

# 植物挥发物对植食性昆虫行为、生长发育及生理生化的影响

齐娟娟<sup>1</sup>, 张书曼<sup>2,3</sup>, 孟昭军<sup>3</sup>, 高颖华<sup>4</sup>

<sup>1</sup>内蒙古自治区环境监测总站乌兰察布分站, 内蒙古自治区 乌兰察布

<sup>2</sup>内蒙古自治区乌兰察布市察哈尔右翼前旗林业工作站, 内蒙古自治区 乌兰察布

<sup>3</sup>东北林业大学森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 黑龙江 哈尔滨

<sup>4</sup>内蒙古自治区环境监测总站兴安分站, 内蒙古自治区 兴安盟

收稿日期: 2023年11月28日; 录用日期: 2023年12月4日; 发布日期: 2024年2月7日

## 摘要

植物挥发物不仅对植食性昆虫的各种行为习性有重要的作用, 也对其生长发育及生理生化代谢有着重要的影响, 它们之间的关系目前是昆虫化学生态方面的研究热点, 可为害虫防治的技术研究提供新的思路。本文综述了植物挥发物的种类及基本特性, 植物挥发物在植食性昆虫行为习性中的作用, 以及植物挥发物对植食性昆虫生长发育和生理生化的影响, 并展望了植物挥发物研究应用前景。

## 关键词

植物挥发物, 植食性昆虫, 昆虫行为, 生长发育, 生理生化

# The Effects of Plant Volatiles on the Behavior, Growth and Development, As Well as Physiological and Biochemical Characteristics of Herbivorous Insects

Juanjuan Qi<sup>1</sup>, Shuman Zhang<sup>2,3</sup>, Zhaojun Meng<sup>3</sup>, Yinghua Gao<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Ulanqab Sub-Station, Inner Mongolia Autonomous Region Environmental Monitoring Station, Ulanqab Inner Mongolia Autonomous Region

<sup>2</sup>Forestry Workstation of Qahar Youyi Qianqi, Ulanqab City, Inner Mongolia Autonomous Region, Ulanqab Inner Mongolia Autonomous Region

<sup>3</sup>Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin Heilongjiang

<sup>4</sup>Xing'an Sub-Station, Inner Mongolia Autonomous Region Environmental Monitoring Station, Xing'an League Inner Mongolia Autonomous Region

Received: Nov. 28<sup>th</sup>, 2023; accepted: Dec. 4<sup>th</sup>, 2023; published: Feb. 7<sup>th</sup>, 2024

## Abstract

Plant volatiles not only play an important role in the behavior and habits of herbivorous insects, but also have an important impact on their growth, development and physiological and biochemical metabolism. The relationship between them is currently a research hotspot in insect chemical ecology, which can provide new ideas for the research of pest control technology. This paper reviewed the types and basic characteristics of plant volatiles, the role of plant volatiles in the behavior and habits of herbivorous insects, and the effects of plant volatiles on the growth, development, physiology and biochemistry of herbivorous insects. The research and application prospects of plant volatiles were also prospected.

## Keywords

Plant Volatiles, Herbivorous Insects, Insect Behavior, Growth and Development, Physiology and Biochemistry

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

植食性昆虫可以利用化学感受器与周围环境中的化学信息素之间的相互关系来定位适合的寄主植物并进行繁衍。很多植食性昆虫会通过感知植物挥发的气味来寻找、定位寄主，许多植物挥发的气味还是昆虫成功寻找到配偶、繁衍后代等行为的主要线索[1]。对于植物挥发物与植食性昆虫二者的关系，已经有大量研究发现了许多挥发物对植食性昆虫具有强烈的引诱或驱避性，因此可用作植物引诱剂或驱避剂[2]，如烟草(*Nicotiana tabacum*)挥发物对棉铃虫(*Helicoverpa armigera*) [3] [4]和烟粉虱(*Bemisia tabaci*) [5]等昆虫的定向和产卵行为有重要的调节作用。虽然国内在上世纪就将植物挥发物作为害虫生物防治技术，但现如今大部分研究针对植物挥发物的作用机制、动态变化还相对较少[6]，相比之下，国外学者更加注重在生态学上植物挥发物与昆虫行为的联系[7]，国外有研究通过改变挥发物结构用来合成植物挥发性类似物，其稳定性和诱虫效果都优于天然植物挥发物，具有更加广阔的应用前景[8]。植物挥发物不仅会对植食性昆虫的行为习性有影响，也对其生长发育及生理生化代谢有着重要的影响。

## 2. 植物挥发物的类型及其特性

植物在不同的生长发育阶段，都会产生一些具有种或品系特性的气味物质，即植物的次生代谢产物(secondary metabolites) [9]。次生代谢产物包括挥发性次生代谢物，烃、醇、醛、酮、酯、有机酸和萜烯类化合物等都是属于植物的挥发性次生代谢物[10]。植物挥发物的分布可分为两种，分别为一般性植物挥发物和特异性植物挥发物，一般性植物挥发物在植物中的分布较广泛，并且能够刺激昆虫的嗅觉，一般

包含醛类、醇类、不饱和脂肪酸衍生物及一定比例的单萜；少量植物特有的挥发物属于特异性植物挥发物，如葱和大蒜中的丙基半胱氨酸亚砷分解所产生的硫化物，十字花科植物中的芥子油苷分解所产生的异硫氰酸丙烯酯等都是特异性植物挥发物，可表明其主要是通过植物次生代谢物裂解形成[11] [12] [13]。

植物挥发物可根据其释放方式或是否存在虫害诱导分为植物自然释放的挥发物和虫害诱导的挥发物两类，自然释放的挥发物是植物表面释放的微量挥发物，主要用于物种间的化学信息交流，组成成分包括醇类、酸类、酯类、酮类、萜烯类、醛类和芳香类等[14]；虫害诱导挥发物主要是由植食性昆虫取食植物后，植物被诱导释放的有规律且有特异性的挥发物[15]，组成成分包含萜类化合物、绿叶性气味物质、含氮化合物及其他化学物质等。萜类化合物主要包括单萜、倍半萜及其衍生物，相对其他挥发物释放速率较慢，是在受到植食性昆虫危害后较长时间释放出来的；含氮化合物所占的比例不高，主要包括腈类和脲类物质，且在未受植食性昆虫为害的植物中尚未发现；绿叶性气味物质在植物挥发物中所占比例较高，且释放速率较快，主要包括 6 个碳的醇、醛及酯类；除了绿叶性气味物质之外的醛、醇、酮、酯及一些呋喃衍生物被称为其他化学物质，只存在于十字花科植物中。通常虫害诱导植物挥发物(HIPVs)可使同种植物进行化学信息交流，对害虫的天敌有引诱作用，可用来驱避害虫[16]。

植物挥发物具有多样性和可变性。植物挥发物多样性主要指植物形成的气味环境多样性，单个植物体所含的挥发物可能多达几百种，但只有很小一部分能够通过自然释放形成气味混合物[17]，比如资源指示气味(Resource-indicating odor) [18]整体自然释放到环境中才发挥作用。此外，在生态系统中还有其他挥发物形成的背景气味(Background odor)或栖境气味(Habitat odor)，非寄主植物背景气味的变化，会直接干扰植食性昆虫寻找寄主植物[19] [20]。植物挥发物的可变性是指植物挥发物可随着植物年龄、光照、温湿度、季节变化以及机械损伤等物理因素发生改变，可表现出日变化、季节性变化、生理性变化等。因此，植物挥发物的种类及含量也会随着不同的生长阶段和生理状态发生变化[21]。且植物之间是根据各自的化学指纹谱来区分，每种植物的化学指纹谱是不同种类的挥发物以较为精确的比例构成的[11] [22]。

### 3. 植物挥发物在植食性昆虫行为习性中的作用

#### 3.1. 植物挥发物对植食性昆虫寄主定位行为的影响

##### 3.1.1. 植物挥发物的引诱作用

多数昆虫对适合的寄主植物进行远距离搜寻和定向主要是依靠植物体所释放的植物挥发物[23]。没有植物挥发物，多数植食性昆虫将无法寻找到合适的寄主植物，对其生存繁衍都有着直接影响[24]。为了阐明植物挥发物在二化螟(*Chilo suppressalis*)选择其寄主植物行为中的作用，将二化螟雌虫放置在有四种水稻(*Oryza sativa*)品种或其挥发物的四臂嗅觉仪里进行研究，结果表明 Taroum 品种(极敏感品种)活株及其顶空化学提取物对二化螟引诱力较强，而 Fajr 品种(半敏感品种)的整株植物和 Khazar 品种(半抗性品种)的顶空提取物似乎没有吸引力[25]。具体如表 1 所示。

**Table 1.** Inducing effects of plant volatiles on different herbivorous insects

**表 1.** 植物挥发物对不同种植食性昆虫的引诱作用

所属目	植食性昆虫	植物生物活性挥发物	功能
鞘翅目 (Coleoptera)	枣飞象 ( <i>Scylthropus yasumatsui</i> )	酯类：棕榈酸甲酯 烷类：十五烷 醛类：壬醛	棕榈酸甲酯、壬醛对枣飞象雌雄成虫均有明显吸引作用，十五烷对雄成虫有吸引[26]
	天牛科、象甲科	烯类： $\alpha$ -蒎烯、 $\beta$ -蒎烯、月桂烯和茨烯	松针叶的挥发物 $\alpha$ -蒎烯、 $\beta$ -蒎烯、月桂烯和茨烯对其有引诱作用[27]

续表

	绿豆象 ( <i>Callosobruchus chinensis</i> )	醛类: 苯甲醛和 2-烯醛	绿豆( <i>Vigna radiata</i> )挥发物中特定浓度和比例的苯甲醛和 2-己烯醛的混合物可以作为引诱绿豆象的引诱剂 [28]
鳞翅目 (Lepidoptera)	马铃薯块茎蛾 ( <i>Phthorimaea operculella</i> )	醇类: 顺式-3-己烯-1-醇	烟草挥发物顺式-3-己烯-1-醇雄虫和雌虫的定向行为均有显著的引诱作用 [29]
	黄地老虎 ( <i>Agrotis segetum</i> )	醇类: 桉叶油醇、芳樟醇 酮类: 对乙基苯乙酮 酯类: 乙酸叶醇酯、丁酸丁酯 烯类: 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯、 $\beta$ -月桂烯、罗勒烯、 $\beta$ -蒎烯 烷类: 癸烷、3,3-二甲基辛烷 醛类: 壬醛	对成虫均有显著地引诱作用 [30]
双翅目 (Diptera)	苹果实蝇 ( <i>Rhagoletis pomonella</i> )	酯类: 乙酸己酯、丁酸丁酯、丙酸己酯	苹果( <i>Malus pumila</i> )释放的乙酸己酯、丁酸丁酯、丙酸己酯等酯类化合物对苹果实蝇寄生定位有引诱作用 [31]
直翅目 (Orthoptera)	东亚飞蝗 ( <i>Locust migratoria</i> )	酸类: 辛酸、壬酸、癸酸 醛类: 辛醛、壬醛、癸醛	对蝗虫幼虫有引诱作用 [31]

通常寄主植物挥发物对植食性昆虫性信息素具有增效作用,如舞毒蛾(*Lymantria dispar*)雄虫对性信息素与寄主植物挥发物中绿叶挥发物的混合有明显偏好 [32]; 植物挥发物(Z)-3-己烯基乙酸酯、(E)-2-己烯醛、(Z)-3-己烯-1-醇等,都能够增强小菜蛾(*Plutella xylostella*)、苹果蠹蛾(*Cydia pomonella*)等多种鳞翅目昆虫对性信息素的反应 [33] [34]; 桃和梨的挥发物顺-3-己烯基乙酸酯与乙酸己酯不论单独还是共同与性信息素混配都对梨小食心虫(*Grapholitha molesta*)性信息素有显著的增效作用,增效作用可以达到 1.4~1.6 倍 [35]; 于海利等研究表明梨小食心虫寄主植物桃树(*Amygdalus persica*)的绿叶挥发物质乙酸叶醇酯与梨小食心虫性信息素混合后对梨小食心虫有明显的增效作用 [36]。

### 3.1.2. 植物挥发物的驱避作用

植物挥发物对植食性昆虫定位合适的寄主植物也具有驱避作用。如孙海楠等研究发现黄花蒿(*Artemisia annua*)在受到蚜虫(*Aphidoidea*)取食后通过提高(E)- $\beta$ -法尼烯、蒿酮的释放量来防御蚜虫的侵袭 [37]。糖蜜草(*Melinis minutiflora*)释放的  $\beta$ -石竹烯对螟蛾(*Cbilopatellus*)有驱避作用 [38]。烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)等夜蛾科昆虫取食后的烟草释放的挥发物中顺-3-己烯基丁酸酯、顺-3-己烯基异丁酸酯等物质与其他物质混合对一些夜蛾科昆虫具有显著的驱避性 [39]; 如 LI Xiang 研究发现烟草挥发物辛醛对马铃薯块茎蛾雄虫有驱避作用 [29]; 而且烟草挥发物顺-3-己烯-1-醇也能直接对烟草天蛾(*Manduca sexta*)等多种蛾类害虫都产生驱避作用 [40]。当豇豆花(*Vigna unguiculata*)挥发物邻二甲苯和  $\beta$ -石竹烯混配时,或者邻二甲苯和棕榈酸乙酯浓度为  $10^{-6}$  混配时,均对普通大蓟马(*Megalurothrips usitatus*)表现出强烈的驱避作用 [41]。玉米(*Zeamays linnaeus*)叶片释放的十四烷酸、十六烷酸对亚洲玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)定向等行为有明显的驱避性 [42] [43]。

### 3.2. 植物挥发物对植食性昆虫取食行为的影响

植物挥发物也可调节植食性昆虫的取食行为。植物挥发物对植食性昆虫取食行为的作用分为两方面,

一方面是植物挥发物可以直接引诱植食性昆虫取食[23][44],如姚晓明等研究表明寄主植物甘蓝(*Brassica oleracea*)、棉花(*Gossypium* spp)中含氮化合物促进斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)取食[45];玉米中顺-罗勒烯对亚洲玉米螟幼虫取食行为具有引诱作用[46];松树(*Pinus*)挥发物  $\alpha$ -蒎烯对刚羽化的松墨天牛(*Monochamus alternatus*)的取食行为有引诱作用[47]。桑树(*Morus alba*)叶片挥发物中的柠檬醛、氧化芳樟醇等都对家蚕(*Bombyx mori*)幼虫的取食行为有显著的引诱作用[48]。

另一方面,被植食性昆虫取食后的植物为了抵御昆虫的继续危害,会通过改变自身的次生代谢物质,并且释放出防御挥发物以减少植食性昆虫取食。植物在受到伤害后产生虫害诱导植物挥发物(HIPVs),邻近植物也将开始防御植食性昆虫,烟草天蛾(*Manduca sexta*)、烟夜蛾(*Heliothis assulta*)其中任何一种植食性昆虫的取食都会使邻近的烟草植物释放更多 HIPVs 来驱避随后要进行取食的植食性昆虫,并且可能受到 Jasmonic acid (JA)的控制[49]。棉花被危害后大量释放的类萜烯会驱避棉铃虫取食并转移取食部位[50]。甘蔗(*Saccharum officinarum*)中壬醛对亚洲玉米螟幼虫取食行为具有驱避作用[46]。烟碱作为烟草典型的次生物质,已被证明对西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)等多种昆虫的取食有明显的驱避作用[51]。

在有些植食性昆虫中,寄主植物挥发物对取食驱避作用与挥发物的浓度有关,如绿叶气味挥发物中顺-3-己烯-1-醇在低浓度( $5 \times 10^{-6}$  g/mL)时可引诱鳞翅目昆虫亚洲玉米螟幼虫进行取食,而在高浓度( $5 \times 10^{-3}$  g/mL)时则驱避亚洲玉米螟幼虫进行取食[46];萜烯类挥发性化合物在低浓度时能够引诱鞘翅目昆虫松墨天牛进行取食,而在高浓度时则驱避其进行取食[52]。

### 3.3. 植物挥发物对植食性昆虫交尾行为的影响

研究表明,适合的植物气味不仅可以影响其交尾行为的发生,还可以提高昆虫的交尾成功率[14],例如,杨树枝的气味可以刺激棉铃虫等蛾类进行求偶和交尾[53];处于蓖麻提取物顺-3-己烯基乙酸酯中的鞘翅目昆虫暗黑鳃金龟(*Holotrichia parallela*)雌雄成虫的抱对率显著[54]。植物开花期形成的花香气体环境,有些不取食花蜜的昆虫会将植物作为求偶的聚集场所,如双翅目中的茎蝇(*Chyliza vittata*),在天麻上并没有取食行为,但会将开花期的天麻作为求偶的场所[55]。

植物挥发物也会抑制一些植食性昆虫的求偶和交尾行为。以鳞翅目昆虫为例,鸭嘴花(*Adhatoda vasica*)不仅能推迟海灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)的求偶时间,还能减少其交尾次数,使其求偶时间大大减少[56];云杉(*Picea abies*)的挥发物单萜烯会减弱海灰翅夜蛾雌蛾引诱雄蛾的能力[57]。

### 3.4. 植物挥发物对植食性昆虫产卵行为的影响

许多植食性昆虫为保证后代有足够的食物来源,主要依靠寄主植物释放的挥发物来寻找适合的产卵地点[23]。通常,寄主植物释放的某些挥发物能引诱抱卵雌蛾在寄主植物上产卵。以鳞翅目昆虫为例,玉米产生的法尼烯能强烈地吸引抱卵的欧洲玉米螟(*Ostrinia nubilalis*) [58];以  $\alpha$ -蒎烯为主的思茅松挥发物在松实小卷蛾(*Retinia cria*)、微红梢斑螟(*Dioryctria rubella*)、思茅松毛虫(*Dendrolimus kikuchii*)等鳞翅目害虫的产卵寄主选择中发挥促进作用[59]。LI Xiang 研究发现壬醛、癸醛、癸烷和十六酸甲酯能刺激马铃薯块茎蛾雌虫产卵[29]。蓝桉(*Eucalyptus globulus*)释放的挥发物中  $\alpha$ -水芹烯、 $\alpha$ -蒎烯和  $\alpha$ -法尼烯对棉铃虫抱卵雌蛾的产卵有显著的引诱作用[60];青皮垂柳(*Salix ohsidare*)释放的挥发物 3-萜烯和壬醛会吸引光肩星天牛(*Anoplophora glabripennis*)前去产卵[60];桃树挥发物中的壬醛可以显著引诱梨小食心虫受孕雌蛾在桃树上产卵[61];壬醛和癸醛对葡萄浆果蛾(*Paralobesia viteana*)受孕雌蛾有非常高的引诱作用[62]。

植物挥发物对其主要害虫的产卵行为具有一定的驱避作用。以鳞翅目昆虫为例,马铃薯(*Solanum tuberosum*)、茄子(*Solanum melongena*)、辣椒(*Capsicum annuum*)的不同溶剂提取物在较高浓度时对马铃薯块茎蛾产卵有一定的驱避或抑制作用,但是其低浓度对产卵行为却表现出一定的促进作用[63]。Jie Yu 等

人研究发现玉米挥发物中壬醛和正辛醇都可排斥玉米螟雌成虫在玉米上产卵[64]; LI Xiang 等人发现辛醛和 2,6-双(1,1-二甲基乙基)-4-甲基苯酚能抑制马铃薯块茎蛾雌虫产卵[29]。蓝桉释放的挥发物柠檬烯和转基因烟草释放的芳樟醇均对棉铃虫抱卵雌蛾的产卵行为有明显的驱避作用[60] [65]。

#### 4. 植物挥发物对植食性昆虫生长发育及其生理生化影响

许多植物的挥发性次生物质是可以保幼激素的重要组分,因此可以调节植食性昆虫的生长发育,如香茅醇衍生物对黄粉虫(*Tenebrio molitor*)具有保幼激素活性,能使黄粉虫幼虫不脱皮而死亡[11]。HIPVs 可以抑制鳞翅目昆虫幼虫的生长、使其麻痹或导致其中毒,从而减少昆虫取食,如吡啶可直接降低食物消耗率、减少植物损伤和降低幼虫存活率;玉米植株释放的挥发性有机物对海灰翅夜蛾幼虫有一定的引诱作用,但暴露于这些挥发性有机物中会降低幼虫发育早期的生长速率[66] [67]。空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)的挥发物邻苯二甲酸二丁酯在 0.71  $\mu\text{mol/mL}$  时可使莲草直胸跳甲(*Agasicles hygrophila*)的发育历期延长,0.82  $\mu\text{mol/mL}$  的水杨酸甲酯可缩短其发育历期[60]。姜(*Zingiber officinale*)的挥发物对桃小食心虫(*Carposina sasakii*)产卵前期的影响最大,可将产卵期延长至 3.44 d;八角(*Illicium verum*)的挥发物可当天就可将桃小食心虫雌虫致死[68]。

植物在受到植食性昆虫为害后,会产生大量的含氮防御化合物,其中生物碱等可以影响昆虫体内的酶活性、抑制新陈代谢或破坏生理功能,且对昆虫神经系统也有很大影响[69],如沉默烟草挥发物烟碱的合成相关基因,会提高烟草对鳞翅目昆虫烟草天蛾的敏感性[70]。植物挥发物也可通过抑制植食性昆虫神经元的敏感性,达到间接防御害虫的目的,如当芳樟醇可抑制棉贪夜蛾(*Spodoptera littoralis*)性信息素受体神经元的敏感性;庚醛能够降低不同交尾状态下的小地老虎(*Agrotis ypsilon*)雄蛾的嗅觉神经元对性信息素的敏感性[71]。植物挥发物也会对植食性昆虫的免疫反应起作用,如植物挥发物(E)- $\beta$ -罗勒烯、芳樟醇和(Z)-3-醋酸己烯酯可直接引起鳞翅目昆虫斜纹夜蛾血细胞数量增加[72]。

#### 5. 结论

在本综述中,结合近几年实例与研究结果,阐述了植物挥发物对植食性昆虫行为、生长发育及生理生化行为的影响,对今后的研究可以提供借鉴参考。综上所述,目前在昆虫化学生态领域,植物挥发物对植食性昆虫行为习性等的作用研究是较为热门的话题。利用害虫对植物挥发物的趋化性调节其行为,是一种先进的害虫防治手段,可以达到针对性强且不存在化学防治的弊端,进而控制害虫危害的目的[73]。由于人们对植物挥发物的生态功能的认识还不够全面,关于二者关系的研究成果的应用还存在许多问题,比如利用植物挥发物防治病虫害和病原菌,植物挥发物的多样性、多变性等特性可能会造成植物挥发物在特定条件下其组成、比例、浓度和距离等都会影响植食性昆虫的习性行为,挥发物结构与生物活性的作用机理等都需要进一步深入研究[27],以及不同种类植物在不同因素下所产生的不同挥发物类型和含量方面还需进一步深入研究。

虫害诱导植物挥发物的释放机制是一个复杂的生理生化过程,还需要有各方面的专家通力合作对该释放机制进行深入研究。今后应开展有针对性的虫害防治,如注意同一或同一挥发物在不同性别或生理条件下对昆虫影响的差异等;此外,植物挥发物与蛾类昆虫性信息素协同具有增效作用,可以产生引诱或驱避性,因此可以通过性引诱剂来开发新的引诱剂或驱避剂[74]。

#### 参考文献

- [1] Xu, H. and Turlings, T.C.J. (2018) Plant Volatiles as Mate-Finding Cues for Insects. *Trends in Plant Science*, **23**, 100-111. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.004>
- [2] 蔡晓明, 李兆群, 潘洪生, 等. 植食性害虫食诱剂的研究与应用[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(1): 8-35.

- [3] Yan, Z.G., Yan, Y.H. and Wang, C.Z. (2005) Attractiveness of Tobacco Volatiles Induced by *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* to *Campoplex chloridae*. *Chinese Science Bulletin*, **50**, 1334-1341. <https://doi.org/10.1360/982005-388>
- [4] Xue, W.W., Fu, X.W., Luo, M.H., et al. (2009) Effects of Tobacco Volatiles on Ovipositing Behaviors of Two Sibling *Helicoverpa* Species and Volatile Chemical Analysis. *Acta Ecologica Sinica*, **29**, 5783-5790.
- [5] Lin, K.J., Wu, K.M., Zhang, Y.J., et al. (2007) Research on the Ultrastructures of the Antennal Sensilla of *Bemisia tabaci* Gennadius and the Olfactory Behavioral Actions to the Odors of Host Plants. *Acta Phytophylacica Sinica*, **34**, 379-386.
- [6] 贾志飞, 仇延鑫, 赵永超, 等. 植物挥发物对昆虫的驱避和引诱作用研究进展[J]. 山东农业科学, 2022, 54(7): 164-172.
- [7] 贾梅. 康复景观中几种芳香植物挥发物及其对人体健康影响的研究[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江农林大学, 2018.
- [8] Sun, Y.F., Yu, H., Zhou, J.J., et al. (2014) Plant Volatile Analogues Strengthen Attractiveness to Insect. *PLOS ONE*, **9**, e99142. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099142>
- [9] 郭线茹, 原国辉, 蒋金炜, 等. 植物挥发性次生物质对昆虫触角电位反应的影响[J]. 河南农业大学学报, 2003(1): 18-22.
- [10] 孔岑, 刘淑敏, 原国辉, 等. 植物挥发性物质在蚜虫寄生定位过程中的作用及其相关研究[C]//华中三省(河南、湖北、湖南)昆虫学会 2006 年学术年会论文集. 北京: 中国农业大学出版社, 2006: 7.
- [11] 卢伟, 侯茂林, 文吉辉, 等. 植物挥发性次生物质对植食性昆虫的影响[J]. 植物保护, 2007(3): 7-11.
- [12] 戴建青, 韩诗畴, 杜家纬. 植物挥发性信息化学物质在昆虫寄主选择行为中的作用[J]. 环境昆虫学报, 2010, 32(3): 407-414.
- [13] 杜永均, 严福顺. 植物挥发性次生物质在植食性昆虫、寄生植物和昆虫天敌关系中的作用机理[J]. 昆虫学报, 1994(2): 233-250.
- [14] 杜家纬. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制[J]. 植物生理学报, 2001(3): 193-200.
- [15] 宋晓君, 唐超, 覃伟权, 等. 虫害诱导植物挥发物的释放机制及应用[J]. 中国农学通报, 2009, 25(13): 161-165.
- [16] 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(6): 1097-1106.
- [17] Knudsen, G.K., Norli, H.R. and Marco, T. (2017) The Ratio between Field Attractive and Background Volatiles Encodes Host-Plant Recognition in a Specialist Moth. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article No. 2206. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02206>
- [18] Beyaert, I., Wäschke, N., Scholz, A., et al. (2010) Relevance of Resource-Indicating Key Volatiles and Habitat Odour for Insect Orientation. *Animal Behaviour*, **79**, 1077-1086. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.02.001>
- [19] Webster, B. and Cardé, R.T. (2017) Use of Habitat Odour by Host-Seeking Insects. *Biological Reviews*, **92**, 1241-1249. <https://doi.org/10.1111/brv.12281>
- [20] Aartsma, Y., Cusumano, A., De Bobadilla, M.F., et al. (2019) Understanding Insect Foraging in Complex Habitats by Comparing Trophic Levels: Insights from Specialist Host-Parasitoid-Hyperparasitoid Systems. *Current Opinion in Insect Science*, **32**, 54-60. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.11.001>
- [21] 阎凤鸣. 化学生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [22] 樊慧, 金幼菊, 李继泉, 等. 引诱植食性昆虫的植物挥发性信息化合物的研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2004, 26(3): 76-81.
- [23] 莫圣书, 赵冬香, 陈青. 植物挥发物与昆虫行为关系研究进展[J]. 热带农业科学, 2006, 26(6): 84-89+93.
- [24] 李葵, 曾鑫年, 王瑞霞, 等. 信息化合物对昆虫行为的影响及其在害虫防治中的应用[J]. 广东农业科学, 2008(7): 85-89.
- [25] Ghaninia, M. and Tabari, M.A. (2016) Olfactory Cues Explain Differential Attraction of the Striped Rice Stem Borer to Different Varieties of Rice Plant. *Journal of Applied Entomology*, **140**, 376-385. <https://doi.org/10.1111/jen.12270>
- [26] 阎雄飞, 刘永华, 王亚文, 等. 枣飞象对枣树植物挥发物的 EAG 和行为反应[J]. 昆虫学报, 2020, 63(8): 981-991.
- [27] 向玉勇, 刘同先, 张世泽. 植物挥发物在植食性昆虫寄主选择行为中的作用及应用[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(28): 92-94+183.
- [28] Wang, H.M., Bai, P.H., Zhang, J., et al. (2020) Attraction of Bruchid Beetles *Callosobruchus chinensis* (L.) (Coleoptera: Bruchidae) to Host Plant Volatiles. *Journal of Integrative Agriculture*, **19**, 3035-3044. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63237-3](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63237-3)

- [29] Li, X., Zhang, X.G., Xiao, C., *et al.* (2020) Behavioral Responses of Potato Tuber Moth (*Phthorimaea operculella*) to Tobacco Plant Volatiles. *Journal of Integrative Agriculture*, **19**, 325-332. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(19\)62663-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62663-8)
- [30] 李琳, 修春丽, 路伟, 等. 黄地老虎成虫对 15 种植物挥发物的电生理和行为反应[J]. 新疆农业科学, 2020, 57(11): 2020-2027.
- [31] 王鹏. 飞蝗感受不同范围的植物挥发物的行为反应[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2019.
- [32] McCormick, A.C., Heyer, J., Sims, J.W., *et al.* (2017) Exploring the Effects of Plant Odors, from Tree Species of Differing Host Quality, On the Response of *Lymantria dispar* Males to Female Sex Pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, **43**, 243-253. <https://doi.org/10.1007/s10886-017-0825-0>
- [33] Light, D.M., Flath, R.A., Buttery, R.G., *et al.* (1993) Host-Plant Green-Leaf Volatiles Synergize the Synthetic Sex Pheromones of the Corn Earworm and Codling Moth (Lepidoptera). *Chemoecology*, **4**, 145-152. <https://doi.org/10.1007/BF01256549>
- [34] Reddy, G.V.P. and Guerrero, A. (2000) Behavioral Responses of the Diamondback Moth, *Plutella xylostella*, To Green Leaf Volatiles of *Brassica oleracea* Subsp. Capitata. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **48**, 6025-6029. <https://doi.org/10.1021/jf0008689>
- [35] 和小娟, 相会明, 王怡, 等. 两种寄主植物挥发物对梨小食心虫性信息素的增效作用[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2017, 37(12): 854-860.
- [36] 于海利, 张青文, 徐环李. 乙酸叶醇酯对梨小食心虫性信息素的增效作用[J]. 果树学报, 2015, 32(3): 469-473.
- [37] 孙海楠. 菊花及近缘种属植物挥发性次生代谢物的鉴定及合成机制初步研究[D]: [博士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [38] Kimani, S.M., Chhabra, S.C., Khan, Z.R., *et al.* (2000) Airborne Volatiles from *Melinis minutiflora* P. Beauv., A Non-Host Plant of the Spotted Stem Borer. *Journal of Essential Oil Research*, **12**, 221-224. <https://doi.org/10.1080/10412905.2000.9699502>
- [39] De Moraes, C.M., Mescher, M.C. and Tumlinson, J.H. (2001) Caterpillar-Induced Nocturnal Plant Volatiles Repel Conspecific Females. *Nature*, **410**, 577-580. <https://doi.org/10.1038/35069058>
- [40] Kessler, A. and Baldwin, I.T. (2001) Defensive Function of Herbivore-Induced Plant Volatile Emissions in Nature. *Science*, **291**, 2141-2144. <https://doi.org/10.1126/science.291.5511.2141>
- [41] 李钊阳, 韩云, 唐良德, 等. 普通大蓟马对寄主植物及其挥发物的行为反应[J]. 环境昆虫学报, 2021, 43(6): 1566-1580.
- [42] Li, G.Q. and Ishikawa, Y. (2004) Oviposition Deterrents in Larval Frass of Four *Ostrinia* Species Fed on an Artificial Diet. *Journal of Chemical Ecology*, **30**, 1445-1456. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000037750.64844.4b>
- [43] Li, G.Q. and Ishikawa, Y. (2005) Oviposition Deterrents from the Egg Masses of Adzuki Bean Borer, *Ostrinia scapularis* and Asian Corn Borer, *O. furnacalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **115**, 401-407. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00282.x>
- [44] 师光禄, 杜艳丽, 于同泉, 等. 植物挥发性物质对昆虫的觅食作用[J]. 北京农学院学报, 2006, 21(4): 75-78.
- [45] 姚晓明. 不同寄主植物对斜纹夜蛾生殖力的影响及其机制研究[D]: [硕士学位论文]. 江苏: 扬州大学, 2009.
- [46] 蒋兴川, 董文霞, 肖春, 等. 甘蔗和玉米挥发物差异及其对亚洲玉米螟幼虫取食行为的调控作用[J]. 应用昆虫学报, 2017, 54(5): 803-812.
- [47] 樊建庭, 张冬勇, 章祖平, 等. 松墨天牛取食行为及其与寄主挥发物的关系[J]. 浙江农林大学学报, 2014, 31(1): 78-82.
- [48] 李绍文. 生态生物化学[M]. 北京: 北京大学出版社, 2001.
- [49] Timilsena, B.P., Irmgard, S.A. and Tumlinson, J.H. (2020) Herbivore-Specific Plant Volatiles Prime Neighboring Plants for Nonspecific Defense Responses. *Plant Cell and Environment*, **43**, 787-800. <https://doi.org/10.1111/pce.13688>
- [50] 王琛柱, 查利文, 杨奇华. 棉铃虫的取食营养特点与棉花抗虫素分布的关系[J]. 昆虫学报, 1997, 40(1): 55-60.
- [51] Delphia, C.M., Mescher, M.C. and De Moraes, C.M. (2007) Induction of Plant Volatiles by Herbivores with Different Feeding Habits and the Effects of Induced Defenses on Host-Plant Selection by Thrips. *Journal of Chemical Ecology*, **33**, 997-1012. <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9273-6>
- [52] Fan, J., Kang, L. and Sun, J. (2007) Role of Host Volatiles in Mate Location by the Japanese Pine Sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Environmental Entomology*, **36**, 58-63. <https://doi.org/10.1093/ee/36.1.58>

- [53] Xiao, C., Gregg, P.C., Hu, W.L., *et al.* (2002) Attraction of the Cotton Bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), To Volatiles from Wilted Leaves of a Non-Host Plant, *Pterocarya stenoptera*. *Applied Entomology and Zoology*, **37**, 1-6. <https://doi.org/10.1303/aez.2002.1>
- [54] Zhang, H.F., Li, W.Z., Luo, Q.W., *et al.* (2018) Fatal Attraction: *Ricinus communis* Provides an Attractive but Risky Mating Site for *Holotrichia parallela* Beetles. *Journal of Chemical Ecology*, **44**, 965-974. <https://doi.org/10.1007/s10886-018-0994-5>
- [55] Sugiura, N. (2016) Mate-Seeking and Oviposition Behavior of *Chyliza vittata* (Diptera: Psilidae) Infesting the Leafless Orchid *Gastrodia elata*. *Entomological Science*, **19**, 129-132. <https://doi.org/10.1111/ens.12177>
- [56] Sadek, M.M. and Anderson, P. (2007) Modulation of Reproductive Behaviour of *Spodoptera littoralis* by Host and Non-Host Plant Leaves. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 444-452. <https://doi.org/10.1016/j.baaec.2006.08.001>
- [57] Binyameen, M., Hussain, A., Yousefi, F., *et al.* (2013) Modulation of Reproductive Behaviors by Non-Host Volatiles in the Polyphagous Egyptian Cotton Leafworm, *Spodoptera littoralis*. *Journal of Chemical Ecology*, **39**, 1273-1283. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0354-4>
- [58] Binder, B.F., Robbins, J.C. and Wilson, R.L. (1995) Chemically Mediated Ovipositional Behaviors of the European Corn Borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Chemical Ecology*, **21**, 1315-1327. <https://doi.org/10.1007/BF02027564>
- [59] 马惠芬, 刘凌, 闫争亮, 等. 思茅松主要鳞翅目害虫的产卵选择性[J]. 东北林业大学学报, 2013, 41(9): 107-109.
- [60] 蒋敏. 寄主植物挥发物对莲草直胸跳甲趋性行为 and 生长繁殖的影响[D]: [硕士学位论文]. 福州: 福建农林大学, 2019.
- [61] 相会明, 李先伟, 曹敏, 等. 寄主植物挥发物对梨小食心虫产卵选择的影响[J]. 山西农业科学, 2020, 48(8): 1301-1304.
- [62] Cha, D.H., Nojima, S., Hesler, S.P., *et al.* (2008) Identification and Field Evaluation of Grape Shoot Volatiles Attractive to Female Grape Berry Moth (*Paralobesia viteana*). *Journal of Chemical Ecology*, **34**, 1180-1189. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9517-0>
- [63] 马艳粉, 李正跃, 任明佳, 等. 马铃薯块茎蛾对不同寄主植物的产卵选择性比较[J]. 农药, 2010, 49(5): 380-382+389.
- [64] Yu, J., Yang, B., Chang, Y.J., *et al.* (2020) Identification of a General Odorant Receptor for Repellents in the Asian Corn Borer *Ostrinia furnacalis*. *Frontiers in Physiology*, **11**, Article No. 176. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00176>
- [65] McCallum, E.J., Cunningham, J.P., Luecker, J., *et al.* (2011) Increased Plant Volatile Production Affects Oviposition, but Not Larval Development, in the Moth *Helicoverpa armigera*. *Journal of Experimental Biology*, **214**, 3672-3677. <https://doi.org/10.1242/jeb.059923>
- [66] Veyrat, N., Robert, C.A.M., Turlings, T.C.J., *et al.* (2016) Herbivore Intoxication as a Potential Primary Function of an Inducible Volatile Plant Signal. *Journal of Ecology*, **104**, 591-600. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12526>
- [67] Von Merey, G.E., Veyrat, N., D'alessandro, M., *et al.* (2013) Herbivore-Induced Maize Leaf Volatiles Affect Attraction and Feeding Behavior of *Spodoptera littoralis* Caterpillars. *Frontiers in Plant Science*, **4**, Article No. 209. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00209>
- [68] 李晓颖, 王志刚, 毕拥国, 等. 7 种非寄主植物挥发物对桃小食心虫繁殖与发育的影响[J]. 河北农业大学学报, 2011, 34(5): 73-77.
- [69] Mithofer, A. and Boland, W. (2012) Plant Defense against Herbivores: Chemical Aspects. *Annual Review of Plant Biology*, **63**, 431-450. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>
- [70] Steppuhn, A., Gase, K., Krock, B., *et al.* (2004) Nicotine's Defensive Function in Nature. *PLOS Biology*, **2**, 1684-1684. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020217>
- [71] 张秀歌, 李祥, 孙小旭, 等. 植物挥发物对蛾类昆虫性信息素的影响[J]. 应用昆虫学报, 2015, 52(6): 1333-1344.
- [72] Ghosh, E. and Venkatesan, R. (2019) Plant Volatiles Modulate Immune Responses of *Spodoptera litura*. *Journal of Chemical Ecology*, **45**, 715-724. <https://doi.org/10.1007/s10886-019-01091-3>
- [73] 侯丽伟, 程彬, 陈思羽, 等. 蒙古栎枝叶部挥发物的分析[J]. 吉林林业科技, 2020, 49(4): 34-36.
- [74] 杨真, 张宏瑞, 李正跃. 植物挥发物对蛾类昆虫行为影响的研究进展[J]. 南方农业学报, 2015, 46(3): 441-446.