

寄主植物-蚜虫-天敌三重营养关系的化学生态学研究进展

张 峰, 阚 炜, 张钟宁*

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要:综述了寄主植物-蚜虫-天敌三重营养关系的化学生态学研究。重点阐述了 3 个研究热点:① 植物挥发性物质在蚜虫及其天敌选择寄主行为过程中的作用;② 蚜虫信息素和蜜露对蚜虫天敌寄主选择行为的影响;③ 植物挥发性物质对蚜虫信息素作用的影响。对寄主植物-蚜虫-天敌三重营养关系的全面了解,将为蚜虫的综合治理提供新思维。

关键词:蚜虫;天敌;寄主植物;植物挥发性物质;蚜虫信息素;三重营养关系;寄主选择行为

Progress in chemical ecology of tritrophic interactions among host-plants, aphids and natural enemies

ZHANG Feng, KAN Wei, ZHANG Zhong-Ning (Institute of Zoology, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: This paper surveys the recent progress in the study on chemical ecology of tritrophic interactions among host-plants, aphids and natural enemies. The following aspects are included: (1) the role of plant volatiles in host selection behavior of aphids and its natural enemies, (2) the influences of aphid pheromones and its honeydew on host selection behavior of natural enemies, (3) relevance of plant volatiles with aphid pheromones. Understanding the tritrophic interactions of host-plants-aphids-natural enemies can provide the new ideas for aphid control.

Key words: aphids; natural enemies; host-plants; plant volatiles; aphid pheromones; tritrophic interaction; host selection behavior

文章编号:1000-0933(2001)07-1025-09 中图分类号:Q958.12, Q968.1, Q968.9 文献标识码:A

昆虫和植物从远古起就因营养、繁殖、保护、防卫、扩散等需要而发生了密切的关系,双方在所建立的关系中相互作用、彼此影响,相互选择、相互适应,经亿万年的演化而形成各种类型的关系^[1]。化学因素在昆虫与植物的协同进化过程中发挥重要作用。植物不仅为昆虫提供营养成分和居住场所,还提供了其它重要的物质或原料,包括激素、信息素和化学防御因素。昆虫则通过行为反应和解毒机制的演化和发展,克服和适应植物的化学防御因素^[1]。同时,植食性昆虫与植物的相互作用,也影响到作为第三营养层或更高营养层的天敌的种群和数量。正如 Price 等所说:植物不仅影响着第二营养层,对第三营养层也有影响;而且,昆虫与植物关系的研究,只有考虑到三个营养层的关系,才可能有深入的了解^[2]。长期以来,大多数昆虫-植物-天敌相互关系的研究集中于植物-植食性昆虫或植食性昆虫-天敌关系,很少涉及到 3 个或多个营养层的关系。但是,近 20a 来已扩展到三级或多级营养关系的研究^[3],如以蚜虫为中心的三重营养关系模式:大豆 *Glycines max*, 鼠李 *Rhamnus davurica*-大豆蚜 *Aphis glycines*-豆柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus fabarum*^[4]和茶树 *Camellia sinensis*-茶蚜 *Taxoptera aurantii*-天敌^[5];蚕豆 *Vicia faba*-豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum*-无网长

基金项目:国家重点基础研究发展规划(G2000016208)和北京市自然科学基金(6972013)资助项目

* 通讯作者

收稿日期:2000-07-29;修订日期:2000-10-30

作者简介:张 峰(1973~),男,山东日照人,博士,助理研究员。主要从事昆虫化学生态学研究。

管蚜茧蜂 *Aphidius ervi*^[6]等。

在植物-蚜虫-天敌三重营养关系模式系统中,蚜虫选择寄主植物和天敌(捕食者与寄生蜂)选择寄主蚜虫的行为、生理以及化学生态学机制是三重营养关系研究的一个重点。在异质环境中,昆虫对寄主的发现和利用有赖于嗅觉、味觉、视觉、机械感受和其它可能的信号;虽然化学物质并没有起支配作用,但是它们通常是重要的行为调节因子^[7]。植物挥发性物质和蚜虫信息素在三重营养关系中的作用已经成为三重营养关系化学生态学研究的重要内容,近年来,这方面研究的进展迅速。

1 植物挥发性物质对蚜虫和天敌行为的影响

植物挥发性物质是一类组成复杂的混合物,其成分是一些分子量在 100~200 的有机化学物质,包括烃类、醇类、醛类、酮类、酯类、有机酸、含氮化合物以及有机硫化合物等^[8]。植物挥发性物质在植物、植食性昆虫和天敌三重营养关系中起关键作用,参与植食性昆虫和自然天敌行为的调控^[9],特别是在植食性昆虫选择寄主植物和天敌栖境选择、寄主寻找过程中,昆虫对植物挥发性物质的嗅觉反应是其寄主定位的重要步骤^[10~13]。

1.1 植物挥发性物质在蚜虫选择寄主植物中的作用

早期的许多研究工作认为蚜虫寻找寄主植物是通过视觉随机降落而非化学气味信息^[4,14~16],黄色对许多迁飞降落的蚜虫有引诱作用^[17,18]。但是,许多种蚜虫在无亲缘关系的原生和次生寄主植物之间转移,如果寄主较专一的蚜虫不利用嗅觉线索而仅随机降落在正确的食料植物上是难以解释的^[19]。越来越多的实验已证明嗅觉在蚜虫降落前寻找寄主植物的过程中起非常重要的作用^[20~22]。蚜虫触角对植物挥发性物质的嗅觉反应是植物挥发性物质能否发挥作用的生理基础,电生理试验结果表明蚜虫触角上确实存在感受植物挥发性物质的嗅觉器官^[19,23~35]。

室内行为学研究证明了蚜虫对寄主植物气味的正趋向反应^[22]。嗅觉仪行为试验表明甜菜蚜 *Aphis fabae* 对寄主植物气味有行为反应^[36];夏寄主植物蚕豆能够引诱在一种线形轨迹嗅觉仪中行走的甜菜蚜有翅孤雌蚜和无翅孤雌蚜^[28]。棉蚜 *Aphis gossypii* 受其寄主植物西葫芦 *Cucurbita pepo* 和山牵牛 *Thunbergia laurifolia* 的吸引,而对非寄主植物马缨丹 *Lantana camara* 则表现为躲避^[37]。在运动补偿仪中,茶蔗隐瘤蚜 *Cryptomyzus korschelti* 无翅型表现为逆风趋向夏寄主植物林地水苏 *Stachys sylvatica* 的气味,而且蚜虫在寄主植物气味中逆风爬行的时间和距离明显长于在干净空气或非寄主植物丘陵水苏 *S. tuberosum* 气味中的反应^[38]。夏季有翅型甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 也能够被寄主植物释放的挥发性物质吸引^[28,39]。在四臂嗅觉仪中,大豆蚜 *A. glycines* 有翅和无翅孤雌生殖蚜为其寄主植物大豆叶和鼠李叶气味所引诱,而非寄主植物棉花叶和黄瓜叶气味处于中性,丝瓜叶和南瓜叶气味具有明显的排斥作用;另外,非寄主植物气味可以遮蔽寄主植物气味的引诱作用^[23]。小麦 *Triticum aestivum* L. cv. Ciko 和燕麦 *Avena sativa* L. cv. Nahuén 幼苗释放的挥发性物质能够引诱无翅型和有翅型的禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*,具有引诱作用的挥发性物质主要为绿叶气味组分和醛类^[40];禾谷缢管蚜雌性母和雄蚜被其冬寄主稠李 *Prunus padus* 吸引,而非寄主植物欧洲酸樱桃 *P. cerasus* 和覆盆子 *Rubus idaei* 无此作用^[41]。在四臂嗅觉仪中,忽布疣蚜 *Phorodon humuli* 雄蚜对冬寄主红叶李 *P. cerasiferad* 的叶片和嫩枝以及树皮的乙醚提取物有正趋向反应^[42]。室内选择试验表明,桃蚜 *Myzus persicae* 雄蚜喜欢选择并定居在桃嫩枝上,而且在苹果嫩枝上喷洒桃芽水浸液后能诱集更多的雄蚜降落其上^[43]。

部分田间试验也反映了植物挥发性物质在蚜虫寄主定位中的作用。以苯甲醛和黑芥子硫苷酸钾为引诱剂的水盆诱捕器,在田间分别诱到了禾谷缢管蚜雌性母和甘蓝蚜夏季迁飞蚜^[44]。在田间,香芹酮引诱埃及二尾蚜 *Cavariella aegopodii* 降落,且其引诱作用因里那醇的存在而减小^[45]。在距蛇麻草园 20m 处放置的以红叶李树皮的乙醚提取物为引诱剂的水盆诱捕器,诱到的忽布疣蚜雄蚜的数目明显多于对照诱捕器^[42]。

大多数蚜虫具有群居的生活习性,虫害诱导的植物挥发性物质(Herbivore-Induced Volatiles, HIV)对蚜虫的作用尚不明确,可能作为调节蚜虫种群密度的信息素。利用四臂嗅觉仪进行的行为试验表明,忽布疣蚜春迁蚜对未受蚜害的正常忽布叶有正反应,但更趋向于选择已受蚜害的忽布叶;具有电生理反应的挥发性物质为顺-2-己烯醛、 β -石竹烯和水杨酸甲酯,顺-2-己烯醛、 β -石竹烯起聚集信息素的作用,而水杨酸甲

酯可能具有驱散蚜虫聚居的功能^[30]。相反,甜菜蚜有翅孤雌蚜和无翅孤雌蚜对健康的寄主植物有反应,而对受蚜害的寄主植物没有反应^[28]。健康小麦幼苗释放的挥发性物质对无翅型禾谷缢管蚜具有引诱作用,受严重蚜害的小麦幼苗释放的 HIV 具排斥作用^[46,47]。室内和田间试验证明,经棉贪夜蛾 *Spodoptera littoralis* 口腔分泌物处理的玉米 *Z. mays* L. 植株释放的挥发性物质对玉米缢管蚜 *R. maidis* 有明显地驱避作用^[48];其中诱导的植物挥发性物质,如里那醇和水杨酸甲酯,分别有驱拒埃二尾蚜^[45]和甜菜蚜^[49,50]的报道。蚜虫受 HIV 驱避的现象,可能是由于 HIV 的存在包含了如下信息:植物产生有毒物质;植物上存在竞争者;吸引来寄生蜂和捕食者^[48]。

不同种蚜虫对植物挥发物的嗅觉感受和行为反应有所不同。桃蚜触角对醇类的敏感性比对相应的醛类要高^[4],而麦长管蚜 *Sitobion avenae* 有翅型^[25]和大豆蚜^[4]对醛类的敏感性高于相应的醇类。4 种不同生活周期和寄主专一性的蚜虫,蚕豆修尾蚜 *Megoura viciae*、甜菜蚜、桃蚜和甘蓝蚜,对植物挥发性物质的 EAG 反应特征有不同程度的差异;这种对植物特异性挥发组分的差异有助于蚜虫通过嗅觉鉴别寄主植物和非寄主植物^[35]。尽管不同蚜虫种类的触角感受植物挥发性物质的 EAG 反应存在种的特异性^[51],但种属关系相近的蚜虫的嗅觉反应谱也有相似之处,如麦长管蚜和麦无网蚜 *Metopolophium dirhodum*;这是因为蚜虫的嗅觉敏感性不仅与其植物气味感受的生态学意义相关而且与其进化历史有关系^[33]。3-丁烯异硫氰酸酯对甘蓝蚜和萝卜蚜 *Lipaphis erysimi* 有引诱作用,而对甜菜蚜有驱避作用^[28]。埃二尾蚜对里那醇没有反应^[45],但里那醇能够引起莴苣蚜 *Nasonovia ribis-nigri* 触角上第五节原生感觉圈嗅觉细胞的神经生理冲动^[19]。

同一种蚜虫,不同的蚜型对植物挥发物的嗅觉感受和行为反应也有异同。大豆蚜不同型对 39 种植物挥发性成分的 EAG 反应有差异,如以顺-3-己烯-1-醇为例,春迁蚜的 EAG 反应值最低,雌性蚜和无翅孤雌生殖蚜反应较高,有翅孤雌生殖蚜和雌性母的反应中等且二者无差异^[4]。有翅型茶蚜对自然茶梢挥发物、顺-3-己烯-1-醇、反-2-己烯醛和芳樟醇等挥发性组分的 EAG 反应强于无翅型^[5]。莴苣蚜有翅型和无翅型对己醇和顺-3-己烯-1-醇具有不同的触角电位活性^[19]。麦长管蚜有翅蚜对 C₆ 醇、C₇ 醇、绿叶气味和苯甲醛的 EAG 反应值明显高于无翅蚜的 EAG 反应值^[25]。甜菜蚜有翅孤雌蚜和雌性母对 35 种植物挥发物组分和寄主植物叶片提取物的 EAG 反应是一致的^[34],但在线形轨迹嗅觉仪中,寄主植物叶片提取物吸引有翅孤雌蚜而不吸引雌性母^[28]。麦长管蚜和草莓谷网蚜雌性母在嗅觉仪中受寄主植物气味的引诱而产生正趋向反应,但此二种的雄蚜不产生反应^[52]。禾谷缢管蚜无翅型和有翅型对寄主植物挥发性物质的敏感性有所不同,无翅蚜受 11 种寄主植物气味组分引诱,而有翅蚜只受 4 种气味组分引诱^[40]。蚜虫各型的嗅觉专一性可能与各蚜型在寄主上的迁移方式有关^[40]。

1.2 植物挥发性物质在天敌寻找蚜虫过程中的作用

天敌搜寻食物的行为依赖于来自不同营养阶层上的信息,如植食性昆虫(第二营养层)及其寄主植物(第一营养层),而且化学信息起重要作用^[2,53]。在天敌选择寄主的过程中起作用的化学信息来自于寄主昆虫、食料植物或两者的相互作用,以及与寄主昆虫有联系的其它生物^[53~56]。其中,来自寄主植物的化学信息非常重要^[53]。

利用 Y 型嗅觉仪进行的行为学研究表明蚜虫天敌受植物气味的引诱。十字花科植物叶片的气味可引诱菜蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae*,起作用的主要活性物质为异硫氰酸烯丙酯^[57]。乌兹别克蚜茧蜂 *Aphidius uzbekistanicus* 和无网长管蚜茧蜂 *A. ervi* 都对寄主植物气味产生反应^[58],但茶足柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus testaceipes* 只有雌蜂才对植物气味产生反应^[59,60]。Wickremasinghe 和 Van Emden (1992)^[61]发现:无网长管蚜茧蜂, *Trioxys* sp., *Praon* sp., 金黄蚜小蜂 *Aphelinus flavus*, 豆柄瘤蚜茧蜂和缢管蚜蚜茧蜂 *A. rhopalosiphii* 的雌成蜂都对植物气味有正反应,且该反应大于对寄生蚜虫气味、蚜虫蜜露或二者结合的反应;但是,植物和蚜虫同时存在时诱导寄生蜂产生的反应最强烈。在嗅觉仪内,缢管蚜蚜茧蜂对小麦挥发物组分顺-3-乙酸己烯酯、顺-3-己烯-1-醇和反-2-己烯醛有较强的正趋向反应^[61]。

植物和蚜虫同时存在时诱导寄生蜂产生的反应最强烈^[61],可能是由于虫害诱导的植物挥发性物质(HIV)在起作用,天敌利用 HIV 搜寻食物可以更好地解决天敌寻找寄主的“可信性-可检测性”问题^[53]。植

物信息被天敌利用的价值很大程度上取决于植物受植食性昆虫危害的程度^[53],因为受植食性昆虫危害后的植物能够释放大量的植物挥发性物质^[62,63]。菜蚜茧蜂对正常小麦和甘蓝叶片的气味没有反应,但对俄罗斯麦蚜 *Diuraphis noxia*、甘蓝蚜、俄罗斯麦蚜和小麦、甘蓝蚜和甘蓝、蚜害小麦或蚜害甘蓝等的气味有较强烈的行为反应^[64]。中华草蛉 *Chrysopa sinica*、蚜茧蜂 *Aphidius* sp.、七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 和异色瓢虫 *Leis axyridis* 都显著地趋向蚜害茶梢或茶蚜和蚜害茶梢,但对正常茶梢的趋向性很弱^[5]。风洞行为测定试验表明,无网长管蚜茧蜂雌蜂对正常蚕豆植物反应微弱而对豌豆蚜取食或危害后的植物有强烈的飞行定向反应^[65~70]。无网长管蚜茧蜂雌蜂不仅能够区分受害植株与未受害植株的气味,而且能够鉴别寄主昆虫危害植物产生的 HIV 与非寄主昆虫诱导的 HIV^[65,67]。因此,HIV 是天敌搜寻食物行为的过程中赖以利用的一重要化学线索^[6]。

对于蚜害诱导的植物挥发性物质^[67,70],Turlings 等^[71]进行的研究得出了不同的结论:玉米受玉米茎管蚜危害后没有诱导释放出可检测到的挥发物。这或许是由于蚜虫没有伤害到植物细胞而不能诱发植物的反应,另外,也可能是玉米茎管蚜-玉米的相互作用模式不同于其他蚜虫-植物的相互作用。而且,蚜虫的天敌也可能利用一些其他线索,如蚜虫性信息素^[72],蚜虫携带传播的病毒和真菌的气味或诱导植物产生的气味等^[71],视觉刺激等^[6,73,74]。

2 蚜虫信息素和蜜露对蚜虫天敌行为的影响

蚜虫信息素不仅包括蚜虫种内进行化学通讯的化学物质,如性信息素和报警信息素,也包括在种间传递化学信息的种间信息素。蚜虫信息素能否引起植物产生反应还未见任何报道,尽管昆虫信息素被释放到空中后,任何与之相遇的生物都是可能的利用者且任何一种信息素可能会影响多重营养系统中的多个相互作用^[3,75]。因此,寄主植物可能利用植食性昆虫信息素为线索进行其防御反应。另外,已有部分研究结果表明化学信息可在植物个体内和个体间进行传递^[76~78]。

2.1 蚜虫性信息素对蚜虫天敌的引诱作用

大多数蚜虫的性信息素是由(-)-(1R, 4aS, 7S, 7aR)-荆芥醇和(-)-(4aS, 7S, 7aR)-荆芥内酯这两种成分以不同的比例组成^[22],只有忽布疣蚜的性信息素是由(1R, 4aR, 7S, 7aR)-荆芥醇和(1S, 4aR, 7S, 7aR)-荆芥醇两种立体异构体组成的混合物^[42]。Dawson 等^[72]认为蚜虫性信息素可作为利他素引诱捕食者和寄生蜂。Boo 等^[79]利用 Y 型嗅觉仪行为测定和田间水盆诱捕法,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到大量的外茧蜂属 *Praon* 的雌性蚜茧蜂^[80~83]和菜蚜茧蜂^[83]。室内生测和田间植物诱捕试验结果表明,翼蚜外茧蜂 *Praon volucre* 受荆芥内酯的引诱,且只有雌性蚜茧蜂有反应^[84~86]。尽管荆芥内酯在田间没有诱捕到无网长管蚜茧蜂,但其在风洞中对荆芥内酯有逆风定向反应^[86]。

2.2 蚜虫腹管分泌物对蚜虫天敌的作用

当受到捕食者或寄生蜂攻击时,蚜虫会从腹管中分泌出使周围蚜虫逃散的一些物质,即蚜虫报警信息素,[反]- β -法尼烯(EBF)是多种蚜虫报警信息素的主要成分^[22]。在蚜虫共栖的种类中,蚜虫报警信息素相当于一种利己信息素^[87],待从蚂蚁能够感受报警信息素并迅速搜寻和攻击向蚜虫近犯的捕食者^[88]。另外,捕食者和寄生蜂可能会利用蚜虫报警信息素作为寻找寄主的化学线索^[22]。但是,至今没有证实蚜虫报警信息素对捕食者的引诱作用^[79,89],只有少量关于蚜虫寄生蜂的报道。豆柄瘤蚜茧蜂对[反]- β -法尼烯具有一定的嗅觉反应^[4];无网长管蚜茧蜂对豌豆蚜寄主植物蚕豆所释放的[反]- β -法尼烯不仅具有 EAG 反应,而且在风洞中有定向反应^[67]。

除[反]- β -法尼烯以外,蚜虫腹管分泌物中还含有其它非报警信息素成分,如甘油三酯是多种蚜虫腹管分泌物中的非挥发性主要成分^[90,91]。蚜虫腹管分泌物可作为一种接触性利他素:茶足柄瘤蚜茧蜂对禾谷茎管蚜的腹管分泌物有行为反应^[92],豌豆蚜的腹管分泌物能够引诱无网长管蚜茧蜂的产卵行为反应^[93]。

2.3 蚜虫气味及蜜露对天敌的引诱作用

蚜虫本身气味对寄生蜂的引诱作用已有报道,如乌兹别克蚜茧蜂^[58]和无网长管蚜茧蜂^[58,61],茶足柄瘤蚜茧蜂^[59],金黄蚜小蜂,豆柄瘤蚜茧蜂和茎管蚜蚜茧蜂^[61],菜蚜茧蜂^[57,64]等。行为测定和 EAG 反应记录表

明,中华草蛉和七星瓢虫对茶蚜体表正己烷、乙醚漂洗物有反应^[5]。化学分析发现茶蚜体表漂洗物除含有挥发性较强的苯甲醛和芳樟醇之外,大多数组分都是挥发性很弱的 C₁₁、C₂₀、C₁₇ 和 C₁₄ 等烷烃和杂环化合物,而且对 Y 形嗅觉仪中的天敌的引诱活性较差,因此茶蚜体表漂洗物可能作为天敌的近距离定向线索^[5]。

蜜露是蚜虫的排泄物,水是其主要成分,占 89.0%~93.5%;干物质只占 6.5%~11.0%,主要是碳水化合物和氨基酸^[17]。蜜露在蚜虫共栖关系中起重要作用,一方面,蚜虫可排出蜜露供蚁取食;另一方面,蚜虫受蚁访既可排除其环境污染,又可增进蚜虫的取食力和繁殖力,有时还受蚂蚁的保护^[17]。但是,许多种姬蜂、寄生蜂、瓢虫、花蝽和食蚜蝇等天敌昆虫也取食蜜露^[17],而且天敌还可利用蜜露作为接触性利他素搜寻寄主^[5,94~99]。麦长管蚜蜜露可以促使七星瓢虫幼虫搜索时间延长,搜索范围扩大^[95]。与此相似,马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae*^[94] 和茶蚜^[5] 的蜜露也分别促使黑足蚜茧蜂 *A. nigripes* 和中华草蛉、七星瓢虫及异色瓢虫的搜索时间延长,并且影响天敌的运动行为:转动角度和频度增大,搜索速度减慢。菜蚜茧蜂利用甘蓝蚜的蜜露来判断将要取食的蚜虫种群的数目^[99]。吡啶-3-乙醛是已鉴定出的蚜虫蜜露的挥发性组分之一^[100],可引诱普通草蛉 *Chrysopa carnea*^[100] 和缢管蚜蚜茧蜂^[61]。另外,蚜虫蜜露还有刺激食蚜蝇类昆虫产卵的作用^[101,102]。

3 植物挥发性物质对蚜虫信息素作用的影响

任何植物挥发性物质与信息素作为信息化学物质被释放到环境中,并不是孤立的,而且被接受者必须感知、判断和整合这些化学信号从而作出反应^[103]。因此,植物挥发性物质与昆虫信息素协同对昆虫行为起调控作用,可增强昆虫对性、聚集、示踪和报警等信息素的反应^[11,103,104]。

蚜虫性信息素在进化上较为保守,多种蚜虫的性信息素的组成成分相同,仅仅比例不同,有可能导致种间交配行为^[22,105]。行为测定发现,正在释放性信息素的一种雌性蚜可吸引多种雄蚜^[105,106]。蚕豆修尾蚜的求偶雌蚜能够激起豌豆蚜雄蚜试图与之交配^[107]。尽管田间试验证明蚜虫性信息素的种特异性比过去所认为的要专一得多^[42,108,109],蚜虫的种特异性交配可能还是依赖于时间和空间上的隔离,寄主植物的作用可能很重要;特别是那些原生寄主单一的侨迁式蚜虫,雌性蚜无翅,其定居点依赖于雌性母选择寄主植物后所产幼蚜的位置习惯,因此性信息素种特异性的演化就不是太有必要^[107]。忽布疣蚜雄蚜不仅对冬寄主红叶李的气味有反应,而且其对性信息素的反应可以因加入红叶李挥发性物质而得到显著加强^[42]。稠李挥发性物质及其主要成分苯甲醛本身对禾谷缢管蚜没有引诱作用,但能够增强性信息素的引诱作用^[110],而一般绿叶气味(反)-2-己醛对性信息素的引诱活性没有影响^[111]。这些试验结果表明,在一些种类的蚜虫中,植物挥发性物质和性信息素的协同作用能够促进雄蚜交配选择过程,并有利于种特异性交配选择从而实现种间隔离^[110]。但是,也有一些种类蚜虫不利用这种策略。甘蓝蚜雄蚜对寄主植物气味反应很弱甚至于无^[39]。冬寄主植物红醋栗 *Ribes rubrum* 气味不吸引隐瘤蚜属 *Cryptomyzus* 雄蚜,也不能增强性信息素的活性^[109]。

植物中普遍存在[反]- β -法尼烯。尽管忽布中含有相对高浓度的 EBF,但依然被忽布疣蚜取食,因为忽布挥发性物质中所含的(-)- β -石竹烯能够抑制 EBF 的报警活性^[112]。对某些蚜虫而言,植物挥发性物质能够增强 EBF 的报警反应^[26]。萝卜蚜对单独的 EBF 不起反应,只对腹管分泌物起反应^[113]。进一步的研究发现,萝卜蚜腹管分泌物中存在其它一些挥发性物质:异硫氰酸烯丙酯、异硫氰酸-2-丁基酯和异硫氰酸-3-丁基酯,它们的存在使得萝卜蚜对 EBF 有报警反应^[26]。而且,在加入寄主植物挥发性物质后,EBF 对萝卜蚜^[26] 和甜菜蚜^[114] 的报警活性加强,但似乎对桃蚜影响不大^[114]。

天敌昆虫搜寻猎物时对信息素的利用取决于两个因素:信息素的可检测性与可信性^[53]。显然,直接来自蚜虫的信息素是暗示蚜虫存在的最可靠线索,但除蚜虫性信息素以外,蚜虫气味、蜜露及腹管分泌物的量微,难以在远距离范围内被检测到。寄主植物挥发性物质的可检测性较高,但可信性较差。虽然 HIV 将植物与昆虫的信息有效地结合起来,较好地解决了“可检测性—可信性”问题,但有的蚜害不能诱导产生 HIV^[77]。因此,可以推测在蚜虫天敌搜寻寄主的过程中,植物挥发性物质(包括 HIV)与蚜虫性信息素作为远距离线索协同起作用;随着天敌与蚜虫距离的缩短,植物挥发性物质的重要性下降,蚜虫气味、蜜露及腹

管分泌物作为近距离线索而发挥重要作用。

4 结语

本研究进展只讨论了有关植物挥发性物质和蚜虫信息素,有关植物物理防御以及植物非挥发性次生代谢物方面已有综述涉及^[21,22,115]。需要指出的是,关于三重关系研究的热点——昆虫的寄主寻找行为的研究存在这样的问题:只探索化学物质对行为的影响而忽略了其它潜在引诱因素^[7]。诚然,有需要单独弄清化学物质对昆虫行为的影响,但更进一步的研究应该掺进其它有关因素,如蚜虫性信息素与视觉的互相作用^[116]。这样才能全面了解昆虫如何利用和整合所有外界信息寻找寄主,并能判断化学信息的具体重要程度。正如 Bell 和 Cardé(1984)^[7]所言:正在发展着的化学生态学领域有可能会使对昆虫有用的通过视觉和听觉感受的其它大量信息被忽视或掩盖;化学生态学作为一门学科,不应该使自己与视觉生态学和听觉生态学隔离开来。

植物-蚜虫-天敌三重营养关系的深入研究,将深刻揭示植物防御的机理,蚜虫食性选择、演化和行为生理,天敌寄主选择行为和昆虫-植物协同进化;将不仅为蚜虫综合防治提供新的理论基础,而且提供新方法、新途径。植物化学防御机理的研究有助于通过植物遗传育种或基因工程进行抗性育种,培育新的抗蚜品种^[117]。蚜虫对寄主植物气味的引诱反应可以被非寄主植物气味的加入所打破^[23],蚜虫对某些非寄主植物可表现驱避反应^[37],这就为农田生态系统中的间作套种防治蚜虫提供了理论依据。植物挥发性物质与蚜虫性信息素的协同作用^[42,110],为进一步开发更有效的性信息素诱捕器奠定基础^[104]。信息素在天敌寄主选择行为中作用的阐释,为蚜虫生物防治提供新的思路:田间喷洒利他素,提高天敌的捕食率或寄生率;冬季在蚜害田附近的植物上喷洒蚜虫性信息素引诱寄生蜂,保护寄生蜂越冬,使得来年春季寄生蜂能够同步控制蚜虫的大发生^[6];人工合成蜜露来吸引和饲养食蚜昆虫等。这些方面还需做更多的基础和应用的工作。

参考文献

- [1] 钦俊德. 昆虫与植物的关系——论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京:科学出版社,1987.
- [2] Price P W, Bouton C E, Gross P, *et al.* Interactions among three trophic levels: influence of plant interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, 11:41~65.
- [3] Schoonhoven L M. After the Verschaffelt-Dethier era: the insect-plant field comes of age. *Entomol. Exp. Appl.*, 1996, 80:1~5.
- [4] 杜永均. 大豆蚜选择寄主植物的行为生理——植物挥发性次生物质在大豆蚜、寄主植物和自然天敌三重关系中的作用. 博士学位论文,浙江农业大学,杭州,1992.
- [5] 韩宝瑜. 茶树-茶蚜-捕食、寄生性天敌间定位、取食的物理、化学通讯机制. 博士学位论文,中国农业科学院研究生院、茶叶研究所,1999.
- [6] Powell W, Pennacchio F, Poppy G M, *et al.* Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Biol. Control*, 1998, 11:104~112.
- [7] Bell W J & Cardé R T 编. 黄新培, 管致和译. 昆虫化学生态学. 北京:北京农业大学出版社, 1990.
- [8] Hsiao T H. Feeding behavior. In: F. A. Kerkut and L. I. Gilbert, eds. *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press, New York, 1985 9:471~512.
- [9] Vinson S B, Elzen G W, Williams H J. The influence of volatile plant allelochemicals on the third trophic level (Parasitoids) and their herbivorous hosts. In: Labeyrie, V., Fabres, G., Lachaise, D. eds. *Insects-Plants*. 1986, 109~114.
- [10] Visser J H. Host odor perception in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 1986, 31: 121~144.
- [11] 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, 37:233~250.
- [12] Vinson S B. The behavior of parasitoids. In: F. A. Kerkut and L. I. Gilbert, eds. *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press, New York, 1985, 9:417~469.
- [13] 侯照远, 严福顺. 寄生蜂寄主选择行为研究进展. *昆虫学报*, 1997, 40:94~107.
- [14] Kennedy J S, Booth C O and Kershaw W J S. Host finding by aphids in the field. I. Gynoparae of *Myzus persicae* (Sulzer). *Ann. Appl. Biol.*, 1959, 47: 410~423.
- [15] Kennedy J S, Booth C O and Kershaw W J S. Host finding by aphids in the field. II. *Aphis fabae* Scop. (gynoparae) and *Brevicoryne brassicae* L.; with a re-appraisal of the role of host-finding behaviour in virus spread. *Ann. Appl. Biol.*, 1959, 47: 424~444.
- [16] Müller H J. The behaviour of *Aphis fabae* in selecting its host plants, especially different varieties of *Vicia faba*. *Entomol. Exp. Appl.*, 1958, 1: 66~72.
- [17] 张广学, 钟铁森. 中国经济昆虫志 第二十五册, 同翅目, 蚜虫类(一). 北京:科学出版社, 1983. 1~387.
- [18] Kring J B. Flight behavior of aphids. *Annu. Rev. Entomol.*, 1972, 17: 461~492.
- [19] Bromley A K and Anderson M. An electrophysiological study of olfaction in the aphid *Nasonovia ribis-nigri*. *Ent. Exp. Appl.*, 1982, 32: 101~110.
- [20] Blackman R L. Specificity in aphid-plant genetic interactions; with particular attention to the role of the alate colonizer. In: R. K. and Eikenbary, R. D. eds. *Aphid-plant genotype interactions*. Campbell 1990. 251~274. Else-

- vier.
- [21] Niemeyer H M. The role of secondary plant compounds in aphid-host interactions. In: Campbell, R. K. and Eikenbary, R. D. eds. *Aphid-plant genotype interactions*, 1990, 187~206. Elsevier.
 - [22] Pickett J A, Wadhams L J, Woodcock C M, et al. The chemical ecology of aphids. *Annu. Rev. Entomol.*, 1992, 37: 67~90.
 - [23] 杜永均, 严福顺, 韩心丽, 等. 大豆蚜嗅觉在选择寄主植物中的作用. *昆虫学报*, 1994, 37(4): 385~392.
 - [24] 杜永均, 严福顺, 唐 觉. 大豆蚜触角嗅觉感器结构及其功能. *昆虫学报*, 1995, 38(1): 1~7.
 - [25] Yan F-S and Visser J H. Electrophysiological responses of the cereal aphid *Sitobion avenae* to plant volatile compounds. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships, Wageningen*. 1982, 387~388.
 - [26] Dawson G W, Griffiths D C, Pickett J A, et al. Plant-derived synergists of alarm pheromone from turnip aphid, *Lipaphis (Hyadaphis) erysimi* (Homoptera, aphididae). *J. Chem. Ecol.*, 1987, 13: 1663~1671.
 - [27] Wadhams L J. The use of coupled gas chromatography; electrophysiological techniques in the identification of insect pheromones. In: Eds. A. R. McCaffery and I. D. Wilson. *Chromatography and isolation of insect hormones and pheromones* Plenum Press, New York/London. 1990 289~298.
 - [28] Nottingham S F, Hardie J, Dawson G W, et al. Behavioral and electrophysiological responses of aphids to host and nonhost plant volatiles. *J. Chem. Ecol.*, 1991, 17: 1231~1242.
 - [29] Van Giessen W A, Petersson J K and Barnett O W. Electroantennogram responses of aphids to plant volatiles and alarm pheromone. In: Eds. Menken, S. J. B., Visser, J. H., and Harrewijn P. *Proc. 8th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*, 1992. 117~118. Kluwer Academic Publ. Dordrecht.
 - [30] Campbell C A M, Pettersson J, Pickett J A, et al. Spring migration of damson-hop aphid, *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae), and summer host plant-derived semiochemicals released on feeding. *J. Chem. Ecol.*, 1993, 19: 1569~1576.
 - [31] Visser J H and Piron P G M. Perception of plant odour components by the vetch aphid *Megoura viciae*; shape characteristics of electroantennogram responses. *Proceedings of the section Experimental and Applied Entomology, Netherlands Entomological Society Amsterdam*, 1994, 5: 85~90.
 - [32] Visser J H and Piron P G M. Olfactory antennal responses to plant volatiles in apterous virginoparae of the vetch aphid *Megoura viciae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 1995, 77: 34~46.
 - [33] Visser J H and Yan F-S. Electroantennogram responses of the grain aphids *Sitobion avenae* (F.) and *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (Hom., Aphididae) to plant odour components. *J. Appl. Ent.*, 1995, 119: 539~542.
 - [34] Hardie J, Visser J H and Piron P G M. Peripheral odour perception by adult aphid forms with the same genotype but different host-plant preferences. *J. Insect Physiol.*, 1995, 41: 91~97.
 - [35] Visser J H, Piron P G M and Hardie J. The aphids' peripheral perception of plant volatiles. *Entomol. Exp. Appl.*, 1996, 80: 35~38.
 - [36] Alikhan M A. The experimental study of the chemotactic basis of host-specificity in a phytophagous insect, *Aphis fabae* Scop. (Aphididae; Homoptera). *Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska Lublin Sect. C*, 1960, 15: 117~157.
 - [37] Pospisil J. Olfactory orientation of certain phytophagous insects in Cuba. *Acta Entomol. Bohemoslov.*, 1972, 69: 7~17.
 - [38] Visser J H and Taanman J W. Odour-conditioned anemotaxis of apterous aphids (*Cryptomyzus korschelti*) in response to host plants. *Physiol. Entomol.*, 1987, 12: 473~479.
 - [39] Pettersson, J. Olfactory reactions of *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hom.; Aph.). *Swed. J. Agric. Res.*, 1973, 3: 95~103.
 - [40] Quiroz A and Niemeyer H M. Olfactometer-assessed responses of aphid *Rhopalosiphum padi* to wheat and oat volatiles. *J. Chem. Ecol.*, 1998, 24: 113~124.
 - [41] Pettersson J. Studies on *Rhopalosiphum padi* (L.). I. Laboratory studies on olfactometric responses to the winter host *Prunus padus* L. *Lantbrukshögsk. Ann.*, 1970, 36: 381~399.
 - [42] Campbell C A M, Dawson G W, Griffiths D C, et al. Sex attractant pheromone of damson-hop aphid *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae). *J. Chem. Ecol.*, 1990, 12: 3455~3465.
 - [43] Tamaki G, Butt B A and Landis B J. Arrest and aggregation of male *Myzus persicae* (Hemiptera; Aphididae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1970, 63: 955~960.
 - [44] Pettersson J. Aphids and host plant communication. *Symp. Bot. Uppsala*, 1979, 22: 107~113.
 - [45] Chapman R F, Bernays E A and Simpson S J. Attraction and repulsion of the aphid, *Cavariella aegopodii*, by plant odors. *J. Chem. Ecol.*, 1981, 7: 881~888.
 - [46] Quiroz A, Pettersson J, Pickett J A, et al. Semiochemicals mediating spacing behavior of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* feeding on cereals. *J. Chem. Ecol.*, 1997, 23: 2599~2607.
 - [47] Quiroz A and Niemeyer H M. Activity of enantiomers of sulcatol on apterae of *Rhopalosiphum padi*. *J. Chem. Ecol.*, 1998, 24: 361~370.
 - [48] Bernasconi M L, Turlings T C J, Ambrosetti L, et al. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 1998, 87: 133~142.
 - [49] Hardie J, Isaacs R, Pickett J A, et al. Methyl salicylate and (-)-(1R,5S)-myrtenal are plant-derived repellents for black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. (Homoptera: Aphididae). *J. Chem. Ecol.*, 1994, 20: 2847~2855.
 - [50] Pettersson J, Pickett J A, Pye B J, et al. Winter host component reduces colonization by bird-cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae), and other aphids in cereal fields. *J. Chem. Ecol.*, 1994, 20: 2565~2574.
 - [51] Park K C and Hardie J. An improved aphid electroantennogram. *J. Insect Physiol.*, 1998, 44: 919~928.
 - [52] Lilley R and Hardie J. Cereal aphid responses to sex pheromones and host-plant odours in the laboratory. *Physiol. Entomol.*, 1996, 21: 304~308.
 - [53] Vet L E M and Dicke M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. En-*

- tomol., 1992, 37: 141~172.
- [54] Lewis W J and Martin W R Jr. Semiochemicals for use with parasitoids: Status and future. *J. Chem. Ecol.*, 1990, 16: 3067~3089.
- [55] Tumlinson J H, Lewis W J and Vet L E M. How parasitic wasps find their hosts. *Sci. Am.*, 1993, 268: 100~106.
- [56] Vet L E M. From chemical to population ecology: Infochemical use in an evolutionary context. *J. Chem. Ecol.*, 1999, 25: 31~49.
- [57] Read D P, Feeny P P and Root R B. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charipe brassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Can. Entomol.*, 1970, 102: 1567~1578.
- [58] Powell W and Zhang Z-L. The reactions of two cereal aphid parasitoids, *Aphidius uzbeckistanicus* and *A. ervi* to host aphids and their food plants. *Physiol. Entomol.*, 1983, 8: 439~443.
- [59] Schuster D J and Starks K J. Response of *Lysiphlebus testaceipes* in an olfactometer to a host and a non-host insect and to plants. *Environ. Entomol.*, 1974, 3: 1034~1035.
- [60] Schuster D J and Starks K J. Preference of *Lysiphlebus testaceipes* for greenbug resistant and susceptible small grain species. *Environ. Entomol.*, 1975, 4: 887~888.
- [61] Wickremasinghe M G V and Van Emden H F. Reactions of adult female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosiphii*, to volatile cues from the host plants of their aphid prey. *Physiol. Entomol.*, 1992, 17: 297~304.
- [62] Dicke M, Sabelis M W. Dose it pay plants to advertize for bodyguards? Towards a cost-benefit analysis of induced synomone production. In: H. Lambers, M. L. Cambridge, H. Konings, T. L. Pons, eds. *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*, The Hague, SPB Academic, 1989. 341~358.
- [63] Turlings T C J, Tumlinson J H, Lewis W J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 1990, 250: 1251~1253.
- [64] Reed H C, Tan S H, Haapanen K, et al. Olfactory responses of the parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to odor of plants, aphids, and plant-aphid complexes. *J. Chem. Ecol.*, 1995, 21: 407~418.
- [65] Du Y-J, Poppy G M and Powell W. Relative importance of semiochemicals from the first and second trophic level in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. *J. Chem. Ecol.*, 1996, 22: 1591~1605.
- [66] Du Y-J, Poppy G M, Powell W, et al. Chemically mediated associative learning in the host foraging behavior of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.*, 1997, 10: 509~522.
- [67] Du Y-J, Poppy G M, Powell W, et al. Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. *J. Chem. Ecol.*, 1998, 24: 1355~1368.
- [68] Guerrieri E, Pennacchio F and Tremblay E. Flight behavior of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) in response to plant and host volatiles. *Eur. J. Entomol.*, 1993, 90: 415~421.
- [69] Guerrieri E, Pennacchio F and Tremblay E. Effect of adult experience on in-flight orientation to plant and plant-host complex volatiles in *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control*, 1997, 10: 159~165.
- [70] Guerrieri E, Poppy G M, Powell W, et al. Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *J. Chem. Ecol.*, 1999, 25: 1247~1261.
- [71] Turlings T C J, Bernasconi M, Bertossa R, et al. The induction of volatile emissions in maize by three herbivore species with different feeding habitats: Possible consequences for their natural enemies. *Biol. Control*, 1998, 11: 122~129.
- [72] Dawson G W, Griffiths D C, Janes N F, et al. Identification of an aphid sex pheromone. *Nature*, 1987, 325: 614~616.
- [73] Goff A M and Nault L R. Responses of the pea aphid parasite *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae) to transmitted light. *Environ. Entomol.*, 1984, 13: 595~598.
- [74] Battaglia D, Pennacchio F, Romano A, et al. The role of physical cues in the regulation of host recognition and acceptance behavior of *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.*, 1995, 8: 739~750.
- [75] Price P W. Semiochemicals in evolutionary time. In: D. A. Nordlund, R. L. Jones and W. J. Lewis (eds.), *Semiochemicals: Their use in pest control*. 1981, 251~271. John Wiley and Sons, New York.
- [76] Baldwin I T and Schultz J C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 1983, 221: 277~279.
- [77] Zeringue H J Jr. Changes in cotton leaf chemistry induced by volatile elicitors. *Phytochemistry*, 1987, 26: 1357~1360.
- [78] 姜永根, 程家安. 植物的诱导抗虫性. *昆虫学报*, 1997, 40: 320~331.
- [79] Boo K S, Chung I B, Han K S, et al. Responses of the lacewing *Chrysopa cognata* to pheromones of its aphid prey. *J. Chem. Ecol.*, 1998, 24: 631~643.
- [80] Hardie J, Nottingham S F, Powell W et al. Synthetic aphid sex pheromone lures female parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.*, 1991, 61: 97~99.
- [81] Hardie J, Hick A J, Höller C, et al. The responses of *Praon* spp. parasitoids to aphid sex pheromone components in the field. *Entomol. Exp. Appl.*, 1994, 71: 95~99.
- [82] Powell W, Hardie J, Hick A J, et al. Responses of the parasitoid *Praon volucre* (Hymenoptera: Braconidae) to aphid sex pheromone lures in cereal fields in autumn: Implications for parasitoid manipulation. *Eur. J. Entomol.*, 1993, 90: 435~438.
- [83] Gabry's B J, Gadomski H J, Klukowski Z, et al. Sex pheromone of cabbage aphid *Brevicoryne brassicae*: Identification and field trapping of male aphids and parasitoids. *J. Chem. Ecol.*, 1997, 23: 1881~1890.
- [84] Lilley R, Hardie J and Wadhams L J. Field manipulation of *Praon* populations using semiochemicals. *Norw. J. Agric. Sci. Suppl.*, 1994, 16: 221~226.
- [85] Glinwood R T, Powell W and Tripathi C P M. Increased parasitization of aphids on trap plants alongside vials re-

- leasing synthetic aphid sex pheromone and effective range of the pheromone. *Biocontrol Sci. Technol.*, 1998, 8: 607~614.
- [86] Glinwood R T, Du Y-J, Smiley D W M, *et al.* Comparative responses of parasitoids to synthetic and plant-extracted nepetalactone component of aphid sex pheromones. *J. Chem. Ecol.*, 1999, 25: 1481~1488.
- [87] Nordlund K A and Lewis W J. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *J. Chem. Ecol.*, 1976, 3: 349~357.
- [88] Nault L R, Montgomery M E and Bowers W S. Ant-aphid association: role of aphid alarm pheromone. *Science*, 1976, 192: 1349~1351.
- [89] Nakamura K. Aphid alarm pheromone component, (E)- β -farnesene, and local search by a predatory lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae). *Appl. Ent. Zool.*, 1991, 26: 1~7.
- [90] Strong F E. Observations on aphid cornicle secretions. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1967, 60: 668~673.
- [91] Callow R K, Greenway A R and Griffiths D C. Chemistry of the secretion from the cornicles of various species of aphids. *J. Insect Physiol.*, 1973, 19: 737~748.
- [92] Grasswitz T R and Paine T D. Kairomonal effect of an aphid cornicle secretion on *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera, Aphidiidae). *J. Insect Behav.*, 1992, 5: 447~457.
- [93] 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). *Eur. J. Entomol.*, 1993, 90: 423~428.
- [94] Bouchard Y and Cloutier C. Honeydew as a source of host-searching kairomones for the aphid parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Can. J. Zool.*, 1984, 62: 1513~1520.
- [95] Carter M C and Dixon A F G. Honeydew: an arrestant stimulus for coccinellids. *Ecol. Entomol.*, 1984, 9: 383~387.
- [96] Hagva E B and H  fsvang T. Effect of honeydew and hosts on plant colonization by the aphid parasitoid *Ephedrus cerasicola*. *Entomophaga*, 1989, 34: 495~501.
- [97] Budenberg W J. Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.*, 1990, 55: 139~148.
- [98] Budenberg W J, Powell W and Clark S J. The influence of aphids and honeydew on the leaving rate of searching aphid parasitoids from wheat plants. *Entomol. Exp. Appl.*, 1992, 63: 259~264.
- [99] Shaltiel L and Ayal Y. The use of kairomones for foraging decisions by an aphid parasitoid in small host aggregations. *Ecol. Entomol.*, 1998, 23: 319~329.
- [100] van Emden H F and Hagen K S. Olfactory reactions of the green lacewing, *Chrysopa carnea*, to tryptophan and certain breakdown products. *Environ. Entomol.*, 1976, 5: 469~473.
- [101] Bombosch S and Volk St. Selection of the oviposition site by *Syrphus corollae* Fabr. In: ed. Hodek, I. *Proc. Symp. Ecol. Aphidophagous Insects* 1965. Academia Prague. 1966. 117~119.
- [102] Budenberg W J and Powell W. The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 1992, 64: 57~61.
- [103] Dickens J C. Pheromone and plant odor interactions. In: 2nd International Symposium on Insect Pheromones-Book of Abstracts, 63~64. WICC-International Agriculture Centre, Wageningen, The Netherlands, 30 March-3 April, 1998.
- [104] Landolt P J and Phillips T W. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 1997, 42: 371~391.
- [105] Dawson G W, Griffiths D C, Merritt L A, *et al.* Aphid semiochemicals—A review, and recent advances on the sex pheromone. *J. Chem. Ecol.*, 1990, 16: 3019~3030.
- [106] Marsh D. Responses of male aphids to the female sex pheromone in *Megoura viciae* Buckton. *J. Entomol.*, 1975, (A), 50: 43~64.
- [107] Hardie J, Holyoak M, Nicholas J, *et al.* Aphid sex pheromone components: age-dependent release by females and species-specific male response. *Chemoecol.*, 1990, 1: 63~68.
- [108] Hardie J, Nottingham S F, Dawson G W, *et al.* Attraction of field-flying aphid males to synthetic sex pheromone. *Chemoecol.*, 1992, 3: 113~117.
- [109] Guldmond J A, Dixon A F G, Pickett J A, *et al.* Specificity of sex pheromones, the role of host plant odour in the olfactory attraction of males, and mate recognition in the aphid *Cryptomyzus*. *Physiol. Entomol.*, 1993, 18: 137~143.
- [110] Hardie J, Storer J R, Nottingham S F, *et al.* The interaction of sex pheromone and plant volatiles for field attraction of male bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. Brighton Crop Protection Conference - Pests and Diseases, 1994. 1223~1230.
- [111] Hardie J, Storer J R, Park K C, *et al.* Interactions between aphid sex pheromones and plant volatiles. In: 2nd International Symposium on Insect Pheromones-Book of Abstracts, 66. WICC-International Agriculture Centre, Wageningen, The Netherlands, 30 March-3 April, 1998.
- [112] Dawson G W, Griffiths D C, Pickett J A, *et al.* Natural inhibition of the aphid alarm pheromone. *Entomol. Exp. Appl.*, 1984, 36: 197~199.
- [113] Nault L R and Bowers W S. Multiple alarm pheromones in aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 1974, 17: 455~457.
- [114] Dawson G W, Griffiths D C, Pickett J A, *et al.* Plant compounds that synergise activity of the aphid alarm pheromone. *British Crop Protection Conference - Pests and Diseases*, 1986. 829~834.
- [115] van Lenteren J C. Biological control in a tritrophic system approach. In: Campbell, R. K., and Eikenbary, R. D. eds. *Aphid-plant genotype interactions*. Elsevier, 1990. 3~28.
- [116] Hardie J, Storer J R, Cook F J, *et al.* Sex pheromone and visual trap interactions in mate location strategies and aggregation by host-alternating aphids in the field. *Physiol. Entomol.*, 1996, 21: 97~106.
- [117] 刘树生. 蚜茧蜂的生物学和生态学特性. 生物防治通报, 1989, 5(3), 129~133.