

角倍蚜不同蚜型形态特征的比较分析

刘平^{1,2}, 杨子祥¹, 陈晓鸣¹, 李杨³

(1. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南昆明 650224; 2. 云南林业职业技术学院, 云南昆明 650224;
3. 昆明市滇池生态研究所, 云南昆明 650228)

摘要:以五倍子蚜的主要生产种一角倍蚜为研究对象,对其生活周期中7个蚜型的形态特征进行显微测量分析。结果表明:各蚜型的形态特征与其分工相适应,春迁蚜和秋迁蚜体型大,具有发达的足、翅、触角和次生感觉圈,与其迁移和繁殖的分工相适应。干雌和越冬若蚜体型稍小,具有较发达的足和口器,与其取食、繁殖或越冬的分工相适应。干母体型最小,但体型修长,具有发达的足和喙,与其取食、形成虫瘿和繁殖的分工相适应。雌、雄性蚜体型小,口器完全退化,足不发达,与其交配和繁殖的分工相适应。结合各蚜型生活环境的变化,探讨角倍蚜对环境的适应性。

关键词:角倍蚜;多型;形态特征;分工;生态适应

中图分类号:S899.4 文献标识码:A

Comparative Analysis of the Morphological Characteristics among Different Types of Chinese Horned Gall Aphid, *Schlechtendalia chinensis*

LIU Ping^{1,2}, YANG Zi-xiang¹, CHEN Xiao-ming¹, LI Yang³

(1. Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China;
2. Yunnan Forestry Technological College, Kunming 650224, Yunnan, China; 3. Kunming Ecological Institute of Dianchi Lake, Kunming 650228, Yunnan, China)

Abstract: The morphological characteristics of seven types of Chinese horned gall aphid, *Schlechtendalia chinensis*, were observed and measured by both optical microscope and scanning electron microscope. The results show that the characteristics of each type are adapted to their divisions of labor respectively. Both the spring and autumn migrants have well developed legs, wings, antennae, sensilla and are adapted to their functions, migration and reproduction. Fundatrigeniae and overwintering nymphs have developed legs, mouthparts and are adapted to their functions, feeding, reproduction or overwintering. The fundatrix has the smallest body sizes, developed legs, mouthparts and is adapted to its functions, feeding, gall formation and reproduction. Female and male sexuales have small body sizes, undeveloped legs, degenerated mouthparts and are adapted to their functions, mating and reproduction. The adaptation of *S. chinensis* to its living environment by combining the habitat of each type was discussed.

Key words: *Schlechtendalia chinensis*; polymorphism; morphological characteristics; division of labor; ecological adaptability

蚜虫是一类生活周期复杂的昆虫,具有有性生殖和无性生殖交替、寄主植物转换和多型现象等^[1]。

按生殖方式的不同可分为全周期和不全周期,按寄主植物的不同分为同寄主和异寄主。在同一生活周

收稿日期:2015-01-12

基金项目:国家自然科学基金(U1402263,31370651,31372266),国家863计划项目(2014AA021802),中央级公益性科研院所基本科研业务费

作者简介:刘平(1982—),博士,讲师。主要研究方向:森林昆虫。E-mail:liuping0101lzy@163.com。

* 通讯作者。

期内,由于分工及寄主植物的不同,面对自然界的选压力,蚜虫显示出不同的形态结构,称为多型现象^[2]。型是指在形态学、生物学或生理学有共同特性的同种群体,蚜虫在不同时期、不同寄主上有不同的型,是在长期进化过程中对环境适应的结果^[3]。典型的蚜虫有5~10型不等,每种型都有独特的形态特征,反映了不同的防卫、扩散、繁殖和生存的能力^[4]。

五倍子蚜是蚜虫的一个特殊类群,能够在盐肤木属植物的树叶上形成虫瘿^[5],这些虫瘿富含单宁,可以用于提供单宁酸和没食子酸系列产品,广泛应用于医药、化工、矿冶、食品和电子等行业^[6]。我国已经报道的五倍子蚜共有10种4亚种,角倍蚜(*Schlechtendalia chinensis* (Bell))是其中最具经济价值的种类,由其在盐肤木(*Rhus chinensis* Mill.)形成的虫瘿,称为角倍,产量占五倍子总产量的70%以上^[7-8]。角倍蚜的生活周期在致瘿蚜虫中具有代表性,共经历干母、干雌、秋迁蚜、越冬若蚜、春迁蚜、雌性蚜和雄性蚜7型,在盐肤木和藓类交替寄生,以干母在盐肤木复叶上取食形成虫瘿,属异寄主全周期型^[3,9]。前人对角倍蚜的研究多集中在一些重要的蚜型,如秋迁蚜和干母的形态与习性等^[10-11],但对不同蚜型的形态及习性的比较研究较少。本研究通过对角倍蚜生活周期中7个蚜型的形态特征的比较,结合其生活习性及分工,分析各蚜型对环境的适应性。研究结果有助于深入理解倍蚜特殊的生活史,为五倍子人工培育技术的改进和产量提高提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试蚜虫

角倍蚜样本采自四川省峨眉山市川主乡(29°30' N, 103°24' E, 海拔650 m),各蚜型样本通过人工辅助培育获取。秋季从盐肤木上采集成熟的角倍蚜虫瘿,收集自然迁飞的秋迁蚜,转移到侧枝匐灯藓(*Plagiomnium maximoviczii* (Lindb.) T. Kop.)藓圃上培育,第2年从藓上收集迁飞的春迁蚜,置于室内培养^[12],收集各蚜型作为供试虫源。

各蚜型具有不同的发育阶段,根据其生活习性 & 蚜虫分类研究方法选择适合的阶段用于测量。其中,干母为初产,干雌为第2代成蚜,秋迁蚜和春迁蚜为迁飞阶段,越冬若蚜为翅芽形成前,雌雄性蚜为交配前。

1.2 样品的制备与观察

各蚜型样本置于75%乙醇中保存。每种蚜型选取30~40个个体进行形态特征测量和观察,取平均值。显微观察和测量采用光学显微镜(Olympus SZX16)及自带的测量软件。超微观察和测量采用扫描电镜(HITACHI TM3000)及自带的测量软件。电镜扫描前将蚜虫依次用80%、90%、95%和100%的乙醇溶液梯度脱水,滤纸吸干,用导电银胶将虫体粘连到样品台上,观察拍照,加速电压为15 kV。主要形态特征的测量标准和方法参照蚜虫分类中通用的方法^[7,13]。

1.3 数据处理

测量结果采用SPSS 13.0统计软件计算和处理。

2 结果与分析

2.1 各蚜型主要形态特征比较

角倍蚜典型的生活周期包括7种蚜型,各型间的大小、形态、附肢和表面特征等变化较大(附表)。

体型:角倍蚜各蚜型的大小和形态变化较大。从体型比较,秋迁蚜的体型最大,平均体长为 1.70 ± 0.19 mm,平均体宽 0.55 ± 0.08 mm;其次为干雌,平均体长为 1.15 ± 0.07 mm,平均体宽 0.75 ± 0.03 mm;干母的体型最小,平均体长为 0.41 ± 0.05 mm,平均体宽 0.16 ± 0.01 mm,分别为秋迁蚜的约1/4和1/3。从形态比较,秋迁蚜、春迁蚜和干母体型为长椭圆形,体长与体宽的比值分别为3.07、2.52和2.50;干雌体型为椭圆形,体长与体宽的比值为1.53;其他3种蚜型雌性蚜、雄性蚜和越冬若蚜的体型介于秋迁蚜和干雌间,为椭圆形,体长与体宽比约为2.0,即体长约为体宽的2倍。

体色:各蚜型的体色差异较大。春迁蚜和秋迁蚜头胸部为黑褐色,腹部黄色;雌性蚜棕色;雄性蚜墨绿色;干母黑色(进入瘿内后蜕皮后变为浅黄色),有金属光泽;干雌浅黄色;越冬若蚜浅黄色或黄色(初产时为深灰色)。

触角:各蚜型触角的节数、长度和表面超微结构特征有明显差异。雌雄性蚜和干母为4节,长度短,分别为 0.10 ± 0.01 mm、 0.12 ± 0.02 mm和 0.11 ± 0.01 mm,其中,雌性蚜触角分节不明显,雄性蚜触角表面特征较雌性蚜清晰,干母触角分节清晰,表面有鳞型纹。春迁蚜、秋迁蚜、干雌和越冬若蚜为5节,其中春迁蚜和秋迁蚜触角较长,长度分别为 0.43 ± 0.06 mm和 0.60 ± 0.08 mm,干雌和越冬若蚜较短,长度分

别为 0.24 ± 0.03 mm 和 0.20 ± 0.03 mm。

触角各节的长度也有变化。其中,第 I 节的长度变异较小,第 III 节的长度变异最大,干母和雌性蚜最短,为 0.02 ± 0.00 mm,秋迁蚜最长,为 0.20 ± 0.03 mm,其次为春迁蚜,为 0.16 ± 0.01 mm,分别为雌性蚜的 10 倍和 8 倍;其他 4 种蚜型介于 $0.03 \sim 0.05$ mm 之间。各蚜型触角长度的变化主要表现为第 III 节长度的差异。

触角感觉器:角倍蚜各蚜型的触角表面均具有 2 个原生感觉圈 (Primary rhinarium),分别位于末两节的端部边缘,感觉圈由感觉器构成,其中,梗节原生感觉圈由一个板型感器 (Placoid sensillum) 及周围环绕的睫 (由表皮突起形成的指状突) 构成,睫的长短、大小在不同蚜型间略有变化;鞭节原生感觉圈由 1 个边缘具睫的板型感器和 3~4 个腔锥形感器 (Coeloconic sensillum) 构成,腔锥形感器中心有一栓状物,外围有一圈指状突。各蚜型触角表面还具有 2 种毛状感觉器,毛状感器 I (Trichoid sensillum I) 端部较尖,外壁和顶端没有孔;毛型感器 II (Trichoid sensillum II) 位于触角末节顶端,短而粗,末端钝,一般为 5 根。值得注意的是,春迁蚜和秋迁蚜触角第 III - V 节表面还具有次生感觉圈,为不规则块状突起,覆盖了触角的大部分表面,但春迁蚜的次生感觉圈呈块状,而秋迁蚜的呈开环状^[14];同时,秋迁蚜触角第 III - V 节还具有感觉突 (Sensory projection),数量较多。

口器:除雌、雄性蚜的口器退化外,其余 5 种蚜型均具有口器,呈楔型,末端 (第 IV - V 节) 较长。

按绝对长度比较,秋迁蚜、春迁蚜和干雌的喙较长,分别为 0.25 ± 0.03 mm、 0.24 ± 0.03 mm 和 0.23 ± 0.02 mm;干母和越冬若蚜较短,分别为 0.17 ± 0.01 mm 和 0.18 ± 0.04 mm。按相对长度 (口器长与体长的比值) 比较,干母最长,为 0.42,即口器长度为体长的 42%,其次为越冬若蚜,为 0.27,干雌和春迁蚜均为 0.20,秋迁蚜最短,仅为 0.15,口器长度仅为体长的 17%,虽然其绝对长度最长。

足:各蚜型的足长差异显著,且前、中、后足的长度分别与体长呈相似的变化趋势。以后足为例,秋迁蚜最长,为 1.07 ± 0.20 mm,其次为春迁蚜,为 0.84 ± 0.12 mm;雌性蚜和雄性蚜最短,分别为 0.19 ± 0.02 mm 和 0.20 ± 0.03 mm,约为秋迁蚜的 1/6;其余 3 种蚜型介于 $0.26 \sim 0.40$ mm 之间。

跗节与爪:不同蚜型的跗节和爪的数量有差异。春迁蚜、秋迁蚜、干母、干雌和越冬若蚜的跗节为 2 节,其中干雌和越冬若蚜的跗节分节不明显,但雌、雄性蚜的跗节仅 1 节。各蚜型的前足、中足和后足的末端分别有 2 个爪,但越冬若蚜初产时,前、中、后足上仅分别有 1 个爪。

蜡腺:除干母外,其它各蚜型的背面均具有蜡腺,且蜡腺数在不同蚜型间有变化。其中,春迁蚜、秋迁蚜和干雌的蜡腺发达,体背蜡腺数为 5~8 个。越冬若蚜、雌性蚜和雄性蚜的蜡腺不发达,体背蜡腺数为 2~4 个。

翅:除春迁蚜和秋迁蚜具有发达的翅外,其余蚜型均没有翅。

表 1 角倍蚜各蚜型的形态特征及生活习性比较

特征	蚜型						
	干母	干雌	秋迁蚜	越冬若蚜	春迁蚜	雌性蚜	雄性蚜
体长/mm	0.41 ± 0.05	1.15 ± 0.07	1.70 ± 0.19	0.68 ± 0.09	1.22 ± 0.49	0.59 ± 0.03	0.42 ± 0.06
体宽/mm	0.16 ± 0.01	0.75 ± 0.03	0.55 ± 0.08	0.35 ± 0.06	0.49 ± 0.08	0.28 ± 0.02	0.19 ± 0.02
体长 + 体宽/mm	0.57 ± 0.06	1.9 ± 0.10	2.25 ± 0.27	1.03 ± 0.15	1.71 ± 0.57	0.87 ± 0.05	0.61 ± 0.08
体长/体宽	2.50	1.53	3.07	1.92	2.52	2.12	2.14
触角长/mm	0.11 ± 0.01	0.24 ± 0.03	0.60 ± 0.08	0.20 ± 0.03	0.43 ± 0.06	0.10 ± 0.01	0.12 ± 0.02
触角第 III 节长/mm	0.02 ± 0.00	0.05 ± 0.01	0.20 ± 0.03	0.04 ± 0.01	0.16 ± 0.01	0.02 ± 0.00	0.03 ± 0.00
触角节数	4	5	5	5	5	4	4
喙长/mm	0.17 ± 0.01	0.23 ± 0.02	0.25 ± 0.03	0.18 ± 0.04	0.24 ± 0.03	-	-
后足长/mm	0.27 ± 0.02	0.40 ± 0.07	1.07 ± 0.20	0.26 ± 0.04	0.84 ± 0.12	0.19 ± 0.02	0.20 ± 0.03
体背蜡腺数	0	5~8	5~8	2~3	5~8	2~4	2~4
触角次生感觉圈	无	无	有	无	有	无	无
翅	无	无	有	无	有	无	无
寄主植物	盐肤木	盐肤木	盐肤木 + 藓	藓	藓 + 盐肤木	盐肤木	盐肤木
生活微环境	瘿外 + 瘿内	瘿内	瘿内 + 瘿外	蜡球内	瘿外	瘿外	瘿外
是否取食	是	是	迁飞后不取食	是	迁飞后不取食	否	否
繁殖能力	强	强	中	弱	中	弱	-
主要分工	取食、形成虫瘿、繁殖	取食、刺激虫瘿生长	迁飞、繁殖	取食、越冬	迁飞(回迁)、繁殖	交配、繁殖	交配

2.2 各蚜型生活习性及其分工比较

角倍蚜各蚜型间的寄主植物、生活微环境、食性、繁殖能力和分工等也存在显著差异(附表),其形成特征反映了主要功能及对生活微环境的适应。按发育过程分析如下。

干母:由交配后的雌性蚜产生,体型小,附肢发达,善爬行,寄主为盐肤木,主要分工是取食、形成虫瘿和繁殖。干母从树干爬行到梢部,在嫩叶上取食,刺激叶组织细胞增生形成虫瘿后,干母进入瘿内,在瘿内取食,以孤雌胎生方式产生干雌。一般1个干母形成1个虫瘿。

干雌:由干母产生,体短粗,寄主为盐肤木,生活于封闭的虫瘿内,主要分工是取食、刺激虫瘿生长和繁殖。干雌在瘿内以孤雌生殖方式繁殖,繁殖能力强,通常为3代,瘿内干雌总数可达到每个3 000~11 000头(每个虫瘿体积5~30 cm³),第3代发育成有翅秋迁蚜。

秋迁蚜:有翅孤雌蚜,体型较大,附肢较发达,主要分工是迁飞和繁殖。秋迁蚜从成熟虫瘿的裂口飞向附近的藓类,在藓上产越冬若蚜,每头产若蚜数21~28头。

越冬若蚜:体型中等,寄主为提灯藓科的某些藓类如侧枝匐灯藓、钝叶匐灯藓等,主要分工是取食和越冬。初产若蚜在藓枝上取食,并分泌蜡丝包裹虫体,形成蜡球,若蚜在蜡球内继续取食和生长,第2年春季发育成有翅春迁蚜。

春迁蚜:有翅孤雌蚜,体型较大,附肢较发达,主要分工是迁飞(回迁)和繁殖。春迁蚜从藓枝回迁到盐肤木上,以孤雌生殖方式产生雌、雄性蚜,因此又称性母,每头产雌、雄性蚜3~7头。

性蚜:分雌性蚜和雄性蚜,体型小,口器退化,不取食,主要分工是交配和繁殖。性蚜是角倍蚜生活周期中唯一的有性世代。雌、雄性蚜栖息于盐肤木树皮缝内,经过3~4次蜕皮后达到性成熟后交配^[15],交配后雄性蚜死亡,雌性蚜继续发育15~20天后,以孤雌生殖方式生产干母。通常1个雌性蚜产生1个干母。

3 讨论

3.1 角倍蚜的多型现象分析

型是指在形态学、生物学或生理学有共同特性的同种群体。蚜虫在不同时期、不同寄主上有不同的型,称为多型现象^[2-3]。由于蚜虫种类较多,其多

型现象有不同的表现形式,角倍蚜的多型在异寄主全周期蚜虫中具有代表性。角倍蚜通常包括7种型,从个体大小比较,依次为秋迁蚜、干雌、春迁蚜、越冬若蚜、雌性蚜、雄性蚜和干母,从附肢的发达程度,依次为秋迁蚜和春迁蚜、干雌、干母、越冬若蚜、雌性蚜和雄性蚜。各蚜型分别具有不同的功能,共同完成角倍蚜的生活史。其中秋迁蚜和春迁蚜为有翅型,其主要分工是迁飞和繁殖,秋迁蚜从盐肤木向藓类迁飞,并在藓上繁殖越冬蚜,春迁蚜从藓类回迁到盐肤木,并在树干上繁殖雌雄性蚜,其特点是具有2对翅和发达的附肢,触角具次生感觉圈。蚜虫触角感器的类型和数量与蚜虫的迁移、寄主转移和信息素调控等行为密切相关^[16-17],其中次生感觉圈能够感受植物挥发性次生物质,对蚜虫的转主行为尤为重要。Pettersson^[18]发现寄主植物气味对无翅雄性甘蓝蚜(*Brevicoryne brassicae* (L))几乎没反应,但对有翅雌蚜具明显的吸引作用,两者形态上的区别在于触角上的次生感觉圈^[19]。所以,角倍蚜有翅型与无翅型之间的差异表明次生感觉圈可能参与了寄主选择,而春迁蚜和秋迁蚜的次生感觉圈在形状和大小的差异,可能与感受不同寄主植物的气味有关。

干母承担着在盐肤木上寻找合适的叶片取食,刺激寄主植物细胞增生并形成虫瘿的任务,个体小且具有发达的口器、足和触角,并具有强的繁殖能力。干雌和越冬若蚜分别在盐肤木和藓类寄主上取食,具有发达的口器,但干雌生活于1年中气候适宜的季节,承担着种群数量扩增的任务,繁殖能力强,从6月至9月,个体数可以从1头增加到数千头至上万头^[3];而越冬若蚜生活于1年中气候恶劣的季节,其主要分工是存活并渡过寒冬,几乎没有繁殖能力。雌雄性蚜是角倍蚜生活史中唯一的有性阶段,其主要分工是交配和繁殖,它们的口器退化,不取食,个体小,而且随着蜕皮表现为负增长,但有性繁殖实现了雌雄虫遗传物质的交流,有效地防止了多代的孤雌生殖所带来的后代遗传多样性降低和环境适应能力的下降,保持了后代对环境的适应能力。

3.2 角倍蚜各型的形态和习性对生活环境的适应

蚜虫多型产生的原因是对环境条件的适应,特别是食物条件,因为植物一般只能在短期内提供特别适宜的食物^[1-3]。角倍蚜在盐肤木上形成虫瘿,其个体数量在120天左右迅速扩增数千倍至上万倍,表明盐肤木是其适宜寄主,虫瘿是适合的寄生方式。但秋末盐肤木的落叶,将会结束这种寄生关系。

因此,在落叶前,瘿内干雌发育成有翅秋迁蚜,秋迁蚜具有较大的体型和发达的附肢,包括较长的翅、足、触角和触角感觉器等,能够从树上飞到附近的灌丛,并寻找到合适的常绿藓类,在藓枝上繁殖越冬若蚜。越冬若蚜体型大小中等,具有较发达的喙、足和触角,能够在藓枝间爬行,寻找合适的藓叶固定取食,同时,体背的蜡腺分泌蜡丝包裹虫体,可以避水、避光和防止天敌取食。藓丛中的湿度通常很高,与瘿内的微环境相似^[20],适合蚜虫的生长。第2年春季气温回升,越冬若蚜发育成有翅春迁蚜,春迁蚜与秋迁蚜形态相似,具有较大的体型和发达的附肢,能够从藓上回迁到盐肤木上,在树干上产下雌雄性蚜。雌雄性蚜体型小,口器退化,附肢不发达,与其就近寻找配偶交配的功能相适应。交配后的雌性蚜经过15~25天的发育,产下干母,此时正好盐肤木的新叶萌发。干母体型小,但具有发达的足、口器和触角,口器相对长度达到最大,这些形态特征与干母需要从树干到梢部的长距离爬行,在绒毛密被的叶片表面寻找合适的取食部位并固定取食的分工相适应。干母的体色变化是适应环境变化的较好例证,初产干母为黑色,在气温仍然较低的早春,黑色的体色有利于吸收阳光的热量、增加体温、恢复活力并快速爬行,同时黑色与树干皮缝的黑褐色接近,有助于隐藏和躲避天敌。当干母进入虫瘿内后,经过1次蜕皮后变为褐色,第2次蜕皮后变化浅黄色,接近于虫瘿内壁的颜色,同时身体变短变粗,附肢变短,与干雌非常相似,这与瘿内光照微弱、封闭狭小、受天敌威胁较小的环境相适应。

参考文献:

- [1] Kennedy J S, Stroyan H L G. Biology of aphids[J]. Annual Review of Entomology, 1959, 4: 139 - 160.
- [2] Dixon A F G. Aphid ecology: life cycles, polymorphism, and population regulation[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1977, 8: 329 - 353.
- [3] 张广学, 钟铁森. 中国经济昆虫志, 第二十五册, 同翅目, 蚜虫类(一)[M]. 北京: 科学出版社: 1983: 2 - 10, 78 - 80.
- [4] Moran N A. The evolution of aphid life cycles[J]. Annual Review of Entomology, 1992, 37: 321 - 348.
- [5] 唐 觉, 蔡邦华. 贵州湄潭五倍子的研究[J]. 昆虫学报, 1957, 7(1): 131 - 140.
- [6] 张宗和. 五倍子加工及利用[M]. 北京: 中国林业出版社, 1987: 1 - 21.
- [7] 张广学, 乔格侠, 钟铁森, 等. 中国动物志. 昆虫纲 第十四卷: 同翅目 蚜科, 瘿绵蚜科[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 256 - 272.
- [8] 李志国, 杨文云, 夏定久. 中国五倍子研究现状[J]. 林业科学研究, 2003, 16(6): 760 - 767.
- [9] 赖永祺, 杨时宇, 杜宗贤, 等. 角倍蚜春季迁飞的观察[J]. 林业科学, 1986, 22(4): 431 - 436.
- [10] 张传溪, 徐厚樑, 唐 觉. 温度对角倍蚜越冬世代多型现象的影响[J]. 昆虫学报, 1993, 36(4): 497 - 499.
- [11] 唐翊峰, 杨子祥, 马 琳, 等. 角倍蚜干母发生期和数量变化及秋迁蚜生殖能力[J]. 林业科学研究, 2014, 27(3): 393 - 399.
- [12] 李 杨, 杨子祥, 陈晓鸣, 等. 大棚模拟条件下角倍蚜迁飞数量动态及其与气象因子的关系[J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2825 - 2834.
- [13] 杨子祥, 陈晓鸣, 冯 颖, 等. 五倍子蚜虫的数值分类[J]. 昆虫分类学报, 2008, 30(1): 16 - 24.
- [14] Zixiang Yang, Xiaoming Chen, Ying Feng, et al. Morphology of the antennal sensilla of Rhus gall aphids (Hemiptera: Aphidoidea: Pemphiginae): A comparative analysis of five genera [J]. Zootaxa, 2009, 2204: 48 - 54.
- [15] 张传溪, 唐 觉. 角倍蚜 *Schlechtendalia chinensis* (Bell) 性蚜生物学的研究[J]. 浙江农业大学学报, 1987, 13(3): 267 - 273.
- [16] Hardie J, Storer J R, Cook F J, et al. Sex pheromone and visual trap interactions in mate locations strategies and aggregation by host-alternating aphids in the field [J]. Physiological Entomology, 1996, 21(2): 97 - 106.
- [17] 阎凤鸣, 许崇任. 转 Bt 基因棉挥发性气味的化学成分及其对棉铃虫的电生理活性[J]. 昆虫学报, 2002, 45(4): 425 - 429.
- [18] Pettersson J. Olfactory reactions of *Brevicoryne brassicae* (L) (Homoptera: Aphidae) [J]. Swedish Journal of Agricultural Research, 1973, 3: 95 - 103.
- [19] Bromley A K, Dunn J A, Anderson M. Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. I. Coeloconic and placoidsensilla [J]. Cell Tissue Research, 1979, 203(3): 427 - 442.
- [20] 刘 平. 角倍蚜的生态适应性研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院. 2014, 38 - 39.