

天敌昆虫利用信息化学物质寻找 寄主或猎物的研究进展

魏建荣^{1 2} 杨忠岐² 杜家纬¹

(1. 中国科学院上海生命科学院植物生理生态研究所, 上海 200032; 2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要 :应用天敌昆虫控制害虫是传统生物防治中的主要内容。信息化学物质是天敌昆虫远距离向寄主或猎物栖息地进行定向, 以及近距离对寄主或猎物进行定位所依赖的重要信号。综述了能够引诱天敌昆虫的信息化学物质的产生、分类、作用、异同及背景, 并介绍了天敌昆虫对信息化学物质的行为反应和特异性。同时, 对这类物质在生物防治中的应用及前景作了介绍与探讨。对不同营养层的种间化学通讯作为研究协同进化时的重要参考也作了简要介绍。

关键词 :信息化学物质 ;天敌昆虫 ;虫害诱导挥发物 ;寄主搜寻 ;植物防御 ;三级营养

文章编号 :1000-0933 (2007) 06-2563-11 中图分类号 :Q143 ;Q966 ;Q968 文献标识码 :A

Semiochemicals used by natural enemies as host seeking signal

WEI Jian-Rong^{1 2} ,YANG Zhong-Qi² ,DU Jia-Wei¹

1 Institute of Plant Physiology & Ecology ,Shanghai Institute of Biological Sciences ,Chinese Academy of Sciences ,Shanghai 200032 ,China

2 The Research Institute of Forest Ecology ,Environment and Protection ,Chinese Academy of Forestry ,Beijing 100091 ,China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (6) 2563 ~ 2573.

Abstract :Insect natural enemies are important agents for controlling pests in classical biological control programs. Semiochemicals are necessary signals used by natural enemies in long distance location of the host's or prey's habitat and in short range location of hosts or prey in their micro-habitat. This paper presents the origin ,classification and function of semiochemicals which can attract insect natural enemies. Similarities and differences in chemical signals and their background volatiles as well as behavioral responses of natural enemies to semiochemicals and specificities of the chemical signals are also introduced. The paper discusses the application of semiochemicals in biological control programs and their future prospect in this field. Furthermore ,chemical communication among species at different trophic levels has important implications for future studies on coevolution between different species.

Key Words :semiochemicals ;natural enemy ;herbivore-induced volatile ;host seeking ;plant defenses ;trrophic system

近年来 ,国内外对植物-害虫-天敌三重营养之间的化学通讯进行了大量的研究 ,期望搞清楚在三级营养间起通讯作用的信息化学物质的理化性质、种类和化学生态学活性 ,进而以分子生物学的手段明晰重要信息

基金项目 :国家自然科学基金面上资助项目 (30371162) ;中国林业科学研究院重点基金资助项目

收稿日期 :2006-05-29 ;修订日期 :2007-02-01

作者简介 :魏建荣 (1972 ~) ,男 ,山西忻州人 ,副研究员 ,主要从事化学生态与生物防治研究. E-mail :weijr@caf.ac.cn ;jrwei@sibs.ac.cn

Foundation item :The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30371162) ;Key Foundation of Chinese Academy of Forestry

Received date 2006-05-29 ;**Accepted date** 2007-02-01

Biography :WEI Jian-Rong ,Associate professor ,mainly engaged in chemical ecology and biological control. E-mail :weijr@caf.ac.cn ;jrwei@sibs.ac.cn

物质产生的分子机理,或以这些信息物质为主制成昆虫行为调节剂,引诱天敌昆虫控制害虫,从而减免化学农药的使用。本文就近年来对天敌昆虫所利用的这类信息化学物质的研究进展作一简要概述,并对其应用前景进行初步探讨。

1 信息化学物质的产生与释放

天敌昆虫搜索寄主或猎物时利用的信息化学物质一般来源于寄主取食的植物、寄主本身或者分泌物,以及一些与寄主相关的有机体。其中,植物挥发性物质中对天敌有引诱作用的成分称为互利素,这些互利素中有些是次生性的,有些则是普通绿叶性挥发物。一些天敌对寄主或猎物的栖境作远距离定向时,就是利用绿叶性挥发物,如玉米的绿叶挥发物中的 α -萜品醇、(Z)-3-己烯醇等能够引诱捕食性天敌 *Coleomegilla maculata* (Degeer)^[1],不过不同植物释放的绿叶性挥发物所诱导的同种害虫及其天敌的反应是不同的^[2]。但一般地,植物在遭受虫害后主要是通过释放次生性的特异挥发性组分,或者是挥发物中个别组分的比例发生变化,从而吸引天敌搜索寄主。受害植株释放的互利素的量比较大,但在害虫转移后仍可以持续释放,虽然害虫本身释放的利它素量少,但准确即时地指明了害虫的位置,对天敌而言,二者互相补充。下面对虫害诱导植物释放的互利素和害虫释放的利它素分别作一简介。

1.1 来自于虫害诱导的植物挥发性次生物质

大多数植物受到昆虫危害时会释放一些信息化学物质“herbivore-induced volatiles (HIV)”,这些能被天敌有效利用的特殊信息化学物质应与环境背景气味有所区别,并与在植物上取食的猎物或寄主有特定的关联性,且与天敌搜寻捕食的时间相一致^[3]。研究显示,这类挥发物有很强的特异性^[4],与害虫、植物的种类都有关系。

1.1.1 不同害虫取食同种植物诱发不同的挥发物

同种植物受不同害虫种类危害后,产生数量和质量不同的挥发性化合物^[5],因此会提供给天敌不同种类特异性很强的信号,以决定引诱何种天敌来达到植物自身的防御目的^[6]。例如,不同害虫对茶梢的为害会引起不一样的代谢过程的变化,因而释放出不同的特征性化合物^[7];当玉米受不同取食方式的害虫为害后,释放种类和数量不同的挥发物,其中玉米受灰翅夜蛾为害后释放的挥发物种类最多,挥发量也最大^[5](表1)。

表1 同种植物受不同种害虫取食后释放不同的信息化学物质

Table 1 Same plant releasing different signal compounds when attacked by different pest species				
植物 Plants	害虫种类 Pests	释放种类和释放量有差异的挥发物 Difference on categories and quantities of volatile compounds	天敌种类 Natural enemies	文献 References
茶树 Tea	茶尺蠖 <i>Ectropis obliqua</i>	更多的 C ₅ - C ₆ 醛类化合物 More C ₅ - C ₆ aldehyde compounds	绒茧蜂 <i>Apanteles</i> sp.	[7]
	茶蚜 <i>Toxoptera aurantii</i>	苯甲醛 Benzaldehyde	草蛉 <i>Chrysopa sinica</i> , 异色瓢虫 <i>Leis axyridis</i> , 七星瓢虫 <i>Coccinella septempunctata</i> , 蚜茧蜂 <i>Aphidius</i> sp.	
	假眼小绿叶蝉 <i>Empoasca vitis</i>	2 β -二甲基-3,7-辛二烯-2 β -二醇 2 β -dimethyl-3,7-octadien-2 β -dial	白斑猎蛛 <i>Evarcha albaria</i>	
甘蓝 <i>B. oleracea</i>	菜粉蝶 <i>Pieris rapae</i>	4-甲基-3-戊烯醛 4-methyl -3-pentenal; 异硫氰酸烯丙酯 allylisothiocyanate 异硫氰酸烯丙酯 allylisothiocyanate	红芒绒茧蜂 <i>Cotesia rubecula</i> Marshall	[8]
	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>			
玉米 Corn	灰翅夜蛾 <i>Spodoptera littoralis</i> 欧洲玉米螟 <i>Ostrinia nubilalis</i> ; 玉米茎秆蚜 <i>Rhopalosiphum maidis</i>	灰翅夜蛾为害后释放的挥发物种类多,浓度高;玉米螟为害后释放的挥发物种类与灰翅夜蛾差不多,但浓度较低且有几种高挥发物质,茎秆蚜为害后测不出挥发物 Quantitatively, the plants infested with <i>S. littoralis</i> emitted volatiles by far the most; infested by <i>O. nubilalis</i> emitted the same blend of volatiles, but in much lower quantities, and emitted some highly volatile, still unidentified compounds; aphids induced no measurable emissions of volatiles	黄绒茧蜂 <i>Cotesia flavipes</i>	[5]

1.1.2 不同植物受同种害虫为害后所释放的挥发物

同样,天敌也能根据挥发物的不同来区别同种害虫危害的不同植物种类。如捕食性智利小钝绥螨 (*Phytoseiulus persimilis*) 通过学习能有效区别不同种植物受二斑叶螨 (*Tetranychus urticae* Koch) 危害后释放的引诱性化合物^[9],草蛉则趋向于被螨 *Tetranychus ludeni* Zacher 危害的茄子 (*Solanum melongena* L.)、黄秋葵 (*Abelmoschus esculents* L.) 和胡椒 (*Capsicum annum* L.),但对马铃薯 (*Lycopersicum esculentum* Mill.) 的挥发物却无反应^[10],这可能与物种之间的协同进化有关。

1.1.3 同种植物的不同品种受同一害虫为害所释放的挥发物

研究发现,15 个不同基因型水稻品种受褐飞虱 (*Nilaparvata lugens* Stål) 为害后,只有 6 个品种释放的气味能够吸引较多的黑肩绿盲蝽 (*Cyrtorhinus lividipennis* Reuter)^[11]。又如不同棉花品系受同种害虫 *Spodoptera exigua* 为害后释放的挥发物也不同,其中野生型释放的挥发物含量几乎是商业栽培品种释放的挥发物含量的 7 倍^[12],在玉米不同品种间也存在类似情况,欧洲品系的玉米及野生玉米在受害时释放引诱天敌线虫的挥发物,而美国品系的玉米则失掉了这一功能^[13]。在植物自然种群内存在着基因型差异是个普遍现象,如果这些基因型差异涉及到挥发性物质的生物合成途径的话,那末在害虫诱导的植物挥发物方面也肯定会存在一定差异。目前还没有在植物自然种群不同变种间挥发物有区别的相关数据,但这是一个非常有意义和有价值的研究内容。

此外,植物防御反应的变化也表现在植物个体内部,不同部位具有不同的反应。例如,黄瓜嫩叶受二斑叶螨为害后能引诱捕食螨 *P. persimilis*,而当老叶也受相同为害时却诱不到捕食螨^[4]。这可能与植物所采取的自身防御策略有关,引诱天敌趋向嫩叶可以有效保护生长点,增加其与邻近植物竞争时的优势^[14]。

1.1.4 不同龄期害虫诱导植物释放的挥发物

植物可以通过释放不同的诱导性化合物,提供给寄生蜂关于寄主龄期和可适性的相关信息,如粘虫盘绒茧蜂 (*Cotesia kariyai*) 可被 1~4 龄粘虫 (*Pseudaletia separata*) 为害后的玉米挥发物所吸引,但不被 5~6 龄幼虫为害后的玉米气味所吸引^[15,16]。

与上述结果相反,不同龄期的灰翅夜蛾幼虫取食玉米后,寄生蜂 *Microplitis rufiventris* 能成功寄生第 2~3 龄寄主幼虫,但难以区别玉米受不同龄期幼虫为害后释放气味的不同,说明混合性挥发物组分的差别是不明显的^[17]。这种情形在 Mattiacci 等研究的系统中也得到支持,寄生蜂 *Cotesia glomerata* 难以区分被不同龄期欧洲粉蝶幼虫为害的甘蓝所释放的挥发物的差异^[18]。

1.1.5 植食性昆虫如何诱导植物产生互利素

研究发现,在欧洲粉蝶 (*Pieris brassicae*) 幼虫口腔中存在的一些物质可能诱导植物产生互利素。由于 β -葡萄糖苷酶 (β -glucosidase) 是这种幼虫口腔分泌物中的主要物质,因此 β -葡萄糖苷酶可能是诱发植物释放互利素的主要诱导物^[19]。进一步实验表明,二斑叶螨取食利马莢 (*Phaseolus lunatus*) 后所释放的挥发物与用 β -葡萄糖苷酶处理健康叶片诱导产生的挥发物相似^[20]。

Turlings 等则从甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 幼虫口腔分泌物中分离得到了一种被命名为 Volicitin (N-(17-hydroxylinolenyl)-L-glutamine) 的化合物。把纯化的 volicitin 涂抹到玉米植株上诱导释放的挥发物能够吸引寄生蜂 *Cotesia marginiventris*,这与甜菜夜蛾取食所吸引的寄生蜂种类相同。同时,研究发现寄主植物能够识别 volicitin 并可以通过引发防御性挥发物的合成对其做出反应,但调节这些途径的信号机制尚不清楚^[22]。近来,Shen 等从玉米中克隆了一个倍半萜环化酶 (*Stc1*) 基因,发现它可以被甜菜夜蛾的取食、唾液以及 volicitin 诱导所产生,利用基因敲除的方法进一步证明 *Stc1* 参与挥发性化合物倍半萜类化合物萘 (naphthalene) 的合成^[22]。

此外,害虫口腔分泌物中的一些其它酶类^[7]或脂肪酸及氨基酸的混合物也可能诱导植物产生害虫特异性的挥发物^[23]。除此之外,外源的一些物质如茉莉酮酸 (Jasmonic acid, JA) 也可诱导棉花植株释放引诱天敌昆虫的挥发物^[24],甲基茉莉酮酸酯 (JA 类似物) 可诱导烟草 (*Nicotiana attenuata*) 释放大量的挥发物以引诱天

敌^[25]。但如果额外加入 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC),从利马莠叶片所释放出的挥发物比单用 JA 诱导植物所释放的挥发物更能引诱捕食性螨 *P. persimilis*^[26]。

1.1.6 诱导性挥发物产生的分子机制

与植食性昆虫种类有关的特异性挥发物产生的分子机制是目前研究的一大热点。调控挥发物合成的信号是非常复杂的。植物防御信号分子如水杨酸 (salicylic acid, SA)、茉莉酮酸和乙烯 (ethylene, ETH) 在植物初级抗性反应中的重要作用已经得到广泛的研究。这些诱导因子能够在植物体内激活不同的信号传导途径,从而使一系列与防御有关的基因得到表达。在这些不同的信号传导途径中,当植物受到植食性害虫的侵害时,激发的途径以茉莉酮酸途径研究的较多,其经过十八烷碳酸途径产生,是诱导植物挥发物合成与释放途径中的关键调节因子^[27]。在 JA 合成途径中如果允许起抑制作用的 Lox3 基因过量表达,则可降低挥发物释放的水平^[28]。

Ozawa 等报道把 JA 施加到利马莠叶片上,释放的挥发物无论在性质上还是数量上都类似于被贪夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 和 *Mythimna seperata* 取食诱导的挥发物,但同一种植物在二斑叶螨取食时产生的挥发物和 JA 诱导时产生的挥发物却不同,只有施加 MeSA 或者先施加 JA 再施加 MeSA 才能模仿昆虫取食诱导的挥发物,因此认为利马莠中存在昆虫专一性的挥发物诱导途径,利马莠对二斑叶螨的反应是由 JA 和 SA 依赖的途径共同调节的^[29]。另外一个可能性是二斑叶螨诱导的挥发物的合成是单独由依赖 SA 的途径控制的,因为单独用 MeSA 处理就足以确切地模仿其取食时的挥发物释放。昆虫诱导的挥发物信号的复杂性在 Dicke 等的研究中得到进一步的证明,他们观察到由暴露于外源 JA 的利马莠叶片释放出的挥发物能吸引二点叶螨的专一性的捕食者。然而,当让这些捕食者在 JA 诱导的挥发物和二斑叶螨诱导的挥发物之间作出选择时,它们明显表现出对二斑叶螨侵染的植物释放出的挥发物的偏爱。因此,目前还不能确切说明具体是哪一种途径决定了昆虫诱导的挥发物的释放,可能这是由一个复杂的信号网络调节的^[30]。此外,在利马莠中,上述提到的十八烷碳酸途径的早期中间体和晚期中间体都能诱导挥发物的合成,但是不同的中间体诱导出不同种类的挥发物。早期中间体,包括亚麻酸和邻苯二胺 (OPDA) 诱导了单萜的合成,而 JA 则诱导了倍半萜的合成^[31]。

反之,来自谷食夜蛾 (*Helicoverpa zea*) 口腔分泌物中的葡萄糖氧化酶 (glucose oxidase) 则可以通过直接阻止 JA 分子或与其竞争与其它信号传导途径结合的位点从而阻碍植物次生性防御物质 (如尼古丁) 的产生,而这种葡萄糖氧化酶广泛存在于鳞翅目昆虫体中^[32]。因此,植物体内产生与释放次生性挥发物的途径受多种因素影响,是非常复杂的生化过程。

此外,邻近受害植株的健康植株在接收到受害植株的挥发性信号 (一般是萜类化合物或者茉莉酸甲酯) 后,可激活自身的防御基因表达,启动自身的防御系统,引诱天敌,这种基因的激活表达方式与植株经茉莉酮酸类化合物处理后的表达方式相一致^[33~36]。但有些传导途径的激活则部分地独立于 JA, SA, 或者乙烯信号传导途径,这个方面也是目前植物防御反应领域研究的一个热点。但是化学信息在受伤和未受伤植物间的作用一直存在争议,不过大多数研究的结果仍支持植物个体间存在有化学信号联系,甚至可通过根际周围进行传播^[37]。

1.1.7 植株系统性地产生诱导性挥发物

研究显示,植食性昆虫通过取食所诱导的植株产生的抗性是系统性的,如玉米的部分叶片受害后,整个植株的地上部分均可释放引诱天敌的挥发物^[38]。此外,诱导的挥发性信息物质也不局限于植株的地上部分,根部受害后同样可以诱导整株植物释放引诱天敌的挥发物^[39],如玉米的根部受一种象鼻虫 *Diabrotica virgifera virgifera* (Western corn rootworm, WCR) 幼虫的为害后,可释放一种挥发性倍半萜 (E)- β -caryophyllene 以引诱一种昆虫病原线虫 (*Heterorhabditis megidis*) 来控制 WCR 的为害^[33,40];当棉花根部受直条叩甲 *Agriotes lineatus* 侵害时,其花粉的产量是健康植株花粉量的 10 倍以上,而这些花粉可为天敌提供食物,以保护地上植株免受其它害虫的侵害^[41]。此外,一个很有意思的发现也说明植物的系统性反应是存在的,如 Bezemer 等通过研究发现,土壤微生物区系的组成情况可直接影响到植株地上部分与害虫、寄生蜂之间的关系^[42]。

1.1.8 诱导性挥发物释放的时间

多数挥发性物质是在植物受虫害诱导后 ,应激性地释放。不过 ,植物也可于害虫发生的早期即害虫将卵产于植株上时即预先感知到即将发生的为害 ,提前启动防御措施 ,其中就包括释放能够引诱天敌的挥发物^[43]。

害虫诱导植物产生的挥发物也不是在一段时间内恒定释放 ,而是与光周期等因素相关。如棉花植株受贪夜蛾为害后释放大量的萜类化合物来引诱天敌 ,然而这些萜烯类混合物的含量随着每天光周期的变化而变化 ,一些成分在光照阶段的释放量是黑暗阶段的 10 倍以上。另外 ,随害虫为害时期的不同 ,植物释放的挥发物种类和含量也有变化^[44]。

1.2 来自于寄主或猎物的气味源

利它素多存在于寄主的卵块、幼虫表皮、虫粪、成虫鳞片等和各种腺体的分泌物中^[45]。另外 ,还有一些寄主的性信息素也可作为利它素。这些害虫本身释放的利它素的量较少 ,但准确地即时指明了害虫所在的位置。表 2 对一些源自寄主或猎物不同部位的利它素作了举例说明。尽管引诱和激发天敌寻找寄主或产卵的利它素在寄主上存在的部位不同 ,但所起的作用是基本相同的。

表 2 源自寄主或猎物的利它素
Table 2 Kairomone origin from host or prey

寄主或猎物 Host or prey	利它素存在部位 Kairomone source	利它素 Kairomone	天敌种类 Natural enemies	文献 References
茶蚜 <i>Toxoptera aurantii</i> ; 萝卜蚜 <i>Lipaphis erysimi</i> (Kaltenbach)	体表 ;蜜露 Body surface ; honeydew	苯甲醛 ;2 ,5-己二酮 ;芳樟醇 ;Benzophenone ; linalool ; 2 ,5-dicyclohexanone ;	中华草蛉 <i>Chrysopa sinica</i> ;蚜 茧蜂 <i>Aphidius sp.</i> ;七星瓢虫 <i>C. septempunctata</i>	[46]
介壳虫 <i>Aonidiella aurantii</i>	体表覆盖物 Superstratum on body surface	O-caffeoyltyrosine	蚜小蜂 <i>Aphytis melinus</i>	[47]
三化螟 <i>Tryporyza incertulas</i>	卵块和雌虫尾毛 Egg cluster , hair of abdomen end of female adult	甘氨酸和丝氨酸 Glycin and serine	螟卵啮小蜂 <i>Tetrasticichus schoenobii</i>	[48 ,49]
纵卷叶螟 <i>Cnaphalocoreis medindis</i>	幼虫虫粪 ;血淋巴 ;下唇腺 分泌物 Frass , blood and secretion of labial gland	8 种氨基酸和海藻糖 8 species of amino acids and fucose	纵卷叶螟绒茧蜂 <i>Apanteles cypris</i>	[50]
舞毒蛾 <i>Lymantria dispar</i>	幼虫蜕皮 ;蛹的洗涤剂 ;分 泌的丝线 Larvae exuviate ; pupae washing ; silk thread secreted	二甲基三十五烷 Dimethyl-pentatriacontane	黑腿绒茧蜂 <i>Apanteles melanoscelus</i> 大腿小蜂 <i>Brachymeria intermedia</i>	[51]
小菜蛾 <i>P. xylostella</i>	性信息素 Sex pheromone	顺-11-十六碳烯乙酸酯 Z11- 16 :Ac	螟黄赤眼蜂 <i>Trichogramma chilonis</i>	[10]

上述利它素主要是寄主自身代谢的结果 ,也有利用植物内在的某些化学物质作为利它素的成分 ,如部分小蠹虫虫粪中含有直接从植物来源的引诱性化学成分。除直接来源于寄主的利它素外 ,与寄主有关的微生物所释放的化学物质同样也可起到利它素的作用 ,如在腐烂果实上的一种真菌 *Monoltnie fructicola* 能产生乙醇和乙醛 ,对一种实蝇的寄生性茧蜂具有引诱作用^[52] ,可引诱茧蜂对危害该果实的害虫产生寄生行为。

2 天敌昆虫对信息化学物质的反应

一般来说 ,天敌昆虫对与寄主有关的信息化学物质的反应是被动接收和主动搜索相结合。也有研究者认为寄生蜂的搜索行为主要由寄生蜂自身控制 ,既有随机性又有规律性^[53]。昆虫对信息化学物质的感受机制 ,目前比较流行的是刺激物-受体蛋白镶嵌理论^[54]。相关信号的刺激一旦超过天敌昆虫的感受阈值 ,就能够激起天敌的行为反应。

2.1 天敌昆虫对信息化学物质的行为反应方式

昆虫利用自身特有的化感器检测来自环境中的气味物质，并根据环境中的气味物质或学习获得的经验来决定产生相应的应答行为反应。根据信息化学物质性质和组成的不同，天敌昆虫表现出不同的应答行为反应，例如对栖境的远距离定向和对寄主或猎物的近距离定位等。

2.1.1 天敌昆虫的寄主栖境远距离定向及其学习经验

由于挥发性化合物的浓度随释放距离的增加而降低，所以天敌昆虫必须具备极其灵敏的对特殊信息化学物质的检测能力。如寄生蜂 *Aphidius rhopalosiphi* 对小麦受高密度蚜虫 *Rhopalosiphum padi* 为害所释放的挥发物产生定向行为，而对小麦受低密度蚜虫为害所释放的挥发物不产生定向行为，说明寄生蜂可根据某些信息物质的强度来评估寄主栖境的适合性^[55]。

此外，由于长期适应的结果，同种天敌的不同种群可能会对不同栖境表现出各自的特殊嗜好。如源于茶园、桑园和菜园的互利素或利它素对各自生境中的异色瓢虫更具刺激性^[56]，显示了不同天敌种群的生境特异性。这不仅与寄主植物有关，邻近的其它植物所产生的背景气味也有可能影响天敌选择寄主的行为^[57]。

如果寄生蜂在栖境中遇到适合的寄主并且经过学习与寄主相关气味联系起来的话，寄生蜂在随后寻找寄主时就更会积极些。表 3 列出了一些寄生蜂学习行为的例子。不过，专性寄生蜂和广性寄生蜂通过学习所获得的行为可塑性不太一样，如寄生粉蝶幼虫的广性寄生蜂 *Cotesia glomerata* 在搜索寄主行为方面具有可塑性，而同样寄生粉蝶幼虫的专性寄生蜂 *C. rubecula* 基本没有行为可塑性^[58]。

表 3 寄生蜂通过学习获得的经验对其行为的影响
Table 3 Influence of parasitoid learning experience on its behavior

寄生蜂种类 Parasitoids	学习方式 Mode of study	学习经验导致搜索行为的变化 Learning experience result in searching behavior change	参考文献 References
蚜茧蜂 <i>Aphidius ervi</i>	5 秒的产卵经验 A short oviposition experience (5 s)	飞行减少，以爬行为特征的取食行为增加 Drastic decrease of flight propensity and stimulated a foraging behavior characterized by intense walking activity	[59]
蚜茧蜂 <i>A. ervi</i>	在寄主 <i>Acyrtosiphon pisum</i> 与豆类作物复合体上产卵、取食，或者在有蚜虫蜜露的健康植物上获得的经验 Oviposition and forage experience on <i>A. pisum</i> -bean complex or aphid honeydew on health plant	减少雌蜂在风洞中的反应时间 Decrease response time of female wasp in wind tunnel	[60]
绒茧蜂 <i>Cotesia glomerata</i>	在植物上 (具有不同的寄主密度) 多次产卵的经验 Multiple oviposition experiences on different plants with different host densities	增强寻找低寄主密度的栖境的能力，并选择具最高密度寄主的栖境 Experience increased the ability of females wasp to locate low host density patches and to choose the one with the highest number of hosts	[58]
侧沟茧蜂 <i>Microplitis croceipes</i>	先前遇到过寄主 Previously encountering its host in patch	在栖境增加搜索时间，且随经验累积而增加 Increases the searching time in patch, and increases with the number of experiences the wasps had previously	[61]

2.1.2 天敌昆虫近距离对寄主的定位与接受行为

天敌昆虫进入寄主所在的微栖境后，就开始不停地飞行或爬行，搜索那些与寄主存在有直接关系的信号，以进一步发现寄主。找到寄主后，通过触角等感受器对寄主的适合性作出判断，决定是否产卵。由于寄生蜂的种类和寄主对象不同，寄生蜂对寄主的检验行为也各有差异。目前，对膜翅目寄生蜂选择寄主的行为已有较多的综述类文献^[62]，而对于其它类群天敌的选择行为，则较少有研究。

2.2 天敌对信息化学物质的专化性

前面提到，大多天敌昆虫能区别植物被不同植食性害虫为害后释放气味的特征，甚至能区别不同寄主虫期为害后的植物所释放的气味差异，说明天敌对寄主的选择是非常精确、敏感的。为了验证天敌对寄主是否存在专化性，Conti 等研究了欧洲 *Trissolcus simoni* 和美洲 *Trissolcus brochymenae* 两种卵寄生蜂和它们各自的寄

主欧洲圆角菜蚜 *Eurydema ventrale* 和美洲 *Murgantia histrionica* 的关系。当将两种寄生蜂的原有寄主交换时, *T. simoni* 对 *M. histrionica* 的挥发性信息化学物质不反应。相反,一些 *T. brochymenae* 个体对 *E. ventrale* 的挥发物和接触性信息化学物质有反应,但这类寄主很少被接受且寄生蜂卵不能在这种寄主内发育,此项研究说明两种卵寄生蜂都有一定的寄主专化性。探讨这种导致寄主专化性的机制可帮助评估寄生蜂的安全性,也可以利用天敌和目标害虫能否建立寄生关系来预测生物防治的有效性^[63]。此外,由于专化性寄生蜂利用对寄主及寄主植物具专一性的信息化学物质^[64],而专化性不强的寄生蜂则利用那些在不同寄主种类中普遍存在的共性信号来寻找寄主,因此,可考虑以寄主选择时所利用的信息化学物质的质和量为依据,提出一种新的寄主专化性定义。

3 应用与展望

3.1 信息化学物质在生物防治中的应用

研究引诱天敌昆虫的信息化学物质,目的是在生物防治过程中能有效地利用其控制天敌的行为。因为在应用天敌昆虫的生物防治中有两个问题经常遇到,一是早期害虫与天敌发生时间欠同步性,另一个是天敌昆虫对害虫的控制力度不足,所以,如果能够利用植物产生的互利素引诱天敌,则可帮助提高寄主与天敌发生的同步性,或使天敌在只有少量害虫的栖境内进行广泛的搜索。另外还可以应用传统的育种技术和先进的分子生物学技术,通过调控一些重要信息物质如萜烯类物质的合成过程,使培育出的作物产生更多的能引诱天敌的信号物质^[11 65 66],即使这类作物只被少量的害虫攻击,在害虫为害早期就能使天敌数量增加,从而在害虫大量发生时积聚大量的天敌。这可能是今后生物防治的一个发展方向。

对于信息化学物质在生物防治中的应用,目前已进行了一些田间应用尝试。例如,在玉米或水稻植株上施用茉莉酮酸(JA)后,可以诱导植株释放引诱寄生性天敌的化合物,从而提高寄生蜂的寄生率^[67 68],此项研究表明,在探明植物挥发物释放机制的基础上,人们可以借助某种手段来诱导植物增加互利素的释放量,增强天敌对害虫的寻找、定位作用。另外,还可以考虑在释放天敌时喷洒引诱物质或设置引诱剂来引诱天敌或促进天敌的搜索,如通过测算烟草受害时释放的3种挥发物(*cis*-3-hexen-1-ol, linalool, and *cis*- α -bergamotene)的量,然后模拟释放这几种化合物,则极大地提高了天敌对害虫卵的捕食量,并且降低了鳞翅目类害虫产卵的几率,最终使得植株的受害率降低了90%以上^[69]。我国在这方面的研究已走在前列,如韩宝瑜等在鉴定出虫害茶梢挥发物中具有对天敌有引诱作用的组份后,将活性组分按一定的比例配制成引诱天敌昆虫的引诱剂,放于田间后,1~2d内即可引诱来天敌控制害虫^[70],此项研究成果业已实现产业化。在大豆(*Glycine max*)种植园,朱军伟等也设置诱芯为甲基水杨酸盐的诱捕器引诱七星瓢虫来控制大豆蚜(*Aphis glycines*)的危害^[71]。

需要考虑的是,寄生蜂进行的是带有成功动机的搜寻行为,因此,即使互利素可加强寄生蜂的搜索行为,但如果找不到寄主,它们将停止在一个栖境内继续搜索^[72]。而且,通过植物品种的选育虽然可增加天敌的数量或是保证对一些天敌种类有益,但Gould在应用数学模型研究植食性昆虫在适应抗性植物过程中的天敌的作用时,通过模型得出的结论却认为天敌既有可能降低植食性昆虫适应植物抗性品种的速率,也可能起到增加这一速率的作用^[73]。因此,需通过实验作进一步深入研究,以衡量抗虫作物品种对害虫和天敌的长期影响。所以,无论是通过大量释放天敌以增加自然界的种群,或引进天敌进入新的区域,或管理已存在的天敌种群,均需考虑到天敌、害虫和目标植物三级营养交互关系的重要性,同时还需考虑天敌反应的可塑性和来自第一、第二营养级信息化学物质的相对价值,以评估信息化学物质在害虫管理方面的应用价值和前景。

此外,在室内饲养天敌时,可在饲养器皿中加入相应的化学物质,模拟自然刺激,提高天敌的交配率和产卵量,如在室内饲养红脂大小蠹(*Dendroctonus valens*)的天敌大喙蜡甲(*Rhizophagus grandis*)时,加入分离自小蠹虫虫粪的产卵刺激剂,有效地促进了天敌的产卵。另外,施加合适的化学物质也可促进天敌在饲养过程中为繁殖后代采取积极的行为方式。如欧晓明等发现,不论人工寄主卵内的测试液是水还是寄主的卵浆液,只要卵表面涂有利它素,黑卵蜂就对其进行检查和刺探^[74],明显提高了寄生蜂的工作效率。

3.2 研究协同进化时的参考

对于植物与天敌的协同进化关系,信息化学物质起了很重要的作用。例如Yolanda等在研究斑螟

(*Homoeosoma electellum* Hulst)和其寄生蜂 *Dolichogenidea homoeosomae* 分别与栽培型和野生型的向日葵之间的相互关系时 ,发现雌蛾喜欢在栽培型上停留、产卵 ,雌蜂虽然也喜欢在受害的栽培型品种上降落 ,但在栽培型品种上的寄生效果却比较差。寄生蜂在野生型的花上比在栽培型的花上多花费 74% 的搜索时间。结果是在相同的寄主密度下 ,每个雌蜂在野生型上比在栽培型上多寄生 25.7% 的寄主幼虫 ,导致寄生率水平高出 19 倍 ,显示寄生蜂在野生型花上对害虫的控制更为有效。因此 ,通过长期驯化导致一些植物的自身防御能力发生变化可能会干扰寄主与寄生蜂的相互作用^[75] ,进而分化出具有不同特点的进化单位。因此 ,研究三级营养间的化学通讯也可对研究种间的相互进化关系提供帮助。

对于不同的植物、植食性昆虫和天敌种类来说 ,由于各自所处的生态系统具有不同的特点 ,生态系统内部以信息化学物质为媒介的交互联系也各不相同 ,因此也就为人们的进一步探索和应用提供了广阔的空间。

References :

[1] Zhu J W , Cossé A A , Obrycki J J , *et al.* Olfactory reactions of the twelve-spotted lady beetle , *Coleomegilla maculata* and the green lacewing , *Chrysoperla carnea* to semiochemicals released from their prey and host plant : electroantennogram and behavioral responses. *J. Chem. Ecol.* , 1999 , 25 (5) : 1163 — 1177.

[2] Reddy G V P , Tabone E , and Smith M T. Mediation of host selection and oviposition behavior in the diamondback moth *Plutella xylostella* and its predator *Chrysoperla carnea* by chemical cues from cole crops. *Biol. Control* , 2004 , 29 (2) : 270 — 277.

[3] Turlings T C J , Loughrin J H , McCall P J , *et al.* How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 1995 , 92 (10) : 4169 — 4174.

[4] Takabayashi J , Dicke M , and Posthumus M A. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions : variation caused by biotic and abiotic factors. *J. Chem. Ecol.* , 1994 , 20 (6) : 1329 — 1354.

[5] Turlings T C J. , Bernasconi M , Bertossa R , *et al.* The induction of volatile emissions by three herbivore species with different feeding habits : possible consequences for their natural enemies. *Biol. Control* , 1998 , 11 : 122 — 129.

[6] Moraes C M D , Lewis W J , Par P W , *et al.* Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* , 1998 , 393 : 570 — 573.

[7] Chen Z M , Xu N , Han B Y , *et al.* Chemical Communication between tea plant-herbivore-natural enemies. *Journal of Tea Science* , 2003 (Add.) : 38 — 45.

[8] Agelopoulos N G and Keller M A. Plant-natural enemy association in tritrophic system *Cotesia rubecula*-*Pieris rapae*-Brassicaceae (Cruciferae) Ⅲ. Collection and identification of plant and frass volatiles. *J. Chem. Ecol.* , 1994 , 20 (8) : 1955 — 1968.

[9] Takabayashi J , Dicke M , Takahashi S , *et al.* Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. *J. Chem. Ecol.* , 1994 , 20 (2) : 373 — 386.

[10] Reddy G V P , Holopainen J K , Guerrero A. Olfactory responses of *Plutella xylostella* natural enemies to host pheromone , larval frass , and green leaf cabbage volatiles. *J. Chem. Ecol.* , 2002 , 28 (1) : 131 — 143.

[11] Rapusas H R , Bottrell D G and Coll M. Intraspecific variation in chemical attraction of rice to insect predators. *Biol. Control* , 1996 , 6 : 394 — 400.

[12] Loughrin J H , Manukian A , Heath R R. Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. *J. Chem. Ecol.* , 1995 , 21 (8) : 1217 — 1227.

[13] Rasmann S , K Ilnner T G , Degenhardt J , *et al.* Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature* , 2005 , 434 : 732 — 737.

[14] Edwards P J , Wratten S D , and Parker E A. The ecological significance of rapid wound-induced changes in plants : insect grazing and plant competition. *Oecologia* , 1992 , 91 (2) : 266 — 272.

[15] Takabayashi J , Takahashi S , Dicke M , *et al.* Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *J. Chem. Ecol.* , 1995 , 21 (3) : 273 — 288.

[16] Takabayashi J , Yoshibumi S , Mayumi H , *et al.* Plant effects on parasitoid foraging : differences between two tritrophic systems. *Biol. Control* , 1998 , 11 : 97 — 103.

[17] Gouinguén S , Alborn H and Turlings T C J. Induction of volatile emissions in maize by different larval instars of *Spodoptera littoralis*. *J. Chem. Ecol.* , 2003 , 29 (1) : 145 — 162.

[18] Mattiacci L and Dicke M. Host-age discrimination during host location by *Cotesia glomerata* , a larval parasitoid of *Pieris brassicae*. *Entomol. Exp. Appl.* , 1995 , 76 : 37 — 48.

[19] Letizia M , Marcel D , Maarten A P. Induction of parasitoid attracting synomone in Brussels sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae : role of mechanical damage and herbivore elicitor. J. Chem. Ecol. ,1994 ,20 (9) :2229 — 2248.

[20] Hopke J , Donath J , Bleichert S , et al. Herbivore-induced volatiles : the emission of acyclic homoterpenes leaves of *Phaseolus lunatus* and *Zea mays* can be triggered by β -glucosidase and jasmonic acid. FEBS Lett. ,1994 ,352 :146 — 150.

[21] Turlings T C J , Mc Call P J , Alborn H T. An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. J. Chem. Ecol. ,1993 ,19 :411 — 425.

[22] Shen B Z , Zheng Z W , Dooner H K. A maize sesquiterpene cyclase gene induced by insect herbivory and volicitin : Characterization of wild-type and mutant alleles. Proc. Natl. Acad. Sci. USA ,2000 ,97 :14807 — 14812.

[23] Halitschke R , Schittko U , Pohnert B W , et al. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera ,Sphingidae) and Its Natural host *Nicotiana attenuate* III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant Responses. Plant Physiol. ,2001 ,125 :711 — 717.

[24] Rodriguez-Saona C , Crafts-Brandner S J , Rar P W , et al. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants. J. Chem. Ecol. ,2001 ,27 (4) :679 — 695.

[25] Halitschke R , Kessler A , Kahl J , et al. Ecophysiological comparison of direct and indirect defenses in *Nicotiana attenuata*. Oecologia ,2000 ,124 :408 — 417.

[26] Horiuchi J , Arimura G , Ozawa R , et al. Exogenous ACC enhances volatiles production mediated by jasmonic acid in lima bean leaves. FEBS Lett. ,2001 ,509 :332 — 336.

[27] Krumm T , Bandemer K , Boland W. Induction of volatile biosynthesis in the lima bean (*Phaseolus lunatus*) by leucine- and isoleucine conjugates of 1-oxo- and 1-hydroxyindan-4-carboxylic acid : evidence for amino acid conjugates of jasmonic acid as intermediates in the octadecanoid signaling pathway. FEBS Lett. ,1995 ,377 :523 — 529.

[28] Halitschke R , Baldwin I T. Antisense LOX expression increases herbivore performance by decreasing defense responses and inhibiting growth-related transcriptional reorganization in *Nicotiana attenuata*. Plant J. ,2003 ,36 :794 — 807.

[29] Ozawa R , Arimura G , Takabayashi J , et al. Involvement of jasmonate- and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. Plant Cell Physiol. 2000 ,41 :391 — 398.

[30] Dicke M , Gols R , Ludeking D , et al. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. J. Chem. Ecol. ,1999 ,25 :1907 — 1922.

[31] Koch T , Krumm T , Jung V , et al. Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid signaling pathway. Plant Physiol. ,1999 ,121 :153 — 162.

[32] Musser R O , Hum-Musser S M , Eichenseer H , et al. Caterpillar saliva beats plant defences-A new weapon emerges in the evolutionary arms race between plants and herbivores. Nature ,2002 ,416 :599 — 600.

[33] Arimura G , Ozawa R , Shimoda T , et al. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. Nature ,2000 ,406 :512 — 515.

[34] Goff S A and Klee H J. Volatile signaling in plant-plant interactions : "talking trees " in the genomics Era. Science ,2006 ,11 :812 — 815.

[35] Arimura G , Ozawa R , Horiuchi J , et al. Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. Biochem. Syst. Ecol. ,2001 ,29 :1049 — 1061.

[36] Farmer E E. Surface-to-air signals. Nature ,2001 ,411 :854 — 856.

[37] Chamberlain K , Guerrieri E , Pennacchio F , et al. Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere ?Biochem. Syst. Ecol. ,2001 ,29 :1063 — 1073.

[38] Turlings T D J and Tumlinson J H. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. Proc. Natl. Acad. Sci. USA ,1992 ,89 :8399 — 8402.

[39] Neveu N , Grandgirard J , Nenon J P , et al. Systemic release of herbivore-induced plant volatiles by turnips infested by concealed root-feeding Larvae *Delia radicum* L. J. Chem. Ecol. ,2002 ,28 (9) :1717 — 1732.

[40] Boff M I C , Zoon F C and Smits P H. Orientation of *Heterorhabditis megidis* to insect hosts and plant roots in a Y-tube sand olfactometer. Entomol. Exp. Appl. ,2001 ,98 ,329 — 337.

[41] W ckers F L and Bezemer T M. Root herbivory induces an above-ground indirect defence. Ecol. Lett. ,2003 , (6) :9 — 12.

[42] Bezemer T M , Deyn G B D , Bossinga T M , et al. Soil community composition drives aboveground plant-herbivore-parasitoid interactions. Ecol. Lett. ,2005 ,8 :652 — 661.

[43] Hilker M and Meiners T. Early herbivore alert : Insect eggs induce. J. Chem. Ecol. ,2006 ,32 :1379 — 1397.

[44] Loughrin J H , Manukian A , Heath R R , et al. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA ,1994 ,91 (25) :11836 — 11840.

[45] Fu W J and Du J W. Kairomones of insect. Entomological knowledge ,1981 ,18 (3) :132 — 135.

[46] Han B Y. Attractive activity to natural enemies and component analysis of the rinses from tea aphid body surface. Acta Entomol. Sinica ,2001 ,44 (4) :541 — 547.

[47] Hare J D ,Morgan D J W. Chemical conspicuousness of an herbivore to its nural enemy :effect of feeding site selection. Ecology ,2000 81 (2) :509 — 519.

[48] Du J W ,Fu W J ,Ding D C ,et al. Separation and chemical structure indentification of kairomone influencing oviposition behavior of *Tetrastichus schoenobii*. Chinese Sci. Bull. ,1981 , (1) :1132 — 1134.

[49] Ding D C , Qiu H G , Du J W , et al. Studies on the kairomone influencing oviposition behavior of *Tetrastichus schoenobii* Ferriere : source and extraction. Acta Entomol. Sinica ,1981 ,24 :262 — 267.

[50] Hu J S and Chen C M. A study on the host-searching kairomone of *Apanteles cypris* Nixon. Acta Entomol. Sinica ,1987. 30 (1) :31 — 40.

[51] Weseloh R M. Discrimination between parasitized and nonparasitized hosts by the gypsy moth larval parasitoid *Apanteles melanoscelus* (Hemiptera : Braconidae). Can. Ent. ,1976 ,108 :395 — 400.

[52] Lewis W J ,Martin J W R. Semiochemicals for use with parasitoids :status and future. J. Chem. Ecol. ,1990 ,16 (11) :3067 — 3089.

[53] Tumlinson J H ,Lewis W L ,Vet L E M. How parasitic wasps find their hosts. Sci. Am. ,1993 ,268 (3) :100 — 106.

[54] Du J W. Insect pheromone and their application. Beijing :China Forestry Publication House ,1988. 73 — 81.

[55] Gonz les W L , Fuentes-Contreras E , and Niemeyer H M. Semiochemicals associated to spacing behaviour of the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* L. (Hem. , Aphididae) do not affect the olfactometric behaviour of the cereal aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphii* De Stephani-P rez (Hym. , Braconidae). J. Appl. Ent. ,1999 ,123 :413 — 415.

[56] Han B Y ,Chen Z M ,Zhang Z N. Electroantennogram and behavioural responses of two varieties of *Leis axyridis* from three types of habitats to aphid-damaged tea shoot volatiles and aphid kairomones. Acta Ecologica Sinica ,2001. 21 (12) :2131 — 2135.

[57] Jalali S K ,Singh S P ,Kumar P ,et al. Influence of food plants on the degree of parasitism of larvae of *Heliothis armigera* by *Cotesia kazak*. Entomophaga ,1988 ,33 (1) :65 — 71.

[58] Geervliet J B F ,Ari ns S ,Dicke M ,et al. Long-distance assessment of patch profitability through volatile infochemicals by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera : Braconidae). Biol. Control ,1998 ,11 (2) :113 — 121.

[59] Guerrieri E ,Pennacchi F ,Tremblay E. Effect of adult experience on in-flight orientation to plant and plant host complex volatiles in *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera , Braconidae). Biol. Control ,1997 ,10 :159 — 165.

[60] Du Y J ,Poppy G M ,Powell W ,et al. Chemically mediated associative learning in the host foraging behavior of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera : Braconidae). J. Insect Behav. ,1997 ,10 (4) :509 — 522.

[61] Mccall P J ,Turlings T C J ,Lewis W J ,et al. Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microplitis croceipes* Cresson (Braconidae : Hymenoptera). J. Insect Behav. ,1993 ,6 (5) :625 — 639.

[62] Vinson S B. The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. Biol. Control ,1998 ,11 :79 — 96.

[63] Conti E ,Salerno G ,Bin F ,et al. The role of host semiochemicals in parasitoid specificity :a case study with *Trissolcus brochymenae* and *Trissolcus simoni* on pentatomid bugs. Biol. Control ,2004 ,29 :435 — 444.

[64] Meiners T ,Westerhaus C ,Hilker M. Specificity of chemical cues used by a specialist egg parasitoid during host location. Entomol. Exp. Appl. ,2000 ,95 :151 — 159.

[65] Degenhardt J ,Gershenzon J ,Baldwin I T ,et al. Attracting friends to feast on foes :engineering terpene emission to make crop plants more attractive to herbivore enemies. Curr. Opin. Biotech. ,2003 ,14 :169 — 176.

[66] Kappers I F ,Aharoni A ,Herpen T W J M ,et al. Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to Arabidopsis. Science ,2005 ,309 :2070 — 2072.

[67] Lou Y G ,Du M H ,Turlings T C J ,et al. Exogenous application of jasmonic acid induces volatile emissions in rice and enhances parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. J. Chem. Ecol. ,2005 ,31 (9) :1985 — 2002.

[68] Ozawa R ,Shiojiri K ,Sabelis M W ,et al. Corn plants treated with jasmonic acid attract more specialist parasitoids ,thereby increasing parasitization of the common armyworm. J. Chem. Ecol. ,2004 ,30 (9) :1797 — 1808.

[69] Kessler A and Baldwin I T. Defensive function of Herbivore-induced plant volatile emissions in Nature. Science ,2001 ,291 (16) :2141 — 2144.

[70] Han B Y ,Zhou P ,Fu J Y ,et al. Suppression effect of *Apanteles* spp attracted together by infochemicals-luring preparation on *Ectropis oblique* Larvae. Journal of Tea Science ,2006 ,26 (1) :72 — 75.

[71] Zhu J W ,Park K C. Methyl salicylate ,a soybean aphid-induced plant volatile attractive to the predator *Coccinella septempunctata*. J. Chem. Ecol. ,2005 ,31 (8) :1733 — 1746.

[72] Poppy G M. Tritrophic interactions : improving ecological understanding and biological control ?Endeavour ,1997 ,21 (2) :61 — 65.

[73] Gould F , Kennedy G G , Johnson M T. Effects of natural enemies on the rate of herbivore adaptation to resistant host plants. Entomol. Exp. Appl. ,1991 ,58 :1 — 14.

[74] Ou X M ,Jiang H H ,Chen C M. A study on ovipositional stimulants of the scelionid *Telenomus euproctidis* Wilcox. Journal of Hunan Agricultural University ,1996 ,22 (41) :365 — 370.

[75] Chen Y H ,Welter S C. Confused by domestication : incongruent behavioral responses of the sunflower moth ,*Homoeosoma electellum* (Lepidoptera : Pyralidae) and its parasitoid , *Dolichogenidea homoeosomae* (Hymenoptera : Braconidae) , towards wild and domesticated sunflowers. Biol. Control ,2003 ,28 :180 — 190.

参考文献：

[7] 陈宗懋,许宁,韩宝瑜,等. 茶树-害虫-天敌间的化学信息联系. 茶叶科学,2003,(增):38~45.

[45] 符文俊,杜家纬. 昆虫利它素. 昆虫知识,1981,18(3):132~135.

[46] 韩宝瑜. 茶蚜体表漂洗物对天敌的引诱活性及组分分析. 昆虫学报,2001,44(4):541~547.

[48] 杜家纬,符文俊,丁德诚,等. 螟卵啮小蜂产卵行为利它素的分离和化学结构鉴定. 科学通报,1981,(1):1132~1134.

[50] 胡京生,陈常铭. 纵卷叶螟绒茧蜂搜索利它素的研究. 昆虫学报,1987,30(1):31~40.

[54] 杜家纬. 昆虫信息素及其应用. 北京:中国林业出版社,1988,73~81.

[56] 韩宝瑜,陈宗懋,张钟宁. 不同生境异色瓢虫对某梢互利素和蚜虫利它素 EAG 和行为反应. 生态学报,2001,21(12):2131~2135.

[70] 韩宝瑜,周鹏,付建玉,等. 昆虫化学信息素诱集绒茧蜂控制茶尺蠖的研究. 茶叶科学,2006,26(1):72~75.

[74] 欧晓明,江汉华,陈常铭. 茶毛虫黑卵蜂产卵刺激素的研究. 湖南农业大学学报,1996,22(41):365~370.