应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2011,48(4):941—947

不同小麦品种对有翅与无翅型禾谷缢管蚜生长发育与繁殖的影响*

李 川[1**] 朱 亮[1] 龚 豪[2] 张青文[1***] 刘小侠[1]

(1. 中国农业大学农学与生物技术学院 北京 100193; 2. 云南农业大学植物保护学院 昆明 650201)

摘 要 室内采用水培小麦法饲养禾谷缢管蚜 *Rhopolosiphum padi* (L.),比较了有翅与无翅型禾谷缢管蚜若虫发育历期、成虫寿命、繁殖力和日均体重增长量。结果表明,不同小麦品种上有翅型和无翅型若虫发育历期均存在显著差异;同时产若蚜数量、每代产若蚜数和腹中胚胎数均存在显著差异,而成蚜寿命、产若蚜历期和产若蚜代数差异不显著。另外,有翅型的产仔量显著小于无翅型,而羽化至产仔的历期明显大于无翅型。在感虫品种(HR)上饲喂的禾谷缢管蚜个体日均体重增长量(MRGR)低于同龄期的在抗虫品种(KOK-1679)上饲喂的禾谷缢管蚜,说明禾谷缢管蚜长时间在 KOK-1679 上继代饲喂后,对 KOK 小麦品种已经产生了一定的适应性。

关键词 禾谷缢管蚜,有翅型,无翅型,小麦品种,生长发育,繁殖

Effects of different wheat varieties on development and reproduction of winged and wingless morph of *Rhopolosiphum padi*

LI Chuan[1**] ZHU Liang[1] GONG Hao[2] ZHANG Qing-Wen[1***] LIU Xiao-Xia[1]

(1. College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China;
2. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract Nymph developmental duration, adult longevity, fecund period and the mean relative growth rate of winged and wingless morphs of *Rhopalosiphum padi* (L.) were compared. The results indicate that there were no significant differences in adult longevity, reproductive duration or the number of generations of offspring between the winged and wingless morph of two varieties. Significantly difference between winged and wingless morphs was observed in offspring numbers, average offspring per generation and unborn embryos. Offspring numbers of the winged morph were significantly less than those of the wingless morph, and the developmental duration of the winged morph from emergence to adult oviposition was significantly longer than that of the wingless morph. The mean relative growth rate of *R. aphid* was slower when feeding on HR variety wheat than when feeding on the KOK-1679 variety. These results show that *R. padi* has adapted to the KOK-1679 variety after several generations.

Key words *Rhopolosiphum padi*, winged morph, wingless morph, wheat varieties, development, reproduction

近年来,禾谷缢管蚜 *Rhopolosiphum padi* (L.)在小麦上的发生为害具有明显的上升趋势,而且还能传播小麦黄矮病毒(BYDV),造成小麦黄矮病的流行,严重影响小麦产量和品质。禾谷缢管蚜具有多型多态现象,可同时产生有飞行能力的有翅型和无飞行能力的无翅型,其有翅蚜随气流存在季节性迁飞现象,而且潜入区病毒病的发生程度与迁出区密切相关,是造成大面积小麦病害发生的原因之一。禾谷缢管蚜的生活周期可分完全周期生活史和不完全周期生活史,这是其长期与环境条件相互作用协同进化的结果。具有完全周期生活史的禾谷缢管蚜有 7 种蚜型:干母、干雌、

* 资助项目:农业部行业科技项目(200803002-07)、科技部科技支撑项目(2008BADA5B01-06)。

** E-mail: ndyjs224@126.com

*** 通讯作者,E-mail: zhangqingwen@263.net

收稿日期:2010-06-17,接受日期:2011-01-26

性母、雌性蚜、雄蚜、有翅孤雌蚜、无翅孤雌蚜(仵均祥,2002)。不同蚜型不仅在形态上有显著差异,在胚胎发育、体内代谢调控等方面可能也具有不同的生理、生化、遗传以及分化机制。孤雌胎生蚜的翅型分化早已受到昆虫学领域学者们的关注和重视,展开了许多影响蚜虫翅型分化的环境因子研究。不良的外部环境条件被认为是蚜虫产生有翅型的外因,在有关翅型分化研究的 20 多种蚜虫中,拥挤度与食物营养被认为是 2 个重要的外部作用因子(Sutherlan,1971; Kawada,1989; Brant and Sherman,1991)。Muller(2001)针对桃蚜,研究了营养、拥挤度及种内转化型在有翅蚜发育中的相互作用,认为寄主植物生长状况下降是产生有翅蚜的主要因素,拥挤度是次要影响因素,天敌昆虫也会导致产生有翅蚜。

目前,对麦蚜翅型分化的研究主要是从种系、寄主植物长势与营养、蚜群的拥挤程度、温湿度与光照、天敌、植物病原物以及外源保幼激素影响等方面来阐述有翅蚜产生的原因(Bruce and Birks,1960; Bruce,1965,1966a, 1966b; Zera and Denno,1997; 刘向东等,2004a,2004b)。而不同小麦品种对翅蚜产生的影响因素报道较少,不同小麦品种上麦蚜发生的程度不同,为害程度亦有差异,利用品种间的抗性差异,控制其为害是解决蚜害的重要途径。本试验从品种对禾谷缢管蚜的抗性机理角度研究对昆虫多型现象形成的原因,进而揭示禾谷缢管蚜在两型生长发育过程中的能量动态变化特点及规律,从而为重要迁飞害虫的可持续控制等提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 小麦品种 选用抗虫品种(KOK-1679)和感虫品种(HR),种子由中国农业大学害虫综合防治实验室蔡青年老师提供。用水培法培育各品种的麦苗(鲁艳辉和高希武,2007)。

1.1.2 蚜虫虫源 从河北省邯郸市魏县野胡拐乡(114.96 °E, 36.32 °N)田间采集禾谷缢管蚜,置于室内人工气候箱继代连续饲养。人工气候箱(ZPQ-280,宁波江南仪器制造有限公司)温度(23±1)℃、相对湿度 50%~70%、光周期 L∶D = 16∶8。将上述品种水培小麦麦苗长至第 4 天后饲喂蚜虫,扩大种群并保种供试验使用。有翅型禾谷缢管蚜通过拥挤低龄蚜虫获得。

1.2 试验方法

1.2.1 有翅和无翅型禾谷缢管蚜在不同品种上生长发育及繁殖观察 挑取雌成蚜接种在小麦叶片上,待产蚜后,每培养皿接种 1 头当日产下的若蚜,每日 8∶00、16∶00、24∶00 观察记录每头初产若蚜生长发育及繁殖情况,在每次观察后及时移去蚜蜕、并放入新鲜麦苗,待蚜虫自己全部转移到新苗后及时取出老旧麦苗。并在 3 或 4 龄时区分翅型并记录。试验蚜虫进入成虫阶段后开始每日记录所产若蚜数量、产卵历期(以产出最后一个若蚜日期为截止),直到起始蚜全部死亡为止,解剖起始蚜、观察其腹内若蚜胚胎数。每个处理 30 头蚜虫,即 30 个重复,单头蚜虫单头饲养。人工气候箱温湿度及光照条件同 1.1.2。

1.2.2 不同小麦品种饲喂下的禾谷缢管蚜生物学参数计算 体重差(different weight between 1st star larvae and adult,简写 dw),dw = $W_2 - W_1$;取各品种小麦上禾谷缢管蚜初产一龄若蚜(出生 24 h 内)称重并记录(W_1),单头单株接于各处理小麦上,待羽化为成虫后进行称重(W_2)记录。发育历期(development days,简写 DD),为初产一龄若蚜至羽化时的天数。相对日均体重增长率(mean relative growth rate,简写 MRGR),MRGR = $(\ln W_2 - \ln W_1)/DD$(李军,2005)。

利用生命表数据计算以下参数(徐汝梅和成新跃,2005; 张孝羲,2006):

净增殖率 $R_0 = \Sigma l_x m_x$,其中:x 为时间(d),l_x 为禾谷缢管蚜在 x 时间的存活率,m_x 为禾谷缢管蚜在 $x-1$ 到 x 时期内的每雌产仔量;

平均发育历期 $T = (\Sigma x l_x m_x)/(\Sigma l_x m_x)$;

内禀增长率 $r_m = \ln R_0 / T$;

周限增长率 λ,即种群经单位时间后的增加倍数为:$\lambda = e^{r_m}$;

种群增长指数 $I = S_{L1} \times S_{L2} \times S_{L3} \times S_{L4} \times S_A \times P$,$S_{L1} \sim S_A$ 分别代表 1~4 龄若蚜及成蚜的存活率,P 代表成蚜的平均产蚜率;

种群增长一倍所需的时间:$t = \ln 2 / r_m$。

1.3 数据统计与分析

对有翅和无翅型若虫发育历期、成虫产仔数量、产仔代数、日均体重增长量等参数进行独立 t 检验。采用 SPSS 软件 [version 13.0 for windows]

进行数据的统计分析。数据均表示为平均数 ± 标准误(mean ± SE) 。

2　结果与分析

2.1　不同品种下有翅型与无翅型禾谷缢管蚜发育历期的比较

有翅型与无翅型禾谷缢管蚜各虫态取食不同抗性品种的发育历期见表 1。1 ~ 3 龄若蚜发育历期在不同的品种上均为无翅若蚜长于有翅若蚜，用感虫品种(HR) 饲喂的长于用抗性品种(KOK-1679) 饲喂的。4 龄若蚜则正好相反，其中在 HR 上饲喂无翅型 4 龄若蚜的发育历期最短。两品种分别饲喂的有翅与无翅型禾谷缢管蚜生殖前期(羽化至产仔时间间隔) 存在极显著差异，不同品种饲喂的有翅型禾谷缢管蚜，从羽化至产第一代仔蚜时间分别为 31.11 h 和 20.80 h，无翅型为 15.20 h 和 10.86 h，有翅型生殖前期显著长于无翅型。表明在 HR 上饲喂的无翅型禾谷缢管蚜在 1 ~ 3 龄若蚜发育历期较长，延迟了若蚜的生长发育，而从 4 龄羽化至产仔经历的时间最短，导致成蚜期较长，加重了对小麦的危害。在 KOK - 1679 上饲喂的无翅型禾谷缢管蚜则正好相反，1 ~ 3 龄若蚜发育历期较短，而从 4 龄羽化至产仔经历的时间最长，成蚜寿命也低于在 HR 上饲喂的禾谷缢管蚜，表现出了较强的抗性。

表 1　有翅型与无翅型禾谷缢管蚜在不同品种下各虫态发育历期

Table 1　Impacts of different wheat varieties on the developmental duration of winged and wingless morph of *Rhopolosiphum padi*

品种 Cultivars	翅型 Wing-dimorphism	禾谷缢管蚜发育历期 Development duration of *R. padi*					
		1 龄(h) 1st instar (h)	2 龄 (h) 2st instar (h)	3 龄 (h) 3st instar (h)	4 龄 (h) 4st instar (h)	羽化至产仔发育历期 (h) Developmental duration (h)	成蚜寿命 (d) Adult longevity (d)
KOK - 1679	有翅型 Winged morph	25.60 ± 3.92c	32.00 ± 3.58a	33.60 ± 3.92c	57.60 ± 6.88a	31.11 ± 5.07a	20.25 ± 1.45a
	无翅型 Wingless morph	32.64 ± 1.59bc	35.84 ± 1.79a	40.67 ± 2.20ab	47.06 ± 1.52ab	15.20 ± 2.78bc	20.62 ± 1.66a
HR	有翅型 Winged morph	37.33 ± 2.98ab	37.33 ± 1.89a	38.22 ± 2.91ab	55.11 ± 5.73a	20.80 ± 3.20b	20.83 ± 1.51a
	无翅型 Wingless morph	43.05 ± 2.03a	38.10 ± 1.74a	48.40 ± 2.87a	43.08 ± 3.21b	10.86 ± 1.06c	22.18 ± 0.68a

注: 表中数据为平均值 ± SE，同列数字后不同的小写字母表示差异显著($P < 0.05$) ；表 2 同。

The data in the table are mean ± SE; and followed by different letters within a column indicate significantly different at 0.05 level. The same for Table 2.

2.2　不同抗性的小麦品种对禾谷缢管蚜存活率的影响

取食不同抗性品种的小麦对禾谷缢管蚜各龄若蚜及成蚜的存活率见图 1。由图 1 可知，不同龄期禾谷缢管蚜在不同小麦品种上存活率有一定差异。在 2 种不同寄主植物上，1、2 龄若蚜均无死亡; 3、4 龄若蚜在 HR 上的存活率分别为 96.22%、70.78%，在 KOK - 1679 上的存活率分别为 95.97%、72.25%; 成蚜在 KOK - 1679 上的存活率最低(49.84%) 。统计分析表明，在不同品种上禾谷缢管蚜若蚜阶段的存活率之间差异不显著，无明显的规律性，是随机发生的。由此可知，小麦品种对麦蚜的抗性并不能造成麦蚜个体的直接死亡，而是通过影响其生命活动的其它方面发挥抗虫作用的。

2.3　有翅与无翅型禾谷缢管蚜在抗性不同的小麦品种上的繁殖能力

不同小麦品种对有翅与无翅型禾谷缢管蚜繁殖能力比较见表 2。不同品种上有翅与无翅型禾

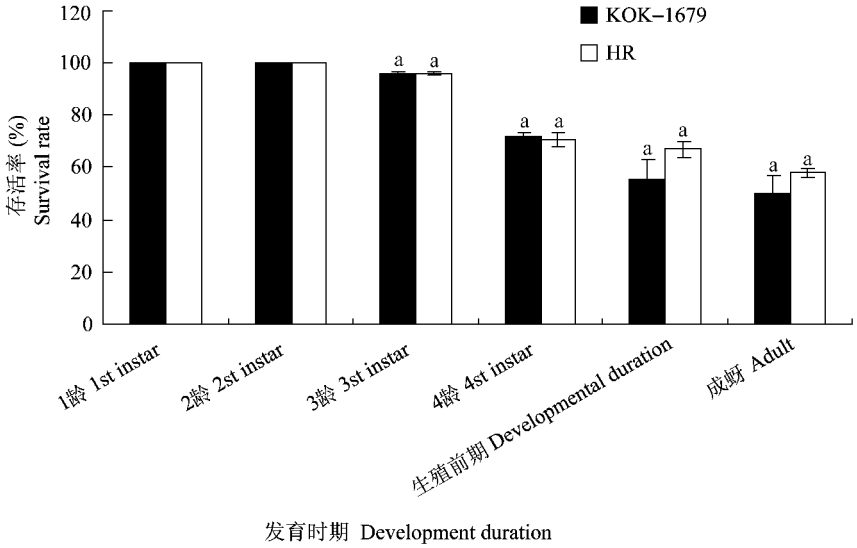

图 1 不同抗性的小麦品种对禾谷缢管蚜存活率的影响

Fig. 1 Impacts of different wheat varieties on survival rate of *Rhopalosiphum padi*

相同小写字母表示二者差异不显著($P > 0.05$)。

Bars with same letters indicate no significant difference at 0.05 level.

谷缢管蚜产若蚜历期和产若蚜代数无显著差异。不同品种下无翅型禾谷缢管蚜产若蚜量显著大于有翅型($F_{3,26} = 4.635$, $P = 0.01$) ; 无翅型与有翅型禾谷缢管蚜每代产若蚜数存在极显著差异($F_{3,26} = 7.683$, $P = 0.001$) ,不论是饲喂 HR 小麦品种还是 KOK - 1679 小麦品种无翅型明显大于有翅型禾谷缢管蚜。通过对成蚜的解剖可知,小麦品种的抗性不同对成蚜的胚胎发育影响也有很大差别。取食 KOK - 1679 的无翅成蚜腹内平均每头只有 0.64 粒卵,而在 HR 上的无翅成蚜腹内卵量为 1.78 粒,不同品种下无翅型的腹内胚胎数均高于有翅型的。此结果与 2.1 中若蚜、成蚜的发育结果一致。

表 2 有翅型与无翅型禾谷缢管蚜在不同小麦品种上繁殖能力比较

Table 2 Reproductive parameters of winged and wingless morph of *Rhopolosiphum padi*

品种 Cultivars	翅型 Wing-dimorphism	产若蚜历期 (d) Reproduction duration	产若蚜量(头) Numbers of offspring	产若蚜代数 Generation of offspring	每代产若蚜均数(头) Average offspring/generation	腹中胚胎数(头) Unborn embryos
KOK - 1679	有翅型 Winged morph	17.25 ± 0.92a	57.25 ± 4.13b	17.00 ± 0.71a	3.36 ± 0.10b	0.00 ± 0.00b
	无翅型 Wingless morph	15.82 ± 1.21a	67.44 ± 8.20ab	15.88 ± 1.22a	4.23 ± 0.37ab	0.64 ± 0.45ab
HR	有翅型 Winged morph	18.39 ± 1.46a	57.00 ± 4.25b	17.50 ± 1.26a	3.26 ± 0.07b	0.17 ± 0.17b
	无翅型 Wingless morph	17.88 ± 0.48a	79.91 ± 1.36a	17.64 ± 0.43a	4.55 ± 0.10a	1.78 ± 0.52a

2.4 不同小麦品种对不同翅型禾谷缢管蚜生命参数的影响

不同小麦品种对禾谷缢管蚜生命表参数的影响见表 3。从表 3 可知,不同小麦品种对禾谷缢管蚜种群增长潜力的影响有一定的差异。无翅型禾谷缢管蚜净增殖率均大于有翅型的,HR 品种饲喂

的禾谷缢管蚜净增殖率大于 KOK - 1679 饲喂的。HR 饲喂的无翅型禾谷缢管蚜平均发育历期最短(2.33 d),表明其发育速率加快,其种群增长亦加快。内禀增长率和周限增长率为 HR 饲喂的无翅型最大,分别为 1.69 和 5.42 头/(雌/d),最小的为 KOK - 1679 饲喂的有翅型(1.41 和 4.11 头/(雄/d)),表明在 HR 品种上生长的无翅型具有稳定年龄组配的种群最大瞬时增长速率,其经过单位时间后的增翻倍数最大。种群加倍时间为 HR 无翅 < HR 有翅 < KOK - 1679 无翅 < KOK - 1679 有翅,表明无翅型的种群加倍速度大于有翅型的。种群增长指数表明无翅型的禾谷缢管蚜增长率大于有翅型的,这与作者在小麦田间调查显示的结果相似,前期禾谷缢管蚜有翅型多,随着小麦的生长,无翅型的逐渐增多。

表 3　有翅型与无翅型禾谷缢管蚜在不同品种饲喂下的生命表参数

Table 3　Life-table parameters of winged and wingless morph of *Rhopalosiphum padi* feeding on different wheat varieties

品种 Cultivars	翅型 Wing-dimorphism	净增殖率(头/雌) Net reproductive rate	平均发育历期(d) Average developmental duration	内禀增长率(头/雌/d) Intrinsic rate of increase	周限增长率 Population growth exponents	种群增长指数 Population trend index
KOK - 1679	有翅型 Winged morph	27.99	2.36	1.41	4.11	0.30
	无翅型 Wingless morph	39.86	2.48	1.49	4.42	0.72
HR	有翅型 Winged morph	43.41	2.39	1.58	4.84	0.49
	无翅型 Wingless morph	51.02	2.33	1.69	5.42	0.95

2.5　禾谷缢管蚜在不同小麦品种上的日均体重增长量

蚜虫日均体重增长量(MRGR)是反映蚜虫是否适应寄主植物、正常生长发育的生物学参数,日均体重增长量大,表示蚜虫在某种程度上对寄主有一定的适应性。从表 4 可知,在 HR 上饲喂的初产若蚜体重为 0.32 mg/头,成蚜的体重为 0.84 mg/头;而在 KOK - 1679 上饲喂的初产若蚜体重为 0.17 mg/头,成蚜的体重为 0.61 mg/头。在 HR 上饲喂的禾谷缢管蚜的重量明显大于在 KOK - 1679 上饲喂的同龄期的禾谷缢管蚜,二者存在显著差异($t = -7.61$, $P = 0.002$; $t = -12.00$, $P < 0.001$)。在 KOK - 1679 上饲喂的禾谷缢管蚜相对日均体重增长量要显著大于在 HR 上饲喂的($t = 6.56$, $P = 0.003$),说明经过继代饲养后,禾谷缢管蚜对 KOK - 1679 小麦品种已经产生了一定的适应性。

表 4　不同小麦品种下禾谷缢管蚜日均体重增长量

Table 4　MGRG of *Rhopalosiphum padi* on different wheat varieties

品种 Cultivars	初产若蚜重(mg/头) W_1	成蚜重(mg/头) W_2	体重差 dw	相对日均体重增长率 MRGR
KOK - 1679	0.17 ± 0.32	0.61 ± 0.03	0.44 ± 0.22	0.20 ± 0.02**
HR	0.32 ± 0.01**	0.84 ± 0.02**	0.53 ± 0.01**	0.14 ± 0.01

注: 表中数据为平均值 ± SE, **表示二者差异极显著。

The data in the table are mean ± SE, **indicate extremely significantly different at 0.05 level between KOK - 1679 and HR.

3 讨论

昆虫的多型现象是其通过长期对不同地区不同环境的适应所形成的。最常见的存在翅型分化的昆虫,如半同翅目的水黾、叶蝉和蚜虫,鞘翅目的甲虫和直翅目的蟋蟀和草蜢(Harrison,1980; Zera *et al.*,1983; Roff,1986; Zera and Denno,1997),具有翅型分化多态性的个体在形态和繁殖方面都存在明显差异,长翅型个体成虫期具有较长的翅、飞行肌发育完全,但产卵延迟,产卵量较低;短翅型或无翅型个体翅及飞行肌退化,但生殖系统发达,产卵力强(Adams and Emden,1972;Zera and Denno,1997)。就飞行多态性的发生来说,适合度代价与飞行能力有着密切的关系,用于构建翅和飞行肌的能量是不能用于繁殖投资的。因此,在飞行能力和繁殖能力之间常存在一个权衡。与翅有关的代价包括发育迟缓、死亡率增加、交配成功率下降、卵个体大小减少等(Roff,1990a,1990b)。因此,当环境和食物条件合适时,对蚜虫来说,较好的策略是保持无翅,只有当环境条件不适,食物数量和质量下降,或当种内竞争激烈,需要进行迁移时,才有利于产生有翅型个体。

本试验从食物和翅型两个方面研究禾谷缢管蚜的生长发育和繁殖,研究过程中供试蚜虫的死亡主要发生在 4 龄至成蚜阶段,其死亡过程与 Thirakhupt 和 Araya (1992) 提出的麦蚜种群存活曲线基本相符。试验结果表明抗性不同的小麦品种对禾谷缢管蚜若蚜的生长发育有明显的影响。禾谷缢管蚜若蚜在 KOK - 1679 上的发育历期显著低于在 HR 上的,而从 4 龄羽化至产仔经历的时间则相对延长,成蚜寿命也低于在 HR 上饲喂的禾谷缢管蚜,表明 KOK - 1679 不适合禾谷缢管蚜的取食,若蚜期的危害明显减少,羽化至产仔时间延长,成蚜寿命缩短,有效地降低了虫口密度和生存繁殖的能力,从而表现出较强的抗蚜性。而不同翅型中有翅型禾谷缢管蚜明显表现出繁殖力减少、具有较长的繁殖前期,并且产生的后代较小、数量也少。对成蚜腹内胚胎的观察也表明了取食 KOK - 1679 的禾谷缢管蚜腹内胚胎数量少,而生长在 HR 品种上的腹内胚胎数多,表明 HR 品种上的禾谷缢管蚜种群呈增长型趋势,在短时间内可暴发成灾。Adams 和 Emden(1972) 发现如果蚜虫不适宜于在寄主上取食,或者有外界环境对蚜虫干扰,都会影响其日均体重增长量而发生变化,这在本试验中也得到了印证。Bernhard(1995) 报道在蚜虫体内,一种特殊大小级别的个体或蚜虫生殖系统中某种发育状态的胚的数量变化很大,而且数量变化较大程度受到寄主植物品质的影响,当食物匮乏时,分配于生殖的资源比例对存活率有影响,本来用来生殖发育的那部分能量为了适应外界特殊环境而转向其他生长发育的利用,此时,未硬化的胚胎可能成为一种类似脂肪体的能量缓冲。而造成有翅和无翅禾谷缢管蚜在繁殖能力存在差异的主要原因,以及有翅型蚜虫和无翅型蚜虫个体之间存在差异的那部分能量,无翅型蚜虫是如何转换到生殖上的,有翅型和无翅型禾谷缢管蚜在生长发育中能量和生理生化方面的差异,还有待于进一步的研究。

参考文献(References)

Adams JB, Emden HF, 1972. The biological properties of aphids and their host plant relationships // Van Emden HF (ed.). Aphid Technology. London: Academic Press. 47—104.

Bernhard S, 1995. Adaptive allocation of resources and life-history trade-offs in aphids relative to plant quality. *Oecologis*, 102: 246—254.

Brant AB, Sherman AP, 1991. Inflence of population density and plant water potential on Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) ablate production. *Environmental Entomology*, 20(5): 1344—1348.

Bruce J, Birks PR, 1960. Studies on wing polymorphism in aphids I. The developmental process involved in the production of the different forms. *Entomol. Exp. Appl.*, 3(4): 320—339.

Bruce J, 1965. Wing polymorphism in aphids II. Interaction between aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 8(1): 49—64.

Bruce J, 1966a. Wing polymorphism in aphids Ⅲ. Interaction between aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 9(2): 213—222.

Bruce J, 1966b. Wing polymorphism in Aphids IV. the effect of temperature and photoperiod. *Entomol. Exp. Appl.*, 9(3): 301—313.

Harrison RG, 1980. Dispersal polymorphisms in insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 95—118.

Kawada K, 1989. Polymorphism and morph determination // Minke AK, Harrewijn P (eds.). Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control, Vol A. London: Elsevier Science Publishers. 255—268.

李军，2005. 诱导条件下蚜虫生态学反应. 硕士学位论文. 陕西: 西北农林科技大学.

刘向东，翟保平，张孝羲， 2004a. 棉花型和瓜型棉蚜形态和生态适应力的分化. 昆虫学报，47(6): 768—773.

刘向东，翟保平，张孝羲，方军，2004b. 棉花型和黄瓜型棉蚜对寄主植物的适合度. 生态学报，24(6): 1199—1204.

鲁艳辉，高希武，2007. 一种室内饲养麦蚜的方法. 昆虫知识，44(2): 289—290.

Muller CB, Williams IS, Hardie JM, 2001. The role of nutrition, crowding and interspecific interaction in the development of winged aphid. *Ecological Entomology*, 26: 330—340.

Roff DA, 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution*, 40: 1009—1020.

Roff DA, 1990a. Antagonistic pleiotropy and the evolution of wing dimorphism in the sand cricket *Gryllus firmus*. *Heredity*, 65: 169—177.

Roff DA, 1990b. Selection for changes in the incidence of wing dimorphism in *Gryllus firmus*. *Heredity*, 65: 163—168.

Sutherlan OR, 1971. Influence of diet composition and crowding on wing production by the aphid *Myzus persicae*. *J. Insect Physiol.*, 17(2): 321—328.

Thirakhupt V, Araya JE, 1992. Survival and life table statistics of *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Stiobiom avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae) in single or mixed colonies in laboratory wheat cultures. *J. Appl. Entomol.*, 113(4): 368—375.

仵均祥，2002. 农业昆虫学. 北京: 中国农业出版社. 111—118.

徐汝梅，成新跃，2005. 昆虫种群生态学: 基础与前沿. 北京: 科学出版社. 38—94.

Zera AJ, Innes DJ, Saks ME, 1983. Genetic and environmental determinants of wing polymorphism in the waterstrider. *Evolution*, 37(3): 513—522.

Zera AJ, Denno RF, 1997. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 42: 207—231.

张孝羲，2006. 昆虫生态及预测预报. 北京: 中国农业出版社. 55—102.