高扬, 李慧静, 陆永跃, 程代凤. 桔小实蝇雌成虫对寄主挥发物 β -石竹烯的行为反应 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (1): 253–259.

桔小实蝇雌成虫对寄主挥发物 β -石竹烯的行为反应

高扬¹, 李慧静¹, 陆永跃¹, 程代凤^{1*}

(华南农业大学植物保护学院, 广州 510642)

摘要: 寄主植物挥发性化合物往往对昆虫产卵场所的选择具有重要的影响, 为了明确桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 众多寄主中是否存在特定的挥发物能够引诱桔小实蝇雌成虫产卵, 本研究对桔小实蝇 3 种寄主 (番石榴、橙子和芒果) 果实的挥发物进行了鉴定, 并测试了相关挥发物对桔小实蝇产卵行为的影响。研究结果表明 3 种寄主果实均能引诱桔小实蝇产卵并且 β -石竹烯是 3 种寄主果实中共有的挥发物; Y 型嗅觉仪和四臂嗅觉仪测试均表明低浓度 β -石竹烯 ($9 \mu\text{g}/\text{mL}$) 对桔小实蝇雌成虫具有引诱作用, 但高浓度 β -石竹烯对桔小实蝇没有引诱作用; 增加寄主番石榴果实中 β -石竹烯的含量也会显著降低果实对雌虫产卵的诱集效果。本研究证实了特定浓度的 β -石竹烯在桔小实蝇产卵行为中的作用, 为开发该虫防治中的推拉策略提供了一种思路。

关键词: 桔小实蝇; β -石竹烯; 产卵行为

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 01-0253-07

Behavioral response of *Bactrocera dorsalis* female adults to the host volatile, β -caryophyllene

GAO Yang¹, LI Hui-Jing¹, LU Yong-Yue¹, CHENG Dai-Feng^{1*} (College of Plant Protection, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Host plant volatiles play important roles in the oviposition site selection of insects. In order to investigate whether there is a specific volatile produced by the hosts of *Bactrocera dorsalis* can attract the females of *B. dorsalis* to lay eggs, volatiles in guava, orange and mango were identified. Behavior response of *B. dorsalis* females to the common volatile presented in the host fruits was tested. The results showed that all selected host fruits can attract *B. dorsalis* to lay eggs, and β -caryophyllene was the common volatile in the selected fruits. Y-shap and four-arm olfactometer test both showed that low concentration of β -caryophyllene ($9 \mu\text{g}/\text{mL}$) had an attractive effect on *B. dorsalis* females, but higher concentration β -caryophyllene had no attractive effect. Increasing the content of β -caryophyllene in guava could significantly reduce the attraction effect. This study confirmed the function of β -caryophyllene in the oviposition behavior of *B. dorsalis*, and the results provided a method for managing *B. dorsalis* by developing the push-pull strategy.

Key words: *Bactrocera dorsalis*; β -caryophyllene; oviposition behavior

基金项目: 国家自然科学基金青年基金 (31601693); 广东省现代农业产业共性关键技术研发创新团队建设项目 (2020KJ134)

作者简介: 高扬, 男, 本科生, E-mail: Gaoyang@stu.scau.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence: 程代凤, 男, 博士, 副教授, 主要研究方向为昆虫与微生物互作化学生态学, E-mail: chengdaifeng@scau.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-12-19; 接受日期 Accepted: 2020-01-07

桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 是一种可对农业生产造成严重危害的害虫, 其经济寄主超过 150 多种水果和蔬菜 (Chen *et al.*, 2008; Schutze *et al.*, 2017)。目前, 桔小实蝇已在热带和亚热带的大部分地区广泛分布, 并且被许多国家和地区列为检疫性有害生物。已有研究表明, 植物源挥发物可有效引诱或驱避桔小实蝇, 某些挥发物已被用于桔小实蝇监测。例如, 植物源的甲基丁香酚可强烈地引诱桔小实蝇的雄虫 (Tan *et al.*, 2014), 接触过甲基丁香酚的雄虫会获得交配竞争优势 (Shelly 2000; Vargas *et al.*, 2010; Tan and Nishida 2012; Tan *et al.*, 2014)。另外, 甲基丁香酚还可以驱避桔小实蝇的寄生蜂 (Gu *et al.*, 2018)。香茅草中的香茅醛可显著驱避桔小实蝇产卵 (Yi *et al.*, 2014), 芒果中的 γ -辛内酯、惕各酸乙酯、苯并噻唑和蘑菇醇则可影响桔小实蝇对产卵场所的选择 (Kamala Jayanthi *et al.*, 2014; Pagadala Damodaram *et al.*, 2014; Pagadala Damodaram *et al.*, 2015)。

β -石竹烯 (β -caryophyllene) 是一种许多植物都能合成的挥发物, 研究发现该物质对昆虫具有双重效果。例如 β -石竹烯对赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 和嗜卷书虱 *Liposcelis bostrychophila* (Wang *et al.*, 2019) 具有非常显著的驱避作用, 对中华蜜蜂 *Apis cerana* (Annamma *et al.*, 2018)、烟青虫 *Helicoverpa assulta* (Sun *et al.*, 2012) 和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fang *et al.*, 2018) 则有显著的引诱作用。中华蜜蜂在觅食过程中会显著偏好于可产生 β -石竹烯的 *Jacquemontia pentanthos* (Annamma *et al.*, 2018)。另外, 研究还发现 β -石竹烯对库蚊 *Culex tritaeniorhynchus*、按蚊 *Anopheles subpictus* 和伊蚊 *Aedes albopictus* 有非常高的毒性 (Govindarajan *et al.*, 2016)。植物中 β -石竹烯还可被植食性昆虫取食诱导并选择性地引诱植食性昆虫的寄生天敌 (Kollner *et al.*, 2008)。

已有相关文献报道 β -石竹烯对实蝇类昆虫行为的影响。例如, 在缺少 β -石竹烯的情况下白浆果对绕实蝇 *Rhagoletis zephyria* 的吸引力会显著下降 (Cha *et al.*, 2017)。 β -石竹烯和 α -蛇麻烯的混合物会强烈的引诱番石榴实蝇 (Jaleel *et al.*, 2019)。芒果中的 β -石竹烯则可以引起地中海实蝇

显著的触角电位反应, 而且对雌虫的反应要显著强于雄虫 (Cossé *et al.*, 1995)。然而, 关于 β -石竹烯对桔小实蝇产卵行为的影响尚未见报道。本文对桔小实蝇 3 种寄主水果挥发物进行了鉴定, 测试了共有物质 β -石竹烯对桔小实蝇的引诱作用, 为开发该虫植物源诱集提供了依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 供试昆虫

桔小实蝇于 2016 年 5-6 月采集于广东省广州市杨桃公园, 在室内温度 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 、相对湿度 70%~80%、光周期 16 L:8 D 的养虫室内饲养。实验室桔小实蝇使用人工饲料饲养 (Cheng *et al.*, 2017)。

1.1.2 供试材料及药品配制

β -石竹烯精油 (95%, 东京化成工业株式会社, CAS: 87-44-5) 500 mL 密度 0.9 g/cm^3 。分别用无水乙醇稀释至 0.9、9、90 和 900 $\mu\text{g/mL}$ 的溶液, 冰箱低温 (-18°C) 保存备用。

1.2 研究方法

1.2.1 产卵选择实验

取 30 头处于产卵期的桔小实蝇雌虫置于一个长宽高均为 40 cm 的笼子中, 在笼子中放置特制的产卵诱集盒 (一个高和直径均为 3 cm 的圆柱形食料盒, 盒盖上钻有 3 排 12 个小孔供实蝇产卵) 对实蝇卵进行收集。分别在市场购买番石榴、橙子和芒果, 将 3 种水果分别用榨汁机匀浆成果泥。分别在产卵诱集盒中加入 2 g 果泥放入实蝇笼子中进行产卵诱集, 3 h 后取出诱集盒并计算诱集盒中实蝇卵的数量。

在测试 β -石竹烯对桔小实蝇产卵的影响时, 取 4 个产卵诱集盒放置于笼子中, 在诱集盒中分别加入 2 g 番石榴果泥, 其中 3 个诱集盒中的果泥分别混入 9、90 和 900 μg β -石竹烯 (体积为 1 mL), 另一个加入同样体积的无水乙醇作为空白对照。对桔小实蝇产卵诱集 3 h 后取出诱集盒并计算每个诱集盒中实蝇卵的数量。

1.2.2 果实中挥发物的鉴定

用气相质谱 (GC-MS) (安捷伦科技有限公司,

GC: 7890B, MS: 5977B) 分析方法对番石榴、橙子和芒果中挥发物进行鉴定。具体操作方法: 将 2 g 果泥添加到一个 20 mL 的棕色瓶中, 然后用 100- μm 聚二甲基硅氧烷固相微萃取萃取头 (PMDS) 对果泥中挥发物进行萃取, 萃取时间为 40 min, 萃取温度为水浴 37 $^{\circ}\text{C}$ 。萃取结束后将萃取头插入气相质谱仪的进样口, 在 250 $^{\circ}\text{C}$ 下热解析 3 min 后进行气相质谱分析。气相质谱条件, 柱子: HP-5 MS (30 m, 0.25 mm 内径, 0.25 μm 厚度); 载气: 110.9 kPa 氦气; 柱箱温度 50 $^{\circ}\text{C}$ 保持 2 min, 以 5 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升至 140 $^{\circ}\text{C}$, 其后以 10 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升至 250 $^{\circ}\text{C}$, 保持 10 min。 β -石竹烯根据 NIST 普库中的特征离子片段进行鉴定, 同时购买 β -石竹烯的标准品对鉴定到的 β -石竹烯进行再次确认。为了测定果泥中 β -石竹烯的绝对含量, 取 β -石竹烯的标准品用无水乙醇稀释至 250, 25, 2.5, 0.25, 0.025, 0.0025 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 6 个浓度梯度, 取 2 mL 不同浓度梯度的 β -石竹烯用 PMDS 萃取头在水浴 37 $^{\circ}\text{C}$ 萃取 40 min 后在气相质谱仪中进样检测, 对 β -石竹烯的峰面积和浓度绘制标准曲线。根据样品中 β -石竹烯的峰面积可用标准曲线计算 β -石竹烯的浓度。

1.2.3 桔小实蝇雌虫触角电位 (GC-EAD) 测试

用 GC-EAD 方法测试桔小实蝇雌虫触角对 β -石竹烯的反应。气相色谱 (7890B) 条件, 柱子: HP-5 (30 m, 0.25 mm 内径, 0.25 μm 厚度); 载气: 110.9 kPa 氦气; 柱箱温度: 40 $^{\circ}\text{C}$ 保留 2 min, 10 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升至 250 $^{\circ}\text{C}$, 保留 5 min。将桔小实蝇雌虫头部沿中间切下, 将其中一个触角末端切开, 然后连接到触角电位仪的两个玻璃电极上, 其中参考电极连接头部, 记录电极连接触角端部。在气相色谱仪进样口进 1 μL β -石竹烯 (10 $\mu\text{g}/\text{mL}$, 测试桔小实蝇的触角电位反应, 实验中测试 3 对以上雌虫触角对 β -石竹烯的反应。

1.2.4 桔小实蝇对 β -石竹烯的嗅觉反应测试

应用一个 Y 型嗅觉仪测试单头桔小实蝇雌虫对 β -石竹烯的行为反应。在实验中, 分别测试雌虫对 900、90、9 和 0.9 $\mu\text{g}/\text{mL}$ β -石竹烯 (溶于无水乙醇当中) 的反应。实验过程中, 在 Y 型嗅觉仪的一个味源瓶中加入 1 mL β -石竹烯溶液, 另一

个味源瓶中加入 1 mL 无水乙醇作为对照。实验过程中保持气流流速为 1.3 L/min。雌虫放入 Y 型管中观察 5 min, 当雌虫进入 Y 型管一侧超过 3 cm 且停留时间超过 1 min 则记为 1 个有效选择。实验过程中只统计有效选择的虫数。在进行 10 个有效重复后, 将装置拆解开用酒精进行冲洗并烘干, 然后再进行重复实验, 每组实验记录 60 个有效重复。

应用一个四臂嗅觉仪 (中央昆虫活动室: 55 cm 长, 3 cm 深) 测试桔小实蝇雌虫群体对 β -石竹烯的反应。在四臂嗅觉仪四个臂的味源瓶中分别加入 1 mL 无水乙醇, 0.9、9 和 90 $\mu\text{g}/\text{mL}$ β -石竹烯溶液, 在 4 个臂中持续通入 1.3 L/min 的气流, 各项条件准备好后在昆虫活动室中放入 100 头处于产卵期的桔小实蝇雌虫。实验中将整个装置用不透光的黑布罩住, 防止光源对实蝇的选择造成影响。实验 4 次重复。

1.3 数据分析

用卡方检验 ($P < 0.05$) 分析 Y 型嗅觉仪中处理与对照间差异, 单因素方差分析比较不同果中产卵量及石竹烯含量的差异, Kendall 非参数检验比较分析四臂嗅觉仪中雌虫对 β -石竹烯各浓度的选择及产卵差异, 以上分析均使用 SPSS 17。

2 结果与分析

2.1 供试水果果泥对桔小实蝇产卵的引诱作用

3 种水果的果泥均可引诱处于产卵期的桔小实蝇雌虫产卵, 3 h 内每种果泥均能诱集到超过 200 粒卵, 且 3 种水果诱集到卵的数量无显著差异 ($F_{2,26} = 3.189$, $P = 0.0577$; 图 1)。这表明所选水果果泥中均可能存在引诱桔小实蝇雌虫产卵的挥发物。

2.2 果泥中 β -石竹烯含量及雌虫对其触角电位反应

应用 GC-MS 分析中发现, 番石榴、橙子和芒果中均含有 β -石竹烯 (图 2), 而且 3 种水果中 β -石竹烯的含量没有显著差异 ($F_{2,15} = 3.049$, $P = 0.0774$; 图 3)。另外, 10 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的 β -石竹烯能够引起所有测试雌虫的触角电位反应 (图 4)。

图1 不同水果上桔小实蝇的产卵量

Fig. 1 Egg of the fruit fly on the different fruits

注: 图中黑点数表示重复次数, 相同字母表示数据示邓肯氏多重比较在 0.05 水平上差异不显著。Note: Number of black dots means the biological replicates. Same letters indicated figure was not different by Duncan's test at 0.05 level.

图2 果实中 β -石竹烯的 GC-MS 鉴定Fig. 2 Identification of β -caryophyllene by GC-MS 图3 3种水果中 β -石竹烯的含量Fig. 3 β -caryophyllene content in fruits

注: A, β -石竹烯定量的标准曲线; B, β -石竹烯在果实中的含量。图中黑点数表示重复次数, 相同字母表示数据示邓肯氏多重比较在 0.05 水平上差异不显著。Note: A, Standard curve of β -caryophyllene quantification; B, Content of β -caryophyllene in different fruits. Number of black dots means the biological replicates. Same letters indicated figure was not different by Duncan's test at 0.05 level.

图4 桔小实蝇雌虫对 β -石竹烯的触角电位反应Fig. 4 Electroantennogram response of β -caryophyllene to female antennae

2.3 β -石竹烯对桔小实蝇雌虫的引诱作用

Y 型嗅觉仪实验结果表明, $9 \mu\text{g}/\text{mL}$ 的 β -石竹烯可显著引诱桔小实蝇, 而 0.9 、 90 和 $900 \mu\text{g}/\text{mL}$ 的 β -石竹烯对桔小实蝇雌虫均无显著诱集作用 (图 5); 四臂嗅觉仪实验也表明桔小实蝇雌虫会显著趋向于 $9 \mu\text{g}/\text{mL}$ 的 β -石竹烯, 当 β -石竹烯浓度高于 $9 \mu\text{g}/\text{mL}$ 时, β -石竹烯浓度越高对实蝇的诱集效果就越差 (Kendall $W = 0.728$, $df = 3$, $P = 0.012$, 图 6)。另外, 产卵诱集实验则进一步表明果泥中 β -石竹烯含量在 $10.09 \mu\text{g}/\text{g}$ (自然情况下果中 β -石竹烯的浓度) 左右时可显著诱集桔小实

蝇产卵, 且当果中 β -石竹烯浓度高于自然情况下的浓度时, β -石竹烯浓度越高诱集实蝇产卵的数

量就越少 (Kendall $W = 0.396$, $df = 3$, $P = 0.008$, 图 7) 。

图 5 雌虫在 Y 型嗅觉仪中对不同浓度 β -石竹烯的选择

Fig. 5 Selection of females to different concentration of β -caryophyllene

注: NS, 差异不显著; ***, $P < 0.01$ 。Note: NS, no difference; ***, $P < 0.01$.

图 6 雌虫在四臂嗅觉仪中对不同浓度 β -石竹烯的选择

Fig. 6 Selection of females to different concentration of β -caryophyllene

注: 图中黑点数表示重复次数, 不同字母表示数据经 Kendall 非参数检验在 0.05 水平上差异显著。

Note: Number of black dots means the biological replicates. Different letters indicated figure significantly different by Kendall nonparametric test at 0.05 level.

图 7 番石榴中不同含量 β -石竹烯对产卵量的影响

Fig. 7 Effect of β -caryophyllene concentration in guava on oviposition

注: 图中黑点数表示重复次数, 番石榴果 β -石竹烯原始浓度为 $10.7 \mu\text{g/g}$, 图中不同字母表示数据经 Kendall 非参数检验在 0.05 水平上差异显著。Note: Number of black dots means the biological replicates. β -caryophyllene concentration in guava is $10.7 \mu\text{g/g}$. Different letters indicated figure significantly different by Kendall nonparametric test at 0.05 level.

3 结论与讨论

本研究发现番石榴、橙子和芒果 3 种水果的果泥对桔小实蝇雌虫产卵均具有较好的引诱作用, 通过对 3 种水果果泥中的挥发物进行鉴定和功能研究发现 β -石竹烯是 3 种果泥中共有的挥发物; β -石竹烯对桔小实蝇雌虫产卵具有显著的引诱作用, 但这种引诱作用取决于 β -石竹烯的浓度, 当

果泥中 β -石竹烯浓度为 $9 \mu\text{g/g}$ 时对雌虫产卵的诱集效果最好, 而当 β -石竹烯浓度高于 $9 \mu\text{g/g}$ 时诱集效果则会下降, 甚至会驱避实蝇产卵。本研究首次报道了 β -石竹烯浓度与桔小实蝇产卵诱集效果之间的关系, 对进一步认识桔小实蝇雌虫对寄主进行产卵选择的行为具有重要意义。

研究结果表明, 低浓度的 β -石竹烯对桔小实蝇产卵具有引诱效果, 而高浓度下引诱效果会减弱甚至产生驱避效果。这说明桔小实蝇对 β -石竹

烯的嗅觉反应受不同剂量 β -石竹烯的影响。这种现象在其他双翅目昆虫中同样存在。刘燕等 (2018) 发现 β -石竹烯在低剂量下, 对斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* 雌成虫产卵行为表现为引诱效果, 而高剂量下对其表现为产卵驱避效果, 且随剂量升高, 单雌累积产卵量呈下降趋势。另外, 在模式生物果蝇中也存在这种现象。例如, 低浓度的醋酸会显著引诱果蝇, 而高浓度的醋酸对果蝇的吸引作用则会显著下降 (Semmelhack & Wang, 2009); 果蝇对一些盐的趋性也存在类似的剂量效应, 低盐食物可显著引诱, 而高盐食物则会驱避果蝇 (Zhang *et al.*, 2013)。通过对相关分子机制进行研究, 果蝇对不同浓度的醋酸表现出的趋向或驱避反应是通过激活不同的嗅神经小球来介导的, 低浓度的醋酸可激活 DM1 和 VA2 两个嗅神经小球进而引起果蝇的趋向反应, 而高浓度的醋酸则会激活另外的嗅神经小球从而引起驱避反应 (Semmelhack & Wang, 2009)。果蝇对不同浓度盐分的识别是通过不同的味觉神经元介导的, 一种名为 IR76b 的促离子型谷氨酸受体是用于识别低浓度的盐分的, 而高浓度的盐分则是通过另外的受体识别的 (Zhang *et al.*, 2013)。桔小实蝇对不同浓度的 β -石竹烯表现出的不同反应是否也是由类似机制介导则还需进一步证实。

近些年有许多研究人员对桔小实蝇的寄主选择行为进行了研究。金菊等 (2015) 发现不同品种的莲雾果实对桔小实蝇的引诱效果存在显著差异, 同时他们也指出莲雾中的 β -石竹烯对雌虫具有明显的引诱作用; 施伟等 (2009) 选取马切苏芒和三年芒的完全成熟和未成熟果实对桔小实蝇进行趋性测试, 结果表明桔小实蝇对 2 种完全成熟芒果的趋性更加明显, 同时 β -石竹烯均可在测试芒果中鉴定出来; 王泽槐等 (2010) 在网室中测试了番石榴完全成熟果和腐烂果对桔小实蝇性成熟雌虫的引诱作用, 结果发现腐烂果对桔小实蝇的诱集作用要显著高于完全成熟果, 而 β -石竹烯也可在 2 种番石榴中鉴定出来。然而, 上述研究人员均未指出桔小实蝇寄主选择的偏好是否与 β -石竹烯浓度存在相关性。事实上我们进一步分析他们的挥发物鉴定数据发现, 上述研究中桔小实蝇嗜好寄主中 β -石竹烯的含量均要低于桔小实蝇非嗜好的寄主。施伟等 (2009) 发现完全成熟芒果对桔小实蝇的引诱作用要大于未成熟芒果, 而 β -石竹烯在未成熟果的含量要远高于成熟果

[三年绿硬芒 (含量: 1.67) VS 三年黄软芒 (含量: 0.93); 马切苏绿硬芒 (含量: 3.31) VS 马切苏黄软芒 (含量: 0.50)]; 另外, 王泽槐等 (2010) 发现 β -石竹烯在番石榴完全成熟果中的含量也要远高于腐烂果 [完全成熟果 (含量: 12.21) VS 腐烂果 (含量: 1.44)]。结合我们的研究结果, 我们认为桔小实蝇对不同品种, 成熟度和腐烂与否寄主的选择偏好可能跟这些不同寄主中 β -石竹烯浓度的不同具有相关性。

在害虫防治的方法中有一种通过控制害虫行为的推拉策略, 即在作物田内, 利用行为调控物质驱离害虫; 在作物田外或田边, 则利用引诱物质吸引害虫, 并将害虫集中消灭 (Cook *et al.*, 2007)。桔小实蝇对不同浓度 β -石竹烯表现出的不同反应则为田间桔小实蝇的防治提供了一种新的思路, 可在实蝇寄主所在地放置一些高浓度 β -石竹烯释放装置从而提高寄主周边 β -石竹烯的浓度, 但在稍远离寄主的位置则可放置 β -石竹烯浓度 (例如, 9 $\mu\text{g}/\text{mL}$) 刚好合适的诱集装置, 从而形成一个对桔小实蝇的推拉系统来诱集桔小实蝇雌成虫, 但该策略是否可行还需要进一步进行田间实验验证并优化。

参考文献 (References)

- Annamma AA, Abgraher V, Muthangi S, *et al.* Role of colour and volatile in foraging behaviour of honeybee *Apis cerana* on *Jacquemontia pentanthos* [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2018, 21 (4): 1122–1128.
- Cha DH, Olsson SB, Yee WL, *et al.* Identification of host fruit volatiles from snowberry (*Symphoricarpos albus*), attractive to rhabdomyia flies from the western united states [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2017, 43 (2): 188–197.
- Chen SL, Dai SM, Lu KH, *et al.* Female-specific doublesex dsRNA interrupts yolk protein gene expression and reproductive ability in oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2008, 38 (2): 155–165.
- Cheng DF, Guo ZJ, Markus R, *et al.* Gut symbiont enhances insecticide resistance in a significant pest, the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel) [J]. *Microbiome*, 2017, 5: 13.
- Cook MS, Khan ZR, Pickett JA, *et al.* The use of push-pull strategies in integrated pest management [J]. *Annual Review of Entomology*, 2007, 52 (1): 375–400.
- Cossé AA, Todd JL, Millar JG, *et al.* Electroantennographic and coupled gas chromatographic-electroantennographic responses of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*, to male-produced volatiles and mango odor [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, 21 (11): 1823–1836.
- Fang YL, Zeng R, Lu SF, *et al.* The synergistic attractiveness effect of

- plant volatiles to sex pheromones in a moth [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2018, 21 (1): 380–387.
- Govindarajan M, Rajeswary M, Hoti SL, et al. Eugenol, alpha-pinene and beta-caryophyllene from *Plectranthus barbatus* essential oil as eco-friendly larvicides against malaria, dengue and Japanese encephalitis mosquito vectors [J]. *Parasitology Research*, 2016, 115 (2): 807–815.
- Gu XG, Cai P, Yang YC, et al. The response of four braconid parasitoid species to methyl eugenol: Optimization of a biocontrol tactic to suppress *Bactrocera dorsalis* [J]. *Biological Control*, 2018, 122: 101–108.
- Jaleel W, He YR, Lu LH, et al. The response of two *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) to fruit volatiles [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2019, 22 (3): 758–765.
- Jin J, Ruan ZY, Huang ZF, et al. Attractions of volatiles from wax-apple fruit to the oriental fruit fly [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2015, 36 (3): 71–77. [金菊, 阮赞誉, 黄珍富, 等. 莲雾果实挥发物对桔小实蝇的引诱作用 [J]. 华南农业大学学报, 2015, 36 (3): 71–77]
- Kamala Jayanthi PD, Kempraj V, Aurade RM, et al. Specific volatile compounds from mango elicit oviposition in gravid *Bactrocera dorsalis* females [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40 (3): 259–266.
- Kollner TG, Held M, Lenk C, et al. A maize (*e*)-beta-caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties [J]. *The Plant Cell*, 2008, 20 (2): 482–494.
- Liu Y, Xie DS, Hu CH, et al. Influence of β -caryophyllene on the behaviors of female *Drosophila sukukii* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 40 (3): 684–689. [刘燕, 谢冬生, 胡纯华, 等. β -石竹烯对斑翅果蝇雌成虫行为的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 40 (3): 684–689]
- Pagadala Damodaram KJ, Aurade RM, Kempraj V, et al. Salicylic acid induces changes in mango fruit that affect oviposition behavior and development of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10 (9): e0139124.
- Pagadala Damodaram KJ, Kempraj V, Aurade RM, et al. Oviposition site-selection by *Bactrocera dorsalis* is mediated through an innate recognition template tuned to gamma-octalactone [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (1): e85764.
- Schutze MK, Bourtzis K, Cameron SL, et al. Integrative taxonomy versus taxonomic authority without peer review: The case of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Tephritidae) [J]. *Systematic Entomology*, 2017, 42 (4): 609–620.
- Semmelhack JL, Wang JW. Select *Drosophila glomeruli* mediate innate olfactory attraction and aversion [J]. *Nature*, 2009, 459 (7244): 218–223.
- Shelly TE. Flower-feeding affects mating performance in male oriental fruit flies *Bactrocera dorsalis* [J]. *Ecological Entomology*, 2000, 25 (1): 109–114.
- Shi W, Liu H, Ye H, et al. Taxis responses of oriental fruit fly (*Bactrocera dorsalis*) to the odors of two types of mango [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2009, 22 (2): 332–336. [施伟, 刘辉, 叶辉, 等. 桔小实蝇对两芒果品种的趋性反应 [J]. 西南农业学报, 2009, 22 (2): 332–336]
- Sun JG, Huang LQ, Wang CZ, et al. Electrophysiological and behavioral responses of *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae) to tobacco volatiles [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2012, 6 (3): 375–384.
- Tan KH, Nishida R. Methyl eugenol: Its occurrence, distribution, and role in nature, especially in relation to insect behavior and pollination [J]. *Journal of Insect Science*, 2012, 12 (56): 1–74.
- Tan KH, Nishida R, Jang EB, et al. Pheromones, male lures, and trapping of tephritid fruit flies. In: Shelly T, Epsky N, Reyes-Flores J, Vargas R. eds. *Trapping and the Detection, Control, and Regulation of Tephritid Fruit Flies* [C]. Dordrecht: Springer, 2014: 15–74.
- Vargas RI, Shelly TE, Leblanc L, et al. Recent advances in methyl eugenol and cue-lure technologies for fruit fly detection, monitoring, and control in hawaii [J]. *Vitamins and Hormones*, 2010, 83: 575–595.
- Wang Y, Zhang LT, Feng YX, et al. Comparative evaluation of the chemical composition and bioactivities of essential oils from four spice plants (Lauraceae) against stored-product insects [J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 140: 111640.
- Wang ZH, Ma K, Zhang RP, et al. Attraction of decayed guava fruits to the oriental fruit fly and chemical compounds of the volatiles from the fruit [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2010, 31 (4): 32–35. [王泽槐, 马镭, 张瑞萍, 等. 番石榴烂果对桔小实蝇的引诱作用及挥发物化学成分分析 [J]. 华南农业大学学报, 2010, 31 (4): 32–35]
- Yi X, Zhao HM, Wang PD, et al. Bdor \ Orco is important for oviposition-detering behavior induced by both the volatile and non-volatile repellents in *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2014, 65 (1): 51–56.
- Zhang YV, Ni JF, Montell C, et al. The molecular basis for attractive salt-taste coding in *Drosophila* [J]. *Science*, 2013, 340 (6138): 1334–1338.