

植食性害虫及其天敌的定向行为研究进展

林海清^{1,2}, 陈少波²

(1. 福建省农业科学院农业经济与科技信息研究所, 福建 福州 350003;
2. 福建农林大学应用生态研究所, 福建 福州 350002)

摘 要: 随着害虫生物防治与物理防治越来越受到重视, 对植物- 植食性昆虫- 天敌三营养层关系的研究显得越来越重要。本文综述了植食性昆虫对寄主植物、天敌对猎物的定向机制, 以期对害虫生物防治和物理防治提供理论依据。
关键词: 植食性昆虫; 天敌; 定向机制
中图分类号: S 476 文献标识码: A

Advance in research on the orientation mechanism of herbivorous insects and natural enemies

LIN Hai qing^{1,2}, CHEN Shao bo²

(1. Institute of Agricultural Economics and Information, Fujian academy of Agricultrual Sciences, Fuzhou, Fujian 350003, China; 2. Institute of Applied Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China)

Abstract: With the environmental and ecological concerns, biological and physical means of pest control have become increasingly important. It is, therefore, essential to understand the interrelations among plant, herbivorous insects and natural enemies. This paper summarizes the reports of recent studies on the insect's orientation mechanisms.
Key words: herbivorous insects; natural enemies; orientation mechanism

20 世纪 80 年代以来, 对多营养层、特别是对植物- 植食性昆虫- 天敌三营养层的相互关系的研究越来越受到各国学者的重视。加强植物- 植食性昆虫- 天敌三营养层相互关系的研究, 在理论上可以探讨物种形成机制和昆虫与植物协同进化的模式, 在实践上可协调作物抗虫性与害虫生物防治的关系, 为开辟害虫治理新途径提供理论指导。本文就国内外有关植食性昆虫对寄主植物及天敌对猎物的定向机制研究进展进行概述。

1 植食性昆虫的寄主定向行为及其机制

昆虫对寄主选择的一般过程为: 昆虫随机移动、行走或飞翔, 与植物没有任何接触→通过视觉或嗅觉觉察到植物→缩小与植物之间的距离→通过触碰或降落, 与植物发生接触→通过触探检验植物表面→昆虫通过尝试性取食或用产卵器穿刺→接受植物 (连续取食或产卵) 或拒绝植物而离开^[1]。

1. 1 植食性昆虫对寄主植物挥发性物质的行为反应

植物挥发物属于植物次生性化学物质, 由植物表面和叶中积累的贮存位点释放, 含有能诱导或刺激植食性昆虫取食、产卵的它感信息物^[2- 3]。植物挥发物的种类特异性, 是植食性昆虫定位过程中的主要作用线索, 是引导植食性昆虫定位的利它素。在流动的空气里, 黑蝗 (*Melanoplus sanguinipes*) 抱卵的成虫能快速地对叶小麦产生的气味进行准确定向^[4]; 东北大黑鳃金龟 (*Diaprepes abbreviatus*) 的雌虫和雄虫在 Y 型嗅觉仪中能被损伤的植物所吸引^[5]; 在 Y 型嗅觉仪中, 小菜蛾成虫对蔬菜的挥发性气味有明显的定向反应^[6]。

1. 2 植食性昆虫对寄主植物颜色的行为反应

植物的颜色相对于植物的挥发物而言是相对多变且非特异的, 但是在植食性昆虫对寄主的定向行为中也起着重要的作用^[7], 是植食性昆虫寄主选择的激发因素之一。颜色刺激可能引发采花昆虫远距

收稿日期: 2009- 01- 15 初稿; 2009- 03- 26 修改稿
作者简介: 林海清 (1982-), 女, 硕士, 从事农业昆虫与害虫防治研究 (E-mail: linhaiqing915@gmail.com)
通讯作者: 陈少波 (1965-), 男, 博士, 研究方向: 昆虫生态与害虫综合治理 (E-mail: shaibo3105@yahoo.com.cn)
基金项目: “十一五” 国家科技支撑计划项目 (2008BAD45B01)

离和近距离的定向、着陆、口器延伸等行为反应^[8]。昆虫在搜索寄主植物时, 会寻找绿色的寄主植物或非寄主植物的叶片着落, 而不会着落在棕色的土壤表面上^[9]。在颜色趋向性试验中, 细扁食蚜蝇 (*Episyrphus balteatus*) 显示出对黄色有明显偏嗜性^[10]; 科罗拉多金花虫 (*Leptinotarsa decemlineata*) 雌虫和雄虫都强烈趋向于黄黑相间、黄色或亮绿色的纸板^[11]。色板诱集田间试验表明, 黄曲条跳甲 (*Phyllotreta striolata*) 对黄色的趋性最强, 小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 则对绿色趋性最强^[12]; 胡萝卜蝇 (*Psila rosae*) 雌成虫则更嗜好在绿色、黄色或桔红色的叶子模型上产卵^[13]。李传仁等^[14]在棉田中用 3 种颜色诱盆对红铃虫 (*Pectinophora gossypiella*)、棉铃虫 (*Helicoverpa armigera*) 进行诱集试验, 结果表明粉红诱盆具有较高的诱集能力。在温室中利用 6 种颜色的粘虫板对南美斑潜蝇 (*Liriomyza huidobrensis*) 和美洲斑潜蝇 (*Liriomyza sativae*) 进行色彩趋性试验, 结果表明这两种潜叶蝇均最嗜好柠檬黄^[15]。孙晓建研究了绣线菊蚜 (*Aphis citricola*) 和苹果瘤蚜 (*Myzus malisuctus*) 两种蚜虫对不同颜色的趋向性, 结果表明黄绿色色板对这两种蚜虫的诱虫效果最好^[16]。

1.3 虫害诱导的挥发物对植食性昆虫行为的影响

植物组织受到植食性昆虫攻击后, 其挥发物的组成和比例会产生明显的变化, 这些变化对植食性昆虫个体产生进一步的引诱或排斥作用^[17]。马铃薯甲虫 (*Leptinotarsa decemlineata*) 能被其为害的植物产生的挥发物引诱^[18]; 黄曲条跳甲在其为害的芥菜上的落虫数是健康植株落虫数的 5 倍多, 说明虫害诱导的挥发物对该跳甲的引诱作用显著加强^[19]; 在 Y 型嗅觉仪中, 草地贪夜蛾 (*Spodoptera frugiperda*) 六龄幼虫对完整的和受草地贪夜蛾为害的玉米苗都有趋向性, 但是更嗜好受害的玉米苗^[20]; 而二点叶螨 (*Tetranychus urticae*) 严重为害的菜豆所释放的挥发物却能导致二点叶螨产生逃避行为^[21]; 无翅型禾谷缢管蚜 (*Rhopalosiphum padi*) 被健康小麦幼苗释放的挥发性物质引诱, 但却被严重蚜虫为害的小麦幼苗释放的 HIV 所排斥^[22]。

虫害诱导的植物挥发物也会对异种的植食性昆虫的行为产生影响。被沙漠蝗 (*Schistocerca gregaria*) 危害的植物叶片产生的挥发物对甲虫有聚集作用^[23]; 甜菜夜蛾 (*Laphygma exigua*) 取食马铃薯产生的气味对马铃薯甲虫 (*Leptinotarsa*

decemlineata) 具有明显的引诱作用^[18]; 用棉贪夜蛾 (*Spodoptera littoralis*) 的口腔分泌物处理机械损伤的玉米苗, 能使粟缢管蚜 (*Rhopalosiphum maidis*) 产生逃避行为^[24]; 与健康的寄主 (山楂) 挥发物相比, 日本丽金龟 (*Popillia japonica*) 更明显地趋向于受美国白蛾 (*Hlyphantria cunea*) 为害后的寄主挥发物^[25]。

有些植食性昆虫对虫害损伤植物产生逃避的可能原因有: (1) 植物自身具有防御机制, 受害植物能产生苦味物质或毒素等防御性物质用于对付害虫; (2) 植食性昆虫为害植物后所留下的分泌物会对其他潜在竞争者 (同种植食性昆虫或异种植食性昆虫) 产生拒避作用; (3) 受虫害损伤的植物能释放吸引天敌的挥发性气味。虫害损伤植物对害虫的拒避作用是植物长期进化过程中的适应性反应^[24, 26]。萜烯类是甜菜夜蛾取食寄主植物时诱导的挥发性化合物的主要成分, 可以抑制植食性昆虫的进一步为害^[25]。有些植物被害后则增强了对植食性昆虫的吸引力, 其原因可能是植物挥发性气味物质组成的改变^[26]。

1.4 植物表面形态结构对植食性昆虫行为的影响

在嗅觉和视觉的协同作用下, 昆虫到达植物以后, 植物组织的物理特性对昆虫的触觉、味觉等的影响就显现出来。植物表皮对植物有机机械保护作用, 其对昆虫产生影响的主要是蜡质层和各种毛状体^[27]。

芜菁黄条跳甲 (*Phyllotreta crudiferae*) 在具有蜡质和不含蜡质的十字花科蔬菜叶上的取食方式和取食量有显著差别, 该跳甲在不含蜡质的蔬菜叶片上随机取食, 若叶表具蜡质, 则只能沿叶片边缘开始取食, 且其取食量只有前者的 1/10^[28]。刘芸^[19]发现将芥蓝的蜡质去除以后, 黄曲条跳甲的取食方式由原先的边缘取食转变为随机取食, 且其产卵量是蜡质叶片上的产卵量的 4 倍。扶桑叶片的正反面具有较明显的物理性状差异, 这种差异在烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 定向到扶桑寄主叶背面的过程中具有显著作用^[26]。朱圣波采用机械方法去除非光滑型卷心菜叶片上的蜡质晶体后提高了黄曲条跳甲的取食能力^[30]。

植物体表的毛状体通常影响昆虫的附着、行动、取食和产卵等, 影响的程度取决于毛状体的形状、长短和密度^[31]。植物体表的粘性毛可能对昆虫起着物理屏障的作用, 保护嫩叶和幼苗免受危害^[27]。MacLean 等^[32]发现紫苜蓿潜蝇的产卵数与叶表面的毛状体的密度呈负相关。通过对芜菁黄条

跳甲的取食行为观察发现蔬菜叶表面密毛有物理阻碍作用，使跳甲难以牢牢停栖在叶片上进行取食；通过触角电位和取食试验证明蔬菜表面密毛是阻碍跳甲取食的唯一因素^[28]。

1.5 非寄主植物挥发物对植食性昆虫定向行为的干扰作用

在植食性昆虫对寄主植物气味的识别过程中，植物气味中的各组分比例至关重要，昆虫对寄主植物的识别是由于识别了植物气味的化学指纹图 (chemical fingerprint or profile spectrum)，这一指纹图是由不同浓度的不同植物化合物组成的混合物。寄主植物挥发物可提供植食性昆虫寄主搜寻的化学线索，而源于非寄主植物的挥发物对其具有一定的驱避作用，或者对寄主植物气味具有遮盖作用^[33]。

豇豆蚜 (*Aphis fabae*) 对豆类寄主植物的定向作用会被非寄主植物如薄荷和艾菊的挥发物气味所干扰^[34]。寄主植物气味对大豆蚜 (*Aphis glycines*) 的引诱作用可以被非寄主植物气味加入所打破，这是由于非寄主植物气味的组分的加入破坏原来能引诱该虫的次生物质组成相，使昆虫无法识别^[35]。

2 天敌的寄主定向行为及其机制

2.1 植物的挥发性气味对天敌行为的影响

Price 等认为植物不仅影响第二营养层——害虫，还会影响第三营养层——天敌。植物挥发物中含有引诱寄生性天敌和捕食性天敌寻找寄主害虫的它感信息物^[36]。相对而言，害虫的寄主植物所释放的挥发性次生物质的量要比害虫本身释放的次生物质的量要大得多，扩散的范围也大，是天敌感觉寄主植物害虫可能存在的可靠信息^[37]。十字花科植物释放的烯丙基异硫氰酸酯类化合物对菜蚜茧蜂 (*Diaeretiella rapae*) 具有较强的引诱作用^[38]；结球甘蓝和花椰菜对菜蛾绒茧蜂 (*Cotesia plutellae*) 具有引诱作用^[39]；在四臂嗅觉仪中，不论从滞留时间还是选择次数看，马缨丹的花序对中华微刺盲蝽 (*Campylomma chinensis*) 成虫都具有明显的引诱作用^[40]；通过触角电位的测定表明豆柄瘤蚜茧蜂 (*Lysiphlebus fabarum*) 对大豆植株的挥发性次生化合物及其混合物反应敏感^[41]。

2.2 植物颜色为天敌的寄主定向提供物理信息

随着与寄主距离的缩小，视觉在天敌寄主定位过程中所起的作用也逐渐增加。郑许松等^[42]对缨小蜂的颜色选择性进行研究，发现其最喜好黄色。

Wackers 等发现红足侧沟茧蜂 (*Microplitis croceipes*) 能够区分不同的颜色，且能很快建立害虫寄主和相应颜色的关系，并根据颜色定位害虫寄主和避免搜索过的地方^[43]。盲蝽科的一种捕食性天敌 *Dicyphus hesperus* 对黄色有明显的偏嗜性^[44]。

2.3 虫害诱导的植物挥发物对天敌行为的影响

虫害诱导的植物挥发物可作为互益素，引诱植食性昆虫天敌的现象普遍存在。结球甘蓝的完整叶片不吸引菜粉蝶微红绒茧蜂 (*Apanteles rubecula*)，而菜粉蝶 (*Pieris rapae*) 幼虫为害的甘蓝叶则对该蜂有显著的引诱作用^[45]；在 Y 型嗅觉仪中，白斑猎蛛 (*Evarcha albaria*) 雌蛛和雄蛛对假眼小绿叶蝉 (*Empoasca vitis*) 为害茶梢的行为反应与对照完整茶梢都有显著差异，说明白斑猎蛛能利用虫害诱导的挥发物进行寄主定向^[46]。在风洞试验中，专性寄生蜂 (*Microplitis croceipes*) 和广寄生蜂 (*Cotesia marginiventris*) 更趋向于受甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 为害的植株^[47]。

植食性昆虫的口腔分泌物是启动寄主植物释放挥发性互利素的直接诱因。如用玉米蛀梗虫 (*Chilo partellus*) 的口腔分泌物处理玉米茎后，玉米苗会释放出对天敌螟黄足绒茧蜂 (*Cotesia flavipes*) 有强烈吸引力的挥发物^[48]；Alborn 等^[49]利用 17- 羟基亚麻酸和 L - 谷氨酰胺人工合成了与天然分离物具有相同生物活性的激发子，分别用人工合成的和从甜菜夜蛾口腔分泌物中分离的激发子处理玉米苗，玉米释放的萜烯和吲哚等化合物与甜菜夜蛾直接取食诱导的挥发物成分相同。

虫害诱导的植物挥发物具有系统性，如用玉米蛀梗虫 (*Chilo partellus*) 的口腔分泌物处理玉米茎后，不仅玉米苗茎部会释放出对天敌螟黄足绒茧蜂 (*Cotesia flavipes*) 有强烈吸引力的挥发物，而且叶片也会释放该挥发物^[48]；将未受过虫害的植株的茎部浸在甜菜夜蛾幼虫口腔分泌物的稀释液中，其叶片也会释放引诱寄生蜂的萜类物质^[50]。

受植食性昆虫为害后植物新合成的挥发物具有昼夜节律性^[51- 52]，白天的释放量高于夜间，这种昼夜节律刚好与天敌的活动规律相吻合，体现了植物与天敌间的一种协同进化。

2.4 植食性昆虫的利它素为天敌定向提供线索

植食性昆虫的利它素是指源于昆虫本身、对天敌有利的挥发性或非挥发性的化学物质，如蜜露、粪便、蜕、丝、表皮、口腔分泌物、卵、鳞片、血淋巴等^[53]。植食性昆虫的利它素主要包括挥发性化合物和非挥发性化合物两类，以非挥发性化合物

为主，这表明了植食性昆虫在长期进化过程中，已发展了一套通过降低利它素的可探测性来逃避天敌的策略^[54]。这些非挥发性利它素的化学组分主要有蛋白质、糖类、氨基酸、长链烷烃、酮类、脂肪酸和萜类化合物等^[55]。

在远距离定向过程中，来自昆虫寄主的信号物质——性信息素对寄生蜂具有明显的引诱作用，如草地粘虫（*Spodoptera frugiperda*）的性信息素会引诱黑卵蜂（*Telenomus remus*）^[56]；Boo 等^[57]通过 Y 型嗅觉仪和田间水盆诱捕法试验，证明蚜虫性信息素对七点草蛉（*Chrysopa cognata*）有引诱作用；在田间试验中，以蚜虫性信息素为引诱剂的诱捕器诱集到大量的菜蚜茧蜂（*Diaeretiella rapae*）^[53]。

姜永根^[58]研究发现在白背飞虱的卵、雌成虫、雄成虫、蜕皮壳和蜜露中均存在能激发稻虱缨小蜂（*Anagrus nilaparvatae*）搜索行为的利它素；美洲棉铃虫（*Helicoverpa zea*）虫粪对红足侧沟茧蜂 [*Microplitis croceipes* (Cresson)] 有很强的引诱作用^[59]；舒迎花等^[60]的研究表明在 Y 型嗅觉仪中拟环纹豹蛛（*Pardosa pseudoannulata*）雌成虫对白背飞虱（*Sogatella furcifera*）的选择率显著高于空白对照，表明拟环纹豹蛛能依靠嗅觉正确判断猎物的方向而进行捕食活动；茶足柄瘤蚜茧蜂（*Lysiphlebus testaceipes*）对禾谷缢管蚜（*Rhopalosiphum padi*）的腹管分泌物有行为反应^[61]；豌豆蚜（*Acyrtosiphon pisum*）的腹管分泌物能够引诱无网长管蚜茧蜂（*Aphidius ervi* Haliday）的产卵行为反应^[62]。

2 5 植物的物理性质对昆虫天敌行为的影响

生长在强阳光下的柑桔属植物，由于其厚的表皮，造成桔潜叶蛾（*Phyllocnistis citrella*）的寄生蜂难以通过厚的表皮找到寄主^[63]。植物的表皮毛会降低昆虫天敌的寻找效率^[31]。在温室中利用粉虱丽蚜小蜂（*Encarsia Formosa*）控制温室白粉虱（*Trialeurodes vaporariorum*）的研究表明，粉虱丽蚜小蜂在无毛黄瓜品系上比在有毛的品系上运动快 5 倍，对白粉虱的寄生率增加 20%^[64]。

2 6 植食性昆虫天敌对多种线索的综合利用

在四臂嗅觉仪中，无气味经历的赤眼蜂（*Trichogramma maidi*）幼蜂对亚洲玉米螟（*Ostrinia furnacalis*）的卵、人工合成的亚洲玉米螟的性信息素和玉米的提取物单一气味并不产生定向反应，但是对它们的混合气味却有趋向性；有玉米气味和混合气味经历的雌成蜂对它们的气味的趋向性增

强，而对亚洲玉米螟的卵和人工合成的亚洲玉米螟的性信息素的单一气味却没有反应^[65]。

3 结 语

植物-植食性昆虫-天敌三级营养关系研究的发展趋势已由昆虫与环境的关系的描述向多学科渗透发展，特别是昆虫生理学、昆虫行为学、昆虫分子生物学和现代生物技术与昆虫生态学相结合，使研究的范围向微观和宏观两极展开，形成了从量子水平→分子水平→细胞→组织→器官→个体→种群→生态系统→生物圈等许多层次。未来将在深入了解植物-植食性昆虫-天敌相互作用机制的基础上，从分子水平上阐明昆虫与植物的协同进化、昆虫行为机制及进化过程。

有关植物-植食性昆虫-天敌三级营养关系的基础研究已经比较深入，但是关于此类研究的成果转化则较少。如何充分利用植食性昆虫及其天敌的定向机制来调控害虫和天敌，使植物-植食性昆虫-天敌整个系统和谐相处，是未来研究的重要方向。在实践上可根据植物-植食性昆虫-天敌之间的关系来协调生产，如利用协同素、利它素等开发治理害虫的新药剂，利用植物挥发物对植食性害虫和天敌的行为的作用合理安排间作、套作以制造不利于害虫且有利于天敌生存和繁殖的环境；在某种害虫发生严重的区域，可以根据植物的结构形态对植食性昆虫取食的影响，选择不利于该害虫取食的品种栽种；利用植食性昆虫对颜色的趋避性，可制作色板对其进行诱集或者驱避等。

参考文献:

[1] SCHOONHOVEN L M, JERMY T, VAN LOON J A. Insect plant biology - from physiology to evolution [M]. Chapman & Hall, 1998.

[2] METCALF L R, CETCALF E R. Plant kairomones in insect ecology and control [M]. Chapman & Hall, 1992.

[3] 张学祖. 植物、植食性昆虫及捕食者种间化学信息物质 [J]. 昆虫知识, 1994, 31 (1): 52- 55.

[4] SZENTESI Á, HOPKINS T L, COLLINS R D. Orientation responses of the grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*, to visual, olfactory and wind stimuli and their combinations [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1996, 80 (3): 539- 549.

[5] HARARI A R, LANDOLT P J. Orientation of sugarcane root stalk borer weevil, *Diaprepes abbreviatus*, to weevil, frass, and food odors [J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23 (3): 857- 868.

[6] 杨广, 尤民生. 小菜蛾对蔬菜气味的定向行为 [J]. 武夷科学, 2002, 18: 73- 79.

- [7] PROKOPY R J, OWENS E D. Visual detection of plants by herbivorous insects [J]. Annual Review of Entomology, 1983, 28: 337– 364.
- [8] LUNAU K, MAIER E J. Innate colour preferences of flower visitors [J]. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology, 1995, 177 (1): 1– 19.
- [9] FINCH S, COLLIER R H. Host plant selection by insects – a theory based on appropriate/inappropriate landings by pest insects of cruciferous plants [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2000, 96: 91– 102.
- [10] SUTHERLAND J P, SULLIVAN M S, POPPY G M. The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly, *Episyrphus balteatus* [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1999, 93 (2): 157– 164.
- [11] SZENTESI Á, WEBER D C, JERMY T. Role of visual stimuli in host and mate location of the Colorado potato beetle [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2002, 105 (2– 3): 141– 152.
- [12] 傅建伟, 徐敦明, 吴玮, 等. 不同蔬菜害虫对色彩的趋性差异 [J]. 昆虫知识, 2005, 42 (5): 532– 533.
- [13] DEGEN T, STADLER E. Foliar form, colour and surface characteristics influence oviposition behaviour of the carrot fly [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1997, 83 (1): 99– 112.
- [14] 李传仁, 齐力. 三种颜色诱盆在棉田的诱虫效果初步观察 [J]. 昆虫知识, 2005, 42 (2): 190– 192.
- [15] 冯宜林. 潜叶蝇成虫对不同颜色粘虫板趋性的研究 [J]. 甘肃农业, 2003, 208 (11): 74.
- [16] 孙晓建. 蚜虫对不同颜色的趋向性试验研究 [J]. 植保技术与推广, 2001, 21 (1): 12.
- [17] 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, 20 (6): 1097– 1106.
- [18] BOLTER C J, DICKE M, LOON J A, et al. Attraction of Colorado potato beetles to herbivore damaged plants during herbivory and after its termination [J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23 (4): 1003– 1023.
- [19] 刘芸. 黄曲条跳甲寄主选择性研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2004.
- [20] CARROLL M J, SCHMELZ E A, MEAGHER R L, et al. Attraction of *Spodoptera frugiperda* Larvae to volatiles from herbivore damaged maize seedlings [J]. Journal of Chemical Ecology, 2006, 32 (9): 1911– 1924.
- [21] DICKE M, SABELIS M W, TAKABAYASHI J. Plant strategies of manipulating predator– prey interactions through alleochemicals: prospects for application in pest control [J]. Journal of Chemical Ecology, 1990, 16: 3019– 3118.
- [22] QUIROZ A, NIEMEYER H M. Activity of enantiomers of sulcatol on apterae of *Rhopalosiphum padi* [J]. Journal of Chemical Ecology, 1998, 24: 361– 370.
- [23] HARARI A D, BEN-YAKIR D. Mechanism of aggregation behavior in *Maladera matrida* Argaman (Coleoptera: Scarabaeidae) [J]. Journal of Chemical Ecology, 1994, 20: 361– 371.
- [24] BERNASCONI M L, TURLINGS T C J, AMBROSETTI L, et al. Herbivore induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1998, 87: 133– 142.
- [25] LOUGHRIN J H, POTTER D A, HAMILTON-KEMP T R. Volatile compounds induced by herbivory act as aggregation kairomones for the Japanese beetle (*Popillia japonica Newman*) [J]. Journal of Chemical Ecology, 1995, 21 (10): 1457– 1467.
- [26] TURLINGS T C J, BENREY B. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps [J]. Ecoscience, 1998, 5 (3): 321– 333.
- [27] 庞保平, 程家安. 植物体表与昆虫的关系 [J]. 生态学杂志, 1998, 17 (4): 52– 58.
- [28] PALANISWAMY P, BODNARYK R P. A wild Brassica from sicily provides trichome based resistance against flea beetles, *Phyllotreta crudiferae* (Goeze) (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. The Canadian Entomologist, 1994, 126: 1119– 1130.
- [29] 安新城, 任顺祥, 邱宝利. 烟粉虱对寄主植物叶背的定向行为 [J]. 昆虫知识, 2006, 43 (5): 631– 635.
- [30] 朱圣波. 黄曲条跳甲寄主选择性及其机理研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2001.
- [31] 钦俊德. 昆虫与植物的关系 [M]. 北京: 科学出版社, 1987.
- [32] MACLEAN P S, HYRES R A. Ovipositional preference of the alfalfa blotch leafminer (Diptera: Agromyzidae) among some simple and glandular-haired *Medicago* species [J]. Environmental Entomology, 1983, 12 (4): 1083– 1086.
- [33] VISSER J H. Host odor perception in phytophagous insects [J]. Annual Review of Entomology, 1986, 31: 121– 144.
- [34] NOTTINGHAM S F, HARDIE J, DAWSON G W. Behavioral and electrophysiological responses of aphids to host and nonhost plant volatiles [J]. Journal of Chemical Ecology, 1991, 17: 1231– 1242.
- [35] 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 [J]. 昆虫学报, 1994, 37 (2): 233– 249.
- [36] PRICE P W, BOUTON C E, GROSS P, et al. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11: 41– 65.
- [37] TURLINGS T C J, TUMLINSON J H, ELLER F L, et al. Larval damaged plants: Source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its hosts [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1991, 58: 75– 82.
- [38] READ D F, FEENY P P, ROOT R B. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* and hyperparasite *Charips brassicae* [J]. The Canadian Entomologist, 1970, 102: 1567– 1578.
- [39] 杨广, 尤民生, 魏辉. 菜蛾绒茧蜂对几种挥发性物质的定向行为 [J]. 植物保护学报, 2004, 31 (1): 109– 110.

- [40] 吴伟坚, 高泽正, 余金咏, 等. 嗅觉和视觉在中华微刺盲蝽对马缨丹定向行为中的作用 [J]. 应用生态学报, 2005, 16 (7): 1322–1325.
- [41] 严福顺, 阎云花, 张瑛, 等. 两种蚜茧蜂及其寄主蚜虫对大豆植株挥发性次生物质的触角电位反应 [J]. 昆虫学报, 2005, 48 (4): 509–513.
- [42] 郑许松, 徐红星, 俞晓平, 等. 缨小蜂对颜色的选择性和粘卡技术的应用研究 [J]. 华东昆虫学报, 2001, 10 (2): 96–100.
- [43] WACKERS F L, LEWIS W J. Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Cresson) [J]. Biological Control, 1994, 4: 105–112.
- [44] MCGREGOR R R, GILLESPIE D R, QUIRING D M J, et al. Potential use of *Dicyphus Hesperus* Knight (Heteroptera: Miridae) for biological control of pests of greenhouse tomatoes [J]. Biological Control, 1999, 16 (1): 104–110.
- [45] AGELOPOULOS N A, KELLER M A. Plant–natural enemy association in the tritrophic system *Cotesia rubecula* *Pieris rapae* Brassicaceae (Cruciferae), II, preference of *C. rubecula* for landing and searching [J]. Journal of Chemical Ecology, 1994, 20: 1735–1748.
- [46] 赵冬香. 茶树–假眼小绿叶蝉–蜘蛛间化学、物理通讯机制的研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2001.
- [47] CORTESERO A M, DE MORAES C M, STAPEL J O, et al. Comparisons and contrasts in host foraging strategies of two larval parasitoids with different degrees of host specificity [J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23 (6): 1589–1606.
- [48] POTTING R P J, VET L E M, DICKE M. Host microhabitat location by stemborer parasitoid *Cotesia flaviqes*: The role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles [J]. Journal of Chemical Ecology, 1995, 21: 525–539.
- [49] ALBORN H T, TURLING T C J, JONES T H, et al. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion [J]. Science, 1997, 276: 945–949.
- [50] TURLINGS T C J, TUMLINSON J H. Systemic release of chemical signals by herbivore injured corn [J]. Proceedings of National Academy Science of USA, 1992, 89: 8399–8402.
- [51] LORGHIN J H, MANUKIA N A, HEATH R R. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore injured cotton plants [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 1994, 91: 1836–1840.
- [52] TURLINGS T C J, LORGHIN J H, ALBORN P J, et al. How caterpillar damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps [J]. Proceedings of National Academy Science of USA, 1995, 92: 4169–4174.
- [53] VET L E M, DICKE M. Ecology of infochemicals used by natural enemies in a tritrophic context [J]. Annual Review of Entomology, 1992, 37: 141–172.
- [54] 姜永根, 程家安. 植物–植食性昆虫–天敌三营养层次的相互作用及其研究方法 [J]. 应用生态学报, 1997, 8 (3): 325–331.
- [55] HORIKOSHI M, TAKABAYASHI J, YANO S. *Cotesia glomerata* female wasps use fatty acids from plant herbivore complex in host searching [J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23 (6): 1505–1515.
- [56] NORDLUND D A, LEWIS W J, GUELDER J. Kairomones and their use for management of entomophagous insects: response of *Telenomus remus* to abdominal tips of *Sporodoptera frugiperda*. (z)-9-tetradecene-1-olacetate and (z)-9-tetradecene-1-ol [J]. Journal of Chemical Ecology, 1983, 9: 695–720.
- [57] BOO K S, CHUNG I B, HAN K S, et al. Responses of the lacewing *Chrysopa cognata* to pheromones of its aphid prey [J]. Journal of Chemical Ecology, 1998, 24: 631–643.
- [58] 姜永根. 信息化合物在稻虱缨小蜂寄主选择行为中的作用 [D]. 杭州: 浙江大学, 1999.
- [59] ELLER F, HEEATH R R. Factors affecting oviposition by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in an artificial substrate [J]. Journal of Economic Entomology, 1990, 83: 398–404.
- [60] 舒迎花, 刘志辉, 张古忍. 拟环纹豹蛛对白背飞虱的嗅觉反应 [J]. 蛛形学报, 2005, 14 (2): 122–125.
- [61] GRASSWITZ T R, PAINE T D. Kairomonal effect of an aphid cornicle secretion on *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Aphididae) [J]. Journal of Insect Behavior, 1992, 5: 447–457.
- [62] BATTAGLIA D, PENNACCHIO F, MARINCOLA G, et al. Cornicle secretion of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) as a contact kairomone for the parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. European Journal of Entomology, 1993, 90: 423–428.
- [63] PRICE P W. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: Interaction among three trophic levels // Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects (D. J. Boethel, R. D. Eikenbary eds) [M]. Wiley New York, 1986: 11–27.
- [64] VAN LENTEREN J C P, HULSPAS–JORDAAN M, LI Z H, et al. Leaf hairs, *Encarsia Formosa* and biological control of whitefly on cucumber [J]. Bull IOBC/WPRS, 1987, 2: 92–96.
- [65] KAISER L, PHAM–DELEGUE M H, BAKCHINE E, et al. Olfactory responses of *Trichogramma maidis* Pint, et Voeg. Effects of chemical cues and behavioral plasticity [J]. Journal of Insect Behavior, 1989, 2 (5): 701–712.

(责任编辑: 翁志辉)