

WILHELM-PIECK-Universität Rostock  
Sektion Biologie, Phyto-Entomologie  
Rostock (DDR)

FRITZ PAUL MÜLLER und INGRID JENNERJAHN

## Holozyklie und Anholozyklie bei der Schwarzen Bohnen- oder Rübenblattlaus *Aphis fabae* SCOP. im Vergleich mit anderen Aphididae

### 1. Problemstellung

*Aphis fabae fabae* SCOPOLI, 1763, gehört in Mitteleuropa zu den häufigsten und wichtigsten Schadinsekten. Sie vollführt im Territorium der DDR den Holozyklus mit dem Auftreten von oviparen ♀♀ und ♂♂ im Herbst und im Zuge eines Wirtswechsels mit Überwinterung im Eistadium an *Evonymus europaea*, in Westeuropa gelegentlich auch am Schneeball *Viburnum opulus* als Primärwirt. Die Zahl der Sommerwirte ist beträchtlich, und manche von ihnen werden außer von *A. fabae* sensu stricto auch von einer oder zwei weiteren Subspecies des *A. fabae*-Komplexes befallen. Schwarze Blattläuse an *Vicia faba*, *Chenopodium album*, Beta-Rüben und *Dahlia* sind ausschließlich *A. fabae* s. str. Solche kommen auch in den Tropen und Subtropen vor, z. B. in Burundi nach REMAUDIERE (1985) und in Südafrika nach MILLAR & DÜRR (1985).

Die Aphiden des *A. fabae*-Komplexes leben in den Tropen und Subtropen nur in parthenogenetischer, d. h. anholozyklischer Generationenfolge. Die Anholozyklie in den Tropen von solchen Aphiden, die auch in gemäßigten und kalten Zonen vorkommen und dort den Holozyklus durchführen, kann eine der drei folgenden Ursachen haben:

1. Anholozyklie ist ein genetisch bedingtes Merkmal und aus dem Holozyklus durch Selektionsprozesse hervorgegangen, wie es MORDVILKO (1935) für *Myzus persicae* überzeugend dargelegt hat.

2. Die anholozyklische Generationenfolge in den Tropen ist nur ein Phänomen als Folge der höheren Temperatur und der gleichbleibenden Photoperiode, wobei das Auftreten von Sexuales unterbleibt.

3. Anholozyklie soll nach Meinung mancher Autoren, z. B. BONNEMAISON (1951) und HILLE RIS LAMBERS (1966) als „extranuclear effect“ entstehen, nachdem Klone unter dem Einfluß von konstanter Temperatur von 20 °C oder wenig darüber und verlängerter Photoperiode nach 1 bis 4 Jahren die Potenz zur Ausbildung von oviparen ♀♀ und ♂♂ verlieren.

Die Konzeption unter 3 geht hauptsächlich zurück auf BONNEMAISONS Versuche mit *Myzus persicae* und *Brevicoryne brassicae*. BLACKMAN (1979) meldet Zweifel an, denn die Ergebnisse von Dauerversuchen, die zu Konzeption 3 geführt haben, könnten durch Kontamination verfälscht sein, denn bei Zuchthaltung über lange Zeiträume,

auch im Labor, ist es schwierig, die Zuwanderung fremder Aphiden mit absoluter Sicherheit zu verhindern. Wir können diese Vorbehalte auf Grund langjähriger Erfahrungen mit Blattlauszuchten bestätigen.

Die Gültigkeit dieser Konzeption ließe sich nachweisen, wenn man, entsprechend einem Vorschlag BLACKMANS, Aphiden aus den Tropen in Gebiete mit kaltem Winter überführt, dort unter Freilandbedingungen in Zucht hält und beobachtet, ob sie Sexualmorphen hervorbringen oder dafür keine Potenz besitzen. Wir haben solche Versuche in Rostock mit *Acyrtosiphon gossypii* MORDV. und *Lipaphis erysimi pseudo-brassicae* (DAVIS), beide aus dem Sudan, durchgeführt und dabei völliges Fehlen von Sexuales-Entstehung festgestellt. Der entsprechende Versuch mit *Aphis fabae* konnte nicht in die Wege geleitet werden, weil diese Aphide in den vom Erstautor bereisten trocken-heißen Gebieten im Sudan nicht zu finden war. Solche Versuche sind auch nicht von anderen Autoren ausgeführt worden, obwohl man *A. fabae* in den klimatisch günstigeren Territorien von Tansania und Kenia hätte sammeln können.

Wir beschlossen die Konzeption Nr. 3 zu prüfen, also einen Klon von *A. fabae* über einen sehr langen Zeitraum zwangsweise parthenogenetisch zu halten.

## 2. Material und Methode

Wir benutzten den Stamm von *Aphis fabae* s. str., der von H. J. MÜLLER im Frühjahr 1948 mit einer Fundatrix begründet worden war, die von *Evonymus europaea* in Quedlinburg (Bezirk Halle) entnommen wurde; bei diesem Stamm handelt es sich also um einen Klon. Die kontinuierliche Zuchthaltung (Simultanzüchtung) bei 20 °C und verlängerter Photoperiode mit permanenter Parthenogenese erfolgte im Labor (H. J. MÜLLER & HENNIG 1965). Wir erhielten das Ausgangsmaterial für die Weiterzucht in Rostock von Herrn Prof. Dr. H. J. MÜLLER am 24. Februar 1978, es bestand aus 9 erwachsenen Apteren, 2 Geflügelten und mehreren Junglarven. Die Adulten repräsentierten die 1291. Generation seit dem Start dieser Zucht.

Die von H. J. MÜLLER erhaltenen Aphiden wurden im geheizten Gewächshaus auf eine im dichtschließenden Käfig stehende *Vicia faba*-Pflanze überführt. Die Weiterführung der Zucht besorgte INGRID JENNERJAHN im Gewächshaus bei 20 °C und Zusatzbeleuchtung mittels einer 200 Watt-Birne, die in 60 ... 80 cm Entfernung aufgestellt war. Diese Zusatzbeleuchtung war eingeschaltet von der Dämmerung bis zum hellen Vormittag, in den Wintermonaten von 16 Uhr bis 8 Uhr. Die Kultur stand bis zum 30. April in jedem Jahr mit Zusatzbeleuchtung im Gewächshaus, danach im Freiland-Insektarium und wurde in jedem Jahr am 20. August wieder in das Gewächshaus mit Dauerbeleuchtung zurückgebracht. Mit dem Herbst 1980 beginnend wurde nur ein kleiner Teil der Kultur am 20. August zur parthenogenetischen Weiterzucht ins Gewächshaus überführt. Die Masse der Kultur verblieb im Freien. Die im September entstandenen Geflügelten (Gynoparae) wurden auf eine *Evonymus europaea*-Pflanze in besonderem Käfig überführt. Nachdem adulte ovipare ♀♀ entstanden waren, erhielten diese ♂♂ aus der im Freien stehenden *Vicia faba*-Zucht. Es wurde auf die Eiablage und auf das Schlüpfen normal fertiler Fundatrizen geachtet.

Außer dem Klon von *A. fabae* s. str. von H. J. MÜLLER wurden, von I. JENNERJAHN betreut, noch ein weiterer Stamm von *A. fabae* s. str. (seit 1972) sowie 5 weitere Herkünfte in Zucht gehalten, aber dauernd im Freien und mit Ei-Überwinterung auf *Evonymus europaea* (F. P. MÜLLER & HANNA STEINER 1986): 2 von *A. fabae cirsiacanthoidis* SCOP. (seit 1975 und 1979), 1 von *A. f. solanella* THEOB. (seit 1976) und 2 von *A. f. evonymi* F. (seit 1972).

### 3. Ergebnisse

Der *A. fabae*-Klon von H. J. MÜLLER hat im Freiland in jedem Jahr vollständig holozyklischen Abschluß zustandegebracht, ohne daß Virginopare nach Entstehen der Gynoparen und ♂♂ übrig blieben. Das gleiche ereignete sich auch im Herbst 1986, und im Frühjahr 1987 entwickelten sich an *Evonymus europaea* 7 fertile Fundatrizen. Die ununterbrochene Parthenogenese über die lange Periode von 38 Jahren hat die Ausbildung der Sexual-Morphen weder eingeschränkt noch unterdrückt. Sie hatte keine physiologische Umstimmung irgendwelcher Art zur Veränderung des Establishments der Sexualmorphgen-Genese bewirkt. Gleichsinnige Ergebnisse erbrachten Experimente mit anderen Aphiden (F. P. MÜLLER 1971).

Auch die übrigen untersuchten Stämme des *A. fabae*-Komplexes haben in jedem Jahr im Freiland den Jahreszyklus mit der Entstehung von 100 % Sexuales abgeschlossen. Es wurde niemals Übrigbleiben einzelner Virgines festgestellt, und *A. fabae* insgesamt gehört deshalb zu den heterözischen Aphiden mit obligatorischem Holozyklus im Sinne von BLACKMAN (1974, p. 604).

### 4. Auswertung

Verschiedenheiten in der Generationenfolge, welche die Überwinterungsweise mit Holozyklie und Anholozyklie betreffen, haben in ökologischer, ökonomischer und genetischer Hinsicht beträchtliche Bedeutung. REMAUDIERE (1985) nennt aus dem tropischen Afrika südlich der Sahara 219 Blattlausarten, die dort wie allgemein in den Tropen anholozyklisch sind. Aber 46 von diesen 219 Aphiden gehören auch zur Fauna von Mitteleuropa und vollführen dort den Holozyklus, dazu gehört auch *Aphis fabae* sensu latiore.

Angaben über Holozyklie und Anholozyklie, insbesondere mit geographischem Bezug existieren in größerem Maße über *Myzus persicae*. Diese Aphide umfaßt unterschiedliche Genotypen, die bei Temperaturen unter 18 °C und Photoperiode unter 10 h ovipare ♀♀ und ♂♂ ausbilden (holozyklisch) und solche, die überhaupt keine Sexuales hervorzubringen vermögen (anholozyklisch), und andere, bei denen unabhängig von Temperatur und Photoperiode nur Virginopare und ♂♂ entstehen (androzyklisch). BLACKMAN (1974) gliedert das weltweite Verbreitungsgebiet von *M. persicae* in 6 Zonen in bezug auf die Form der Überwinterung dieser Aphide.

*M. persicae* vollführt demnach in der warm-temperierten Zone noch den Holozyklus, so auch in Südafrika. Aber *A. fabae* lebt in Südafrika anscheinend nur anholozyklisch. An Hand des Wirtspflanzenverzeichnisses (MILLAR & DÜRR 1985) läßt es sich nachweisen, daß in Südafrika sowohl *A. fabae* s. str. wie *A. fabae solanella* vorkommt, aber für *A. f. cirsiacanthoidis* ist keine sichere Aussage möglich, weil diese Subspecies mit *A. fabae* s. str. gemeinsame Wirte hat. Die Entstehung anholozyklischer *A. fabae*-Rassen wurde in Südafrika gefördert durch das Fehlen des hauptsächlichlichen Primärwirtes, denn die geographische Verbreitung von *Evonymus europaea* erstreckt sich nur von Europa bis Japan. Daß aber der Holozyklus unter den klimatischen Bedingungen der warm-temperierten Zone auch bei anderen Aphididae außer *M. persicae* möglich sein kann, zeigt das Vorkommen der oviparen ♀♀ von *Sitobion* spp. in Südafrika (F. P. MÜLLER & SCHÖLL 1958). Auch im Mittelmeergebiet lebt *A. fabae* s. l. anholozyklisch, denn BODENHEIMER & SWIRSKI (1957) sammelten diese Aphiden von Sekundärwirten in den Monaten von November bis März, und in ihrem umfangreichen Abschnitt „Production of the Sexuales“ ist *A. fabae* nicht mit eingeschlossen.

Jedoch anholozyklische Überwinterung oder anholozyklische Rassen von *A. fabae* gibt es in Mitteleuropa nach bisherigen Feststellungen nicht. Wir haben Aphiden

dieses Formenkreises über Winter niemals in Gewächshäusern angetroffen. Auch im maritimen Westeuropa gibt es keinen Hinweis für anholozyklische Überwinterung von Aphiden des *A. fabae*-Komplexes. TAYLOR et al. (1981) nennen 9 auf den Britischen Inseln mit Schädwirkung und sowohl holozyklisch wie anholozyklisch in Erscheinung tretende Aphididae, weisen aber gleichzeitig darauf hin, daß dort *A. fabae* nur holozyklisch ist. *A. fabae* ist auch an der französischen Kanalküste „holocyclique toutefoits“ (REMAUDIÈRE et al. 1980).

Unter den klimatischen Bedingungen Mitteleuropas sind folgende Typen der Generationenfolge der Aphididae sensu BÖRNER 1952 und SZELEGIEWICZ 1978 erkennbar:

1. Holozyklus vollständig und ohne Zurückbleiben von Virgines;
2. Holozyklus vollständig, aber daneben anholozyklische Rassen oder Subspecies;
3. Holozyklus in der Regel vollständig, aber Zurückbleiben von Virgines
  - a) mit parthenogenetischer Freiland-Überwinterung = Parazyklus nach LAMPEL (1968),
  - b) keine parthenogenetische Freiland-Überwinterung;
4. Anholozyklisch mit gelegentlichem Vorkommen von Sexuales;
5. Anholozyklisch bei völligem Fehlen von Sexuales.

Zu 1: Hierzu gehören die Aphiden *Aphis fabae* s. l. und *Myzus cerasi* s. l. sowie *Rhopalomyzus (Judenkoa) loniceræ* (SIEBOLD), *Ovatus insitus* (WALK.), *Hyalopterus pruni* (GEOFFROY) und viele andere.

Zu 2: Das typische Beispiel ist die Grüne Pfirsichblattlaus *Myzus persicae*: neben holozyklischen gibt es anholozyklische und androzyklische Formen, die in Gewächshäusern über Winter oft schädlich auftreten, deren Freiland-Überwinterung im Gebiet der DDR noch nicht nachweisbar war, aber im Rheinland vorkommt. Weitere Fälle: *Cavariella aegopodii* (SCOP.) mit *Salix* spp. und *Rhopalosiphum nymphæae* (L.) mit *Prunus* spp. als Primärwirte und jeweils einer androzyklischen Form, die man über Winter an Petersilie bzw. an Nymphaeaceae in geheizten Räumen und Gewächshäusern findet.

Zu 3a: *Ovatus crataegarius* (WALK.) hat Wirtswechsel von *Crataegus*, *Mespilus* und *Malus* zu *Mentha*-Arten. In einer Zucht auf *Mentha aquatica* im Freiland-Insektarium blieben im Herbst 1972 ungeflügelte Virginopare zurück, deren Nachkommenschaft den darauffolgenden verhältnismäßig milden Winter in parthenogenetischer Generationenfolge überdauert hat. Anholozyklische Überwinterung findet in der natürlichen Umgebung im Gebiet von Rostock an *Mentha piperita* statt und scheint als „mint aphid“ in Nordamerika die Regel zu sein (F. P. MÜLLER & DAHL 1979).

Ein Extremfall ist *Aphis sambuci* L., die im Freien anholozyklisch sowohl am Holunder wie am Sekundärwirt *Rumex obtusifolius* überwintert (F. P. MÜLLER 1987).

Zu 3b: *Aphis nasturtii* KALT. vollführt Wirtswechsel mit *Rhamnus cathartica* als Primärwirt, man findet aber Virginopare noch im Oktober in Gewächshäusern, z. B. an *Asparagus sprengeri*. CHRISTOVA & LONGINOVA (1981a) fanden *A. nasturtii* in Bulgarien während des Winters in Gewächshäusern und glaubten zunächst, daß sich eine anholozyklische Form auf natürlichem Wege entwickelt hätte, sahen aber später (1981b), daß diese Aphiden nach 2 Jahren parthenogenetischer Fortpflanzung ihre holozyklische Eigenschaft nicht verloren hatten.

Zu 4: Die Erdbeerknottenhaarlaus *Pentatrachopus fragaefolii* (COCK.) überwintert trotz gelegentlichen Auftretens von ♂♂ und oviparen ♀♀ nur anholozyklisch. *Macrosiphum euphorbiae* (THOMAS) lebt in Europa nur anholozyklisch. Manche Herkünfte bilden überhaupt keine, andere nur unvollständig Sexuales, die aber nur unter besonderen Zuchtbedingungen dazu zu bringen sind, den Holozyklus zu vollenden und fertile Fundatrizen zu erzeugen (F. W. MÖLLER 1970).

*Sitobion avenae* (F.), ein wichtiger Getreideschädling, „is usually anholocyclic in Britain“ (TAYLOR et al. 1981). Ein Klon von *S. avenae* erzeugte in England bei parthenogenetischer Überwinterung ovipare ♀♀ nur von Ende September bis Mitte Oktober (WILLIAMS & WRATTEN 1987).

Die obige Zusammenstellung beschränkt sich auf die Generationenfolge unter natürlichen Freilandbedingungen. Unterdrückung der Entstehung der Sexualmorphen kann bei geeigneter Temperatur und Photoperiode erzwungen werden unter der Vor-

aussetzung, daß über Winter besiedlungsfähige Wirtspflanzen zur Verfügung sind, selbst bei solchen Arten, deren Sommerwirte über Winter einziehen, z. B. bei *Phorodon humuli* (SCHRANK). Aber jede Art hat in der natürlichen Umgebung ihre regional fixierte Generationenfolge. Die Aphiden des *A. fabae*-Komplexes haben in Mitteleuropa den vollständigen Holozyklus bei Fehlen eines Parazyklus.

### Zusammenfassung

Ein Klon von *Aphis fabae* sensu stricto, dessen Zuchthaltung mit künstlich hervorgerufener ununterbrochener Parthenogenese von H. J. MÜLLER 1948 begonnen wurde, hatte seine Eigenschaft der Holozyklie selbst im Verlauf von 38jähriger permanenter Parthenogenese nicht verloren. Alle untersuchten Herkünfte von *A. fabae fabae*, *A. f. cirsiacanthoidis* SCOP., *A. f. solanella* THEOBALD. und *A. f. evonymi* F. aus dem Gebiet der DDR vollendeten im Freiland-Insektarium den Jahreszyklus mit dem Auftreten von 100 % Sexuales ohne Zurückbleiben von Viviparen und zeigten so den obligatorischen Holozyklus. Es wird eine Übersicht gegeben über die verschiedenen Erscheinungsformen des Auftretens der Sexual-Morphen bei den Aphididae unter natürlichen Umweltbedingungen.

### Summary

Holocycly and anholocycly in the black bean aphid *Aphis fabae* SCOP. compared with other Aphididae.

A clone of *Aphis fabae* sensu stricto whose rearing by artificially induced uninterrupted parthenogenesis was started by H. J. MÜLLER in 1948, had not lost its property of holocycly even in the course of 38 years permanent parthenogenesis. All examined sources of *A. fabae fabae*, *A. f. cirsiacanthoidis* SCOP., *A. f. solanella* THEOB. and *A. f. evonymi* F. from the territory of the GDR finished the year cycle in the field insectary by producing 100 % sexuales without residual viviparae thus displaying the obligatory holocycle. A survey of the various manifestations of morph appearance in Aphididae in natural environment is given.

### Резюме

Клон *Aphis fabae* sensu stricto, разведение которого началось с постоянного партеногенеза, искусственно вызванного Мюллером Х. И. в 1948 г., даже в течение 38-летнего постоянного партеногенеза не утратил своего свойства голоциклии. Все изученные биотопы *A. fabae fabae*, *A. f. cirsiacanthoidis* SCOP., *A. f. solanella* THEOB. и *A. f. evonymi* F., найденные на территории ГДР, в инсектарии в полевых условиях завершили годичный цикл с появлением 100 % тлей-полоносок без вивипариев и, тем самым, показали обязательный голоцикл. Дается обзор о разных формах появления половых морфов среди тлей в естественных условиях.

### Literatur

- BLACKMAN, R. L.: Life-cycle variation of *Myzus persicae* (SULZ.) (Hom., Aphididae) in different parts of the world in relation to genotype and environment. — In: Bull. ent. Res. — London 63 (1974). — S. 595—607.
- Stability and variation in aphid clonal lineages. — In: Biol. J. Linn. Soc. — London 11 (1979). — S. 259—277.
- BODENHEIMER, F. S. & SWIRSKI, S.: The Apidoidea of the Middle East. — The WEIZMANN Science Press of Israel, Jerusalem 1957. — 378 S.
- BONNEMAISON, L.: Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. — In: Ann. des Epiphyties. — 2 (1951). — S. 1—380.
- BÖRNER, C.: Europae centralis Aphides. — In: Mitt. Thür. Bot. Ges. — Beiheft 3, Weimar 1952.
- CHRISTOVA, E. N. & LONGINOVA, E. D.: Anholocyclic development of *Aphis nasturtii* KALT. on *Capsicum*. — In: Comptes rendus de l'Acad. bulgare Sci. — 34 (1981 a) 4. — S. 595—596.

- (Über einige Besonderheiten der Entwicklung von *Aphis nasturtii* in Bulgarien). — In: Horticult. and Viticult. Sci. — Sofia 18 (1981 b) 7. — S. 61—66. (In Bulgarisch mit Zusammenfassung in Russ. u. Engl.).
- HILLE RIS LAMBERS, D.: Polymorphism in Aphididae. — In: Annu. Rev. Entom. — Palo Alto 11 (1966). — S. 47—78.
- LAMPEL, G.: Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels. — Jena: VEB GUSTAV FISCHER Verlag, 1968. — 264 S.
- MILLAR, I. M. & DÜRR, H. J. R.: A list and host plant index of the aphids (Homoptera: Aphididae) of South Africa. — In: Entom. Mem. Dep. Agric. Wat. Supply Repub. S. Afr. — Pretoria (1985) 62. — 38 S.
- MÖLLER, F. W.: Die erste gelungene bisexuelle Fortpflanzung mit europäischen Herkünften von *Macrosiphum euphorbiae* (THOMAS) (Homoptera: Aphididae). — In: Zool. Anz. — Leipzig 184 (1970). — S. 107—119.
- MORDVILKO, A.: Die Blattläuse mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung. — In: Ergebn. Fortschr. Zool. — Stuttgart 8 (1935). — S. 36—328.
- MÜLLER, F. P.: Vorläufige Ergebnisse nach langjähriger zwangsweiser parthenogenetischer Dauer vermehrung von Aphiden (Homoptera: Aphididae). — In: Beitr. Ent. — Berlin 21 (1971) 1/2. — S. 165—178.
- Faunistisch-ökologische Untersuchungen über Aphiden im westlichen Erzgebirge und Vogtland (Insecta, Homoptera, Aphidina). — In: Faun. Abh. Mus. Tierk. — Dresden 14 (1987) 2. — S. 105—129.
- MÜLLER, F. P. & DAHL, M. E.: Wirtswechsel, Generationenfolge und reproduktive Isolation von *Ovatus crataegarius* (WALKER, 1850) und *O. insitus* (WALKER, 1849) (Homoptera: Aphididae). — In: Deutsch. Ent. Z., N. F. — Berlin 26 (1979). — S. 241—253.
- MÜLLER, F. P. & SCHÖLL, S. E.: Some notes on the aphid fauna of South Africa. — In: J. Ent. Soc. South Africa. — 21 (1958). — S. 382—414.
- MÜLLER, F. P. & STEINER, H.: Morphologische Unterschiede und Variation der Geflügelten im Formenkreis *Aphis fabae* (Homoptera: Aphididae). — In: Beitr. Ent. — Berlin 36 (1986) 2. — S. 209—215.
- MÜLLER, H. J. & HENNIG, E.: Eine Methode zur Blattlaus-Massenzucht für öko-physiologische Untersuchungen. — In: Arch. Pflanzenschutz. — Berlin 1 (1965). — S. 41—48.
- REMAUDIÈRE, G.: Contribution à l'écologie des aphides africains. — Etude FAO Production végétale et Protection des Plantes 64. — Rome 1985. — 214 S.
- REMAUDIÈRE, G.; LATGE, J. P. & MICHEL, M. F.: Evolution des populations de pucerons du littoral de Basse-Normandie. — In: Acta Oecol./Oecol. Appl. — Paris 1 (1980) 4. — S. 341—355.
- SZELEGIEWICZ, H.: (Systematische Übersicht der Blattläuse Polens.) Zeszyty Problemowe Posterow Nauk Rolniczych. — In: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa 1978. — Zeszyt 208, 40 S. — (In Polnisch.).
- TAYLOR, L. R., WOIWOOD, I. P., TATCHELL, G. M., DUPUCH, M. J. & NICKLEN, J.: Synoptic monitoring for migrant insect pests in Great Britain and Western Europe. III. The seasonal distribution of pest aphids and the annual aphid aerofauna over Great Britain 1975—80. — Rothamsted Report for 1981, part 2. — S. 23—121.
- WILLIAMS, C. E. & WRATTEN, S. D.: The winter development, reproduction and lifespan of viviparae of *Sitobion avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae) on wheat in England. — In: Bull. ent. Res. — London 77 (1987) 1. — S. 19—34.