

虫瘿挥发物对枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂 寄主选择的影响*

朱 秀^{1**} 刘 赛¹ 徐常青¹ 汪 祥² 郭 昆¹
徐 荣¹ 乔海莉^{1***} 陈 君^{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. 山东农业大学植物保护学院, 泰安 271018)

摘 要 【目的】为明确枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂 *Pseudotorymus jaapiellae* Yang et Chen 对枸杞红瘿蚊 *Gephyraulus lycantha* Jiao & Kolesik 诱导产生虫瘿挥发物的选择差异性, 解析影响其寄主选择的信息化学物质。【方法】采用 Y 型嗅觉仪, 测定枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂的孕卵雌蜂对受枸杞红瘿蚊为害的幼嫩虫瘿和成熟虫瘿挥发物的行为选择偏好; 通过顶空固相微萃取和气相色谱-质谱联用技术, 分析影响该寄生蜂产卵选择的不同发育阶段虫瘿挥发物成分变化与差异。【结果】与枸杞健康花蕾相比, 枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂明显趋向于选择受枸杞红瘿蚊为害的虫瘿, 尤其是幼嫩虫瘿对孕卵雌蜂具有更显著的吸引作用 ($P<0.01$), 其中有 95% 的寄生蜂选择幼嫩虫瘿, 仅有 5% 的寄生蜂选择健康花蕾; 不同发育阶段虫瘿与健康花蕾的挥发物种类和释放量存在明显差异, 幼嫩虫瘿的挥发物种类最多, 达 61 种, 成熟虫瘿和健康花蕾分别为 52 种和 54 种; 酮类和萜类化合物是枸杞花蕾受害后新出现的物质, 其中萜类化合物仅存在于幼嫩虫瘿中, 酮类化合物随着虫瘿的成熟, 其含量逐渐升高。【结论】枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂能够通过识别枸杞不同发育阶段受害虫瘿的特异性挥发物进行寄主识别, 从而定位寄主, 实现对害虫枸杞红瘿蚊的种群调控。

关键词 枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂; 枸杞红瘿蚊; 虫瘿; 虫害诱导植物挥发物; 寄主选择

Effect of volatiles emitted from galls induced by *Gephyraulus lycantha* on host selection by *Pseudotorymus jaapiellae*

ZHU Xiu^{1**} LIU Sai¹ XU Chang-Qing¹ WANG Xiang² GUO Kun¹
XU Rong¹ QIAO Hai-Li^{1***} CHEN Jun^{1***}

(1. Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Beijing, 100193, China; 2. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)

Abstract 【Objectives】To identify the preference of *Pseudotorymus jaapiellae* for different volatiles emitted from galls induced by *Gephyraulus lycantha*, and clarify the effect of semiochemicals on host selection by this parasitoid. 【Methods】The preference of pregnant female *P. jaapiellae* for specific volatiles emitted from young and mature galls induced by *G. lycantha* was measured in a Y-tube olfactometer under laboratory conditions. Headspace solid phase microextraction and gas chromatography-mass spectrometry were used to analyze the compositional difference in volatiles emitted from galls at different stages of development. 【Results】Pregnant female *P. jaapiellae* preferred galls induced by *G. lycantha* to healthy flower buds of *L. barbarum*. Young galls were particularly attractive ($P<0.01$), with 95% of females choosing these compared to only 5% choosing healthy flower buds. There were significant differences in the volatiles emitted from healthy flower buds

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

**第一作者 First author, E-mail: zhuxiu031@126.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: qhl193314@sina.com; jchen@implad.ac.cn

收稿日期 Received: 2020-11-03; 接受日期 Accepted: 2021-01-20

and from galls at different developmental stages. More volatile compounds were emitted from young galls (61 compounds) than from healthy flower buds (54 compounds) or mature galls (52 compounds). Ketones and terpenoids were emitted from damaged *L. barbarum* flower buds, but only terpenoids were emitted from young galls; the ketone content of gall volatiles increased gradually as galls matured. **[Conclusion]** *P. jaapiellae* can identify and locate galls induced by *G. lycantha* and distinguish between the volatiles emitted by galls of different developmental stages, thereby both locating suitable galls and regulating *G. lycantha* populations.

Key words *Pseudotorymus jaapiellae*; *Gephyraulus lycantha*; insect galls; herbivore-induced plant volatiles; host selection

植物在遭受植食性昆虫为害后, 会释放出不同于健康植物的虫害诱导植物挥发物 (Herbivore-induced plant volatiles, HIPVs)。这种虫害诱导植物挥发物因释放量远大于健康植株, 因此更容易被捕食性或寄生性天敌作为其远距离定位寄主的信号物质 (娄永根和程家安, 1997; 孙晓玲等, 2012)。已有研究报告, 虫害诱导的植物挥发物 HIPVs 在寄生蜂搜索寄主过程中发挥关键作用 (Du *et al.*, 1996; Stone and Nroge, 2008; Peñaflor and Bento, 2013; Zakir *et al.*, 2013; Paponova *et al.*, 2018)。如十字花科植物普遍含有烯丙基异硫氰酸酯 (Isothiocyanate), 蚜虫为害后该化合物合成增加, 菜蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae* 以此作为指示物找到十字花科植物上的寄主蚜虫 (Dicke and van Loon, 2000)。寄生蜂 *Heydenia unica* 可以利用 α -蒎烯作为指示物找到松树上的寄主昆虫 (孙晓玲等, 2012)。

枸杞花桥瘿蚊 *Gephyraulus lycantha* Jiao & Kolesik, 俗称枸杞红瘿蚊 (双翅目 Diptera, 瘿蚊科 Cecidomyiidae, 桥瘿蚊属 *Gephyraulus*) (以下均称为枸杞红瘿蚊) (Jiao *et al.*, 2020), 是危害宁夏枸杞 *Lycium barbarum* L. 的主要成灾害虫, 该虫以成虫产卵于枸杞花蕾中, 幼虫孵化后取食子房, 致使花蕾膨大畸形, 形成灯笼状虫瘿 (吴福帧等, 1982; 刘赛等, 2020)。枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂 *Pseudotorymus jaapiellae* Yang et Chen (膜翅目 Hymenoptera, 长尾小蜂科 Torymidae) 是枸杞红瘿蚊幼虫的主要寄生性天敌, 在田间对枸杞红瘿蚊的寄生率平均可达 60% 以上, 是目前控制枸杞红瘿蚊种群数量的重要生物因子 (刘美珍等, 1987)。该寄生蜂经中国林业科学研究院杨忠岐研究员鉴定为新种。前期研究发现, 枸杞

红瘿蚊拟长尾小蜂雌成虫羽化交配后, 会在枸杞树冠间不断地飞行搜寻合适的产卵场所, 尽管田间虫瘿数量众多, 但该寄生蜂更嗜好选择在枸杞红瘿蚊的幼嫩虫瘿内产卵, 而其他组织内很少寄生。枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂幼虫孵化后取食虫瘿内的枸杞红瘿蚊幼虫, 并在虫瘿内化蛹, 待成虫羽化时脱离虫瘿, 完成一个世代。

虫瘿作为一个相对封闭的生态系统, 是植物组织在受到昆虫等生物取食或产卵刺激后, 诱导植物细胞加速分裂和异常分化而形成的畸形瘤状物或突起, 是致瘿生物生活的“房子” (王光钺等, 2010; 申洁等, 2016)。虫瘿依靠其自身的组织结构, 能够较好地保护瘿室内的致瘿生物, 具有一定的防御功能 (李香妹和杨筱慧, 2019)。然而, 对于一些特定的捕食者或寄生者, 却可以通过虫瘿组织释放的挥发性信号物质 (即 HIPVs), 捕获或寄生瘿室内的致瘿生物 (覃金萍等, 2010)。在枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂-枸杞红瘿蚊虫瘿系统中, 寄生蜂对害虫的识别过程中是否也存在类似的 HIPVs 指示物? 该指示物对枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂选择和识别虫瘿内寄主昆虫枸杞红瘿蚊的作用如何? 迄今尚知之甚少。

鉴于此, 本研究拟采用 Y 型嗅觉仪测定枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂对枸杞健康花蕾、枸杞红瘿蚊幼嫩虫瘿以及成熟虫瘿的行为选择偏好, 并利用顶空固相微萃取 (SPME) 和气相色谱-质谱联用 (GC-MS) 技术, 分析不同发育阶段虫瘿挥发物的成分变化与差异, 明确宁夏枸杞-枸杞红瘿蚊-枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂三级营养间的化学通讯与识别机制, 为利用枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂调控枸杞红瘿蚊的种群密度, 实现害虫的绿色防控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

自宁夏回族自治区中宁县枸杞种植基地 (37.48° N, 105.71° E) 采集枸杞红瘿蚊虫瘿和被枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂寄生的虫瘿, 带回室内分别置于直径 8 cm、高 10 cm 的玻璃缸和 50 目尼龙纱网的养虫笼 (30 cm × 30 cm × 30 cm) 内, 于两台条件相同的人工气候培养箱 (PRX-450 D, 宁波赛福实验仪器有限公司) 中分别饲养 (光周期 14 L : 10 D、温度 (27 ± 1) °C、相对湿度 30% ± 10%)。放置枸杞红瘿蚊虫瘿的玻璃缸底部铺 5 cm 厚细沙土, 待其老熟幼虫全部自然离瘿并入土化蛹后, 取出虫瘿。待枸杞红瘿蚊及其寄生蜂枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂成虫羽化后, 雌雄各自配对分别饲养于直径 10 cm、高 30 cm 的玻璃缸内, 选择已交尾的枸杞红瘿蚊孕卵雌虫接种于健康的枸杞花蕾中, 以获得不同发育阶段的虫瘿; 选择 3 日龄 (此时为寄生蜂的产卵盛期, 未报道) 已交尾的寄生蜂孕卵雌蜂用于行为测定。枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂饲喂 10% 蔗糖水, 枸杞红瘿蚊成虫不补充营养, 二者均隔离在两个不同的人工气候箱内, 彼此未接触, 也未受到任何植物气味刺激。供试昆虫仅使用一次。

1.2 供试植物及虫瘿

供试植物宁夏枸杞健康花蕾和虫瘿均采自中国医学科学院药用植物研究所宁夏枸杞种植园 (40.04° N, 116.28° E), 品种为宁杞 5 号, 树龄为 3 年。试验期间园内未施用过任何化学农药。试验前约 30 min, 用枝剪剪取带有花蕾的健康枸杞枝条, 立刻带回室内用于测试。供试虫瘿采用人工接虫的方法, 选择带有幼嫩花蕾 (鉴别特征为现蕾 1-3 d, 长 1.5-3.5 mm) 的健康枝条作为接种枝条, 用 60 目纱网 (30 cm × 15 cm) 将其套紧, 将枸杞红瘿蚊孕卵雌虫释放于纱网中的幼嫩花蕾上, 待成虫产卵后, 将新产卵的花蕾进行标记, 记录产卵日期。采集枸杞红瘿蚊的幼嫩虫瘿和成熟虫瘿 (自产卵日始 5-7 d 的虫瘿记为幼嫩虫瘿, 9-11 d 的为成熟虫瘿) 立刻带回室内, 用于测试。

1.3 实验方法

1.3.1 寄生蜂对枸杞红瘿蚊虫瘿挥发物的行为选择偏好 采用 Y 型嗅觉仪测定枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂孕卵雌蜂对不同发育阶段枸杞红瘿蚊虫瘿挥发物的行为反应。

供试味源: 枸杞红瘿蚊幼嫩虫瘿、成熟虫瘿以及枸杞健康花蕾各 10 g。

Y 型嗅觉仪: 参照乔海莉等 (2016) 自行设计, 由 Teflon 管将 Y 型玻璃管、味源瓶、蒸馏水加湿瓶、活性炭过滤瓶、空气流量计和大气采样仪 (QC-1 B 型, 北京市劳动保护科学研究所) 相连接组成。其中, Y 型玻璃管的内径 2 cm, 主臂长 22 cm, 两侧臂各长 18 cm, 侧臂夹角为 60°, 各臂的接口处均为磨口。由大气采样仪泵入 Y 型玻璃管的空气, 经过活性炭过滤瓶和蒸馏水加湿瓶的过滤和湿润, 以 200 mL/min 的气体流量经过味源瓶后吹向 Y 型玻璃管主臂内的待试寄生蜂。

测定方法: 将 Y 型嗅觉仪水平放置于长方形箱体 (50 cm × 50 cm × 70 cm) 内, 箱体顶部平行装有 4 根 20W 的日光灯管, 照度为 240 lx。试验前, 先将待测寄生蜂置于 Y 型嗅觉仪所在室内适应 30 min, 然后单头引入 Y 型管的主臂, 适应 1 min 后开始计时, 然后观察记录待测寄生蜂在 10 min 内对两臂气味源的选择性。若待测寄生蜂爬行或飞行超过某侧臂二分之一长度, 且停留 1 min 以上者, 记录为该寄生蜂选择此臂气味源; 若 10 min 后待测寄生蜂仍不做出选择, 则记为不选择。每种气味源均测试 20 头寄生蜂。每测试 5 次调换两个味源瓶的位置, 避免方向偏好。每次测试完成均需要换以干净 Y 型管。测试时间为 9:00-15:00, 测试温度 27-28 °C, 相对湿度 30%-40%。

1.3.2 虫瘿挥发物的收集 采用固相微萃取法 (SPME) 对虫瘿挥发物进行收集。

萃取纤维头为 PDMS/DVB (蓝色平头, 美国 Supelco 公司), 纤维涂层成分为聚二甲基硅氧烷/二乙烯苯, 涂层厚度 65 μm。萃取时将新采集的健康花蕾、幼嫩虫瘿和成熟虫瘿各 10 g, 分别置于 50 mL 样品瓶内, 锡箔纸封口, 室温静置

1 h 后将装有萃取纤维头的 SPME 手动进样手柄轻推扎入锡箔纸内, 悬于样品上方约 1 cm 处, 常温下顶空萃取吸附 30 min 后, 于 GC-MS 进样口 (250 ℃) 解吸 5 min。每种植物样品重复 3 次。

1.3.3 虫瘿挥发物的成分分析 采用气相色谱-质谱联用仪 GC-MS (美国 Agilent GC7890B/MS5977A) 分析虫瘿挥发物成分。

GC 条件: DB-Wax 石英毛细管色谱柱 (30 m×0.25 mm×0.25 μm, J&W Scientific, Folsom, California)。起始温度 50 ℃, 保持 3 min, 以 5 ℃/min 速度升温至 90 ℃, 不保持, 再以 15 ℃/min 升温至 250 ℃, 保持 10 min。载气为氦气, 流量 1.0 mL/min, 进样口温度为 250 ℃, 不分流进样。

MS 条件: EI 电离源, 离子能量 70 eV, 离子源温度 200 ℃, 扫描范围 m/z 29-350。传输线温度 250 ℃, 扫描间隔 0.4 s。

1.4 数据分析

使用 SPSS 20.0 对实验数据进行统计分析。采用 χ^2 检验法分析枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂对不

同虫瘿挥发物的选择差异性; 采用 Xcalibur1.2 版本软件, 通过 NIST98 谱图库检索兼顾保留时间, 鉴定和分析枸杞红瘿蚊虫瘿挥发物成分。通过峰面积归一化法对各类化合物的相对含量进行定量, 并对挥发物成分进行主成分分析和聚类分析。

2 结果与分析

2.1 枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂对枸杞红瘿蚊虫瘿挥发物的行为反应

在行为生测中, 枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂对不同发育阶段虫瘿的选择率存在差异 (图 1)。与空白对照相比, 供试雌蜂在枸杞健康花蕾作为气味源时行动不活跃, 50% 的寄生蜂在供试时间内不做出任何选择, 对健康花蕾与空白对照均无显著的选择行为 ($P=0.144$); 当以枸杞红瘿蚊虫瘿作为气味源时, 供试雌蜂引入 Y 型管主臂后均表现活跃, 并显著趋向于受枸杞红瘿蚊为害的虫瘿 ($P<0.05$), 其中幼嫩虫瘿对供试雌蜂的吸引力更强, 差异达到极显著水平 ($P<0.001$); 而成熟虫瘿对供试雌蜂的吸引力则较幼嫩虫瘿稍弱, 但与空白对照相比差异显著 ($P<0.05$)。

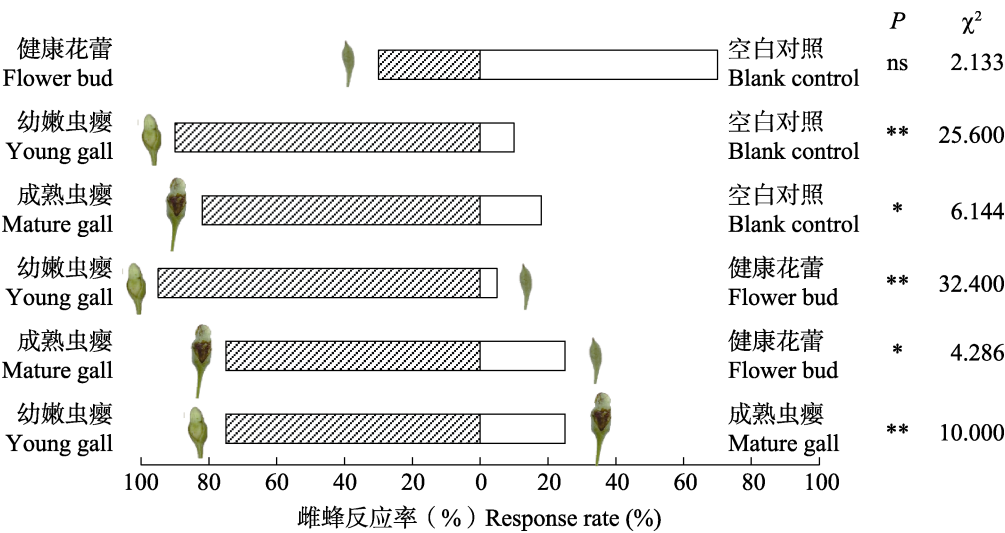


图 1 枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂的孕卵雌蜂对不同气味源的嗅觉反应
Fig. 1 Olfactory responses of *Pseudotorymus jaapiellae* pregnant females to different odors

采用卡方检验对雌蜂反应率进行差异显著性分析, **表示差异极显著 ($P<0.01$);
*表示差异显著 ($P<0.05$); ns 表示差异不显著。
*Chi square test was used to analyze the different significance of response rate of the females, ** indicates significant difference at 0.01 levels; * indicates significant difference at 0.05 levels; ns indicates no significant difference.*

与健康花蕾相比,供试雌蜂更喜好趋向于枸杞红瘿蚊虫瘿。其中,幼嫩虫瘿比健康花蕾对供试雌蜂具有极显著的吸引力 ($P<0.001$);成熟虫瘿比健康花蕾对供试雌蜂具有显著的吸引力 ($P<0.05$),但二者未达到极显著水平 ($P<0.01$)。当幼嫩虫瘿和成熟虫瘿同时存在时,供试雌蜂更偏向于选择幼嫩虫瘿,二者间差异达到极显著水

平 ($P<0.01$)。

2.2 虫瘿挥发物的化学成分分析

由表 1 可以看出,枸杞健康花蕾与不同发育阶段枸杞红瘿蚊虫瘿挥发物的组成成分种类丰富,共鉴定出包括醇类、醛类、酮类、酯类、萜类、烷烃类、烯烃类、苯类和含硫类 9 类化合物。

表 1 不同发育阶段枸杞红瘿蚊虫瘿挥发物的组成及其相对含量
Table 1 Composition and relative contents of volatile compounds emitted from *Gephyraulus lycantha* galls at different stages

化合物 Compounds	分子式 Molecular formula	分子量 Molecular weight	相对含量（%）Relative content (%)			
			健康花蕾 Flower bud	幼嫩虫瘿 Young gall	成熟虫瘿 Mature gall	
醇类 Alcohols						
1-辛醇 1-Octanol	C ₈ H ₁₀ O	130	—	0.14 ± 0.02 a	0.24 ± 0.15 a	
2,2-二甲基-1-辛醇 1-Octanol, 2,2-dimethyl-	C ₁₀ H ₂₂ O	158	—	0.34 ± 0.10	—	
2-丁基-1-辛醇 1-Octanol, 2-butyl-	C ₁₂ H ₂₆ O	186	0.17 ± 0.01 a	0.23 ± 0.05 a	0.35 ± 0.22 a	
2-异丙基-5 甲基-1 庚醇 2-Isopropyl-5-methyl-1-heptanol	C ₁₁ H ₂₄ O	172	—	0.11 ± 0.03	—	
酯类 Esters						
乙酸叶醇酯 3-Hexen-1-ol, acetate, (Z)-	C ₈ H ₁₄ O ₂	142	2.20 ± 0.25	—	—	
酮类 Ketones						
4-十一酮 4-Undecanone	C ₁₁ H ₂₂ O	170	—	0.20 ± 0.07	—	
环己酮 Cyclohexanone	C ₆ H ₁₀ O	98	—	—	0.41 ± 0.07	
醛类 Aldehydes						
苯甲醛 Benzaldehyde	C ₇ H ₆ O	106	—	1.38 ± 0.20 Aa	0.54 ± 0.16 Bb	
4-丙基苯甲醛 Benzaldehyde, 4-propyl-	C ₁₀ H ₁₂ O	148	0.22 ± 0.02 a	0.21 ± 0.04 a	—	
苯类 Benzenoids						
6-羟甲基-2,3-二甲苯基甲醇 (6-Hydroxymethyl-2,3-dimethylphenyl) methanol	C ₁₀ H ₁₄ O ₂	166	—	—	0.18 ± 0.10	
邻二氯苯 Benzene, 1,2-dichloro-	C ₆ H ₄ Cl ₂	146	0.20 ± 0.03 Bb	0.82 ± 0.06 Aa	0.84 ± 0.26 Aa	
1,3-二叔丁基苯 Benzene, 1,3-bis(1,1-dimethylethyl)-	C ₁₄ H ₂₂	190	13.09 ± 0.16 a	20.84 ± 2.36 a	21.08 ± 8.15 a	
1,3-二甲基苯 Benzene, 1,3-dimethyl-	C ₈ H ₁₀	106	7.60 ± 0.27 Aa	3.90 ± 0.46 Bb	3.77 ± 0.91 Bb	
2,3-二氢-2-甲基苯并呋喃 Benzofuran, 2,3-dihydro-2-methyl-	C ₉ H ₁₀ O	134	—	0.17 ± 0.08	—	
乙苯 Ethylbenzene	C ₈ H ₁₀	106	8.46 ± 0.29 Aa	2.78 ± 0.42 Bb	2.31 ± 0.74 Bb	
邻二甲苯 o-Xylene	C ₈ H ₁₀	106	3.45 ± 0.12 Aa	1.69 ± 0.25 Bb	1.49 ± 0.55 Bb	
硫化物 Sulfides						
1-甲基丙基硫代环己烷 Cyclohexane, [(1-methylpropyl)thio]-	C ₁₀ H ₁₉ S	171	0.10 ± 0.02 Ab	0.35 ± 0.08 Aab	0.43 ± 0.26 Aa	

续表 1 (Table 1 continued)

化合物 Compounds	分子式 Molecular formula	分子量 Molecular weight	相对含量 (%) Relative content (%)		
			健康花蕾 Flower bud	幼嫩虫瘿 Young gall	成熟虫瘿 Mature gall
萜类 Terpenoids					
1-乙烯基-1-甲基-2,4-二(丙-1-烯-2-基)环己烷 Cyclohexane,1-ethenyl-1-methyl-2,4- bis(1-methylethenyl)-, (1S,2S,4R)-	C ₁₅ H ₂₄	204	—	0.29 ± 0.08	—
烯烃 Olefines					
2,4-二甲基-1-庚烯 2,4-Dimethyl-1-heptene	C ₉ H ₁₈	126	0.64 ± 0.15 a	1.04 ± 0.20 a	1.07 ± 0.73 a
(Z)-9-甲基-2-十一烯 2-Undecene, 9-methyl-, (Z)-	C ₁₂ H ₂₄	168	—	0.36 ± 0.10	—
(Z)-9-甲基-3-十一烯 3-Undecene, 9-methyl-, (Z)-	C ₁₂ H ₂₄	168	—	0.54 ± 0.05	—
烷烃 Alkanes					
2,4-二甲基十二烷 2,4-Dimethyldodecane	C ₁₄ H ₃₀	198	0.83 ± 0.04 a	—	0.87 ± 0.43 a
2,6-二甲基癸烷 2,6-Dimethyldecane	C ₁₂ H ₂₆	170	—	0.12 ± 0.02	—
2,2-二甲基丁烷 Butane, 2,2-dimethyl-	C ₆ H ₁₄	86	—	—	0.13 ± 0.09
2-甲基丁烷 Butane, 2-methyl-	C ₅ H ₁₂	72	0.24 ± 0.02 Aa	—	0.26 ± 0.26 Aa
癸烷 Decane					
2,3,5,8-四甲基癸烷 Decane, 2,3,5,8-tetramethyl-	C ₁₄ H ₃₀	198	—	2.23 ± 0.28 Aa	0.29 ± 0.15 Bb
2,3,5-三甲基癸烷 Decane, 2,3,5-trimethyl-	C ₁₃ H ₂₈	184	—	0.23 ± 0.02	—
2,4,6-三甲基癸烷 Decane, 2,4,6-trimethyl-	C ₁₃ H ₂₈	184	0.74 ± 0.09 Aa	0.24 ± 0.00 Bb	—
2,4-二甲基癸烷 Decane, 2,4-dimethyl-	C ₁₂ H ₂₆	170	—	—	0.20 ± 0.11
3,6-二甲基癸烷 Decane, 3,6-dimethyl-	C ₁₂ H ₂₆	170	1.99 ± 0.17 Aa	—	1.07 ± 0.51 Bb
3,7-二甲基癸烷 Decane, 3,7-dimethyl-	C ₁₂ H ₂₆	170	—	—	6.35 ± 0.85
3-乙基-3-甲基癸烷 Decane, 3-ethyl-3-methyl-	C ₁₃ H ₂₈	184	0.20 ± 0.02	—	—
4-甲基癸烷 Decane, 4-methyl-	C ₁₁ H ₂₄	156	1.62 ± 0.05 a	1.19 ± 0.46 a	1.41 ± 0.26 a
5,6-二甲基癸烷 Decane, 5,6-dimethyl-	C ₁₂ H ₂₆	170	—	—	2.04 ± 0.17
5-甲基癸烷 Decane, 5-methyl-	C ₁₁ H ₂₄	156	1.55 ± 0.03 Aa	1.06 ± 0.10 Ab	1.14 ± 0.19 Ab
十二烷 Dodecane					
2,6,10-三甲基十二烷 Dodecane, 2,6,10-trimethyl-	C ₁₅ H ₃₂	212	0.13 ± 0.01 Bb	0.60 ± 0.06 Aa	—
2,6,11-三甲基十二烷 Dodecane, 2,6,11-trimethyl-	C ₁₅ H ₃₂	212	0.16 ± 0.02 Aa	0.57 ± 0.12 Bb	—
2-甲基十二烷 Dodecane, 2-methyl-	C ₁₃ H ₂₈	184	0.50 ± 0.05 a	—	0.34 ± 0.18 a
4,6-二甲基十二烷 Dodecane, 4,6-dimethyl-	C ₁₄ H ₃₀	198	0.27 ± 0.03 a	0.42 ± 0.05 a	0.49 ± 0.33 a
庚烷 Heptane					
2,4,6-三甲基庚烷 Heptane, 2,4,6-trimethyl-	C ₁₀ H ₂₂	142	0.35 ± 0.12 Aa	0.15 ± 0.01 Bb	0.14 ± 0.06 Bb
2,4-二甲基庚烷 Heptane, 2,4-dimethyl-	C ₉ H ₂₀	128	6.14 ± 0.42 a	9.59 ± 2.58 a	10.27 ± 7.26 a
2-甲基庚烷 Heptane, 2-methyl-	C ₈ H ₁₈	114	3.09 ± 0.10 a	2.15 ± 1.44 a	3.14 ± 2.37 a
3-乙基庚烷 Heptane, 3-ethyl-	C ₉ H ₂₀	128	0.80 ± 0.13	—	—
2,3,3-三甲基己烷 Hexane, 2,3,3-trimethyl-	C ₉ H ₂₀	128	1.57 ± 0.14 Aa	0.29 ± 0.13 Bb	—

续表 1 (Table 1 continued)

化合物 Compounds	分子式 Molecular formula	分子量 Molecular weight	相对含量 (%) Relative content (%)		
			健康花蕾 Flower bud	幼嫩虫瘿 Young gall	成熟虫瘿 Mature gall
2,3,4-三甲基己烷 Hexane, 2,3,4-trimethyl-	C ₉ H ₂₀	128	3.15 ± 0.16	—	—
2,4-二甲基己烷 Hexane, 2,4-dimethyl-	C ₈ H ₁₈	114	—	—	0.18 ± 0.14
2,5-二甲基己烷 Hexane, 2,5-dimethyl-	C ₈ H ₁₈	114	0.89 ± 0.06 a	0.93 ± 0.43 a	0.44 ± 0.25 a
2-甲基己烷 Hexane, 2-methyl-	C ₇ H ₁₆	100	—	0.09 ± 0.05 a	0.05 ± 0.02 a
3-甲基己烷 Hexane, 3-methyl-	C ₇ H ₁₆	100	0.25 ± 0.08 a	0.12 ± 0.05 a	0.14 ± 0.07 a
壬烷 Nonane	C ₉ H ₂₀	128	0.45 ± 0.07 Aa	0.23 ± 0.02 ABb	0.18 ± 0.11 Bb
2,5-二甲基壬烷 Nonane, 2,5-dimethyl-	C ₁₁ H ₂₄	156	2.21 ± 0.10 a	1.86 ± 0.19a	2.17 ± 0.33 a
2,6-二甲基壬烷 Nonane, 2,6-dimethyl-	C ₁₁ H ₂₄	156	3.22 ± 0.05 Ab	4.20 ± 0.38 Aa	4.09 ± 0.41 Aa
2-甲基壬烷 Nonane, 2-methyl-	C ₁₀ H ₂₂	142	1.33 ± 0.96 Bb	5.27 ± 0.28 Aa	5.90 ± 0.47 Aa
3,7-二甲基壬烷 Nonane, 3,7-dimethyl-	C ₁₁ H ₂₄	156	3.66 ± 0.06 Aa	2.13 ± 0.08 Bb	—
3-甲基壬烷 Nonane, 3-methyl-	C ₁₀ H ₂₂	142	—	0.19 ± 0.02	—
5-丙基壬烷 Nonane, 5-propyl-	C ₁₂ H ₂₆	170	—	—	1.44 ± 1.25
辛烷 Octane	C ₈ H ₁₈	114	0.28 ± 0.06	—	—
2,6-二甲基辛烷 Octane, 2,6-dimethyl-	C ₁₀ H ₂₂	142	—	—	0.18 ± 0.03
2,7-二甲基辛烷 Octane, 2,7-dimethyl-	C ₁₀ H ₂₂	142	0.44 ± 0.13 Aab	0.54 ± 0.03 Aa	0.32 ± 0.06 Ab
3,3-二甲基辛烷 Octane, 3,3-dimethyl-	C ₈ H ₁₈	114	—	1.06 ± 0.09 Aa	1.51 ± 0.32 Aa
3,6-二甲基辛烷 Octane, 3,6-dimethyl-	C ₁₀ H ₂₂	142	3.61 ± 1.15 Aa	0.38 ± 0.07 Aa	0.27 ± 0.11 Aa
4-甲基辛烷 Octane, 4-methyl-	C ₉ H ₂₀	128	4.15 ± 0.27 Aa	3.20 ± 0.59 Aa	3.74 ± 2.44 Aa
6-乙基-2 甲基辛烷 Octane, 6-ethyl-2-methyl-	C ₁₁ H ₂₄	156	—	5.90 ± 0.59	—
2-甲基戊烷 Pentane, 2-methyl-	C ₆ H ₁₄	86	0.09 ± 0.01 Aa	0.10 ± 0.05 Aa	0.22 ± 0.16 Aa
十四烷 Tetradecane	C ₁₄ H ₃₀	198	0.27 ± 0.03 Aa	0.40 ± 0.03 Aa	0.43 ± 0.22 Aa
十三烷 Tridecane	C ₁₃ H ₂₈	184	0.42 ± 0.02 Aa	—	0.85 ± 0.49 Aa
7-甲基十三烷 Tridecane, 7-methyl-	C ₁₄ H ₃₀	198	0.54 ± 0.04 Aa	0.58 ± 0.08 Ab	—
十一烷 Undecane	C ₁₁ H ₂₄	156	0.28 ± 0.04 Aa	0.20 ± 0.02 Aa	0.25 ± 0.11 Aa
2,4-二甲基十一烷 Undecane, 2,4-dimethyl-	C ₁₃ H ₂₈	184	0.25 ± 0.02 Aa	0.33 ± 0.05 Aa	—
2-甲基十一烷 Undecane, 2-methyl-	C ₁₂ H ₂₆	170	0.65 ± 0.08 Aa	0.68 ± 0.06 Aa	0.61 ± 0.29 Aa
4,7-二甲基十一烷 Undecane, 4,7-dimethyl-	C ₁₃ H ₂₈	184	—	0.58 ± 0.07	—
4,8-二甲基十一烷 Undecane, 4,8-dimethyl-	C ₁₃ H ₂₈	184	0.77 ± 0.09 Aa	0.95 ± 0.07 Aa	1.03 ± 0.48 Aa
4-甲基十一烷 Undecane, 4-methyl-	C ₁₂ H ₂₆	170	0.39 ± 0.08 Aa	0.25 ± 0.03 Ab	—
5-甲基十一烷 Undecane, 5-methyl-	C ₁₂ H ₂₆	170	0.58 ± 0.10 Aa	0.75 ± 0.10 Aa	—

— 表示不存在；表中数据为平均值 ± 标准差，采用 Duncan's 新复极差法分析健康花蕾和不同发育阶段虫瘿间挥发物相对含量的差异显著性，不同大写字母表示 0.01 水平差异显著，不同小写字母表示 0.05 水平差异显著。

— indicates nonexistent; Data are mean ± SD. Duncan's new multiple range method was used to analyze the different significance in the relative contents of volatiles between healthy flower buds and galls at different development stages. Data followed by different uppercase letters indicate significant difference at 0.01 levels, while followed by different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 levels.

分析结果显示,与枸杞健康花蕾相比,枸杞红瘿蚊为害后的幼嫩虫瘿与成熟虫瘿挥发物之间存在一定差异。枸杞健康花蕾挥发物中共提取鉴定出 54 种化合物(表 1),其中,烷烃类和苯类化合物的相对含量与种类数最高,约占挥发物释放总量的 96.64%(表 1,图 2:A),酯类和部分烷烃类是枸杞健康花蕾挥发物中所特有的物质,这些物质在枸杞红瘿蚊为害后的虫瘿中会完全消失(表 1)。其它一些化合物在枸杞健康花蕾挥发物中的相对含量和种类数量很少,仅占总挥发物释放量的 3.36%(图 2:B)。枸杞红瘿蚊为害后的幼嫩虫瘿挥发物中共提取鉴定出 61 种化合物(表 1),

其中烷烃类和苯类化合物占绝对优势,约占挥发物释放总量的 94.82%(图 2:A),酮类和萜类化合物,以及部分醇类、醛类、苯类、烯烃和烷烃类是枸杞花蕾受害后新出现的物质,尤其是萜类物质仅存在于幼嫩虫瘿挥发物中,其种类数量和相对含量较低(图 2:B)。枸杞红瘿蚊为害后的成熟虫瘿挥发物中共提取鉴定出 52 种化合物(表 1),其中烷烃类和苯类化合物占绝对优势,约占挥发物释放总量的 96.96%(图 2:A),部分酮类、苯类和烷烃类是成熟虫瘿挥发物中的特有物质,萜类物质随着虫瘿的成熟会完全消失(表 1,图 2:B)。

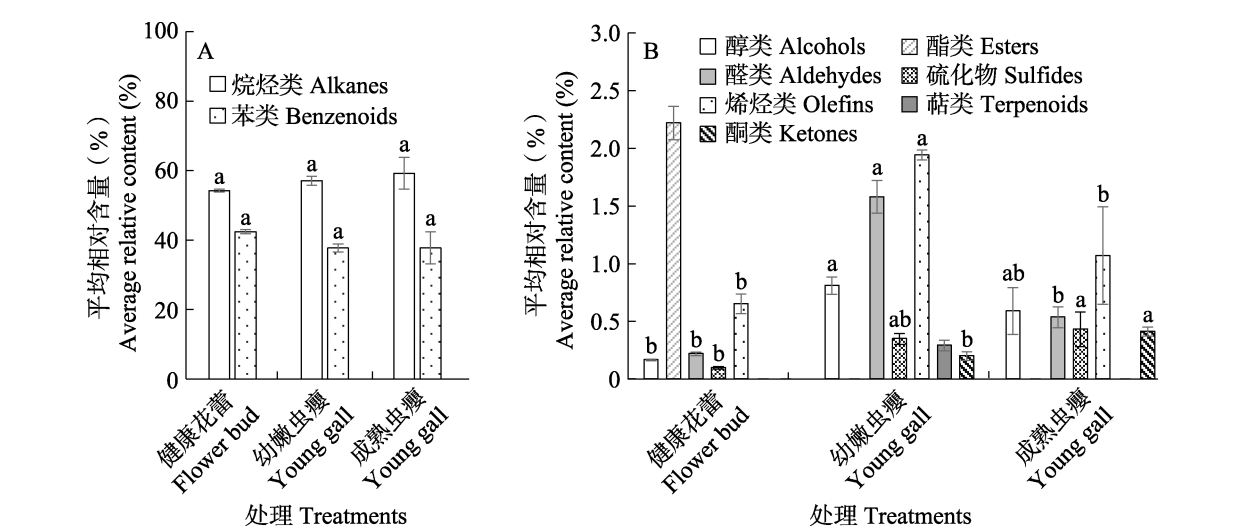


图 2 宁夏枸杞健康花蕾以及枸杞红瘿蚊虫瘿挥发物中各类群化合物的相对含量
Fig. 2 Relative content of major classes of volatile compounds emitted from health buds of *Lycium barbarum*, young galls and mature galls induced by *Gephyraulus lycantha*

A. 相对含量高的化合物类群: 烷烃类和苯类; B. 相对含量低的化合物类群: 醇类、酯类、醛类、硫化物、烯烃类、萜类和酮类。柱上标有不同的小写字母表示经 Duncan's 新复极差法分析枸杞健康花蕾、枸杞红瘿蚊幼嫩虫瘿和成熟虫瘿挥发物中不同类别的化合物相对含量差异显著 ($P<0.05$)。

A. Compounds with high relative content: Alkanes and Benzenoids; B. Compounds with low relative content: Alcohols, Esters, Aldehydes, Sulfides, Olefins, Terpenoids and Ketones. Histograms with different lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 level by Duncan's new complex range method among the relative content of compounds in different categories emitted from healthy flower buds of *Lycium barbarum*, young galls and mature galls induced by *Gephyraulus lycantha*.

2.3 主成分分析与系统聚类分析

由图 3 可见,主成分分析将枸杞健康花蕾、枸杞红瘿蚊的幼嫩虫瘿和老熟虫瘿挥发性物质分成 A 组 (A1, A2) 和 B 组。其中,水平轴对挥发物的解释率为 33.71%,垂直轴对挥发物的

解释率为 41.35%。从 3 种植物挥发物种挑选出 19 种相对百分比在某种植物中高的化合物,保证它们的平均浓度不低于总百分比的 1%,同时满足被选中的挥发物成分在种间差异显著(单因素方差分析: $P<0.05$)。根据主成分分析中因子载荷系数将 19 种化合物标记到图 3 中。

利用平方欧式距离-组间均联法对枸杞健康花蕾、枸杞红瘿蚊幼嫩虫瘿和老熟虫瘿挥发物进

行了系统聚类分析, 在距离 < 5 处将其分为 2 个集群 A 组 (A1, A2) 和 B 组 (图 4)。

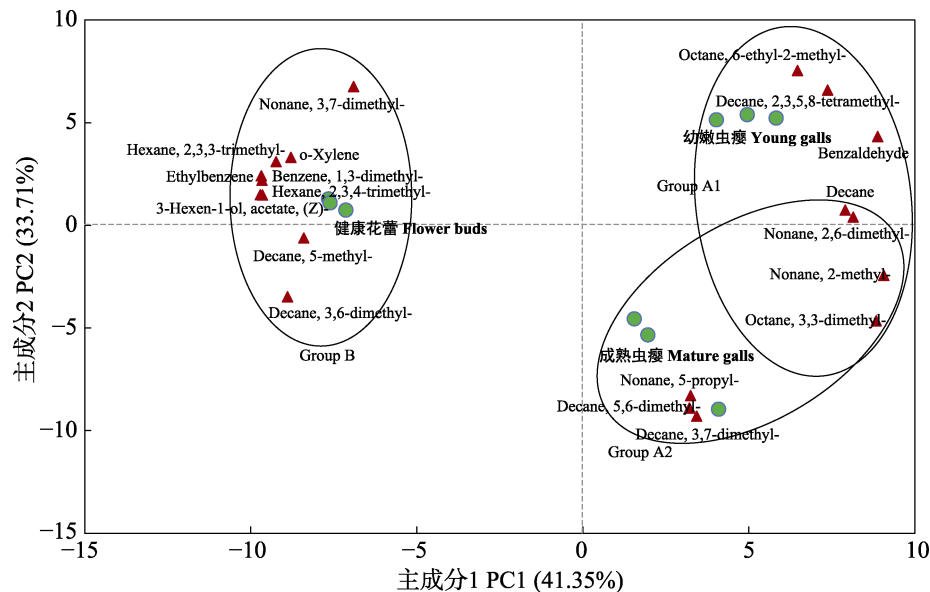


图 3 宁夏枸杞健康花蕾以及枸杞红瘿蚊虫瘿顶空挥发物的主成分分析得分图

Fig. 3 Score plot of the principal component analysis (PCA) of headspace volatiles emitted from health buds of *Lycium barbarum* and galls induced by *Gephyraulus lycantha*

圆圈表示枸杞健康花蕾或枸杞红瘿蚊虫瘿, 三角表示化合物。

Circles denotes flower buds of *Lycium barbarum*, or galls induced by *Gephyraulus lycantha*, and triangles denotes compounds.

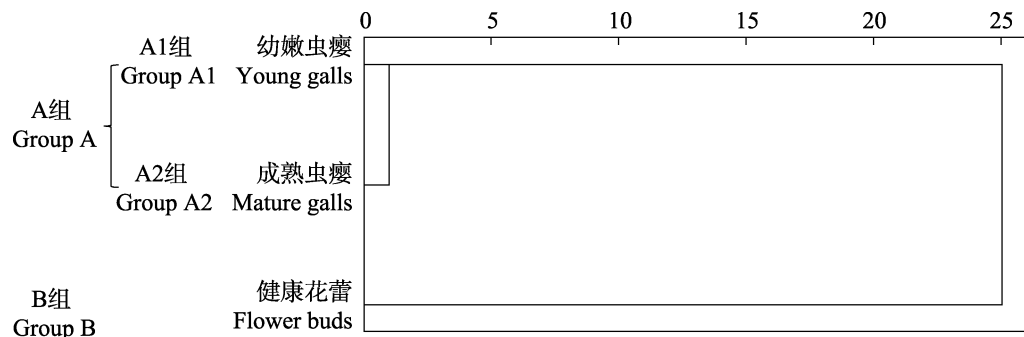


图 4 宁夏枸杞健康花蕾以及枸杞红瘿蚊虫瘿顶空挥发物的系统树图

Fig. 4 Phylogenetic tree of the volatile compounds emitted from health buds of *Lycium barbarum* and galls induced by *Gephyraulus lycantha*

主成分分析与系统聚类分析结果一致(图 3, 图 4)。对枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂具有吸引作用的为枸杞红瘿蚊为害后的虫瘿挥发物, 被列为 A 组, 包括幼嫩虫瘿 (A1 组)、成熟虫瘿 (A2 组)。这两组挥发物的共同特征是均含有较高比例的癸烷 (Decane), 2,6-二甲基壬烷 (Nonane, 2,6-dimethyl-), 2-甲基壬烷 (Nonane, 2-methyl-) 和

3,3-二甲基辛烷 (Octane, 3,3-dimethyl-)。除此之外, 幼嫩虫瘿挥发物 (A1 组) 还含有较高比例的 6-乙基-2-甲基辛烷 (Octane, 6-ethyl-2-methyl-), 2,3,5,8-四甲基癸烷 (Decane, 2,3,5,8-tetramethyl-) 和苯甲醛 (Benzaldehyde), 其中, 6-乙基-2-甲基辛烷为幼嫩虫瘿所特有的化合物。成熟虫瘿挥发物 (A2 组) 含量较高的物质分别

是 3,7-二甲基癸烷 (Decane,3,7-dimethyl-), 5,6-二甲基癸烷 (Decane,5,6-dimethyl-) 和 5-丙基壬烷 (Nonane,5-propyl-), 这 3 种化合物均为成熟虫瘿特有的化合物。对枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂具有驱避作用的是枸杞健康花蕾挥发物, 被列为 B 组。这组挥发物的特点是含有高比例的乙酸叶醇酯 (3-Hexen-1-ol,acetate,(Z)-), 1,3-二甲基苯 (Benzene,1,3-dimethyl-), 乙苯 (Ethylbenzene), 邻二甲苯 (o-Xylene), 3,6-二甲基癸烷 (Decane,3,6-dimethyl-), 5-甲基癸烷 (Decane,5-methyl-), 2,3,3-三甲基己烷 (Hexane,2,3,3-trimethyl-), 2,3,4-三甲基己烷 (Hexane,2,3,4-trimethyl-) 和 3,7-二甲基壬烷 (Nonane,3,7-dimethyl-)。其中, 乙酸叶醇酯和 2,3,4-三甲基己烷为枸杞健康花蕾的特有化合物。

3 结论与讨论

虫害诱导植物挥发物 (即 HIPVs) 是植物间接防御的一种主要形式, 在植物-植食性昆虫-天敌三级营养关系中发挥重要作用, 也是联系各营养级间相互作用的重要信号 (Dicke and van Loon, 2000; 刘芳等, 2003; Peñafior and Bento, 2013; Zakir *et al.*, 2013; Turlings and Erb, 2018)。当植物遭受植食性昆虫攻击后, 所释放的虫害诱导植物挥发物无论是种类还是数量, 都与健康植株释放的挥发物存在明显不同, 并具有一定特异性 (Kessler and Baldwin, 2001; 孔垂华和娄永根, 2010; 孙晓玲等, 2012; Qiao *et al.*, 2018; Turlings and Erb, 2018)。而天敌, 尤其是一些专一性较强的种类, 往往会利用这些特异的虫害诱导植物挥发物, 准确定位于合适的寄主昆虫而避开非寄主 (Cusumano *et al.*, 2015)。本研究, 与枸杞健康花蕾相比, 枸杞红瘿蚊为害后的虫瘿挥发物, 其种类与含量发生了很大变化。如萜类和酮类化合物是枸杞红瘿蚊为害后诱导释放的植物挥发物中的重要组分, 为虫瘿挥发物中所特有的物质。枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂对枸杞健康花蕾并无明显的选择行为, 却显著趋向于被枸杞红瘿蚊为害形成的虫瘿。由此推断, 这些虫害诱导的植物挥发物有可能是枸杞红瘿蚊拟长尾

小蜂产卵选择的特异性化合物, 为孕卵雌蜂提供有效的定向指引, 使其能更精确地定位特定的产卵寄主。这种现象也有类似报道 (Whitman and Eller, 1990; D'Alessandro *et al.*, 2009)。如烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 对寄主桃蚜 *Myzus persicae* 的健康寄主植物烟草并无明显的选择行为, 但当桃蚜为害后, 烟蚜茧蜂会显著趋向于受害烟草 (Yang *et al.*, 2009)。红颈常室茧蜂 *Peristenus spretus* 雌虫可对绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 3 龄若虫为害的棉花植株, 表现出显著趋向性 (戴维健等, 2018)。

虫害诱导植物挥发物不仅具有多样性, 而且具有可变性。具体体现在植物种类、品种、部位、生育期, 及受植食性昆虫种类、虫龄、为害程度和方式、环境因子等特异性 (Loughrin *et al.*, 1994; 娄永根和程家安, 2000; Wei *et al.*, 2006; Qiao *et al.*, 2018)。本研究中, 枸杞红瘿蚊为害的虫瘿在不同生长发育阶段, 其挥发物的种类和相对含量存在显著不同。幼嫩虫瘿的挥发物显著多于成熟虫瘿, 而枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂更喜欢趋向于幼嫩虫瘿。可见, 幼嫩虫瘿比成熟虫瘿含有更多的对枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂具有吸引作用的特异性挥发物, 能够吸引该寄生蜂寄生和产卵; 同时, 植物中的非挥发性物质对寄生蜂寄主定位同样重要, 幼嫩虫瘿因含有更多的营养物质, 能够为初孵寄生蜂幼虫提供更适宜的食物来源, 因而能吸引更多的寄生蜂产卵 (吴福祯等, 1982)。这种现象多见于诸多植食性昆虫的捕食性和寄生性天敌中。如绿盲蝽若虫为害后去除若虫的花期棉花和蓖麻植株, 对红颈常室茧蜂雌蜂的吸引作用显著强于苗期棉花和蓖麻植株 (戴维健等, 2018)。白木香 *Aquilaria sinensis* 在受到植食性昆虫黄野螟 *Heortia vitessoides* 取食后, 会释放出虫害诱导植物挥发物, 这些挥发物的释放量和种类会随着黄野螟幼虫取食后植株的受害程度不同, 呈现出一定的时间节律。而天敌厉蝽 *Cantheconidea concinna* 更喜欢趋向于受害初期的白木香植株, 受害后期植株对厉蝽的吸引作用显著降低 (Qiao *et al.*, 2018)。进一步分析挥发物的成分发现, 酮类和萜类化合物是枸杞花蕾受害后新出现的

物质,其中萜类化合物仅存在于幼嫩虫瘿中,而酮类化合物随着虫瘿的成熟,其含量逐渐升高。因此,推测枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂在根据受害虫瘿的特异性挥发物定位产卵寄主的过程中,萜类物质起到至关重要的作用。但还需要进一步试验来验证。

植物挥发物的种类和组分间的比例关系,受到不同采集方法和分析技术的影响,会对研究结果带来不全面和不确定性。植物挥发物的采集方法,目前多采用动态顶空吸附法和固相微萃取法。其中,动态顶空吸附法所获得的挥发物成分较多,但包含的杂质也相应较多(Tasin *et al.*, 2006);利用固相微萃取法所得到的挥发物成分相对纯净,且对植物材料的需求量少,但是不同的纤维萃取头所萃取到的物质也会存在差异。因此,获得更优化的采集方法,以便更全面、准确确定枸杞红瘿蚊为害后虫瘿挥发物的组成,是需要深入研究的内容。

枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂对幼嫩虫瘿的定位与识别是一个复杂的辨识过程,通过试验研究得出的虫害诱导防御机理在田间是否能真正起到吸引天敌和保护植物的作用?还需进一步深入研究,以明确虫瘿挥发物中对天敌具有吸引作用的活性组分,并将这些活性组分以不同比例混合进行室内行为生测和田间引诱效果评价,确定最佳配比,以期开发成枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂引诱剂,为利用天敌昆虫防控枸杞红瘿蚊提供技术支撑。

致谢:文中枸杞红瘿蚊拟长尾小蜂由中国林业科学院杨忠歧先生帮助鉴定,在此对杨老师的鼎力支持和帮助表示衷心的感谢!

参考文献 (References)

- Cusumano A, Weldegergis BT, Colazza S, Dicke M, Fatouros NE, 2015. Attraction of egg-killing parasitoids toward induced plant volatiles in a multi-herbivore context. *Oecologia*, 179(1): 163–174.
- Dai WJ, Pan HS, Xiu CL, Luo SP, Yang YZ, Lu YH, 2018. Behavioral selection of endoparasitoid *Peristenus spretus* to green mirid bug *Apolygus lucorum* and its damaged host plants. *Journal of Plant Protection*, 45(2): 194–200. [戴维健, 潘洪生, 修春丽, 罗淑萍, 杨益众, 陆宴辉, 2018. 红颈常室茧蜂对绿盲蝽及其为害寄主植物的选择行为. 植物保护学报, 45(2): 194–200.]
- D'Alessandro M, Brunner V, von Mérey G, Turlings TCJ, 2009. Strong attraction of the parasitoid *Cotesia marginiventris* towards minor volatile compounds of maize. *Journal of Chemical Ecology*, 35(9): 999–1008.
- Dicke M, van Loon JJA, 2000. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97(3): 237–249.
- Du YJ, Poppy GM, Powell W, 1996. Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 22(9): 1591–1605.
- Jiao KL, Zhou XY, Qiao HL, Wang H, Chen J, Liu BM, Bu WJ, Kolesik P, 2020. A new species of gall midge (Diptera: Cecidomyiidae) damaging flower buds of goji berry *Lycium barbarum* (Solanaceae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 23(4): 930–934.
- Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291(5511): 2141–2144.
- Kong CH, Lou YG, 2010. *Frontiers of Chemical Ecology*. Beijing: Higher Education Press. 110. [孔垂华, 娄永根, 2010. 化学生态学前沿. 北京: 高等教育出版社. 110.]
- Li XM, Yang XH, 2019. Comparison of the contents or activities of nutritional and defensive substances between the larval galls and host plants of *Dryocosmus kuriphilus*. *Life Science Research*, 23(3): 214–218, 252. [李香妹, 杨筱慧, 2019. 栗瘿蜂幼虫期虫瘿与寄主植物部分营养和防御物质含量或活性的比较. 生命科学研究, 23(3): 214–218, 252.]
- Liu F, Lou YG, Chen JA, 2003. Herbivory insect induced plant volatiles: Evolutionary products of plant-herbivore-natural enemy interactions. *Entomological Knowledge*, 40(6): 481–486. [刘芳, 娄永根, 程家安, 2003. 虫害诱导的植物挥发物: 植物与植食性昆虫及其天敌相互作用的进化产物. 昆虫知识, 40(6): 481–486.]
- Liu MZ, Zhao YH, Zhang ZS, 1987. Preliminary report on the study of *Jaapiella* sp. *Ningxia Agriculture and Forestry Science and Technology*, (4): 25–28. [刘美珍, 赵怡红, 张宗山, 1987. 枸杞瘿蚊研究初报. 宁夏农林科技, (4): 25–28.]
- Liu S, Lei JW, Chen J, Xu CQ, Lu PF, Qiao HL, 2020. Biological characteristics and occurrence patterns of the gall midge *Jaapiella* sp. in Zhongning County, Ningxia Hui Autonomous

- Region. *Acta Phytophylacica Sinica*, 47(2): 446–454. [刘赛, 雷捷惟, 陈君, 徐常青, 陆鹏飞, 乔海莉, 2020. 宁夏回族自治区中宁县枸杞红瘿蚊生物学特性及发生规律. 植物保护学报, 47(2): 446–454.]
- Loughrin JH, Manukian A, Heath RR, Turlings TCJ, Tumlinson JH, 1994. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(25): 11836–11840.
- Lou YG, Chen JA, 1997. Interactions among host plants, phytophagous insects and natural enemies and relevant research methods. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 8(3): 325–331. [娄永根, 程家安, 1997. 植物-植食性昆虫-天敌三营养层次的相互作用及其研究方法. 应用生态学报, 8(3): 325–331.]
- Lou YG, Cheng JA, 2000. Herbivore-induced plant volatiles: Primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 20(6): 1097–1106. [娄永根, 程家安, 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. 生态学报, 20(6): 1097–1106.]
- Paponova SS, Chetverikov PE, Pautov AA, Yakovleva OV, Zukoff SN, Vishnyakov AE, Sukhareva SI, Krylova EG, Dodueva IE, Lutova LA, 2018. Gall mite *Fragariocoptes setiger* (Eriophyoidea) changes leaf developmental program and regulates gene expression in the leaf tissues of *Fragaria viridis* (Rosaceae). *Annals of Applied Biology*, 172(1): 1–14.
- Peñaflor MFGV, Bento JMS, 2013. Herbivore-induced plant volatiles to enhance biological control in agriculture. *Neotropical Entomology*, 42(4): 331–343.
- Qiao HL, Lu PF, Liu S, Xu CQ, Guo K, Xu R, Chen J, 2018. Volatiles from *Aquilaria sinensis* damaged by *Heortia vitessoides* larvae deter the conspecific gravid adults and attract its predator *Cantheconidea concinna*. *Scientific Reports*, 8(1): 1–15.
- Qiao HL, Xu CQ, Xu R, Guo K, Wei JH, Li XM, Chen J, 2016. Evaluation of efficiency of traps baited with frequency trembler grid lamps and trap plants for control *Heortia vitessoides* infected in *Aquilaria sinensis*. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 41(11): 2025–2029. [乔海莉, 徐常青, 徐荣, 郭昆, 魏建和, 李向明, 陈君, 2016. 杀虫灯与诱集植物联合防控白木香黄野螟效果研究. 中国中药杂志, 41(11): 2025–2029.]
- Qin JP, Zhang ZQ, Yang ZD, Ju YW, Zhang WY, Lv WL, Yu YH, 2010. Morphological and occurring characteristics of *Pseudophacopteron alstonium*. *China Plant Protection*, 30(9): 27–29. [覃金萍, 张增强, 杨振德, 巨云为, 张文英, 吕文玲, 于永辉, 2010. 鸭脚树星室木虱的形态特征及其发生为害观察研究. 中国植保导刊, 30(9): 27–29.]
- Shen J, Dong YY, Wang YP, 2016. The relationships between insects galls and its biological community and their host plants. *Journal of Environmental Entomology*, 38(2): 445–450. [申洁, 董颖颖, 王义平, 2016. 虫瘿与其生物群落及寄主植物间的关系. 环境昆虫学报, 38(2): 445–450.]
- Stone GN, Nroge KS, 2008. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(10): 512–522.
- Sun XL, Gao Y, Chen ZM, 2012. Behavior regulation of herbivores by herbivore induced plant volatiles (HIPVs). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(6): 1413–1422. [孙晓玲, 高宇, 陈宗懋, 2012. 虫害诱导植物挥发物(HIPVs)对植食性昆虫的行为调控. 应用昆虫学报, 49(6): 1413–1422.]
- Tasin M, Bäckman A, Bengtsson M, Ioriatti C, Witzgall P, 2006. Essential host plant cues in the grapevine moth. *Naturwissenschaften*, 93(3): 141–144.
- Turlings TCJ, Erb M, 2018. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: Mechanisms, ecological relevance, and application potential. *Annual Review of Entomology*, 63: 433–452.
- Wang GY, Wu YP, Wu H, 2010. Gall and gall-former insects. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(2): 419–424. [王光钺, 王义平, 吴鸿, 2010. 虫瘿与致瘿昆虫. 昆虫知识, 47(2): 419–424.]
- Wei JN, Zhu JW, Kang L, 2006. Volatiles released from bean plants in response to agromyzid flies. *Planta*, 224(2): 279–287.
- Whitman DW, Eller FJ, 1990. Parasitic wasps orient to green leaf volatiles. *Chemoecology*, 1(2): 69–75.
- Wu FZ, Gao ZN, Guo YY, 1982. Atlas of Agricultural Insects in Ningxia. Yinchuan: Ningxia People's Publishing House. 56–57. [吴福祯, 高兆宁, 郭予元, 1982. 宁夏农业昆虫图志. 银川: 宁夏人民出版社. 56–57.]
- Yang S, Xu R, Yang S, Kuang R, 2009. Olfactory responses of *Aphidius gifuensis* to odors of host plants and aphid-plant complexes. *Insect Science*, 16(6): 503–510.
- Zakir A, Bengtsson M, Sadek MM, Hansson BS, Witzgall P, Anderson P, 2013. Specific response to herbivore-induced de novo synthesized plant volatiles provides reliable information for host plant selection in a moth. *Journal of Experimental Biology*, 216(17): 3257–3263.