

虫害诱导的小麦挥发物促进异色瓢虫对麦蚜的控制作用*

乔 飞** 蔡志平 苏建伟***

(中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要 【目的】充分利用虫害诱导的植物挥发物对天敌的引诱作用, 增强天敌对麦蚜田间控制作用, 是有效开展害虫生态调控的基础。【方法】比较分析小麦受蚜虫取食对小麦挥发物的影响; 检测异色瓢虫对未受损小麦、麦蚜危害小麦和顺-3-己烯乙酸酯的嗅觉反应; 评估顺-3-己烯乙酸酯应用于田间后对异色瓢虫和麦蚜的影响。【结果】麦蚜取食提高了小麦挥发物顺-3-己烯乙酸酯的释放速率和相对含量; 受麦蚜取食的小麦和单顺-3-己烯乙酸酯均对异色瓢虫有显著的引诱作用; 顺-3-己烯乙酸酯投放到田间显著提高了异色瓢虫密度, 降低了麦蚜密度。【结论】虫害诱导的植物挥发物(顺-3-己烯乙酸酯)能吸引天敌(异色瓢虫), 可用于田间增强天敌对害虫的控制作用。

关键词 顺-3-己烯乙酸酯; 瓢虫; 引诱剂; 保护性生物防治

Herbivore-induced wheat volatiles facilitate biocontrol of the cereal aphid by the multicolored Asian ladybeetle

QIAO Fei** CAI Zhi-Ping SU Jian-Wei***

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract [Objectives] To determine if herbivore-induced plant volatiles can enhance the biocontrol of the cereal aphid (*Sitobion avenae*) in wheat fields by attracting their natural enemy, the multicolored Asian ladybeetle (*Harmonia axyridis*). [Methods] The olfactory responses of adult Asian ladybeetles to undamaged wheat seedlings, wheat seedlings that had been fed on by cereal aphids and to synthetic (*cis*)-3-hexenyl acetate, were measured and compared. In addition, the effect of applying (*cis*)-3-hexenyl acetate to wheat fields on both ladybeetle and cereal aphid populations was investigated. [Results] The emission rate and relative content of (*cis*)-3-hexenyl acetate emitted by wheat seedlings increased after these had been fed on by cereal aphids. Both wheat seedlings that had been fed on by cereal aphids and (*cis*)-3-hexenyl acetate were strongly attractive to adult ladybeetles. Applying (*cis*)-3-hexenyl acetate to wheat fields attracted ladybeetles and decreased wheat aphid abundance. [Conclusion] The herbivore-induced plant volatile, (*cis*)-3-hexenyl acetate, has the potential to attract the multicolored Asian ladybeetle, thereby enhancing the biocontrol of cereal aphids in wheat fields.

Key words (*cis*)-3-hexenyl acetate; ladybeetle, attractant; conservation biological control

小麦 *Triticum aestivum* 是我国及世界性的主要粮食作物。麦蚜是广泛发生的严重危害小麦生产的害虫。我国华北平原常见的麦蚜种类

包括麦长管蚜 *Sitobion avenae*、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 和麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 等。麦蚜不仅直接影响小麦成长, 还

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2017YFD0201000)

**第一作者 First author, E-mail: 11016078@zju.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: sujw@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2019-11-01; 接受日期 Accepted: 2019-12-25

通过传播小麦病毒而造成间接危害 (Hadi *et al.*, 2011), 造成小麦减产, 同时严重影响小麦品质。当前防治麦蚜措施过于依赖化学防治。然而化学防治带来了诸多食品安全和环境安全等问题, 引起了社会担忧。因此当前迫切需要对环境友善的可持续发展的替代方法。

借助充分生态系统自身涵养的天敌对害虫进行生态调控, 是现代绿色植物保护体系中的持续有效举措, 这一生态调控策略在诸多作物害虫防治中取得了成功 (Gurr *et al.*, 2015)。在华北平原的麦田作物及周边非作物生境中涵养着多种天敌, 如瓢虫、草蛉、小花蝽、寄生蜂和蜘蛛等, 其中异色瓢虫 *Harmonia axyridi* 为优势种, 它对麦蚜具有强烈的捕食和控制作用 (梁晓辰等, 2016)。

在麦田中, 麦蚜和麦蚜天敌存在明显的跟随现象, 在麦蚜发生早期, 田间的天敌丰富度低, 不足以控制麦蚜种群的增长, 导致麦蚜种群持续增加而造成对小麦的危害。显然, 如何有效地增加麦田早期的天敌丰富度, 在害虫防治中具有重要的意义。已有的研究表明, 当植物受害虫胁迫后, 寄主植物能从它的叶、花和果实中能释放出特定的挥发性强小分子化合物进入周围空间。这些受虫害诱导的植物挥发物在“植物-植食者-天敌”三级营养关系中发挥重要作用。如马铃薯受马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 危害后, 会加剧释放出水杨酸甲酯、顺-3-己烯醇和石竹烯, 对该蚜虫的寄生蜂尔埃蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 具有明显的引诱作用 (Sasso *et al.*, 2009)。当芦荟遭受芦荟叶甲 *Crioceris asparagi* 幼虫危害后, 其体内的 (*E*)- β -ocimene、(*E, E*)- α -farnesene 和 (*I*)-tetradecanol 的含量明显增加, 而 (*E*)- β -ocimene 和 (*E, E*)- α -farnesene 能诱集到更多的寄生蜂 (Ingrao *et al.*, 2018)。在田间实际应用中, 顺-3-己烯乙酸酯可显著提高粘虫板对七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 的诱集量; 壬醛、顺-3-己烯乙酸酯和水杨酸甲酯增加粘虫板对草间小黑蛛 *Erigonidium graminicolum* 的诱集量 (Yu *et al.*, 2008)。因此, 虫害诱导植物挥发物能增加农业系统中天敌的丰富度, 减少害虫的发

生和危害。

在麦田“小麦-麦长管蚜-异色瓢虫”构成的三级营养关系中, 麦蚜危害可诱导一系列的挥发物, 这些物质可能对异色瓢虫具有引诱作用, 在生物防治中具有诱集异色瓢虫, 增强其控害作用的应用前景。为验证这个科学假设, 本文试图通过比较和鉴定麦蚜诱导的小麦挥发物, 进一步就关键组分进行室内嗅觉试验和田间初步应用, 为利用虫害诱导的植物挥发物加强天敌对麦蚜的生物控制作用提供依据。

1 材料与方法

1.1 测试材料

在人工气候箱中种植小麦 (济麦 22), 培养条件为 (26 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, L:D=16:8。当小麦生长至约 15 cm 时, 接种高龄麦长管蚜若虫 (5 头/叶), 在接虫 24 h 后, 除去麦蚜, 并用纯净水清洗蜜露, 用于收集挥发物, 然后剪取小麦叶片称重 (鲜重)。

室内试验的异色瓢虫成虫购买自北京阔野田园生物技术有限公司, 室内以豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 在人工气候箱饲养数代备用。

1.2 小麦挥发物收集和鉴定

在室内光照和室温条件下用顶空吸附法收集挥发物, 吸附剂为 100 mg 的 Porapak Q (80-100 目, Supelco, Bellefonte, PA), 流速为 500 mL/min, 时间为 8 h。用 500 μL 色谱级正己烷洗脱, 定容至 300 μL 。用气质联用方法测定, 仪器为 HP Agilent 6890N 连用 HP 5973N, 毛细柱 DB-WAX (60 m \times 0.25mm \times 0.25 μm), 注射温度 200 $^{\circ}\text{C}$, 进样 2 μL , 初始温度 30 $^{\circ}\text{C}$, 每分钟升温 5 $^{\circ}\text{C}$ 至 200 $^{\circ}\text{C}$, 继续每分钟升温 10 $^{\circ}\text{C}$ 至 250 $^{\circ}\text{C}$ 保留 5 min。70 eV 电离方式, 载气为氦气 (流速 1 mL/min)。鉴定数据与 KIST 数据库和标样 (浓度 0.01%, V/V) 的总离子流图比对, 确定挥发物的成分。

1.3 异色瓢虫的嗅觉反应

Y 型嗅觉仪为自制的玻璃制品, 主臂为内径

2 cm 长为 20 cm 的玻璃管, 前端为 2 个夹角 75° 的内径 2 cm 长为 15 cm 的玻璃管。待测的盆栽小麦用铝箔包裹根部土壤, 露出植株, 顺-3-己烯乙酸酯 (98% 分析纯, Adamas Reagent Co., Ltd.) 的浓度为 0.1%, 溶剂为石蜡油。测定中 Y 型嗅觉仪的流量为 400-500 mL/min。气味源分别为正常小麦与空气 (对照)、虫害小麦与空气 (对照)、顺-3-己烯乙酸酯 (10 μL) 与溶剂 (对照)。测试前异色瓢虫成虫饥饿 12 h。测试时间 5 min。每进行 5 头后对换嗅觉仪两臂位置。重复数为 50 头以上。

1.4 小麦田小区设置和调查

1.4.1 制作引诱球和空白对照球 引诱球结构见图 1, 外壳为两个可嵌合的半球形结构, 无纺布袋中装入 20 g 大孔吸附树脂 (AB-8 型, 天津浩聚树脂科技有限公司), 置于用可降解的糊精制成的多孔球壳内。在吸附树脂中加入 5 mL 的顺-3-己烯乙酸酯引诱剂溶液 (10%, V/V), 对照球是只加入 5 mL 的正己烷。

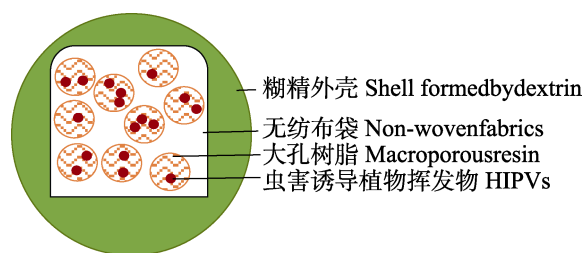


图 1 挥发物引诱球示意图

Fig. 1 Diagram of attractive sphere loading volatile

1.4.2 田间调查 在山东省五莲县郊区选择 3 块农民管理冬小麦田为试验地 (东经 119.2°, 北纬 35.75°), 各试验地相互之间至少相距 200 m。小麦标准种植密度, 正常农事管理, 且均没有使用任何杀虫剂。每块麦田长超过 120 m, 宽超过 20 m, 分为处理区 (50 m×20 m) 和对照区 (50 m×20 m), 中间至少留 20 m 作为隔离区。设置处理区在对照区的下风方向。

在 2019 年 5 月上旬设置引诱球之前先进行一次系统调查, 此时小麦处于灌浆期。采用五点取样法调查, 每点调查处理区和对照区连续 20 分蘖上麦蚜发生量。采用 0.5 m×0.5 m 取样调查

样方框内异色瓢虫密度。

调查之后立即设置引诱球处理, 在处理区投放 2 个加了顺-3-己烯乙酸酯溶液的引诱球, 在对照区投放的 2 个引诱球只加了溶剂。同一设置区域内引诱球相距约 20 m。此后每 7 d 以相同的方法调查一次, 连续调查 2 次。

1.5 数据处理

参见苏建伟等 (2007) 计算方法, 通过内标法确定单一成分释放速率, 计算公式如下:

$$R_i = \frac{V_s N_s S_i \times 1000}{T W S_s}$$

其中 R_i 是成分 i 的释放速率, V_s 是加入内标的体积, N_s 是内标的浓度, S_i 是成分 i 的积分面积, T 是采样持续时间, W 是小麦采样部分的鲜重。

采用 R 软件 (3.5.2) 对瓢虫对“Y”形管两臂的选择数进行卡方检验。采用广义线性模型分析小区地块以及处理对麦蚜和异色瓢虫密度的影响, 连接函数选用泊松分布函数 (Plečaš *et al.*, 2014)。显著水平设为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 虫害诱导小麦挥发物鉴定

利用 GC-MSD 分析了正常小麦和蚜虫为害小麦的挥发物, 确定了包括绿叶气味化合物、萜烯类及衍生物等 20 余种成分为小麦的挥发物组分。其中, 顺-3-己烯醇乙酸酯为主要挥发物组分之一, 其在正常小麦中相对含量平均为 2.17%, 其平均释放速率为 $6.97 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 在虫害小麦中相对含量为 7.89%, 其释放速率为 $25.34 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (图 2)。

2.2 异色瓢虫的嗅觉反应

基于异色瓢虫对未受损小麦、麦蚜危害小麦的行为趋性测试结果 (图 3) 表明, 在未受害小麦与空气的测试中, 共测试了 56 头异色瓢虫, 其中 15 头选择对照, 18 头选择未受害小麦, 而未反应的瓢虫有 23 头。卡方检验 $\chi^2 = 0.52$, $P = 0.602$, 表明异色瓢虫对未受害小麦没有明显

的选择趋向性；在虫害小麦与空气的测试中，共测试了 65 头异色瓢虫，其中 12 头选择空白对照，25 头选择虫害小麦，而未反应的瓢虫有 28 头。卡方检验 $\chi^2=3.184$, $P=0.033$ ，表明异色瓢虫对虫害小麦有明显的趋向性选择。

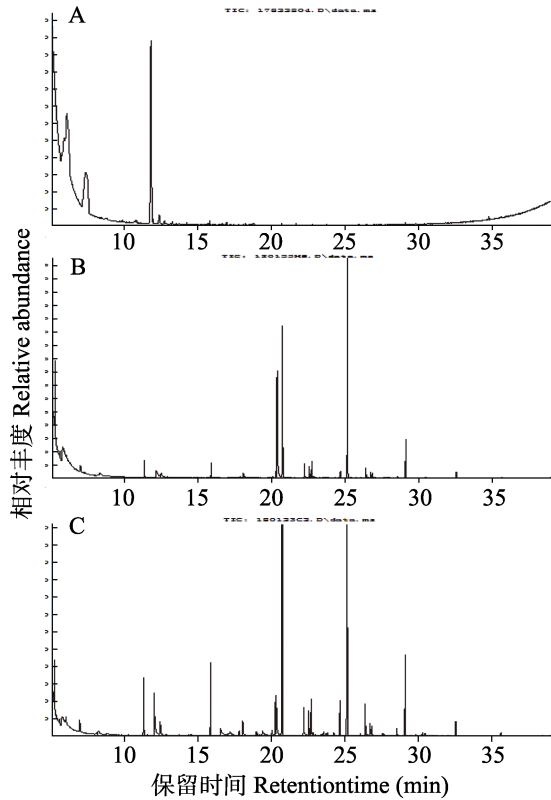


图 2 顺-3-己烯乙酸酯 (A)、正常小麦 (B) 和虫害小麦 (C) 的 TIC 图

Fig. 2 Representative total ion current chromatograms of standard sample (*cis*)-3-hexenyl acetate (A) and volatiles collected from wheat undamaged (B) and wheat damaged by cereal aphid (C)

进一步测试了异色瓢虫对顺-3-己烯乙酸酯的行为选择 (图 3)，共测试了 111 头异色瓢虫，其中 18 头选择溶剂，35 头选择化合物顺-3-己烯乙酸酯，而未反应的瓢虫有 58 头。卡方检验 $\chi^2=4.83$, $P=0.0193$ ，表明异色瓢虫对化合物顺-3-己烯乙酸酯有明显的选择趋向性。

2.3 田间调查

本试验初始调查期，主要的麦蚜是麦长管蚜，另有少量禾谷缢管蚜；主要的瓢虫是异色瓢虫，以及少量龟纹瓢虫 *Propylaea japonica*。在

处理前，三处理区蚜虫密度平均为 1 392 头/百分蘖，异色瓢虫密度 7.5 头/ m^2 ；对照区蚜虫密度是 1 355 头/百分蘖，异色瓢虫密度 4.3 头/ m^2 。虽然小区之间蚜虫密度 ($P<0.001$) 和瓢虫密度差异明显 ($P=0.045$)，但是同一小区处理与对照之间均不存在显著差异 (表 1)。

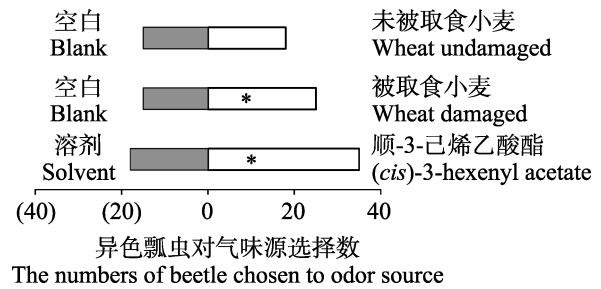


图 3 异色瓢虫对未受损小麦、麦蚜危害小麦和顺-3-己烯乙酸酯的行为趋性

Fig. 3 Behavioral responses of beetle to wheat seedling undamaged, wheat seedling fed by cereal aphids and to (*cis*)-3-hexenyl acetate

*代表瓢虫对气味显著的偏好性。

* indicates significant preference of beetle to odor source.

在处理区添加了顺-3-己烯乙酸酯溶液的引诱球释放一周后，添加处理区蚜虫平均密度为 151 头/百分蘖，异色瓢虫密度 44.3 头/ m^2 ；而对照区蚜虫密度是 254 头/百分蘖，异色瓢虫密度 20.5 头/ m^2 。不同小区之间蚜虫密度 ($P<0.001$) 和瓢虫密度 ($P<0.001$) 存在显著差异。与对照相比，引诱剂处理显著降低了麦蚜密度 (回归斜率预测值 $Est.<0$, $P<0.001$)；而异色瓢虫密度显著增长 (回归斜率预测值 $Est.>0$, $P<0.001$) (表 1)。

释放引诱剂两周后，田间蚜虫密度极低。处理区蚜虫平均密度为 13 头/百分蘖，异色瓢虫密度 21.3 头/ m^2 ；对照区没有调查到蚜虫，异色瓢虫密度 14.4 头/ m^2 。照样不同小区之间蚜虫密度 ($P<0.001$) 和瓢虫密度 ($P<0.001$) 存在显著差异。与对照相比，在如此低密度蚜虫密度下，引诱剂处理并没有显著影响麦蚜密度 (回归斜率预测值与 0 无显著差异, $P=0.991$)；而处理区异色瓢虫密度显著高于空白对照区 (回归斜率预测值 $Est.>0$, $P=0.026$) (表 1)。

表 1 广义线性模型以小区和引诱剂处理作为预测因子分析对麦蚜和异色瓢虫密度的影响
Table 1 Generalized linear models relating densities of cereal aphid and beetle to both plot and attractant application as predictors

		蚜虫密度 Density of cereal aphid		异色瓢虫密度 Density of beetle	
		预测值±标准误 Est. ± SE.	P	预测值±标准误 Est. ± SE.	P
处理前 Before application	截距 Intercept	4.62 ± 0.05	<0.001	-1.31 ± 0.69	0.056
	小区 Plot	0.45 ± 0.01	<0.001	0.38 ± 0.19	0.045
	处理 Treatment	0.03 ± 0.02	0.226	0.56 ± 0.31	0.074
处理后一周 One week after application	截距 Intercept	5.15 ± 0.11	<0.001	-2.46 ± 0.44	<0.001
	小区 Plot	-0.31 ± 0.04	<0.001	0.92 ± 0.11	<0.001
	处理 Treatment	-0.63 ± 0.06	<0.001	1.29 ± 0.18	<0.001
处理后两周 Two weeks after application	截距 Intercept	-34.00 ± 3 572.00	0.993	0.03 ± 0.38	0.938
	小区 Plot	-3.66 ± 0.99	<0.001	0.40 ± 0.11	<0.001
	处理 Treatment	19.00 ± 1 786.00	0.991	0.39 ± 0.18	0.026

3 讨论

通过定量分析和对比未受害小麦和受麦蚜危害小麦的挥发物, 本研究发现顺-3-己烯乙酸酯在麦蚜危害植物中急剧增加。进一步研究验证了麦蚜诱导的小麦挥发物和顺-3-己烯乙酸酯对异色瓢虫具有显著引诱作用, 说明顺-3-己烯乙酸酯在受虫害植物吸引天敌的化学通讯过程中发挥了重要作用。由此将顺-3-己烯乙酸施用于田间, 显著增加了异色瓢虫种群密度, 并且显著降低了麦蚜种群密度。表明这种虫害诱导的植物挥发物可在田间招募周边生境天敌, 从而加强天敌对害虫控制作用。

本研究还表明, 小麦受麦蚜危害后, 对麦蚜天敌具有明显的引诱作用, 说明麦蚜胁迫危害改变了小麦的挥发物。受虫害诱导后, 虫害诱导植物挥发物的释放速率急剧增长, 在寄主化学通讯中通常发挥决定性的影响 (Sasso *et al.*, 2009; Ingrao *et al.*, 2018)。通过对比健康小麦和麦蚜胁迫的小麦挥发物, 本研究发现顺-3-己烯乙酸酯的释放速率和相对含量急剧增加, 说明顺-3-己烯乙酸酯是小麦受麦蚜危害的重要化学信号。这一信号不仅仅作用于“寄主-植食者-天敌”三

级营养关系中的化学通讯。据报道, 顺-3-己烯乙酸酯能在寄主植物之间进行通讯。用它处理一种植物寄主, 还能激发寄主周围的其他植物发生防御反应 (Yan and Wang, 2006), 这突出了顺-3-己烯乙酸酯在寄主植物对适应胁迫反应中起重要作用。

大量研究表明, 包括捕食性瓢虫、小花蝽、捕食螨和寄生蜂等在内的天敌都能利用虫害诱导的植物挥发物作为化学线索来搜索定位猎物 and 寄主, 提高天敌对害虫的控制能力 (Simpson *et al.*, 2013)。本研究证实了麦蚜诱导的小麦挥发物对捕食性瓢虫有明显引诱作用。刘勇 (2001) 研究表明, 小麦受麦蚜取食诱导的挥发物对瓢虫和寄生蜂具有显著的引诱作用。这与本研究中麦蚜诱导的小麦挥发物能吸引瓢虫的结果一致。大量研究显示顺-3-己烯乙酸酯和顺-3-己烯醇是虫害诱导的挥发物, 对包括草蛉、瓢虫、小花蝽、食蚜蝇和寄生蜂等在内的多种的天敌具有显著的吸引作用 (James, 2003, 2005; James and Grasswitz, 2005; Yu *et al.*, 2008; Sasso *et al.*, 2009)。

本研究将顺-3-己烯乙酸酯用引诱球为载体投放到麦田, 一周后显著增加了异色瓢虫种群密

度,同时降低了麦蚜种群密度。两周后虽然蚜虫密度极低,但是处理区依然滞留更高密度的捕食性瓢虫。Simpson 等(2011)报道,将外源虫害诱导的植物挥发物喷洒到作物上后,处理区内粘虫板诱集到更多数量的寄生蜂,说明虫害诱导挥发物具有招募寄生蜂的作用。然而这种效应是短期的,仅仅能持续 1 d。本研究对诱导挥发物进行了缓释处理(图 2),两周后,处理区依然滞留更多的瓢虫。可能是因为本研究改进的引诱球缓释技术充分地发挥了虫害诱导的植物挥发物的招募天敌效应,也有可能是广食性捕食性天敌与专食性的寄生蜂具有不同的响应机制。如果在麦蚜发生前期释放,我们预测虫害诱导的植物挥发物能更好地发挥天敌对害虫的控制作用,降低虫害造成的经济损失。当前社会日益关注化学防治措施引起的环境和社会风险,对有机农产品的需求日益突出,开发利用虫害诱导的植物挥发物,发挥天敌对害虫的控制作用是取代传统化学防治的优先选择,具有广阔的应用前景。

需要注意的是,本研究所采用的方法是聚集非农田生境中的天敌到需要保护的农田生境中加强对害虫的控制作用。为了充分发挥天敌引诱剂的控害效果,需要加强对非生境中天敌的保育。一方面需要对农田景观结构进行合理布局,提供一定比例的自然生境为天敌提供庇护场所(欧阳芳等,2016)。另一方面,为天敌提供花粉花蜜、替代寄主、栖息场所等便利,可以提高天敌的捕食或者寄生效率,促进天敌繁衍(Gurr *et al.*, 2017)。例如在华北麦田周边适度种植功能植物——蛇床草 *Cnidium monnieri*, 在麦蚜发生前期能为天敌瓢虫提供替代猎物和花粉花蜜,增加瓢虫对麦田的迁入量,加强对麦田害虫的控制(杨泉峰等,2018)。所以在未来的害虫生态治理的研究与应用中,需要加强对农田景观布局,改造农作物生境,种植合适的功能植物,促进天敌种群的维持与增长,在此基础上发挥虫害诱导植物挥发物的聚集天敌功能,能促进天敌更多更早地迁入和滞留在需要保护的农田生境,加强保育生物防治对害虫的控制作用,促进农业和环境的绿色可持续发展。

致谢: 山东省日照市五莲县宋洁女士提供试验场地,湖南人文科技学院的许素文、肖晓辉、唐令、张圣珊、王斌等同学参与调查,特此感谢。

参考文献 (References)

- Gurr GM, Wratten SD, Landis DA, You MS, 2017. Habitat management to suppress pest populations: progress and prospects. *Annual Review of Entomology*, 62(1): 91–109.
- Gurr GM, Zhu ZR, You M, 2015. The big picture: Prospects for ecological engineering to guide the delivery of ecosystem services in global agriculture//Heong KL, Cheng JA (eds.). *Rice Planthoppers*. Hangzhou: Zhejiang University Press. 143–160.
- Hadi BAR, Flanders KL, Bowen KI, Murphy JF, Halbert SE, 2011. Species composition of aphid vectors (Hemiptera: Aphididae) of barley yellow dwarf virus and cereal yellow dwarf virus in Alabama and Western Florida. *Journal of Economic Entomology*, 104(4): 1167–1173.
- Ingrao AJ, Walters J, Szendrei Z, 2018. Biological control of asparagus pests using synthetic herbivore-induced volatiles. *Environmental Entomology*, 48(1): 202–210.
- James DG, 2003. Synthetic herbivore-induced plant volatiles as field attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology*, 32(5): 977–982.
- James DG, 2005. Further field evaluation of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Journal of Chemical Ecology*, 31(3): 481–495.
- James DG, Grasswitz TR, 2005. Synthetic herbivore-induced plant volatiles increase field captures of parasitic wasps. *BioControl*, 50(6): 871–880.
- Liang XC, Ji XL, Zheng LF, Liu Y, 2016. Behavioral responses of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) to aphids expheromone. *Journal of Environmental Entomology*, 38(2): 324–328. [梁晓辰, 纪祥龙, 郑鹭飞, 刘勇, 2016. 异色瓢虫对蚜虫性外激素的行为反应研究. *环境昆虫学报*, 38(2): 324–328.]
- Liu Y, 2001. Studies on wheat plant-wheat aphid-natural enemy interactions. Doctor dissertation. Hangzhou: University of Zhejiang. [刘勇, 2001. 小麦-麦蚜-天敌互作关系研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学.]
- Ouyang F, Men XY, Guan XM, Xiao YL, Ge F, 2016. Ecological effect of regional agricultural landscape pattern on wheat aphids and their natural enemies. *Scientia Sinica Vitae*, 46(1): 139–150. [欧阳芳, 门兴元, 关秀敏, 肖云丽, 戈峰, 2016. 区域性农田

- 景观格局对麦蚜及其天敌种群的生态学效应. 中国科学: 生命科学, 46(1):139–150.]
- Plečaš M, Gagić V, Janković M, Petrović-Obradović O, Kavallieratos NG, Tomanović Ž, Thies C, Tschardt T, Četković A, 2014. Landscape composition and configuration influence cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 183(2): 1–10.
- Sasso R, Iodice L, Woodcock CM, Pickett JA, Guerrieri E, 2009. Electrophysiological and behavioural responses of *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) to tomato plant volatiles. *Chemoecology*, 19(4): 195–201.
- Simpson M, Gurr GM, Simmons AT, Wratten SD, James DG, Leeson G, Nicol HI, Orre-Gordon GUS, 2011. Attract and reward: combining chemical ecology and habitat manipulation to enhance biological control in field crops. *Journal of Applied Ecology*, 48(3): 580–590.
- Simpson M, Read DMY, Gurr GM, 2013. Application of chemical cues in arthropod pest management for organic crops// Wajnberg E, Colazza S (eds.). *Chemical Ecology of Insect Parasitoids*. New Jersey: John Wiley & Sons, Ltd. 266–281.
- Su JW, Gao F, Liu L, Ge F, 2007. Components and emitting rate of the volatiles released from the transgenic cotton damaged by cotton bollworm. *Plant Protection*, 33(1): 29–33. [苏建伟, 高峰, 刘玲, 戈峰, 2007. 棉铃虫危害对转基因棉花挥发物成分和释放速率的影响. 植物保护, 33(1): 29–33.]
- Yan ZG, Wang CZ, 2006. Wound-induced green leaf volatiles cause the release of acetylated derivatives and a terpenoid in maize. *Phytochemistry*, 67(1): 34–42.
- Yang QF, Ouyang F, MEN XY, Ge F, 2018. Discovery and utilization of a functional plant, rich in the natural enemies of insect pests, in northern China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(5): 942–947. [杨泉峰, 欧阳芳, 门兴元, 戈峰, 2018. 北方富含天敌的功能植物的发现与应用. 应用昆虫学报, 55(5): 942–947.]
- Yu H, Zhang Y, Wu K, Xi WG, Yu YG, 2008. Field-testing of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology*, 37(6): 1410–1415.