

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0726

唐仕娟, 苗金贝, 陈艳琳, 邵娅, 路康, 王森山. 齐墩果酸对豌豆蚜生长发育及繁殖的影响. 草业科学, 2019, 36(10): 2666-2673.

TANG S J, MIAO J B, CHENG Y L, SHAO Y, LU K, WANG S S. Effect of oleanolic acid on the growth and reproduction of the pea aphid. Pratacultural Science, 2019, 36(10): 2666-2673.



齐墩果酸对豌豆蚜生长发育及繁殖的影响

唐仕娟, 苗金贝, 陈艳琳, 邵娅, 路康, 王森山

(甘肃农业大学植物保护学院 / 甘肃省农作物病虫害生物防治工程实验室, 甘肃兰州 730070)

摘要: 齐墩果酸是一种三萜类化合物, 对植食性昆虫具有拒食、毒杀、趋避作用。为明确齐墩果酸对两种色型豌豆蚜生理的影响, 本研究采用豌豆蚜全纯人工饲料薄膜饲养技术。通过设置5组不同浓度的齐墩果酸人工饲料, 在室内培养箱环境下饲养绿色型、红色型豌豆蚜(*Acyrthosiphon pisum*), 测定了存活率、相对日均体重增长率、有翅蚜率和产蚜率等指标。结果表明, 齐墩果酸对绿色型豌豆蚜的生长发育及繁殖具有一定的抑制作用, 而对红色型豌豆蚜的生长发育及繁殖没有抑制作用。在齐墩果酸浓度 $0.1\sim 2.0 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 内, 随着齐墩果酸浓度的增大, 绿色型豌豆蚜的存活率、相对日均体重增长率、平均产蚜量、产蚜率均表现为降低, 而在 $2.0 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 时降至最低。而有翅蚜率逐渐增大并在 $1.0 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 浓度时达到最大, 随后逐渐降低。本研究为进一步研究齐墩果酸在生理、行为学层面是如何影响豌豆蚜的生长发育等提供技术和依据。

关键词: 齐墩果酸; 豌豆蚜; 人工饲料; 繁殖

中图分类号: S436.43

文献标志码: A

文章编号: 1001-0629(2019)10-2666-08

Effect of oleanolic acid on the growth and reproduction of the pea aphid

TANG Shijuan, MIAO Jinbei, CHEN Yanlin, SHAO Ya, LU Kang, WANG Senshan

(College of Plant Protection, Gansu Agricultural University / Biocontrol Engineering Laboratory of Crop Diseases and Pests of Gansu Province, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: Oleanolic acid, a triterpenoid, has antifeedant, lethal, and avoidance effects on herbivorous insects. This study aimed to clarify the effects of oleanolic acid on the physiology of two color morphs of pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*). For this, the pure artificial diet film feeding technology was applied and 5 groups of artificial diet, with different concentrations of oleanolic acid, were prepared to rear the green and red morph pea aphids in incubators. The following parameters were measured: survival rate, growth rate of relative daily average weight, ratio of winged phenotype, and percentage of reproducing individuals. The results showed that oleanolic acid had inhibitory effects on the growth and reproduction of the green morph, but did not affect the red morph. In the range of $0.1\sim 2.0 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$, all the measured parameters (except the ratio of winged phenotype) of the green morph decreased with the increase of the oleanolic acid concentration, and the lowest data was obtained at $2.0 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$. The ratio of winged phenotype gradually increased with the increase of the oleanolic acid concentration and reached a maximum at the concentration of $1.0 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$, but then gradually decreased. These results will lay a technological and theoretical foundation for further studies on the physiological and behavioral mechanisms of how oleanolic acid affects the development and reproduction of the pea aphid.

收稿日期: 2018-12-27 接受日期: 2019-06-17

基金项目: 甘肃省高等学校科研项目(2016B-040); 甘肃农业大学大学生SRTP项目(20171115)

第一作者: 唐仕娟(1995-), 女, 甘肃永登人, 在读研究生, 研究方向为植物病理学。E-mail: 979096271@qq.com

通信作者: 王森山(1972-), 男, 甘肃威武人, 教授, 博士, 研究方向为农业昆虫与害虫防治。E-mail: wangsenshan@gsau.edu.cn

Keywords: oleanolic acid; pea aphid; artificial diets; reproduction

Corresponding author: WAGN Senshan E-mail: wangsenshan@gsau.edu.cn

齐墩果酸(oleanolic acid)是一种五环三萜类化合物,三萜类化合物在植物界中分布广泛,主要是以游离体和配糖体的形式存在于多种植物中,如齐墩果酸、女贞(*Ligustrum lucidum* Ait)、大籽雪胆(*Hemsleya macrosperma*)等^[1-2]。因为齐墩果酸高效低毒,提取材料易获得^[3-4],所以对三萜类物质的研究越来越多,从药理学方面的研究^[5]逐渐延伸到对植物的自身保护、生理调节、生存竞争及协调与环境的关系等方面^[6-7]。有研究表明,大多数三萜类物质如齐墩果酸具有植物抗真菌、细菌和病毒的功能,有的甚至表现出了抗线虫的效果^[8]。此外还有一些三萜类化合物常作为反抗病原真菌的物质载体^[9],如葫芦素能防止葫芦科植物免受镰刀菌(*Fusarium*)和盾叶薯蓣灰霉病(*Botrytis cinerea*)等的为害^[10]。豌豆蚜是一种世界性害虫,主要取食牧草和豆科植物,通过口器刺吸植物汁液,使得植物体内营养物质被吸收,影响植物的生长发育、开花结实等正常的生命活动^[11]。此外,由于豌豆蚜的孤雌繁殖能力、爆发力强极易对农业生产造成严重危害^[12]。豌豆蚜具有红色和绿色两种生态型,绿色型在全国都有分布^[13],目前红色型仅在我国西部地区发现,并且红色型种群占的比例在不断地增加^[14-15]。豌豆蚜体色不同应对天敌等外界环境因素胁迫的能力方面也不同^[16-18]。生态学研究表明,捕食性天敌更容易捕食绿色植物上的红色型豌豆蚜,而寄生性天敌更容易攻击绿色型豌豆蚜^[19-20]。红色型豌豆蚜较绿色型对杀虫剂吡虫啉的敏感性更高^[21]。豌豆蚜体色不同体内主要营养物质含量也有所差异。如红色型豌豆蚜体内含有的碳水化合物和脂类较多,而绿色型豌豆蚜体内蛋白质含量较高,因此处于恶劣的环境条件下时,红色型个体则具有足够的能量转变为有翅蚜从原有的恶劣环境进行迁飞逃避^[16,22]。不同色型豌豆蚜间所表现出的生物学特性不同,这是豌豆蚜对整个生活史进行权衡后所呈现的一些适应性特征,这些适应性特征有利于提高蚜虫在逆境中的适合度^[23]。

王小强和刘长仲^[24]对阿维菌素亚致死剂量下

两种色型豌豆蚜解毒酶活力进行研究发现,2种色型豌豆蚜体内AChE、GSTs和MFO比活力变化不但受阿维菌素不同亚致死剂量的影响,而且表现出明显的时间效应。从基因组学的方向对豌豆蚜的色型分化进行研究发现,豌豆蚜的基因表达和体色多态性之间存在联系^[25]。在人工饲料中添加单宁酸处理两种色型的豌豆蚜,结果发现,单宁酸对绿色型的抑制作用要比红色型的强^[26]。化学农药防治蚜虫由来已久,由于长期大量地使用,蚜虫的抗药性和耐药性变得越来越强,农田生态系统也遭到破坏,自然生态系统对蚜虫的控制调节能力下降。同时蚜虫的天敌也受到了影响,在田间的数量越来越少,导致对蚜虫的防治难度加大。因此,绿色环保地控制蚜虫,减少对农作物的危害,维护大自然的生态平衡是一个有待解决的科学难题。由此产生的外界干扰比较多,不能通过取食植物的方式来判断齐墩果酸对蚜虫的影响作用。为保证齐墩果酸作为唯一的影响因素或者将外界影响因素降至最低,利用人工饲料饲喂豌豆蚜,测定饲喂后豌豆蚜的存活率、有翅蚜率、相对日均体重增长率等,来明确齐墩果酸和豌豆蚜生长发育和繁殖之间的关系,以期为齐墩果酸药用走向实际生产提供依据,为进一步分析齐墩果酸对蚜虫的作用机制提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 供试虫源

6月下旬在甘肃农业大学苜蓿(*Medicago sativa*)试验田中(32°11'42" N, 92°131'08" E; 海拔1 250 m)采集健壮的红、绿两种色型的豌豆蚜留待备用,试验田均为苜蓿种植基地。

1.1.2 试验仪器及试剂

仪器:梅特勒-托利多仪器有限公司产的AL104型电子分析天平、上海跃进医疗器械有限公司生产的SPX-300-GB智能光照培养箱、Eppendorf型移液枪、养虫笼。

主要试剂:齐墩果酸、氨基酸、矿物质、维生

素、蔗糖化合物、磷酸三钾等均由天津凯信化工公司提供，均为分析纯度。

1.1.3 含有齐墩果酸的豌豆蚜人工饲料的配置

豌豆蚜人工饲料的配制借鉴叶超^[27]的豌豆蚜人工全纯饲料配方进行配制。按需要在配制饲料过程中加入齐墩果酸，处理组 C₁、C₂、C₃、C₄、C₅ 中齐墩果酸浓度分别为 0.1、0.5、1.0、1.5、2.0 mg·mL⁻¹。对照组 (CK) 中不添加齐墩果酸。经 0.22 μm 微孔细菌滤膜过滤灭菌后，分装到无菌的试管中放在 -20 °C 冰箱里备用，按照每次试验所需人工饲料量解冻利用，以防反复冻融导致人工饲料中营养物质缺失。

1.2 试验方法

1.2.1 豌豆蚜饲养方法

试验中使用直径为 2.5 cm、高为 3 cm 的养虫笼喂养豌豆蚜。拉伸封口膜方正地覆在玻璃管的一端，使用移液枪在膜上滴入不同处理的液体饲料，一滴约为 100 μL，然后快速地在上面再覆一层石蜡膜。值得注意的是要防止液体饲料漏出石蜡膜，形成双层膜包被的半密封养虫笼。石蜡膜使用前用紫外灯照射 0.5 h，目的是灭菌消毒。然后，用小毛笔将蚕豆苗上初孵若蚜转接至玻璃管内的膜上，倒置一会以保证蚜虫固定取食，再将玻璃管翻转，使包有人工饲料的石蜡膜一端朝上，豌豆蚜利用口针刺吸取食。

1.2.2 试验方法及饲养条件

根据 1.1.4 中饲料的配置，按照添加齐墩果酸的浓度设置 6 个处理，分别为 C₁ (0.1 mg·mL⁻¹)、C₂ (0.5 mg·mL⁻¹)、C₃ (1.0 mg·mL⁻¹)、C₄ (1.5 mg·mL⁻¹)、C₅ (2.0 mg·mL⁻¹) 和 CK(不添加齐墩果酸)。每个处理 3 个重复，每重复单体饲养 10 头若蚜，共 30 头豌豆蚜，将豌豆蚜放到温度为 (24 ± 1) °C，光周期为 L:D(光照时间：黑暗时间) = 12:12，湿度为 RH(相对湿度) = (70 ± 5)% 的智能光照培养箱 (SPX 型) 内饲养。

每个养虫笼里接入一头豌豆蚜初孵若虫，接虫后，于第 2 天起开始记录各处理豌豆蚜若蚜的生长和产蚜情况，统计时间为 20 d。每天早、晚各观察一次，饲料如有变质需及时更换。每接入一头若蚜用 1/1 000 精度的精密电子天平 (AL104) 称虫体初重 (W₁)，待发育成无翅成蚜后再次称重 (W₂)，

每隔 12 h 观察并记录豌豆蚜存活率，若虫发育至成虫时，每天记录产的若蚜数(头)，最后记录发育历期 (D_D)，从而计算相对日均体重增长率 (R_{RGR})、平均产仔量和平均产仔率。

$$R_{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1)/D_D$$

1.2.3 数据处理

应用 Excel 和 SPSS 软件对蚜虫的存活数、体重、产蚜数和有翅蚜数进行数据处理。

2 结果与分析

2.1 齐墩果酸对绿色型豌豆蚜生长发育及繁殖的影响

豌豆蚜人工饲料中齐墩果酸会严重影响绿色型豌豆蚜的存活和体重的增加，以及有翅型蚜虫的产生 (表 1)。对于绿色型豌豆蚜的存活率而言，第 6 天和第 12 天时处理组和 CK 的存活率无显著差异 ($P > 0.05$)；在第 20 天时，C₄ 和 C₅ 处理存活率为 0；C₁、C₂ 和 C₃ 间无显著差异。在相同统计时间下，当齐墩果酸浓度在 0.1~2.0 mg·mL⁻¹ 时，浓度越大，存活率越低。此外，处理组 C₁、C₂、C₃、C₄、C₅ 和 CK 的相对日均体重增长率之间均存在显著的差异 ($P < 0.05$)。处理组的有翅蚜率显著高于 CK，且有翅蚜率随着齐墩果酸浓度的增加而呈现增大趋势。

2.2 不同质量浓度齐墩果酸对红色型豌豆蚜生长发育的影响

在 3 次统计时间下，各齐墩果酸浓度处理的红色型豌豆蚜存活率均与 CK 间无显著差异 ($P > 0.05$) (表 2)，可见齐墩果酸处理对红色型豌豆蚜的存活率没有明显的抑制作用。所有处理的相对日均体重增长率间均无显著差异 ($P > 0.05$)。有翅蚜率随着浓度增大先升高后降低，在 C₃ 浓度时最大，C₃ 有翅蚜与 CK 间差异显著 ($P < 0.05$)。

2.3 齐墩果酸对绿色型豌豆蚜平均产蚜量的影响

在齐墩果酸质量浓度 0.1~2.0 mg·mL⁻¹ 内，绿色型豌豆蚜最大产蚜量和平均产蚜量均随着齐墩果酸浓度升高呈降低趋势 (图 1)。平均产蚜量在 C₁、C₂、C₃、C₄ 和 C₅ 浓度时，均显著低于 CK ($P < 0.05$)；C₅ 时平均产蚜量最低，为 (2.6 ± 1.3) 头/单雌。可见齐墩果酸会影响绿色型豌豆蚜的繁殖。

表1 不同质量浓度齐墩果酸对绿色型豌豆蚜生长发育的影响

Table 1 Effect of the different concentrations oleanolic acid on the growth and development of green pea aphid

齐墩果酸浓度 Oleanolic concentration treatment/(mg·mL ⁻¹)	存活率 Survival rate/%			相对日均体重增长率 Growth rate of relative daily average weight/%	有翅蚜率 Rate of aphid with wings/%
	第6天 The 6th day	第12天 The 12th day	第20天 The 20th day		
0 (CK)	96.7 ± 3.3a	60.0 ± 5.8a	33.3 ± 3.3a	0.29 ± 0.01a	3.3 ± 3.3c
0.1 (C ₁)	96.7 ± 3.3a	66.6 ± 3.3a	26.7 ± 6.6a	0.26 ± 0.01abc	26.7 ± 3.3b
0.5 (C ₂)	96.7 ± 3.3a	66.6 ± 3.3a	20.0 ± 10.0a	0.27 ± 0.01ab	40.0 ± 5.7ab
1.0 (C ₃)	96.7 ± 3.3a	53.3 ± 3.3a	20.0 ± 5.8a	0.23 ± 0.01cd	56.7 ± 6.6ab
1.5 (C ₄)	93.3 ± 6.6a	56.7 ± 8.8a	0.0 ± 0.0b	0.24 ± 0.01bc	50.0 ± 5.7a
2.0 (C ₅)	93.3 ± 3.3a	50.0 ± 5.7a	0.0 ± 0.0b	0.21 ± 0.00d	50.0 ± 11.5a

不同小写字母表示同一指标间不同浓度间差异显著($P < 0.05$)。下同。

Different lowercase letters indicate significant difference between different concentrations of the same index at the 0.05 level; similarly for the following tables and figures.

表2 不同质量浓度齐墩果酸对红色型豌豆蚜生长发育的影响

Table 2 Effect of different concentrations oleanolic acid on the growth and development of red pea aphid

齐墩果酸浓度 Oleanolic concentration treatment/(mg·mL ⁻¹)	存活率 Survival rate/%			相对日均体重增长 Growth rate of relative daily average weight/%	有翅蚜率 Rate of aphid with wings/%
	第6天 The 6th day	第12天 The 12th day	第20天 The 20th day		
0 (CK)	83.3 ± 6.6a	53.3 ± 3.3a	10.0 ± 0.0a	0.21 ± 0.00a	10.0 ± 0.0c
0.1 (C ₁)	83.3 ± 3.3a	46.7 ± 3.3a	6.7 ± 3.3a	0.23 ± 0.01a	20.0 ± 0.0bc
0.5 (C ₂)	80.0 ± 0.0a	40.0 ± 10.0a	3.3 ± 0.0a	0.22 ± 0.01a	20.0 ± 5.7bc
1.0 (C ₃)	80.0 ± 5.7a	43.3 ± 14.5a	3.3 ± 3.3a	0.22 ± 0.00a	33.3 ± 8.8a
1.5 (C ₄)	80.0 ± 5.7a	43.3 ± 14.5a	4.7 ± 3.3a	0.22 ± 0.01a	10.0 ± 5.7c
2.0 (C ₅)	73.3 ± 6.6a	40.0 ± 0.0a	3.6 ± 0.0a	0.21 ± 0.00a	13.3 ± 8.8bc

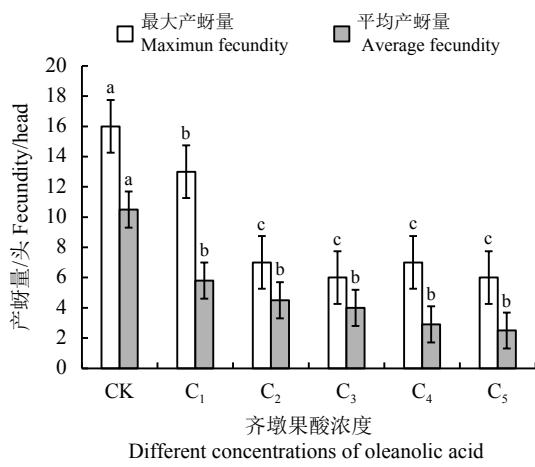


图1 不同浓度齐墩果酸对绿色型豌豆蚜产蚜量的影响

Figure 1 Effect of different concentrations oleanolic acid on green pea aphid fecundity

CK, no oleanolic; C₁, 0.1 mg·mL⁻¹; C₂, 0.5 mg·mL⁻¹; C₃, 1.0 mg·mL⁻¹; C₄, 1.5 mg·mL⁻¹; C₅, 2.0 mg·mL⁻¹; similarly for the following figures.

2.4 齐墩果酸对红色型豌豆蚜产蚜量的影响

最适条件下饲养红色型豌豆蚜, 在齐墩果酸质量浓度 0.1~2.0 mg·mL⁻¹ 范围内, 红色型豌豆蚜最大产蚜量和平均产蚜量均随着齐墩果酸浓度升高基本呈降低趋势, 但差异较小(图2)。平均产蚜量在 C₁、C₂、C₃、C₄ 和 C₅ 处理时, 均与 CK 间差异不显著($P > 0.05$), 各处理也无显著差异。比较可知(图1、图2), 齐墩果酸对绿豌豆蚜平均产蚜量的抑制作用明显大于红色型。

2.5 齐墩果酸对绿色型豌豆蚜产蚜率的影响

在齐墩果酸浓度 0.1~2.0 mg·mL⁻¹ 内, 各处理的绿色型豌豆蚜产蚜率均对低于 CK, C₃、C₄ 和 C₅ 均与 CK 间差异显著($P < 0.05$), C₂ 浓度的产蚜率有小幅的升高, C₅ 时产蚜率最低(10.0%), 产蚜

率的降低表明齐墩果酸对其繁殖力有一定的抑制效果(图3)。

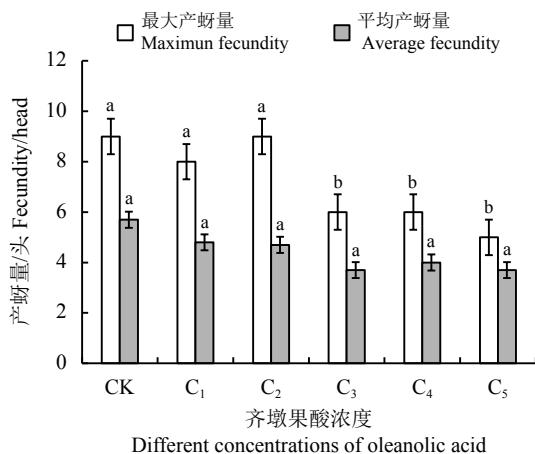


图2 不同浓度齐墩果酸对红色型豌豆蚜平均产蚜量的影响

Figure 2 Effect of different concentrations oleanolic acid on red pea aphid fecundity

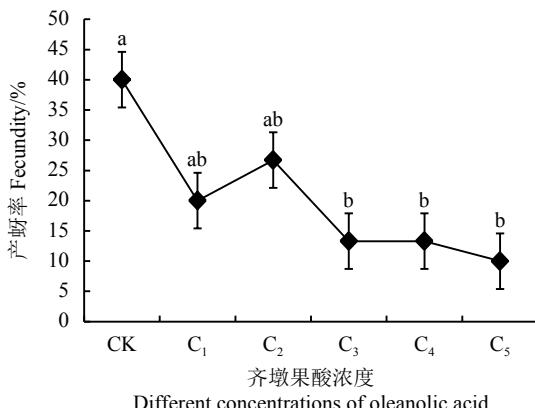


图3 不同浓度齐墩果酸对绿色型豌豆蚜产蚜率的影响

Figure 3 Effect of different concentrations Oleanolic acid on fecundity rate of green pea aphid

2.6 不同质量浓度齐墩果酸对红色型豌豆蚜产蚜率的影响

最适条件下饲养红色型豌豆蚜，在齐墩果酸浓度 $0.1\sim2.0\text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 内，随着浓度的增大，红色型豌豆蚜的产蚜率基本没变化，与CK间均无显著差异($P>0.05$) (图4)。产蚜率的变化进一步说明了齐墩果酸对红色型豌豆蚜成蚜的繁殖没有明显的抑制效果。

3 讨论

在对红绿两种生态型的豌豆蚜进行饲喂试验后发现，齐墩果酸对绿色型豌豆蚜的生长发育及繁

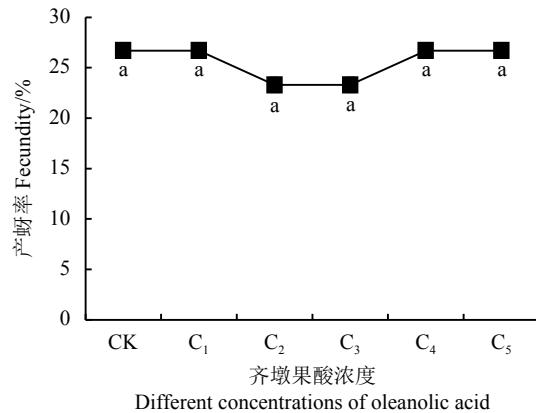


图4 不同浓度齐墩果酸对红色型豌豆蚜产蚜率的影响

Figure 4 Effect of different concentrations oleanolic acid on the fecundity rate of red pea aphid

殖具有一定的抑制作用，而对红色型豌豆蚜则没有。本研究发现，在一定范围内随着齐墩果酸浓度的增大，绿色型豌豆蚜的生存能力和繁殖能力均减弱。蚜虫取食是一个“边探测边决定”的过程，即，蚜虫先对宿主植物表皮的细胞内含物进行“取样”来确定到底这个植物适不适合取食。如果蚜虫在摄入细胞内含物后产生不适当反应则蚜虫将放弃取食，进而转移去寻找下一类宿主^[28-29]。因此，本研究认为饲料中齐墩果酸的浓度越高，豌豆蚜取食后对生理层面受到的影响越严重，相对应的豌豆蚜的繁殖率越低、有翅蚜的产生率越大。但是随着齐墩果酸浓度增大，除了有翅蚜率外，红色型豌豆蚜的各项指标均却没有明显变化。

研究表明，蚜虫在为害植物的过程中，当宿主死亡或蚜虫种群密度过高，蚜虫就会从无翅型转为有翅型进行迁徙重新寻找合适的宿主^[30-31]。添加齐墩果酸的人工饲料喂养蚜虫时所处的环境与自然生存环境相比是逆境环境，因此，豌豆蚜的有翅蚜比率不断增加。植物表皮存在的屏障能阻挡蚜虫取食，是因为植物表皮细胞中含有对昆虫有害的次级代谢物以及表皮细胞能够释放出驱除昆虫的挥发物^[32-33]。当蚜虫所处的环境中存在趋避作用的挥发性物质时蚜虫将不再取食。而在人工饲料中添加齐墩果酸后豌豆蚜依然有取食现象，说明齐墩果酸对蚜虫的抑制作用是因为其对豌豆蚜具有毒杀作用，并非起趋避作用。其次，豌豆蚜中的原生共生菌如*Buchnera*共生菌也参与豌豆蚜的消化^[34]，有研究表明，蚜虫的生长发育和繁殖能

力会随着原生共生菌的失去而变缓、降低甚至完全丧失^[35]。豌豆蚜体内除了原生共生菌还有次生共生菌, 豌豆蚜品系不同体内携带的次生共生菌也不同^[36]。绿色型的豌豆蚜存活、繁殖能力下降而红色型不受影响, 是不是由于齐墩果酸抑制了绿色型豌豆蚜体内的共生菌而红色型没有受到影响导致。

到目前为止, 已经初步明确植物次生代谢物质的主要功能表现在自身防御和繁衍后代这两个方面, 它们具有重要的生态学意义^[37]。张亚妮^[38]从壳斗科(Fagaceae)*Nothofagus*属植物中分离出一个倍半萜化合物 α -agarofuran, 这种化合物对蚜虫的引诱作用十分强烈, 能够引诱蚜虫快速、准确地寻找到适宜的寄主植物。川楝素是呋喃三萜类物

质中的活性物质, 其对菜青虫、粘虫、斜纹夜蛾和桔蚜等表现出拒食、毒杀功能和控制效果^[39-40]。葫芦素对害虫的取食、产卵和生长繁殖产生强烈的抑制效果^[41-42]。本研究结果和王树栋^[43]的齐墩果酸对甜菜夜蛾生长发育的试验结果有差异, 其原因可能是甜菜夜蛾和豌豆蚜对齐墩果酸代谢能力不同所致。

综上所述, 齐墩果酸能显著抑制绿色型豌豆蚜的存活繁殖, 促使豌豆蚜有翅型的产生。齐墩果酸对红色型和绿色型豌豆蚜的抑制效果存在差异是因为豌豆蚜生态型不一致导致的代谢能力不同或者是因为与代谢相关的共生菌的种类不同造成的存活繁殖上的差异, 其相关的作用机制还有待进一步的研究。

参考文献 References:

- [1] 匡海学. 中药化学. 北京: 中国中医药出版社, 2003: 226-259.
KUANG H X. Traditional Chinese Medicine Chemistry. Beijing: Chinese Traditional Medicine Press, 2003: 226-259.
- [2] 孙彦, 龙瑞才, 张铁军, 杨青川, 周禾. 紫花苜蓿皂苷研究进展. 草业学报, 2013, 22(3): 274-283.
SUN Y, LONG R C, ZHANG T J, YANG Q C, ZHOU H. Research progress on saponins of alfalfa. Journal of Grass Industry, 2013, 22(3): 274-283.
- [3] 彭少麟, 南蓬, 钟扬. 植物中的萜类化合物及其在生态系统中的作用. 生态学杂志, 2002(3): 33-38.
PENG S L, NAN P, ZHONG Y. Indole compounds in higher plants and their roles in ecosystems. Journal of Ecology, 2002(3): 33-38.
- [4] 景沛, 鲁庭延, 熊丹, 李劲薇, 刘易陇, 钟志容. 齐墩果酸片的处方优化设计. 泸州医学院学报, 2014, 37(3): 235-238.
JIANG P, LU T Y, XIONG D, LI J W, LIU Y L, ZHONG Z R. Prescription optimization design of oleanolic acid tablets. Journal of Luzhou Medical College, 2014, 37(3): 235-238.
- [5] 张亮. 新疆紫花苜蓿皂苷的提取、分离及纯化工艺研究. 乌鲁木齐: 新疆大学硕士学位论文, 2009.
ZHANG L. Study on the saponins of extraction, separation and purification of Xinjiang alfalfa. Master Thesis. Urumqi: Xinjiang University, 2009.
- [6] 付佳, 王洋, 阎秀峰. 萜类化合物的生理生态功能及经济价值. 东北林业大学学报, 2003, 31(6): 59-62.
FU J, WANG Y, PEI X F. Economic of physiological and ecological functions value of terpenoids. Journal of Northeast Forestry University, 2003, 31(6): 59-62.
- [7] 徐正浩, 崔绍荣, 何勇, 李迪, 赵明, 张旭, 余柳青. 植物次生代谢物质和害虫防治. 植物保护, 2004, 30(4): 8-11.
XU Z H, CUI S R, HE Y, LI D, ZHAO M, ZHANG X, YU L Q. Plant secondary metabolites and pest control. Plant Protection, 2004, 30(4): 8-11.
- [8] GOVINDACHARI T R, SURESH G. Antifungal activity of some B, D-secolimonoids from two Meliaceous plants. Journal of Chemical Ecology, 1999, 25(4): 923-933.
- [9] 谷文祥, 段舜山, 骆世明. 萜类化合物的生态特性及其对植物的化感作用. 华南农业大学学报, 1998, 19(4): 111-115.
GU W X, DUAN Y S, LUO S M. The ecological characteristics of indole compounds and their allelopathic effects on plants. Journal of South China Agricultural University, 1998, 19(4): 111-115.
- [10] 董红霞, 王敬淑, 刘光华, 凌冰. 植物次生化合物在害虫防治中的作用. 仲恺农业技术学院学报, 2005, 18(2): 65-71.
DONG H X, WANG J S, LIU G H, LING B. The roles of secondary metabolites in insect pest control. Journal of Zhongkai

- University of Agriculture and Technolog, 2005, 18(2): 65-71.
- [11] 呂寧, 劉長仲. 不同抗生素對豌豆蚜生物學特性的影响. 中国生态农业学报, 2014, 22(2): 208-216.
LYU N, LIU C Z. Effect of different antibiotics on the biological characteristics of pea aphid. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2014, 22(2): 208-216.
- [12] 朱玉永. 豌豆蚜與寄主互作關係的研究. 石河子: 石河子大学硕士学位论文, 2014.
ZHU Y Y. Study on the interaction between aphids and their host. Master Thesis. Shihezi: Shihezi University, 2014.
- [13] 武德功, 杜軍利, 賀春貴. 4個苜蓿品種對兩種體色豌豆蚜的抗生性. 植物保護, 2015, 41: 49-54, 62.
WU D G, DU J L, HE C G. Antibiosis of four alfalfa cultivars against two color morphs of *Acyrtosiphon pisum*. Plant Protection, 2015, 41: 49-54, 62.
- [14] 武德功, 王森山, 劉長仲, 胡桂馨, 杜軍利, 賀春貴. 豌豆蚜刺吸胁迫對不同苜蓿品種體內單寧含量及生理活性的影響. 草地學報, 2011, 19: 351-355.
WU D G, WANG S S, LIU C Z, HU G X, DU J L, HE C G. Effects of herbivore stress by *Acyrtosiphon pisum* on the contents of Tannin and physiological activity in different alfalfa cultivars. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 19: 351-355.
- [15] 孫玺文. 光照與溫度交互作用對兩種色型豌豆蚜種群的影響. 兰州: 甘肅農業大學碩士學位論文, 2017.
SUN X W. Effects of photo period and temperature interaction on population of two colour morphs of *Acyrtosiphon pisum*. Master Thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2017.
- [16] BRAENDLE C, WEISSE R W. Variation in escape behavior of red and green clones of the pea aphid. Journal of Insect Behavior, 2001, 14(4): 497-509.
- [17] FARHOUDI F, ALLAHYARI H, TABADKANI S M, GHOLIZADEH M. Prey preference of *Aphidoletes aphidimyza* on *Acyrtosiphon pisum*: Effect of prey color and size. Journal of insect Behavior, 2014, 27(6): 776-785.
- [18] LOSEY J E, HARMON J, BALLANTYNE F, BROWN C. A polymorphism maintained by opposite patterns of parasitism and predation. Nature, 1997, 388: 269-272.
- [19] FRANTZ A, CALCAGNO V, MIEUZET L, PLANTEGENEST M, SIMON J C. Complex trait differentiation between host-populations of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris): Implications for the evolution of ecological specialisation. Biological Journal of the Linnean Society, 2009, 97(4): 718-727.
- [20] LIBBRECHT R, GWYNN D M, FELLOWES M D E. *Aphidius ervi* preferentially attacks the green morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. Journal of insect Behavior, 2007, 20(1): 25-32.
- [21] 王小強, 劉長仲, 祁發鵬, 李毅恒. 吡虫啉亞致死劑量對2種色型豌豆蚜生長發育和種群參數的影響. 草地學報, 2014, 22(5): 1110-1116.
WANG X Q, LIU C Z, QI F P, LI Y H. Effects of sublethal dosage of imidacloprid on the growth, development and population parameter of two color morphs of pea aphid. *Acta Agrestia Sinica*, 2014, 22(5): 1110-1116.
- [22] AHSAEI S M, TABADKANI S M, HOSSEININAVEH V, ALLAHYARI H, BIGHAM M. Differential accumulation of energy by the colour morphs of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* mirrors their ecological adaptations. European Journal of Entomology, 2013, 110(2): 241-245.
- [23] SCHUETT W, DALL S R, KLOESENER M H, BAEUMER J, BEINLICH F, EGGLERS T. Life-history trade-offs mediate 'personality' variation in two colour morphs of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. Journal of Animal Ecology, 2015, 84(1): 90-101.
- [24] 王小強, 劉長仲. 阿維菌素亞致死劑量下2種色型豌豆蚜解毒酶活力的研究. 中国生态农业学报, 2014, 22(6): 675-681.
WANG X Q, LIU C Z. Detoxification enzymes activities in two color morphs of pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) treated with different sub-lethal concentrations of avermectin. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2014, 22(6): 675-681.
- [25] LI Z, WAGN M Y, LI X P, WANG X T, JIA C L, YANG X Z, FENG R Q, YUAN M L. A small set of differentially expressed genes was associated with two color morphs in natural populations of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. Gene, 2018, 651: 23-32.
- [26] 邵娅, 王森山, 叶超. 单宁酸对红、绿色型豌豆蚜生长发育及繁殖的影响. 草地学报, 2017, 25: 866-870.
SHAO Y, WANG S S, YE C. Effects of tannic acid on growth and reproduction of red and green aphids. *Acta Grassland Sinica*, 2017, 25: 866-870.
- [27] 叶超. 豌豆蚜人工饲料及饲养技术研究. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文, 2016.
YE C. Investigation on artificial diet and rearing technique of pea aphid (*Acyrtosiphon pisum* Harris). Master Thesis. Lanzhou:

- Gansu Agricultural University, 2016.
- [28] POLLARD D. Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera, Aphidoidea): A review. *Bulletin of Entomological Research*, 1973, 62: 631-714.
- [29] TJALLING II W, ESCH T H. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*, 1993, 18: 317-328.
- [30] KANG J H, LIU G, SHI F, JONES A, BEAUDRY R M, HOWE G A. The tomatoodorless-2 mutant is defective in trichome-based production of diverse specialized metabolites and broad-spectrum resistance to insect herbivores. *Plant Physiological*, 2010, 154: 262-272.
- [31] GRIFFITHS D W, DEIGHTON N, BIRCH A N E, PATRIAN B, BAUR R, STÄDLER E. Identification of glucosinolates on the leaf surface of plants from the cruciferae and other closely related species. *Phytochemistry*, 2001, 57: 693-700.
- [32] REINA-PINTO J J, YEPHREMOV A. Surface lipids and plant defenses. *Plant Physiological Biochemistry*, 2009, 47: 540-549.
- [33] GLAS J J, SCHIMMEL B C, ALBA J M, ESCOBAR-BRAVO R, SCHUURINK R C, KANT M R. Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13: 17077-17103.
- [34] 杨巧燕. 豌豆蚜体内共生菌对蚜虫与寄主互作关系的影响研究. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文, 2017.
YANG Q Y. Research on the effects of the intracellular bacterial symbionts in *Acyrtosiphon pisum* harris on the interaction between aphids and host plants. Master Thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2017.
- [35] KOGA R, TSUCHIDA T, FUKATSU T. Changing partners in an obligate symbiosis: A facultative endosymbiont can compensate for loss of the essential endosymbiont Buchnera in an aphid. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2003, 270: 2543-2550.
- [36] 刘向东, 张元臣. 蚜虫共生菌感染格局、动态及在宿主种群分化中的作用. *南京农业大学学报*, 2018, 41(2): 209-217.
LIU X D, ZHANG Y C. Infection pattern and dynamics of endosymbionts in aphids and their effects on population differentiation of hosts. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2018, 41(2): 209-217.
- [37] 王宪楷. 天然药物化学. 北京: 人民卫生出版社, 1988: 391-460.
WANG X K. Natural Pharmaceutical Chemistry. Beijing: People's Medical Publishing House, 1988: 391-460.
- [38] 张亚妮. 植物源杀虫剂川楝素环境安全性评价. 杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2007.
ZHANG Y N. Environmental safety evaluation of botanical pesticide toosendan. Master Thesis. Yangling: Northwest A & F University, 2007.
- [39] 汪文陆, 赵善欢, 韩玖, 徐应生. 苦楝中几种杀虫有效成分对菜青虫和亚洲玉米螟的生物活性. *植物保护学报*, 1992(4): 359-364.
WANG W L, ZHAO S X, HAN J, XU Y S. Bioactivity of several insecticidal active components in neem against cabbage and Asiatic corn borer. *Journal of Plant Protection*, 1992(4): 359-364.
- [40] 胡江川, 孙爱芹, 路明花. 苦楝皮活性成分对几种地下害虫的杀虫效果研究. *北方园艺*, 2012(7): 147-149.
HU J C, SONG A Q, LU M H. Study on the insecticidal effect of neem bark active components on several underground pests. *Northern Horticulture*, 2012(7): 147-149.
- [41] 董易之, 张茂新, 凌冰. 葫芦素 B 对甜菜夜蛾幼虫取食和成虫产卵的影响. *华南农业大学学报*, 2005, 26(2): 56-58.
DONG Y Z, ZHANG M X, LING B. Influence of cucurbitacin B on feeding behavior and oviposition of *Spodoptera exigua*. *Journal of South China Agricultural University*, 2005, 26(2): 56-58.
- [42] 张茂新, 凌冰. 六种植物叶片中葫芦素 B 对美洲斑潜蝇寄主选择性的影响. *生态学报*, 2004, 24(11): 2564-2568.
ZHANG M X, LING B. Effect of cucurbitacin B in leaves from six plants species on plant selectivity of the leaf miner, *Liriomyza sativae*. *Acta Ecologicasinica*, 2004, 24(11): 2564-2568.
- [43] 王树栋. 四种植物源化合物对甜菜夜蛾酚氧化酶的影响及酶免疫学研究. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2010.
WANG S D. Study on the effects of four plant-derived compounds on phenoloxidase of *Spodotera exigua* (Hübner) and immunology of the enzyme. Master Thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2010.

(责任编辑 荀燕妮)