

受害马尾松、湿地松挥发性化学物质的释放

任 琴^{1,2}, 李镇宇^{1,3}, 胡永建¹, 金幼菊^{1*}, 陈华君¹

(1. 北京林业大学, 北京 100083; 2. 内蒙古集宁师专, 集宁 012000; 3. 北京林业大学森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要: 畸烯类化合物是针叶树防御昆虫为害的重要组分。对盆栽马尾松、湿地松进行未受害、接虫咬食为害、人工剪叶处理后, 用 TCT-GC-MS 分析了叶片挥发物的成分及相对含量。结果表明: 人工剪叶后马尾松挥发物相对含量除 α -蒎烯降低外, 其余都有所升高, 但挥发性化学物质相对含量出现高峰的时间没有规律性; 虫害后, 挥发物的相对含量除水芹烯降低外, 其余均在 1 h 升高, 同时检测到 p-薄荷-1,4(δ)-二烯, 但其变化较小。湿地松受害后检测到 7 种挥发性化学物质, 除人工剪叶后 α -蒎烯、虫害后 α -蒎烯、水芹烯相对含量降低外, 其它挥发物的相对含量在不同的时间内都有所升高。 β -蒎烯在两种松树受害后都有显著的变化, 马尾松中的石竹烯没有明显的变化, 氨茴酸-3,5-二甲基-3-乙烯基-4-己烯酯、大香叶烯 D 只在湿地松中检测到, 而且其变化显著。

关键词: 马尾松; 湿地松; 挥发性化学物质; 释放

文章编号: 1000-0933(2005)11-2928-05 中图分类号: Q 948 文献标识码: A

Volatile compounds release from damaged *Pinus massoniana* and *Pinus elliottii*

REN Qin^{1,2}, LI Zhen-Yu^{1,3}, HU Yong-Jian¹, JIN You-Ju^{1*}, CHEN Hua-Jun¹ (1. Beijing Forestry University, Beijing 100083; 2. Inner Mongolia Jining Teachers Advanced College, Jining 012000, China; 3. Beijing Forestry University Key Laboratory of Forest Silviculture and Conservation, Beijing 100083, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 2928~ 2932

Abstract Terpenes are very important components for defense response against herbivore attacks in conifers. Using TCT-GC-MS technique, composition and relative contents of volatile organic compounds were respectively analyzed in undamaged (control), insect-damaged (D) and artificially-damaged (AD) leaves of *Pinus massoniana* and *Pinus elliottii* in a pot experiment at different times. Results showed that, broadly, relative contents of volatile organic compounds released from *P. massoniana* significantly increased with time, except the α -pinene. In D leaves treatment and for the same tree species, relative products contents augmented after 1 hr, except the phellandrene. The β -mentha-1,4(δ)-diene was weakly detected. In another hand, seven volatile substances have been detected after *P. elliottii* leaves have been damaged: an obvious decrease of α -pinene in AD treatments and α -pinene with phellandrene in D treatments, was induced. The emission rate of β -pinene significantly changed in the two leaf-damaged pines. No caryophyllene release has been noticed from *P. massoniana*. High emission of Anthranilic acid, 3,5-dimethyl-3-vinyl-4-hexenyl ester and Germacrene D has also been detected in *P. elliottii*.

Key words: *Pinus massoniana*; *Pinus elliottii*; volatile compounds; release

植物在长期进化过程中形成了一套完整的防御机制。正常情况下, 植物释放少量的挥发性化学物质, 但是当植物受到昆虫胁迫时, 会释放出大量的挥发物。这些挥发物可以吸引天敌和寄生蜂^[1], 也可以诱导邻近植物产生防御反应。针叶树中重要的抗虫物质是萜烯类化合物, 分泌含有高浓度的单萜类挥发物是针叶树抗虫的主要手段。一些萜类化合物在高浓度下可抑制昆虫取食或对昆虫有毒^[2]。如从寄主植物散发的挥发物增加了对北美黑凤蝶(*Swallow tail butterflies*)的接触刺激, 增加了着陆速率和与非寄主植物有关的产卵^[3]。另外, 天敌可以利用植物气味化合物中更特异的信息来区别同种植食性昆虫所侵害的不同植物,

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目(30330490)

收稿日期: 2005-02-25; **修订日期:** 2005-09-20

作者简介: 任琴(1962~), 女, 山西省人, 博士生, 教授, 主要从事化学生态学研究 E-mail: renq1962@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: youjin@bjfu.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30330490)

Received date: 2005-02-25; **Accepted date:** 2005-09-20

Biography: REN Qin, Ph.D. candidate, professor, mainly engaged in chemical ecology. E-mail: renq1962@163.com

甚至不同的植物品种,有助于寄主定位^[6]。这些植物的胁迫信号,在植物-植食性昆虫-天敌三营养层关系中有重要作用^[7]。马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus* Walker)是我国南方主要松树马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)、湿地松(*Pinus elliottii*)的重要害虫,也是我国林业上发生面积最大、危害最重的食叶害虫,在我国周期性爆发成灾。李镇宇^[3]、戈峰^[9]及马尾松抗松毛虫抗性研究组等^[4]曾对马尾松的诱导抗性进行研究,但有关挥发物的时间动态变化未见报道。而这恰恰是探明植物挥发物的性质及作用机理之根本所在。本试验通过虫害和人工剪叶处理使马尾松、湿地松受害,研究挥发物释放的时间动态变化,以此探明植物挥发物的性质及释放机制,从而为害虫防治提出新的对策。

1 试验材料与方法

1.1 马尾松、湿地松诱导挥发性化学物质的时间变化 分别选树龄相同、长势良好且具有5个轮枝的盆栽马尾松、湿地松各两株作为标记,在每株中的两个枝条分别接入一定数量的4~5龄马尾松幼虫。两天内造成松树轻度受害(针叶损失量25%~40%)。待达到所要求的受害程度后,移去马尾松毛虫幼虫,开始计时。

另选与受虫害一致的盆栽马尾松、湿地松各两株,根据接虫松树受害程度进行人工剪叶,模拟受害,并计时。同时设置两株树作为非受害对照。在处理后1、2、4、8、24、48、72h分别从上述枝条收集挥发物。取样方法为动态顶空收集法,取样后将样品管放入干燥器中,以备室内测定。

1.2 挥发物的测定

1.2.1 TCT-GC/MS型号 CP-4010 PTI/TCT(CHROM PACK公司) TRACETM GC 2000(CE INSTRUMENT公司) VOYAGER MASS(FINNIGAN公司)

1.2.2 仪器的工作条件 TCT的主要条件 System Pressure: 20kPa; Rod temperature: 250 (10min); Trap inject: 260 。GC的工作条件,色谱柱:DB-5 Low Bleed MS柱(60m×0.32mm×0.5μm),通过液氮脱附进样,He载气。程序升温: 40 (3min)-6 /min- 270 (5min), Post run 280 (5min); MS的工作条件, Ionization Mode: EL; E-energy: 70ev; Mass range: 29~350 amu; I/F: 250 , Src: 200 , Emission Current: 150uA, 全扫描,每次扫描所用时间0.4,质谱扫描范围m/z19~435。

1.2.3 挥发性物质的鉴定 采用Xcalibur 1.2版本软件, NIST 98 谱图库兼颜色保留时间进行马尾松、湿地松挥发物成分的鉴定。通过面积归一化法以各类挥发物的相对含量定量。

2 试验结果及分析

2.1 不同受害方式的马尾松针叶内挥发性化学物质含量随时间的变化

马尾松虫害、人工剪叶受害处理的结果表明:与对照相比,25%~40%人工剪叶后,马尾松针叶内挥发性化学物质的相对含量除α-蒎烯降低外,其余均有不同程度的升高。莰烯、β-蒎烯、水芹烯相对含量在1h出现第一个高峰,β-蒎烯、石竹烯48h升至最高,莰烯、水芹烯72h升至最高,挥发性化学物质相对含量出现高峰的时间没有规律性。LSD多重比较显示水芹烯、石竹烯在整个采样时间点中各均值间差异不显著。25%~40%虫害后,挥发物的相对含量除水芹烯降低外,其余均在1h升高,同时检测到p-薄荷-1,4(δ)-二烯。多重比较发现莰烯、水芹烯、石竹烯组内均值没有显著差异(见表1.2),可以看出机械损伤检测到的挥发物种类略少于虫害;释放量和虫害基本一致。马尾松受害后除α-蒎烯外,其余挥发物的释放量2h明显降低,可能是由于1h和2h的采样点相距太近,植物没有完全恢复正常生长之缘故。α-蒎烯在不同受害方式中虽然相对含量有变化,但没有显著的规律性。作者认为,α-蒎烯可能只是针叶树树脂中的主要组成成分,在马尾松抗虫中的作用研究甚少,但欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)的α-蒎烯对纵坑切梢小蠹(*Tomicus piniperda* L.)有忌避作用^[8]。

人工剪叶模拟虫害的目的是为了比较两种受害方式对植物挥发性化学物质的变化是否有一致性,是否可用人工剪叶代替虫害。试验结果表明,马尾松虫害与人工剪叶后都能使挥发物的相对含量提高,挥发物种类基本一致,只是释放高峰出现时间及释放量有一定的差别。戈峰等^[9]发现人工剪叶模拟为害与害虫危害类似,同样对松毛虫具有调控作用。因此,以人工剪叶模拟虫害,能够达到调控马尾松毛虫种群的目的,减轻松毛虫为害,延缓其爆发周期。

2.2 不同受害方式的湿地松针叶内挥发性化学物质含量随时间的变化

湿地松受害后检测到7种挥发性化学物质(见表3.4)。其中人工剪叶损伤后1h水芹烯、石竹烯、大香叶烯D的相对含量就升至最高,β-蒎烯24h达到峰值,氨茴酸-3,5-二甲基-3-乙烯基-4-己烯酯4h达到最高,α-蒎烯含量降低。25%~40%虫害后的湿地松α-蒎烯、水芹烯相对含量降低,莰烯、β-蒎烯48h达到峰值,氨茴酸-3,5-二甲基-3-乙烯基-4-己烯酯、大香叶烯D在1h或2h升至最高,石竹烯24h达到高峰。多重比较结果表明:无论人工剪叶还是虫害α-蒎烯、莰烯组内都没有差异,而β-蒎烯、石竹烯、大香叶烯D及氨茴酸-3,5-二甲基-3-乙烯基-4-己烯酯差异显著。可以看出:湿地松虫害与人工剪叶检测到的挥发物种类一致,相对含量和释放高峰出现的时间基本相同,受害后的湿地松β-蒎烯、石竹烯、大香叶烯D及氨茴酸-3,5-二甲基-3-乙烯基-4-己烯酯明显升高(见图1,图2),反应了受害后湿地松次生代谢的调节能力。它们对马尾松毛虫的作用有待于通过进一步的生测试验加以确定。

表1 马尾松人工剪叶后挥发物相对含量(%)随时间的变化

Table 1 Changes of the relative contents of volatile compounds from *P. massoniana* AD with time

时间(h) Time	α -蒎烯 α -Pinene	莰烯 Camphene	β -蒎烯 β -pinene	水芹烯 phellandrene	石竹烯 caryophyllene
0	97.68 ± 0.00a	0.18 ± 0.00a	0.69 ± 0.00b	0.96 ± 0.00a	0.49 ± 0.00a
1	88.78 ± 7.94a	0.24 ± 0.01a	2.33 ± 0.62b	8.62 ± 7.31a	0.03 ± 0.00a
2	95.16 ± 3.34a	0.22 ± 0.02a	1.58 ± 0.80b	3.04 ± 2.52a	NDa
4	93.72 ± 5.11a	0.44 ± 0.21a	2.16 ± 1.58b	3.67 ± 3.33a	NDa
8	90.96 ± 6.68a	0.47 ± 0.44a	3.53 ± 2.75b	5.00 ± 3.45a	0.04 ± 0.04a
24	90.57 ± 3.73a	0.19 ± 0.04a	7.08 ± 4.63b	2.14 ± 0.97a	0.02 ± 0.02a
48	62.73 ± 12.99b	1.07 ± 0.11b	26.70 ± 11.28a	8.59 ± 2.52a	0.91 ± 0.91a
72	81.46 ± 0.00ab	1.09 ± 0.00b	8.73 ± 0.00b	8.72 ± 0.00a	NDa

表中所附挥发物均为 TIC 强度在 E3 以上, 平均值(± 标准差)为 3 次重复的均值, “ND”指未检测到; 表中数据采用 LSD 多重比较分析, 具有相同字母的均值间差异不显著($p < 0.05$); 以下同 TIC strength of volatile organic compounds in the table were above E3; Mean were value (± sd) from three replications, “ND” no detected Data were analyzed using LSD test; Same letter means no significant different $p < 0.05$, the same below

表2 马尾松虫害后挥发物相对含量(%)随时间的变化

Table 2 Changes of the relative content of volatile compounds from *P. massoniana* D with time

时间(h) Time	α -蒎烯 α -Pinene	莰烯 Camphene	β -蒎烯 β -pinene	水芹烯 phellandrene	对-薄荷-1,4(Δ)-二烯 P-menth-1,4(Δ)-diene	石竹烯 caryophyllene
0	54.92 ± 0.08b	0.22 ± 0.01a	22.53 ± 0.62a	22.29 ± 1.40a	0.024 ± 0.000ab	NDa
1	64.37 ± 12.89ab	0.24 ± 0.16a	32.44 ± 14.91ab	2.78 ± 2.02a	0.027 ± 0.004a	0.151 ± 0.148a
2	96.74 ± 0.38a	0.20 ± 0.01a	2.10 ± 0.45b	0.95 ± 0.06a	0.004 ± 0.004c	0.008 ± 0.002a
4	84.07 ± 10.38ab	0.18 ± 0.05a	14.31 ± 9.88ab	1.41 ± 0.47a	0.010 ± 0.001bc	0.016 ± 0.016a
8	79.08 ± 19.59ab	0.17 ± 0.02a	18.27 ± 18.26ab	2.45 ± 1.35a	0.010 ± 0.002bc	0.015 ± 0.011a
24	94.63 ± 1.42a	0.15 ± 0.03a	2.63 ± 0.07b	2.58 ± 1.48a	0.004 ± 0.004c	0.010 ± 0.010a
48	93.50 ± 3.70a	0.10 ± 0.00a	4.75 ± 3.66b	1.57 ± 0.03a	NDc	0.080 ± 0.070a
72	85.35 ± 12.65ab	0.10 ± 0.00a	13.48 ± 12.35ab	1.06 ± 0.30a	NDc	0.010 ± 0.010a

表3 湿地松人工剪叶后挥发物相对含量随时间的变化

Table 3 Changes of the relative contents of volatile compounds from *P. elliottii* AD with time

时间(h) Time	α -蒎烯 α -Pinene	莰烯 Camphene	β -蒎烯 β -pinene	水芹烯 phellandrene	氨茴酸-3,5-二甲基 -3-乙烯基-4-己烯酯 Anthranoic acid, 3,5-dimethyl-3-vinyl-4-hexenyl ester	石竹烯 caryophyllene	大香叶烯D Germacrene D
0	35.66 ± 0.33a	0.03 ± 0.006a	59.75 ± 3.39abc	3.70 ± 2.98c	0.02 ± 0.004b	0.41 ± 0.34b	0.43 ± 0.39c
1	18.83 ± 0.58bc	0.02 ± 0.013a	25.14 ± 9.96e	16.42 ± 2.13a	1.30 ± 1.245b	9.66 ± 4.66a	28.63 ± 6.76a
2	17.34 ± 0.79c	0.02 ± 0.003a	49.64 ± 2.89cd	14.10 ± 3.19a	2.01 ± 0.181ab	1.64 ± 0.15b	15.25 ± 0.17b
4	16.62 ± 0.01c	0.02 ± 0.005a	37.44 ± 1.07de	13.13 ± 1.42ab	4.95 ± 2.579a	6.12 ± 1.38ab	21.70 ± 0.86ab
8	31.92 ± 0.21a	0.02 ± 0.007a	58.10 ± 2.27bc	6.98 ± 0.15bc	0.06 ± 0.081b	0.39 ± 0.22b	2.53 ± 2.14c
24	20.00 ± 0.05bc	0.03 ± 0.000a	75.98 ± 0.21a	3.26 ± 0.01c	0.08 ± 0.000b	0.33 ± 0.00b	0.34 ± 0.27c
48	34.89 ± 0.25a	0.04 ± 0.001a	53.76 ± 2.56cd	6.75 ± 0.63bc	0.03 ± 0.002b	2.05 ± 0.64b	2.49 ± 1.04c
72	23.22 ± 4.05b	0.11 ± 0.068a	72.82 ± 6.68ab	2.33 ± 1.16c	0.38 ± 0.313b	0.87 ± 0.85b	0.27 ± 0.24c

2.3 受害马尾松与湿地松挥发物释放的比较

试验证明, 马尾松、湿地松受害后多数挥发性化学物质的释放量增加, 只是不同树种或同一树种的不同挥发物在释放时间上存在着差异。与对照相比, 马尾松人工剪叶后, 针叶内挥发性化学物质的相对含量除 α -蒎烯外, 其余均有不同程度的升高。虫害后挥发物的相对含量除水芹烯外, 其余均在 1h 升高。湿地松人工剪叶后除 α -蒎烯相对含量降低外, 其余挥发物的相对含量都在不同时间有所升高。虫害后的湿地松 α -蒎烯、水芹烯相对含量降低, 其它挥发性化学物质的相对含量均升高。由于植物用于防御的物质和能量是有限的, 因此马尾松、湿地松受害后的应激反应不是持续无控的, 而是快速、间断和被调节的, 反映了马尾松、湿地松的应激反应过程是一种时态的变化^[10]。

表4 湿地松虫害后挥发物相对含量随时间的变化

Table 4 Changes of the relative contents of volatile compounds from *P. elliottii* D with time

时间 Time (h)	α -蒎烯 α -Pinene	莰烯 Camphene	β -蒎烯 β -pinene	水芹烯 phellandrene	氨茴酸-3,5-二甲基-3-乙烯基-4-己烯酯 Anthranilic acid, 3,5-dimethyl-3-vinyl-4-hexenyl ester	石竹烯 caryophyllene	大香叶烯D Germacrene D
0	27.22 ± 8.31a	0.05 ± 0.031a	51.21 ± 1.06bc	21.32 ± 7.30a	0.03 ± 0.01b	0.07 ± 0.01c	0.10 ± 0.02b
1	12.11 ± 4.43a	0.01 ± 0.004a	34.51 ± 12.24c	10.96 ± 6.33ab	1.48 ± 0.71b	1.21 ± 0.58bc	39.71 ± 24.29a
2	16.27 ± 0.37a	0.02 ± 0.005a	35.52 ± 2.99c	12.02 ± 0.30ab	7.44 ± 0.09a	6.17 ± 1.43ab	22.56 ± 1.72ab
4	25.22 ± 6.90a	0.03 ± 0.001a	41.15 ± 19.22c	10.47 ± 3.64ab	4.37 ± 4.29ab	4.39 ± 4.22abc	14.37 ± 13.9ab
8	21.28 ± 1.78a	0.03 ± 0.002a	65.31 ± 12.37abc	5.88 ± 4.96ab	0.56 ± 0.28b	0.71 ± 0.39bc	6.24 ± 4.96b
24	20.53 ± 2.52a	0.01 ± 0.003a	38.00 ± 1.44c	12.13 ± 4.76ab	1.29 ± 1.28b	7.34 ± 0.79a	20.70 ± 3.77ab
48	11.22 ± 11.21a	1.83 ± 1.802a	83.37 ± 9.27a	1.63 ± 0.35b	0.46 ± 0.19b	0.27 ± 0.20c	1.23 ± 0.18b
72	16.05 ± 3.03a	0.04 ± 0.003a	82.07 ± 2.92ab	1.18 ± 0.01b	0.13 ± 0.04b	0.22 ± 0.07c	0.31 ± 0.08b

受害后的马尾松、湿地松挥发性化学物质的种类不同: 马尾松受害后人工剪叶检测到的挥发性物质5种, 虫害检测到6种; 湿地松受害后两种损伤检测到的挥发性化学物质都是7种。其中, β -蒎烯在两种松树中有明显的变化, 它在抗虫中的作用已有过一些研究。石竹烯在马尾松中相对含量没有明显变化, 但在湿地松中变化显著。另外, 湿地松受害后氨茴酸-3,5-二甲基-3-乙烯基-4-己烯酯、大香叶烯D变化很显著(见图1.2), 但在马尾松中没有检测到。这三种挥发物在湿地松诱导抗性中的作用有待于进一步研究。

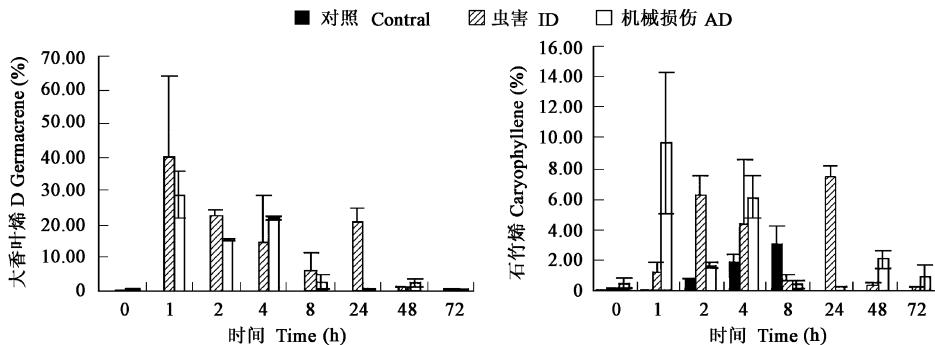


图1 湿地松受害后几种挥发物相对含量的变化

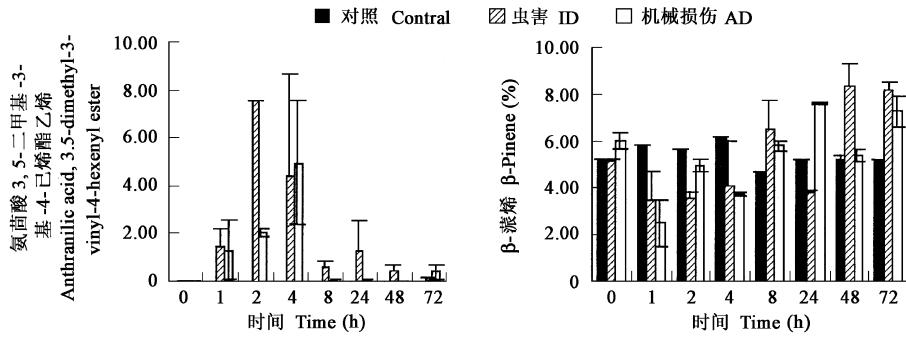
Fig. 1 The relative contents some volatiles in *P. elliottii* of different damaged means

图2 不同受害方式的湿地松几种挥发物的相对含量

Fig. 2 The relative contents of some volatiles in *P. elliottii* after different damaged means

3 结论与讨论

人工剪叶造成马尾松25%~40%损伤后, 其挥发性化学物质的相对含量除 α -蒎烯降低外, 其余均有不同程度的升高, 但挥发性化学物质相对含量出现高峰的时间没有规律性; 虫害后挥发物的相对含量除水芹烯降低外, 其余均在1h升高, 同时检测到

p-薄荷-1,4(δ)-二烯,但其含量及变化较小。

湿地松受害后检测到7种挥发性化学物质。除人工剪叶后α-蒎烯、虫害后α-蒎烯和水芹烯相对含量降低外,其它挥发物的相对含量在不同的时间内都有所升高。

β蒎烯在两种松树受害后都有显著的变化,它在抗虫中的作用已有过一些研究。由于β蒎烯是吸引马尾松毛虫产卵的主要因子,因而马尾松毛虫易选择湿地松产卵,但取食湿地松的马尾松毛虫死亡率显著地高于马尾松。而且,β蒎烯能引起雌蛾最高的EA G反应^[11]。马尾松抗马尾松毛虫抗性研究组曾发现广西玉林有一种抗马尾松毛虫的马尾松树种,其针叶中β蒎烯比一般树种高出1倍以上,该作者认为这是造成雌蛾在抗虫树种上产卵少的原因。李镇宇等^[12]认为油松(*P. tabulaeformis*)中β蒎烯含量明显高于樟子松(*P. sylvestris* var. *mongolica* Litvin),这可能是赤松毛虫(*D. spectabilis*)更易在油松上产卵致使油松上虫口密度较高的原因。石竹烯的相对含量在马尾松中没有明显的变化,但在湿地松中变化显著。氨基酸-3,5-二甲基-3-乙烯基-4-己烯酯、大香叶烯D只在湿地松受害后有显著变化。它们对马尾松毛虫的作用有待进一步研究和确定。

萜烯类化学物质的大量释放是针叶树最重要的防御措施之一。植物受害后,挥发性物质的含量和种类发生了变化,改变了原来寄主植物气味的化学指纹图,使昆虫在识别寄主植物时遇到困难,甚至产生了忌避作用。挥发性化学物质的释放是植物对植食性昆虫做出的生理生化反应,这种反应的第一步是植物对外来信号的识别。昆虫诱导被害植物产生挥发性化学物质的外源信号很可能就存在于昆虫的口腔液中。如甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)口腔唾液中含有N-(17-羟基-亚麻酰基)-L-谷氨酰氨(Volicitin),当甜菜夜蛾咬食玉米时,玉米体内的信使茉莉酸衍生物被Volicitin激活,决定释放引诱寄生蜂的萜类分子^[13]。同样的结果也出现在棉花、菜豆和白菜等害虫和天敌的3级营养关系上。本试验结果说明:马尾松、湿地松虫害与人工剪叶后都能使挥发物的相对含量提高,挥发物种类基本一致,只是释放高峰出现时间及释放量有一定的差别。这可能与针叶树的树脂道中贮存大量的萜烯类化合物有关。由于植物挥发性化学物质大多是脂质的降解产物,因此挥发物的诱导过程一定涉及脂质代谢的调控,但具体的调控过程以及如何诱导植物产生大量的挥发物还有待于进一步的研究。

References

- [1] Takabayashi J, Dicke M. Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Trends Plant Sci*, 1996, **1**: 109~113.
- [2] Lou Y G, Cheng J A. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(6): 1097~1106.
- [3] Li Z Y, Chen H S, Yuan X H, et al. Induced chemical defenses of *Pinus Tabulaeformis Carr* To *Dendrolimus Spectabilis Butler*. *Scientia Silvae Sinicae*, 1998, **34**(2): 43~49.
- [4] The research Group of the Resistance of Masson Pine to Masson Pine Moth. A study on resistance mechanism of the No. 11 Masson Pine tree to the Caterpillar. *Scientia Silvae Sinicae*, 1990, **26**(2): 133~141.
- [5] Feeny P, Stadler E, Ahman I, Carter M. Effects of plant odor on oviposition by the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes* (Lepidoptera: Papilionidae). *J Insect Behav*, 1989, **2**: 803~827.
- [6] Paul W Pare, James H Tumison. Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. *Plant Physiology*, 1999, **121**(2): 325~331.
- [7] Edward E Farmer. Surface-to-air signals. *Nature*, 2001, **409**(6): 854~856.
- [8] Leather S R, Watt A F. Insect-induced chemical changes in young loblolly pine (*Pinus contorta*); the effect of previous defoliation on oviposition, growth and survival of the pine beauty moth, *Panolis flammea*. *Ecological Entomology*, 1987, **12**: 275~281.
- [9] Ge F, Li Z Y, Xie Y P, et al. Some characteristics of induced resistance of China pines to pest population dynamics. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, **24**(3): 61~65.
- [10] Wang Y, Ge F, Li Z Y. Spatial-temporal trends of induced chemical change in pine *Pinus massoniana*. *Aeta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(8): 1256~1261.
- [11] Zhao C H, Wu D M, Yan Y H, et al. Analysis of Masson Pine needle volatiles and their electroantennogram activity with Masson Pine Caterpillar. *Scientia Silvae Sinicae*, 1995, **31**(3): 125~131.
- [12] Li Z Y, Li K, Zhou Q, et al. Analysis on introduction of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litvin and its resistance to *Dendrolimus Spectabilis* in inhuangdao Region. *Journal of Beijing Forestry University*, 1997, **19**(4): 39~44.
- [13] Alborn HT, Turlings TCJ, Jones TH, et al. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 1997, **276**: 945.

参考文献:

- [2] 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. *生态学报*, 2000, **20**(6): 1097~1106.
- [3] 李镇宇,陈华盛,袁小环,等.油松对赤松毛虫的诱导化学防御. *林业科学*, 1998, **34**(2): 43~49.
- [4] 马尾松毛虫抗性研究组.抗性植株的抗性机制研究. *林业科学*, 1990, **26**(2): 133~140.
- [9] 戈峰,李镇宇,谢映平,等.我国主要松树诱导抗虫性的一些规律比较. *北京林业大学学报*, 2002, **24**(3): 61~65.
- [10] 王燕,戈峰,李镇宇.马尾松诱导化学物质的时空动态. *生态学报*, 2001, **21**(8): 1256~1261.
- [11] 赵成华,伍德明,阎云花,等.马尾松针叶中挥发性成分的鉴定及其对马尾松毛虫的触角电位反应. *林业科学*, 1995, **31**(3): 125~131.
- [12] 李镇宇,李凯,周青,等.秦皇岛地区獐子松引种及其对赤松毛虫抗性分析. *北京林业大学学报*, 1997, **19**(4): 39~44.