

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2023.05.003

西藏飞蝗生物学、生态学特征及综合治理 研究进展与展望

普琼¹, 尼玛次仁²

1. 西藏自治区农业技术推广服务中心, 拉萨 850000; 2. 西藏拉萨市农技推广总站, 拉萨 850000

摘要: 西藏飞蝗(*Locusta migratoria tibetensis* Chen)是影响青藏高原藏族群众农牧业生产的重要害虫,具有取食量大、繁殖力强和迁飞力强等特点。为了解西藏飞蝗的发生特点、发生规律及防治研究进展,本文对西藏飞蝗的形态学特征、生物学特性、生态学特征的研究现状进行综述梳理;并借鉴国内外对飞蝗类害虫的防控技术研究成果,提出了西藏飞蝗综合治理技术措施。

关键词: 西藏飞蝗; 生物学特性;
生态学特性; 综合治理

中图分类号: Q969.26⁺5.2

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2023)05-0024-09

Research Status and Prospects of Tibetan Migratory Locust *Locusta migratoria tibetensis* Chen

PU Qiong¹, NImaciren²

1. Agricultural Technology Extension Service Center of Tibet Autonomous Region, Lhasa 850000, China

2. Agricultural Technology Extension Service Station of Lhasa City in Tibet, Lhasa 850000, China

Abstract: The Tibetan migratory locust (*L. m. tibetensis*) is an important pest causing serious economic losses to local agriculture and animal husbandry on the Qinghai Tibet Plateau, which has the characteristics of large food intake, strong fertility and strong migration ability. In order to gain in-depth insight into *L. m. tibetensis*, the research status of the morphological characteristics, biological characteristics and ecological characteristics of *L. m. tibetensis* were summarized. Based on the research status of prevention and control techniques at home and aboard, the strategies for integrated pest management of *L. m. tibetensis* were put forward.

收稿日期: 2023-06-07

作者简介: 普琼, 农艺师、主要从事农作物植物保护技术推广工作。

通信作者: 尼玛次仁, 高级农艺师。

Key words: Tibetan Migratory Locust; biological characteristics; ecological characteristics; integrated pest management

西藏飞蝗(*Locusta migratoria tibetensis* Chen)是1963年由中国科学院陈永林^[1]鉴定的飞蝗新亚种. 主要分布在我国西藏自治区的拉萨、日喀则、山南、林芝、昌都市、阿里地区以及青海省玉树州和四川省甘孜州等高海拔地区, 具有食量大、繁殖力强和为害重等特点. 西藏飞蝗是影响青藏高原藏族群众农牧业生产的地方特有重要害虫, 主要为害青稞、小麦、燕麦等当地主要粮食作物和牲畜饲草作物, 在西藏常年发生面积达到6.7万 hm^2 以上, 喜食麦类作物, 青稞、小麦从苗期到成熟收获前均受其为害, 一般受害率为5%~28%, 暴发年份作物颗粒无收^[2]. 在四川甘孜州, 暴发年份虫口平均密度达到145头/ m^2 , 最高达11 000头/ m^2 ^[3], 严重影响当地农牧业生产.

从国内飞蝗类防控研究现状看, 我国因蝗灾发生为害历史时间很长, 蝗虫治理积累了行之有效的防控技术经验, 取得了世界瞩目的成绩, 已经形成了以生态控制为基础, 以生物防治为核心, 以信息技术为辅助的具有中国特色的蝗灾治理技术体系^[4], 并不断得以改进和完善. 这一技术体系在国内飞蝗及其他蝗虫防控中得到了大规模实践应用, 在有效防控飞蝗、保障粮食安全、减少大规模使用化学农药等方面发挥了重大作用. 西藏飞蝗在我国发现和发生历史较长, 但是受到发生区域地理位置特殊等因素限制, 国内外对西藏飞蝗的专门研究较少, 本研究拟结合作者长期在生产实践中对西藏飞蝗发生规律的调查数据和观察结果作为基础, 对目前西藏飞蝗研究现状做以梳理, 并总结国内外飞蝗防控研究成果对西藏飞蝗治理的可供借鉴经验, 以期为进一步系统地研究这一农牧业重要害虫, 更好地监测预防与综合治理提供参考.

1 西藏飞蝗分类学特征

害虫种类的正确鉴定和识别是对其进行有效防治的重要前提. 西藏飞蝗是至少自19世纪以来即已存在的一个亚种^[5]. 因不同地理分布和外部形态特征, 全世界飞蝗分为9个种或者10个亚种^[6]. 自西藏飞蝗鉴定为新亚种以后, 学术上其分类地位一直争论不休, 但是按照官方认可通用至今的分类方法, 即西藏飞蝗是我国境内分布的3个亚种之一, 另外2个亚种为东亚飞蝗和亚洲飞蝗^[7]. 西藏飞蝗变态类型属于渐变态发育, 一生需要经历3个发育阶段, 即卵、若虫(飞蝗叫做蝗蝻)、成虫; 若虫期经过5个龄期, 每经历1个龄期蜕皮1次, 第5次蜕皮羽化为成虫(图1).



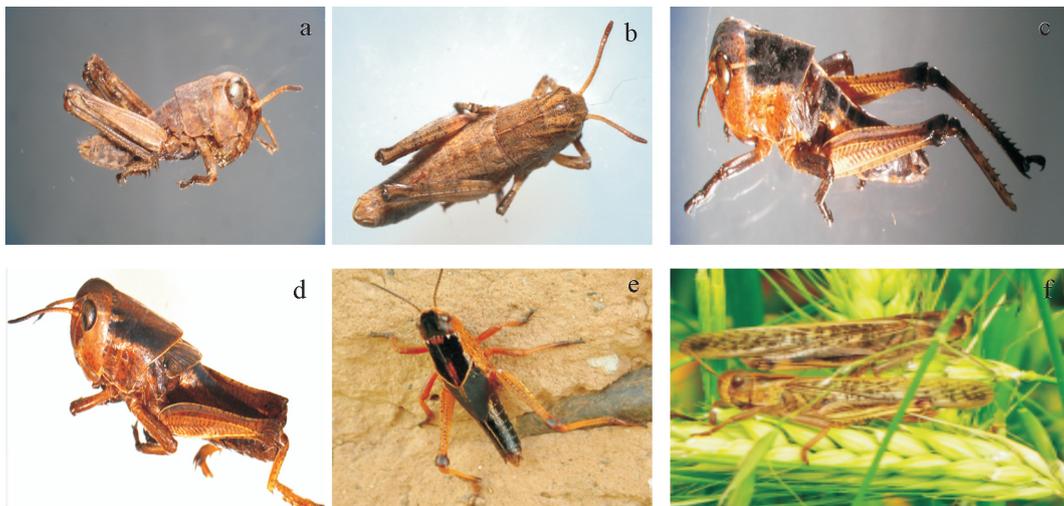
a. 西藏飞蝗第5次蜕皮过程; b. 西藏飞蝗田间高密度卵块; c. 在西藏拉孜县西藏飞蝗出土情景

图1 西藏飞蝗发育阶段

2 西藏飞蝗生物学特性

2.1 西藏飞蝗年生活史

西藏飞蝗在四川甘孜乡城县等地1年完成不完整的2代^[8](即当年成虫羽化后卵巢发育早的雌虫交配产下的卵块于当年完成孵化出土,但是孵化出土的蝗蝻不能越冬死亡),在其他发生地区1年发生1代.以西藏拉孜县为例,作者在拉孜县的曲夏镇、拉孜镇、锡钦乡、热萨乡、曲玛乡、查务乡6个乡镇监测调查,发现西藏飞蝗在拉孜县1年发生1代;以虫卵形式越冬,次年5月初始见孵化出土,到5月底至6月为孵化盛期,6—7月以蝗蝻虫态为主,7月底始见蝗蝻羽化成虫,8月为羽化盛期,8月底至9月中旬为成虫的产卵盛期,蝗蝻不同龄期间翅芽及前胸背板变化明显(图2).拉孜县作为西藏自治区主要粮食主产县的农区之一,其自然环境条件与西藏“一江两河”河谷农区相似,因此,西藏飞蝗在拉孜县分布发生规律在一定程度上可以代表其在西藏的总体发生规律.在四川省的甘孜州^[9],出土时间、孵化盛期比拉孜县提早0~35 d,但是蝗蝻羽化盛期、成虫产卵盛期比拉孜县早25~40 d;可能是因为青藏高原春季比四川藏区的光照时间更长,降水量更少,各虫态发育历期就更短.



a-e 为西藏飞蝗蝗蝻 1~5 龄期发育中翅芽及前胸背板变化图; f 为羽化成虫后虫态

图2 西藏飞蝗孵化阶段

2.2 西藏飞蝗的习性

2.2.1 产卵习性

西藏飞蝗产卵地点具有明显的选择性,一般根据土壤含水量、理化性质和地形等不同而进行选择,通常选择平坦坚实、温暖向阳、湿度合适的土层表产卵,产卵深度为土下 4.1~7.6 cm^[10];当西藏飞蝗种群密度达到一定数量时,产卵区域的选择表现出一定的随意性,次年孵化出土前可在林草地、撂荒地、农田田埂等地都能查到高密度西藏飞蝗卵块.

2.2.2 孵化出土习性

据实地观察,西藏飞蝗虫卵孵化时间在西藏各地区极不一致,以拉孜县为例,发育完全的蝗卵,一般选择温暖阳光天气,幼虫从卵块中“井喷式”向地表破壳涌出,跳跃四处分散,同时蜕去类似米糠的白膜,出土时体色为棕黄色,经过2小时以上在强阳光下的活动暴晒,体色迅速变为灰褐色,进入蝗蝻期.当气温偏低,阴雨天气时不进行孵化出土.结合生物学特性,可以

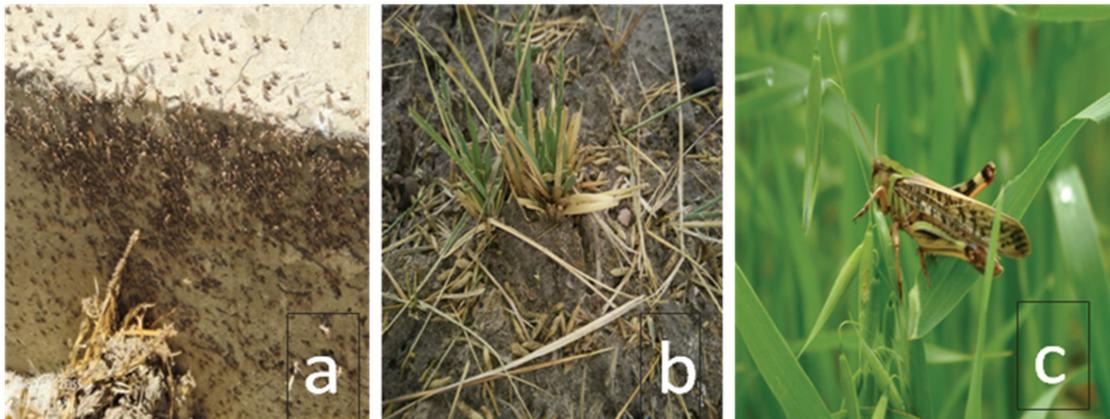
看出西藏飞蝗在拉孜县发生呈土壤中的卵期时间长、孵化出土持续时间长、蝗蛹期跨度时间长等特点,主要因为各发生区域气温、降水等自然环境条件差异明显所致.一般各发生区域晴天温暖天数越多、春季雨雪天气越少、夏季雨季到来时间越迟,蝗蛹出土时间就越早、虫口密度就越大,成虫羽化后发生为害就越重.

2.2.3 蝗蛹期习性

西藏飞蝗世代经过5个龄期,即蝗蛹期,各龄期形态变化主要表现在翅芽、前胸背板后缘角度,体色和腿节色等方面.1龄期胸背板后缘几乎呈平角微向后突,翅芽不明显;随龄期增加,前胸背板后缘角度逐渐变小,3龄期翅芽明显,体色由灰褐色逐渐变为暗棕色.蝗蛹期主要活动在林草交错区、荒地、河床等地,这些地方适合曝晒取暖,地面吸热快,植物萌发早.当同一天天气发生变化,由晴天转为阴天时,蝗蛹喜欢集体向就近暖和的地表面(如水泥道路等)移动(图3a).群居型体色为黑褐色或者灰褐色,后足胫节淡黄色,略带红色.散居型为褐绿及草绿色,后足胫节通常呈淡红色.

2.2.4 取食习性

西藏飞蝗取食青稞、小麦、玉米、芦苇、白茅草、披碱草等禾本科和莎草科植物^[11].在某一发生区寄主植物种类多样时优先取食营养价值和含水量高的植物^[9].西藏飞蝗在西藏地区的取食习性,表现为3龄及以前蝗蛹取食幼嫩的禾本科杂草为主,虫口密度大时,对寄主植物的选择性降低(图3b).羽化成虫后进入暴食期,尤其交配产卵高峰期迁移入侵农田咬食青稞、小麦等农作物补充营养物质(图3c),大量咬断青稞和小麦穗基部,对粮食产量造成一定减产,甚至造成绝产.



a. 阴天西藏飞蝗选择暖和地表休憩; b. 高密度蝗蛹牧草取食状; c. 散居型成虫进田取食禾本科农作物

图3 西藏飞蝗的蝗蛹期表现

2.2.5 迁移习性

据田间观察,西藏飞蝗对食物或有益资源具有定向迁移的习性.西藏飞蝗蝗蛹在高密度群集时具有迁移特性,个体进行短距离跳跃和爬行,应急需要才进行长距离跳跃或者飞行.群集里个体之间的距离越近,个体之间方向趋向就越一致.但是蝗蛹群在不同环境一致性程度不同,障碍物越多的迁移环境其个体间方向一致性越差.当蝗蛹群集密度达到较高时(100头/m²),经过相邻蝗蛹之间的局部迁移路线的调整,争取种群整体的迁移和运动趋于相同;但是当种群密度不高的时候一定数量的蝗蛹群就不存在运动方向一致现象.另外,集群对迁移距离也有影响,表现为低密度时,蝗蛹个体没有明确的定向机制,随机游走,始终围绕原点附近扩散;高密

度蝗蝻群运行方向比较稳定, 群集迁移的距离明显远于随机游走的蝗蝻, 活动位置距原点越来越远^[8, 12]. 环境直接决定西藏飞蝗的迁移习性, 田间观察西藏飞蝗在温度过低、降雨和大风天气不进行迁移. 西藏飞蝗具有群居型和散居型两种生活类型, 受到食物需求、虫口密度和其他行为反应的影响, 当虫口密度达到一定数值时, 西藏飞蝗具有群集迁飞的习性, 将会由散居型转变为群居型进行迁徙. 根据最新研究, 分析飞蝗群居型和散居型飞蝗粪便挥发物和体表的 35 种化合物, 鉴定出由群居型特异释放出来的一种化合物 4-vinylanisole(简写 4VA, 4-乙氧基苯甲醚), 4VA 对飞蝗的群居型和散居型都有致命的吸引力, 促进两型之间发生转变^[11]. 西藏飞蝗的群集迁移特性, 帮助其获取更多的寄主植物食物来源, 这一特性效应, 弥补了西藏飞蝗作为低等动物的昆虫, 帮助克服了生理能力的不足, 有利于其适应高原恶劣环境, 实现种群繁衍^[13].

3 西藏飞蝗的生态学特征

本文结合西藏飞蝗发生区域青藏高原的自然环境条件, 围绕温度、光照、缺氧环境、气温与西藏飞蝗之间的关系对西藏飞蝗的生态学特征进行综述性分析研究.

3.1 温度对西藏飞蝗的影响

西藏飞蝗的分布区域广泛且海拔差异显著, 从最低的 1 130 m(西藏林芝市墨脱县)到最高的 4 600 m(西藏阿里地区普兰县鬼湖沿岸)^[11], 就是通过长期的适应和物种进化, 成为青藏高原特有新亚种.

西藏飞蝗在不同温度下各虫态的发育历期随温度的升高而缩短, 全世代历期为 214.4 d, 而在 30 °C 条件下仅 50.7 d^[14]. 西藏飞蝗不同虫态发育起点温度及有效积温^[14]见表 2. 虫卵期、蝻期及全世代的发育起点温度分别为 14.2 °C, 16.1 °C, 14.6 °C; 日有效积温分别为 179.1 °C, 360.0 °C, 787.8 °C.

表 2 西藏飞蝗不同虫态发育起点温度和有效积温

°C

发育阶段	发育起点温度	日有效积温
卵期	14.2	179.1
蝗蝻期	16.1	360.0
全世代	14.6	787.8

据不同研究发现, 西藏飞蝗能够正常适应青藏高原特殊自然环境条件且种群得到发展繁衍, 主要因为其成虫的抗氧化系统发挥作用. 抗氧化酶系统是生物应对各种环境胁迫的一个重要抗逆机制, 在生物适应环境的过程中扮演重要角色^[15]. 在 5~20 °C 低温胁迫下, 成虫体壁和消化道超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)及丙二醛(MDA)含量分别随温度降低而升高, 抗氧化酶活性随温度降低而升高, 能较好的保护自身免遭活性氧自由基的伤害; 当温度超过 35 °C 时, 3 种氧化酶活性均下降^[15]. 西藏飞蝗不耐高温的特性就是其成为青藏高原的特有种群而不能分布于内陆低海拔区域的适应机制.

3.2 光照对西藏飞蝗的影响

紫外辐射能够显著提高西藏飞蝗成虫的取食量、相对生长率和食物利用率, 极显著降低进食消化率^[16]. 青藏高原虽然气温偏低, 又具有日照时间长等气候特点, 西藏飞蝗就是利用阳光取得自身发育所需的有效积温; 通过不同波长处理, 西藏飞蝗成虫体内的 POD 和 CAT 活性随

着光照时间的增加而增加,成虫虫体体壁中MDA含量明显升高^[15];在不同波长紫外辐射下,西藏飞蝗抗氧化酶活性显著升高,是西藏飞蝗对紫外线辐射强的高原地区的生理适应.同时,紫外线有可能对西藏飞蝗各发育阶段的蜕皮有促进作用.

3.3 低氧环境对西藏飞蝗的影响

为了能够正常适应青藏高原的低氧环境,西藏飞蝗需要进化出适应环境的呼吸模式来保证自身足够的O₂需求.不连续气体交换循环(discontinuous gas exchange cycle, DGC)呼吸模式是指虫体借助气门规则周期性地吸入O₂和释放CO₂^[17].西藏飞蝗通过DGC呼吸模式,提高DGC频率来适应低氧环境^[18].西藏飞蝗和其他类飞蝗一样,DGC呼吸模式是其在呼吸失水性和缺氧的环境长期进化形成的,能够通过增加DGC呼吸速率吸收更多的O₂^[19].通过测量东亚飞蝗和西藏飞蝗呼吸特征,发现西藏飞蝗通过缩短DGC开放阶段来补偿DGC频率增强带来的呼吸性H₂O的损失^[20];这一特征也证明了西藏飞蝗的DGC呼吸模式与高原环境的特殊关系,能够正常适应其生境特殊缺氧环境条件.

3.4 西藏飞蝗的耐寒性

西藏飞蝗作为昆虫体内存在过冷却生理现象,西藏飞蝗抗低温能力与过冷却点呈负相关性.西藏飞蝗不同发育阶段其过冷却点不同,其中卵的过冷却点为-20.7℃,其他虫态过冷却点在-6.5~-9.3℃^[21],卵的过冷却点远远低于其他虫态过冷却点,表明卵的耐寒性最强,决定了西藏飞蝗以卵越冬的生理学特性.西藏飞蝗的耐寒能力与其体内的生理生化物质如水分、糖原、脂肪和甘油等含量有密切关系^[24].昆虫的过冷却点与体内的含水量成负相关,与虫体内总脂肪的含量呈负相关,甘油含量与过冷却点呈负相关^[22].在低温胁迫的条件下,西藏飞蝗成虫体内脂肪转化为甘油,糖原分解成糖类小分子碳水化合物,体内的大分子蛋白质被降解成丙氨酸等氨基酸^[23].西藏飞蝗体内食物消化分解释放的能量,起到正常生理代谢、维持生长发育所需要的正常温度.

4 西藏飞蝗的综合防治措施

西藏飞蝗是青藏高原特有害虫,通过取食青稞、小麦、牧草等对当地农牧业带来很大影响.利用最大熵(maximum entropy, MaxEnt)生态位模型对西藏飞蝗的潜在分布进行预测,认为西藏飞蝗的我国适生区范围为88.79°113.57°E, 21.52°~38.33°N^[24].青藏高原属于气候变暖的敏感地区,近年来呈现加速增暖趋势^[25],青藏地区的气候变暖有利于西藏飞蝗在当地的生长发育,缩短发育时间,同时增加它的越冬存活率,年生活史有可能发生质的变化,如何应对西藏飞蝗向更广阔的区域扩散为害的趋势,是当前研究西藏飞蝗综合治理的重要内容.

4.1 测报技术研究进展

害虫测报技术是实时准确科学防控的前提.目前,发生区基层植保农技人员主要采取“三查三定”的方法,即查蝗卵发育定发生期,查蝗蛹定防治时期和发生面积,查残蝗定下一代防治计划开展西藏飞蝗的测报工作.但是,西藏飞蝗的迁飞能力强,种群规模大等原因,简单的发生区域的实地监测方法不能满足大规模的种群监测.21世纪以来,我国测报技术将高空测报灯和地面诱捕相结合,运用3S技术、雷达技术等建立了我国蝗灾的监测预警体系,实现蝗灾的提前预测并制定相对完善防治措施^[26];如利用MODIS遥感数据、GS、GIS、航空多光谱遥感系统监测飞蝗生境的面积和分布^[27],基于无人机遥感技术平台,运用脉冲耦合神经网络技术对超低空遥感实时采集的蝗虫分布图像进行分析,监测蝗虫分布^[28].

4.2 综合治理研究进展

西藏飞蝗发生区,其防治技术已经从单一的农业防治或者化学应急防治逐步发展到以农业防治作为基础、生物防治、物理防治和化学防治相结合,以生态调控为发展方向的绿色可持续治理体系。

4.2.1 传统简易防治技术

受到季节和气候条件限制,西藏飞蝗发生为害地区的青藏高原农牧民群众保留了春种秋收的耕作制度,普遍采取作物收获完成后的秋季深翻和冬季漫灌的传统农艺措施,秋翻和冬灌使得西藏飞蝗卵受到很大破坏,大大减少了虫卵越冬基数和次年发生虫口密度。国内其他蝗虫发生地区通过饲养鸡、鸭或者其他蝗虫天敌进行捕食蝗虫,这种传统农艺和生物防治措施虽然符合绿色防控的要求,但是也存在大面积发生的潜在危险,发生后无法得到有效控制的缺陷。

4.2.2 生物防治

20世纪80年代前,国内外蝗虫生物防治以释放寄生性天敌取食虫卵^[29-30],从而达到防控的目的。国内研究对蝗虫捕食性天敌昆虫主要包括蜂虻科(Bombyliidae)、丽蝇科(Calliphoridae)、皮金龟科(Trogidae)、芫菁科(Meloidae)、麻蝇科(Sarcophagidae)、缘腹细蜂科(Scelionidae)等^[31],但是西藏飞蝗的分布区青藏高原的自然环境条件和西藏飞蝗在当地的年生活史,决定了通过释放捕食蝗卵的天敌害虫防控西藏飞蝗是不现实的。目前利用杀蝗真菌、杀蝗细菌、蝗虫微孢子等在蝗虫防治中发挥了重要作用^[32],可因地制宜,因势利导借鉴应用于西藏飞蝗综合防治。

蝗虫病原真菌微生物农药有球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)、金龟子绿僵菌(*Metarhizium anisopliae*)和蝗虫微孢子虫(*Antonospora locustae*) 3种^[33]。在潮湿区和干旱区采用超低容量喷雾绿僵菌油剂防治后,沙漠蝗(*Schistocerca gregaria*)的死亡率分别达70%和80%。利用病原细菌防治蝗虫研究主要包括苏云金芽胞杆菌 *Bacillus thuringiensis* (简称 *Bt*)、类产碱假单胞菌(*Pseudomonas pseudoalcaligenes*)和球形芽胞杆菌(*Bacillus sphaericus*)^[34]。通过室内、室外生测试验发现黄脊竹蝗(*Ceracris kiangsu*)体内分离出类产碱假单胞菌对草原优势种蝗虫如亚洲飞蝗(*Locustamigratoria migratoria*)等致死率最高达到92%^[35]。蝗虫微孢子虫是最早开发和登记用于蝗虫生物防治的微生物制剂,可侵染100多种直翅目昆虫的单细胞真核病原微生物;高浓度蝗虫微孢子虫对草原蝗虫的侵染率达到50%~80%^[36]。在青海省干旱草地上使用不同浓度蝗虫微孢子虫后40d,蝗虫的虫口减退率达到90%以上^[37]。

4.2.3 生态调控

我国植保工作坚持“预防为主,综合防治”方针,“十三五”以来,国家提出了“科学植保、公共植保、绿色植保”新理念,西藏飞蝗的生态调控措施应结合植保方针和新发展理念。目前,蝗虫生态调控措施主要包括破坏蝗虫孳生地或栖息地、生物多样性的利用以及释放捕食性天敌等。西藏飞蝗在不同类型发生区的生存环境、发生特点及种群繁殖扩散情况不同。因此,蝗虫防治对策应以生态学基本原理为基础,以生态系统结构与功能的协调及维护其动态平衡为指导思想,进行控制和根除蝗虫危害^[38]。在青藏高原农区,可以通过轮作倒茬,调整种植结构改变西藏飞蝗的取食来源,压低虫口密度,在草场可通过改变环境中植被种类组成,破坏西藏飞蝗的适生环境,从而达到降低蝗虫种群数量的效果。

4.2.4 化学防治

化学防治是控制西藏飞蝗暴发的应急防控措施,也是目前其他蝗虫防治中应用最广、见效最快、防效最高的防治措施。目前,用于防治飞蝗类的农药品种很多,其中菊酯类农药(如4.5%

高效氯氰菊酯乳油等)、有机磷类农药(如45%马拉硫磷乳剂等)、新烟碱类农药(5%吡虫啉乳油等)都对西藏飞蝗具有很好的防治效果.目前登记的蝗虫防治药剂中化学农药仍占多数,占比为74.5%;登记农药毒性低毒占比84.3%,推荐有效成分用量整体大幅降低^[36],使用中应注意不同农药轮换使用从而避免农药抗性.另外,化学防控中,要根据施药地区的面积、地形、成本等方面选择合适施药方法.条件允许的地方,优先选用无人机飞防,无人机飞防具有效率高、效果好、控制面积大等优点.

5 展望

西藏飞蝗确定为我国发生的新的飞蝗亚种后,半个多世纪以来,国内专家学者、以及基层植保科技人员前赴后继在西藏飞蝗的生物学、生态学、综合防治等方面做了不少研究,取得了较大进展,有效地控制了西藏飞蝗的猖獗为害,为今后开展更加系统和深入研究奠定了坚实基础.近年来,分子生物学研究方法运用到昆虫学研究领域,包括西藏飞蝗在内的蝗虫以分子生物学为基础,研究其在特定的自然环境中的适应能力、行为机制及物种进化理论.分子生物学研究技术,将对西藏飞蝗的生物生理生态学特性、甚至对其分类地位将产生巨大影响.要不断提高3S技术手段在西藏飞蝗测报工作中应用水平和普及率,更加及时准确掌握西藏飞蝗的发生动态,为实时开展防控提供信息.同时通过田间试验开发新的生物、物理防治技术和产品,以减少化学农药使用强度,实现生态调控、生物防治和化学防治相协调和统一,达到西藏飞蝗的可持续治理,更好地维护和适应青藏高原创建为国家生态文明高地的战略要求.

参考文献:

- [1] 陈永林. 飞蝗新亚种——西藏飞蝗 *Locusta migratoria tibetensis* subsp.n. [J]. 昆虫学报, 1963, 6(4): 463-475.
- [2] 姚小波. 西藏飞蝗对青稞危害损失与防治指标初步探讨 [J]. 西藏农业科技, 2014, 36(4): 42-44.
- [3] 匡健康, 杨刚, 封传红, 等. 甘孜州西藏飞蝗发生为害状况及综合治理对策 [J]. 中国植保导刊, 2008, 28(7): 31-32.
- [4] 张龙, 游银伟. 中国特色蝗灾治理技术体系及应用成效 [J]. 植物保护学报, 2022, 49(1): 118-124.
- [5] CHENY L, ZHANGD E. Historical Evidence for Population Dynamics of Tibetan Migratory Locust and the Forecast of Its Outbreak [J]. Insect Science, 1999, 6(2): 135-145.
- [6] 朱恩林. 中国东亚飞蝗发生与治理 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1999.
- [7] 陈永林. 中国的飞蝗研究及其治理的主要成就 [J]. 昆虫知识, 2000, 37(1): 50-59.
- [9] 王向向, 顾亚欣, 任丽娜, 等. 西藏飞蝗的研究现状及展望 [J]. 广西农学报, 2022, 37(3): 69-74, 92.
- [10] 陈淋, 王廷萱, 李婵, 等. 西藏飞蝗研究进展 [J]. 植物保护学报, 2021, 48(1): 46-53.
- [11] 陈俐. 西藏飞蝗的发生规律及防治对策 [J]. 西藏农业科技, 2007, 29(3): 9-11.
- [12] 封传红, 张梅, 马利, 等. 西藏飞蝗蛹群集迁移特性及其群集效应 [J]. 生态学报, 2020, 40(20): 7534-7542.
- [13] 尚玉昌. 昆虫的感觉和通讯 [J]. 生物学杂志, 1986, 3(3): 43-46.
- [14] 王思忠, 李庆, 张敏等. 西藏飞蝗发育起点温度和有效积温的研究 [J]. 农业生物灾害预防与控制研究, 2008, 34(1): 576-578.
- [15] 李庆, 吴蕾, 杨刚, 等. 温度和紫外辐射胁迫对西藏飞蝗抗氧化系统的影响 [J]. 生态学报, 2012, 32(10): 3189-3197.
- [16] 吴蕾. 环境胁迫对西藏飞蝗成虫取食生长和抗氧化酶系统的影响 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2010.
- [17] DUNCANF D, BYRNEM J. Respiratory Airflow in a Wingless Dung Beetle [J]. Journal of Experimental Biology, 2002, 205(16): 2489-2497.
- [18] 邓晓悦, 朱昱翰, 蒋春先, 等. 不连续气体交换循环呼吸模式下西藏飞蝗和东亚飞蝗的呼吸特征参数 [J]. 植物保护学报, 2021, 48(1): 129-135.

- [19] 王冬梅, 李爽, 张永军, 等. 意大利蝗不连续气体交换循环(DGC)呼吸周期历时对高温胁迫的响应 [J]. 昆虫学报, 2016, 59(5): 516-522.
- [20] 邓晓悦, 朱昱翰, 蒋春先, 等. 不连续气体交换循环呼吸模式下西藏飞蝗和东亚飞蝗的呼吸特征参数 [J]. 植物保护学报, 2021, 48(1): 129-135.
- [21] 封传红, 王思忠, 蒋凡, 等. 温度对四川省甘孜州西藏飞蝗分布的影响 [J]. 植物保护, 2008, 34(1): 67-71.
- [22] 张瑞, 马纪. 昆虫过冷却点的影响因素概述 [J]. 天津农业科学, 2013, 19(11): 76-84.
- [23] 李庆, 王思忠, 封传红, 等. 西藏飞蝗(*Locustamigratoriaticetensis* Chen)耐寒性理化指标 [J]. 生态学报, 2008, 28(3): 1314-1320.
- [24] 王茹琳, 李庆, 封传红, 等. 基于 MaxEnt 的西藏飞蝗在中国的适生区预测 [J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8556-8566.
- [25] 段安民, 肖志祥, 吴国雄. 1979—2014 年全球变暖背景下青藏高原气候变化特征 [J]. 气候变化研究进展, 2016, 12(5): 374-381.
- [26] 白月明, 刘玲, 乐章燕, 等. 20 世纪以来中国蝗虫监测预测研究动态进展 [J]. 中国农学通报, 2012, 28(26): 281-290.
- [27] 季荣. 东亚飞蝗灾害的遥感监测及早期预警研究[D]. 北京: 中国科学院, 2004.
- [28] 刘欣. 基于无人机遥感平台的蝗虫灾害检测技术研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2017.
- [29] SMITH D I, LOCKWOOD J A. Horizontal and Trophic Transfer of Diflubenzuron and Fipronil among Grasshoppers (*Melanoplus sanguinipes*) and between Grasshoppers and Darkling Beetles (Tenebrionidae) [J]. Archives of Environmental Contamination and Toxicology, 2003, 44(3): 377-382.
- [30] UMBERSK D L, BYATT L J, HILL N J, et al. Prevalence and Molecular Identification of Nematode and Dipteran Parasites in an Australian Alpine Grasshopper (*Kosciuscola tristis*) [J]. PLoS One, 2015, 10(4): e0121685.
- [31] 王振平, 严毓骅. 蝗虫天敌可利用性分析及研究进展 [J]. 中国草地, 1999, 21(6): 54-58.
- [32] 石旺鹏, 谭树乾. 蝗虫生物防治发展现状及趋势 [J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(3): 307-324.
- [33] LOMERC J, BATEMAN R P, GODONOU I, et al. Field Infection of *Zonocerus variegatus* Following Application of an Oil-Based Formulation of *Metarhizium flavoviride* Conidia [J]. Biocontrol Science and Technology, 1993, 3(3): 337-346.
- [34] 刘世贵, 朱文, 杨志荣, 等. 一株蝗虫病原菌的分离和鉴定 [J]. 微生物学报, 1995, 35(2): 86-90.
- [35] LANGEC E. The Host and Geographical Range of the Grasshopper Pathogen *Paranosema* (*Nosema*) *locustae* Revisited [J]. Journal of Orthoptera Research, 2005, 14(2): 137-141.
- [36] 任程, 蒋湘, 石旺鹏. 蝗虫微孢子虫防治青藏高原蝗虫对主要天敌种群数量的影响 [J]. 黑龙江畜牧兽医, 2004(4): 11-13.
- [37] 陈永林. 中国主要蝗虫及蝗灾的生态学治理 [M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [38] 毛连纲, 涂雄兵, 刘新刚, 等. 我国蝗虫防治用药登记变化规律分析及趋势展望 [J]. 现代农药, 2021, 20(3): 1-6, 12.

责任编辑 王新娟