

植物—植食性昆虫—天敌之间的化学信息联系

王勇¹, 何忠², 戈峰², 肖铁光^{2*}

(1. 湖南农业大学 生物安全科技学院, 湖南 长沙 410128;

2. 中国科学院 动物研究所 农业虫害鼠害综合治理国家重点实验室, 北京 100101)

摘要:从化学生态学的角度综述了国内外有关探讨植物与植食性昆虫及其天敌三者之间信息联系的研究成果和观点, 概括了国内外在这一领域的研究进展。

关键词:植物; 植食性昆虫; 天敌; 化学信息联系

中图分类号: S476 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-8581(2008)01-0026-03

Chemical Information Interactions among Host plants Herbivorous Insects and Natural Enemies

WANG Yong¹, HE Zhong², GE Feng², XIAO Tie-guang^{2*}

(1. College of Bio-safety Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Some achievements and concepts of chemical information interaction among host plants, herbivorous insects and natural enemies from the points of chemical ecology were summarized, and some research progresses in this field were also put forward.

Key words: Plant; Herbivorous insect; Natural enemy; Chemical information interaction

植物经过长期与植食性昆虫的协同进化, 具备了一系列的防御措施。昆虫的为害, 能引起被害植物体内产生化学物质变化等一系列反应, 并形成了一定的耐害和抗虫机制^[1, 2]。植物产生挥发性化合物吸引寄生性天敌昆虫寄生到寄主害虫以抵御害虫的为害。目前, 寄生性天敌已被广泛应用于农业和林业的害虫生物防治, 因此, 针对它们与寄主及其寄主栖息地之间信息联系的机理同时也被广泛研究^[3, 4]。20世纪 80年代以来, 随着化学生态学和行为生态学的发展, 昆虫学家开始致力于植物、植食性昆虫、天敌三重营养关系的研究。在这个营养关系系统中, 信息化合物是联系三者的桥梁和纽带, 对植食性昆虫和天敌的行为调控起着非常重要的作用, 是目前国际上研究的热点。近年来, 越来越多的证据表明, 来自寄主或寄主栖息地的化学信号物质在寄生性天敌的寄主定向、定位和寄主接受方面是非常重要的, 且通过改变寄生性天敌的发育条件或联系, 而引起寄生性天敌的行为反应能够发生改变^[5]。本文以植物—植食性昆虫—寄生性天敌系统为模型, 从广义上就植物产生挥发性信息化合物来吸引天敌以防御害虫, 以及这些信息化合物对天敌寄主及寄主定向、定位行为的调控研究现状作一综述。

1 植物受害诱导产生的防御反应

在植物—害虫—天敌系统中, 天敌选择寄主过程是一个动态的过程, 它可分为 3 个阶段: 寄主行为定向、寄

主定向、寄主接受^[6, 7]。植物作为天敌寄主的主要栖息地, 在这种相互关系中起到核心作用。而这种作用主要是通过植物的信息化学物质来体现的^[8~11]。天敌定位寄主首先要定位寄主的栖息地, 因此, 天敌和寄主栖息地之间的信息联系在三级营养系统中是一个必不可少的环节, 而这种信息联系主要是通过植物受害后诱导产生的挥发性物质来传递。这些化合物可通过调节生物种间和营养级间的行为, 在构建和维持整个生态系统中起重要作用。自 20世纪 80年代发现捕食性螨显著偏好植食性螨取食过的植物叶片这一现象以来^[12], 害虫诱导的植物间接防御受到了包括植物生理学家、生态学家、进化生物学家和害虫防治专家等学者的广泛关注, 成为当今化学生态学研究的重要领域之一。研究手段涵盖了生物化学、生理学、神经生物学、细胞和分子生物学等多学科、综合的技术与方法^[13]。研究最为深入并受到人们广泛关注的三级营养模式系统为植物—植食性害虫^[14]、植物—植食性害虫—寄生性天敌^[15], 而以其它害虫为核心的三级营养模式系统仅有少量的报道^[16]。以寄主植物—植食性害虫—寄生性天敌为模型的研究, 大多数集中在探讨植食性害虫诱导的植物挥发物在间接防御中的作用及其调节机制。

受害诱导产生的植物挥发物主要是单萜、倍半萜和芳香族的化合物^[17], 如蒎烯、石竹烯、柠檬烯等, 以及植物受到机械损伤后释放出的一些饱和或不饱和的醇、

醛、酯类化合物,即绿叶性植物挥发物,如萜品醇、己烯醇乙酸酯等。植物受到植食性昆虫的取食危害后,会释放出不同于健康状态或机械损伤状态时的挥发物组分,其中一些挥发物含量显著升高,另外还会产生一些新的化合物,如果害虫继续取食,植物会逐渐释放出虫害诱导的特异性挥发物,它们属于萜烯类的单萜。大量研究表明:大多数植物诱导合成的化合物既有特异性也有相似性。虫害诱导挥发物的相似性表现为不同植物受不同虫害危害后均能诱导出一些相同的植物挥发物,例如萜烯类、含氮化合物和六碳的乙酸酯类^[16-17]。基于这样的特异性和相似性,近些年来,人们对它们的生物合成机制进行了大量和深入的研究。但是否由于某些诱导因子的不同而导致了植物诱导合成化合物的特异性还不得而知,因为这方面的研究还有待深入。虫害诱导挥发物的相似性表明植物在生物合成这些化合物的过程中起动了相同或相似的程序。近年来有关植物激素,如乙烯、水杨酸和茉莉酸作为信号物在植物防御害虫以及吸引天敌中的作用研究也取得了长足进展^[13-16]。同时,植物挥发性物质的化学组成具有多样性、复杂性和时间上的可变性^[18],在时刻变化着的动态生境中,植物挥发性化学物质所产生的气味常随各生态因子的变化而变化。寄主植物受害及损伤植株产生忌避作用的化合物是植物做出的一种防御反应,一方面这些化合物可以抑制昆虫的取食和产卵,如高浓度的萜类;另一方面可以作为植物间的通信信号,使同种个体产生阻止昆虫产卵和取食的防御反应^[19]。

一般来说,植物挥发性物质的气味在植食性昆虫产卵于寄主的选择过程中的重要性很容易与在一定距离确定寄主的生境联系起来。但是,植物挥发性物质的气味在寄主适宜性鉴别过程中具有同样重要的作用。虽然自然界中存在不同种植食性昆虫在同一寄主植物上产卵的现象,但其识别寄主植物的化学信息物质不同。对于某些昆虫,特异性化合物与辅助成分的混合物对寄主植物的识别是非常重要的,单个化合物往往没有识别效果或效果很低,所以,这对于研究者在野外的生物测定或诱捕实验是很有参考价值的。

2 植物防御下的昆虫及其天敌行为

在化学生态学领域内探讨所有有关植物诱导挥发物和昆虫之间的信息联系,我们需要解决诸如信息化合物在天敌寻找寄主过程中的可靠性和可探测性等关键问题^[20]。现在大量的研究证明:天敌(捕食性和寄生性)是利用害虫危害诱导的植物挥发物作为“互益素”来定位寄主的^[17, 21-23]。它们主要包括绿叶挥发物,如萜烯类。这些信息具备高可靠性和高可探测性的特点,为天敌搜寻寄主提供了重要线索。现在有关这方面的研究也大多以寄生性天敌为研究对象。

植物诱导合成化合物的生态学功能除了可以吸引天敌间接防御植食性害虫之外,还可以影响植食性昆虫

的行为选择性,并且在植物自身个体间的通讯中扮演重要角色。植食性昆虫在寻找寄主过程中也是利用植物发出的化学线索定位寄主的。植食性昆虫首先利用寄主植物所释放的化学信号来确定自己的飞行行为,从而准确地找到寄主植物。昆虫对寄主植物定向行为是植物与昆虫相互依存关系中最重要行为之一,几乎所有种类的昆虫都利用寄主散发的化学信号的暗示来发现适合于自己的寄主。研究者发现植物诱导合成化合物不但具有个体系统性释放的特点,而且它也具备诱导临近个体集体释放的特性。人们观测到临近植食性害虫危害植物附近的健康植物的气味也会吸引天敌,但化学分析很难检测到诱导出的挥发物^[26]。如前所述,植食性昆虫危害植物产生的植物激素—乙烯、水杨酸和茉莉酸及它们的衍生物对植物个体间通讯和诱导集体间接防御也起到了重要作用^[24-26]。

寄生性天敌的寄生行为主要取决于其自身、寄主和与寄主相关的环境等3个方面^[27]。然而,对寄生性天敌的寄生行为还有很多不明确的地方,这也限制了在农林生产上的实际应用。就植物挥发物而言,真正引诱寄生性天敌的活性组分是什么、不同的天敌是否对某些共同的组分都有趋性以及植食性昆虫诱导植物释放挥发物的机制是什么等等,都有待于进一步的研究和阐明。此外,对于改进农作物的特性、改善田间的生境条件等,也存在如何改进以及如何协调好害虫与天敌、天敌与天敌等之间关系的问题。因此,今后应加强这些薄弱环节的研究,以真正明确寄生性天敌的寄生行为,从而为增强寄生性天敌的作用提供切实可行的理论和实践指导,以适应农业可持续发展的要求。

3 研究思路和方法

随着对寄生性天敌行为认识的深入,它们在害虫防治中将发挥更大的作用。加强这方面的研究,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,而且在实践上可为协调作物抗性与生物防治的协同作用,开发害虫治理新途径,如协同素、利它素的利用,合理安排间作、套作等提供理论指导。迄今为止,有关三营养层次间相互关系的研究已涉及到生态、生理以及生化等各个方面,并且提出了多种有关的理论假设,如无天敌空间、联合抗性、资源集中假说等等,为这些方面的深入研究打下了坚实的理论基础。然而,国内相关的研究尚刚刚起步,很多工作缺乏系统性和研究深度。国外的一些针对植物—害虫—天敌之间的信息联系的研究把植物诱导合成的化学物质与天敌寄主自身的性信息素结合起来探讨两者对天敌的共同作用也日益增多。其中,对于寄生性天敌的研究更是如此。由于大量使用化学农药导致害虫的抗药性增加,利用天敌昆虫来防治农林害虫越来越显示出其重要性和优越性。

有关这一领域的研究方法,由于昆虫与植物的关系

是一个多学科的研究领域,所以研究者采用的方法也大部分选择多学科交叉应用的模式。以生态学和生理学为主体,涉及昆虫与植物的形态、化学、物候、遗传、进化等方面。同时,化学手段和方法的应用显得尤为重要,其应用已有 100 多年的历史,研究方法很多,并在不断地更新。主要是通过毛细管气相色谱 (GC)、气相色谱-质谱联用 (GC-MS)、气相色谱-触角电位联用 (GC-EAD)、高压液相色谱 (HPLC)、核磁共振及红外光谱等高效微量分析仪器的应用和分离提取技术的发展,在植物和害虫以及天敌的相互关系研究领域里得到了广泛的应用。另外,从研究天敌对植食性昆虫寄主的选择行为角度来看,目前,常用的几种研究方法主要有室内研究方法、化学刺激物的生物测定方法、野外生测方法以及动态模拟方法等。常用的工具有培养皿、嗅觉仪、风洞、触角电位仪等。室外研究方法主要是通过田间笼罩试验或小区试验、野外生物测定、野外诱捕试验等来实现。分析在自然或半自然条件下植物化学的特性对昆虫(植食性昆虫、天敌)迁入、存留、取食(寄生、捕食)和繁殖等的影响。也可研究一些他感化合物在田间直用的可行性、途径和方法,从而可在整体上改进农林害虫治理,协调各种治理方法等提供理论和实践上的指导。

4 研究意义及展望

自 20 世纪 70 年代第一次发现寄生性天敌可以利用信息化化合物的化学信息定位寄主现象以来,研究者们就以化学生态学为背景,不断探索植物-植食性昆虫-天敌之间的信息联系以及调控这种联系的内在机理,特别是农业植物与害虫及其天敌的相关研究取得了很大进展。目前,全球生态系统正面临全球气候变暖、工业污染加重等各种威胁,作为生物多样性的典型代表者,植物和昆虫以及天敌是生态系统中种类、数目最多的生物群体,它们对维持生态系统的平衡具有举足轻重的作用。特别是农作物以及森林资源等组成的生态系统对于人类的可持续发展显得尤为重要。它们在相互影响相互制约的关系中协同进化,是自然界里最悄无声息但又最具活力的生态系统,而把信息联系作为平衡这个生态系统的原始动力,无疑是最有说服力的。因此,信息联系不仅是物理学、信息科学上的概念,也是化学和生态学交叉学科中的概念。它揭示了自然界最普遍的规律,即事物是普遍联系的。进一步揭示植物-植食性昆虫-天敌这个生态系统中各种规律,探索它们之间的各种错综复杂的信息联系,对于研究者们既是一个挑战,也是一个机遇;对于农业可持续发展也具有重要意义。

参考文献:

[1] 钦俊德. 昆虫与植物的关系——论昆虫与植物的相互作用及其演化 [M]. 北京: 科学出版社, 1987. 61~83
[2] 戈峰. 我国松树诱导抗性研究进展 [J]. 林业科学, 1999, 39

(5): 119~128
[3] Noldus LPJJ. Semiochemicals: foraging behaviour and quality of entomophagous insects for biological control [J]. Journal of Applied Entomology, 1989, (108): 425~451.
[4] Wajnberg E, Hassan SA. Biological Control with Egg Parasitoids [A]. CAB International [M]. Wallingford, Oxon, UK, 1994.
[5] 白树雄, 王振营, 何康来. 信息化合物对寄生蜂寄主定向与定位行为的调控 [J]. 中国生物防治, 2001, (17): 86~91.
[6] Nordlund DA, Lewis W J, Altieri MA. Influences of plant-induced allelochemicals on the host/prey selection behavior of entomophagous insects [A]. Novel Aspects of Insect-Plant Interactions [M]. Wiley, New York, 1988. 65~90.
[7] Nina E, Fatouros Gabriella, Bukovinskine Kiss Lucas A, Kalkers et al. Oviposition-induced plant cues do they arrest Trichogramma wasps during host location [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2005, (115): 207~215.
[8] Vinson SB. Host selection by insect parasitoids [J]. Annual Review of Entomology, 1976, (21): 109~133.
[9] Lewis W J, Martin WRJ. Semiochemicals for use with parasitoids: status and future [J]. Journal of Chemical Ecology, 1990, (16): 3067~3089.
[10] Nordlund DA. Habitat location by Trichogramma. Biological Control with Egg Parasitoids [A]. CAB International [M]. Wallingford, Oxon, UK, 1994. 155~163.
[11] Schmidt JM. Host recognition and acceptance by Trichogramma. Biological Control with Egg Parasitoids [A]. CAB International [M]. Wallingford, Oxon, UK, 1994. 165~200.
[12] Dicke M. Volatile spider-mite pheromone and host-plant kairomone involved in spaced-out gregariousness in the spider mite Tetranychus urticae [J]. Physi Entomol, 1986, (11): 251~262.
[13] Arinuma G, Ozawa R, Shinoda T, et al. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean [J]. leaves nature, 2000, (406): 512~515.
[14] Van Den Boom, C. E. M., Van Beek et al. Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by Tetranychus urticae feeding on plants from various families [J]. J. Chem. Ecol., 2004, (30): 69~89.
[15] Turling T. C. J., Tumlinson J. H., Lewis W. J., et al. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps [J]. Science, 1990, (250): 1251~1253.
[16] Turlings T. C. J., Wäckers F. Recruitment of predators and parasitoids by herbivore-injured plants [A]. In Cardé R. T. and Millar J. G. (eds). Advances in Insect Chemical Ecology [M]. Cambridge University Press, Cambridge, 2004. 21~75.
[17] Paré P. W., Tumlinson J. H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores [J]. Plant Physiol., 2006, (121): 325~331.
[18] Visser J. H. Annu. Rev. Entomol. [M]. 1986. 121~144.
[19] 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]. J. Chem. Ecol., 1990, (16): 381~396.

选择当地历史上与本年的 3代 2~3龄若虫高峰的起始日期相近的若干年棉田 3代 2~3龄若虫高峰的起始日期与 4代 2~3龄若虫高峰期的实际期距进行平均,求得预测期距,使用期距法预测 4代 2~3龄若虫高峰期。

2.2 发生量预测

2.2.1 1代预报 2代 杂草 1代每 667m²混合残虫量 (x 1985~2006,下同)与 2代棉田防治适期百株混合虫量 (y 1985~2006,下同)呈显著正相关,其预测式为:

$$y=1.5221+0.0007x \pm 1.3356$$

蚕豆 1代每 667m²混合残虫量 (x)与 2代棉田防治适期百株混合虫量 (y)呈显著正相关,其预测式为:

$$y=1.5431+0.0022x \pm 1.0676$$

2.2.2 2代预报 3代 2代棉田百株混合残虫量 (x)与 3代棉田防治适期百株混合虫量 (y)呈显著正相关,其预测式为:

$$y=3.3726+1.717x \pm 3.385$$

2.2.3 3代预报 4代 3代棉田百株混合残虫量 (x)与 4代棉田防治适期百株混合虫量 (y)呈显著正相关,其预测式为:

$$y=7.8177+1.2792x \pm 7.1532$$

3 加强对成虫的预测

成虫的迁移性比若虫强得多,成虫的寿命比若虫长得多(绿盲蝽成虫寿命 40~50 d),特别是 1、2代成虫在棉田总虫量中占绝对优势,对棉花的危害性比若虫强得多。常年本地成虫有两个从棉田外寄主向棉田迁移高峰期,即 5月下旬至 6月初和 6月下旬至 7月初。加强对成虫高峰期和发生量的调查,对及时开展防治工作和预测下一代具有重要意义。

4 加强对重点发生阶段的预测

棉花在一生中都能遭受棉盲蝽的危害,但在不同阶段受害程度不一样。本地棉盲蝽在棉田常年有 3个为害高峰,即 5月下旬至 6月初、6月下旬至 7月初、7月中旬。其中以 6月下旬至 7月初最重,2代成虫从棉田外寄主大量迁入棉田,农民又忙于插秧,棉田用药次数明显

减少,绿盲蝽成虫以为害心叶为主,影响棉花丰产架子的形成,造成棉苗晚发;其次为 7月中旬,由于 2代迁入虫量高,田间卵量高,3代若虫虫量高;再次为 5月下旬至 6月初,夏熟作物蚕豆和早春寄主进入成熟期,1代成虫从棉田外寄主向棉田转移。

5 建立棉盲蝽预测预报数据库

近年来,按结构程序设计方法和树形结构体系,初步建立了棉盲蝽测报资料数据库,为数据查询提供了方便,为建立预测模型和预测预报系统奠定了基础。由虫情历史资料作为系统的核心部件,各子模块均可进行数据录入、查询、删除等操作,具有界面美观、操作方便、简洁明了、应用效果好、系统维护性、扩充性和纠错性能好等优点。

参考文献:

[1] 仓惠,张英健,徐文华,等.中黑盲蝽对花铃期棉花为害的损失因素分析[J].植物保护,1989,(6):21~22
 [2] 顾金祥,徐翠芳,等.盲蝽象发生规律及影响因素浅析[A].王瑞明.农作物病虫害的发生规律与防治技术[C].北京:中国农业出版社,1998.107~109
 [3] 徐文华,王瑞明,吉荣龙,等.非靶标害虫在 Bt棉田的虫量消长动态与原因分析[J].江苏农业科学,2003,(3):36~38
 [4] 张英健,朱月英,徐文华,等.中黑盲蝽形态、发生周期与为害特征[J].中国棉花,1993,(3):15~16
 [5] 徐文华,戚永奎,吴忠义,等.几种农药防治棉花铃期盲蝽象的药效试验[J].江西棉花,1999,21(6):13~15
 [6] 徐文华,王瑞明,宋贤利,等.转 Bt基因抗虫棉田主要害虫的监测要点[J].江西棉花,2004,26(4):23~24
 [7] 徐文华,周加春,李万青,等.江苏沿海地区转 Bt基因棉花的抗虫性及生长发育研究[J].江西农业学报,1999,11(1):30~37
 [8] 徐文华,王瑞明,吉荣龙,等.“中棉所 29”在江苏沿海棉区的抗性及其生育特性研究[J].江西农业学报,2002,(4):23~30
 [9] 徐文华,王永山,王义成,等.江苏沿海地区 Bt棉主栽品种的性状评价[J].江西农业学报,2003,15(4):21~26
 [10] 徐文华,王瑞明,吴春,等.江苏沿海农区转 Bt基因抗虫棉的研究进展[J].华东昆虫学报,2005,14(1):33~37

(上接第 28 页)

[20] VetLEM, DickeM. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context[J]. Annual Review of Entomology 1992,(37):141~172
 [21] Kessler A., Bakwin I T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature [J]. Science 2001,(291):2141~2144
 [22] Turlings T. C. J., Loughrin J. H., McCall P. J., et al How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps[J]. Proc Natl Acad Sci USA. 1995,(92):4169~4174
 [23] Mumm R., HilkerM. The significance of background odour for

an egg parasitoid to detect plants with host eggs[J]. Chem. Senses 2005,(30):1~7
 [24] 杜家纬.植物与昆虫间的化学通讯及其行为控制[J]. Acta Phytophysiological sinica 2001,27(3):193~200
 [25] Stratmann J W. Long distance run in the wound response—Jasmonic acid is pulling ahead[J]. TRENDS in Plant Sci, 2003,(8):247~250
 [26] de Boer J G., Dicke M. The role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite Phytoseiulus persimilis [J]. J Chem. Ecol, 2004,(30):225~271
 [27] 娄永根.寄生性天敌寄生行为及研究中应注意的若干问题[J].生态学杂志,2005,24(4):438~442