



Research and Application
of Insect Ecology

昆虫生态学 研究与应用

张润杰 张古忍 张文庆 编



科学出版社

昆虫生态学研究与应用

张润杰 张古忍 张文庆 编

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书从昆虫个体、种群、群落、生态系统(含景观和区域生态系统)、全球变化和生物技术 6 个方面介绍昆虫生态学研究与应用的理论、研究方法和应用技术。在介绍经典昆虫生态学研究方法的基础上,按照昆虫生态学的特点,精选了国内外近年发展起来的、应用较为普遍的昆虫生态学研究新理论、新技术和新方法加以介绍。全书共分 6 章,前 3 章分别从昆虫个体生态学、昆虫种群生态学和昆虫群落生态学介绍相应的研究与应用,后 3 章则介绍“生态系统中昆虫的研究与治理”“全球气候变化条件下的昆虫研究与控制”“现代生物技术昆虫学研究中的应用”。书中各章节在介绍相关生态学理论和应用技术的基础上,还选编了相应的研究实例,以加深读者对相关内容的理解。每章后附有复习题,书后附有参考文献,方便读者阅读理解。

本书可作为综合性大学和高等农林院校研究生的教材,也可供相关专业的研究生、教师及科研人员参考阅读。

图书在版编目(CIP)数据

昆虫生态学研究与应用/张润杰,张古忍,张文庆编. —北京:科学出版社, 2017.4

ISBN 978-7-03-051967-2

I. ①昆… II. ①张… ②张… ③张… III. ①昆虫学-动物生态学-研究 IV. ①Q968.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 042804 号

责任编辑:席慧文 茜 / 责任校对:李影

责任印制:张伟 / 封面设计:铭轩堂

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京中石油彩色印刷有限责任公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 4 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2017 年 4 月第一次印刷 印张:21 3/4

字数:560 000

定价:78.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

生态学由于与环境、经济及社会发展紧密联系,使它超越了其最初的生物学和地理学范畴,继而成为研究生物、环境、资源及人类相互作用的应用基础学科。20世纪后半叶以来,人类活动对地球和生物圈的负面影响上升到了新的层面,已经威胁到了可持续发展及人类本身的生存。人与自然必须协调发展的思想,以及发展经济必须与保护自然环境和生物多样性同步的观点,已经被人们接受。

昆虫生态学作为生态学的一个分支学科,在100多年尤其是近60年的发展进程中,紧密跟随学科的发展前沿,密切联系生产实际,取得了举世瞩目的成就。20世纪30年代前后,生态学沿着种群生态和群落生态两个主要方向发展。六七十年代,种群动态成为种群生态研究的重要问题,在种群数量变化及其预测的研究与实践得到发展;群落生态提出了各种群落指标,群落结构的描述和分析方法迅速发展。随着系统科学的形成、普及和不断进步,种群生态提出了种群调节和控制的研究方向,并逐步形成理论与实际紧密联系的种群生态学;群落生态学与系统科学相联系,建立了系统生态学;另外,以生态系统作为研究对象,形成了生态系统生态学。80年代,计算机科学和工程系统学促使昆虫种群生态学中的数学描述、数学模拟及最优化飞速发展;90年代,昆虫生态学与其他学科及昆虫学内各分支学科间相互渗透、交叉和综合,产生了许多交叉学科,如昆虫行为生态学、昆虫分子生态学、昆虫化学生态学、昆虫信息生态学等。进入21世纪以来,现代生物技术和全球变化与昆虫生态学相互结合,使研究的范围向微观和宏观两极展开,形成了量子水平→分子水平→细胞→组织→器官→个体→种群→生态系统→生物圈等许多层次,并在现代生物技术影响和全球变化情景下,昆虫生态学研究取得了巨大进步。面对21世纪人口、资源、环境的挑战,昆虫生态学在学科领域与害虫防治实践中将发挥越来越重要的作用。

中山大学昆虫学研究所和有害生物控制与资源利用国家重点实验室是蒲蛰龙院士亲手创立的昆虫学研究和人才培养基地。近60年来,它在科学研究、研究生培养与教学实践中取得了举世瞩目的成就,积累了丰富的材料和经验。我们在总结这些材料和经验的基础上,结合国内外昆虫生态学的最新发展,编写了本书。它的指导思想是系统地向研究生介绍昆虫生态学研究的新思想、新理论、新方法及其在生产中的新应用,在内容结构上共有6章,分别是“昆虫个体生态学研究与应用”“昆虫种群生态学研究与应用”“昆虫群落生态学研究与应用”“生态系统中昆虫的研究与治理”“全球气候变化条件下的昆虫研究与控制”“现代生物技术昆虫学中的应用”。

本书在编写过程中,得到中山大学研究生院、生命科学学院研究生工作部、蒲蛰龙科学基金、有害生物控制与资源利用国家重点实验室和中山大学昆虫学研究所的大力支持,科学出版社积极支持本书出版,对席慧等负责本书的编辑,在此一并致谢。本书参考了国内外相关的专著、教材等文献资料,我们在此对相关作者深表敬意。由于昆虫生态学涉及的内容广泛,而编者收集的文献不够全面,不足之处在所难免,希望读者予以批评指正。

编 者

2016年5月30日

目 录

前言

第一章 昆虫个体生态学研究与应用	1
第一节 环境及其对昆虫的影响	1
第二节 昆虫抗冻耐寒能力的研究与应用	16
第三节 昆虫趋光性的研究与应用	26
第四节 昆虫休眠滞育的研究与应用	37
第五节 昆虫行为的研究与应用	45
第六节 昆虫的生殖与变态发育	63
第二章 昆虫种群生态学研究与应用	75
第一节 昆虫生活史及其对策	75
第二节 昆虫种群空间格局与取样调查	81
第三节 昆虫种群的监测与预测预报技术	90
第四节 天敌昆虫控害作用定量评价方法	103
第五节 昆虫种群生命表及其应用	115
第六节 集合种群的研究与应用	122
第七节 昆虫种群生存力的研究与应用	130
第三章 昆虫群落生态学研究与应用	139
第一节 昆虫物种多样性的研究与应用	139
第二节 昆虫生态位的研究与应用	148
第三节 昆虫群落边缘效应的研究与应用	155
第四节 昆虫物种多度格局的研究与应用	162
第五节 昆虫群落演替的研究与应用	167
第六节 群落谱系学在昆虫研究中的应用	172
第七节 短期农作物生境节肢动物群落调控技术	179
第四章 生态系统中昆虫的研究与治理	185
第一节 昆虫在生态系统中的生态功能	185
第二节 生态系统稳定性与病虫害调控	192
第三节 昆虫在生态系统退化诊断与恢复中的作用	203
第四节 农业面源污染与有毒有害物质循环	208
第五节 农田景观格局对昆虫的生态效应	212
第六节 区域生态系统的害虫治理	219
第五章 全球气候变化条件下的昆虫研究与控制	231
第一节 昆虫对温度升高胁迫的响应与适应	231
第二节 大气 CO ₂ 浓度增加对昆虫的影响及其作用机制	236

第三节	昆虫对大气臭氧浓度升高的响应与适应	243
第四节	紫外辐射增强对昆虫的影响——以麦长管蚜为例	248
第五节	SO ₂ 浓度升高对昆虫的影响——以异色瓢虫为例	252
第六节	有害生物入侵及其风险评估	255
第七节	全球气候变化条件下的有害生物控制	266
第六章	现代生物技术在昆虫学研究中的应用	272
第一节	分子生物学技术	272
第二节	DNA 条形码技术	278
第三节	昆虫化学生态学技术	285
第四节	昆虫遗传多样性技术	296
第五节	分子标记技术与入侵昆虫研究	304
第六节	昆虫 RNAi 技术	310
第七节	昆虫基因组学技术	313
第八节	昆虫蛋白质组学技术	321
主要参考文献		330

第一节 环境及其对昆虫的影响

一、环境与环境胁迫

环境(environment)是指生物有机体赖以生存的所有因素和条件的综合,指某一特定生物群体外的空间、直接或间接影响该生物群体生存的一切事物的总和。在生物科学中,环境是指生物的栖息地,以及直接或间接影响生物生存和发展的各种因素。

环境是由相应的因素(因子)和条件组成。环境因素(environment factor)是指直接参加生物有机体物质和能量循环的组成部分。例如,绿色植物的生存需要一定的光、二氧化碳、水、氧,以及氮、磷、钾、钙、镁、铁等营养元素,称为绿色植物的环境因素。环境条件(environment condition)是指为环境因素提供物质和能量基质的组成部分。例如,为绿色植物提供物质和能量的地质、地貌、水文、土壤、气候等,称为绿色植物的环境条件。

环境可按其性质分为非生物因素、生物因素、居住地土壤等。

环境胁迫:生物学意义上的胁迫是指环境对生物的一种逼迫和压力状态。胁迫因子是指超出正常变动范围的生态因子。这些胁迫因子影响了生物的生长发育、生存及生理功能。环境因子胁迫类型大体分为四类:气候因子(极端的温度、干旱、洪涝、强光和辐射等)、基质因子(极端pH、矿物质或微量元素的严重缺乏等)、非自然的污染因子(有害气体、有毒重金属、农药等)、生物因子(病原物、防御性的化学物质等)。温度胁迫是指生物对正常生存温度之外的温度反应,包括低温胁迫、高温胁迫和高低温交叉胁迫。对很多昆虫来说,快速冷驯化可以使它们免于遭受过冷却点(super cooling point, SCP)以上的低温伤害;高温驯化使昆虫能耐受更高温度的胁迫,并获得较强的耐热性。果蝇热胁迫后冷锻炼对其存活影响的研究结果表明,果蝇的温度胁迫中存在交叉保护效应,冷锻炼能增加果蝇的抗热性,温和的热锻炼能提高其抗寒性。对于相同的物种,研究者发现经冷锻炼后能提高高温胁迫条件下生物的存活率。人们对变温动物在温度胁迫下生存和适应策略进行了大量研究,发现暴露在极端温度下的昆虫会产生不同反应,或通过行为上的逃跑来躲避,或通过形态学、生活史及生理特征的改变来适应。当前研究较多的胁迫因子主要是昆虫的抗药性、对极端温度的适应性及对植物防御的适应性等。

二、温度对昆虫的影响及估算有效积温的正弦模型

(一) 温度对昆虫的影响

1. 温度与昆虫的发生世代数

大多数种类可以用有效积温的方法来计算它在各个地区的发生代数,我国北部地区

代数少而南部地区代数多,即低纬度代数多而高纬度代数少。以黏虫 [*Mythimna separate* (Walker)] 为例,我国北纬 48° 以北为基本一年 1 代区, 42°~48° 为基本一年 2 代区, 36°~42° 为基本一年 3 代区, 32°~36° 为基本一年 4 代区, 27°~32° 为基本一年 5 代区, 24°~27° 为基本一年 6 代区, 再往南则一年发生 7 代、8 代, 甚至 9 代。又如白背飞虱 [*Sogatella furcifera* (Horváth)], 自北向南: 黑龙江一年发生 1 代; 吉林通化大致发生 2 代; 辽宁盘锦地区 3 代; 河南郑州 3~4 代; 江苏南京 4~5 代; 上海以 5 代为主, 部分 6 代; 江西南昌以 6 代为主, 部分 7 代; 广东广州 7~8 代。

由于海拔影响了温度高低(一般海拔每升高 100 m, 气温下降 0.6°C), 因此在同纬度不同海拔条件下, 昆虫代数即随海拔增加而递减。以亚洲玉米螟 [*Ostrinia furnacalis* (Guenée)] 为例, 在江西省海拔 200 m 以下地区一年 4 代, 400~500 m 一年 3 代, 800~1000 m 一年 2 代, 1500 m 处则为 1 代。又如二化螟 [*Chilo suppressalis* (Walker)], 贵州中部海拔 700 m 以上的山区, 一年发生 2 代, 东部 400~700 m 处, 以一年 2 代为主, 部分 3 代; 而在南部和北部 200~400 m 地区, 则为一年 3 代。

2. 温度与昆虫滞育

温度对诱导滞育的影响主要表现在两个方面: ①作为主要的诱导因子, 一些温带地区的昆虫, 特别是生活史的全部或某个阶段在土壤内的昆虫, 由于它们生活环境缺乏光周期暗示, 季节节律只与温度有关。大猿叶虫 (*Colaphellus bowringi* Baly) 以成虫在土壤中越冬和越夏, 当环境温度 $\leq 20^{\circ}\text{C}$ 时, 低温诱导夏季滞育的大猿叶虫成虫全部进入越冬滞育。②作为诱导的调节因子, 温度与光周期、湿度等其他因子相互作用诱导昆虫滞育。在对大草蛉 [*Chrysopa pallens* (Rambur)] 滞育特性的研究中发现, 影响大草蛉预蛹滞育的主要因素是光周期和温度, 光周期对滞育的诱导起决定作用, 温度对预蛹滞育率的形成有重要的调节作用。分子机制研究表明, 温度和光周期影响家蚕 (*Bombyx mori* L.) 滞育激素基因 *dh*、滞育特征能量代谢限速酶山梨醇脱氢酶基因 *sdh*、家蚕滞育生物钟蛋白基因 *ea4*, 以及家蚕抗氧化酶基因 *sod* 和过氧化氢酶基因 *cat* 的表达谱, 这些基因决定着家蚕卵滞育水平和滞育解除的相关特性。温度诱导的滞育反应一般有冬滞育和夏滞育。昆虫滞育大多是由低温引起的, 烟蚜茧蜂 (*Aphidius gifuensis* Ashmead) 在 0°C 以下低温有利于维持滞育, 滞育持续期可达 4~5 个月; 中红侧沟茧蜂 (*Microplitis mediator* Haliday) 也是受低温影响才能进入滞育, 在 20°C 以上温度条件下, 无论光周期如何变化, 其都不能进入滞育, 所结茧为非滞育茧, 且随温度的升高发育历期缩短; 多异瓢虫 (*Adonia variegata* Goeze) 也属于低温诱导滞育型。也有少数昆虫是由高温诱导滞育的, 如日本的棉铃虫 (*Helicoverpa armigera* Hübner) 的蛹滞育。温度周期的变化也在滞育诱导中占有重要地位。对棉铃虫蛹滞育的研究发现, 不同温光周期的配合处理结果具有显著差异, 表明光期温度是影响棉铃虫滞育的主要因素。滞育的解除需要高温或者低温的诱导。

3. 温度与昆虫行为

随着温度的变化, 昆虫的生理代谢也会发生变化, 在行为上就会有表现。昆虫具有不同的温度感受器来感知周围环境中的温度变化, 并决定自己的行为。一种吉丁虫 (*Melanophila acuminata*) 利用位于中足靠近胸部两侧的两个红外窝器官检测由火灾产生的红外, 一些蝴蝶利用温度感受器来决定自己的活动, 猎蝽 [*Triatoma infestans* (Klug)] 可以利用猎物的温度来进行捕食。对于迁飞昆虫而言, 温度对其飞翔能力有重要影响。

在对麦长管蚜 [*Sitobion avenae* (Fabricius)] 飞行能力的研究中发现, 适于飞行的温度为 12~22℃, 在温度过低或者过高时, 其飞行能力明显降低。在对美洲斑潜蝇 (*Liriomyza sativae* Blanchard) 的测试中发现, 在 18~33℃, 随着温度的升高其平均飞行距离和平均飞行时间增加, 但到 36℃ 又开始下降。当气温达到 23℃ 时, 越冬后的马铃薯甲虫 (*Leptinotarsa decemlineata* Say) 才具有起飞能力, 25~33℃ 是其最适飞行温度。迁飞性昆虫通常会选择适宜的温度大规模起飞。棉铃虫试虫群体对空间最优飞行温度是 20~22℃; 在 16~22℃ 温度梯度场中的棉铃虫群体对最适温度的选择比在 19~30℃ 的温度梯度场中的群体更显著, 表明在温度较低的迁飞季节中, 温度对迁飞棉铃虫空中虫群聚集成层的影响要比在高温季节更明显。

温度影响着传粉昆虫的行为。晴天苍蝇的访花次数与温度存在密切的关系。气温低于 22℃ 时, 苍蝇几乎不访花, 随着气温的升高, 访花次数增多, 其访花高峰在 23~39℃, 温度达 40℃ 时访花次数急剧减少; 在阴天, 温度达 20℃ 时苍蝇开始访花活动, 在 14~18℃ 几乎没有苍蝇访花, 在 20~26℃ 随温度升高苍蝇访花次数逐渐增加。

4. 温度与环境因子相互作用对昆虫的影响

1) 温度与杀虫剂 温度对化学杀虫剂活性的影响是较复杂的, 不仅不同类型的杀虫剂具有不同的温度效应, 而且, 同一类杀虫剂对不同的昆虫, 甚至同类杀虫剂的不同药剂品种对同一种昆虫的温度效应也有较大差异。在不同温度下测试 8 种杀虫剂对绿盲蝽 (*Apolygus lucorum* Meyer-Dür.) 的毒杀作用发现, 有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂的毒力受温度的影响较小。其中, 温度对辛硫磷的毒力几乎没有明显影响。灭多威在 30℃ 有最大 LC_{50} , 是 15℃ 时的 2.3 倍, 表现为负温度系数药剂。丁硫克百威在 20℃ 时有最大温度系数 +2.36。高效氯氟氰菊酯和高效氯氟氰菊酯对绿盲蝽均为明显的负温度系数药剂。高效氯氟氰菊酯对绿盲蝽的毒力受温度的影响比高效氯氟氰菊酯大, 但毒力较高。吡虫啉和啶虫脒为明显的正温度系数药剂。对麦长管蚜的毒力实验表明, 高效氯氟氰菊酯对麦长管蚜表现负温度系数, 啶虫脒表现不规则正温度系数, 高效氯氟氰菊酯对麦长管蚜的毒力受温度影响极小, 其他药剂均表现为明显的正温度系数效应, 以有机磷类表现最为明显。

2) 温度与病原线虫 病原线虫通过侵染昆虫来降低虫口密度, 病原线虫的生长发育和侵染致病力受温度的影响。温度对线虫生物学的影响同对昆虫的影响一样。不同的温度对病原线虫 *Steinernema jeltiae* 的发育、繁殖、个体感染力的影响研究表明, 该线虫在 10~30℃ 内具有致病力, 25℃ 致病力最强。与昆虫类似, 线虫也有发育适宜的温度范围和最适温度。

3) 温度与寄主植物 温度通过作用于寄主植物来影响昆虫的生物学特性, 这种作用有正效应也有负效应。在对转基因 741 杨抗虫性的研究中发现, 随着温度的升高, 舞毒蛾 (*Lymantria dispar* L.) 幼龄幼虫的总死亡率、累计死亡率均明显升高, 且随着昆虫龄级的增加, 幼虫对转基因株系和温度的敏感性逐渐降低。寄生于黑松 (*Pinus thunbergii* Parl.) 和马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 的松突圆蚧 (*Hemiberlesia pitysophila* Takagi) 雌成虫的过冷却点显著高于寄生于湿地松 (*Pinus elliottii* Engelm.) 和火炬松 (*Pinus taeda* L.) 的个体。

4) 温度与天敌昆虫 天敌昆虫有适宜的活动温度, 温度异常会对其寄生或捕食功能造成影响。试验表明, 适宜的高温胁迫有助于提高螟黄赤眼蜂 (*Trichogramma chilonis*

Ishii) 的寄生量, 但随着温度的升高和处理时间的延长, 对其寄生量有明显的抑制作用, 螟黄赤眼蜂的繁殖适温为 26℃, 受 34℃ 和 36℃ 高温胁迫后, 雌蜂产卵量有所增加, 但连续长时间多代受高温胁迫并不能使其获得长久的耐热性从而增强繁殖力。

5. 温度胁迫影响昆虫的内在机制

温度胁迫是指生物对正常生存温度之外的温度反应, 包括低温胁迫和高温胁迫。昆虫的耐寒策略包括抗冻物质的产生、冰核剂的作用及抗冻蛋白。对于昆虫的耐热性的分子机制方面研究较多的是热休克蛋白和热休克转录因子、*hsr-omega* 基因及磷酸葡萄糖异构酶。不同的生物与耐热性有关的热激蛋白 (heat shock protein, Hsp) Hsp70 是不同的。在对果蝇的研究中发现, 在受到高温胁迫时 Hsp70 参与耐热性的表达, Hsp70 和耐热性呈正相关。在果蝇体内只有一种热休克转录因子 *hsf1*, 在受到热胁迫时诱导热休克蛋白的基因表达。在 37℃ 短暂高温胁迫下, 能诱导果蝇染色体产生新的膨突, 此膨突生成与该区的基因转录有关, 而 *hsr-omega* 基因位于此区域, *hsr-omega* 基因是一种不编码蛋白质的基因, 但转录子可形成 RNP, 从而参与 mRNA 的加工及与 DNA 的结合。磷酸葡萄糖异构酶可能参与调节昆虫在高温下生长的体内代谢, 使昆虫适应高温。

在对梨小食心虫 (*Grapholitha molesta* Busck) 短期高温处理中发现, 38℃ 处理 48 h 雌雄成虫的死亡率均达到 90% 以上, 并且对产卵历期、产卵量、卵的孵化率、成虫寿命产生重要影响。在对斑须蝽 (*Dolycoris baccarum* L.) 的调查中发现, 冬季极端低温对越冬成活率影响较大。较低的温度影响柑橘大实蝇 [*Bactrocera (Tetracus) minax* Enderlein] 幼虫的化蛹率, 并且不同温度下化蛹所需的时间也不同。在对美国白蛾 (*Hyphantria cunea* Drury) 越冬蛹短时低温处理中, 不同低温下随着处理时间的延长存活率逐渐下降, -10℃ 处理 30 h 越冬蛹全部死亡。低温延长成虫的寿命但降低其生殖能力, 在中华通草蛉 (*Chrysoperla sinica* Tjeder) 和大猿叶甲 (*Colaphellus bowringi* Baly) 的研究中有所体现。

1) 温度胁迫下昆虫的生态可塑性反应 生理学家通常把短时间亚致死条件下的暴露称为锻炼, 锻炼后产生的影响可能会持续于昆虫的整个生命周期, 但这种过程产生的变化是可逆的。在生物正常发育温度范围内的长时间温度暴露则称为驯化, 可产生可逆和不可逆的生理变化, 包括低温驯化和高温驯化。低温驯化是指昆虫在接受低温胁迫前, 在较低温度下暴露一定时间, 由此可显著提高昆虫的耐寒性。对很多昆虫来说, 快速冷驯化可以使它们免于遭受过冷却点以上的低温伤害。高温驯化是将昆虫暴露于非致死高温一段时间, 使昆虫能耐受更高温度的胁迫, 并获得增强的耐热性。驯化和锻炼通过改变昆虫的温度胁迫耐受性, 从而对其生态可塑性产生影响, 其主要作用机制是诱导热激蛋白的表达。

2) 高低温交叉胁迫对昆虫抗性的影响 果蝇热胁迫后冷锻炼对其存活影响的研究结果表明, 果蝇的温度胁迫中存在交叉保护效应。冷锻炼能增加果蝇的抗热性, 温和的热锻炼能提高其抗寒性。研究者发现, 对于相同的物种, 经冷锻炼后能提高高温胁迫条件下生物的存活率。低温条件诱导 Hsp70 的表达, 并且 Hsp70 在交叉抗性中发挥了作用。

3) 昆虫对温度胁迫的响应和适应 昆虫在极端温度胁迫下, 形成了各种对策。昆虫通过自身的运动去主动选择对其最有利的环境温度。禾谷缢管蚜 [*Rhopalosiphum padi* (L.)] 在温度梯度场内的运动在接近高温端时有一个突然转向低温方向的运动过程, 即禾谷缢管蚜有躲避高温的习性。锈赤扁谷盗 (*Cryptolestes ferrugineus* Stephens) 成虫在秋季

粮仓外冷内热时向中心移动,但温度过高时,则向较凉爽的区域运动;烟粉虱(*Bemisia tabaci* Gennadius)在叶片温度较低的一侧产卵。低温驯化增加了昆虫应对低温的影响。美国白蛾越冬蛹经过 0℃ 驯化之后,可以提高低温处理下蛹的存活率,在 0℃ 下处理时间越长则在 -10℃ 下存活率越高。在蠨螋(*Arma chinensis* Fallou)也表现出相似的特性,低温驯化提高了其抗寒性。极端高、低温诱导昆虫体内热激蛋白和抗冻蛋白的表达。烟粉虱在高温下诱导热激蛋白基因的表达;二化螟(*C. suppressalis*)会形成热激蛋白抵抗温度变化。

4) 温度胁迫对昆虫适应性影响的内在机制 热激蛋白的表达和调控系统是生物对多种环境胁迫条件产生应激反应以达到自我保护的物质基础,其中,热激蛋白的表达是细胞受高温胁迫后在分子水平上最主要的响应之一。昆虫在温度胁迫条件下往往会产生热激蛋白(Hsp),它们在昆虫的环境适应和进化中发挥重要作用。高温锻炼诱导的胁迫反应导致 Hsp 的表达和抗氧化物质的产生。锻炼导致细胞内 Hsp 表达水平的增加,并且锻炼后的细胞在较高温度下能存活较长时间且较快恢复其具有的正常的细胞功能。冷驯化涉及复杂的膜重构过程,其中最常见的变化是不饱和脂肪酸含量的增加。除了膜组分的变化,较长时间的冷暴露还能诱导一些不同基因的上调表达,包括抗冻蛋白基因和热激蛋白 Hsp70 基因。

温度锻炼对昆虫虽无致死影响,但诱导了基因表达和一些生理变化。温和的温度锻炼增强耐热性是以生殖损害为代价的,进而导致种群数量的减少。温度胁迫中最重要的生理适应之一是诱导 Hsp 的表达,而诱导表达 Hsp 可能会对昆虫产生不利的影

(二) 利用正弦模型估算昆虫发育的有效积温

传统的有效积温计算方法是使用平均温度。用平均温度计算有效积温,当发育起点温度低于每日最低温时是有效的,当发育起点温度在每日最高温与最低温之间时用平均温度计算出的有效积温偏小,当发育起点温度等于或超过平均温度时,此时的误差就变得很大。由此,科学家利用正弦曲线模型,结合发育起点温度和发育上限温度,计算昆虫在田间变温条件下的有效积温(咎庆安等,2010)。

1. 发育上限温度的计算

这里选择 Lactin 模型计算发育上限温度。Lactin 模型表达式如下:

$$1/N = e^{(\rho \times t)} - e^{[\rho \times t_m (t_m - t) / \Delta]}$$

式中, N 为发育历期(d); t 为温度(℃); ρ 为最适温度下的发育速率(1/d); t_m 为致死高温(℃); Δ 为高温衰退范围(℃)。由上式可知,Lactin 模型参数简单(只有3个),不但描述了昆虫的最适温度(参数 ρ),还有效地描述了昆虫高温衰退的过程(参数 Δ)。致死高温(t_m)和高温衰退范围(Δ)的差值就是昆虫的发育上限温度。

2. 变温条件下有效积温的计算

正弦方法是通过正弦曲线来描述每日最高温与最低温间的温度变化。通过比较每日最高温和最低温与发育起点温度、发育上限温度的关系,分6种情况分别计算每日的有效积温值(D)并累加(图1-1~图1-6)。

(1) 每日最低温高于发育起点温度、每日最高温高于发育上限温度(图1-1)。

$$D = 1/\pi \{ [(T_{\max} + T_{\min})/2 - T_L] (\theta_2 + \pi/2) + (T_U - T_L) (\pi/2 - \theta_2) - \text{acos}\theta_2 \}$$

式中, T_L 为发育起点温度; T_U 为发育上限温度; T_{\max} 为日最高温; T_{\min} 为日最低温;下同。

(2) 每日最低温低于发育起点温度、每日最高温高于发育上限温度(图1-2)。

$$D = 1/\pi \{ [(T_{\max} + T_{\min})/2 - T_L] (\theta_1 - \theta_2) + (T_U - T_L) (\pi/2 - \theta_2) + a (\cos\theta_1 - \cos\theta_2) \}$$

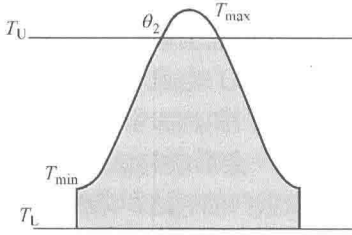


图 1-1 $T_{\max} > T_U$ & $T_{\min} > T_L$

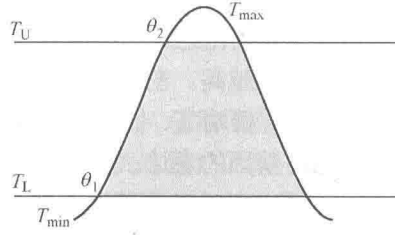


图 1-2 $T_{\max} > T_U$ & $T_{\min} < T_L$

(3) 每日最低温高于发育起点温度、每日最高温低于发育上限温度 (图 1-3)。

$$D = (T_{\max} + T_{\min})/2 - T_L$$

(4) 每日最低温低于发育起点温度、每日最高温低于发育上限温度 (图 1-4)。

$$D = 1/\pi \{ [(T_{\max} + T_{\min})/2 - T_L] (\pi/2 - \theta_1) + a \cos\theta_1 \}$$

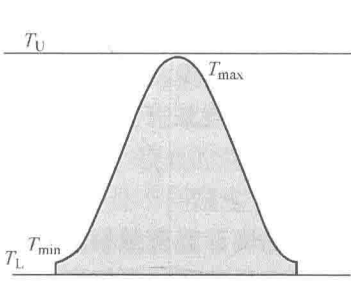


图 1-3 $T_{\max} < T_U$ & $T_{\min} > T_L$

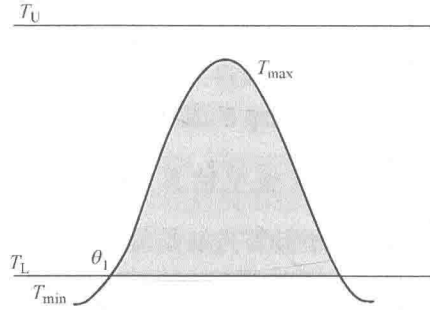


图 1-4 $T_{\max} < T_U$ & $T_{\min} < T_L$

(5) 每日最低温高于发育上限温度 (图 1-5)。

$$D = T_U - T_L$$

(6) 每日最低温低于发育起点温度 (图 1-6)。

$$D = 0$$

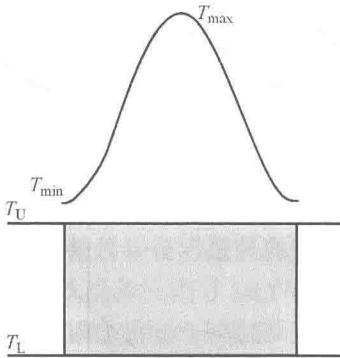


图 1-5 $T_{\min} > T_U$

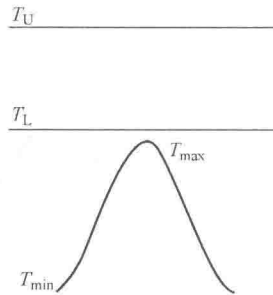


图 1-6 $T_{\max} < T_L$

$$\theta_1 = \sin^{-1} \{ [T_L - (T_{\max} + T_{\min})/2] / \alpha \}$$

$$\theta_2 = \sin^{-1} \{ [T_U - (T_{\max} + T_{\min})/2] / \alpha \}$$

$$\alpha = (T_{\max} - T_{\min})/2$$

三、湿度、降雨、干旱、降雪对昆虫的影响

(一) 湿度对昆虫的影响

1. 湿度影响昆虫的生殖、发育、寿命和取食

相对湿度在 75% 以上时, 对黏虫成虫产卵比较有利; 在相对湿度低于 40% 时, 即其他生态条件合适, 黏虫产卵量也很低。例如, 将 10 对成虫置于 20.9℃ 条件下饲养, 相对湿度平均为 40.9% 时, 10 头雌蛾只产卵 11 块, 合计产卵 195 粒, 平均每头雌蛾只产 19.5 粒, 而且孵化率很低; 当相对湿度为 84.7% 时, 10 头雌蛾共产卵 110 块, 合计产卵 7561 粒, 平均每头雌蛾产 756.1 粒, 孵化率均在 90% 以上。土壤含水量大于 12.15% 时, 南方圆头犀金龟 [*Cyclocephala immaculate* (Olivier)] 的卵才能正常发育, 初产卵和近孵化卵对于干燥的土壤十分敏感。卵壳结构的扫描电镜图片显示, 刚产出 1~2 d 的卵, 卵壳中含有脂肪酸层, 而脂肪酸层对水的通透性好, 使得初产卵对干燥十分敏感; 8 d 后, 卵壳内外已包被了结构致密的浆膜表皮, 浆膜表皮有允许水分进入卵而阻止水分渗出卵外的特性, 使得卵对于干燥环境具有很强的抵抗力; 卵孵化前, 浆膜表皮被酶消解吸收, 使其对土壤干燥又表现敏感。对烟芽夜蛾 (*Heliothis virescens*) 和棉铃虫 (*Helicoverpa armigera* Hübner)、澳洲棉铃虫 [*H. punctigera* (Castr.)] 和美洲棉铃虫 [*H. zea* (Boddie)] 等昆虫而言, 环境湿度大则延缓卵和幼虫的发育, 以及降低卵的孵化率、蛹的羽化率和幼虫的存活率等。湿度过低或过高均抑制昆虫的发育, 对黏虫卵发育的影响结果表明, 在温度为 16℃ 及 21℃ 时, 相对湿度 (RH) 为 20%、40%、60%、80% 和 100% 的组合中, 卵均能孵化, 但以相对湿度为 60%、80% 条件下孵化率较高, 而在相对湿度为 40% 或 100% 的条件下, 孵化率均有所降低。

湿度影响昆虫的寿命。飞蝗在相对湿度为 70% 时, 性成熟最快, 但寿命最短; 相对湿度超过 70% 以后, 不仅性成熟延缓, 其寿命也随之延长 (图 1-7)。

湿度影响昆虫的死亡率、发育速度、生育力和寿命 (图 1-8)。

环境湿度变化导致昆虫寄主植物组织水分含量变化, 进而影响其取食。大气湿度和植物水分含量低对黏虫 (*M. seperata*) 幼龄幼虫发育不利, 但对老龄幼虫影响不大; 幼虫对食物中水分的吸收量能主动调节, 特别是在食物水分含量低时能通过暴食以吸收较多的水分。

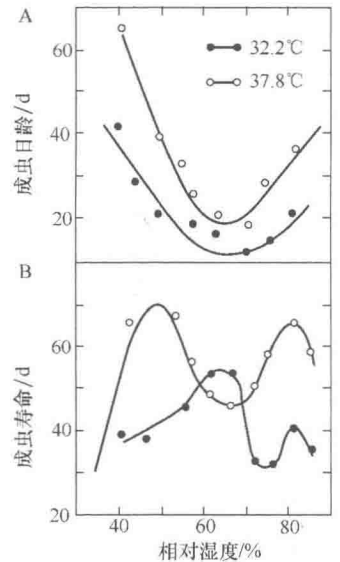


图 1-7 飞蝗成虫到性成熟所需时间 (A) 和成虫寿命 (B) 与湿度关系

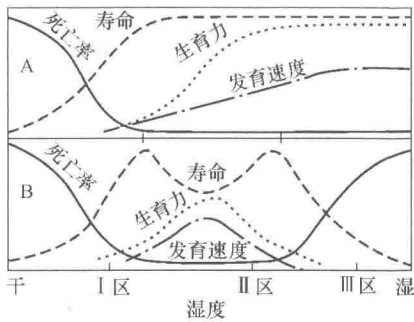


图 1-8 湿度对昆虫死亡率、发育速度、生育力和寿命影响的模式图 (仿孙儒泳, 1987)

A. 单峰型; B. 双峰型

I 区. 湿度偏干; II 区. 中等湿度;
III 区. 湿度偏湿

2. 环境湿度影响土中生活的昆虫

蛹期土壤含水量变化可影响棉铃虫化蛹、羽化, 使各代种群数量产生很大波动。土壤含水量主要影响棉铃虫蛹的存活和成虫的正常羽化出土, 而对幼虫入土化蛹影响较小。土壤含水量越大, 蛹和成虫的死亡率越大; 其中, 又以幼虫入土第 3 天“降雨”的影响最大。土壤含水量大是棉铃虫蛹期死亡的关键因子。棉铃虫入土前降雨对幼虫的影响是毁灭性的, 入土后 1~3 d 内降雨会使部分幼虫死亡, 化蛹后再降雨则主要影响蛹和蛾的存活, 开始羽化时降雨对棉铃虫的影响比前期小。

3. 环境湿度影响昆虫抗寒性及其越冬存活

环境湿度对于昆虫越冬存活的影响可通过昆虫的多种反应表现出来, 如滞育行为和对冷、热、干旱的忍耐性等。土壤含水量仅是造成越冬蛹死亡的众多因子之一, 土壤的温度、土层结构、灌溉状况、寄生、捕食和疾病等也是重要的死亡因子。湿冷土壤中美洲棉铃虫越冬蛹的存活率远低于干冷土壤中的存活率; 干冷的冬季, 即使是在 -17.15°C 的低温下, 蛹的越冬存活率仍高达 25%。昆虫抗寒性 (cold hardness) 的强弱与其体内水分含量密切相关。虫体内低的含水量可提高其血淋巴的溶液浓度, 从而提高其过冷却点, 进而提高其抗寒性。当温度 25°C 时, RH 90% 处理下松墨天牛 (*Monochamus alternatus* Hope) 越冬幼虫的寿命要长于 RH 40% 处理, 高湿可提高越冬幼虫的羽化率。

橘小实蝇 (*Bactrocera dorsalis* Hendel) 适于 RH 60%~80% 环境下活动, 当 RH 低于或高于该范围时对其不利。RH 为 40%、60% 和 80% 时, 麦长管蚜的平均飞行距离与时间随 RH 的提高而增加, 飞行速度在 RH 60% 时较高, 在 RH 40% 和 RH 80% 时相对较低, 且分别与 RH 60% 下该虫的飞行速度差异极显著。分析认为, RH 是通过影响麦长管蚜体内水分平衡和存活而间接影响其飞行能力的。高湿度有利于麦长管蚜飞行时间的延长, 但不利于飞行速度的提高; 而低湿度对该虫存活和飞行速度的提高均不利。

土壤湿度变化对土壤昆虫的潜层深度有直接影响, 如原河北省沧州市农业科学研究所和原河北省黄骅县河南大队调查了 1968~1975 年沧州地区春季蛴螬发生情况后发现, 降雨导致土壤湿度过大而不利于蛴螬下移, 进而使之危害减轻。土壤湿度也影响土壤害虫滞育发生的时间, 如麦红吸浆虫 [*Sitodiplosis mosellana* (Gehin)] 和麦黄吸浆虫 [*Comtarinia tritci* (Kiby)] 在春季遇到土壤含水量低时, 由于不能激活体内的滞育解除因子而继续滞育, 如果土壤持续干旱, 小麦吸浆虫可以一直滞育, 直至合适的土壤湿度。降雨可解除小麦吸浆虫的越冬滞育, 促使越冬幼虫破茧出土加快, 造成成虫大发生。土壤湿度也影响一些地下害虫在土中的分布。例如, 细胸金针虫 (*Agriotes subrittatus* Motschulsky)、小地老虎 (*Agrotis ypsilon* Rottemberg) 多发生于土壤湿度大的地方或低洼地; 钩金针虫 (*Pleonomus canaliculatus* Faldemann) 和宽背金针虫 (*Selatosomus latus* Fabricius) 则多发生于土壤湿度小和较干旱的地区; 而拟步甲科 (Tenebrionidae) 昆虫多发生在干旱的沙土地。

(二) 降雨对昆虫的影响

降雨常常是昆虫数量消长的原因之一,大雨常阻止昆虫活动,影响交配和产卵。降雨对棉蚜、棉蓟马等影响较大,可直接杀死,对棉铃虫也有较大的冲刷作用。降雨对蝗虫的发生影响较大,如在孵化期遇雨,蝗虫会大量死亡,减少发生。在蝗虫每年发生2代的沿淮蝗区,雨期越提前,对蝗虫的发生越不利;雨季越推后对蝗虫发生越有利,特别是蝗卵发育后期和孵化期雨量对其的影响最大,直接决定蝗虫发生的盛衰。

不同的降雨时间对昆虫的影响不同。降雨时间的差异会显著影响处于不同虫龄的昆虫发育。一方面,降雨时间的先后对昆虫的寿命和生长发育影响不同,如降雨对未入土棉铃虫幼虫的影响是毁灭性的,在入土后1~3d内降雨会使部分幼虫死亡,而化蛹之后的再降雨则主要影响蛹和蛾子存活,开始羽化时降雨对棉铃虫的影响要比前期小。另一方面,降雨时间的差异也明显影响昆虫生殖力。如棉铃虫入土第3天降雨,且相应的土壤含水量在20%以上时,成虫的生殖力下降44.2%以上,但在同样湿度下,在入土第5天降雨,成虫生殖力则没有显著下降;若在入土前降雨,且土壤含水量高达40%以上时,成虫生殖力下降40.75%~57.50%。再者,降雨时间的差异影响了昆虫的发生程度,在幼龄阶段阴雨有利于黏虫的生长发育,但对高龄幼虫则会抑制其取食程度。

降雨量的大小对不同体型大小的昆虫的物理冲刷作用不同,对小型昆虫的影响更大。日降雨量在20mm以上时,对湿地松粉蚧 [*Oracella acuta* (Lobdell)]、黏虫会产生明显影响,对低龄若虫有很强的致死作用,而对棉蚜 (*Aphis gossypii* Glover) 和棉铃虫没有什么影响;如果日降雨量大于20mm时,则对棉蚜有一定的冲杀作用,但是只有日降雨量达到100mm以上时,才能有效控制棉蚜的发生。降雨对棉铃虫的物理冲刷作用明显,日降雨量要达到500mm以上时能有效防止其猖獗发生。降雨量对同一种虫的不同虫龄影响不同,降雨在25~50mm时对黏虫的各龄幼虫均有致死作用,但不同虫龄间存在差异;其中3龄幼虫致死率最低,1龄幼虫致死率最高,而5龄、6龄和2龄幼虫相近。

降雨改变了环境湿度,进而影响昆虫的繁殖。环境湿度变化影响昆虫卵巢的发育,进而抑制其生殖潜能的发挥。华北大黑鳃金龟 [*Holotrichia oblita* (Faldermann)] 产卵的适宜土壤含水量为11%~25%,以17.16%最为适宜;土壤含水量过高抑制其产卵,过低则不利于其卵巢的发育。室温下,甲螨类 (Oribatidae) 和跳虫类 (Collembolan) 生长的最适土壤含水量为16%;16%和4%土壤含水量处理,4个月后甲螨数量相差21.75倍,而跳虫数量则相差61.20倍。降雨主要通过影响棉铃虫的土中虫态以影响其繁殖,即生殖后效应。棉铃虫入土第3天降雨,土壤相对含水量达到20%~80%时,成虫的生殖力比对照下降44.12%~56.19%;若在入土前降雨,土壤相对含水量达40%~80%时,成虫的生殖力下降40.17%~57.15%;入土第5天降雨,土壤相对含水量达20%~80%时,成虫生殖力与对照差异不显著。环境湿度过低将影响昆虫产卵率和孵化率,如在低湿环境下稻纵卷叶螟 (*Cnaphalocrocis medinalis* Guenee) 的怀卵率和卵孵化率都显著降低,而雨量过大,特别在盛蛾期或卵孵化盛期的连续大雨,不利于成虫和低龄幼虫的存活及卵的附着。25℃和80%的相对湿度是黏虫成虫繁殖的最适温度和湿度,成虫的寿命、产卵历期、单雌产卵率及实际繁殖力都随湿度下降而显著下降。适温高

湿能明显提高甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua* Hübner) 雌雄性比、增加雌虫产卵率、促进卵巢发育和提高产卵量, 进而加重危害。环境湿度过低会影响成虫的交配行为, 如黏虫和稻纵卷叶螟在相对湿度低于 60%~80% 时, 交配率要明显低于正常水平, 高温干旱也会使亚洲玉米螟 (*O. furnacalis*) 和栗灰螟 (*Chilo infuscatellus* Snellen) 等的卵块干瘪脱落。

降雨可通过影响环境温湿度、寄主植物和天敌等对昆虫产生间接作用。降雨次数的多少和降雨量的大小将直接影响寄主植物组织内的含水量, 进而影响植食昆虫的取食为害。植物水分含量低对幼龄黏虫的发育不利, 但对高龄或老龄幼虫的影响不大; 幼虫对食物中水分的吸取能主动调节, 特别是在食物水分含量低时能通过暴食以吸收较多的水分, 进而加重干旱情况下的害虫危害。降雨减少引发的干旱将会改变植物体内营养成分的组成, 进而影响植食昆虫的发生。在水分胁迫下, 寄主植物叶片内的游离氨基酸增加, 加剧了昆虫的取食; 持续的干旱也使寄主作物的水势降低, 限制了刺吸式昆虫的取食, 但对咀嚼昆虫取食没有影响。例如, 短期干旱会使蚜虫 (*Aphis* spp.) 和叶螨科 (*Tetranychidae*) 的寄主植物体内水解酶增加, 促使其可溶性糖类浓度提高, 有利于蚜虫和螨类的营养代谢, 使之大量繁殖, 造成大发生。

降雨量减少可以改变一些昆虫的习性, 使原本散居型昆虫变为群居型昆虫。例如, 干旱季节来临前沙漠蝗的寄主植物生长繁盛, 促使沙漠蝗连续增殖; 但之后的持续干旱使寄主植物数量骤减, 形成生境的片段化, 促使沙漠蝗由散居开始聚集在一起, 形成群居型; 之后随着生境的持续恶化, 群居型沙漠蝗开始迁飞, 造成大范围危害。降雨对红火蚁 (*Solenopsis invicta* Buren) 的巢外活动具有明显的影响作用, 小于 1 mm/h 的降雨对红火蚁无影响, 当降雨强度达到 1 mm/h 以上时, 红火蚁将不再外出活动; 降雨还延迟了红火蚁搜寻食物和召集同伴的时间, 且随着降雨强度增大延迟时间增加; 同时, 降雨也限制了红火蚁的活动范围, 降雨导致的地面积水在一定程度上限制了红火蚁的觅食范围; 此外, 降雨诱导了红火蚁的迁巢和分巢等行为, 导致红火蚁蚁巢数量迅速增加, 但蚁丘的体积并无变化。

环境湿度和降雨是昆虫重要的行为诱导信号。环境湿度和降雨对昆虫行为影响的研究主要包括, 对幼虫和成虫的取食为害、扩散转移及成虫的产卵行为等的影响; 对昆虫季节性活动的影响; 对季节性降雨环境下溪流昆虫行为 (如土中垂直蠕动、寻找避难所、改变生活史和“多态性”等) 的影响。天气干旱情况下, 植物叶片的含水量下降, 而黏虫幼虫通过主动迁移, 选食嫩叶和多汁部分, 以此来补偿因寄主植物蒸发或个体迁移活动而造成水分损失, 从而在干旱情况下也能大量发生为害。土蝽科害虫 *Cyrtomenus bergi* Froeschner 的成虫在干旱土壤中通过在土壤表面的爬行、飞行和在土壤表层的钻掘等行为扩散为害; 干旱季节土壤表层 10 cm 之内的该种群数量减少了, 但更深层土壤中该种群的数量却未受影响。*C. bergi* 对潮湿土壤有明显趋性, 且土壤含水量对其运动有极明显的导向作用, 这一行为特性可以引导其向作物丰富的地区转移为害; 高的 RH 对该虫的飞行也有诱导作用。春季害虫 *C. bergi* 的飞行、爬行和浅层钻掘等行为对其种群扩散同等重要, 干旱季节其钻掘行为受抑制, 但在土表的爬行和飞行却十分显著。土壤含水量和降雨是影响土蝽科昆虫 *Pangaeus bilineatus* (Say) 种群数量变动的主要因素。

(三) 干旱对迁飞型昆虫的生境产生影响

干旱使得生境里适合昆虫取食的寄主植物死亡, 而随着迁飞型昆虫种群密度增大, 迫使一部分昆虫开始迁飞, 以获得更丰富的食料。例如, 在干旱季节来临和植物干枯时, 大量沙漠蝗虫 (*Schistocerca gregaria* Forsskål) 开始迁出生境地。降雨主要在迁飞型昆虫迁飞过程中影响其迁飞和降落行为, 如在迁飞路径上的降雨和下沉气流, 对迁飞型昆虫有迫降作用, 进而在降落地的寄主作物上暴发成害。迁飞层的空气相对湿度也会对昆虫迁飞产生影响, 如空气相对湿度会对黏虫雌蛾的飞行产生影响, 在迁飞过程中空气相对湿度过大或者过小, 会使雌蛾比雄蛾消耗更多的能量。迁飞层的相对湿度下降, 会使迁飞种群的飞行高度下降, 直至降落和扩散到地面。

降雨和干旱还可通过影响寄主植物的生理代谢和组织形态等来影响昆虫。降雨和干旱最直接的表现指标——土壤湿度, 通过影响寄主进而影响地上昆虫和地下昆虫的交互作用及其发生程度, 持续的干旱可以改变这种交互作用。干旱条件下, 食根昆虫诱导寄主作物产生“胁迫反应”, 使得叶片中自由氨基酸和碳水化合物积累, 从而提高了食叶昆虫的取食率和寄生率。一年生寄主作物受到干旱胁迫时, 丽金龟 (*Phyllopertha horticola* L.) 的危害能提高黑豆蚜 (*Aphis fabae* Scop.) 的取食能力。但也有相反的结果, 如干旱条件下细胸金针虫 (*Agriotes subrittatus* Motschulsky) 幼虫和潜蛾科的 *Stephensia brunnichella* (L.) 幼虫间存在种间竞争, 对彼此取食不利; 一方面细胸金针虫幼虫取食诱导了叶片中萜类和酚类化合物浓度增加, 降低了食叶昆虫甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua* Hübner) 的增长率; 另一方面, *S. brunnichella* 取食叶片降低了寄主作物的光合作用, 使得运往根部的有机化合物减少, 进而影响细胸金针虫幼虫的发生。

(四) 降雪对生物的影响

雪是降水的一种形态, 降雪可改变大气与土壤的含水量, 更为重要的是雪的覆盖(雪被, snow cover) 对热有绝缘作用, 这对某些生物(昆虫) 的生存有重要的意义, 尤其是保护土温的作用很大, 使在深雪下的动物(昆虫) 和植物不受冻害。在干旱地区, 雪被成了天然蓄水库, 对植物生长起了重要作用。雪被妨碍了动物行走, 也妨碍了动物取食, 雪被或迫使某些动物迁移, 或改变视性, 或与有蹄类形成一种互利共生的关系。

四、土壤的生态作用

1. 土壤质地对生物的影响

土壤的质地(砂土、壤土、黏土) 影响到生物的分布和活动。沟金针虫适应于干旱地区, 其土壤一般都是缺少有机质的粉沙壤土及粉沙黏土, 细胸金针虫多发生在以细黏粒占优势的黏土中, 蝼蛄喜在含砂质较多而湿润的土壤中, 步行虫对颗粒大小亦有明显选择。

2. 土壤温度对生物的影响

土壤温度对植物根系的生长、呼吸及吸收能力的影响较大。一般来说, 农作物在 10~35℃ 范围内, 随着土壤温度的增高, 生长也加快; 温带植物由于土壤温度太低, 植物根系在冬季停止生长。若土温过高, 则会使植物的根系或地下贮藏器官的生长减弱; 土温