



植物 - 害虫 - 天敌互作机制研究前沿*

戈 峰^{1**} 吴孔明² 陈学新³

(1. 中国科学院动物研究所 北京 100101; 2. 中国农业科学院植物保护研究所 北京 100193;
3. 浙江大学昆虫科学研究所 杭州 310029)

摘 要 植物 - 害虫 - 天敌之间的三级营养互作关系是当今进化生态学和化学生态学研究领域的前沿课题,也是寻找害虫可持续控制途径的重要基础。自 2006 年以来,我国昆虫学家在 973 项目《重大农业害虫猖獗危害的机制及可持续控制》的支持下,围绕害虫、植物、天敌协同进化机理的关键科学问题,以棉花 - 害虫 - 天敌、水稻 - 害虫 - 天敌和蔬菜 - 害虫 - 天敌系统为研究对象开展研究,发现 OsHI-LOX 参与虫害诱导的水稻茉莉酸(JA)信号途径合成,并通过水稻对二化螟和褐飞虱不同抗性作用的调控;寄主植物烟草受到棉铃虫和烟青虫危害后将被诱导产生化学防御作用,但它们的作用不同;绿叶挥发物(3Z)-hexen-ol 是寄生蜂天敌定位寄主的最关键化合物,植物 - 害虫 - 天敌之间的互作关系受到光周期和 CO₂ 浓度升高而改变;植物对害虫直接的防御和通过寄生蜂对害虫的间接防御存在“权衡”关系;转基因棉花种植加重了盲椿象灾变。这些研究成果在 *Science*, *New Phytology*, *Plant Journal*, *Plant Cell and Environment* 等刊物上发表论文 150 余篇,极大地提高了我国在作物 - 害虫 - 天敌三者之间关系的研究水平。

关键词 植物 - 害虫 - 天敌关系, 研究前沿, 973 项目, 作物抗性, 天敌作用, 化学信息联系

Major advance on the interaction mechanism among plants , pest insects and natural enemies in China

GE Feng^{1**} WU Kong-Ming² CHEN Xue-Xin³

(1. Institute of Zoology ,Chinese Academy of Sciences ,Beijing 100101 ,China ;

2. Institute of Plant Protection ,Chinese Academy of Agricultural Sciences ,Beijing 100193 ,China ;

3. Institute of Insect Science Zhejiang University ,Hangzhou 310029 ,China)

Abstract During 2006 - 2010 , with support from a grant from the “National Basic Research Program of China” (973 Program) (No. 2006CB102000) , Chinese entomologists have conducted a lot of researches on the interactions among plants , pest insects and natural enemies. Many outstanding findings have been published in important journals , such as *Science* , *New Phytology* and *Plant Journal*. In this paper , we review major new findings in Chinese entomology over the past 5 years. For example , silencing the OsHI-LOX gene makes rice more susceptible to chewing herbivores but enhances resistance to a phloem-feeder; larval feeding by two sibling species of induced different defensive responses in tobacco; plants release the common chemical (3Z)-hexen-ol to attract parasitic wasps to defend them from insect pests; functional synchronization of biological rhythms exhibits a tritrophic system; ecological trade-offs between jasmonic acid-dependent direct and indirect plant defenses exist in tritrophic interactions; elevated CO₂ changes interactions between nematodes and tomato genotypes with different JA pathways; and mirid bug outbreaks in multiple crops were correlated with the wide-scale adoption of Bt cotton in China. These results have greatly improved understanding of the mechanisms of interaction between plants , pest insects and their natural enemies.

Key words interaction among plants , pest insects and natural enemies , 973 program , crop resistance , natural enemies effect , chemical community

* 资助项目:973 项目《重大农业害虫猖獗危害的机制及可持续控制》(2006CB102004、2006CB102005、2006CB102006)。

** 通讯作者 ,E-mail ,gef@ioz.ac.cn

收稿日期:2010-12-22 ,接受日期:2010-12-25

植物-害虫-天敌三级营养互作关系是当今进化生态学和化学生态学研究领域的前沿课题,也是寻找害虫可持续控制途径的重要基础。在漫长的进化过程中,植物与植食性昆虫及其天敌间形成了复杂的相互作用关系。一方面,植物在受到昆虫取食后产生直接的防御反应;另一方面,昆虫也会通过多种方式对植物的防御作出抵抗或产生适应(Kessler *et al.* 2004);此外,害虫危害植物后,还将产生挥发性物质吸引天敌,间接的防御害虫(Allmann and Baldwin 2010)。

国外研究表明,植物被害后将通过害虫取食造成的机械损伤及其口腔分泌物诱导产生特定的信号(如茉莉酸信号和水杨酸信号)传递途径(Zavala *et al.* 2004),诱导产生次生物质与有毒物质影响害虫的生长发育与行为(Heil *et al.*, 2004),并通过食物链对天敌产生作用(Agrawal, 2005)。植食性昆虫为害能诱导植物释放特异性的挥发物引诱天敌(Kappers *et al.*, 2005),天敌昆虫拥有毒液、多分 DNA 病毒(PDV)、畸形细胞等多种携带因子,调节寄主发育和抑制寄主免疫反应(Moreau and Guillot 2005)。天敌昆虫还能“窃听”寄主的种内信息而发现适合的寄主(Fatouros *et al.*, 2005),释放信息化合物引起寄主内部的“战争”(Thomas *et al.*, 2002)。这些研究无疑对深入理解植物、害虫、天敌三者之间关系,开辟利用作物抗性与天敌控害新途径提供了技术支持。

自2006年以来,我国昆虫学家在973项目《重大农业害虫猖獗危害的机制及可持续控制》的支持下,围绕害虫、植物、天敌协同进化机理等关键科学问题,以棉花-害虫-天敌、水稻-害虫-天敌和蔬菜-害虫-天敌系统为研究对象,从作物、害虫和天敌相互关系的角度,研究了害虫与寄主作物的协同进化机制,阐明了天敌对害虫的适应及其持续控害作用,揭示了作物-害虫-天敌食物网间的信息与营养联系,提出了充分利用作物抗性与天敌调控害虫的可持续控制对策;在 *Science*, *New Phytology*, *Plant Journal*, *Plant*, *Cell and Environment* 等刊物上发表论文150余篇,极大地提高了我国在作物-害虫-天敌三者之间关系的研究水平。本文重点介绍其中的一些研究前沿。

1 寄主植物对害虫防御的分子机制

植物受虫害后释放的植物挥发物在害虫与天敌互动,特别是在天敌寻找和选择寄主昆虫中发挥着重要作用。茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号途径已被证实参与多种植物受咀嚼式口器害虫和刺吸式口器害虫等为害后的挥发物释放和诱导抗虫反应,但茉莉酸信号途径在这一过程中的具体作用一直不明确。为此,Zhou等(2009)克隆了一个受害虫取食诱导表达的水稻JA合成过程中的关键酶基因-脂氧合酶基因OsHI-LOX,发现OsHI-LOX参与虫害诱导水稻JA的合成,其中茉莉酸信号途径正调控将使水稻产生对咀嚼式口器害虫(二化螟)的抗性,而负调控将使水稻产生对刺吸式口器害虫(褐飞虱)的抗性。进一步分析表明,反义抑制品系与正常水稻秀水11健康苗的挥发物组成没有明显差异,但在受二化螟危害后,反义抑制品系挥发物总量较正常水稻的明显增加,两个品系分别为正常水稻的1.95和1.72倍;在单个挥发物组分方面,反义抑制品系有7种挥发物的释放量显著增加。说明OsHI-LOX抑制二化螟危害诱导的某些水稻挥发物的合成,参与水稻的间接防御反应。这些研究揭示了OsHI-LOX基因参与了水稻虫害诱导的茉莉酸的合成,并且在调控水稻直接抗虫与间接抗虫反应方面起着重要作用(Zhou *et al.* 2009)。

2 昆虫对寄主植物防御的适应

昆虫对寄主植物的选择研究表明,它主要依赖高度进化的嗅觉和味觉系统来识别这些信息化合物,其中触角上的嗅觉感器和跗节味觉感器在昆虫寄主选择的过程中发挥了重要作用。应用电生理方法鉴定了触角、跗节和口器上嗅觉和味觉感器的感受特性,显示烟青虫嗅觉敏感性显著高于棉铃虫;两种昆虫对糖、肌醇、氨基酸等的味觉感受相同,都对各自寄主植物的次生物质有很好的适应性(Zhang *et al.* 2010)。

寄主植物烟草受到害虫危害后将被诱导产生化学防御作用,但不同种类的昆虫(棉铃虫和烟青虫)作用不同。尽管棉铃虫和烟青虫取食都能够强烈地诱导烟草叶片烟碱和茉莉酸含量的升高,脂氧合酶、多酚氧化酶、蛋白酶抑制素和过氧化物酶的活性增加,但其增加量不同,棉铃虫取食后烟

草的烟碱含量显著低于烟青虫取食后烟草的烟碱含量(Zong and Wang, 2007)。与此同时,棉铃虫和烟青虫对寄主的直接防御有进一步的适应机制,在下唇腺的葡萄糖氧化酶可抑制寄主植物烟草对烟碱的合成,该酶在转录水平上受植物组织中糖的调节。以棉铃虫和烟青虫取食过的叶片饲养棉铃虫幼虫,其体重和存活率都低于以未损伤对照叶片饲养的棉铃虫幼虫。而以烟青虫取食过的叶片饲养棉铃虫幼虫,其体重与以棉铃虫取食过的叶片饲养的棉铃虫幼虫体重没有显著差异,但是存活率高于以棉铃虫取食过的叶片饲养的棉铃虫幼虫(Zong and Wang, 2007)。由此可见,不同种昆虫为害诱导植物产生的化学防御体系有相同的成分,但也有特异性。

3 寄生性天敌调控寄主昆虫的生理与分子机制

自然界寄生性天敌能在寄主昆虫体内或体上成功发育,但这一现象背后的许多机制并不清楚。通过以小菜蛾-菜蛾盘绒茧蜂和半闭弯尾姬蜂为幼虫期寄生模式、菜粉蝶-蝶蛹金小蜂为蛹期寄生模式,探讨多种幼虫期寄生蜂调控同一寄主幼虫、蛹期寄生蜂调控寄主蛹的生理和分子机制,发现了对小菜蛾起重要作用的天敌半闭弯尾姬蜂多 DNA 病毒(DsIV)(Huang *et al.*, 2008),并分析了菜蛾盘绒茧蜂多 DNA 病毒(CvBV)和半闭弯尾姬蜂多 DNA 病毒(DsIV)基因组序列及部分基因结构、功能(Chen *et al.*, 2007; Shi *et al.*, 2008);探明了蛹期寄生蜂——蝶蛹金小蜂毒液的组成、生化特性及生理功能,克隆获得了毒液中杀虫及抗菌生理活性物质的功能基因,揭示了金小蜂抑制寄主蛹的防御机理(Zhu *et al.*, 2008)。

研究表明,菜蛾盘绒茧蜂病毒 CvBV 是影响寄主血细胞功能的主要因素,对血细胞的破坏作用具有剂量效应和非可逆性(Dong *et al.*, 2007)。半闭弯尾姬蜂毒液和 PDV 的共同作用可以明显导致寄主血细胞数量减少,而血细胞数量减少的原因在于原血细胞的死亡而不是成熟血细胞的死亡或凋亡。蝶蛹金小蜂毒液本身并非是酚氧化酶的直接抑制剂,而是通过削弱寄主体内原酚氧化酶激活级联反应来抑制其酚氧化酶活性的,明确了毒液对寄主免疫相关基因表达的抑制作用(Fang *et al.*, 2010)。

通过寄生蜂对寄主生长发育的调控研究表明,菜蛾盘绒茧蜂和半闭弯尾姬蜂 2 种寄生蜂造成的“去雄”程度不同,菜蛾盘绒茧蜂对寄主精巢发育、精母细胞及精巢蛋白含量的抑制程度显著强于半闭弯尾姬蜂;菜蛾盘绒茧蜂寄生的寄主精巢蛋白 65 和 67 被明显抑制。进一步研究发现蝶蛹金小蜂寄生或毒液能延缓寄主发育,其原因在于寄生和毒液能显著提高菜粉蝶蛹中保幼激素酯酶活性和蜕皮激素滴度,而降低保幼激素滴度(Zhu *et al.*, 2009)。

4 植物-害虫-天敌之间的互作关系

4.1 绿叶挥发物(3Z)-hexen-ol 是寄生蜂定位寄主的最关键化合物

众所周知,受害植物会释放求救信号,吸引害虫天敌的来访,但这种信号在植物间是否存在普遍性尚不清楚。通过对食物网内 7 科 10 种植物化学物质的筛选以及双选检测实验,发现尽管斑潜蝇的寄主和非寄主植物释放的挥发物有 100 多种,但植物受伤后几乎均能释放己醇(3Z)-hexen-ol 这种挥发物,而且寄生蜂对己醇(3Z)-hexen-ol 表现出最为明显的趋性,说明己醇(3Z)-hexen-ol 对寄生蜂初期定位寄主起到了关键作用。但是,尽管寄主植物与非寄主植物受伤后均释放(3Z)-hexen-ol 这种化合物,寄生蜂仍然能够很好的区分斑潜蝇的寄主植物和非寄主植物的气味,表明植物其它化合物在寄生蜂精确定位寄主中起到了作用。因此,寄生蜂利用植物受伤后释放出的普遍化合物来寻找寄主,是三级营养互作和它们协同进化过程中形成的最为保守的适应机制(Wei *et al.*, 2007)。

4.2 植物-害虫-天敌化学联系存在昼夜节律

化学通讯在植物-害虫-天敌三者联系上存在着明显的昼夜节律。通过以植物(利马豆)、斑潜蝇和寄生蜂为系统,研究了 3 个营养级间活动节律的相关性,发现利马豆受到斑潜蝇危害以后,其挥发物的释放具有明显的节律性,表现在白天显著高于晚上,且以下午 2:00—5:00 达到高峰;而斑潜蝇取食行为与其危害所诱导的利马豆挥发物释放节律具有相似的曲线,挥发物释放高峰滞后于斑潜蝇取食高峰约 3 个小时;寄生蜂的羽化主要发生在早晨,其活动节律正巧与(3Z)-hexen-ol 挥发高峰相同,与虫害利马豆的挥发物节律具

有很好的-一致性。如果改变光照条件,这种三者之间的节律将被打乱。可见,长期适应光暗周期后,植物挥发物释放规律、斑潜蝇取食行为和寄生蜂行为高峰期紧密相联,使植物-害虫-天敌三个营养级发生形成了明显的昼夜节律(Zhang *et al.* 2010)。

4.3 茉莉酸介导的植物直接和间接防御存在生态适应的平衡

植物受害后,一方面对害虫产生直接的防御作用,另一方面通过吸引寄生蜂对害虫产生间接防御作用,它们之间是否存在“权衡”关系呢?利用番茄茉莉酸(JA)突变体,系统地研究了植物挥发物和次生代谢物(蛋白抑制剂)对斑潜蝇发育、生长以及寄生蜂选择性的影响,发现斑潜蝇幼虫生长发育、存活、体重均以茉莉酸过量表达体 35S:prosys 上最差,而以茉莉酸缺失体 spr2 最好。这种番茄对斑潜蝇直接防御的差异在于番茄基因型内的蛋白酶抑制剂的含量不同所致。从间接防御来看,番茄受斑潜蝇危害后,寄生蜂明显趋向野生型 WT 的气味,而不是 JA 缺失体气味;斑潜蝇危害的 35S:prosys 比 spr2 对寄生蜂更有吸引力。这些研究结果表明:与具备完善的 JA 系统野生型番茄相比,JA 缺失体直接和间接防御幼虫能力都被压制,但它对成虫的吸引力降低;而 JA 过量表达体对斑潜蝇抗性最强,说明茉莉酸介导的植物直接和间接防御之间存在平衡(Trade-off)的关系,对昆虫的直接防御能力强,则对天敌的间接防御作用弱(Wei *et al.* 2010)。

4.4 CO₂ 升高将改变植物-害虫-天敌之间的作用关系

CO₂ 等温室气体升高是未来发展不争的事实。在自行设计、组装的 12 个开顶式 CO₂ 浓度控制箱(Open-Top Chamber,OTC)内系统开展了不同类型昆虫对 CO₂ 浓度升高的响应研究。发现大气 CO₂ 浓度升高,减少了作物体内 N 含量,增加了作物体内 C 和 C/N 含量,降低了棉铃虫的适合度和对棉花的危害作用,提高了棉花对棉铃虫为害的补偿作用,而对棉铃虫及其天敌中红侧沟茧蜂关系没有影响(Yin *et al.* 2009),未来 CO₂ 浓度升高下,以咀嚼式口器昆虫为代表的棉铃虫发生与危害将下降。而大气 CO₂ 浓度升高改变了植物体内营养物质组成,增加了蚜虫对氨基酸营养的利用与补偿作用,降低了三种麦蚜的种间竞争和对报警激素的敏感度(Sun *et al.* 2009),有利于其种

群的发生。但大气 CO₂ 浓度升高并没有改变烟粉虱的种群特征,只导致了不同基因型番茄在未来环境下的线虫抗性(Sun *et al.* 2010)和烟粉虱传毒能力变化,未来烟粉虱传播的病毒病和线虫病发生将会加重(Fu *et al.* 2010)。这些研究将为未来全球变化下害虫的发生和危害提出预警。

5 害虫的区域性害虫治理——多寄主作物生态系统盲椿象种群灾变规律

转 Bt 棉花可以很好地控制棉铃虫(Wu *et al.* 2008),但对非靶标害虫(如盲椿象)作用一直不明确。通过 2006—2010 年连续 5 年在河北廊坊试验基地开展盲椿象寄主选择小区试验,每年系统监测 100 多种植物上盲椿象种群消长动态及寄主间转移规律,结果表明,盲椿象成虫具有很强的趋花习性,其季节性寄主转移随不同寄主植物开花时间顺序进行。由于盲椿象成虫具有明显的趋花习性,一般于 6 月中下旬从早春寄主大量迁入棉田,此阶段恰为二代棉铃虫的防治期。防治棉铃虫施用的化学农药,间接地杀死了刚侵入棉田的盲椿象成虫,从而降低了区域性种群数量。此后,在三、四代棉铃虫的连续防治下,棉田盲椿象一直被控制在较低的水平。由于转 Bt 基因抗虫棉大面积种植有效地控制了棉铃虫的危害,棉田化学农药使用量显著降低,这给棉田盲椿象的种群增长提供了空间,使棉田由原来区域性种群的“诱杀陷阱”转变为多种作物的虫源地,最终导致盲椿象的区域性种群剧增、在多种作物上猖獗为害(Lu *et al.* 2010)。

6 展望

综上所述,我国在植物-害虫-天敌互作机制领域取得了很大成绩,但与发达国家相比,尚存在一定差距。主要体现在,我国的研究面仍集中于:(1)植物被害后的挥发性物质的鉴定;(2)昆虫为害植物后次生化合物的变化及其对害虫天敌的影响;(3)诱导抗虫性的系统性等现象的观察,而国外对三者关系中的诱导因子、信号传导、基因表达、生物合成等机制方面研究更为深入。目前,国际上的研究不仅大量用到拟南芥模式植物、基因组方法,还不断应用新的理论和技术拓宽研究领域。例如,通过调控模式植物拟南芥萜类代谢途径,发现植物释放两种新的异戊二烯物质,可吸

引捕食性天敌(捕食螨),从而增强植物的防御能力(Kappers *et al.*, 2005)。通过在本地烟草中沉默脂氧合酶、氢过氧化物裂解酶和丙二烯氧化物合成酶的表达,可抑制羟脂信号传导。在本地种植后,脂氧合酶缺陷型烟草对取食烟草的植食者敏感,而且还吸引新的植食者,从而可影响到植食者群落的组成(Kessler *et al.*, 2004)。又如,将转基因技术、RNA 干扰技术用于调控植物-昆虫的相互作用关系,发现植物释放新的化合物不但吸引天敌,还影响到植食者群落的组成(Kessler *et al.*, 2004; Kappers *et al.*, 2005)。从而进一步加深了人们对植物-害虫-天敌的协同进化关系及其机制的理解,为充分发挥作物抗虫性和天敌控害作用提供了重要的理论基础。

未来植物-害虫-天敌关系的研究,可望在以下 5 个方面取得重要突破:1) 基于基因组学的植物-害虫-天敌互作关系;2) 植物-害虫-天敌信号传导的分子机制;3) 农田食物网作物-害虫-天敌间的化学信息网与通讯机制;4) 环境变化下的作物-害虫-天敌互作的时空耦合变异;5) 利用化学信息物质的“推-拉”策略。

致谢:感谢参加本 973 项目的所有成员以及论文引用的作者。

参考文献 (References)

- Agrawal AA, 2005. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Ent. Exp. Appl.*, 115: 97—105.
- Allmann S, Baldwin IT, 2010. Insects betray themselves in nature to predators by rapid isomerization of green leaf volatiles. *Science* 329: Doi: 10.1126/science.1191634
- Chen YF, Shi M, Huang F, Chen XX, 2007. Characterization of two genes of *Cotesia vestalis* polydnavirus and their expression patterns in the host *Plutella xylostella*. *J. Gen. Virol.* 88(12): 3317—3322.
- Dong SZ, Ye GY, Zhu JY, Chen ZX, Hu C, Liu SS, 2007. Vitellin of *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae), a pupal endoparasitoid of *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae): biochemical characterization, temporal patterns of production and degradation. *J. Insect Physiol.* 53: 468—477.
- Fang Q, Wang L, Zhu JY, Li YM, Song QS, Stanley DW, Akhtar ZR, Ye GY, 2010. Expression of immune-response genes in lepidopteran host are suppressed by venom from an endoparasitoid, *Pteromalus puparum*. *BMC Genomics*, 11: 484.
- Fatouros NE, Huigens ME, van Loon JJA, Dicke M, Hilker M, 2005. Chemical communication: Butterfly anti-aphrodisiac lures parasitic wasps. *Nature* 433: 704.
- Fu X, Ye LF, Ge F, 2010. Elevated CO₂ shifts the focus of tobacco plant defences from Cucumber mosaic virus to the green peach aphid. *Plant, Cell and Environment*, 33: 2056—2064.
- Heil M, Greiner S, Meimberg H, Kruger R, Noyer JL, Heubl G, Linsenmair KE, Boland W, 2004. Evolutionary change from induced to constitutive expression of an indirect plant resistance. *Nature* 430: 205—208.
- Huang F, Shi M, Chen YF, Cao TT, Chen XX, 2008. Oogenesis of *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) and its associated polydnavirus. *Microsc. Res. Techniq.* 71(9): 676—683.
- Kappers IF, Aharoni A, van Herpen TWJM, Luckerhoff LLP, Dicke M, Bouwmeester HJ, 2005. Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to Arabidopsis. *Science* 309: 2070—2072.
- Kessler A, Halitschke R, Baldwin IT, 2004. Silencing the jasmonate cascade: Induced plant defenses and insect populations. *Science*, 305: 665—668.
- Lu YH, Wu KM, Jiang YY, Xia B, Li P, Feng HQ, Wyckhuys KAG, Guo YY, 2010. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of Bt cotton in China. *Science* 328(5982): 1151—1154.
- Moreau SJM, Guillot S, 2005. Advances and prospects on biosynthesis, structures and functions of venom proteins from parasitic wasps. *Ins. Bioch. Mol. Biol.*, 35: 1209—1223.
- Shi M, Chen YF, Huang F, Liu PC, Zhou XP, Chen XX, 2008. Characterization of a novel gene encoding ankyrin repeat domain from *Cotesia vestalis* polydnavirus (CvBV). *Virology* 375(2): 374—382.
- Sun YC, Cao HF, Yin J, Kang L, Ge F, 2010. Elevated CO₂ changes the interactions between nematode and tomato genotypes differing in the JA pathway. *Plant, Cell and Environment* 33: 729—739.
- Sun YC, Su JW, Ge F, 2009. Elevated CO₂ reduces the response of *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) to alarm pheromone. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 135: 140—147.
- Thomas JA, Knapp JJ, Akino T, Gerty S, Wakamura S, Simcox DJ, Wardlaw JC, Elmes GW, 2002. Insect communication: parasitoid secretions provoke ant warfare. *Nature*, 417: 505—506.
- Wei JN, Wang L, Zhao J, Li CY, Ge F, Kang L, 2010.

- Ecological trade-offs between jasmonic acid-dependent direct and indirect plant defences in tritrophic interactions. *New Phytologist*. Doi: 10. 1111/j. 1469—8137. 2010. 03491. x.
- Wei JN ,Wang L ,Zhu J ,Zhang S ,Nandi OI ,Kang L ,2007. Plants attract parasitic wasps to defend themselves against insect pests by releasing hexenol. *PLoS ONE* 2(9) : e852.
- Wu KM , Lu YH , Feng HQ , Jiang YY , Zhao JZ , 2008. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton. *Science* 321 : 1676—1678.
- Yin J ,Sun YC ,Wu G ,Parajulee MN ,Ge F 2009. No effects of elevated CO₂ on the population relationship between cotton bollworm , *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) ,and its parasitoid ,*Microplitis mediator* Haliday (Hymenoptera: Braconidae). *Agriculture Ecosystems and Environment* 132:267—275.
- Zavala JA , Patankar AG , Gase K , Baldwin IT , 2004. Constitutive and inducible trypsin proteinase inhibitor production incurs large fitness costs in *Nicotiana attenuata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101 : 1607—1612.
- Zhang S ,Wei JN ,Kang L ,2010. Functional synchronization of biological rhythms in a tritrophic system. *PLoS One* 5(6) : e11064.
- Zhang YF ,van Loon JJA ,Wang CZ ,2010. Tarsal taste neuron activity and proboscis extension reflex in response to sugars and amino acids in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *J. Exp. Biol.* 213 : 2889—2895.
- Zhou GX ,Qi JF ,Ren N ,Cheng JA ,Erb M ,Mao BZ ,Lou YG , 2009. Silencing OsHI-LOX makes rice more susceptible to chewing herbivores ,but enhances resistance to a phloem-feeder. *Plant Journal* 60(4) : 638—648.
- Zhu JY ,Ye GY ,Dong SZ ,Fang Q ,Hu C ,2009. Venom of *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae) induced endocrine changes in the hemolymph of its host ,*Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 71 : 45—53.
- Zhu JY , Ye GY , Hu C , 2008. Molecular cloning and characterization of acid phosphatase in venom of the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Toxicon* 51 : 1391—1399.
- Zong N ,Wang CZ ,2007. Larval feeding induced defensive responses in tobacco: comparison of two sibling species of *Helicoverpa* with different diet breadths. *Planta* ,226 (1) : 215—224.