

植物挥发性次生物质在植食性昆虫、寄主植物和昆虫天敌关系中的作用机理*

杜永均 严福顺

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

植物挥发性次生物质是一些分子量在 100—200 的有机化学物质, 包括烃类、醇类、醛类、酮类、有机酸、内酯、含氮化合物以及有机硫等化合物 (Hsiao, 1985)。植物挥发性次生物质影响昆虫的行为并作为植物防御的重要组成部分已日益引起人们的重视。此研究在理论上将有助于我们理解昆虫与植物的协同进化, 尤其是植食性昆虫食性和自然天敌寄主选择的机理及其演化(管致和, 1991)。在应用上, 探明植物挥发性次生物质的性质及其作用机理将有助于我们探索并最终提出新的害虫防治策略, 在利用天然生物活性物质防治害虫、抗虫育种和生物防治中具有积极意义。因此, 它也是进一步实施植物基因工程手段防治害虫的基础。在农药污染和抗药性日益严重的今天, 这一问题尤显重要。

随着化学分析水平的提高, 以及现代电生理技术和其它电子仪器在昆虫学研究中的应用和发展, 该领域在近十多年有了迅速发展。在国际性的昆虫与植物关系和化学生态学学术讨论会上, 这一内容始终占有很大比重, 文献报道也日趋增加, 已经成为昆虫-植物关系和化学生态学研究的重要内容。

植物挥发性次生物质的特性

植物所释放的气味是多种微浓度的挥发性次生物质组成的复杂混合物, 如在玉米叶周围可以检测到 90 多种组分 (Buttery 和 Ling, 1984)。植物气味可以分为二类 (Visser, 1986), 一类是具有高度特异性的, 由不存在于无亲缘关系的植物中的化合物所组成, 称为特异性气味组分 (specific odor components), 如十字花科植物所释放的烯丙基异硫氰酸酯, 韭葱中分离到的硫代硫酸盐 (Thibout 等, 1982), 在植物中是通过植物次生代谢物的裂解而形成, 如十字花科植物的烯丙基异硫氰酸酯由芥子油苷形成, 葱中的硫化物由 S-丙烯基半胱氨酸亚砷裂解形成, 李树中的野黑樱苷 (prunasin) 裂解形成苯甲醛 (Luckner, 1972); 另一类植物气味, 其特异性是通过各组分的特定比例来达到, 这些组分在植物中广泛分布, 称为一般气味组分 (general odor components)。这类化合物通过植物通常的生物合成路线产生, 包括三类: (1) 酵解产物, 如乙醇和乙酸乙酯, (2) 萜烯及其衍生物, 通过异戊二烯焦磷酸盐的多聚化形成, 在针叶树胶中含量极高, (3) 绿叶醇、醛

本文于 1993 年 5 月收到。

* 国家自然科学基金资助项目。

承蒙唐觉教授、钦俊德教授、钟香臣教授、刘琦教授审阅初稿, 谨此致谢。

及其衍生物,从不饱和脂肪酸产生,具青草味,所以称为绿叶气味组分 (green leaf volatiles) (Visser 和 Ave, 1978)。

植物气味的组分易发生变化,即植物是一动态环境 (Waterman 和 Mole, 1989)。植物的年龄、生理状态、空间分布、季节性、土壤、光照等等的变化都能影响植物气味组成。其它生物,如细菌也可以改变植物的生理状态,从而影响信息素的释放 (Zeringue, 1987)。按照资源可利用性理论,所有植物都依赖于光、水、营养等的可利用性作为生长的基本来源,快速生长的植物适应于资源可利用性较高的环境,而慢速生长的植物则适应于资源可利用性较低的环境,所以自然选择有利于后者。它在低质量环境中具有高水平的防御反应,防御代谢物(主要是次生物质)含量高,为数量防御;而快速生长植物则相反,为质量防御。在快速生长植物中,防御物转换速率高,因此其次生物质容易发生变化;而慢速生长植物的防御物转换速率低,不太可变 (Coley 等, 1985)。

释放气味进入空气通过风来传送。在大气中的气味扩散由风的湍流引起,并使气味与环境中的空气混合 (Elkinton 和 Cardé, 1984)。湍流程度并非固定,而是随着位置和气候条件(即温度和风速的垂直梯度)而变化。气味分子的扩散在气味源附近是分子扩散 (molecular diffusion),而较远的则是湍流旋涡 (turbulent eddies)。结果,气味源附近的浓度梯度在较远的下风方向被打破,而从一个点气味源释放的气味在下风方向一个固定点上以一系列气味突出现 (Murlis 等, 1992)。

植物挥发性次生物质在植食性昆虫寄主选择中的作用机理

植食性昆虫与植物协同进化的结果是植食性昆虫有其特定的取食范围,植物对昆虫具有防御能力,两者存在相互适应。各种昆虫都能辨别寄主和非寄主植物,最终导致生长和繁殖,同时也避免了在非寄主植物上中毒和营养不良。影响昆虫选择寄主植物的因子很多,如植物化学成分、植物形态特征、各种环境因子(光、温度、湿度等)和其它生物等。但是,植食性昆虫主要是借助化学感受器来鉴别植物的信号物质(主要是植物次生代谢物),在昆虫与植物关系中,化学识别占中心地位。大量的文献报道表明,植食性昆虫选择寄主植物的行为是一连锁过程,在寻找寄主阶段,寄主植物的挥发性次生物质通过昆虫嗅觉感受器引诱昆虫到达植物。在与植物接触后,通过味觉感受器感知植物中营养成分比例、取食刺激素或抑制素的存在 (Visser, 1983)。因此,植物气味对昆虫的嗅觉作用在寄主选择中处于首要地位。

人们对特异性气味组分引诱昆虫的认识较久,如烯丙基异硫氰酸酯引诱许多取食十字花科植物的昆虫,韭葱中的硫代硫酸盐引诱葱谷蛾 *Acrolepiopsis assectella* 等。但深入的研究表明,植食性昆虫对植物气味的识别远非如此简单。正如前述,植物释放的挥发性成分的种类较多,许多不同的组分以不同的浓度比例一起协同对昆虫起感觉刺激作用,这已在极大多数实验中得到了证实。如从马铃薯叶气味中鉴定出 5 种挥发性成分,以一定比例混合对马铃薯甲虫有引诱作用,但当单一组分作试验时没有引诱作用 (Visser, 1979a、b)。利用触角电位记录 (electroantennogram, EAG) 技术测定发现马铃薯甲虫触角系统对这些化合物都有嗅觉反应。从至今所积累的大量有关植食性昆虫对植物气味触角电位反应的文献报道来看,许多植食性昆虫的触角嗅觉系统对绿叶气味组分反应非常敏感,强于对萜烯类等化合物的反应,如马铃薯甲虫对反-2-己烯-1-醇的最低有效浓度

达 10^8 个分子/毫升空气 (Visser, 1979a)。而且各种昆虫对各种绿叶气味成分表现出不同的感觉敏感性。例如马铃薯甲虫和桃蚜的触角系统对醇类的敏感性比对相应的醛类要高 (Visser, 1979a, 杜永均, 1992)。而麦长管蚜 (*Sitobion avenae*) 有翅型 (Yan 和 Visser, 1982)、胡萝卜蝇 (*Psilalose*) (Guerin 和 Visser, 1980) 和大豆蚜 (*Aphis glycines*) 各型 (杜永均, 1992) 对醛类的敏感性高于相应的醇类。每一种昆虫对绿叶气味成分的嗅觉敏感谱各有特点, 这种特异的感觉敏感性可能代表着一种昆虫的嗅觉感受系统对其寄主植物特异气味组成的专一性的适应 (Visser, 1983, 1986)。蚜虫不同型 (杜永均, 1992) 以及马铃薯甲虫不同地理种群 (Visser, 1983) 之间其触角嗅觉敏感性也存在差异。

在植食性昆虫对寄主植物气味的识别过程中, 植物气味中的各成分浓度比例至关重要, 昆虫对寄主植物的识别是由于识别了植物气味的化学指纹图 (chemical fingerprint 或称 profile, spectrum), 这一指纹图是由不同浓度的不同植物化合物组成的混合物 (Schneider, 1986; Visser, 1983, 1986; Hsiao, 1985)。马铃薯甲虫 (Thiery 和 Visser, 1986, 1987), 豇豆蚜 (*Aphis fabae*) (Nottingham 等, 1991) 和大豆蚜 (杜永均等, 1993) 等对寄主植物气味的引诱反应可以被非寄主植物气味的加入所打破, 是由于加入非寄主植物气味组分破坏了原来寄主植物气味各组分浓度比例, 使昆虫无法识别。豇豆蚜对切碎的叶子气味没有反应也正说明了这一点 (Nottingham 等, 1991)。

有了七十年代昆虫信息素研究的成功经验以及有关技术作为基础, 促进了八十年代植源信息素的探索, 但结果并未象昆虫信息素研究那样进展迅速。原因在于植物挥发性次生物质种类繁多、量微、分离提取和鉴定难度较大, 同时, 植物气味组分易发生变化, 各组分的协同作用以及植食性昆虫对植物气味嗅觉反应的广谱性使生物测定实验设计更难。尽管如此, 电生理技术仍是研究植食性昆虫识别植物挥发性次生物质的有效生物测定手段, 尤其是气相色谱和触角电位偶合技术 (GC-EAG) (Pickett 等, 1991)。利用电生理技术可以确定混合气味中的潜在活性物质, 进而更深入地研究昆虫的嗅觉识别机理。在采采蝇 *Glossina* spp. 中, EAG 反应最强的化合物产生最大的行为反应 (Den Otter 等, 1988)。一些学者认为, 在行为上表现为引诱作用的化合物所产生的触角电位回复速度较慢 (Light 等, 1992), 但并不是普遍如此, 而且至今还缺少更深入的研究。此外, 最近的报道详细分析 EAG 波形中的其它参数, 即去极化时间和回复速率, 因为它们与气体分子和神经受体细胞的结合及分离有关, 他们还编制了计算机软件用于分析这些参数 (Dickens 等, 1993)。

昆虫对化学信息的识别始于嗅觉受体。极大部分嗅觉受体位于触角上, 在鳞翅目幼虫 (Schoonhoven, 1973) 和蝗虫 *Locusta migratoria* (Blaney, 1977) 的下颚须上也存在嗅觉受体。嗅觉受体在功能上适应了对挥发性成分起反应, 在蛀根性昆虫中感觉受体细胞要遇到在土壤和水中的植物释放物, 其感受器位于实蝇和胡萝卜潜蝇幼虫的头感器上 (Visser, 1986)。味觉感受器可以作为嗅觉受体有二例: 黑伏蝇 (*Phormia regina*) 的唇瓣味觉毛 (Dethier, 1972) 和烟草天蛾 (*Manduca sexta*) 幼虫的侧锥感受器 (Staedler, 1984)。昆虫嗅觉感受器有许多孔, 气味分子吸附在表面后, 通过孔道扩散至感觉神经细胞树突, 树突膜上的受体细胞与气体分子结合, 膜通导性发生变化, 产生静息电位下

降,从而产生神经冲动,传导到中枢神经系统 (Kaissling, 1974)。因此,受体细胞对气体分子的识别决定于气体分子与受体分子的结合,其亲和性与气体分子的化学结构有关。感觉系统的基本功能是由其过滤能力组成,它能使昆虫感觉细胞区分环境中的有限刺激。

气味分子与嗅觉受体神经细胞树突膜上的受体结合而产生神经脉冲,表现为电位的升高或降低而向一定方向传递 (Visser, 1986)。触角上的嗅觉细胞通过轴突直接传至中脑,第一个传递点位于触角叶的神经纤维球 (glomerulus) (Boeckh 等, 1984, Boeckh 和 Ernst, 1987)。这样当感受嗅觉刺激时整个结构的神经活动发生变化,产生所谓的嗅觉编码 (olfactory code), 包括气味质量(混合物组成)和气味强度(总的浓度)的信息 (Visser 和 De Jong, 1988)。受体神经元可以分为特异型 (specialists) 和广谱型 (generalists) (Boeckh 等, 1965)。特异型神经元狭窄地接收识别一种特殊的化合物,而广谱型神经元对多种化合物起反应。昆虫信息素受体细胞是特异型的。而感受植物气味的嗅觉受体细胞极大多数是广谱型,其中每个受体细胞表现出一个独特的反应谱,并与其它受体细胞的反应谱有很大的重叠。根据反应谱的类似性,可把嗅觉神经元分成几个反应组。如在马铃薯甲虫中 25 个反应谱通过聚类分析法 (cluster analysis) 可分成 5 组 (Ma 和 Visser, 1978)。在已研究过的昆虫中,各组反应谱表现程度不同的分离,有二个极端: (1) 只对一类化合物起反应, (2) 对植物气味组分的反应重叠程度相当大 (Visser, 1986)。属于不同反应谱的一群受体细胞有鉴别地检测植物气味,某种成分激起一组细胞的反应强于其它组细胞,交叉纤维型 (across-fiber pattern) 正是以这种方式编码气味质量,即指信息包含于神经活动型之中,由两个或更多的受体细胞传递,并具有不同的刺激反应谱。显然,比另一种加工处理方式——标记线型 (labeled lines) (与特异型受体相对应,指每一神经元传递一特殊信息,中枢神经系统识别时未附加其它神经元的的信息) 要复杂得多 (Visser, 1986; Visser 和 De Jong, 1988; Schoonhoven 等, 1992)。标记线型仅仅对不同通道上的神经活动性进行简单的比较,而交叉纤维型则需要进行复杂的评估。

进行嗅觉编码研究有赖于对昆虫行为、嗅觉受体和植物气味组分等的工作基础。因此,至今有关嗅觉编码的深入研究较少。在成虫中,对化学信息的识别涉及到几千个嗅觉受体细胞的协同作用 (Boeckh 等, 1984; Visser 和 De Jong, 1988)。在鳞翅目幼虫中,化学识别依靠少量的感觉神经元。大菜粉蝶 (*Pieris brassicae*) 幼虫触角第二节上具有 2 个大的锥形感器,即中、侧锥形感器,在第三节上有一个大的锥形感器。与此相关的神经元数量分别为 7、5、4 (Schoonhoven 和 Dethier, 1966)。电生理记录表明这 16 个神经元代表单根触角上的全部嗅觉受体。触角第二节的中锥形感器对植物化合物的反应可以分成 6 个谱型,而触角顶端感受器的反应则可以分成 2 个谱型。由于这些感觉器分别具有 7 个和 4 个神经元,所以,每一类型反应谱被认为是单个神经元,其反应是重复记录的。因此,8 种类型的反应谱代表半数神经元中的交叉纤维型,包括对丙烯基异硫氰酸酯和顺-3-己烯乙酸酯的特异型受体以及醇受体那样的广谱型受体。因此,这种比较简单的受体系统的嗅觉编码是标记线型和交叉纤维型的结合 (Visser 和 De Jong, 1988)。由于目前对马铃薯甲虫寄主寻找的行为、化学受体以及植物气味组分研究较透,所以是研究昆虫嗅觉编码植物气味混合物的理想模式。在其嗅觉受体群中,39 个神经元对单个化合物刺激的相对反应谱清晰地表现出单个受体从广谱型到特异型的逐步分化 (Visser, 1983)。

而受体细胞对双组分混合物刺激的反应不仅表现为简单的叠加,还存在复杂的抑制。当触角受一个混合物刺激时,通向脑的交叉纤维型神经活动方式分隔成二个通道。第一个通道由广谱型受体组成,通过神经元对单个组分反应的叠加形成,这一通道主要受混合物组分的数量所影响。第二通道由特异型受体组成,通过抑制而对混合物起反应,此通道检测刺激化合物之间浓度比例上的不平衡(De Jong 和 Visser, 1988b)。

信息的进一步加工处理位于触角叶内通过复杂的联系神经网络来完成。在成虫中,离开触角叶的输出神经元数量少于输入触角叶的数量,这种输入通道的会聚(convergence)导致原始信号的放大及背景噪音的减低(Boeckh 等, 1984)。其次,不同反应组的嗅觉受体合并到同样的二级神经元上,由于质量合并,二级神经元的反应谱不同于周缘受体的反应谱,从而使气味图象发生了改变(Visser, 1986)。已经表明,在蛾类和美洲蜚蠊中,昆虫信息素和食物气味信息加工处理是通过二个不同的通道到达前脑的。信息素受体只与大神经纤维球相连,而食物气味受体接触小神经纤维球中的联系神经元(Boeckh 等, 1984; Matsumot 和 Hildebrand, 1981; Christensen 和 Hildebrand, 1987; Boeckh 和 Ernst, 1987)。受体广谱型和特异型的分类正好与信息加工处理的两种概念相一致。

在前脑中,嗅觉信号与其它感觉通道整合,输出成分与控制昆虫运动方式的运动系统相连接(Boeckh 和 Ernst, 1987)。植食性昆虫的寄主寻找受寄主植物分布和昆虫定向反应的影响。以前习惯上将定向分为产生不定向活动的动态(kineses)和定向行为的趋性(taxes)。已报道许多昆虫对植物气味表现化学趋性和化学动态,但这种划分最大的缺点是忽视了昆虫自身的因素。昆虫定向受到昆虫内部信息调控(idiothetic control)和外部信息调控(allothetic control)(Visser, 1988)。外部信息包括化学物质、光、声音、重力、风等刺激,是由左右成对感觉受体接受刺激信号,定向的外部信息调控是以左右两边的不对称性来达到。刺激强度影响定向反应,植物的大小以及相互之间的距离也能影响昆虫的定向。内部信息控制下的定向利用贮藏信息和内感信息,后者起源于昆虫本身,而贮藏信息是在其活动过程中获得的。昆虫输入-输出关系决定于神经和运动系统以及它们的联接方式。在排除所有外部刺激时,昆虫以环绕方式转弯和运动,这可在许多昆虫中观察到。例如,采用运动补偿仪(locomotive compensator)记录到马铃薯甲虫在黑暗无外部刺激下的行走方式是卷绕轨迹,在最小外部刺激下的自身转圈,而在风刺激下则为直线行走,加入寄主植物气味加速了其行走速度(Visser, 1988)。昆虫的生理状态如饥饿、产卵等以及取食经历影响昆虫对植物气味的反应(Visser 和 Thiery, 1986)。

植物挥发性次生物质与昆虫信息素的协同作用

越来越多的文献说明,植物气味与昆虫信息素协同对昆虫行为起调控作用,即昆虫寄主植物气味能增强它对性、聚集、示踪、报警等昆虫信息素的反应。美国西部松小蠹 *Dendroctonus brevicomis* 对性信息素及其寄主植物中的月桂烯有协同反应(Bedard 等, 1969)。棉铃象甲雄虫 *Anthonomus grandis* 对雌虫性信息素的反应可因有棉花芽挥发性成分而得到提高(Hedin 等, 1979)。棉花植株的绿叶气味:反-2-己烯-1-醇、1-己醇、顺-3-己烯-1-醇提高棉铃象甲聚集信息素的引诱作用(Dickens, 1989)。雄蚜对求偶雌性蚜的嗅觉吸引不一定具有种的特异性,而且这种引诱限制在短距离(<10cm)。许多蚜虫的性信息素是同样的二个活性物质——假荆芥内醇(nepetalactol)和假荆芥内酯

(nepetalactone), 后者是从白花假荆芥 (*Nepeta cataria*) 中提取得到的 (Dawson 等, 1987, 1990)。Hardie 等(1990)报道蚕豆修尾蚜 (*Megoura viciae*) 的求偶雌蚜能够激起豌豆蚜 (*Acyrtosiphon pisum*) 雄蚜试图与之交配。虽然在鳞翅目昆虫中信息素的特异性比较明显, 并由不同的单个化合物和由特殊的混合物来达到, 但也存在这种现象, 如小菜蛾性信息素的引诱作用因加入异硫氰酸酯而得到提高。在蚜虫中, 种特异性交配可能更依赖于时间和空间上的隔离, 寄主植物的作用可能更至关重要, 尤其是在那些原生寄主是单一的寄主交替的蚜虫中。雌性蚜无翅, 其位置依赖于性母幼蚜的位置习惯, 而信息素种特异性的演化就不是太重要。因此, 雄蚜的策略是先确定冬寄主, 然后再局部寻找雌性蚜。雄蚜受冬寄主植物气味引诱有较多的证据。最近, Campbell 等(1990)在实验室和田间证实忽布瘤蚜 (*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。因此, 有些学者推测, 雄虫触角受体系统对植物气味识别早于它们检测信息素功能的演化, 并进一步提出原始的交配寻找系统可能是依赖于在合适的寄主植物周围的两性聚集 (Lanne 等, 1987; Hansson 等, 1989)。

反- β -法尼烯 (EBF) 是许多蚜虫的报警信息素成分, 但一些蚜虫必须在 EBF 与一些植源性挥发性成分混合时才表现出强烈而且完全的报警反应 (Dawson 等, 1987b)。在 EBF 中加入植源性异硫氰酸酯之后, 萝卜蚜 (*Lipaphis erysimi*) 的报警反应大增。在蚕豆修尾蚜和萝卜蚜挥发性抽提物中可检测到植源性挥发性成分的存在。反- β -法尼烯本身也是植源性的, 在植物中与丁子香烯 (caryophellene) 共存, 后者抑制 EBF 的报警作用。但在野生马铃薯 *Solanum berthaultii* 中, 由于 EBF 是从腺毛中直接分泌出来的, 这样, 蚜虫在这种野生马铃薯中就无法定居 (Gibson 和 Pickett, 1983)。

南部松小蠹 *D. frontalis* 的寄主寻找过程是先由先遣个体 (pioneer beetles) 找到未受侵害过的寄主树, 然后钻洞并释放信息素, 这些信息素和寄主树木气味的混合物刺激其它个体使其聚集 (Payne, 1986)。

植物挥发性次生物质在天敌寻找寄主过程中的作用

植食性昆虫的拟寄生物和捕食者一直在多层营养关系中进化及起作用, 使其生理和行为受其它营养阶层的影响, 如植食性昆虫 (第二营养阶层) 及其寄主植物 (第一营养阶层) (Price, 1981)。因此, 天敌的寻食行为依赖于来自不同营养阶层上的信息, 而且化学信息起重要的作用 (Vet 和 Dicke, 1992)。植食性昆虫还在形态上和行为上以各种方式防御拟寄生物和捕食者的侵袭, 有时甚至反过来侵袭拟寄生物和捕食者 (Gross, 1993)。拟寄生物和捕食者的寄主寻找过程由一系列的行为组成 (Vinson, 1981, 1984; Dicke 等, 1990b)。化学信息素影响搜索行为的许多过程。在这些过程中, 自然天敌所利用的化学信息素来自寄主的食料、寄主本身或者两者的互作, 以及与寄主有联系的生物 (Lewis 和 Martin, 1990; Dicke 等, 1990a; Vet 和 Dicke, 1992)。信息的合适和利用最终依赖于它的可信性和可检测性, 寄生源信息素是最可信的信息, 但由于寄主是复杂环境中的很小部分, 气味量微, 检测性低, 除昆虫信息素外寄主气味难以在远距离被检测到。因此, 在合适生境的选择中, 植物气味和寄主昆虫信息素起关键作用, 而寄生源信息素的重要性则随着离寄主距离的缩短而增加, 生境选择在拟寄生物和捕食者寄主寻找过程中处于首要

地位,由此可知植物气味和昆虫信息素的重要性。

植食性昆虫信息素作为寄生蜂寻找寄主信号物质的报道较多。Nordlund 等(1983)证实了草地粘虫(*Spodoptera frugiperda*)的性信息素引诱其卵寄生蜂(*Telenomus remus*)。一些寄生成虫的寄生蜂被寄主性信息素所引诱(Lewis 等,1982; Noldus, 1988; Abdel-Kariem 和 Kozar, 1988)。Hardie 等(1991)利用合成性信息素证实蚜虫信息素在寄主引诱外茧蜂属 *Praon* 寄生蜂中的作用。蚜虫报警信息素在蚜虫逃避天敌侵袭的行为中起重要作用(Gross, 1993)。但相反,拟寄生物和捕食者可能恰恰利用它作为寻找寄主的化学线索(Pickett 等, 1992),虽至今未得到证实(Nakamuta, 1991)。然而,蚜虫报警信息素的抑制物(-)- β -丁子香烯可引诱草蛉 *Chrysoperla carnea*(Flint 等,1979),同时还提高捕食率,因为它减少蚜虫受进攻时的逃散(Pickett 等, 1992)。受无网长管茧蜂 *Aphidius ervi* 寄生的豌豆蚜对报警信息素或瓢虫接近的反应比未被寄生的要低得多。据说这是与寄生有关的适应性自杀行为(指被寄生个体发育受阻,行为迟钝,容易受天敌侵袭)的第一个实例(McAllister 和 Roitberg, 1987)。其它昆虫信息素如小蠹的群集信息素(Payne 等,1984),苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella* 的示踪信息素(Prokopy 和 Webster, 1978)也可作为其拟寄生物和捕食者搜寻寄主的线索,但总是与寄主植物挥发性化合物混合起协同作用。

许多文献报道拟寄生物和捕食者受植物气味的引诱。早期的报道如松树 α -蒎烯引诱 *Heydenia unica* (Camors 和 Payne,1971),烯丙基异硫氰酸酯引诱菜蚜茧蜂(*Diaretiella rapae*) (Read 等,1970)。蚜茧蜂 *Aphidius uzbekistanicus* 和 *A. ervi* 只有雌蜂才对蚜虫产生反应,但两性都对寄主植物气味产生反应(Powell 和 Zhang, 1983)。近几年的一些电生理结果表明,天敌和植食性昆虫对植物气味的嗅觉反应谱有两点明显不同,(1)最敏感化合物在碳原子数上与寄主的相比增加了1—2个,(2)对植物挥发性成分的感觉阈值较高(Ramachandran 和 Norris, 1991; Baehrecke 等,1989;杜永均,1992)。

以后的工作表明,直接由植物释放的化学线索,除了在寄主生境定位中起重要作用(Vinson, 1981)外,还可在寄主定位中起重要作用(Lewis 和 Martin, 1990)。例如,人工损伤植物所释放的化学物质对侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* (Eller 等,1988)、姬蜂 *Campoplex sonorensis* (Elzen 等,1983)和 *Cotesia marginiventris* (Loke 等,1983)表现出正的趋性反应。但更普遍的是寄主活动直接引起释放的化学物质和被寄主贮藏或改造的化合物是重要的寄主寻找线索。在许多情况下,寄生蜂喜欢选择寄主损伤的植物,而不是人工损伤的植物(Vinson, 1975, Lewis 和 Martin, 1990; Turlings 等, 1990b)。这表明,在寄主取食活动下直接释放的挥发性化学线索包括植物源的和寄主源的混合物。寄生夜蛾科幼虫的 *C. marginiventris* 能够区分不同幼虫引起的损伤(Turlings, 1990a)。

进一步的研究发现,植食性昆虫取食能诱导植物主动释放挥发性次生物质。Dicke 及其合作者发现棉叶螨 *Tetranychus urticae* 取食金甲豆植物 *Phaseolus lunatus* 使其主动释放未取食和人工损伤植物气味中不存在的挥发性次生物质(Dicke 和 Sabelis, 1988; Dicke 等,1990a,b)。其中四种化合物:里那醇、(反)- β -罗勒烯、(3反)-4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯和甲基水杨酸酯对捕食性智利小钝绥螨 *Phytoseiulus persimilis* 有引诱作用(Dicke 等, 1990b),因此是起互益素(synomones)的作用。Turlings 等证实玉米苗

在受到甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 的取食后释放大量的萜类挥发性成分, 它们对 *C. marginiventris* 有引诱作用 (Turlings 等, 1990b, 1991a, b), 以诱导产生的 11 种化合物人工配制的混合物也具有引诱作用, 但引诱力要比自然混合气味弱一些。人工损伤玉米叶并没有明显释放这些挥发性成分, 除非在损伤部位加入幼虫的口腔分泌物。未损伤叶不管是否用口腔分泌物处理, 都不能释放大量的萜类物质。最近证实, 起诱导作用的活性物质大量存在于昆虫的口腔分泌物中 (Turlings 等, 1993), 并且与昆虫的食料来源无关。此外, 其它鳞翅目幼虫如草地粘虫 *S. frugiperda*、美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea*、粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni*、黎豆夜蛾 *Anticarsia gemmatalis* 及南美沙漠蝗 *Schistocerca americana* 的口腔分泌物同样诱导玉米苗释放大量的挥发性成分, 因此, 这显然是植食性昆虫为害的普遍现象 (Turlings 等, 1993)。这种互益素的释放并不限制于损伤部位, 而是受受害植物整体释放, 即也包括未损伤叶 (Takabayashi 等, 1991b; Turlings 和 Tumlinson, 1992; Turlings 等, 1992)。植物叶未必一定要受损伤才能释放挥发性气味。当完整的金甲豆叶接触放置过螨侵害叶的浸湿棉絮时, 也能明显释放引诱捕食性螨的(反)- β -4, 8-二甲基-1, 3, 7-壬三烯 (Takabayashi 等, 1991b)。Dicke 等 (1993) 证实棉叶螨侵害金甲豆叶后释放了诱导植物产生大量挥发性次生物质的诱导物进入放置过其叶柄的水中, 当未侵害叶叶柄放入此水中后, 未侵害叶对捕食性螨类也有较强的引诱作用, 其强度决定于棉叶数量和密度, 螨量越大, 引诱作用越强。他们的实验还表明, 从每一片叶 50 头螨得到的诱导物对未侵害叶的诱导作用要强于从三片叶各 17 头螨所起的作用, 这说明对植物施加的生态胁迫强度是诱导物数量的决定因子。植物在侵害后几个小时之后释放气味, 并且具有持续性的特点, 可维持几小时或几天, 这与机械损伤所产生的绿叶气味不一样, 它是间断性的, 只在昆虫取食时释放, 一停止取食叶子就马上不再释放 (Tumlinson 等, 1993b)。植物挥发性成分的整体释放滞后于其受侵害意味着这是一个主动的植物内部生理和生化的变化过程, 而且植物整体释放与引诱寄生蜂时间相巧合, 因此, 这进一步证实了植食性昆虫取食诱导产生了对植物有益而对植食性昆虫有害的信号物质 (Turlings 和 Tumlinson, 1992; Tumlinson 等, 1993b)。

昆虫取食诱导植物产生引诱天敌的化学信息素具有普遍性 (Whitman 和 Eller, 1990; Turlings 等, 1993), 至今在其它一些昆虫-植物体系中也得到了证实。但在某些体系中, 天敌利用更特异的信息, (1) 天敌可以区别同种植食性昆虫侵害的不同植物 (Dicke 等, 1990b; Turlings 等, 1990a), 甚至不同的植物品种 (Dicke 等, 1990b), (2) 可以区别侵害同种植物的不同植食性昆虫 (Dicke, 1988; Turlings 等, 1990a)。研究表明, 这些传播信息具有不同植食性昆虫和植物互作特异性。虽然诱导产生的信息素是植食性昆虫种的特异性, 但植物在植食性昆虫侵害诱导产生信息素中起重要作用 (Dicke 和 Sabelis, 1988; Dicke 等, 1990a, b; Turlings 等, 1990b; Takabayashi 等, 1991a, b)。由同一种螨 *T. urticae* 侵害的不同苹果品种所释放的挥发性混合物的差异比一个品种受不同螨类 (*T. urticae* 和 *Panonychus ulmi*) 侵害所产生的挥发性混合物差异要大得多, 而三种植物 (苹果、黄瓜、金甲豆) 受 *T. urticae* 侵害所释放混合气味之间的差异更大, 包括质量和数量差异 (Takabayashi 等, 1991a)。植物气味以其混合物化学组成的多样性、复杂性和时间上的可变性而著名, 并且依赖于栽培条件 (Masson 和 Mustaparta, 1990; Visser,

1986; Waterman 和 Mole, 1989)。天敌可能通过集中检测表现特定植物-植食性昆虫组合特征的有限刺激化合物而解决这一难题, 经历在其中起重要作用 (Lewis 和 Tumlinson, 1988; Turlings 等, 1990a,b; Vet 和 Groenewold, 1990)。

未损伤植物所释放的挥发性成分较少, 这可能是一种生态策略, 这样可以躲过植食性昆虫的侵害。在植物遭到植食性昆虫侵害之后, 植物挥发性成分的含量和各组分浓度比例改变可以直接防御昆虫。一方面, 各组分浓度比例改变意味着植物挥发性成分的化学指纹图发生改变, 使植食性昆虫难以识别, 另一方面, 可能有一些驱避物质释放。一些萜类化合物在高浓度下可能抑制昆虫取食或对昆虫有毒 (Turlings 等, 1991b; Tumlinson 等, 1993b), 此外可以作为引诱植食性昆虫天敌的信号物质。最近的报道表明, 在飞行箱双向试验中, 大菜粉蝶及其粪便对 *Cotesia glomerata* 的引诱作用比未损伤寄主植物要强, 但远远低于人工损伤和植食性昆虫损伤的植株。寄主积极取食时寄生蜂引诱作用最强 (Steinberg 等, 1993)。因此, *C. glomerata* 解决可信性-可检测性的方法之一是识别寄主取食植物所释放的化学信息素, 而寄主及其产物在其搜索行为中并非太重要。这样, 寄生蜂的嗅觉阈值高, 在生态上具有重要意义。植食性昆虫取食植物后诱导释放大量的挥发性成分以激发寄生蜂的搜索行为, 它避免了在无寄主的寄主植物上作无目的的搜索。

植食性昆虫以及其它生物的侵害诱导产生的挥发性次生物质有可能作为植物之间的通讯信号, 以便使同种植物的其它个体产生阻止植食性昆虫产卵和取食的防御反应 (Baldwin 和 Schultz, 1983; Rhoades, 1985; Waterman 和 Mole, 1989)。在受植食性螨类侵害植物附近的植物所引诱的捕食性螨类比对照(周围无侵害植物)要多 (Dicke 等, 1990b)。因此, 诱导信号物质还影响着附近植物对天敌的行为调控。此外, 植物的积极防御还表现在植物病原物关系上, 棉花植株接受被病原物侵染的同种个体的气味产生酚类化合物而阻止病原物生长 (Zeringue, 1987)。

昆虫对植物气味的学习

学习行为是指受经历的影响而发生的比较长期的和可逆的行为变化 (Papaj 和 Prokopy, 1986、1989; Vet 和 Dicke, 1992)。

有许多文献报道取食经历对植食性昆虫寄主选择行为的影响, 探讨取食经历在昆虫食性演化中的作用和地位 (Papaj 和 Prokopy, 1986、1989; Szentesi 和 Jermy, 1990)。植物化学成分是由多组分组成, 植物之间的质量差异反映在植物之间化合物种类的差异和各化合物浓度比例的差异, 取食经历可以改变昆虫对寄主化学刺激的反应。实验证明, 经历对植食性昆虫寄主选择的影响是通过嗅觉和味觉两个感觉通道来影响它对植物化合物的反应, 即定向和接触行为都受经历的影响 (Hanson 和 Dethier, 1973; Papaj 和 Prokopy, 1986)。过去的极大部分工作集中于取食经历对接触行为的研究上, 而对于嗅觉定向的学习行为研究则较少。

植物气味组分是易变的, 而昆虫则是以学习行为来适应植物气味化学指纹图的这种细微变化。实验证实了南美沙螟蝗 *Schistocerca americana* 对植物气味线索的条件化学习行为 (Lee 等, 1987)。马铃薯甲虫的取食经历增加了它对寄主植物气味的嗅觉行为反应 (Visser 和 Thiery, 1986)。蜜蜂气味学习行为的研究不仅在基础理论上而且在人工

调控昆虫传粉的应用上具有重要意义。蜜蜂搜寻花的行为涉及到个体的学习行为和对新成员的信息联系。当蜜蜂搜索某一朵花时,它把视觉和嗅觉信号(条件化刺激)与食物奖赏——主要是花蜜(非条件化刺激)联系起来。蜜蜂记住了条件化刺激,并以此作为重要的定向线索。在这些刺激中,对嗅觉信号的学习特别快。所以,蜜蜂的搜寻花蜜行为主要是由于对作为化学感觉线索(嗅觉和味觉)的植物他感化合物(allelochemicals)的条件化学习(Pham-Delegue 等, 1990b)。一方面,通过学习行为可以增加蜜蜂对目标植物的访问次数,提高传粉效率。另一方面,可以在其发育早期改变嗅觉嗜好。实验表明,在蜜蜂羽化前三天,其触角系统已具有嗅觉功能。因此,在前成虫期至成虫初期给予嗅觉驯化条件可以影响触角的嗅觉敏感性(Masson 和 Arnold, 1984)和触角叶的突触密度(Gascuel 和 Masson, 1987)。在成虫初期,嗅觉驯化可诱导对刺激气味的行为变化(Pham-Delegue 等, 1990a),这表明,在敏感期嗅觉环境的变化可引起可预见和持久的行为变化,因此可以考虑在作物传粉中的应用可能性,同时也说明在作物育种中应考虑植物成分对传粉昆虫的作用。

拟寄生物和捕食者寻找寄主同样面对一个复杂而又动态的化学环境(Tumlinson 等, 1993b)。学习行为是它们有效搜索寄主、检测重要化学线索的一种重要策略,经历影响天敌对化学信息素的反应(Vet 和 Dicke, 1992)。以前的工作过多集中于天敌对寄主源化学信息素(主要是利它素)的学习行为研究上。但是由于寄主源信息素是最可信的信息,它们紧密地与寄主的物质存在联系在一起,是高强度的刺激。天敌对寄主源产物的反应天生比较固定和强烈,所以学习行为潜力不大。例如,未受经历的瓦氏肿腿蜂 *Cephalonomia waterstoni* (Howard 和 Flinn, 1990) 和赤眼蜂 *Trichogramma* spp. (Thompson 和 Stinner, 1990) 对寄主源利它素(尤其是接触利它素)表现出强烈的反应。一些报道表明,经历没有影响天敌对利它素的反应,如在不同寄主上饲养的微小赤眼蜂 *Trichogramma minutum* 对利它素的反应不受影响(Zaborski 等, 1987)。产卵经历也不影响广赤眼蜂 *T. evanescens* 的反应(Gardner 等, 1986)。同样,一些拟寄生物对利它素的反应不可或只可作轻微改变(Howard 和 Flinn, 1990; Strand 和 Vinson, 1982; Loke 和 Ashley, 1984; Thompson 和 Stinner, 1990; Weseloh, 1987)。有人认为,天敌对利它素学习潜力的程度决定于寄主专一程度,即专一性越强越不需要学习(Luck 和 Uygun, 1986)。

植物气味只给予寄主存在及其适宜性的间接信息,其信息可信性较差,也较难预测。最可信的植源信息是一特定的食草者取食诱导产生的互益素。因此,天敌对植物气味的反应可塑性较大,起初反应较弱,尤其是那些在植食性阶层是专一性的而在植物阶层是广谱性的天敌。这样,与它对利它素的固定反应截然不同,天敌对植物气味的反应确实是易变的,易产生学习行为。天敌经常在其成虫寻找寄主过程中学习植物气味,即它能把可信的寄主源信息素与不太可信但较易检测的植物互益素联系起来——条件化学习。在长距茧蜂 *Macrocentrus grandii* (Ding 等, 1989), *M. croceipes* (Lewis 和 Tumlinson, 1888), 姬蜂 *C. marginiventris* (Turlings 等, 1990a), *Leptopilina heterotoma* (Vet 和 Groenewold, 1990), 菜蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae* (Sheehan 和 Shelton, 1989) 等中得到了证实。产卵期间的条件化刺激强烈地影响对互益素的反应(Ding 等, 1989)。Tri-

chogramma spp. 对寄主植物气味的的影响受产卵经历的影响,这与对接触利它素的反应不同 (Kaiser 等, 1989)。因此, Vet 和 Dicke (1992) 认为,应用学习行为应该针对调节天敌对植物气味的反应上。

一些拟寄生物不必与其寄主直接接触就能获得学习行为 (Tumlinson 等, 1992、1993 a)。但 *M. croceipes* 必须经触角接触寄主粪便或其水溶性提取物之后才能获得学习行为,其关键组分是水溶性非挥发性化合物具有寄主特异性,寄生蜂必须把挥发性化合物与非挥发性化合物联系起来 (Lewis 和 Tumlinson, 1988; Tumlinson 等, 1993b)。目前还没有报道拟寄生物对植物气味的习惯化学习 (habituation)。有关学习行为与感觉输入之间的关系还没有研究。可能捕食者的化学感觉受体敏感性受经历的影响 (Vet 和 Dicke, 1992)。*L. heterotoma* 由于条件化学习对气味的行为反应发生变化与其嗅觉受体神经元敏感性变化有关,这表明条件化学习不必仅仅局限于脑部的加工处理 (Vet 等, 1990)。此外必须说明的是,在拟寄生物所能反应的刺激范围内,学习可能提高它对一定刺激物的反应,但并不是对所有刺激提高的幅度都一样。换句话说,不管学习的程度如何,一些刺激总是比另一些刺激更能激起反应。拟寄生物不能学习它不能检测到的刺激。因此,遗传作用限制拟寄生物所检测的刺激和学习能力 (Tumlinson 等, 1992)。在这一限制内,学习在其寻找寄主过程中起重要作用。

天敌对植物气味的学习行为研究在生防中具有重要意义,尤其是在天敌的人工饲养繁殖和释放技术中。在实验室内,通过训练可以增强其对目标刺激物的反应,也可使拟寄生物提前进入搜索状态避免逃散,增强拟寄生物的搜索效率,最终提高寄生率和捕食率。

结语和展望

昆虫与植物关系不仅包括植物和植食性昆虫或与传粉昆虫之间的关系,也包括与第三营养阶层之间的关系。基于二个营养阶层的生态学模型所提供的重要概念尚需补充更广泛的生态学基础。植物挥发性次生物质参与调控昆虫的各种行为,包括取食、交配、聚集、示踪、报警等行为。植食性昆虫诱导植物释放植物挥发性成分的间接防御是植物防御系统中的一个重要组成部分,但目前的研究还只是初步的,对这一领域的深入研究在害虫综防中具有广阔的应用前景。植物是一个非常异质的化学环境,在这样复杂的动态系统中应以植物作为核心来考虑。昆虫对于植物的变异可通过学习行为来适应是一种重要的适应策略。有关昆虫的学习行为研究国际上已十分活跃。系统考虑植食性昆虫、植物和天敌三重关系是昆虫植物关系研究发展的趋势,也是化学生态学的发展主流。

理解昆虫识别化学信息素机理对于利用化学信息素进行害虫防治至关重要。化学识别始于嗅觉受体,但目前关于植物气味组成、化学感觉和行为学研究仍处于积累阶段。昆虫嗅觉编码和信息加工处理的研究仅局限于少数昆虫,而且是初步的。然而,其重要性不仅仅是解析昆虫的寄主寻找机理,而且昆虫是研究动物神经生理的理想实验材料,对一些重要问题的探索将有助于揭示人类脑的奥秘。因此,今后必将得到人们的进一步重视,这一研究是昆虫学中除分子昆虫学外的又一重要领域。在较近时期内,植物活性物质的生物合成机理应得到重视。更进一步,一旦植物化学和昆虫化学感觉机理得到解释,全面考虑植物对植食性昆虫,包括传粉昆虫和天敌的作用机理,就可以通过植物遗传育种或基因工程改良植物品种,从而达到害虫综合治理的目的。通过喷施生物活性物质于作物上,可

以提高授粉昆虫或天敌的搜索效率。因此,在近期内,研究授粉昆虫和天敌对植物气味,尤其是植物互益素的学习行为,将有助于探索利用化学信息素提高作物授粉和生物防治效率,同时,探明植物气味和昆虫信息素的协同作用可进一步改进利用昆虫信息素控制害虫。

参 考 文 献

- 杜永均 1992 大豆蚜选择寄主植物的行为生理——植物挥发性次生物质在大豆蚜,寄主植物和自然天敌三重关系中的作用。浙江农业大学博士论文。
- 管致和 1991 化学生态学及其发展战略研究。《中国生态学发展战略研究》马世骏主编,中国经济出版社。
- Abdel-Kariem, A. I. & F. Koaza: 1988 Extraction and bioassay of the sex pheromone of the red pear scale, *Epidiaspis Leperii*. *Entomol. Exp. Appl.* **46**: 79—84.
- Baehrecke, E. H., H. J. Williams & S. B. Vinson 1989 Electroantennogram responses of *Campolepis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) to chemicals in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) *J. Chem. Ecol.* **15**: 37—45.
- Baldwin, I. T. & J. C. Shultz 1983 Rapid changes in leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science* **221**: 277—8.
- Bedard, W. D., P. E. Tilden, D. L. Wood, R. M. Silverstein, R. G. Brownie, & J. D. Rodin 1969 Western pine beetles: field response to its sex pheromone and a synergistic host terpene myrcene. *Science* **164**: 1284—5.
- Blancy, W. M. 1977 The ultrastructure of an olfactory sensillum on the maxillary palps of *Locusta migratoria* (L.). *Cell Tissue Res.* **184**: 398—409.
- Boeckh, J. & K. D. Ernst 1987 Contribution of single unit analysis in insects to an understanding of olfactory function. *J. Comp. Physiol. A* **161**: 549—65.
- Boeckh, J., K. E. Kaissling & D. Schneider 1965 Insect olfactory receptors. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **30**: 263—80.
- Boeckh, J., K. D. Ernst, H. Sass & U. Waidow 1984 Anatomical and physiological characteristics of individual neurons in the central antennal pathway of insects. *J. Insect Physiol.* **30**: 15—26.
- Buttery, R.G. & L. C. Ling 1984 Corn leaf volatiles: identification using Tenax trapping for possible insect attractants. *J. Agric. Food Chem.* **32**: 1104—6.
- Camors, F. B., Jr., T. L. Payne 1971 Response in *Heydenia unica* to *Dendroctonus frontalis* pheromones and a host-tree terpene. *Annals Entom. Soc. America* **64**: 31—33.
- Campbell, C. A. M., G. W. Dawson, D. C. Griffiths, J. Pettersson, J. A. Pickett, L. J. Wadhams, & C.M. Woodcock 1990 The sex attractant pheromone of the damson-hop aphid *Phorodon humuli* (Homoptera, aphididae). *J. Chem. Ecol.* **16**: 3455—65.
- Christensen, T. A. & J. G. Hildebrand 1987 Male-specific, sex pheromone-selective projection neurons in the antennal lobes of the moth *Manduca sexta*. *J. Comp. Physiol. A* **160**: 553—69.
- Coley, P. D., J. P. Bryant & F. S. Chapin 1985 Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**: 895—9.
- Dawson, G. W., D. C. Griffiths, N. F. Jones, A. Mudd, J. A. Pickett, L. J. Wadhams & C. M. Woodcock 1987a Identification of an aphid sex pheromone. *Nature* **325**: 614—6.
- Dawson, G. W., D. C. Griffiths, J. A. Pickett, L. J. Wadhams & C.M. Woodcock 1987b Plant-derived synergists of the alarm pheromone from the turnip aphid, *Lipaphis erysimi* (Homoptera, Aphididae). *J. Chem. Ecol.* **13**: 1663—71.
- Dawson, G. W., D.C. Griffiths, L. A. Merritt, A. Mudd, J. A. Pickett, L. J. Wadhams & C. M. Woodcock 1990 Aphid semiochemicals——a review and recent advances on the sex pheromone. *J. chem. Ecol.* **16**: 3019—30.
- De Jong, R. & J. H. Visser 1988 Specificity related suppression of responses to binary mixtures in olfactory receptors of the colorado beetle. *Brain Res.* **447**: 18—24.
- Den Otter, C. J., T. Tchicaya & M. J. Van den Berg 1988 Olfactory sensitivity of five species of tsetse (*Glossiana* spp.) to 1-octen-3-ol, 4-heptanone, 3-npnanone, and acetone. *Insect Science Appl.* **9**: 213—8.
- Dethier, V. G. 1972 Sensitivity of the contact chemoreceptors of the blowfly to vapours. *Proc.*

Natl. Acad. Sci. USA **69**: 2189—92.

- Dicke, M. 1988 Infochemicals in tritrophic interactions. *Ph. D. Dissertation, Univ. Wageningen*.
- Dicke, M. & M. W. Sabelis 1988 How plants obtain predator mites as bodyguards. *Neth. J. Zool.* **38**: 148—65.
- Dicke, M., T. A. van Beek, M. A. Posthumus, N. Ben Dom, H. Van Bokhoven & A. E. De Groot 1990a Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions: involvement of host plant in its production. *J. Chem. Ecol.* **16**: 381—96.
- Dicke, M., M. W. Sabelis, J. Takabayashi, J. Bruin & M. A. Posthumus 1990b Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. of Chem. Ecol.* **16**: 3091—117.
- Dicke, M., P. van Baarlen, R. Wessels & H. Dijkmaan 1993 Herbivory induces systemic production of plant volatiles that attract predators of the herbivore: extraction of endogenous elicitor. *J. Chem. Ecol.* **19**: 581—99.
- Dickens, J. C. 1984 Olfaction in boll weevil, *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera: Curculionidae): electroantennogram studies. *J. Chem. Ecol.* **10**: 1759—85.
- Dickens, J. C. 1989 Green leaf volatiles enhance aggregation pheromone of boll weevil, *Anthonomus grandis*. *Entomol. Exp. Appl.* **52**: 191—203.
- Dickens, J. C., J. H. Visser & J. N. C. van der Pers 1993 Detection and deactivation of pheromone and plant odor components by the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.* **39** (6): 503—16.
- Ding, D., P. D. Swedenborg & R. L. Jones 1989 Plant preferences and learning in *Macrocentrus grandii* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of the European corn borer, *Ostrinia nubilais* (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Kansas Entomol. Society* **62**: 164—76.
- Elkinton, J. S. & R. T. Carde 1984 Odor dispersion. In: *Chemical Ecology of insect* (ed. by Bell, W. J. and Carde, R. T.) Chapman and Hall Ltd., pp. 73—91.
- Eller, F. J., J. H. Tumlinson & W. J. Lewis 1988 Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals: source of volatiles mediating the host-location flight behavior of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Heliothis zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* **17**: 745—53.
- Elzen, G. W., H. J. Williams & S. B. Vinson 1983 Response by parasitoid *Campoplexis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) to chemicals (synomones) in plants: implications for host habitat location. *Environ. Entomol.* **12**: 1872—6.
- Ernst, K. D., J. Boeckh & V. Boeckh 1977 Neuroanatomical study on the organization of the central antennal pathways in insects. II. Deutocerebral connections in *Locusta migratoria* and *Periplaneta americana*. *Cell Tissue Res.* **176**: 285—308.
- Flint, H. M., S. S. Salter & S. Walters 1979 Caryophyllene: an attractant for the green lacewing. *Environ. Entomol.* **8**: 1123—25.
- Gardner, S. M., & J. C. van Lenteren 1986 Characterisation of the arrestment responses of *Trichogramma evanescens*. *Oecologia* **68**: 265—70.
- Gascuel, J. & C. Masson 1987 Influence of olfactory deprivation on synapse frequency in developing antennal lobe of the honeybee, *Apis mellifera*. *Neurosci. Res. Commun.* **1** (3): 173—80.
- Gibson, R. W. & J. A. Pickett 1983 Wild potato rapels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature* **302**: 608—9.
- Gross, P. 1993 Insect behavioral morphological defenses against parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* **38**: 251—73.
- Guerin, P. M. & J. H. Visser 1980 Electroantennogram responses of the carrot fly, *Psila rosae*, to volatile plant components. *Physiol. Entomol.* **5**: 111—9.
- Hanson, F. E. & V. G. Dethier 1973 Role of gustation and olfaction in food plant discrimination in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.* **19**: 10—9.
- Hansson, B. S., J. N. C. van Der Pers & J. Lofquist 1989 Comparison of male and female olfactory cell response to pheromone compound and plant volatiles in turnip moth, *Agrotis segetum*. *Physiol. Entomol.* **14**: 147—55.
- Hardie, J., S. F. Nottingham, W. Powell & L. J. Wadhams 1991 Synthetic aphid sex pheromone lures female parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* **61**: 97—9.
- Hardie, J., M. Holyoak, J. Nicholas, S. F. Nottingham, J. A. Pickett, L. J. Wadhams & C. M. Woodcock 1990 Aphid sex pheromone components: age dependent release by female and species-

- pecific male response. *Chemoecology* 1: 63-8.
- Hedin, P. A., G. H. Mckibben, E. B. Mitchell & W. L. Johnson 1979 Identification and field evaluation of the compounds comprising the sex pheromone of the female boll weevil. *J. Chem. Ecol.* 5: 617-27.
- Hood-Hernandez, D. E. & A. R. Forbes 1988 Behavioral responses of a primary parasitoid *Praon pequodorum viereck* (Hymenoptera: Aphididae) and a secondary parasitoid *Dendrocerus carpenteri* (Keiffer) (Hymenoptera: Megaspilidae) to aphid honeydew. *Proceedings of XVIII. Int. Cong. Ent. Vancouver, July 3-9, 1988. Abstr.* pp. 373.
- Howard, R. W. & P. W. Flinn 1990 Larval trails of *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Cuculidae) as kairomonal host-finding cues for the parasitoid *Cephalonomia waterstoni* (Hymenoptera: Bethyilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 83: 239-45.
- Hsiao, T. H. 1985 Feeding behavior. In: *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (ed. by Kerfus, G. A. and Gilbert, L. I.) Vol. 9, pp. 471-512. Pergamon Press.
- Kaiser, L., M. H. Pham-Delegue, E. Bakchine & C. Masson 1989 Olfactory responses of *Trichogramma maidis* Pint. et Voeg.: Effects of chemical cues and behavioral plasticity. *J. Insect Behav.* 2: 702-12.
- Kaissling, K. 1974 Sensory transduction in insect olfactory receptors. In: *Biochemistry of sensory functions*, ed. by L. Jaenicke, pp. 243-73. Berlin: Springer-Verlag.
- Kozlowski, M. W. & J. H. Visser 1981 Host plant related properties of the antennal olfactory system in the oak flea weevil, *Rhynchaenus quercus*, electroantennogram study. *Entomol. Exp. Appl.* 30: 169-75.
- Lanne, B. S., G. Schlyter, J. A. Byers, J. Lofqvist, A. Leufven, G. Bergstroem, J. N. C. van Der Pers, R. Unelius, P. Baeckstrom & T. Norin 1987 Differences in attraction to semiochemicals present in sympatric pine shoot beetles, *Tomicus minor* and *T. piniperda*. *J. Chem. Ecol.* 13: 1045-67.
- Lee, J. E., E. A. Bemays & R. P. Wrubel 1987 Does learning play a role in host location and selection by grasshoppers? In: *Insects-Plants, Proc. 6th Int. Sym. on Insect-Plant Relationships*, V. Labeyrie, G. Fabres and D. Lachaise (eds.) pp. 125-128.
- Lewis, W. J. & W. R. Martin, Jr. 1990 Semiochemicals for use with parasitoids: status and future. *J. Chem. Ecol.* 16: 3067-89.
- Lewis, W. J. & J. H. Tumlinson 1988 Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. *Nature* 331: 257-9.
- Lewis, W. J., D. A. Nordlund, R. C. Gueldner, P. E. A. Teal & J. H. Tumlinson 1982 Kairomones and their use for management of entomophagous insects. XIII. Kairomonal activity for *Trichogramma* spp. of abdominal tips, excretion, and a synthetic sex pheromone blend of *Heliothis zea* (Boddie) moths. *J. Chem. Ecol.* 8: 1323-31.
- Lewis, W. J., L., E. M. Vet, J. H. Tumlinson, J. C. van Lenteren & D. R. Papaj 1990 Variations in parasitoid foraging behavior: essential element of a sound biological control theory. *Environ. Entomol.* 19: 1183-93.
- Light, D. M., E. B. Jang & R. A. Flath 1992 Electroantennogram responses of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata*, to the volatile constituents of nectarines. *Entomol. Exp. Appl.* 63: 13-26.
- Loke, W. H. & T. R. Ashley 1984 Behavioral and biological responses of *Cotesia marginiventris* to kairomones of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *J. Chem. Ecol.* 10: 521-9.
- Loke, W. H., T. R. Ashley & R. I. Sailer 1983 Influence of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ Entomol.* 12: 911-15.
- Luck, R. F. & N. Uygun 1986 Host recognition and selection by *Aphytis species*: Response to California red oleander, and cactus scale cover extracts. *Entomol. Exp. Appl.* 40: 129-36.
- Luckner, M. 1972 *Secondary Metabolism in Plants and Animals*. London: Chapman and Hall. p. 404.
- Ma, Wei-chun & J. H. Visser 1978 Single unit analysis of odor quality coding by the olfactory antennal receptor system of the colorado beetle. *Entomol Exp. Appl.* 24: 520-33.
- Masson, C. & G. Arnold 1984 Ontogeny, maturation and plasticity of the olfactory system of the worker bee. *J. Insect Physiol.* 30 (1): 7-14.
- Masson, C. & H. Mustaparta 1990 Chemical information processing in the olfactory system of insects. *Physiol. Rev.* 70: 199-245.

- Matsumoto, A. G. & J. G. Hildebrand 1981 Olfactory mechanisms in the moth *Manduca sexta*: response characteristics and morphology of central neurons in the antennal lobes. *Proc. R. Soc. Lon. B* 213: 249—77.
- McAllister, M. K. & B. D. Roitberg 1987 Adaptive suicidal behavior in pea aphids. *Nature* 328: 797—9.
- Murlis, J., J. S. Elkinton & R. T. Carde 1992 Odour plumes and how insects use them. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 505—32.
- Nakamuta, K. 1991 Aphid alarm pheromone component, E- β -farnesene and local search by a predatory lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae). *Appl. Entomol. Zool.* 26 (1): 1—7.
- Noldus, L. P. J. J. 1988 Response of the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum* to the sex pheromone of its host *Heliothis zea*. *Entomol. Exp. Appl.* 48: 293—300.
- Nordlund, D. A., W. J. Lewis & J. Gueldner 1983 Kairomones and their use for management of entomophagous insects: XIV. response of *Telenomus remus* to abdominal tips of *Spodoptera frugiperda*. (Z)-9-tetradecene-1-ol acetate and (Z)-9-dodecene-1-ol. *J. Chem. Ecol.* 9: 695—710.
- Nottingham, S. F., J. Hardie, G. W. Dawson, A. J. Hick, J. A. Pickett, L. J. Wadhams & C. M. Woodcock 1991 Behavioral and electrophysiological responses of aphids to host and nonhost plant volatiles. *J. Chem. Ecol.* 17: 1231—42.
- Papaj, D. R. & R. J. Prokopy 1986 Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. *J. Chem. Ecol.* 12: 1125—43.
- Papaj, D. R. & R. J. Prokopy 1989 Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 315—50.
- Papaj, D. R. and L. E. M. Vet 1990 Odor learning and foraging success in the parasitoid, *Lepidoptera heterotoma*. *J. Chem. Ecol.* 16: 3137—5.
- Payne, T. L. 1986 Olfaction and vision in host finding by a bark beetle. In: *Mechanism in insect olfaction*. Payne, T. L., Birch, M. and Kennedy, C. (eds.) Oxford Univ. Press, Oxford.
- Payne, T. L., J. C. Dickens & J. V. Richerson 1984 Insect predator-prey coevolution via enantiomeric specificity in a kairomone system. *J. Chem. Ecol.* 10: 487—92.
- Pham-Delegue, M. H., B. Roger, R. Charles & C. Masson 1990a Effet d'une pre-exposition olfactive sur un comportement d'orientation en olfactometre dynamique a quatre voies chez l'abeille (*Aphis mellifica* L.). *Insect Soc.* 37: 181—7.
- Pham-Delegue, M. H., P. Etievant, E. Guichard, R. Marilleau, P. H. Douault, J. Chauffaille & C. Masson 1990b Chemicals involved in honeybee flower relationship. *J. Chem. Ecol.* 16: 3053—65.
- Pickett, J. A., W. Powell, L. J. Wadhams, C. M. Woodcock & A. F. Wright 1991 Biochemical interactions between plant-herbivore-parasitoid. In: *Insect parasitoid*. 4th European workshop-perugia. pp. 1—14.
- Pickett, J. A., L. J. Wadhams, C. M. Woodcock & J. Hardie 1992 The chemical ecology of aphids. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 67—90.
- Powell, W. & Z. Zhang 1983 The reactions of two cereal aphid parasitoids, *Aphidius uzbekistanicus* and *A. ervi* to host aphids and their food-plants. *Physiol. Entomol.* 8: 439—43.
- Price, P. W. 1981 Semiochemicals in evolutionary time. In: *Semiochemicals—their role in pest control*. Nordlund, D. A., Jones, R. L. and Lewis, W. J. (eds.) pp. 251—279. John Wiley, New York.
- Prokopy, R. J. & R. P. Webster 1978 Oviposition deterring pheromone of *Rhagoletis pomonella*—Kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. *J. Chem. Ecol.* 4: 481—94.
- Ramachandran, R. & D. M. Norris 1991 Volatiles mediating plant-herbivore-natural enemy interactions: electroantennogram responses of soybean looper, *Pseudoplusia includens* and a parasitoid, *Microplitis delimonitor*, to green leaf volatiles. *J. Chem. Ecol.* 17: 1665—90.
- Read, D. P., P. P. Feeny & R. B. Root 1970 Habitat selection by the aphid parasite *Diaeresisella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Canadian Entomol.* 102: 1567—78.
- Rhoades, D. F. 1985 Pheromonal communication between plants. *Recent Adv. Phytochem.* 19: 195—218.
- Schneider, D. 1986 Plant recognition by insects: a challenge for neuro-ethological research. In: *Insect-Plant Relationships*, edited by V. Labeyrie, G. Fabres and D. Lachaise. pp. 117—124.

- Schoonhoven, L. M. 1972 Plant recognition by lepidopterous larvae. In: *Insect-Plant Relationship*, ed. H. F. van Emden, pp. 87—99. Oxford Blackwell. 215pp.
- Schoonhoven, L. M. & V. G. Dethier 1966 Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae. *Arch. Neth. Zool.* 16: 497—530.
- Schoonhoven, L. M., W. M. Blaney & M. S. J. Simmonds 1992 Sensory coding of feeding deterrents in phytophagous insects. In: *Insect-Plant Interactions (edited by Elizabeth Bernays)*, CRC Press, pp. 59—79.
- Sheehan, W. & A. M. Shelton 1989 The role of experience in plant foraging by the aphid parasitoid *Diaeresiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae). *J. Insect Behav.* 2: 743—59.
- Staedler, E. 1984 Contact Chemoreception. In: *Chemical Ecology of insect (ed. by Bell, W. J. and Carde, R. T.) Chapman and Hall Ltd.*, pp. 3—35.
- Steinberg, S., M. Dicke & L. E. M. Vet 1993 Relative importance of infochemicals from first and second tritrophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *J. Chem. Ecol.* 19: 47—59.
- Strand, M. R. & S. B. Vinson 1982 Behavioral response of the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* to a kairomone. *Entomol. Exp. Appl.* 31: 308—15.
- Szentesi, A. & T. Jermy 1990 The role of experience in host plant choice by phytophagous insects. In: *Insect-Plant Interactions, E. A. Bernays (ed.) CRC Press, Inc.* pp. 39—74.
- Takabayashi, J., M. Dicke & M. A. Posthumus 1991a Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infected plants: relative influence of plant and herbivore. *Chemoecol.* 2: 1—6.
- Takabayashi, J., M. Dicke & M. A. Posthumus 1991b Induction of indirect defense against spidermites in uninfected lima bean leaves. *Phytochem.* 30: 1459—62.
- Thibout, E., J. Anger & C. Lecomte 1982 Host plant chemicals responsible of attraction and oviposition in *Acrolepiopsis assectella*. In: *Proceeding 5th Int. Sym. Insect-Plant Relationships (edited by Visser, J. H. and Minks, A. K.)* pp. 107—115. Pudoc. Wageningen.
- Thiery, D. & J. H. Visser 1986 Masking of host plant odour in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle. *Entomol. Exp. Appl.* 41: 165—72.
- Thiery, D. & J. H. Visser 1987 Misleading in the Colorado potato beetle with an odour blend. *J. Chem. Ecol.* 13: 1139—46.
- Thompson, M. S. & R. E. Stinner 1990 The safe response of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae): variation among species in host specificity and the effect of conditioning. *Entomophaga* 35: 7—21.
- Tumlinson, J. H., T. C. J. Turlings & W. J. Lewis 1992 The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging *Agricul. Zool. R.* 5: 221—52.
- Tumlinson, J. H., T. C. J. Turlings & W. J. Lewis 1993a Semiochemically mediated foraging behavior in beneficial parasitic insects. *Archives Insect Biochem. Physiol.* 22: 385—91.
- Tumlinson, J. H., W. J. Lewis & L. E. M. Vet 1993b How parasitic wasps find their hosts. *Scientific American* 268: 100—6.
- Turlings, T. C. J. & J. H. Tumlinson 1991 Do parasitoids use herbivore-induced plant chemical defenses to locate hosts? *Florida Entomol.* 74: 42—50.
- Turlings, T. C. J. & J. H. Tumlinson 1992 Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 8399—402.
- Turlings, T. C. J., J. W. A. Scheepmarker, L. E. M. Vet, J. H. Tumlinson & W. J. Lewis 1990a How contact foraging experiences affect the preferences for host-related odors in the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *J. Chem. Ecol.* 16: 1577—89.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson & W. J. Lewis 1990b Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250: 1251—3.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, F. J. Eller & W. J. Lewis 1991a Larval-damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its hosts. *Entomol. Exp. Appl.* 58: 75—82.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, R. R. Heath, A. T. Proveaux, & R. E. Doolittle 1991b Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. *J. Chem. Ecol.* 17: 2235—51.
- Turlings, T. C. J., P. J. McCall, H. T. Alborn & J. H. Tumlinson 1992 Systemic release of vola-

- tiles by herbivore-damaged plants: what possible functions? *Proc. 8th Int. Sym. Insect-Plant Relationships* S. B. J. Menken, J. H. Visser and P. Harrewijn (eds.) pp. 365—366.
- Turlings, T. C. J. P. J. McCall, H. T. Alborn & J. H. Tumlinson 1993 An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. *J. Chem. Ecol.* **19**: 411—25.
- Vet, L. E. M. & A. W. Groenewold 1990 Semiochemicals and learning in parasitoids. *J. Chem. Ecol.* **16**: 3119—35.
- Vet, L. E. M. & M. Dicke 1992 Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Ann. Rev. Entomol.* **37**: 141—72.
- Vet, L. E. M., R. De Jong, W. A. van Giessen & J. H. Visser 1990 A learning-related variation in electroantennogram responses of a parasitic wasp. *Physiol. Entomol.* **15**: 243—7.
- Vinson, S. B. 1975 Source of materials in the tobacco budworm involved in host recognition by the egg-larval parasitoid *Chelonus texanus*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **68**: 381—4.
- Vinson, S. B. 1981 Habitat location. In: *Semiochemicals: their role in pest control*. Nordlund, D. A., Jones, R. L. and Lewis, W. J. (eds) pp. 51—77. John Wiley, New York.
- Vinson, S. B. 1984 Parasitoid-host relationship. In: *Chemical Ecology of Insects*. Bell, W. J. and Carde, R. T. (eds.) London, Chapman and Hall, pp. 205—236.
- Visser, J. H. 1979a Electroantennogram responses of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, to plant volatiles. *Entomol. Exp. Appl.* **25**: 86—97.
- Visser, J. H. 1979b Leaf odor perception and olfactory orientation in the Colorado beetle. In: *Olfaction in the Colorado beetle at the onset of host plant selection*. pp. 88—85. Ph. D. Dissertation. Univ. Wageningen.
- Visser, J. H. 1983 Differential sensory perceptions of plant compounds by insects. In: *Plant resistance to insects*. P. A. Hedin (ed.) ACS Symp. Ser. **208**: 215—30.
- Visser, J. H. 1986 Host odour perception in phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* **31**: 121—44.
- Visser, J. H. 1988 Host plant finding by insects: orientation, sensory input and search patterns *J. Insect Physiol.* **34**: 259—68.
- Visser, J. H. & D. A. Ave 1978 General green leaf volatiles in the olfactory orientation of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomol. Exp. Appl.* **24**: 738—49.
- Visser, J. H. & R. De Jong 1988 Olfactory coding in the perception of semiochemicals. *J. Chem. Ecol.* **14**: 2005—18.
- Visser, J. H. & D. Thiery 1986 Effects of feeding experience on the odour-conditioned anemotaxes of Colorado beetles. *Entomol. Exp. Appl.* **42**: 198—200.
- Waterman, P. G. & S. Mole 1989 Extrinsic factors influencing production of secondary metabolites in plants. In: *Insect-Plant Interactions*. edited by E. A. Bernays. pp. 107—134.
- Weseloh, R. M. 1987 Orientation behavior and effect of experience and laboratory rearing on responses of *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Braconidae) to gypsy moth silk kairomone. *J. Chem. Ecol.* **13**: 1493—502.
- Whitman, D. W. & F. J. Eller 1990 Parasitic wasps orientation to green leaf volatiles. *Chemoecol.* **1**: 69—75.
- Yan, F.-S. & J. H. Visser 1982 Electroantennogram responses of the responses of the cereal aphid *Sitobion avenae* to plant volatile components. *Proc. 5th Int. Sym. Insect-Plant Relationships*. pp. 387—88.
- Zaborski, E., P. E. A. Teal & J. E. Laing 1987 Kairomone-mediated host finding by the spruce budworm eggparasite, *Trichogramma minutum*. *J. Chem. Ecol.* **13**: 113—22.
- Zeringue, H. J. 1987 Changes in cotton leaf chemistry induced by volatile elicitors. *Phytochem.* **26**: 1357—60.

THE ROLE OF PLANT VOLATILES IN TRITROPHIC INTERACTIONS AMONG PHYTOPHAGOUS INSECTS, THEIR HOST PLANTS AND NATURAL ENEMIES

Du YONG-JUN YAN FU-SHUN

(Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing 100080)

This paper is a review on recent progress in the researches on the role played by plant volatiles in tritrophic interactions among phytophagous insects, their host plants and natural enemies. It summarizes information in the following areas: 1. the physical and chemical characteristics of plant volatiles, 2. the role of plant volatiles in host selection of phytophagous insects and their natural enemies, their reception by olfactory receptors, and the olfactory code and information processing of stimulating signals, 3. synergism of plant volatiles with insect pheromones, 4. production of plant volatiles induced by herbivore-feeding and their significance in the indirect defence of host plants, and 5. odor learning of phytophagous insects and their natural enemies. Presumably to understand the plant volatiles and their role in the interactions can provide the basis in the design of some types of program for insect pest control. Possible application in future pest control is discussed.

Key words plant volatiles—host selection—olfactory perception—odor learning