应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2011,48(5):1161—1169

昆虫对降雨和干旱的响应与适应*

党志浩 陈法军**

(南京农业大学植物保护学院昆虫学系 南京 210095)

摘 要 水分因子在昆虫的生长发育及其整个生活史中起着至关重要的作用。降雨作为改变环境水分的方式之一,其机械冲刷作用对昆虫具有直接的致死效应,并影响昆虫的生长发育、繁殖及其产卵和取食行为等;干旱作为降雨减少导致的极端环境形式,不仅对昆虫生理产生直接影响,而且还会通过影响寄主植物而间接作用于昆虫;同时,干旱还会改变同一寄主植物上昆虫之间的种间关系,导致群落多样性和稳定性的变化以及种群演替的发生。本文综述了气候变化背景下降雨和干旱对昆虫生长发育和繁殖的影响,并介绍了迁飞型昆虫、群居型昆虫、土壤害虫等对降雨和干旱的行为反应;此外,还详细介绍了昆虫对降雨和干旱的适应对策(包括对水分因子的行为适应对策、滞育和迁飞对策等),并建议利用环境水分(尤其是土壤水分)调控措施(如人工降雨和灌溉等)来防治农业害虫。

关键词 昆虫,降雨,干旱,行为反应,适应对策,害虫防治,气候变化

Responses of insects to rainfall and drought

DANG Zhi-Hao CHEN Fa-Jun**

(Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract The moisture factor plays an important role in the growth, development and fecundity of insects. Rainfall can directly kill insects through mechanical scouring. Drought affects insects' physiology both directly, and also indirectly through its effects on host plants, for example, altering inter-specific interactions among insects on same host plants thereby changing the diversity and stability of the insect community and population succession. This paper summarizes the effects of rainfall and drought on the growth, development and fecundity of insects under conditions of global climate change, and provides an introduction to the behavioral responses of migratory and gregarious insects, and soil insect pests to rainfall and drought. The strategies insects use to cope with rainfall and drought are described in detail, including behavioral adaptations, and the tactics of diapause and migration etc. Artificial regulation of environmental moisture, especially soil moisture, (e.g., artificial rainfall and irrigation etc.) is suggested as a means of controlling agricultural insect pests.

Key words insect, rainfall, drought, behavioral response, adapting strategy, pest management, climate change

昆虫的生长发育与气候因素紧密相关。在众多气候因素中,水分作为一种重要的非生物因子,既可直接影响昆虫的生长发育(陈法军等,2002,2003;常晓娜等,2008),也可以通过对寄主植物或其天敌的作用而间接影响昆虫的个体发育与种群的发生与危害程度。而降雨作为调节自然水分的重要方式之一,必然会对昆虫的生长发育产生影响。根据通用气候循环模型预测,随着气候变暖,一些地区的年降雨量将发生变化(Houghton *et al.*, 2001),而降雨量的减少可改变植物和与之相关的无脊椎动物群落丰富度和多样性(Masters *et al.*, 1998; Sternberg *et al.*, 1999; Morecroft *et al.*, 2002, 2004)。

降雨和干旱对昆虫影响的最直接证据就是蝗灾。我国历史上曾经暴发过多起蝗灾,而蝗灾的发生与降雨最为紧密,往往是洪涝之后的旱灾暴

* 资助项目:国家重点基础发展规划"973 项目"(2010CB126200)、国家公益性行业(农业)科研专项项目(200903051)、转基因生物新品种培育重大专项课题(2009ZX08011-007B,2009ZX08012-005B,2011ZX08012-005)和教育部霍英东基金(122033)。

** 通讯作者,E-mail: fajunchen@njau.edu.cn

收稿日期:2011-08-09,接受日期:2011-08-25

发蝗灾,进而给我国的粮食生产安全造成极大威胁。由于降水和干旱在控制生物种类和数量,以及引发虫灾频次和强度等方面具有一定的相关性(于革和沈华东,2010),因此人们开始用人工降雨(张建军等,2001)和人为干旱(张孝羲等,1980)等方式调节环境水分因子来控制虫害,并取得了显著的效果。关于降雨和干旱对昆虫影响的研究已有大量报道,本文分别从降雨和干旱现状,降雨和干旱对昆虫生理学和行为学,以及昆虫响应对策等方面进行综述。

1 全球气候变化下我国降雨和干旱的格局

随着全球气候变暖,各地的气候变化不尽相同,降水的区域性差异也变的更为明显。我国地处东亚季风区,东亚季风对我国的气候变化具有十分重要的影响,夏季受东亚夏季风控制,冬季则被东亚冬季风控制。由于受到东亚季风和西风环流的影响,干旱和降雨也随着季节和区域的变化而变化(Huang *et al.*, 2003; Qian *et al.*, 2007, 2009),导致我国旱涝灾害频繁发生。如 1998 年长江流域、松花江和嫩江流域的特大洪涝灾害,1999—2001 年我国华北地区的严重干旱和 2009—2010 年西南地区大旱、2011 年长江中下游地区的春旱等,大范围的旱涝灾害已给我国农业生产带来严重损失。

从 20 世纪 70 年代末开始,我国降雨形势变化极大,由传统的"南涝北旱"向"南旱北涝"转型(王遵娅,2007)。秦爱民和钱伟宏(2006)分析了我国 486 个站点 1960—2000 年逐日降水观测资料后得出,新疆地区全年降水量明显增加;春季华北、长江中下游等地降水明显减少,夏季长江中下游、江南及华南区年降水有明显增加趋势,而华北和汉渭流域降水明显减少;秋季全国大部分地区降水都有减少的趋势;冬季华北、汉渭、长江流域、江南和华南降水有减少趋势,而西南、青藏高原、西北、东北等地有增加趋势。祁宦(2009)对淮北平原近 50 年的降水特征分析发现,自 20 世纪 90 年代以来,淮北平原多雨年和少雨年都呈增加的趋势,暴雨日数也呈明显增多的趋势。Qian 等(2011)分析了 1960—2009 年中国大陆干旱发生情况后发现,我国东北部、北部、黄河流域和长江中游等地区的干旱发生频率增加,成为我国干旱发生的主要区域;而长江上游和下游地区,以及新疆北部等地区干旱发生的频率有所下降。

2 降雨和干旱对昆虫的影响

2.1 对昆虫生长发育的直接作用

降雨对昆虫的直接影响主要表现为直接的冲刷作用。此外,还可通过影响环境温湿度来直接影响其生长发育(钦俊德,1964;金瑞华等,1996;许瑞秋等,1999;常晓娜等,2008)。湿度对昆虫生长发育的影响没有光周期和温度等其他非生物因子明显,主要原因在于短期水分胁迫下,昆虫自身的血淋巴系统具有一定的调节能力,而只有持续的环境水分胁迫对昆虫的影响才比较明显。如环境相对湿度过低会延缓粘虫 *Mythimna separate* 卵和幼虫的发育,但随着相对湿度增加,其发育加快(金翠霞,1979)。

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,如杨燕涛(2000)研究指出,降雨对未入土棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 幼虫的影响是毁灭性的,在入土后 1 ~ 3 d 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,成虫生殖力下降了 40.75% ~ 57.50%(苏战平等,2000)。再者,降雨时间的差异影响了昆虫的发生程度,如钦俊德(1964)指出在幼龄阶段阴雨有利于粘虫的生长发育,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,对于小型昆虫的影响更大。研究发现,日降雨量在 20 mm 以上时,对湿地松粉蚧 *Oracella acuta*(Lobdell)(汤才和黄德超,2003)、粘虫(樊焕碧,1992)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* 和棉铃虫没有什么影响;如果日降雨量大于 20 mm 时,则对棉蚜有一定的冲杀作用,但是只有日降雨量达到 100 mm 以上时,才能有效控制棉蚜的发生(熊映清,1981)。降雨对棉铃虫的物理冲刷作用明

显,日降雨量要达到 500 mm 以上时能有效防止其猖獗发生(孟祥玲等,1962; 竺修高,1979; 李登友等,1996)。其次,降雨量对同一种虫的不同虫龄影响不同,樊焕碧(1992)发现降雨在 25 ~ 50 mm 时对粘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。

此外,降雨改变了环境湿度,进而影响昆虫的繁殖。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* 的怀卵率和卵孵化率都显著减低,而雨量过大,特别在盛蛾期或卵孵化盛期的连续大雨,也不利于成虫和低龄幼虫的存活及卵的附着(白先达等,2010)。金翠霞(1979)研究发现,在 25℃和 80% 的相对湿度是粘虫成虫繁殖的最适湿度,随湿度下降成虫的寿命、产卵历期、单雌产卵率,以及实际繁殖力都显著下降。徐金汉等(1999)研究指出,适温高湿能明显提高甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 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。然而环境湿度过低则会影响成虫的交配行为,如粘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,同时高温干旱也会使亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 和栗灰螟 *Chilo infuscatellus* 等的卵块干瘪脱落(雷朝亮和荣秀兰,2003)。

2.2　对昆虫的间接影响

降雨对昆虫的影响复杂,还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(钦俊德,1964; White,1984)。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。钦俊德(1964)研究了寄主作物水分含量对粘虫幼虫的影响指出,植物水分含量低对幼龄粘虫的发育不利,但对高龄或老龄幼虫的影响不大; 且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。此外,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; 而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(Huberty and Denno,2004)。如短期干旱会使蚜虫(Aphis)和叶螨(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(雷朝亮和荣秀兰,2003)。

降雨和干旱还可通过影响寄主植物的生理代谢(White,1969,1984)和组织形态(Huberty and Denno,2004)等来影响昆虫。降雨和干旱最直接的表现指标——土壤湿度,通过影响寄主可影响地上昆虫和地下昆虫的交互作用及其发生程度,但持续的干旱可以改变这种交互作用(Gange and Brown,1989; Masters *et al.*,1993)。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(Croisé and Lieutier,1993)。Gange 和 Brown(1989)研究认为,一年生寄主作物受到干旱胁迫时丽金龟 *Phyllopertha horticola* 的危害能提高黑豆蚜 *Aphis fabae* 的取食能力。而 Joannat 等(2007)研究结果则相反,认为干旱条件下细胸金针虫 *Agriotes subrittatus* 幼虫和潜蛾科 *Stephensia brunnichella* 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* 增长率; 另一方面,*S. brunnichella* 取食叶片降低了寄主作物的光和作用,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; 但是在严重干旱条件下,由于两者种群密度降低,这种种间竞争并不发生。

2.3　与其他因子的联合作用

降雨作为一种非生物因子,即可以改变环境湿度,也可以影响环境温度。温湿度的联合作用对昆虫生长发育的影响更为显著,尤其是在极端天气下,如高温高湿更容易造成昆虫死亡(Qayyum *et al.*,1987)。Eger 等(1983)和 Rummel 等(1986)分析了多种非生物因子对棉铃虫越冬死亡率的影响,结果发现,温湿度的联合作用最大,在湿冷的环境中死亡率更高。徐金汉等(1999)研究指出,不同温湿度组合对甜菜夜蛾的生长发育及繁殖力有明显影响,其最适温湿度为 26℃和 80% ~94% 相对湿度; 不同温湿组合对甜菜夜蛾成虫的寿命影响明显,成虫寿命随温度的提高而缩短,

但随湿度的提高而延长;同时,指出该虫的内禀增长率(r_m)随湿度和温度的增加而增加,在32℃和RH94%下,其内禀增长能力达到最高(0.225)。孔维娜等(2006)研究了温湿度对松墨天牛*Monochamus alternatus*越冬幼虫寿命的影响,结果发现高温高湿提高了松墨天牛的羽化率。其中,高温加快了松墨天牛的发育速率,使其尽快完成生活史,但使寿命缩短;而高湿延长了松墨天牛越冬幼虫存活时间,减少了水分蒸发,进而提高了其羽化率。白先达等(2010)研究指出,降雨和温度共同作用于稻纵卷叶螟的迁飞,22 ~ 28℃和RH80%条件有利于稻纵卷叶螟成虫的产卵繁殖以及幼虫存活。此外,降雨和风的联合作用也对昆虫的生长发育产生影响。吴子江(1992)研究了风、雨2种因子对棉铃虫卵和低龄幼虫的迭加效应,发现风雨强度越大,四代卵和二代一龄幼虫的消亡率越高。

3 降雨和干旱对昆虫行为的影响

3.1 对迁飞型昆虫的影响

降雨和干旱对迁飞性昆虫的影响不同。其中,干旱主要对迁飞型昆虫的生境产生影响。由于干旱,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,这就迫使一部分昆虫开始迁飞,以获得更丰富的食料,如在干旱季节来临和植物干枯时大量沙漠蝗虫*Schistocerca gregaria*就开始迁出生境地。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(许瑞秋等,1999;王翠花等,2006;张小青,2008;白先达等,2010)。此外,迁飞层的空气相对湿度也会对昆虫迁飞产生影响。江幸福等(2003)研究发现,空气相对湿度会对粘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,都会使雌蛾比雄蛾消耗更多的能量。而迁飞层的相对湿度下降,会使迁飞种群的高度下降,直至降落和扩散到地面(王翠花等,2006)。

3.2 对群居型昆虫的影响

降雨是群居型昆虫行为的重要诱导因子。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。如干旱季节来临前沙漠蝗的寄主植物生长繁盛,并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,进而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(Showier,1995;Symmons and Cressman,2001)。红火蚁*Solenopsis invicta*作为近年来重要的入侵群居型害虫,对居民的生产和生活产生了严重影响。研究发现,红火蚁对降雨强度的变化反应非常敏感。郝东川(2009)研究发现,降雨对红火蚁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(郝东川,2009)。赵瑾等(2009)通过野外实地观察研究了降雨对红火蚁蚁群行为的影响,认为分布在红火蚁体表的感受器感受到环境湿度变化或雨水的物理冲击作用而感知降雨的到来,并针对不同的降雨强度,采取不同的措施保护蚁巢。

3.3 对土壤害虫的影响

土壤湿度在很大程度上取决于自然降水和人为灌溉。土壤湿度变化对土壤昆虫的潜层深度有直接影响,如河北省沧州农科所和河北省黄骅县河南大队(1978)调查了1968—1975年沧州地区春季蛴螬(Scarabeidae)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。同时,土壤湿度也影响土壤害虫滞育发生的时间,如小麦吸浆虫*Sitodiplosis mosellana*和*Comtarinia tritci*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(仵均祥等,2004)。曾省(1962)研究也得出,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。此外,土壤湿度也影响一些地下害虫土中分布。如细胸金针虫、小地老虎*Agrotis ypsilon*多发生于土壤湿度大的地方或低洼地(韩书欣,1982;雷朝亮

和荣秀兰, 2003); 钩金针虫 *Pleonomus canaliculatus* 和宽背金针虫 *Selatosomus latus* 则多发生于土壤湿度小和较干旱的地区(仵均祥, 1988; 王兴兰, 2000); 而拟地甲 Tenebrionidae 多发生在干旱的砂土地(曹雅忠等,2005)。

4　昆虫对降雨和干旱的适应

4.1　昆虫对水分因子的适应

水是生命活动的介质,昆虫的生活离不开水。昆虫调节水份平衡主要通过"获水"和"失水"2种途径来调节。获水途径包括: 1) 昆虫主要从食物中获得水分,2) 昆虫利用体内新陈代谢产生的水,3) 昆虫通过体壁或卵壳吸收水分或直接饮水(如水生昆虫、一些蛾蝶类、蜜蜂等)而获得水分。失水途径包括: 昆虫通过体壁蒸发失水,呼吸系统蒸发失水,消化、排泄系统排水,并借此来调节体温,特别是在高温环境下通过水分蒸发来降低体温。昆虫主要通过这2个途径以维持其体内的水分平衡。在昆虫进化过程中,形成了3种维持体内水分平衡的生态适应机制,以适应不利的环境。具体包括: 1) 形态上适应,昆虫形成了几丁质的体壁,防止水分的过量的蒸发; 2) 生理上适应,昆虫通过马氏管将尿素变成尿酸,排出体外,防止水分多排出; 3) 行为上适应,在昆虫进化过程中,昆虫形成了周期性的活动习性如休眠、滞育等,以适应干燥的陆生环境(Dingle, 1978; Tauber *et al.*, 1998)。因此,昆虫的正常生理活动是在获水和失水的动态平衡中进行,如果失去水分平衡,则正常的生理机能受阻,代谢紊乱,严重时发生死亡。

4.2　滞育与迁飞

为了度过不适宜的生存空间和时间,昆虫通过进化具备了独特的生活习性和生理适应策略,如迁飞和滞育(Dingle, 1982)。迁飞和滞育是昆虫行为和生理的联合表现,都是对不良环境的生态适应。昆虫滞育表现为年生活史中长期的生殖停滞,如棉铃虫正常的世代历期仅三四十天,而其蛹的越冬滞育就长达5个月以上(Ge *et al.*, 2005)、33 ~ 34°C 以上高温诱导的越夏滞育也可长达一两个月(杨燕涛等, 2001; 刘柱东等, 2002); 昆虫迁飞则是迁飞过程短期的生殖停滞,如白背飞虱 *Sogatella furcifera* 迁飞前卵巢发育停滞,仅处于一二级,而一旦降落其卵巢就开始发育,且随卵巢发育,迁飞型频率开始下降,从而表现为"卵子发生与迁飞共轭"效应(张建新等,1992)。迁飞和滞育也有诸多共同之处,如两者都发生在生殖前(即卵子成熟前),且都要大量积累脂肪、糖元和海藻糖等能源物质来维持体内相对含水量,并都由保幼激素所控制(Vladimir *et al.*, 1998)。

引起昆虫滞育的因子主要是光周期和温度,湿度并不能直接引发昆虫滞育。湿度虽不能作为滞育诱导的直接因子,但可通过改变光周期和温度的刺激反应来影响滞育的发生程度。如湿度增加降低了烟草粉螟 *Ephestia elutella*(Bell, 1976)、黄痣黑瘤姬蜂 *Pimpla tarionellae*(Schopf, 1980)和松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi*(刘树生等, 1994)的滞育率。而一些以卵滞育的昆虫对环境湿度也比较敏感,如澳洲疫蝗 *Chortotcetes terminifera*,虽然成虫期的光周期和温度对卵的滞育有决定作用,但湿度变化则明显降低了两者对滞育的诱导程度(Wardhaugh, 1980)。

昆虫迁飞是在长期适应多变的环境过程中进化形成的一种行为对策,使其具备远距离扩散危害能力,这也是迁飞性害虫导致农作物大面积受害的主要原因之一。水分因子又是引发昆虫迁飞的主要因素之一。干旱条件下,寄主作物生境恶化、食料缺乏使得昆虫处于饥饿状态,而饥饿可明显抑制昆虫咽侧体分泌保幼激素活性,使卵巢发育停滞而引起昆虫迁飞; 但是由于遗传力的差异,一部分则留在本地,成为居留型(张孝羲,1980)。东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* 和粘虫在种群密度增加或食料条件恶化情况下可诱导产生群居型和散居型(江幸福和罗礼智,2008)。迁飞过程中,空气相对湿度则对昆虫迁飞的高度和距离产生影响,湿度过高或过低,都会使迁飞昆虫消耗过多能量,从而使迁飞种群因体力不支,迁飞高度下降(江幸福等,2003; 王翠花等,2006)。

5　降雨及其土壤湿度在害虫防治中的作用

当前,害虫综合治理手段多样,如化学防治和转基因工程技术已在害虫防治中广泛投入应用,但这些手段都对环境带来或多或少的潜在风险,这使得人们不得不重新审视和利用生物防治和物理防治技术与方法来控制虫害。由于降水和干旱在控制生物种类和数量及其与虫灾频次和强度等的相关性(于革和沈华东, 2010),人们开始利用

人工降雨(张建军等,2001)和人为干旱(张孝羲等,1980)等方式调节环境水分因子来控制虫害,并取得了显著的效果。

降雨为一种自然环境因子,其物理冲刷作用可导致害虫死亡,同时又会影响土壤湿度而作用于土中活动的农业害虫,如降雨导致高的土壤含水量的同时使土壤含氧量降低,进而使得一些地下害虫因呼吸困难或者不适合高湿条件而导致死亡(Fitt, 1989)。Yu 等(2008)和 Fye(1978)认为在防治棉铃虫和烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 时,通过向土壤灌水,可有效降低越冬幼虫数量,并有效破坏蛹室及堵塞羽化出土通道,从而降低了越冬种群的羽化率。Riis 和 Peter(1998)通过室内模拟实验得出,高的土壤含水量可使土蜡科(Cydnidae)害虫向土壤表层运动,从而增加了其与外界接触的机会。正好利用这一生物学特性,可通过利用病原真菌来防治此类害虫。金瑞华等(1996)研究也发现浸水对苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 的影响,浸水时间愈长,幼虫和蛹的死亡率愈高,且化蛹率和羽化率也愈低。赵瑾等(2009)认为在防治红火蚁时,要重点考虑降雨的因素,每年的红火蚁的重点防控时间应安排在雨季来临前,以此避免土壤湿度过大,而引发的红火蚁迁巢、分巢等行为的发生。

6 展望

水分因子是昆虫生长发育的主要因子,在昆虫生活史中起着重要的作用。降雨作为自然界中一种调节环境水分的方式,对昆虫的影响不容忽视。然而,降雨对昆虫的影响有积极作用,也有消极作用。一方面,降雨可增加环境湿度,进而提高生态系统的生物多样性;另一方面,降雨直接的冲刷作用对昆虫有致死作用,其导致的环境湿度变化还会影响昆虫的生长发育,进而影响它们的种群发生程度。随着温室效应的加剧,全球降雨格局将发生变化,一部分地区降雨会增加,甚至引发洪涝;而另一些地区则会因降雨量的减少而引发持续干旱,这都将严重影响农业害虫的发生期、发生量和发生程度。随着人们对环境保护的重视,使得人们重新看重降雨或干旱在农业害虫种群调控和害虫管理中的重要性。但降雨在很大程度上依赖于大气环境,不能人为控制,不便于直接用于农业害虫治理。建议通过人工降雨或灌溉,亦或是人为干旱等物理手段以调节大田土壤含水量(即土壤湿度),最终实现害虫的有效防止(Yu *et al.*, 2008)。

目前,关于降雨和干旱对昆虫影响的研究报道很多,并且大都集中于对昆虫生活史的影响方面,如对昆虫生长发育、繁殖和种群动态等方面,而很少涉及从微观层面揭示昆虫对降雨和干旱的响应对策与内在机理。此外,生活在土中的昆虫对降雨和干旱的响应更为敏感,因此,我们应该重点从昆虫分子生物学角度研究昆虫在水分胁迫下的响应对策,明确水分因子对昆虫的生理影响及其行为反应的调控作用,以便通过人为手段改变环境湿度(尤其是土壤湿度)来防治害虫,以便更好地服务于农业害虫的有效治理。

参考文献(References)

白先达,黄超艳,唐广田,李国刚,周丽霞,贾方婴,2010. 气象条件对稻纵卷叶螟迁飞的影响分析. 中国农学通报,26(21):262—267.

Bell CH, 1976. Factors governing the induction of diapause in *Ephestia ehutella* and *Plodia interpunctella* (Lepidoptera). *Physiol. Entomol.*, 1(2):93—101.

常晓娜,高慧璟,陈法军,翟保平,2008. 环境湿度和降雨对昆虫的影响. 生态学杂志,27(4):619—625.

曹雅忠,李克斌,尹姣,2005. 浅析我国地下害虫的发生与防治现状//成卓敏主编. 农业生物灾害预防与控制研究. 北京:中国农业科技出版社. 389—393.

陈法军,翟保平,张孝羲,2002. 棉铃虫入土化蛹的生物学习性. 植物保护,28(1):18—20.

陈法军,翟保平,张孝羲,2003. 棉铃虫蛹期土壤水分对其种群发生的影响. 生态学报,23(1):112—121.

Croisé L, Lieutier F, 1993. Effects of drought on the induced defence reaction of Scots pine to bark beetle associated fungi. *Ann. For. Sci.*, 50(1):91—97.

Dingle H, 1978. Evolution of Insect Migration Diapause. Springer, New York. 41—52.

Dingle H, 1982. Function of migration in the seasonal synchronization of insects. *Entoml. Exp. Appl.*, 31(1):36—48.

Eger JE, Sterling WL, Hartstack AW, 1983. Winter survival of *Heliothis virescens* and *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) in college station, Texas. *Environ. Sci.*, 12:970—975.

樊焕碧，1992. 降雨对粘虫幼虫的致死作用. 贵州农业科学，(2):28.

Fitt GP，1989. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. *Annu. Rev. Entomol.*，34:17—53.

Fye RE，1978. Pupation preferences of bollworms，tobacco budworms，and beet armyworms and impact on mortality resulting from cultivation of irrigated cotton. *J. Econ. Entomol.*，71(4):570—572.

Gange AC，Brown VK，1989. Effects of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species，mediated through changes in the host plant. *Oecologia*，81(1):38—42.

Ge F，Chen FJ，Parajulee MN，Yardim EN，2005. Quantification of diapausing fourth generation and suicidal fifth generation cotton bollworm，*Helicoverpa armigera*，in cotton and corn in northern China. *Entomol. Exp. Appl.*，116(1):1—7.

韩书欣，1982. 小地老虎发生主导因子的分析. 植物保护，18(6):15—16.

郝东川，2009. 降雨与土壤含水量对红火蚁种群的影响，硕士学位论文. 广东: 华南农业大学.

河北省沧州地区农科所，河北省黄骅县河南大队，1978. 渤海湾沿岸主要蛴螬种类及其发生规律的研究. 昆虫学报，21(1):35—48.

Houghton JT，Ding Y，Griggs DJ，Noguer M，vander Linden PJ，Dai X，Maskell K，Johnson CA，2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group 1 to the Third Intergovernmen-tal Panel on Climate Change，IPCC，Cambridge University Press，Cambridge，UK.

Huang，RH，Zhou LT，Chen W，2003. The progresses of recent studies on the variabilities of the East Asian monsoon and their causes. *Adv. Atmos. Sci.*，20(1):55—69.

Huberty AF，Denno RF，2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology*，85(5):1383—1398.

江幸福，蔡彬，罗礼智，曹雅忠，刘悦秋，2003. 温湿度综合效应对粘虫蛾飞行能力的影响. 生态学报，23(4):738—743.

江幸福，罗礼智，2008. 昆虫迁飞的调控基础及展望. 生态学报，28(6):2835—2842.

金翠霞，1979. 粘虫发生量与降雨量及相对湿度的关系. 昆虫学报，22(4):404—412.

金瑞华，张家娴，白章红，刘龙，李冬明，张遵雄，姚文国，张从仲，耿秉晋，1996. 苹果蠹蛾分布与降雨关系研究初报. 植物检疫，10(3):129—141.

Joannat S，Simon RM，Michael DM，Valerie KB，Gregory JM，2007. Summer drought alters plant-mediat-ed competition between foliar-and root-feeding insects. *Global Change Biol.*，13(4):866—877.

孔维娜，王慧，李捷，赵飞，马瑞燕，2006. 温湿度对松墨天牛越冬幼虫寿命的影响. 山西农业大学学报，26(3):294—295.

雷朝亮，荣秀兰，2003. 农业昆虫学. 北京: 中国农业出版社. 493—522.

李登友，徐殿武，钱德锦，程存利，1996. 阜阳地区棉田棉铃虫发生程度与降雨的关系研究. 中国棉花，23(3):17—18.

刘树生，施祖华，邵明江，何俊华，1994. 松毛虫赤眼蜂种群间生物学特性的比较研究. 中国生物防治，10(4):145—150.

刘柱东，吴坤君，龚佩瑜，2002. 昆虫的夏滞育. 昆虫知识，39(3):234—237.

Masters GJ，Brown VK，Gange AC，1993. Plant mediated interactions between above-and below-ground insect herbivores. *Oikos*，66(1):148—151.

Masters GJ，Brown VK，Clarke IP，Whittaker JB，Hollier JA，1998. Direct and indirect effects of climate change on insect herbivores: Auchenorrhyncha (Homoptera). *Ecol. Entomol.*，23(1):45—52.

孟祥玲，张广学，任世珍，1962. 棉铃虫的生物学进一步研究. 昆虫学报，11(1):77—81.

Morecroft MD，Bealey CE，Howells E，Rennie S，Woiwod IP，2002. Effects of drought on contrasting insect and plant species in the UK in the mid—1990s. *Global Ecol. Biogeogr.*，11(1):7—22.

Morecroft MD，Masters GJ，Brown VK，Clarke IP，Taylor ME，Whitehouse AT，2004. Changing precipitation patterns alter plant community dynamics and succession in an ex-arable grassland. *Funct. Ecol.*，18(5):648—655.

Qayyum A，Zaluki JE，Price JR，1987. Effect of high temperature on survival of eggs of *Heliothis armigera* and *H. punctigerawallengen* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Aust. Entomol. Soc.*，26:295—298.

祁宦，2009. 近 50 年安徽淮北平原降水变化特征分析. 中国农业气象，30(2):138—142.

Qian WH，Ding T，Hu HR，Lin X，Qin AM，2009. An overview of dry-wet climate variability among monso-on-westerly regions and the monsoon Northernmost marginal active zone in China. *Adv. Atmos. Sci.*，26(4):630—

641.

Qian WH, Lin X., Zhu YF, Xu Y, Fu JL, 2007. Climatic regime shift and decadal anomalous events in China. Climatic Change, doi: 10.1007/s10584 – 006 – 9234 – z.

Qian WH, Shan XL, Zhu YF, 2011. Ranking regional drought events in China for 1960—2009. *Adv. Atmos. Sci.*, 28 (2): 310—321.

秦爱民，钱维宏，2006. 近 41 年中国不同季节降水气候分区及趋势. 高原气象，25 (3): 495—502.

钦俊德，1964. 粘虫营养的研究—食物中和环境中水分对幼虫生长的影响. 昆虫学报，13 (5): 654—669.

Riis L, Peter E, 1998. Movement, distribution and survival of *Cyrtomenus bergi* (Hemiptera: Cydnidae) within the soil profile in experimentally simulated horizontal and vertical soil water gradients. *Environ. Entomol.*, 27(5): 1175—1181.

Rummel DR, Neece KC, Arnold MD, Lee BA, 1986. Over-winte-ring survival and spring emergence of *Heliothis zea* in the Texas southern high plain. *Southwest. Entomol.*, 11 (1): 1—9.

Schopf A, 1980. Zur Diapause des Puppenparasiten *pimpla turionellae* L. (Hym., ichneumonidae). *Zool. Jb., Abt. Syt. Okol. Geogr. Tiere.*, 107 (4): 537—567.

Showier AT, 1995. Locust (Orthoptera: Acrididae) outbreak in Africa and Asia, 1992—1994: An overview. *Am. Entomol.*, 41(3): 179—185.

Sternberg M, Brown VK, Masters GJ, Clarke IP, 1999. Plant community dynamics in a calcareous grassland under climate change manipulations. *Plant Ecol.*, 143(1): 29—37.

Symmons PM, Cressman K, 2001. Desert Locust Guidelines: Biology an Behaviour. sencond edition. Rome: Food and Agriculture Oragnization of the Untied Nations.

苏战平，翟保平，张孝羲，2000. 土壤相对含水量对棉铃虫化蛹、羽化和生理力的影响. 中国农业科学，33 (6): 104—106.

汤才，黄德超，2003. 降雨对湿地松粉蚧第一代低龄若虫的影响. 仲恺农业技术学院学报，16 (4): 38—41.

Tauber MJ, Tauber CA, Nyrop JP, Villani MG, 1998. Moisture, a vital but neglected factor in the seasonal ecology of insects: Hypotheses and tests of mechanisms. *Environ. Entomol.*, 27(3): 523—530.

Vladimir K, Jan S, Petr S, 1998. Physiology of drought tolerance and cold hardiness of the Mediterranean tiger moth *Cymbaophora pudica* during summer diapause. *J. Insect Physiol.*, 44 (2): 165—173.

王翠花，包云轩，王建强，向勇，翟保平，2006. 2003 年稻纵卷叶螟重大迁入过程的大气动力机制分析. 昆虫学报，49 (4): 604—612.

王兴兰，2000. 不同土壤类型地下害虫分布特点与防治方法. 植保技术与推广，20 (6): 35—36.

王遵娅，2007. 中国夏季降水的气候变率及其可能机制研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院.

Wardhaugh KG, 1980. The effects of temperature and moisture on the inception of diapause in eggs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* Walker (Orthoptera: Acrididae). *Aust. J. Ecol.*, 5(2): 187—191.

White TCR, 1969. An index to measure weather-induced stress of trees associated with psyllids in Australia. *Ecology*, 50 (5): 905—909.

White TCR, 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63(1): 90—105.

吴子江，1992. 风雨强度指数及其在棉铃虫种群数 t 变动分析中的应用. 昆虫知识，29 (6): 336—342.

仵均祥，1988. 沟金针虫生长发育与土壤湿度关系的初步研究. 昆虫知识，25(5): 268—269.

仵均祥，李长青，李怡萍，成卫宁，2004. 小麦吸浆虫滞育研究进展. 昆虫知识，41 (6): 499—503.

熊映清，1981. 棉花蚜虫的发生与防治. 上海: 上海科技出版社. 20—27.

徐金汉，关雄，黄志鹏，余朝勤，1999. 不同温湿度组合对甜菜夜蛾生长发育及繁殖的影响. 应用生态学报，10 (3): 335—337.

许瑞秋，曾成香，黄岩彬，黄荣锋，江善赐，1999. 稻纵卷叶螟主害代发生量与降雨关系的研究. 福建农业学报，14 (3): 23—25.

杨燕涛，谢宝瑜，高增祥，张建明，李典谟，2001. 棉铃虫滞育与抗逆性研究进展. 昆虫知识，38 (4): 246—251.

杨燕涛，2000. 降雨对棉铃虫化蛹和羽化的影响机制及对发生程度的抑制作用研究. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.

Yu FL, Wu G, Liu TJ, Zhai BP, Chen FJ, 2008. Effect of irrigation on the performance of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) during different pupal stages. *Int. J. Pest Manage.*, 54 (2): 137—142.

于革，沈华东，2010. 气候变化对中国历史上蝗灾爆发影响研究. 中国科学院院刊，25(2): 207—210.

曾省，1962. 小麦吸浆虫的生态地理、特性及其根治途径

的讨论. 中国农业科学, 3 (3): 10—15.

张建军, 杨益众, 邵益栋, 余月书, 任璐, 钱坤, 2001. 雨水和土壤含水量对棉铃虫种群抑制作用初探. 江苏农业研究, 22 (4): 32—34.

张建新, 张孝羲, 罗卫华, 1992. 白背飞虱飞行能力的研究. 昆虫知识, 29 (2): 65—69.

张小青, 2008. 稻纵卷叶螟大发生原因及防控技术. 现代农业科技, (16): 162—163.

张孝羲, 1980. 昆虫迁飞的类型及生理、生态机制. 昆虫知识, 17 (5): 236—239.

张孝羲, 王荫长, 耿济国, 沈晋良, 1980. 棉铃虫猖撅因子研究——土壤含水量与化蛹、羽化的关系. 昆虫知识, 17 (1): 9—13.

赵瑾, 钟平生, 黄檀, 张颂声, 2009. 降雨对红火蚁群行为的影响. 中国媒介生物学及控制杂志, 20 (6): 542—545.

竺修高, 1979. 长江下游棉铃虫发生消长与气候的关系. 中国棉花, (2): 35—37.

2011)。

全球气候变化是人类迄今面临的最重大环境问题,也是 21 世纪人类面临的最复杂挑战之一。中国幅员辽阔,中国南部及东南部沿海地区生物入侵发生最为严重,气温限制了许多入侵种向北的扩散,而西北、华北和东北地区的持续变暖,将可能使某些重大入侵物种扩散至北方地区(万方浩等,2011)。因此,系统论述气候变化对入侵昆虫的影响及其机制,有助于客观评价全球气候变化对入侵昆虫潜在的环境风险及生物安全问题,明确入侵昆虫与气候变化因子的互作影响,为全球气候变化新形势下入侵昆虫的生态风险性评估和农业可持续发展提供良好的科学依据。

2　气候变化对入侵昆虫的影响

有确切的证据表明,气候变化如温度的升高和降低、湿度、季节的交替、干旱、空气中的 CO_2 浓度和极端的天气(飓风,暴风雨等)等正改变着一些昆虫本地种与入侵昆虫的组成、分布与种群动态。

2.1　温度变化对入侵昆虫的影响

全球气候变暖可影响昆虫本地种与入侵昆虫的组成、分布和化性。如由于年平均温度的升高,入侵昆虫北美山松小蠹虫发生北界已经北移,并向高海拔地区危害(Logan and Powell, 2001);欧洲玉米螟分布范围将大幅北移(Porter, 1995)。气候变暖导致美国白蛾化性发生了改变,由二化性向三化性过渡(Yamanaka *et al.*, 2008; Gomi *et al.*, 2009)。根据预测,2025—2050 年将由于气温上升使捷克发生的欧洲玉米螟产生更多的后代,由原本每季发生 1 代变为季节发生 2 代(Trnka *et al.*, 2007)。

入侵昆虫 B 型烟粉虱对高温适应能力是其能扩散为全世界重要害虫的关键因素之一(Berlinge *et al.*, 1996; Salvucci *et al.*, 1997; Cui *et al.*, 2008),也是其入侵扩张成功的重要机制之一(Bentz *et al.*, 1995; Drost *et al.*, 1998; 崔旭红, 2007)。由于烟粉虱体积小,在高温环境中不能像其它大个体昆虫一样通过蒸发体表水分降温以度过恶劣的高温胁迫(Radin *et al.*, 1994; Prange, 1996; Lu *et al.*, 1997),因此,其必有抵抗耐热性的其它内在机制(Berlinger *et al.*, 1996; Salvucci, 2000; 王海鸿, 2005; 崔旭红, 2007)。Cui 等(2008)发现,高温热激下,B 型烟粉虱雌成虫的存活率显著高于雄成虫,表明烟粉虱的雌虫比雄虫耐热,因此,高温胁迫下,烟粉虱雌性比雄性耐热对于维持其种群繁衍和扩张具有重要的生态学意义。另外,B 型烟粉虱和温室白粉虱对高温的适应性存在差异,其种群消长具有一定的季节性规律,夏季高温季节以 B 型烟粉虱种群为主,夏季高温会抑制温室白粉虱种群的发展和大量发生,而到春秋两季气候趋凉时温室白粉虱种群上升为优势种群,显然,B 型烟粉虱和温室白粉虱对高温的适应性差异是导致两者种群存在时空差异的一个重要原因。

温度是斑潜蝇能否成功入侵和繁殖的一个主要限制因子。南美斑潜蝇在温和或冷凉地区种群数量明显增多,发生普遍,而美洲斑潜蝇有趋向高温地区发生的特性(陈兵和康乐,2002)。室内研究结果表明,美洲斑潜蝇适应的温度范围较广,相对较高的温度有利于种群增长;而南美斑潜蝇在相对较低的温度条件下寿命较长,产卵量较大(周亦红等,2001),在我国北方,尤其是冬季,温度常达零下十几度,美洲斑潜蝇野外不能自然越冬(Zhao and Kang,2000)。南美斑潜蝇的发育起点温度比美洲斑潜蝇的低(Parrella, 1987),因此南美斑潜蝇相对更趋向于高纬度的温凉地区(Spencer,1973)。

全球气候变暖提高了松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa* 越冬的存活率,扩展了它们在欧洲的地理发生区域。升高的冬季气温也会影响其在欧洲南部部分地区域松树上的存活率,提高其侵染性(Hodar *et al.*, 2003)。同时,全球气候变暖也引起了吹绵蚧 *Icerya purchasi* 种群向北蔓延,棉蜡蚧 *Pulvinaria floccifera* 的发生也越来越普遍。在过去的十年中,棉蜡蚧种群不断向英国北部蔓延并扩大了其寄主范围,在瑞典,该物种最初只在温室中出现,但现在已经发展为一个重要的入侵昆虫(Watson and Malumphy, 2004)。

玉米根跗萤叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* 于 1992 年传入欧洲贝尔格莱德附近,并一直向东和向北蔓延。玉米根跗萤叶甲在现有的气候条件下尚未扩散到其潜在的范围,但全球变暖有可能极大地向北扩大其范围。预计到 2050 年全球变暖的条件下,英格兰东南部的大部分地区将更加