

昆虫病原线虫感染寄主行为研究进展^{*}

李慧萍^{1,3} 韩日畴^{2**}

(1 中国科学院华南植物园 广州 510650; 2 广东省昆虫研究所 广州 510260; 3 中国科学院研究生院 北京 100049)

Advances in the researches on the infective behaviors of entomopathogenic nematodes. LI Hui-Ping^{1,3}, HAN Ri-Chou^{2**} (1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260, China; 3. Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Entomopathogenic *Steinernema* and *Heterorhabditis* nematodes are regarded as a new bio-insecticide. Only the infective juveniles (IJs) of these nematodes can invade a potential insect host. The infective behavior of the IJs includes search, recognition and infection of the insect hosts. The current advances on the research of the infective behaviors of the entomopathogenic nematodes and the relative factors involved are reviewed.

Key words behavior; entomopathogenic nematode; infection; *Steinernema*; *Heterorhabditis*

摘要 昆虫病原线虫斯氏属 *Steinernema* 和异小杆属 *Heterorhabditis* 线虫是新型的生物杀虫剂。其感染期幼虫是惟一能够侵染寄主昆虫的虫态。这类线虫感染寄主的行为分为寻找寄主、识别寄主和侵染寄主。文章综述昆虫病原线虫感染寄主昆虫的行为以及在感染寄主过程中的影响因素。

关键词 行为, 昆虫病原线虫, 感染, 斯氏属线虫, 异小杆属线虫

昆虫病原斯氏属 *Steinernema* 和异小杆属 *Heterorhabditis* 线虫作为新型的生物农药, 已广泛应用于农林、花卉和卫生害虫的安全防治^[1,2]。这类线虫具有广泛的寄主范围、可主动寻找寄主、对人畜及环境安全以及容易人工大量培养, 在工业化国家其市场销售额仅次于苏云金芽孢杆菌^[3]。

昆虫病原线虫以感染期虫态 (infective juveniles, IJs) 存活于土壤中, 主动寻找或随时入侵昆虫寄主。线虫通过自然开口或节间膜进入昆虫体内, 释放体内所携带的共生细菌, 共生细菌繁殖产生的毒素物质导致昆虫的死亡^[4]。线虫在这一过程中也可产生对昆虫有致死作用的毒素^[5]。

感染期线虫感染寄主的过程大致分为: 寄主寻找、寄主识别以及寄主侵染, 多种因素影响感染期线虫对寄主的感染过程。作者尝试描述这类线虫感染寄主的行为以及在感染寄主过程中的影响因素。

1 昆虫病原线虫的寄主寻找

感染期幼虫体表的水膜张力对线虫的行为影响要远远大于重力的影响^[6]。大多数线虫以水膜张力为动力沿正弦曲线的路线爬行^[7], 在环境中扩散 (包括水平扩散及垂直扩散) 以便寻找寄主。

昆虫病原线虫寻找寄主过程中的影响因素包括: 线虫寻找寄主的方式、线虫种类、化学物质、温度和机械震动。

1.1 线虫寻找寄主方式

昆虫病原线虫寻找寄主的方式包括: 潜伏型 (ambush)、攻击型 (cruise) 及中间型 (intermediate)^[8]。潜伏型线虫的扩散能力弱, 有独特的跳跃和站立行为, 适于感染活动能力强

* 广东省自然科学基金重点项目 (036692)。

** 通讯作者, Email: richou-han@163.net

收稿日期: 2006-08-14, 修回日期: 2006-09-29,

接受日期 2006-12-04

的寄主,代表线虫种类是 *S. carpocapsae* 和 *S. scapterisci*; 攻击型线虫对寄主的气味有强烈的反应,能积极扩散,无站立行为,善于寻找静止寄主,代表种类是 *S. glaseri*; 中间型线虫只有短时间站立行为,且可侵染活动能力强和相对静止寄主,代表种类是 *S. feltiae*^[9]。

攻击型线虫在寄主出现时,运动范围缩小,此反应可作为鉴定攻击型线虫对外界因素反应的标准^[10]。Lewis 等发现 *S. glaseri* 线虫在与寄主的表皮接触后活动范围缩小^[11],说明寄主表皮的某些物质影响线虫寻找寄主的行为。

最初的研究认为潜伏型线虫不会像攻击型线虫一样对寄主有反应;后有发现潜伏型线虫与寄主表皮接触后,对寄主也产生反应^[12];进一步研究表明,当环境中寄主出现时,站立的潜伏型线虫身体会前后摇摆,并向寄主的方向跳跃^[13,14],说明即使没有和寄主表皮接触,潜伏型线虫也会对寄主昆虫有反应。

与攻击型和潜伏型线虫相比,中间型线虫对寄主的反应变化更多。很多中间型线虫和攻击型线虫类似,被寄主昆虫的气味所吸引并在与昆虫寄主的表皮接触后转为定向运动^[15];也存在潜伏型线虫特有的行为——站立和跳跃,只是不会因寄主的突然出现而跳跃,更不会向寄主的方向跳跃^[14]。从反应模式来看,中间式线虫似乎兼具攻击型及潜伏型线虫的特征,因此攻击型和潜伏型可能是由中间型进化而来的^[16]。

1.2 线虫种类

斯氏属线虫和异小杆属线虫的扩散能力不同,不同种的斯氏属线虫扩散能力也不相同^[17]。斯氏属线虫的垂直扩散能力较强,而异小杆属线虫的水平扩散能力较强^[18,19]。因此,斯氏属线虫比较适合寻找附近的昆虫寄主,而异小杆属线虫则比较适合寻找远距离的昆虫寄主。寄主的存在会促进线虫在环境中的扩散^[17]。

1.3 化学物质

线虫对很多化学因素如 CO₂、寄主的分泌物等作出反应^[20-22]。Triggiani 等早已发现 CO₂ 可诱导 *IJ* 寻找寄主^[20];除去 CO₂ 后, *S. glaseri*

和其它攻击型线虫对寄主昆虫所散发的气味的强烈反应也消失^[9,10]。另外,昆虫寄主赖以生长的植物(如西红柿的幼苗)的分泌物也是诱导昆虫病原线虫寻找寄主的因素^[23,24]。被葡萄黑耳喙象甲幼虫 *Otiorynchus sulcatus* 攻击的植物的根所释放的化学物质也会吸引线虫^[25]。有发现寄主产生的化学物质可提高 *H. megidis* 寻找和侵染寄主的能力^[26]。这些都证明化学物质对 *IJ* 寻找寄主的行为有很大的影响。

对比 *H. bacteriophora* 和 *Caenorhabditis elegans* 的趋化性发现,这 2 种线虫都对一些醇类、芳香复合物以及昆虫寄主的代谢物如尿酸和 CO₂ 的反应很强烈,但 *H. bacteriophora* 对细菌的代谢产物如醛类、酯类、酮类和短链的醇类没有反应^[27],说明自然界中线虫更大程度上是通过 CO₂ 的反应来寻找寄主。

但土壤中的很多物质会阻碍化学信号的传递,特别是土壤中丰富的有机物对化学物质有很强的吸收力^[28]。当距离较远时,化学物质的吸收会削弱昆虫病原线虫寻找寄主的能力。

1.4 温度

S. carpocapsae 线虫会向略高于环境温度(0.1~0.3℃)的范围聚集^[29],说明温度也影响线虫寻找寄主的行为。最早的研究往往把线虫对光照和温度的反应混淆,但有可能线虫对光的反应本质上也是对温度的反应,因为光照的吸收会导致温度升高,对植物性病原线虫的研究证明了这一点^[30]。在自然环境中,有可能寄主昆虫在土壤中减少了因蒸发而丧失的热量,从而使其体温稍高于周围环境,诱使线虫寻找寄主的行为发生。

1.5 机械震动

环境中的机械震动也有可能诱发线虫寻找寄主的行为。*S. carpocapsae* *S. feltiae* 和 *H. megidis* 都会向产生震动的方向移动,并且对震动的反应比对化学物质的反应更强烈^[31]。当培养基中存在有机物时线虫只对震动产生反应,对化学物质无任何反应。自然界中有可能昆虫在土壤中的活动(如取食)产生震动并诱导线虫寻找寄主。这也和线虫生境相吻合,如

H. megidis 对化学物质反应强烈,通常生活在有机物含量少的海边沙滩;而另外 2 种斯氏线虫则在树林里有机物丰富的土壤中生活^[32]。因此,也可根据线虫的生存环境来判断其寻找寄主的行为反应。

2 昆虫病原线虫的寄主识别

线虫对寄主昆虫的识别同样极为重要,进入不适宜的寄主对线虫来说将意味着死亡。

依靠化感器与昆虫的分泌物、表皮以及肠道内容物的接触对寄主识别^[21, 33]。Grewal 等对 4 种斯氏线虫对寄主的识别进行研究后发现,除 *S. carpocapsae* 外,其它 3 种斯氏线虫再次感染已被感染 6~9 h 寄主的可能性很小;而 *S. carpocapsae* 最初被已感染同种线虫的寄主所吸引,但在 24 h 后也被已感染的寄主所排斥^[34]。Kunkel 等研究 *S. glaseri* 对已被同种线虫感染的寄主的分泌物的反应,发现在首次感染后的 48 h 内,寄主昆虫产生的分泌物对 *S. glaseri* 的活动无任何影响;但在首次感染 48 h 后, *S. glaseri* 对寄主的分泌物产生驱避反应,并且此反应先减弱后增强,说明在线虫与昆虫寄主之间有严格的识别机制,而且此识别行为有可能受 2 次侵染时间间隔的影响^[35]。线虫的识别行为可防止大量线虫聚集在同一寄主体内出现竞争,有利于线虫的生存。

3 昆虫病原线虫的寄主侵染

昆虫病原线虫在识别的昆虫体内恢复发育并开始繁殖(一般繁殖 2~3 代)^[39],昆虫寄主为线虫提供了食物来源和繁殖场所。昆虫病原线虫对寄主的侵染是两者相互作用的结果,但也受其它因素(包括生物因素与非生物因素)的影响。已经发现紫外线、温度、湿度、土壤类型等非生物因素都会影响线虫的侵染力^[17, 37~42],Brown 等发现利用高温等胁迫因子对寄主昆虫处理可影响其防御系统,从而使其更利于线虫的侵染^[43]。本文将重点讨论生物因素对昆虫病原线虫侵染力的影响。

3.1 昆虫病原线虫的种类

昆虫病原线虫的种类和品系会影响线虫对昆虫的侵染力^[44]。钱秀娟等发现昆虫病原斯氏属和异小杆属线虫对东北大黑鳃金龟幼虫的侵染力有差异^[45]。肖育贵等选用斯氏线虫科的 8 个品系对鞭角华扁叶蜂 *Chinolyda flagellicornis* 幼虫的致死力也有差异^[46]。Lewis 认为不同种类和品系的线虫对同一昆虫寄主的侵染力有差别,原因在于线虫寻找寄主的方式不同^[9]。但高志华等尽管也发现线虫对同一寄主的感染力有差异,却不一定受线虫寻找寄主方式的影响^[47]。

3.1.1 同种线虫侵染同一寄主: *S. glaseri* 的雌虫会被已感染同种线虫的蛴螬幼虫所吸引^[48],这一方面有利于 *S. glaseri* 在昆虫体内的繁殖,另一方面也可能导致聚集现象,即过多的线虫侵染已被侵染过的寄主会使其它昆虫得不到被侵染的机会,从而使利用线虫进行生物防治的效果减弱。例如昆虫病原线虫在葡萄黑耳喙象甲幼虫中的聚集现象要比大蜡螟 *Galleria mellonella* 和甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 明显,在防治葡萄根象甲 *Otioryhynchus sulcatus* 过程中所需的线虫数量相应的也比较多^[49]。但也有实验证明如果防治害虫的过程中线虫施用量过多,线虫的侵染率反而下降^[50~52],说明也有可能线虫被已感染同种线虫的寄主排斥。

3.1.2 异种线虫侵染同一寄主:不同种线虫侵染同一寄主,结果则比较复杂。Koppenhofer 等研究发现,多种线虫同时侵染同一寄主与单种线虫侵染相比,侵染率无较大差别^[5],但 Wang 等却发现 *S. carpocapsae* 和 *S. glaseri* 同时侵染蛴螬时侵染率升高^[53]。不仅在实验室,自然界中也发现有多种线虫同时侵染现象,但侵染后不能在同一昆虫寄主体内共存,最终只有一种线虫可存在于寄主体内^[54]。Alatorre-Rosas 和 Kaya 的研究发现,斯氏属线虫和异小杆属线虫的侵染效率与其进入寄主的先后顺序有关,如果斯氏属线虫先于异小杆属线虫进入寄主,则斯氏线虫为优势种;反之,如果异小杆属线虫先进入寄主,则前 64 h 内斯氏属线虫还是优势种,但随后即转为劣势^[5]。

3.2 寄主因素

3.2.1 寄主对线虫的免疫反应: 昆虫的防御体系会对线虫会造成很大的威胁。寄主的防御行为包括: 隔离已被侵染的昆虫个体以防群体被感染(如白蚁); 肛门排便以减少线虫的侵染机会(如蛴螬); 减少 CO₂ 排放量以减少化学诱饵作用(如鳞翅目的蛹); 用胸前足把线虫与体表分开等^[56]。此外, IJs 进入寄主体内后还会受到寄主昆虫的免疫系统的作用, 被昆虫的细胞吞噬或在细胞外被包裹(encapsulation)^[19]。Dowds 和 Peters 在直翅目 Orthoptera, 鞘翅目 Coleoptera, 双翅目 Diptera 和鳞翅目 Lepidoptera 昆虫中均已发现包裹现象^[57]。如 *S. carpocapsae* 侵入尖音库蚊 *Culex pipiens* 体腔后, 很快被一层匀浆物包被, 随之形成有色素的颗粒, 这些颗粒逐渐增大并愈合围绕线虫形成一黑色包囊^[17]。但 IJs 也可通过大量进入昆虫体内, 破坏昆虫形成的包裹以成功侵染^[57]。

3.2.2 寄主的虫态和龄期: 寄主的虫态会影响昆虫病原线虫的侵染力。一般来说, 昆虫病原线虫对寄主的幼虫侵染力较强。徐洁莲等发现防治 *S. carpocapsae* 对香蕉扁黑象甲 *Odoiporus longicollis* 的幼虫侵染力最强^[58]。Pye 等也早在 1978 年发现 *S. carpocapsae* 对欧洲松树皮象 *Hyllobius abietis* 的幼虫侵染力最强^[59], Dillon 等的研究也证明这一点^[60], 但 Brixey 却发现昆虫的蛹更容易被侵染^[61]。Yee 等研究 3 种斯氏线虫对西部樱桃实蝇 *Rhagoletis indifferens* 的致死力, 结果也发现斯氏线虫对西部樱桃实蝇的幼虫的侵染力更强, 成虫的侵染力次之, 但对蛹没有侵染力^[62]。

Ishibashi 等认为: 线虫对昆虫寄主幼虫的高侵染力与其在土壤中的存留时间以及 CO₂ 的产生有关; 也有可能与其体表开口较大有关^[60]。Yee 等认为线虫对西部樱桃实蝇的蛹无侵染力是因为其体表开口较小, 不利于线虫侵入, 而对成虫的侵染力较弱则是因为其在土壤中存留的时间较短^[62]。Grewal 等的研究表明如果线虫通过昆虫的肠道进入寄主, 则昆虫的取食活动使其更易于被线虫侵染^[21], 说明线虫对

不同虫态昆虫的侵染力的不同也可能与其进入寄主昆虫的途径有关。

昆虫寄主的龄期也会影响昆虫病原线虫的侵染力。Fallon 等研究发现: 昆虫病原线虫对光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 幼虫的侵染力与幼虫的龄期成反比, 即对 1 龄期幼虫的侵染力最强, 而对 7 龄期幼虫的侵染力最弱^[64]。但 Loya 等的研究却发现 *H. bacteriophora* 不能侵染根瘤象甲 *Sitona hispidulus* 的早期幼虫, 反而对其晚期幼虫的侵染力较强^[65]。李峰等的研究也发现大猿叶甲 *Colaphellus bowringi* 的 3~4 龄幼虫对昆虫病原线虫 *S. carpocapsae* Agrios 品系最敏感, 在 25℃ 以上的恒温条件下, 线虫对土壤内 3~4 龄幼虫的寄生率可达 90% 左右, 在自然变温条件(22~30℃)下, 其寄生率亦可达 75%~80%; 对 1~2 龄幼虫的寄生率只有 50%~70%^[66]。Gaugler 等早就发现昆虫病原线虫不能侵染墨蚊 *Simulium vittatum* 的 1~2 龄幼虫, 并认为原因在于早期幼虫较小的体形不利于线虫侵入^[67]。

3.3 昆虫病原微生物

一些昆虫病原微生物也会影响线虫的侵染力。如球孢白僵菌 *Beauveria bassiana*、苏云金芽胞杆菌 *Bacillus thuringiensis*、日本金龟子芽胞杆菌 *Bacillus popilliae* 等都通过协同(synergistic)或叠加作用(additive)影响线虫的侵染力^[68]。

Ansari 等发现利用金龟子绿僵菌 *Metarhizium anisopliae* 和昆虫病原线虫 *H. megidis* 和 *S. glaseri* 共同防治金龟子 *Hoplia philanthus* 时, 二者之间主要通过协同作用提高对金龟子的致死率, 并且在先使用金龟子绿僵菌后的 3 或 4 周后使用线虫时协同效应最强。据此他们推测协同作用的可能机制是金龟子绿僵菌作为紧张性刺激物(stressor)使昆虫更易于被线虫所感染; 研究还发现协同作用的强度与金龟子绿僵菌和线虫的浓度成正比^[69]。

4 小结和展望

昆虫病原线虫感染期幼虫的行为研究促进了这类线虫的商业化应用, 特别是线虫寻找寄

主方式的发现对于筛选合适的线虫种类作用于不同类型的昆虫具有重要的指导意义。显然,这类线虫的行为研究仍有广阔的空间有待探索。人们期待在如下问题得到答案:线虫行为的系统进化关系;决定线虫寻找寄主方式的机制;寄主识别过程中更精确的信号物质和受体;如何利用线虫的行为来提高其侵染昆虫的效能;以及其它微生物对线虫行为的具体作用方式等。相信依靠世界各国实验室的共同努力及各学科的综合应用,特别是行为生态学和分子生物学研究技术的发展和运用,这些问题都将逐步解决。

参 考 文 献

- 1 Kaya H.K., Aguilera M. M., Akimai A., Choo H. Y., Torre M., *et al. Biol. Control.*, 2006 **38**(1): 134~155.
- 2 Georgis R., Koppenhofer A. M., Belair G., Duncan L. W., Grewal P. S., *et al. Biol. Control.*, 2006 **38**(1): 103~123.
- 3 Lisansky S. G., Coombs J. Developments in the Markets for Biopesticides. Brighton Crop Protection Conference pests and Diseases. British Crop Protection Council Brighton. 1994. **3**: 1 049~1 054.
- 4 Poinar G. O. Jr. In: Gaugler R., Kaya H. K. (eds.), Entomopathogenic Nematodes in Biological Control. CRC Press, Boca Raton, Florida 1990. 23~61.
- 5 Buman M. *Nematologica*, 1982, **28**(1): 62~70.
- 6 Crofton H. D. *J. Helminthol.*, 1954, **28**(1-2): 35~52.
- 7 Croll N. A. The Behaviour of Nematodes: Their Activity, Senses and Responses. Edward Arnold Ltd., London, 1970. 117.
- 8 Kaya H. K. Gaugler R. *Annu. Rev. Entomol.*, 1993, **38**: 181~206.
- 9 Grewal P. S., Lewis E. E., Gaugler R., Campbell J. F. *Parasitology*, 1994, **108**(2): 207~215.
- 10 Lewis E. E., Gaugler R., Hamson R. *Can. J. Zool.*, 1993, **71**(4): 765~769.
- 11 Lewis E. E., Gaugler R., Harrison R. *Parasitology*, 1992, **105**(3): 309~319.
- 12 Lewis E. E., Grewal P. S., Gaugler R. *Parasitology*, 1995, **110**(2): 207~213.
- 13 Campbell J.F., Kaya H. K. *Nature* 1999 **397**: 485~486.
- 14 Campbell J.F., Kaya H. K. *Behaviour*, 2000, **137**(5): 591~609.
- 15 Campbell J. F., Lewis E. E., Stock S. P., Nadler S., Kaya H. K. *J. Nematol.*, 2003 **35**(2): 142~145.
- 16 Lewis E. E., Campbell J. F., Griffin C., Kaya H. K., Peter A. *Biol. Control.*, 2006, **38**(1): 66~79.
- 17 丛斌, 刘维志, 杨怀文. 沈阳农业大学学报, 1999 **30**(3): 343~353.
- 18 Alatorre-Rosas R., Kaya H. K. *J. Inverteb. Pathol.*, 1990, **55**(2): 179~188.
- 19 丛斌, 王秋实, 简恒. 沈阳农业大学学报, 1999, **30**(3): 263~266.
- 20 Triggiani O., Poinar G. O. Jr. *J. Inverteb. Pathol.*, 1976 **27**(3): 413~413.
- 21 Grewal P. S., Gaugler R., Selvan S. *J. Chem. Ecol.*, 1993, **19**(6): 1219~1231.
- 22 Grewal P. S., Gaugler R., Lewis E. E. *J. Parasitol.*, 1993, **79**(4): 495~503.
- 23 Wang Y., Gaugler R. *J. Inverteb. Pathol.*, 1998 **72**(3): 313~318.
- 24 Kanagy J. M. N., Kaya H. K. *Nematologica*, 1996 **42**(2): 220~231.
- 25 Van Tol R. W. H. M., van der Sommen A. T. C. M., BoFF I. C., van Bezooijen J., Sabelis M. W., *et al. Ecol. Lett.* 2001, **4**(4): 292~294.
- 26 Rasmann S., Kollner T. G., Degenhardt J., Hiltbold I., Toepfer S., *et al. Nature*, 2005, **434**: 732~737.
- 27 O' Halloran D. M., Bumell A. M. *Parasitology.*, 2003, **127**(1): 1~11.
- 28 Kiared K., Wu G., Beedi M., Rothenbuhler M., Heitz M. *Environ. Technol.*, 1997, **18**(1): 55~63.
- 29 Byers J. A., Poinar G. O. Jr. *Behaviour*, 1982, **79**(1): 1~10.
- 30 Wallace H. R. *Nematologica*, 1961, **6**(3): 222~236.
- 31 Torr P., Heritage S., Wilson M. J. *Int. J. Parasitol.*, 2004, **34**(9): 997~999.
- 32 Hominick W. M. In: Gaugler R. (eds.), Entomopathogenic Nematology. CABI Publishing Oxon, UK, 2002. 115~144.
- 33 Grewal P. S., Gaugler R., Lewis E. E. *J. Parasitol.*, 1993, **79**(4): 495~503.
- 34 Grewal P. S., Lewis E. E., Gaugler R. *J. Chem. Ecol.*, 1997, **23**(2): 503~515.
- 35 Kunkel B. A., Shapiro D. L., Campbell J. F., Lewis E. E. *J. Inverteb. Pathol.*, 2006, **93**(1): 42~49.
- 36 Strauch O., Ehlers R. U. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 1998, **50**(3): 369~374.
- 37 杨平, 刘南欣, 林锦英. 昆虫天敌, 1999, **21**(3): 107~112.
- 38 Lacey L. A., Arthurs S. P., Unruh T. R., Headrick H., Fritts R. Jr. *Biol. Control.*, 2006, **37**(2): 214~223.
- 39 Molyneux A. S., Bedding R. A. *Nematologica*, 1984, **30**(3): 358~365.
- 40 余向阳, 王冬兰, 刘济宁, 解平, 卢子华, 等. 江苏农业学报, 2003, **19**(1): 13~17.
- 41 Koppenhofer A. M., Fuzy E. M. *J. Inverteb. Pathol.*, 2006, **92**(1): 11~22.
- 42 王进贤, 邱礼鸿, 陈乾生. 昆虫天敌, 1986, **8**(4): 220~242.
- 43 Brown I. M., Shapiro-Ilan D. I., Gaugler R. R. *Biol. Control.*, 2006, **39**(2): 147~152.
- 44 Bedding R. A., Molyneux A. S., Akhurst R. *J. Exp. Parasitol.*, 1982, **55**(2): 249~257.

- 45 钱秀娟, 许艳丽, Wang Yi, 刘长仲, 李春杰, 等. 大豆科学, 2005, 24(3): 224~228.
- 46 肖育贵, 郭亨孝. 四川林业科技, 1999, 20(3): 18~21.
- 47 高志华, 杨小龙, 刘敬泽, 简恒. 昆虫学报, 2004, 47(1): 20~24.
- 48 Lewis E. E., Gaugler R. *J. Invertebr. Pathol.*, 1994, 64(3): 238~242.
- 49 Westeman P. R. *J. Invertebr. Pathol.*, 1999, 73(2): 206~213.
- 50 Boff M. I., Wieggers C., Gemitsen G. L. M., Smits P. H. *Nematology*, 2000, 2(3): 303~308.
- 51 Koppenhofer A. M., Kaya H. K. *J. Parasitol.*, 1995, 81(4): 797~799.
- 52 Selvan S., Campbell J. F., Gaugler R. *J. Invertebr. Pathol.*, 1993, 62(3): 278~284.
- 53 Wang X. D., Ishibashi N. *J. Nematol.*, 1999, 31(2): 207~211.
- 54 Aktore-Rosas R., Kaya H. K. *J. Invertebr. Pathol.*, 1990, 55(2): 179~188.
- 55 Aktore-Rosas R., Kaya H. K. *J. Invertebr. Pathol.*, 1991, 1(1): 1~6.
- 56 Gaugler R. *Agric. Ecosys. Environ.*, 1988, 24(1-3): 351~360.
- 57 Dowds B. C. A., Peters A. In: Gaugler R. (eds.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI Publishing, Oxon, UK, 2002. 79~98.
- 58 徐洁莲, 刘秀玲. 昆虫天敌, 1997, 19(3): 97~102.
- 59 Pye A. E., Buman M. *Parasitology*, 1978, 46(1): 1~11.
- 60 Dillon A. B., Ward D., Downes M. J., Griffin C. T. *Biol. Control.*, 2006, 38(2): 217~226.
- 61 Brixey J. PhD Thesis. University of Reading UK. 2000.
- 62 Yee W. L., Lacey L. A. *Biol. Control.*, 2003, 27(3): 349~356.
- 63 Ishibashi N., Kondo E. In: Gaugler R., Kaya H. K. (eds.), *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1990. 139~150.
- 64 Fallon D. J., Solter L. F., Keena M., McManus M., Cate J. R., et al. *Biol. Control.*, 2004, 30(2): 430~438.
- 65 Loya L. J., Hower A. A. Jr. *J. Invertebr. Pathol.*, 2003, 83(1): 63~72.
- 66 李峰, 万玲, 林克剑, 吴德龙, 赵凤霞, 等. 江西农业大学学报, 2002, 22(2): 243~245.
- 67 Gaugler R., Molloy D. *J. Nematol.*, 1984, 13(1): 1~5.
- 68 李秋剑, 韩日晴. 昆虫天敌, 2001, 23(4): 170~179.
- 69 Ansari M. A., Tirry L., Moens M. *Biol. Control.*, 2004, 31(2): 172~180.

生境破碎化对植物—昆虫及昆虫之间相互关系的影响^{*}

杨芳^{**} 贺达汉^{***}

(宁夏大学农学院 银川 750021)

Effects of habitat fragmentation on plant and insect-insect interactions. YANG Fang^{**}, HE Da-Han^{***}
(Agricultural School, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract As one of major factors affected the loss of biodiversity and the function of ecosystems, habitat fragmentation has become one of central issues in conservation biology and ecology. In order to better understand the profound effects of habitat fragmentation on the interaction of plant and insect community, we introduce the meaning and quantitative measures of habitat fragmentation and the effects of habitat fragmentation on plant-insect interactions including the plant-herbivore, plant-pollinator, seed-predator and plant-decomposer interactions. The effects of habitat fragmentation on insect-parasitoid and prey-predator interaction were also discussed. The issues should be paid attention to and hot spots of future study in this field were also given.

Key words habitat fragmentation, plant-insect interactions, landscape ecology, entomological population ecology

* 国家自然科学基金资助项目(编号: 30760045)。

** E-mail: yangfang-nx@126.com

*** 通讯作者, E-mail: hedahan@126.com

收稿日期: 2006-11-07, 修回日期: 2007-04-18