



崔少伟, 马超, 张燕, 白强, 陈红松, 臧连生, 周忠实. 广聚萤叶甲取食对豚草挥发物组分的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (4): 1023 - 1033.

广聚萤叶甲取食对豚草挥发物组分的影响

崔少伟^{1,2}, 马超², 张燕², 白强^{2,3}, 陈红松⁴, 臧连生¹, 周忠实^{2*}

(1. 吉林农业大学植物保护学院, 长春 130118; 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; 3. 云南农业大学植物保护学院, 昆明 650201; 4. 广西壮族自治区农业科学院植物保护研究所, 广西农作物病虫害生物学重点实验室, 南宁 530007)

摘要: 植物在遭受植食性昆虫为害后, 会系统地释放虫害诱导挥发物 (HIPVs)。为探明广聚萤叶甲取食对豚草挥发物组分的影响, 本研究采用动态顶空吸附法和气相色谱-质谱联用仪 (GC-MS), 收集并分析了豚草在受机械损伤和受广聚萤叶甲取食损伤前后挥发物组分及相对含量的变化。结果表明, 豚草健康植株与损伤植株的挥发物组分和相对含量具有明显的差异。与健康植株相比, 受机械损伤后的豚草挥发物中新出现了乙酸芳樟酯、桉树醇、十二醛、 γ -木罗烯、植物醇、 β -波旁烯, 这些化合物在受损后立即释放, 表明它们是组成型豚草挥发性有机化合物 (VOCs); 受取食损伤后, 挥发物中大根香叶烯 D 的相对含量显著增加, 表明大根香叶烯 D 为诱发型 VOCs; 而较于健康植株和机械损伤植株, 取食损伤后的豚草 VOCs 中增加了桉烯、辛醛、 β -罗勒烯、香茅醇, 表明这些化合物为 HIPVs。此外, 机械损伤与取食损伤对豚草 VOCs 组分的影响有所不同。受机械损伤后, 挥发物的种类减少后 (损伤后第 3 天) 很快又恢复到健康水平, 而受取食损伤后, VOCs 的种类逐渐减少 (损伤后 3 d 内)。受损后不同时期挥发物的种类和相对含量亦有显著差异。受损后的早期 (1 d), 释放的多为一些豚草绿叶性物质, 而在后期有一些诱导物释放。本研究结果为利用豚草 VOCs 和 HIPVs 组分提高广聚萤叶甲对豚草的防控效果奠定了重要基础。

关键词: 豚草; 广聚萤叶甲; 机械损伤; 挥发物; 物质鉴定

中图分类号: Q968.1; S476

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 04-1023-11

Effects of herbivory by the leaf beetle *Ophraella communa* on volatile compounds of the invasive common ragweed *Ambrosia artemisiifolia*

CUI Shao-Wei^{1,2}, MA Chao², ZHANG Yan², BAI Qiang^{2,3}, CHEN Hong-Song⁴, ZANG Lian-Sheng¹, ZHOU Zhong-Shi^{2*} (1. College of Plant Protection, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 4. Guangxi Key Laboratory for Biology of Crop Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China)

Abstract: Plants can systematically release herbivore-induced plant volatiles (HIPVs) after being damaged by herbivorous insects. To understand the effects of herbivory by the leaf beetle *Ophraella communa* on volatile compounds of the invasive common ragweed *Ambrosia artemisiifolia*, the changes of

基金项目: 国家自然科学基金 (31672089)

作者简介: 崔少伟, 男, 1993 年生, 硕士研究生, 研究方向为天敌行为生态学, E-mail: shaowei_cui@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 周忠实, 男, 博士, 研究员, 研究方向为入侵物种适应性与防控, E-mail: zhouzhongshi@caas.cn

收稿日期 Received: 2020-05-05; 接受日期 Accepted: 2020-05-21

volatile compounds and relative contents of common ragweed before and after mechanical and feeding damages by the beetle were collected and analyzed by dynamic headspace adsorption and gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). The results showed that there were significant differences in the volatile compounds and relative contents between healthy and damaged plants. Compared with healthy plants, mechanically damaged plants instantly released Linalyl acetate, Eucalypto, Dodecanal, Phytol, γ -Muurolen, phytol and β -Bourbonene, suggesting that these compounds were constitutive volatile organic compounds (VOCs). After being damaged by feeding, the plant increased relative contents of Germacrene D, suggesting its inducing VOCs. Compared with healthy plants and mechanically damaged plants, the feeding damaged plant released unique chemical including sabinene, octanal, β -Ocimene and Citronellol, suggesting that they were induced by the feeding treatment, these volatiles were HIPVs. Moreover, the effects of mechanical damage and feeding damage had differential effects on ragweed, the former causing a rapid decrease in volatiles released post damage back to the level of healthy plants at 3 days while the latter effecting a gradual decrease in volatiles. In addition, temporal pattern of volatile release differed between mechanical and feeding damage, with the volatiles of green leaves being released at an early stage after mechanical damage while at a late stage after feeding damage. The results from this study suggested that the common ragweed plants could be induced to release volatiles in response to feeding damage by specialist herbivore *O. communa*.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*; *Ophraella communa*; mechanical damage; volatile; identification

豚草 *Ambrosia artemisiifolia* L., 隶属于菊科 Asteraceae, 系一年生直立草本植物, 原产于北美, 是一种世界性恶性杂草 (Crockett, 1977; Kovalev, 1989)。上个世纪 30 年代豚草入侵我国 (Zhou *et al.*, 2010), 现已扩散至我国大部分省市 (赵晨晨等, 2017)。在我国, 已知的外来入侵植物已超过百种, 豚草是其中影响最大、分布最广的生态入侵植物之一 (王建军等, 2006)。在入侵地, 该草因逃离了天敌等生物因子的制约, 种群快速发展, 并暴发成灾 (周忠实等, 2015)。豚草植株高大, 遮挡阳光, 压抑作物, 阻碍农业操作, 并与农作物争夺水肥, 严重影响作物产量; 且该草植株可产生化感物质, 抑制本地植物与农作物生长 (强胜和曹学章, 2000; Brückner *et al.*, 2001); 其混杂在牧草里, 畜禽取食后会降低肉、蛋的质量 (赵敏, 2003), 对农牧业造成巨大的经济损失 (Clewis *et al.*, 2001)。同时, 该草极易在入侵生境中形成单优势种群, 影响当地生物多样性, 破坏自然生态平衡 (刘静玲等, 1997); 豚草花粉能引起人类的过敏反应 - 枯草热, 严重时, 会引起并发性肺气肿、肺心病, 甚至导致死亡 (Gerber *et al.*, 2011), 严重威胁人类健康 (Chalchat *et al.*, 2004)。在我国豚草生物防治研究过程中, 研究人

员偶然发现了广聚萤叶甲 *Ophraella communa* Lesage, 该叶甲属于鞘翅目 Coleoptera 叶甲科 Chrysomelidae, 原产于北美 (孟玲和李保平, 2005), 其整个生活史都在豚草上完成, 以幼虫和成虫群集取食豚草, 严重时可将整株叶片取食殆尽 (孟玲和李保平, 2005; 孟玲等, 2007)。目前, 在美国、加拿大、墨西哥、日本、韩国、意大利、法国和中国, 该叶甲可明显地抑制豚草的种群数量 (Chen *et al.*, 2018), 是豚草重要的专一性有效生防天敌 (Zhou *et al.*, 2014)。

植物可通过多种途径向周围环境释放信号, 而通过释放挥发性有机化合物 (VOCs, volatile organic compounds) 是其中最为重要的方式 (Snoeren *et al.*, 2007)。植物 VOCs 在植物 - 草食性昆虫 - 天敌 3 个层次的营养关系、植物 - 植物相互作用中的挥发性信号以及植物适应性变化中具有极其重要的作用。VOCs 可直接影响草食动物寄主选择、产卵和求偶时的行为 (Wei *et al.*, 2008)。同时, 在植物与植食性昆虫长期协同进化过程中, 植物在受植食性昆虫的为害胁迫时逐步形成了诱导性防御反应 (穆丹等, 2010), 即当植物遭受植食性昆虫的进攻时, 会释放虫害诱导的 VOCs, 称为虫害诱导物 (HIPVs, herbivore -

induced plant volatiles) (Kim and Felton, 2013)。HIPVs 组分不但可以阻止害虫取食为害, 而且能作为互利索引诱捕食性或寄生性天敌, 达到间接防御的目的 (McCormick *et al.*, 2012; Menzel *et al.*, 2014)。研究发现, 植食性昆虫的为害是 HIPVs 产生的必要条件, 且其释放具有明显的滞后反应, 如棉花在被甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 幼虫或美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 幼虫为害后第 2 天才大量释放 HIPVs (许再福, 2000), 劳氏粘虫 *Mythimna loreyi* 和直纹稻苞虫 *Parnara guttata* 在为害水稻后的第 2 天和 3 天显著释放 HIPVs (Sobhy *et al.*, 2017), 但并非所有植食性昆虫的取食都能引致植物释放 HIPVs, 如小麦瘦蚊 *Mayetiola destructor* 的幼虫取食小麦后, 小麦释放的 VOCs 并未发生改变 (Tooker and De, 2007)。诸多研究表明, 大多数植物 VOCs 和 HIPVs 还对昆虫的性信息素以及聚集信息素具有增效作用 (王香萍等, 2010)。植物 VOCs 和 HIPVs 影响植食性昆虫的寄主选择、求偶、产卵以及进食等, 而植食性天敌昆虫的这些行为则直接影响其对杂草的防控效果, 因此, 研究入侵杂草 VOCs 和 HIPVs 具有极其重要的意义。然而, 目前对虫害诱导的植物挥发物的研究主要集中于农作物、植食性害虫以及害虫天敌之间的关系 (Turlings *et al.*, 1990; 娄永根和程家安, 1996; Rapusas *et al.*, 1996; Fatouros *et al.*, 2008), 对生防天敌昆虫为害影响杂草 VOCs 和 HIPVs 组分的研究却鲜有报道。

本研究采用动态顶空收集装置收集了不同处理的豚草植株挥发物, 利用气相色谱-质谱联用技术 (GC-MS) 对挥发物进行定性和相对定量分析, 以期为利用豚草挥发物提高广聚萤叶甲对豚草的防治效果奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 供试植物与昆虫

豚草种子采自广西壮族自治区来宾市兴宾区蒙村镇, 将种子播撒于营养钵内育苗, 待幼苗生长至高 5 cm 左右移栽到塑料花盆 (10 cm × 10 cm), 置于广西农业科学院植物保护研究所网室内集体栽培, 待其生长至高 40 cm 左右时, 选取健康、长势良好的植株带回实验室 (26 ± 1°C、L:

D = 14 h: 10 h), 置于养虫笼 (60 cm × 50 cm × 80 cm) 内用于饲养试虫和挥发物的提取。

广聚萤叶甲成虫于 2019 年 6 月采自广西壮族自治区来宾市象州县金鸡镇野外豚草植株上, 带回实验室在体视解剖镜下辨别雌雄, 后饲养于养虫笼笼罩的豚草植株上, 每个虫笼放置 6 株豚草, 每株豚草接 3 对成虫, 待成虫产卵后, 移出带卵豚草, 放入新的豚草, 每株豚草保留 40 粒卵, 放置于新养虫笼内饲养至化蛹, 将老熟的蛹剪下置于养虫盒内集中羽化, 如此饲养至第 5 代。羽化的成虫立即分辨雌雄, 分开饲养至 4~5 日龄, 挑选健康、个体大小一致、活跃的叶甲用于试验, 饲养环境: 温度 26 ± 1°C, 相对湿度 70% ± 10%, 光周期 L:D = 14 h: 10 h。

1.2 试验方法

1.2.1 不同处理豚草挥发物的收集

豚草植株的处理方法: (1) 健康植株: 株高 40 cm 完好无损的盆栽豚草植株; (2) 机械损伤植株: 在挥发物收集 24 h 前, 用甲醇洗过的解剖剪在健康植株上剪伤 6 个叶片, 每个叶片周围剪出 5 个 1 cm 长的切口, 并在挥发物提取之前再损伤一次 (Dickens *et al.*, 2002); (3) 叶甲取食植株: 将广聚萤叶甲雌、雄虫各取 25 头接于健康植株上取食为害 1 d, 并在收集挥发物前清除叶甲及其粪便。各处理豚草挥发物的收集采用动态顶空吸附法, 吸附装置连接顺序为: 送气泵 - 干燥塔 (净化空气) - 流量计 - 洗气瓶 (净化、湿润空气) - 玻璃缸 (直径 20 cm, 高 45 cm) - 吸附柱 (内径 0.8 cm, 长 12 cm, 内填充 200 mg Porapak Q 吸附剂) - 流量计 - 抽气泵, 各部分之间用医用胶管连接, 玻璃缸进气口气流为 400 mL/min, 出气口气流为 400 mL/min, 装置具体情况如图 1。

挥发物收集前, 先将各处理盆栽植株的花盆底部用 2 层锡箔纸包被, 后置于玻璃缸内, 分别收集健康植株, 机械损伤植株、取食损伤植株损伤后 1 d、2 d、3 d 的挥发物; 在整个收集过程中, 收集装置置于豚草栽培环境中; 各处理下挥发物均收集 24 h, 每 8 h 换一次吸附柱, 每个处理重复 3 次; 将换下的吸附柱用 1 mL 色谱纯正己烷洗脱, 接入 2 mL 接样瓶中; 将得到的洗脱液在氮吹仪下浓缩, 每个样品由 3 mL 浓缩至 1 mL; 保存于 -20°C, 用于鉴定。

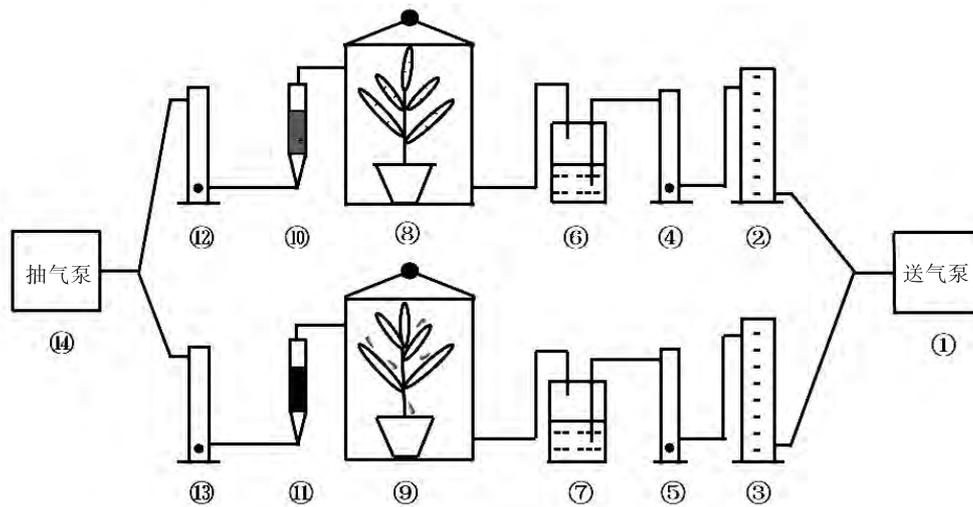


图1 动态顶空收集装置

Fig. 1 Dynamic headspace collection device

注: ①, 送气泵; ②、③, 干燥塔 (内装活性炭); ④、⑤, 流量计; ⑥、⑦, 洗气瓶; ⑧、⑨, 玻璃缸/玻璃罐; ⑩、⑪, 吸附柱; ⑫、⑬, 流量计; ⑭, 抽气泵。Note: ①, air pump; ② and ③, drying tower; ④ and ⑤, flowmeter; ⑥ and ⑦, gas washing bottle; ⑧ and ⑨, glass jar; ⑩ and ⑪, adsorption column; ⑫ and ⑬, flowmeters; ⑭, suction pump.

1.2.2 豚草虫害诱导物的 GC-MS 分析

采用岛津 6890N 气相色谱-质谱联用仪 (GC-MS, gas chromatography-mass spectrometry) 对收集的挥发物样品进行组分分析。取 2 μL 收集的样品注入岛津气相色谱仪 (GC) 进行分析, GC 配备有 Rtx-5MS 毛细管柱 (交联 PH 为 5%, 薄膜厚度 0.25 μm , 长 30 m, 内径 0.25 mm) 和火焰离子化检测器 (FID)。气相色谱条件为: 进样口温度 250 $^{\circ}\text{C}$, 无分流进样, 升温程序为: 50 $^{\circ}\text{C}$ 保持 2 min, 以 10 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升温至 220 $^{\circ}\text{C}$, 再以 3 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 上升到 250 $^{\circ}\text{C}$, 保持 2 min。进样量为 3 μL , 载气 N_2 3 mL/min, 电离能量 70 eV, 质量扫描范围 50 ~ 600 amu。

利用岛津 GC-MS 再解析软件, 通过核对 NIST14 谱库, 对挥发物的离子谱图的峰进行定性分析; 采用峰面积归一化法进行相对定量分析, 得出各挥发性组分的相对强度。

1.3 数据分析

豚草受损后不同时期挥发物相对含量之间的差异显著性用单因素方差 (ANOVA) 分析法以及 Duncan 多重比较法分析各组间的配对比较, 差异显著水平为 $P < 0.05$; 采用独立样本 t 检验分析两种损伤方式挥发物相对含量之间的差异显著性, 差异显著水平为 $P < 0.05$ 。利用 Excle 2010 计算各

挥发物的相对含量; 使用统计软件 SPSS 21.0 进行数据分析。

2 结果与分析

利用气相色谱-质谱联用仪 (GC-MS) 对不同处理豚草植株挥发物进行分析, 获得色谱图, 健康植株与机械损伤后 1 d、2 d、3 d 和取食损伤后 1 d、2 d、3 d 植株间所含物质种类和含量均存在差异 (图 1)。

机械损伤和广聚萤叶甲取食损伤对豚草挥发性化合物的种类具有一定的影响。健康豚草植株释放的挥发物中鉴定出 24 种化合物; 受机械损伤后 1 d、2 d、3 d 释放的挥发物中分别鉴定出 25、16 和 21 种化合物, 随机械损伤后时间的推移, 挥发物的数量呈先减少后增多的趋势; 广聚萤叶甲取食损伤后 1 d 的植株挥发物中鉴定出 22 种化合物, 在损伤后 3 d 植株挥发物中鉴定出 17 种化合物。豚草健康及受损植株挥发物中所鉴定的化合物大多数为萜烯类化合物, 另外还有少量醇类、醛类和酯类化合物 (表 1)。

实验结果表明 (如表 1), 不同的损伤方式对豚草挥发物组分与相对含量具有显著影响。与机械损伤相较, 受取食损伤的豚草植株挥发物中增

表 1 不同处理下豚草挥发性成分的相对含量
Table 1 Relative content of volatiles from *Ambrosia artemisiifolia* plants under different damage treatments

化合物 Compounds	CAS 号 CAS No.	健康植 Healthy plants	损伤后 1 d 1 d after damage		损伤后 2 d 2 d after damage		损伤后 3 d 3 d after damage	
			机械损伤 Mechanical damage	取食损伤 Feeding damage	机械损伤 Mechanical damage	取食损伤 Feeding damage	机械损伤 Mechanical damage	取食损伤 Feeding damage
圣亚麻三烯 Santolina triene	2153-66-4	22.24 ± 4.98	21.58 ± 4.03 Aa	3.85 ± 2.64 Ba	38.34 ± 11.11 Aa	5.45 ± 3.38 Ba	22.35 ± 2.32 Aa	6.02 ± 2.99 Ba
γ-松油烯 gamma-Terpinene	99-85-4	0.44 ± 0.31	ND	ND	ND	0.15 ± 0.04 a	ND	0.64 ± 0.36 a
水芹烯 alpha-Phellandrene	99-83-2	0.33 ± 0.31	ND	ND	ND	ND	ND	ND
α-蒎烯 alpha-Pinene	80-56-8	5.94 ± 1.91	4.53 ± 1.88 Aa	2.00 ± 0.83 Aa	7.27 ± 5.76 Aa	3.90 ± 1.82 Aa	8.83 ± 3.25 Aa	7.31 ± 1.74 Aa
莰烯 Camphene	79-92-5	2.57 ± 0.57	1.63 ± 0.16 Aa	0.89 ± 0.35 Aa	3.16 ± 1.30 Aa	1.39 ± 0.61 Aa	2.44 ± 1.09 Aa	1.47 ± 0.48 Aa
乙酸芳樟酯 Linalyl acetate	115-95-7	ND	1.91 ± 0.84	ND	ND	1.91 ± 0.51 a	ND	0.78 ± 0.68 a
桉烯 Sabinene	3387-41-5	ND	ND	1.40 ± 0.37 a	ND	ND	ND	2.14 ± 0.53 a
β-蒎烯 beta-Pinene	127-91-3	4.98 ± 1.24	5.31 ± 3.48 Aa	4.57 ± 3.29 Aa	3.73 ± 1.46 Aa	3.67 ± 1.05 Aa	4.58 ± 2.07 Aa	4.24 ± 1.10 Aa
月桂烯 beta-Myrcene	123-35-3	1.26 ± 0.43	2.79 ± 2.54 Aa	5.12 ± 3.42 Aa	1.11 ± 0.50 Aa	1.64 ± 0.71 Aa	2.12 ± 1.25 Aa	1.96 ± 0.96 Aa
(E)-Myroxide	28977-57-3	22.60 ± 12.35	8.14 ± 4.80 Aa	12.07 ± 10.24 Aa	10.24 ± 10.23 Aa	16.28 ± 13.42 Aa	10.12 ± 10.10 Aa	17.04 ± 12.31 Aa
乙酸叶醇酯 3-Hexenyl Acetate	3681-71-8	0.64 ± 0.56	15.90 ± 0.13	ND	ND	ND	ND	ND
D-柠檬烯 D-Limonene	5989-27-5	7.31 ± 2.00	9.53 ± 6.34 Aa	13.29 ± 4.39 Aa	1.88 ± 0.33 Ba	8.25 ± 2.65 Aa	4.35 ± 2.86 Aa	9.15 ± 3.26 Aa
桉树醇 Eucalyptol	470-82-6	ND	0.49 ± 0.46 a	ND	0.99 ± 0.50 Aa	0.54 ± 0.53 Aa	0.36 ± 0.36 Aa	0.57 ± 0.55 Aa
辛醛 Octanal	124-13-0	ND	ND	ND	ND	ND	ND	0.32 ± 0.29
β-罗勒烯 β-Ocimene	13877-91-3	ND	ND	1.30 ± 0.89	ND	ND	ND	ND
2, 6-二甲基-7-辛烯-2-醇 2, 6-Dimethyl-7-octen-2-ol	18479-58-8	0.45 ± 0.45	ND	ND	ND	ND	ND	ND
芳樟醇 Linalool	78-70-6	0.38 ± 0.34	0.92 ± 0.73	ND	ND	0.18 ± 0.11	ND	ND
马鞭烯醇 Verbenol	473-67-6	ND	ND	ND	ND	ND	0.07 ± 0.03	ND
樟脑 Camphor	76-22-2	2.00 ± 1.42	0.98 ± 0.65 a	ND	1.38 ± 0.90 Aa	0.16 ± 0.07 A	0.96 ± 0.74 a	ND
异龙脑 Isoborneol	124-76-5	ND	ND	ND	ND	ND	0.23 ± 0.23	ND

续表 1 Continued table 1

化合物 Compounds	CAS 号 CAS No.	健康植 Healthy plants	损伤后 1 d 1 d after damage			损伤后 2 d 2 d after damage			损伤后 3 d 3 d after damage		
			机械损伤 Mechanical damage	取食损伤 Feeding damage	机械损伤 Mechanical damage	取食损伤 Feeding damage	机械损伤 Mechanical damage	取食损伤 Feeding damage	机械损伤 Mechanical damage	取食损伤 Feeding damage	
			0.25 ± 0.25	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
十二醛 Dodecanal	112-54-9	ND	0.25 ± 0.25	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
癸醛 Decanal	112-31-2	2.78 ± 1.37	2.20 ± 2.13 A	0.16 ± 0.13 A	0.67 ± 0.31	ND	ND	ND	ND	ND	ND
乙酸龙脑酯 Bornyl acetate	76-49-3	0.43 ± 0.09	0.26 ± 0.07 A	0.31 ± 0.09 Aa	0.34 ± 0.07 a	ND	ND	ND	ND	ND	ND
香茅醇 Citronellol	106-22-9	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	0.23 ± 0.07	ND
γ-榄香烯 gamma-Elementen	29873-99-2	ND	ND	0.75 ± 0.28	0.36 ± 0.12 a	ND	ND	0.17 ± 0.17 a	ND	ND	ND
植物醇 Phytol	150-86-7	ND	0.30 ± 0.13 A	0.19 ± 0.07 Aa	ND	2.81 ± 1.41 a	ND	ND	ND	ND	ND
β-波旁烯 beta-Bourbonene	5208-59-3	ND	0.09 ± 0.08 Aa	0.07 ± 0.02 Ba	ND	0.40 ± 0.33 a	0.07 ± 0.05 a	ND	ND	ND	ND
β-榄香烯 beta-Elementene	515-13-9	1.72 ± 0.61	1.34 ± 0.46 Aa	1.99 ± 0.84 A	0.72 ± 0.21 a	ND	ND	0.69 ± 0.51 a	ND	ND	ND
长叶烯 Longifolene	475-20-7	6.26 ± 1.77	2.74 ± 0.28 Aa	4.16 ± 2.01 Aa	6.83 ± 2.56 Aa	9.39 ± 3.06 Aa	4.82 ± 1.89 Aa	10.35 ± 3.83 Aa	ND	ND	ND
(E)-β-法呢烯 (E)-beta-Farnesene	18794-84-8	2.86 ± 2.86	0.91 ± 0.45	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
反式石竹烯 beta-Caryophyllene	87-44-5	5.46 ± 1.03	5.48 ± 0.21 Aa	9.48 ± 2.54 Aa	6.08 ± 0.84 Ba	13.00 ± 4.16 Aa	5.71 ± 0.70 Aa	12.61 ± 4.55 Aa	4.28 ± 2.33 Aa	ND	ND
胡萝卜醇 Carotol	465-28-1	3.46 ± 1.44	1.49 ± 0.13 a	ND	ND	4.58 ± 1.76 a	2.33 ± 1.03 Aa	4.28 ± 2.33 Aa	ND	ND	ND
古巴烯 beta-copaene	18612-33-4	ND	ND	2.94 ± 0.82 a	ND	4.26 ± 1.42 a	2.08 ± 0.21	ND	ND	ND	ND
β-柏木烯 beta-Cedrene	546-28-1	2.11 ± 0.85	ND	ND	0.72 ± 0.71	ND	ND	ND	ND	ND	ND
γ-木罗烯 gamma-Muuroleone	24268-39-1	ND	1.70 ± 0.23	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
反式 α-香柠檬烯 trans-alpha-Bergamotene	13474-59-4	3.28 ± 2.20	0.94 ± 0.46 A	1.56 ± 0.47 A	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
萹草烯 Humulene	6753-98-6	0.74 ± 0.74	ND	4.44 ± 0.96	ND	ND	7.72 ± 3.08	ND	ND	ND	ND
大根香叶烯 D Germacrene D	23986-74-5	5.15 ± 1.09	12.48 ± 2.33 Ba	23.50 ± 8.48 Aa	15.70 ± 7.25 Aa	21.02 ± 7.89 Aa	14.67 ± 7.25 Aa	20.87 ± 7.96 Aa	ND	ND	ND
石竹素 Caryophyllene oxide	1139-30-6	ND	ND	4.02 ± 1.23	0.10 ± 0.10 a	ND	1.79 ± 1.41 a	ND	ND	ND	ND
未知 Unknow	Unknow	7.17 ± 1.74	1.10 ± 0.62	1.47 ± 1.22	0.66 ± 0.41	ND	3.55 ± 0.92	ND	ND	ND	ND

注: ND, 未检测到 Undetectable; 表中数据为平均值 ± 标准误差 (n = 3); 同一行数据后标有不同大写字母表示豚草受损后相同时间不同损伤方式下释放挥发物的相对含量差异显著 (P < 0.05), 不同小写字母表示受相同损伤方式后不同时间释放的挥发物的相对含量差异显著 (P < 0.05)。Note: Data in the table were mean ± Standard error (n = 3). Different capital letters after the same row of data indicated that the relative content of volatiles released by *A. artemisiifolia* at same time and in different ways was significantly different (P < 0.05). Different lowercase letters indicated that the relative content of volatiles released at different time after same injury was significantly different (P < 0.05).

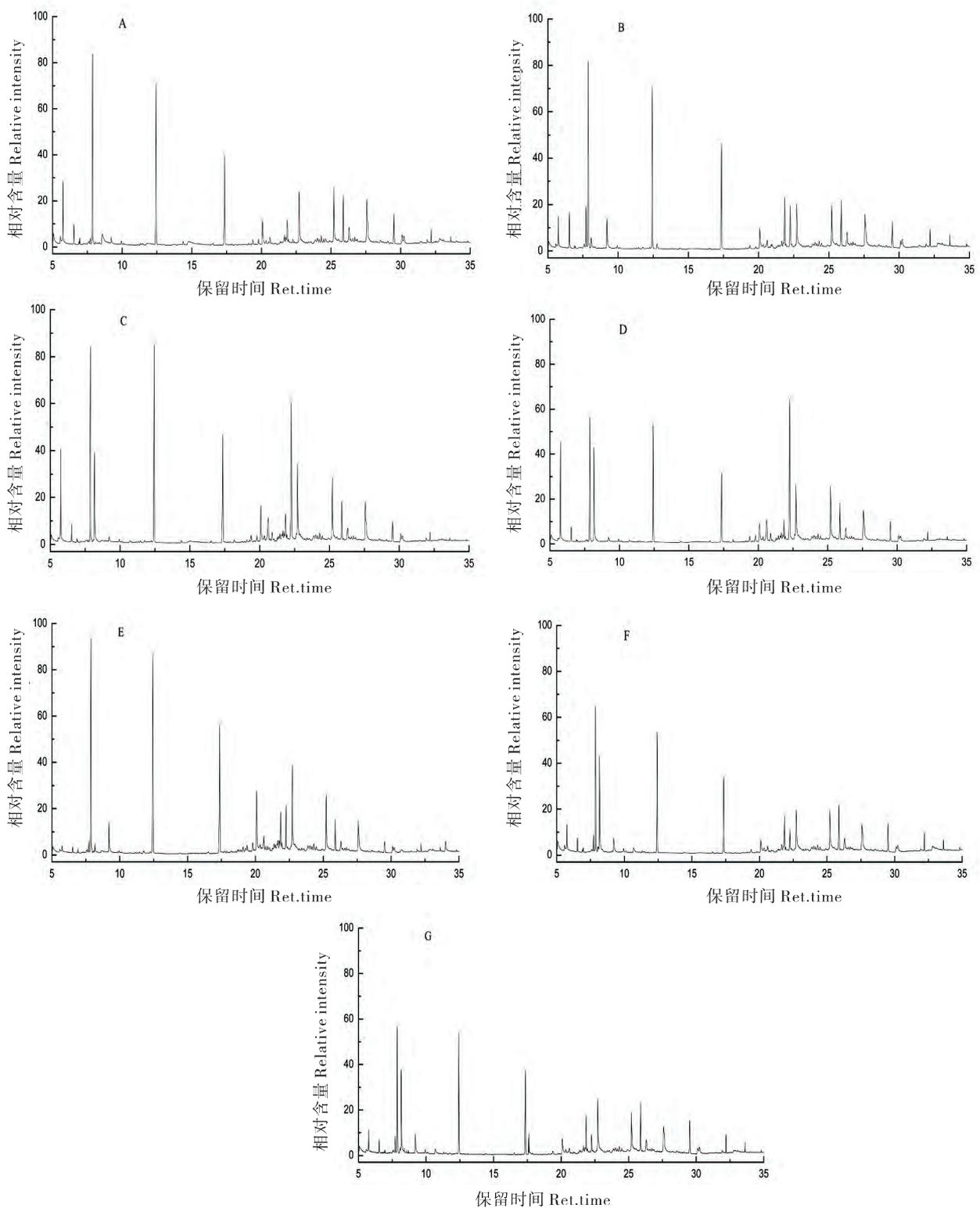


图2 不同处理下豚草植株挥发物色谱图

Fig. 2 TIC of volatiles from *Ambrosia artemisiifolia* plants under different damage treatments

注: A, 健康植株; B, 机械损伤后 1 d; C, 机械损伤后 2 d; D, 机械损伤后 3 d; E, 取食损伤后 1 d; F, 取食损伤后 2 d; G, 取食损伤后 3 d。Note: A, Healthy plants; B, 1 d after mechanical damage; C, 2 d after mechanical damage; D, 3 d after mechanical damage; E, 1 d after feeding damage; F, 2 d after feeding damage; G, 3 d after feeding damage.

加了桉烯、 β -罗勒烯和香茅醇; 在机械损伤植株挥发物中检测到了十二醛、异龙脑和 γ -木罗烯, 而这些化合物并未在取食损伤植株中检测到; 圣亚麻三烯在机械损伤植株挥发物中的相对含量显著高于取食损伤植株中的相对含量 ($F = 0.967$, $df = 4$, $P = 0.02$), 而大根香叶烯 D 在取食植株挥发物中的含量显著高于机械损伤植株中的含量 ($F = 3.286$, $df = 4$, $P = 0.049$); 此外, 挥发性化合物乙酸叶醇酯和 (E)- β -法呢烯在健康植株挥发物中存在, 但受损伤的植株中并未检测到。

由实验结果 (表 1) 可知, 豚草受相同方式的损伤 (机械损伤或取食损伤) 后的不同时间挥发物组分之间具有显著差异。机械损伤下, 化合物乙酸芳樟酯、十二醛、植物醇、 β -波旁烯、 γ -木罗烯只在机械损伤后 1 d 的植株挥发物中检测到, 并未在 2 d、3 d 的挥发物中检测到; 乙酸叶醇酯在植株受机械损伤后的相对含量显著增大 ($F = 2.634$, $df = 2$, $P = 0.001$), 但癸醛 ($F = 1.393$, $df = 4$, $P = 0.83$)、乙酸龙脑酯 ($F = 4.525$, $df = 4$, $P = 0.56$) 和 (E)- β -法呢烯 ($F < 0.001$, $df = 4$, $P = 0.99$) 在健康植株与损伤后 1 d 植株中的相对含量并无显著变化, 这 4 种化合物均未在损伤后 2 d 和 3 d 的植株挥发物中检测到; 挥发性化合物马鞭烯醇、异龙脑、古巴烯、芳樟醇、反式 α -香柠檬烯、石竹素只存在于受损后 2 d、3 d 的植株挥发物中, 未在健康植株和受损后 1 d 植株挥发物中检测到。取食损伤下, 在损伤后的早期 (1 d), 与健康植株相比, 受损植株挥发物中增加了挥发性化合物桉烯、 β -罗勒烯、 γ -榄香烯、植物醇、 β -波旁烯、 β -榄香烯、古巴烯、石竹素; 有一些化合物在植株受损后表现出滞后释放, 如乙酸芳樟酯、辛醛、香茅醇存在于受损后 2 d、3 d 的植株挥发物中, 并未在健康植株与受损后 1 d 的植株挥发物中检测到。

3 讨论与结论

无论在适宜条件还是外界胁迫下, 植物都会释放大量的 VOCs (Douma *et al.*, 2019)。同时, 植物 VOCs 的组分与含量还受到植物种类、发育阶段、N 素等以及环境因素 (如光照、温度、湿度等) 的影响 (李洪远等, 2015)。当植物遭受昆虫取食时, 其 VOCs 的组分以及释放量均会受到较大的影响 (李洪远等, 2015), 并会有 HIPVs 释放。

HIPVs 的组成十分复杂, 通常有烷烃类、烯烃类、醇类、醛类、酮类、醚类、酯类以及羧酸类化合物等 (D'Alessandro and Turlings, 2006)。根据产生方式的不同, HIPVs 可分为 3 类: 组成型、诱发型和新形成化合物 (Degenhardt and Lincoln, 2006)。本研究发现, 豚草在遭受机械损伤和广聚萤叶甲取食损伤后释放了一些新的化合物, 与健康植株相比, 机械损伤后早期 (1 d) 的植株挥发物成分中新出现了乙酸芳樟酯、桉烯醇、十二醛、 γ -木罗烯, 以及机械损伤和取食损伤均有的植物醇、 β -波旁烯, 这些化合物在受损后立即释放, 可能因其原本存在于豚草植株中, 而叶甲取食也会造成机械损伤, 表明这些化合物为组成型 VOCs; 在机械损伤 2 d 和 3 d 后, 豚草挥发物中检测到了马鞭烯醇、异龙脑。研究发现, 受损植物挥发物中的萜类化合物的种类和相对含量均高于健康植株的挥发物, 而绿叶性物质的相对含量变化则不明显 (姜永根和程家安, 2000)。豚草受损后, 大多数存在于健康植株中的挥发性化合物的相对含量没有明显变化, 只有挥发性化合物乙酸叶醇酯、D-柠檬烯、反式石竹烯、大根香叶烯 D 的相对含量在受损后增加, 尤其是大根香叶烯 D 的相对含量在受广聚萤叶甲取食损伤后显著增加, 表明大根香叶烯 D 为诱发型 VOCs。相较于健康植株和机械损伤植株, 广聚萤叶甲取食损伤的豚草挥发物中增加了桉烯、 β -罗勒烯、辛醛、香茅醇, 表明这 4 种化合物是 HIPVs 组分。本研究中分析得到的这些 HIPVs 化合物皆属于烯烃、醇、醛、酯类, 与已鉴定类别相同。多种植食性昆虫取食后, 其寄主都能释放 (E)- β -罗勒烯、(E)- β -石竹烯、(E)- β -法呢烯等萜类化合物, 对植食性昆虫的天敌具有吸引作用 (Degenhardt *et al.*, 2003)。豚草经广聚萤叶甲取食后诱导产生了 β -罗勒烯, 其与 (E)- β -罗勒互为异构, 或有相似的功能。

植物在遭受虫害后, HIPVs 的释放具有系统性, 即植物受害后, 无论受害部位还是未受害部位都会释放 HIPVs (Rodriguez-Saona *et al.*, 2001), 且植物的叶、花以及根部均可释放 (D'Alessandro and Turlings, 2006)。HIPVs 对前来取食的昆虫具有拒避、拒食以及毒杀作用, HIPVs 亦可招引植食性昆虫的天敌 (Yan and Wang, 2006), 甚至对捕食性线虫具有吸引作用 (Rasmann *et al.*, 2008; Rasmann and Turlings, 2011)。有研究发现, 在一个商业啤酒花场中用水杨酸甲酯 (MeSA) 作为诱

饵, 啤酒花上二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 的数量急剧下降, 而 5 种捕食性昆虫 (*Chrysopa nigricornis*, *Hemerobius* sp., *Deraeocoris brevis*, *Stethorus punctum picipes*, *Orius tristicolor*) 的数量显著增加 (James and Price, 2004), 这样降低了植物的受害程度, 克服了植物无移动能力的限制。除了直接和间接的防御外, 一些植物释放 HIPVs 还具有在植株间传递伤害信息的功能 (Vrkočová, 2000; Blanka, 2005; Timilsena et al., 2020), 并可以在基因或代谢物水平上影响邻近的组织或植物, 这在拟南芥、烟草烟草和番茄中得到了验证 (Yao et al., 2011; Sugimoto et al., 2014)。Sobhy 等 (2017) 研究发现, 与机械损伤相比, 经劳氏粘虫 *Mythimna loreyi* 和直纹稻苞虫 *Parnara guttata* 口腔分泌物 (OS, oral secretion) 处理过的水稻释放更多的 HIPVs, 说明 HIPVs 的释放与昆虫 OS 密切相关。也有研究表明, 甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* OS 导致了玉米挥发物生物合成中几个关键基因表达的上调 (Frey et al., 2000; Shen et al., 2000)。此外, 植物遭受草食性动物攻击时, 还可诱导包括茉莉酸 (JA, jasmonate acid) 和乙烯在内的植物激素的形成, 而这些激素可以调节大量与植物防御反应相关的基因, JA 是植物释放出的大部分 HIPVs 的诱导物质, 而 JA 通路则是 HIPVs 诱导最重要的信号转导通路 (Zeng et al., 2017)。本研究结果证实, 在广聚萤叶甲取食之后, 豚草挥发物中增加了桉烯、 β -罗勒烯、辛醛、香茅醇 4 种 HIPVs 组分, 然而, 豚草 HIPVs 组分产生的机制以及其对豚草健康植株、广聚萤叶甲以及叶甲的天敌有何影响, 还有待进一步研究。

本研究结果也表明, 豚草健康植株在受机械损伤后, 植株挥发物中的挥发性化合物的种类先降低后增加, 推测可能是豚草刚受损后代谢降低, 后又很快恢复健康; 而豚草受广聚萤叶甲取食损伤后, 随损伤后时间的推移, 挥发性化合物种类减少, 可能与受损伤后光合作用及代谢能力短时间内难以恢复正常有关, 光合作用和代谢能力的减弱影响了挥发性化合物的合成 (邱华龙等, 2017)。

研究豚草的 VOCs 和 HIPVs 组分对广聚萤叶甲行为的影响, 具有极其重要的意义。不仅能为更好地了解豚草-广聚萤叶甲-叶甲天敌 3 层营养关系的相互作用奠定基础, 同时, 也可为豚草 VOCs 和 HIPVs 应用于广聚萤叶甲防控豚草的生产

实践中提供理论依据。在后续的研究中, 可以关注豚草的 VOCs 和 HIPVs 组分在健康植株“预警”反应中的功能, 以及其对广聚萤叶甲和叶甲天敌的具体行为活性, 从而将豚草 VOCs 中的引诱组分应用于广聚萤叶甲大规模扩繁后的种群收集以及野外种群的助迁与监测; 并可进一步探究如何消除 HIPVs 中对广聚萤叶甲具有趋避作用或对叶甲天敌具有招引作用的组分, 以更好的发挥广聚萤叶甲在豚草防控中的重要作用。

参考文献 (References)

- Blanka P, Gert S, Leif A. Volatile organic compounds as signals in a plant-herbivore system: Electrophysiological responses in olfactory sensilla of the moth *Cactoblastis cactorum* [J]. *Chemical Senses*, 2005, 30: 51-68.
- Brückner DJ, Lepossa A, Herpai Z. Ragweed allelopathy: Indirect interactions [J]. *Novenytermeles*, 2001, 50 (2): 231-236.
- Chen H, Zheng X, Luo M, et al. Effect of short-term high-temperature exposure on the life history parameters of *Ophraella communa* [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 13969.
- Chalchat JC, Maksimovic ZA, Petrovic SD, et al. Chemical composition and antimicrobial activity of *Ambrosia artemisiifolia* L [J]. *Journal of Essential Oil Research*, 2004, 16 (3): 270-273.
- Clewis SB, Askew SD, Wilcut JW. Common ragweed interference in peanut [J]. *Weed Science*, 2001, 49 (6): 768-772.
- Crockett LJ. Wildly Successful Plants: A handbook of north American weeds [M]. New York: Macmillan, 1977: 268.
- D'Alessandro M, Turlings TCJ. Advances and challenges in the identification of volatiles that mediate interactions among plants and arthropods [J]. *The Analyst*, 2006, 131 (1): 24-32.
- Degenhardt J, Gershenzon J, Baldwin IT, et al. Attracting friends to feast on foes: Engineering terpene emission to make crop plants more attractive to herbivore enemies [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2003, 14 (2): 169-176.
- Degenhardt DC, Lincoln DE. Volatile emissions from an odorous plant in response to herbivory and methyl jasmonate exposure [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32 (4): 725-743.
- Dickens JC, Oliver JE, Hollister B, et al. Breaking a paradigm: Male-produced aggregation pheromone for the Colorado potato beetle [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2002, 205 (Pt 13): 1925.
- Douma JC, Ganzeveld LN, Unsicker SB, et al. What makes a volatile organic compound a reliable indicator of insect herbivory? [J]. *Plant Cell and Environment*, 2019, 42 (12): 3308-3325.
- Fatouros NE, Broekgaarden C, Bukovinszki Kiss G, et al. Male-derived butterfly anti-aphrodisiac mediates induced indirect plant defense [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105 (29): 10033-10038.
- Frey M, Stettner C, Pare PW, et al. An herbivore elicitor activates the gene for indole emission in maize [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, 97 (26): 14801-14806.

- Gerber E, Schaffner U, Gassmann A, *et al.* Prospects for biological control of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe: Learning from the past [J]. *Weed Research*, 2011, 51 (6): 559–573.
- James DG, Price TS. Field – testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30 (8): 1613–1628.
- Kim J, Felton GW. Priming of antiherbivore defensive responses in plants [J]. *Insect Science*, 2013, 20 (3): 273–285.
- Kovalev OV. Spread of adventitious plants of the Tribe *Ambrosia* in Eurasia and methods of biological control of weeds of the genus *Ambrosia* L. (Ambrosiaceae, Asteraceae) [J]. *Trudy Zoologicheskii, Institut Akademii Nauk SSSR*, 1989, 189: 7–23.
- Liu JL, Feng SD, Mu Y. Ecological characteristics of ragweed and countmeasure of the biological weed control [J]. *Journal of Northeast Normal University*, 1997, 3: 61–67. [刘静玲, 冯树丹, 慕颖. 豚草生态学特性及生防对策 [J]. 东北师大学报 (自然科学版), 1997, 3: 61–67]
- Li HY, Wang F, Xiong SG, *et al.* Research review on the role and the influential factors of the biogenic volatile organic compounds [J]. *Journal of Safety and Environment*, 2015, 2: 298–302. [李洪远, 王芳, 熊善高, 等. 植物挥发性有机物的作用与释放影响因素研究进展 [J]. 安全与环境学报, 2015, 2: 298–302]
- Lou YG, Cheng JA. Behavior response of *Anagrus nilaparvatae* Pang *et al.* Wang to the volatile of rice varieties [J]. *Entomological Journal of East China*, 1996, 5 (1): 60–64. [娄永根, 程家安. 稻缨小蜂对水稻品种挥发物的行为反应 [J]. 华东昆虫学报, 1996, 5 (1): 60–64]
- Lou YG, Cheng JA. Herbivore – induced plant volatiles: Primary characteristics, ecological functions and its release mechanism [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20 (6): 1097–1106. [娄永根, 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 [J]. 生态学报, 2000, 20 (6): 1097–1106]
- Mccormick AC, Unsicker SB, Gershenzon J. The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (5): 303–310.
- Meng L, Li BP. Advances on biology and host specificity of the newly introduced beetle, *Ophraella communa* Lesage (Coleoptera: Chrysomelidae), attacking *Ambrosia artemisiifolia* (Compositae) in continent of China [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2005, 2: 65–69. [孟玲, 李保平. 新近传入我国大陆取食豚草的广聚萤叶甲 [J]. 中国生物防治, 2005, 2: 65–69]
- Meng L, Xu J, Li HB. Dispersal and bionomics of the alien *Ophraella communa* in China mainland [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2007, 1: 5–10. [孟玲, 徐军, 李海波. 外来广聚萤叶甲在中国的扩散及生活史特征 [J]. 中国生物防治, 2007, 1: 5–10]
- Menzel TR, Huang TY, Weldegergis BT, *et al.* Effect of sequential induction by *Mamestra brassicae* L. and *Tetranychus urticae* Koch on lima bean plant indirect defense [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40 (9): 977–985.
- Mu D, Fu JY, Liu SA, *et al.* Advances in metabolic regulation mechanism of herbivore – induced plant volatiles [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 15: 271–283. [穆丹, 付建玉, 刘守安, 等. 虫害诱导的植物挥发物代谢调控机制研究进展 [J]. 生态学报, 2010, 15: 271–283]
- Qiang S, Cao XZ. Survey and analysis of exotic weeds in China [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2000, 4: 34–38. [强胜, 曹学章. 中国异域杂草的考察与分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2000, 4: 34–38]
- Qiu HL, Zhao DY, Mo X, *et al.* The impact of *Polylopha cassiicola* damage on the volatiles of *Cinnamomum camphora* leaves [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (2): 464–470. [邱华龙, 赵丹阳, 莫羨, 等. 肉桂双瓣卷蛾为害对樟树叶挥发物的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (2): 464–470]
- Rasmann S, Turlings TCJ. First insights into specificity of belowground tritrophic interactions [J]. *Oikos*, 2008, 117 (3): 362–369.
- Rasmann S, Erwin AC, Halitschke R, *et al.* Direct and indirect root defences of milkweed (*Asclepias syriaca*): Trophic cascades, trade-offs and novel methods for studying subterranean herbivory [J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99 (1): 16–25.
- Rodriguez – Saona C, Crafts – Brandner SJ, Paul WP, *et al.* Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27 (4): 679–695.
- Shen B, Zheng Z, Dooner HK. A maize sesquiterpene cyclase gene induced by insect herbivory and volicitin: Characterization of wild – type and mutant alleles [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97 (26): 14807–14812.
- Snoeren TAL, Jong PWD, Dicke M. Ecogenomic approach to the role of herbivore – induced plant volatiles in community ecology [J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95 (1): 17–26.
- Sobhy IS, Miyake A, Shinya T, *et al.* Oral secretions affect HIPVs induced by generalist (*Mythimna loreyi*) and specialist (*Parnara guttata*) herbivores in rice [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2017, 43 (9): 1–15.
- Sugimoto K, Matsui K, Iijima Y, *et al.* Intake and transformation to a glycoside of (Z)- β -hexenol from infested neighbors reveals a mode of plant odor reception and defense [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111 (19): 7144–7149.
- Timilsena BP, Irmgard SA, Tumlinson JH. Herbivore – specific plant volatiles prime neighboring plants for nonspecific defense responses [J]. *Plant Cell & Environment*, 2020, 43: 787–800.
- Tooker JF, De Moraes CM. Feeding byhessian fly [*Mayetiola destructor* (Say)] larvae does not induce plant indirect defences [J]. *Ecological Entomology*, 2007, 32 (2): 153–161.
- Vrkočov P, Valterov I, Vrkoč J, *et al.* Volatiles released from oak, a host tree for the bark beetle *Scolytus intricatus* [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2000, 28 (10), 933–947.
- Wang JJ, Zhao BY, Li MT, *et al.* Ecological invasion plant – bitter weed (*Ambrosia artemisiifolia*) and integrated control strategy [J]. *Pratacul Tural Science*, 2006, 23 (4): 71–75. [王建军, 赵宝玉, 李明涛, 等. 生态入侵植物豚草及其综合防治 [J]. 草业科学, 2006, 23 (4): 71–75]

- Wang XP, Zhang L, Zhong FF. Briefly review of plant secondary metabolites on the control effect of insect pheromone [J]. *Hubei Agricultural Science*, 2010, 49 (5): 1213 - 1216. [王香萍, 张丽, 钟伏付. 植物次生物质对昆虫信息素作用效果的研究概述 [J]. 湖北农业科学, 2010, 49 (5): 1213 - 1216]
- Wei YW, Ji LZ, Yu AN, et al. Plant volatile organic compounds (VOCs): A review [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27 (8): 1386 - 1392.
- Xu ZF. Herbivore-induced volatile and its recruitment to the hymenopterous parasitoids of herbivore [J]. *Natural Enemies of Insects*, 2000, 22 (3): 128 - 134. [许再福. 虫害诱导的植物挥发性次生物质及其对寄生蜂的招引作用 [J]. 昆虫天敌, 2000, 22 (3): 128 - 134]
- Yan ZG, Wang CZ. Wound - induced green leaf volatiles cause the release of acetylated derivatives and a terpenoid in maize [J]. *Phytochemistry (Amsterdam)*, 2006, 67 (1): 34 - 42.
- Yao Y, Danna CH, Zemp FJ, et al. UV-C-irradiated *Arabidopsis* and tobacco emit volatiles that trigger genomic instability in neighboring plants [J]. *The Plant Cell*, 2011, 23 (10): 3842 - 3852.
- Zeng L, Liao Y, Li J, et al. α -Farnesene and ocimene induce metabolite changes by volatile signaling in neighboring tea (*Camellia sinensis*) plants [J]. *Plant Science*, 2017: S0168945217303904.
- Zhao CC, Ma C, Zhang Y, et al. Effect of mating on starvation endurance and thermal tolerance of *Ophraella communa* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (4): 905 - 911. [赵晨晨, 马超, 张燕, 等. 交配对广聚萤叶甲成虫耐饥与耐热能力的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (4): 905 - 911]
- Zhao M. Integrated control and strategy of alien invasive species *Ambrosia artemisiifolia* [J]. *Agro - Environment and Development*, 2003, 5: 38 - 39. [赵敏. 外来入侵生物豚草的综合防治与对策 [J]. 农业环境与发展, 2003, 5: 38 - 39]
- Zhou ZS, Chen HS, Zheng XW, et al. Control of the invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* with *Ophraella communa* and *Epiblema strenuana* [J]. *Biocontrol Ence and Technology*, 2014, 24 (8): 950 - 964.
- Zhou ZS, Guo JY, Chen HS, et al. Effects of temperature on survival, development, longevity, and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae), a potential biological control agent against *Ambrosia artemisiifolia* (Asterales: Asteraceae) [J]. *Environmental Entomology*, 2010, 39 (3): 1021 - 1027.
- Zhou ZS, Guo JY, Wan FH. Review on management of *Ambrosia artemisiifolia* using natural enemy insects [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2015, 31 (5): 657 - 665. [周忠实, 郭建英, 万方浩. 利用天敌昆虫治理豚草的研究进展 [J]. 中国生物防治学报, 2015, 31 (5): 657 - 665]