

# 植物气味多样性与昆虫关系的研究进展\*

盛子耀\*\* 李为争 原国辉\*\*\*

(河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002)

**摘 要** 植物气味是多种挥发物组成的混合物, 具有丰富的多样性。由于植物气味多样性在植食性昆虫及其天敌与植物的关系中起着决定性作用, 近年来将昆虫化学生态学、昆虫行为学与景观生态学研究相结合, 探讨田间和不同景观尺度上植物气味多样性与昆虫嗅觉行为的关系受到关注。本文从植物气味多样性相关概念的分析、植物气味多样性与植食性昆虫的关系、植物气味多样性与天敌昆虫的关系、植物气味多样性研究方法等方面, 介绍了国内外最新的研究进展, 期望为推进我国该领域研究提供参考。

**关键词** 昆虫与植物关系; 植物挥发物; 气味多样性; 嗅觉行为

## Advances in studies on the relationship between plant odor diversity and insects

SHENG Zi-Yao\*\* LI Wei-Zheng YUAN Guo-Hui\*\*\*

(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

**Abstract** Plant odors are a highly diverse mixture of volatile compounds. Their diversity plays an important role in the relationship between phytophagous insects, the natural predators of these insects, and plants. Exploring the relationship between plant odor diversity and insect olfactory behavior on different landscape scales has recently become a popular area of research which combines insect chemical ecology, insect behavior and landscape ecology. This paper reviews recent progress in research on plant odors, the relationship between the diversity of plant odors and phytophagous insects, the relationship between the diversity of plant odors and the natural enemies of such insects, and the methods used to investigate plant odor diversity. We expect that this review will promote research on plant odor diversity in China.

**Key words** insect-plant relationship; plant volatile; odor diversity; olfactory behavior

间作套种或混栽 (Intercropping or companion planting) 调控害虫是我国传统农事经验的精华。作为农田生态系统中生物多样性的典型, 从生物多样性角度阐释间作套种或混栽生态调控害虫的机理, 是植物保护学、农业昆虫学、作物栽培学、农业生态学等相关学科关注的可持续农业交叉研究领域 (Reddy, 2017)。通过对不同间作套种或混栽案例的研究, 已经提出了生物多样性调控害虫的多种理论或假说 (Moreira *et al.*, 2016)。但由于这些研究多局限于宏观层面, 缺少对害虫或天敌活动特点、繁殖行为、寄

主选择、生长发育和取食为害等行为进行明确的评估, 加上农业生物多样性的生态功能常随不同作物组合和程度的变化而有差异, 造成了准确可定量评价标准的缺乏 (董文霞等, 2016)。很难依据这些理论进行生物多样性调控害虫的方案规划, 如在多大尺度上进行多样性设计, 如何进行不同植物的空间布局和时间安排 (戈峰等, 2014), 选择什么类型的功能植物与主栽作物间作套种或混栽抑制害虫发生或增强天敌作用等 (Grettenberger and Tooker, 2017)。因此, 解决这些技术瓶颈背后的核心科学问题, 对于促进生

\*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31471772); 河南农业大学科技创新基金 (KJCX2018A12)

\*\*第一作者 First author, E-mail: ziyaozheng@163.com

\*\*\*通讯作者 Corresponding author, E-mail: hnndygh@126.com

收稿日期 Received: 2019-04-12; 接受日期 Accepted: 2019-06-12

物多样性技术广泛用于害虫绿色防控具有重要意义。

昆虫与植物的关系一直是昆虫行为学、植物防御学、化学生态学、生理生态学、分子生态学和进化生物学等学科的前沿研究热点。对于揭示昆虫选择植物的机理,发掘昆虫行为调控新策略与新技术等具有重要意义(Knolhoff and Heckel, 2014)。大量研究表明,绝大多数昆虫,特别是夜出活动的植食性昆虫及其天敌通过感知植物散发的气味来规避非寄主或发现、定位和选择寄主(Defagó *et al.*, 2016),许多植物散发的气味还会直接影响昆虫寻找配偶、繁殖后代等生命行为(Xu and Turlings, 2018)。到目前为止,针对植食性昆虫及其天敌对寄主或非寄主的选择机理也提出了许多理论或假说(Finch and Collier, 2010; Knolhoff and Heckel, 2014),其中多数假说与植物气味密切相关,但广泛利用植物气味直接调控害虫的案例还十分有限。一方面,多数研究主要侧重于从微观层面评价一种植物及其气味物质对昆虫相关行为的影响,而简化或忽略了复杂气味环境的干扰(Wäschke *et al.*, 2014),虽然在室内筛选出了具有显著引诱或驱避作用的功能植物及其活性物质,但在大田自然条件下很难获得预期的调控害虫效果。另一方面,在田间筛选出的引诱或驱避作用显著的多数功能植物并不是栽培作物,只能种植于田边地头发挥有限的辅助作用,或用于小范围的害虫“推-拉”防控(Stenberg *et al.*, 2015),若与大田作物进行间作套种或混栽时则会遇到各种阻碍,使人们不得不重新思考到底什么理论能够解释昆虫对寄主的选择(Cunningham, 2012)。

探明多样性在生态系统和物种互作过程中的作用是生态学的中心目标(Salazar *et al.*, 2016)。由于植物化学多样性是生态系统多样性和较高营养水平物种多样性的重要驱动因素(Schuman *et al.*, 2016),将植物化学多样性纳入生物多样性研究成为生态系统功能研究的一个新兴领域(Hilker, 2014)。特别是植物散发的气味是决定绝大多数植食性昆虫及其天敌与植物关系的关键,而植物化学多样性的主要生态功

能也多来自于植物散发的气味物质(Meiners, 2015)。近年来,从景观生态学角度探讨生物多样性对昆虫的影响受到关注(戈峰等, 2017),并提出了将化学生态学、行为生态学与景观生态学方法相结合的新思路(Aartsma *et al.*, 2017)。一些文献也从气味多样性的角度探讨评判了过去植物与昆虫关系的相关研究,虽然目前具体的研究案例还不多,但从中可以得到一些启示。为此,本文重点综述这方面的研究进展,期望为推进我国相关研究提供参考。

## 1 植物气味多样性相关概念的分析

气味是物体本身散发出的味道,植物气味就是植物体散发出的味道。目前与植物气味多样性相关概念较多,但普遍认可的严格定义很少。文献中见到相对较多的概念有植物化学多样性、植物挥发物多样性和植物气味多样性等。

植物化学多样性(Phytochemical diversity)是描述植物化学物质多样性程度的一个内容宽泛的概念。不同的学者由于侧重点不同所下的定义也有所差别,通常泛指植物化学成分及其结构和功能的多样性。而植物化学成分是指植物有机体所含有的化学物质,既包括构成植物体的化学物质,也包括植物新陈代谢过程中的参与物和代谢产物,一般将代谢产物中的碳水化合物、脂类、蛋白质类、核酸类和激素类等初级代谢产物纳入植物生物化学的范畴,而把生物碱、萜类、黄酮类、醌类、木质素类等次生代谢产物归于植物化学(周荣汉和段金廛, 2005)。因此,从生态学角度看,植物化学多样性应是植物次生代谢产物种类及其功能的多样性。然而,虽然有机化学家发现了大量植物天然产物,化学生态学家也进行了大量植物化学成分生态功能研究,但多局限于研究一类广泛的化合物或少量特征良好的分子,对植物类群内部和类群之间植物化学多样性变化的生态原因和后果是什么并不明确,试图解释植物间植物化学多样性变化的假说在很大程度上仍未得到验证(Schuman *et al.*, 2016)。深入分析不难发现,由于自然生态系统中的植物化学多样性概念十分宽泛,一直难以严格量化可能

是制约该领域研究进展的主要原因 (Li *et al.*, 2015; Richards *et al.*, 2015)。

植物挥发物多样性是植物挥发性有机物多样性 (Diversity of plant volatile organic compounds) 的简称。受植物化学多样性概念的影响涉及的内容也比较宽泛, 一般是指植物挥发物种类和功能的多样性。植物挥发物是植物通过次生代谢途径产生的低沸点、易挥发的小分子化合物, 这些挥发物通过植物的叶片、花朵、果实、枝干等释放到大气中, 或从根部释放到土壤中 (Niinemets and Monson, 2013)。据统计已经从 90 多个植物科中分离鉴定出了 1 700 多种挥发物, 约占植物次生代谢产物的 1%, 主要由萜类、苯丙/苯环类、脂肪酸衍生物和氨基酸衍生物等组成 (Dudareva *et al.*, 2006)。作为生态系统中重要的化学信号物质, 植物挥发物不仅在植物之间发挥着重要的通讯作用 (Baldwin *et al.*, 2006), 而且也是植物与其他生物联系的纽带, 还可以“启动”植物的防御系统用于保护植物不受有害生物侵害, 或吸引有害生物的天敌等 (Šimpraga *et al.*, 2016)。在植物挥发物与植食性昆虫及其天敌关系的研究方面, 过去已经开展了大量工作, 发现了许多具有显著引诱或驱避活性的挥发物, 并开发出了一些植物源引诱剂 (食诱剂) 或驱避剂等 (蔡晓明等, 2018), 但仍没有在农业生产中得到更广泛的应用。其中一个原因可能是过去的多数研究侧重于筛选一种或几种植物挥发性物质, 实验室测定表明挥发物有效性, 其浓度远远高于在野外可以达到的浓度 (Brilli *et al.*, 2019)。事实上, 在自然条件下植物释放的挥发物是浓度较低的混合物, 而不是单一的挥发性物质 (Dicke *et al.*, 2009; Hare, 2010)。显然, 探讨自然条件下“原汁原味”的植物挥发性混合物与昆虫的关系非常必要。

植物气味多样性 (Plant odor diversity) 主要指植物所形成的气味环境多样性。与植物挥发物多样性相比, 该概念除了关注气味环境的挥发物组成外, 更加关注气味环境的多样性变化。单个植物体中存在的挥发物可能多达几百种, 但只有很小一部分挥发物能够自然释放形成气味混合

物 (Knudsen *et al.*, 2017)。如过去研究较多的植物吸引植食性昆虫的挥发物, 通常不会超过 3-10 种, 一般称为资源指示气味 (Resource-indicating odor) (Beyaert *et al.*, 2010; Siderhurst and Jang, 2010)。这种气味混合物是一种“挥发物包”, 整体释放到环境中发挥作用, 可像信息素那样形成气味羽状物 (Odor plumes), 通过湍流运动被带到一定距离并被昆虫感知 (Beyaert and Hilker, 2014)。此外, 在生态系统中除了植物资源指示气味外, 还有其他挥发物形成的背景气味 (Background odor) 或栖境气味 (Habitat odor), 特别是非寄主植物背景气味的多样性变化, 会直接干扰植食性昆虫寻找寄主植物 (Schröder and Hilker, 2008; Webster and Cardé, 2017; Aartsma *et al.*, 2019)。总之, 尽管目前采用气味多样性概念的文献极少, 且气味多样性与挥发物多样性也没有本质差别, 但为了有别于过去过分关注挥发物种类而忽略其混合物的动态变化, 作者更倾向于采用气味多样性的概念。

## 2 植物气味多样性与植食性昆虫的关系

植食性昆虫在寻找寄主植物、产卵地点、合适配偶和躲避天敌等过程中, 必须应对复杂的气味环境。其中的植物气味多样性既有寄主与非寄主植物组合形成的气味环境多样性, 也有多食性昆虫不同寄主植物组合形成的气味环境多样性, 均可对植食性昆虫产生直接或间接的影响, 这些影响包括引诱、驱避、掩蔽、误导等 (Meiners, 2016)。

确定合适的取食或产卵地点对植食性昆虫的生存至关重要。多年来, 关于植食性昆虫如何利用植物挥发物来定位和识别寄主植物, 已经积累了相当多的知识 (Bruce and Pickett, 2011)。但关于昆虫与其气味环境之间在一定景观尺度上的相互作用机制还知之甚少, 曾推测可能影响植食性昆虫对寄主植物的定位 (Randlkofer *et al.*, 2010), 此后的一些研究也证明了这一点。如烟草天蛾 *Manduca sexta* 在对零星分布的曼陀罗花定位过程中, 广泛分布的三齿拉雷亚灌木形成的

复杂背景气味改变了天蛾对目标气味的神经元表征和追踪气味羽状物的能力,说明环境中的气味混合物直接影响传粉者的嗅觉行为能力 (Riffell *et al.*, 2014)。测定多食性昆虫棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 在棉花、烟草、玉米、花生、辣椒和番茄 6 种寄主植物不同组合气味环境中的产卵选择发现, 2-4 种寄主植物组合气味环境可以干扰棉铃虫的产卵选择, 但 5-6 种寄主植物组合气味环境却没有明显的干扰作用, 说明多食性昆虫对气味多样性的反应可能存在一个上限 (刘婷, 2013), 超过上限则无法评估过于复杂的植物化学信息 (Carrasco *et al.*, 2015)。选取寄主植物欧洲花楸和非寄主植物苹果、梨、欧洲云杉, 测定单食性昆虫苹果银蛾 *Argyresthia conjugella* 对 4 种植物不同气味组合的选择反应, 结果表明寄主植物引诱气味与非寄主植物背景气味的比值决定其对寄主植物的识别 (Knudsen *et al.*, 2017)。在茶园评价 3 种引诱剂对茶小绿叶蝉 *Empoasca onukii* 的引诱活性发现, 茶园背景气味物质与引诱剂成分重叠时会干扰诱虫作用 (Cai *et al.*, 2017)。在松林中设置不同颜色模拟树干、寄主与非寄主不同气味物质组合的诱捕陷阱, 诱捕入侵甲虫幽天牛 *Arhopalus fesus* 和 2 种干小蠹 *Hylurgus ligniperda*、*H. ater* 的结果表明, 诱捕效果与气味多样性和嗅觉、视觉线索的相互作用相关, 其中非寄主植物气味干扰对寄主的定位 (Kerr *et al.*, 2017)。收集不同食性昆虫单独或组合为害棉花后的诱导挥发物, 结果表明组成挥发物的种类相同, 但构成比例和释放量不同, 这种多样性变化也会对棉铃象 *Anthonomus grandis* 的行为产生不同的影响 (Magalhães *et al.*, 2018)。说明不同食性的昆虫均可借助栖境内多样的气味线索, 虽然这些气味线索可能缺乏特异性, 但可以大量释放, 能为昆虫提供一种有效的方式, 使它们随后遇到特定寄主线索的机会最大化, 即使是短距离具有驱避性的非寄主气味, 在远距离也可能具有引诱力 (Webster and Cardé, 2017)。因此, 有必要深入探讨昆虫在气味多样的环境中如何利用嗅觉线索寻找、判断食物和产卵地点等 (Alexander *et al.*, 2018)。

已有的研究表明, 植物气味环境有助于昆虫找到合适的配偶。植物开花期形成的花香气味环境, 常常是以花蜜为补充营养昆虫的求偶团聚场所, 有些不取食花蜜的昆虫也会将植物花朵作为求偶的聚集地, 如茎蝇 *Chyliza vittata* 在天麻上并没有觅食或取食行为, 但会借助开花期的天麻作为雌雄相遇的地点 (Sugiura, 2016)。暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela* 在田间会被有毒的非寄主植物蓖麻大量吸引, 研究表明在蓖麻气味环境中雌雄成虫的抱对率显著高于花生、大豆和甘薯等寄主植物气味环境 (Zhang *et al.*, 2018), 且飞行活动能力也显著增强 (Zhang *et al.*, 2019), 说明暗黑金龟甲可以借助对其他昆虫有毒的蓖麻营造独特的“恋爱角”。虽然单独研究昆虫求偶交配行为与植物气味多样性关系的文献不多, 但分析昆虫求偶交配行为的相关文献可以发现, 植物气味环境在多种蛾类、甲虫、蚜虫、蝇类、蜂类等昆虫的配偶定位过程中常常发挥着额外的作用 (Xu and Turlings, 2018)。

植物气味环境还会影响昆虫对性信息素的反应。通常情况下寄主植物气味环境具有增效作用, 如舞毒蛾 *Lymantria dispar* 雄虫对性信息素与寄主植物刺柏和樟子松气味的组合表现出明显偏好, 而不是单独的性信息素 (McCormick *et al.*, 2017)。葡萄挥发物可以增强葡萄花翅小卷蛾 *Lobesia botrana* 雄虫对性信息素的反应 (Arx *et al.*, 2012), 番石榴果实挥发物可以促进南美实蝇 *Anastrepha fraterculus* 性信息素的释放 (Bachmann *et al.*, 2015), 棉花气味可以增强海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 和斜纹夜蛾 *S. litura* 性信息素对雄虫的吸引力 (Borrero-Echeverry *et al.*, 2018)。而与寄主植物气味的研究相比, 有关非寄主植物气味对性信息素的影响研究不多。在田间, 针叶树和桉树释放的气味物质可对寡食性昆虫小菜蛾 *Plutella xylostella* 释放性信息素产生不利影响, 干扰其性信息素通讯 (Wang *et al.*, 2016)。在一些非寄主挥发物作为背景气味时, 小地老虎 *Agrotis ipsilon* 雄虫逆风飞向性信息素的时间被推迟 (Dupuy *et al.*,

2017)。由于昆虫的性信息素交流面临着一个由寄主与非寄主植物释放形成的复杂气味环境,应考虑植物气味多样性对植食性昆虫性通讯的影响 (Deisig *et al.*, 2014)。

### 3 植物气味多样性与天敌昆虫的关系

天敌昆虫在寻找寄主、配偶、栖境等过程中,也必须应对复杂的气味环境。对于植食性昆虫的天敌来说,这些气味环境中既有其寄主昆虫和非寄主昆虫的气味,也包括植食性昆虫栖境内的寄主植物和非寄主植物气味等,特别是虫害诱导的植物挥发物 (Herbivore-induced plant volatiles) 自然释放量相对增加,在寄主植物-植食性昆虫-昆虫天敌三级营养关系中起着关键作用,一直是近年来的研究热点 (Turlings and Erb, 2018)。

虫害诱导的植物挥发物混合物可以影响天敌昆虫已经得到广泛认可。近 30 多年来,采用多种三级营养系统鉴定了诱导挥发物混合物的组成与特性,测定筛选了大量引诱天敌昆虫的活性物质,并进行了田间诱虫评价 (Guo and Wang, 2019)。但关于诱导挥发物的主要生态功能仍存在争议,特别是在田间或景观尺度上,这种挥发物混合物如何影响天敌昆虫的觅食行为和寄主昆虫-天敌昆虫的种群动态等,仍有许多重要问题没有得到解答 (Gish *et al.*, 2015)。如在自然三级营养系统中每级都会存在多个成员同时发生,同样也会造成诱导挥发物的多样性。最近的一些研究也证明了这一点,如顶空收集蚜虫和毛虫不同组合为害甘蓝后生产的诱导挥发物,发现其对寄生蜂的引诱作用具有动态性和特异性,这种气味多样性对寄生蜂的吸引力十分复杂,不能从简单的相关统计分析中推导出来 (Li *et al.*, 2017)。测定棉蚜 *Aphis gossypii* 和桃蚜 *Myzus persicae* 为害甜椒后诱导挥发物对捕食性瓢虫 *Cycloneda sanguinea* 的引诱力,发现 2 种蚜虫连续为害可以增强被害甜椒气味对捕食者的吸引力 (Oliveira and Pareja, 2014)。但比较测定瓢虫、草蛉、蚜茧蜂对桃蚜和小菜蛾为害芥菜所

诱导挥发物的行为反应发现,同一捕食性瓢虫 *C. sanguinea* 对诱导挥发物混合物的反应不明显,而蚜茧蜂明显偏好蚜虫为害的被害植株气味,对小菜蛾为害的植株气味则无明显偏好,认为不同天敌昆虫对植物挥发物混合物的反应可能不同 (da Silva *et al.*, 2016)。在室外网笼中观察盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata* 对受害野欧白芥和欧洲山芥上大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 的产卵情况表明,栖境复杂性可以降低寄生蜂的觅食效率,但并不妨碍其朝向这些植物散发的气味 (Kruidhof *et al.*, 2015)。在田间观察两个羽衣甘蓝材料上盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata* 搜寻寄主大菜粉蝶幼虫的能力发现,不同甘蓝材料产生的虫害诱导挥发物不同,进而影响盘绒茧蜂的被吸引距离和运动模式 (Yavanna *et al.*, 2018)。NPV 感染的甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 取食大豆后释放的虫害诱导挥发物多样性增强,从而可以吸引更多的寄生蜂 (Wan *et al.*, 2017)。测定异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 对 4 种蚜虫为害不同寄主植物后的选择反应表明,瓢虫成虫更喜欢趋向有蚜害的植物,而不是没有蚜害的植物或单独的蚜虫,这些植物产生的主要挥发物在田间也表现出对瓢虫的明显吸引力 (Xiu *et al.*, 2019)。因此,系统评价三级营养系统中植物气味多样性变化及其与天敌昆虫的关系也非常必要。

天敌昆虫在寻找配偶的过程中也会利用与寄主昆虫相关的植物气味环境 (Metzger *et al.*, 2010)。许多研究发现,无论是完整的植株产生的气味,还是寄主昆虫为害诱导的植物挥发物,均对雄性寄生蜂具有吸引力,能够帮助雄蜂尽快找到雌蜂 (Ngumbi and Fadamiro, 2012; Benelli and Canale, 2013)。关于虫害诱导挥发物与天敌昆虫性信息素互作研究不多,用嗅觉仪测定 4 种寄生蜂对虫害诱导挥发物及其与性信息素混合物的趋向反应发现,虫害诱导挥发物对寄生蜂雌雄虫均具有吸引力,但加入性信息素后对不同寄生蜂雄虫的引诱力不同,两种独居的侧沟茧蜂 *Microplitis rufiventris* 和 *M. mediator* 雄虫主要利用虫害诱导挥发物作为寻找配偶位置的线索,两种盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata* 和 *C. marginiventris*

雄虫则主要利用性信息素 (Xu *et al.*, 2017)。

## 4 气味多样性与昆虫关系的研究方法

测定植物气味物质的组成是评价植物气味多样性的前提。考虑到植物在自然状态下散发的气味物质为痕量或超痕量挥发物, 且反应活性高, 容易降解或化学反应转化, 如何将这些气味物质分离出来并浓缩富集达到分析仪器可以检测的浓度非常关键 (廖建军等, 2016)。目前用于植物器官、整体植株和植被环境气味收集最多的方法是固相微萃取 (Solid phase microextraction, SPME) 和顶空萃取 (Headspace extraction, HS) (李军, 2016)。其中固相微萃取集采样、分离、浓缩于一体, 是简单有效的收集与制备技术, 主要用于叶、茎、根、花、果等植物器官的气味物质收集, 而收集整株或环境气味可通过对多个植物器官或多点的同步收集来实现 (Ouyang and Jiang, 2017), 针对不同基质还研发了管内固相、磁固相、薄膜、旋转圆盘吸附、搅拌棒吸附、纤维固相、分散固相、吸头和注射器等多种微萃取装置 (张欣达等, 2017)。顶空萃取是收集活体植物气味物质比较理想的方法, 用专门的容器包围植株或不同器官, 收集容器顶部空间内的气味物质或直接进样用于仪器分析, 其中不锈钢容器具有收集分析方便、不发生光分解和一次取样多次分析等优点而被广泛采用 (廖建军等, 2016), 通常依据容器内部气体是否流动分为静态顶空和动态顶空萃取两类 (Sgorbini *et al.*, 2014), 使用吸附材料时还需要针对气味物质的种类和特性进行筛选, 或直接进行顶空固相微萃取 (Cao *et al.*, 2017)。至于植物气味物质的鉴定主要借助现代分析仪器, 目前最常用的方法是气相色谱 (Gas chromatography, GC) 和气相色谱-质谱 (Mass spectrometry, MS) 联用 (GC-MS) 分析。总之, 无论采用何种收集分析方法, 目的是为了鉴定植物气味物质的真实组成, 需要根据研究目标和研究对象进行摸索和筛选。

监测植物气味多样性动态是研究植物气味多样性与昆虫关系的基础。过去由于缺少开放空间中植物气味物质的有效监测方法, 无论室内还是田间有关植物气味物质时空变化的研究相当稀少 (Cai *et al.*, 2015)。近年来, 随着植物挥发物大气环境监测技术的进步, 实时、定量监测方法受到重视, 在实验室环境和林地、草地、农田等景观环境中监测植物挥发物的技术取得了一些进展 (Misztal, 2016)。这些技术主要涉及两大类, 一类是通过对气味收集方法的筛选与优化, 定点、定时连续取样进行气味物质分析, 如热解析 (Thermal desorption) -气相色谱-质谱联用 (TD-GC-MS) (Cai *et al.*, 2015)、固相微萃取-气相色谱-质谱联用 (SPME-GC-MS) (Feijó *et al.*, 2018) 等。二是利用便携式在线实时监测设备与技术进行动态监测, 如质子转移反应质谱仪 (Proton transfer reaction mass spectrometry, PTR-MS) (俞飞等, 2018)、电子鼻 (Electronic nose) (Xu *et al.*, 2018)、光电离监测器 (Photoionization detector, PID) (Zhou *et al.*, 2018)、复合纳米材料化学气体传感器 (Chemical gas sensors, CGS) (Andre *et al.*, 2018) 等。但由于不同植物或植物群体的主要气味物质各不相同, 高效灵敏的监测方法还处于不断改进完善过程中。此外, 随着植物气味多样性研究的不断推进, 还应针对不同气味物质逐步建立相对一致的收集、分析与监测体系, 探讨建立植物气味多样性的评价指标和评价标准。

阐明昆虫在气味多样性环境中的行为机制是揭示昆虫与植物关系的关键, 主要涉及实验室模拟和大田观察两个方面。进行实验室模拟研究时, 应注意借鉴过去昆虫化学生态学、昆虫行为学等研究比较成熟的技术, 同时考虑引入植物气味多样性作为试验因子后, 应如何营造植物气味环境而不仅仅是气味源, 且这种气味多样性环境能够进行实时、精确监测。同时, 还需对嗅觉仪、风洞、触角电位仪、运动轨迹仪、飞行磨等嗅觉行为生物测定装置进行改进, 或研发新的工具, 尽可能模拟田间或景观的自然气味环境

(Meiners, 2016)。进行大田观察时,可根据昆虫的行为能力划分不同的景观尺度,除了采用传统的生物学、行为学、生态学等方法观察昆虫的活动特点、求偶交配、寄主选择、生长发育或取食为害等嗅觉相关行为外,还应注意精确跟踪昆虫的运动路径,把握昆虫的空间动态变化,而不是简单地记录它们的最终目的地(Webster and Cardé, 2017),这就需要借助一些昆虫行为自动记录设备及技术,如视频跟踪技术(Manoukis *et al.*, 2014)、无线电遥测技术(Kissling *et al.*, 2014)、雷达跟踪技术(Chapman *et al.*, 2011)、免疫标记技术(Blaauw *et al.*, 2017)等。对于在野外环境中可能使用多种线索感知周围环境的昆虫,还应注意嗅觉、视觉、听觉、触觉等相关行为的综合研究(Aartsma *et al.*, 2017)。此外,还应利用基因组学、转录组学、代谢组学、蛋白组学和通量组学等新的研究手段和系统生物学方法,开展植物气味多样性的动力学研究。

## 5 未来研究展望

展望未来,昆虫与植物相互作用的研究仍具有十分广阔的前景。尽管目前存在许多挑战,需要回答以前无法回答的多种假说,但通过综合多学科的理论与方法,利用不断涌现的新技术等,未来 10 年在阐明昆虫与植物相互作用机制和功能、生态和进化结果等方面,可能会取得重大进展(Giron *et al.*, 2018)。特别是植物气味在植食性昆虫及其天敌的寄主选择过程中起着决定性作用,而植物气味是多种气味物质组成的混合物,具有丰富的多样性(Šimpraga *et al.*, 2016),将昆虫化学生态学、昆虫行为学与景观生态学等研究相结合,从小气候到景观或更大的地理尺度、时间尺度上,探讨植物气味多样性对昆虫嗅觉相关行为的影响(Aartsma *et al.*, 2017),不仅对于基础和应用基础研究具有重要的理论意义,而且通过解析自然状态下昆虫与植物间化学信息交流的新现象与新机制,可以发明利用生物信息人工操纵害虫行为的新策略、新技术与新方法(Kang, 2019)。

发展绿色防控科技,大幅度降低化学农药用量是当今我国植物保护科研的核心(吴孔明, 2018)。特别是随着农药使用量零增长行动战略的实施,利用生物多样性绿色防控农业害虫受到广泛重视,在基于景观格局的生态调控、天敌的植物支持系统、诱集与驱避害虫的行为调控等方面我国均取得了重要研究进展,但有待大规模推广应用(陆宴辉等, 2017)。考虑到我国在农业害虫嗅觉行为实验室研究方面已积累了丰厚的基础,并研发了大量具有潜在应用价值的初级产品与技术,应尽快在田间复杂的背景气味下进行检验,将实验室中获得的知识转化为可用于害虫防控的商业化产品与技术(Guo and Wang, 2019),并通过生产应用,筛选出高效、经济、实用的产品与技术,广泛用于害虫绿色防控实践,不断满足供给侧改革对农产品生产的高质量要求。

## 参考文献 (References)

- Aartsma Y, Bianchi FJJA, Wopke VDW, Poelman EH, Dicke M, 2017. Herbivore-induced plant volatiles and tritrophic interactions across spatial scales. *New Phytologist*, 216(4): 1054–1063.
- Aartsma Y, Cusumano A, de Bobadilla MF, Rusman Q, Vosteen I, Poelman EH, 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.
- Alexander H, Hansson BS, Markus K, 2018. Combinatorial codes and labeled lines: how insects use olfactory cues to find and judge food, mates, and oviposition sites in complex environments. *Frontiers in Physiology*, 9: 49.
- Andre RS, Sanfelice RC, Adriana P, Mattoso LHC, Correa DS, 2018. Hybrid nanomaterials designed for volatile organic compounds sensors: a review. *Materials & Design*, 156: 154–166.
- Arx MV, Schmidt-Büsser D, Guerin PM, 2012. Plant volatiles enhance behavioral responses of grapevine moth males, *Lobesia botrana* sex pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 38(2): 222–225.
- Bachmann GE, Segura DF, Devescovi F, Juárez ML, Ruiz MJ, Vera MT, Cladera JL, Teal PE, Fernández PC, 2015. Male sexual behavior and pheromone emission is enhanced by exposure to guava fruit volatiles in *Anastrepha fraterculus*. *PLOS ONE*, 10(4): e0124250.
- Baldwin IT, Halitschke R, Paschold A, von Dahl CC, Preston CA, 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions: “talking trees” in the genomics era. *Science*, 311(5762): 812–815.

- Benelli G, Canale A, 2013. Do tephritid-induced fruit volatiles attract males of the fruit flies parasitoid *Psytalia concolor* (Szépligeti) (Hymenoptera: Braconidae)? *Chemoecology*, 23(3): 191–199.
- Beyaert I, Hilker M, 2014. Plant odour plumes as mediators of plant-insect interactions. *Biological Reviews*, 89(1): 68–81.
- Beyaert I, Wäschke N, Scholz A, Varama M, Reinecke A, Hilker M, 2010. Relevance of resource-indicating key volatiles and habitat odour for insect orientation. *Animal Behaviour*, 79(5): 1077–1086.
- Blaauw BR, Morrison WR, Mathews C, Leskey TC, Nielsen AL, 2017. Measuring host plant selection and retention of halyomorpha halys by a trap crop. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 163(2): 197–208.
- Borrero-Echeverry F, Bengtsson M, Nakamuta K, Witzgall P, 2018. Plant odor and sex pheromone are integral elements of specific mate recognition in an insect herbivore. *Evolution*, 72(10): 2225–2233.
- Brilli F, Loreto F, Baccelli I, 2019. Exploiting plant volatile organic compounds (VOCs) in agriculture to improve sustainable defense strategies and productivity of crops. *Frontiers in Plant Science*, 10: 264.
- Bruce TJA, Pickett JA, 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects-finding the right mix. *Phytochemistry*, 72(13): 1605–1611.
- Cai XM, Bian L, Xu XX, Luo ZX, Li ZQ, Chen ZM, 2017. Field background odour should be taken into account when formulating a pest attractant based on plant volatiles. *Scientific Reports*, 7: 41818.
- Cai XM, LI ZQ, Pan HS, Lu YH, 2018. Research and application of food-based attractants of herbivorous insect pests. *Chinese Journal of Biological Control*, 34(1): 8–35. [蔡晓明, 李兆群, 潘洪生, 陆宴辉, 2018. 植食性害虫食诱剂的研究与应用. 中国生物防治学报, 34(1): 8–35.]
- Cai XM, Xu XX, Bian L, Luo ZX, Chen ZM, 2015. Measurement of volatile plant compounds in field ambient air by thermal desorption-gas chromatography-mass spectrometry. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 407(30): 9105–9114.
- Cao L, Lu JQ, Ye X, 2017. HS-SPME-GC-MS analysis on volatile components in different cultivars and different parts of *Artemisia argyi*. *Medicinal Plant*, 8(4): 5–9, 13.
- Carrasco D, Larsson MC, Anderson P, 2015. Insect host plant selection in complex environments. *Current Opinion in Insect Science*, 8: 1–7.
- Chapman JW, Drake VA, Reynolds R, 2011. Recent insights from radar studies of insect flight. *Annual Review of Entomology*, 56: 337–356.
- Cunningham JP, 2012. Can mechanism help explain insect host choice? *Journal of Evolutionary Biology*, 25(2): 244–251.
- da Silva SEB, França JF, Pareja M, 2016. Olfactory response of four aphidophagous insects to aphid-and caterpillar-induced plant volatiles. *Arthropod-Plant Interactions*, 10(4): 331–340.
- Defagó MT, Videla M, Valladares G, 2016. To Smell you better: prior food deprivation increases herbivore insect responsiveness to host plant odor cues. *Journal of Insect Behavior*, 29(5): 527–534.
- Deisig N, Dupuy F, Anton S, Renou M, 2014. Responses to pheromones in a complex odor world: sensory processing and behavior. *Insects*, 5(2): 399–422.
- Dicke M, van Loon JJA, Soler R, 2009. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. *Nature Chemical Biology*, 5(5): 317–24.
- Dong WX, Xiao C, Li CY, 2016. Effect of diversified cropping on insect pests and natural enemies in agroecosystems. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 24(4): 435–442. [董文霞, 肖春, 李成云, 2016. 作物多样性种植对农田害虫及天敌的影响. 中国生态农业学报, 24(4): 435–442.]
- Dudareva N, Negre F, Nagegowda DA, Orlova I, 2006. Plant volatiles: recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(5): 417–440.
- Dupuy F, Rouyar A, Deisig N, Bourgeois T, Limousin D, Wyckse MA, Anton S, Renou M, 2017. A background of a volatile plant compound alters neural and behavioral responses to the sex pheromone blend in a moth. *Frontiers in Physiology*, 8: 79.
- Feijó BLM, Duporté G, Rönkkö T, Parshintsev J, Hartonen K, Hyrsky L, Heikkinen E, Jussila M, Kulmala M, Riekkola ML, 2018. Field measurements of biogenic volatile organic compounds in the atmosphere using solid-phase microextraction arrow. *Atmospheric Measurement Techniques*, 11(2) 881–893.
- Finch S, Collier RH, 2010. Host-plant selection by insects-a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96(2): 91–102.
- Ge F, Ouyang F, Men XY, 2017. Ecological effects of regional agricultural landscape on insect and its prospect. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 32(8): 830–835. [戈峰, 欧阳芳, 门兴元, 2017. 区域性农田景观对昆虫的生态学效应与展望. 中国科学院院刊, 32(8): 830–835.]
- Ge F, Oyang F, Zhao ZH, 2014. Ecological management of insects based on ecological services at a landscape scale. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(3): 597–605. [戈峰, 欧阳芳, 赵紫华, 2014. 基于服务功能的昆虫生态调控理论. 应用昆虫学报, 51(3): 597–605.]
- Giron D, Dubreuil G, Bennett A, Dedeine F, Dicke M, Dyer LA, Erb M, Harris MO, Huguet E, Kaloshian I, Kawakita A, Lopez-Vaamonde C, Palmer TM, Petanidou T, Poulsen M, Sallé A, Simon JC, Terblanche JS, Thiéry D, Whiteman NK, Woods HA, Pincebourde S, 2018. Promises and challenges in insect-plant interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(5): 319–343.
- Gish M, De Moraes CM, Mescher MC, 2015. Herbivore-induced plant volatiles in natural and agricultural ecosystems: open questions and future prospects. *Current Opinion in Insect Science*, 9: 1–6.
- Grettenberger IM, Tooker JF, 2017. Variety mixtures of wheat influence aphid populations and attract an aphid predator.



- Arthropod-Plant Interactions*, 11(2): 133–146.
- Guo H, Wang CZ, 2019. The ethological significance and olfactory detection of herbivore-induced plant volatiles in interactions of plants, herbivorous insects, and parasitoids. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(2): 161–179.
- Hare JD, 2010. Ontogeny and season constrain the production of herbivore-inducible plant volatiles in the field. *Journal of Chemical Ecology*, 36(12): 1363–1374.
- Hilker M, 2014. New Synthesis: Parallels between biodiversity and chemodiversity. *Journal of Chemical Ecology*, 40(3): 225–226.
- Kang L, 2019. Overview: biotic signalling for smart pest management. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1767): 20180306.
- Kerr JL, Kelly D, Bader KF, Brockerhoff EG, 2017. Olfactory cues, visual cues, and semiochemical diversity interact during host location by invasive forest beetles. *Journal of Chemical Ecology*, 43(1): 17–25.
- Kissling WD, Pattemore DE, Hagen M, 2014. Challenges and prospects in the telemetry of insects. *Biological Reviews*, 89(3): 511–530.
- Knolhoff LM, Heckel DG, 2014. Behavioral assays for studies of host plant choice and adaptation in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 59: 263–278.
- Knudsen GK, Norli HR, Marco T, 2017. The ratio between field attractive and background volatiles encodes host-plant recognition in a specialist moth. *Frontiers in Plant Science*, 8: 2206.
- Kruidhof HM, Roberts AL, Magdaraog P, Munoz D, Gols R, Vet LE, Hoffmeister TS, Harvey JA, 2015. Habitat complexity reduces parasitoid foraging efficiency, but does not prevent orientation towards learned host plant odours. *Oecologia*, 179(2): 353–361.
- Li DP, Baldwin IT, Gaquerel E, 2015. Navigating natural variation in herbivory-induced secondary metabolism in coyote tobacco populations using MS/MS structural analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(30): E4147–E4155.
- Li J, 2016. Research progress in the volatile organic compounds of plant. *Ecology and Environmental Sciences*, 25(6): 1076–1081. [李军, 2016. 植物挥发性有机化合物研究方法进展. 生态环境学报, 25(6): 1076–1081.]
- Li YH, Weldegergis BT, Chamontri S, Dicke M, Gols R, 2017. Does aphid infestation interfere with indirect plant defense against Lepidopteran caterpillars in wild cabbage? *Journal of Chemical Ecology*, 43(5): 493–505.
- Liao JJ, Qi ZX, Li T, Wang K, 2016. Research advances in volatile organic compounds of plant. *Journal of University of South China (Science and Technology)*, 30(3): 119–123. [廖建军, 齐增湘, 李涛, 王宽, 2016. 植物挥发性有机物研究进展. 南华大学学报(自然科学版), 30(3): 119–123.]
- Liu T, 2013. Host selection behavior of *Helicoverpa armigera* (Hübner) under the odor environment of multiple host plants. Master thesis. Zhengzhou: Henan Agricultural University. [刘婷, 2013. 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 在多寄主植物气味环境中的寄主选择行为. 硕士学位论文. 郑州: 河南农业大学.]
- Lu YH, Zhao ZH, Cai XM, Cui L, Zhang HN, Xiao HJ, Li ZY, Zhang LS, Zeng J, 2017. Progresses on integrated pest management (IPM) of agricultural insect pests in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(3): 349–363. [陆宴辉, 赵紫华, 蔡晓明, 崔丽, 张浩男, 肖海军, 李振宇, 张礼生, 曾娟, 2017. 我国农业害虫综合防治研究进展. 应用昆虫学报, 54(3): 349–363.]
- Magalhães DM, Borges M, Laumann RA, Moraes MCB, 2018. Influence of multiple-and single-species infestations on herbivore-induced cotton volatiles and *Anthonomus grandis* behaviour. *Journal of Pest Science*, 91(3): 1019–1032.
- Manoukis NC, Butail S, Diallo M, Ribeiro JMC, Paley DA, 2014. Stereoscopic video analysis of *Anopheles gambiae* behavior in the field: challenges and opportunities. *Acta Tropica*, 132: S80–S85.
- Mccormick AC, Heyer J, Sims JW, Mescher MC, De Moraes CM, 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(3): 243–253.
- Meiners T, 2015. Chemical ecology and evolution of plant-insect interactions: a multitrophic perspective. *Current Opinion in Insect Science*, 8: 22–28.
- Meiners T, 2016. Ecological role of odour diversity// Glinwood R, Blande JD (eds.). *Deciphering Chemical Language of Plant Communication*. Switzerland: Springer International Publishing. 137–152.
- Metzger M, Fischbein D, Auguste A, Fauvergue X, Bernstein C, Desouhant E, 2010. Synergy in information use for mate finding: demonstration in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*, 79(6): 1307–1315.
- Misztal PK, 2016. Measuring rapid changes in plant volatiles at different spatial levels//Glinwood R, Blande JD (eds.). *Deciphering Chemical Language of Plant Communication*. Switzerland: Springer International Publishing. 95–114.
- Moreira X, Abdala-Roberts L, Rasmann S, Castagneyrol B, Mooney KA, 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies, current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science*, 14: 1–7.
- Ngumbi E, Fadamiro H, 2012. Species and sexual differences in behavioural responses of a specialist and generalist parasitoid species to host-related volatiles. *Bulletin of Entomological Research*, 102(6): 710–718.
- Niinemets Ü, Monson RK, 2013. *Biology, Controls and Models of Tree Volatile Organic Compound Emissions*. Switzerland: Springer. 1–20.
- Oliveira MS, Pareja M, 2014. Attraction of a ladybird to sweet pepper damaged by two aphid species simultaneously or sequentially. *Arthropod-Plant Interactions*, 8(6): 547–555.
- Ouyang GF, Jiang RF, 2017. *Solid Phase Microextraction-Recent Developments and Applications*. Berlin: Springer. 247–286.
- Randlkofer B, Obermaier E, Hilker M, Meiners T, 2010. Vegetation complexity-The influence of plant species diversity and plant structures on plant chemical complexity and arthropods. *Basic*

- and *Applied Ecology*, 11(5): 383–395.
- Reddy PP, 2017. Agro-ecological Approaches to Pest Management for Sustainable Agriculture. Singapore: Springer. 109–164.
- Richards LA, Dyer LA, Forister ML, Smilanich AM, Dodson CD, Leonard MD, Jeffrey CS, 2015. Phytochemical diversity drives plant-insect community diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(35): 10973–10978.
- Riffell JA, Shlizerman E, Sanders E, Abrell L, Medina B, Hinterwirth AJ, Kutz JN, 2014. Flower discrimination by pollinators in a dynamic chemical environment. *Science*, 344(6191): 1515–1518.
- Salazar D, Jaramillo A, Marquis RJ, 2016. The impact of plant chemical diversity on plant-herbivore interactions at the community level. *Oecologia*, 181(4): 1–10.
- Schröder R, Hilker M, 2008. The relevance of background odor in resource location by insects: a behavioral approach. *BioScience*, 58(4): 308–316.
- Schuman MC, Van Dam NM, Beran F, Harpole WS, 2016. How does plant chemical diversity contribute to biodiversity at higher trophic levels? *Current Opinion in Insect Science*, 14: 46–55.
- Sgorbini B, Cagliero C, Cordero C, Liberto E, Rubiolo P, Bicchi C, 2014. Headspace sampling and gas chromatography of plants: a successful combination to study the composition of a plant volatile fraction// Hostettmann K, Stuppner H, Marston A, Chen S (eds.). *Handbook of Chemical and Biological Plant Analytical Methods* (1st edition). Chichester: John Wiley & Sons Inc. 1–31.
- Siderhurst MS, Jang EB, 2010. Cucumber volatile blend attractive to female melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett). *Journal of Chemical Ecology*, 36(7): 699–708.
- Šimpraga M, Takabayashi J, Holopainen JK, 2016. Language of plants: Where is the word?. *Journal of Integrative Plant Biology*, 58(4): 343–34.
- Stenberg JA, Heil M, Åhman I, Björkman C, 2015. Optimizing crops for biocontrol of pests and disease. *Trends in Plant Science*, 20(11): 698–712.
- Sugiura N, 2016. Mate-seeking and oviposition behavior of *Chyliza vittata* (Diptera: Psilidae) infesting the leafless orchid *Gastrodia elata*. *Entomological Science*, 19(2): 129–132.
- Turlings TCJ, Erb M, 2018. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: mechanisms, ecological relevance, and application potential. *Annual Review of Entomology*, 63: 433–452.
- Wan NF, Deng JY, Huang KH, Ji XY, Zhang H, Jiang JX, Li B, 2017. Nucleopolyhedrovirus infection enhances plant defences by increasing plant volatile diversity. *Biocontrol Science and Technology*, 27(11): 1292–1307.
- Wang FM, Deng JY, Schal C, Lou YG, Zhou GX, Ye BB, Yin XH, Xu ZH, Shen LZ, 2016. Non-host plant volatiles disrupt sex pheromone communication in a specialist herbivore. *Scientific Reports*, 6: 32666.
- Wäschke N, Hardge K, Hancock C, Hilker M, Obermaier E, Meiners T, 2014. Habitats as complex odour environments: how does plant diversity affect herbivore and parasitoid orientation? *PLoS ONE*, 9(1): e85152.
- Webster B, Cardé RT, 2017. Use of habitat odour by host-seeking insects. *Biological Reviews*, 92(2): 1241–1249.
- Wu KM, 2018. Development direction of crop pest control science and technology in China. *Journal of Agriculture*, 8(1): 35–38. [吴孔明, 2018. 中国农作物病虫害防控科技的发展方向. 农学报, 8(1): 35–38.]
- Xiu CL, Zhang W, Xu B, Wyckhuys KAG, Lu YH, 2019. Volatiles from aphid-infested plants attract adults of the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis*. *Biological Control*, 129: 1–11.
- Xu H, Desurmont G, Degen T, Zhou GX, Laplanche D, Henryk L, Turlings TC, 2017. Combined use of herbivore-induced plant volatiles and sex pheromones for mate location in braconid parasitoids. *Plant Cell & Environment*, 40(3): 330–339.
- Xu H, Turlings TCJ, 2018. Plant volatiles as mate-finding cues for insects. *Trends in Plant Science*, 23(2): 100–111.
- Xu S, Zhou ZY, Tian LH, Lu HZ, Luo XW, Lan YB, 2018. Study of the similarity and recognition between volatiles of brown rice plant hoppers and rice stem based on the electronic nose. *Computers and Electronics in Agriculture*, 152: 19–25.
- Yavanna A, Benjamin L, Wopke VDW, Marcel D, Poelman EH, Bianchi FJJA, 2018. Intraspecific variation in herbivore-induced plant volatiles influences the spatial range of plant-parasitoid interactions. *Oikos*, 128(1): 77–86.
- Yu F, Shen YH, Yi LT, 2018. Application of proton transfer reaction mass spectrometer in plant volatile organic compounds. *Research and Exploration in Laboratory*, 37(2): 40–44. [俞飞, 沈阳辉, 伊力塔, 2018. 质子转移反应质谱仪在植物挥发性有机物检测中的应用. 实验室研究与探索, 37(2): 40–44.]
- Zhang HF, Li WZ, Luo QW, Yang L, Gong DF, Teng XH, Guo XR, Yuan GH, 2018. Fatal attraction: *Ricinus communis* provides an attractive but risky mating site for *Holotrichia parallela* beetles. *Journal of Chemical Ecology*, 44(10): 965–974.
- Zhang HF, Teng XH, Luo QW, Sheng ZY, Guo XR, Wang GP, Li WZ, Yuan GH, 2019. Flight and walking performance of dark black chafer beetle *Holotrichia parallela* (Coleoptera: Scarabaeidae) in the presence of known hosts and attractive nonhost plants. *Journal of Insect Science*, 19(2): 14.
- Zhang XD, Wang CC, Yao K, Zhang W, Yang LY, Li C, 2017. Research progress of the device form of solid phase microextraction. *Helongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, (2): 55–58. [张欣达, 王翠翠, 姚凯, 张伟, 杨琳燕, 李存, 2017. 固相微萃取装置形式的研究进展. 黑龙江畜牧兽医, (2): 55–58.]
- Zhou Q, Zhang SX, Zhang X, Ma X, Zhou W, 2018. Development of a novel micro photoionization detector for rapid volatile organic compounds measurement. *Applied Bionics and Biomechanics*, 2018: 5651315.
- Zhou RH, Duan JA, 2005. *Plant Chemotaxonomy*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 16–22. [周荣汉, 段金, 2005. 植物化学分类学. 上海: 上海科学技术出版社. 16–22.]