



虫害诱导植物挥发物(HIPVs)对 植食性昆虫的行为调控^{*}

孙晓玲^{**} 高 宇 陈宗懋

(中国农业科学院茶叶研究所 杭州 310008)

摘 要 虫害诱导植物挥发物(herbivore induced plant volatiles, HIPVs)具有植物种类、品种、生育期和部位的特异性,也具有植食性昆虫种类、虫龄、为害程度、为害方式和其他一些环境因子的特异性。由于其释放量明显大于健康植株,因此更易被天敌、害虫以及邻近的植物等所利用,从而调节植物、植食性昆虫与天敌三者之间的相互作用关系,增强植物在自然界的生存竞争能力。本文对 HIPVs 在植食性昆虫寄主定位行为中的作用、HIPVs 对植食性昆虫的种群调控功能及其应用现状 2 个方面加以综述,并在展望中对目前研究中存在的一些问题进行了探讨。

关键词 虫害诱导植物挥发物, 植食性昆虫, 行为调控

Behavior regulation of herbivores by herbivore induced plant volatiles (HIPVs)

SUN Xiao-Ling^{**} GAO Yu CHEN Zong-Mao

(Tea Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310008, China)

Abstract The composition of herbivore induced plant volatiles (HIPVs) varies between different plant species, varieties, growth periods and different tissues within a plant. The characteristics of HIPVs depend on the species of herbivore, which herbivore instars are present, the degree and pattern of damage and some other environmental factors also. The release of HIPVs from damaged plants is much higher than that from healthy plants, making them more likely to be detected by herbivores, their natural enemies, neighboring plants and so on. HIPVs could be used to manipulate the tri-trophic interaction between plant, herbivores and natural enemies of herbivores, thereby strengthening the survival capability of the plant. The role of HIPVs in host searching and population regulation and the applications of this to pest control are summarized in this paper. Some related study questions are also discussed.

Key words herbivore induced plant volatiles, herbivore, behavior manipulation

植物与植食性昆虫之间存在着交互作用的重要化学通讯联系,这是昆虫在浩瀚的自然空间中得以生存和繁衍的重要原因。在植食性昆虫的寄主定位过程中,植物挥发物是植食性昆虫与寄主植物间通讯联系的重要化学信号。植物在遭受植食性昆虫攻击后,大多能释放出与健康植株明显不同的挥发物,即虫害诱导植物挥发物(HIPVs)。HIPVs 一般由 20~200 种化合物组成,既包括结构

简单的烷烃类,也可以是结构相对复杂的倍半萜类(Dudareva *et al.*, 2004);不仅具有植物种类、品种、生育期和部位的特异性,而且也具有植食性昆虫种类、虫龄、为害程度、为害方式和其他一些环境因子的特异性(Gouinguene and Turlings, 2002; Schmelz *et al.*, 2003; Choudhary *et al.*, 2008)。由于 HIPVs 传递的化学信息复杂,且释放量明显大于健康植株,因此更易被天敌、害虫以及邻近的植

^{*} 资助项目:国家重点基础研究发展计划 973 项目(2012CB114104)、国家自然科学基金项目(31171862)和浙江省科技厅面上项目(2011C22043)。

^{**} 通讯作者, E-mail: xlsun1974@163.com

收稿日期:2012-06-25, 接受日期:2012-07-02

物等所利用。

目前,对 HIPVs 的研究已不仅仅停留在组分鉴定、定量分析及活性物质的室内筛选等初级阶段:在理论上,已对 HIPVs 的诱导及合成机制、植物体内的信号转导控制途径、HIPVs 对植食性昆虫种群密度的调节和控制等诸多方面有了大量的报道;在实践上,部分研究成果已开始从实验室研究阶段发展到田间验证和小面积应用阶段,有关 HIPVs 在田间测试和应用成功的报道在最近 5 年中不断涌现。近年来,国内已有多篇相关综述发表(娄永根和程家安,2000;蔡晓明等,2008;李新岗等,2008;宋晓君等,2009;许东等,2009;穆丹等,2010;阮维斌等,2010;王国昌等,2010;孙晓玲和陈宗懋,2010;陈书霞等,2012;高宇等,2012),为避免重复本文将着重就 HIPVs 对植食性昆虫行为调控策略的最新研究进展,从 HIPVs 在植食性昆虫寄主定位行为中的作用、HIPVs 对植食性昆虫的种群调控功能及其应用现状 2 个方面加以综述,并在展望中对目前研究中存在的一些问题进行探讨。

1 HIPVs 在植食性昆虫寄主定位中的作用

植食性昆虫具有识别来自视觉、嗅觉、味觉和触觉信号的特异性感受器,昆虫利用这些感受器将接收到的信息传递到中枢神经系统,经加工和整合后做出选择决策。在寄主定位的过程中,植食性昆虫首先利用嗅觉和视觉的协同作用实现对生境和寄主植物的远距离定向;到达植物后,则利用味觉和触觉对适宜的取食和产卵部位进行识别和选择。大量研究表明,植物挥发物是植食性昆虫与寄主植物间通讯联系的重要化学信号(Visser,1986)。与健康植株相比,虫害植株释放的挥发物具有释放量较大、种类较多和组成结构复杂等特点,便于被植食性昆虫优先用作嗅觉信号进行远距离的寄主定位。同时,正是由于 HIPVs 具有上述健康植株挥发物所不具有的特点,HIPVs 传递给植食性昆虫的信息也相对复杂。大量研究表明:HIPVs 的释放表明了寄主植物的存在、寄主植物已受害的生理状态(表明食物质量下降)、植株上已有植食性昆虫分布(表明潜在的竞争者已存在)以及生态环境中可能有天敌存在(有被寄生或捕食的危险)等复杂的化学信息。在漫

长的协同进化过程中,植食性昆虫已经获得了利用 HIPVs 有效地调节觅食、产卵及躲避敌害的能力。

1.1 HIPVs 预示了寄主或交配场所的存在

对植食性昆虫与寄主植物之间化学通讯信号的研究,目前多数集中于寄主植物挥发物上。大量研究表明,多种植食性昆虫可将寄主植物的挥发物作为信息素的增效剂,或者直接用于定位寄主(Wang and Kays, 2002; Wakefield *et al.*, 2005; Proffit *et al.*, 2011; Fürstenau *et al.*, 2012)。例如,角豆树的挥发物不仅对玉米象 *Sitophilus zeamais* Motschulsky、米象 *S. oryzae* (L.) 和谷象 *S. granariu* (L.) 的聚集信息素有增效作用,而且对玉米象还具有直接吸引作用(Wakefield *et al.*, 2005);顺-3-己烯基醋酸酯、顺-3-己烯醇和反-2-己烯醛可提高小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.) 性信息素的诱集效果(Li *et al.*, 2012)。不同番茄品种的挥发物对番茄斑潜蝇 *Tuta absoluta* (Meyrick) 幼虫寄主的选择和雌成虫产卵场所的选择具有不同的影响(Proffit *et al.*, 2011)。随着寄主植物、植食性昆虫和天敌间三重营养关系研究的逐步深入, HIPVs 的生态功能已引起越来越多的关注。某些甲虫如马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* (Say)、日本丽金龟 *Popillia japonica* Newman 和 *Oreina cacaliae* Schrank 能被其为害后的寄主释放的 HIPVs 所吸引,有学者推测这种现象可能与其交尾行为有关(Bolter *et al.*, 1996, 1997; Loughrin *et al.*, 1996; Kalberer *et al.*, 2001)。至今,已有多篇关于 HIPVs 调节植食性昆虫寄主定位行为的报道。Sun 等(2010)通过比较茶丽纹象甲 *Mylokerinus aurolineatus* (Voss) 对同种甲虫为害的茶苗、健康苗、同种甲虫以及虫粪等味源的选择行为,证明茶丽纹象甲成虫可依靠同种甲虫诱导的茶树(*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) 挥发物找到寄主植物。在叶甲科马铃薯甲虫(Bolter *et al.*, 1997)、*Oreina cacaliae* Schrank (Kalberer *et al.*, 2001)、金龟子科的日本丽金龟(Loughrin *et al.*, 1996)、象甲科蔗根非耳象 *Diaprepes abbreviatus* (Linnaeus) (Otálora-Luna *et al.*, 2009) 和鳞翅目幼虫草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Carroll *et al.*, 2006) 的研究中也发现了相似现象的存在。

截止目前,对具有调控植食性昆虫寄主找寻行为的 HIPVs 化学组份已有一些了解,绿叶挥发物和萜烯类化合物等在其中起着重要作用(表 1)。例如,Carroll 等(2006)报道,玉米被草地贪夜蛾的 6 龄幼虫为害后释放的芳樟醇对该虫具有引诱作用,并发现仅芳樟醇一种物质即可实现对该虫寄主选择行为的调控。Sun 等(2010)报道,茶

丽纹象甲取食诱导茶树释放的 41 种挥发物中, γ -萜品烯、苯甲醇、顺-3-己烯基醋酸酯、香叶烯、苯甲醛和顺-3-己烯醛 6 种挥发物对象甲的雌、雄虫都显著的引诱作用,而(反,反)- α -法尼烯和罗勒烯 2 种萜类挥发物只能吸引雄虫,只对雌虫有吸引作用的有(反)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯、苯乙醇、芳樟醇和顺-3-己烯醇 4 种挥发物。

表 1 5 种植食性昆虫在寄主定位行为中所利用的活性化合物

Table 1 Active volatile compounds in host searching and locating behavior of five herbivores

植食性昆虫名称 Phytophagous insects	寄主植物名称 Host plants	活性化合物 Active volatile compounds	参考文献 References
忽布疣额蚜 <i>Phorodon humuli</i> (Schrank)	蛇麻草 <i>Humulus lupulus</i> L.	反-2-己烯醛 (Z) -2-hexenal 石竹烯 β -caryophyllene	Campbell <i>et al.</i> , 1993
草地贪夜蛾 <i>S. frugiperda</i>	玉米 <i>Zea mays</i> L.	芳樟醇 Linalool (E) -4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene	Carroll <i>et al.</i> , 2006
蔗根非耳象 <i>D. abbreviatus</i>	<i>Citrus macrophylla</i> Wester (Rutaceae)	芳樟醇 ($\pm$) -linalool 顺-3-己烯醇 (Z) -3-hexenol 香芹酚 Carvacrol	Otálora-Luna <i>et al.</i> , 2009
茶丽纹象甲 <i>M. aurolineatus</i>	茶树 <i>Camellia sinensis</i> (L.) Kuntze	γ -萜品烯 γ -terpinene 苯甲醇 benzyl alcohol 顺-3-己烯基醋酸酯 (Z) -3-hexenyl acetate 香叶烯 Myrcene 苯甲醛 Benzaldehyde 顺-3-己烯醛 (Z) -3-hexenal 罗勒烯 β -ocimene (反,反)- α -法尼烯 (E,E) - α -farnesene (反)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 (E) - 4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene 2-苯乙醇 2-phenylethanol 芳樟醇 Linalool 顺-3-己烯醇 (Z) -3-hexenol	Sun <i>et al.</i> , 2010

1.2 HIPVs 预示着竞争者或天敌存在的信息

HIPVs 的分子量通常较小、挥发性高,可为天敌提供远距离的寄主定位信号 (Turlings *et al.* , 1990)。早在 1980 年,Price 等首次明确提出虫害诱导的植物挥发物 (HIPVs) 具有引诱天敌的生态功能。在之后的 30 余年中,相继有数篇报道证实这一现象存在于不同的寄主植物-植食性昆虫-天敌研究系统中 (Turlings *et al.* , 1990, 1995; Arimura *et al.* , 2004, 2008; Conti *et al.* , 2010; Michereff *et al.* , 2011; Peñaflo *et al.* , 2011)。对于植食性昆

虫而言, HIPVs 的释放强度与植物的受害程度密切相关,释放量高表明寄主植物可食性严重下降,也意味着附近可能聚集了更多的天敌 (王国昌等, 2010)。因此,植食性昆虫对 HIPVs 携带信息的识别和据此做出的行为反应可依据植物和植食性昆虫的种类、植株上的虫口密度、植食性昆虫的为害和繁殖习性的差异而不同。有的植食性昆虫为了寻找最佳食物来源,避免后代的种群竞争,也为了避开被天敌取食而倾向于选择健康植株。例如,未被为害的小麦苗对蚜虫具有吸引作用,而被高

种群密度蚜虫为害后的小麦苗挥发物却对蚜虫具有驱避作用 (Quiroz *et al.*, 1997); 番茄天蛾 *Manduca quinquemaculata* (Haworth) 的成虫也很少把卵产在经取食或 MeJA 处理后的烟草上 (Kessler and Baldwin, 2001)。Meiners 和 Hilker (2000) 研究发现轻度受害的榆树能吸引榆叶甲 *Xanthogaleruca luteola* (Müller) 的产卵, 严重受害时则排斥榆叶甲的产卵。由此可见, 植食性昆虫具有根据 HIPVs 的种类或释放量等信息做出寄主选择行为决策的能力, 继而调整其在寄主植物上的种群分布密度。

迄今, 对 HIPVs 中具有“报警”功能的化学组份已经有一些了解, 绿叶挥发物和萜类化合物在

其中起着重要作用 (表 2)。如 Bernasconi 等 (1998) 报道被玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* Fitch 为害后玉米苗会释放出蚜虫报警信息素——反式- β -法尼烯, 对有翅蚜的寄主选择具有很强的驱避作用, 而诱导产生的反式-2-己烯醛、顺式-3-己烯醇和己烯醇这 3 种绿叶挥发物均对蚜虫产卵具有忌避作用 (Bate and Rothstein, 1998)。反式-2-己烯醛是目前公认的对植食性昆虫具有忌避作用的物质, 已有文献对反式-2-己烯醛驱避叶螨产卵以及减少烟草天蛾的取食等方面进行了报道 (Avdiushko *et al.*, 1997; Bolter *et al.*, 1997)。

表 2 9 种植食性昆虫-植物研究系统中具有“报警”功能的化合物
Table 2 HIPVs with alarming function in nine herbivore-plant systems

植食性昆虫-植物研究系统 Herbivoryinsect-plant study systems	功能性挥发物 Functional HIPVs	生态功能 Ecological function	参考文献 References
忽布疣额蚜 <i>Phorodon humuli</i> (Schrank) 蛇麻草 <i>Humulus lupulus</i> L.	水杨酸甲酯	驱避忽布疣额蚜	Campbell <i>et al.</i> , 1993; Lösel <i>et al.</i> , 1996; Ninkovic <i>et al.</i> , 2003
玉米蚜 <i>Rhopalosiphum maidis</i> Fitch 玉米 <i>Zea mays</i> L.	(反)- β -法尼烯	驱避玉米蚜有翅型	Bernasconi <i>et al.</i> , 1998
烟芽夜蛾 <i>Heliothis virescens</i> 烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	顺-3-己烯基-1-醇、顺-3-己烯基醋酸酯、顺-3-己烯基异丁酸酯、顺-3-己烯基丁酸酯、(Z)-3-hexenyl tiglate	驱避烟芽夜蛾	De Moraes <i>et al.</i> , 2001
番茄天蛾 <i>Manduca quinquemaculata</i> (Haworth) 和烟草天蛾 <i>M. sexta</i> 烟草 <i>N. tabacum</i> 桃蚜 <i>Myzus persicae</i> 番茄 <i>Solanum tuberosum</i> cv. Desiree	顺-3-己烯基-1-醇; 芳樟醇; 顺- α -香柑油烯 正己醛 3-己烯醛	增加番茄天蛾和烟草天蛾幼虫的死亡率 驱避烟草天蛾成虫产卵 驱避桃蚜	Kessler and Baldwin, 2001 Vancanneyt <i>et al.</i> , 2001
假眼小绿叶蝉 <i>Empoasca vitis</i> (Göthe) 茶树 <i>Camellia sinensis</i> (L.) O. Kuntze	2,6-二甲基-3,7-辛二烯-2,6-二醇	驱避假眼小绿叶蝉	赵冬香等, 2002
茶蚜 <i>Toxoptera aurantii</i> 茶树 <i>Camellia sinensis</i> (L.) O. Kuntze	反-2-己烯醛、MeSA 和苯甲醛	驱避茶蚜	韩宝瑜和周成松, 2004
烟芽夜蛾 <i>Heliothis virescens</i> 烟草 <i>N. tabacum</i>	烟碱	忌避西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i> (Pergande) 取食和产卵	Delphia <i>et al.</i> , 2007
叶甲科 Chrysomelidae 利马豆 <i>Phaseolus lunatus</i> L.	具体物质不详	驱避 <i>Cerotoma ruficornis</i> (Olivier)、 <i>Gynandrobrotica guerreroensis</i> Jacoby	Heil, 2004

注: 引自孙晓玲和陈宗懋, 2010。

Data are from reference Sun and Chen (2010).

2 HIPVs 对植食性昆虫的种群调控功能及其应用

从广义上讲,HIPVs 可以被生物群落中任何有需要的生物有机体所利用,以调节群落中各营养层的动态变化(Dudareva *et al.*, 2006)。HIPVs 在自然界中通过 2 个方面对植食性昆虫的为害发挥调控作用:一是直接防御——驱避害虫产卵或取食从而降低田间虫口密度;二是间接防御——通过提高田间捕食性和寄生性天敌的种群密度继而影响植食性昆虫的分布范围或降低植食性昆虫的种群密度(Price *et al.*, 1980)。大量研究结果证实,HIPVs 中的活性成分不仅具有驱避(忌避)植食性昆虫和招引天敌的生态功能,而且更为重要的是还可以作为化学信号物质在植物间传递,通过引起临近植物的防御准备而提高植物对植食性昆虫的直接和间接防御效率。由此可见,植物防御反应的成功启动极大地提高了植物在自然界中的生存竞争能力。因此,如何利用 HIPVs 特有的生态功能实现其对植食性昆虫种群密度的田间调控,从而在减免化学农药使用的前提下,将植食性昆虫的为害控制在可接受的范围内,必将成为化学生态研究工作者所致力追求的目标。因此,昆虫化学生态学从学科建立到现在不过短短的 30 余年,但是其迅猛的发展已经使得一些 HIPVs 的研究成果逐渐在田间开始尝试应用。目前,常见的 HIPVs 田间使用技术研究有缓释调控技术、喷施调控技术以及“push-pull”调控技术等。

2.1 缓释调控技术

迄今,绝大部分的研究者利用挥发物缓释剂和粘板组成诱捕器对 HIPVs 的田间诱集效果进行调查。例如,James (2003a; 2003b) 研究发现,水杨酸甲酯和顺式-3-己烯基醋酸酯对瓢虫科 Coccinellidae、盲蝽科 Miridae、长蝽科 Lygaeidae、花蝽科 Anthrenidae、食蚜蝇科 Syrphidae 和草蛉科 Chrysopidae 等捕食性天敌具有明显的引诱活性,而水杨酸甲酯单一组分处理也可以增加田间天敌的种类和数量(James and Price, 2004)。进一步的研究结果证明:苯甲醛、顺式-3-己烯醇以及反式-2-己烯醛等物质分别对 12 种来自寄生蝇科 Tachinidae、茧蜂科 Braconidae 以及长蝽科等不同科、属的益虫具有引诱活性(James, 2005)。

Braasch 等(2012)研究发现顺式-3-己烯醇和水杨酸甲酯的混合组分中,前者能强烈地吸引寄蝇,后者却对寄蝇有驱避作用。虽然这种方法有助于评价某种活性组分对天敌的引诱效果(Mu *et al.*, 2012),但是 HIPVs 的应用是否有助于提高田间天敌种群密度、能否使天敌滞留在寄主生境中、能否提高天敌的捕食率或寄生率等问题尚不能用此方法进行评价。

现有研究表明,在田间应用人工合成的 HIPVs 缓释剂可有效调控植食性昆虫的种群密度及生长速率。水杨酸甲酯配合缓释载体在田间使用,可推迟田间麦蚜种群发生高峰的形成时间、降低虫口密度,亦可以在一定范围内降低忽布疣额蚜的为害水平;然而,当虫口密度过高时水杨酸甲酯则不能发挥作用(>20 头/片)(Ninkovic *et al.*, 2003)。这说明利用 HIPVs 的直接防御功能进行田间害虫的防治,其防治效果可能会受到田间害虫种群密度的制约。此外,另有研究结果表明异硫氰酸烯丙酯(allyl isothiocyanate)能提高花椰菜蚜虫的被寄生率 8.5% ~ 22.5% (Titayavan and Altieri, 1990)。顺式-3-己烯基醋酸酯和 α -法尼烯能提高棉田中美国牧草盲蝽 *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) 的被寄生率 2 ~ 3 倍(Williams *et al.*, 2008)。Mallinger 等(2011)的研究又发现 MeSA 能影响大豆蚜 *Aphis glycines* Matsumura 的生长速率。

2.2 喷施调控技术

茉莉酸类化合物和水杨酸甲酯具有广谱性,无论是在室内还是田间均对多种害虫的天敌具引诱活性(Lou *et al.*, 2005; Holopainen *et al.*, 2009; Rodriguez-Saona, 2011)。Thaler (1999, 2002) 发现喷施茉莉酸可诱导番茄等农作物产生直接和间接防御反应,为农作物的保护带来双重好处。同样,作为虫害诱导植物挥发物中的重要成分,水杨酸甲酯在植物防御体系中也具有重要作用。例如,早在 1993 年,研究工作者在室内实验中发现水杨酸甲酯对蛇麻草的主要害虫忽布疣额蚜具有驱避作用(Campbell *et al.*, 1993); Pettersson 等(1994)报道于春天在小麦田中施用水杨酸甲酯,可以减少田间蚜虫总量的 30% ~ 40%。继而, Lösel 等(1996)通过田间试验进一步证实喷施水杨酸甲酯的确对忽布疣额蚜具有驱避作用。

2.3 “push-pull”调控策略

“push-pull”调控策略是指通过对合适刺激物(包括 HIPVs)的运用,一方面把靶标害虫作为排斥的对象使其远离保护作物(push),并将靶标害虫吸引到诱集作物上(pull);另一方面,从周围将靶标害虫的主要天敌吸引过来,使害虫或天敌在田间的分布范围和丰富度发生改变,从而达到保护作物的目的(Miller and Cowles, 1990)。例如,在肯尼亚以此策略防治玉米螟 *Chilo partellus* (Swinhoe) 和玉米茎柱褐夜蛾 *Busseola fusca* (Fuller) 的研究中, Khan 等(2001)首先筛选了适合间作的植物种类,比如苏丹草 *Sorghum vulgare sudanense* Stapf. 和象草 *Pennisetum purpureum* Schumacher 等适合作为“pull”的植物,以及糖蜜草 *Melinis minutiflora* P. Beauv.、绿叶金钱草 *Desmodium intortum* Urb. 和银叶金钱草 *Desmodium uncinatum* Jacq. 等适合作为“push”的植物(Khan et al., 2000),继而通过糖蜜草和玉米的间作种植,不但可以趋避蛀茎害虫的产卵,还可以引诱寄生性天敌盘绒茧蜂 *Cotesia sesamiae* (Cameron)。究其原因,糖蜜草可以持续释放 DMNT,而 DMNT 是排斥蛀虫产卵和吸引天敌的特异性挥发物(Khan et al., 1997)。在钻蛀类害虫寻找寄主植物产卵期间,用于引诱害虫产卵的植物能释放大量的绿叶性挥发物: hexanal、(E)-2-hexenal、(Z)-3-hexen-1-ol 和 (Z)-3-hexen-1-yl acetate (Chamberlain et al., 2006),排斥产卵和吸引天敌的植物主要释放大量的 (E)- α -ocimene、 α -terpinolene、 β -caryophyllene、humulene、 α -cedrene 和 DMNT(Khan et al., 2008),同时,这几种植物又是当地家畜的主要饲料,具有重要的经济价值。在“push-pull”调控策略中,合理利用 HIPVs 进行植食性昆虫种群调控,是害虫综合管理的行之有效的单一手段之一。目前,真正大规模成功应用的案例非常少见,其应用潜力尚待挖掘。

3 展望

HIPVs 作为气态的植物化学信号,可在植物、植食性昆虫与天敌之间传递,对群落的结构和组成产生影响,更为有意义的发现是植物根部亦参与其中(van Tol et al., 2001; Otálora-Luna et al., 2009; Ali et al., 2010; Soler et al., 2012)。HIPVs 的释放具有昼夜节律,通常挥发物的释放节律与

植食性昆虫或天敌的活动规律相符(De Moraes et al., 2001)。植物通过在一天之中的不同时间产生不同的挥发物,与不同的生物有机体之间进行信号交流,减少能量消耗的同时提高了自身防御效率,使得植物的防御系统得到优化。Hare 和 Sun (2011) 的研究发现曼陀罗 *Datura wrightii* Regel 被 *Lema daturaphila* Kogan and Goeden 为害诱导挥发物的释放具有 5—9 月逐渐减少的季节动态,然而在此期间大眼蝽 *Geocoris pallens* Stål 对 *Lema daturaphila* Kogan and Goeden 的捕食率却从 14% 上升至 60% ~ 70%。这一现象说明:高释放量的 HIPVs 帮助大眼蝽成功定位寄主,然而生境中已栖息的天敌不会因为 HIPVs 释放量的减少而离开,反而更有效地控制了害虫种群密度的增长。Kessler and Baldwin (2001) 证实田间使用有效的活性挥发物 1 周,天敌对害虫的捕食率即可比对照高出 4.9 ~ 7.5 倍,而仅使用芳樟醇 1 种成分也可减少害虫 2.4 倍的产卵量,更为有应用价值的发现是芳樟醇在这个研究系统中对植食性昆虫和天敌均有活性,具有多重生态功能。这个研究结果证明 HIPVs 的间接防治功能在田间对害虫的种群密度具有很强的控制能力,是 HIPVs 从实验室研究阶段走向田间应用的良好开端。尽管如此,由于人工合成的 HIPVs 是易挥发或结构不稳定的物质,所以 HIPVs 在田间直接使用可否有效地将害虫的为害水平控制在经济阈值之内尚待探讨。

当前,化学生态研究者通常只选择植物生长发育的某一阶段来测试 HIPVs 对天敌的引诱能力(Kessler and Baldwin, 2001; Meiners et al., 2005; Halitschke et al., 2008),且研究对象一般被人工养殖在较单一的环境中,这些因素导致人们不能完整、准确地评估 HIPVs 田间调控植食性昆虫种群密度的能力。因此,在农林生态系统中应用 HIPVs 调控植食性昆虫种群进行之前,需要对植食性昆虫与天敌的生态学、化学遗传学、不同植物-植食性昆虫-天敌三重营养间的互作关系,以及不同虫口密度对田间防效的影响等诸多方面进行深入研究,以明确天敌昆虫与植食性昆虫对 HIPVs 的感受机制、确定 HIPVs 中关键物质的种类及其多重生态功能、筛选出高互益素释放量的抗性品种,并确定 HIPVs 的田间应用技术。

参考文献(References)

- Ali JG, Alborn HT, Stelinski LL, 2010. Subterranean herbivore-induced volatiles released by citrus roots upon feeding by *Diaprepes abbreviatus* recruit entomopathogenic nematodes. *J. Chem. Ecol.*, 36 (4): 361—368.
- Arimura G, Huber DPW, Bohlmann J, 2004. Forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*) induce local and systemic diurnal emissions of terpenoid volatiles in hybrid poplar (*Populus trichocarpa* × *deltoides*): cDNA cloning, functional characterization, and patterns of gene expression of (–)-germacrene D synthase, *PtdTPS1*. *Plant J.*, 37 (4): 603—616.
- Arimura G, Köpke S, Kunert M, Volpe V, David A, Brand P, Dabrowska P, Maffei ME, Boland W, 2008. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves: IV. Diurnal and nocturnal damage differentially initiate plant volatile emission. *Plant Physiol.*, 146 (3): 965—973.
- Avidiushko SA, Brown GC, Dahlman DL, Hildebrand DF, 1997. Methyl jasmonate exposure induces insect resistance in cabbage and tobacco. *Environm. Entomol.*, 26 (3): 642—654.
- Bate NJ, Rothstein SJ, 1998. C6-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defence-related genes. *Plant J.*, 16 (5): 561—569.
- Bernasconi ML, Turlings TCJ, Ambrosetti L, Bassetti P, Dorn S, 1998. Herbivore induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 87 (2): 133—142.
- Bolter CJ, Dicke M, van Loon JJJ, Visser JH, Posthumus MA, 1997. Attraction of Colorado potato beetle to herbivore damaged plants during herbivory and after its termination. *J. Chem. Ecol.*, 23 (4): 1003—1023.
- Bolter CJ, Lengwiler U, Dorn S, Turlings TCJ, Tollsten L, 1996. Volatiles emitted by apple fruitlets infested by larvae of the European apple sawfly. *Phytochemistry*, 42 (2): 373—381.
- Braasch J, Wimp GM, Kaplan I, 2012. Testing for phytochemical synergism: arthropod community responses to induced plant volatile blends across crops. *J. Chem. Ecol.*, 38 (10): 1264—1275.
- Campbell CAM, Pettersson J, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1993. Spring migration of damson-hop aphid, *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae), and summer host plant-derived semiochemicals released on feeding. *J. Chem. Ecol.*, 19 (7): 1569—1576.
- Carroll MJ, Schmelz EA, Meagher RL, Teal PEA, 2006. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. *J. Chem. Ecol.*, 32 (9): 1911—1924.
- Chamberlain K, Guerrieri E, Pennacchio F, Pettersson J, Pickett J, Poppy GM, Powell W, Wadhams LJ, Woodcock CM, 2001. Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere? *Biochem. Syst. Ecol.*, 29 (10): 1063—1074.
- Choudhary DK, Johri BN, Prakash A, 2008. Volatiles as priming agents that initiate plant growth and defense responses. *Curr. Sci.*, 94 (5): 595—604.
- Conti E, Salerno G, Leombruni B, Frati F, Bin F, 2010. Short-range allelochemicals from a plant-herbivore association: a singular case of oviposition-induced synomone for an egg parasitoid. *J. Exp. Biol.*, 213 (Pt22): 3911—3919.
- De Moraes CM, Mescher MC, Tumlinson JH, 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410 (29): 577—580.
- Delphia CM, Mescher MC, De Moraes CM, 2007. Induction of plant volatiles by herbivores with different feeding habits and the effects of induced defenses on host-plant selection by thrips. *J. Chem. Ecol.*, 33 (5): 997—1012.
- Dudareva N, Negré F, Nagegowda DA, Orlova I, 2006. Plant volatiles: Recent advances and future perspectives. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 25 (5): 417—440.
- Dudareva N, Pichersky E, Gershenzon J, 2004. Biochemistry of plant volatiles. *Plant Physiol.*, 135 (4): 1893—1902.
- Fürstenau B, Rosell G, Guerrero A, Quero C, 2012. Electrophysiological and behavioral responses of the black-banded oak borer, *Coroebus florentinus*, to conspecific and host-plant volatiles. *J. Chem. Ecol.*, 38 (4): 378—388.
- Gouinguene SP, Turlings TCJ, 2002. The effect of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. *Plant Physiol.*, 129 (3): 1296—1307.
- Halitschke R, Stenberg JA, Kessler D, Kessler A, Baldwin IT, 2008. Shared signals—‘alarm calls’ from plants increase apparency to herbivores and their enemies in nature. *Ecol. Lett.*, 11 (1): 24—34.
- Hare JD, Sun JJ, 2011. Production of herbivore-induced plant volatiles is constrained seasonally in the field but predation on herbivores is not. *J. Chem. Ecol.*, 37 (5): 430—442.
- Heil M, 2004. Direct defense or ecological costs: responses of herbivorous beetles to volatiles released by wild lima bean. *J. Chem. Ecol.*, 30 (6): 1289—1295.
- Holopainen JK, Heijari J, Nerg AM, Vuorinen M, Kainulainen P, 2009. Potential for the use of exogenous chemical elicitors in disease and insect pest management of

- conifer seedling production. *The Open Forest Science Journal*, 2 (1) :17—24.
- James DG, 2003a. Field evaluation of herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects: methyl salicylate and the green lacewing, *Chrysopa nigricornis*. *J. Chem. Ecol.*, 29 (7) :1601—1609.
- James DG, 2003b. Syntheticherbivore-induced plant volatiles as field attractants for beneficial insects. *Environm. Entomol.*, 32 (5) :977—982.
- James DG, 2005. Further field evaluation of syntheticherbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *J. Chem. Ecol.*, 31 (3) :493—508.
- James DG, Price TS, 2004. Field-testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *J. Chem. Ecol.*, 30 (8) :1595—1610.
- Kalberer NM, Turlings TCJ, Rahier M, 2001. Attraction of a leaf beetle (*Oreina cacaliae*) to damaged host plants. *J. Chem. Ecol.*, 27 (4) :647—661.
- Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291 (5511) :2141—2144.
- Khan ZR, Ampong-Nyarko K, Chiliswa P, Hassanali A, Kimani S, Lwande W, Overholt WA, Pickett JA, Smart LE, Woodcock CM, 1997. Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 388 (6643) :631—632.
- Khan ZR, James DG, Midega CAO, Pickett JA, 2008. Chemical ecology and conservation biological control. *Biol. Control*, 45 (2) :210—224.
- Khan ZR, Pickett JA, Van den Berg J, Wadhams LJ, Woodcock CM, 2000. Exploiting chemical ecology and species diversity: stemborer andstriga control for maize and sorghum in Africa. *Pest Manage. Sci.*, 56 (11) :957—962.
- Khan ZR, Pickett JA, Wadhams LJ, Muyekho F, 2001. Habitat management strategies for the control of cereal stemborers andstriga in maize in Kenya. *Insect Sci. Appl.*, 21 (4) :375—380.
- Li PY, Zhu JW, Qin YC, 2012. Enhanced attraction of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) to pheromone-baited traps with the addition of green leaf volatiles. *J. Econ. Entomol.*, 105 (4) :1107—1176.
- Lösel PM, Lindemann M, Scherckenbeck J, Maier J, Engelhard B, Campbell CAM, Hardie J, Pickett JA, Wadhams LJ, Elbert A, 1996. The potential of semiochemicals for control of *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae). *Pestic. Sci.*, 48 (4) :293—303.
- Lou YG, Du MH, Turlings TCJ, Cheng JA, Shan WF, 2005. 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.*, 31 (9) :1985—2002.
- Loughrin JH, Potter DA, Hamilton-Kemp TR, Byers ME, 1996. Role of feeding-induced plant volatiles in aggregative behavior of the Japanese beetle (Coleoptera, Scarabaeidae). *Environm. Entomol.*, 25 (5) :1188—1191.
- Mallinger RE, Hogg DB, Gratton C, 2011. Methyl salicylate attracts natural enemies and reduces populations of soybean aphids (Hemiptera: Aphididae) in soybean agroecosystems. *J. Econ. Entomol.*, 104 (1) :115—124.
- Meiners T, Hacker NK, Anderson P, Hilker M, 2005. Response of the elm leaf beetle to host plants induced by oviposition and feeding: the infestation rate matters. *Entomol. Exp. Appl.*, 115 (1) :171—177.
- Meiners T, Hilker M, 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *J. Chem. Ecol.*, 26 (1) :221—232.
- Michereff MFF, Laumann RA, Borges M, Michereff-Filho M, Diniz IR, Neto ALF, Moraes MCB, 2011. Volatiles mediating a plant-herbivore-natural enemy interaction in resistant and susceptible soybean cultivar. *J. Chem. Ecol.*, 37 (3) :273—285.
- Miller JR, Cowles RS, 1990. Stimulo-deterrent diversion: A concept and its possible application to onion maggot control. *J. Chem. Ecol.*, 16 (11) :3197—3212.
- Mu D, Cui L, Ge J, Wang MX, Liu LF, Yu XP, Zhang QH, Han BY, 2012. Behavioral responses for evaluating the attractiveness of specific tea shoot volatiles to the tea green leafhopper, *Empoasca vitis*. *Insect Sci.*, 19 (2) :229—238.
- Ninkovic V, Ahmed E, Glinwood R, Pettersson J, 2003. Effects of two types of semiochemical on population development of the bird cherry oat aphid *Rhopalosiphum padi* in a barley crop. *Agr. Forest Entomol.*, 5 (1) :27—33.
- Otálora-Luna F, Hammock JA, Alessandro RT, Lapointe SL, Dickens JC, 2009. Discovery and characterization of chemical signals for citrus root weevil, *Diaprepes abbreviatus*. *Arthropod-Plant Int.*, 3 (2) :63—73.
- Peñaflor MFGV, Erb M, Miranda LA, Werneburg AG, Bento JMS, 2011. Herbivore-induced plant volatiles can serve as host location cues for a generalist and a specialist egg parasitoid. *J. Chem. Ecol.*, 37 (12) :1304—1313.
- Pettersson J, Pickett JA, Pye BJ, Quiroz A, Smart LE, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1994. Winter host

- component reduces colonization by birdcherry oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae), an other aphids in cereal fields. *J. Chem. Ecol.*, 20 (10): 2565—2574.
- Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE, 1980. Interactions among three trophic levels— influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. System.*, 11 (1): 41—65.
- Proffitt M, Birgersson G, Bengtsson M, Reis Jr. R, Witzgall P, Lima E, 2011. Attraction and oviposition of *Tuta absoluta* females in response to tomato leaf volatiles. *J. Chem. Ecol.*, 37 (6): 565—574.
- Quiroz A, Pettersson J, Pickett JA, Wadhams LJ, Niemeyer HM, 1997. Semiochemicals mediating spacing behavior of birdcherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*, feeding on cereals. *J. Chem. Ecol.*, 23 (11): 2599—2607.
- Rodriguez-Saona CR, 2011. Herbivore-induced blueberry volatiles and intra-plant signaling. *J. Vis. Exp.*, 18 (58): pii:3440.
- Schmelz EA, Alborn HT, Engelberth J, Tumlinson JH, 2003. Nitrogen deficiency increases volicitin-induced volatiles emission, jasmonic acid accumulation, and ethylene sensitivity in maize. *Plant Physiol.*, 133 (1): 295—306.
- Soler R, van der Putten WH, Harvey JA, Vet LEM, Dicke M, Bezemer TM, 2012. Root herbivore effects on aboveground multitrophic interactions: patterns, processes and mechanisms. *J. Chem. Ecol.*, 38 (6): 755—767.
- Sun XL, Wang GC, Cai XM, Jin S, Gao Y, Chen ZM, 2010. The tea weevil, *Myloccerinus aurolineatus*, is attracted to volatiles induced by conspecifics. *J. Chem. Ecol.*, 36 (4): 388—395.
- Thaler JS, 1999. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 399: 686—688.
- Thaler JS, 2002. Effect of jasmonate-induced plant responses on the natural enemies of herbivores. *J. Anim. Ecol.*, 71 (1): 141—150.
- Titayavan M, Altieri MA, 1990. Synomone-mediated interactions between the parasitoid *Diaeretiella rapae* and *Brevicoryne brassicae* under field conditions. *BioControl*, 35 (4): 499—507.
- Turlings TCJ, Loughrin JH, McCall PJ, Rössle US, Lewis WJ, Tumlinson JH, 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *PANS*, 92 (10): 4169—4173.
- Turlings TCJ, Tumlinson JH, Lewis WJ, 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250 (4985): 1251—1253.
- van Tol RWHM, van der Sommen ATC, Boff MIC, van Bezooijen J, Sabelis MW, Smits PH, 2001. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecol. Lett.*, 4: 292—294.
- Vancanneyt G, Sanz C, Farmaki T, Paneque M, Ortego F, Castañera P, Sánchez-Serrano JJ, 2001. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *PANS*, 98 (14): 8139—8144.
- Visser JH, 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 31 (1): 121—144.
- Wakefield ME, Bryning GP, Chambers J, 2005. Progress towards a lure to attract three stored product weevils, *Sitophilus zeamais* Motschulsky, *S. oryzae* (L.) and *S. granarius* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *J. Stored Prod. Res.*, 41 (2): 145—161.
- Wang Y, Kays SJ, 2002. Sweetpotato volatile chemistry in relation to sweetpotato weevil (*Cylas formicarius*) behavior. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 127 (4): 656—662.
- Williams L, Rodriguez-Saona C, Castle SC, Zhu S, 2008. EAG-active herbivore-induced plant volatiles modify behavioral responses and host attack by an egg parasitoid. *J. Chem. Ecol.*, 34 (9): 1190—1201.
- 蔡晓明, 孙晓玲, 董文霞, 陈宗懋, 2008. 虫害诱导植物挥发物(HIPVs): 从诱导到生态功能. *生态学报*, 28 (8): 3969—3980.
- 陈书霞, 陈巧, 王聪颖, 郝丽宁, 房玉林, 2012. 绿叶挥发物代谢调控及分子机理研究进展. *中国农业科学*, 45 (8): 1545—1557.
- 高宇, 孙晓玲, 金珊, 张正群, 边磊, 罗宗秀, 陈宗懋, 2012. 绿叶挥发物及其生态功能研究进展. *农学学报*, 2 (4): 11—23.
- 韩宝瑜, 周成松, 2004. 茶梢和茶花信息物引诱有翅茶蚜效应的研究. *茶叶科学*, 24 (4): 249—254.
- 李新岗, 刘惠霞, 黄建, 2008. 虫害诱导植物防御的分子机理研究进展. *应用生态学报*, 19 (4): 893—900.
- 姜永根, 程家安, 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. *生态学报*, 20 (6): 1097—1106.
- 穆丹, 付建玉, 刘守安, 韩宝瑜, 2010. 虫害诱导的植物挥发物代谢调控机制研究进展. *生态学报*, 30 (15): 4221—4233.
- 阮维斌, 张园园, 高陆, 包晓颖, 包海花, 慈华聪, 李庆山, 高玉葆, 2010. 植物挥发性信号物质介导抗性的生态功能. *生态学报*, 30 (3): 801—807.

- 宋晓君, 唐超, 覃伟权, 金启安, 温海波, 2009. 虫害诱导植物挥发物的释放机制及应用. 中国农学通报, 25 (13):161—165.
- 孙晓玲, 陈宗懋, 2010. 虫害诱导植物挥发物的生态功能及应用 // 孔垂华, 姜永根主编. 化学生态学前沿. 北京:高等教育出版社. 110—142.
- 王国昌, 孙晓玲, 董文霞, 蔡晓明, 陈宗懋, 2010. 虫害诱导挥发物的生态调控功能. 生态学报, 30 (24):7016—7028.
- 许冬, 张永军, 陈洋, 郭予元, 2009. 虫害诱导植物间接防御机制. 植物保护, 35 (1):13—21.
- 赵冬香, 陈宗懋, 程家安, 2002. 茶树—假眼小绿叶蝉—白斑猎蛛间化学通讯物的分离与活性鉴定. 茶叶科学, 22 (2):109—114.