



白茹, 陈立, 王文凯. 四种鳃金龟对不同植物挥发物的触角电位反应 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (2): 492–499.

四种鳃金龟对不同植物挥发物的触角电位反应

白茹^{1,2}, 陈立², 王文凯^{1*}

(1. 长江大学农学院, 湖北荆州 434025; 2. 河北大学生命科学学院, 生命科学与绿色发展研究院, 河北保定 071002)

摘要: 华北大黑鳃金龟 *Holotrichia oblita* Falderman、暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela* Motschulsky、小黄鳃金龟 *Metabolus flavescens* Brenske 和福婆鳃金龟 *Brahmina faldermanni* Kraatz 有不同的寄主范围。本研究采用溶剂提取法收集寄主植物玉兰 *Magnolia denudata* Desr.、柿树 *Diospyros kaki* L. f.、金银木 *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim、榆树 *Ulmus pumila* L.、芙蓉葵 *Hibiscus moscheutos* L.、丁香 *Syzygium aromaticum* (L.) Merrill & Perry 和非寄主植物银杏 *Ginkgo biloba* L. 等 7 种植物叶片粗提物, 分别测定 4 种金龟甲雄、雌虫对这些植物粗提物的触角电位反应。结果表明, 4 种金龟对共同寄主植物金银木和榆树粗提物均有较强的 EAG 反应; 华北大黑鳃金龟雄虫对寄主植物粗提物的 EAG 反应均弱于雌虫; 小黄鳃金龟雌虫对芙蓉葵粗提物的 EAG 反应强于雄虫; 而另外两种金龟雄、雌虫对同种植物粗提物的 EAG 反应无显著差异。上述结果说明金龟甲的 EAG 反应大小与田间发生情况一致。

关键词: 鳃金龟; 植物粗提物; 寄主; 非寄主植物; 触角电位

中图分类号: Q965; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 02-0492-08

Electrophysiological responses of four scarab beetles to the volatiles produced by different plants

BAI Ru^{1,2}, CHEN Li², WANG Wen-Kai^{1*} (1. School of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou 434000, Hubei Province, China; 2. College of Life Science, Institute of Life Science and Green Development, Hebei University, Baoding 071002, Hebei Province, China)

Abstract: Four scarab beetles, *Holotrichia oblita* Falderman, *Holotrichia parallela* Motschulsky, *Metabolus flavescens* Brenske and *Brahmina faldermanni* Kraatz, have different plant host ranges. This study aims to test electrophysiological responses of male and female beetles to solvent extracts of leaves from host plants, *Magnolia denudata* Desr., *Diospyros kaki* L. f., *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim, *Ulmus pumila* L., *Hibiscus moscheutos* L., *Syzygium aromaticum* (L.) Merrill & Perry, and non-host plant *Ginkgo biloba* L. The results showed that four scarab beetles had strong EAG responses to host plant extracts of *L. maackii* and *U. pumila*. The EAG response of male *H. oblita* to plant extract was weaker than that of female beetles. The EAG response of female *M. flavescens* to *H. moscheutos* was stronger than that of male beetles. There was no significant sexual difference in the EAG response of the other two beetles to the same plant extracts. These results suggest that the strength in EAG responses of different scarab beetles is consistent with their occurrence on different host plants.

Key words: Melolonthidae; plant extracts; host; non-host plant; electroantennogram

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31171847); 中国科学院重点部署项目 (KSZD-EW-Z-021-3-4)

作者简介: 白茹, 女, 1994 年生, 河南南阳人, 硕士研究生, 研究方向为化学生态学, E-mail: 1465056757@qq.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 王文凯, 博士, 教授, 研究方向为植物保护, E-mail: ww@yangtzeu.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-01-12; 接受日期 Accepted: 2021-03-03

金龟甲属鞘翅目 Coleoptera 金龟甲总科 Scarabaeoidea, 种类繁多, 分布广泛, 许多种类是重要的农林害虫。鳃金龟科 Melolonthidae 是金龟甲总科的最大类群。已记录的该总科昆虫有 3 万余种, 我国分布有 1 800 多种 (魏鸿均, 1985)。蛴螬是金龟甲幼虫的通称, 在土壤内隐蔽生活, 食性杂, 几乎为害所有植物的根系或幼苗。成虫喜食植物的叶、茎、花、果等, 对农作物和林木也可造成严重危害。在我国, 为害成灾的金龟有 110 多种 (张芝利, 1984)。

华北大黑鳃金龟 *Holotrichia oblita* Falderman 主要分布于东北、华北、西北等地区 (仵均祥, 2002)。幼虫主要为害农作物, 如小麦、谷子、高粱等 (陆俊姣等, 2020); 成虫取食林木、果树嫩叶, 如杨、柳、榆、桑、苹果、槐、等 (张国云等, 2006; 李娅娅等, 2018; 马艳华等, 2018), 成虫有趋光性, 出土后尤喜在草地上群集取食交尾, 5 月中旬至 6 月中旬为成虫危害盛期。暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela* Motschulsky 分布于河北、贵州、四川等 20 余个省市 (仵均祥, 2002)。幼虫严重危害花生、马铃薯、小麦秋苗等大田作物 (冯晓洁, 2017; 刘艳涛等, 2020); 成虫主要取食危害禾本科作物、豆类、薯类、花生等, 成虫有趋光性, 6 月下旬至 7 月上旬, 以及 8 月中旬为成虫危害高峰期, 局部发生量大, 危害重, 常需要重点防治 (徐建国等, 2002; 李为争等, 2010;)。小黄鳃金龟 *Metabolus flavescens* Brenske 分布在华东、华北、东北等地区 (仵均祥, 2002)。幼虫取食果树、玉米、大豆、花生的嫩根; 成虫主要为害苹果、梨、丁香、花生、大豆、苗木杂草, 成虫无明显趋光性, 6 月中旬至 7 月上旬为成虫盛发期 (杨福田, 1991; 刘广瑞等, 1997; 杨映礼和刘霞, 2008)。福婆鳃金龟 *Brahmina faldermanni* Kraatz 分布在辽宁、河北、山西 (孙淑玲等, 2007b)。主要为害桃树、梨树、杏树、山枣、苹果和荆条等树木, 成虫略有趋光性, 6 月至 7 月为活动盛期, 发生量少, 危害较轻 (刘广瑞等, 1997)。华北大黑鳃金龟、暗黑鳃金龟作为优势种群, 在河北、山东等省为害较严重 (徐建国等, 2002; 李耀发等, 2008; 罗宗秀等, 2010; 王玉彬, 2013)。

化学信号是调控昆虫聚集、求偶、觅食、产卵等行为的重要因素之一。植物挥发物是植食性昆虫定位寄主植物的重要化学信号 (Kühnle and Müller, 2010; Dötterl et al., 2012)。触角是昆虫感

知植物挥发物的主要嗅觉器官 (Deng et al., 2012; 杜潇等, 2015)。华北大黑鳃金龟、暗黑鳃金龟、小黄鳃金龟和福婆鳃金龟都有昼伏夜出习性, 主要通过嗅觉定位寄主植物 (Ju et al., 2018; Wang et al., 2020)。触角电位 (Electroantennography, EAG) 技术能快速检测触角对化学物质的电生理反应 (赵新成等, 2004), 已被广泛应用于测定金龟甲对植物挥发物的嗅觉感知能力 (Reinecke et al., 2005; 张艳玲等, 2006; Wolde-Hawariat et al., 2007; Vuts et al., 2010; 邓思思等, 2011; 李为争等, 2013; 张国云等, 2015; 龚建等, 2017), 其结果有助于筛选出金龟甲选择、定位寄主的关键化学物质, 为植物源引诱剂的开发提供重要的参考 (Wolde-Hawariat et al., 2007; Chen and Li, 2011; 李晓峰等, 2020)。

本研究通过溶剂浸提法, 提取 6 种寄主植物和 1 种非寄主植物银杏的粗提物, 将粗提物经硅胶柱层析纯化。采用触角电位技术分别测试了华北大黑鳃金龟、暗黑鳃金龟、小黄鳃金龟和福婆鳃金龟对不同植物粗提物的 EAG 反应。本文关于金龟甲对不同植物提取物的电生理反应的数据结果, 将有助于鉴定金龟行为反应的植物挥发性物质。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试昆虫

供试昆虫包括华北大黑鳃金龟、暗黑鳃金龟成虫、小黄鳃金龟成虫和福婆鳃金龟成虫。均采自北京市朝阳区中国科学院园区内, 采集时间为每晚 19:00–21:00。

1.1.2 供试植物

因 4 种金龟甲对寄主的偏好略有不同, 每种金龟甲的电生理实验测试的植物也略有差异。根据各金龟甲的寄主种类, 华北大黑鳃金龟实验测试的植物包括银杏 *Ginkgo biloba* L.、玉兰 *Magnolia denudata* Desr.、柿树 *Diospyros kaki* L. f.、金银木 *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. 和榆树 *Ulmus pumila* L.; 暗黑鳃金龟实验测试的植物包括银杏、柿树、金银木、榆树和芙蓉葵 *Hibiscus moscheutos* L.; 小黄鳃金龟和福婆鳃金龟实验测试的植物均为银杏、金银木、榆树、芙蓉葵和丁香 *Syzygium aromaticum* (L.) Merrill & Perry。供试植株均采自

中科院奥运村园区。

1.1.3 试验材料与仪器

材料: 22 mL 样品瓶; 万分之一电子天平 (AR224CN); 硅胶 (200~300 目); HPLC 正己烷购于 CNW Technologies GmbH (Düsseldorf, 德国), 无水硫酸钠。

仪器: 触角电位仪 (Syntech, Kirchzarten, 德国)。

1.2 试验方法

1.2.1 溶剂提取法采集植物挥发物

挑选健康植株, 取 5 g 新鲜叶片, 剪成碎片, 装进 22 mL 样品瓶中, 加入 HPLC 级正己烷 10 mL 置于室内浸提 24 h, 将浸提液转移到干净的样品瓶中, 并用正己烷清洗植物碎片两次, 合并提取液, 浓缩后得到 5 mL 浸提液, 用 2 g 无水硫酸钠干燥 24 h 后过滤, 将滤液置于冰箱中备用。

1.2.2 硅胶柱层析法纯化植物提取物

为了除去植物粗提取物中的非挥发性的、极性的物质, 利用硅胶柱层析方法对粗提取物进行纯化。称取 200 mg 的 200~300 目硅胶为固定相装载到玻璃滴管里, 然后将 1 mL 植物粗提取物滴加到硅胶柱里, 并以 1 mL 正己烷和 4.2 mL 正己烷/丙酮 (5:1) 混合溶剂为洗脱剂进行分离。每 2 mL 收集一次, 收集 3 个流分 (F1、F2、F3), 预实验结果表明, 第一、三流分 (F1, F3) EAG 反应较小, 第二个流分 (F2) 的 EAG 活性强, 所以选择 F2 进行触角电位活性测试。

1.2.3 触角电位测定

测定所用的设备和技术参考李娅娅等 (2018) 和 Chen 等 (2019)。充满导电液 (内含 750 mg/mL NaCl, 35 mg/mL KCl, 29 mg/mL $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0.05% 吐温 80 的水溶液) 的毛细管作为电极。将金龟甲的触角切下, 切口端与参比电极相连, 触角顶端套入记录电极。利用铂金丝连接电极和信号放大器, 信号通过探针 (EAG COMBI, Syntech, Kirchzarten, Germany) 监测, 使用 EAG 2000 软件 (Syntech, Kirchzarten, Germany) 记录和分析数据。取 10 μL 待测样品, 均匀地滴在 60 mm $\times$ 5 mm 滤纸条上, 待溶剂挥发 15 s 后放入玻璃巴斯德管中, 密闭平衡 40 s 后用于刺激。

使用植物粗提取物和硅胶柱层析流分 F2 测试金龟的触角电位反应, HPLC 正己烷作空白对照, 校正样品的 EAG 值。按随机方式测试样品, 每次刺激时间为 0.2 s, 刺激间隔为 2 min, 湿润空气的流

速为 1 000 mL/min。

1.3 数据分析

分析所用数据均为样品 EAG 反应绝对值 (absolute EAG response), 即将样品 EAG 测量值减去空白对照测量值的平均值。利用 Excel 2010 和 SPSS 18.0 软件进行数据分析, 金龟甲的 EAG 反应绝对值 (平均值 $\pm$ 标准误, $n=7$), 同一性别对不同测试样品的 EAG 反应采用 Tukey-HSD 检验比较差异显著性 ($P<0.05$), 不同性别对同种植测试样品的 EAG 反应采用 t-检验比较差异 ($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 4 种金龟对植物粗提取物的 EAG 反应

2.1.1 华北大黑鳃金龟对植物粗提取物的 EAG 反应

华北大黑鳃金龟雄、雌虫对 5 种植物粗提取物均有明显 EAG 反应如图 1 所示。华北大黑鳃金龟雄虫对不同植物粗提取物的 EAG 反应无差异; 雌虫对玉兰粗提取物的 EAG 反应最大, 其次是金银木和榆树, 而对银杏粗提取物的 EAG 反应最小, 显著低于玉兰和金银木。

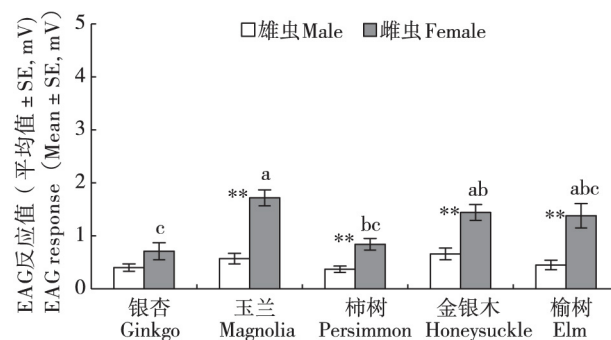


图 1 华北大黑鳃金龟对不同植物粗提取物的 EAG 反应

Fig. 1 EAG responses of *Holotrichia obliqua* to the different plant extracts

注: 不同小写字母表示雌虫对不同植物粗提取物 EAG 反应的差异显著 ($P<0.05$)。雄、雌虫对同一种植物粗提取物 EAG 反应差异 “*” 表示有显著差异 ($P<0.05$); “***” 表示有极显著差异 ($P<0.01$), 下同。
Note: Different lower case letters indicated significant difference in EAG response of female beetles to different plant extracts ($P<0.05$). Differences in the EAG response of female and male to the same plant extract “*” indicated significant difference ($P<0.05$); “***” indicated a very significant difference ($P<0.01$), the same below.

华北大黑鳃金龟雄虫对 5 种植物粗提物的 EAG 反应均比雌虫小, 除了对非寄主植物银杏外, 雄、雌虫对 4 种寄主植物粗提物的 EAG 反应均存在极显著差异。

2.1.2 暗黑鳃金龟对植物粗提物的 EAG 反应

在对 5 种植物粗提物的 EAG 测试中 (图 2), 暗黑鳃金龟雄、雌虫对金银木粗提物 EAG 反应最大, 对芙蓉葵粗提物 EAG 反应最小。雌虫对 5 种植物的 EAG 反应无显著性差异 ($P > 0.05$)。雄虫对金银木和榆树粗提物的 EAG 反应值显著高于芙蓉葵粗提物。银杏、柿树和芙蓉葵粗提物所引起的 EAG 反应无显著性差异。雄、雌虫对同种植物粗提物的 EAG 反应均无显著性差异。

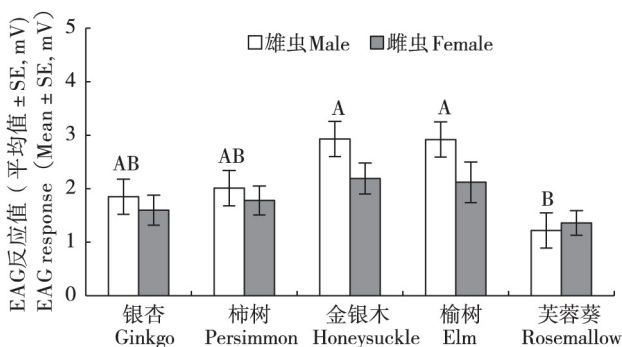


图 2 暗黑鳃金龟对不同植物粗提物的 EAG 反应

Fig. 2 EAG responses of *Holotrichia parallela* to the different plant extracts

注: 不同大写字母表示雄虫对不同植物粗提物 EAG 反应的差异显著 ($P < 0.05$), 下同。Note: Different capital case letters indicated significant difference in EAG response of male beetles to different plant extracts ($P < 0.05$), the same below.

2.1.3 小黄鳃金龟对植物粗提物的 EAG 反应

小黄鳃金龟雄、雌虫对 5 种植物粗提物均有明显的 EAG 反应 (图 3)。雄虫对银杏、金银木、榆树和丁香 4 种植物粗提物的 EAG 反应均比芙蓉葵大, 与芙蓉葵粗提物具有显著性差异 ($P < 0.05$), 但 4 种粗提物间差异均不显著 ($P > 0.05$); 雌虫对金银木和榆树粗提物的 EAG 反应较大, 其次是银杏和丁香, 而对芙蓉葵的 EAG 反应最小, 金银木、榆树和芙蓉葵粗提物间有显著性差异 ($P < 0.05$)。

雌虫对 5 种植物粗提物的 EAG 反应均比雄虫大, 但雄、雌虫除了对芙蓉葵粗提物的 EAG 反应达极显著差异外, 对其他 4 种植物粗提物 EAG 反应差异均不显著 ($P > 0.05$)。

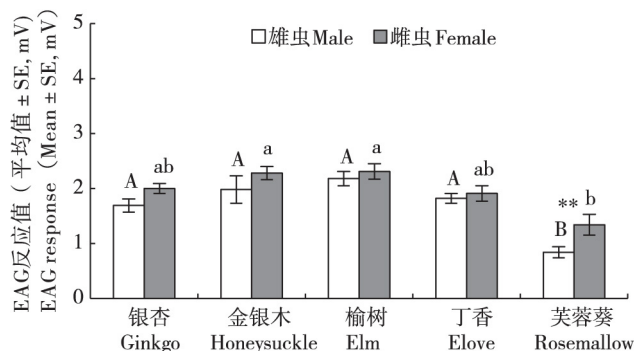


图 3 小黄鳃金龟对不同植物粗提物的 EAG 反应

Fig. 3 EAG responses of *Metabolus flavescens* to the different plant extracts

2.1.4 福婆鳃金龟对植物粗提物的 EAG 反应

5 种植物粗提物均能引起雄、雌虫的 EAG 反应 (图 4)。雄、雌虫对 5 种植物的 EAG 反应无显著差异 ($P > 0.05$)。雄、雌虫对同种植物粗提物的 EAG 反应也均无显著性差异 ($P > 0.05$)。

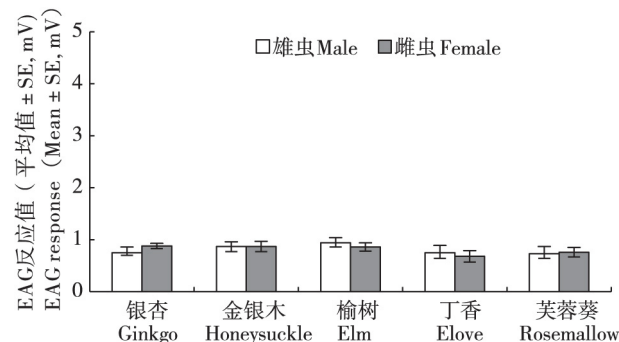


图 4 福婆鳃金龟对不同植物粗提物的 EAG 反应

Fig. 4 EAG responses of *Brahmia faldernanni* to the different plant extracts

2.2 两种金龟雌虫对纯化的 F2 流分的 EAG 反应

2.2.1 华北大黑鳃金龟雌虫对纯化的 F2 流分的 EAG 反应

华北大黑鳃金龟雌虫对 5 种植物粗提物的 F2 流分均有明显的 EAG 反应 (图 5)。其中对金银木 F2 流分的 EAG 反应最大, 其次是榆树、柿树和玉兰, 而对银杏的 EAG 反应最小, 显著低于金银木的 EAG 反应。

2.2.2 暗黑鳃金龟雌虫对纯化的 F2 流分的 EAG 反应

暗黑鳃金龟雌虫对 5 种植物的 F2 流分的 EAG 反应略有差异 (图 6), 但未达到显著水平 ($P > 0.05$)。

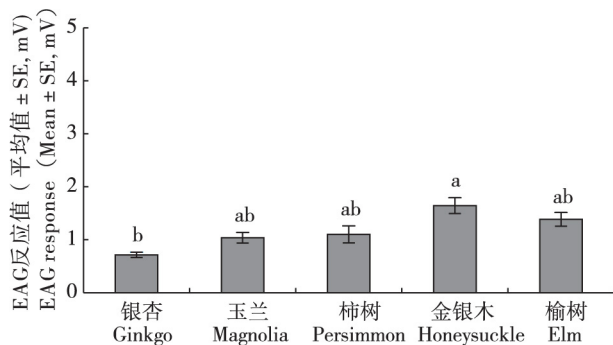


图5 华北大黑鳃金龟雌虫对纯化的 F2 流分的 EAG 反应

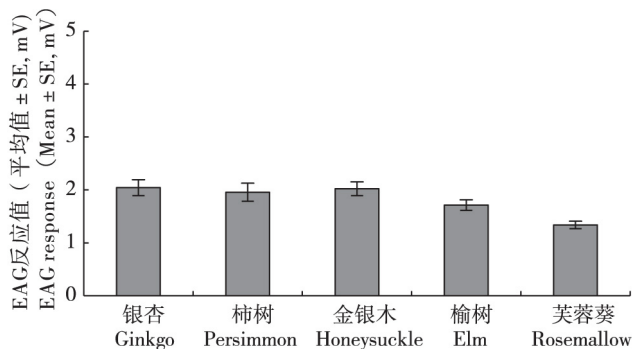
Fig. 5 EAG responses of female *Holotrichia oblita* to Fraction 2 of the plant extracts

图6 暗黑鳃金龟雌性对纯化的 F2 流分的 EAG 反应

Fig. 6 EAG responses of female *Holotrichia parallela* to Fraction 2 of the plant extracts

3 结论与讨论

本研究测定了华北大黑鳃金龟、暗黑鳃金龟、小黄鳃金龟和福婆鳃金龟对 7 种植物绿叶粗提物的 EAG 反应。华北大黑鳃金龟雌虫对玉兰、柿树、金银木和榆树粗提物产生的 EAG 反应均极显著大于雄虫，小黄鳃金龟雌虫对芙蓉葵粗提物的 EAG 反应极显著大于雄虫，而其它两种鳃金龟的 EAG 反应均不存在性别间的差异。华北大黑鳃金龟雌虫对所有植物粗提物的 EAG 反应均大于雄虫，可能是由于雄、雌触角感器的数量、类型和分布的差异，导致触角对植物挥发物的敏感性存在性别差异，也可能是与雄、雌金龟触角感器的气味结合蛋白的功能差异有关（孙凡等，2007a；杜潇等，2015；刘玲等，2015；张国云等，2016；衣建坤，2019）。

华北大黑鳃金龟、暗黑鳃金龟、小黄鳃金龟和福婆鳃金龟在不同寄主植物上的分布和为害情况，说明金龟甲对不同的寄主植物存在偏好性，

这种偏好性可能与植物挥发物的种类和含量有关；也有可能和金龟的营养代谢有关（李娅娅等，2018）。4 种鳃金龟对共同寄主植物榆树和金银木粗提物的 EAG 反应都比较大；华北大黑鳃金龟对玉兰粗提物的 EAG 反应偏大，但对玉兰提取物的 F2 流分的 EAG 反应偏小，这可能是因为玉兰中的某些植物源挥发物因极性过大未被洗脱下来。暗黑鳃金龟偏好榆树，且对其粗提物的 EAG 反应也较大，对芙蓉葵粗提物的 EAG 反应最小，可能是因为芙蓉葵产生的植物源挥发物的含量比其他寄主植物小。小黄鳃金龟偏好金银木、榆树和丁香，对这些植物粗提物的 EAG 反应也较大。福婆鳃金龟的田间发生量较少，对植物粗提物的 EAG 反应也小于其他金龟甲，可能是其嗅觉敏感性较低。

华北大黑鳃金龟、暗黑鳃金龟、小黄鳃金龟和福婆鳃金龟对银杏、玉兰、柿树、金银木、榆树、芙蓉葵、丁香的顶空挥发物有明显的 EAG 反应（李娅娅等，2018）。华北大黑鳃金龟雄、雌虫对植物粗提物的 EAG 反应数值范围分别为（0.40 ~ 0.66 mV）、（0.71 ~ 1.72 mV），要明显高于植物顶空挥发物（雄虫：0.2 ~ 0.34 mV，雌虫：0.3 ~ 0.72 mV），说明溶剂提取法比动态顶空吸附法提取更多的活性挥发物；相反，福婆鳃金龟雄、雌虫对植物顶空挥发物的 EAG 反应数值范围分别为（0.76 ~ 2.53 mV）、（0.76 ~ 2.99 mV），要低于植物粗提物（0.73 ~ 0.94 mV，0.76 ~ 0.88 mV），说明这些寄主植物能释放易挥发的活性挥发物。而暗黑鳃金龟和小黄鳃金龟雄、雌虫对不同植物的粗提物的 EAG 反应数值范围（暗黑鳃金龟雄虫：1.22 ~ 2.92 mV，雌虫：1.47 ~ 2.82 mV；小黄鳃金龟雄虫：0.84 ~ 2.18 mV，雌虫：1.34 ~ 2.31 mV）与顶空挥发物（暗黑鳃金龟雄虫：0.99 ~ 2.62 mV，雌虫：1.04 ~ 2.67 mV；小黄鳃金龟雄虫：0.59 ~ 1.19 mV，雌虫：0.69 ~ 1.66 mV）基本一致，说明溶剂提取法和动态顶空吸附法都可以提取到活性挥发物。华北大黑鳃金龟雌虫对植物粗提物 F2 流分（0.72 ~ 1.64 mV）的 EAG 反应数值范围明显大于植物顶空挥发物。虽然暗黑鳃金龟雌虫对植物粗提物 F2 流分的 EAG 反应数值范围（1.34 ~ 2.04 mV）小于 F2 流分植物顶空挥发物，但是都在 1.0 mV 以上，完全可以进行气相色谱-触角电位（Gas chromatography-Electroantennography, GC-EAD）分析。因此，可以采用溶剂提取法提取植物挥发物，经硅胶柱层析纯化得到活性流分，直接进行

气相色谱-触角电位测试。和动态顶空吸附法相比,溶剂提取法需要的样品量少,操作简单,用时短。本研究探索了一种新的植物挥发物提取方法,为后续植物挥发物引诱活性成分鉴定,开发金龟甲引诱剂打下了良好的基础。

昆虫对某些植物挥发物的 EAG 反应大小与行为反应相一致。如大豆挥发物 1-辛烯-3-醇能引起中华弧丽金龟 *Popillia quadriguttata* 雌成虫较强的 EAG 反应,且对雌成虫有显著的引诱作用(徐伟等,2018)。桃树挥发物中的反-3-己烯醇和顺-3-己烯醇能引起东方绢金龟 *Maladera orientalis* 雌成虫的触角电位反应,且有显著的吸引作用(张萌萌等,2020)。东北大黑鳃金龟雌、雄成虫对绿叶气味中的反-2-己烯醛均有较强的 EAG 反应,也有定向作用(孙凡等,2007a)。铜绿丽金龟 *Anomala corpulenta* 对水杨酸甲酯、顺-3-己烯乙酸酯和石竹烯均有较强的 EAG 反应,且行为选择反应明显(鞠倩等,2016)。当然,也有一些植物挥发物引起的两种反应则可能表现为不相关甚至负相关(郭线茹等,2003)。如非寄主植物挥发物 2-苯乙醇能引起中华弧丽金龟的雄成虫较强的 EAG 反应;但行为生测结果表明,2-苯乙醇对中华弧丽金龟雄成虫既无引诱作用,也无驱避作用(徐伟等,2018)。因此不能仅依据 EAG 反应推测行为反应,研究金龟对活性物质的反应,还需进行田间试验进一步验证和筛选。

参考文献 (References)

- Chen RZ, Li Y. A novel plant volatile attractant scheme to protect corn in China from the white-spotted flower chafer (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) [J]. *Journal of Pest Science*, 2011, 84 (3): 327–335.
- Dütterm S, David A, Boland W, et al. Evidence for behavioral attractiveness of methoxylated aromatics in a dynastid scarab beetle-pollinated Araceae [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2012, 38 (12): 1539–1543.
- Deng SS, Yin J, Cao YZ, et al. Electroantennographic and behavioral responses of *Holotrichia oblita* Falderman to 20 plant volatiles [J]. *Plant Protection*, 2011, 37 (5): 62–66. [邓思思, 尹姣, 曹雅忠, 等. 华北大黑鳃金龟对 20 种植物源挥发物的电生理和行为反应 [J]. 植物保护, 2011, 37 (5): 62–66]
- Deng SS, Yin J, Zhong T, et al. Function and immunocytochemical localization of two novel odorant-binding proteins in olfactory sensilla of the scarab beetle *Holotrichia oblita* Faldermann (Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. *Chemical Senses*, 2012, 37 (2): 141–150.
- Du X, Cao S, Zhang GY, et al. Ultrastructure comparison of the antennal sensilla of three scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2015, 24 (5): 148–156. [杜潇, 曹松, 张国云, 等. 3 种金龟甲触角感器超微结构的比较 [J]. 西北农业学报, 2015, 24 (5): 148–156]
- Feng XJ, Xi GC, Liu FS, et al. Effects of temperature, soil water content and food on the survival and development of *Holotrichia parallela* (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2017, 60 (8): 920–927. [冯晓洁, 席国成, 刘福顺, 等. 温湿度和食物对暗黑鳃金龟幼虫存活及生长发育的影响 [J]. 昆虫学报, 2017, 60 (8): 920–927]
- Guo XR, Yuan GH, Jiang JW, et al. Electroantennogram responses of insects to volatile secondary compounds from phants [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2003, 37 (1): 18–22. [郭线茹, 原国辉, 蒋金炜, 等. 植物挥发性次生物质对昆虫触角电位反应的影响 [J]. 河南农业大学学报, 2003, 37 (1): 18–22]
- Gong J, Chen L, Wang SS. Electroantennogram responses of female and male adults of *Potosia brevitasis* Lewis to volatile alcohols and aldehydes [J]. *Xinjiang Agricultural Science*, 2017, 54 (6): 1085–1092. [龚建, 陈立, 王少山. 白星花金龟对醇和醛类植物挥发物的触角电位反应 [J]. 新疆农业科学, 2017, 54 (6): 1085–1092]
- Jv Q, Guo XQ, Li X, et al. EAG and behavioral responses of copper-green chafer *Anomala corpulenta* Motschulsky (Coleoptera: Rutelidae) [J]. *Journal of Plant Protection*, 2016, 43 (2): 281–287. [鞠倩, 郭晓强, 李晓, 等. 铜绿丽金龟对寄主植物挥发物的触角电生理及行为反应 [J]. 植物保护学报, 2016, 43 (2): 281–287]
- Ju Q, Li X, Guo XQ, et al. Two odorant-binding proteins of the dark black chafer (*Holotrichia parallela*) display preferential binding to biologically active host plant volatiles [J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 769.
- Kühnle A, Müller C. Relevance of visual and olfactory cues for host location in the mustard leaf beetle *Phaedon cochleariae* [J]. *Physiological Entomology*, 2010, 36 (1): 68–76.
- Li WZ, Yang L, Shen XW, et al. Electroantennographic and behavioral responses of scarab beetles to *Ricinus communis* leaf volatiles [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33 (21): 6895–6903. [李为争, 杨雷, 申小卫, 等. 金龟甲对蓖麻叶挥发物的触角电位和行为反应 [J]. 生态学报, 2013, 33 (21): 6895–6903]
- Li WZ, Yuan YH, Yuan GH, et al. Selection and feeding response of adult *Holotrichia parallela* Motschulsky to non-host *Ricinus communis* and several host leaves [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2010, 44 (4): 438–442. [李为争, 袁莹华, 原国辉, 等. 暗黑鳃金龟成虫对非寄主蓖麻和几种寄主叶片的选择和取食反应 [J]. 河南农业大学学报, 2010, 44 (4): 438–442]
- Li XF, Cao YZ, Yen J, et al. Prescription screening and trapping effect of plant volatile attractants to northern China scarab beetle *Holotrichia oblita* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2020, 47 (1): 35–45. [李晓峰, 曹雅忠, 尹姣, 等. 华北大黑鳃金龟植物源引诱剂配方筛选及引诱效果 [J]. 植物保护学报, 2020, 47 (1): 35–45]
- Li YF, Gao ZL, Dang ZH, et al. Comparison of virulence of the toxicity

- of 18 insecticides to *Holotrichia oblita* Falderman and *Anomala corpulenta* Motschulsky [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24 (3): 296–299. [李耀发, 高占林, 党志红, 等. 18 种杀虫剂对华北黑鳃金龟和铜绿丽金龟的毒力比较 [J]. 中国农学通报, 2008, 24 (3): 296–299]
- Li YY, Chen L, Wei HY. Host preference and EAG response of 4 scarab beetles to head space volatiles of host and non – host plants [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2018, 40 (6): 1443 – 1449. [李娅娅, 陈立, 魏洪义. 4 种金龟甲的寄主偏好性及对不同植物挥发物的 EAG 反应 [J]. 环境昆虫学报, 2018, 40 (6): 1443 – 1449]
- Liu GR, Zhang YW, Wang R. Colored Illustration of Common Chinese Scarab Beetles in North China [M]. Beijing: China Forestry Press, 1997. [刘广瑞, 章有为, 王瑞. 中国北方常见金龟子彩色图鉴 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1997]
- Liu L, Geng S, Wu JX, et al. Study on ultrastructure of antennal sensilla of two scarabs [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2015, 28 (6): 2572 – 2576. [刘玲, 耿硕, 仵均祥, 等. 2 种金龟甲触角感器超微结构的研究 [J]. 西南农业学报, 2015, 28 (6): 2572 – 2576]
- Liu YT, Xi GC, Hu TH. Effects of food factors on the period and survival rate of the first and second stage larvae of *Holotrichia parallela* [J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2020, 59 (17): 69 – 71. [刘艳涛, 席国成, 胡铁欢. 食物因素对暗黑鳃金龟一、二龄幼虫历期及成活率的影响 [J]. 湖北农业科学, 2020, 59 (17): 69 – 71]
- Lu JJ, Ren MF, Li DQ, et al. Determination of larval instars of *Holotrichia oblita* (Coleoptera: Melolonthidae) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2020, 57 (5): 1206 – 1212. [陆俊姣, 任美凤, 李大琪, 等. 华北大黑鳃金龟幼虫龄期的划分 [J]. 应用昆虫学报, 2020, 57 (5): 1206 – 1212]
- Luo ZX, Li KB, Cao YZ, et al. A pilot study on *Holotrichia parallela* sex pheromone for field applications [J]. *Plant Protection*, 2010, 36 (5): 157 – 161. [罗宗秀, 李克斌, 曹雅忠, 等. 暗黑鳃金龟性信息素田间应用的初步研究 [J]. 植物保护, 2010, 36 (5): 157 – 161]
- Ma YH, Li X, Cao YZ, et al. Behavioral responses of *Holotrichia oblita* larvae to root exudates from three host plants [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29 (11): 3838 – 3846. [马艳华, 李雪, 曹雅忠, 等. 华北大黑鳃金龟幼虫对 3 种寄主植物根系分泌物的趋性反应 [J]. 应用生态学报, 2018, 29 (11): 3838 – 3846]
- Reinecke A, Ruther J, Hilker M. Electrophysiological and behavioural responses of *Melolontha melolontha* to saturated and unsaturated aliphatic alcohols [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2005, 115 (1): 33 – 40.
- Sun F, Wang GL, Zhao KJ. Olfactory receptor and mechanism in scarab beetles [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2007a, 38 (3): 411 – 415. [孙凡, 王广利, 赵奎军. 金龟子嗅感器及嗅觉机理的研究进展 [J]. 东北农业大学学报, 2007a, 38 (3): 411 – 415]
- Sun SL, Nie MN, Gao F, et al. Investigation on species of scarab beetles at Mentougou district in Beijing [J]. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 2007b, 22 (2): 71 – 75. [孙淑玲, 聂梅宁, 高菲, 等. 北京市门头沟区金龟总科种类调查 [J]. 北京农学院学报, 2007b, 22 (2): 71 – 75]
- Vuts J, Imrei Z, Tóth M. New co-attractants synergizing attraction of *Cetonia aurata aurata* and *Potosia cuprea* to the known floral attractant [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2010, 134 (1): 915.
- Wang X, Wang S, Yi J, et al. Three host plant volatiles, hexanal, lauric acid, and tetradecane, are detected by an antenna-biased expressed odorant receptor 27 in the dark black chafer *Holotrichia parallela* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68 (28): 7316 – 7323.
- Wang YB. Studies on the Attractancy and Toxicity of the Plant Source Chemicals to *Holotrichia parallela* Motschulsky [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013. [王玉彬. 植物源物质对暗黑鳃金龟引诱和杀虫活性的研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2013]
- Wei HJ. China's Belowground Pest [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985. [魏鸿均. 中国地下害虫 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1985]
- Wolde-Hawariat Y, Seyoum E, Jembere B, et al. Behavioural and electrophysiological response of sorghum chafer *Pachnoda interrupta* (Coleoptera: Scarabaeidae) to plant compounds [J]. *International Journal of Tropical Insect Science*, 2007, 27 (2): 53 – 61.
- Wu JX. Agricultural Entomology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2002. [仵均祥. 农业昆虫学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2002]
- Xu JG, Fan H, Zhang MK, et al. Observation on the living habits of *Holotrichia parallela* Motschulsky and research on its control techniques [J]. *Plant Protection Technology and Extension*, 2002, 22 (11): 9 – 10. [徐建国, 范慧, 张明考, 等. 暗黑鳃金龟生活习性观察及防治技术研究 [J]. 植保技术与推广, 2002, 22 (11): 9 – 10]
- Xu W, Ma YX, Zhang YK, et al. Electroantennographic and behavioral responses of four spotted beetle *Popillia quadriguttata* to 12 plant volatiles [J]. *Journal of Plant Protection*, 2018, 45 (5): 1028 – 1034. [徐伟, 马延旭, 张益恺, 等. 中华弧丽金龟甲对十二种常见植物挥发物的触角电位和嗅觉反应 [J]. 植物保护学报, 2018, 45 (5): 1028 – 1034]
- Yang FT. The biological characteristics and management of *Metabolus flavescens* Brenske [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 1991, 28 (5): 285 – 286. [杨福田. 小黄鳃金龟的生物学特性及防治 [J]. 昆虫知识, 1991, 28 (5): 285 – 286]
- Yang YL, Liu X. Observation on the living habits of *Metabolus flavescens* Brenske in Wuding County and its control tactics [J]. *Yunnan Nongye Keji*, 2008, 4: 51 – 52. [杨映礼, 刘霞. 武定县苹果园小黄鳃金龟生活习性观察与防治 [J]. 云南农业科技, 2008, 4: 51 – 52]
- Yi JK. Preference to Plant Volatiles and Comparison between Male and Female Antennal Transcriptomes of *Holotrichia parallela* [D]. Changchun: Jilin University, 2019. [衣建坤. 暗黑鳃金龟对植

- 物挥发物偏好性及雌雄触角转录组差异分析 [D]. 长春: 吉林大学, 2019]
- Zhang GY, Liu FF, Gao K, *et al.* Electroantennographic and behavioral responses of *Anomala corpulenta* Motschulsky to plant volatiles [J]. *Plant Protection*, 2015, 41 (1): 33–38. [张国云, 刘方方, 高可, 等. 铜绿丽金龟对植物源挥发物的触角电位和行为反应 [J]. 植物保护, 2015, 41 (1): 33–38]
- Zhang GY, Liu FF, Gao K, *et al.* Observation and comparison of ultrastructure of the antennal sensilla in scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. *Acta Agriculturae Boreali–occidentalis Sinica*, 2016, 25 (10): 1561–1566. [张国云, 刘方方, 高可, 等. 金龟甲成虫触角感器超微结构观察与比较 [J]. 西北农业学报, 2016, 25 (10): 1561–1566]
- Zhang MM, Chen HH, Wang WK, *et al.* Electroantennographic and behavioral responses of female adults of *Maladera orientalis* (Coleoptera: Scarabaeidae) to peach tree volatiles [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2020, 63 (12): 1482–1489. [张萌萌, 陈宏灏, 王文凯, 等. 东方绢金龟雌成虫对桃树挥发物的触角电位和行为反应 [J]. 昆虫学报, 2020, 63 (12): 1482–1489]
- Zhang YL, Yuan YH, Yuan GH, *et al.* A study on the attraction of *Holotrichia oblita* (Fadermann) to castor leaves [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2006, 40 (1): 53–57. [张艳玲, 袁莹华, 原国辉, 等. 蓖麻叶对华北大黑鳃金龟引诱作用的研究 [J]. 河南农业大学学报, 2006, 40 (1): 53–57]
- Zhang ZL. Chinese Economic Entomology: Larva of Coleoptera Chrysopidae [M]. Beijing: Science Press, 1984. [张芝利. 中国经济昆虫志: 鞘翅目金龟总科幼虫 [M]. 北京: 科学出版社, 1984]
- Zhao XC, Yan YH, Wang R, *et al.* Techniques used in insect neurobiology research: Electroantennogram recording [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2004, 41 (3): 270–274. [赵新成, 闫云花, 王睿, 等. 昆虫神经生物学研究技术: 触角电位图记录 [J]. 昆虫知识, 2004, 41 (3): 270–274]