

# 植食性昆虫产卵行为生态学研究进展

唐宇翀, 周成理, 陈晓鸣\*

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南 昆明 650224)

**摘要:**本文主要从怀卵雌成虫对寄主的搜寻与定位, 雌成虫对适宜寄主的识别与选择, 植食性昆虫对昆虫产卵的直接和间接防御, 以及昆虫为了减少后代资源竞争而产生产卵忌避物质等4个方面综述了植食性昆虫产卵行为生态学研究领域的新进展, 概述了植食性昆虫产卵行为的生态机制在植物保护中的应用前景。

**关键词:**产卵行为; 寄主搜寻; 寄主识别; 防御反应; 产卵忌避物

中图分类号: S763

文献标识码: A

## Progress in the Oviposition Behavioral Ecology of Herbivorous Insects

TANG Yu-chong, ZHOU Cheng-li, CHEN Xiao-ming\*

(Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China)

**Abstract:** This article reviews four aspects on research progress in the field of the oviposition behavioral ecology of herbivorous insects, including searching and location host plants for female insects, the identification and acceptance of the suitable hosts, the direct and indirect defensive responses developed by host plant and the insect oviposition-detering pheromones which are used to reduce the competition of their offspring. The perspective of oviposition behavior of the herbivorous insects used in plant protection were also described.

**Key word:** oviposition behavior; host search; host identification; defense response; oviposition-detering pheromones

在植食性昆虫的生命周期中, 产卵是其繁衍后代、维持种群数量的重要环节。它反映了植食性昆虫与植物之间的相互适应关系, 以及昆虫群落构建机制<sup>[1]</sup>, 在一定程度上规定了植食性昆虫对植物的利用策略, 从而影响昆虫种群的演化和繁荣<sup>[2]</sup>。由于绝大多数种类的初孵化幼虫活动能力较弱, 其存活有赖于雌成虫对产卵寄主植物种类、寄主植株及特定产卵位置(寄主植株上或寄主植株外, 寄主植株的不同位置)的明智选择。一般认为, 亲代雌成虫的产卵选择首先必须有利于后代个体的存活和生长发育, 即所谓“优选-效能”理论(Preference-performance

theory)<sup>[3]</sup>。近来的研究表明, 亲代雌成虫的产卵选择除与后代生长发育适合度有关外, 还受到寄主防御反应、种内种间竞争、亲代适合度及天敌等因素制约。通过对植食性昆虫产卵行为生态学的研究, 掌握其产卵行为机制, 有助于对昆虫种群进行调查和害虫测报工作, 还可以利用其产卵行为机制, 开发害虫防治、植物检疫、益虫保护及人工繁育的新方法。本文综述了近年来国内外该领域研究进展情况。

### 1 植食性昆虫的产卵行为特征

随着体内卵母细胞发育成熟, 在完成受精作用

收稿日期: 2010-04-06

基金项目: 中国林业科学研究院资源昆虫研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(Riri200705Z), 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2007018)

作者简介: 唐宇翀(1985—), 女, 四川广安人, 在读硕士, 研究方向为资源昆虫学。

\* 通讯作者。

后,雌成虫便开始寻找适宜寄主植物产卵。不同的种类具有迥异的产卵行为特征,但却有相似的基本程序,即从远距离寄主搜寻(Searching)和定向(Orientating)开始,经近距离定位(Locating)和落下(Alighting)、适宜寄主识别与选择(接受/拒绝),至最终卵被排出体外。本文中的“产卵行为”,特指从怀卵雌成虫产卵冲动被内外因素激发开始远距离寄主搜寻至一轮产卵(An ovipositing bout, 及一个卵块,或连续的数次产卵行为)结束的一系列过程,不涉及天气因素对产卵节律的影响,也不讨论因雌成虫记忆功能引起的产卵行为特征变化。

雌成虫一般将卵直接产在寄主植株上,以利于初孵化幼虫取食。多数产于寄主表面,也有的产于寄主组织内,如松叶蜂(*Diprion pini* Linnaeus)产卵于欧洲赤松(*Pinus sylvestris* Linnaeus)的针叶内<sup>[4]</sup>。还有不少种类将全部或部分卵产于寄主以外的其他基质上,如东亚飞蝗(*Locusta migratoria manilensis* Meyen)产卵于土块内<sup>[5]</sup>。一些以草本植物为寄主的鳞翅目蛱蝶科(Nymphalidae)、眼蝶科(Satyridae)和绢蝶科(Parnassiidae)的部分种类几乎从不将卵直接产于寄主植株上,这与其寄主的繁殖特性有关<sup>[6-8]</sup>。大部分种类将卵单粒分散产于相距较远的不同寄主植株上,少数种类则选择将卵聚集产在一处呈卵块、卵串状。寄主特化现象普遍存在于植食性昆虫中,许多种类为寡食性甚至单食性<sup>[9]</sup>。在野外众多混杂生长的植物种类中搜寻寄主植物是产卵雌成虫必须首先完成的工作。

## 2 产卵雌成虫对寄主植物的搜寻和定位

植食性昆虫在寻找和定位寄主的过程中,主要依靠嗅觉和视觉信息来发现寄主,前者主要在远距离搜寻中发挥作用,后者则在近距离寄主定位中起作用。

### 2.1 化学搜寻

在雌成虫对寄主的远距离搜寻过程中,寄主的化学信号占中心地位<sup>[2,10-11]</sup>。在化学信号中又以植物挥发性次生物质最为重要,这类物质是植物代谢过程中产生的一些短链碳氢化合物及其衍生物,其组成复杂,分子量在100~200之间,主要包括烃类、醇类、醛类、酮类、酯类、酸类、萜烯类和芳香族类,并以一定比例构成该种植物的化学指纹图谱<sup>[12]</sup>。研究表明,昆虫对寄主植物的远距离定向行为主要是

由于感知了这种特定化学指纹图谱,而不是感知到植物的某种特有化合物<sup>[13]</sup>。例如,只要有马铃薯(*Solanum tuberosum* Linnaeus)叶片气味存在,马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata* Say)就会产生寄主定向行为<sup>[14]</sup>。马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus* Walker)雌蛾主要利用嗅觉来发现马尾松(*Pinus massoniana* Lamb)针叶并在其上产卵,高含量 $\beta$ -蒎烯的针叶能使雌蛾对其产卵喜好性显著地下降<sup>[15]</sup>。这种昆虫利用植物挥发性物质进行寄主的远程定位,并表现为植物挥发物对昆虫的引诱作用的现象,是昆虫在长期的进化中对环境适应的结果<sup>[16]</sup>。

寄主植物的挥发性物质也可刺激或激发怀卵雌虫在寄主上着落<sup>[11]</sup>。如柑桔属(*Citrus*)植物释放的挥发性气味可直接通过刺激达摩凤蝶(*Papilio demoleus* Linnaeus)与其寄主植物的接触而提高产卵机率<sup>[17]</sup>。

### 2.2 视觉定位

近距离寄主定位过程中,雌成虫可以依赖寄主植物的可视信号(如叶片形状、颜色)初步识别寄主<sup>[18-19]</sup>。成虫的复眼和单眼对寄主的颜色、形状和大小等性状都具有识别能力。昆虫的可见光谱范围在300~650 nm之间,对紫外光部分的短光波有强烈反应<sup>[20]</sup>。植物表面蜡质的多少与结构直接影响叶片对阳光的反射,从而改变植物颜色,影响昆虫的产卵行为<sup>[21]</sup>。如用溶剂除去叶或果实表面蜡质,可促进小菜蛾和甘蓝根蝇(*Delia radicum* Linnaeus)在甘蓝(*Brassica oleracea* var. *capitata*)叶上产卵<sup>[22]</sup>。橘小实蝇(*Bactrocera dorsalis* Hendel)雌虫常选择桔黄色、绿色以及圆球形的寄主产卵<sup>[23]</sup>。金堇蛱蝶(*Euphydryas aurinia* Rott.)的雌成虫选择寄主植株上叶色最绿的叶片产卵<sup>[24]</sup>。粘虫(*Mythimna separata* Walker)雌蛾喜欢在黄褐色纸张上面产卵,产卵量和产卵次数明显高于绿色纸张<sup>[25]</sup>。橙尖粉蝶(*Anthocharis cardamines* Linnaeus)产卵在十字花科寄主花序上,偏好较大的、视觉易见的植株,产于边缘植株上卵的比例偏高<sup>[26]</sup>。

## 3 雌成虫对适宜寄主的识别与选择

植食性昆虫在植物上落下后,识别寄主植物、判断寄主植株的适宜性以及寄主上选择特定产卵部位,主要依靠雌虫足跗节的感化器和产卵器上的感触器、感化器等识别植物上的化学和物理特征,然后通过中枢神经系统决定接受或拒绝其为产卵地

点<sup>[27-28]</sup>。产卵雌成虫对植物的接受或拒绝主要取决于植物体内的接触产卵刺激物(Contact oviposition stimuli)<sup>[10,20,29]</sup>。

许多蝶类雌成虫在寄主叶片上落下后,以前足的附节刮擦叶片表面,识别从叶片内部释放的化学刺激物,从而判断植物的化学适宜性<sup>[9]</sup>。菜粉蝶(*Pieris rapae* Linnaeus)雌成虫在寄主上落下后,先用前足附节感受甘蓝叶片表面的特征,再用腹末端检测适宜产卵的部位<sup>[18]</sup>。接触产卵刺激物主要是非挥发性植物次生代谢产物。在鳞翅目昆虫中,已有一些种类的产卵刺激物被分离鉴定。如,在假防己(*Marsdenia tomentosa* Morr. et Decne.)中,刺激大绢斑蝶(*Parantica sita* Kollar)产卵的物质为牛蒡菜醇的衍生物<sup>[30]</sup>。在飞龙掌血(*Toddalia asiatica* Lam)中,刺激玉带凤蝶(*Papilio polytes* Linnaeus)产卵的物质主要是2种:反式-4-羟基-N-甲基-L-脯氨酸和2-C-甲基-D-赤糖酸。前者可单独激发雌成虫产卵行为,后者不能单独激发产卵行为,仅对前者有增效作用<sup>[31]</sup>。萝藦科植物*Tylophora tanakae* Maxim中对琉球青斑蝶(*Ideopsis similis* Linnaeus)雌成虫产卵有刺激作用的物质为5种菲吡啶类(phenanthroindolizidine)类生物碱。它们不仅单独具有刺激产卵的功效,而且混合物的效应强烈得多<sup>[32]</sup>。菜粉蝶和大菜粉蝶(*Pieris brassicae* Linnaeus)都利用十字花科寄主中的次生代谢物硫葡萄糖甙类物质(Glucosinolate)作为产卵刺激物,芸苔葡萄糖硫苷(Glucobrassicin)和黑芥子苷(Sinigrin)都是有效的物质<sup>[33]</sup>。胡萝卜(*Daucus carota* Linnaeus)叶中的桉烯水合物、4-萜品醇、乙酸冰片酯和Z-3-己酸乙酯等几种挥发成分对香芹黑凤蝶(*Papilio polyxenes* Fabricius)具有引诱产卵的作用<sup>[34]</sup>。Jallow等<sup>[35]</sup>发现,单一的萜烯类物质不激发棉铃虫(*Helicoverpa armigera* Hübner)明显的产卵行为,而5种物质(*trans*- $\beta$ -caryophyllene,  $\alpha$ -pinene,  $\beta$ -pinene, myrcene,  $\beta$ -bisabolol, and  $\alpha$ -humulene)的等量混合物则有显著的作用。

#### 4 寄主植物对昆虫产卵的防御机制

植物面对巨大的取食压力,演化出丰富多样、极其微妙的防御机制<sup>[36]</sup>。当寄主植物受到植食性昆虫取食或产卵刺激后,会产生一系列的直接和间接防御反应。

##### 4.1 植物对昆虫产卵的直接防御机制

迄今为止,已发现的植物对植食性昆虫产卵的

直接防御(Direct defense)包括:

(1)植物着卵部位细胞有丝分裂增加,形成肿瘤,导致卵从植物上脱落或影响初孵化幼虫进入植物体取食。豌豆象(*Bruchus pisorum* Linnaeus)和四纹豆象(*Callosobruchus maculatus* Fabricius)在具有特殊等位基因Np的豌豆(*Pisum sativum* Linnaeus)及其他豆类(如山豆属*Lathyrus*)植株上产卵后,导致植株上的着卵部位形成肿瘤,使卵在叶片表面的位置升高,未及孵化,卵就与肿瘤一起从豆荚上脱落<sup>[37-38]</sup>。若卵在孵化时没有从植株上脱落,那么孵化后的幼虫就会爬离肿瘤部位寻找健康部位取食。在爬行过程中,幼虫被捕食或寄生的机率增加<sup>[39]</sup>。

(2)产卵部位周围叶片组织坏死(即过敏反应),造成卵从叶片脱落。落到地面上的卵孵出的幼虫,因不易找到寄主,死亡率增高。大菜粉蝶和菜粉蝶将卵块或卵产于特定品种的黑芥(*Brassica nigra* Koch)上之后,导致卵周围的叶片组织坏死<sup>[40]</sup>。马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata* Say)在特定的马铃薯(*Solanum tuberosum* Linnaeus)品种上产卵,导致马铃薯叶片形成坏死组织<sup>[41]</sup>。Little等<sup>[42]</sup>发现,大菜粉蝶在拟南芥(*Arabidopsis thaliana* Linnaeus)叶片上产卵3天后,改变了叶片数百个基因的表达。对着卵叶片进行组织化学分析后发现,产卵导致植物叶片局部细胞死亡,胼胝质积累并产生活性氧。菜粉蝶由于卵散产,引起的基因表达改变比大菜粉蝶弱。

(3)植物感受到卵的刺激后产生产卵忌避物质,驱避其他雌成虫产卵。Blaakmeer等<sup>[43]</sup>发现大菜粉蝶不在产过同种卵的叶片上产卵,分析表明叶片自身产生了阻止产卵的忌避物,这种物质极有可能存在于叶片表面。当大菜粉蝶卵接触到植物表皮的蜡层,卵的成分就会激发植物的防御反应,从蜡层传递到表皮细胞壁<sup>[44]</sup>。

目前,已从多种植物中分离出了抑制昆虫产卵的活性物质<sup>[1]</sup>,主要有萜烯类、黄酮类、酚类、生物碱、有机酸、皂甙类化合物等。这些化合物按作用方式可分为挥发性的驱避物(Repelents)和接触性抑制物(Deterrents)。大多数昆虫产卵驱避物是从非寄主植物中分离得到的<sup>[1]</sup>。如黄荆(*Vitex negundo* Linnaeus)叶片的甲醇提取物和种子的二氯甲烷提取物对小菜蛾成虫有较高的产卵忌避作用<sup>[45]</sup>。也有一部分产卵忌避物是从寄主植物中分离得到的<sup>[18,46-48]</sup>。 $\beta$ -蒎烯含量高的马尾松(*Pinus massoni-*

ana Lamb) 针叶能使马尾松毛虫 (*Dendrolimus punctatus* Walker) 雌蛾对其产卵喜好性显著下降<sup>[17]</sup>。有些植物中的产卵驱避物还可被昆虫取食所诱导。如受侵害玉米 (*Zea mays* Linnaeus) 植株释放的金合欢醇能阻碍产卵期的欧洲玉米螟 (*Ostrinia nubilalis* Hübner) 产卵<sup>[49]</sup>。

(4) 植物的直接防御机能的进化还表现在表面物理特征上。十字花科植物 *Streptanthus breweri* Gray 在叶片上面形成一种酷似粉蝶 *Pieris sisymbrii* Bdv. 卵的胼胝构造, 人工去除后大大增加了雌成虫的产卵机率<sup>[50]</sup>。类似情形在 *Heliconius* 属蝴蝶的寄主中也有发现<sup>[61]</sup>。

#### 4.2 植物对昆虫产卵的间接防御机制

植物对昆虫产卵的间接防御 (Indirect defense) 是指植物识别到昆虫产卵后, 释放出挥发性次生物质吸引植食性昆虫的捕食性或寄生性天敌<sup>[52-53]</sup>。这类昆虫侵袭诱导植物产生的挥发性物质称互益素 (Synomones)。

目前在幼虫取食诱导植物间接防御机制方面的研究较为深入, 植物受昆虫产卵诱导产生吸引寄生蜂的互益素也在多种植物—植食性昆虫关系中被发现。榆叶甲 (*Xanthogaleruca luteola* Muller) 在小叶榆 (*Ulmus minor* Linnaeus) 叶上产卵后, 榆树叶释放出挥发性气体吸引寄生榆树叶甲卵的寡节小蜂 (*Oomyzus gallerucae* Fonscolombe)<sup>[54-55]</sup>; 松叶蜂 (*Diprion pini* Linnaeus) 在欧洲赤松 (*Pinus sylvestris* Linnaeus) 的针叶上产卵后, 植物枝条挥发物中 (E)- $\beta$ -法尼烯含量增加, 吸引卵寄生天敌姬小蜂 (*Chrysonotomyia ruforum* Krausse)<sup>[4,56-58]</sup>; 稻绿蝻 (*Nezara viridula* Linnaeus) 在蚕豆 (*Vicia faba* Linnaeus) 叶片上产卵后, 诱导叶片释放出挥发性气体吸引沟卵蜂 (*Trissolcus basalus* Wollaston)<sup>[59]</sup>; 大菜粉蝶在甘蓝 (*Brassica oleracea* Linnaeus) 上产卵诱导有卵叶片附近范围叶片表面化学物质改变, 吸引甘蓝夜蛾赤眼蜂 (*Trichogramma brassicae* Bezdenko)<sup>[44]</sup>。

在一些蝶类成虫中发现, 交配后雌成虫生殖附腺分泌物中含微量苯乙腈存在于卵块中, 诱导寄主球芽甘蓝 (*Brassica oleracea* var. *gemmifera*) 产生引诱赤眼蜂的互益素。在菜粉蝶中, 这种性抑制物为水杨酸甲酯 (methyl salicylate) 和吡啶<sup>[60]</sup>。

## 5 昆虫源的产卵忌避信息化学物质

为了使后代占有适宜的小生境, 避免同种或近

缘种竞争资源, 雌成虫产卵时在寄主上分泌一类标记信息化学物质, 以避免自己再回到这里产卵, 或者用以警告同种或近缘种的雌虫不要在该寄主及其附近产卵。这类由昆虫产生并标记在寄主上, 传递同种个体存在信息的化学物质统称为昆虫产卵忌避素 (Insect oviposition-detering pheromonas, 简称 ODPs)<sup>[61]</sup>, 或寄主标记信息素 (Host Marking Pheromone, HMP)<sup>[62]</sup>。植食性昆虫的产卵忌避素可由成虫、幼虫和卵产生。

### 5.1 成虫源的产卵忌避物质

植食性昆虫成虫产生的 ODPs, 已知主要见于鞘翅目 (Coleoptera)、鳞翅目 (Lepidoptera) 和双翅目 (Diptera) 等目种类中。Oshima 等<sup>[63]</sup>首次发现了绿豆象 (*Callosobruchus chinensis* Linnaeus) 产卵后会留下“产卵标记物” (Oviposition marker), 并分析了其有效成分。成虫产卵忌避素产生或贮存部位一般与外分泌腺、消化系统或生殖系统相联系。在许多鞘翅目昆虫中, 成虫和幼虫后肠、马氏管、前胸腺和腹腺能产生和贮存产卵忌避素<sup>[64]</sup>。甘蓝茎象甲 (*Ceutorhynchus assimilis* Payk.) 用第八腹节背板的毛刺摩擦第七腹节背板, 从而不断刺激第七腹节背板褶皱处腺体的表皮细胞释放产卵忌避信息素<sup>[65]</sup>。双翅目 (Diptera) 昆虫的产卵忌避素可由头部产生, 口器释放<sup>[66]</sup>。如云杉球果等鬃寄蝇 (*Strobliomyia neanthracina* Michelsen) 产完卵后, 用口器多次接触球果, 这种接触释放的物质显著抑制雌虫在该寄主上进一步产卵, 而未用口器接触的球果即使含有卵块也无此作用<sup>[64]</sup>。苹果实蝇 (*Rhagoletis pomonella* Walsh) 的 ODPs 产生于雌虫的中后肠组织, 雌虫产卵后用产卵器在果实表面来回划动, 将 ODPs 留在果实表面<sup>[67]</sup>。

### 5.2 幼虫产生的产卵忌避物质

植食性昆虫的幼虫也可以分泌 ODPs。由肠道分泌通过粪便释放是幼虫 ODPs 的分泌和释放的主要途径, 多见于鳞翅目种类中, 如贪夜蛾 (*Spodoptera exigua* Hübner) 和甜菜夜蛾 (*S. eridania* Cramer)<sup>[68]</sup>、棉贪夜蛾 (*S. littoralis* Boisduval)<sup>[69]</sup> 以及棉铃虫 (*Helicoverpa armigera* Hübner)<sup>[70]</sup>。棉贪夜蛾 ODPs 主要由苯甲醛及 5 种萜烯类物质 (香芹酚、丁香酚、橙花叔醇、叶绿醇和百里香酚) 等 6 种化合物组成, 它们的混合物强烈抑制雌成虫产卵, 而缺失任一组分都不再具抑制效应。Mitchell 和 Heath<sup>[68]</sup> 的研究表明, 贪夜蛾和甜菜夜蛾的 ODPs 直接来自于寄主

植物绿穗苋 (*Amaranthus hybridus* Linnaeus) 中的化感物质。

此外,幼虫 ODPs 也存在由消化腺分泌通过口器释放,或由表皮腺分泌并释放等其他途径。松叶蜂 (*Diprion pini* Linnaeus) 幼虫的反吐液对其成虫产卵具抑制作用<sup>[71]</sup>,而已知鞘翅目叶甲科 (Chrysomelidae) 很多种类的 ODPs 均由幼虫背腺分泌<sup>[72]</sup>。

### 5.3 卵自身携带的产卵忌避物质

卵自身携带的产卵忌避素可由卵本身产生,如四种酸(豆蔻酸:棕榈酸:油酸:硬脂酸)以自然比例(0.66:0.22:0.11:0.01)配制的混合物对棉铃虫雌成虫产卵有显著的抑制效果<sup>[73]</sup>。也可由雌成虫产生后分泌到卵壳上,如大菜粉蝶、菜粉蝶成虫能产生 ODPs,它们的 ODPs 均产自雌虫附腺<sup>[61,74]</sup>。其成分为三类化合物,包括脂肪酸类、脂肪酸甲酯,以及其他带苯环类物质,其中以脂肪酸最为普遍<sup>[75]</sup>。

## 6 影响植食性昆虫产卵行为的其他生态因子

### 6.1 寄主植物生理状态及形态特征

“植物活力假说”(the plant vigor hypothesis)认为,植食性成虫选择较大的、健壮的植株产卵,是由于其生物量及营养价值都较高<sup>[9]</sup>。菜粉蝶雌成虫喜产卵于水肥条件较好地带的寄主植株上,后代幼虫在这类植株上生长更快、体重更大。被雌成虫选择的植株具有较高的氮含量和光合强度,叶色浓绿<sup>[76]</sup>。蛱蝶科 (Nymphalidae) 蛱蝶亚科 (Heliconiinae) 的 *Heliconius erato phyllis* Fabricius 雌成虫在选择产卵地点时,偏好生长在氮含量高的土壤中的寄主植株。幼虫取食含氮量高的寄主植物后发育历期缩短,成虫个体增大<sup>[77]</sup>。在温室内,粉蝶 (*Ascia monuste* Godart) 雌成虫在羽衣甘蓝 (*Brassica oleracea* var. *acephala*) 上卵块集中在叶片顶部,基部甚少。研究表明,叶片该位置的氮、蛋白质含量最高而水分含量最低<sup>[3]</sup>。君主斑蝶 (*Danaus plexippus* Linnaeus) 选择在较大的马利筋 (*Asclepias curassavica* Linnaeus) 植株上产卵,幼虫的存活率较小植株上高<sup>[78]</sup>。大的植株接受较多卵,可能是因为大的植株在视觉特征上明显、拥有较多叶片可供落下成虫选择,以及幼虫食料资源的丰富性(尤其是在聚集产卵的种类中)。

### 6.2 天敌

天敌在产卵行为的进化过程中也是一个关键的选择因子,有的产卵方式同减少卵的被捕食或寄生

有关。如怪柳粗角萤叶甲 (*Diorhabda deserticola* Chen) 成虫既可块状产卵,也可分散产卵,呈块状的聚集产卵行为是叶甲防御卵被寄生的适应性行为<sup>[79]</sup>。蛱蝶 (*Oleria onega*) 分布在同一地区但不同地域内的两个亚种 *O. o. agarista* Felder et Felder 和 *O. o. ssp.* 产卵行为有明显的区别,亚种 *O. o. agarista* Felder et Felder 将大部分卵产在寄主植物叶片背面上,而亚种 *O. o. ssp.* 则将大多数卵产在寄主植物附近的石头、枯叶或茎干上,栖息地内捕食者(蚂蚁)的差异是导致这种现象的最可能原因之一<sup>[80]</sup>。叶甲 (*Oreina elongata* Suffrian) 有 2 种菊科 (Asteraceae) 寄主植物,取食 *Adenostyles alliariae* Kerner 的幼虫生长发育较 *Cirsium spinosissimum* Linnaeus 好。但在田间,产于前者植株上的卵远低于后者上的卵。研究表明,产于后者上卵的存活率远较前者上高,因为 *A. alliariae* Kerner 为叶甲提供了无天敌空间<sup>[81]</sup>。在阿拉斯加,伞形科 Apiaceae 蛇床属植物 *Cnidium cniidiifolium* Turcz. 是金凤蝶 (*Papilio machaon aliaska* Linnaeus) 的早期寄主,而 2 种菊科 (Asteraceae) 植物 *Artemisia arctica* Linnaeus 和蜂斗菜 (*Petasites frigidus* Linnaeus) 是其新开发的寄主。在人工排除天敌条件下,幼虫的生长指标在早期寄主上好于在新寄主上,而存在自然天敌的条件下,幼虫在新寄主上的存活率较早期寄主上高<sup>[82]</sup>。粘虫 (*Mythimna separata* Walker) 成虫常选择寄主植株的枯黄部位(叶鞘、叶尖裂缝)或邻近寄主植株的枯草上产卵,很少选择叶色浓绿、生长茂盛的植株。在田间,枯草上面的隐蔽卵块被捕食的概率最低,即有利于躲避天敌<sup>[25]</sup>。同样,暗脉菜粉蝶 (*Pieris napi* Linnaeus) 成虫也被发现选择营养价值较次而天敌较少的植株产卵<sup>[83]</sup>。雌性叶状臭虫 (*Phyllomorpha laciniata* Vill.) 喜好产卵于同种个体背面,是由于位于同种个体背面的卵遭受寄生的几率较产于寄主上的低<sup>[84]</sup>。

### 6.3 物理环境因子

适宜东亚飞蝗 (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) 产卵的植被覆盖度、土壤含盐量和土壤 5 cm 深度含水量分别为 0~30%、0.09%~1.99% 和 10.00%~20.00%,当植被覆盖度 > 70%,土壤含水量 > 30% 或含盐量 > 3% 时,不再适合其产卵<sup>[5]</sup>。在 *Magisicada* 属蝉中,寄主树小生境的光照环境而非寄主树的营养价值是选择产卵位置的決定因素<sup>[85]</sup>。蛱蝶 (*Euphydryas gillettii* Barnes) 将卵聚集产在寄主

(*Lonicera involucrata* Banks)较大的朝向东南的叶片上,在冷凉的清晨能吸收较多的阳光<sup>[51]</sup>。

## 7 植食性昆虫产卵行为生态机制的利用

目前关于植食性昆虫产卵行为生态学的研究主要集中在农林害虫上,从植物—植食性昆虫—天敌三级营养关系<sup>[54,86]</sup>的角度出发不仅从理论上探讨了昆虫与植物协同进化的模式,而且在实践上为生物防治及害虫治理开辟了新途径。利用植物挥发物对天敌的引诱作用消灭害虫,利用非嗜食性植物趋避害虫产卵或杀死虫卵,在害虫未对植物造成伤害之前就将其消灭,防范于未然。这些害虫防治方法减少了单纯依靠化学防治造成的环境和社会问题。根据昆虫产卵的行为规律可以更好地监测和预报虫害。目前,驱避植物、诱集植物、诱集枝把、诱集色、驱避色和诱集模型,以及人工合成的引诱剂、驱避剂、刺激剂与抑制剂的研发和应用已经取得重大进展<sup>[87]</sup>。

然而,植食性昆虫产卵行为生态学研究却极少关注于珍稀昆虫的保护及人工繁育。对珍稀昆虫的保护不仅要着眼于成虫的保护,更要注重维持其种群的繁衍生息。因此,探索昆虫产卵行为生态机制,有利于揭示昆虫产卵行为规律,制定适宜的保护措施,通过人工繁育的手段促进珍稀昆虫种群的增长,维持自然界中种群的动态平衡。

### 参考文献:

- [1] 张茂新,凌冰,庞雄飞. 非嗜食植物中的昆虫产卵驱避物及其利用[J]. 昆虫天敌, 2003, 25(1): 28-36
- [2] 钦俊德. 昆虫与植物的关系——论昆虫与植物的相互作用及其演化[M]. 北京: 科学出版社, 1987, 38-61
- [3] Catta-Preta P D, Zucoloto F S. Oviposition behavior and performance aspects of *Ascia monuste* (Godart, 1919) (Lepidoptera, Pieridae) on kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*) [J]. Revista Brasileira de Entomologia, 2003, 47: 169-174
- [4] Mumm R, Hilker M. The Significance of Background Odour for an Egg Parasitoid to Detect Plants with Host Eggs [J]. Chem. Senses, 2005, 30: 337-343
- [5] 季荣,原惠,谢宝瑜,等. 沿海蝗区东亚飞蝗产卵选择的适应性[J]. 昆虫知识, 2007, 44(001): 66-68
- [6] Bergman K O. Oviposition, host plant choice and survival of a grass feeding butterfly, the Woodland Brown *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) [J]. Journal of Research on the Lepidoptera, 2000, 35: 9-21
- [7] Kopper B J, Charlton R E, Margolies D C. Oviposition site selection by the regal fritillary, *Speyeria idalia*, as affected by proximity of violet host plants [J]. Journal of Insect Behavior, 2000, 13(5): 651-665
- [8] Bergström A. Oviposition site preferences of the threatened butterfly *Parnassius mnemosyne*-implications for conservation [J]. Journal of Insect Conservation, 2005, 9(1): 21-27
- [9] Talsma R J H, Biere A, Harvey J A, et al. Oviposition Cues for a Specialist Butterfly - Plant Chemistry and Size [J]. Journal of Chemical Ecology, 2008, 34(9): 1202-1212
- [10] 张庆贺,姬兰柱. 植食性昆虫产卵的化学生态学[J]. 生态学杂志, 1994, 13(6): 39-43
- [11] 鲁玉杰,张孝羲. 信息化合物对昆虫行为的影响[J]. 昆虫知识, 2001, 38(4): 262-266.
- [12] 樊慧,金幼菊,李继泉,等. 引诱植食性昆虫的植物挥发性信息化合物的研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2004, 26(3): 76-81
- [13] Bruce T J A, Wadhams L J, Woodcock C M. Insect host location: a volatile situation [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(6): 269-274
- [14] Schoonhoven L M, Jermy T, Vanloon J J A. Insect-plant Biology [M]. Cambridge: University Press, 1998
- [15] 赵成华,阎云花. 马尾松针叶中的挥发物质对马尾松毛虫产卵行为的影响[J]. 林业科学, 2003, 39(6): 91-93
- [16] 钦俊德. 论植食性昆虫是怎样选择食料植物的[J]. 生物学通报, 2003, 38(6): 1-3
- [17] Saxena K N, Goyal S. Inhibition of the citrus butterfly *Papilio demoleus* L. orientational and ovipositional response [J]. Entomol Exp Appl, 1978, 24: 1-10
- [18] Renwick J A A, Chew F S. Oviposition behavior in Lepidoptera [J]. Annual Review Entomology, 1994, 39: 377-400
- [19] 林海清,陈少波. 植食性害虫及其天敌的定向行为研究进展[J]. 福建农业学报, 2009, 24(2): 191-196
- [20] 方剑锋,于飞,吴建波. 植食性昆虫取食行为的影响因素及植物源拒食剂的分类[J]. 广东农业科学, 2006, 10: 52-55
- [21] 王美芳,陈巨莲,原国辉,等. 植物表面蜡质对植食性昆虫的影响研究进展[J]. 生态环境学报, 2009, 18(3): 1155-1160
- [22] Janic J P. Horticultural Reviews [M]. Westport Conn, 1999
- [23] 任荔荔,祁力言,蒋巧根,等. 植物果实、颜色和形状对橘小实蝇产卵选择的影响[J]. 昆虫知识, 2008, 45(4): 593-597
- [24] Stefanescu C, Penuelas J, Sardans J, et al. Females of the specialist butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalinae: Melitaeini) select the greenest leaves of *Lonicera implexa* (Caprifoliaceae) for oviposition [J]. European Journal of Entomology, 2006, 103(3): 569-574
- [25] 尹姣,薛银根,乔红波,等. 粘虫选择产卵场所的意义及颜色在定位中的作用[J]. 生态学报, 2007, 27(006): 2483-2489
- [26] Thomas C D. Oviposition and egg load assessment by *Anthocharis cardamines* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) [J]. Entomologist's Gazette, 1984, 35(3): 145-148
- [27] Rausher M. Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies [J]. Ecology, 1979, 60(3): 503-511

- [28] Higashiura Y. Survival of eggs in the gypsy moth *Lymantria dispar* II. Oviposition site selection in changing environments [J]. *Animal Ecology*, 1989, 58: 413–426
- [29] 阎凤鸣. 化学生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 50–55
- [30] Honda K, Omura H, Hayashi N, *et al.* Conduirits as Oviposition Stimulants for the Danaid Butterfly, *Parantica sita*, Identified from a Host Plant, *Marsdenia tomentosa* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30(11): 2285–2296
- [31] Nakayama T, Honda K, Mura H, *et al.* Oviposition stimulants for the tropical swallowtail butterfly, *Papilio polytes*, feeding on a rutaceous plant, *Toddalia asiatica* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29(7): 1621–1634
- [32] Honda K, Omura H, Hayashi N, *et al.* Oviposition-stimulatory activity of phenanthroindolizidine alkaloids of host-plant origin to a danaid butterfly, *Ideopsis similis* [J]. *Physiological Entomology*, 2001, 26(1): 6–10
- [33] Bruinsma M, Van Dam N M, Van Loon J J A, *et al.* Jasmonic acid-induced changes in *Brassica oleracea* affect oviposition preference of two specialist herbivores [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33(4): 655–668
- [34] Baur R, Feeny P, Stydler E. Oviposition stimulants for the black swallowtail butterfly: identification of electrophysiologically active compounds in carrot volatiles [J]. *Chem Ecol*, 1993, 19(5): 919–937
- [35] Jallow M F, Zalucki M P, Fitt G P. Role of chemical cues from cotton in mediating host selection and oviposition behaviour in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Australian Journal of Entomology*, 2002, 38(4): 359–366
- [36] 王琛柱, 钦俊德. 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物-铃夜蛾-寄生蜂相互作用[J]. *昆虫知识*, 2007, 44(3): 311–319
- [37] Berdnikov V A, Trusov Y A, Bogdanova V S, *et al.* The neoplastic pod gene (Np) may be a factor for resistance to the pest *Bruchus pisorum*[J]. *Pisum Genetics*, 1992, 24: 37–39
- [38] Doss R P, Oliver J E, Proebsting W M, *et al.* Bruchins-Insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2000, 97: 6218–6223
- [39] Hardie D. Resistance to the pea weevil in *Pisum species*[D]. Australia; The University of Adelaide, 1993
- [40] Shapiro A M, Devay J E. Hypersensitivity reaction of *Brassica nigra* L. (Cruciferae) kills eggs of *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae) [J]. *Oecologia*, 1987, 71: 631–632
- [41] Balbyshev N F, Lorenzen J H. Hypersensitivity and egg drop, a novel mechanism of host-plant resistance to Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Economic Entomology*, 1997, 90: 652–657
- [42] Little D, Caroline G D, Bruessow F, *et al.* Oviposition by Pierid Butterflies Triggers Defense Responses in Arabidopsis [J]. *Plant Physiology*, 2007, 143: 784–800
- [43] Blaakmeer A, Stork A, Veldhuizen A. Isolation, identification and synthesis of miriarnides, new host markers from eggs of *Pieris brassicae*[J]. *Nat Prod*, 1994, 57(1): 90–99
- [44] Fatouros N E, Bukovinszkyne' Kiss G, Kalkers L A, *et al.* Oviposition-induced plant cues: do they arrest *Trichogramma* wasps during host location[J]. *Entomol Exp Appl*, 2005, 115: 207–215
- [45] 袁林, 薛明, 刘雨晴, 等. 黄荆提取物对小菜蛾幼虫毒力及对成虫的产卵忌避作用[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(4): 695–698
- [46] Tabashnik B E. Deterrence of *Diamondback moth* (Lepidoptera: Plutellidae) oviposition by plant compounds [J]. *Environmental Entomology*, 1985, 14(5): 575–578
- [47] Deshpande S G, Nagasampagi B A, Sharma R N, Synergistic oviposition deterrence activity of extracts of *glycosmis pentaphyllum* (Rutaceae) and other plants for *Phthorimaea Operculella* (Zell) control [J]. *Current Science*, 1990, 59(19): 932–933
- [48] 康敏, 任静涛, 苏鹏娟, 等. 3种植物提取物对马铃薯块茎蛾产卵的抑制作用[J]. *安徽农业科学*, 2007, 35(010): 2858–2859
- [49] Binder B F, Robbins J C, Wilson R L. Chemically mediated oviposition behaviors of the European cornborer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, 21(9): 1315–1327
- [50] Shapiro A M. Egg-mimics of *Streptanthus* (Cruciferae) deter oviposition by *Pieris sisymbrii* (Lepidoptera: Pieridae) [J]. *Oecologia*, 1981, 48(1): 142–143
- [51] Williams K S, Gilbert L E. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies [J]. *Science*, 1981, 212(4493): 467–469
- [52] Fraenkel G S. The raison d'être of secondary plant substances [J]. *Science*, 1959, 129: 1466–1470
- [53] Hilker M, Meiners T. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002, 104: 181–192
- [54] Meiners T, Hilker M. Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Oecologia*, 1997, 112: 87–93
- [55] Meiners T, Hilker M. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26: 221–232
- [56] Hilker M, Kobs C, Varama M, *et al.* Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids [J]. *Experimental Biology*, 2002a, 205: 455–461
- [57] Hilker M, Meiners T. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002b, 104: 181–192
- [58] Hilker M, Stein C, Schröder R, *et al.* Insect egg deposition induces defence responses in *Pinus sylvestris*: characterisation of the elicitor [J]. *Experimental Biology*, 2005, 208: 1849–1854
- [59] Colazza S, Fucarino A, Peri E, *et al.* Insect oviposition induces volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2004, 207(1): 47
- [60] Fatouros N E, Pashalidou F G, Aponte Cordero W V, *et al.* Antiaphrodisiac Compounds of Male Butterflies Increase the Risk of Egg

- Parasitoid Attack by Inducing Plant Synomone Production [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2009, 35(11): 1373–1381
- [61] 吴文伟, 陈建新, 宋敦伦, 等. 昆虫产卵忌避信息化学物质的研究及其应用[J]. *西南农业学报*, 2002, 15(3): 105–111
- [62] 陈华才, 程家安. 昆虫寄主标记信息素[J]. *生态学报*, 2005, 25(2): 346–350
- [63] Oshima K, Honda H, Yamamoto I. Isolation of an oviposition maker from Azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.) [J]. *Agricultural and Biological Chemistry*, 1973, 37: 2679–2680
- [64] Quiring D T, Sweeney J W, Bennett R G. Evidence for a host marking pheromone in white spruce cone fly, *Strobilomyia nearthracina* [J]. *Chem Ecol*, 1998, 24: 709–721
- [65] Ferguson A W, Ziesmann J, Blight M M, et al. Perception of oviposition-detering pheromone by cabbage seed weevil (*Ceutorhynchus assimilis*) [J]. *Chemical Ecology*, 1999, 25: 1655–1670
- [66] Prokopy R J, Averill A L, Bardinelli C M, et al. Site of production of an oviposition-detering pheromone component in *Ghagoletis pomonella* flies [J]. *Insect Physiol*, 1982, 28: 1–10
- [67] Averill A L, Prokopy R J. Intraspecific competition in the tephritid fruit fly *Rhagoletis pomonella* [J]. *Ecol*, 1987, 68: 878–886
- [68] Mitchell E R, Heath R R. Influence of *Amaranthus hybridus* L. allelochemicals on oviposition behavior of *Spodoptera exigua* and *S. eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1985, 11(5): 609–618
- [69] Anderson P, Hilker M, Hansson B S, et al. Oviposition deterring components in larval frass of *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Lepidoptera: Noctuidae): a behavioural and electrophysiological evaluation [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1993, 39(2): 129–137
- [70] Xu H, Li G, Liu M, et al. Oviposition deterrents in larval frass of the cotton boll worm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): Chemical identification and electroantennography analysis [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2006, 52(3): 320–326
- [71] Hilker M, Weitzel C. Oviposition deterrence by chemical signals of conspecific larvae in *Diprion pini* (Hymenoptera: Ipriionidae) and *Phyllodeota vulgatissima* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Entomol J G-Gn*, 1991, 15(4): 293–301
- [72] Hilker M. Intra- and inter specific effects of larval secretions in some Chrysomelids (Coleoptera) [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1989, 53: 237–245
- [73] 刘慕兰. 棉铃虫卵上抑卵物质的化学组成与生物活性[D]. 南京: 南京农业大学, 2004
- [74] Schoonhoven L M, Beerling E A M, Braaksma R, et al. Does the imported cabbageworm, *Pieris rapae*, use an oviposition deterring pheromone [J]. *Chemical Ecology*, 1990, 16: 1649–1655
- [75] Thiéry D, Gabel B, Farkas P, et al. Egg dispersion in codling moth; Influence of egg extract and of its fatty acid constituents [J]. *Chem Ecol*, 1995, 21: 2015–2026
- [76] Myers J H. Effect of physiological condition of the host plant on the ovipositional choice of the cabbage white butterfly, *Pieris rapae* [J]. *The Journal of Animal Ecology*, 1985, 193–204
- [77] Kerpel S M, Soprano E, Moreira G R P. Effect of nitrogen on *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae) and consequences for larval performance and oviposition in *Heliconius erato* phyllis (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) [J]. *Neotropical Entomology*, 2006, 35: 192–200
- [78] Cohen J A, Brower L P. Oviposition and larval success of wild monarch butterflies (Lepidoptera: Danaidae) in relation to host plant size and cardenolide concentration [J]. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 1982, 343–348
- [79] 张莉莉, 李保平. 桤柳粗角萤叶甲交配和产卵行为的研究[J]. *中国生物防治*, 2006, 22(2): 109–113
- [80] Gallusser S, Rahier M. Host-plant preference and oviposition behaviour of two *Oleria onega* subspecies (Ithomiinae, Lepidoptera) in north-eastern Peru [D]. *Universite de Neuchtel*, 2002
- [81] Ballabeni P, Włodarczyk M, Rahier M. Does enemy-free space for eggs contribute to a leaf beetle's oviposition preference for a nutritionally inferior host plant? [J]. *Functional Ecology*, 2001, 318–324
- [82] Murphy S M. Enemy-free space maintains swallowtail butterfly host shift [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(52): 18048–18052
- [83] Ohsaki N, Sato Y. Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants [J]. *Ecology*, 1994, 75(1): 59–68
- [84] Reguera P, Gomendio M. Flexible oviposition behavior in the golden egg bug (*Phyllomorpha laciniata*) and its implications for offspring survival [J]. *Behavioral Ecology*, 2002, 13(1): 70–74
- [85] Yang L H. Periodical cicadas use light for oviposition site selection [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 273(1604): 2993
- [86] 娄永根, 程家安. 植物-植食性昆虫-天敌三营养层次的相互作用及其研究方法[J]. *应用生态学报*, 1997, 8(3): 325–331
- [87] 陆宴辉, 张永军, 吴孔明. 植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略[J]. *生态学报*, 2008, 28(10): 5113–5122