



特邀稿件

Invited Review

朱慧, 任炳忠. 蝗虫成灾规律、影响因素及防控技术研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (3): 520–528.

蝗虫成灾规律、影响因素及防控技术研究进展

朱 慧, 任炳忠*

(东北师范大学生命科学院, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024)

摘要: 蝗虫是最重要的全球农牧业害虫之一, 其灾害不仅强烈影响生态系统功能和稳定性, 还带来严重的经济损失。因蝗虫食性杂、适应性强、聚集为害等特点使其可持续治理成为一项复杂而长期的艰巨工作。本文从蝗虫灾变发生规律、影响因素(自身因素、非生物和生物因素)以及当前有效防控方法与技术进行综述, 并从蝗虫种群动态变化规律以及其有效防控的理论与技术提出今后的研究方向, 为将来蝗虫发生的内在机制研究以及对其进行绿色防控技术探索提供基础。

关键词: 蝗虫; 蝗灾; 影响因素; 生物与生态防控

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 03-0520-09

Research advances in occurrence regulation, influential factors, and efficient control of grasshoppers and locusts

ZHU Hui, REN Bing-Zhong* (School of Life Science, Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: Grasshoppers and locusts are one of the most important pests in agricultural and grassland ecosystems across the global, and they not only strongly affect ecosystem function and stability, but also seriously cause lots of economic losses. Sustainable controls for grasshoppers and locusts become complex and long-term task due to their polyphagy, high adaptability, and behavioral aggregation. We here reviewed the occurrence regulation, influential factors (including themselves, and abiotic and biotic factors), and efficient control technology of grasshoppers and locusts. And furthermore, new insight is also provided for theoretical foundation on changed population dynamic and scientific control technology in the future. It suggests that the knowledge in this review is important for better understanding on population dynamics and green control of grasshoppers and locusts.

Key words: Grasshopper; locust; influential factors; biological and ecological controls

自农耕开始, 蝗虫成为全球非常重要的害虫之一, 其形成的灾害仅次于干旱和洪水灾害, 不仅改变自然和农业生态系统结构及功能 (Song *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2019), 还能引起严重的经济损失 (FAO, 2018)。例如, 沙漠蝗

Shistocerca gregaria 曾在世界超过 60 个国家爆发, 影响了世界约 1/10 人口的生产与生活 (Symmons and Cressman, 2001), 2020 年初沙漠蝗更是在东南亚肆虐 (FAO, 2020)。非洲发生的塞内加尔蝗虫 *Oedaleus senegalensis* 也常常使非洲的经济日益下

基金项目: 中央高校基本科研业务费项目 (2412019FZ029)

作者简介: 朱慧, 女, 博士, 副教授, 研究方向为昆虫生态学与害虫生物防治, E-mail: zhuh824@nenu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence: 任炳忠, 博士, 教授, 研究方向为直翅目分类学, E-mail: bzren@nenu.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-04-09; 接受日期 Accepted: 2020-04-22

滑 (Maiga *et al.*, 2008)。同时, 中国草原上爆发的飞蝗 *Locusta migratoria* 不仅降低草地生态功能, 还干扰牧区牧民的正常生活 (Zhang and Hunter, 2017)。截止到目前, 蝗科昆虫大约 6 800 种 (Cigliano *et al.*, 2017), 其中 19 种蝗虫能够形成严重的蝗灾 (Cullen *et al.*, 2017)。蝗虫发生具有区域性、爆发性、间歇性等特点。近年来, 由于全球气候变化异常频繁, 以及人类活动对自然资源的过度开发利用, 造成生态条件与环境的破坏, 给蝗虫创造了充分的繁衍条件, 加重了蝗灾的发生频率和发生程度。为有效控制蝗虫为害, 推进蝗灾可持续治理, 本文从蝗虫的发生规律、影响因素以及防控措施等方面进行综述, 并对未来的发展方向进行展望。

1 蝗灾的发生规律

作为一种自然灾害, 蝗灾的形成、发生具有一定规律性, 包括地区性、群发性和周期性。从发生的分布区域来看, 全球除南极洲目前没有报道蝗灾的发生, 其他陆地区域均可发生蝗灾, 尤其在干旱和半干旱地区较为严重。例如, 在非洲地区以及亚洲中东地区常常易爆发蝗灾 (FAO, 2020)。在我国, 蝗灾多发于北方及黄淮平原的草原地区以及农牧交错区, 如东北三省以及内蒙古地区 (冯晓东和吕国强, 2011)。蝗虫爆发区域往往植被单一, 气候多变。同时, 大量的统计资料表明, 蝗虫发生也有一定的周期性。例如, 对中国飞蝗大发生的资料总结, 认为东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* 发生时间最长为 9 ~ 11 年, 最短 4 ~ 5 年 (马世俊, 1956)。上世纪 90 年代以来, 河北白洋淀地区东亚飞蝗发生 4 次 (任春光, 2001)。但蝗灾的周期性并不是独立的, 常与干旱、土地过渡利用等有密切的内在联系和因果关系, 这些因素导致蝗虫爆发也具有群发性的特点。因此, 从某一角度分析蝗虫灾害的周期性规律还存在一定的局限性, 应限定蝗虫种类, 并综合多种因素, 才能准确对蝗灾发生进行预测预报。

蝗虫发育属于不完全变态类型, 需经历卵—若虫—成虫 3 个阶段, 发育历期大约 21 d, 成虫一般成活 2 ~ 3 个月, 交配产卵 1 ~ 2 d 后死亡。一般情况下, 蝗虫一年 1 代, 但在温度较高地区, 一年常见 2 ~ 3 代, 导致蝗虫数量呈指数增长, 则更易爆发灾害。例如, 短额负蝗 *Atractomorpha*

sinensis 在山东北部的滨海平原 1 年 2 代, 且成虫寿命较长, 能达到 90 ~ 150 d (田方文, 2006)。在我国北方草地上, 大部分蝗虫卵常在 5 月中旬或下旬开始孵化, 若虫从 1 龄逐渐发育, 在 7 月中旬进入成虫期, 并在 7 ~ 8 月出现种类和数量高峰, 如亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus*、短星翅蝗 *Calliptamus abbreviatus* 等 (陈永林, 2007)。

2 影响蝗虫成灾的因素

2.1 自身因素

昆虫在地球上已经存活上亿年, 原因之一是繁殖力较强, 蝗虫也不例外。1 头雌性蝗虫成虫最高可产 400 粒卵。研究学者证明飞蝗卵孵化过程中, 群居型蝗虫的卵巢和卵子中 microRNA-276 显著高水平表达, 使卵孵化时间表现出高度的同步 (He *et al.*, 2016), 这就使蝗虫数量同时出现高峰。并且, 温度升高和降水量增加使飞蝗虫卵孵化和羽化时间提前, 特别对 7 月和 8 月成虫数量达到高峰的蝗虫来说, 可提前 5 d 左右 (Guo *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2012)。另有学者通过 50 年的长期实验研究发现, 增温使蝗虫生活史提前的种类也包括春季出现的蝗虫 *Aeropedullus clavatus* 和 *Melanoplus boulderensis* (Nufio and Buckley, 2019)。此外, 物候期提前或延迟也受到海拔和温度互作影响, 在高海拔地区的一些蝗虫种类 (如 *Melanoplus sanguinipes*) 则延迟发育 (Buckley *et al.*, 2015)。因此, 蝗虫卵孵化的一致性以及物候期改变都能影响其种群数量动态。

在自然界中, 昆虫具有不同的生态型, 其中包括散居型和群居型。更多的昆虫都以散居型为主, 独自进行觅食行为; 但也有些昆虫成群生活, 如蚂蚁、蜜蜂等有较强的社会群居行为。对于蝗虫而言, 具有群居型、散居型以及介于二者之间的中间型, 每种生态型的蝗虫在形态特征、行为以及习性等方面呈现显著差异 (朱道弘和阳柏苏, 2004; 赵春晓和崔为正, 2006)。迄今, 已发现飞蝗、小车蝗 *Oedaleus* 和沙漠蝗都具有散居型和群居型 (封传红等, 2014)。蝗虫可以由散居型向群居型转变, 该过程由多种因素决定, 如虫口密度、化学信息素、蝗龄期和体内内分泌等 (Obeng-Ofori *et al.*, 1994; Simpson *et al.*, 2001; 张龙和李洪海, 2002)。对东亚飞蝗和沙漠蝗的研究表明, 蝗虫的粪便挥发物对各个龄级的蝗龄有一定的引

诱作用和滞留作用 (Obeng-Ofori *et al.*, 1994; 石旺鹏, 2000)。此外, 食物聚集分布时, 沙漠蝗个体间在取食过程中相互接触使行为节律同步, 引起生理等系列变化, 有利于向群居型转变 (Emma and Simpson, 2006)。还有研究发现, 沙漠蝗取食基因与其型变也有一定的相关性, 但该基因的表达受生长发育和食物的限制 (Tobback *et al.*, 2013)。鉴于其型变, 可把蝗虫作为一个理想的表型可塑性模型来研究在变化环境条件下形态或行为改变的基因调控 (Simpson *et al.*, 2011)。不同生态型的蝗虫为了适应生存环境, 在行为、体色和免疫方面都显著存在差异, Wang 和 Kang (2013) 在综述中从分子生物学和代谢组学等角度阐述了群居型和散居型蝗虫行为、体色和免疫变异的内在机制。一旦散居型蝗虫开始聚集, 行为也迅速开始向群居型转化, 这种变化主要受到其他蝗虫的视觉、味觉以及自身机械受体的重复刺激与其他蝗虫联系的影响 (Rogers *et al.*, 2003)。随着对蝗虫型变研究的深入, 发现飞蝗在型变过程中是受基因调控的, *miR-133* 同 *henna/pale* 两个基因蛋白表达和多巴胺水平负相关, 并能促进飞蝗群居型向散居型转变 (Yang *et al.*, 2014)。一般情况, 蝗虫不同生态型在转变过程中, 体色变黑是群居型蝗虫的特征之一, 黑色诱导神经激素 (dark colour-inducing neurohormone, DCIN), 能诱导飞蝗体色变化, 从而由散居型向群居型转化 (Tawfik *et al.*, 1999)。蝗虫在型变过程中行为也会进行调整, 神经肽 F (NPF1 及 NPF2) 通过抑制气体神经调质分子——氧化氮信号通路调控飞蝗型变中的运动可塑性 (Hou *et al.*, 2017)。蝗虫的型变特性与集群行为即种群密度高度相关 (Song *et al.*, 2019), 当蝗虫在发育过程中更多的形成群居型种群, 则导致蝗灾爆发的几率大大增加。

随着对生境和食物的适应性增强, 后代繁殖力也逐渐提高。同时, 蝗虫具有较强的移动性, 为蝗虫向不同生境扩散提供必要的自身条件, 一旦数量较大时, 则能够集群形成危害。蝗虫迁飞是蝗灾面积扩大的重要因素。蝗虫可以改变自身的飞行肌结构以适应飞行, 且在迁飞过程能够调节能量提供途径。例如, 意大利蝗 *Calliptamus italicus* 在飞行中可以同时利用糖类与脂类为其飞行提供能量, 起飞与短距离飞行过程中使糖类快速代谢产生能量, 而长距离飞行则主要依靠消耗甘油酯提供能量 (窦洁等, 2017)。更重要的是,

蝗虫迁飞过程中能够有效的利用风向, 如亚洲飞蝗 *Locustae migratoria migratoria* 进行跨境迁飞的方向与风向基本保持一致 (Yu *et al.*, 2020)。因此, 监测蝗灾是否发生也要对风向密切关注。对飞蝗基因组的研究发现, 与飞行的相关基因有 472 个 (Wang *et al.*, 2014), 这些基因的表达能使飞蝗在飞行方面具有一定的优势。

此外, 蝗虫对变化的环境有较强的适应性 (Ibanez *et al.*, 2013)。植物作为蝗虫的重要食物资源, 与其种群密度显著相关 (Rominger *et al.*, 2009; Franzke *et al.*, 2010)。一些植物体内含有很多次生代谢产物, 蝗虫取食这些植物需要进行自我体内调节进而消化食物。对亚洲小车蝗的研究发现, 取食偏好的针茅后, 与消化相关的解毒酶、保护酶降低, 并且适应这些生理变化的相关基因无变化 (陈德霞, 2020); 但是采食次生代谢产物含量高的冷蒿等植物后, 蝗虫体内调控这些酶的基因大量表达, 使其含量增高, 从而保护自身 (黄训兵, 2018), 进一步通过改变蝗虫体内的胰岛素通路缓解植物次生代谢产物的不利作用 (Li *et al.*, 2019)。因此, 蝗虫能够从生理水平、分子水平进行调节而适应含有次生代谢产物的植物, 这就导致蝗虫 *Chorthippus parallelus* 即使没有自身喜好的优质食物资源, 也能通过取食其他植物存活下去 (Unsicker *et al.*, 2008), 这也提高了形成蝗灾的风险。事实上, 蝗虫的食性较为复杂, 根据食物可分为取食禾本科 (grass-feeding)、取食杂类草 (forb-feeding) 和混合 (禾本科和杂类草) 取食 (mix-feeding) (Le Gall *et al.*, 2019)。形成蝗灾的蝗虫种类多数为混合食性, 这种食性也使蝗虫可以取食不同生境中的多种植物, 即使蝗虫跨区域、甚至跨境迁飞, 也能找到合适的食物, 增加了蝗虫灾害发生的范围。不同种类蝗虫对生境具有一定的偏好性, 对于亚高山草地的蝗虫来说, 以矮小禾本科为主的植物群落作为生境, 但是也能够低纬度的荒漠草地和草甸草地上存活 (Spalinger *et al.*, 2012)。

2.2 非生物因素

蝗虫成灾与气候条件变化密不可分。蝗虫在极端的气候条件下, 容易形成灾害, 特别在干旱和温暖的年份 (Ma *et al.*, 1965)。在我国, 利用历史数据分析, 表明 1957–1956 年期间, 蝗灾与干旱和洪水灾害发生的频率具有相似性, 在冷和湿润气候蝗虫数量较大, 这与东亚飞蝗蝗灾发生有

密切关系 (Stige *et al.*, 2007)。进一步分析东亚飞蝗数量与降水和温度指数关系, 发现蝗灾发生与降水是高度相关, 但与温度呈现很微弱的相关性, 且在干燥、偏冷气候条件下蝗虫种群密度在次年或之后数年内大大增加 (Tian *et al.*, 2011), 因此降水量较多年份之后蝗灾爆发的可能性增大。这些研究为清晰地理解在气候变化下蝗虫的种群动态提供了重要依据。此外, 极端气候事件也频频发生, 蝗虫爆发的频率也随之增加 (陈素华等, 2006)。研究预测, 在极端气候变化背景下沙漠蝗会转变分布区域, 北方亚种 *Schistocerca gregaria gregaria* 分布范围缩减程度减少, 而南方亚种 *Schistocerca gregaria flaviventri* 分布范围缩减程度增加 (Meynard *et al.*, 2017)。因此, 气候变化对蝗虫的作用受到物种特性、地理位置等因素影响。尽管研究结果不一致, 但综合来看, 降水对蝗虫的影响远远大于其他气候因素。不过目前还无法预测降水模式变化, 仍然需要通过长期的气候与蝗灾爆发频率间关系分析, 如澳大利亚的澳洲蝗 *Chortoicetes terminifera* (Wang *et al.*, 2019), 对于预测气候变化背景下蝗灾发生有重要意义。

微生境的气候条件与昆虫生存与生长也有密切关系 (Jonas *et al.*, 2015)。一些蝗虫卵在孵化过程中很大程度受到土壤温度的影响 (Clissold and Simpson, 2015), 随土壤温度增加, 飞蝗卵孵化率增大 (Nishide *et al.*, 2017), 两种黑色蝗属的蝗虫 *Melanoplus borealis* 和 *M. sanguinipes* 卵孵化时间也会提前 (Fiedling and Defoliart, 2010)。当土壤温度降低时, 则引起细线斑腿蝗 *Stenocatantops splendens* 虫卵发育迟缓 (Zhu *et al.*, 2013)。澳大利亚蝗虫 *C. terminifera* 1 龄若虫对低温的忍耐力依赖于是否有充足的食物, 饥饿的若虫比食物充足若虫更忍受较低的温度 (Woodman, 2010)。较高的降水量有利于蝗虫数量增加 (Zhu *et al.*, 2017), 但却不利于蝗虫的繁殖成功。干旱条件有益于一种雏蝗 *Chorthippus biguttulus* 的繁殖成功 (Franzke and Reinhold, 2011)。降水的季节性变化改变蝗虫的生存和数量, 即当早期干旱的蝗虫 *M. sanguinipes* 生存率高于一直在干旱和后期干旱环境中蝗虫的生存率 (Branson, 2017)。根据现有的文献记载, 温度与水分对蝗虫的生长与繁殖等特性的研究结论并不十分清晰, 很少有研究从蝗虫生活史过程深入揭示气候变化对蝗虫的作用及相关机制。由于生活史与蝗虫种群密度呈现高度相关

关系, 有必要在未来的研究中更多开展区域或局部时空尺度上温度和水分变化对蝗虫生活史及种群密度影响的实验性和理论研究。

2.3 生物因素

植物营养是影响植食性昆虫生长发育、行为以及种群大小的重要因素。当食物受到氮限制时, 蝗虫通过补偿性采食平衡氮含量缺失, 这表明蝗虫面对营养不平衡的食物资源能通过增加食物摄入量调节营养 (Berner *et al.*, 2005)。实际上, 蝗虫 *Melanoplus bivittatus* 更愿意采食各种元素比例平衡的食物 (Jonas and Joern, 2008)。在野外条件下, 蝗虫 (如亚洲飞蝗、异爪蝗 *Euchorthippus* 等) 对植物群落的选择也受到氮元素调控, 即蝗虫更易选择 N 含量较高的植物斑块 (Loaiza *et al.*, 2011; Cease *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2019)。因此, 植物氮的空间分布会影响蝗虫的种群密度 (Agrawal *et al.*, 2006), 当植物的氮含量较高时, 易使蝗虫聚集在该区域, 增加蝗灾的发生概率。植物种类特性对蝗虫的生长发育有着重要作用, 鉴于大部分蝗虫对禾本科植物具有较强的偏好性 (Le Gall *et al.*, 2019), 当禾本科植物存在时, 蝗虫的生存率和后代繁殖都显著增加 (Specht *et al.*, 2008)。一般情况下, 蝗灾多发的区域, 禾本科植物都是优势植物, 例如草地生态系统主要以禾本科植物优势植物, 而在一些农业地区玉米、水稻、小麦等是主要作物, 为蝗虫的种群扩大提供了充足的食物, 当气候条件适宜时, 种群密度显著增加。依据营养级效应理论, 蝗虫个体和种群变化强烈的依赖于植物群落, 特别是植物多样性和组成 (Schaffers *et al.*, 2008)。研究表明, 种类多样化的植物群落能够增加混合食性蝗虫 *C. parallelus* 的适合度 (Unsicker *et al.*, 2010) 和采食量 (Scherber *et al.*, 2006; Stein *et al.*, 2010), 并且氮添加使这种正向作用强度变大 (Ebeling *et al.*, 2013)。

草原和农牧交错区承载着人类活动的干扰, 家畜放牧是最重要的人类活动之一, 且在该区域蝗虫的种类较多 (Pener and Simpson, 2009)。因此, 研究学者针对放牧对蝗虫的作用开展了大量研究工作, 并发现放牧对蝗虫有直接或间接作用 (van Klink *et al.*, 2015; Gish *et al.*, 2017; 朱慧等, 2017)。一部分研究表明, 在放牧样地异爪蝗属蝗虫数量增多 (Zhong *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2019), 并且随着放牧强度增加, 西班牙西北地区

的总蝗虫数量也随之提高 (Jauregui *et al.*, 2008)。也有研究得出相反结论, 即在南非赫卢韦公园的放牧样地总蝗虫数量显著减少 (Spalinger *et al.*, 2012; van der Plas and Olff, 2014)。在我国草地上的研究结果发现, 随着家畜放牧强度增加, 亚洲飞蝗和异爪蝗数量显著上升 (Cease *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2017)。在非洲草原上, 中体尺野生草食动物对蝗虫数量的促进作用远远高于大体尺野生草食动物 (van der Plas and Olff, 2014)。在北美的高草草原, 野牛存在使草地总蝗虫数量显著增加 (Joern, 2004, 2005); 并通过 25 年的长期放牧实验结果证明野牛对蝗虫群落的作用会受到气候和火烧的调控, 适度的放牧干扰能够维持蝗虫多样性, 并能够缓冲气候变化带来的不利作用 (Jonas and Joern, 2007; Welti *et al.*, 2019)。在干旱地区, 放牧尽管减少蝗虫多样性, 但却显著增加优势种亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 数量 (Hao *et al.*, 2015)。可以看出这些研究结论呈现不一致性, 可能是因为蝗虫种类 (O'Neill *et al.*, 2003)、生境类型、放牧强度、气候等因素存在差异 (Fonderflick *et al.*, 2014; Le Gall *et al.*, 2019)。但是人类追求过多的经济利益, 草地或农牧交错带的家畜数量增加, 已经超过合理的载畜量, 这种不合理放牧常常引起蝗虫种群密度增加, 提高蝗灾爆发的几率 (Cease *et al.*, 2015)。特别在气候变化的背景下, 应更多关注放牧对蝗虫的作用, 特别是进行科学合理的草地管理方式, 对降低蝗虫爆发具有重要意义。

3 蝗灾的有效防控技术

自上世纪 60 年代以来, 全球蝗灾防控一直以来以化学防治最为常见和有效 (Lecoq, 2010)。但是由于抗药性、污染环境等原因, 农药的使用量和喷洒间隔逐渐减少, 使化学防治的效果越来越差, 甚至在蝗灾爆发初期的控制作用也并不明显。于是, 其他有效的防控方法与技术逐渐兴起, 例如生物杀虫剂 (绿僵菌、微孢子虫等)、性信息素, 以及天敌等生物和生态技术 (Zhang and Hunter, 2017)。

3.1 生物技术

近年来, 已经有多种生物防治技术应用在蝗灾防控上, 主要体现在蝗虫的病原微生物、植物源农药以及蝗虫信息素的应用 (朱景全等, 2013;

石旺鹏和谭树乾, 2019)。蝗虫微孢子虫是一种原生动物, 能够寄生在蝗虫体内, 并消耗蝗虫体内营养, 使蝗虫死亡。早在 20 世纪 80 年代初期, 美国开发了第一个商品化的蝗虫微孢子虫防控蝗灾的生物产品, 截止到目前, 世界各国都在广泛应用, 并取得了较好的效果 (张龙, 2011)。我国目前也开发了蝗虫微孢子虫产品, 在草原和农田作为持续防控蝗灾的技术之一, 对青海草原上的宽须蚁蝗 *Myrmeleotettix palpalis* 和小翅雏蝗 *Chorthippus fallax* 的防控效果较好 (星学军, 2018)。在自然界, 昆虫病原微生物常能够对一些昆虫种群数量起到控制作用。虫生真菌是一类寄生在昆虫体内的病原微生物, 能够通过昆虫体表和口进入昆虫体内, 干扰昆虫正常的生理代谢, 从而致死。因此, 从蝗虫体上直接分离筛选的病原真菌的菌种对蝗虫的致死率更高。在蝗虫防治方面, 绿僵菌 *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* 是比较常见的病原微生物, 也是国际上研究和开发的热点产品之一。我国应用绿僵菌防控蝗灾的技术相对已经非常成熟, 能够有效的控制多种蝗虫的种群数量 (Zhang and Hunter, 2017; 姚建民等, 2019)。另一类重要的病原微生物是细菌, 我国研究学者从黄脊竹蝗 *Ceracris kiangsu* 体内分离出的一种类产碱假单胞菌 *Pseudomonas pseudoaligenes* 对蝗虫有很高的感染力和致死效果, 并在草原蝗虫防治中进行了试验, 灭蝗效果可达 80% 左右 (朱景全等, 2013)。当前, 以天然植物体内的化学物质作为主要成分研制生物农药开始盛行, 即植物源农药。对蝗灾防控方面也陆续出现植物源农药, 主要集中在苦参碱、印楝素、鱼藤酮等, 并在草原进行大面积应用, 取得一定防效, 对沙漠蝗的致死率能达到 80% 以上 (Abdelatti and Hartbauer, 2020)。虽然植物源生物农药见效慢, 但对天敌杀伤力极其微弱, 并能保护环境, 符合自然条件下对蝗虫种群密度进行控制, 将有很好的应用前景。除了以上生物防控方法与技术, 昆虫信息素也备受关注。在 20 世纪 50 年代, 针对非洲飞蝗和沙漠蝗开展信息素研究, 截止目前已发现有产卵聚集信息素、群居信息素和聚集信息素多种信息素 (Hassanali *et al.*, 2005)。在我国, 对东亚飞蝗信息素也开始了相关研究 (阎亮亮, 2007), 但还未开始应用。同时, 能够调节飞蝗虫卵发育的保幼激素也被大量研究 (Guo *et al.*, 2014), 也可作为未来生物治蝗的产品进行开发与应用。

3.2 生态技术

主要指利用天敌以及改变蝗虫食物及生存环境等技术减少蝗虫种群密度及扩散范围。当前, 天敌防控蝗虫主要是利用鸟类、鸡和鸭等, 据估计, 全球的食虫鸟类每年可以消耗掉 400 ~ 500 万吨昆虫 (Nyffeler *et al.*, 2018), 鸟类通过取食能够很大程度上减少蝗虫数量 (Mulli and Gund, 2010), 每对成年鸟及其育成的雏鸟在 1 个防治期可以消灭蝗虫达 7 万头以上。从 20 世纪 90 年代初开始, 我国新疆开始探索招引粉红椋鸟 *Sturnus roseus* 来防治蝗虫, 研究证明每年能有效防控 6.67 万 hm^2 无蝗灾发生 (于非和季荣, 2007)。同时, 应用家禽捕食昆虫的生物学特性来控制蝗虫种群增长也是蝗虫发生防控的一种有效手段。在我国新疆、内蒙古和青海的草原蝗虫防治中, 开始大力推广牧鸡、牧鸭治蝗技术 (李连树等, 2005; 高书晶等, 2012)。

4 展望

近年来, 围绕“飞蝗不起飞成灾、土蝗不扩散为害、入境蝗虫不二次起飞”和“使我国蝗灾治理达到国际先进水平”的目标要求, 我国加深蝗虫灾变机制研究, 加强创新防控技术集成, 推进了蝗灾的可持续治理。但是, 关于蝗虫发生规律、内在机制以及有效防控技术在未来仍然需要更多地开展研究工作。

第一, 从蝗虫爆发区域进行蝗虫发生规律与条件、迁移扩散机制等领域的理论研究。当前, 蝗虫对变化的环境有很强的适应性, 其发生的原因要比想象的更为复杂, 早期的一些认识已不够充分。蝗虫发生具有区域性、爆发性等特点, 需要进一步在易发生区域从进化与生态等角度深入探究蝗虫的生物学特征, 特别关注和灾变发生有关的蝗虫特性。同时, 加剧的气候变化和不合理的人类活动是蝗灾发生的重要影响因素, 应进行实验性或观察性研究, 有助于更清晰的理解蝗虫种群动态对气候变化和人类活动的响应。同时, 尽管已经在分子水平从蝗虫灾变的内在机制进行了大量的研究工作, 但对于环境变化的适应性, 特别是从蝗虫形成灾害的进化角度仍缺乏认识。因此, 在未来的研究应多层次、多角度、跨学科解析蝗虫种群消长与灾变规律及其机制。

第二, 在较大空间尺度, 利用智能化手段,

如遥感等技术对蝗虫种群动态进行监测, 有利于对蝗虫发生进行早期防控, 以免造成不必要的经济损失。同时, 蝗虫发生时, 要采取相应合理的防控措施。当蝗虫密度发生较小时可以大力推广生物防治技术进行防控, 甚至可以多种生物防控方法同时应用, 能够长期把蝗虫种群密度控制在较低水平; 当发生的密度较高时, 可以结合化学防治进行应对, 快速减少其数量。无论生物技术还是生态技术, 都还处于初步的理论研究和小范围的应用, 并且相关的防控技术还不成熟, 因此, 对蝗虫爆发进行有效的绿色防控是非常必要的, 且要加强对蝗灾绿色防治的理论研究基础以及应用技术研究。

参考文献 (References)

- Abdelatti ZAS, Hartbauer M. Plant oil mixtures as a novel botanical pesticide to control gregarious locusts [J]. *J. Pest Sci.*, 2020, 93: 341–353.
- Agrawal AA, Lau JA, Hamback PA. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores [J]. *Q. Rev. Biology*, 2006, 81: 349–376.
- Berner D, Blanckenhorn WU, Körner C. Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged [J]. *Oikos*, 2005, 111: 525–533.
- Branson DH. Effects of altered seasonality of precipitation on grass production and grasshopper performance in a northern mixed prairie [J]. *Environ. Entomol.*, 2017, 46 (3): 589–594.
- Buckley LB, Nufio CR, Kirk EM, *et al.* Elevational differences in developmental plasticity determine phenological responses of grasshoppers to recent climate warming [J]. *Proc. Royal Soc. B*, 2015, 282 (1809): 20150441.
- Cease AJ, Elser JJ, Fenichel EP, *et al.* Living with locusts: Connecting soil nitrogen, locust outbreaks, livelihoods and livestock market [J]. *Bioscience*, 2015, 65: 551–558.
- Cease AJ, Elser JJ, Ford CF, *et al.* Heavy livestock grazing promotes locust outbreak by lowering plant nitrogen content [J]. *Science*, 2012, 335: 467–469.
- Chen D, Liu X, Luo L, *et al.* Plant secondary metabolites of four rangeland plant species and their effects on the activities of detoxification enzymes of *Oedaleus asiaticus* in a steppe grassland [J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2020, 29 (1): 183–192. [陈德霞, 刘旭, 罗林华, 等. 典型草原 4 种优势种牧草次生代谢物对亚洲小车蝗解毒酶活性的影响 [J]. 草业科学, 2020, 29 (1): 183–192]
- Chen SH, Wulanbater, Cao YF. Effects of climatic change on grassland locust in Inner Mongolia [J]. *Prataculture Science*, 2006, 23 (8): 78–82. [陈素华, 乌兰巴特尔, 曹艳芳. 气候变化对内蒙古草原蝗虫消长的影响 [J]. 草业科学, 2006, 23 (8): 72–82]
- Chen YY. The Locust and Grasshopper and Ecological Control of China [M]. Beijing: Science Press, 2007. [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]
- Cigliano MM, Braun H, Eades DC, *et al.* Orthoptera Species File [M]. Version 5.0/5.0.
- Clissold FJ, Simpson SJ. 2015. Temperature, food quality and life history traits of herbivorous insects [J]. *Curr. Opin. Insect Sci.*, 2017, 11: 63–70.
- Cullen DA, Cease AJ, Latchininsky AV, *et al.* From molecules to management: Mechanisms and consequences of locust phase polyphenism. In: Verlinden H, ed. *Advances in Insect Physiology* [C]. Oxford: Elsevier, 2017: 167–285.
- Dou J, Zhang R, Liu M, *et al.* Comparison of flight muscle and energy consumption of pre-and post-flight in *Calliptamus italicus* (Orthoptera: Acrididae) [J]. *Pratacultural Science*, 2017, 34 (8): 1721–1726. [窦洁, 张若燕, 刘敏, 等. 飞行前后意大利蝗飞行肌及能源消耗比较 [J]. 草业科学, 2017, 34 (8): 1721–1726]
- Ebeling A, Allan E, Heimann J, *et al.* The impact of plant diversity and fertilization on fitness of a generalist grasshopper [J]. *Basic Appl. Ecol.*, 2013, 14: 246–254.
- Emma D, Simpson SJ. Resource distribution mediated synchronization of physiological rhythms in locust groups [J]. *Proc. Royal Soc. B*, 2006, 273: 1517–1522.
- Feng C, Chen S, Guo C, *et al.* Research progress on aggregation behaviors of locusts [J]. *Plant Protection*, 2014, 40 (1): 16–20. [封传红, 陈淑群, 郭聪, 等. 蝗虫的聚集行为机制研究进展 [J]. 植物保护, 2014, 40 (1): 16–20]
- Feng XD, Lv GQ. The Forecast and Integrated Control of the Locust and Grasshoppers in China [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2011. [冯晓东, 吕国强. 中国蝗虫预测预报与综合防治 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2011]
- Fonderflick J, Besnard A, Beuret A, *et al.* The impact of grazing management on Orthoptera abundance varies over the season in Mediterranean steppe-like grassland [J]. *Acta Oecologia*, 2014, 60: 7–16.
- Food Agriculture Organization (FAO) UN. 2018. Madagascar locus crisis. Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- Food Agriculture Organization (FAO) UN. 2020. Madagascar locus crisis. Food and Agricultural Organization of the United Nations.
- Franzke A, Reinhold K. Stressing food plants by altering water availability affects grasshopper performance [J]. *Ecosphere*, 2011, 2: 85.
- Franzke A, Unsicker SB, Specht J, *et al.* Being a generalist herbivore in a diverse world: How do diets from different grasslands influence food plant selection and fitness of the grasshopper *Chorthippus parallelus*? [J]. *Ecol. Entomol.*, 2010, 35: 126–138.
- Gao SJ, Liu AP, Xu LB, *et al.* Study on controlling efficiency of 4 kinds of herding chicken against locusts in grassland [J]. *China Plant Protection*, 2012, 32 (6): 16–19. [高书晶, 刘爱萍, 徐林波, 等. 4种牧鸡防治草原蝗虫效果研究 [J]. 中国植保导刊, 2012, 32 (6): 16–19]
- Gish M, Ben-Ari M, Inbar M. Direct consumptive interactions between mammalian herbivores and plant-dwelling invertebrates: Prevalence, significance, and prospectus [J]. *Oecologia*, 2017, 183: 347–352.
- Guo K, Hao S, Sun OJ, *et al.* Differential responses to warming and increased precipitation among three contrasting grasshopper species [J]. *Global Change Biol.*, 2009, 15: 2539–2548.
- Guo W, Wu Z, Song J, *et al.* Juvenile hormone-receptor complex acts on *mcm4* and *mcm7* to promote polyploidy and vitellogenesis in the migratory locust [J]. *PLoS Genetics*, 2014, 10: e1004702.
- Hao S, Wang S, Cease A, *et al.* Landscape level patterns of grasshopper communities in Inner Mongolia: Interactive effects of livestock grazing and a precipitation gradient [J]. *Landscape Ecol.*, 2015, 30: 1657–1668.
- Hassanali A, Njagi PCN, Bashir MO. Chemical ecology of locust and related acridids [J]. *Ann. Rev. Entomol.*, 2005, 50: 223–245.
- He J, Chen QQ, Wei YY, *et al.* MicroRNA-276 promotes egg hatching synchrony by upregulating *brm* in locusts [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2016, 113: 584–589.
- Hou L, Yang PC, Jiang F, *et al.* The neuropeptide F/nitric oxide pathway is essential for shaping locomotor plasticity underlying locust phase transition [J]. *eLife*, 2017, 6: e22526.
- Huang XB. Adaptive Mechanisms of *Oedaleus asiaticus* Bey-Bienko (Orthoptera: Acrididae) to Food Plants [D]. Beijing: China Agricultural University, 2018. [黄训兵. 亚洲小车蝗食物适应机制研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2018]
- Ibanez S, Moretti M. Plant functional traits reveal the relative contribution of habitat and food preferences to the diet of grasshoppers [J]. *Oecologia*, 2013, 173 (4): 1459–1470.
- Jauregui BM, Rosa-Garcia R, Garcia U, *et al.* Effects of stocking density and breed of goats on vegetation and grasshopper occurrence in heathlands [J]. *Agr. Ecosys. Environ.*, 2008, 123: 2219–224.
- Joern A. Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie [J]. *Ecology*, 2005, 86: 861–873.
- Joern A. Variation in grasshopper (Acrididae) densities in response to fire frequency and bison grazing in tallgrass prairie [J]. *Environ. Entomol.*, 2004, 33: 1617–1625.
- Jonas JL, Joern A. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities respond to fire, bison grazing and weather in North American tallgrass prairie: A long-term study [J]. *Oecologia*, 2007, 153: 699–711.
- Jonas JL, Joern A. Host-plant quality alters grass/forb consumption by mixed-feeding insect herbivores, *Melanoplus bivittatus* (Orthoptera: Acrididae) [J]. *Ecol. Entomol.*, 2008, 33: 546–554.
- Jonas JL, Wolesensky W, Joern A. Weather affects grasshopper population dynamics in continental grassland over annual and decadal periods [J]. *Rangeland Ecol. Manag.*, 2015, 68 (1): 29–39.
- Le Gall MJ, Overson R, Cease A. A global review on locusts (Orthoptera: Acrididae) and their interactions with livestock grazing practices [J]. *Front. Ecol. Evol.*, 2019, 7: 263.
- Lecoq M. Integrated pest management for locusts and grasshoppers: Are alternatives to chemicals pesticides credible? [J]. *J. Orthop. Res.*, 2010, 19 (1): 131–132.
- Li LS, Yu HL, Li JX. Key technology of herding chicken against locusts in grassland [J]. *Pratacultural Science*, 2005, 22 (3): 84–86.

- [李连树, 于海良, 李佳祥. 草地牧鸡灭蝗的关键技术 [J]. 草业科学, 2005, 22 (3): 84–86]
- Li S, Huang X, McNeill MR, *et al.* Dietary stress from plant secondary metabolites contributes to grasshopper (*Oedaleus asiaticus*) migration or plague by regulating insect insulin-like signaling pathway [J]. *Front. Physiol.*, 2019, 10: 531.
- Loaiza V, Jonas JL, Joern A. Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) select vegetation patches in local-scale responses to foliar nitrogen but not phosphorus in native grassland [J]. *Insect Sci.*, 2011, 18: 533–540.
- Ma SC, Ding YC, Yi DM. Study on long-term prediction of locust population fluctuations [J]. *Acta Entomol. Sinica*, 1965, 14: 319–338.
- Ma S. The population dynamics of the oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) in China [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1956, 8 (1): 1–40. [马世俊. 东亚飞蝗在中国的发生动态 [J]. 昆虫学报, 1956, 8 (1): 1–40]
- Meynard CN, Gay PE, Lecoq M, *et al.* Climate-driven geographic distribution of the desert locust during recession periods: Subspecies' niche differentiation and relative risks under scenarios of climate change [J]. *Global Change Biol.*, 2017, 23 (11): 4739–4749.
- Nishide Y, Suzuki T, Tanaka S. The hatching time of *Locusta migratoria* under outdoor conditions: Role of temperature and adaptive significance [J]. *Physiol. Entomol.*, 2017, 42 (2): 146–155.
- Nufio CR, Buckley LB. Grasshopper phenological responses to climate gradients, variability, and change [J]. *Ecosphere*, 2019, 10 (9): e02886.
- Nyffeler M, Şekercioglu CH, Whelan CJ. Insectivorous birds consume an estimated 400–500 million tons of prey annually [J]. *Sci. Nat.*, 2018, 105: 47.
- O'Neill KM, Olson BE, Rolston MG, *et al.* Effects of livestock grazing on rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) abundance [J]. *Agr. Ecosys. Environ.*, 2003, 97: 51–64.
- Obeng-Ofori D, Torto B, Njagi PGN, *et al.* Fecal volatiles as part of the aggregation pheromone complex of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae) [J]. *J. Chem. Ecol.*, 1994, 20: 2077–2087.
- Ren CG. Outbreak of Oriental migratory locust *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) in Baiyandian Lake [J]. *Entomological Knowledge*, 2001, 38 (2): 128–130. [任春光. 白洋淀东亚飞蝗持续大发生浅析 [J]. 昆虫知识, 2001, 38 (2): 128–130]
- Rogers SM, Matheson T, Despland E, *et al.* Mechanosensory induced behavioural grangerization in the desert locust *Schistocerca gregaria* [J]. *J. Exper. Biol.*, 2003, 206: 3991–4002.
- Rominger AJ, Miller TEX, Collins SL. Relative contributions of neutral and niche-based processes to the structure of a desert grassland grasshopper community [J]. *Oecologia*, 2009, 161: 791–800.
- Schaffers AP, Raemakers IP, Sýkora KV, *et al.* Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition [J]. *Ecology*, 2008, 89: 782–794.
- Scherber C, Mwangi PN, Temperton VM, *et al.* Effects of plant diversity on invertebrate herbivory in experimental grassland [J]. *Oecologia*, 2006, 147: 489–500.
- Shi WP, Tan SQ. Current status and trend on grasshopper and locust biological control [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2019, 35 (3): 307–324. [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]
- Shi WP. Effects of Pheromones on Aggregation Behavior of *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) (Orthoptera: Acrididae) [D]. Beijing: China Agricultural University, 2000. [石旺鹏. 化学信息素对东亚飞蝗聚集行为的调控作用 [D]. 北京: 中国农业大学, 2000]
- Simpson SJ, Despland E, Hägele B, *et al.* Gregarious behavior in desert locusts is evoked by touching their back legs [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, 98: 3895–3897.
- Simpson SJ, Sword GA, Lo N. Polyphenism in insects [J]. *Curr. Biol.*, 2011, 21: R738–749.
- Song H, Foquet B, Mariño-Pérez R, *et al.* Phylogeny of locusts and grasshoppers reveals complex evolution of density-dependent phenotypic plasticity [J]. *Scientific Reports*, 2019, 7: 6606.
- Song J, Wu D, Shao P, *et al.* Ecosystem carbon exchange in response to locust outbreaks in a temperate steppe [J]. *Oecologia*, 2015, 178: 579–590.
- Spalinger LC, Haynes AG, Schütz M, *et al.* Impact of wild ungulate grazing on Orthoptera abundance and diversity in subalpine grasslands [J]. *Insect Conser. Divers.*, 2012, 5: 444–452.
- Specht J, Scherber C, Unsicker SB, *et al.* Diversity and beyond: Plant functional identity determines herbivore performance [J]. *J. Animal Ecol.*, 2008, 77: 1047–1055.
- Stein C, Unsicker SB, Kahmen A, *et al.* Impact of invertebrate herbivory in grasslands depends on plant species diversity [J]. *Ecology*, 2010, 91: 1639–1650.
- Stige LC, Chan KS, Zhang Z, *et al.* Thousand-year-long Chinese time series reveals climatic forcing of decadal locust dynamics [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2007, 104 (41): 16188–16193.
- Tawfik AI, Tanaka S, De Loof A, *et al.* Identification of the gregarization-associated dark-pigmentotropin in locusts through an albino mutant [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1999, 96 (12): 7083–7087.
- Tian H, Stige LC, Cazelles B, *et al.* Reconstruction of a 1,910-year-long locust series reveals consistent associations with climate fluctuations in China [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2011, 108 (35): 14521–14526.
- Tian F. Primary research on the occurrence regulation of grasshoppers in alfalfa field [J]. *China Plant Protection*, 2006, 26 (12): 30–32. [田方文. 紫花苜蓿田蝗虫发生规律初步研究 [J]. 中国植保导刊, 2006, 26 (12): 30–32]
- Tobback J, Verlinden H, Vuerinckx K, *et al.* Developmental- and food-dependent foraging transcript levels in the desert locust [J]. *Insect Sci.*, 2013, 20: 679–688.
- Unsicker SB, Franzke A, Specht J, *et al.* Plant species richness in montane grasslands affects the fitness of a generalist grasshopper species [J]. *Ecology*, 2010, 91 (4): 1083–1091.
- Unsicker SB, Oswald A, Köhler G, *et al.* Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore [J]. *Oecologia*, 2008, 156: 313–324.
- van der Plas F, Olff H. Mesoherbivores affect grasshopper communities

- in a megaherbivore – dominated South African savannah [J]. *Oecologia*, 2014, 175: 639 – 649.
- Van Klink R, van der Plas F, van Noordwijk CCE, et al. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity [J]. *Biol. Rev.*, 2015, 90: 347 – 366.
- Wang B, Deveson ED, Waters C, et al. Future climate change likely to reduce the Australian plague locust (*Chortoicetes terminifera*) seasonal outbreaks [J]. *Sci. Total Environ.*, 2019, 668: 947 – 957.
- Wang XH, Fang XD, Yang PC, et al. Locust genome sequence provides insight into swarm formation and long – distance flight [J]. *Nat. Commun.*, 2014: 10. 1038
- Welti EAR, Qiu F, Tetreatlt HM, et al. Fire, grazing and climate shape plant – grasshopper interactions in a tallgrass prairie [J]. *Funct. Ecol.*, 2019, 33: 735 – 745.
- Woodman JD. Cold tolerance of first – instar nymphs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* [J]. *J. Insect Physiol.*, 2010, 56: 376 – 379.
- Wu T, Hao S, Sun OJ, et al. Specificity responses of grasshoppers in temperate grasslands to diel asymmetric warming [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7: e41764.
- Xing X. Grasshopper control by combined application of *Paranosema locustae* and an insect growth regulator in rangelands [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, 26 (1): 184 – 188. [星学军. 蝗虫微孢子与昆虫生长调节剂协同控制草原蝗虫作用机制 [J]. 草地学报, 2018, 26 (1): 184 – 188]
- Yan LL. The Effects of *Nosema locustae* (NL) on Aggregation Pheromone of the Gregarious Locust (*Locusta migratoria manilemis*) [D]. Beijing: China Agricultural University, 2007. [阎亮亮. 蝗虫微孢子虫病对东亚飞蝗聚集行为及其聚集信息素释放的影响 [D]. 北京: 中国农业大学, 2007]
- Yang ML, Wei YY, Jiang F, et al. MicroRNA – 133 inhibits behavioral aggregation by controlling dopamine synthesis in locusts [J]. *PLoS Genetics*, 2014, 10 (2): e1004206.
- Yao JM, Yang TY, Xie HQ, et al. Control effects test of several pathogenic microbial pesticides on grassland locusts in alpine pastoral areas [J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2019, 6: 58 – 61. [姚建民, 杨廷勇, 谢红旗, 等. 几种病原微生物农药对高寒牧区草原蝗虫的防治效果试验 [J]. 草业科学, 2019, 6: 58 – 61]
- Yu BJ, Mai JW, Chen X, et al. Source areas migratory trajectories of *Locusta migratoria migratoria* (Orthoptera: Acrididea) in the region of Tacheng, Xinjiang, China and adjacent regions [J]. *J. Entomol. Sci.*, 2020, 55 (1): 46 – 57.
- Yu F, Ji R. The role and problem analysis of *Sturnus roseus* by manpower attraction on grasshopper control in Xinjiang [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2007, 9 (23): 93 – 96. [于非, 季荣. 人工招引粉红椋鸟控制新疆草原蝗虫灾害的作用及其存在的问题分析 [J]. 中国生物防治, 2007, 9 (23): 93 – 96]
- Zhang L. Advances and prospects of strategies and tactics of locust and grasshopper management [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (4): 804 – 810. [张龙. 国内外蝗害治理技术现状与展望 [J]. 应用昆虫学报, 2011, 48 (4): 804 – 810]
- Zhang L, Hunter DM. Management of locust and grasshoppers in China [J]. *J. Orthop. Res.*, 2017, 26 (2): 155 – 159.
- Zhang L, Lecoq M, Latchinsky A, et al. Locust and grasshopper management [J]. *Ann. Rev. Entomol.*, 2019, 64: 15 – 34.
- Zhang L, Li HH. The impacts of nymph population densities and stadium of *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) on the changes of its social type to the scattered type [J]. *Plant Protection Technology and Extension*, 2002, 22 (4): 3 – 5. [张龙, 李洪海. 虫口密度和龄期对东亚飞蝗群居型向散居型转变的影响 [J]. 植保技术与推广, 2002, 22 (4): 3 – 5]
- Zhao C, Cui W. Phrase polymorphism in *Locusta migratoria* and its regulatory mechanisms [J]. *China Plant Protection*, 2006, 26 (9): 11 – 13. [赵春晓, 崔为正. 飞蝗的型变及其调控机理 [J]. 中国植保导刊, 2006, 26 (9): 11 – 13]
- Zhong Z, Wang D, Zhu H, et al. Positive interactions between large herbivores and grasshoppers, and their consequences for grassland plant diversity [J]. *Ecology*, 2014, 95 (4): 1055 – 1064.
- Zhu D, Cui S, Fan Y, et al. Adaptive strategies of overwintering adults: Reproductive diapause and mating behavior in a grasshopper, *Stenocatantops splendens* (Orthoptera: Catantopidae) [J]. *Insect Sci.*, 2013, 20: 235 – 244.
- Zhu DH, Yang BS. Endocrine mechanisms controlling phase polymorphism and body – color polymorphism in *Locusta migratoria* [J]. *Zoological Research*, 2004, 25 (5): 460 – 464. [朱道弘, 阳柏苏. 飞蝗变型及体色多型的内分泌控制机理 [J]. 动物学研究, 2004, 25 (5): 460 – 464]
- Zhu H, Qu Y, Zhang D, et al. Impacts of grazing intensity and increased precipitation on a grasshopper assemblage (Orthoptera: Acrididae) in a meadow steppe [J]. *Ecol. Entomol.*, 2017, 42: 458 – 468.
- Zhu H, Wang DL, Ren BZ. Effects of grazing by large herbivores on insect diversity in grasslands [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37 (21): 7368 – 7374. [朱慧, 王德利, 任炳忠. 放牧对草地昆虫多样性的影响研究进展 [J]. 生态学报, 2017, 37 (21): 7368 – 7374]
- Zhu J, Yang P, Zhang L, et al. Green control technology against locust disaster and its prospects [J]. *China Plant Protection*, 2013, 33 (10): 22 – 25. [朱景全, 杨普云, 张龙, 等. 蝗灾绿色防控技术现状与展望 [J]. 中国植保导刊, 2013, 33 (10): 22 – 25]
- Zhu Y, Zhong Z, Pagès JF, et al. Negative effects of vertebrate on invertebrate herbivores mediated by enhanced plant nitrogen content [J]. *J. Ecol.*, 2019, 107: 901 – 912.