

黄足黄守瓜 (*Aulcophora femoralis chinensis*) 取食和机械损伤对南瓜子叶中葫芦素 B 的诱导作用

刘 慧^{1, 2}, 许再福¹, 黄寿山^{1, *}

(1. 华南农业大学昆虫学系, 广州 510642; 2. 广东省昆虫研究所, 广州 510260)

摘要:采用高效液相色谱分析方法,通过测定葫芦素 B 含量的变化,探讨黄足黄守瓜与南瓜之间在时间上的化学诱导关系。虫害和机械损伤均能引起南瓜子叶中的葫芦素 B 含量围绕着对照水平上、下波动的变化。但是,这两种因素所引起的葫芦素 B 含量变化的规律有较大的不同。黄足黄守瓜的为害相对于机械损伤诱导葫芦素 B 合成的差异主要表现在 3 个方面:首先,反应速度比较快。如叶部处理中,虫害株在虫害后 1 h 葫芦素 B 含量已有了显著升高,而机械损伤株葫芦素 B 含量此时不仅没有升高,反而有下降趋势,在 1.5 h 才有所升高。其次,反应程度比较大,即虫害株葫芦素 B 的最大诱导量显著大于机械损伤株的。最后,诱导反应持续的时间比较长,即是说虫害株结束诱导反应的时间要明显长于机械损伤株的。另外,即使被处理的是南瓜茎部,其子叶中葫芦素 B 含量也发生了变化,而且变化趋势与叶部被处理的具有相似性,证明虫害和机械损伤都能系统诱导被害南瓜合成葫芦素 B。此外,实验结果还显示虫害株未被害叶葫芦素 B 的含量比被害叶的高。

关键词:黄足黄守瓜;葫芦素 B;虫害;机械损伤;诱导

文章编号:1000-0933(2007)12-5421-06 中图分类号:Q968 文献标识码:A

Comparing on the inducing Cucurbitacin B content in cotyledon of squash aroused by *Aulcophora femoralis chinensis* (Coleoptera: Chrysomelidae) and mechanical damage

LIU Hui^{1, 2}, XU Zai-Fu¹, HUANG Shou-Shan^{1, *}

1 South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

2 Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5421 ~ 5426.

Abstract: High performance liquid chromatography was used to analyse the content of Cucurbitacin B (CuB) to study the chemical communication relationship between *Aulcophora femoralis chinensis* Weise and *Cucurbita moschata* (Duch.) Poir. Both pest damage and mechanical damage resulted in the change of CuB content in the cotyledons of squash fluctuated around the CuB content in the uninfested or undamaged plants, but the changing trends of CuB content resulted from the beetle damage and mechanical damage were quite different in three aspects. Firstly, the velocity of induction reaction by the beetle was faster, comparing with mechanical damage. For instance, the CuB content in the beetle-infested plants had

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30170182)

收稿日期:2006-10-11; 修订日期:2007-08-23

作者简介:刘慧(1979 ~),女,河北唐山人,硕士,从事昆虫化学生态学研究. E-mail: liuhui206@eyou.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sshuang@scau.edu.cn

致谢:高效液相色谱操作方面得到了凌冰副教授和霍理坚老师的热心指导,在虫源采集方面得到深圳市新大菜场张和平总经理的热心帮助,在此一并致谢!

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30170182)

Received date: 2006-10-11; **Accepted date:** 2007-08-23

Biography: LIU Hui, Master, mainly engaged in entomological chemical ecology. E-mail: liuhui206@eyou.com

already distinctly increased after 1 h foliage disposal, but it is 0.5 h later in the mechanically damaged plants. Secondly, the inducing CuB content in beetle-infested plants was much higher than that in the mechanically damaged plants. Lastly, the duration of induction reaction in beetle-infested plants persisted much longer than that of the mechanically damaged plants. The reaction could last 160 h in the beetle-infested plants, however, it was only 80 h in the mechanically damaged plants. Furthermore, even if we dealt the stems with the pest damage or mechanical damage, the CuB content in the cotyledons of squash changed similarly to that in the foliage disposal. That demonstrated the release of CuB in the beetle-infested plants or mechanically damaged plants was systemic. At the same time, the uninfested or undamaged cotyledons had higher CuB content than that in the infested or damaged cotyledons in the same individual plant.

Key Words: *Aulacophora femoralis chinensis*; Cucurbitacin B; pest damage; mechanical damage; induce

植物被昆虫取食后可产生直接防御或间接防御。直接防御是通过增加植物体内的有毒次生代谢产物或防御蛋白对昆虫生理代谢产生不利的影响。植物直接防御反应虽能阻止大多数昆虫的取食,但是能量消耗大,而且有时不能阻止特定种类的昆虫取食^[1]。在葫芦科 Cucurbitaceae 植物中,普遍含有葫芦素 Cucurbitacin。其中,葫芦素 B 在葫芦科植物中最常见^[2]。葫芦素不仅气味难闻、味道苦,而且对大多数的植食性昆虫有毒^[3, 4]。多数昆虫不能取食含有葫芦素的植物^[5],但一些甲虫却能以葫芦素作为取食引诱剂^[6],并且利用取食获得的葫芦素来抵御天敌^[7]。有研究显示,葫芦素能刺激一些昆虫如叶甲科的 *Acalymma* 属、守瓜属 *Aulacophora* 和 *Diabrotica* 属甲虫的取食^[8, 9]。Ferguson 等发现,植物体内葫芦素的含量高低与植物被害程度有很密切的联系^[10]。随后, Tallamy 也发现葫芦科植物遭到瓜植食瓢虫 *Epilachna borealis* 的为害后,叶片中的葫芦素 B 和 D 含量升高,从而使其对该瓢虫的适生性降低^[11]。这些研究结果都表明,葫芦素是葫芦科植物的化学防御物质。

黄守瓜 *Aulacophora femoralis* (Motschulsky) 属鞘翅目叶甲科,它是多种蔬菜瓜果的重要害虫,其中以葫芦科植物中的黄瓜 *Cucumis sativus* L.、南瓜 *Cucurbita moschata* (Duch.) Poir 和蒲瓜 *Lagenaria sciceraria* Rusby 等为主^[12]。黄守瓜成虫取食这些瓜叶时,常以身体为半径旋转咬食划一个圆圈,留下表皮,然后取食圈内叶组织。这种独特的取食方式预示着黄守瓜采用了化学防御策略,即黄守瓜将要取食的叶片圆圈切断后,可能阻断了被诱导产生的葫芦素输入被取食组织的通道,从而达到保护自己的目的^[11, 13]。那么,被害叶与未被害叶中的葫芦素 B 的含量是否有差异?机械损伤与昆虫取食是否有差别?以黄守瓜中分布最广、为害最严重的一个亚种—黄足黄守瓜 *Aulacophora femoralis chinensis* Weise 为对象,以南瓜子叶中葫芦素 B 含量变化来探讨黄足黄守瓜与南瓜之间的化学诱导关系。

1 材料与方法

1.1 材料和仪器

黄足黄守瓜采自深圳市南澳镇新大菜场的南瓜地。置于养虫笼内,用新鲜的南瓜叶片饲养。挑选健壮活跃的成虫供试验用。试验前将其饥饿 24 h。南瓜的品种是蜜本南瓜,种于 8 cm × 8 cm 的塑料杯中,每杯一株。挑选健康无病虫害的子叶期南瓜苗供试验用。葫芦素 B (Cucurbitacin B, 简称 CuB) 标准品购于天津市药物研究所,纯度 98.85%。分析纯甲醇,天津市化学试剂一厂。色谱纯甲醇,天津市四友生物技术有限公司。高效液相色谱 (HPLC) 仪为美国安捷伦公司 (Agilent) 生产, HP1100 型。固定相为 C₁₈ 反相柱 (Kromasil 5 μm, 300 mm × 4.6 mm)。

1.2 试验方法

本文试验分为 4 部分进行,每部分试验均是将挑选好的南瓜苗分为不同时间进行处理,而每段时间处理的南瓜苗又分为对照、虫害和机械损伤 3 组。

对照植株是不做任何处理的子叶期南瓜苗。虫害植株是黄足黄守瓜为害后的南瓜植株。将准备好试验用的黄足黄守瓜放入用 80 筛目的网纱做成 30 cm × 30 cm × 30 cm 的笼子内,每笼 30 头;然后,将挑选好的南

瓜苗放入笼子内,每笼两株,让黄守瓜取食,被黄守瓜取食 3~5 min 后的南瓜苗从笼子内取出待处理。虫害植株分为叶部被害和茎部被害。叶部被害是指用袋子将南瓜的茎部和其中的一片子叶罩住,让黄守瓜仅取食其中的一片子叶,由此所得虫害叶和未被害叶为同株的两片子叶。茎部被害是先将南瓜苗叶部保护好,让黄守瓜只取食其茎部。机械损伤植株是人为制造伤口的南瓜植株,同样分为叶部损伤和茎部损伤。叶部损伤是将植株的其中一片子叶仿黄守瓜为害状打孔,其它部分保持完整,所得机械损伤叶与未损伤叶亦为同株的两片子叶。茎部损伤的植株保持其叶部完整,亦仿黄守瓜为害状用针在其茎部划一伤口。样品处理方法。先将各个处理不同重复的植株的所有子叶混匀,用剪刀将其剪碎,再混匀。每个处理用天平称取 3 个样,作为 3 次重复,每次称取 1 g。将称好的每份材料装入小瓶内,加入 8 ml 分析纯的甲醇,放在 25℃ 空调室内浸泡 24 h,接着风干,然后用 2 ml 的容量瓶将样品溶液定容为 2 ml,配成浓度为 0.5 g/ml 鲜南瓜叶片的甲醇溶液。将配置好的溶液再经过 0.45 μ l 的微孔过滤膜过滤,之后即可在高效液相色谱仪上进行葫芦素 B 的定量测定。最后根据葫芦素 B 的标准曲线,计算其含量。

试验数据主要采用 SAS(The SAS System for Windows Version 8) 软件中的方差分析方法对试验所得数据进行分析,试验结果以散点图的形式表示;而 2.1 南瓜左、右子叶葫芦素 B 含量的比较中,采用 Paired-samples t-test 方法。

葫芦素 B 标准曲线的绘制。把葫芦素 B 标准品配成一系列浓度的甲醇溶液,在高效液相色谱仪上进行测定。以色谱峰面积为横坐标,以葫芦素 B 浓度为纵坐标,制作葫芦素 B 的标准曲线,得葫芦素 B 溶液的浓度(Y)与峰面积(X)的回归方程为 $Y = -0.4802 + 0.0976X$ 。其方程的相关系数 $r = 0.9995$, $p = 0.0001 < 0.01$,两者之间存在极显著的线性相关。

样品的高效液相色谱检测条件,按黄璐琦等测定方法^[14]。流动相使用甲醇与水的混和液(甲醇:水 = 70:30)。检测波长 228 nm,检测温度 25℃,流速 1.0 ml/min,进样量 10 μ l。

1.3 试验内容

本试验分为 4 部分:(1)虫害子叶后 0.5~10 h 子叶内葫芦素 B 含量变化的研究。叶部不同处理后南瓜植株在通风透光的室内分别放置 0.5、1、1.5、3、5、7 h 和 10 h 后做样品处理。(2)虫害子叶后 20~120 h 子叶内葫芦素 B 含量变化的研究。处理方法同前,只是放置时间的延长,分别为 20、40、60、80、100 h 和 120 h。(3)虫害茎部后 0.5~10 h 子叶片内葫芦素 B 含量变化的研究。茎部不同处理后南瓜植株在通风透光的室内分别放置 0.5、1、3、5、7 h 和 10 h 后做样品处理。(4)虫害茎部后 20~160 h 子叶片内葫芦素 B 含量变化的研究。处理方法同前,只是放置时间的延长,分别为 20、40、60、80、100、120、140 h 和 160 h。

2 结果与分析

2.1 南瓜左、右子叶葫芦素 B 含量的比较

南瓜苗左、右两片子叶内葫芦素 B 含量分别为 (33.9635 ± 0.3108) mg/kg 和 (34.2733 ± 0.9998) mg/kg, $p = 0.679$,说明两片子叶内葫芦素 B 含量差异不显著。

2.2 虫害或机械损伤子叶后 0.5~10 h 子叶内葫芦素 B 含量的变化

结果表明:虫害和机械损伤均引起南瓜子叶中的葫芦素 B 含量变化,但这两种因素所引起的变化趋势有很大的差异。此外,同株南瓜的两片子叶由于所做的处理不同,其葫芦素 B 含量变化也表现出了差异(图 1)。

南瓜被黄足黄守瓜为害约 1 h 时,其子叶中葫芦素 B 含量与对照植株的比较已显著增加,说明南瓜被黄守瓜诱导葫芦素 B 的合成反应所需的时间很短,具有快速响应的特点。子叶中葫芦素 B 含量在被害后 1.5 h 时达到高峰,1.5 h 以后,葫芦素 B 的含量出现下降,在 3 h 时已显著低于对照水平。接下来葫芦素 B 的含量又升高,5~10 h 期间,基本上保持高于对照水平但差距不明显。虫害株中未被害子叶的葫芦素 B 含量变化趋势虽然相似于虫害子叶的,但其葫芦素 B 含量普遍比虫害叶中的葫芦素 B 含量高。比如在 1、3、5 h 和 10 h 时,未被害子叶的葫芦素 B 含量显著高于虫害叶。

机械损伤也能引起子叶中葫芦素 B 含量的变化,变化趋势与虫害的虽有相似之处,但也有很大的差异。

在机械损伤后 5 h 时,南瓜子叶中的葫芦素 B 含量升高最为显著,但诱导高峰时间延长而且升高的幅度也显著低于虫害所引起的。虫害植株葫芦素 B 含量的变化是先升高而后降低的变化趋势,而机械损伤植株的情况恰恰相反,是先降低而后升高。虫害引起葫芦素 B 含量的变化趋势与机械损伤所引起的有时并不一致,不是同时出现升高或降低的现象。整体上看,同株南瓜的机械损伤叶与未损伤叶之间的葫芦素 B 含量差异比不上虫害株中未被害子叶与虫害子叶之间的显著。

2.3 虫害或机械损伤子叶后 20 ~ 120 h 子叶内葫芦素 B 含量的变化

结果显示:虫害和机械损伤在较长时间内仍影响着南瓜子叶中葫芦素 B 的含量(图 2)。

南瓜子叶被黄足黄守瓜为害和机械损伤后,随着时间的延长其葫芦素 B 的含量与对照的比较总体上主要呈下降趋势。未被害叶与被害子叶相比其葫芦素 B 含量明显较高,如在 20、40 h 和 60 h。机械损伤子叶与未损伤子叶的葫芦素 B 含量总体上差异不显著。较长的时间后,尽管被黄守瓜为害的南瓜子叶中的葫芦素 B 含量也会出现升高,但升高的幅度远不如短时间内的明显。

虫害植株子叶中的葫芦素 B 含量经过较长一段时间上、下波动的变化,自 80 h 以后,趋于回落到对照植株子叶中的葫芦素 B 水平,到 100 h 时已完全恢复到对照植株的葫芦素 B 水平。在损伤后大约 60 h,机械损伤植株子叶中的葫芦素 B 水平已恢复到对照植株的水平。

2.4 虫害或机械损伤茎部后 0.5 ~ 10 h 子叶内葫芦素 B 含量的变化

结果表明:虽然只对南瓜的茎部进行处理,其子叶保持完整,但其子叶中葫芦素 B 含量仍然发生了明显的变化(图 3)。

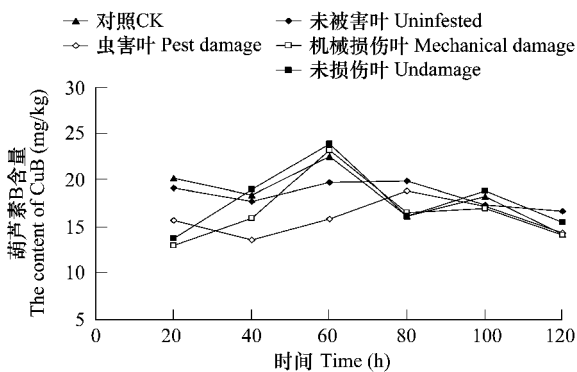


图 2 虫害或机械损伤子叶后 20 ~ 120 h 子叶内葫芦素 B 含量的变化(均值 $\pm$ S. E.)

Fig. 2 The content of CuB in the cotyledons from 20 ~ 120 h after damage on cotyledon (average $\pm$ S. E.)

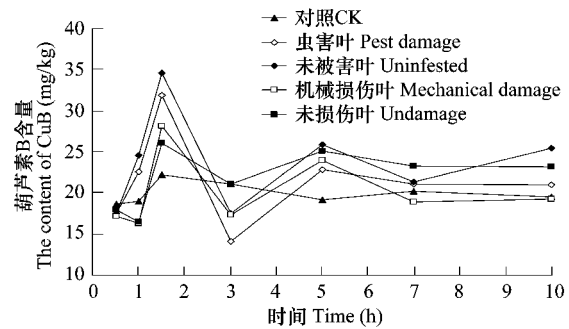


图 1 虫害或机械损伤子叶后 0.5 ~ 10 h 子叶内葫芦素 B 含量的变化(均值 $\pm$ S. E.)

Fig. 1 The content of CuB in the cotyledons from 0.5 ~ 10 h after damage on cotyledon (average $\pm$ S. E.)

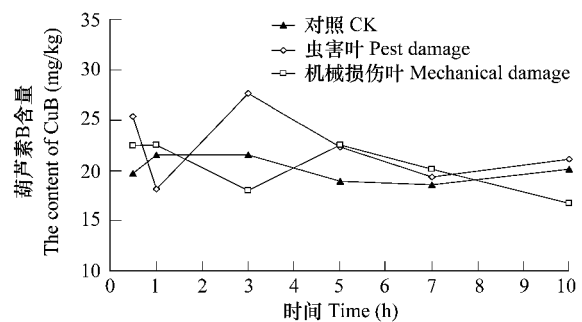


图 3 虫害或机械损伤茎部后 0.5 ~ 10 h 子叶内葫芦素 B 含量的变化(均值 $\pm$ S. E.)

Fig. 3 The content of CuB in the cotyledons from 0.5 ~ 10 h after damage on stem (average $\pm$ S. E.)

在黄足黄守瓜为害南瓜茎部后 0.5 h,其子叶中的葫芦素 B 含量与对照植株的比较有了显著的升高。由此可见,南瓜的茎部被害而产生的诱导反应也具有快速响应的特点。但是,再经过 0.5 h,葫芦素 B 含量迅速下降,明显低于对照水平。到虫害后 3 h 时,葫芦素 B 含量又迅速升高,显著高于对照。在被害 5 h 时回落到对照水平。机械损伤茎部后 0.5 h,南瓜子叶中的葫芦素 B 含量也明显升高,但不及虫害所引起的显著。在

损伤后 1 h 时回落到对照水平,约 3 h 时下降,然后在 5 h 时又升高,7 h 时再次回落到对照水平,10 h 时再次下降。

总之,茎部处理植株子叶葫芦素 B 含量的变化仍然是一个围绕对照水平上、下波动的趋势。机械损伤引起的葫芦素 B 含量变化的幅度不如虫害所引起的大。并且,机械损伤和虫害在同一时间所引起的葫芦素 B 含量的变化趋势并不完全一致。例如,在处理 3 h 时,虫害植株的葫芦素 B 含量高于对照水平,而机械损伤的情况却恰恰相反。

2.5 虫害或机械损伤茎部后 20 ~ 160 h 子叶内葫芦素 B 含量的变化

虫害或机械损伤南瓜茎部,在被害后 20 ~ 160 h 仍使其子叶中葫芦素 B 含量存在显著变化(图 4)。

黄足黄守瓜为害南瓜茎部后,其子叶中的葫芦素 B 含量在被害后 20 ~ 80 h 与对照的比较显著下降,然后回升到对照水平,接着在被害后 100 ~ 140 h 与对照水平相比又显著升高,最后在被害后大约 160 h 时恢复到对照水平。机械损伤的植株,其子叶中的葫芦素 B 含量仅在被损伤后 20 ~ 60 h 与对照的相比明显降低,然后在 80 ~ 160 h 一直保持在对照水平,而无明显再升高或下降现象。

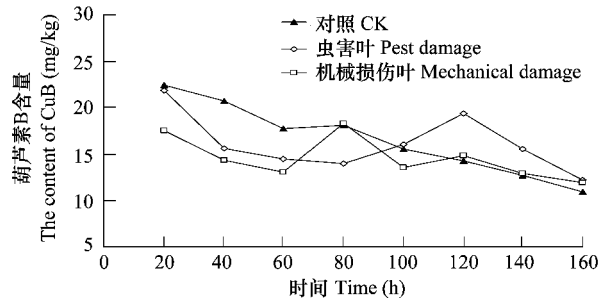


图 4 虫害或机械损伤茎部后 20 ~ 160 h 子叶内葫芦素 B 含量的变化(均值 $\pm$ S. E.)

Fig. 4 The content of CuB in the cotyledons from 20 ~ 160 h after damage on the stem (average $\pm$ S. E.)

3 结论与讨论

次生化合物的诱导合成和释放需要一定的时间。不同植物因昆虫为害而表达的系统诱导所需时间不同,从几个小时到几天不等^[15]。本文研究中,黄足黄守瓜为害南瓜后,其子叶中葫芦素 B 含量升高所需时间不到 1 h,说明南瓜被诱导产生化学防御的速度快和能力强。

无论是虫害还是机械损伤,南瓜子叶中的葫芦素 B 含量变化均围绕着对照水平上、下波动,且持续较长时间,这或许可以用植物的化学防御代价来解释。植物被诱导合成次生物质是需要消耗物质和能量的,并且合成次生物质比植物大多数基础代谢所需的物质和能量要多^[16,17]。植物受伤以后,由于合成次生物质的需要,往往使其初生化合物含量下降,从而使植物的营养成分降低^[18]。然而,植株受到了生理伤害,也需要一些物质和能量来补偿,这就与合成次生化合物形成了矛盾。因此,植物在启动一些防御代谢反应的同时,需要关闭一些基础的代谢途径。受害的南瓜植株子叶中的葫芦素 B 含量相对于对照的之所以出现忽高忽低的现象,可能是由于植株不断进行防御代谢和基础代谢的交替而引起的。当然,随着时间的推移,这种反应能力逐渐衰退,最后结束防御反应而恢复到被害前状态^[19]。

在本文的试验中,不仅虫害和机械损伤南瓜子叶的葫芦素 B 含量发生了显著变化,而且同株未被虫害和未被损伤子叶的也有类似的变化。此外,子叶期南瓜无论被害的是叶部还是茎部,都能引起子叶中葫芦素 B 含量的变化。这证明南瓜被诱导产生葫芦素 B 的反应是一种积极主动的系统诱导,已在多种植物—昆虫系统中得到了证实^[20~21]。关于叶部被害与茎部被害引起葫芦素 B 含量变化的不同之处,需要进一步试验,了解它们各自的代谢途径,才能做出相应的解释。

黄足黄守瓜未被害子叶葫芦素 B 含量的变化趋势类似于其被害子叶的,但在较多情况下未被害叶比虫害叶的葫芦素 B 含量高,显示了南瓜植株倾向于保护未受伤害的部分。不过同株南瓜的机械损伤叶与未损伤叶总体上差异不太明显。由此可见,与植物其他防御反应一样,机械损伤和植食性昆虫取食不是对等的。单纯的机械损伤,在损伤形成后植物所产生的代谢物较快消失^[22],而植食性昆虫取食活动使植物诱导出来的代谢物质能够在损伤后持续相当长的时间^[22~24]。昆虫取食对寄主植物造成的影响包括口器的机械损伤和口腔分泌物对植物的化学诱导作用。其中,昆虫口腔分泌物中的特异性诱导子对植物的刺激作用是造成机械损

伤和昆虫取食诱导植物次生物质差异的关键所在^[24~26]。当然,对于黄足黄守瓜诱导南瓜子叶产生葫芦素 B 的口腔分泌物活性成分是什么,有待进一步研究。

References:

- [1] Agrawal A A, Karban R. Domatia mediate plant-arthropod mutualism. *Nature*, 1997, 387: 562—563.
- [2] Tallamy D W, Stull J, Ehresman N P, *et al.* Cucurbitacins as feeding and oviposition deterrents to insects. *Environmental Entomology*, 1997, 26: 678—683.
- [3] Tallamy D W. Squash beetle feeding behavior: an adaptation against induced cucurbit defence. *Ecology*, 1985, 66: 1574—1579.
- [4] Deheer C J, Tallamy D W. Affinity of spotted cucumber beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae to cucurbitacins. *Environmental Entomology*, 1991, 20(4): 1173—1175.
- [5] Zhang M X, Ling B, Zeng L, *et al.* Effect of cucurbitacin B in leaves from six plants species on plant selectivity of the leafminer, *Liriomyza sativa*. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2564—2568.
- [6] Lance D R, Sutter G R. Field tests of a semiochemical-based toxic bait for suppression of corn rootworm beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, 1992, 85: 967—973.
- [7] Agrawal A A, Gorski P M, Tallamy D W. Polymorphism in plant defense against herbivory: constitutive and induced resistance in *Cucumis sativus*. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, 25: 2285—2304.
- [8] Tallamy D W, Stull J, Ehresman N P, *et al.* Cucurbitacins as feeding and oviposition deterrents to insects. *Environmental Entomology*, 1997, 26: 678—683.
- [9] Abe M, Mastnsda K, Tamaki Y. Differences in feeding response among three cucurbitaceous feeding leaf beetle to cucurbitacins. *Applied Entomology and Zoology*, 2000, 35: 137—142.
- [10] Ferguson J E, Metcalf R L, Metcalf E R. Influence of cucurbitacin content in cotyledons of Cucurbitaceae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, 1983, 76: 47—51.
- [11] Tallamy D W. Squash beetle feeding behavior: an adaptation against induced cucurbit defence. *Ecology*, 1985, 66: 1574—1579.
- [12] Zhang W Q chief editor. *Agricultural Entomology (the second edition)*, second volume. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1991. 63—66.
- [13] Tallamy D W, Mullin C A, Frazier J L. An alternate route to insect pharmacophagy: the loose receptor hypothesis. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, 25: 1987—1997.
- [14] Huang L Q, Yao S T. The concentration of Cucurbitacin B in the root of Hubei Kuolou mensurated by Chromatogram. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 1994, 19(8): 490.
- [15] Mattiacci L, Rocca B A, Scascighini N, *et al.* Systemically induced plant volatiles emitted at the time of “danger”. *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27(11): 2233—2251.
- [16] Gershenzon J. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 18: 172—176.
- [17] Yan F M. *Chemical Ecology*. Beijing: Science Press, 2003. 94—109.
- [18] Bryant J P, Reichardt P B and Clausen T P. Effects of mineral nutrition on delayed inducible resistance in Alaska paper birch. *Ecology*, 1993, 74(7): 2072—2084.
- [19] Wang C Z, Qin J D. Advances of research on the interaction of insects and plants. *World Agriculture*, 1998, (4): 33—35.
- [20] Arimura G, Huber D P, Bohlmann J. Forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*) induce local and systemic diurnal emissions of terpenoid volatiles in hybrid poplar (*Populustrichocarpa deltoides*): cDNA cloning, functional characterization, and patterns of gene expression of (-)-germacrene D synthase, PtdTPS1. *Plant Journal*, 2004, 37(4): 603—616.
- [21] Rose U S, Tumlinson J H. Volatiles released from cotton plants in response to *Helicoverpa zea* feeding damage on cotton flower buds. *Planta*, 2004, 218(5): 824—832.
- [22] Steinberg S, Dicke M and Vet L E M. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia* (= *Apanteles*) *glomerata*. *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19: 47—59.
- [23] Bodnary R P. Potent effect of jasmonate on oilseed rape and mustard. *Phytochemistry*, 1994, 35: 301—305.
- [24] Mattiacci L, Dicke M and Posthums M A. Induction of parasitoid attracting synomone in Brussels spouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: role of mechanical damage and herbivore elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20: 2229—2247.
- [25] Ursula S, Dieter H, Ian T B. Molecular interaction between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. II. accumulation of plant mRNA in response to insect-derived cues. *Plant Physiology*, 2001, 125: 707—710.
- [26] Turlings T C J, McCall P J and Alborn H T, *et al.* An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemicals attractive to parasitic wasps. *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19(3): 411—425.

参考文献:

- [5] 张茂新, 凌冰, 曾玲, 等. 六种植物叶片中葫芦素 B 对美洲斑潜蝇寄主选择性的影响. *生态学报*, 2004, 24(11): 2564—2568.
- [12] 张维球主编. *农业昆虫学* (第二版), 下册. 北京: 农业出版社, 1991. 189—192.
- [14] 黄璐琦, 姚三桃. 高效液相色谱法测定湖北栝楼根中的葫芦素 B 含量. *中国中药杂志*, 1994, 19(8): 490.
- [17] 阎凤鸣. *化学生态学*. 北京: 科学出版社, 2003. 94—109.
- [19] 王琛柱, 钦俊德. 昆虫与植物相互作用的研究进展. *世界农业*, 1998, (4): 33—35.