

捕食性天敌控害能力评价方法进展

段雪莹 王祎丹 张乃钊 高峰* 赵紫华

(中国农业大学植物保护学院昆虫学系, 北京 100193)

摘要: 生物防治在害虫治理中的作用日益凸显,捕食性天敌对害虫猎物的捕食作用作为生物防治的主要组成部分,其捕食效果评价不可或缺。定性或定量评价捕食性天敌的控害作用是生物防治研究的一项重要内容。传统的捕食性定量方法研究大都局限于室内开展,与田间昆虫天敌的实际捕食量有所出入。昆虫分子生物学技术的发展为昆虫定量评价提供了支持,本文全面总结了农业生产科学研究中常用的捕食性昆虫定量评价方法,详细阐述了这些评价方法的原理、方法及应用实例,并进一步提出在未来的研究中应该扬长避短,根据试验对象的生物习性、试验条件的影响因素、试验目的的要求,将不同方法结合起来发挥各自优点,使捕食者捕食猎物的定量评价结果更能接近田间发生的实际情况。这些方法和技术将有助于更好地发挥自然天敌的控害作用,有效开展害虫生态调控,进一步推动生物防治相关方法的创新与应用。

关键词: 生物防治; 捕食性; 天敌; 控害作用; 定量评价

Research advances in evaluation methods of predator's control of insect pests

Duan Xueying Wang Yidan Zhang Naizhao Gao Feng* Zhao Zihua

(Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Biological control plays an increasingly prominent role in pest control. The predation of predatory natural enemies on insect preys is an important part of biological control, and the evaluation of predation effect is indispensable for successful biological control of pests. How to evaluate the control effect of predatory natural enemies qualitatively or quantitatively is an important topic in biological control research. Most traditional methods are confined to indoor hunting, which is different from the hunting of predators in the field. With the rise of insect molecular biology, more technical methods can be applied to the quantitative evaluation of insects. This review comprehensively summarized the commonly used quantitative evaluation methods for predatory insects in agricultural production, elaborated the principles and methods of evaluation and application examples, and further put forward to foster strengths and circumvent weaknesses according to the test objects of biological behavior, the influencing factors of test conditions and test purpose, and combine the advantages of different methods to make the quantitative evaluation result closer to the actual situations in the field. These methods will help to better exert the control effect of natural enemies, effectively carry out ecological control of pests, and further promote the innovation and application of related biological control methods.

Key words: biological control; predation; natural enemy; pest control; quantitative evaluation

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0200400, 2018YFF0214905), 中央高校基本科研业务费专项(2018TC040), 国家自然科学基金(31770470)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: zbx2@cau.edu.cn

收稿日期: 2020-12-21

随着人口增加,全球粮食安全问题日益凸显,为了提高粮食产量与质量,人类过多地依赖化学防治。长时间进行化学防治往往会带来生态破坏、害虫抗药性增加及害虫再猖獗等一系列问题。在农业生态系统中,为了保护生态系统和环境安全,利用自然界中生物与环境、生物与生物之间的关系,通过生物有效防控害虫的生物防治方法越来越受到关注(陈学新等,2013)。自然天敌作为农业生态系统中重要的组成部分,在生物防治中发挥着重要作用(戈峰和欧阳芳,2014)。其中捕食性天敌由于其种类多,数量大,捕食性强,对害虫的持久控制作用以及其环保效益、生态效益和节约能源的作用,一直以来都受到科学家们的重视,也是生物防治的重要组成部分,为农田生态系统的生物控害以及开展害虫生态调控贡献了很大力量。

保护和利用天敌是有效开展害虫生态调控的基础,而明确捕食性天敌对害虫猎物控制作用的大小是充分发挥天敌控制作用的前提(鞠倩等,2020)。如何科学评价捕食性天敌的控害能力,一直以来都是生物防治研究中关注的重点与难点(吴孔明等,2009)。对天敌捕食作用的评价方法研究发展迅速,从传统的基于直接观察法的种群生命表、室内捕食功能反应模型和昆虫生态能学评价方法,到利用色谱、同位素等发展起来的评价方法,再到基于昆虫分子生物学技术发展的一系列评价方法,这些控害评价方法在一定条件下各有特色,却也存在着一定的局限性(张桂芬等,2014)。本文全面总结了农业生产科学研究中常用的捕食性天敌控害定量评价方法,详细阐述了这些评价方法的原理、方法及应用实例,有助于更好地评价自然天敌的控害作用,有效开展害虫生态调控,进一步推动生物防治方法的创新与应用。

1 天敌控害评价的传统方法

1.1 昆虫生命表法

1.1.1 昆虫生命表的原理与方法

评价捕食性天敌控害能力最传统的方法就是构建昆虫生命表。生命表通常将特定昆虫种群的死亡数量、死亡原因、死亡年龄(时间)等资料列成表,以便分析该种昆虫生活史过程中引起数量变动的原因。昆虫生命表的研究通常是根据研究对象的生长发育特征,结合试验所需的环境因子而制定。该方法实际上是在直接观察法的基础上形成的,记录较为系统和细致,可以清晰呈现研究对象种群在生活

周期中的数量变化,并且在此过程中起关键作用的影响因子也能够得到具体化和数量化。从控害的评价角度出发,昆虫生命表可以清楚记录引起猎物死亡的原因,其中就包括被捕食性天敌捕食的数量,从而用于评价捕食性天敌的控害能力。

昆虫生命表的编制首先根据研究对象的种类、习性和取样调查工作的实际情况适当决定。调查每个虫态(龄群)的生存数、死亡数、引起死亡的有关原因、成虫性比和繁殖力等,并根据调查所得资料计算种群在该条件下的净增殖率、内禀增长率和周限增长率等种群参数,同时根据对生命表数据的分析,可以获知影响种群动态的重要因子和关键因子。其中猎物种群被捕食性天敌捕食而死亡的数据可以进一步通过该条件下猎物种群的密度获得,并结合种群净增殖率、内禀增长率和周限增长率等种群参数计算模拟得到猎物在田间的数量增长情况,从而进一步评价捕食性天敌对田间猎物的潜在控害作用(Chi & Liu, 1985)。当然,对于积累了多年同一地点同一研究对象的生命表,可以将其整理为平均生命表,即将各年份同世代生命表中各栏数据进行平均,或是把若干年内所有世代的生命表数据加以平均。平均生命表的编制对于害虫种群动态的分析,以及各生态影响因子对害虫种群数量控制作用的评价具有重要的参考意义。

1.1.2 昆虫生命表的应用

现代农业生产实践及科技进步促使昆虫生命表技术不断更新完善。庞雄飞等(1984;1992)通过对昆虫天敌的研究,首次提出了以作用因子组配的生命表研究方法,丰富了经典生命表。Chi & Liu(1985)首次将个体以及雌雄之间的差异性考虑进去,提出了年龄-龄期两性生命表,进一步完善了经典生命表,从而更精准地对昆虫种群动态进行分析研究。此后,有众多研究在实验室条件下通过编制特定年龄生命表对捕食性天敌的控害能力进行了评价,如东亚小花蝽 *Orius sauteri* 对西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (王然等,2014)、异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 对豆蚜 *Aphis craccivora* (陈鹏等,2015)、后斑小毛瓢虫 *Scymnus (Pullus) posticalis* 对居竹伪角蚜 *Pseudoregma bambusicola* (黄翠琴,2016)的控害能力评价。许乐园等(2019)以温度为作用因子,利用年龄-龄期两性生命表综合评价了中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 的生长发育速率和捕食能力,发现在农田生态系统中春季是释放中华通草蛉防治麦长管蚜 *Sitobion avenae* 的最佳时期。Dargazani &

Sahragard(2020)运用年龄-龄期两性生命表评价了伊朗新引入的异色瓢虫对棉蚜 *Aphis gossypii* 的控害潜能,认为异色瓢虫对棉蚜的控害能力强,且雌虫的控害作用高于雄虫。可见,通过昆虫生命表的编制,一方面能够清楚记录昆虫种群数量变动的规律,另一方面也能够明确引起昆虫种群数量变动的原因,包括捕食性天敌的捕食作用,因此昆虫生命表确实能够较为直观地评价捕食性天敌的控害能力。

1.2 捕食功能反应

1.2.1 捕食功能反应的原理与方法

自然天敌捕食功能反应模型可用于评估捕食性天敌随着猎物密度变化的控害能力。Holling(1959)根据猎物密度将捕食性天敌对猎物的控害能力分为4种功能反应模型,即Holling I型、Holling II型、Holling III型和Holling IV型。Holling I型是指捕食性天敌的捕食能力随猎物密度增加而上升,数据模型呈直线关系,但猎物密度一旦超过某一阈值时,捕食性天敌的捕食速率便会停止增加(张颖和郭兴,2014)。Holling II型是指猎物密度增加初期,捕食性天敌的捕食速率增长很快,但随着猎物密度进一步增加,捕食性天敌饥饿度降低,捕食速率降低,直到充分饱食后停止进食,数据模型呈凸型曲线关系(王然等,2016)。Holling III型是指当猎物密度较低时,捕食性天敌与猎物接触较少,无法快速寻找与识别猎物,捕食性天敌存在一个学习过程,随着猎物密度增加,频繁接触后,捕食性天敌的捕食速率增长很快,但随着猎物密度进一步增加,捕食性天敌饥饿度降低,捕食速率降低,直到充分饱食后停止进食,数据模型呈S型曲线(王圣印等,2016)。Holling IV型是指猎物密度较低时同Holling II型,但在猎物密度较高时,由于猎物的某种抑制作用,从而导致捕食性天敌的攻击速率降低,捕食量减少,数据模型呈拱形(郭玉杰,1993)。

Holling圆盘方程是Holling(1959)根据室内人工模拟捕食试验而提出的用于描述Holling II型功能反应模型的方程,是影响最大且至今仍在广泛应用的模型之一。圆盘方程表达式为 $N_a = a'T/[1 + (a'NT_h)]$, 其中, N_a 为捕食者捕食的猎物数量, a' 为攻击系数(瞬时搜寻速率), T 为处理时间, N 为猎物密度, T_h 为处置1头猎物所需的时间。根据试验要求,在适宜温湿度条件下,通常预先将天敌昆虫进行饥饿处理,再放入不同密度猎物的观察盒中进行饲养,观察捕食性天敌捕食猎物的数量及所用时间,再根据圆盘方程来计算捕食性天敌的搜寻速率和处置时

间,从而对该捕食性天敌的控害作用进行评估。Royama(1971)和Rogers(1972)在圆盘方程的基础上,建立了随机攻击模型,即 $N_a = N\{1 - \exp[-a'(1 - N_a T_h)]\}$, 由于该模型将捕食过程中猎物逐渐减少而对捕食产生的影响考虑进去,更能准确描述绝大多数试验数据。也有研究者认为,Holling III型由于猎物密度上升到某一阈值时会抑制捕食性天敌的捕食,而低于该阈值时,可保证猎物种群的稳定性(Beddington, 1975)。因此,Hassell(1978)在圆盘方程的基础上,提出捕食性天敌的功能反应模型为 $N_a = N\{1 - \exp[-(bN_t P_t / 1 + cN_t)(T - N_a T_h / P_t)]\}$, 式中, b 和 c 为常数, N_t 为 t 时间段内的猎物密度, P_t 为 t 时间段内的捕食者数量。当然,在实际试验过程当中,为更好地评价捕食性天敌的控害作用,常将不同密度的捕食性天敌和不同密度的猎物进行不同组合(周慧平等,2015;代晓彦等,2020),或多种天敌(虫态)同时和多种猎物进行不同密度组合处理(马丽君等,2015)。

1.2.2 捕食功能反应的应用

目前,捕食功能反应依然是评价捕食性天敌对害虫控制能力大小的基本方法之一,但应用该方法时,天敌的年龄因素、寻找效应和干扰效应都会对天敌的捕食能力产生很大影响,如同一种类的天敌在不同龄期对害虫捕食能力各不相同。高龄若虫的日捕食量常常最大,甚至大于成虫日捕食量,因为羽化为成虫前需要贮存大量营养物质用于发育与繁殖。如唐艺婷等(2018)在实验室条件下研究了不同龄期的益蝽 *Picromerus lewisi* 对黏虫 *Mythimna separata* 的捕食能力,分析出益蝽不同龄期若虫和成虫对黏虫3龄幼虫的捕食功能反应都符合Holling II型圆盘方程,且益蝽5龄若虫的日捕食量最大,控害效果最好。寻找效应是捕食性天敌在捕食过程中对被捕食者进行进攻的一种行为效应,而寻找效应的大小与被捕食者密度和捕食者自身捕食能力有关。如文霞等(2019)在室内环境下,通过研究多异长足瓢虫 *Hippodamia variegata* 对杨树上白杨毛蚜 *Chaitophorus populiabae* 的日捕食量,发现多异瓢虫对白毛蚜的寻找效应随着白毛蚜的密度增加而降低。密度干扰效应是指捕食者在一定空间内,由于寄生性天敌、捕食性天敌甚至同种昆虫等大量增加,并向周围局部扩散,导致天敌对被捕食者的寻找效率降低的现象,也是捕食者之间的相互干扰作用。如贾静静等(2019)研究了在六点始叶螨 *Eotetranychus sexmaculatus* 密度固定的条件下,增加捕食者加州新小绥螨 *Neoseiulus californicus* 自身密度后的控害能力,发

现随着捕食者密度的增加,日捕食率逐渐降低,说明加州新小绥螨捕食效应存在种内竞争和自我干扰作用。此外,在单一捕食性天敌捕食猎物的试验基础上,还有学者应用捕食功能反应对多种捕食性天敌的竞争捕食能力(刘爽,2006;徐海云等,2011),或是同种天敌同时对不同猎物的选择性捕食能力进行了研究(李亚迎,2017;尹哲等,2017;郑苑等,2019),这种多食物链的试验更贴近田间自然情况,进一步丰富了捕食功能反应方法的内涵,促进了该方法的进一步发展。

1.3 昆虫生态能量学

1.3.1 昆虫生态能量学的原理与方法

昆虫生态能量学主要是研究昆虫通过营养途径对能量的利用和转化效率以及能量在不同营养层级生物类群之间的转移和转化规律,一般用能量收支或能流表示(Wiegert, 1976; 戈峰和欧阳芳, 2014)。日本学者 Hiratsuka(1920)测定了家蚕 *Bombyx mori* 种群的能量动态,开创了昆虫种群能量动态的研究。此后,昆虫生态能量学研究的理论与方法日趋成熟。根据捕食性天敌完全依赖捕食猎物(害虫)而获取能量,其摄入的能量相当于猎物被捕食消耗量的原理,戈峰和丁岩钦(1996a)率先提出以能量为统一单位,将捕食性天敌与害虫种群的密度、年龄结构、存活率及虫体所含能量综合在一起,通过研究捕食性天敌种群的能量动态,定量分析捕食性天敌对害虫控制作用的生态能量分析方法。

能量以食物的形式进入动物个体,其中一部分以粪便能和排泄能的形式排出体外,一部分在代谢过程中以热能形式被消耗,剩余部分被储存于动物体内。根据能量守恒定律,Petrusewicz(1967)提出了一个适用于表述能量在动物体内转换的基本模型。该模型可用以下能量收支方程表示: $I=P+R+F+U$,式中 I 、 P 、 R 、 F 和 U 分别代表摄食能、生产量、呼吸耗能、粪便能和尿能。由于昆虫的粪和尿无法分开,此能量收支方程通常简化为: $I=P+R+FU$ 。昆虫摄食能的常用测定方法有重量测定法、粪尿量推算法、同位素标志法和指示剂法等(戈峰和丁岩钦, 1998)。

捕食性天敌依靠捕食害虫而获得能量,其所有能量的来源均取自于所捕食的害虫,其摄食能即为害虫的被捕食消耗能。因此,可通过测定捕食性天敌种群的摄食能来定量评估其对害虫的捕食作用。并可以进一步结合昆虫种群生命表各参数,来评价捕食性天敌对目标猎物下一代的潜在控害作用

(Gao et al., 2007)。

1.3.2 昆虫生态能量学的应用

Edwards(1953)曾运用瓦伯格测压法对夜蛾的呼吸速率进行测定。Wiegert & Petersen(1983)总结了生态能量学的早期发展史,提出了能量在昆虫种群间的转移。美国生态学家 Odum(1988)在生态能量学的基础上,首次提出能值理论并用于研究生态系统能量流动、传递与转化。此后,微量氧弹能量计与昆虫呼吸代谢检测系统仪的成功研制及投入使用极大地推进了生态能量学的发展。在国内,吴坤君等(1986)率先报道了关于棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的整个生活史能量图。戈峰和丁岩钦(1996b)首次在昆虫种群的水平上分析报道了棉铃虫种群能量动态,并以此估算棉铃虫种群造成的损失。戈峰等(2002)在系统研究的基础上,进一步以能量为单位,通过研究捕食性天敌种群的能量动态,定量分析捕食性天敌对害虫的控制作用。在此方法的影响下,Gao et al.(2007)在实验室条件下研究了中华草蛉 *Chrysoperla nipponensis* 在不同龄期对棉蚜的控害能力;并以温度为作用因子,通过建立棉蚜与龟纹瓢虫 *Propylea japonica* 个体能量收支方程及种群水平的能量传递关系,进一步验证了运用生态能量学是定量评价天敌防控能力的一种有效方法(Gao et al., 2010)。此外,Gao et al.(2008)综合化学防治和农业措施等方法分析了不同棉田生态系统中害虫-天敌种群的能量动态特征,客观评价了捕食性天敌在棉田生态系统中的作用与地位,对评价田间捕食性天敌的控害能力提供了新思路。戈峰和欧阳芳(2014)全面总结了生态能量学原理及测算方法,对利用昆虫生态能量学方法研究捕食性天敌的控害能力有很好的借鉴和指导意义。

1.4 稳定同位素标记方法

1.4.1 稳定同位素标记方法的原理与方法

同位素为相同化学元素的原子,原子由质子、中子和电子3部分组成,对具有相同电子和质子数、不同中子数的同一元素被称为同位素。稳定性同位素无放射性,物理性质稳定,以一定比例存在于自然界中,对环境无害(宛庭利,2013)。昆虫由于取食来源不同的食物,经过积累而造成了体内同位素组成差异,因此可以用稳定同位素技术来分析不同营养级流动过程中的营养物质分布及食物网结构等(欧阳芳等,2014)。

稳定同位素方法需根据研究对象的取食特点和生长环境进行适宜取样,即需要确保研究对象在不

同食源间活动并取食,以及不同食源生物间存在稳定同位素组成差异并在食物链中传递。常用的稳定同位素有D、 ^{13}C 、 ^{15}N 和O等。选择适合的同位素至关重要,例如 $\delta^{13}\text{C}$ 在每营养级间产生0.5‰~1.0‰的变化, $\delta^{15}\text{N}$ 随营养级上升有3‰的增加(Ostrom et al., 1997),而 $\delta^{34}\text{S}$ 几乎不随营养级而变化(Hobson, 1999),多种同位素的联合使用则可有效减少试验误差。同时,同位素转化时间的确定、质量平衡方程和混合模型的应用则是验证相关生态问题的重要步骤。因此在构建食物网或确定营养关系时,应尽量保持采集样品在时间和空间上的一致性,减少时空格局差异所产生的影响。

选用适宜的稳定同位素后,对一定数量的昆虫进行标记,并同时通过室内控制与田间采样分析,确定不同宿主-害虫-天敌的食物链研究主线,设计不同密度梯度的害虫处理,并进行采样、回收和分析,运用气相色谱-质谱联用(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)或液相色谱-质谱联用(liquid chromatography-MS, LC-MS)方法可以检测出天然稳定性同位素的相对比值,从而确定捕食性天敌主要取食的害虫种类和宿主以及取食比例,达到定量评价的目的。

1.4.2 稳定同位素标记方法的应用

由于昆虫同位素组成总是与其生活环境中寄主同位素组成相一致,并且还能反映一段时间内昆虫所采食的所有食物同位素组成的综合特征,当昆虫栖息环境发生变化或迁移到一个新的生境中,其组织同位素组成又会向新环境的同位素特征转变。因此,动物组织同位素组成能真实反映一段时期内动物的食物来源、栖息环境、分布格局及其迁移活动等信息。自1960年稳定同位素技术被引入到生态学领域,迅速被应用到食物链与食物网的营养结构及动物迁徙的追踪等方面的研究中(Odum & Golley, 1963; Hubbell et al., 1966)。随着稳定性同位素质谱仪的出现,促进了对稳定同位素分馏效应的研究,即在同一地区不同作物中的稳定同位素含量出现差异,导致不同营养级间的稳定同位素含量也不同(欧阳芳等, 2014)。通过同位素分馏效应分析植物-猎物-天敌不同营养级别稳定同位素的含量,可以为营养流动/能量转移提供帮助。如Ouyang et al. (2012)应用同位素C标记方法研究了棉花与玉米田中天敌瓢虫的取食来源,结果表明栖息在玉米田中的瓢虫对棉田中害虫有一定控制作用。近年来,稳定同位素方法还进一步应用到分析筛选捕食性天敌

的“涵养植物”的研究中,为充分保护和利用捕食性天敌,发挥捕食性天敌的田间自然控害功能提供了新的手段和思路(Menozzi et al., 2007; Sally & Christian, 2018)。宛庭利(2013)研究了稻田生态系统中捕食性天敌与猎物之间C、N稳定同位素的比值,分析表明黑尖绿盔盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis* 和微蛛对褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 及黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 具有一定的捕食作用。然而到目前为止,国内外利用稳定同位素标记技术研究农田生态系统中营养关系、能量流动以及天敌控害功能定量评估的试验案例并不多。尽管如此,稳定同位素技术可以通过连续测出食物网和群落中昆虫所处的营养级位置,从而揭示捕食性天敌与猎物的关系,来达到定量评价天敌昆虫在不同时期的主要控害对象和控害比例(欧阳芳等, 2014)。

2 捕食性天敌控害评价的现代分子生物学方法

2.1 酶联免疫吸附反应

2.1.1 酶联免疫吸附反应的原理与方法

酶联免疫吸附反应(enzyme linked immunosorbent assay, ELISA)方法是通过抗原与抗体之间的免疫反应同酶的高效催化相结合,再根据简单的颜色反应来达到对捕食性天敌昆虫捕食能力评价的方法,最早由Engvall & Perlmann(1971)提出。ELISA方法的原理是通过制备猎物特异性抗体,将其与酶标固相载体相结合,使得固相载体即具有了酶的活性,还保留了抗体自身的免疫活性;然后将捕食者天敌昆虫的肠道内容物进行抗原提取,与固相载体相结合,形成抗原-抗体-酶三联复合物,后加入与酶反应的底物,出现呈色反应,通过颜色的深浅来判断捕食者天敌的控害能力(周强等, 1998; 高书晶等, 2008)。简单来说,免疫学检测方法的前提基础是必须要先制备出针对某一特定害虫且不与其他昆虫发生反应的高度特异性单抗,通过检测捕食者消化道中是否含有该特定害虫的蛋白,从而确定捕食者是否取食该害虫。

在捕食作用研究中,目前常用的免疫学检测方法为抗体夹心免疫吸附试验(原鑫等, 2014):首先提取猎物特异性抗体,将制备的猎物抗原与弗氏完全佐剂(抗体稳定剂)混匀后注射到小鼠腹腔,过段时间后取小鼠脾细胞并将其与体外培养的骨髓瘤细胞混匀后加入融合剂放置于细胞培养箱中进行培养,得到具有抗原的杂交瘤细胞,将杂交瘤细胞溶液再

次注射到小鼠腹腔,一段时间后即可获得腹水型抗体(猎物特异性抗体);然后提取捕食性天敌抗原,将捕食性天敌制备抗原,同时取饥饿一定时间后的同种捕食性天敌作阴性对照;最后进行ELISA检测,将猎物特异性抗体与酶标板结合,用捕食性天敌抗原与其反应,利用其免疫性得到酶-抗原-抗体复合物,再加入与酶反应的底物,出现呈色反应,通过颜色深浅来判断捕食性天敌的控害能力。

2.1.2 ELISA方法的应用

自Engvall & Perlmann(1971)建立ELISA方法后,有关免疫学检测的研究迅速开展起来,其中,基于单抗的免疫学检测在评价捕食者-猎物的定性和定量关系中具备独特的优势(赵伟春,2001)。Lenz & Greenstone(1988)以美洲棉铃虫*Helicoverpa zea*的5龄幼虫淋巴液作为抗原,最早制备出用于捕食作用研究的单克隆抗体。我国学者黄葵等(1992)首次运用ELISA方法对麦田主要天敌肠道内容物进行检测,结果表明七星瓢虫*Coccinella septempunctata*与T纹豹蛛*Pardosa T-insignita*是黏虫幼虫的主要捕食性天敌。通过ELISA方法不仅可以定量评价捕食性天敌对猎物的控害能力(张古忍等,1997; Zhang et al., 1999),还能进一步确定捕食者的食物范围(刘雨芳等,2002;赵伟春等,2005;高书晶等,2008)。Rendon et al.(2018)使用免疫标记法间接评估了野外狼蛛对棉铃虫幼虫的捕食能力,同时还将带有免疫球蛋白G标记的狼蛛进行室内试验,证明其重新捕获能力很低。但Symondson(2002)认为单克隆抗体免疫生测法会出现假阳性现象,Hagler et al.(2013)采用单抗技术技术和聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)技术对柑橘园中捕食性天敌捕食透翅平大叶蝉*Homalodisca vitripennis*的能力进行测定,结果表明这2种方法的阳性率有一定差异。

2.2 DNA条形码

2.2.1 DNA条形码的原理与方法

随着分子生物学的快速发展,德国生物学家Tautz et al.(2002;2003)提出将DNA序列用于生物分类研究,随后加拿大学者Hebert et al.(2003a,b)提出了DNA条形码的概念,并建议以线粒体DNA细胞色素氧化酶I亚基(cytochrome oxidase subunit I, COI)序列来进行物种分类。DNA条形码本质就是一段DNA序列,属于自然形成的处于进化过程中并具有生物学意义的可变序列(宋南等,2013)。序列分析主要是利用生物信息学软件对基因序列间的差

异进行统计分析,主要包括基于单系的分析方法、基于距离的分析方法和基于特征的分析方法(Zou et al., 2011; 杨倩倩等, 2012; Yu et al., 2015)。基于单系的分析方法需要将系统进化树上的物种序列恢复到离散枝(Rosenberg, 2007);基于距离的分析方法则是基于物种内部与物种间DNA序列的变异程度,并且通常设置原始相似性阈值(3%的临界值或“10×规则”阈值),如果低于该阈值,未知样本则被指定为待描述物种或新物种(Hebert et al., 2003a);而对于基于特征的分析方法则是在没有任何生物模型或假设的情况下,被提出作为一种替代系统进化树的条形码方法。该方法通过对目标DNA片段鉴定时利用核苷酸序列组合来表征物种。如果腺嘌呤(adenine, A)、胸腺嘧啶(thymine, T)、胞嘧啶(cytosine, C)和鸟嘌呤(guanine, G)在一个物种中以固定形式存在,则可作为鉴定该物种的诊断方法。这种方法可通过应用多个基因提高鉴定水平的精准度(Rach et al., 2008),在鉴定种下的差异水平时,由于基因距离较小,使用基于特征的分析方法更为可靠(DeSalle et al., 2005; Rach et al., 2008)。

2.2.2 DNA条形码的应用

DNA条形码在昆虫学上主要应用于物种鉴定、发现隐存种与合并异名种和探讨系统发育关系等方面(赵广宇等,2014)。但随着分子生物学技术的发展,DNA条形码在昆虫生态学研究中的作用也越来越重要,不仅可以明确天敌与猎物之间的捕食关系,还可以通过物种鉴定明确种间寄生关系。同时,该方法对食物链的分析也十分有利,可以用于确定植物-害虫-天敌间的营养关系。如Wantuch et al.(2019)利用形态学和DNA条形码识别松树皮球蚜*Pineus strobi*的捕食性天敌,并建议向阿巴拉契亚南部生态系统引入捕食性天敌对入侵性松树皮球蚜进行生物控制;辛蓓等(2020)利用DNA条形码测出中华螯蜂*Dryinus sinicus*对斑衣蜡蝉*Lycorma delicatula*有较高的寄生率;高祖鹏等(2020)在广西壮族自治区崇左市玉米田采集的草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*幼虫中发现一种寄生蝇,通过形态学鉴定和DNA条形码技术确定其为日本追寄蝇*Exorista japonica*,并计算出日本追寄蝇在田间环境中对草地贪夜蛾幼虫的自然寄生率为11.90%,进一步丰富了草地贪夜蛾的天敌资源。

2.3 PCR技术

2.3.1 PCR技术的原理与方法

PCR是一种体外DNA扩增技术,普通PCR方

法通常是先提取猎物的DNA为模板,以天敌DNA作为对照,以昆虫DNA通用型引物如COI引物进行PCR扩增,筛选出猎物特有的基因片段,通过测序后,设计出猎物的特异性引物。以田间或室内处理组的天敌为靶标昆虫,以猎物为阳性对照,以饥饿一定时间的天敌为阴性对照,对其肠道内容物DNA进行提取,运用特异性引物进行PCR扩增,扩增产物通过琼脂糖电泳反应来验证分析,观察靶标昆虫扩增出的条带,若与阳性条带一致则断定为阳性,反之为阴性(鞠倩等,2020)。

实时荧光定量PCR是一种基于荧光共振能量转移原理,在DNA扩增反应中加入荧光基团,利用荧光信号积累实时监测整个PCR循环后产物总量的技术。随着扩增循环数的增加,释放出来的荧光基团不断积累,而荧光强度与扩增产物的数量呈正比关系,通过内参法可以测出样品中的特定DNA序列起始浓度,成为定量评价的依据(史彩华和张友军,2016)。实时荧光定量PCR方法通常是先提取猎物DNA为标准样品,使用紫外分光光度计对猎物DNA浓度进行测定,并以10为倍数稀释形成浓度梯度,运用猎物DNA模板设计特异性引物与TaqMan探针,分别将浓度梯度标准样品进行荧光定量PCR检测,将得到的 C_t 值与浓度梯度转化的DNA拷贝数绘制出标准曲线及关系式。如张桂芬等(2014)运用猎物DNA模板设计特异性引物与TaqMan探针,对靶标天敌肠道内容物DNA进行提取并利用荧光定量PCR进行检测,将得到的 C_t 值代入标准曲线中得到天敌捕食猎物的起始浓度。

2.3.2 PCR技术的应用

在捕食性天敌和猎物的关系研究中,主要应用以PCR技术为基础的DNA标记技术,而利用该技术的关键在于适宜碱基序列的选择。Agusti et al. (2000)利用随机扩增多态性DNA标记(random amplified polymorphic DNA, RAPD)技术获得猎物的目的DNA片段,找到合适的特异性扩增引物,对捕食者肠道中的猎物DNA进行了鉴定。王丽丽等(2010)利用棉铃虫COI基因序列设计了棉铃虫特异性引物,通过对绿盲蝽*Apolygus lucorum*肠道内容物DNA进行PCR扩增,确定了绿盲蝽虽会取食棉花叶片,但也会对棉铃虫起到控害作用,进一步明确了绿盲蝽在农业生态系统中的地位与功能。吴刚等(2011)采用TB-F/TB-R 94585特异性引物,利用序列特异性扩增区域(sequence-characterized amplified region, SCAR)PCR技术比对了棉田内捕食天敌

肠道内容物DNA扩增片段,确定了烟粉虱*Bemisia tabaci*的天敌种类。孟翔等(2013)根据柑橘木虱*Diaphorina citri*的COI基因序列设计了PCR特异性引物,并在8类群20种捕食性天敌肠道内容物中通过PCR技术成功扩增出柑橘木虱COI基因,确定其对柑橘木虱有控害作用。

荧光定量PCR反应是在避免传统PCR缺陷的基础上,在变性-退火-延伸的扩增过程中,对延伸阶段通过探针标记的荧光信号进行收集,最终将荧光信号、 C_t 值和靶标基因起始浓度3个参数相结合,来达到对目标基因起始浓度的确定(Higuchi et al., 1993; Livak et al., 1995; 陈旭等, 2010)。孟祥钦(2010)使用TaqMan实时荧光定量PCR技术,设计出西花蓟马等天敌的特异性引物与探针,确定了西花蓟马的本地天敌,同时检测到东亚小花蝽对西花蓟马的瞬间捕食能力最强,其次为七星瓢虫、龟纹瓢虫、蟹蛛类、肩毛小花蝽*Orius niger*、南方小花蝽*Orius similis*、草间小黑蛛*Erigonidium graminicolum*和狼蛛,而异色瓢虫对西花蓟马的捕食能力最低。

2.4 高通量测序技术

2.4.1 高通量测序的原理及方法

20世纪70年代以来,DNA测序已经成为分子生物学相关研究中最常用的技术手段之一。DNA测序技术是指对特定DNA片段的碱基序列进行分析,也就是得到特定DNA的A、T、G和C的排列顺序。DNA与基因组测序技术可以分成3个阶段,称为一代、二代、三代测序。一代测序主要可以分为化学降解法和双脱氧链终止法。二代测序采用大规模平行测序技术,基于“边合成边测序”原理,能同时完成测序模板互补链的合成和序列数据的获取,与一代测序相比,因单次运行产出序列数据量大,故又被通称为高通量测序技术,主要分为Roche 454焦磷酸测序、Illumina Solexa合成测序和ABI SOLiD连接法测序3种(Morozova & Marra, 2008; Miller et al., 2010)。与前两代测序技术相比,第三代测序技术最大的特点就是单分子测序,测序过程无需进行PCR扩增,并且理论上可以实现对每一条DNA分子测定无限长度的核酸序列,主要可以分为单分子实时测序技术和单分子纳米孔测序技术。单分子实时测序技术是根据目的基因被DNA聚合酶捕获后,不同荧光标记的dNTP通过布朗运动随机进入检测区域并与DNA聚合酶结合,由于化学键的合成时间远远长于碱基的停留时间,从而可以统计荧光信号存在时间的长短,来区分匹配碱基与游离碱基。通过

统计荧光信号与时间的关系图可以确定DNA模板序列(Eid et al., 2009)。单分子纳米孔测序技术是由于不同碱基的形状、大小有差异,当单链DNA分子穿过纳米孔时,与孔内环糊精分子发生特异性反应,导致电阻变化,通过检测纳米孔中电流的变化,得出孔内DNA分子的碱基排列情况(Branton et al., 2008)。

2.4.2 高通量测序的应用

由于高通量测序对捕食性天敌的捕食方法不受猎物种类限制,特别适合不同时空条件下,在自然生态系统中研究广食性天敌的复杂食物网结构与食物资源分配等(王雪芹等, 2017)。目前,高通量测序已广泛应用于捕食者-猎物和植食者-寄主植物的食物链以及组合食物网的研究(Toju, 2015),进一步解决生态学、生物进化、生物保护和种群群落构建恢复等方面的问题。Pinol et al. (2014)采用高通量测序平台对英国燕麦田中皿蛛 *Oedothorax fuscus* 的猎物进行研究,得到了6万多条有效数据,包括弹尾目、鳞翅目、双翅目、线虫、蚜虫和其他蜘蛛的序列,证明了皿蛛是一种广食性天敌。王雪芹(2018)利用高通量测序和宏条形码技术研究发现稻田节肢动物5种天敌在水稻移栽前期均捕食中性昆虫,在水稻生育中后期,则大量捕食白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和褐飞虱。此外,高通量测序还常用在寄生性天敌的捕食评价方面(Tang et al., 2014; 杨宇晖, 2018)。

3 展望

捕食性昆虫在自然界分布广泛,对害虫种群起着非常重要的调控作用。如何正确评价捕食性天敌的控害能力,一直是生物防治研究中的重点与难点。本文初步总结了常用的捕食性天敌定量控害效果评价方法,这些方法在实际使用过程中也存在着各自的优缺点,而且有的方法在捕食定量评价方面只能达到定性水平,在精准定量水平方面目前还未有最理想的方法,更多的评价实际上只达到了相对定量的水平。

如使用广泛的传统方法昆虫生命表,尽管可以系统细致地记录昆虫种群在生活周期中的数量变化,分析影响种群动态的各种因素,从而分辨出影响种群动态的重要因子及关键因子(庞雄飞等, 1984; 侯任环和庞雄飞, 1992),但该技术往往建立在可控的试验条件下,与田间实际动态存在一定差异;此外也受试验对象的生活习性所影响,如对蛀干害虫的研究中因其生活环境的特殊性,数据往往存在偏差,

无法正确辨别影响其种群动态的关键因子与重要因子(高尚坤和杨忠岐, 2015)。捕食功能反应往往针对一种捕食者与一种猎物之间进行单一性研究,且室内研究不能完全模拟田间温度、湿度和风速等气候因子与天敌食性及迁飞等因素的影响,不能反映田间真实情况。生态能量学的优势在于综合考虑了天敌与猎物的年龄结构及种群密度等一系列种群动态因素,以能量为单位,将不同营养级联系起来,从而量化害虫的为害作用及天敌的捕食能力。但该方法计算繁琐,且受设定前提影响(即假设捕食者对猎物全部消耗掉),但事实上,如嚼吸式天敌无法将猎物全部消化吸收,及间接捕食行为也会造成偏差。稳定同位素方法可以根据同位素的特点,追踪能量流动与营养级研究,从而对天敌控害能力进行定量评价。但在农业生态系统中,农业措施会产生同位素变化,尤其在多种(3种及以上)作物农田景观生态系统中,广食性天敌昆虫可捕食多种作物上的害虫,要明确其不同时期取食来源仅用一两类稳定同位素天然标记是不够的;同时,稳定同位素测定仪器价位较高,普及程度受到一定影响。

现代分子生物学中,ELISA方法具有灵敏度高、特异性强、易于标准化、能够批量快速检测、不受龄期影响等优点,但这在捕食作用研究中属于一种相对定量而不是绝对定量的方法(原鑫等, 2014)。因为捕食者实际捕食的时间与检测时间的间隔无法得知,并且也受温度影响;此外田间的捕食性天敌对不同年龄的猎物有一定的选择性,因此在确定农田生态系统中捕食者和猎物关系的研究方面较为困难。而且ELISA方法中制备单克隆抗体需要较长时间,技术操作要求较高,难度较大(张古忍等, 1996; Zhang et al., 1999; 赵伟春, 2001)。DNA条形码的优点在于非分类学家也可应用其进行物种鉴定,并且准确性高,一次可以鉴定大量样本。但有效的DNA条形码鉴定必须满足2个前提条件(Toffoli et al., 2008):一是种内遗传差异显著小于种间差异,两者间存在条形码间隙;二是研究对象在物种系统发生上彼此互为单系群(程希婷等, 2011)。当DNA条形码分析的样品数量过大时,经常会出现随着地理差异的影响,造成种内差异显著大于种间差异,使得最小遗传距离出现重叠交叉(Boyer et al., 2007; Shearer & Coffroth, 2008),条形码间隙消失,从而得出错误结论。同时,对于DNA条形码分类的鉴定阈值很难得到一个统一的标准(Dasmahapatra & Mallet, 2006),这会使得其有效性及准确性无法得到保

障。PCR方法所需时间较短,只要引物设计合理,扩增反应条件合适,在大田与室内试验中均可运用,其缺点在于只能检测种间的特异性,对于模板浓度过低以及物种间不同发育阶段的差异无法判定,只适用于定性研究,且交叉污染风险大。荧光定量PCR反应只要特异性引物与探针设计合理,荧光扩增反应条件合适,即使起始浓度过低也可运用,能准确判定天敌的捕食偏好,分析天敌的消化时间等(王光华,2009;乔飞,2014;杨廷榜,2017),其缺点在于SYBR Green荧光染料能与所有的DNA双链相结合,对DNA模板没有选择性,所以特异性不如TaqMan探针或分子标记,但关于TaqMan探针或分子标记的缺陷在于特异性引物与探针设计过于复杂,操作时应避免荧光基团曝光和交叉污染等(鞠静,2010;孟祥钦,2010)。关于DNA测序方面,一代测序技术的优越性在于准确性高,可以确定其突变位点,但对于一代测序只有进行PCR扩增后,才能进行测序,且只能进行单个600~800 bp基因片段的测序,而且必须使用放射性同位素标记,无法自动化运行,效率低,无法满足基因组发展需求。二代测序的优点在于高通量、高灵敏性、可自动化运行、高效率以及低成本等,缺陷主要在于其测序序列长度相对有限,在100~400 bp之间,依然需要进行PCR扩增(van Dijk et al., 2014; Toju, 2015)。三代测序实现了单分子测序,在原理上避免了PCR扩增引起的错误,测序序列长度较长,可以减少拼接成本,节省内存和计算时间,但该技术十分依赖DNA聚合酶的活性,成本较高,同时由于单分子测序错误率高,需重复测序以纠错,增加了额外的测序成本(Branton et al., 2008)。

随着新技术和新方法的不断发展,对于捕食性天敌的控害功能研究也越来越引起学者们的兴趣并进行了不断的尝试。在确定研究方法时要做到扬长避短,根据试验对象的生物习性、试验条件的影响因素、试验目的的要求,将不同方法结合起来发挥各自优点,使捕食者捕食猎物的定量评价结果更能接近田间发生的实际情况。这些方法的总结将有助于更好地发挥自然天敌的控害作用,有效开展害虫生态调控,进一步推动生物防治相关方法的创新与应用。生态能量学是以能量守恒定律为基础建立起来的评价天敌捕食能力理论值的评价方法,PCR技术可对捕食者的捕食偏好及捕食比例进行相对定量评估,在田间昆虫种群动态调查的基础上,将这2种方法结合起来可以精准定量评价捕食性天敌对猎物的

控害能力(张乃钊,2019)。PCR技术与单克隆抗体相结合的评价体系,既弥补了PCR技术无法鉴定同物种不同发育阶段差异的缺陷,同时又克服了ELISA方法在评价具体消化时间及温度等因素影响方面的缺陷,两者可以相辅相成,还可以结合田间种群动态调查,构建综合评价模型,从而精准评价捕食性天敌对猎物的控害能力(原鑫等,2014)。稳定同位素标记方法一方面可以通过开发和寻找生物个体中特定化合物的稳定同位素标记,另一方面也可以与昆虫生态能量学和生命表等方法进行结合,为研究多作物农田景观生态系统中作物-害虫-天敌的营养关系或食物网结构提供新的方向(Wolf et al., 2009)。

参考文献 (References)

- Agusti N, de Vicente MC, Gabarra R. 2000. Developing SCAR markers to study predation on *Trialeurodes vaporariorum*. *Insect Molecular Biology*, 9(3): 263–268
- Beddington JR. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *Journal of Animal Ecology*, 44(1): 331–340
- Boyer SL, Baker JM, Giribet G. 2007. Deep genetic divergences in *Aoraki denticulata* (Arachnida, Opiliones, Cyphophthalmi): a widespread ‘mite harvestman’ defies DNA taxonomy. *Molecular Ecology*, 16(23): 4999–5016
- Branton D, Deamer DW, Marziali A, Bayley H, Benner SA, Butler T, di Ventra M, Garaj S, Hibbs A, Huang XH, et al. 2008. The potential and challenges of nanopore sequencing. *Nature Biotechnology*, 26(10): 1146–1153
- Chen P, Wang FZ, Li CC, Wang XM, Ruan CC. 2015. Control potential of *Harmonia axyridis* (Pallas) against *Aphis craccivora* (Koch) by life table technique. *Journal of Jilin Agricultural University*, 37(1): 14–18 (in Chinese) [陈鹏, 王凤珍, 李春成, 王秀梅, 阮长春. 2015. 以生命表技术评价异色瓢虫对豆蚜的控害潜能. 吉林农业大学学报, 37(1): 14–18]
- Chen X, Qi FK, Kang LG, Li JF. 2010. Advance and application of real-time fluorescent quantitative PCR. *Journal of Northeast Agricultural University*, 41(8): 148–155 (in Chinese) [陈旭, 齐凤坤, 康立功, 李景富. 2010. 实时荧光定量PCR技术研究进展及其应用. 东北农业大学学报, 41(8): 148–155]
- Chen XX, Ren SX, Zhang F, Cai WZ, Zeng FR, Zhang WQ. 2013. Mechanism of pest management by natural enemies and their sustainable utilization. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(1): 9–18 (in Chinese) [陈学新, 任顺祥, 张帆, 彩万志, 曾凡荣, 张文庆. 2013. 天敌昆虫控害机制与可持续利用. 应用昆虫学报, 50(1): 9–18]
- Cheng XT, Wang AM, Gu ZF, Wang Y, Zhan X, Shi YH. 2011. Current progress of DNA barcoding. *Genomics and Applied Biology*, 30(6): 748–758 (in Chinese) [程希婷, 王爱民, 顾志峰, 王嫣, 战

- 欣, 石耀华. 2011. DNA 条形码研究进展. 基因组学与应用生物学, 30(6): 748–758]
- Chi H, Liu H. 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. Bulletin of Institute of Zoological Academy Sinica, 24(2): 225–240
- Dai XY, Wang Y, Zhai YF, Zhou H, Li LL, Zheng L, Chen H. 2020. Predation capability of *Orius sauteri* (Hemiptera: Anthracoridae) on the 1st instar larvae of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Acta Entomologica Sinica, 63(5): 649–654 (in Chinese) [代晓彦, 王瑜, 翟一凡, 周浩, 李丽莉, 郑礼, 陈浩. 2020. 东亚小花蝽对草地贪夜蛾 1 龄幼虫的捕食能力. 昆虫学报, 63(5): 649–654]
- Dargazani B, Sahragard A. 2020. Life table and predation rate of *Harmonia axyridis spectabilis* (Col., Coccinellidae), fed on *Aphis gossypii* (Hem., Aphididae). Archives of Phytopathology and Plant Protection, 53(5/6): 282–297
- Dasmahapatra KK, Mallet J. 2006. DNA barcodes: recent successes and future prospects. Heredity, 97(4): 254–255
- DeSalle R, Egan MG, Siddall M. 2005. The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 360(1462): 1905–1916
- Edwards RL. 1953. Respiratory metabolism.//Roeder KD. Insect physiology. New York: John Wiley and Sons, Inc., pp. 96–146
- Eid J, Fehr A, Gray J, Loung K, Lyle J, Otto G, Peluso P, Rank D, Baybayan P, Bettman B, et al. 2009. Real-time DNA sequencing from single polymerase molecules. Science, 323(5910): 133–138
- Engvall E, Perlmann P. 1971. Enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA): quantitative assay of immunoglobulin G. Immunochemistry, 8(9): 871–874
- Gao F, Ge F, Liu XH, Song Y. 2008. Impact of insecticides on the structure and productivity of insect pest and natural enemy communities associated with intercropping in cotton agroecosystems. International Journal of Pest Management, 54(2): 103–114
- Gao F, Jifon J, Liu XH, Ge F. 2010. An energy budget approach for evaluating the biocontrol potential of cotton aphid (*Aphis gossypii*) by the ladybeetle *Propylaea japonica*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 136(1): 72–79
- Gao F, Liu XH, Ge F. 2007. Energy budgets of the Chinese green lacewing (Neuroptera: Chrysopidae) and its potential for biological control of the cotton aphid (Homoptera: Aphididae). Insect Science, 14(6): 497–502
- Gao SJ, Pang BP, Chen ZX. 2008. Establishment of a suitable enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) for *Macrosiphum avenae*. Chinese Bulletin of Entomology, 45(5): 730–735 (in Chinese) [高书晶, 庞保平, 陈正贤. 2008. 麦长管蚜 ELISA 检测体系的建立. 昆虫知识, 45(5): 730–735]
- Gao SK, Yang ZQ. 2015. Application of life table in pest biological control. Chinese Journal of Biological Control, 31(2): 256–263 (in Chinese) [高尚坤, 杨忠岐. 2015. 生命表技术在害虫生物防治中的应用. 中国生物防治学报, 31(2): 256–263]
- Gao ZP, Tang ZL, Guo JF, He KL, Wang ZY. 2020. The parasitism of *Exorista japonica* on *Spodoptera frugiperda* found in the fields of Chongzuo, Guangxi. Chinese Journal of Biological Control, DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.01.012 (in Chinese) [高祖鹏, 唐照磊, 郭井菲, 何康来, 王振营. 2020. 广西崇左发现一种草地贪夜蛾幼虫寄生性天敌: 日本追寄蝇. 中国生物防治学报, DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.01.012]
- Ge F, Ding YQ. 1996a. The population energy dynamics of predacious natural enemies and their pest control activity in different cotton agroecosystems. Acta Entomologica Sinica, 39(3): 266–273 (in Chinese) [戈峰, 丁岩钦. 1996a. 不同类型棉田捕食性天敌的种群能量动态及其对害虫的控制作用. 昆虫学报, 39(3): 266–273]
- Ge F, Ding YQ. 1996b. Energy dynamics of *Helicoverpa armigera* population and its damage characteristics. Journal of Applied Ecology, 7(2): 185–190 (in Chinese) [戈峰, 丁岩钦. 1996b. 棉铃虫种群能量动态及其为害特征分析. 应用生态学报, 7(2): 185–190]
- Ge F, Ding YQ. 1998. Insect ecological energy theory and its application in pest management. Entomological Knowledge, 35(5): 296–300 (in Chinese) [戈峰, 丁岩钦. 1998. 昆虫生态能学理论及其在害虫管理中的应用. 昆虫知识, 35(5): 296–300]
- Ge F, Liu XH, Ding YQ. 2002. The comparison on the function of different cotton agroecosystems in northern China. Acta Ecologica Sinica, 22(9): 1433–1439 (in Chinese) [戈峰, 刘向辉, 丁岩钦. 2002. 不同类型的棉田生态系统功能特征. 生态学报, 22(9): 1433–1439]
- Ge F, Ouyang F. 2014. Quantitative evaluation of the biological control value of predatory insects based on ecological energetic analyses. Chinese Journal of Applied Entomology, 51(1): 307–313 (in Chinese) [戈峰, 欧阳芳. 2014. 定量评价天敌控害功能的生态能学方法. 应用昆虫学报, 51(1): 307–313]
- Guo YJ. 1993. A review on functional response models for predation. Bulletin of Biological Control, 9(1): 40–45 (in Chinese) [郭玉杰. 1993. 捕食作用中的功能反应模型. 生物防治通报, 9(1): 40–45]
- Hagler JR, Blackmer F, Krugner R, Groves RL, Morse JG, Johnson MW. 2013. Gut content examination of the citrus predator assemblage for the presence of *Homalodisca vitripennis* remains. BioControl, 58(3): 341–349
- Hassell MP. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems.// May RM. Monographs in population biology. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, pp. 1–237
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, de Waard JR. 2003a. Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 270(1512): 313–321
- Hebert PDN, Ratnasingham S, de Waard RJ. 2003b. Barcoding animal life: cytochrome *c* oxidase subunit 1 divergences among closely related species. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 270(S1): 96–99
- Higuchi R, Fockler C, Dollinger G, Watson R. 1993. Kinetic PCR analysis: real-time monitoring of DNA amplification reactions. Biotechnology, 11(9): 1026–1030

- Hiratsuka E. 1920. Researches on the nutrition of the silk worm. Bulletin of Experimental Biology and Medicine, 1: 257–315
- Hobson KA. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. Oecologia, 120: 314–326
- Holling CS. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Canadian Entomologist, 91(7): 385–398
- Hou RH, Pang XF. 1992. Important factors and key factors of the natural population of brown planthopper (*Nilaparvata lugens*). Journal of South China Agricultural University, 13(2): 12–15 (in Chinese) [侯任环, 庞雄飞. 1992. 作用于褐稻虱自然种群的重要因子及关键因子分析. 华南农业大学学报, 13(2): 12–15]
- Huang CQ. 2016. Control potential of the predator *Scymnus (Pullus) posticalis* (Coleoptera: Coccinellidae) against *Pseudoregma bambusicola* (Homoptera: Hormaphididae). Scientia Silvae Sinicae, 52(11): 157–164 (in Chinese) [黄翠琴. 2016. 后斑小瓢虫对竹茎扁蚜的控害潜能. 林业科学, 52(11): 157–164]
- Huang K, Guo YY, Xie YL. 1992. The application of enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) for identifying the predatory of oriental armyworm. Journal of Plant Protection, 10(3): 207–212 (in Chinese) [黄葵, 郭予元, 谢云陆. 1992. 应用酶联免疫吸附法鉴定粘虫的捕食性天敌. 植物保护学报, 10(3): 207–212]
- Hubbell SP, Sikora A, Paris OH. 1966. Radiotracer, gravimetric and calorimetric studies of ingestion and assimilation rates of an Isopod. Health Physics, 11(12): 1485–1501
- Jia JJ, Chen JY, Zhang FP, Niu LM, Fu YG. 2019. Function response of *Neoseiulus californicus* feeding on *Eotetranychus sexmaculatus* at different temperatures. Journal of Environmental Entomology, 41(4): 857–865 (in Chinese) [贾静静, 陈俊谕, 张方平, 牛黎明, 符悦冠. 2019. 加州新小绥螨在不同温度下对六点始叶螨的捕食效能. 环境昆虫学报, 41(4): 857–865]
- Ju J. 2010. Analysis of controlling effects of predatory natural enemies on soybean aphid by fluorescent quantitative PCR technique. Master thesis. Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese) [鞠静. 2010. 利用荧光定量PCR技术分析捕食性天敌对大豆蚜的控害作用. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学]
- Ju Q, Ouyang F, Qiao F, Ge F. 2020. Quantitative evaluation of predation based on molecular analysis of gut-content. Chinese Journal of Applied Entomology, 57(1): 218–225 (in Chinese) [鞠倩, 欧阳芳, 乔飞, 戈峰. 2020. 应用肠道内含物定量评价天敌捕食作用的方法. 应用昆虫学报, 57(1): 218–225]
- Lenz CJ, Greenstone MH. 1988. Production of a monoclonal antibody to the arylphorin of *Heliothis zea*. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 9(3): 167–177
- Li YY. 2017. Population regulation and dispersion mechanism of *Neoseiulus barkeri* (Hughes) (Acari: Phytoseiidae) in different coexistence systems. Ph. D thesis. Chongqing: Southwest University (in Chinese) [李亚迎. 2017. 不同猎物共存系统中巴氏新小绥螨种群调节与扩散机制研究. 博士学位论文. 重庆: 西南大学]
- Liu S. 2006. The function response and behavior observational analysis of prey in three natural enemies to whitefly *Bemisia tabaci* and interaction of disturbing among three species. Master thesis. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese) [刘爽. 2006. 烟粉虱3种天敌捕食功能反应、行为学及其天敌间竞争干扰研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学]
- Liu YF, Zhang GR, Gu DX, Wen RZ. 2002. Enzyme-linked immunosorbent assay used to detect the food relationships of the arthropods in paddy fields. Acta Entomologica Sinica, 45(3): 352–358 (in Chinese) [刘雨芳, 张古忍, 古德祥, 温瑞贞. 2002. 用ELISA方法研究稻田节肢动物的食物关系. 昆虫学报, 45(3): 352–358]
- Livak KJ, Flood SJA, Marmaro J, Giusti W, Deetz K. 1995. Oligonucleotides with fluorescent dyes at opposite ends provide a quenched probe system useful for detecting PCR product and nucleic acid hybridization. PCR Methods and Applications, 4(6): 357–362
- Ma LJ, Zhang SZ, Liu TX. 2018. Influences of interspecific competition between ladybeetle *Serangium japonicum* and parasitoid *Encarsia formosa* on predation of tobacco whitefly *Bemisia tabaci*. Journal of Plant Protection, 45(6): 1289–1295 (in Chinese) [马丽君, 张世泽, 刘同先. 2018. 种间竞争对烟粉虱天敌日本刀角瓢虫和丽蚜小蜂捕食功能反应的影响. 植物保护学报, 45(6): 1289–1295]
- Meng X, Ouyang GC, Xia YL, Guo MF. 2013. Predation evaluation of *Diaphorina citri*'s (Homoptera: Chermidae) natural enemies using the CO I marker gene. Acta Ecologica Sinica, 33(23): 7430–7436 (in Chinese) [孟翔, 欧阳革成, Xia YL, 郭明昉. 2013. 基于柑橘木虱COI基因的捕食性天敌捕食作用评估. 生态学报, 33(23): 7430–7436]
- Meng XQ. 2010. TaqMan real-time PCR quantification of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) remain in domestic predator guts. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [孟祥钦. 2010. 本地天敌对西花蓟马捕食作用的TaqMan荧光定量PCR检测. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Menozi P, Ouin A, Achaleke J, Coulon M, Sarthou JP, Ponsard S. 2007. Using stable isotopes to trace origin and host plants of an African polyphagous pest and an European beneficial insect. Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences, 72(3): 375–380
- Miller JR, Koren S, Sutton G. 2010. Assembly algorithms for next-generation sequencing data. Genomics, 95(6): 315–327
- Morozova O, Marra MA. 2008. Applications of next-generation sequencing technologies in functional genomics. Genomics, 92(5): 255–264
- Odum HT. 1988. Self-organization, transformity, and information. Science, 242(4882): 1132–1139
- Odum EP, Golley FB. 1963. Radioactive tracers as an aid to the measurement of energy flow at the population level in nature. //Schulz V, Klement AW. Radioecology. New York: Reinhold Publishing Corporation, pp. 403–410
- Ostrom PH, Coluaga-Garcia M, Gage SH. 1997. Establishing pathways of energy flow for insect predators using stable isotope ratios: field and laboratory evidence. Oecologia, 109: 108–113
- Ouyang F, Cao J, Ge F. 2014. Quantitative evaluation of the biological

- control efficiency of predatory insects based on stable isotope analyses. Chinese Journal of Applied Entomology, 51(1): 302–306 (in Chinese) [欧阳芳, 曹婧, 戈峰. 2014. 定量评价天敌昆虫控害功能的稳定同位素方法. 应用昆虫学报, 51(1): 302–306]
- Ouyang F, Men XY, Yang B, Su JW, Zhang YS, Zhao ZH, Ge F. 2012. Maize benefits the predatory beetle, *Propylea japonica* (Thunberg), to provide potential to enhance biological control for aphids in cotton. PLoS ONE, 7(9): e44379
- Pang XF, Hou RH, Bao HL. 1992. Method to construct the natural life table of *Nilaparvata lugens* Stål. Journal of South China Agricultural University, 13(1): 1–5 (in Chinese) [庞雄飞, 侯任环, 包华理. 1992. 褐稻虱自然种群生命表的组建方法. 华南农业大学学报, 13(1): 1–5]
- Pang XF, Liang GW, Zeng L. 1984. Evaluation of the effectiveness of natural enemies. Acta Ecologica Sinica, 4(1): 46–56 (in Chinese) [庞雄飞, 梁广文, 曾玲. 1984. 昆虫天敌作用的评价. 生态学报, 4(1): 46–56]
- Petrusewicz K. 1967. Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warsaw, MA, Poland: Polish Academy of Sciences, pp. 17–49
- Pinol J, San Andres V, Clare EL, Mir G, Symondson WOC. 2014. A pragmatic approach to the analysis of diets of generalist predators: the use of next-generation sequencing with no blocking probes. Molecular Ecology Resources, 14(1): 18–26
- Qiao F. 2014. Research on intraguild predation in paddy fields. Ph. D thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [乔飞. 2014. 稻田生态系统捕食性天敌群内捕食作用研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Rach J, DeSalle R, Sarkar IN, Schierwater B, Hadrys H. 2008. Character-based DNA barcoding allows discrimination of genera, species and populations in Odonata. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 275(1632): 237–247
- Rendon D, Hagler JR, Taylor PW, Whitehouse MEA. 2018. Integrating immunomarking with ecological and behavioural approaches to assess predation of *Helicoverpa* spp. larvae by wolf spiders in cotton. Biological Control, 122: 51–59
- Rogers D. 1972. Random search and insect population models. Journal of Animal Ecology, 41(2): 369–383
- Rosenberg NA. 2007. Statistical tests for taxonomic distinctiveness from observations of monophyly. Evolution, 61: 317–323
- Royama T. 1971. A comparative study of models for predation and parasitism. Researches on Population Ecology, 13(51): 1–91
- Sally T, Christian K. 2018. Measuring rootworm refuge function: *Diabrotica virgifera virgifera* emergence and mating in seed blend and strip refuges for *Bacillus thuringiensis* (Bt) maize. Pest Management Science, 74(9): 2195–2203
- Shearer TL, Coffroth MA. 2008. Barcoding corals: limited by interspecific divergence, not intraspecific variation. Molecular Ecology Resources, 8(2): 247–255
- Shi CH, Zhang YJ. 2016. Advances in reference gene for real-time quantitative reverse transcription PCR (qRT-PCR) of insects research. Chinese Journal of Applied Entomology, 53(2): 237–246 (in Chinese) [史彩华, 张友军. 2016. 内参基因在昆虫实时荧光定量PCR中的研究进展. 应用昆虫学报, 53(2): 237–246]
- Song N, Liu J, Cai WZ, Zhao ZY. 2013. Application of DNA barcoding in insect taxonomy. Sichuan Journal of Zoology, 32(3): 470–474 (in Chinese) [宋南, 刘杰, 彩万志, 赵忠懿. 2013. DNA条形码在昆虫分类中的应用. 四川动物, 32(3): 470–474]
- Symondson WOC. 2002. Molecular identification of prey in predator diets. Molecular Ecology, 11(4): 627–641
- Tang BZ, Chen J, Hou YM, Meng E. 2014. Transcriptome immune analysis of the invasive beetle *Octodonta nipae* (Maulik) (Coleoptera: Chrysomelidae) parasitized by *Tetrastichus brontispae* Ferrière (Hymenoptera: Eulophidae). PLoS ONE, 9(3): e91482
- Tang YT, Guo Y, He GW, Liu CX, Chen HY, Zhang LS, Wang MQ. 2018. Functional responses of *Picromerus lewisi* Scott (Hemiptera: Pentatomidae) attacking *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). Chinese Journal of Biological Control, 34(6): 825–830 (in Chinese) [唐艺婷, 郭义, 何国玮, 刘晨曦, 陈红印, 张礼生, 王孟卿. 2018. 不同龄期的益蝽对粘虫的捕食功能反应. 中国生物防治学报, 34(6): 825–830]
- Tautz D, Arctander P, Minelli A, Thomas RH, Vogler AP. 2002. DNA points the way ahead of taxonomy: in assessing new approaches, it's time for DNA's unique contribution to take a central role. Nature, 418(6897): 479
- Tautz D, Arctander P, Minelli A, Thomas RH, Vogler AP. 2003. A plea for DNA taxonomy. Trends in Ecology & Evolution, 18(2): 70–74
- Toffoli D, Hrbek T, de Araújo MLG, de Almeida MP, Charvet-Almeida P, Farias IP. 2008. A test of the utility of DNA barcoding in the radiation of the freshwater stingray genus *Potamotrygon* (Potamotrygonidae, Myliobatiformes). Genetics and Molecular Biology, 31(S1): 324–336
- Toju H. 2015. High-throughput DNA barcoding for ecological network studies. Population Ecology, 57(1): 37–51
- van Dijk EL, Auger H, Jaszczyszyn Y, Thermes C. 2014. Ten years of next-generation sequencing technology. Trends in Genetics, 30(9): 418–426
- Wan TL. 2013. Analysis of arthropod food web in rice ecosystem using stable isotope and bioaccumulation characteristics for heavy metals in *Nilaparvata lugens* (Stål) in China. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [宛庭利. 2013. 我国稻田节肢动物食物网稳定同位素与褐飞虱对重金属的富集作用研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Wang GH. 2009. Study on technique for evaluating predation on planthoppers in rice ecosystem: development and application of a multiplex real time PCR technique. Ph. D thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [王光华. 2009. 天敌对稻飞虱捕食作用的评价方法研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Wang LL, Lu YH, Wu KM. 2010. The method of COI marker for detecting predation of *Apolygus lucorum* on *Helicoverpa armigera* eggs. Chinese Bulletin of Entomology, 47(6): 1248–1252 (in

- Chinese) [王丽丽, 陆宴辉, 吴孔明. 2010. 绿盲蝽捕食棉铃虫卵的COI标记检测方法. 昆虫知识, 47(6): 1248–1252]
- Wang R, Wang S, Qu C, Li JH, Chen ZQ, Zhang F. 2016. The predatory functional response and searching effect of *Chrysopa pallens* larvae to *Bemisia tabaci* eggs on different host plants. Journal of Plant Protection, 43(1): 149–154 (in Chinese) [王然, 王甦, 渠成, 李济航, 陈支芹, 张帆. 2016. 大草蛉幼虫对不同寄主植物上烟粉虱卵的捕食功能反应与搜寻效应. 植物保护学报, 43(1): 149–154]
- Wang R, Wang XL, Wang S, Zhang F. 2014. Evaluation of the potential biocontrol capacity of *Orius sauteri* (Hemiptera, Anthracoridae) on *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera, Thripidae). Journal of Environmental Entomology, 36(6): 983–989 (in Chinese) [王然, 王晓灵, 王甦, 张帆. 2014. 东亚小花蝽对西花蓟马的控害能力评价. 环境昆虫学报, 36(6): 983–989]
- Wang SY, Niu YJ, Tang R, Liang NN, Liu TX. 2016. Feeding and parasitic functional responses of the parasitoid *Aphelinus asychis* Walker to green peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer). Journal of Plant Protection, 43(2): 267–274 (in Chinese) [王圣印, 牛雨佳, 唐睿, 梁宁宇, 刘同先. 2016. 短翅蚜小蜂对桃蚜的取食和寄生功能反应. 植物保护学报, 43(2): 267–274]
- Wang XQ. 2018. Study about predation on rice planthoppers and ecological mechanism of natural regulation by generalist predators in rice ecosystem. Ph. D thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [王雪芹. 2018. 稻田捕食性天敌对稻飞虱的捕食作用及其生态学机理研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Wang XQ, Wang GH, Qiao F, Gao QK, Heong KL, Zhu ZR, Cheng JA. 2017. Progress on high-throughput sequencing and its applications in food web analysis. Acta Ecologica Sinica, 37(8): 2530–2539 (in Chinese) [王雪芹, 王光华, 乔飞, 高其康, Heong KL, 祝增荣, 程家安. 2017. 高通量测序及其在食物网解析中的应用进展. 生态学报, 37(8): 2530–2539]
- Wantuch HA, Havill NP, Hoebeke ER, Kuhar TP, Salom SM. 2019. Predators associated with the pine bark adelgid (Hemiptera: Adelgidae), a native insect in Appalachian forests, United States of America, in its southern range. Canadian Entomologist, 151(1): 73–84
- Wen X, Chen F, Cheng L, Gao GZ. 2019. Predation function response of *Adonia variegata* to *Chaitophorus populiabae*. Journal of Xinjiang Agricultural University, 42(4): 272–275 (in Chinese) [文霞, 陈凤, 程令, 高桂珍. 2019. 多异瓢虫对白毛蚜的捕食功能反应. 新疆农业大学学报, 42(4): 272–275]
- Wiegert. 1976. Ecological energetics. Pennsylvania: Hutchinson & Ross, Halsted Press, pp. 1–457
- Wiegert RG, Petersen CE. 1983. Energy transfer in insects. Annual Review of Entomology, 28: 455–486
- Wolf N, Carleton SA, del Rio CM. 2009. Ten years of experimental animal isotopic ecology. Functional Ecology, 23(1): 17–26
- Wu G, Wang DY, Wang XD. 2011. Investigation on species of predators of *Bemisia tabaci* Gennadius in the cotton field by SCAR PCR. Xinjiang Agricultural Sciences, 48(2): 223–228 (in Chinese) [吴刚, 王登元, 王希东. 2011. 分子标记检测棉田烟粉虱捕食性天敌种类的研究. 新疆农业科学, 48(2): 223–228]
- Wu KJ, Gong PY, Li XZ. 1986. Energy budgets of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner). Acta Entomologica Sinica, 29(2): 149–158 (in Chinese) [吴坤君, 龚佩瑜, 李秀珍. 1986. 棉铃虫的能量收支. 昆虫学报, 29(2): 149–158]
- Wu KM, Lu YH, Wang ZY. 2009. Advance in integrated pest management of crops in China. Chinese Bulletin of Entomology, 46(6): 831–836 (in Chinese) [吴孔明, 陆宴辉, 王振营. 2009. 我国农业害虫综合防治研究现状与展望. 昆虫知识, 46(6): 831–836]
- Xin B, Manzoor A, Cao LM, Wang XY. 2020. Genetic differences among geographical populations and rapid early detection of a nymphal parasitoid of *Lycorma delicatula* (Hemiptera: Fulgoridae). Acta Entomologica Sinica, 63(2): 218–228 (in Chinese) [辛蓓, Manzoor A, 曹亮明, 王小艺. 2020. 斑衣蜡蝉若虫寄生蜂地理种群遗传差异及早期快速检测. 昆虫学报, 63(2): 218–228]
- Xu HY, Yang NW, Wan FH. 2011. Lethal interference competition between natural enemies in insect community. Acta Entomologica Sinica, 54(3): 361–367 (in Chinese) [徐海云, 杨念婉, 万万浩. 2011. 昆虫群落中天敌间的致死干扰竞争作用. 昆虫学报, 54(3): 361–367]
- Xu LY, Liu SY, Yu JF, Xu YY, Chen ZZ. 2019. Effects of temperatures on the predation of *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae) on *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae). Journal of Environmental Entomology, 41(3): 605–611 (in Chinese) [许乐园, 刘韶业, 于金凤, 许永玉, 陈珍珍. 2019. 温度对中华草蛉捕食麦长管蚜的影响. 环境昆虫学报, 41(3): 605–611]
- Yang QQ, Li ZH, Wu Y, Liu LJ. 2012. Advance and application of mtDNA COI barcodes on insects. Chinese Journal of Applied Entomology, 49(6): 1687–1695 (in Chinese) [杨倩倩, 李志红, 伍祎, 柳丽君. 2012. 线粒体COI基因在昆虫DNA条形码中的研究与应用. 应用昆虫学报, 49(6): 1687–1695]
- Yang TB. 2017. Evaluation of spiders preying on main insect pests in a tea plantation through comprehensive indices. Ph. D thesis. Wuhan: Hubei University (in Chinese) [杨廷榜. 2017. 茶园蜘蛛对茶树主要害虫捕食作用的综合评价研究. 博士学位论文. 武汉: 湖北大学]
- Yang YH. 2018. Effect of differentially expressed microRNAs on the development of *Helicoverpa armigera* and *Microplitis mediator*. Ph. D thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [杨宇晖. 2018. 棉铃虫被中红侧沟茧蜂寄生后体内差异microRNAs对棉铃虫和寄生蜂发育的影响. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- Yin Z, Li JP, Dong M, Hou ZR, Sun BB, Guo XH. 2017. Research on predation capacity and preference of *Orius sauteri* against western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*), two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) and peach aphid (*Myzus persicae*). China Plant Protection, 37(8): 17–19 (in Chinese) [尹哲, 李金萍, 董民, 侯嵘嵘, 孙贝贝, 郭喜红. 2017. 东亚小花蝽对西花蓟马、二斑叶螨和桃蚜的捕食能力及捕食选择性研究. 中国植保导刊, 37(8): 17–19]
- Yu ZZ, Li Q, Kong LF, Yu H. 2015. Utility of DNA barcoding for Telli-noidea: a comparison of distance, coalescent and character-based

- methods on multiple genes. *Marine Biotechnology*, 17(1): 55–65
- Yuan X, Zhao WC, Cheng JA, Zhu ZR. 2014. Monoclonal antibody: a powerful tool for quantitatively evaluating predatory function. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 292–298 (in Chinese) [原鑫, 赵伟春, 程家安, 祝增荣. 2014. 定量评价捕食性天敌功能: 单克隆抗体技术. *应用昆虫学报*, 51(1): 292–298]
- Zhang GF, Lü ZC, Wan FH. 2014. Techniques for quantitative evaluation of predatory insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 299–301 (in Chinese) [张桂芬, 吕志创, 万方浩. 2014. 捕食性天敌昆虫控害作用定量评价方法. *应用昆虫学报*, 51(1): 299–301]
- Zhang GR, Zhang WQ, Gu DX. 1996. Detection of rice planthopper remains in predatory insects and spiders by ELISA. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 35(5): 119–122 (in Chinese) [张古忍, 张文庆, 古德祥. 1996. 用ELISA检测稻飞虱的捕食性天敌. *中山大学学报(自然科学版)*, 35(5): 119–122]
- Zhang GR, Zhang WQ, Gu DX. 1997. Application of ELISA method for determining control effects of predatory arthropods on rice planthoppers in rice field. *Acta Entomologica Sinica*, 40(2): 171–176 (in Chinese) [张古忍, 张文庆, 古德祥. 1997. 用ELISA研究稻田节肢类捕食者对稻飞虱的捕食作用. *昆虫学报*, 40(2): 171–176]
- Zhang GR, Zhang WQ, Gu DX. 1999. Quantifying predation by *Umme-liata insecticeps* Boes. et Str. (Araneae: Linyphiidae) on rice planthoppers using ELISA. *Entomologia Sinica*, 6(1): 77–82
- Zhang NZ. 2019. Quantitative evaluation of the control potential of predatory natural enemy ladybeetles in wheat fields to two wheat aphids. Master thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [张乃钊. 2019. 定量评价小麦田捕食性天敌瓢虫对两种麦蚜的控害潜能. 硕士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- Zhang Y, Guo X. 2014. Predator populations have the function of mutual interference and I type reaction and the rate of species populations have a harvest of predator-prey system qualitative analysis. *Journal of Biomathematics*, 29(1): 99–104 (in Chinese) [张颖, 郭兴. 2014. 捕食者种群具有相互干扰和I型功能反应且食饵种群有收获率的捕食系统的定性分析. *生物数学学报*, 29(1): 99–104]
- Zhao GY, Li H, Yang HL, Cai WZ. 2014. Application of DNA barcoding in entomology: a review. *Journal of Plant Protection*, 41(2): 129–141 (in Chinese) [赵广宇, 李虎, 杨海林, 彩万志. 2014. DNA条形码技术在昆虫学中的应用. *植物保护学报*, 41(2): 129–141]
- Zhao WC. 2001. Evaluation of the predation of natural enemies in rice ecosystem with monoclonal antibodies: development and application of monoclonal antibodies against rice planthoppers and Collembola. Ph. D thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [赵伟春. 2001. 应用单克隆抗体评价稻田天敌的捕食作用: 稻飞虱和弹尾虫单克隆抗体的制备及其应用. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Zhao WC, Cheng JA, Zhang WJ. 2005. Evaluation of the control effects of *Pardosa pseudoannulata* on *Nilaparvata lugens* (Stål) with a monoclonal antibody. *Acta Ecologica Sinica*, 25(1): 78–82 (in Chinese) [赵伟春, 程家安, 张文俊. 2005. 应用单克隆抗体评价拟环纹豹蛛对褐飞虱的控制作用. *生态学报*, 25(1): 78–82]
- Zheng Y, Song ZW, Zhang BX, Xie YH, Wang ZJ, Ouyang J, Li DS. 2019. Life table of *Amblyseius swirskii* fed on three substitute prey species. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(4): 744–749 (in Chinese) [郑苑, 宋子伟, 张宝鑫, 谢永辉, 王志江, 欧阳进, 李敦松. 2019. 斯氏钝绥螨取食三种替代猎物的实验种群生命表. *应用昆虫学报*, 56(4): 744–749]
- Zhou HP, Wang XM, Qiu BL, Wu JH, Ren SX. 2015. Predation of *Axinoscymnus apioides* Kuznetsov & Ren on *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(1): 96–103 (in Chinese) [周慧平, 王兴民, 邱宝利, 吴建辉, 任顺祥. 2015. 越南斧瓢虫对烟粉虱的捕食作用. *应用昆虫学报*, 52(1): 96–103]
- Zhou Q, Zhang GR, Zhang WQ, Gu DX, Hu SQ, Chen XW. 1998. Application of ELISA for estimating control effects of predatory arthropods to *Sogatella furcifera* (Horv.) in rice fields. *Entomological Knowledge*, 35(3): 182–184 (in Chinese) [周强, 张古忍, 张文庆, 古德祥, 胡思勤, 陈熙雯. 1998. 用ELISA方法评价捕食性天敌对白背飞虱的捕食效能. *昆虫知识*, 35(3): 182–184]
- Zou SM, Li Q, Kong LF, Yu H, Zheng XD. 2011. Comparing the usefulness of distance, monophyly and character-based DNA barcoding methods in species identification: a case study of Neogastropoda. *PLoS ONE*, 6(10): e26619

(责任编辑:李美娟)