



综述与进展

作物多样性种植对植食性昆虫行为的影响^{*}

董文霞 徐 宁 肖 春^{**}

(农业生物多样性与病害控制教育部重点实验室 云南省农业生物多样性利用
与保护重点实验室 云南农业大学 昆明 650201)

摘 要 通过农作物遗传多样性、物种多样性的优化布局和种植,增加农田的物种多样性和农田生态系统的稳定性,有效地减轻作物虫害的危害,已经成为国际上农业研究的热点和农业害虫防治的发展趋势。多样性种植对昆虫的影响及其作用机制很大程度上取决于对植食性昆虫的行为反应。多样性种植主要通过干扰植食性昆虫的定向、交配、产卵、转移等行为,影响其在作物上定居和繁殖,进而影响其对植物的危害程度。根据国内外研究进展,本文介绍了作物多样性种植对植食性昆虫行为的影响,并讨论了目前存在的问题和研究前景。

关键词 作物, 多样性种植, 植食性昆虫, 行为, 影响

The effect of diversified cropping on phytophagous insect behavior

DONG Wen-Xia XU Ning XIAO Chun^{**}

(Key Laboratory of Agro-Biodiversity and Pest Management of Education Ministry of China, Yunnan
Key Laboratory Agro-Biodiversity and Conservations, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract Increasing the habitat diversity and stability of agro-ecosystems by crop genetics and species diversification has been a focus in agricultural research and a trend in insect pest control. However, the mechanisms involved and degree of pest reduction are dependent on a thorough understanding of the behavior of the relevant insect species. Phytophagous insects' host location, mating, movement, oviposition, and feeding behaviors are disturbed in diversified cropping systems. The effect of diversified cropping on phytophagous insect behavior, as well as current research problems and future perspectives, are discussed in detail based on domestic and foreign research reports.

Key words crop, diversified cropping, phytophagous insect, behavior, effect

农作物单一品种的长期大面积种植使农田遗传多样性和农田生态系统稳定性降低,导致害虫天敌大量减少,农作物虫害时有暴发(李正跃等, 2009)。因此,应用生物多样性与生态平衡的原理,进行农作物遗传多样性、物种多样性的优化布局和种植,增加农田的物种多样性和农田生态系统的稳定性(Zhu *et al.*, 2000),有效地减轻作物虫害的危害,已成为农业害虫防治的发展趋势(李正跃等, 2009)。

大量研究表明采用合理的间作、套作、混作等多样性种植模式可以有效控制植食性昆虫的种群,减轻作物的受害程度。但是,也有一些研究表

明多样性种植并不能减轻害虫的危害程度,甚至会加重其危害程度(Risch, 1983)。多样性种植对植食性昆虫影响及其作用机制很大程度上取决于植食性昆虫的生物学特性和行为反应。因此,要想通过作物多样性种植达到控制植食性昆虫的目的,就必须了解多样性种植对植食性昆虫行为的影响。许多研究表明多样性种植主要通过干扰植食性昆虫的定向、交配、产卵、转移等行为影响昆虫在作物上定居和繁殖,进而影响其对作物的危害程度。

^{*} 资助项目:国家基础研究发展规划资助项目(973 项目)(2011CB100404)。

^{**} 通讯作者, E-mail: x. chun@163. com

收稿日期:2011-11-27, 接受日期:2012-02-27

1 作物多样性种植对植食性昆虫定向行为的影响

植食性昆虫对寄主植物的危害都是以探测和识别的选择定向过程开始的,通常通过嗅觉和视觉向寄主定向。在多样性种植模式中,其它植物的存在必然会干扰其向寄主植物的定向行为。

1.1 植物气味的驱避作用对植食性昆虫定向行为的影响

一些间套作植物释放的挥发物对植食性昆虫具有驱避作用,从而干扰植食性昆虫寻找寄主的行为,导致其向寄主植物定向的数量减少。与胡萝卜、洋葱单作相比,两者混作能够减轻胡萝卜蝇 *Psila rosae* 对胡萝卜的危害,这是由于洋葱挥发物干扰了胡萝卜蝇寻找寄主的行为,导致其对胡萝卜的危害降低,特别是嫩洋葱的这种作用更为明显(Uvah and Coaker, 1984)。洋葱与羽衣甘蓝间作,甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 的密度显著降低,甘蓝的产量增加(Mutiga *et al.*, 2010)。大蒜与甘蔗间作,甘蔗发芽率高、芽的受害率显著低于单作甘蔗,这也是大蒜气味对白蚁的驱避作用造成的(Ahmed *et al.*, 2008)。姜黄对白蚁有驱避作用,姜黄与甘蔗间作会降低白蚁对甘蔗的危害程度(Sattar and Salihah, 2001)。田间试验表明蚕豆与罗勒(*Ocimum basilicum*)或者夏季薄荷草(*Satureja hortensis*)间作,罗勒对黑豆蚜 *Aphis fabae* 的驱避作用强于夏季薄荷草,能显著降低黑豆蚜对蚕豆的危害(Basedow *et al.*, 2006)。室内实验表明,非寄主植物薰衣草(*Lavendula angustifolia*)释放的挥发物对油菜花露尾甲 *Meligethes aeneus* 具有很强的驱避作用,使其不向油菜花定位(Mauchline *et al.*, 2005)。非寄主植物迷迭香(*Rosmarinus officinalis*)对葱蚜 *Neotoxoptera formosana* 具有驱避作用,当迷迭香和洋葱气味并存时,葱蚜不再被洋葱气味所吸引(Hori and Komatsu, 1997)。

1.2 植物气味的引诱作用对植食性昆虫定向行为的影响

有些间套作植物对害虫具有引诱作用,对主栽作物起保护的作用(Shelton and Badenes-Perez, 2006; Cook *et al.*, 2007)。选择具有引诱作用的间套作作物的标准有两个方面:一是对目标害虫具有较好的引诱效果、与主栽作物生育期一致的作

物种类或者品种;二是与主栽作物种类或者品种一致,但其对目标害虫引诱效果较好的主要生育期早于主栽作物。因此,无论选择与主栽作物的同种或者异种的作物,其对目标害虫的引诱效果强于主栽作物是关键。早在 19 世纪 60 年代,美国就在棉田中间作苜蓿,将美洲牧草盲蝽 *Lygus hesperus* 引诱到苜蓿上以减轻对棉花的危害,现在这种方法仍在大面积使用(Stern *et al.*, 1969; Godfrey and Leigh, 1994; Shelton and Badenes-Perez, 2006)。花椒园中间作的大豆对桑白盾蚧 *Pseudaulacaspis pentagona* 若虫有显著的诱集作用,对桑白盾蚧的防治效果可达 90% 以上(李正跃等, 2009)。棉花分别与诱集作物黄秋葵、蓖麻、向日葵间作,棉叶蝉 *Amrasca biguttula* 的数量显著低于单作棉花(Hormchan *et al.*, 2009)。甘蓝与苜蓿间作,苜蓿能够将甘蓝 Trocadero 品种上的长毛草盲蝽 *Lygus rugulipennis* 引诱过来,而对于甘蓝 Romana 品种上的长毛草盲蝽的引诱效果则不明显(Accinelli *et al.*, 2005)。在一品红 *Euphorbia pulcherrima* 田中间作茄子,一品红上的温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 数量显著降低,这是由于茄子对温室白粉虱具有显著的引诱作用(Lee *et al.*, 2010)。

1.3 植物气味的掩盖作用对植食性昆虫定向行为的影响

有些植物本身对植食性昆虫既没有引诱作用,也没有驱避作用,但其释放的挥发物能够掩盖寄主植物的气味,使其失去对植食性昆虫的引诱作用。这是由于植食性昆虫具有识别寄主植物气味的化学指纹图谱的能力,非寄主植物气味的加入,破坏了寄主植物气味各个组分的浓度比例,使其难以识别。例如羽衣甘蓝 *Brassica oleracea* var. *acephala* 与番茄间作,番茄释放的挥发物会干扰蔬菜黄跳甲 *Phyllotreta cruciferae* 对羽衣甘蓝的定向行为(Tahvanainen and Root, 1972);野生番茄(*Lycopersicon hirsutum* f. *Glabratum*)和甘蓝的气味会掩盖寄主植物马铃薯的气味,使其失去对马铃薯叶甲 *Leptinotarsa decemlineata* 的引诱作用,而野生番茄和甘蓝本身对马铃薯叶甲既没有引诱作用,也没有驱避作用(Thiery and Visser, 1986, 1987)。芫荽(*Coriandrum sativum*)释放的挥发物对 B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 没有驱避作用,但能

够降低番茄植株挥发物对 B 型烟粉虱的引诱效果,这也是芫荽与番茄间作田烟粉虱数量减少、危害减轻的原因(Togni *et al.*, 2010)。

1.4 植物的机械阻隔作用或者与气味掩盖的共同作用对植食性昆虫寻找寄主行为的影响

间作高秆非寄主植物可将寄主植物遮盖住,从而干扰植食性昆虫向寄主植物的视觉定向。对棉蚜敏感或者具有中等抗性的小麦品种与 Bt 棉套作,可以有效降低棉蚜数量,原因之一就是小麦与棉苗相比属于“高秆”作物,对于棉蚜的定向起到机械阻隔作用(Ma *et al.*, 2006)。与此类似,四季豆与高秆玉米间作能降低黑豆蚜 *Aphis fabae*、墨西哥豆瓢虫 *Epilachna varivestis* 的种群数量,而四季豆与低秆玉米间作则不能减少其数量(Ogenga-Latigo *et al.*, 1993; Coll and Bottrell, 1994)。Finch 等(2003)利用田间笼罩试验测定了 24 种非寄主植物(包括花坛植物、杂草、芳香植物、伴生植物、蔬菜)对甘蓝地种蝇 *Delia radicum* 和葱蝇 *Delia antiqua* 寻找各自寄主行为的影响,发现具有芳香气味的植物对这两种蝇类寻找寄主行为的干扰效果并不好,这两种蝇类降落在寄主植物上时会不停地搜索叶面,降落在非寄主植物上时几乎静止不动。在再次起飞之前,它们在非寄主植物上停留的时间是在寄主植物上的 2~5 倍。他们认为这两种蝇类寻找寄主的行为受到周围非寄主植物的大小(重量、叶面积、高度)的影响,干扰的作用来自植物的绿色叶片,而与植物的气味或者味道无关。还有一些情况是间套作植物机械阻隔作用与气味掩盖的共同作用,导致植食性昆虫向寄主植物的定向受到干扰。豌豆与玉米间作,豌豆上蚜类害虫数量显著降低,这是由于玉米植株较高,将豌豆的豆荚和花遮挡住,玉米释放的挥发物也会掩盖豌豆释放的气味,使蚜类难以向其定位(Pitan and Odebiyi, 2001)。甘蔗与豌豆间作能降低玉米禾螟 *Chilo partellus* 和非洲豆薊馬 *Megalurothrips sjostedti* 的数量(Ampong-Nyarko *et al.*, 1994a);甘蔗套种绿豆、印度麻或者大豆,蛀茎蛾的发生率显著低于甘蔗单作(Thirumurugan and Koodalingam, 2005)。这都是间套作植物通过干扰害虫嗅觉、视觉而影响其寄主定位的结果。

2 作物多样性种植对植食性昆虫求偶与交配行为的影响

通常,植食性昆虫在寄主植物上进行求偶与交配,有些种类的求偶与交配行为仅仅发生在寄主植物上。对植食性昆虫来说,寄主植物是对雌虫最有引诱力的场所,在这个场所求偶、交配是因为与异性相遇的几率相对比较高(Landolt and Phillips, 1997)。在寄主植物(芥菜 *Brassia juncea*)存在的情况下,小菜蛾低龄雌蛾就表现求偶行为,在暗期求偶活动较早,求偶时间也比较长。如果在第一头雌蛾求偶活动结束后,去除寄主植物,求偶雌蛾总数明显减少(Pittendrigh and Pivnick, 1993);在寄主植物(棉花)存在的情况,粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 在暗期的求偶活动较早(Landolt *et al.*, 1994)。只有在寄主植物(红橡树)叶片存在的情况下,多音天蚕蛾 *Antheraea polyphemus* 雌蛾才会求偶、交配(Riddiford and Williams, 1967)。在多样性种植模式中,其它植物有可能干扰成虫的求偶和交配行为。但这方面的研究比较少,Page 等(1999)的研究发现玉米与菜豆或者鸭脚粟间作,能够减少玉米叶蝉 *Cicadulina mbila* 和叶蝉 *Cicadulina storeyi* 雄虫向雌虫定向的数量,干扰了雌雄虫间的交配行为。

3 作物多样性种植对植食性昆虫产卵行为的影响

大多数植食性昆虫幼虫的活动范围有限,雌成虫对于产卵场所的选择对于其后代的生存和分布范围起着至关重要的作用(Renwick, 1989)。农作物的多样性种植必然会干扰植食性昆虫对产卵场所的选择,影响其产卵行为。

3.1 植物气味的干扰作用对植食性昆虫产卵行为的影响

许多昆虫利用寄主植物释放的特殊气味物质来寻找产卵场所,以保证其后代的生长发育。间作植物释放的挥发物会通过驱避、引诱、掩盖等作用干扰已交配的雌成虫寻找产卵场所。洋葱与其它蔬菜间作,对小菜蛾 *Plutella xylostella* 具有非常好的控制效果,这是因为洋葱具有很强的气味,洋葱中含有的烯丙基二硫醚是葱科植物特有的化合物,能够干扰小菜蛾的产卵行为(William, 1981)。

温室实验表明鼠尾草 (*Salvia officinalis*)、百里香 (*Thymus vulgaris*)、白三叶草 (*Trifolium repens*) 与抱子甘蓝 (*Brassica oleracea gemmifera*) 的间作都能使小菜蛾的产卵量显著减少,其中白三叶草的效果最好 (Dover, 1986)。甘蓝 (*Brassica oleracea* var. *capita* f. *Alba*) 与孔雀草 (*Tagetes patula*)、花环菊 (*Chrysanthemum carinatum*)、蝶花鼠尾草 (*Salvia horminum*) 套作,大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 在甘蓝上的落卵量大大减少 (Metspalu *et al.*, 2003)。这都是间作植物释放的挥发物干扰其产卵造成的。单作的甘蔗受玉米禾螟 *Chilo partellus* 的危害率为 32.6%,与扁豆或者豇豆间作受害率分别为 9.2%、16.4%,利用从扁豆或者豇豆中提取的植物源化学物质喷雾甘蔗后,能够使玉米禾螟持续 6 d 不在上面产卵 (Mahadevan, 1986)。西班牙三叶草 (*Desmodium uncinatum*)、糖蜜草 (*Melinis minutiflora*) 对玉米蛀茎蛾类产卵有驱避作用,而象草 (*Pennisetum purpureum*) 对玉米蛀茎蛾类产卵具有引诱作用,但玉米蛀茎蛾类在象草上成活率很低,因此这几种植物与玉米间作都能起到降低害虫种群的作用,玉米与糖蜜草间作的种植方式已经在非洲国家大面积推广 (Khan *et al.*, 1997, 2000; Gohole *et al.*, 2003; Hassanali *et al.*, 2008)。

3.2 植物的物理阻隔作用对植食性昆虫产卵行为的影响

植食性昆虫在寄主植物上产卵的部位具有选择性,通常选择最适宜后代生存的部位产卵,非寄主植物或者非适宜寄主植物的存在会从视觉上干扰其对产卵部位的选择。燕麦苗基部通常是瑞典秆蝇 *Oscinella frit* 雌蝇最喜欢产卵的部位,燕麦田间作三叶草,会在燕麦苗基部形成覆盖层,形成视觉阻隔而干扰瑞典秆蝇的产卵,减少落卵量。当瑞典秆蝇无法在燕麦基部产卵时,就会在燕麦苗的较高部位产卵,但产在较高部位的卵的存活率很低 (Adesiyun, 1979)。棉田间作玉米,由于棉铃虫 *Helicoverpa armiger* 成虫有趋于高秆作物产卵的生活习性,棉铃虫会将大部分卵产在玉米植株上,从而减少了棉花上棉铃虫的落卵量、减轻了对棉花的危害 (仵光俊等, 1991)。与此类似,高粱与棉花间作,也能降低美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 在棉花上的产卵量 (Tillman and Mullinix, 2004)。抱子

甘蓝与大麦 (*Hordeum vulgare*) 间作,大菜粉蝶、小菜蛾的幼虫、蛹、成虫数量都低于抱子甘蓝单作田,主要是由于大麦植株的外型干扰了这两种昆虫对产卵场所的选择 (Bukovinszky *et al.*, 2004)。室内实验和田间试验都表明:甘蓝与高的红三叶草 (*Trifolium pratense*) 间作,小菜蛾在甘蓝上的落卵量显著减少;而与矮的红三叶草间作,小菜蛾的产卵量在间作甘蓝与单作甘蓝上没有差别 (Åsman *et al.*, 2001)。甘蓝与红三叶草间作,萝卜种蝇的落卵量减少 42% ~ 55% (Björkman, 2007);油菜 (*Brassica napus*) 与小麦 (*Triticum aestivum*) 间作能够降低根蝇 *Delia* spp. 的产卵量 (Hummel *et al.*, 2009)。大豆、玉米、大麦带状间作,由于大豆、大麦植株的机械阻隔,巴氏根萤叶甲 *Diabrotica barberi*、玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 的产卵量显著降低 (Ellsbury *et al.*, 1999)。

4 作物多样性种植对植食性昆虫迁移行为的影响

4.1 作物多样性种植对植食性昆虫在不同植株之间转移的影响

有研究表明多样性种植会减少植食性昆虫在不同植株之间的迁移行为。一些植食性昆虫具有转移植株危害的习性,多样性种植田中非适宜寄主作物的存在,在不同植株之间转移时形成障碍,进而影响其种群数量。豆类作物(豌豆、鹰嘴豆)与玉米、甘蔗间作,玉米蛀茎类(玉米禾螟、玉米蛀茎夜蛾 *Busseola fusca*) 数量减少的原因之一就是迁移的幼虫数量降低 (Dissemond and Hindorf, 1990; Skovgård and Päts, 1997; Belay *et al.*, 2009)。玉米禾螟和玉米蛀茎夜蛾的一龄幼虫在整块田中的玉米或者甘蔗上迁移,通过降落的方式扩散到其它植株上,非寄主植物的存在导致幼虫扩散时难以停留在适宜的寄主上,幼虫死亡率增加 (Kaufmann, 1983; Schulthess *et al.*, 2004; Chabi-Olaye *et al.*, 2005)。在玉米、甘蔗、豌豆的间作田中,有 30% 的玉米禾螟的卵产在非寄主植物豌豆上,其幼虫离寄主植物距离越远,能够转移到寄主植物的数量越少 (Ampong-Nyarko *et al.*, 1994a, 1994b)。Holmes 和 Barret (1997) 利用诱捕器和直接观察法研究了大豆间作与单作田中日本金龟子 *Popillia japonica* 种群,结果表明与单作田相比,大豆与甘蔗间作田中金龟子的虫口密度显著降低,

这是由于间作田日本金龟子的田间扩散率显著低的缘故。玉米与茄科蔬菜间作,马铃薯叶甲在茄科蔬菜之间的转移活动减少,其危害程度也因此减轻。但也有研究得出了相反的结论,Risch (1981)的研究表明在间作田中,6种叶甲在植株之间迁移活动反而高于单作田,这是由于叶甲在非寄主植物上停留的时间缩短造成的。

4.2 作物多样性种植对植食性昆虫在不同田块之间转移的影响

在多样性种植田中,一些植食性昆虫的迁入与迁出行为会受到影响。一些研究表明,植食性昆虫的迁出率增加,迁入率降低。这可能是由于单作田中寄主植物相连,能够为其提供更适宜的产卵场所、更丰富食物源,并且可以缩短雄成虫寻找到雌成虫的时间。甘蓝地种蝇 *Delia brassicae* 对混作植物释放的挥发物反应更为活跃,迁出率也更高,导致其在寄主植物上的产卵量减少 (Tukahirwa and Coaker, 1982)。木薯与豌豆间作,能够降低粉虱(颈粉虱 *Aleurotrachelus socialis* 和番木瓜粉虱 *Trialeurodes variabilis*)的产卵量,导致两种粉虱的种群数量显著降低,并且这种效果在豌豆种植后第6周就发生作用,一直持续到第28周豌豆收割之后(豌豆在第17周收割),这是由于粉虱喜欢在高大的木薯植株上聚集产卵,而与豌豆间作的木薯植株比单作木薯植株小,导致迁入间作木薯上的粉虱成虫数量减少,而迁出的数量增多 (Gold *et al.*, 1991; Gold, 1994)。蔬菜黄跳甲 *Phyllotreta cruciferae* 在田间人工释放后,在花椰菜单作的田块中停留的时间比较长,而在花椰菜与救荒野豌豆 (*Vicia sativa*) 或者蚕豆 (*Vicia faba*) 混作的田块中停留时间短,迁移速度快 (Garcia and Altieri, 1992)。与此类似,Risch (1981)的研究发现6种叶甲在寄主与非寄主(豆类/玉米或者南瓜/玉米)间作田中的迁出率高于单作田。

5 问题与展望

随着生物多样性保护日益受到重视,对于作物多样性种植对植食性昆虫行为的影响研究也在深度和广度上不断提高,这对于利用农作物优化布局和种植调控植食性昆虫的行为,降低害虫种群数量、减轻作物产量损失具有重要意义。但是,目前的研究也存在不少问题,主要表现在以下几

个方面:(1)多样性种植对植食性昆虫的定向、产卵行为影响方面的研究比较多,对于迁移行为方面的研究比较少,对于求偶和交配行为的研究则是少之又少。事实上,植食性昆虫的一系列行为都与寄主植物密切相关,在多样性种植体系中其它植物的存在必然会或多或少干扰其与寄主的联系,影响其行为。因此,迫切需要全面、系统地研究多样性种植对植食性昆虫行为的影响。(2)不少研究出现了室内实验结果和田间试验结果不一致的情况。例如,室内笼罩产卵实验表明,当寄主植物和其它植物同时存在时,烟粉虱 *Bemisia tabaci* 活动频繁、产卵量减少 (Bernays, 1999),而田间将四季豆与玉米、甘蓝、芫荽、玫瑰茄 (*Hibiscus sabdariffa*)、黎豆 (*Mucuna deeringiana*) 5种作物间作时,烟粉虱的产卵量反而增加 (Smith *et al.*, 2001)。这可能是由于在田间开放条件下,昆虫的行为受到多种因素的影响。因此,需要在进行实验设计时要充分考虑到各种影响因子。(3)在农田生态系统中通过增加生物多样性来控制害虫的关键问题不在于多样性本身,而在于真正对植食性有控制作用的多样性。因此,研究多样性种植对植食性昆虫的影响需要充分考虑间套作作物的种类、生育期 (王万磊等, 2008)。

参考文献 (References)

- Accinelli G, Ramilli F, Dradi D, Burgio G, 2005. Trap crop: an agroecological approach to management of *Lygus rugulipennis* on lettuce. *Bull. Insectol.*, 58(1): 9–14.
- Adesiyun AA, 1979. Effects of intercrop on frit fly, *Oscinella frit*, oviposition and larval survival on oats. *Entomol. Exp. Appl.*, 26(2): 208–218.
- Ahmed S, Khan RR, Hussain G, Riaz MA, Hussain A, 2008. Effect of intercropping and organic matters on the subterranean termites population in sugarcane field. *Int. J. Agricult. Biol.*, 10(5): 581–584.
- Ampong-Nyarko K, Reddy KVS, Nyang'or RA, Saxena KN, 1994a. Reduction of insect pest attack on sorghum and cowpea by intercropping. *Entomol. Exp. Appl.*, 70(2): 179–184.
- Ampong-Nyarko K, Reddy SKV, Saxena KN, 1994b. *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lep., Pyralidae) oviposition on non-host: a mechanism for reduced pest incidence in intercropping. *Acta Oecologica*, 15(4): 469–475.
- Åsman K, Ekbohm B, Råmert B, 2001. Effect of intercropping

- on oviposition and emigration behavior of the leek moth (Lepidoptera: Acrolepiidae) and the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Environ. Entomol.*, 30(2): 288–294.
- Basedow T, Hua L, Aggarwal N, 2006. The infestation of *Vicia faba* L. (Fabaceae) by *Aphis fabae* (Scop.) (Homoptera: Aphididae) under the influence of Lamiaceae (*Ocimum basilicum* L. and *Satureja hortensis* L.) *J. Pest Sci.*, 79(3):149–154.
- Belay D, Schulthess F, Omwega C, 2009. The profitability of maize-haricot bean intercropping techniques to control maize stem borers under low pest densities in Ethiopia. *Phytoparasitica*, 37(1):43–50.
- Bernays EA, 1999. When host choice is a problem for a generalist herbivore: experiments with the whitefly, *Bemisia tabaci*. *Ecol. Entomol.*, 24(3):260–267.
- Björkman M, 2007. Effects of intercropping on the life cycle of the turnip root fly (*Delia floralis*): behaviour, natural enemies and host plant quality. Doctoral diss. Dept. of Crop Production Ecology, SLU. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. 125.
- Bukovinszky T, Tréfas H, van Lenteren JC, Vet LEM, Fremont J, 2004. Plant competition in pest-suppressive intercropping systems complicates evaluation of herbivore responses. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 102(2):185–196.
- Chabi-Olaye A, Nolte C, Schulthess F, Borgemeister C, 2005. Effects of grain legumes and cover crops on maize yield and plant damage by *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) in the humid forest of southern Cameroon. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 108(1):17–28.
- Coll M, Bottrell DG, 1994. Effects of nonhost plant on an insect herbivore in diverse habitats. *Ecology*, 75(3):723–731.
- Cook SM, Khan ZR, Pickett JA, 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 52:375–400.
- Dissemond A, Hindorf H, 1990. Influence of sorghum/maize/cowpea intercropping on the insect situation at Mbita/Kenya. *J. Appl. Entomol.*, 109(1/5):144–150.
- Dover JW, 1986. The effect of labiate herbs and white clover on *Plutella xylostella* oviposition. *Entomol. Exp. Appl.*, 42(3):243–247.
- Ellsbury MM, Exner DN, Cruse RM, 1999. Movement of corn rootworm larvae (Coleoptera: Chrysomelidae) between border rows of soybean and corn in a strip intercropping system. *Entomol. Soc. Am.*, 92(1):207–214.
- Finch S, Billiald H, Collier RH, 2003. Companion planting-do aromatic plants disrupt host-plant finding by the cabbage root fly and the onion fly more effectively than non-aromatic plants? *Entomol. Exp. Appl.*, 109(3):183–195.
- Garcia MA, Altieri MA, 1992. Explaining differences in flea beetle *Phyllotreta cruciferae* Goeze densities in simple and mixed broccoli cropping systems as a function of individual behavior. *Entomol. Exp. Appl.*, 62(3):201–209.
- Godfrey LD, Leigh TF, 1994. Alfalfa harvest strategy effect on *Lygus* bug (Hemiptera: Miridae) and insect predator population density: Implications for use as trap crop in cotton. *Environ. Entomol.*, 23(5):1106–1118.
- Gohole LS, Overholt WA, Khan ZR, Pickett JA, Vet LEM, 2003. Effects of molasses grass, *Melinis minutiflora* volatiles on the foraging behavior of the cereal stemborer parasitoid, *Cotesia sesamiae*. *J. Chem. Ecol.*, 29(3):731–745.
- Gold CS, 1994. The Effects of Cropping systems on cassava whiteflies in Colombia: Implications for control of African cassava mosaic virus disease. *Afr. Crop Sci. J.*, 2(4):423–436.
- Gold CS, Altieri MA, Bellotti AC, 1991. Survivorship of the cassava whiteflies *Aleurotrachelus socialis* and *Trialeurodes variabilis* (Homoptera: Aleyrodidae) under different cropping systems in Colombia. *Crop Prot.*, 10(4):305–309.
- Hassanali A, Herren H, Khan ZR, Pickett JA, Woodcock CM, 2008. Integrated pest management: the push-pull approach for controlling insect pests and weeds of cereals, and its potential for other agricultural systems including animal husbandry. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 363(1491):611–621.
- Holmes DM, Barrett GW, 1997. Japanese beetle (*Popillia japonica*) dispersal behavior in intercropped vs. monoculture soybean agroecosystems. *Am. Midl. Nat.*, 137(2):312–319.
- Hori M, Komatsu H, 1997. Repellency of rosemary oil and its components against the onion aphid, *Neotoxoptera formosana* (Takahashi) (Homoptera, Aphididae). *Appl. Entomol. Zool.*, 32(2):303–310.
- Hormchan P, Wongpiyasatid A, Prajimpum W, 2009. Influence of trap crop on yield and cotton leafhopper population and its oviposition preference on leaves of different cotton varieties/lines. *Kasetsart J. Nat. Sci.*, 43(4):662–668.
- Hummel JD, Dosdall LM, Clayton GW, Harker KN, O'Donovan JT, 2009. Effects of canola-wheat intercrops on *Delia* spp. (Diptera: Anthomyiidae) oviposition, larval

- feeding damage, and adult abundance. *J. Econ. Entomol.*, 102(1):219–228.
- Kaufmann T, 1983. Behavioural biology, feeding habitat and ecology of three species of stem borer: *Eldana saccharina* (Lepidoptera:Pyralidae), *Sesamia calamistis* and *Busseola fusca* (Noctuidae) in Ibadan, Nigeria, West Africa. *J. Ga. Entomol. Soc.*, 18(2):259–272.
- Khan ZR, Ampong-Nyarko K, Chiliswa P, Hassanali A, Kimani S, Lwande W, Overholt WA, Overholt WA, Pickett JA, Smart LE, Woodcock CM, 1997. Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 388: 631–632.
- Khan ZR, Pickett JA, van den Berg J, Wadhams LJ, Woodcock CM, 2000. Exploiting chemical ecology and species diversity: stem borer and striga control for maize and sorghum in Africa. *Pest Manag. Sci.*, 56 (11):957–962.
- Landolt PJ, Heath RR, Millar JG, Davis-Hernandez KM, Dueben BD, Ward KE, 1994. Effects of host plant, *Gossypium hirsutum* L., on sexual attraction of cabbage looper moths, *Trichoplusia ni* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Chem. Ecol.*, 20(11):2959–2974.
- Landolt PJ, Phillips TW, 1997. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 42(1):371–391.
- Lee DH, Nyrop JP, Sanderson JP, 2010. Effect of host experience of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum*, on trap cropping effectiveness. *Entomol. Exp. Appl.*, 137(2):193–203.
- Ma XM, Liu XX, Zhang QW, Zhao JZ, Cai QN, Ma YA, Chen DM, 2006. Assessment of cotton aphids, *Aphis gossypii*, and their natural enemies on aphid-resistant and aphid-susceptible wheat varieties in a wheat-cotton relay intercropping system. *Entomol. Exp. Appl.*, 121(3):235–241.
- Mahadevan NR, 1986. Influence of intercropping legumes with sorghum on the infestation of the stem borer, *Chilo partellus* (Swinhoe) in Tamil Nadu, India. *Int. J. Pest Manag.*, 32(2):162–163.
- Mauchline AL, Osborne JL, Martin AP, Poppy GM, Powell W, 2005. The effects of non-host plant essential oil volatiles on the behaviour of the pollen beetle *Meligethes aeneus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 114(3):181–188.
- Metspalu L, Hiiesaar K, Jõgar K, 2003. Plants influencing the behaviour of large white butterfly (*Pieris brassicae* L.). *Agron. Res.*, 1(2):211–220.
- Mutiga SK, Gohole LS, Auma EO, 2010. Effects of integrating companion cropping and nitrogen application on the performance and infestation of collards by *Brevicoryne brassicae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 134(3):234–244.
- Ogenga-Latigo MV, Baliddawa CW, Ampofo JKO, 1993. Factors Influencing the Incidence of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop., on common beans intercropped with maize. *Afr. Crop Sci. J.*, 1(1):49–58.
- Page WW, Smith MC, Holt J, Kyetere D, 1999. Intercrops, *Cicadulina* spp., and maize streak virus disease. *Ann. Appl. Biol.*, 135(1):385–393.
- Pitan OOR, Odebiyi JA, 2001. The effect of intercropping with maize on the level of infestation and damage by pod-sucking bugs in cowpea. *Crop Prot.*, 20(5):367–372.
- Pittendrigh BR, Pivnick KA, 1993. Effects of a host plant, *Brassia juncea*, on calling behavior and egg maturation in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Entomol. Exp. Appl.*, 68(2):117–126.
- Renwick JAA, 1989. Chemical ecology of oviposition in phytophagous insects. *Experientia*, 45(3):223–228.
- Riddiford LM, Williams CM, 1967. Chemical signalling between polyphemus moths and between moths and host plant. *Science*, 156(3762): 589–590.
- Risch SJ, 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology*, 62(5):1325–1340.
- Risch SJ, 1983. Intercropping as cultural pest control: Prospects and limitations. *Environ. Manag.*, 7(1):9–14.
- Sattar A, Salihah Z, 2001. Detection and control of Subterranean termites // Technologies for Sustainable Agriculture. Proceedings of National Workshop, Faisalabad, Pakistan. 195–198.
- Schulthess F, Chabi-Olaye A, Gounou S, 2004. Multi-trophic level interactions in a cassava-maize mixed cropping system in the humid tropics of West Africa. *Bull. Entomol. Res.*, 94(3):261–272.
- Shelton AM, Badenes-Perez FR, 2006. Concepts and applications of trap cropping in pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 51(1):285–308.
- Skovgård H, Päs P, 1997. Reduction of stemborer damage by intercropping maize with cowpea. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 62(1):13–19.
- Smith HA, McSorley R, Sierra Izaguirre JA, 2001. Effect of intercropping common bean with poor hosts and nonhosts on numbers of immature whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) in the Salamá Valley, Guatemala. *Environ. Entomol.*, 30(1):89–100.

- Stern VM, Mueller A, Sevacharian V, Way M, 1969. Lygus bug control in cotton through alfalfa interplanting. *Calif. Agr.*, 23(2):8–10.
- Tahvanainen JO, Root RB, 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10(4):321–346.
- Thiery D, Visser JH, 1986. Masking of host plant odour in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle. *Entomol. Exp. Appl.*, 41(2):165–172.
- Thiery D, Visser JH, 1987. Misleading in the Colorado potato beetle with and odour blend. *J. Chem. Ecol.*, 13(5):1139–1146.
- Thirumurugan A, Koodalingam K, 2005. Management of borer complex in sugarcane through companion cropping under drought condition of palar river basin area. *Sugar Tech.*, 7(4):163–164.
- Tillman PG, Mullinix BG Jr, 2004. Grain sorghum as a trap crop for corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae) in cotton. *Environ. Entomol.*, 33(5):1371–1380.
- Togni PHB, Laumann RA, Medeiros MA, Sujii ER, 2010. Odour masking of tomato volatiles by coriander volatiles in host plant selection of *Bemisia tabaci* biotype B. *Entomol. Exp. Appl.*, 136(2):164–173.
- Tukahirwa EM, Coaker TH, 1982. Effect of mixed cropping on some insect pests of brassicas; reduced *Brevicoryne brassicae* infestations and influences on epigeal predators and the disturbance of oviposition behaviour in *Delia brassicae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 32(2):129–140.
- Uvah III, Coaker TH, 1984. Effect of mixed cropping on some insect pests of carrots and onions. *Entomol. Exp. Appl.*, 36(2):159–167.
- William RD, 1981. Complementary interactions between weeds, weed control practices, and pests in horticultural cropping systems. *HortScience*, 16:508–513.
- Zhu YY, Chen HR, Fan JH, Wang YY, Li Y, Chen JB, Fan JX, Yang SS, Hu LP, Leung H, Mew TW, Teng PS, Wang ZH, Mundt C, 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406(6797):718–722.
- 李正跃, 阿尔蒂尔瑞 MA, 朱有勇, 2009. 生物多样性与害虫综合治理. 北京: 科学出版社. 1–17.
- 王万磊, 刘勇, 纪祥龙, 王光, 周海波, 2008. 小麦间作大蒜或油菜对麦长管蚜及其主要天敌种群动态的影响. 应用生态学报, 19(6):1331–1336.
- 仵光俊, 陈志杰, 姬明周, 董树旺, 李怀柱, 安建辉, 石金成, 1991. 棉田插种玉米对天敌虫口的影响及其控制害虫的作用. 生物防治通报, 7(3):101–104.