

植物挥发性次生物质在害虫生态调控中的机理及应用*

周海波^{1,2} 陈巨莲^{2**} 程登发² 孙京瑞² 刘勇¹ 陈林²

(¹ 山东农业大学植物保护学院, 泰安 271018;

² 中国农业科学院植物保护研究所 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 近年来, 害虫的生态调控成为可持续发展农业领域中研究的焦点之一, 而植物挥发性次生物质在其中有着至关重要的作用。本文综述了植物挥发性次生物质在昆虫的寄主选择、引诱、拒食、驱避、生长发育等方面中的作用与机制, 进一步阐述了植物挥发性次生物质在农业生产中的应用及前景。

关键词: 植物挥发性次生物质; 害虫; 生态调控

植物挥发性次生物质是指植物在代谢过程中产生的一些短链的碳氢化合物及其衍生物, 分子量在 100 ~ 200 之间, 具有含量微小、成分多样以及易变化等特点。主要包括烃类、醇类、醛类、酮类、酯类、酸类、萜烯类和芳香类化合物等, 并以一定比例构成植物的化学指纹图谱 (chemical fingerprint)^[1,2]。植物挥发性次生物质可以分为两类^[1~3]: 一类是在植物中广泛分布的一般气味组分 (general odor components), 比如绿叶气味成分青叶醇和青叶醛等, 这类化合物通过植物通常的生物合成路线产生; 另一类是特异性化合物, 其化学成分在其他相近的植物中没有, 主要是通过植物次生代谢物裂解形成, 称特异性气味组分 (specific odor components)。挥发性次生物质因植物种类、个体发育阶段及其外界环境因子的不同而发生变化^[4], 这是植物对植食性昆虫的一种重要防御策略, 同时也是植物与植食性昆虫协同进化的结果。

深入研究生态环境与植物挥发性次生物质的关系, 探明植物挥发性次生物质的性质及作用机理, 不仅可在理论上探讨物种形成的机制、昆虫与植物协同进化的模式, 而且在实践上对协调作物抗性与生物防治有协同作用。挥发性次生物质在害虫综合治理中的应用是利用了植物体在生态系统中的自身防御或抗逆能力, 没有向系统中注入难降解的化学物质, 不会带来诸如农药污染等环境问题, 故利用生态调控技术影响挥发性次生物质来防治害虫具有更加实际、深远的意义。

1 植物挥发性次生物质对昆虫的生态调控

生态调控是一项复杂的系统工程, 以调控作物—害虫—天敌食物链关系为基础, 以综合、优化、设计和实施等生态工程技术为保障的一项复杂的害虫管理的系统工程^[5]。植

* 基金项目: “973” 项目 (项目号: 2006CB10023); “十一五” 国家科技支撑计划项目 (项目号: 2006BAD08A05)

作者简介: 周海波 (1982—), 男, 硕士, 主要从事昆虫化学生态研究; E-mail: zhouhaibo417@163.com

** 通讯作者: 陈巨莲, E-mail: jlchen@ippcaas.cn

物挥发性次生物质作为生态系统中的信息传递物质,对害虫的生态调控起至关重要的作用,主要体现在这样几个方面:①引诱作用^[3];②拒食、驱避作用^[6];③对昆虫外激素的增效作用^[1];④对天敌的引诱定位作用^[7];⑤对昆虫生长、生殖及存活的抑制作用^[12]。

1.1 植物挥发性次生物质对植食性昆虫的引诱和寄主定位作用

植食性昆虫之所以能够对寄主植物进行远程定位,能辨别寄主和非寄主植物,主要原因之一就是昆虫识别了植物气味的化学指纹图,外在表现为植物挥发性次生物质对昆虫的引诱作用。寡食性昆虫草莓叶甲 *Galerucella vittaticollis* Baly 利用寄主植物的挥发物来寻找草莓和蓼科植物,其挥发性次生物质组分主要有:乙酸-(Z)-3-己烯-1-酯(cis-3-hexenyl acetate)、顺-3-己烯-1-醇(cis-3-hexen-1-ol)、反-2-己烯醛(trans-2-hexenal)。进一步的Y型管嗅觉试验表明:乙酸-(Z)-3-己烯-1-酯对草莓叶甲的吸引作用最显著^[8]。

多数情况下,并不是一种成分在起作用,而是多种成分按照一定的比例混合才有引诱作用。Lee等用浓缩的发酵谷物提取物对墨西哥按实蝇 *Anastrepha ludens* 进行了室内外引诱试验,在鉴定出的19种挥发物中,3-甲基-1-丁醛、乳酸乙酯、乙醇、2-甲基-1-丙醇和乙酸乙酯含量最丰富^[9]。在长距离引诱过程中,油菜中的3种挥发性化学成分(3-丁烯基异硫氰酸酯、4-戊烯基异硫氰酸酯、2-苯乙基异硫氰酸酯)的混合物对甘蓝荚象甲 *Ceutorhynchus assimilis* 成虫有强烈的引诱作用,一旦成虫进入田间后,这些挥发性化合物便不再对成虫有引诱作用,此时起作用的是另一类植物散发的气味物质苯乙氰和苯甲醇^[10]。

在昆虫与植物的所有关系中,化学识别占中心地位^[1]。寄主多样的植食性昆虫能通过挥发性物质各组分的含量来识别原始寄主、次生寄主和非寄主,寄主专一的植食性昆虫主要通过挥发性物质的种类来识别寄主^[11]。

1.2 植物挥发性次生物质对植食性昆虫的驱避作用

植物与植食性昆虫之间经过长期协同进化过程中,形成了一些使昆虫所不喜欢或讨厌的某些次生化合物,对植物来说是它们的保护剂,能够引起昆虫的驱避^[12]。近年来,在治理一种油菜重要害虫棉露尾甲 *Meligethes aeneus* 的新策略中,挥发性次生物质成为一种有潜力的驱避剂,利用GC-MS和嗅觉仪测定技术,测出两种油菜挥发性化合物里哪醇(linalool)和醋酸里哪酯(linalyl acetate)对棉露尾甲有驱避作用^[13]。Hardie等(1994)报道:甲基水杨酸和(-)-(1R,5S)-桃金娘烯醛这两种植物源挥发物能够阻止寄主植物蚕豆的挥发物对豆卫矛蚜 *Aphis fabae* 的引诱作用^[14],从而达到驱避作用。桑橙树 *Maclura pomifera* 的挥发物对家蟋 *Gryllus domesticus* 有驱避作用,经过GC-MS分离和鉴别,得到的组分为两种同质异构体:异戊醇(isoamyl alcohol)和二甲基乙基甲醇(2-methyl-2-butanol),无论二者联合还是单独做嗅觉测定都有驱避作用^[15]。还有报道表明:桃蚜 *Myzus persicae* 可以被韭葱 *Allium porum* 和细香葱 *Allium schoenoprasum* 的挥发物排斥,而被其寄主植物辣椒 *Capsicum annuum* 吸引,当把两种气味混合后对桃蚜既没有吸引作用,也没有排斥作用。但当把辣椒暴露在细香葱的挥发物中5天后产生的挥发物对桃蚜有驱避作用^[16]。如果该研究能在田间成功应用,则为农作物的间套作提供有利的科学依据。

1.3 植物挥发性次生物质对昆虫取食、生长发育及产卵的调控作用

昆虫取食行为也受寄主植物中许多挥发性次生物质的刺激和诱导。在寄主植物上的取

食方式是昆虫对寄主体内变动的次生化合物的一种适应,它使昆虫付出尽量小的代价获得最适宜营养效果^[17]。但出于自我保护的需要,植物也会产生一些拒食性挥发物,迫使昆虫离开。已证明高度挥发性单萜香芹酮混合物对松脂象甲 *Hylobius abietis* 有强烈拒食作用^[18]。芸香科的吴茱萸 *Evodia rutaecarpa* 的挥发性物质对玉米象 *Sitophilus zeamais* 成虫和赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 成虫和幼虫^[19], 抗虫与感虫稻株上挥发性次生物质对白背飞虱 *Sogota furcifera*、褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、二点黑尾叶蝉 *Nephotettix imicticeps*^[20], 都有阻碍取食作用。此外, 寄主植物挥发性次生物质对取食的刺激和阻碍作用还与挥发物的浓度有关。如萜烯类挥发性化合物在低浓度时刺激松墨天牛取食, 浓度增大时则阻碍取食^[21]。

一部分植食性昆虫能够成功寻找到寄主植物, 为害植物, 此时植物可以通过产生次生挥发物来抑制害虫的生长发育、生殖及驱避其产卵的措施以减少为害和控制害虫种群的增长。从番茄组织中提取的挥发性碳 6 化合物, 加在蚜虫定居地的上空, 在某一浓度可降低烟草蚜虫的生殖力, 番茄叶片能产生多种浓度挥发性化合物, 从而影响蚜虫种群的增长, 碳 6 醛和醇可能是番茄挥发性物质中降低蚜虫生殖力的组分, 而挥发性萜类无此影响^[22]。植物挥发性次生物质对植食性昆虫的成虫产卵也会产生驱避作用, 减少在寄主植物上的产卵量。利用 Y 型嗅觉仪测定雌松墨天牛成虫对非寄主植物挥发物的反应, 8 种非寄主植物中, 除雪松之外的 7 种植物挥发物对雌松墨天牛都有产卵趋避作用, 且侧柏 *Platycladus orientalis* 挥发物的作用最强, 有效的挥发性化合物主要有: 苯甲醛、香茅醛、桉树醇、橙花叔醇、尼古丁、邻羟基苯甲醛, 尼古丁还能最大程度的减少产卵量^[23]。

1.4 植物挥发性次生物质对昆虫外激素的增效作用

在自然界, 植物气味与昆虫信息素协同对昆虫行为起调控作用, 可增强昆虫对性、聚集、示踪和报警等信息素的反应^[24]。室内风洞结果显示: (Z)-乙酸-3-己烯酯、(E)-2-己烯醛、(Z)-3-己烯醇与性信息素的混合物对未交配的小菜蛾 *Plutella xylostella* 雄蛾引诱行为达到 80% ~ 100%, 明显高于仅用性信息素的作用。野外的实验结果也表明, 用 (Z)-乙酸-3-己烯酯和性信息素以 1 : 1 的比例混合所引诱的菜蛾数量为仅用性激素的 6 ~ 7 倍^[25]。Campbell 等 (1990) 在实验室和田间证实忽布瘤额蚜 *Phorodon humuli* 的雄蚜对雌蚜性信息素的反应可以因加入其冬寄主植物红叶李 *Prunus cerasifera* 的挥发性成分而得到显著加强^[26]。Zhu 等 (2005) 首次报道了害虫及其寄主气味对两种草蛉 (普通草蛉 *Chrysoperla carnea* 和草蛉 *Chrysopa oculata*) 的影响, 2-苯基乙醇是其寄主植物 (紫花苜蓿和玉米) 挥发物组分之一, 能够引起普通草蛉的触角电位的显著反应, 将该化学物质加入诱芯中会吸引到更多的普通草蛉, 且大部分为雌虫^[27]。

尽管这种增效作用的机制还有待进一步的研究, 但这种化学物质间的协同、增效作用, 却为我们开发、研制更有效的引诱剂提供了依据和新的思路。

1.5 植物挥发性次生物质对天敌的吸引作用

植物挥发物对天敌的影响, 特别是虫害诱导植物挥发物 (herbivore induced plant volatiles, HIPV) 对天敌行为的影响成为目前研究的热点。植物在遭受植食性昆虫的攻击后, 可主动或被动释放出挥发性物质^[28], 依靠这种植物源的化学信号, 天敌能够在广大而复杂的生境中找到隐藏的、高度分散的寄主, 从而实现间接防御作用^[29]。但也有报道认为: 虫害诱导的植物挥发物, 起初可能作为其他功能而不是用来吸引天敌, 后来经进化成为一

种植物间接防御的方式^[30]。室内生物测定表明, 麦蚜取食诱导的挥发性信息化合物 2-苜烯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、6-甲基-5-庚烯-2-醇对麦长管蚜 *Sitobion avenae* 拟寄生物燕麦蚜茧蜂 *Aphidius avenae* 具有吸引作用^[31], 对七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、龟纹瓢虫 *Propylaea japonica*、中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 和大草蛉 *Chrysopa septempunctata* 等 4 种天敌昆虫也具有正趋性^[32]。

受到害虫的攻击之后, 植物挥发物质的变化可以分为两种情况: ①原有挥发物量的增加或减少^[33]; ②诱导产生一些新的挥发物组分, 其中最为主要的是一些萜类化合物^[34]。与小麦相比, 拟寄生物更喜欢十字花科植物的挥发物, 同时能够区别虫害与非虫害十字花科植物。虫害芸苔比健康芸苔更具有吸引力。GC-MS 分析表明: 虫害芸苔和健康芸苔挥发物的组分差别不大, 只是在量上有所增加, 而半闭弯尾姬蜂恰恰能够区别挥发物的这种细微变化^[35]。菜豆 *Phaseolus vulgaris* 被三叶草斑潜蝇 *Liriomyza trifolii* 为害后, 释放的挥发性物质强烈吸引豌豆潜叶姬小蜂 *Diglyphus isaea*, 其挥发物中的顺-3-己烯-1-醇和 4-羟基-4-甲基-2-戊酮在受害植株中的含量远大于健康植株^[36]。在棉花上的研究表明, 一些非环状的萜类化合物, 如 (E, E)- α -法尼烯、(E)- β -法尼烯、(E)- β -罗勒烯、(E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯、(E, E)-4,8,12-三甲基-1,3,7,11-十三碳四烯及吲哚是在昆虫的为害后新合成的, 并且作为吸引天敌的化学信号^[37]。

近年来的研究还表明: 植物不同部分处于虫害诱导挥发物中对植食性昆虫及其天敌的影响也不同。利用 Y 型管嗅觉仪研究了健康的利马豆植株的不同部分置于虫害诱导挥发物中对红蜘蛛和智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimili* 的嗅觉反应。结果表明: 与初生叶相比, 更多的天敌对新叶有反应, 红蜘蛛则更喜欢在初生叶上繁殖^[38]。此外, 植物根的挥发物对地下害虫^[39]、花的气味对传粉性昆虫^[40] 都起着重要的线索作用。

植物可以通过释放特定的挥发性次生物质调控害虫及其天敌的各种行为来保护自己, 产生的往往是成分复杂的挥发物, 很难解释某一特定成分所起的作用, 或则说是多种成分的恰当组合所表现出的特有效果; 对于植物的这种保护机制, 也不能严格界定是挥发物对昆虫哪种行为起作用, 而是多种调控作用相互关联、相互协调的, 就像我们很难分清挥发物对昆虫是趋避还是拒食、是阻碍生殖还是降低产卵一样, 只是侧重点不同, 最终表现的还是一种综合反应。

2 植物挥发性次生物质在农业中的应用

植物挥发性次生物质在农业中的应用可以追溯到几百年前。中世纪, 曾经使用制作橄榄油所剩的残渣, 称之为 *Amurca* 防治害虫; 在 17 世纪, 将含有尼古丁的烟叶提取物来防治梅象虫和网蝽科害虫。今天, 植物挥发性次生物质的应用主要体现在两个方面: 一方面是直接利用挥发性次生物质, 将人工合成的或植物源提取的次生物质直接应用到田间, 通过对植食性昆虫的驱避、毒杀和对天敌引诱作用尽量减少农作物的虫害, 进而达到增产的目的; 另一方面是通过调整农业栽培措施, 优化生态系统的功能, 使寄主植物挥发性次生物质改变, 意味着植物的化学指纹图谱发生改变, 使植食性昆虫难以识别, 而且一些驱避物质也可能被同时释放, 如一些萜类化合物在高浓度下就可以抑制植食性昆虫取食或对植食性昆虫有毒, 从而实现对植食性昆虫的防御^[41], 达到良好的调控效果, 同时更加符合绿色农业、安全农业的需要。

2.1 植物挥发物的直接应用

利用生物体产生的对昆虫具有引诱、驱避、拒食、毒杀等作用的植物挥发性次生物质来防治害虫,是当前害虫综合治理发展中的一个新方向。Ninkovic 等(2003)通过两年的田间试验,将水杨酸甲酯和6-甲基-5-庚烯-2-酮放入蜡球(wax pellet)中,再把蜡球放入大麦田间,让化学信息物质慢慢释放,调查禾谷缢管蚜种群密度和春天迁飞的情况,试验结果表明:与对照区相比,处理区着蚜量减少25%~50%,且最大发生量也明显降低^[42],后来的田间试验还证实了:这两种挥发物质显著降低了麦长管蚜的种群数量,恶化了麦长管蚜的生存环境,有翅蚜数量明显增加^[43]。这样大量蚜虫会由于生态环境的恶化而迁飞出麦田。田间直接施用挥发性次生物质可能产生的生态效果:①直接把植食性昆虫驱赶、拒食或毒杀;②扰乱植食性昆虫的嗅觉系统,增加其寻找到寄主的难度;③吸引植食性昆虫的天敌。

利用植物挥发物筛选天敌也是应用中一种有效的方法。采取的措施主要有两种形式:①将一些化学信息物质结合到天敌的食料或天敌取食的猎物上^[44],增加天敌对植食性昆虫的捕食率或寄生率;②在释放前,使天敌成虫接触化学信息物质,这样可通过联系学习使昆虫增加对植物挥发物的行为反应,从而减少天敌的扩散,并提高作用效率。

2.2 植物挥发物的间接应用

合理的多作植物系统一般可降低害虫的暴发机率,尤其是对食性单一的植食性昆虫而言。长期的实践表明:洋葱与甜菜和胡萝卜、马铃薯与菜豆、小麦与豌豆、大豆与蓖麻等,可促进生长,提高品质。如果选择的作物相不恰当,如黄瓜与番茄、荞麦与玉米、高粱与芝麻、甘蔗与芹菜则互相抑制,降低产量,甚至一方不能生长,这些现象不能用生存竞争或其他机制来解释,而是植物挥发性次生物质在起关键的作用。

多年田间试验表明:大面积水稻品种多样性混合栽培能够有效的控制稻瘟病^[45]、斑潜蝇^[46]。与小麦单作相比,条带种植小麦与紫花苜蓿增加了卵形异絨螨 *Allothrombium ovatum* 幼虫与卵的密度,提高了麦长管蚜被卵形异絨螨幼虫的寄生率,寄生蚜虫螨的平均数也明显升高,有翅蚜的寄生率高于无翅蚜,从而限制了蚜虫种群的增长^[47]、扩散。在主栽作物玉米、高粱中种植一些非寄主植物糖蜜草 *Melinis minutiflora* 可以有效的降低害虫的为害水平,同时也增加了大螟盘絨茧蜂 *Cotesia sesamiae* 对蛀茎害虫幼虫的寄生率,并通过Y形管试验表明:糖蜜草释放的化学信息物质组分中,(E)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯起着重要的作用^[48]。

另外,还可以在作物种植区内套种一些对目标害虫具强烈引诱作用的植物,用以诱杀目标害虫。如将玉米与棉花间作,能够引诱棉铃虫在玉米植株上产卵,然后集中进行防治;利用棉铃虫成虫喜食胡萝卜花、芹菜花的特点,在棉田边种植这些作物予以诱杀,以提高防治效率,节省成本。

3 展望

大多数植食性昆虫所感受到的植物挥发性次生物质具有多样性、易变性和复杂性,并且在特定的环境条件下才最具生理活性,而植食性昆虫对植物挥发物嗅觉反应具有特异性与广谱性,这便对实验设计、方法、技术等提出了更高的要求。随着定性、定量分析技术的发展,特别是气-质联用、液-质联用分析技术的出现,为植物挥发性次生物质的分

离、提纯、鉴定注入了新的生机。

植物挥发性次生物的直接应用有助于开发环保型农药和植物生长调节剂,植物挥发性次生物来自于植物体,为天然的调节剂,是环境长期选择的结果,符合生态安全、农产品质量安全的要求,是未来农业中极具开发价值的环保型农药;其间接应用有助于构建高效复合群体,强化互补、弱化竞争,发挥土地的最大潜力,稳定生态平衡。人们将有可能成功地利用现有的种质资源,改变这些化学物质的物理特征,优化农作物的生态环境。

综上所述,植物挥发性次生物质的深入研究是人们了解持续农业发展中各种生物措施及生态调控的关键之一。合理安排农作物种植方式,发挥挥发性次生物质的生态调控作用,既具有直接作用,又有长期深远的影响,对持续性农业建设具有重要意义。

参考文献

- [1] 杜永均, 严福顺. 植物挥发性次生物在植食性昆虫、寄主植物和昆虫天敌关系中的作用机理. 昆虫学报, 1994, 37 (2): 233 ~ 249
- [2] 丁红建, 郭予元. 寄主植物他感化合物与害虫行为的关系及其利用. 植物保护, 1995, (5): 33 ~ 35, 2
- [3] 严善春, 张丹丹, 迟德富. 植物挥发性物质对昆虫作用的研究进展. 应用生态学报, 2003, 14 (2): 310 ~ 313
- [4] Hartmann T. Diversity and variability of plant secondary metabolism: a mechanistic view. *Entomol Exp Appl*, 1996, 80: 177 ~ 188
- [5] 戈峰. 害虫生态调控的原理与方法. 生态学杂志, 1998, 17 (2): 38 ~ 42
- [6] Dicke M, Sabelis M W, Takabayashi J, et al. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.*, 1990, 16 (11): 3 091 ~ 3 118
- [7] Dicke M, Sabelis M W. How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Neth. J. Zool.*, 1988, 38: 148 ~ 165
- [8] Hori M, Ohuchi K, Matsuda K. Role of host plant volatile in the host-finding behavior of the strawberry leaf beetle, *Galerucella vittaticollis* Baly (Coleoptera: Chrysomelidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 2006, 41: 357 ~ 363
- [9] Lee C J, Demilo A B, Moreno D S, et al. Identification of the volatile components of E802 Mazoferm steep-water, a condensed fermented corn extractive highly attractive to the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae). *J. Chem. Ecol.*, 1997, 45 (6): 2 327 ~ 2 331
- [10] Bartlett E, Bliht M M, Hick A J, et al. The responses of the cabbage seed weevil (*Ceutorhynchus assimilis*) to the odour of oilseed rape (*Brassica napus*) and to some volatiles isothiocyanates. *Entomol. Exp. Appl.*, 1993, 68 (3): 295 ~ 302
- [11] Rajapakse C N K, Walter G H, Moore C J, et al. Host recognition by a polyphagous lepidopteran (*Helicoverpa armigera*): primary host plants, host produced volatiles and neurosensory stimulation. *Physiol. Entomol.*, 2006, 31: 270 ~ 277
- [12] 卢伟, 侯茂林, 文吉辉, 等. 植物挥发性次生物对植食性昆虫的影响. 植物保护, 2007, 33 (3): 7 ~ 11
- [13] Cook Sm, Jönsson M, Skellern Mp, et al. Responses of *Phradis* parasitoids to volatiles of lavender, *Lavendula angustifolia*-a possible repellent for their host, *Meligethes aeneus*. *Bio. Control*, 2007, 52: 591 ~ 598

- [14] Hardie J, Isaacs R, Pickett J A, *et al.* Methyl salicylate and (-) - (1R, 5S) -myrtenal are plant-derived repellents for black bean aphid, *Aphis fabae* Scop (Homoptera: Aphididae) . J. Chem. Ecol. , 1994, 20 (11): 2 847 ~ 2 855
- [15] Ufkes L L, Grams G W. The isolation and identification of volatile insect repellents from the fruit of the orange orange (*Maclura pomifera*) . J. Essent Oil Res. , 2007, 19, (2): 167 ~ 170
- [16] Amarawardana L, Bandara P, Kumar V, *et al.* Olfactory response of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) to volatiles from leek and chive: Potential for intercropping with sweet pepper. Acta Agr Scand Sect B-Plant Soil Sci. , 2007, 57; 87 ~ 91
- [17] 王琛柱, 查利文, 杨奇华. 棉铃虫的取食营养特点与棉花抗虫素分布的关系. 昆虫学报, 1997, 40 (增刊): 55 ~ 59
- [18] Schlyter F, Smitt O, Sjödin K, *et al.* Carvone and less volatile analogues as repellent and deterrent antifeedants against the pine weevil, *Hylobius abietis*. J. Appl. Entomol. , 2004, 128 (9-10): 610 ~ 619
- [19] Liu Z L, Ho S H. Bioactivity of the essential oil extracted from *Evodia rutaecarpa* Hoop f. et Thomas against the grain storage insect, *Sitophilus zeamais* Motsch and *Tribolium castaneum* (Herbst) . J Stored Products Res. , 1999, 35 (4): 317 ~ 323
- [20] 胡国文, 梁天锡, 刘光杰, 等. 抗白背飞虱品种挥发性次生物质的提取、组分鉴定与生测. 中国水稻科学, 1994, 8 (4): 223 ~ 230
- [21] Fan J, Kang L, Sun J. Role of host volatiles in mate location by the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) . Environ. Entomol. , 2007, 36: 58 ~ 63
- [22] Hildebrand D F, Brown G C, Jackson D M, *et al.* Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. J. Chem. Ecol. , 1993, 19 (9): 1 875 ~ 1 887
- [23] Li S Q, Fang Y L, Zhang Z N. Effects of volatiles of non-host plants and other chemicals on oviposition of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) . J. Pest. Sci. , 2007, 80: 119 ~ 123
- [24] Landolt P J, Phillips T W. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. Annu. Rev. Entomol. , 1997, 42: 371 ~ 391
- [25] Reddy G V P, Guerrero A. Behavioral responses of the diamondback moth, *Plutella xylostella*, to green leaf volatiles of *Brassica oleracea* subsp. *capitata*. J. Agril. Food Chem. , 2000, 48 (12): 6 025 ~ 6 029
- [26] Campbell C A M, Dawson G W, Griffiths D C, *et al.* Sex attractant pheromone of damson-hop aphid *Phorodon humuli* (Homoptera, Aphididae) . J. Chem. Ecol. , 1990, 16: 3 455 ~ 3 465
- [27] Zhu J, Obrycki J J, Ochieng S A, *et al.* Attraction of two lacewing species to volatiles produced by host plants and aphid prey. Naturwissenschaften, 2005, 92: 277 ~ 281
- [28] Dicke M. Induced indirect plant defense: communication and exploitation in multitrophic context. Mitt Dtsch Ges Allg Angew Ent, 1998, 11: 453 ~ 464
- [29] De Moraes C M, Mescher M C. Interactions in entomology: Plant-parasitoid interaction in tritrophic system. J. Ent. Sci. , 1999, 34 (1): 31 ~ 39
- [30] Turlings T C J, Loughrin JH, Meall P J, *et al.* How Caterpillar-Damaged Plants Protect Themselves by Attracting Parasitic Wasps. Proc Natl Acad Sci. USA, 1995, 92: 4 169 ~ 4 174
- [31] 刘勇, 胡萃, 倪汉祥, 等. 不同营养层次挥发物对燕麦蚜茧蜂寄主搜寻行为的影响. 应用生态学报, 2001, 12 (4): 581 ~ 584
- [32] 刘勇, 郭光喜, 陈巨莲, 等. 瓢虫和草蛉对小麦挥发物组分的行为及电生理反应. 昆虫学报, 2005, 48 (2): 161 ~ 165
- [33] 姜永根, 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, 2000, 20 (6): 1 097 ~ 1 106

- [34] Paré P W, Turmlinson J H. Cotton volatiles synthesized and released distal to the site of insect damage. *Phytochemistry*, 1998, 47 (4): 521 ~ 526
- [35] Bukovinszky T, Gols R, Posthumus M A, *et al.* Variation in plant volatiles and attraction of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (HELLÉN) . *J. Chem. Ecol.* , 2005, 31 (3): 461 ~ 480
- [36] Finidori L V, Bagneres A G, Clement J L. Role of plant volatiles in the search for a host by parasitoid *Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae) . *J. Chem. Ecol.* , 1996, 22: 541 ~ 558
- [37] Paré P W, Tumlinson J H. De Novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiol.* , 1997, 114: 1 161 ~ 1 167
- [38] Choh Y, Takabayashi J. Intact lima bean plants exposed to herbivore-induced plant volatiles attract predatory mites and spider mites at different levels according to plant parts. *Appl. Entomol Zool.* , 2006, 41: 537 ~ 543
- [39] Tapia S, Pardo F, Perich F, *et al.* Clover root borer *Hylastinus obscurus* (Marsham) (Coleoptera: Scolytidae) has no preference for volatiles from root extracts of disease infected red clover. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science*, 2005, 55: 158 ~ 160
- [40] Hoballah M E, Stuurman J, Turlings T C, *et al.* The composition and timing of flower odour emission by wild *Petunia axillaris* coincide with the antennal perception and nocturnal activity of the pollinator *Manduca sexta*. *Planta*, 2005, 222: 141 ~ 150
- [41] Dicke M, Loon J J A. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomol. Exp. Appl.* , 2000, 237 ~ 249
- [42] Ninkovic V, Ahmed E, Glinwood R, *et al.* Effects of two types of semiochemical on population development of the bird cherry oat aphid *Rhopalosiphum padi* in a barley crop. *Agric. For Entomol.* , 2003, 5 (1): 27 ~ 34
- [43] 马向真, 王万磊, 鹿金秋, 等. 小麦互益素对麦长管蚜及其天敌的影响. *应用生态学报*, 2008, 19 (1): 173 ~ 177
- [44] Lewis W, Martin J W. Semiochemicals for use with parasitoids; Status and future. *J. Chem. Ecol.* , 1990, 16 (11): 3 067 ~ 3 089
- [45] Zhu Y Y, Chen H R, Fan J H, *et al.* Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 2000, 406: 718 ~ 722
- [46] 李洪谨, 陈国华, 周惠萍, 等. 昆明地区蚕豆小麦间作控制南美斑潜蝇为害的研究. *云南农业大学学报*, 2006, 21 (6): 721 ~ 724
- [47] Ma K Z, Hao S G, Zhao H Y, *et al.* Strip cropping wheat and alfalfa to improve the biological control of the wheat aphid *Macrosiphum avenae* by the mite *Allothrombium ovatum*. *Agric. Ecosys. Environ.* , 2007, 119: 49 ~ 52
- [48] Khan Z R, Among N k, Chiliswa P, *et al.* Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 1997, 388: 631 ~ 632