蜜粉源植物对天敌昆虫的作用及其在生物防治中的应用*

王建红[1**] 仇兰芬[1] 车少臣[1] 虞国跃[2] 邵金丽[1] 仲 丽[1]

（1. 北京市园林科学研究院，北京 100102；2. 北京市农林科学院，北京 100097）

摘 要 寄生性和捕食性天敌昆虫成虫普遍存在通过取食蜜粉源植物补充营养的行为，这可不同程度地促进天敌昆虫性成熟、延长其寿命、提高其生殖力或寄生率，以及搜寻寄主效率和子代雌性比率，从而显著提高天敌昆虫在生物防治中的控害能力和效果。蜜粉源植物花的结构及植物对天敌昆虫产生的嗅觉、视觉信号和花蜜花粉对天敌昆虫产生的味觉信号又显著影响天敌昆虫选择蜜粉源植物的行为和结果。但是，蜜粉源植物也可成为害虫的补充营养植物，从而提高害虫的为害能力。因此，需深入研究不同蜜粉源植物对天敌昆虫及害虫的作用，趋利避害，才可能应用蜜粉源植物成功调控天敌与害虫的益害比，实现害虫的可持续控制。

关键词 天敌昆虫，补充营养，蜜粉源植物，生物防治，害虫

The effects of floral resource plants on natural enemy insects and implications for biological control

WANG Jian-Hong[1**] QIU Lan-Fen[1] CHE Shao-Chen[1] YU Guo-Yue[2] SHAO Jin-Li[1] ZHONG Li[1]

(1. Beijing Institute of Landscape Architecture, Beijing 100102, China; 2. Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract Adult predators and parasitoids generally require floral resource plants as part of their diet. The availability of such suitable plant foods to predators and parasitoids can promote sexual maturation, prolong longevity, improve reproductive capacity or parasitic rate and motivation to seek hosts, and increase the female sex ratio of offspring, all of which can significantly improve the ability of predators and parasitoids to act as biological control agents. The ability of adult predators and parasitoids to exploit floral foods are significantly affected by the floral architecture, the olfactory and visual signals emitted by the plant, and the gustatory response of predators and parasitoids to honey or pollen. Floral resource plants also can act as supplementary foods for pest species, thereby increasing their capacity to cause crop damage. In depth study of the effects of different floral resource plants on both pests and their natural enemies is required in order to determine how floral resources might be able to be used regulate the ratio of natural enemies to pests.

Key words natural enemy insect, supplementary food feeding, floral resource plant, biological control, pest

多数寄生性和捕食性天敌昆虫成虫具有通过取食非寄主食物，如植物的花粉、花蜜或花外蜜露来补充营养的习性（Wäckers *et al.*，2008）。天敌昆虫通过补充营养可显著延长其成虫寿命（Jervis *et al.*，1996；Schmale *et al.*，2001；Azzouz and Giordanengo，2004；Berndt *et al.*，2006；van Rijn *et al.*，2006；Irvin *et al.*，2007；Langoya and van Rijin，2008），促进生殖系统特别是卵巢的

* 资助项目 Supported projects：北京市科委课题（Z131100005613013）；北京市公园管理中心课题：公园中异色瓢虫、中华通草蛉、黑带食蚜蝇发生规律的研究；北京市重点实验室-园林绿地生态功能评价与调控技术课题

**通讯作者 Corresponding author，E-mail：jhwang222@sohu.com

收稿日期 Received：2014-02-28，接受日期 Accepted：2015-01-15

良好发育，增加产卵量（Ellis *et al.*，2005；Lee and Heimpel，2005；Winkler *et al.*，2006），甚至一些天敌昆虫不经过补充营养阶段就不能达到性成熟（Thorpe and Caudle，1938；何继龙，1989；van Rijn *et al.*，2006）。因此，补充营养对于提高天敌昆虫的生物防治效率具有非常重要的作用（van Rijn and Tanigoshi，1999a；Begum *et al.*，2006；Winkler *et al.*，2006）。

天敌昆虫取食花蜜、花粉等非寄主食物有三个主要原因：一是天敌昆虫活动的需要。天敌昆虫储存在体内的能量是有限的，但由于天敌昆虫在搜寻寄主过程中需消耗大量的能量，而花粉和花蜜中含有丰富的碳水化合物，非常适合为天敌昆虫提供飞行所需的能量（Hoferer *et al.*，2000），所以天敌昆虫多通过取食花粉和/或花蜜来满足它们飞行能量的需求。二是卵、卵巢发育和成熟的需要。如寄生蜂依据其羽化时体内卵发育状况分为卵熟型（Proovigenic）寄生蜂和卵育型（Synovigenic）寄生蜂（Flanders，1950）两类。前者雌虫羽化时体内卵已完全成熟或接近成熟，一般不需要再补充营养。而后者羽化时卵还未成熟或仅有少量卵生成，雌蜂在其卵通过输卵管时需往卵黄中输入一定的营养成分，以促进卵的成熟（Price，1974）。因此雌蜂需要取食、利用大量的其他食物源如花粉或花蜜来为卵发育提供营养。食蚜蝇等天敌同卵育型寄生蜂一样也需通过补充营养来促进其卵的发育成熟。三是天敌昆虫在缺乏寄主或捕食对象时对食物的需要。当自然界天敌寄主或捕食对象缺乏时，天敌昆虫为了生存和繁衍，取食花粉或花蜜度过其寄主或捕食对象缺乏的阶段（Nomikou *et al.*，2003；Patt *et al.*，2003；Vandekerkhove and Patrick，2010；Goleva and Zebitz，2013；Kishimoto *et al.*，2013）。

1 天敌昆虫补充营养的生态学意义

1.1 促进性成熟

天敌昆虫需补充营养后才能达到性成熟的研究报道，最早来源于松梢螟 *Rhyacionia buoliana* 的寄生蜂黑瘤姬蜂 *Pimpla examinator*，通过野外调查发现该姬蜂在发育的不同时期对寄主植物的气味表现出截然相反的趋性，刚羽化的姬蜂雌蜂为驱避松油而飞离森林，寻找蜜源植物补充营养，达到性成熟后又会被松油吸引，重新飞回森林（Thorpe and Caudle，1938）。随后，许多室内研究表明，多数卵育型寄生蜂和捕食性食蚜蝇等天敌必须通过取食非寄主食物补充营养后，才能达到性成熟。如粗脊蚜茧蜂 *Aphidius colemani* 在饲喂蜂蜜水或提供蜜源植物补充营养时平均可产 6.8~114 个卵，而在清水及空白对照条件下不产卵（Charles-Tollerup，2013）。黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* 在饲喂少量蚜虫蜜露、大量蚜虫蜜露或 1 mol 蔗糖水时，雌蝇均不产卵，但当饲喂蜜源植物普通荞麦 *Fagopyrum esculentum* 7 d 或更长时，60%以上的雌蝇产卵（van Rijn *et al.*，2006）。因此，通过取食花粉和花蜜等非寄主食物，可促使这些补充营养后才能达到性成熟的天敌昆虫繁衍出后代，发挥其控害能力，因而蜜粉源植物对于提高天敌昆虫的控害能力具有极其重要的作用。

1.2 延长寿命

许多研究表明，天敌昆虫羽化后未及时补充营养，多数仅能存活几天甚至几小时，而当天敌昆虫取食蜜粉源植物的花粉或花蜜等补充营养后，寿命多会显著延长。如 3 种柄翅缨小蜂 *Gonatocerus ashmeadi*、*G. triguttatus* 和 *G. fasciatus* 成虫在普通荞麦上补充营养后，与清水对照相比，普通荞麦分别显著延长 3 种柄翅缨小蜂 1860%、1323%和 1459%的寿命（Irvin *et al.*，2007）。对半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum*、粉蝶盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata*、长管全裂茧蜂 *Diachasmimorpha longicaudata*、长绒茧蜂 *Dolichogenidea tasmanica*、狡诈花蝽 *Orius insidiosus* 和番茄麦蛾姬小蜂 *Necremnus artynes* 等的研究也表明蜜粉源植物可显著延长上述天敌的寿命（Idris and Grafius，1997；Wratten *et al.*，2003；Lee *et al.*，2004；Berndt and Wratten，2005；Sivinski *et al.*，2006；Winkler *et al.*，2009；Balzan and Wäckers，2013；Wong and Frank，2013）。

然而，由于不同蜜粉源植物花蜜和花粉含有的营养成分不同（Irvin *et al.*，2007），因而不同蜜粉源植物对一种天敌寿命的影响程度不同（Idris and Grafius，1997；Vattala *et al.*，2006；Irvin *et al.*，2007；Langoya and van Rijn，2008；Winkler *et al.*，2009；Charles-Tollerup，2013），甚至极少数蜜源植物的花蜜可缩短天敌昆虫的寿命（Vattala *et al.*，2006）。同样，由于不同天敌在营养需求和代谢上存在差异（Thompson，1999），一种蜜源植物对不同种类天敌昆虫寿命的影响程度也不同（Wäckers，2004；Irvin *et al.*，2007；Winkler *et al.*，2009）。

当蜜源植物和天敌昆虫的寄主共同存在时，天敌的寿命会得到进一步延长。如黑带食蚜蝇在清水对照条件下寿命仅为 2～3 d；在有蚜虫及其蜜露条件下寿命为 10～12 d；提供补充营养食物源葡萄糖时寿命为 13～15 d，但当补充营养食物源葡萄糖、蚜虫及其蜜露同时存在时寿命延长到 13～17 d；仅提供蜜源植物普通荞麦时寿命为 13～17 d，同时提供蜜源植物普通荞麦、蚜虫及其蜜露时寿命延长到 22～27 d（Langoya and van Rijn，2008）。岛弯尾姬蜂 *D. insulate* 在有蜜源植物苦苣菜 *Sonchus arvensis* 和粉源植物藜 *Chenopodium album* 时，其寿命由对照的（2.2±1.6）d 延长至（4.3±1.3）d 和（2.5±0.3）d；当同时存在上述植物和姬蜂寄主小菜蛾时，姬蜂的寿命显著延长至（12.1±4.7）d 和（13.6±5.3）d（Idris and Grafius，1997）。

1.3　提高生殖力/寄生率

一些寄生蜂在缺乏食物资源时，能将自身体内的成熟卵消溶吸收，用于维持寄生蜂正常的生命活动，并保持产生卵子的能力，直到得到并取食食物后，才又开始卵的形成及产卵（Jervis and Kidd，1986）。而天敌昆虫在搜寻寄主过程中又需消耗大量的能量，因此，天敌昆虫需经常补充营养以维持其正常的产卵能力。

许多室内或笼养研究表明天敌昆虫取食非寄主食物补充营养后，不仅寿命显著延长，而且生殖力/寄生率显著提高。如在无蜜源植物时 11 头半闭弯尾姬蜂平均仅寄生（3.7±4.4）头小菜蛾 *Plutella xylostella* 幼虫，而在有蜜源植物普通荞麦时，12 头姬蜂平均寄生（390±31）头小菜蛾幼虫（Winkler *et al.*，2006）。同样蜜粉源植物也可显著提高长绒茧蜂、岛弯尾姬蜂和狡诈花蝽的生殖力/寄生率（Idris and Grafius，1997；Berndt and Wratten，2005；Lee and Heimpel，2008；Wong and Frank，2013）。和蜜源植物对天敌昆虫寿命影响相似，由于不同蜜粉源植物花蜜和花粉含有的营养成分不同、不同天敌昆虫在营养需求和代谢上存在差异，因而不同的蜜粉源植物可不同程度地提高同一种昆虫天敌对害虫的寄生率（Idris and Grafius，1997；Irvin *et al.*，2007；Charles-Tollerup，2013），一种蜜源植物可不同程度地提高不同种类昆虫天敌对害虫的寄生率（Lee and Heimpel，2005）。

田间试验同样表明在靶标植物周围种植蜜源植物条带，可显著提高天敌昆虫对靶标植物害虫的寄生率。如在扶芳藤 *Euonymus fortunei* 周围种植蜜源植物后，处理区扶芳藤上的天敌昆虫数量显著高于对照区（Rebek *et al.*，2005），天敌长缨恩蚜小蜂 *Encarsia citrina* 对卫矛失尖蚧 *Unaspis euonymi* 的寄生率也显著高于对照区（Rebek *et al.*，2006）。因而处理区卫矛失尖蚧数量显著低于对照区，并连续 3 年呈下降趋势（Rebek *et al.*，2006）。同时，靶标植物离蜜源植物越近，天敌昆虫对害虫的寄生率越高，越远，寄生率越低（Ellis *et al.*，2005）。

1.4　影响天敌昆虫搜寻寄主行为

提高天敌昆虫对其寄主的搜寻能力对于发挥天敌的控害作用具有非常重要的作用。天敌昆虫在补充营养后，会显著延长其在单位时间内用于搜寻和刺探寄主的时间（Takasu and Lewis, 1995），从而显著提高其对寄主的寄生率。如阿尔蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 在普通荞麦上补充营养后，会显著提高搜寻寄主的活性，用于攻击寄主豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 的时间为对照的 2 倍，对寄主的攻击次数也为对照的 2 倍（Araj *et al.*，2011）。此外，花外蜜还会对红足侧沟茧

蜂 *Microplitis croceipes* 的行为产生影响（Stapel *et al.*，1997）。

1.5 提高子代雌性比率

同对影响天敌昆虫寿命和寄生能力相比，补充营养对天敌昆虫子代性比影响的研究报道较少。但已有的研究报道表明，补充营养可显著提高一些天敌昆虫子代的雌性比率。如长绒茧蜂在香雪球 *Lobularia maritima* 上补充营养后，可显著延长寿命，同时，也显著提高了其子代的雌性比率。对照茧蜂在少于 3 d 的寿命中，所产子代近 100%为雄性，而处理茧蜂在前 3 d 所产子代 60%为雄性。随后几天，子代中雄性比率逐渐降低到 40%，然后子代中雄性比率逐渐升高，至茧蜂寿命即将结束时，雄性比率达 100%（Berndt and Wratten，2005）。同样普通荞麦也能提高长绒茧蜂子代的雌性比率（Berndt *et al.*，2002）。但也有报道表明，菜少脉蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae* 在蚕豆 *Vicia faba* 的花外蜜上补充营养后，对子代的性比无显著影响（Jamont *et al.*，2013）。

尽管通过取食花蜜、花粉等非寄主食物补充营养在极大多数情况下给天敌昆虫以很多收益，但有时也会给天敌昆虫以不利影响。如松三糖（Melezitose）可降低一些寄生蜂的寿命和产卵率（Jervis *et al.*，1993）；曼陀罗属 *Mandala* 和一些兰花 Orchids 植物的花蜜和花粉中含有影响天敌昆虫寄生能力的吗啡、吲哚、多酚等麻醉成分（Jakubska *et al.*，2005）。天敌昆虫取食含上述物质的花蜜或花粉会给其生存繁衍以负面影响。同时，蜜粉源植物并不总是对害虫的生物防治有利。一是因为蜜源植物在给天敌提供补充营养食物源的同时，也为一些害虫提供了补充营养食物源。如菜粉蝶 *Pieris rapae*、小菜蛾、番茄麦蛾 *Tuta absoluta*、西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 等害虫在蜜源植物上补充营养后生殖力会显著增加（Lavandero *et al.*，2006；Winkler *et al.*，2009；孙月华等，2009；Balzan and Wäckers，2013），从而有利于害虫的暴发；二是因为一些天敌在花粉、花蜜与害虫同存时，会取食花粉或花蜜，从而降低对害虫的取食量。如在有异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 和锈线菊蚜 *Aphis spiraecola* 的苹果枝条上挂桃枝时，异色瓢虫会取食桃叶上的花外蜜，使其对锈线菊蚜捕食率由对照的 48%~77%降低至处理的 34%~43%（Spellman *et al.*，2006）。

2 影响天敌昆虫补充营养行为的因子

2.1 内在因子

2.1.1 营养状态 天敌昆虫体内营养贮藏量低并处于饥饿状态是诱导其搜寻补充营养寄主并取食的主要因子（Grasswitz and Paine, 1993）。如微红盘绒茧蜂 *C. rubecula* 在处于饥饿状态时消耗更多的时间搜寻蜜源植物并着陆，而饲喂糖溶液的茧蜂消耗更多的时间搜寻寄主（Wäckers，1994；Siekmann *et al.*，2004）。已有研究表明寄生蜂在缺乏食物资源时，能将自身体内的成熟卵消溶吸收、获取营养用于维持寄生蜂正常的生命活动（Jervis and Kidd，1986）。因此可以预见，天敌昆虫在饥饿到还未吸收体内的卵时，其取食欲望和能力可能达到最大值。

2.1.2 载卵量 许多研究表明，寄生蜂的载卵量在其寄主取食策略上起着关键作用。当载卵量低或产卵受限的可能性最大时，就可能发生取食寄主行为（史树森等，2009）。同样，天敌昆虫取食蜜粉源植物的补充营养行为也与天敌的载卵量相关。在普通荞麦处理区捕获的半闭弯尾姬蜂早晨和傍晚的载卵量分别为（38.9±1.76）和（44.3±0.53）粒，显著低于对照区早晨和傍晚捕获的半闭弯尾姬蜂的载卵量（48.9±2.31）和（46.8±0.87）粒（Lee and Heimpel，2008）。阿里山潜蝇茧蜂 *Fopius arisanus* 取食花蜜与载卵量关系的研究也表明低载卵量与取食花蜜行为密切相关（Rousse *et al.*，2009）。

2.2 外在因子

2.2.1 花结构 由于多数天敌昆虫的口器较短，因此蜜源植物的花结构对天敌选择补充营养植物具有非常重要的影响（Wäckers，2004）。通过室内花冠结构对天敌取食影响的研究表明，马铃

薯甲虫卵寡节小蜂 *Edovum puttleri* 和瓢虫柄腹姬小蜂 *Pediobius foveolatus* 由于头宽大于花的孔径而均不能取食杯状和管状花的花蜜，但均能取食花蜜暴露在外面的花的花蜜（Patt *et al.*，1997）。将弯尾姬蜂和粉蝶盘绒茧蜂置于含不同蜜源植物的笼内一段时间后，通过测量两种天敌体重的增加或减少，证实通过花冠结构与天敌昆虫的头宽可以较准确地推测蜜源植物是否方便其取食（Winkler *et al.*，2009）。多数伞形科、菊科、蓼科和大戟科等植物或无花冠筒，或花冠筒浅且孔径较大，方便天敌昆虫取食花蜜，成为天敌昆虫嗜食的补充营养植物。

2.2.2　味觉信号反应　味觉在天敌识别、探寻食物及调节食欲中发挥着及其重要的作用，天敌昆虫对花蜜、花外蜜和花粉等食物的味觉决定于食物的化学物质组成及含量。

2.2.2.1　花蜜　花蜜的组成成分非常复杂，包括糖类、维生素、氨基酸、酶、蛋白质、激素、色素、微量元素、有机酸及矿物质等。其中糖类占3/4（闫玲玲和杨秀芬，2005），主要成分为果糖、麦芽糖、葡萄糖、棉子糖、松三糖和曲二糖等（冯立彬等，2004）。而不同植物花蜜中，上述糖类含量不同，根据花蜜中蔗糖和己糖的比例，可将花蜜分为 4 种类型，即己糖优势成分型、己糖主要成分型、蔗糖主要成分型和蔗糖优势成分型（Baker and Baker，1983）。不同的天敌昆虫嗜食不同糖类组成成分及含量的花蜜，如粉蝶盘绒茧蜂对蔗糖和果糖敏感，对半乳糖、甘露糖、鼠李糖、乳糖、棉子糖和曲二糖无取食反应（Wäckers，1999），而盲蝽长缘缨小蜂 *Anaphes iole* 对蔗糖、麦芽糖、松三糖和果糖敏感（Beach *et al.*，2003）。因而，不同植物花蜜对不同天敌昆虫补充营养有着不同的诱集能力。虽在天敌昆虫味觉感觉受体方面的研究报道极少，但通过对两种天敌昆虫对不同糖分的取食行为观察，口器上的味觉受体对于天敌昆虫感受不同种类糖分可能起关键作用（Beach *et al.*，2003）。

2.2.2.2　花外蜜　花外蜜的主要成分为果糖、葡萄糖和蔗糖等低聚糖，以及对一些天敌昆虫有害的物质，如少量植物凝血素、蛋白抑制酶、甾体、生物碱、多酚或类黄酮等（Hogervorst *et al.*，2009；Wäckers，2005）。但由于其不依赖于植物花期可长时间提供蜜源，因而对于一些天敌昆虫补充营养来说比花蜜更具优势。与花蜜诱集天敌昆虫补充营养相同，花外蜜中糖类的组成和含量，以及少量对天敌昆虫有害成分决定着其对不同天敌补充营养的诱集能力。

2.2.2.3　花粉　植物花粉成分也非常复杂，花蜜中含有的成分花粉中均能找到，但花粉中的蛋白质和脂肪酸含量显著高于花蜜。天敌昆虫选择花粉补充营养的首要原因是获取花粉中的蛋白质以促进其卵的成熟（Rivero and Casas，1999），并在补充营养时表现出对某些植物花粉的嗜食性。如与小麦花粉相比，粉点瓢虫 *Coleomegilla maculata lengi* 更喜欢取食苜蓿和玉米的花粉（Ostrom *et al.*，1997）。但天敌昆虫选择不同植物花粉补充营养的机制还有待进一步研究。

2.2.3　视觉信号反应　在视觉信号中，花色是传粉昆虫识别开花植物的非常重要的线索（Chittka and Menzel，1992）。与之相似，一些天敌昆虫经常搜寻蜜源植物补充营养，因此花色也是天敌选择补充营养植物的一个重要影响因素。赤眼蜂 *Trichogramma carverae* 喜欢选择在白色香雪球品种花上补充营养，其寿命显著长于淡红、深红和紫色香雪球品种，将白色香雪球染成其他颜色后，其寿命显著降低（Begum *et al.*，2004）。处于饥饿状态的微红盘绒茧蜂消耗更多的时间搜寻黄色物体并着陆次数更多（Wäckers，1994），菜蛾盘绒茧蜂 *C. vestalis*、异色瓢虫、蝽黑卵蜂 *Telenomus podisi*、稻绿蝽沟卵蜂 *Trissolcus basalis* 补充营养也偏好黄色物体（Adedipe and Park，2010；Aquino *et al.*，2012；Mitsunaga *et al.*，2012），但食蚜蝇对补充营养植物的选择与花色无关（Haslett，1989）。

2.2.4　嗅觉信号反应　嗅觉在天敌昆虫寻找补充营养食物中发挥了不可替代的作用。由于昆虫的嗅觉系统极其敏锐和专一，这使得它们能够识别环境中微量的气味物质。因此，天敌昆虫可根据处于花期的蜜源植物的挥发性信号搜寻补充营养食物。如在 Y 型管试验中，蜜源植物对红侧

沟茧蜂 *Microplitis mediator*、异色瓢虫的诱集作用均显著高于对照，而在蜜源植物成对比对试验中，矢车菊 *Centaurea cyanus*、屈曲花 *Iberis amara* 对茧蜂诱集作用显著高于普通荞麦，莳萝 *Anethum graveolens*、向日葵 *Helianthus annuus* 对异色瓢虫的诱集作用显著高于其他 5 种植物（Adedipe and Park，2010；Belz *et al.*，2013；Géneau *et al.*，2013）。而一些蜜源植物对天敌昆虫具驱避作用，如千叶蓍 *Achillea millefolium*、红花苜蓿 *Trifolium pratense* 和野豌豆 *Vicia sepium* 对粉蝶盘绒茧蜂、卷蛾黑瘤姬蜂 *Pimpla turionellae* 和假断脉茧蜂 *Heterospilus prosopidis* 驱避（Wäckers，2004）。因而，推测天敌对蜜源植物已进化出一套嗅觉反应机制。

天敌昆虫选择蜜源植物补充营养是嗅觉、视觉、味觉信号反应和花结构共同作用的结果，决定着天敌昆虫是否选择某种蜜源植物补充营养，以及补充营养量。天敌昆虫补充营养蜜源植物多为伞形科 Umbelliferae、小檗科 Berberidaceae、大戟科 Euphorbiaceae、蓼科 Polygonaceae、蝶形花科 Papilionaceae 和菊科 Asteraceae 植物（Tooker and Hanks，2000；Anna，2006；Sadeghi, 2008；Kopta *et al.*，2012）。

3 补充营养的天敌昆虫种类

补充营养行为在寄生性和捕食性天敌中普遍存在。对 163 科寄生性和捕食性天敌的调查研究表明，其中只有约 25%的天敌是绝对肉食性的，而约 75%的天敌在其发育过程中的某个阶段可取食植物的花蜜、花外蜜和花粉（Hagen，1987）。随后其他研究表明，在这 25%的天敌中，其中一部分也非绝对肉食性的。已有的资料表明，昆虫纲中的膜翅目、双翅目、鞘翅目、半翅目、缨翅目、脉翅目和鳞翅目天敌，均有取食蜜粉源植物补充营养的习性（表 1）。

此外，一些害虫的重要非昆虫天敌，如蛛形纲 Araneida 的金蛛科 Araneidae、跳蛛科 Salticidae、米图蛛科 Miturgidae、近管蛛科 Anyphaenidae、管蛛科 Corinnidae、蟹蛛科 Thomisidae、植绥螨科 Phytoseiidae 等，也均记述有以蜜粉源植物补充营养的特性（Edmunds，1978；Smith and Mommsen，1984；Pollard *et al.*，1995；van Rijn and Tanigoshi，1999a，1999b；Taylor，2004）。

4 种植蜜源植物控制有害生物的成功案例

种植蜜源植物的最终目的不是为了促进天敌昆虫的性成熟、延长天敌的寿命、提高天敌昆虫生殖力和提高天敌的雌性比，而是为了提高天敌对害虫的控制效果，达到不施用农药的情况下，将害虫控制在较低水平。已有的研究结果显示，种植蜜源植物确实可显著提高天敌昆虫对害虫的控制效果，将害虫控制在较低水平。如在冬小麦周围的“农田边界（Field margins）”种植蜜源植物后，2 m 和 6 m 宽的蜜源植物带诱集或繁育的飞行性天敌昆虫，可分别降低 80 m 范围内冬小麦地中 90%和 93%的麦长管蚜 *Sitobion avenae* 种群数量，从而有效地防止蚜虫的危害（Holland *et al.*，2008）。在扶芳藤四周种植白花三叶草 *T. repens*、岩大戟 *Euphorbia epithymoides*、轮叶金鸡菊 *Coreopsis verticillata* 和加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* 4 种蜜源植物后，显著提高天敌长缨恩蚜小蜂对卫矛失尖蚧的寄生效果，处理区卫矛失尖蚧的数量显著低于对照区，并且连续 3 年呈下降趋势，卫矛失尖蚧雌蚧数量从 2000 年秋的（4.07±0.80）/cm 茎段降低到 2003 年春的（0.07±0.02）/cm 茎段（Rebek *et al.*，2005，2006）。在稻田埂种植花期较长的芝麻 *Sesamum indicum* 可显著提高褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera*、灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 寄生蜂的数量，其中稻飞虱寄生蜂数量是对照的 4～10 倍，从而有效控制了稻飞虱的危害，显著降低了稻飞虱的种群数量，减少了农药用量（杨长举和华红霞，2010）。

5 结语与展望

蜜粉源植物可为天敌昆虫提供补充营养食

表 1　以非寄主食物补充营养的寄生性和捕食性天敌科目

Table 1　Exploitation of non-prey food by predators and parasitoids arranged according order and family

目 Order	科 Family	补充营养虫期 Plant-feeding stage	非寄主食物种类 Type of non-prey food	参考文献 References
脉翅目 Neuroptera	草蛉科 Chrysopidae	成虫和幼虫 Adult and juvenile	花外蜜、花粉 Extrafloral nectar, pollen	Stelzl *et al.*, 1991
	褐蛉科 Hemerobiidae	成虫和幼虫 Adult and juvenile	花外蜜、花粉 Extrafloral nectar, pollen	Stelzl *et al.*, 1991
双翅目 Diptera	食蚜蝇科 Syrphidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Colley and Luna, 2000
			花粉 Pollen	Hickman *et al.*, 1995
	寄蝇科 Tachinidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Blaauw and Isaacs, 2012
	长脚虻科 Dolichopodidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Blaauw and Isaacs, 2012
	舞虻科 Empididae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Burkill, 1946
	食虫虻科 Asilidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Blaauw and Isaacs, 2012
	瘿蚊科 Cecidomyiidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Opit *et al.*, 1997
膜翅目 Hymenoptera	姬蜂科 Ichneumonidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Thorpe and Caudle, 1938
			花粉 Pollen	Györfi, 1945
	旗腹姬蜂科 Evaniidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	褶翅姬蜂科 Gasteruptiidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	蚜茧蜂科 Aphidiidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Araj *et al.*, 2011
		成虫 Adult	花外蜜 Extrafloral nectar	Jamont *et al.*, 2013
	茧蜂科 Braconidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Wäckers, 2004
		成虫 Adult	花粉 Pollen	Patt *et al.*, 1997
	缨小蜂科 Mymaridae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Irvin *et al.*, 2007
	姬小蜂科 Eulophidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Kehrli and Bacher, 2008
	蚜小蜂科 Aphelinidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Rebek *et al.*, 2006
	小蜂科 Chalcididae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Patt *et al.*, 1997
	广肩小蜂科 Eurytomidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	褶翅小蜂科 Leucospidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	金小蜂科 Pteromalidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	肿腿蜂科 Bethylidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	青蜂科 Chrysididae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	隆背缨蜂科 Eucoilidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	环腹瘿蜂科 Figitidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	缘腹卵蜂科 Scelionidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	胡蜂科 Vespoidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	寡毛土蜂科 Sapygidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	土蜂科 Scoliidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
	臀沟土蜂科 Tiphiidae)	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Tooker and Hanks, 2000
鞘翅目 Coleoptera	芫菁科 Meloidae	成虫 Adult	花蜜、花粉 Nectar, pollen	Adams and Selander, 1979
	花萤科 Cantharidae	成虫 Adult	花蜜、花粉 Nectar, pollen	Blaauw and Isaacs, 2012
	瓢虫科 Coccinellidae	成虫和幼虫 Adult and juvenile	花蜜、花外蜜 Nectar, extrafloral nectar	Spellman *et al.*, 2006
半翅目 Heteroptera	花蝽科 Anthocoridae	成虫、若虫 Adult and juvenile	花粉 Pollen	Wong and Frank, 2013
	姬蝽科 Nabidae	成虫 Adult	花蜜 Nectar	Blaauw and Isaacs, 2012
缨翅目 Thysanoptera	纹蓟马科 Aeolothripidae	成虫、若虫 Adult and juvenile	花粉 Pollen	Trdan *et al.*, 2005

物，因而在目标害虫植物周围种植其天敌昆虫嗜食补充营养植物，可显著降低它们搜寻食物所需的时间和能量，显著提高它们的寿命和寄生能力，使天敌昆虫拥有更多的时间和能量去搜寻寄主或猎物，从而显著提高天敌昆虫的控害能力。其次，蜜粉源植物可为天敌昆虫提供生存、繁殖和越冬场所，从而为周围植物及时和足量地提供天敌昆虫资源，显著减少天敌昆虫跟随时间，在害虫为害初期就将害虫控制在较低水平。第三，蜜粉源植物也会有其特有的有害生物，也会吸引一些天敌昆虫寄生和捕食这些生物，从而间接丰富了食物网、增加了生境中的生物多样性，提高了生境的自我调控能力。但蜜粉源植物昆虫为天敌提供补充营养食物的同时，也为植食性害虫提供了补充营养食物，提高害虫的寿命和产卵能力，从而增加害虫的危害程度。

因此，我们建议，今后应围绕晚秋蜜粉源植物对优势天敌昆虫越冬成活率、早春蜜粉源植物对优势天敌控害能力的作用、不同蜜粉源植物上补充营养的天敌昆虫种类及其数量和害虫种类及其数量、不同蜜粉源植物对其上补充营养的优势天敌昆虫的控害能力影响等方面进行深入研究，趋利避害，根据目标害虫筛选出可以提高其天敌昆虫的寿命、寄生能力和雌性比，而不利于害虫提高寿命和产卵能力的蜜粉源植物及组合。同时进行早春投喂不同花蜜水对天敌昆虫控害能力影响的研究。在此基础上，在农田、森林或园林绿地生态系统中系统、科学地配置蜜粉源植物组合，增加植物功能多样性，早春及时投喂天敌昆虫以花蜜水，使天敌昆虫随时能够获得补充营养蜜粉源植物或食物，极大地提高天敌昆虫的控害能力，从而逐步降低化学农药的用量，最终实现害虫的可持续控制。

参考文献 (References)

Adams CL, Selander RB, 1979. The biology of blister beetles of the *Vittata* group of the genus *Epicauta* (Coleoptera, Meloidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist*., 162(4): 139–266.

Adedipe F, Park YL, 2010. Visual and olfactory preference of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) adults to various companion plants. *J. Asia-Pacific. Entomol*., 13(4): 319–323.

Anna KF, 2006. Evaluation of Michigan native plants to provide resources for natural enemy arthropods. Master Thesis. Michigan: Michigan State University.

Aquino MFS, Dias AM, Borges M, Moraes MCB, Laumann RA, 2012. Influence of visual cues on host-searching and learning behaviour of the egg parasitoids *Telenomus podisi* and *Trissolcus basalis*. *Entomol. Exp. Appl*., 145(2): 162–174.

Araj SE, Wratten S, Lister A, Buckley H, Ghabeish I, 2011. Searching behavior of an aphid parasitoid and its hyperparasitoid with and without floral nectar. *Biol. Control*, 57(2): 79–84.

Azzouz H, Giordanengo P, Wäckers FL, Kaiser L, 2004. Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult parasitoid *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control*, 31(3): 445–452.

Baker LR, Baker I, 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type // Jones CE, Little RJ (eds.). Handbook of Experimental Pollination Biology. New York: Van Nostrand Reinhold. 117–141.

Balzan MV, Wäckers FL, 2013. Flowers to selectively enhance the fitness of a host-feeding parasitoid: Adult feeding by *Tuta absoluta* and its parasitoid *Necremnus artynes*. *Biol. Control*, 67(1): 21–31.

Beach JP, Williams LI, Hendrix DL, Price LD, 2003. Different food sources affect the gustatory response of *Anaphes iole*, an egg parasitoid of *Lygus* spp. *J. Chem. Ecol*., 29(5): 1203–1222.

Begum M, Gurr GM, Wratten SD, Nicol HI, 2004. Flower color affects tri-trophic-level biocontrol interactions. *Biol. Control*, 30(3): 584–590.

Begum M, Gurr GM, Wratten SD, 2006. Using selective food plants to maximize biological control of vineyard pests. *J. Appl. Ecol*., 43(3): 547–554.

Belz E, KÖlliker M, Balmer O, 2013. Olfactory attractiveness of flowering plants to the parasitoid *Microplitis mediator*: potential implications for biological control. *BioControl*, 58(2): 163–173.

Berndt LA, Wratten SD, 2005. Effects of alyssum flowers on the longevity, fecundity, and sex ratio of the leafroller parasitoid *Dolichogenidea tasmanica*. *Biol. Control*, 32(1): 65–69.

Berndt LA, Wratten SD, Hassan PG, 2002. Effects of buckwheat flowers on leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoids in a New Zealand vineyard. *Agricul. Forest Entomol*., 4(1): 39–45.

Berndt LA, Wratten SD, Scarratt SL, 2006. The influence of floral resource subsidies on parasitism rates of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand vineyards. *Biol. Control*, 37(1): 50–55.

Blaauw B, Isaacs R, 2012. Larger wildflower plantings increase natural enemy density, diversity, and biological control of sentinel prey, without increasing herbivore density. *Ecol.*

Entomol., 37(5): 386–394.

Burkill IH, 1946. Flies of the family Empididae and other insect-visitors to the flowers of *Tamus communis*. *Proc. Linnean. Soc. London*, 157(2): 99–102.

Charles-Tollerup JJ, 2013. Resource provisioning as a habitat manipulation tactic to enhance the aphid parasitoid, *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae), and the plant-mediated effects of a systemic insecticide, imidacloprid. PhD Disseration. Carlifornia: University of Carlifornia Riverside.

Chittka L, Menzel R, 1992. The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *J. Comp. Physiol. A*, 171(2): 171–181.

Colley MR, Luna JM, 2000. Relative attractiveness of potential beneficial insectary plants to aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Environ. Entomol*., 29(5): 1054–1059.

Edmunds M, 1978. On the association between *Myrmarachne* spp. (Salticide) and ants. *Bull. Br. Arachnol. Soc*., 4(4): 149–160.

Ellis JA, Walter AD, Tooker JF, Ginzel MD, Reagel PF, Lacey ES, Bennett AB, Grossman EM, Hanks LM, 2005. Conservation biological control in urban landscapes: Manipulating parasitoids of bagworm (Lepidoptera: Psychidae) with flowering forbs. *Biol. Control*, 34(1): 99–107.

Feng LB, Wu S, Zhang XD, 2004. Separation and quantitative determination of carbohydrate constituents in honey. *Acta Chinese Medicine Pharmacology*, 32(3): 26–27. [冯立彬, 武生, 张晓冬, 2004. 蜂蜜中糖类成分的分离及含量测定. 中医药学报, 32(3): 26–27.]

Flanders SE, 1950. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptem. *Can. Entomol*., 82(6): 134–140.

Géneau CE, Wäckers FL, Luka H, Balmer O, 2013. Effects of extrafloral and floral nectar of *Centaurea cyanus* on the parasitoid wasp *Microplitis mediator*: olfactory attractiveness and parasitization rates. *Biol. Control*, 66(1): 16–20.

Goleva I, Zebitz CPW, 2013. Suitability of different pollen as alternative food for the predatory mite *Amblyseius swirskii* (Acari, Phytoseiidae). *Exp. Appl. Acarol*., 61(3): 259–283.

Grasswitz TR, Paine TD, 1993. Influence of physiological state and experience on the responsiveness of *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymentoptera, Aphididae) to aphid honeydew and to host plants. *J. Insect Behav*., 6(4): 511–528.

Györfi J, 1945. Beobachtungen über die Ernährung der Schlupfwespenimagos. *Erdészeti Kisérletek*, 45: 100–112.

Hagen KS, 1987, Nutritional ecology of terrestrial insect predators. //Slansky FJ, Rodriguez JG (eds.). Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates. New York: Wiley. 533–577.

Haslett JR, 1989. Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia*, 78(4): 433–442.

He JL, 1989. Biology and ecollogy of predacious Syrphide. *Journal of Shanghai Agricultural College*, 7(4): 325–331. [何继龙, 1989. 捕食性食蚜蝇的生物学和生态学. 上海农学院学报, 7(4): 325–331.]

Hickman JM, Lovei GL, Wratten SD, 1995. Pollen feeding by adults of the hoverfly *Melanostoma fasciatum* (Diptera: Syriphidae). *N. Z. J. Zool*., 22(4): 387–392.

Hoferer S, Wäckers FL, Dorn S, 2000. Measuring CO_2 respiration rates in the parasitoid *Cotesia glomerata*. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 12(1/6): 555–558.

Hogervorst PAM, Wäckers FL, Woodring J, Romeis J, 2009. Snowdrop lectin (*Galanthus nivalis agglutinin*) in aphid honeydew negatively affects survival of a honeydewconsuming parasitoid. *Agricul. Forest Entomol*., 11(2): 161–173.

Holland JM, Oaten H, Southway S, Moreby S, 2008. The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. *Biol. Control*, 47(1): 71–76.

Idris AB, Grafius E, 1997. Effects of nectar-producing plants on *Diadegma insulare* (Cresson), a biological control agent of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) //Sivapragasam A, Loke WH, Hussan AK, Lim GS (eds.). The Management of Diamondback Moth and Other Crucifer Pests. Proceedings of the 3rd International Workshop, 29 October-1 November, 1996, Kuala Lumpur, Malaysia. Kuala Lumpur: MARDI Publisher. 90–96.

Irvin NA, Hoddle MS, Castle SJ, 2007. The effect of resource provisioning and sugar composition of foods on longevity of three *Gonatocerus* spp., egg parasitoids of *Homalodisca vitripennis*. *Biol. Control*, 40(1): 69–79.

Jakubska A, Przado D, Steininger M, Aniol-kwiatkowska J, Kadej M, 2005. Why do pollinators become “sluggish”? Nectar chemical constituents from *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Appl. Ecol. Environ. Res*., 3(2): 29–38.

Jamont M, Crépellière S, Jaloux B, 2013. Effect of extrafloral nectar provisioning on the performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biol. Control*, 65(2): 271–277.

Jervis MA, Kidd NAC, 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev*., 61(4): 395–434.

Jervis MA, Kidd NAC, Fitton MG, Huddleston T, Dawah HA, 1993. Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *J. Nat. Hist*., 27(1): 67–105.

Jervis MA, Kidd NAC, Heimpel GE, 1996. Parasitoid adult feeding behaviour and biocontrol--a review. *Biocontrol News and Inform*, 17(1): 11–26.

Kehrli P, Bacher S, 2008. Differential effects of flower feeding in an insect host-parasitoid system. *Basic. Appl. Ecol*., 9(6): 709–717.

Kishimoto H, Ohira Y, Adachi I, 2013. Effect of different plant pollens on the development and oviposition of seven native phytoseiid species (Acari: Phytoseiidae) in Japan. *Appl. Entomol. Zool*., DOI 10.1007/s13355-013-0218-y.

Kopta T, Pokluda R, Psota V, 2012. Attractiveness of flowering plants for natural enemies. *Hort. Sci*., 39(2): 89–96.

Langoya LA, van Rijin PCJ, 2008. The significance of floral resources for natural control of aphids. *Proc. Neth. Entomol. Soc. Meet*., 19(1): 67–74.

Lavandero B, Wratten S, Didham R, Gurr G，2006. Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: a double-edged sward? *Basic Appl. Ecol*., 7(3): 236–243.

Leatemia JA, Laing JE, Corrigan JE, 1995. Effects of adult nutrition on longevity, fecundity and offspring sex ratio of *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Can. Entomol*., 127(2): 245–254.

Lee JC, Heimpel GE, 2005. Impact of flowering buckwheat on Lepidopteran cabbage pests and their parasitoids at two spatial scales. *Biological Control*, 34(3): 290–301.

Lee JC, Heimpel GE, 2008. Floral resources impact longevity and oviposition rate of a parasitoid in the field. *J. Anim. Ecol*., 77(3): 565–572.

Lee JC, Heimpel GH, Leibee GL, 2004. Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomol. Exp. Appl*., 111(3): 189–199.

Mitsunaga T, Shimoda T, Mukawa S, Kobori Y, Goto C, Suzuki Y, Yano E, 2012. Color and height influence the effectiveness of an artificial feeding site for a larval endoparasitoid, *Cotesia vestalis* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Jpn. Agr. Res. Q*., 46(2):161–166.

Nomikou M, Janssen A, Sabelis MW, 2003. Phytoseiid predators of whiteflies feed and reproduce on non-prey food sources. *Exp. Appl. Acarol*., 31(1-2): 15–26.

Opit GP, Roitberg B, Gillespie DR, 1997. The functional response and prey preference of *Feltiella acarisuga* (Vallot) (Diptera: Cecidomyiidae) for two of its prey: male and female two spotted spider mites, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Can. Entomol.*, 129(2): 221–227.

Ostrom PH, Colunga-Garcia M, Gage SH, 1997. Establishing pathways of energy flow for insect predators using stable isotope ratios: field and laboratory evidence. *Oecologia*, 109(1): 108–113.

Patt JM, Hamilton GC, Lashomb JH, 1997. Foraging success of parasitoid wasps on flowers: interplay of insect morphology, floral architecture and searching behavior. *Entomol. Exp. Appl*., 83(1): 21–30.

Patt JM, Wainright SC, Hamilton GC, Whittinghill D, Bosley K, Dietrick J, Lashomb JH, 2003. Assimilation of carbon and nitrogen from pollen and nectar by a predaceous larva and its effects on growth and development. *Ecol. Entomol*., 28(6): 717–728.

Lukas P, Henryk L, Christian S, Martin L, 2006. Wildflower strips to reduce lepidopteran pests in cabbage crops. Archived at http://orgprint.org/13311/.

Pollard SD, Beck MW, Dodson GN, 1995. Why do male crab spiders drink nectar? *Anim. Behav*., 49(6): 1443–1448.

Price PW, l974. Strategies for egg production. *Evolution*, 28(1): 76–84.

Rebek EJ, Sadof CS, Hanks LM, 2005. Manipulating the abundance of natural enemies in ornamental landscapes with floral resource plants. *Biol. Control*, 33(2): 203–216.

Rebek EJ, Sadof CS, Hanks LM, 2006. Influence of floral resource plants on control of an armored scale pest by parasitoid *Encarsia citrine* (Craw) (Hymenoptera: Aphelinidae). *Biol. Control*, 37(3): 320–328.

Rivero A, Casas J, 1999. Incorporating physiology into parasitoid behavioral ecology: the allocation of nutritional resources. *Research Pop. Ecol*., 41(1): 39–45.

Rousse P, Gourdon F, Roubaud M, Chiroleu F, Quilici S, 2009. Biotic and abiotic factors affecting the flight activity of *Fopius arisanus*, an egg-pupal parasitoid of fruit fly pests. *Environ. Entomol*., 38(3): 896–903.

Sadeghi H, 2008. Abundance of adult hoverflies (Diptera: Syrphidae) on different flowering plants. *Caspian. J. Env. Sci*., 6(1): 47–51.

Schmale I, Wäckers FL, Cardona C, Dorn S, 2001. Control potential of three hymenopteran parasitoid species against the bean weevil in stored beans: the effect of adult parasitoid nutrition on longevity and progeny production. *Biol. Control*, 21(2): 134–139.

Shi SS, Zang LS, Liu TX, Yuan CC, Song GZ, 2009. Host-feeding behaviors of parasitoids on hosts and implications for biological control. *Acta Entomologica Sinica*, 52(4): 424-433. [史树森, 臧连生, 刘同先, 阮长春, 孙光芝, 2009. 寄生蜂取食寄主特性及其在害虫生物防治中的作用. 昆虫学报, 52(4): 424-433.]

Siekmann G, Tenhumberg B, Keller MA, 2004. The sweet tooth of adult parasitoid *Cotesia rubecula*: Ignoring hosts for nectar? *J. Insect Behav*., 17(4): 459–476.

Sivinski J, Aluja M, Holler T, 2006. Food sources for adult *Diachasmimorpha longicaudata*, a parasitoid of tephritid fruit flies: effects on longevity and fecundity. *Entomol. Exp. Appl.*, 118(3): 193–202.

Smith RB, Mommsen TP, 1984. Pollen feeding in an orb-weaving spider. *Science*, 226(4680): 1330–1332.

Spellman B, Brown MW, Mathews CR, 2006. Effect of floral and

extrafloral resources on predation of *Aphis spiraecola* by *Harmonia axyridis* on apple. *BioControl*, 51(6): 715–724.

Stapel JO, Cortesero AM, De Moraes CM, Tumlinson JH, Lewis WJ，1997. Extrafloral nectar, honeydew, and sucrose effects on searching behavior and efficiency of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in cotton. *Environ. Entomol.*, 26(3): 617–623 .

Stelzl M, 1991. Investigations on food of Neuroptera adults (Neuropteroidae, Insecta) in Central Europe, with a short discussion of their role as natural enemies of insect pests. *Journal of Applied Entomology*, 111(1/5): 469–477.

Sun YH, Zhi JR, Li JZ, Yuan CM, 2009. The role of pollen in the effect of *Amblyseius cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) on the control of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) . *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 28(3): 260–263. [孙月华, 郅军锐, 李景柱, 袁成明 , 2009. 花粉在胡瓜钝绥螨控制西花蓟马中的作用. 山地农业生物学报, 28(3): 260–263.]

Takasu K, Lewis WJ, 1995. Importance of adult food sources to host searching of the larval parasitoid *Microplitis croceipes*. *Biol. Control*, 5(1): 25–30.

Taylor RM, 2004. Plant nectar contributes to the survival, activity, growth and fecundity of the nectarfeeding wandering spider *Cheiracanthium inclusum* (Hentz) (Araneae: Miturgidae). PhD Dissertation, Columbus, The Ohio State University.

Thompson SN, 1999. Nutrition and culture of entomophagous insects. *Annu. Rev. Entomol*., 44: 561–592.

Thorpe WH, Caudle HB, 1938. A study of the olfactory responses of insect parasites to the food plant of their host. *Parasitology*, 30(4): 523–528.

Tooker JF, Hanks LM, 2000. Flowering plant host of adult Hymenoptera parasitoids of central Illinois. *Ann. Entomol. Soc. Am*., 93(3): 580–588.

Trdan S, Andjus L, Raspudić E, Kač M, 2005. Distribution of *Aeolothrips intermedius* Bagnall (Thysanoptera: Aeolothripidae) and its potential prey Thysanoptera species on different cultivated host plants. *J. Pest. Sci*., 78(4): 217–226.

van Rijn CJP, Kooijman J, Wäckers FL, 2006. The impact of floral resources on syrphid performance and cabbage aphid biological control. *IOBC/wprs Bulletin*, 29(6): 149–152.

van Rijn CJP, Tanigoshi LK, 1999a. The contribution of extrafloral nectar to survival and reprodution of the predatory mite *Iphiseius degenerans* on *Ricinus communis*. *Exp. Appl. Acarol*., 23(4): 281–296.

van Rijn CJP, Tanigoshi LK, 1999b. Pollen as food for the predatory mites *Iphiseius degenerans* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae): dietary range and life history. *Exp. Appl. Acarol*., 23(10): 785–802.

Vandekerkhove B, Patrick De C, 2010. Pollen as an alternative or supplementary food for the mirid predator *Macrolophus pygmaeus*. *Biol. Control*, 53(2): 238–242.

Vattala HD, Wratten SD, Phillips CB, Wäckers FL, 2006. The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biol. Control*, 39(2): 179–185.

Wäckers FL, 2004. Assessing the suitablility of flowering herbs as parasitoid food source: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biol. Control*, 29(3): 307–314.

Wäckers FL, 1994. The effect of food deprivation on the innate visual and olfactory preferences in the parasitoid *Cotesia rubecula*. *J. Insect Physiol*., 40(8): 641–649.

Wäckers FL, 1999. Gustatory response by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata* to a range of nectar and honeydew sugars. *J. Chem. Ecol*., 25(12): 2863–2877.

Wäckers FL, 2005. Suitability of (extra-) floral nectar, pollen and honeydew as insect food sources // Wäckers FL, van Rijn PCJ, Bruin J (eds.). Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and Its Applications. Cambridge: Cambridge University Press. 17–74.

Wäckers FL, van Rijn PCJ, Heimpel GE, 2008. Honeydew as a food source for natural enemies: making the best of a bad meal? *Biol. Control*, 45(2): 176–184.

Winkler K, Wäckers FL, Bukovinszkine KG, van Lenteren J, 2006. Sugar resources are vital for *Diadegma semiclausum* fecundity under field conditions. *Basic Appl. Ecol*., 7(2): 133–140.

Winkler K, Wäckers FL, Kaufman LV, Larraz V, van Lenterena JC, 2009. Nectar exploitation by herbivores and their parasitoids is a function of flower species and relative humidity. *Biol. Control*, 50(3): 299–306.

Wong SK, Frank SD, 2013. Pollen increases fitness and abundance of *Orius insidiosus* Say (Heteroptera: Anthocoridae) on banker plants. *Biol. Control*, 64(1): 45–50.

Wratten SD, Lavandero BI, Tylianakis J, 2003. Effects of flowers on parasitoid longevity and fecundity. *NZ Plant Prot*., 56: 239–245.

Yan LL, Yang XF, 2005. The chemical composition and pharmacological action of honey. *Special Economic Animal and Plant*, (2): 40-42. [闫玲玲, 杨秀芬, 2005. 蜂蜜的化学组成及其药理作用. 特种经济动植物, (2): 40–42.]

Yang CJ, Hua HX, 2010. Rice Planthopper Prevention Atlas. Beijing: Science Press 42–43. [杨长举, 华红霞, 2010. 稻飞虱防治图册. 北京: 科学出版社. 42–43.]