



多异瓢虫对蚜虫报警信息素和性信息素组分的电生理反应及趋向选择*

刘晓旭^{1,2**} 谢佼昕^{2,3} 单 双² 刘廷辉¹ 张永军^{2***}

(1. 河北农业大学植物保护学院, 保定 071000; 2. 中国农业科学院植物保护研究所植物病虫害
综合治理全国重点实验室, 北京 100193; 3. 山西农业大学动物科学学院, 太谷 030801)

摘 要 【目的】多异瓢虫 *Hippodamia variegata* 是新疆棉田常见的捕食性天敌, 成虫和幼虫均可取食多种作物上的蚜虫, 为深入解析多异瓢虫对蚜虫的嗅觉识别机制, 本研究分析了多异瓢虫成虫及幼虫对蚜虫主要报警信息素和性信息素组分的电生理和趋向选择行为, 研究结果将为设计新型多异瓢虫行为调控剂等害虫生物防控策略提供数据支撑。【方法】利用触角电位技术 (Electroantennography, 以下简称 EAG), 测试了多异瓢虫 3-5 日龄成虫和 2-3 龄幼虫触角对于蚜虫报警信息素反式- β -法尼烯 (*E*- β -farnesene, EBF) 和性信息素假荆芥内酯 (*Z,E*-Nepetalactone) 的触角电位反应; 通过 Y-型嗅觉仪分析了多异瓢虫 3-5 日龄成虫和 2-3 龄幼虫对 2 种信息素的趋向选择行为。【结果】EAG 结果表明, 2 种信息素组分均可使多异瓢虫雌、雄成虫及幼虫产生触角电位反应, 且随着化合物浓度的递增, 触角电位值显著增加; 趋向选择行为试验发现, 多异瓢虫幼虫可被高浓度的 EBF (100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$) 显著吸引, 雄成虫可被低浓度的 EBF (10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$) 显著吸引, 以上 2 种浓度的 EBF 对雌成虫均具有引诱作用。此外, 高浓度的假荆芥内酯 (100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$) 对雌、雄成虫具有显著的引诱作用, 而低浓度的假荆芥内酯 (10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$) 可触发幼虫的趋向选择行为。【结论】本研究发现蚜虫报警信息素 EBF 和性信息素假荆芥内酯对多异瓢虫成虫和幼虫均具有电生理和行为活性, 推测多异瓢虫可通过识别利用蚜虫种内信息素组分定位蚜虫种群, 研究结果为开发天敌昆虫行为调控剂等新型害虫绿色防控策略提供了理论依据。

关键词 多异瓢虫; 反式- β -法尼烯; 假荆芥内酯; 触角电位反应; Y-型嗅觉仪

Electrophysiological and chemotactic responses of *Hippodamia variegata* to aphid pheromones

LIU Xiao-Xu^{1,2**} XIE Jiao-Xin^{2,3} SHAN Shuang² LIU Ting-Hui¹ ZHANG Yong-Jun^{2***}

(1. College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;
3. College of Animal Science, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China)

Abstract [Objectives] To analyze the olfactory mechanism by which *Hippodamia variegata*, a common, predatory, natural enemy of aphids in the cotton fields of Xinjiang, China, identifies prey. [Methods] Electroantennography (EAG) was used to test the electrophysiological response of 3–5-day old *H. variegata* adults and 2-3 instar larvae to the aphid alarm *E*- β -Farnesene (EBF) pheromone and the aphid sex pheromone *Z, E*-Nepetalactone. The chemotactic response of adults and larvae to EBF and *Z, E*-Nepetalactone was analyzed in a Y-tube olfactometer. [Results] EAG results showed that both EBF and *Z, E*-Nepetalactone could trigger a concentration dependent EAG response in male and female adults and larvae. The results of the Y-tube olfactometer experiments showed that adult males were significantly attracted by a high concentration of

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2021YFD1400700); 国家自然科学基金 (31972338)

**第一作者 First author, E-mail: liuxx9693@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: yjzhang@ippcaas.cn

收稿日期 Received: 2022-11-06; 接受日期 Accepted: 2023-01-27

EBF (100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$), and that larvae were significantly attracted by a low concentration of EBF (10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$). Both concentrations attracted adult females. Moreover, both male and female adults were significantly attracted by a high concentration of Z, E-Nepetalactone (100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$), whereas a low concentration (10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$) was only attractive to larvae. **[Conclusion]** The aphid alarm pheromone EBF, and the sex pheromone Z, E-Nepetalactone elicited EAG and chemotactic responses in *H. variegata* adults and larvae. It is likely that *H. variegata* uses these pheromones to locate aphid prey. Our research provides a theoretical basis for the development of integrated pest management strategies, such as attractants for aphid predators.

Key words *Hippodamia variegata*; E- β -farnesene; Z,E-Nepetalactone; EAG; Y-tube olfactometer

利用天敌昆虫控制害虫种群是有害生物绿色防控的重要策略之一。多异瓢虫 *Hippodamia variegata* 属鞘翅目瓢甲科 (Coleoptera: Coccinellidae), 是许多农作物上蚜虫的重要天敌, 也可捕食木虱、叶蝉和鳞翅目害虫的卵及低龄幼虫。多异瓢虫因具有分布范围广、发生量大、捕食量大、抗逆性强等特点, 已成为新疆地区农田害虫的优势天敌 (Farhadi *et al.*, 2010; 巫鹏翔等, 2016; 秦昕云等, 2020; 姜岩等, 2022; Yang *et al.*, 2022)。多异瓢虫能成功定位蚜虫, 得益于其化学感受系统对蚜虫栖息地关键信息化合物的高效识别。已有报道表明, 高浓度的蚜虫报警信息素组分对七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 和异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 有显著的引诱效果 (Abassi *et al.*, 2000; Zhu and Park, 2005; Verheggen *et al.*, 2007; Leroy *et al.*, 2012)。而蚜虫释放的报警信息素可被大灰优食蚜蝇 *Eupeodes corollae* 幼虫作为近距离定位蚜虫的关键信号 (Wang *et al.*, 2022)。此外, 蚜虫性信息素组分也可被异色瓢虫 *H. axyridis* 利用以助其搜寻定位蚜虫栖息地 (梁晓辰等, 2016)。由此可见, 蚜虫的种间信息素可以同时作为利他素被天敌昆虫用于搜寻猎物, 而多异瓢虫是否也可利用蚜虫报警信息素和性信息素等定位蚜虫种群还尚未可知。

蚜虫在自身受到威胁时会从腹管中分泌油状液滴 (Nault *et al.*, 1973; Heie *et al.*, 1987), 这种液滴可以将捕食者或天敌的头、四肢和尾翼等部分黏住, 从而使自己获得逃离的机会 (Edwards, 1966; Dixon, 1975; 范佳等, 2014; 江珊珊等, 2015), 大多数蚜虫腹管分泌的液滴中都含有报警信息素组分, 这些组分可以被附近的同种个体识别为危险信号进而以分散、逃走和掉落的方式

远离当前区域从而远离危险或躲避捕食 (Edwards, 1966; Kislow and Edwards, 1972; Wientjens *et al.*, 1973; Nault and Bowers, 1974; Dixon, 1975; Montgomery and Nault, 1977; Griffiths and Pickett, 1980; Minorette and Weisser, 2000)。Bowers 等 (1972) 首次分离并鉴定出了蚜虫报警信息素组分, 该化合物为倍半萜烯类的反式-7,11-二甲基-3-亚甲基十二烷-1,6,10-三烯 (E- β -farnesene, EBF) (图 1) (Almohamad *et al.*, 2008)。之后, 大量研究表明, 多数蚜虫腹管液滴中都含有该组分, 且是主要或唯一组分。如棉蚜 *Aphis gossypii*、豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum*、桃蚜 *Myzus persicae* 和甜菜蚜 *Aphis fabae* 等大多数蚜虫报警信息素的主要组分都是 EBF, 但也有个别蚜虫如枫长管蚜 *Drepanosiphum platanoides* 等报警信息素组分中未检测到 EBF (Edwards *et al.*, 1973; Bowers *et al.*, 1977; Nishino *et al.*, 1977; Pickett and Griffiths, 1980; Gibson and Pickett 1983; Francis *et al.*, 2005b)。而后人的研究中发现, 蚜虫释放的报警信息素 EBF 不仅能被同种利用, 还可以吸引天敌前来捕食或寄生。如适宜浓度的 EBF (20 $\mu\text{L}/\text{mL}$ 和 40 $\mu\text{L}/\text{mL}$) 对十一星瓢虫 *Coccinella undecimpunctata* 和龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* 成虫具有显著的引诱活性, 且会显著增加两者对棉蚜的捕食率 (苏悦等, 2020)。

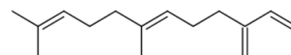


图 1 EBF 分子结构示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the molecular structure of EBF

有关蚜虫性信息素的最早报道是 Pettersson (1970) 发现麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 的雌性蚜足胫节上的信息素腺可释放挥发性的性信息素吸引雄蚜 (Marsh, 1975), 该现象在蚕豆修

尾蚜 *Megoura japonica* 和豌豆蚜 *A. pisum* 等蚜虫中普遍存在 (Marsh, 1972, 1975)。目前报道的大多数蚜虫性信息素都是由(4a*S*, 7*S*, 7a*R*)-荆芥内酯(假荆芥内酯, *Z,E*-Nepetalactone)和(1*R*, 4a*S*, 7*S*, 7a*R*)-荆芥醇(Nepetalactol)这两种单萜烯化合物组成(图 2), 只是两者的比例存在一定的差异 (Dawson *et al.*, 1987, 1988, 1989, 1990; Hardie *et al.*, 1990, 1994; Guldmond *et al.*, 1993; Lilley *et al.*, 1994; Thomas, 2011; 王璐等, 2018)。研究发现, 蚜虫性信息素也可以被天敌昆虫用来作为定位蚜虫的化学线索, 由此提高对蚜虫的定位和搜索能力 (Pareja *et al.*, 2007; Fernández-Grandon *et al.*, 2013), 例如蚜虫信息素对捕食性天敌异色瓢虫 *H. axyridis*、大草蛉 *Chrysopa septempunctata* 以及寄生性天敌寄生蜂等都具有显著的吸引作用 (Kühbandner *et al.*, 2012; Benelli *et al.*, 2013; Koczor *et al.*, 2015; 梁晓辰等, 2016)。

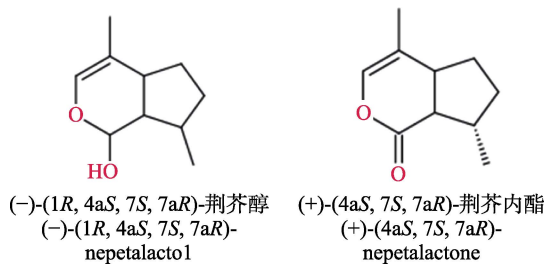


图 2 蚜虫性信息素两种主要成分分子结构示意图
Fig. 2 Molecular structure diagram of the two main components of aphid sex pheromone

为了探究多异瓢虫是否也可利用蚜虫信息素搜寻定位蚜虫种群, 本研究选取蚜虫两种代表性信息素组分(报警信息素 EBF 和性信息素假荆芥内酯)为研究对象, 通过 EAG 和 Y-型嗅觉

仪技术分析了多异瓢虫成虫及幼虫对两种组分的电生理反应及趋向选择行为, 研究结果将为阐明多异瓢虫定位蚜虫栖息地的嗅觉识别机制提供数据支撑, 为开发昆虫行为调控新策略提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

试验所需虫源均由中国农业科学院廊坊科研中试基地提供。多异瓢虫饲喂桃蚜 *M. persicae* 进行继代饲养, 养虫室温度为 (26 ± 1) °C, 相对湿度为 (60 ± 5) %, 光照周期为 L : D=16 : 8。试验所用多异瓢虫为 3-5 日龄成虫, 2-3 龄幼虫。

1.2 供试试剂

触角电位反应中的待测化合物用矿物油作为溶剂梯度稀释至 10⁰-10² μg/μL (浓度以 10 倍递增)。Y-型嗅觉仪试验中所用试剂以矿物油作为溶剂稀释至终浓度为 10 μg/μL 和 100 μg/μL 的供试溶液。供试试剂信息见表 1。

1.3 EAG 记录

采用触角电位技术检测待测化合物对多异瓢虫 3-5 日龄雌、雄成虫和 2-3 龄幼虫触角的电生理活性。以 0.2 mm 内径的玻璃毛细管为电极, 用 P-1000 拉针仪 (Sutter, 美国) 将其拉出合适长度和口径的尖端, 两个毛细管尖端用刀片切出合适的切口, 由尖端吸入生理盐水至 1/2 处备用。用 CO₂ 麻醉多异瓢虫, 将其触角从头部切下并将基部连接到参比电极的切口端, 触角尖端连接至

表 1 供试化合物信息
Table 1 Information of test compounds

化合物名称 Compound	英文名称 English name	CAS no.	纯度 Purity	来源 Source of supply
反式-β-法尼烯	<i>E</i> -β-Farnesene	28973-97-9	≥99%	Sigma-Aldrich®
假荆芥内酯	<i>Z,E</i> -Nepetalactone	21651-62-7	≥97%	Sigma-Aldrich®
顺-3-己烯醇	<i>Z</i> -3-Hexenol	928-96-1	≥98%	上海麦克林生化科技股份有限公司 Shanghai Macklin Biochemical Co., Ltd
矿物油	Mineral oil	8042-47-5	超纯级 Ultra pure	北京酷来搏科技有限公司 Beijing Coolaibo Technology Co., Ltd

记录电极切口端。随后将连有触角的两个玻璃电极插入固定在显微操作手上的银-氯化银电极, 触角基部一侧为参比电极, 触角尖端一侧为记录电极, 双侧电极与直流/交流放大器、刺激气流控制装置 CS-55(Syntech, Kirchzarten, Germany)、IDAC-2 记录模块 (Syntech, Kirchzarten, Germany) 和计算机连接, EAGPro (Syntech, Kirchzarten, Germany) 软件用于数据采集。测试幼虫时连头切下, 头部连接参比电极, 触角连接记录电极。将滴加有 10 μL 待测化合物的滤纸条 (0.4 cm $\times$ 3.0 cm) 插入巴斯德管中, 并将巴斯德管与气体流量控制装置相连, 设置连续气流流速为 124 mL/min, 刺激气流流速为 20 mL/min, 刺激源距离触角约 1 cm, 每次刺激时间为 0.2 s, 两次刺激间隔 1 min 使触角恢复活性。每种化合物测试 10 个触角样品, 每根触角在测试化合物前后需要加测溶剂矿物油 (阴性对照) 和矿物油稀释至 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 的顺-3-己烯醇溶液 (阳性对照)。

1.4 双向选择行为试验

使用 Y-型嗅觉仪观察多异瓢虫成虫和幼虫对 2 种蚜虫信息素 (报警信息素 EBF 和性信息素假荆芥内酯) 的趋向选择行为。Y-型嗅觉仪由无色透明玻璃管制成, 测试成虫和幼虫分别使用不同尺寸的 Y-型嗅觉仪: 测试成虫的 Y-型嗅觉仪主臂长 20.50 cm, 两支臂长 16.00 cm, 两支臂夹角 60°, 内径 2.80 cm; 测试幼虫的 Y-型嗅觉仪三臂长均为 7.50 cm, 两支臂夹角 120°, 内径 1.60 cm。Y-型嗅觉仪两支臂依次连接气味源枪头 (1 mL 移液枪枪头, 枪头前端剪出直径 0.3 cm 的小口)、玻璃转子流量计、装有蒸馏水的水塔、装有活性炭的碳柱及大气采样仪, 相邻仪器之间均使用聚四氟乙烯软管连接, 保证两侧相同位置的连接软管长度一致。整套装置除大气采样仪外其余均放在暗箱中, 在暗箱的上方平行安装两支 36 W 的日光灯, 试验时使 Y-型嗅觉仪受光均匀。试验前将 10 μL 待测物质滴加在 1 cm $\times$ 3 cm 的滤纸片上, 并将滤纸片放置于一侧气味源枪头内, 另一侧枪头内滴加 10 μL 矿物油作为对照气味源。装置组装好后, 将大气采样仪及日光灯电

源打开, 使气流流过整套装置, 用大气采样仪及流量计调节 Y-型嗅觉仪两臂气流流速为 300 mL/min, 待气流平稳后将多异瓢虫放入 Y-型嗅觉仪的主臂入口处, 每次放入一头, 观察时间为 5 min。若 5 min 之内瓢虫越过处理或对照的管壁 1/3 处并停留时间超过 5 s 则记为选择, 反之记为不选择。每做 5 头瓢虫更换两侧滤纸, 重新滴加测试化合物和对照, 做完一种物质或者一种性别的瓢虫更换一个 Y-型嗅觉仪, 将用过的 Y-型嗅觉仪、组装枪头及连接气味源和 Y-型嗅觉仪的聚四氟乙烯软管用 75% 酒精进行清洗并晾干后再次使用。多异瓢虫雌、雄成虫及幼虫各测试 50 头, 每头瓢虫只使用一次, 试验所用试虫在测试前均经过 12 h 的饥饿处理。

1.5 数据统计分析

所有试验数据利用 SPSS 25.0 软件 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 进行统计分析。触角电位反应计算公式为: $\text{EAG 相对反应值} = (\text{CV} - \text{CK}) / (\text{CF} - \text{CK})$, 其中, CV 为待测化合物的 EAG 反应值, CF 为 2 次阳性对照的 EAG 反应平均值, CK 为 2 次阴性对照的 EAG 反应平均值。多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫触角对不同浓度测试化合物的 EAG 反应值差异用单因素方差分析 Duncan 氏检验进行比较。趋向选择行为试验结果使用卡方检验计算 χ^2 值和相应的显著性水平 P 值。

2 结果与分析

2.1 多异瓢虫对蚜虫报警信息素 EBF 的 EAG 反应

多异瓢虫雌、雄成虫及幼虫触角对 3 种浓度的蚜虫报警信息素 EBF 均呈现明显的 EAG 反应, 且反应值随 EBF 浓度的升高而增大。在同一测试浓度下, 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对 EBF 的触角电位反应值之间均无显著差异 ($P > 0.05$)。当 EBF 浓度从 1 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 增加到 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 时, 雄成虫的触角电位相对值显著升高 ($P < 0.01$), 雌成虫和幼虫的触角电位反应无显著变化 ($P > 0.05$); 当 EBF 浓度从 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 提高到

100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 时, 雌成虫和幼虫的触角电位相对值显著增强 ($P < 0.01$), 而雄虫触角电位反应无显著变化 ($P > 0.05$) (图 3)。

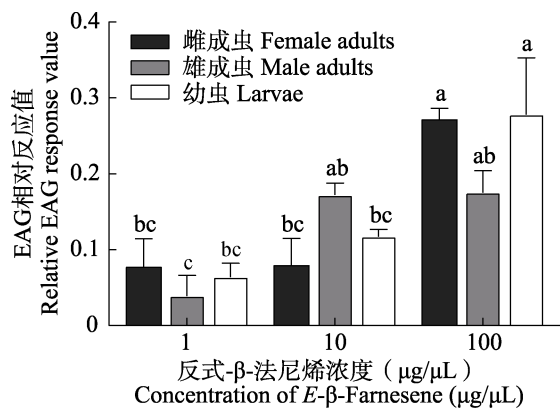


图 3 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对不同浓度 EBF 的触角电位反应

Fig. 3 EAG responses of female and male adults and larvae of *Hippodamia variegata* to different concentrations of EBF

数据以平均数 $\pm$ 标准误(SEM)表示。柱上标有不同小写字母表示不同样本之间的差异显著性($P < 0.05$, 单因素方差分析采用 LSD 检验)。图 4 同。

The data are expressed as mean $\pm$ SE. Histograms with lowercase letters represent significant differences between different samples ($P < 0.05$, LSD test for one-way ANOVA). The same as Fig. 4.

2.2 多异瓢虫对蚜虫性信息素假荆芥内酯的 EAG 反应

结果表明, 多异瓢虫雌、雄成虫及幼虫对 3 种浓度的蚜虫性信息素假荆芥内酯均呈现明显的 EAG 反应, 且触角电位反应相对值随假荆芥内酯浓度的升高而增大。在 1 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 和 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 测试浓度下, 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对假荆芥内酯的触角电位反应值间无显著差异 ($P > 0.05$); 在 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 测试浓度下, 幼虫对假荆芥内酯的 EAG 反应显著高于雌成虫 ($P < 0.001$)。当假荆芥内酯浓度从 1 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 增加到 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 时, 幼虫触角电位相对值显著升高 ($P < 0.001$), 雌、雄成虫触角电位反应无显著变化 ($P > 0.05$); 当假荆芥内酯浓度从 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 提高到 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 时, 雌、雄成虫触角电位相对值显著增强, 而幼虫触角电位反应无显著变化 ($P > 0.05$) (图 4)。

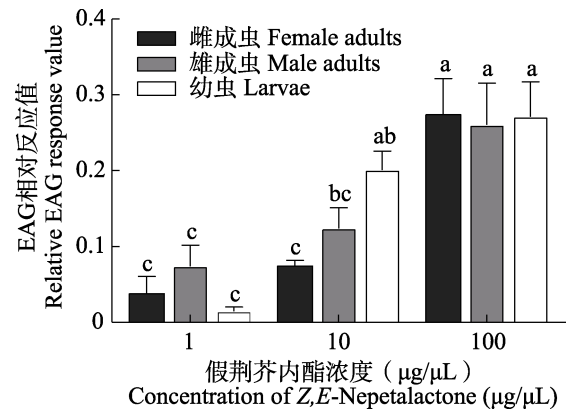


图 4 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对不同浓度假荆芥内酯的触角电位反应

Fig. 4 EAG responses of female and male adults and larvae of *Hippodamia variegata* to different concentrations of Z,E-Nepetalactone

2.3 多异瓢虫对蚜虫报警信息素 EBF 的行为趋向

电生理试验结果表明, 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 和 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 剂量的 EBF 呈现更明显的触角电生理反应, 因此本试验主要观察多异瓢虫对 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 和 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ EBF 的趋向选择行为。结果显示, 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 剂量的 EBF 对多异瓢虫雌、雄成虫具有显著的吸引作用 (雌虫: $\chi^2 = 7.6$, $df = 1$, $P = 0.0058$; 雄虫: $\chi^2 = 10.46$, $df = 1$, $P = 0.0012$), 而幼虫对该浓度 EBF 无趋向选择行为 ($\chi^2 = 1.52$, $df = 1$, $P = 0.2176$) (图 5);

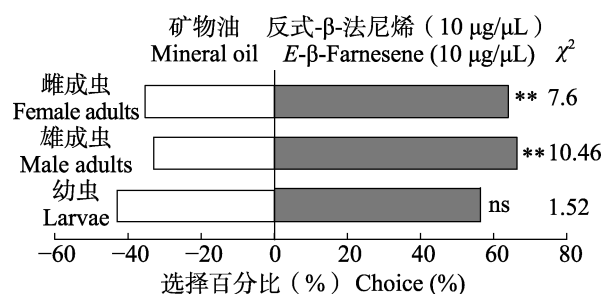


图 5 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ EBF 的行为反应

Fig. 5 The behavioral response of female and male adults and larvae of *Hippodamia variegata* to 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ EBF

*表示物质与对照之间差异显著 (**, $P < 0.01$; ****, $P < 0.0001$), ns 表示物质与对照之间差异不显著 ($P > 0.05$)。下同。

* indicates significant differences (**, $P < 0.01$; ****, $P < 0.0001$), ns indicates no significant difference ($P > 0.05$). The same below.

100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 剂量的 EBF 对多异瓢虫雌成虫和幼虫具有显著的引诱作用 (雌虫: $\chi^2 = 20.19$, $df = 1$, $P < 0.0001$; 幼虫: $\chi^2 = 10.46$, $df = 1$, $P = 0.0012$), 而雄成虫对浓度为 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 的 EBF 无趋向选择行为 ($\chi^2 = 1.57$, $df = 1$, $P = 0.2102$) (图 6)。

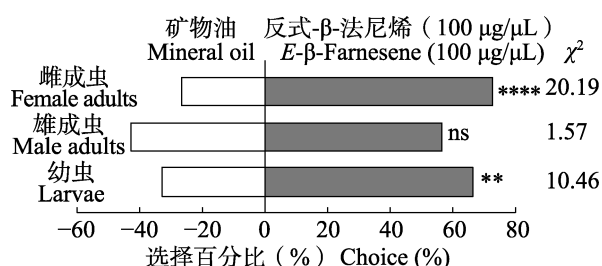


图 6 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ EBF 的行为反应

Fig. 6 The behavioral response of female and male adults and larvae of *Hippodamia variegata* to 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ EBF

2.4 多异瓢虫对蚜虫性信息素假荆芥内酯的行为趋向

电生理试验结果表明, 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 和 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 剂量的蚜虫性信息素假荆芥内酯呈现更明显的触角电生理反应, 因此本试验主要观察多异瓢虫对 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 和 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 假荆芥内酯的趋向选择行为, 结果显示, 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 剂量的假荆芥内酯对多异瓢虫幼虫具有极显著的吸引作用 ($\chi^2 = 22.64$, $df = 1$, $P < 0.0001$), 而雌、雄成虫对该浓度假荆芥内酯无趋向选择行为 (雌虫: $\chi^2 = 2.46$, $df = 1$, $P = 0.1168$; 雄虫: $\chi^2 = 0$, $df = 1$, $P = 1$) (图 7); 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 剂量的假荆芥内酯对多异瓢虫雌、雄成虫具有极显

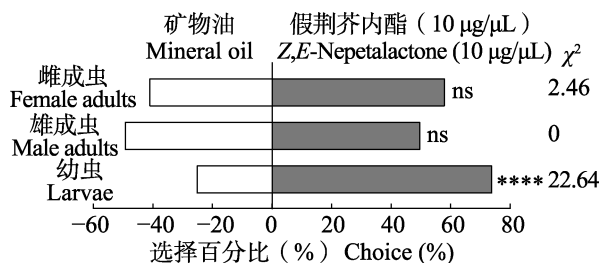


图 7 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 假荆芥内酯的行为反应

Fig. 7 The behavioral response of female and male adults and larvae of *Hippodamia variegata* to 10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ Z,E-Nepetalactone

著的引诱作用 (雌虫: $\chi^2 = 8.24$, $df = 1$, $P = 0.0041$; 雄虫: $\chi^2 = 15.22$, $df = 1$, $P < 0.0001$), 而幼虫对浓度为 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 的假荆芥内酯无趋向选择行为 ($\chi^2 = 3.15$, $df = 1$, $P = 0.0759$) (图 8)。

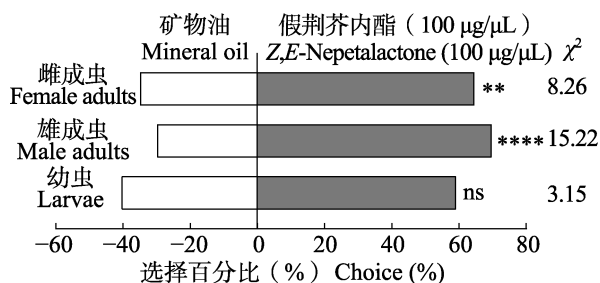


图 8 多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 假荆芥内酯的行为反应

Fig. 8 The behavioral response of female and male adults and larvae of *Hippodamia variegata* to 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ Z,E-Nepetalactone

3 讨论

由于转基因抗虫棉的使用, 新疆南部棉田的棉铃虫数目受到明显抑制, 但棉蚜为害日趋严重 (陆宴辉和梁革梅, 2016)。利用天敌昆虫控制蚜虫种群是害虫绿色防控的重要策略之一。已有大量的研究表明, 蚜虫报警信息素、性信息素等用于种内交流的信息化合物可吸引蚜虫的捕食性天敌如瓢虫、食蚜蝇和寄生性天敌寄生蜂等 (Abassi *et al.*, 2000; Francis *et al.*, 2004, 2005a; Foster *et al.*, 2005; Micha and Wyss, 2005)。因此, 利用蚜虫信息素调控天敌昆虫行为有望成为一种高效、可持续的蚜害绿色防控新策略。

蚜虫一旦受到捕食者的攻击, 便会有成滴的液体从腹管中涌出, 这种液体中含具有报警激素功能的 EBF 等信息化合物, 可作为利己素趋避捕食者继续攻击, 同时警示同伴躲避潜在风险; 而蚜虫利己素还可作为利他素被其天敌昆虫等捕食者用于寻找食物源 (鲁玉杰和张孝羲, 2001)。已有报道表明, 0.02-100 ng 的 EBF 对 14 种蚜虫的趋避效果可达 50% (Montgomery and Nault, 1977), 但七星瓢虫和异色瓢虫仅对高剂量的 EBF 表现出行为反应 (Nakamuta, 1991; Alhmedi *et al.*, 2010), 这表明蚜虫与瓢虫之间可以识别同一信息物质, 但反应的敏感度不同。在

蚜虫性信息素假荆芥内酯对蚜虫及其天敌的引诱作用中也存在同样的现象,约 7-10 mg 的假荆芥内酯在田间对桃蚜具有显著的行为趋向性(耿文军等, 1997),而异色瓢虫对 1 mg 的假荆芥内酯具有趋向行为(梁晓辰等, 2016),两者对假荆芥内酯反应的阈值不同。结合两种比对结果推测,在蚜虫逃逸与天敌搜寻的过程中,EBF 与假荆芥内酯是 2 种十分重要的化学线索,其不同浓度范围在协同进化策略中起到了维持生态系统平衡的重要作用。多异瓢虫是多种蚜虫的重要天敌昆虫,由于其分布广泛、发生量大和适应性强等特点,已成为新疆地区农田害虫的优势天敌。本文初步探究了多异瓢虫对 2 种代表性蚜虫信息素(报警信息素 EBF 和性信息素 Z, *E*-Nepetalactone)的化学通讯行为,以期为开发新型多异瓢虫行为调控剂用于棉田害虫的绿色防控提供数据支撑。

本研究电生理结果表明,蚜虫报警信息素 EBF 和性信息素假荆芥内酯均可触发多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫触角显著的电生理反应,且对高浓度的信息素(10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 和 100 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$)反应更为显著,推测多异瓢虫对 2 种蚜虫信息素的感受存在一定阈值。相似地,研究人员利用单感器记录和触角电位技术记录到了 EBF 对七星瓢虫、异色瓢虫和大斑长足瓢虫 *Coleomegilla maculata* 触角均具有电生理活性(Abassi *et al.*, 2000; Zhu and Park, 2005; Verheggen *et al.*, 2007; Leroy *et al.*, 2012)。可见,多数瓢虫都能够识别蚜虫报警信息素的主要组分 EBF。多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对蚜虫报警信息素 EBF 和性信息素假荆芥内酯的电生理反应,暗示着两种信息素可能对多异瓢虫具有重要的生态学意义,如定位、搜寻或捕食蚜虫等。

趋向选择行为试验进一步验证了我们的猜想,多异瓢虫雌、雄成虫和幼虫对特定浓度的蚜虫报警信息素 EBF 和性信息素假荆芥内酯具有趋向性。值得注意的是,虽然各浓度信息素对多异瓢虫均具有触角电生理活性,但是触发行为反应的活性浓度存在一定差异。在成虫中,0.1 mg 剂量的 EBF 对多异瓢虫雌、雄成虫具有显著的

吸引作用,当浓度升高至 1 mg 时,仍可引诱雌虫,但对雄虫的吸引作用消失。相似地,研究人员发现,1 mg 剂量的 EBF 显著吸引异色瓢虫(Alhmedi *et al.*, 2010; Leroy *et al.*, 2012),但蚜虫自然释放剂量的 EBF 或蚜虫腹管分泌物对七星瓢虫和异色瓢虫均无引诱效果(Nakamuta, 1991; Mondor and Roitberg, 2000)。比较发现,多异瓢虫和其他天敌昆虫对 EBF 的敏感度存在差异,结合本研究结果推测,EBF 仅在特定的浓度范围内对瓢虫具有引诱活性,这一范围依瓢虫种类和性别而变化,并且瓢虫可能利用报警信息素来源的 EBF 识别蚜虫种群,也可能利用其他来源的 EBF,如蚜虫为害时诱导植物大量释放的 EBF,但具体的识别机制还需要进一步探究。此外,与瓢虫成虫相比,幼虫的移动性差,只能通过识别小范围内线索捕食近距离的蚜虫,本研究中,0.1 mg 剂量的 EBF 不吸引多异瓢虫幼虫,但升高至 1 mg 时对幼虫产生了显著吸引,而苏悦等(2020)发现,1-4 μg 的 EBF 作为利他素可被十一星瓢虫幼虫与龟纹瓢虫幼虫用于对蚜虫的短距离识别,两者识别 EBF 的阈值低于多异瓢虫幼虫,本研究也观察到相较于成虫而言,多异瓢虫幼虫需要更高剂量的 EBF(1 mg)才能对其产生趋向选择行为,这表明多异瓢虫在幼虫阶段可能存在其他信息素用于对蚜虫的短距离识别。

行为学分析发现,多异瓢虫雌、雄成虫对 1 mg 剂量的假荆芥内酯具有极显著的趋向选择行为。崔亮亮(2011)和梁晓辰等(2016)在室内和田间试验条件下,均发现蚜虫性信息素假荆芥内酯(1-100 mg)对异色瓢虫具有显著的引诱活性。此外,蚜虫性信息素不仅可以吸引瓢虫,对重要捕食性天敌大草蛉 *C. septempunctata* (Koczor *et al.*, 2015)、寄生蜂种群也具有引诱作用(Kühbandner *et al.*, 2012; Benelli *et al.*, 2013)。通过比较多异瓢虫和其他天敌昆虫对识别假荆芥内酯的浓度范围发现,多异瓢虫对其敏感度更高,结合本研究推测,蚜虫性信息素组分也可作为重要的利他素被瓢虫等天敌昆虫利用,用于定位蚜虫种群,提高捕食效率。在本研究中,

10 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ (约 0.1 mg) 假荆芥内酯可显著吸引多异瓢虫幼虫, 由此推测, 多异瓢虫在幼虫阶段短距离识别猎物的过程中假荆芥内酯可能发挥一定作用, 而其他天敌幼虫是否也可利用假荆芥内酯感知蚜虫种群还需要进一步研究。

综上, 本研究发现蚜虫报警信息素 EBF 和性信息素假荆芥内酯对多异瓢虫成虫和幼虫均具有电生理和行为活性, 推测多异瓢虫可巧妙的利用蚜虫种内的信息素组分定位蚜虫种群。研究结果将为阐明多异瓢虫定位蚜虫栖息地的嗅觉识别机制提供数据支撑, 为开发天敌昆虫行为调控剂等新型害虫绿色防控策略提供理论依据。此外, 本研究仅在室内条件下初步分析了单一组分蚜虫报警信息素 EBF 和性信息素假荆芥内酯对多异瓢虫的引诱作用, 将来还需要筛选更多的活性组分并进行组合复配, 同时在更为复杂的田间条件下开展试验, 以期筛选设计出更为高效环保的多异瓢虫行为调控剂, 助力实现“保益控害”绿色发展目标。

参考文献 (References)

- Abassi SA, Birkett MA, Pettersson J, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock C, 2000. Response of the seven-spot ladybird to an aphid alarm pheromone and an alarm pheromone inhibitor is mediated by paired olfactory cells. *Journal of Chemical Ecology*, 26(7): 1765–1771.
- Alhmedi A, Haubruge E, Francis F, 2010. Identification of limonene as a potential kairomone of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 107(4): 541–548.
- Almohamad R, Verheggen FJ, Francis F, Lognay GC, Haubruge E, 2008. Emission of alarm pheromone by non-preyed aphid colonies. *Journal of Applied Entomology*, 132(8): 601–604.
- Benelli G, Giunti G, Messing RH, Wright MG, 2013. Visual and olfactory female-borne cues evoke male courtship in the aphid parasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 26(5): 695–707.
- Bowers WS, Nault LR, Webb RE, Dutky SR, 1972. Aphid alarm pheromone: Isolation, identification, synthesis. *Science*, 177(4054): 1121–1122.
- Bowers WS, Nishino C, Montgomery ME, Nault LR, Nielson MW, 1977. Sesquiterpene progenitor, germacrene A: An alarm pheromone in aphids. *Science*, 196(4290): 680–681.
- Cui LL, 2011. Control effect of *E*- β -farnesene, *Z,E*-Nepetalactone and honeydew on Chinese cabbage aphid. Master dissertation. Tai'an: Shandong Agricultural University. [崔亮亮, 2011. 反- β -法尼烯、假荆芥内酯和蜜露提取物的菜蚜控制作用研究. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学.]
- Dawson GW, Griffiths DC, Janes NF, Mudd A, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock C, 1987. Identification of an aphid sex pheromone. *Nature*, 325(6105): 614–616.
- Dawson GW, Griffiths DC, Merritt LA, Mudd A, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1988. The sex pheromone of the greenbug, *Schizaphis graminum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 48: 91–93.
- Dawson GW, Griffiths DC, Merritt LA, Mudd A, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1990. Aphid semiochemicals: A review, and recent advances on the sex pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 16(11): 3019–3030.
- Dawson GW, Norman FJ, Mudd A, Pickett JA, Slawin AMZ, Wadhams LJ, Williams DJ, 1989. The aphid sex pheromone. *Pure and Applied Chemistry*, 61(3): 555–558.
- Dixon AFG, 1975. Function of the siphunculi in aphids with particular reference to the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides*. *Journal of Zoology*, 175(2): 279–289.
- Edwards JSA, 1966. Defence by smear: Supercooling in the cornicle wax of aphids. *Nature*, 211(1966): 73–74.
- Edwards LJ, Siddall JB, Dunham LL, Uden P, Kislow CJ, 1973. Trans- β -farnesene, alarm pheromone of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). *Nature*, 241(5385): 126–127.
- Farhadi R, Allahyari H, Juliano SA, 2010. Functional response of larval and adult stages of *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) to different densities of *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 39(5): 1586–1592.
- Fan J, Liu Y, Zeng JG, Guo M, Sun JR, Cheng P, Chen JL, 2014. Advancement of new prevent and control technologies for aphids in wheat and vegetable. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1413–1434. [范佳, 刘勇, 曾建国, 郭梅, 孙京瑞, 程辟, 陈巨莲, 2014. 小麦与蔬菜蚜虫新型防控技术研究进展. 应用昆虫学报, 51(6): 1413–1434.]
- Fernández-Grandon GM, Woodcock CM, Poppy GM, 2013. Do asexual morphs of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*, utilise the aphid sex pheromone? Behavioural and electrophysiological responses of *M. persicae* virginoparae to (4a*S*,7*S*,7a*R*)-nepetalactone and its effect on aphid performance. *Bulletin of Entomological Research*, 103(4): 466–472.
- Foster SP, Denholm I, Thompson R, Poppy GM, Powell W, 2005. Reduced response of insecticide-resistant aphids and attraction of parasitoids to aphid alarm pheromone; a potential fitness

- trade-off. *Bulletin of Entomological Research*, 95(1): 37–46.
- Francis F, Lognay GC, Haubruge E, 2004. Olfactory responses to aphid and host plant volatile releases: (*E*)- β -farnesene an effective kairomone for the predator *Adalia bipunctata*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(4): 741–755.
- Francis F, Martin TT, Lognay GC, Haubruge E, 2005a. Role of (*E*)- β -farnesene in systematic aphid prey location by *Episyrphus balteatus* larvae (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102(3): 431–436.
- Francis F, Vandermoten S, Verheggen F, Lognay G, Haubruge E, 2005b. Is the (*E*)- β -farnesene only volatile terpenoid in aphids? *Journal of Applied Entomology*, 129(1): 6–11.
- Geng WJ, Xiang Yu JG, Zhang ZN, 1997. Field test of aphid attraction by sex pheromone. *Entomological Knowledge*, 34(5): 295–297. [耿文军, 向余劲攻, 张钟宁, 1997. 蚜虫性信息素的田间引诱蚜虫试验. 昆虫知识, 34(5): 295–297.]
- Gibson RW, Pickett JA, 1983. Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature*, 302(5909): 608–609.
- Griffiths DS, Pickett JA, 1980. A potential application of aphid alarm pheromones. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 27(2): 199–201.
- Guldmond JA, Dixon AFG, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1993. Specificity of sex pheromones, the role of host plant odour in the olfactory attraction of males, and mate recognition in the aphid *Cryptomyzus*. *Physiological Entomology*, 18(2): 137–143.
- Hardie J, Holyoak M, Nicholas J, Nottingham SF, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1990. Aphid sex pheromone components: Age-dependent release by females and species-specific male response. *Chemoecology*, 1(2): 63–68.
- Hardie J, Storer JR, Nottingham SF, Peace L, Harrington RC, Merritt LA, Wadhams LJ, Wood DK, 1994. The interaction of sex pheromone and plant volatiles for field attraction of male bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Biology*, 3: 1223–1230.
- Heie O, 1987. Paleontology and phylogeny//Minks A, Harrewijn P(eds.). *Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Amsterdam: Elsevier. 367–391.
- Jiang SS, Deng Q, Fan J, Sun JR, Chen JL, 2015. Behavioral responses of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) to *E*- β -farnesene. *Acta Entomologica Sinica*, 58(7): 776–782. [江珊珊, 邓青, 范佳, 孙京瑞, 陈巨莲, 2015. 麦长管蚜对 *E*- β -法尼烯的嗅觉行为反应. 昆虫学报, 58(7): 776–782.]
- Jiang Y, Xiu CL, Wang DM, Liu J, Pan HS, Liu XN, 2022. Research progress on biological ecology, conservation and utilization of *Hippodamia variegata* (Goeze). *Chinese Journal of Biological Control*, 38(1): 50–62. [姜岩, 修春丽, 王冬梅, 刘建, 潘洪生, 刘小宁, 2022. 多异瓢虫生物生态学特性及保育利用研究进展. 中国生物防治学报, 38(1): 50–62.]
- Kislow CJ, Edwards L, 1972. Repellent odour in aphids. *Nature*, 235(5333): 108–109.
- Koczor S, Szentkirályi F, Pickett JA, Birkett MA, Tóth M, 2015. Aphid sex pheromone compounds interfere with attraction of common green lacewings to floral bait. *Journal of Chemical Ecology*, 41(6): 550–556.
- Kühbandner S, Sperling S, Mori K, Ruther J, 2012. Deciphering the signature of cuticular lipids with contact sex pheromone function in a parasitic wasp. *Journal of Experimental Biology*, 215(14): 2471–2478.
- Leroy P, Schillings T, Farmakidis J, Heuskin S, Lognay GC, Verheggen FJ, Brostaux Y, Haubruge E, Francis F, 2012. Testing semiochemicals from aphid, plant and conspecific: Attraction of *Harmonia axyridis*. *Insect Science*, 19(3): 372–382.
- Liang XC, Ji XL, Zheng LF, Liu Y, 2016. Behavioral responses of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) to aphid sex pheromone. *Journal of Environmental Entomology*, 38(2): 324–328. [梁晓辰, 纪祥龙, 郑鹭飞, 刘勇, 2016. 异色瓢虫对蚜虫性外激素的行为反应研究. 环境昆虫学报, 38(2): 324–328.]
- Lilley R, Hardie J, Merritt LA, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1994. The sex pheromone of the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fab.) (Homoptera: Aphididae). *Chemoecology*, 5(1): 43–46.
- Lu YH, Liang GM, 2016. Research advance on the succession of insect pest complex in Bt crop ecosystem. *Plant Protection*, 42(1): 7–11. [陆宴辉, 梁革梅, 2016. Bt 作物系统害虫发生演替研究进展. 植物保护, 42(1): 7–11.]
- Lu YJ, Zhang XX, 2001. Effect of infochemicals on insect behavior. *Chinese Bulletin of Entomology*, 38(4): 262–266. [鲁玉杰, 张孝羲, 2001. 信息化合物对昆虫行为的影响. 昆虫知识, 38(4): 262–266.]
- Marsh D, 1972. Sex pheromone in the aphid *Megoura viciae*. *Nature Chemical Biology*, 238(79): 31–32.
- Marsh D, 1975. Responses of male aphids to the female sex pheromone in *Megoura viciae* Buckton. *Journal of Entomology Series A, General Entomology*, 50(1): 43–64.
- Micha SG, Wyss UP, 2005. Aphid alarm pheromone (*E*)- β -farnesene: A host finding kairomone for the aphid primary parasitoid *Aphidius uzbekistanicus* (Hymenoptera: Aphidinae). *Chemoecology*, 7(3): 132–139.
- Minoretti N, Weisser WW, 2000. The impact of individual ladybirds (*Coccinella septempunctata*, Coleoptera: Coccinellidae) on aphid colonies. *European Journal of Entomology*, 97(4): 475–479.
- Mondor EB, Roitberg BD, 2000. Has the attraction of predatory

- coccinellids to cornicle droplets constrained aphid alarm signaling behavior? *Journal of Insect Behavior*, 13(3): 321–329.
- Montgomery ME, Nault LR, 1977. Comparative response of aphids to the alarm pheromone, (*E*)- β -farnesene. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 22(3): 236–242.
- Nakamura K, 1991. Aphid alarm pheromone component, (*E*)- β -farnesene, and local search by a predatory lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae). *Applied Entomology and Zoology*, 26(1): 1–7.
- Nault LR, Bowers WS, 1974. Multiple alarm pheromones in aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 17(3): 455–457.
- Nault LR, Edwards LJ, Styer WE, 1973. Aphid alarm pheromones: Secretion and reception. *Environmental Entomology*, 2(1): 101–105.
- Nishino C, Bowers WS, Montgomery ME, Nault LR, Nielson MW, 1977. Alarm pheromone of the spotted alfalfa aphid, *Therioaphis maculata* Buckton (Homoptera: Aphididae). *Journal of Chemical Ecology*, 3(3): 349–357.
- Pareja M, Moraes MCB, Clark SJ, Birkett MA, Powell W, 2007. Response of the aphid parasitoid *Aphidius funebris* to volatiles from undamaged and aphid-infested *Centaurea nigra*. *Journal of Chemical Ecology*, 33(4): 695–710.
- Pettersson J, 1970. An aphid sex attractant I. Biological studies. *Entomologica Scandinavica*, 1(1): 63–73.
- Pickett JA, Griffiths DC, 1980. Composition of aphid alarm pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, 6(2): 349–360.
- Qin XY, He XL, Shalitanati T, Zhao L, Gao YH, 2020. Effects of *Adonia variegata* (Goeze) ladybird on feeding behavior of *Aphis gossypii* (Glover). *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 43(1): 62–65. [秦昕云, 何晓玲, 沙丽塔娜提·吐松嘎孜, 赵莉, 高有华, 2020. 多异瓢虫对棉蚜取食行为的影响. 新疆农业大学学报, 43(1): 62–65.]
- Su Y, Wang J, Ma X, Xiong RC, Yao YS, 2020. Effects of *E*- β -farnesene on the olfactory selection behavior and feeding rate of *Coccinella undecimpunctata* and *Propylaea japonica*. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 57(6): 1095–1120. [苏悦, 汪娟, 马雪, 熊仁次, 姚永生, 2020. E- β -法尼烯对十一星瓢虫和龟纹瓢虫嗅觉选择行为及取食率的影响. 新疆农业科学, 57(6): 1095–1120.]
- Thomas ML, 2011. Detection of female mating status using chemical signals and cues. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 86(1): 1–13.
- Verheggen FJ, Fagel Q, Heuskin S, Lognay G, Francis F, Haubruge E, 2007. Electrophysiological and behavioral responses of the multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis* Pallas, to sesquiterpene semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 33(11): 2148–2155.
- Wang B, Dong WY, Li HM, D'Onofrio C, Bai PH, Chen RP, Yang LL, Wu JN, Wang XQ, Wang B, Ai D, Knoll W, Pelosi P, Wang GR, 2022. Molecular basis of (*E*)- β -farnesene-mediated aphid location in the predator *Eupeodes corollae*. *Current Biology*, 32(5): 951–962.
- Wang L, Wang K, Dong J, Liu Y, 2018. Behavioral responses of *Aphidius avenae* Haliday and *A. gifuensis* Ashmead to the aphid pheromones (*E*)- β -farnesene and nepetalactone. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(2): 223–229. [王璐, 王康, 董洁, 刘勇, 2018. 两种麦田蚜茧蜂对蚜虫外激素行为反应的比较研究. 应用昆虫学报, 55(2): 223–229.]
- Wientjens W, Lakwijk A, van der Marel T, 1973. Alarm pheromone of grain aphids. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 29(6): 658–660.
- Wu PX, Ouyang HY, Xu J, Zhang R, He J, Zhang RZ, 2016. Predation of *Paratrioza sinica* Yang & Li by adult *Hippodamia variegata* (Goeze). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(6): 1353–1360. [巫鹏翔, 欧阳浩永, 徐婧, 张蓉, 何嘉, 张润志, 2016. 多异瓢虫成虫对枸杞木虱的捕食作用. 应用昆虫学报, 53(6): 1353–1360.]
- Yang Q, Liu JP, Wyckhuys KAG, Yang YZ, Lu YH, 2022. Impact of heat stress on the predatory ladybugs *Hippodamia variegata* and *Propylaea quatuordecimpunctata*. *Insects*, 13(3): 306.
- Zhu J, Park KC, 2005. Methyl salicylate, a soybean aphid-induced plant volatile attractive to the predator *Coccinella septempunctata*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(8): 1733–1746.