应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2014, 51(1): 60-66. DOI: 10.7679/j.issn.2095-1353.2014.007

烟粉虱及海氏桨角蚜小蜂对中国番茄黄化曲叶病毒感染烟草的嗅觉反应*

潘 登[1,2] 李元喜[2] 栾军波[1] 刘树生[1] 刘银泉[1**]

（1. 浙江大学昆虫科学研究所 农业部农业昆虫学重点实验室，杭州 310058；
2. 南京农业大学植物保护学院昆虫系，南京 210095）

摘 要 双生病毒可通过调控寄主植物促进媒介昆虫烟粉虱种群增长，然而病毒侵染植物后是否通过调控植物挥发物来影响烟粉虱及其天敌的嗅觉反应还未见报道。**【目的】** 本文旨在研究烟草植株感染中国番茄黄化曲叶病毒（*Tomato yellow leaf curl China virus*，TYLCCNV)后对烟粉虱 *Bemisia tabaci*（Gennadius）及其重要寄生性天敌海氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati*（Zolnerowich and Rose）嗅觉反应行为的影响。**【方法】** 利用 Y 形嗅觉仪方法，我们测试了烟粉虱及海氏桨角蚜小蜂对带毒植株、健康植株及烟粉虱危害植株的选择偏好性。**【结果】** 烟粉虱及海氏桨角蚜小蜂选择携带 TYLCCNV 病毒的烟草显著多于健康烟草植株，但烟草被病毒与烟粉虱共同侵染时，烟粉虱对带毒烟草的选择仍显著多于无毒植株，而寄生蜂虽然仍较多选择带毒植株，但无显著差异。**【结论】** 这些结果表明烟粉虱及海氏桨角蚜小蜂偏好选择携带 TYLCCNV 病毒的烟草，但这种偏好作用在烟粉虱取食共同危害时有一定程度的减弱。本研究首次报道了双生病毒侵染植物可增加烟粉虱及其天敌对植物的选择作用，并就其功能及机制进行了讨论。

关键词 中国番茄黄化曲叶病毒，烟粉虱，海氏桨角蚜小蜂，嗅觉反应，植物-病毒-媒介昆虫-天敌关系

Olfactory responses of the whitefly *Bemisia tabaci* and its parasitoid *Eretmocerus hayati* to tobacco infected by the *Tomato yellow leaf curl China virus*

PAN Deng[1,2] LI Yuan-Xi[2] LUAN Jun-Bo[1] LIU Shu-Sheng[1] LIU Yin-Quan[1**]

(1. Key Laboratory of Agricultural Entomology of Ministry of Agriculture, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract Begomoviruses can manipulate host plants to promote the population growth of the whitefly vector *Bemisia tabaci* (Gennadius). However, olfactory responses of the whitefly and its parasitoids to virus-infected plants have not been explored. **[Objectives and Methods]** In this study, we used a Y shape olfactometer to investigate the influence of the Tomato yellow leaf curl China virus (TYLCCNV) on olfactory responses of the whitefly and its parasitoid, *Eretmocerus hayati* (Zolnerowich and Rose). **[Results and Conclusion]** The results show that *B. tabaci* and its parasitoid preferred TYLCCNV-infected tobacco plants to non-viruliferous plants. However, this preference declined somewhat when tobacco plants were simultaneously infested by the virus and the whitefly. To our knowledge, this is the first evidence that begomovirus-infection can increase the attractiveness of plants to both the virus vector *B. tabaci* and this vector's parasitoid. The function and

* 资助项目：国家重点基础研究发展计划（973 计划）(2013CB127604)；国家自然科学基金项目（31071736）

**通讯作者，E-mail: yqliu@zju.edu.cn

收稿日期：2013-10-08，接受日期：2013-11-16

mechanisms of this attraction are discussed.

Key words *Tomato yellow leaf curl China virus*, *Bemisia tabaci*, *Eretmocerus hayati*, olfactory response, plant-virus-vector-natural enemy interactions

烟粉虱 *Bemisia tabaci*（Gennadius）是由多个遗传结构差别明显但外部形态难以区分的隐种组成的物种复合体，目前已报道的推测隐种至少 36 个（Dinsdale *et al*., 2010; De Barro *et al*., 2011；Hu *et al*., 2011；Liu *et al*., 2012；刘银泉和刘树生，2012；Firdaus *et al*., 2013）。其中两个危害严重的入侵隐种 Middle East-Asia Minor 1（MEAM1）和 Mediterranean（MED）（以前分别称为 B 型和 Q 生物型）先后侵入我国，在我国大多数省份都有分布（Hu *et al*., 2011;刘银泉和刘树生，2012；Sun *et al*., 2013）。烟粉虱除直接取食造成危害外，还可传播双生病毒导致严重灾情（Moffat, 1999）。研究表明，烟粉虱-病毒-植物三方互作关系复杂，植物被病毒侵染后可对介体昆虫烟粉虱产生有利、中性或不利的作用（栾军波和刘树生，2010）。如烟草被中国番茄黄化曲叶病毒（*Tomato yellow leaf curl China virus*, TYLCCNV）侵染后对入侵烟粉虱 MEAM1 的适合性提高，在带毒烟草上取食的烟粉虱生殖力和寿命均显著增加，但土著烟粉虱 Asia II 3 适合性没有变化（Jiu *et al*., 2007）。而番茄被同一病毒侵染后对入侵烟粉虱 MEAM1 的适合性没有明显影响，但使得土著烟粉虱 Asia II 3 适合性降低（Liu *et al*., 2009）。Jiu 等（2007）的研究还表明，MEAM1 烟粉虱的适合性提高并非由于其自身携带双生病毒直接导致，而是由于其在带毒烟草上取食所致。这表明，烟粉虱和双生病毒可能对烟草存在调控作用，使得二者在受控植物的介导下形成了一种间接互惠关系。Luan 等（2013）通过组学分析以及化学生态分析，发现病毒侵染和烟粉虱取食对起防御作用的萜类化合物的合成产生相反的调控作用，病毒侵染烟草后抑制了萜类化合物的合成从而减轻烟草对烟粉虱的防御作用，进而有利于烟粉虱种群的增长，深入地揭示了烟粉虱和双生病毒间接互惠的作用机制。

从协同进化角度考虑，由于双生病毒只能由烟粉虱传播，所以双生病毒侵染植物后，为了能传到更多的健康植物上，除了通过对植物的调控作用促进烟粉虱种群的增长之外，吸引更多烟粉虱来取食也同样能获取更多的传播机会。虽然植物受病原微生物侵染后能吸引更多媒介昆虫聚集取食已有报道（Stout *et al*., 2006），但是媒介昆虫对寄主植物挥发物的嗅觉反应是否受病毒侵染影响尚只有少量研究（Jimenez-Martinez *et al*., 2004），双生病毒对植物挥发物的调控是否有助于烟粉虱选择带毒植株还没有实验证据。此外，带毒植物挥发物成分的改变是否可对另一营养级即烟粉虱的天敌产生吸引作用也没有相关报道。针对上述两个问题，我们提出双生病毒侵染能够增加植物对烟粉虱及其天敌的吸引作用这一假设。为验证这个假设，我们使用与 Jiu 等（2007）和 Luan 等（2013）同一研究体系，即烟草-TYLCCNV 病毒-烟粉虱 MEAM1 隐种，测定烟草植株感染双生病毒后对媒介昆虫烟粉虱及其重要寄生性天敌——海氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati*（Zolnerowich and Rose）（De Barro and Coombs, 2009；邵家斌等, 2010；Yang and Wan, 2011）的嗅觉反应。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试昆虫 烟粉虱 MEAM1 种群于 2008 年采自浙江温州露地甘蓝，在实验室内以棉花为寄主连续饲养，每连续饲养 3 代左右进行一次检测以保证隐种的纯度。试验开始时已连续饲养 60 余代。海氏桨角蚜小蜂在 2008 年由中国农业科学院植物保护研究所引进，以棉花上饲养的 MEAM1 烟粉虱为寄主连续饲养。以上两种昆虫种群均在(25±1)℃，RH 60%～80%，14L∶10D 条件下的人工气候室内饲养。

1.1.2 供试植物 普通烟草(*Nicotiana tabacum*)品种 NC89，将烟草种子播入营养土内育苗，待烟草 3~4 片真叶时用于传毒实验。植物培养所需的营养土由泥炭∶珍珠岩∶蛭石∶有机肥以 5∶1∶1∶1 的比例均匀混合所得。营养土为一次性使用，用完后弃置。烟草植株在温度可控(25±3)℃的玻璃温室内培育。

1.1.3 供试病毒 中国番茄黄化曲叶病毒(TYLCCNV)及其卫星 DNA 的农杆菌侵染体克隆由浙江大学生物技术研究所周雪平实验室构建并提供。

1.1.4 Y 形嗅觉仪 Y 型嗅觉仪采用无色透明玻璃管制成，直管长和支臂长均为 16 cm，内径 1 cm，两臂夹角 65°，用 Telfon 管将两臂分别连至放置味源的味源瓶。气流经活性炭过滤之后进入味源瓶，利用气体流量计调节控制进入味源瓶的气体流速，使两臂中气流匀速且相同。气流由两臂进入，然后由直管抽出。其中味源瓶由两部分组成：底座为直径 16 cm，高 15 cm 的圆形玻璃缸，上半部分为一球形玻璃瓶，直径为 38 cm，高 50 cm，下端开口直径也为 16 cm，两部分由磨口接口密封连接。

1.2 带毒植株及烟粉虱取食植株的获取

带毒植株获取：当烟草幼苗生长到 3~4 片真叶期时，利用一次性注射器将带毒菌液注射到烟草植株的茎部和叶柄韧皮部中，每株植株用菌液 0.2 mL，获得 TYLCCNV 接种的植株。15 d 后取心叶发黄卷曲的植株用于实验，实验后受试带毒植株经 PCR 检测明确其是否带毒。同批烟草苗的一部分植株不接毒做为对照，本文中称为健康植株。

烟粉虱取食植株：取幼苗期接种病毒的烟草植株与健康植株，在实验前 3 d 每株接入约 1 000 头烟粉虱，取食 3 d 后把成虫移除。

1.3 烟粉虱对烟草植株的嗅觉反应

试虫准备：实验前 2 d 将带有烟粉虱伪蛹的棉花植株去除已羽化烟粉虱成虫后，转移到一个干净无虫养虫笼内（规格：60 cm × 60 cm × 60 cm），取新羽化 1~2 d 内烟粉虱成虫，把雌虫单头转入指形管内，试验前饥饿 2~4 h。

嗅觉反应测定：实验前检查 Y 形嗅觉仪各处连接的密封性，将实验植株底部塑料盆用锡箔纸包严，只露出绿色植株部分，放入味源瓶并密封，各味源瓶气味源组合见表 1。将真空泵电源接通，接通后保持 15~20 min 使气味充满管路，调节空气流量恒定(400 mL/min)。在味源瓶前加白纸挡板，以消除植物颜色可能对昆虫行为产生的影响。把成虫单头通过 Y 形管直管基部释放，观察其在 3 min 内的选择行为，当试虫越过某支臂 1/3 位置以后，并停留 30 s 以上，确定为选择该支臂并记录，若 3 min 内没有选择或停留管壁 1/3 内 30 s 以下，则记录无反应。每试虫仅测试一次，每 5 头试虫更换新的 Y 形管，气味源位置互换以避免非对称

性差异。把已测试 Y 形管和气味源玻璃缸用 95%酒精擦洗内外管壁，120℃烘干 2 h。以消除不同处理之间残留气味的影响。实验在（25±1）℃，RH 60%~80%的室内，每天 10:00—16:00 之间进行。每处理所测试烟草植株分别为 5~6 株。

1.4　海氏桨角蚜小蜂对烟草植株的嗅觉反应

选择羽化后 2~3 d 已交配的雌蜂用于测试，不进行饥饿处理。其他方法同 1.3。

1.5　实验数据处理

观察记录烟粉虱与寄生蜂对不同组合气味源的选择数量，对于不同气味源的选择差异显著性进行重复适合性（Repeated Goodness-of-fit）*G* 检验。

2　结果与分析

2.1　烟粉虱对烟草植株的嗅觉反应及双生病毒的影响

结果如图 1 所示，与空白对照相比，健康烟草对烟粉虱有显著的驱避性（Y1），当健康烟草被取食后这种驱避性更加显著（Y3）。烟粉虱在感毒烟草和空白对照间表现出随机选择性（Y2），但感毒烟草被取食后又对烟粉虱表现出显著的驱避性（Y4）。烟粉虱在健康烟草和被取食的健康烟草之间，带毒烟草和被取食的带毒烟草之间选择时都表现出随机性（Y5，Y6）。健康烟草与带毒烟草之间相比较，烟粉虱对带毒烟草有着极显著的偏好性（Y7），当两种类型的烟草被取食后，烟粉虱

表 1　嗅觉反应试验组合
Table 1　Combinations of odor resources

编号 No.	味源组合 Odor combinations	代码 Code
Y1	健康植株 *vs.* 空白 Healthy tobacco *vs.* CK	H *vs.* CK
Y2	带毒植株 *vs.* 空白 Virus-infected tobacco *vs.* CK	V *vs.* CK
Y3	健康植株+烟粉虱 *vs.*空白 Healthy tobacco + *Bemisia tabaci vs.* CK	H_B *vs.* CK
Y4	带毒植株+烟粉虱 *vs.* 空白 Virus-infected tobacco + *Bemisia tabaci vs.* CK	V_B *vs.* CK
Y5	健康植株+烟粉虱 *vs.* 健康植株 Healthy tobacco + *Bemisia tabaci vs.* Healthy tobacco	H_B *vs.* H
Y6	带毒植株+烟粉虱 *vs.* 带毒植株 Virus-infected tobacco + *Bemisia tabaci vs.* virus-infected tobacco	V_B *vs.* V
Y7	健康植株 *vs.* 带毒植株 Healthy tobacco *vs.* virus-infected tobacco	H *vs.* V
Y8	健康植株+烟粉虱 *vs.* 带毒植株+烟粉虱 Healthy tobacco + *Bemisia tabaci vs.* Virus-infected tobacco + *Bemisia tabaci*	H_B *vs.* V_B

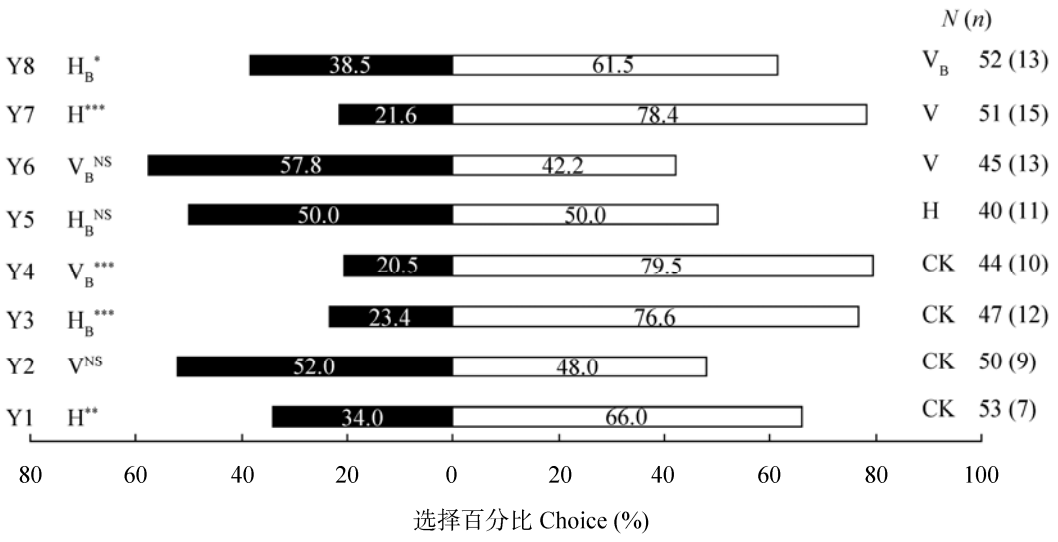

图 1 烟粉虱雌虫对中国番茄黄化曲叶病毒处理烟草气味源组合的嗅觉反应

Fig. 1 Olfactory response of female *Bemisia tabaci* to TYLCCNV-infected tobacco

星号表示差异达显著水平(* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$); NS: 差异不显著；*N*:有反应的试虫数; (*n*): 未反应的试虫数；Y1~Y8 与表 1 中各味源组合相对应。下图同。

Asterisks indicate statistically significant difference (* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$); NS: Not significant; *N*: The number of insects that made a choice; (*n*): The number of insects that had no choice; Y1–Y8 indicate the codes of treatment as showed in Table 1. The same below.

对被取食的带毒烟草仍表现出显著偏好性，但偏好的强度有所下降（Y8）。

2.2 海氏桨角蚜小蜂对烟草植株的嗅觉反应及双生病毒的影响

从图 2 可以看出，与空白对照相比，海氏桨角蚜小蜂对健康烟草、带毒烟草、被取食的健康烟草及被取食的带毒烟草植株都表现出显著的偏好性（Y1~Y4）。在健康烟草和被取食的健康烟草组合中，海氏桨角蚜小蜂虽然对被取食的健康烟草有一定的偏好性，但差异不显著（Y5）。寄生蜂对带毒烟草和被取食的带毒烟草组合无明显偏好性（Y6）。在健康烟草和带毒烟草组合中，海氏桨角蚜小蜂对带毒烟草有显著的偏好性（Y7），但当上述两种类型的烟草被取食后，海氏桨角蚜小蜂对被取食的带毒烟草虽然仍表现出一定偏好性，但偏好的强度有所下降，差异不显著（Y8）。

3 讨论

3.1 烟粉虱对烟草植株的嗅觉反应及双生病毒的影响

嗅觉反应结果表明，与空白对照比较，MEAM1 烟粉虱多回避健康烟草、被取食的健康烟草以及被取食的带毒烟草，对带毒烟草表现出随机选择性（图 1）。这可能是由于烟草并非烟粉虱的适宜寄主所致，烟粉虱在烟草上的寿命、产卵量、若虫存活率和发育速率等参数与其在其他多种植物上相比，都明显偏低（Liu *et al*., 2009；栾军波和刘树生，2010）。林克剑等（2007）的研究结果表明，烟草植株与空白对照比较时烟粉虱对烟草的选择多于空白对照，这可能是由于实验材料和实验条件不一致所致。林克剑等（2007）所用的材料是离体烟草 7~8 g，植物有机械损伤，且实验是在 20℃左右进行的，而本实验中所用的烟草是完整植株，是在 25℃左右进行的。本

研究结果还表明，烟草植株携带 TYLCCNV 后与健康植株相比，烟粉虱显著偏好选择前者，在烟草受病毒与烟粉虱共同危害后，与虫害单独危害相比烟粉虱仍是对前者表现出显著偏好性，虽然强度有所下降（图 1）。此结果与我们的预测相符。从功能方面考虑，吸引更多烟粉虱到带毒植株上取食有利于提高双生病毒再次侵染到其他植株的概率，从而形成双生病毒与烟粉虱的间接互惠关系。从机制方面分析，Luan 等（2013）发现病毒侵染烟草后能调控萜类化合物合成相关基因，使萜类合成相关基因的表达量下降，显著减少了起防御作用的如雪松烯等萜类物质的含量，这一方面减弱了烟草对烟粉虱的防御作用从而促进烟粉虱种群的增长，另一方面也增强了对烟粉虱的嗅觉吸引作用。萜类物质含量的降低对烟粉虱嗅觉吸引作用的增强，可能与 MEAM1 烟粉虱嗅觉感受器种类和数量均较少,只对一定浓度范围内的挥发物才表现出趋向反应有关。曹凤勤等（2008）研究发现，植物挥发物在一定浓度范围内才对烟粉虱有吸引作用，低浓度下对烟粉虱没有作用，而高浓度下某些挥发物甚至对烟粉虱有排斥作用。由于 MEAM1 烟粉虱有嗅觉功能的感受器种类和数量均较少（林克剑等，2007），因此，双生病毒侵染烟草导致的萜类物质含量的减少，反而有可能使其浓度进入了烟粉虱嗅觉感受器的敏感范围，从而对烟粉虱产生显著的吸引作用。烟草被烟粉虱取食及病毒侵染共同危害后，萜类化合物的含量也略有下降，但没有病毒单独危害下降明显（Luan *et al*., 2013），这可能是共同危害后的烟草虽然仍对烟粉虱有吸引作用，但吸引程度有所下降的原因。烟粉虱危害后的烟草萜类物质含量增加，其浓度可能不在烟粉虱的敏感范围内，所以未对烟粉虱起作用。不过，烟草次生物质种类繁多，包括烟碱在内的其他次生物质是否也起作用还需要进一步的实验探索。

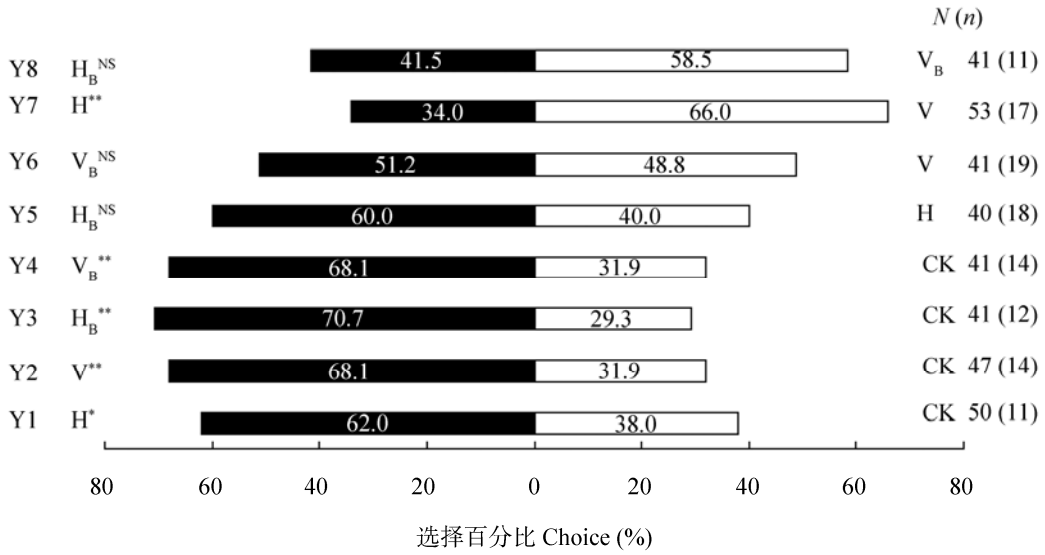

图 2　海氏桨角蚜小蜂雌蜂对中国番茄黄化曲叶病毒处理烟草气味源组合的嗅觉反应

Fig. 2　Olfactory response of female *Eretmocerus hayati* to TYLCCNV-infected tobacco

3.2 海氏桨角蚜小蜂对烟草植株的嗅觉反应及双生病毒的影响

海氏桨角蚜小蜂在空白对照和植株组合处理间均偏好植物气味源，应当是寄生蜂利用挥发量大的植物绿叶性气味所致（娄永根和程家安，2000）。利用植物气味找到寄主栖境是天敌搜寻寄主的一个重要步骤。虫害植株与无虫害植株相比没有对寄生蜂表现出吸引作用，而带毒植株与未带毒植株相比却表现出对寄生蜂的吸引作用（图 2），这是否也是由于寄生蜂对挥发物浓度有一个敏感范围，还需要进一步的实验予以验证。然而，不同的植物-植食性昆虫组合中萜类化合物的变化趋势（增加或减少）并不一致（娄永根和程家安，2000），其对寄生蜂的嗅觉反应也会因植物种类而异，如我们发现烟粉虱危害的番茄植株对海氏桨角蚜小蜂有显著的吸引作用（未发表数据），烟粉虱危害的拟南芥对丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* Gahan 也表现出显著的吸引作用（Zhang *et al*., 2013）。因此，测试不同的寄主植物受双生病毒侵染后对天敌行为的影响，有助于进一步明确媒介昆虫携带的微生物在三级营养关系研究中的作用。

除了空白对照的组合外，海氏桨角蚜小蜂的嗅觉反应与烟粉虱的嗅觉反应基本一致，这显然有利于寄生蜂有效地找到寄主。不过，这对于双生病毒来讲是为不利，因为双生病毒并不能经由寄生蜂进行传播（未发表数据），吸引天敌追随而来将不利于烟粉虱种群的扩张，从而不利于病毒的扩散。然而，寄生蜂嗅觉反应与烟粉虱嗅觉反应的相似性，可能是海氏桨角蚜小蜂这种专性寄生蜂与媒介昆虫烟粉虱适应性进化的结果。烟粉虱携带传播双生病毒在自然界中是经常发生的现象，烟粉虱所携带的病毒也可以通过影响寄主植物间接影响到第三营养级（潘登等，2013）。但这种作用关系在受到植物种类、病毒种类、媒介昆虫种类、天敌种类及其组合的影响下会更加复杂。尽管如此，我们的研究结果表明，在深入探讨植物-害虫-天敌三级营养关系的研究中，有必要综合考虑媒介昆虫所携带的病原微生物的作用。

参考文献 (References)

De Barro PJ, Coombs MT, 2009. Post-release evaluation of *Eretmocerus hayati* Zolnerowich and Rose in Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 99(2): 193–206.

De Barro PJ, Liu SS, Boykin LM, Dinsdale AB, 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annual Review of Entomology*, 56: 1–19.

Dinsdale A, Cook L, Riginos C, Buckley Y, De Barro PJ, 2010. Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodoidea: Aleyrodidae) mitochondrial oxidase 1 to identify species level genetic boundaries. *Annals of the Entomological Society of America*, 103: 196–208.

Firdaus S, Vosman B, Hidayati N, Supena EDJ, Visser RGF, van Heusden AW, 2013. The *Bemisia tabaci* species complex: additions from different parts of the world. *Insect Science*, doi: 10.1111/ 1744-1917. 12001.

Hu J, De Barro PJ, Zhao H, Wang J, Nardi F, Liu SS, 2011. An extensive field survey combined with a phylogenetic analysis reveals rapid and widespread invasion of two alien whiteflies in China. *PLoS ONE*, 6: e16061.

Jimenez-Martinez ES, Bosque-Perez NA, Berger PH, Zemetra RS, Ding HJ, Eigenbrode SD, 2004. Volatile cues influence the response of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) to Barley yellow dwarf virus-infected transgenic and untransformed wheat. *Environmental Entomology*, 33(5): 1207–1216.

Jiu M, Zhou XP, Tong L, Xu J, Yang X, Wan FH, Liu SS, 2007. Vector-virus mutualism accelerates population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2: e182.

Liu J, Zhao H, Jiang K, Zhou XP, Liu SS, 2009. Differential indirect effects of two plant viruses on an invasive and an indigenous whitefly vector: implications for competitive displacement. *Annals of Applied Biology*, 155: 439–448.

Liu SS, Colvin J, De Barro P, 2012. Species concepts as applied to

the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: how many species are there? *Journal of Integrative Agriculture*, 11: 176–186.

Luan JB, Yao DM, Zhang T, Walling LL, Yang M, Wang YJ, Liu SS, 2013. Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors. *Ecology Letters*, 16: 390–398.

Moffat AS, 1999. Plant pathology: geminiviruses emerge as serious crop threat. *Science*, 286: 1835.

Stout MJ, Thaler JS, Thomma BPHJ, 2006. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annual Review of Entomology*, 51: 663–689.

Sun DB, Liu YQ, Qin L, Xu J, Li FF, Liu SS, 2013. Competitive displacement between two invasive whiteflies: insecticide application and host plant effects. *Bulletin of Entomological Research*, 103: 344–353.

Yang YW, Wan FH, 2011. Host suitability of different instars of *Bemisia tabaci* biotype B for the parasitoid *Eretmocerus hayati*. *Biological Control*, 59(2): 313–317.

Zhang PJ, Xu CX, Zhang JM, Lu YB, Wei JN, Liu YQ, David A, Boland W, Turlings TCJ, 2013. Phloem-feeding whiteflies can fool their host plants but not their parasitoids. *Functional Ecology*, 27: 1304–1312.

曹凤勤, 刘万学, 范中南, 万方浩, 程立生, 2008. B 型烟粉虱对三种寄主植物及其挥发物的行为反应. 昆虫学报, 51(8): 830–838. [CAO FQ, LIU WX, FAN ZN, WAN FH, CHENG LS, 2008. Behavioural responses of *Bemisia tabaci* B-biotype to three host plants and their volatiles. *Acta Entomologica Sinica*, 51(8): 830-838.]

林克剑, 吴孔明, 张永军, 郭予元, 2007. B 型烟粉虱触角感受器的超微结构及对寄主植物气味的嗅觉行为反应. 植物保护学报, 34(4): 379–384. [LIN KJ, WU KM, ZHANG YJ, GUO YY, 2007. Research on the ultrastructures of the antennal sensilla of *Bemisia tabaci* Gennadius and the olfactory behavioral actions to the odors of host plants. *Acta Phytophylacica Sinica*, 34(4): 379-384.]

刘银泉, 刘树生, 2012. 烟粉虱的分类地位及在中国的分布. 生物安全学报, 21(4): 247–255. [LIU YQ, LIU SS, 2012. Species status of *Bemisia tabaci* complex and their distributions in China. *Journal of Biosafety*, 21(4): 247-255.]

栾军波, 刘树生, 2010. 媒介昆虫–病毒–植物互作对生物入侵的影响. 生物多样性, 18(6): 598–604. [LUAN JB, LIU SS, 2010. Roles of vector–virus–plant interactions in biological invasions. *Biodiversity Science*, 18(6): 598-604.]

娄永根, 程家安, 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制. 生态学报, 20(6): 1097–1106. [LOU YG, CHENG JA, 2000. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 20(6): 1097–1106.]

潘登, 王岚岚, 刘树生, 李元喜, 刘银泉, 2013. 番茄感染双生病毒对叶毛密度和海氏桨角蚜小蜂搜寻行为及适合性的影响. 昆虫学报, 56(6): 644–651. [PAN D, WANG LL, LIU SS, LI YX, LIU YQ, 2013. Effects of begomovirus infection of tomato plants on leaf trichome density and foraging performance and fitness of *Eretmocerus hayati* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of the whitefly , *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Acta Entomologica Sinica*, 56(6): 644–651.]

邵家斌, 刘树生, 余元钊, 刘银泉, 2010. 海氏桨角蚜小蜂对两种生物型烟粉虱的功能反应研究. 环境昆虫学报, 32(1): 73–77. [SHAO JB, LIU SS, YU YZ, LIU YQ, 2010. Functional response of *Eretmocerus hayati* to two biotypes of the whitefly, *Bemisia tabaci*. *Journal of Environmental Entomology*, 32(1): 73–77.]