

两种麦田蚜茧蜂对蚜虫外激素行为反应的比较研究*

王璐** 王康 董洁 刘勇***

(山东农业大学植物保护学院, 泰安 271018)

摘要 【目的】麦长管蚜 *Sitobion avenae* (Fabricius) 是我国冬小麦产区的重要害虫, 燕麦蚜茧蜂 *Aphidius avenae* Haliday 和烟蚜茧蜂 *A. gifuensis* Ashmead 是麦田寄生蜂优势种。试验比较了 2 种蚜茧蜂对蚜虫报警外激素 (E β f) 和性外激素 (NEP) 的嗅觉行为反应, 为蚜虫外激素在害虫控制中的科学应用提供理论依据。【方法】本文以四臂嗅觉计测定了燕麦蚜茧蜂和烟蚜茧蜂对蚜虫报警外激素及性外激素的嗅觉行为趋向及反应阈值。【结果】烟蚜茧蜂雌蜂对高浓度的 E β f (1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 、0.1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) 具有显著的正趋向反应 ($P<0.01$), 而燕麦蚜茧蜂雌蜂对低浓度的 E β f (0.01 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 和 0.001 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) 具有显著的正趋向反应 ($P<0.01$)。0.1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ E β f 对 2 种蚜茧蜂雌蜂都有显著吸引作用 (烟蚜茧蜂雌蜂: $P<0.01$; 燕麦蚜茧蜂雌蜂: $P<0.05$)。烟蚜茧蜂雌蜂对设定浓度的 NEP 具有显著的趋向反应 (1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 和 0.01 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$: $P<0.01$; 0.1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 和 0.001 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$: $P<0.05$), 而燕麦蚜茧蜂对此没有明显的嗅觉行为反应。从嗅觉行为反应的选择系数看, 烟蚜茧蜂雌蜂对 1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 的 E β f 或 1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ NEP 的选择系数最高而燕麦蚜茧蜂雌蜂对 0.01 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 的 E β f 选择系数最高。【结论】E β f 和 NEP 可以作为麦田操纵寄生性天敌行为反应的信号化合物。烟蚜茧蜂可利用 E β f 或 NEP 作为寄主搜寻和定位的化学线索, 而燕麦蚜茧蜂仅可利用 E β f 作为寄主搜寻和定位的化学线索。

关键词 燕麦蚜茧蜂, 烟蚜茧蜂, 反- β -法尼烯 (E β f), 假荆芥内酯 (NEP), 嗅觉行为

Behavioral responses of *Aphidius avenae* Haliday and *A. gifuensis* Ashmead to the aphid pheromones (E)- β -farnesene and nepetalactone

WANG Lu** WANG Kang DONG Jie LIU Yong***

(College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)

Abstract [Objectives] The English green aphid, *Sitobion avenae* (Fabricius), is one of the most important pests of winter wheat crops in China. The wasps *Aphidius avenae* Haliday and *A. gifuensis* Ashmead are two important parasitoids of *S. avenae*. Comparison of the behavioral responses of these species to the aphid pheromones (E)- β -farnesene (E β f) and nepetalactone (NEP) was performed to improve the scientific application of aphid pheromones. [Methods] A four-arm olfactometer was used to determine the behavioral responses of *A. avenae* and *A. gifuensis* to different dose thresholds of E β f and NEP. [Results] Female *A. gifuensis* were significantly ($P<0.01$) attracted to higher doses (1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$, 0.1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) of E β f, whereas female *A. avenae* were significantly attracted to lower doses of E β f (0.01 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$, 0.001 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) ($P<0.01$). Both female *A. gifuensis* and female *A. avenae* were significantly attracted by 0.1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ E β f (*A. gifuensis*: $P<0.01$; *A. avenae*: $P<0.05$). *A. gifuensis* were also significantly attracted to the four candidate doses of NEP (1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$, 0.01 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$: $P<0.01$; 0.1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$, 0.001 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$: $P<0.05$), but *A. avenae* was not. The highest parameter selective coefficient of olfactory behavior was recorded in *A. gifuensis* in response to 1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ E β f or NEP, whereas that in *A. avenae* was only recorded at a dose of E β f 0.01 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$. [Conclusion] E β f or NEP could be as used as semiochemicals to attract these two parasitic wasps. *A. gifuensis*

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2017YFD201705); 农作物病虫害绿色防控 (SYL2017XTTD11)

**第一作者 First author, E-mail: aphid@sdaa.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: liuyong@sdaa.edu.cn

收稿日期 Received: 2017-02-14, 接受日期 Accepted: 2018-04-22

is attracted by E β f or/and NEP whereas *A. avenae* only appears to use E β f as a chemical cue over for locating aphid hosts in wheat fields.

Key words *Aphidius avenae* Haliday, *Aphidius gifuensis* Ashmead, (E)- β -farnesene, nepetalactone, olfactory behavior

麦蚜是世界小麦生产的主要害虫,也是我国黄淮冬麦区小麦生产的主要害虫。其秋季和春季发生高峰期适值小麦分蘖和灌浆期,严重影响小麦的产量和质量(刘勇等,2001)。麦蚜通过刺吸小麦植株韧皮部汁液、传播大麦黄矮病毒(Barley yellow dwarf virus, BYDV)和分泌蜜露降低小麦植株的光合效能等,严重影响小麦的产量和品质,造成小麦常年减产10%以上,大发生年份超过30%(Zhou *et al.*, 2013a, 2013b; 陈巨莲, 2014)。

在小麦蚜虫控制中,包括目前的“统防统治”,仍是以化学防治为主。小麦生产中大面积的化学农药的过量不合理使用,恶化了生态环境,加剧了生物多样性的破坏程度,影响了农产品的安全生产。即便是目前在小麦蚜虫控制中推广应用面积最大的新烟碱类杀虫剂吡虫啉,它也是引起鸟类数量降低的关键因子(Hallmann *et al.*, 2014)。因此开展小麦害虫的绿色防控策略与技术的研究具有重要意义。

蚜虫的报警外激素反- β -法尼烯(E β f)是一类特殊的昆虫化学信息素,它是当蚜虫遇到天敌攻击或外界扰动时,由其近尾端腹部背面两侧的腹管释放的一种倍半萜类化合物。能引起同种或异种其他蚜虫个体骚动并从栖息地迅速逃散或从植株上脱落等防御行为。同时也可作为蚜虫天敌寻找寄主或猎物的化学线索,如E β f可吸引七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* L.、异色瓢虫 *Harminia axyridis* (Pallas)、食蚜蝇、草蛉和寄生蜂(Verheggen *et al.*, 2007; Almohamad *et al.*, 2008; Heuskin *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2015; 梁晓辰等, 2016)。E β f在调控植物与蚜虫以及植物-蚜虫-天敌多营养层互作关系中起重要作用,使之成为目前研究最多、应用前景最好的一类昆虫信息素(Verheggen *et al.*, 2007; Bragard *et al.*, 2013; Bushra and Tariq, 2014)。

蚜虫的性外激素是由2种成分(-)-(1R, 4aS, 7S, 7aR)-荆芥醇和(-)-(4aS, 7S, 7aR)-假荆芥内酯按不同的比例组成(Pickett and Griffiths, 1980),只有少数蚜虫的性外激素是由(1R, 4aR, 7S, 7aR)-荆芥醇和(1S, 4aR, 7S, 7aR)-荆芥醇两种立体异构体组成(Campbell *et al.*, 1990)。蚜虫性外激素的2种主要成份荆芥醇和假荆芥内酯均可从植物香精油中提取(Müller and Buchbauer, 2011)。蚜虫性外激素对蚜虫的重要捕食性天敌大草蛉 *Chrysopa septempunctata* (Rambur) 具有引诱作用(Boo *et al.*, 1998; Koczor *et al.*, 2015)。翼蚜外茧蜂 *Praon volucre* (Haliday) (Lilley *et al.*, 1994; Glinwood *et al.*, 1998, 1999)、无网长管蚜茧蜂 *Aphidius ervi* Haliday (Glinwood *et al.*, 1998, 1999)和菜蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae* M'Intosh (Gabry *et al.*, 1997)可以把蚜虫性外激素作为搜寻寄主和寄主定位的化学线索。在寄生蜂种群中,对蚜虫性外激素的趋向反应是一个普遍现象(Kühbandner *et al.*, 2012; Benelli *et al.*, 2013)。

燕麦蚜茧蜂 *Aphidius avenae* Haliday 和烟蚜茧蜂 *A. gifuensis* Ashmead 是麦田寄生蜂优势种,2种蚜茧蜂种群数量在黄淮冬麦区可占麦蚜寄生蜂的90%以上,对抑制麦蚜的种群增长起重要作用(董洁等, 2012)。同时,烟蚜茧蜂寄主范围广,它也是桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer) 棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 和小麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* (Rondani) 的优势寄生蜂。本文旨在探明2种麦田蚜茧蜂对蚜虫报警外激素及性外激素的嗅觉行为趋向及反应阈值,为蚜虫外激素在害虫控制中的科学应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试昆虫 燕麦蚜茧蜂和烟蚜茧蜂分别

以麦长管蚜于人工气候室继代饲养(光周期 16 L:8D; $(22\pm 1)^{\circ}\text{C}$; 70% RH)。麦长管蚜以小麦品种鲁麦 22 幼苗饲养。种植小麦的塑料盆($9\text{ cm}\times 8\text{ cm}$)放置在养虫笼($75\text{ cm}\times 60\text{ cm}\times 90\text{ cm}$)中。僵蚜形成后,取之单独分装于小玻璃管中,1 支试管内 1 头僵蚜。取羽化 1 d 的成蜂用于行为测定。

1.1.2 试剂样品 蚜虫报警外激素 E β f 和性外激素假荆芥内酯(NEP)由比利时列日大学 Gembloux 昆虫功能与进化实验室 F. Francis 教授提供,2 种外激素皆为植物源,浓度为 $1\text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 。E β f 和 NEP 分别用石蜡油稀释成 1、0.1、0.01、0.001 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$,得到 E β f 1、E β f 10^{-1} 、E β f 10^{-2} 、E β f 10^{-3} 和 NEP 1、NEP 10^{-1} 、NEP 10^{-2} 、NEP 10^{-3} 各 4 个浓度。

1.1.3 试验仪器 试验所用四臂嗅觉计是由 Teflon®管连接而成,高 1.5 cm。从嗅觉计中间通气孔处到气味源为 40 cm,气味由特制小玻璃瓶释放。四臂嗅觉计中间为 10 cm 正方形区域。空气在进入味源前由活性炭过滤。嗅觉计中间的小孔处有抽气装置,空气流速为 $600\text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$,气泵抽气。每个 Teflon®管由流量计控制的空气流速为 $150\text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

1.2 试验方法与设计

1.2.1 2 种蚜茧蜂嗅觉反应的测定过程 针对 1、0.1、0.01、0.001 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 4 种不同浓度的 E β f 和 NEP,每头蚜茧蜂测试 5 min,记录每头成蜂在四臂嗅觉计任一臂中的停留时间以及 5 min 后在各臂中停留的虫量。每测试 3 头成蜂后,嗅觉计旋转 90° ,以消除空间方向的可能影响。E β f 和 NEP 的任一浓度测试反应成蜂数不少于 20 头。取 10 μL 待测试的不同浓度的 E β f 或 NEP,滴于 1 cm^2 的滤纸片上,放入特制玻璃小味源瓶中,其余 3 臂只滴加 10 μL 石蜡油为对照,每测试 1 头成蜂即更换滤纸片 1 次。每完成 1 种浓度测试后,分别用无水乙醇和蒸馏水清洗味源瓶及嗅觉仪,味源瓶放入 140°C 电热箱中烘焙 2 h 以上再用。试验在 8:00-17:00 进行,室内温度为 $(22\pm 1)^{\circ}\text{C}$,嗅觉计上方光强为 260 lx。

1.2.2 数据处理和统计分析 四臂嗅觉计试验中把被测成蜂在处理臂停留的时间与其它 3 臂停留时间的平均值作非参数统计 Wilcoxon 成对数据的比较检验,计算相应的显著水平。分析软件采用 SPSS 16.0。数据统计中引入成蜂在处理臂和对照臂中停留时间的比(T/C),作为分析单头成蜂偏好反应的持续程度的参数,T/C 越高,则嗅觉反应的持续性越强;引入选择系数 $(5\text{ min 后处理臂中的昆虫数量}-\text{对照臂中的昆虫数量})/3)/\text{总反应昆虫数量}$,作为分析成蜂群体反应趋势的指标,综合分析 2 种蚜茧蜂对 E β f 和 NEP 的嗅觉反应特点。

2 结果与分析

2.1 2 种蚜茧蜂对 E β f 的嗅觉行为反应

高浓度的 E β f ($1\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 、 $0.1\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$)对烟蚜茧蜂雌蜂有极显著的吸引作用($P<0.01$),而低浓度的 E β f ($0.01\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 和 $0.001\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$)对燕麦蚜茧蜂雌蜂有极显著的吸引作用($P<0.01$)。 $0.1\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 对 2 种蚜茧蜂雌蜂都有显著吸引作用。烟蚜茧蜂雄蜂对 E β f 的趋向作用明显强于燕麦蚜茧蜂雄蜂(表 1)。

2.2 2 种蚜茧蜂对 E β f 的嗅觉行为反应的选择系数

从 2 种蚜茧蜂对 E β f 的群体反应结果看(图 1),燕麦蚜茧蜂雌蜂($n=27$)和雄蜂($n=21$)对 $1\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 选择系数为负数,表明群体无正反应。燕麦蚜茧蜂雌蜂对 $0.01\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 的选择系数最高为 0.71,雌雄蜂群体反应差别较大。而烟蚜茧蜂雌蜂对 $1\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ ($n=24$) 选择系数最高,为 0.71,雌蜂的群体反应差别较大而雄蜂变化不大(图 2)。

2.3 2 种蚜茧蜂对 NEP 的嗅觉行为反应

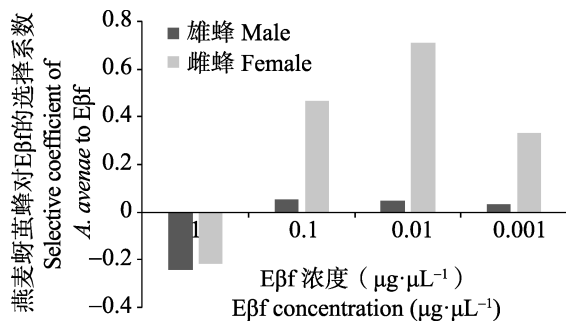
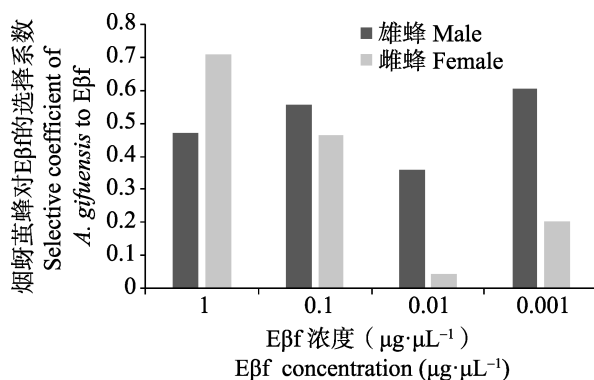
烟蚜茧蜂雌蜂对此 4 种浓度的 NEP 都具有显著的趋向反应;雄蜂除 $0.001\text{ }\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 剂量外,也有显著的趋向反应。但是,燕麦蚜茧蜂雌蜂和雄蜂对此 4 种浓度的 NEP 都没有显著的嗅觉行为反应(表 2)。

表 1 烟蚜茧蜂和燕麦蚜茧蜂在 E β f 嗅觉计中的停留时间 (s) (平均值 $\pm$ 标准误)Table 1 Durations of *Aphidius gifuensis* and *A. avenae* stayed in the E β f treated and control arms (s) (mean $\pm$ SE)

	E β f ($\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$)	烟蚜茧蜂 (♀)	烟蚜茧蜂 (♂)	燕麦蚜茧蜂 (♀)	燕麦蚜茧蜂 (♂)
		<i>A. gifuensis</i> (♀)	<i>A. gifuensis</i> (♂)	<i>A. avenae</i> (♀)	<i>A. avenae</i> (♂)
1	处理 Treatment	118.21 $\pm$ 13.37	92.54 $\pm$ 13.37	18.17 $\pm$ 6.56	24.00 $\pm$ 7.18
	对照 CK	30.36 $\pm$ 4.66	36.53 $\pm$ 4.26	76.94 $\pm$ 4.32	71.69 $\pm$ 6.09
	T/C	3.89**	2.53**	0.24**	0.33**
10 ⁻¹	处理 Treatment	109.35 $\pm$ 16.07	112.00 $\pm$ 22.08	104.44 $\pm$ 21.30	60.45 $\pm$ 14.91
	对照 CK	31.97 $\pm$ 6.56	29.90 $\pm$ 6.64	48.41 $\pm$ 8.07	44.77 $\pm$ 7.56
	T/C	3.42**	3.75**	2.16*	1.35
10 ⁻²	处理 Treatment	39.20 $\pm$ 11.45	85.86 $\pm$ 26.06	171.29 $\pm$ 17.56	47.73 $\pm$ 18.97
	对照 CK	38.53 $\pm$ 7.26	23.38 $\pm$ 6.05	14.48 $\pm$ 2.35	32.38 $\pm$ 4.94
	T/C	1.02	3.67*	11.83**	1.47
10 ⁻³	处理 Treatment	64.89 $\pm$ 18.51	81.00 $\pm$ 18.97	134.96 $\pm$ 21.72	73.25 $\pm$ 11.30
	对照 CK	32.80 $\pm$ 4.82	20.67 $\pm$ 4.72	33.04 $\pm$ 6.31	57.39 $\pm$ 3.55
	T/C	1.98	3.92*	4.08**	1.28

T/C 为处理与对照之比。*：P<0.05，表示差异显著；**：P<0.01，表示差异极显著。下表同。

T/C refers to average duration in treated arm / average duration in three control arms; * means significantly different at P<0.05 level, ** means extremely significantly different at P<0.01 level. The same below.

图 1 燕麦蚜茧蜂对不同浓度 E β f 的选择系数Fig. 1 Selective coefficients of *Aphidius avenae* to E β f图 2 烟蚜茧蜂对不同浓度 E β f 的选择系数Fig. 2 Selective coefficients of *Aphidius gifuensis* to E β f

2.4 2 种蚜茧蜂对 NEP 的嗅觉行为反应的选择系数

从群体反应结果看 (图 3, 图 4), 燕麦蚜茧蜂雌蜂和雄蜂对 NEP 选择系数较小, 多在 0.2 左右, 而且雌雄蜂间差异不大; 烟蚜茧蜂对 NEP 的选择系数明显高于燕麦蚜茧蜂, 对 1 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 的 NEP 的选择系数最高达 0.778 ($n=25$)。

3 讨论

利用昆虫外激素控制害虫是害虫绿色防控的重要手段。大多数蚜虫受到惊扰时会从腹管分泌报警外激素 E β f, 周围的其他蚜虫感知后, 有翅蚜飞离警告区域或寄主植物, 无翅蚜受惊扰后远离寄主植物或移动到新的取食区域 (Verheggen *et al.*, 2007; Bushra and Tariq, 2014)。外源释放一定浓度的 E β f, 干扰蚜虫正常取食, 一方面增大蚜虫种群自然死亡率, 另一方面增加其与天敌或药剂的接触机会 (Cui *et al.*, 2012a)。而且 E β f 可以调控天敌的行为, 吸引捕食性和寄生性天敌, 抑制蚜虫的种群增长 (Cui *et al.*, 2012b)。

表 2 烟蚜茧蜂和燕麦蚜茧蜂在 NEP 嗅觉计中的停留时间 (s) (平均值±标准误)
Table 2 Durations of *Aphidius gifuensis* and *A. avenae* stayed in the NEP treated and control arms (s) (mean ± SE)

NEP ($\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$)		烟蚜茧蜂 (♀) <i>A. gifuensis</i> (♀)	烟蚜茧蜂 (♂) <i>A. gifuensis</i> (♂)	燕麦蚜茧蜂 (♀) <i>A. avenae</i> (♀)	燕麦蚜茧蜂 (♂) <i>A. avenae</i> (♂)
1	处理 Treatment	119.46±16.82	121.42±18.03	69.40±18.71	63.89±18.23
	对照 CK	32.20±5.32	34.17±5.59	35.03±5.72	52.67±6.10
	T/C	3.71**	3.55**	1.98	1.21
10^{-1}	处理 Treatment	90.96±19.18	137.70±21.46	44.89±15.85	70.54 ±20.37
	对照 CK	33.25±5.12	21.77±6.29	26.89±7.95	32.63±6.22
	T/C	2.74*	6.33**	1.67	2.16
10^{-2}	处理 Treatment	129.59±25.15	102.00±22.08	87.64±19.98	75.00±21.97
	对照 CK	36.04±7.43	36.82±8.35	38.58±8.10	40.03±9.43
	T/C	3.60**	2.77*	2.27	1.87
10^{-3}	处理 Treatment	81.52±17.16	68.33±16.90	86.7±20.88	50.75±13.09
	对照 CK	31.97±5.16	35.00±7.57	43.17±4.88	48.29±6.01
	T/C	2.55*	1.95	2.01	1.05

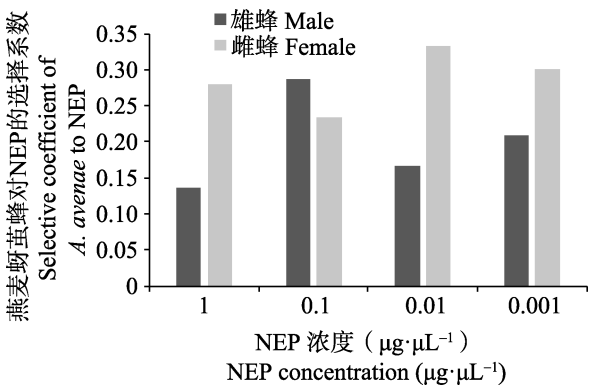


图 3 燕麦蚜茧蜂对不同浓度 NEP 的选择系数
Fig. 3 Selective coefficients of *Aphidius avenae* to NEP

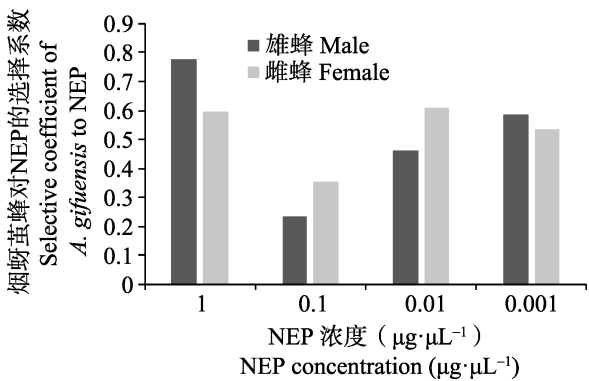


图 4 烟蚜茧蜂对不同浓度 NEP 的选择系数
Fig. 4 Selective coefficients of *Aphidius gifuensis* to NEP

研究表明,昆虫的性外激素等挥发物可以影响天敌对猎物的搜寻行为,对天敌昆虫具有吸引作用(Nakagawa *et al.*, 2005 ;Koczor *et al.*, 2010 ; Fernández-Grandon *et al.*, 2013 ;Cruz-López *et al.*, 2015)。许多天敌可以利用植食性昆虫用于长距离通讯的性外激素来进行定位。而且目前蚜虫 E β f 和 NEP 均可从植物精油中提取 (Müller and Buchbauer, 2011 ;Heuskin *et al.*, 2012),为 E β f 和 NEP 的深入研究和广泛应用提供了保障。本试验利用四臂嗅觉计测试了 2 种麦田蚜茧蜂烟蚜茧蜂和燕麦蚜茧蜂对蚜虫外激素 E β f 和 NEP 的嗅觉行为反应,以期为利用蚜虫外激素操纵蚜茧蜂的寄主搜寻和定位行为提供依据,继而提高寄生天敌搜寻寄主和寄主定位的效率。

在嗅觉反应试验中,2 种蚜茧蜂对 E β f 和 NEP 表现出了不同的嗅觉反应特点,本研究结果显示,烟蚜茧蜂雌蜂对高浓度的 E β f ($1\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ 、 $0.1\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) 表现为极显著的正趋向作用 ($P<0.01$),而燕麦蚜茧蜂雌蜂对高浓度的 E β f ($1\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) 则表现为极显著的负趋向作用 ($P<0.01$) (表 1)。在田间选择释放 E β f 时,应根据 2 种蚜茧蜂不同的发生时期以及种群密度

的大小来选择不同的释放浓度。当不同浓度的 NEP 作为气味源时, 2 种蚜茧蜂的 T/C 值均大于 1, 烟蚜茧蜂雌蜂对 NEP 具有极显著的正趋向反应, 而燕麦蚜茧蜂雌雄蜂则无明显反应 (表 2)。这说明 2 种蚜茧蜂在利用蚜虫外激素方面可能存在不同策略。燕麦蚜茧蜂的主要寄主是麦长管蚜, 麦长管蚜属于不全周期型蚜虫, 主害阶段行孤雌生殖, 无性蚜产生, 经寄主-寄生蜂寄生关系的长期演化, 燕麦蚜茧蜂对 NEP 没有明显的嗅觉行为趋向, 而对低浓度的 E β f 的有显著的正趋向作用。而烟蚜茧蜂寄主范围广, 除麦长管蚜外, 还有桃蚜、棉蚜和小麦二叉蚜等, 而桃蚜、棉蚜和小麦二叉蚜都有性蚜阶段。因此可以推测, 烟蚜茧蜂既可利用 NEP 作为寄主搜寻和定位的化学线索, 也可以利用 E β f 作为化学线索, 寄生适合度高, 寄主范围广。

从嗅觉行为反应的选择系数来看, 群体反应趋势基本一致。烟蚜茧蜂雌蜂对 2 种外激素的 $1 \mu\text{g} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ 的选择性强。燕麦蚜茧蜂雌蜂对 $0.01 \mu\text{g} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ 的 E β f 选择系数最高。综合单头成蜂偏好反应的持续程度 (T/C 值) 以及以选择系数为指标的成蜂群体反应趋势, 可以推断蚜虫 2 种外激素 E β f 和 NEP 可以作为麦田操纵寄生性天敌行为反应的信号化合物组分。

长远来看, 开发利用植物中的 E β f 和 NEP, 通过田间操纵寄生性或捕食性天敌的行为, 提高捕食率和寄生效果, 将会有广阔的应用前景。它可以作为新的稳定的害虫防治策略, 同时减少了对化学杀虫剂的使用。但关于蚜虫外激素在自然条件下的释放剂量、释放速率以及持续时间等, 尚需要进一步深入研究。

参考文献 (References)

- Almohamad R, Verheggen FJ, Francis F, Lognay G, Haubruge E, 2008. Emission of alarm pheromone by non-preyed aphid colonies. *Journal of Applied Entomology*, 132(8): 601–604.
- Benelli G, Giunti G, Messing RH, Wright MG, 2013. Visual and olfactory female-borne cues evoke male courtship in the aphid parasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 26(5): 695–707.
- Boo K, Chung I, Han KS, Pickett JA, Wadhams LJ, 1998. Response of the lacewing *Chrysopa cognata* to pheromones of its aphid prey. *Journal of Chemical Ecology*, (24): 631–643.
- Bragard C, Caciagli P, Lemaire O, Lopez-Moya JJ, MacFarlane S, Peters D, Torrance L, 2013. Status and prospects of plant virus control through interference with vector transmission. *Annual Review of Phytopathology*, 51: 177–201.
- Bushra S, Tariq M, 2014. How aphid alarm pheromone can control aphids: a review. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 47(13): 1563–1573.
- Campbell C, Dawson G, Griffiths D, 1990. Sex attractant pheromone of damson-hop aphid *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae). *Journal of Chemical Ecology*, (12): 3455–3465.
- Chen JL, 2014. Wheat Aphids and Management. Beijing: Shield Press. 190. [陈巨莲, 2014. 小麦蚜虫及其防治. 北京: 金盾出版社. 190.]
- Cruz-López L, Malo EA, Rojas JC, 2015. Sex pheromone of *Anastrepha striata*. *Journal of Chemical Ecology*, 41(5): 458–464.
- Cui LL, Dong J, Francis F, Heuskin S, Lognay G, Chen JL, Bragard C, Tooker J, Liu Yong, 2012a. E- β -farnesene synergizes the influence of an insecticide to improve control of cabbage aphids in China. *Crop Protection*, 35: 91–96.
- Cui LL, Francis F, Heuskin S, Lognay G, Liu YJ, Dong J, Chen JL, Song XM, Liu Y, 2012b. The functional significance of E- β -farnesene: Does it influence the populations of aphid natural enemies in the fields? *Biological Control*, 60(2): 108–112.
- Dong J, Liu YJ, Li PL, Lin FJ, Chen JL, Liu Y, 2012. Ecological effects of wheat-oilseed rape intercropping combined with methyl salicylate release on *Sitobion avenae* and its main natural enemies. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23(10): 2843–2848. [董洁, 刘英杰, 李佩玲, 林芳静, 陈巨莲, 刘勇, 2012. 间作与 MeSA 释放对麦长管蚜及其优势天敌的生态效应. 应用生态学报, 23(10): 2843–2848.]
- Fernández-Grandón GM, Woodcock CM, Poppy GM, 2013. Do asexual morphs of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*, utilise the aphid sex pheromone? Behavioural and electrophysiological responses of *M. persicae* virginoparae to (4aS, 7S, 7aR)-nepetalactone and its effect on aphid performance. *Bulletin of Entomological Research*, 103(4): 466–472.
- Gabry BJ, Gadomski HJ, Klukowski Z, 1997. Sex pheromone of cabbage aphid *Brevicoryne brassicae*: Identification and field trapping of male aphids and parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, 23(7): 1881–1890.
- Glinwood RT, Powell W, Tripathi CPM, 1998. Increased parasitization of aphids on trap plants alongside vials releasing synthetic aphid sex pheromone and effective range of the pheromone. *Biocontrol Science and Technology*, 8(4): 607–614.

- Glinwood RT, Du Y, Powell W, 1999. Responses to aphid sex pheromones by the pea aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *Aphidius eadyi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 92(2): 227–232.
- Hallmann CA, Foppen RPB, van Turnhout CAM, de Kroon H, Jongejans E, 2014. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature*, 509(7438): 341–343.
- Heuskin S, Lorge S, Godin B, Leroy P, Frère I, Verheggen FJ, Haubruge E, Wathélet JP, Mestdagh M, Hance T, Lognay G, 2012. Optimisation of a semiochemical slow-release alginate formulation attractive towards *Aphidius ervi* Haliday parasitoids. *Pest Management Science*, 68(1): 127–136.
- Koczor S, Szentkirályi F, Birkett MA, Pickett JA, Voigt E, Toth M, 2010. Attraction of *Chrysoperla carnea* complex and *Chrysopa* spp. lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) to aphid sex pheromone components and a synthetic blend of floral compounds in Hungary. *Pest Management Science*, 66(12): 1374–1379.
- Kühbandner S, Hacker K, Niedermayer S, Steidle JL, Ruther J, 2012. Composition of cuticular lipids in the pteromalid wasp *Lariophagus distinguendus* is host dependent. *Bulletin of Entomological Research*, 102(5): 610–617.
- Liang XC, Ji XL, Zheng LF, Liu Y, 2016. Behavioral responses of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) to aphid sex pheromone. *Journal of Environmental Entomology*, 38(2): 324–328. [梁晓辰, 纪祥龙, 郑鹭飞, 刘勇, 2016. 异色瓢虫对蚜虫性外激素的嗅觉行为反应研究. 环境昆虫学报, 38(2): 324–328.]
- Lilley R, Hardie J, Wadhams LJ, 1994. Field manipulation of *Praon* populations using semiochemicals. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences*, 16 (Suppl.): 221–226.
- Liu Y, Ni HX, Sun JR, Hu C, 2001. Different olfactory responses of wheat aphids to the volatiles of wheat plant with different resistant levels. *Scientia Agricultura Sinica*, 34(4): 391–395. [刘勇, 倪汉祥, 孙京瑞, 胡萃, 2001. 麦蚜对不同小麦抗性品种的嗅觉反应及其变异. 中国农业科学, 34(4): 391–395.]
- Müller M, Buchbauer G, 2011. Essential oil components as pheromones. A review. *Flavour and Fragrance Journal*, (1): 86–92.
- Nakagawa T, Sakurai T, Nishioka T, Touhara K, 2005. Insect sex-pheromone signals mediated by specific combinations of olfactory receptors. *Science*, 307(5715): 1638–1642.
- Pickett JA, Griffiths D, 1980. Composition of aphid alarm pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, (6): 349–360.
- Koczor S, Pickett JA, Birkett MA, 2015. Aphid sex pheromone compounds interfere with attraction of common green lacewings to floral bait. *Journal of Chemical Ecology*, 41(6): 550–556.
- Verheggen FJ, Fagel Q, Heuskin S, Lognay G, Francis F, Haubruge E, 2007. Electrophysiological and behavioral responses of the multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis* Pallas, to sesquiterpene semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 33(11): 2148–2155.
- Wang GP, Yu XD, Fan J, Wang CS, Xia LQ, 2015. Expressing an (E)- β -farnesene synthase in the chloroplast of tobacco affects the preference of green peach aphid and its parasitoid. *Journal of Integrative Plant Biology*, 57(9): 770–782.
- Zhou HB, Chen JL, Haubruge E, Francis F, 2013a. Adaptation of wheat-pea intercropping pattern in China to reduce *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) occurrence by promoting natural enemies. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 37(9): 1001–1016.
- Zhou HB, Chen JL, Liu Y, Frédéric F, Eric H, Bragard C, Sun JR, Cheng DF, 2013b. The influence of garlic intercropping or active emitted volatiles in releasers on aphid and related beneficial in wheat fields in China. *Journal of Integrative Agriculture*, 12(3): 467–473.