

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

(Shengtai Xuebao)

第 30 卷 第 24 期
Vol.30 No.24
2010



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

中国科学院科学出版基金资助出版

第 30 卷 第 24 期 2010 年 12 月 (半月刊)

目 次

三江平原残存湿地斑块特征及其对物种多样性的影响	施建敏, 马克明, 赵景柱, 等 (6683)
叶片碳同位素对城市大气污染的指示作用	赵德华, 安树青 (6691)
土地利用对崇明岛围垦区土壤有机碳库和土壤呼吸的影响	张容娟, 布乃顺, 崔 军, 等 (6698)
缓/控释复合肥料对土壤氮素库的调控作用	董 燕, 王正银 (6707)
北京海淀公园绿地二氧化碳通量	李 霞, 孙 睿, 李 远, 等 (6715)
三峡库区消落带生态环境脆弱性评价	周永娟, 仇江啸, 王 姣, 等 (6726)
应用碳、氮稳定同位素研究稻田多个物种共存的食物网结构和营养级关系	张 丹, 闵庆文, 成升魁, 等 (6734)
基于弹性系数的江苏省能源生态足迹影响因素分析	杨足膺, 赵 媛, 付伍明 (6741)
中国土地利用多功能性动态的区域分析	甄 霖, 魏云洁, 谢高地, 等 (6749)
遮荫处理对东北铁线莲生长发育和光合特性的影响	王云贺, 韩忠明, 韩 梅, 等 (6762)
臭氧胁迫对冬小麦光响应能力及 PS II 光能吸收与利用的影响	郑有飞, 赵 泽, 吴荣军, 等 (6771)
地表覆草和覆膜对西北旱地土壤有机碳氮和生物活性的影响	谢驾阳, 王朝辉, 李生秀 (6781)
喀斯特峰丛洼地旱季土壤水分的空间变化及主要影响因子	彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 等 (6787)
极干旱区深埋潜水蒸发量的测定	李红寿, 汪万福, 张国彬, 等 (6798)
灌木林土壤古菌群落结构对地表野火的快速响应	徐赢华, 张 涛, 李 智, 等 (6804)
稻田免耕和稻草还田对土壤腐殖质和微生物活性的影响	区惠平, 何明菊, 黄 景, 等 (6812)
造纸废水灌溉对黄河三角洲盐碱地土壤酶活性的影响	董丽洁, 陆兆华, 贾 琼, 等 (6821)
神农宫扁角菌蚊幼虫种群分布及其与环境因子的相关性	顾永征, 李学珍, 牛长缨 (6828)
三亚珊瑚礁水域纤毛虫种类组成和数量分布及与环境因子的关系	谭烨辉, 黄良民, 黄小平, 等 (6835)
淞江鲈在中国地理分布的历史变迁及其原因	王金秋, 成 功 (6845)
黄海中南部小黄鱼生物学特征的变化	张国政, 李显森, 金显仕, 等 (6854)
甲基溴消毒对番茄温室土壤食物网的抑制	陈云峰, 曹志平 (6862)
离子树脂法测定森林穿透雨氮素湿沉降通量——以千烟洲人工针叶林为例	盛文萍, 于贵瑞, 方华军, 等 (6872)
乡土植物芦苇对外来入侵植物加拿大一枝黄花的抑制作用	李愈哲, 尹 昕, 魏 维, 等 (6881)
遂渝铁路边坡草本植物多样性季节动态和空间分布特征	王 倩, 艾应伟, 裴 娟, 等 (6892)
古尔班通古特沙漠原生梭梭树干液流及耗水量	孙鹏飞, 周宏飞, 李 彦, 等 (6901)
碟果虫实种子萌发对策及生态适应性	刘有军, 刘世增, 纪永福, 等 (6910)
原始兴安落叶松林生长季净生态系统 CO ₂ 交换及其光响应特征	周丽艳, 贾丙瑞, 曾 伟, 等 (6919)
五种红树植物通气组织对人工非潮汐生境的响应	伍卡兰, 彭逸生, 郑康振, 等 (6927)
亚高寒草甸不同生境植物群落物种多度分布格局的拟合	刘梦雪, 刘佳佳, 杜晓光, 等 (6935)
内蒙古荒漠草原地表反照率变化特征	张 果, 周广胜, 阳伏林 (6943)
中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应	李甜江, 李根前, 徐德兵, 等 (6952)
增温与放牧对矮蒿草甸 4 种植物气孔密度和气孔长度的影响	张立荣, 牛海山, 汪诗平, 等 (6961)
基于 ORYZA2000 模型的北京地区早稻适宜播种期分析	薛昌颖, 杨晓光, 陈怀亮, 等 (6970)
专论与综述	
区域生态安全格局研究进展	刘 洋, 蒙古军, 朱利凯 (6980)
植物功能性状与湿地生态系统土壤碳汇功能	王 平, 盛连喜, 燕 红, 等 (6990)
农田水氮关系及其协同管理	王小彬, 代 快, 赵全胜, 等 (7001)
虫害诱导挥发物的生态调控功能	王国昌, 孙晓玲, 董文霞, 等 (7016)
土壤微生物资源管理、应用技术与学科展望	林先贵, 陈瑞蕊, 胡君利 (7029)
问题讨论	
从演化的角度评价北京市经济系统可持续发展趋势	黄茹莉, 徐中民 (7038)
基于植物多样性特征的武汉市城市湖泊湿地植被分类保护和恢复	郑忠明, 宋广莹, 周志翔, 等 (7045)
濒危兰科植物再引入技术及其应用	陈宝玲, 宋希强, 余文刚, 等 (7055)
研究简报	
实验条件下华北落叶松和白杆苗期生长策略的差异比较	张芸香, 李海波, 郭晋平 (7064)
基于源-库互反馈的温室青椒坐果时空动态模拟	马韞韬, 朱晋宇, 胡包钢, 等 (7072)
西双版纳小磨公路及其周边道路对蛇类活动的影响	孙 戈, 张 立 (7079)
温度变化对藻类光合电子传递与光合放氧关系的影响	张 曼, 曾 波, 张 怡, 等 (7087)
黄土区六种植物凋落物与不同形态氮素对土壤微生物量碳氮含量的影响	王春阳, 周建斌, 董燕婕, 等 (7092)
食细菌线虫 <i>Caenorhabditis elegans</i> 的取食偏好性	肖海峰, 焦加国, 胡 锋, 等 (7101)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 424 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 48 * 2010-12

虫害诱导挥发物的生态调控功能

王国昌^{1,2}, 孙晓玲¹, 董文霞¹, 蔡晓明³, 陈宗懋^{1,*}

(1. 中国农业科学院茶叶研究所, 杭州 310008; 2. 河南科技学院资源与环境学院, 新乡 453003;
3. 浙江省农业科学院农产品质量标准研究所, 杭州 310021)

摘要:虫害诱导挥发物(herbivore-induced plant volatiles, HIPVs)是植物受虫害胁迫后释放的挥发性物质,是植物与周围环境进行信息交流的媒介。环境中的天敌、害虫和植物通过感知 HIPVs 所携带的信息,对各自的行为或生理生化反应做出相应的调整。介绍了挥发物的种类及主要的生物合成途径,概括了影响天敌依据 HIPVs 搜寻寄主和猎物的主要因素。综述了这类挥发性物质对植食性昆虫寄主选择或产卵行为的影响,介绍了植物地上部分和地下部分受害后对彼此间接防御的影响,讨论了多种害虫加害同种植物后对天敌搜寻猎物或寄主行为的影响。另外,作为损伤信号, HIPVs 还能诱导同株植物未受害部位和邻近植株的防御反应。最后,对 HIPVs 在害虫防治中的应用现状及前景作了介绍和讨论。

关键词:虫害诱导挥发物;生态调控功能;植食性昆虫;天敌;邻近植物;防御敏感化

Ecologically regulating functions of herbivore-induced plant volatiles

WANG Guochang^{1,2}, SUN Xiaoling¹, DONG Wenxia¹, CAI Xiaoming³, CHEN Zongmao^{1,*}

¹ Tea Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310008, China

² School of Resources and Environment Science, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, China

³ Institute of Quality and Standard for Agro-Products, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China

Abstract: Plants could release herbivore-induced plant volatiles (HIPVs) into atmosphere or soil when they are damaged by herbivore insects. These volatiles serve as a language that plants use for their communication and interaction with the surrounding environment. HIPVs are mainly represented by terpenoids, fatty acid derivatives including lipoxygenase pathway products, benzenoids and phenylpropanoids, and various nitrogen and sulfur containing compounds. These chemical compounds have been demonstrated to act as indirect defenses to protect the emitting plant from herbivores and as direct defenses by repelling herbivores or deterring oviposition. That is, the signaling plant can recruit natural enemies of pests by the defensive strategy, thus minimizing further damage to it. Some factors including plant varieties, insect instars, and natural enemy's learning and experience, influence natural enemies to locate their hosts or prey. In fact, most plants are commonly attacked by more than one herbivore. Understanding on natural enemy responses to volatile blends induced by multi-species vs. single-species herbivore is essential to get more realistic situation in volatile composition in an ecological context. The chemical signals also mean that the plant has produced toxic metabolites and proteins, there are more enemies in the vicinity, and the food is scarce and falling, so HIPVs may serve as direct defenses by repelling herbivores or deterring oviposition. On the contrary, Herbivores might also exploit these chemical signals, either to locate suitable food plants or mating partners or to avoid competition, parasitoids, or predators. Generally, roots are attacked by as many, if not more herbivores than above-ground parts. Recent studies have shown that HIPVs emitted from below-ground plant parts could also attract natural enemies of root herbivores, and also to affect aboveground indirect defense and vice versa. Therefore, HIPVs have important ecological roles in intraplant or interplant communication. HIPVs as internal signals allow damaged tissues to warn their neighbors about the presence of herbivores, and trigger an increase in direct and indirect defenses in undamaged

基金项目:国家自然科学基金资助项目(200930771449);浙江省重大科技专项资助项目(2007C12G 3020014);浙江省科技计划资助项目(2009C32052)

收稿日期:2009-10-28; **修订日期:**2010-10-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zmchen2006@163.com

tissues. Simultaneously, the neighboring plants could “eavesdrop” the intraplant messages to elicit their own defenses. As an alternative mechanism, the chemical signal might not induce defenses immediately but rather sensitize or ‘prime’ the neighboring plants for a quick and intense response when damaged by herbivores. Recent published studies suggest that green leaf volatiles, terpenes, MeJA, and MeSA are good candidates for the real airborne signals. The mechanisms responsible for priming against herbivores and ecological function of priming are reviewed. In addition, the main ways that applied volatiles to control pests, their merits and demerits, and some considerable problems in the practical application are discussed.

Key Words: herbivore-induced plant volatiles; ecologically regulating functions; phytophagous insects; natural enemies; neighboring plants; priming

植物在其生命活动过程中,不可避免的会遭受到各种各样的生物胁迫,植食性昆虫就是其中最主要的一类。针对植食性昆虫的危害,植物逐渐演变和积累了用于阻止或减少害虫危害的防御机制,其中主要有两种方式^[1]:直接防御,是植物固有的防御体系,包括物理防御和化学防御;间接防御,由昆虫或病原微生物诱导产生的防御体系,包括有毒化合物、防御蛋白和次生代谢产物等。由植食性昆虫诱导释放的植物挥发物(herbivore-induced plant volatiles, HIPVs)可以作为互利素,帮助天敌定位猎物,从而减轻害虫的危害程度^[2],除此之外,HIPVs 还有多种生态功能。本文全面概括了 HIPVs 生态功能的研究进展,并对其应用现状、潜在的应用价值和存在的问题进行了探讨。

1 植物挥发物的基本特征

1.1 挥发物的种类与生物合成

按照生物合成途径的不同可以把植物挥发物分为 3 大类:萜类(terpenoids)、C₆-绿叶性挥发物(C₆-green leaf volatiles, GLVs)和芳香族挥发物(aromatic volatiles)。

萜类化合物泛指存在于自然界中、分子式为异戊二烯单位倍数的烃类及其衍生物,经由异戊二烯途径合成。有挥发特性的萜类主要是单萜、倍半萜、部分二萜及它们的衍生物。异戊二烯焦磷酸(isopentenyl diphosphate, IPP)和二甲烯丙基二磷酸(dimethylallyl diphosphate, DMAPP)在一系列合酶的催化下生成萜类前体物^[3],随后,这些前体物在萜烯合酶(terpene synthases/cyclases, TPSs)的作用下分别生成相应的萜类^[4]。GLVs 主要包括 C₆-醛、C₆-醇及其酯类,其合成途径为脂肪酸/脂氧合酶途径。植物组织遭到破坏后,半乳糖脂快速水解生成大量的亚麻酸和亚油酸,这两种脂肪酸在脂氧合酶(lipoxygenase)和脂氢过氧化物裂解酶(hydroperoxide lyase, HPL)的催化作用下合成 GLVs。完整健康的植株不释放或仅释放很少量的 GLVs,受到危害后,植物能在短时间内形成和释放大量的 GLVs。

芳香族挥发物主要包括苯型烃(C₆-C₁)、苯丙烷类化合物(C₆-C₃)和其相关化合物(C₆-C₂),苯型烃和苯丙烷类都是经莽草酸/肉桂酸途径合成。肉桂酸经过一系列的羟基化作用和甲基反应,最终在氧位甲基转移酶的作用下合成苯丙烷类挥发物。肉桂酸经过依赖于乙酰辅酶 A 的 β-氧化或不依赖于乙酰辅酶 A 的非 β-氧化,或者通过这两条途径的共同作用,生成苯型烃^[5]。C₆-C₂挥发物则是在苯乙醛合成酶(phenylacetaldehyde synthase)的催化下直接由 L-苯丙氨酸生成苯乙醛^[6],苯乙醛在 2-苯乙醛还原酶(2-phenylacetaldehyde reductase)作用下转变成苯乙醇^[7]。

含氮或含硫的挥发物来自莽草酸/色氨酸途径,比如,色氨酸的前体吲哚-3-甘油磷酸(indole-3-glycerol phosphate)经过吲哚-3-甘油磷酸裂解酶的催化,最终生成挥发性的吲哚^[8]。

1.2 挥发物的组成类型

根据挥发物合成和释放的时间分为组成性和特异性挥发物,组成性挥发物是指储存或积累于植物细胞或特殊组织中的 VOCs,植物遭受损伤时能迅速释放,比如 GLVs,害虫危害或机械损伤都可以引发这类挥发物的

释放,并且释放量与受损伤程度密切相关。这些挥发物能诱导植物的防御反应^[9-10]。

特异性挥发物只有在激发子存在时才能合成并释放,这类挥发物种类很多,常见的有酚类化合物^[11]、腈类、吲哚、水杨酸甲酯(MeSA)^[12]、茉莉酸甲酯(MeJA)^[13],另外,一部分萜类尤其是无环状萜类^[14]也是常见的特异性挥发物。值得注意的是组成性和特异性挥发物并非一成不变,同一种挥发物对于一种植物是组成性的,而对于其他植物则可能就成了特异性的^[15]。

2 HIPVs 对昆虫种群的调控功能

2.1 HIPVs 对天敌的调控功能

捕食性天敌和寄生性天敌可以利用化学信息物质远距离定位猎物和寄主,进而调控害虫的种群数量,这些化学信息物质源自寄主植物或者植食性昆虫与其寄主植物的复合体^[16]。

天敌在利用挥发物寻找害虫的过程中会受到多种因素的影响,其中包括植物的品种,如水稻受褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 危害后,不同品种对稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 的引诱作用有显著差别^[17],同样的现象还出现在玉米^[18]和棉花^[19]中;害虫的龄期不同诱导的挥发物也会发生变化,这种变化会干扰天敌的搜寻行为,尤其是对于寄生性天敌,遇到不同虫龄寄主危害时难以准确定位适龄寄主^[20];此外,在定位猎物时,天敌的学习和经历也起着关键作用,以神泽氏叶螨 *Tetranychus kanzawai* 为食物分别在茶树叶片和菜豆上饲养捕食螨 *Neoseiulus womersleyi*,前一种培养条件下的捕食螨仅对(*E*)- β -ocimene、DMNT 和(*E,E*)- α -farnesene 的混合物有显著趋向,而在后一种情况下,只有 DMNT、MeSA、 β -caryophyllene 和 TMTT4 种挥发物同时存在才能吸引捕食螨^[21]。

植物在遭受多种植食性昆虫危害时,挥发物组分的质和量会发生改变,从而影响天敌对寄主或猎物的搜寻。甜椒受二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 和桃蚜 *Myzus persicae* 同时危害后,挥发物释放量显著增加,并且释放出两种新挥发物,对捕食性盲蝽 *Macrolophus caliginosus* 的吸引作用明显增强^[22]。相反,瘿实蝇 *Eurosta solidaginis* 可以抑制北美一枝黄花 *Solidago altissima* 释放 HIPVs,削弱了寄主对烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 的间接防御能力^[23]。在第一个例子中,两种害虫有共同的天敌,且都是刺吸危害,同时诱导了植物的 SA 信号传导途径^[24];后一个例子恰好相反,瘿实蝇诱导的 SA 信号传导途径抑制了烟芽夜蛾诱导的 JA 信号传导途径^[25]。

近些年的研究表明,昆虫的产卵也能改变植物挥发物的组分和释放量,这种变化能够帮助以卵为食的天敌及时、准确地找到寄主。只有被稻绿蝽 *Nezara viridula* 取食并产卵后,蚕豆释放的挥发物才能引起稻绿蝽沟卵蜂 *Trissolcus basalis* 的行为反应^[26]。Meiners 等确认了对卵寄生蜂 *Oomyzus gallerucae* 有吸引作用的挥发物源自榆叶甲 *Xanthogaleruca luteola* 产卵后的叶片,并证明了激发子存在于输卵管的分泌物中^[27-28],首次阐明了害虫产卵诱导的植物挥发物在三级营养关系中的通讯作用。

2.2 HIPVs 对植食性昆虫的调控功能

有些植食性昆虫根据挥发物来寻找寄主,并完成取食、产卵等行为,这些行为反过来又改变了植物挥发物的组分和释放量,进而会对植食性昆虫的寄主定向行为产生影响。

2.2.1 HIPVs 驱避植食性昆虫

对植食性昆虫而言,HIPVs 意味着寄主植物上已经存在竞争者和捕食者,植食性昆虫会因为食物质量下降、植物已经启动了直接防御反应或者为了躲避天敌,而远离受害植物,即 HIPVs 对害虫的驱避作用。例如,斜纹夜蛾 *Spodoptera littoralis* 诱导的水稻挥发物对褐飞虱有显著的拒避作用^[29],菜粉蝶 *Pieris rapae* 更倾向于在健康蕹菜上产卵^[30],番茄天蛾 *Manduca quinquemaculata* 的成虫也很少把卵产在经取食或 MeJA 处理后的烟草上^[31]。

2.2.2 HIPVs 吸引植食性昆虫

植物释放的 HIPVs 并不总是让受害植物获益,如白杨叶甲 *Chrysomela populi*^[32]、三叶杨叶甲 *Chrysomela populi*^[33]、石斛蓇象甲 *Nassophasis* sp.^[34] 等害虫取食诱导的挥发物均对同种昆虫有引诱作用。同种危害过的

寄主植物对草地夜蛾 *S. frugiperda* 的幼虫具有吸引作用^[35-36]。其原因在于植食性昆虫也可以通过 HIPVs 寻找到合适的食物资源或配偶,即 HIPVs 具有聚集信息素或性信息素功能^[37],同时,植食性昆虫的这种行为可以降低自身和后代被捕食或寄生的概率,此外,HIPVs 也意味着同种昆虫已经克服了植物的直接防御。

HIPVs 吸引昆虫产卵的现象也得到了证实。在田间和实验室均发现小菜蛾 *Plutella xylostella* 成虫更喜欢把卵产在其幼虫危害后的甘蓝上,进一步研究发现,虫害并没有影响寄主植物作为食料的适合度,但是小菜蛾的天敌菜蛾绒茧蜂 *Cotesia plutellae* 搜寻寄主时,不受植株受害程度的影响^[38-39],因此,把更多的卵产在受害植株上,降低了每个卵被寄生的概率,提高了后代的存活率,即“相遇稀释作用(the encounter-dilution effect)”^[40]。同样的现象也发生在不同种之间^[41]。不过,部分害虫的产卵行为会受到植物受害程度的影响,榆树轻度受害时能吸引榆叶甲的产卵;严重受害时则排斥榆叶甲的产卵^[42],昆虫这种选择行为上的差异源于 HIPVs 的释放强度与植物的受害程度密切相关,释放量高表明寄主植物可食性严重下降,也意味着附近聚集了更多的天敌。

2.2.3 HIPVs 在植物地下与地上防御中的作用

同地上部分一样,植物的地下部分受害后也可以释放具有生态功能的挥发物。拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 被麦双尾蚜 *Diuraphis noxia* 危害后能迅速释放抗生性单萜氧化物 1,8-cineole^[43-44]。受葡萄根象甲 *Otiorhynchus sulcatus* 幼虫危害后,北美香柏 *Thuja occidentalis* 地下组织释放的挥发物能吸引异小杆线虫 *Heterohabditis megidis*,这是有关 HIPVs 具有调节植物-地下害虫-天敌三级营养关系的最早报道^[45-46]。(E)- β -caryophyllene 则是第一种被确认的由地下害虫诱导的具有信息功能的挥发物^[47-48]。

地下害虫诱导产生的挥发物还影响到植物对地上害虫的防御能力。棉花根部受害后叶片的花外蜜露(extrafloral nectar, EFN)分泌量显著增加^[49],提高了植物对寄生性天敌的吸引^[50]。黑芥 *Brassica nigra* 被根蛆危害后,能降低黄条跳甲 *Phyllotreta* spp.、甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 的数量和大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 的产卵量^[51]。另外,地下害虫的危害也会削弱地上部分的间接防御能力^[52]。有关地上害虫如何影响植物地下部分防御的研究还鲜有报道,不过,对于依靠挥发物寻找地下害虫的天敌来说,一旦地上害虫危害改变了 HIPVs 的组分和释放量,可能会降低天敌的搜寻效率,反过来,这种影响也可能是积极的,这很大程度上取决于植物-害虫-天敌的组合。

对于植物地上与地下防御之间的关系,还应加强 3 个方面的研究:首先,明确不同的害虫是如何启动特殊的信号途径,如何释放特定的挥发物,如何影响植物地下和地上的生物群落^[53]。其次,增加研究对象的种类,植物在其生长过程中不可能只遭受两种害虫的袭击,复杂的害虫群落必定会影响植物挥发物的释放,并干扰植物的间接防御。第三,当植物的地下和地上部分同时遭受袭击时,植物的防御重点会如何倾斜,即二者兼顾、倾向于某一部分,还是“不知所措”。

3 HIPVs 在植物交流中的功能与机理

HIPVs 释放后,同株植物的未损伤组织和周围的植物能“感知”或“窃听”到其携带的信息,并依此调整自身的防御策略^[54]。尽管这方面的研究曾经存在很大争论,但随着实验方法和研究手段的改进,越来越多的证据表明 HIPVs 在植物交流中承担着信号传递的功能。

3.1 HIPVs 增强了邻近植物的防御能力

对挥发物在植株间信号传递功能的研究始于 20 世纪 80 年代初,研究人员把健康合作杨 *Populus × euroamericana* 和同种损伤植株放置在一起后,健康株叶片内酚类物质的含量和合成速度明显上升;靠近损伤植株后,健康糖槭 *Acer saccharum* 体内的酚类物质和单宁的浓度都显著提高^[55]。后来的研究发现 HIPVs 还能提高邻近植株体内木瓜蛋白酶抑制剂^[56]、多酚氧化酶^[57]和植物生长素的含量^[58]。这些研究证明了挥发物能提高邻近植物的直接防御能力,后来的田间研究也为此提供了依据^[59]。相同的情况还出现在不同植物种类之间^[60]。具有信号传递功能的挥发物种类很多,包括了绿叶挥发物^[61-63]、萜类和芳香族挥发物^[57,64],此外,MeJA^[65]和 MeSA^[66]也具有类似的作用。当前大量的研究结果都表明植物间确实存在挥发物介导的损伤信息传递,这种气体信号能诱导植物防御基因的表达,并使同株健康叶片和邻近健康株释放挥发物,增加了植

物对天敌的吸引力、降低了植物的易感性^[10,67]。

3.2 HIPVs 促使植物防御敏感化(Priming)

“防御敏感化(Priming)”是植物的一种生理过程,先前经历过生物或非生物胁迫的植物,当胁迫再度来临时,能通过更快、更强地表达上调基因而对胁迫做出快速、强烈地防御反应,即植物处于“防御敏感状态(primed state)”^[68-71]。这种现象已经确认存在于植物-病原微生物之间^[68,72],越来越多的研究表明植物-植食性昆虫之间也存在着同样的现象,植物可以借此加强自身对害虫的防御能力,比如,经 HIPVs 处理后的玉米能降低害虫的取食量,同时,在受到危害时能吸引到更多天敌^[73]。害虫取食诱导植物防御敏感化有两种情况,一是出现在同株植物的未损伤部位,二是出现在邻近植物上,第一种情况下,信号传导依靠的是维管束或者 HIPVs,第二种情况则主要依赖于挥发物。

3.2.1 HIPVs 诱导同株植物不同部位防御敏感化

植物受到损伤后,信号分子迅速地把损伤信息传递到其他部位,使整株植物处于防御敏感状态或直接诱导防御基因的表达^[74];或者仅把信号分子运输到同株植物的易感部位,造成系统损伤信号在植株体内的不均匀分布^[75]。其中茉莉酸(jasmonic acid, JA)及其共轭物扮演着重要角色^[76-78]。但是,这种传导方式受到植物传导系统的限制,尤其是对维管束连接受限或远离损伤部位的局部组织^[79-80],在木本、灌木和攀缘类植物中这一劣势更为突出:植物通过韧皮部把叶片中合成的有机物输送到其他器官,通过木质部把水分和无机物质输送到蒸腾作用强的组织,即便是同时利用韧皮部和木质部,也无法将信号分子输送到较老的叶片中,必然存在其他的传导途径来弥补这一不足。HIPVs 对于天敌是“求救”信号,而对植物的其他组织则有“预警”的作用。作为挥发性的物质, HIPVs 既不受空间的制约,又能在第一时间内准确地把信息传递给邻近的植物组织^[81-82],所以有人把 HIPVs 看作是植株内部信息交流的外部信号^[83-85]。如菜豆受害后释放的 HIPVs 能使同一植株上的未损伤组织在遇到虫害时分泌更多的 EFN^[14,62]。经(*E*)-2-hexenal 和(*Z*)-3-hexenyl acetate 处理后,当植物受害时能释放更多的萜烯^[86-87]。

3.2.2 HIPVs 诱导邻近植株防御敏感化

邻近植株也可以感知挥发物携带的损伤信号,把自身调整到防御敏感状态,以应对潜在的害虫胁迫^[54,88]。早期确定的植株间的损伤信号是 MeJA^[89], MeJA 普遍存在于虫害诱导的植物挥发物中,由此可见 HIPVs 诱导邻近植株防御敏感化的现象具有普遍性。另外,植物在遭受机械损伤或者害虫取食后,能迅速局部地或系统地释放 GLVs^[90],释放量远高于健康植株,即具有良好的“信号-噪音”比,因此, GLVs 被认为是最典型的植物损伤信号之一^[91],实验结果也支持了这一观点。用(*Z*)-3-hexenal, (*Z*)-3-hexen-1-ol 和(*Z*)-3-hexenyl acetate 处理后,再用机械损伤和害虫的反吐物处理,可以提高玉米体内 JA 的含量,并增加了倍半萜烯的释放^[92-93]。田间的实验结果也为“防御敏感化”的存在提供了有力证据,山艾树 *Artemisia tridentata* 修剪后释放的挥发物能诱导烟草的防御敏感化,提高了烟草天蛾 *Manduca sexta* 低龄幼虫的死亡率^[94],这说明处于防御敏感化状态的植物加强了自身的直接防御能力,并且植物防御敏感化现象也可以出现在不同的植物种类之间。

3.2.3 植物防御敏感化的机理

有关 HIPVs 诱导同株植物和邻近植物产生防御敏感化的机理主要包括两个方面。首先,植物是如何感知和辨别相关信号物质的。越来越多的证据表明,植物的类受体激酶极可能在识别气体信号分子并进行体内信号传导的过程中起着关键作用^[95-97],这样就能合理地解释为何植物对 GLVs^[62,92] 和对萜烯^[64] 的感知与应答在机理上存在差异。其次,一旦确认了信号分子后,植物是如何完成防御敏感化的。迄今为止,还没有一个完整模式能充分解释与防御敏感化相关的基因活化或基因阻遏过程,但可以肯定,上调与植物防御相关或与信号传导途径相关的基因是防御敏感化的一部分^[93]。在 HIPVs 的作用下,也可能会直接诱导防御基因表达或上游代谢产物的变化,比如细胞的电势及穿过细胞膜的 Ca^{2+} 流量^[98]。但是,这种短暂的信号不可能使植物长时间处于防御敏感状态,在对拟南芥的研究中发现,经(*E*)-2-hexenal 处理后 *her1* 突变体体内的 γ -氨基丁

酸(γ -amino butyric acid, GABA)含量显著增加^[99],其根本原因在于 Ca^{2+} 浓度的变化激活了谷氨酸脱羧酶(glutamate decarboxylase, GAD),而 GAD 是合成 GABA 的关键酶。另外, Ca^{2+} 还和有丝分裂原活化蛋白激酶(MAPKs)信号途径有密切联系,而 MAPKs 在调节植物抗虫能力和 JA 信号级联中有着重要作用^[100-101]。如果植物在没有遭受到害虫胁迫时就合成和释放 HIPVs 会付出生态和生理生化上的代价,此时的 HIPVs 不能代表植物所处的真实胁迫状态,必然会降低天敌搜寻寄主或猎物的效率。相反,如果植物根据 HIPVs 调整防御策略,使自身处于防御敏感状态,当真正遇到害虫胁迫时再做出快速、强烈地防御应答,这样植物既可以提高自身的防御能力,又能减少生理生化上的投资。然而对于植物防御敏感化在生态学中的地位和价值还知之甚少,目前研究均表明 HIPVs 诱导植物防御敏感化的距离有限,通常只有十几厘米^[85,102],近距离生长的植物往往在光照、生长空间、养分及水分利用上相互竞争,受害植株不会主动向竞争者传递损伤信息,因此我们只能这应认为:在同一植株内 HIPVs 承担主动“预警”的作用,而邻近植株则是通过“窃听”信息提高自身的防御能力。

4 HIPVs 生态调控功能的田间应用及前景

目前对于 HIPVs 的实际应用主要有 3 种方式:直接利用人工合成的互利素吸引天敌;使用能诱导植物产生挥发物的化学物质,借此提高植物对天敌的引诱能力;在“push-pull”策略中的应用,即从化学生态学的角度出发,通过有目的、合理的间作、套作或混作来保护主要作物。

4.1 人工合成挥发物的田间作用

经过 20 多年的研究,已经在多种植物与昆虫的相互关系中确认了 HIPVs 的各种生态功能,相对而言,运用挥发物保护主要作物的研究则显得明显滞后,还主要停留在田间实验状态。在田间直接用 4 种人工合成的挥发物引诱天敌,结果表明 MeSA 能显著吸引绿草蛉 *Chrysopa nigricornis* 和食蚜蝇, (*E*)-3-hexenyl acetate 则吸引了更多的捕食性蜡类^[103-104]。在葡萄园和啤酒花田使用 MeSA 缓释剂,明显增强了 5 种捕食性天敌在田间的丰富度^[105],进一步验证了 MeSA 对天敌的调控作用。随后,增加了挥发物的种类和实验田的面积,15 种挥发物中有 13 种化合物对 11 种天敌有显著引诱作用^[106]。在我国也开展了这方面的研究,如在棉田用挥发物引诱天敌,结果显示 (*Z*)-3-hexenyl acetate 对七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、草间小黑蛛 *Erigonidium graminicolum*、南方小花蝽 *Orius similis* 3 种天敌有明显的引诱作用,nonanal 能明显招引草间小黑蛛和南方小花蝽,octanal 对黑食蚜盲蝽 *Deraeocoris punctulatus* 和四条小食蚜蝇 *Paragus quadrifasciatus* 的吸引力最强,nonanal + (*Z*)-3-hexen-1-ol 的混合组分能明显吸引南方小花蝽和四条小食蚜蝇,MeSA 则能吸引草间小黑蛛和四条小食蚜蝇,Dimethyl octatriene 只对四条小食蚜蝇有明显吸引作用,decanal 和 (*Z*)-3-hexen-1-ol 与对照相比没有差异^[107]。此外,应用 (*Z*)-3-hexenyl acetate 和 α -farnesene 能显著提高缨小蜂 *Anaphes iole* 对其寄主的寄生率^[108]。

以上应用的人工合成挥发物包括了萜类、GLVs 和芳香族的挥发物,这些挥发物不同程度地增加了天敌在田间的丰富度和停留时间,肯定了人工合成挥发物作为生物防治的应用潜力。但是,对于人工合成挥发物在田间的生态调控功能还缺乏深入、全面的了解。首先,天敌丰富度的增加并不代表有效天敌数量的增加,吸引来的天敌能否有效控制害虫的种群数量仍然存在疑问;第二,田间害虫的综合管理经常是针对主要害虫的,与之相对应,需要有目的引诱天敌,而对目标天敌有吸引作用的往往是几种挥发物的共同作用,当前对合成挥发物的应用主要集中在单组分上,对混合组分的研究明显不足;第三,除天敌外,植食性昆虫也可以依靠挥发物寻找合适的食物资源、庇护场所和产卵寄主,现有的田间实验把更多的注意力放到了天敌上,而忽略了对害虫的潜在影响;第四,周围环境中的天敌种类和数量也影响到挥发物的调控效果。

4.2 诱导植物释放 HIPVs

诱导植物释放挥发物的因子有很多,主要包括昆虫取食、昆虫产卵及病原微生物的侵染等生物因子;还有干旱、高温、 CO_2 、臭氧和养分等环境因子;另外,近些年的研究发现一些外源化学物质也可以诱导植物释放挥发物,为合理应用挥发物提供了新的途径。

JA、SA 和乙烯信号传导途径在植物诱导防御中起着重要作用,用这 3 种外源化合物处理植物可以调节挥发物的释放。用 JA 处理后,番茄释放的挥发物能吸引甜菜夜蛾 *S. exigua* Huebner 镶颚姬蜂 *Hyposoter exiguae*,提高了该天敌对甜菜夜蛾的寄生率^[109]。室内和田间实验均证明经 (Z)-jasmone 处理后的植物,不但能显著排斥四种蚜虫,还吸引到更多的七星瓢虫和蚜茧蜂 *Aphidius ervi*^[110]。在橄榄树上喷洒或缓释乙烯,可以减少橄榄巢蛾 *Prays oleae* 的危害,并且对其主要天敌没有负面影响^[111]。HIPVs 作为存在竞争者和天敌的信号,能够阻止后来害虫对植物的利用;同时还能作为诱导植物防御的信号。例如,在美国和欧洲,马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 是马铃薯的主要害虫之一,在早播的马铃薯诱集田中喷洒含有 (Z)-3-hexenyl acetate、(R,S)-linalool 和 MeSA 的缓释剂,能够诱集到更多的成虫、幼虫和卵,与传统的防治方法相比明显降低了成虫和高龄幼虫的密度,同时,杀虫剂的使用量减少了 44%^[112]。用 MeJA 处理过的柿树对瓢虫的吸引能力明显增强^[113]。

利用化学物质诱导植物挥发物调控田间害虫种群数量时,需要确保所使用的化合物不会影响作物的产量和品质;掌握化合物的使用时间也至关重要,这要视具体的植物-害虫-天敌组合来决定。

4.3 “push-pull”策略的应用

1987 年,Pyke 等人首次提出把“push-pull”作为 IPM 的一种策略^[114]。“push-pull”策略或者“SDD (Stimulo-deterrent diversion)”策略,是指通过运用合理的刺激物,一方面排斥靶标害虫,使其远离保护作物,同时把靶标害虫吸引到诱集作物田;另一方面,吸引靶标害虫的主要天敌,从而在降低田间害虫种群密度的同时增加天敌的丰富度,达到保护作物的目的^[115]。“push-pull”策略通过最大限度利用具有增效作用的刺激源,减少害虫的种群数量。“push”和“pull”的组成成分必须对环境 and 人类安全无害,因此“push-pull”策略更符合害虫综合治理的要求和发展趋势。“push-pull”策略中的刺激物包括很多类,而植物挥发物便是其中重要的一种。

迄今为止,把“push-pull”策略应用于害虫综合管理,并获得巨大成功的是在肯尼亚对玉米螟 *Chilo partellus* 和玉米茎蛀褐夜蛾 *Busseola fusca* 的防治^[116]。研究人员首先确定了适合作“pull”的植物有象草 *Pennisetum purpureum*、苏丹草 *Sorghum vulgare sudanense* Stapf., 可作为“push”的植物有糖蜜草 *Melinis minutiflora*、银叶金钱草 *Desmodium uncinatum* Jacq. 和绿叶金钱草 *D. intortum* Urb.^[117],其中糖蜜草和玉米间作种植时,不但可以趋避蛀茎害虫的产卵,还可以引诱大螟盘绒茧蜂 *Cotesia sesamiae*,原因在于糖蜜草可以持续释放 DMNT^[15]。用于诱集害虫产卵的植物能释放大量的绿叶性挥发物:hexanal、(E)-2-hexenal、(Z)-3-hexen-1-ol 和 (Z)-3-hexenyl-acetate^[118],排斥害虫产卵和吸引天敌的植物主要释放大量的 (E)-ocimene、 α -terpinolene、 β -caryophyllene、humulene、 α -cedrene 和 DMNT^[119]。

“push-pull”策略的优点显而易见,最大限度的利用了植物挥发物的生态调控功能;大幅度的降低了化学农药的使用量和使用面积;能治理或制止害虫的抗药性^[120]。在“push-pull”策略中合理利用植物挥发物进行昆虫群落调控,是对害虫综合管理的有益补充。目前真正大规模成功应用的案例非常少见,其应用潜力尚有待挖掘。运用“push-pull”策略时,其最大的难点在于寻找合适的间作植物,因为筛选出来的植物除了要有“push”或“pull”的功能外,还必须有一定的经济价值;同时,间作植物既要最大限度的发挥“push”或“pull”的作用,还要使其负面影响最小化。

5 总结

HIPVs 在植物间接防御中的生态功能和地位已经在多种植物上得到了广泛验证,但是,和室内研究相比,在自然环境中的研究还很缺乏,把人工合成挥发物应用于昆虫种群调控时,还存在无法预测和难以控制的结果。室内研究中,不可能考虑到自然界中对 HIPVs 生态功能有影响的所有因素,而有些因素常常决定着应用的成败。HIPVs 中的某些成分会和大气中的污染物发生化学反应^[121],导致 HIPVs 失去其原有的生态功能,因此,在应用 HIPVs 进行生态调控时,监测 HIPVs 在空气中的动态至关重要;挥发物的传播距离也是必须考虑的因素。在研究挥发物的生态功能时,研究的重心是挥发物对靶标昆虫的作用和功能,而忽略了对非靶标生物的影响,比如 James 调查了人工合成挥发物对天敌的诱集作用,而并没有调查挥发物对植食性昆虫的发

生和分布是否造成影响,即对主要害虫和次要害虫种群的影响,而有些植物释放的 HIPVs 在吸引天敌的同时,也会吸引植食性昆虫^[122-123],还有的植物在排斥害虫时,也排斥天敌^[124]。田间应用 HIPVs 时,还应该考虑昆虫行为的可塑性,大量天敌被吸引到田间,但是缺乏相应的寄主或猎物,有可能迫使其改变搜寻猎物或寄主所利用的挥发物。此外,当前的研究对象大多是单一害虫,而在自然条件下,往往是多种害虫同时发生,必然会对 HIPVs 的释放量和释放种类产生影响,对于这方面的研究还很欠缺。自然界中不同的天敌利用的挥发物因不同害虫、不同植物的组合有所差别,要科学、合理地应用 HIPVs,最重要的前提仍然是筛选出其中的活性成分。

References:

- [1] Price P W, Bouton C E, Gross P, McPherson B A, Thompson J N, Weis A E. Interactions among three trophic levels-influence of plants on interaction between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 41-65.
- [2] Qin Q J, Gao X W. Plant defense responses induced by insect herbivory. *Acta Entomologica Sinica*, 2005, 48(1): 125-134.
- [3] Ogura K, Koyama T. Enzymatic aspects of isoprenoid chain elongation. *Chemical Reviews*, 1998, 98(4): 1263-1276.
- [4] Cheng A, Lou Y, Mao Y, Lu S, Wang L, Chen X. Plant terpenoids: Biosynthesis and ecological functions. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49(2): 179-186.
- [5] Boatright J, Negre F, Chen X, Kish C M, Wood B, Peel G, Orlova I, Gang D, Rhodes D, Dudareva N. Understanding *in vivo* benzenoid metabolism in petunia petal tissue. *Plant Physiology*, 2004, 135(4): 1993-2011.
- [6] Kaminaga Y, Schnepf J, Peel G, Kish C M, Ben-Nissan G, Weiss D, Orlova I, Lavies O, Rhodes D, Wood K, Porterfield D M, Cooper A J L, Schloss J V, Pichersky E, Vainstein A, Dudareva N. Plant phenylacetaldehyde synthase is a bifunctional homotetrameric enzyme that catalyzes phenylalanine decarboxylation and oxidation. *Journal of Biological Chemistry*, 2006, 281(8): 23357-23366.
- [7] Tieman D M, Taylor M G, Schauer N, Fernie A R, Hanson, A D, Klee H J. Tomato aromatic amino acid decarboxylases participate in synthesis of the flavor volatiles 2-phenylethanol and 2-phenylacetaldehyde. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America*, 2006, 106(21): 8287-8292.
- [8] Frey M, Stettner C, Pare P W, Schmelz E A, Tumlinson J H, Gierl A. An herbivore elicitor activates the gene for indole emission in maize. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America*, 2000, 97: 14801-14806.
- [9] Farag M A, Fokar M, Abd H, Zhang H, Allen R D, Pare P W. (*Z*)-3-hexenol induces defense genes and downstream metabolites in maize. *Planta*, 2005, 220: 900-909.
- [10] Ruther J, Kleier S. Plant Plant Signaling: Ethylene synergizes volatile emission in zea mays induced by exposure to (*Z*)-3-hexen-1-ol. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31(9): 2217-2222.
- [11] Mumm R, Hilker M. Direct and indirect chemical defence of pine against folivorous insects. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(7): 351-358.
- [12] Van Poecke R M P, Posthumus M A, Dicke M. Herbivore-induced volatile production by *Arabidopsis thaliana* leads to attraction of the parasitoid *Cotesia rubecula*: chemical, behavioural, and gene-expression analysis. *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27(10): 1911-1928.
- [13] Pare P W, Tumlinson J H. Plant volatiles as a defence against insect herbivores. *Plant Physiology*, 1999, 121(2): 325-331.
- [14] 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 Science of the United State of America*, 2007, 104(13): 5467-5472.
- [15] Khan Z R, Ampong-Nyarko K, Chiliswa P, Hassanali A, Kimani S, Lwande W, Overholt W A, Overholt W A, Pickett J A, Smart L E, Woodcock C M. Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 1997, 388(6643): 631-632.
- [16] Steinberg S, Dicke M, Vet L E M. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19(1): 47-59.
- [17] Lou Y G, Cheng J A. Behavioral response of *Anagrus Nilaparvatae* Pang et Wang to the volatile of rice varieties. *Entomological Journal of East China*, 1996, 5(1): 60-64.
- [18] Rasmann S, Kollner T G, Degenhardt J, Hiltbold I, Toepfer S, Kuhlmann U, Gershenzon J, Turlings T C J. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 2005, 434(7304): 732-737.
- [19] Loaghryn J H, Manukian A, Heath R R. Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, 21(8): 1217-1227.
- [20] Gouinguén S, Alborn H, Turlings T C J. Induction of volatile emissions in maize by different larval instars of *Spodoptera littoralis*. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29(1): 145-162.

- [21] Ishiwari H, Suzuki T, Maeda T. Essential compounds in herbivore-induced plant volatiles that attract the predatory mite *Neoseiulus womersleyi*. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33(9): 1670-1681.
- [22] Moayeri H R S, Ashouri A, Poll L, Enkegaard A. Olfactory response of a predatory mirid to herbivore induced plant volatiles: multiple herbivory vs single herbivory. *Journal of Applied Entomology*, 2007, 131(5): 326-332.
- [23] Tooker J F, Rohr J R, Abrahamson W G, De Moraes C M. Gall insects can avoid and alter indirect plant defenses. *New Phytology*, 2008, 178(3): 657-671.
- [24] Walling L L. The myriad plant responses to herbivores. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2000, 19(2): 95-216.
- [25] Zarate S I, Kempema L A, Walling L L. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. *Plant Physiology*, 2007, 143(2): 866-875.
- [26] Colazza S, McElfresh J S, Millar J G. Identification of volatile synomones, induced by *Nezara viridula* feeding and oviposition on bean spp., that attract the egg parasitoid *Trissolcus basalidis*. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30(5): 945-964.
- [27] Meiners T, Hilker M. Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 1997, 112(1): 87-93.
- [28] Meiners T, Hilker M. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(1): 221-232.
- [29] Xu T, Zhou Q, Xia Q, Zhang W Q, Zhang G R, Gu D X. Effects of herbivore-induced rice volatiles on the host selection behavior of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47(11): 1355-1360.
- [30] Yan S C, Xu W, Yuan H E, Wang Q, Lu D. Effects of different elicitors on olfactory response and oviposition selection of *Dendrolimus superans* (Butler). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(7): 1583-1588.
- [31] Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, 291(5511): 2141-2144.
- [32] Brilli F, Ciccioli P, Frattoni M, Prestinini M, Spanedda A F, Loreto F. Constitutive and herbivore-induced monoterpenes emitted by *Populus euroamericana* leaves are key volatiles that orient *Chrysomela populi* beetles. *Plant Cell Environment*, 2009, 32(5): 542-552.
- [33] Kendrick A P, Raffa K F. Sources of insect and plant volatiles attractive to cottonwood leaf beetles feeding on hybrid poplar. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32(12): 2585-2594.
- [34] Gao X Y, He Y Q, Zhao Y, Zeng F, Yang L L, Xiao C. Behavioural responses of *Nassophasis* sp. (Coleoptera: Dryophthoridae) adults to different odor sources. *Acta Entomologica Sinica*, 2009, 52(7): 814-819.
- [35] Carroll M J, Schmehl E A. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32(9): 1911-1924.
- [36] Carroll M J, Schmehl E A, Teal P E A. The attraction of *Spodoptera frugiperda* neonates to cowpea seedlings is mediated by volatiles induced by conspecific herbivory and the elicitor inceptin. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(3): 291-300.
- [37] Heath J J, Williams R N, Phelan P L. Aggregation and male attraction to feeding virgin females in *Macrodactylus subspinosus* (F.) (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Environmental Entomology*, 2002, 31(6): 934-940.
- [38] Uematsu H, Sakanoshita A. Micro-distribution of eggs of diamondback moth, *Plutella xylostella*, on intact and injured cabbage plantlets. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 1993, 37(1): 1-3.
- [39] Shiojiri K, Takabayashi J. Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: encounter-dilution effects in a tritrophic interaction. *Ecological Entomology*, 2003, 28(5): 573-578.
- [40] Mooring M S, Hart B L. Animal grouping for protection from parasites: selfish herd and encounter-dilution effects. *Behaviour*, 1992, 123(3/4): 173-193.
- [41] Shiojiri K, Takabayashi J, Yano S, Takafuji A. Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. *Ecology Letters*, 2002, 5(2): 186-192.
- [42] Meiners T, Hacker N K, Anderson P, Hilker M. Response of the elm leaf beetle to host plants induced by oviposition and feeding: the infestation rate matters. *Entomologia Experimentis et Applicata*, 2005, 115(1): 171-17.
- [43] Steeghs M, Bais H P, de Gouw J, Goldan P, Kuster W, Northway M, Fall R, Vivanco J M. Proton-transfer-reaction mass spectrometry (PTR-MS) as a new tool for real time analysis of root-secreted volatile organic compounds (VOCs) in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 2004, 135(1): 47-58.
- [44] Hammer K A, Carson C F, Riley T V. Antifungal activity of the components of *Melaleuca alternifolia* (tea tree) oil. *Journal of Applied Microbiology*, 2003, 95(4): 853-860.
- [45] Boff M I C, Zoon F C, Smits P H. Orientation of *Heterorhabditis megidis* to insect hosts and plant roots in a Y-tube sand olfactometer. *Entomologia Experimentis et Applicata*, 2001, 98(3): 329-337.

- [46] Van Tol R W H M, van der Sommen A T C, Boff M I C, van Bezooijen J, Sabelis M W, Smits P H. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters*, 2001, 4(4): 292-294.
- [47] Rasmann S, Kollner T G, Degenhardt J, Hiltbold I, Toepfer S, Kuhlmann U. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 2005, 434(7034): 732-737.
- [48] Hiltbold I, Turlings T C J. Belowground chemical signaling in maize: when simplicity rhymes with efficiency. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(5): 628-635.
- [49] Wackers F L, Bezemer T M. Root herbivory induces an above-ground indirect defence. *Ecology Letters*, 2003, 6(1): 9-12.
- [50] Poveda K, Steffan-Dewenter I, Scheu S, Tscharntke T. Effects of decomposers and herbivores on plant performance and aboveground plant-insect interactions. *Oikos*, 2005, 108(3): 503-510.
- [51] Soler R, Schaper S, Bezemer T M, Cortesero A M, Hoffmeister T S, Van der Putten W H, Vet L E M, Harvey J A. Influence of presence and spatial arrangement of belowground insects on host-plant selection of aboveground insects: a field study. *Ecological Entomology*, 2009, 34(3): 339-345.
- [52] 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. Root herbivores influence the behaviour of an aboveground parasitoid through changes in plant-volatile signals. *Oikos*, 2007, 116(3): 367-376.
- [53] Bezemer T M, van Dam N M. Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends in Ecology and Evolution*, 2005, 20(11): 618-624.
- [54] Baldwin I T, Halitschke R, Paschold A, von Dahl C C, Preston C A. Volatile signaling in plant plant interactions: talking trees' in the genomics era. *Science*, 2006, 311(5762): 812-815.
- [55] Baldwin I T, Schultz J C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 1983, 221(4607): 277-279.
- [56] Tscharntke T, Thiessen S, Dolch R, Boland W. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2001, 29(10): 1025-1047.
- [57] Fan Y L, Li X G, Han Y, Zhang X W. Direct defense responses of healthy jujube primed by herbivore-induced plant volatiles. *Journal of Northwest A & F University: Natural Science Edition*, 2010, 38(5): 106-110.
- [58] Engelberth J, Alborn H T, Schmelz E A, Tumlinson J H. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America*, 2004, 101(6): 1781-1785.
- [59] Dolch R, Tscharntke T. Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. *Oecologia*, 2000, 125(4): 504-511.
- [60] Karban R, Baldwin I T, Baxter K J, Laue G, Felton G W. Communication between plant: induced resistance in wild tobacco plant following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 2000, 125(1): 66-71.
- [61] Choh Y, Kugimiya S, Takabayashi J. Induced production of extrafloral nectar in intact lima bean plants in response to volatiles from spider mite-infested conspecific plants as a possible indirect defense against spider mites. *Oecologia*, 2006, 147(3): 455-460.
- [62] Heil M, Lion U, Boland W. Defense-inducing volatiles: in search of the active motif. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(5): 601-604.
- [63] Hu Z H, Shen Y B, Wang N N, Wang J F, Zhou Y C, Zhang Z Y. The activities of polyphenol oxidase in *Populus simonii* × *P. pyramidalis* Opera8277' leaves in response to insect herbivory and volatiles exposure. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(10): 5265-5270.
- [64] Arimura G I, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W, Takabayashi J. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 2000, 406(6795): 512-515.
- [65] Farmer E E. Surface-to-air signals. *Nature*, 2001, 411(6839): 854-856.
- [66] Shulaev V, Silverman P, Raskin I. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, 1997, 385(6618): 718-721.
- [67] Arimura G I, Ozawa R, Kugimiya S, Takabayashi J, Bohlmann J. Herbivore-induced defense response in a model legume. two-spotted spider mites induce emission of (*E*)-ocimene and transcript accumulation of (*E*)-ocimene synthase in *Lotus japonicus*. *Plant Physiology*, 2004, 135(4): 1976-1983.
- [68] Conrath U, Beckers G J M, Flors V, Garcia-Agustin P, Jakab G, Mauch F, Newman M A, Pieterse C M J, Poinssot B, Pozo M J, Pugin A, Schaffrath U, Ton J, Wendehenne D, Zimmerli L, Mauch-Mani B. Priming: getting ready for battle. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, 19(10): 1062-1071.
- [69] Frost C J, Mescher M C, Carlson J E, De Mores C M. Plant defense priming against herbivores: getting ready for a different battle. *Plant Physiology*, 2008, 146(3): 818-824.
- [70] Zheng S J, Dicke M. Ecological genomics of plant-insect interactions: from gene to community. *Plant Physiology*, 2008, 142(3): 812-817.
- [71] Van der E S, Koornneef A, Ton J, Pieterse C M J. Induced resistance-orchestrating defence mechanisms through crosstalk and priming. *Annual*

- Plant Reviews, 2009, 34: 334-370.
- [72] Conrath U, Pieterse C M J, Mauch-Mani B. Priming in plant-pathogen interactions. Trends in Plant Science, 2002, 7(5): 210-216.
- [73] Ton J, D'Alessandro M, Jourdie V, Jakab G, Karlen D, Held M, Mauch-Mani B, Turlings T C J. Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. Plant Journal, 2007, 49(1): 16-26.
- [74] Rhodes J D, Thain J F, Wildon D C. Evidence for physically distinct systemic signalling pathways in the wounded tomato plant. Annals of Botany (London), 1999, 84(1): 109-116.
- [75] Orians C M, Pomerleau J, Ricco R. Vascular architecture generates fine scale variation in systemic induction of proteinase inhibitors in tomato. Journal of Chemical Ecology, 2000, 26(2): 471-485.
- [76] Howe G A. Jasmonates as signals in the wound response. Journal of Plant Growth Regulation, 2004, 23(3): 223-237.
- [77] Thines B, Katsir L, Melotto M, Niu Y, Mandaokar A, Liu G H, Nomura K, He S Y, Howe G A, Browse J. JAZ repressor proteins are targets of the SCFCO11 complex during jasmonate signalling. Nature, 2007, 448(7154): 661-662.
- [78] Erb M, Ton J, Degenhardt J, Turlings T C J. Interactions between arthropod-induced aboveground and belowground defenses in plants. Plant Physiology, 2008, 146(3): 867-874.
- [79] Arnold T, Schultz J. Induced sink strength as a prerequisite for induced tannin biosynthesis in developing leaves of Populus. Oecologia, 2002, 130(4): 585-593.
- [80] Schittko U, Baldwin I T. Constraints to herbivore-induced systemic responses; bidirectional signaling along orthostichies in *Nicotiana attenuata*. Journal of Chemical Ecology, 2003, 29(3): 763-770.
- [81] Orians C. Herbivores, vascular pathways, and systemic induction: facts and artifacts. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(10): 2231-2242.
- [82] Gershenzon J. Plant volatiles carry both public and private messages. Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America, 2007, 104(13): 5257-5258.
- [83] Karban R, Shiojiri K, Huntzinger M, McCall A C. Damage-induced resistance in sagebrush: volatiles are key to intra- and interplant communication. Ecology, 2006, 87(4): 922-930.
- [84] Frost C J, Appel H 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(6): 490-498.
- [85] Rodriguez-Saona C R, Rodriguez-Saona L E, Frost C J. Herbivore-induced volatiles in the Perennial Shrub, *Vaccinium corymbosum*, and their role in inter-branch signaling. Journal of Chemical Ecology, 2009, 35(2): 163-175.
- [86] Farag M A, Pare P W. C6-Green leaf volatiles trigger local and systemic VOC emissions in tomato. Phytochemistry, 2002, 61(5): 545-554.
- [87] Frost C J, Mescher M C, Dervinis C, Davis J M, Carlson J E, De Moraes C M. Priming defense genes and metabolites in hybrid poplar by the green leaf volatile *cis*-3-hexenyl acetate. New Phytologist, 2008, 180(3): 722-734.
- [88] Turlings T C J, Ton J. Exploiting scents of distress: the prospect of manipulating herbivore-induced plant odours to enhance the control of agricultural pests. Current Opinion in Plant Biology, 2006, 9(4): 421-427.
- [89] Preston C A, Laue G, Baldwin I T. Methyl jasmonate is blowing in the wind, but can it act as a plant-plant airborne signal? Biochemical Systematics and Ecology, 2001, 29(10): 1007-1023.
- [90] Pare P W, Tumlinson J H. De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. Plant Physiology, 1997, 114(4): 1161-1167.
- [91] Hatanaka A. The biogenesis of green odour by green leaves. Phytochemistry, 1993, 34(5): 1201-1208.
- [92] Engelberth J, Alborn H T, Schmelz E A, Tumlinson J H. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America, 2004, 101(6): 1781-1785.
- [93] Engelberth J, Seidl-Adams I, Schultz J C, Tumlinson J H. Insect elicitors and exposure to green leafy volatiles differentially upregulate major octadecanoids and transcripts of 12-oxophytodienoic acid reductases in *Zea mays*. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2007, 20(6): 707-716.
- [94] 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(2): 280-292.
- [95] Nishiguchi M, Yoshida K, Sumizono T, Tazaki K. A receptor-like protein kinase with a lectin-like domain from lombardy poplar: gene expression in response to wounding and characterization of phosphorylation activity. Molecular Genetics and Genomics, 2002, 267(4): 506-514.
- [96] Takabatake R, Seo S, Ito N, Gotoh Y, Mitsuhashi I, Ohashi Y. Involvement of wound-induced receptor-like protein kinase in wound signal transduction in tobacco plants. Plant Journal, 2006, 47(2): 249-257.
- [97] Seo S, Katou S, Seto H, Gomi K, Ohashi Y. The mitogen-activated protein kinases WIPK and SIPK regulate the levels of jasmonic and salicylic acids in wounded tobacco plants. Plant Journal, 2007, 49(5): 899-909.
- [98] Maffei M E, Mithofer A, Boland W. Before gene expression: early events in plant-insect interaction. Trends in Plant Science, 2007, 12(7): 310-

316.

- [99] Mirabella R, Rauwerda H, Struys E A, Jakobs C, Triantaphylides C, Haring M A, Schuurink R C. The Arabidopsis *her1* mutant implicates GABA in E-2-hexenal responsiveness. *Plant Journal*, 2008, 53(2): 197-213.
- [100] Zhang S Q, Klessig D F. MAPK cascades in plant defense signaling. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(11): 520-527.
- [101] Kandath P K, Ranf S, Pancholi S S, Jayanty S, Walla M D, Miller W, Howe G A, Lincoln D E, Stratmann J W. Tomato MAPKs LeMPK1, LeMPK2, and LeMPK3 function in the systemin-mediated defense response against herbivorous insects. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America*, 2007, 104(29): 12205-12210.
- [102] 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(2): 325-332.
- [103] James D G. Field evaluation of herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects: methyl salicylate and the green lacewing, *Chrysopa nigricornis*. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29(7): 1601-1609.
- [104] James D G. Synthetic herbivore-induced plant volatiles as field attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology*, 2003, 32(5): 977-982.
- [105] James D G, Price T S. Field-testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30(8): 1613-1628.
- [106] James D G. Further Field evaluation of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31(3): 481-495.
- [107] Yu H L, Zhang Y J, Wu K M, Gao X W, Guo Y Y. Field-testing of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology*, 2008, 37(6): 1410-1415.
- [108] Williams L 3rd, Rodriguez-Saona C, Castle S C, Zhu S. EAG-active herbivore-induced plant volatiles modify behavioral responses and host attack by an egg parasitoid. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(9): 1190-1201.
- [109] Thaler J S. Jasmonic acid mediated interactions between plants, herbivores, parasitoids and pathogens: A review of field experiments in tomato// Agrawal A A, Tuzun S, Bent E, eds. *Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture*. St. Paul, Minnesota(USA): APS Press, 1999: 319-334.
- [110] Birkett M A, Campbell C A M, Chamberlain K, Guerrieri E, Hick A J, Martin J L, Matthes M, Napier J A, Pettersson J, Pickett J A, Poppy G M, Pow E M, Pye B J, Smart L E, Wadhams G H, Wadhams L J, Woodcock C M. New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America*, 2000, 97(16): 9329-9334.
- [111] Sabouni I, Rosales R, Garrido D, Ramos J M. The use of ethylene diffusers is comparable to treatments with sprayed ethylene to reduce the damage caused by the olive moth (*Prays oleae* Bern.). *Journal of Pest Science*, 2008, 81(4): 193-197.
- [112] Martel J W, Alford A R, Dickens J C. Synthetic host volatiles increase efficacy of trap cropping for management of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say). *Agricultural and Forest Entomology*, 2005, 7(1): 79-86.
- [113] Zhang Y F, Xie Y P, Xue J L, Wang X. Attraction to the Ladybeetle by the Volatiles of Persimmon Trees Induced with Methyl Jasmonate and Japanese Wax Scale Attacking. *Scientia Silvae Sinicae*, 2009, 45(1): 90-96.
- [114] Pyke B, Rice M, Sabine B, Zalucki M P. The push-pull strategy-behavioural control of *Heliothis*. *Australian Cotton Grower*, 1987, 8(3): 7-9.
- [115] Miller J R, Cowles R S. Stimulo-deterrent diversion: A concept and its possible application to onion maggot control. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16(11): 3197-3212.
- [116] Khan Z R, Pickett J A, Wadhams L J, Muyekho F. Habitat management strategies for the control of cereal stemborers and Striga in maize in Kenya. *Insect Science and its Application*, 2001, 21(4): 375-380.
- [117] Khan Z R, Pickett J A, Van den Berg J, Wadhams L J, Woodcock C M. Exploiting chemical ecology and species diversity: stemborer and striga control for maize and sorghum in Africa. *Pest Management Science*, 2000, 56(11): 957-962.
- [118] Chamberlain K, Khan Z R, Pickett J A, Toshova T, Wadhams L J. Diel periodicity in the production of green leaf volatiles by wild and cultivated host plants of stemborer moths, *Chilo partellus* and *Busseola fusca*. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32(3): 565-577.
- [119] Khan Z R, James D G, Midega C A O, Pickett J A. Chemical ecology and conservation biological control. *Biological Control*, 2008, 45(2): 210-224.
- [120] Duraimurugan P, Regupathy A. Push-pull strategy with trap crops, neem and nuclear polyhedrosis virus for insecticide resistance management in *Helicoverpa armigera* (Hubner) in cotton. *American Journal of Applied Sciences*, 2005, 2(6): 1042-1048.
- [121] Atkinson R, Arey J. Gas-phase tropospheric chemistry of biogenic volatile organic compounds: a review. *Atmospheric Environment*, 2003, 37(suppl 2): 197-219.
- [122] Horiuchi J I, Arimura G I, Ozawa R, Shimoda T, Dicke M, Takabayashi J, Nishioka T. Lima bean leaves exposed to herbivore-induced

conspecific plant volatiles attract herbivores in addition to carnivores. *Applied Entomology and Zoology*, 2003, 38(3): 365-368.

- [123] Halitschke R, Stenberg JA, Kessler D, Kessler A, Baldwin I T. Shared signals- alarm calls' from plants increase apparency to herbivores and their enemies in nature. *Ecology Letters*, 2008, 11(1): 24-34.
- [124] Bennison J, Maulden K, Dewhirst S, Pow E M, Slatter P, Wadhams L J. Towards the development of a push-pull strategy for improving biological control of western flower thrips on chrysanthemum. Presented at Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera. Reggio, Calabria, Italy, 2001: 199-206.

参考文献:

- [2] 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.
- [17] 娄永根, 程家安. 稻虱缨小蜂对水稻品种挥发物的行为反应. *华东昆虫学报*, 1996, 5(1): 60-64.
- [29] 徐涛, 周强, 夏端, 张文庆, 张古忍, 古德祥. 虫害诱导的水稻挥发物对褐飞虱寄主选择行为的影响. *科学通报*, 2002, 47(11): 849-853.
- [30] 严善春, 徐伟, 袁红娥, 王琪, 卢丹. 不同诱导因子对落叶松毛虫嗅觉和产卵选择的影响. *应用生态学报*, 2007, 18(7): 1583-1588.
- [34] 高晓余, 何月秋, 赵艳, 曾锋, 杨黎黎, 肖春. 石斛蓟象成虫对不同来源气味的行为反应. *昆虫学报*, 2009, 52(7): 814-819.
- [57] 范艳玲, 李新岗, 韩颖, 张学武. 虫害挥发物对邻近枣树直接防御反应的激发作用. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2010, 38(5): 106-110.
- [63] 胡增辉, 沈应柏, 王宁宁, 王金凤, 周艳超, 张志毅. 虫咬及挥发物诱导后合作杨叶片中多酚氧化酶活性的变化. *生态学报*, 2009, 29(10): 5265-5270.
- [113] 张艳峰, 谢映平, 薛皎亮, 王旭. 茉莉酸甲酯和日本龟蜡蚧诱导柿树挥发物对红点唇瓢虫的吸引. *林业科学*, 2009, 45(1): 90-96.

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1~9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 30 卷 第 24 期 (2010 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 30 No. 24 2010

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元