

群居型、散居型意大利蝗形态特征的数量分析*

张 洋** 高 松 牙森·沙力 曹广春 张泽华***

(中国农业科学院植物保护研究所 农业部生物防治重点开放实验室 北京 100081;

农业部锡林浩特草原有害生物防治重点野外科学观测试验站 内蒙古锡林浩特 026000)

摘 要 意大利蝗 *Calliptamus italicus* (L.) 是新疆草原的主要危害害虫之一,为了从形态上精确区分群居型和散居型意大利蝗,本文用数值分类学的方法对两型成虫的 10 个形态指标和 5 个形态指标比值进行了数量分析。方差分析结果表明: 两型成虫在所测量的 10 个形态指标上都存在着显著性差异($P < 0.05$); 形态指标比值中前翅长度(E) 与后足股节长度(F) 比值 E/F 在两型成虫之间也存在显著性差异($P < 0.05$), 其中群居型 E/F 比值在 1.42 ~ 1.94 之间,散居型 E/F 比值在 0.90 ~ 1.39 之间。聚类分析根据型态和性别将样本分为 4 组,第 I 组是群居型雄性意大利蝗、第 II 组为群居型雌性意大利蝗、第 III 组为散居型雄性意大利蝗、第 IV 组是散居型雌性意大利蝗。主成分分析构建了 3 个反映形态特征及其比值信息的综合指标,主成分 1、主成分 2 和主成分 3,三者的贡献率分别为 82.96%、13.86%、2.65%,3 个主成分的累积贡献率为 99.48%。主成分进一步确定了 E/F 比值在两型区分上的重要作用,推断 E/F 比值可以作为群居型、散居型意大利蝗成虫的判定指标。

关键词 意大利蝗, 群居型, 散居型, 数量性状

Numerical analyses on morphometrics gregarious and solitary phase of *Calliptamus italicus*

ZHANG Yang** GAO Song Yasen · Shali CAO Guang-Chun ZHANG Ze-Hua***

(Key Laboratory for Biological Control of Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection,

Chinese Academy of Agriculture Sciences, Beijing 100081, China;

Xilinhot Key Field Station for Grassland Pest Control of Ministry of Agriculture, Xilinhot, Inner Mongolia 026000, China)

Abstract *Calliptamus italicus* (L.) is one of the main pests in Xin Jiang's grasslands. In order to distinguish the gregarious and solitary phases of this pest we used numerical taxonomy to analyse 10 of its morphometric and 5 of its morphological characters. Analysis of variance indicated that the gregarious and solitary phases differed significantly in all 10 morphometric characters ($P < 0.05$), especially eleytron length(E), femur length(F) and tibia length. With regard to the morphological characters, a significant difference was found in E/F ratio; the E/F ratios of the gregarious and solitary phase being 1.42 – 1.94 and 0.90 – 1.39, respectively. Hierarchical cluster analysis divided the sample into 4 groups: gregarious males, gregarious females, solitary males and solitary females. Principal component analysis revealed three principal components each explaining 82.96%、13.86% and 2.65% of the total variation, and collectively accounting for 99.48% of the total variation. The sequence picture of principal component analysis was based on the principal component score of the main morphometric character, which was consistent with the result of hierarchical cluster analysis. The results indicate that the gregarious and solitary phases of *C. italicus* can be reliably distinguished on the basis of quantitative characters.

Key words *Calliptamus italicus*, gregarious phase, solitary phase, morphometrics

意大利蝗 *Calliptamus italicus* (L.), 属直翅目 Orthoptera, 蝗总科 Acridoidea, 斑腿蝗科

* 资助项目: 公益性行业(农业) 科研专项(20090321、201003079) 、农业部现代农业专项(CARS-35) 。

** E-mail: zhangyang3421@yahoo.com.cn

*** 通信作者, E-mail: lgbcc@263.net

收稿日期: 2011-04-11, 接受日期: 2011-05-24

Acridoidea, 主要分布于原苏联欧洲部分、欧洲东南部、地中海沿岸、北非、中亚、西亚(李鸿昌和夏凯琳, 2006)。在我国主要分布于新疆海拔 800 ~ 2 300 m 的荒漠、半荒漠草地(张泉等, 1995), 在青海、甘肃也有分布。意大利蝗寄主范围广泛, 取食范围达 17 科 45 种植物(陈永林, 2000), 喜食冷蒿、新疆鼠尾草、黄花苜蓿(薛智平等, 2010)。意大利蝗有聚集习性, 当蝗蛹的数量达到一定密度时, 它们互相聚集拥挤, 致使体色变深, 进而形成群居型的蝗群。大发生时 1 m² 就有 30 多头雌性成虫同时产卵, 在 0.5 m² 内可以挖出 140 块蝗卵。群居型蝗群可以进行长距离的扩散和迁飞, 造成远大于散居型蝗群的危害(陈永林, 2000)。1997—1999 年间, 意大利蝗在哈萨克斯坦暴发成灾, 面积达 22 万公顷, 直接经济损失达 1 500 万美元(Latchininsky, 2001); 1999 年秋, 意大利蝗从哈萨克斯坦、俄罗斯迁入我国新疆阿勒泰、塔城、博尔塔拉地区并产卵, 造成了严重危害; 2007 年意大利蝗在新疆危害面积高达 196.2 万 hm²(陈永林, 2000)。

用形态测量方法研究蝗虫的型变现象, 是 Uvarov(1921) 开始的。20 世纪 50 年代, Dirsh(1953) 和 Symmons(1969) 用 E/F(ratio between elytron length and posterior femur length, 前翅长度与后足股节长度比值)、F/C(ratio between posterior femur length and maximum width of head, 后足股节长度与头宽比值) 比值作为非洲飞蝗两型形态差异的定量测定, 指出两型蝗虫的 E/F、F/C 比值的

频率分布范围和高峰不同, 这不仅从形态比值上探讨了不同型态非洲飞蝗的形态差异, 也为以后蝗虫的两型形态学研究提供了思路 and 依据。之后国外对沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* (Forsk)、非洲飞蝗 *Locusta migratoria migratorioides* (L.)、亚洲飞蝗 *Locusta migratoria migratoria* (L.) 的形态研究也进行了一些工作, 但研究重点集中在影响蝗虫型变的因素、型变机理以及遗传性因素对不同型态蝗虫体色和行为的影响等方面(Gillett, 1988; Islam *et al.*, 1994; Hagele *et al.*, 2000)。国内的黄亮文对群居型、散居型东亚飞蝗的形态进行了测量和比较, 指出除了通常采用的体色及前胸背板以外, 还可以采用 E/F、F/C、M/C 等形态比值来作为两型的区分依据。郭志永等(2004) 进一步研究了东亚飞蝗的行为和形态型变的判定指标, 同样把 E/F、F/C 比值定为东亚飞蝗形态型变的判定指标。型变与聚集行为、群集迁飞相关联(Injeyan and Tobe, 1981; Cheke and Holt, 1993), 因此在研究蝗虫发生规律时, 首先要判定蝗虫的型态和比例, 而形态型变指标能为蝗虫的型态鉴别提供依据, 可以在蝗虫由密度较低向密度较高、由散居型向群居型转变的过程中起到警示作用。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本研究所采用的试验样本采集于新疆阿勒泰地区。采集时间为 2009 年 7 月和 2010 年 7 月。观察样本的信息见表 1。

表 1 意大利蝗成虫标本采集信息
Table 1 Information of collection of specimens

型态 Phase	采集地点 Sampling site	北纬 North latitude	东经 East longitude	海拔高度 Height above sea level(m)	采集年份 Year	♀ / ♂ sex	代码 Code	样本数 Sample capacity (头)
群居型 Gregarious phase	中哈边境 45 号界碑	47°46'49.34"	85°35'50.60"	537	2009	♀	09GF	93
						♂	09GM	110
					2010	♀	10GF	100
						♂	10GM	101
散居型 Solitarious phase	哈巴河 阿什勒	48°10'46.2"	86°35'20.6"	812	2009	♀	09SF	89
						♂	09SM	96
					2010	♀	10SF	100
						♂	10SM	100

1.2 方法

1.2.1 测量指标及比值 根据第四届国际蝗虫学会议(1936)所规定的测量标准,以游标卡尺(精确度:0.01 mm)测量了789头意大利蝗成虫的干制标本。参数包括体长(length, L)、前翅长度(elytron length, E)、头高(height of head, HC)、头宽(maximum width of head, C)、前胸背板长度(pronotum length, P)、前胸背板高度(pronotum height, H)、前胸背板宽度(pronotum width, M)、后足股节长度(posterior femur length, F)、后足股节宽度(femur width, WF)、后腿胫节长度(tibia length, T)、前翅长度与后足股节长度比值(ratio between elytron length and femur length, E/F)、后足股节长度与头宽比值(ratio between femur length and maximum width of head, F/C)、前胸背板长度与头宽的比值(ratio between pronotum length and maximum width of head, P/C)、前胸背板高度与头宽的比值(ratio between pronotum height and maximum width of head, H/C)和前胸背板宽度与头宽的比值(ratio between pronotum width and maximum width of head, M/C)。

1.2.2 数据统计 用数值分类学的方法对意大利蝗种群进行归纳分析(袁锋等,2006)。用方差分析(analysis of variance, ANOVA)对2种生态型意大利蝗的形态参数进行分析比较。将这10个形态指标和5个形态指标比值以型态、雌雄、年份分组共15个参数(变量)进行聚类分析(Hierarchical Cluster Analysis, HCA)和主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)。以上分析均通过SAS分析软件进行(惠大丰和姜长鉴,1996)。

2 结果与分析

2.1 意大利蝗种群形态指标

对意大利蝗种群的10个形态指标进行方差分析,结果表明,所测量的10个形态指标除后足股节宽度在不同种群中表现出显著性差异($P < 0.05$),其它形态指标:体长、前翅长度、头高、头宽、前胸背板长度、前胸背板高度、前胸背板宽度、后足股节长度、后腿胫节长度都表现极显著性差异($P < 0.01$) (表2),并且测量值的大小在种群中可以一致表现为:群居型雌性个体 > 散居型雌性个体 > 群居型雄性个体 > 散居型雄性个体。

2.2 意大利蝗种群形态指标比值

在探索判别两型意大利蝗形态型变的指标中,选择E/F、F/C、P/C、M/C、H/C比值作为研究目标。形态指标比值结果显示(表3):E/F比值区分效果显著,群居型意大利蝗成虫的E/F比值在1.42~1.94之间,散居型意大利蝗成虫的E/F比值在0.90~1.39之间,群居型E/F比值显著大于散居型($P < 0.05$),可以推断E/F比值可以作为意大利蝗成虫形态型变的判定指标。在其它4个形态指标比值中,M/C和P/C比值在雌、雄虫之间都存在着显著性差异($P < 0.05$),雌虫的M/C和P/C比值显著大于雄虫,而在不同型态中没有显著性差异。F/C、H/C比值在群居型和散居型意大利蝗及雌、雄意大利蝗中的区分效果都不明显,并且存在比较大的交叉数集,不再对其进行更进一步的讨论与分析。

2.3 群居型和散居型意大利蝗数量性状聚类分析

按型态、年份、性别将意大利蝗种群形成8个操作单元(或分类单元,operational taxonomic units,简称OTU):09GF、10GF、09GM、10GM、09SF、10SF、09SM、10SM;同时选择对构建意大利蝗形态特征有重要作用的8个形态参数:L、E、HC、P、F、T、E/F、F/C,进行聚类分析。结果显示(图1):此8个操作单元可分成4组。第I组由群居型雄性意大利蝗(09GM、10GM)构成;第II组由群居型雌性意大利蝗(09GF、10GF)组成;第III组由散居型雄性意大利蝗(09SM、10SM)形成;第IV组是由散居型雌性意大利蝗(09SF、10SF)形成。聚类分析的结果说明:在不同年份意大利蝗种群的形态特征保持着一定的稳定性,这为型态鉴别奠定了基础,同时也进一步确认了意大利蝗的形态特征在不同型态和性别间确实都存在着显著性差异($P < 0.05$),并且意大利蝗雄虫之间的差异性要大于雌虫。

2.4 群居型和散居型意大利蝗数量性状主成分分析

选择与聚类分析中同样的8个数量性状为运算参数以雌雄、型态和年份分组进行运算。通过主成分分析,共获得8个主成分。6个形态指标及2个形态指标比值对前3个主成分的特征向量及3个主成分的方差贡献率见表4。主成分分析结果表明:前3个主成分占总信息量的99.48%,第1个主成分

表 2 意大利蝗成虫形态参数
Table 2 Morphometrics of *Calliptamus italicus* (2010)

形态指标 Morphometrc Measurements	操作单元 Operational taxonomic units(OTU)			
	群居型雌虫 Gregarious type females	群居型雄虫 Gregarious type males	散居型雌虫 Solitarious type females	散居型雄虫 Solitarious type males
体长(mm) L	25. 60 ± 0. 19aA	19. 73 ± 0. 11cC	24. 58 ± 0. 21bB	17. 91 ± 0. 14dD
前翅长度(mm) E	24. 40 ± 0. 21aA	18. 00 ± 0. 15cC	19. 29 ± 0. 23bB	12. 47 ± 0. 20dD
头高(mm) HC	7. 05 ± 0. 11aA	5. 34 ± 0. 10cC	6. 77 ± 0. 07bB	4. 96 ± 0. 06dD
头宽(mm) C	4. 55 ± 0. 05aA	3. 69 ± 0. 04cC	4. 45 ± 0. 07bB	3. 43 ± 0. 05dD
前胸背板长度(mm) P	5. 83 ± 0. 07aA	4. 18 ± 0. 04cC	5. 67 ± 0. 08bB	3. 87 ± 0. 06dD
前胸背板高度(mm) H	6. 21 ± 0. 07aA	4. 49 ± 0. 05cC	5. 91 ± 0. 08bB	4. 22 ± 0. 06dD
前胸背板最窄处宽度(mm) M	4. 74 ± 0. 06aA	3. 48 ± 0. 05cC	4. 58 ± 0. 07bB	3. 28 ± 0. 05dD
后足股节长度(mm) F	15. 53 ± 0. 13aA	11. 71 ± 0. 12cC	14. 62 ± . 012bB	9. 74 ± 0. 13dD
后足股节宽度(mm) WF	4. 56 ± 0. 05aA	3. 46 ± 0. 01cB	4. 29 ± 0. 06bA	3. 20 ± 0. 03dB
后足胫节长度(mm) T	13. 60 ± 0. 11aA	9. 97 ± 0. 13cC	12. 01 ± 0. 14bB	8. 46 ± 0. 14dD

注: 表中数据为平均值 ± 标准误; 同一行中不同小写字母表示在 0. 05 水平上差异显著, 不同大写字母表示在 0. 01 水平上差异显著。下表同。
Data are mean ± SE; and followed by different capital letters in the same row indicate extremely significant difference at 0. 01 level; followed by different little letters in the same row indicate significant difference at 0. 05 level. The same below.

表 3 意大利蝗成虫形态参数比值
Table 3 Morphometrics ratio of *Calliptamus italicus*

比值 Ratio	操作单元 Operational taxonomic units(OTU)			
	群居型雌虫 Gregarious type females	群居型雄虫 Gregarious type males	散居型雌虫 Solitarious type females	散居型雄虫 Solitarious type males
前翅长度/后足股节长度 E/F	1. 58 ± 0. 06aA	1. 58 ± 0. 06aA	1. 29 ± 0. 04bB	1. 27 ± 0. 05bB
后足股节长度/头宽 F/C	3. 53 ± 0. 11aA	3. 26 ± 0. 06bB	3. 30 ± 0. 08bB	3. 01 ± 0. 08Cc
前胸背板长度/头宽 P/C	1. 28 ± 0. 06aA	1. 14 ± 0. 06bB	1. 28 ± 0. 05aA	1. 13 ± 0. 05bB
前胸背板高度/头宽 H/C	1. 37 ± 0. 06aA	1. 23 ± 0. 06dC	1. 34 ± 0. 04bB	1. 24 ± 0. 04Cc
前胸背板最窄处头宽 M/C	1. 04 ± 0. 03aA	0. 95 ± 0. 04dB	1. 03 ± 0. 04bA	0. 96 ± 0. 04cB

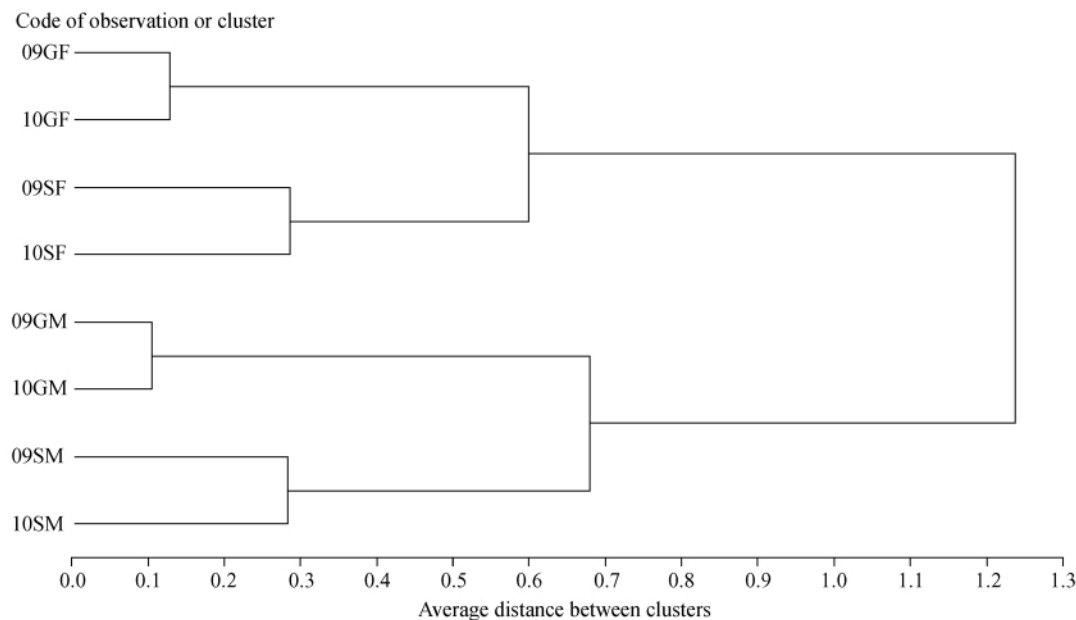


图 1 系统聚类分析树系图

Fig. 1 Tree diagram of Hierarchical Cluster Analysis

$Prin1 = 0.37L + 0.37E + 0.38HC + 0.37P + 0.38F + 0.39Ti + 0.17E/F + 0.35F/C$,

特征值为 6.6371, 说明了总变异的 82.96%, 反映了体长(L)、前翅长度(E)、头高(HC)、前胸背板长度(P)、后足股节长度(F)、后腿胫节长度(Ti)、E/F(ratio between eleytron length and femur length) 比值在形态构建上的综合作用。并且以上各个指标的系数相接近, 因此是形态指标及其比值的加权平均, 表达出群居型、散居型意大利蝗雌、雄虫的形态变异程度。第 2 个主成分

$Prin2 = -0.20L + 0.23E - 0.23HC - 0.27P - 0.10F - 0.02Ti + 0.85E/F + 0.22F/C$,

特征值为 1.1090, 能说明总变异的 13.86%,

在前翅长度(E)、E/F(ratio between eleytron length and femur length)、F/C(ratio between femur length and maximum width of head) 上有正系数。在体长(L)、头高(HC)、前胸背板长度(P)、后足股节长度(F)、后腿胫节长度(Ti) 有负系数, 其中 E/F 比值系数最大, 第二主成分反应 E/F 比值的作用重要。第 3 个主成分

$Prin3 = 0.34L + 0.26E + 0.08HC - 0.02P + 0.19F - 0.20Ti + 0.25E/F - 0.82F/C$,

特征值为 0.2121, 能说明总变异的 12.87%, 其中体长(L) 和前翅长度(E) 具有较高的系数, 反应了体长和前翅长度对构建形态特征的重要作用。

表 4 群居型、散居型意大利蝗数量性状主成分参数

Table 4 Principal componoent parameter of the morphometrics

主成分 Principal component	特征值 Eigenvalue	方差贡献率 Variance contribution	累积方差贡献率 Cumulative variance contribution
Prin1	6.6371	0.8296	0.8296
Prin2	1.1090	0.1386	0.9683
Prin3	0.2121	0.0265	0.9948
Prin4	0.0219	0.0027	0.9975
Prin5	0.0158	0.0020	0.9995
Prin6	0.0026	0.0003	0.9998
Prin7	0.0015	0.0002	1.0000
Prin8	0.0000	0.0000	1.0000

表 5 群居型、散居型意大利蝗数量性状主成分得分

Table 5 Principal component score of morphometrics

年份 Year	生态型 Ecotype	♀ / ♂	代码 Code	主成分得分		
				Prin1	Prin2	Prin3
2009 年	G	♀	09GF	3.3274	0.3722	-0.0896
		♂	09GM	-0.7856	1.3103	-0.2932
	S	♀	09SF	1.9401	-1.2226	-0.3118
		♂	09SM	-2.4046	-0.5022	-0.8213
2010 年	G	♀	10GF	2.6769	0.6132	0.2646
		♂	10GM	-1.3242	1.2764	0.2829
	S	♀	10SF	0.5679	-1.3977	0.4896
		♂	10SM	-3.9979	-0.4496	0.4787

通过对群居型和散居型意大利蝗(2009 年, 2010 年)数量性状及其参数平均值运算得到了前 3 个主成分得分(表 5)。由于第一主成分和第二主成分的累积贡献率已经达到 96.83%, 第三主成

分的贡献率仅为 2.65%, 因此以主成分 1 和主成分 2 做 2 位排序图(图 2), 从图中可以看出不同形态、不同年份、不同性别意大利蝗成虫形态之间的相互关系。

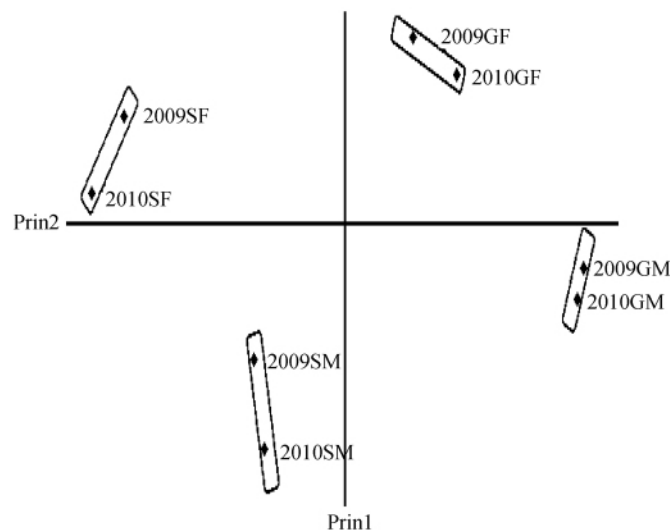


图 2 主成分分析(PCA)二位排序图

Fig. 2 The sequence picture of principal component analysis

从图 2 可以看出,意大利蝗样本按照型态和雌雄可分为 4 个类别:群居型雌性意大利蝗、群居型雄性意大利蝗、散居型雌性意大利蝗、散居型雄性意大利蝗。主成分分析与聚类分析的结果一致,共同说明了不同型态意大利蝗以及意大利蝗雌、雄虫之间的形态差异。同时,主成分分析的结果也进一步确定了 E/F 比值在意大利蝗型态区分上的重要作用。

3 讨论

两型现象在飞蝗中普遍存在,当蝗虫聚集到一定密度时,蝗虫的体色、形态、生物学习性就会发生一系列的变化(Bouaichi *et al.*, 1996),由散居型转变为群居型。影响型变的因素很多,如龄期、虫口密度、内分泌、化学信息素等都是影响型变的重要因子(McCaffery *et al.*, 1998; Pener and

Yerushalmi, 1998; Hassanali and Bashir, 1999; Tawfik and Sehna, 2003)。群居型蝗虫可以进行长距离的迁飞,造成的危害比散居型蝗虫大的多(赵春晓和崔为征, 2006)。1999 和 2000 年哈萨克斯坦的意大利蝗多次迁入我国新疆地区,对我国农牧生产造成了严重损失(黄辉和朱恩林, 2001)。群居型意大利蝗体色较散居型的深,前翅有 2 条明显的白色长条纹,并且前胸背板上有大量的黑色斑点,而散居型的意大利蝗没有明显的白色条纹和黑色斑点。虽然蝗虫体色、前胸背板的差异可以帮助区分不同生态型的蝗虫(黄文亮, 1965),但是受到标本的严重制约,为进一步精确区分群居型和散居型意大利蝗,作者在数量性状水平上探索了两型意大利蝗的数量性状关系。

蝗虫的形态特征与其习性及逃避天敌等紧密相关。本研究中方差分析与聚类分析的结果共同表明:同性别的群居型意大利蝗的各个形态参数要比散居型的大。主成分分析表明,差异最为显著的是与运动有关的 3 个特征:前翅长度、后足股节长度和后足胫节长度。首先,蝗虫的前翅、后足股节和后足胫节分别与蝗虫的飞翔、跳跃有关,群居型意大利蝗的这 3 个形态指标明显大于散居型,这对群居型意大利蝗的飞行、跳跃有着重要作用。其次,体长与蝗虫的能量供给和储存有关,群居型意大利蝗的体长也大于散居型,可以为其长距离迁飞中提供更多的物质和能量。另外,前胸背板长、宽、高与飞行肌的发育程度相关联,群居型意大利蝗与散居型相比,这 3 个形态指标也较大,群居型意大利蝗有着更为发达的飞行肌。最后,头宽、头高与蝗虫的飞行阻力有关,这两个指标在两型意大利蝗之间虽有差异,但差异性没有上述的运动器官显著。蝗虫的运动能力并非由一种运动器官来决定,而是由运动器官和其它器官配合形成一个完整的运动体系来决定的。这种综合的运动体系(形态指标比值)通过数据处理后,更能说明两种型态之间的差异程度(颜忠诚和陈永林, 1998)。

在探索区分群居型和散居型意大利蝗成虫的指标中,参考了东亚飞蝗及沙漠蝗的形态型变判别指标,选择了受密度影响较大的 5 个形态指标比值 E/F 、 F/C 、 P/C 、 H/C 、 M/C 进行运算(Yerushalmi *et al.*, 2001),其中 E/F 比值在两型区分上效果显著,可以推断两型意大利蝗 E/F 比

值的临界点为 1.40, E/F 比值可以作为区分群居型和散居型意大利蝗的形态指标。主成分分析也进一步肯定了 E/F 比值在意大利蝗型态区分上的重要作用。这与 Deng 等(1996)对沙漠蝗、郭志永等(2004)对东亚飞蝗的研究结果基本一致。在意大利蝗的其它 4 个形态指标比值研究中,对两型意大利蝗的区分效果不明显,并且在群居型和散居型之间存在较大的数据交叉现象,不宜作为意大利蝗形态型变的判定指标。

意大利蝗是新疆草原的主要危害害虫,并且两种型态往往在蝗虫多发区同时存在。形态型变判定指标的确定可以使工作人员在意大利蝗的野外调查中,根据对标本的测量分析,结合调查的种群密度,确定群居型意大利蝗的型态及比例,做好意大利蝗的提前防治工作,预防群居型意大利蝗大规模迁飞而造成不可估计的损失。

致谢:在标本的采集过程中,得到新疆自治区畜牧厅倪亦非、新疆阿勒泰市畜牧局徐光清、新疆阿勒泰哈巴河县畜牧局治蝗办吴乐年这三级领导的大力支持和帮助,在此一并表示感谢!

参考文献(References)

- Bouaiaichi A, Simpson SJ, Roessingh P, 1996. The influence of environmental microstructure on the behavioral phase state and distribution of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Physiol. Entomol.*, 21(4): 247—256.
- 陈永林, 2000. 蝗虫再猖獗的控制与生态学治理. 中国科学院院刊, (5): 341—345.
- Cheke RA, Holt J, 1993. Complex dynamics of desert locust plagues. *Ecol. Entomol.*, 18(2): 109—115.
- Deng LA, Torto B, Hassanali A, 1996. Effects of shifting to crowded or solitary conditions on pheromone release and morphometrics of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acridae). *J. Insect Physiol.*, 42(8): 771—776.
- Dirsh VM, 1953. Morphometrical studies on phase of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Anti-Locust Bull.*, 16: 1—34.
- Gillett DS, 1988. Solitization in the desert locust, *Schistocerca gregaria* (F.) (Orthoptera: Acrididae). *Bull. Ent. Res.*, 78: 623—631.
- 郭志永, 石旺鹏, 张龙, 王贵龙, 2004. 东亚飞蝗行为和形态型变的判定指标. 应用生态学报, 15(5): 859—

- 862.
- Hagele BF, Oag V, Bouaichi A, 2000. The role of female accessory glands in maternal inheritance of phase in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 46 (3): 275—280.
- Hassanali A, Bashir MO, 1999. Insights for the management of different locust species from new findings on the chemical ecology of the desert locust. *Insect Sci. Appl.*, 9 (4): 369—376.
- 黄辉, 朱恩林, 2001. 哈萨克斯坦蝗灾严重发生. *世界农业*, (6): 46—47.
- 黄文亮, 1965. 东亚飞蝗二型的形态测量比较. *昆虫知识*, 11(4): 230—234.
- 惠大丰, 姜长鉴, 1996. 统计分析系统 SAS 软件实用教程. 北京: 北京航空航天大学出版社. 1—180.
- Injeyan HS, Tobe SS, 1981. Phase polymorphism in *Schistocerca gregaria*: Reproductive parameters. *J. Insect Physiol.*, 27 (2): 635—649.
- Islam SM, Roessingh P, Simmpson SJ, 1994. Parental effects on the behaviour and colouration of nymphs of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 40: 173—181.
- Latchininsky A, 2001. Problems and progress emerge from the acridid outbreak in Kazakhstan. *Advances in Applied Acridology*, 2001 Association for Applied Acridology International. 15—16.
- 李鸿昌, 夏凯龄, 2006. *中国动物志*. 北京: 科学出版社. 576—578.
- McCaffery AR, Simpson ST, Saiful IM, 1998. A gregarising factor present in the egg pod foam of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Exp. Biol.*, 201: 347—363.
- Pener MP, Yerushalmi Y, 1998. The physiology of locust phase polymorphism: an update. *J. Insect Physiol.*, 44(5/6): 365—377.
- Symmons PM, 1969. A morphometric measure of phase in the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Bull. Entomol. Res.*, 58 (4): 803—809.
- Tawfik AI, Sehna FA, 2003. A role for ecdysteroids in the phase polymorphism of the desert locust. *Physiol. Entomol.*, 28(1): 19—24.
- Uvarov BP, 1921. A revision of the genus *Locusta*, L. (= *pachytylus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bull. Entomol. Res.*, 12(2): 135—163.
- 薛智平, 张全, 亚森·沙力, 王广君, 2010. 意大利蝗成虫取食特性及损失估计研究. *植物保护*, 36(1): 95—98.
- 颜忠诚, 陈永林, 1998. 草原蝗虫形态特征与扩散能力之间关系的探讨. *生态学报*, 18(2): 171—175.
- Yerushalmi Y, Tauber E, Pener MP, 2001. Phase polymorphism in *Locusta migratoria*: the relative effects of geographical strains and albinism on morphometrics. *Physiol. Entomol.*, 26 (2): 95—105.
- 袁锋, 张雅林, 冯纪年, 花保祯, 2006. *昆虫分类学*. 北京: 中国农业出版社. 13—25.
- 张泉, 乔璋, 熊玲, 巴哈提亚尔·达吾提, 赵勇, 党惠财, 1955. 意大利蝗成虫生物学特性研究. *新疆农业科学*, (6): 256—258.
- 赵春晓, 崔为征, 2006. 飞蝗的型变及其调控机理. *中国植保导刊*, 26(9): 11—13.