

研究生教学用书

教育部研究生工作办公室推荐

害虫种群的生态控制

——种群生灭过程控制研究方法

Ecological Control of Pest Population

——Research Methods for Controlling Population

Natal and Mortal Processes

庞雄飞

-2

高等教育出版社

研究生教学用书

教育部研究生工作办公室推荐

害虫种群的生态控制

——种群生灭过程控制研究方法

Ecological Control of Pest Population

—— Research Methods for Controlling Population
Natal and Mortal Processes

庞雄飞

高等教育出版社

内容提要

本书共分 13 章,主要围绕害虫生灭过程控制研究的目标,在控制理论的基础上,以现代控制论的状态分析方法为主干,改进种群生态学方法和吸收有关的研究方法,对薄弱的环节进行补充,在昆虫生命表方法中强调以作用因子组建的生命表在研究生态因子干扰作用的重要性,提出种群控制指数作为生灭过程控制作用的“算子”,改进多种群共存而相互作用的数学模型,形成比较完整的害虫生态控制研究方法体系。

本书可作为昆虫学科博士、硕士研究生的教材使用,也可供农业害虫防治和种群生态学的研究生和有关专业研究人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

害虫种群的生态控制:种群生灭过程控制研究方法/
庞雄飞. —北京:高等教育出版社,2002.7

昆虫学研究生教材

ISBN 7-04-011026-1

I. 害... II. 庞... III. 害虫-种群-控制-研究生-教材 IV. S433

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 025392

害虫种群的生态控制——种群生灭过程控制研究方法

庞雄飞

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-64054588
社 址	北京市东城区沙滩后街 55 号	免费咨询	800-810-0598
邮政编码	100009	网 址	http://www.hep.edu.cn
传 真	010-64014048		http://www.hep.com.cn

经 销 新华书店北京发行所
排 版 高等教育出版社照排中心
印 刷 北京地质印刷厂

开 本	787×960 1/16	版 次	2002 年 7 月第 1 版
印 张	13	印 次	2002 年 7 月第 1 次印刷
字 数	220 000	定 价	18.60 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

引言

害虫种群的生态控制,或利用生态学的原理和方法研究和解决害虫防治问题的思想,已有长远的发展历史。生态学作为一门科学建立以来,种群生态成为生态学的最为活跃的领域,害虫生态控制的研究正在新的科学水平上取得发展。然而,近 50 多年来,由于过分依赖于用有机合成的杀虫剂防治害虫,造成在生产上忽视生态学的基本原理,应用生态学原理和方法研究和解决害虫问题也就有所忽视,使得害虫防治理论和措施落后于种群生态学的发展。本教材针对当前存在的实际问题,提出一些看法,期望对上述问题引起讨论。

本教材以害虫生灭过程控制的研究方法为主要内容,引入系统科学方法,把研究对象种群看成是一个系统,把作用因子看成是系统的空间边界,围绕着害虫种群控制的目标讨论研究方法问题。其中包括:在人口生命表(等期年龄状态的生命表)和昆虫生命表(不等期的虫期状态生命表)的基础上,建立作用因子状态的生命表,以及分解为等期状态的生命表;提出干扰作用的分析方法和干扰作用控制指数(interference index of population control, IIPC)作为控制作用的“算子”,定量研究种群的生灭过程;组建适应于研究种群生灭过程的状态空间方程;解决多因子协同作用的研究方法问题等。我们希望在教材中提出有助于解决研究方法的思路和基本途径。作用于种群生灭过程的因子是复杂的,多种多样的,带来了研究方法上的困难。本教材是在大学本科修读的课程知识基础上进行讨论,以实例进行分析,力求简明和适于自学。它包括了华南农业大学昆虫生态研究室先后提出的种群生态学研究方法上的改进,并在华南农业大学昆虫生态研究室作为研究生教材试用 20 多年期间,根据研究室的主要研究成果和研究生的研究实践经验不断地进行补充和修改,其中大部分内容是在研究的基础上提出来的。由于题材比较广泛,可能有不完善甚至会有错误的地方,期望读者能在内容上留下足够的批判和发展空间,并能直接向作者提出修改和批评意见,以便及时作出补充和修正。在申请审批研究生教材用书时,本书采用的书名为《害虫种群的控制——种群生灭过程的控制》。在审批及修改过程中,作者认为改为现用的书名比较恰当,特别是把“种群生灭过程控制的研究方法”代替“种群生灭过程的控制”,符合本教材的特点,也是当前害虫生态控制研究中更为重要的内容。

因而改为现用书名。希望本教材对害虫生态控制的研究和发展会有所帮助。

虎雄飞
华南农业大学
2001 年 11 月

目 录

第一章	农业害虫防治的生态对策	1
第一节	杀虫剂与杀虫作用	2
第二节	农业技术防治	5
第三节	生物防治	6
第四节	植物检疫	7
第五节	保护植物免受虫害的化学措施	9
第二章	害虫种群的控制	13
第一节	种群生态学的形成和发展	13
第二节	害虫种群系统的控制	16
第三章	生命表及其组建方法	20
第一节	生命表	20
第二节	源于生命表的数学模型	26
第四章	种群控制指数	30
第一节	干扰作用控制指数	31
第二节	排除作用控制指数	34
第三节	重要因子分析	34
第四节	关键因子分析	37
第五节	添加作用控制指数	39
第六节	小结	39
第五章	网络模型与矩阵方程	41
第一节	马尔科夫链与马尔科夫矩阵方程	41
第二节	网络联系与网络模型	44
第六章	适应于昆虫种群研究的 Lewis - Leslie 种群矩阵模型	53
第七章	控制论和适应于种群控制研究的状态空间分析法	61
第一节	控制论	61
第二节	状态空间分析法	67
第八章	种群控制系统中的信息处理	70
第一节	作用因子	71
第二节	水稻抗虫性对褐稻虱种群的控制作用	74
第三节	水稻栽植期对三化螟种群的作用	75
第四节	信息处理方法	75
第九章	多种群共存系统的信息处理	80

第一节	多种群共存而相互作用的网络联系	80
第二节	Lotka - Volterra 两个种群相互作用的矩阵模型	82
第三节	多种群相互作用的数学模型	83
第四节	二次回归方程	85
第五节	讨论	91
第十章	种群控制研究的状态空间分析法(示例)	93
第一节	褐稻虱种群生命表	93
第二节	控制向量和控制矩阵	96
第三节	不同处理区种群数量动态的数学模拟	102
第四节	讨论	112
第十一章	单因子试验中的优选法	113
第一节	分数法	113
第二节	“0.618 法”	117
第三节	黄金分割法	119
第四节	讨论	120
第十二章	二次回归旋转组合设计	121
第一节	二次通用回归旋转组合设计	123
第二节	二次正交回归旋转组合设计	137
第十三章	均匀设计	149
附录一	二次通用回归旋转组合设计表	156
附录二	二次正交回归旋转组合设计表	162
附录三	均匀设计表及使用表	170
附录四	t 分布表及 F 检验用表	183
主要参考文献		195

第一章 农业害虫防治的 生态对策

20 世纪 50 年代以来,在害虫防治中大量使用有机合成化学杀虫剂,带来了害虫的再猖獗和次要害虫的大量发生问题、害虫对杀虫剂的抗性增长问题和杀虫剂的残毒问题。这三大问题困扰农业生产,不利于农业可持续发展。在害虫防治中,利用化学杀虫剂的化学防治不是惟一的方法。在害虫的化学防治中,利用杀虫剂也不是惟一的方法。在农业可持续发展战略要求下,加强研究害虫的生态控制,降低害虫种群密度,以及研究利用非嗜食寄主的次生化合物保护栽培植物免受虫害,可能有助于解决上述三大问题。

“防治病虫虽然有多种多样的方法,但是归纳起来,不外乎通过三条途径:第一是通过检疫方法防止病虫的传入和蔓延;第二是充分利用自然界抑制病虫的因素和创造不利于病虫适生的条件,控制它们的发生和危害;第三是采取直接杀灭的措施,将已经发生为害的病虫扑灭下去”(邱式邦,1976)。“第一和第二两条途径是预防性质的。”“人们往往重视病虫发生后直接扑灭的措施,而忽略自然因素(包括有益生物和各种农事活动抑制病虫)的巨大潜力。综合防治就是要突出预防为主的原则”(邱式邦,1976)。20 世纪 50 年代以来,有机合成化学杀虫剂成为害虫防治的主要手段,“杀虫”作为化学防治的主要目标。实践的结果说明,有积累的经验,也有严重的教训。创造不利于害虫大量发生的生态环境的生态控制措施,一些重大害虫种群得到持续控制的成功经验被忽视了。或者认为害虫生态控制是新的害虫防治策略,或者对其实践性和现实性提出异议。害虫的生态控制与应急使用的化学防治措施是相辅相成的两个方面。害虫生态控制符合农业可持续发展的战略要求。化学防治不能局限于杀死害虫。在 30 多万种植食性昆虫中,每一种昆虫只取食极少数的植物;在 30 多万种植物中,每一种植物只有极少数昆虫取食。在长期的进化过程中,植物化学防御与昆虫化学适应的协同进化形成当前丰富的生物多样性。非寄主植物的化学防御物质,对非嗜性昆虫起着驱避、拒食及毒杀作用。在化学防治中,不仅利用化学物质的毒杀作用,对驱避作用和拒食作用物质的利用具有广阔的应用前景。

第一节 杀虫剂与杀虫作用

DDT 和 666 于 20 世纪 40 年代投入生产,随着出现其他有机氯杀虫剂,有机磷杀虫剂,氨基甲酸酯类杀虫剂,菊酯类杀虫剂等。50 年代开始,有机合成化学杀虫剂大面积应用于防治害虫,带来农业害虫防治的重大变革。有机合成杀虫剂的生产已经形成化学工业中的重要分支,杀虫剂成为可以在市场流通的商品,可以通过商业销售网络直接到农业生产者手中,可以储存备用,在害虫大量发生带来威胁时可以应急施用,扑杀害虫于大量发生之前。与 50 年代以前所应用的害虫防治措施相比较,其优点是相当突出的。然而,这些杀虫剂大面积和多次连续使用后,出现害虫再猖獗(resurgence)和次要害虫大量发生问题,害虫对杀虫剂的抗性增长(resistance)问题和杀虫剂的残毒(residue)问题,由于这三大问题的英文词是以“R”作为第一个字母,因而被称为“3R”问题。要求提出解决的途径。

DDT 和 666 等有机氯杀虫剂是开辟杀虫剂应用的先驱者。当时被誉为有三大优点:(1)“广谱性”,一种杀虫剂可以同时杀灭多种害虫;(2)“稳定性”,施用后维持作用持久;(3)“安全性”,对人畜无毒无害(West & Campell, 1946、1950)。实践的结果对这些所谓“优点”进行了严肃的批判。“广谱性”的杀虫剂不仅杀死部分害虫,同时也杀死大量天敌。害虫在生态对策(进化对策)中,以其高生殖力适应于其生长发育过程中的大量死亡。引起大量死亡的原因是多种多样的。天敌的侵袭是引起大量死亡的重要原因。天敌的数量下降创造种群的迅速增长有利的条件。大面积使用广谱性杀虫剂后,害虫再猖獗和次要害虫大量发生的事实普遍出现,增加害虫防治的困难。“稳定性”的杀虫剂长期存在于环境中,这些稳定化合物在食物链中的“生物富集”现象被发现后,引起人们的高度警惕。首先引起注意的例子是 1954 年克利尔湖(Clear Lake)的鸕鹚大量死亡。使用 DDE(DDT 的同系化合物)于水中防治克利尔湖蚋,湖水的含量不到 0.02×10^{-6} ,但浮游植物的含量则有 5×10^{-6} ,吃浮游植物的小鱼类组织内含量比浮游植物提高数百倍,捕食性鱼类的组织内含量达 $2\,000 \times 10^{-6}$,对捕食鱼类的鸕鹚带来严重的威胁。“生物富集”使水体的 DDE 经过食物链逐级富集于捕食性鱼类组织内,其浓度达 7.5×10^2 万倍,这是引起鸕鹚大量死亡的直接原因(引自 Flint *et al.*, 1981)。其后的研究不断揭示 DDT、666 等稳定的有机氯杀虫剂在脊椎动物和人的肝脏中大量沉积,可能引起生理和病理作用。这类“安全性”有机氯杀虫剂却成为

危险性的化学物质,70年代后期以来,DDT和666在各国相继停止生产和限制使用,在国际贸易中禁止可检出有机氯杀虫剂的食物进口。

有机磷杀虫剂起源于纳粹德国在第二次世界大战期间为化学战发展的有机磷毒剂,战后在这些毒剂中筛选出对人畜安全一些,对昆虫剧毒的化合物作为杀虫剂使用。其中包括特普(TEPP)、对硫磷(1605, parathion, metaphos),八甲磷(OMPA)等(张宗炳,1990)。以大白鼠口服 LD_{50} 为指标,这些化合物为 $1\sim 25\text{ mg/kg}$,属于剧毒杀虫剂,已禁止使用和限制使用。其后筛选的有机磷杀虫剂对高等动物的毒性差异甚大。这类杀虫剂在环境中容易分解。目前仍在使用的如马拉硫磷(malathion)等大白鼠口服 LD_{50} 为 $100\sim 1\,000\text{ mg/kg}$ 之间(Coats, 1994)。

有机氯杀虫剂,有机磷杀虫剂,氨基甲酸酯类杀虫剂,菊酯类杀虫剂等,都属于杀生物剂(biocides),都是以杀虫作用为主要目标筛选出来的化合物。其共同特点是能渗透通过昆虫的体壁进入体内,能渗透通过生物膜和细胞膜进入作用靶标部位,对作用靶标酶系发生影响而引起中毒。不同生物类群的体壁、生物膜或细胞膜的结构性质不同,对各种杀虫剂渗透能力的差异,表现出相对的选择性。不同种类杀虫剂的作用靶标酶系不完全相同。例如,有机磷杀虫剂抑制触突膜上的乙酰胆碱酯酶,巴丹等占领乙酰胆碱受体,除虫菊酯及DDT破坏轴突的传导等,影响神经的传导和使其阻断而引起中毒(唐振华,1993)。无论哪种杀虫剂,只要能引起高死亡率,只要连续施用,存活下来的一些个体繁殖下来的种群对这种杀虫剂的抗性将会增长。对作用机制相同的类似杀虫剂也容易产生交互抗性。在遗传学上,昆虫对杀虫剂的抗性增长不仅是前适应基因的作用,即不仅是杀死低抗性个体,保留原有高抗性的个体继续繁殖的结果。按照Shimke (1981)等提出的基因复增学说,抗性基因可以通过:(1)转移到不同的染色体上;(2)进一步复增;(3)突变形成新的抗性基因而提高抗性水平(引自张宗炳,1990)。基因的复增学说对昆虫抗药性的增长作出了分子生物学解析。昆虫对杀虫剂的抗性是一个难以解决的实际问题。

目前,转基因作物的研究正在蓬勃发展。1987—1997年来,美国转Bt(苏云金杆菌)毒素基因的植物,包括苜蓿、*Allegheny serviceberry*、苹果、花椰菜(broccoli)、玉米、棉花、大果越橘(cranberry)、茄子、葡萄、花生、白杨、马铃薯、油菜(rapeseed)、稻、云杉、烟草、番茄及胡桃(walnut)投入试验。1997年转基因植物栽培面积近 $3.6\times 10^{10}\text{ m}^2$,其中约 $2.8\times 10^{10}\text{ m}^2$ “Bt 棉花”, $6.9\times 10^9\text{ m}^2$ “Bt 玉米”, $1.0\times 10^8\text{ m}^2$ “Bt 马铃薯”等(引自 www.aphis.usda.gov/bbep/bp/index.html)。Carozzi和Koziel(1977)总结了转基因植物在害虫防治利用的进展,正在选择研究的基因,包括各种

苏云金杆菌杀虫蛋白(*Bacillus thuringiensis* insecticidal proteins)基因、蛋白酶抑制剂(proteinase inhibitors)基因、外源凝集素(plant lectins)基因、淀粉酶抑制剂(α-amylase inhibitors)基因、胆固醇氧化酶(cholesterol oxidase)基因及基丁酶(chitinases)基因等(Carozzi and Koziel, 1977)。除此以外,也有研究烟碱(nicotine)、除虫菊酯(pyrethrin)、鱼藤酮(rotenone)等基因的转移问题。烟碱、除虫菊酯、鱼藤酮毒素是多基因控制的,其中鱼藤酮大致由7个基因控制(Chilton, 1997)。在基因转移中多基因控制的基因转移技术比较复杂,目前还难以实现。不过,10年以前,能预计今天转基因的抗虫棉、抗虫玉米等栽培面积迅速扩展状况的学者是稀少的。苏云金杆菌毒素、蛋白酶抑制剂是单基因控制的。单基因转移操作比较容易一些。这些成功例子开辟了利用异源基因培育作物新品系和抗虫育种的科学技术领域。

不得不提出的是:转基因食品的安全性问题仍有争议。大面积栽培转 *Bt* 基因的或其他毒素基因的作物,不可避免害虫对这些毒素的抗性增长。已发现的近100种苏云金杆菌毒素基因中,转入玉米获得相对稳定的抗玉米螟品系的主要是晶体毒素基因 *Cry1A(b)*、*Cry1A(c)*,转入棉花获得相对稳定的主要是晶体毒素基因 *Cry1A(c)*、*Cry2A* (Mellon and Rissler, 1998)。这是比苏云金杆菌复合毒素中更为单一的毒素,在植物的生长过程中长期存在组织内,对害虫抗毒性增长更为有利,害虫可能更短期内产生抗性。害虫对苏云金杆菌毒素的抗性增长,将会使目前大量应用的苏云金杆菌失去应用的价值(Mellon and Rissler, 1998)。

由于大量杀死天敌引起的害虫再猖獗和次要害虫的大量发生,不得不更为频繁施用杀虫剂。由于害虫对杀虫剂的抗性增长,不得不提高使用浓度,于是形成杀虫剂愈用愈多,害虫愈来愈严重的恶性循环。杀虫剂频繁大量使用的结果,不可避免地产生环境公害,它已经成为环境污染的重要来源,影响农业的可持续发展。

杀虫剂产生的“3R”问题中,对于害虫再猖獗和次要害虫大量发生问题,正在研究选择性杀虫剂及其他化学物质代替广谱性杀虫剂加以改善。对人畜和对生物群落的影响问题,正在研究在环境中容易分解为无毒化合物的杀虫剂及其他化学物质代替稳定性的杀虫剂以降低残毒的严重性。害虫抗性的增长问题,仍然是一个难以解决的问题。这些问题的核心,与片面追求杀虫作用有关。杀死害虫并不是害虫防治的惟一手段。杀虫剂的作用是临时性的,即使不引起害虫再猖獗和次要害虫大量发生,只要害虫的发生条件依然存在,短期内害虫种群仍会增长,还要求继续重复施用。即使不产生“3R”问题,杀虫剂防治害虫的作用并不是持续起作

用的措施。杀虫剂的作用是应急性的,当害虫带来威胁时,用于及时扑灭危害,因而常常认为是应急措施。

第二节 农业技术防治

20 世纪 50 年代以来,中国的一些害虫得到持续控制,可以说明害虫生态控制的重要作用。例如,改造飞蝗的滋生基地消灭蝗灾(马世骏,1979;陈永林,1979);淘汰感虫品种,选育抗虫品种防治小麦吸浆虫(周明牂,1979);调整耕作制度防治三化螟(赵善欢,1961);淘汰感虫品种,选育抗虫品种防治褐稻虱等。60 年代末至 70 年代由于稻田大量使用广谱性杀虫剂(如 666, 甲氯粉等)稻纵卷叶螟数量上升,停止使用这些杀虫剂后害虫为害显著下降。创造不利于害虫大量发生的生态控制措施,即害虫的生态控制,所起的作用是明显的,同时也是持续性的。上述的东亚飞蝗、螟虫、小麦吸浆虫于 50 年代曾经列入全国十大病虫害的主要成分,稻纵卷叶螟原来是次要害虫,由于大量使用广谱性杀虫剂引起大发生,停止使用广谱性杀虫剂后恢复原来的自然控制,其危害威胁明显下降。只要所创造的不利于害虫大量发生的环境能持续下去,包括改造害虫的适生条件、增强天敌的作用、提高作物的抗虫性等,害虫种群密度将得到持续的控制。

50 年代,由于出现“及时杀灭害虫于为害之前”的强有力的手段——有机合成的杀虫剂,在单纯依赖化学防治的思想倾向下,属于“预防”的生态控制研究和实际工作常常处于次要的地位。通过改造生态条件而受到持续控制的害虫,不必列为防治的研究对象。害虫生态控制的经验被遗忘了,这是害虫生态控制的可能性和现实性出现争议的原因。对于仍在带来严重威胁的害虫,即使是由于广谱性杀虫剂引起大量发生的害虫,首先考虑的是化学防治。IPM 强调各种措施的协调,强调生态学基础,也在促进生态控制理论和方法的进展。

1975 年中国制定“预防为主,综合防治”植物保护工作方针。“预防为主,综合防治”特别强调预防,即创造不利于害虫的生态条件,使害虫不致大量发生。50 年代以来一些重要害虫得到持续控制的经验,应看成是实现生态控制取得的。淘汰 DDT、666 等广谱性杀虫剂,恢复天敌的作用,破坏了的自然控制作用得到恢复,也说明生态控制的效果。因此,可以明确认为,害虫生态控制属于全面贯彻“预防为主,综合防治”的一个基本内容。在可持续发展战略的要求下,害虫生态控制的研究应该加强。害虫生态控制的研究目标提出来了,但相适应的研究方法还有待进一步发展。

第三节 生物防治

大量繁殖(培养)和散放(施放)害虫的天敌,包括寄生性天敌、捕食性天敌和病原微生物等。大量繁殖和散放天敌是生物防治的组成部分。大量繁殖和散放的天敌往往属于当地的天敌,即使是外来种,如果不是定居的,也属于非持续起作用的种。例如目前大面积应用的有防治多种鳞翅目害虫的苏云金杆菌、赤眼蜂,以及对防治特定害虫的一些病毒制剂等。如果环境条件不向有利于天敌的方向改变,散放后只能短期起作用。大量散放天敌代替广谱性杀虫剂防治害虫,将会恢复原来天敌控制的环境。就当前普遍出现害虫再猖獗和次要害虫大量发生的情况来看,害虫天敌的大量繁殖与散放仍然是值得加强研究的问题。

引进天敌防治害虫,特别是从原产地引入天敌防治新侵入的害虫,应该成为生物防治的重要措施。引进的天敌如果定居,将会持续控制害虫种群的发生数量。

引进天敌防治害虫成为生物防治的一个重要方面。这项措施的迅速发展是从引进澳洲瓢虫 *Rodolia cardinalis* (Mulsant) 防治吹绵蚧 *Icerya purchasi* Maskell 成功的实践开始的。19 世纪初期,美国从外地引进了不少植物,也随着苗木、接穗和苗木的护根土引入不少害虫,其中一些害虫适应于当地的条件而在这个新区定殖下来,甚至爆发成灾,比原产地为害更为严重。19 世纪中叶,一些昆虫学家认为,引入的害虫大量发生的原因主要是由于缺乏原产地的天敌,提出到原产地去寻找有效天敌引进防治的设想。美国于 1868 年在加利福尼亚州门罗公园(Menlo Park)的金合欢苗圃中首先发现吹绵蚧,很快蔓延到附近的树木和柑橘上。特别严重的是蔓延到洛杉矶(Los Angeles)附近为害柑橘。1880 年已遍及整个加利福尼亚州,成为柑橘的严重害虫。当证实了这种害虫原产于澳大利亚后,1888 年自澳大利亚引进了澳洲瓢虫,散放后定殖,获得显著的成效。1889 年随即解决了当地的吹绵蚧为害问题。1889 年后,先后引进到亚洲、非洲、欧洲、拉丁美洲的许多国家和地区,在热带、亚热带地区定殖,都获得了持续控制吹绵蚧为害的明显效果(庞雄飞. 1999, 引自赵修复主编《害虫生物防治》p. 111)。一百多年来天敌引进取得了不少成绩。据 1976 年的统计(Laing & Hamai, in Huffaker & Messenger eds. 1976),从防治对象看来,美国引进天敌防治害虫取得成绩的对象达 62 种,其中消除为害的 13 种,基本消除为害的 26 种;加拿大引进天敌防治害虫取得成绩的对象达 19 种,其中消除基本为害的 6 种。世界范围统计,引进天敌

防治害虫取得成果的害虫对象达 157 种,其中天敌引进后消除为害的 31 种,基本消除为害的 73 种,减轻为害或部分减轻为害的 53 种。在引进后起控制作用的害虫防治对象中,有同翅目 66 种(其中介壳虫类占 51 种),鳞翅目 33 种,鞘翅目 20 种,双翅目 11 种,直翅目 5 种等。从引进的天敌类群看来,引进后起控制作用的天敌有 199 种,其中引进后消除为害的 50 种,接近消除为害的 9 种,基本消除为害的 7 种,减轻为害的 83 种。在这些天敌中,有茧蜂 45 种,跳小蜂 27 种,瓢虫 21 种,寄蝇 19 种,姬蜂 16 种,姬小蜂 11 种。除此以外,还有赤眼蜂、缨小蜂等(庞雄飞,1999;引自赵修复主编《害虫生物防治》)。1976 年以后,各国引进天敌的工作正在积极进行。一些国家和地区曾经引进的种相继定居,一些种继续引进。据庞雄飞(1990)的统计,美国和加拿大共记录引进天敌瓢虫 179 种,26 种定居北美,起着防治害虫的重要作用,其中 16 种是偶然引进的。从世界范围来说,瓢虫引入定居的种已达 42 种,其中一些种引进不少国家和地区,解决或部分解决对象害虫的防治问题(蒲蛰龙、庞雄飞,1990)。

引进天敌防治害虫的工作,中国起步较晚。引进天敌成功的例子不多。但上述引进澳洲瓢虫防治吹绵蚧,引进孟氏隐唇瓢虫防治粉蚧、绵蜡蚧,引进花角蚜小蜂防治松突圆蚧的成功经验,使这些害虫种群数量受到持续的控制。

上面的例子说明从外地引进天敌,天敌引进后定居,在当地增加了引进的种,增强了天敌总体作用的效果,长期对害虫种群起着控制作用。害虫生物防治还包括天敌的移殖和助迁,当地天敌的大量繁殖和散放。中国在柑橘园及果园中移殖黄猄蚁防治害虫,是移殖天敌的防治害虫的最早记载。利用赤眼蜂防治害虫,是大量繁殖和散放天敌的例子。与天敌的引进相比较,这些措施并不是长期起作用的。当害虫大量发生的环境没有改变,害虫种群还会增长。如果采用这些措施代替杀虫剂,恢复广谱性杀虫剂破坏了的天敌控制,这些措施将会有利于害虫的生态控制。

第四节 植物检疫

植物检疫的特点是通过法规,以及通过口岸的检疫工作,防止外来害虫侵入。在相对独立的环境下,或者海洋的阻隔,或者高山、沙漠屏障,生物群落相对独立进化发展,往往形成不同的物种或不同的生物类群。例如,处于近似纬度的广东与古巴的水稻害虫相比较,只有稻绿蝻 *Nezara antennata* Scott 被认为相同的种。两地柑橘害虫中的介壳虫却有大量相同的种,这些种是随着柑橘苗木从柑橘的原产地侵入美国南部而传播到

古巴的。19 世纪,美国自世界各地引入了大量植物,随着植物的苗木和护根土输入了大量害虫。一些害虫适应于当地生态条件而定殖下来。在新的侵入区内,由于缺乏原产地的天敌,新侵入的害虫种群增长趋势比原产地更为严重。例如,传入美国的吹绵蚧 *Icerya purchasi* (Maskell)、棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* (Saunders)、棉铃象甲 *Anthonomus grandis* (Boheman)、苹蠹蛾 *Cydia pomonella* (Linnaeus)、日本金龟子 *Popillia japonica* (Newman)、舞毒蛾 *Lymantria dispar* (Linnaeus)、欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Hubner)、火蚁 *Solenopsis geminata* (Fabricius) 等,成为当前的重要害虫。Knippling(1979)认为,假如这些害虫没有传入美国,美国农业害虫的防治工作将会减轻和简单一些。美国的柑橘害虫大多数是外地侵入的。早期传入的如上述的吹绵蚧以外,还有其他随苗木传入的多种其他介壳虫。目前正在困扰美国柑橘生产的地中海实蝇 *Ceratitis capitata* Wiedemann 等。马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* (Say) 于 1920 年传入法国后,迅速蔓延,对马铃薯的生产带来严重的威胁。到 1945 年几乎遍及整个欧洲。这种害虫传入欧洲后,采取各种方法进行防治,各种有机合成杀虫剂都使用过了,但仍未能阻止其蔓延。20 世纪末,继续向西扩展,对哈萨克斯坦邻近我国新疆的伊犁等边境地区带来严重的威胁。严重的仓库害虫谷斑皮蠹 *Trogoderma granarium* Everts 多次随粮食的进口侵入我国口岸,通过检疫工作并及时扑灭而未能定居。随着商品流通的发展,害虫的侵入可能性更大。近年来侵入的害虫,例如美国白蛾 *Hphantria cunea* (Drury)、稻水象甲、美洲斑潜蝇等带来严重为害。火炬松粉蚧(Loblolly pine mealybug, *Oracella acuta* (Lobdell),也被称为湿地松粉蚧)。1988 年自美国佐治亚州侵入广东台山,已经成为广东松树的重要害虫,正在逐年向外扩展(徐家雄,1992;庞雄飞、汤才,1994)。这种害虫是人为传入的。1988 年,林业部种子公司的一些专家访美,从美国佐治亚州引入湿地松 *Pinus elliottii* 七个无性系 70 条接穗枝条,未经检疫处理,在广东台山市红岭湿地松种子园建立改良采穗圃。1990 年 6 月,在该采穗圃首先发现火炬松粉蚧严重为害,同时在定殖区也有发现。至 1998 年,火炬松粉蚧向北已达广州以北,向西已达肇庆以西,目前继续向广西东部、湖南南部扩展。这是 50 年代以来违反植物检疫法人为传播外来害虫的实例。火炬松粉蚧(湿地松粉蚧)在原产地仅在应用有机合成杀虫剂、特别是菊酯类杀虫剂后引起为害。在新侵入的地区,缺乏有效的天敌控制,到 1996 年仍未发现寄生性天敌,仅有少数瓢虫例如台湾凯瓢虫 *Keiscymnus taiwanensis* Yang 等成为这种害虫的新的捕食者。由于缺乏天敌,在新侵入区的为害更为严重。这个例

子是一个新的教训。健全法制和加强植物检疫法的教育,看来仍是一项重要的工作。

第五节 保护植物免受虫害的化学措施

化学杀虫剂是化学防治措施之一。植物杀虫剂也是以杀虫的化学成分为基础的。杀虫作用是筛选杀虫剂的主要目标。目前以除虫菊特有的杀虫成分除虫菊素作为模板,模拟合成菊酯类杀虫剂,杀虫作用也是筛选这类化合物的主要目标。目前应用的放线菌 *Streptomyces avermectilis* 产生的 AB 菌素(abametin, MK-936, avermectins A1、A2、B1 等),也是以杀虫作用为目标筛选出来的。这些放线菌分泌物的化学修饰,提高其杀虫作用的工作,都以提高杀虫作用为目标进行。杀虫作用是杀虫剂筛选重要指标。以杀虫作为目标筛选的上述毒素,害虫也容易获得抗性(Clark *et al.*, 1994)。

在大量化合物中,筛选能穿透昆虫体壁和各种生物膜进入作用靶标部位,同时对作用靶标起作用而引起害虫死亡的成分是不容易的。同时还要求这些化合物具有高度的选择性,对非对象生物不致为害,对害虫不易产生抗性,其选择的范围更为狭窄。理想的杀虫剂的构建,存在着一系列难以解决的困难。

在近代杀虫剂毒理学的研究中,特别重视化学物质的杀虫作用、拒食作用和驱避作用(Chiu, 1993)。在近代天然化合物的研究中,植物次生化合物在害虫防治中的应用研究蓬勃发展。已知的植物次生化合物有 12 300 种以上(经研究的植物大约只占植物种数的 3%~10%),一种植物可能含有多种次生化合物,一些次生化合物可能存在多种植物中(CRC Handbook of Natural Pesticide, Vol. 6. Attractants and Repellents)。这些化合物大多数对非嗜性生物起防御作用。不少学者提出,在害虫综合防治中,应重视驱避作用化合物对行为控制的应用研究(Foster and Harris, 1997)。把原来杀虫剂作用研究中的“毒杀→拒食→驱避”作用的顺序改变为“驱避→拒食→毒杀”,把毒杀作用为主要指标筛选杀虫剂的方向改变为以驱避作用为主,拒食和毒杀作用为副,建立新的筛选“植物保护剂”的指标,把以驱避作用为主的保护植物免受虫害的“植物保护剂”补充于化学防治之中,对克服杀虫剂带来的“3R”问题提供新的途径(庞雄飞, 1999)。

距今 3.5 亿~2.85 亿年的石炭纪,古有翅昆虫成为节肢动物的先进类群,出现于真蕨、木本石松、芦木、种子蕨及柯达树等形成的高大森林之

中,开辟了植食性昆虫与陆生植物协同进化的历史。在协同进化中,植物的化学进化与昆虫对这些化学物质的适应一直在进行着。植物不断演化出防御其他生物侵害的次生化合物。昆虫对这些次生化合物的适应沿着两个方向:一是对这些防御化合物形成解毒或贮毒的生理机制,同时对这些化合物及其伴生化合物组合建立信息联系,借以找寻寄主;一是对这些防御化合物及其伴生化合物组合形成警戒信息联系,避免取食中毒。现存的植物中被子植物占大多数。被子植物于白垩纪(距今 1.37 亿~0.67 亿年)激烈分化,现代昆虫的大量物种也在这个地质年代形成和发展。这种协同进化关系与现存植物和植食性昆虫的丰富物种多样性有密切的关系。现存的 30 多万种植物和估计 30 万种植食性昆虫中,一种昆虫只取食极少数植物。不少属于单食性的种,只嗜食一种植物,旁及近缘种;少数属于多食性的种,其嗜食范围也限于植物的一个科,旁及近缘科。一种植物只被少数昆虫取食;绝大多数昆虫不取食,甚至远离非嗜食植物之外。非嗜食植物的警戒化合物是相当丰富的。利用非嗜食植物的警戒化合物保护栽培植物免受虫害,可能成为今后害虫化学防治的一个发展方向(庞雄飞,1999)。

近 20 年来,有关植物次生化合物与植食性昆虫相互关系的研究是相当活跃的。Wallace & Mansell (1976), Waller & Nowacki (1979), Rosenthal & Janzen (1979), 钦俊德 (1987), Renwick & Chew (1994), Smith & Getz (1994), Demo *et al.* (1995), Eigenbrode & Espelie (1995), Blum (1996), Foster & Harris (1997) 等从各个方面专门讨论这个问题。这些综述性论文及著作在理论上阐明各种昆虫对寄主植物的化学适应,嗜食性昆虫对嗜食植物的解毒作用,植食性昆虫对嗜食植物或非嗜食植物的信息联系等。1999 年 7 月在耶路撒冷举行的Ⅻ届国际植物保护大会上, Luik *et al.* (1999), Ohsawa (1999), Stepanycheva (1999), Obeng-Ofori *et al.* (1999) 等报导了多种植物抽提物对一些害虫的忌避作用,提出利用这些植物抽提物免受害虫为害的设想。

在应用研究中,对植物次生化合物的杀虫作用研究比较多。与杀虫概念相联系,以死亡率(校正死亡率)为指标,研究这些化合物的杀虫作用以及由于拒食而引起的死亡。大多数未能把非嗜食寄主的次生化合物的防御作用、拒食作用和毒杀作用进行综合分析,未能给予综合指标进行评价。

与其他病原物相比较,昆虫和其他有害节肢动物具有发达的神经系统。化学信息联系往往与各个物种的本能行为联系在一起。例如蝶类,被子植物花的色、香以及特殊的形态特征成为成虫寻找蜜源食物的物理