湿为准; 相同方法制作 10% 蜂蜜水的培养皿作为对照。不同浓度脱氢抗坏血酸和对照培养皿在每养虫笼只放置 1 皿, 为 1 次重复, 共设置 5 个养虫笼, 为 5 次重复。处理好后, 每隔 2 h 观察 1 次着落在脱脂棉上的番茄潜叶蛾数量, 待番茄潜叶蛾着落数量相对稳定时, 分别统计处理组与对照组的番茄潜叶蛾数量。

1.2.4 脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾产卵选择性的影响 选取长势一致的盆栽苗, 每 3 株为 1 组处理, 每处理 3 组重复, 每重复分别用 0.000 25、0.001 和 0.004 mg /mL 的脱氢抗坏血酸水溶液全株喷雾处理, 对照为蒸馏水。处理完成后, 将不同品种的盆栽苗随机排列放置在 1.2 中的温室大棚内进行自然感虫, 此时番茄生长期为结果期, 田间设置 3 套性诱剂诱捕器, 平均每诱捕器 24 h 诱蛾量 162.43 头。盆栽苗随机放置的间距约 5 m, 自然感虫 48 h 后统计全株着卵量。

1.3 数据分析

4 个番茄品种的次生代谢产物相对含量、主成分分析和单变量分析在深圳微科盟科技集团有限公司云分析平台 (<https://www.bioincloud.tech/>) 上完成; 田间和室内数据采用 SPSS 27.0 进行方差分析, 单因素分析采用 Duncan 氏新复极差法 ($P < 0.05$) 。

2 结果与分析

2.1 番茄潜叶蛾在 4 个番茄品种上的产卵选择性

番茄潜叶蛾在 4 个番茄品种上均能栖息和

产卵(图 1),在台湾黄圣女(TWHSN)上的产卵量最高,为 24.84 粒,显著高于金红低架王(JHDJW)和小仙女(XXN) ($P<0.05$),在甜蜜 80(TM80)上的产卵量最低,为 7.22 粒,显著低于金红低架王(JHDJW)、小仙女(XXN)和台湾黄圣女(TWHSN) ($P<0.05$)。可见,番茄潜叶蛾对甜蜜 80、金红低架王和小仙女的产卵选择性相对较弱。

2.2 番茄次生代谢产物在品种间的差异分析

对番茄潜叶蛾不同产卵选择性的 4 个品种进行次生代谢产物主成分分析(图 2),结果显示,植株叶片次生代谢产物在甜蜜 80(TM80)和台湾黄圣女(TWHSN)两个品种之间具有较大差异,而在金红低架王(JHDJW)和小仙女(XXN)之间具有较高重合度,因此相对差异较小。

2.3 番茄品种间最大差异性次生代谢产物

通过单变量统计分析发现,4 个番茄品种的次生代谢产物中以脱氢抗坏血酸(Hehydroascorbate)的相对含量较高,且在品

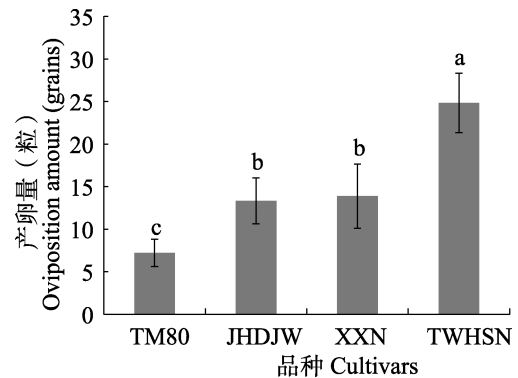


图 1 番茄潜叶蛾在 4 个番茄品种上的产卵量

Fig. 1 Oviposition amount of *Tuta absoluta* on four tomato cultivars

横坐标轴不同大写字母字符串为番茄品种商品名缩写: TM80 为甜蜜 80, JHDJW 为金红低架王, XXN 为小仙女, TWHSN 为台湾黄圣女。下图同。图中数据为平均数±标准差,柱上不同字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验差异显著 ($P<0.05$)。

The different uppercase letter strings on the x-axis represent the abbreviations of tomato variety commercial names: TM80 for Tian Mi 80, JHDJW for Jin Hong Di Jia Wang, XXN for Xiao Xian Nü, TWHSN for Tai Wan Huang Sheng Nü. The same below. Data in the figure are mean±SD. Different letters above bars indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P<0.05$).

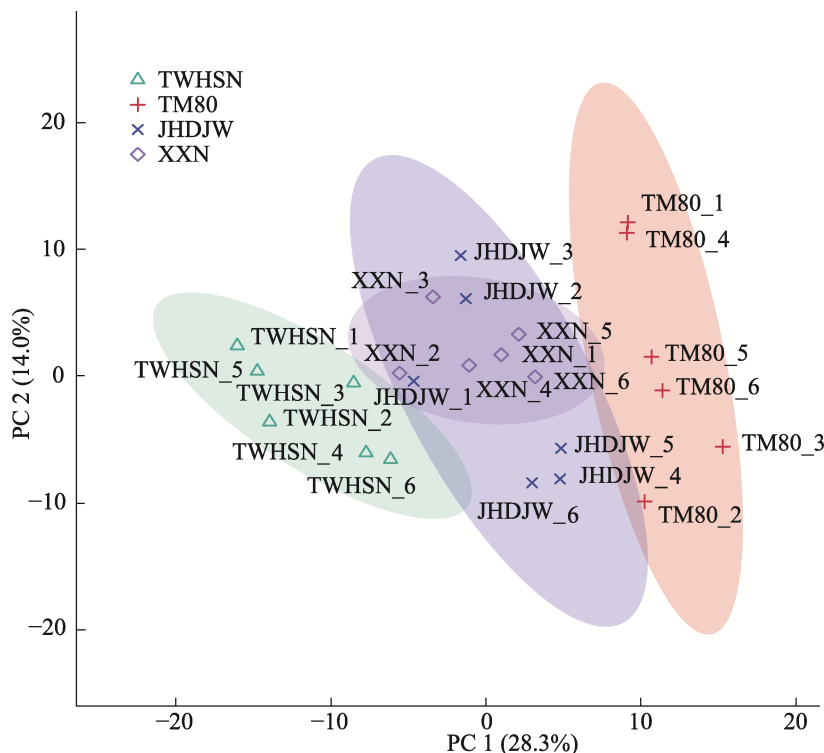


图 2 4 个番茄品种差异性次生代谢产物主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis of differential secondary metabolites in four tomato cultivars

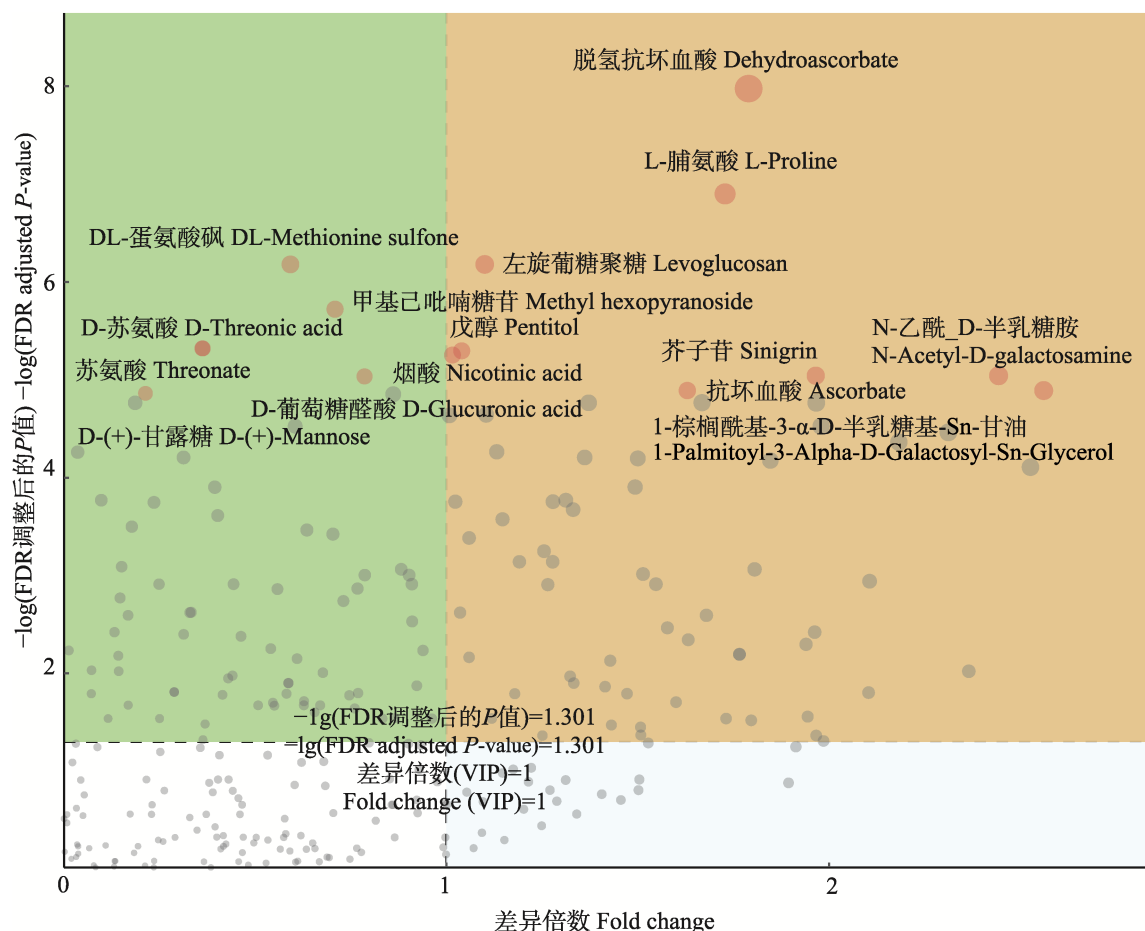


图 3 次生代谢产物单变量分析

Fig. 3 Univariate analysis of secondary metabolites

图中数据为对照组台湾黄圣女 (TWHSN) 与处理组甜蜜 80 (TM80)、金红低架王 (JHDJW)、小仙女 (XXN) 进行两两比较的 T 检验, 且 P 值经过伪发现率 (FDR) 统计调整后的结果。绿色区域表示次生代谢产物与对照相比下调且差异较大的次生代谢产物, 黄色区域表示代谢产物与对照相比上调且差异较大的次生代谢产物,

圆点直径表示次生代谢产物相对含量差异的显著性水平, 圆点越大则差异越显著,

红色圆点显示了前 15 个相对含量差异显著的次生代谢产物。

The data in the figure shows the result of T -test, P -values adjusted for false discovery rate (FDR) for pairwise comparison between the control group (TWHSN) and the treatment groups (TM80, JHDJW, XXN). The green area represents secondary metabolites that are downregulated and have significant differences compared to the control, while the yellow area represents secondary metabolites that are upregulated and have significant differences compared to the control. The diameter of the circle indicates the significance level of the relative content difference of secondary metabolites, with larger values indicating more significant differences. The red circle displays the top 15 secondary metabolites with significant relative content differences.

种间有较大差异 (图 3)。脱氢抗坏血酸相对含量最高的为甜蜜 80 (TM80), 其次依次为金红低架王 (JHDJW) 和小仙女 (XXN), 而台湾黄圣女 (TWHSN) 的相对含量显著 ($P < 0.05$) 低于其它 3 个品种 (图 4)。另外, 除品种间的相对含量差异外, 脱氢抗坏血酸在 4 个番茄品种上的相对含量高低与番茄潜叶蛾的着卵量呈反比。

2.4 脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾取食补充营养的影响

番茄潜叶蛾以 10% 的蜂蜜水作为补充营养, 当补充营养中加入脱氢抗坏血酸后, 番茄潜叶蛾的取食数量显著 ($P < 0.05$) 减少 (图 5)。在 0.000 25 mg/mL 浓度下, 取食补充营养的番茄潜叶蛾数量可减少 44.00%, 随着添加的脱氢抗坏

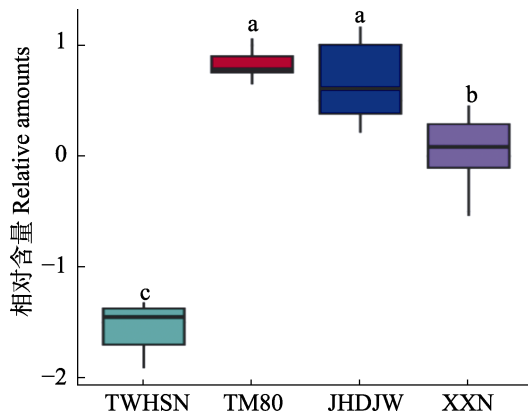


图 4 脱氢抗坏血酸在 4 个番茄品种中的相对含量
Fig. 4 The relative amounts of hehydroascorbate in four tomato cultivars

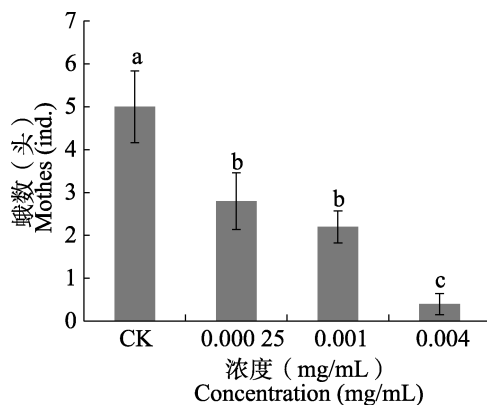


图 5 不同脱氢抗坏血酸浓度下番茄潜叶蛾取食补充营养的数量
Fig. 5 The amount of *Tuta absoluta* taken supplemental nutrients under different concentrations of hehydroascorbate

CK 表示对照 (10% 的蜂蜜水)。图 6 同。
CK represents the control check (10% honey water solution). The same for Fig. 6.

血酸浓度升高, 选择取食补充营养的番茄潜叶蛾数量整体呈下降趋势, 至浓度增加至 0.004 mg/mL 时, 取食补充营养的番茄潜叶蛾数量减少 92.00%。由此可见, 脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾的选择趋性具有负向作用。

2.5 脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾产卵选择性的影响

番茄潜叶蛾产卵量在不同番茄品种和不同脱氢抗坏血酸浓度上的主体间效应检验表明, 番茄品种和脱氢抗坏血酸浓度对番茄潜叶蛾产卵量的影响均存在显著 ($P < 0.05$) 的主体间效应, 而且两者之间具有明显 ($P < 0.05$) 的交互作用 (表 1), 但 F 值显示, 脱氢抗坏血酸浓度 (19.92) 引起番茄潜叶蛾产卵量差异的效应强于番茄品种 (4.29)。田间自然感虫结果表明, 随着喷施在植株上的脱氢抗坏血酸浓度升高, 番茄潜叶蛾在 4 个番茄品种上的产卵量整体呈下降趋势 (图 6: A-D), 其中在台湾黄圣女 (TWHSN) 上的下降速率最快, 拟合趋势线的斜率 K 为 -20.93 (图 6: A), 其次依次为小仙女 (XXN)、金红低架王 (JHDJW) 和甜蜜 80 (TM80), 拟合趋势线的斜率 K 分别为 -10.43、-9.69 和 -8.67 (图 6: B-D)。由此可见, 在番茄潜叶蛾产卵选择性强的品种上, 脱氢抗坏血酸对产卵量的抑制作用也相对较强; 相反地, 番茄潜叶蛾对番茄品种的产卵选择性越弱, 脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾产卵量的降低作用也相对越弱, 拟合趋势线的斜率 K 值越大。

表 1 番茄品种和脱氢抗坏血酸浓度对番茄潜叶蛾产卵量的主体间效应检验
Table 1 Inter-subject effect test on the oviposition quantity of *Tuta absoluta* influenced by tomato varieties and hehydroascorbate concentrations

源 Source	III 型平方和 Type III quadratic sum	df	均方 Mean square	F	显著性 Significance
校正模型 Calibration model	11 793.33	15	786.22	6.61	0.000
截距 Intercept	29 205.33	1	29 205.33	245.47	0.000
番茄品种 Tomato cultivars	1 529.83	3	509.94	4.29	0.012
脱氢抗坏血酸浓度 Hehydroascorbate concentrations	7 111.50	3	2 370.50	19.92	0.000
品种×浓度 Cultivars × concentrations	3 152.00	9	350.22	2.94	0.012
误差 Error	3 807.33	32	118.98		
总计 Total	44 806.00	48			

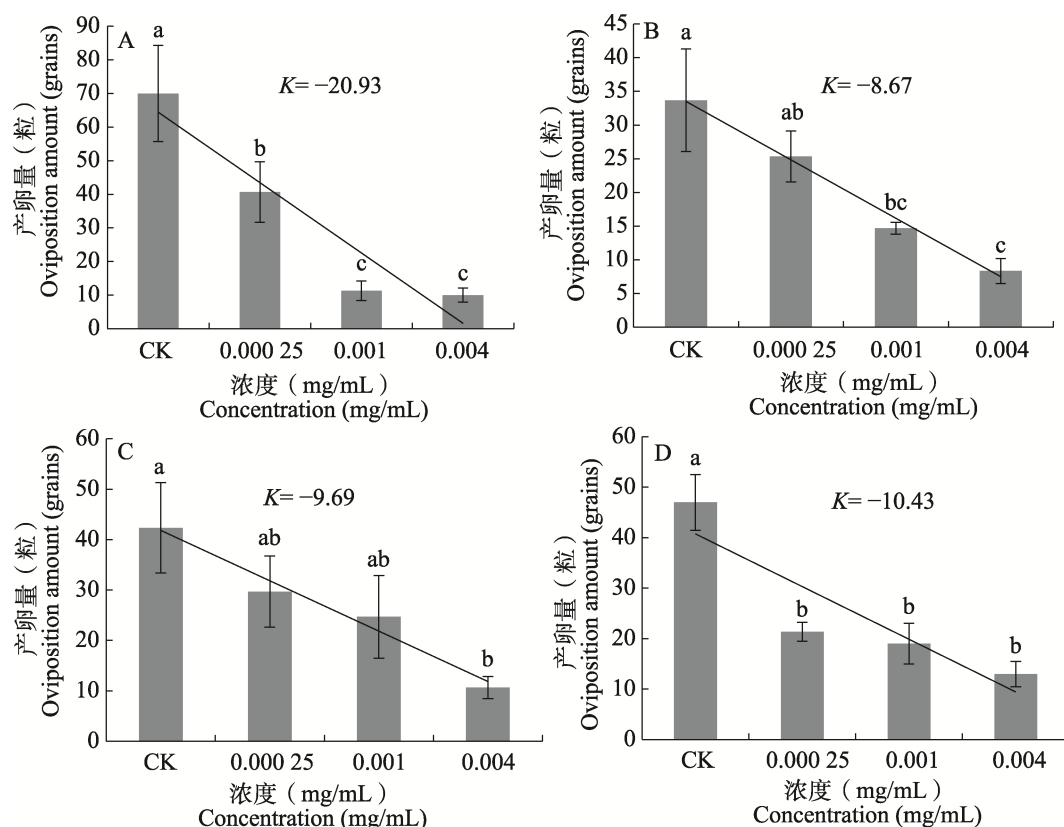


图 6 脱氢抗坏血酸不同喷施浓度下番茄潜叶蛾在植株上的产卵量

Fig. 6 Oviposition amount of *Tuta absoluta* on tomato varieties under different spraying concentrations of hehydroascorbate

A. 台湾黄圣女; B. 甜蜜 80; C. 金红低架王; D. 小仙女。图 A-D 中的斜线为柱状图的拟合趋势线, K 为拟合趋势线的斜率。

A. TWHSN; B. TM80; C. JHDJW; D. XXN. The diagonal line on figure A-D is the fitted trend line of the bar chart and K is the slope of it.

3 讨论

植物代谢的化合物在寄主与昆虫的相互作用中发挥着多种引导作用,影响着昆虫的栖息、取食、交配和产卵,其中次生代谢产物在昆虫与寄主的短距离互动中起着关键作用(陆宴辉等, 2008),因此,了解植食性昆虫定位寄主的化学物质和机制对理解植物-昆虫关系至关重要,有利于制定新的害虫防治策略。本研究首先对番茄潜叶蛾在 4 个番茄品种上的产卵选择性进行了观测,结果显示番茄潜叶蛾对甜蜜 80 的产卵选择性弱于台湾黄圣女、金红低架王和小仙女。虽然目前对于番茄潜叶蛾的抗虫和感虫品种还没有明确的分类和鉴定,但一些番茄品种更容易受

到番茄潜叶蛾为害的现象普遍存在,这与薛增昇等(2023)的研究结果相似。这些受害的品种不仅表现出着卵量的差异,而且在番茄潜叶蛾幼虫取食寄主的选择率,以及各虫态的发育历期、内禀增长率和净繁殖率等生命参数方面也表现出差异性(Gharekhani and Salek-Ebrahimi, 2014; Mishra *et al.*, 2019; Saeidi and Raeesi, 2021; 薛增昇等, 2023)。引起这种差异的原因除叶绿素含量(薛增昇等, 2023)、番茄叶片毛状体密度(Sohrabi *et al.*, 2016; de Resende *et al.*, 2022)和植株龄期(Leite *et al.*, 2001)等关键性状外,还与一些植物挥发物和叶片内非挥发性的次生代谢产物的相对含量有关,如苯醌、邻二乙苯、酰基糖、乙酸辛酯等(Maluf *et al.*, 2010;

Pérez-Hedo *et al.*, 2018; Subramani *et al.*, 2021)。本研究中,通过对4个番茄品种叶片的次生代谢产物测定发现,在番茄潜叶蛾产卵选择性较强的台湾黄圣女上,其叶片次生代谢产物相对含量与其他3个品种有明显差异。不同次生代谢产物中以脱氢抗坏血酸相对含量差异较大,而且脱氢抗坏血酸的相对含量与番茄潜叶蛾的产卵量呈反比,脱氢抗坏血酸在番茄潜叶蛾选择产卵寄主的行为过程中可能具有负向作用。研究表明,当植物受到生物胁迫后会产生大量活性氧以应对生物侵害,并激活防御反应。例如茄属植物欧白英 *Solanum dulcamara* 在甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 产卵位置能产生绿化组织,同时积累活性氧以诱导防御基因上调表达,进而防御生物侵害 (Geuss *et al.*, 2017),但在植物防御反应过程中,过量的活性氧不仅对害虫有害,而且对植物自身细胞也有较强的损害作用,因此植物体需要通过脱氢抗坏血酸还原酶 (DHARs) 从脱氢抗坏血酸中回收抗坏血酸,从而保护植物免受活性氧造成的细胞损伤 (Das and Roychoudhury, 2014; 王玉等, 2014)。因此脱氢抗坏血酸含量与植物体内活性氧含量具有较强相关性,尽管活性氧分子是植物防御机制的直接信号物质,但植物体对生物胁迫的防御反应越剧烈,相应的脱氢抗坏血酸含量也会越高。本研究通过在补充营养中添加脱氢抗坏血酸的方式观察番茄潜叶蛾取食补充营养的行为反应发现,虽然番茄品种和脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾产卵选择性的影响具有交互作用,但脱氢抗坏血酸引起番茄潜叶蛾产卵量差异的效应强于番茄品种,且随着脱氢抗坏血酸的浓度升高,产卵量整体呈下降趋势。因而推测,番茄潜叶蛾能够识别植物防御反应过程中的脱氢抗坏血酸,而且其在番茄植株上的产卵选择性与脱氢抗坏血酸浓度呈负相关。

目前对害虫产卵选择性的研究多集中在植物挥发性化合物上,如1-氟十二烷和2-十三烷酮等,而在非挥发性物质方面,当前研究相对较少,与番茄抗虫性相关的物质主要为酰基糖和苯醌等 (de Resende *et al.*, 2006; Maluf *et al.*, 2010),虽然本研究发现脱氢抗坏血酸对番茄潜叶蛾的产卵选择性也有影响,但仅从番茄潜叶蛾取食补

充营养的反应和田间自然着卵量方面进行了验证,其在影响番茄潜叶蛾产卵选择性时起到的直接或间接作用,以及其中作用机理还不明确,有待进一步研究和论证。

参考文献 (References)

- Allache F, Demnati F, Houhou MA, 2017. Population changes of *Tuta absoluta* (Gelechiidae) and fruit loss estimates on three tomato cultivars in greenhouses in Biskra, Algeria. *Environmental & Experimental Biology*, 15(4): 201–208.
- Anastasaki E, Balayannis G, Papanikolaou NE, Michaelakis AN, Milonas PG, 2015. Oviposition induced volatiles in tomato plants. *Phytochemistry Letters*, 13: 262–266.
- Aslan B, Birgücü AK, 2022. Population parameters of the tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) on wild tomato species. *Plant Protection Science*, 58(4): 315–325.
- Barbehenn RV, Peter Constabel C, 2011. Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13): 1551–1565.
- Das K, Roychoudhury A, 2014. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science*, 2: 53.
- de Resende JTV, Dias DM, Erpen-Dalla Corte L, Constantino LV, Ventura MU, de Lima Filho RB, de Oliveira LVB, Da-Silva PR, 2022. The introgression of resistance to *Tuta absoluta* in tomato based on glandular trichomes. *Arthropod-Plant Interactions*, 16(1): 87–99.
- de Resende JTV, Maluf WR, Faria MV, Pfann AZ, do Nascimento IR, 2006. Acylsugars in tomato leaflets confer resistance to the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* Meyr. *Scientia Agricola*, 63(1): 20–25.
- Du Y, Yang WC, He QQ, Weng T, Xiao JX, Yang J, 2023. Host selection of *Phthonoloba viridifasciata* and analysis of chemical compounds in leaves of host plants. *Journal of Zhejiang A&F University*, 40(1): 89–96. [杜燚, 杨卫诚, 何琴琴, 翁涛, 肖佳兴, 杨蛟, 2023. 绿带妒尺蛾对寄主的趋性选择及寄主植物叶片的化学成分分析. 浙江农林大学学报, 40(1): 89–96.]
- Geuss D, Stelzer S, Lortzing T, Steppuhn A, 2017. *Solanum dulcamara*'s response to eggs of an insect herbivore comprises ovicidal hydrogen peroxide production. *Plant Cell & Environment*, 40(11): 876.
- Gharekhani GH, Salek-Ebrahimi H, 2014. Life table parameters of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) on different varieties of tomato. *Journal of Economic Entomology*, 107(5): 1765–1770.
- Gray CA, Runyon JB, Jenkins MJ, Giunta AD, 2015. Mountain pine beetles use volatile cues to locate host limber pine and avoid

- non-host great basin bristlecone pine. *PLoS ONE*, 10(9): e0135752.
- Gu YX, Wang XX, Mu ZQ, Ren LN, Cui J, Tang XQ, 2022. Research overview on the directional behavior of plant volatiles affecting herbivorous insects. *Journal of Guangxi Agriculture*, 37(2): 84–89. [顾亚欣, 王向向, 母泽祺, 任丽娜, 崔洁, 唐晓琴, 2022. 植物挥发物影响植食性昆虫的定向行为研究概述. 广西农学报, 37(2): 84–89.]
- Hardie J, Minks A, 2010. Pheromones of non-lepidopteran insects associated with agricultural plants. *Austral Entomology*, 39(2): 97–100.
- Hu SS, Xie D, Khasan I, Wang MH, Han P, 2024. Integrated management of tomato leaf miner *Tuta absoluta* via bottom-up and top-down effects. *Journal of Plant Protection*, 51(1): 1–11. [胡珊珊, 谢丹, Ismoilov Khasan, 王明慧, 韩鹏, 2024. 上行效应与下行效应在番茄潜叶蛾防控中的应用. 植物保护学报, 51(1): 1–11.]
- Li DW, Luo YW, Huang HW, Li T, Liang JJ, Song XP, Qin ZQ, 2024. Comprehensive evaluation and screening of sugarcane germplasm materials for field resistance to borers. *Journal of Southern Agriculture*, 55(6): 1561–1572. [李德伟, 罗亚伟, 黄慧文, 梁菊菊, 宋修鹏, 覃振强, 2024. 甘蔗种质材料田间抗螟性综合评价及筛选. 南方农业报, 55(6): 1561–1572.]
- Leite GLD, Picanço M, Guedes RNC, Zanuncio JC, 2001. Role of plant age in the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Scientia Horticulturae*, 89(2): 103–113.
- Li GW, Chen YX, Yan R, Lei YX, Chen XL, Li BL, 2022. EAG and behavioral responses of adults of *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae) to volatiles of its major host plants. *Acta Entomologica Sinica*, 65(8): 1026–1037. [李广伟, 陈玉鑫, 闫瑞, 雷怡雪, 陈秀琳, 李伯辽, 2022. 苹褐带卷蛾成虫对主要寄主植物挥发物的触角电位反应和行为反应. 昆虫学报, 65(8): 1026–1037.]
- Liang W, Ma YH, Chen LH, Wei HY, 2022. Research progress in the influence of host plants on the selection behaviors of herbivorous insects. *Biological Disaster Science*, 45(3): 299–304. [梁薇, 麻亚辉, 陈丽慧, 魏洪义, 2022. 寄主植物对植食性昆虫选择行为影响的研究进展. 生物灾害科学, 45(3): 299–304.]
- Light DM, Knight A, 2005. Specificity of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) for the host plant kairomone, ethyl (2E, 4Z)-2, 4-decadienoate: Field bioassays with pome fruit volatiles, analogue, and isomeric compounds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(10): 4046–4053.
- Lin N, Lü J, Lou YG, 2023. Prospects for the application of rice volatiles in pest control. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(2): 411–425. [林娜, 吕静, 娄永根, 2023. 水稻挥发物在调控害虫中的作用及其应用前景. 应用昆虫学报, 60(2): 411–425.]
- Liu L, Sun LN, Zhang HJ, Qiu GS, Yan WT, Yue Q, 2022. EAG and olfactory behavior responses of *Carposina sasakii* female adults to 22 volatiles from apple fruit. *China Fruits*, 2022(3): 69–73. [刘柳, 孙丽娜, 张怀江, 仇贵生, 闫文涛, 岳强, 2022. 桃小食心虫雌成虫对苹果果实 22 种挥发物 EAG 和嗅觉行为反应. 中国果树, 2022(3): 69–73.]
- Lu YH, Zhang YJ, Wu KM, 2008. Host-plant selection mechanisms and behavioural manipulation strategies of phytophagous insects. *Acta Ecologica Sinica*, 28(10): 5113–5122. [陆宴辉, 张永军, 吴孔明, 2008. 植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略. 生态学报, 28(10): 5113–5122.]
- Maluf WR, de Fátima Silva V, das Graças Cardoso M, Gomes LAA, Neto ÁCG, Maciel GM, Nízio DAC, 2010. Resistance to the South American tomato pinworm *Tuta absoluta* in high acylsugar and/or high zingiberene tomato genotypes. *Euphytica*, 176(1): 113–123.
- Mishra R, Sahu BK, Greeshma K, Mullasser S, Deobhanj S, Nitin KS, Unni AP, Habeeb J, Shrivastava N, Vellore M, 2019. Identifying tomato varieties resistance to *Tuta absoluta*. *Current Science: A Fortnightly Journal of Research*, 116(11): 1785.
- Mitra S, Sarkar N, Barik A, 2017. Long-chain alkanes and fatty acids from *Ludwigia octovalvis* weed leaf surface waxes as short-range attractant and ovipositional stimulant to *Altica cyanea* (Weber) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of Entomological Research*, 107(3): 391–400.
- Pérez-Hedo M, Rambla JL, Granell A, Urbaneja A, 2018. Biological activity and specificity of Miridae-induced plant volatiles. *BioControl*, 63(2): 203–213.
- Proffitt M, Birgersson G, Bengtsson M, Reis R Jr, Witzgall P, Lima E, 2011. Attraction and oviposition of *Tuta absoluta* females in response to tomato leaf volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 37(6): 565–574.
- Saeidi Z, Raeesi M, 2021. Integration of resistant variety and biological agent to control tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick), under greenhouse conditions. *Bulletin of Entomological Research*, 111(3): 357–363.
- Silva JAA, Hall DG, Gottwald TR, Andrade MS, Maldonado W, Alessandro RT, Lapointe SL, Andrade EC, Machado MA, 2016. Repellency of selected *Psidium guajava* cultivars to the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*. *Crop Protection*, 84: 14–20.
- Siqueira HÁA, Guedes RNC, Picanço MC, 2000. Insecticide

- resistance in populations of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Agricultural and Forest Entomology*, 2(2): 147–153.
- Sohrabi F, Nooryazdan H, Gharati B, Saeidi Z, 2016. Evaluation of ten tomato cultivars for resistance against tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) under field infestation conditions. *Entomologia Generalis*, 36(2): 163–175.
- Subramani V, Damodaram KJP, Krishnegowda RG, Parepally SK, Kempraj V, Thimmappa R, Seetharamaiah SK, Vaddi S, Boregowda LH, 2021. Volatile chemical signals underlying the host plant preferences of *Tuta absoluta*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 169(11): 997–1007.
- Sun JY, Sønderby IE, Halkier BA, Jander G, de Vos M, 2009. Non-volatile intact indole glucosinolates are host recognition cues for ovipositing *Plutella xylostella*. *Journal of Chemical Ecology*, 35: 1427–1436.
- Wang H, Zhang YB, Yang AP, Wang YS, Wang QJ, Wan FH, Zhang GF, 2023. Ultrastructure of adult antennal sensilla and larval head sensilla of tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick). *Journal of Plant Protection*, 50(3): 684–695. [王浩, 张毅波, 杨安沛, 王玉生, 王绮静, 万方浩, 张桂芬, 2023. 番茄潜叶蛾成虫触角及幼虫头部感受器的超微结构. 植物保护学报, 50(3): 684–695.]
- Wang Y, Kong FY, Yin B, Dong XC, Meng QW, 2014. Advances in the development of oviposition-resistant plants. *Plant Physiology Journal*, 50(1): 95–104. [王玉, 孔凡英, 尹波, 董新纯, 孟庆伟, 2014. 过表达单脱氢抗坏血酸还原酶基因提高番茄抗 UV-B 胁迫能力. 植物生理学报, 50(1): 95–104.]
- Walker KS, Bray JL, Lehman ME, Lentz-Ronning AJ, 2014. Effects of host plant phenolic acids and nutrient status on oviposition and feeding of the cabbage white butterfly. *Pieris rapae*. *Bios*, 85(2): 95–101.
- Xue ZS, Wang H, Ma L, Qie XT, Lü ZS, Zhang DX, Zheng WF, Yan XZ, Hao C, 2023. Effects of physical and chemical characteristics of different tomato varieties on the host selectivity of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Acta Entomologica Sinica*, 66(12): 1588–1599. [薛增昇, 王韩, 马力, 郝杏桃, 吕治桑, 张东霞, 郑卫锋, 闫喜中, 郝赤, 2023. 不同番茄品种理化性状对南美番茄潜叶蛾寄主选择性的影响. 昆虫学报, 66(12): 1588–1599.]
- Yuan WN, Wei YH, Guo ZJ, Luo JC, 2024. Colonial genetic structure analysis of tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick) based on mitochondrial CO I gene. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 61(1): 37–48. [袁伟宁, 魏玉红, 郭致杰, 罗进仓, 2024. 基于线粒体 CO I 基因的番茄潜叶蛾群体遗传结构分析. 应用昆虫学报, 61(1): 37–48.]
- Zhang GF, Ma DY, Liu WX, Wang YS, Fu WJ, Wang J, Gao YH, Wan FH, 2019. The arrival of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), in China. *Journal of Biosafety*, 28(3): 200–203. [张桂芬, 马德英, 刘万学, 王玉生, 付文君, 王俊, 高有华, 万方浩, 2019. 中国新发现外来入侵害虫——南美番茄潜叶蛾(鳞翅目: 麦蛾科). 生物安全学报, 28(3): 200–203.]
- Zaka SM, Zeng XN, Holford P, Beattie GAC, 2010. Repellent effect of guava leaf volatiles on settlement of adults of citrus psylla, *Diaphorina citri* Kuwayama, on citrus. *Insect Science*, 17(1): 39–45.
- Zhang WL, Wang WQ, Bai SX, Zhang TT, He KL, Wang ZY, 2018. Screening of host plants preferred for oviposition by female adults of *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) and their electrophysiological responses to volatile components of *Humulus scandens* (Cannabaceae). *Acta Entomologica Sinica*, 61(2): 224–231. [张文璐, 王文强, 白树雄, 张天涛, 何康来, 王振营, 2018. 亚洲玉米螟雌蛾产卵偏好寄主植物的筛选及对萹草挥发性化学成分的电生理反应. 昆虫学报, 61(2): 224–231.]