

植食性瘿蚊化学通讯中的信息化学物质*

张 凡^{1**} 陈 君¹ 陆鹏飞² 刘 赛¹ 郭 昆¹
徐 荣¹ 乔海莉^{1***} 徐常青^{1***}

(1. 中国医学科学院, 北京协和医学院, 药用植物研究所, 北京 100193;

2. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘 要 植食性瘿蚊是重要的农林害虫, 其幼虫危害寄主植物, 造成植物细胞分裂或异常分化而产生组织畸形, 形成虫瘿。该虫具有成虫体小、寿命极短的特性, 成虫羽化后可迅速求偶、交配, 并随即寻找寄主植物产卵。在植食性瘿蚊短暂的生活史中要完成种群繁衍, 配偶选择和寄主定位起着至关重要的作用, 而植食性瘿蚊自身产生的信息素、寄主或非寄主产生的他感化学物质在调节其选择配偶和寄主植物过程中起着关键性的化学通讯作用。本文综述了国内外有关植食性瘿蚊化学通讯中信息化学物质的研究进展, 包括植食性瘿蚊性信息素的释放、提取、组分鉴定、行为生测, 以及寄主植物挥发物引诱活性物质的鉴定、筛选和对植食性瘿蚊定向和产卵行为的影响等方面, 并对植食性瘿蚊信息化学物质的进一步研究和应用前景进行了探讨, 以期利用信息化学物质监测和防治植食性瘿蚊提供参考。

关键词 植食性瘿蚊; 化学通讯; 性信息素; 寄主植物挥发物; 害虫防治

Semiochemicals used in chemical communication by phytophagous gall midges

ZHANG Fan^{1**} CHEN Jun¹ LU Peng-Fei² LIU Sai¹ GUO Kun¹
XU Rong¹ QIAO Hai-Li^{1***} XU Chang-Qing^{1***}

(1. Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Science, Peking Union Medical College, Beijing 100193, China; 2. Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract Phytophagous gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) are important global pests of certain crops and trees. The galls formed by these midges are extremely common in nature, and are comprised of a special host plant tissue induced by these insects. Adult gall midges are very small and their life span is very short. In general, females emerge, mate once, and then search for host plants on which to oviposit. Semiochemicals play a crucial role in host plant selection and mate location and manipulating their behavior with semiochemicals has become a practical method of gall midge management. This paper reviews progress in research on gall midge attractants, including female sex pheromones, chemicals involved in location of host plants, and the application of semiochemicals in the management of pest species of cecidomyiid midges.

Key words phytophagous gall midge; chemical communications; sex pheromone; host plant volatiles; pest control

瘿蚊类昆虫隶属于双翅目 Diptera, 瘿蚊科 Cecidomyiidae, 在全球均有分布, 目前已知种类 6 500 余种 (Gagné, 2017), 根据幼虫取食习性分为植食性、肉食性和腐食性 3 类。其中, 植食

性瘿蚊在瘿蚊科所占比例最大 (约 70%), 因其多数种类的幼虫取食为害可致寄主植物组织畸形, 形成虫瘿, 故常称之为“瘿蚊”。

植食性瘿蚊是瘿蚊科中具有重要经济意义

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (81774015, 31570643, 81673699); 中国医学科学院医学与健康科技创新工程项目 (CIFMS 2016-I2M-3-017)

**第一作者 First author, E-mail: xiaofanzhang94@163.com

***共同通讯作者 Corresponding author, E-mail: qhl193314@sina.com; xuchangqingmail@sina.com

收稿日期 Received: 2019-11-19; 接受日期 Accepted: 2020-01-03

的一大类群,其寄主范围极广,除了危害粮食作物,还可危害果蔬、观赏植物、森林树种及药用植物等,是重要的农林害虫,常给农林业造成巨大的经济损失(张清源等,2003;Hu *et al.*,2010)。麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana* 是北半球小麦 *Triticum aestivum* L.上日益严重的害虫之一,在加拿大(Olfert *et al.*,1985;Jorgensen,2019)、比利时(Chavalle *et al.*,2015)、英国(Oakley,1994)和中国(祝传书和袁锋,2002;Miao *et al.*,2019)等地均有严重为害成灾的记录;黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor* 是瘿蚊科中最具毁灭性的谷物害虫之一,在摩洛哥发生严重时可导致三分之一的小麦受损(Lamiri *et al.*,2001),也是中国重要的境内外检疫性害虫(白玉明等,2018);甘蓝瘿蚊 *Contarinia nasturtii* 是加拿大和美国的一种新入侵害虫,该害虫自发现后扩散蔓延迅速,危害严重,对十字花科等经济作物(包括甘蓝 *Brassica oleracea* L.品种,如西兰花、菜花、卷心菜等)具有重大的潜在威胁(Hallett *et al.*,2009;Evans and Hallett,2016);刺槐叶瘿蚊 *Obolodiplosis robiniae* 原产于北美洲东部地区,是其寄主树种刺槐 *Robinia pseudoacacia* L.的原产地害虫,近年来已传播到世界多个国家和地区并造成严重危害(Kodoi *et al.*,2003;Duso *et al.*,2005;Pellizzari *et al.*,2005;杨忠岐等,2006;路常宽等,2009),我国于2013年将其列入全国林业危险性有害生物名单,据预测目前该瘿蚊在我国的适生总面积占国土面积的31.90%(赵佳强和石娟,2019);枸杞红瘿蚊 *Jaapiella* sp. 是宁夏枸杞 *Lycium barbarum* L.上重发、频发的主要成灾害虫之一,近年来在中国各大枸杞主产区连年暴发成灾,号称“枸杞癌症”,在宁夏地区严重暴发时可导致60%以上的产量损失,甚至绝收,成为枸杞产业发展的制约因素(李建领等,2017;张凡等,2019)。

目前植食性瘿蚊的防控主要依赖于化学防治(刘红彦等,2003;李建领等,2015,2017;杜浩等,2018)。虽然化学农药的使用对其有一定的控制作用,但由于大多数植食性瘿蚊为致瘿昆虫,虫体隐蔽在虫瘿内危害,常规化学防治常

常难以奏效;其次,长期、大量、频繁施用化学农药,大量杀伤天敌,严重破坏生态环境,极易导致3R问题(抗性Resistance、再增猖獗Resurgence、残留Residue),形成恶性循环。因此,探索高效、绿色、无污染防治新途径、新方法势在必行。

植食性瘿蚊具有两大生物学特点:一是成虫寿命极短,某些种的平均寿命仅1-2 d,可谓朝生暮死(Hall *et al.*,2012);二是成虫羽化时间高度集中,雌蚊在蛹期时就已经孕育成熟的卵,羽化后不需要补充营养,便可迅速求偶、交配,并定位寄主产卵(Gagné,1989,1994)。在植食性瘿蚊如此短暂的生活史中,配偶选择和寄主定位对其种群繁衍具有至关重要的作用,是其生命中最重要行为活动。而信息化学物质又在调节植食性瘿蚊配偶选择和寄主定位过程中发挥关键性的化学通讯作用,这些信息化学物质包括植食性瘿蚊自身产生的信息素、寄主或非寄主产生的他感化学物质(闫凤鸣,2003)。近年来,国内外有关植食性瘿蚊性信息素的研究已有报道,部分植食性瘿蚊的性信息素已被鉴定、合成,并供商用(Hall *et al.*,2012),其中大多数仅用于害虫监测(Hillbur *et al.*,2000;Choi *et al.*,2004;Cross and Hall,2009;Molnár *et al.*,2009;Jorgensen,2019),直接用于大田防治的种类很少(Suckling *et al.*,2007);目前有关植食性瘿蚊与寄主植物之间化学通讯关系的研究资料相对欠缺,许多研究刚刚起步。鉴于此,本文对植食性瘿蚊化学通讯中的信息化学物质进行综述,包括性信息素和寄主植物挥发物两个方面,以期今后该领域的理论与实践应用研究奠定基础,并为利用信息化学物质进行植食性瘿蚊的治理提供新途径。

1 植食性瘿蚊性信息素

植食性瘿蚊的性信息素研究始于1922年,Cartwright证实黑森瘿蚊 *M. destructor* 雌蚊在田间具有引诱雄蚊的特性,但其性信息素组分直到1991年才被鉴定合成出来(Foster *et al.*,1991;

李红军等, 2008)。自此, 国内外学者针对多种植食性瘿蚊的性信息素展开了深入研究。

1.1 性信息素的释放节律

昆虫性信息素作为雌雄之间的通讯媒介, 其释放并不是随意出现在任何时间, 而是节律性出现在特定的时辰范围内(刘金龙等, 2013)。植食性瘿蚊寿命短, 准确确定性信息素释放节律存在一定难度, 因此研究成虫的羽化、交尾周期和性信息素产生与释放节律, 对进一步研究其性信息素组分的提取、分离、鉴定及利用具有重要意义。

在植食性瘿蚊性信息素释放节律方面, 刘亚佳等(2008)对菊花瘿蚊 *Rhopalomyia longicauda* 观察发现, 雄蚊羽化高峰早于雌蚊, 处女雌蚊羽化约 5 min 后即可外伸产卵器求偶, 求偶时长可持续至次日 10:00; 雄蚊羽化约 0.5 h 后较活跃, 并可飞向伸出产卵器的处女雌蚊, 高度兴奋, 在其周围不停地振翅、爬行, 伸出抱握器与雌蚊接触, 最终成功交尾; 田间诱捕观察发现, 处女雌蚊性信息素的释放活动在一天当中大部分时间均可进行, 除中午 12:00-16:00 未诱捕到雄蚊外, 其余时间均能诱捕到雄蚊。路常宽等(2009)研究刺槐叶瘿蚊成虫的交尾节律, 以日龄统计, 成虫交尾主要集中于 1 日龄, 在 2 日龄与 3 日龄时无交尾行为; 以日节律统计, 在 4:00-11:00 和 18:00-20:00 为成虫交尾盛期, 以 5:00-6:00 和 7:00-8:00 达到交尾高峰。梨瘿蚊 *Contarinia pyrivora* 的羽化时间多集中在 4:00-17:00, 求偶高峰期在雌蚊羽化后 3 h, 交尾时间集中在上午 8:00-10:00(万津瑜等, 2012)。

1.2 性信息素的提取方法

性信息素的提取方法包括浸置法、冷凝法、吸附法及固相微萃取法等(蔡双虎和程立生, 2002; 刘亚佳等, 2008)。由于植食性瘿蚊体型微小, 通常释放的信息素及其微量, 其性信息素的提取远不如鳞翅目昆虫那样容易。例如, 气体收集法提取苹果叶瘿蚊 *Dasineura mali* 性信息素, 每头雌蚊释放的单一成分信息素的含量仅 20 pg(Cross and Hall, 2007); 甚至在俄州球

果瘿蚊 *Contarinia oregonensis*(Gries et al., 2002)性信息素萃取物中, 用质谱仪无法检测到性信息素成分; 当然也有例外, Hall 等(2009)用空气收集法从 200 头树莓藤瘿蚊 *Resseliella theobaldi* 的处女雌蚊中提取了 1.5 μg 的性信息素。关于植食性瘿蚊的性信息素提取方法, 一般可分为 2 种类型, 即气体收集法和溶剂萃取法。

1.2.1 气体收集法 气体收集法的基本原理是将植食性瘿蚊隔离在收集室内让其自由活动, 释放的信息素通过活性炭过滤的洁净气流被吸附管中的吸附剂吸附并富集, 再用溶剂将吸附物洗脱, 得到含有性信息素的粗提物样品(闫凤鸣, 2003)。刘亚佳等(2008)将一定量的处于求偶高峰期的菊花瘿蚊处女雌蚊放置于玻璃泡型收集室中, 通过洁净气流提取性信息素, 用重蒸正己烷淋洗并用氮气浓缩制备样品。Molnár 等(2009)将皂荚树瘿蚊 *Dasineura gleditchiae* 的处女雌蚊置于一个配有 MB-21E 金属波纹管真空泵和富含活性炭的收集过滤器的闭环玻璃管装置中收集性信息素, 以重蒸正己烷洗脱制备样品。鞍瘿蚊 *Haplodiplosis marginata* 性信息素的收集则是运用固相微萃取(Solid-phase microextraction, SPME)技术, 将新羽化的处女雌蚊置于密封的玻璃小瓶中, 于 24 $^{\circ}\text{C}$ 条件下收集性信息素物质(Censier et al., 2014)。

1.2.2 溶剂萃取法 溶剂萃取法是采用剪切求偶期的处女雌蚊腹部末端节段(腺体存在部位)的方法制备腺体提取物(Bergh et al., 1990; Foster et al., 1991; Choi et al., 2004; Andersson et al., 2009), 也可以直接浸泡全身进行提取(Hall et al., 2012)。红雪松球果瘿蚊 *Mayetiola thujae* 性信息素的提取是通过剪取求偶期处女雌蚊的性信息素腺体, 用正己烷萃取 5-50 min(Gries et al., 2005)。黑森瘿蚊 *M. destructor* 是在液氮环境条件下剪取足量的腺体后放置室温, 用重蒸正己烷提取, 提取时间为上午 9:00-11:00(Andersson et al., 2009)。菊花瘿蚊性信息素的提取方法, 则是用眼科剪将处于求偶高峰期的 300 头处女雌蚊的胸腹部剪取后用 2 mL 重蒸正己烷浸泡 1 h, 转移上清液并用氮

气浓缩至 150 μL (刘亚佳等, 2008)。溶剂萃取法对昆虫的日龄也有限制, 例如, Millar 等 (1991) 研究发现, 仅羽化 0-3 h 的黑森瘿蚊 *M. destructor* 处女雌蚊才能通过正己烷溶剂萃取腺体 1 h 的方法提取出性信息素物质。

1.3 性信息素的组分鉴定

昆虫性信息素的组分鉴定, 主要取决于分析化学技术手段的发展。截至目前, 通过气相色谱-触角电位联用 (Gas chromatography-electrophysiological antennal detecting system, GC-EAD)、气相色谱-质谱联用 (Gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)、气相色谱 (Gas chromatography, GC) 等技术, 已分析和鉴定出 16 种植食性瘿蚊的性信息素 (表 1)。其中, 黑森瘿蚊 *M. destructor* 的性信息素最早被鉴定出来, 由 Foster 等 (1991) 和 Andersson 等 (2009) 先后采用溶剂提取法、GC-MS 和 GC-EAD 等技术, 从雌虫腺体中分离得到 6 个组分, 是已知植食性瘿蚊性信息素中被分离鉴定出成分最多的种类。梨瘿蚊 *C. pyrivora* (Amarawardana, 2009)、梨叶蚊 *Dasineura pyri* (Amarawardana, 2009)、黑醋栗叶瘿蚊 *D. tetensi* (Amarawardana, 2009)、苹果叶瘿蚊 *D. mali* (Hall et al., 2012)、黑莓叶瘿蚊 *D. plicatrix* (Hall et al., 2012)、树莓藤瘿蚊 *R. theobaldi* (Amarawardana, 2009) 和稻瘿蚊 *Orseolia oryzae* (Hall et al., 2012) 的性信息素分别通过气体收集法和溶剂提取法, 先后被鉴定, 但未进行生物活性测定。豌豆瘿蚊 *C. pisi* 的性信息素被分离鉴定出 3 种化学物质, 在室内风洞生物活性测定中显示出对同种雄虫具有较强的吸引作用。俄州球果瘿蚊 *C. oregonensis* (Gries et al., 2002)、皂荚树瘿蚊 *D. gleditschiae* (Molnár et al., 2009)、鞍瘿蚊 *H. marginata* (Censier et al., 2014)、甘蓝瘿蚊 *C. nasturtii* (Hillbur et al., 2005; Boddum et al., 2009)、黑森瘿蚊 *M. destructor* (Andersson et al., 2009)、红雪松球果瘿蚊 *M. thujae* (Gries et al., 2005)、菊瘿蚊 *R. longicauda* (Liu et al., 2009) 和麦红吸浆虫 *S. mosellana* (Gries et al., 2000) 的性信息素均已通过室内分离鉴定, 其组

分在田间诱捕试验中, 对同种雄蚊均有较好的引诱作用。

迄今为止已确定结构的植食性瘿蚊性信息素成分有以下共同特性: 分子链无分枝; 碳数在 7-17 之间, 均为奇数; 在 C-2 有氧合功能; 手性化合物。其中, C-2 氧合的官能团通常是乙酰氧基, 丁氧基或酮基, 也有 2 种醇被报道: (2S,8Z)-2-醇-8-十七碳烯在菊花瘿蚊雌蚊释放的挥发物中被检测到 (Liu et al., 2009), (2S,10E)-2-醇-10-十三碳烯为黑森瘿蚊 *M. destructor* 性信息素的重要组成成分 (Amarawardana, 2009)。除了黑森瘿蚊 *M. destructor*、甘蓝瘿蚊 *C. nasturtii* 和豌豆瘿蚊 *C. pisi* 的性信息素中含有的小成分外, 其它植食性瘿蚊性信息素相关的成分至少包含一个额外的官能团 (一两个双键、或是含氧基、或是一个双键和一个额外的含氧官能团)。除黑森瘿蚊 *M. destructor* 外, 其他种类性信息素成分的双键均具有 Z 型结构。

1.4 性信息素对植食性瘿蚊的引诱作用

1.4.1 室内行为生测 植食性瘿蚊性信息素的室内生物活性测定一般采用 Y 型嗅觉仪测定方式 (周强等, 2003; 李红军等, 2008)。方法是将待测未交尾雄蚊引入 Y 型管的主臂中, 两侧臂分别接有待测的味源瓶, 进入味源瓶的气流经活性炭过滤、蒸馏水净化润湿, 吹向待测雄蚊, 观察并记录规定时间内雄蚊对两臂气味源的选择性。刘亚佳等 (2008)、Liu 等 (2009) 以及吉志新等 (2011) 通过 Y 型嗅觉仪, 分别测定了菊花瘿蚊和刺槐叶瘿蚊雄蚊对未交尾雌蚊和雄蚊信息素粗提物 (溶剂提取法和空气收集法获得) 的趋向行为, 发现雄蚊仅对雌蚊粗提物有行为趋性, 但对同种雄蚊均无选择性。

1.4.2 田间诱捕试验 Gries 等 (2002) 在试验田中, 用含有 (Z,Z)-4,7-十三碳二烯-(R)-2-乙酸酯引诱剂的粘性诱捕器捕获了俄州球果瘿蚊 *C. oregonensis* 雄蚊。Gries 等 (2005) 在大田试验中发现, 12 个选择性合成的立体异构体中只有 2,12-, 2,13-和 2,14-二乙酰氧基十七烷的 S,S-立体异构体能引诱到红雪松球果瘿蚊 *M. thujae* 雄蚊。Molnár 等 (2009) 在田间诱捕试验中证实,

表 1 已鉴定的植食性瘿蚊性信息素
Table 1 Pheromone components of phytophagous gall midges

物种 Species	性信息素成分 Pheromone components	信息素提取 Pheromone extraction	结构鉴定 Structure elucidation	测定方法 Assay methods	参考文献 Reference
甘蓝瘿蚊 <i>Contarinia nasturtii</i>	(2S,9S)-2,9-Diacetoxynundecane (2S,10S)-2,10-Diacetoxynundecane (2S)-2-Acetoxynundecane	腺体溶剂提取法 Solvent extraction of glands	GC-EAD GC-MS NMR	风洞试验 Wind tunnel 田间试验 Field bioassay	Hillbur <i>et al.</i> , 2005; Tina <i>et al.</i> , 2009
俄州球果瘿蚊 <i>Contarinia oregonensis</i>	(2S,4Z,7Z)-2-Acetoxy-4,7-tridecadiene	溶剂提取法 Solvent extraction	GC-EAD GC	田间试验 Field bioassay	Regine <i>et al.</i> , 2002
豌豆瘿蚊 <i>Contarinia pisi</i>	(2S,12S)-2,10-Diacetoxyltridecane (2S,11S)-2,10-Diacetoxyltridecane 2-Acetoxyltridecane	腺体溶剂提取法 Solvent extraction of glands	GC-EAD GC-MS	风洞试验 Wind tunnel	Hillbur <i>et al.</i> , 1999, 2000
梨瘿蚊 <i>Contarinia pyrivora</i>	(2S,7S)-2,7-Diacetoxynundecane (2S)-2-Acetoxynundecan-7-one	气体收集法 Air entrainment	—	—	Amarawardana, 2009
皂荚树瘿蚊 <i>Dasineura gleditchiae</i>	(2R,8Z)-2-Acetoxy-8-heptadecene	气体收集法 Air entrainment	EAG GC-EAD GC-MS	田间试验 Field bioassay	Molnár <i>et al.</i> , 2009
苹果叶瘿蚊 <i>Dasineura mali</i>	(13R,8Z)-13-Acetoxy-8-heptadecen-2-one	气体收集法 Air entrainment	—	—	Hall <i>et al.</i> , 2012
黑莓叶瘿蚊 <i>Dasineura plicatrix</i>	(2R,6Z,9Z)-2-Acetoxy-6,9-pentadecadiene (2R,6Z)-2-Acetoxy-6-pentadecene	气体收集法 Air entrainment	—	—	Hall <i>et al.</i> , 2012
梨叶蚊 <i>Dasineura pyri</i>	(2R,13R,8Z)-2,13-Diacetoxy-8-heptadecene	气体收集法 Air entrainment	—	—	Amarawardana, 2009
黑醋栗叶瘿蚊 <i>Dasineura tetensi</i>	(2S,12R,8Z)-2,12-Diacetoxy-8-heptadecene	气体收集法 Air entrainment	—	—	Amarawardana, 2009

(续表 1) (Table 1 continued)

物种 Species	性信息素成分 Pheromone components	信息素提取 Pheromone extraction	结构鉴定 Structure elucidation	测定方法 Assay methods	参考文献 Reference
鞍瘦蚊 <i>Haplodiplosis marginata</i>	(R)-2-nonyl butyrate	固相微萃取法 SPME	GC-MS NMR/IR	田间试验 Field bioassay	Censier <i>et al.</i> , 2014
黑森瘦蚊 <i>Mayetiola destructor</i>	(2S,10E)-2-Acetoxy-10-tridecene (2S)-2-Acetoxytridecane (2S,10E)-2-Acetoxy-10-tridecene (2S,8Z,10E)-2-Acetoxy-8,10-tridecadiene (2S,8E,10E)-2-Acetoxy-8,10-tridecadiene (2S,10E)-10-Tridecen-2-ol	腺体溶剂提取法 Solvent extraction of glands	GC-EAD GC-MS	Y 型管生测 Y-tube bioassay 小区试验 Small-plot test 田间试验 Field bioassay	Foster <i>et al.</i> , 1991; Andersson <i>et al.</i> , 2009
红雪松球果瘦蚊 <i>Mayetiola thujae</i>	(2S,12S)-2,12-Diacetoxyheptadecane (2S,13S)-2,13-Diacetoxyheptadecane (2S,14S)-2,14-Diacetoxyheptadecane	腺体溶剂提取法 Solvent extraction of glands	GC-EAD GC NMR	田间试验 Field bioassay	Gries <i>et al.</i> , 2005
稻瘦蚊 <i>Orseolia oryzae</i>	(2S,6S)-2,6-Diacetoxyheptane (6S)-6-Acetoxyheptan-2-one	溶剂提取法 Solvent extraction	—	—	Hall <i>et al.</i> , 2012
树莓藤瘦蚊 <i>Resseliella theobaldi</i>	(2S)-2-Acetoxyundecan-5-one	气体收集法 Air entrainment	—	—	Amarawardana, 2009
菊瘦蚊 <i>Rhopalomyia longicauda</i>	(2S,8Z)-2-Butyryloxy-8-heptadecene	气体收集法 Air entrainment	GC/GC-EAD GC-MS NMR	田间试验 Field bioassay	Liu <i>et al.</i> , 2009
麦红吸浆虫 <i>Sitotiplosis mosellana</i>	(2S,7S)-2,7-Dibutyrononane	腺体溶剂提取法 Solvent extraction of glands	GC-EAD/GC HPLC NMR	田间试验 Field bioassay	Gries <i>et al.</i> , 2000

—表示未查明。GC-EAD: 气相色谱-触角电位联用; GC: 气相色谱; GC-MS: 气相色谱-质谱联用; NMR: 核磁共振; EAG: 触角电位; IR: 红外光谱; HPLC: 高效液相色谱。

— indicates unascertained. GC-EAD: Gas chromatographic-electroantennographic detection; GC: Gas chromatography; GC-MS: Gas chromatography-mass spectrometry; NMR: Nuclear magnetic resonance; EAG: Electroantennography; IR: Infrared spectrometry; HPLC: High performance liquid chromatography.

(R)-(Z)-2-乙酰氧基-8-十七碳烯对映体及外消旋化合物对皂荚树瘿蚊 *D. gleditchiae* 雄蚊有吸引力, (S)-对映体不具吸引力, 将纯(R)-对映体或外消旋(Z)-2-乙酰氧基-8-十七碳烯应用于剂量范围为 3-30 μg 的红色橡胶隔垫, 安装在粘性诱捕器中是一种极具吸引力的诱捕器, 可用于监测皂荚树瘿蚊 *D. gleditchiae* 的发生。

影响诱捕器诱捕效果的因素是多方面的, 除性信息素成分外, 诱芯类型及其装载量、释放速率、诱捕器类型、安装位置等也是影响因素。苹果叶瘿蚊 *D. mali* 信息素成分在聚乙烯瓶中的释放率为 6-7 ng/h, 而在橡胶隔膜中释放率为 0.5 ng/h (含量 100 μg) (Cross and Hall, 2009)。在测试范围内, 增加诱芯中信息素含量对某些瘿蚊雄蚊诱捕量没有差异, 如皂荚树瘿蚊 *D. gleditchiae* (Molnár et al., 2009); 有些物种的诱捕量则随性信息素含量的增加而增加, 如苹果叶瘿蚊 *D. mali* (Suckling et al., 2007; Cross and Hall, 2009)。三角板诱捕器因成本低、使用方便、能够保护诱芯和粘板不受雨水的影响并且便于清点瘿蚊数量, 更适用于田间监测 (Hall et al., 2012)。Cross 和 Hall (2009) 研究表明, 诱捕器安装高度对诱捕苹果叶瘿蚊 *D. mali* 的效果影响明显, 地表 (0 m) 安置的诱捕器比 0.5 m 安装的多捕获了 3 倍、比 2 m 安装的多捕获了 12 倍, 而在 2.5 m 处诱捕量几乎为 0。Amarawardana (2009) 发现, 对于以白天活动为主的瘿蚊来说, 诱捕器颜色似乎并不影响诱捕效果, 田间使用时可通过控制诱捕器颜色来减少对非靶标昆虫的捕捉。

2 寄主植物挥发物

植食性瘿蚊成虫寿命短暂, 雌虫交尾后能否尽快找到寄主植物并完成产卵, 对其种群繁衍至关重要 (Hall et al., 2012)。现有部分植食性瘿蚊的寄主植物挥发物被证明对其雌虫有一定的吸引作用, 但相关研究尚不及性信息素深入。

2.1 寄主植物挥发物成分的鉴定

已有研究证实, 寄主植物挥发物对植食性瘿

蚊孕卵雌蚊具有较强的吸引力。苹果叶瘿蚊 *D. mali*、非洲稻瘿蚊 *O. oryzivora* 以及麦红吸浆虫 *S. mosellana* 等植食性瘿蚊对其寄主植物挥发物均表现出 EAD 活性 (Birkett et al., 2004; Anfora et al., 2005; Ogah et al., 2016)。Birkett 等 (2004) 将普通小麦 *Triticum aestivum* 花序挥发物中能够刺激麦红吸浆虫 *S. mosellana* 产生触角电位反应的 6 种活性化合物 (苯乙酮, (Z)-3-己烯基乙酸酯, 3-萜烯, 2-十三烷酮, 2-乙基-1-己醇和 1-辛烯-3-醇) 按照各自在挥发物中的含量为供试剂量进行活性测定, 发现 6 个化合物单体对麦红吸浆虫 *S. mosellana* 均没有引诱活性, 但是当用量提高至 100 ng 时, 苯乙酮、(Z)-3-己烯基乙酸酯和 3-萜烯均表现出引诱活性; 另外, 根据挥发物中的比例, 以 6 个化合物组成的混合物和以苯乙酮、(Z)-3-己烯基乙酸酯、3-萜烯 3 个化合物组成的混合物都能对麦红吸浆虫 *S. mosellana* 表现出与寄主植物挥发物相当的引诱活性。Hall 等 (2011) 研究发现, 树莓藤会在抽枝过程中产生特殊的化学物质, 通过固相微萃取技术已鉴定出 18 种主要化合物, 其中 7 种是由无损伤的藤条产生, 初步的田间诱捕实验表明, 在一定条件下, 树莓藤瘿蚊 *R. theobaldi* 雌、雄蚊都能被这些化合物的混合物所吸引。

目前, 能够检索到的植食性瘿蚊与寄主植物之间化学通讯关系的资料相对欠缺, 仅几个属的寄主植物挥发物对植食性瘿蚊表现出明显的生物活性 (表 2)。

2.2 植物挥发物在植食性瘿蚊寄主定位中的作用

寄主植物挥发物对植食性瘿蚊有吸引作用, 使雌蚊能够准确定位寄主。油菜荚蚊 *Dasyneura brassicae* 是十字花科植物的主要害虫之一, 一般会被动地随风飞行, 但到达寄主植物附近时, 则会逆风飞行 (Sylvén, 1970)。寄主植物新生枝比原有枝以及被幼虫危害的分枝更受树莓藤瘿蚊 *R. theobaldi* 已交尾雌蚊的青睐 (Pitcher, 1952)。Galanihe 和 Harris (1997) 在风洞研究中发现, 苹果叶瘿蚊 *D. mali* 对寄主植物和非寄

表 2 寄主植物挥发物及对植食性瘿蚊有引诱作用的活性物质
Table 2 Host plant volatiles and active materials of inducing phytophagous gall midges

植食性瘿蚊-寄主 植物研究系统 Phytophagous gall midge-host plant research system	活性物质 Active materials	试验对象 Test object	活性表现 Active performance	参考文献 References
苹果叶瘿蚊 <i>Dasineura mali</i> 苹果 <i>Malus pumila</i> Mill	Hexanol、(Z)-3-hexene-1-ol 苹果叶挥发物 Apple foliage volatiles	交尾雌蚊 Mated female	EAG 反应 EAG reaction 引诱活性 Attractant activity	Anfora <i>et al.</i> , 2005 Galanihe and Harris, 1997
非洲稻瘿蚊 <i>Orseolia oryzivora</i> 水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	稻苗挥发物 Rice plant volatiles (+)-linalool、4, 8-dimethyl-1.3.7-nonatriene (DMNT)、 (E)-caryophyllene、(R/S)-(E)-3, 7, 11-trimethyl-1, 6, 10-dodecatrien-3-ol (nerolidol) 麦穗挥发物 Wheat spike volatiles	交尾雌蚊 Mated female 雌蚊 Female	引诱活性 Attractant activity EAG 反应 EAG reaction 刺激或抑制产卵 Stimulate or inhibit spawning 引诱活性 Attractant activity	Ogah <i>et al.</i> , 2017 Gharalari <i>et al.</i> , 2011
黑醋栗叶瘿蚊 <i>Dasineura tetensi</i> 黑醋栗 <i>Ribes nigrum</i>	花序挥发物 Panicles volatiles Acetophenone、(Z)-3-hexenyl acetate、3-carene、2-tridecanone、 2-ethyl-1-hexanol、1-octen-3-ol 叶片挥发物 Leaf volatiles	交尾雌蚊 Mated female	EAG 反应 EAG reaction 引诱活性 Attractant activity	Birkett <i>et al.</i> , 2004 Crook and Mordue, 1999
甘蓝瘿蚊 <i>Contarinia nasturtii</i> 花椰菜 <i>Brassica oleracea</i> 拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	植物挥发物 Plant volatiles	雌蚊 Female	引诱活性 Attractant activity	Albertsson, 2008

主植物的选择行为存在明显差异,已交尾雌蚊在寄主植物苹果叶片存在时更易表现出逆风飞行、接近并降落于苹果叶片等行为,而雌蚊主要集中飞落于相对幼嫩部位。幼嫩苹果叶片相较于成熟叶片诱发苹果叶瘿蚊产生定向飞行的机率更大,并且幼嫩苹果叶片二氯甲烷浸提物也能引起苹果叶瘿蚊的定向飞行反应 (Metcalf and Kogan, 1987)。利用嗅觉仪研究发现,黑醋栗叶瘿蚊 *D. tetensi* 未交尾雌蚊和雄蚊对黑醋栗 *Ribes nigrum* 叶片挥发物均没有选择活性,但交尾后 2 h,雌蚊表现出正向选择 (Jaenike, 1990)。Oakley 等 (1998) 表明,麦红吸浆虫 *S. mosellana* 雌蚊通常会逆风飞向小麦作物; Birkett 等 (2004) 研究首次揭示,麦红吸浆虫 *S. mosellana* 的寄主位置是由植物来源的挥发性信号化学线索介导的。甘蓝瘿蚊 *C. nasturtii* 雌蚊对花椰菜和拟南芥挥发物均有选择活性,但雄蚊没有反应 (Schiestl, 2010)。健康水稻苗挥发物对已交尾非洲稻瘿蚊 *O. oryzivora* 雌蚊有引诱活性,将具有 EAD 活性的化合物按照水稻苗中所占比例配制而成的挥发物对已交尾稻瘿蚊雌蚊也表现出很强的引诱活性 (Paré and Tumlinson, 1999)。

2.3 植物挥发物对植食性瘿蚊产卵行为的影响

植食性瘿蚊孕卵雌蚊主要依靠寄主植物释放的挥发物定位产卵场所。研究发现,寄主植物特殊的挥发物是树莓藤瘿蚊 *R. theobaldi* 雌蚊产卵的重要刺激因素,孕卵期的雌蚊会在喷有幼嫩树莓藤汁液的杨柳枝条上立即产卵,而不会在未喷施的枝条上产卵 (Nijveldt et al., 1963)。寄主植物不同时期释放的挥发物影响雌蚊产卵行为,当第一批树莓幼苗伸长超过 5 mm 后的一周内雌蚊开始产卵,花开放量达到 90% 以上后,产卵量大幅下降 (Cockfield and Mahr, 1995)。麦红吸浆虫 *S. mosellana* 雌蚊一旦在小麦穗状花序上会增加刺探和产卵,说明其寄主植物挥发物能刺激雌蚊产卵 (Ganehiarachchi and Harris, 2010)。Gharalari 等 (2011) 研究进一步支持了小麦穗状花序中挥发性化合物影响麦红吸浆虫雌蚊产卵的假设。

3 小结与展望

利用信息化学物质防控害虫具有高效、简便、目标性强、生态安全等特点,是一种环境友好的害虫防治措施,这一技术对实现农林害虫绿色防控具有重要意义。

昆虫性信息素具有灵敏度高、专一性强、绿色无污染、对天敌安全和使用方便等诸多优点,在害虫种群监测、大量诱杀、干扰交配、检疫和种类鉴定等方面具有重要的应用价值 (李咏玲等, 2010; Wang et al., 2017; Athanassiou et al., 2018; Fan et al., 2019)。由于植食性瘿蚊个体微小,寿命极短,性信息素含量低微,因而提取和鉴定存在难度。截至目前,已经鉴定出 16 种植食性瘿蚊的性信息素,其成分共计 30 余种。综合分析已鉴定的信息素化合物,发现植食性瘿蚊性信息素的成分具有一定的相似性,可为今后研究其它植食性瘿蚊性信息素提供借鉴,但应用性信息素进行综合防治的生产应用报道较少。俄州球果瘿蚊 *C. oregonensis*、鞍瘿蚊 *H. marginata*、黑森瘿蚊 *M. destructor*、红雪松球果瘿蚊 *M. thujae*、菊瘿蚊 *R. longicauda* 和麦红吸浆虫 *S. mosellana* 6 种植食性瘿蚊的性信息素进行野外田间诱捕试验,结果表现出对同种雄蚊具有较好的引诱作用,但在实际应用中因受到田间背景气味、风向、温度、降雨等诸多生物和生态因子的影响,较难获得预期的调控害虫效果。如何提高植食性瘿蚊性信息素的田间诱捕效果,有待进一步深入研究。

植物挥发物在植物与昆虫之间的协同进化过程中对昆虫行为发挥重要作用 (Knolhoff and Heckel, 2014; Meiners, 2015; 莫建初等, 2019)。利用植物挥发物防治害虫在农林业上已有应用先例,如梨小食心虫 *Grapholitha molesta* (Natale et al., 2003)、苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (Hern and Dorn, 2002, 2004; Light and Knight, 2005)、葡萄花翅小卷蛾 *Lobesia botrana* (Tasin et al., 2005) 等田间防治,证明利用寄主植物挥发物可以对害虫进行监测和治理 (陆鹏飞等, 2010)。诸多学者研发基于植物挥发物的植物源引诱剂 (Hokkanen, 1991; 杜

家纬, 2001; 陆宴辉等, 2008), 以达到控制害虫的目的(Shelly *et al.*, 2014; 蔡晓明等, 2018)。但目前, 植食性瘿蚊寄主植物挥发物的研究明显落后于其性信息素研究, 利用寄主植物挥发物实现对植食性瘿蚊的监测和防治更鲜有报导, 因此对植食性瘿蚊寄主植物挥发物的研究值得进一步探索。

寄主植物挥发物不仅能够刺激昆虫性信息素的合成并加快其释放速率, 而且能影响昆虫的生殖行为, 对其求偶和交配行为起到明显的调节作用(张秀歌等, 2015)。将昆虫性信息素与寄主植物挥发物联合应用在植食性昆虫研究中已有诸多报道(叶火香等, 2015; 卢会祥等, 2017), 是害虫综合治理的新方法。植食性瘿蚊雌雄两性交配后, 会立刻寻找合适的寄主植物定位产卵。因此, 研究寄主植物挥发物协同或增效植食性瘿蚊性信息素, 对雌雄两性的动态监测和诱捕尤为重要。

参考文献 (References)

- Albertsson J, 2008. Responses of the swede midge, *Contarinia nasturtii*, to volatile compounds from *Arabidopsis thaliana* and *Brassica oleracea* var. *botrytis*. Doctoral dissertation. Swedish: Swedish University of Agricultural Sciences.
- Amarawardana L, 2009. The chemical diversity of midge pheromones. Doctoral dissertation. UK: University of Greenwich.
- Andersson MN, Haftmann J, Stuart JJ, Cambron SE, Harris MO, Foster SP, Franke S, Francke W, Hillbur Y, 2009. Identification of sex pheromone components of the Hessian fly, *Mayetiola destructor*. *Journal of Chemical Ecology*, 35(1): 81–95.
- Anfora G, Ioriatti C, Moser S, Germinara GS, Cristofaro AD, Cross J, Ioriatti C, 2005. Electrophysiological responses of two different species of apple gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) to host plant volatiles. *Bulletin OILB/SROP*, 28(7): 413–417.
- Athanassiou C, Bray DP, Hall DR, Phillips C, Vassilakos TN, 2018. Factors affecting field performance of pheromone traps for tobacco beetle, *Lasioderma serricorne*, and tobacco moth, *Ephestia elutella*. *Journal of Pest Science*, 91(4):1381–1391.
- Bai YM, He DK, Lu P, Yan QP, Zhang H, 2018. Observation for antennal structure of Hessian fly, *Mayetiola destructor* (Say). *Plant Quarantine*, 32(6): 21–24. [白玉明, 贺定坤, 陆平, 闫清萍, 张皓, 2018. 黑森瘿蚊触角结构观察. 植物检疫, 32(6):21–24.]
- Bergh JC, Harris MO, Rose S, 1990. Temporal patterns of emergence and reproductive behavior of the Hessian fly (Diptera: Cecidomyiidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 83(5): 998–1004.
- Birkett MA, Bruce TJA, Martin JL, Smart LE, Jon O, Wadhams LJ, 2004. Responses of female orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana*, to wheat panicle volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 30(7): 1319–1328.
- Boddum T, Skals N, Wirén M, Baur R, Rauscher S, Hillbur Y, 2009. Optimisation of the pheromone blend of the swede midge, *Contarinia nasturtii*, for monitoring. *Pest Management Science*, 65(8): 851–856.
- Cai SH, Cheng LS, 2002. A study on the sex pheromone of insects. *Journal of South China University of Tropical Agriculture*, 8(1): 47–53. [蔡双虎, 程立生, 2002. 昆虫性信息素的研究进展. 华南热带农业大学学报, 8(1): 47–53.]
- Cai XM, Li ZQ, Pan HS, Lu YH, 2018. Research and application of food-based attractants of herbivorous insect pests. *Chinese Journal of Biological Control*, 34(1): 8–35. [蔡晓明, 李兆群, 潘洪生, 陆宴辉, 2018. 植食性害虫食诱剂的研究与应用. 中国生物防治学报, 34(1): 8–35.]
- Censier F, Fischer CY, Chavalle S, Heuskin S, Fauconnier M, Bodson B, De Proft M, Lognag GC, Laurent P, 2014. Identification of 1-methyloctyl butanoate as the major sex pheromone component from females of the saddle gall midge, *Haplodiplosis marginata* (Diptera: Cecidomyiidae). *Chemoecology*, 24(6): 243–251.
- Chavalle S, Buhl PN, Censier F, De Proft M, 2015. Comparative emergence phenology of the orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae) and its parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae and Platygasteridae) under controlled conditions. *Crop Protection*, 76: 114–120.
- Choi MY, Khaskin G, Gries R, Gries G, Roitberg BD, Raworth DA, Kim DH, Bennett RG, 2004. (2R,7S)-Diacetoxytridecane: Sex pheromone of the aphidophagous gall midge, *Aphidoletes aphidimyza*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(3): 659–670.
- Cockfield SD, Mahr DL, 1995. Phenology of oviposition of *Dasyneura oxycoccana* (Diptera: Cecidomyiidae) in relation to cranberry plant growth and flowering. *Great Lakes Entomologist*, 27(4): 185–188.
- Crook DJ, Mordue AJ, 1999. Olfactory responses and sensilla morphology of the blackcurrant leaf midge *Dasineura tetensi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91(1): 37–50.
- Cross JV, Hall DR, 2007. Exploiting the sex pheromone of the apple leaf midge, *Dasineura mali*, for pest monitoring and control.

- IOBC/wprs Bulletin, 30(4): 159–167.
- Cross JV, Hall DR, 2009. Exploitation of the sex pheromone of apple leaf midge *Dasineura mali* Kieffer (Diptera: Cecidomyiidae) for pest monitoring: Part 1. Development of lure and trap. *Crop Protection*, 28(2): 139–144.
- Du H, Gao XH, Li Z, Zhang QW, Liu XX, 2018. Control effects of *Contarinia pyrivora* through eliminating pesticide in estuary region, Hubei. *South China Fruits*, 47(S1):112–115. [杜浩, 高旭辉, 李贞, 张青文, 刘小侠, 2018. 湖北老河口地区梨瘿蚊农药减量防控效果研究. 中国南方果树, 47(S1): 112–115.]
- Du JW, 2001. Plant-insect chemical communication and its behavior control. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 27(3): 193–200. [杜家纬, 2001. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制. 植物生理学报, 27(3): 193–200.]
- Duso C, Fontana P, Tirello P, 2005. Spread of the gall midge *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) injurious to black locust in Italy and Europe. *Informatore Fitopatologico*, 55(5): 30–33.
- Evans BG, Hallett RH, 2016. Efficacy of biopesticides for management of the swede midge (Diptera: Cecidomyiidae). *Journal of Economic Entomology*, 109(5): 2159–2167.
- Fan C, Chen E, Yue J, Yin W, Zuo R, Zuo L, 2019. Occurrence regularity and sexual pheromone trapping effect of *Spodoptera litura* in field in central Guizhou. *Agricultural Biotechnology*, 8(1): 69–72.
- Foster SP, Harris MO, Millar JG, 1991. Identification of the sex pheromone of the Hessian fly, *Mayetiola destructor* (Say). *Naturwissenschaften*, 78(3): 130–131.
- Gagné RJ, 1989. The Plant-feeding Gall midges of North America. New York: Cornell University Press. 356.
- Gagné RJ, 1994. The Gall Midges of the Neotropical Region. New York: Cornell University Press. 356.
- Gagné RJ, 2017. A catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the world. <https://www.ars.usda.gov/ARUserFiles/80420580/Gagne-2017-World-Cat-4th-ed.pdf>.
- Galanihe LD, Harris MO, 1997. Plant volatiles mediate host-finding behavior of the apple leafcurling midge. *The Journal of Chemical Ecology*, 23(12): 2639–2655.
- Ganehiarachchi GASM, Harris MO, 2010. Oviposition behavior of orange wheat blossom midge on low- vs. high-ranked grass seed heads. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123(3): 287–297.
- Gharalari AH, Smith MAH, Fox SL, Lamb RJ, 2011. Volatile compounds from non-preferred wheat spikes reduce oviposition by *Sitodiplosis mosellana*. *The Canadian Entomologist*, 143(4): 388–391.
- Gries R, Gries G, Khaskin G, King S, Olfert O, Kaminski LA, Lamb R, Bennett R, 2000. Sex pheromone of orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana*. *Naturwissenschaften*, 87(10): 450–454.
- Gries R, Khaskin G, Bennett RG, Miroshnychenko A, Burden K, Gries G, 2005. (S,S)-2,12-, (S,S)-2,13-, and (S,S)-2,14-Diacetoxyheptadecanes: Sex pheromone components of red cedar cone midge, *Mayetiola thujae*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(12): 2933–2946.
- Gries R, Khaskin G, Gries G, Bennett RG, King GGS, Morewood P, Slessor KN, Morewood WD, 2002. (Z,Z)-4,7-tridecadien-(S)-2-yl acetate: Sex pheromone of Douglas-fir cone gall midge, *Contarinia oregonensis*. *Journal of Chemical Ecology*, 28(11): 2283–2297.
- Hall D, Shepherd T, Fountain M, Véték G, Birch N, Jorna C, Farman D, Cross J, 2011. Investigation of attraction of raspberry cane midge, *Resseliella theobaldi*, to volatiles from wounded raspberry primocanes. *IOBC/wprs Bulletin*, 70: 1–9.
- Hall DR, Amarawardana L, Cross JV, Francke W, Boddum T, Hillbur Y, 2012. The chemical ecology of Cecidomyiid midges (Diptera: Cecidomyiidae). *Journal of Chemical Ecology*, 38(1): 2–22.
- Hall DR, Farman DI, Cross JV, Pope TW, Tetsu A, Masanobu Y, 2009. (S)-2-acetoxy-5-undecanone, female sex pheromone of the raspberry cane midge, *Resseliella theobaldi* (Barnes). *Journal of Chemical Ecology*, 35(2): 230–242.
- Hallett RH, Chen M, Sears MK, Shelton AM, 2009. Insecticide management strategies for control of swede midge (Diptera: Cecidomyiidae) on cole crops. *Journal of Economic Entomology*, 102(6): 2241–2254.
- Hern A, Dorn S, 2002. Induction of volatile emissions from ripening apple fruits infested with *Cydia pomonella* and the attraction of adult females. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102(2): 145–151.
- Hern A, Dorn S, 2004. A female-specific attractant for the codling moth, *Cydia pomonella*, from apple fruit volatiles. *Naturwissenschaften*, 91(2): 77–80.
- Hillbur Y, Anderson P, Arn H, Bengtsson M, Löfqvist J, Biddle AJ, Smitt O, Högberg H, Plass E, Franke S, Francke W, 1999. Identification of sex pheromone components of the pea midge, *Contarinia pisi* (Diptera: Cecidomyiidae). *Naturwissenschaften*, 86(6): 292–294.
- Hillbur Y, Celander M, Baur R, Rauscher S, Haftmann J, Franke S, Francke W, 2005. Identification of the sex pheromone of the swede midge, *Contarinia nasturtii*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(8): 1807–1828.
- Hillbur Y, El-Sayed A, Bengtsson M, Löfqvist J, Biddle A, Plass E,

- Francke W, 2000. Laboratory and field study of the attraction of male pea midges, *Contarinia pisi*, to synthetic sex pheromone components. *Journal of Chemical Ecology*, 26(8): 1941–1952.
- Hokkanen HMT, 1991. Trap cropping in pest management. *Annual Review of Entomology*, 36: 119–138.
- Hu HQ, Wu RJ, Wei XX, Cai ZJ, Chen J, Pan SL, Wen SX, 2010. Preliminary study on the leaf-gall midge *Asphondylia* sp.-A new insect pest of longan (Sapindaceae) in China. *Acta Horticulturae*, 863: 627–630.
- Jaenike J, 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 21(1): 243–273.
- Ji ZX, Wen XL, Lu CK, Gao SH, Zhao CM, Yu JY, Zhao JZ, 2011. Adult behaviors and sex attraction of *Obolodiplosis robiniae*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(4): 956–962. [吉志新, 温晓蕾, 路常宽, 高素红, 赵春明, 余金咏, 赵景忠, 2011. 刺槐叶瘿蚊成虫行为学特征及性诱效果的研究. 应用昆虫学报, 48(4): 956–962.]
- Jorgensen A, 2019. Examining the biology and monitoring tools of *Sitodiplosis mosellana* in the peace river region, Alberta. Doctoral dissertation. Edmonton: University of Alberta.
- Knolhoff LM, Heckel DG, 2014. Behavioral assays for studies of host plant choice and adaptation in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 59(1): 263–278.
- Kodoi F, Lee HS, Uechi N, Yukawa J, 2003. Occurrence of *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) in Japan and South Korea. *Esakia*, 43: 35–41.
- Lamiri A, Lhaloui S, Benjilali B, Berrada M, 2001. Insecticidal effects of essential oils against Hessian fly, *Mayetiola destructor* (Say). *Field Crops Research*, 71(1): 9–15.
- Li HJ, He XK, Zeng AJ, Jiang SR, Cao S, 2008. Research advance on sex pheromone of gall midge (Diptera: Cecidomyiidae). *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 23(S1): 278–281. [李红军, 何雄奎, 曾爱军, 江树人, 曹姗, 2008. 瘿蚊性信息素的研究进展. 华北农学报, 23(S1): 278–281.]
- Li JL, Liu S, Xu CQ, Zhu X, Qiao HL, Guo K, Xu R, Qiao LQ, Chen J, 2017. Population dynamics and control strategies of major pests of wolfberry, *Lycium barbarum*. *Modern Chinese Medicine*, 19(11): 1599–1604. [李建领, 刘赛, 徐常青, 朱秀, 乔海莉, 郭昆, 徐荣, 乔鲁芹, 陈君, 2017. 宁夏枸杞主要害虫发生规律与防治策略. 中国现代中药, 19(11): 1599–1604.]
- Li JL, Xu CQ, Qiao LQ, Liu S, Chen J, Qiao HL, Xu R, Lin C, Feng YF, 2015. The occurrence characteristics and control strategies of *Jaapiella* sp. of *Lycium barbarum* L. *Modern Chinese Medicine*, 17(8): 840–843. [李建领, 徐常青, 乔鲁芹, 刘赛, 陈君, 乔海莉, 徐荣, 林晨, 冯永飞, 2015. 宁夏枸杞红瘿蚊的发生特点与防治策略. 中国现代中药, 17(8): 840–843.]
- Li YL, Han FS, Zhang JT, 2010. Review on insect sex pheromone. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 38(6): 51–54. [李咏玲, 韩福生, 张金桐, 2010. 昆虫性信息素研究综述. 山西农业科学, 38(6): 51–54.]
- Light DM, Knight A, 2005. Specificity of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) for the host plant kairomone, ethyl (2E,4Z)-2,4-decadienoate: Field bioassays with pome fruit volatiles, analogue, and isomeric compounds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(10): 4046–4053.
- Liu HY, Wu RH, Lu CT, Song FX, Yin XM, Wang TL, Zhao ZW, Zhang BH, 2003. Control effects of pesticides on *Rhopalomyia longicauda*. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 34(2): 181–183. [刘红彦, 吴仁海, 鲁传涛, 宋凤仙, 尹新明, 王天亮, 赵正伟, 张宝华, 2003. 菊花瘿蚊田间药剂防治研究. 中草药, 34(2): 181–183.]
- Liu JL, Jing XY, Yang MH, Zong SX, Luo YQ, Fan LH, Liu HX, Zhang JT, 2013. Circadian rhythm of calling behavior and sexual pheromone production and release of the female *Zeuzera leuconotum* Butler (Lepidoptera: Cossidae). *Acta Ecologica Sinica*, 33(4): 1126–1133. [刘金龙, 荆小院, 杨美红, 宗世祥, 骆有庆, 范丽华, 刘红霞, 张金桐, 2013. 六星黑点豹蠹蛾求偶行为与性信息素产生和释放的时辰节律. 生态学报, 33(4): 1126–1133.]
- Liu YJ, Hall D, Cross J, Farman D, Amarawardana L, Liu Q, He X, 2009. (2S,8Z)-2-Butyryloxy-8-heptadecene: Major component of the sex pheromone of Chrysanthemum gall midge, *Rhopalomyia longicauda*. *Journal of Chemical Ecology*, 35(6): 715–723.
- Liu YJ, He XK, Liu QR, Liu X, Wu WL, 2008. Evidence and collection of female sex pheromone from chrysanthemum gall midge, *Rhopalomyia longicauda*. *Journal of China Agricultural University*, 13(4): 46–50. [刘亚佳, 何雄奎, 刘庆然, 刘旭, 吴文良, 2008. 菊花瘿蚊雌蚊释放性信息素的确定和提取. 中国农业大学学报, 13(4): 46–50.]
- Lu CK, Zhang DF, Zhao CM, Wang XQ, Gao BJ, 2009. The threshold temperature and effective accumulative temperature of *Obolodiplosis robiniae*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(4): 613–615. [路常宽, 张东风, 赵春明, 王晓勤, 高宝嘉, 2009. 刺槐叶瘿蚊发育起点温度和有效积温. 昆虫知识, 46(4): 613–615.]
- Lu HX, Chen J, Yu Y, Chen DZ, Lu FQ, Huang M, Zou QW, Yang GQ, Li HM, 2017. Effect of sex pheromone on vegetable pests in Shanghai. *China Plant Protection*, 37(1): 82–84. [卢会祥, 陈杰, 俞懿, 陈德章, 路风琴, 黄森, 邹权文, 杨国庆, 李惠明, 2017. 上海市应用“性诱剂+”技术防治蔬菜害虫效果评价. 中国植保

- 导刊, 37(1): 82–84.]
- Lu PF, Huang LQ, Wang CZ, 2010. Semiochemicals used in chemical communication in the oriental fruit moth, *Grapholitha molesta* Busck (Lepidoptera: Tortricidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(12): 1390–1403. [陆鹏飞, 黄玲巧, 王琛柱, 2010. 梨小食心虫化学通信中的信息物质. 昆虫学报, 53(12): 1390–1403.]
- Lu YH, Zhang YJ, Wu KM, 2008. Host-plant selection mechanisms and behavioural manipulation strategies of phytophagous insects. *Acta Ecologica Sinica*, 28(10): 5113–5122. [陆宴辉, 张永军, 吴孔明, 2008. 植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略. 生态学报, 28(10): 5113–5122.]
- Meiners T, 2015. Chemical ecology and evolution of plant-insect interactions: A multitrophic perspective. *Current Opinion in Insect Science*, 8: 22–28.
- Metcalf RL, Kogan M, 1987. Plant volatiles as insect attractants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 5(3): 251–301.
- Miao J, Huang JR, Wu YQ, Gong ZJ, Li HL, Zhang GY, Duan Y, Li T, Jiang YL, 2019. Climate factors associated with the population dynamics of *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae) in central China. *Scientific Reports*, 9(1): 1–8.
- Millar JG, Foster SP, Harris MO, 1991. Synthesis of the stereoisomers of the female sex pheromone of the Hessian fly, *Mayetiola destructor*. *Journal of Chemical Ecology*, 17(12): 2437–2447.
- Mo JC, Wang CP, Wei JQ, 2019. Advance in the research on insect peripheral olfactory system. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 41(1): 56–63. [莫建初, 王成盼, 尉吉乾, 2019. 昆虫外周嗅觉系统研究进展. 江西农业大学学报, 41(1): 56–63.]
- Molnár B, Kárpáti Z, Szöcs G, Hall DR, 2009. Identification of female-produced sex pheromone of the honey locust gall midge, *Dasineura gleditchiae*. *Journal of Chemical Ecology*, 35(6): 706–714.
- Natale D, Mattiacci L, Hern A, Pasqualini E, Dorn S, 2003. Response of female *Cydia molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) to plant derived volatiles. *Bulletin of Entomological Research*, 93(4): 335–342.
- Nijveldt W, Labruyere RE, Engels GMMT, 1963. The stem disease problem of the raspberry. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 69: 221–257.
- Oakley JN, 1994. Orange wheat blossom midge: A literature review and survey of the 1993 outbreak. London: Home Grown Cereals Authority No. 28.
- Oakley JN, Cumbleton PC, Corbett SJ, Saunders P, Green DI, Young JEB, Rodgers R, 1998. Prediction of orange wheat blossom midge activity and risk of damage. *Crop Protection*, 17(2): 145–149.
- Ogah EO, Smart LE, Woodcock CM, Caulfield JC, Birkett MA, Pickett JA, Nwilene FE, Bruce TJ, 2016. Electrophysiological and behavioral responses of female African rice gall midge, *Orseolia oryzivora* Harris and Gagné, to host plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 43(1): 13–16.
- Olfert OO, Mukerji MK, Doane JF, 1985. Relationship between infestation levels and yield loss caused by wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae), in spring wheat in Saskatchewan. *Canadian Entomologist*, 117(5): 593–598.
- Paré PW, Tumlinson JH, 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology*, 121(2): 325–332.
- Pellizzari G, Montà LD, Vacante V, 2005. Alien insect and mite pests introduced to Italy in sixty years (1945–2004). Plant Protection and Plant Health in Europe: Introduction and Spread of Invasive Species. Humbolt University, Berlin, Germany: 9–11.
- Pitcher RS, 1952. Observations on the raspberry cane midge (*Thomasiniana Theobaldi* Barnes): I. Biology. *Journal of Pomology & Horticultural Science*, 27(2): 71–97.
- Schiestl FP, 2010. The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters*, 13(5): 643–656.
- Shelly T, Epsky N, Jang EB, Reyes-Flores J, Vargas R, 2014. Trapping and the Detection, Control, and Regulation of Tephritid Fruit Flies. Germany: Springer. 589–608.
- Suckling DM, Walker JTS, Shaw PW, Manning LA, Lo P, Wallis R, Bell V, Sandanayaka WRM, Hall DR, Cross JV, El-Sayed AM, 2007. Trapping *Dasineura mali* (Diptera: Cecidomyiidae) in apples. *Journal of Economic Entomology*, 100(3): 745–751.
- Sylvén E, 1970. Field movement of radioactively labelled adults of *Dasyneura brassicae* Winn. (Dipt, Cecidomyiidae). *Insect Systematics & Evolution*, 1(3): 161–187.
- Tasin M, Anfora G, Ioriatti C, Carlin S, De Cristofaro A, Schmidt S, Bengtsson M, Versini G, Witzgall P, 2005. Antennal and behavioral responses of grapevine moth *Lobesia botrana* females to volatiles from grapevine. *Journal of Chemical Ecology*, 31(1): 77–87.
- Wan JY, Zhou L, Zhang QW, Xu HL, 2012. Biological characteristics and occurrence patterns of *Contarinia pyrivora*. *Northern Horticulture*, (14): 194–196. [万津瑜, 周玲, 张青文, 徐环李, 2012. 梨瘦蚊生物学及综合防治研究进展. 北方园艺, (14): 194–196.]

- Wang P, Chen GF, Zhang JS, Xue Q, Zhang QH, 2017. Pheromone-trapping the nun moth, *Lymantria monacha* (Lepidoptera: Lymantriidae) in Inner Mongolia, China. *Insect Science*, 24(4): 631–639.
- Yan FM, 2003. Chemical Ecology. Beijing: Science Press. 12–13. [闫凤鸣, 2003. 化学生态学. 北京: 科学出版社. 12–13.]
- Yang ZQ, Qiao XR, Bu WJ, Yao YX, Xiao Y, Han YS, 2006. First discovery of an important invasive insect pest, *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) in China. *Acta Entomologica Sinica*, 49(6): 1050–1053. [杨忠岐, 乔秀荣, 卜文俊, 姚艳霞, 肖艳, 韩义生, 2006. 我国新发现一种重要外来入侵害虫——刺槐叶瘿蚊. 昆虫学报, 49(6): 1050–1053.]
- Ye HX, Han SJ, Zhu Y, Cui HC, Zhang JH, Han BY, 2015. Sex pheromone, botanical attractants and color on sticky board for attracting male tea aphids. *Acta Tea Sinica*, 56 (2): 117–120. [叶火香, 韩善捷, 祝愿, 崔宏春, 张嘉荟, 韩宝瑜, 2015. 性诱剂和植物源引诱剂及色彩对茶蚜雄蚜诱效差异. 茶叶学报, 56(2): 117–120.]
- Zhang F, Li JL, Liu S, Qiao HL, Zhu X, Yang MK, Guo K, Xu R, Xu CQ, Chen J, 2019. Application of weeding cloth to control wolfberry gall midge, *Jaapiella* sp. *Modern Chinese Medicine*, 21(7): 937–940. [张凡, 李建领, 刘赛, 乔海莉, 朱秀, 杨孟可, 郭昆, 徐荣, 徐常青, 陈君, 2019. 应用除草布防治枸杞红瘿蚊效果评价. 中国现代中药, 21(7): 937–940.]
- Zhang QY, Lin ZJ, Ruan LY, Wang HY, Wang L, Li ZQ, 2003. A new gall midge pest damaging mango leaves. *Entomological Journal of East China*, 12(2): 107–109. [张清源, 林振基, 阮丽玉, 王宏毅, 王璐, 李自强, 2003. 一种新的危害芒果树叶的瘿蚊害虫. 华东昆虫学报, 12(2): 107–109.]
- Zhang XG, Li X, Sun XX, Li SH, Dong WX, 2015. Effect of plant volatiles on moth sex pheromone. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(6): 1333–1344. [张秀歌, 李祥, 孙小旭, 李思翰, 董文霞, 2015. 植物挥发物对蛾类昆虫性信息素的影响. 应用昆虫学报, 52(6): 1333–1344.]
- Zhao JQ, Shi J, 2019. Prediction of the potential geographical distribution of *Obolodiplosis robiniae* (Diptera: Cecidomyiidae) in China based on a novel maximum entropy model. *Scientia Silvae Sinicae*, 55(2): 118–127. [赵佳强, 石娟, 2019. 基于新型最大熵模型预测刺槐叶瘿蚊(双翅目: 瘿蚊科)在中国的适生区. 林业科学, 55(2): 118–127.]
- Zhou Q, Xu T, Zhang GR, Gu DX, Zhang WQ, 2003. Repellent effects of herbivore-induced rice volatiles on the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. *Acta Entomologica Sinica*, 46(6): 739–744. [周强, 徐涛, 张古忍, 古德祥, 张文庆, 2003. 虫害诱导的水稻挥发物对褐飞虱的驱避作用. 昆虫学报, 46(6): 739–744.]
- Zhu CS, Yuan F, 2002. The outbreak of *Sitodiplosis mosellana* in Nanhe county, Henan province. *Plant Protection*, 28(2): 60–61. [祝传书, 袁锋, 2002. 河北南和县 2001 年麦红吸浆虫发生成灾. 植物保护, 28(2): 60–61.]