

普通昆虫学

第四部分

昆虫生态学

北京农业大学

植保系普通昆虫学教研组编

1965



普 通 昆 虫 学

第四部分 昆虫生态学

第二十一章	昆虫生态学的内容、任务及环境的若干基本概念·····	1
第二十二章	气象因子·····	3
第二十三章	食物因子·····	21
第二十四章	昆虫的病害和天敌·····	29
第二十五章	土壤因子·····	34
第二十六章	昆虫的地理分布·····	38
第二十七章	群落生态学的若干基本概念·····	48
第二十八章	害虫数量的变化及人类的巨大作用·····	52
第二十九章	害虫的预测预报·····	55

通 昆 虫 学

第四部分 昆虫生态学

第二十一章 昆虫生态学的内容、 任务及环境的若干基本概念

昆虫生态学主要是研究昆虫对环境条件的要求和适应能力，环境条件对昆虫生活力、繁殖力的影响，以及种群在与环境条件相互作用下的盛衰规律。为农业昆虫学服务的昆虫生态学，其最终目的是要在人们掌握了昆虫与周围环境相互关系的基础上，最有效的抑制、消灭农作物害虫和利用益虫及资源昆虫。

环境是围绕有机体的各种因子的相互作用的总体。亦即生物与各种条件间相互作用的综合体，所以昆虫本身也是组成环境的一个部分。按照它们的性质，可以分为两大类：一类是直接作用于生物的自然因子，包括：（1）气象因子，即温度、湿度、光、风等；（2）土壤因子，即土壤的物理、化学性状及土壤生物，（3）生物因子，即昆虫与植物，特别是寄主植物及昆虫与其他动物间的相互关系，主要包括敌对的食物关系（如食料植物、捕食、寄生），以及非敌对的共生、共栖等。另一类是本质上不同于上述因子的人为因子，包括直接或间接影响昆虫地理分布，种间变化，种群变化的一切人类经济活动。

任何一种生物，在系统发育过程中，对于环境条件各有其一定的要求，这是种的遗传性。也就是不同的种对于环境条件的要求各有其生态标准。如东亚飞蝗的发生基地仅限于生长着它所喜食的植物的滨湖、沿河地区和盐硷地或内涝地区，小车蝗及短星翅蝗主要发生于植被较稀的高燥的山区或平原的高燥地。同时，不同种所能适应的环境条件的变动幅度是不同的，有些种能适应环境因子的相当大的变幅；另一些种只能适应比较窄的变幅。如三化螟在国内只为害水稻，其分布区较窄；而二化螟除水稻外尚为害多种禾本科植物，其分布区很广。这说明不同种各有其生态可塑性。在生态上三化螟可以认为是狭可塑性种。二化螟则是广可塑性种。

另一方面，种的生态可塑性保证了种在不断同化着环境条件所给予的影响过程中，可以逐渐改变生态标准，产生了新的生态类型，在量变质变的相互转化过程中，逐渐形成新的遗传性。

生态因子的种类虽然很多，按照其作用性质，大致可以分为两大类：有一些是昆虫生活

所必需的生存条件，如一定质量的食物、空气、温度、水分等，缺少了其中之一，昆虫不能生存，就成为昆虫地理分布上的限制因素。另一些因子可能对昆虫有很大影响，但不是生存所必需的，称为作用因子，如天敌、人类活动所起的影响，激烈的气候变化等。应该指出，在一定条件下，这二类生态因子是可以相互转化的，如温度发生激烈变化，超越了某一种历来所适应的范围时，它在该种生活中的作用就起了质变，由生存条件变为其作用因子。

环境是生态因子组合的总体，各种因子间有着密切的联系，它们共同构成环境的特点，综合地影响着昆虫，如东亚飞蝗的发生基地具有以下特点：

(1) 水位不定的低湿平原地；

(2) 不稀不密丛生飞蝗喜食的禾本科，莎草科等植物；

(3) 土壤含水量在8—26%范围内，含盐量在0.8%以下；

(4) 冬季最低土温在 -20°C 以上，年雨量在400—800厘米间，且多集中于7、8、9月，造成低洼地区水涝，出现旱涝不均及温差较大的特点。也就是说，一定的地形、水、植被、土壤及气候条件综合的构成了东亚飞蝗的发生基地。但各种生态因子对一种昆虫的作用并不是同等重要的，在一定条件下必然有主导的因素。就构成飞蝗发生基地的环境因子中，水是最主要的因子。因此我们在改造蝗区、根治飞蝗的策略上，首先应该抓住“水”这一个主导因素，也就是首先要稳定水位，根治水患，杜绝旱涝不均。

就限制飞蝗向北分布的因子论，主要是蝗卵越冬期间的最低温度不能低于 -20°C 。低于这个温度，蝗卵就会死亡。由此可见，我们在研究昆虫与环境的相互关系时，要在综合作用的基础上，在一定的条件下，分析各种生态因子的作用，找出主导的因子。不利于某种昆虫的主导因子往往能引起个体大量死亡，甚至导致了种群的消灭。然而必须注意到各种因子之间的综合作用，它们可以减少或增加数量，也可能使种群数量发生改变的过程中相互牵制，所以重要的是环境对于种群数量的影响，而不是任何一种因子改变的绝对量。

生态学的研究内容一般可以分为三个方向（三个分支）：(1) 个体生态学——研究个体对环境因子的适应及反应特点；(2) 种群生态学——研究种群的形成及发展规律，如种群的结构、分化、数量变化等；(3) 群落生态学——研究群落的形成及发展规律，如群落内种群间的关系、群落的演变等。

环境因子对农业昆虫最重要的影响结果，是种群数量在时间和空间方面的变化。时间方面的数量变化主要表现在不同年分或不同时期内发生数量及出现时期的变化；空间方面的数量变化，表现在分布区内发生数量及出现时间的变化。因此种群生态学是昆虫生态学的核心。

生态学的研究不能仅限于实验室，首先要在自然环境下研究种群与环境因子的相互关系规律。由于环境因子对农业昆虫最重要的影响结果，是种群数量及发生时期的变化，因此主要的研究方法之一，就是要计算种群数量消长，并联系到具体的环境条件，揭发其综合的影响和主导的生态因子。另一方面，由于环境是各种生态因子的总体，在错综复杂的多因子的环境中，往往难以分别不同因子的作用及主次，因此在很多情况下，必须同时在实验室或田间的控制条件下进行单因子或若干因子的组合试验，来验证自然界中所观察到的现象。由此可见，生态学的研究应当是在观察、对比的基础上实验检查，这是符合辩证的认识方法的。我们不能停止在第一个或第二个环节上，对比还不是证明。原因的揭露，从属性质的确定，

只有在同时选用第三个环节才有可能。应该指出，利用统计的方法计算种群的数量变化，在生态学中有着重要的意义，但在生态学中，不许可把事物的量的方面和它的质的方面剖裂开来，不许可把生物学的规律归结成数学的规律。

作为防治农作物害虫理论基础的昆虫生态学（或者称为农业昆虫生态学）的基本任务是要研究并掌握：（1）昆虫（害虫及益虫）地理分布的规律；（2）昆虫种群数量变化（发生期、发生量）的原因，找出有利及不利的关键因素。从而有可能充分发挥人类的主观能动性，预见害虫的发生为害，积极采取各种措施来防治害虫蔓延，缩小害虫为害地区；改变环境条件，使之不利于害虫，相反地有利于农作物。

第二十二章 气象因子

气象因子包括热、水、光、气流等因子。其中起着基本作用的要素是热和水，在热和水的相应活动下，产生了不同的气压差，因而有气流或风的形成。热来自太阳辐射，因此它与光常是相伴随的。这些因子在自然情况下总是同时存在，并且在相互影响的综合状态下构成一定的气候条件。

大气变化由地理条件的作用，经常在改变着，改变的程度决定于地理条件的范围大小，因此就有大气候、地方气候和小气候之分。首先，由于大气候的不同，而有热带、亚热带、温带、亚温带及寒带之分；地方气候代表一定的有生态意义的自然景观或生物景观带，如森林、草原、干草原、耕地、荒漠等；小气候是指小范围内的气候，如某一生活小区内的气候等。由于小气候是最直接构成昆虫生活环境的条件，并且在小范围内即有较大的差异，因此在研究昆虫生态中具有特别重要的意义。

气象因子无时无刻不在作用于昆虫。昆虫的形态构造，生理机能和行为等方面，在极大程度上都表现着对气候的适应性。但每种昆虫对气候条件都有一定的适应幅度。当气候的变化超过某种昆虫历来所适应的幅度时，必将引起种群数量的下降；相反的，当气候的变化符合于一种昆虫的要求，就可能成为促进发生的主导因子。

构成气候的各个气象因子是综合的作用于昆虫的，但不同的气候因子又各有特殊的作用，其中温度、湿度（或水）和光的作用最重要。

热：昆虫是变温动物，它的体温基本上决定于周围环境的温度，因此它的新陈代谢和行为在很大程度上，受着外界温度的支配。

任何一种昆虫的生长发育和繁殖，都只能适应一定范围的温度。因此，在这个范围内的温度称为该种昆虫的**有效温区**或称**适温区**。温带地区的昆虫的有效温区一般为 $8-40^{\circ}\text{C}$ 。在有效温度内还有它的**最适温区**，一般为 $22-30^{\circ}\text{C}$ 或稍高。有效温度的下限即**最低有效温度**，是昆虫有可能生长发育的温度，所以又称**发育起点**，一般为 $8-15^{\circ}\text{C}$ ；有效温度的上限，即**最高有**

效温度，是昆虫因温度过高而生长发育开始被抑制的温度，所以又称**高温临界**，一般为35—45℃或更高些。昆虫在发育起点以下或高温临界以上的一定范围一定时间内并不死亡，表现出因温度过低而呈冷昏迷状态，或温度过高而呈热昏迷状态，当温度恢复到有效温度时，昆虫仍可恢复活动。因此发育起点以下，还可以分出一个**停育低温区**或**低温昏迷区**。至于真正使昆虫致死的低温常常远在发育起点以下（如零下若干度）；致死高温则比较接近高温临界。如我国东亚飞蝗卵发育的有效温区为15—42℃左右，最适温区介于26—31℃，致死高温为45℃，越冬蝗卵只能在短时间内忍受-20℃低温，因此-20℃可看作为卵的致死低温。蝗蛹有效温区为20—42℃，适温区为28—34℃，18℃以下即停止活动，在10℃时呈冷昏迷状态。成虫必须在25℃左右温度中经过一定时间才能生殖，温度高过42℃时，即呈热昏迷状态。再如三化螟卵发育的有效温区为16—31℃，超过31℃就不能孵化，孵化率最高的适温为24—29℃；幼虫发育起点为12℃；蛹为15℃，卵和幼虫致死高温均在45℃左右，但卵忍受高温能力较大，卵在44—46℃下历时一小时不死，而幼虫在46℃下数分钟即死亡。因此在生态学上热对生物的影响，必须与时间因素相联系。

由此可见，任何一种昆虫都只能适应一定的温度幅度，因此温度是决定昆虫分布的重要因子之一。由于昆虫的新陈代谢率基本上决定于外界温度，因此昆虫的生长发育速度及与之联系的发生世代，发生期的变化也就基本上决定于温度。同样的道理，通过温度对昆虫新陈代谢状况和活动（如取食、交配等）的影响，在很大程度上支配着昆虫的生活力和繁殖力。

水分（包括湿度和降水）是一切生理活动必不可少的物质。各种昆虫都有适于它自己的生理活动的体内含水量。陆生昆虫的水分主要来自食物。为了进行生理活动，昆虫必须经常从环境中获得水分，也经常失去水分，如果获水或失水二者间不能取得某种程度上的平衡，必然影响正常的生理机能，特别是对于不易获得水分的陆生昆虫，更加重要。

湿度系大气中所含水量的指示系数，有几种表示方式。在昆虫生态学中一般采用相对湿度或饱和差。由于相对湿度随温度而变化，因此在说明湿度对某种昆虫的影响时应该同时指出温度条件。

降水主要是指降雨，雨直接来自大气湿度和土壤湿度，同时它又是湿度的来源，故降雨对昆虫的影响有二个方面，一是改变大气湿度，一是降雨直接对昆虫所起的作用（机械冲刷、影响活动、供给昆虫直接吸取水分等）。此外，降雨可以影响温度变化。

与温度一样，各种昆虫对湿度和水分都有一定的适宜的范围，如三化螟卵在相对湿度低于60%的任何一种温度组合下均不能孵化。而以温度24—29℃，相对湿度90—100%范围内最有利。蝗卵在土壤含水量8—22%范围内，在有效温度区均能孵化，而以8—16%范围内孵化率最高，孵化最整齐。含水量超过30%，基本上都不能孵化。由于水分是昆虫生命活动中不可少的，陆生昆虫的许多构造及生理活动都反映了水分对昆虫的重要性。一般地说，干燥如70%或更低的相对湿度，对绝大多数陆生昆虫是不利的。在适温区内，较高的湿度往往是有利的。

水分或湿度对昆虫最重要的影响是影响昆虫的生活力和繁殖力。它对发育速度虽有一定影响，但远不如温度为大，不是主要的方面。水分也是一个对昆虫分布具有阻限作用的气候因子，如热带昆虫向亚热带分布，常受干季的限制。我国南部年雨量大，沿海一带湿度高，

常成为限制北部昆虫向东南分布的重要因素。

在自然情况下，温度、湿度这二个因素关系密切，而任何一种昆虫对于温度和湿度都有综合的要求范围。由于温度和湿度二者总是相互影响的，因此对于一种昆虫来说，所谓有利或不利的温度范围是随湿度条件而转移的，反之亦然。因此，在研究气象因子对昆虫作用时，常常把这二个因子联合在一起，或用温湿系数（湿度/温度）来表示。

$$\text{温湿系数} = \frac{\text{一定时期内（一年或一月）总降水量}}{\text{同时期内各日平均温度总和}}$$

将不同地区温湿系数相同的各点用线相连，可以将昆虫区域化。但必须指出，温湿系数的应用必须限制于一定温湿度范围内，因为不同温湿度组合可能得到相同的系数，它们对昆虫的作用可能很不相同。

根据一年或数年中各月的温湿度组合，可以制成气候图用以研究温湿度对昆虫地理分布及数量变化的影响。

气候图的绘制：纵轴代表月平均温度，横轴代表月总降水量或平均相对湿度，用线条连结一年表示每月温度及降水量的交叉点，以罗马数字表示月份，如Ⅰ—1月，Ⅱ—2月等，就可以得到闭式的曲线。

在气候图中将某种昆虫最有利或比较有利的温湿度范围（利用有利于发生地区或有利年份的温湿度上下限，或实验室中得到的有利温湿度范围）画出平行四边形，可以显示出某种昆虫在该地的分布及为害轻重的可能性。

此外，用不同符号，分别表示不同的虫期来绘制连接各月的线，这样可以将12个月的温湿度状况和各个虫期联系起来。这种气候图也叫做生物气候图。在害虫的预测上具有重要的意义。

光：对昆虫的作用，实质上包括了光能和光热的综合作用。在实际工作中，主要是从光的性质、强度、和光照时间三个方面来说明光对昆虫的影响。

在自然界中，光对昆虫的直接影响，突出的表现在二个方面。一是影响昆虫的行为或活动，包括取食、迁移、交配、产卵等；二是影响昆虫的季节性生长发育节奏，也就是在很大程度上支配昆虫的休眠和滞育。在这里，光照具有“信号”刺激的意义。

风或气流：对昆虫的影响，主要影响昆虫的垂直分布，水平分布，以及昆虫在大气层中的活动范围。根据一定地区恒风向或某风向的频度和风力，结合害虫迁移的生物学特性，可以预测某些害虫扩散蔓延的范围和幅度。

综上所述，气象因子对昆虫的影响是综合的，各个因子间相互影响下共同构成具体环境的气候条件。其中热和水的作用是基本的。另一方面，不同的因子又各有其主要的影响方面。当然所谓主要的影响方面只是一般而言，因为主要次要随条件而可以相互转化的，如昆虫在满足了温度的要求后，湿度就可能成为主要的矛盾。

气象因子对昆虫所起的主要影响，有直接和间接二个方面。间接的影响也是多方面的，其中最重要的是通过对昆虫的天敌和食料的影响。无论间接或直接的影响，从影响的结果可以归纳为以下五个主要方面：（1）地理分布；（2）发育速度；（3）生活力和繁殖力；（4）行为和活动；（5）休眠和滞育。

其次要指出的是，昆虫对任何一个气象因子的适应和反应，不仅因虫种而不同，并且在

不同程度上，受到多种因素的支配，其中较重要的有：（1）地理分布上的差异，如同种昆虫分布在亚热带地区的种群的抗寒力和抗旱力都较分布在北方的种群差，但对高温和高湿的适应能力就比北方分布区的强。关于这方面的差异，是种群与一定地区内环境条件长期适应的结果。我们在地理分布一节中有较多的说明。（2）季节上的差异，如在温度方面的关系是一般在春季越冬后的抗寒力较冬季越冬期差得多。因此在春季或秋季的寒流及低温常常有很大的杀伤作用。（3）虫期及生理状态的差异，这从上述飞蝗或三化螟不同虫期所要求的温度范围中可以看到。

以下将分别介绍气象因子对昆虫影响的五个主要方面。

对地理分布的影响：在自然生态因子中，气候和食物是影响昆虫分布的最重要因子。由于昆虫只能适应一定的温度幅度，因此，一定时期的高温或低温常成为许昆虫分布的阻限因素。如东亚飞蝗在我国向北分布的界限受到冬季低温的阻限，越冬蝗卵所能忍受的低温不能超过持续五天的 -20°C 。在北纬 40° 以南地区，冬季土壤中很少连续五天出现这样的低温，所以它的分布界限在北纬 40° 一线。而向南的分布则在很大程度上受到雨量的影响。由于在江淮平原以南大部分地区年雨量在1,250毫米以上，且集中在春季和夏秋季间，致使洼地长期积水，蝗卵难以生存，幼虫生长慢，死亡率大，且缺少其适合于取食的植物和活动的场所。再如红铃虫原产印度，对低温适应能力差，越冬幼虫不能忍受 -20°C 以下的低温，因此，在北纬 40° 以北的东北棉区，必须要在室内或其他温度较高的地方越冬，否则就不能成活。麦红吸浆虫主要分布都在平原地区的河流两岸和高原地区的河谷地带，介于北纬 $32-36^{\circ}$ 间。它在我国的向北分布主要系受干旱气候及灌溉条件的限制，特别是小麦拔节抽穗期雨水少或无灌溉条件的地区，越冬幼虫就不能活动化蛹羽化，不利于其生存。如北京4月间降雨量一般仅15毫米左右，所以没有吸浆虫的问题。向南的分布主要系受食料植物小麦的限制，但夏季高温也是限制因素之一，因土温高达 48°C ，即可使休眠幼虫死亡。

总之，温湿度是决定昆虫地理分布的极重要因素，在食料不成为阻限的情况下，温湿度往往就是决定的因素。一般的说，低温是阻止昆虫向北分布的主要因素，夏季高温或一年内最热时期的平均温度常是限制向南分布的因素。适应于东南部高湿环境的昆虫的向西北分布常受旱季的限制，而适应于北部干燥环境的昆虫的向东南分布，常受降水量或湿度的限制。温度和湿度是相互影响的，因此，常以温湿度的组合来表示这二个因素与昆虫地理分布的关系。

对发育速度的影响：昆虫的体温既然基本上决定于环境温度，并且每一种昆虫都有它所能适应的有效温度范围，因此，在一定范围内，昆虫的发育速度是与温度的增加成正比的，发育所需时间则随温度增加而缩短。

发育速度的快慢，在很大程度上支配着昆虫各虫期发生期的变化；对于多世代的昆虫还决定它们的发生世代。因此，我们研究温度与发育速度的关系，其主要目的就是为了阐明并掌握温度条件对昆虫发生时期及发生世代的影响。

由于不同纬度地区温度的差别，绝大多数农业昆虫的发生世代数随纬度降低而增加，如玉米螟在我国由东北北部一年发生一代起，世代数往南逐渐增加，至广东一年可发生6代。

在同一地区不同年分间温度的较大变化，也能影响发生代数。如飞蝗在黄河、淮河流域，迁到干旱的年分，都有发生局部第三代的情况。据在自然情况下饲养结果，同一地区由

孵化至成虫性成熟不同年分所需时间有很大差别。以洪泽湖、微山湖蝗区为例, 1953年为干旱年, 夏蝗完成一代所需时间约为41天, 秋蝗35—39天; 而非干旱的1954年, 夏蝗60—63天, 秋蝗59—67天。象蚜虫、红蜘蛛等一年发生很多代的昆虫, 在温度较高的年分常常可以增加几个世代。

温度对发生时期的影响, 也同样表现在同种昆虫同一世代的某虫期在不同地区的出现时期(初期、盛期、末期等)不同, 并且在同一地区的不同年分也有不同程度的差别。如二化螟越冬代成虫在若干代表不同世代区地点的常年发生期由中/7—下/7至上/3—中/5不等, 发生期由北往南逐渐提早。

表 1. 二化螟越冬代成虫在不同地点的常年发生期

地 点		初 见	盛 发	终 见
黑 龙 江	哈 尔 滨	中/7	—	下/7
河 北	北 京			
河 南	信 阳	上/5	下/5	下/6
安 徽	芜 湖	下/4	下/5	下/6
湖 北	孝 威	中/4	上/5	上/6
湖 南	衡 阳	中/4	下/4	下/5
云 南	开 远	上/4	中/4	上/5
福 建	福 州	下/3	下/4	中/5
广 东	中 山	上/3	下/4	中/5

以上说明昆虫的发生世代及发生期在很大程度上决定于不同地区的温度差异以及不同年分的温度变化。因此从理论上阐明温度与昆虫发育速度的关系, 对于了解这两方面的变化规律是十分必要的。

任何昆虫要完成一定发育阶段(如一个虫期或一个世代), 必须要有一定的热总量, 亦即发育所需时间与该时间内的温度乘积理论上应为一个常数, 即 $K - DT$ (K 为温积常数, D 为发育所需时间, T 为温度)。但昆虫必须在发育起点温度以上才能发育, 因此式中的温度(T)应该减去发育起点温度 C , 即:

$$K = D (T - C); \text{ 或 } D = \frac{K}{T - C}。$$

发育速率(V)等于时间的倒数, 即 $V = \frac{1}{D}$ 。因此, 每一个发育过程的速率, 就可以用下列公式来表示:

$$V = \frac{T - C}{K}$$

由此可见, 温度与发育所需时间的关系为一“正双曲线”的关系, 温度与发育速率的关系为直线回归的相关关系(图1), 即 $T = C + KV$ 。

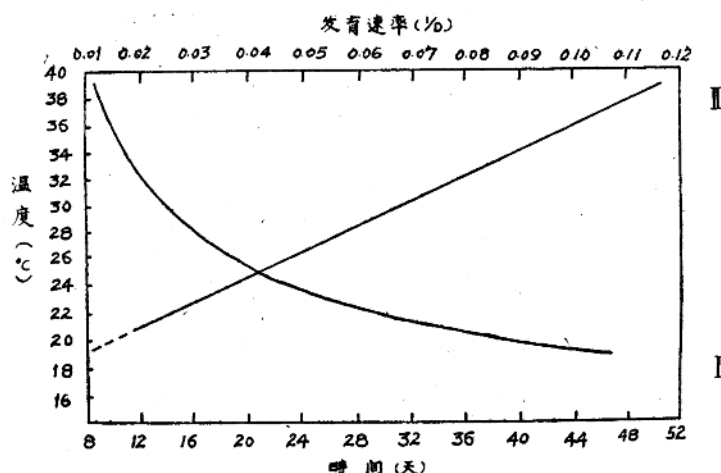


图1.东亚飞蝗蝗卵的发育与温度的关系

I. 温度与发育所需时间关系;

II. 温度与发育速率的关系。

这个说明温度与发育速率关系的定则,称为**温积定则**,温积通常以“日度”或“时度”表示。

必须指出,在有效温度范围内,发育速度与温度关系并非完全是简单的直线关系。温度上升到一定限度后,发育速度又出现减慢趋势,温度降低到一定限度时,发育速度也可能稍为加快。如飞蝗卵的发育曲线中温度与时间的直线相关,只限于26—32℃的中位温度范围内,这是因为生物的新陈代谢率并不等于单纯的化学反应速度与温度的关系。

温积定则的实践意义,主要有两个方面,知道了一种害虫完成一代所需要的有效温积(K)和某地区一年内可以被此虫利用的总热量(K'),即可算出此虫在该地可能发生的世代数。

$$\frac{K'}{K} = \text{世代数}$$

如粘虫整个生活史的发育起点为9.6℃,完成一代需685.2日度,依此即可算出不同地区可以发生的世代数。所推测的发生世代数大致与实际发生世代数同吻合,见下表:

地 名	平均有效温积总数	$\frac{K'}{K}$	估计发生代数	实际发生代数
满洲里	869.3'	1.27	1—1 ⁺	1
长 春	1425.6	2.07	2	2
沈 阳	1691.8	2.50	2—3	3
北 京	2286.4	3.34	3—4	3—4
济 南	2771.0	4.07	4—4 ⁺	4
成 都	2876.6	4.20	4—5	4—5
福 州	3723.0	5.43	5—6	6—7
广 州	4562.5	6.66	6—7	7

根据不同地区的有效温积（及其他生态条件）可以划分世代区。在防治策略上可以根据不同世代区的特点采取不同的防治方法。例如红铃虫大致可分为4个世代区：

世 代 区	防 治 策 略
1. 北纬40°以北 2代	利用冬季低温消灭越冬幼虫。
2. 北纬30—40°间 2—3代（黄河流域）	以越冬防治为主，尽可能利用低温，同时结合药剂防治。
3. 北纬26—34°间 3—4代（长江流域）	越冬防治与生长期化学防治并重（越冬防治以药剂为主）。
4. 北纬18—26°间 多代（华南）	田间药剂防治。

同样的道理，知道了某虫完成某一发育阶段所需有效温积和某地常年的温度记录或气象预报，就可以预测该虫期的出现时期。

如东亚飞蝗卵的发育起点为15℃，某地4月下旬的多年旬平均温度为22℃。假定4月25日野外检查越冬蝗卵，大多已现眼点，并已知由胚胎初现眼点到孵化需有效温积54日度，由此推算，蝗卵从4月25日到孵化尚需： $54 \div (22 - 15) = 7.7$ 天，即多数蝗卵应在5月3日孵化。当然我们也可以把4月25日以后逐日的有效温积累加起来，达到54日度时，即为孵化的日期。同样的方法，我们还可以根据蝗蛹的发育起点及有效温积预测夏蛹羽化的日期。

在温积法则的应用上， $K = (T - C)D$ 或 $K = \sum(t - c)D$ 。其中温度和各虫态发育所需时间可根据气象资料和实际上饲养的结果，但发育起点的测定方法有实测、图测与计算三种，测定方法不同，数值互有出入，现以三化螟为例加以说明。

1. 实测法：在各种低温下直接观察各虫态的生长发育。

三化螟不同虫态发育起点

虫 态	发育起点温度℃
卵胚胎发育	15℃
卵孵化	17℃
幼虫脱皮	13℃
幼虫化蛹	16℃
蛹羽化	16℃

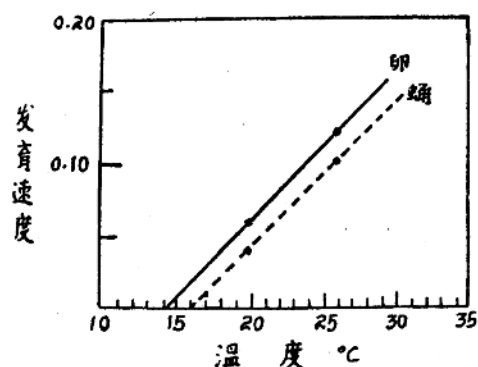
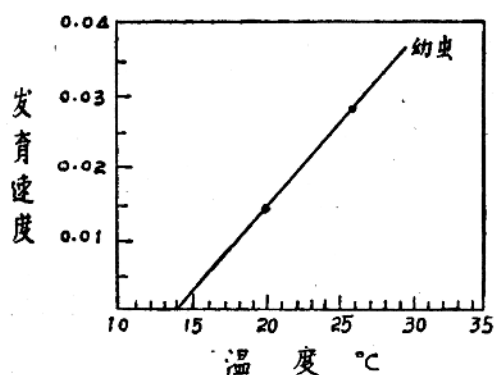
三化螟不同温度各虫态历期

温 度 °C	各 虫 态 经 历 日 期		
	卵	幼 虫	蛹
17—23(平均)	17.0	81.0	26.1
23—29(平均26°)	8.2	35.2	10.0

2.图测法：先将各虫在不同温度下的经历日期除一，算出发育速率， $V = \frac{1}{D}$ ，然后和温度作纵横坐标制图，把各点连为直线，直线在横坐标上的交叉点即是该虫态的发育起点。兹根据17—23°C和23—29°C内各虫态的历期测定其发育起点。

三化螟不同温度各虫态发育速率

温 度 °C	各 虫 态 发 育 速 率		
	卵	幼 虫	蛹
17—23	0.58	0.012	0.038
23—29	0.12	0.028	0.100



根据上图测的结果，卵的发育起点为14.5°C，幼虫为14.2°C，蛹为16.3°C。

3. 算术计算法:

(1) 根据17—23℃和23—29℃两种温度的结果, 按下列公式进行计算发育起点:

$$C = \frac{TD - td}{D - d}$$

C = 发育起点 (°C);

T = 甲种温度 (°C);

D = 甲种温度内各虫态历期;

t = 乙种温度 (°C);

d = 乙种温度内各虫态历期。

结果卵的发育起点为14.4℃, 幼虫为15℃, 蛹为16.3℃。

(2) 根据17—23°、23—29°和29—35℃三种温度的结果, 按下列公式计算发育起点 (C) 和有效温积 (K)。

$$K = \frac{n\Sigma VT - \Sigma V \cdot \Sigma T}{n\Sigma V^2 - (\Sigma V)^2} \quad C = \frac{\Sigma V^2 \cdot \Sigma T - \Sigma V \cdot \Sigma VT}{n\Sigma V^2 - (\Sigma V)^2}$$

n = 供试的温度,

V = 发育速率,

T = 各虫态的历期

例如卵在17—23℃内历期为17天, 23—29℃为8.2天, 29—35℃为6天, 发育速率分别为0.0588、0.1218和0.1667。

温 度	T (平温)	V	V T	V ²
17—23	20	0.0589	1.1764	0.0035
23—29	26	0.1218	3.1668	0.0148
29—35	32	0.1667	5.6776	0.0278
共 计	78	0.3473	9.6776	0.0461

$$n = 3, \Sigma T = 78, \Sigma V^2 = 0.0461, (\Sigma V)^2 = (0.3473)^2 = 0.1200, \Sigma VT = 9.6776$$

$$C = \frac{0.0461 \times 78 - 0.3473 \times 9.6776}{3 \times 0.0461 - (0.3473)^2} = \frac{3.5958 - 3.3610}{0.1383 - 0.1200} = \frac{0.2348}{0.0177} = 13.26^\circ\text{C}$$

$$K = \frac{3 \times 9.6776 - 0.3473 \times 78}{3 \times 0.0461 - (0.3473)^2} = \frac{29.0328 - 27.0894}{0.1383 - 0.1200} = \frac{1.9434}{0.0177} = 109.79 \text{ 日度}$$

幼虫和蛹的发育起点和有效温积可以同样方法计算。

比较三种方法, 图测与算术计算法结果有差异。实测最为准确, 但是实测方法的工作量较大, 且需要较多的设备, 不能普遍应用, 为其缺点。

湿积定则在实际应用上有着一定的局限性，主要受到下列条件的限制：（1）自然界中许多昆虫都有休眠或滞育现象，并且滞育一般并不是由发育起点以下的温度引起的，休眠也不一定决定于温度的下降。越冬以后的恢复活动及延续生长发育也不完全决定于温度上升到发育起点以上这一条件。因此仅仅根据有效温积来计算发生世代或出现时期常常有较大的差异。

（2）发育速度还受到湿度、食料等因子的一定影响。如飞蝗卵在不同含水量土壤内所需温积不同，有随含水量升高而增多的势趋，即在含水量较多的土壤内，蝗卵发育较快。

（3）在有效温区内，温度与发育速度并非完全是直线关系。而实用上是根据直线相关的关系来计算的，并且不同虫期的发育起点和发育速度也是不同的。

（4）栖境间小气候的差异常常也是影响正确性的因素之一。大家知道，在稻草中越冬的二化螟幼虫，其化蛹、羽化期可以比稻根中的晚十多天。

综上所述，由于存在上述种种原因，使有效温积定则的应用有较大的局限性，未能在实践中广泛应用。然而温度毕竟是决定昆虫发育速度的基本因素，温积定则对于认识昆虫的发育速度与温度的关系是有意义的；同时，作为生态学上的一种近似指标，用来推测某些昆虫的世代数和害虫的发生时期，仍有其普遍的指导意义。特别是在短期的发生期测报中（如根据前一虫期的发育速度，预测以后虫期的出现时期），具有较大的实际意义。此外，当我们认识了影响温积应用正确性的具体因素后，也有可能在一定程度上清除某些因素的影响，从而提高准确度。

我们应该认识到，对一个种来说，发育速度最高的温度并不是最有利的温度，因为昆虫在较高温度下，生长发育可以很快，但它的生活力和繁殖力都会显著减退，成虫寿命大大缩短。所以最适宜的温度应该是成活率高，生殖力大而发育速度较快的范围。

对生活力和繁殖力的影响，昆虫种群的数量变化，在很大程度上决定于温湿度对生活力和繁殖力的直接影响。各种昆虫均有其最适合于生长发育和繁殖的温湿度范围，也就是在这样的范围内，它的成活率最大，生殖力最高。当然，这个范围的具体幅度是因虫种、种群、虫期、其他所需的生态因子等而不同的。

三化螟卵在 $24-29^{\circ}\text{C}$ ，90—100% 相对湿度组合下，孵化率最高，凡离这些组合愈远，死亡率愈大。成虫生殖力大致也是在这个范围内最大。这种组合在南方分布区内就是多雨和闷热的天气。三化螟一般以第三代发生量最大。据昆虫所1958年在江苏望亭调查，第一代蛾平均产卵 39.6 粒，第二代—72.2 粒，第三代—105粒。因此，在长江三角洲稻区，第二代成虫盛发的8—9月间，多雨高温（ $24-29^{\circ}\text{C}$ ）能增加第三代螟虫发生量，并影响越冬基数。相反，夏季高温干旱，使螟虫大量死亡。如1951年湖北8月份十分干旱，全月雨量仅59.8毫米，因而成为当年螟虫发生量很少的主要原因。在珠江三角洲稻区，上述适应的组合就是5—7月的多雨低温条件，有利于第二代螟虫生长发育，可能造成第三代的大量发生。

农业害虫中，多数种类的生长发育和生殖大多要求较高的湿度。大害虫中，如粘虫、玉米螟、小麦吸浆虫、小地老虎、棉铃虫、桃小食心虫等都适于高温环境。

由于许多昆虫所适应的温度幅度较大，以及在不少地区常年的温度变幅不如降雨及湿度的变幅大，有时后者的影响常常更加显著。最适宜于棉铃虫发生的温度为 $25-28^{\circ}\text{C}$ ，相对湿度为70%。在北方棉区，棉田第一代发生于6月。一般地说，在棉田一、二代发生期间（6、7、8月）温度变幅不大，而雨量是影响种群数量的主要因素。凡此时期阴雨多湿，成虫生

殖力、卵孵化率、幼虫生长率提高,所以发生量显著增加。反之,干旱年分(特别是7、8月)则发生轻。如陕西省1952年因该年7月份降雨量特大,7、8月份湿度高,发生特重。又如1958年河南郑州、新乡等地6月干旱,相对湿度未超过70%,显著影响了第二代棉铃虫发生量,而7月份雨水充沛,新乡地区该月降雨21次,雨量达285毫米,郑州达218毫米,相对湿度84%,因此第三代又有回升。其他在山东、四川、河北等地多年来的观察也证明了这种关系。与此有关的棉田小环境也可以看出明显的差别:凡植株茂密,封壟提早,湿度大的棉田发生较多。但这里除湿度条件外,营养条件的优越也是重要的因素。

对于一年仅发生一代的狭可塑型的麦红吸浆虫,温湿度,特别是雨水对发生数量的影响更加突出。在气象方面,构成吸浆虫猖獗的条件,至少有以下二点:一是春季3、4月间雨水充沛,或有充分灌溉条件,因为此时的土壤含水量可以决定越冬幼虫能否解除滞育顺利出土的数量。土壤含水量低于17%即不能出土化蛹,并且成虫和卵都要求较高的湿度。二是幼虫在麦穗中老熟后(约在小麦灌浆期),必须借雨、雾、或重雾,才能顺利离穗落地。如此时干旱,就会有很多幼虫被带到晒场而死亡。

主要农业害虫中,也有些种类经常在干旱的季节发生。根据解放后对东亚飞蝗生态的研究及历代蝗灾分析,证明干旱与飞蝗发生有正相关。干旱与飞蝗同年发生的次数最多,其次是前一年干旱,后一年发生蝗灾,多雨低温则是抑制飞蝗发生的主要原因。抑制作用是多方面的;首先,雨量大,水位上升,发生基地常被淹没。淹水对蝗卵的死亡有极大影响。越冬卵在胚胎发育中期,在温度较低的水中,经过7—8个月死亡率达50%以上,如据1953、1954在洪泽湖、微山湖观察,越冬卵从9月淹到次年4月,孵化率约10%。越冬后的蝗卵(在胚胎旋转期初成时),从4月15淹水15天,孵化率40—50%,淹水30天,12%,淹水45天,全部不能孵化。5月初到6月初淹水30天,也全部死亡。夏蝗所产的卵,产后第三天,在水下土温25℃以上,15天全部死亡;30℃以上不论胚胎处于何种发育期,约经一个月必然全部死亡。

其次,雨水多,温度相应降低。蝗蛹在低温条件下,发育慢,天敌作用增加,死亡率高,加之洼地积水,减少了适合于生活的场所。

棉蚜和许多螨类(如棉红蜘蛛、果树红蜘蛛等)也都适合于较低的温湿度。适宜于棉蚜增殖的温度为16—25℃,湿度为75%以下。在北方棉区当日平均气温高于25℃时,即有抑制作用;当5日平均气温高于25℃以上,相对湿度大于75%,种群数量常显著下降。在南方棉区,棉蚜适宜的温湿度上限较宽,往往在5日平均气温27℃或29℃以上,相对湿度85%时,才大量下降。从气象因子与棉蚜的关系中,可以说明为什么棉蚜的为害区主要在北方;就北方论,为什么一般严重为害季节主要为7月中旬雨季来到前。凡5、6月干旱,气温常在25℃以下,就极易酿成大害。

此外,冬季及早春的低温也有很大作用。棉蚜越冬卵在5月平均气温6℃以上孵化,稳定在12℃左右开始胎生。凡秋季冷得早、冬季及早春的不正常低温都能造成棉蚜的大量死亡。秋季寒潮的早临,促使越冬木本寄主过早脱叶,性蚜不能大量成熟产卵。冬季及早春的低温,则造成越冬卵的死亡,早春孵化率及干母成活率均低,即使越冬期温度的杀伤作用不大,早春低温的影响也是很大的,除直接致死外,此时低温还能延迟越冬寄主发芽期,致使干母孵化后,往往因缺乏食料而死亡。据观察,华北石榴树枝条受冻与否,可以作为冬季温度

对棉蚜影响的指标之一，石榴树枝条在一月份平均温度 -3.2°C 时，即会受冻害。

在自然界中，冬季的低温和夏季的高温常常影响昆虫数量的二个重要时期。根据昆虫对低温的反应，大致可以分为两大类。

(1) 第一类：当温度下降到发育适温以下不太低的低温（一般为 0°C 以上或接近 0°C ），经过一定时间就会死亡。换句话说，这类昆虫不能在低温下休眠或滞育。它们包括生活或原产于热带及亚热带的种类，如许多仓库害虫，以及在温带或更冷地区昆虫的非越冬虫期。

这类昆虫的组织常在 0°C 以下几度即结冰，而在未引起组织结冰前的低温下即死亡。

如原产亚洲南部和地中海沿岸的谷象、米象、印度谷螟的抗寒力比较差。米象的幼虫、蛹、成虫在 -5°C 下经过3—5天，在 0°C 时经8—17天，全部死亡（图6）。四个虫期中，以卵的耐寒性最大。谷象的幼虫、蛹、成虫在 -5°C 以下约经20—30天；在 0°C 时经40—70天全部死亡。四个虫期中以成虫耐寒力最大（图7）。

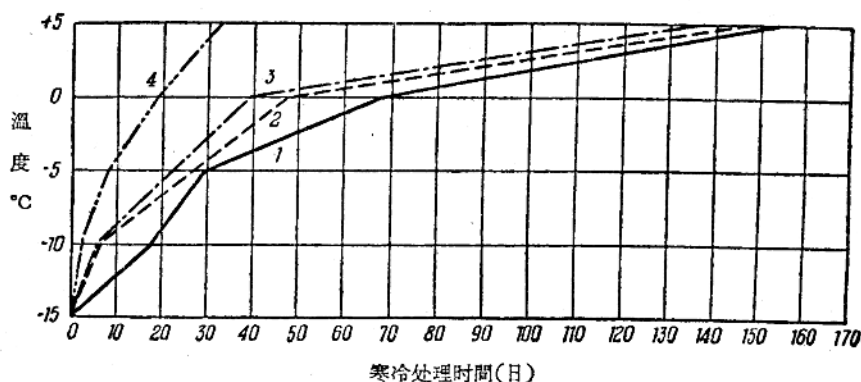


图6. 在温度 0 至 15°C 范围内（粮食含水量 $15-16\%$ ）米象各虫期全部死亡所需的温度条件。

1—成虫； 2—蛹； 3—幼虫； 4—卵。

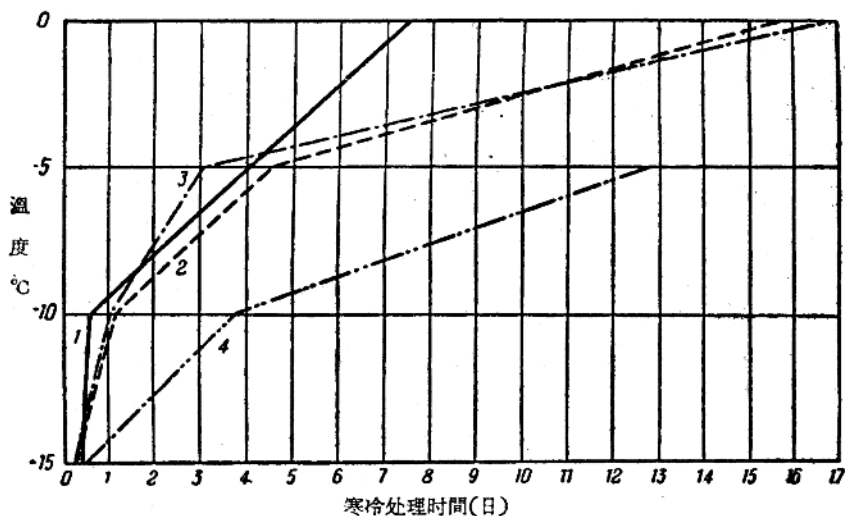


图7. 在 5 至 15°C 范围内（粮食含水量 $15-16\%$ ）谷象各虫期全部死亡所需温度条件。

1—成虫； 2—蛹； 3—幼虫； 4—卵。

杂谷盗、大豆象、谷蛾等均为狭温性仓虫，在温度下降到7—8℃时已开始麻痹。另一些分布更广的，尚未完全与田间隔绝关系的仓虫，如豌豆象、锯谷盗、大谷盗、黄粉甲等，就具有较大耐寒力。它们一般在1—3℃时才产生冷麻痹，豌豆象成虫在-11℃经6天全部死亡，在-17.5℃5天全部死亡。但豆粒内的成虫，在-21℃左右，经11—12天只有50%死亡。在冷室内，要使豌豆象成虫达到90%死亡率，必须在-10℃下经130天左右，在-5℃下经260天左右。

总的来讲，由于仓库害虫长期适应于温度变幅较小的仓库环境，与田间越冬的害虫相比，耐寒力是比较差的。后者的致死低温常在零下十几度，甚至-20至30℃或更低（见表2）。

表2. 几种昆虫越冬虫期对低温忍受能力

虫 种	虫 期	温度(℃)	反 应	资 料 来 源
东亚飞蝗	卵(吸水后)	-10	可忍受15天	马世骏, 1958
东亚飞蝗	卵(吸水后)	-15	可忍受5天	" "
桑毒蛾	二龄幼虫	-10	260天以上全部死亡	Уснатинская, 1957
桑毒蛾	二龄幼虫	-15	150天以上全部死亡	" "
草地螟	幼 虫	-21	可忍受	Лозина-Лозинский, 1956
玉米螟	幼 虫	-20	可忍受	" "
天幕毛虫	卵	-11	维持生活力4个月以上	Паргюхов, 1956
天幕毛虫	卵	-17	维持生活2个多月	" "
苹果蠹蛾	幼 虫	-10	能忍受124天	Уснатинская, 1951
苹果蠹蛾	幼 虫	-15	能忍受30天	" "
棉红铃虫	幼虫(裸露)	-15	数天死亡	傅胜发等, 1958
棉红铃虫	幼虫(裸露)	-18	3小时死亡	" "

(2) 第二类：温带或更冷地区昆虫的越冬（休眠或滞育）虫期，能忍受冰点以下的低温。它们在温度下降到极低时（常在0℃以下十几度、二十几度或更低），因组织结冰而死亡，而在组织未结冰前，昆虫可以在过冷却状态中，渡过长期的零下温度，仍然保持其生命力。我们称这类昆虫为具有抗寒力。

从发育阶段，生理状态与耐寒力的关系分析，一般越冬虫期的耐寒力最强，不活动虫期较活动虫期强，停止取食时较正在取食的虫期强。

不论对于上述那一类昆虫，低温的致死作用是温度强度与时间因素二者的综合作用结果。一般地说，亦即在一定的低温下，死亡率与时间成正比关系，或者也可以说，如欲杀死某一种群中一定比例的个体（如50%），温度愈低，所需时间愈短；反之，温度高，所需时间愈长。

关于昆虫的耐热性，同样也随虫种、虫期等的不同而有差别，表3列举几种常见昆虫的致死高温及所需时间。当然耐热能力与试材的生理状态、温度条件等均有一定关系。一般地说，多数昆虫在45—52℃之间，经过短期（数分钟至数小时）都不能生存，如仓库害虫在50