

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

颜增光 阎云花 王琛柱*

(农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 中国科学院研究生院, 北京 100039.

* 联系人, E-mail: czwang@ioz.ac.cn)

摘要 利用风洞测试了棉铃虫齿唇姬蜂对棉铃虫和烟青虫取食诱导烟草挥发物的行为反应, 并通过GC-MS对挥发物组分进行了定性和定量分析. 行为测试结果表明, 被棉铃虫和烟青虫取食的烟草对棉铃虫齿唇姬蜂有很强的吸引作用. 机械损伤的烟草, 用2种昆虫的反吐液或用蒸馏水处理伤口, 都比未受损伤的烟草能够吸引更多的寄生蜂. GC-MS分析发现, 未受损伤烟草的挥发物中只有4种成分, 而棉铃虫和烟青虫取食, 或机械损伤处理诱导烟草释放出13种共同的化合物. 此外, 化合物 β -蒎烯仅在棉铃虫取食诱导的烟草挥发物中出现, 顺-3-己烯醛只被棉铃虫和烟青虫取食诱导而不被机械损伤诱导, 而乙酸己酯只在机械损伤处理烟草释放的挥发物中可检测到. 2种昆虫取食烟草释放的挥发物总量彼此没有差异, 但均高于未受损伤烟草释放的挥发物总量. 机械损伤并用2种昆虫的反吐液或蒸馏水处理烟草, 其释放的挥发物总量相似, 且均高于未受损伤烟草释放的挥发物总量. 不同处理间单个化合物的释放量也有差别, 但以昆虫取食处理与机械损伤处理间的差别较大, 而2种昆虫取食之间, 以及机械损伤处理之间的差别较小.

关键词 棉铃虫 烟青虫 棉铃虫齿唇姬蜂 行为反应 烟草挥发物

植物与昆虫已经共同生存了3亿5千万年, 两者间演化出了多种多样的互作关系, 其中最常见的是昆虫对植物的取食与植物对昆虫的防御^[1]. 化学防御是植物抵御昆虫的一种重要方式, 主要包括合成和分泌毒性次生物质或防御蛋白, 如蛋白酶抑制素、多酚氧化酶等, 并以此干扰昆虫的取食和消化, 这称之为植物的直接防御^[2], 或释放挥发性的有机化合物吸引捕食性和寄生性的天敌前来攻击取食植物的昆虫, 谓之植物的间接防御^[3]. 利用植物的间接防御对害虫进行防治已成为当前开发植保新技术的研究热点, 而研究植物-昆虫-天敌三营养级互作中的化学通讯则是其中的关键内容, 因为昆虫取食诱导的植物挥发物是天敌寻找寄主或猎物的重要线索.

昆虫的取食危害可导致植物释放的挥发物发生质和量的变化^[4~6], 这是一个主动反应的过程, 有的化合物是昆虫取食诱导植物从头合成的^[7,8]. 昆虫取食诱导的挥发物具有系统释放的特点^[9,10], 且具有与昆虫的种类和发育阶段、植物的种类和年龄等相关的特异性^[11~13]. 植物对昆虫取食危害的反应不同于对一般机械损伤的反应, 原因在于昆虫唾液中的某些成分具有进一步诱导和激发植物反应的作用^[5,14]. 在

大菜粉蝶*Pieris brassicae*唾液中最先鉴定出来的诱导因子是 β -葡萄糖苷酶^[15], 而在甜菜夜蛾*Spodoptera exigua*唾液中发现的诱导因子却是诱导素(volicitin), 氮-(17-羟基-亚麻酰基)-L-谷氨酰胺^[16]. 诱导素及其类似物已在多种鳞翅目昆虫的唾液中被发现^[17~21], 不同龄期的灰翅夜蛾*Spodoptera littoralis*幼虫都含有这些化合物^[22].

棉铃虫*Helicoverpa armigera*和烟青虫*Helicoverpa assulta*是鳞翅目夜蛾科铃夜蛾属的近缘种, 两者可在烟草上同时混合发生, 均是烟草的主要害虫. 棉铃虫和烟青虫的形态、生物学和生态学特征都很相似, 但前者是典型的广食性昆虫, 至少可取食30科200多种植物, 而后者是寡食性的昆虫, 主要危害茄科的数种植物. 棉铃虫齿唇姬蜂*Camptopletis chlorideae*是棉铃虫和烟青虫的优势寄生蜂, 也可寄生其他夜蛾科昆虫. 棉铃虫齿唇姬蜂在中国、韩国和印度等棉铃虫危害较重的国家倍受重视^[23~25]. 然而, 既往的研究多集中于棉铃虫齿唇姬蜂的生物学特性, 对它寻找寄主的行为学特性却鲜见报道, 尤其是对植物挥发物在该寄生蜂定位寄主中的作用与机制还知之甚少, 这无疑制约了对该寄生蜂生防作用的开发

和利用。因此,我们在室内利用风洞和GC-MS,研究了棉铃虫齿唇姬蜂对棉铃虫和烟青虫取食诱导的烟草挥发物的行为反应,测定了烟草挥发物的组成,并对其吸引该寄生蜂的可能机制进行了讨论。

1 材料与方法

() 供试昆虫与植物。棉铃虫和烟青虫分别采自河南安阳和许昌,室内用人工饲料累代饲养,条件为温度 (26 ± 1) ,光周期 16L/8D,相对湿度 75%,具体方法见文献[26]。棉铃虫齿唇姬蜂来源于河南郑州棉田收集的茧,室内以棉铃虫为寄主进行累代繁殖,条件同上。成虫羽化后以 20 头(性比 1:1)为一笼置于直径 10 cm,长 20 cm 的塑料笼中饲养,每天供给 20% 的蜂蜜水溶液。烟草 *Nicotiana tabaccum* 品种普通烟来自中国农业科学院作物科学研究所。用于种植烟草的营养土来自于中国农业科学院蔬菜花卉研究所。烟草种子首先于室内发芽,待长至 2~3 片真叶时再移栽到花盘中(直径 16 cm,深 15 cm),每盘 1 株。盘栽的植株被移到室外的塑料网笼中(长 3 m,宽 3 m,高 2 m),自然条件下生长,生长期为 2003 年 7 月至 9 月。植株长至 5 或 6 张全展叶时用于试验。

() 昆虫反吐液的制备。从 3~4 龄的棉铃虫和烟青虫幼虫中收集反吐液,方法参照文献[14]。每头棉铃虫和烟青虫幼虫可收集到反吐液约 5 μ L。所收集到的昆虫反液 10000 $\times$ g 离心 10 min,上清液用 0.22 μ m 的滤菌膜过滤以除去较大的固体颗粒和微生物,随后贮藏于 -20 的冰箱中备用。

() 植物处理。从有 5 或 6 张展开叶的烟草植株上将从底部往上数的第 3 张叶片用刀片沿叶柄基部切下,以 3 张叶片为 1 组将叶柄插入盛有自来水的 100 mL 的锥形瓶中,每组叶片上引入 12 头经饥饿处理 10 h(过夜)的 3 龄棉铃虫或烟青虫幼虫供取食危害。机械损伤处理为用刀片在每张叶片上刮伤约 10 cm^2 的面积,再在伤口上均匀涂布 20 μ L 蒸馏水或昆虫反吐液。没有处理的叶片作为对照。在所有的实验中,植物的处理均在上午 8:00~9:00 进行。

() 风洞行为测试。已引入幼虫的植株用塑料网兜罩住以防止昆虫的逃逸。为了消除网兜对实验的影响,机械损伤和未做处理的对照植物也同样用网兜罩上。处理后 6 h 将网兜和幼虫移去,植株被移入风洞立即进行行为测试。风洞系用树脂玻璃做成,长方体,内径 90 cm $\times$ 30 cm $\times$ 30 cm。风洞内部通过前

端可调风速的风扇和一张铜网产生 50 cm/s 的均匀气流,顶部用 2 盏白炽灯(每盏 40 W)提供照明,光照强度 1500 lux。测试过程中风洞内温度保持在 (25 ± 1) 。所有测试均在未受损伤的烟草叶片与昆虫取食或机械损伤处理的烟草叶片之间进行组合,测试材料被置于风洞的前端,两者间相隔 15 cm。2~3 日龄的雌蜂(没有与寄主昆虫或植物接触的经历)被从置于释放平台上的一个 2 mL 的小皿中单头释放和进行行为观测,该平台位于风洞的后端,平台顶部居于风洞高度的中间,与 2 组测试的植物材料成等腰三角形,腰长 80 cm。行为反应分为 2 类:(1) 做出选择,指雌蜂在释放后 5 min 内直接飞行着落或通过风洞顶部爬行到达植物材料;(2) 没有选择,指雌蜂起飞后着落于风洞内壁上且在 5 min 内没有到达植物材料,或是雌蜂仍然停留于释放平台上超过 5 min。每次测试均用更新的植物材料进行,每测试 2~3 头雌蜂将植物的位置交换 1 次以消除位置的影响。每天测试 1 次,每次测试 10~15 头雌蜂,每个组合测试 3~4 次,共测试雌蜂 40 头以上。每头寄生蜂只用于测试 1 次。每次测试完成后用 95% 的酒精将风洞内壁和释放平台至少擦拭一遍。

() 植物挥发物的提取、分离和鉴定。经过处理的烟草以 3 张叶片为 1 组置于一个玻璃缸中(直径 12 cm,高 21 cm)。挥发物的提取采用吹-吸捕集法,具体过程为:干净的空气由空气瓶流出,经过一个气体流量计调节和监测气体流量后,进入蒸馏水瓶以增加空气湿度,再经过活性炭过滤器进一步净化,然后从底部进入盛有植物材料的玻璃缸内。携带有植物挥发物的气流从玻璃缸的顶部流出,经过装有 25 mg 吸附剂(Super Q, 80~100 目,Altech Assoc,美国)的捕集管后,再经过一个气体流量计监测气体流量,然后经抽气泵的作用被吸出外面。气体流量约 300 mL/min。不同部件间通过 Teflon 管进行连接。挥发物提取期间盛有植株的玻璃缸顶部用 2 盏 40 W 的白炽灯(约 1500 lx)提供照明,玻璃缸内温度保持在 (25 ± 2) 。每次挥发物的提取持续进行 12 h。每处理重复 5 次。

被吸附剂吸附的挥发物用 200 μ L 重蒸的正己烷洗脱,然后往洗脱液中加入内标正癸烷和乙酸苯甲酯各 800 ng(溶于 10 μ L 正己烷)。化合物的定性和定量采用气相色谱(HP6890)-质谱(HP5973)联用技术。分析条件如下:毛细管柱为 DB-WAX (Polyethylene

Glycol 20000, 60 m × 0.25 mm ID; 膜厚 0.15 μm, Agilent 公司, 美国). 氦气作载气, 流速 26 cm/s. 进样量 2 μL, 分流进样, 分流比为 30 : 1. 进样温度 250 °C. 程序升温, 以 8 °C/min, 从 55 °C 升至 200 °C, 并在 200 °C 保持 20 min. 气谱/质谱接口温度 280 °C, 质谱离子源温度 230 °C, 四极杆温度 150 °C, 电离能 70 eV, 扫描范围 30~300 m/z. 通过核对 NIST 图库中的质谱图, 对提取的挥发物组分进行定性, 部分化合物还通过与购买的标准化化合物的保留时间与质谱图相比较进一步核实. 各个组分的定量通过峰面积与内标化合物的峰面积的比较进行折算.

() 数据的统计分析. 对各种处理的烟草释放的挥发物平均总量和单个化合物的平均释放量进行方差分析和 Duncan's 新复极差法以检验差异显著性 ($P = 0.05$). 寄生蜂对同一组合中 2 组烟草的选择反应应用卡方(χ^2)测验法进行显著性差异检验, 没有做出选择的寄生蜂不列入统计分析. 所有统计分析均用软件 SPSS 10.0 进行.

2 结果

2.1 棉铃虫齿唇姬蜂对烟草挥发物的行为反应

风洞行为测试结果表明, 被棉铃虫和烟青虫取食过的烟草对棉铃虫齿唇姬蜂的吸引作用明显高于未受损伤的烟草(图 1), 选择百分率分别为 75% 和 80%. 机械损伤的烟草, 用棉铃虫或烟青虫的反吐液, 或用蒸馏水处理损伤的部位, 都比未受损伤烟草吸引更多的寄生蜂, 选择百分率分别为 78%, 79% 和 74%(图 1).

2.2 烟草挥发物的组分

对未受损伤的烟草挥发物分析, 只检测到 4 种化

合物: 顺-3-己烯基乙酸酯, 1,4-二氯苯, 烟碱和一种未知的化合物(图 2, 表 1). 棉铃虫和烟青虫取食, 或机械损伤处理, 均可诱导烟草叶片释放出以下 13 种化合物: 反-2-己烯醛, 顺-3-己烯基乙酸酯, 反-2-己烯基乙酸酯, 1-己醇, 顺-3-己烯-1-醇, 反-2-己烯-1-醇, 顺-3-己烯基丁酸酯, 壬醛, γ -萜品烯, 1,4-二氯苯, 水杨酸甲酸, 烟碱和未知化合物(图 2, 表 1). 然而, β -蒎烯仅在棉铃虫取食的烟草挥发物中出现, 顺-3-己烯醛也只能被棉铃虫和烟青虫取食诱导而不被机械损伤处理诱导. 相反, 乙酸己酯只在机械损伤处理的烟草挥发物中可以检测到.

从挥发物的释放总量来看, 2 种昆虫取食的烟草的释放总量没有差异, 但均高于未受损伤烟草的释放总量(图 2). 机械损伤并用 2 种昆虫反吐液或蒸馏水处理烟草, 其释放的挥发物总量彼此相似, 且均显著高于未受损伤烟草的释放总量(图 2). 机械损伤的烟草释放的挥发物总量与棉铃虫取食诱导的挥发物总量没有显著差异, 但略高于烟青虫取食诱导的挥发物总量. 不同处理间单个化合物的释放量也有差别(表 1), 但以昆虫取食与机械损伤处理之间的差别较大, 而棉铃虫和烟青虫取食之间, 以及机械损伤处理之间的差别较小.

3 讨论

烟草是研究昆虫与植物关系的模式材料^[27], 其既可合成有毒的烟碱来直接抗御昆虫^[28], 也可通过释放挥发性有机化合物吸引天敌来间接防御昆虫^[29]. 本研究通过室内风洞行为测试, 发现棉铃虫和烟青虫取食诱导的烟草挥发物可有效吸引棉铃虫齿唇姬蜂(图 1), 表明烟草可通过释放挥发物吸引天敌来间

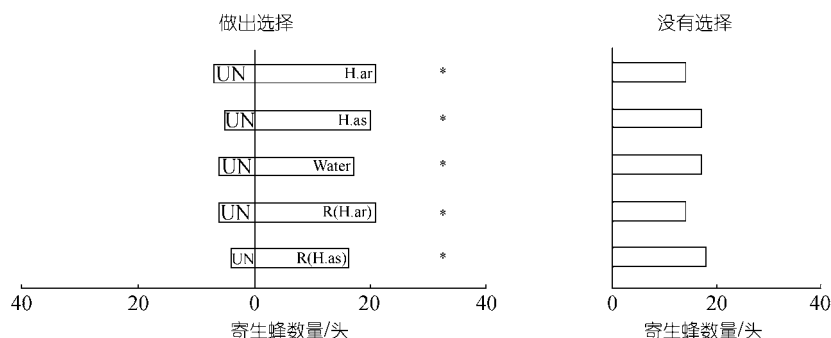


图 1 棉铃虫齿唇姬蜂对组合测试的烟草叶片的选择反应

*, 在同一组合测试中的选择反应达到显著差异水平 ($P < 0.05$, χ^2 检验). UN, 未受损伤的烟草; H. ar, 棉铃虫取食的烟草; H. as, 烟青虫取食的烟草; Water, 机械损伤+水处理的烟草; R(H. ar), 机械损伤+棉铃虫反吐液处理的烟草; R(H. as), 机械损伤+烟青虫反吐液处理的烟草

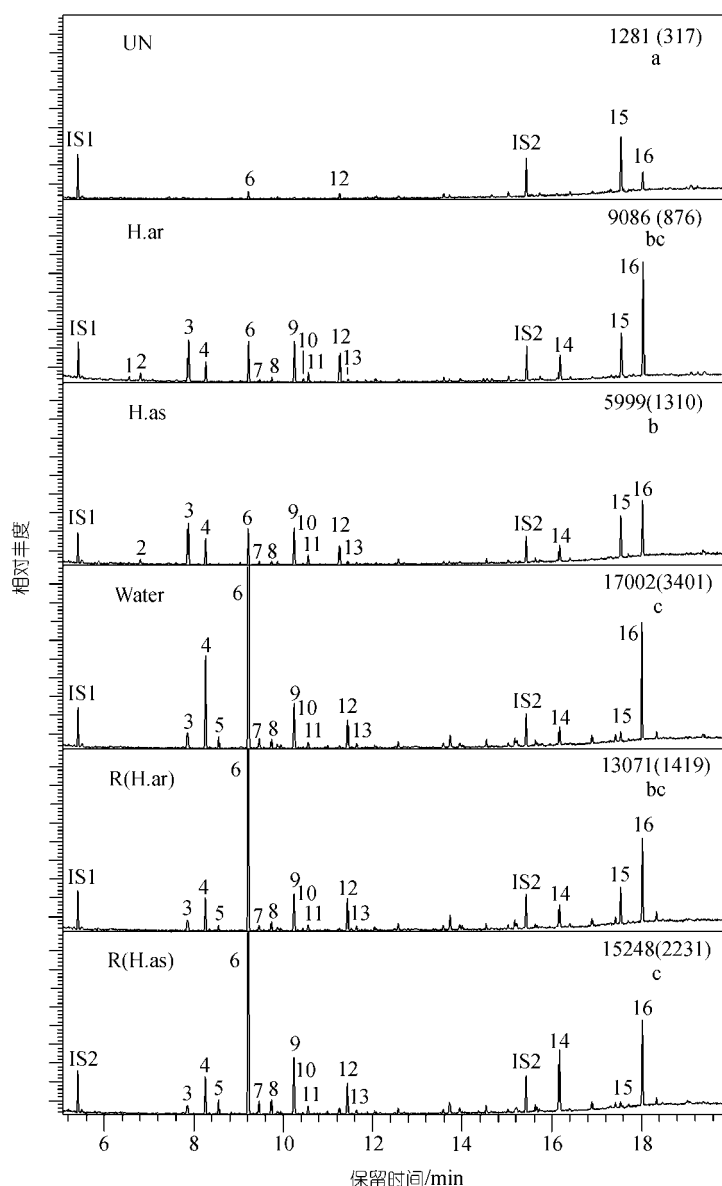


图 2 不同处理的烟草挥发物的 GC-MS 总离子流图

UN, 未受损伤; H. ar, 棉铃虫取食; H. as, 烟青虫取食; Water, 机械损伤+水; R(H. ar), 机械损伤+棉铃虫反吐液; R(H. as), 机械损伤+烟青虫反吐液. 化合物的编号和名称与表 1 同. IS1 和 IS2 分别表示内标化合物正癸烷和乙酸苯甲酯. 右上角方框内的数值为烟草挥发物的平均总量($\text{ng} \cdot 3 \text{ 张叶片}^{-1} \cdot 12 \cdot \text{h}^{-1}$)和标准误($n = 5$). 数据后不同的字母表示经 Duncan's 新复极差法检验在 5% 的水平差异显著

接防御这 2 种昆虫.

昆虫取食诱导的植物挥发物具有与昆虫的种类和发育阶段以及植物的种类和年龄等相关的特异性^[11~13]. 寄生蜂对这种特异性的识别和利用已得到证明^[11,12,30], 如黑头折脉茧蜂 *Cardiophiles nigriceps* 就能区分其寄主烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 与非寄主美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 取食诱导的烟草挥发物

^[12]. 然而, 并非所有的天敌都会利用特异的植物信号来定位寄主或猎物. 天敌对特异信号的选择利用与天敌本身的食性专化程度, 以及其寄主或猎物的食性专化程度有关^[31], 专食性的天敌倾向于利用特异的信号, 而广食性的天敌则更多选择一般的化学信号^[32]. 利用所有寄主或它们取食的植物释放的一般化学信号作为寻找寄主的线索对于广食性的寄生

蜂来说可能是一种更为合适的策略^[31,33]。烟芽夜蛾、美洲棉铃虫和烟草天蛾 *Manduca sexta* 取食烟草可诱导其释放出相似的化合物^[34]。取食方式不同的昆虫也可诱导烟草释放出相似的挥发物^[29,35]，这些挥发物对广食性的捕食者大眼长蝽 *Geocoris pallens* 都具有吸引作用，而且其中的几种共同组分，顺-3-己烯-1-醇，里哪醇和顺- α -香柠檬烯，单独使用就有引诱活性。本研究发现，棉铃虫和烟青虫取食诱导的烟草挥发物组成相似，仅在个别微量成分(β -蒎烯)的有无上存在差别(图 2, 表 1)，这意味着广食性的棉铃虫齿唇姬蜂可能也利用这两种昆虫取食诱导的烟草挥发物中的某些共同的组分作为寻找和定位寄主的信号。行为实验还发现，机械损伤诱导的烟草挥发物也能吸引棉铃虫齿唇姬蜂(图 1)，这进一步表明该寄生蜂识别和利用的可能是某些伤诱导的一般挥发性化合物，如绿叶气味化合物等。

绿叶气味化合物是脂类通过脂肪酸/脂氧合酶途径降解的产物，一般为具有 6 个碳原子的醇、醛和酯。这些化合物往往在植物叶片受到损伤时从破碎的细胞中释放出来^[36,37]。绿叶气味化合物可能是昆虫取食诱导的最常见的植物挥发物^[38]。许多寄生蜂对绿叶气味化合物有趋向反应，如棉花和豇豆释放的绿叶气味化合物可吸引茧蜂 *Cotesia marginiventris*^[38,39]。在风洞实验中，红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* 和姬蜂 *Netelia heroica* 对某些绿叶气味化合物表现出定向反应^[40]。Wickremasinghe 和 van Emden^[41] 通过 Y 形管行为试验也发现蚜茧蜂 *Aphidius rhopalosiphii* 对顺-3-己烯基乙酸酯和反-2-己烯醛有很强的选择反应。我们通过 GC-MS 分析发现，棉铃虫和烟青虫取食或机械损伤处理的烟草所释放的挥发物中半数组分是绿叶气味化合物(图 2, 表 1)，其中反-2-己烯醛，顺-3-己烯基乙酸酯，反-2-己烯基乙酸酯，1-己醇，顺-3-己烯-1-醇，反-2-己烯-1-醇和顺-3-己烯基丁酸酯均可被昆虫取食或机械损伤所诱导，而这些化合物仅以微量，或甚至完全不被未受损伤的烟草所释放。因此推测，伤诱导的一般绿叶气味化合物在吸引广食性的棉铃虫齿唇姬蜂上可能具有重要的作用。

烟草中的烟碱对动物神经系统中的乙酰胆碱受体具有普遍毒性，从理论上讲，任何具有神经-肌肉接点的异养生物都有可能成为烟碱的靶标，这也是烟草对偶然的侵害者和一般的广食性昆虫产生直接

抗性的基础。然而，可取食烟草的许多昆虫常常对烟碱具有耐受、规避或解毒等适应机制。如取食烟草的甲虫和蝗虫可将烟碱代谢为可替宁(Cotinine)和其他低毒的生物碱^[42]。桃蚜 *Myzus persicae* 可选择性地取食烟草的韧皮部以避免烟碱的毒害^[43]，而烟草天蛾则采用快速排泄的方式来进行解毒^[44]。对于这些具有特定适应机制的昆虫，烟碱的直接防御不但往往归于无效，而且反有可能被昆虫摄取用于抵抗天敌，如烟草天蛾就可利用食物中的烟碱来抵抗寄生它的集聚绒茧蜂 *Cotesia congregata*^[45]。因此，化学防御的生态复杂性使得直接防御和间接防御并非总归协调。对此，烟草有可能采取灵活、可塑的机制来优化和部署其防御策略以实现最有效的整合防御。例如，当受到烟草天蛾的危害时，烟草会调低烟碱的合成，而不干扰挥发物的释放以有效利用天敌获得防御，这种作用主要通过昆虫取食诱导的乙烯及其相应的信号路径的调节来实现^[46,47]。

棉铃虫和烟青虫对烟碱都有较强的适应能力，取食含有 0.5% 烟碱的人工饲料对这 2 种昆虫的生长均无影响^[48]。虽然目前还不知道昆虫摄取的烟碱对棉铃虫齿唇姬蜂有无影响，但棉铃虫取食棉酚后对该寄生蜂的生长发育明显不利^[49]。我们前期的实验已经证明这 2 种昆虫的取食，或用其唾腺提取液处理机械损伤的烟草会抑制烟碱的合成^[50]。因此，我们推测烟草对棉铃虫和烟青虫的防御，可能与其对抗烟草天蛾的对策相似，即削弱烟碱的直接防御而不影响挥发物的释放和对天敌的吸引，这可能是烟草抵御这两种昆虫的一种适应策略。野外的研究也有证明天敌对烟草天蛾和蕃茄天蛾 *Manduca quinquemaculata* 取食行为的影响比烟碱的直接作用更为突出^[51]。

在我国，棉铃虫齿唇姬蜂主要分布于长江和黄河流域，每年可发生 8~10 代^[23,52]。该寄生蜂主要寄生第 2 和第 3 龄的寄主幼虫^[52,53]。被棉铃虫齿唇姬蜂寄生后 2~3 d，寄主的发育减缓，取食量急剧下降，至寄生后 1 周则完全丧失取食能力^[53]。被寄生的棉铃虫在未发育进入暴食期前就已死亡，其消耗的食物只有未受寄生的同种幼虫的 20%^[23]，寄生对减轻棉铃虫的危害是显而易见的。因此，开发和利用棉铃虫齿唇姬蜂治理棉铃虫等夜蛾科害虫具有潜在的应用前景，大规模繁殖棉铃虫齿唇姬蜂的技术也正在研究之中^[54]，而本文的研究则为将来可能通过人工调

控植物挥发物的释放以提高该寄生蜂搜索寄主的效率提供了依据。

总之,烟草对棉铃虫和烟青虫的自然防御可通过释放挥发物吸引棉铃虫齿唇姬蜂来部分实现,而同时抑制烟碱的诱导合成则降低了烟碱对天敌的潜在风险。当然,我们不能排除烟草中的其他防御物质,如蛋白酶抑制素、多酚氧化酶等对棉铃虫和烟青虫的直接防御,但对棉铃虫齿唇姬蜂的利用起码是其防御体系中的重要组成部分。事实上,昆虫取食诱导的烟草挥发物还具有驱避和抑制雌蛾产卵的功能^[34,29],这进一步证明了烟草释放挥发物抵制适应烟碱的昆虫是一种优化的防御策略,也提示了人为调节烟草挥发物的释放在农业生产中可能具有现实的应用价值^[35]。棉铃虫和烟青虫幼虫取食诱导的烟草挥发物是否对其成蛾具有驱避作用尚待进一步研究。

致谢 感谢秦小薇工程师和赵成华研究员指导和协助GC-MS分析;赵新成、王鸿雷、汤清波提供技术帮助,冯丽女士帮助饲养试虫。特别感谢张钟宁研究员和方宇凌工程师提供部分标样化合物。本工作为国家自然科学基金(批准号:30330100)和中国科学院创新工程(批准号:KSCX2-SW-105)资助项目。

参 考 文 献

- Gatehouse J A. Plant resistance towards insect herbivores: A dynamic interaction (Tansley Review No. 140). *New phytologist*, 2002, 156: 145~169[DOI]
- Duffey S S, Stout M J. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Arch Insect Biochem Physiol*, 1996, 32: 3~37[DOI]
- Dicke M, van Loon J J A. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomol Exp Appl*, 2000, 97: 237~249[DOI]
- Dicke M, van Beek T A, Posthumus M A, et al. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions, involvement of host plant in its production. *J Chem Ecol*, 1990, 16: 381~396[DOI]
- Turlings T C J, Tumlinson J H, Lewis W J. Exploitation of herbivore induced plant odors by host seeking parasitic wasps. *Science*, 1990, 250: 1251~1253
- Takabayashi J, Dicke M, Posthumus M A. Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: Relative influence of plant and herbivore. *Chemoecology*, 1991, 2: 1~6[DOI]
- Paré P W, Tumlinson J H. *de novo* biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant physiol*, 1997, 114: 1161~1167
- Paré P W, Tumlinson J H. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*, 1997, 385: 30~31[DOI]
- Turlings T C J, Tumlinson J H. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1992, 89: 8399~8402
- Röse U S R, Manukian A, Heath R R, et al. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves (a systemic response of living plants to caterpillar damage). *Plant Physiol*, 1996, 111: 487~495
- Takabayashi J, Takahashi S, Dicke M, et al. Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *J Chem Ecol*, 1995, 21: 273~287
- de Moraes C M, Lewis W J, Paré P W, et al. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 1998, 393: 570~573[DOI]
- Guerrieri E, Poppy G M, Powell W, et al. Induction and systemic release of herbivore induced plant volatiles mediating in flight orientation of *Aphidius ervi*. *J Chem Ecol*, 1999, 25: 1247~1261[DOI]
- Turlings T C J, McCall P J, Alborn H T, et al. An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. *J Chem Ecol*, 1993, 19: 411~425[DOI]
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus M A. β -Glucosidase: An elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 2036~2040
- Alborn H T, Turlings T C J, Jones T H, et al. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 1997, 276: 945~949[DOI]
- Pohnert G, Jung V, Haukioja E, et al. New fatty acid amides from regurgitant of lepidopteran (Noctuidae, Geometridae) caterpillars. *Tetrahedron*, 1999, 55: 11275~11280[DOI]
- Halitschke R, Schittko U, Pohnert G, et al. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuate*. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiol*, 2001, 125: 711~717[DOI]
- Mori N, Alborn H T, Teal P E A, et al. Enzymatic decomposition of elicitors of plant volatiles in *Heliothis virescens* and *Helicoverpa zea*. *J Insect Physiol*, 2001, 47: 749~757[DOI]
- Mori N, Yoshinaga N, Sawada Y, et al. Identification of volicitin-related compounds from the regurgitant of lepidopteran caterpillars. *Biosci Biotech Biochem*, 2003, 67: 1168~1171[DOI]
- Alborn H T, Brennan M M, Tumlinson J H. Differential activity and degradation of plant volatile elicitors in regurgitant of tobacco hornworm (*Manduca sexta*) larvae. *J Chem Ecol*, 2003, 29: 1357~1372[DOI]
- Gouinguéné S, Alborn H, Turlings T C J. Induction of volatile emissions in maize by different larval instars of *Spodoptera littoralis*. *J Chem Ecol*, 2003, 29: 145~162[DOI]
- 郑永善, 鲁占奎. 棉铃虫齿唇姬蜂生物学研究. *昆虫天敌*, 1981, 3: 10~13
- Nandihalli B S, Lee J H. Seasonal occurrence of *Campoletis chloridae* Uchida and its control efficacy on the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenée), in tobacco fields in Suwon. *Korean J Appl Entomol*, 1995, 34: 147~153

- 25 Pandey P, Kumar N, Tripathi C P M. Impact of males on the progeny sex ratio of *Campoletis chlorideae* (Hym., Ichneumonidae), a parasitoid of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lep., Noctuidae). *J Appl Entomol*, 2004, 128: 254~257[DOI]
- 26 王琛柱, 董钧锋. 棉铃虫和烟青虫的种间杂交. *科学通报*, 2000, 45(20): 2209~2212[摘要] [PDF]
- 27 Baldwin I T. An ecologically motivated analysis of plant-herbivore interactions in native tobacco. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1449~1458[DOI]
- 28 Baldwin I T. Inducible nicotine production in native *Nicotiana* as an example of adaptive phenotypic plasticity. *J Chem Ecol*, 1999, 25: 3~30[DOI]
- 29 Kessler A, Baldwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, 291: 2141~2144[DOI]
- 30 Du Y J, Poppy G M, Powell W. Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. *J Chem Ecol*, 1996, 22: 1591~1605
- 31 Vet L E M, Dicke M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu Rev Entomol*, 1992, 37: 141~172
- 32 Steidle J L M, van Loon J J A. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: Testing a concept. *Entomol. Exp Appl*, 2003, 108: 133~148[DOI]
- 33 Godfray H C J. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton: Princeton University Press, 1994. 473
- 34 de Moraes C M, Mescher M C, Tumlinson J H. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 2001, 410: 577~580[DOI]
- 35 Kessler A, Baldwin I T. Herbivore-induced plant vaccination. Part . The orchestration of plant defenses in nature and their fitness consequences in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*. *Plant J*, 2004, 38: 639~649[DOI]
- 36 Hatanaka A. The biogenesis of green odour by green leaves. *Phytochemistry*, 1993, 34: 1201~1218[DOI]
- 37 Paré P W, Tumlinson J H. Plant volatile signals in response to herbivore feeding. *Fla Entomol*, 1996, 79: 93~103
- 38 Fritzsche Hoballah M E, Tamo C, Turlings T C J. Differential attractiveness of induced odors emitted by eight maize varieties for the parasitoid *Cotesia marginiventris*: Is quality or quantity important? *J Chem Ecol*, 2002, 28: 951~968[DOI]
- 39 Cortesero A M, de Moraes C M, Stapel J O, et al. Comparisons and contrasts in host-foraging strategies of two larval parasitoids with different degrees of host specificity. *J Chem Ecol*, 1997, 23: 1589~1606[DOI]
- 40 Whitman D W, Eller F J. Parasitic wasps orient to green leaf volatiles. *Chemoecology*, 1990, 1: 69~75[DOI]
- 41 Wickremasinghe M G, van Emden H F. Reactions of adult female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosiphii*, to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. *Physiol Entomol*, 1992, 17: 297~304
- 42 Self L S, Guthrie F E, Hodgson E. Metabolism of nicotine by tobacco-feeding insects. *Nature*, 1964, 204: 300~301
- 43 Guthrie F E, Campbell W V, Baron R L. Feeding sites of the green peach aphid with respect to its adaptation to tobacco. *Ann Entomol Soc Amer*, 1962, 55: 42~46
- 44 Self L S, Guthrie F E, Hodgson E. Adaptation of tobacco hornworms to the ingestion of nicotine. *J Insect Physiol*, 1964, 10: 907~914
- 45 Barbosa P, Gross P, Kemper J R. Influence of plant allelochemicals on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata*. *Ecology*, 1991, 72: 1567~1575
- 46 Kahl J, Siemens D H, Aerts R J, et al. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. *Planta*, 2000, 210: 336~342
- 47 Winz R A, Baldwin I T. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*: IV. Insect-induced ethylene reduces jasmonate-induced nicotine by regulating putrescine N-methyltransferase transcripts. *Plant Physiol*, 2001, 125: 2189~2202[DOI]
- 48 董钧锋, 张继红, 王琛柱. 植物次生物质对烟青虫和棉铃虫食物利用及中肠解毒酶活性的影响. *昆虫学报*, 2002, 45(3): 296~300
- 49 Wang C Z, Yang Q H, Zhou M Z. Effects of gossypol on the cotton bollworm and development of its parasitoid *Campoletis chlorideae* (Uchida). *Entomol. Sinica*, 1997, 4: 53~55
- 50 宗娜, 王琛柱. 三种夜蛾科昆虫对烟草烟碱的诱导及其与昆虫下唇腺葡萄糖氧化酶的关系. *科学通报*, 2004, 49(14): 1380~1385[摘要] [PDF]
- 51 Kester K M, Peterson S C, Hanson F, et al. The roles of nicotine and natural enemies in determining larval feeding site distributions of *Manduca sexta* L and *Manduca quinquemaculata* (Haworth) on tobacco. *Chemoecology*, 2002, 12: 1~10[DOI]
- 52 You L S, Lei R H, Jiang J X, et al. Bionomic of *Campoletis chlorideae* (Hymenoptera: Ichneumonidae) as a parasitoid of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomol Sinica*, 2002, 9: 29~37
- 53 戴小枫. 棉铃虫齿唇姬蜂生物学特性及田间控制作用研究. *生物防治通报*, 1990, 6: 153~156
- 54 刘万学, 万方浩, 苑士涛. 棉铃虫齿唇姬蜂的饲养及生物学特性. *中国生物防治*, 2004, 20: 17~20

(2005-03-16 收稿, 2005-05-23 收修改稿)