

化学信息素对散居型东亚飞蝗聚集行为的影响

蒋春先^{1,2}, 石旺鹏², 史和平³

(1. 四川农业大学 农学院, 四川 雅安 625014;

2. 中国农业大学 农学与生物技术学院, 北京 100094; 3. 安徽省宿松县九姑农技中心, 安徽 安庆 246520)

摘要: 散居型是东亚飞蝗的一个重要生态型。对散居型蝗虫行为的深入研究为飞蝗的防治和预报提供重要依据。采用行为生物测定和触角电位测定(EAG)的方法对来自于群居型和散居型蝗虫的化学信息素对散居型东亚飞蝗聚集行为的影响进行了初步研究。研究结果认为, 群居型蝗虫粪便释放出的化学信息素对散居型蝗虫有明显的聚集作用; 散居型蝗虫对所测试的不同龄期群居型蝗虫信息素均表现出明显的电生理反应, 其中粪便抽提物的电生理活性较强, 散居型蝗虫对来自于相同龄期或较高龄期的群居型蝗虫的化学信息素的电生理反应较强, 其中, 雄性比雌性敏感; 群居型成蝗粪便信息素抽提物对散居蝗虫有明显的电生理活性, 雄性成蝗释放出的化学信息素电生理活性较高; 散居型蝗虫对来自于散居型蝗虫的化学信息素也有一定电生理反应, 但反应不明显。散居型飞蝗的行为和型变与环境中的化学信息有密切关系, 进一步深入研究十分必要。

关键词: 东亚飞蝗; 化学信息素; 聚集行为; 散居型

中图分类号: S433.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2005)05-0100-05

Effects of Pheromones on Aggregation Behavior of Solitary *Locusta Migratoria Manilensis* (Meyen) (Orthoptera: Acrididae)

JIANG Chun-xian^{1,2}, SHI Wang-peng², SHI He-ping³

(1. College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Yaan 625014, China;

2. College of Agronomy and Bio-Technology, China Agricultural University, Beijing 100094, China;

3. Jiugu Agricultural Technology Center of Susong County, Anhui 246520, China)

Abstract: Solitary type is one of ecological types of *Locusta Migratoria Manilensis*. It is important to understand deeply the behavior of solitary locust for controlling and forecasting locust. The studies on the effects of pheromones from gregarious and solitary locusts on aggregation behavior of solitary locusts were performed using electroantennography (EAG) and olfactometer bioassay. The results showed that the fecal volatile extracts emitted from the gregarious hoppers had significant aggregation effects on the solitary hoppers, the solitary hoppers elicited significant EAG responses to the pheromones from gregarious hoppers, there into the activity of the fecal extracts was higher, the solitary locusts were sensitive to the pheromones from the same or older stage gregarious hoppers as it, and the male was more sensitive than the female, the pheromones from gregarious adults excited significant EAG response for solitary hoppers, the activity of the pheromone from male gregarious adults was stronger, the solitary hoppers elicited lower EAG responses to the pheromones from solitary hoppers. The behavior and phase transformation are closed relationship with pheromones from relevant environment, it is necessary to study comprehensively in the future.

Key words: *Locusta Migratoria Manilensis*; Pheromone; Aggregation behavior; Solitaria

东亚飞蝗是我国的重大迁飞性害虫, 近年来, 在我国北部有愈演愈烈之势。飞蝗具有明显的变型多

态现象。典型的飞蝗的型相可分散居型和群居型两大类。群居型和散居型之间有过渡型或转变型, 有

收稿日期: 2005-03-18

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30100121)

作者简介: 蒋春先(1981-), 女, 四川德阳人, 在读硕士, 主要从事昆虫化学生态学方面的研究; 石旺鹏为通讯作者。

时蝗蛹是由群居型向散居型过渡,有时是由散居型向群居型过渡。在变型的决定、产生、形成、发展、转变和稳定的过程中,蝗蛹的群集行为、跳跃活动、信息素的产生及作用和迁飞活动等起着十分重要的调节作用^[1]。

群居型蝗蛹往往成群跳跃活动,在蝗蛹饥饿时往往成群取食植物,条件适宜时,成蝗群集迁飞,其蝗虫的合群行为主要靠种群内的信息素传递合群的信息。散居型蝗蛹和成虫极少跳跃活动,偶尔取食、避敌等活动,仍是分散自由进行,但环境条件变化时,特别是虫口密度增加时,也会出现合群行为。据长期观察和研究发现,分散的散居型蝗蛹个体逐步向小蛹群集中,小蛹群又逐渐靠近大蛹群,从而形成高密度群居型蝗群,蝗群的迁移为害对农牧业生产造成巨大损失。小蝗团对个体分散蝗虫的吸引和大蝗团对小蝗团的吸引,其释放出的化学信息素发挥了极其重要的作用^[2]。

早期的研究认为群居信息素,两型蝗蛹皆可产生,胃是主要制造区域,也由粪便排出体外^[3]。最近对沙漠蝗的研究认为,散居型蝗虫对群居型飞蝗的聚集信息素发生反应,而且其自身也能释放聚集信息素^[4]。本研究对散居型东亚飞蝗的聚集行为和其释放的化学信息素的活性作了初步探讨。

1 材料和方法

1.1 试验材料

化学信息素制备系列仪器、设备和试剂,自行研制的行为生物测定仪,电子监视装置,触角电位测试系统等。

1.2 试验方法

1.2.1 群居型蝗蛹饲养 将采集于天津北大港蝗区的群居型东亚飞蝗成虫(田间虫口密度大于 100 头/ m^2)带回室内饲养,收集其卵块,在人工气候箱内孵化,然后分笼($d = 15 \text{ cm}$, $h = 46 \text{ cm}$)用鲜麦苗饲养(饲养条件: $T = (30 \pm 2)^\circ\text{C}$, $\text{RH} = 50\% - 70\%$, 24 h 光照,每笼 50~100 头)。

1.2.2 散居型蝗蛹饲养 将采集于天津北大港蝗区的散居型东亚飞蝗成虫(田间虫口密度小于 4 头/ m^2)带回室内饲养,收集其卵块,在人工气候箱内孵化。将孵化出的第二龄幼蝗蛹转移到养虫铁纱笼内饲养(大小与上述的一致),每个铁纱笼内饲养 2 头蝗蛹(饲养条件与上述一致),连续饲养 2 个龄期后,形成散居型飞蝗,可作试验材料。

1.2.3 信息素的制备 每天收集当天第五龄或成虫蝗虫粪便并用铝薄纸包装密封,放入冰柜中。使用时准确称取等量的不同龄期的蝗虫粪便,加入等量的二氯甲烷重蒸液,放入冰箱中浸提,然后,放在振荡器上恒定振荡数小时;将提取液离心,过滤,纯化并浓缩,得到虫粪信息化合物抽提液;加入少量的干燥剂,放入冰柜中过夜;再过滤、纯化等,得信息素制备液,经减压浓缩仪浓缩,吹干溶剂后,放入低温冰柜中保存待用。称取等量新鲜虫粪,放入信息素吸附管中,利用负压装置,将粪便挥发物吸附到一定量活性炭中,用等量的二氯甲烷重蒸液淋洗,淋洗液在 0°C 下出吹氮浓缩,放入冰柜中待用。将 50 头活蝗虫放入信息素吸附管中,收集虫体挥发物,制备方法,与虫粪挥发物一致。

1.2.4 行为测定 采用全封闭式行为生测室,东、西、南、北方位设有四支 40W 日光灯均匀照明,排气扇 24 h 运行,保证室内空气流通,行为生测室条件基本与饲养室条件一致。通过无油空气压缩机提供恒定的、干净的气流(1000 mL/min),使气流均匀吹向飞蝗触角,通过自动监测装置,记录其行为反应。

根据 Obeng-Ofori 的原理和方法,自行设计全玻璃自动行为生测仪(长×宽×高=60 cm×60 cm×30 cm),生测仪观察室分成等大的两气味的室,一室通以携带有化学信息素的气流作诱源,另一室通以经活性炭净化后的含有二氯甲烷的空气流作对照,顶部用松下摄象机跟踪观察。用引虫笼(长×宽×高=15 cm×5 cm×5 cm)引入试虫,通气一定时间后,记录试虫在两室内的分布数量及个体滞留时间,一直在引虫笼中的个体视为无反应。单头测试,分成 5 组,每组 20 头,每次计时 3 min。

1.2.5 EAG 测试 在一根离体触角末梢套上一支吸满蝗虫生理盐水的玻璃毛细管,内插入一根氯化银电极作为信号引出端,触角基部置于另一支吸满蝗虫生理盐水的玻璃毛细管内,再插入另一根氯化银电极作为信号输入端,触角电位信号经直流前置放大器放大后,在双线示波器屏幕上显示出来,同时记录仪记录产生的电位差,可以了解昆虫对该样品的反应。操作时取不同来源的化学信息素制备液 30 μL 滴在 15 mm×7 mm 的滤纸上,吹干后将滤纸放在一端磨口的特制的玻璃管内,磨口端接气流系统,出口对准触角,相距 2 cm 左右,气体流量为 100 mL/min。刺激时间长短(300 ms)由电磁阀控制,刺激间隔通以新鲜气流,以除去触角周围的气味分子。

在测试前,将试虫饥饿2~12 h,然后挑选生理状态正常一致的试虫作为测试,每测试一批次后,通气3 min,排除剩余气味,再进行下一次测试。以二氯甲烷为对照气体。

1.2.6 行为指标 聚集指数(Aggregation index 简称AI)是根据发生反应的个体在不同气味区内的分布比例来说明试虫在气味区内的聚集程度($AI = (RN - CN / TN) \times 100$, RN 为反应区的虫数, CN 为对照区的虫数, TN 为测试用的总虫数)。引诱率(Attractant percent 简称AP)是根据被引诱到诱源区内的个体数占总试虫的比率来反映诱源物质对试虫的引诱效果。反应率(Reaction percent 简称RP)对信息素发生反应的个体所占的比例。滞留时间(Retention time 简称RT,单位秒)是根据发生反应的个体在诱源区内停留时间长短来反映诱源物质对试虫的近距离滞留作用。

2 结果与分析

2.1 散居型蝗蚱对群居型蝗蚱粪便中信息素抽提物的聚集反应

从表1所测试的指标可以看出,第四龄散居型蝗蚱对群居型蝗蚱粪便信息素抽提物均表现出明显的聚集反应。第五龄散居型蝗蚱对该信息素抽提物的聚集程度较低,但与第四龄散居型蝗蚱相比没有显著差异。第五龄雌性蝗蚱在抽提物信息区滞留时间显著短于其他蝗蚱的滞留时间,其他试虫反应差异不明显。

表1 群居型蝗蚱粪便信息素抽提物对散居型蝗蚱的聚集作用
Tab. 1 Aggregation effects of fecal extracts of gregarious hoppers on solitary hoppers

指标 Indices	试虫 Test hoppers			
	SIV ♂	SIV ♀	SV ♂	SV ♀
AI	1.0aA	1.0aA	0.92aA	0.83aA
AP	89.6aA	90.3aA	87.3aA	88.7aA
RP	89.6aA	90.3aA	88.5aA	78.5aA
t _滞 (s)	368.8aA	401.3aA	403.8aA	317.4bB

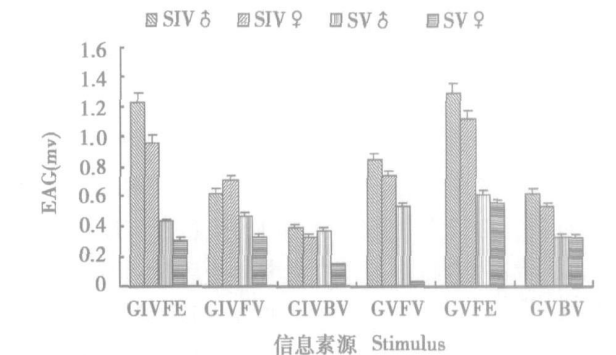
注:1.小写字母为显著性比较,大写字母为极显著性比较。2.SIV ♂:四龄散居型雄蝗蚱;SIV ♀:四龄散居型雌蝗蚱;SV ♂:五龄散居型雄蝗蚱;SV ♀:五龄散居型雌蝗蚱,下同

Notes: 1. the small and capital letters indicate significantly difference at 5% and 1% level respectively by Duncan's multiple range tests. 2. SIV ♂: the 4th instar male solitary hopper; SIV ♀: the 4th instar female solitary hopper; SV ♂: the 5th instar male solitary hopper; SV ♀: the 5th instar female solitary hopper. Similarly here in after

2.2 散居型蝗蚱对群居型蝗蚱信息素的电生理反应

由图1和图2可以看出,散居型蝗蚱对蝗虫信息素抽提物的触角电位反应强度(至少6头蝗蚱测

试平均值)随信息素抽提物的来源或制备方法的不同而不同。

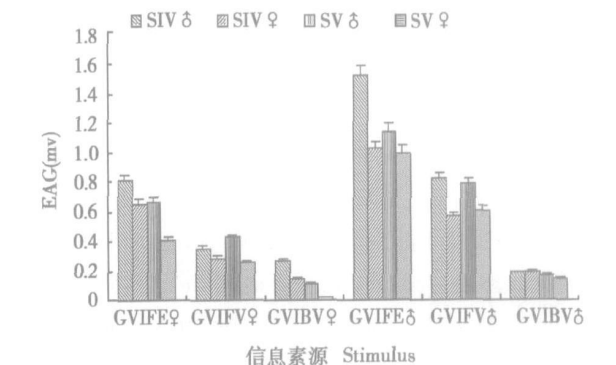


至少6头蝗蚱测试平均值,下同;GIVFE:群居型四龄蝗蚱粪便抽提物;GIVFV:群居型四龄蝗蚱粪便挥发物;GIVBV:群居型四龄蝗蚱活体挥发物;GVFE:群居型五龄雌蝗蚱粪便抽提物;GVBV:群居型五龄雌蝗蚱体挥发物

Mean values from more than 6 tested hoppers, the same in after; GIVFE: the fecal extracts from the 4th instar gregarious hoppers; GIVFV: the fecal volatiles from the 4th instar gregarious hoppers; GIVBV: the body volatiles from the 4th instar gregarious hoppers; GVFE: the fecal extracts from the 5th instar female gregarious hoppers; GVBV: the body volatiles from the 5th instar gregarious hoppers; The same in after

图1 散居型蝗蚱对群居型蝗蚱信息素的电生理反应
Fig 1 EAG responses of solitary hoppers to pheromones from gregarious hoppers

由图1显示,散居型蝗蚱对群居型蝗蚱信息素制备物均表现出明显的电生理反应,其中粪便抽提物的电生理活性较强,虫体挥发物的电生理活性相对较弱。散居型蝗蚱对来自于相同龄期或较高龄期的群居型蝗蚱的信息素抽提物的电生理反应较强。散居型蝗蚱对群居型蝗蚱信息素抽提物的电生理反应,雄性比雌性较敏感。



GVIFE♀:群居型雌成蝗蚱粪便抽提物;GVIFV♀:群居型雌成蝗蚱粪便挥发物;GVIBV♀:群居型雌成蝗蚱体挥发物;GVIFE♂:群居型雄成蝗蚱粪便抽提物;GVIFV♂:群居型雄成蝗蚱粪便挥发物;GVIBV♂:群居型雄成蝗蚱体挥发物

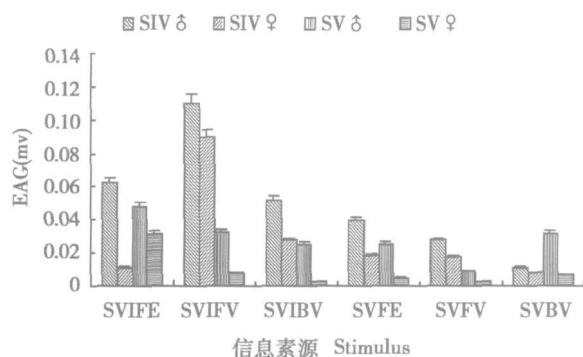
GVIFE♀: fecal extracts from female gregarious adults; GVIFV♀: fecal volatiles from female gregarious adults; GVIBV♀: body volatiles from female gregarious adults; GVIFE♂: fecal extracts from male gregarious adults; GVIFV♂: fecal volatiles from male gregarious adults; GVIBV♂: body volatiles from male gregarious adults

图2 散居型蝗蚱对群居型成蝗信息素的电生理反应
Fig 2 EAG responses of solitary hoppers to pheromones from adult gregarious hoppers

由图 2 显示, 群居型成蝗粪便信息素抽提物对散居型蝗有明显的电生理活性, 粪便挥发物的活性较低, 而虫体挥发物的活性不明显。来自于群居型雄性成蝗的信息素抽提物对散居型蝗的电生理活性比雌性的较强, 且雄性散居型蝗对信息素抽提物的电生理活性也较雌性高。

2.3 散居型蝗对散居型飞蝗信息素的聚集反应

从图 3 可以看出, 散居型蝗对来自于散居型蝗虫的信息素抽提物有一定电生理反应, 与群居型蝗虫信息素抽提物相比, 活性极不明显。同样, 来源于散居型成蝗的信息素抽提物的电生理活性较蝗螬高。



SVIFE: 散居型成蝗粪便抽提物; SVIFV: 散居型成蝗粪便挥发物;
SVIBV: 散居型成蝗活体挥发物; SVFE: 散居型五龄蝗粪便抽提物;
SVFV: 散居型五龄蝗粪便挥发物; SVBV: 散居型五龄蝗活体挥发物

SVIFE: fecal extracts from solitary adults; SVIFV: fecal volatiles from solitary adults; SVIBV: body volatiles from solitary adults; SVFE: fecal extracts from the 5th instar solitary hoppers; SVFV: fecal volatiles from the 5th instar solitary hoppers; SVBV: body volatiles from the 5th instar solitary hoppers

图 3 散居型蝗对散居型蝗虫信息素的电生理反应

Fig 3 EAG responses of solitary hoppers to pheromones from solitary hoppers

3 讨论

群居型蝗释放出的化学信息素对散居型蝗的聚集行为有明显的作用, 与群居型蝗相比, 散居型蝗的行为似乎更容易受外界化学信息的影响^[5], 而且存在性别差异, 其中雄性比雌性蝗对化学信息素更敏感, 这与我们对群居型蝗的研究结果一致^[6]。

两型的生活环境并无明显差异, 但环境因子变化引起蝗虫虫口数量的上升或下降, 会引起飞蝗的型变发展过程。一般认为, 蝗螬期的前期是型相的形成和发展阶段, 也可以是型相的转变阶段, 蝗螬期的后期是型相的稳定阶段, 也可能是型相的转变阶段; 成虫期基本上进入型相的稳定阶段, 但也可能由于生活环境剧烈变化, 如群居型蝗群中蝗虫大部分

死亡或分散于各处, 外表型相虽保留原来的型相, 而实际上表现出散居型蝗虫的一系列行为。反过来由于环境的变化所引起的蝗虫密度上升, 环境中聚集信息素的浓度升高, 使散居型蝗虫的行为向群居型蝗虫的行为方式转化, 导致合群和聚集, 个体之间的密切接触, 从而也能引起型变。因此, 蝗螬的行为和型变是密切相关的^[7]。

群居型蝗虫成群生活, 生活环境中的化学信息素浓度相对较高, 蝗虫对类似信息素存在一定的适应性, 只有打破这个浓度阈值的信息素的量才能激起蝗螬的行为反应, 这也可能是群居型蝗对环境信息素浓度的变化没有散居型蝗敏感的原因之一。加强蝗虫对聚集信息素反应阈值的研究, 对最终解决这方面的问题很有帮助。

电生理分析发现, 散居型蝗对不同来源和方法制备的群居型蝗虫信息素的电生理反应存在不同程度的差异, 对群居型雄性成蝗粪便信息素抽提物的活性较高。这与对群居型蝗的研究结果一致^[8]。

散居型飞蝗的信息素对散居型蝗也有一定电生理活性, 但与群居型蝗虫的信息素的活性相比较, 其活性很低。我们认为, 散居型蝗释放出的化学信息对散居型蝗虫的最初的聚集有一定作用。据科学家对沙漠蝗聚集信息素的研究发现, 散居型蝗虫释放出的聚集信息素的化学组成与群居型蝗虫有明显差异, 群居型和散居型雄性沙漠蝗成虫所释放出来的信息素, 质和量上都不一致。群居型雄成虫产生的一种聚集信息素关键成分, 而散居型雄成虫却不能释放即苯乙腈^[9]。我们推测, 东亚飞蝗的聚集信息素系统可能存在类似的机制。二型东亚飞蝗信息素质 and 量上的差异还待进一步分析和研究。

散居型沙漠蝗雌蝗对它们自己释放出的化学物质不太敏感, 它们喜欢产卵在它们爱吃的植物附近, 所以植物释放出的化学信息也可能是散居型蝗最初聚集的一个重要的因素。

Obeng-Ofori, D. 对沙漠蝗的研究认为, 成熟的散居型雌蝗能吸引散居型雄蝗前来交配, 并能使散居型雄蝗变成群居型, 转变成群居型的雄蝗对散居型雌蝗更有兴趣, 都是因为化学信息素的作用。有关东亚飞蝗的情况, 还需进一步研究。

总之, 散居型飞蝗的行为和型变与飞蝗释放出的化学信息和蝗虫的聚集行为有密切的关系, 蝗群的密度增加, 信息素的浓度增加, 有利于蝗虫向群居

型转变,散居型蝗虫的聚集行为明显加强;蝗群的密度减少,信息素的浓度下降,有利于蝗虫向散居型转变,蝗虫的聚集行为减弱;变型现象虽不是蝗虫大发生及周期性形成的根本原因,但聚集行为往往是型变和成灾的前兆。对群居型成蝗而言,能进行长距离迁飞,飞翔时间可达数小时,而散居型蝗虫一般情况下,只能作短距离飞翔,一般 3~ 5 min 即停止飞动,但在环境条件变化时,如密度增加,信息素浓度上升等适宜飞蝗飞行群集时,虽然,蝗虫的外部形态表现为散居型,但其行为则是群居型行为,亦能群集迁飞为害^[10],因此,对散居型蝗虫的防治不能掉以轻心。

参考文献:

[1] Noman A P. Adaptive changes in locust kicking and jumping behaviour during development [J]. J Exp Biol, 1995, 198(6): 134- 135.

[2] Deng A L, Torto B, Obeng-Ofori D, *et al.* Effects of shifting to crowded or solitary conditions pheromone release and morphometrics of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) [J]. J Insect Physiol, 1996, 42(8): 771- 776.

[3] Nolte D J. The gregarization of locust [J]. Biol Rev, 1974, 49:

1- 4.

[4] Obeng-Ofori D, Torto B, Deng A L, *et al.* Fecal volatiles as part of the aggregation pheromone complex of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae) [J]. J Chem Ecol, 1994, 20(8): 2077- 2087.

[5] 石旺鹏, 张 龙, 严毓骅, 等. 蝗虫粪便挥发物对蝗蚋聚集作用的影响 [J]. 中国农业大学学报, 2000, 5(5): 51- 57.

[6] 石旺鹏, 张 龙, 闫跃英, 等. 蝗虫微孢子虫病对东亚飞蝗聚集行为的影响 [J]. 生态学报, 2003, 23(9): 1924 - 1928

[7] Deng A L, Torto B. Effects of shifting to crowded or solitary conditions pheromone release and morphometrics of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae) [J]. J Insect Physiol, 1996, 42(8): 771- 776.

[8] 石旺鹏, 闫跃英, 严毓骅. 东亚飞蝗不同来源聚集信息素的电生理活性 [J]. 昆虫知识, 2003, 40(2): 145- 150.

[9] Torto B, Obeng-Ofori D. Aggregation pheromone system of adult gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (F) [J]. J Chem Ecol, 1994, 20: 1749- 1762.

[10] 郭志永, 石旺鹏, 张 龙, 等. 东亚飞蝗行为和形态型变的判定指标 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(5): 859- 86