

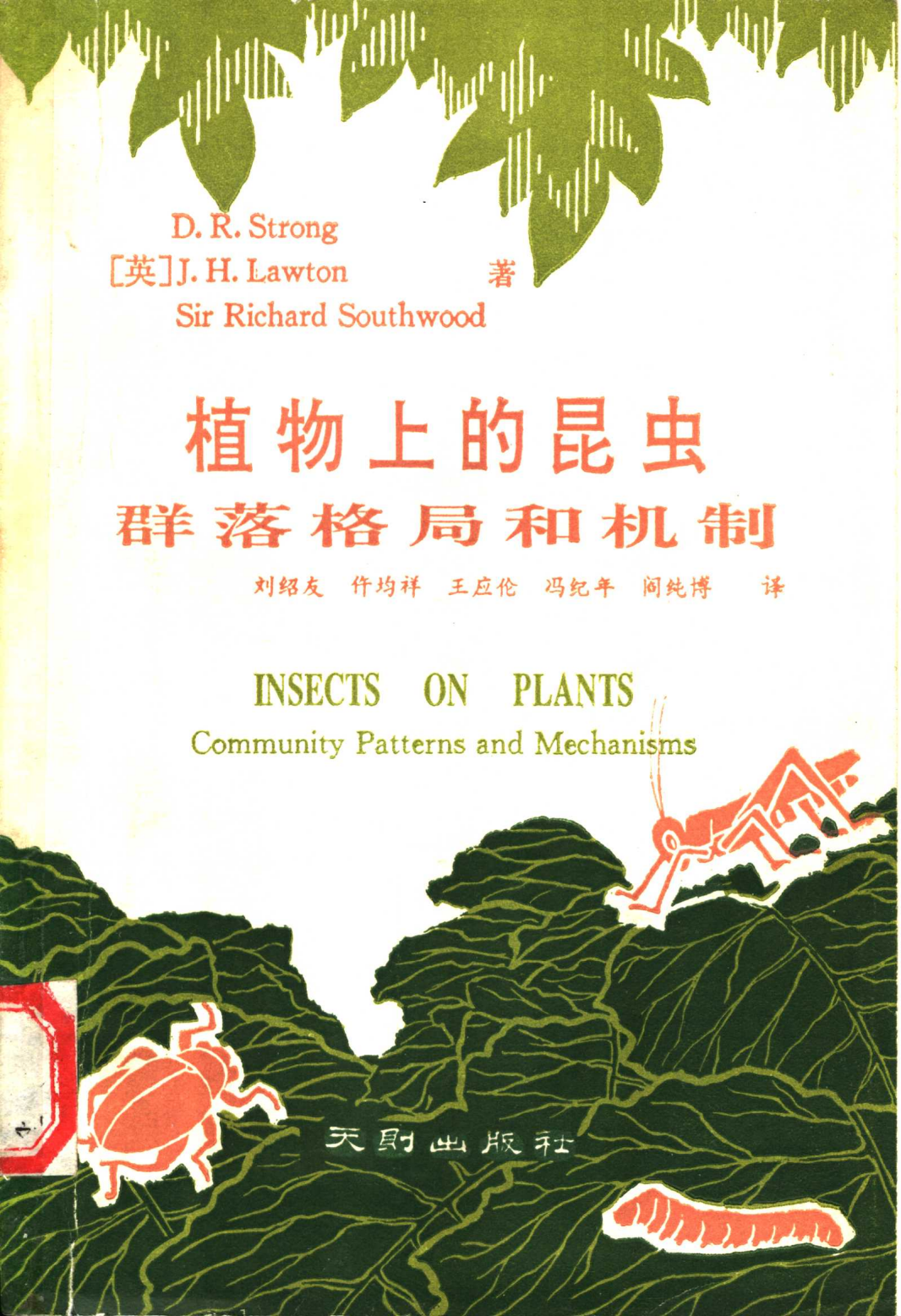
D. R. Strong
[英] J. H. Lawton 著
Sir Richard Southwood

植物上的昆虫 群落格局和机制

刘绍友 作均祥 王应伦 冯纪年 阎纯博 译

INSECTS ON PLANTS
Community Patterns and Mechanisms

天厨出版社



植物上的昆虫群落格局和机制

D. R. Strong J. H. Lawton

Sir Richard Southwood

著

刘绍友 仵均祥 王应伦

冯纪年 闫纯博

译

路进生 亢树森

校

天则出版社

植物上的昆虫群落格局和机制

D. R. Strong	J. H. Lawton	著
Sir Richard	Southwood	
刘绍友	仵均祥	王应伦
冯纪年	闫纯博	译
路进生	亢树森	校

天则出版社出版·发行

(陕西·杨陵)

陕西省农科院印刷厂印刷

开本 850×1168 1/32 9.75 印张 245 千字

1990年8月第1版 1990年8月第1次印刷

印数 1—1000册

书号 ISBN 7-80559-272-1/S·50 定价 6.00元

前 言

《植物上的昆虫群落格局和机制》(INSECTS ON PLANTS Community Patterns and Mechanisms)是英国 D. R. 斯特郎, J. H. 劳顿, R. 骚斯伍德(爵士)等著的一本昆虫群落学方面的专著。

这本书所依据的大多资料是由作者在美国和英国亲自做的,并引用了其它大量的文献写成的。本书的内容包括:植食性昆虫的进化;昆虫群落多样性的主要决定因素;不同时期昆虫群落的结构类型;群落中种间的相互作用(包括寄生性与捕食性天敌在内的动物间相互作用);植物种间的相互作用及其共同进化等,对群落生态学作了综合的分析。因此,这本书是昆虫群落生态学方面较系统、全面的专著,为国内外所罕见。我国在昆虫群落生态学方面的研究起步较晚,目前正逐步走向深入,将此书翻译出版提供读者参考,对于昆虫群落生态学进一步深入研究必将有一定促进作用。

在本书的翻译出版过程中,始终得到西北农业大学路进生教授的支持帮助和审校;得到亢树森教授的审校;得到了倪新智博士的多方帮助;开始翻译时,山西农业大学武三安同志曾翻译过部分初稿,在此一并感谢!

本书适合于农科大学高年级学生、研究生和从事昆虫生态学、植保工作者使用。但译者限于水平,在译文中一定有不少问题,希望读者不吝指正。

译 者

1990. 8.

序 言

当今,有3个问题主宰着群落生态学。如何预测自然群落?在决定群落结构时组成种之间的竞争有多大的重要性?以及在同一时代的群落中并存种类在多大程度上进行共同进化?对每个问题的回答都多少依赖于其它两个问题的解答。而且每个问题可以推衍出一系列更多的有关问题。

本书对这3个主要问题及与之相联系的有关问题,逐个进行了讨论。这些问题大多数生态学家都是熟悉的。我们选的生物可能陌生得多,但为什么要选择植食性昆虫呢?

最重要的原因是,我们从事植食性昆虫群落研究已经65年了。更根本的是,我们相信,昆虫群落种类丰富,个体数量大,但又不象多种植物和珊瑚虫那样,它们的个体很清晰,又不那么小,用不着使用显微镜检查。这些特性就使它们成为理想的试验材料,我们也相信这种实验途径对验证群落生态学的设想是很重要的。

群落生态学家对于植食性昆虫的相对忽视感到困惑。表面上矛盾的理由之一可能是它们非凡的多样性。非昆虫学家面对如此广大的昆虫会不知所措。我们希望本书能激励更多的群落生态学家研究植食性昆虫。

然而,对植食性昆虫多样性的恐惧感也是完全有理由的。在世界上已知的宏观种类中至少一半、或一半以上,是植物和在其上取食的昆虫。有关昆虫及其寄主植物的文献浩如烟海并在迅速地增加着,这就不会令人感到诧异了。没有人能希望阅读完本书所涉及生化、行为生理、种群动态、进化、昆虫学及分类学方面的所有有

关论文,更不用说进行总结了。我们试图总结我们对这一庞大领域的集体印象,因为它们对植食性昆虫群落的结构与动态产生影响。这就是说,我们集中讨论种间相互关系,捕食、寄生、竞争以及最重要的昆虫与寄主植物间的相互作用。无疑,我们写作中的最大挑战是,甚至在这个有限的集中点上,也要有所约束,不要解决更多的方面。当然植食性昆虫的生态群落能够用一种观点进行有效的研究,这种观点比我们的观点更带有个体生态学的性质,更着眼于共同进化,或更考虑到生态系的问题。因之,用这样大的题目写本短书,是可能要遭到失败的,我们总是想写得更多,对不同的生物及其不同的关系写得更多,我们已发现关于植食性昆虫有许多东西还需要掌握。

本书所引用的文献截至到 1982 年末的文献。这些疏漏中最突出的是我们没有能加进第 5 届国际植物与昆虫关系学学术讨论会会议录的材料,该会议于 1982 年在荷兰 Wageningen 举行,会议录是 1982 年底出版的。

本书表明了这一学科发展的速度,以致我们作为作者对一些特别研究的重要性,对支持或反对某个假设的论据的力量,以及甚至对保留什么与舍弃什么等问题的意见有时也有分歧。结果,写成的书我们希望会是一件表现平均折衷的东西。

我们自己对植食性昆虫进行的研究工作(在本书某些章节曾大量引用)受到国家科学基金会(D. R. S)和自然环境研究会(J. H. L 及 T. R. E. S)的慷慨资助,对此我们表示极为感激。

在我们计划与准备本书时,我们从许多朋友及同事的讨论中得到了很大收益。我们尤其要感谢 Lawrence Abde 等先生的支持。Ann 编排了许多草图的文字部分,以及从头到尾的文稿。在 Blackwell 公司任职的 Bob campeu 和 Simon Rallion 在工作中表现了十分耐心、老练,并给予了大量的帮助。

最后,但不是最小,我们还得感谢我们的家庭,感谢他们的支

持和鼓励!

D. R. S (Tallahassee)

J. H. L (纽约)

T. R. E. S (牛津)

1983 年 2 月

目 录

第一章 导论.....	(1)
1.1 植食性昆虫	(1)
1.2 本书的结构	(4)
1.3 群落生态学	(5)
1.4 植食性昆虫群落的 3 个实例	(6)
第二章 植食性昆虫的进化	(16)
2.1 取食的障碍.....	(16)
2.2 化石昆虫.....	(33)
2.3 不同时间的多样性格局.....	(41)
2.4 昆虫与植物之间共同进化的影响.....	(45)
2.5 小结.....	(46)
第三章 多样性的主要决定因素	(48)
3.1 引言.....	(48)
3.2 地理规模上的物种——面积关系.....	(48)
3.3 植物结构的多样性.....	(65)
3.4 其它因子的影响.....	(72)
3.5 小结.....	(79)
第四章 随时间变化的群落格局:集群动态和种的形成.....	(81)
4.1 概述——集群.....	(81)
4.2 由集群到种的形成	(106)
4.3 小结	(117)
第五章 群落内种的相互作用:动物	(119)
5.1 概述:种群是群落的基础	(119)

5.2	种间竞争	(140)
5.3	天敌	(159)
5.4	结论	(172)
5.5	小结	(172)
第六章	涉及植物的相互作用	(174)
6.1	引言	(174)
6.2	寄主植物区域性数量与分布的影响	(174)
6.3	植物生物化学、形态学和物候学	(188)
6.4	成对的相互作用	(202)
6.5	小结	(212)
第七章	协同进化	(214)
7.1	引言	(214)
7.2	协同进化的组元	(222)
7.3	后记	(235)
附录		(236)
附录 1:	植食性昆虫的分类	(236)
附录 2:	植食性昆虫的分类知识	(259)
参考文献		(268)

第一章 导论

1.1 植食性昆虫

曾经有位牧师向 J. B. S. 霍尔丹(Haldane)问道:“科学家在他研究上帝造物的一生中,有关上帝他知道了些什么?”“对甲虫的过分宠爱。”霍尔丹答道(Hutchinson 1959)。

的确,甲虫是以迷人的种种形状和形式出现的。在一些成员或大多数成员取食高等植物活组织的 9 目昆虫中,它们便是其中之一。这些植食性昆虫包括人们熟知的类群——如霍尔丹所指的甲虫、蝶类的毛虫和蝗虫——及不熟知的类群,如叶蜂和潜叶蝇。它们在一起组成的动物群落是本书的主题。

植食性昆虫的多样性是令人惊愕的。至少存在有 $1/3 \times 10^5$ 种。如果以 8500 种鸟和 4500 种哺乳动物来与这种情况相比,鳞翅目(蝶、蛾)昆虫的种数几乎比所有鸟类和哺乳动物的总和大 10 倍。食草有蹄类(Proboscidea、Perissodactyla 和 Artodactyla)的总和也不多于 200 种。

目前的估算表明植食性昆虫的种类大约占整个现存种群的四分之一(图 1-1)。它们的寄主——绿色植物,组成第 2 个四分之一。每一种植食性昆虫大体上也有一种捕食性的、寄生性或腐食性的昆虫,这些类群组成了全部生物的第 3 个四分之一。最后一个四分之一包括所有的脊椎动物、原生动物和除昆虫以外的其它无脊椎动物。

直接在高等植物的活组织上取食的陆生昆虫,即植食性昆虫,

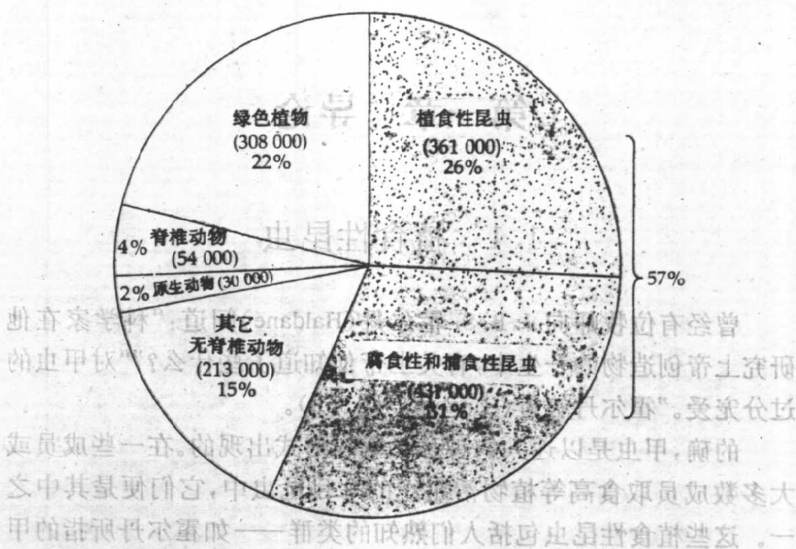


图 1-1 主要分类单元(不包括真菌、藻类和微生物)的种类和比例

图中的数字引自 Southwood (1978a)。植食性昆虫的比例引自 Price (1977) 对英国昆虫的估算, 这里假定其比例在整个世界范围内大致相同。

实际上局限于 9 个现存目。它们是:

- 鞘翅目(Coleoptera): 甲虫类;
- 弹尾目(Collembola): 弹尾虫类;
- 双翅目(Diptera): 蝇类;
- 半翅目(Hemiptera): 刺吸式蜡类;
- 膜翅目(Hymenoptera): 叶蜂、胡蜂等;
- 鳞翅目(Lepidoptera): 蝶类和蛾类;
- 直翅目(Orthoptera): 蝗虫类;
- 蠼目(Phasmida): 竹节叶和叶蠼类;
- 缨翅目(Thysanoptera): 蓟马类;

附录 I 概括了本书涉及到的这 9 个目内的种的一般生物学和高级阶元的分类学。

以植食为主的昆虫种类的比例因目而异,变化很大(图 1—2)。例如,鳞翅目、半翅目、直翅目和 螭目的种群几乎全部是植食性的,但只有大约三分之一的甲虫和十分之一的膜翅目种类取食高等植物的活体组织。除作为植食性昆虫的天敌外,它们的非植食性关联种在本书中只一带而过。

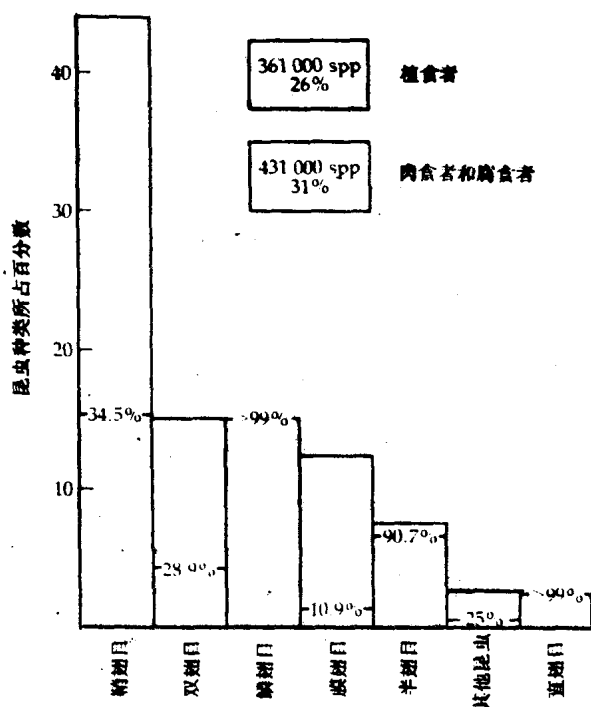


图 1—2 植食性种类和以死植物或动物为食的种的比例

各目的相对大小引自 Southwood(1978a),取食方式基于 Price (1977)对英国昆虫区系的估算,这里假定其比例在世界范围内大致相同。

通过把植食性昆虫限定为取食高等植物活体组织的种类,我们就排除了对取食藻类的水生和陆生昆虫,以及蛀木者、食花蜜者和以死植株及落叶为食的种类的考虑。严格遵守植食性定义有时是有困难的,特别是取食种子的种类便发生了问题。一般来说,取食正在发育的种子的昆虫是植食性的。而取食已脱粒的种子的昆虫,如食谷蚁就不属植食性。这就能将人们的注意力局限于在寄主植物上同时发生,在生态学上相互关联的种的类群,它们咀嚼叶片、潜茎、蛀入正在发育的种子,等等。

植食性昆虫开发其寄主有 4 条途径:一些种类在植株体表咀嚼取食;一些种类从单个细胞或植物的维管束系统刺吸取食;一些种类在寄主体内潜食;还有少量种类形成虫瘿。植株的大多数部位能够受到昆虫以任何一个或所有这些途径的攻击,这就产生了生物学内容丰富而又能引诱人们去进行研究的群落。

我们的目的是寻求植食性昆虫群落中的格局,弄清它们的进化以及解释它们的结构。

1.2 本书的结构

要想弄清当代群落,没有一点关于它们进化的知识是不可能的。第 2 章考察了植食性昆虫的进化。以植物为食提出了许多意想不到的问题——也即是障碍,即昆虫在能够利用植物作为食物之前所必须克服的障碍。植食性的障碍在第 2 章的第 1 部分作了讨论。第 2 章的第 2 部分追溯了植食性昆虫的主要目和亚目在广泛的化石记载上的产生时期。从这种考察得到的最重要的结论是:植食性昆虫的目和亚目(因此,也可能包括种)的数量从泥盆纪开始以来一直是稳步增加的。

这个结论与本书的主题相一致,即植食性昆虫的种间竞争一般很微弱,并且是相对少见的。支持此观点的论据汇集于第 5 章

中。植食性昆虫间的竞争对共存种的数量在过去并未表现出强烈的抑制作用。种间竞争对现代群落中的种数似乎也不具有明显的限制作用。

决定在某一特定植物种上能发现多少种昆虫的各种过程,在第3章和第4章作了探索。寄主植物分布区的大小是一个主要因素。常见且广布的植物比稀有植物有更多的与之相联系的昆虫。寄主分布范围的影响和象生长型(植物是乔木,灌木,还是草本)及其它特性及分类学上的亲缘性的影响在第3章中作了讨论。第4章对植食性昆虫在新寄主上的累积和形成不同的种进行了评述。

本书的重点在第2、3、4章为对广泛格局的寻求,到第5、6章则将重点转移到构成这些格局的生态学过程。许多种植食性昆虫的种群世代间波动很大,因而,地方群落的组成成分和成员中的相对丰度都是不可预测的。我们已经谈过种间竞争在组建群落时是相对不重要的。相反,自然天敌却起着非常重要的作用,第5章对此作了总结。第6章专门讨论了寄主植物影响植食性昆虫种群动态的途径。正如意料的那样,寄主植物的影响是深刻的。因此,作用于植食性昆虫种群和群落的主要力量是通过食物网(植物——昆虫——天敌)进行垂直的作用,而不是通过竞争产生水平的影响。

对这些垂直影响的考虑自然而然地便会涉及协同进化问题,即昆虫和寄主植物间长时期的相互作用。第7章对协同进化进行了探讨,这样做也就又回到了进化、种的丰度和植食性障碍等问题。

1.3 群落生态学

群落是一群相互作用,或有潜力相互作用的种的群体。

将一群植食性昆虫和它们的寄主及天敌描述为群落似乎有些

武断,因为昆虫以外的动物也以植物为食,某些天敌也攻击其它的分类阶元。定出此系统的界限时所遇到的问题是所有生态群落研究中所遇到的共同问题。所抱的希望是在选择的系统内的相互作用,此系统以外的尚未研究的和常常尚不为人知的相互作用更为重要。

生态学教科书讨论群落时常好象有一组相同的过程决定了所有这些系统的行为模式。然而,愈来愈明显的是,由各种不同的种群组成的群落其行为是多种多样的。鸟类的规则(如 Lack 1971; Cody 1974)没有必要一定得与潮间海洋生物(Paine 1980)、淡水无脊椎动物(Zaret 1980)、热带珊瑚礁鱼(Sale 1977)或寄生物的规则相同,而这些系统中的每一个系统与所有其它的系统都可能有所区别。主要关心的是:(1)种间竞争和捕食在决定群落结构中的相对作用(Connell 1975)和(2)群落结构的决定性和可预测性的程度(Cody & Diamond 1975; Peice *et al.* 1983; Strong *et al.* 1983)。因此,迫切需要对各类群落类型进行深入的研究。植食昆虫群落,因为它们包含有这么多的世界上的种类,值得人们特别的关注。

1.4 植食性昆虫群落的 3 个例子

本书的每一位作者在世界的不同地区,并以对问题的不同着重点,对植物上的昆虫群落进行了多年的研究。通过描述一些我们十分熟悉的系统,以及我们一直尝试回答的一些问题,我们便能最好地开始我们对植食性昆虫群落的研究。

1.4.1 大米草上的昆虫

大米草(*Spartina alterniflora*)是北美大西洋和墨西哥湾有保护的海岸盐碱地上的一种普通的牧草,与沿佛罗里达州的墨西哥湾海岸大米草有关的当地昆虫群落由两类植食者(食叶者和蛀茎者)、在植物残体中生活并取食植物残体的腐食者——“分解者”、

以及攻击植食者和腐食者的捕食性和寄生性昆虫组成(图 1—3)。

植食性昆虫的群体,与它们的主要拟寄生物一起,构成了一个相对独立的系统。主要的植食性昆虫图示于图 1—3。*Hydrellia valida* (一种毛眼水蝇)的幼虫在叶内生活及取食,即在靠近叶端部的表

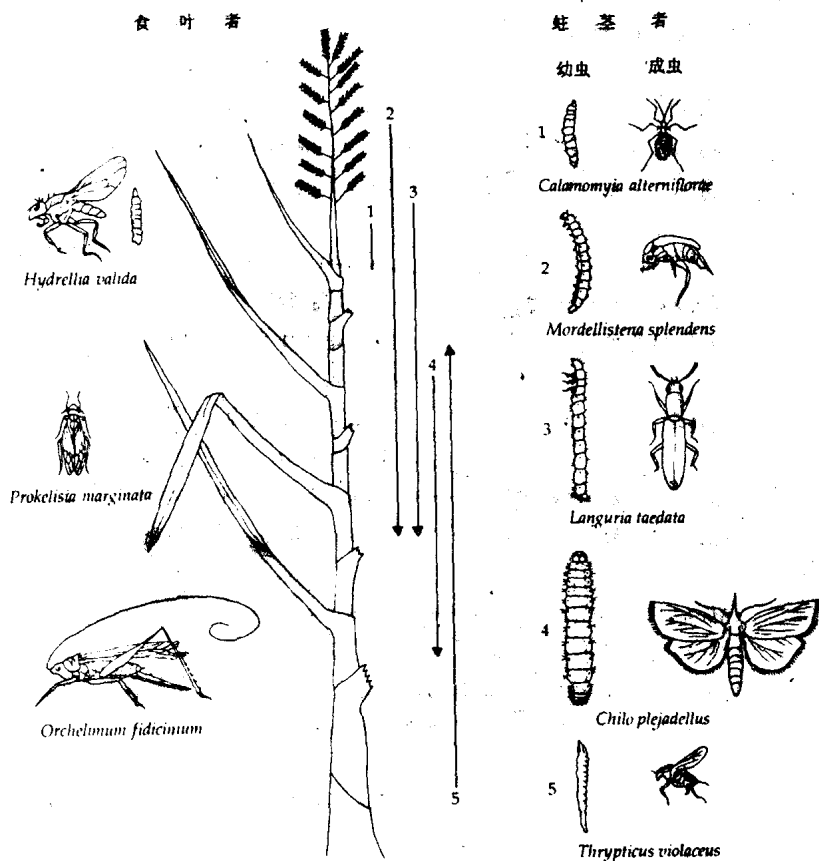


图 1—3 在北美的墨西哥湾沿岸与大米草(*Spartina alterniflora*)

相关联的植食性昆虫、寄生性昆虫和腐食性昆虫

图中仅标出了植食性昆虫。蛀茎昆虫占据的位置由草茎右边的

食叶者

潜叶蝇 幼虫 — *Opus sp.* (茧蜂科)

Hyttrellia valida 幼虫 — *Pteromalus sp.* (金小蜂科)

(双翅目水蝇科) 幼虫 — *Sympiesis sp.* (寡节小蜂科)

飞虱 卵 — *Anagrus delicatus* (缨小蜂科)

Prokelisia marginata 若虫 — *Elenchus koebeleii* (拈虱目)

(同翅目飞虱科) 幼虫 — *Pseudogonatopus sp.* (蓣蜂科)

长角螽斯 *Orchelimum fidicinium* (直翅目螽斯科)

卵 *Macroteleia surfacei* (缘腹细蜂科)

卵 *Eulophid* (寒节小蜂科)

蛙茎者

幼虫的拟寄生物(膜翅目)

Calamomyia alterniflorae (双翅目瘿蚊科)

Thossemma sp. (广腹细蜂科)

Platygaster sp. (广腹细蜂科)

Meromacrus sp. (跳小蜂科)

Morsellistena splendens ← *Cephalonomia legalisipennis*
 (鞘翅目花蚤科) (肿腿蜂科)
Languria taedata ← *Heterospilus languridae* (茧蜂科)
 (鞘翅目拟叩头甲科) *Eurytoma sp.* (广肩小蜂科)

Chilo plejadellus ————— *Gamburus bituminosus* (姬蜂科)
(鳞翅目螟蛾科)

Thyricus violaceus — *Eurytoma* sp. 2 (广肩小蜂科)
 — *Eurytoma* sp. 1
 (双翅目长足蚊科) — *H. lanouiae*