

植物次生代谢物对植食性昆虫 防御作用的研究进展*

赖城玲** 张 珺 申屠旭萍 郝培应 庞 琨*** 俞晓平***

(中国计量大学生命科学学院浙江省生物计量与检验检疫重点实验室, 杭州 310018)

摘 要 次生代谢物在植物应对植食性昆虫防御反应中发挥重要作用。植物被昆虫取食后, 会诱导激活植物防御信号通路, 进而合成并积累大量植物次生代谢物。植物次生代谢物对植食性昆虫的防御作用方式多样, 包括对昆虫产生致死作用、驱避和拒食作用、干扰酶活性、影响其生长发育和繁殖以及影响其体内共生菌, 并通过招募昆虫天敌来间接防御。本文阐述了植物次生代谢物对植食性昆虫的防御作用相关研究进展, 有助于了解次生代谢物在植物-昆虫互动中的作用, 为构建生态友好和可持续发展的绿色防控模式提供理论依据。

关键词 次生代谢物; 植食性昆虫; 防御作用; 生物防治; 绿色防控

Review of how secondary metabolites defend plants against herbivorous insects

LAI Cheng-Ling** ZHANG Jun SHENTU Xu-Ping
HAO Pei-Ying PANG Kun*** YU Xiao-Ping***

(Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biometrology and Inspection & Quarantine, College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China)

Abstract Secondary metabolites play an important role in the defense of plants against herbivorous insects. Attack by herbivorous insects activates a plant's defense signal pathway, causing it to synthesize a large number of secondary metabolites. These secondary metabolites have a variety of adverse effects on herbivorous insects, including lethality, repellence, appetite suppression and interference with enzyme activity. They can also influence insects' growth, development, reproduction and symbiotic bacteria, and attract predators of herbivorous insects. This article reviews research on the defensive properties of plant secondary metabolites, and provides a theoretical basis for developing more environmentally-friendly, and sustainable, methods of pest control.

Key words secondary metabolic; herbivorous insects; defensive effects; biological prevention; sustainable control

在植物与昆虫的长期互动中, 植物进化出多种对植食性昆虫的适应机制, 其中植物合成次生代谢物是此防御机制的重要组成部分 (Maag *et al.*, 2015; Divekar *et al.*, 2022)。德国 Stahl (1888) 首先注意到植物有抵抗昆虫的成分, 称此种植物

具有化学抗虫性的特点。1891 年, Kossel 首次提出植物次生物质的概念 (Bell and Charlwood, 1980), 认为初生代谢物是在植物的基本生长和发育过程中发挥作用的物质, 而次生代谢物是在植物体内的含量具有组织特异性, 生物活性多

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金区域创新发展联合基金重点支持项目 (U21A20223); 国家自然科学基金青年基金项目 (31901874); 浙江省“领雁”计划项目 (2022C02047); 浙江省自然科学基金项目 (LY20C140005, Q18C140004)

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

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: pangk@cjlu.edu.cn; yxp@cjlu.edu.cn

收稿日期 Received: 2022-06-09; 接受日期 Accepted: 2022-08-16

样,且对植物生长几乎不起作用的一类物质,根据其结构和性质,通常包含酚类、萜类以及含氮化合物等(陈晓亚和刘培,1996)。植物次生代谢物中的每一大类都包含成千上万种化合物,这些物质起着各种生理和生态作用,如抗菌、抗虫、抗氧化、细胞毒性以及化感作用(Wang et al., 2018),其中也有一些植物次生代谢物会在植物生长中发挥作用,如植物生长调节剂吲哚乙酸、赤霉素、叶绿素和类胡萝卜素等(孙立影等,2009)。次生代谢物参与植物防御反应的调控机制错综复杂,各种防御信号途径组成植物防御网络,从而有效的帮助植物抵御各种生物胁迫。因此,植物次生代谢物对植食性昆虫的防御作用机理受到各国研究人员的广泛关注,成为害虫防治研究工作的热点问题。

植物自身拥有对害虫的防御机制,而次生代谢物是此防御机制的重要组成部分。次生代谢物对植食性昆虫防御作用主要分为以下几个方面:忌避与拒食、干扰昆虫体内酶活性、抑制生长发育、致死、引诱昆虫天敌及影响昆虫共生菌等。

1 对昆虫产生忌避或拒食作用

当寄主植物遭受昆虫取食时,次生代谢物的含量会发生显著变化(胡增辉等,2009),其中有一些次生代谢物会对昆虫产生忌避或拒食作用,从而影响昆虫对寄主植物的选择。

挥发性次生代谢物是寄主植物对昆虫产生忌避作用的关键物质。利用“Y”形嗅觉仪测试山楂叶螨 *Tetranychus viennensis* Zacher 和二斑叶螨 *Tetranychus urticae* Koch 对不同植物挥发性气味的选择性研究,结果显示山楂叶螨对火炬树 *Rhus typhina* 叶片的挥发性物质表现出忌避性,而二斑叶螨对木瓜 *Carica papaya* L.、银杏 *Ginkgo biloba* L. 叶片表现出忌避性(刘学辉,2007)。番茄 *Solanum lycopersicum* L. 与苍耳 *Xanthium sibiricum* 的挥发性次生代谢物均对小菜蛾 *Plutella xylostella* (Linnaeus) 成虫具有显著的忌避作用(苏旭,2010;夏吟,2015)。墨西哥柏木 *Cupressus lusitanica* Miller 中的伞形酮和 α -蒎烯对赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* Herbst 有很强

的忌避作用,也可作为该害虫的忌避剂(Bett et al., 2016)。芦荟 *Aloe vera* 提取物对桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* Hendel 的取食有忌避作用且持续时间较长,可作为各类水果对桔小实蝇的忌避剂使用(李智伟等,2017)。李洪等(2016)研究证实薇甘菊 *Mikania micrantha* Kunth 次生代谢物对棕榈科植物的寄主昆虫椰心叶甲 *Brontispa longissima* 具有显著的忌避作用。悬铃木方翅网蝽 *Corythucha ciliate* Say 成虫对多种非寄主植物如雪松 *Cedrus deodara*、华山松 *Pinus armandii* Franch.、白皮松 *Pinus bungeana* Zucc. 和构树 *Broussonetia papyrifera* 等的挥发性次生代谢物有显著的忌避性,其中构树叶片提取物的最高忌避率为 74.84%(庄敏,2019)。

有些次生代谢物会对昆虫产生拒食作用,从而减少其对寄主植物的伤害。有研究人员利用刺探电位图谱(Electrical penetration graph, EPG)技术研究了在人工取食液中褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 口针的刺探行为,研究结果发现在添加了苦杏仁酸的饲料中非刺探波形持续时间占比较对照组增加,并且随着苦杏仁酸浓度的升高,非刺探波形持续时间占比不断增加,此外,褐飞虱在苦杏仁酸处理的水稻上取食后需要花更多的时间爬动或休息,证明了苦杏仁酸对褐飞虱有明显的拒食作用(Jin et al., 2011;金亮等,2011)。从抗性水稻 *Oryza sativa* L. 品种 IR36 中提取得到麦黄酮,研究表明,麦黄酮对褐飞虱若虫和成虫的影响均表现为拒食作用(凌冰等,2007)。野生番茄中产生的 β -石竹烯和 α -蒎烯,以及 α -檀香烯、 α -佛手碱和 β -佛手碱等物质对马铃薯蚜虫具有显著的拒食作用(Wang et al., 2021)。从红桤木 *Alnus rubra* 的叶片和树皮中分离得到的二芳基庚烷类化合物经实验证明对卷心菜螟 *Trichoplusia ni*、白斑螟 *Orgyia leucostigma* 和秋螟 *Hyphantria cunea* 等昆虫表现出显著的拒食活性,且无毒性作用(Lea et al., 2021)。李路莎等(2018)用桑 *Morus alba* L.、洋白蜡 *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.、臭椿 *Ailanthus altissima*、白榆 *Ulmus pumila* L. 和黑杨 *Populus nigra* 等 8 种被美国白蛾 *Hyphantria cunea* 危害程度不同的植物为寄主,通过室内饲喂美国白蛾 4 龄幼虫,

结果发现寄主植物叶片中类黄酮的含量与美国白蛾的取食量呈显著负相关。对美国白蛾防治的野外试验中, 将银杏黄酮和银杏内酯喷施在 24 棵柳树枝条上, 发现喷施了外源次生代谢物的枝条均显示出对美国白蛾幼虫有显著的拒食作用 (Pan *et al.*, 2016)。

2 干扰昆虫体内酶活性

一些次生代谢物可通过影响植食性昆虫体内酶活性进行防御作用, 同时昆虫在应对植物有毒成分时也会通过改变体内酶活性来不断适应寄主植物 (Ling *et al.*, 2019; 王振越, 2020)。次生代谢物主要作用的昆虫酶系为解毒酶, 主要包括细胞色素 P450 (Cytochrome P450s, P450s)、谷胱甘肽-S-转移酶 (Glutathione S-transferase, GSTs) 和羧酸酯酶 (Carboxylesterases, CarE) (王振越, 2020)。此外, 乙酰胆碱酯酶 (Acetylcholinesterase, AChE) 是某些有毒物质的靶标酶, 也与次生代谢物的关系密切 (Yang *et al.*, 2013)。

次生代谢物对昆虫体内酶的影响往往是协同作用的, 研究表明没食子酸对美国白蛾相关解毒酶以及乙酰胆碱酯酶的活性均有显著影响, 没食子酸能诱导 P450s 的活性, 但对 CarE 和 AChE 均表现出抑制作用, 对 GSTs 的活性影响表现为在低浓度时促进, 高浓度时抑制, 可能是昆虫解毒酶无法在高浓度时有效代谢有毒物质 (武磊等, 2020)。不同次生代谢物对同种昆虫的作用效果也存在差异, 单宁和绿原酸对美国白蛾的 CarE 活性均表现出强烈的抑制作用, 而水杨苷则可以激活 CarE 的活性 (刘晓霞, 2020)。水杨苷对舞毒蛾 *Lymantria dispar* 幼虫体内的 GSTs 和 P450s 活性也有显著诱导作用, 这两种酶可能主要参与了舞毒蛾对水杨苷的解毒代谢过程 (Wang *et al.*, 2019; 王振越, 2020)。许多黄酮类次生代谢物对昆虫体内主要酶系均有显著影响。Ling 等 (2019) 借助 qPCR 手段研究发现异黄酮可诱导细胞色素 P450 和谷胱甘肽-S-转移酶相关基因的表达, 而未显示出对乙酰胆碱酯酶的基因表达的影响。在一定的时间与浓度条件下,

单宁酸对楸螟 *Omphisa plagialis* Wileman 主要解毒酶和乙酰胆碱酯酶有显著抑制效果 (Yuan *et al.*, 2020)。植物精油是从芳香植物中提取的次生代谢物组合而成, 在防御昆虫方面已被广泛应用, 相关研究发现, 植物精油及其主要成分如百里香酚、香芹酚及牛至油等可以抑制抗性群体中的细胞色素 P450; 丁香酚对乙酰胆碱酯酶有明显的抑制活性 (万炜等, 2020; Gaire *et al.*, 2021)。

植物次生代谢物除了会影响昆虫的主要解毒酶与乙酰胆碱酯酶外, 还可对其他酶系产生影响 (万炜等, 2020; Mashhoor *et al.*, 2021)。芥酸可降低榆叶甲虫 *Xanthogaleruca luteola* 3 龄幼虫的 α -淀粉酶、脂肪酶和蛋白酶的释放, 进一步研究表明芥酸对肠道消化酶释放的调节作用是通过影响榆叶甲虫心脏活性肽来实现的 (Mashhoor *et al.*, 2021)。枸杞木虱 *Paratrioza sinica* 体内的 $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$ 酶和 $\text{Ca}^{2+} - \text{Mg}^{2+} - \text{ATP}$ 酶在丁香酚、肉桂油、 α -松油醇和香茅油的处理下均受到显著的抑制作用 (万炜等, 2020)。从华蟹甲草 *Sinacalia tangutica* (Maxim.) B. Nord 中分离出来的 2 种次生代谢物经实验证明对家蝇体内的乙酰胆碱酯酶、ATP 酶、过氧化氢酶和过氧化物酶的活性均有不同程度的诱导作用 (周利娟等, 2006)。总之, 次生代谢物在对昆虫产生其他负面影响的同时, 也会导致昆虫体内酶活性的变化。

3 抑制昆虫生长发育

植物次生代谢物可影响昆虫的生长发育, 导致昆虫发育历期延长和体重下降等现象 (Rosado *et al.*, 2019; Ma *et al.*, 2021; Chabaane *et al.*, 2022; 汪彤等, 2021)。

黄酮类物质对昆虫的生长发育具有显著影响 (Chen *et al.*, 2018a; Puri *et al.*, 2022)。例如, 槲皮素、芦丁和京尼平均对黄粉虫 *Tenebrio molitor* 的生长有抑制作用, 其中京尼平对黄粉虫的生长发育抑制作用最强, 可使其幼虫期与对照相比显著延长, 化蛹率降低且畸形蛹增多 (汪彤等, 2021)。槲皮素还可限制斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* Fabricius 和棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 的幼虫的生长, 使其体重下降 (Chen

et al., 2018a; *Su et al.*, 2018)。单宁酸能降低昆虫对食物的消化率且延长幼虫的生长历期, 其因为单宁酸与昆虫体内的消化酶结合, 降低了消化酶的活性, 导致昆虫的消化吸收能力下降, 从而影响昆虫的生长发育 (*Feeny*, 1970; *Chen et al.*, 2018b)。单宁酸处理的舞毒蛾幼虫死亡率显著, 不能正常完成蜕皮, 到 4 龄期时完全死亡 (王晓丽等, 2014)。盖式壁蝓 *Piezodorus guildinii* 若虫经高含量类黄酮喂养后, 也无法完成蜕皮, 其原因是若虫基本物质的同化作用被减弱, 使其在到达蜕皮前无法累积足够的营养物质, 从而导致了死亡率的升高 (*Bentivenha et al.*, 2018)。在对美国白蛾防治的研究中, 王沫等 (2020) 利用单宁、黄酮和水杨甙等化合物与人工饲料饲喂美国白蛾, 研究发现各处理组的幼虫体质量均低于对照组, 单宁处理组的幼虫在未化蛹时即全部死亡。绿原酸对美国白蛾的生长发育同样存在抑制作用, 而水杨苷的作用效果在一定的含量阈值内表现为促进作用, 在阈值之外则无影响 (刘晓霞, 2020)。研究发现棉花 *Gossypium* spp. 中的棉酚和单宁的含量在盐胁迫下均会随着盐浓度的升高而升高, 进而导致棉花害虫棉叶螨 *Tetranychus cinnabarinus* 的种群数量减少, 发育历期显著延长 (*Ma et al.*, 2021)。白杨素和白花丹素同属于黄酮类化合物, 均对昆虫的生长发育有抑制作用, 是植物源杀虫剂的新一代环保候选物质。研究发现白杨素对瓜实蝇 *Zeugodacus cucurbitae* 低龄幼虫的生长抑制效果显著, 在最高浓度下不能孵化出成虫 (*Puri et al.*, 2022); 白花丹素对斜纹夜蛾的生长有抑制作用, 并导致其幼虫大量死亡 (*Rahman-Soad et al.*, 2021)。同样, 生物碱类化合物也参与了寄主植物对昆虫的防御作用。咖啡因是一种神经活性物质, 它会不同程度的影响人类的活动及生理状态, 有研究将蚜虫暴露于含有咖啡因的人工饲料中, 所有蚜虫均在到达生殖期之前死亡, 以及若虫在达到 3 龄之前全部死亡 (*Tougeron and Hance*, 2022)。除此之外, 辣椒 *Capsicum annuum* L. 产生的次生代谢物辣椒素可使昆虫幼虫的发育时间延长, 且化蛹成功率降低, 成虫羽化率也会受到抑制

(*Chabaane et al.*, 2022)。Rosado 等 (2019) 发现喂食秘鲁狼蛛 *Dysdercus peruvianus* 幼虫含有板栗茎中分离得到的萜烯类或者二苯甲酮的饲料, 大多数昆虫因蜕皮附着在腹部而死亡且无法发育, 从而干扰幼虫蜕皮和变态以及身体变形。

4 对昆虫的致死作用

一些植物的次生代谢物通过直接毒杀昆虫来达到对植株本身的保护, 有致死作用的次生代谢物主要有生物碱类、鱼藤酮类、除虫菊酯类、楝科植物和植物精油等, 这些化合物已被广泛应用于植物源杀虫剂, 其作用的主要方式为胃毒和触杀 (刘平, 2019)。

苦皮藤素是目前研究最广泛的植物源杀虫剂之一, 其中最先报道的对昆虫具有致死作用的化合物是苦皮藤素 II、III、V, 这些物质与其他植物源杀虫剂一样对昆虫只有胃毒作用, 没有触杀活性 (吴文君等, 2001)。虽然都为胃毒作用, 但不同次生代谢物的作用机理可能存在差异。例如, 苦皮藤素 V 对粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 的毒杀作用是由于其破坏了粘虫的中肠肠壁的细胞质膜和内膜系统, 但对中肠的主要消化酶活性无影响 (刘惠霞等, 1998)。而川楝素对菜粉蝶 *Pieris rapae* 幼虫和草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 的致死作用则表现为对昆虫的中肠细胞造成严重损伤, 使其神经传导受阻, 造成昆虫死亡 (*Mordue and Blackwell*, 1993; 张兴, 1993)。此外, 也有许多次生代谢物对昆虫表现为触杀致死, 如单萜类化合物丁香酚和 α -松油醇对枸杞木虱成虫均有触杀作用, 且丁香酚的触杀毒性更强 (万炜等, 2020)。有研究表明, 薇甘菊提取物对椰心叶甲和椰子坚蚜 *Cerataphis lataniae* 均有胃毒作用, 但其对椰子坚蚜还存在触杀活性, 说明同一植物对不同种昆虫的致死方式也可能存在一定的差异 (钱军等, 2015a, 2015b)。

除某些植物次生代谢物对昆虫的胃毒与触杀致死作用外, 一些酚类物质还可以通过在昆虫体内累积, 并且可能导致鞣化激素或蜕皮激素发生异常, 从而引起昆虫的死亡。棉铃虫幼虫在取

食含香豆素和肉桂酸的饲料后, 体重会快速下降, 死亡率升高 (Dixit *et al.*, 2017)。酰基糖是番茄防御螨虫的重要有毒次生代谢物, 并于螨虫在番茄茎上活动时不断累积最终导致死亡 (Paspati *et al.*, 2021)。夹竹桃科次生代谢物可致草地贪夜蛾 2 龄幼虫在取食后全部死亡, 但对 3 龄若虫的死亡率就会显著降低, 对其 4 龄若虫几乎不致死 (de Leao *et al.*, 2020)。因此, 不同次生代谢物对昆虫的毒害方式与毒害程度都会有所不同, 还可能受昆虫生长状态的影响。

5 引诱昆虫天敌

在遭受植食性昆虫攻击时释放的植物挥发性次生代谢物被许多不同的昆虫天敌 (Turlings and Erb, 2018; Erb *et al.*, 2021) 用作宿主位置线索, 这些挥发性物质主要包括萜类和吲哚类化合物。

植食性昆虫的口腔分泌物可引起寄主植物响应产生挥发性次生代谢物吸引昆虫天敌, 例如, 甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 口腔分泌物可快速刺激玉米 *Zea mays* 植株中茉莉酸和乙烯的产生, 从而增强对拟寄生蜂的吸引力 (Huffaker *et al.*, 2013)。一些糖类、脂肪酸类口腔分泌物也可以诱导植株产生挥发物吸引天敌, 如烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫的口腔分泌物可以诱导烟草释放反式- α -香柑油烯和己烯酯吸引烟草天蛾天敌 (Gaquerel *et al.*, 2009)。这些口腔分泌物中存在的可以诱导寄主植株释放相关次生代谢物的现象称为植物对植食性昆虫相关分子模式 (Herbivore associated molecular patterns, HAMPs) (张月白和姜永根, 2020)。绿叶挥发物 (Green leaf volatiles, GLVs) 在一定程度上能够增强 HAMPs 的作用, 例如, 拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中的 (*E*)-2-己烯醛和 (*Z*)-3-烯己酸甲酯可增强对寄生蜂的吸引力及寄生卵率 (Shiojiri *et al.*, 2006)。

一种次生代谢物对昆虫天敌的引诱, 也会因不同昆虫的取食而改变。如在水稻遭受褐飞虱取食后释放的 β -(*E*)-石竹烯会增强对稻虱缨小蜂 *Anagrus* sp. 的吸引力 (戈林泉等, 2009); 在研

究中发现, 玉米释放的 β -(*E*)-石竹烯会引诱其幼虫寄生蜂寄生 (Tamiru *et al.*, 2017)。而经玉米根虫取食为害的玉米植株释放大量 β -(*E*)-石竹烯被合成诱饵吸引昆虫病原线虫 (Xavier Chiriboga *et al.*, 2017; Block *et al.*, 2019)。

北美一枝黄花 *Solidago altissima* 在被实蝇科害虫为害后会释放 β -法呢烯, 吸引蚜虫寄生 (Thomas *et al.*, 2019); 另有研究证实寄主植物释放的 β -法呢烯可以远距离吸引蚜虫的天敌寄生 (Wang *et al.*, 2022), 因此, β -法呢烯在植物引诱害虫天敌中发挥了重要作用。健康番茄植株在遭受烟粉虱 *Bemisia tabaci* 和温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 侵染后释放的萜烯类化合物 (石竹烯、3-萜烯、 β -罗勒烯、 β -月桂烯和 α -水芹烯) 均能引诱丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 寄生, 进而保护番茄植株 (Ayelo *et al.*, 2021; Chen *et al.*, 2021)。此外, 许多蚜虫的捕食者都会受到不同植物次生代谢物的吸引, 例如, 异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 会被蛇床子 *Cnidium monnieri* 释放的 1,2-二乙苯和对二乙苯吸引 (Cai *et al.*, 2020); 食蚜蝇会受到植物所释放的水杨酸甲酯的引诱 (Rodriguez-Saona *et al.*, 2020)。随着对植物、植食性昆虫及其天敌三者之间关系的研究, 化学信息素已成为害虫防治的方法之一。

6 影响昆虫体内共生菌

有研究发现植物防御可通过启动肠道渗漏综合症与昆虫肠道细菌相互作用达成, 例如, 一些植物凝集素会改变肠道细胞膜透性, 使得肠道细菌感染细胞, 最终破裂中肠上皮细胞, 致昆虫死亡 (Mason *et al.*, 2019)。在研究抗、感水稻品种对褐飞虱种群肠道菌群的影响中, 发现以两种水稻取食的肠道菌群分布存在显著差异, 以抗性水稻品种为食的褐飞虱肠道菌群丰度明显高于以感性水稻品种为食的褐飞虱肠道检测到的菌群丰度, 在分类学上两个亚优势类别的种群丰度差异显著 (Wang *et al.*, 2021)。在研究不同抗、感水稻品种对褐飞虱肠道菌群的影响中, 发现褐飞虱肠道中的优势菌群变形菌门细菌在褐飞虱取食 3 d 前, 取食 TN1 和取食 ZH11 水稻相比于

取食 RHT 水稻的菌群数量较少; 还发现取食 RHT 水稻的褐飞虱菌群多样性相对丰富(李海超等, 2021)。相关研究表明, 乌头碱和尼古丁能够影响松毛虫 *Dendrolimus superans* 幼虫肠道中的优势细菌及其丰度(Zeng *et al.*, 2020)。植物精油对植食性昆虫的共生菌也有影响, 如德国小蠊 *Blattella germanica* 在不同精油处理中, 肠道共生菌种群的群落多样性具有显著差异, 其中巴豆植物精油可导致微生物丰度提高, 而百合植物精油对肠道菌群有抑制作用但不明显(贾俊清, 2018)。关于植物、植食性昆虫及其共生菌的研究正在迅速增加, 然而, 最新的研究表明三者之间的关系是复杂多变的, 因此研究次生代谢物如何影响昆虫体内共生菌将对进一步探明三者之间的关系具有重要意义(Wielkopolan and Obrepalska, 2016)。

7 总结与展望

对于绝大多数植食性昆虫而言, 植物次生代谢物对其生长、发育和繁殖产生重要影响, 并在化学防御中发挥重要作用, 同时植物次生代谢物对人体和环境具有低毒性(Divekar *et al.*, 2022), 对于发展绿色可持续农业有重要意义。目前, 已有部分植物次生代谢物产品被应用于人们的生产生活中, 如从各种植物(柠檬草 *Cymbopogon citratus* (DC.) Stapf、桉树 *Eucalyptus* spp.、迷迭香 *Rosmarinus officinalis* L.、生姜 *Zingiber officinale* Roscoe 等)中提取出来的植物精油被应用于蚊虫趋避剂(Tripathi *et al.*, 2000; Goodine and Oelgemöller, 2020; Li *et al.*, 2021); 印楝素、苦楝素和异黄酮等物质已有报道作为昆虫拒食剂(Morimoto *et al.*, 2006; Qiao *et al.*, 2014); 生物碱类、鱼藤酮类和除虫菊酯类等化合物已被作为植物源杀虫剂广泛应用(刘平, 2019; Souto *et al.*, 2021)。因此, 研究植物次生代谢物并明确其作用机理是开展害虫绿色防控研究的重要内容, 对开发新型植物源趋避剂、拒食剂、杀虫剂以及创新抗虫植物种质资源具有巨大的价值。

另一方面, 植物次生代谢物对植食性昆虫共生菌影响的研究还较为缺乏, 而共生菌介导的协

助昆虫适应寄主植物的研究则较为广泛, 例如, 马铃薯甲虫幼虫唾液中含有的假单胞菌可帮助其抑制茉莉酸(Jasmonic acid, JA)诱导的防御基因表达(赵婵等, 2019)。对咖啡浆果螟 *Hypothenemus hampei* 的肠道微生物研究证明, 肠道微生物在咖啡因解毒中的作用, 提高了咖啡浆果螟的适应性(Ceja-Navarro *et al.*, 2015)。还有研究表明, 昆虫肠道微生物参与了宿主消化和对有毒次生代谢物的解毒代谢过程, 如油菜蚤跳甲 *Psylliodes punctifrons* 中的肠道泛菌属细菌(Shukla and Beran, 2020)、山茶象甲 *Curculio chinensis* 肠道中的不动杆菌属细菌(Zhang *et al.*, 2020)和橄榄蝇 *Bactrocera oleae* 幼虫肠道共生菌(Blow *et al.*, 2019)均参与协助宿主对有毒次生代谢物的代谢作用, 从而帮助宿主获得相关抗性。同时, 如前文所述, 次生代谢物对共生菌的菌群多样性和结构均有影响。但是次生代谢物在植物-昆虫互动中对共生菌的作用尚不明确, 有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Ayelo PM, Yusuf AA, Pirk CWW, Mohamed SA, Chailleux A, Deletre E, 2021. The role of *Trialeurodes vaporariorum*-infested tomato plant volatiles in the attraction of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). *J. Chem. Ecol.*, 47(2): 192–203.
- Bell AE, Charlwood BV, 1980. Secondary Plant Products. *Encyclopedia of Plant Physiology New*. Berlin: Springer-Verlag. 8: 1–10.
- Bentivenha JPF, Canassa VF, Baldin ELL, Borguini MG, Lima GPP, Lourencao AL, 2018. Role of the rutin and genistein flavonoids in soybean resistance to *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae). *Arthropod Plant Interact*, 12(2): 311–320.
- Bett PK, Deng AL, Ogendo JO, Kariuki ST, Kamatenesi-Mugisha M, Mihale JM, Torto B, 2016. Chemical composition of *Cupressus lusitanica* and *Eucalyptus saligna* leaf essential oils and bioactivity against major insect pests of stored food grains. *Ind. Crops Prod.*, 82: 51–62.
- Block AK, Vaughan MM, Schmelz EA, Christensen SA, 2019. Biosynthesis and function of terpenoid defense compounds in maize (*Zea mays*). *Planta*, 249(1): 21–30.
- Blow F, Gioti A, Goodhead IB, Kalyva M, Kampouraki A, Vontas J, Darby AC, 2019. Functional genomics of a symbiotic community: Shared traits in the olive fruit fly gut microbiota. *Genome Biol. Evol.*, 12(2): 3778–3791.
- Cai ZP, Ouyang F, Su JW, Zhang XR, Liu CL, Xiao YL, Zhang JP,

- Ge F, 2020. Attraction of adult *Harmonia axyridis* to volatiles of the insectary plant *Cnidium monnieri*. *Biol. Control*, 143: 104189.
- Ceja-Navarro JA, Vega FE, Karaoz U, Hao Z, Jenkins S, Lim HC, Kosina P, Infante F, Northen TR, Brodie EL, 2015. Gut microbiota mediate caffeine detoxification in the primary insect pest of coffee. *Nat. Commun.*, 6: 7618.
- Chabaane Y, Arce CM, Glauser G, Benrey B, 2022. Altered capsaicin levels in domesticated chili pepper varieties affect the interaction between a generalist herbivore and its ectoparasitoid. *J. Pest Sci.*, 95(2): 735–747.
- Chen CS, Zhao C, Wu ZY, Liu GF, Yu XP, Zhang PJ, 2021. Whitefly-induced tomato volatiles mediate host habitat location of the parasitic wasp *Encarsia formosa*, and enhance its efficacy as a bio-control agent. *Pest Manag. Sci.*, 77(2): 749–757.
- Chen CY, Han P, Yan WY, Wang SY, Shi XY, Zhou XG, Desneux N, Gao XW, 2018a. Uptake of quercetin reduces larval sensitivity to lambda-cyhalothrin in *Helicoverpa armigera*. *J. Pest Sci.*, 91(2): 919–926.
- Chen H, Liu J, Cui K, Lu Q, Wang C, Wu HX, Yang ZX, Ding WF, Shao SX, Wang HY, Ling XF, King-Jones K, Chen XM, 2018b. Molecular mechanisms of tannin accumulation in *Rhus* galls and genes involved in plant-insect interactions. *Sci. Rep.*, 8(1): 9841.
- Chen XY, Liu P, 1996. Molecular biology and genetic engineering of plant secondary metabolism. *Life Sci.*, 8(2): 8–11. [陈晓亚, 刘培, 1996. 植物次生代谢的分子生物学及基因工程. 生命科学, 8(2): 8–11.]
- Chiriboga MX, Campos-Herrera R, Jaffuel G, Röder G, Turlings TCJ, 2017. Diffusion of the maize root signal (*E*)- β -caryophyllene in soils of different textures and the effects on the migration of the entomopathogenic nematode *Heterorhabditis megidis*. *Rhizosphere*, 3(1): 53–59.
- de Leao RM, Cruz JVS, Ramos VM, de Almeida VT, Gorni PH, Camargo RdS, Pacheco AC, de Lima LV, Forti LC, 2020. Secondary metabolites of *Asclepias curassavica* (Apocynaceae) and its effects on food preference and mortality of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Emir. J. Food Agr.*, 32(8): 583–590.
- Divekar PA, Narayana S, Divekar BA, Kumar R, Gadratagi BG, Ray A, Singh AK, Rani V, Singh V, Singh AK, Kumar A, Singh RP, Meena RS, Behera TK, 2022. Plant secondary metabolites as defense tools against herbivores for sustainable crop protection. *Int. J. Mol. Sci.*, 23(5): 2690.
- Dixit G, Praveen A, Tripathi T, Yadav VK, Verma PC, 2017. Herbivore- responsive cotton phenolics and their impact on insect performance and biochemistry. *J. Asia Pac. Entomol.*, 20(2): 341–351.
- Erb M, Züst T, Robert CAM, 2021. Using plant chemistry to improve interactions between plants, herbivores and their natural enemies: Challenges and opportunities. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 70(4): 262–265.
- Feeny P, 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51(4): 565–581.
- Gaire S, Zheng W, Scharf ME, Gondhalekar AD, 2021. Plant essential oil constituents enhance deltamethrin toxicity in a resistant population of bed bugs (*Cimex lectularius* L.) by inhibiting cytochrome P450 enzymes. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 175(5): 104829.
- Gaquerel E, Weinhold A, Baldwin IT, 2009. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphigidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. VIII. an unbiased GCxGC-ToFMS analysis of the plant's elicited volatile emissions. *Plant Physiol.*, 149(3): 1408–1423.
- Ge LQ, Zhou GX, Wang Q, Zhu SD, Lou YG, 2009. Cloning and prokaryotic expression of rice gene encoding β -caryophyllene synthase and its genetic transformation. *J. Zhejiang Univ.*, 35(4): 365–371. [戈林泉, 周国鑫, 王祺, 祝树德, 娄永根, 2009. 水稻 β -石竹烯合成酶基因 OsCAS 的克隆鉴定、原核表达及其遗传转化. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 35(4): 365–371.]
- Goodine T, Oelgemöller M, 2020. *Corymbia citriodora*: A valuable resource from australian flora for the production of fragrances, repellents, and bioactive compounds. *ChemBioEng Rev.*, 7(6): 170–192.
- Huffaker A, Pearce G, Veyrat N, Erb M, Turlings TC, Sartor R, Shen Z, Briggs SP, Vaughan MM, Alborn HT, Teal PE, Schmelz EA, 2013. Plant elicitor peptides are conserved signals regulating direct and indirect antiherbivore defense. *P. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 110(14): 5707–5712.
- Hu ZH, Yang D, Shen YB, 2009. Difference of phenolic contents in leaves of *Populus simonii* x *P. pyramidalis* 'Opera8277' cuttings induced by various damages. *Acta Agric. Boreali-Occident. Sin.*, 29(2): 332–337. [胡增辉, 杨迪, 沈应柏, 2009. 不同损伤形式诱导合作杨叶片中酚类物质含量的差异. 西北植物学报, 29(2): 332–337.]
- Jia JQ, 2018. Growth and development of *blattella germanica* and the response of its symbiotic bacteria to drug action. Master dissertation. Xian: Shaanxi Normal University. [贾俊清, 2018. 德国小蠊生长发育及其共生菌对药物作用的响应. 硕士学位论文. 西安: 陕西师范大学.]
- Jin L, Hao PY, Dong SZ, Bian YL, Yu XP, 2011. Antifeedant and insecticidal effects of mandelic acid on the brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål. *Z. Naturforschung C*, 66(9/10): 499–506.
- Jin L, Yu XP, Bian YL, Zhou YS, Hao PY, 2011. Effects of mandelic acid on the feeding behavior of brown planthopper *Nilaparvata*

- lugens* monitored by electrical penetration graph (EPG) technique. *J. China Jiliang Univ. Metrology*, 22(2): 95–101. [金亮, 俞晓平, 边亚琳, 周义深, 郝培应, 2011. 苦杏仁酸对褐飞虱取食行为影响的刺探电位测试分析. 中国计量学院学报, 22(2): 95–101.]
- Lea CS, Bradbury SG, Constabel CP, 2021. Anti-herbivore activity of oregonin, a diarylheptanoid found in leaves and bark of red alder (*Alnus rubra*). *J. Chem. Ecol.*, 47(2): 215–226.
- Li H, Qian J, Lv CJ, Wu TJ, Cen XC, Gou ZH, 2016. Oviposition deterrent activity of *Mikania micrantha* secondary compounds on *Brontispa longissima*. *Hubei Agric. Sci.*, 55(7): 1717–1719. [李洪, 钱军, 吕朝军, 吴挺佳, 岑选才, 苟志辉, 2016. 薇甘菊次生物质对椰心叶甲的忌避活性. 湖北农业科学, 55(7): 1717–1719.]
- Li HC, Xie F, Zhang YQ, Guan RB, 2021. Effects of resistant and sensitive rice varieties on gut microbiota of *Nilaparvata lugens*. *Biotechnol. Bull.*, 37(3): 1–9. [李海超, 谢飞, 张园琦, 关若冰, 2021. 不同抗、感水稻品种对褐飞虱肠道菌群的影响. 生物技术通报, 37(3): 1–9.]
- Li LS, Yuan YF, Wu L, Chen M, 2018. Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae. *Acta Entomol. Sin.*, 61(2): 232–239. [李路莎, 袁郁斐, 武磊, 陈敏, 2018. 不同寄主植物对美国白蛾幼虫取食行为及解毒酶活性的影响. 昆虫学报, 61(2): 232–239.]
- Li MX, Ma YP, Zhang HX, Sun HZ, Su HH, Pei SJ, Du ZZ, 2021. Repellent, larvicidal and adulticidal activities of essential oil from Dai medicinal plant *Zingiber cassumunar* against *Aedes albopictus*. *Plant Divers.*, 43(4): 317–323.
- Li ZW, Liu JL, Xiong T, Zeng XN, 2017. *Aloe vera* L. extracts repel oviposition by the oriental fruit fly (*Bactrocera dorsalis*). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(3): 468–474. [李智伟, 刘家莉, 熊婷, 曾鑫年, 2017. 芦荟提取物对桔小实蝇产卵驱避活性研究. 应用昆虫学报, 54(3): 468–474.]
- Ling B, Dong HX, Zhang MX, Xu D, Wang JS, 2007. Potential resistance of tricin in rice against brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Acta Ecol. Sin.*, 27(4): 1300–1307. [凌冰, 董红霞, 张茂新, 徐迪, 王敬淑, 2007. 水稻麦黄酮对褐飞虱的抗性潜力. 生态学报, 27(4): 1300–1307.]
- Ling RM, Yang RY, Li P, Zhang XF, Shen T, Li XW, Yang Q, Sun LR, Yan J, 2019. Asatone and isoasatone a against *Spodoptera litura* Fab. by acting on cytochrome P450 monooxygenases and glutathione transferases. *Molecules*, 24(21): 3490.
- Liu HX, Wu WJ, Ji ZQ, Wang JL, Wang MZ, 1998. Studies on the selective toxicity and selective mechanism of poisonous ingredient celangulin V of *Celastrus angulatus* against insect pests. *Acta Agric. Boreali-Occident. Sin.*, 7(2): 44–47. [刘惠霞, 吴文君, 姬志勤, 王金丽, 王美珍, 1998. 苦皮藤毒杀成分对昆虫的选择毒杀作用及其机制研究. 西北农业学报, 7(2): 44–47.]
- Liu P, 2019. The main types of application and prospects of botanical pesticides. *Sci. Tech. Qinghai Agric. For.*, 2019(4): 57–60, 68. [刘平, 2019. 植物源杀虫剂的主要种类及应用前景. 青海农林科技, 2019(4): 57–60, 68.]
- Liu XH, 2007. Selection of *Tetranychus viennensis* Zacher and *Tetranychus urticae* Koch to different plants. Master dissertation. Taian: Shandong Agricultural University. [刘学辉, 2007. 山楂叶螨和二斑叶螨对不同植物的选择性研究. 硕士毕业论文. 泰安: 山东农业大学.]
- Liu XX, 2020. Effects of three plant secondary substances on the growth and detoxification ability of *Hyphantria cunea*. Master dissertation. Haerbin: Northeast Forestry University: [刘晓霞, 2020. 三种植物次生物质对美国白蛾生长发育和解毒能力的影响. 硕士毕业论文. 哈尔滨: 东北林业大学.]
- Ma H, Xin CY, Xu YY, Wang D, Lin XQ, Chen ZZ, 2021. Effect of salt stress on secondary metabolites of cotton and biological characteristics and detoxification enzyme activity of cotton spider mites. *Crop Prot.*, 141(3): 105498.
- Maag D, Erb M, Köllner TG, Gershenzon J, 2015. Defensive weapons and defense signals in plants: Some metabolites serve both roles. *Bioessays*, 37(2): 167–174.
- Mashhoor MV, Moharramipour S, Mikani A, Mehrabadi M, 2021. Erucin modulates digestive enzyme release via crustacean cardioactive peptide in the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Insect Physiol.*, 130(3): 104196.
- Mason CJ, Ray S, Shikano I, Peiffer M, Jones AG, Luthe DS, Hoover K, Felton GW, 2019. Plant defenses interact with insect enteric bacteria by initiating a leaky gut syndrome. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 116(32): 15991–15996.
- Mordue AJ, Blackwell A, 1993. Azadirachtin: An update. *Pergamon*, 39(11): 903–924.
- Morimoto M, Fukumoto H, Hiratani M, Chavasiri W, Komai K, 2006. Insect antifeedants, pterocarpan and pterocarpol, in heartwood of *Pterocarpus macrocarpus* kruz. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 70(8): 1864–1868.
- Pan L, Ren LL, Chen F, Feng YQ, Luo YQ, 2016. Antifeedant activity of *Ginkgo biloba* secondary metabolites against *Hyphantria cunea* larvae: Mechanisms and applications. *PLoS ONE*, 11(5): e0155682.
- Paspati A, Rambla JL, López Gresa MP, Arbona V, Gómez-Cadenas A, Granell A, González-Cabrera J, Urbaneja A, 2021. Tomato trichomes are deadly hurdles limiting the establishment of *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae). *Biol. Control*, 157(6): 104572.
- Puri S, Singh S, Sohal SK, 2022. Inhibitory effect of chrysin on

- growth, development and oviposition behaviour of melon fruit fly, *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae). *Phytoparasitica*, 50(1): 151–162.
- Qian J, Cen XC, Du SJ, Liu SB, Feng Q, Lin ZW, 2015a. Oral toxicity and antifeedant activity of *Mikania micrantha* extracts on *Brontispa longissima* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Chin. Agric. Sci. Bull.*, 31(27): 258–261. [钱军, 岑选才, 杜尚嘉, 刘盛波, 冯巧, 林作武, 2015a. 薇甘菊提取物对椰心叶甲胃毒和拒食活性研究. 中国农学通报, 31(27): 258–261.]
- Qian J, Yang WF, Lv CJ, Gou ZH, Wu HX, Li DX, 2015b. Biological activity of the extracts from the invasive *Mikania micrantha* on the aphid *Cerataphis lataniae*. *J. Bios.*, 24(3): 238–240. [钱军, 杨文凤, 吕朝军, 苟志辉, 吴海霞, 李敦禧, 2015b. 薇甘菊提取物对椰子坚蚜的生物活性. 生物安全学报, 24(3): 238–240.]
- Qiao JD, Zou XL, Lai D, Yan Y, Wang Q, Li WC, Deng SW, Xu HH, Gu HY, 2014. Azadirachtin blocks the calcium channel and modulates the cholinergic miniature synaptic current in the central nervous system of *Drosophila*. *Pest Manag. Sci.*, 70(7): 1041–1047.
- Rahman-Soad A, Dávila-Lara A, Paetz C, Mithöfer A, 2021. Plumbagin, a potent naphthoquinone from *Nepenthes* plants with growth inhibiting and larvicidal activities. *Molecules*, 26(4): 825.
- Rodriguez-Saona C, Urbaneja-Bernat P, Salamanca J, Garzón-Tovar V, 2020. Interactive effects of an herbivore-induced plant volatile and color on an insect community in cranberry. *Insects*, 11(8): 524.
- Rosado HC, Anholeti MC, Santos MG, Santos-Mallet JRD, Figueiredo MR, Mello CB, Gonzalez MS, Paiva SR, Feder D, 2019. Effects of semi-purified fractions from stems of *Clusia hilariana* on the development of *Dysdercus peruvianus*. *Rev. Bras. Farmacogn.*, 29(6): 801–806.
- Shiojiri K, Kishimoto K, Ozawa R, Kugimiya S, Urashimo S, Arimura G, Horiuchi J, Nishioka T, Matsui K, Takabayashi J, 2006. Changing green leaf volatile biosynthesis in plants: An approach for improving plant resistance against both herbivores and pathogens. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 103(45): 16672–16676.
- Shukla SP, Beran F, 2020. Gut microbiota degrades toxic isothiocyanates in a flea beetle pest. *Mol. Ecol.*, 29(23): 4692–4705.
- Souto AL, Sylvestre M, Tölke ED, Tavares JF, Barbosa-Filho JM, Cebrián-Torrejón G, 2021. Plant-derived pesticides as an alternative to pest management and sustainable agricultural production: prospects, applications and challenges. *Molecules*, 26(16): 4835.
- Stahl E, 1888. Pflanzen und schnecken. Eine biologische studie ueber die schutzmittel der pflanzen gegen schneckenfrass. *Naturwiss*, 22: 555–684.
- Sun LY, Yu ZJ, Li HY, Li JB, Liu HZ, Lin XF, Ma R, 2009. Advances in secondary metabolites of medicinal plant. *J. Jilin Agric. Sci.*, 34(4): 4–10. [孙立影, 于志晶, 李海云, 李俊波, 刘洪章, 林秀峰, 马瑞, 2009. 植物次生代谢物研究进展. 吉林农业科学, 34(4): 4–10.]
- Su Q, Zhou ZX, Zhang JM, Shi CH, Zhang GH, Jin ZY, Wang WK, Li CR, 2018. Effect of plant secondary metabolites on common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomol. Res.*, 48(1): 18–26.
- Su X, 2010. The oviposition deterrent effect of secondary materials from *Xanthium sibiricum* (Compositae) on *Plutella xylostella* and their chemical compositions. Master dissertation. Changsha: Hunan Normal University. [苏旭, 2010. 苍耳次生物质对小菜蛾的产卵忌避活性及其化学成分. 硕士学位论文. 长沙: 湖南师范大学.]
- Tamiru A, Bruce TJA, Richter A, Woodcock CM, Midega CAO, Degenhardt J, Kelemu S, Pickett JA, Khan ZR, 2017. A maize landrace that emits defense volatiles in response to herbivore eggs possesses a strongly inducible terpene synthase gene. *Ecol. Evol.*, 7(8): 2835–2845.
- Thomas AM, Williams RS, Swarthout RF, 2019. Distribution of the specialist aphid *Uroleucon nigrotuberculatum* (Homoptera: Aphididae) in response to host plant semiochemical induction by the gall fly *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *Environ. Entomol.*, 48(5): 1138–1148.
- Tougeron K, Hance T, 2022. Cascading effects of caffeine intake by primary consumers to the upper trophic level. *B. Entomol. Res.*, 112(2): 197–203.
- Tripathi AK, Prajapati V, Aggarwal KK, Kumar S, Prajapati V, Kumar S, Kukreja AK, Dwivedi S, Singh AK, 2000. Effect of volatile oil constituents of *Mentha* species against stored grain pests, *Callosobruchus maculatus* and *Tribolium castaneum*. *J. Med. Arom. Plant Sci.*, 22(1B): 549–556.
- Turlings TCJ, Erb M, 2018. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: Mechanisms, ecological relevance, and application potential. *Annu. Rev. Entomol.*, 63: 433–452.
- Wan W, Chen XH, Dai WH, Zhao YL, Duan LQ, 2020. Effects of two plant essential oils and two monoterpenoids on contact toxicity and enzyme activities of *Paratrioza sinica*. *J. For. Res.*, 48(1): 110–114, 117. [万炜, 陈新华, 戴文昊, 赵艳丽, 段立清, 2020. 2 种精油和 2 种单萜对枸杞木虱触杀及酶活性的影响. 东北林业大学学报, 48(1): 110–114, 117.]
- Wang B, Dong WY, Li HM, D'Onofrio C, Bai PH, Chen RP, Yang LL, Wu JA, Wang XQ, Wang B, Ai D, Knoll W, Pelosi P, Wang GR, 2022. Molecular basis of (*E*)-beta-farnesene-mediated aphid location in the predator *Eupeodes corollae*. *Curr. Biol.*, 32(5): 951–962. e7.
- Wang FM, Park YL, Gutensohn M, 2020. Glandular trichome-derived sesquiterpenes of wild tomato accessions (*Solanum habrochaites*) affect aphid performance and feeding behavior.

- Phytochemistry*, 180(12): 112532.
- Wang M, Jiang D, Meng ZJ, Yan SC, 2020. Adaptability of larval growth and development in *Hyphantria cunea* to different host plant secondary metabolites. *J. For. Res.*, 48(3): 100–104. [王沫, 姜敬, 孟昭军, 严善春, 2020. 美国白蛾生长发育对寄主植物不同次生代谢物质的适应性. 东北林业大学学报, 48(3): 100–104.]
- Wang T, Shi DX, Zhang S, Du KJ, 2021. Effects of four plant secondary metabolites on the growth and development of *Tenebrio molitor* and the synergistic effect of Vitamin B₁. *For. Ecol. Sci.*, 36(1): 49–55. [汪彤, 史东霞, 张爽, 杜克久, 2021. 4种植物次生物质对黄粉虫生长发育的影响及维生素B₁的增效作用. 林业与生态科学, 36(1): 49–55.]
- Wang WX, Li YY, Dang PQ, Zhao SJ, Lai DW, Zhou LG, 2018. Rice secondary metabolites: structures, roles, biosynthesis, and metabolic regulation. *Molecules*, 23(12): 3098.
- Wang XL, Wang YT, Duan LQ, Li HP, Feng SJ, 2014. Effects of four plant phenolics on the growth and development and fecundity of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Acta Entomol. Sin.*, 57(7): 831–836. [王晓丽, 王予彤, 段立清, 李海平, 冯淑军, 2014. 四种植物酚类物质对舞毒蛾生长发育及繁殖的影响. 昆虫学报, 57(7): 831–836.]
- Wang ZL, Pan HB, Wu W, Li MY, Yu XP, 2021. The gut bacterial flora associated with brown planthopper is affected by host rice varieties. *Arch. Microbiol.*, 203(1): 325–333.
- Wang ZY, Nur FA, Ma JY, Wang JG, Cao CW, 2019. Effects of poplar secondary metabolites on performance and detoxification enzyme activity of *Lymantria dispar*. *Comp. Biochem. Phys. C.*, 225(11): 108587.
- Wang ZY, 2020. Effects of poplar secondary metabolites on performance and key detoxifying enzymatic activity of *Lymantria dispar*. Master dissertation. Haerbin: Northeast Forestry University. [王振越, 2020. 杨树主要次生物质对舞毒蛾生长发育及主要解毒酶影响. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学.]
- Wielkopolan B, Obrepalska-Stępińska A, 2016. Three-way interaction among plants, bacteria, and coleopteran insects. *Planta*, 244(2): 313–332.
- Wu L, Li LS, Wang LY, Yuan YF, Chen M, 2020. Effects of gallic acid on the nutritional efficiency and detoxification enzymes in *Hyphantria cunea* larvae. *J. Environ. Entomol.*, 42(2): 471–479. [武磊, 李路莎, 王立颖, 袁郁斐, 陈敏, 2020. 没食子酸对美国白蛾幼虫营养效应及解毒酶活性的影响. 环境昆虫学报, 42(2): 471–479.]
- Wu WJ, Liu HX, Ji ZQ, Hu ZN, Qi ZJ, 2001. Research and development on the botanical insecticide of 0.2% celangulins emulsifiable concentrate. *Pesticides*, 40(3): 17–19. [吴文君, 刘惠霞, 姬志勤, 胡兆农, 祁志军, 2001. 植物杀虫剂 0.2%苦皮藤素乳油的研究与开发. 农药, 40(3): 17–19.]
- Xia N, 2015. The pest control effect of intercropping tomato in cauliflower-based fields and the repellent effect of tomato volatiles on *Plutella xylostella*. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [夏宁, 2015. 番茄的间作控害作用及其挥发物对小菜蛾的驱避效应. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Yang SY, Wu HH, Xie JC, Rantala MJ, 2013. Depressed performance and detoxification enzyme activities of *Helicoverpa armigera* fed with conventional cotton foliage subjected to methyl jasmonate exposure. *Entomol. Exp. Appl.*, 147(2): 186–195.
- Yuan YF, Li LS, Zhao JF, Chen M, 2020. Effect of tannic acid on nutrition and activities of detoxification enzymes and acetylcholinesterase of the fall webworm (Lepidoptera: Arctiidae). *J. Insect Sci.*, 20(1): 8.
- Zeng JY, Wu DD, Shi ZB, Yang J, Zhang GC, Zhang J, 2020. Influence of dietary aconitine and nicotine on the gut microbiota of two lepidopteran herbivores. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 104(3): e21676.
- Zhang SK, Shu JP, Xue HJ, Zhang W, Zhang YB, Liu YN, Fang LX, Wang YD, Wang HJ, 2020. The gut Microbiota in *Camellia* weevils are influenced by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation. *mSystems*, 5(2): e00692–19.
- Zhang X, 1993. The toxic symptoms caused by toosendanin to the larvae of imported cabbage worm (*Pieris rapae* L.). *J. Northwest Sci-Tech Univ. Agric. For. (Nat. Sci. Ed.)*, 21(1): 27–30. [张兴, 1993. 川楝素引致菜青虫中毒症状研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 21(1): 27–30.]
- Zhang YB, Lou YG, 2020. Research progress in chemical interactions between plants and phytophagous insects. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 31(7): 2151–2160. [张月白, 娄永根, 2020. 植物与植食性昆虫化学互作研究进展. 应用生态学报, 31(7): 2151–2160.]
- Zhao C, Zhang PJ, Yu LX, Yu XP, 2019. Advances in the adaption to plant defenses in phytophagous insects. *Acta Entomol. Sin.*, 62(1): 124–132. [赵婵, 张蓬军, 余利星, 俞晓平, 2019. 植食性昆虫适应植物防御反应的研究进展. 昆虫学报, 62(1): 124–132.]
- Zhou LJ, Huang JG, Xu HH, Wu RH, 2006. Insecticidal activities of two active components from a Chinese indigenous plant *Sinacalia tangutica* (Maxim.) B. Nord against *Musca domestica vicina* Macquart adults. *Acta Entomol. Sin.*, 49(1): 74–79. [周利娟, 黄继光, 徐汉虹, 吴仁海, 2006. 从华蟹甲草中分离的两种活性成分对家蝇的杀虫活性. 昆虫学报, 49(1): 74–79.]
- Zhuang M, 2019. Effects of the volatiles and crude extracts from non-host plant on the adults of sycamore lace bug, *Corythucha ciliate* (Hemiptera: Tingidae). Master dissertation. Taian: Shandong Agricultural University. [庄敏, 2019. 非寄主植物挥发物及粗提物对悬铃木方翅网蝽成虫的影响. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学.]