昆虫知识 Chinese Bulletin of Entomology 2010, 47(1): 96~101

二化螟与稻纵卷叶螟幼虫取食诱导的水稻挥发物比较*

闫 锋[1**] 汪 霞[2] 吕 静[2] 庞保平[1] 娄永根[2***]

(1. 内蒙古农业大学农学院 呼和浩特 10019; 2. 浙江大学农业生物与技术学院昆虫科学研究所 杭州 310029)

Comparison of the volatiles from rice plants infested by rice striped stem borer, Chilo suppressalis and rice leaf folder, Cnaphalocrocis medinalis. YAN Feng**, WANG Xia, LV Jing, PANG Bao-Ping, LOU Yong-Gen***(1. College of Agriculture, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010019, China; 2. Institute of Insect Sciences, College of Agricultural & Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract Previous studies showed that the volatiles emitted from rice plants infested by rice striped stem borer (SSB), Chilo suppressalis (Walker) and rice leaf folder (RLF) Cnaphalocrocis medinalis (Guenée) had different influences on the behavior of a larval parasitoid of SSB, Apanteles chilonis (Munakata), and adult females of SSB and RLF. However, the SSB or RLF caterpillar-induced rice volatiles remain unclear. In this paper, we collected and identified these volatiles. In total, 28 chemicals were collected from the headspace of three treatments of rice plants, which included terpenoids, aliphatic hydrocarbons, ketones and alcohols, methyl salicylate and some as yet unidentified/known compounds. Both SSB or and RLF caterpillar infestation dramatically increased the release of the volatiles. Moreover, SSB caterpillar infestation induced the rice plants to release 2-heptanonol, (E)-linalool oxide and two unknown chemicals, and RLF infestation elicited the emission of 2-heptanonol, (E)-linalool oxide, methyl salicylate and β-caryophyllene. The comparison showed that compared to SSB caterpillar-infested plants, β-caryophyllene and MeSA were special specific components emitted from RLF caterpillar-infested plants. There were significant differences between SSB-infested and RLF-infested plants in amounts of linalool, α-copaene, (+)-cedrol, n-heptadecane and n-nonadecane. It may explain the reason why the volatiles emitted from rice plants infested by SSB or and RLF caterpillar had different effects on the behavior of the natural enemies and herbivores.

Key words Chilo suppressalis, Cnaphalocrocis medinalis, rice, volatiles, GC-MS

摘 要 前期研究结果表明,二化螟和稻纵卷叶螟幼虫为害所诱导的水稻挥发物能对二化螟绒茧蜂 Apanteles chilonis Munakata、二化螟 Chilo suppressalis (Walker)和稻纵卷叶螟 Cnaphalocrocis medinalis (Guenée)雌成虫的行为产生影响,并且两者的影响效应存在明显差异,但至今仍不清楚。2种害虫危害后水稻挥发物的变化情况。利用动态吸附法对健康水稻苗、二化螟或稻纵卷叶螟幼虫为害苗的挥发物进行捕集与鉴定。在3种处理水稻苗中,共捕集到28种挥发物组分,包括萜类化合物、烷烃类化合物、酮类、醇类、水杨酸甲酯和一些未知化合物。二化螟和稻纵卷叶螟为害均能导致水稻挥发物总量和大多挥发物组分释放量的上升;同时,二化螟幼虫危害能诱导水稻新释放2-heptanonol, (E)-linalool oxide和2种未知挥发物组分,稻纵卷叶螟为害则可诱导水稻产生2-heptanonol, (E)-linalool oxide, MeSA和β-caryophyllene 4种新化合物。2种虫害稻株间的比较表明,β-caryophyllene和MeSA是稻纵卷叶螟危害水稻后诱导产生的特有挥发物组分,并且linalool, α-copaene, (+)-cedrol, n-heptadecane和n-nonadecane在二化螟为害苗与稻纵卷叶螟为害苗之间差异显著。这一结果也许可以解释2种害虫诱导水稻挥发物对

*国家自然科学基金(30671376)和浙江省科技厅(2006C30040)资助项目。

** E-mail: yffvll@163.com

***通讯作者, E-mail: yglou@zju.edu.cn

收稿日期: 2009-03-31 修回日期: 2009-04-18

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

天敌和害虫行为影响不同的原因。

关键词　二化螟, 稻纵卷叶螟, 水稻, 挥发物, GC-MS

虫害诱导的植物挥发物包括萜类化合物、绿叶性气体、含氮化合物和一些其它物质[1]。当植物遭受植食性昆虫为害后, 能够释放一些在质和 (或)量上与健康植株不同的挥发性化合物。虫害诱导的挥发物一方面来源于植食性昆虫对植株造成机械损伤而释放的一些挥发性物质, 另一方面来源于植食性昆虫唾液分泌物诱导植物而释放的挥发性化合物[2~6]。被诱导的植物挥发物不仅会被临近植株所“窃听”而提前做好防御准备, 而且还可以作为互益素吸引天敌昆虫[7~11]。如受褐飞虱 *Nilaparvata lugens*危害后的水稻挥发物比未受害稻株挥发物对黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis*具更强的引诱作用[12]。智利植食绥螨 *Phytoseiulus persimilis*对二点叶螨 *Tetranychus urticae*危害菜豆苗挥发物的趋性强于健康苗[13]。不同取食习性害虫由于对植物的损伤程度及其唾液中含有的酶类等不同, 导致激活的信号途径不同或对同一信号途径有不同程度的激活, 从而引起诱导的挥发物组分或含量存在差异, 并对各自的天敌产生特异性引诱作用。如菜粉蝶 *Pieris rapae*幼虫和小菜蛾 *Plutella xylostella*幼虫取食甘蓝后会诱导不同挥发物的释放[14]。水稻受到褐飞虱取食为害后能增强稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae*的引诱作用[15]; 水稻—二化螟 (striped stem borer (SSB) *Chilo suppressalis*)幼虫复合体产生的挥发物对二化螟绒茧蜂 *Apanteles chilonis*有引诱作用, 然而水稻—稻纵卷叶螟 (rice leaf folder (RLF) *Cnaphalocrocis medinalis*)幼虫复合体对二化螟绒茧蜂则无引诱作用[16]。烟草遭遇到烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*或美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea*攻击后, 黑头折脉茧蜂 *Cardiochiles nigriceps*能通过其诱导的挥发物识别寄主烟芽夜蛾[17]。因此, 阐明植食性昆虫诱导的植物挥发物, 不仅可加深对昆虫与植物互作关系的了解, 而且可为开发害虫治理新途径, 如天敌引诱剂等提供重要的理论指导。

二化螟和稻纵卷叶螟是我国水稻上常发生的重要害虫, 2种害虫在稻田有不同的生态位。已有研究表明, 水稻挥发物对二化螟幼虫具有引诱作用, 二化螟幼虫为害苗对二化螟和稻纵卷叶螟雌成虫有驱避作用[16~18], 受稻纵卷叶螟幼虫为害苗对二化螟雌成虫有驱避作用, 而对稻纵卷叶螟雌成虫无影响[16]。但至今仍不清楚究竟是什么水稻挥发物组分发挥了作用。为此, 作者利用动态吸附法, 分析鉴定二化螟与稻纵卷叶螟幼虫取食为害诱导水稻挥发物组分, 以比较 2种不同虫害诱导水稻挥发物之间的差异。

1　材料与方法

1.1　试验材料

1.1.1　供试虫源: 二化螟采自浙江大学华家池校区实验农场, 将同 1龄期的幼虫放在一起, 每 50~60头放在一个直径 10 cm, 高 12 cm的圆筒形玻璃罐中, 用新鲜的秀水 11稻芽在 (28±1)℃, 16L∶8D, RH 75%人工气候箱中饲养。3~5 d更换新鲜的稻芽。供试幼虫为 3龄。稻纵卷叶螟直接捕自浙江大学华家池校区实验农场。选择健康的 3龄幼虫为试验用虫。

1.1.2　供试水稻品种: 均为秀水 11, 种子为本实验室繁殖储备。种子催芽后, 播种在育苗盆中, 待秧苗长到 10 cm高的时候, 移栽到口直径为 7.5 cm, 高 9.5 cm的杯子中, 每杯种 3颗苗 (3颗苗是紧密种在一起)。每天定时、定量 (60 mL/每杯)浇水, 每隔 7 d施肥 1次, 每次每杯 10 mL尿素溶液 (4 g尿素 /20 L水), 进行统一管理。水稻生长环境条件为温度 (28±1)℃, 光照 14L∶10D, 相对湿度 (RH)80%。待秧苗长到 30~40 d后 (苗高约 45 cm)去除周围的杂草、黄叶和小的分蘖, 保留 3颗健康苗。然后用清洁的水将茎秆上的泥土等杂质冲洗干净。待恢复 3~5 d后, 选择健康水稻苗, 作为实验用

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

苗。

1.1.3 试剂：标准化合物 2-heptanone，2-heptanonol，α-pinene，(+)-limonene，linalool oxide，linalool，methyl salicylate，α-copaene，n-tetradecane，(-)-α-cedrene，β-caryophyllene，(+)-cedrol，n-heptadecane，n-octadecane，n-nonadecane，1-tridecene均购自 SIGMA公司，纯度≥97%。CH_2Cl_2为国产分析纯。

1.2 方法

1.2.1 水稻处理 (1)健康苗（healthy plants，HP）：不做任何处理的健康实验苗。

(2)二化螟处理苗（SSB-treated plants，SSB-TP）：每棵健康实验苗接3龄旺盛取食阶段的二化螟幼虫1头，待虫体钻入茎杆一半时，开始记时，为害24 h后，对释放的挥发物进行提取。

(3)稻纵卷叶螟处理苗（RLF-treated plants，RLF-TP）：每健康实验苗接入1头3龄稻纵卷叶螟健康幼虫，待开始卷叶时，开始记时，为害24 h后，对释放的挥发物进行提取。

处理苗均置于(28±1)℃，16 L∶8 D，RH 80%的人工气候室内。以上实验处理水稻共设5次重复，每次设1个空白对照。

1.2.2 水稻挥发物的捕集和鉴定 参照娄永根[19]和 Turlings等[10]的方法对水稻释放的挥发物进行捕集。收集装置共有6个完全相同的垂直放置的底部为开放式的圆筒玻璃缸（直径10 cm，高55 cm）。收集装置由进气和出气两部分气路组成，进气端有活性炭管过滤空气杂质；在距玻璃缸底部上端有一出气口，出气口内接有挥发物捕集管。进气和出气的流量分别用流量计控制在400 mL/min和300 mL/min。玻璃缸底部由以特氟隆为材料制成的2个半圆托盘撑住；2个半圆似铡刀合拢时，中间有1个与水稻茎杆直径相当的圆孔，可以让水稻苗通过。整个装置如图1。捕集管内吸附剂为 Super Q（80~100目，美国 Alltech公司）。水稻挥发物共捕集8 h，从9:00到17:00。各处理重复5次，每次设空白对照1个。挥发物捕集结束后取下吸附管，在吸附管中加5 μL内标（1-tridecene，625 ng/μL），用200 μL重蒸 CH_2Cl_2将吸附管中的样品和内标物淋洗在样品瓶中。然后将瓶口密封，放在-20℃的冰箱中保存，待检测。

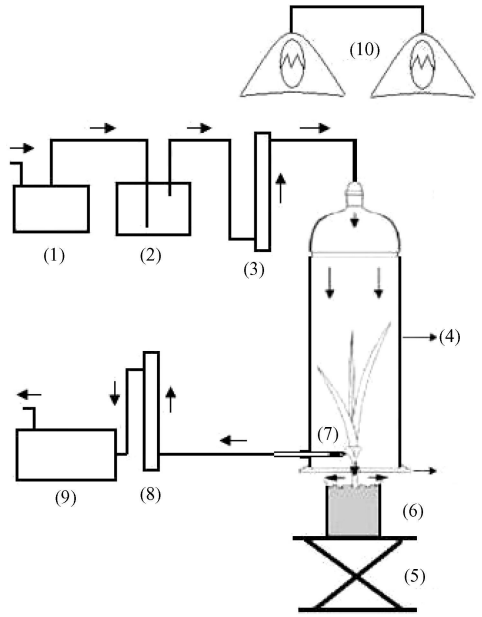

图1 挥发物捕集装置结构示意图

1、9为空气泵 2是过滤器 3、8为气体流量计 4为玻璃缸罩 5是升降台 6为试验苗 7为捕集管 10为模拟日光灯 箭头所指方向为气流方向

利用 GC(HP-6890)对不同处理水稻挥发物样品进行分离与定量，样品进样量为3 μL，GC进样口温度为250℃，无分流进样。色谱柱为 HP-5毛细管柱（30 m×0.32 mm ID，膜厚0.25 μm），检测器为氢气火焰检测器（FID）。柱温升温程序为：40℃（2 min）至250℃（2 min），6℃/min。以99.999%高纯 N_2作为载气。柱气流量1.0 mL/min。通过内标对挥发物各组分进行相对定量。通过 GC(HP-6890)-MS(HP-5973)联用仪对以上样品进行定性分析。样品进样量为3 μL。GC进样口温度为250℃，无分流进样。色谱柱为 HP-5MS毛细管柱（30 m×0.25 mm ID，膜厚0.25 μm）。柱温升温程序同上。以99.999%高纯 He作为载气。柱气流量1.0 mL/min。气谱/质谱接口温度280℃；EI离子源，电离能70 eV。通过核对谱库（NIST98）及标准化合物的质谱图，对挥发

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

物的各组分进行定性。

1.3 数据处理

实验所得数据经反正弦转换后, 先进行方差分析, 若方差分析显著, 则利用 Duncan's新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

在 2种虫害苗和健康苗中, 共捕集到 28种挥发物组分, 其中定性的 16种, 包括萜类化合物 9种, 烷烃类化合物 4种, 酮类、醇类、酯类化合物各 1种 (表 1)。从健康稻株中共捕集到 22种挥发物 (图 2, 表 1), 已鉴定出的化合物有 2-heptanone, α-pinene, (+)-limonene, linalool, α-copaene, n-tetradecane, Zingiberene, (-)-α-cedrene, (+)-cedrol, n-heptadecane, n-octadecane和 n-nonadecane共 12种化合物。

在二化螟幼虫取食诱导的水稻挥发物中共捕集到 26种挥发物 (图 2, 表 1), 鉴定出的化合物有 α-pinene, (+)-limonene, α-copaene, (-)-α-cedrene, (E)-linalool oxide, linalool, (+)-cedrol和 Zingiberene等萜类化合物 8种, 其他有 2-heptanone, 2-heptanonol, n-heptadecane, n-octadecane, n-nonadecane和 n-tetradecane。除了 linalool, n-tetradecane, (-)-α-cedrene和 (+)-cedrol 4种挥发物的释放量在二化螟为害苗与健康苗之间没有显著差异外, 其余的所有挥发物都在前者中的释放量要比在后者的显著增加。二化螟取食诱导水稻释放了 4种新的挥发物组分, 分别是 unknown 1, 2, 2-heptanono和 (E)-linalool oxide。

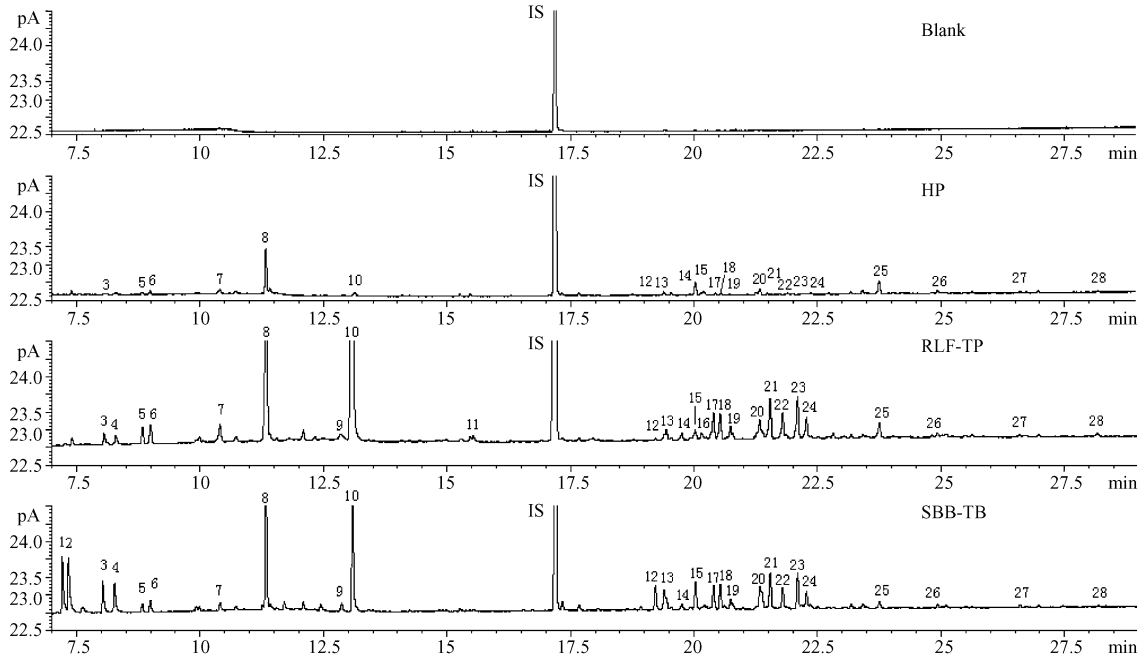

图 2　不同处理稻株释放挥发物 GC图

注: Blank, 空白对照　HP: 健康水稻　RLF-TP: 稻纵卷叶螟为害苗　SSB-TP: 二化螟为害苗　IS: 为内标

在稻纵卷叶螟幼虫取食为害苗中共捕集到 26种挥发物 (图 2, 表 1), 其中鉴定的化合物有萜类化合物 9种, 分别为 α-pinene, (+)-limonene, α-copaene, β-caryophyllene, (-)-α-cedrene, (E)-linalool oxide, linalool, (+)-cedrol和 Zingiberene其它化合物 7种, 分别为 2-heptanone, 2-heptanonol, MeSA, n-heptadecane, n-octadecane, n-nonadecane和 n-tetradecane。除了 2-heptanone, α-copaene, (-)-α-cedrene, n-heptadecane, n-octadecane和 unknown 8等 6种化合物在稻纵卷叶螟为害苗与健康苗之间差异不显著外, 其它化合物在为害苗中的释放量比

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

健康苗中的显著增加。同时，稻纵卷叶螟幼虫为害亦可诱导水稻释放 2-heptanonol (E)-linalool oxide, MeSA和 β-caryophyllene 4种新的挥发物组分。

稻纵卷叶螟幼虫为害苗与二化螟幼虫为害苗之间的比较表明，α-copaene, n-heptadecane 和 unknown 1、2、8化合物在二化螟为害苗中显著高于稻纵卷叶螟为害苗中的，并且 unknown 1、2是二化螟为害苗中所特有的挥发物；linalool, β-caryophyllene, unknown 7、12, (+)-cedrol, n-nonadecane和 MeSA化合物在稻纵卷叶螟为害苗中显著高于二化螟为害苗中的，并且 MeSA和 β-caryophyllene是稻纵卷叶螟为害苗中所特异释放的。

从挥发物总量来看，二化螟为害苗和稻纵卷叶螟为害苗分别是健康苗的 6.9倍和 8.3倍，都显著高于健康苗。但在 2种为害苗之间挥发物总量没有明显差异。

表 1 不同处理稻株的挥发物组成相比较

峰号	保留时间 (min)	化合物	健康苗	稻纵卷叶螟处理苗	二化螟处理苗
1	7.306	unknown 1	—	—	22.35±15.05
2	7.444	unknown 2	—	—	10.57±3.86
3	8.127	2-heptanone	0.22±0.10 bc	7.26±3.00 ab	12.24±6.69 a
4	8.36	2-heptanonol	—	3.45±1.12	6.47±3.16
5	8.91	unknown 3	0.35±0.10 c	1.70±0.26 ab	1.85±0.23 a
6	9.062	α-pinene	0.44±0.12 c	2.06±0.30 ab	2.45±0.27 a
7	10.483	unknown 4	0.98±0.16 c	2.36±0.42 ab	2.34±0.22 a
8	11.42	(+)-limonene	10.50±1.77 c	26.67±3.95 ab	28.59±4.57 a
9	12.943	(E)-linalool oxide	—	3.79±1.21	2.78±1.21
10	13.167	linalool	3.29±1.06 bc	96.62±25.40 a	23.05±5.39 b
11	15.596	MeSA	—	1.06±0.39	—
12	19.297	α-copaene	0.03±0.03 bc	0.21±0.08 b	4.74±0.70 a
13	19.476	n-tetradecane	0.40±0.19 bc	2.02±0.44 a	1.58±0.73 ab
14	19.83	Zingiberene	0.10±0.07 c	1.32±0.29 ab	1.36±0.13 a
15	20.111	(−)-α-cedrene	1.43±0.19 abc	1.46±0.18 abc	2.58±0.67 abc
16	20.222	β-caryophyllene	—	0.66±0.18	—
17	20.469	unknown 5	0.41±0.29 c	5.15±0.88 a	4.97±0.53 ab
18	20.611	unknown 6	0.26±0.24 c	5.14±0.97 a	5.08±0.58 ab
19	20.811	unknown 7	0.14±0.10 c	3.52±0.72 a	1.75±0.23 b
20	21.409	unknown 8	1.68±0.20 bc	2.17±0.43 b	4.81±0.60 a
21	21.616	unknown 9	0.31±0.21 c	7.61±1.54 a	6.28±0.82 ab
22	21.871	unknown 10	0.29±0.21 c	5.03±0.99 a	4.87±0.59 ab
23	22.171	unknown 11	0.55±0.38 c	9.03±1.86 a	7.19±0.90 ab
24	22.354	unknown 12	0.10±0.07 c	3.86±0.75 a	2.51±0.41 b
25	23.835	(+)-cedrol	1.31±0.29 bc	3.10±0.82 a	1.66±0.07 b
26	25.0001	n-heptadecane	0.64±0.09 bc	0.69±0.14 b	1.04±0.07 a
27	26.67	n-octadecane	0.28±0.08 b	0.10±0.10 bc	0.67±0.07 a
28	28.268	n-nonadecane	0.21±0.08 bc	2.27±1.41 a	0.67±0.06 b
	挥发物总量		23.92±3.82 c	198.31±40.24 a	164.45±19.12 ab
	挥发物种类数		22	26	26

注：表中数据为某一化合物的峰面积与内标峰面积的比值（平均数±标准误），同一行内不同字母者表示差异显著（$P<0.05$）（Duncan's新复极差法）。“—”表示没有检测到。

3 讨论

本试验利用动态吸附法对活体健康水稻苗、二化螟和稻纵卷叶螟为害苗的挥发物进行了捕集，并对样品做了定性和定量分析（图 2、表 1）。结果表明，二化螟或稻纵卷叶螟为害除了能增加水稻大多挥发物组分的释放量外，还能诱导水稻释放一些新的化合物，如二化螟能

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

特异性诱导水稻产生 unknown 1、2，稻纵卷叶螟能特异性诱导水稻产生 MeSA 和 β-caryophyllene。2种虫害诱导的水稻挥发物，虽然在总量上没有明显的差异，但在具体挥发物的释放量与种类方面还是存在非常明显的不同（表 1）：两者间有 12种挥发物组分释放量存在显著差异，并且各自又诱导产生了不同的挥发物组分。王霞的研究结果表明，二化螟和稻纵卷叶螟为害所激活的水稻信号分子存在明显差异：二化螟为害能提高茉莉酸和乙烯的浓度，而稻纵卷叶螟却不能使茉莉酸和乙烯的浓度增加[20]。已有研究表明茉莉酸、水杨酸和乙烯在虫害诱导的植物挥发物合成中发挥着重要作用[21]。因此，2种害虫诱导的挥发物的不同，可能与稻株内的茉莉酸含量和乙烯的释放量有关。这可能也是为什么 2种虫害诱导的水稻挥发物对天敌、害虫等引诱作用具有差异的原因。究竟是否是茉莉酸和乙烯等信号分子影响 2种虫害诱导的水稻挥发物，还是受其它因子的影响，有待今后进一步研究。

植物挥发物在三层营养系统中起着重要的作用。已有研究表明，水稻释放的挥发物不仅对二化螟、稻纵卷叶螟幼虫行为产生影响，而且虫害苗释放的挥发物对其成虫及其天敌昆虫也产生很大影响[18]。鉴定出这些挥发物的活性对今后预防和防治二化螟和稻纵卷叶螟虫害具有现实指导意义。

参　考　文　献

1 娄永根，程家安. 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，2000，**20**(6)：1 097～1 106.

2 Dicke M，Van Loon J J A. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. Entomol. Exper. Appl.，2000，**97**(3)：237～249.

3 杜孟浩，严兴成，娄永根，等. 褐飞虱唾液中诱导水稻释放挥发物的活性组分研究. 浙江大学学报，2005，**31**(3)：237～244.

4 娄永根，程家安，平霄飞，等. 稻虱缨小蜂对褐飞虱和白背飞虱卵的识别机制. 昆虫学报，2002，**45**(6)：770～776.

5 Mattiacci L，Dicke M，Posthumus M A. β-glucosidase：an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. Proc. Natl. Acad. Sci. USA，1995，**92**(6)：2 036～2 040.

6 Alborn H T，Turlings T C J，Jones T H，et al. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. Science，1997，**276**(5 314)：945～949.

7 娄永根，程家安. 植物的诱导抗虫性. 昆虫学报，1997，**40**(3)：320～331.

8 Lou Y G，Du M H，Turlings T C J，et al. Exogenous application of jasmonic acid induces volatile emissions in rice and enhances parasitism of Nilaparvata lugens eggs by the parasitoid Anagrus nilaparvatae. J. Chem. Ecol.，2005，**31**(9)：1 985～2 002.

9 Lou Y G，Ma B，Cheng J A. Attraction of the parasitoid Anagrus nilaparvatae to rice volatiles induced by the rice brown planthopper Nilaparvata lugens. J. Chem. Ecol.，2005，**31**(10)：2 357～2 371.

10 Turlings T C J，Lengwiler U B，Bernasconi M L，et al. Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. Planta，1998，**207**(1)：146～152.

11 陈华才，娄永根，程家安. 二化螟绒茧蜂对二化螟及其寄主植物挥发物的趋性反应. 昆虫学报，2002，**45**(5)：617～622.

12 Lou Y G，Cheng J A. Role of rice volatiles in the foraging behaviour of Cyrtorhinus lividipennis. Entomol. Sin.，2001，**8**(3)：240～250.

13 Dicke M，Sabelis M W.，Takabayashi J，et al. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals：Prospects for application in pest control. J. Chem. Ecol.，1990，**16**(11)：3 091～3 118.

14 Shiojiri K，Takabayashi J，Yano S，et al. Infochemically mediated tritrophic interaction webs on cabbage plants. Popul. Ecol.，2001，**43**(1)：23～29.

15 马波，娄永根，程家安. 几种生物因子对褐飞虱诱导的水稻挥发物活性的影响. 浙江大学学报，2004，**30**(6)：589～595.

16 陈华才. 挥发物在水稻—二化螟—稻纵卷叶螟—二化螟绒茧蜂—螟蛉绒茧蜂相互关系中的作用. 博士学位论文，杭州：浙江大学，2002. 1～142.

17 De Moraes C M，Lewis W. J，Paré P. W.，et al. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. Nature，1998，**393**(6 685)：570～573.

18 陈华才，沈群超，娄永根，等. 水稻挥发物对二化螟幼虫趋性行为的影响. 中国水稻科学，2004，**18**(5)：473～475.

19 娄永根. 信息化合物在稻虱缨小蜂寄主选择行为中的作用. 博士学位论文，杭州：浙江大学，1999. 1～111.

20 王霞. 不同取食习性害虫和 β-葡萄糖苷酶对水稻体内重要防御相关信号分子含量的影响. 硕士学位论文，杭州：浙江大学，2006. 1～59.

21 Van Poecke R M P，Dicke M. Indirect defence of plants against herbivores：using Arabidopsis thaliana as a model plant. Plant Biol.，2004，**6**(4)：387～401.

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n