# 挥发性信息化合物与学习行为在平腹小蜂寄 主选择过程中的作用

王建武1,周 强2,徐 涛2,骆世明1

(1. 华南农业大学热带亚热带生态研究所,广州 510642; 2 中山大学生物防治国家重点实验室,昆虫学研究所,广州 510275)

摘要:利用 Tenax-TA 吸附剂法结合气相色谱和气质联用仪,在荔枝叶片中分离鉴定了 26 种挥发性物质,

包括萜类、醇类、醛类、酯类和吲哚等不同种类的化合物,其主要成分为萜烯类物质。利用固相微萃取仪(SPME)结合气相色谱的方法,从荔枝蝽挥发物中分离得到了 5 种以上的化合物,(E)-2-己烯醛为主要成分之一。采用"Y"型嗅觉仪进行的行为分析表明,由柞蚕卵饲养的平腹小蜂对荔枝叶片(第一营养级)和寄主卵(第二营养级)的挥发物无明显趋性,而荔枝蝽成虫挥发物对平腹小蜂有显著的吸引作用。进一步的研究表明,学习行为在平腹小蜂寄主选择行为中有重要作用,无学习经历的平腹小蜂对荔枝叶片挥发物及其主要成分子丁香烯无明显趋性,但经过学习经历以后,选择荔枝叶片挥发物以及子丁香烯的平腹小蜂的数量显著多于空白对照。然而,不论有无学习经历,选择荔枝蝽成虫主要挥发物(E)-2-己烯醛的平腹小蜂的数量都明显高于选择空白对照的数量。

关键词:平腹小蜂;学习行为;寄主选择行为;信息化合物;荔枝蝽

# Roles of volatile infochemicals and learning behavior in the host selection process of *Anastatus japonicus*

WANG Jian-Wu<sup>1</sup>, ZHOU Qiang<sup>2</sup>, XU Tao<sup>2</sup>, LUO Shi-Ming<sup>1</sup> (1. Institute of Tropical and Subtropical Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou 510652; 2. State Key Laboratory for BioControl & Institute of Entomology Zhongshan University, Guangzhou 510275, China). Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(9): 1791~1797.

Abstract: Volatile infochemicals play an important role in the location of hosts by parasitoids. There are several potential sources of infochemicals employed by parasitoids: the host plant, the parasitoid itself, other organisms associated with the host, or chemicals released as a result of interactions between the parasitoid and host plant. We used a model system consisting of the tree *Lichi chinensis*, the adult insect *Tessaratoma papillosa* and its egg parasitoid *Anastatus japonicus* to investigate the role of volatile infochemicals from different potential sources and the change in behavior of parastoid in locating the host

基金项目:国家"十五"科技攻关资助项目(2100BA508B21);美国洛克菲勒兄弟基金会资助项目(RBF02-149);广东省攻 关资助项目(B204,2002A208030201)

收稿日期:2003-03-06;修订日期:2003-05-25

作者简介:王建武  $(1966\sim)$ ,男,甘肃天水人,博士,副教授,主要从事植物分子与化学生态学研究. wangjw@scau.edu. cn

Foundation item: National Key Technologies R&D Program in the tenth Five-year Plan (2100BA508B21), Rockefeller

Brothers Fund (RBF02-149), Guangdong Key Technologies R&D Program(B204,2002A208030201)

Received date: 2003-03-06; Accepted date: 2003-05-25

Biography: Wang Jianwu, Ph. D., Associate professor, main research field: plant molecular & chemical ecology. E-mail: wangjw@sca元克数据

with repeated exposure. Volatiles from Lichi leaves were collected from headspace using a Tenax-TA trap and analyzed by GC and GC-MS. Twenty-six compounds were identified, including terpenoids, alcohols, ketones, aldehyde, acetate, indole and 4 unknown compounds. Terpenoids were the main components, and the major components of which were β-caryophyllene and α-humulene. Five volatiles were collected with a SPME from the adult T. papillosa. Analysis by GC indicated (E)-2-hexenal was the main component. No volatile chemicals could be collected from T. papillosa eggs using either a Tenax-TA trap or SPME. A Ytube olfactometer was used to study the behavioral responses of adult parasitoid A. japonicus to volatiles from different sources. Inexperienced naive wasps were more attracted to adult T. papillosa after exposure to their volatiles compared to lichi leaves, T. papillosa eggs or clean air. Learning behavior for different sources of volatiles by wasps was examined using synthetic chemicals in a Y-tube olfactometer. Inexperienced naive wasps showed no preference to the blend of lichi leaves volatiles or one of its main components, β-caryophyllene. However, responses of the wasp to the plant volatiles or β-caryophyllene were significantly enhanced after initial exposure to these volatiles and host eggs simultaneously. (E)-2hexen-al, one of the main components of volatiles from adult T. papillosa, elicited a significant response in inexperienced naive wasps, but did not enhance the response after conditioning. Hence, the parasitoid A. japonicus females can learn to associate host eggs with plant volatiles and then using these volatiles and/or using volatiles from adult T. papillosa as chemical cues in their host location process.

Key words: Anastatus japonicus; learning behavior; host selection; infochemcials; Tessaratoma papillosa 文章编号:1000-0933(2003)09-1791-07 中图分类号:Q968.1 文献标识码:A

寄生蜂作为"植物-植食性昆虫-寄生蜂"三级营养关系中的一部分,其行为和生理受到其它两层营养级的影响[1]。寄生蜂的寄主选择行为依赖于来自不同营养级上的信息,其中化学信息起着重要作用。寄生蜂所利用的化学信息可来自寄主的食料(植物)、寄主本身或二者相互作用的产物以及与寄主有关的其它生物。这些信息化合物的准确性及其最终能否得以利用取决于它们的可靠性(Reliable)和可察觉性(Detectable)[1~7]。源于寄主(植食性昆虫)的信息显然是最可靠的,但是由于进化选择的压力,植食性昆虫要尽量隐藏自己不被天敌发现;同时,由于植食性昆虫只是复杂环境中的一小部分,其信息物质相对较少,因此难以在远距离被寄生蜂察觉到,从而存在着可察觉性低的问题[1~3]。就植物而言,其生物量相对较大,挥发性物质的含量高,能够在较远的距离被察觉到,然而,植物气味只能给予寄主存在与否及其适宜性的间接信息,其可靠性较差。因此源于寄主及其食料(植物)的信息存在着一个所谓的"可靠性-可察觉性"问题[2-3]。寄生蜂的学习行为(Learning behavior)是寄生蜂在成长的过程中,由于生活经验和(或)模仿而建立与积累起来的新的行为活动方式,它是寄生蜂在进化过程中形成的一种对复杂自然环境的适应机制[1~3]。研究表明,学习行为是寄生蜂察觉重要信息物质、有效搜寻寄主的重要途径[1~3,8~13]。目前就寄生蜂在进化过程中如何解决食物线索的可靠性和可察觉性的问题尚无定论。且对寄生蜂学习行为的研究主要集中在幼虫寄生蜂方面,而对卵寄生蜂的研究则相对较少。

荔枝蝽平腹小蜂(Anastatus japonicus Ashmead)是一种卵寄生性天敌,主要寄生荔枝蝽(Tessaratoma papillosa Drury)卵,是蝽象的主要寄生性天敌。我国自 20 世纪 60 年代初期开始对平腹小蜂的生物学、生态学、人工繁殖及大田应用进行了研究。目前已能工厂化大量生产平腹小蜂,每年的应用面积达 500 hm²,大量减低了化学杀虫剂的使用,为生物防治方法的推广起到积极的作用[14]。但是,用平腹小蜂防治蝽象的生产实践中寄生率下降的问题一直使生物防治成本居高不下,为了进一步提高利用寄生蜂进行生物防治的效率,急需对影响平腹小蜂寄主选择行为的信息化合物及寄生蜂对这些信息物质的学习行为进行深入研究。本文对平腹小蜂寄主选择过程中所利用信息化合物进行了分离鉴定,并探讨了平腹小蜂学习行为在其寄主选择为程制数据用,旨在为解决生产实践中平腹小蜂防治蝽象寄生率下降问题提供科学依据,并为可持续的虫害管理奠定理论基础。

# 1 材料与方法

# 1.1 荔枝品种

荔枝品种为妃子笑(*Litchi chinensis* Sonn,Fei Zi-Xiao),实验用新鲜健康嫩枝的叶片,采自华南农业大学园艺系教学实验场。

#### テロンボ教子共福。 1.2 虫源

平腹小蜂购于广东省昆虫所,采用柞蚕(Antheraea pernyi)卵饲养,荔枝蝽采自田间,在网室内的荔枝嫩梢上饲养。

# 1.3 荔枝叶片挥发物的分离鉴定[15]

将新鲜的荔枝叶片(100 g)放入真空干燥器内,在真空干燥器与真空泵的抽气口之间接挥发物捕集管,捕集管由 Tenax-TA 填充的玻璃管 $(50 \text{ mg},60\sim80 \text{ lg},90\sim80 \text{$ 

用气相色谱(Varian, CP3800)。进样量 3 µl。无分流进样。色谱柱利用 HP-5MS 毛细管柱(30 m×0.25 mm

ID, 膜厚  $0.25~\mu m$ )。程序升温,起始温度  $40\,C$ ,以  $8\,C$ /min 升至  $200\,C$ ,然后以  $20\,C$ /min 的速度升至  $250\,C$ 。根据峰面积对各挥发物的组分进行相对定量。挥发物的鉴定利用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS, Voyager),色谱柱 SE-54(30 m $\times$ 0.25 mm ID, 膜厚  $0.25~\mu m$ )。进样条件同上。程序升温,起始温度  $40\,C$ ,

以  $8\,\mathrm{C/min}$  升至  $200\,\mathrm{C}$ ,然后以  $20\,\mathrm{C/min}$  的速度升至  $250\,\mathrm{C}$ 。质谱条件: EI 离子源,电离能  $70\,\mathrm{ev}$ 。各成分通过核对谱库(Wiley)与标准化合物的质谱图,对挥发物的各组分进行定性。

# 1.4 荔枝蝽成虫挥发物的分离鉴定

将 20 头荔枝蝽成虫放入盛 100 ml 双蒸水的烧瓶(500 ml)内,采用固相微萃取仪(SPME,美国 Supleco 公司,聚二甲基硅氧烷萃取头,膜厚 100 (m)顶空富集挥发物 2 h。萃取头经气相色谱(Varian,CP3800)进样口(250 C)活化 3 h,每富集一个样品前,在气相色谱进样口(250 C)解吸 25 min。挥发物的分离和相对定量采用气相色谱(Varian,CP3800)。SPME 富集的挥发物,直接在 250 C的 GC 进样口进行热解吸,解吸时间 1 min。色谱柱和升温程序同(1.3)。化合物的定性采用比较标准化合物的保留时间确定(美国 Sigma 公司)。 1.5 平腹小蜂行为反应测定

cm,内径  $4.0~\rm cm$ ,两臂夹角  $90^\circ$ ,柄长  $20~\rm cm$ 。每个管臂用 Teflon 管各接一味源瓶,进入味源瓶的空气先经活性炭过滤后再进入蒸馏水加湿瓶以净化和润湿空气,管柄接真空泵,调节抽气速率为  $150\sim200~\rm ml/min$ 。将待测雌成虫单个引入长  $5~\rm cm$ 、内径  $2~\rm cm$  的玻璃管内,将其放入"Y"型嗅觉仪的管柄,记录进入两管的昆虫数量和每头虫从释放到达目的管臂所需时间,每头虫观察  $5\sim10~\rm min$ 。选择性的标准如下:当寄生蜂爬至超过某臂的  $10~\rm cm$  处,并持续  $1~\rm min$  以上者,记录寄生蜂对该臂的挥发物做出了选择。寄生蜂引入  $10~\rm min$  后没有做出选择的,则记为无反应。

采用自行设计的"Y"型嗅觉仪测定平腹小蜂对不同营养级挥发物的行为反应。"Y"型嗅觉仪臂长 20

# 1.6 平腹小蜂对不同营养级挥发物的选择性

实验组合 新鲜荔枝叶片 (20~g)-空白对照、新鲜荔枝蝽卵 (5~g)-空白对照、荔枝蝽成虫 ( 活体 10~ 头 )-空白对照、新鲜荔枝叶片 (20~g)-新鲜荔枝蝽卵 (5~g)、新鲜荔枝叶片 (20~g)-荔枝蝽成虫 ( 活体 10~ 头 )、新鲜荔枝蝽卵 (5~g)-荔枝蝽成虫 ( 活体 10~ 头 )。每组不同处理组合测 48~ 头虫,每测定 2~ 头虫时更换同样的 "Y"型管,并用丙酮和双蒸水清洗使用过的 "Y"型管,高温烘干。每测定 4~ 头虫时调换两臂方向,测定分 6~ d 进行

# (即每组合每天测8头虫)。 1.7 平腹小蜂的学习行为

对荔枝叶片挥发物的学习行为  $^{[8.9]}$  将  $_{20~g}$  新鲜荔枝叶片放入  $_{500~ml}$  的烧杯内,在叶片上覆盖两层尼龙网,将  $_{20}$  粒荔枝蝽卵均匀地放置在尼龙网上,引入一头平腹小蜂雌成虫,用湿润的纱布封口,让雌蜂充分接触寄主卵  $_{20}\sim$   $_{30~min}$ 。对单个化合物的学习行为  $^{[8.9]}$ :将  $_{1}$   $_{1}$  子丁香烯  $_{20}$  荔枝挥发物的主要成分  $_{20}$  和  $_{20}$   $_{20}$  已烯**斯** (苏楼林) 电挥发物的主要成分  $_{20}$  分别用正己烷稀释  $_{20}$   $_{20}$  6。滴加在直径为  $_{20}$   $_{20}$  6。

铺于培养皿(ф9 cm)底部,溶剂挥发后,在其上覆盖两层尼龙网,将 20 粒荔枝蝽卵均匀地放置在尼龙网上,

引入一头平腹小蜂雌成虫,加盖,让雌蜂充分接触寄主卵  $20\sim30~{\rm min}$ 。采用上述的"Y"型嗅觉仪测定学习行为对平腹小蜂对不同挥发物选择性的影响。实验组合为:新鲜荔枝叶片( $20~{\rm g}$ )-空白对照(A:无学习经历的雌蜂; B:有学习经历的雌蜂,下同)、子丁香烯(美国 Sigma 公司, $5~{\rm \mu l}$ ,用正己烷稀释  $10~{\rm G}$ ,滴加在直径为  $10~{\rm cm}$  的滤纸上,溶剂挥发后作为味源)-空白对照、(E)-2-己烯醛(美国 Sigma 公司, $5~{\rm \mu l}$ ,用正己烷稀释  $10~{\rm G}$ ,滴加在直径为  $10~{\rm cm}$  的滤纸上,溶剂挥发后作为味源)-空白对照。每组不同处理组合测  $48~{\rm ye}$ ,每测定  $4~{\rm ye}$ 中时调换两臂方向,测定分  $6~{\rm d}$  进行(即每组合每天测  $8~{\rm ye}$ ).

#### 2. 结果与分析

### 2.1 荔枝叶片与荔枝蝽成虫挥发物的化学成分

利用 Tenax-TA 吸附剂法结合气相色谱和气质联用仪,在荔枝叶片中分离鉴定了 26 种挥发性物质 (图 1),包括萜类、醇类、醛类、酯类和吲哚等不同种类的化合物。其主要成分为萜烯类物质 (单萜和倍半萜),以  $\beta$ -子丁香烯和  $\alpha$ -蛇麻烯的含量最高 (图 1)。利用固相微萃取仪 (SPME) 结合气相色谱的方法,从荔枝蝽挥发物中分离得到了 5 种以上的化合物,经过初步鉴定 (比较标准化合物的保留时间),(E)-2-已烯醛为主要成分之一,而其它化合物的结构尚不能确定 (图 2)。采用 Tenax-TA 吸附剂以及 SPME 两种方法在荔枝蝽卵中均未收集到气相色谱可以检测到的挥发物。

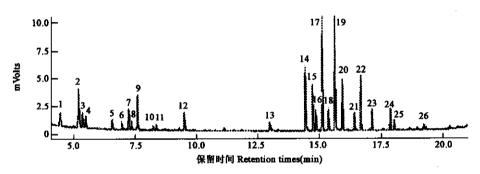


图 1 荔枝叶片挥发物的 GC 图 (Tenax-TA 吸附法)

Fig. 1 Chromatographic profile of volatiles from Lichi leaves using Tenax-TA trap

1. (Z)-3-己烯醛 (Z)-3-hexenal; 2. (Z)-3-己烯-1-醇 (Z)-3-hexen-1-ol; 3. (E)-2-己烯-1-醇 (E)-2-hexen-1-ol, 4. 甲酸己酯 Hexyl formate; 5. α-蒎烯 α-pinene; 6. (Z)-2-庚烯醛 (Z)-2-heptenal; 7. 桧烯 sabinene; 8. β-蒎烯 β-pinene; 9. 乙酸己酯 (Z)-3- henen-1-yl acetate; 10. 未知物 A unkown compound A; 11. 未知物 B unkown compound B; 12. 芳樟醇 linalool; 13. 吲哚 indole; 14. γ-榄香烯 γ-elemene; 15. 咕吧烯 copaene; 16. β-榄香烯 β-elemene; 17. β-子丁香烯 β-caryophyllene; 18. 香橙烯 aromadendrene; 19. α-蛇麻烯 α-humulene; 20. 大根香叶烯 D germacrene D; 21. 未知物 C unkown compound C; 22. 未知物 D unkown compound D; 23. 橙花叔醇 (E)-nerolidol; 24. 大根香叶烯 B germacrene B; 25. 蓝桉醇 globulol; 26. α-杜松醇 cadinol

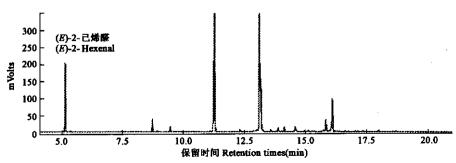


图 2 荔枝蝽成虫挥发物的 GC 图 (SPME 法) 万克.数据romatographic profile of volatiles of adult Tessaratoma papillosa using SPME

#### 2.2 平腹小蜂对不同营养级挥发物的选择性

采用"Y"型嗅觉仪测试了平腹小蜂雌成虫对不同营养级挥发物的选择行为(图 3),结果表明,与空白对照相比,平腹小蜂对荔枝叶片(第一营养级)挥发物和寄主卵(第二营养级:荔枝蝽)无明显趋性,而荔枝蝽成虫挥发物对平腹小蜂有显著引诱作用。平腹小蜂对荔枝叶片与寄主卵的选择性无显著差异,但选择荔枝蝽成虫的平腹小蜂的数量多于选择荔枝叶片和寄主卵的数量。

## 2.3 平腹小蜂的学习行为

9期

采用"Y"型嗅觉仪研究了学习行为对平腹小蜂雌成虫对荔枝叶片以及两种化合物选择行为的影响(图 4),其中,子丁香烯为荔枝叶片挥发物的主要成分之一,而(E)-2-己烯醛初步鉴定为荔枝蝽成虫挥发物的主要成分之一。结果表明,没有学习经历的平腹小蜂对荔枝叶片挥发物及其主要成分子丁香烯无明显趋性(与空白对照相比),但经过学习经历以后,选择荔枝叶片挥发物以及子丁香烯的平腹小蜂的数量显著多于空白对照。然而,不论有无学习经历,选择荔枝蝽成虫主要挥发物(E)-2-己烯醛的平腹小蜂的数量都明显高于选择空白对照的数量。

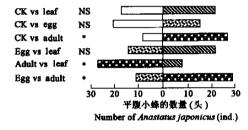


图 3 平腹小蜂在双向选择实验中对不同营养级挥 发物的行为反应

Fig. 3 Behavior response of adult *A. japonicus* to volatiles from different trophic leavels in dual-choice experiments

柱的长度表示在"Y"型嗅觉仪内对不同营养级挥发物做出行为反应的平腹小蜂的数量 The length of column means the number of wasps choosing one of the odor sources in the "Y"tube olfactometer; CK 空白对照 Blank control; Leaf 荔枝叶片 Lichi leaves; Egg 荔枝蝽卵 Tessaratoma papillosa eggs; Adult 荔枝蝽成虫 Adult Tessaratoma papillosa; \*表示处理间差异显著,NS 表示处理间差异不显著( $\chi^2$ 检验, $\alpha=0.05$ ); \* Significant difference between different treatments,  $\chi^2$  test, P < 0.05, NS= not significant at ( $\alpha=0.05$ )

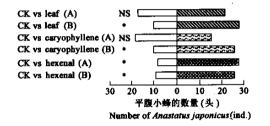


图 4 学习经历对平腹小蜂行为反应的影响

Fig. 4 Effects of learning experiences on the behavior response of *Anastatus japonicus* 

柱的长度表示在"Y"型嗅觉仪内对挥发物做出行为反应的平腹小蜂的数量 The length of column means the number of wasps choosing one of the odor sources in the "Y" tube olfactometer; CK 空白对照 Blank control; Leaf 荔枝叶片 Lichi leaves; Caryophyllene;  $\beta$ - 子丁香烯  $\beta$ -caryophyllene; Hexenal (E)-2-lexenal; A 无学习经历的雌蜂 Inexperienced naive female wasps; B 有学习经历的雌蜂 female wasps with learning experience; \*表示处理间差异显著,NS.表示处理间差异不显著  $(\chi^2$  检验, $\alpha$  = 0.05); \*Significant difference between different treatments, (2 test, P<0.05, NS = not significant at ( $\alpha$  = 0.05)

#### 3 讨论

挥发性信息化合物在寄生蜂定位寄主的过程中起重要作用,这些信息化合物可来自寄主的食料(植物)、寄主本身或二者相互作用的产物<sup>[1~4]</sup>。对新鲜荔枝叶片挥发物的分析表明,其主要由一些萜烯类物质和绿叶性气味物质组成,这些挥发性物质为平腹小蜂的寄主定位提供了潜在的信息。行为分析表明,采用柞蚕卵饲养的平腹小蜂对荔枝叶片挥发物没有明显的趋性,这可能是因为在荔枝叶片中不存在可以将其与寄主联系**对来的**排泄性化合物,从而降低了这些挥发物的"可靠性";也可能是实验用的寄生蜂为柞蚕卵人工饲养,人工饲养降低了寄生蜂对荔枝叶片挥发物的察觉能力。荔枝蝽卵挥发物对平腹小蜂也无明显引

息进行寄主定位。

诱作用,这可能与其挥发性物质较少有关,作者在实验中用固相微萃取仪以及 Tenax-TA 吸附剂法均收集不到气相色谱可以检测的挥发物。荔枝蝽成虫释放的挥发物对平腹小蜂有显著的吸引作用,这一方面说明,荔枝蝽成虫释放的挥发物中存在着对平腹小蜂有引诱作用的物质,利用固相微萃取仪结合气相色谱的方法,从荔枝蝽挥发物中分离得到了 5 种以上的化合物,经初步鉴定,(E)-2-己烯醛为主要成分之一,进一步的行为学研究表明,该化合物对平腹小蜂有明显引诱作用;另一方面,相对与来源于荔枝叶片的挥发物而言,荔枝蝽成虫释放的挥发物可以为平腹小蜂提供存在寄主卵的更为可靠的信息。

学习经历对平腹小蜂对不同挥发物的选择行为有明显影响。与无学习经历的寄生蜂相比,有学习经历的寄生蜂对植物气味以及单个的植物挥发物(子丁香烯)的趋性显著提高。这可能是因为通过学习经历,寄生蜂将植物挥发物与寄主卵(或者寄主卵中的利它素)联系起来,从而形成了一种条件反射[1~3]。由此可见,平腹小蜂在寄主定位的过程中,一方面可以利用寄主荔枝蝽挥发物提供的信息,直接进行搜索行为;另一方面,平腹小蜂可以通过学习行为,将植物挥发物与寄主卵联系起来,从而利用植物挥发物提供的间接信

本研究表明,人工饲养的无学习经历的平腹小蜂对自然寄主生境中大量存在的荔枝叶片挥发物的搜索和反应能力有很大降低(图 3,图 4),这可能是因为在人工饲养过程中,一些与寄主无关的气味被寄生蜂所学习,导致寄生蜂在寄主选择过程中错误地利用这些信息,从而干涉其对目标信息的学习和利用,这与Vet L. E.  $M^{[2]}$ 人工饲养对寄生蜂的学习行为可能会产生不利影响的结论一致,这可能是生产实践中平腹小蜂寄生率下降、品质退化的主要原因之一。因此,在利用人工饲养寄生蜂进行害虫防治的过程中,应当避免寄生蜂对非目标信息的学习,以免干扰其对目标信息的利用,同时可以通过释放前的学习行为来提高寄生蜂对目标信息的反应能力;另外,在寄生蜂寄主选择的过程中可以提供适当的强化信号来保持其对目标信息的最大反应能力[1~3]。

研究表明,植物在遭受植食性昆虫的进攻时,能够产生一些对寄生蜂有吸引作用的挥发性物质[15~23]。研究所用的荔枝叶片均采自田间未受虫害的叶片,因此,很难确定虫害诱导的荔枝挥发物是否对平腹小蜂也具有引诱作用。本文证实荔枝蝽释放的挥发物对平腹小蜂有明显的吸引作用,但对其化学成分只做了初步分析。因此,继续的研究将集中在虫害诱导的荔枝挥发物对平腹小蜂寄主选择行为的影响以及鉴定荔枝蝽挥发物的化学成分方面,同时还要研究引起寄生蜂学习行为的寄主卵中可能存在的利它素的化学成分,并比较自然界中存在的平腹小蜂与人工饲养的寄生蜂对来源于不同营养层挥发物的选择性及其学习行为的差异,从而为充分利用平腹小蜂防治荔枝蝽提供理论依据。

#### References:

- [1] Papaj D R, Vet L E M. Odor learning and foraging success in the parasitoid, Leptopilina heterotoma. Journal Chemical Ecology, 1990, 16:3137~3150.
- [2] Vet L E M, Croenewold A W. Semiochemicals and learning in parasitoids. *Journal Chemical Ecology*, 1990, **16**: 3119~135.
- [3] Vet L E M, Dicke M. Ecology of infochemicals use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 1992, 37:141~172.
- [4] Vet L E M. From chemical to population ecology:infochemical use in an evolutionary context. *Journal Chemical Ecology*, 1999, **25**:31~49.
- [5] Vinson S B. Parasitoid manipulation as a plant defense strategy. Annual Entomological Society of America, 1999,
- 92:812~828.

  [6] Lou Y G. Cheng J A. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics.ecological functions and its release
- mechanism. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(6):1097~1106.
- [7] Hou Z Y, Yan F S. Study progress in host selection behavior of parasitoids. *Acta Entomologica Sinica*, 1997, **40** (1):9**万** 数据
- [8] Fukushima J, kainoh Y, Honda H, et al. Learning of herbivore-induced and nonspecific plant volatiles by a

- parasitoid, Cotesia kariyai. Journal Chemical Ecology, 2002, 28: 579~586.
- [9] Fukushima J, kainoh Y, Honda H, et al. Learning of host-infested plant volatiles in the larvae parasitoid Cotesia
- kariyai. . Entomologia Experimentalis et Application, 2001, 99: 341~346.

  [10] Geervliet J B F, Vreugdenhil A I, Dicke M, et al. Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the parasitoids Cotesia glomerata and C. rubecula. Entomologia Experimentalis et
- Application, 1998.86: 241~252.

  [11] Lewis W J, Tumlinson J H. Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp.
- Lewis W J, Lumlinson J H. Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp.

  Nature, 1988, 331: 257~259.

  Lewis W J, Takasu K. Use of learned odours by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. Nature,
- 1990,348:635~636.

  [13] Turlings T C J, Loughrin J H, McCall P J, et al. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. Proceedings of the National Academy of Science of the USA, 1995, 92:4169~4174.
- [14] Bao J Z, Gu D X. Biological Control in China. Taiyuan: Shanxi Science and Techology Press, 1998.
- [15] Xu T, Zhou Q, Xia Q, et al. Effects of herbivore-induced rice volatiles on the host selection behavior of brown planthopper, Nilaparvata lugens. Chinese Science Bulletin, 2002, 47:1355~1360.
  - [16] Alborn H T, Turlings T C J, Jone T H, et al. An elicitor of volatile from beet armyworm oral secretion. Science, 1997, 276:945~947.
- Baldwin I T, Preston C A. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta*, 1999, 208:137~145.
   Dicke M. Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective.
- Biochemical Systematics and Ecology, 2000, 28:601~617.

  [19] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. Science, 2001,
- [20] Parè P W, Tumlinson J H. Induced synthesis of plant volatiles. Nature, 1997, 385:  $30 \sim 31$ .
- [21] Parè P W, Tumlinson J H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. Plant Physiology, 1999, 121; 325
- ~331.

  [22] Turlings T C J, Tumlinson J H, Lewis W J. Exploitation of herbivore induced plant odors by host seeking parasitic wasps. Science 1990, 250:1251~1253.
- [23] Xu N, Chen Z M, You X Q. Isolation and identification of tea plant volatiles attractive to tea geometrid parasitoids.

  Acta Entomologica Sinica, 1999, 42(2):126~131.

# 参考文献:

**292**:2141~2144.

- [6] 娄永根,程家安. 虫害诱导的植物挥发物:基本特征、生态学功能及释放机制. 生态学报, 2000, 20(6):  $1097\sim 1106$
- [7] 侯照远,严福顺.寄生蜂寄主选择行为研究进展.昆虫学报,1997,40(1): $94 \sim 107$ .
- 「14 包建中, 古德祥. 中国生物防治. 太原: 山西科技出版社, 1998.
- [14] 已建一,日德特·中国王初初后,公际: 田臼村以山城柱,1990. [15] 徐涛,周强,夏嫱,等。虫害诱导的水稻挥发物对褐飞虱寄主选择行为的影响。科学通报,2002,**47**(11): $849 \sim 853$ .
- [23] 许宁,陈宗懋,游小清. 引诱茶尺蠖天敌寄生蜂的茶树挥发物的分离与鉴定. 昆虫学报,1999,42(2):  $126\sim131$ .