

龟纹瓢虫的捕食胁迫作用对连续三代果蝇发育与繁殖的影响^{*}

李燕平^{1,2**} 戈峰^{2***}

(1. 中国科学院研究生院 北京 100049)

2. 中国科学院动物研究所 农业虫害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101)

Effect of prey stress from *Propylaea japonica* on development and fecundity of *Drosophila melanogaster* in successive three generations LI Yan-Ping^{2**}, GE Feng^{2***} (1. Graduate University of Chinese Academy of Sciences Beijing 100049 China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents Institute of Zoology Chinese Academy of Sciences Beijing 100101 China)

Abstract The development and fecundity of *Drosophila melanogaster* Meigen were examined as the response to the predator *Propylaea japonica* Thunberg. The results showed that the developmental duration of larvae in the first and second generation decreased under continuous stress from lady beetle and the fecundity increased. However, the developmental duration of larvae increased and fecundity decreased in the third generation. When the prey stress disappeared, the developmental duration of larvae after two generations under prey stress was longer than that of larvae after one generation under prey stress, and the fecundity and sexual ratio significantly decreased. In comparison with those under continuous stress, the longevity of adults significantly increased, whereas there was no difference in the fecundity and developmental duration of larvae. It revealed that the stress of *P. japonica* could indirectly increase the fitness of *D. melanogaster* and promote population growth, which led to auto-regulation of *D. melanogaster* population.

Key words *Drosophila melanogaster*, *Propylaea japonica*, prey stress, development, fecundity

摘要 捕食性天敌不仅直接捕食害虫,而且还能改变害虫的生长发育、繁殖,间接地影响害虫的适合度。以常见模式昆虫黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen及捕食性天敌龟纹瓢虫为研究系统,研究龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* Thunberg连续多代直接捕食胁迫、一代捕食胁迫后下一代不捕食胁迫,对果蝇生长发育、繁殖和适合度的影响。结果表明,如果持续地释放瓢虫对果蝇的捕食胁迫作用,显著缩短了第1代、第2代果蝇的幼虫的发育历期,增加了第1代、第2代果蝇的繁殖量。但在第3代的影响却是延长了果蝇的幼虫的发育历期,降低第3代果蝇的繁殖量。如果在上一代胁迫作用得到释放后,下一代不再有瓢虫胁迫,那么连续2代胁迫后去掉胁迫的果蝇比只胁迫一代后去掉胁迫的果蝇幼虫的发育历期明显延长,繁殖量明显下降,后代性比也明显下降。与连续胁迫条件下的处理相比,成虫的寿命明显延长;对果蝇幼虫的发育历期、繁殖量则没有显著影响。结果表明,龟纹瓢虫的干扰胁迫作用,可以间接的增加果蝇的适合度,促进果蝇种群的增长,使果蝇种群自我维持、调节到相应的水平。

关键词 果蝇, 龟纹瓢虫, 胁迫, 发育, 繁殖

捕食性天敌在猎物种群调节中起着非常重要的作用^[1]。已有研究表明,捕食性天敌不仅直接捕食猎物,影响猎物的种群密度,而且还能通过引起猎物某些习性的改变,间接的影响猎物的适合度^[2]。目前,国际上非常重视捕食性天敌对猎物适合度的间接影响研究。

已有大量资料表明,天敌的胁迫作用可以

* 面上基金项目(编号 30770382)

** E-mail: dasiste@263.net

***通讯作者, E-mail: ge@iz.ac.cn

收稿日期: 2009-02-03 修回日期: 2009-04-10

显著地影响猎物的生长率^[3~8], 主要是因为猎物在捕食时存在一个内在的权衡效应——当它们改变其习性以减少被捕食危机的同时, 必然会导致其捕食率的下降^[9~12], 从而影响其生长发育的速度, 表现出天敌对目标猎物生长发育有直接的负面影响^[13]。如 Weisse^[13]研究表明, 当桃蚜 *Acyrthosiphon pisum* 在它的天敌集栖瓢虫 *Hippodamia convergens* 存在时, 它的后代将产生更多的有翅蚜, 以逃离到没有天敌存在的生境中, 以躲避天敌捕食的风险^[14]。Mondor^[15]等甚至发现, 曾被放置集栖瓢虫的棉花, 即使棉花上没有了集栖瓢虫, 但当接入棉蚜 *Aphis gossypii* 后, 棉蚜也能感受到集栖瓢虫留下的“痕迹”, 从而使得其后代产生更多的有翅蚜, 以逃离这个曾有“天敌”出没的生境^[15]。因此, 大部分已有的研究表明, 蚜虫在瓢虫或瓢虫“痕迹”的胁迫作用下, 其适合度是下降的。但这些研究主要是分析天敌对某个龄期猎物的胁迫作用, 而有关胁迫作用时间的长短和作用的阶段对猎物生长发育、繁殖和适合度的影响研究较少。

也有研究表明, 天敌胁迫作用可通过三级营养关系对猎物生长发育产生间接的有利的影响^[13]。如 Peacor^[13]发现蝌蚪在捕食者胁迫作用下, 由于猎物为了逃离被捕食而减少捕食, 使得猎物的资源水平升高, 而导致了剩下的猎物种群增长率提高^[13]。Teplitsky^[16]等认为蝌蚪在不同的捕食者种类胁迫作用下, 其形态的变化又不同, 种群增长率也表现不同^[16]。但这种现象主要发生在水生动物中, 而在陆生昆虫中尚未见有报道。

黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 是奠定经典遗传学基础的重要模式生物之一^[17]。由于其清晰的遗传背景和便捷的遗传操作, 果蝇在发育生物学、生物化学、分子生物学等领域也都占据了不可替代的位置^[18]。同时也被认为是一个理想的研究昆虫生态学和行为学的模式昆虫。

龟纹瓢虫 *Polybia japonica* Thunberg 作为重要捕食性昆虫, 作者前期试验表明, 它们对果

蝇成虫和幼虫均有捕食作用, 可以直接地捕食果蝇; 同时在捕食过程中, 还对生存的果蝇产生捕食胁迫作用, 从而可能对生存的果蝇生长发育产生影响。基于这一科学假说, 作者以常见模式昆虫黑腹果蝇及捕食性天敌龟纹瓢虫为研究系统, 通过连续 3 代研究了瓢虫连续多代直接捕食胁迫、一代捕食胁迫后下一代不捕食胁迫, 对果蝇生长发育、繁殖和适合度的影响, 旨在阐明瓢虫的胁迫作用对连续 3 代果蝇适合度的影响, 为进一步从生理生化与分子水平解释其形成的机制奠定基础。

1 材料和方法

1.1 供试果蝇和瓢虫

黑腹果蝇来自遗传所室内饲养的野生型品系。龟纹瓢虫采自中国科学院动物研究所香屯试验基地。瓢虫用 20% 的蜂蜜水浸湿棉絮饲养在塑料饭盒中, 盒盖上打孔用以透气。与果蝇饲养在同一个气候箱中。胁迫前饥饿 24 h 试验在哈尔滨市东联电子技术开发有限公司制造 HPG-280 B 光照培养箱进行, 光照为 16 h 温度为 25℃, 湿度为 50%。

1.2 试验设计

1.2.1 瓢虫对第 1 代果蝇适合度的试验处理
瓢虫对第 1 代果蝇适合度的试验设 2 个处理。处理 1: 在没有培养基的 2.5 cm×2.5 cm×8 cm 的 30 个指形管中, 分别接入羽化 24 h 后的未交配过的雌雄果蝇 5 对, 同时再接入 1 头饥饿 24 h 的龟纹瓢虫成虫, 让瓢虫捕食 24 h 后移走瓢虫, 将指形管中的果蝇按管号饲养在含有培养基的直管中。再过 24 h 后, 将 30 个指形管中的果蝇雌雄分开, 单只饲养。随机选取其后代 600 只 (含 300 只处女雌蝇和 300 只雄性) 用于第 2 代试验。处理 2 在另外 30 个指形管中, 每管接入羽化 24 h 后的、未交配过的雌雄果蝇 5 对, 不接入瓢虫作为对照。24 h 后, 将对照指形管中的果蝇按管号饲养在含有培养基的直管中。再过 24 h 后, 将 30 个直管中的果蝇雌雄分开, 单只饲养。

1.2.2 瓢虫对第 2 代果蝇适合度的试验处理

待上代 (G_1 代) 2个处理的果蝇发育成为成虫后, 将其后代 (即第 2代 G_2) 中的 150对果蝇采用其上代 (G_1 代) 相同的胁迫方式, 包括: ①即继续直接放瓢虫捕食胁迫, 方法同上代的胁迫处理, 记为直一直敌, 随机选取其后代 600只 (含 300只处女蝇和 300只雄性) 用于第 3代试验布置。②另 150对处理同上代的对照处理, 不接入瓢虫, 记为直一不敌, 随机选取其后代 300只 (含 150只处女蝇和 150只雄性) 用于第 3代试验布置。③上一代的对照继续饲养。

1.2.3 瓢虫对第 3代果蝇适合度的试验处理
待 G_2 代 3个处理的果蝇发育成为成虫后, ①直一直敌后代中的 150对继续直接放瓢虫捕食胁迫, 方法同上代的胁迫处理, 记为直一直一直敌处理; 另 150对处理同上代的对照处理, 记为直一直一不敌。②同样, 直不敌后代 150对的处理同上代的对照处理, 记为直一不不不敌处理。③上一代的对照继续饲养。

整个试验设计如下图 1所示。

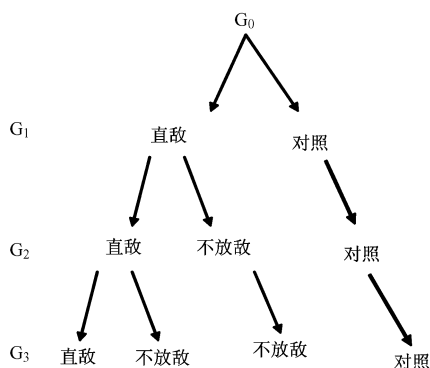


图 1 试验设计示意

1.3 观测指标

每 24 h 观察 1次各个实验处理的果蝇, 详细纪录果蝇发育的历期、死亡率。当果蝇后代羽化后, 每隔 24 h 记录 1次果蝇的羽化数和性别, 并移走新羽化的果蝇。由于指形管空间的限制, 单只饲养雌果蝇成虫时, 每隔 3 d 将成虫转到新的培养基中。

1.4 数据分析

用 SPSS 10.0 统计分析软件, 分析处理间试验数据的显著性差异 (检验)。用 Microsoft

Office Excel 2003 软件, 分析各处理数据的平均值、标准误。

2 结果与分析

2.1 瓢虫胁迫下各个世代的果蝇幼期发育历期

瓢虫胁迫下饲养的果蝇幼期发育历期 (卵—羽化) 如图 2 所示, 它们在各个世代之间存在显著差异 ($P < 0.05$)。其中, 与第 1代受到瓢虫的胁迫作用相比, 连续 2代受到瓢虫的胁迫作用后果蝇幼期寿命最低, 而连续 3代受到瓢虫的胁迫作用后果蝇幼期寿命最高; 第 1代果蝇受到胁迫作用后的后代 (第 2代) 未受到胁迫的幼期发育历期显著低于第 2代胁迫作用后的后代 (第 3代) 未受到胁迫的幼期发育历期; 而各个世代对照之间未有显著差异 (图 2)。

瓢虫捕食胁迫下, 第 1代果蝇幼期历期显著短于对照的果蝇幼虫历期 ($|t| = 17.459$, $P = 0.001$)。如果第 2代瓢虫连续胁迫, 其幼期发育历期显著短于连续 2代一直未受到瓢虫胁迫 (对照) 的幼期历期 ($|t| = 8.247$, $P = 0.001$), 但与该代 (第 2代) 取消 (未受到) 瓢虫胁迫果蝇幼期发育历期无显著差异 ($|t| = 1.676$, $P = 0.104$)。在第 3代中, 连续 3代瓢虫胁迫下的幼期发育历期明显地高于连续 3代未受到瓢虫胁迫下的幼期发育历期 ($|t| = 14.961$, $P = 0.001$) 和第 1代受到胁迫压力在第 2代取消胁迫处理的幼期发育历期 ($|t| = 5.495$, $P = 0.001$) (图 2)。

2.2 瓢虫胁迫下各个世代的果蝇雌成虫寿命

在瓢虫胁迫下饲养的各个世代果蝇雌成虫寿命明显不同 (图 3 $P < 0.05$)。其中, 在瓢虫连续胁迫条件下, 果蝇雌成虫寿命在第 1代最长、第 3代最低。但在上一代胁迫后下一代不再胁迫的处理中, 只有一代胁迫的果蝇子代雌成虫寿命与连续 2代胁迫的果蝇子代雌成虫的寿命无显著差异 ($|t| = 0.544$, $P = 0.612$)。

在第 1代中, 瓢虫胁迫下饲养的果蝇雌成虫寿命明显短于对照 ($|t| = -3.102$, $P = 0.002$)。当从第 1代在瓢虫胁迫下得到的第 2

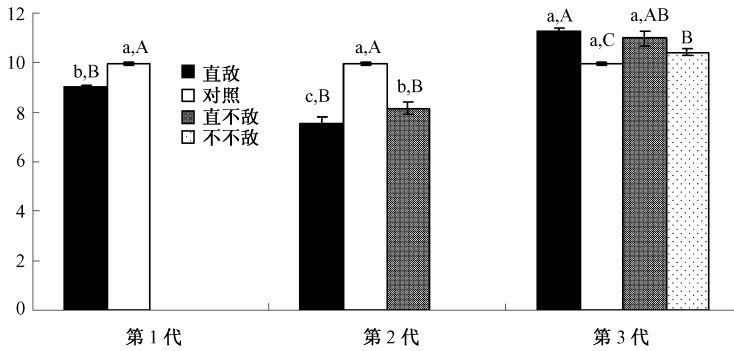


图 2 连续 3 代瓢虫胁迫下饲养的果蝇幼期发育历期

注:大写字母表示同一个世代不同处理之间的差异,而小写字母表示同一个处理在不同世代之间的差异。(下同)

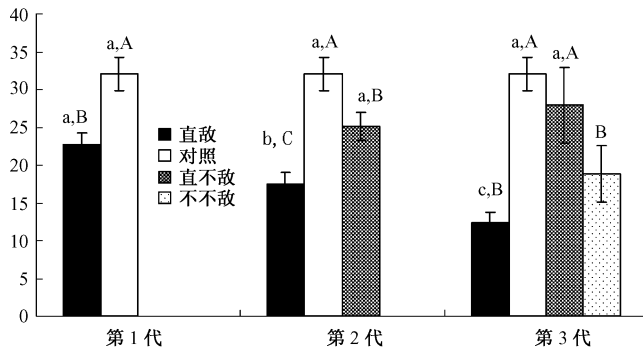


图 3 连续 3 代瓢虫胁迫下饲养的果蝇雌成虫寿命

代果蝇在没有瓢虫胁迫下,果蝇雌成虫的寿命显著高于放入连续 2 代放入瓢虫胁迫下的处理 ($|t|=3.158$ $P=0.002$),但显著低于连续 2 代未放入瓢虫胁迫下的处理 ($|t|=4.933$ $P=0.001$)。在第 3 代,连续 3 代受到瓢虫胁迫的雌成虫寿命最短,其次为连续 2 代受到瓢虫胁迫的成虫寿命,而一直未受到瓢虫胁迫和对照的成虫寿命最长(图 3)。

2.3 瓢虫胁迫下果蝇成虫连续多代的性比

在连续放入瓢虫胁迫条件下,果蝇成虫的性比在第 1、2 代 ($|t|=1.755$ $P=0.083$)、第 1、3 代 ($|t|=0.378$ $P=0.707$) 和第 2、3 代 ($|t|=1.321$ $P=0.192$) 之间无显著的差异(图 4)。而且,在第 1 代、第 3 代中,各个处理之间的果蝇成虫性比也无显著差异 ($P>0.05$)。只有第 1 代受瓢虫胁迫后的果蝇,当它在第 2 代不受到瓢虫胁迫处理后,其成虫性比显著高于

一直受到瓢虫胁迫的果蝇成虫性比 ($|t|=3.631$ $P=0.001$) 和一直未受到胁迫果蝇子代成虫的性比 ($|t|=4.84$ $P=0.001$) (图 4)。

2.4 瓢虫胁迫下果蝇成虫连续多代的繁殖量

在瓢虫胁迫下,果蝇成虫各个世代之间繁殖量明显不同 ($P<0.05$, 图 5)。其中,连续受到瓢虫的胁迫作用后,果蝇成虫的繁殖量以第 2 代最多,第 3 代最少(图 5)。

受到瓢虫捕食胁迫下后,果蝇第 1 代成虫繁殖量显著高于对照下的果蝇成虫繁殖量 ($|t|=5.003$ $P=0.001$)。在第 2 代,经过第 1 代胁迫后第 2 代不再胁迫的处理与继续胁迫的处理之间的果蝇成虫繁殖量不显著差异,但显著高于连续 2 代未受到胁迫的果蝇成虫的繁殖量 ($|t|=10.849$ $P=0.001$)。在第 3 代中,连续 3 代未受到胁迫的果蝇成虫的繁殖量显著高于其他各个处理,而在第 1 代受到瓢虫胁迫下而

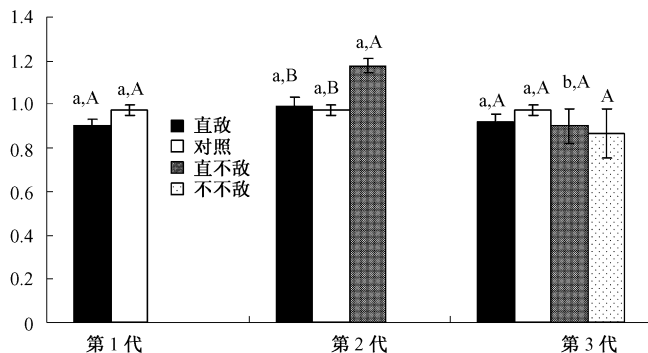


图 4 瓢虫胁迫下果蝇成虫连续多代的性比

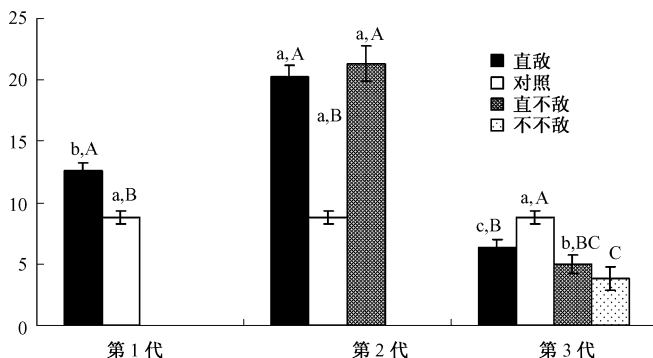


图 5 瓢虫胁迫下果蝇成虫连续多代的繁殖量

后未受到瓢虫胁迫的果蝇成虫繁殖量显著低于连续 3 代瓢虫胁迫下的果蝇成虫繁殖量 ($t = 2.196$, $P = 0.034$), 其它各个处理之间无显著差异 ($P > 0.05$) (图 5)。

3 讨论

捕食性天敌不仅直接捕食猎物, 而且还能通过捕食的压力改变生存猎物的生长发育、繁殖, 间接地影响猎物的适合度^[2]。Sloggett 等认为瓢虫对棉蚜的胁迫作用依不同的猎物密度和捕食作用率不同^[19]。作者的结果进一步显示, 瓢虫对果蝇的胁迫作用依不同的作用方式和对不同的世代效果不同。当果蝇受到瓢虫胁迫作用后, 第 1 代、第 2 代果蝇幼虫的发育历期明显缩短, 而在第 3 代又明显延长。它们 (第 1、2、3 代) 成虫寿命均明显缩短。其繁殖量在第 1、2 代均有所增加, 但在连续 3 代胁迫后, 其繁殖量又有所下降。本研究结果显示, 如果持续地释

放瓢虫对果蝇的胁迫作用, 显著缩短了第 1 代、第 2 代果蝇的幼虫的发育历期, 增加了第 1 代、第 2 代果蝇的繁殖量, 有利于果蝇种群的增长。但如果连续 3 代瓢虫胁迫作用, 却延长了该代果蝇的幼虫的发育历期, 降低第 3 代果蝇的繁殖量。显然, 瓢虫胁迫对不同世代不同, 初期作用是刺激作用; 后期则是抑制作用。

如果在上一代胁迫作用得到释放后, 下一代不再有瓢虫胁迫, 那么连续 2 代胁迫后去掉胁迫的果蝇比只胁迫一代后去掉胁迫的果蝇幼虫的发育历期明显延长, 繁殖量明显下降, 后代性比也明显下降。果蝇成虫受到瓢虫的胁迫作用后, 其第 1 代的寿命明显缩短。但如果这种胁迫作用被取消后, 其成虫的寿命马上升高, 显著高于放入连续 2 代放入瓢虫胁迫下的处理。同样的作用也发生在第 3 代, 即当从第 2 代在瓢虫胁迫下得到的第 3 代果蝇在没有瓢虫胁迫下, 果蝇成虫寿命显著高于连续 3 代瓢虫胁迫

下的成虫寿命,但从第2代无胁迫处理下得到的第3代果蝇在无瓢虫胁迫下,果蝇的成虫寿命与连续3代瓢虫胁迫下的成虫寿命无显著差异。

本研究结果充分提示:瓢虫捕食胁迫作用对果蝇的寿命、生长发育、繁殖都有影响,明显地影响了后代的种群动态。瓢虫捕食胁迫作用对果蝇成虫的寿命影响很大,对第1代、第2代的影响大于第3代。这种作用一旦得到释放后,反而有利于起寿命的延长。但如果这种压力不能过长,则不利于生命有机体。本研究结果清楚地表明,龟蚊瓢虫的干扰胁迫作用,可以间接的增加果蝇的适合度,促进果蝇种群的增长,使果蝇种群自我维持、调节到相应的水平。

天敌是影响昆虫种群的重要因素,有研究表明杀伤天敌是诱发棉蚜严重发生的主要原因^[20]。捕食性天敌对白背飞虱种群有重要的控制作用,排除这一因子的作用将使白背飞虱种群数量成倍至上万增加^[21]。

Monde等提出了“假拥挤效应”来解释蚜虫在感受到瓢虫作用后,其适合度下降的现象,认为有瓢虫存在时,蚜虫将产生报警激素,而报警信息素的分泌是一个耗能过程,蚜虫分泌大量的报警信息素将增加其受伤和死亡的危险性^[22]。事实上,如果当棉蚜最初感受到瓢虫的胁迫就释放出报警信息素,便可有利于其同类的分散^[23,24],使其变得更警惕,减少了其被成功捕食的可能性^[25],并阻止了他们的死亡^[26]。

Peacor通过对蝌蚪的研究,提出了“资源水平”假说,认为存在捕食者胁迫作用下单个体猎物捕食量减少,间接地减少了猎物的资源利用,从而促使“留下”的猎物可利用资源水平提高,进一步使得猎物的生长率提高^[13]。因此,猎物的生长率变化依赖于该猎物的相对密度和资源的动态^[27]。本研究与上述不同,瓢虫胁迫作用的果蝇与没有瓢虫胁迫作用下的果蝇都生长在相同的空直管中,因此不存在着猎物的相对密度和资源的变化。本研究结果认为当果蝇感受到瓢虫存在时,会接受到某种“刺激”信号,这种刺激的信号使它在转移到一个新生境后,其潜

能释放出来,从而促进尽快发育、增加产卵量。因此,某种化学物质或遗传物质的改变可能导致其增加其适合度,使其种群有可能调节到原有水平。但这是一种什么化学物质或遗传物质尚需进一步研究。

有研究表明,热激反应产生的胁迫抗性使生物具有一定的环境适应性和进化可塑性^[28]。热休克蛋白是生物体受到应激刺激时诱导产生的一组保守性蛋白^[29]。其中,热休克蛋白家族的hsp70高水平表达除帮助细胞耐受高温外,也可以过度刺激或阻止细胞增殖、变性和程序性死亡的信号传递,从而导致发育失败^[30]。Morrow等研究发现内源性线粒体hsp22基因过量表达能延长果蝇寿命^[31]。但Bhole等的研究却证明,在成年果蝇中过量表达hsp22基因对其耐受胁迫和寿命方面都起到负面作用,机制尚不明确,推测是由于hsp22的过量表达破坏了HSPs与蛋白完美结合的平衡性^[32]。hsp70在延长果蝇寿命方面也起到了一定作用^[33],但又有资料表明轻度胁迫诱导的hsp70过量表达并不利于果蝇延缓衰老^[34]。所以,本试验中出现的果蝇寿命延长的现象是否是由于热休克蛋白的过量表达所致,还是另有其他的物质在影响果蝇的寿命需要进一步研究。

参 考 文 献

- 1 戈峰,刘向辉,潘卫东,等. 棉田捕食性瓢虫控害功能的分析. 应用生态学报, 2002, 13(7): 841~844
- 2 Kunert G, Weisser W. W. The interplay between density and trait-mediated effects in predator-prey interactions: a case study in aphid wing polymorphism. *Oecologia* 2003, 135(2): 304~312
- 3 Werner E E, Gilliam J F, Hall D J, et al. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 1993, 64(6), 1540~1548
- 4 Van Buskirk J, Yurewicz K L. Effects of predators on prey growth rate: relative contributions of thinning and reduced activity. *Oikos* 1998, 82(1): 20~28
- 5 Nakaoaka M. Nonlethal effects of predators on prey populations: predator-mediated change in bivalve growth. *Ecology* 2000, 81(4): 1031~1045
- 6 Rejzba R A. Trait-mediated indirect effects in larval anurans reversing competition with the threat of predation.

- Ecology* 2000 **81**(8): 2 278~2 289
- 7 McPeck M A, Grace M, Richardson J M L. Physiological and behavioral responses to predators shape the growth/ predation risk trade off in damselflies *Ecology* 2001 **82** (6): 1 535~1 545
- 8 Peckarsky B L, Taylor B W, McInosh A R, et al. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation *Ecology* 2001 **82**(3): 740~757.
- 9 Gilliam J F. Habitat use and competitive bottlenecks in size-structured fish populations. PhD Thesis Michigan State University, Lansing, MI USA, 1982.
- 10 Abrams P A. Foraging time optimization and interactions in food webs *Am. Naturalist* 1984 **124**(1): 80~96
- 11 Houston A I, McNamara J M, Hutchinson J M C. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 1993 **341**(9): 375~397
- 12 Werner E E, Anholt B R. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity *Am. Naturalist* 1993 **142**(8): 242~272.
- 13 Peacor S D. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour *Ecol. Lett.* 2002 **5**(1): 77~85
- 14 Kunert G, Weisser W. W. The interplay between density and trait-mediated effects in predator-prey interactions: a case study in aphid wing polymorphism *Oecologia* 2003 **135** (2): 304~312
- 15 Mondor E B, Roitberg B D. Pea aphid *Acyrthosiphon pisum* comicle ontogeny as an adaptation to differential predation risk *Can. J. Zool.* 2002 **80**(12): 2 131~2 136
- 16 Teplovskiy C, Pelnelt S, Joly P. Costs and limits of dosage response to predation risk: to what extent can tadpoles invest in anti-predator morphology? *Oecologia* 2005 **145**(3): 364~370.
- 17 刘祖洞, 江绍慧. 遗传学实验. 北京: 高等教育出版社, 1987. 9~63
- 18 王转斌, 曲志才. 培养果蝇的最佳生态因子研究. 菏泽学院学报, 2006 **28**(5): 112~114
- 19 Sleggett J J, Weisser W. W. Parasitoids induce production of the dispersal morph of the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. *Oikos* 2002 **98**(2): 323~333.
- 20 陈庆明, 赵富强. 保护利用天敌控制棉蚜的发生蔓延. 植物保护, 2007 **174**(3): 40~41.
- 21 陶方玲. 捕食性天敌对白背飞虱种群的控制作用. 华南农业大学学报, 1994 **15**(1): 54~59.
- 22 Mondor E B, Rosenheim J A, Addicott J F. Predator induced transgenerational phenotypic plasticity in the cotton aphid *Oecologia* 2005 **142**(1): 104~108
- 23 Dahl M L. Über einen Schutzstoff bei aphiden *Dtsch. Entomol. Z.*, 1971, **18**: 121~128
- 24 Kislow C J, Edwards L J. Repellent odours in aphids *Nature* 1972 **235**(1): 108~109
- 25 Montgomery M E, Nault L R. Effects of age and wing polymorphism on the sensitivity of *Myzus persicae* to a alarm pheromone *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1978 **71**: 788~790
- 26 Maynard S J. The evolution of alarm calls *Am. Nat.* 1965 **99**: 59~63.
- 27 Sleggett J J, Weisser W. W. Parasitoids induce production of the dispersal morph in the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. *Oikos* 2002 **98**(2): 323~333
- 28 陈亚琼, 肖调江, 周浙昆. 热激蛋白与生物环境适应及进化的关系. 自然科学进展, 2006 **16**(9): 1 066~1 073
- 29 王秋香, 李宗芸, 谢艳, 等. 果蝇热激蛋白的研究进展. 昆虫知识, 2008 **45**(5): 698~702
- 30 Williams K D, Helin A B, Postuszny J, et al. Effect of heat shock pretreatment and hsp70 copy number on wing development in *Drosophila melanogaster*. *Mol. Ecol.* 2003 **12**(5): 1 165~1 177
- 31 Morrow G, Samsan M, Michaud S. Overexpression of the small mitochondrial Hsp22 extends *Drosophila* life span and increases resistance to oxidative stress *FASEB J.* 2004 **18** (3): 598~599
- 32 Bhole D, Allikian M J, Tower J. Doxycycline-regulated over-expression of hsp22 has negative effects on stress resistance and life span in adult *Drosophila melanogaster*. *Mech. Ageing Dev.* 2004 **125**(9): 651~663.
- 33 Khazaeli A A, Tatar M, Fletcher S D, et al. Heat-induced longevity extension in *Drosophila*. I. Heat treatment mortality and thermotolerance. *J. Gerontol. Biol. Sci. Med. Sci.* 1997 **52**(1): B48~B52.
- 34 Boug E L, Valenti P, Payer F. Lack of hypergravity-associated longevity extension in *Drosophila melanogaster* flies overexpressing hsp70. *BioGerontology* 2002 **3**(6): 355~364