有翅桃蚜视觉的同时对比效应*

李为争[1**] 邢怀森[1] 付国需[1] 赵龙杰[2] 胡丽涛[2]
邱 睿[3] 李淑君[3] 原国辉[1***]

（1. 河南农业大学植物保护学院，郑州 450002；2. 中国烟草总公司重庆市公司丰都分公司，重庆 408200；
3. 河南省农业科学院烟草研究所黄淮烟区烟草病虫害绿色防控重点实验室，许昌 461000）

摘 要 **【目的】** 同时对比效应是指生物对靶标的视知觉会受到其视场中与靶标共存的其他颜色影响的现象。与研究纯色视觉靶标或单波长光线对昆虫视觉的影响相比，研究昆虫视觉同时对比效应具有更强的生态学关联性，将有助于优化害虫色板诱捕器的设计。**【方法】** 通过室内生物测定和野外诱捕试验研究有翅桃蚜 *Myzus persicae* 在趋向和回避不同颜色组合图案时的同时对比效应。**【结果】** 室内测试结果发现，背景颜色和圆斑颜色存在显著交互效应。在 8 种饱和度最高的颜色组成的 64 种图案中，有翅桃蚜最偏好的颜色是黄色和绿色，无论搭配何种其他颜色的圆斑均会造成引诱力的显著下降，即使黄色和绿色组成的图案也是如此。相反，驱避力最强的是红色背景+黑色圆斑形成的图案，该图案和常见瓢虫鞘翅的图案最相似。进一步采用配对测试法检验了黑色和红色之间的同时对比效应，发现黑色背景+红色圆斑的图案对有翅桃蚜也有显著驱避作用（黑色背景+红色圆斑 *vs.* 纯红色：t_9=13.18，P<0.000 1；黑色背景+红色圆斑 *vs.* 纯黑色：t_9=2.14，P=0.061 3），但显著弱于类似瓢虫鞘翅的图案（t_9=3.97，P=0.003 3）。采用正交设计获得了驱避性图案的最优参数组合：背景红度=192，圆斑灰度=0，圆斑直径≤2 mm。大田诱捕试验发现，红色背景和黑色圆斑搭配造成的同时对比效应会发生在引诱力相对较弱的绿色粘胶板上，不会发生在引诱力相对较强的黄色粘胶板上。**【结论】** 有翅桃蚜存在视觉同时对比效应。在供试的 64 种图案中，引诱力最强的颜色是纯黄色，其次是纯绿色，二者分别作为背景和斑点组成的杂化图案引诱力会显著下降。类似瓢虫鞘翅的图案对有翅桃蚜有最强驱避作用，但大田条件下只有在绿色背景上这种驱避作用才会表现出来。

关键词 有翅桃蚜；同时对比效应；背景颜色；圆斑颜色；引诱；驱避

Simultaneous color contrast in the visual perception of alate *Myzus persicae*

LI Wei-Zheng[1**] XING Huai-Sen[1] FU Guo-Xu[1] ZHAO Long-Jie[2]
HU Li-Tao[2] QIU Rui[3] LI Shu-Jun[3] YUAN Guo-Hui[1***]

(1. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2. Fengdu Branch Office of Chongqing City Company of China National Tobacco Corporation, Chongqing 408200, China; 3. Key Laboratory for Green Preservation & Control of Tobacco Diseases and Pests in Huanghuai Growing Area, Tobacco Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Xuchang 461000, China)

Abstract **[Objectives]** Simultaneous color contrast is a phenomenon which describes how the visual perception of a colored target can be affected by the other colors or patterns. The study of simultaneous color contrast in insects has stronger ecological relevance than studies using plain colored targets or mono-wavelength light as test stimuli, and will contribute to the optimization of colored boards for trapping insect pests. **[Methods]** Laboratory bioassays and field trapping experiments

*资助项目 Supported projects：中国烟草总公司重庆市公司科技计划项目：提升丰都烟叶云烟品牌工业可用性关键技术集成与推广 [A20201NY01-1303(2)]
**第一作者 First author，E-mail：wei-zhengli@163.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：hnndygh@126.com
收稿日期 Received：2021-11-13；接受日期 Accepted：2022-05-25

were used to investigate simultaneous color contrast in alate *Myzus persicae* by recording if these were attracted to, or repelled by, combinations of different colors. **[Results]** The interaction between background and target color was extremely significant. Among the 64 patterns prepared using eight saturated colors, the most preferred were saturated yellow (R=G=255, B=0) and saturated green (R=B=0, G=255). The addition of any spots of another color on a yellow or green background significantly reduced their attractiveness relative to background color alone, even when the composite patterns combined yellow and green. Moreover, the most repellent pattern was a red background with black spots, which is similar to the pattern on the elytra of common lady beetles. A series of paired tests confirmed that this repellence was a true simultaneous color contrast effect. The pattern of a black background with red spots was also significantly repellent (black background + red spot *vs* plain red: $t_9 = 13.18$, $P < 0.000\ 1$; black background + red spot *vs.* plain black: $t_9 = 2.14$, $P = 0.061\ 3$), but less so than the pattern resembling lady beetle elytra ($t_9 = 3.97$, $P = 0.003\ 3$). The optimal parameters (background redness=192, spot gamma value = 0, spot diameter ≤ 2 mm) of the repellent pattern were determined using an orthogonal design experiment. The results of a field trapping experiment demonstrated that the simultaneous color contrast effect of a red background and black spots was significant when the patterns were added to a less attractive green board, but not so when the patterns were added to a highly attractive yellow board. **[Conclusion]** The color preferences of alate *M. persicae* are affected by simultaneous color contrasts. The most attractive color was plain, solid yellow, followed by plain, solid green. Composite patterns of these two colors were significantly less attractive than the corresponding plain colors. The most repellant color pattern resembled the pattern on the elytra of common lady beetles. However, results of a field bioassay indicates that alates are only repelled by this pattern when it is on a green background.

Key words alate *Myzus persicae*; simultaneous color contrast; background color; spot color; attraction; avoidance

颜色视觉在昆虫觅食、交配、产卵或学习记忆方面发挥着重要作用（安立娜，2019；Schnaitmann *et al.*，2020）。昆虫对某种颜色靶标的视觉印象或趋性反应，不仅会受到前期视觉经历的影响，而且会受到昆虫视觉场（Visual field）中与靶标共存的颜色的影响。因视觉经历造成昆虫对同一视觉靶标行为反应不同的现象，称为相继对比效应（Successive color contrast）；因视觉靶标周围配伍颜色的差异，造成昆虫对视觉靶标反应不同的现象，称为同时对比效应（Simultaneous color contrast）（Döring and Chittka，2007）。其中，同时对比效应与害虫诱捕色板的效能关系更加密切。有关昆虫同时对比效应的研究大量集中在膜翅目授粉昆虫对人工花图案的视觉反应上（Lunau *et al.*，2006；Chittka *et al.*，2014）。例如，采用同心圆图案测试意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 视觉同时对比效应时发现，蓝色外环和黄色外环分别会增强视场中央区域的黄绿色圆碟和蓝紫色圆碟的引诱力（Neumeyer，1980）；青色外环和橙色外环分别会提高视场中央区域的黄色圆碟和蓝色圆碟的引诱力（de Ibarra *et al.*，2002）。柑橘凤蝶 *Papilio xuthus* 的颜色同时对比效应和人类视觉中的颜色补偿效应相似（Kinoshita *et al.*，2008），并且还会表现出色彩亮度的同时对比效应（Kinoshita *et al.*，2012；Kinoshita and Arikawa，2014）。然而，对于常见的植食性昆虫如蚜虫，显然用上述访花昆虫所用的同心圆图案来研究其颜色同时对比效应是不合适的。

桃蚜 *Myzus persicae*（Sulzer）又称烟蚜，是同翅目昆虫中最重要的植物病毒媒介之一，可传播 100 多种植物病毒（李为争等，2012）。过去已经在桃蚜黄板诱杀条件的优化（Döring *et al.*，2004；Hassan and Mohammed，2004；王晓青等，2007）和桃蚜对不同单色光的电生理或行为反应等方面做了大量的研究（Hodgson and Elbakhiet，1985；Costello，1995；Kirchner *et al.*，2005；付国需等，2009），但只有一篇文献在大田诱捕试验中描述了蚜虫的视觉同时对比效应（Döring *et al.*，2004）。此外，烟草被某些病毒侵染之后，叶片上往往也会形成黄绿色的斑驳状图案，这种变化对桃蚜的吸引力是否会进一步增强还没有明确的结论。植物花色和访花昆虫的相关研究表明，花色变化可增强植物对访花昆虫的吸引力，提高花粉转移效率（Lunau *et al.*，1996；Oberrath

and Böhning-Gaese，1999；潘耕耘等，2010；Kiepiel and Johnson，2021）。探明桃蚜对不同颜色组合图案的同时对比效应，可为诱捕或驱避色板的优化以及揭示桃蚜的视神经编码机制等提供科学依据。本文通过室内和野外试验研究了有翅桃蚜在趋向或回避不同颜色组合图案时的同时对比效应，旨在弄清下述科学问题：（1）什么颜色对有翅桃蚜的引诱力或驱避力最强？（2）能否用不同颜色组合形成图案的方式来增强引诱或驱避效果？（3）有翅桃蚜视觉同时对比效应的生态学意义是什么？

1 材料与方法

1.1 供试有翅桃蚜

有翅桃蚜采自河南农业大学许昌校区的烟草上，连同部分烟叶置于保鲜袋中。随着烟草叶片的萎蔫，这些有翅桃蚜会自由扩散到保鲜袋口。将其视为饥饿的个体，用软毛刷小心挑取作为试虫。为了避免诱导性学习行为和视觉适应，每次测试均更换试虫。

1.2 生物测定装置

参考付国需等（2010）的方法，选用玻璃材质的圆盘状生物测定装置。

1.3 模拟混色

采用计算机模拟混色法制备供试图案。配置24.1 英寸 HP DreamColor LP2480zx 型显示器。显示器参数设置如下：亮度（40%），对比度（40%），色温（6 500 K）；分辨率（1 920×1 200 Pixels），颜色质量（32-bit），刷新率（60 Hz）。

在 Adobe photoshop 软件中新建适当大小的画布（CMYK 模式，16-bit 像素），绘制和生物测定装置底部大小及分区一致的图形。然后，点击前景色拾色器输入试验设计的 R、G 和 B 值，用油漆桶工具涂布背景颜色，用画笔工具点绘圆斑阵列，形成供试图案（模拟有翅桃蚜传播病毒进而侵染作物叶片后造成的叶色变化）。为方便描述，以下把背景称为“底”，把圆斑简称为“斑”。有翅桃蚜释放区填充为纯白色（下同）。将生物测定装置放在水平放置的显示器上，并使盘底与 Photoshop 中绘图区完全吻合。

1.4 室内试验设计

每次集中收集有翅桃蚜 15 头，一次性释放到装置底部中央的释放区中，迅速将装置外部遮黑处理。测试持续 5 min，然后移除遮光布并快速记录各扇区有翅桃蚜数量，侧壁和盖子上的个体计入相应扇区。每次测试结束时，中央释放区滞留的个体视为无选择反应，如果滞留虫数超过 3 头，则舍弃本次测试数据并重做。每次测定结束后，用蒸馏水清洗装置并用热风吹干，自然冷却后旋转 90°进行下次测试。室内测试设置了下述 3 个试验。

1.4.1 有翅桃蚜对饱和度最高的 8 种颜色组成的 64 种图案的行为反应 在 Photoshop 拾色器中输入 RGB 值，混成饱和度最高的 8 种颜色如下：黑色（R=G=B=0）、白色（R=G=B=255）、红色（R=255，G =B=0）、黄色（R=255，G=255，B=0）、绿色（G=255，R=B=0）、青色（B=255，G=255，R=0）、蓝色（B=255，R=G=0）和洋红色（R=255，B=255，G=0）。采用 FLMS 13857 型光栅光谱仪（海洋光学 Ocean optics）直接测定了显示器上 8 种颜色的光谱反射曲线，如图 1 所示。从中任意选取 2 种分别作为背景颜色和圆斑颜色，可以形成 56 种图案，背景颜色和圆斑颜色一致时组成 8 种纯色的图案，共 64 种测试图案。圆斑直径为 4 mm，相邻圆斑的圆心距为 8 mm。这些图案均与纯白色参照图案配对比较，每种图案重复测定 4 次。

1.4.2 类瓢虫鞘翅图案颜色成分之间同时对比效应的验证 为了检验驱避力最强的红底黑斑图案究竟是红色和黑色之间真实的同时对比效应，还是由于该图案整体亮度比纯白色参照图案较低造成的，设计了本试验。圆斑直径和圆心距同上述 64 种图案的制备方式，根据试验设计的目的设置了下述 6 组配对比较测试处理：（1）黑色 *vs.* 红色；（2）红底黑斑 *vs.* 黑底红斑；（3）黑底红斑 *vs.* 黑色；（4）黑底红斑 *vs.* 红色；（5）红底黑斑 *vs.* 黑色；（6）红底黑斑 *vs.* 红色。每组配对测试重复 10 次。

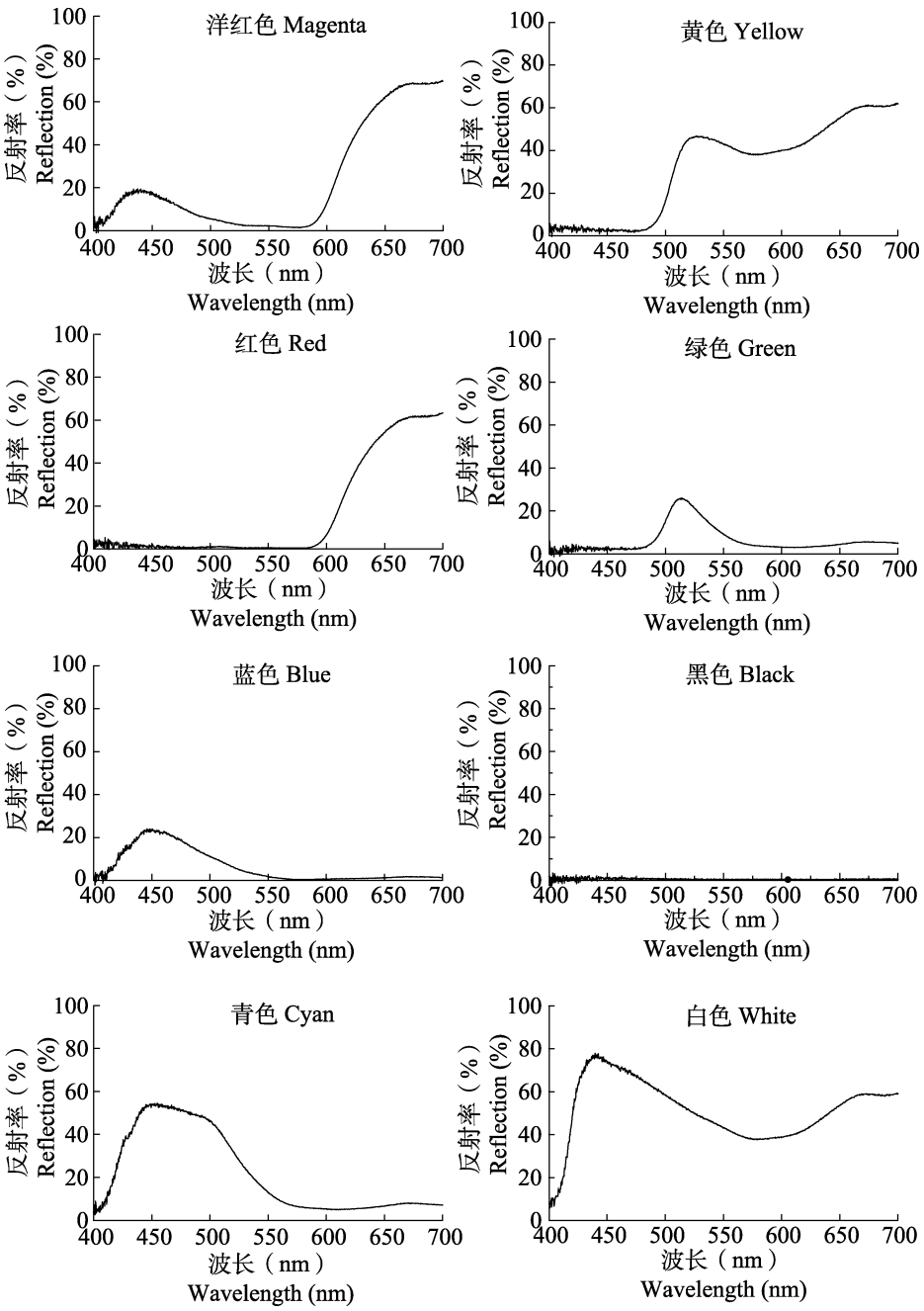

图 1　用于生成供试图案的 8 种颜色的光谱反射曲线

Fig. 1　Spectral reflectance curves of eight saturated colors used for preparing test patterns

1.4.3　类瓢虫鞘翅驱避性图案的参数优化　为进一步明确背景红度、圆斑灰度和圆斑直径 3 个因素对图案驱避力的影响，采用 $L_9(3^4)$正交设计，各因素水平设计如下：（1）背景红度（G=B=0，仅改变 R 值）：100，200，255；（2）圆斑灰度（R=G=B）：0，75，150；（3）圆斑直径（圆心距始终为圆斑直径的 2 倍）：2，4，6 mm。共形成 9 种图案，每种与纯白色参照配对测试，每个正交试验号重复 10 次。

1.5　大田试验

为了检验室内筛选出的驱避性图案是否抑制有翅桃蚜的大田色板诱捕，设置下述 7 种图案制作成粘胶色板：（1）纯黄色；（2）黄底瓢斑；（3）纯绿色；（4）绿底瓢斑；（5）绿底黑斑；（6）绿底红斑；（7）绿底黄斑。其中，纯色圆

斑直径 0.5 cm，圆心距 1.0 cm。根据正交设计优化结果，并结合七星瓢虫体型大小绘制“瓢斑”。首先，绘制一个 0.5 cm 直径的红色圆斑（R=192，G=B=0），其次，在其内缘等距离绘制 4 个 1 mm 直径的黑色小圆斑（R=G=B=0），然后，将图案打印在 A4 纸上（上、下、左、右均不留页边距，整幅图案大小为 20.0 cm×29.7 cm），过塑处理后在表面均匀涂布透明的粘虫胶。在有翅桃蚜迁飞盛期（此时烟株高度约为 1.5 m），每种图案设置 3 块粘胶色板悬挂在烟田中，色板下缘距离地面高度为 1.8 m，粘胶色板间距为 20.0 m，在烟田的位置完全随机。逐日记录诱捕数量。

1.6 统计分析

正交设计的极差分析直接在 Excel 中计算，其余数据采用 SPSS 19.0 进行统计分析。有翅桃蚜对 64 种图案及正交设计的 9 种图案行为反应测试中，存在共同的纯白色参照图案，试验指标为反应指数（Response index，RI），即爬行到处理图案区的有翅桃蚜数量占从释放区扩散出来的有翅桃蚜总数的百分比。算式如下：

$$RI = \frac{Tr}{Tr + ref} \times 100\%$$

式中：*Tr* 为爬行到处理图案区的总虫量，*ref* 为爬行到参照图案区的总虫量。

采用双因素方差分析饱和模型（Full model）判断背景颜色主效应、圆斑颜色主效应及二者交互作用的差异显著性。根据双因素方差分析结果，分别执行：（1）按背景颜色分组的单因素方差分析，比较同种颜色背景上不同颜色圆斑引起有翅桃蚜反应指数之间的差异；（2）按圆斑颜色分组的单因素方差分析，比较同色圆斑分布于不同颜色背景上有翅桃蚜反应指数之间的差异。方差分析显著时，采用 SNK 多重比较法（*Student-Newman-Keuls* multiple range test）。

采用配对 *t* 检验分析处理图案区和参照图案区扩散的有翅桃蚜数量的差异显著性。采用极差分析并确定各因素的最优水平组合[试验指标为“望小特性”（smaller-the-better）]。利用 SPSS 19.0 软件中的一般线性模型分析背景红度、圆斑灰度和圆斑直径主效应的差异显著性。野外试验同一块色板不同日期的有翅桃蚜诱捕量采用单因素方差分析，结合 SNK 多重比较判断不同图案诱捕数量的差异显著性（α=0.05）。

2 结果与分析

2.1 有翅桃蚜对 64 种双色组合图案的行为反应

双因素方差分析表明，背景颜色（$F_{7,192}$=20.75，P<0.000 1）、圆斑颜色（$F_{7,192}$=15.68，P<0.000 1）以及二者交互效应（$F_{49,192}$=2.46，P<0.000 1）均达到了极显著水平。因此，需要分别对背景颜色和斑点颜色进行分组，并进行单因素方差分析。

64 种图案引起的有翅桃蚜平均反应指数具有显著性差异（$F_{63,192}$=5.96，P<0.000 1）。背景颜色分组的方差分析发现，黑色（$F_{7,24}$=3.04，P<0.019 5）、黄色（$F_{7,24}$=3.59，P=0.008 7）、红色（$F_{7,24}$=6.23，P=0.000 3）、绿色（$F_{7,24}$=5.84，P=0.000 5）、青色（$F_{7,24}$=6.28，P=0.000 3）和洋红色（$F_{7,24}$=4.17，P=0.003 9）背景上分别附带不同颜色的圆斑时，有翅桃蚜反应指数之间具有显著性差异，而白色（$F_{7,24}$=1.90，P=0.113 4）或蓝色（$F_{7,24}$=1.51，P=0.210 7）背景上附带各种颜色的圆斑，有翅桃蚜反应指数没有显著差异。圆斑颜色分组的方差分析发现，黑色圆斑（$F_{7,24}$=11.76，P<0.000 1）、黄色圆斑（$F_{7,24}$=7.73，P<0.000 1）、蓝色圆斑（$F_{7,24}$=3.51，P=0.009 8）、绿色圆斑（$F_{7,24}$=11.38，P<0.000 1）、青色圆斑（$F_{7,24}$=4.39，P=0.002 9）和白色圆斑（$F_{7,24}$=6.59，P=0.000 2）分别附着于各种颜色背景上，有翅桃蚜平均反应指数之间具有显著性差异，而洋红色（$F_{7,24}$=0.69，P=0.677 8）或红色圆斑（$F_{7,24}$=1.71，P=0.153 3）置于各种背景上有翅桃蚜平均反应指数没有显著性差异。

背景颜色分组的多重比较结果如图 2。可以看出，黑色背景上和黄色圆斑引起有翅桃蚜的反应指数显著比蓝色圆斑、青色圆斑和白色圆斑引起的反应指数高。红色背景上和绿色圆斑引起的反应指数显著高于白色圆斑、青色圆斑、洋红色圆斑和黑色圆斑。有翅桃蚜在纯黄色和纯绿色上反应指数最强，且 2 种背景上附带何种供试颜色

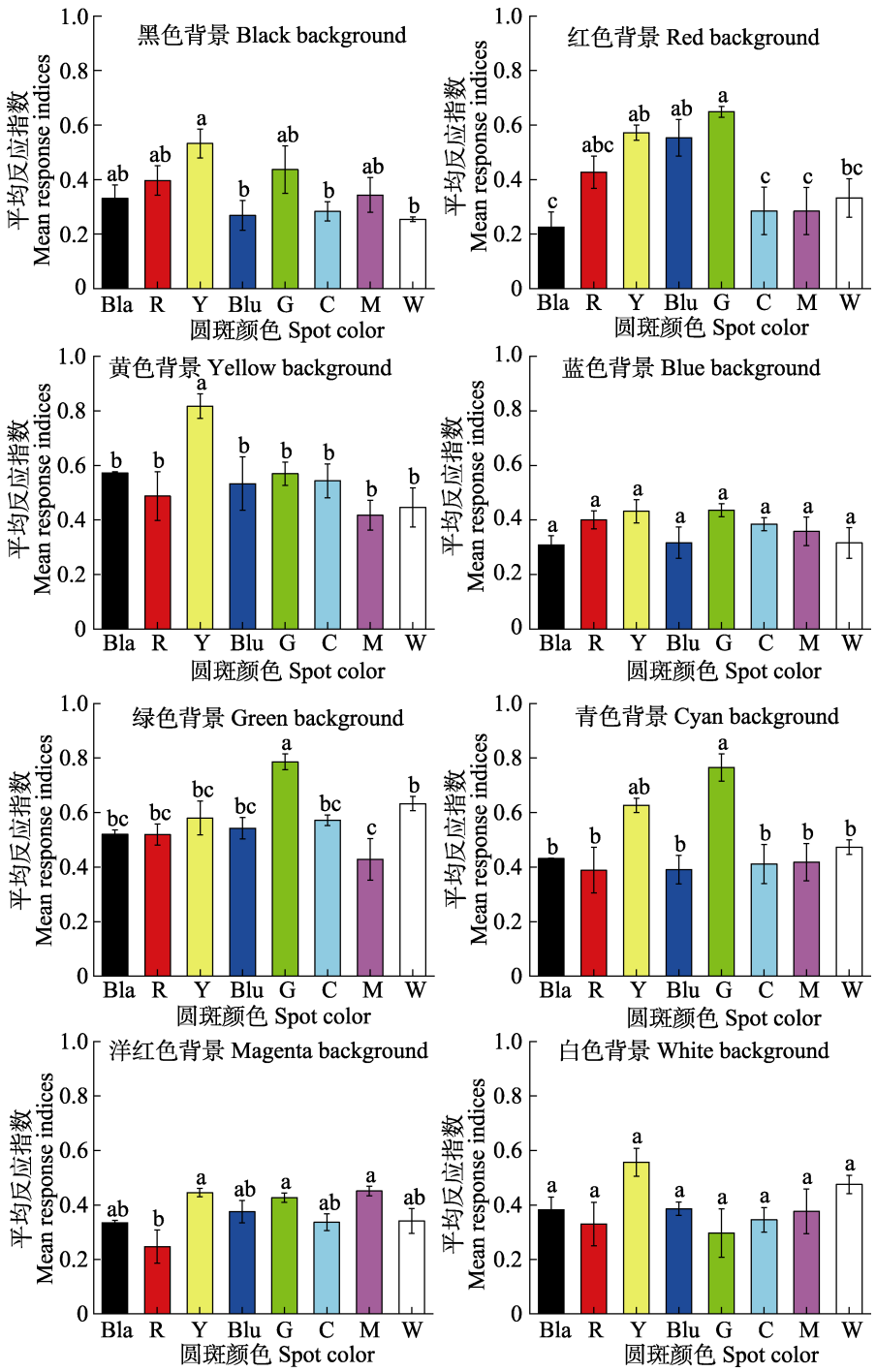

图 2　按背景颜色分组的有翅桃蚜平均反应指数

Fig. 2　Response indices of alate *Myzus persicae* to 8 serials of same-background-colored patterns

柱上标有相同小写字母表示没有显著性差异（*P*=0.05，SNK 多重比较法）。Bla：黑色；R：红色；Y：黄色；Blu：蓝色；G：绿色；C：青色；M：洋红色；W：白色。图 3 同。

Histograms with the same lowercase letters indicate no significant difference at 0.05 level by *Student-Newman-Keuls* multiple range test. Bla : Black color; R: Red color; Y: Yellow color; Blu: Blue color; G: Green color; C: Cyan color; M: Magenta color; W: White color. The same as Fig. 3.

的圆斑，反应指数均会显著下降。青色背景和洋红色背景附带绿色圆斑或黄色圆斑，有翅桃蚜反应指数最高，但洋红色背景上附带黄色圆斑和绿色圆斑与纯洋红色相比没有显著性差异。

圆斑颜色分组的多重比较结果如图 3。每种圆斑的图案系列中，以黄色、绿色和青色为背景时有翅桃蚜反应指数较高，但以红色为背景附加蓝色圆斑或绿色圆斑的图案，也能引起有翅桃蚜的正趋性反应。

2.2 黑红双色组合图案同时对比效应验证

设计了红色和黑色组成的 2 种图案（即红色背景+黑色斑点，以及黑色背景+红色斑点），并分别与其组成的单色配对测试，并用配对 *t*-检验分析供试扇区的有翅桃蚜数量差异（图 4）。从

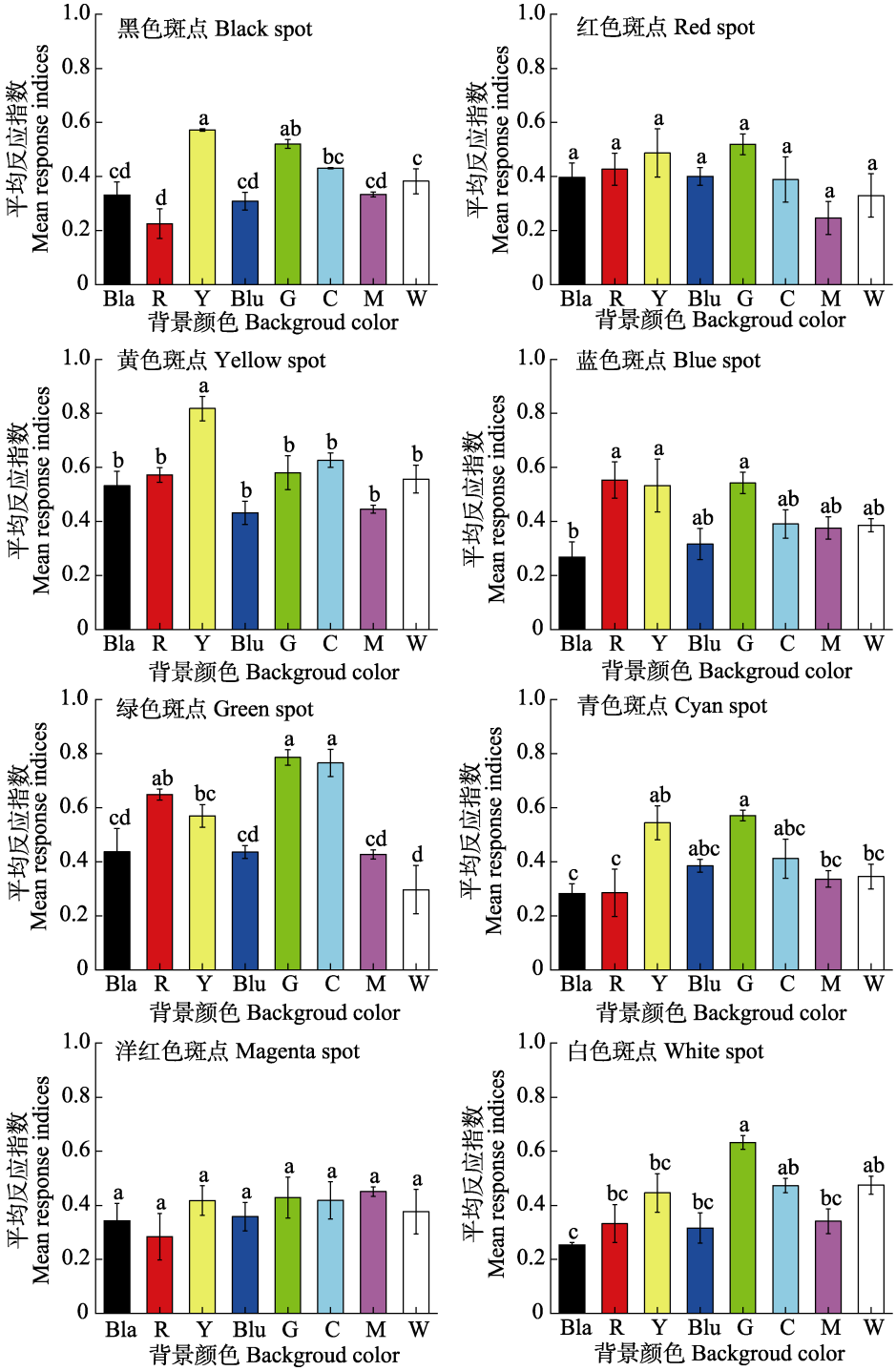

图 3 按圆斑颜色分组的有翅桃蚜平均反应指数

Fig. 3 Response indices of alate *Myzus persicae* to 8 serials of same-spot-colored patterns

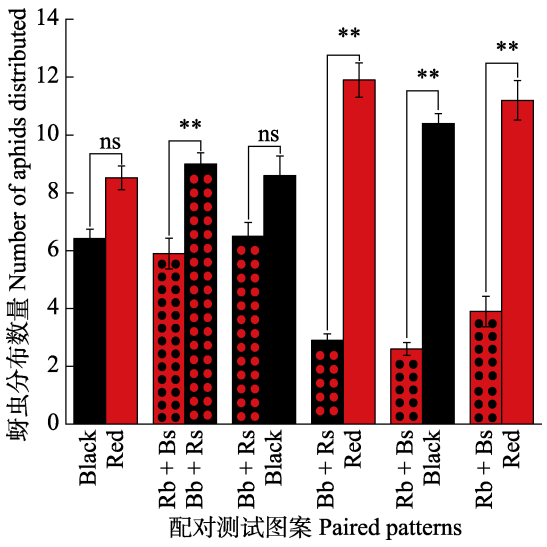

图 4　红黑双色组合图案的同时对比效应测试

Fig. 4　Simultaneous contrast effect of patterns composed of solid red and solid black colors

** 表示有翅桃蚜在两种供试图案区的分布数量差异显著，ns 表示差异不显著（P=0.01，配对 t 检验）。Black：纯黑色图案；Red：纯红色图案；Rb+Bs：红色背景+黑色斑点；Bb+Rs：黑色背景+红色斑点。

** indicates significant differences between the aphid numbers dispersed into corresponding pattern areas, ns indicates no significant difference at 0.01 level by paired t-test. Black: Plain black pattern; Red: Plain red pattern; Rb+Bs: Red background+black spots; Bb+Rs: Black background+red spots.

图 4 中可以看出，红色背景+黑色斑点图案区域分布的虫数显著少于纯红色背景（t_9=7.07，P=0.000 1）、纯黑色背景（t_9=17.64，P<0.000 1）以及反向组合的图案（即黑色背景+红色斑点）（t_9=3.97，P=0.003 3）。反过来，黑色背景+红色斑点图案区分布的虫数与纯红色背景分布的虫数存在极显著差异（t_9=13.18，P<0.000 1），但与纯黑色背景图案区分布的虫数没有显著性差异（t_9=2.14，P=0.061 3）。红、黑两种单色直接配对时，有翅桃蚜的分布数量没有显著性差异（t_9=2.03，P=0.072 9）。这足以证明黑色和红色之间确实存在着很强的同时对比效应，而且红色背景+黑色斑点组成的图案对有翅桃蚜的驱避力比黑色背景+红色斑点组成的图案要强得多。

2.3　黑红双色组合图案的正交优化

背景红度、圆斑灰度及斑点直径对有翅桃蚜平均反应指数影响的 L_9（3^4）正交试验结果如表 1 所示。可以看出，第 5 号试验（背景红度=200，圆斑灰度=75，圆斑直径=2 mm）在 9 个正交设计图案中有翅桃蚜的平均反应指数最小。极差分析可知，最优组合条件（试验指标为望小特性）

表 1　背景红度、圆斑灰度及圆斑直径对有翅桃蚜平均反应指数的影响

Table 1　Effects of background *R* value, spot gamma value, and spot diameter on mean response indices of *Myzus persicae*

试验号 Test no.	背景红度 Background red value	圆斑灰度 Spot gamma value	空白列 Blank	圆斑直径（mm） Spot diameter (mm)	平均反应指数 Mean response indices
1	100	0	1	2	0.236 3
2	100	75	2	4	0.330 1
3	100	150	3	6	0.402 9
4	200	0	2	6	0.231 1
5	200	75	3	2	0.143 5
6	200	150	1	4	0.266 7
7	255	0	3	4	0.268 2
8	255	75	1	6	0.351 2
9	255	150	2	2	0.399 2
T_1	0.969 3	0.735 6	0.854 2	0.779 0	
T_2	0.641 2	0.824 8	0.960 4	0.865 0	
T_3	1.018 5	1.068 7	0.814 5	0.985 1	
极差 Range	0.377 3	0.333 1	0.145 8	0.206 2	

为背景红色度=200，圆斑灰度=0，斑点直径=2.0 mm。在设定的水平范围内，各因素因子效应顺序为：背景红度（极差为 0.377 3）>圆斑灰度（极差为 0.333 1）>圆斑直径（极差为 0.206 2），且均大于空白列引起的极差（0.145 8）。采用一般线性模型对正交设计结果进行了方差分析，结果发现，背景红度（$F_{2,83}$=19.65，P<0.000 1）、圆斑灰度（$F_{2,83}$=13.89，P<0.000 1）和圆斑直径（$F_{2,83}$=5.01，P=0.008 8）对有翅桃蚜的平均反应指数均有显著性影响。

3 个因素对有翅桃蚜平均反应指数的因子效应见图 5。从图 5 中可以看出，有翅桃蚜平均反应指数和圆斑灰度、圆斑直径之间均呈线性递增关系，而与背景红度呈倒抛物线型关系。由于试验指标为望小特性，不能寻找到比“R=G=B=0”更黑的颜色，圆斑直径比 2.0 mm 更小的组合图案也许可以获得更强驱避效果。有翅桃蚜平均反应指数与背景红度的二次方程为 y=0.000 07x^2–0.022 9x+2.606，理论上背景红度最优值为 192。因此，推测最强驱避力的图案组合条件是：背景红度= 192，圆斑灰度=0，圆斑直径≤2 mm。

2.4 大田不同颜色粘胶色板上附加类瓢虫鞘翅图案对有翅桃蚜捕获量的影响

有翅桃蚜平均诱捕量的单因素方差分析结果表明，带有不同图案的色板诱捕量存在极显著差异（$F_{6,707}$=4.46，P=0.000 2）。从图 6 的多重比较可以看出，附加类似瓢虫鞘翅的黄色粘胶板上诱捕的有翅桃蚜最多，但和纯黄色粘胶板的诱捕量没有显著性差异。纯黄色和纯绿色的粘胶板上诱捕量差异也不显著，其中黄色粘胶板上的诱捕量略多于绿色粘胶板。在以绿色为背景的图案系列中，纯绿色粘胶板上诱捕量最多，附加类瓢虫鞘翅图案之后，诱捕量显著下降。黄色和绿色的组合图案，和纯黄色及纯绿色粘胶板的诱捕量相比并没有显著提高，和室内测试结果一致。“绿底瓢斑”“绿底黑斑”和“绿底红斑”对有翅桃蚜的诱捕量没有显著差异，但从绝对捕获量来看，仍然以“绿底瓢斑”最少，暗示着在自然绿色植物上红色和黑色之间也存在着同时对比效应。

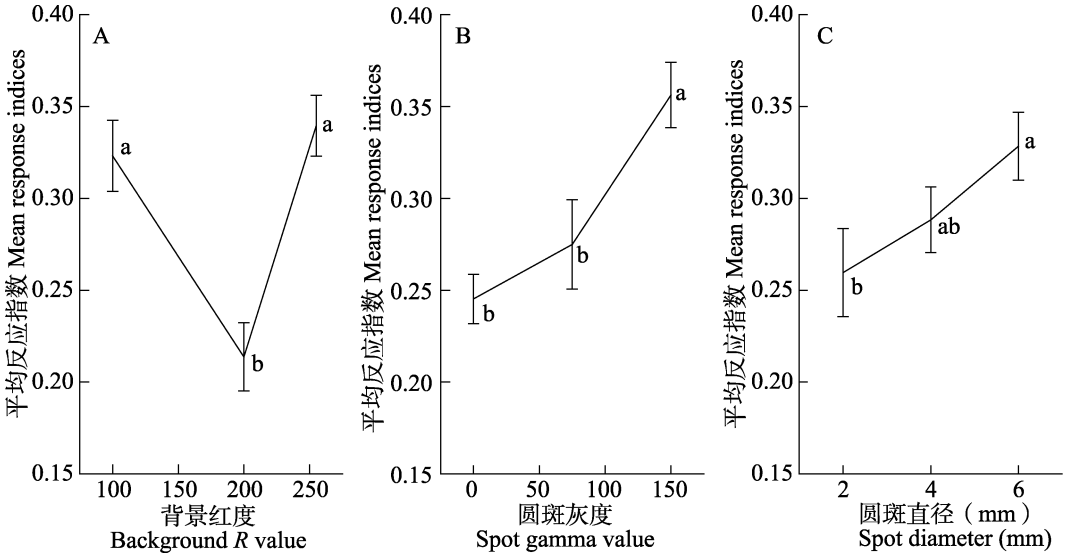

图 5 背景红度（A）、圆斑灰度（B）和圆斑直径（C）对有翅桃蚜平均反应指数响应的主效应图

Fig. 5 Main effect plot of mean response index of alate *Myzus persicae* by background *R* value (A), spot gamma value (B), and spot diameter (C)

每个因素主效应的比较中，标有相同小写字母表示该因素的相应水平引起的有翅桃蚜平均反应指数没有显著性差异（P>0.05，SNK 多重比较法）。

In the comparison of the different levels of each factor, means with the same lowercase letters indicate no significant difference in the mean response indices of alate *M. persicae* at 0.05 level by *Student-Newman-Keuls* multiple range test.

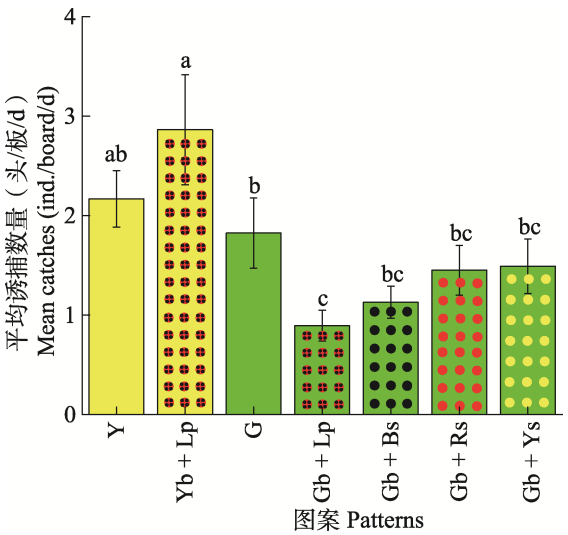

图 6　不同图案田间诱捕有翅桃蚜数量的多重比较

Fig. 6　Multiple range test of fields catches of alate *Myzus persicae* to different patterns

柱上标有相同小写字母表示有翅桃蚜的平均诱捕数量没有显著性差异（*P*>0.05，SNK 多重比较法）。Y：纯黄色板；Yb+Lp：黄色背景+瓢虫模拟图案；G：纯绿色板；Gb+Lp：绿色背景+瓢虫模拟图案；Gb+Bs：绿色背景+黑色斑点；Gb+Rs：绿色背景+红色斑点；Gb+Ys：绿色背景+黄色斑点。

Histograms with the same lowercase letters indicate no significant difference in alate *M. persicae* catches at 0.05 level by *Student-Newman-Keuls* multiple range test. Y: Plain yellow; Yb+Lp: Yellow background+ladybeetle pattern; G: Plain green; Gb+Lp: Green background+ladybeetle pattern; Gb+Bs: Green background+black spot; Gb+Rs: Green background+red spot; Gb+Ys: Green background+yellow spot.

3　结论与讨论

目前，蚜虫对纯色图案的反应已经大量研究过，包括电生理学研究、行为研究及野外诱捕等（Hodgson and Elbakhiet，1985；Kirchner *et al.*，2005；Döring and Chittka，2007；付国需等，2009，2010）。然而，有关蚜虫视觉同时对比效应和相继对比效应的信息，仍然比较缺乏（Costello，1995；Döring *et al.*，2004）。这些研究一般是发现蚜虫对某些彩色视觉靶标的反应，会受到这些靶标放置的颜色背景的影响，间接发现了同时对比效应，没有系统地探讨更多颜色之间的相互作用。

本研究首次证实，即使体型微小且视场狭窄的有翅桃蚜，也存在着颜色同时对比效应。有翅桃蚜对不同圆斑阵列图案行为选择反应的双因素方差分析发现，背景颜色和圆斑颜色存在显著交互效应，暗示着有翅桃蚜颜色同时对比效应的存在。进一步分析表明，有翅桃蚜最偏好的颜色是饱和度最高的黄色和绿色，2 种颜色上无论搭配何种其他颜色的圆斑，均会造成引诱力显著下降。有趣的是，和某些植物病毒侵染的烟叶最相似的 2 种图案（绿色背景+黄色圆斑，黄色背景+绿色圆斑），对有翅桃蚜的引诱力也显著弱于相应的纯色背景。然而，这并不意味着黄色和绿色以任何方式组合对有翅桃蚜的引诱力均会下降，因为作者们仅测试了由 8 种饱和颜色组成的圆斑状阵列图案的同时对比效应，其他许多图案如黄绿相间条纹、黄绿格状图案等并没有测试。另外，介于黄色和绿色之间的一些纯化图案，反而有可能引诱力比纯黄色和纯绿色更强。本课题组前期研究发现，有翅桃蚜对 538.9 nm 和 549.9 nm 的绿偏黄色光趋性最强（付国需等，2009），后来对 CMYK 模式的色板进行了正交优化，表明理论上最优的色板参数为 *C*=25%、*M*=25%、*Y*=100%及 *K*=0，仍然呈现出一种介于黄色和绿色之间的颜色（付国需等，2010）。这些结果的启示是，大田色板上粘附的蚜虫等应当及时清理，色板上粘附太多灰尘时应及时更换。另外，为了维持色板足够长的大田持效期，还必须筛选耐光照色牢度较高的染料作为色母加到基板材料中。

本文证实，不可能通过不同颜色组合成圆斑阵列图案来提高色板的引诱力，但是这样的组合方式却可以显著增强其驱避力。在 8 种饱和颜色组成的 64 种供试图案中，驱避力最强的是红色背景+黑色圆斑形成的图案，和常见捕食性瓢虫的鞘翅非常相似。然而，这种驱避力最强的图案，并不是有翅桃蚜对红色和黑色等单色光视觉反应的简单叠加。因为桃蚜属于 UV-G-B 视觉系统，3 种光感受器的光谱响应灵敏度峰值范围分别在 320-330、440-480 和 530 nm（Kirchner *et al.*，2005），不存在红光感受器（Döring *et al.*，2004）。

在生物测定装置隔绝外界光线的条件下，有翅桃蚜对黑色也仅会表达出明暗度知觉，而没有真实的颜色知觉。令人惊讶的是，这 2 种本身不能引起有翅桃蚜显著行为反应的颜色组成的图案，却表现为强烈驱避作用。为了探讨这种驱避作用是真实的视觉同时对比效应，还是仅仅由于有翅桃蚜在测试空间中偏好亮度较高的区域造成的，设计了一系列配对图案测试。结果发现，红色背景+黑色圆斑组成的图案是真实存在的同时对比效应，并不是参照的纯白色背景亮度较高造成的。正交设计结果表明，最强驱避力的图案参数为：背景红度=192，圆斑灰度=0，圆斑直径≤2 mm。反向组成的图案（即黑色背景+红色圆斑）也有显著驱避作用，尽管和上述模拟瓢虫鞘翅的图案相比驱避力较弱。这些结果说明，体型小且视场小的有翅桃蚜，也能够表达出较强的图案识别能力。当然，有翅桃蚜对类似瓢虫鞘翅图案的回避，可能是临时性的本能反应。随着有翅桃蚜与这种图案伴随时间的延长（本文每次测试时间是 5 min），最终可能会因视觉适应而在生物测定装置中均匀扩散，因为生物测定装置中不存在真实的天敌。通过大田诱捕检验了这种图案的自然生态学意义，发现红色背景和黑色圆斑搭配造成的同时对比效应会发生在引诱力相对较弱的绿色粘胶板上，而不会发生在引诱力相对较强的黄色粘胶板上，暗示着降落在颜色差异较大的不同植物组织上的有翅桃蚜对捕食性瓢虫的视觉识别能力也可能差异较大。未来需要将这些类似瓢虫鞘翅的图案置于视觉驱避性材料（如白色地膜、银灰色地膜、铝箔条带等）上检验它们之间是否存在增效作用。

如果红色背景+黑色圆斑图案的生态学意义正是因为其和常见瓢虫鞘翅图案相似，又会衍生出生态学和进化难题：捕食性瓢虫为什么会进化出能够引起蚜虫猎物回避的图案？任何生物表型的进化意义，都需要从生态系统的视角才能得到科学的解释。例如，2,4,6-三甲基吡啶是粉点瓢虫 *Coleomegilla maculata* 释放的挥发性生物碱，能够激发甘蔗蚜 *Melanaphis sacchari* 强烈回避反应，但这种生物碱的主要生态学意义是驱避护理甘蔗蚜的红火蚁 *Solenopsis invicta*（Zhou *et al.*，2021）。此前课题组也发现，无翅桃蚜既能通过视觉信息也能通过嗅觉信息识别龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* 成虫（李为争等，2010）。瓢虫鞘翅图案的首要生态学功能可能是作为更高营养层天敌（主要是捕食性鸟类）的警戒信息（Marples *et al.*，1994；Svádová *et al.*，2009）。这种图案的颜色深浅与瓢虫体内有毒生物碱的含量有关（Grill and Moore，1998；Bezzerides *et al.*，2007；Blount *et al.*，2012；Wheeler *et al.*，2015）。警戒色信号的进化并不需要用“目的论”来解释。警戒色的形成取决于昆虫自身生理生化过程，不是对环境中猎物或天敌的存在响应而主动调节的。因此，有翅桃蚜对类似瓢虫鞘翅的图案的回避，并不会造成瓢虫因食物匮乏而导致的种群衰退。相反，瓢虫进化出的这些鞘翅图案，能够有效地威慑鸟类捕食者，避开了最直接的生存威胁。

参考文献 (References)

An LN, 2019. The relationship between colour vision and taxis behaviour of *Bradysia odoriphaga* Yang et Zhang and its molecular mechanism. Doctor dissertation. Baoding: Agricultural University of Hebei. [安立娜, 2019. 颜色视觉与韭菜迟眼蕈蚊趋性行为的关系及其机理. 博士学位论文. 保定: 河北农业大学.]

Bezzerides AL, McGraw KJ, Parker RS, Husseini J, 2007. Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(9): 1401–1408.

Blount JD, Rowland HM, Drijfhout FP, Endler JA, Inger R, Sloggett JJ, Hurst GDD, Hodgson DJ, Speed MP, 2012. How the ladybird got its spots: Effects of resource limitation on the honesty of aposematic signals. *Functional Ecology*, 26(2): 334–342.

Chittka L, Faruq S, Skorupski P, Werner A, 2014. Colour constancy in insects. *Journal of Comparative Physiology* A, 200(6): 435–448.

Costello MJ, 1995. Spectral reflectance from a broccoli crop with vegetation or soil as background: Influence on immigration by *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 75(2): 109–118.

Döring TF, Chittka L, 2007. Visual ecology of aphids-a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(1): 3–16.

Döring TF, Kirchner SM, Kühne S, Kassel U, 2004. Response of alate aphids to green targets on coloured backgrounds. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 113(1): 53–61.

Fu GX, Li WZ，An JJ，Wang YH，Yuan GH, 2010. CMYK four-color mode optimization of colour board for trapping *Myzus persicae*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(2): 368–373. [付国需, 李为争, 安靖靖, 王英慧, 原国辉, 2010. 桃蚜诱捕色板的青-洋红-黄-黑四色模式优化. 昆虫知识, 47(2): 368–373.]

Fu GH, Li WZ, Wu SY, Yuan GH, Wang YH, An JJ, Chai XL, 2009. Bioassays on phototactic responses of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) to different monochramatric lights. *Acta Entomological Sinica*, 52(10): 1171–1176. [付国需, 李为争, 吴少英, 原国辉, 王英慧, 安靖靖, 柴晓乐, 2009. 桃蚜对不同单色光的趋性反应测定. 昆虫学报, 52(10): 1171–1176.]

Grill CP, Moore AJ, 1998. Effects of a larval antipredator response and larval diet on adult phenotype in an aposematic ladybird beetle. *Oecologia*, 114(2): 274–282.

Hassan AA, Mohammed AD, 2004. Trapping efficiency of various colored traps for insects in cucumber crop under greenhouse conditions in riyadh, *Saudi arabia*. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 7(7): 1213–1216.

Hodgson CJ, Elbakhiet IB, 1985. Effect of colour and shape of ‘target’ hosts on the orientation of emigrating adult apterous *Myzus persicae* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(3): 267–272.

de Ibarra NH, Giurfa M, Vorobyev M, 2002. Discrimination of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues. *Journal of Comparative Physiology* A, 188(7): 503–512.

Kiepiel I, Johnson SD, 2021. Responses of butterflies to visual and olfactory signals of flowers of the bush lily *Clivia miniata*. *Arthropod-Plant Interactions*, 15(2): 253–263.

Kinoshita M, Arikawa K, 2014. Color and polarization vision in foraging *Papilio*. *Journal of Comparative Physiology* A, 200(6): 513–526.

Kinoshita M, Takahashi Y, Arikawa K, 2008. Simultaneous color contrast in the foraging swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*. *The Journal of Experimental Biology*, 211(21): 3504–3511.

Kinoshita M, Takahashi Y, Arikawa K, 2012. Simultaneous brightness contrast of foraging *Papilio* butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1735): 1911–1918.

Kirchner SM, Döring TF, Saucke H, 2005. Evidence for trichromacy in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Physiology*, 51(11): 1255–1260.

Li WZ, Fu GX, Chai XL, Wang YH, Zhang YC, Yuan GH, 2010. Recognition responses of apterous *Myzus persicae* to the visual and olfactory cues from *Propylaea japonica* adults. *Acta Entomologica Sinica*, 53(3): 354–359. [李为争, 付国需, 柴晓乐, 王英慧，张元臣，原国辉, 2010. 无翅桃蚜对龟纹瓢虫的视觉和嗅觉识别反应. 昆虫学报, 53(3): 354–359.]

Li WZ, Zhuang L, Fu GX, Yang L, Li HL, Yuan GH, 2012. Chemical analysis of active volatile components in two aroma plants, *Citrus chachiensis* and *Kaempferia galanga*, responsible for repelling alate *Myzus persicae* (Sulzer). *Natural Products Research and Development*, 24(12): 1821–1827, 1796. [李为争, 庄丽, 付国需, 杨雷, 李慧玲, 原国辉, 2012. 芳香植物广陈皮和山奈中有翅桃蚜驱避物质的化学鉴定. 天然产物研究与开发, 24(12): 1821–1827, 1796.]

Lunau K, Fieselmann G, Heuschen B, de Loo AV, 2006. Visual targeting of components of floral colour patterns in flower-naïve bumblebees (Bombus terrestris; Apidae). *Naturwissenschaften*, 93(7): 325–328.

Lunau K, Wacht S, Chittka L, 1996. Colour choices of naive bumble bees and their implications for colour perception. *Journal of Comparative Physiology* A, 178(4): 477–489.

Marples NM, van Veelen W, Brakefield PM, 1994. The relative importance of colour, taste and smell in the protection of an aposematic insect *Coccinella septempunctata*. *Animal Behaviour*, 48(4): 967–974.

Neumeyer C, 1980. Simultaneous color contrast in the honeybee. *Journal of Compparative Physiology* A, 139(3): 165–176.

Oberrath R, Böhning-Gaese K, 1999. Floral color change and the attraction of insect pollinators in lungwort (*Pulmonaria collina*). *Oecologia*, 121(3): 383–391.

Pan GY, Lin P, Xie LY, Zhang MC, Lei JL, Zeng Z, 2010. Summary of the relationship between the phenomena of color changes of plant flowers and insects. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 37(1): 110–114. [潘耕耘, 林萍, 谢凌雁, 张明灿, 雷俊玲, 曾泽, 2010. 植物花变色现象与昆虫的关系综述. 福建林业科技, 37(1): 110–114.]

Schnaitmann C, Pagni M, Reif DF, 2020. Color vision in insects: Insights from *Drosophila*. *Journal of Comparative Physiology* A, 206(2): 183–198.

Svádová K, Exnerová A, Štys P, Landová E, Valenta J Fučíková A, Socha R, 2009. Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naïve bird predators. *Animal Behaviour*, 77(2): 327–336.

Wang XQ, Zhang LJ, Guo XH, Cao JJ, Yue XQ, Chen AH, Dong J, 2007. Studies on the insecticidal effects of yellow sticky traps on three pest insects on greenhouse pumpkins by orthogonal matrix method. *Plant Protection*, 33(4): 112–115. [王晓青, 张令军, 郭喜红, 曹金娟, 岳向前, 陈爱花, 董杰, 2007. 正交试验法研究黄板对 3 种温室西葫芦害虫的诱杀作用. 植物保护, 33(4): 112–115.]

Wheeler CA, Millar JG, Cardé RT, 2015. Multimodal signal interactions in the ladybeetle, *Hippodamia convergens*, aposematic system. *Chemoecology*, 25(3): 123–133.

Zhou A, Du Y, Riddick E W, Li L, Chen J, 2022. Behavioral and electrophysiological response of sugarcane aphid and imported fire ant to 2, 4, 6-trimethylpyridine, an alkaloid from the pink spotted lady beetle. *Journal of Pest Science*, 95(1): 187–201.