

中国大豆害虫视觉行为学研究进展

高 宇^{1,2}, 史树森¹

(1. 吉林农业大学 农学院/大豆区域技术创新中心, 吉林 长春 130118; 2. 农业部东北作物有害生物综合治理重点实验室, 吉林 长春 130124)

摘要:虫害是影响栽培大豆产量和质量的重要因素。昆虫视觉对其各项生命活动起着重要作用,研发基于害虫视觉行为学的物理机械防治技术,为解决这一问题提供新途径和新方法,对于贯彻和推进“科学植保、公共植保、绿色植保”的技术创新工作具有十分重要的研究价值和应用前景。本文全面总结了近年来我国大豆害虫视觉行为学研究现状,从害虫的视觉系统、趋光行为、趋色行为及避光行为、影响害虫视觉行为的主要因素方面,简要介绍了害虫视觉行为学的研究方法和最新进展,旨在为今后更深入开展研究和应用提供参考和借鉴。

关键词:大豆害虫;视觉行为;趋光性;物理机械防治

中图分类号:S435. 65;Q969. 93 **文献标识码:**A **DOI:**10. 11861/j. issn. 1000-9841. 2016. 06. 1025

Research Progress on Visual Behavior of Soybean Pests in China

GAO Yu^{1,2}, SHI Shu - sen¹

(1. College of Agriculture, Jilin Agricultural University/The Innovation Center of Soybean Region Technology, Changchun 130018, China; 2. Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Northeast, Ministry of Agriculture, Changchun 130124, China)

Abstract: Insect pest is one important factors influenced yield and quality of cultivated soybean. Insect visual sense plays an important role in all kinds of life activities. It is of great significance to research and develop the physical and mechanical control technology based on the visual behavior. This technology can be used to solve for pest management, especially to implement and promote technological innovation work in the context of ‘scientific plant protection, public plant protection and green plant protection’. We exhaustively reviewed the advance on visual behavior research of soybean pests of China in recent years and analyzed the respects of visual system, phototactic behaviors, chromatic behaviors, negative phototactic behaviors, influence factors and related research methods and techniques. This review aimed to supply useful information so as to deeply promote the development of phototaxis and chromatics tropism of soybean pests in future.

Keywords: Soybean pests; Visual behavior; Phototaxis; Physical and mechanical control

大豆是是世界第四大作物和种植面积最大的油料作物,更是最重要的植物蛋白来源,在我国农业生产中处于非常重要的地位^[1]。中国大豆害虫达400余种,虫害一直是影响栽培大豆产量和质量的重要因素之一,因此研究和探索高效、无毒、无污染的防控害虫的新途径和新方法至关重要^[2]。大豆害虫绿色可持续综合防控技术可有效减少化学农药使用量,保护生态环境,有利于大豆产业健康发展,而物理机械防治方法作为普通应用且经济有效的方法之一,愈来愈受到人们的重视。在夜间使用诱虫灯或在日间使用诱虫板,对害虫进行“光-色”诱杀和测报,就是利用了害虫的视觉行为。害虫的视觉行为是指害虫由视觉系统受到外界光或色刺激信号,然后传输到视觉神经中枢,经过编码加工、整合和重组,再向行为反应器官输出一系列动作指令,引起害虫对不同波谱和强度的光信号、不同颜色做出相应的行为反应,这种行为本质上是

害虫为了满足适应环境的需要,长期进化形成的习性^[3,4]。害虫的视觉行为学研究一直是国内外学者关注的研究热点之一^[5-7]。为了今后更深入开展大豆害虫视觉行为学研究和应用,本文全面总结了近年来我国大豆害虫视觉行为学研究现状,从害虫的视觉系统、趋光行为、趋色行为及避光行为,影响害虫视觉行为的主要因素,简要介绍了害虫视觉行为学的研究方法等方面分析了最新进展。

1 大豆害虫的视觉系统

视觉系统是感受外界光信号的重要媒介,研究害虫视觉系统的形态结构是了解害虫趋光及趋色行为反应和生理感受机理的重要基础^[8]。以往研究对象主要是个体适中的昆虫,而对于个体较大或较小昆虫的研究较少,主要原因是复眼较大或者较小,在显微和超微结构过程中都很难定位。大豆害虫的视觉系统主要由复眼和视叶组成的主视觉系

收稿日期:2016-06-10
基金项目:农业部东北作物有害生物综合治理重点实验室开放基金(DB201505KF03);国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-04);吉林农业大学科研启动基金(2015010)。
第一作者简介:高宇(1983-),男,博士,讲师,硕士,主要从事昆虫化学生态及害虫综合治理研究。E-mail:627492257@qq.com。
通讯作者:史树森(1963-),男,教授,博导,主要从事农业害虫综合治理与昆虫资源利用研究。E-mail:sss-63@263.net。

统和单眼感光辅助系统组成。复眼亦是由一个个独立的小眼构成的,复眼类型包括并列像眼和重叠像眼;每个小眼主要是由角膜、晶锥、感杆束、色素细胞、基膜等组成,小眼数目不等^[9-10]。不同种以及同种的不同性别之间其复眼表面大都存在差异。例如黑绒鳃金龟(*Maladera orientalis*)复眼呈心形,是透明带明显的重叠象眼,单个复眼约由3 800个小眼组成^[11]。西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)复眼分为背、腹两个区域,其中背区小眼排列呈半球形,腹区小眼排列成三角形,单个复眼约由70个小眼组成;在晶锥、视杆周围分布有大量色素颗粒,从结构上看,其复眼属并列像眼^[12]。棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)复眼呈椭球形,单个复眼约由8 900个小眼组成;复眼不同区域内小眼长度不等,背部区域视杆中段的横切面为矩形,其它区域的视杆为放射形^[13-14]。黏虫(*Leucania separate*)背方的小眼视杆长度短于腹方,背方小眼视杆横切面中段近似方形,腹方小眼视杆中段横切面为辐射状^[15-16]。入侵红火蚁(*Solenopsis invicta*)工蚁复眼圆形,小眼数约110个,雌蚁复眼长椭圆形,单个复眼约由510个小眼组成,雄蚁复眼近半球形,单个复眼约由805个小眼组成^[17]。

复眼对光感受的本质就是光感受器中的1个视觉色素拦截1个光子且以某种方式发生改变,视觉色素具有光谱特性和偏振特性,所以害虫能感受颜色和偏振^[18-19]。光受体细胞真正接受光刺激的分子是视紫红质(rhodopsin),视紫红质由视蛋白和视黄醛组成;视觉的感知依靠视蛋白,视蛋白是一类G-蛋白偶联受体超家族蛋白,这些分子具有相似的结构,7个螺旋状片段组成细胞的膜,通过胞外和胞内的环状片段连接,可与母细胞内外的其它分子相互作用,这方面研究目前还远未达到绘制清晰图谱的程度^[20-21]。另外,Yan等^[22]从棉铃虫复眼中克隆获得UV、蓝光和长波敏感视觉基因,分别命名为Ha-UV、Ha-BL和Ha-LW,克隆得到的3种视蛋白均具有7个显著性的跨膜结构域,包含G-蛋白偶联受体家族和视蛋白视网膜结合位点的特征序列。棉铃虫视觉基因在复眼和脑中高表达,且其表达受自身生物钟调控,受光照和饥饿的影响。环境条件影响棉铃虫视觉基因表达形式,说明棉铃虫等害虫可能具有色觉,且其视觉系统起着重要作用^[23-24]。

2 大豆害虫视觉行为研究现状

害虫的视觉行为主要包括趋光行为、趋色行为及避光行为等,如果昆虫对某一较窄的波谱敏感,

在相对应的颜色上就表现为同种颜色不同梯度或色深对昆虫的不同影响,因此,研究趋色性在某种程度上即研究趋光性^[12],二者在本质上是相同的,目的大都是为了获得敏感光谱和敏感颜色并以此引诱害虫,辅以高压电网、陷阱等器械杀灭之。目前,大豆害虫的视觉行为学研究具有“五多五少”的特点,即对大豆栽培过程中发生的害虫研究较多,对大豆贮藏过程中发生的害虫研究较少;对多食性、寄主广的害虫研究较多,对危害大豆的专食性害虫研究较少;对趋光性研究较多,对趋色性研究较少;对利用光/色单一视觉信息研究较多,对多个视觉信息及害虫化学信息化合物协同利用研究较少;对基于引诱目的设计诱捕装置的研究较多,对基于视觉驱避害虫或干扰其寄主定位行为的研究较少。

2.1 趋光行为

大豆害虫趋光行为研究主要集中于鳞翅目和鞘翅目害虫,不同种类昆虫的敏感波谱和敏感颜色具有差异,这些害虫大多对紫外光最为敏感,对部分可见光也较为敏感(表1)。室内研究发现铜绿丽金龟(*Anomala corpulenta*)的趋光敏感光区位于紫外光区(405 nm)、蓝光区(460 nm)和绿光区(505 nm、570 nm)^[8,25]。铜绿丽金龟、*Pachysoma striatum*、*Melolontha melolontha*等还能够识别偏振光和非偏振光,且对左旋圆偏振光和水平线偏振光较为敏感^[26-27]。黑绒鳃金龟的趋光敏感光区位于紫光区(400 nm)和蓝紫光区(420 nm)^[11]。绿盲蝽(*Apolygus lucorum*)的敏感光谱位于绿光区(515~518 nm)^[28]。草地螟(*Loxostege sticticalis*)对单色光和白光刺激均具有趋光行为反应,峰值出现在紫外区(360 nm)和近紫外区(400 nm),趋光反应率随光强度增强而升高^[29]。棉铃虫对紫外线(333 nm)趋光性最强;不同照度下其活动反应量差异显著,尤以在 10^{-3} lx照度下的活动反应量最大;光谱趋光曲线在紫外区(340~360 nm)和蓝光区(483 nm)有2个峰,另外1个峰在绿光区(538~567 nm)摆动。无论对单色光还是对白光的刺激,棉铃虫蛾趋光行为的光强度反应曲线呈较典型的“S”型曲线^[30-34]。复眼具有较强的光强度自调节和适应机制,光、暗适应变化会影响色素颗粒在视杆之间的移动来调节进光量,从而适应不同变化的光环境^[17,35-36]。

利用害虫趋光行为特性在大豆田间能诱集到害虫,例如在河南黄泛区利用虫情测报灯可诱集到暗黑鳃金龟(*Holotrichia parallela*)^[37],在河北沧州可诱集到棉铃虫、黏虫以及夜蛾科(*Noctuidae*)、灯

蛾科 (Arctiidae)、天蛾科 (Sphingidae)、盲蝽科 (Miridae) 等多种害虫^[38],在南京利用黑光灯可诱集到豆卷叶螟 (*Lamprosema indicata*)、大造桥虫 (*Ascotis selenaria*)、斜纹夜蛾 (*Prodenia litura*) 等重要的食叶性害虫,并依此制定大豆种质资源抗性鉴定的方法和标准^[39-40];在储粮仓库中也能诱杀麦蛾科 (Gelechiidae)、螟蛾科 (Pyralidae)、谷盗科 (Trogositidae) 等害虫^[41]。但这方面研究还较少,还应继续深入研究大豆害虫趋光行为机理及其在取食、繁殖等重要生命活动中的作用;害虫视觉与嗅觉、触觉的协同作用;害虫趋光性与寄主植物之间的协同演化;从保护自然界天敌和生物多样性角度出发,全面分析和评价“光诱杀”技术在田间对天敌群落功能团结构及物种多样性的影响^[42-43]。

2.2 趋色行为

大豆害虫趋色行为研究还较少,一般是在田间应用诱虫板测试微型害虫对不同颜色的趋向行为(表1),或者利用诱虫板调查或监测害虫^[44],例如黄曲条跳甲 (*Phyllotreta striolata*) 对黄色的趋向性最强^[45-46]。在大豆田利用黄色、绿色、蓝色诱虫板能诱集到多种微型昆虫,主要包括豆黄蓟马 (*Thrips nigropilosus*)、大豆蚜 (*Aphis glycines*)、烟蓟

马 (*Thrips tabaci*)、双斑长跗蓟叶甲 (*Monolepta hieroglyphica*)、大青叶蝉 (*Cicadella viridis*)、小绿叶蝉 (*Empoasca flavescens*)、烟粉虱 (*Bemisia tabaci*)、苜蓿盲蝽 (*Adelphocoris lineolatus*) 等^[47-48],其中黄色诱虫板对豆黄蓟马、烟蓟马和花蓟马 (*Frankliniella intonsa*) 的诱集效果较好;利用诱虫板监测到这3种蓟马的活动范围主要是在大豆植株上方0.2~0.4 m;南面朝向诱虫板诱集的蓟马数量较多。绿色的性信息素诱芯对大豆食心虫 (*Leguminivora glycinivorella*) 的引诱效果较好^[49]。黑绒鳃金龟对不同颜色的喜好程度不同,黑绒鳃金龟雄成虫对天蓝、深蓝和紫色的趋向性最强,对黄色的趋向性次之;雌成虫对紫色、天蓝和亮黄色的趋向性最强^[11]。目前,利用大豆害虫趋色行为防控害虫的报道不多,因此,还需深入研究害虫趋色行为在大豆害虫绿色可持续综合防控体系中地位和作用,根据害虫行为特性筛选特异性光谱的诱虫板,诱虫板诱杀的适用范围、使用效果及具体操作技术,评价诱虫板诱杀技术效果,诱虫板诱杀技术的标准化生产和规范化操作规程,综合运用光波、色彩、信息素等调控害虫行为研制高效诱捕器^[50]。

表1 大豆主要害虫的敏感光谱区域和敏感颜色
Table 1 Sensitive spectrum and colours of soybean pests

害虫种类 Pests	敏感光谱 Sensitive spectrum/nm	敏感颜色 Sensitive colours	参考文献 References
铜绿丽金龟 <i>Anomala corpulenta</i>	400,405,465,460 498~562,505,570	-	[9,25,51]
黑绒鳃金龟 <i>Maladera orientalis</i>	400,420	雄性:天蓝色、深蓝色、紫色 雌性:紫色、天蓝色、亮黄色	[11]
棕色鳃金龟 <i>Holotrichia titanis</i>	405,465	-	[51]
铅灰鳃金龟 <i>Holotrichia plumbea</i>	405,465	-	[51]
大豆食心虫 <i>Leguminivora glycinivorella</i>	-	绿色	[49]
草地螟 <i>Loxostege sticticalis</i>	360,400	-	[29]
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	333,383,405,562,483,400	-	[13-14,30-32]
西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i>	498,524,380,440	-	[12]
豆黄蓟马 <i>Thrips nigropilosus</i> 、大豆蚜 <i>Aphis glycines</i> 、烟蓟马 <i>Thrips tabaci</i> 等	-	黄色、绿色等	[47-48]
绿盲蝽 <i>Apolygus lucorum</i>	515~518	-	[28]

2.3 避光行为

从害虫视觉行为学角度来看,在一定条件下,视觉刺激可以强烈地影响害虫的寄主定向行为^[52]。有色材料能干扰一些害虫的寄主定位行为,但大豆害虫仅有1例日本研究报道,即布置在农作物行间的紫外反射材料能干扰害虫的正常飞行方向,有效

地控制害虫侵入并控制其暴发^[53]。还有一些其它作物害虫的避光行为研究可供借鉴^[54-55]。在田间间作一些和寄主植物视觉差异较小的作物以干扰植食性昆虫的远程寄主定位,还可以培育自身具有驱避颜色的作物品种^[56]。大多数蓟马具有入土化蛹的习性,通过覆盖地膜阻止西花蓟马和烟蓟马入

土化蛹而脱水致死,同时在地膜周围设置粘虫板,达到减少蓟马数量的目的^[57]。另外,黄色灯光能有效干扰有害蛾类的生活习性和行为活动,阻碍其交尾和产卵,改变雌蛾产卵动态和寿命^[21,58]。

2.4 影响大豆田害虫视觉行为的主要因素

除了受到害虫自身视觉系统的限制外,天气条件、光源性质及刺激时间、害虫性别及生理状态和寄主植物等也会影响害虫视觉行为,这些因素都直接或间接地影响着各类“光-色”诱杀器械的防治效果。温度能影响黄地老虎(*Agrotis segetum*)小眼的瞳孔变化,完全黑暗条件下,在大范围内的最高温度和最低温度时夜盗虫小眼内瞳孔色素分别会迁移至不同的光适应位置^[59]。饥饿的棉铃虫1龄幼虫对蓝光有很强的趋性,而饱食的幼虫对蓝光的趋性不明显^[60]。寄主植物释放的挥发物对趋光行为也会产生影响,如顺-3-己烯基乙酸酯和苯乙醛能够降低棉铃虫1龄幼虫对蓝光的趋向运动,由于棉铃虫1龄幼虫的向上运动主要是由于自然界中的蓝光吸引,而植物挥发物对趋光性的影响,间接地干扰了幼虫对植物的定位和取食危害^[60]。

2.5 害虫视觉行为学的研究方法

害虫视觉行为学的研究主要是基于害虫的视觉和生理反应、活动或行为,通过研究观察对象行为上的客观定量或不定量表现来反证或评价其对外界视觉刺激的感应。常用研究方法主要形态学方法、生理学方法、电生理学方法、行为学方法等。研究害虫的视觉系统主要采用光学显微镜、扫描电镜和激光共聚焦显微镜等观察视觉器官的外部形态及其小眼数目,采用组织切片法和透射电镜等观察视觉器官的超微结构^[11]。研究趋光行为一般依据研究对象的行为特性,采用光行为反应装置测定趋光行为^[12],采用昆虫复眼视网膜电位(electroretinogram)和细胞内记录(intracellular recording)等研究昆虫感光机制^[9,18-19],在田间利用特定波长诱虫灯来诱集害虫。研究趋色行为大多采用自制趋色行为装置测定昆虫对不同颜色的喜好程度^[42],在田间采用特定颜色的诱虫板或诱捕器来研究害虫趋色性的应用技术^[48]。

2.6 不足之处

诱虫灯和诱虫板等器械因广谱的杀虫作用可能有一些负面效果,只有针对性地合理使用才能更高效地诱杀害虫,并保护天敌资源,维护生物多样性和生态平衡。现在既有传统型诱虫灯,包括单波灯、黑光灯、高压汞灯、双波灯和频振灯等,也有新型诱虫灯。传统型诱虫灯单波灯的最大优势是针

对特定害虫可改变发光波谱范围,最大程度地诱杀害虫保护益虫;对于紫外光具有强烈趋向性的害虫,采用黑光灯防治效果很好,但黑光灯对一些天敌昆虫的诱杀能力也很强;双光灯的诱虫效果更佳,但双光灯对天敌昆虫杀伤作用小的原因还不清楚;使用较为广泛的频振式诱虫灯可诱集害虫种类极广,对天敌也具有很大杀伤作用,特别是对膜翅目昆虫的影响最大^[21]。传统型杀虫灯正在逐渐与电子信息技术、能源技术、光电诱导捕集治理技术相结合并涌现一些新型诱虫灯,如LED灯、太阳能诱虫灯、光控诱虫灯、在线害虫远程实时监测系统、光陷阱诱捕器等相继出现,这些新产品的诱虫能力和防治效果显著增强,但新产品开发和推广情况仍不够理想,一些应用技术还需要尽快解决,比如在诱虫灯设计上需注意改进和消除非选择性缺陷,避免诱集主要天敌和杀伤中性昆虫,或设计选择性或专一性诱虫灯^[61-63]。另外,还需要评估诱虫灯和诱虫板等器械是否与栽培技术完全兼容,长期使用对作物生长以及非靶标昆虫的影响^[64-66]。

3 展望

在大豆栽培和储藏过程中,“光-色”诱杀害虫技术已取得了良好的防治效果和丰硕的研究成果,展现出很高的应用价值和广阔的发展前景。随着我们对绿色农产品质量安全提出更高要求,以及害虫物理机械防治科学的迅猛发展,害虫视觉行为学研究和应用无论对于大豆害虫统防统治及绿色防控、现代农业可持续发展,还是科学保护生态环境,都正在发挥越来越重要的作用。今后还应坚持“预防为主、综合防治”方针,树立“科学植保、公共植保、绿色植保”理念,贯彻和推进害虫防控科技创新,继续重视和加强害虫视觉行为及生态学基础理论和应用技术研究,为开发和完善大豆害虫绿色可持续防控技术提供新思路和新途径,同时加快推广防控新理念、新产品和新技术,不断为发展现代植保注入强大动力。

参考文献

- [1] 韩天富. 中国现代农业产业可持续发展战略研究(大豆分册)[M]. 北京:中国农业出版社, 2016. (Han T F. Strategy of sustainable development modern agriculture industry of China [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2016.)
- [2] 史树森, 徐伟, 臧连生, 等. 大豆食心虫绿色防控技术[J]. 大豆科技, 2015(4): 39-40. (Shi S S, Xu W, Zang L S, et al. Green control technology of soybean pod borer[J]. Soybean Science and Technology, 2015(4): 39-40.)

- [3] Briscoe A D, Chittka L. The evolution of color vision in insects [J]. Annual Review of Entomology, 2001, 46(46): 471-510.
- [4] Bian L, Yang P X, Yao Y J, et al. Effect of trap color, height, and orientation on the capture of yellow and stick tea thrips(Thysanoptera: Thripidae) and nontarget insects in tea gardens [J]. Journal of Economic Entomology, 2016, 31(7): 598-602.
- [5] Futahashi R. Color vision and color formation in dragonflies [J]. Current Opinion in Insect Science, 2016, 17:32-39.
- [6] Lord N P, Plimpton R L, Sharkey C R, et al. A cure for the blues: Opsin duplication and subfunctionalization for short-wavelength sensitivity in jewel beetles (Coleoptera: Buprestidae) [J]. BMC Evolutionary Biology, 2016, 16(1): 1-17.
- [7] Jiang Y L, Guo Y Y, Wu Y Q, et al. Spectral sensitivity of the compound eyes of *Anomala corpulenta* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeoidea) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2015, 14(4): 706-713.
- [8] 蒋月丽, 段云, 李彤, 等. 昆虫复眼形态结构及感光机制研究进展 [J/OL]. 环境昆虫学报. <http://www.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20160505.1556.018.html>, 2016-05-05. (Jiang Y L, Duan Y, Li T, et al. Progress in research of compound eye morphology structure and photosensitive mechanism in insects [J/OL]. Journal of Environmental Entomology. <http://www.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20160505.1556.018.html>, 2016-05-05.)
- [9] Meyer-Rochow V B. Compound eyes of insects and crustaceans: Some examples that show there is still a lot of work left to be done [J]. Insect Science, 2015, 22(3): 461-481.
- [10] 那宇鹏, 冷雪, 那杰. 双斑蟋复眼和视叶的显微结构 [J]. 应用昆虫学报, 2015, 52(6): 1482-1490. (Na Y P, Leng X, Na J. The fine structure of the compound eye and optic lobe of the two-spotted cricket *Gryllus bimaculatus* [J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2015, 52(6): 1482-1490.)
- [11] 吕飞. 黑绒鳃金龟成虫复眼显微结构及其趋光、趋色行为学研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2012. (Lyu F. Study on microstructure of the compound eye and phototactic and colour behavior of *Maladera orientalis* Motsch (Coleoptera: Scarabaeidae) [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2012.)
- [12] 范凡. 基于害虫-天敌关系的西花蓟马-东亚小花蝽趋光性的结构基础及其行为机理 [D]. 保定: 河北农业大学, 2012. (Fan F. The structural basis and behavior mechanism of phototaxis of *Frankliniella occidentalis*-*Orius sauteri* in view of the pest-enemy relationship [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2012.)
- [13] 郭炳群. 棉铃虫蛾复眼的微细结构及其区域性差异 [J]. 昆虫学报, 1988, 31(2): 165-170. (Guo B Q. Fine structure and regional variation of the compound eye of *Heliothis armigera* (Hübner) [J]. Acta Entomologica Sinica, 1988, 31(2): 165-170.)
- [14] 高慰曾, 郭炳群. 棉铃虫蛾复眼的形态及显微结构 [J]. 昆虫学报, 1983, 26(4): 375-378. (Gao W Z, Guo B Q. The external morphology and fine structure of the compound eye of cotton bollworm moth, *Heliothis armigera* (Hübner) [J]. Acta Entomologica Sinica, 1983, 26(4): 375-378.)
- [15] 郭炳群. 粘虫蛾复眼背、腹区视杆结构的差异 [J]. 昆虫学报, 1984, 27(2): 147-151. (Guo B Q. Structural difference of rhabdoms in the dorsal and ventral ommatidia of the armyworm *Leuca-*
- nia separata* Walker [J]. Acta Entomologica Sinica, 1984, 27(2): 147-151.)
- [16] 上海生理研究所图像识别研究组. 夜行昆虫复眼光感受器的显微和亚显微结构的研究 [J]. 生物化学和生物物理进展, 1976(3): 27-30. (Shanghai Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences. Microscopic and submicroscopic structure of nocturnal insect photoreceptors [J]. Progress in Biochemistry and Biophysics, 1976(3): 27-30.)
- [17] 范凡, 刘杰, 屈平, 等. 红火蚁复眼的扫描电镜观察 [J]. 应用昆虫学报, 2008, 45(4): 642-646. (Fan F, Liu J, Qu P, et al. Compound eye morphology of the fire ants, *Solenopsis invicta* invaded southern China observed with scanning electron microscope [J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2008, 45(4): 642-646.)
- [18] McCulloch K J, Osorio D, Briscoe A D. Determination of photoreceptor cell spectral sensitivity in an insect model from *in vivo* intracellular recordings [J]. Journal of Visualized Experiments, 2016(108): 1-14.
- [19] Lord N P, Plimpton R L, Sharkey C R, et al. A cure for the blues: Opsin duplication and subfunctionalization for short-wavelength sensitivity in jewel beetles (Coleoptera: Buprestidae) [J]. BMC Evolutionary Biology, 2016, 16(1): 1-17.
- [20] Yamaguchi S, Heisenberg M. Photoreceptors and neural circuitry underlying phototaxis in insects [J]. Fly, 2011, 5(4): 333-336.
- [21] 雷朝亮, 吴孔明, 赵树英. 中国害虫物理监测与控制技术研究 [M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2011. (Lei C L, Wu K M, Zhao S Y. Research on physical monitoring and control technology of pests in China [M]. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 2011.)
- [22] Yan S, Zhu J, Zhu W, et al. The expression of three opsin genes from the compound eye of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) is regulated by a circadian clock, light conditions and nutritional status [J]. PLoS One, 2014, 9(10): e111683.
- [23] Xu P, Lu B, Xiao H, Fu X, et al. The evolution and expression of the moth visual opsin family [J]. PLoS One, 2013, 8(10): e78140.
- [24] Telles F J, Lind O, Henze M J, et al. Out of the blue: The spectral sensitivity of hummingbird hawkmoths [J]. Journal of Comparative Physiology, 2014, 200(6): 537-546.
- [25] 蒋月丽, 郭予元, 武予清, 等. 铜绿丽金龟对圆偏振光的行为和视网膜电位反应 [J]. 昆虫学报, 2013, 56(12): 1397-1403. (Jiang Y L, Guo Y Y, Wu Y Q, et al. Behavioral and electroretinogram (ERG) responses of *Anomala corpulenta* (Coleoptera: Rutelidae) to circularly polarized light [J]. Acta Entomologica Sinica, 2013, 56(12): 1397-1403.)
- [26] Dacke M, Nordström P, Scholtz C H, et al. A specialized dorsal rim area for polarized light detection in the compound eye of the scarab beetle *Pachysoma striatum* [J]. Journal of Comparative Physiology, 2002, 188(3): 211-216.
- [27] Labhart T, Meyer E P, Schenker L. Specialized ommatidia for polarization vision in the compound eye of cockchafer, *Melolontha melolontha* (Coleoptera, Scarabaeidae) [J]. Cell and Tissue Research, 1992, 268(3): 419-429.
- [28] Pan H, Xiu C, Lu Y. A Combination of olfactory and visual cues enhance the behavioral responses of *Apolygus lucorum* [J]. Journal

- of Insect Behavior, 2015, 28(5): 525-534.
- [29] 江幸福, 张总泽, 罗礼智. 草地螟成虫对不同光波和光强的趋光性[J]. 植物保护, 2010, 36(6): 69-73. (Jiang X F, Zhang Z Z, Luo L Z. Phototaxis of the beet webworm *Loxostege sticticalis* to different wavelengths and light intensity[J]. Plant Protection, 2010, 36(6): 69-73.)
- [30] 魏国树, 张青文, 周明群, 等. 棉铃虫[*Helicoverpa armigera* (Hübner)]蛾复眼视网膜电位研究[J]. 生物物理学报, 1999, 15(4): 684-688. (Wei G S, Zhang Q W, Zhou M Z, et al. Studies on the electroretinogram of the compound eyes of *Helicoverpa armigera* (Hübner) moth[J]. Acta Biophysica Sinica, 1999, 15(4): 684-688.)
- [31] 魏国树, 张青文, 周明群, 等. 棉铃虫蛾复眼光反应特性[J]. 昆虫学报, 2002, 45(3): 323-328. (Wei G S, Zhang Q W, Zhou M Z, et al. Characteristic response of the compound eyes of *Helicoverpa armigera* to light[J]. Acta Entomologica Sinica, 2002, 45(3): 323-328.)
- [32] 魏国树, 张青文, 周明群, 等. 不同光波及光强度下棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)成虫的行为反应[J]. 生物物理学报, 2000, 16(1): 89-95. (Wei G S, Zhang Q W, Zhou M Z, et al. Study on the phototaxis of *Helicoverpa armigera* (Hübner)[J]. Acta Biophysica Sinica, 2000, 16(1): 89-95.)
- [33] 张艳红, 刘小侠, 张青文, 等. 不同光源对棉铃虫蛾趋光率的影响[J]. 河北农业大学学报, 2009, 32(5): 69-72. (Zhang Y H, Liu X X, Zhang Q W, et al. Effects of different light source on phototaxis rate of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner)[J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2009, 32(5): 69-72.)
- [34] 靖湘峰, 罗峰, 朱芬, 等. 不同光源和暗适应时间对棉铃虫蛾趋光行为的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16(3): 586-588. (Jing X F, Luo F, Zhu F, et al. Effects of different light source and dark-adapted time on phototactic behavior of cotton bollworms (*Helicoverpa armigera*)[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(3): 586-588.)
- [35] 郭炳群, 李世文. 亚洲玉米螟蛾趋光行为及复眼结构节律性研究[J]. 昆虫学报, 1997, 40(1): 58-61. (Guo B Q, Li S W. A study on the rhythmic changes of phototactic behaviour and compound eye structure of adult corn borer[J]. Acta Entomologica Sinica, 1997, 40(1): 58-61.)
- [36] 吴卫国, Horridge G A. 飞蝗复眼生理和结构上的节律变化[J]. 昆虫学报, 1988, 31(4): 341-345. (Wu W G, Horridge G A. Rhythmic changes in structure and function of the compound eye structure of the migratory locust[J]. Acta Entomologica Sinica, 1988, 31(4): 341-345.)
- [37] 史树森, 崔娟, 宋鹏翔, 等. 夏大豆田暗黑鳃金龟发生危害规律研究[J]. 大豆科学, 2014, 33(1): 91-94. (Shi S S, Cui J, Song P X, et al. Occurring regularity of *Holotrichia parallela* in summer soybean field[J]. Soybean Science, 2014, 33(1): 91-94.)
- [38] 胡铁欢, 卢思慧, 曹金峰, 等. 不同波长诱测灯对大豆害虫的防治效果[J]. 安徽农业科学, 2012(31): 15259-15260. (Hu T H, Lu S H, Cao J F, et al. Control effects of different wavelengths of attracting lamps on soybean pest[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2012, 40(31): 15259-15260.)
- [39] 崔章林, 盖钧镒. 南京地区大豆食叶性害虫种类调查与分析[J]. 大豆科学, 1997, 16(1): 12-20. (Cui Z L, Ge J Y. A study on leaf-feeding insect species on soybeans in Nanjing area[J]. Soybean Science, 1997, 16(1): 12-20.)
- [40] 崔章林, 盖钧镒, 吉东风, 等. 大豆种质资源对南京地区重要食叶性害虫抗性的鉴定[J]. 中国农业科学, 1996, 29(4): 95-96. (Cui Z L, Gai J Y, Ji D F, et al. Soybean germplasm resources in nanjing province resistance to important leaf-eating insect pests[J]. Journal of Integrative Agriculture, 1997, 16(1): 12-20.)
- [41] 洗庆, 鲁玉杰. 不同光波长与光强度对赤拟谷盗趋光性影响的初步研究[J]. 粮食储藏, 2014, 43(4): 9-12. (Xian Q, Lu Y J. Primary study on influence of different light wavelength and intensity on phototaxis behavior of *Tribolium castaneum*[J]. Grain Storage, 2014, 43(4): 9-12.)
- [42] Xue H W, Wu W J. Preferences of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) to different colors: A quantitative investigation using virtual wavelength[J]. Acta Entomologica Sinica, 2013, 56(2): 161-166.
- [43] Longcore T, Aldern H L, Eggers J F, et al. Tuning the white light spectrum of light emitting diode lamps to reduce attraction of nocturnal arthropods[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences, 2015, 370(1667): 1-10.
- [44] Jasinski J R, Eisley J B, Young C E, et al. Select nontarget arthropod abundance in transgenic and nontransgenic field crops in Ohio[J]. Environmental Entomology, 2003, 32(2): 407-413.
- [45] 傅建炜, 林泽燕, 李志胜, 等. 黄板对蔬菜害虫的诱集作用及在黄曲条跳甲种群监测中的应用[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2004, 33(4): 438-440. (Fu J W, Lin Z Y, Li Z S, et al. Trapping effect of yellow sticky board on the insect pests of vegetable and the application to the monitoring population of striped flea beetle *Phyllotreta striolata* (F.)[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2004, 33(4): 438-440.)
- [46] 李建宇, 傅建炜, 黄裕林, 等. 色板对不同作物害虫的引诱作用[J]. 武夷科学, 2009, 25(1): 93-96. (Li J Y, Fu J W, Huang L Y, et al. Attractive effects of different color boards to several crop pests[J]. Wuyi Science Journal, 2009, 25(1): 93-96.)
- [47] 刘杰, 刘丹竹, 朱诗禹, 等. 色板对大豆害虫的诱集效果[J]. 现代农业科技, 2016(9): 119-122. (Liu J, Liu D Z, Zhu S Y, et al. Trapping effects of sticky cards on insect pests in soybean fields[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2016(9): 119-122.)
- [48] 李佳, 高宇, 崔娟, 等. 大豆田昆虫对不同颜色趋向选择的差异性分析[J]. 大豆科学, 2015, 34(2): 289-292. (Li J, Gao Y, Cui J, et al. Tendency to different colors by insects in soybean fields[J]. Soybean Science, 2015, 34(2): 289-292.)
- [49] 胡代花, 冯俊涛, 杨晓伟, 等. 诱捕器类型、颜色及诱芯颜色对大豆食心虫引诱效果的影响[J]. 农药学报, 2014, 16(2): 230-234. (Hu D H, Feng J T, Yang X W, et al. Influence of trap type, color and septum color on capture of *Leguminivora glycinivorella*[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2014, 16(2): 230-234.)
- [50] 高宇, 韩琪, 刘杰, 等. 色板诱杀技术防治对象和常用颜色谱[J]. 北方园艺, 2016(4): 120-124. (Gao Y, Han Q, Liu J, et