

桃蚜对报警信息素和烟草挥发物的电生理和行为反应^{*}

魏 波^{1**} 陈宝源¹ 张小娇¹ 魏成梅¹ 荆 英² 李成云¹ 董文霞^{1***}

(1. 云南生物资源保护与利用国家重点实验室, 云南农业大学植物保护学院, 昆明 650201;

2. 扬州职业大学园林园艺学院, 扬州 225000)

摘 要 【目的】探究烟草挥发物和蚜虫报警信息素对桃蚜 *Myzus persicae* 行为的影响, 以期对桃蚜的化学生态防治提供理论依据。【方法】采用触角电位技术 (EAG) 测定了有翅蚜与无翅蚜对蚜虫报警信息素 (*E*)- β -法尼烯与 4 种烟草挥发物 (6-甲基-5-庚烯-2-酮、壬醛、反- β -罗勒烯、乙酸正丁酯) 的电生理反应, 并利用 Y 型嗅觉仪测定了桃蚜对这些化合物的行为反应。【结果】蚜虫报警信息素和 4 种烟草挥发物均能引起有翅蚜和无翅蚜的触角电位反应, 有翅蚜的嗅觉感器对报警信息素更为敏感, 而无翅蚜对烟草挥发物乙酸正丁酯和反- β -罗勒烯更为敏感。在 1、10 和 100 ng 3 个测试剂量范围内, 报警信息素在剂量为 10 ng 和 100 ng 时对有翅蚜和无翅蚜的驱避作用显著, 而 1 ng 时仅对无翅蚜有驱避作用。烟草挥发物乙酸正丁酯、6-甲基-5-庚烯-2-酮和反- β -罗勒烯在剂量为 100 ng 时, 对无翅蚜和有翅蚜具有引诱作用; 当剂量 10 ng 时, 乙酸正丁酯对有翅蚜和无翅蚜均有引诱作用, 6-甲基-5-庚烯-2-酮仅对无翅蚜有引诱作用。【结论】报警信息素对无翅蚜的驱避作用强于有翅蚜, 烟草挥发物组分 6-甲基-5-庚烯-2-酮、乙酸正丁酯、反- β -罗勒烯对桃蚜的无翅蚜和有翅蚜均具有引诱作用。

关键词 桃蚜; 烟草挥发物; 报警信息素; 触角电位反应; 行为反应

Electrophysiological and behavioral responses of *Myzus persicae* to alarm pheromone and tobacco plant volatiles

WEI Bo^{1**} CHEN Bao-Yuan¹ ZHANG Xiao-Jiao¹ WEI Cheng-Mei¹
JING Ying² LI Cheng-Yun¹ DONG Wen-Xia^{1***}

(1. National Key Laboratory for Conservation and Utilization of Biological Resources in Yunnan, College of Plant Protection,

Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Department of Landscape and

Horticulture, Yangzhou Polytechnic College, Yangzhou 225000, China)

Abstract [Objectives] To provide information to inform the choice of pheromones and volatile compounds for the environmentally-friendly control of crop damage by this species, the effects of tobacco volatiles and an alarm pheromone on the behavior of *Myzus persicae* were measured. [Methods] Electrophysiological responses of winged and wingless *M. persicae* to 1, 10 and 100 ng concentrations of the aphid alarm pheromone ((*E*)- β -farnesene) and four volatile tobacco plant compounds (6-methyl-5-hepten-2-one, butyl acetate, (*E*)- β -ocimene and nonanal) were recorded by EAG and the behavioral responses of individual aphids to these compounds were recorded in a Y-tube olfactometer. [Results] Aphid alarm pheromone and the four tobacco volatile compounds tested all elicited EAG responses in both winged and wingless aphids. Winged aphids were more sensitive to the alarm pheromone than wingless ones, whereas wingless aphids were more sensitive to butyl acetate and (*E*)- β -ocimene. Both 10 ng and 100 ng concentrations of the alarm pheromone repelled both winged and wingless aphids, but the 1 ng concentration only repelled wingless aphids. One hundred nanogram concentrations of

*资助项目 Supported projects: “十三五”国家重点研发计划项目课题 (2017YFD0200400); 云南生物资源与保护重点实验室开放基金 (2015-004); 云南农业大学学生科技创新创业行动基金 (2019ZKY255)

**第一作者 First author, E-mail: weibol5094267816@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: dongwenxia@163.com

收稿日期 Received: 2019-12-23, 接受日期 Accepted: 2019-01-12

6-methyl-5-hepten-2-one, butyl acetate and (*E*)- β -ocimene were significantly attractive to both winged and wingless aphids. A concentration of 10 ng butyl acetate attracted both winged and wingless aphids, but the same concentration of 6-methyl-5-hepten-2-one only attracted wingless ones. **[Conclusion]** The alarm pheromone has a stronger repellent effect on wingless aphids than winged aphids, and 6-methyl-5-hepten-2-one, butyl acetate and (*E*)- β -ocimene are attractive to both winged and wingless aphids.

Key words *Myzus persicae*; tobacco plant volatiles; alarm pheromones; EAG; behavioral response

桃蚜 *Myzus persicae* 主要取食十字花科类植物、茄果类蔬菜、油料作物芝麻、桃、李、烟草等经济类植物,并向作物传播病毒,造成植物营养恶化,影响农作物的产量和品质,造成极大的经济损失(Weber, 1985; Harrington and Devonshire, 1988)。环境压力通过自然选择影响物种的进化(Dall *et al.*, 2004; Dingemanse and Reale, 2005),而桃蚜的生长繁殖对寄主和环境条件极其敏感,在营养条件好的情况下为无翅蚜,当营养条件恶化的情况下,产生有翅蚜。另外,无翅蚜种群密度过大、捕食者入侵等不利因素均能诱导有翅蚜的产生(Mondor *et al.*, 2005; Podjasek *et al.*, 2005; Ishikawa and Miura, 2013),有翅蚜的产生有利于桃蚜向其它寄主植物迁飞。

在蚜虫迁飞过程中,主要利用视觉和嗅觉寻找寄主植物,其中植物的挥发性物质在此过程中发挥了重要作用(Powell *et al.*, 2006; Webster, 2012)。例如,黑豆蚜 *Aphis fabae* 利用寄主植物释放的烯类化合物定位蚕豆(Webster *et al.*, 2010)。蚜虫受到侵扰后,会从腹管释放报警信息素反- β -法尼烯(*E*)- β -farnesene, 简称 EBF)(Joachim *et al.*, 2013),使同种其他个体产生报警反应,使其迅速逃离危险现场。将 EBF 添加到农药中,可以提高对桃蚜的杀灭效果(Dawson *et al.*, 1990)。

烟草作为桃蚜的重要寄主之一,桃蚜对烟草表现出明显的嗜好性(张利军等, 2015)。烟草植株释放的挥发物主要包括绿叶气味、萜类、芳香族和脂肪族化合物(李祥等, 2015)。在桃蚜的有翅蚜向烟草定位的过程中,烟草挥发物的哪些组分在起作用?有翅蚜对这些挥发物的感受与无翅蚜是否存在差异?因此,本文通过比较有翅蚜和无翅蚜对寄主植物(烟草)挥发物和报警信息素的电生理反应和行为反应,探明有翅蚜和

无翅蚜对这些物质嗅觉感受的异同,以期为桃蚜的化学生态防治提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

桃蚜于 2017 年 6 月中旬采集于云南省玉溪市的烟草植株上,室内接种到盆栽烟草上继续繁殖。选用个体大小一致的有翅蚜、无翅成蚜进行实验。

1.2 实验试剂

绿叶气味物质:顺-3-己烯-1-醇((*Z*)-3-Hexen-1-ol, 纯度:97%, 公司:TCI);蚜虫报警信息素:反- β -法尼烯(*E*)- β -Farnesene, 纯度:97.5%, 公司:Flukar);烟草植株挥发物:6-甲基-5-庚烯-2-酮(6-Methyl-5-hepten-2-one, 纯度:98%, 公司:TCI)、反- β -罗勒烯(*E*)- β -Ocimene, 纯度:98%, 公司:Sigma Aldrich)、壬醛(Nonanal, 纯度:95%, 公司:TCI)、乙酸正丁酯(Butyl acetate, 纯度:99%, 公司:TCI);样品溶剂:液体石蜡(Paraffin liquid, 纯度:化学纯, 公司:西陇化工)。

1.3 实验方法

1.3.1 桃蚜触角电位(EAG)测定 测试的化合物:蚜虫报警信息素反- β -法尼烯,4种烟草植株挥发物6-甲基-5-庚烯-2-酮(酮类物质)、反- β -罗勒烯(萜烯类物质)、壬醛(醛类物质)、乙酸正丁酯(酯类物质)。以顺-3-己烯-1-醇(绿叶气味物质)为EAG测定的标准化合物(Standard)。溶剂为液体石蜡,将上述化合物均配制为浓度5 ng/ μ L的溶液。测试时,取20 μ L溶液作为处理,20 μ L液体石蜡作为对照。

桃蚜触角电位测定(EAG)的方法:参照张

小娇等(2018)的方法,并针对桃蚜的触角类型及触角传感器的特性进行一定的改进。将活体桃蚜的头部切下,切除其中一根触角,并将触角的顶端切除少许,注意不要损伤触角第6节的传感器。同一根触角中测定顺序为:先做一次液体石蜡,然后标准样品与测试样品循环4-5次,在测试样品循环结束之后还需要做一次标准样品与液体石蜡。其中,石蜡为对照,顺-3-己烯-1-醇为标准化合物。每个样品重复5-6根触角。

1.3.2 桃蚜对报警信息素和烟草挥发物的行为测定 将1.3.1所述的5种化合物用液体石蜡配制成浓度梯度为0.05、0.5和5 ng/ μ L的溶液,取20 μ L(即1、10、100 ng剂量)作为处理,20 μ L液体石蜡作为对照。

采用Y型嗅觉仪对桃蚜进行定向行为测定,嗅觉仪主臂、两侧臂长均为13 cm、直径均为3 cm,侧臂间夹角为30°。Y型嗅觉仪两侧臂分别与一圆柱形玻璃适配器连接,适配器长9 cm,直径1 cm,分别作为气味源的处理和对照。嗅觉仪两臂的适配器分别与空气净化装置(以活性炭、无水硫酸铜填充)相连接,用微量移液器取20 μ L的待测样品溶液滴于滤纸条上,并将其放入一个适配器内,另一个滴有相同体积石蜡的滤纸条放入对照的另一适配器中。利用流量计测试Y型嗅觉仪每个侧臂的气流速度都保持在20 mL/min。实验前通气5 min,使其气味充满管道。单头桃蚜放入主臂口进行气味选择,观察10 min。若桃蚜从主臂移向侧臂一端并停留至少30 s,则记为有选择;若10 min内在主臂无移动或没有移向侧臂,记为无选择,且不计入统计数据中。实验重复30次,1头桃蚜只重复1次。每测试完2头蚜虫,调换Y型嗅觉仪两臂的位置,避免位置的影响。实验用过的Y型嗅觉仪用无水乙醇清洗,然后置于100 °C烘箱中烘1 h。以9 W的LED灯作为光源,Y型嗅觉仪主臂以及两臂的光照强度为420 lx,实验温度为(25 $\pm$ 2) °C,相对湿度40% $\pm$ 10%。

1.3.3 EAG和Y管嗅觉仪数据处理方法 数据处理方法采用Excel和SPSS17.0软件进行分析,数据用平均值 $\pm$ 标准误差(SE)的方法表示,利用t-检验和Tukey检验($P < 0.05$)分析EAG反

应相对值是否具有差异显著性。利用卡方检测(Chi-square test)分析有翅蚜和无翅蚜分别选择嗅觉仪两臂之间的数目的显著性差异。

EAG相对值计算公式为:样品EAG反应相对值=(样品EAG反应值-对照EAG反应值)/(标准物反应值-对照EAG反应值)。

2 结果与分析

2.1 有翅蚜与无翅蚜对蚜虫报警信息素及烟草挥发物的EAG反应

2.1.1 有翅蚜与无翅蚜对6种化合物的EAG反应 无翅蚜对顺-3-己烯-1-醇和液体石蜡(对照)的反应值分别为(0.868 $\pm$ 0.026) mV和(0.021 $\pm$ 0.002) mV,两者差异显著($P < 0.05$)。有翅蚜对顺-3-己烯-1-醇和液体石蜡(对照)的反应值分别为(0.871 $\pm$ 0.020) mV和(0.033 $\pm$ 0.004) mV,两者差异也显著($P < 0.05$)。有翅蚜和无翅蚜均对顺-3-己烯-1-醇有EAG反应,但两者之间差异不显著($P > 0.05$)。

有翅蚜和无翅蚜对选择的5种化合物均能产生EAG反应,其触角电位值均显著高于对照液体石蜡的反应值($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$),表明有翅蚜和无翅蚜都能感受5种化合物的刺激(表1)。

2.1.2 无翅蚜和有翅蚜对同种化合物EAG反应的比较 有翅蚜对蚜虫报警信息素反- β -法尼烯的触角电位反应值显著高于无翅蚜,对反- β -罗勒烯、乙酸正丁酯的反应值显著低于无翅蚜,而对6-甲基-5-庚烯-2-酮和壬醛的反应值与无翅蚜无差异(图1)。

2.1.3 无翅蚜和有翅蚜对5种化合物EAG反应的比较 无翅蚜对4种烟草挥发物和蚜虫报警信息素的EAG反应值的大小顺序为:6-甲基-5-庚烯-2-酮、乙酸正丁酯>反- β -罗勒烯、壬醛>反- β -法尼烯(图2);有翅蚜的EAG的反应值大小顺序为:6-甲基-5-庚烯-2-酮>反- β -法尼烯、乙酸正丁酯>壬醛>反- β -罗勒烯(图3)。

2.2 烟草挥发物和报警信息素对桃蚜的行为反应

当反- β -法尼烯剂量为100、10和1 ng时,对无翅蚜都具有显著驱避作用($\chi^2=4.765$, $P=0.029$; $\chi^2=10.889$, $P=0.001$; $\chi^2=3.857$, $P=0.049$);

表 1 有翅蚜和无翅蚜对蚜虫报警信息素及烟草挥发物的 EAG 反应
Table 1 EAG response of winged and wingless *Myzus persicae* to aphid alarm pheromone and tobacco volatile compounds

化合物 Compounds	处理/对照 Treatment/Control	EAG 反应相对值 The EAG relative potential	
	T/CK	有翅蚜 Winged <i>M. persicae</i>	无翅蚜 Wingless <i>M. persicae</i>
反-β-法尼烯 (E)-β-Farnesene	T	1.047±0.094**	0.511±0.016**
	CK	0.029±0.009	0.030±0.004
6-甲基-5-庚烯-2-酮 6-Methyl-5-hepten-2-one	T	1.334±0.042*	1.451±0.048*
	CK	0.013±0.002	0.068±0.009
壬醛 Nonanal	T	0.727±0.012*	0.864±0.060**
	CK	0.028±0.004	0.034±0.006
乙酸正丁酯 Butyl acetate	T	0.971±0.034*	1.363±0.062*
	CK	0.017±0.002	0.031±0.002
反-β-罗勒烯 (E)-β-Ocimene	T	0.484±0.094*	0.873±0.029*
	CK	0.055±0.001	0.019±0.006

*表示桃蚜的 EAG 反应值在处理 and 对照间经 *t*-检验差异显著 ($P<0.05$), **表示桃蚜的 EAG 反应值在处理 and 对照间经 *t*-检验差异极显著 ($P<0.01$)。
* indicates significant difference between the EAG value of *M. persicae* to the treatment and that to the control by *t*-test ($P<0.05$), ** indicates extremely significant difference between the EAG value of *M. persicae* to the treatment and that to the control by *t*-test ($P<0.01$).

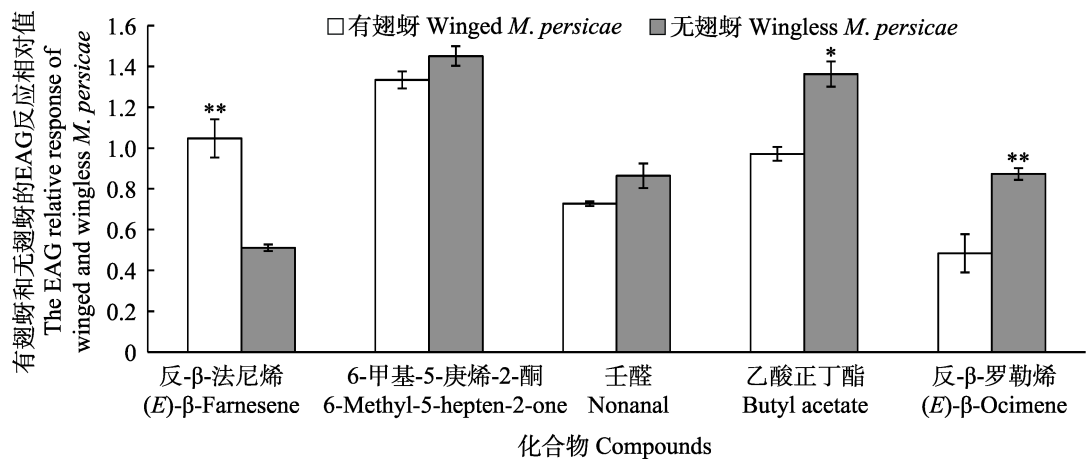


图 1 有翅蚜和无翅蚜对烟草挥发物及蚜虫报警信息素 EAG 反应相对值的比较
Fig. 1 The comparison of EAG relative responses of wingless and winged *Myzus persicae* to tobacco volatiles and aphid alarm pheromone

各参数为平均值±标准误。柱上标有*表示有翅蚜和无翅蚜对同种化合物的 EAG 反应相对值经 *t*-检验差异显著($P<0.05$)。

Data are mean±SE. Histograms with * indicate significant difference among the EAG relative potentials of winged and wingless *M. persicae* to the same compound by *t*-test ($P<0.05$).

剂量为 100 ng 和 10 ng 时,对有翅蚜具有显著驱避作用($\chi^2=4.840$, $P=0.028$; $\chi^2=8.895$, $P=0.003$) (图 4)。
当 6-甲基-5-庚烯-2-酮剂量为 100 ng 和 10 ng

时,对无翅蚜具有显著引诱作用($\chi^2=4.545$, $P=0.033$; $\chi^2=4.167$; $P=0.041$) ; 剂量为 100 ng 时,对有翅蚜具有显著引诱作用($\chi^2=4.167$, $P=0.041$) (图 5)。

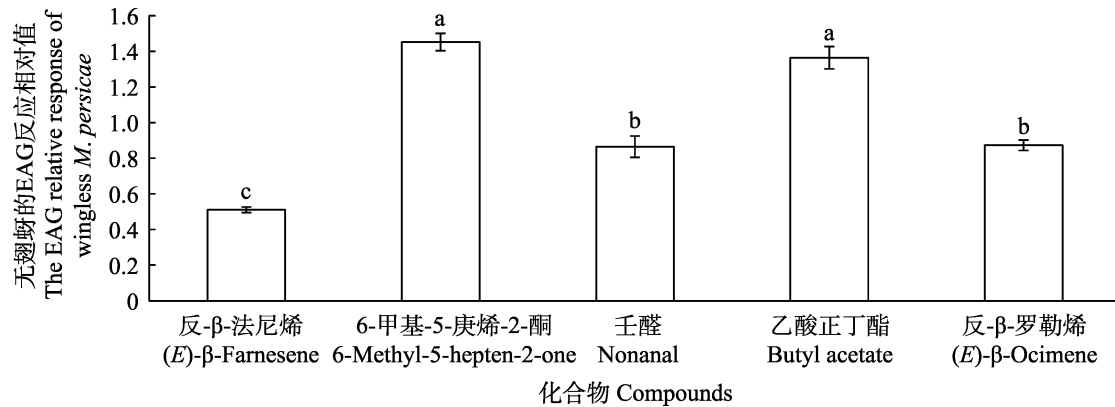


图 2 无翅蚜对烟草挥发物及蚜虫报警信息素 EAG 反应相对值的比较

Fig. 2 The comparison of EAG relative responses of wingless *Myzus persicae* to tobacco volatiles and aphid alarm pheromone

各参数为平均值±标准误。柱上标有不同小写字母表示有翅蚜和无翅蚜对不同化合物的

EAG 反应相对值经 Tukey 检验差异显著 ($P < 0.05$)。图 3 同。

Data are mean±SE. Histograms with the different lowercase letters indicate significant difference among the EAG relative potentials of winged and wingless *M. persicae* to different compounds by Tukey's test ($P < 0.05$). The same as Fig. 3.

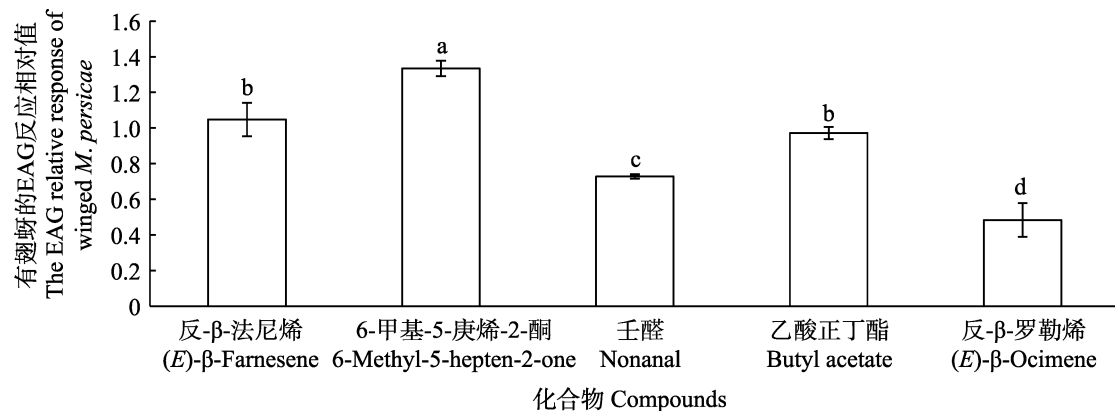


图 3 有翅蚜对烟草挥发物及蚜虫报警信息素 EAG 反应相对值的比较

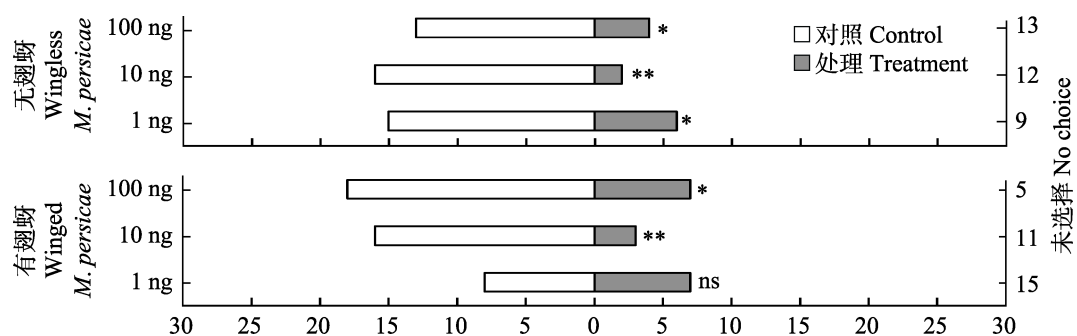
Fig. 3 The comparison of EAG relative responses of winged *Myzus persicae* to tobacco volatiles and aphid alarm pheromone

图 4 桃蚜对报警信息素反-β-法尼烯的嗅觉反应

Fig. 4 Olfactory responses of *Myzus persicae* to (E)-β-Farnesene in a Y-tube olfactometer

*表示为差异显著 ($P < 0.05$), **表示差异极显著 ($P < 0.01$), ns 表示差异不显著 (χ^2 检验)。下图同。

* indicates significant difference at $P < 0.05$, ** indicates extremely significant difference at $P < 0.01$, ns indicates no significant difference by χ^2 -test. The same below.

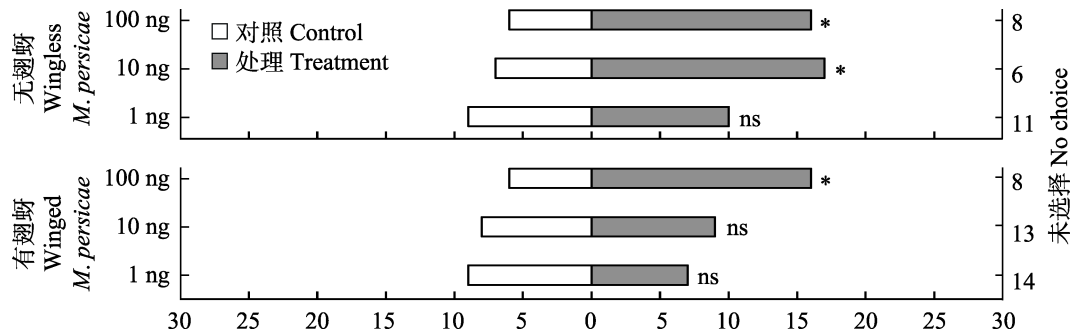


图 5 桃蚜对烟草挥发物 6-甲基-5-庚烯-2-酮的嗅觉反应

Fig. 5 Olfactory responses of *Myzus persicae* to 6-Methyl-5-hepten-2-one in a Y-tube olfactometer

当乙酸正丁酯剂量为 100 ng 和 10 ng 时, 对无翅蚜和有翅蚜均具有显著引诱作用 (无翅蚜: $\chi^2=4.16$, $P=0.041$; $\chi^2=4.840$, $P=0.028$ 。有翅蚜: $\chi^2=5.000$, $P=0.025$; $\chi^2=8.048$, $P=0.005$) (图 6)。

当反- β -罗勒烯剂量为 100 ng 时, 对无翅蚜和有翅蚜均具有显著引诱作用 ($\chi^2=3.857$, $P=0.049$; $\chi^2=4.545$, $P=0.033$) (图 7)。

壬醛在不同剂量 (100、10 和 1 ng) 下, 对无翅蚜和有翅蚜均没有引诱或者驱避效果 (图 8)。

3 讨论

桃蚜的有翅型和无翅型对报警信息素的反应存在差异, EAG 结果表明有翅蚜的嗅觉感器对报警信息素更为敏感。但是, 行为反应结果表明低剂量 (1 ng) 报警信息素对无翅蚜产生驱避作用, 该剂量下对有翅蚜却没有影响。这可能是由于有翅蚜和无翅蚜的嗅觉感受器不同导致的, 有翅蚜存在次生感觉, 无翅蚜则没有 (Pickett *et al.*, 1992); 也有可能是由于无翅蚜比有翅蚜活动能力弱, 更依赖于报警信息素提供危险信

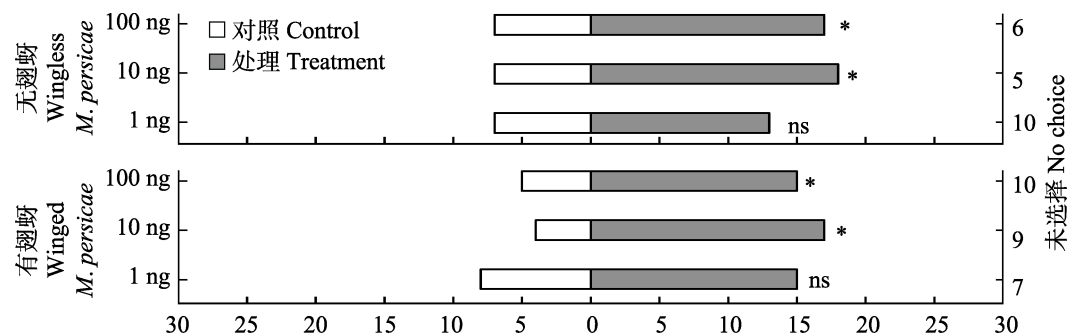
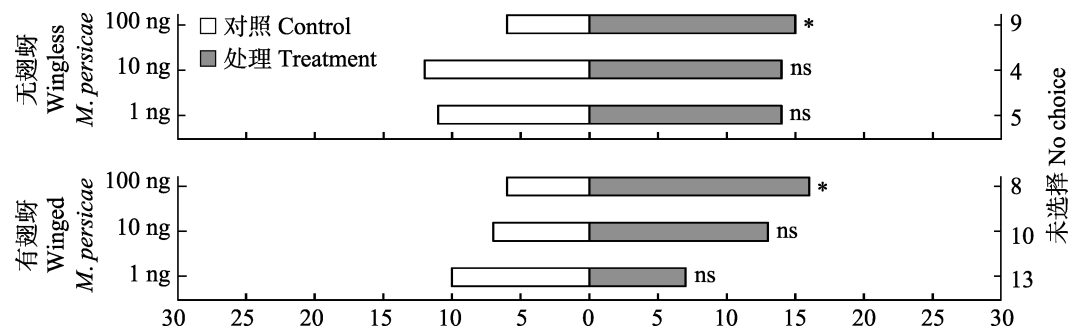


图 6 桃蚜对烟草挥发物乙酸正丁酯的嗅觉反应

Fig. 6 Olfactory responses of *Myzus persicae* to butyl acetate in a Y-tube olfactometer图 7 桃蚜对烟草挥发物反- β -罗勒烯的嗅觉反应Fig. 7 Olfactory responses of *Myzus persicae* to (E)- β -Ocimene in a Y-tube olfactometer

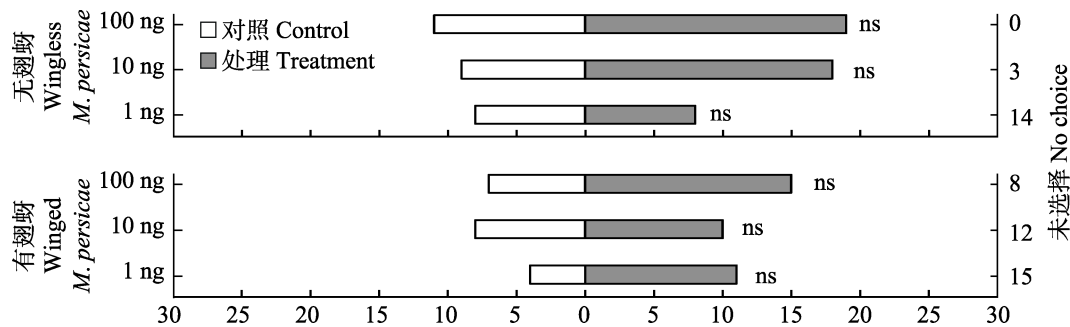


图 8 桃蚜对烟草挥发物壬醛的嗅觉反应

Fig. 8 Olfactory responses of *Myzus persicae* to nonanal in a Y-tube olfactometer

息, 进行逃逸。

蚜虫的有翅型和无翅型对植物挥发物的敏感性不同。麦长管蚜 *Sitobion avenae* 有翅蚜对绿叶气味物质和苯甲醛的 EAG 反应值高于无翅蚜 (Yan and Visser, 1982)。EAG 结果表明桃蚜的无翅蚜对烟草挥发物反- β -罗勒烯、乙酸正丁酯的反应比有翅蚜敏感。这可能是由于桃蚜无翅蚜在寄主植物上扩散或选择取食部位的过程中主要是依赖于嗅觉感受器感受烟草的挥发性物质, 而桃蚜有翅蚜在迁飞或寻找寄主植物的过程中则是借助于嗅觉和视觉的综合作用。无论是有翅蚜, 还是无翅蚜, 均对 6-甲基-5-庚烯-2-酮和乙酸正丁酯的 EAG 反应较强, 可能是由于这些物质分子量低、挥发性较强; 而对反- β -罗勒烯的 EAG 反应较弱, 这可能是由于其挥发性较弱的缘故。

不同的植物挥发物对蚜虫的作用也不同。Campbell 等 (1993) 研究发现顺-2-己烯醛和 β -石竹烯对蚜虫起聚集信息素的作用, 而水杨酸甲酯可能具有驱散蚜虫聚居的功能; Quiroz 和 Niemeyer (1998) 的研究发现小麦和燕麦幼苗释放的挥发性物质能够引诱无翅型和有翅型的禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*, 具有引诱作用的挥发性物质主要为绿叶气味组分和醛类。我们的行为实验结果表明, 烟草挥发物 6-甲基-5-庚烯-2-酮、乙酸正丁酯在 10 ng 和 100 ng 剂量下, 对蚜虫有显著的引诱作用, 表明这两种化合物在桃蚜无翅蚜向寄主植物扩散和有翅蚜向寄主植物迁飞和定位过程中起着重要作用。6-甲基-5-庚烯-2-酮对麦长管蚜却表现为驱避作用 (李时荣等, 2017), 这种差异有助于不同种蚜虫通过嗅觉鉴

别寄主植物和非寄主植物。反- β -罗勒烯只有在较高剂量 100 ng 时对无翅蚜和有翅蚜都具有显著引诱作用, 表明该物质作用的距离较近, 可能在寄主识别中起着重要作用。壬醛对桃蚜无翅蚜和有翅蚜均没有作用, 可能因为壬醛是绿色植物常见的挥发物, 对寄主定位和识别不起作用。

本研究表明报警信息素对无翅蚜的驱避作用强于有翅蚜, 烟草挥发物组分 6-甲基-5-庚烯-2-酮、乙酸正丁酯、反- β -罗勒烯对桃蚜的无翅蚜和有翅蚜均具有引诱作用。这些挥发物不同比例的混合物对有翅蚜和无翅蚜的作用如何, 有待于进一步的研究。

参考文献 (References)

- Campbell CAM, Pettersson J, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1993. Spring migration of damson-hop aphid, *Phorodon humuli* (Homoptera, Aphididae), and summer host plant-derived semiochemicals released on feeding. *Journal of Chemical Ecology*, 19(7): 1569–1576.
- Dall SRX, Houston AI, McNamara JM, 2004. The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7(8): 734–739.
- 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.
- Dingemanse NJ, Reale D, 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour*, 142(9/10): 1159–1184.
- Harrington R, Devonshire AL, 1988. Effect of repeated applications of insecticides to potatoes on numbers of *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) and on the frequencies of insecticide-resistant variants. *Crop Protection*, 7(1): 55–61.
- Ishikawa A, Miura T, 2013. Transduction of high-density signals

- across generations in aphid wing polyphenism. *Physiological Entomology*, 38(2): 150–156.
- Joachim C, Hatano E, David A, Kunert M, Linse C, Weisser WW, 2013. Modulation of aphid alarm pheromone emission of pea aphid prey by predators. *Journal of Chemical Ecology*, 39(6): 773–782.
- Li SR, Shang ZM, Liu DG, Cui XN, 2017. Behavioral responses of *Sitobion avenae* aphid alarm pheromone and wheat volatiles induced by aphid feeding. *Journal of Northwest Agriculture and Forestry University (Natural Science)*, 45(10): 94–100. [李时荣, 尚哲明, 刘德广, 崔晓宁, 2017. 麦长管蚜对蚜害诱导小麦挥发物及蚜虫报警信息素的行为反应. 西北农林科技大学学报(自然科学), 45(10): 94–100.]
- Li X, Yang Z, Hu BW, Dan X, Dong WX, 2015. The release of leaf exudates and plant volatiles of tobacco. *Plant Protection*, 41(1): 13–22. [李祥, 杨真, 胡保文, 戴勋, 董文霞, 2015. 烟草叶片分泌物及植株挥发物释放规律研究, 植物保护, 41(1): 13–22.]
- Mondor EB, Rosenheim JA, Addicott JF, 2005. Predator-induced transgenerational phenotypic plasticity in the cotton aphid. *Oecologia*, 142(1): 104–108.
- Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, Hardie J, 1992. The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology*, 37(1): 67–90.
- Podjasek JO, Bosnjak LM, Brooker DJ, Mondor EB, 2005. Alarm pheromone induces a transgenerational wing polyphenism in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Canadian Journal of Zoology*, 83(8): 1138–1141.
- Powell G, Tosh CR, Hardie J, 2006. Host plant selection by aphids: Behavioral, evolutionary, and applied perspectives. *Annual Review Entomology*, 51: 309–330.
- Quiroz A, Niemeyer HM, 1998. Olfactometer-assessed responses of aphid *Rhopalosiphum padi* to wheat and oat volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 24(1): 113–124.
- Webster B, Bruce T, Pickett J, Hardie J, 2010. Volatiles functioning as host cues in a blend become nonhost cues when presented alone to the black bean aphid. *Animal Behaviour*, 79(2): 451–457.
- Webster BEN, 2012. The role of olfaction in aphid host location. *Physiological Entomology*, 37(1): 10–18.
- Weber G, 1985. Genetic variability in host plant adaptation of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(1): 49–56.
- Yan FS, Visser JH, 1982. Electrophysiological responses of the cereal aphid *Sitobion avenae* to plant volatile compounds. *Proceedings 5th International Symposium Insect-Plant Relationships*, Wageningen. 387–388.
- Zhang LJ, Li YY, Ma RY, Zhao ZG, Liu TX, 2015. Performance and morphological differentiation of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) on three types of host plants. *Acta Ecologica Sinica*, 35(5): 1547–1553. [张利军, 李丫丫, 马瑞燕, 赵志国, 刘同先, 2015. 3 种寄主上桃蚜的选择性及形态分化研究. 生态学报, 35(5): 1547–1553.]
- Zhang XJ, Zhang XG, Yan NS, Dong WX, 2018. Electrophysiological responses of *Bactrocera dorsalis* and *Bactrocera correcta* to volatiles from mango fruits. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 33(6): 1030–1036. [张小娇, 张秀歌, 严乃胜, 董文霞, 2018. 橘小实蝇和番石榴实蝇对芒果挥发物的电生理反应. 云南农业大学学报(自然科学版), 33(6): 1030–1036.]