

植物挥发性信号物质介导抗性的生态功能

阮维斌^{1,*}, 张园园¹, 高 陆¹, 包晓颖¹, 包海花¹, 慈华聪¹, 李庆山², 高玉葆¹

(1. 南开大学生命科学学院, 天津 300071; 2. 南开大学化学科学学院, 天津 300071)

摘要:植物产生的挥发性化合物能够作为媒介参与植物与周围环境之间的信息交流及相互作用。植物挥发性物质在吸引传粉者、促进种子传播、抑制其它植物种子萌发等方面具有重要的作用。近年来,关于植物挥发性物质在生态系统中的信号作用研究已经成为国内外的研究热点,受到广泛关注。总结了植物挥发性物质作为信号物质在提高植物抗性方面的国内外研究成果,阐述了植物挥发性物质不仅能够直接提高植物的抗性,而且可以作为信号物质在同株、同种异株和不同种植物之间进行传递,进而间接提高目标植物的抗性。最后,还对植物挥发性物质的研究方法和潜在的生态功能进行了探讨。

关键词:挥发性有机化合物;信号;抗性

Ecological function of the defense mediated by signal substances in plant volatiles

RUAN Weibin^{1,*}, ZHANG Yuanyuan¹, GAO Lu¹, BAO Xiaoying¹, BAO Haihua¹, CI Huacong¹, LI Qingshan², GAO Yubao¹

¹ College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

² College of Chemistry, Nankai University, Tianjin 300071, China

Abstract: Volatile organic compounds (VOCs) act as a media for plants to communicate and interact with the environment. Plant VOCs play a vital role for plants in attracting pollinators, promoting the dispersal of seeds, and having allelopathic effect against germination of other species. In recent years, Plant VOCs as signals have been shown to play an important role in the ecosystem function, and have increasingly received more attention. The present paper reviewed advances in plant defense mediated by the signal function of plant VOCs. In some cases plant VOCs can have a direct defense mechanisms against herbivory. It is believed that VOCs can transfer within plant and between the plants of the same species and different species to improve the defense mechanisms of the respective plants, indicating their crucial role in ecosystem function. Finally, we discussed the research method and the potential ecological functions of plant VOCs.

Key Words: volatile organic compounds; signal; defense

植物产生的挥发性有机化合物 (volatile organic compounds, VOCs) 能够参与其与周围环境的信息交流及相互作用。目前已鉴定的植物挥发性化合物达 1700 余种,涵盖了 70 余科属的植物。随着检测技术的提高,植物 VOCs 种类还在不断增加^[1-2]。由植食者取食后诱导植物产生的挥发性化合物按其合成途径可分为 3 类:第 1 类为绿叶挥发物,主要为 C6 的醇或醛,来源于脂氧合途径,由亚麻酸和亚油酸氧化生成;第 2 类来源于甲羟戊酸途径和脱氧-5-磷酸木酮糖途径,产生萜烯类物质;第 3 类来源于莽草酸途径^[3]。

植物 VOCs 不仅能够吸引传粉者、促进种子传播^[4],而且还可以通过抑制其它植物的生长发育来提高自

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30870415);天津市应用基础研究计划面上资助项目(06YFJMC12100);国家“十一五”科技支撑资助项目(2006BAD07B03)

收稿日期:2008-11-29; 修订日期:2009-03-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ruanweibin2004@hotmail.com

身的竞争能力^[5]。就植食者取食后诱导植物产生的 VOCs 而言,国内外学者已对其类型、传导途径、释放机制等进行了综述^[6-11]。近年来,人们发现植物 VOCs 不仅具有直接防御的作用,也可以通过吸引其天敌来间接控制植食者。另外,植物被取食后所释放的 VOCs 还可以作为信号物质,直接诱导或加速启动同一植株、同种异株甚至不同种植物间的抗性反应^[12-14]。本文主要就植物 VOCs 信号物质所介导的生态抗性效应进行综述。

1 植物挥发性物质对植食者的直接作用

植物在自然界中遭受机械损伤或植食性动物的攻击后,能够产生复杂的化学反应,其中有些反应的产物具有直接的防御作用。在直接防御中,植物产生的挥发性信号物质一方面能够诱导相关抗病蛋白基因的表达,另一方面可以产生一些驱避性或拒食性物质。与植物防御相关的信号途径包括乙烯途径^[15]、茉莉酸(Jasmonic acid, JA)途径、水杨酸(Salicylic acid, SA)途径等,涉及的信号分子有茉莉酸、水杨酸、寡聚糖、脱落酸等^[16]。例如利马豆(*Phaseolus lunatus* L.)叶片在遭到二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)取食或机械伤害后可以产生一些挥发性物质,其中(Z)- β -ocimene 可以诱导相关抗性基因的表达^[17]。然而,机械伤害和植食者取食在诱导植物抗性方面不尽相同,植食者的取食可以诱导正常叶片葡聚糖酶(β -1,3-glucanase),碱性几丁质酶(basic chitinase),脂氧合酶 LOX(lipoxygenase)、苯丙氨酸解氨酶 PAL(phenylalanine ammonia-lyase),法呢焦磷酸合成酶 FPS(farnesyl pyrophosphate synthetase)等 5 种抗性基因的表达,而人工机械伤害则仅引起正常叶片葡聚糖酶基因的表达^[17]。

植物产生的挥发性信号物质能够产生一些驱避性物质。如玉米(*Zea mays*)在遭海灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)取食后会释放气体,这些气体可以直接驱避另一种害虫玉米蚜(*Rhopalosiphum maidis*)^[18]。将薄荷(*Mentha piperita*)中分离出的(E)- β -farnesene 合成酶基因转到拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中,发现这些转基因植物除了能够释放报警信息素并具有驱避取食者的效应外,还能吸引寄生性天敌菜蚜茧蜂(*Diaeretiella rapae*),对两个营养级生物的行为产生影响^[19]。茉莉酸(JA)诱导马铃薯(*Solanum tuberosum*)叶腺体产生较纯的(E)- β -farnesene,从而减轻了叶片释放的其它气体物质的干扰,可以对桃蚜(*Myzus persicae*)产生较强的驱避效应^[20]。

利用反义沉默技术得到脂氢过氧化物裂解酶(Hydroperoxide lyases, HPLs)表达受抑制的转基因马铃薯,蚜虫取食这种马铃薯后,其繁殖力显著增强,这表明 HPL 起源的挥发性物质对蚜虫的繁殖具有负面影响^[22]。在脂氢过氧化物裂解酶的催化作用下氢过氧化脂肪酸产生的挥发性醛类物质(aldehydes)与氧酸类化合物(oxoacids)可能影响蚜虫的繁殖过程。Kessler 等^[22]发现,与野生型植株相比,在脂加氧酶缺陷型烟草植株(*Nicotiana attenuata*)上,不仅传统取食者的危害显著增加,而且出现了新的植食者,这些新的植食者能够在脂加氧酶缺陷型烟草植株正常取食、发育和繁殖。这说明了植物脂加氧酶参与的信号系统能够诱导植物产生抗性进而影响植食者的群落结构。

当然,植食者诱导植物产生的挥发性气体被植食者捕捉后,可以诱导植食者体内发生相关反应,降低这些挥发性物质的防御效应。Li 等^[23]发现谷实夜蛾(*Helicoverpa zea*)能够利用茉莉酸(JA)和水杨酸植物(SA)激活自身的细胞色素 P450 基因,并且能够在化感毒素产生的同时或之前表达,及时进行解毒,降低死亡率,保护昆虫种群。反映了自然界中植物和昆虫之间的协同进化。

2 植物挥发性物质对植食者的间接影响

2.1 植物挥发性物质对天敌的直接吸引作用

植食者取食后,植物会释放挥发性化合物吸引植食者的天敌,从而对自身进行保护^[24-25]。例如,利马豆叶子感染叶螨后释放挥发性化合物吸引天敌捕食螨^[26]。被蚜虫取食植物产生的(E)- β -farnesene 能够吸引蚜虫天敌-黑带食蚜蝇(*Episyrphus balteatus*),而在对照植株(没有蚜虫取食)中没有发现这种化合物。利用行为观察软件,可以发现被蚜虫取食后,植物产生的挥发性物质能够增强蚜虫天敌-黑带食蚜蝇(*Episyrphus balteatus*)搜寻寄主的能力,提高产卵率^[27]。同样,被昆虫取食后,植物释放的挥发性化合物能够吸引天敌-卵寄生生物^[28]。颜增光等发现,被棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)和烟青虫(*Helicoverpa assulta*)取食的烟草对棉铃虫齿

唇姬蜂(*Camponotus chlorideae*)有很强的吸引作用^[29]。Kessler 和 Baldwin^[30]等定量测定了不同植食者取食后烟草挥发性化合物的组成成分,结果表明,挥发性化合物 顺-3-己烯-1-醇(叶醇, *cis*-3-hexen-1-ol), 芳樟醇(Linalool) 和 *cis*- β -bergamotene 能够吸引天敌,增加烟草天蛾(*Manduca sexta*)的被捕食率、降低其产卵率,从而使植食者数量减少 90% 以上,达到间接防御的目的。灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)的幼虫取食后,可以诱导植物倍半萜合成酶基因(TPS10)的大量表达,将倍半萜合成酶(TPS10)基因转到拟南芥中后,该基因高度表达,释放出(E)- β -farnesene 等挥发性化合物,这与植食者取食玉米后诱导产生的挥发性化合物一致。进一步研究发现天敌小茧蜂(*Cotesia marginiventris*)能够利用植物释放的(E)- β -farnesene 等挥发性化合物提高搜寻寄主的能力^[31]。

植物 VOCs 吸引天敌的现象也存在于植物地下部。被取食后,植物根系释放挥发性化合物吸引植食者的天敌,从而保护自身。Rasmann 等^[32]发现玉米根萤叶甲(*Diabrotica virgifera*)取食植物根系后,植物根系产生的挥发性物质(E)- β -caryophyllene 能够吸引其天敌昆虫病原线虫,减轻对根系的危害。

2.2 植物挥发性物质的信号传递效应

2.2.1 信号物质在同一植株不同部位的传递

研究表明,利马豆叶片经机械伤害+JA 处理和昆虫取食处理后,分泌的 VOCs 能够诱导和增强同一株植物未处理部位分泌 extrafloral nectar (EFN) 的能力^[33]。但是,该文章并没有报道信号物质在植物不同部位的传递对叶片受损和天敌吸引的影响。另外,Frost 等^[14]发现被植食者取食后的杨树叶片产生的 VOCs 能够使几乎没有内部维管组织相连的邻近叶片产生抗性。以上研究说明,VOCs 作为一种快速、高效的外部化学信号,能够在植物不同部位之间进行信息交流,提高植物的防御能力。

2.2.2 信号物质在同种植物间传递

Kost 和 Hei^[13]发现植食者取食利马豆(*Phaseolus lunatus*)后,植物能够释放气体引起同种相邻植物产生 extrafloral nectar (EFN),进一步研究发现人工合成的挥发物也能产生类似的效果。模拟 EFN 的释放能够吸引植食者的天敌,减轻植食者造成的危害,进而增加花序和叶的数量,说明了 EFN 具有间接抗性^[33]。预先模拟释放植食者诱导植物产生的气体混合物,可以促使植物 EFN 分泌量显著增加,高效启动植物的防御反应^[34]。可见植物可以利用这些信号物质,评价植食者的危害程度,进而调整自身的防御策略。Heil 和 Silva Bueno^[33]报道,将未取食的利马豆植株的局部反复暴露在取食过的植株周围,3 周后发现,处理过的植株部位诱导产生的 EFN 显著增加,植食者危害明显减轻,植株产生更多的叶和新的茎尖。

2.2.3 信号物质在植物种间的传递

连续 5 个生长季的试验结果表明,菊科植物三齿蒿(*Artemisia tridentata*)被修剪后,邻近的茄科植物烟草植株(*Nicotiana attenuate*)多酚氧化酶活性增加,其叶片被取食的程度下降^[12],该结果中已排除了信号物质的地下传播途径,证实了这种信号物质是借助空气进行传递^[35]。模拟释放实验表明,MeJA 不能诱导烟草植株产生直接抗性^[36]。Kessler 等^[37]研究发现,用修剪后的三齿蒿释放的 VOCs 处理烟草,能够在烟草天蛾(*Manduca sexta*)取食时启动烟草体内蛋白酶抑制剂有关基因的表达,造成烟草天蛾幼虫的高死亡率,减轻植食者的危害。以上研究表明,植物产生的 VOCs 作为信号物质可以在不同物种间传递,说明植物可以“窃听”信号,从而增强自身的抗取食能力。

2.3 植物地下/地上部产生的信号物质对地上/地下部抗性的影响

植物地上部分与地下部分具有密切联系,被植食者取食后,植物地上部和地下部可能会相互影响。Soler 等^[38]报道,与地下部被害虫葱蝇(*Delia radicum*)取食的黑芥(*Brassica nigra*)根系相比,菜粉蝶盘绒茧蜂(*Cotesia glomerata*)更喜欢在根系没有受到伤害的植株上寻找它的寄主——地上部害虫-大菜粉蝶(*Pieris brassicae*)并产卵。进一步分析结果表明,对昆虫具有毒性的含硫化合物在加压泵分析根系分泌的挥发性化合物中含量较高,说明地下植食者取食根系后,植物地下部释放的挥发性化合物能够影响地上部植食者天敌的行为,不过,这一影响因植物种类不同而有所差异。据 Olson 等在棉花中的研究,与单独接种取食叶片的谷实

夜蛾(*Helicoverpa zea*)或危害根系的南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)的处理相比,同时接种二者的处理中,植物地上部 VOCs 挥发量显著增加,植物抗性增强^[39];而 Rasman 和 Turlings^[40]却发现,玉米无论是被取食叶片的灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)取食还是被取食根系的根萤叶甲(*Diabrotica virgifera*)取食,植株均可释放 VOCs,吸引各自的天敌,但同时在地上部和地下部接种两种害虫后,玉米吸引的相应的天敌数量反而显著下降。

3 影响植物挥发性化合物产生的因素

影响植食者诱导植物释放挥发性化合物的因素可以分为非生物因子和生物因子两大类,其中非生物因子包括养分^[41]、温度、湿度、光照^[42]、臭氧等^[43];生物因子则涉及菌根真菌和内生真菌等^[44]。

(1) 非生物因子

养分和光照等非生物因子不仅影响植物生长,还可影响植物 VOCs 的产生和其介导的防御反应。在养分丰富条件下,油菜被小菜蛾(*Plutella xylostella*)取食后能够释放更多的 VOCs^[44]。植食者唾液中的诱导素 volicitin [N-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine]会诱导植物防御基因表达,产生相应的挥发性化合物^[45],而诱导素(Volicitin)诱导挥发性化合物的能力与植物氮素供应成负相关关系,与乙烯的含量成正相关。低氮水平下,植物中由乙烯参与合成的、诱导素诱导产生的挥发性化合物的量明显高于中氮水平^[46]。此时,植食者诱导植物产生的 JA 和 SA 的量虽然减少,但具有间接抗性的气体挥发物的量没有明显变化,植株中有 36 个上调基因和 46 个下调基因,分别占高氮供应的 45% 和 58%^[47]。

光照对植物 VOCs 的分泌也有一定的影响^[48],在光照条件下,被二斑叶螨(*Tetranychus urticae*)感染的菜豆(*Phaseolus vulgaris*)主要在白天产生 VOCs,感染叶片也只能在白天吸引天敌-捕食性钝绥螨(*Amblyseius womersleyi*)^[42],与黑暗条件相比,植物产生的挥发物随着光密度的增加而增加^[43]。

(2) 生物因素

研究表明,与未感染内生真菌的植株相比,感染内生真菌的薄荷(*Mentha piperita*)产生更多的 VOCs,且根系总挥发物中胡薄荷酮(+)-pulegone 的比例非常高,达 40% 之多^[49],这说明了内生真菌的感染能够影响植物 VOCs 的释放量。灰翅夜蛾取食后,玉米植株释放的 VOCs 能够吸引灰翅夜蛾的天敌内寄生蜂。在玉米大斑病菌(*Setosphaeria turcica*)感染的情况下,玉米因灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)取食而释放的植物 VOCs 总量显著下降,但是对玉米吸引寄生蜂没有影响^[50]。自然界经常出现多种植食者同时取食同一种植物的现象,与单一植食者相比,多种植食者取食植物可能导致植物 VOCs 的种类和释放量发生相应的变化,进而对植物-植食者-天敌的三者关系产生影响。有研究发现,蚜虫天敌菜蚜茧蜂(*Diaeretiella rapae*)能够根据白菜释放的 VOCs 识别桃蚜(*Myzus persicae*),但小菜蛾(*Plutella xylostella*)与桃蚜同时取食并不影响这种识别反应,这表明小菜蛾取食引起的植物 VOCs 变化并没有掩盖菜蚜茧蜂对桃蚜取食诱导的植物挥发性信号物质的识别反应^[51]。另有研究表明,小菜蛾取食后白菜释放 VOCs 吸引小菜蛾的天敌菜蛾盘绒茧蜂(*Cotesia vestalis*),菜青虫(*Pieris rapae*)的取食削弱了这种吸引反应;但是,菜青虫取食后,白菜释放 VOCs 吸引菜青虫的天敌菜粉蝶盘绒茧蜂(*Cotesia glomerata*),小菜蛾的取食却增强了这种反应^[52]。以上研究表明一种植食者取食后,植物对天敌的吸引反应受到另一种植食者的影响,这种影响因植物、植食者和天敌的种类不同而异。

4 展望

巧妙的实验设计以及新方法的应用,在植物 VOCs 研究中意义重大,因为在这个领域内方法的稍加改进都可能会明显推动相关研究的进行。Rasman 等^[32]设计了独特的实验装置,验证了“植物根系-玉米根萤叶甲(植食者)-昆虫病原线虫(天敌)”三者关系的存在,并证实植物 VOCs 直接参与了这一生态过程,大大地推进了地下部植物 VOCs 的生态效应研究。Frost 等通过改进的装置能够使植物 VOCs 在植物的不同部位进行流动,成功地证实了植物 VOCs 作为信号物质在植物内进行传导,并诱导植物产生间接抗性^[14]。另外,有关植物 VOCs 介导的生态抗性的研究在以下方面值得注意和思考:

(1) 在研究方法上,许多关于植物地上部的研究没有完全排除地下因素的干扰。

(2)在地下生态系统中,是否存在 VOCs 介导的植物根系抗性增强的现象? 如果有,是否有类似地上部已证实的现象? 即在同一植株内、同种植物间、不同种植物间存在 VOCs 介导的抗性。

(3)植物地上/地下部分产生的 VOCs 是否能介导植物地下/地上的抗性? 目前已经知道植食者取食地上/地下植物后,植物次生代谢产物的种类数量发生相应的变化,并通过植物维管系统传导以提高其它未被取食部分(地下/地上)的抗性。但是,植物是否存在 VOCs 介导的另一种抗性机制,如地下根系释放的 VOCs 直接作用于叶片从而提高植物地上部分的抗性,进一步来说这种现象能否在不同植株(种内或种间)的地上和地下之间传递。

以上问题的进一步研究将有助于人们理解植物 VOCs 在生态系统中的功能,植物 VOCs 介导的抗性将可能为农林病虫害的综合控制提供新的思路。

References:

- [1] Pichersky E, Gershenzon J. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5: 237-243.
- [2] Dudareva N, Negre F, Nagegowda D A, Orlova I. Plant volatiles: Recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Sciences* 2006, 25: 417-440.
- [3] Qin Q J, Gao X W. Plant defense responses induced by insect herbivory. *Acta Entomologica Sinica*, 2005, 48, 125-134
- [4] Goff S A, Klee H J. Plant volatile compounds: Sensory cues for health and nutritional value? *Science*, 2006, 311: 815-819.
- [5] Singh H P, Batish D R, Kaur S, Ramezani H, Kohli R K. Comparative phytotoxicity of four monoterpenes against *Cassia occidentalis*. *Annals of Applied Biology*, 2002, 141: 111-116.
- [6] Lou Y G, Cheng J A. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanisms. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 20(6): 1097-1106.
- [7] Kong C H, Hu F. Advance in the research on chemical communication between plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27: 561-566.
- [8] Gui L Y, Liu S S, Chen Z M. Plant resistance to insects induced by application of exogenous jasmonic acid and methyl jasmonate. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47 (4): 507-514.
- [9] Yang W W, Li Z Z, A Y, Xie Q Q, Zhao Y Q. Plant volatile organic compounds (VOCs): A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27 (8): 1386-1392.
- [10] Cai X M, Sun X L, Dong W X, Chen Z M. Herbivore-induced plant volatiles: from induction to ecological functions. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3969-3980.
- [11] Dudareva N, Negre F, Nagegowda D A, Orlova I. Plant volatiles: Recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2006, 25: 417-440.
- [12] Karban R, Maron J, Felton G W, Ervin G, Eichenseer H. Herbivore damage to sagebrush induces resistance in wild tobacco: evidence for eavesdropping between plants. *Oikos*, 2003, 100: 325-332.
- [13] Kost C, Heil M. Herbivore-induced plant volatiles induce an indirect defence in neighbouring plants. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 619-628.
- [14] Frost C J, Appel M, Carlson J E, De Moraes C M, Mescher M C, Schultz J C. Within-plant signalling via volatiles overcomes vascular constraints on systemic signalling and primes responses against herbivores. *Ecology Letters*, 2007, 10: 490-498.
- [15] Arimura G I, Garms S, Maffei M, Bossi S, Schulze B, Leitner M, Mithöfer A, Boland W. Herbivore-induced terpenoid emission in *Medicago truncatula*: concerted action of jasmonate, ethylene and calcium signaling. *Planta*, 2008, 227: 453-464.
- [16] Xu W, Yan S C. The function of Jasmonic acid in induced plant defense. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25: 2074-2082.
- [17] Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W, Takabayashi J. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 2000, 406: 512-515.
- [18] Bernasconi M L, Turlings T C J, Ambrosetti L, Bassetti P, Dorn S. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1998; 87, 133-142.
- [19] Beale M H, Birkett M A, Bruce T J A, Chamberlain K, Field L M, Huttly A K, Martin J L, Parker R, Phillips A L, Pickett J A, Prosser I M, Shewry P R, Smart L E, Wadham L J, Woodcock C M, Zhang Y H. Aphid alarm pheromone produced by transgenic plants affects aphid and parasitoid behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103: 10509-10513.
- [20] Gibson R W, Pickett J A. Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature*, 1983, 302: 608-609.
- [21] Vancanneyt G, Sanz C, Farmaki T, Paneque M, Ortego X, Castañera P, Sánchez-Serrano J J. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato

- plants leads to an increase in aphid performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98: 8139-8144.
- [22] Kessler A, Halitschke R, Baldwin I T. Silencing the jasmonate cascade: Induced plant defenses and insect populations. *Science*, 2004, 305: 665-668.
- [23] Li X C, Schuler M A, Berenbaum M R. Jasmonate and salicylate induce expression of herbivore cytochrome P450 genes. *Nature*, 2002, 419: 712-715.
- [24] De Moraes C M, Lewis W J, Pare P W, Alborn H T, Tumlinson J H. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 1998, 393: 570-573.
- [25] Baldwin I T. Jasmonate-induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95: 8113-8118.
- [26] Takabayashi J, Dicke M. Plant-carnivore mutualism through Herbivore-induced carnivore attractants. *Trends Plant Science*, 1996, 1: 109-113.
- [27] Harmel N, Almohamad R, Fauconnier M L, Du Jardin P, Verheggen F, Marlier M, Haubruge E, Francis F. Role of terpenes from aphid-infested potato on searching and oviposition behavior of *Episyrphus balteatus*. *Insect Science*, 2007, 14: 57-63.
- [28] Hilker M, Meiners T. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002, 104: 181-192.
- [29] Yan Z G, Yan Y H, Wang C Z. *Helicoverpa armigera*- and *Helicoverpa assulta*-induced tobacco volatile that attract the parasitoid *Campoletis chlorideae*. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50: 1220-1227.
- [30] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, 291: 2141-2144.
- [31] Schnee C, Kollner T G, Held M, Turlings T C J, Gershenzon J, Degenhardt J. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103: 1129-1134.
- [32] Rasmann S, Köllner T G, Degenhardt J, Turlings T C J, Gershenzon J, Degenhardt J. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 2005, 434: 732-737.
- [33] Heil M, Silva Bueno J C. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104: 5467-5472.
- [34] Heil M, Kost C. Priming of indirect defences. *Ecology Letters*, 2006, 9: 813-817.
- [35] Karban R. Communication between sagebrush and wild tobacco in the field. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2001, 29: 995-1005.
- [36] Preston C A, Laue G, Baldwin I T. Plant-plant signaling: Application of trans- or cis-methyl jasmonate equivalent to sagebrush releases does not elicit direct defenses in native tobacco. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30: 2193-2214.
- [37] Kessler A, Halitschke R, Diezel C, Baldwin I T. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, 2006, 148: 280-292.
- [38] Soler R, Harvey J A, Kamp A F D, Vet L E M, Van der Putten W H, Van Dam N M, Stuefer J F, Gols R, Hordijk C A, Bezemer T M. Root herbivores influence the behaviour of an aboveground parasitoid through changes in plant-volatile signals. *Oikos*, 2007, 116: 367-376.
- [39] Olson D M, Davis R F, Wackers F L, Rains G C, Potter T. Plant-herbivore-carnivore Interactions in Cotton, *Gossypium hirsutum*: Linking Belowground and Aboveground. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34: 1341-1348.
- [40] Rasmann S, Turlings T C J. Simultaneous feeding by aboveground and belowground herbivores attenuates plant-mediated attraction of their respective natural enemies. *Ecology Letters*, 2007, 10: 926-936.
- [41] Ibrahim M A, Stewart-Jones A, Pulkkinen J, Poppy G M, Holopainen J K. The influence of different nutrient levels on insect-induced plant volatiles in Bt and conventional oilseed rape plants. *Plant Biology*, 2008, 10: 97-107.
- [42] Maeda T, Takabayashi J, Yano S, Takafuji A. Effects of light on the tritrophic interaction between kidney bean plants, two-spotted spider mites and predatory mites, *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 2000, 24: 415-425.
- [43] Gouinguene S P, Turlings T C J. The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. *Plant Physiology*, 2002, 129: 1296-1307.
- [44] Baldwin I T, Halitschke R, Paschold A, Dahl C C, Preston C A. Volatile signaling in plant-plant interactions: "Talking trees" in the genomics era. *Science*, 2006, 311: 812-815.
- [45] Alborn H, Turlings T, Jones T, Stenhagen G, Loughrin J H, Tumlinson J H. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 1997, 276: 945-949.
- [46] Schmelz E A, Alborn H T, Engelberth J, Tumlinson J H. Nitrogen deficiency increases volicitin-induced volatile emission, jasmonic acid accumulation, and ethylene sensitivity in maize. *Plant Physiology*, 2003, 133: 295-306.

- [47] Lou Y G, Baldwin I T. Nitrogen supply influences herbivore-induced direct and indirect defenses and transcriptional responses to *Nicotiana attenuata*. *Plant Physiology*, 2004, 135: 496-506.
- [48] Zilahi-Balogh G M G, Shipp J L, Cloutier C, Brodeur J. Influence of light intensity, photoperiod, and temperature on the efficacy of two aphelinid parasitoids of the greenhouse whitefly. *Environmental Entomology*, 2006, 35: 581-589.
- [49] Mucciarelli M, Camusso W, Maffei M, Panico P, Bicch C. Volatile terpenoids of endophyte-free and infected peppermint (*Mentha piperita* L.): Chemical partitioning of a symbiosis. *Microbial Ecology*, 2007, 54: 685-696.
- [50] Rostas M, Ton J, Mauch-Mani B, Turlings T C J. Fungal infection reduces herbivore-induced plant volatiles of maize but does not affect naive parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32, 1897-1909.
- [51] Agbogba B C, and Powell W. Effect of the presence of a nonhost herbivore on the response of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to host-infested cabbage plants. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33, 2229-2235.
- [52] Shiojiri K, Takabayashi J, Yano S, and Takafuji A. Flight response of parasitoids toward plant-herbivore complexes: A comparative study of two parasitoid-herbivore systems on cabbage plants. *Applied Entomology and Zoology*, 2000, 35, 87-92.

参考文献:

- [3] 秦秋菊,高希武. 昆虫取食诱导的植物防御反应. *昆虫学报*,2005,48(1): 125-134
- [6] 娄永根,程家安. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. *生态学报*, 2001,20 (6): 1097-1106
- [7] 孔垂华,胡飞. 植物化学通讯研究进展. *植物生态学报*, 2003,27: 561-566.
- [8] 桂连友,刘树生,陈宗懋. 外源茉莉酸和茉莉酸甲酯诱导植物抗虫作用及其机理. *昆虫学报*, 2004,47 (4): 507-514
- [9] 杨伟伟,李振基,安钰,谢清清,赵玉强. 植物挥发性气体(VOCs)研究进展. *生态学杂志*,2008, 27 (8): 1386-1392
- [10] 蔡晓明,孙晓玲,董文霞,陈宗懋. 虫害诱导植物挥发物(HIPVs):从诱导到生态功能. *生态学报*,2008, 28: 3969-3980.
- [16] 徐伟,严善春. 茉莉酸在植物诱导防御中的作用. *生态学报*,2005,25(8): 2074-2082.
- [29] 颜增光,阎云花,王琛柱. 棉铃虫和烟青虫取食诱导的烟草挥发物吸引棉铃虫齿唇姬蜂. *科学通报*,2005, 50(12): 1220-1227.