

蓟马信息素研究及应用进展

李晓维 章金明 张治军 王丽坤 吕要斌*

(浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 农产品质量安全危害因子
与风险防控国家重点实验室(筹), 杭州 310021)

摘要: 蓟马是农作物和园艺作物上常见的重要害虫,其通过直接取食和间接传播病毒给作物造成了巨大的经济损失。应用蓟马信息素是蓟马害虫绿色防控的重要措施。本文综述了蓟马产生的信息化学物质的研究进展,概述了已报道的蓟马肛门分泌物的化学组分及其功能,介绍了已鉴定的蓟马报警信息素、聚集信息素、接触信息素和抑性欲信息素的主要成分、分泌部位、作用功能和合成方法,讨论了信息素在蓟马害虫防控中的应用潜能,并展望了目前蓟马信息素研究中存在的问题和未来的发展方向,以期对蓟马害虫信息素的合理应用提供指导。

关键词: 蓟马; 信息素; 活性成分; 功能; 应用前景

Advances in the research and application of thrips pheromones

Li Xiaowei Zhang Jinming Zhang Zhijun Wang Likun Lü Yaobin*

(State Key Laboratory for Managing Biotic and Chemical Threats to the Quality and Safety of Agro-products,
Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences,
Hangzhou 310021, Zhejiang Province, China)

Abstract: Thrips are important pests of agricultural and horticultural crops, causing enormous economic losses by direct feeding and indirect transmission of the plant-pathogenic virus. Pheromones have been used as green control methods for thrips management. In this article, the reported semiochemicals produced by thrips were reviewed, including identified anal secretions and pheromones. Besides, the active components, sites of biosynthesis and deposition, synthetic methods and functions of alarm pheromone, aggregation pheromone, contact pheromone and anti-aphrodisiac pheromone were summarized. The potential of pheromones for thrips management was also discussed. Finally, current problems and potential research directions of thrips pheromones were discussed, which could help better exploit thrips pheromones for pest management.

Key words: thrips; pheromone; active component; function; application

缨翅目 Thysanoptera 昆虫蓟马是一类微小昆虫,其体长平均为 1~2 mm,在世界各地广泛分布,以热带地区和温带地区分布居多(Lewis, 1997)。蓟马种类繁多,目前全世界已报道的蓟马种类有 6 207 种,分属于 2 个亚目——锯尾亚目 Terebrantia 和管尾亚目 Tubulifera 的 782 属,另外还包括 62 属 165 种化石种(ThripsWiki, 2018)。蓟马种类虽然很多,但只有约

1% 的种类被报道属于害虫(Morse & Hoddle, 2006)。

蓟马食性复杂,绝大多数蓟马为植食性和菌食性,少数蓟马为捕食性,亦有部分蓟马可取食藓类和蕨类等(Mound, 1997; Morse & Hoddle, 2006)。植食性蓟马可通过直接取食为害作物导致其产量降低或影响美观;亦可通过传播植物病毒间接给作物造成毁灭性危害;有些入侵蓟马会增加检疫风险影响农

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0200400), 浙江省重点研发计划(2018C02032), 国家自然科学基金(31570387)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: luybcn@163.com

收稿日期: 2018-10-25

作物贸易;另外,蓟马大量发生时还会对人类的日常生活造成干扰(Morse & Hoddle, 2006)。

管尾亚目只有管蓟马科Phlaeothripidae,分为管蓟马亚科Phlaeothripinae和灵管蓟马亚科Idolothripinae。管尾亚目中一些蓟马种类是为害农作物、林木、果蔬和园林观赏植物的重要害虫,如稻管蓟马*Haplothrips aculeatus*和榕管蓟马*Gynaikothrips uzeli*等,有些管蓟马为害后可使植物形成虫瘿(郭付振, 2004)。尽管如此,绝大多数对农作物产生危害的蓟马害虫来自锯尾亚目中的蓟马科Thripidae,其中蓟马属*Thrips*和花蓟马属*Frankliniella*的蓟马给农作物造成的经济损失最严重(Mound, 1997)。目前世界上为害最严重的蓟马种类包括西花蓟马*F. occidentalis*、花蓟马*F. intonsa*、烟蓟马*T. tabaci*、棕榈蓟马*T. palmi*等(Reitz et al., 2011)。这些蓟马除了通过取食植物叶片和/或花给作物造成直接伤害外,部分还可以传播植物病毒,如番茄斑萎病毒(tomato spotted wilt virus, TSWV),给寄主植物造成更严重的间接伤害(Ullman et al., 2002)。蓟马繁殖的能力强、速度快,短时间内可暴发成灾;其个体微小、隐秘性强,易通过飞行或随农产品调运扩散,因此,蓟马害虫已成为农业生产和植物检疫中的重大威胁。

目前,蓟马害虫的防治措施包括化学防治、生物防治和物理防治等,其中化学防治仍是农业生产中的主要防控措施(韩云等, 2015)。但化学农药的大量和不合理使用导致蓟马抗药性问题日益突出(陈雪林等, 2011; Gao et al., 2012),几种重要的蓟马害虫如西花蓟马(王圣印等, 2012; Li et al., 2016; Wang et al., 2016)、烟蓟马(左太强等, 2013)、棕榈蓟马

(Bao et al., 2014; 2015)已对多种化学药剂产生了不同程度的抗药性。同时,化学农药的大量使用对环境也造成了严重污染,并对食品安全构成威胁。因此,蓟马害虫新型绿色防控措施的研发迫在眉睫。

昆虫信息素是由昆虫分泌释放到体外,可调节种群行为和发育的极微量化学物质,是昆虫种内通讯联络作用的重要信息化合物,主要包括性信息素、聚集信息素、示踪信息素、报警信息素和抗产卵信息素等(闫凤鸣, 2011)。昆虫信息素具有高效、无毒、无污染、不伤害益虫等优点,自20世纪中叶开始研究以来,昆虫信息素及其类似物已在多种害虫防治中得到应用(Howse et al., 1998; 孟宪佐, 2000; 郑丽霞等, 2018)。蓟马分泌的信息化合物研究开始于20世纪80年代(Howard et al., 1983),但研究的类群非常局限,除管尾亚目蓟马肛门分泌物的研究外(Suzuki et al., 2000; 2004),主要局限于对农业生产造成重大威胁的蓟马种类,如西花蓟马、花蓟马、棕榈蓟马、美洲棘蓟马*Echinothrips americanus*、丝大蓟马*Megalurothrips sjostedti*等(Krueger et al., 2016; Kirk, 2017; Niassy et al., 2019)。截止到目前,已经鉴定的蓟马信息素包括报警信息素、聚集信息素、接触信息素和抑性欲信息素(表1)。本文通过综述蓟马受到威胁时肛门分泌物的化学组分及其功能,介绍已鉴定的蓟马报警信息素、聚集信息素、接触信息素和抑性欲信息素的主要成分、分泌部位、作用功能和合成方法,并讨论信息素在蓟马防治中的应用潜能,以期为合理应用信息素进行蓟马害虫绿色防控提供理论支撑,同时为其它蓟马害虫信息素的研究和应用提供指导。

表1 已鉴定的蓟马信息素种类及活性成分

Table 1 Identified pheromones and their active components in thrips species

信息素种类 Pheromone type	蓟马种类 Thrips species	活性成分 Component	参考文献 Reference
聚集信息素 Aggregation pheromone	西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i>	萘肉基(S)-2-甲基丁酸酯、(R)-薰衣草乙酸酯 Neryl(S)-2-methylbutanoate, (R)-lavandulyl acetate	Hamilton et al., 2005
	花蓟马 <i>Frankliniella intonsa</i>	萘肉基(S)-2-甲基丁酸酯、(R)-薰衣草乙酸酯 Neryl(S)-2-methylbutanoate, (R)-lavandulyl acetate	Zhang et al., 2011
	棕榈蓟马 <i>Thrips palmi</i>	(R)-3-甲基3-丁烯酸薰衣草酯 (R)-lavandulyl 3-methyl-3-butenate	Akella et al., 2014
	丝大蓟马 <i>Megalurothrips sjostedti</i>	(R)-3-丁烯酸薰衣草酯、(R)-薰衣草醇 (R)-lavandulyl 3-methylbutanoate, (R)-lavandulol	Niassy et al., 2019
	报警信息素 Alarm pheromone	乙酸癸酯、乙酸十二酯 Decyl acetate, dodecyl acetate	Teerling et al., 1993a
接触信息素 Contact pheromone	西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i>	7-甲基二十三烷 7-methyltricosane	Olaniran et al., 2013
抑性欲信息素 Anti-aphrodisiac pheromone	美洲棘蓟马 <i>Echinothrips americanus</i>	己二酸二甲酯、戊二酸二甲酯 Dimethyl adipate, dimethyl glutarate	Krueger et al., 2016

1 防御过程中蓟马肛门分泌物组分分析

多种蓟马在受到威胁时会腹部翘起成蜷状,并在腹部末端分泌液滴(Lewis, 1973),这些液滴中的化学组分可能与蓟马的防御行为相关,包括报警信息素、益己素和其它化学成分(Moritz, 2006)。20世纪80年代,多个学者开始对管尾亚目蓟马肛门分泌的信息化合物开展了一系列研究,先后对管尾亚目管蓟马科管蓟马亚科30余种蓟马和灵管蓟马亚科17种蓟马的肛门分泌物的化学组分进行了系统分析(Suzuki et al., 2000; 2004)。目前已有近50种蓟马的肛门分泌物得到系统研究,但主要集中在管尾亚目(Moritz, 2006)。锯尾亚目中除西花蓟马的肛门分泌物外(将在下文报警信息素部分介绍),对其它蓟马肛门分泌物并未进行详细研究(Teerling et al., 1993a; Macdonald et al., 2003)。蓟马肛门分泌物的主要成分包括酯类、烃类、羧酸类、萜类和醌类(Moritz, 2006),也包括一些种间特异性成分(Suzuki et al., 2000; 2004)。据报道,后肠是蓟马肛门分泌物的储存部位,但这些分泌物的产生部位仍未明确(Howard et al., 1983)。

1.1 管蓟马亚科蓟马肛门分泌物

研究发现,管蓟马亚科蓟马肛门分泌物包含多种化学组分,如烃类、酯类、萜类、羧酸类、醌类、吡喃酮类等(Suzuki et al., 2004)。美国学者在研究蓟马防御行为过程中在丝兰巴氏管蓟马 *Bagnalliella yuccae* 肛门分泌物中鉴定出一种益己素—— γ -癸内酯(γ -decalactone),这种化合物对捕食者具有驱避作用(Howard et al., 1983)。榕母管蓟马 *Gynaikothrips ficorum* 肛门分泌物的主要成分为乙酸十六酯(hexadecyl acetate)和十五烷(pentadecane),这2种化合物的混合物对蚂蚁具有驱避作用(Howard et al., 1987)。之后,日本学者先后对管蓟马亚科17属23种蓟马肛门分泌物的化学组分进行了系统分析(Suzuki et al., 2004),共鉴定出42种化学组分,包括烃类(Suzuki et al., 1986; 1988; 1989)、酯类(Suzuki et al., 1988; 1989)、萜类(Haga et al., 1990)、羧酸(Haga et al., 1989)、醌类(Suzuki et al., 1995)、芳香类(Suzuki et al., 2004)和吡喃酮类(Suzuki et al., 1993)。这些化合物组成具有种间特异性,许多蓟马种类可以根据其肛门分泌物组成进行种类区分(Suzuki et al., 2004)。同时,虫瘿蓟马的肛门分泌物中普遍具有萜类化合物(Suzuki et al., 1988; 1989; 2004)。Blum (1991)对包括1991年前日本学者已报道的蓟马种类在内的14种蓟马的肛门分泌物进行了汇总和分

类分析,发现14种蓟马中的30余种化合物主要包括酯类、芳香类、萜类、烃类、酸类5类。随后,Blum et al. (1992)还发现含羞简管蓟马 *Haplothrips leucanthemi* 肛门分泌物中主要成分为蜂蜜曲菌素(mellein),该物质对火蚁具有驱避作用。Tschuch et al. (2005)通过分析管蓟马 *Suocerathrips linguis* 的肛门分泌物,鉴定出多种长链酯类,如(11Z)-11,19-二十碳二烯醇乙酸酯((11Z)-11,19-eicosadienyl acetate)和乙酸十八酯(octadecyl acetate)。Tschuch et al. (2008)发现管蓟马 *Callococcithrips fuscipennis* 的肛门分泌物包含十五烷(pentadecane)、十三烷(tridecane)、丁酸十六酯(hexadecyl butanoate)、2种单萜类(monoterpenoids)和其它15种微量酯类。de Facci et al. (2013; 2014)对管蓟马 *Kladothrips intermedius* 的肛门分泌物进行行为学研究和组分分析,验证其分泌物中可能含有报警信息素,是由一些短链饱和、不饱和脂肪酸组成,其中3种化合物具有末端双键结构,分别是辛烯酸(7-octenoic acid)、壬烯酸(8-nonenic acid)和癸烯酸(9-decenoic acid)。

多种蓟马肛门分泌物化学组分与蓟马的防御行为有关。如丝兰巴氏管蓟马分泌的 γ -癸内酯对多种蚂蚁具有驱避作用(Howard et al., 1983; Blum, 1991);管蓟马 *Varshneyia pasaniae* 分泌的紫苏烯(perillene)同样对蚂蚁具有驱避作用,其可能起到报警信息素的作用,诱导其产生防御化合物2-甲基丁酸(2-methyl-butyrac acid)(Suzuki et al., 1988);含羞简管蓟马分泌的蜂蜜曲菌素对火蚁亦具有驱避作用(Blum et al., 1992);管蓟马 *Ponticulothrips diospyrosi* 和同属另一个近缘种分泌的白花丹素(plumbagin),即2-甲基胡桃醌(2-methyljuglone),对蚂蚁具有明显的驱避作用(Suzuki et al., 1995);卷绕尤管蓟马 *Eugynothrips intorquens* 分泌的柠檬醛(citral)和全管蓟马属 *Holothrips* 三种蓟马分泌的3-丁酰基-4-羟基-6-甲基-2H-吡喃-2-酮(3-butanoyl-4-hydroxy-6-methyl-2H-pyran-2-one)在10.0 μ g剂量下对蚂蚁同样具有明显的驱避作用(Suzuki et al., 2004)。以上研究初步探讨了这些蓟马肛门分泌物化学组分的功能,但并未明确验证这些化合物是否为报警信息素或其它信息素的组分。

1.2 灵管蓟马亚科蓟马肛门分泌物

日本学者对灵管蓟马亚科9属17种蓟马的肛门分泌物进行了分析(Suzuki et al., 1990; 2000),这17种蓟马中,除肚管蓟马属蓟马 *Gastrothrips* sp. 的肛门分泌物中未检测到化学组分以外,其余16种蓟

马的肛门分泌物化学组分主要包括胡桃醌(juglone)和2种或2种以上10~14碳的羧酸,共12种;在这12种羧酸中,羧酸种类相对具有种间特异性,其中癸酸(decanoic acid)、(E)-4-癸烯酸((E)-4-decenoic acid)和(Z)-5-十四烯酸((Z)-5-tetradecenoic acid)广泛存在(Suzuki et al., 2000)。

灵管蓟马亚科蓟马主要是以菌食性蓟马为主,胡桃醌可能起到益己素的作用,在蓟马防御行为中具有重要作用,其对蚂蚁具有明显的驱避作用。羧酸类组分的作用可能包括以下几种:(1)胡桃醌的溶剂;(2)胡桃醌的稳定剂;(3)天敌接触胡桃醌的载体;(4)本身就是益己素,例如,高浓度的(Z)-5-十四烯酸对蚂蚁具有驱避作用(Suzuki et al., 2000)。

2 蓟马信息素的种类、成分和功能

2.1 报警信息素

昆虫在受到捕食者威胁时通常会释放报警信息素提醒同伴逃离、躲避或聚集来抵抗或围攻捕食者。蓟马的报警信息素组分主要存在于肛门分泌物中,本文前一部分已对多种蓟马的肛门分泌物化学组分研究进展进行了综述。然而,上述研究仅推测某些组分可能与防御行为有关,但是否为报警信息素未进行明确验证。在社会型虫瘿蓟马 *Kladothrips intermedius* 的肛门分泌物和独居型虫瘿蓟马 *K. nicolsoni* 和 *K. rugosus* 的虫体浸提物中同样鉴定出可能为报警信息素相关的化合物(de Facci et al., 2013; 2014; Wallin et al., 2014),然而,其是否为报警信息素仍需进一步研究确定。

2.1.1 分泌部位及组分

报警信息素的首次报道是出现于西花蓟马的肛门分泌物中,当西花蓟马2龄若虫遇到捕食者攻击时,会迅速摆动腹部,从肛门分泌微量液滴,这些液滴中含有报警信息素,能够驱避西花蓟马的成虫和若虫,引起若虫跌落,同时降低雌虫产卵率(Teerling et al., 1993a)。通过液滴组分的分离鉴定得知,报警信息素主要包含乙酸癸酯(decyl acetate)和乙酸十二酯(dodecyl acetate)2种组分,比例为1.5:1.0(Teerling et al., 1993a)。进一步试验证明,每个分泌液滴中乙酸癸酯和乙酸十二酯2种组分的总量和比例均会随若虫龄期的变化而变化,而整个虫体中这2种组分的比例与液滴中相似,但含量是液滴中的2~4倍(Macdonald et al., 2003)。

2.1.2 作用功能

报警信息素除了对西花蓟马成虫和若虫具有驱避作用,能够降低雌虫产卵率外,还对成虫的着落、

行走和起飞行为具有调控作用,可以显著减少西花蓟马的着落,加快其起飞(Macdonald et al., 2002)。另外,报警信息素能引起蓟马的警觉和防御行为(de Bruijn et al., 2006)。进一步研究发现,西花蓟马的报警信息素可以调控蓟马天敌的行为,是蓟马捕食性天敌暗色小花蝽 *Orius tristicolor* 和胡瓜钝绥螨 *Amblyseius cucumeris* 猎物定位的重要信息物质(Teerling et al., 1993b)。此外,报警信息素单独使用可以显著降低作物上的蓟马若虫数量,与某些杀虫剂如马拉硫磷(malathion)配合使用时可显著增加蓟马幼虫的死亡率,具有增强杀虫剂效用的潜力(Cook et al., 2002)。

2.2 聚集信息素

目前,国内外对蓟马聚集信息素的研究最为广泛。聚集信息素是由雌虫和雄虫或者任一性别的昆虫产生,对雌、雄两性同种昆虫均具有引诱作用的化学物质,在同种昆虫的食物源寻找、栖息地定位、集结抵御外敌、寻找异性配偶等方面具有重要作用。由于聚集信息素对雌、雄成虫均具有引诱性,使得其比性信息素具有更大的应用潜力(Wertheim et al., 2005)。目前已有4种蓟马的聚集信息素组分被分离鉴定,分别为西花蓟马(Hamilton et al., 2005)、花蓟马(Zhang et al., 2011)、棕榈蓟马(Akella et al., 2014)和丝大蓟马(Niassy et al., 2019)。

2.2.1 蓟马的聚集行为

研究发现,多种蓟马会在叶、花、果实等位置聚集成群(Morison, 1957; Kirk, 1985; Terry & Gardner, 1990)。蓟马的聚集现象可能与信息素的存在有关。如梳缺花蓟马 *Frankliniella schultzei* 雄虫可在花冠中大量聚集,到访雌虫数量与雄虫数量密切相关;而且与对照粘虫板相比,有雄虫的粘虫板上诱集到的雌虫数量显著增多(Milne et al., 2002)。柑橘上的黄绿蓟马 *Pezothrips kellyanus* 雄虫的挥发物对雌、雄成虫则均具有引诱作用(Webster et al., 2006);豇豆上的丝大蓟马雌、雄成虫在叶片上也有明显的聚集现象,证明可能存在聚集信息素(Niassy et al., 2016)。

2.2.2 分泌部位及组分

荷兰学者通过Y型嗅觉仪行为选择试验发现,西花蓟马雌虫对雄虫释放的气味具有趋向性,而雄虫则对雄虫释放的气味没有反应,验证了信息素的存在,并初步推测为性信息素(de Kogel & Deventer, 2003)。然而,英国学者进一步研究发现西花蓟马雌、雄成虫均对雄虫释放的气味具有选择性,即雄虫释放的信息素为聚集信息素,而非性信息素;通过分

析发现其含有2种主要化合物萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯(*neryl*-(*S*)-2-methylbutanoate)和(*R*)-薰衣草乙酸酯(*(R)*-lavandulyl acetate)以及5种微量化合物(Hamilton et al., 2005)。之后,花蓟马属花蓟马释放的聚集信息素也被分离鉴定,其雄虫亦可以释放对雌虫和雄虫均具有引诱作用的聚集信息素,其主要活性成分与西花蓟马相同,为(*R*)-薰衣草乙酸酯和萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯,但2种组分的释放比例与西花蓟马差异非常大(Zhang et al., 2011; 祝晓云等, 2012)。蓟马属的棕榈蓟马同样可以释放聚集信息素,其活性组分则与花蓟马、西花蓟马完全不同,主要活性组分为(*R*)-3-甲基3-丁烯酸薰衣草酯(*(R)*-

lavandulyl 3-methyl-3-butenate)(Akella et al., 2014)。最新报道发现,丝大蓟马雄虫同样能够产生聚集信息素,其主要成分为(*R*)-3-丁烯酸薰衣草酯(*(R)*-lavandulyl 3-methylbutanoate)和(*R*)-薰衣草醇(*(R)*-lavandulol)(Niassy et al., 2019)。

目前猜测蓟马聚集信息素的释放与雄虫第III~VII节腹板孔板下的腺域有关。蓟马科中60%的蓟马雄虫具有孔板和腺域,目前鉴定出能够释放聚集信息素的西花蓟马、花蓟马、棕榈蓟马的雄虫均具有腺域(图1)。最新的研究报道显示,丝大蓟马能够产生聚集信息素(Niassy et al., 2016; 2019),其腹部也具有孔板和腺域(Krueger et al., 2015a)。

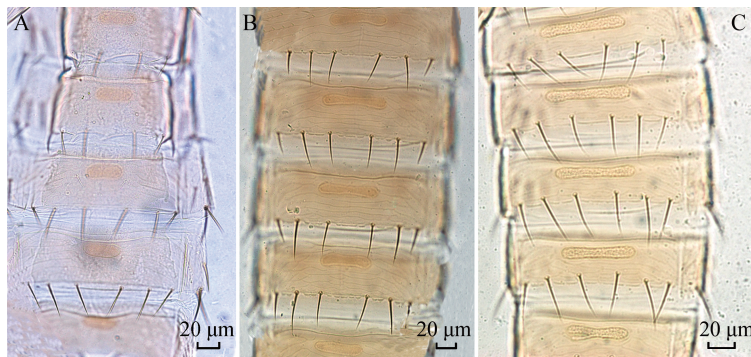


图1 蓟马雄虫腹节第III~VII腺域

Fig. 1 Sternal glands on abdominal sternites III-VII of male thrips

A: 西花蓟马; B: 花蓟马; C: 棕榈蓟马。A: *Frankliniella occidentalis*; B: *Frankliniella intonsa*; C: *Thrips palmi*.

2.2.3 释放比例

西花蓟马和花蓟马的聚集信息素组分虽然相同,但2种组分(*R*)-薰衣草乙酸酯和萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯的释放比例差异很大,西花蓟马中二者的释放比例为1.0:12.9,花蓟马中释放比例则为1.0:1.7(Zhang et al., 2011; 祝晓云等, 2012)。通过进一步研究发现2种蓟马的聚集信息素具有种间特异性,且通过(*R*)-薰衣草乙酸酯和萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯的量和比例不同来实现(耿双双等, 2017; Li et al., 2018)。在西花蓟马中,不同地理种群间(*R*)-薰衣草乙酸酯和萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯的释放比例也存在差异,英国种群中二者的释放比例在1.0:0.8~1.0:5.0之间(Kirk & Hamilton, 2004; Hamilton et al., 2005),而中国种群中二者的释放比例为1.0:12.9(Zhang et al., 2011; 祝晓云等, 2012)。西花蓟马聚集信息素2种组分的释放比例在昼间不同时间段亦存在差异(李晓维等, 2017)。同时,萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯的释放速率随着西花蓟马雄虫密度的增加而增加,而(*R*)-薰衣草乙酸酯只有在雄虫达到高密度(>15头)时才能检测到(Dublon et al., 2008)。

2.2.4 作用功能

英国学者通过田间试验发现,30 μg的人工合成萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯加入橡胶塞置于粘虫板上能显著提高对西花蓟马的引诱效果,而(*R*)-薰衣草乙酸酯则对西花蓟马没有引诱效果,(*R*)-薰衣草乙酸酯与萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯混合使用对后者的诱集效果没有增效作用,甚至有降低作用(Hamilton et al., 2005; Dublon, 2009)。而中国学者的田间诱集试验发现,特定浓度范围内的人工合成萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯对西花蓟马具有引诱作用,而(*R*)-薰衣草乙酸酯则对西花蓟马没有引诱效果;但是(*R*)-薰衣草乙酸酯对萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯存在增效作用,2种组分的最佳引诱配比为1:8(吕要斌等, 2015a)。这2种活性组分在花蓟马中的作用与在西花蓟马中的作用相同,即特定浓度范围内的萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯对花蓟马具有引诱作用,而(*R*)-薰衣草乙酸酯对花蓟马没有引诱效果;但是(*R*)-薰衣草乙酸酯对萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯存在增效作用,2种组分在花蓟马中的最佳引诱配比因不同地理位置而有所不同:在浙江省介于1:1~1:2之间,在

河北省则为1:4(吕要斌等,2015b;耿双双等,2017)。棕榈蓟马人工合成聚集信息素组分(*R*)-3-甲基3-丁烯酸熏衣草酯在30 μg剂量下对棕榈蓟马亦具有显著引诱活性(Akella et al.,2014)。

3种蓟马聚集信息素不仅影响蓟马种内互作,还在不同蓟马间互作和蓟马-天敌互作中起到重要作用。在西花蓟马和花蓟马2个近缘种中,虽然其聚集信息素组分相同,但是具有种间特异性,聚集信息素仅对同种蓟马具有引诱效果,对异种蓟马无引诱作用(耿双双等,2017;Li et al.,2018)。基于西花蓟马聚集信息素组分开发的引诱剂对其它蓟马种类如烟蓟马、澳洲疫蓟马 *Thrips imaginis*、甘蓝蓟马 *T. angusticeps* 等没有引诱作用(Dublon,2009;Broughton & Harrison,2012)。本课题组通过行为学试验和田间诱集试验发现西花蓟马和花蓟马聚集信息素对棕榈蓟马具有驱避作用(未发表数据)。而人工合成棕榈蓟马聚集信息素组分对花蓟马既没有引诱作用也没有驱避作用(Akella et al.,2014)。蓟马聚集信息素对不同天敌的作用不同:添加西花蓟马聚集信息素的主要组分萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯的粘虫板对褐蛉 *Micromus tasmaniae*、食蚜蝇 *Melangyna viridiceps*、无毛小花蝽 *Orius laevigatus*、纹蓟马 *Aeolothrips tenuicornis*、隐翅虫 *Oxyptoda exoleta* 均没有引诱作用(Broughton & Harrison,2012;Sampson et al.,2012);但有报道称西花蓟马聚集信息素2种主要组分(*R*)-熏衣草乙酸酯和萘肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯以特定比例混合时对无毛小花蝽具有引诱作用(Vaello et al.,2017)。

2.3 接触信息素

2.3.1 分泌部位及组分

昆虫表皮蜡层由复杂的混合物组成,包括长链烃类、脂肪酸、醇、酯、醛和酮类等,这些物质不仅起到防止昆虫体内水分散失和阻止化学物质、毒素和微生物入侵的作用,还可作为昆虫信息素来调控昆虫行为(Blomquist et al.,1987;Buckner,1993;Nelson & Blomquist,1995)。Olaniran et al.(2013)在西花蓟马雄虫的表皮蜡层中鉴定出一种表皮碳氢化合物7-甲基二十三烷(7-methyltricosane),这种化合物在雌虫体表只能检测到微量存在,而在若虫体表则检测不到该化合物。

7-甲基二十三烷的合成和分泌器官目前还未确定。在许多昆虫中,表皮烃类物质一般通过血淋巴进行运输,通过皮细胞层分泌到表皮层外。然而,有些昆虫中,烃类物质会从血淋巴中被选择性吸收,储

存在特殊腺体中释放(Blomquist & Bagnères,2010)。西花蓟马雄虫中7-甲基二十三烷的高分泌率表明其分泌可能与专门的分泌器官有关,如雄虫第III~VII节腹板孔板下的腺域。

2.3.2 作用功能

通过人工合成7-甲基二十三烷进行昆虫行为测定,发现西花蓟马只有在接触该化合物后才会表现出相应的行为反应,即接触后雌虫会表现出拒绝交配的典型行为,频繁翘起腹部;雄虫则表现出同性打斗行为,频繁摇摆腹部(Olaniran et al.,2013)。因此该化合物属于接触信息素,这也是缨翅目中第1个被发现的接触信息素,该化合物由雄虫产生,可能在雄虫间打斗行为中起到调节作用,也可能在雄虫之间相互识别或者配偶识别中起到一定作用。7-甲基二十三烷的挥发性要比聚集信息素低,其是通过接触产生并传播。在雌虫身上有时也会发现少量该物质,但可能不是由雌虫产生的,而是在交配过程中通过与雄虫接触获得。

2.4 抑性欲信息素

2.4.1 分泌部位及组分

Krueger et al.(2016)在美洲棘蓟马 *Echinothrips americanus* 雄虫的头、胸提取物中鉴定出了己二酸二甲酯(dimethyl adipate)和戊二酸二甲酯(dimethyl glutarate)2种低挥发性的酯类物质,为抑性欲信息素,这2种化合物来源于头部或胸部,不是来源于腹部,二者合成和分泌的器官目前还未明确。头部和胸部的脂肪体细胞或绌细胞可能与这2种化合物的合成和分泌有关。其中,绌细胞与多种昆虫的烃类信息素合成密切相关(Martins & Ramalho-Ortigao,2012;Makki et al.,2014)。

2.4.2 作用功能

戊二酸二甲酯能够诱导美洲棘蓟马雌虫腹部翘起,这一行为是雌虫拒绝雄虫交配尝试的典型行为;该化合物同样可以诱导雄虫摇摆腹部,而这一行为是雄虫间争斗时的典型行为。由于戊二酸二甲酯只在雄虫体表存在,其可能在美洲棘蓟马雌、雄虫区分同类蓟马性别中起到重要作用。由于美洲棘蓟马雌虫通常仅交配1次,准确识别未交配过的雌虫对雄虫具有重要意义(Li et al.,2014;Krueger et al.,2015b)。己二酸二甲酯对雄虫则具有驱避作用,该化合物在未交配过的雌虫体表检测不到,而交配过的雌虫体表能检测到,可能是在雌雄交配过程中雄虫体表的己二酸二甲酯转移到雌虫体表。用这2种化合物标记未交配过的雌虫后,雌虫对雄虫的吸引力显著降

低,雄虫出现忽略雌虫的现象,基于此推测己二酸二甲酯和戊二酸二甲酯这2种化合物能够帮助雄虫标记雌虫的交配状态从而避免其它雄虫与交配过的雌虫再次交配,降低雄虫间的竞争;与此同时,对于交配过的雌虫而言,这2种化合物可以避免来自其它雄虫的交配干扰,从而避免由于交配干扰导致的寿命和繁殖力的降低(Krueger et al., 2016)。

3 蓟马信息素的合成途径

获取昆虫信息素的途径有2种,直接从昆虫体内提取或通过化学合成方法获得。由于直接从昆虫体内提取的量较少,且成分复杂,不易分离提纯,因此化学合成方法是体外获得大量昆虫信息素的主要途径。合成纯度高、性质稳定的化学信息素是利用信息素防治害虫的关键。目前蓟马中鉴定的信息素化合物包括西花蓟马和花蓟马的聚集信息素组分(*R*)-薰衣草乙酸酯及萼肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯,棕榈蓟马的聚集信息素组分(*R*)-3-甲基3-丁烯酸薰衣草酯,丝大蓟马聚集信息素组分(*R*)-3-丁烯酸薰衣草酯和(*R*)-薰衣草醇,西花蓟马的报警信息素组分乙酸癸酯和乙酸十二酯,西花蓟马的接触信息素组分7-甲基二十三烷,美洲棘蓟马的抑性欲信息素组分己二酸二甲酯和戊二酸二甲酯。其中乙酸癸酯、乙酸十二酯、己二酸二甲酯和戊二酸二甲酯这4种化合物已经商品化,可在相应的试剂公司购买获得。(*R*)-薰衣草醇可由消旋的薰衣草醇通过猪胰脏脂肪酶II催化酰化获得(Niassy et al., 2019)。另外5种组分则需要通过合成获得,笔者查阅相关文献中的信息素化学合成方法(Hamilton et al., 2005; Olaniran et al., 2013; Akella et al., 2014; Niassy et al., 2019),筛选出了这5种组分的合成方法。

萼肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯的合成途径:向橙花醇(nerol)的二氯甲烷溶液中加入1-乙基-(3'-二甲基氨基丙基)碳化二亚胺(1-ethyl-3-(3'-dimethylaminopropyl)carbodiimide)、4-*N,N'*-二甲氨基吡啶(4-*N,N'*-dimethylaminopyridine, DMAP)和(*S*)-2-甲基丁酸((*S*)-2-methylbutanoic acid),室温下搅拌过夜后,分离、干燥、纯化获得。

(*R*)-薰衣草乙酸酯的合成途径:0℃下,向(*R*)-薰衣草醇((*R*)-lavandulol)和吡啶(pyridine)的乙醚溶液中滴加乙酰氯的乙醚溶液,室温下搅拌过夜后萃取、干燥、纯化获得。

(*R*)-3-甲基3-丁烯酸薰衣草酯的合成途径:0℃下,将(*R*)-薰衣草醇、3-甲基3-丁烯酸(3-methyl-3-

butenoic acid)、DMAP、*N,N'*-二环己基碳二亚胺(*N,N'*-dicyclohexylcarbodiimide, DCC)溶于二氯甲烷中,升温至室温搅拌3 h,干燥、纯化获得。

(*R*)-3-丁烯酸薰衣草酯的合成途径:由(*R*)-薰衣草醇和3-丁烯酸(3-methylbutenoic acid)反应生成,反应条件同(*R*)-3-甲基3-丁烯酸薰衣草酯的合成途径。

7-甲基二十三烷的合成途径:己基三苯基溴化磷(hexyl (triphenylphosphonium) bromide)和十八烷酮(2-octadecanone)在叔丁醇钾(potassium tert-butoxide)的四氢呋喃(tetrahydrofuran)溶液中反应获得。

4 蓟马信息素的应用

4.1 种群监测

应用蓟马信息素监测蓟马的发生范围、发生期和发生量是预防蓟马发生为害的重要手段,对指导蓟马的防治具有重要意义。蓟马的聚集信息素对雌、雄虫均具有引诱作用,蓟马聚集信息素与粘虫板联合使用可监测田间蓟马发生的时空动态,对制定蓟马害虫的防控策略具有重要作用。同时,不同蓟马种类的聚集信息素具有种间特异性(Dublon, 2009; Broughton & Harrison, 2012; Li et al., 2018),这有助于明确田间蓟马发生种类,并制定相应的防治方法。

4.2 大量诱杀

鉴于聚集信息素主要活性组分对蓟马的引诱作用,现已研发出多种基于蓟马信息素的高效引诱剂产品,并已在蓟马的绿色防控中得到应用。英国学者进行的田间诱集试验发现,30 μg 人工合成西花蓟马聚集信息素组分萼肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯与粘虫板联合使用时,诱集效果是单独使用粘虫板时的1.5~4.0倍(Sampson et al., 2012; Broughton et al., 2015)。而在我国,人工合成的(*R*)-薰衣草乙酸酯和萼肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯以1 250 ng:10 000 ng混合与粘虫板联合使用时,在田间对西花蓟马的诱集效果是单独使用粘虫板时的4.2倍;而二者以1 250 ng:5 000 ng混合与粘虫板联合使用时,在田间对花蓟马的诱集效果是单独使用粘虫板时的3.8倍(Li et al., 2018)。30 μg 人工合成的棕榈蓟马聚集信息素(*R*)-3-甲基3-丁烯酸薰衣草酯在田间对棕榈蓟马的诱集效果是单独使用粘虫板时的1.5倍(Akella et al., 2014)。西花蓟马聚集信息素的主要组分萼肉基(*S*)-2-甲基丁酸酯在欧美已商业化,产品名称分别为Thripline™(Bioline Agrosciences Ltd)和ThriPher(Biobest Belgium N.V.)。上述西花蓟马引诱剂在控制草莓、葡

萄和黄瓜上的西花蓟马已有成功案例(Covaci et al., 2012; Sampson & Kirk, 2013; Lucas-Espadas, 2013)。本课题组基于我国西花蓟马和花蓟马种群筛选出2种聚集信息素组分(R)-薰衣草乙酸酯与萘肉基(S)-2-甲基丁酸酯的最佳配比,已开发出2种蓟马的引诱剂产品(吕要斌等, 2015a, b)。

4.3 与农药协同增效

蓟马的报警信息素能够增加蓟马活动性,可以显著减少西花蓟马的着落,加快其起飞(Macdonald et al., 2002),这就增加了西花蓟马与农药接触的机会。已有研究报道,西花蓟马报警信息素与化学农药马拉硫磷配合使用时,可显著增加西花蓟马幼虫的死亡率,具有增强杀虫剂效用的潜力(Cook et al., 2002)。行为学数据显示,西花蓟马聚集信息素同样能够增加成虫的活动性(Olaniran, 2013)。在温室中使用农药防治蓟马前使用聚集信息素激活蓟马,能够显著提高农药的防效,如在农药施用前30 min使用聚集信息素能够使防效提高约30%(Greaterex, 2009)。

4.4 交配干扰

蓟马聚集信息素能够引起蓟马雌、雄虫的聚集,有利于交配。田间蓟马聚集信息素的大量使用,能干扰蓟马形成交配聚集群,进而阻止雌虫寻找可交配的雄虫。多数蓟马害虫如西花蓟马、花蓟马、棕榈蓟马均为单倍二倍体性别决定方式,即受精卵发育成雌虫,未受精卵发育成雄虫(Lewis, 1997)。干扰雌虫的交配行为,降低雌虫的交配率,能够显著影响后代的性比,降低雌性后代比例,进而降低种群数量。蓟马的抑性欲信息素和接触信息素同样可以干扰其交配行为,标记了抑性欲信息素的美洲棘蓟马雌虫对雄虫具有驱避作用(Krueger et al., 2016);接触到接触信息素的西花蓟马雌虫会表现出拒绝交配的典型行为(Olaniran et al., 2013)。因此,大量使用抑性欲信息素和接触信息素标记未交配的雌虫,可以干扰雄虫与雌虫的交配行为,增加田间未交配雌虫的比例,进而增加雄性后代比例,降低其雌性后代比例,从而降低田间种群数量。

4.5 其它应用潜能

蓟马信息素同样可以与其它绿色防控措施联合应用。例如,蓟马植物源引诱剂与绿僵菌*Metarhizium anisopliae*自传播装置联合应用能够显著提高对西花蓟马的控制效果(Niassy et al., 2012)。参考这一模式,蓟马聚集信息素同样在与绿僵菌等昆虫病原微生物自传播体系协同应用上具有潜能。蓟马

聚集信息素也可以与“推-拉”策略结合,应用聚集信息素将蓟马“拉”到载体植物或诱集植物上,或者将蓟马引诱到特定区域,再应用杀虫剂集中杀灭(Kirk, 2017)。

5 展望

蓟马信息素的研究虽取得一定进展,但仍处于起步阶段。目前鉴定的信息素类型只有聚集信息素、报警信息素、接触信息素和抑性欲信息素4种,且主要集中在西花蓟马、花蓟马、棕榈蓟马和美洲棘蓟马、丝大蓟马这5种蓟马。同时,对于这些信息素的释放部位、合成途径、组分功能、作用机理等方面尚未开展系统研究。另外,蓟马信息素在种群监测、大量诱杀、与农药协同增效等方面的应用已经取得一定进展,得到了较为广泛的应用,但其它应用潜能如交配干扰、与昆虫病原微生物自传播体系协同应用等目前只处在理论阶段,尚未进行实践验证。因此,关于蓟马信息素的研究仍然任重道远。进一步加强已鉴定信息素的基础研究,明确信息素的行为调控机理、生理生化和分子生物学作用机理,探索信息素在蓟马种间互作、蓟马-天敌互作中的作用,同时开发和实践可在田间应用的新方法,对合理应用信息素进行蓟马防控具有重要意义。另外,扩大蓟马信息素鉴定范围,尝试其它的信息素类型和蓟马害虫种类信息素研究,将为蓟马害虫防控新技术的开发提供理论支撑。

参考文献 (References)

- Akella SVS, Kirk WDJ, Lu YB, Murai T, Walters KFA, Hamilton JGC. 2014. Identification of the aggregation pheromone of the melon thrips, *Thrips palmi*. PLoS ONE, 9(8): e103315
- Bao WX, Kataoka Y, Fukada Y, Sonoda S. 2015. Imidacloprid resistance of melon thrips, *Thrips palmi*, is conferred by CYP450-mediated detoxification. Journal Pesticide Science, 40(2): 65-68
- Bao WX, Narai Y, Nakano A, Kaneda T, Murai T, Sonoda S. 2014. Spinosad resistance of melon thrips, *Thrips palmi*, is conferred by G275E mutation in $\alpha 6$ subunit of nicotinic acetylcholine receptor and cytochrome P450 detoxification. Pesticide Biochemistry and Physiology, 112: 51-55
- Blomquist GJ, Bagnères AG. 2010. Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 205-485
- Blomquist GJ, Nelson DR, de Renobales M. 1987. Chemistry, biochemistry, and physiology of insect cuticular lipids. Archives of Insect Biochemistry & Physiology, 6(4): 227-265
- Blum MS. 1991. Chemical ecology of the Thysanoptera.//Parker BL, Skinner M, Lewis T. Towards understanding Thysanoptera. Rad-

- nor, Pennsylvania: Gen. Tech. Report NE-147, U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, pp. 95–112
- Blum MS, Footitt R, Fales HM. 1992. Defensive chemistry and function of the anal exudate of the thrips *Haplothrips leucanthemi*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology*, 102(1): 209–211
- Broughton S, Harrison J. 2012. Evaluation of monitoring methods for thrips and the effect of trap colour and semiochemicals on sticky trap capture of thrips (Thysanoptera) and beneficial insects (Syrphidae, Hemerobiidae) in deciduous fruit trees in western Australia. *Crop Protection*, 42: 156–163
- Broughton S, Cousins DA, Rahman T. 2015. Evaluation of semiochemicals for their potential application in mass trapping of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) in roses. *Crop Protection*, 67: 130–135
- Buckner JS. 1993. Cuticular polar lipids of insects.//Stanley-Samuelson DW, Nelson D. *Insect lipids: chemistry, biochemistry and biology*. Lincoln: University of Nebraska Press, pp. 227–270
- Chen XL, Du YZ, Wang JJ. 2011. Advances in insecticide resistance of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Plant Protection*, 37(5): 34–38 (in Chinese) [陈雪林, 杜予州, 王建军. 2011. 西花蓟马抗药性研究进展. *植物保护*, 37(5): 34–38]
- Cook DF, Dadour IR, Bailey WJ. 2002. Addition of alarm pheromone to insecticides and the possible improvement of the control of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae). *International Journal of Pest Management*, 48(4): 287–290
- Covaci AD, Oltean I, Pop A. 2012. Evaluation of pheromone lure as mass-trapping tools for western flower thrips. *Bulletin of the University of Agricultural Sciences & Veterinary Medicine Cluj-Napoca Agriculture*, 69(1): 333–334
- de Bruijn PJA, Egas M, Janssen A, Sabelis MW. 2006. Pheromone-induced priming of a defensive response in western flower thrips. *Journal Chemical Ecology*, 32(7): 1599–1603
- de Facci M, Svensson GP, Chapman TW, Anderbrant O. 2013. Evidence for caste differences in anal droplet alarm pheromone production and responses in the eusocial thrips *Kladothrips intermedius*. *Ethology*, 119(12): 1118–1125
- de Facci MD, Wang HL, Yuvaraj JK, Dublon IAN, Svensson GP, Chapman TW, Anderbrant O. 2014. Chemical composition of anal droplets of the eusocial gall-inducing thrips *Kladothrips intermedius*. *Chemoecology*, 24(3): 85–94
- de Kogel WJ, van Deventer P. 2003. Intraspecific attraction in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*; indication for a male sex pheromone. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107(1): 87–89
- Dublon IAN. 2009. The aggregation pheromone of the western flower thrips. Ph. D Thesis. Keele, UK: Keele University
- Dublon IAN, Hamilton JGC, Kirk WDJ. 2008. Quantification of the release rate of the aggregation pheromone of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), using solid-phase microextraction (SPME). *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 43(2): 249–256
- Gao YL, Lei ZR, Reitz SR. 2012. Western flower thrips resistance to insecticides: detection, mechanisms and management strategies. *Pest Management Science*, 68(8): 1111–1121
- Geng SS, Li XW, Zhang JM, Zhang ZJ, Lü YB. 2017. Field testing of aggregation pheromones of *Frankliniella occidentalis* and *F. intonsa* (Thysanoptera: Thripidae) and their roles in interspecific interaction. *Acta Entomologica Sinica*, 60(12): 1447–1456 (in Chinese) [耿双双, 李晓维, 章金明, 张治军, 吕要斌. 2017. 西花蓟马和花蓟马聚集信息素田间引诱试验及其在种间互作中的作用. *昆虫学报*, 60(12): 1447–1456]
- Greaterex R. 2009. 30% better control of WFT using dynamec with thripline. *Croptalk*, (summer), pp. 5
- Guo FZ. 2004. Taxonomic study of Phlaeothripidae from China. Master Thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [郭付振. 2004. 中国管蓟马科分类研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]
- Haga K, Suzuki T, Kodama S, Kuwahara Y. 1989. Secretion of thrips: III: secretion of acid-emitting thrips, *Hoplothrips japonicus* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Applied Entomology and Zoology*, 24(2): 242–244
- Haga K, Suzuki T, Kodama S, Kuwahara Y. 1990. Secretion of thrips VI: identification of β -myrcene from *Thlibothrips isunoki*: Thysanoptera: Phlaeothripidae. *Applied Entomology and Zoology*, 25(1): 138–139
- Hamilton JGC, Hall DR, Kirk WDJ. 2005. Identification of a male-produced aggregation pheromone in the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *Journal Chemical Ecology*, 31(6): 1369–1379
- Han Y, Tang LD, Wu JH. 2015. Researches advances on integrated pest management of thrips (Thysanoptera). *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 31(22): 163–174 (in Chinese) [韩云, 唐良德, 吴建辉. 2015. 蓟马类害虫综合治理研究进展. *中国农学通报*, 31(22): 163–174]
- Howard DF, Blum MS, Fales HM. 1983. Defense in thrips: forbidding fruitiness of a lactone. *Science*, 220(4594): 335–336
- Howard DF, Blum MS, Jone TH, Fales HM, Tomalski MD. 1987. Defensive function and chemistry of the anal exudate of the Cuban laurel thrips *Gynaikothrips ficorum* (Marchal). *Phytophaga*, 1: 163–170
- Howse PE, Stevens IDR, Jones OT. 1998. *Insect pheromones and their use in pest management*. London: Chapman and Hall, pp. 1–369
- Kirk WDJ. 1985. Aggregation and mating of thrips in flowers of *Calystegia sepium*. *Ecological Entomology*, 10(4): 433–440
- Kirk WDJ. 2017. The aggregation pheromones of thrips (Thysanoptera) and their potential for pest management. *International Journal of Tropical Insect Science*, 37(2): 41–49
- Kirk WDJ, Hamilton JGC. 2004. Evidence for a male-produced sex pheromone in the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *Journal Chemical Ecology*, 30(1): 167–174
- Krueger S, Mound LA, Moritz GB. 2015b. Off spring sex ratio and development are determined by copulation activity in *Echinothrips americanus* MORGAN 1913 (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Applied Entomology*, 140(6): 462–473
- Krueger S, Subramanian S, Niassy S, Moritz GB. 2015a. Sternal gland

- structures in males of bean flower thrips, *Megalurothrips sjostedti*, and Poinsettia thrips, *Echinothrips americanus*, in comparison with those of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Arthropod Structure & Development*, 44(5): 455–467
- Krueger S, Moritz G, Lindemann P, Radisch D, Tschuch G. 2016. Male pheromones influence the mating behavior of *Echinothrips americanus*. *Journal Chemical Ecology*, 42(4): 294–299
- Lewis T. 1973. Thrips: their biology, ecology and economic importance. New York: Academic Press, pp. 71
- Lewis T. 1997. Pest thrips in perspective.//Lewis T. Thrips as crop pests. New York: CAB International, pp. 1–13
- Li DG, Shang XY, Reitz S, Nauen R, Lei ZR, Lee SH, Gao YL. 2016. Field resistance to spinosad in western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Integrative Agriculture*, 15(12): 2803–2808
- Li XW, Geng SS, Zhang ZJ, Zhang JM, Li WD, Huang J, Lin WC, Bei YW, Lu YB. 2018. Species-specific aggregation pheromones contribute to coexistence in two closely related thrips species. *Bulltin of Entomological Research*, 109(1): 119–126
- Li XW, Jiang HX, Zhang XC, Shelton AM, Feng JN. 2014. Post-mating interactions and their effects on fitness of female and male *Echinothrips americanus* (Thysanoptera: Thripidae), a new insect pest in China. *PLoS ONE*, 9(1): e87725
- Li XW, Sun RR, Zhang JM, Zhang ZJ, Lü YB. 2017. Mating behavior and aggregation pheromone release rhythm of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) adults during photophase. *Acta Entomologica Sinica*, 60(12): 1439–1446 (in Chinese) [李晓维, 孙冉冉, 章金明, 张治军, 吕要斌. 2017. 西花蓟马成虫昼间交配习性和聚集信息素释放节律. *昆虫学报*, 60(12): 1439–1446]
- Lü YB, Zhang JM, Li WD, Zhang PJ, Zhang ZJ, Lin WC, Huang F, Bei YW. 2015a. Attractants of flower thrips: CN 104381256A. 2015-03-04 (in Chinese) [吕要斌, 章金明, 郇卫弟, 张蓬军, 张治军, 林文彩, 黄芳, 贝亚维. 2015a. 一种用于引诱花蓟马的试剂: CN 104381256A. 2015-03-04]
- Lü YB, Zhang JM, Li WD, Zhang ZJ, Bei YW, Zhang PJ, Huang F, Lin WC. 2015b. Attractants of western flower thrips: CN 104381255A. 2015-03-04 (in Chinese) [吕要斌, 章金明, 郇卫弟, 张治军, 贝亚维, 张蓬军, 黄芳, 林文彩. 2015b. 一种用于引诱西花蓟马的试剂: CN 104381255A. 2015-03-04]
- Lucas-Espadas A. 2013. Posibilidades del control tecnológico de trips en uva de mesa: experiencias en la región de Murcia. *Phytoma Espana*, 254: 51
- Macdonald KM, Hamilton JGC, Jacobson R, Kirk WDJ. 2002. Effects of alarm pheromone on landing and take-off by adult western flower thrips. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 103(3): 279–282
- Macdonald KM, Hamilton JGC, Jacobson R, Kirk WDJ. 2003. Analysis of anal droplets of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *Journal Chemical Ecology*, 29(10): 2385–2389
- Makki R, Cinnamon E, Gould AP. 2014. The development and functions of oenocytes. *Annual Review of Entomology*, 59: 405–425
- Martins GF, Ramalho-Ortigao JM. 2012. Oenocytes in insects. *Invertebrate Survival Journal*, 9(2): 139–152
- Meng XZ. 2002. Advances in the research and application of insect pheromones in China. *Entomological Knowledge*, 37(2): 75–84 (in Chinese) [孟宪佐. 2000. 我国昆虫信息素研究与应用的进展. *昆虫知识*, 37(2): 75–84]
- Milne M, Walter GH, Milne JR. 2002. Mating aggregations and mating success in the flower thrips, *Frankliniella schultzei* (Thysanoptera: Thripidae), and a possible role for pheromones. *Journal of Insect Behavior*, 15(3): 351–368
- Morison GD. 1957. A review of British glasshouse Thysanoptera. *Ecological Entomology*, 109(16): 467–520
- Moritz G. 2006. Thripse. *Hohenwarsleben: Westarp Wissenschaften-Verlagsgesellschaft*
- Morse JG, Hoddle MS. 2006. Invasion biology of thrips. *Annual Review of Entomology*, 51: 67–89
- Mound LA. 1997. Biological diversity.//Lewis T. Thrips as crop pests. New York: CAB International, pp. 197–215
- Nelson DR, Blomquist JG. 1995. Insect waxes.//Hamilton RJ. Waxes: chemistry, molecular biology and functions. Dundee: The Oily Press, pp. 1–90
- Niassy S, Maniania NK, Subramanian S, Gitonga LM, Ekesi S. 2012. Performance of a semiochemical-baited autoinoculation device treated with *Metarhizium anisopliae* for control of *Frankliniella occidentalis* on French bean in field cages. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142(2): 97–103
- Niassy S, Ekesi S, Maniania NK, Orindi B, Moritz GB, de Kogel WJ, Subramanian S. 2016. Active aggregation among sexes in bean flower thrips (*Megalurothrips sjostedti*) on cowpea (*Vigna unguiculata*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 158(1): 17–24
- Niassy S, Tamiru A, Hamilton JGC, Kirk WDJ, Mumm R, Sims C, de Kogel WJ, Ekesi S, Maniania NK, Bandi K, et al. 2019. Characterization of male-produced aggregation pheromone of the bean flower thrips *Megalurothrips sjostedti* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Chemical Ecology*, 45(4): 348–355
- Olaniran OA. 2013. The roles of pheromones of adult western flower thrips. Ph. D Thesis. Keele, UK: Keele University
- Olaniran OA, Sudhakar AVS, Drijfhout FP, Dublon IAN, Hall DR, Hamilton JGC, Kirk WDJ. 2013. A male-predominant cuticular hydrocarbon, 7-methyltricosane, is used as a contact pheromone in the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *Journal Chemical Ecology*, 39(4): 559–568
- Reitz SR, Gao YL, Lei ZR. 2011. Thrips: pests of concern to China and the United States. *Agricultural Sciences in China*, 10(6): 867–892
- Sampson C, Kirk WDJ. 2013. Can mass trapping reduce thrips damage and is it economically viable? Management of the western flower thrips in strawberry. *PLoS ONE*, 8(11): e80787
- Sampson C, Hamilton JGC, Kirk WDJ. 2012. The effect of trap colour and aggregation pheromone on trap catch of *Frankliniella occidentalis* and associated predators in protected pepper in Spain. *IOBC/WPRS Bulletin*, 80: 313–318
- Suzuki T, Haga K, Kuwahara Y. 1986. Anal secretion of thrips I: identification of perillene from *Leeuwenia pasanii* (Thysanoptera: Ph-

- laethripidae). *Applied Entomology and Zoology*, 21(3): 461–466
- Suzuki T, Haga K, Kodama S, Watanabe K, Kuwahara Y. 1988. Secretion of thrips II: secretions of three gall-inhabiting thrips: Thysanoptera: Phlaeothripidae. *Applied Entomology and Zoology*, 23(3): 291–297
- Suzuki T, Haga K, Leal WS, Kodama S, Kuwahara Y. 1989. Secretion of thrips IV: identification of β -acaridial from three gall-forming thrips (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Applied Entomology and Zoology*, 24(2): 222–228
- Suzuki T, Haga K, Kodama S, Nemoto T, Kuwahara Y. 1990. Secretion of thrips V: secretion of the idolohiprine thrips, *Bactrothrips brevibus*: Thysanoptera: Phlaeothripidae. *Applied Entomology and Zoology*, 25(1): 1–7
- Suzuki T, Haga K, Kataoka M, Tsutsumi T, Nakano Y, Matsuyama S, Kuwahara Y. 1995. Secretion of thrips VIII: secretions of the two *Ponticulothrips* species (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Applied Entomology and Zoology*, 30(4): 509–519
- Suzuki T, Haga K, Izuno M, Matsuyama S, Kuwahara Y. 1993. Secretion of thrips VII: identification of 3-butanoyl-4-hydroxy-6-methyl-2H-pyran-2-one from *Holothrips japonicus* and *H. hagai* (Thysanoptera: Phlaeothripidae). *Applied Entomology and Zoology*, 28(1): 108–112
- Suzuki T, Haga K, Tsutsumi T, Matsuyama S. 2000. Chemical analysis and comparison of acid components of anal secretions of Idolohiprine thrips. *Journal Chemical Ecology*, 26(10): 2449–2458
- Suzuki T, Haga K, Tsutsumi T, Matsuyama S. 2004. Analysis of anal secretions from phlaeothripine thrips. *Journal Chemical Ecology*, 30(2): 409–423
- Teerling CR, Gillespie DR, Borden JH. 1993b. Utilization of western flower thrips alarm pheromone as a prey-finding kairomone by predators. *The Canadian Entomologist*, 125(3): 431–437
- Teerling CR, Pierce HD Jr., Borden JH, Gillespie DR. 1993a. Identification and bioactivity of alarm pheromone in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Journal Chemical Ecology*, 19(4): 681–697
- Terry LI, Gardner D. 1990. Male mating swarms in *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Insect Behavior*, 3(1): 133–141
- ThripsWiki. 2018. ThripsWiki: providing information on the World's thrips. 2019-01-03
- Tschuch G, Lindemann P, Moritz G. 2008. An unexpected mixture of substances in the defensive secretions of the tubuliferan thrips, *Callococcithrips fuscipennis* (Moulton). *Journal Chemical Ecology*, 34(6): 742–747
- Tschuch G, Lindemann P, Niesen A, Csuk R, Moritz G. 2005. A novel long-chained acetate in the defensive secretion of thrips. *Journal Chemical Ecology*, 31(7): 1555–1565
- Ullman DE, Meideros R, Campbell LR, Whitfield AE, Sherwood JL, German TL. 2002. Thrips as vectors of *Tospoviruses*.//Plumb RT, Callow JA. *Advances in botanical research*, vol 36: plant virus vector. London: Academic Press, Elsevier Science, pp. 113–140
- Vaello T, Casas JL, Pineda A, de Alfonso I, Marcos-Garcia MA. 2017. Olfactory response of the predatory bug *Orius laevigatus* (Hemiptera: Anthracoridae) to the aggregation pheromone of its prey, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Environmental Entomology*, 46(5): 1115–1119
- Wallin EA, de Facci M, Anderbrant O, Hedenström E. 2014. (Z)-3-Dodecenoic acid is the main component of full-body *n*-hexane extracts from two *Acacia* gall-inducing thrips (Thysanoptera) and may function as an alarm pheromone. *Zeitschrift für Naturforschung Section C: Journal of Biosciences*, 69(7/8): 335–345
- Wang SY, Yu Y, Liu YJ. 2012. Cross-resistance and biochemical resistance mechanisms of emamectin-benzoate resistant population of *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Plant Protection*, 39(2): 159–165 (in Chinese) [王圣印, 于毅, 刘永杰. 2012. 西花蓟马抗甲氨基阿维菌素苯甲酸盐种群的交互抗性 with 生化抗性机制. *植物保护学报*, 39(2): 159–165]
- Wang ZH, Gong YJ, Jin GH, Li BY, Chen JC, Kang ZJ, Zhu L, Gao YL, Reitz S, Wei SJ. 2016. Field-evolved resistance to insecticides in the invasive western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) in China. *Pest Management Science*, 72(7): 1440–1444
- Webster KW, Cooper P, Mound LA. 2006. Studies on Kelly's citrus thrips, *Pezothrips kellyanus* (Bagnall) (Thysanoptera: Thripidae): sex attractants, host associations and country of origin. *Austral Entomology*, 45(1): 67–74
- Wertheim B, van Baalen EJA, Dicke M, Vet LEM. 2005. Pheromone-mediated aggregation in nonsocial arthropods: an evolutionary ecological perspective. *Annual Review of Entomology*, 50: 321–346
- Yan FM. 2011. *Chemical ecology*. 2nd edition. Beijing: Science Press, pp. 438 (in Chinese) [闫凤鸣. 2011. 化学生态学. 第2版. 北京: 科学出版社, pp. 438]
- Zhang PJ, Zhu XY, Lu YB. 2011. Behavioural and chemical evidence of a male-produced aggregation pheromone in the flower thrips *Frankliniella intonsa*. *Physiological Entomology*, 36(4): 317–320
- Zheng LX, Wu LH, Yu L, Wu WJ, Wei HY. 2018. Advances in the research and application prospects of insect parapheromones. *Journal of Plant protection*, 45(6): 1185–1193 (in Chinese) [郑丽霞, 吴兰花, 余玲, 吴伟坚, 魏洪义. 2018. 昆虫类信息素研究进展及应用前景. *植物保护学报*, 45(6): 1185–1193]
- Zhu XY, Zhang PJ, Lü YB. 2012. Isolation and identification of the aggregation pheromone released by male adults of *Frankliniella intonsa* (Thysanoptera: Thripidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(4): 376–385 (in Chinese) [祝晓云, 张蓬军, 吕要斌. 2012. 花蓟马雄虫释放的聚集信息素的分离和鉴定. *昆虫学报*, 55(4): 376–385]
- Zuo TQ, Zhang B, Zheng CY. 2013. Advance in the research of insecticide resistance of *Thrips tabaci*. *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)*, 30(4): 227–282 (in Chinese) [左太强, 张彬, 郑长英. 2013. 烟蓟马抗药性研究进展. *青岛农业大学学报(自然科学版)*, 30(4): 277–282]

(责任编辑:李美娟)