

蚜茧蜂对多世代棉蚜生长发育与繁殖的胁迫作用*

李 姣^{1,2**} 龙大彬³ 肖铁光² 欧阳芳⁴

(1. 湖南人文科技学院生命科学系 娄底 417000; 2. 湖南农业大学植物保护学院 长沙 410128;
3. 湖南省烟草公司长沙市公司浏阳分公司 浏阳 410300; 4. 中国科学院动物研究所农业虫
鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101)

摘 要 天敌不仅直接捕食或寄生害虫, 而且还能通过胁迫作用改变害虫的生长发育与繁殖, 间接地影响害虫的适合度。本文以棉田重要害虫棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 及其寄生性天敌蚜茧蜂 *Lysiphlebia japonica* Ashmead 为对象, 在相同的大气二氧化碳浓度环境中研究了直接放蚜茧蜂和通过笼罩间接放蚜茧蜂所产生的胁迫作用对连续 3 代棉蚜生长发育与繁殖的影响。结果表明, 直接放蚜茧蜂的胁迫作用使第 1 代棉蚜繁殖率明显下降; 第 2 代如果继续受到寄生蜂的直接胁迫, 棉蚜生长发育与繁殖得到恢复, 但受到持续间接胁迫作用却使棉蚜繁殖率明显下降; 第 3 代如果棉蚜继续受到寄生蜂的直接或间接胁迫, 与当代或与前一代后一直未受到寄生蜂胁迫作用相比, 其整个若虫发育历期明显延长或缩短, 但其繁殖率均明显下降。我们的结果显示: 评价天敌作用时, 不仅仅考虑其直接的捕食或寄生作用, 还应该综合考虑其“间接”的生态效应。
关键词 棉蚜, 蚜茧蜂, 生长发育, 繁殖, 胁迫作用, 3 个连续世代

The impacts of stress from *Lysiphlebia japonica* Ashmead on the development and fecundity of the three successive generations of aphids

LI Jiao^{1,2**} LONG Da-Bin³ XIAO Tie-Guang² OUYANG Fang⁴

(1. Department of Life Science, Hunan University of Humanities, Science and Technology, Loudi 417000, China; 2. College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 3. Tobacco Companies of Changsha City in Hunan Province, Liuyang 410300, China; 4. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Not only do natural enemies directly influence prey density by predation and parasitism but they can also indirectly cause the modification of fitness in their victims by modifying their development and fecundity. Experiments were carried out in OTCs with the same CO₂ environment to evaluate adaptation of the development and fecundity of three successive generations of *Aphis gossypii* Glover in response to exposure to both free and caged *Lysiphlebia japonica* Ashmead. We found that the fecundity of aphids in the first generation significantly decreased in the presence of free *L. japonica*. However, developmental duration and reproduction were restored when the aphids continued to be exposed to the free *L. japonica* in the second generation. On the other hand, fecundity of aphids declined remarkably when they had been exposed to caged *L. japonica* for two successive generations. Aphids persistently exposed to free or caged *L. japonica* for three successive generations displayed dramatically lengthened or shortened development during the nymphal stage and their reproduction declined coincidentally. These results emphasize the indirect effects of natural enemies on the population dynamics of successive generations of *A. gossypii*.
Key words *Aphis gossypii*, *Lysiphlebia japonica*, developmental duration, fecundity, three successive generations, stress

* 资助项目: 国家自然科学基金项目(31200321) 和全国生态环境十年变化遥感调查与评估课题“全国生物灾害影响评估(STSN-04-04)”子课题。
** 通讯作者, E-mail: lijiao@ioz.ac.cn
收稿日期: 2013-06-10, 接受日期: 2013-06-26

在长期的协同进化过程中,当蚜虫受到天敌或天敌的遗留物胁迫作用后,其行为将发生改变 (Sih *et al.*, 1998; Preisser *et al.*, 2005)。其中,最简单的方式是逃避有天敌或天敌遗留物的栖息地 (Dixon, 1998; Weisser *et al.*, 1999)。如桃蚜暴露在有捕食者时,其有翅型将增加,以躲避捕食者的捕食 (Kunert and Weisser, 2003); 棉蚜感受到集栖瓢虫存在后,其后代有翅型将增加,并逃避到无天敌的生境中定居 (Weisser and Braendle, 2001)。产生这种现象的原因,通常用“假拥挤效应”来解释,即蚜虫感受到捕食者时将被拥挤而逃离生境。因此,捕食者不仅可以直接捕食蚜虫,而且还可以间接地通过改变蚜虫的行为,达到控制蚜虫的目的 (Mondor and Roitberg, 2002)。

寄生性天敌对蚜虫的作用与捕食者作用不同,每个寄生性天敌寄生能力有限,而且在寄生过程中不会立即造成蚜虫死亡 (Quicke, 1997)。过去有关寄生性天敌与寄主蚜虫的关系,主要集中在它们之间的寄主免疫与寄生性天敌的抗免疫作用,而有关蚜虫在被寄生蜂搜索寄生胁迫下的行为作用研究却少见报道 (Jarosz and Glinski, 1997; Frost, 1999)。Slogett 和 Weisser (2002) 发现豆蚜被寄生性天敌作用后,其后代的有翅型增加,其所得的结论与捕食性天敌的行为影响变化一致,从而推测蚜虫无论受到捕食性与寄生性天敌的胁迫作用,其行为的反应均表现出适合度下降的趋势 (Tamaki *et al.*, 1970; Roitberg and Myers, 1978)。但这个方面的证据仍不充分,而且大数的研究都是单个世代的,有关多世代的天敌胁迫作用研究却未见有报道。

在棉田生态系统中,棉蚜是棉花的重要害虫,蚜茧蜂是其主要的寄生性天敌,田间寄生率达到 80% (毕章保, 1993; Messing and Rabasse, 1995)。蚜茧蜂在寄生蚜虫的同时,还将对周围的蚜虫产生干扰作用。但这种干扰作用如何目前尚不清楚。本试验在相同的大气二氧化碳浓度环境中,以棉蚜及其寄生性天敌蚜茧蜂为研究对象,研究了笼罩蚜茧蜂和笼罩蚜虫胁迫作用对连续 3 代棉蚜生长发育和繁殖的影响,以阐明蚜茧蜂的胁迫作用对棉蚜种群发生动态的影响,为评价天敌作用、有效开展棉蚜防治提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

棉花: 棉花品种采用常规棉花 III-448。试验用土为: 壤土: 干牛粪: 干蚯蚓粪 = 8: 3: 1。2007 年 7 月 3 日将棉花播种于塑料盆中, 自出苗后再放入到 750 $\mu\text{L/L}$ 的大气二氧化碳浓度开顶式气室 (OTC) 中。所有的试验都在相同的大气二氧化碳浓度 (750 $\mu\text{L/L}$) 条件下, 以此作为一个相同环境变化的处理。共 6 个 OTC, 相当于 6 次重复。试验期间, 全天 24 h 通气, 实际控制的日平均二氧化碳浓度为 (754 $\pm$ 33) $\mu\text{L/L}$ (Gao *et al.*, 2010; Fu *et al.*, 2010; Guo *et al.*, 2012)。每个开顶式气室内随机放置 III-448 棉花 20 盆, 每盆 1 株棉花。分批每个星期种 1 次棉花, 每隔 6 d 将气室内的棉花轮流放置, 以减少气室内环境控制的差异, 当每批棉花长到 6 叶期左右用于实验。试验期间, 不施用任何农药, 且每隔 2 d 浇一次水, 以保障棉花的生长需要。开顶式气室顶部用 80 目纱网罩住, 以防止外面昆虫侵入。

棉蚜: 采自中国科学院动物研究所小汤山基地棉田。将田间采集的棉蚜先在棉花品种 III-448 上饲养 1~2 代 (以得到单一的种群) 以上, 再接种到 OTC 中的 III-448 棉苗上用于本试验。

蚜茧蜂: 蚜茧蜂来自于北京市农林科学院。用饲养的棉蚜喂养一代后, 将新羽化的蚜茧蜂雌雄配对, 获得已交配的雌蜂用于试验。蚜茧蜂在人工气候箱 (温度 (26 $\pm$ 1) $^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 75% $\pm$ 2%, 光照 L: D = 14: 10) 中进行分龄饲养, 扩大种群并保种以备试验用。在培养皿或培养盒底部均匀地浇一层 Horgan 营养液, 上贴一新鲜棉叶, 并供给足够的棉蚜 (Gao *et al.*, 2010)。

1.2 试验处理

为了保持环境的一致性, 将在大气二氧化碳浓度 750 $\mu\text{L/L}$ 处理的每个 OTC 内种植相同品种的棉花, 饲养棉蚜, 再带回到相同的大气二氧化碳浓度 (750 $\mu\text{L/L}$) 处理的人工气候箱内饲养蚜茧蜂并进行蚜茧蜂对多世代棉蚜的胁迫处理。整个试验都是在相同环境 (750 $\mu\text{L/L}$ 大气二氧化碳浓度) 处理下进行的, 因此本研究不考虑二氧化碳的作用, 而只考虑寄生蜂的胁迫作用。

1.2.1 蚜茧蜂对第 1 代棉蚜适合度的试验处理

在棉蚜的第 1 代设置直接放蚜茧蜂、间接笼罩蚜茧蜂和不加蚜茧蜂(对照)3 个处理:1)直接放蚜茧蜂处理:在培养皿底部浇上 10 mL 固体营养液,再在营养液上铺上 III-448 棉叶,保持叶面的正面朝下,然后在棉叶上接入 10 头初生的 1 龄若蚜,同时接入 1 头雌蚜茧蜂,24 h 后移走蚜茧蜂,并将受胁迫的若蚜分开饲养(1 头/皿),观察蚜虫的生长发育及繁殖情况(简称为“直接作用”);2)间接笼罩蚜茧蜂处理:在培养皿底部浇上 10 mL 固体营养液,再在营养液上铺上 III-448 棉叶,保持叶面的正面朝下,然后在棉叶上接入 10 头初生的 1 龄若蚜,同时在培养皿中放入小笼,小笼中有 1 头雌蚜茧蜂,24 h 后移走笼罩与蚜茧蜂,并将受胁迫的若蚜分开饲养(1 头/皿),观察蚜虫的生长发育及繁殖情况(简称为“间接作用”);3)对照处理:在培养皿中棉叶上接入 10 头初生的 1 龄若蚜,不加任何蚜茧蜂,24 h 后将若蚜分开饲养(1 头/皿),观察蚜虫的生长发育及繁殖情况(简称为“对照”)。每个处理重复 5 次,共有 50 个若蚜(包括寄生与非寄生的若蚜)分开饲养(1 头/皿)、分别记录。

1.2.2 蚜茧蜂对第 2 代棉蚜适合度的试验处理

当第 1 代直接放蚜茧蜂处理的蚜虫发育到成蚜后,将在第 2 代设置继续直接放蚜茧蜂和不加蚜茧蜂 2 个处理:1)继续直接放蚜茧蜂处理:在培养皿底部棉叶上接入 10 头经第 1 代直接放蚜茧蜂处理的初生 1 龄若蚜,同时接入 1 头雌蚜茧蜂,24 h 后移走蚜茧蜂,并将受胁迫的若蚜分开饲养(1 头/皿),观察蚜虫的生长发育及繁殖情况;2)对照处理:在培养皿中棉叶上接入 10 头经第 1 代直接放蚜茧蜂处理的初生 1 龄若蚜,不加任何蚜茧蜂,24 h 后将若蚜分开饲养(1 头/皿),观察蚜虫的生长发育及繁殖情况。每个处理重复 5 次,共用 50 头若蚜(包括寄生与非寄生的若蚜)分开饲养(1 头/皿)、分别记录。

当第 1 代间接笼罩蚜茧蜂处理的蚜虫发育到成蚜后,将在第 2 代设置继续间接笼罩蚜茧蜂和不加蚜茧蜂 2 个处理。试验过程同上述第 2 代的直接放蚜茧蜂处理。同时,当第 1 代不加蚜茧蜂(对照)仍为对照,继续不加蚜茧蜂。

1.2.3 蚜茧蜂对第 3 代棉蚜适合度的试验处理

当第 2 代直接放蚜茧蜂处理的蚜虫发育到成蚜后,将在第 3 代设置继续直接放蚜茧蜂和不加蚜

茧蜂 2 个处理。研究方法类似于第 2 代处理。

整个试验设置如图 1 所示。

1.3 调查方法

间隔 12 h 观察每个重复培养皿内蚜虫的死亡数和蜕皮情况,记录每个重复培养皿内蚜虫的发育历期;当蚜虫产仔后,每隔 12 h 记录一次蚜虫的产蚜数并移去若蚜,直到蚜虫死亡,统计棉蚜繁殖量。其中,仅对未寄生的蚜虫进行统计分析。

1.4 数据统计

SAS 6.12 (SAS Institute Inc. USA, 1996) 统计分析软件,分析处理间试验数据的显著性差异。处理间的差异显著性用 Duncan's 新复极差检验(检验)。数据分析前,先进行适当的数据转换,以满足方差分析的要求(即数据符合正态分布)。其中,对百分数进行反正弦转换,对棉蚜的繁殖量、发育历期和种群动态等指标进行自然对数转换。

2 结果与分析

2.1 蚜茧蜂胁迫对第 1 代棉蚜生长发育与繁殖的影响

在本试验相同的二氧化碳浓度环境(下同)下,观测了蚜茧蜂胁迫对第 1 代棉蚜生长发育与繁殖的影响。结果(表 1)表明,与不放蚜茧蜂的对照相比,直接放蚜茧蜂的胁迫作用对第 1 代棉蚜各个龄期、整个若虫期和成蚜寿命没有影响,但其繁殖率明显下降;间接笼罩蚜茧蜂显著地降低了 4 龄和整个若虫期的发育历期,但对其繁殖率没有明显的影响。

2.2 蚜茧蜂持续胁迫对第 2 代棉蚜生长发育与繁殖的影响

同样,寄生蜂持续胁迫与不胁迫作用显著影响着第 2 代棉蚜生长发育与繁殖(图 2)。当第 1 代棉蚜受到寄生蜂直接胁迫作用后,如果第 2 代棉蚜继续受到寄生蜂的直接胁迫,除整个若虫发育时间明显缩短外(图 2:A),其繁殖率没有明显的影响(图 2:C);当第 1 代棉蚜受到寄生蜂间接胁迫作用后,如果第 2 代棉蚜继续受到寄生蜂的间接胁迫,其成蚜寿命明显延长(图 2:B),繁殖率明显下降(图 2:C)。

2.3 寄生蜂持续胁迫对第 3 代棉蚜生长发育与繁殖的影响

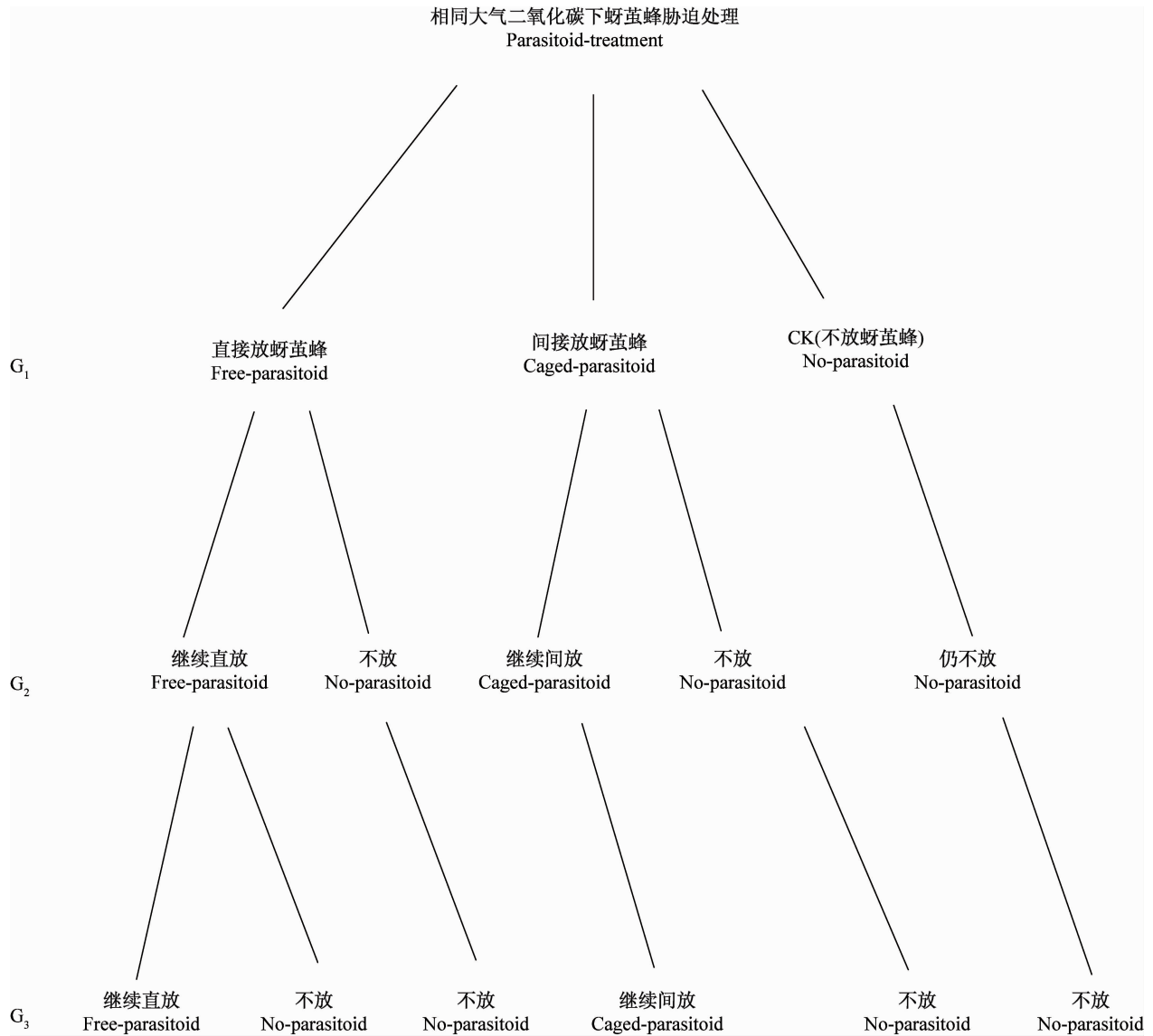


图 1 相同大气二氧化碳浓度环境处理下蚜茧蜂胁迫多世代棉蚜的试验处理设计

Fig. 1 Diagrammatic summary of stress treatment from *Lysiphlebia japonica* on the three successive generational aphids under same CO₂ environment

进一步研究表明,寄生蜂持续胁迫与不胁迫作用显著影响着第 3 代棉蚜生长发育与繁殖(图 3)。当第 1、第 2 代棉蚜受到寄生蜂直接胁迫作用后,如果第 3 代棉蚜继续受到寄生蜂的直接胁迫,与当代或与前一代后一直未受到寄生蜂直接胁迫作用相比,其整个若虫发育历期明显延长(图 3:B),其繁殖率明显下降(图 3:C)。

当第 1、第 2 代棉蚜受到寄生蜂间接胁迫作用后,如果第 3 代棉蚜继续受到寄生蜂的间接胁迫,与当代或与前一代后一直未受到寄生蜂直接胁迫作用相比,其整个若虫发育历期明显缩短(图 3:B),繁殖率明显减少(图 3:B)。

表 1 在相同的二氧化碳浓度环境中直接放蚜茧蜂(直接)、间接笼罩蚜茧蜂(间接)和
不加蚜茧蜂(对照)处理对第 1 代棉蚜发育、繁殖的影响

Table 1 Effects of stress from *Lysiphlebia japonica* on the developmental duration and fecundity
of the 1st generational aphids under same CO₂ (750 μL/L) environment

参数 Parameters	对照 No-parasitoid	直接 Free-parasitoid	间接 Caged-parasitoid
1 龄 1st instar(h)	39.6 ± 1.80 a	37.9 ± 1.45 a	36.4 ± 1.55 a
2 龄 2nd instar (h)	29.8 ± 1.49 a	33.7 ± 1.45 a	29.5 ± 2.02 a
3 龄 3rd instar (h)	30.9 ± 1.96 a	33.1 ± 1.48 a	30.5 ± 1.66 a
4 龄 4th instar (h)	36.7 ± 2.02 a	36.9 ± 2.13 a	28.2 ± 1.32 b
若虫期 Nymph span (h)	137.0 ± 5.22 ab	142.0 ± 4.75 a	125.0 ± 3.20 b
成蚜寿命 Longevity (h)	335.0 ± 30.33 a	250.0 ± 30.65 a	340.0 ± 37.69 a
繁殖率(头/雌) Fecundity	35.2 ± 3.40 a	18.8 ± 2.53 b	39.6 ± 5.51 a

注:同行数据后标有不同的字母表示处理间差异达到了显著水平(Duncan’s 新复极差检验, $P < 0.05$)。
Data are mean ± SE, and followed by different letters in the same row indicate significant difference between treatments at 0.05 level by Duncan’s multiple range test.

2.4 寄生蜂持续胁迫对 3 个连续世代棉蚜繁殖率的动态比较

进一步比较了 3 个持续世代棉蚜繁殖率的动态变化,结果(图 4)显示,各个处理的棉蚜繁殖量随着世代的增加有增加的趋势;其中,对照与直接放寄生蜂的第 2 代和第 3 代的棉蚜繁殖量均显著高于第 1 代。与不放寄生蜂的对照处理相比,直接放寄生蜂后使第 1 代棉蚜繁殖量显著下降,而第 2 代、第 3 代棉蚜繁殖量没有显著变化;而间接放寄生蜂后使第 2 代棉蚜繁殖量显著下降,而第 1 代、第 3 代棉蚜繁殖量没有显著变化;各个处理之间在第 3 代时棉蚜的繁殖量都没有显著的差异。

3 讨论

过去有关捕食性天敌和寄生性天敌的胁迫作用大都是研究一个世代,而有关多世代的研究报道较少(Tamaki *et al.*, 1970; Roitberg and Myes, 1978; Sloggett and Weisser, 2002)。我们的 3 个连续世代研究结果表明:在相同的二氧化碳浓度环境下,寄生蜂胁迫作用显著影响着第 1 代、第 2 代、第 3 代棉蚜整个若虫生长发育。与不放寄生蜂的对照处理相比,直接放寄生蜂后使第 1 代棉

蚜繁殖量显著下降,而间接放寄生蜂后使第 2 代棉蚜繁殖量显著下降,各个处理之间在第 3 代时棉蚜的繁殖量都没有显著的差异。说明蚜虫受到胁迫作用依不同的胁迫作用方式反应不同,对直接放寄生蜂的胁迫作用反应较快,而对间接放寄生蜂胁迫作用反应较慢,而且在它们的胁迫作用下,其繁殖率均下降。只是到第 3 代时又逐渐恢复到原有的水平,各个处理之间没有显著的差异。

已有的研究表明,天敌不仅直接捕食或寄生害虫,影响靶标害虫的种群密度,而且还能通过引起猎物某些习性的改变,间接的影响害虫的适合度(Kunert and Weisser, 2003)。本研究也表明,各个世代的蚜虫对胁迫作用的响应不同。在第 1 代时,只有直接放蚜茧蜂的胁迫作用使第 1 代繁殖率明显下降。第 2 代时,棉蚜继续受到寄生蜂的直接胁迫,其生长发育与繁殖得到恢复,没有明显的影响;但受到持续间接胁迫作用却使棉蚜繁殖率明显下降。第 3 代时,如果棉蚜继续受到寄生蜂的直接胁迫,与当代或与前一代后一直未受到寄生蜂直接胁迫作用相比,其整个若虫发育历期明显延长,其繁殖率明显下降,种群有下降的趋势;如果棉蚜继续受到寄生蜂的间接胁迫,与当代

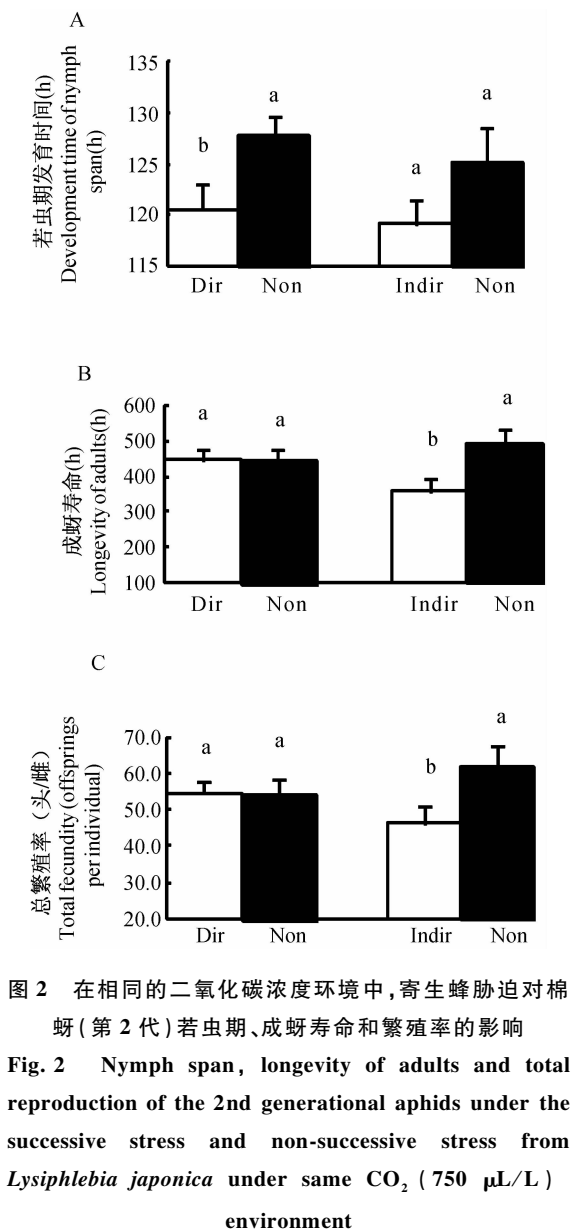


图2 在相同的二氧化碳浓度环境中,寄生蜂胁迫对棉蚜(第2代)若虫期、成蚜寿命和繁殖率的影响

Fig.2 Nymph span, longevity of adults and total reproduction of the 2nd generational aphids under the successive stress and non-successive stress from *Lysiphlebia japonica* under same CO₂ (750 μL/L) environment

注:A:棉蚜的若虫期;B:成蚜寿命;C:繁殖率。“Dir”表示直接胁迫;“Indir”表示间接胁迫;“Non”表示不胁迫。图中不同的字母表示处理间差异达到了显著水平(Duncan’s 新复极差检验, $P < 0.05$)。图3同。

A: nymph span; B: longevity of adults; C: total reproduction. “Dir” means free-parasitoid; “Indir” means caged-parasitoid; “Non” means no-parasitoid. Histograms with different letters indicate significant difference between treatments at 0.05 level by Duncan’s multiple range test. The same with Fig.3.

或与前一代后一直未受到寄生蜂直接胁迫作用相比,其整个若虫发育历期明显缩短,但繁殖率明显减少。说明天敌的这种通过胁迫作用对蚜虫的

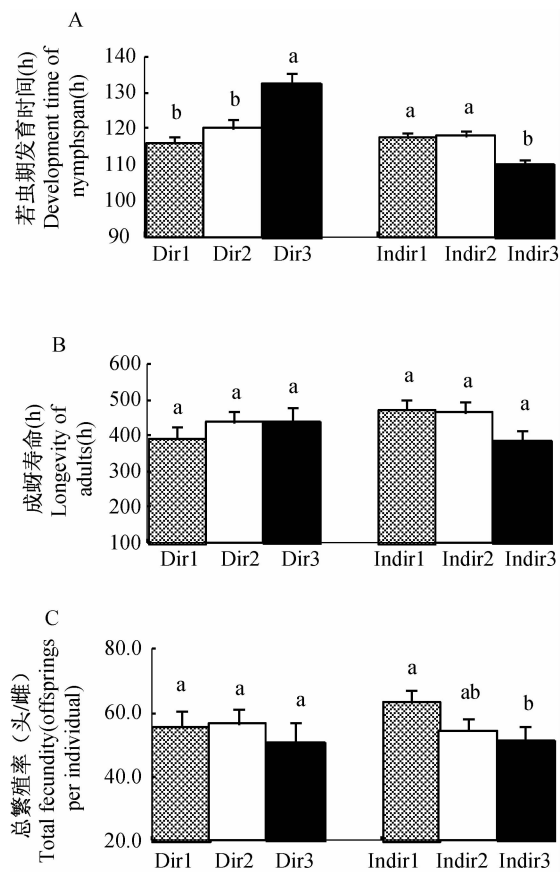


图3 在相同的二氧化碳浓度环境中,寄生蜂胁迫对第3代棉蚜若虫期、成蚜寿命和繁殖率的影响

Fig.3 Nymph span, longevity of adults, total reproduction of the 3rd generational aphids under the successive stress and non-successive stress from *Lysiphlebia japonica* under same CO₂ (750 μL/L) environment

注:1-3 分别表示第1、第2、第3代。

1-3 menas 1st, 2nd,3rd generation, respectively.

“间接”抑制作用也非常明显。评价天敌作用时,不仅仅考虑其直接的捕食或寄生作用,还应该综合考虑其“间接”的生态效应。由于本研究只是在750 ppm 高CO₂ 浓度环境下观测的结果,有关CO₂ 浓度变化下蚜茧蜂对棉蚜适合度胁迫作用特征尚需要进一步分析比较。

参考文献 (References)

Dixon AFG, 1998. Aphid Ecology. Chapman and Hall, London. 1 – 301.

Frost SDW, 1999. The immune system as an inducible defense//Tollrian R, Harvell CD (eds.). The Ecology and

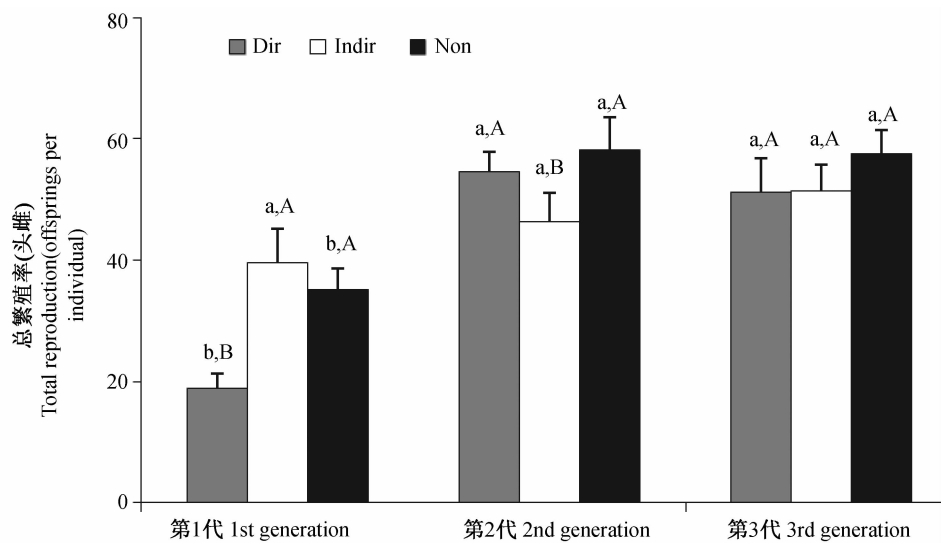


图 4 在相同的二氧化碳浓度环境中,寄生蜂持续胁迫对 3 个连续世代棉蚜繁殖作用的动态比较

Fig.4 Dynamics comparasion for the effects of stress from *Lysiphlebia japonica* on the fecundity of the three-successive-generational aphids under same CO₂ (750 µL/L) environment

注:“Dir”表示直接胁迫;“Indir”表示间接胁迫;“Non”表示不胁迫。柱上标有不同的小写字母表示同世代的处理间差异达到了显著水平 (Duncan’s 新复极差检验, $P < 0.05$), 不同的大写字母表示不同世代的处理间差异达到了显著水平 (Duncan’s 新复极差检验, $P < 0.05$)。

“Dir” means free-parasitoid; “Indir” means caged-parasitoid; “Non” means no-parasitoid. Histograms with different lowercase letters indicate significantly different within a identical generational treatment (Duncan’s multiple range test, $P < 0.05$); different uppercase letters indicate significantly different within a different generational treatment of the three successive generational aphids (Duncan’s multiple range test, $P < 0.05$).

Evolution of Inducible Defenses. Princeton Univ. Press. 104 – 126.

Fu X, Ye LF, Kang L, Ge F, 2010. Elevated CO₂ shifts the focus of tobacco plant defenses from cucumber mosaic virus to the tobacco aphid. *Plant Cell Environ.*, 33(12):2056 – 2064.

Gao F, Chen FJ, Ge F, 2010. Elevated CO₂ lessens predation of *Chrysopa sinica* on *Aphis gossypii*. *Entomol. Exp. Appl.*, 135(2):135 – 140.

Guo HJ, Sun YC, Ren Q, Li CY, Ge F, 2012. Elevated CO₂ reduces both the resistance and tolerance of tomato plant to cotton bollworm damage by suppressing the JA signaling pathway. *PLoS ONE*, 7(7):e41426.

Jarosz J, Glinski Z, 1997. Earthworm immune responses. *Folia Biol. (Krakow)*, 45(1/2):1 – 9.

Kunert G, Weisser WW, 2003. The interplay between density and trait-mediated effects in predator-prey interactions: a case study in aphid wing polymorphism. *Oecologia*, 135(2):304 – 312.

Messing RH, Rabasse JM, 1995. Oviposition behaviour of the polyphagous aphid parasitoid *Aphidius colernani* Veierck (Hymenoptera: Aphidiidae). *Agricult. Ecosyst. Environ.*, 52(1):13 – 17.

Mondor BM, Roitberg BD, 2002. Pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, cornicle ontogeny as an adaptation to differential predation risk. *Can. J. Zool.*, 80(12):2131 – 2136.

Preisser EL, Bolnick DI, Benard MF, 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86(2):501 – 509.

Quicke DLJ, 1997. Parasitic Wasps. Chapman & Hall. 1 – 492.

Roitberg BD, Myers JH, 1978. Adaptation of alarm pheromone response in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Can. J. Zool.*, 56(1):103 – 108.

SAS Institute Inc. USA, 1996. JMP Statistics and Graphics Guide; Version 6.12. SAS Institute, Cary.

Sih A, Englund G, Wooster D, 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evol.*, 13(9):350 – 355.

Sloggett JJ, Weisser WW, 2002. Parasitoids induce

production of the dispersal morph in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oikos*, 98(2):323 – 333.

Tamaki G, Halfhill JE, Hathaway DO, 1970. Dispersal and reduction of colonies of pea aphids by *Aphidius smithi* (Hymenoptera:Aphidiidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63(4):973 – 980.

Weisser WW, Braendle C, Minorette N, 1999. Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proc. R. Soc. Lond B*, 266(1424):1175 – 1182.

Weisser WW, Braendle C, 2001. Body colour and genetic variation in winged morph production in the pea aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 99(2):217 – 223.

毕章保, 1993. 烟蚜茧蜂生物学研究 I:发育过程和幼期形态. 河北农业大学学报, 16(2):1 – 8.