

虫粪中信息化学物质的研究进展*

魏成梅^{1**} 张秀歌² 唐加莱¹ 董文霞^{1***}

(1. 云南农业大学植物保护学院, 云南生物资源保护与利用国家重点实验室, 昆明 650201;

2. 贵州中医药大学药学院, 贵阳 550025)

摘要 排便是昆虫的一个重要生理过程, 排便行为不仅可以清除食物残渣, 而且可以释放某些化学信息, 进而影响昆虫同种或异种之间的相互作用。昆虫粪便中的信息化学物质不仅影响同种昆虫的聚集、求偶行为, 而且可以影响同种和异种昆虫的产卵行为。此外, 虫粪还能为其天敌昆虫的寄主定位和识别提供信息, 并能通过诱导植物的防御反应抑制植食性昆虫的取食行为。本文根据国内外的相关研究, 对虫粪中存在的信息化学物质进行了分类总结, 并介绍了虫粪信息化合物在害虫防治中的应用, 还讨论了目前存在的问题和研究前景。

关键词 昆虫; 粪便; 信息化学物质; 信息素; 它感化合物

Progress in research on semiochemicals in insect frass

WEI Cheng-Mei^{1**} ZHANG Xiu-Ge² TANG Jia-Cai¹ DONG Wen-Xia^{1***}

(1. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, National Key Laboratory for Conservation and Utilization of Biological Resources in Yunnan, Kunming 650201, China; 2 College of Pharmacy, Guizhou University of Traditional Chinese

Medicine, Guiyang 550025, China)

Abstract Defecation is an important physiological processes in insects which not only eliminates digestive waste, but can also release semiochemicals that play a role in intraspecies or interspecies interactions. Insect frass semiochemicals affect intraspecies' aggregation, calling behavior and oviposition. Host semiochemicals are used by predators and parasites to locate and identify prey and hosts, respectively, and inhibit the feeding behavior of phytophagous insects by inducing plant defenses. This paper classifies and summarizes semiochemicals in insect frass based on published domestic and foreign research, and introduces their application in IPM. Problems in this field are discussed.

Key words insect; frass; semiochemical; pheromone; allelochemical

化学通信是昆虫间最重要的通信形式。在昆虫群体中, 利用化学信息作为通信手段的通信系统尤为复杂和高级, 昆虫可利用信息化学物质相互传递各种行为反应, 从而协调种内或种间个体的行为(杜家纬, 1988a)。昆虫信息化学物质根据其基本作用性质和功能大致分成两大类: 信息素(Pheromone)和它感化合物(Allelochemical)。信息素是由昆虫释放并引起同种其它个体行为反应的信息化学物质(Karlson and Lüscher,

1959), 从功能上可分为聚集信息素(Aggregation pheromone)、性信息素(Sex pheromone)、产卵抑制信息素(Oviposition-detering pheromone)、报警信息素(Alarm pheromone)、示踪信息素(Trace pheromone)等(林强, 2015)。它感化合物是由某种生物释放, 可引起异种生物个体行为反应的信息化学物质(Whittaker, 1970), 按作用性质可分为利它素(Kairomone)、利己素(Allomone)、协同素(Synomone)(Mweresa

*资助项目 Supported projects: 云南生物资源与保护重点实验室开放基金(2015-004); 云南农业大学学生科技创新创业行动基金(2020ZKY17)

**第一作者 First author, E-mail: 18487173948@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: dongwenxia@163.com

收稿日期 Received: 2020-11-06; 接受日期 Accepted: 2021-03-05

et al., 2020)。大量研究表明, 昆虫的信息化学物质不仅存在于昆虫体内, 也存在于昆虫的粪便中 (Renwick and Radke, 1980; Chuche et al., 2006; 杨晓杰等, 2019)。

昆虫排便是昆虫重要的生理过程, 虫粪是一种含有未吸收的固体、水、废料、各种分泌物和微生物的消化残留物, 是昆虫信息化学物质的重要释放源, 通常作为信息化合物的载体, 引起其它生物的一系列行为反应 (Weiss, 2003, 2006; 杨晓杰等, 2019)。Silverstein 等 (1966) 从加州十齿小蠹 *Ips confusus* 雄性成虫的粪便中分离鉴定出可引诱两性聚集的 3 种萜烯类化合物: (-)-2-甲基-6-亚甲基-7-辛烯-4-醇、(+)-顺式马鞭烯醇和(+)-2-甲基-6-亚甲基-2,7-辛二烯-4-醇, 并首次证明昆虫的粪便中存在信息素。自此, 在一些鳞翅目、鞘翅目、双翅目昆虫的虫粪中也相继发现了信息化学物质。据报道, 昆虫虫粪中的信息化学物质主要为产卵抑制信息素、聚集信息素、性信息素和它感化合物 (Silverstein et al., 1966; Renwick and Radke, 1980; Chuche et al., 2006)。本文对昆虫虫粪中存在的信息化学物质进行分类总结, 简要介绍昆虫虫粪的信息化学物质在害虫防治中的应用, 并分析目前存在的问题, 以期对昆虫信息化学物质的研究提供新思路及参考。

1 虫粪中的信息化学物质

1.1 信息素

虫粪中的信息素主要有产卵抑制信息素、聚集信息素、性信息素。其中, 产卵抑制信息素在鳞翅目幼虫虫粪中有大量报道, 聚集信息素在鞘翅目和直翅目昆虫虫粪中研究较多, 性信息素则在棉铃象甲 *Anthonomus grandis* 的虫粪中有报道 (Tumlinson et al., 1969)。

1.1.1 产卵抑制信息素 昆虫为了标记已占领的产卵场所, 常分泌产卵抑制信息素于产卵区域上, 以阻止同种其它个体进入这一领域产卵 (闫凤鸣, 2011)。研究表明, 产卵抑制信息素常存在于昆虫的卵上、成虫的足及幼虫的粪便中 (邢

光南和李国清, 2004)。产卵抑制信息素存在于幼虫虫粪中的现象已在鳞翅目以及少数鞘翅目和双翅目昆虫中得到证实 (Renwick and Radke, 1980; Anbutsu and Togashi, 2002; Arredondo and Díaz-Fleischer, 2006)。

Renwick 和 Radke (1980) 发现粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 幼虫粪便中的活性物质可抑制成虫产卵, 首次证明了虫粪中存在可抑制昆虫产卵的信息化学物质。随后, 研究人员相继在欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 等幼虫的虫粪中发现了可以抑制同种雌虫产卵的信息物质 (Ditrick et al., 1983; Hilker and Klein, 1989; Xu et al., 2006)。由此, 可以推断蛾类昆虫的幼虫虫粪是其产卵抑制信息素的主要来源。亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis*、马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* 等昆虫的虫粪研究也证实了这个猜想。Anderson 等 (1993) 在海灰翅夜蛾幼虫虫粪中分离鉴定出了苯甲醛、香芹酚、丁子香酚、橙花叔醇、叶绿醇和麝香草酚共 6 种化合物, 这 6 种化合物以在虫粪中的比例混合时对雌虫的产卵具有驱避作用, 除去任何一个化合物, 产卵驱避活性随即消失。研究发现, 二十七烷、二十九烷等对欧洲玉米螟的定向、产卵等行为均有显著的调控作用 (Udayagiri and Mason, 1997), 化合物亚油酸、十六烷酸 (软脂酸)、十八烷酸 (硬脂酸) 是亚洲玉米螟的产卵抑制信息素组分, 这 3 种化合物也存在于刺菜螟 *Ostrinia zealis*、豆螟 *Ostrinia scapulalis*、虎杖螟 *Ostrinia latipennis* 的粪便中, 对刺菜螟、豆螟、虎杖螟的产卵行为表现出显著的抑制效果 (Li and Ishikawa, 2004, 2005)。Zhang 等 (2019) 的研究表明, 十六烷酸、二十一烷、亚油酸、二十五烷、二十七烷、二十九烷、十八烷酸、二十三烷、胆固醇 9 种物质是马铃薯块茎蛾幼虫虫粪中的活性组分, 其中十六烷酸、二十一烷、亚油酸、二十五烷、二十七烷、二十九烷这 6 种化合物在不同浓度下均对其雌蛾产卵表现出显著的抑制作用, 十八烷酸、二十三烷、胆固醇这 3 种组分在高浓度时对雌蛾产卵起抑制作用。同样地, 小地老虎 *Agrotis ipsilon*、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*

等鳞翅目昆虫的幼虫粪便中也存在对成虫产卵具有抑制作用的活性物质(Li and Ishikawa, 2004; Ahmed *et al.*, 2013a; 赵海燕等, 2016)(表 1)。

此外,少数鞘翅目和双翅目昆虫的幼虫虫粪也具有产卵驱避的作用。据报道,松墨天牛 *Monochamus alternates* 幼虫虫粪对同种雌性成虫有产卵驱避的作用,从其虫粪的正己烷提取液中分离鉴定出的 5 种化合物 α -蒎烯、 β -蒎烯、3-蒎烯、柠檬烯、长叶烯混合后对松墨天牛产卵具有驱避作用,单独使用时没有驱避作用(Anbutsu and Togashi, 2002; Li and Zhang, 2006; 李水清和张钟宁, 2008)。地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 幼虫粪便的甲烷提取液对其雌虫有显著的产卵驱避效果,田间试验结果表明,在咖啡树上喷洒浓度为 10 mg/mL 的虫粪提取液后,能干扰地中海实蝇雌性成虫对产卵地的选择,从而降低其种群密度,减轻危害(Arredondo and Díaz-Fleischer, 2006)。总的来说,目前关于鞘翅目和双翅目昆虫粪便中产卵抑制信息素的研究还较少,其它鞘翅目和双翅目昆虫的虫粪是否具有产卵驱避作用,还有待进一步研究。

1.1.2 聚集信息素 昆虫聚集信息素通常被定义为由昆虫产生,并能引起同种两性昆虫聚集的微量化学物质(闫凤鸣, 2011)。昆虫通过聚集来获得有利的环境、资源或抵御外敌的侵袭(苏茂文和张钟宁, 2007)。目前,已在鞘翅目、蜚蠊目、直翅目、双翅目等多种昆虫虫粪中分离鉴定出昆虫聚集信息素。

研究表明,多种鞘翅目昆虫的聚集信息素存于其成虫后肠及虫粪挥发物中(姜勇等, 2002)。最早是在加州十齿小蠹雄性成虫的粪便中分离鉴定出了聚集信息素组分(Silverstein *et al.*, 1966),之后又在西部松大小蠹 *Dendroctonus brevicornis* 的雄虫排泄物中鉴定出一种可以引诱同种两性的化合物:挂-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂环-(3,2,1)-辛烷(Silverstein *et al.*, 1968)。泽桑梓等(2010)在华山松木蠹象 *Pissodes punctatus* 的雄虫虫粪和后肠中也分离鉴定出一种对华山松木蠹象两性成虫具有引诱作用的挥发性化合物:1-甲基-2-异丙烯基-环丁烷乙醇。

此外,在北美家天牛 *Hylotrupes bajulus* 和双斑长跗萤叶甲 *Monolepta hieroglyphica* 的虫粪挥发物中均鉴定出 α -蒎烯,且 α -蒎烯能引诱这两种昆虫的两性成虫聚集,除了 α -蒎烯,北美家天牛虫粪中的(-)-马鞭草烯酮也对其雌虫有显著引诱作用(Fettkothe *et al.*, 2000; 李伦等, 2020)。(-)-马鞭草烯酮已被证明是松纵坑切梢小蠹 *Tomicus piniperda* 等昆虫的聚集信息素组分(周楠等, 1997)。因此,(-)-马鞭草烯酮推测是北美家天牛聚集信息素的活性组分。 α -蒎烯多存在于植物的挥发物中,已经证实其对多种昆虫起引诱或驱避作用,在昆虫-植物间的通信中扮演着重要角色(范丽清等, 2013; 郭亚红等, 2019; 毛祥忠等, 2020);且 α -蒎烯还可作为大小蠹信息素体内生物合成的前体,通过羟基化就能将 α -蒎烯转化成大小蠹的信息素组分:(-)-马鞭草烯醇和(-)-马鞭草烯酮,所以目前还无法确定 α -蒎烯是否是其信息素组分(Blomquist *et al.*, 2010; 刘增辉等, 2014)。在黑条木小蠹 *Trypodendron lineatum*、锈赤扁谷盗 *Cryptolestes ferrugineus*、长角扁谷盗 *Cryptolestes pusillus*、花椒窄吉丁 *Agrilus zanthoxylumi*、脐腹小蠹 *Scolytus schevyrewi*、芒果果肉象甲 *Sternonchetus frigidus* 等昆虫的虫粪挥发物中也检测到了具有聚集信息素作用的信息化学物质。其中,在黑条木小蠹雌虫虫粪中分离出了一种具有聚集信息素功能的化合物:三甲基二氧三环壬烷(Lineatin)(Macconnell *et al.*, 1977)。锈赤扁谷盗雄虫的粪便挥发物中具有聚集信息素活性的化合物为:(4E, 8E)-二甲基-4,8-癸二烯-10-交酯和(3Z, 11S)-3-十二烯-11-内酯(Wong *et al.*, 1983)。长角扁谷盗雄虫的虫粪挥发物中有 3 种具有生物活性的物质,分别为(Z)-3-十二烯内酯(I)、(Z)-5-十四烯-13-内酯(II)和(Z, Z)-3,6-十二烯内酯(III),其中化合物(I)是该虫粪中挥发性物质的主要成分,且单独使用时也具有活性,化合物(II)单独不起作用,起协同作用(Millar *et al.*, 1985)。已交配的雄性芒果果肉象甲的虫粪对未交配的雌性芒果果肉象甲具有吸引作用,研究发现约 73.3% 的未交配雌性芒果果肉象甲被已交配雄性

芒果果肉象甲的虫粪挥发物吸引,在该虫粪中鉴定出的乙酸对未交配雌性芒果果肉象甲的吸引力最强,其作用与挥发性提取物、已交配的雄性芒果果肉象甲虫体释放的气味的吸引力相同

(Lorenzana, 2014)。另外,脐腹小蠹雄虫、花椒窄吉丁成虫虫粪中具有信息素活性的组分也已被鉴定或推测出(范丽华等, 2015; 巩雪芳等, 2018)(表 1)。

表 1 虫粪中的信息化学物质
Table 1 Semiochemicals in insect frass

昆虫 Species	化学组分 Compounds	来源 Source	参考文献 References
马铃薯块茎蛾 <i>Phthorimaea operculella</i>	十六烷酸 Octadecanoic 二十一烷 Tricosane 亚油酸 Linoleic acid 二十五烷 Pentacosane 二十七烷 Heptacosane	幼虫 Larve	Zhang <i>et al.</i> , 2019
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	棕榈酸 Palmitic acid 油酸 Oleic acid	幼虫 Larve	邢光南和李国清, 2004; Xu <i>et al.</i> , 2006
刺菜蛾 <i>Ostrinia striniazealis</i>	棕榈酸 Palmitic acid	幼虫 Larve	Li and Ishikawa, 2004
豆螟 <i>Ostrinia scapularis</i>	十八烷酸 Stearic acid		
虎杖螟 <i>Ostrinia latipennis</i>	油酸 Oleic acid		
亚洲玉米螟 <i>Ostrinia furnacalis</i>	亚油酸 Linoleic acid 亚麻酸 Linolenic acid		
海灰翅夜蛾 <i>Spodoptera littoralis</i>	苯甲醛 Benzaldehyde 香芹酚 Carvacrol 丁子香酚 Eugenol 橙花叔醇 Nerolidol 叶绿醇 Phytol 麝香草酚 Thymol	幼虫 Larve	Anderson <i>et al.</i> , 1993
松墨天牛 <i>Monochamus alternatus</i>	α -蒎烯 α -pinene β -蒎烯 β -pinene 3-蒎烯 3-carene 柠檬烯 Limonene 长叶烯 Longifolene	幼虫 Larve	李水清和张钟宁, 2008
加州十齿小蠹 <i>Ips confusus</i>	(+)-顺式马鞭烯醇 (+)-cis-verbenol (-)-2-甲基-6-亚甲基-7-辛烯-4-醇 (-)-2-methyl-6-methylene-7-octen-4-ol (+)-2-甲基-6-亚甲基-2,7-辛二烯-4-醇 (+)-2-methyl-6-methylene-2,7-octadien-4-ol	雄虫 Male	Silverstein <i>et al.</i> , 1966
西部松大小蠹 <i>Dendroctonus brevicomis</i>	挂-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂环-(3,2,1)-辛烷 Exo-7-ethyl-5-methyl-6,8-dioxabicyclo-[3,2,1]-octane	雄虫 Male	Silverstein <i>et al.</i> , 1968
黑条木小蠹 <i>Trypodendron lineatum</i>	三甲基二氧三环壬烷 Lineatin	雌虫 Female	Macconnell <i>et al.</i> , 1977
锈赤扁谷盗 <i>Cryptolestes ferrugineus</i>	(3Z, 11S)-3-十二烯-11-内酯 (3Z, 11S)-3-dodecen-11-olide (E, E)-4,8-二甲基-4,8-癸二烯-10-内酯 (E, E)-4,8-dimethyl-4,8-decadien-10-olide	雄虫 Male	Wong <i>et al.</i> , 1983

续表 1 (Table 1 continued)

昆虫 Species	化学组分 Compounds	来源 Source	参考文献 References
长角扁谷盗 <i>Cryptolestes pusillus</i>	(Z)-3-十二烯内酯 (Z)-3-dodecenolide (Z)-5-十四烯-13-内酯 (Z)-5-tetradecen-13-olide (Z, Z)-3,6-十二烯内酯 (Z, Z)-3,6-dodecadienolide	雄虫 Male	Millar <i>et al.</i> , 1985
双斑长跗萤叶甲 <i>Monolepta hieroglyphica</i>	α -红没药醇 α -bisabolol α -蒎烯 α -pinene	成虫 Adult	李伦等, 2020
花椒窄吉丁 <i>Agrilus zanthoxylumi</i>	油酸 Oleic acid 二十一烷 Heneicosane	雄虫 Male	巩雪芳等, 2018
东亚飞蝗 <i>Locusta migratoria manilensis</i>	4-乙基苯甲醚 4-vinylanisole	成虫 Adult	Guo <i>et al.</i> , 2020
亚洲小车蝗 <i>Oedaleus decorus asiaticus</i>	1-羟基丙酮 1-hydroxyacetone 2,3-丁二酮 2,3-butanedione 2-甲基丁醛 2-methyl-butanal 3-甲基丁醛 3-methyl-butanal 2-甲基-2-丙烯醛 2-methyl-2-propenal	雌虫 Female	董喆等, 2011
沙漠蝗 <i>Schistocerca gregaria</i>	愈创木酚 Guaiacol 苯酚 Phenol	成虫 Adult 若虫 Nymph	Obeng-Ofori <i>et al.</i> , 1994
西藏飞蝗 <i>Locusta tibetensis migratoria</i>	壬醛 Nonanal 环己醇 Cyclohexanol 苯甲醛 Benzaldehyde 2,5-二甲基吡嗪 2,5-dimethylpyrazine	若虫 Nymph	王海建等, 2013
棉铃象甲 <i>Anthonomus grandis</i>	(+)-(Z)-2-异丙烯基-1-甲基环丁基乙醇 (+)-(Z)-2-isopropenyl-1-methyl-cyclobutaneethanol (Z)-3,3-二甲基- $\Delta^{1,\beta}$ -环己基乙醇 (Z)-3,3-dimethylcyclohexane- $\Delta^{1,\beta}$ -ethanol (Z)-3,3-二甲基- $\Delta^{1,\alpha}$ -环己基乙醛 (Z)-3,3-dimethylcyclohexane- $\Delta^{1,\alpha}$ -acetaldehyde (E)-3,3-二甲基- $\Delta^{1,\alpha}$ -环己基乙醛 (E)-3,3-dimethylcyclohexane- $\Delta^{1,\alpha}$ -acetaldehyde	雄性成虫 Male adult	Tumlinson <i>et al.</i> , 1969

一些直翅目昆虫的虫粪中也存在聚集信息素。研究表明,蝗虫虫粪是蝗虫聚集信息素的主要来源 (Obeng-Ofori *et al.*, 1993)。沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的若虫和低龄成虫的粪便挥发物对其若虫、成虫均有显著的引诱作用,经

鉴定其有效成分为愈创木酚和苯酚 (Obeng-Ofori *et al.*, 1994)。东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* 各龄期的虫粪挥发物对各龄蝗蚰都有一定的引诱作用 (石旺鹏等, 2000)。最新的研究也表明,在东亚飞蝗的体表和粪便挥发物中分

离鉴定出的一种释放量低但生物活性非常高的化合物: 4-乙烯基苯甲醚, 对不同发育阶段和性别的群居型和散居型飞蝗都有很强的吸引力 (Guo *et al.*, 2020)。在西藏飞蝗 *Locusta migratoria tibetensis* 各龄蝗蛹的虫粪粗提物中, 共分离鉴定出 20 多种化合物, 其中己醛、2-己烯醛、环己醇、庚醛、2,5-二甲基吡嗪、苯甲醇、苯甲醛、壬醛、癸醛等 11 种化合物与已报道的东亚飞蝗聚集信息素一致 (郭志永, 2004), 且环己醇、2,5-二甲基吡嗪、壬醛、苯甲醛对各龄蝗虫都有引诱作用, 这些物质是否为西藏飞蝗的信息素组分还有待进一步的研究 (王海建等, 2013)。董喆等 (2011) 对亚洲小车蝗 *Oedaleus decorus asiaticus* 雌虫粪便挥发物进行分析, 发现其主要挥发物组分为 1-羟基丙酮、2-甲基-2-丙烯醛、2,3-丁二酮、2-甲基丁醛、3-甲基丁醛, 且这 5 种化合物及其混合物都能刺激亚洲小车蝗成虫发生电生理反应 (EAG), 由此推测这些化合物具有信息素活性。此外, 家蟋蟀 *Acheta domesticus* 虫粪中鉴定出的丙酸对家蟋蟀具有显著的引诱作用 (McFarlane *et al.*, 1983)。

蜚蠊目昆虫的后肠及虫粪中也存在聚集信息素。据报道, 德国小蠊 *Blattella germanica*、美洲大蠊 *Periplaneta americana* 成虫的粪便中的挥发性羧酸类化合物均具有聚集信息素的作用 (王柏海等, 2007; Wada-Katsumata *et al.*, 2015)。

关于双翅目昆虫虫粪中聚集信息素的研究较少, 目前只见黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的报道。Keeseey 等 (2016) 的研究发现黑腹果蝇排泄在水果上的虫粪具有增强该虫取食和聚集行为的作用, 他们对黑腹果蝇成虫的粪便进行了收集鉴定, 鉴定出了月桂酸甲酯、肉豆蔻酸甲酯、十六烷酸甲酯等与黑腹果蝇信息素相同的组分, 可吸引该果蝇聚集 (Dweck *et al.*, 2015)。因此, 可以推测黑腹果蝇的虫粪是其信息素的来源之一, 其排粪行为也可能是其信息素释放的方式之一。

1.1.3 性信息素 昆虫性信息素被定义为由昆虫产生, 对同种异性个体具有强烈引诱作用的, 促进同种昆虫交配的, 极微量的化学物质 (闫凤

鸣, 2011)。有研究表明, 昆虫的虫粪中也存在性信息素, 从棉铃象甲的雄虫虫粪中分离鉴定出 4 种性信息素组分, 分别是: (+)-(Z)-2-异丙烯基-1-甲基环丁基乙醇、(Z)-3,3-二甲基- $\Delta^{1,\beta}$ -环己基乙醇、(Z)-3,3-二甲基- $\Delta^{1,\alpha}$ -环己基乙醛、(E)-3,3-二甲基- $\Delta^{1,\alpha}$ -环己基乙醛, 将这 4 种化合物以 3:4:1.5:1.5 的比例混合使用, 产生良好的引诱效果。目前, 棉铃象甲的信息素制剂也是以这个比例生产的, 防效显著 (Tumlinson *et al.*, 1969; Hedin *et al.*, 1997)。

1.2 虫粪中的它感化合物

它感化合物是作用于生物体种间的信息化学物质。按作用性质可分为: 利它素 (Kairomone), 由某种生物释放, 引起它种个体做出对接受者有利的行为反应的信息化学物质; 利己素 (Allomone), 由某种生物释放, 引起它种个体做出对释放者有利的行为反应的信息化学物质; 协同素 (Synomone), 由某种生物释放, 引起它种个体产生对释放者和接受者都有利的行为或生理反应的信息化学物质 (Nordlund and Lewis, 1976; Mweresa *et al.*, 2020)。目前的研究结果表明, 虫粪中的它感化合物包括利它素、利己素。

1.2.1 利它素 在天敌昆虫定位寄主的过程中, 寄主昆虫的虫粪通常为其提供重要化学信息。天敌昆虫利用寄主昆虫虫粪中的利它素鉴别不同的寄主、对寄主进行定位 (Beavers *et al.*, 1982; Chiu-Alvarado and Rojas, 2011; Filella *et al.*, 2011)。螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis*、小菜蛾聚茧蜂 *Cotesia plutellae*、草蛉 *Chrysoperla carnea* 可利用小菜蛾 *Plutella xylostella* 的幼虫粪便进行寄主定位 (Reddy *et al.*, 2002), 春黑小土蜂 *Tiphia vernalis*、黑金小蜂 *Dibrachys cavus*、弧丽钩土蜂 *Tiphia popillivora* 等寄生性天敌昆虫可借助宿主幼虫的虫粪来区分不同的寄主 (Rogers and Potter, 2002; Chuche *et al.*, 2006; Obeysekara and Legrand, 2014)。一些鳞翅目昆虫为避免被天敌昆虫找到, 故意将虫粪弹射到很远, 以此掩盖行踪, 例如: 银星弄蝶 *Epargyreus clarus* 的幼虫就可将粪便弹到 150 cm 之外, 距离是它体长的

38 倍 (Weiss, 2003)。同样地, 天牛的天敌在搜索寄主的过程中, 天牛幼虫排出的虫粪起着重要的指示作用。天敌花绒寄甲 *Dastarcus helophoroides* 成虫主要利用天牛幼虫蛀食树木时排出的虫粪找到寄主 (姜莉等, 2010)。研究表明, 光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 粪便中的化合物(s)-(-)-柠檬烯、 α -古巴烯是花绒寄甲辨别光肩星天牛的重要信号化合物 (Wei et al., 2013; 魏建荣等, 2015); 桃红颈天牛 *Aromia bungii* 幼虫虫粪对花绒寄甲成虫具有引诱作用 (门金等, 2017); 以及桑天牛 *Apriona germari* 两性成虫产生的虫粪对桑天牛卵啮小蜂 *Aprostocetus prolixus* 也具有引诱作用 (温艳菊等, 2010)。

此外, 昆虫虫粪中的利它素还可以诱导植物的防御反应, 进而影响正在取食的昆虫的行为表现, 而且还能通过调节寄主植物次生代谢物的释放与合成来影响后续或共存的植食性昆虫在该植物上的行为表现 (Ray et al., 2015; 2016a)。欧洲玉米螟、粉纹夜蛾产在寄主植物叶片表面的粪便能诱导寄主植物产生防御反应 (Ray et al., 2016b)。最新研究表明, 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 幼虫危害玉米时, 排泄的虫粪中存在玉米几丁质酶, 可以抑制玉米产生防御反应, 残留在叶片上的虫粪还能影响玉米植株次生代谢物的合成和释放, 继而影响玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* 在该植物上的取食行为 (Ray et al., 2020)。目前, 关于昆虫诱导植物产生防御的研究主要集中在取食诱导和产卵诱导方面, 关于虫粪诱导植物防御方面的研究还很少, 有待进一步研究。

1.2.2 利己素 昆虫虫粪中存在可以抑制其他个体产卵的信息化学物质, 这些信息化学物质作用于同种个体时起产卵抑制信息素的作用, 作用于异种个体时充当了利己素。研究表明, 海灰翅夜蛾和小地老虎幼虫粪便的溶剂提取物对马铃薯块茎蛾成虫产卵具有抑制作用 (Ahmed et al., 2013b)。取食绿穗苋 *Amaranthus hybridus* 的南部灰翅夜蛾 *Spodoptera eridania* 幼虫虫粪的溶剂提取物能驱避甜菜夜蛾产卵 (Mitchell and Heath, 1985)。将菜薄翅野螟 *Evergestis forficalis* 的虫粪提取液喷洒在植物的叶片可以阻止甘蓝地种

蝇 *Delia radicum* 产卵 (Jones et al., 1988)。

2 虫粪中的信息化学物质在害虫防治上的应用

昆虫信息化学物质在害虫综合治理中具有明显的优势, 已成功地应用于种群监测、大量诱杀和干扰交配中, 并已成为国内外, 特别是欧美等发达国家防治害虫的重要措施 (Witzgall et al., 2010; 林强, 2015)。一些虫粪中的信息化合物也被应用于实际生产中, 特别是在森林害虫的防治中, 虫粪中的聚集信息素被广泛应用。在西部松大小蠹、云杉八齿小蠹 *Ips typographu*、棉铃象甲虫粪中鉴定出的信息素已应用于田间防治中, 有效的控制种群数量, 降低其危害 (Tumlinson et al., 1969; Hedin et al., 1997; 杜家纬, 1988b; Faccoli and Stergulc, 2008; 宋丽文等, 2016)。此外, 一些源自蟑螂粪便的聚集信息素组分及其衍生物已经被加工成商品, 投入市场, 应用于我们的生活之中 (郑卫青等, 2014)。加拿大在 2008 年就已经登记了以德国小蠊粪便提取物为主要成分的引诱剂产品, 我国上海复江生物技术有限公司也合成了基本成分为蟑螂信息素及类似物的 AB 型蟑螂引诱剂 (姜志宽等, 2008)。随着昆虫化学生态研究的不断深入, 越来越多昆虫虫粪中的信息化学物质被发现, 虫粪中信息化学物质的应用也会越来越广泛。

3 虫粪中的信息化学物质研究中存在的问题及展望

随着对昆虫信息化学物质研究的不断深入, 关于虫粪中信息化学物质的研究报道逐渐增多。但是, 虫粪中信息化学物质的研究仍有待加强, 表现在以下方面: 第一, 虫粪在昆虫通信中的作用还无法准确定义。在德国小蠊、家蟋蟀、盘形硕蠊 *Blaberus discoidalis* 的虫粪中鉴定出乙酸, 丙酸, 异丁酸, 丁酸, 异戊酸和戊酸等多种挥发性脂肪酸, 其中丙酸、异戊酸和戊酸对德国小蠊幼虫具有强驱避作用, 异丁酸对德国小蠊幼虫有轻度驱避作用 (Mcfarlane, 1984; Mcfarlane and

Alli, 1985)。目前, 还无法准确定义这些化合物属于哪类信息物质。第二, 植物是植食性昆虫取食和栖息的场所, 是虫粪中信息化学物质的来源之一。光肩星天牛取食不同寄主树木后产生的虫粪对花绒寄甲成虫有不同的引诱活性 (Wei and Jiang, 2011)。研究表明, 单萜(S)-(-)-柠檬烯能够引诱这种生物型的花绒寄甲 (Wei *et al.*, 2013), 可能源自不同寄主树木的光肩星天牛虫粪释放不同含量的(S)-(-)-柠檬烯才导致天敌对虫粪选择性的差异。但是, 目前关于植物挥发物在昆虫体内的转化、吸收过程的研究报道并不多, 寄主植物对虫粪中的信息化学物质(组成、含量)的影响尚未研究清楚。第三, 昆虫的肠道菌群与虫粪中信息化学物质之间的联系也值得我们探究。肠道微生物参与了宿主体内大分子化合物的合成和外源性有毒物质的转化, 可以为昆虫宿主合成信息物质提供助力 (Douglas, 2015; Lin *et al.*, 2015)。有研究表明, 蝗虫粪球中所含的芳香族化合物聚集信息素是维持昆虫群体聚集的关键因素之一, 而肠道微生物的次生代谢产物愈创木酚和少量苯酚是合成聚集信息素的必要组分 (Dillon *et al.*, 2002)。因此, 昆虫肠道微生物与昆虫宿主相互作用的分子机制的研究很有必要。第四, 目前关于昆虫诱导植物产生防御的研究主要集中在取食诱导和产卵诱导方面, 虫粪诱导植物防御方面还需进一步研究。

总之, 在昆虫群体中, 排便行为不是简单的清除食物残渣, 昆虫可以通过这一行为释放某些化学信息, 影响昆虫与其他生物之间的相互作用 (Weiss, 2006)。研究表明, 虫粪可作为一种化学信号在植物、植食性昆虫、天敌之间传递 (Filella *et al.*, 2011; Ray *et al.*, 2020)。因此, 虫粪在植物-昆虫-天敌的三级营养关系中、植物-昆虫间的通信以及昆虫种内和种间通信中所起的作用应是今后研究重点之一。此外, 虫粪中信息化学物质的来源, 即植物挥发物在虫体内的转化路径、昆虫与昆虫肠道微生物的互作机制也是之后的研究重点。这些研究对了解植物-昆虫-天敌的三级营养关系、昆虫-植物的相互作用、昆虫-昆虫体内微生物的共生、以及昆虫种内和种间的通信具有重要的辅助作用。

参考文献 (References)

- Ahmed AAI, Hashem MY, Adel MM, Mohamed SM, Khalil SHS, 2013a. Impact of *Spodoptera littoralis* (Boisd.) and *Agrotis ipsilon* (Hufn.) larval frass on oviposition of conspecific insects. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 46(5): 575–592.
- Ahmed AAI, Hashem MY, Mohamed SM, Khalil SHS, 2013b. Protection of potato crop against *Phthorimaea operculella* (Zeller) infestation using frass extract of two noctuid insect pests under laboratory and storage simulation conditions. *Taylor & Francis*, 46(20): 2409–2419.
- Anbutu H, Togashi K, 2002. Oviposition deterrence associated with larval frass of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Insect Physiology*, 48(4): 459–465.
- Anderson P, Hilker M, Hansson BS, Bombosch S, Schildknecht H, 1993. Oviposition deterring components in larval frass of *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Lepidoptera: Noctuidae): A behavioural and electrophysiological evaluation. *Journal of Insect Physiology*, 39(2): 129–137.
- Arredondo J, Diaz-Fleischer F, 2006. Oviposition deterrents for the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) from fly faeces extracts. *Bulletin of Entomological Research*, 96(1): 35–42.
- Beavers JB, McGovern TP, Adler VE, 1982. *Diaprepes abbreviatus*: Laboratory and field behavioral and attractancy studies. *Environmental Entomology*, 11(2): 436–439.
- Blomquist GJ, Figueroa-Teran R, Aw M, Song M, Gorzalski A, Abbott NL, Chang E, Tittiger C, 2010. Pheromone production in bark beetles. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 40(10): 699–712.
- Chiu-Alvarado P, Rojas JC, 2011. Behavioural responses of bethylid parasitoid species of the coffee berry borer to chemicals cues from host and non-host dust/frass. *Biocontrol*, 56(1): 45–53.
- Chuche J, Xuére A, Thiéry D, 2006. Attraction of *Dibrachys cavus* (Hymenoptera: Pteromalidae) to its host frass volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 32(12): 2721–2731.
- Dillon RJ, Vennard CT, Charnley AK, 2002. A note: Gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone. *Journal of Applied Microbiology*, 92(4): 759–763.
- Ditrick LE, Jones RL, Chiang HC, 1983. An oviposition deterrent for the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), extracted from larval frass. *Journal of Insect Physiology*, 29(1): 119–121.
- Dong Z, Li HX, Meng RX, Wei CG, Shi L, Feng SJ, Meng HW, 2011. Electrophysiological responses in the grasshopper *Oedaleus*

- asiaticus* (Orthoptera: Acrididae) to volatiles from female adult feces. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 26(6): 124–128. [董喆, 李会霞, 孟瑞霞, 魏春光, 史丽, 冯淑军, 孟焕文, 2011. 亚洲小车蝗对其雌成虫粪便挥发物的电生理反应. 华北农学报, 26(6): 124–128.]
- Douglas AE, 2015. Multiorganismal insects: Diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60: 17–34.
- Du JW, 1988a. Insect Pheromone and Its Application. Beijing: China Forestry Publishing House. 3–8. [杜家纬, 1988a. 昆虫信息素及其应用. 北京: 中国林业出版社. 3–8.]
- Du JW, 1988b. Insect Pheromone and Its Application. Beijing: China Forestry Publishing House. 187–188. [杜家纬, 1988b. 昆虫信息素及其应用. 北京: 中国林业出版社. 187–188.]
- Dweck HKM, Ebrahim SAM, Thoma M, Mohamed AAM, Keesey IW, Trona F, Lavista-Llanos S, Svatoš A, Sachse S, Knaden M, Hansson BS, 2015. Pheromones mediating copulation and attraction in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(21): 1–7.
- Faccoli M, Stergulf F, 2008. Damage reduction and performance of mass trapping devices for forest protection against the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Annals of Forest Science*, 65(3): 309.
- Fan LQ, Yan SC, Sun ZH, Meng ZJ, 2013. EAG and behavioral responses of Asian longhorn beetle *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) to plant volatiles. *Chinese Journal of Ecology*, 32(1): 142–148. [范丽清, 严善春, 孙宗华, 孟昭君, 2013. 光肩星天牛对植物源挥发物的触角电位和行为反应. 生态学杂志, 32(1): 142–148.]
- Fan LH, Niu HL, Zhang JT, Liu JL, Yang MH, Zong SX, 2015. Extraction and identification of aggregation pheromone components of *Scolytus schevyrewi* (Coleoptera: Scolytidae) and trapping test. *Acta Ecologica Sinica*, 35(3): 892–899. [范丽华, 牛辉林, 张金桐, 刘金龙, 杨美红, 宗世祥, 2015. 脐腹小蠹聚集信息素的提取鉴定和引诱效果. 生态学报, 35(3): 892–899.]
- Fettkother R, Reddy GV, Noldt U, Dettner K, 2000. Effect of host and larval frass volatiles on behavioural response of the old house borer, *Hylotrupes bajulus* (L.) (Coleoptera: Cerambycidae), in a wind tunnel bioassay. *Chemoecology*, 10(1): 1–10.
- Filella I, Bosch J, Llusia J, Seco R, Penuelas J, 2011. The role of frass and cocoon volatiles in host location by *Monodontomerus aeneus*, a parasitoid of megachilid solitary bees. *Environmental Entomology*, 40(1): 126–131.
- Gong XF, Xie SA, Che XR, Liu SP, Lu SJ, 2018. Extraction and identification of volatiles substances in hindgut and feces of *Agrilus zanthoxylumi*. *Hubei Agricultural Sciences*, 57(20): 79–84. [巩雪芳, 谢寿安, 车显荣, 刘绥鹏, 吕淑杰, 2018. 花椒窄吉丁后肠、粪便挥发物的提取与鉴定. 湖北农业科学, 57(20): 79–84.]
- Guo XJ, Yu QQ, Chen DF, Wei JN, Yang PC, Yu J, Wang XH, Kang L, 2020. 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. *Nature*, 584(7822): 584–588.
- Guo ZY, 2004. Identification of active components in volatiles from fecal volatiles of *Locusta migratoria manilensis*. Master dissertation. Beijing: China Agricultural University. [郭志永, 2004. 东亚飞蝗粪便挥发物中活性成分鉴定. 硕士学位论文. 北京: 中国农业大学.]
- Hedin PA, Dollar DA, Collins JK, Dubois JG, Mulder PG, Hedger GH, Eikenbary RD, 1997. Identification of male pecan weevil pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 23(4): 965–977.
- Hilker M, Klein B, 1989. Investigation of oviposition deterrent in larval frass of *Spodoptera littoralis* (Boisd.). *Journal of Chemical Ecology*, 15(3): 929–938.
- Jiang Y, Lei CL, Zhang ZN, 2002. The aggregation pheromones of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 45(6): 822–832. [姜勇, 雷朝亮, 张钟宁, 2002. 昆虫聚集信息素. 昆虫学报, 45(6): 822–832.]
- Jiang ZK, Chen C, Han ZJ, Zhen WQ, 2008. Efficacy of cockroach attractant on *Periplaneta americana* and *Blattella germanica*. *Chinese Journal of Hygienic Insecticides and Equipments*, 14(5): 339–340. [姜志宽, 陈超, 韩招久, 郑卫青, 2008. 蟑螂引诱剂对美洲大蠊和德国小蠊引诱效果的初探. 中华卫生杀虫药械, 14(5): 339–340.]
- Jiang L, Wei JR, Qiao LQ, Lu XP, 2010. Analysis of volatiles emitted from larval frass of *Apriona swainsoni* (Coleoptera: Cerambycidae) by solid-phase microextraction and GC-MS techniques. *Journal of Environmental Entomology*, 32(3): 357–362. [姜莉, 魏建荣, 乔鲁芹, 卢希平, 2010. 利用固相微萃取技术分析锈色粒肩天牛幼虫粪所含的挥发物成分. 环境昆虫学报, 32(3): 357–362.]
- Jones TH, Cole RA, Finch S, 1988. A cabbage root fly oviposition deterrent in the frass of garden pebble moth caterpillars. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 49(3): 277–282.
- Karlson P, Lüscher M, 1959. Pheromones: A new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183(4653): 55–56.
- Keesey IW, Koerte S, Retzke T, Haverkamp A, Hansson BS, Knaden M, 2016. Adult frass provides a pheromone signature for *Drosophila* feeding and aggregation. *Journal of Chemical Ecology*, 42(8): 739–747.
- Li GQ, Ishikawa Y, 2004. Oviposition deterrents in larval frass of four *Ostrinia* species fed on an artificial diet. *Journal of Chemical*

- Ecology*, 30(7): 1445–1456.
- Li GQ, Ishikawa Y, 2005. Oviposition deterrents from the egg masses of adzuki bean borer, *Ostrinia scapularis* and Asian corn borer, *O. furnacalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115(3): 401–407.
- Li L, Yang C, Chen J, 2020. Identification of active components in adult faeces of *Monolepta hieroglyphica*. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 57(6): 1103–1112. [李伦, 杨陈, 陈静, 2020. 双斑长跗萤叶甲成虫粪便活性成分鉴定. 新疆农业科学, 57(6): 1103–1112.]
- Li SQ, Zhang ZN, 2006. Influence of larval frass extracts on the oviposition behaviour of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Applied Entomology*, 130(3): 177–182.
- Li SQ, Zhang ZN, 2008. EAG responses of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) to volatiles from larval frass and the repellency tests in fields. *Acta Entomologica Sinica*, 51(3): 284–289. [李水清, 张钟宁, 2008. 松墨天牛成虫对幼虫虫粪挥发性物质的触角电位反应及林间驱避试验. 昆虫学报, 51(3): 284–289.]
- Lin Q, 2015. Insect semiochemicals and the prospects of their applications in pest insect integrated management. *Forest Pest and Disease*, 34(1): 38–42. [林强, 2015. 昆虫信息化学物质及其在综合治理中应用的前景. 中国森林虫, 34(1): 38–42.]
- Lin W, Huang C, Song Y, Yen J, Kuo P, Yeh S, Wang P, 2015. Reduced gut acidity induces an obese-like phenotype in *Drosophila melanogaster* and in mice. *PLoS ONE*, 10(10): 1–12.
- Lorenzana LRJ, 2014. Frass volatiles as attractant to the mango pulp weevil [*Sternochetus frigidus* (Fabr.) (Coleoptera: Curculionidae)]. *The Philippine Agricultural Scientist*, 97(4): 385–390.
- Liu ZH, Cao YX, Zhou P, Zhang JH, Lou AR, Chen NZ, 2014. Research and application of semiochemicals of *Dendroctonus* spp. *Forest Pest and Disease*, 33(1): 35–39. [刘增辉, 曹逸霞, 周培, 张俊华, 娄安如, 陈乃中, 2014. 大小蠹信息化学物质研究与应用概述. 中国森林病虫, 33(1): 35–39.]
- Macconnell JG, Borden JH, Silverstein RM, Stokkink E, 1977. Isolation and tentative identification of lineatin, a pheromone from the frass of *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Chemical Ecology*, 3(5): 549–561.
- Mao XZ, Yang B, Ma YQ, Zhao N, 2020. EAG and behavioral responses of *Cacia cretifera tibetana* to seven walnut tree volatiles. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(4): 938–945. [毛祥忠, 杨斌, 马云强, 赵宁, 2020. 西藏簇角缨象天牛对核桃树七种挥发物的 EAG 和行为反应. 应用昆虫学报, 57(4): 938–945.]
- Mcfarlane IE, Steeves E, Alli I, 1983. Aggregation of larvae of the house cricket, *Acheta domesticus* (L.), by propionic acid present in the excreta. *Journal of Chemical Ecology*, 9(9): 1307–1315.
- Mcfarlane JE, 1984. Repellent effect of volatile fatty acids of frass on larvae of german cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). *Journal of Chemical Ecology*, 10(11): 1617–1622.
- Mcfarlane JE, Alli I, 1985. Volatile fatty acids of frass of certain omnivorous insects. *Journal of Chemical Ecology*, 11(1): 59–63.
- Men J, Cao DD, Zhao B, Wang WC, Lui PC, Wei JR, 2017. Behavioral responses of adults of *Dastarcus helophoroides* (Coleoptera: Bothrideridae) populations originated from different hosts to larval frass of *Aromia bungii* (Coleoptera: Cerambycidae) and their control effect on *A. bungii* population. *Acta Entomologica Sinica*, 60(2): 229–236. [门金, 曹丹丹, 赵斌, 王伟超, 刘鹏程, 魏建荣, 2017. 不同寄主来源种群花绒寄甲成虫对桃红颈天牛幼虫虫粪的行为趋性和种群控制效果. 昆虫学报, 60(2): 229–236.]
- Millar JG, Pierce HD, Pierce AM, Oehlschlager AC, Borden JH, Barak AV, 1985. Aggregation pheromones of the flat grain beetle, *Cryptolestes pusillus* (Coleoptera: Cucujidae). *Journal of Chemical Ecology*, 11(8): 1053–1070.
- Mitchell ER, Heath RR, 1985. Influence of amaranthus hybridus L. allelochemicals on oviposition behavior of *Spodoptera exigua* and *S. eridania* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Chemical Ecology*, 11(5): 609–618.
- Mweresa CK, Mukabana WR, Loon JAV, Dicke M, Takken W, 2020. Use of semiochemicals for surveillance and control of hematophagous insects. *Chemoecology*, 30(4): 277–286.
- Nordlund DA, Lewis WJ, 1976. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *Journal of Chemical Ecology*, 2(2): 211–220.
- Obeng-Ofori D, Torto B, Hassanali A, 1993. Evidence for mediation of two releaser pheromones in the aggregation behavior of the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Chemical Ecology*, 19(8): 1665–1676.
- Obeng-Ofori D, Torto B, Njagi PG, Hassanali A, Amiani H, 1994. Fecal volatiles as part of the aggregation pheromone complex of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Chemical Ecology*, 20(8): 2077–2087.
- Obeyskara PT, Legrand A, 2014. The Influence of host species and location in the host detection ability of *Tiphid* (Hymenoptera: Tiphidae) parasitoids. *Environmental Entomology*, 43(6): 1594–1602.
- Ray S, Gaffor I, Acevedo FE, Helms AM, Chuang W, Tooker JF, Luthe DS, 2015. Maize plants recognize herbivore-associated

- cues from caterpillar frass. *Journal of Chemical Ecology*, 41(9): 781–792.
- Ray S, Alves PC, Ahmad I, Gaffoor I, Acevedo FE, Peiffer M, Luthe DS, 2016a. Turnabout is fair play: Herbivory-induced plant chitinases excreted in fall armyworm frass suppress herbivore defenses in maize. *Plant Physiology*, 171(1): 694–706.
- Ray S, Basu S, Rivera-Vega LJ, Acevedo FE, Louis J, Felton GW, Luthe DS, 2016b. Lessons from the far end: Caterpillar frass-induced defenses in maize, rice, cabbage, and tomato. *Journal of Chemical Ecology*, 42(11): 1–12.
- Ray S, Helms AM, Matulis NL, Davidsonlowe E, Grisales W, Ali JG, 2020. Asymmetry in herbivore effector responses: Caterpillar frass effectors reduce performance of a subsequent herbivore. *Journal of Chemical Ecology*, 46(1): 76–83.
- Reddy GVP, Holopainen JK, Guerrero A, 2002. Olfactory responses of *Plutella xylostella* natural enemies to host pheromone, larval frass, and green leaf cabbage volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 28(1): 131–143.
- Renwick JA, Radke CD, 1980. An oviposition deterrent associated with frass from feeding larvae of the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 9(3): 318–320.
- Rogers ME, Potter DA, 2002. Kairomones from scarabaeid grubs and their frass as cues in below - ground host location by the parasitoids *Tiphia vernalis* and *Tiphia pygidialis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102(3): 307–314.
- Shi WP, Yan YY, Zhang L, Wang XD, 2000. Attraction of fecal volatile of *Oriental migratory locust* for the aggregation of its nymphs. *Journal of China Agricultural University*, 5(5): 54–58. [石旺鹏, 严毓骅, 张龙, 王旭东, 2000. 东亚飞蝗粪便挥发物对其蝗蛹的聚集作用初报. 中国农业大学学报, 5(5): 54–58.]
- Silverstein RM, Rodin JO, Wood DL, 1966. Sex attractants in frass produced by male *Ips confusus* in ponderosa pine. *Science*, 154(3748): 509–510.
- Silverstein RM, Brownlee RG, Bellas TE, Wood DL, Browne LE, 1968. Brevicommin: Principal sex attractant in the frass of the female western pine beetle. *Science*, 159(3817): 889–891.
- Song LW, Li WP, Sun W, Zuo TT, Chen YQ, 2016. Control efficacy of aggregation pheromone in mass trapping of *Ips typographus*. *Forest Pest and Disease*, 35(2): 39–41. [宋丽文, 李兴鹏, 孙伟, 左彤彤, 陈越渠, 2016. 聚集信息素大量诱捕防治云杉八齿小蠹效果研究. 中国森林病虫, 35(2): 39–41.]
- Su MW, Zhang ZN, 2007. Development of application for insects semiochemicals. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(4): 477–485. [苏茂文, 张钟宁, 2007. 昆虫信息化学物质的应用进展. 昆虫知识, 44(4): 477–485.]
- Tumlinson JH, Hardee DD, Guelndner RC, Thompson AC, Hedin PA, Minyard JP, 1969. Sex pheromones produced by male boll weevil: Isolation, identification, and synthesis. *Science*, 166(3908): 1010–1012.
- Udayagiri S, Mason CE, 1997. Epicuticular wax chemicals in *Zea mays* influence oviposition in *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 23(7): 1675–1687.
- Wada-Katsumata A, Zurek L, Nalyanya G, Roelofs WL, Zhang A, Schall C, 2015. Gut bacteria mediate aggregation in the *German cockroach*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(51): 15678–15683.
- Wang BH, Zhou XM, Lei CL, 2007. Faeces extracts inducing aggregation in the American cockroach, *Periplaneta americana*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(4): 534–537. [王柏海, 周兴苗, 雷朝亮, 2007. 美洲大蠊粪便粗提物的聚集活性. 昆虫知识, 44(4): 534–537.]
- Wang HJ, Li YL, Li Q, Yang G, Kuang JK, Jiang CX, 2013. Component analysis and bioactivity determination of fecal extract of *Locusta migratoria tibetensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 33(14): 4361–4369. [王海建, 李彝利, 李庆, 杨刚, 匡健康, 蒋春先, 2013. 西藏飞蝗虫粪粗提物的成分分析及其活性测定. 生态学报, 33(14): 4361–4369.]
- Weiss MR, 2003. Good housekeeping: Why do shelter-dwelling caterpillars fling their frass? *Ecology Letters*, 6(4): 361–370.
- Weiss MR, 2006. Defecation behaviour and ecology of insects. *Annual Review of Entomology*, 51: 635–661.
- Wei JR, Jiang L, 2011. Olfactory response of *Dastarcus helophoroides* (Coleoptera: Bothriideridae) to larval frass of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) on different host tree species. *Biocontrol Science and Technology*, 21(11): 1263–1272.
- Wei JR, Lu XP, Jiang L, 2013. Monoterpenes from larval frass of two cerambycids as chemical cues for a parasitoid, *Dastarcus helophoroides*. *Journal of Insect Science*, 13(59): 1–12.
- Wei JR, Su Z, Dong LJ, 2015. Volatile chemical cue for *Dastarcus helophoroides* (Coleoptera: Bothriideridae) discriminating the larval frass of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) larval feeding on different host tree species. *Chinese Journal of Ecology*, 34(10): 2814–2820. [魏建荣, 苏智, 董丽君, 2015. 花绒寄甲辨别光肩星天牛蛀食不同树木所产生虫粪的挥发性化学信号. 生态学杂志, 34(10): 2814–2820.]
- Wen YJ, Li JQ, Han FY, Guo ZL, Wang Y, Jin YJ, 2010. Attractive activities and components of volatiles from frass of *Apriona germari* (Coleoptera: Cerambycidae) feeding on different host plants to *Aprostocetus prolixus* (Hymenoptera: Eulophidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(11): 1281–1286. [温艳菊, 李继泉, 韩

- 永峰, 郭子良, 王宇, 金幼菊, 2010. 取食不同寄主植物桑天牛的虫粪挥发物对桑天牛卵啮小蜂的引诱活性及其组分分析. 昆虫学报, 53(11): 1281–1286.]
- Whittaker RH, 1970. The Biochemical Ecology of Higher Plants. New York: Academic Press. 43–70.
- Witzgall P, Kirsch P, Cork A, 2010. Sex pheromones and their impact on pest management. *Journal of Chemical Ecology*, 36(1): 80–100.
- Wong JW, Verigin V, Oehlschlager AC, Borden JH, Chong L, 1983. Isolation and identification of two macrolide pheromones from the frass of *Cryptolestes ferrugineus* (coleoptera: cucujidae). *Journal of Chemical Ecology*, 9(4): 451–474.
- Wu YH, Heng S, Zhou FC, Zhang HB, Han DB, 2019. Repellent effect of celery volatiles on *Bemisia tabaci*. *Journal of Environmental Entomology*, 41(4): 900–907. [郭亚红, 衡森, 周福才, 张海波, 韩杜斌, 2019. 芹菜植株挥发物对蔬菜蚜虫的驱避作用. 环境昆虫学报, 41(4): 900–907.]
- Xing GN, Li GQ, 2004. Oviposition deterrents in larval frass of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). Contemporary Entomological Research-The 60th Anniversary of the Chinese Entomological Society and the Proceedings of the Symposium. Beijing. 532–535. [邢光南, 李国清, 2004. 棉铃虫幼虫粪便中的产卵抑制剂. 当代昆虫学研究——中国昆虫学会成立 60 周年纪念大会暨学术讨论会论文集. 北京. 532–535.]
- Xu H, Li G, Liu M, Xing GG, 2006. Oviposition deterrents in larval frass of the cotton boll worm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): Chemical identification and electroantennography analysis. *Journal of Insect Physiology*, 52(3): 320–326.
- Yan FM, 2011. Chemical Ecology. Beijing: Science Press. 49–51. [闫凤鸣, 2011. 化学生态学. 北京: 科学出版社. 49–51.]
- Yang XJ, You XF, Li WZ, Gao CN, Sheng ZY, Zhang SH, Yuan GH, 2019. Ecological significance of insect frass. *Insect Research in Central China*, 15: 64–74. [杨晓杰, 游秀峰, 李为争, 高超男, 盛子耀, 张少华, 原国辉, 2019. 虫粪的生态学功能. 华中昆虫研究, 15: 64–74.]
- Ze SZ, Yan ZL, Zhang Z, Ma HF, 2010. Identification and bioassay of aggregation pheromone components of *Pissodes punctatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(3): 293–297. [泽桑梓, 闫争亮, 张真, 马惠芬, 2010. 华山松木蠹象聚集信息素分离鉴定和引诱效果. 昆虫学报, 53(3): 293–297.]
- Zhang XG, Li X, Gao YL, Liu Y, Dong WX, Xiao C, 2019. Oviposition deterrents in larval frass of potato tuberworm moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Neotropical Entomology*, 48(3): 1–7.
- Zhao HY, Tang LD, Liang YP, Qing S, Ji XC, 2016. Influence of extracts from larval *Spodoptera exigua* frass on their feeding and oviposition. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 37(6): 1177–1181. [赵海燕, 唐良德, 梁延坡, 林珠凤, 秦双, 吉训聪, 2016. 虫粪提取物对甜菜夜蛾成虫产卵和幼虫取食的影响. 热带作物学报, 37(6): 1177–1181.]
- Zheng WQ, Chen HY, Liu XQ, Ma HM, Han ZJ, Jiang ZK, 2014. A brief review of the researching situation and application of insect pheromones. *Chinese Journal of Hygienic Insecticides and Equipments*, 20(6): 591–594. [郑卫青, 陈海婴, 柳小青, 马红梅, 韩招久, 姜志宽, 2014. 昆虫信息素研究与应用概况. 中华卫生杀虫药械, 20(6): 591–594.]
- Zhou N, Li LS, Jiang ZL, Liu HP, Huai KY, Shu NB, 1997. The study of aggregation pheromones of *Tomicus yunnanensis*. *Journal of West China Forestry Science*, (2): 23–41. [周楠, 李丽莎, 蒋昭龙, 刘宏屏, 槐可跃, 舒凝碧, 1997. 云南松纵坑切梢小蠹聚集信息素研究. 云南林业科技, (2): 23–41].