

昆虫趋光性及其机理的研究进展*

靖湘峰 雷朝亮**

(华中农业大学 昆虫资源研究所 武汉 430070)

Advances in research on phototaxis of insects and the mechanism. JING Xiang-Feng, LEI Chao-Liang(*Institute of Insect Resources, Huazhong Agriculture University, Wuhan 430070, China*)

Abstract Phototaxis is an interesting phenomenon but it is thought that the phototactic mechanism of insects is different from the one of other phototactic animals. In this article, the research advance on phototaxis was reviewed mainly in ethology and physiology. Many hypotheses on phototaxis were proposed, but two of them, light interference and light orientation, were more acceptable. The light interference hypothesis supporters believed the phototaxis was the result of eye-shining, while the light orientation hypothesis supporters thought the true reason was that the artificial light deluded the insects which used star light for orientation.

Key words insect, phototaxis, behavior, physiology, advance

摘要 依据目前已有资料,从行为学、生理学及田间应用调查等方面概述了近几十年昆虫趋光性的国内外研究进展。其中,行为学与生理学研究较多,且两者结果基本一致,相互补充,为趋光性机制的假说提供了可靠的依据。关于昆虫趋光性机制的假说较多,其中报道较多的是光干扰假说、光定向行为假说和生物天线假说3种,现在较为普遍接受的是前两者。光干扰假说是指刺眼作用干扰昆虫的正常活动导致趋光,而光定向行为假说则指昆虫趋光是由于光定向行为所致。

关键词 昆虫,趋光性,生理,进展

昆虫趋光行为古代已有记载,“飞蛾扑火”正是人类由这种行为而总结出来的成语。法国著名昆虫学家法布尔详细记录了大孔雀蛾的扑灯行为^[1],是对这种行为的较早科学记录之一,进入21世纪,人类利用趋光性进行害虫防治,在现代农业生产中日益显示出其优越性。然而,对于昆虫的趋光行为至今还没有让人信服的解释。正因如此,昆虫的趋光行为引起了国内外学者的极大兴趣。国内外的研究主要集中于以下几个方面。

1 灯光诱杀害虫成为害虫综合治理中的一项重要措施

灯光诱杀作为一种高效环保的害虫治理方法,应用极为普遍,例如,对于卫生害虫、仓库害虫、农田害虫的防治均已大量应用灯光诱杀法。相对于其它的防治方法,灯光诱杀法具有延缓害虫抗药性、降低防治成本和对环境污染小等

优点。

诱虫灯的种类非常多,一般只要可以用于照明的光源均可作为诱虫灯使用,但是其中的效能却有差别。现在,使用较多的诱虫灯类型有日光灯、黑光灯、高压汞灯、节能灯、双波灯、频振灯等,为了更合理地使用这些灯种,不少学者针对这些灯种的效能进行了合理评价。

刘立春报道,对于红铃虫,单管黑白双光灯比黑光灯(20 W)诱虫量有较显著的提高,并且对天敌昆虫的诱虫量明显减少。其原因是双光灯有长短2种光波,大气对长光波吸收小,可以增大照射范围,并且双光灯有2个峰值,即350 nm和585 nm,而这2个波长的单色光均对蛾类敏感,因此,导致双光灯诱虫效果更佳。然而双

* 国家基础性工作项目资助(2001 JCXGZ-16)。

** 通讯作者, E-mail: ioir7207@sina.com

收稿日期:2003-06-09, 修回日期:2003-07-22

光灯对天敌昆虫的杀伤作用小的原因还不清楚^[2,3]。刘立春还对不同的单管双光灯进行比较,发现效能从大到小依次为黑白单管双光灯、黑绿单管双光灯、黑橙单管双光灯、黑玫单管双光灯,除黑玫灯外,各双光灯均优于黑光灯(20 W)。但对于不同害虫,各灯的引诱效果又有差别,如黑白灯对棉铃虫、盲椿象、棉小卷叶虫、三化螟、二化螟、稻纵卷叶螟、稻螟蛉、粘虫效果较好,黑绿灯对棉铃虫、顶金钢钻、小造桥虫、玉米螟、粘虫的效果较好,黑橙灯对棉铃虫、红铃虫、三化螟、稻螟蛉的效果较好。对于天敌,各灯的杀伤效果从小到大依次为黑白灯、黑玫灯、黑橙灯和黑绿灯^[4]。总之,无论在诱虫量、峰次明显程度、对天敌的杀伤程度等各方面,双光灯均优于同功率的黑光灯^[5]。魏国树等研究了高压汞灯和双波灯对棉铃虫成虫的诱杀效果,综合比较各处理的诱蛾量、百株卵量、幼虫量及其活动态天敌量后,认为高压汞灯优于双波灯^[6]。闰志利等曾经对1 000 W诱捕电击灭蛾灯、250 W昆虫诱捕器和30 W佳多频振式杀虫灯对美国白蛾的诱杀力进行比较,结果表明:1 000 W诱捕电击灭蛾灯的效果最好,诱杀效果可达81.7%,每hm²防治费用为25.5元;其次为30 W佳多频振式杀虫灯,诱杀效果为70.6%,每hm²防治费用为17.7元;250 W昆虫诱捕器的效果则较差^[7]。

诱虫灯还是害虫测报的重要工具。在评价诱虫灯的测报效能时,蛾量高低和蛾峰出现多少并不重要,关键是蛾峰与卵峰吻合度要高,只有蛾峰与卵峰相一致才是真正的峰次,在应用中才有实际意义。相对于常用的黑光灯,双波灯具有峰次明显,能客观反映田间虫情,峰次的出现基本与田间卵峰相对应,并且比较稳定,这就大大提高了虫情验证的准确性^[8,9]。

2 害虫趋光特性的研究

2.1 对单色光的行为反应

从行为学角度,研究昆虫对不同波长及光强度的单色光的反应,可以筛选出对昆虫敏感的波长的单色光,而昆虫的趋光性与对光的敏

感度有关。因此,这是研究昆虫趋光特性的一个重要方面。丁岩钦、侯无危、陈惠祥、魏国树等均进行过这方面的研究,但结果有一定差异^[10-14]。对8种夜蛾分别进行了3~5种波长的行为测定,峰值出现在365,450,525 nm^[10];丁岩钦对棉铃虫和烟青虫进行了13种单色光的行为选择实验,在紫外光谱内反应率较高的波长为333,383 nm,而在可见光范围内,对405 nm的单色光反应率较高,但对405 nm的反应率低于各紫外光。最高反应率在333 nm处,并且将除333 nm外的单色光强度增大1~2倍时,仍不改变这种特性;羽化天数的差别对这种特性亦无影响^[10]。丁岩钦等研究还发现,对于烟青虫,350 nm与不同的单色光组合时,405 nm起增效作用,656 nm起干扰作用,并且各单色光的不同光强度对烟青虫成虫的趋光作用关系为S曲线型^[11]。魏国树等的研究则表明,在340~605 nm波谱范围内,棉铃虫光反应的峰值从大到小依次为483,340,400和538 nm,并且反应强度随光强度的增强而增强,到一定强度时增长变缓,呈近S曲线型。雌性较雄性的趋光反应率和可适应的光强度高,1,3,5日龄蛾中以3日龄的趋光反应率和可适应的光强度高,并且棉铃虫蛾的趋光、避光反应行为有相似的波长及光强度选择机制^[12]。陈惠祥等又使用不同波长的光源对棉铃虫进行测试,结果420,365,365+585,580 nm的荧光灯及365 nm的紫管灯对棉铃虫的诱杀效果较好^[13]。侯无危等从室内和室外对桃小食心虫蛾的趋光反应特性进行了研究,在对333,350,375,383,405 nm 5种单色光的反应中,对305 nm的反应最强烈,对333 nm的反应最差;而在室外实验中,是以黑绿灯(353,530 nm)的效果最好^[14]。可见不同昆虫的波长选择特性不同。

2.2 复眼反射光的研究

复眼反射光一般被认为是由眼底的气管反光组织反射形成的,在暗适应时,随着屏蔽色素的移动,反射光斑逐渐变大,并且反射力大大增加。然而,Edwards发现,尽管一种灯蛾的复眼没有屏蔽色素,但是在暗适应后亦会出现一种

银色的光斑,而这个光斑在亮处则没有,由此认为至少在这类蛾子中,反射光的形成并不是由屏蔽色素的移动起主要作用^[15]。Swihart 等则认为反射光来源于角膜和晶锥之间的角膜突起,不同适应状态下,角膜突起的变化引起了反射光的变化^[16]。无论反射光的来源如何,这种反射光可以增加微光被感光色素吸收的机会,提高眼的敏感度,特别是对于夜眼,其反光能力与夜间视觉密切相关。

昆虫复眼在夜间会形成反射光斑,反射光斑的大小及投射角和反射角的大小均会影响复眼对光的敏感度及角敏感度,从而影响昆虫的视野。国内外已有不少学者进行了大量研究^[17-21]。Höglund 研究发现,在暗适应中,夜蛾视觉敏感性的提高,伴随着复眼反射光面积的增大^[17,18]。李典谟等研究烟青虫复眼反射光强度变化,发现昼眼向夜眼的转化速率存在个体差异,因此推测在入夜初期,不同个体的复眼可能有不同的灵敏度和不同的耐光程度;昼眼和夜眼的反射能力相差悬殊,夜眼中心部位的最大反射力相当于昼眼的 62~80.9 倍。同时,在单色光的检测中,发现 405 nm 引起的变化率较大,这与丁岩钦等的研究结果相吻合^[10];实验中 405,436,466 nm 引起的变化率无差别,说明夜眼对于某一波长耐受力的大小并不是成虫对于这一波长的选择性的惟一因素^[19]。侯无危等则从行为学方面考察了反射光面积的变化对棉铃虫的影响,发现不同个体之间,反光区指数(反光区直径/复眼直径)的大小不一定能完全表示复眼转化的程度,这与李典谟等人的研究结果一致。在强光测验中,复眼转化越深,趋光性越弱,复眼转化越浅,则趋光性越强;反之亦然^[20]。何忠等对棉铃虫夜眼反射光斑进行了深入研究,发现能引起反射光斑的有效投射光线是与光斑垂直轴在背腹方向上构成的夹角不超过 20°~23° 的全部光线,并且平行于光斑垂直轴的光线的投射光可由整个光斑中的小眼面进入,而具有投射角的光线则由同侧边缘的小眼面进入;在眼的不同区域中,以腹部区域最亮,侧方次之,背方最弱。研究还发现,在直径

约为光斑直径一半的中央部分,其反射光由从该中央部分进入而又反射出来的光线和从眼的其余部分进入而从该中央部分反射出来的光线组成,并且后者的总反射光远强于前者。根据以上研究结果测定不同距离下的进光小眼数,发现当距离超过 5 m 时,进光小眼数没有显著变化;但当距离在 5 m 以内时,则进光小眼数变化明显,特别是在 0.5 m 的距离内,进光小眼数剧增。因此,认为棉铃虫在灯旁的异常行为可能与这种突然的变化有关^[21]。

2.3 复眼结构和生理

复眼是昆虫的感光器官,因此,对于复眼的生理特性的研究有利于解释许多趋光现象。高慰曾等对棉铃虫蛾复眼的形态和显微结构进行了研究,发现棉铃虫复眼大约包括 8 900 个小眼,而最前和最后小眼与最上和最下小眼间的夹角分别约为 150° 和 180°。不同区域小眼长度不同,从大到小依次为复眼前区、腹区、后区、侧区和背区,而且背区视杆中段的横切面为矩形,其它区域则为放射形^[22]。复眼不同区域的灵敏度不同。Horridge、吴卫国等研究发现,在同一时间、同一适应状态下,蝗虫、螽斯等昆虫的小眼角灵敏度从大到小分别是背区、侧区、前区,明适应状态的角敏感度小于暗适应状态,这是因为 2 种状态下,复眼的结构有着显著差别。明适应下,主色素细胞色素颗粒离开晶锥分布,感杆束膨大,其远端部分向晶锥方向延伸;暗适应下则相反。小眼角敏感度还有昼夜节律,上午最小,从下午开始增加,至晚上达到最大,其主要原因是由于小眼的感杆束有昼夜节律变化。白天,感杆束直径较细,夜晚则相反。另外,小眼的光感受器膜也有脱落破碎和重新组合的昼夜节律变化^[23-27]。郭炳群等对玉米螟复眼结构研究发现,除了感杆束的昼夜节律变化外,夜间暗适应和日间暗适应的小眼的小网膜细胞核也有不同,夜暗组核多集中在晶锥末端,日暗组核则离末端较远。正是由于以上的各种差异才导致夜暗组的总飞动率是日暗组的 2 倍多^[2]。

屏蔽色素的移动可以控制复眼进光量。通

过对屏蔽色素的研究,可以了解复眼对不同波长的单色光的耐受力及复眼的状态。高慰曾对烟青虫和粘虫进行研究发现,无论从暗眼到亮眼还是从亮眼到暗眼,屏蔽色素的移动均是减速进行的。经过较长时间暗适应后,各部位色素颗粒做均匀分布,色素带近心端的位置不定而远心端位置比较一致,当突然受紫外线照射后色素颗粒则向近心端扩散。但是,粘虫受紫外线照射时,不同部位的屏蔽色素细胞远心端变化很不一致,甚至有的仍保持暗适应 60 min 后的状况。根据以上现象,高慰曾以远距(色素带远心端至角膜之间的距离)为指标检查不同波长的单色光对烟青虫复眼的作用,结果发现测试的 5 种紫外线中,333 nm 的紫外线对屏蔽色素影响最大,而 365 nm 的影响最小,这一结果与烟青虫对单色光的行为反应结果相吻合。对于粘虫,高慰曾则以远距和色素带移动部分百分率为指标进行了测试,发现 375 nm 的紫外线比 365 nm 的作用显著^[29,30]。另外,郭炳群等还对玉米螟、棉铃虫、蛇莓跳甲、萎陵跳甲等昆虫复眼的微细结构进行了比较,并讨论了其趋光性差异的相关性^[31,32]。

2.4 电生理方面的研究

复眼对不同波长及强度的光的敏感度不同,可以从一定程度上解释昆虫对光的选择机制。在这方面,国内外许多学者进行了大量研究。

陈元光、Agee 等是较早从事这方面研究的学者。陈元光对粘虫复眼的暗适应状态进行了深入研究,发现粘虫复眼完成暗适应时间约为 30 ~ 45 min,而且粘虫完成暗适应后,其反应强度随闪光强度的增强而增强,两者呈线形相关^[33]。Agee 则发现在暗适应中,美国棉铃虫复眼达到最高灵敏度的时间(即完成暗适应的时间)为 30 ~ 285 min^[34,35]。

Eguchi、杨智勇、魏国树等又将电生理实验进一步细化,测试了多种昆虫对不同波长及强度的单色光的敏感性。通过复眼的网膜电图(ERG)分析,认为棉铃虫、玉米螟等蛾类均对 562, 400, 483 nm 波长的单色光较敏感,敏感度

依次变小;在一定光强度范围内,昆虫对这 3 种敏感波长的反应随光强度的增强而增强,或为近似线形或呈 S 曲线型,而且复眼状态及测试时间不同,则光敏感性不同,同种昆虫复眼夜间比白天敏感,暗眼比亮眼敏感,即复眼的敏感性有一定的昼夜节律。相对来说,棉铃虫复眼的 ERG 反应具有更强的昼夜节律^[36-38]。性别、日龄及暗适应时间对棉铃虫的光谱敏感性有影响,低日龄时雄蛾比雌蛾敏感,高日龄时则相反,1, 3, 5 日龄中,3 日龄的光反应最强烈^[39]。这些结果与昆虫对单色光的行为测验结果基本一致。

2.5 田间行为学观察

尽管田间实验条件粗犷,干扰因素(如天气、作物生长、人为因素等)也非常多,但是田间实验更接近自然,更能真实反映自然条件下昆虫的行为状态,而且田间实验也是室内实验的有益补充,更有利于解释昆虫的趋光现象。

刘立春在这方面做了大量工作,比较了不同诱虫灯的诱杀效果以及几种主要蛾类的扑灯行为,发现昆虫在低空飞行时,70.12% 为顺风飞行,而扑灯时却有 96.30% 的昆虫为逆风扑灯,昆虫夜间上灯有一定的节律,但因昆虫种类而异,如蛾类以上半夜出现次数多,而夜蛾类以下半夜为多;一般在日落 30 ~ 60 min 后开始扑灯,这与生理方面和室内行为方面的研究相吻合,证明了昆虫扑灯确实需要一定的暗适应时间;同时,也发现一些异常现象,如扑灯的棉铃虫一般始盛期雌多于雄,高峰期雌雄相当,盛末期雄多于雌,从而推测扑灯行为与棉铃虫寻找配偶有一定关系;很多昆虫停息于灯旁作物上,不是行使其正常活动,而是几乎停止了一切活动;有的昆虫诱落到水面后,立即钻入水中达几分钟之久,后又冒出水面,再钻入水中停立内壁,头部向下直至死亡^[2,3,40]。这些行为现象都为问题的发现和解决奠定了基础。

马幼飞等应用化学发光液对粘虫在灯区的飞行动向进行研究,认为复眼视力较差不能适应较暗的环境是引起向光飞行的主要原因,当经过充分暗适应后,粘虫则表现为避光飞

行^[41];而侯无危等的室内行为学研究表明强光照射时,复眼转化越深,趋光性越差,复眼转化越浅,则趋光性越强^[20];两者的结论恰好吻合。

3 昆虫趋光性的有关假说

围绕昆虫的趋光性,科学家们做了大量研究,并根据研究结果提出了自己的假说。比较成熟的假说有以下几个。

3.1 光定向行为假说

许多科学家认为昆虫趋光是由于昆虫光罗盘定向的原因造成的,即许多夜间活动的昆虫会以某一天体做参照,以身体纵轴垂直于天体与昆虫躯体的连线进行活动,而夜间的灯光也会被昆虫当作定向参照物,但这个参照物要比天体近许多,结果使昆虫产生螺旋形向灯飞行轨迹,这种轨迹最终导致昆虫飞向光源^[42]。

3.2 生物天线假说

Callahan 从逆仿生学的角度提出了生物天线理论,认为昆虫趋光是因为求偶行为所致,即昆虫的触角有各种各样的突起、凹陷及螺纹,这些结构类似现代使用的天线装置,使昆虫的触角可以感受信息素分子的振动而吸引昆虫,灯光中的远红外线光谱与信息素分子的振动谱线一致,昆虫的触角可以感受该信息导致趋光^[43-45]。Eldumiaty 等用 337 μm 的远红外线对棉铃虫进行测试,结果这种远红外线对棉铃虫有极强的引诱性^[46,47];而 Hsiao 用与信息素的光谱特性类似的红外线刺激圆白菜蛾雄虫,却未能引起反应^[48]。

3.3 光干扰假说

持这种观点的学者认为夜行性昆虫适应暗区的环境,进入灯周亮区时,刺眼作用干扰了其正常行为,由于暗区的亮度低,昆虫无法返回暗区继续活动而导致扑灯。Radl 及 Robinson 认为昆虫上灯行为是由于在黑暗的环境中,灯光使复眼发生炫耀引起的,越敏感的单色光的刺眼作用越强。对于这一观点,Robinson 等认为许多昆虫对紫外光区的强烈反应仅是因为这些昆虫对紫外区的光十分敏感,即昆虫并不能辨别不同波长的光,并不是真正的波长选择机制;而

Paulov 等则认为波长与强度共同作用于昆虫;丁岩钦等的研究则表明,昆虫能辨别不同波长的光,即使是相隔很近的单色光^[10,49-51]。

另外,还有其他的一些假说,如 Loeb 认为虫体两侧的光刺激不同导致不均等的神经冲动,从而使两侧用力不等,而产生趋光行为^[52]。Hsiao 则认为棉铃虫扑灯是由于侧抑制现象造成的,棉铃虫将灯侧当作回避强光的黑暗通道^[48]。

到目前为止,昆虫趋光现象仍缺少公认的解释,但有一点是可以肯定的,即昆虫的趋光性绝非普遍意义上的趋性。对昆虫趋光性的原因做深入的研究,将有利于揭示昆虫许多行为的奥妙,并能更好地服务于农业生产实践。

参 考 文 献

- 1 法布尔著,吴模信译.昆虫记.广州:花城出版社,2001.283~301.
- 2 刘立春.南京农学院学报,1982,2:52~59.
- 3 刘立春.昆虫学报,1985,28(2):148~152.
- 4 刘立春.昆虫知识,1982,19(5):27~31.
- 5 刘立春.植物保护,1993,19(6):37~38.
- 6 魏国树.植物保护学报,2001,28(2):157~162.
- 7 闫志利,赵成民,吴焕增,佟晋国,韩立萍.河北林业科技,2000,5:15~16.
- 8 刘立春,顾国华,杨顾新,陈建军,王涛,张治,张夕林,蒋学辉,邱全荣.昆虫知识,1993,30(3):161~166.
- 9 刘立春,陈小波,陈建军,陈惠祥,顾国华,马元清,高均长,王宝明,王根山,邓永林,季凤玉.昆虫知识,1999,36(1):7~10.
- 10 丁岩钦,高慰曾,李典谟.昆虫学报,1974,17(3):307~316.
- 11 丁岩钦.昆虫学报,1978,21(2):1~16.
- 12 魏国树,张青文,周明群,吴卫国.生物物理学报,2000,16(1):89~95.
- 13 陈惠祥,周建荣,陈小波,顾国华.江西棉花,1999,21(5):16~18.
- 14 侯无危,马幼飞,高慰曾,李世文,杨自军.昆虫学报,1994,37(2):165~170.
- 15 Edwards D. K. Nature Lond., 1964,202:621~622.
- 16 Swihart S. L., Gordon W. C., Machwart R. J. J. Insect Physiol., 1974,20:359~381.
- 17 Höglund G. Life Science, 1963,6:862~865.
- 18 Höglund G. Acta Physiol. Scand., 1966(Suppl.):69:282,56.
- 19 李典谟,马幼飞.昆虫学报,1977,20(2):128~134.
- 20 侯无危,贺小威.昆虫学报,1979,22(1):34~39.
- 21 何忠,贺小威.昆虫学报,1983,26(2):130~138.
- 22 高慰曾,郭炳群.昆虫学报,1983,26(4):375~378.
- 23 吴卫国,Horridge G. A. 生物物理学报,1987,3(2):178~182.
- 24 吴卫国,Horridge G. A. 昆虫学报,1988,31(1):341~344.

- 25 吴卫国,吴梅英, Warrant E. J., 徐智敏,石淑珍,王翔,高奔,张少吾. 生物物理学报, 1990, **6**(2): 178 ~ 182.
- 26 吴卫国,吴梅英, Warrant E. J., 石淑珍,徐智敏. 生物物理学报, 1991, **7**(4): 501 ~ 506.
- 27 Horridge G. A. J. *Exp. Biol.*, 1981, **91**: 307 ~ 322.
- 28 郭炳群,李世文. 昆虫学报, 1997, **40**(1): 58 ~ 61.
- 29 高慰曾. 昆虫学报, 1976, **19**(1): 59 ~ 61.
- 30 高慰曾. 昆虫学报, 1989, **32**(3): 306 ~ 310.
- 31 郭炳群,李世文. 见:中国科学院动物研究所编,动物学集刊. 北京:中国科学技术出版社, 1995. **12**(增): 124 ~ 127.
- 32 郭炳群,李世文,侯无危,王书林,陈永林. 昆虫学报, 1996, **39**(3): 260 ~ 263.
- 33 陈元光,钦俊德. 昆虫学报, 1963, **12**(1): 1 ~ 9.
- 34 Agee H. R. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 1972, **65**(3): 701 ~ 705.
- 35 Agee H. R. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1973, **66**(3): 613 ~ 615.
- 36 Eguchi E., Watanabe K., Hariyama, T., Yamamoto, K. *J. Insect Physiol.*, 1982, **28**(8): 675 ~ 682.
- 37 杨智勇,吴卫国,冯汉平,吴炜,张文青. 生物物理学报, 1998, **14**(1): 85 ~ 90.
- 38 杨智勇,吴卫国,冯汉平,吴炜,郭炳群. 生物物理学报, 1998, **14**(4): 713 ~ 718.
- 39 魏国树,张青文,周明群,吴卫国. 昆虫学报, 2002, **45**(3): 323 ~ 328.
- 40 刘立春. 昆虫知识, 1997, **34**(2): 96 ~ 99.
- 41 马幼飞,李典谟,贺小威. 昆虫知识, 1981, **18**(3): 105 ~ 107.
- 42 Michael D. A. *Introduction to Insect Behavior*, New York: Macmillan Publishing Co. Inc., 1980. 31 ~ 33.
- 43 Callahan P. S. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 1965, **58**(5): 727 ~ 745.
- 44 Callahan P. S. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 1965, **58**(5): 746 ~ 756.
- 45 P. S. 卡拉汉著,刘心田,杨昇鸿译. 自然的秘密. 上海科学技术出版社, 1985.
- 46 Eldumiaty I. I. *Nature Lond.*, 1971, **233**: 283 ~ 284.
- 47 Eldumiaty I. I. *J. Econ. Ent.*, 1972, **65**(1): 291 ~ 292.
- 48 Hsiao H. S. *J. Insect Physiol.*, 1972, **18**(9): 1705 ~ 1714.
- 49 Robinson H. S. *Ent. Gaz.*, 1950, **1**: 3 ~ 20.
- 50 Robinson H. S. *Proc. Royal Ent. Soc. Lond. Ser. A*, 1952, **27**: 13 ~ 21.
- 51 Paulov S. *Acta Fac. Rerum, Nat. Univ. Comen. Ser. Zool.*, 1957, **2**: 155 ~ 160.
- 52 陈宁生. 昆虫知识, 1979, **16**(5): 193 ~ 200.