

· 专论与综述 ·

杀虫剂对蛾类昆虫生殖行为影响的研究进展

魏洪义*, 万先萌, 刘伟, 李保同, 熊件妹

(江西农业大学 农学院, 南昌 330045)

摘要:综述了近年来国内外关于杀虫剂对蛾类昆虫求偶、性信息素合成及释放、定向行为、交配和产卵等生殖行为影响的研究进展。经杀虫剂处理后,许多雌蛾的求偶行为受到抑制、性信息素含量降低,雄蛾对性信息素的反应和交配成功率下降,但药剂对产卵量和卵孵化率没有明显影响。而部分药剂可增强雄蛾对性信息素的反应,刺激雌蛾信息素含量异常增高和使活性组的比例发生漂移。

关键词:生殖行为, 性信息素, 蛾类昆虫, 杀虫剂

中图分类号: O 965 S482 38

文献标志码: A

文章编号: 1008-7303(2007)04-0317-07

Advances in Effects of Insecticides on Reproductive Behaviors of Moths

WEI Hong-yi*, WAN Xian-meng LIU Wei LI Bao-tong XIONG Jian-mei

(College of Agronomy, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045 Jiangxi Province, China)

Abstract The research progress in effects of insecticides on reproductive behaviors in moths including calling biosynthesis and release of sex pheromones in females male orientation to their sex pheromones copulation and oviposition were reviewed. When moths were treated with insecticides calling behaviors of the survival females were inhibited, titers of sex pheromone were decreased and responses of the survival males to the sex pheromone and the mating success were reduced. However, a few chemicals enhanced the response of the survival males to their sex pheromones, stimulated the female pheromone amount, and led the ratios of active components in the sex pheromone shifting to abnormal ones.

Keywords reproductive behavior, sex pheromone, moth, insecticide

昆虫信息素的产生, 不仅受到虫体内信息素合成途径中的酶系、信息素生物合成激活肽 (pheromone biosynthesis activating neuropeptide, PBAN) 和保幼激素等内部因子的调控, 而且光照、温度、湿度、寄主以及包括杀虫剂在内的有毒物质等外界环境因子也起着非常重要的作用^[1]。同时, 昆虫信息素的生物合成与释放、求偶、交配和产卵这一系列复杂的行为和生理过程都会受到昆虫神经系统和分泌系统的精确调控^[1]。绝大多数

杀虫剂不论是通过昆虫体表、气孔或节间膜, 还是通过取食进入昆虫体内后, 其最终的靶标都是昆虫的神经系统, 从而破坏昆虫神经系统的正常功能^[2]。由于神经系统控制及调节着整个生物机体的功能, 当昆虫神经系统的完整性受到破坏后, 其生理生化、行为生态等各方面都将受到极大的影响。

杀虫剂对昆虫行为影响的研究之所以受到人们的普遍关注, 首先是由于对昆虫中毒行为的描

收稿日期: 2007-07-11; 修回日期: 2007-08-27.

作者简介: * 魏洪义 (1964-), 男, 江西瑞昌人, 通讯作者 (Author for correspondence), 教授, 主要从事昆虫化学生态学及害虫综合治理的研究. 联系电话: 0791-3813185 E-mail: hyiwe@yahoo.com.cn

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30460075).

述有助于人们更全面地阐明杀虫剂的作用模式;其次,杀虫剂如果能在亚致死剂量水平下干扰昆虫的行为,则表明减少杀虫剂的使用量也可以起到控制害虫种群的作用,有利于保护害虫天敌和减少环境污染;第三,研究杀虫剂胁迫下昆虫生殖行为的变化,有助于害虫抗药性治理策略的制定^[3]。

有关杀虫剂对包括化学通讯系统在内的昆虫行为的影响,国内外已有数篇综述^[3-5]。本文侧重论述杀虫剂对蛾类昆虫生殖行为的影响,尤其是杀虫剂处理蛾类幼虫和成虫后所表现出的生殖行为的变化。在这方面,以粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 和亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 等害虫作为研究对象,国内外开展了一系列的研究。就蛾类昆虫生殖过程来说,杀虫剂的影响既表现在求偶行为、性信息素的合成与释放和雄蛾对性信息素源的反应等交配前生殖行为方面,也体现在交配成功率、产卵及其孵化等交配后的行为上。

1 杀虫剂对蛾类昆虫交配前生殖行为的影响

成虫羽化后,雌蛾性信息素在体内形成并释放,表现出求偶行为。当雄蛾感受到雌蛾释放出的性信息素后,则从静止状态转为兴奋,并沿性信息素气迹定向至信息素源,然后释放雄性信息素诱导雌蛾采取交尾接受行为^[6]。

1.1 对雌蛾求偶行为的影响

当用杀虫剂点滴处理蛾类成虫后,大多数药剂使雌蛾求偶百分率下降,而杀虫脒和章鱼胺等生物胺类药物则能刺激雌蛾求偶。例如马拉硫磷、溴氰菊酯和毒扁豆碱分别可抑制 50%、33% 和 50% 的亚洲玉米螟雌蛾求偶,部分雌蛾在点滴后的 4 d 内可以不同程度地恢复求偶行为^[7,8]。同样,用亚致死剂量的氯菊酯处理棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* 雌蛾^[9] 以及用氯氰菊酯处理粉纹夜蛾雌蛾^[10] 也都得到了类似的结果。但用杀虫脒处理的粉纹夜蛾雌虫^[11] 在暗期的某几个时段,其求偶率明显高于对照组,表明杀虫脒可刺激粉纹夜蛾的求偶行为。

然而,用亚致死剂量的溴氰菊酯处理亚洲玉米螟的不同龄次幼虫^[12],以及用溴氰菊酯、硫丹、马拉硫磷和甲萘威处理斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 幼虫^[13] 时,存活雌蛾所表现出的求偶行为与对照

却没有明显区别,这与上述用杀虫剂直接处理雌蛾的试验结果明显不同。用溴氰菊酯等杀虫剂处理幼虫后,亚洲玉米螟存活雌蛾和对照雌蛾的求偶高峰期均为暗期开始后的 7~8 h,斜纹夜蛾求偶高峰期为暗期开始后的 8~9 h,亚洲玉米螟高峰期的求偶率均可达到 95% 以上,斜纹夜蛾为 50%~70%。另外,比较害虫敏感品系和抗性品系时发现,玫瑰色卷蛾 *Choristoneura rosaceana* 对谷硫磷^[14,15] 的抗性品系雌蛾的求偶节律与敏感品系雌蛾相似,只是其抗性品系雌蛾的求偶持续时间短于敏感品系。

值得注意的是,在上述研究中,化学杀虫剂处理的对象无论是成虫还是幼虫,存活雌蛾的求偶率无论是低于还是高于对照雌蛾,其求偶高峰期出现的周期并没有发生明显变化,也就是说,杀虫剂只影响到雌蛾求偶的机率 (probability),而不影响求偶的周期 (periodicity)^[16]。

1.2 对性信息素的生物合成及释放的影响

蛾类昆虫性信息素的化学结构各异,但大多数性信息素分子是由 10~20 个偶数碳原子组成的直链化合物,其中含 1~3 个碳碳双键,位置多在碳 5、7、9 或 11 位上,其官能团由伯醇及其乙酸酯或醛所构成^[17]。可以从两个方面考查杀虫剂对性信息素生物合成的影响,一是雌蛾性信息素腺体所含有的信息素量或雌蛾释放出的性信息素量,二是性信息素混合物中各组份的比例。

在用杀虫脒点滴粉纹夜蛾的试验^[11] 中,发现暗期开始阶段杀虫脒对性信息素的释放有刺激作用,但在暗期后期,性信息素释放量则较对照少,这是由于杀虫脒可刺激性信息素传递到腺体表面,刺激雌蛾的求偶从而消耗了腺体内的信息素量。烟芽夜蛾 *Helioverpa virescens* 雌蛾经过氯菊酯处理^[17] 后,其在田间对雄蛾的引诱能力低于正常雌蛾,这意味着氯菊酯可能干扰了处理雌蛾性信息素的释放或合成过程。作为生物胺类神经毒剂,毒扁豆碱处理亚洲玉米螟成虫后^[18],药剂对性信息素的影响与剂量有关,高剂量不仅使性信息素量下降,而且使顺反异构体比例发生漂移、通讯系统变差系数不能控制在 10% 以内,而亚致死剂量的毒扁豆碱仅使性信息素量下降。

一个有趣的问题是,若用同一种杀虫剂分别处理蛾类昆虫的成虫和幼虫,其对存活雌蛾性信息素生物合成的影响是否一致? 杨智化等^[7] 用溴氰菊酯处理亚洲玉米螟成虫和幼虫的试验结果对

上述问题给出了否定的答案。

当用亚致死剂量的马拉硫磷、溴氰菊酯点滴处理亚洲玉米螟成虫后, 存活雌蛾性信息素量只有对照雌蛾的 1/2 甚至是 1/4^[7]。但这些杀虫剂并未影响到亚洲玉米螟性信息素顺反异构体的比例, 而且其性信息素通讯系统的变差系数能控制在 10% 以内。但用溴氰菊酯处理亚洲玉米螟幼虫^[13]后, 其对存活雌蛾性信息素生物合成所造成的影响明显不同于用杀虫剂直接处理成蛾, 并且处理低龄幼虫(1龄和3龄)后对存活雌蛾性信息素生物合成的影响比高龄幼虫(5龄)大。溴氰菊酯点滴低龄幼虫后, 有 15%~20% 存活雌蛾的性信息素含量异常增高, 其平均滴度是对照雌蛾的 6 倍以上; 虽然该信息素中顺反异构体的比例与对照雌蛾没有极显著的差异, 但这一比例的变差系数超过了 10%。因此, 溴氰菊酯处理亚洲玉米螟幼虫, 对其性信息素含量、各组份比例及顺反异构体比例等相关参数的影响与处理成虫后的影响并不一致。同时, 用溴氰菊酯处理斜纹夜蛾 3 龄幼虫^[12], 其存活雌蛾的性信息素平均总量也显著高于对照雌蛾, 并且存活雌蛾性信息素主要组份(Z9E11-14:Ac)所占比例显著低于对照雌蛾, 另 3 个组份的比例则显著高于对照雌蛾。

为什么溴氰菊酯能够影响到亚洲玉米螟存活雌蛾性信息素的生物合成与释放? Yang 等人从该虫性信息素 PBAN 活性的角度对此做出了解释^[8]。他们用 1 ng 的溴氰菊酯处理每头雌蛾后, 分别用不同雌蛾当量(Female equivalent)的脑与咽下神经节复合体(即 PBAN 生成的部位)的混合物注射到切除了头部的亚洲玉米螟体内, 发现处理后雌蛾性信息素的含量均低于对照, 表明亚致死剂量的溴氰菊酯明显地抑制了 PBAN 的活性。已知许多蛾类昆虫性信息素的生物合成由 PBAN 所调控^[19], 信息素生物合成也由于 PBAN 的调控而具有日夜节律的生理周期。PBAN 属于 pyrokinin/myotropin 肽家族, 该家族具有共同的 C-末端保守序列 FX PRL (X = G、S 或 T), 但在不同昆虫中其功能各不相同。溴氰菊酯是一种含 α -氰基的 II 型拟除虫菊酯类杀虫剂, 可使细胞内 Ca^{2+} 释放, 并通过影响细胞膜上 Ca^{2+} 通道的通透性, 使细胞外 Ca^{2+} 进入^[20-22], 而低浓度的溴氰菊酯可以显著提高大鼠皮层和海马细胞内游离钙的浓度^[23], 使神经细胞 Ca^{2+} 电流显著增加^[24]。由于欧洲玉米螟和斜纹夜蛾信息素生物合成中均有 Ca^{2+} 的参

与^[25,26], 因此推测 Ca^{2+} 可能影响到 PBAN 的调控作用, 从而导致溴氰菊酯等杀虫剂对蛾类昆虫的信息素生物合成产生影响。但同一杀虫剂、处理同种昆虫的不同虫态后对其信息素生物合成的影响不同, 其生化途径到底有何差异, 目前还有待于进一步研究。

1.3 对雄蛾对雌蛾性信息素反应行为的影响

杀虫剂可以明显地干扰雄蛾对性信息素反应的一系列过程, 包括振翅、起飞、定向、逆风飞行和降落信息素源等。例如氯菊酯可以降低棉红铃虫雄蛾对其信息素诱芯的反应能力^[27], 并且在风洞定向行为生物测定时, 发现雄蛾起飞和定向飞行的数量与对照相比都有减少。进一步实验发现, 这种亚致死效应是暂时性的, 在 48 h 后就能恢复, 但在后续的时间里, 这些雄蛾寻找到性信息素源的能力仍然受到影响^[9]。用几种不同类型的杀虫剂处理梨小食心虫 *G. grapholitha molesta* 雄蛾后, 发现氯菊酯主要是影响雄蛾的持续飞行能力, 甲萘威影响 Z 字形的逆风飞行行为, 而杀虫脒则同时干扰持续飞行、逆风 Z 字形飞行以及雄蛾的交配能力^[28], 氯氰菊酯则使粉纹夜蛾雄蛾起飞和降落率下降了 40% 以上^[10]。上述试验结果表明, 这些杀虫剂虽然对雄蛾定向飞行行为的影响方式各不相同, 但均使雄蛾寻找性信息素源的能力降低了, 并且杀虫剂的这些干扰作用与昆虫所接受到的药剂剂量有关。

在有些情况下, 化学药剂对昆虫行为的影响不是抑制作用, 而是增强或刺激作用, 这种作用称之为“超敏感”(hypersensitivity)现象。例如棉红铃虫雄蛾经亚致死剂量的杀虫脒处理后能对极微量的性信息素(相当于正常雌蛾释放量的 1/1 000)产生反应, 而如此低浓度的性信息素对于正常雄蛾基本上没有引诱作用^[29]。杀虫脒的这种超敏感现象不仅出现在棉红铃虫雄蛾对性信息素的感受反应上, 而且还可刺激粉纹夜蛾雌蛾的求偶行为, 并提高其性信息素的释放速率^[11]。与杀虫脒的作用类似, 章鱼胺处理的梨小食心虫雄蛾对性信息素信号的敏感程度也提高了^[28], 章鱼胺还能刺激粉纹夜蛾雄蛾对雌蛾释放出的性信息素的敏感程度^[29]。用含 *Bacillus thuringiensis* (Bt) 毒素的人工饲料饲养棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 3 龄幼虫, 其存活雄蛾对性信息素单一组份和混合物的触角电位(electroantennogram, EAG)反应均有一定的提高, 而且随信息素剂量的

增加, B 毒素的促进作用也随之增强^[30]。

但另一方面, 用溴氰菊酯处理亚洲玉米螟幼虫^[13]、用溴氰菊酯和甲萘威处理斜纹夜蛾幼虫^[12]以及用不同杀虫剂处理亚洲玉米螟雄蛾^[31]的研究均表明, 这些杀虫剂明显影响到存活雄蛾对性信息素诱芯的定向行为, 并且在用杀虫剂处理亚洲玉米螟成虫与处理幼虫后对存活雄蛾的影响时, 有一个共同的趋势, 即药剂处理后的存活雄蛾受杀虫剂的影响程度依次为: “起飞” < “定向” < “逆风飞行半程” < “接近和接触信息素源”行为, 越靠后的行为反应受影响程度越大, 尤其是到达诱芯的比例, 不论是溴氰菊酯处理雄蛾, 还是处理 1 龄、3 龄或 5 龄幼虫, 存活雄蛾均明显低于对照。

雄蛾触角上的化感器接收性信息素气迹后, 通过信息素结合蛋白 (Pheromone binding protein) 运输到嗅觉受体神经元进行气味识别, 经过输出神经元传递到脑部, 在脑部的蘑菇体和侧角中进行神经信息的处理, 然后做出相应的行为反应^[32]。当气味分子传递到脑部后, 触角化感器血淋巴中还有一类气味降解酶 (Odorant degrading enzymes)^[33]负责降解气味分子, 解除气味分子的嗅觉刺激, 也有人认为气味结合蛋白 (Odorant binding protein) 同时也具有降解气味分子的作用^[34, 35]。M a b c h e 等从甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 触角中分离出两个编码微粒体 P450 的基因, 并且两个基因在毛状感器中均有很高的表达量^[36]。由于 P450 是昆虫最主要的解毒酶系, 上述发现意味着 P450 也参与到了昆虫对气味物质感受识别的过程中。

Lucas 等用电生理学方法测定了溴氰菊酯、bioresmethrin 和 DDT 对甘蓝夜蛾 *M. brassicae* 和 *M. suasa* 雄蛾嗅觉系统的影响^[37], 发现用亚致死剂量的杀虫剂直接施于昆虫触角上, 并未使嗅觉神经元的活性改变。当用致死剂量的杀虫剂点滴在昆虫腹部表面后, 虽然触角受信息素刺激所产生的 EAG 和受体电位并未改变, 然而其动作电位受到影响, 溴氰菊酯抑制了自发的神经冲动和信息素或电刺激引起的神经冲动。而在 DDT 的作用下, 嗅觉神经元自发活动的单个脉冲变成了许多脉冲, 正常情况下对性信息素刺激所产生的峰谷也变为高频的峰。周弘春等比较了受溴氰菊酯处理雄蛾和正常雄蛾对不同比例雌蛾性信息素的电生理和行为反应: 药剂处理雄蛾 EAG 反应模式与正常雄蛾相似, 但 EAG 反应的幅度下降, 雄

蛾对性信息素的低限反应剂量增高, 高限反应剂量下降^[38], 说明溴氰菊酯主要影响到亚洲玉米螟雄蛾周缘感受系统的敏感性, 提高了雄蛾对性信息素反应的剂量阈值以及对信息素感受的专化性。

根据这些研究结果, 推测由于溴氰菊酯等杀虫剂对昆虫神经系统的破坏作用, 可能影响到输出神经元等神经系统的发育, 进而影响到雄蛾对性信息素的感受识别; 或者是由于触角内 P450 的作用, 使得信息素分子进入化感器时在一定程度上被降解, 导致信息素的“信号失真”; 或者是以上两个方面的共同作用。另外, 值得注意的是, 在溴氰菊酯处理亚洲玉米螟 1 龄和 3 龄幼虫^[12]时, 其存活雄蛾对信息素源的反应所受到的影响从“定向”行为就开始表现出来, 之后到“逆风飞行半程”、“接近”和“降落”于信息素源的这一系列行为与对照差异更加明显。相对于低龄幼虫, 溴氰菊酯处理 5 龄幼虫后, 其存活雄蛾对信息素源的反应只是在“降落”这一行为上才与对照雄蛾表现出显著性差异。这意味着溴氰菊酯处理, 可能还与包括化感器、输出神经元等器官的系统发育有关。也就是说, 这些器官或组织原基在早期发育阶段 (比如低龄幼虫时), 由于发育还不完善或刚刚开始, 此时容易受到外界环境 (包括杀虫剂) 的影响, 导致其生长产生畸形, 从而影响到成虫阶段这些器官的功能。而在末龄幼虫阶段, 这些器官或组织的发育已经达到一个较高的水平, 受外来因子的影响相对较小, 因此其成虫的行为表现相对较正常。

2 对蛾类昆虫交配及交配后行为的影响

2.1 交配成功率

所有影响雌蛾及雄蛾交配前生殖行为的因素, 都会在一定程度上影响雌、雄蛾的交配成功率。虽然有的室内试验结果并未表现出杀虫剂使交配率降低, 说明杀虫剂可能并不影响近距离的交配行为。但这并不就是说这样的处理在田间不会产生效应, 因为在自然情形下, 雄蛾必须循迹逆风飞行寻找到正在求偶的雌蛾, 如果与生殖有关的这些行为受到干扰, 不论是雌蛾还是雄蛾, 都会使最终的交配结果受到影响, 例如亚致死剂量的氯菊酯能够明显地干扰雄蛾循性信息素气迹逆风飞行的这种能力, 从而导致其田间交配率下降^[27]。

有的杀虫剂则直接作用于雌蛾及/或雄蛾, 使受处理的成蛾直接表现出其交配率的下降。例如经杀虫脒或氯氰菊酯处理后, 粉纹夜蛾雌蛾的交配率基本不受影响, 而雄蛾的交配率则明显降低^[10, 11]。

用溴氰菊酯处理斜纹夜蛾幼虫^[12]后, 发现处理组雌蛾与对照雄蛾或同组雄蛾、以及对照雌蛾与处理组雄蛾的交配率均明显低于对照雌蛾与对照雄蛾, 表明溴氰菊酯不仅干扰了斜纹夜蛾存活雌蛾的引诱力, 而且抑制了存活雄蛾对性信息素的反应, 这与用杀虫脒和氯氰菊酯处理粉纹夜蛾后所得到的结果^[10, 11]相似。但用溴氰菊酯处理亚洲玉米螟幼虫后, 其存活雌蛾的交配成功率并不低于对照雌蛾(魏洪义, 未发表资料)。值得注意的是, 亚洲玉米螟存活雌蛾中虽然部分个体性信息素量明显增多, 但其主要活性组份 E/Z 12-14:A c 的比例却没有发生明显的改变^[13], 而斜纹夜蛾存活雌蛾在信息素量显著上升时, 其主要活性组份 Z9E11-14:A c 与 Z9E12-14:A c 的比例却发生了明显的变化^[12], 但此时雄蛾对信息素的感受还未能与雌蛾信息素比例的变化进行同步调整, 这可能就是导致两种昆虫存活雌蛾交配率各不相同的重要原因。

2.2 产卵及卵孵化

根据已有的报道, 包括昆虫生长调节剂在内的大多数杀虫剂对雌蛾产卵量和卵孵化不会直接产生明显的影响。例如, 甲氧虫酰肼(methoxyfenozide)是一种昆虫生长调节剂, 田间应用该药剂后, 苹果叶上梨小食心虫的卵量可明显减少, 而在人工饲料中添加低剂量(0.1 mg/kg)甲氧虫酰肼后, 其雌蛾的平均产卵量和产卵期与对照却无显著性差异。进一步研究表明, 作物叶片上卵量减少的原因并非甲氧虫酰肼影响了梨小食心虫产卵量和卵孵化率, 而是由于药剂对该虫卵有直接的毒杀作用^[39]。

但对杀虫脒等甲脒类杀虫剂, 由于其作用靶标较为特殊(生物胺的受体), 因而在一定程度上可影响到雌蛾交配后的行为。例如同样是处理粉纹夜蛾, 氯氰菊酯对雌蛾产卵量及对卵孵化率均无明显影响^[10], 杀虫脒处理雌蛾对其产卵也没有影响, 而处理已交配的雌蛾后, 虽然第一天产卵量高于对照, 但平均每头雌蛾的产卵量则明显低于对照雌蛾, 而且卵孵化率也低于对照^[11]。

在抗药性害虫方面, Groeters等人的研究结果表明, 美国夏威夷地区抗 Bt 小菜蛾 *Plutella*

xylostella 雄蛾的交配次数少于敏感品系^[40], 抗性小菜蛾雌蛾产卵量更少, 卵孵化率更低。除抗 Bt 小菜蛾外, 抗虫酰肼(tebufenozide)的小菜蛾与敏感品系相比, 虽然两者的发育速率相近, 但抗性小菜蛾的生殖力和卵孵化率更低^[41]; 抗氰戊菊酯小菜蛾所产的卵粒小于敏感品系^[42, 43]。抗性小菜蛾表现出的这些生殖劣势, 可能是由于大多数抗性害虫的生物适合度低于敏感品系害虫^[40]。

3 结语

杀虫剂应用于害虫防治已有 50 多年的历史。虽然它们是以杀死害虫为目的, 但在田间应用过程中, 由于个体的差异和抗性种群的发展, 总有一部分个体存活下来。半个多世纪以来, 人们对抗性种群的生理学和行为学的了解却很少。昆虫的化学通讯行为与其他的行为一样都受到神经和激素的调控, 包括杀虫剂在内的外界环境因子可以通过干扰神经或激素的活性而影响到昆虫的化学通讯系统。

如前所述, 蛾类昆虫的生殖包括了交配前的求偶、性信息素释放、雄蛾的定向飞行交配、产卵和卵孵化等一系列过程。杀虫剂对昆虫生殖过程的影响, 可能体现在上述过程中的某一个步骤上, 也可能是几个步骤的综合体现。例如前述试验^[10, 11, 28, 29]中, 氯氰菊酯可抑制粉纹夜蛾雌蛾的求偶率、影响雄蛾对信息素源的定向飞行能力和雄蛾交配行为, 但对雌蛾性信息素的释放、产卵和卵孵化则没有明显影响; 而杀虫脒不仅刺激了粉纹夜蛾雌蛾的求偶行为和暗期开始时雌蛾性信息素的释放, 而且降低了雄蛾对性信息素的定向和交配能力、产卵和孵化。同时杀虫剂干扰生殖过程中某个单一的方面可能并不会引起生殖行为的终止, 只要这种干扰作用并未真正强烈地干扰了两性之间的通讯或者寻找配偶。此外, 亚致死剂量杀虫剂对昆虫行为的影响大多是可以恢复的^[4], 恢复的程度决定于神经毒剂的作用模式、昆虫如何代谢这些毒剂以及昆虫是否重复接触这些杀虫剂。我们已经知道雌、雄蛾之间远距离的求偶主要通过性信息素通讯的方式。雄蛾对信息素的感受是通过感觉神经元产生具有固定特征频率的电脉冲, 经神经突触传输到神经中枢, 在神经中枢经信号整合并最终引起相应的行为反应。嗅觉神经元受到杀虫剂的作用后, 感受信息素所产生的神

经冲动的脉冲频率发生了变化,从而直接影响了中枢神经系统的信号整合结果,最终导致生殖行为的异常。

总之,杀虫剂处理昆虫后,它们所表现出的生殖行为异常是所有作用结果的最终表现,这种行为改变肯定有其深层的机制在起作用,虽然相关的研究还不多,但已经为我们深入了解杀虫剂对昆虫生殖行为的影响提供了一定的线索。今后应在研究杀虫剂对蛾类昆虫生殖行为和生理代谢影响的基础上,深入研究这一影响过程的生化和分子机制,进而拓展到昆虫神经生物学机理,如昆虫的嗅觉神经元及化学感受受体、蘑菇体和侧角等方面,从而更加系统地阐明杀虫剂作用的内在机制,为害虫综合治理技术体系的建立提供科学的依据。

参考文献:

- [1] HOWSE PE, STEVENS IDR, JONES OT. Insect Pheromone and Their Use in Pest Management [M]. London: Chapman and Hall 1998.
- [2] ZHANG Zong-bing (张宗炳). Molecular Toxicology of Insecticides(杀虫剂的分子毒理学) [M]. Beijing(北京): China Agricultural Press(中国农业出版社), 1987.
- [3] HAYNES K F. Sublethal Effects of Neurotoxic Insecticides on Insect Behavior [J]. Annu Rev Entomol 1988 33: 149-168.
- [4] MORARTY F. The Sublethal Effects of Synthetic Insecticides on Insects [J]. Biol Rev, 1969, 44 321-357.
- [5] MU Lan-fang (穆兰芳), DONG Shuang-lin (董双林), YANG Zhi-hua (杨智化). 杀虫剂亚致死剂量对昆虫性信息素通讯系统影响的研究进展 [J]. Acta Phytophyl Sinica (植物保护学报), 2005 32(2): 201-206.
- [6] DU Jia-wei (杜家纬). Insect Pheromone and its Application (昆虫信息素及其应用) [M]. Beijing(北京): China Forestry Press(中国林业出版社), 1998 113-115.
- [7] YANG Zhi-hua (杨智化), DU Jia-wei (杜家纬). 两种亚致死剂量的农药对亚洲玉米螟化学通讯系统的干扰作用 [J]. Acta Phytophyl Sinica (植物保护学报), 2003 30(2): 181-186.
- [8] YANG Z H, DU JW. Effects of Sublethal Deltamethrin on the Chemical Communication System and PBAN Activity of Asian Corn Borer *Ostrinia furnacalis* (Guen e) [J]. J Chem Ecol 2003, 29: 1611-1619.
- [9] HAYNES K F, BAKER T C. Sublethal Effects of Permethrin on the Chemical Communication System of the Pink Bollworm Moth, *Pectinophora gossypiella* [J]. Arch Insect Biochem Physiol 1985, 2: 283-293.
- [10] CLARK D C, HAYNES K F. Sublethal Effects of Cypermethrin on Chemical Communication, Courtship and Oviposition in the Cabbage Looper (*Lepidoptera: Noctuidae*) [J]. J Econ Entomol 1992a 85 1771-1778.
- [11] CLARK D C, HAYNES K F. Sublethal Effects of Chlordaneform on Chemical Communication and Other Reproductive Behaviors in the Female Cabbage Looper Moth (*Lepidoptera: Noctuidae*) [J]. Arch Insect Biochem Physiol 1992b 19: 105-117.
- [12] WEI H Y, HUANG Y P, DU J W. Sex Pheromone and Reproductive Behavior of *Spodoptera litura* (Fabricius) Moths Reared from Larvae Treated with Four Insecticides [J]. J Chem Ecol 2004, 30 1457-1466.
- [13] WEI H Y, DU JW. Sublethal Effects of Larval Treatment with Deltamethrin on Moth Sex Pheromone Communication System of the Asian Corn Borer *Ostrinia furnacalis* [J]. Pesti Biochem Physiol, 2004, 80 12-20.
- [14] EL-SAYED A M, FRA SER H M, TR M BLE R M. Modification of the Sex-pheromone Communication System Associated with Organophosphorus-insecticide Resistance in the Obliquebanded Leafroller (*Lepidoptera: Tortricidae*) [J]. Can Entomol 2001, 133: 867- 881.
- [15] DEL ISLE J V NCENT C. Modified Pheromone Communication Associated with Insecticide Resistance in the Obliquebanded Leafroller *Choristoneura rosaceana* (*Lepidoptera: Tortricidae*) [J]. Chem oecology, 2002, 12: 47-51.
- [16] TILLMAN JA, SEYBOLD S J, JURENKA R A, et al. Insect Pheromones—An Overview of Biosynthesis and Endocrine Regulation [J]. Insect Biochem Mol Biol 1999 29: 481-514.
- [17] MOORE R F. Inhibition of Chemical Communication between Males and Females of *Heliothis zea* (*Lepidoptera: Noctuidae*) by Sublethal Amounts of Permethrin [J]. J Econ Entomol 1987 80 5-15.
- [18] YANG Z H, DU JW, ZHOU H C, et al. Effects of Sublethal Esrine on the Chemical Communication System of Asian Corn Borer *Ostrinia furnacalis* (*Guen e*) [J]. Entomol Sinica, 2000 7 250-256.
- [19] RANA A K. Neuroendocrine Control of Sex Pheromone Biosynthesis in *Lepidoptera* [J]. Annu Rev Entomol 1993, 38 329-349.
- [20] CLARK JM, EDMAN S J, NAGY SR, et al. Action of DDT and Pyrethroids on the Calcium Channel in *Paramecium tetraurelia* [M] // Clark JM. Molecular Actions of Insecticides on Ion Channels. Washington DC: ACS Symposium Series 591, 1995: 173-190.
- [21] DUCE IR, KHAN T R, GREEN A C, et al. Calcium Channels in Insects [M] // Beadle D J. Progress in Neuropharmacology and Neurotoxicology of Pesticides and Drugs London: SCI/RSC Cambridge 1999.
- [22] ENAN E, MATSUMURA F. Specific Inhibition of Calcineurin by type II Synthetic Pyrethroid Insecticides [J]. Biochem Pharmacol 1992 43: 1777-1784.
- [23] GUO Zhen-qun (郭朕群), HE Bing-jun (贺秉军), GAO Yong-chuang (高永闯), et al. 溴氰菊酯对神经细胞钙通道和

- 钙库的激活作用 [J]. *Acta Entomol Sinica* (昆虫学报), 2000, 43(3): 248-254.
- [24] NIU Yu-jie (牛玉杰), SHIN ian (石年), Li Long (李龙), et al. 溴氰菊酯对大鼠神经细胞内游离钙的影响 [J]. *J Health Toxicol* (卫生毒理学杂志), 2001, 13: 216-219.
- [25] MA W K, ROELOFS W L. Calcium Involvement in the Stimulation of Sex Pheromone Production by PBAN in the European Com Borer *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Insect Biochem Molec Biol*, 1995, 25: 467-473.
- [26] MATSUMOTO S, OZAWA R, UCHIUMI K, et al. Intracellular Signal Transduction of PBAN Action in the Common Cutworm, *Spodoptera litura*: Effects of Pharmacological Agents on Sex Pheromone Production in vitro [J]. *Insect Biochem Molec Biol*, 1995, 25: 1055-1059.
- [27] FLOYD J P, CROWDER L A. Sublethal Effects of Permethrin on Pheromone Response and Mating of Male Pink Bollworm Moths [J]. *J Econ Entomol*, 1981, 74: 634-638.
- [28] LINN C E, ROELOFS W L. Sublethal Effects of Neuroactive Compounds on Pheromone Response Thresholds in Male Oriental Fruit Moths [J]. *Arch Insect Biochem Physiol*, 1984, 1: 331-344.
- [29] LINN C E, ROELOFS W L. Multiple Effects of Octopamine and Chlorfenvinphos on Pheromone Response Thresholds in the Cabbage Looper Moth, *Trichoplusia ni* [J]. *Pestic Sci*, 1985, 16: 445-446.
- [30] MU Lan-fang (穆兰芳), Dong Shuang-lin (董双林). 拟除虫菊酯对棉铃虫雄蛾感受雌性信息素 EAG 反应的影响 [J]. *Acta Entomol Sinica* (昆虫学报), 2005, 48(3): 450-454.
- [31] ZHOU H C, DU J W, HUANG Y P. Effects of Sublethal Doses of Malathion on Responses to Sex Pheromones by Male Asian Com Borer Moths *Ostrinia furnacalis* (Guenée) [J]. *J Chem Ecol*, 2005, 31: 1645-1656.
- [32] VOSSHALL L B. Olfaction in *Drosophila* [J]. *Curr Opin Neurobiol*, 2000, 10: 498-503.
- [33] VOGT R G, RIDDIFORD L M. Pheromone Binding and Inactivation by Moth Antennae [J]. *Nature*, 1981, 293: 161-163.
- [34] STENBRECHT R A. A ReOdorant-binding Proteins Involved in Odorant Discrimination [J]. *Chem Senses*, 1996, 21: 718-725.
- [35] WILLETT C S, HARRISON R G. Pheromone Binding Proteins in the European and Asian Com Borers: No Protein Change Associated with Pheromone Differences [J]. *Insect Biochem Molec Biol*, 1999, 29: 277-284.
- [36] MA BECHE-COISNE M, JACQUIN-JOLY E, FRANCOIS M C, et al. cDNA Cloning of Biotransformation Enzymes Belonging to the Cytochrome P450 Family in the Antennae of the Noctuid Moth *Manes brassicae* [J]. *Insect Molec Biol*, 2002, 11: 273-281.
- [37] LUCAS P, RENOUM M. Electrophysiological Study of the Effects of Deltamethrin, Bifenthrin and DDT on the Activity of Pheromone Receptor Neurons in Two Moth Species [J]. *Pestic Biochem Physiol*, 1992, 43: 103-115.
- [38] ZHOU Hong-chun (周弘春), DU Jiawei (杜家纬), HUANG Yong-ping (黄勇平). 溴氰菊酯对亚洲玉米螟雄蛾感受雌性信息素的影响 [J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报) [J], 2003, 14: 725-729.
- [39] BROCHERT D M, WALGENBACH J F, KENNEDY G G. Assessment of Sublethal Effects of Methoxyfenozide on Oriental Fruit Moth (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *J Econ Entomol*, 2005, 98: 765-771.
- [40] GROETERS F G, TABASHNIK B E, FINSON N, et al. Fitness Costs of Resistance to *Bacillus thuringiensis* in the Diamondback Moth (*Plutella xylostella*) [J]. *Evolution*, 1994, 48(1): 197-201.
- [41] CAO G C, HAN Z J. Tebufenozide Resistance Selected in *Plutella xylostella* and its Cross-resistance and Fitness Cost [J]. *Pest Manag Sci*, 2006, 62: 746-751.
- [42] CHEN X D, NAKASUJIF. Diminished Egg Size in Fenvalerate Resistant Strains of the Diamondback Moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae) [J]. *Appl Entomol Zool*, 2004, 39: 335-341.
- [43] CHEN X D, SANADA-MORIMURA S, YANAGI S, et al. Genetic Relationships between Development of Insecticide Resistance and Reduction of Egg Size as a Negative Effect on the Fitness of the Diamondback Moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae) [J]. *Appl Entomol Zool*, 2006, 41: 479-486.

(Ed. JIN SH)