

DOI: 10.5846/stxb201012141784

王国红, 刘勇, 戈峰, 吴开拓. 粉蝶盘绒茧蜂中国和荷兰种群学习行为及 EAG 反应的比较. 生态学报, 2012, 32(2): 0351-0360.

Wang G H, Liu Y, Ge F, Wu K T. Comparative study on learning behavior and electroantennogram responses in two geographic races of *Cotesia glomerata*. Acta Ecologica Sinica 2012, 32(2): 0351-0360.

粉蝶盘绒茧蜂中国和荷兰种群学习行为 及 EAG 反应的比较

王国红^{1,*}, 刘勇^{1,2}, 戈峰², 吴开拓¹

(1. 福建师范大学生命科学学院, 发育与神经生物学重点实验室, 福州 350108;

2. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要:昆虫的取食危害可导致植物释放的挥发物发生质和量的变化, 天敌利用植物在受到植食性昆虫的危害后释放的挥发性物质来寻找寄主, 这种植物挥发物在寄生蜂寻找寄主过程中扮演者重要的角色。粉蝶盘绒茧蜂 (*Cotesia glomerata*) 是菜粉蝶 (*pietis rapae*) 主要的内寄生蜂, 是优良的蜂种, 在生物防治上具有广阔的应用前景。分别以中国种群和荷兰种群的粉蝶盘绒茧蜂为研究对象, 利用 Y 型嗅觉仪和触角电位 (Electroantennogram, EAG) 技术, 比较了不同地理种群粉蝶盘绒茧蜂雌蜂的学习行为和触角电生理反应差异。旨在明确虫害植株释放的挥发物在两个地理种群中的作用。Y 型嗅觉仪试验结果表明, 雌蜂不同的学习经历会影响其对寄主植株的趋性行为。没有学习经历的中国种群雌蜂对虫害甘蓝挥发物较虫害紫甘蓝和虫害羽衣甘蓝挥发物表现出更强地趋性行为, 无学习经历荷兰种群对虫害甘蓝挥发物同样表现出更强地趋性行为, 中国种群 3 次间隔产卵和 3 次间隔气味学习使其对经历过的寄主植物挥发物趋性明显提高。荷兰种群 3 次间隔气味学习也会提高该蜂对经历寄主挥发物的趋性。EAG 试验结果显示, 两个地理种群雌蜂对所测定三类挥发物 (体积比 10^{-1}) 的反应强弱依次为: C_6 化合物 > 脂肪族化合物 > 萜类化合物; 且在所测定的 6 种化合物剂量范围内, 两个地理种群雌蜂均与 *trans*-2-己醛和乙酸己酯 (体积比 10^{-4} — 10^{-1}), 壬醛、月桂烯和里那醇 (体积比 10^{-4} — 10^{-2}) 化合物的活性成正相关。结果表明, 中国和荷兰种群雌蜂均表现出较为一致的学习能力和电生理反应。研究显示粉蝶盘绒茧蜂雌蜂可能利用甘蓝挥发物作为利它素而寻觅适宜的寄主, 学习经历会明显提高该蜂对经历的寄主挥发物的趋性的行为。实验结果为菜粉蝶的生物防治提供理论基础。

关键词:粉蝶盘绒茧蜂; 学习行为; Y 型嗅觉仪; 触角电位反应

Comparative study on learning behavior and electroantennogram responses in two geographic races of *Cotesia glomerata*

WANG Guohong^{1,*}, LIU Yong^{1,2}, GE Feng², WU Kaituo¹

1 Key Laboratory of Developmental Biology and Neurobiology, College of Life Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China

2 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Plants emit volatile blends that may be quantitatively or qualitatively different in response to attackers by different herbivores. Plants that are infested by herbivores emit volatile cues that can be used by the natural enemies of the herbivores in their search for hosts. Volatiles played a vital role in their host-finding behaviour. *Cotesia glomerata* is one of the major parasitoids wasps attacking larvae of *pietis rapae* and its application in biological control is promising, Knowledge of its chemical ecology is limited. This paper addresses the question which of these healthy plant and host larvae-damaged plant volatiles are perceived by the two geographic races of parasitoid species. By mean of electroantennogram (EAG) and Y-tube

基金项目:福建省自然科学基金项目(2007J0305); 国家重点项目(31030012); 福建省大学生创新性试验计划项目(Fjnu2012-013); 生物学国家级实验教学示范中心本科生“创新性研究计划”项目(20111s020); 福建省教育厅科技项目(JA11066)

收稿日期:2010-12-14; 修订日期:2011-09-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guohongw@fjnu.edu.cn

olfactometer techniques, the difference between the electrophysiological and learning behavior of two geographic races of female wasps to volatiles of cabbage treated differently were compared, one race originated from Beijing in China and the other from Wageningen in the Netherlands. The tests from Y-tube olfactometer showed that different attractive actions were detected in healthy plant and host larvae-damaged plant of two geographic races of female wasps with no learning experience, different learning experience of female wasps influenced their preference to volatiles of experienced host plant. No experiences female adult of Beijing race showed significantly preference to volatiles of host larvae-damaged cabbage (*Brassia oleracea* L. var. *capitata*) than host larvae-damaged red cabbage or collard, and the no learning experiences female adult of the Netherlands race showed same significantly preference with Beijing race of host larvae-damaged cabbage. The female adult of Beijing race with 3 oviposition experiences and 3 odors on red cabbage or collard with 10 minutes interval showed significantly preference to volatiles from the host plant that was experienced. The female adult of the Netherlands race with 3 odor experiences on red cabbage or collard infested by *p. rapae* disclosed the obvious taxis to the experienced volatiles. Three different chemical volatiles of cabbage (*Brassia oleracea* L. var. *capitata*) the EAG responses of female wasps of two geographical races to 6-carbon compounds was the strongest, followed by aliphatic compounds and terpenoid at the concentration of 10^{-1} mol/L. EAG response values of either Beijing race and Wageningen race positively correlated the dosages from 10^{-4} mol/L to 10^{-1} mol/L of trans-2-Hexenal and Hexylacetate, as well as from 10^{-4} mol/L to 10^{-2} mol/L of Nonanal, Mycenis and Linaloor. Moreover, no significant difference between two races were detected. In conclusion, our data show that the both races possess the similar learning ability and the consistent electrophysiological response characteristics. Our results indicate that the cabbage caterpillar may use cabbage volatiles as kairomone to find their optimal hosts, wasps show an increase in flight response to a previously host plant after learning experience on that plant. The experimental results provided a scientific basis for the theoretical study on the biological control of *peris rapae*.

Key Words: *Cotesia glomerata*; learning behavior; Y-tube; electroantennogram responses

植食性昆虫的寄生蜂面临着复杂多变的气味环境。在这种复杂多变的环境中搜寻寄主,需要寄生蜂能够获得这些变化的信息并作出复杂的决策。许多研究发现,寄生蜂在寄主栖息地定位、寄主定位和寄主适宜性检测等连续的行为过程中,具有对植物、寄主昆虫等气味的联系性学习能力^[1-3]。寄生蜂在某些植物上经历寄生产卵的过程后,能将植物气味和适合寄主的存在联系起来,从而产生对这些植物的偏好。触角是寄生蜂的主要嗅觉器官,其在外周神经感受水平上对气味化合物的反应可通过触角电位(Electroantennogram, EAG)技术进行测定。EAG是昆虫信息素及其它挥发性信息化合物生物测定非常得力的工具之一。在受到化合物刺激时,昆虫触角基部和端部的大量感受细胞会产生相应的电生理反应,从而得到一个总的电位变化,其变化与化合物种类及浓度相关。因此,通过EAG技术可以了解昆虫的行为和嗅觉机制。

粉蝶盘绒茧蜂(*Cotesia glomerata*)是十字花科蔬菜的重要害虫大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)、小菜粉蝶(*Pieris rapae*)的优势种寄生蜂。该寄生蜂在中国、日本、美洲和欧洲等菜青虫危害较重的国家和地区进行过研究^[4-8]。在欧洲粉蝶盘绒茧蜂主要寄生大菜粉蝶,田间偶尔寄生小菜粉蝶^[4];在美洲和亚洲粉蝶盘绒茧蜂主要寄生小菜粉蝶,偶尔寄生大菜粉蝶^[5];在中国,粉蝶盘绒茧蜂主要寄生小菜粉蝶^[6]。粉蝶盘绒茧蜂作为国内重要的小菜粉蝶天敌,其研究至今也只局限于形态、分布等生物学特征^[6,9]。不同地理种群的粉蝶盘绒茧蜂因寄主不同对植物挥发物的反应如何未见报道。Agelopoulos等人^[10-12]鉴定的健康甘蓝、机械损伤甘蓝及虫害甘蓝的主要挥发物,为醇、醛、酯、酮和萜烯类化合物,本研究选取18种甘蓝主要挥发物,比较分析两个地理种群粉蝶盘绒茧蜂触角电生理反应。

中国和荷兰粉蝶盘绒茧蜂作为两个不同的地理种群,二者的寄主却不尽相同,这种地域的差异是否影响它们寻找寄主的过程,即对植物挥发物的反应,进而影响其在此过程中的联系性学习能力?不同甘蓝挥发物在粉蝶盘绒茧蜂寻找寄主过程中的作用如何?通过本研究一方面可以比较粉蝶盘绒茧蜂不同地理种群的学

习记忆行为和对植物挥发物电生理反应的差异,另一方面加深粉蝶盘绒茧蜂中国种群的生理生化研究,从而为国内菜粉蝶的生物防治提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 供试昆虫

粉蝶盘绒茧蜂中国种群采自中国科学院动物研究所北京小汤山实验基地,荷兰种群由荷兰 Wageningen 大学昆虫系提供。室内人工气候箱中(光照条件 16L:8D,温度 $(21\pm 1)^\circ\text{C}$,相对湿度 50%—70%)以 10% 蜂蜜水饲养于自制无色圆形塑料养虫瓶内(长 24 cm,直径 11.5 cm)。羽化出的蜂交配 2—3 d 后用于行为测定和触角电位测定。小菜粉蝶幼虫采自中国科学院动物研究所北京小汤山实验基地,在人工气候养虫室(光照条件 14L:10D,温度 $(25\pm 1)^\circ\text{C}$,相对湿度 50%—70%,光照强度 $>1000\text{ lx}$)以新鲜甘蓝叶饲养,取 1—2 龄幼虫供试验用。

1.2 供试植株

甘蓝 (*Brassia oleracea* L. var. *capitata*) 和羽衣甘蓝 (*Brassia oleracea* convar. *acephala* var. *sabellica*) 种子由国家蔬菜工程技术研究中心提供,紫甘蓝 (*Brassia oleracea capitata* L. var. *rubra*(DC.) cv.) 为荷兰进口种子。将种子在塑料盆内育苗,2—3 片真叶时移栽于花盆中,待长到 5—7 片叶时供试验用。

1.3 不同经历的粉蝶盘绒茧蜂获得

1 次产卵经历雌蜂选择在对应植株上饲养的 1—2 龄菜青虫进行寄生,3 次间隔产卵经历雌蜂在寄生完 1 次后间隔 10 min,共进行 3 次寄生后用于实验。1 次气味经历处理将雌蜂在相应植株上停留 30 s,3 次间隔气味经历处理将雌蜂在相应植株上停留 30 s 后间隔 10 min,共进行 3 次停留后用于试验检测^[13]。

1.4 行为试验测定

行为试验测定在中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室进行。利用 Y 型嗅觉仪进行测定。Y 型管主臂长 25 cm,两侧壁长 25 cm,主臂内径 2.5 cm,两侧壁夹角为 45° 。嗅觉仪置入观察箱 (120 cm \times 53 cm \times 50 cm),保证箱内灯光均匀。每个管臂用 Teflon 管各接一味源瓶,分别放置紫甘蓝或羽衣甘蓝和甘蓝的气味源。进入味源瓶的空气先经活性炭过滤后再进入蒸馏水加湿瓶以净化和润湿空气,管柄接真空泵,试验时调节两臂流量计控制气流在 200 mL/min。

行为测定在同一环境条件下进行,使用同一处理气味源测试中国种群和荷兰种群雌蜂,将单头供试雌蜂引入 Y 型管管柄,若 5 min 内雌蜂进入侧壁 10 cm 以上,并停留 1 min 以上则记为作出选择,否则即为无选择。每个处理至少测试做出反应雌蜂 40 头,每测试 5 头蜂,调换 Y 型管两臂的方向。每个处理完毕后彻底清洗整套装置,并用 95% 酒精润洗,再用清水冲洗,在 120°C 烘箱内烘干。所有测定均在室温 $(24\pm 1)^\circ\text{C}$,相对湿度 70%—75% 下进行。

1.5 气味源

健康植株:取 5—7 叶的甘蓝、紫甘蓝和羽衣甘蓝完整健康植株;虫害植株:取 20 头 1—2 龄小菜粉蝶幼虫移至长有 5—7 叶的上述 3 种健康植株上,取食 24 h 后移去幼虫和虫粪用于试验。

1.6 触角电位测定

1.6.1 供试化合物

19 种供试化合物的名称、纯度和来源: cis-3-己烯-1-醇 cis-3-Hexen-1-ol、cis-3-己醛 cis-3-Hexenal、乙酸乙酯 Ethyl acetate、 β -石竹烯 β -Caryophyllene、里那醇 Linalool、trans-2-己烯醛 trans-2-Hexenal、壬醛 Nonanal、辛醛 Octanal(纯度 $\geq 96\%$,东京化成),己醛 Hexenal、庚醛 Heptanal、月桂烯 Myrcene、 β -蒎烯 β -Pinene、柠檬烯 Limonene、 α -萜品烯 α -Terpinene、 γ -萜品烯 γ -Terpinene(纯度 $\geq 98\%$,Sigma),乙酸己酯 Hexyl acetate、cis-3-己烯-1-稀乙酯 cis-3-Hexen-1-yl acetate、水杨酸甲酯 Methyl salicylate、 α -蒎烯 α -Pinene(纯度 $\geq 95\%$,Aldrich),用石蜡油(分析纯)(天津市福晨化学试剂厂)配制成 0.01(体积分数)浓度的石蜡油溶液。选取 6 个标样(trans-2-己醛、壬醛、 α -蒎烯、月桂烯、里那醇和乙酸己酯),设 5 个浓度,分别配制成 0.00001,0.0001,0.001,0.01

(体积分数) 和 0.1 (体积分数) 浓度梯度, 测试粉蝶盘绒茧蜂对这些化合物的 EAG 剂量反应曲线。

1.6.2 触角电位测定方法

EAG 测定所用的设备和技术同颜增光等^[28]。取羽化后 3—5 d 的雌蜂, 将带有完整触角的头部切下, 将触角顶端的 2 个鞭节切去, 把充满 Ringer's 溶液的记录电极套在该触角的顶端, 将适量导电胶涂抹在金属电极两端, 之后把触角连接在金属电极上进行 EAG 测定。取 10 μ L 待测试样品溶液滴加于滤纸条上 (5 mm \times 50 mm), 然后立即把滤纸条塞进巴斯德管内, 管口两端用 Parafilm 膜封上直至用于刺激 (加样后 1 h 以内)。同法取 10 μ L 石蜡油滴加于滤纸条上作为对照。测试时刺激时间 0.1 s, 刺激气流体积 2 mL, 两次刺激间隔不少于 1 min。样品的测试顺序按随机方式进行, 测试顺序按从低浓度到高浓度进行。测试每个样品前、后均用标准挥发物和石蜡油作对照进行测试。标准挥发物为 100 μ g 的 *cis*-3-己烯-1-醇。每个触角约测试 10 个样品, 每个待测样品在不同的昆虫触角上重复 10 次。

1.6.3 触角电位反应值的计算

以空气和石蜡油的平均值作为 CK, 1% 浓度 *cis*-3-己烯-1-醇作为刺激物参照值, 将标准化合物的 EAG 测量值全部转换为 EAG 相对值^[14]:

EAG 反应的绝对值 (absolute EAG) = EAG 测量值 - CK 的平均值

EAG 反应的标准值 (standard EAG) = 参照值 - CK 的平均值

EAG 反应的相对值 (EAG relative to standard) = EAG 反应的绝对值 / EAG 反应的标准值

触角电位 (EAG) 的反应阈值计算: 某个刺激剂量的 EAG 平均值减去标准差所得值若大于最低刺激剂量的 EAG 平均值加上标准值, 则此刺激量就是该标样的反应阈值。

1.7 数据分析

所有数据用 SPSS 13.0 进行统计分析, 行为试验数据进行 χ^2 检验和独立样本 *T* 检验, EAG 数据进行 Duncan 新复极差检验差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同经历对粉蝶盘绒茧蜂行为反应的影响

2.1.1 不同经历对中国种群行为反应的影响

粉蝶盘绒茧蜂中国种群雌蜂不同经历对紫甘蓝和羽衣甘蓝挥发物的行为反应结果见图 1 和图 2。结果表明: 甘蓝气味对未经历雌蜂有吸引作用, 虫害植株的气味具有明显的引诱作用。粉蝶盘绒茧蜂从紫甘蓝菜青虫上获得 1 次产卵和 3 次间隔产卵经历均显著偏好紫甘蓝的气味, 达到了极显著性差异。如雌蜂仅 1 次经

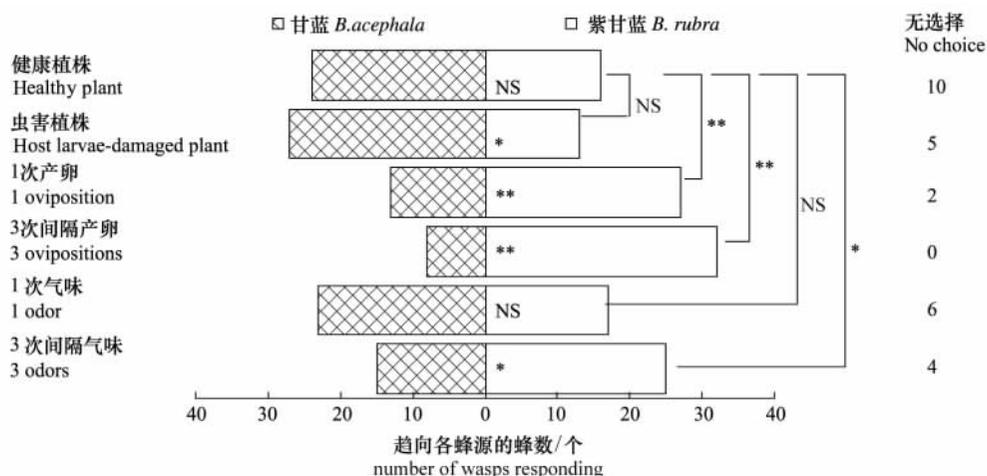


图 1 粉蝶盘绒茧蜂中国种群雌蜂在紫甘蓝经历后趋性行为

Fig. 1 Effect of number of experiences on learned response to red cabbage extract by Chinese Parasitoid *Cotesia glomerata*

NS, * 和 ** 分别表示无显著性差异、显著性差异达到 0.05 和 0.01 水平

历紫甘蓝的气味不会提高对其趋性,而 3 次经历紫甘蓝的气味明显提高对其经历的气味的趋性。粉蝶盘绒茧蜂从羽衣甘蓝上菜青虫只有获得 3 次间隔产卵经历才显著偏好羽衣甘蓝的气味,获得 1 次产卵经历和 3 次经历羽衣甘蓝的气味均不会提高对其趋性。

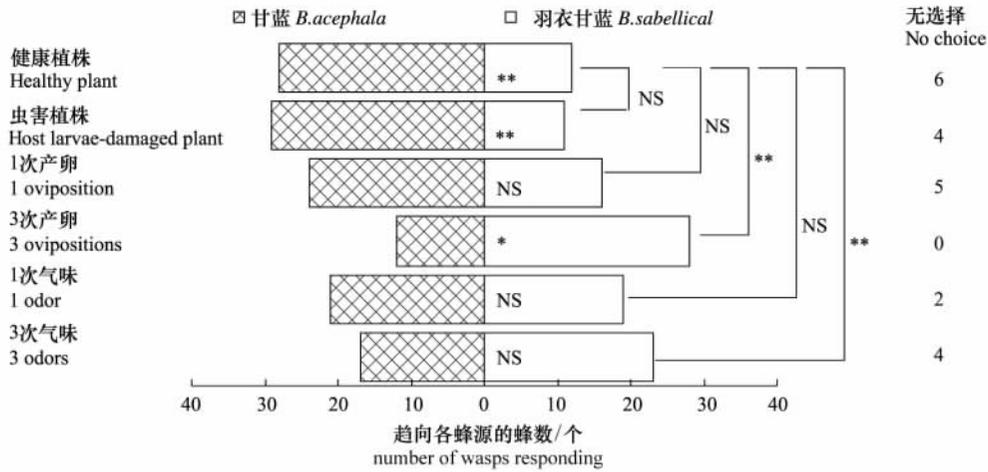


图 2 粉蝶盘绒茧蜂中国种群雌蜂在羽衣甘蓝经历后趋性行为

Fig. 2 Effect of number of experiences on learned response to collard extract by Chinese Parasitoid *Cotesia glomerata*

2. 1. 2 不同经历对荷兰种群行为反应的影响

粉蝶盘绒茧蜂荷兰种群雌蜂气味经历对紫甘蓝和羽衣甘蓝挥发物的行为反应结果见图 3 和图 4。结果表明: 荷兰种群未经历的雌蜂对健康植株和虫害植株甘蓝均表现明显的趋性。3 次经历紫甘蓝的气味的雌蜂明显提高对其经历的气味的趋性。而 1 次经历紫甘蓝的气味不会提高对紫甘蓝的趋性。1 次经历和 3 次间隔经历羽衣甘蓝的气味均不会提高对羽衣甘蓝的趋性。

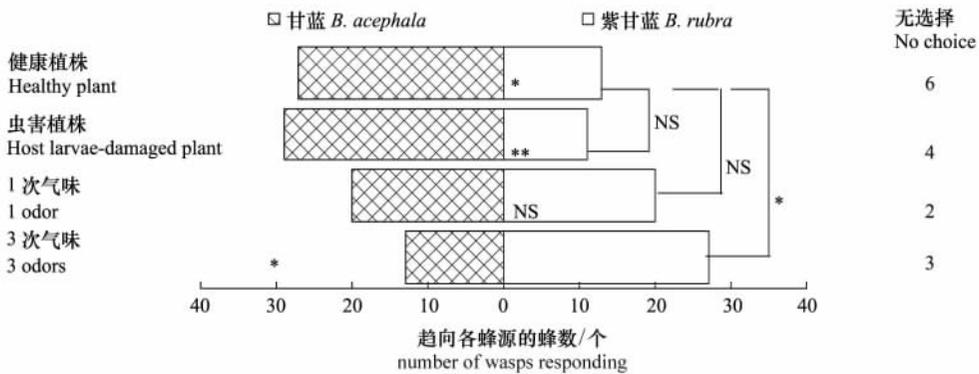


图 3 粉蝶盘绒茧蜂荷兰种群雌蜂在紫甘蓝经历后趋性行为

Fig. 3 Effect of number of experiences on learned response to red cabbage extract by Holland Parasitoid *Cotesia glomerata*

粉蝶盘绒茧蜂中国种群和荷兰种群雌蜂不同经历后,行为反应组内独立样本 *t* 检验见图 1、图 2、图 3 和图 4。结果表明: 中国种群对产卵经历比气味经历的学习能力强。两种群雌蜂对紫甘蓝的经历比羽衣甘蓝的经历对雌蜂选择寄主植物的行为更有影响,3 次间隔经历紫甘蓝气味经历后,中国种群趋向于紫甘蓝达到显著性差异。

组间中国种群和荷兰种群经历甘蓝 1 次气味比较 P 值=0.374, 3 次气味比较 P 值=0.641; 经历羽衣甘蓝 1 次气味比较 P 值=0.824, 3 次气味比较 P 值=0.374。表明中国种群和荷兰种群在相同植株 1 次气味和 3 次间隔气味学习能力无显著性差异。

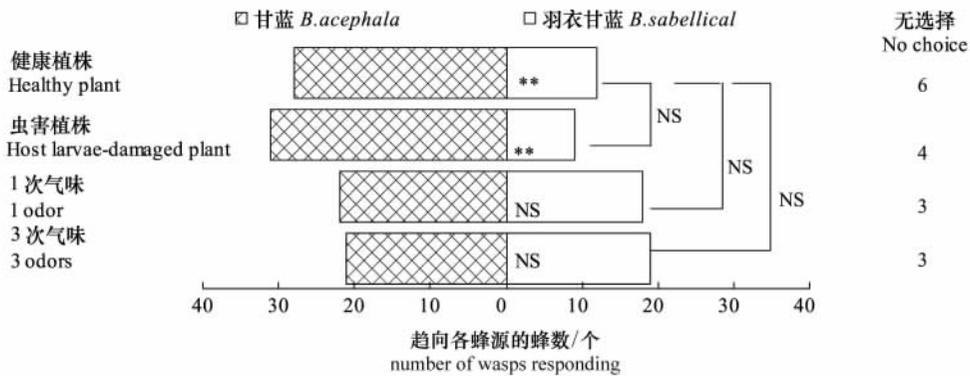


图4 粉蝶盘绒茧蜂荷兰种群雌蜂在紫甘蓝经历后趋性行为

Fig. 4 Effect of number of experiences on learned response to collard extract by Holland Parasitoid *Cotesia glomerata*

2.2 粉蝶盘绒茧蜂雌蜂对标准化合物 EAG 反应

EAG 试验结果见图 5, 可以得出两种群雌蜂对 C_6 化合物和脂肪族化合物反应均较强, 但对萜类化合物反应较弱。 C_6 化合物中除了乙酸乙酯, 其余化合物均能引起强烈的电生理反应。该蜂对 *cis*-3-己稀基乙酸酯 (1.757 ± 0.378) mv 反应最强, 脂肪族化合物中该蜂对壬醛 (2.186 ± 0.417) mv 的 EAG 反应最强。在萜类化合物中, 只有里那醇、 β -石竹烯、柠檬烯和月桂烯引起雌蜂的电生理反应, 而 α -蒎烯、 β -蒎烯、 α -萜品烯、 γ -萜品烯不能引起雌蜂电生理反应, 其在 1% 浓度化合物时的 EAG 绝对值和对照组石蜡油、空气的 EAG 绝对值基本

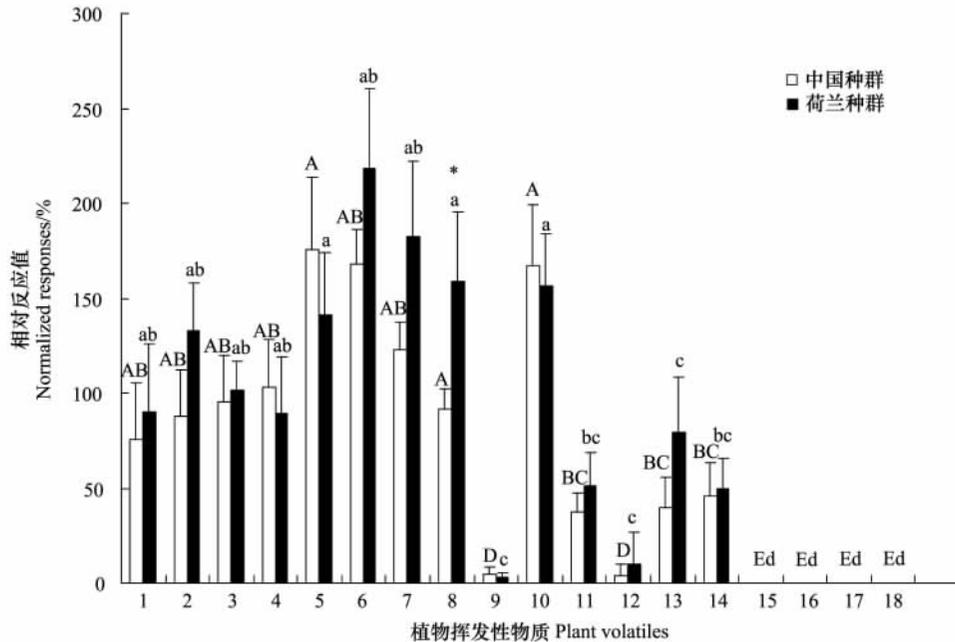


图5 粉蝶盘绒茧蜂对植物 18 种挥发物化合物 (体积分数) 的触角电位反应

Fig. 5 EAG responses of *Cotesia glomerata* to 18 compounds

1: 己醛 Hexenal; 2: *trans*-2-己烯醛 *trans*-2-Hexenal; 3: *cis*-3-己醛 *cis*-3-Hexenal; 4: 乙酸己酯 Hexyl acetate; 5: *cis*-3-己稀基乙酸酯 *cis*-3-Hexen-1-yl acetate; 6: 壬醛 Nonanal; 7: 辛醛 Octanal; 8: 庚醛 Heptanal; 9: 乙酸乙酯 Ethyl acetate; 10: 水杨酸甲酯; 11: 里那醇 Linalool; 12: β -石竹烯 β -Caryophyllene; 13: 柠檬烯 Limonene; 14: 月桂烯 Myrcene; 15: α -蒎烯 α -Pinene; 16: β -蒎烯 β -Pinene; 17: α -萜品烯 α -Terpinene; 18: γ -萜品烯 γ -Terpinene

图中大写字母和小写字母分别表示粉蝶盘绒茧蜂中国种群和荷兰种群对不同刺激物的触角电位相对值之间的 Duncan 新复极差比较, 不同的字母表示差异显著 ($P < 0.05$); * 表示粉蝶盘绒茧蜂中国种群和荷兰种群对同一化合物的 EAG 反应达到显著差异水平 (T -检验, $P < 0.05$)

一样。同种化合物对中国和荷兰种群的反应 EAG 绝对值经独立样本 T 检验, 只有庚醛达到显著性差异 ($P < 0.05$) , 其余化合物均无差异。

2.3 粉蝶盘绒茧蜂雌蜂对 6 种标准化合物的 EAG 剂量反应曲线

中国种群和荷兰种群绒茧蜂雌蜂对 6 种标准化合物的 EAG 剂量反应(图 6) , 在所测定剂量体积分数 10^{-4} — 10^{-1} 范围内, 中国种群和荷兰种群雌蜂对 *trans*-2-己烯醛和乙酸己酯的 EAG 强度与标样的剂量成正相关, 未达到最大反应阈值。在标样浓度为 10^{-2} — 10^{-1} 时, 中国种群和荷兰种群雌蜂对壬醛、月桂烯和里那醇的 EAG 相对反应值呈现略微的下降趋势, 表明雌蜂对壬醛、月桂烯和里那醇存在最大反应阈值, 10^{-1} 为最大反应阈值。通过反应阈值的计算得出, 两个种群雌蜂对 *trans*-2-己烯醛和壬醛的反应阈值为 10^{-4} , 对里那醇的反应阈值为 10^{-4} , 对乙酸己酯和月桂烯的反应阈值为 10^{-2} 。 α -蒎烯在测定的剂量范围内不存在反应阈值。同一化合物对两个种群雌蜂在同一浓度进行 χ^2 检验发现: 只有乙酸己酯浓度为 10^{-3} 时有极显著差异 ($P < 0.01$) , 月桂烯浓度为 10^{-3} 时有显著差异 ($P < 0.05$) , 其余各浓度均无差异。所以, 中国种群和荷兰种群雌蜂对浓度梯度剂量 EAG 反应表现基本一致(图 6)。

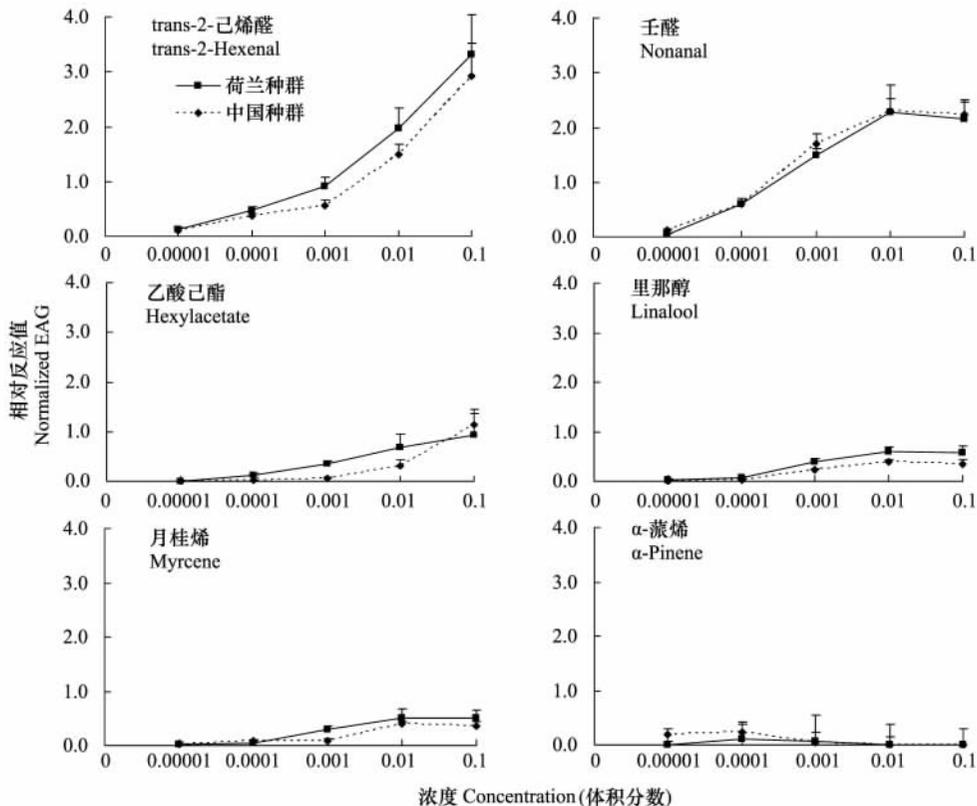


图 6 粉蝶盘绒茧蜂中国和荷兰种群雌蜂对 6 种标样的 EAG 剂量反应曲线

Fig. 6 EAG dose-response of Chinese and Holland female *C. glomerata* to serial stimulus loads of 6 standard chemicals

图中 6-A、6-B、6-C、6-D、6-E、6-F 分别表示荷兰种群和中国种群对 *trans*-2-己烯醛、壬醛、乙酸己酯、里那醇、月桂烯、 α -蒎烯 5 个浓度梯度反应

3 讨论

经历过学习的寄生蜂对其寄主的搜索更为准确, 因而学习行为在害虫生防中具有重要意义。具有不同经历的寄生性天敌, 对各种信息的反应将发生变化。在某些植物上寄生产卵的经历, 寄生蜂能将植物气味和适龄寄主的存在联系起来^[15-16], 国外学者对一些茧蜂如红足侧沟茧蜂 (*M. croceipes*)^[17], 离潜蝇茧蜂 (*Opius dissitus*)^[18], 无网长管蚜茧蜂 (*Aphidius ervi*)^[19-20], 棉刺蚜茧蜂 (*Binodoxys Communis*)^[21] 研究表明茧蜂具有较强的联系性学习能力。Kugimiya 等^[22] 研究发现取食蚜虫蜜露经历的菜蛾盘绒茧蜂 (*Cotesia vestalis*) 能显著提高其寻找寄主植物的能力。文本研究结果也表明中国和荷兰两个地理种群的粉蝶盘绒茧蜂雌蜂均具有学

习能力。说明粉蝶盘绒茧蜂同样具有将寄主诱导的植株挥发物与寄主的存在联系起来学习的能力, 气味和产卵学习经历可以改变粉蝶盘绒茧蜂对气味的选择反应。中国种群雌蜂在 1 次和 3 次间隔产卵经历后, 雌蜂能够明显提高对植株挥发物的趋性, Smid 等通过研究荷兰粉蝶盘绒茧蜂产卵经历表明 3 次连续产卵学习的记忆与 1 次产卵学习记忆结果类似, 且 3 次连续产卵后在 24 h 后仍能保持强的记忆力^[23], 通过多次产卵的经历可以加强寄生蜂学习记忆^[24]。研究结果还表明中国种群和荷兰种群的气味经历无差异, 1 次气味经历虽未明显提高两个种群雌蜂对其经历植物的趋性, 但 3 次间隔气味经历显著提高对其经历植物的趋性。不同的产卵经历对寄生蜂的趋性的影响有差异, 雌蜂对产卵经历具有更强的学习能力, 产卵的经历明显提高该蜂对寄主取食的植物挥发物的正趋性。这在粘虫盘绒茧蜂 (*Cotesia kariyai*) 和缘腹盘绒茧蜂 (*Cotesia marginiventris*) 等其它的寄生蜂也有报道^[25-26]。中国和荷兰两个地理种群的粉蝶盘绒茧蜂对紫甘蓝的学习能力均比对羽衣甘蓝气味的学习能力强, 这种学习能力的增强是否和它们的视觉学习相关, 需要进一步加以探讨。有资料表明, 化学信息的学习与视觉学习结合起来能更好地提高寄生蜂寻找寄主的能力, 如丽蝇蛹集金小蜂 (*Nasonia vitripennis*) 雌蜂在室内可以通过学习将颜色和寄主联系起来。寄生蜂学习行为是一种生态适应的策略, 有利于寄生蜂调节行为以更好地适应环境^[27]。

寄生蜂的嗅觉感受器对来自寄主生境的气味具有不同的敏感性和选择性。本研究表明粉蝶盘绒茧蜂中国种群对所测定的 C₆ 化合物和脂肪族化合物反应均较高, 对萜类化合物反应最弱, 同粉蝶盘绒茧蜂荷兰种群对 C₆ 化合物和脂肪族化合物电生理反应的结果一致^[28]。甘蓝不同品种的挥发物高度相似, 粉蝶盘绒茧蜂荷兰种群和其近缘种微红绒茧蜂 (*C. rubecula*) 触角感受器神经元基本相似^[28]。粉蝶盘绒茧蜂中国种群和荷兰种群的寄主取食相似的植物, 虽然优势寄主不同, 粉蝶盘绒茧蜂不同地理种群蜂在搜寻寄主-植物过程中利用的信息化合物和触角感受器神经元基本相似, 对其寄主挥发物的主要成分有相似的反应。棉铃虫齿唇姬蜂 (*Campoletis chorideae* Uchida) 对棉铃虫和粘虫取食的玉米挥发物有同样的反应^[29]。而近缘种中红侧沟茧蜂 (*Microplitis mediator*) 和红足侧沟茧蜂 (*Microplitis croceipes*) 的寄主相近, 对其寄主的挥发物电生理反应有明显的差异^[30-31]。天敌搜寻寄主-植物过程中利用的信息化合物受到外周感受器的编码、中枢神经系统整合以及食性专化程度等多种因素的影响^[24, 28]。

广食性的寄生蜂利用 C₆ 化合物等一般化学信号寻找寄主可能是更合适的策略。粉蝶盘绒茧蜂对 cis-3-己稀基乙酸酯 (1.757±0.378) mV 反应较强并且反应阈值低, 雌蜂在较远的距离既能够感受到, 这种绿叶气味物质可作为寄生蜂远距离定位的线索^[32], 害虫取食植物后, 植物会在短期内增加释放量, 从而为天敌提供可靠的害虫存在的信息。黄毅等^[33] 研究茶尺蠖绒茧蜂电生理反应也有相似的报告, 该茧蜂对脂肪酸衍生物反应最强。棉铃虫齿唇姬蜂对 C₆ 化合物 EAG 反应值也相对较高^[29]。萜烯化合物中, 粉蝶盘绒茧蜂中国种群和荷兰种群对里那醇、柠檬烯和月桂烯均有较高的 EAG 反应值, 这在中红侧沟茧蜂和棉铃虫齿唇姬蜂 (*Campoletis chorideae* Uchida) 也有相似的报告, 说明里那醇、柠檬烯和月桂烯在寄生蜂寻找寄主过程中有发挥重要的作用^[29-30]。本研究选择 C₆ 化合物、脂肪族化合物和萜类化合物中的 6 种标准化合物 trans-2-己烯醛、壬醛、乙酸己酯、里那醇、月桂烯和 α-蒎烯进行了剂量梯度反应, 两个种群对剂量反应无显著性差异, α-蒎烯在低浓度 (体积分数 10⁻⁴—10⁻¹) 时 EAG 有反应值, 这和甘蓝中 α-蒎烯含量低或粉蝶盘绒茧蜂对其敏感有关。

寄生蜂在生物防治中的成功应用有赖于其在复杂的化学与物理环境中寻找寄主的能力, 有过学习经历的寄生蜂在田间释放后, 可以利用气味更准确快速的寻找到寄主和寄主植物, 并且可以在田间停留更长的时间。交配过的菜蛾盘绒茧蜂雌蜂 (*Cotesia plutellae*) 相比未交配的雌蜂具有更强的 EAG 活性, 并且在寻找寄主过程中表现出较高的准确性^[34]。利用寄生蜂这种学习能力可以有效地应用于生物防治。下一步的工作将从具有 EAG 活性的化合物中筛选出对粉蝶盘绒茧蜂具有行为活性的化合物, 为进一步提高粉蝶盘绒茧蜂寄生效能提供参考。

致谢: 承蒙得到 Wageningen University 昆虫实验室邱宇彤博士提供部分试验材料和中国科学院动物研究所魏

佳宁副研究员提供部分标样。中国科学院动物研究所苏建伟副研究员、任琴教授和郑泗军博士对写作给予帮助,中国科学院动物研究所王睿在 EAG 实验方面给予技术指导,在此一并致谢。

References:

- [1] Papaj D R , Vet L E M. Odor learning and foraging success in the parasitoid , *Leptopilina heterotoma*. *Journal of Chemical Ecology* ,1990 ,16(11) : 3137-3150.
- [2] van Baaren J , Boivin G. Learning affects host discrimination behavior in parasitoid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology* ,1998 ,42(1) : 9-16.
- [3] Liu S S , Jiang L H , Li Y H. Learning in adult hymenopterous parasitoids during the process of host-foraging. *Acta Entomologica Sinica* ,2003 ,46(2) : 228-236.
- [4] Laing J E , Levin D B. A review of the biology and a bibliography of *Apanteles glomeratus* (L.) (Hymenoptera: Braconidae) . *Biocontrol News and Information* ,1982 ,3: 7-23.
- [5] Yoshitomi S , Naota O. Response of the wasp (*Cotesia glomerata*) to larvae of the large white butterfly (*Pieris brassicae*) . *Ecological Research* ,2004 ,19(4) : 445-449.
- [6] Wang C P , You L S , Xiao F , Xiao S H. Bionomic of *Cotesia glomerata* as a parasitoid of pieris rapae. *Hunan Agricultural Sciences* ,2005 ,(3) : 51-53.
- [7] Potting R P J , Otten H , Vet L E M. Absence of odour learning in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Animal Behavior* ,1997 ,53(6) : 1211-1223.
- [8] Williams L III , Rodriguez-Saona C , Castle S C , Zhu S. EAG-active herbivore-induced plant volatiles modify behavioral responses and host attack by an egg parasitoid. *Journal of Chemical Ecology* ,2008 ,34(9) : 1190-1201.
- [9] Lin W C , Guo S J , Song H M. Population fluctuation of *Apanteles glomeratus* and toxicity of insecticides. *Natural Enemies of Insects* ,1998 ,20(4) : 150-155.
- [10] Agelopoulos N G , Keller M A. Plant-natural enemy association in the tritrophic system *Cotesia rubecula*-*Pieris rapae*-Brassicaceae (cruciferae) . I: Sources of infochemicals. *Journal of Chemical Ecology* ,1994 ,20(7) : 1725-1734.
- [11] Agelopoulos N G , Keller M A. Plant-natural enemy association in the tritrophic system *Cotesia rubecula*-*Pieris rapae*-Brassicaceae (cruciferae) . II: Preference of *C. rubecula* for landing and searching. *Journal of Chemical Ecology* ,1994 ,20(7) : 1735-1748.
- [12] Agelopoulos N G , Keller M A. Plant-natural enemy association in tritrophic system , *Cotesia rubecula*-*Pieris rapae*-Brassicaceae (cruciferae) . III: Collection and identification of plant and frass volatiles. *Jouranal of Chemical Ecology* ,1994 ,20(7) : 1955-1967.
- [13] Wang G H. Mechanism and Specific Difference of Memory in Two Closely Related Parasitic Wasp Species of *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* [D]. Beijing: Beijing Forestry University ,2007: 35-38.
- [14] Wang M , Wu D M , Yan Y H , Wu C H , Dilana A S , Zheng C R. The electrophysiological studies on the sex pheromone of the cotton bollworm in Xinjiang. *Journal of Huazhong Agricultural University* ,1999 ,18(4) : 311-316.
- [15] Vet L E M , Lewis W J , Cardé R T. Parasitoid foraging and learning//Cardé R T , Bell W J , eds. *Chemical Ecology of Insects*. 2nd ed. London: Chapman and Hall ,1995: 65-101.
- [16] Turlings T C J , Gouinguéné S , Degen T , Fritzsche-Hoballah M E. The chemical ecology of plant-caterpillar-parasitoid interactions//Tschamtké T , Hawkins B A , eds. *Multitrophic Level Interactions*. Cambridge: Cambridge University Press ,2002: 148-173.
- [17] Eller F J , Tumlinson J H , Lewis W J. Effect of host diet and preflight experience on the flight responses of *Microplitis croceipes* (Cresson) . *Physiological Entomology* ,1992 ,17(3) : 235-240.
- [18] Pettitt F L , Turlings T C J , Wolf S P. Adult experience modifies attraction of the leafminer parasitoid opius dissitus (Hymenoptera: Braconidae) to volatile semiochemicals. *Journal of Insect Behavior* ,1992 ,5(5) : 623-634.
- [19] Du Y J , Poppy G M , Powell W , Wadhams L J. Chemically mediated associative learning in the host foraging behavior of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) . *Journal of Insect Behavior* ,1997 ,10(4) : 509-522.
- [20] Langley S A , Tilmon K J , Cardinale B J , Ives A R. Learning by the parasitoid wasp , *Aphidius ervi*(Hymenoptera: Braconidae) , alters individual fixed preferences for pea aphid color morphs. *Oecologia* ,2006 ,150(1) : 172-179.
- [21] Wyckhuys K A G , Heimpel G E. Response of the soybean aphid parasitoid *Binodoxys communis* to olfactory cues from target and non-target host-plant complexes. *Entomologia Experimentalis et Applicata* ,2007 ,123(5) : 149-158.
- [22] Kugimiya S , Shimoda T , Mcneil J N , Takabayashi J I. Females of *Cotesia vestalis* , a parasitoid of diamondback moth larvae , learn to recognise cues from aphid-infested plants to exploit honeydew. *Ecological Entomology* ,2010 ,35(4) : 538-541.

- [23] Smid H M , Wang G , Bukovinszky T , Steidle J L M , Bleeker M A K , Van-Loon J J A , Vet L E M. Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps. *Proceedings of the Royal Society* ,2007 ,274(4) : 1539-1546.
- [24] Steidle J L M , van-Loon J J A. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis et Applicata* ,2003 ,108(3) : 133-148.
- [25] Fujiwara C , Takabayashi J , Yano S. Oviposition experience on a host-infested plant affects flight and antennal searching behavior of *Cotesia kariyai* toward the host-plant complex. *Entomologia Experimentalis et Applicata* ,2000 ,97(11) : 251-256.
- [26] Cardoza Y J , Teal P E A , Tumlinson J H. Effect of peanut plant fungal infection on oviposition preference by *Spodoptera exigua* and on host-searching behavior by *Cotesia marginiventris*. *Environmental Entomology* ,2003 ,32(5) : 970-976.
- [27] Dukas R , Duan J J. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology* ,2000 ,11(5) : 536-543.
- [28] Smid H M , Van Loon J J , Posthumus M A , Vet L E M. GC-EAG-analysis of volatiles from Brussels sprouts plants damaged by two species of Pieris caterpillars: olfactory receptive range of a specialist and a generalist parasitoid wasp species. *Chemoecology* ,2002 ,12(4) : 169-176.
- [29] Dong W X , Hu B W , Zhang Z N , Han B Y. Electrophysiological and behavioural responses of *Microplitis mediator* to tobacco plant volatiles. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24(10) : 2252-2256.
- [30] Yan Z G , Yan Y H , Kang L , Wang C Z. EAG responses of *Campoletis chloridae* Uchida to plant volatiles and host pheromone gland compounds. *Acta Entomologica Sinica* ,2006 ,49(1) : 1-9.
- [31] Li Y S , Dickens J C , Steiner W W M. Antennal olfactory responsiveness of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) to cotton plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology* ,1992 ,18(10) : 1761-1773.
- [32] Yan S C , Zhang D D , Chi D F. Advances of studies on the effects of plant volatiles on insect behavior. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,2003 ,14(2) : 301-313.
- [33] Huang Y , Han B Y , Tang Q , Xu H , Wang Y G. EAG and behavioural responses of *Apanteles* sp. (Hymenoptera: Braconidae) parasitizing tea geometrids by volatiles from tea shoots. *Acta Entomologica Sinica* ,2009 ,52(11) : 1191-1198.
- [34] Seenivasagan T , Paul A V N. Electroantennogram and flight orientation response of *Cotesia plutellae* to hexane extract of cruciferous host plants and larvae of *Plutella xylostella*. *Entomological Research* ,2011 ,41(1) : 7-17.

参考文献:

- [3] 刘树生,江丽辉,李月红. 寄生蜂成虫在寄主搜索过程中的学习行为. *昆虫学报* ,2003 ,46(2) : 228-236.
- [6] 王常平,游兰韶,肖芬,肖顺华. 菜粉蝶绒茧蜂的生物学特性. *湖南农业科学* ,2005 , (3) : 51-53.
- [9] 林文彩,郭世俭,宋会鸣. 菜粉蝶绒茧蜂田间种群消长动态及农药对其毒性. *昆虫天敌* ,1998 ,20(4) : 150-155.
- [13] 王国红. 粉蝶盘绒茧蜂和微红盘绒茧蜂的记忆机理与种间差异 [D]. 北京: 北京林业大学,2007: 35-38.
- [14] 王明,伍德明,阎云花,吴才宏,迪拉娜·艾山,郑成锐. 新疆棉铃虫性信息素的电生理研究. *华中农业大学学报* ,1999 ,18(4) : 311-316.
- [29] 董文霞,胡保文,张钟宁,韩宝瑜. 中红侧沟茧蜂对烟草挥发物的触角电生理及行为反应. *生态学报* ,2004 ,24(10) : 2252-2256.
- [30] 颜增光,阎云花,康乐,王琛柱. 棉铃虫齿唇姬蜂对植物挥发物和寄生性信息素腺体化合物的EAG反应. *昆虫学报* ,2006 ,49(1) : 1-9.
- [32] 严善春,张丹丹,迟德富. 植物挥发性物质对昆虫作用的研究进展. *应用生态学报* ,2003 ,14(2) : 301-313.
- [33] 黄毅,韩宝瑜,唐茜,徐欢,汪云刚. 茶尺蠖绒茧蜂对茶梢挥发物的EAG和行为反应. *昆虫学报* ,2009 ,52(11) : 1191-1198.