稻虱缨小蜂响应水稻挥发物的性二型性特征*

黄庭发[1**] 马 莹[2] 汤冰洁[1] 王冰洋[1] 曾柔仙[1] 周 强[1***] 张古忍[1]

（1. 中山大学生命科学学院，广州 510275；2. 中山大学农学院，广州 510275）

摘 要 【**目的**】比较稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 雌雄蜂对水稻挥发物的电生理响应，明确寄生蜂嗅觉感受能力的性别差异，为提高寄生蜂在害虫生物防治中的应用效率提供依据。【**方法**】建立微小触角电位检测方法，测量雌雄蜂对不同类别的 9 种水稻挥发物的触角电位反应，对具有差异反应的挥发物进行梯度浓度刺激实验。【**结果**】电生理测试中，雄蜂对反-2-己烯醛的反应最强，对反-石竹烯的反应最弱，反应顺序从大到小为醛、酯、醇、萜；雌蜂对顺-茉莉酮的反应最强，对芳樟醇的反应最弱。测试的 9 种水稻挥发物中，6 种挥发物在雌雄间存在显著的响应差异。在梯度浓度测试中，雄蜂对顺-柠檬烯、芳樟醇和顺茉莉酮 3 种挥发物的浓度变化没有明显的电生理响应差异，而对反-石竹烯、橙花叔醇和反-2-己烯醇产生明显电生理反应；雌蜂对 6 种挥发物的浓度变化都产生明显的电生理响应，其中，萜烯类物质芳樟醇、反-石竹烯和橙花叔醇在测试的最低浓度（0.01 g/L）时的电生理反应最强。【**结论**】稻虱缨小蜂的嗅觉感受能力在雌雄间存在明显的差异，且雌蜂对水稻挥发物的电生理反应较雄蜂灵敏。挥发物浓度在范围 0.01-100 g/L 内，通过稻虱缨小蜂对不同浓度下 EAG 值的差异，可以初步判断不同浓度的挥发物存在不同生态功能。

关键词 稻虱缨小蜂；水稻挥发物；触角电位反应；性二型性

Sexual differences in the response of the parasitoid wasp *Anagrus nilaparvatae* to rice volatiles

HUANG Ting-Fa[1**] MA Ying[2] TANG Bing-Jie[1] WANG Bing-Yang[1]
ZENG Rou-Xian[1] ZHOU Qiang[1***] ZHANG Gu-Ren[1]

(1. School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China;
2. School of Agriculture, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract **[Objectives]** To clarify sexual differences in the response of the parasitoid wasp *Anagrus nilaparvatae* to rice volatiles in order to improve the effectiveness of using parasitic wasps as biological control agents. **[Methods]** A potentiometric, micro-antennae detection method was developed to measure the EAG responses of female and male *A.nilaparvatae* to 9 different kinds of rice volatiles. Gradient concentration stimulation experiments were also performed to detect significant gender differences in the response to specific chemicals. **[Results]** The largest peak amplitudes in males were recorded in response to trans-2-hexenal and the smallest to trans-caryophyllene. Responses of males to aldehydes, esters, alcohols and terpenes ranged from large to small. For females, the highest response was to cis-jasmone and the lowest to linalool. Six of the 9 rice volatiles tested elicited significantly different responses in males and females. In the gradient concentration experiment, only 3 of the 6 volatiles tested (trans-caryophyllene, nerolidol and trans-2-hexenol) elicited a significant response from males, whereas all 6 compounds elicited a significant response from females. The terpenoids linalool, trans-caryophyllene and nerolidol, elicited the strongest responses at a concentration of 0.01 g/L, which was the lowest concentration used in experiments. **[Conclusion]** There are significant sexual differences in the responses of *A. nilaparvatae* to rice volatiles; females respond to a greater range of volatiles than males. EAG responses to rice volatiles were detected

*资助项目 Supported projects：广州市重点项目专题（201804020062）；广东省现代农业产业技术体系创新团队（2020KJ113）
**第一作者 First author，E-mail：huangtf5@mail2.sysu.edu.cn
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：lsszhou@mail.sysu.edu.cn
收稿日期 Received：2021-01-04；接受日期 Accepted：2021-04-29

within the concentration range of 0.01-100 g/L, which could be a preliminary indication that differences in EAG responses to volatiles reflect different ecological functions.

Key words　*Anagrus nilaparvatae*; rice volatiles; electroantennography; sexual dimorphism

寄生蜂为适应复杂的环境，通过行为和生理上的不断演化，雌雄寄生蜂普遍进化出嗅觉的二型性（Sen *et al.*，2005；董文霞等，2008）。了解昆虫性二型性不仅是正确认识物种特征的要求，也是有效防控害虫和充分利用天敌的基础。自然界中，昆虫通过嗅觉感受环境中的性信息素和植物挥发物等信息化合物，完成配偶选择、定位食物和寻找庇护场所等行为（李凯等，2013；Zhu *et al.*，2013）。在许多昆虫中发现，雌虫雄虫对信息化学物的感知与利用方式存在明显的区别（Sen *et al.*，2005）。触角是昆虫主要的嗅觉感受器官，通过接受气味、温度和湿度的感器将信息传递到神经细胞，使昆虫产生神经冲动，做出相应的行为反应（娄永根和程家安，2001；Cui *et al.*，2018）。一般雄蜂触角较雌蜂长，触角节数较雌蜂多；雌雄蜂的触角外形也存在差异，如雄性二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis* 的触角为丝状，雌性为亚串珠状（张桂筠和肖蔼祥，1992；董文霞和张钟宁，2006；刘樾和王永模，2018）；触角上的感器种类也存在性别差异，如大多数雌蜂触角上都着生有单孔感受器，而对应的雄峰无（Baaren *et al.*，1996；Sen *et al.*，2005）；雌雄蜂对气味感知能力也有着明显差别，雌蜂偏向于感知与寄主相关的挥发物，如中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 雌蜂对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 诱导的植物挥发物的电生理反应明显大于雄蜂，雄蜂能被雌蜂体表的挥发物吸引，而雌蜂会释放 2 种醋酸酯类化合物吸引雄蜂（Salerno *et al.*，2012；石庆型等，2015）。

稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 是稻飞虱卵期的主要寄生性天敌，常年活动于稻田和周围田埂植被中，对飞虱卵的寄生率在 10%-70%之间，最高可达 80%以上（林庆胜等，2009）。稻虱缨小蜂雌蜂能够选择性的利用植物挥发物寻找寄主，对来自褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 诱导的挥发物如水杨酸甲酯、石竹烯等有明显的趋向行为（汪鹏和娄永根，2013；张宇皓等，2016）。有研究表明稻虱缨小蜂雌雄蜂的触角外形、感器的种类和数量存在明显差异（娄永根等，1996）。近年来，大量的研究多集中在用 Y 型管分析稻虱缨小蜂雌蜂对水稻挥发物的行为反应，而对雄蜂的研究也较少（Lou *et al.*，2005；汪鹏和娄永根，2013；Zhu *et al.*，2013；张宇皓等，2016；李婷等，2018）。

昆虫触角电位技术（Electroantennography，EAG）是测量和记录昆虫触角在接触不同物质时电位的变化，可反映昆虫嗅觉感受器与行为之间的联系（Burrows *et al.*，2019）。EAG 测量的结果反映的是一根触角上所有化学感器对刺激物电生理反应的总和，具有很高的敏感性与选择性，是昆虫信息素测定的重要工具之一（Rebora *et al.*，2017）。因此，测量触角电位值的变化能直观反映寄生蜂对化学信息的生理反应，在螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis*、烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 和中红侧沟茧蜂等多种寄生蜂电化学生理反应方面已有应用（Sen *et al.*，2005；董文霞等，2008；Burrows *et al.*，2019）。

为进一步探索稻虱缨小蜂雌雄蜂之间对信息化合物的感受差异，本研究通过建立稻虱缨小蜂的电生理检测方法，测量雌雄蜂对已知部分生物活性的 9 种水稻挥发物的响应，筛选得到活性化合物，分析雌雄蜂对并不同浓度的活性化合物的敏感性。研究结果可为揭示缨小蜂与植物挥发物间的复杂关系提供新的技术手段和信息，为深入研究寄生蜂对寄主生境化合物的识别机制提供基础资料。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

2016 年，褐飞虱采自广东省华南农业大学苗圃农场（N 23°9′3″，E 113°20′2″），并带回室

内。用水稻水培苗长期饲养，水稻品种为黄华占。

稻虱缨小蜂于 2018 年在华南农业大学苗圃农场水稻田诱集，用带褐飞虱卵的水稻苗饲养于养虫笼（40 cm × 40 cm × 45 cm，100 目尼龙网）内。将养虫笼置于人工气候箱（GXZ-380D 型，浙江宁波江南仪器厂）中，饲养条件设置为光周期 14 L：10 D，温度为 25 ℃（王冰洋等，2020）。

1.2 供试化合物的配制

供试的 9 种已知部分生物活性水稻挥发物均购自于 Sigma-Aldrich 公司。将 9 种样品和标准样品叶醇溶于液体石蜡油中，配置成 100 g/L 的溶液，充分混合。将芳樟醇、顺-柠檬烯、反-石竹烯、顺-茉莉酮、橙花叔醇和反-2-己烯醇稀释成 0.01、0.1、1、10、50 g/L 浓度系列。各样品名称、生物活性及参考文献见表 1。

表 1 试验用化合物种类和生物活性注

Table 1 List of chemicals used in EAG studies

化合物 Chemical	生物活性 Biological activity	参考文献 References
萜烯类 Terpenoids		
顺-柠檬烯 Cis-limonene	虫害诱导的挥发物，无效果 HIPV, no effect	Lou *et al.*，2005；汪鹏和娄永根，2013
芳樟醇 Linalool	虫害诱导的挥发物，吸引 HIPV, attraction	Lou *et al.*, 2005；张宇皓等，2016
反-石竹烯 Trans-caryophyllene	虫害诱导的挥发物，低浓度吸引，高浓度趋避 HIPV, low concentration attract, high concentration tend to avoid	Lou *et al.*, 2005；张宇皓等，2016
橙花叔醇 Nerolidol	虫害诱导的挥发物，无效果 HIPV, no effect	Lou *et al.*，2005；汪鹏和娄永根，2013
绿叶气体 Green leaf volatiles		
茉莉酸甲酯 Methyl jasmonate	虫害诱导的挥发物，– HIPV, –	Lou *et al.*，2005
水杨酸甲酯 Methyl salicylate	虫害诱导的挥发物，吸引 HIPV, attraction	Lou *et al.*, 2005；张宇皓等，2016
反-2-己烯醇 Trans-2-hexenol	–	–
顺-茉莉酮 Cis-jasmone	–	–
反-2-己烯醛 Trans-2-hexenal	褐飞虱的警戒素，吸引 Alarm pheromone of *N. lugens*, attraction	李凯等，2013；张宇皓等，2016
其他 Others		
叶醇 Leaf alcohol	阳性对照 Positive control	–
石蜡油 Paraffin oil	空白对照 Blank control	–

– 表示无参考文献描述。– indicates no reference description.

1.3 稻虱缨小蜂触角电位测量

1.3.1 触角电位仪准备 触角电位系统（EAG Kombi-probe，Syntech，Germany）包括：UN-06 直流/交流放大器、CS-55 刺激气流发生器、IDAC-2 数据记录控制器、MP-15 微动操作台含 PRG-3 电极、银制触角固定叉、Syntech 分析软件，连接部分使用特氟龙胶管。空气由刺激气流

发生器产生，气体流量为 300 mL/min，经蒸馏水过滤加湿后，吹在触角上，保持触角湿润。将 0.01 mL 的待测样品滴在巴斯德管中的滤纸条（10 mm × 40 mm）上，待溶剂充分挥发后，管口一端连接到气体控制装置上，另一端插入气体混合管上的侧孔，测量样品的刺激时间为 0.5 s。

1.3.2　稻虱缨小蜂触角样本制备　将稻虱缨小蜂置于 4 ℃冰块上，以减弱其活动。在体式镜下用解剖针将其头部切下，再切下一侧触角，稻虱缨小蜂雄蜂触角长度约为 0.7 mm，雌蜂触角长度约为 0.4 mm，用解剖针依次将虫体与头分离，切下一边触角，用导电硅胶（Sigma gel®，U.S.A）粘连在银电极叉两端（图 1）。将电极叉插入微动操作台，调动微动操作台，使电极叉离玻璃导管管口约 1 cm，使湿润的空气直接吹在触角上。待测量基线逐渐平稳后，进行测试。

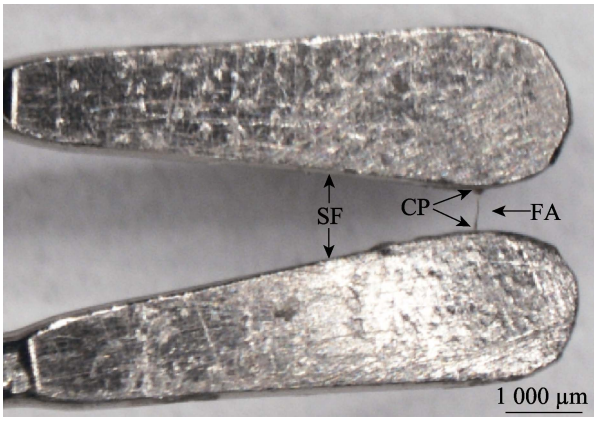

图 1　稻虱缨小蜂触角电极连接

Fig. 1　Silver electrode fork connecting the antennae

SF: 银电极叉；FA: 触角；CP: 连接位置。
SF: Silver fork; FA: Female antennae;
CP: Connection position.

1.3.3　触角电位测量流程　稻虱缨小蜂触角电位的测量方法参考石庆型等（2015）方法，并稍作修改，具体如下。将银电极插入 EAG 探头中，让触角在湿润的空气中浸润 2-3 min，待测量基线平稳后，脚踏板控制刺激，连续 2 次刺激的时间间隔为 30 s，确保触角活性复原，测量前后用对照化合物进行刺激，以平衡不同个体间的生理反应差异与随测量时间而减弱的触角活性。其中，叶醇为测量缨小蜂对不同类别化合物的触角电位时的对照样品，石蜡油为测量缨小蜂对化合物浓度变化的触角电位时的对照样品，每 1 h 刺激一次，测量一根触角在 6 h 内的 EAG 值变化情况，同一触角刺激次数不超过 20 次。测量缨小蜂对不同类别化合物的电生理反应时，测量样品顺序随机。测量缨小蜂对芳樟醇、顺-柠檬烯、反-石竹烯、顺-茉莉酮、橙花叔醇、和反-2-己烯醇（雌雄蜂差异显著的 6 种化合物）的浓度反应时，测量样品顺序从低浓度到高浓度。每个样品测量 20 根触角，3 个生物学重复。

1.4　数据处理与分析

稻虱缨小蜂响应化合物的相对 EAG 值计算参考董文霞和张钟宁（2006）。

$$\text{相对EAG} = \frac{\text{待测样品测量值} \times 2}{\text{对照样品前测量值} + \text{对照样品后测量值}}$$

数据使用 SPSS ver 20.0 软件进行统计分析，采用 *t*-检验分析稻虱缨小蜂雌雄蜂对不同时间石蜡油和不同种类的化合物的相对 EAG 差异；采用 Duncan′s 多重比较分析雌雄蜂各自对不同种类与不同浓度的化合物的相对 EAG 值的差异显著性；两因素方差分析性别与化合物种类对相对 EAG 值的影响。

2　结果与分析

2.1　稻虱缨小蜂的触角电位测量

为验证稻虱缨小蜂触角的电生理活性变化，以石蜡油作为起始点（对照），测量一根触角在 6 h 内的 EAG 值变化情况（图 2：A）。雌雄蜂对石蜡油刺激的电生理响应在 5 h 内无显著差异，6 h 出现明显差异（t=9.029，P<0.05）。雄蜂活性在充分浸润与导电胶后，即 1 h 内，相对 EAG 值明显上升，雌蜂在 6 h 内的相对 EAG 值没有明显变化。为充分了解稻虱缨小蜂的电生理活性，单独检测一根雄蜂触角 48 h 内的 EAG 值变化，24 h 后，触角的 EAG 值为第一次刺激的 94%，48 h 后，触角的 EAG 值为第一次刺激的 65%。

实验中用到的 2 种对照化合物石蜡油和叶醇均能引起稻虱缨小蜂触角电位值的变化（图 2：B）。稻虱缨小蜂触角在石蜡油刺激下，雄蜂的

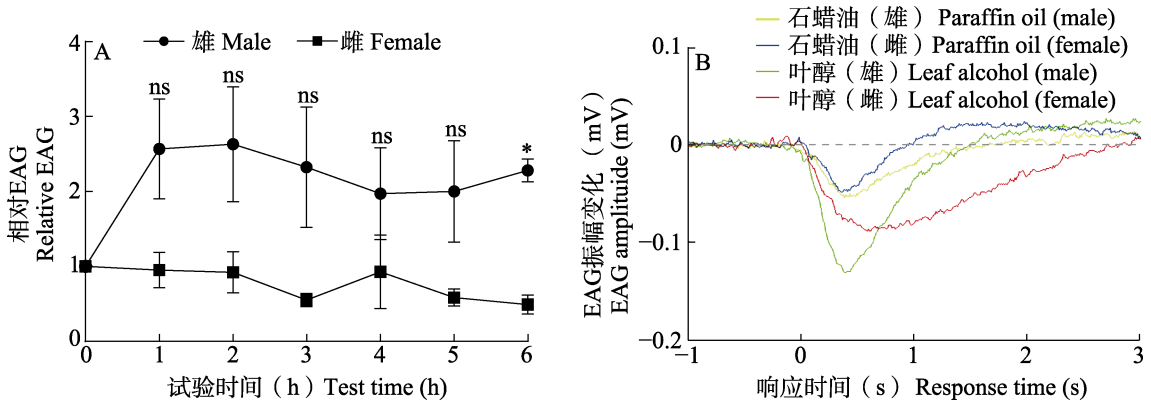

图 2　稻虱缨小蜂触角活性测试

Fig. 2　Electrophysiological activity detection in *Anagrus nilaparvatae* antennae

A. 6 h 内，稻虱缨小蜂对石蜡油刺激的相对 EAG 值变化；B. 缨小蜂雌雄蜂对对照化合物的触角电位波形变化。

A. Different relative EAG of *Anagrus nilaparvatae* response to paraffin oil in 6 hours; B. EAG response curves of both male and female antennae to reference control chemicals.

*代表同种挥发物的相对 EAG 经 *t*-检验在 0.05 水平上差异显著，ns 代表无差异显著。

* indicates significant difference at the 0.05 level by student's *t* -test, ns indicates no significant difference.

EAG 值为（0.051 39 ± 0.007 072）mV，雌蜂为（0.048 44 ± 0.008 468）mV。稻虱缨小蜂对 100 g/L 叶醇刺激，雄蜂的 EAG 值为（0.131 50 ± 0.008 939）mV，雌蜂为（0.085 06 ± 0.005 901）mV。将叶醇作为对照，代入前述公式后，得到各挥发物的相对 EAG 值。

2.2　稻虱缨小蜂雌雄蜂对不同种类的水稻挥发物的电生理反应

用 9 种相同浓度的挥发物刺激稻虱缨小蜂雄蜂的触角，比较相对 EAG 值发现，雄蜂对挥发物的相对 EAG 值总体偏低，仅反-2-己烯醛的相对 EAG 均值大于对照叶醇，即相对 EAG 值大于 1；雄蜂对醛类反-2-己烯醛的相对 EAG 值显著大于其它检测挥发物的，对酯类水杨酸甲酯和茉莉酸甲酯次之，对醇类芳樟醇和反-2-己烯醇稍次，对萜类反应最弱（图 3）。

雌蜂对挥发物的相对 EAG 值总体较高（图 3）。雌蜂对芳樟醇、反-2-己烯醛、反-石竹烯、顺-柠檬烯的相对 EAG 值均小于对照叶醇，而对其它 5 种挥发物的相对 EAG 值大于对照叶醇；雌蜂对顺-茉莉酮的相对EAG值显著大于其它测试挥发物，对芳樟醇的相对 EAG 值显著小于其他测试挥发物（图 3）。

稻虱缨小蜂雌雄蜂对不同种类的化合物的相对 EAG 值存在差异，且性别与挥发物种类之间存在交互作用（表 2）。在 9 种检测水稻挥发物中，稻虱缨小蜂雌雄蜂对 6 种的相对 EAG 值存在明显差异。6 种化合物中，雌蜂对顺-柠檬烯、反-石竹烯、橙花叔醇、反-2-己烯醇、顺-茉莉酮（3 种萜类、1 种醛和 1 种酮）的相对 EAG 值大于雄蜂。雄蜂对芳樟醇（萜类）的相对 EAG 值显著大于雌蜂。另外，尽管差异未达到显著水平，雌蜂对茉莉酸甲酯和水杨酸甲酯的相对 EAG 值大于雄蜂。

2.3　稻虱缨小蜂对梯度浓度挥发物的电生理反应

稻虱缨小蜂雌雄蜂对其中 6 种挥发物的相对 EAG 值存在明显差异，分别为芳樟醇、顺-柠檬烯、反-石竹烯、顺-茉莉酮、橙花叔醇和反-2-己烯醇，为进一步了解这些水稻挥发物浓度变化对雌雄蜂嗅觉反应的影响，设置浓度梯度进行电生理测试。

2.3.1　雄蜂对挥发物浓度变化的电生理反应

在 0.01-100 g/L 的浓度范围内，雄蜂对芳樟醇，顺-柠檬烯，顺-茉莉酮不同浓度挥发物的相对 EAG 值没有明显的变化（图 4：A，B，F）；对

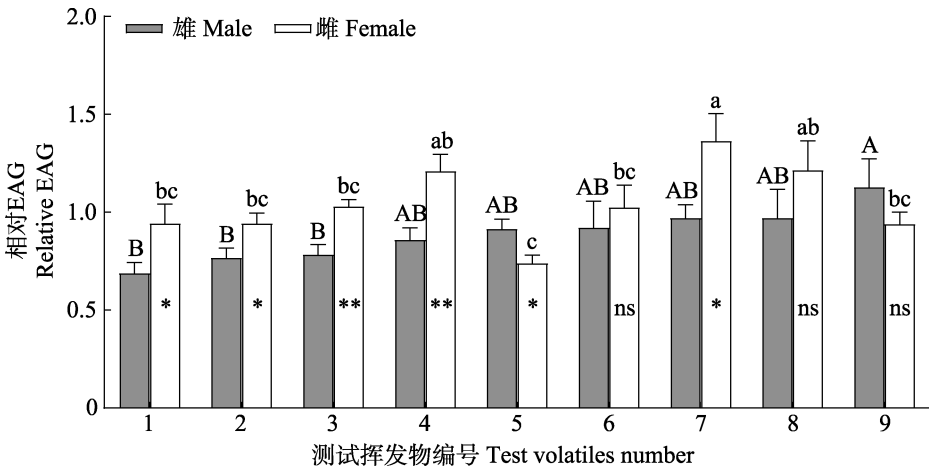

图 3　稻虱缨小蜂对浓度为 100 g/L 的水稻挥发物的相对 EAG 值

Fig. 3　Different relative EAG of *Anagrus nilaparvatae* response to rice volatiles at a concentration of 100 g/μL

1：反-石竹烯；2：顺-柠檬烯；3：橙花叔醇；4：反-2-己烯醇；5：芳樟醇；6：茉莉酸甲酯；7：顺-茉莉酮；8：水杨酸甲酯；9：反-2-己烯醛。

1: Trans-caryophyllene; 2: Cis-limonene; 3: Nerolidol; 4: Trans-2-hexenol; 5: Linalool; 6: Methyl jasmonate; 7: Cis- jasmone; 8: Methyl salicylate; 9: Trans-2-hexenal.

图中柱为平均值±标准误（*n*=20），柱上标有不同的大写字母代表雄峰相对 EAG 的差异显著，标有不同的小写字母代表雌蜂相对 EAG 的差异显著（ANOVA，*P*<0.05）。*，**分别代表同种挥发物的相对 EAG 经 *t*-检验在 0.05 水平和 0.01 水平上差异显著，ns 代表无差异显著。

Data in the figure are mean ± SE (*n*=20), histograms with different capital letters indicate significant difference among the male relative EAG, while lowercase letters indicate significant difference among the female (ANOVA, *P*<0.05). * and ** indicate significant difference at the 0.05 and 0.01 level by student's *t*-test, respectively, ns indicates no significant difference.

表 2　性别与挥发物种类对稻虱缨小蜂相对 EAG 值的影响

Table 2　Effect of sex and chemical kinds in the relative EAG of the *Anagrus nilaparvatae*

源 Source	Ⅲ型平方和 Type Ⅲ sums of squares	*df*	均方 Mean square	*F*	*P*
校正模型 Corrected model	4.720	17	0.278	3.572	<0.001
截距 Intercept	148.243	1	148.243	1 907.199	<0.001
性别 Sex	0.963	1	0.963	12.395	<0.001
化合物 Chemical	2.199	8	0.275	3.537	<0.001
性别×化合物 Sex × Chemical	1.547	8	0.193	2.488	0.015
误差 Error	10.960	141	0.078		
总计 Total	163.676	159			
校正的总计 Corrected totals	15.680	158			

反-石竹烯，橙花叔醇，反-2-己烯醇的不同浓度挥发物的相对 EAG 值有明显的差异(图 4：C-E)。随着浓度的上升，雄蜂对 1 g/L 和 100 g/L 的反-石竹烯的刺激产生了明显的电位差异，在 100 g/L 达到最大值（图 4：C）；对橙花叔醇的相对 EAG 值在 1 g/L 显著上升且达到最大后，于 50 g/L 明显下降（图 4：D）；对反-2-己烯醇的相对 EAG 值于 50 g/L 显著上升且达到饱和，即在最大测量浓度 100 g/L 没有明显变化（图 4：E）。

2.3.2　雌蜂对挥发物浓度变化的电生理反应

在测量的浓度范围内，雌蜂对 6 种挥发物的浓度变化的相对 EAG 值间有明显的差异（图 5）。雌

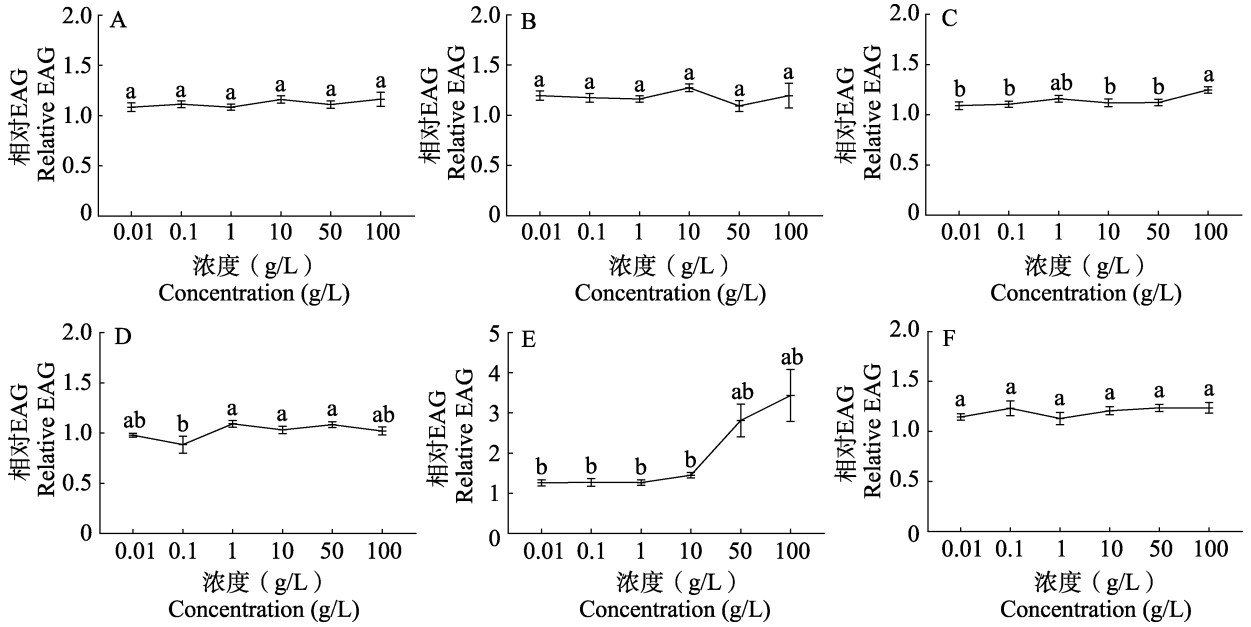

图 4　雄蜂对在不同浓度刺激下的相对 EAG 值

Fig. 4　Relative EAG in *Anagrus nilaparvatae* males response to different concentrations of stimulation

A. 顺-柠檬烯；B. 芳樟醇；C. 反-石竹烯；D. 橙花叔醇；E. 反-2-己烯醇；F. 顺-茉莉酮。

A. Cis-limonene；B. Linalool；C. Trans-caryophyllene；D. Nerolidol；E. Trans-2-hexenol；F. Cis-jasmone.

数据为平均值±标准误（*n*=20），点上标有不同小写字母表示相对 EAG 差异显著（ANOVA，*P*<0.05）。下图同。

Data are mean ± SE (*n*=20), dot with different lowercase letters indicate significant different among relative EAG (ANOVA, *P*<0.05). The same as below.

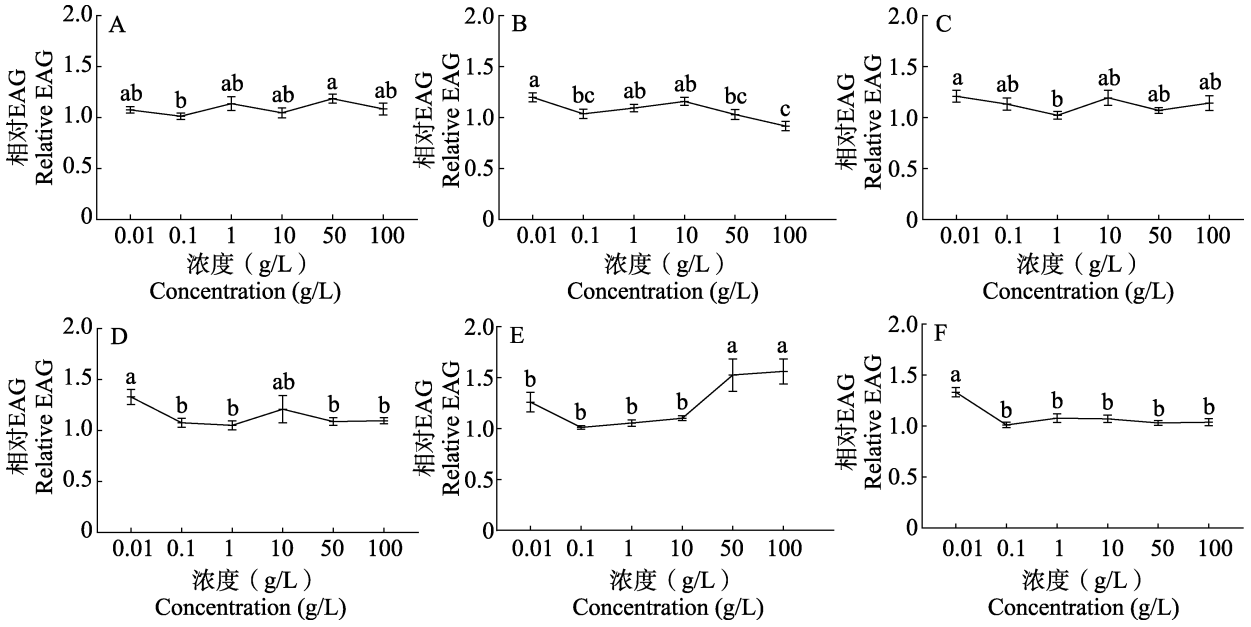

图 5　雌蜂对在不同浓度刺激下的相对 EAG 值

Fig. 5　Relative EAG in *Anagrus nilaparvatae* females response to different concentrations of stimulation

A. 顺-柠檬烯；B. 芳樟醇；C. 反-石竹烯；D. 橙花叔醇；E. 反-2 己烯醇；F. 顺-茉莉酮。

A. Cis-limonene；B. Linalool；C. Trans-caryophyllene；D. Nerolidol；E. Trans-2-hexenol；F. Cis-jasmone.

蜂对顺-柠檬烯和反-2 己烯醇的相对 EAG 值随浓度的上升而升高，达到最大值的浓度都是 50 g/L（图 5：A，E）；对浓度 0.01 g/L 的芳樟醇、反-石竹烯、顺-茉莉酮和橙花叔醇的相对 EAG 值最大，后随浓度的上升而降低（图 5：B-D，F）。

值得一提的是，雌蜂对顺-柠檬烯、芳樟醇和反-石竹烯的相对 EAG 值在浓度为 0.1、100、1 g/L 时明显降低（图 5：A-C）。

3　讨论

生活在相同栖境中的雌雄寄生蜂，对非性信息素类挥发物的反应基本类似（Sen *et al.*，2005；Rebora *et al.*，2017）。本研究结果发现，稻虱缨小蜂对非性信息素类的挥发物的电生理反应存在性别差异，雄蜂对醛类物质的电生理反应最强，而雌蜂对酯物质的电生理反应最强；对同类别化合物，如萜类、绿叶气体的反应也有差异。这表明稻虱缨小蜂雌雄蜂对挥发物响应的选择和利用方式存在明显的性别差异，即性二型性。稻虱缨小蜂响应挥发物的性二型性特征能为其觅食和生殖行为提供更大的灵活性，类似的情况也出现在其它寄生蜂中，如雌性烟蚜茧蜂对寄主诱导的挥发物的电生理反应显著高于雄蜂，中红侧沟茧蜂雌雄蜂对棉铃虫虫体挥发物的不同反应（石庆型等，2015）。雌雄蜂对挥发物的选择性接受可能是寄生蜂在复杂多变的环境中完成繁殖的一种适应性策略（董文霞等，2008；石庆型等，2015）。

稻飞虱的侵害会诱导水稻产生防御反应，进而引起挥发物各组分释放量的变化，其中萜类化合物被认为具有为稻虱缨小蜂提供寄主定位作用的一类化合物（Lou *et al.*，2005；刘晓丽和娄永根，2018）。在浓度 100 g/L 的化合物刺激下，稻虱缨小蜂雌雄蜂对萜类物质的电生理反应较其他类化合物弱，在稀释成低浓度后，雌蜂对萜类化合物有较强的电生理反应，特别是雌蜂对低浓度的芳樟醇、反-石竹烯、橙花叔醇等萜类物质的 EAG 值明显高于其它浓度，推测萜类物质可能在较低浓度下才表现出生物活性。

行为试验表明，稻虱缨小蜂对萜类化合物反-石竹烯不同浓度的行为反应不同，低浓度下对雌蜂起吸引作用，高浓度下趋避（张宇皓等，2016）。本研究采用电生理测定的方法证明了这种差异，雌蜂对 0.01 g/L 的反-石竹烯的电生理反应最强，而后 EAG 值随着浓度升高逐渐下降。顺-柠檬烯、芳樟醇也检测到有两次明显的电位变化，据此推测稻虱缨小蜂对其不同浓度的功能反应可能也存在差异。

触角电位仪能够灵敏而准确的对微小触角进行电生理检测。本研究采用触角电位仪记录稻虱缨小蜂对化合物的电生理活动，发现雌雄蜂对不同种类化合物的响应存在明显的差异。在后续研究挥发物与缨小蜂相互关系中，应重视雌雄蜂对挥发物的不同响应。本研究结果发现雌雄蜂触角在 6 h 内没有明显的活性变化，但在缨小蜂触角活性的测试中，需要有持续的湿润气体通过触角，否则触角会干燥断裂。缨小蜂触角在离体状态下能保持较长时间的电生理活性，这可为串联气相色谱分析复杂混合物对稻虱缨小蜂的影响提供时间控制方面的参考。EAG 测定主要是外围神经活性的总和，因此在分析触角嗅觉系统上存在一定的局限性，对于感器的具体功能，还有待于借助单细胞记录技术，从本质上探讨稻虱缨小蜂各类感器与寄主生境化合物的相关性，同时，还需借助色谱分析及分子手段进一步了解其对敏感化学信息的感受机制。

参考文献 (References)

Baaren JV, Barbier R, Nénon JP, 1996. Female antennal sensilla of *Epidinocarsis lopezi* and *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoids of pseudococcid mealybugs. *Canadian Journal of Zoology*, 74(4): 710–720.

Burrows M, Morawo T, Fadamiro H, 2019. Do age and mating status affect olfactory response of the parasitoid, *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) to host-related plant odors? *F1000Research*, 7: 1817.

Cui WC, Wang B, Guo MB, Liu Y, Jacquin-Joly E, Yan SC, Wang GR, 2018. A receptor-neuron correlate for the detection of attractive plant volatiles in *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology,* 97: 31–39.

Dong WX, Zhang F, Fang YL, Zhang ZN, 2008. Electroantennogram responses of aphid parasitoid *Aphidius*

gifuensis to aphid pheromones and host-plant volatiles. *Chinese Journal of Ecology*, 27(4): 591–595. [董文霞, 张峰, 方宇凌, 张钟宁, 2008. 烟蚜茧蜂对蚜虫信息素及烟草挥发物的触角电位反应. 生态学杂志, 27(4): 591–595.]

Dong WX, Zhang ZN, 2006. Antennal sensilla of *Microplitis mediator* observed with scanning electron microscope. *Acta Entomologica Sinica*, 49(6):1054–1059. [董文霞, 张钟宁, 2006. 中红侧沟茧蜂触角感受器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 49(6): 1054–1059.]

Li K, Chen LZ, Chen JM, He YP, Zhang JF, 2013. Extraction and component analysis of the volatile substance released by the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* and response of conspecifics to this substance. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(5): 1354–1363. [李凯, 陈列忠, 陈建明, 何月平, 张珏锋, 2013. 褐飞虱遇险释放挥发性物质的提取及成分分析. 应用昆虫学报, 50(5): 1354–1363.]

Li T, Wang CP, Jiang NN, Wei JQ, Mo JC, 2018. Attractiveness of rice plant volatiles to *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(3): 360–367. [李婷, 王成盼, 蒋娜娜, 尉吉乾, 莫建初, 2018. 水稻挥发物对稻虱缨小蜂的引诱效果研究. 应用昆虫学报, 55(3): 360–367.]

Lin QS, Huang SS, Hu MY, Li N, Zhang WL, 2009. Fecundity of *Anagrus nilaparvatae* parasitizing two rice hopper and the evaluation of its application potential. *Acta Ecologica Sinica*, 28(8): 4295–4302. [林庆胜, 黄寿山, 胡美英, 李娜, 张万里, 2009. 稻虱缨小蜂(*Anagrus nilaparvatae*)在两种稻飞虱上的生殖力及其应用潜能. 生态学报, 29(8): 4295–4302.]

Liu H, Wang YM, 2018. SEM observation on antennal sense organs of *Apanteles chilonis* (Munakata). *South China Agriculture*, 12(33): 137–139. [刘樾, 王永模, 2018. 二化螟盘绒茧蜂触角感器的扫描电镜观察. 南方农业, 12(33): 137–139.]

Liu XL, Lou YG, 2018. Comparison of the defense responses in rice induced by brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) and white-backed planthopper *Sogatella furcifera* (Horváth). *Journal of Plant Protection*, 45(5): 971–978. [刘晓丽, 娄永根, 2018. 褐飞虱与白背飞虱为害诱导水稻防御反应的比较. 植物保护学报, 45(5): 971–978.]

Lou YG, Du MH, Turlings TCJ, Cheng JA, Shan WF, 2005. Exogenous application of jasmonic acid induces volatile emissions in rice and enhances parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(9): 1985–2002

Lou YG, Cheng JA, 2001. Chemical sensory mechanisms of insects. *Chinese Journal of Ecology*, 20(2): 66–69. [娄永根, 程家安, 2001. 昆虫的化学感觉机理. 生态学杂志, 20(2): 66–69.]

Lou YG, Cheng JA, Xu JH, 1996. Scanning electron microscope observation on the antennal sense organs of *Anagrus nilaparvatae*. *Entomological Journal of East China*, 5(1): 17–20. [娄永根, 程家安, 徐钧焕, 1996. 稻虱缨小蜂触角感器的扫描电镜观察. 华东昆虫学报, 5(1): 17–20.]

Rebora M, Piersanti S, Frati F, Salerno G, 2017. Antennal responses to volatile organic compounds in a stonefly. *Journal of Insect Physiology*, 98: 231–237.

Salerno G, Lacovone A, Carlin S, Frati F, Conti E, Anfora G, 2012. Identification of sex pheromone components in *Trissolcus brochymenae* females. *Journal of Insect Physiology*, 58(12): 1635–1642.

Sen A, Raina R, Joseph M, Tungikar VB, 2005. Response of *Trichogramma chilonis* to infochemicals: An SEM and electrophysiological investigation. *Biocontrol*, 50(3): 429–447.

Shi QX, Luo QH, Zhao L, Zhou ZX, He GQ, Wei W, 2015. Extraction and identification of maize volatiles and cuticular volatiles of larval *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) related to hosthabitat and host location of parasitic wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(3): 244–255. [石庆型, 罗庆怀, 赵龙, 周正湘, 何广全, 韦卫, 2015. 与中红侧沟茧蜂生境与寄主定位相关的玉米及棉铃虫幼虫体表挥发性成分的提取与鉴定. 昆虫学报, 58(3): 244–255.]

Wang BY, Huang TF, Ma Y, Tang BJ, Zhou Q, Zhang GR, 2020. Biological and ecological characteristics of *Anagrus nilaparvatae* thermotolerant strain. *Chinese Journal of Biological Control*, doi: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.01.013. [王冰洋, 黄庭发, 马莹, 汤冰洁, 周强, 张古忍, 2020. 稻虱缨小蜂耐热品系的生物和生态学特征. 中国生物防治学报, doi:10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.01.013.]

Wang P, Lou YG, 2013. Screening and field evaluation of synthetic plant volatiles as attractants for *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang, an egg parasitoid of rice planthoppers. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 431–440. [汪鹏, 娄永根, 2013. 稻飞虱卵期寄生蜂稻虱缨小蜂引诱剂的筛选与田间试验(英文). 应用昆虫学报, 50(2): 431–440.]

Zhang GY, Xiao QX, 1992. SEM observation on antennal sense organs of *Spalangia endius* and *Nasonia vitripennis* (Hymehoptera: Pteromalidae). *Acta Entomologica Sinica*, 35(2): 154–159. [张桂筠, 肖蔼祥, 1992. 蝇蛹俑小蜂、丽蝇蛹集金小蜂触角感器的扫描电镜观察. 昆虫学报, 35(2): 154–159.]

Zhang YH, Li T, Mo Jian C, 2016. The attractiveness of rice plant volatiles to *Apanteles chilonis* Munakata and *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(3): 491–498. [张宇皓, 李婷, 莫建初, 2016. 二化螟盘绒茧蜂及稻虱缨小蜂对挥发物的嗅觉反应. 应用昆虫学报, 53(3): 491–498.]

Zhu P, Gurr GM, Lu Z, Heong K, Chen G, Zheng X, Xu H, Yang Y, 2013. Laboratory screening supports the selection of sesame (*Sesamum indicum*) to enhance *Anagrus* spp. parasitoids (Hymenoptera: Mymaridae) of rice planthoppers. *Biological Control*, 64(1): 83–89.