

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2021.04.020

白蜡窄吉丁嗅觉和视觉研究概述

樊智智, 张真, 张苏芳*

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所 国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 北京 100091)

摘要: 白蜡窄吉丁 *Agrilus planipennis* Fairmaire 是一种国际性检疫害虫, 其自然分布于东北亚国家, 20 世纪初相继在美国和加拿大被发现并造成严重危害。20 世纪 60 年代在我国东北和华北地区发生最为严重, 而后在天津、北京、辽宁、吉林等地危害加重。其在我国主要危害的是引进的北美白蜡树种, 如美国红栲(洋白蜡) *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.、毡毛栲(绒毛白蜡) *F. velutina* Torr 与美国白蜡 *F. americana* Linn. 等, 目前白蜡窄吉丁的防治是森林害虫防控研究的重点内容之一。感觉器官在昆虫生命活动中发挥着重要的作用, 特别是嗅觉和视觉在白蜡窄吉丁交配、产卵与寄主定位过程中起到了关键的作用。本文综述了昆虫视觉和嗅觉感受系统和感受机制的研究现状, 总结了白蜡窄吉丁嗅觉和视觉的应用研究, 列出了白蜡窄吉丁信息素与寄主植物挥发物的鉴定结果以及嗅觉感受蛋白和视觉感受蛋白的鉴定情况。同时对白蜡窄吉丁视觉和嗅觉的综合作用机理研究提出了展望, 旨在为完善利用嗅觉和视觉防治白蜡窄吉丁的研究提供基础。

关键词: 白蜡窄吉丁; 嗅觉; 视觉; 嗅觉相关蛋白; opsin

中图分类号: S763.38

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2021)04-0166-09

白蜡窄吉丁 Emerald Ash Borer (EAB), *Agrilus planipennis* Fairmaire, 又名栲小吉丁、花曲柳窄吉丁, 属鞘翅目 (Coleoptera) 吉丁甲科 (Buprestidae) 窄吉丁属 (*Agrilus*), 危害木犀科 (Oleaceae) 白蜡属 (*Fraxinus*) 树木^[1]。其自然分布于东北亚国家, 主要包括中国、韩国、日本、蒙古、俄罗斯西伯利亚^[2], 后来传播到美国和加拿大^[3], 以及俄罗斯欧洲部分地区^[4]。20 世纪 60 年代曾在我国东北和华北地区严重发生, 主要危害引进的北美白蜡树种, 如美国红栲(洋白蜡) (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.)、毡毛栲(绒毛白蜡) (*F. velutina* Torr) 与美国白蜡 (*F. americana* Linn.) 等, 而后在天津、北京、辽宁、吉林等地危害又趋于加重, 已成为重要的国际检疫性蛀干害虫之一^[5]。因此, 白蜡窄吉丁的防治受到了多个国家林业昆虫学家的关注^[6-12]。

昆虫的感觉器官是其对外界环境和内部刺激作出反应的关键结构, 主要包括嗅觉器、视觉器、触

觉器、听觉器、味觉器等, 这些感觉器官作为昆虫神经冲动的初始部位, 接收到的外界刺激通过中枢神经系统做出反应, 所以其作为昆虫神经系统的重要组成部分和神经系统一起控制和调节昆虫的行为, 在昆虫的生命活动中发挥着重要的作用^[13]。

目前对于昆虫嗅觉的研究相对较多, 昆虫的嗅觉感受系统具有高度专一性和灵敏性, 可以感受空气中成千上万不同类型的气味分子, 并可以准确识别和鉴定这些气味, 进而影响自身的取食、交配、产卵等行为活动^[14]。对于视觉作用的研究相对比较少, 但是已有的研究也表明, 视觉在昆虫识别并选择寄主、寻找配偶等行为活动中发挥着不可或缺的作用^[15-19]。白蜡窄吉丁是蛀干类害虫, 常规的药剂防治很难触碰并杀害幼虫, 防治起来较为困难。而嗅觉和视觉是 EAB 与外界环境交流过程中最重要的两类感觉系统^[20], 不仅在 EAB 成虫短距离交配过程中起到关键作用, 同时嗅觉也是雄虫识别雌虫

收稿日期: 2020-07-26 修回日期: 2021-01-09

基金项目: 国家重点研发计划资助 (2018YFC1200400); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金 (CAFYBB2020QC001, CAFYBB2018SZ006); 国家自然科学基金 (31670657)

* 通讯作者: 张苏芳, 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, zhangsf@caf.ac.cn

的较重要的感受机制。因此, 为了加强对 EAB 的综合研究, 进一步完善利用嗅觉和视觉对其进行防治, 笔者综述了白蜡窄吉丁的嗅觉和视觉研究进展。

1 嗅觉感受机制及其在白蜡窄吉丁中的研究进展

1.1 昆虫的嗅觉

1.1.1 昆虫对嗅觉的利用 嗅觉能力是许多动物的一个健康要素, 它指导其他行为的选择, 例如寻找伴侣或食物、交配等。有研究表明, 根据种子的生理状态, 气味在步行虫发现和识别特定杂草种子的能力中起着重要作用^[21]。嗅觉对两种三叶草象甲 (*Apion fulvipes* Geoffroy 和 *A. trifolii* L.) 选择寄主发挥着重要的作用, 移除触角后, 几乎失去了取食偏好^[22]。除了影响取食偏好, 昆虫也可以根据猎物释放的信息素发现并找到它们, 猫斑长足瓢虫 (*Hippodamia convergens* Guérin-Méneville) 可以通过嗅觉检测到绿桃蚜释放的报警信息素, 从而发现自己的猎物^[23]。在寻找配偶过程中, 昆虫更是可以利用长距离或短距离的嗅觉信号来寻找配偶, 雄性或雌性发出的这些嗅觉信号通常是挥发性化合物 (长距离或短距离性信息素); 桉树天牛 (*Phoracantha semipunctata* Fabricius) 在交配识别过程中, 雄性只有用触角与同种雌性身体接触之后, 才会尝试与其交配^[24]。蝴蝶的雄性性信息素组成的变化代表了它们的特性和年龄, 比起年轻雄性, 雌性更喜欢与中年雄性交配, 并且信息素成分足以确定这种偏好, 而其中微妙的信息存在于雄性蝴蝶的嗅觉信号中, 用于性别选择^[25]。在昆虫的很多生命活动中, 嗅觉都作为一种主要的交流模式参与其中, 并发挥着关键作用。

1.1.2 昆虫的嗅觉系统及其作用机理 昆虫的嗅觉系统包括触角和下颚须两种嗅觉器官, 它们的表面都覆盖着感受器^[26]。嗅觉感受器是昆虫体壁的一部分表皮特化形成的一种薄壁表皮凸起, 是一个内部中空的腔, 某些感受器表皮上面分布有很多微孔^[27]。气味分子通过昆虫触角的角质层壁, 经微孔进入昆虫体内, 通过刺激嗅觉神经产生电信号传递到前脑^[28], 然后经过处理, 再由运动神经元发出指令, 昆虫做出相应的行为或者反应^[29]。在这一气味识别和传导过程中, 昆虫嗅觉系统借助了很多功能蛋白的协助, 主要有: 气味结合蛋白 (odorant-binding proteins, OBPs)、化学感受蛋白 (chemosensory

proteins, CSPs)、气味受体 (olfactory receptors, ORs)、离子受体 (ionotropic receptors, IRs)、感受神经元膜蛋白 (sensory neuron membrane proteins, SNMPs) 和气味降解酶 (odorant degradation enzyme, ODEs) 等^[30]。

OBPs 是一类水溶性蛋白质, 可以介导气味分子与嗅觉神经元专一性结合, 其中专门结合信息素的气味结合蛋白称为信息素结合蛋白 (pheromone binding proteins, PBP)^[31-32]。CSPs 是一类分子量较小的球形可溶性分子蛋白, 其表达范围较 OBPs 更宽泛, 不限于嗅觉器官^[30]。ORs 是一类具有 7 个跨膜结构的 G 蛋白偶联受体, 位于嗅觉感受细胞树突上, 可以识别外界气味、并将化学信号转化为电信号, 在昆虫的嗅觉反应中起到了中转站的作用^[33]。IRs 是高度分化的谷氨酸离子通道受体 (ionotropic glutamate receptor, iGluR) 家族中的一种, 表达 IRs 的神经元能对不同气味分子产生反应; SNMPs 是富集在完全变态昆虫触角中的一种重要嗅觉功能蛋白, 分为 SNMP1 和 SNMP2 两个亚族^[34]。

由于空气中的气味分子是疏水性分子, 当其通过扩散作用穿过微孔进入感受器时, 气味分子首先与 OBPs 或者 CSPs 结合, 穿过亲水性的淋巴液扩散到嗅觉神经元树突表面^[35], 紧接着气味分子与 ORs 或者 IRs 结合, 受体上多余的气味分子被感受器淋巴腔内的 ODEs 或其它多种酶降解, 快速失活, 使受体保持活性, 避免长时间处于受刺激的状态^[36]。IRs 或 ORs 将化学信号转化为电信号^[37], 电信号从嗅觉神经元的轴突传到中脑的触角叶, 在触角叶中嗅觉信息被编码^[38], 然后传到前脑的蕈体和侧前脑的侧角, 向运动神经元发出指令, 于是昆虫产生特异的生理和行为反应。

1.2 白蜡窄吉丁嗅觉研究进展

1.2.1 白蜡窄吉丁对嗅觉的利用 关于嗅觉在 EAB 生命中的作用已有学者进行了深入研究。Pureswaran 等^[20]进行了 EAB 感觉剥夺实验, 用油漆涂抹 EAB 的触角, 观察嗅觉对 EAB 寻找配偶和交配的影响时发现, 与触角被油漆涂抹的雌虫和未处理的雄虫的交配相比, 用油漆涂抹触角的雌虫与未经处理的雌虫交配成功的次数更少, 找到配偶所需的时间更长, 在交配中停留的时间更短。而且发现嗅觉受损的白蜡窄吉丁从未交配成功, 结果表明: 在短距离内, 嗅觉在 EAB 寻找配偶的过程中发挥了重要的作用。为了研究受胁迫树木对

EAB 的吸引, McCullough 等^[39] 在健康树木和受胁迫树木 (除草剂注射、机械环割等) 上设置粘带, 发现受胁迫树木的粘带上吸引的 EAB 数量显著大于健康树木, 这种受胁迫树木可能有某种挥发性物质被 EAB 检测到, 达到了吸引的目的。可见, 嗅觉在 EAB 交配和寄主定位过程中都起到了重要作用。

1.2.2 嗅觉相关蛋白的鉴定 EAB 嗅觉识别相关蛋白的研究还处于基因鉴定阶段。在一项 EAB 的嗅觉感受基因研究^[40] 中, 从雌雄 EAB 的触角和腿部产生了 16000 个表达序列标签, 鉴定出 5 种 OBP 和 1 种化学感受蛋白 (chemosensory protein)。而在 EAB 气味处理基因鉴定的研究中, 通过对触角转录组的组装、功能注释等, 最终鉴定到 9 个气味结合蛋白 (OBPs)、2 个嗅觉受体 (ORs) 和 1 个感觉神经元膜蛋白 (SNMPs)^[41]。最近, Andersson^[42] 基于刚解析的白蜡窄吉丁基因组, 共鉴定到了 47 个嗅觉受体 (ORs), 12 个气味结合蛋白 (OBPs); 最近, Shen S 等^[43] 通过对 EAB 带触角的头部进行转录组测序, 发现了 15 个新的化学感觉相关基因, 其中包括 6 个 OBPs, 9 个 CSPs, 进一步完善了 EAB 嗅觉相关基因鉴定数据的完整度。未来, 关于这些嗅觉基因功能研究有待展开。

1.2.3 白蜡窄吉丁对信息素和寄主植物挥发物的嗅觉识别 信息素的感受是昆虫一项重要的嗅觉活动, 关于白蜡窄吉丁信息素的研究也有了一定的进展。Bartelt 在雌性 EAB 释放物中鉴定到了一种信息素——(3Z)-十二碳烯-12-内酯 ((3Z)-dodecen-12-olide), 这种内酯在雌虫和雄虫中都存在, 但在雌性中的含量是雄性的 10 倍左右, 能引起两性的触角反应^[43]。Lelito 比较了雄性和雌性 EAB 表皮碳氢化合物的分布, 鉴定了一种潜在的接触信息素——3-甲基三聚烷 (3-methyltricosane)^[44]。在野外实验中发现, 与用溶剂清洗过的甲虫相比, 雄虫更喜欢与涂有 3 只甲虫当量的 3-甲基三聚烷的雌虫交配; 3-甲基三聚烷存在于成熟雌性 EAB (10~12 d) 的角质层中, 而在雄性和未成熟的雌性中仅仅是微量存在^[44]。在另一项研究中, 分析比较了羽化期和成熟期两个时期雌虫的表皮碳氢化合物, 发现了一种雌性特异性化合物——9-甲基-戊烷 (9-methyl-pentacosane), 仅存在于性成熟的雌性 (10~14 d) 中^[45]。同样, 在野外生物测定中, 与用正己烷洗涤以除去表皮脂质的雌虫相比, 野生雄虫与未洗涤的雌虫接触和尝试交配的时间要多得多; 而对

正己烷洗涤过的雌虫重新用 9-甲基-戊烷处理, 雄虫与其接触和尝试交配的时间与未洗涤的雌虫无明显差异^[45]。以上这些仅存在于成熟雌虫的信息素, 与 EAB 的性成熟密切相关, 可用于诱捕器开发。

吉丁科的甲虫通常有较窄的寄主范围, 表明它们已经对其特定范围的寄主植物进行了适应, 因此其行为会受到这些植物的物理和化学特性的影响^[46]。Rodriguez-Saona 通过用 EAB 取食和外施茉莉酸甲酯两种方式处理水曲柳 (*F. mandshurica* Rupr.), 测定其植物挥发物的释放量, 与对照组相比, 发现上述两种方式均增加了植物挥发物的释放量, 释放的化合物种类一致, 但是单个化合物的释放量存在着差异; 嗅觉测定发现, EAB 取食和用茉莉酸甲酯处理过的水曲柳释放的挥发物, 对尚未交配过的雌虫均具吸引力, 而雄虫对其没有明显反应, 这表明雌虫在长距离寻找寄主的过程中可能使用诱导挥发物^[47]。研究还发现了至少 16 种来自水曲柳的挥发物对雄虫和雌虫都有触角活性, 雌性 EAB 对芳樟醇 (linalool) 显示出比雄虫更强烈的触角电位 (electroantennogram, EAG) 反应, 雄虫对己醛 (hexanal), (*E*)-2-己烯醛 ((*E*)-2-hexenal), (*Z*)-3-己烯醇 ((*Z*)-3-hexen-1-ol), 3-甲基丁基醛肟 (3-methyl-butylaloxime), 2-甲基丁基醛肟 (2-methyl-butylaloxime) 和乙酸己酯 (hexyl acetate) 的反应更大^[47]。Groot^[48] 则在美国白蜡和美国红栲中鉴定到 8 种绿叶挥发物 (Green leaf volatiles, GLVs) 对雄虫和雌虫都有触角活性, 这 8 种物质分别是 (*Z*)-3-己烯醛 ((*Z*)-3-hexenal)、(*E*)-2-己烯醛 ((*E*)-2-hexenal)、(*Z*)-3-己烯醇 ((*Z*)-3-hexenol)、(*E*)-2-己烯醇 ((*E*)-2-hexenol)、己醇 (hexanol)、(*Z*)-3-己烯乙酸酯 ((*Z*)-3-hexenyl acetate)、乙酸己烯酯 (hexyl acetate) 和己醛 (hexanal)。与上述 RodriguezSaona 等人的研究结果类似, 雄虫对所有醇和醛的气相色谱-触角电位 (gas chromatography-electroantennogram detection, GC-EAD) 反应要比雌虫大, 雌虫相对醋酸己酯的反应比雄虫要敏感^[49]。Crook 用美国白蜡的树皮挥发物对白蜡窄吉丁进行了电生理活性检测, GC-EAD 分析了 0 h 和 24 h 后的环割白蜡树树皮组织样品的顶空挥发物, 结果表明后者的倍半萜烯含量升高, 鉴定到的 6 种挥发物均引起了雄虫和雌虫的触角反应, 分别为 α -萜烯 (α-cubebene)、 α -蒎烯 (α-copaene)、一种

倍半萜 (7-epi-sesquithujene)、反式- β -石竹烯 (trans- β -caryophyllene)、雅榄蓝烯 (eremophilene) 和 α -石竹烯 (α -caryophyllene) [50]。无论是鉴定到的雌性 EAB 释放的信息素还是其寄主植物的绿叶挥发物, 都能够有效吸引 EAB, 在今后的研究中继续探索信息素和挥发物的相互影响, 利用它们达到协同增强的效果, 可能会有效地提高诱捕效率。例如将雌性 EAB 释放的 (3Z)-十二碳烯-12-内酯和绿叶挥发物 (Z)-3-己烯醇共同释放时, 会增加面板棱镜诱捕器的野外捕获量 [51-52]。

2 视觉感受机制及其在白蜡窄吉丁中的研究进展

2.1 昆虫的视觉

2.1.1 昆虫对视觉的利用 相比昆虫嗅觉, 人们对昆虫视觉部分的研究关注度较少, 因此对视觉在昆虫寄主定位、交配产卵等重要生命活动中的作用有所忽视。昆虫的视觉在其生存和繁衍中同样具有不可或缺的作用。有研究表明, 很多植食性昆虫具有利用视觉区分寄主植物的能力 [15]。例如有一种蝴蝶的跗节触碰到一株植物并认出它是寄主时, 会在这株植物的上空盘旋, 依靠视觉来“检查”这株植物上是否有同类产的卵块, 最后会趋向于选择未被产卵的寄主植物进行产卵 [16]。除此之外, 在寻找寄主时, Reeves 发现有一种象甲 (*Euhrychiopsis lecontei* Dietz) 可以通过识别寄主植物的形状来进行取食 [17]。昆虫不仅可以依靠视觉完成对寄主植物的定位和识别, 它们还可以辨别各种植物不同的光谱学特性并识别出其中微小的差异 [18]。另外, 在与配偶进行身体接触之前, 昆虫会利用视觉信号来定位潜在的配偶。在近距离内, 雄性的眉斑并脊天牛 (*Glenea cantor* Fabricius) 结合化学和视觉信号实现对配偶的识别和定位 [19]。

2.1.2 昆虫的视觉系统及视觉感受机制 昆虫视觉系统的感光波段是 253~700 nm, 其视觉器包括单眼和复眼; 复眼位于昆虫头部两侧, 在结构上, 昆虫的复眼与人类的晶状体眼有明显的不同, 复眼是由许许多多的小眼以曲面阵列的形式组成的, 具有质量轻、视场大以及灵敏度高的特点 [53]。小眼作为复眼的结构单位, 多呈六角形, 由传递聚集光波的集光器和感受光波能量并产生神经冲动的感光器 2 部分组成; 单眼分为背单眼和侧单眼 [54]。昆虫的视觉器官对物体的形状、大小、颜色具有分辨能

力, 当感受到光刺激后, 其感觉细胞中的色素可以对 253~700 nm 的光谱产生动作电位, 动作电位沿着感觉器官的树突传到中枢神经系统, 引起神经纤维产生神经冲动, 进而引起昆虫的视觉反应 [55]。视蛋白 (opsin) 是一种在昆虫中广泛存在的重要感光物质, 也是动物复杂视觉系统中的重要蛋白分子 [56-57]。发色团与视蛋白跨膜域结合形成视色素 [58], 不同视色素的吸收光谱范围不同 [59-60], 这决定了昆虫对光谱的敏感性 [61]。昆虫的视蛋白根据是否参与视觉成像可以分为两大类: 视觉蛋白和非视觉蛋白 [62]。根据视觉蛋白感受光谱视觉范围的不同, 可将其分为 3 类: 长光波视蛋白 (long-wavelength-sensitive opsin, LWS-opsin), 短光波视蛋白 (short-wavelength-sensitive opsin, SWS-opsin) 和紫外光视蛋白 (ultraviolet sensitive opsin, UVS-opsin), 关于非视觉蛋白的研究较少, 目前主要集中在一些模式昆虫的研究中; 昆虫视蛋白主要在复眼中表达, 集中表达在光感受细胞中, 也有少数视蛋白基因在昆虫的单眼、体壁、大脑等组织中表达 [50]。

2.2 白蜡窄吉丁视觉研究进展

2.2.1 白蜡窄吉丁对视觉的利用 人们很早就猜测视觉在昆虫寻找配偶的过程中很重要 [63], 对于白蜡窄吉丁来说也不例外。有研究表明, 一旦靠近或者位于寄主树上, 雄性 EAB 主要利用视觉信号来定位同伴。在野外, 雄性 EAB 在树木中飞行来寻找配偶, Lelito 等将死的雌性和雄性 EAB 成虫固定在树上, 并将它们随机设置为 3 种姿势: 鞘翅紧闭、后翅隐藏; 鞘翅张开 30°, 后翅张开 45°; 鞘翅和后翅均张开 90°; 然后观察飞行的雄性 EAB 与它们尝试交配的情况, 发现雄虫总会被鞘翅闭合、后翅隐藏的 EAB 吸引, 这说明雄性通过视觉信号寻找潜在的配偶 [64]。分别用黄色和蓝色粘卡、上面固定有死的雄性 EAB 并喷有粘合剂的白蜡树叶作为视觉诱饵, 来捕捉野生的 EAB, 结果表明白蜡树叶制成的诱捕器在野外更为有效地捕获了雄虫; 无论是在高虫口密度地区还是低虫口密度地区, 都可以捕获到雄性 EAB [65], 这进一步表明 EAB 在求偶过程中对视觉信号的依赖。同时也发现, 不论 EAB 的种群密度如何, 当将诱捕器放置于树上更高的位置时, 能捕获到更多的雄性; 使用粘叶诱捕器捕获 EAB 的方法可以在活动飞行期间“实时”检测和监测 EAB 成虫的数量, 而不是在成虫飞行和侵染后的秋冬季定位幼虫的坑道 [65]。

2.2.2 白蜡窄吉丁视觉相关蛋白的研究 大多数生理研究认为,鞘翅类昆虫眼的短光波视蛋白缺失,仅仅检测其在紫外光和长波光下的敏感性,但也有少数研究证明,鞘翅目一些种类的昆虫中存在3~5个峰光谱敏感点。Crook检查了白蜡窄吉丁的视网膜敏感性,在300~700 nm范围内的不同波长下,对雄性和雌性的暗适应复眼测量视网膜电图(Electroretinogram, ERG),发现其存在多种光感受器^[66]。光谱敏感性曲线显示出雄性和雌性白蜡窄吉丁在340 nm(紫外线范围),420~430 nm(紫光)和460 nm(蓝光)处均显示出灵敏度峰值;在可见光谱的绿色范围内,雄性似乎在540~560 nm之间最敏感,而雌性则在540 nm处显示出峰值;在红色可见光范围内,观察到的两性之间视网膜敏感性的差异最明显,雌虫对640、650和670 nm的敏感度明显高于雄虫^[66]。尽管上述的生理学研究表明,白蜡窄吉丁对短波光有敏感性,但是Lord^[67]对转录组数据进行聚类分析,并没有发现SWS视蛋白,只鉴定到了2种UWS视蛋白和3种LWS视蛋白,另外在雄性白蜡窄吉丁中,还检测到部分LWS视蛋白的第三拷贝^[67]。

2.2.3 光波诱虫灯对白蜡窄吉丁的诱捕作用实例 有研究发现,对视觉的利用在捕获吉丁虫,特别是捕获白蜡窄吉丁中扮演着重要的角色^[68]。目前对害虫诱捕器颜色、视觉信号、形状和诱捕位置等方面的研究取得了良好的进展,有效的诱捕和诱捕方法已被广泛应用^[69]。最初的试验表明,紫色诱捕器对大量的吉丁虫具有吸引力,其中包括白蜡窄吉丁^[69-70];诱捕研究表明,反射率(亮度)中程范围(22%~67%)的绿色诱捕器和涂上阴影的紫色诱捕器对EAB最有吸引力^[71-72]。而在Crook的进一步实验中,发现在树冠中部(大约13 m高)放置绿色和紫色处理的诱捕器,绿色诱捕器诱捕到的成虫显著高于紫色诱捕器^[66],所以作者提出绿色诱捕器可以用于检测早期的白蜡窄吉丁种群。无独有偶,Petrice等人通过测试不同颜色和类型的粘性诱捕器对窄吉丁属和其他鞘翅目昆虫的诱捕效果,发现涂有昆虫诱捕胶的绿色(峰值反射率:530~536 nm, 57.6%)波纹塑料粘性诱捕器是捕捉大多数窄吉丁属昆虫的最有效的诱捕器^[73]。Poland等比较了绿色冠层诱捕器、紫色冠层诱捕器、绿色双层诱捕器和紫色双层诱捕器的诱捕效果,总体来说,在双层诱捕器上捕获的雌雄虫均多于冠层诱捕器,而紫色诱捕器捕获

的雌雄虫均多于绿色诱捕器^[74]。综上,我们不难发现,绿色和紫色诱捕器对白蜡窄吉丁的诱捕效果比较理想,也是目前为止EAB诱捕器最常用到的颜色;在树冠下部约1.5 m处,紫色诱捕器效果更好,而在树冠中部(大约13 m高),绿色诱捕器诱捕的效果更佳^[73]。

3 展望

白蜡窄吉丁是一种重要的国际性检疫害虫,由于其隐蔽的取食行为、寄主树受害症状的延迟和诱捕系统敏感性的缺乏,使EAB的管理成为一项具有挑战性的任务^[48],自其暴发成灾以来,国内外很多学者都对其进行了研究,人们对其形态特征,生活史也有了一定的了解,但是目前还缺乏有效的防治手段。

目前对白蜡窄吉丁嗅觉系统研究大部分集中于嗅觉行为实验,也鉴定到了一些可以引起EAB触角活性的接触信息素和寄主挥发物,EAB视觉方面的研究主要停留在行为观察实验以及利用色板诱捕成虫的阶段,少数研究鉴定到了EAB视蛋白。虽然对EAB嗅觉和视觉的研究已经有了很大的进步,但仍然有很多未知的领域等待人们去探索。例如其嗅觉识别相关蛋白的功能研究还十分缺乏,嗅觉识别分子机制方面的研究几乎没有,更缺乏通过干扰嗅觉表达减少害虫数量的尝试。而视觉研究方面,对于视觉识别机制、视蛋白的结构和功能、视觉基因的鉴定和功能注释等等都未展开。除此以外,对于已经鉴定到的嗅觉视觉相关蛋白,可进一步研究不同蛋白之间的相互作用,或尝试利用分子手段阻断蛋白合成来达到干扰其交配的目的。雌性EAB释放的信息素和绿叶挥发物的鉴定已被用于制作引诱剂,但是这两类物质共同作为引诱剂是不是就是简单的协同增效的作用还有待于进一步的研究,如果能最大限度的增大它们混合后对EAB的吸引,再将其与高效的紫色或绿色色板结合,这将大大增加诱捕器的诱捕效率。

视觉刺激是影响玻璃叶蝉(*Homalodisca coagulata*)选择寄主的主要因素,而寄主的气味主要是对视觉检测的结果起到辅助增强的作用^[75]。植食性昆虫在寻找寄主、取食、栖息的过程中视觉、嗅觉、味觉和触觉都发挥着不同的作用^[54]。昆虫利用感觉器官完成各种生命活动的过程十分复杂,各种感觉系统之间还可能相互关联协作,单独研究某

一种感觉器官对其取食、交配、产卵等生命活动的影响具有一定的局限性, 因此探索嗅觉和视觉之间的相互作用机制尤为重要。例如在搜寻食物的过程中, 果蝇根据视觉信号选择着陆地点, 着陆之后也会利用视觉信号保持正确的前进方向, 而嗅觉气味可以使得果蝇定向地飞向气味源, 增加其飞行动力, 视觉和嗅觉信号的协同作用大大增加了果蝇定位食物的准确率^[76]。昆虫各个时期、各个阶段的生理和行为活动的完成, 都是多种感觉器官共同参与的结果。鉴于嗅觉和视觉系统在白蜡窄吉丁交配产卵和寄主定位过程中的重要作用, 在今后研究中, 我们可以进一步探索嗅觉和视觉在 EAB 各项生命活动中的交互作用。比如在觅食的过程中, EAB 对嗅觉和视觉的利用是否有偏重, 又是否像鳞翅目昆虫一样有视觉学习能力; 通过行为观测实验和做触角电位实验的结果验证 EAB 对嗅觉的利用; 这些研究可能十分有助于我们阐明其两性交配和寄主定位机制, 并进一步开发该害虫高效、新型环保的防治技术。

参考文献:

- [1] 于诚铭. 中国森林昆虫(第二版)[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992, 10-41.
- [2] Jendek E, Grebennikov V. *Agrilus*(Coleoptera, Buprestidae) of East Asia[M]. Prague: Jan Farkač, 2011, 153-155.
- [3] Haack R A, Jendek E, Liu H P, *et al.* The emerald ash borer: a new exotic pest in North America[J]. Newsletter of the Michigan Entomological Society, 2002, 47(3-4): 1-5.
- [4] Orlova-Bienkowskaja Ja M. Dramatic expansion of the range of the invasive ash pest, buprestid beetle *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera, Buprestidae) in European Russia[J]. Entomological Review, 2013, 93(9): 1121-1128.
- [5] 赵汗青, 王小艺, 杨忠歧, 等. 检疫性害虫——白蜡窄吉丁[J]. 植物检疫, 2006, 20(2): 89-91.
- [6] Muirhead J R, Leung B, Overdijk C V, *et al.* Modelling local and long-distance dispersal of invasive emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera) in North America[J]. Diversity & Distributions, 2010, 12(1): 71-79.
- [7] Bray A M, Bauer L S, Poland T M, *et al.* Genetic analysis of emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) populations in Asia and North America[J]. Biological Invasions, 2011, 13(12): 2869-2887.
- [8] Rodrigues T B, Rieske L K, J. Duan J, *et al.* Development of RNAi method for screening candidate genes to control emerald ash borer, *Agrilus planipennis*[J]. Entific Reports, 2017, 7(1): 7379.
- [9] Liu H, Bauer L S, Gao R, *et al.* Exploratory survey for the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae), and its natural enemies in China.[J]. Great Lakes Entomologist, 2018, 36(3-4): 191-204.
- [10] Petrice, Toby R. Efficacy of three insecticides applied to bark to control *Agrilus Planipennis* (Coleoptera: Buprestidae)[J]. The Great Lakes Entomologist, 2018, 39(1-2): 27-33.
- [11] Hoven B M, Knight K S, Peters V E, *et al.* Release and suppression: forest layer responses to emerald ash borer (*Agrilus planipennis*)-caused ash death[J]. Annals of Forest ence, 2020, 77(10): 1-27.
- [12] Gaudon J M, Lyons D B, Jones G C, *et al.* Evaluating methods to detect and monitor North American larval parasitoids of the emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae)[J]. The Canadian Entomologist, 2020, 152(3): 1-10.
- [13] 丁旭坡, 高 熹, 朱家颖, 等. 昆虫感觉器官及其在害虫防治中的应用研究[J]. 江西农业学报, 2011, 23(7): 133-136.
- [14] Field L M, Pickett J A, Wadhams L J. Molecular studies in insect olfaction[J]. Insect Molecular Biology, 2001, 9(6): 545-551.
- [15] Reeves J L. Vision should not be overlooked as an important sensory modality for finding host plants[J]. Environmental Entomology, 2011, 40(4): 855-863.
- [16] Vasconcellos-Neto J, Monteiro R F. Inspection and evaluation of host plant by the butterfly *Mechanitis lysimnia*(Nymph. Ithomiinae) before laying eggs: a mechanism to reduce intraspecific competition[J]. Oecologia (Heidelberg), 1993, 95(3): 431-438.
- [17] Reeves J L, Lorch P D, Kershner M W. Vision is important for plant location by the phytophagous aquatic specialist *Euhrychiopsis lecontei* Dietz (Coleoptera: Curculionidae)[J]. Journal of Insect Behavior, 2009, 22(1): 54-64.
- [18] Ramírez C C, Lavandero B, Archetti M. Coevolution and the adaptive value of autumn tree colours: colour preference and growth rates of a southern beech aphid[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2008, 21(1): 49-56.
- [19] Wen L, Qiao W, Yi T M, *et al.* Mate location and recognition in *Gleinea cantor* (Fabr.) (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae): roles of host plant health, female sex pheromone, and vision[J]. Environmental Entomology, 2007, 36(4): 864-870.
- [20] Pureswaran D S, Poland T M. The role of olfactory cues in short-range mate finding by the Emerald Ash Borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae)[J]. Journal of Insect Behavior, 2009, 22(3): 205-216.
- [21] Kulkarni S S, Dossall L M, Spence J R, *et al.* Seed detection and discrimination by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are associated with olfactory cues[J]. Plos One, 2017, 12(1): e0170593.
- [22] Nyabuga F N, David C, Ranåker L, *et al.* Field abundance patterns and odor-mediated host choice by clover seed weevils, *Apion fulvipes* and *Apion trifolii* (Coleoptera: Apionidae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2015, 108(2): 492-503.
- [23] Acar E B, Medina J C, Lee M L, *et al.* Olfactory behavior of convergent lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) to alarm pheromone of

- green peach aphid (Hemiptera: Aphididae)[J]. The Canadian Entomologist, 2001, 133(3): 389-397.
- [24] Lopes O, Marques P C, Araújo J. The role of antennae in mate recognition in *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. Journal of Insect Behavior, 2005, 18(2): 243-257.
- [25] Nieberding C M, Fischer K, Saastamoinen M, *et al.* Cracking the olfactory code of a butterfly: the scent of ageing[J]. Ecology Letters, 2012, 15(5): 415-424.
- [26] 刘宏美, 程 鹏, 黄晓丹, 等. 昆虫嗅觉的研究进展[J]. 寄生虫病与感染性疾病, 2017, 15 (3): 55-58.
- [27] 李兆防. 昆虫的嗅觉[J]. 生物学教学, 2011, 36 (7): 64-66.
- [28] Steinbrecht R A, Ozaki M, Ziegelberger G. Immunocytochemical localization of pheromone-binding protein in moth antennae[J]. Cell and Tissue Research, 1992, 270(2): 287-302.
- [29] Shao-Hua G, Jing-Jiang Z, Gui-Rong W, *et al.* Sex pheromone recognition and immunolocalization of three pheromone binding proteins in the black cutworm moth *Agrotis ipsilon*[J]. Insect Biochemistry & Molecular Biology, 2013, 43(3): 237-251.
- [30] 王晓双, 唐良德, 吴建辉. 昆虫嗅觉相关蛋白的研究进展[J]. 热带作物学报, 2017, 38 (6): 1171-1179.
- [31] Callahan, Vogt F E, Tucker R G, *et al.* High level expression of 'male specific' pheromone binding proteins (PBP) in the antennae of female noctuid moths[J]. Insect Biochemistry & Molecular Biology, 2000, 30(6): 507-514.
- [32] 张治科, 张 焯, 吴圣勇, 等. 昆虫气味结合蛋白研究进展[J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (3): 713-720.
- [33] Hallem E A, Carlson J R. Coding of odors by a receptor repertoire[J]. Cell, 2006, 125(1): 0-160.
- [34] Croset V, Rytz R, Cummins S F, *et al.* Ancient protostome origin of chemosensory ionotropic glutamate receptors and the evolution of insect taste and olfaction.[J]. PLoS Genetics 6(8): e, 1001: 064.
- [35] Kaissling K E. Olfactory perireceptor and receptor events in moths: a kinetic model[J]. Chemical Senses, 2001, 26(2): 125-150.
- [36] Vogt R G, Riddiford L M. Pheromone binding and inactivation by moth antennae[J]. Nature, 1981, 293(5828): 161-163.
- [37] Sato K, Pellegrino M, Nakagawa T, *et al.* Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels[J]. Nature, 2008, 452(7190): 1002-1006.
- [38] 娄永根, 程家安. 昆虫的化学感觉机理[J]. 生态学杂志, 2001, 20 (2): 67-70.
- [39] McCullough D G, Poland T M, Cappaert D. Attraction of the emerald ash borer to ash trees stressed by girdling, herbicide treatment, or wounding[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2009, 39(7): 1331-1345.
- [40] Qazi S, Bowman S, Beliveau C, *et al.* Sensory genomics of the emerald ash borer: characterization of the odorant binding proteins and receptors[C]. International Plant and Animal Genome Conference. 2012.
- [41] Praveen M, Wijeratne A J, Wijeratne S, *et al.* Identification of odor-processing genes in the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*[J]. Plos One, 2013, 8(2): e56555.
- [42] Shen S, Fan Z, Zhang X, *et al.* The characteristics of chemosensory and opsin genes in newly emerged and sexually mature *Agrilus planipennis*, an important quarantine forest beetle[J]. Front Genet, 2021: 11:604757. doi: 10.3389/fgene.2020.604757.
- [43] Andersson M, Keeling C, Mitchell R. Genomic content of chemosensory genes correlates with host range in wood-boring beetles (*Dendroctonus ponderosae*, *Agrilus planipennis*, and *Anoplophora glabripennis*)[J]. BMC Genomics, 2019, 20(690): 1-18.
- [44] Bartelt R J, Allard A C, Zilkowski B W, *et al.* Antennally active macrolide from the emerald ash borer *Agrilus planipennis* emitted predominantly by females[J]. Journal of Chemical Ecology, 2007, 33(7): 1299-302.
- [45] Lelito J P, Böröczky K, Jones T H, *et al.* Behavioral evidence for a contact sex pheromone component of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire[J]. Journal of Chemical Ecology, 2009, 35(1): 104-110.
- [46] Silk P J, Ryll K, Lyons D B, *et al.* A contact sex pheromone component of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae)[J]. Naturwissenschaften, 2009, 96(5): 601-608.
- [47] Jackson D M. Plant-insect behavioral studies: examples with *Heliothis* and *Manduca* species[J]. The Florida Entomologist, 1990, 73(3): 378-391.
- [48] Rodriguez-Saona C, Poland T M, Miller J R, *et al.* Behavioral and electrophysiological responses of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, to induced volatiles of Manchurian ash, *Fraxinus mandshurica*[J]. Chemoecology, 2006, 16(2): 75-86.
- [49] Groot P D, Grant G G, Poland T M, *et al.* Electrophysiological response and attraction of emerald ash borer to green leaf volatiles (GLVs) emitted by host foliage[J]. Journal of Chemical Ecology, 2008, 34(9): 1170-1179.
- [50] Crook D J, Mastro V C. Chemical ecology of the emerald ash borer *Agrilus planipennis*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2010, 36(1): 101-112.
- [51] Crook D J, Ashot K, Francese J A, *et al.* Development of a host-based semiochemical lure for trapping emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae)[J]. Environmental Entomology, 2008, 37(2): 356-365.
- [52] Domingue M J, Andreadis S S, Silk P J, *et al.* Interaction of visual and chemical cues in promoting attraction of *Agrilus planipennis*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2016, 42(6): 490-496.
- [53] 郑胜男, 黄陈蓉, 徐梦溪, 等. 昆虫视觉研究综述[J]. 信息通信, 2013 (8): 29-30.
- [54] 刘军和, 赵紫华. 昆虫视觉在寄主寻找及定位过程中的作用[J]. 植物保护学报, 2017, 44 (3): 353-362.
- [55] 彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 等. 普通昆虫学[M]. 北京: 中国农业大学出版社. 2001.
- [56] Porter M L, Blastic J R, Bok M J, *et al.* Shedding new light on opsin

- evolution[J]. *Proceeding Biological Sciences*, 2012, 279(1726): 3-14.
- [57] Roberto F, Marlétaz F, Bentley M A, *et al.* Conservation, duplication and divergence of five opsin genes in insect evolution[J]. *Genome Biology and Evolution*, 2016, 8(3): 579-587.
- [58] Briscoe A D. Functional diversification of Lepidopteran opsins following gene duplication[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2001, 18(12): 2270-2279.
- [59] Chou W H, Hall K J, Wilson D B, *et al.* Identification of a novel *Drosophila* opsin reveals specific patterning of the R7 and R8 photoreceptor cells[J]. *Neuron*, 1996, 17(6): 1101-1115.
- [60] 段云, 吴仁海, 苗进, 等. 昆虫视蛋白的研究进展[J]. *植物保护*, 2020, 46(1): 93-100.
- [61] 高正辉, 王婉强, 朱芬. 昆虫的视蛋白基因研究进展[J]. *华中昆虫研究*, 2019, 00(15): 18-25.
- [62] Arendt D. Evolution of eyes and photoreceptor cell types[J]. *International Journal of Developmental Biology*, 2003, 47(7-8): 563.
- [63] Gwynne D T, Rentz D C F. Beetles on the bottle: male buprestids mistake stubbles for females (Coleoptera)[J]. *Australian Journal of Entomology*, 1983, 22(1): 79-80.
- [64] Lelito J P, Fraser I, Mastro V C, *et al.* Visually mediated 'paratrooper copulations' in the mating behavior of *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae), a highly destructive invasive pest of North American ash trees[J]. *Journal of Insect Behavior*, 2007, 20(6): 537-552.
- [65] Lelito J P, Fraser I, Mastro V C, *et al.* Novel visual-cue-based sticky traps for monitoring of emerald ash borers, *Agrilus planipennis* (Col. Buprestidae)[J]. *Journal of Applied Entomology*, 2008, 132(8): 668-674.
- [66] Crook D J, Francese J A, Zylstra K E, *et al.* Laboratory and field response of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae), to selected regions of the electromagnetic spectrum[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2009, 102(6): 2160-2169.
- [67] Lord N P, Plimpton R L, Sharkey C R, *et al.* A cure for the blues: opsin duplication and subfunctionalization for short-wavelength sensitivity in jewel beetles (Coleoptera: Buprestidae)[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2016, 16(1): 107-107.
- [68] Francese J A, Rietz M L, Mastro V C. Optimization of multifunnel traps for emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae): influence of size, trap coating, and color[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 106(6): 2415-2423.
- [69] Francese J A, Mastro V C, Oliver J B, *et al.* Evaluation of colors for trapping *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae)[J]. *Journal of Entomological Science*, 2005, 40(1): 93-95.
- [70] Francese J A, Oliver J B, Fraser I, *et al.* Influence of trap placement and design on capture of the emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae)[J]. *Econ. Entomol*, 2008, 101(6): 1831-1837.
- [71] Francese J A, Crook D J, Fraser I, *et al.* Optimization of trap color for the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae)[J]. *Econ. Entomol*, 2010, 103(4): 1235-1241.
- [72] Francese, J A, Rietz M L, Crook D J, *et al.* Improving detection tools for the emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae): comparison of prism and multifunnel traps at varying population densities[J]. *Econ Entomol*, 2013, 107(4): 1496-1501.
- [73] Petrice T R, Haack R A. Comparison of different trap colors and types for capturing adult *Agrilus* (Coleoptera: Buprestidae) and other buprestids[J]. *Great Lakes Entomologist*, 2015, 46(1-2): 45-66.
- [74] Poland T M, McCullough D G. Comparison of trap types and colors for capturing emerald ash borer adults at different population densities[J]. *Environmental Entomology*, 2014, 43(1): 157-70.
- [75] Patt J M, Sétamou M. Olfactory and visual stimuli affecting host plant detection in *Homalodisca coagulata* (Hemiptera: Cicadellidae)[J]. *Environmental Entomology*, 2007, 36(1): 142-150.
- [76] 冯波, 王霞, 李岩, 等. 视觉和嗅觉信号对果蝇食物搜寻行为的协同作用[J]. *昆虫学报*, 2013, 56(7): 792-798.

A Review of Study on Olfaction and Vision of *Agrilus planipennis* Fairmaire

FAN Zhi-zhi, ZHANG Zhen, ZHANG Su-fang

(Key Laboratory of Forest Protection of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: *Agrilus planipennis* Fairmaire is an international quarantine pest. Its natural distribution area is in North-east Asian countries, and it was discovered and caused serious damages in the United States and Canada in the early 20th century. In the 1960s, it occurred most seriously in northeast and North China, and then worsened in Tianjin, Beijing, Liaoning, Jilin and other places. It mainly damages the *Fraxinus* species introduced from North America, such as *F. pennsylvanica* Marsh, *F. velutina* Torr, *F. americana* Linn., etc. At present, the prevention and control of *A. planipennis* is one of the key points of forest pest control research. The sensory systems are indispensable for insect life, especially the olfaction and vision, which play a key role in the mating, oviposition, and host location of *A. planipennis*. This paper reviews the current research on visual and olfactory sensory mechanism, summarizes the utilization research on the vision and olfactory of *A. planipennis*, and lists the identification of the pheromones, plant volatiles, olfactory receptors and visual receptors of *A. planipennis*. This can provides a prospect for further study on the integrated mechanism of vision and olfaction of *A. planipennis*, in order to provide a basis for better prevention of this pest based on olfactory and visual systems.

Keywords: *Agrilus planipennis* Fairmaire; olfaction; vision; olfactory related proteins; opsin

(责任编辑: 崔 贝)