

榕果挥发物对传粉榕小蜂的吸引作用

陈 春, 宋启示*, 张光明, 彭艳琼, 王秋艳, 杨大荣

(中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223)

摘要:榕树/榕小蜂专一性共生系统的维持,与榕树开花期释放的特殊的挥发性化合物以及榕小蜂对其寄主榕树的化学识别和定位紧密相关。研究选取了西双版纳地区常见的 3 种榕树,即对叶榕 *Ficus hispida*、木瓜榕 *F. auriculata* 和鸡嗉子榕 *F. semicordata* 的榕果作为实验材料,利用野外诱捕实验、室内生物检测实验检测传粉榕小蜂 Hymenoptera: Chalcidoidea Agaonidae 对 12 种信息化合物及榕果的二氯甲烷浸提物的趋向性反应,研究不同榕属植物的传粉榕小蜂对相同的信息化化合物的反应差异,以及传粉榕小蜂受不同发育时期榕果浸提物吸引的显著性程度。诱捕实验中对叶榕小蜂 *Ceratosolen solmsi marchali* 对香叶醇的趋向性反应显著,大果榕小蜂 *C. emarginatus* 对接受期榕果浸提物和芳樟醇都有明显的趋向性反应,而对间花期榕果浸提物则无显著反应。嗅觉仪生物检测实验中,鸡嗉果榕小蜂 *C. gravellyi* 对香叶醇和松油醇都表现出显著的趋向性反应。结果表明,对叶榕、鸡嗉子榕传粉榕小蜂对 12 种信息化化合物的反应存在一定的差异,木瓜榕传粉榕小蜂对香叶醇和木瓜榕接受期榕果浸提物的趋向性反应比间花期榕果强得多。

关键词:榕树;传粉榕小蜂;化学吸引;野外诱捕实验;四臂嗅觉仪

Chemical attraction of fig volatiles to their pollinating fig wasps

CHEN Chun, SONG Qi-Shi*, ZHANG Guang-Ming, PENG Yan-Qiong, WANG Qiu-Yan, YANG Da-Rong (Kunming Section, Xishuangbanna Tropical Botanic Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650223, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2794~2798.

Abstract: The specificity of the relationship between fig species and their particular agaonine pollinators (Hymenoptera: Chalcidoidea Agaonidae) has long been regarded as the extreme example of co-evolution. The maintenance of the fig-fig wasp mutualism system is strongly dependent on the chemical orientation of pollinating fig wasps using fig volatiles. The pollinating fig wasps trace the fig volatiles of their particular host and enter the figs at receptive phase (female flower phase) only, where they oviposit for themselves or pollinate for their partners.

Field assay and olfactometry experiments were designed to examine the chemical basis of the species-specific mutualism and the difference between receptive fig volatiles and non-receptive ones in attracting pollinators. Three tropical fig species: *Ficus hispida*, *F. auriculata* and *F. semicordata*, and their corresponding pollinating fig wasps *Ceratosolen solmsi marchali*, *C. emarginatus* and *C. gravellyi* were chosen for tests. Fig volatiles including 12 info-chemicals and 3 dichloromethane extracts of figs in receptive and inter-floral phases were tested.

The field experiments were conducted in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden in Yunnan province of China. Sticky traps with cotton balls contained 0.5ml solvent or fig volatile compounds were set near fig trees of *F. hispida* and *F. auriculata* in male phase. Every day at 12:00 and 18:00, the numbers of fig wasps in each trap were recorded. Each observation lasted 2 weeks. Data were analyzed by the Mann-Whitney U test. The results showed that geraniol was

基金项目:中国科学院特别支持基金资助项目(STZ-01-18);云南省应用基础研究基金资助项目(2000C0083M);中国科学院知识创新工程重要方向基金资助项目(KSCX2-SW-105)

收稿日期:2003-12-08; **修订日期:**2004-07-14

作者简介:陈春(1979~),女,安徽桐城人,硕士生,主要从事化学生态学研究. E-mail: chenchun@xtbg.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: songqs@xtbg.ac.cn

Foundation item: Special Sustainment Foundation of CAS (No. STZ-01-18); Natural Science Foundation of Yunnan Province (No. 2000C0083M); Knowledge Innovation Project of CAS (No. KSCX2-SW-105)

Received date: 2003-12-08; **Accepted date:** 2004-07-14

Biography: CHEN Chun, Master candidate, mainly engaged in chemical ecology. E-mail: chenchun@xtbg.ac.cn

significantly attractive to *C. solmsi marchali* ($p<0.05$), while vanillin and linalool were attractive in lesser degrees only ($p<0.10$). Linalool and the extract of receptive figs of *F. auriculata* were significantly attractive to *C. emarginatus*, but the number of the wasps trapped by the inter-floral fig extract was even lower than the control.

Furthermore, a four-arm olfactometer was used to test the responses of the pollinating fig wasps to 12 fig volatile compounds. The wasps trapped in the arm treated with volatile compound and in the control arm were recorded respectively. Data were analyzed by a paired *t*-test. The results showed that *C. gravelyi* were significantly attracted by geraniol and terpineol ($p<0.05$). The responses of *C. solmsi marchali* and *C. gravelyi* to 12 info-chemicals were different, but they both preferred geraniol, linalool, farnesol, vanillin and terpineol to other compounds. *C. emarginatus* showed greater preference for the receptive fig extracts than the inter-floral ones.

The results suggest that the fig-fig wasp specificity might result from the specific combination of several major fig volatile compounds and some particular minor volatile compounds. The results also indicate that pollinating fig wasps have preferences for receptive figs.

Key words:fig; pollinating fig wasps; chemical attraction; field trap test; four-arm olfactometer

文章编号:1000-0933(2004)12-2794-05 中图分类号:Q948.12 文献标识码:A

现存的大约 750 种榕属(*Ficus*)植物^[1],绝大多数生长在热带雨林地区,且每一种榕树只有一种榕小蜂(fig wasp)为其传粉,而这种专性的榕小蜂只能进入其寄主榕树接受期的隐头果(syconium)完成自身的发育,二者以一种严格的一对一的共生关系并存^[2,3]。复杂的环境条件、特殊的花期限限制以及传粉者存活时间的短暂^[4]决定了传粉榕小蜂的迅速、正确定位,无论对于传粉者自身,还是与其共存的寄主榕树,都是关系到后代繁衍的关键问题^[5]。

一般认为一些昆虫寻找寄主植物的定位过程依赖于植物释放的挥发性化合物^[6],但植物的挥发性成分比较复杂,对传粉昆虫具有引诱活性的往往只是其中的少数几种^[7,8]。虽然早在 20 世纪 40 年代末,Condit 就提出了化学吸引在榕树-榕小蜂专一性共生系统中的作用假设^[9],但相关研究较少,Ware & Compton 做过一些野外诱捕实验和榕果挥发物成分分析^[10,11],Qi-Shi Song 等分析了不同发育时期对叶榕榕果的挥发物的组成,并通过野外诱蜂实验比较研究了它们的活性^[12],Grison-Pige 等人分析比较过不同接受期榕果的挥发物成分并初步检测了传粉者的反应^[13~15]。

1 材料与方法

1.1 实验榕树及其传粉昆虫

本实验中所涉及的木瓜榕(*Ficus auriculata*)、对叶榕(*F. hispida*)和鸡嗉子榕(*F. semicordata*),都是雌雄异株的榕树,供试植株均生长于中国科学院西双版纳热带植物园内,且以上 3 种榕树在本实验区都已形成较为稳定的种群结构和良好的传粉榕小蜂栖息地。

3 种榕树的传粉榕小蜂皆隶属于膜翅目(Hymenoptera),榕小蜂科(Agaonidae),扁角榕小蜂属(*Ceratosolen*)。表 1 是 3 种实验榕树所对应的传粉榕小蜂。

1.2 信息素

根据 Qi-Shi Song 等人^[12]从对叶榕接受期榕果中分离分析得到的化合物,筛选出 12 种对传粉榕小蜂可能起到吸引或驱避作用的有机化合物,作为待测信息素。

信息素试剂购自 Fluka, Sigma 公司或由国内的厂家生产,纯度皆达到 95%以上。浸提物是以二氯甲烷(化学纯)为试剂,浸泡粉碎鲜榕果 24h(2 次),去除水相,在 30~35℃下真空旋转蒸发仪中,回收所得。

1.3 方法

1.3.1 野外诱捕实验

(1)陷阱 在园内选取对叶榕、木瓜榕出蜂期植株作为实验对象,在距离实验植株 5m 的 6 个不同方位等间隔钉下 2m 高的竹竿,竹竿之间以尼纶绳相连,绳上等间距悬挂 20cm×20cm 的绿色塑料板,板与榕树相对的一侧均匀涂上无味的桃胶。

(2)诱芯 在适当大小的脱脂棉球上加入信息素或浸提物二氯甲烷稀释液 0.5ml,待溶剂挥发后悬挂于粘板中心位置。对叶榕的诱芯为 12 种信息素,木瓜榕的诱芯为芳樟醇、两个木瓜榕接受期雌果浸提物和一个间花期雌果浸提物。

(3)处理 每种测试物 3 个重复,两个相邻方位包含一组重复和一个无信息素棉球的空白,每次实验变换测试物的位置。对

表 1 3 种实验榕树及其相应的传粉榕小蜂

榕树种类 Fig species	榕小蜂种类 Fig wasp species
对叶榕 <i>Ficus hispida</i>	对叶榕小蜂 <i>Ceratosolen solmsi marchali</i> Mayr
木瓜榕 <i>Ficus auriculata</i>	大果榕小蜂 <i>Ceratosolen emarginatus</i> Lour
鸡嗉子榕 <i>Ficus semicordata</i>	鸡嗉果榕小蜂 <i>Ceratosolen gravelyi</i> Grandi

叶榕进行了 5 次实验,共 15 个重复(除苯乙醇进行了 4 次实验,为 12 个重复);木瓜榕进行了 2 次实验,共 6 个重复。实验周期为一周,每天 12:00 和 18:00 记录各板诱捕到的昆虫种类及数量。

1.3.2 室内生物检测

(1)供试昆虫 采集鸡嗉子榕的接近出蜂期的雄果,用 100 目纱网袋套袋,使其自然出蜂。每次实验选取当日孵化出来的、活力较强的传粉榕小蜂 100 头,作为实验昆虫。

(2)诱芯 以二氯甲烷为溶剂配置信息素试液,实验前在两个大小相同的脱脂棉球上分别加入 0.1ml 的样品稀释液和二氯甲烷试剂,并分别放置于 3cm 长的两支聚乙烯管中,做成信息素诱芯和空白诱芯,待溶剂二氯甲烷在空气中自然挥发完后使用。

(3)仪器 实验采用丁红建等设计的四臂嗅觉仪^[16],在完全遮光的室内进行。顶灯为 3 支 40W 平行灯管,室温 24~28℃,风速为 1326mm/s,实验时间选择在昆虫活力较强的 12:00 之前。每组实验选取光照条件均匀的两个臂,用 95%的乙醇清洗臂内表面并挥发至干,分别放置测试物诱芯和空白诱芯。

(4)11 种信息素与空白比较,每种处理 6 个重复。

(5)计算公式 以诱捕率记录不同化合物诱捕到的传粉榕小蜂的数量,诱捕率采用公式: $r=n/N$ (r ,诱捕率; n ,捕蜂头数; N ,放蜂总数)。

1.3.3 统计方法 运用 SPSS 软件(11.0 版)作统计分析。对野外诱捕实验的化合物纯试剂与空白的诱蜂数量作 Mann-Whitney 非参数显著性检验;对室内风洞实验先分析数据组的正态分布性,符合正态分布规律的数组,运用配对 t -检验判断榕小蜂对不同测试物的反应。

2 结果与分析

2.1 野外诱捕实验

野外实验的环境复杂,诱捕到的昆虫种类繁多,除了榕小蜂占有较大的比例外,果蝇、蚊子、蚂蚁等昆虫被捕获的机率也比较大,本文只对诱捕到的传粉榕小蜂的数量进行了统计分析。此外,传粉榕小蜂比较脆弱,极易受风力的影响,所以,位于不同方位的陷阱诱捕到的小蜂数量存在较大差异,处于下风方向的陷阱往往诱捕率较高,使整个结果呈现较大变异。某些捕蜂总量很高的化合物,如苯乙烯(捕蜂总量,27;变异范围,0~9),从统计结果看其吸引作用并不显著($p=0.474$),而香兰醛(捕蜂总量,16;变异范围,0~2)的捕蜂总量不高,但 Mann-Whitney 检验的 p 值则接近显著性水平($p=0.065$)。

在对对叶榕传粉小蜂进行测试的 12 种化合物中,与空白组比较只有香叶醇表现出显著的吸引作用($p=0.040$)。由于考虑到野外实验的条件复杂,在统计检验上没有达到显著性差异但 p 值较低的挥发物,如香兰醛($p=0.065$)、芳樟醇($p=0.091$)等也可能具有一定的吸引作用(见表 2)。

表 2 野外诱捕实验中对叶榕小蜂对信息化化合物的反应

Table 2 The responses of *Ceratosolen solmsi marchali* Mayr to info-chemicals in the field experiments

处理 Treatment	捕蜂总量 Total trap number	变异范围 Variation range	U 值 U value
空白 Control	8	0~2	
苯甲醇 Benzyl alcohol	17	0~3	84.5
苯乙烯 Benzyl ethylene	27	0~9	97.0
苯乙醇 Phenyl ethanol	13	0~4	81.5
环十五烷酮 Cyclopentadecanone	18	0~6	97.0
金合欢醇 Farnesol	16	0~4	79.5
香叶醇 Geraniol	20	0~4	66.0*
(±)柠檬烯 (±)Limonene	12	0~3	104.5
芳樟醇 Linalool	24	0~7	74.5
β-蒎烯 β-pinene	18	0~5	85.0
松油醇 Terpineol	23	0~6	83.0
γ-松油烯 γ-terpinene	11	0~3	98.5
香兰醛 Vanillin	16	0~2	71.0

* $p<0.05$,与空白比较有显著性差异 Significantly differ from the control

木瓜榕榕果的 3 种二氯甲烷浸提物中,木瓜榕接受期榕果提取物 1 和 2 分别为不同榕树的榕果浸提物,这两种提取物在诱蜂活性上无明显差异($p=0.869$),且与空白比较,对传粉榕小蜂都表现出一定程度的吸引作用(接受期榕果提取物 1, $p=0.059$;接受期榕果提取物 2, $p=0.072$),与间花期榕果提取物比较,其吸引作用或有显著差异(接受期榕果提取物 2, $p=0.050$),或接近显著差异(接受期榕果提取物 1, $p=0.060$)。间花期榕果提取物不但无明显的吸引作用($p=0.214$),且其诱蜂总

量、单板诱蜂数较空白都更低。芳樟醇作为有花植物中常见的、含量较高的挥发性化合物,对木瓜榕传粉榕小蜂显示了显著的吸引作用,与接受期榕果的两种提取物比较, p 值更低($p=0.036$)。结果见表 3。

表 3 野外诱捕实验中大果榕小蜂对芳樟醇和木瓜榕浸提物的反应

处理 Treatment	捕蜂总量 Total trap number	变异范围 Variation range	U 值 U value
空白 Control	7	0~3	
芳樟醇 Linalool	29	1~10	5.5 ^a *
接受期榕果提取物 1 extracts of receptive figs 1	25	1~10	6.5 ^a ,17.0 ^b ,1.5 ^c
接受期榕果提取物 2 extracts of receptive figs 2	30	2~11	7.0 ^a ,1.5 ^c *
间花期榕果提取物 extracts of inter-floral figs	2	0~2	11.5 ^a

a 与空白比较 Compared with control; b 与接受期榕果浸提物 2 比较 Compared with extracts of receptive figs 2;c 与间花期榕果浸提物比较 Compared with extracts of inter-floral figs; * $p<0.05$,有显著性差异 Have significant difference

2.2 室内生物检测

利用嗅觉仪进行室内生物检测的优点是突出了信息化合物气味这一单因素的作用效果,通过不同化合物诱蜂率的平行实验的比较,判断单一化合物对传粉榕小蜂能否起吸引或驱避作用。表 4 为鸡嗉子榕生物检测实验诱捕率 r 的配对 t -检验,比较不同化合物纯试剂对传粉榕小蜂吸引作用的大小,从中可以看出,松油醇($p=0.015$)和香叶醇($p=0.021$)表现出显著的吸引作用,芳樟醇($p=0.130$)、金合欢醇($p=0.182$)、香兰醛($p=0.220$)及苯甲醇($p=0.221$)的统计结果的 p 值比较低,较之其他化合物更接近显著性程度。

表 4 在嗅觉仪检测实验中鸡嗉果榕小蜂对信息化化合物的反应

处理 Treatment	诱捕率 Trap ratios		t 值
	处理组 Treatment	空白组 Control	t value
苯甲醇 Benzyl alcohol	5.833±0.401	4.500±0.992	1.397
苯乙烯 Benzyl ethylene	6.167±0.946	5.000±1.390	0.934
苯乙醇 Phenyl ethanol	5.333±0.823	5.167±0.792	0.117
金合欢醇 Farnesol	4.875±0.294	4.000±0.577	1.547
香叶醇 Geraniol	6.417±0.729	4.042±0.546	3.321*
(±)柠檬烯(±)Limonene	5.000±1.265	4.667±1.145	0.158
芳樟醇 Linalool	7.583±1.058	4.917±0.803	1.810
β-蒎烯 β-pinene	7.167±1.376	5.500±0.563	1.000
松油醇 Terpineol	8.500±0.873	4.875±0.779	3.619*
γ-松油烯 γ-terpinene	6.167±1.327	5.333±0.715	0.667
香兰醛 Vanillin	6.833±1.172	4.458±0.634	1.401

表中数据为平均数±标准误差 Data are mean±standard error; * 有显著性差异($df=5$, $p<0.05$) Have significant difference($df=5$, $p<0.05$)

3 讨论

野外诱捕实验更接近对自然状态的模拟,但无法消除环境因素的影响;室内生物检测实验消除了光照、风速、温度等条件的影响,但无法满足传粉者在接近榕果时利用果外的颜色、形态特征等判断榕果花期的条件^[17],只能近似地接近于对自然状态的模拟。因此,需要结合两种手段对实验结论进行综合考查。

昆虫对信息化化合物的识别,是由于识别了各种信息素严格按一定浓度、比例组成的化学图谱^[18]。某一种单一的化合物显示的对于传粉者的吸引不足以说明信息化合物化学图谱的组成和比例,但可以通过各种传粉榕小蜂对实验中的不同化合物表现的受吸引与回避作用的差异,说明传粉榕小蜂对不同榕树释放的化合物感受的特异性,进而能从一定程度上支持榕树-榕小蜂专一性共生的化学吸引假说。在对叶榕野外诱捕实验中,对传粉者吸引作用较强的信息化合物及其次序为:香叶醇>香兰醛>芳樟醇>金合欢醇>松油醇;在鸡嗉子榕的嗅觉仪检测实验中,对传粉者吸引作用较强的信息化合物及其次序为:松油醇>香叶醇>芳樟醇>金合欢醇>香兰醛。比较两组实验的结果可以看出:对传粉者吸引作用较强的前 5 种化合物的组成是相同的,但各自的显著性程度是不同的。从 Grison-Pige 等人的研究结论中发现,除香兰素外,其它 4 种诱蜂作用较强的化合物在榕果挥发物中出现的几率是很高的,特别是芳樟醇和香叶醇,芳樟醇在所分析的 27 种榕属植物中出现 18 次,香叶醇在 20 种榕属植物中出现 17 次,而且相对含量都比较高^[13,14]。本研究结果表明,榕小蜂对芳樟醇的趋向性反应都达到了或接近显著性水平(对叶

榕野外诱捕实验, $df=14$, $p=0.091$; 木瓜榕野外诱捕实验, $df=5$, $p=0.036$; 鸡嗉子榕嗅觉仪检测实验, $df=5$, $p=0.130$), 对香叶醇的趋向性反应都达到了显著性水平(对叶榕野外诱捕实验, $df=14$, $p=0.040$; 鸡嗉子榕嗅觉仪检测实验, $df=5$, $p=0.021$)这可能与它们广泛存在于植物的花香成分中, 且在很多榕果的挥发物中都占有较大比例, 参与了各种活性成分的组成有关^[15]。由信息化合物纯试剂的测试结果可以做出以下推断: 组成对叶榕和鸡嗉子榕吸引传粉者的信息素的主要成分是相同的, 榕树对传粉榕小蜂专一性吸引作用的发挥, 不在于主要组成成分的差异, 而可能在于各组分的相对比例以及微量挥发性成分的参与。

榕树释放的挥发性化合物的组成和比例在榕果接受期和非接受期存在一定的差异^[12,13], 传粉者需要从各种榕果挥发物中敏锐地辨别出接受期榕果挥发物, 才能顺利地进入榕果中产卵和授粉。在木瓜榕野外诱捕实验中, 传粉者对接受期榕果提取物的趋向性反应比对间花期榕果的提取物显著得多, 而且间花期榕果的提取物在诱蜂总量和单板诱蜂数上比空白更低, 说明传粉者明显偏爱接受期榕果提取物, 对间花期榕果的提取物无趋向反应, 甚至表现出回避反应。二氯甲烷的浸提物对大果榕小蜂进行测试的结果表明: 传粉者能够对接受期和非接受期榕果进行正确定位, 对不同植株接受期榕果的浸提物无明显选择性。

References:

- [1] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 1989, **45**: 605~611.
- [2] Hill D S. *Figs (Ficus spp.) of Hong Kong*. Hong Kong: Hong Kong Univ. Press, 1967. 130.
- [3] Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1979, **10**: 1~12.
- [4] Nason J D. Paternity analysis of the breeding structure of strangler fig populations; evidence for substantial long-distance wasp dispersal. *J. Biogeogr.*, 1996, **23**: 501~512.
- [5] Anstett M C, Hossaert-McKey M, Kjellberg F. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *TREE*, 1997, **12**: 94~98.
- [6] Compton S G, Ellwood M D, Davis A J, *et al.* The flight heights of Chalcid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) in a lowland Bornean rainforest: fig wasps are the high fliers. *Biotropica*, 2000, **32**(3): 515~522.
- [7] Visser J H. Host odor perception in phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 1986, **31**: 121~144.
- [8] Bergstrom G. On the role of volatile chemical signals in the evolution and speciation of plants and insects; Why do flowers smell and why do they smell differently? In: Labeyrie V., Fabres G., Lachaise eds. *Insects-Plants*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1987. 321~327.
- [9] Condit I J. *The Fig*. Waltham: Chronica Botanica, 1947.
- [10] Ware A B, Compton S G. Responses of fig wasps to host plant volatile cues. *J. Chem. Ecol.*, 1994, **20**(3): 785~802.
- [11] Ware A B, Kaye P T, Compton S G, *et al.* Fig volatiles: their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Pl. Syst. Evol.*, 1993, **186**: 147~156.
- [12] Song Q S, Yang D R, Zhang G M, *et al.* Volatiles from *Ficus hispida* and their attractiveness to fig wasps. *J. Chem. Ecol.*, 2001, **27**(10): 1929~1943.
- [13] Grison-Pige L, Edwards A A, Hossaert-McKey M. Interspecies variation in floral fragrances emitted by tropical *Ficus* species. *Phytochemistry*, 1999, **52**: 1293~1299.
- [14] Grison-Pige L, Hossaert-McKey M, Greeff J M, *et al.* Fig volatile compounds—a first comparative study. *Phytochemistry*, 2002, **1**: 61~71.
- [15] Grison-Pige L, Bessiere J M, Hossaert-McKey M. Specific attraction of fig-pollinating wasps; role of volatile compounds released by tropical figs. *J. Chem. Ecol.*, 2002, **28**(2): 283~295.
- [16] Ding H J, Guo Y Y, Wu C H. Modification and design of an olfactometer for studying insect olfactory response. *Entomological Knowledge*, 1996, **33**(4): 58~62.
- [17] Ramirez B W. Co-evolution of *Ficus* and Agonidae. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1974, **61**: 770~780.
- [18] Du Y J, Yan F S. The role of plant volatiles in tritrophic interactions among phytophagous insects, their host plants and natural enemies. *Acta Entomologica Sinica*, 1994, **37**(2): 233~250.

参考文献:

- [16] 丁红建, 郭予元, 吴才宏. 用于昆虫嗅觉行为研究的四臂嗅觉仪的设计、制作和应用. 昆虫知识, 1996, **33**(4): 241~243.
- [18] 杜永均, 严福顺. 植物挥发性次生物质在植食性昆虫、寄主植物和昆虫天敌关系中的作用机理. 昆虫学报, 1994, **37**(2): 233~250.