

寄生蜂寻找隐蔽性寄主害虫的行为机制

王小艺, 杨忠岐*

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林保护学重点实验室, 北京 100091)

摘要: 林木蛀干类害虫具有高度的隐蔽性, 是林业上的一类重要害虫, 也是目前世界上最难防治的害虫类群之一。寄生蜂在与寄主长期的协同进化过程中, 形成了搜索、发现和攻击寄主害虫的独特机制, 能够有效地找到并寄生它们。总结了寄生性天敌寻找、发现并成功定位隐蔽性寄主害虫的行为学机制。寄生蜂可以利用来自嗅觉的化学信息物质(如寄主、寄主粪便、虫道共生菌的挥发性气味)、寄主成虫的化学通讯物质、来自视觉的植物表面色差信息、来自触觉的寄主保护物性状特征、来自寄主取食和运动所产生的介质振动信号以及来自寄主活动和代谢的红外辐射等多种途径有效地发现隐蔽性害虫的位置, 从而完成寄生行为。有些寄生蜂还能综合利用来源不同的多种信息, 从而提高寄主定位的可靠性和准确性。本文还对寄生蜂寻找寄主的这些线索在生物防治上可能的利用途径和前景进行了讨论。这对促进我国在该领域的研究, 充分利用天敌昆虫, 提高生物防治效率具有参考价值。

关键词: 寄生蜂; 蛀干害虫; 寄主搜索; 寄主定位; 生物防治

文章编号: 1000-0933(2008)03-1257-13 中图分类号: Q968.1; S476+.3 文献标识码: A

Behavioral mechanisms of parasitic wasps for searching concealed insect hosts

WANG Xiao-Yi, YANG Zhong-Qi*

The Key Laboratory of Forest Protection, State Forestry Administration of China, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1257 ~ 1269.

Abstract: Wood borers are important forest insect pests and difficult to control due to their concealed behavior. However, parasitic wasps can effectively ascertain and parasitize wood borers as well as other concealed pests using special searching, finding and attacking mechanisms, developed during the course of long-term coevolution with their hosts. The present paper summarizes the behavioral mechanisms of parasitic wasps involved in searching and locating their concealed hosts. Parasitic wasps can accurately find the location of their hidden hosts and then parasitize them, usually using olfactory semiochemicals from hosts (larvae and adults), host frass and symbiotic microorganisms in host galleries; visual signals from color contrast of plant surface; contact stimuli from characters of host physical defense; substrate vibrations produced by host feeding and movement, and infrared radiation from host activities and metabolizability. Some parasitic wasps may integrate the information of several stimuli from different sources for enhancing the reliability and accuracy of host locations. In addition, the potentials for utilizing their host location signals in biological control using parasitoids are discussed.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30671689、30400343); 美国农业部动植物检疫局和林业局资助项目; 瑞典国际科学基金资助项目(D/3689-2)

收稿日期: 2006-12-17; **修订日期:** 2007-04-29

作者简介: 王小艺(1974~), 男, 湖南临澧人, 博士, 副研究员, 主要从事害虫综合防治研究. E-mail: xywang@caf.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yzhqi@caf.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30671689, 30400343); US Department of Agriculture, Animal & Plant Health Inspection Service and Forest Service; and International Foundation for Science (No. D/3689-2, Sweden)

Received date: 2006-12-17; **Accepted date:** 2007-04-29

Biography: WANG Xiao-Yi, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in integrated pest management. E-mail: xywang@caf.ac.cn

Key Words: parasitic wasps; wood borers; host searching; host location; biological control

林木蛀干类害虫(天牛、吉丁甲、小蠹虫、木蠹象、木蠹蛾、透翅蛾等)主要在树干木质部或树皮皮下活动,隐蔽性强,破坏树木的分生组织和输导功能,阻断寄主植物养分和水分的传送,导致树势衰弱甚至死亡,严重威胁天然次生林、人工林和城市园林树木的健康生长,影响森林的生态、社会和经济效益的发挥,是林业上最重要的害虫类群之一。由于蛀干害虫营高度隐蔽性的生活方式,受外界环境剧烈变化的影响小,化学药剂难以接触虫体,因此防治十分困难,目前仍然是世界性的难题。天敌昆虫在与寄主害虫的长期协同进化过程中,形成了搜索、发现和攻击寄主害虫的独特机制,能够有效地找到并寄生或捕食它们。如寄生苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (L.) 的苍白宽口姬小蜂 *Hyssopus pallidus* (Askew) 对果实内和枝皮下的寄主均能成功寄生,雌蜂对寄主小生境的搜索行为根据不同品种的果实和是否感虫的果实而有所不同,如搜索时间为感虫苹果 > 未感虫苹果 > 其它果实^[1]。桉天牛盾腹茧蜂 *Syngaster lepidus* Brullé 找到寄主后产卵时甚至能够识别出隐蔽寄主的个体大小,并根据寄主桉嗜木天牛 *Phoracantha semipunctata* (Fabricius) 和桉黄嗜木天牛 *P. recurva* Newman 幼虫的大小分配其后代的性别比例^[2,3]。

对于寄生蜂而言,要成功发展其种群,如何找到寄主和避免重复寄生是极为重要的。一般来说,寄生蜂要成功完成寄生须经历 5 个阶段:寄主栖境选择、寄主定位、寄主接受、寄主适应和寄主调节^[4,5]。寄生隐蔽性寄主的外寄生蜂往往是抑性寄生者,与容性寄生者相比,寄主适应和寄主调节阶段在寄生过程中作用较小,因而发现并接受寄主便是成功寄生的关键。寄生蜂的适应性很大程度上依赖于其在生态系统中的寄主定位能力^[1]。而在任何寄生蜂与寄主的关系中,小生境内的寄主检测往往是一个至关重要的步骤^[6]。已知寄主的分布、寄主栖境的空间结构以及寄生蜂所感知的寄主丰富度的变化等因素均能影响到寄生蜂的搜索行为^[7]。利用寄生蜂进行生物防治的效果在很大程度上也依赖于其发现和定位寄主的能力^[8,9]。因此,明确天敌寻找和定位寄主害虫的机制,对于充分利用天敌昆虫,提高生物防治的效率十分关键。本文对寄生蜂探测隐蔽性寄主的行为学机制进行了总结,以期促进我国在该领域的研究。

1 嗅觉——化学信息物质

现在一般认为化学信息素(semiochemicals, infochemicals)是寄生蜂寻找寄主的重要线索^[10]。植食性昆虫的寄生蜂搜索寄主的化学信号通常来自寄主本身、寄主栖境、寄主虫粪、寄主返吐物、虫道挥发物等及其数者之间的复合体^[11~18]。此外,寄生蜂还可利用来自寄主虫粪或共生菌的挥发物,或因寄主取食造成植物损伤产生的挥发物寻找寄主产卵^[19]。

1.1 寄主危害植物的挥发物

有些寄主喜食的植物明显影响到寄生蜂对食叶害虫的寄生率,有些寄生蜂甚至对树种具有专化性^[20]。直接来源于寄主的刺激是最可靠的,但是通常难以检测到。而来自寄主食源的刺激虽然容易检测,但据此判定寄主害虫的存在却并不可靠。害虫诱导植物产生的挥发物将这种气味的高可信性和高可检测性结合起来,对招引寄生蜂起着关键作用^[5,21,22]。

当受到植食性昆虫危害时,很多植物能够释放出挥发性化合物招引害虫的天敌前来觅食。内寄生的芜菁匙胸瘿蜂 *Trybliographa rapae* Westwood 雌蜂对没有受到寄主甘蓝地种蝇 *Delia radicum* (L.) 为害的甘蓝植株挥发物不感兴趣,而对受害植株的挥发物具有显著的趋性,甚至受害株的未受害部位所产生的挥发物对寄生蜂也有强烈的吸引作用,但人工损伤的植株对寄生蜂没有吸引力^[23]。长蠹刻鞭茧蜂 *Coeloides bostrychorum* Giraud、小蠹瘤额茧蜂 *Dendrosoter middendorffii* (Ratzeburg) 和长痣罗葩金小蜂 *Rhopalicus tutela* (Walker) 最有可能是利用挥发性气味物质作为寻找寄主云杉八齿小蠹 *Ips typographus* L. 的主要线索^[13,24]。螟长距茧蜂 *Macrocentrus linearis* (Nees) 对寄主亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée) 幼虫损伤的植物,即使不存在寄主幼虫,也能产生明显的产卵管刺探行为^[25]。专性寄生蜂红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* (Cresson) 利用来自虫伤植物的化学线索定位和接受寄主,这类化学物质是由寄生蜂触角检测到的^[26]。中红侧沟茧蜂

M. mediator (Haliday) 可通过烟草的挥发性气味物质找到寄主棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner), 其中正己醛和顺-3-己烯基乙酸酯可能是这种挥发物的主要活性成分^[27]。美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* (Boddie) 为害的棉花或豇豆苗比幼虫本身及其虫粪对红足侧沟茧蜂具有更显著的吸引力, 植物挥发物在寄生蜂定位寄主的过程中起着重要作用^[28]。

寄生小蠹虫的长痣罗葩金小蜂、奇异小蠹长尾金小蜂 *Roptrocercus mirus* (Walker) 和木小蠹长尾金小蜂 *R. xylophagorum* (Ratzeburg) 对来自新鲜的挪威云杉 *Picea abies* (L.) 挥发物和氧化单萜类的混合气味有反应^[29]。雌蜂对受害树木产生的氧化单萜类化合物具有正趋性, 这些化合物对蛀干害虫的寄生蜂在远程寄主定位上起作用。蛹室和带虫蛹室的气味化合物之间无显著差异, 寄生蜂用于寄主搜索的挥发物来自于寄主蛀道微生物与树皮或树木维管组织之间的综合效应而非寄主幼虫本身^[14]。斑禾草螟 *Chilo partellus* (Swinhoe) 幼虫的隐蔽性并不能限制招引其天敌的气味物质的散发, 挥发性气味主要来自虫害茎秆和幼虫的蛀屑, 且对天敌螟黄足盘绒茧蜂 *Cotesia flavipes* Cameron 具有引诱作用的挥发物不仅产生于受害部位, 而是整株均能产生, 虫伤株叶片的挥发性气味对寄生蜂也有吸引作用^[30]。

不同的害虫取食同一种植物可诱使植物产生不同的挥发物, 招引来不同种类的天敌(寄生蜂), 特别是某些专化性的寄生蜂能够识别植物挥发物是否来自其寄主害虫取食后所产生的。如黑头折脉茧蜂 *Cardiochiles nigriceps* Viereck 能够从烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Fabricius) 和美洲棉铃虫取食诱导植物产生的挥发物中识别出其寄主烟芽夜蛾的存在^[31]。但寄生蜂对化学气味的识别能力也是有限的, 如红足侧沟茧蜂能够从棉花上的甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 中成功识别出其寄主美洲棉铃虫, 但不能从豇豆上的甜菜夜蛾、粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* (Hübner) 中识别出其寄主幼虫^[28]。

1.2 寄主虫粪挥发物

有些隐蔽性害虫的粪便往往通过排粪孔排泄到植物体外, 这类昆虫的虫粪中最有可能存在吸引其天敌的化学物质^[32~34]。咖啡小蠹姬小蜂 *Phymastichus coffea* LaSalle 是寄生咖啡果小蠹 *Hypothenemus hampei* Ferrari 成虫的天敌, 该蜂对机械损伤并带有寄主的咖啡浆果有趋性, 对不存在寄主的咖啡果无反应。嗅觉试验表明姬小蜂是被寄主留在咖啡果上的虫粪所吸引, 但对寄主取食人工饲料产生的虫粪和来自非寄主平额咪小蠹 *Hypothenemus crudiae* (Panzer) 的虫粪则无反应^[35]。苍白宽口姬小蜂能够通过受害果实的虫孔进入蛀道内攻击寄主苹果蠹蛾幼虫, 雌蜂在受害的成熟苹果(可能存在寄主的小生境斑块)比在机械损伤或未感虫的苹果上表现出更加复杂和强烈的搜索行为。苹果蠹蛾幼虫的粪便中含有寄主定位的利它素, 虽然取食苹果的幼虫虫粪要比取食不含苹果成分的人工饲料的幼虫虫粪对雌蜂更具有吸引力, 但这种利它素看来是寄主幼虫自身产生的, 与食料无关^[8]。蛀干害虫南部松齿小蠹 *Ips grandicollis* (Eichhoff) 幼虫-蛹期寄生性天敌木小蠹长尾金小蜂对感虫的火炬松 *Pinus taeda* L. 树皮有反应, 单独的寄主幼虫和蛹对寄生蜂并没有吸引作用, 而寄主虫粪对寄生蜂具有高度的引诱活性。机械损伤的树皮无吸引力, 但接上3龄寄主幼虫或成虫后的新鲜树皮对雌蜂就有引诱作用^[36]。“寄主-植物”复合体对于招引寄生蜂到寄主栖境起着重要作用, 健康树木组织的某些气味对于远离寄主场所觅食的寄生蜂也可能有吸引力。

1.3 寄主虫道挥发物

有些化学引诱物还可能来自与虫粪或蛀道有关的微生物, 如寄生于为害松树的蛀干害虫大树蜂幼虫的黑色皱背姬蜂 *Rhyssa persuasoria* L. 及其它一些树蜂的寄生种类常在被淀粉粉孢菌 *Amylostereum* 感染的物质上进行搜索, 这种菌一般发现于树蜂的蛀道中^[37,38]。木小蠹长尾金小蜂和苍白柄腹茧蜂 *Spathius pallidus* (Ashmead) 可被带有寄主蛀干害虫、并感染了线嘴壳属 *Ophiostoma* 蓝变真菌(bluestain fungi)的火炬松树皮或木段的气味所吸引。有寄主害虫但未染菌的树皮对寄生蜂也有活性, 但不如虫菌复合体的吸引力强^[39], 说明寄主蛀道内的伴生菌有助于寄生蜂寻找寄主。

双色潜蛾绒茧蜂 *Pholetesor bicolor* Nees 因寄主苹果小潜细蛾 *Phyllonorycter pomonella* Zeller 幼虫的隐蔽性不能直接与寄主幼虫或虫粪接触, 受虫危害的叶表皮能够引起寄生蜂雌成蜂的产卵探测行为, 但极少观察到

对幼虫和虫粪的探测。虫道正己烷提取物可引起相同的产卵探测行为,而幼虫和虫粪的正己烷或甲醇和二乙醚提取物则没有反应,虫道提取物中含有 6 种烷烃($n\text{-C}_{27}$ 至 $n\text{-C}_{33}$)和 1 种三十碳六烯($\text{C}_{30}\text{H}_{50}$)。人工合成这 7 种化合物的混合体在生物测定上的活性比相同当量的天然混合物稍差,雌蜂的反应也略显迟缓^[40]。说明该潜叶蛾寄生蜂不是依赖于寄主源的利它素而是植物源的化学信息素定位寄主的。

1.4 寄主产卵标记化合物

异利匙胸瘿蜂 *Leptopilina heterotoma* (Thomson) 可利用寄主拟果蝇 *Drosophila simulans* Sturtevant 的成虫化学通讯系统判定寄主产卵的可能位置^[41]。苹绕实蝇 *Rhagoletis pomonella* (Walsh) 对它产过卵的果实用一种外激素做上标记,可能是防止其它个体再产卵,然而它的天敌苹果实蝇茧蜂 *Opius lectus* Gahan 恰好利用了这种标记化合物搜索寄主^[42]。长腹赘须金小蜂 *Halticoptera laevigata* Thomson 寄生隐蔽性生活在忍冬果实中的一种果实蝇 *Myoleja lucida* Fallén 幼虫^[43],雌蜂在带有新鲜寄主标记信息素的忍冬果实表面搜索时间更长,搜索的频次也提高了^[44]。该蜂随机地造访寄主生境缀块,对先前曾被同种雌蜂搜索过证明并不存在寄主的枝条和果实仍然兴趣不减,但它们花费在已访问过的缀块上的时间明显减少了,探测的频次也减少了^[45]。

1.5 寄生蜂的联系性学习

学习行为和接触经验对寄生蜂寻找寄主和选择寄主龄期也具有明显的影响^[46]。寄生蜂先前的经历能够使它们对这些气味的反应进行修正。红足侧沟茧蜂雌蜂与寄主粪便接触后,能够飞向来自其寄主美洲棉铃虫 *H. zea* 幼虫的气味。相关的学习发生在与寄主粪便相遇的过程中,当雌蜂用触角接触到寄主粪便时,它们学会识别,随后飞向与寄主粪便相关的不同挥发性气味物质,甚至新的或其它本来不具有吸引力的物质。它们能将这些挥发性的气味物质与存在于寄主粪便中的特异识别线索——不挥发的水溶性化合物联系起来。利用这种联系性的追踪线索可以不必与寄主昆虫直接接触,是寄生蜂探测并确定那些具有隐蔽性和逃避反应习性的寄主位置的有效适应^[47]。红足侧沟茧蜂雌蜂还能学习与寄主位置相关的挥发性气味化合物,并利用它们更有效地发现寄主。该蜂也可利用空气传播的气味发现食物源,对新的化合物也具有学习能力,如取食糖水后它们能识别来源于这种食物的挥发性气味^[48]。

产卵经验的有无对某些寄生蜂搜索寄主的途径具有显著的影响。来自不同营养级的刺激信息均可被寄生蜂、特别是对于有过产卵经验的寄生蜂用于寻找寄主,寄主幼虫的粪便是一个重要的引诱源,寄主喜食的植物也是。米象金小蜂 *Lariophagus distinguendus* (Förster) 对寄主谷象 *Sitophilus granarius* (L.) 的幼虫无反应,寄主虫粪对有产卵经验和无产卵经验的雌蜂均具有吸引作用,去除了寄主幼虫及其粪便的受害麦粒对没有产卵经验的雌蜂仅有轻微的引诱力,但对有过产卵经验的雌蜂仍具有很强的吸引作用,健康的和人工损伤的麦粒也仅对有过产卵经验的雌蜂有引诱作用^[49]。有和没有产卵经验的离潜蝇茧蜂 *Opius dissitus* Muesebeck 雌蜂,都明显选择受到寄主美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae* Blanchard 危害的利马豆荚,但有产卵经验的雌蜂比没有产卵经验的愿意花费更多时间在受害寄主植物上进行搜索^[50]。经验的影响应归于,或者至少部分归于寄生蜂的联系性学习行为。在与寄主接触和产卵的过程中,寄生蜂可以感知到无条件的刺激,以及与这些刺激有关的来源于植物或寄主的挥发性化学信息物质,并将这些挥发物用于检测寄主的存在。关于寄生蜂成虫的学习行为已有详细的综述^[51~53]。

2 视觉——寄主保护物的色差信息

视觉信息一般在识别暴露性寄主或隐蔽性寄主的保护物中起作用。如寄生二星瓢虫 *Adalia bipunctata* (L.)、九星瓢虫 *Coccinella novemnotata* Herbst 等多种瓢虫的瓢虫茧蜂 *Perilitus coccinellae* (Schränk) 被寄主的运动所吸引,对用彩色纸、金属和木块制成的模型也产生攻击行为^[54]。植物表面的彩色(chromatic)和非彩色(achromatic)信息对于隐蔽性害虫的蛹寄生蜂寻找寄主可能是很重要的,因为此时寄主不再取食,避免了受损植物组织散发挥发性的气味。害虫在植物内部取食常导致受害部位外表变色、干枯或失去光泽,这些变化可能被寄生蜂通过视觉检测出来并用于寄主定位。实验证明,雌性卷蛾黑瘤姬蜂 *Pimpla turionellae* L. 具有识别不同反射系数的非彩色视觉线索的本能,并用于近距离定位隐蔽性寄主。该蜂对白色背景的植物茎杆模型上

总反射率低的区域,即具有较高对比色差的区域具有反应^[55]。不论全反射率如何,卷蛾黑瘤姬蜂均能够从黄色中区别出蓝色^[56]。寄生蜂通过视觉定位寄主的原理是利用色彩之间的差异而不是某种特殊的颜色特征。褐足黑瘤姬蜂 *Pimpla instigator* Fabricius 也能识别出蓝色和黄色的模拟寄主保护物^[57]。

在 60 W 白炽灯下 2 d 内都没有观察到长腹细蜂 *Pelecinus polyturator* Drury 对土层内寄主食叶鳃金龟 *Phyllophaga* spp. 幼虫的探测行为,然而,将光源变为 60 W 的红灯后,10 min 内即观察到了探测行为^[58]。寄生鹰嘴豆象 *Callosobruchus analis* (Fabricius) 的豆象金小蜂 *Dinarmus basalis* (Rondani) 定位寄主的能力较差,仅能根据视觉而不是嗅觉寻找寄主,但雌蜂似乎可在短距离内根据嗅觉发现带有寄主害虫的种子^[59]。但 Gauthier 等^[60]认为豆象金小蜂是根据来自介质内部而不是外表的线索识别寄主的。

3 触觉——寄主保护物的质地性状

有些寄生蜂对隐蔽性寄主种类的选择并不严格,对寄主保护物的选择似乎更加明显。在物理性选择中,寄主保护物的性质及其坚硬程度是寄生蜂选择寄主的重要条件之一。绒茧灿金小蜂 *Trichomalopsis apanteloctena* (Crawford) 除了能寄生多种绒茧蜂 *Apanteles* spp. 之外,还能寄生水稻负泥虫 *Oulema oryzae* (Kuwayama),它们均以丝质茧为保护物。寄生豌豆彩潜蝇 *Chromatomyia horticola* (Goureau) 的潜蝇黄斑啮小蜂 *Tetrastichus* sp. 和潜蝇网腹姬小蜂 *Achrysocharella* sp. 均还能寄生柑桔潜叶蛾 *Phyllocnistis citrella* Stainton,这类寄主昆虫的共同点是都取食植物叶肉而受叶片表皮保护。潜蝇纹翅姬小蜂 *Teleopteris erxias* (Walker) 不仅能寄生女贞潜叶蝇和豌豆潜叶蝇,还能寄生为害泡桐的北锯龟甲 *Basiprionota bisignata* (Boheman) 卵块,这可能是叶表皮和纸质保护物的质地相近的缘故^[61]。

Schmidt 等^[57]用圆柱形纸筒做模型研究褐足黑瘤姬蜂 *P. instigator* 探测隐蔽性寄主时触觉和视觉的作用,结果显示,纸筒表面的质地和结构变化明显影响寄生蜂刺探纸筒模型的频率,寄生蜂喜欢选择表面光滑的纸筒刺蜇。另外,末端封闭的纸筒更易受到寄生蜂攻击,而末端开口的纸筒总是被拒绝。玫瑰赘须金小蜂 *Halticoptera rosae* Burks 寄生野玫瑰果浆内的绕实蝇 *Rhagoletis basiola* (Osten-Sacken) 的卵,该蜂能利用化学信息素对已寄生的寄主位置进行标记,从而减少重复寄生。雌蜂用产卵器末端反复摩擦果实表面而标记其产卵位置,寄生蜂可通过触角接触识别出这种来自自身或同一物种其他个体的标记化合物^[62]。

对于重寄生蜂而言,嗅觉线索在寻找寄主时可能并不是必需的。与蚜虫专化性的初级寄生蜂往往对特定的利它素具有强烈的固有反应相比,广食性的重寄生蜂似乎较少依赖挥发性的嗅觉刺激,但当在植物上搜索时也表现出与初级寄生蜂在触觉线索利用上的相似性^[63]。

4 听觉——振动探测

听觉探测是昆虫对环境探测的行为之一,虽然与发声昆虫不同,寄生蜂没有带鼓膜的听觉器官,不具有听觉能力。但它们可以利用声音产生的振动信号来寻找寄主,尤其是隐蔽性的寄主^[64]。隐蔽性害虫的寄生蜂用产卵管刺穿保护物在寄主体上产卵,常用振动探测(vibrational sounding)的方法确定隐藏寄主的位置。振动探测是回声定位(echolocation)的一种形式,寄生蜂的趋振性(vibrotaxis)有助于在多模式环境(multimodal environment)中发现寄主^[65]。目前已知这种搜索策略在尾蜂总科(Orussoidea)、小蜂总科(Chalcidoidea)和姬蜂总科(Ichneumonoidea)昆虫中存在。

4.1 回声定位

寄生蜂用触角轻轻敲打介质(木头、茎干、土壤)发出的“回声”反应判断寄主隐藏的可能位置^[66]。褐足黑瘤姬蜂能够探测到来自寄主介质的振动回声^[67],这种振动探测的机制可能是通过雌蜂胫节的颊下器官感应,结合触角敲打介质而进行修正,很显然振动探测是寄生蜂在确定寄主位置时对寄主小生境的适应。

4.2 寄主产生的振动

米象金小蜂能够感知到谷象幼虫咬食麦粒时发出的声音,从而找到麦粒中的谷象幼虫^[68]。隐蔽性寄主小潜细蛾 *Phyllonorycter malella* (Gerasimov) 幼虫的活动对寄生蜂丝角羽角姬小蜂 *Sympiesis sericeicornis* (Nees) 的行为具有显著影响^[69],丝角羽角姬小蜂可利用寄主的振动探测到寄主位置^[6,70],采用激光振动计(laser

vibrometer)测定苹果叶片数个位点上幼虫和蛹活动所产生的振动信号,幼虫爬行产生的振动模式与幼虫和蛹扭动产生的振动在时间和频率范围上有所不同。幼虫和蛹的扭动所产生的振动在频率上是相似的,但在时间模式上不同,幼虫和蛹的扭动比幼虫取食产生的振动信号更加强烈。有趣的是,不仅寄生蜂能够利用振动线索探测寄主的位置,有些寄主害虫也能相应地探测到来自其天敌的振动信号,从而逃避寄生蜂的攻击。小潜细蛾末龄幼虫和蛹当受到寄生性天敌丝角羽角姬小蜂的攻击时能够产生防御反应,寄生蜂产卵器刺入寄主蛀道时产生的振动是细蛾幼虫察觉到天敌存在的重要线索,从而逃避刺蜇^[71]。寄主产生的振动信号的特征非常明显,很容易与背景噪声区别开,在叶片的任何部位都能察觉到,而且对于某一寄主龄期和活动具有特异性^[72]。因此,振动是某些寄生蜂寻找寄主的一个可靠的根据。

取食声和运动声是寄主害虫活动发声的主要形式,害虫活动声本质上是机械波,多数情况下以固体基质(如树木组织)为传递媒介而成为振动信号。不同种类的昆虫其振动信号的特征频率不同,如桑天牛 *Apriona germari* (Hope) 幼虫在桑树木段内取食声的振动频率主要分布于 350 ~ 600、250 ~ 300、700 ~ 750 Hz,蚕豆象 *Bruchus rufimanus* Boheman 成虫啮食声振动频率为 650 ~ 700 Hz,玉米象 *Sitophilus zeamais* Motschulsky 末龄幼虫在麦粒内的取食声频率分布在 500 ~ 550 Hz 和 700 ~ 750 Hz,而玉米象成虫在麦粒间的活动声振动频率为 250 ~ 300 Hz^[73]。昆虫的种类不同、同种昆虫个体大小(或龄期)不同,其产生的声振动信号的频率和强弱也有所不同。

4.3 寄生蜂自身产生的振动

卷蛾黑瘤姬蜂可利用自身产生的振动定位隐蔽性寄主,该蜂是通过探测其自身所产生振动的共振信号而发现寄主的^[74]。卷蛾黑瘤姬蜂产卵器对隐藏于纸筒内的模拟寄主明显的刺探痕迹证实,即使在缺乏化学和视觉信息的条件下寄生蜂对隐蔽性寄主也具有探测能力。卷蛾黑瘤姬蜂产卵管的刺探行为可能是由纸筒内中空部分和固体部分二者在振动回声上的差异所诱导的,而不是由纸筒内的固态物质所引起^[75]。雌性褐足黑瘤姬蜂探测可能作为产卵位置的目标物体时,它们利用触角使目标物体共振,触角并不是作为鼓槌使用,而是用于传输产生于雌蜂身体的振动波,振动波向目标对象的传输以触角末节顶端的囊泡介导^[76]。螟黑点瘤姬蜂 *Xanthopimpla stemmator* (Thunberg) 对自然状态下玉米茎内的欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Hübner) 蛹和仅提供机械刺激线索的纸筒模型的寄主定位反应的搜索行为模式是一致的,只是在数量上有所差异^[77]。说明振动探测在寄主定位的多重线索中具有重要作用,其它的刺激信息则有助于增强雌性寄生蜂的反应。

4.4 振动探测的原理

昆虫声波在基质中的传导是一个复杂的物理振动过程,小型昆虫跗节上的毛状感觉器可以探测到来自介质中的振动信号。某些昆虫在长期的进化过程中形成的识别机制,使其能够接收和识别种内通讯的振动信号。透射电镜研究显示膜翅目寄生蜂存在膝下器(subgenual organ)的证据,这种接受器官在卷蛾黑瘤姬蜂 6 个足的跗节均被发现,用含有滤波器的纸筒模拟隐蔽性寄主的一系列生物测定证实了跗节接触在振动探测中的作用,当限制寄生蜂仅用触角接触纸柱,寄生蜂的寄主定位能力受到严重削弱。雌蜂通过分析前、中、后足跗节检测到的振动信息,并与介质中的实体部分进行比较从而判定寄主的位置^[74]。这些行为学实验证明,膝下器官的确是作为一种机械性刺激感受器在寄主探测过程中起作用。

在尾蜂科(Orussidae)雌成虫的寄主定位过程中,振动通常由寄生蜂触角末端敲打树皮而产生,由前足基跗节的距接收,沿基跗节向胫节薄壁区传输,经血淋巴到达膝下器转化为神经冲动。触角顶端的表皮层明显变厚,前足基跗节具有轻微硬化的基跗节线和末梢膜质的基跗节距。前足胫节后部体表具有薄壁区。在内部构造上,巨大的膝下器官位于薄壁区的下面,每个膝下器由 300 ~ 400 个感概单元(scolopidial unit)组成,悬挂于表皮侧刺(lateral cuticular spine),即腹片与中脊之间^[78]。丝角羽角姬小蜂 *S. sericeicornis* 雌蜂触角上存在化学感受器、机械刺激感受器和温湿度感受器等 4 类感受器,在跗节上分布有 3 种类型的机械刺激感受器,前跗节上感觉器存在于柄状突(manubrium)和爪上,爪上有接触性的化学感受器和机械刺激感受器,柄状突上仅有一种毛状(trichoid sensilla)和一种钟形(campaniform sensilla)机械刺激感受器。膜质的中垫上没有感受

器,但能够任意收缩和伸出,伸出时可以影响到前跗节上所有感受器的位置^[70]。

4.5 影响因素

雌蜂在寻找寄主的过程中受到多种感觉信息的支配,单个线索可能在某个行为过程上是有用的,其他刺激因素对寄生蜂的寄主定位也产生影响。机械感受(mechanosensory)和视觉线索在卷蛾黑瘤姬蜂寻找寄主时具有重要作用。回声振动是其发现寄主的主要机制,视觉上的线索也具有同等重要的地位,只不过这两种感觉信息结合使用时可以大大提高寄生蜂定位寄主的准确性^[79]。

某些外界条件如环境温度、寄生蜂个体大小、寄主生存的介质密度和深度等因素也会对寄生蜂寻找寄主的行为产生影响。环境温度对卷蛾黑瘤姬蜂振动探测的成功率具有显著的影响,不过雌蜂能够在很广泛的温度范围内准确地定位寄主,这可能是该蜂对温度影响的一种补偿作用^[80]。寄生蜂使用振动探测与寄主昆虫在介质中的深度相对于寄生蜂个体的大小呈正相关,振动探测还与抑性寄生习性密切相关^[66]。卷蛾黑瘤姬蜂和螟黑点瘤姬蜂的产卵器反应、产卵器刺入次数和寄主定位准确性与介质密度呈显著的负相关,生态位更专化的螟黑点瘤姬蜂显示出较高的定位准确性和刺入活动^[81]。卷蛾黑瘤姬蜂个体大小变化很大,达到 15 倍差异,个体大小是决定其搜索寄主成功的一个重要因子^[82]。可能寄生蜂的振动强度越高,检测介质共振的能力就越强。

5 红外感应——环境温差信息

有些早期的学者认为,小蠹刻鞭茧蜂 *Coeloides brunneri* Viereck 是通过红外线发现隐蔽性寄主黄杉大小蠹 *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins 幼虫的,其触角上的感觉器能探测出小蠹虫蛀食时所发出的向树皮外传导的代谢热^[83]。而姬蜂总科一些种类触角上的部分感受器似乎可作为这些红外线辐射探测器形态上的佐证^[84,85]。目前的确发现某些昆虫如 *Melanophila* 属的吉丁甲类存在红外线接收器官的证据^[86~88],这类昆虫具有一对胸纹孔器官(thoracic pit organ)。该器官是一种高度敏感的红外线接受器,据此成虫可以检测到 50km 之外的热源如林火^[89]。外寄生性的大蜂螨 *Varroa jacobsoni* Oudemans 也利用电磁辐射的红外光谱波段定位其寄主蜜蜂 *Apis* spp.。大蜂螨生活在相对较暗的位置,视觉系统的功能很弱,它们是被寄主较高的体温(35~40℃)所吸引。在其第 1 对足上具有相应的感觉结构或刚毛,这些感觉刚毛具有介电天线所必需的结构特征:壁薄、锥形、适宜的基部直径和长度,介电常数在 2.5~3.0 之间、位于可移动的第 1 跗节上,对刚毛的测量显示其在 5~7 mm 和 9~10 mm 这两个光谱范围内起作用^[90]。

6 结语

在寄主定位和寄主接受过程中,寄生蜂能够广泛利用不同来源的刺激信息(表 1)。寄生蜂寻找寄主不仅仅是简单地根据化学信息物质,而且还包括视觉的、声音的、接触的、甚至热源的信号^[64]。在寄主地中海实蝇 *Ceratitis capitata* (Wiedemann) 幼虫存在时,单色潜蝇茧蜂 *Opius concolor* Szépligeti 的寄主定位和产卵行为根据不同层次的刺激由数种搜索模式组成,当确定寄主的位置之后,产卵器的探测在识别和接受寄主时起着重要作用。电镜观察到该蜂触角末端存在着不同类型的感觉器,这些感觉器可能与寄主定位直接相关,对跗节外部形态的观察显示某些感觉器可能还与振动信号的接收有关^[91]。一般来说,寄生蜂在远距离寻找寄主栖境时往往是根据化学线索和视觉线索,而找到寄主栖境后,近距离的寄主定位则除了嗅觉以外,来自于视觉、触觉、听觉的刺激也很重要,寄主接受过程中触觉信息可能是主要的,但所有这些信息与后来的寄主适应和寄主调节阶段基本无关。对于不同的“寄生蜂-寄主”系统,来自于各感觉器官所接收到的刺激信息对寄生蜂判断寄主位置的重要性是不一致的。对于某一特定的“寄生蜂-寄主”系统,寄生蜂通常以一种刺激信息为主,或可结合利用其他相关的线索,但都可归结为寄生蜂对隐蔽性寄主的适应机制。有研究证实,寄主的隐蔽性对某些寄生蜂选择寄主是至关重要的,是其判断寄主质量的一个重要指标^[92,93]。通常外寄生蜂仅寄生隐蔽性生活的寄主,而内寄生蜂对隐蔽和裸露的寄主均可寄生。这种差异是生态限制的结果,外寄生蜂的幼虫易受到捕食者和气候因子如雨水等的不良影响,因此要求有一定的覆盖物保护它们。

表 1 寄生蜂寻找隐蔽性寄主的途径

Table 1 Approaches of searching concealed hosts in parasitic wasps

寄生蜂种类 Parasitoid species	寄主搜索线索 Host searching cues	资料来源 References
瘦蜂总科 Cynipoidea		
匙胸瘦蜂科 Eucilidae		
芫菁匙胸瘦蜂 <i>Trybliographa rapae</i>	虫伤植物的挥发物 Volatiles from host damaged plants	[23]
异利匙胸瘦蜂 <i>Leptopilina heterotoma</i>	寄主成虫化学通讯物质 Host adult communication substance	[41]
长背瘦蜂科 Charipidae		
维克多长背瘦蜂 <i>Alloxysta victrix</i>	触觉、寄主植物 Haptic stimuli, host plant volatiles	[63]
小蜂总科 Chalcidoidea		
金小蜂科 Pteromalidae		
长痣罗葩金小蜂 <i>Rhopalicus tutela</i>	寄主植物挥发物、寄主虫道共生菌 Host plant volatiles, symbiotic microorganisms in host galleries	[13,14,24,29]
奇异小蠹长尾金小蜂 <i>Roptrocercus mirus</i>	寄主植物挥发物 Host plant volatiles	[29]
木小蠹长尾金小蜂 <i>R. xylophagorum</i>	寄主植物挥发物、寄主虫道共生菌 Host plant volatiles, symbiotic microorganisms in host galleries	[13,29,36,39]
长腹赘须金小蜂 <i>Halticoptera laevigata</i>	寄主标记信息素 Host marking pheromones	[43,44]
米象金小蜂 <i>Lariophagus distinguendus</i>	寄主虫粪、寄主振动 Host frass, host vibration	[49,68]
豆象金小蜂 <i>Dinarmus basalis</i>	视觉 Vision	[59]
绒茧灿金小蜂 <i>Trichomalopsis apanteloctena</i>	寄主保护物的质地 Character of host physical defense	[61]
蚜虫阿莎金小蜂 <i>Asaphes suspensus</i>	触觉、寄主植物 Haptic stimuli, host plant volatiles	[63]
跳小蜂科 Encyrtidae		
软蚧花翅跳小蜂 <i>Microterys flavus</i>	寄主虫粪 Host frass	[34]
蚜虫蚜蝇跳小蜂 <i>Syrphophagus aphidivorus</i>	触觉、寄主植物 Haptic stimuli, host plant volatiles	[63]
姬小蜂科 Eulophidae		
咖啡小蠹姬小蜂 <i>Phymastichus coffea</i>	寄主虫粪 Host frass	[35]
苍白宽口姬小蜂 <i>Hyssopus pallidus</i>	寄主植物、寄主虫粪 Host plant volatiles, host frass	[1,8]
潜蝇网腹姬小蜂 <i>Achrysocharella</i> sp.		
潜蝇纹翅姬小蜂 <i>Teleopteris exias</i>	寄主保护物的质地 Character of host physical defense	[61]
丝角羽角姬小蜂 <i>Sympiesis sericeicornis</i>	寄主振动 Host vibration	[6,69,70,71,72]
潜蝇黄斑啮小蜂 <i>Tetrastichus</i> sp.	寄主保护物的质地 Character of host physical defense	[61]
细蜂总科 Proctotrupoidea		
大痣细蜂科 Megaspilidae		
卡氏蚜大痣细蜂 <i>Dendrocercus carpenteri</i>	触觉、寄主植物 Haptic stimuli, host plant volatiles	[63]
姬蜂总科 Ichneumonidea		
姬蜂科 Ichneumonidae		
黑色皱背姬蜂 <i>Rhyssa persuasoria</i>	寄主虫道共生菌 Symbiotic microorganisms in host galleries	[37,38]
卷蛾黑瘤姬蜂 <i>Pimpla turionellae</i>	植物表面色差、振动探测、视觉 Chromatic aberration outside infested plants, vibrational sounding, vision	[55,56,74,75,79,80,81,82]
褐足黑瘤姬蜂 <i>P. instigator</i>	植物表面色差、寄主保护物性状、寄主介质振动 Chromatic aberration outside infested plants, character of host physical denfense, host medium vibration	[57,67,76]
螟黑点瘤姬蜂 <i>Xanthopimpla stemmator</i>	寄主振动 Host vibration	[77,81]
茧蜂科 Braconidae		
二化螟盘绒茧蜂 <i>Cotesia chilonis</i>	植物、寄主和寄主虫粪的挥发物 Volatiles from host plants, hosts, and host frass	[15]
螟蛉盘绒茧蜂 <i>C. ruficrus</i>	植物、寄主和寄主虫粪的挥发物 Volatiles from host plants, hosts, and host frass	[16]
螟黄足盘绒茧蜂 <i>C. flavipes</i>	寄主粪便、返吐物和虫道挥发物 Host frass, regurgitate, and host gallery volatiles	[17,30]

续表

寄生蜂种类 Parasitoid species	寄主搜索线索 Host searching cues	资料来源 References
长蠹刻鞭茧蜂 <i>Coeloides bostrychorum</i>	植物挥发物 Host plant volatiles	[24]
小蠹刻鞭茧蜂 <i>C. brunneri</i>	寄主红外辐射 Host infrared radiation	[83,84,85]
小蠹瘤额茧蜂 <i>Dendrosoter middendorffii</i>	植物挥发物 Host plant volatiles	[24]
螟长距茧蜂 <i>Macrocentrus linearis</i>	虫伤植物的挥发物 Volatiles from host damaged plants	[24]
红足侧沟茧蜂 <i>Microplitis croceipes</i>	虫伤植物的挥发物、寄主粪便 Volatiles from host damaged plants, host frass	[26,28,33,47,48]
中红侧沟茧蜂 <i>M. mediator</i>	虫伤植物的挥发物 Volatiles from host damaged plants	[27]
黑头折脉茧蜂 <i>Cardiochiles nigriceps</i>	虫伤植物的挥发物 Volatiles from host damaged plants	[31]
苍白柄腹茧蜂 <i>Spathius pallidus</i>	寄主虫道共生菌 Symbiotic microorganisms in host galleries	[39]
双色潜蛾绒茧蜂 <i>Pholetesor bicolor</i>	寄主虫道挥发物 host gallery volatiles	[40]
苹果实蝇茧蜂 <i>Opius lectus</i>	寄主标记外激素 Host marking pheromones	[42]
离潜蝇茧蜂 <i>O. dissitus</i>	虫伤植物的挥发物 Volatiles from host damaged plants	[50]
单色潜蝇茧蜂 <i>O. concolor</i>	感虫植物、寄主振动 Volatiles from host damaged plants, host vibration	[91]
胡蜂总科 Vespoidea		
钩土蜂科 Tiphidae		
春钩土蜂 <i>Tiphia vernalis</i>	寄主和寄主虫粪的挥发物 Volatiles from hosts and host frass	[18]
狭臀钩土蜂 <i>T. pygidialis</i>	寄主和寄主虫粪的挥发物 Volatiles from hosts and host frass	[18]

寄生蜂寻找隐蔽性生活寄主的线索物质在害虫生物防治上具有良好的应用前景,尤其是寄主栖境选择的化学信息物质。如利用农作物的间作或套种可提高害虫的寄生率,作物地间作害虫的非寄主植物糖蜜草 *Melinis minutiflora* Beauv. 可招引大螟盘绒茧蜂 *Cotesia sesamiae* (Cameron), 提高天敌的寄生率^[94]。喷洒利它素招引寄生蜂到林间并使之滞留于生境内,有利于寄生蜂分散产卵、增强寻找寄主的活动,这也是提高生物防治效率的有效途径之一。某些氧化单萜类化合物对几种寄生隐蔽性生活于针叶松树皮下的小蠹虫老熟幼虫的寄生蜂在寄主定位过程中是至关重要的^[95],人工合成这些氧化单萜类物质并喷洒于林间,必然有助于招引害虫的寄生蜂。然而,合成的引诱剂却往往不如天然感虫植株的挥发物对寄生蜂吸引作用强。因此,要将这些寄生蜂寻找寄主的线索物质进行开发,成功地用于害虫的生物防治,还有大量的工作需要开展。

植食性昆虫产生的利它素一般可引起寄生蜂强烈的本能反应,且寄生蜂对植物挥发物的反应具有可塑性,可靠的寄主源刺激信息在寄生蜂对低可靠性但高可检测性的植物挥发物的联系性学习过程中起到强化作用^[96]。因此,攻击植食性昆虫取食阶段的天敌利用了容易检测到而且可靠的虫伤植物诱导的挥发物,如果释放的这类化学信息物质的量很有限时,则来自寄主其他发育阶段的信息也可能被用上,或者学会利用容易检测到的其它相关刺激信息,这些信息物质将来也可望得到开发并用于害虫治理。

References:

- [1] Hausmann C, Mattiacci L, Dorn S. Role of host feeding niches and host refuges in habitat-related behaviour of *Hyssopus pallidus* (Hymenoptera: Eulophidae), a larval parasitoid of the codling moth. B. Entomol. Res., 2005, 95 (5): 429—436.
- [2] Joyce A L, Millar J G, Paine T D, et al. The effect of host size on the sex ratio of *Syngaster lepidus*, a parasitoid of Eucalyptus longhorned borers (*Phoracantha* spp.). Biol. Control, 2002, 24(3): 207—213.
- [3] Paine T D, Joyce A L, Millar J G, et al. Effect of variation in host size on sex ratio, size, and survival of *Syngaster lepidus*, a parasitoid of Eucalyptus longhorned beetles (*Phoracantha* spp.) II. Biol. Control, 2004, 30(2): 374—381.
- [4] Vinson S B. The behavior of parasitoids. In: Kerkut G A & Gilbert L I, eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology (Vol. Q). New York: Pergamon Press, 1985.
- [5] Xu Z F. Herbivore-induced volatile and its recruitment to the hymenopterous parasitoids of herbivore. Natural Enemies of Insects, 2000, 22(3): 128—134.
- [6] Djemai I, Casas J, Magal C. Parasitoid foraging decisions mediated by artificial vibrations. Anim. Behav., 2004, 67(3): 567—571.

- [7] Roland J, Taylor P D. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, 1997, 386(6626): 710—713.
- [8] Mattiacci L, Hütter E, Dorn S. Host location of *Hyssopus pallidus*, a larval parasitoid of the codling moth, *Cydia pomonella*. *Biol. Control*, 1999, 15(3): 241—251.
- [9] Santolamazza-Carbone S, Rodríguez-Illamola A, Rivera A C. Host finding and host discrimination ability in *Anaphes nitens* Girault, an egg parasitoid of the *Eucalyptus* snout-beetle *Gonipterus scutellatus* Gyllenhal. *Biol. Control*, 2004, 29(1): 24—33.
- [10] Hou Z Y, Yan F S. Progress in the study on host selection behaviors of parasitic wasps. *Acta Entomol. Sinica*, 1997, 40(1): 94—107.
- [11] Gohole L S, Ngi-Song A J. The chemical ecology of host location by parasitoids of African stemborers. *Insect Sci. Appl.*, 2001, 21(4): 361—368.
- [12] Silva-Torres C S A, Matthews R W, Ruberson J R, *et al.* Olfactory cues in host finding by *Melittobia digitata* (Hymenoptera: Eulophidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 2005, 98(4): 595—600.
- [13] Pettersson E M, Hallberg E, Birgersson G. Evidence for the importance of odour-perception in the parasitoid *Rhopalicus tutela* (Walker) (Hym., Pteromalidae). *J. Appl. Entomol.*, 2001, 125(6): 293—301.
- [14] Pettersson E M. Volatiles from potential hosts of *Rhopalicus tutela* a bark beetle parasitoid. *J. Chem. Ecol.*, 2001, 27(11): 2219—2231.
- [15] Chen H C, Lou Y G, Cheng J A. Selection responses of *Cotesia chilonis*, a larval parasitoid of the rice striped-stem borer *Chilo suppressalis*, to volatile compounds from its host and host plants. *Acta Entomol. Sinica*, 2002, 45(5): 617—622.
- [16] Chen H C, Lou Y G, Cheng J A. Effect of volatiles from herbivores and herbivore-damaged rice plants on the behavioral selection of parasitoid *Cotesia ruficrus* Haliday. *J. Zhejiang Univ. (Agric. & Life Sci.)*, 2003, 29(1): 18—23.
- [17] Potting R P J, Overholt W A, Danso F O, *et al.* Foraging behavior and life history of the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.*, 1997, 10(1): 13—29.
- [18] Rogers M E, Potter D A. Kairomones from scarabaeid grubs and their frass as cues in below-ground host location by the parasitoids *Tiphia vernalis* and *Tiphia pygidialis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 2002, 102(3): 307—314.
- [19] Vinson S B. Chemical signals used by parasitoids. *Redia*, 1991, 74(3): 15—42.
- [20] Lill J T, Marquis R J, Ricklefs R E. Host plants influence parasitism of forest caterpillars. *Nature*, 2002, 417(6885): 170—173.
- [21] Vet L E M, Wäckers F L, Dicke M. The reliability-detectability problem for foraging parasitoids: usability of 1st and 2nd trophic level stimuli. *Redia*, 1991, 74(3): 115—119.
- [22] Steinberg S, Dicke M, Vet L E M. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *J. Chem. Ecol.*, 1993, 19(1): 47—59.
- [23] Neveu N, Grandgirard J, Nenon J P, *et al.* Systemic release of herbivore-induced plant volatiles by turnips infested by concealed root-feeding larvae *Delia radicum* L. *J. Chem. Ecol.*, 2002, 28(9): 1717—1732.
- [24] Mills N J, Kruger K, Schlup J. Short-range host location mechanisms of bark beetle parasitoids. *J. Appl. Entomol.*, 1991, 111(1): 33—43.
- [25] Qiu H G, He L F, Shen B J, *et al.* Behavioral responses of *Macrocentrus linearis* to plant volatiles. *Acta Entomol. Sinica*, 1989, 32(2): 129—135.
- [26] Ochieng S A, Park K C, Zhu J W, *et al.* Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Arthropod Struct. Deve.*, 2000, 29(3): 231—240.
- [27] Dong W X, Hu B W, Zhang Z N, *et al.* Electrophysiological and behavioural responses of *Microplitis mediator* to tobacco plant volatiles. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(10): 2252—2256.
- [28] McCall P J, Turlings T C J, Lewis W J, *et al.* Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microplitis croceipes* Cresson (Braconidae: Hymenoptera). *J. Insect Behav.*, 1993, 6(5): 625—639.
- [29] Pettersson E M. Volatile attractants for three Pteromalid parasitoids attacking concealed spruce bark beetles. *Chemoecology*, 2001, 11(2): 89—95.
- [30] Potting R J, Vet L E M, Dicke M. Host microhabitat location by stem-borer parasitoid *Cotesia flavipes*: the role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles. *J. Chem. Ecol.*, 1995, 21(5): 525—539.
- [31] De Moraes C M, Lewis W J, Paré P W, *et al.* Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 1998, 393(6685): 570—573.
- [32] Tanaka C, Kainoh Y, Honda H. Host frass as arrestant chemicals in locating host *Mythimna separata* by the tachinid fly *Exorista japonica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2001, 100(2): 173—178.
- [33] Lewis W J, Jones R L. Substances that stimulate host-seeking by *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of *Heliothis* species. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1971, 64: 471—473.
- [34] Vinson S B, Harlan D P, Hart W G. Response of the parasitoid *Microterys flavus* to the soft brown scale and its honey dew. *Environ. Entomol.*, 1978, 7: 874—878.

- [35] Rojas J C, Castillo A, Virgen A. Chemical cues used in host location by *Phymastichus coffea*, a parasitoid of coffee berry borer adults, *Hypothenemus hampei*. Biol. Control, 2006, 37(2): 141—147.
- [36] Sullivan B T, Pettersson E M, Seltmann K C, et al. Attraction of the bark beetle parasitoid *Roptrocercus xylophagorum* (Hymenoptera: Pteromalidae) to host-associated olfactory cues. Environ. Entomol., 2000, 29(6): 1138—1151.
- [37] Madden J L. Behavioural responses of parasites to the symbiotic fungus associated with *Sirex noctilio* F. Nature, 1968, 218: 189—190.
- [38] Spradbery J P. Host finding by *Rhyssa persuasoria* (L.) an ichneumonid parasite of siricid wood wasps. Anim. Behav., 1970, 18: 103—114.
- [39] Sullivan B T, Berisford C W. Semiochemicals from fungal associates of bark beetles may mediate host location behavior of parasitoids. J. Chem. Ecol., 2004, 30(4): 703—717.
- [40] Dutton A, Mattiacci L, Dorn S. Plant-derived semiochemicals as contact host location stimuli for a parasitoid of leafminers. J. Chem. Ecol., 2000, 26(10): 2259—2273.
- [41] Wiskerke J S C, Dicke M, Vet L E M. Larval parasitoid uses aggregation pheromone of adult hosts in foraging behaviour: a solution to the reliability-detectability problem. Oecologia, 1993, 93(1): 145—148.
- [42] Prokopy R J, Webster R P. Oviposition-detering pheromone of *Rhagoletis pomonella*: a kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. J. Chem. Ecol., 1978, 4: 481—494.
- [43] Hoffmeister T S, Roitberg B D. To mark the host or the patch: Decisions of a parasitoid searching for concealed host larvae. Evol. Ecol., 1997, 11(2): 145—168.
- [44] Hoffmeister T S, Gienapp P. Exploitation of the host's chemical communication in a parasitoid searching for concealed host larvae. Ethology, 1999, 105(3): 223—232.
- [45] Hoffmeister T S, Gienapp P. Discrimination against previously searched, host-free patches by a parasitoid foraging for concealed hosts. Ecol. Entomol., 2001, 26(5): 487—494.
- [46] Dutton A, Mattiacci L, Dorn S. Learning used as a strategy for host stage location in an endophytic host-parasitoid system. Entomol. Exp. Appl., 2000, 94(2): 123—132.
- [47] Lewis W J, Tumlinson J H. Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. Nature, 1988, 331: 257—259.
- [48] Lewis W J, Takasu K. Use of learned odours by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. Nature, 1990, 348(6302): 635—636.
- [49] Steidle J L M, Scholler M. Olfactory host location and learning in the granary weevil parasitoid *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae). J. Insect Behav., 1997, 10(3): 331—342.
- [50] Pettitt F L, Turlings T C J, Wolf S P. Adult experience modifies attraction of the leafminer parasitoid *Opius dissitus* (Hymenoptera: Braconidae) to volatile semiochemicals. J. Insect Behav., 1992, 5(5): 623—634.
- [51] Vet L E M, Groenewold A W. Semiochemicals and learning in parasitoids. J. Chem. Ecol., 1991, 16(11): 3119—3135.
- [52] Liu S S, Jiang L H, Li Y H. Learning in adult hymenopterous parasitoids during the process of host foraging. Acta Entomol. Sinica, 2003, 46(2): 228—236.
- [53] Takabayashi J, Sabelis M W, Janssen A, et al. Can plants betray the presence of multiple herbivore species to predators and parasitoids? The role of learning in phytochemical information networks. Ecol. Res., 2006, 21(1): 3—8.
- [54] Richerson J V, DeLoach C J. Some aspects of host selection by *Perilitus coccinellae*. Ann. Entomol. Soc. Am., 1972, 65(4): 834—839.
- [55] Fischer S, Samietz J, Wäckers F L, et al. Perception of achromatic cues during host location of a pupal parasitoid. Entomol. Exp. Appl., 2003, 106(1): 63—66.
- [56] Fischer S, Samietz J, Wäckers F L, et al. Perception of chromatic cues during host location by the pupal parasitoid *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Environ. Entomol., 2004, 33(1): 81—87.
- [57] Schmidt J M, Carde R T, Vet L E M. Host recognition by *Pimpla instigator* F. (Hymenoptera: Ichneumonidae): preferences and learned responses. J. Insect Behav., 1993, 6(1): 1—11.
- [58] Bennett A M R. Host location behaviour in *Pelecinus polyturator* (Hymenoptera: Pelecinidae). J. Entomol. Soc. Ontario, 2003, 134: 131—134.
- [59] Verma R. Host habitat location and host location by *Dinarmus basalis*, a parasite of bruchids of stored legumes. Indian J. Exp. Biol., 1990, 28(2): 179—184.
- [60] Gauthier N, Benedet F, Tricault Y, et al. Marking behavior and discrimination of concealed hosts by the ectoparasitoid, *Dinarmus basalis* Rond. (Hym. Pteromalidae). J. Insect Behav., 2002, 15(4): 589—606.
- [61] Sheng J K, Zhao F X. On the selection of host protected covers by parasitoids. Forest Pest and Disease, 1991, (4): 36, 35.
- [62] Hoffmeister T S. Marking decisions and host discrimination in a parasitoid attacking concealed hosts. Can. J. Zool., 2000, 78(8): 1494—1499.
- [63] Buitenhuis R, Vet L E M, Boivin G, et al. Foraging behaviour at the fourth trophic level: a comparative study of host location in aphid hyperparasitoids. Entomol. Exp. Appl., 2005, 114(2): 107—117.

- [64] Quicke D L J. Parasitic Wasps. London: Chapman & Hall, 1997.
- [65] Meyhöfer R, Casas J. Vibratory stimuli in host location by parasitic wasps. *J. Insect Physiol.*, 1999, 45(11): 967—971.
- [66] Broad G R, Quicke D L. The adaptive significance of host location by vibrational sounding in parasitoid wasps. *P. Roy. Soc. Lond. (B)*, 2000, 267(1460): 2403—2409.
- [67] Henaut A, Guerdoux J. Location of a lure by the drumming insect *Pimpla instigator* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Experientia*, 1982, 38(3): 346—347.
- [68] He J H. How the parasitoids searching hosts. *Entomological Knowledge*, 1980, 17(2): 83—85.
- [69] Meyhöfer R, Casas J, Dorn S. Vibration-mediated interactions in a host-parasitoid system. *P. Roy. Soc. Lond. (B)*, 1997, 264: 261—266.
- [70] Meyhöfer R, Casas J, Dorn S. Mechano- and chemoreceptors and their possible role in host location behavior of *Sympiesis sericeicornis* (Hymenoptera: Eulophidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1997, 90(2): 208—219.
- [71] Bacher S, Casas J, Wäckers F, *et al.* Substrate vibrations elicit defensive behaviour in leafminer pupae. *J. Insect Physiol.*, 1997, 43(10): 945—952.
- [72] Meyhöfer R, Casas J von, Dorn S. Host location by a parasitoid using leafminer vibrations: characterizing the vibrational signals produced by the leafmining host. *Physiol. Entomol.*, 1994, 19(4): 349—359.
- [73] Chen J Q. Voice from concealed insect pests and their sounding techniques. *Entomological Knowledge*, 1995, 32(1): 44—48.
- [74] Otten H, Wäckers F L, Isidoro N, *et al.* The subgenual organ in *Pimpla turionellae* L. (Hymenoptera, Ichneumonidae): ultrastructure and behavioral evidence for its involvement in vibrational sounding. *Redia*, 2002, 85: 61—76.
- [75] Wäckers F L, Mitter E, Dorn S. Vibrational sounding by the pupal parasitoid *Pimpla (Coccygomimus) turionellae*: an additional solution to the reliability-detectability problem. *Biol. Control*, 1998, 11(2): 141—146.
- [76] Henaut A. Study of the sound produced by *Pimpla instigator* (Hymenoptera: Ichneumonidae) during host selection. *Entomophaga*, 1990, 35(1): 127—139.
- [77] Fischer S, Samietz J, Dorn S. Host location of a pupal parasitoid in a tritrophic system compared to a model offering mechanosensory cues only. *J. Insect Behav.*, 2004, 17(2): 191—199.
- [78] Vilhelmsen L, Isidoro N, Romani R, *et al.* Host location and oviposition in a basal group of parasitic wasps: the subgenual organ, ovipositor apparatus and associated structures in the Orussidae (Hymenoptera, Insecta). *Zoomorphology*, 2001, 121(2): 63—84.
- [79] Fischer S, Samietz J, Wäckers F L, *et al.* Interaction of vibrational and visual cues in parasitoid host location. *J. Comp. Physiol. (A)*, 2001, 187(10): 785—791.
- [80] Samietz J, Kroder S, Schneider D, *et al.* Ambient temperature affects mechanosensory host location in a parasitic wasp. *J. Comp. Physiol. (A)*, 2006, 192(2): 151—157.
- [81] Fischer S, Samietz J, Dorn S. Efficiency of vibrational sounding in parasitoid host location depends on substrate density. *J. Comp. Physiol. (A)*, 2003, 189(10): 723—730.
- [82] Otten H, Wäckers F, Battini M, *et al.* Efficiency of vibrational sounding in the parasitoid *Pimpla turionellae* is affected by female size. *Anim. Behav.*, 2001, 61(3): 671—677.
- [83] Richerson J V, Borden J H. Host finding behaviour of *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae). *Can. Entomol.*, 1972, 104: 1235—1250.
- [84] Richerson J V, Borden J H, Hollingdale J. Morphology of a unique sensillum placodeum on the antennae of *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae). *Can. J. Zool.*, 1972, 50: 909—913.
- [85] Borden J H, Chong L, Rose A. Morphology of the elongate placoid sensillum on the antennae of *Itoplectis conquisitor*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1978, 71(2): 223—227.
- [86] Schmitz H, Bleckmann H, Murtz M. Infrared detection in a beetle. *Nature*, 1997, 386(6627): 773—774.
- [87] Sowards L A, Schmitz H, Tomlin D W, *et al.* Characterization of beetle *Melanophila acuminata* (Coleoptera: Buprestidae) infrared pit organs by high-performance liquid chromatography/mass spectrometry, scanning electron microscope, and fourier transform-infrared spectroscopy. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 2001, 94(5): 686—694.
- [88] Hammer D X, Schmitz H, Schmitz A, *et al.* Sensitivity threshold and response characteristics of infrared detection in the beetle *Melanophila acuminata* (Coleoptera: Buprestidae). *Comp. Biochem. Physiol. (A)*, 2001, 128(4): 805—819.
- [89] Schütz S, Weissbecker B, Hummel H E, *et al.* Insect antenna as a smoke detector. *Nature*, 1999, 398(6724): 298—299.
- [90] Bruce W A. Use of infrared detection for host location by the bee-mite, *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae): a theoretical model. *International Journal of Acarology*, 1997, 23(1): 7—11.
- [91] Canale A, Raspi A. Host location and oviposition behaviour in *Opius concolor* (Hymenoptera: Braconidae). *Entomological Problems*, 2000, 31

(1): 25—32.

- [92] Ueno T. Host concealment: a determinant for host acceptance and feeding in an ectoparasitoid wasp. *Oikos*, 2000, 89(2): 223—230.
- [93] Harvey J A, Strand M R. The developmental strategies of endoparasitoid wasps vary with host feeding ecology. *Ecology*, 2002, 83(9): 2439—2451.
- [94] Khan Z R, Ampong-Nyarko K, Chiliswa P, *et al.* Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 1997, 388(6643): 631—632.
- [95] Pettersson E M, Boland W. Potential parasitoid attractants, volatile composition throughout a bark beetle attack. *Chemoecology*, 2003, 13(1): 27—37.
- [96] Vet L E M, Dicke M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Ann. Rev. Entomol.*, 1992, 37(1): 141—172.

参考文献:

- [5] 许再福. 虫害诱导的植物挥发性次生物质及其对寄生蜂的招引作用. *昆虫天敌*, 2000, 22(3): 128~134.
- [10] 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(1): 94~107.
- [15] 陈华才, 姜永根, 程家安. 二化螟绒茧蜂对二化螟及其寄主植物挥发物的趋性反应. *昆虫学报*, 2002, 45(5): 617~622.
- [16] 陈华才, 姜永根, 程家安. 寄主昆虫及被害水稻的挥发物对螟蛉绒茧蜂寄主选择行为的影响. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2003, 29(1): 18~23.
- [25] 邱鸿贵, 何丽芬, 沈伯钧, 等. 螟长距茧蜂对植物挥发物质的行为反应. *昆虫学报*, 1989, 32(2): 129~135.
- [27] 董文霞, 胡保文, 张钟宁, 等. 中红侧沟茧蜂对烟草挥发物的触角电生理及行为反应. *生态学报*, 2004, 24(10): 2252~2256.
- [52] 刘树生, 江丽辉, 李月红. 寄生蜂成虫在寄主搜索过程中的学习行为. *昆虫学报*, 2003, 46(2): 228~236.
- [61] 盛金坤, 赵凤霞. 浅谈寄生蜂对寄主保护物的选择. *森林病虫通讯*, 1991, (4): 36, 35.
- [68] 何俊华. 寄生蜂怎样寻找寄主. *昆虫知识*, 1980, 17(2): 83~85.
- [73] 陈惊秋. 隐蔽性害虫的发声及其声探测技术. *昆虫知识*, 1995, 32(1): 44~48.