



文超, 马涛, 王偲, 梁仕萍, 朱映, 温俊宝, 温秀军. 视觉信号在昆虫检测植物寄主中的作用 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (3): 607–614.

视觉信号在昆虫检测植物寄主中的作用

文超¹, 马涛¹, 王偲¹, 梁仕萍¹, 朱映¹, 温俊宝², 温秀军^{1*}

(1. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642; 2. 北京林业大学林学院, 北京 100083)

摘要: 植物为数十万种昆虫提供各种资源, 如食物、交配、产卵和躲避天敌的场所。目前对昆虫检测植物寄主的研究主要关注昆虫嗅觉系统和植物寄主挥发物之间的相互作用, 对昆虫视觉系统发挥的作用关注较少。近年来, 对昆虫视觉器官、光行为反应及分子生物学的研究表明, 昆虫具有优异的视觉能力, 能够辨别植物寄主的颜色、大小和轮廓, 应该将视觉纳入昆虫检测植物寄主的研究中。昆虫能够利用视觉信号准确检测寄主, 远距离时, 主要依靠植物寄主轮廓检测寄主, 近距离时, 寄主的大小、颜色和形状发挥重要作用。利用昆虫视觉识别寄主的专一性研制诱捕装置, 可为害虫的监测和防治提供一定的理论基础。

关键词: 昆虫; 视觉; 植物寄主; 检测; 光学信号

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 03-607-08

The role of visual signals in insect detection of plant hosts

WEN Chao¹, MA Tao¹, WANG Cai¹, LIANG Shi-Ping¹, ZHU Ying¹, WEN Jun-Bao², WEN Xiu-Jun^{1*}

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: There are hundreds of thousands of insect species for which plants provide a variety of resources such as adult food, mating encounter sites, ovipositional sites, shelter from harmful biotic agents. At present, the research on insect detection plant hosts is mainly concentrated on the interaction of insect olfactory systems and plant host volatiles, while the role of vision systems in insect interactions with host plants has been relatively received little attention. Recent studies on insect visual organs, photobehavioral responses and molecular biology have shown that insects have excellent visual ability to discriminate the color, size, and outline of plant hosts, and visual cues always should be considered into the studies of host finding. Insects can use visual signals to accurately detect hosts, when insects are detecting plant hosts in a long distance, mainly rely on the outline of the host; at close range, the size, color and shape of the host play an important role. Using the specificity visual recognition of insect to host plant could provide a theoretical basis for the monitor and control of pests, such as developing species-specific traps.

Key words: Insect; vision; plant host; detection; optical signal

昆虫与植物的长期进化过程中, 两者之间的相互作用一直是生态学研究的重要问题, 植食性

昆虫与寄主发生交互作用之前, 必须先找到寄主 (Heil, 2015)。因此, 定位一个合适的植物寄主是

基金项目: 广东省林业科技创新项目 (2019KJCX016)

作者简介: 文超, 男, 1994年生, 汉族, 贵州遵义人, 博士, 主要从事有害生物防治研究

* 通讯作者 Author for correspondence: 温秀军, 博士, 教授, 主要研究方向为昆虫化学生态, E-mail: wenxiujun@scau.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-04-10; 接受日期 Accepted: 2019-05-28

任何一种昆虫和植物发生相互作用前最重要的一步。多年来,昆虫与植物之间的关系主要以化学生态学为主,即植物挥发性物质与昆虫嗅觉器官之间的关系 (Reeves, 2011)。由于受到研究方法和仪器设备的限制,一直认为昆虫的视觉较差,无法通过视觉辨别植物。但是近年来对昆虫复眼结构、行为反应及分子生物学的研究表明,昆虫具备通过视觉信号检测植物寄主的能力 (Briscoe and Chittka, 2001)。昆虫与植物之间的关系非常复杂,在昆虫检测植物寄主机制的研究中,化学信号比视觉信号受到更多的关注,昆虫视觉发挥的作用常被忽视,化学生态学的研究占主导地位。近年来许多研究表明,在昆虫检测植物的过程中,视觉信号比嗅觉信号更重要,或至少是视觉和嗅觉协同发挥作用 (Harris *et al.*, 2011; Vaishampayan *et al.*, 2011)。因此,本文认为应该将昆虫的视觉纳入检测植物的研究中,因为任何一项单一的研究方法都可能会低估昆虫在检测植物过程中掌握的信息量。

1 昆虫与植物进化关系

古植物学和分子生物学的证据表明,现代植物主要群体进化起源过程如下:蕨类植物在泥盆纪时期出现,到石炭纪和二叠纪时期占主导地位,至今种类仍然很丰富。种子植物在石炭纪时期出现,在侏罗纪时期非常丰富;被子植物在白垩纪早期出现,并在今天继续占主导地位 (Doyle, 2012)。现代昆虫主要群体的进化起源研究表明,石炭纪中出现了直翅目昆虫;二叠纪出现半翅目、鞘翅目和膜翅目昆虫;三叠纪出现双翅目昆虫;白垩纪出现鳞翅目昆虫 (阎锡海等, 2003)。昆虫与植物之间的进化存在着两种观点相反的假说:“协同进化”假说和“顺序进化”假说。Ehrlich 和 Raven (1964) 根据对粉蝶科昆虫与十字花科植物关系,首次提出“协同进化”假说,该假说认为昆虫和寄主植物是共同进化的,两者相互影响,特定植物分类单元的上升会伴随着昆虫分类单元的同时上升,植物类群与昆虫类群有着古老联系,古老的昆虫类群往往无法取食利用新的植物类群。王琛柱和钦俊德 (2007) 深入研究了棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和烟青虫 *Helicoverpa assulta* 与植物寄主和天敌三者的关系,证实了协同进化假说。然而,Jermy (1976) 提出的“顺序进化”假

说则认为昆虫是跟随植物而进化的,昆虫对植物进化的影响不大,植物的进化主要受到其他因素的影响,如植物间的资源竞争、脊椎动物取食和环境的胁迫等。“协同进化”假说突出植物寄主对昆虫的防御作用,而“顺序进化”重视昆虫对植物的感受与识别。

2 昆虫视觉

2.1 昆虫的视觉器官

昆虫视觉器官主要为复眼和单眼。复眼是昆虫最主要的视觉器官,多为完全变态昆虫成虫和半变态若虫具有,长翅目昆虫的幼虫是唯一具有复眼结构的幼虫 (Paulus, 2000)。昆虫的复眼由小眼构成,小眼通常由角膜、晶锥、感杆束以及色素细胞等组成。根据昆虫复眼结构的差异,将复眼分为了并列像眼 (Apposition eye) 和重叠像眼 (Superposition eye) (蒋月丽, 2016)。并列像眼的视杆只能接受单个小眼的光线,不能感受到低强度的光照,多为日出性昆虫具有。重叠像眼的视杆能够接受多个邻接小眼的光线,对低强度的光照较敏感,通常存在于夜行性昆虫中 (文超等, 2019)。日行性昆虫复眼具有良好的聚焦能力,而夜行性昆虫复眼的聚焦能力较弱。Jia 和 Liang 等 (2017) 应用悬滴法和曲率半径法测定了夜行性昆虫毛蠓 *Clogmia albipunctata* 的焦距,研究表明毛蠓复眼具有较低的聚焦比数,其空间分辨率较差。复眼结构决定了昆虫的视觉能力,复眼提供的视觉能力有利于昆虫对寄主植物的轮廓、颜色和大小判断 (Prokopy, 2003; Moericke *et al.*, 2011)。

昆虫单眼分为背单眼和侧单眼 (刘红霞和彩万志, 2007)。背单眼 (Dorsal ocelli) 通常为昆虫成虫和半变态类若虫具有,位于复眼两侧,不同昆虫的数量和结构差异较大,常作为昆虫分类的依据 (Tan and Hua, 2009)。昆虫背单眼由外向内依次为角膜、角膜细胞、晶体和视网膜细胞,能够感受强度较低的光,具有辅助昆虫复眼进行视觉判断的功能。侧单眼 (Stemmata) 是完全变态昆虫的幼虫独有的视觉器官,由外向内依次为角膜、晶体、视网膜细胞和色素细胞,与复眼一样,昆虫的侧单眼可以感知寄主植物的颜色、形状和大小 (Gilbert, 1994)。

2.2 昆虫视觉能力

对昆虫复眼电生理、行为和分子生物学的研究均表明昆虫具有良好的色视觉能力, 昆虫可能通过视觉信号寻找植物寄主。Jiang 等 (2015) 对铜绿丽金龟 *Anomala corpulenta* 复眼视网膜电位的研究表明, 铜绿丽金龟对近紫外光 (400 nm)、黄绿光 (498 ~ 562 nm) 和蓝光 (460 nm) 较敏感。魏国树等 (2002) 运用视网膜电位技术测定了棉铃虫成虫复眼对光刺激的电生理反应, 表明棉铃虫对近紫外光 400 nm、蓝光 483 nm 和黄绿光 562 nm 的电生理响应较明显。昆虫复眼的视网膜电位技术已经在鞘翅目、膜翅目和鳞翅目等多个目昆虫中应用 (Kirchner *et al.*, 2005)。

昆虫对不同波长光源具有选择偏好性。例如, Jeon 等 (2012) 研究发现蓝光是对米象 *Sitophilus oryzae* 成虫最有吸引力的波长, 其次是绿光、红光、紫外光和红外光。在野外测试红裸须摇蚊 *Prosilocerus akamusi* 成虫对发射白光、绿光、红光、蓝光、琥珀光和紫外光的 LED 灯的趋性, 研究发现紫外光对红裸须摇蚊的吸引能力最强, 其次是绿光、白光、蓝光、黄光和红光 (Hirabayashi and Ogawa, 2016)。Wen 等 (2018) 在室内外对沟眶象 *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* 和其近缘种臭椿沟眶象 *E. brandt* 光行为反应的研究表明, 两种象甲均对波长为 405 nm 的紫光最敏感。

昆虫感受光的本质是视觉色素吸收光子, 将吸收的光学信号转化为电信号后在昆虫体内传导。视觉色素分子包含视蛋白, 是 G 蛋白的偶联受体, 含有 7 个跨膜结构域和发色团, 结构通常为 11-顺式视黄醛 (文超等, 2019)。昆虫视蛋白根据色素的光谱峰分为 3 个进化枝, 即紫外线敏感、蓝光敏感和长波长敏感蛋白质 (Briscoe and Chittka, 2001)。Liu 等 (2018) 运用荧光定量 PCR 和蛋白质印迹法对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 视蛋白基因的表达研究发现, 甜菜夜蛾存在 3 种视蛋白基因, 通过 RNA 干扰敲除其中的一个视蛋白基因后, 其他两个视蛋白基因的表达增强, 并且改变了甜菜夜蛾的光行为反应。

3 植物光学信号

3.1 植物个体的光学信号

昆虫能够识别植物个体的多种视觉特征, 主要包括光谱特性、大小和轮廓。在自然光的照射

下, 植物叶片的反射光谱曲线非常相似 (Schoonhoven, 2005)。这种相似性是由于维管植物中的叶绿素吸收绿色光, 而叶绿素的反射光谱变化较小。但由于植物叶片的其他色素如胡萝卜素、叶黄素和花青素的存在, 导致植物叶片反射的光谱可能变化很大。植物衰弱后产生大量的胡萝卜素或叶黄素, 叶片变为黄色至红色 (Mooney and Gulmon, 1982; 吴春燕和王雪峰, 2014)。

叶片表面反射光的强度受到叶片蜡质层厚度、短柔毛及入射光角度等因素的影响。叶片蜡质层越厚、短柔毛越多或入射光角度趋向于垂直都会导致反射的短波光比例增加, 饱和度降低, 从而产生白色外观 (对人类), 这使得昆虫难以检测到植物寄主, 例如, 沙丘上的植物通过腺体分泌液体吸附沙粒而使叶片看起来是白色, 从而避免被昆虫取食 (Levyadun, 2007)。

植物的大小和轮廓在物种间的变化远远大于叶片反射光谱的变化。即使对于同一种植物, 在不同的生长发育阶段, 其大小和轮廓存在很大不同。昆虫能够根据植物的大小和形状辨别植物寄主。同样, 不同发育阶段的植物叶片、芽、苞片、花朵、种子、果实等结构的光谱反射特性不同, 昆虫可以通过视觉识别植物不同的结构。例如, 云杉不同发育时期的球花反射光谱差异很大, 云杉球果小卷蛾 *Cydia strobilella* 可以通过球花的颜色辨别不同生理状态的球花 (Jakobsson *et al.*, 2017)。

3.2 植物群落的视觉信号

在昆虫定位植物寄主的过程中, 植物群落结构特征与单个植物的形态特征同样重要。森林斑块的大小、林缘与周围环境之间的对比度, 森林内寄主的密度、分散模式以及植物群落的景观都可能对昆虫定位植物寄主产生影响 (Rausher, 1981; Smith, 2010)。植物群落结构组成对昆虫的取食行为也有较大的影响。例如 Bach (1981) 评估了不同作物构成的栖息地对黄瓜条叶甲 *Acalymma vittata* 丰富度的影响, 栖息地的群落结构强烈影响黄瓜条叶甲的取食偏好。

为了研究昆虫的视觉环境, 可以使用较多的技术来量化植物群落中的自然光源或植物寄主表面反射光的能量和光谱, 对研究昆虫通过视觉功能识别寄主具有重要意义。野外便携式光度计和光谱仪能够直接测量光谱和光照强度。同样, 可以使用选择性滤波器研究植物寄主反射光对昆虫

的行为响应 (刘东蔚等, 2014; 刘畅等, 2016)。在复杂的森林或农田生态系统中, 自然光的波动较大, 使用分光光度计、光谱仪、滤波器等方法测定自然环境中的光谱特性并非绝对准确, 但可以对视觉信号的特征进行相对估计。

4 昆虫检测植物寄主

已经证明昆虫常利用天体发射的偏振光进行定向和导航。昆虫复眼电生理研究表明, 一些昆虫复眼的背部边缘区域有许多对偏振光敏感的感受器 (Schwind, 1983; 文超等, 2019)。同样, 昆虫的背单眼也能感受到天体发射的偏振光 (Fent and Wehner, 1985; Schwarz *et al.*, 2011)。昆虫相对于天体以恒定的速率移动, 天体为昆虫提供了最稳定的定向信号 (Wehner, 2003), 例如, 非洲粪金龟 *Scarabaeus zambesianus*, 溪岸蠼螋 *Labidura riparia* 和夜间中美洲汗蜂 *Megalopta genalis* 均会利用天体进行定向 (Ugolini and Chiussi, 1996; Dacke *et al.*, 2003; Hironaka *et al.*, 2008)。

对于森林冠层中活动的昆虫来讲, 天体不可能常常清晰可见, 地面目标物更适合作为定向和导航的信号。昆虫主要基于目标物轮廓确定远处的植物, 其中昆虫远距离感知植物的颜色特性和图案细节可能性比较小, 尤其是昆虫朝向太阳运动的昆虫, 因为除了相当近的范围之外, 昆虫复眼缺乏相应的视觉灵敏度 (Prokopy, 1983)。在定位植物寄主的过程中, 昆虫使用地面目标物, 如寄主或其他物体 (如石头) 轮廓作为参照, 以确定飞行的速度和方向 (Kennedy, 2010)。相对于较小的植物, 大多数昆虫更容易检测到远处的大型植物, 这导致植物群落结构中, 相对突出的植物 (乔木, 而不是草本植物) 往往会积累更多的昆虫 (Prokopy, 2003)。

4.1 昆虫远距离检测植物寄主

昆虫能够远距离识别寄主, 例如榆紫叶甲 *Ambrostoma quadriimpressum* 成虫的选择和非选择试验的野外研究中, 寄主植物和纸柱 (不含挥发物) 吸引了相同数量的甲虫。同时, 如果视野范围内有一个直立的目标物, 甲虫将会朝向其运动, 否则甲虫将会随机运动, 直到看见直立的目标物, 这表明该甲虫检测寄主由视觉信号引导, 而不是化学信号 (Sun and Bao, 2016)。同样, 温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 可以利用视觉远距离识

别寄主和非寄主植物, 而嗅觉信号发挥次要作用 (Vaishampayan *et al.*, 2011)。

高速飞行的有翅昆虫远距离定位植物寄主类似于人类在高速汽车上对道路旁树木的感知, 主要依靠轮廓识别不同的植物寄主。尽管人类和昆虫的视觉器官在形态结构和生理功能上存在差异, 但对于面临类似的视觉信号, 视觉系统可能具有相似的作用 (Chapman, 1998; 郑胜男, 2013; 蒋月丽等, 2016)。将人类视觉与昆虫视觉类比, 模拟昆虫对单株植物的视觉感知, 但是植物生长的环境十分复杂, 这种模拟可能是非常简单的。

4.2 昆虫近距离检测植物寄主

靠近植物寄主后, 昆虫可以检测到植物更精确的物理视觉刺激, 如叶片颜色和饱和度、寄主大小及长势等 (Egusa *et al.*, 2006; Ramírez *et al.*, 2008)。通过研究不同波长单色光的响应, 证明了多种昆虫可以独立于光照强度区分不同波长的光, 如白背飞虱 *Sogatella furcifera*、锈赤扁谷盗 *Cryptolestes ferrugineus* 和沟眶象等 (邵英等, 2013; 王争艳等, 2016; 文超等, 2018)。研究室内模拟植物寄主反射光对昆虫行为的影响, 发现最接近寄主反射光谱的光能够强烈吸引昆虫 (Prokopy and Boller, 1971; Chen *et al.*, 2013)。

对同翅目昆虫的寄主选择行为研究发现, 蚜虫可以基于反射光的饱和度差异来实现对寄主和非寄主植物之间或植物不同部位之间区分 (Kennedy, 2010; Mound, 2011), 如桃粉大尾蚜 *Hyalopterus pruni* 在寻找芦苇属植物作为寄主的过程中, 通过视觉系统区分饱和与不饱和色调的芦苇叶片, 以饱和色调芦苇叶片为寄主的蚜虫不会被不饱和的黄色叶片所吸引, 同时蚜虫能够通过叶片色调饱和度区分寄主和非寄主植物 (Moericke, 1969)。当寄主进入视野后, 昆虫可以感知到寄主的相对大小 (根据角度测量尺寸), 但是它们不能感知物体的绝对大小 (Saxena and Khattar, 1977; Tang *et al.*, 2013), 因为昆虫不具备通过改变复眼焦距来评估与寄主植物间距离的能力, 但是可以通过“比较”行为评估到寄主的距离 (Wallace, 1959; Prokopy, 2003)。

昆虫同样会基于植物大小或长势近距离检测潜在的寄主植物, 包括了达摩凤蝶 *Papilio demoleus* 幼虫, 蟋蟀 *Nemobius sylvestris* 和 中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 成虫 (Campan and Gautier, 1975; Schonherr, 1977; Saxena and Khattar, 1977),

这些昆虫均选择了森林中较高的植物作为寄主。植物叶片冠层结构的差异可能是影响昆虫近距离选择寄主的一个附加因素,例如,植物冠层结构会刺激苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella* 和地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 选择寄主 (Moericke, 1969; Moericke *et al.*, 2011)。

昆虫近距离检测植物受到背景颜色的强烈影响,不同背景会影响环境的色彩对比度和光照强度,对昆虫具有不同的刺激。在对管尾燕尾蝶 *Battus philenor* 检测植物寄主马兜铃 *Aristolochia reticulata* 的过程发现,雌虫通过视觉检测没有被其他植被包围的寄主植物,并在这类植物上产卵,而不是在与其他植物混作的马兜铃上产卵 (Raushe, 1981)。同样地,甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 和甘蓝粉虱 *Aleyrodes brassicae* 偏向于在裸地上寄主植物上产卵,而不是杂草包围的植物寄主 (Smith, 2010)。

4.3 昆虫冠层内检测植物寄主

昆虫到达植物群落冠层后,面临对不同寄主的选择。寄主形状、反射光的强度和颜色对比等对检测冠层内植物同样十分重要。苹果实蝇在冠层中搜索寄主的过程说明昆虫具备在冠层识别寄主的能力。补充营养时,苹果实蝇基于寄主果实的形状和大小检测寄主,产卵时主要基于叶片的色调检测合适的产卵场所 (Boller and Prokopy, 1976)。

昆虫对叶片边缘的感知比叶片中心更强,因为叶片边缘与背景的对亮度较大,昆虫对叶片与背景的对亮度差异比较敏感 (Wehner, 2003)。土壤和植被之间的颜色对比很明显,理论上昆虫识别叶片和土壤需要一个检测波长 580 nm 以上的光感受器,这类光感受器已经在一些鳞翅目昆虫中发现 (Bernard, 1979)。昆虫为了增强对地面图案运动的检测能力,复眼腹侧部分小眼特化为对长波光 (大于 500 nm) 非常敏感,而对短波光 (小于 500 nm) 不敏感 (Kennedy, 2010)。因此,在冠层内检测植物寄主的过程中,色彩对比可能在有植被与没有植被地面的距离检测中起到刺激作用。

5 结论与展望

本文阐述了昆虫视觉能力,植物反射光的特征以及昆虫如何利用视觉信号检测植物寄主。对

昆虫复眼结构、视网膜电位和分子生物学的研究表明昆虫拥有优异的视觉能力。昆虫吸收光子后,从视网膜电位产生到行为反应的过程还是未知的,这个过程是如何发生以及发生的位置值得深入研究。

昆虫定位植物寄主的过程中,除了植物的嗅觉刺激外,昆虫能够利用视觉检测远处的寄主或非寄主植物,主要基于寄主植物的总体轮廓,昆虫不能在较远的距离感知植物的色调或形状等细节。当昆虫接近植物到几米或更近的距离时,植物光谱特性 (形状、大小和饱和度) 成为检测植物的主要信号。当昆虫进入冠层后,植物寄主与背景组成 (土壤或灌木植被) 在昆虫检测寄主和非寄主植物中发挥重要的作用。

目前,灯光诱杀技术已成为害虫综合管理重要的一部分 (Katsuki *et al.*, 2012)。灯光防治害虫不仅没有化学防治方法所带来的环境问题,并且有利于延缓害虫抗药性 (边磊等, 2012)。与昆虫性信息素相比,灯光诱捕器被证明具有更大的价值,因为灯光诱捕器可以吸引两性的昆虫。目前市场上作为灯光诱杀技术的光源主要是黑光灯和频振式杀虫灯,这两种光源均是广谱性光源,虽然可以诱捕到目标昆虫,但也会杀死大量的昆虫天敌或中性昆虫,对生态环境稳定性和生物多样性造成一定影响。研究昆虫视觉能力,对害虫的监测和防控也具有重要意义,目前广泛使用含有昆虫性信息素或植物源引诱剂的诱捕器如何借助视觉感知特性进一步提高效果和专一性等,例如,将 LED 灯与聚集信息素结合使用后,显著提高了聚集信息素对赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 的标记回捕率 (Duehl *et al.*, 2011)。因此,基于昆虫视觉特性研发高效、特异性强和环境友好的光源诱捕器也有重要的应用价值。

参考文献 (References)

- Bach CE. Host plant growth form and diversity: Effects on abundance and feeding preference of a specialist herbivore, *Acalymma vittata* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Oecologia*, 1981, 50 (3): 370–375.
- Bernard GD. Red-absorbing visual pigment of butterflies [J]. *Science*, 1979, 203 (4385): 1125–1127.
- Bian L, Sun XL, Gao Y, *et al.* Research on the light tropism of insects and the progress in application [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2012, 49 (6): 1677–1686. [边磊, 孙晓玲, 高宇, 等. 昆虫光趋性机理及其应用进展 [J]. 应用昆虫学报,

- 2012, 49 (6): 1677–1686]
- Boller EF, Prokopy RJ. Bionomics and management of Rhagoletis [J]. *Annual Review of Entomology*, 1976, 21 (3): 223–246.
- Briscoe AD, Chittka L. The evolution of color vision in insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 2001, 46 (1): 471–510.
- Campan R, Gautier JY. Orientation of the cricket (BOSC) towards forest-trees. Daily variations and ontogenetic development [J]. *Animal Behaviour*, 1975, 23 (3): 640–649.
- Chapman RF. The Insects: Structure and Function [M]. New York: Academic Press, 1998: 132–141.
- Chen Y, Luo CW, Kuang RP, et al. Phototactic behavior of the armand pine bark weevil, *Pissodes punctatus* [J]. *Journal of Insect Science*, 2013, 13 (1): 1–10.
- Dacke M, Nilsson DE, Scholtz CH, et al. Animal behaviour: Insect orientation to polarized moonlight [J]. *Nature*, 2003, 424 (6944): 33.
- Doyle JA. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms [J]. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2012, 40 (1): 301–326.
- Duehl AJ, Cohnstaedt LW, Arbogast RT, et al. Evaluating light attraction to increase trap efficiency for *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2011, 104 (4): 1430.
- Egusa S, Nishida T, Fujisaki K, et al. Spatio-temporal abundance of flushing leaves shapes host selection in the willow leaf beetle, *Plagiodera versicolora* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2006, 120 (3): 229–237.
- Ehrlich PR, Raven PH. Butterflies and plants: A study in coevolution [J]. *Evolution*, 1964, 18 (4): 586–608.
- Fent K, Wehner R. Ocelli: A celestial compass in the desert ant cataglyphis [J]. *Science*, 1985, 228 (4696): 192–194.
- Gilbert C. Form and function of stemmata in larvae of holometabolous insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 1994, 39 (1): 323–349.
- Harris MO, Rose S, Malsch P. The role of vision in the host plant – finding behaviour of the Hessian fly [J]. *Physiological Entomology*, 2010, 18 (1): 31–42.
- Heil M. Extrafloral nectar at the plant – insect interface: A spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs [J]. *Annual Review of Entomology*, 2015, 60 (1): 213–232.
- Hirabayashi K, Ogawa K. Field study on capturing midges, *Prosilocerus akamusi* (Diptera: Chironomidae), by artificial wingbeat sounds in a hyper-eutrophic lake [J]. *Medical Entomology and Zoology*, 2016, 51 (4): 235–242.
- Hironaka M, Inadomi K, Nomakuchi S, et al. Canopy compass in nocturnal homing of the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae) [J]. *Naturwissenschaften*, 2008, 95 (4): 343–346.
- Jakobsson J, Henze MJ, Svensson GP. Visual cues of oviposition sites and spectral sensitivity of *Cydia strobilella* L [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2017, 101 (3): 161–168.
- Jeon JH, Oh MS, Cho KS, et al. Phototactic response of the rice weevil, *Sitophilus oryzae* Linnaeus (Coleoptera: Curculionidae), to light – emitting diodes [J]. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 2012, 55 (1): 35–39.
- Jermey T. Insect-host-plant relationship-co-evolution or sequential evolution? [J]. *Symposia Biologica Hungarica*, 1976, 16 (1): 109–113.
- Jia LP, Liang AP. An apposition compound eye adapted for nocturnal vision in the moth midge *Clogmia albipunctata* (Williston) (Diptera: Psychodidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2017, 98 (3): 188–198.
- Jiang YL, Duan Y, Li T, et al. Progress in research of compound eyes morphological structure and photosensitive mechanism in insects [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2016, 38 (5): 1038–1043. [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]. 环境昆虫学报, 2016, 38 (5): 1038–1043]
- Jiang YL, Guo YY, Wu YQ, et al. Spectral sensitivity of the compound eyes of *Anomala corpulenta* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeoidea) [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015, 14 (4): 706–713.
- Katsuki M, Omae Y, Okada K, et al. Ultraviolet light – emitting diode (UV LED) trap the west Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae) [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2012, 47 (3): 285–290.
- Kennedy JS. Host finding by aphids in the field. III. Visual attraction [J]. *Annals of Applied Biology*, 2010, 49 (1): 1–21.
- Kirchner SM, Doring TF, Saucke H. Evidence for trichromacy in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2005, 51 (11): 1255–1260.
- LevYadun, Simcha. Defensive functions of white coloration in coastal and dune plants [J]. *Israel Journal of Plant Sciences*, 2007, 54 (4): 317–325.
- Liu C, Sun PS, Liu SR. A review of plant spectral reflectance response to water physiological changes [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40 (1): 80–91. [刘畅, 孙鹏森, 刘世荣. 植物反射光谱对水分生理变化响应的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2016, 40 (1): 80–91]
- Liu DW, Sun B, Chen Y, et al. An analysis of the hyperspectral characteristics in multiple kinds of garden color plants in Shenzhen City [J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Science Edition), 2014, 38 (2): 111–116. [刘东蔚, 孙冰, 陈勇, 等. 深圳市 10 种彩叶植物高光谱特征分析 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2014, 38 (2): 111–116]
- Liu HX, Cai WZ. The structure and function of simple eyes of insects [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2007, 44 (4): 603–607. [刘红霞, 彩万志. 昆虫单眼的结构和功能 [J]. 应用昆虫学报, 2007, 44 (4): 603–607]
- Liu YJ, Yan S, Shen ZJ, et al. The expression of three opsin genes and phototactic behavior of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae): Evidence for visual function of opsin in phototaxis [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2018, 96 (1):

- 27–35.
- Moericke VR. Hostplant specific behaviour by *Hyalopterus pruni* (Aphididae) [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1969, 12 (5): 524–534.
- Moericke VR, Prokopy RJ, Berlocher S, et al. Visual stimuli eliciting attraction of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) flies to trees [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2011, 18 (4): 497–507.
- Mooney HA, Gulmon SL. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory [J]. *Bioscience*, 1982, 32 (3): 198–206.
- Mound LA. Studies on the olfaction and colour sensitivity of *Bemisia tabaci* (Genn.) (Homoptera, Aleyrodidae) [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2011, 5 (2): 99–104.
- Paulus HF. Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: A new attempt using photoreceptor structure [J]. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2000, 38 (3): 189–208.
- Prokopy RJ, Boller EF. Response of European cherry fruit flies to colored rectangles [J]. *Journal of Economic Entomology*, 1971, 64 (6): 1444–1447.
- Prokopy RJ, Collier RH, Finch S. Leaf color used by cabbage root flies to distinguish among host plants [J]. *Science*, 1983, 221 (4606): 190–192.
- Prokopy RJ, Owens ED. Visual detection of plants by herbivorous insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 2003, 28 (1): 337–364.
- Ramírez CC, Lavandero B, Archetti M. Coevolution and the adaptive value of autumn tree colours: Colour preference and growth rates of a southern beech aphid [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2008, 21 (1): 49–56.
- Rausher MD. The effect of native vegetation on the susceptibility of *Aristolochia reticulata* (Aristolochiaceae) to herbivore attacks [J]. *Ecology*, 1981, 62 (5): 1187–1195.
- Reeves JL. Vision should not be overlooked as an important sensory modality for finding host plants [J]. *Environmental Entomology*, 2011, 40 (4): 855–863.
- Shao Y, Cheng JJ, Liu F. Research on phototaxis in *Sogatella furcifera* and its natural enemy, *Cyrtorhinus lividipennis* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2013, 50 (3): 700–705. [邵英, 程建军, 刘芳. 白背飞虱及其天敌黑肩绿盲蝽的趋光性研究 [J]. 应用昆虫学报, 2013, 50 (3): 700–705]
- Saxena KN, Khattar P. Orientation of *Papilio demoleus* larvae in relation to size, distance, and combination pattern of visual stimuli [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1977, 23 (11): 1421–1428.
- Schönherr J. Importance of visual stimuli in the host selection behavior of bark beetles (*Dendroctonus ponderosae* and *Ips montanus*) [J]. *Comportement Des Insectes et Milieu Trophique*, 1977, 265 (1): 87–93.
- Schoonhoven LM, Jermy T, Loon JAV. Insect – Plant Biology [M]. New York: Oxford University Press, 2005: 112–115.
- Schwarz S, Wystrach A, Cheng K. A new navigational mechanism mediated by ant ocelli [J]. *Biology Letters*, 2011, 7 (6): 856–858.
- Schwind R. A polarization – sensitive response of the flying water bug *Notonecta glauca*, to UV light [J]. *Journal of Comparative Physiology*, 1983, 150 (1): 87–91.
- Smith JG. Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on *Brussels sprouts* [J]. *Annals of Applied Biology*, 2010, 83 (1): 1–13.
- Sun F, Bao C, Jing T. Locating host plants via orientation to standing visual targets has dispersal benefits for the monophagous leaf beetle *Ambrostoma quadriimpressum* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2016, 158 (3): 229–235.
- Tan JL, Hua BZ. Description of immature stages of *Bittacus planus* Cheng (Mecoptera: Bittacidae) with notes on its biology [J]. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 2009, 111 (1): 111–121.
- Tang YC, Zhou CL, Chen XM, et al. Visual and olfactory responses of seven butterfly species during foraging [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2013, 26 (3): 387–401.
- Ugolini A, Chiussi R. Astronomical orientation and learning in the earwig *Labidura riparia* [J]. *Behavioural Processes*, 1996, 36 (2): 151–161.
- Vaishampayan SM, Waldbauer GP, Kogan M. Visual and olfactory responses in orientation to plants by the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2011, 18 (4): 412–22.
- Wallace GK. Visual scanning in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskal [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1959, 36 (1): 512–525.
- Wang CZ, Qin JD. Insect-plant co-evolution: Multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2007, 3: 311–319. [王琛柱, 钦俊德. 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物 – 铃夜蛾 – 寄生蜂相互作用 [J]. 昆虫知识, 2007, 3: 311–319]
- Wang ZY, Miao SY, Lu YJ. Phototaxis of adult *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2016, 53 (3): 642–647. [王争艳, 苗世远, 鲁玉杰. 锈赤扁谷盗成虫趋光行为研究 [J]. 应用昆虫学报, 2016, 53 (3): 642–647]
- Wehner R. Astronavigation in insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 2003, 29 (29): 277–298.
- Wei GS, Zhang QW, Zhou MZ, et al. Characteristic response of the compound eyes of *Helicoverpa armigera* to light [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2002, 45 (3): 323–328. [魏国树, 张青文, 周明群, 等. 棉铃虫复眼光反应特性 [J]. 昆虫学报, 2002, 45 (3): 323–328]
- Wen C, Ji YC, Zhang GY, et al. Phototactic behaviour of *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* and *E. brandti* (Coleoptera: Curculionidae) adults [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2018, 28 (6): 544–561.
- Wen C, Ma T, Wang C, et al. Progress in research on the compound eye structure and visual navigation of insects [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2019, 56 (1): 28–36. [文超, 马涛, 王偲, 等. 昆虫复眼结构及视觉导航研究进展 [J]. 应用昆虫学

- 报, 2019, 56 (1): 28–36]
- Wen C, Wang X, Ji YC, *et al.* Comparison of the tendency of *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* and *E. brandti* to different attractants [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2018, 40 (5): 974–980. [文超, 王旭, 季英超, 等. 沟眶象和臭椿沟眶象对不同诱源的趋性比较 [J]. 环境昆虫学报, 2018, 40 (5): 974–980]
- Wu CY, Wang XF. Effects of foliar dust on plant reflectance spectra and physiological ecology: A review [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2014, 20 (6): 1132–1138. [吴春燕, 王雪峰. 叶面尘对植物反射光谱及生理生态的影响研究进展 [J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20 (6): 1132–1138]
- Yan XH, Wang YF, Li YQ. Study on the origin, evolution and causes of insect [J]. *Journal of Yan'an University (Natural Science Edition)*, 2003, 1: 81–84. [阎锡海, 王延锋, 李延清. 昆虫起源、进化及其原因模糊性研究 [J]. 延安大学学报 (自然科学版), 2003, 1: 81–84]
- Zheng SN, Huang CR, Xu MX, *et al.* A review of insect vision research [J]. *Information and Communication*, 2013, 8: 29–30. [郑胜男, 黄陈蓉, 徐梦溪, 等. 昆虫视觉研究综述 [J]. 信息通信, 2013, 8: 29–30]