



天敌植物支持系统及化学生态调控在粉虱防治中的应用

王秀爽^{1,2}, 张国强²

(1. 石河子大学 生命科学学院, 新疆石河子 832003; 2. 石河子大学 农学院, 新疆石河子 832003)

摘要 新型生物防治方法逐渐替代了预防性差、持效性短的传统生物防治,它包括以延长天敌寿命、延长控害时间为目的的天敌植物支持系统、利用信息化合物调控害虫、天敌的行为与传统生物防治相结合的防治方法等。笔者从植物支持系统和化学生态调控粉虱、天敌两个方面综述了粉虱的生物防治研究现状。在农业生态环境中,植食性昆虫和天敌均会遇到多种气味物质,这些也是粉虱和天敌进行食物定位、寄主或猎物定位所依赖的主要通讯工具。通过查阅近 20 年来粉虱及其天敌的化学生态学相关研究,整理对粉虱在寄主植物定位、天敌定位粉虱过程中具有调节作用的植物挥发性物质及利它素。期望能在农业生产上将化学信息物质与植物支持系统联合使用,调控粉虱和天敌的行为,减少害虫对作物的危害,延长天敌寿命,增强生物防治效果。

关键词 生防新技术;化学通讯;HIPVs;利它素

中图分类号 S476; S433

文献标志码 A

文章编号 1004-1389(2021)01-0008-10

温室白粉虱(*Trialeurodes vaporariorum*)和烟粉虱(*Bemisia tabaci*)是世界上危害作物种类最多的害虫之一。据估计,烟粉虱可危害超过 900 种的植物,温室白粉虱可危害约 860 种植物,因此,甚至可以说粉虱类害虫是世界上危害最严重的农业害虫^[1]。粉虱的防治方法包括农业防治、物理防治、化学防治及生物防治等。在设施蔬菜等农业生产中,经常使用多种防治方法进行综合治理。包括培育无虫苗、无虫生产温室、悬挂黄板诱杀成虫、释放天敌控制、使用杀虫剂或生长调节剂进行化学防治等^[2]。然而,大田作物上粉虱类害虫的防治仍以化学防治为主。由于长时间不合理使用化学农药,已导致粉虱对拟除虫菊酯类、有机磷类及烟碱类等杀虫剂、噻嗪酮和伏虫隆等生长调节剂产生抗药性^[3]。

生物防治在粉虱类害虫的防治中所占的比例逐年增加,愈发成为重要的防治手段。主要是可用于粉虱生物防治的天敌资源非常丰富,中国目前已用于粉虱生物防治的昆虫病原真菌有近 20 种,其中一些种类已经商业化生产,如轮枝菌、拟青霉菌等^[4-6];捕食性天敌约有 93 种,可用于农业生产的有小花蝽、小黑瓢虫、异色瓢虫、捕食螨

等^[7-9];寄生性天敌 50 多种,其中丽蚜小蜂、浅黄恩蚜小蜂、蒙氏浆角蚜小蜂已经商业化生产,且丽蚜小蜂是世界范围内使用最广泛的粉虱寄生蜂^[10]。但是多年的实际应用表明,单纯释放天敌只能在一段时间内对害虫起到控制作用,需不断投入才能达到长期控害的目的,并且预防性较差,需在虫害发生较轻时投入使用,当害虫种群数量较大时,必需与化学防治结合使用方能达到降低虫害的目的^[11]。随着生物防治技术的进步以及化学生态学研究的进一步发展,越来越多的学者将两者结合起来,以期利用信息化学物质来调控害虫、天敌的行为,最终将害虫种群数量控制在较低水平,增强生物防治的防治效果。本文介绍粉虱生物防治新技术,并收集近 20 年来化学生态学相关研究,整理对粉虱及其天敌行为有调节能力的各种信息化合物,为以后将化学物质利用到粉虱的生物防治中提供参考。

1 粉虱天敌的植物支持系统

由于传统生物防治的缺点日益突出,粉虱的生物防治新技术层出不穷,比如结合种植诱集植物、趋避植物、为寄生蜂等天敌提供蜜源植物、替

收稿日期:2019-11-11 修回日期:2020-07-14

基金项目:石河子大学高层次人才科研启动项目(RCSX201710)。

第一作者:王秀爽,女,博士,讲师,主要从事植物病虫害生物防治研究。E-mail: xswang@shzu.edu.cn

通信作者:张国强,男,博士,讲师,主要从事微生物源农药的研究与开发。E-mail: gqzhang@shzu.edu.cn

代寄主等的害虫天敌植物支持系统^[11-12]。天敌昆虫的植物支持系统与传统的直接释放天敌相比,有明显的优势。比如可以在害虫低密度发生时就可投入使用,达到预防的效果;可以为天敌提供持续的食物或寄主,一次投入可以实现长期控制,从而降低人工及防治的成本;方便与化学防治方法结合使用。这些优点使得天敌支持系统在粉虱生物防治中有广阔的发展前景^[13]。

1.1 储蓄植物支持系统

粉虱天敌的植物支持系统研究已有 40 多年的历史,早在 1977 年 Stacey^[14] 利用储蓄植物向温室内源源不断地提供丽蚜小蜂,防治番茄上的温室白粉虱。Pickett 等^[15] 利用同样的方法,在田间利用储蓄植物系统释放丽蚜小蜂,粉虱被寄生率提高,且在试验后期粉虱的种群数量明显减少,即达到长期控制粉虱的目的。但是两项研究均有一定的缺陷,如使用的储蓄植物与目标作物相同,且选用的替代寄主与防治的靶标害虫也相同,可能会有将靶标害虫引入到温室并扩散到目标作物上的风险。随着研究的深入,学者们逐步开始探索使用新的储蓄植物来培养寄生蜂。例如利用番木瓜、蓖麻作为储蓄植物,以木瓜粉虱、蓖麻粉虱作为替代寄主繁殖浅黄恩蚜小蜂或丽蚜小蜂,来控制温室内番茄上、黄瓜等作物上的烟粉虱^[16-17]。这两项研究选用的储蓄植物不同于目标作物,明确了烟粉虱对储蓄植物的选择性、存活率较低,两种储蓄植物均不可能成为烟粉虱生长繁殖的场所,不可能增大害虫的种群密度;另外,选用的替代寄主分别为木瓜粉虱或蓖麻粉虱,两种粉虱取食的植物种类比较单一,不会对温室内的番茄、黄瓜等蔬菜造成额外的危害,且由此繁殖出的寄生蜂对烟粉虱也有较好的控制效果,因此是非常成功的储蓄植物系统。

1.2 蜜源植物支持系统

为天敌提供喜欢的植物、花粉、蜂蜜等营养物质也是天敌植物支持系统的一种重要形式。杂食性天敌,如捕食螨、捕食蝽或瓢虫等可从花粉、蜂蜜中获得丰富的营养物质,以提高天敌存活率和繁殖力、缩短发育历期等^[18]。如斯氏钝绥螨偏好在观赏性辣椒上产卵且后代的发育历期短,辣椒种植方便,投入较少,因此在温室内种植观赏性辣椒繁殖捕食螨,即可控制温室内的烟粉虱、西花蓟马等小型害虫^[19]。开花植物的花粉一般都可释放出香甜的挥发性气体,对多种天敌都有较强的

引诱作用,如玉米花粉可吸引东亚小花蝽和浅黄恩蚜小蜂,在田间可以通过种植玉米主动调节天敌行为,引诱更多的天敌来控制粉虱。并且植物花粉、蜂蜜、糖水等均可为天敌提供丰富的食物及能量,加大天敌的繁殖量及寿命,实现对粉虱的长期控制^[20-21]。根据多年的研究与实践,张帆等^[22] 提出设施蔬菜害虫的生物防治新模式,包括种植功能植物增殖保育天敌,如种植玉米、苘麻、菜豆等,并释放恩蚜小蜂或异色瓢虫等来防治番茄、青椒及茄子上的粉虱类害虫。当害虫种群数量较低时,天敌的植物支持系统所提供的营养物质可保证天敌的食物来源,维持天敌的种群数量,因此可以在害虫种群数量较低时即可投入使用,提高生物防治的预防性。

2 害虫、天敌化学生态调控

天敌的植物支持系统中引入的增殖保育天敌的蜜源植物、引诱植物、栖境植物,种植的目标作物、受害的目标作物、植食性昆虫的粪便、蜕、蜜露等均可释放出特殊的挥发性气味,生活在如此复杂生境中的害虫与天敌,需在错综复杂的挥发性化学信号中辨别、判断方能找到合适的食物或寄主等。化学信息物质是目前植物-植食性昆虫-天敌三者关系研究的重点,国内外许多学者在三营养级关系甚至四营养级关系的化学通讯研究中做了大量工作,化学生态学的研究取得长足的发展,并成为一门非常成熟的学科^[23]。诸多研究表明,植物所释放的挥发性气体是植食性昆虫定位取食位置或产卵位置的信号物质,并且植食性昆虫还可感受辨别天敌的味道从而避开天敌的攻击。植物、植食性昆虫及分泌物等所释放的挥发性物质是天敌在远距离定位害虫栖息地、近距离定位害虫个体的主要信号物质^[24-25]。

2.1 植物挥发物对粉虱行为的影响及应用

植食性昆虫主要依靠视觉和嗅觉寻找植物,并且主要是依靠化学感受器感知植物次生代谢物,即植食性昆虫主要利用植物的挥发性气味来定位寄主植物或寻找合适的产卵位置^[26-27]。诸多学者对粉虱类害虫(主要为烟粉虱)的寄主定位进行了深入研究,确定多种对烟粉虱有引诱作用或有驱避作用的化学物质。由表 1 可知,21 种对烟粉虱行为具有调节作用的化学物质,比较明确的是桉树脑对烟粉虱的 MED 隐种(原称 Q 型烟粉虱)和 MEAM1 隐种(原称 B 型烟粉虱)具引诱作

用,柠檬烯、 α -蒎烯和水杨酸甲酯对 2 个隐种具有明确的趋避作用。但月桂烯、顺-3-己烯-1-醇对粉虱行为的影响还具有争议,有研究^[28-29]认为月桂烯对烟粉虱 MED 隐种有明显驱避作用;也有研究^[30]认为月桂烯对烟粉虱 MED 隐种有引诱作用。另外顺-3-己烯-1-醇对烟粉虱 MED 隐种、MEAM1 隐种的行为调节活性也不甚明确,或具有驱避活性^[29-32],或对 MED 隐种具有强烈的引诱作用^[33]。出现矛盾的结果可能是由于所用化合物对粉虱行为的调节能力与浓度相关,在浓度较高时,对烟粉虱有引诱作用,低浓度时没有影响^[31]。

在明确化学物质调控粉虱行为的基础上,于实际生产中可与其他防治措施联合使用降低目标

作物上粉虱的种群密度,达到保护植物的目的。在生产中可单独使用引诱剂或驱避剂调控粉虱行为,如柠檬烯和 α -蒎烯对烟粉虱的驱避活性,在辣椒生产过程中施用柠檬烯,可降低辣椒植株上烟粉虱的数量;还可将引诱剂和驱避剂结合使用,并根据“Pull-Push”策略来调节粉虱的行为,如(E)-2-己烯醛、顺-3-己烯-1-醇对 MED 隐种的引诱活性,柠檬烯的驱避活性,两种化合物共同作用调控粉虱行为,降低温室番茄上粉虱的种群数量^[33]。另外,还可将信息化合物与黄板诱杀结合使用,将对烟粉虱有引诱作用的桉树脑、丁香酚、月桂烯、苧烯或肉桂醛涂布到黄板上,提高对粉虱的诱杀效果^[30]。而有些植物如芹菜可产生大量的驱避剂(柠檬烯和 α -蒎烯),将芹菜与目标

表 1 对烟粉虱有引诱或驱避活性的挥发物种类
Table 1 Attracting or repelling volatiles to whitefly

序号 No.	化学物质 Volatiles	测试昆虫 Whitefly	引诱活性 Attracting action	驱避活性 Repelling action	文献 Reference
1	(E)-2-己烯醛 (E)-2-hexenal	烟粉虱 MED 隐种 <i>Bemisia tabaci</i> MED	+		[29,33]
2	3-己烯-1-醇 3-hexen-1-ol	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[33]
3	β -月桂烯 β -myrcene	烟粉虱 MEAM1 隐种(hc), <i>B. tabaci</i> MEAM1 烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[30-31]
4	(E)- β -罗勒烯 (E)- β -ocimene	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[28]
5	芳樟醇 Linalool	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[29]
6	桉树脑 1,8-cineole	烟粉虱 MEAM1 隐种(hc), <i>B. tabaci</i> MEAM1 烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[29-31]
7	丁香酚 Eugenol	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[30]
8	肉桂醛 Cinnamaldehyde	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[30]
9	苧烯 Pentene	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[30]
10	烟酸乙酯 Ethyl nicotina	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED	+		[30]
11	7-epizingiberene	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[35]
12	R-姜黄烯 R-curcumene	烟粉虱 MED 隐种		+	[35]
13	3-己烯-1-醇 3-hexen-1-ol	烟粉虱 MEAM1 隐种(hc), <i>B. tabaci</i> MEAM1 烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[29-32]
14	柠檬烯 Limonene	烟粉虱 MEAM1 隐种(hc), <i>B. tabaci</i> MEAM1 烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[28,33-34]
15	β -月桂烯 β -myrcene	烟粉虱 MEAM1 隐种(hc), <i>B. tabaci</i> MEAM1 烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[28-29]
16	(E)- β -罗勒烯 (E)- β -ocimene	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[28]
17	p-伞花烃 p-cymene	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[29,32]
18	α -蒎烯 α -pinene	烟粉虱 MEAM1 隐种(hc), <i>B. tabaci</i> MEAM1 烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[29-32,34]
19	3-蒎烯 3-carene	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[29,32]
20	水杨酸甲酯 Salicylic acid	烟粉虱 MEAM1 隐种(hc), <i>B. tabaci</i> MEAM1 烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[36]
21	戊烯 Amylene	烟粉虱 MED 隐种 <i>B. tabaci</i> MED		+	[30]

注 Note:hc=higher concentration;lc=lower concentration.

作物套种,再结合黄板诱杀的物理方法可以降低烟粉虱对目标作物的危害^[34]。利用寄主植物的挥发物作为引诱剂或趋避剂调控粉虱行为农业生产有深远的意义,且可行性及操作性较强,通过干扰粉虱成虫的取食定位、产卵定位使其不能找到植物,保护作物免受粉虱的危害,并结合悬挂黄板等防治措施对成虫进行诱杀,实现粉虱害虫的绿色防控。

2.2 植物挥发物对粉虱天敌行为的影响及应用

植食性昆虫的胁迫危害会刺激植物产生特定的挥发性物质(HIPVs),或者挥发物的释放量发生改变,这些细微变化可被植食性昆虫的天敌利用,用来远距离定位植食性昆虫的栖境^[24]。受害植物释放的挥发物的种类与植食性昆虫的口器类型、种类、发育阶段、种群密度等有关,具有特异性,且植物的挥发物生物量较大,更容易被天敌识别,因此天敌可以利用这些特异性的挥发物在远距离定位其猎物或寄主^[24-25]。

刺吸式口器昆虫激活植物由水杨酸调控的信号途径,诱导植物产生特异性挥发物质招募天敌。烟粉虱刺吸危害拟南芥后诱导植物内生水杨酸的积累,茉莉酸量的降低,从此抑制由茉莉酸调控的植物防御途径,激活水杨酸调控的防御途径,并且相关基因的表达量上调,其中有些基因是挥发物合成酶基因,因此粉虱危害拟南芥后月桂烯的释放量增加^[37-38]。最新的研究^[37-39]表明,烟粉虱危害番茄后,亦是如此,抑制茉莉酸信号途径、激活水杨酸信号途径,导致 β -月桂烯、 ρ -伞花烃、 β -石竹烯的释放量增加,这些物质被证明是引诱粉虱寄生性天敌的主要化学物质。由表2可见粉虱危害导致植物挥发物释放量的变化情况,烟粉虱的危害对棉花挥发物种类或释放量的变化没有影响,且储存结构性挥发物的色素腺体的数量及密度也没有增加^[40]。而在番茄、甜瓜、拟南芥、菜豆等作物上,粉虱危害均能诱导其挥发物的释放量发生变化,但研究结果并不一致。受害植物所产生的挥发物种类与害虫的种类有关,温室白粉虱在危害番茄后,月桂烯、伞花烃的释放量未增加,罗勒烯的释放量显著增加,但烟粉虱危害番茄后罗勒烯的释放量在一段时间是持续下降的^[39,41-42]。

植物受到植食性昆虫危害后,挥发物的释放是一个动态变化的过程,与植食性昆虫的危害时间密切相关。利用温室白粉虱危害处理番茄产生

挥发物,并对危害不同时间的植株分别进行挥发物收集,发现温室白粉虱持续危害2、5或7d后,均能诱导产生特异性挥发物质,但9d以后受害植株产生的挥发物与健康植株相似^[41]。在粉虱类害虫诱导植物挥发物的试验中,多以粉虱成虫危害进行诱导,且处理时间一般在10d以内,多数为3~7d^[38-42]。但利用烟粉虱诱导棉花挥发物试验中主要以3~4龄若虫危害诱导或若虫成虫混合诱导,危害时间约为3~4周,可能会影响植物挥发物的收集效果^[40]。随着研究的深入,目前已从分子生物学角度、信号通路研究中揭示了粉虱等刺吸式口器害虫对植物防御途径、挥发物合成酶的关键基因、挥发物释放的影响^[37,39]。

目前,仅对番茄、花菜、甜瓜、菜豆、棉花等几种作物受粉虱危害后挥发物的变化进行了详细研究,其他作物的相关研究还未见报道。粉虱类害虫危害可诱导大部分的蔬菜类植物产生特异性挥发物质,或使得某些挥发物的释放量发生变化。植物挥发物的生物量较大,容易被天敌昆虫识别,成为天敌重要的化学通讯工具^[25,43]。天敌的远距离定位主要依赖受害植物的挥发性物质,粉虱的天敌也不例外。通过对植物挥发物进行收集、鉴定、天敌的嗅觉反应等相关研究,确定粉虱诱导植物产生的挥发物在天敌的寄主定位、寄主搜寻行为中有重要作用^[44-45]。有些研究虽未对植物挥发物的种类进行鉴定,但有详细的数据表明受害的植株能显著引诱粉虱天敌。如温室中受粉虱危害的黄瓜、番茄等植株上有较多数量的天敌分布,捕食性天敌和寄生性天敌均被受害植株吸引^[46-48]。在此基础上,对受害植株所产生的特异性植物挥发物进行收集鉴定,最终将人工合成的挥发物应用于生产实际中,调节天敌昆虫的行为来增强生物防治的效果。由表3可知,目前已报道的对粉虱天敌有明确引诱作用的化学物质,其中13种物质对恩蚜小蜂属的*Encarsia desantisii*和丽蚜小蜂有引诱作用,有5种物质对小黑瓢虫有引诱作用。目前这些研究主要集中在丽蚜小蜂和小黑瓢虫两种天敌,且比较明确的是月桂烯和罗勒烯对恩蚜小蜂属的寄生蜂有较强的引诱作用,十三烯对寄生蜂和小黑瓢虫有明显的引诱作用,可将其作为天敌的行为调节剂应用于粉虱的生物防治中^[38,49-50]。对粉虱寄生蜂有引诱作用的 α -蒎烯和水杨酸甲酯,对烟粉虱成虫有明显的趋避作用,更适合应用于实际生产中调控烟粉虱、天

敌两者的行为,降低成虫的危害,引诱寄生蜂,提高对若虫的寄生效果。

表 2 粉虱诱导不同植物产生的挥发物

Table 2 Whitefly induced volatiles from different plants

植物 Plant	粉虱 Whitefly	释放量增加的挥发物 Increased volatiles	释放量减少的挥发物 Decreased volatiles	文献 Reference
番茄 <i>Solanum lycopersicon</i>	烟粉虱 <i>Bemisia tabaci</i>	β -月桂烯 β -myrcene ρ -伞花炔 ρ -cymene β -石竹烯 β -caryophyllene	β -罗勒烯 β -ocimene	[39]
甜瓜 <i>Cucumis melo</i>	烟粉虱 <i>B. tabaci</i>	水杨酸甲酯 Methyl salicylate		[38]
	烟粉虱 MEAM1 隐种	十四碳烷 Tetradecane		[42]
番茄 <i>S. lycopersicon</i>	<i>B. tabaci</i> MEAM1	β -榄香烯 β -elemene (Z)-3-己烯-1-醇(Z)-3-hexen-1-ol α -蒎烯 α -pinene α -松油烯 α -terpinene β -水芹烯 β -phellandrene γ -松油烯 γ -terpinene, 异松油烯 Terpinolene, β -石竹烯 β -caryophyllene α -蛇麻烯 α -humulene		
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	烟粉虱 MEAM1 隐种 <i>B. tabaci</i> MEAM1	β -月桂烯 β -myrcene		[37]
番茄 <i>S. lycopersicon</i>	温室白粉虱 <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	β -罗勒烯 β -ocimene α -古芸烯 α -gurjunene δ -芹子烯 δ -selinene 香橙烯 (+)-aromadendrene δ -杜松烯 δ -cadinene 癸烷 Decane 水杨酸甲酯 Methyl salicylate 橙花叔醇 Nerolidol α -石竹烯 α -caryophyllene β -石竹烯 β -caryophyllene	R-(+)-柠檬烯 R-(+)-limonene	[41]
花菜 <i>Brassica oleracea</i>	烟粉虱 <i>B. tabaci</i>	二十二烷 Docosane 1-十三烯 1-tetradecane 2-丁基-1-辛醇 2-butyl-1-octanol 雪松醇 Cedrol 1-十三醇 1-tridecanol		[49]
菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i>	温室白粉虱 <i>T. vaporariorum</i>	(Z)-3-己烯-1-醇 (Z)-3-hexen-1-ol, 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 4,8-dimethyl-1, 3,7-nonatriene 3-辛酮 3-octanone		[51]
棉花 <i>Gossypium hirsutum</i>	烟粉虱 MEAM1 隐种 <i>B. tabaci</i> MEAM1	—	—	[40]

3 粉虱利它素对天敌的影响

植食性昆虫能产生特异的碳氢化合物、脂肪酸及蛋白质等物质,这些作为种间信息交流的化学物质可被其他物种(如天敌)所识别并利用,被称为利它素。在近距离范围内,利它素可刺激天敌产生强烈的搜寻反应^[52]。粉虱若虫、蜜露、蜕、死去的成虫等利它素均可作为信息物质被天敌利用,并在天敌的寄主/猎物定位和辨识过程中起到重要作用^[7,17,53-54]。但低龄若虫、成虫的翅、若虫血淋巴、被寄生的粉虱蛹壳等,可能对天敌的寄主

定位或寄主搜寻作用不明显^[17,54]。粉虱利它素中蜜露的相关研究较多也较深入,在详细分析温室白粉虱蜜露成分的基础上,发现葡萄糖、果糖和海藻糖对丽蚜小蜂有强烈的引诱作用,寄生蜂对3种糖的搜寻时间延长^[44-45];且糖类物质如葡萄糖、果糖及蜂蜜能显著延长寄生蜂的寿命,增强繁殖能力,适合应用于生物防治中,从而达到长期控制粉虱害虫的目的^[55]。目前关于粉虱利它素对天敌影响研究主要集中在恩蚜小蜂属和紫角蚜小蜂属的寄生性天敌上,捕食性天敌对利它素反应的相关研究较少。

表3 对粉虱天敌有引诱作用的人工合成化学物质

Table 3 Synthesized chemicals attracting natural enemies of whitefly

序号 No.	化学物质 Chemicals	天敌种类 Natural enemy	文献 Reference
1	α -蒎烯 α -pinene; β -蒎烯 β -pinene	<i>Encarsia desantisi</i>	[38]
2	β -月桂烯 β -myrcene	丽蚜小蜂 <i>Encarsia formosa</i>	[38,50]
3	β -罗勒烯 β -ocimene	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[38,50]
4	水杨酸甲酯 Methyl salicylate	<i>E. desantisi</i>	[38]
5	十三烯 Tetradecane	小黑瓢虫 <i>Delphastus catalinae</i>	[38,49]
6	(Z)-3-己烯-1-醇 (Z)-3-hexen-1-ol	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[51]
7	4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[51]
8	3-辛酮 3-octanone	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[51]
9	顺-3-己烯基乙酸酯 Cis-3-hexenyl acetate	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[47]
10	里那醇 Linalool	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[47]
11	萘 Naphthal	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[47]
12	β -石竹烯 β -caryophyllene	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[50]
13	α -葎草烯 α -umulene	丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i>	[50]
14	二十二烷 Docosane	小黑瓢虫 <i>D. catalinae</i>	[49]
15	2-丁基-1-辛醇 2-butyl-1-octanol	小黑瓢虫 <i>D. catalinae</i>	[49]
16	雪松醇 Cedrol	小黑瓢虫 <i>D. catalinae</i>	[49]
17	1-十三醇 1-tridecanol	小黑瓢虫 <i>D. catalinae</i>	[49]

4 展望

近年来,研究者将人工合成的植物挥发物与有营养价值的花粉或蜂蜜联合使用,即将信息化合物与天敌的植物支持系统联合使用,利用引诱物质将天敌吸引至目标作物区,并回馈给天敌丰富的营养物质,确保天敌的种群数量,延长生物防治效果,这种模式被称为“Attract and reward”^[56-57]。目前该种模式在棉铃虫、蚜虫的生物防治中有所利用,防效优于单独使用天敌引诱剂或仅为天敌提供营养物质的防治效果^[58-59]。但在粉虱的生物防治研究报道中,还未见使用信息

化合物作为引诱物质、蜜源植物作为回报天敌来增强生防效果的相关研究。目前粉虱诱导的植物挥发物、粉虱利它素对天敌的影响等大多停留在实验室阶段,实际应用较少。应在广泛研究粉虱寄生性天敌、捕食性天敌的基础上,需进一步筛选确定对特定天敌最具引诱作用的化学物质及喜好的寄主或蜜源植物,形成引诱物质—天敌—蜜源植物(替代寄主)—粉虱防治系统。在实际生产中,根据目标作物、粉虱种类,选取合理的引诱物质—天敌—蜜源植物(替代寄主)系统对害虫进行“订制式”的防控。但大田生态系统环境复杂,昆虫种类多样,蜜源植物有可能吸引更多害虫,使得

作物受害程度增大。且害虫危害方式多样,诱导植物产生的挥发性物质种类多变,复杂的信息化学物质可能会稀释引诱物质的作用,进而阻碍天敌的定位,影响防治效果。因此,以上所涉及的生物防治方法更适合应用于设施作物上粉虱类害虫的防治中,在一定的空间内利用引诱化学物质吸引天敌、利用蜜源植物提供营养或替代寄主繁殖天敌,延长天敌寿命或增加天敌种群数量,即可预防粉虱种群数量急剧增大,又可长期将虫害控制在较低水平。

参考文献 Reference:

- [1] NAUEN R, GHANIM M, ISHAAYA I. Whitefly special issue organized in two parts [J]. *Pest Management Science*, 2014, 70(10): 1438-1439.
- [2] 褚栋, 张友军. 近10年我国烟粉虱发生为害及防治研究进展 [J]. *植物保护*, 2018, 44(5): 51-55.
CHU D, ZHANG Y J. Research progress on the damage and management of *Bemisia tabaci* (Gennadius) in China over the past 10 years [J]. *Plant Protection*, 2018, 44(5): 51-55.
- [3] 李彦蓉, 任璐, 韩巨才. 温室白粉虱对常用杀虫剂的抗性监测 [J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2011, 31(3): 217-220.
LI Y R, REN L, HAN J C. Monitoring of insecticide resistance in *Trialeurodes vaporariorum* to commonly used insecticides [J]. *Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2011, 31(3): 217-220.
- [4] 张世泽, 万方浩, 花保桢, 等. 烟粉虱的生物防治 [J]. *中国生物防治*, 2004, 20(1): 57-60.
ZHANG SH Z, WAN F H, HUA B ZH, et al. Biological control of *Bemisia tabaci* (Gennadius) [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2004, 20(1): 57-60.
- [5] 李茂业, 陈德鑫, 李世广, 等. 绿僵菌对“Q型”烟粉虱2龄若虫的致病性及与毒力关联的培养性状研究 [J]. *中国生物防治学报*, 2015, 31(1): 71-77.
LI M Y, CHEN D X, LI SH G, et al. Cultural characteristics and virulence of *Metarhizium* spp. to the 2nd instar nymphs of *Bemisia tabaci* [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2015, 31(1): 71-77.
- [6] 刘召, 雷仲仁. 对烟粉虱具有高致病力的虫生真菌筛选 [J]. *中国蔬菜*, 2014, 1(3): 37-40.
LIU ZH, LEI ZH R. Screening of high pathogenic entomopathogenic to tobacco whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) [J]. *China Vegetables*, 2014, 1(3): 37-40.
- [7] 林克剑, 吴孔明, 刘山蓓, 等. 中华草蛉, 龟纹瓢虫和异色瓢虫对B型烟粉虱的捕食功能反应 [J]. *昆虫知识*, 2006, 43(3): 339-343.
LIN K J, WU K M, LIU SH B, et al. Functional responses of *Chrysopa sinica*, *Propylaea japonica* and *Leis axyridis* to *Bemisia tabaci* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2006, 43(3): 339-343.
- [8] 程成, 江俊起, 夏晓飞, 等. 释放捕食螨对温室番茄上烟粉虱数量的影响 [J]. *安徽农业大学学报*, 2014, 41(4): 685-689.
CHENG CH, JIANG J Q, XIA X F, et al. Predatory mites control *Bemisia tabaci* on totamato plants in greenhouse [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2014, 41(4): 685-689.
- [9] 王洪亮, 秦雪峰, 余昊, 等. 东亚小花蝽对MEAM1烟粉虱伪蛹的捕食作用 [J]. *生态与农村环境学报*, 2013, 29(1): 132-135.
WANG H L, QIN X F, YU H, et al. Predation of *Orius sauteri* on MEAM1 *Bemisia tabaci* pseudopupae [J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2013, 29(1): 132-135.
- [10] 王竹红, 潘东明, 黄建. 中国烟粉虱寄生蜂资源及其区系分布 [J]. *热带作物学报*, 2010, 31(9): 1571-1579.
WANG ZH H, PAN D M, HUANG J. Resource and faunistic distribution of parasitoids (Hymenoptera: Aphelinidae) of *Bemisia tabaci* (Gennadius) in China [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2010, 31(9): 1571-1579.
- [11] 肖英方, 毛润乾, 沈国清, 等. 害虫生物防治新技术—储蓄植物系统 [J]. *中国生物防治学报*, 2012, 28(1): 1-8.
XIAO Y F, MAO R Q, SHEN G Q, et al. Banker plant system; a new approach for biological control of arthropod pests [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2012, 28(1): 1-8.
- [12] 陆宴辉, 赵紫华, 蔡晓明, 等. 我国农业害虫综合防治研究进展 [J]. *应用昆虫学报*, 2017, 54(3): 349-363.
LU Y H, ZHAO Z H, CAI X M, et al. Progresses on integrated pest management (IPM) of agricultural insect pests in China [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2017, 54(3): 349-363.
- [13] 陈学新, 刘银泉, 任顺祥, 等. 害虫天敌的植物支持系统 [J]. *应用昆虫学报*, 2014, 51(1): 1-12.
CHEN X X, LIU Y Q, REN SH X, et al. Plant-mediated support system for natural enemies of insect pests [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2014, 51(1): 1-12.
- [14] STACEY D L. ‘Banker’ plant production of *Encarsia formosa* Gahan and its use in the control of glasshouse whitefly on tomatoes [J]. *Plant Pathology*, 1997, 26: 63-66.
- [15] PICKETT C, SIMMONS G, LOZANO E, et al. Augmentative biological control of whiteflies using transplants [J]. *Bio Control*, 2004, 49: 665-688.
- [16] XIAO Y F, CHEN J J, CANTLIFFE D, et al. Establishment of papaya banker plant system for parasitoid, *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae) against *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in greenhouse tomato production [J]. *Biological Control*, 2011, 58: 239-247.
- [17] 王秀爽. 蓖麻粉虱作为储蓄植物系统中替代寄主的适合度

- 评价[D]. 陕西杨凌:西北农林科技大学,2016.
- WANG X SH. Fittest evaluation of *Trialeurodes ricini* (Misra) as the alternative host in a banker plant system [D]. Yangling Shaanxi: Northwest A&F University, 2016.
- [18] WONG S K, FRANK S D. Pollen increases fitness and abundance of *Orius insidiosus* Say (Heteroptera: Anthocoridae) on banker plants [J]. *Biological Control*, 2013, 64(1):45-50.
- [19] XIAO Y F, AVERY P, CHEN J J, et al. Ornamental pepper as banker plants for establishment of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) for biological control of multiple pests in greenhouse vegetable production [J]. *Biological Control*, 2012, 63:279-286.
- [20] URBANEJA-BERNAT P, MOLLA O, ALONSO M, et al. Sugars as complementary alternative food for the establishment of *Nesidiocoris tenuis* in greenhouse tomato [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2015, 139: 161-167.
- [21] 杨帆, 王甦, 张君明, 等. 增殖植物和植物诱导抗性挥发物对东亚小花蝽和浅黄恩蚜小蜂的嗅觉行为影响及田间诱集作用 [J]. *环境昆虫学报*, 2017, 39(6): 1250-1257.
- YANG F, WANG S, ZHANG J M, et al. Olfactory influences and field attractions of enhancing plant and herbivore induced defense volatiles to predaceous flower bug *Orius sauteri* (Hemiptera: Anthocoridae) and parasitoid wasp *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39(6): 1250-1257.
- [22] 张帆, 李姝, 王甦. 可持续利用天敌昆虫防治设施蔬菜害虫的进展及模式创新 [J]. *农业工程技术*, 2017(31): 13-17.
- ZHANG F, LI SH, WANG S. Advances and innovative models in sustainable natural enemies for controlling pest on protected vegetables [J]. *Applied Engineering Technology*, 2017(31):13-17.
- [23] REEVES J L. Vision should not be overlooked as an important sensory modality for finding host plants [J]. *Environmental Entomology*, 2011, 40(4):855-863.
- [24] VET L E, DICKE M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context [J]. *Annual Review of Entomology*, 1992, 37:141-172.
- [25] MCCORMICK A C, UNSICKER S B, GERSHENZON J. The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17:303-310.
- [26] 娄永根, 程家安. 植物-植食性昆虫-天敌三营养层次的相互作用及其研究方法 [J]. *应用生态学报*, 1997, 8(3): 325-331.
- LOU Y G, CHENG J A. Interactions among host plants, phytophagous insects and natural enemies and relevant research methods [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1997, 8(3):325-331.
- [27] 宋丹阳, 卢少华, 黄翠虹, 等. 植物挥发性物质对烟粉虱寄主选择行为的影响 [J]. *华中昆虫研究*, 2016, 12:143-149.
- SONG D Y, LU SH H, HUANG C H, et al. Plant volatiles in association with host selection on behaviors of *Bemisia tabaci* [J]. *Central China Insect Research*, 2016, 12: 143-149.
- [28] 涂洪涛. 不同芹菜品种对黄瓜上烟粉虱的防控及其机理探究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2014.
- XU H T. The effect of different celery cultivars against *Bemisia tabaci* on cucumber and study on its mechanism [D]. Beijing: China Agricultural University, 2014.
- [29] 李姝, 赵静, 张晓曼, 等. 烟粉虱 MED 隐种对 13 种植物挥发性物质的行为反应 [J]. *植物保护学报*, 2016, 43(1):105-110.
- LI SH, ZHAO J, ZHANG X M, et al. Behavioral responses of *Bemisia tabaci* MED to 13 plant volatiles [J]. *Journal of Plant Protection*, 2016, 43(1):105-110.
- [30] 杨苗苗, 李英梅, 张淑莲, 等. 烟粉虱 MED 隐种对植物挥发物的趋性行为 [J]. *中国生物防治学报*, 2018, 34(5): 18-24.
- YANG M M, LI Y M, ZHANG SH L, et al. Taxis response of *Bemisia tabaci* MED adults (Hemiptera: Aleyrodidae) to plant volatiles [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2018, 34(5):18-24.
- [31] 曹凤勤, 刘万学, 范中南, 等. B 型烟粉虱对 3 种寄主植物及其挥发物的行为反应 [J]. *昆虫学报*, 2008, 51(8): 830-838.
- CAO F Q, LIU W X, FAN ZH N, et al. Behavioural responses of *Bemisia tabaci* B-biotype to three host plants and their volatiles [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2008, 51(8):830-838.
- [32] 吴帆, 张晓曼, 赵磊, 等. Q 型烟粉虱化学感受蛋白 CSP1 与植物挥发物的结合特征 [J]. *中国农业科学*, 2015, 48(10):1955-1961.
- WU F, ZHANG X M, ZHAO L, et al. Binding characterization of chemosensory protein CSP1 in the *Bemisia tabaci* biotype Q with plant volatiles [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(10):1955-1961.
- [33] LI Y F, ZHONG S T, QIN Y C, et al. Identification of plant chemicals attracting and repelling whiteflies [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2014, 8(3):183-190.
- [34] 衡森. 对烟粉虱具有驱避作用的几种植物筛选及芹菜对该虫控制作用研究 [D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2017.
- HENG S. Studies on filtering several plants with repellency against *Bemisia tabaci* and control effect of celery on this insect [D]. Yangzhou Jiangsu: Yangzhou University, 2017.
- [35] BLEEKER P M, DIERGAARDE P J, AMENT K, et al. Tomato-produced 7-epizingiberene and R-curcumene act as repellents to whiteflies [J]. *Phytochemistry*, 2011, 72(1):

- 68-73.
- [36] SHI X B, CHEN G, TIAN L X, *et al.* The salicylic acid-mediated release of plant volatiles affects the host choice of *Bemisia tabaci* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2016, 17: 1048.
- [37] ZHANG P J, XU C X, ZHANG J M, *et al.* Phloem-feeding whiteflies can fool their host plants, but not their parasitoids [J]. *Functional Ecology*, 2013, 27: 1304-1312.
- [38] SILVEIRA T A, SANCHES P A, ZAZYCKI L C F, *et al.* Phloem-feeding herbivory on flowering melon plants enhances attraction of parasitoids by shifting floral to defensive volatiles [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2018, 12: 750-761.
- [39] ZHANG P J, WEI J N, ZHAO C, *et al.* Airborne host-plant manipulation by whiteflies via an inducible blend of plant volatiles [J]. *PNAS*, 2019, 116 (15): 7387-7396.
- [40] RODRIGUEZ-SAONA C, CRAFTS-BRANDNER S J, CANAS L A. Volatile emissions triggered by multiple herbivore damage: Beet armyworm and whitefly feeding on cotton plants [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29: 2539-2550.
- [41] LPEZ A Y I, MARTNEZ-GALLARD N A, RAMREZ-ROMERO R, *et al.* Cross-kingdom effects of plant-plant signaling via volatile organic compounds emitted by tomato (*Solanum lycopersicum*) plants infested by the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2012, 38(11): 1376-1386.
- [42] SILVA D B, BUENO V H P, VAN LOON J J A, *et al.* Attraction of three mirid predators to tomato infested by both the tomato leaf mining moth *Tuta absoluta* and the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2018, 44: 29-39.
- [43] HARE J D. Ecological role of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 2010, 56(1): 161-180.
- [44] ROMEIS J, ZEBITZ C P W. Searching behaviour of *Encarsia formosa* as mediated by colour and honeydew [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1997, 82: 299-309.
- [45] GUERRIERI E. Flight behaviour of *Encarsia formosa* in response to plant and host stimuli [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1997, 82: 129-133.
- [46] NOMIKOU M, MENG R, SCHRAAG R, *et al.* How predatory mites find plants with whitefly prey [J]. *Experimental and Applied Acarology*, 2005, 36(4): 263-275.
- [47] 郭毅. 植物挥发物及学习经历在丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* Gahan 寄主寻找行为中的作用 [D]. 重庆: 西南大学, 2007.
- GUO Y. Role of volatile phytochemical and learning on host-finding behavior of *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) [D]. Chongqing: Southwest University, 2007.
- [48] LINS J C, LOON J J A, BUENO V H P, *et al.* Response of the zoophytophagous predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* to volatiles of uninfested plants and to plants infested by prey or conspecifics [J]. *Bio Control*, 2014, 59(6): 707-718.
- [49] 徐桂萍. 烟粉虱寄主植物挥发物对小黑瓢虫引诱作用的研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- XU G P. Attracting effect of host plants volatiles of *Bemisia tabaci* on *Delphastus catalinae* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2011.
- [50] 刘馨. 丽蚜小蜂对 Q/B 烟粉虱的寄主选择性机制 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- LIU X. Host preference of *Encarsia formosa* on *Bemisia tabaci* Q/B [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2017.
- [51] BIRKETT M A, CHAMBERLAIN K, GUERRIERI E, *et al.* Volatiles from whitefly-infested plants elicit a host-locating response in the parasitoid, *Encarsia formosa* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29: 1589-1600.
- [52] MURALI-BASKARAN R K, KUMAR J, PARTHIBAN P, *et al.* Role of kairomone in biological control of crop pests—a review [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2018, 101: 3-15.
- [53] MANDOOR N, REN B L, WACKERS F. Effects of different kairomonal sources on the performance of *Eretmocerus* sp. near *Furuhashii* against *Bemisia tabaci* on cucumber: II - In greenhouse [J]. *Journal of Plant Protection Research*, 2007, 47: 289-298.
- [54] 刘万学, 杨勇, 万方浩, 等. 丽蚜小蜂对 B 型烟粉虱不同利它素源的行为反应 [J]. *中国生物防治*, 2008, 24(2): 97-102.
- LIU W X, YANG Y, WAN F H, *et al.* Behavior responses of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) to different kairomone sources from *Bemisia tabaci* B-biotype (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2008, 24(2): 97-102.
- [55] ZHANG Y B, YANG N W, WANG J J, *et al.* Effect of six carbohydrate sources on the longevity of a whitefly parasitoid *Eretmocerus hayati* (Hymenoptera: Aphelinidae) [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2014, 17(4): 723-728.
- [56] JONSSON M, WRATTEN S D, LANDIS D A, *et al.* Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods [J]. *Biological Control*, 2008, 45(2): 172-175.
- [57] KHAN Z R, JAMES D G, MIDEGA C A, *et al.* Chemical ecology and conservation biological control [J]. *Biological Control*, 2008, 45: 210-224.
- [58] SIMPSON M, GURR G M, SIMMONS A T, *et al.* Attract and reward: combining chemical ecology and habitat manipulation to enhance biological control in field crops [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(3): 580-590.

- [59] GORDON GUSO, WRATTEN S D, JONSSON M, *et al.* level effects [J]. *Biological Control*, 2013, 64 (2): 106-115.
‘Attract and reward’: combining a herbivore-induced plant volatile with floral resource supplementation-multi-trophic

Plant-supported System for Natural Enemies and Chemical Regulation in Management of Whitefly

WANG Xiushuang^{1,2} and ZHANG Guoqiang²

(1. College of Life Science, Shihezi University, Shihezi Xinjiang 832003, China;

2. College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi Xinjiang 832003, China)

Abstract Because of the less preventive and shorter control period, the traditional biological control is gradually replaced by new biological control methods. The new method of plant-mediated support system can extend the natural enemies' life span and efficacy, and the other new methods can regulate the insects' behavior by semiochemicals on the base of traditional biological control. We reviewed the current situation of whiteflies' bio-control from the plant-mediated support systems and the behavior regulation of insect by using chemicals. Whitefly or natural enemies located their host plant or host/prey in agro-ecosystems, which mainly depend on the semiochemicals. Here we collected the chemical ecology references in the last two decades, and sorted out the plant volatiles and kairomone for manipulating the behavior of whitefly and natural enemies. Combined use of the synthesized semiochemicals and plant systems will regulate whiteflies' behavior to minimize the damage, or regulate enemies' behavior to expand its life span and fecundity, finally, the long-term sustainable control of whitefly will be achieved.

Key words New-tech of biological control; Chemical communication; HIPVs; Kairomone

Received 2019-11-11

Returned 2020-07-14

Foundation item High-level Talents Startup Project of Shihezi University (No. RCSX201710).

First author WANG Xiushuang, female, Ph. D, lecturer. Research area: biological control of plant diseases and pests. E-mail: xswang@shzu.edu.cn

Corresponding author ZHANG Guoqiang, male, Ph. D, lecturer. Research area: microbial pesticide. E-mail: gqzhang@shzu.edu.cn

(责任编辑:郭柏寿 Responsible editor: GUO Baishou)