

昆虫抑性欲素研究进展*

饶 龙^{1,2} 钱明惠^{2**} 夏 斌¹ 秦长生² 徐金柱²

(南昌大学 南昌 330100; 2. 广东省林业科学研究院森保所 广州 510520)

摘 要 抑性欲素(anti-aphrodisiac)是雄性昆虫在交配过程中留给雌性的气味物质,该物质可以降低交配过的雌性对其它同种雄性的吸引力。本文综述了有抑性欲素研究报道的昆虫种类、抑性欲素对蝶类性行为的影响以及赤眼蜂对昆虫抑性欲素利用情况的研究进展。

关键词 抑性欲素, 性信息素, 研究进展

Research advances on insect sexual pheromone anti-aphrodisiac

RAO Long^{1,2} QIAN Ming-Hui^{2**} XIA Bin¹ QIN Chang-Sheng² XU Jin-Zhu²

(1. Nanchang University, Nanchang 330100, China;

2. Department of Forestry Protection, Guangdong Forestry Research Institute, Guangzhou 510520, China)

Abstract Anti-aphrodisiac is a kind of sexual pheromone of insects, which evolved in males to enhance their post-mating success by reducing the attractiveness of females to conspecific mates. Here, we provide a comprehensive overview about the insect species with research on their anti-aphrodisiac, the influences of anti-aphrodisiac on sexual cooperation/conflict about butterflies, and the exploitation and learning ability of egg parasitoids *Trichogramma* on *Pieris*.

Key words anti-aphrodisiac, sexual pheromone, research advance

化学通讯对昆虫寻找食物、寄主、配偶以及产卵地点等起到至关重要的作用(Krebs and Davies, 1979),在植食性昆虫和其卵寄生蜂的相互作用中也起着重要的作用(Vinson, 1984; Stowe *et al.*, 1995; Hilker and Meiners, 2002a),但是如果它们的种内化学通讯方式被天敌探测到,其种内信息通讯安全将受到威胁。

为了在植物的海洋中定位寄主昆虫卵的位置,寄生蜂不但通过感受寄主昆虫产卵引起的寄主植物的化学变化(Hilker and Meiners, 2002b; Fatouros *et al.*, 2005a),而且还可以通过探测寄主昆虫的种内化学通讯信号来定位寄主(Vet and Dicke, 1992)。已有多项研究证明卵寄生蜂可以探测并利用寄主的性激素信号(Noldus, 1989; Noldus *et al.*, 1991a, 1991b; Arakaki *et al.*, 1996),但寄生蜂对寄主抑性欲素(anti-aphrodisiac)利用的研究一度被忽视。抑性欲素是某些鞘翅目、膜翅目和鳞翅目昆虫雄性在交配过程中留给雌性的

气味物质,可以降低交配过的雌性对其它雄性的吸引力(Happ, 1969; Gilbert, 1976; Kukuk, 1985)。菜粉蝶属 *Pieris* 有些种类的雄性蝴蝶就可以在交配过程中将其特有的抑性欲素留给雌性,从而降低对其它雄性的吸引力(Andersson *et al.*, 2000, 2003)。本文对已报道过抑性欲素的昆虫种类、抑性欲素对蝶类性行为的影响以及赤眼蜂探测和学习菜粉蝶抑性欲素的研究进展进行了综述。

1 有抑性欲素研究报道的昆虫种类

据以往的研究,有抑性欲素的昆虫有8种,还有3种目前的研究认为可能有,具体的昆虫种类见表1。

1.1 鞘翅目昆虫的抑性欲素研究

Happ 在 1969 年研究黄粉甲 *Tenebrio molitor* 时,推测雌性黄粉甲不仅会通过发出的气味物质来吸引异性,而且会通过某些气味来减弱雌性对

* 资助项目:国家自然科学基金项目(31071743)。

**通讯作者, E-mail: qmingh@qq.com; 547392236@qq.com

收稿日期:2011-01-19,接受日期:2011-07-24

其它同种雄性的吸引力。在通过比较交配前后雌虫对雄虫吸引情况,发现交配后的雌虫对雄性的吸引力确实明显的下降,证实了雄性黄粉甲会在交配时传递一些物质给雌性,从而降低雌性对其他雄性的吸引力,这类交配时传递的物质称为抑性欲素。

1.2 鳞翅目昆虫的抑性欲素研究

1975 年, Hendricks 和 Shaver 发现雄性烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 可能在交配时传递了某些混合物给雌性,从而抑制了交配后雌性夜蛾对同种雄性的吸引力。Gilbert 在 1976 年通过瓦氏袖蝶 *Heliconius erato* 个体之间遗传杂交的方法,得知交配后雌蝶腹部特殊腺体发出的物质是来源于雄蝶,而该物质是雄性在交配时传递给雌性的,并且通过行为学实验证明这种物质是抑性欲素。在 2008 年 Schulz 等研究了瓦氏袖蝶的近缘种诗神袖蝶 *Heliconius melpomene*,通过标记喂食实验和化学分析等方法,发现该蝶雄性会在羽化 1 d 后产生 (Z)- β 罗勒烯 [(Z)-Beta-ocimene],雄蝶会在交配时把该物质传递给雌蝶,用来抑制雌蝶对其他雄蝶的吸引,并证明该蝴蝶抑性欲素的化学成分是 (Z)- β 罗勒烯。2000 年, Andersson 等研究比较了交配后和未交配的雌性暗脉菜粉蝶 *Pieris napi* 对雄蝶求偶行为响应时间的不同,指出因为抑性欲素的存在使得交配过的雌性菜粉蝶对雄蝶吸引力显著低于未交配雌蝶,并且通过气质联用仪 (GC-MS) 测定了其抑性欲素的化学成分,得知该蝶的抑性欲素化学成分是水杨酸甲酯 (methylsalicylate, MeS),而标记实验也证明了只有雄蝶才会合成该物质。Andersson 等 (2003) 用同样方法研究了暗脉菜粉蝶的 2 个近似种小菜粉蝶 *Pieris rapae* 和大菜粉蝶 *Pieris brassicae*,发现雄性小菜粉蝶利用苯基丙氨酸 (phenylalanine) 和色氨酸 (tryptophan) 作为先导物合成其抑性欲素—水杨酸甲酯和吲哚 (indole);而雄性大菜粉蝶是以苯基丙氨酸 (phenylalanine) 为先导物合成该蝶抑性欲素—苯乙腈 (benzyl cyanide),并且指出暗脉菜粉蝶和小菜粉蝶的抑性欲素和它们雄性发出的气味不是同一类成分,而大菜粉蝶的抑性欲素和其雄性发出的气味是同一类成分。

1.3 其它昆虫中的抑性欲素

1985 年, Kukuk 研究指出野外未交配的膜翅

目隧蜂 *Lasioglossum zephyrum* 其雌性发出的气味对雄性有很强的吸引力,并且随着气味浓度的增加,被吸引的雄性数量也越多,但是雌性隧蜂一旦交配后,其吸引雄性的能力明显下降,表明可能是在交配时雄蜂给雌蜂传递了抑性欲素,从而降低了雌性吸引其他雄蜂的能力。King 和 Dickenson (2008) 通过行为学的方法研究卵寄生蜂蝇蛹俑小蜂 *Spalangia endius* 选择交配对象的情况,也发现雄蜂在靠近交配了的雌性不久后就会放弃交配,而放弃的原因可能是交配后雌蜂的抑性欲素和其它因素综合作用的结果。

Harraca 等在 2010 年研究半翅目温带臭虫 *Cimex lectularius* 时也发现其雄性若虫会产生抑性欲素来干扰同种雄性,避免雄性在寻找交配对象时把过多的能量浪费在已经交配后的雌性上。而双翅目黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 其雄性在交配时会传递给雌性一些烃类物质,这些物质会在雌性中存在一段时间,推测这些烃类物质可能起到抑性欲素的作用 (Scott, 1986; Scott and Jackson, 1988)。1990 年, Scott 和 Jackson 通过比较可以正常释放气味信号的交配后正常的雌性黑腹果蝇和去除了头部不能释放气味信号的交配后雌性黑腹果蝇,发现雄性黑腹果蝇对于可以释放气味的交配后雌蝇的求偶时间显著少于不能释放气味的雌蝇,证实了交配后的雌性黑腹果蝇会释放抑性欲素。

Fleischman 和 Sakaluk (2004) 通过人工控制直翅目家蟋蟀 *Acheta domesticus* 雄性交配时传递给雌性精液的数量,并记录这些雌性再次交配的情况。发现在交配时传递给雌性的精囊物质,这些物质不论数量的多少,在存留于雌性体内时对于抑制雌虫再次进行交配没有明显的作用。因此推断,雄性家蟋蟀在交配时可能没有传递给雌虫抑性欲素。

2 抑性欲素对蝶类性行为的影响

2.1 抑性欲素对蝶类交配模式的作用

抑性欲素的作用是降低交配后雌性对雄性的吸引力,也就是减少了雌性再次交配的可能性。那对于产生抑性欲素的蝶类而言,其意义何在?对于瓦氏袖蝶来说,其交配模式是保守的一雄一雌制,抑性欲素的作用主要是强化了这种模式 (Gilbert, 1976)。但是对其它种类的蝶类来说,

表 1 有抑性欲素研究报道的昆虫种类

Table 1 Reported species with research on anti-aphrodisiac

昆虫种类 Insect species	是否有抑性欲素 Whether have anti-aphrodisiac	抑性欲素的化学成分 Chemical constitution
鞘翅目 Coleoptera		
黄粉甲 <i>Tenebrio molitor</i>	有 Yes	尚未报道 Not reported
鳞翅目 Lepidoptera		
烟芽夜蛾 <i>Heliothis virescens</i>	可能有 Maybe have	尚未报道 Not reported
瓦氏袖蝶 <i>Heliconius erato</i>	有 Yes	尚未报道 Not reported
诗神袖蝶 <i>Heliconius melpomene</i>	有 Yes	(Z)- β 罗勒烯 { (Z)-Beta-ocimene }
暗脉菜粉蝶 <i>Pieris napi</i>	有 Yes	水杨酸甲酯 Methyl-salicylate
小菜粉蝶 <i>Pieris rapae</i>	有 Yes	水杨酸甲酯 Methyl-salicylate 和吡啶 Indole
大菜粉蝶 <i>Pieris brassicae</i>	有 Yes	苯乙腈 Benzyl cyanide
膜翅目 Hymenoptera		
隧蜂 <i>Lasioglossum zephyrum</i>	可能有 Maybe have	尚未报道 Not reported
蝇蛹俑小蜂 <i>Spalangia endius</i>	可能有 Maybe have	尚未报道 Not reported
半翅目 Hemiptera		
温带床虱 <i>Cimex lectularius</i>	有 Yes	尚未报道 Not reported
双翅目 Diptera		
黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	有 Yes	某些烃类物质 Some hydrocarbons
直翅目 Orthoptera		
家蟋蟀 <i>Acheta domesticus</i>	可能没有 Maybe not have	

其释放的抑性欲素却有不同的作用。研究暗脉菜粉蝶时指出,交配后的雌性菜粉蝶将会面临 2 个问题:第一,雄性的求偶行为会干扰雌性的正常产卵 (Forsberg and Wiklund, 1989); 因为菜粉蝶产卵和交配这两个行为在野外都是需要良好的天气为前提的,并且都会持续一定的时间,而暗脉菜粉蝶交配的时间有时可达 21 h 之久 (Kaitala and Wiklund, 1995)。第二,雌蝶为躲避雄性的求偶,可能会被迫爬行到植物上进行产卵,从而花费更多的能量 (Forsberg and Wiklund, 1989)。因此在暗脉菜粉蝶中,抑性欲素的作用是可以帮助交配后的雌性抑制雄性对其求偶的行为,减少雄性对雌性产卵的干扰 (Andersson *et al.*, 2000)。从另一方面看,雄性暗脉菜粉蝶在交配时不仅传递精子给雌性同时也会传递大量的其他物质 (Wiklund *et al.*, 1993, 1998; Kaitala and Wiklund, 1994), 这些物质占雄性身体物质总量的 23%, 也就意味着雌性在吸收完这些物质后,才有可能再次接受新的雄性菜粉蝶的精子 (Forsberg and Wiklund, 1989), 所以雌性暗脉菜粉蝶在交配后有一个较长的物质不应期 (substantial refractory period), 过了 4 ~ 6 d 后才会再次交配 (Kaitala and Wiklund,

1994), 说明交配后的雌性暗脉菜粉蝶对雄性吸引力的下降,对雄性也是有益处的,避免了不同雄性个体精子之间的竞争 (Forsberg and Wiklund, 1989)。因此抑性欲素对于暗脉菜粉蝶两性来说都起着重要作用。

2.2 抑性欲素和蝶类交配次数的关系

蝴蝶的交配模式是从一雄一雌制向着一雄多雌制发展的 (Burns, 1968; Ehrlich and Ehrlich, 1978; Drummond, 1984; Wiklund and Forsberg, 1991)。而且雄性蝶类精液中也有帮助雌性提高产卵量和增加其寿命的物质 (Wiklund *et al.*, 1993; Kaitala and Wiklund, 1994; Wiklund *et al.*, 1998)。因此在蝶类中雌性进行多次交配同样能获得很多益处。而对于暗脉菜粉蝶来说,雌性会随着离上次交配时间越久,其对同种雄性的吸引力越强 (Wiklund *et al.*, 1993; Kaitala and Wiklund, 1994; Wiklund *et al.*, 1998)。有报道指出,野外种群仅有 12% 的雌性暗脉菜粉蝶一生只交配一次 (Bergstrom *et al.*, 2002)。但在试验条件下饲养,如果经常地用雄性求偶行为来刺激雌性暗脉菜粉蝶,雌蝶会有多次交配的倾向 (Bergstrom and Wiklund, 2002), 并且有报道证明这种变异倾向是

可以遗传的(Wedell *et al.*, 2002)。但是在暗脉菜粉蝶中,雌性交配次数的关键因素是雌蝶对其释放的抑性欲素能否自主的控制。如果交配后雌蝶能自由控制抑性欲素的释放,那么雌蝶就可以在进行一次交配后,再次进行交配(Andersson *et al.*, 2000)。那么雌蝶是否能自主控制抑性欲素的释放?雌性菜粉蝶在雄性求偶时,会有一个张开翅膀,抬起腹部的拒绝交配的姿势,并且会发出一些挥发性的气味(Obara, 1964)。研究证实交配和未交配的暗脉菜粉蝶在摆出这种姿势时都会自动释放气体,交配后雌蝶释放的是抑性欲素,而未交配雌蝶释放的是其他气体,说明该雌蝶释放抑性欲素是一个自动的行为,不受雌蝶自己控制(Andersson *et al.*, 2004)。并且暗脉菜粉蝶在第1次交配时,雄性给予雌性的精子数量最多(Wedell and Cook, 1999),同时雄性给予的抑性欲素—MeS也是最多的,因此在其雌性暗脉菜粉蝶第1次交配后,需经过一段较长的时间,待其消耗完其储存的抑性欲素才会再次交配(Andersson *et al.*, 2004)。

3 赤眼蜂对昆虫抑性欲素的利用

3.1 赤眼蜂对菜粉蝶抑性欲素的直接探测

目前已经有许多关于天敌对昆虫性信息素探测的研究报道,从Lewis等(1982)首次报道短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum* 对美洲棉铃虫 *Heliothis zea* 雌性腹部发出的性信息素的探测开始。此后有大量关于卵寄生蜂对飞蛾雌性发出性信息素探测的报道,Powell等(1999)对这些相关报道作了综述。那么,抑性欲素是否也会被卵寄生蜂探测到?Bai等(2004)研究玉米螟赤眼蜂 *T. ostrinae* 时,指出与未交配雌性亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 发出的气味相比,该赤眼蜂的雌蜂更加偏好于即将产卵的雌性亚洲玉米螟发出的气味。而Fatouros等(2008)指出这种特别的偏好很可能就是交配后的雌性亚洲玉米螟有抑性欲素的原因。他们通过双向选择法研究发现,寄生大菜粉蝶的甘蓝夜蛾赤眼蜂 *T. brassicae* 在有抑性欲素发出的一端停留时间比没有的一端显著延长,证明该赤眼蜂可以探测到交配后的雌性寄主发出的抑性欲素,并且会趋向已交配的雌性菜粉蝶,潜伏在其身上,随菜粉蝶的飞行,到达菜粉蝶的产卵地点,等待新卵产下后寄生(Fatouros *et al.*,

2005b)。在2010年他们进一步研究发现,甘蓝夜蛾赤眼蜂同样能先天的探测到大菜粉蝶的近缘种小菜粉蝶交配后雌性发出的抑性欲素。而Huigens等(2010)通过田间实验也证明,该赤眼蜂在很远的距离处,就会被交配后的雌性小菜粉蝶所吸引,远远超过了雄性和未交配的雌性。

3.2 赤眼蜂间接探测抑性欲素引发的寄主植物变化

赤眼蜂除了对菜粉蝶属发出的抑性欲素能直接探测,还能间接探测菜粉蝶抑性欲素引发的寄主植物的化学变化。Andersson等(2003)曾指出,大菜粉蝶和暗脉菜粉蝶它们发出的抑性欲素在他们寄生的十字花科的植物上也发现了。而Fatouros等(2008)发现大菜粉蝶在甘蓝植物上的产卵行为,会引起植物叶片表面化学信号的改变,这种信号的改变会吸引甘蓝夜蛾赤眼蜂来到产卵的叶片处,而诱发植物信号改变的物质是由交配后的雌性其腹部腺体发出的,并且证实该物质就是抑性欲素—苯乙腈(benzyl cyanide),他们也测试了未交配雌性发出的物质,结果不能引起植物信号改变。2009年同样方法研究小菜粉蝶,也发现交配后的雌性在产卵3 d后也能引发植物化学反应,吸引甘蓝夜蛾赤眼蜂来到雌蝶产卵处,并且证实引起植物反应的物质是由交配后雌性腹部生殖腺发出的,通过化学分析其成分得知该物质是吲哚(Fatouros *et al.*, 2009)。

3.3 赤眼蜂对菜粉蝶抑性欲素识别能力的学习

但并不是所有的赤眼蜂都能够先天性的探测到寄主发出的抑性欲素,有研究显示广赤眼蜂 *T. evanescens* 对大菜粉蝶发出性信素的利用没有甘蓝夜蛾赤眼蜂那么强,其搭载大菜粉蝶的行为,是没有偏好的,不能区分雌雄,也不能辨别出交配后和未交配的雌蝶(Fatouros *et al.*, 2007)。寄生蜂是否能学习到探测抑性欲素的这种能力呢?Scholler和Prozell(2002)指出广赤眼蜂能够通过学习,把印度谷螟 *Plodia interpunctella* 发出的性信息素(Z, E)-9,12-tetra-decadenyl acetate (ZETA)和寄主本身联系起来。Huigens等(2009)通过3个对照实验,其一,是仅仅让广赤眼蜂搭乘在交配后会发出抑性欲素的雌性大菜粉蝶身上,但是不让其寄生大菜粉蝶的卵;其二,让该赤眼蜂在大菜粉蝶卵上产卵,但是在产卵前不让其搭载在有抑性欲素气

味的雌蝶上;其三,让广赤眼蜂搭乘交配过的有抑性欲素气味的雌性大菜粉蝶上,并让其通过此方式找到菜粉蝶的卵并寄生,结果证明只有第3步才能让该赤眼蜂将雌性大菜粉蝶身上的抑性欲素气味与找到卵并寄生的好处联系记忆起来,学习到探测大菜粉蝶抑性欲素的能力。通过记忆阻断剂实验(Smid *et al.*, 2007),证明这种记忆可以持续24 h以上形成长期记忆,这对于寿命短暂的广赤眼蜂来说,是非常有意义的(Huigens *et al.*, 2009)。2010年他们研究报道,广赤眼蜂通过有意义的搭载学习过程后,也能探测到交配后雌性小菜粉蝶发出的抑性欲素,并且会搭载在其身上到达该蝶的产卵地点,但是并没有研究该学习记忆是否会形成长期的记忆(Huigens *et al.*, 2010)。

4 展望

抑性欲素作为昆虫的一种性信息素,现阶段研究比较多的是鳞翅目的菜粉蝶。那么在其他种类的昆虫中是否也会释放抑性欲素,特别是在一些农林害虫中,他们是否也会释放抑性欲素,其化学成分又是什么?寄生蜂能否对他们释放的抑性欲素进行探测等都有待研究。

国外有研究表明对于卵寄生昆虫来说,利用寄主发出性信息对其寻找到寄主的产卵地是很有帮助的。但Steidle和van Loon(2002)同时也指出卵寄生蜂利用昆虫间性信息是有限的,因为有些性信息存在时间短,难于发现和探测,同时寄主会在离产卵较远的地方发出性信息,并且很多性信息素未交配的雌虫也会发出,卵寄生蜂就算可以探测到,对其寄生的意义也不大(Fatouros *et al.*, 2008)。而和其他性信息素相比抑性欲素有其自己的特点。目前研究得知只有交配后的雌性才会发出抑性欲素,而寄生蜂通过探测抑性欲素寻找寄主卵,其准确性和可信性都比其他的性信息高(Fatouros *et al.*, 2008)。并且仅0.5 mm的微小赤眼蜂,其飞行能力和方向控制能力都很有限(Wajnberg and Hassan, 1994),而赤眼蜂通过探测寄主抑性欲素,可以很快找到新产的卵寄生,缩短了飞行和寻找寄主卵的时间,节省了能量和时间,提高了寄生的效率(Huigens *et al.*, 2009)。但是现在还不清楚,寄生蜂在各种复杂气味混合的自然环境里是如何探测到交配后雌性菜粉蝶发出的抑性欲素?同时Huigens等(2010)也发现单独用

人工合成的抑性欲素作用广赤眼蜂和甘蓝夜蛾赤眼蜂2种赤眼蜂时,2种蜂对抑性欲素都没有反应。只有当抑性欲素混合在雌蝶气味中时,赤眼蜂才能对其探测到,这种情况对赤眼蜂也是有意义的,使其不会对自然界普遍存在的一些和抑性欲素成分相同的物质也产生反应。但是这种探测的机理现在还不清楚,有待进一步研究。

而对于菜粉蝶属*Pieris*的昆虫来说,因其抑性欲素能被赤眼蜂探测到,可能会使其生存面临很大的压力(Huigens *et al.*, 2010)。Andersson等(2004)就指出雄性产生抑性欲素会对雌性的产卵率产生影响,但是其当时没有考虑到赤眼蜂寄生的因素。而赤眼蜂对寄主种内抑性欲素通讯所造成的压力是否会引起寄主昆虫抑性欲素的量或者化学成分的改变,这种改变能否遗传的研究均未见报道。总体上,目前对性信息素通讯系统遗传研究还比较少,根据目前的研究结果,知道主效基因和多基因效应对性信息素通讯系统的进化起重要的作用。赵新成和王琛柱(2006)对蛾类性信息素通讯系统的遗传与进化的研究进展作了综述。

我国赤眼蜂种类多,资源丰富(冯斌等, 2004)。赤眼蜂在林业上也应用广泛,松毛虫赤眼蜂不但用于防治松毛虫(李飞和于洪君, 2004),而且在野外发现了赤眼蜂搭乘在松毛虫身上的记录(Tabata and Tamanuki, 1940)。虽然赵新成(2005)介绍过Fatouros等(2005a)在*Nature*上发表赤眼蜂探测抑性欲素的研究成果,但国内还未见相关研究论文发表。而通过探讨赤眼蜂对自然界中寄主种内抑性欲素通讯进化的影响,对赤眼蜂这种定位寄主机制的深入研究不但能增进我们对昆虫性化学通讯进化的认识,更能提高昆虫的生物防治效率。

参考文献(References)

- Andersson J, Borg-Karlson AK, Wiklund C, 2000. Sexual cooperation and conflict in butterflies: a male-transferred anti-aphrodisiac reduces harassment of recently mated females. *Proc. R. Soc. B*, 267(1450):1271—1275.
- Andersson J, Borg-Karlson AK, Wiklund C, 2003. Antiaphrodisiacs in *Pieris* butterflies: a theme with variation! *J. Chem. Ecol.*, 29(6):1489—1499.
- Andersson J, Borg-Karlson AK, Wiklund C, 2004. Sexual conflict and anti-aphrodisiac titre in a polyandrous butterfly:

- male ejaculate tailoring and absence of female control. *Proc. R. Soc. B*, 271(1550):1765—1770.
- Arakaki N, Wakamura S, Yasuda T, 1996. Phoretic egg parasitoid, *Telenomus euproctidis* (Hymenoptera: Scelionidae), uses sex pheromone of Tussock moth *Euproctis taiwana* (Lepidoptera: Lymantriidae) as a kairomone. *J. Chem. Ecol.*, 22(6):1079—1085.
- Bai SX, Wang ZY, He KL, Wen LP, Zhou DR, 2004. Olfactory responses of *Trichogramma ostrinae* Pang et Chen to kairomones from eggs and different stages of adult females of *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Acta Entomol. Sinica*, 47(1):48—54.
- Bergstrom J, Wiklund C, 2002. Effects of size and nuptial gifts on butterfly reproduction: can females compensate for a smaller size through male-derived nutrients? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52(4):296—302.
- Bergstrom J, Wiklund C, Kaitala A, 2002. Natural variation in female mating rate in a polyandrous butterfly: effects of size and age. *Anim. Behav.*, 64(1):49—54.
- Burns JM, 1968. Mating frequency in natural populations of skippers and butterflies as determined by spermatophore counts. *PNAS*, 61(3):852—859.
- Drummond III BA, 1984. Multiple Mating and Sperm Competition in the Lepidoptera. In *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press. 291—370.
- Ehrlich AH, Ehrlich PR, 1978. Reproductive strategies in the butterflies. I. Mating frequency, plugging, and egg number. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 51(4):666—697.
- Fatouros NE, Broekgaarden C, Bukovinszky T, Kiss G, van Loon JJA, Mumm R, Huigens ME, Dicke M, Hilker M, 2008. Male-derived butterfly anti-aphrodisiac mediates induced indirect plant defense. *PNAS*, 105(29):10033—10038.
- Fatouros NE, Bukovinszky T, Kiss G, Dicke M, Hilker M, 2007. The response specificity of *Trichogramma* egg parasitoids towards infochemicals during host location. *J. Insect Behav.*, 20(1):53—65.
- Fatouros NE, Dicke M, Mumm R, 2008. Foraging behavior of egg parasitoids exploiting chemical information. *Behav. Ecol.*, 19(3):677—689.
- Fatouros NE, Huigens ME, van Loon JJA, Dicke M, Hilker M, 2005a. Chemical communication-Butterfly anti-aphrodisiac lures parasitic wasps. *Nature*, 433:704.
- Fatouros NE, Kiss GB, Kalkers LA, Gamborena RS, Dicke M, Hilker M, 2005b. Oviposition-induced plant cues: do they arrest *Trichogramma* wasps during host location? *Entomol. Exp. Appl.*, 115(1):207—215.
- Fatouros NE, Pashalidou FG, Aponte Cordero WV, van Loon JJA, Mumm R, Huigens ME, Dicke M, Hilker M, 2009. Anti-aphrodisiac compounds of male butterflies increase the risk of egg parasitoid attack by inducing plant synomone production. *J. Chem. Ecol.*, 35(11):1373—1381.
- 冯斌, 吴建功, 王文玉, 李丽峰, 牛璇, 2004. 赤眼蜂在我国的研究和应用现状综述. *山西林业科技*, 3(1):26—30.
- Fleischman RR, Sakaluk SK, 2004. Sexual conflict over remating in house crickets: No evidence of an anti-aphrodisiac in males' ejaculates. *Behaviour*, 141(6):633—646.
- Forsberg J, Wiklund C, 1989. Mating in the afternoon: time-saving in courtship and remating by females of a polyandrous butterfly *Pieris napi* L. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25(5):349—356.
- Gilbert LE, 1976. Postmating female odor in *Heliconius* butterflies: A male-contributed antiaphrodisiac? *Science*, 193(4251):419—420.
- Happ GM, 1969. Multiple sex pheromones of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. *Nature*, 222:180—181.
- Harraca V, Ryne C, Ignell R, 2010. Nymphs of the common bed bug (*Cimex lectularius*) produce anti-aphrodisiac defence against conspecific males. *BMC Biology*, 8:121.
- Hendricks DE, Shaver TN, 1975. Tobacco budworm: male pheromone suppressed emission of sex pheromone production by the female. *Environ. Entomol.*, 4(4):555—558.
- Hilker M, Meiners T, 2002a. Chemoeology of Insect Eggs and Egg Deposition. Blackwell Publishing. 81—88.
- Hilker M, Meiners T, 2002b. Induction of plant responses towards oviposition and feeding of herbivorous arthropods: a comparison. *Entomol. Exp. Appl.*, 104(1):181—192.
- Huigens ME, Pashalidou FG, Qian MH, Bukovinszky T, van Loon JJA, Dicke M, Fatouros NE, Smid HM, 2009. Hitch-hiking parasitic wasp learns to exploit butterfly antiaphrodisiac. *PNAS*, 106(3):820—825.
- Huigens ME, Woelke JB, Pashalidou FG, Bukovinszky T, Smid HM, Fatouros NE, 2010. Chemical espionage on species-specific butterfly anti-aphrodisiacs by hitchhiking *Trichogramma* wasps. *Behav. Ecol.*, 21(3):470—478.
- Kaitala A, Wiklund C, 1994. Polyandrous females forage for matings. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 35(6):385—388.
- Kaitala A, Wiklund C, 1995. Female mate choice and mating costs in the polyandrous butterfly *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *J. Insect Behav.*, 8(3):355—363.
- King BH, Dickenson RM, 2008. A behavioral study of proximal mechanisms of male recognition of female mating status in the parasitoid wasp *Spalangia endius* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*,

- 101(1):229—234.
- Krebs JR, Davies NB, 1979. Behavioural ecology, an evolutionary approach. *Aust. J. Ecol.*, 4(4):441—444.
- Kukuk P, 1985. Evidence for an antiaphrodisiac in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Dialictus). *Science*, 227(4687):656—657.
- Lewis WJ, Nordlund DA, Guedner RC, Teal PEA, Tumlinson JH, 1982. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. XIII. Kairomonal activity for *Trichogramma* spp. of abdominal tips, excretion, and a synthetic sex pheromone blend of *Heliothis zea* (Boddie) moths. *J. Chem. Ecol.*, 8(10):1323—1331.
- 李飞, 于洪君, 2004. 赤眼蜂在林业上的应用. 吉林林业科技, 33(5):31—33.
- Noldus LPJJ, 1989. Semiochemicals, foraging behaviour and quality of entomophagous insects for biological control. *J. Appl. Entomol.*, 108(5):425—451.
- Noldus LPJJ, Potting RPJ, Barendregt HE, 1991 a. Moth sex pheromone adsorption to leaf surface; bridge in time for chemical spies. *Physiol. Entomol.*, 16(3):329—344.
- Noldus LPJJ, van Lenteren JC, Lewis WJ, 1991b. How *Trichogramma* parasitoids use moth sex pheromones as kairomones; orientation behaviour in a wind tunnel. *Physiol. Entomol.*, 16(3):313—327.
- Obara Y, 1964. Mating behaviour of the cabbage white, *Pieris rapae* crucivora II; the 'mate-refusal' posture of the female. *Zool. Mag.*, 73:175—178.
- Powell W, Hardie J, Minks AK, 1999. Pheromones of Non-lepidopteran Insects Associated with Agricultural Plants. CABI Publishing. 405—427.
- Scholler M, Prozell S, 2002. Response of *Trichogramma evanescens* to the main sex pheromone component of *Ephesia spp.* and *Plodia interpunctella*, (Z, E)-9, 12-tetradecenyl acetate (ZETA). *J. Stored Prod. Res.*, 38(2):177—184.
- Schulz S, Estrada C, Yildizhan S, Boppre M, Gilbert LE, 2008. An antinaphrodisiac in *Heliconius melpomene* butterflies. *J. Chem. Ecol.*, 34(1):82—93.
- Scott D, 1986. Sexual mimicry regulates the attractiveness of mated *Drosophila melanogaster* females. *PNAS*, 83(21):8429—8433.
- Scott D, Jackson LL, 1988. Interstrain comparison of male-predominant antiaphrodisiacs in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, 34(9):863—871.
- Scott D, Jackson LL, 1990. The basis for control of post-mating sexual attractiveness by *Drosophila melanogaster* females. *Anim. Behav.*, 40(5):891—900.
- Smid HM, Wang GH, Bukovinszky T, Steidle JLM, Bleeker MAK, Vanloon JJA, Vet LEM, 2007. Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps. *Proc. R. Soc. B*, 274(1617):1539—1546.
- Steidle JLM, van Loon JJA, 2002. Chemoecology of Parasitoid and Predator Oviposition Behaviour. Berlin (Germany): Blackwell Publishing. 291—317.
- Stowe MK, Turlings TC, Loughrin JH, Lewis WJ, Humlinson JH, 1995. The chemistry of eavesdropping, alarm and deceit. *PNAS*, 92(1):23—28.
- Tabata S, Tamanuki K, 1940. On the hymenopterous parasites of the pine caterpillar, *Dendrolimus sibiricus albionatus* Mats. in southern Sakhalin. *J. Appl. Entomol.*, 3:29—95.
- Vet LEM, Dicke M, 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.*, 37:141—172.
- Vinson SB, 1984. In Insect Communication. Academic Press. 325—348.
- Wajnberg E, Hassan SA, 1994. Biological Control with Egg Parasitoids. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 286.
- Wedell N, Cook PA, 1999. Butterflies tailor their ejaculate in response to sperm competition risk and intensity. *Proc. R. Soc. B*, 266(1423):1033—1039.
- Wedell N, Wiklund C, Cook PA, 2002. Monandry and polyandry as alternative lifestyles in a butterfly. *Behav. Ecol.*, 13(4):450—455.
- Wiklund C, Forsberg J, 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies; a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos*, 60(3):373—381.
- Wiklund C, Kaitala A, Lindfors V, Abenius J, 1993. Polyandry and its effect on female reproduction in the greenveined white butterfly (*Pieris napi* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 33(1):25—33.
- Wiklund C, Kaitala A, Wedell N, 1998. Reproductive rates in relation to male and female parental expenditure in a polyandrous butterfly (*Pieris napi* L.) with large male nuptial gifts. *Behav. Ecol.*, 9(1):20—25.
- 赵新成, 2005. 蝴蝶"抑春素"诱引寄生蜂. 昆虫知识, 42(3):307.
- 赵新成, 王琛柱, 2006. 蛾类昆虫性信息素通讯系统的遗传与进化. 昆虫学报, 49(2):323—332.