

نقش اکولوژی شیمیایی در روابط گیاهان و دشمنان طبیعی

The role of chemical ecology in plant-natural enemies relationships

ندا خردپیر

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۹/۱۰

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۵/۱۵

چکیده

Allelochemicals یا پیام‌رسان‌های شیمیایی هدایت‌کننده روابط بین گونه‌ای هستند که با توجه به نوع ترکیب و غلظت اجزا تشکیل‌دهنده، گونه فرستنده و گونه گیرنده می‌توانند روابط و رفتارهای موجودات زنده را در مقابل یکدیگر مدیریت کنند. این امر در دنیای گیاهان نیز مصداق داشته و گیاهان با تولید ترکیبات شیمیایی مختلف با عملکردهای گوناگون به تناسب خود در محیط کمک کرده و عناصر زنده محیط به‌خصوص دشمنان طبیعی از گروه بندپایان را به منظور افزایش سطح بقا به خدمت می‌گیرند. در این مقاله مروری بر مطالعات انجام شده در زمینه اکولوژی شیمیایی گیاهان و دشمنان طبیعی انجام شده است.

واژگان کلیدی: اکولوژی شیمیایی، گیاهان، دشمنان طبیعی

مقدمه

روابط متقابل بین گونه‌های موجود در هر اکوسیستم در واقع قلب بسیاری از فرآیندهای تکاملی و اکولوژیک را تشکیل می‌دهند. پویایی جمعیت طعمه-شکارگر یکی از نمونه‌های شناخته شده در این حیطه است که در واقع تحت تأثیر ترکیبی از عوامل گوناگون موجود در محیط قرار می‌گیرد. شکارگر با هدف افزایش سطح تناسب خود در محیط نسبت به جستجوی طعمه اقدام می‌کند و در این مسیر هدف‌هایی از قبیل افزایش میزان بقا و تولید مثل را مد نظر قرار می‌دهد (Alonzo, 2002). آن‌چه تکامل بسیاری از رفتارهای موجودات زنده و حتی دشمنان طبیعی را در محیط اطرافشان توجیه می‌کند، در واقع تلاش آن‌ها برای افزایش شانس بقا است و همواره شکارگر یا پارازیتوئید سعی دارد با انتخاب بهترین زیستگاه یا پناهگاه و یا طعمه احتمال رشد نسل خود را افزایش دهد (Dicke, 2000). عوامل بسیاری در شرایط زراعی می‌توانند بر استقرار، روند رشد و نمو و عملکرد دشمنان طبیعی مورد استفاده در مبارزه بیولوژیک تأثیر بگذارند که البته گیاه میزبان یکی از مهم‌ترین عواملی است که می‌تواند با تأمین شرایط مطلوب برای دشمنان طبیعی اثر مثبت داشته و یا با کاهش میزان بقا، کارایی یا تناسب زیستی آن‌ها تأثیر منفی داشته باشد. تأثیر گیاه میزبان بر دشمنان طبیعی بسته به گونه گیاه میزبان و گاهی در سطح ارقام تحت یک گونه متفاوت است. اثرات متقابل گیاه-دشمن طبیعی تا حدی است که به عنوان یکی از راهبردهای کاربرد مؤثر مبارزه بیولوژیک محسوب می‌شود (Bottrel *et al.*, 1998).

روابط شیمیایی گیاهان و دشمنان طبیعی

اکولوژی شیمیایی تنها زمینه‌ای از علم است که علت رفتارهای جهت‌مند شکارگران و پارازیتوئیدها را در جستجوی تعداد محدود طعمه توجیه می‌کند (Weissburg *et al.*, 2002). بنا بر نظریه گیاهان سخنگو، معمولاً گیاهان در تقابل با محیط اطراف خود مقادیر بسیار ناچیزی از ترکیبات شیمیایی فرار را در محیط اطراف خود رهاسازی می‌کنند که با ایجاد خسارت حاصل از گیاهخواران بر مقدار این مواد در محیط افزوده می‌شود؛ خسارت ناشی از گیاهخوار که به تولید این پیام‌های شیمیایی منجر می‌شوند الزاماً تنها تغذیه مستقیم از گیاه نبوده و در مواردی دیده شده است که حتی تخمگذاری گیاهخوار در بافت گیاه به تولید مواد فرار می‌انجامد. پس از آن‌که گیاه اولین گام برای دفاع مستقیم از خود با دفع گیاهخوار را برمی‌دارد، مکانیسم‌های دفاع القا شده در گیاه فعال شده و دشمنان طبیعی را به عنوان مؤثرترین عوامل محیط از حضور طعمه بر روی خود آگاه می‌سازند (Hilker and Meiners, 2002؛ Meiners, 2006؛ Hilker and Meiners, 2006). ترکیب شیمیایی این بسته‌های فرار بسته به گیاه میزبان و گونه گیاهخوار متفاوت است (Hunter, 2002). این ترکیبات اغلب حامل اطلاعاتی مبنی بر فعال نمودن مکانیسم‌های دفاعی در گیاهان مجاور، هشدار به دشمنان طبیعی، دور نمودن گیاهخواران رقیب و غیره بوده و به عنوان پیام‌رسان‌های شیمیایی یا Semiochemical ایفای نقش می‌کنند (Takabayashi and Dicke, 1996؛ Bottrel *et al.*, 1998؛ Pare and Tumlinson, 1999؛ Dicke, 2000).

معرفی و طبقه‌بندی مواد شیمیایی دخیل در اکولوژی شیمیایی حشرات و دشمنان طبیعی

Semiochemicals یا علائم شیمیایی واژه‌ای با ریشه یونانی semeion به معنی سیگنال و علامت، کلاً ترکیبات شیمیایی را شامل می‌شوند که روابط بین افراد یک گونه را با ترکیباتی تحت گروه فرومون‌ها (Pheromones) و روابط بین گونه‌ای را از طریق ترکیباتی تحت گروه پیام‌رسان‌های شیمیایی (Allelochemicals) هدایت می‌کنند. پیام‌رسان‌های شیمیایی حتی قادرند روابط افراد متعلق به سطوح مختلف غذایی را کنترل کنند (Agelopoulos *et al.*, 1999؛ Zhu *et al.*, 2016). بسته به نوع واکنشی که این مواد در فرد گیرنده ایجاد می‌کنند یا فرآیندی که در نهایت نصیب رهاکننده می‌شود، این مواد را به سه گروه تقسیم می‌کنند. (۱) آلومون‌ها Allomones نوعی از پیام‌رسان‌های شیمیایی که طی مراحل زیستی طبیعی موجود زنده تولید و رهاسازی شده واکنشی در گیرنده ایجاد می‌کند که به نفع فرد رهاکننده و به ضرر گیرنده است؛ (۲) کایرومون‌ها

Kairomones موادی که طی بیولوژی طبیعی موجود زنده تولید شده و رهاسازی آن در محیط باعث رفتارها و تغییراتی در فیزیولوژی دریافت کننده می شود که در نهایت به نفع گیرنده و به ضرر رهاکننده خواهد بود؛ (۳) آنتی مون ها Antimones که از مواد و اجسام غیرزنده ترشح می شوند؛ و (۴) سینومون ها Synomones موادی که واکنش های حاصل از تولید و رهاسازی آن در محیط به نفع دریافت کننده و رهاکننده است (Dicke and Sabelis, 1988). حشرات در تمام مراحل زیستی خود به منظور جستجوی غذا، جفت یابی، تخمگذاری، محل زمستان گذرانی، تجمع و همچنین جهت دوری و پرهیز از گونه های خطرناک یا میزبان های نامناسب از علائم شیمیایی موجود در محیط به خصوص پیام رسانی های شیمیایی استفاده می کنند (Agelopoulous *et al.*, 1999). یافتن مکان مناسبی برای تخمگذاری یکی از مهم ترین گام های چرخه زیستی حشرات است. حشره ماده می یابست از تأمین مواد غذایی نتاج خود و نیز امنیت آن ها پس از تولد در برابر دشمنان و رقبا اطمینان یابد. لذا هر گونه از حشرات برای خود قطعه ای از خرد زیستگاه را انتخاب نموده و راهبردهای لازم برای جستجو و استقرار در آن مکان را اتخاذ می کند. یکی از این راهبردها استفاده از پیام های شیمیایی متضاد شده از محل زیست مورد نظر یا مواد غذایی مورد نیاز است (Tumlinson, 1988).

مکانیسم های کاربرد مواد شیمیایی در روابط گیاهان و دشمنان طبیعی

اولین مطالعات مستدل در زمینه تأثیر مواد فرار و کلاً گیاه میزبان بر فرآیند میزبان یابی از مقاله Edwards and Wratten (1985) آغاز شد که در مقاله خود این پدیده را فرآیندی مشکوک میان واقعیت و معجزه دانستند. حشرات گوشتخوار به دنبال طعمه خود در محیط تحت تأثیر علائم گوناگونی از محیط پیرامون مانند عوامل محیطی غیرزنده، حضور گونه های رقیب یا سایر دشمنان طبیعی، ترکیبات شیمیایی حاصل از طعمه یا بستر زندگی (گیاه میزبان)، رایحه مواد غذایی خاص محیط و فرآیند یادگیری قرار می گیرند (Dicke, 1999؛ Dicke and Van Loon, 2000). در حشرات گیاهخوار مواد فرار گیاهان نقش مهمی را در فرآیند میزبان یابی ایفا می کنند. شکارگران طی دو مکانیسم از مواد فرار برای میزبان یابی استفاده می کنند: (۱) شکارگر در جستجوی طعمه به انتظار نشسته و سپس با ترشح پیام های شیمیایی باعث جلب طعمه می شود و (۲) شکارگر فعالانه به جستجوی طعمه می پردازد که این روش بسیار عمومیت داشته و از مواد فرار به این منظور طی سه فاز استفاده می کنند. در فاز اول میزبان یابی، شکارگر از مواد فرار گیاهی به عنوان سینومون برای یافتن زیستگاه مناسب برای جستجو استفاده می کند. در فاز دوم، مواد فرار حاصل از طعمه، شکارگر را به سمت خود می کشاند و در فاز سوم ترکیبات شیمیایی زیستگاه (گیاه میزبان) و طعمه باعث گرفتار شدن شکارگر می شوند. مطالعات بر روی حشرات گوناگون طی فرآیند میزبان یابی بیش از ۲۵ ترکیب فرار گیاهی را در این امر دخیل دانسته اند که گروه ترپنوئیدهای فرار Volatile terpenoids جذاب ترین ترکیبات برای شکارگران و پارازیتوئیدها هستند (Vet and Dicke, 1992؛ Pare and Dicke, 1994؛ Tumlinson, 1999). در مطالعه ای مهم ترین این ترکیبات از گروه ایزوپرنوئیدها isoprenoids و مشتقات اسیدهای آمینه و اسیدهای چرب بوده که از این میان فنیل اتیل، بوتنیل و پنتنیل ایزوتیوسیانات مهم ترین نقش را در گیاهان خانواده Brassicaceae ایفا می کنند. در مطالعه دیگری دیده شد که گل داودی با ترشح ترکیب chrysanthemone باعث جلب تریپس گل *Frankliniella occidentalis* Pergande می شود. موادی مانند بتا-کاروفیلین β -caryophyllene، (E)-بتا-فارنزن β -farnesene، (E)- β -farnesene، germacrene-D و (E,E)- α -farnesene بخش عمده این ترکیب را تشکیل می دهند. در تحقیق دیگری، (O'Donnell *et al.*, 1996) ترکیب اتیلن را عامل اصلی واکنش های گیاه به جراحات مکانیکی و پس از آن خسارت گیاهخوار دانست.

حشرات مواد فرار شیمیایی موجود در محیط را از طریق گیرنده های بویایی (سلول های گیرنده) موجود بر روی شاخک های خود دریافت نموده و این محرک ها باعث ایجاد پیام عصبی به صورت علائم الکتریکی در مغز حشره شده که در نهایت منجر به واکنش های گوناگون می گردند. راهبرد دفع-جلب push-pull دقیقاً نمونه ای از راهبردهای حشرات گیاهخوار در استفاده از گیاه میزبان است؛ به طوری که بخشی از مواد فرار گیاهی باعث دفع گیاهخوار (push)

و بخش دیگر باعث جلب آن (pull) می‌شوند و طی این فرآیند توجیه نتیجه نهایی هدف از تولید مواد فرار گیاهی در واکنش به گیاهخوار بسیار مشکل می‌شود و آنچه در نهایت سود حاصل از این فرآیند را تعیین می‌کند، ترکیب و تنوع زیستی جانوران گیاهخوار و گوشتخوار موجود در زیستگاه است (Dicke and Agelopoulos *et al.*, 1999; Van Loon, 2000). در مقاله مشابهی بر اساس مکانیسم‌های دفع-جلب عملکرد نهایی ترکیبات فرار گیاهی به صورت کنترل و حذف علف‌های هرز موجود در مزرعه مشاهده گردید؛ به طوری که ترشحات جلب کننده گیاه *Desmodium uncinatum* علاوه بر اثر دورکننده برای لاروهای ساقه‌خوار باعث جلب زنبورهای پارازیتوئید شده و هم‌زمان باعث کاهش جوانه‌زنی علف هرز *witchweed* نیز می‌شود (Hassanali *et al.*, 2008) و حتی می‌تواند باعث مرگ فعالانه علف هرز نیز گردد (Khan *et al.*, 2014). به علاوه این ترکیبات پس از رهاسازی از محل خسارت آفت، به طور سیستمیک از سایر قسمت‌های بافت گیاهی، حتی از قسمت‌های غیرآلوده و سالم، نیز ترشح می‌شوند و این فرآیند را در کل پاسخ سیستمیک گیاه می‌نامند (Takabayashi and Dicke, 1996; Vet and Dicke 1992; Hilker and Meiner, 2006; Arimura *et al.*, 2000; Pare and Tumlinson, 1999). از این رو بر اساس قوانین van der Meijden and Klinkhamer (2002) در ارتباط با روابط متقابل طعمه-شکارگر، گیاهان در حالت انفرادی یا در دستجات بسیار کوچک از تولید مواد فرار گیاهی جهت جلب شکارگران سود می‌برند و تولید این مواد از سوی یک گیاه در یک کنوپی باعث قربانی شدن آن گیاه و سالم ماندن گیاهان مجاور به جهت فعال شدن دفاع سیستمیک در آن‌ها خواهد شد (Janssen *et al.*, 2002).

همان‌طور که قبلاً ذکر شد، حشرات مفید به خصوص دشمنان طبیعی نیز در فرآیند میزبان‌یابی خود قویاً به پیام‌رسان‌های شیمیایی متکی هستند که این ترکیبات شیمیایی گاهی از منشأ گیاهخوار و گاه از جانب گیاه میزبان آلوده ارسال می‌شوند. لذا شکارگران و پارازیتوئیدها در اولین گام به توده گیاهی آلوده به گیاهخوار جلب می‌شوند (Shimoda and Takabayashi, 2001b; Steidle and Van Loon, 2003). طبق بررسی‌های انجام شده فرآیند میزبان‌یابی در دشمنان طبیعی طی سه مرحله انجام می‌شود که عبارتند از: جستجوی خرد زیستگاه‌های طعمه در زیستگاه، جستجوی کلنی طعمه درون خرد زیستگاه و جستجوی طعمه درون یک کلنی؛ در هر یک از این مراحل پیام‌رسان‌های شیمیایی نقش مهمی در اطلاع‌رسانی به دشمن طبیعی ایفا می‌کنند. مواد فرار گیاهی از اهمیت ویژه‌ای در مراحل اول و دوم برخوردارند. به طوری که این مواد را قابل اعتمادترین علائم و نشانه‌های حضور طعمه برای دشمنان طبیعی دانسته‌اند. در واقع، خسارت گیاهخواران باعث بروز واکنش‌هایی در گیاه میزبان می‌گردد که در نهایت بسته‌هایی از مواد فرار جاذب شکارگران و پارازیتوئیدها از گیاه میزبان ترشح می‌شوند. این فرآیند را یکی از راهبردهای دفاعی گیاه میزبان در برابر گیاهخوار دانسته‌اند (Agelopoulos *et al.*, 1999). این‌که چرا نمی‌توان مواد فرار حاصل از طعمه را در فرآیند میزبان‌یابی دشمنان طبیعی چندان قابل اعتماد دانست؛ دو دلیل رفتاری و اکولوژیک دارد. اولاً گیاهخواران به منظور پیشگیری از حمله دشمنان طبیعی ترشح مواد فرار جاذب خود را در محیط به حداقل می‌رسانند و دوماً گیاهان با داشتن زیست‌توده بالاتر قادرند مواد فرار بیش‌تر یا در واقع علائم شیمیایی قوی‌تری تولید کنند (Janssen *et al.*, 1998; Choh and Takabayashi, 2007).

در اکولوژی تکاملی آنچه وجود چنین مکانیسم‌هایی را در گیاه یا شکارگر توجیه می‌کند، نسبت سود به هزینه‌ای است که در قبال اتخاذ یک یا چند پدیده تکاملی بر گیاه تحمیل می‌شود که اغلب این پدیده‌ها در غالب نرخ رشد به میزان تولید مثل، مقاومت مستقیم در برابر غیرمستقیم و یا مقاومت در برابر گیاهخواران یا بیمارگرها بروز می‌کند. در ارتباط با فرآیند تولید مواد فرار گیاهی آنچه که مورد بررسی قرار می‌گیرد روابط متقابل گیاه-گیاهخوار، گیاه-شکارگر و گیاهخوار-شکارگر است و در واقع یکی از رابطین این سه گروه می‌توانند مواد شیمیایی فرار گیاه باشند. البته پس از آن‌که مواد فرار از گیاه میزبان رهاسازی شد، دیگر هیچ کنترلی بر گونه دریافت‌کننده وجود ندارد و هر موجود زنده‌ای در محیط می‌تواند از این مواد فرار به نفع خود و تحت مکانیسم خاص خود بهره‌برداری کند. لذا پیام‌های شیمیایی می‌بایست ابتدا به درستی تهیه و در محیط رهاسازی شوند تا شکارگر مناسب با دریافت پیام‌های صحیح به سمت منبع غذایی مورد نظر خود حرکت کند. گیاهان نسبت به مهاجمین

مختلف به روش‌های گوناگون واکنش نشان می‌دهند. در واقع در زمان حمله مهاجمین مختلف مواد فرار یکسانی اما در مقادیر گوناگون رهاسازی می‌شوند و از سوی دیگر شکارگران قادرند بین واکنش‌های گیاهان براساس مقدار ماده فرار تولید شده نوع گیاهخوار مهاجم را تشخیص دهند. حال یک گام به عقب باز گردیم؛ به جهت آن که گیاه بتواند نسبت به گیاهخواران مختلف واکنش‌های گوناگون نشان دهد، باید بتواند گیاهخواران را در گونه‌های مختلف شناسایی کند. ترشحات تخمدان حشرات ضمن تخمگذاری، بزاق دهان ضمن هضم پیش‌دهانی، آنزیم‌ها و اسیدهای آمینه سیستم گوارشی حشره محرک‌هایی هستند که گیاه را از نوع آسیب وارد شده آگاه می‌کنند. این سطح تمایز تا حدی است که گاهی واکنش گیاه در مقابل سنبلین مختلف لاروی یک گونه حشره یا مراحل زیستی مختلف آن تغییر می‌کند. این اطلاعات و نحوه واکنش حشره به آن‌ها گرچه از پاسخ‌های آنی حشره نشأت می‌گیرند؛ اما ظاهراً صفت رفتاری فوق، طی زمان فرگشتی به صورت تغییر میزان واکنش‌پذیری سلول‌های گیرنده به صورت یک صفت ژنتیکی تبدیل شده است (Corbet, 1985).

ترکیباتی که در گیاه میزبان طی فرآیند آلودگی به گیاهخوار تولید و رهاسازی می‌شوند را با نام مواد فرار القا شده گیاهخوار (HIPVs) می‌شناسیم؛ این مواد اطلاعات کافی و لازم بسته به گونه گیاهخوار، مرحله رشدی گیاهخوار و گیاه میزبان برای دشمن طبیعی فراهم می‌کنند (Ahmad et al., 2004؛ De Boer and Dicke, 2004). تولید مواد فرار قبل از آلودگی به گیاهخوار نیز انجام می‌شود اما با کمی تغییر کمی و کیفی بسته به گونه گیاهی و شرایط اقلیمی منطقه که این گروه از مواد را مواد فرار برگ سبز (GLVs) می‌نامند (Vet and Dicke, 1992). مقدار و نوع مواد فرار گیاهی علاوه بر وابستگی به عوامل زنده مانند گونه گیاه میزبان، گونه آفت، رقم یا واریته گیاه میزبان به عوامل غیرزنده محیط مانند فصل سال، استرس‌های آبی، میزان گرسنگی شکارگر، نیازهای رژیم غذایی شکارگر و تجربه قبلی شکارگر نیز وابسته‌اند (Takabayashi et al., 1994). De Boer and Dicke (2004) طی تحقیقات خود بر روی تأثیر مواد فرار گیاهی خیار و لوبیا سبز دریافتند، HIPVs مهم‌ترین عوامل جلب کنه‌های شکارگر *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot به سمت کلنی کنه‌های تارتن بر روی این گیاهان است؛ آن‌ها ترکیب متیل سالیسیلات را یکی از مهم‌ترین مواد موجود در ترکیب بسته‌های HIPVs دانستند. در مطالعه دیگری جلب شکارگر به مواد فرار گیاهی حاصل از لوبیاهای آلوده به کنه تارتن دولکه‌ای در شکارگران تخصصی مانند *S. takahashii* مشاهده شد (Shimoda and Takabayashi, 2001b).

واکنش گیاهان به حمله گیاهخواران به شکل تولید مواد فرار گیاهی را می‌توان به دو صورت مطالعه نمود:

- ۱) گیاه با تولید مواد جدید که اغلب ترکیب اصلی مواد فرار را تشکیل می‌دهند به حمله گیاهخوار واکنش نشان می‌دهد. این مواد در زمان خسارت مکانیکی به گیاه تولید و رهاسازی نمی‌شوند. گیاهانی مانند خیار، لوبیا و ژربرا
- ۲) گیاه با تولید مواد مشابه با خسارت مکانیکی به حمله گیاهخواران واکنش نشان می‌دهد. با این تفاوت که مقدار تولید یا مدت زمان رهاسازی مواد در واکنش به گیاهخواران به‌طور معنی‌داری افزایش پیدا می‌کند که از این گروه می‌توان سیب‌زمینی، کلم و گوجه‌فرنگی را نام برد. به علاوه، این ترکیبات علاوه بر کمک به فرآیند میزبان‌یابی دشمن طبیعی، به تداوم استقرار آن در کلنی طعمه نیز کمک می‌کند و این فرآیند را اصطلاحاً گرفتار شدن دشمن طبیعی یا Arrestment می‌نامند؛ طبق تحقیقات انجام شده تنها گیاهخوار زنده و فعال قادر به تحریک گیاه برای تولید مواد فرار بوده و فضولات و مواد مترشحه غیرزنده گیاهخواران تنها باعث جلب موقتی شده و نمی‌توانند دشمن طبیعی را در کلنی گیاهخوار نگهدارند (Pels and Sabelis, 2000). در واقع آن بخشی از مواد فرار گیاهی که به روش غیرمستقیم باعث توقف یا استقرار حشره در زیست‌گیاه می‌شوند را گرفتارکننده یا Arrestant می‌نامند؛ این مواد با کاهش سرعت حرکت حشره، کاهش میزان چرخش‌ها و در نهایت توقف آن‌ها باعث ماندگار شدن جاندار در محیط می‌شوند که البته مواد فرار گیاهی که در اثر حمله گیاهخوار تولید می‌شوند، این خاصیت را دارند. از سوی دیگر، در تعریف مواد جلب‌کننده آورده شده است که ترکیباتی هستند که باعث حرکت جهت‌مند جانور به سمت منبع محرک می‌شوند که البته این فرآیند نیز کاملاً تحت کنترل مواد فرار گیاهی قرار دارد (Kennedy, 1978). علائم

شیمیایی گیاه میزبان علاوه بر آن که اطلاعات مفید و قابل اعتمادی از حضور طعمه به دشمن طبیعی می‌دهند، گاهی باعث دور شدن شکارگر یا پارازیتوئید از محدوده آلوده به طعمه که قبلاً توسط یک دشمن دیگر اشغال شده است نیز می‌شوند. گاهی این ترکیبات به عنوان مواد بازدارنده عمل نموده و لذا از رشد صحیح دشمن طبیعی و استفاده بهینه از طعمه جلوگیری می‌کنند (Stamp, 2001).

همان‌طور که قبلاً نیز ذکر شد، ترپن‌ها مهم‌ترین منبع ترکیبات آلیفاتیک دخیل در محصولات سمی گیاه بوده که در ترکیب با اکسیدهای نیتروژن قادر به تولید ازن و اکسیدکننده‌های نوری هستند. در نتیجه افزایش مقدار ترپن‌ها در بافت گیاهی باعث آلودگی گیاه و افزایش میزان استرس و فشار آن می‌شود. از سوی دیگر ترشح متابولیت‌های نوری-شیمیایی نیز برای گیاه هزینه متابولیکی قابل توجهی به دنبال دارد. تولید هر گرم از ترکیبات ترپنوئیدی برای گیاه بیش‌ترین هزینه را به دنبال داشته و باعث کاهش میزان تولید مثل گیاه خواهد شد. اما با حضور یا عدم حضور گیاهخوار تولید این ترکیبات همچنان ادامه خواهد داشت (Pare and Gershenzon, 1994; Tumlinson, 1999). طی تحقیقات انجام شده مشاهده گردید که تولید مواد فرّار القائی گیاه با توقف تولید نکتر خارج گلی در لوبیا همراه است و همین امر باعث افزایش کارآیی این مواد و جلوگیری از منحرف شدن شکارگرانی مانند کنه‌های شکارگر در جستجوی کنه‌های تارتن می‌شوند (Choh et al., 2006).

مطالعات انجام شده بر روی اکولوژی شیمیایی گیاهان و شکارگران

مطالعاتی که تاکنون در این زمینه انجام شده‌اند به سه گروه اصلی تقسیم می‌شوند. عده‌ای تنها به بررسی واکنش‌های رفتاری خاص در حشره یا کنه شکارگر در جستجوی مواد فرّار گیاهی پرداخته و اکثراً به مطالعه کنه‌های تارتن از گونه *Tetranychus urticae* و شکارگران به ویژه کنه *Phytoseiulus persimilis* پرداخته شده است (Sabelis et al., 1984; Sabelis and Afman, 1994; Margolies et al., 1997; Pallini et al., 1999; Janssen et al., 1999; Venzon et al., 1999; Agrawal et al., 2000; Van Laerhoven et al., 2000; Van Loon; Maeda et al., 2000; Maeda and Takabayashi, 2001a; Gnanvossou et al., 2001; Mayland et al., 2000; Shimoda and Takabayashi, 2001a; Shimoda et al., 2001; Nomikou et al., 2005; Rutledge et al., 2003; Moayeri et al., 2006a; Nachappa et al., 2006b; Nachappa et al., 2006a; Moayeri et al., 2006b). سایر آفات و شکارگران آن‌ها معطوف ساخته و صرفاً به بررسی تأثیر مواد فرّار گیاهی در رفتار میزبان‌یابی با روش‌های بویایی-سنجی (ولفکومتور) پرداخته‌اند (Royer and Boivin, 1999; Drukker et al., 2000a; Wheeler et al., 2002; Reddy et al., 2002; Sengonca and Kranz, 2001; Ninkovic et al., 2001; Lou and Cheng, 2003; Francis et al., 2004; Nakamuta et al., 2005; Tinzaara et al., 2005).

جلب دشمنان طبیعی به مواد فرّار القا شده گیاه پدیده اثبات شده‌ای است و امروزه برای تمامی محققین و دانشمندان علم اکولوژی محرز است که ترکیبات فرّار وظایف گوناگونی را برای گیاه انجام می‌دهند و یکی از راه‌های اصلی ارتباط بین گونه‌ای و درون گونه‌ای برای گیاهان هستند. از سوی دیگر ارتباط نزدیک ترشح مواد فرّار و جلب دشمنان طبیعی نیز روشن شده است (McCormick, 2016). در تمامی این تحقیقات مواد فرّار القا شده گیاه به عنوان مؤثرترین و قابل اتکاترین فاکتور مورد استفاده شکارگران معرفی شده است. عده‌ای دیگر در جستجوی ترکیب مواد فرّار گیاهی به دنبال عناصر تشکیل مواد فرّار القا شده گیاه طی آنالیز شیمیایی این مواد بوده‌اند که بسیاری از آن‌ها الزاماً به مطالعه کنه‌های تارتن و شکارگران آن‌ها پرداخته‌اند اما آنچه اهمیت بیش‌تری دارد گیاه میزبان و گونه گیاهخوار مستقر بر آن است که در این میان داده‌های قابل توجهی در ارتباط با ترکیب شیمیایی مواد فرّار از کلاله ذرت سالم (Reid and Lampman, 1989)، مواد فرّار القا شده گیاه ذرت آلوده به *Spodoptera exigua* Hubner (Gouinguene et al., 2003; Turlings et al., 2000; Turlings et al., 1998a)، و ذرت آلوده به سه گونه گیاهخوار *Rhopalosiphum maidis* Fitch و *Ostrinia nubilalis* Hubner *S. littoralis* Boisduval (Turlings et al., 1998b) و

لوبیا آلوده به *S. exigua* و کنه‌های تارتن (De Boer *et al.*, 2004)، بادام زمینی آلوده به *S. exigua* (Cardoza *et al.*, 2002)، پنبه آلوده به *S. exigua* (Pare and Tumlinson, 1997; McCall *et al.*, 1994)، ارقام مختلف گیاه زینتی ژربرا آلوده به کنه‌های تارتن (Krips *et al.*, 1999, 2001)، کلم آلوده به لاروسفیده کوچک کلم *Pieris rapae* L. (Agelopoulos and Keller, 1994a,b)، سیب‌زمینی آلوده به لارو سوسک برگ‌خوار سیب‌زمینی *Leptinotarsa decemlineata* Say (Agelopoulos *et al.*, 1999; Visser *et al.*, 1979)، گیاهان گونه‌های *Kichxia elatine* L. و *Plantago lanceolata* L. آلوده به لارو پروانه *Junonia coenia* Hubner (Camara, 1997)، برگ‌های گلابی آلوده به پسیل گلابی *Psylla pyricola* Foerster (Schutareanu *et al.*, 1997)، لوبیا آلوده به کنه‌های تارتن (Dicke *et al.*, 1999; Koch *et al.*, 1999)، باقلا آلوده به کنه تارتن دولک‌های (Choh *et al.*, 2004; Shimoda *et al.*, 2005; Choh *et al.*, 2006)، کلم و لوبیا آلوده به کنه تارتن دولک‌های (Maeda and Liu, 2006; Maeda and Takabayashi, 2001b)، خیار و لوبیا آلوده به کنه تارتن (Pinto *et al.*, 2007)، سیب آلوده به کنه تارتن (Llusia and Penuelas, 2001)، فلفل آلوده به کنه تارتن دولک‌های و شته سبز هلو *Myzus persicae* Sulzer (Moayeri *et al.*, 2007)، سیبچه آلوده به سوسک ژاپنی *Popillia japonica* Newman (Loughrin *et al.*, 1996)، سویا آلوده به شته *Aphis glycine* Matsumura (Zhu and Park, 2005)، گیاه مو آلوده به شته *Phorodon humuli* Schrank (Campbell *et al.*, 1993)، گیاه مو تیمار شده با مواد شیمیایی القا شده گیاه (James and Price, 2004).

سایرین طی آزمون‌های عصبی-فیزیولوژیک، میزان واکنش‌پذیری حشره را از دیدگاه فیزیولوژیک بررسی نموده‌اند (Zhu *et al.*, 1999; Turlings *et al.*, 2000; Santana and Dickens, 1998; Santana *et al.*, 1999; Weissbecker *et al.*, 1999; Weissbecker *et al.*, 2000; Han and Chen, 2002; Hoballah *et al.*, 2005; Stam *et al.*, 2014). مطالعات در زمینه فاکتورهای مؤثر بر فرآیند تولید مواد فرار گیاهی و نوع واکنش‌های شکارگر نیز به اندازه تعداد مقالات مرتبط با اصل فرضیه فراوان است و محققین مختلف به مطالعه عوامل گوناگون مانند مدت آلودگی، تراکم گیاهخوار، سن بوته و ... پرداخته‌اند (Gols *et al.*, 2003).

ترکیبات گیاهی القا شده همانند سایر ترکیبات شیمیایی گیاه دارای مسیرهای بیوشیمیایی تخصص یافته‌ای هستند که تحت تأثیر عوامل گوناگونی از قبیل دما، شدت نور، میزان رطوبت و شرایط سلامت نسبی گیاه میزبان قرار می‌گیرند. بالطبع، گیاه سالم از خود مواد فرار بیش‌تری ترشح نموده و لذا دشمنان طبیعی بیش‌تری را نیز به سمت خود جلب می‌نماید. دما با تأثیر مستقیم بر فعالیت آنزیم‌های گیاهی و واکنش‌های شیمیایی می‌تواند بر کمیت و کیفیت این ترکیبات تأثیر بگذارد. هر اندازه شدت فتوسنتز گیاهی بالاتر باشد، مقدار کربوهیدرات بیش‌تری در اختیار مسیرهای بیوشیمیایی گیاه قرار خواهد گرفت. همچنین غلظت دی‌اکسید کربن نیز بر ذخیره هیدروکربنی گیاه تأثیر مستقیم می‌گذارد. دسترسی به آب و املاح خاک نیز از دیگر عوامل مؤثر بر فرآیند فتوسنتز و در نتیجه تولید مواد فرار گیاهی هستند که البته به بررسی‌های موردی و دقیق در ارتباط با تک تک این عوامل نیاز است (Becker *et al.*, 2015).

References

- Agelopoulos, N. and Keller, M.A. 1994a. Plant-natural enemy association in tritrophic system *Cotesia rubecula*-*Pieris rapae*-Brassicaceae (Cruciferae). I: source of infochemicals. *Journal of Chemical Ecology*20(7): 1725-1734.
- Agelopoulos, N. and Keller, M.A. 1994b. Plant-natural enemy association in tritrophic system *Cotesia rubecula*-*Pieris rapae*-Brassicaceae (Cruciferae). III: collection and identification of plant and frass volatiles. *Journal of Chemical Ecology*20(8): 1955-1966.
- Agelopoulos, N., Birkett, M.A., Hick, A.J., Hooper, A.M., Picket, J.A., Pow, E.M., Smart, L.E., Smiley, D.W.M., Wadhams, L.J. and Woodcock, C.M. 1999. Exploiting semiochemicals in insect control. *Pesticide Science*55:225-235.

- Agelopoulos, N., Chamberlain, K. and Pickett, J.A. 2000.** Factors affecting volatile emissions of intact potato plants *Solanum tuberosum*: variability of quantities and stability of ratios. *Journal of Chemical Ecology*26(2): 497-511.
- Agrawal, A.A., Karban, R. and Colfer, R.G. 2000.** How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance. *OIKOS*89: 70-80.
- Ahmad, F., Aslam, M. and Razaq, M. 2004.** Chemical ecology of insects and tritrophic interactions. *Journal of Research and Science*15(2): 181-190.
- Alonzo, S.H. 2002.** State-dependent habitat selection games between predators and prey: the importance of behavioral interactions and expected lifetime reproductive success. *Evolutionary and Ecological Research*4: 759-778.
- Arimura, G., Ozawa, R., Shimoda, T., Nishioka, T., Boland, W. and Takabayashi, J. 2000.** Herbivory-induced volatiles elicit defense genes in lima bean leaves. *Nature*406: 512-515.
- Becker, C., Desneux, N., Monticelli, L., Fernandez, X., Michel, T. and Lavoie, A.V. 2015.** Effects of abiotic factors on HIPV-mediated interactions between plants and parasitoids. *Biomedical Research International* 2015:doi: 10.1155/2015/342982.
- Bottrel, D.G., Barbosa, P. and Gould, F. 1998.** Manipulating natural enemies by plant variety selection and modification: A realistic strategy? *Annual Review of Entomology*43: 347-367.
- Bouwmeester, H.J., Verstappen, W.A., Posthumus, M.A. and Dicke, M. 1999.** Spider mite-induced (3S)-(E)-Nerolidol synthesis activity in cucumber and lima bean. The first dedicated step in acyclic C11-homoterpene biosynthesis. *Plant Physiology*121(1): 173-180.
- Camara, M.D. 1997.** Predator responses to sequestered plant toxins in bucheye caterpillars: are tritrophic interactions locally variable? *Journal of Chemical Ecology*23(9): 2093-2106.
- Campbell, C.A.M., Petterson, J., Pickett, J.A., Wadhams, L.J. and Woodcock, C.M. 1993.** Spring migration of damson-hop field, *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae) and summer host plant-derived semiochemicals released on feeding. *Journal of Chemical Ecology*19(7): 1569-1576.
- Cardoza, Y.J., Alborn, H.T. and Tumlinson, J.H. 2002.** In vivo volatile emission from peanut plants induced by simultaneous fungal infection and insect damage. *Journal of Chemical Ecology*28(1): 161-174.
- Choh, Y., Shimoda, T., Ozawa, R., Dicke, M. and Takabayashi, J. 2004.** Exposure of lima bean leaves to volatiles from herbivore-induced conspecific results in emission of carnivore attractants: active or passive process? *Journal of Chemical Ecology*30(7): 1305-1316.
- Choh, Y., Kugimiya, S. and Takabayashi, J. 2006.** Induced production of extrafloral nectar in intact lima bean plants in response to volatiles from spider mite-infested conspecific plants as a possible indirect defense against spider mites. *Oecologia*147: 455-460.
- Choh, Y. and Takabayashi, J. 2007.** Predator avoidance in phytophagous mites: response to present danger depends on alternative host quality. *Oecologia*151: 262-267.
- Coll, M. 1996.** Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia*105: 214-220.
- Corbet, S.A. 1985.** Insect Chemosensory response: a chemical legacy hypothesis. *Ecological Entomology*10: 143-153.
- De Boer, J.G. and Dicke, M. 2004.** Experience with methyl salicylate affects behavioural responses of a predatory mite to blends of herbivore-induced plant volatiles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*110: 181-189.
- Dicke, M. and Sabelis, M.W. 1988.** How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology* 38 (2-4): 148-165.
- Dicke, M. 1994.** Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: their role in plant-carnivore mutualism. *Journal of Plant Physiology* 143: 465-472.
- Dicke, M. 1999.** Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 131-142.
- Dicke, M., Gols, R., Ludeking, D. and Posthumus, M.A. 1999.** Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *Journal of Chemical Ecology*25(8): 1907-1922.
- Dicke, M. 2000.** Chemical ecology of host plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective. *Biochemistry and Systematic Ecology*28: 601-617.
- Dicke, M. and Van Loon, J.J.A. 2000.** Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata*97: 237-249.
- Dickens, J.C. 1999.** Predator-prey interactions: olfactory adaptations of generalist and specialist predators. *Agricultural and Forest Entomology*1: 47-54.

- Drukker, B., Bruin, J., Jacobs, G., Kroon, A. and Sabelis, M.W. 2000a.** How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. *Experimental and Applied Acarology*24: 881-895.
- Drukker, B., Bruin, J. and Sabelis, M.W. 2000b.** Anthocorid predators learn to associate herbivore-induced plant volatiles with presence or absence of prey. *Physiological Entomology*, 25: 260-265.
- Edwards, P.J. and Wratten, S.D. 1985.** Induced plant defences against grazing: fact or artifact? *OIKOS*44: 70-74.
- Francis, F., Lognay, G. and Haubruge, E. 2004.** Olfactory response to aphid host plant volatile releases: (*E*)- β -farnesen and effective kairomone for the predator *Adalia bipunctata*. *Journal of Chemical Ecology*30(4): 741-755.
- Gershenson, J. 1994.** Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of Chemical Ecology*26(6): 1281-1328.
- Gnavvossou, D., Hanna, R., Dicke, M. and Yaninek, S.J. 2001.** Attraction of the predatory mite *Typhlodromus manihoti* and *Typhlodromus aripo* to cassava plants infested by cassava green mite. *Entomologia Experimentalis et Applicata*101: 291-298.
- Gols, R., Roosjen, M., Dijkman, H. and Dicke, M. 2003.** Induction of direct and indirect plant responses by jasmonic acid, low spider mite densities or a combination of jasmonic acid treatment and spider mite infestation. *Journal of Chemical Ecology*29(12): 2651-2666.
- Gouinguene, S., Alborn, H. and Turlings, T.C.J. 2003.** Induction of volatile emission in maize by different larval instars of *Spodoptera littoralis*. *Journal of Chemical Ecology*29(1): 145-162.
- Han, B. and Chen, Z. 2002.** Behavioral and electrophysiological response of natural enemies to synomoes from tea shoots and kairomones from tea aphids, *Toxoptera aurantii*. *Journal of Chemical Ecology*28(11): 2203-2219.
- Hassanali, A., Herren, H., Khan, Z.R., Pickett, J.A. and Woodcock, C.M. 2008.** Integrated pest management: the push-pull approach for controlling insect pests and weeds of cereals, and its potential for other agricultural systems including animal husbandry. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363:611-621.
- Hilker, M. and Meinres, T. 2002.** Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. *Entomologia Experimentalis et Applicata*104: 181-192.
- Hilker, K. and Meiner, T. 2006.** Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense. *Journal of Chemical Ecology*32: 1379-1397.
- Hoballah, M.E., Stuurman, J., Turlings, T.C.J., Guerin, P.M., Connetable, S. and Kuhlemeier. 2005.** The composition and timing of flower odour emission by wild *Petunia axillaris* coincide with the antennal perception and nocturnal activity of the pollinator *Manduca sexta*. *Planta*222: 141-150.
- Hunter, M.D. 2002.** A breath of fresh air: beyond laboratory studies of plant volatile-natural enemy interactions. *Agricultural and Forest Entomology*4: 81-86.
- James, D.G. 2003.** Field evaluation of herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects: methyl salicylate and the green lacewing. *Journal of Chemical Ecology*29(7): 1601-1609.
- James, D.G. and Price, T.S. 2004.** Field testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *Journal of Chemical Ecology*30(8): 1613-1628.
- Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M. and Sabelis, M.W. 1998.** Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. *Experimental and Applied Acarology* 22: 497-521.
- Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M. and Sabelis, M.W. 1999.** Absence of odour-mediated avoidance of heretospesific competitors by the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*92: 73-82.
- Janssen, A., Sabelis, M.W. and Bruin, J. 2002.** Evolution of herbivore-induced plant volatiles. *OIKOS*97(1): 134-138.
- Kennedy, J.S. 1978.** The concept of olfactory arrestment and attraction. *Physiological Entomology*3: 91-98.
- Khan, Z.R., Midega, C.A.O. Pittchar, J.O. Murage, A.W. Birkett, M.A. Bruce, T.J.A. and Pickett, J.A. 2014.** Achieving food security for one million sub-Saharan African poor through push-pull innovation by 2020. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369:20120284.
- Koch, T., Krumm, T., Jung, V., Engelberth, J. and Boland, W. 1999.** Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid-signaling pathway. *Plant Physiology*121(1): 153-162.
- Krips, O.E., Willems, P.E.L., Gols, G.J.Z., Psthumus, M.A. and Dicke, M. 1999.** The response of *Phytoseiulus persimilis* to spider mite-induced volatiles from gerbera: influence of starvation and experience. *Journal of Chemical Ecology*25(12): 2623-2641.
- Krips, Willems, P.E.L., Gols, R., Posthumus, M.A., Gort, G. and Dicke, M. 2001.** Comparison of cultivars of ornamental crops *Gerbera jamesonii* on production of spider mite-induced volatiles and

- their attractiveness to the predator *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology*27(7): 1355-1372.
- Llusia, J. and Penuelas, J. 2001.** Emission of volatile organic compounds by apple trees under spider mite attack and attraction of predatory mites. *Experimental and Applied Acarology*25: 65-77.
- Lou, Y.G. and Cheng, J.A. 2003.** Role of rice volatiles in the foraging behaviour of the predator *Cyrtorhinus livipennis* for the rice brown planthoper *Nilaparvata lugens*. *BioControl*48: 73-86.
- Loughrin, J.H., Potter, D.A., Hamilton-Kemp, T.R. and Byers, M.E. 1996.** Volatile compounds from crabapple *Malus spp.* Cultivars differing in susceptibility to the Japanese beetle *Popillia japonica*. *Journal of Chemical Ecology*22(7): 1295-1304.
- Maeda, T. and Takabayashi, J. 2001.** Patch-leaving decision of the predatory mite *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae) based on multiple signals from both inside and outside a prey patch. *Journal of Insect Behaviour*14(6): 829-839.
- Maeda, T., Takabayashi, J., Yano, S. and Takafuji, A. 2001.** Variation in the olfactory response of 13 populations of the predatory mite *Amblyseius womersleyi* to *Tetranychus urticae*-infested plant volatiles (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology*25: 55-64.
- Maeda, T. and Liu, Y. 2006.** Intraspecific variation in the olfactory response of the predatory mite *Neoseiulus womersleyi* Schicha (Acari: Phytoseiidae) to different amount of spider mite-infested plant volatiles. *Applied Entomology and Zoology*41(2): 209-215.
- Maeda, T., Liu, Y., Ishiwari, H. and Shimoda, T. 2006.** Conditioned olfactory responses of a predatory mite, *Neoseiulus womersleyi*, to volatiles from prey-infested plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*121: 167-175.
- Margolies, D.C., Sabelis, M.W. and Boyer, J.E. Jr. 1997.** Response of a phytoseiid predator to herbivore-induced plant volatiles: selection on attraction and effect on prey exploitation. *Journal of Insect Behaviour*10(5): 695-709.
- Mayland, H., Margolies, D.C. and Charlton, R.E. 2000.** Local and distant prey-related cues influence when an acarine predator leaves a prey patch. *Entomologia Experimentalis et Applicata*96: 245-252.
- McCall, P.J., Turlings, T.C.J., Loughrin, J., Proveaux, A.T. and Tumlinson, J.H. 1994.** Herbivore-induced volatiles emissions from cotton *Gossypium hirsutum* seedlings. *Journal of Chemical Ecology* 20(12): 3039-3050.
- McCormick, A.C. 2016.** Can plant-natural enemy communication withstand disruption by biotic and abiotic factors? *Ecology and Evolution* 6: 8569-8582.
- Moayeri, H.R.S., Ashouri, A., Brodsgaard, H. and Enkegaard, A. 2006a.** Odour-mediated response of a predatory mired bug and its prey, the two-spotted spider mite. *Experimental and Applied Acarology*40: 27-36.
- Moayeri, H.R.S., Ashouri, A., Brodsgaard, H. and Enkegaard, A. 2006b.** Odour mediated preference and prey preference of *Macrolophus caliginosus* between spider mites and green peach aphids. *Journal of Applied Entomology*130(9-10): 504-508.
- Moayeri, H.R.S., Ashouri, A., Poll, L. and Enkegaard, A. 2007.** Olfactory response of a predatory mired to herbivore induced plant volatiles: multiple herbivory vs. single herbivory. *Journal of Applied Entomology*131(5): 326-332.
- Nachappa, P., Margolies, D.C., Nechols, J.R. and Loughin, T. 2006a.** *Phytoseiulus persimilis* response to herbivore-induced plant volatiles as a function of mite-days. *Experimental and Applied Acarology*40: 231-239.
- Nachappa, P., Margolies, D.C. and Nechols, J.R. 2006b.** Resource-dependent giving-up time of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Insect Behaviour*19(6): 741-752.
- Nakamuta, K., Van Tol, r.W.H.M. and Visser, J.H. 2005.** An olfactometer for analyzing olfactory responses of death-feigning insects. *Applied Entomology and Zoology*40(1): 173-175.
- Ninkovic, V., Al Abassi, S. and Pettersson, J. 2001.** The influence of Aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biological Control*21: 191-195.
- Nomikou, M., Meng, R., Schraag, R., Sabelis, M.W. and Janssen, A. 2005.** how predatory mites find plants with whitefly prey. *Experimental and Applied Acarology* 36: 263-275.
- O'Donnell, P.J., Calvert, C., Atzorn, R., Wasternack, C., Leyser, H.M.O. and Bowles, D.J. 1996.** Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants. *Science*274: 1914-1915.
- Pallini, A., Janssen, A. and Sabelis, M.W. 1997.** Odour-mediated response of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia*110: 179-185.
- Pare, P.W. and Tumlinson, J.H. 1997.** De novo biosynthesis of volatiles induced by onsect herbivory in cotton plants. *Journal of Plant Physiology*114: 1161-1167.
- Pare, P.W. and Tumlinson, J.H. 1999.** Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Journal of Plant Physiology*121(2): 325-331.

- Pels, B. and Sabelis, M.W. 2000.** Do herbivore-induced plant volatiles influence predator migration and local dynamics of herbivorous and predatory mites? *Experimental and Applied Acarology*24: 427-440.
- Pinto, D.M., Blande, J.D., Nykanen, R., Dong, W.X., Nerg, A.M. and Holopainen, J.K. 2007.** Ozone degrades common herbivore-induced plant volatiles: does this affect herbivore prey location by predators and parasitoids? *Journal of Chemical Ecology*33: 683-694.
- Reddy, G.V.P., Holopainen, J.K. and Guerrero, A. 2002.** Olfactory responses of *Plutella xylostella* natural enemies to host pheromone, larval frass and green leaf cabbage volatiles. *Journal of Chemical Ecology*28(1): 131-143.
- Reid, C.D. and Lampman, R.L. 1989.** Olfactory responses of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) to volatiles of corn silk. *Journal of Chemical Ecology*15(4): 1109-1115.
- Royer, L. and Boivin, G. 1999.** Infochemicals mediating the foraging behaviour of *Aleochara bilineata* Gyllenhal adults: sources of attractants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*90: 199-205.
- Rutledge, C.E., Robinson, A.P. and Eigenbrode, S.D. 2003.** Effects of a simple plant morphological mutation on the arthropod community and the impacts of predators on a principal insect herbivore. *Oecologia*135: 39-50.
- Sabelis, M.W., Vermaat, J.E. and Groeneveld, A. 1984.** Arrestment responses of predatory mite *Phytoseiulus persimilis* to steep odour gradients of a kairomone. *Physiological Entomology*9: 437-446.
- Sabelis, M.W. and Afman, B.P. 1994.** Synomone-induced suppression of take-off in the phytoseiid mite *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot. *Experimental and Applied Acarology*18: 711-721.
- Santana, J. and Dickens, J.C. 1998.** Comparative electrophysiological studies of olfaction in predaceous bugs, *Podisus maculiventris* and *P. nigrispinus*. *Journal of Chemical Ecology*24(6): 965-984.
- Santana, J., da Silva, R.F.P. and Dickens, J.C. 1999.** Olfactory perception of conspecific aggregation pheromone and plant odors by nymphs of the predator, *Podisus maculiventris*. *Journal of Chemical Ecology*25(8): 1813-1826.
- Schutारेanu, P., Drukker, B., Bruin, J., Posthumus, M.A. and Sabelis, M.W. 1997.** Volatiles from *Psylla*-infested pear trees and their possible involvement in attraction of anthocorid predators. *Journal of Chemical Ecology*23(10): 2241-2260.
- Sengonca, C. and Kranz, J. 2001.** A modified four armed olfactometer for determining olfactory reactions of beneficial arthropods. *Journal of Pest Science*74: 127-132.
- Shimoda, T. and Takabayashi, J. 2001a.** Response of *Oligota kashmirica benefica*, a specialist insect predator of spider mites, to volatiles from prey-infested leaves under both laboratory and field conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*101: 41-47.
- Shimoda, T. and Takabayashi, J. 2001b.** Migration of specialist insect predators to exploit patchily distributed spider mites. *Population Ecology*43: 15-21.
- Shimoda, T., Ozawa, R., Arimura, G., Takabayashi, J. and Nishioka, T. 2002.** Olfactory response of two specialist insect predators of spider mite toward plant volatiles from lima bean leaves induced by jasmonic acid and/or methyl salicylate. *Applied Entomology and Zoology*37(4): 535-541.
- Shimoda, T., Ozawa, R., Sano, K., Yano, E. and Takabayashi, J. 2005.** The involvement of volatile infochemicals from spider mites and from food-plants in prey location of the generalist predatory mite *Neoseiulus californicus*. *Journal of Chemical Ecology*31(9): 2019-2032.
- Stam, J.M., Kroes, A., Li, Y., Gols, R., van Loon, J.J., Poelman, E.H., and Dicke, M. 2014.** Plant interactions with multiple insect herbivores: From community to genes. *Annual Review of Plant Biology* 65: 689–713.
- Stamp, N. 2001.** Enemy-free space via host plant chemistry and dispersion: assessing the influence of tri-trophic interactions. *Oecologia*128: 153-163.
- Steidle, J.L.M. and Van Loon, J.J.A. 2003.** Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis et Applicata*108: 133-148.
- Takabayashi, J., Dicke, M. and Posthumus, M.A. 1994.** Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. *Journal of Chemical Ecology*20(6): 1329-1354.
- Takabayashi, J. and Dicke, M. 1996.** Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Trends in Plant Science*1(4): 109-113.
- Tinzaara, W., Gold, C.S., Dicke, M. and Van Huis, A. 2005.** Olfactory response of banana weevil predators to volatiles from banana pseudostem tissue and synthetic pheromone. *Journal of Chemical Ecology*31(7): 1537-1553.

- Tumlinson, J.H. 1988.** Contemporary frontiers in insect Semiochemical research. *Journal of Chemical Ecology*14(11): 2109-2125.
- Turlings, T.C.J., Lengwiler, U.B., Bernasconi, M.L. and Wechsler, D. 1998a.** Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. *Planta*207: 146-152.
- Turlings, T.C.J., Bernasconi, M.L., Bertossa, R., Bigler, F., Caloz, G. and Dorn, S. 1998b.** The induction of volatile emissions in maize by three herbivore species with different feeding habits: possible consequences for their natural enemies. *Biological Control*11: 122-129.
- Turlings, T.C.J., Alborn, H.T., Loughrin, J.H. and Tumlinson, J.H. 2000.** Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: isolation and bioactivity. *Journal of Chemical Ecology*26(1): 189-201.
- Van Laerhoven, S., Gillespie, D.R. and McGregor, R.R. 2000.** Leaf damage and prey type determine search effort in *Orius tristicolor*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*97: 167-174.
- Van Loon, J.J.A., De Vos, E.W. and Dicke, M. 2000.** Orientation behavior of the predatory hemipteran *Perillus bioculatus* to plant and prey odors. *Entomologia Experimentalis et Applicata*96: 51-58.
- Van den Boom, C.E.M., Van Beek, T.A. and Dicke, M. 2002.** Attraction of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) towards volatiles from various *Tetranychus urticae*-Infested plant species. *Bulletin of Entomological Research*92: 539-546.
- Van der Meijden, E. and Klinkhamer, P.G.L. 2000.** Conflicting interests of plants and the natural enemies of herbivores. *OIKOS*89: 189-202
- Venzon, M., Janssen, A. and Sabelis, M.W. 1999.** Attraction of a generalist predator towards herbivore-infested plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93: 305-314.
- Venzon, M., Janssen, A., and Sabelis, M.W. 2002.** Prey preference and reproductive success of the generalist predator *Orius laevigatus*. *OIKOS*97: 116-124.
- Vet, L.E.M. and Dicke, M. 1992.** Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*37: 141-172.
- Visser, J.H., Van Straten, S. and Maarse, H. 1979.** Isolation and identification of volatiles in the foliage of potato *Solanum tuberosum* a host plant of the Colorado beetle *Leptinotarsa decemlineata*. *Journal of Chemical Ecology*5(1): 13-24.
- Weissbecker, B., Van Loon, J.J.A. and Dicke, M. 1999.** Electroantennogram response of a predator *Perillus bioculatus* and its prey *Leptinotarsa decemlineata* to plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*25(10): 2313-2325.
- Weissbecker, B., Van Loon, J.J.A., Posthumus, M.A., Bouwmeester, H.J. and Dicke, M. 2000.** Identification of volatile potato sesquiterpenoids and their olfactory detection by the two-spotted stinkbug *Perillus bioculatus*. *Journal of Chemical Ecology*26(6): 1433-1445.
- Weissburg, M.J., Ferner, M.C., Pisut, D.P. and Smees, D.L. 2002.** Ecological consequences of chemically mediated prey perception. *Journal of Chemical Ecology*28(10):1953-1970.
- Wheeler, G.S., Massey, L.M. and Southwell, I.A. 2002.** Antipredator defence of biological control agent *Oxyops vitiosa* is mediated by plant volatiles sequestered from the host plant *Melaleuca quinquenervia*. *Journal of Chemical Ecology*28(2): 297-315.
- Zhu, F., Lavine, L., O'Neal, S., Lavine, M., Foss, C. and Walsh, D. 2016.** Insecticide resistance and management strategies in urban ecosystems. *Insects* 7(2): doi:10.3390/insects7010002
- Zhu, J., Cosse, A.A., Obrycki, J.J., Boo, K.S. and Baker, T.C. 1999.** Olfactory reactions of the twelve-spotted lade beetle *Coleomegilla maculate* and the green lacewing *Chrysoperla carnea* to Semiochemicals released from their prey and host plant: electroantennogram and behavioral responses. *Journal of Chemical Ecology*25(5): 1163-1177.
- Zhu, J. and Park, K.C. 2005.** Methyl salicylate, soybean aphid-induced plant volatile attractive to the predator *Coccinella septempunctata*. *Journal of Chemical Ecology*31(8): 1733-1746.