

意大利蝗 *Calliptamus italicus*(L.) 飞行能力的研究*

任金龙** 赵莉*** 赵雄飞 赵炎

(新疆农业大学农学院, 新疆农林有害生物监测与安全防控自治区重点实验室, 乌鲁木齐 830052)

摘要 【目的】明确意大利蝗 *Calliptamus italicus* (L.) 飞行能力, 丰富意大利蝗迁飞生物学, 提高预测预报水平。【方法】2014年6—9月间利用昆虫飞行磨测定意大利蝗的飞行能力, 研究其不同日龄、卵巢发育等级的飞行能力。【结果】白日(8:00—20:00), 意大利蝗雌成虫自2日龄开始飞行, 至6日龄(飞行时间18.22 min, 飞行距离231.01 m, 飞行速度12.59 m·min⁻¹, 飞行百分比76.00%) 飞行能力达显著最高 ($P<0.05$), 6~10日龄飞行能力逐渐降低; 雄成虫2日龄的飞行能力显著最高 ($P<0.05$), 其飞行时间、飞行距离、飞行速度和飞行百分比分别为0.64 min、13.34 m、15.70 m·min⁻¹、14.29%, 2~10日龄的飞行能力逐渐降低。不同等级卵巢与不同日龄的飞行能力的变化规律一致, 其中Ⅱ级卵巢(6日龄)的飞行能力显著最高 ($P<0.05$)。【结论】意大利蝗乌鲁木齐地理种成虫具有一定的飞行能力。

关键词 意大利蝗, 飞行能力, 卵巢发育, 飞行日节律

Study of the flight ability of *Calliptamus italicus* (L.)

REN Jin-Long** ZHAO Li*** ZHAO Xiong-Fei ZHAO Yan

(College of Agronomy, Key Laboratory of the Pest Monitoring and Safety Control on the Crop and Forest at Universities of Xinjiang Uygur Autonomous Region, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China)

Abstract [Objectives] To improve understanding of the migratory biology of *Calliptamus italicus* (L.), and the ability to forecast outbreaks of this pest, by determining its flight ability. [Methods] We studied the relationship between flight capacity and age and between flight capacity and ovarian development, in a flight mill from June to September in 2014. [Results] During daylight hours (8 am. to 8 pm.), female adults started to fly at 2 days old. Their flight capacity improved significantly ($P<0.05$) until they were 6 days old, reaching maxima of 18.22 min flight time, 231.01 m flight distance, 12.59 m·min⁻¹ in speed and 76.00 % of number engaged in flight. Flight ability decreased from 6 to 10 days of age. Male adults maximal flight statistics were; 0.64 min flight time, 13.34 m flight distance, 15.70 m·min⁻¹ speed and 14.29 % of time engaged in flight. Male flight ability decreased from 2 to 10 days of age. Flight capacity varied significantly with age and ovarian development in female adults, among which 6 day old females adults had the strongest flight capacity ($P<0.05$). [Conclusion] Adults of the Xinjiang population of *C. italicus* have considerable flight ability.

Key words *Calliptamus italicus* (L.), flight ability, ovarian development, flight daily rhythm

意大利蝗是重要的迁飞害虫 (Vasilev, 1950; Lachininsky *et al.*, 2002; Wilps *et al.*, 2002), 其广泛分布于欧亚大陆和北非 (Chetuirkina, 1935; Darvishzadeh and Bandani, 2012), 食性

杂 (取食 17 科 45 种植物) (黄春梅, 1995), 嗜食蒿属植物 (薛智平, 2009); 在我国, 意大利蝗主要分布于新疆北疆地区海拔为 800~1300 m 的荒漠、半荒漠草原 (黄训兵等, 2013), 潜在

* 资助项目 Supported projects: 公益性行业 (农业) 科研专项 (201003079)

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

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: zlym57@sohu.com

收稿日期 Received: 2015-04-17, 接受日期 Accepted: 2015-07-19

分布地域为长江以北地区 (Qin *et al.*, 2013)。近年意大利蝗频繁越境危害我国新疆毗邻哈萨克斯坦的阿勒泰、塔城、伊犁等边境地区, 为害草地面积已达 249 万 hm^2 (任金龙等, 2014)。

昆虫迁飞是一种重要的行为和生态现象, 明确其飞行行为特征对生存、发育、繁殖等生理代谢具有重要意义 (王洪平等, 1999; 张智, 2013)。而昆虫的飞行能力是迁飞性昆虫的飞行行为特征中标志性参数, 直接决定了其种群的扩散范围和能否成功定殖 (王凤芳等, 2010)。国内外学者已研究沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* (Weis, 1956)、东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* Meyen (刘辉等, 2007)、迁徙蝗 *Melanoplus sanguinipes* (Fab.) (Mcanelly and Rankin, 1986)、黄脊竹蝗 *Ceracris kiansu* Tsai (张卫东等, 2012)、亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* (高书晶等, 2012) 的飞行时间、飞行距离和飞行速度。意大利蝗作为重要的迁飞害虫, 与飞行相关研究仅见成虫飞行肌超微结构 (张洋, 2011) 和迁飞高度野外观测 (Vasilev, 1950); 而意大利蝗成虫不同日龄、性别、卵巢发育等级的飞行能力尚缺乏系统研究。阐明这些问题将有助于确定意大利蝗成虫的为害区域、潜在扩散蔓延区域, 从而建立意大利蝗的重点防护区、隔离区; 同时, 丰富意大利蝗的飞行行为特征, 为深入研究意大利蝗迁飞生物学提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

2014 年 6—9 月间在新疆维吾尔自治区乌鲁木齐雅玛里克山 ($43.794\ 006^\circ\text{N}$, $87.565\ 058^\circ\text{E}$, 海拔高度 781.00 m) 采集意大利蝗末龄若虫。

1.2 室外饲养

利用室外网室 ($3\ \text{m} \times 2\ \text{m} \times 1.5\ \text{m}$) 饲养末龄若虫, 待其羽化, 分别置于饲养网室 ($1\ \text{m} \times 1\ \text{m} \times 1\ \text{m}$) 内, 保持♀:♂=1:1, 密度为 20 头/笼, 及时投喂水培保湿食料 (牛蒡 *Arctium lappa* L.、冷蒿 *Artemisia frigida* Willd.), 辅以麸皮补充营养, 并放置于 Microlab EC750 温湿度记录仪 (距

地高度 10 cm, 外置气象罩) 记录温度, 统计所得室外饲养期间的平均温度为 25.68°C 、最高温度 42.40°C 、最低温度 14.90°C 。

1.3 飞行能力测定

利用 101 速粘胶将试虫腹面固定于飞行磨悬臂 (刘辉等, 2007; 高书晶等, 2012), 待调节吊臂保持平衡后, 利用昆虫飞行信息系统 (SUN-FL, 北京鹏程电子科技有限公司) 收录数据。2、4、6、8、10 日龄 (1 日龄成虫体较软) 每日龄均测定试虫 30~60 头, 其中雌、雄试虫的各为 18~31 头, 每次吊飞分为白日 (光照强度约 300 lx, 8:00—20:00, 吊飞时间: 12 h) 和夜晚 (全黑暗, 20:00—次日 8:00, 吊飞时间: 12 h) 收录数据, 吊飞期间室内温度 $26\sim 28.34^\circ\text{C}$ (平均温度 27.30°C), 每日吊飞结束后, 测量成虫前翅长度/后足股节长度 (E/F) 值 (统计所得 E/F 值为 1.32), 并解剖观察吊飞雌成虫的卵巢发育等级 (任金龙等, 2014)。

1.4 数据分析

本文数据均采用统计软件 SPSS Statistics (SPSS 19.0, Inc., Chicago, USA) 分析, 意大利蝗各日龄间的飞行能力 (飞行时间、飞行距离、飞行速度和最大飞行速度) 采用方差分析 (One-way ANOVA: Duncan's Test); 同一日龄意大利蝗雌、雄成虫的飞行能力采用 *t*-检验比较分析。

2 结果与分析

2.1 意大利蝗飞行能力与日龄的关系

白日 (8:00—20:00), 意大利蝗雌成虫自 2 日龄开始飞行, 至 6 日龄飞行能力达显著最高 ($P<0.05$), 其飞行时间、飞行距离、飞行速度分别可达 18.22 min、231.01 m、 $12.59\ \text{m} \cdot \text{min}^{-1}$, 6~10 日龄逐渐降低; 2~10 日龄间, 能飞行的雌成虫占 33.33%~76.00%, 其中 6 日龄雌成虫飞行百分比最高为 76.00% (表 1)。雄成虫 2 日龄的飞行能力显著最高 ($P<0.05$), 其飞行时间、飞行距离、飞行速度分别可达 0.64 min、13.34 m、 $15.70\ \text{m} \cdot \text{min}^{-1}$, 2~10 日龄的飞行能力逐渐降低;

2~10 日龄间,能飞行的雄成虫占 11.11%~40.00%,6 日龄雄成虫飞行百分比最高为 40.00% (表 2)。从意大利蝗的飞行能力进行性别比较,在 2~10 日龄间,同日龄的雌成虫的飞行时间和飞行距离均显著强于雄成虫 ($P<0.05$, t -检验)。

夜晚 (20:00—次日 8:00),雌成虫各日龄均

有飞行,其飞行时间为 0.26~5.92 min,飞行距离为 1.22~115.76 m,飞行速度为 0.92~10.01 m·min⁻¹,能飞行的雌成虫为 22.22%~40.00%;但各日龄的飞行时间、飞行距离、飞行速度和最大飞行速度间均无显著性差异 ($P>0.05$) (表 3)。雄成虫仅 2、6 日龄有 3.57%~8.00 % 个体可以飞行 (表 4)。

表 1 意大利蝗雌虫飞行能力与日龄关系 (白日)

Table 1 Relationship between flight ability and the age of female adult *Calliptamus italicus* (daytime)

日龄 Age (d)	飞行数 Flight numbers	样本量 Samples	飞行百分比 Flight percentage (%)	飞行时间 Flight time (min)	飞行距离 Flight distance (m)	飞行速度 Flight rate (m·min ⁻¹)	最大飞行速度 Maximum flight rate (m·min ⁻¹)
2	11	20	55.00	9.84±2.87 b	160.55±42.32 b	8.11±0.44 b	17.65±2.52 a
4	21	31	67.74	13.03±3.98 b	172.69±50.39 b	9.63±0.51 b	19.89±2.00 a
6	19	25	76.00	18.22±7.83 a	231.01±42.73 a	12.59±0.95 a	16.18±2.29 a
8	11	19	57.89	7.02±1.90 b	86.59±25.13 c	8.50±0.71 b	15.00±2.69 a
10	6	18	33.33	0.61±0.29 c	9.90±5.30 d	7.35±0.62 b	10.02±4.09 a

表中数据为平均值±标准误;同列数据后标有不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)。下表同。

The data are mean±SE, and followed by different letters in the same column indicate significantly different at 0.05 level. The same below.

表 2 意大利蝗雄虫飞行能力与日龄关系 (白日)

Table 2 Relationship between flight ability and the age of male adult *Calliptamus italicus* (daytime)

日龄 Age (d)	飞行数 Flight numbers	样本量 Samples	飞行百分比 Flight percentage (%)	飞行时间 Flight time (min)	飞行距离 Flight distance (m)	飞行速度 Flight rate (m·min ⁻¹)	最大飞行速度 Maximum flight rate (m·min ⁻¹)
2	4	28	14.29	0.64±0.27 a	13.34±9.25 a	15.70±4.17 a	15.93±4.74 a
4	5	25	20.00	0.44±0.52 b	9.91±7.85 b	11.82±4.05 b	11.23±5.48 a
6	10	25	40.00	0.17±0.13 b	4.59±2.17 c	8.63±1.72 c	10.26±3.75 a
8	2	18	11.11	0.28±0.03 b	3.20±0.20 c	8.28±0.83 c	10.00±3.85 a
10	2	11	18.18	0.03±0.01 c	3.11±2.55 c	7.39±0.67 c	7.97±6.75 a

表 3 意大利蝗雌虫飞行能力与日龄关系 (夜晚)

Table 3 Relationship between flight ability and the age of female adult *Calliptamus italicus* (nighttime)

日龄 Age (d)	飞行数 Flight numbers	样本量 Samples	飞行百分比 Flight percentage (%)	飞行时间 Flight time (min)	飞行距离 Flight distance (m)	飞行速度 Flight rate (m·min ⁻¹)	最大飞行速度 Maximum flight rate (m·min ⁻¹)
2	8	20	40.00	5.92±2.89 a	115.76±55.45 a	9.64±1.66 a	16.89±3.10 a
4	7	31	22.58	5.00±3.93 a	99.33±73.55 a	10.01±1.34 a	17.05±3.55 a
6	8	25	32.00	2.71±0.95 a	94.20±42.85 a	10.00±1.00 a	16.06±1.67 a
8	3	19	15.79	0.94±0.88 a	17.62±16.56 a	11.68±1.04 a	14.29±2.45 a
10	4	18	22.22	0.26±0.12 a	1.22±1.53 a	0.92±0.07 a	8.04±1.70 a

表 4 意大利蝗雄虫飞行能力与日龄关系 (夜晚)
Table 4 Relationship between flight ability and the age of male adult *Calliptamus italicus* (nighttime)

日龄 Age (d)	飞行数 Flight numbers	样本量 Samples	飞行百分比 Flight percentage (%)	飞行时间 Flight time (min)	飞行距离 Flight distance (m)	飞行速度 Flight rate (m·min ⁻¹)	最大飞行速度 Maximum flight rate (m·min ⁻¹)
2	1	28	3.57	0.54	9.43	4.63	2.50
4	0	25	0.00	—	—	—	—
6	2	25	8.00	0.19	3.50±0.68	14.66	11.28±9.40
8	0	18	0.00	—	—	—	—
10	0	11	0.00	—	—	—	—

表中“—”表示无数据,且 2、8 和 10 日龄飞行数量仅为 1 头,无法方差比较。
In the table “—” indicates no data, and the flying number of 2, 8, 10 days old is one, no ANOVA test is made.

表 5 意大利蝗雌虫飞行能力与卵巢发育等级的关系
Table 5 Relationship between ovarian development stage and flight ability of female adult *Calliptamus italicus*

卵巢发育等级 Ovarian development stage	样本量 Samples	飞行时间 Flight time (min)	飞行距离 Flight distance (m)	飞行速度 Flight rate (m·min ⁻¹)	最大飞行速度 Maximum flight rate (m·min ⁻¹)
I 级	10	3.82±1.21 b	66.86±16.55 b	7.11±0.70 a	16.67±1.60 a
II 级	15	20.11±7.64 a	246.19±44.55 a	12.24±0.74 a	23.81±6.45 a
III 级	14	8.54±1.23 b	111.39±43.03 b	7.62±0.59 a	14.81±1.77 a
IV 级	6	6.54±3.52 b	90.83±38.86 b	7.53±0.09 a	15.67±0.63 a

2.2 意大利蝗雌成虫的飞行能力与卵巢发育等级的关系

当意大利蝗雌成虫卵巢为 II 级时,其飞行时间显著最长为 20.11 min ($P<0.05$)、飞行距离显著最远为 246.19 m ($P<0.05$),飞行速度最快为 12.24 m·min⁻¹ ($P>0.05$);当卵巢发育至 IV 级(成熟待产期)时,其飞行时间仅为 6.54 min ($P>0.05$),飞行距离最短仅为 90.83 m ($P>0.05$),飞行速度最慢仅为 7.53 m·min⁻¹ ($P>0.05$)。

3 讨论

意大利蝗雌成虫自 2 日龄开始飞行,至 6 日龄飞行能力显著最高($P<0.05$),6~10 日龄逐渐降低;雄成虫 2 日龄的飞行能力显著最强,2~10 日龄的飞行能力逐渐降低;在 2~10 日龄间,同日龄的雌成虫的飞行时间和飞行距离均显著强于雄成虫($P<0.05$, t -检验)。

意大利蝗飞行能力最强的 6 日龄雌成虫,白

日 12 h 吊飞中,仅可飞行 18.22 min, 231.01 m,表现较弱的飞行能力;这可能由于研究所用的意大利蝗成虫为散居型,据散居型意大利蝗成虫的判定性状 E/F(前翅长度/后足股节长度)值为 0.90~1.39 (张洋, 2011),通过测定本研究所用意大利蝗成虫的 E/F 值为 1.32。同样分为群居型和散居型的东亚飞蝗,其同日龄的群居型的飞行能力显著强于散居型,如 10 日龄散居型比群居型的飞行距离和飞行时间分别低 23.7 倍和 20.5 倍(刘辉等, 2007)。就此推测,意大利蝗群居型较散居型将会表现显著较强的飞行能力;因此,有待进一步研究意大利蝗群居型的飞行能力。

典型的迁飞性昆虫,其远距离迁飞发生在卵巢发育 II 级初期以前,产卵前飞行能力随日龄增长而增强,产卵后则反之(陈若麓等, 1989;袁瑞玲等, 2014)。对于意大利蝗,其飞行能力,随着卵巢发育等级的升高(卵黄沉淀期, II 级卵巢)先增加后降低(成熟待产期, IV 级卵巢),并在 II 级卵巢(6 日龄)达显著最高;最强飞行

能力出现的时间与典型的迁飞性昆虫表现一致。迁飞昆虫的取食、飞行、求偶或性反应交配和产卵行为常具有相对独立性和顺序性；飞行行为与生殖存在互作现象（王玉正和张孝羲，2001），因此有待深入研究意大利蝗交尾、产卵行为的与飞行行为的关系。

参考文献 (References)

- Chetuirkina, 1935. The geographical distribution and zones of economic importance of the Italian locust (*Calliptamus italicus* L.) in Kazakhstan. Summary of the Scientific Research Work of the Institute of Plant Protection. 20–22.
- Chen RX, Ding JH, Tan HQ, 1989. Migratory Entomology. Beijing: Chinese Agricultural Press. 148. [陈若篪, 丁锦华, 谈涵秋, 1989. 迁飞昆虫学. 北京: 中国农业出版社. 148.]
- Darvishzadeh A, Bandani AR, 2012. Identification and characterization of alpha-amylase in the Italian locust, *Calliptamus italicus* (Linnaeus, 1758)(Orthoptera: Acrididae). *Munis. Entomology Zooglogy*, 7(2): 1028–1032.
- Gao SJ, Wei YS, Temuer, Liu AP, Xu LB, Wang N, 2012. The flight ability of *Oedaleus asiaticus* and its relationship to population density. *Pratacultural Science*, 29(12): 1915–1919. [高书晶, 魏云山, 特木儿, 刘爱萍, 徐林波, 王宁, 2012. 亚洲小车蝗飞行能力及其与种群密度的关系. 草业科学, 29(12): 1915–1919.]
- Huang CM, 1995. Feeding habits and subfamily symstematics of acrididae in Barkol grassland of Xinjiang. *Entomotaxonomia*, 17: 128–133. [黄春梅, 1995. 新疆巴里坤草原优势种蝗虫食性与蝗科中亚科分类系统关系的研究. 昆虫分类学报, 17: 128–134.]
- Huang XB, Zhang Y, Cao GC, Tu XB, Wu LN, Zhu MM, 2013. Effect on growth and fecundity in *Calliptamus italicus* by *Medicago sativa* and *Artemisia frigida* Wild. Sp. Pl. *Journal of Envirmental Entomology*, 35(5): 617–622. [黄训兵, 张洋, 曹广春, 涂雄兵, 吴乐年, 朱猛蒙, 2013. 冷蒿和苜蓿对意大利蝗生长及生殖力的影响. 环境昆虫学报, 35(5): 617–622.]
- Lachininsky AV, Sergeev MG, Childebaev MK, Chernyakhovsky ME, Lockwood JA, Kambulin VE, Grapparov FA, 2002. Locusts of Kazakhstan, Central Asia and adjacent territories. Larami: Association for Applied Akridology International, University of Wyoming. 387.
- Liu H, Li KB, Yin J, Du GL, Zhao X, Cao YZ, 2007. Comparative studies on the flight ability of the social type and scattered type of *Lousita migratoria manilensis*. *Plant Protection*, 33(2): 34–37. [刘辉, 李克斌, 尹姣, 杜桂林, 赵萱, 曹雅忠, 2007. 群居型与散居型东亚飞蝗飞行能力的比较研究. 植物保护, 33(2): 34–37.]
- Mcanelly ML, Rankin MA, 1986. Migration in the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (Fab.). I. The capacity for flight in non-swarving populations. *The Biological Bulletin*, 170(3): 368–377.
- Qin YJ, Li ZH, Zhao L, 2013. The current and future potential geographical distribution of the Italian locust, *Calliptamus italicus*(Linnaeus)(Orthoptera: Acrididae) in China. *IFIP Advances in Information and Communication Technology*, 393: 290–298.
- Ren JL, Zhao L, Ge J, 2014. Ovarian development in *Calliptamus italicus* (L.) (Orthoptera: Catantopidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(5): 1280–1288. [任金龙, 赵莉, 葛婧, 2014. 意大利蝗 *Calliptamus italicus*(L.)卵巢发育的研究. 应用昆虫学报, 51(5): 1280–1288.]
- Vasilev KA, 1950. Migratory flights of the Italian locust (*Calliptamus italicus* L.). *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 74(2): 385–388.
- Weis FT, 1956. Biology and physics of locust flight. II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 239(667): 459–510.
- Wang FY, Zhang XX, Zhai BP, 2010. Flight and remigration capacity of the rice leaf folder moth *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenee)(Lepidoptera: Crambidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(11): 1265–1272. [王凤英, 张孝羲, 翟保平. 稻纵卷叶螟的飞行和再迁飞能力. 昆虫学报, 53(11): 1265–1272.]
- Wang HP, Hu ZD, Wang MC, 1999. The new techniques of data collecting from the flight mill and the data processing. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 30(3): 281–284. [王洪平, 胡振东, 王荫长, 1999. 昆虫吊飞数据采集与处理新技术的研究. 沈阳农业大学学报, 30(3): 281–284.]
- Wilps H, Levchenko V, Vernigor A, 2002. Field trials with imidacloprid (confidor) on the Italian locust *Calliptamus italicus* in Kazakhstan. *Journal of Applied Entomology*, 126(7/8): 436–443.
- Wang YZ, Zhang XX, 2001. Studies on the migratory behaviours of oriental army worm, *Mythimna separata*(Walker). *Acta Ecologica Sinica*, 21(5): 772–779. [王玉正, 张孝羲. 粘虫 (*Mythimna separata* Walker)迁飞行为研究. 生态学报, 2001. 21(5): 772–779.]
- Xue ZP, 2009. The loss assessment of grassland caused by *Calliptamus italicus*. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [薛智平, 2009. 意大利蝗为害草场损失估计研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Yuan RL, Yang S, Wang XW, Chen P, 2014. Test on flight ability of *Bactrocera dorsalis*. *Journal of West China Forestry Science*, 43(6): 66–71. [袁瑞玲, 杨珊, 王晓渭, 陈鹏, 2014. 桔小实蝇飞行能力测试. 西部林业科学, 43(6): 66–71.]
- Zhang WD, Liu W, Wu X, Xie YL, 2012. Factors affecting the migration and dispersion of *Ceracris Kiangsu*. *Hunan Forest Science*, 39(4): 57–59. [张卫东, 刘伟, 吴习安, 谢玉龙, 2012. 影响黄脊竹蝗迁飞扩散因素调查分析. 湖南林业科技, 39(4): 57–59.]
- Zhang Y, 2011. Study on ecophenotype and biological behavior of *Calliptamus italicus*. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [张洋, 2011. 意大利蝗生态型及生物学特性研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Zhang Z, 2013. Monitoring and population dynamics analyses of important migratory pest insects in northern China. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [张智, 2013. 北方地区重大迁飞性害虫的监测与种群动态分析. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]