

几种蚜虫生活周期型的研究*

张广学 钟铁森

(中国科学院动物研究所)

Mordvilko (1928, 1934) 总结他研究蚜虫三十余年的工作, 提出了蚜虫生活周期型的演化学说, 至今为多数蚜虫学家所承认。他根据前人化石昆虫研究, 推测蚜虫祖型是二叠纪的两性、卵生、有翅昆虫——古革蝉科(Archescytinidae)。约在中生代, 逐渐演化出现真正的蚜虫, 并出现孤雌卵生、孤雌胎生、无翅型等多型现象。他假定蚜虫的生活周期首先在中纬度地区演化为孤雌世代与两性世代互相交替的生活周期。当新植物在地球历史上出现时, 其他古老植物(蚜虫的第一寄主)上的蚜虫迁居其上, 适应下来, 成为新寄主, 即第二寄主。最初是不完全迁移, 即夏季蚜群既可以在第二寄主上生活, 又可以在第一寄主上生活。以后演化为完全迁移, 即夏季蚜群只能在第二寄主上生活。成为异寄主全周期型。通常第一寄主是较古老的木本植物, 第二寄主通常是草本植物。他认为出现异寄主全周期型有两个必要的条件; 首先, 世代周期的演化必须已经在第一寄主上完成; 其次, 在地球上或只在一定的地区适宜的第二寄主必须已经出现。他的贡献在于他认为异寄主全周期型是从同寄主全周期型演化而来。

但是他的学说也有局限性, 他认为异寄主全周期型对任何蚜种来说都是生活周期演化的结尾。他甚至根据在白垩纪地球上已经存在球蚜的第二寄主(冷杉、松、落叶松等), 就断定那时某些球蚜的生活周期演化已经进入结尾。

此外, Mordvilko (1934) 还认为不全周期型的蚜虫来源于异寄主全周期型。亦即冰川时期, 许多植物包括部分蚜种的第一寄主消失, 有些蚜虫的第二寄主比第一寄主更耐寒, 于是第二寄主连同蚜虫得以保存下来, 成为失去第一寄主和两性世代的不全周期型。Bodenheimer 和 Swirski (1957) 推崇这一设想为蚜虫不全周期古气候学说。这一学说虽然已为多数蚜虫学家所接受, 但显然有一定的局限性。他难以回答在冰川期第二寄主上的蚜虫为何没有被低温杀死? 究竟是不全周期型的发生在冰川期之前, 而他能保存下来, 还是冰川期的冰川到来之后才形成了不全周期型? 难道在冰川期以前就不可能有不全周期型存在?

许多蚜虫学家对 Mordvilko 上述学说的局限提出批评。Hille Ris Lambers (1950) 指出: 异寄主全周期可以失去, 蚜虫可以在原先的第二寄主上演化为同寄主全周期型。Kennedy 和 Stroyan (1959) 指出: Mordvilko 的思想局限于他所观察到的异寄主全周期现象, 并把它作为蚜虫演化的结尾, 事实上环境条件是不断变化的, 植物的生活情况也是

本文于1979年2月收到。

* 这项工作承朱弘复教授指导, 有王林瑶、王慧英、张宝林、孟广期等同志参加部分工作, 特此致谢。

易变的,现代记述的许多同寄主全周期种是 Mordvilko 当时所不知道的。Eastop, (1973) 指出蚜虫与植物的关系随着蚜虫获得一系列新寄主而演化。

我们认为这些批评意见是比较有说服力的,异寄主全周期的演化尚在进行,并将进行下去。下面根据我们的部分工作开展讨论。

一、棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 不都是失去第一寄主和两性世代的不全周期型

欧、美和日本等地区和国家的多数蚜虫学家至今仍然认为棉蚜是失去第一寄主和两性世代的不全周期型 (Börner *et al.*, 1957; Müller, 1977; Shaposhnikov, 1964; Palmer, 1952; Takahashi, 1966)。Inaizumi (1970) 曾报道木槿和日本鼠李等植物是棉蚜的第一寄主, 马铃薯和瓜类是第二寄主。Eastop (1977) 曾报道棉蚜的第一寄主尚有紫葳科植物。经过我们多年的研究(朱、张, 1958), 在棉蚜一个种内, 在同一个地区, 可演化出三个不同的生活周期型, 这在蚜科中是罕见的。

(一) 不全周期生活可以引导蚜虫演化成为不全周期型

Mordvilko (1934) 认为不全周期型的出现是由于一定地区的大气候改变所引起, 亦即用古气候学说来解释这一现象。但据 Bonnemaison (1950) 试验证明甜菜蚜 (*Aphis fabae* Scop.) 及桃蚜 [*Myzus persicae* (Sulzer)] 的异寄主全周期型经过在高温和持续光

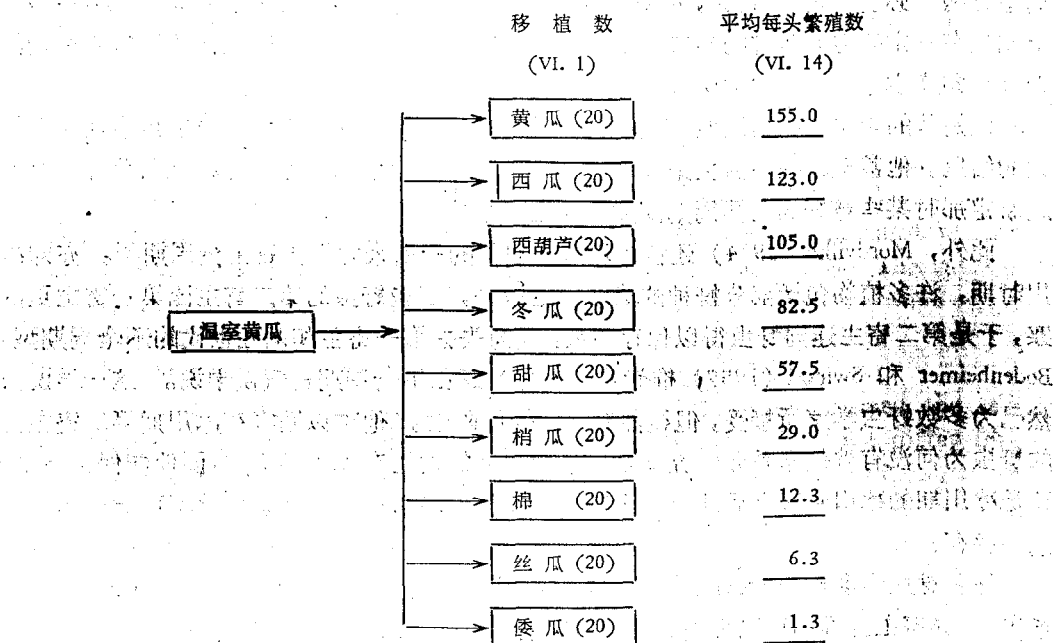


图1 温室黄瓜蚜虫向棉和瓜类移植试验(北京, 1965)

注: 这次移植的温室黄瓜蚜虫全部为有翅蚜。类似的移植试验在1964—

1965年共进行18次178个处理, 供移植蚜虫共有翅孤雌蚜1,910头, 无翅孤雌蚜3,755头。图中所示仅为其中的一次试验结果, 作为代表。

照下饲养 12—50 代, 就可以得到不全周期型。我们在北京和河南许昌观察 (李、张、朱, 1963), 冬季在风障下的蔬菜 (菠菜、芹菜)、窖藏白菜及温室植物上继续孤雌生殖的桃蚜, 由于长期营孤雌生殖生活, 在秋季低温和短光照条件下, 仍然不发生性母、雌、雄性蚜, 成为全年孤雌生殖的不全周期型。这个型的食性也已经专化, 经过移植试验证明, 它们只能为害白菜等植物, 不能再在烟草植株上生活。

我们在北京的试验工作证明, 棉蚜的黄瓜蚜型也是不全周期型。它们夏季在田间黄瓜上孤雌生殖生活, 秋季进入温室和塑料大棚中在黄瓜上继续孤雌生殖生活直到第二年夏季。经过长期的孤雌生殖生活, 它们的食性有所专化, 生活周期也发生了变化。1964—1965 年我们经过 18 次 178 个处理移植试验证明¹⁾, 黄瓜蚜型的食性已经相当专化于黄瓜, 可以在西葫芦和南瓜等瓜类上生活 (图 1), 绝大部分不能在棉苗上生活 (图 1, 2)。这个型在自然界秋季低温和短光照条件下, 无论生活在黄瓜、西葫芦、南瓜甚至少数在棉等任何一种植物上, 大都不能再发生性母和雌、雄性蚜 (图 3)。从而可以证明棉蚜在黄瓜上长期营不全周期生活就可以引导成为不全周期蚜型。由于风障、温室、塑料大棚、菜窖等小气候温暖的条件是经常的和大量存在的, 所以蚜虫不全周期型的产生条件容易满足。看来, 不全周期型的形成主导因素是小气候, 而 Mordvilko 是用古气候影响解释的。

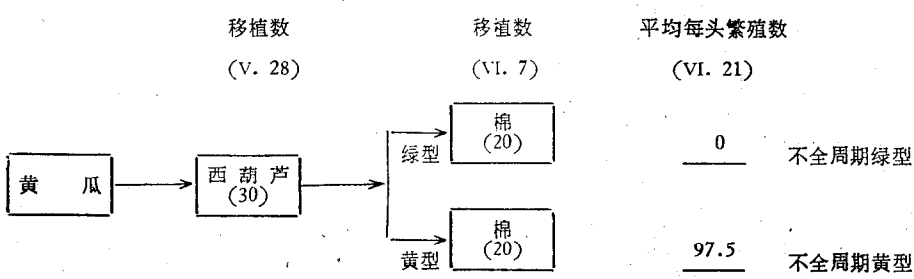


图 2 黄瓜蚜通过西葫芦向棉株移植 (北京, 1965)

注: 类似的移植试验曾进行二次, 图示其中一次。

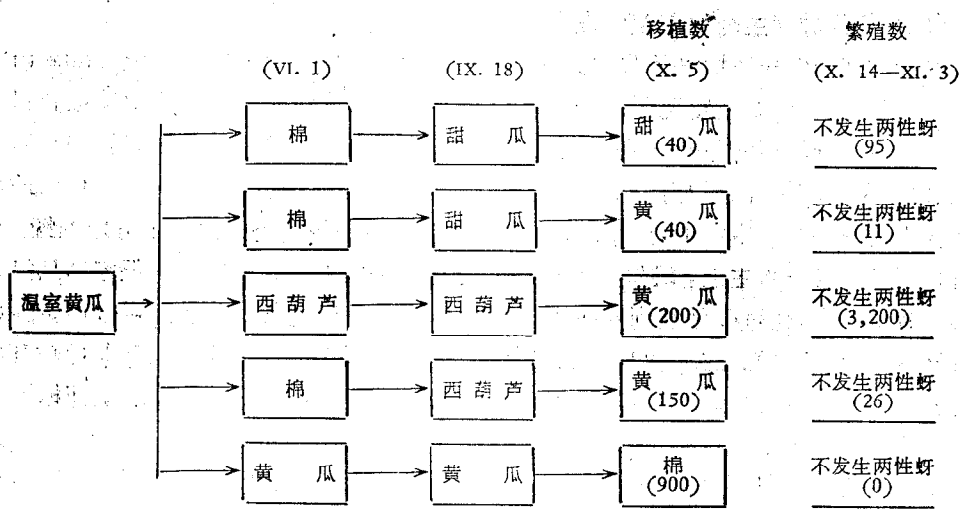


图 3 不全周期型秋末不发生两性蚜 北京, 1965

1) 详细试验结果另行发表。

不全周期的黄瓜蚜型还可以分化为两个亚型：其一，黄瓜绿型 A_1 (图 2, 4)，只可以在黄瓜和西葫芦等上生活，已经不能再在棉株上生活，食性更专化；其二，黄瓜黄型 A_2 (图 2, 4)，既可以在黄瓜、西葫芦等上生活，又可以较困难地移植到棉苗上生活，或通过西葫芦较容易地移植到棉苗上。黄瓜绿型和黄型的颜色和食性差异，是否说明二者在演化程度上处于不同的水平，值得研究。

移植试验证明，全周期型棉蚜 H 可以在棉和西葫芦上正常生活(图 4, 5)，较难在黄瓜上生活。不全周期的棉蚜黄瓜型 A_1 和 A_2 ，全年孤雌生殖，与全周期型棉蚜（孤雌与两性世代交替）在繁殖上似乎已缺乏联系，久远之后它们是否会演化为不同的种？但根据目前形态分类方法，上述各型间很难区分。如果用生化分类或数值分类方法是否可以区分？值得研究。

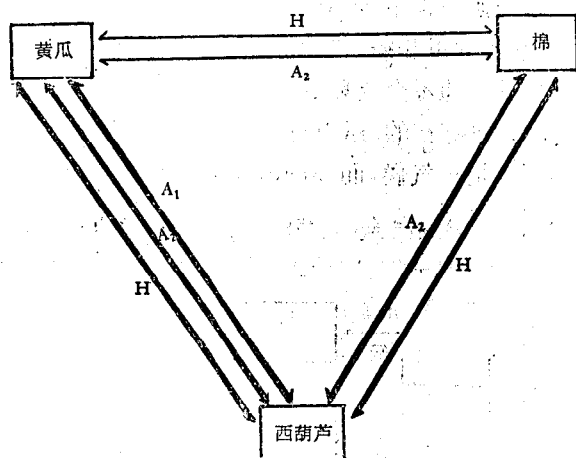


图 4 在第二寄主上棉蚜的几个型示意图

图解：H 异寄主全周期型； A_1 不全周期绿型； A_2 不全周期黄型

(二) 棉蚜异寄主全周期型的发现

许多作者曾经报道棉蚜为失去第一寄主和两性世代的不全周期型。但 Müller(1977)前进了一步，他在鼠李上发现了棉蚜的雌性蚜，可惜未去追究雄性蚜的下落，以致仍然墨守棉蚜是不全周期型的陈规。我们经过多年的移植试验和形态鉴定(朱、张，1958)，发现花椒、鼠李和石榴是棉蚜的第一寄主，棉和瓜类是它的第二寄主。秋末有翅雌性母¹⁾从第二寄主上迁飞到第一寄主上，产生雌性蚜；无翅雄性母在第二寄主上产生有翅雄蚜，有翅雄蚜再迁飞到第一寄主上，雌雄交配产卵。这个异寄主全周期型在春季很容易从第一寄主移植到棉苗上，也可以移植到西葫芦和南瓜上，秋季在这些第二寄主上可以产生性母和雌、雄性蚜(图 5, 6)。这个型在花椒这个第一寄主上最能适应。5 寸枝着卵量较高。花椒的发芽期和干母孵化期比较符合，有效卵和有效干母率较高(表 1)。表明花椒是棉蚜最早适应的寄主植物。

根据古生态学包括生物化石的研究，在古生代二叠纪，主要植物有针叶树、蕨类和苏铁等，当时已有蚜虫的祖型古革蝉 (Archescytinidae) 及古类蚜 (Permaphidopsidae) 发生。

1) 雌性母是蚜虫的一个型，它营孤雌胎生，下代全为雌性蚜，故为雌性蚜之母，称为雌性母；同理雄性母是雄蚜之母，也是蚜虫的一个型。

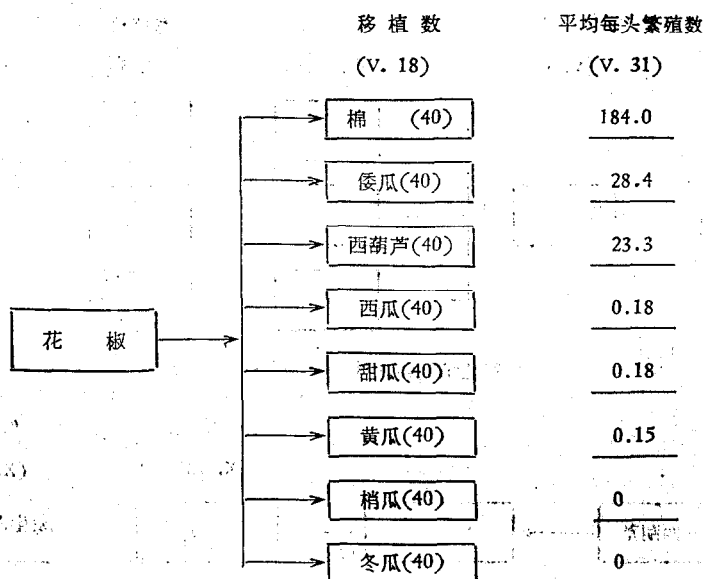


图5 棉蚜异寄主全周期型向瓜类移植试验(北京, 1965)

注: 本次试验的棉蚜全部为无翅孤雌蚜。类似的移植试验共进行6次61个处理, 共移植有翅孤雌蚜1,620头, 无翅孤雌蚜330头。图示其中一次试验结果。

表1 棉蚜对越冬寄主的适应性(河南安阳, 1956—1958)

年 份	花 椒			石 榴			木 槿		
	卵数	千母数	有效卵 (%)	卵数	千母数	有效卵 (%)	卵 数	千母数	有效卵 (%)
1956	220	48.9	21.8	20	0	0	0.1	0	0
1957	1380	17.4	1.26	711	0.34	0.0048	423	1.9	0.45
1958	1400	13.4	0.96	274	11.0	4.02	128	14.5	11.4

注: 卵数与千母数均指5寸长度枝上的平均数。

到中生代,除了针叶树等十分发达外,在白垩纪又出现被子植物,并逐渐占据优势,这时出现真正的蚜虫,例如颊蚜属(*Genaphis*)及加拿大蚜属(*Canadaphis*)等化石蚜虫。到新生代第三纪形成了大量现存的植物,成为被子植物的王国,大量现存的动物包括蚜虫也形成于这一时期,这时期出现与蚜属(*Aphis*)等相似的很多化石蚜虫代表,例如 *Mindarus*, *Aphidopsis*, *Anconatus*, *Siphonophoraoides*……等(胡先骕, 1954; Heie, 1967; Polovinkin, 1948; Darlington, 1957)。因此棉蚜生活周期型的演化也应向这些时期,尤其是新生代第三纪追溯。

根据被子植物演化系统,棉蚜的三个类型,第一寄主植物中,芸香目(包括花椒)最早出现。此外,棉蚜在石榴上不太适应,表现为石榴枝条在冬季常常因低温而死亡,春季发芽较晚(3月下旬),而千母常因孵化较早(3月中旬)而死亡,或因石榴枝条死亡而死亡,千母成活率很低。这与石榴(桃金娘目)在地球历史上出现比花椒(芸香目)为晚甚为和谐,可以认为石榴最初被棉蚜获得为第二寄主,近期才演化为第一寄主。

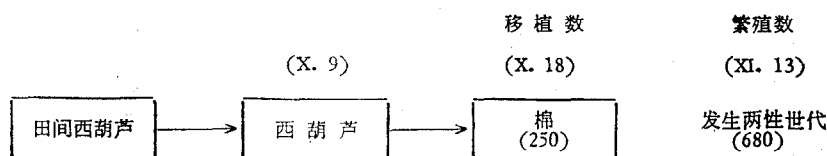
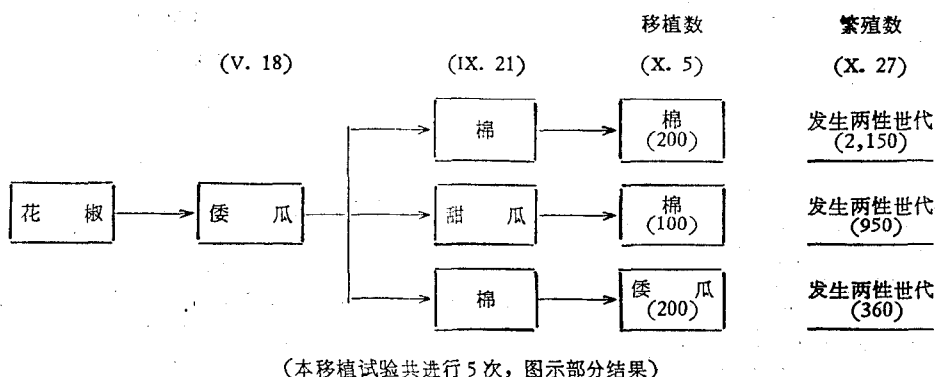


图 6 异寄主全周期型都发生两性世代 北京, 1965

(三) 棉蚜同寄主全周期的发现

根据移植试验, 木槿是棉蚜的产卵越冬寄主, 又是夏季寄主。木槿和棉同隶于锦葵科, 在地球历史上锦葵目比芸香目出现较晚(胡先骕, 1954)。按 Mordvilko 的学说, 出现较晚的木槿应该是第二寄主。试验结果证明棉蚜在木槿上与在棉花上的生活情况很相似, 通常整个夏季、秋季棉蚜都可以在棉和木槿上生活, 秋末不仅可以发生有翅雌性母和无翅雌性蚜, 还可以发生无翅雄性母和有翅雄蚜, 雌性蚜与雄蚜交配后可以在木槿上产卵越冬。次年春季, 卵都可以孵化。所不同的, 只是棉株春季不再发芽, 干母无法生活; 然而木槿却可以发芽, 干母可以成活。所以木槿上的棉蚜实际上是一个同寄主全周期型。如果与花椒和鼠李相比, 棉蚜与木槿的生长发育情况还存在着不相适应的一面。有些年份秋季木槿提早落叶, 部分性蚜不能发育成熟, 有些年份木槿幼枝条因冬季异常低温而死亡, 而且通常年份发芽期(河南安阳 3 月下旬)甚至迟于干母孵化盛期(3 月中旬), 于是干母成活率较低(表 1)。这也与在地球历史上锦葵目比芸香目出现较迟很相和谐, 可以认为这个同寄主全周期型是从同一个种的异寄主全周期型演化而来。

二、大豆蚜 *Aphis glycines* Matsumura 属于异寄主全周期型

Takahashi (1966) 报道尚不知大豆蚜的生活周期隶于何型。我们与东北农科院王承纶等协作, 1953—1956 年调查一百余种植物, 通过形态鉴定和 1955—1957 年四次移植试验证明鼠李是大豆蚜的第一寄主。大豆蚜是一个异寄主全周期型(王、相、张、朱, 1962)。

三、两个异寄主全周期型的种间杂交——棉蚜与大豆蚜杂交试验

棉蚜和大豆蚜都有异寄主全周期型。他们的第二寄主虽不相同, 却有一个共同的第一寄主鼠李。二者形态上虽相似却有明显区别。数值分类结果, 相似系数高达 0.81 以上

(朱、张、钟, 1975)。他们是近缘种。因此两者可能有共同的祖型。

二个种在自然界也偶然可以杂交, 而在试验条件下则易于杂交。秋末, 在自然条件下, 两种雌性母都先后回迁到鼠李上, 产生各自的雌性蚜, 两种有翅雄蚜也从各自的第二寄主回迁, 于是两种雌、雄性蚜有时混杂居住。五十年代我们观察到两个种在北京、吉林公主岭自然条件下都有偶然杂交现象, 但自然杂交率甚低。1963—1965年在试验条件下杂交卵可以孵化, 干母可以成活, 并可以连续孤雌繁殖后代, 直到秋末。但无论棉蚜雌×大豆蚜雄或大豆蚜雌×棉蚜雄, 其后代却只能在其亲代母蚜所习惯的第二寄主上生活, 即雌棉蚜杂交种所产下代只能生活于棉, 雌大豆蚜杂交种所产下代只能生活于大豆, 其形态也与亲代母蚜相似。1965年秋末, 两个杂交种都能在田间养虫笼中发生性母和两性蚜, 并且能够正常交配产卵。

杂交的季节隔离。重要的情况是在人工控制的条件下大豆蚜×棉蚜寒露节左右成功率较高, 棉蚜×大豆蚜霜降节以后成功率较高(表2, 3)。这是因为大豆植株老熟, 收获较早(北京秋分至寒露, 9月中旬至10月上旬), 所以大豆蚜的两性蚜发生比棉蚜为早, 如1964年10月上旬已达盛期。但棉株老熟拔杆较晚(霜降至立冬, 10月下旬至11月上旬), 棉蚜的两性蚜发生比大豆蚜为晚, 即使到10月中旬, 雄棉蚜仍然不多, 只占当时有翅蚜的1%(表4), 在自然杂交竞争中处于劣势。但如果一旦有机会杂交, 因这时大豆蚜雌

表2 棉蚜与大豆蚜杂交试验(北京, 1964)

杂交日期 (月/日)	雌棉蚜数	雄大豆蚜数	好卵数	瘪卵数	合 计	注 解
10/19	15	20	3	0	3	见到交配
10/19	14	20	4	2	6	见到交配
10/24	20	20	0	13	13	见到交配
10/24	20	20	0	4	4	见到交配
10/24	20	20	0	0	0	常见到交配
小 计	89	100	7	19	26	
10/26	150	20	—	—	100+	
10/26	150	20	—	—	100+	
对 照 10/24	20 (棉蚜雌)	20 (棉蚜雄)	19	0	19	

表3 大豆蚜与棉蚜杂交试验(北京, 1964)

杂交日期 (月/日)	雌大豆蚜数	雄棉蚜数	好卵数	瘪卵数	合 计	注 解
10/13	30	20	77	16	93	经常见到交配
10/16	20	28	216	25	241	经常见到交配
10/19	30	28	0	0	0	经常见到交配
10/24	20	20	0	9	9	经常见到交配
10/24	20	10	3	1	4	经常见到交配
10/24	15	10	2	0	2	经常见到交配
10/24	25	20	13	10	23	经常见到交配
合 计	160	136	311	61	372	
对 照 10/13	20 (大豆雌蚜)	20 (大豆雄蚜)	92	6	98	

表 4 杂交的季节隔离(北京, 1964)

日 期 (月/日)	有翅蚜中的雄蚜(%)		注 解
	棉 蚜	大 豆 蚜	
10/10	0.1	64	寒露节在 10 月上旬
10/19	1	64	
10/24	15	91	霜降节在 10 月下旬

性蚜尚未衰老, 杂交成功率较高。在 10 月下旬有翅雄棉蚜虽已增多, 但大豆雌性蚜已经衰老, 杂交成功率也就下降。反之, 棉蚜雌性蚜在 10 月下旬逐渐成熟, 所以在此以前, 杂交较少成功。

杂交的生境隔离。由于棉蚜的第一寄主还有花椒和石榴, 棉蚜又可以在木槿上营同寄主全周期生活, 秋末在前二植物上都可以发生雌性棉蚜, 由第二寄主迁来雄棉蚜; 而木槿上则既可发生雌棉蚜, 又可发生雄棉蚜, 交配产卵。在这些生境, 不出现大豆蚜的两性蚜, 没有发现杂交现象。所以两个种间杂交因为第一寄主不同而有生境隔离。

杂交的生殖隔离。大豆蚜与棉蚜的杂交试验表明(表 3), 在人工控制的条件下, 同一日期(10 月 13 日)对比, 杂交的比自交的平均产卵数稍低, 瘪卵数稍多, 差异并不很明显。棉蚜×大豆蚜的杂交试验表明, 同一日期(10 月 24 日)对比(表 2), 杂交的比自交的平均产卵数较低, 瘪卵数也较多。再与人工控制的雌性棉蚜 261 头和雌性大豆蚜 110 头, 不给任何雄性蚜配对, 就都不能产卵对比。可以看出杂交可以促使雌性蚜产部分有效卵和无效卵。似乎有不明显的生殖隔离现象。

因此, 两个种在自然界虽偶然见到杂交现象, 但两个种间两性繁殖期尚有季节的隔离和生境的隔离等。目前大家还把这两个近缘种处理为两个独立的种。

在地球历史上, 花椒(芸香目)比鼠李(鼠李目)出现较早(胡, 1954)。是否广分布种棉蚜也比东亚特有种大豆蚜出现较早, 当鼠李开始在地球上出现时, 是否最初被棉蚜获得为新的第二寄主, 以后又演化为第一寄主, 当大豆在地球的历史上出现时, 是否鼠李上棉蚜的一个分支获得大豆为第二寄主, 以后又因大豆和棉的老熟期不同, 引起它与祖型产生繁殖的季节隔离, 以后分化出大豆蚜, 这类植物与蚜种间的并行演化关系值得研究。两个独立种在自然界的偶然杂交在物种演化上有什么意义, 棉蚜和大豆蚜都是重要农业害虫, 偶然杂交在农业生产上有什么意义, 值得研究。

四、高粱蚜 *Longiunguis sacchari* (Zehntner) 是同寄主全周期型

日本蚜虫学家 Sorin (1970) 尚且把荻草和甘蔗上的蚜虫分成两个独立种, 尚不知高粱蚜的生活周期隶于何型。我们在 1953—1956 年与吉林东北农科院协作, 通过形态鉴定和田间 106 次移植试验证明高粱蚜是同寄主全周期型。越冬寄主是荻草, 夏寄主是高粱和甘蔗(王、暴、桂、张、朱, 1961)。

总之, Mordvilko 关于蚜虫生活周期的演化学说, 可以用图 7 表示: 我们的意见可以

用图 8 表示。

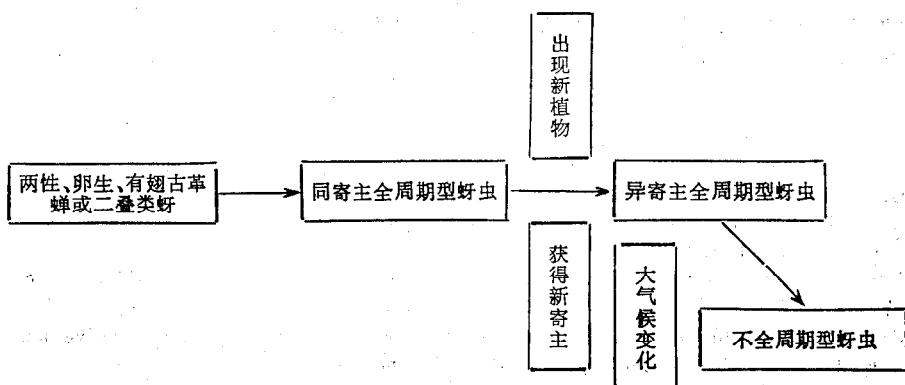


图 7 Mordvilko 关于蚜虫生活周期的演化学说示意

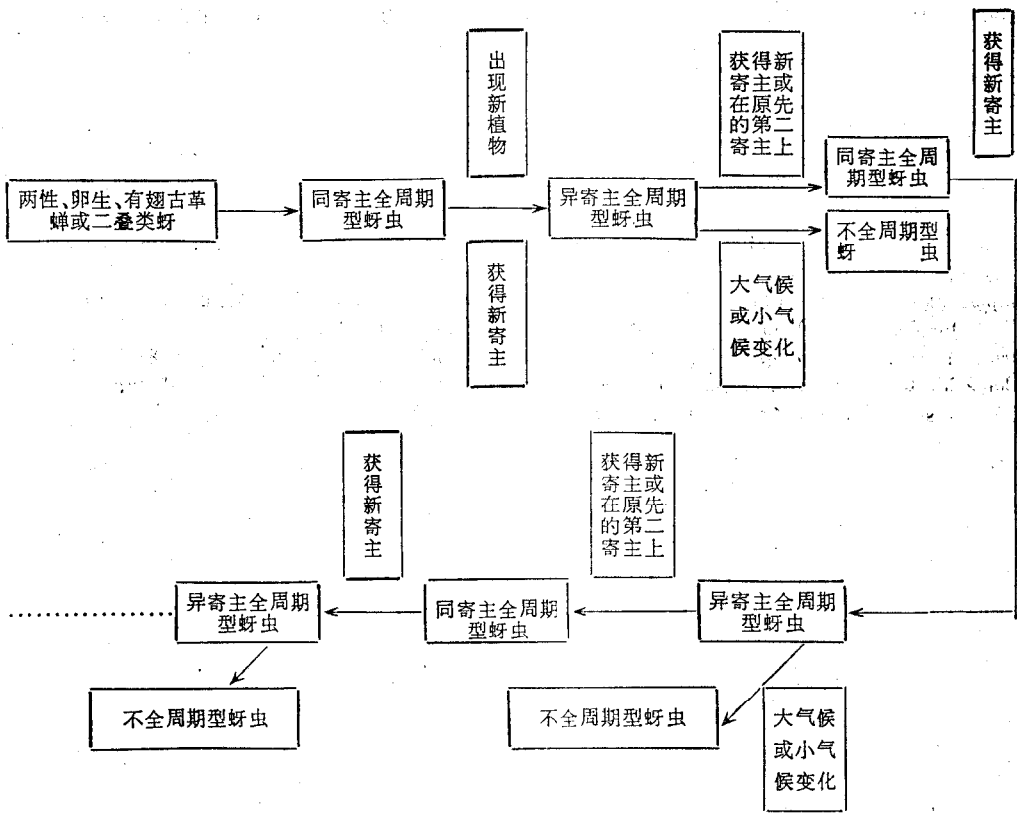


图 8 我们对于蚜虫生活周期演化的意见

至于蚜虫生活周期的演化是否伴随着新种的产生，这要看生活周期演化是否产生两型间的繁殖隔离。如果不产生繁殖隔离，则一个种内可以有几个不同的生活周期型。如果产生繁殖隔离，不管是外殖器形态学的隔离、繁殖生境（第一寄主不同）的隔离、繁殖季节的隔离、地理的隔离、遗传学的隔离、以及其他隔离，则产生新种。

参 考 文 献

- 王承纶、相连英、张广学、朱弘复 1962 大豆蚜的研究。昆虫学报 11(1): 31—44。
- 王蕴生、暴祥致、桂承明、张广学、朱弘复 1961 高粱蚜的研究。昆虫学报 10(4—6): 363—380。
- 朱弘复、张广学 1958 棉蚜寄主植物接种试验简报。昆虫知识 4(5): 202—203。
- 朱弘复、张广学、钟铁森 1975 蚜虫的数值分类。昆虫学报 18(2): 211—216。
- 李显荣、张广学、朱弘复 1963 菸蚜的研究。植物保护学报 2(3): 297—308。
- Bodenheimer, F. S. and E. Swirski 1957 The Aphidoidea of Middle East. Weismann Science Press, Isrraël, Jérusalem.
- Börner, C., K. Heinze et al. 1957 (In Sorauer) Handbuch der Pflanzen Krankheiten 2 Teil. Vierte Lieferung. Homoptera II. Teil, 577pp.
- Bonnemaison, L. 1950 Determination epigamique du sexe chez les Aphidinae. C. R. Ac. Sc. Paris 230: 411—413.
- Eastop, V. F. 1973 Deduction from the present day host plants of aphids and relative insects. In van Emden Symposia of the Roy. Ent. Soc. of London: 6: 157—178.
- 1977 Worldwide importance of aphids as virus vectors. In K. F. Harris Aphids as virus vectors. Academic Press, New York.
- Hille Ris Lambers, D. 1950 Host plants and aphid classification. Trans. Intern. Congr. Entomol. Stockholm. 8th: 141—144.
- Inaizumi, M. 1970 Primary host plants for *Aphis gossypii* Glover, and its landing on secondary host plants. Jap. J. appl. Ent. Zool. 14: 29—38.
- Kennedy, J. S. and H. L. G. Stroyan 1959 Biology of aphids. Ann. Rev. Ent. 4: 139—160.
- Mordvilko, A. 1928 The evolution of cycles and the origin of heteroecy (migrations) in plant lice. Ann. Mag. Nat. Hist. 11: 570—582.
- 1934 On the evolution of aphids. Arch. f. Naturgesch. (N. F.) 3: 1—60.
- Müller, F. P. 1977 Vergleich einer tropischen mit einer mitteleuropäischen Population von *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae). Dtsch. Ent. Z. N. F. 24(1—3): 251—260.
- Palmer, M. A. 1952 Aphids of Rocky Mountain region. Denver, Thomas Say. Found. 1952. 5: 452 pp.
- Shaposhnikov, G. Kh. 1964 Suborder Aphidinea, aphids (In Russian). Akad. Nauk SSSR Inst. Opredeletel Nasekomyh Evropeiskoi Chasti SSSR 84: 489—616.
- Sorin, M. 1970 Longiunguis of Japan (Homoptera: Aphididae). Ins. Mats. Suppl. 8: 5—17.
- Takahashi, R. 1966 Descriptions of some new and little known species of *Aphis* of Japan with key to species. Trans Amer. Ent. Soc. 92: 519—555, 2 pls.