



KUNCHONG DE XIUJUE YU XINGWEI

嗅觉与行为

孙 凡 编著

东北林业大学出版社

昆虫的嗅觉与行为

孙 凡 编著

东北林业大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

昆虫的嗅觉与行为/孙凡编著. —哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2009. 6
ISBN 978-7-81131-465-6

I. 昆… II. 孙… III. 昆虫—嗅觉—研究 IV. Q965

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 086255 号

责任编辑: 郑国光

封面设计: 彭 宇



NEFUP

昆虫的嗅觉与行为

Kunchong De Xiu jue Yu Xingwei

孙 凡 编著

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

东北林业大学印刷厂印装

开本 880 × 1230 1/32 印张 5.875 字数 178 千字

2009 年 6 月第 1 版 2009 年 6 月第 1 次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 978-7-81131-465-6

定价: 25.00 元

前 言

化学联系是昆虫同种个体之间及与环境其他生物之间最普遍的联系，这种联系的范围和内容都是极其丰富的，起到信号作用的信息化学物质可以是挥发性的，由昆虫的嗅觉系统感受；信息化学物质也可以是不挥发性的，由昆虫的接触性感受器感受。本书专注于对挥发性化学信息物质对昆虫行为的影响及昆虫的嗅觉感受机制。昆虫生命中一些重要的行为诸如寄主定位、寻找配偶、聚集及产卵等均需要挥发性化学信息物质的指引，而与此相适应，昆虫的嗅觉系统也具有引人注目的敏感性。

无论从化学生态学研究的早期阶段还是到现如今，昆虫行为与挥发性物质的关系是化学生态学的主要内容之一，在化学生态学学术期刊中，有关昆虫信息素和与昆虫与植物关系的研究文章一直占据着很大的比重。随着昆虫化学生态研究的深入，昆虫嗅觉生理研究也成为昆虫生理研究的热点。昆虫对挥发性化学信号识别依赖触角上的嗅觉感受器，昆虫触角是相当灵敏的嗅觉传感器，能从周围环境中众多不相干的化合物中辨别出必要的化学信号（信息化学物质），例如性信息素，即使是化学结构上的一个微小变化也会令其彻底失去活性。昆虫嗅觉系统的这种不寻常的选择性与高度敏感性紧密相关。研究挥发性化学信息物质对昆虫行为的影响及昆虫的嗅觉感受机制在应用上可以帮助人们了解昆虫危害的根本原因，从而有助于制定安全有效的防治策略和方法。

以昆虫的嗅觉系统为模式研究嗅觉信息的处理机制有其独到的优越性。首先，昆虫的许多行为很多程度上依赖环境中的各种气味；其次，在许多昆虫中，影响它们行为的化学气味组成和比例已

经研究清楚；另外，昆虫与哺乳动物的嗅觉中枢神经系统在结构上具有可比性，但昆虫触树叶内的神经纤维球数量少、容易鉴定，便于做生理记录。因此，结构相对简单，但功能齐全的昆虫嗅觉系统成为该研究领域颇受注意的模型。

我本人的科研方向是昆虫化学生态的研究，在工作过程中，我被昆虫嗅觉系统的敏感性和特异性所吸引，开始进行了有关昆虫嗅感器结构与功能的研究，也萌生了撰写这本书的想法。本书通过综合有关昆虫行为与嗅觉关系及嗅觉生理的研究现状及发展情况，旨在把握该领域的研究脉络。全书内容共分三部分，第一部分从昆虫的行为入手，首先介绍昆虫行为与嗅觉的关系，包括4章：昆虫的行为与嗅觉的关系概论（第一章），植物挥发物对植食性昆虫及其天敌的行为影响（第二章），挥发性信息化学物质与天敌昆虫的寄主定位行为（第三章），昆虫的性信息素和聚集信息素（第四章）；第二部分介绍昆虫嗅觉系统的结构、功能与生理机制，包括4章：昆虫外围嗅觉器官的形态与结构（第五章），外围嗅觉感受的功能与机制（第六章），气味结合蛋白（第七章），嗅觉中枢神经系统（第八章）；第三部分是方法论，包括两章：昆虫嗅觉与行为的研究方法（第九章），嗅觉神经系统的研究方法（第十章）。

感谢国家自然科学基金（编号：30300276）、黑龙江省博士后基金（编号：LBH—Z05034）及哈尔滨市青年科学研究基金（2005AFQXJ026）对我的科研工作及本书出版的资助。

严善春教授、董双林教授及王广利博士为本书提供了部分图片，这里表示衷心感谢。

感谢硕士研究生胡基华、鲁继红、李垒和吴丹丹在资料收集、翻译和文字编排上所做的工作。

由于本人研究范围和水平有限，本书错误和不当之处在所难免，敬请同行专家和读者批评指正。

孙 凡

2008年12月于哈尔滨

目 录

1	昆虫的行为与嗅觉的关系概论	(1)
1.1	昆虫行为产生的机制	(1)
1.2	昆虫化学联系的普遍性	(3)
2	植物挥发物对植食性昆虫及其天敌的行为影响	(8)
2.1	植物挥发物的概念及种类	(9)
2.2	植物挥发物与昆虫的寄主植物定向行为	(12)
2.3	植物挥发物与昆虫产卵行为	(14)
2.4	植物挥发物与昆虫逃避行为	(15)
2.5	植物挥发物与昆虫信息素的协同作用	(16)
2.6	植物挥发物与昆虫传粉行为	(19)
2.7	植物挥发物与天敌昆虫寻找寄主行为	(21)
2.8	虫害诱导植物挥发物与昆虫行为	(22)
2.9	植物挥发物与害虫持续生物控制	(23)
3	挥发性信息化学物质与天敌昆虫的寄主定位行为	(25)
3.1	天敌昆虫的寄主定位行为	(25)
3.2	植物虫害诱导挥发物对天敌昆虫的影响	(27)
3.3	寄主的信息化学物质对天敌昆虫的影响	(31)
4	昆虫的性信息素和聚集信息素	(33)
4.1	性信息素与昆虫交配行为	(34)
4.2	蛾类性信息素	(40)
4.3	鞘翅目昆虫性信息素	(47)
4.4	其他类昆虫性信息素	(58)
4.5	聚集信息素与昆虫的群聚行为	(60)

5	昆虫外围嗅觉器官的形态与结构	(67)
5.1	昆虫的嗅觉器官—触角	(67)
5.2	嗅传感器的形态学	(72)
6	外围嗅觉感受的功能与机制	(81)
6.1	神经电生理学原理	(81)
6.2	嗅传感器对气味编码的特征	(86)
6.3	嗅传感器产生电信号的机制	(94)
7	气味结合蛋白	(101)
7.1	OBP 研究概述	(101)
7.2	鳞翅目的 PBP	(109)
7.3	PBP 与信息素分子的结合与释放机制	(110)
7.4	OBP 的基因编码	(116)
7.5	蛾类和果蝇 OBP 的关系	(117)
8	昆虫嗅觉的中枢神经系统	(119)
8.1	昆虫脑的构造	(119)
8.2	触角叶的构造与组成	(121)
8.3	触角叶对气味的编码	(129)
8.4	昆虫嗅觉系统的高级中枢	(139)
9	昆虫嗅觉研究生物测定方法	(142)
9.1	实验室行为生测	(142)
9.2	田间诱捕试验	(147)
9.3	触角电生理生测	(150)
10	嗅觉神经系统的研究方法	(159)
10.1	嗅觉神经系统的形态与结构研究	(159)
10.2	共聚焦激光成像显微镜技术	(162)
10.3	嗅觉神经生理研究与电生理学方法	(164)
10.4	多神经细胞钙素构像图谱	(169)
	参考文献	(171)

1 昆虫的行为与嗅觉的关系概论

行为 (behavior) 是昆虫的感受器官接收刺激后通过神经系统的综合而使效应器官产生的反应。昆虫行为是一个复杂、神秘而有趣的问题, 是一个值得深入研究的领域。化学联系是昆虫同种个体之间及与环境其他生物之间最普遍的联系, 这种联系的范围和内容都是极其丰富的, 起到信号作用的信息化学物质常常是挥发性的, 由昆虫的嗅觉系统感受。昆虫生命中一些重要的行为诸如寄主定位、寻找配偶、聚集及产卵等常常需要挥发性化学信息物质的指引, 这些信息化学物质和它们所引起的行为反应是昆虫对环境的一种适应, 有利于其生存或生殖成功, 所以昆虫的行为与嗅觉的关系尤为密切。昆虫对挥发性化学信号识别依赖触角上的嗅觉感受器, 这些嗅感器可以敏感和特异地分辨出环境中对昆虫自身具有重要意义的气味, 接收后传入中枢神经系统。中枢神经系统对所有感官器官接收信号进行整合, 这里除了嗅觉信号外还包括视觉、听觉等其他的感官刺激, 最后使效应器官产生行为反应。

1.1 昆虫行为产生的机制

从行为的产生方面考虑, 昆虫的行为可分为两类: 一类是与生俱来的或定型的行为, 如本能、反射、趋性等行为; 一类是后天获得的学习性行为。不论哪种行为都是非常复杂的生理活动, 是在内因和外因的共同作用下经过无数神经综合活动后而产生的。

从行为的定义我们可以推断一种行为的产生至少受到 4 方面的影响: 刺激源的存在、感觉器官的感知、神经系统的传导与评判及

效应器官的运动。在众多的影响因子中,均以昆虫的生理状况为基础。如有些捕食性双翅昆虫的雄虫在饱食情况下把同种雌性个体当做交配对象,而在饥饿时则把雌性个体当做捕食对象。

Dethier 于 1982 年在分析植食性昆虫时寄主植物的识别机制时提出,外部环境条件的刺激与内部生理状态综合影响着昆虫的行为。他认为所有的食物均包含积极与消极两方面的刺激,如果积极刺激占优势,将促进昆虫取食及产卵;反之则抑制昆虫的取食及产卵。另外,内部的生理状态亦存在积极因子与消极因子,同时调控着对外界刺激的反应,基于这一理论,他提出了影响植食性昆虫寄主选择的机械模型,成功地对影响取食行为的内、外因子做了机械模拟 (Dethier, 1982)。1984 年运用 Dethier 模型研究了影响植食性昆虫在寄主搜索过程中的生理、行为与信息,并对 Dethier 模型做了略微的改进。但这个模型同 Dethier 的原始模型一样均限于植食性昆虫的食物选择方面。实际上, Dethier 模型对昆虫的所有行为都具有普遍意义。为了便于分析昆虫的其他行为,彩万志将改进后的 Dethier 模型再做扩展 (图 1-1): 一方面在感觉系统里增加了听觉,另一方面将昆虫的行为概括为积极行为 (active behavior) 和消极行为 (passive behavior), 两个对立的方向,这样不仅使 Dethier 模型在输入感觉方面更齐全,而且输出方面亦能概括多类行为 (彩万志, 2001)。

Dethier 模型看起来仅仅是内外刺激输入通过杠杆与滚动支点最后使杠杆的一端接触到积极或消极行为的框架上而已。事实上,昆虫行为反应的生理过程远非如此简单;每一个环节均有一系列复杂的神经活动。当昆虫接受外界刺激之后,会结合自身的经验和内部生理状况进行综合评判与决定;无论是在脑的水平还是在体节水平上,行为的产生都将取决于神经生理现象,主要表现为兴奋 (excitation) 和抑制 (inhibition), 至于动作的强度及反应的快慢则取决于神经活动的潜伏 (latency)、叠合 (summation)、后放 (after-discharge) 和疲劳 (fatigue) 等现象。

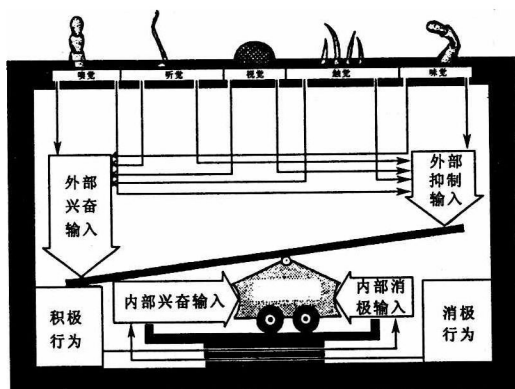


图 1-1 改进的 Dethier 模型（仿彩万志，2001）

1.2 昆虫化学联系的普遍性

生物个体之间、种类之间，因取食、交配、避敌等生命活动，要进行各种各样的联系。这些联系有许多方式，有些动物通过声音传递信息，如鸟类、蟋蟀的鸣叫；有些动物可以通过身体语言传递信息，如蜜蜂的舞蹈；萤火虫通过发出的萤光传递信息；蝙蝠依靠超声波捕食和相互联系；还有些动物靠化学气味来传递信息，如昆虫的性信息素等，这些都可以看成生物间相互交流的语言。在生物之间，利用化学物质进行交流的现象是自然界的普遍规律，为了生存和繁衍后代，绝大多数生物都是化学信息传递过程中信息化物的释放者和接受者。通过释放和接受信息化合物，昆虫等动物可进行种内交流、为自身选择适宜的食物和产卵繁殖场所、躲避和防御天敌，避免、减少竞争或在竞争中战胜对手，等等。

1.2.1 化学通讯的特点

化学通讯即信息化学物质从释放者发出，通过介质传递，由接受者进行“解读”，并做出相应的行为反应。生物之所以利用化学

物质进行种间和种内联系，是因为化学通讯在某些情况下比其他通讯方式更有效率：

- (1) 化学通讯物质可以在黑暗中传播，不受白天黑夜的限制；
- (2) 化学信号在物体上不被反射，能保持一定的隐蔽性；
- (3) 不挥发性化学物质可用来较长时间地标记食物资源、路径、领地和巢穴范围；
- (4) 挥发性（或挥发性不强的）化学物质可以通过风力（可溶性物质可通过水流）传播，信号的传递不需要发送者的能量；
- (5) 化学信号的特异性强。化学信息可以通过组分、配比、浓度的组合，形成复杂的信号密码，同时加上接受者高度灵敏性和高度选择性的感觉器官，极微量的化学物质就可以达到信息交流的目的。

但是化学信号也有缺点，就是化学信号不能像光信号或声音信号那样迅速传递和轻易变更。另外，要使自己的气味不被捕食者或寄生者嗅到很困难的，这就增加了窄带通讯频道进化的压力，因此，有些动物释放的同一种信号，在不同的条件下可以翻译不同的“意义”。例如，小菜蛾 *Plutella xylostella* 的天敌螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* 借助于小菜蛾雌性释放的性信息素——顺 11-十六碳乙酸酯 (Z11-16:Ac) 来找到寄主 (Reddy et al., 2002)，那么这种气味对小菜蛾雄性是引诱交配的意义，而对于寄生天敌是引诱寄生的意义。

1.2.2 信息化学物质的分类

种间 (interspecific) 作用的信息化学物质，称为他感化合物 (allelochemical)，又称为次生 (代谢) 物质 (secondary substance/metabolite)。对于植物的次生物质，Schoonhoven 则定义为：植物的次生物质是在高等植物中并非普遍存在（只局限于某些植物类群）或在某类植物中含量特别高，对植食者没有营养价值的化合物。他感化合物可以定义为：他感化合物是一种生物所产生的对另一种生物的生长、健康、行为或种群生物学有影响的非营养的化学物质。

由于多数情况下次生物质是由植物产生的,所以对植物而言,他感化合物是植物在长期的生存竞争和对周围环境的适应过程中通过代谢产生的应答物质,这种物质通过活体植物地上部分茎叶挥发、茎叶淋溶、根系分泌等途径向环境中释放,从而影响周围环境中的植物或其他生物的生长发育、植物对无机离子的吸收以及微生态环境。

他感化合物即使在很少量的情况下,也可以对周围的生物产生明显的影响。种间作用的信息化学物质按照其客观上对自身和周围生物所起的作用,可以分为以下几类:

(1) 利己素 (allomone) ——对释放者有利,对接受者不利。大多数植物的次生物质的原始功能就是阻止植食者的取食,一般对取食者有毒。

(2) 利他素 (kairomone) ——对释放者不利,对接受者有利。例如,植物产生的可以吸引和刺激植食者取食和产卵的物质。

(3) 互利素 (synomone) ——对释放者和接受者都有利。例如,植物吸引昆虫来授粉的挥发性化学物质,植物得到了传粉,昆虫得到了营养。

(4) 同抗素 (antimone) ——一种生物(释放者)产生或获得的化学物质,当另一种生物(接受者)的个体接触到后,产生对释放或接受者都不利的行为或生理反应。这在寄生—病原菌的关系中最为普遍,微生物产生的成分使寄主受害,对微生物本身也不利。

昆虫是地球上种类最为繁多的生物,昆虫不但能接受周围环境的其他生物的他感化合物,化学通讯也是昆虫种内通讯联系的最重要的方式,昆虫进行种内通讯的化学物质称为信息素(pheromone),从功能上可分为以下几种:

(1) 性信息素 (sex pheromone): 与昆虫交配行为有关系的信息化学物质,一般对同种的异性起作用。

(2) 聚集信息素 (aggregation pheromone): 能引起同种两性个体聚集行为(在信息源附近密度增高)的信息化学物质。

(3) 告警信息素 (alarm pheromone): 昆虫遇到危险或受到惊吓时分泌释放的信息化学物质, 使周围的其他个体感知并迅速逃逸; 在社会性昆虫中, 告警信息素可引起负责警卫个体的防御攻击行为。

(4) 示踪信息素 (trace pheromone): 昆虫释放的用于标记路途的化学物质, 挥发性比较低, 在社会性昆虫特别是在蚂蚁和白蚁中比较普遍。

(5) 寄主标记信息素 (host marking pheromone): 昆虫产生的用来标记寄主上有同种个体存在的化学物质, 昆虫寄主标记信息素的主要生态学功能是调节昆虫的产卵行为, 通过阻止自身或同种其他个体对已标记寄主的产卵选择, 或减少产卵量来减少后代之间对寄主资源的竞争。

(6) 社会性昆虫的信息素: 社会性除了性信息素、告警信息素、示踪信息素外, 群居密切的社会行为和社会化协作也主要由信息素来协调和传递, 如等级确定、卵巢抑制、皇后室建造的抑制、反胃取食、追踪、迁出、巢伴口器的清洁、处理死虫和识别巢伴, 等等。

值得注意的是, 这些名词或概念的定义有时是为了方便或遵从约定俗成的原则, 从严格的意义上来说并不能完全表达信息物质的功能。一方面, 信息素一般是多成分的化合物, 所引起的行为反应也是多样的; 另一方面, 同样的一种信息化学物质, 对于种内和种间, 或者对于种间的不同物种来说, 它可以传达不同的意义。例如, 一些寄生蜂可以利用蛾类释放的性信息素来找到寄主, 那么这种蛾类释放的性信息素对寄生蜂来说是利他素; 芜菁类昆虫所释放的斑蝥素令许多节肢动物和爬行动物强烈反感, 斑蝥素 (Cantharidin) 是芜菁类昆虫的有效防御物质, 是利己素, 但也有少数一些昆虫对斑蝥素及其生源昆虫表现出趋性, 这些昆虫在进化过程中获得的对斑蝥素的解毒机制, 并从生源昆虫处获取斑蝥素, 在自身积累甚至还可以传给后代, 借以获得一种保护, 形成一种极巧妙的防御机制, 那么对这些斑蝥素消费者来说, 斑蝥素是芜

菁类昆虫释放的利他素。又如，松树释放的萜类物质既有利己素的功能，又有利他素和互利素的功能：它们可以阻止某些植食者取食，因而是利己素；它们可以吸引小蠹虫来取食，是利他素；也可以吸引小蠹虫的捕食性天敌，这对松树本身和小蠹虫的天敌都有好处，因此这些物质又是互利素。

2 植物挥发物对植食性昆虫及其天敌的行为影响

挥发性的信息化学物质可以通过风力传播,影响着昆虫诸如确定食物栖息地和配偶位置等许多重要的行为。目前昆虫化学生态领域研究较透彻的主要有植物挥发物与昆虫的关系、天敌昆虫利用信息化学物质的寄主定位行为、昆虫的性信息素和聚集信息素等三个方面,本章对植物挥发物与昆虫的关系进行介绍,第三章和第四章继续介绍后两方面的内容。

植物在生态系统食物链中属第一营养级,是能量的初级生产者,其他各营养级均有赖于它。而昆虫种类繁多,就目前已定名的100万种中,约有一半是植食性的(40多万种),植物与植食性昆虫间发生了极为密切的联系,这种联系核心内容是植物的化学成分。昆虫的取食促进了植物的演化,植物的防御提高了昆虫的生存能力,二者协调发展,协同进化。近30年来,植物次生挥发物质影响昆虫的行为并作为植物防御的重要组成部分越来越受到生物学家和农学家的重视,并随着化学分析水平的提高以及电生理技术在昆虫研究上的应用,该领域有了迅速发展,成为化学生态研究的一个重要的方向。对昆虫与植物次生挥发物质关系的深入研究,在理论上有助于我们理解昆虫与植物的协同进化,尤其是植食性昆虫食性和自然天敌寄主选择的机理及其演化。在应用上可以帮助人们了解昆虫危害的根本原因,从而有助于制定安全有效的防治策略和方法。

2.1 植物挥发物的概念及种类

2.1.1 植物自然释放的挥发物

植物挥发物是指植物自然释放的有机化合物 (volatile organic compounds VOCs), 这类物质通常相对分子质量在 100 ~ 250 之间, 沸点小于 340 °C, 从植物地上部分 (如叶、花和芽等) 表面散发的多种微浓度的挥发性次生物质, 一般是由醇、醛、酮、酯和萜类化合物等组成的复杂混合物。植物在正常的生理状态下, 会产生并释放具有种属特征的挥发性物质, 这些物质形成了植物气味特征的主体, 调控着昆虫的多种行为, 诸如寄主定向、产卵、逃避、取食、聚集, 等等 (杜家纬, 2001)。

植物气味按照其性质可以分为两类: 一般性气味组分 (general odor components) 和特异性气味组分 (specific odor components)。前者是绝大多数植物所共有的成分, 通常指含有 6 个碳原子的直链醇、醛和酯类化合物、不饱和脂肪酸、萜烯类化合物等, 含有这些一般性气味植物的气味特征是通过各组分的特定比例来达到的, 绝大多数植物的挥发物属这种类型。植物合成这些化合物的路线包括三类: ①醇解产物, 如乙醇和乙酸; ②萜烯类化合物, 通过异戊二烯焦磷酸盐的多聚化形成; ③绿叶气味, 特指含有 6 个碳原子的直链醇、醛和酯类化合物, 这些化合物具有青草气息, 在植物体内由不饱和脂肪酸产生。特异性气味组分具有高度的特异性, 由各类植物中的特异化合物组成, 如十字花科 (Cruciferae) 植物所释放的异硫氰酸烯丙酯 (allyl isothiocyanate), 韭葱中分离到的硫代硫酸酯 (thiosulphinates) 等, 这些特异性气味组分在植物中通过次生代谢物的裂解而形成。

植物气味的组分易发生变化, 即植物是一动态环境。植物的年龄、生理状态、空间分布、季节性、土壤、光照等因素的变化都能影响植物气味的组成。

2.1.2 植物创伤诱导释放的植物挥发物

在自然状态下,每种植物释放的挥发物一般不超过 30 种,但植物受到机械损伤或植食性昆虫取食刺激后,其所释放的挥发物无论在种类还是在含量上都会发生明显的变化。虫害诱导释放的植物挥发物,特指植物受到植食性昆虫取食刺激后所释放的挥发物。实验表明,人为造成的机械损伤能全部或部分地模拟昆虫取食。

植物创伤诱导挥发物的种类很多,有些是特异性的,只存在于某些植物中,有些是一般性的,广泛存在于各种植物中,主要组分有绿叶性气味、萜类化合物、含氮化合物、含硫化合物以及其他化学物质五大类,其中最常见的是萜烯类化合物和脂肪酸衍生物(平立岩等, 2001)。草本植物受损后, C_6 不饱和脂肪醛、醇及酯类绿叶性气味会大量挥发出来,这些物质主要由植物叶中的亚油酸、亚麻酸经氧化降解再通过一系列氧化还原过程而形成的;萜类化合物大多是单萜、倍半萜及其衍生物,萜类化合物的产生和释放常与植食性昆虫取食联系在一起,是虫害诱导的植物挥发物的一个重要组分;含氮化合物主要是腈类和脒类,这些化合物在植食性昆虫诱导的植物挥发物中所占的比例不高,但在未受害植物中检测不到,因而亦作为虫害诱导的植物挥发物中的一个组分;多数植物不含硫化合物,但十字花科植物含有该类化合物 (Geervliet et al., 1997);其他化学物质包括除绿叶气味以外的醛、醇、酮、酯及一些呋喃衍生物。总之,与未受伤的植物相比,昆虫取食后植物挥发物组分和数量发生明显改变。

例如,完整蓖麻叶的挥发物经 GC 分离后,共检测到保留时间不同的 5 个峰,经 MS 鉴定,其中 3 个峰是邻苯甲酸二丁酯,酯上的丁基有 3 种不同的结构:邻苯甲酸二异丁酯、邻苯甲酸正异丁酯和邻苯甲酸二正丁酯,这 3 种异构体的含量占总挥发物 87.81%,其中邻苯甲酸二正丁酯的含量最高 (61.73%)。除此以外,完整蓖麻叶的挥发物还包括少量的 N-丁基-癸胺 (5.11%) 和 4-十八烷基-吗啉 (7.07%) (表 2-1)。蓖麻叶粉碎后,挥发物明显