

密度胁迫对桔小实蝇的行为和生物学参数的影响

任璐, 陆永跃, 曾玲

(华南农业大学 资源环境学院, 广东 广州 510642)

摘要:研究了高密度胁迫对桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* (Hendel) 成虫行为及主要生物学参数的影响. 结果表明, 当雌、雄虫单独存在时随着密度的增大雌虫挑衅和梳理行为逐渐增加, 活动行为逐渐下降; 雄虫挑衅和梳理行为逐渐增加, 取食、振翅和活动行为呈下降趋势. 与独立存在相比, 两性共存时雌、雄虫的活动次数随着性比的增大明显增多. 活动频次增大是桔小实蝇成虫对性比和密度增大的有效响应. 高密度下成虫寿命缩短, 雌虫生殖力下降. 每笼30对雌雄成虫时单雌日产卵量为40.96粒, 显著低于3对雌雄成虫的107.9粒. 由高密度幼虫发育而来的成虫寿命和雌虫生殖力也显著降低, 死亡速率明显较快, 日累积存活率与年龄之间符合抛物线关系, 而对照符合直线方程. 幼虫期高密度提高了蛹期对高温的耐受力.

关键词:桔小实蝇; 密度胁迫; 行为; 生物学参数

中图分类号: S968.1

文献标识码: A

文章编号: 1001-411X(2010)04-0027-05

Effect of High Densities on Behavior and Biological Parameters of *Bactrocera dorsalis* (Hendel)

REN Lu, LU Yong-yue, ZENG Ling

(College of Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: The influence of high densities on the behavior and biological parameters of oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel), adults were studied. The results revealed that the probability of aggression and preening behavior of the female and male increased, while the activity behavior of female, and feeding, wing fanning and activity of male decreased, when the single sexual adult progressed. Compared to the single sexual adult treatment, the probability of adult activity increased obviously when the females and males were kept in the same cage. The high density made the adult life span shortened and caused female fecundity decreased. It was showed that 40.96 eggs of the female average eggs per day from the density of 30 pairs of adults was lower than 107.9 eggs from the density of 3 pairs adults significantly, and the longevity and fecundity of adults developing from the high density of larvae also decreased and their death was dramatically accelerated. The relationship between adults daily cumulative survival capability and ages could be fitted into a parabola equation, while a linear equation fitted for the control. Although the crowding density of larvae could make the survival ability of adults weakened, but their pupae had a better heat tolerance.

Key words: *Bactrocera dorsalis*; density stress; behavior; biological parameters

桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* (Hendel) 是亚太地区果树种植业的重要害虫之一. 早在20世纪30年代我国就有桔小实蝇的分布记录^[1-3], 但一直至90年代中期以后该虫才在我国华南、西南地区种群迅速上升并扩展蔓延, 成为当地果蔬种植业的主要害虫, 造成严重的经济损失^[4-8]. 关于该虫的生物学、

收稿日期: 2009-11-12

作者简介: 任璐 (1977—), 女, 博士; 通信作者: 曾玲 (1949—), 女, 教授, E-mail: Zengling@scau.edu.cn

基金项目: 公益性行业 (农业) 科研专项经费项目 (200903047); 国家科技支撑计划项目 (2006BAD08A14)

生态学及对环境条件胁迫的适应性等已有一些研究^[4-5,7,9-20]. Allee 效应^[21-25]的理论被广泛用于濒危生物的保护研究中. 近年来很多研究将 Allee 效应用于理解和分析入侵生物和引进天敌在新栖境建立和保持种群的探讨中. 该效应的一个显著表现是群体聚集有利于雌虫产卵的行为(Social facilitation)即当有足够的雌虫相互作用时,才能刺激其产卵行为. 这在实蝇类害虫中也已被发现^[26-28]. 苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella* 雌虫在有外来雌虫引入时刺激了其产卵行为^[27]. Dukas 等^[29]对地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 的幼虫密度效应研究结果表明,幼虫期高密度导致幼虫和蛹的各项生理和生物学指标下降,因而成虫在高密度下获得的生殖优势(大产卵量)被幼虫及蛹适合度的下降所抵消. 本文研究了密度对桔小实蝇成虫行为、寿命和雌虫生殖力(产卵量)等影响,及幼虫期高密度对成虫寿命和雌虫繁殖力及蛹抵抗温度胁迫的能力等方面作用.

1 材料与方法

1.1 供试虫源

从广州市杨桃公园采集被桔小实蝇为害的杨桃 *Averrhoa carambola* L. 和番石榴 *Psidium guajava* L. 烂果,带回华南农业大学昆虫生态研究室实验室内,放入采虫罐中,在温度为 $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、13 h 光:11 h 暗(每天6:00 开灯,19:00 关灯)、RH 为60%~70%的情况下饲养,待其化蛹、羽化后取出,放入养虫笼(60 cm×50 cm×50 cm)中,用成虫人工饲料[m (酵母): m (蔗糖)=1:3]和水(加有泡沫塑料的水杯)进行群体饲养,繁衍后代. 每隔2~3个月采集田间种群与试验种群杂交以保持其生命力. 在以下试验过程中均提供成虫人工饲料和水.

1.2 密度对桔小实蝇单雄和单雌成虫行为 and 寿命的影响

选取健康的2~3日龄雄虫放入圆柱形塑料笼($r=6\text{ cm}$, $h=5\text{ cm}$)中,设12、6、3和1头雄虫共4组密度,除1头处理重复10组外其余处理重复8组. 在分装后2 d 进行观察,每天9:00—12:00、15:00—18:00,每隔30 min 观察1次,连续观察1周. 如试验中成虫有死亡,将死虫去除,取消当次观察,换入相同年龄的雄虫(将同期雄虫饲养备用). 将成虫行为分为取食、振翅、欲与其他雌虫交配、挑衅、梳理(Preening)、活动或静止. 每天观察结束记录不同密度下的死亡情况,共观察60 d. 雌虫的密度处理同雄虫. 某种行为的“出现次数”是指在所观察到的行为中进行该种行为的次数,“未出现次数”是指在所观

察到的行为中没有进行该种行为的次数,“比例”指的是出现某种行为的次数占所观察的总次数的百分比.

1.3 密度、性比对桔小实蝇成虫行为和寿命的影响

将2~3日龄雄虫和8~9日龄雌虫放入圆柱形塑料笼($r=6\text{ cm}$, $h=5\text{ cm}$)中,♀:♂数量(头)分别为1:1、3:1和6:1,在分装后1 d 进行观察,每天9:00—12:00、15:00—18:00,每隔30 min 观察1次,连续观察3 d. 等性比(1:1)重复10次,不等性比的重复8次. 行为观察的方法同1.2. 密度和性比对4~5日龄雌虫行为和寿命的影响研究方法同雄虫.

1.4 成虫密度对桔小实蝇寿命和雌虫生殖力的影响

将当天羽化的成虫按性比1:1放入圆柱形塑料笼($r=9\text{ cm}$, $h=14\text{ cm}$)中,分为高、中、低3个密度,分别放入30、10、3对♀♂虫. 重复5次. 成虫适应2 d 后开始观察,每天记录死亡的雌雄虫数量,并用相同年龄的成虫补充,以保持各笼中成虫密度. 在成虫开始产卵后用南瓜片收集卵,每10 d 记录1次卵数,共观察100 d.

1.5 高密度的幼虫对成虫寿命和繁殖力的影响

用0.5 g 卵(5 000粒以上,对照为200粒)在20 g 人工饲料上饲养所得的成虫,按照性比1:1在常温 $[(25 \pm 1)^\circ\text{C}]$ 下饲养,每天观察存活、产卵情况,直至全部死亡,重复3次,每次重复20对雌雄成虫.

1.6 高密度幼虫对蛹耐温度胁迫的影响

取0.5 g 卵置于20 g 的人工饲料中,待其发育,收集1日龄蛹进行温度胁迫试验. 温度胁迫试验设计如下:(1)低温胁迫,蛹在 10°C 下处理1、2、4、6、8和10 d;(2)高温胁迫,蛹在35、37、39、41和 43°C 下处理4 h. 每个处理5次重复,每次重复20~25头. 具体试验和观察方法参见任璐等^[13].

2 结果与分析

2.1 密度及性比对桔小实蝇成虫行为的影响

不同密度桔小实蝇雌虫的行为统计结果见表1. 随着密度上升,雌虫梳理行为呈显著上升趋势,占总观察行为的比例依次为11.52%、16.32%、22.09%和26.55%;活动行为呈下降趋势. 不同密度时,取食、静止等行为发生了变化,但与密度关系不明显. 其他活动如挑衅变化不明显.

不同密度时雄虫行为的观察结果见表2. 随着密度上升,雄虫的挑衅和梳理行为也逐渐增加,尤以梳理行为更明显;振翅和活动呈下降趋势;取食和静止等行为也发生明显变化,但未表现出与密度变化的密切关系.

表1 密度对桔小实蝇雌虫行为的影响¹⁾

Tab.1 Effect of *Bactrocera dorsalis* female density on female behaviour

雌虫的密度/ (头·笼 ⁻¹)	取食		挑衅		活动		静止		梳理	
	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%
1	31(759)	3.92	1(789)	0.13	275(515)	34.81	391(399)	49.49	91(699)	11.52
3	61(650)	8.58	0(711)	0	143(568)	20.11	390(321)	54.85	116(595)	16.32
6	70(1 347)	4.94	7(1 410)	0.49	265(1 152)	18.7	759(658)	53.56	313(1 104)	22.09
12	113(2 731)	3.97	11(2 833)	0.39	560(2 284)	16.69	1 401(1 440)	49.37	755(2 089)	26.55
χ^2	28.02 **		4.60		96.32 **		11.80 **		97.95 **	

1) 括号内为未出现次数; $\chi^2_{3,0.01} = 11.34$.

表2 密度对桔小实蝇雄虫的影响¹⁾

Tab.2 Effect of *Bactrocera dorsalis* male density on male behaviour

雄虫的密度/ (头·笼 ⁻¹)	取食		振翅		挑衅		活动		静止		梳理	
	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%	出现次数	占比/%
1	31(759)	3.92	4(876)	0.45	0(880)	0	279(601)	31.7	402(478)	45.68	137(743)	15.57
3	61(650)	8.58	0(792)	0	3(789)	0.38	208(584)	26.26	393(399)	49.62	162(630)	20.45
6	70(1 347)	4.97	2(1 582)	0.13	5(1 579)	0.32	341(1 243)	21.53	821(763)	51.83	364(1 220)	22.98
12	113(2 731)	3.97	2(3 117)	0.06	22(3 097)	0.71	834(2 285)	26.74	1 360(1 759)	43.6	794(2 325)	25.46
χ^2	32.15 **		11.01 *		8.13 *		32.50 **		31.98 **		40.94 **	

1) 括号内为未出现次数; $\chi^2_{3,0.01} = 11.34$, $\chi^2_{3,0.05} = 7.81$.

桔小实蝇雌、雄虫活动次数随着性比增大明显增多(表3). 当♀:♂为1:1、1:3和1:6时,雄虫活动行为的次数占总观察行为的比例依次为8.64%、13.13%和17.99%;当♀:♂为1:1、3:1、6:1时,雌虫活动行为的次数占总观察行为的比例依次为17.76%、18.82%和24.65%.但是,在雌或雄单独存在的情况下,并不表现出这种趋势,甚至是相反的.这说明活动次数的增加是桔小实蝇成虫对性比和密度2个因素共同存在的有效响应.

表3 性比和密度对桔小实蝇雌雄虫活动行为的影响¹⁾

Tab.3 Effect of ratio and density of female and male of *Bactrocera dorsalis* on their activity

♀:♂	♂出现次数	占比/%	♀:♂	♀出现次数	占比/%
1:1	76(804)	8.64	1:1	103(477)	17.76
1:3	104(688)	13.13	3:1	126(552)	18.82
1:6	285(1 299)	17.99	6:1	331(1 012)	24.65
χ^2	41.96 **		χ^2	15.46 **	

1) 括号内为未出现次数, $\chi^2_{2,0.01} = 9.21$.

2.2 密度对成虫寿命和雌虫生殖力的影响

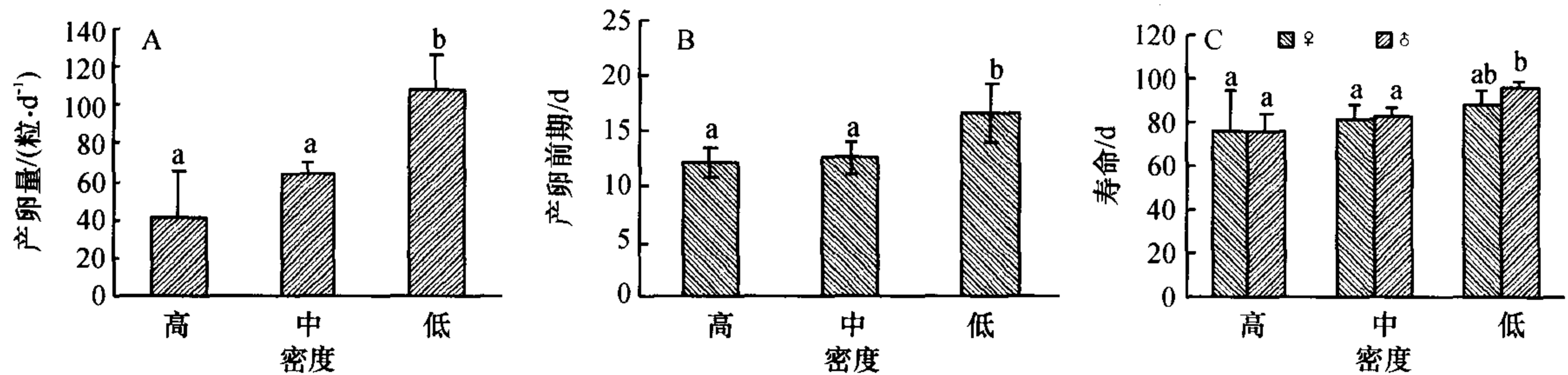
在较低密度时雌虫、雄虫的寿命均无明显变化(雄虫 $F_{3,20} = 2.863$, $P = 0.062$;雌虫 $F_{3,20} = 0.561$, $P = 0.647$),每笼1、3、6和12头时雄虫寿命分别为95.63、82.53、84.87和86.35 d.

但是,交配行为(♀:♂=3:3)明显缩短了雌虫、雄虫的寿命(雄虫 $F_{3,20} = 3.054$, $P = 0.038 < 0.05$;雌虫 $F_{3,20} = 14.124$, $P < 0.01$).

当性比为1:1时高密度对桔小实蝇成虫寿命、雌虫的产卵前期和繁殖力有显著副作用.对寿命的影响: $F_{2,27} = 7.692$, $P = 0.002 < 0.01$;产卵量: $F_{2,12} = 19.468$, $P < 0.01$;产卵前期: $F_{2,12} = 7.858$, $P = 0.007 < 0.01$.30对雌雄虫时成虫寿命(75.7 d)和产卵量(40.96粒/d)明显低于3对时的86.3 d、107.9粒/d.但是,高密度刺激了雌虫提前进入产卵期,其产卵前期(12.2 d)显著短于低密度时的16.6 d(图1).

2.3 幼虫期密度胁迫对成虫寿命和产卵力的影响

幼虫期以高密度饲养发育成的桔小实蝇成虫寿命和繁殖力均显著降低.成虫寿命平均是44.9 d,显著短于对照的82.2 d.高密度幼虫发育的成虫累积存活率与年龄之间符合抛物线方程关系,对照的日龄累积存活率与发育天数之间则符合直线负相关关系(图2).高密度幼虫发育所得的成虫单雌总产卵量为343.2粒,几乎只有对照(691.9粒)的1/2($t = -9.285$, $P = 0.01$),其日产卵量平缓且量少,没有明显高峰期,对照雌虫日产卵量大,且盛期明显(图3).观察结果表明,幼虫期高密度胁迫削弱和降低了桔小实蝇种群的繁殖和生存能力.



各图中相同类型图柱上凡有一个相同小写字母者,表示差异不显著(Duncan's法, $P=0.05$).

图1 密度胁迫对桔小实蝇成虫生殖力、产卵前期和寿命的影响

Fig. 1 Effect of density stress on fecundity, pre-oviposition periods and longevity of *Bactrocera dorsalis* adults

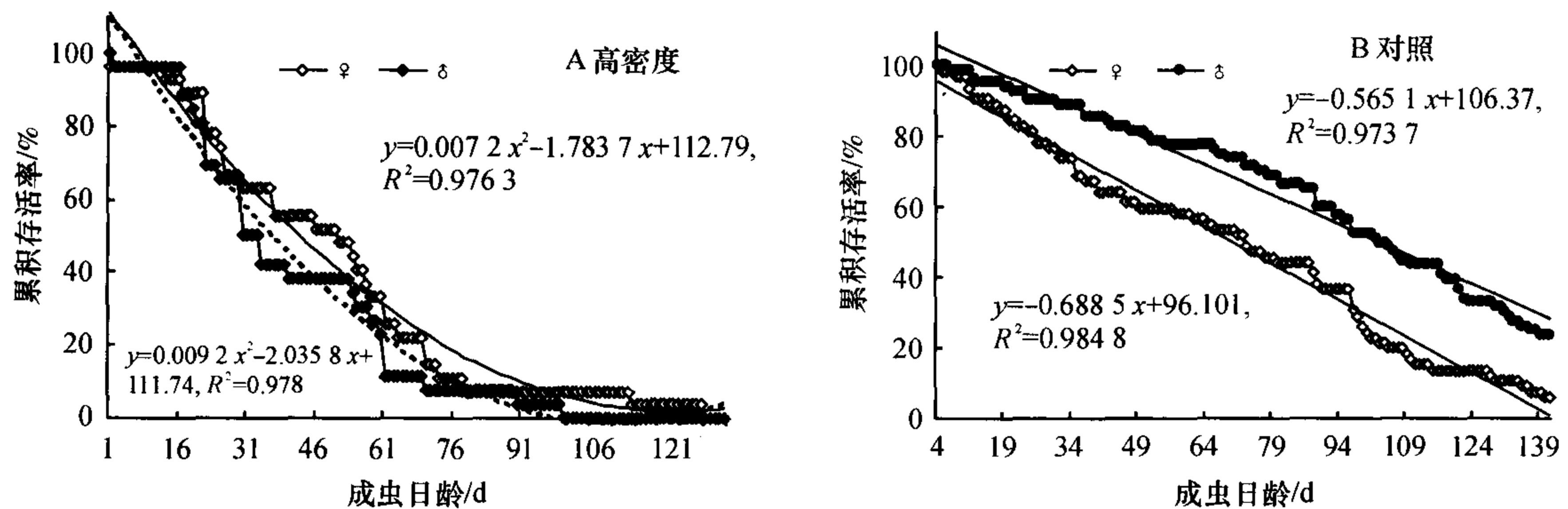


图2 桔小实蝇幼虫高密度对成虫日累积存活率的影响

Fig. 2 Effect of high larval density on cumulated survival probability per day of *Bactrocera dorsalis* female and male

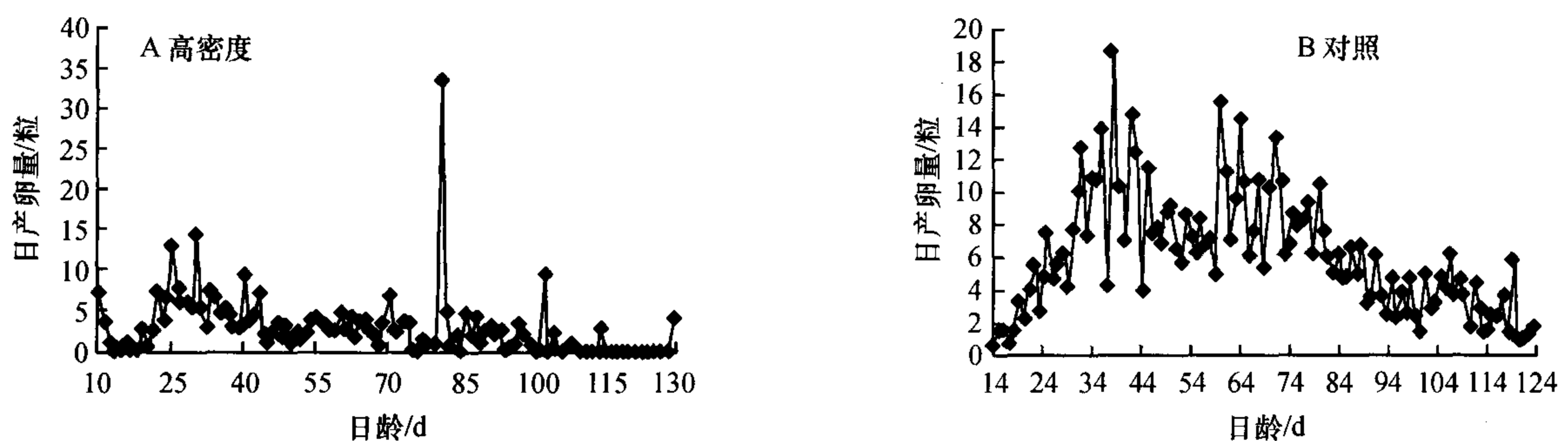


图3 桔小实蝇幼虫期高密度胁迫对雌虫日产卵量影响

Fig. 3 Effect of high larval density on numbers of laying eggs per day of *Bactrocera dorsalis* female

2.4 幼虫期高密度对蛹耐温度胁迫能力的影响

高密度饲养幼虫获得的蛹耐高温胁迫能力增强,但对低温的耐受力有所下降.高温条件下高密度处理和对照的半致死温度分别为40.68和38.78℃,在10℃低温条件下高密度处理和对照的半致死时间分别为6.13和6.42 h.

3 讨论与结论

雌虫或雄虫单独存在时随着密度逐渐增大,桔小实蝇成虫活动和挑衅等行为没有显著变化,仅梳理行为与密度之间呈显著正相关.梳理是成虫喜好不停地用前足或后足相互摩擦的行为,该行为的增

多是桔小实蝇成虫对密度胁迫的一种反应.桔小实蝇雌雄虫不同比例混合在一起,其活动行为存在明显的密度效应.这种现象在地中海实蝇中也观察到过,在密度逐渐升高的情况下该虫雄虫活动和挑衅等行为显著增多^[30].

高密度胁迫显著降低了成虫的寿命和雌虫生殖适应性.幼虫的拥挤同样也降低了其成虫的寿命和生殖力,但增强了蛹对高温的耐受力.在其他昆虫的研究中,也有出现高密度下幼虫发育时间延长,成虫羽化率、个体大小和繁殖力下降,且对其他因子的抗性减弱的报道^[31-34];也有研究表明,高密度幼虫导致成虫寿命延长、体内脂肪增多、耐饥力耐热性等增

强^[35-37]. 对于这2种因密度而产生变化的原因有几种解释:一是高密度条件下,有限的寄主资源和日益增多的排泄物恶化了寄主食物的品质,从而严重影响机体的生存能力和各项发育指标^[33-34];二是幼虫高密度可能引发机体抗氧化物质的释放和诱导保护性蛋白包括热激蛋白(Hsps)的表达,这将有助于机体寿命的延长和其他抗性的增强^[29,37-38]. 研究表明,黑尾果蝇 *Drosophila melanogaster* 幼虫高密度胁迫延长了成虫的寿命,且提高了其成虫抗热击倒能力,这与幼虫拥挤诱导了其体内热激蛋白(Hsp70)的表达有关^[32].

本研究结果表明,桔小实蝇没有很显著的群体聚集效应. 雌虫或雄虫独立存在以及不同比例雌雄成虫混合存在时,多数行为没有表现出明显的密度相关性;低密度下单雌日产卵量显著高于高密度;幼虫期高密度饲养降低了成虫寿命和雌虫生殖力. 本文仅是对桔小实蝇密度效应的初探,关于实蝇类种内互作、种间竞争和对环境因子的适应性等还需要作进一步系统研究.

参考文献:

- [1] XIE Yun-zhen. Study on the Tephritidae or fruit-flies of China[J]. Sinenia, 1937, 8(2): 103-226.
- [2] XIE Yun-zhen. Notes on Tephritidae collected from South China[J]. Sinensia, 1939, 10(1-6): 1-19.
- [3] 胡经甫. 中国昆虫名录: I-V卷[M]. 北京: 静生生物调查所, 1935-1941: 348.
- [4] 刘玉章. 台湾东方果实蝇之研究[J]. 中兴大学昆虫学会会报, 1981, 15: 243-270.
- [5] 梁广勤, 梁国真, 林明, 等. 实蝇及其防除[M]. 广州: 广东科技出版社, 1993.
- [6] 白巧, 宋福猛. 桔小实蝇为害芒果情况及防治研究初报[J]. 热带农业科学, 1997, 4: 45-46.
- [7] 林进添, 曾玲, 陆永跃, 等. 桔小实蝇生物学特性及防治研究进展[J]. 仲恺农业技术学院学报, 2004, 17(1): 60-67.
- [8] 曾玲, 陆永跃, 林进添, 等. 桔小实蝇的防治策略和技术[C]//成卓敏. 中国植物保护学会2006年学术年会“科技创新与绿色植保”. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2006: 19-23.
- [9] 梁帆, 吴佳教, 梁广勤. 桔小实蝇飞行能力测定试验初报[J]. 江西农业大学学报, 2001, 23(2): 259-260.
- [10] 林进添, 曾玲, 梁广文, 等. 桔小实蝇卵和幼虫在番石榴上的空间格局[J]. 华中农业大学学报, 2005, 24(5): 312-315.
- [11] 刘建宏, 叶辉. 云南元江干热河谷桔小实蝇种群动态及其影响因子分析[J]. 昆虫学报, 2005, 48(5): 706-711.
- [12] 任璐, 陆永跃, 曾玲, 等. 寄主对桔小实蝇耐寒性的影响研究[J]. 昆虫学报, 2006, 49(3): 447-453.
- [13] 任璐, 陆永跃, 曾玲. 桔小实蝇自然种群蛹和越冬成虫的耐寒性[J]. 昆虫学报, 2007, 50(6): 588-596.
- [14] 任璐, 陆永跃, 曾玲. 沙土含水量对桔小实蝇蛹存活的影响[J]. 华南农业大学学报, 2007, 28(1): 63-66.
- [15] 吴佳教, 梁帆, 梁广勤. 桔小实蝇发育速率与温度关系的研究[J]. 检验检疫科学, 2003(5): 17-18.
- [16] 许益鏊, 曾玲, 陆永跃, 等. 桔小实蝇对不同水果产卵的选择性[J]. 华中农业大学学报, 2005, 24(1): 25-26.
- [17] 叶辉, 刘建宏. 云南西双版纳桔小实蝇种群动态[J]. 应用生态学报, 2005, 16(7): 1330-1334.
- [18] 于鑫, 陆永跃, 梁广文, 等. 桔小实蝇雄成虫空间分布的地理统计学分析[J]. 华南农业大学学报, 2006, 27(2): 28-31.
- [19] 张清源, 林振基, 刘金耀. 桔小实蝇生物学特性[J]. 华东昆虫学报, 1998, 7(2): 65-68.
- [20] 周昌清, 陈海东, 林佩卿. 光温湿因子对三种果实蝇种群生殖力影响的比较研究[J]. 中山大学学报: 自然科学版, 1995, 34(1): 68-75.
- [21] ALLEE W C. A Study in General Sociology[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1931.
- [22] FRETWELL S D. Populations on seasonal environments[M]. Princeton: Princeton University Press, 1972.
- [23] COURCHAMP F, CLUTTON-BROCK T, GRENFELL B. Inverse density dependence and the Allee effect[J]. Trends in Biology and Evolution, 1993, 14: 405-410.
- [24] STEPHENS P A, SUTHERLAND W J. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation[J]. Trends in Biology and Evolution, 1999, 14: 405-410.
- [25] DUDAS S P, ARKING R. A coordinate up-regulation of antioxidant gene activities is associated with the delayed-onset of senescence in a long-lived strain of *Drosophila*[J]. Journals of Gerontology: Series A: Biological Sciences and Medical Sciences, 1995, 50: 117-127.
- [26] PROKOPY R J, DUAN J J. Socially facilitated egg laying behavior in Mediterranean fruit flies[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1998, 12: 117-122.
- [27] PROKOPY R J, REYNOLDS A H. Ovipositional enhancement through socially facilitated behavior in *Rhagoletis pomonella* flies[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1998, 86: 281-286.
- [28] PROKOPY R J, REMING M C, DREW R A I. Facilitation of oviposition behaviour of *Bactrocera tryoini* flies[J]. Journal of Insect Behavior, 1999, 12: 815-832.
- [29] DUKAS R, PROKOPY R J, DUAN J J. Effect of larval competition on survival and growth in Mediterranean fruit flies[J]. Ecological Entomology, 2001, 26: 587-593.

复壮后的单雌繁殖力大于经1次复壮后的单雌繁殖力,这表明在胡萝卜愈伤组织上长期培养保存降低了该种群的单雌繁殖力,但通过接种寄主植物复壮可以恢复或增强其单雌繁殖力;有的种群在胡萝卜愈伤组织上长期培养保存的单雌繁殖力高于在寄主植物上复壮1次的单雌繁殖力,但低于在寄主植物上复壮2次的单雌繁殖力,这可能是在胡萝卜愈伤组织上长期培养保存后,降低了这些种群的单雌繁殖力,需经多次复壮才能恢复;5号种群复壮后单雌繁殖力低于在胡萝卜愈伤组织上长期培养保存的单雌繁殖力,这可能与该种群的来源寄主有关,该种群的来源寄主是富贵椰子,其被接种在非来源寄主植物红掌上后,可能由于不适应新的寄主繁殖力受到影响,而在胡萝卜愈伤组织上长期培养后适应了此环境或者胡萝卜本身就是该种群的优良寄主,因此在胡萝卜愈伤组织上长期培养后表现出较高的繁殖力;有的种群经第1次复壮后单雌繁殖力增强,但第2次复壮后单雌繁殖量低于第1次复壮后和长期在胡萝卜愈伤组织培养保存的单雌繁殖量,这可能是这些种群与复壮的寄主植物达到互作平衡后而保持的一种稳定繁殖量.以上这些问题和推论尚有待进一步研究.但是根据本研究结果可以明确,在胡萝卜愈伤组织上长期培养保存和寄主植物复壮保存都会

对相似穿孔线虫的单雌繁殖力产生影响,但不同种群单雌繁殖力所受影响的情况不同,这可能与相似穿孔线虫种群本身的繁殖特性、寄生特性以及寄主和地理来源等多种因素有关.

参考文献:

- [1] HUETTEL R N, DICKSON D W. Parthenogenesis in the two races of *Radopholus similis* from Florida[J]. *Journal of Nematology*, 1981, 13(1):13-15.
- [2] ELBADRI G A A, WAELE D D, MOENS M. Reproduction of *Radopholus similis* isolates after inoculation of carrot disks with one or more females[J]. *Nematology*, 2001, 3(8):767-771.
- [3] STOFFELEN R, JIMENEZ M I, DIERCKXSENS C, et al. Effect of time and inoculum density on the reproductive fitness of *Pratylenchus coffeae* and *Radopholus similis* populations on carrot disks[J]. *Nematology*, 1999, 1(3):243-250.
- [4] MOODY E H, LOWNSBERY B F, AHMED J M. Culture of the root-lesion nematode *pratylenchus vulnus* on carrot disks[J]. *Journal of Nematology*, 1973, 5(3):225-226.
- [5] REISE R W, HUETTEL R N, SAYRE R M. Carrot callus tissue for culture of endoparasitic nematodes[J]. *Journal of Nematology*, 1987, 19(3):387-389

【责任编辑 周志红】

(上接第31页)

- [30] GASKIN T, PETER F, TRACEY C. Increased density and male-male interactions reduce male longevity in the medfly, *Ceratitis capitata*[J]. *Animal Behaviour*, 2002, 63:121-129.
- [31] LEVINS R. Thermal acclimation and heat resistance in *Drosophila* species[J]. *American Naturalist*, 1969, 103:483-499.
- [32] SCHEIRING J F, DAVIS D G, RANASINGHE A, et al. Effects of larval crowding on life history parameters in *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae)[J]. *Experimental Gerontology*, 1984, 77:329-332.
- [33] LOESCHCKE V, KREBS R A, BARKER J S F. Genetic variation for resistance and acclimation to high temperature stress in *Drosophila buzzatii*[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1994, 52:83-92.
- [34] JOSHI A S J, MUELLER L D. Phenotypic enhancement of

longevity by environmental urea in *Drosophila melanogaster*[J]. *Experimental Gerontology*, 1996, 31:533-544.

- [35] MILLER R S, THOMAS J L. The effects of larval crowding and body size on the longevity of adult *Drosophila melanogaster*[J]. *Ecology*, 1958, 39:118-125.
- [36] LINTS F A, LINTS C V. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids[J]. *Experimental Gerontology*, 1969, 4:231-244.
- [37] ZWAAN B J, BIJLSMA R, HOEKSTRA R F. On the development theory of ageing: I: Starvation resistance and longevity in *Drosophila melanogaster* in relation to pre-adult breeding condition[J]. *Heredity*, 1991, 66:29-39.
- [38] MIQUEL J. An update on the oxygen stress-mitochondrial mutation theory of ageing: Genetic and evolutionary implications[J]. *Experimental Gerontology*, 1998, 33:113-126.

【责任编辑 周志红】