

DOI: 10.20103/j.stxb.202311082425

张宇凡, 王小艺. 周期性羽化昆虫形成机制. 生态学报, 2024, 44(11): 4478-4488.

Zhang Y F, Wang X Y. Evolutionary mechanisms of periodical emergence insects. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(11): 4478-4488.

周期性羽化昆虫形成机制

张宇凡^{1,2}, 王小艺^{2,*}

¹ 佛山市林业科学研究所, 佛山 528222

² 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 北京 100091

摘要: 当昆虫类群表现为长生命周期 $k(k>1)$ 年时, 成虫的羽化表现为非周期性、周期性和过渡周期性 3 种形式。非周期性即为成虫每年均羽化, 周期性即为成虫每 k 年才羽化 1 次, 过渡周期性为非周期昆虫逐渐进化为羽化周期性的必经阶段, 不同年份羽化的同生群在密度上产生了显著差异, 形成了小同生群和优势同生群。自然界中表现出完全羽化周期性的昆虫种类是较少的, 但由于其高种群密度的成虫同步性羽化现象, 对比非周期性昆虫更易暴发成灾。为明确周期性昆虫演化进程并为林区虫害防控提供理论指导, 总结了周期性昆虫的种类和生活特性, 不同年间的气候异质性、自然灾害、扩散到未分布区域、天敌、种间和种内竞争等因素均有可能成为过渡周期现象形成的最初驱动力, 生活史延长、寄主-天敌互作、低温驱动效应、天敌不敏感-捕食者饱足效应、种间和种内竞争等是促使昆虫羽化周期性形成的可能机制。在林区管理实践中, 应提前评估害虫羽化周期性产生的趋势和程度。当成虫表现出完全羽化周期性, 应在集中羽化年份内采取见效快的综合防控策略, 降低唯一同生群密度至经济阈值以下。当成虫表现出过渡周期性, 应加大优势同生群防治力度、降低小同生群防治频率, 以及采取天敌林间释放和保育技术以平衡天敌对目标害虫的不同发育阶段种群的控制作用大小, 遏制或减缓天敌-寄主互作驱动下的周期性演化进程, 逐渐实现由过渡周期阶段向非周期性的逆转。当成虫表现出非周期性, 应减少专化性天敌的释放和针对害虫特定阶段的防治措施使用频率, 优先选择作用于所有发育阶段且致死率不存在显著差异的防治手段, 避免因人为干扰产生的周期性演化和进一步的成灾。

关键词: 周期性昆虫; 进化假说; 过渡周期现象; 成灾; 林区管理

Evolutionary mechanisms of periodical emergence insects

ZHANG Yufan^{1,2}, WANG Xiaoyi^{2,*}

¹ Foshan Institute of Forestry, Foshan 528222, China

² Key Laboratory of Forest Protection of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: When an insect population has a long life cycle of k years ($k>1$), the adult emergence will show three forms: non-periodicity, periodicity, proto-periodicity. The non-periodicity indicates that adults would emerge every year. The periodicity indicates that adults only emerge once in every k years. The proto-periodicity is a necessary period during which the non-periodical insects gradually evolve into periodical species, emergence broods of different years would show the significant differences in abundance, producing minor cohorts and dominant cohorts. In nature, it is rare that insect species display perfectly periodical emergence, whereas due to adult emergence synchronization with a relatively higher population density, the periodical insects will be more prone to cause outbreaks than related non-periodical species. In order to analyze the evolutionary process of periodic insects and provide theoretical guidance for forest pest control practice, we introduced the types and life characteristics of periodical insects in this article. Initial development of proto-periodical condition could

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2021YFD1400300)

收稿日期: 2023-11-08; **网络出版日期:** 2024-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xywang@caf.ac.cn

be facilitated through climate variability of different years, natural catastrophes, dispersal into an unoccupied region, natural enemies, interspecific and intraspecific competitions. Possible mechanisms that allow periodicity evolution include life cycle prolongation, host-natural enemy interaction, low temperature driving effects, natural enemy foolhardiness-predator satiation effects, interspecific and intraspecific competitions. In forestry management practices, the tendency and extent of insect pest emergence periodicity should be evaluated in advance. When adults exhibit perfectly periodical emergence, the high efficient integrated control strategies should be adopted during the concentrated emergence year to reduce the density of only one brood below the economic threshold. When adults exhibit proto-periodical emergence, the control efforts on dominant cohorts should be strengthened, while the control frequency on small cohorts should be reduced. Field release and conservation of natural enemies should be carried out to balance the impacts of natural enemies on different developmental stages of target insect pests. As a result, the evolutionary process of periodicity through the natural enemy-host interaction would be ceased or slowed. Meanwhile, the reversion of population emergence status from proto-periodicity to non-periodicity could be gradually achieved. When adults exhibit non-periodical emergence, we should reduce the frequency of field release of specialized natural enemy species and application of control measures on specific developmental stages, and the priority should be given to select control measures that act on all developmental stages of insect pests and show no obvious differences in mortality rates, in order to avoid periodicity evolution and further outbreaks that are induced by artificial interference.

Key Words: periodical insects; evolutionary hypotheses; proto-periodicity; outbreak; forest management

在自然界中,昆虫种群密度受到很多因素的影响,如气候因子、食物资源、天敌、寄主植物生长状况与抵御能力等,往往会呈现动态变化。其中,当某种昆虫具有一个固定的生命周期 k 年($k>1$),在固定地点幼虫生长发育较为一致,同时成熟并伴随着相对较短的交配繁殖期,成虫不是每年都在固定地点羽化,而是每 k 年同步性羽化1次,就称其为周期性昆虫^[1-3]。具有 k 年长生命周期昆虫将会产生 k 个异时羽化同生群(cohort/brood)(在相同地点于相同年限羽化的种群称为一个同生群)^[1-2],多种生态因子(例如极端气候、种群间或内部的竞争、捕食和寄生)将导致同生群间产生过渡周期现象(proto-periodicity),这是周期性羽化现象产生的必要环节,即在固定地点不同年限羽化种群丰富度存在显著差异,可分为优势种群和小种群^[2,4-7],最终,其余年间小同生群逐渐消除而仅保留下来唯一优势同生群,从而形成昆虫周期性现象^[1]。周期性昆虫通常以2年生命周期的鳞翅目种类居多^[2]。目前研究较多的周期性昆虫集中在鲁夜蛾(*Xestia* spp)、蝙蝠蛾(*Korscheltellus gracilis*)、肉桂扁蝽(*Aradus cinnamomeus*)和北美周期性蝉(17年周期性蝉*Magicalcada septendecim*、*M. septendecula*、*M. cassini*以及13年周期性蝉*M. tredecim*、*M. tredecula*、*M. tredecassini*、*M. neotredecim*)^[1-3]。

本文对周期性昆虫发生现象和生活习性、昆虫周期性羽化现象形成假说进行了总结,旨在提高对农林生态系统内周期性昆虫种类和产生机制的理解。周期性昆虫与同种非周期性种类相比,发生时种群密度更大,对农林生态系统将会造成更严重的生态和经济损失。因此,揭示昆虫周期性羽化现象的形成机制,可以进一步探究害虫成灾原因,更好地了解森林生态系统中害虫-寄主-天敌-环境之间的关系,为科学制定害虫综合防控方案提供理论依据和新思路。

1 周期性昆虫的长生命周期

长生命周期昆虫通常分布在高纬度、降雨量少、植被资源不充足的地区。相应地,持续的不利环境条件(如低温、食物质量较差或食物资源不充足不稳定、天敌等),均可能造成昆虫生命周期延长^[8]。长生命周期是周期性昆虫产生的前提条件,目前发现的周期性昆虫种类也普遍分布在高纬度、高寒地区(表1)。Saulich^[8]指出造成昆虫长生命周期的3种原因:(1)不良环境条件下幼虫生长发育缓慢造成的幼虫期延长;(2)多个交配繁殖阶段造成的成虫寿命延长;(3)昆虫不同生长发育阶段的滞育期延长(如幼虫推迟化蛹、蛹推迟羽化)。

表 1 周期性昆虫
Table 1 Periodical insects

种类 Species	生命周期/a Life cycle	寄主植物 Host plants	分布区 Distribution ranges	参考文献 References
半翅目 Hemiptera				
肉桂扁蝽 <i>Aradus cinnamomeus</i>	2, 3	欧洲赤松 <i>Pinus sylvestris</i>	欧亚大陆	[9]
北美周期蝉 <i>Magicicada</i> spp.	13, 17	落叶树	北美	[5]
安蝉 <i>Chremistica ribhoi</i>	4	未知	印度东北部	[10—11]
斐济蝉 <i>Raiateana knowlesi</i>	8	未知	斐济	[12]
鳞翅目 Lepidoptera				
红松实小卷蛾 <i>Retinia resinella</i>	2, 3	欧洲赤松 <i>P. sylvestris</i>	欧亚大陆	[13]
尖鞘麦蛾 <i>Coleotechnites milleri</i>	2	柱松 <i>Pinus contora</i>	新北区西部地区	[14]
高山眼蝶 <i>Oeneis jutta</i>	2	白毛羊胡子草 <i>Eriophorum vaginatum</i>	全北区	[15]
大酒眼蝶 <i>O. nevadensis</i>	2	莎草	北美	[16]
酒眼蝶 <i>O. macounii</i>	2	莎草	北美	[16]
朱红眼蝶 <i>Erebia embla</i>	2	苔草属	古北区北部	[15]
波翅红眼蝶 <i>E. ligea</i>	2	禾本科	古北区	[15]
栎枯叶蛾 <i>Lasiocampa quercus</i>	2	帚石楠 <i>Calluna vulgaris</i>	古北区西部地区	[1]
鲁夜蛾 <i>Xestia rhaetica</i>	2	越橘属	西伯利亚欧洲北部	[17]
鲁夜蛾 <i>X. okakensis</i>	2	未知	全北区	[18]
鲁夜蛾 <i>Xestia</i> sp.	2	未知	西伯利亚欧洲地区	[19]
鲁夜蛾 <i>X. speciosa</i>	2	越橘属, 桦木属	全北区	[18]
鲁夜蛾 <i>X. sincera</i>	2	挪威云杉 <i>Picea abies</i>	古北区	[18]
鲁夜蛾 <i>X. brunneopicta</i>	2	未知	西伯利亚欧洲北部	[17, 20]
鲁夜蛾 <i>X. gelida</i>	2	黑果越橘 <i>Vaccinium myrtillus</i>	西伯利亚欧洲北部	[19]
鲁夜蛾 <i>X. borealis</i>	2	黑果越橘 <i>V. myrtillus</i>	西伯利亚欧洲北部	[17, 19]
鲁夜蛾 <i>X. distensa</i>	2	未知	西伯利亚欧洲北部	[17]
鲁夜蛾 <i>X. laetabilis</i>	2	黑果越橘 <i>V. myrtillus</i>	西伯利亚欧洲北部	[18]
鲁夜蛾 <i>X. albuncula</i>	2	未知	西伯利亚, 北美	[17, 20]
鲁夜蛾 <i>X. imperita</i>	2	未知	北美	[19]
鲁夜蛾 <i>X. alpicola</i>	2	岩高兰属, 帚石楠属	欧洲	[18]
鲁夜蛾 <i>X. lorezi</i>	2	未知	全北区	[21]
鲁夜蛾 <i>X. tecta</i>	2	沼桦 <i>Betula nana</i>	全北区	[17]
鲁夜蛾 <i>X. quieta</i>	2	岩高兰属	全北区	[17]
鲁夜蛾 <i>X. kolymae</i>	2	未知	西伯利亚, 北美	[21]
鲁夜蛾 <i>X. ursae</i>	2	未知	西伯利亚, 北美	[19]
鲁夜蛾 <i>X. atrata</i>	2	未知	西伯利亚, 北美	[19]
龟灯蛾 <i>Hyphoraia lapponica</i>	2	沼桦 <i>B. nana</i> , 兴安悬钩子 <i>Rubus chamaemorus</i> , 黑果越橘 <i>V. myrtillus</i>	全北区	[19]
灯蛾 <i>Orodemnias quenseli</i>	2	香豌豆属, 蒲公英属	全北区	[21]
灰夜蛾 <i>Polia lamuta</i>	2	黑果越橘 <i>V. myrtillus</i>	西伯利亚欧洲北部	[21]
集冬夜蛾 <i>Sympistis heliophila</i>	2	岩高兰 <i>Empetrum nigrum</i>	全北区	[21]
集冬夜蛾 <i>S. funebris</i>	2	沼桦 <i>B. nana</i>	全北区	[21]
夜蛾 <i>Anartomima secedens</i>	2	黑果越橘 <i>V. myrtillus</i>	全北区	[18, 21]
夜蛾 <i>Hada skraelingia</i>	2	未知	全北区	[18, 21]
旋尺蛾 <i>Colostygia turbata</i>	2	沼生拉拉藤 <i>Galium palustre</i>	全北区	[21]
黑山蛾 <i>Glacies coracina</i>	2	沼桦 <i>B. nana</i>	古北区	[17]
薄翅袋蛾 <i>Sterrhopteryx hirsutella</i>	2	多食性	古北区	[21]
蝙蝠蛾 <i>Korscheltellus gracilis</i>	2	香脂冷杉 <i>Abies balsamea</i> , 红云杉 <i>Picea rubens</i>	美国东北部	[22]
鞘翅目 Coleoptera				
大栗鳃金龟 <i>Melolontha hippocastani</i>	3—6	落叶树	欧亚大陆	[1]
欧洲鳃金龟 <i>M. melolontha</i>	3, 4	落叶树	欧洲	[1]
栗山天牛 <i>Massicus raddei</i>	3	栎属, 栗属, 锥属	中国东北地区	[23—24]

2 周期性昆虫种类

过渡周期现象在蝉类昆虫中很常见,祖先蝉(*Okanagana rimosa*)具有9年生命周期,野外调查发现在9年中(1962—1970年),其中4年成虫种群密度极高,而另外5年羽化成虫数量较低甚至缺失^[25]。因此,Lloyd和Dybas^[6]推测北美周期性蝉形成经历了一个由于每年间天气条件异质性造成的过渡周期阶段,随后Martin和Simon^[7]、Cox和Carlton^[26]进一步完善了这一假设。自然极端灾难(极端气候、森林火灾)、昆虫扩散到未分布区域、竞争、天敌等因子都可能使长生命周期昆虫表现出过渡周期现象^[2,9,27]。一旦过渡周期现象形成,它可能通过自然选择进一步强化或由于种群内部个体生长发育速率差异而逐渐消失^[4]。

幼虫固定生长发育时长、成虫同步性羽化且羽化时间具有周期间隔性是昆虫周期性产生的前提条件^[2]。自然界中一些昆虫种类在滞育之后同步性羽化且羽化时期处于最适宜交配繁殖的季节,可能是受到内外生态因素的共同调控^[8]。如摇蚊科末龄幼虫以静止状态(quiescence)越冬,并在第二年春季完成化蛹和成虫同步性羽化现象^[28]、分布在挪威北部的3种瘿叶蜂(*Pontania nivalis*、*P. glabrifrons*和*P. arcticornis*)预蛹在早秋进入滞育阶段,直到第二年春季升温后才解除滞育,并实现成虫同步性羽化^[29]。此外,许多鳞翅目食叶害虫在针叶林、阔叶林中通常表现出循环暴发的种群动态现象^[30—32],如松毛虫类。然而,上述昆虫均不属于周期性昆虫,因为成虫羽化时间不具有周期间隔性^[1]。已报道的周期性昆虫种类见表1,以下简要介绍几个研究较为详尽的类群的发生特点。

2.1 周期性蝉

对于周期性昆虫,13年和17年周期性蝉研究得最多,属于半翅目蝉科魔蝉属,分布于北美东部平原地区,若虫在地下的蛰伏期长达12年或16年。羽化成虫在完成交配产卵后4—6周内死去,而后代将经历下一个13年或17年之后再次羽化。周期性蝉在每间隔13年或17年内羽化种群密度极大,最多可达370万头/hm²,而其他的12或16年内没有成虫羽化或数量很少^[4,7,33]。周期性蝉现存7种类别,被分为3个种团(分别为Decim、Cassini、Decula),每个种团内均包含1种17年周期性蝉和1或2种13年周期性蝉^[34—37]。17年周期性蝉主要分布在北部地区,而13年蝉主要分布在南部地区。不同种团个体之间在形态、雄性求偶信号、雌性对信号的偏好性均存在显著差异,而在相同种团内的13和17年周期性蝉在上述方面均相似^[36—38],仅存在生命周期长短差异。目前现存3个13年周期性蝉同生群和12个17年周期性蝉同生群,大部分同生群内均包含3个种团的13年或17年周期性蝉种类(表2)。采用多种分子标记技术(包括线粒体基因、扩增片段长度多态性、DNA序列相关限制位点、转录组mRNA序列及全线粒体基因测序等)对周期性蝉种团、类别及同生群之间的系统地理进化模式、分歧进程等研究较多^[39—42]。

表2 周期性蝉的分类、生命周期和在美国东部的时间和空间分布

Table 2 Taxonomy, life cycle, spatial and temporal distributions of eastern United States of periodical cicadas

种团 Species groups	种类 Species ^[34,36]	表现型	时间和空间分布 ^[35]	
		Phenotype	Spatial and temporal distributions	
		生命周期长度 Life cycle length	美国东部分布 Distributions in eastern US	同生群 Brood
种组 Decim	周期蝉 <i>M. septendecim</i>	17 年	北部	I—X, XIII—XIV
	周期蝉 <i>M. neotreddecim</i>	13 年	中西部	XIX, XXIII
	周期蝉 <i>M. treddecim</i>	13 年	南部	XIX, XXII—XXIII
种组 Cassini	周期蝉 <i>M. cassini</i>	17 年	北部	I—V, VIII—X, XIII—XIV
	周期蝉 <i>M. treddecassini</i>	13 年	南部	XIX, XXII—XXIII
种组 Decula	周期蝉 <i>M. septendecula</i>	17 年	北部	I—VI, VIII—X, XIII—XIV
	周期蝉 <i>M. treddecula</i>	13 年	南部	XIX, XXII—XXIII

现存的15个周期性蝉同生群包括12个17年周期性蝉(I—X、XIII、XIV)以及3个13年周期性蝉(XIX、XXII、XXIII)。每个同生群最近的羽化年份:同生群I,2012年;同生群II,2013年;同生群III,2014年;同生群IV,2015年;同生群V,2016年;同生群VI,2017年;同生群VII,2018年;同生群VIII,2019年;同生群IX,2020年;同生群X,2021年;同生群XIII,2024年;同生群XIV,2025年;同生群XIX,2011年;同生群XXII,2014年;同生群XXIII,2015年

科学家针对周期性蝉的长素数生命周期的形成提出了很多可能的进化途径^[1-2,4-7,43-44],而对于周期性蝉同步性羽化现象,目前为止两个主要问题还未得到解答。一是周期性蝉幼虫在地下生长发育的12年或16年内,是一直保持生长发育状态,还是会阶段性地进入静止或滞育状态。二是成虫同步性羽化现象是如何调节的,受到哪些生态因子的影响。研究曾提出周期性蝉同步性羽化是受自身基因调控,然而却存在一些周期性蝉个体,过早或过晚成熟且在非羽化年羽化成为“掉队者”,通常会因暴雨、洪水等一些自然灾害和天敌作用而全部灭亡^[4,45]。此外,前人实验表明周期性蝉幼虫可能通过感知寄主植物木质部汁液的主循环次数来调控羽化时间^[46],进而保证成虫羽化的同步性,但对应的感觉机制和生长发育的控制机理还不清楚。

2.2 肉桂扁蝽

肉桂扁蝽属于半翅目扁蝽科,危害幼龄松树,主要分布在北欧,在大多分布地区,生命周期为2年,而在高纬度地区(例如芬诺斯坎底亚北部),生命周期长达3年^[9,47-49]。肉桂扁蝽种群间存在干扰竞争。若虫和成虫生态位完全重叠将造成食物资源竞争,其中低龄若虫相比老熟幼虫或成虫,它们可以蛀入更深的树皮裂缝中,获取更多的食物资源,食物资源竞争力更强^[9]。此外,成虫唾液腺分泌物将诱导树木产生抗虫性进而抑制同域分布的若虫生长发育^[50]。若虫分泌物也将驱避成虫产卵^[48]。该扁蝽地理分布格局较为特殊,在芬兰东南地区,成虫在偶数年羽化,而在西部地区,成虫于奇数年羽化^[48]。两个隔年同生群之间存在过渡区域,过渡区域宽度通常小于10km,可看作邻域分布^[48]。在该过渡区内,奇偶年份羽化同生群以近似相同密度共存,但因需要隔年成熟而不存在基因交流^[9]。在表现为2年生命周期的地区,种群表现为过渡周期现象,存在隔年羽化的优势同生群和小同生群,而在表现为3年生活周期的地区,世代重叠,3个同生群共存且密度均较低,不存在显著数量差异^[9,49]。

2.3 周期性蛾类

在蛾类昆虫中,许多种类具有2年生命周期并表现出隔年羽化的周期性现象。如鲁夜蛾属昆虫分布在北欧、西伯利亚以及北美等地的北部森林中,成虫每2年以高种群密度同步性羽化1次,在间隔年间不羽化或少量羽化^[19]。蝙蝠蛾成虫每2年羽化1次,并且种群密度极大^[22,51]。红松实小卷蛾(*Retinia resinella*) 在芬兰也表现出相类似的羽化规律,在芬兰南部和中部地区生命周期为2年,并表现出仅在偶数年间的高密度羽化现象,而在更高纬度地区则具有3年生命周期,每年均有成虫羽化,密度相似,世代重叠^[13]。栎枯叶蛾(*Lasiocampa quercus*) 在英国存在两个地理亚种,分别为南部的 *L. quercus quercus*、北部的 *L. quercus callunae*^[1]。南部亚种生命周期为1年,而北部亚种表现出2年的周期性羽化现象,在英国北部、斯堪的纳维亚半岛以及德国北部,成虫仅在奇数年间羽化^[1]。

2.4 周期性鞘翅目昆虫

在鞘翅目昆虫中,前人曾报道鳃金龟属甲虫表现出周期性羽化现象。在瑞典和法国的南部地区,两种重要种类欧洲鳃金龟(*Melolontha melolontha*) 和大栗鳃金龟(*M. hippocastani*) 生命周期为3年,在北部生命周期延长到4或5年。在丹麦,欧洲鳃金龟生命周期为4年,而大栗鳃金龟需5年完成一代。在表现为3年生命周期的分布区域内,成虫在固定地点每3年高种群密度同步性羽化1次,而在间隔年间羽化成虫种群密度较低^[1]。

栗山天牛(*Massicus raddei*) 分布范围较广,中国大部分省份、朝鲜半岛、日本、俄罗斯远东地区、越南均有分布^[52-59]。目前,仅我国吉林省和辽宁省的种群呈现以3年为周期的高种群密度同步羽化现象,严重危害当地辽东栎(*Quercus liaotungensis*) 和蒙古栎(*Q. mongolica*)^[23-24,60-61],而在其他地区如山东烟台、河南西峡、安徽合肥等地,天牛成虫每年羽化但不成灾^[62]。在辽宁省和吉林省的大部分地区,栗山天牛从1992年开始暴发成灾,每隔3年羽化一次,1993、1996、1999、2002、2005、2008、2011、2014、2017年为成虫羽化的集中年份,天牛全部到期羽化,没有提前或滞后的羽化现象^[54,63-64]。但是,在吉林省磐石市取柴河林场、辽宁省闾山保护区的个别小林区内存在类似周期性蝉的异时异域同生群,成虫集中羽化时间为2006年、2009年,相比优势同生群滞后1年^[65-66]。

周期性昆虫种群密度一般比同种非周期性种群高,主要归因于天敌调控效应和捕食者饱足效应对不同种群密度同生群的作用效应差异性^[1,5-7,67]。天敌调控效应体现为,周期性昆虫成虫实现高种群密度的同步性羽化现象,促使专化性天敌数量激增,而非羽化间隔年间,由于没有寄主或数量极少,天敌种群密度大规模回落,在下一个同步羽化年内,专化性天敌将对周期性种群调控作用降低,导致种群密度升高并成灾^[68]。捕食者饱足效应体现为,羽化成虫密度较高的优势同生群内,每个个体被捕食的概率降低,捕食者捕食效应并没有因被捕食者密度增大而增加,种群内仅一小部分个体被捕食,且这些成虫几乎均完成了交配和繁殖,进而使得该同生群可以长期存续,而其他年间的小同生群将很快被捕食者歼灭。反之,非周期性昆虫种群内,各生长阶段均存在,不存在天敌因寄主数量不足而种群密度大规模回落、调控作用降低的情况,因而对不同年限同生群均存在抑制作用^[2,4]。因此,周期性昆虫通常更易暴发成灾,例如欧亚大陆对幼龄松树造成重大危害的肉桂扁蝽^[9,47]、在北美对农林生态系统造成严重破坏的周期性蝉^[4]、在中国东北栎林暴发成灾的栗山天牛^[23-24,60-61]。

3 昆虫羽化周期性形成假说

针对周期性昆虫的形成机制,目前提出的假说包括过渡周期现象-生命周期延长假说、低温驱动-成熟因子转换假说、同生群竞争假说和寄主-天敌互作假说等。上述假说本质上均以过渡周期现象为前提条件,并逐渐演化为周期性昆虫(表3)。

表3 昆虫羽化周期性进化假说

Table 3 The evolutionary hypotheses of emergence periodicity of insects

假说 Hypotheses	种类 Species	参考文献 References
过渡周期现象假说 Proto-periodicity hypothesis	13 和 17 年周期性蝉	[6—7,26,33,69]
生命周期延长假说 Prolonged life cycle hypothesis	13 和 17 年周期性蝉	[4,7]
捕食者饱足假说 Predator satiation hypothesis	13 和 17 年周期性蝉	[1,6,70—72]
天敌不敏感行为假说 Natural enemy foolhardiness hypothesis	13 和 17 年周期性蝉	[4—7]
低温驱动假说 Low temperature driving hypothesis	13 和 17 年周期性蝉	[26, 67,73]
成虫成熟决定因子转变假说 Adult maturation determinant factor shifting hypothesis	13 和 17 年周期性蝉	[46, 67,74]
同生群间竞争假说 Intercohort competition hypothesis	肉桂扁蝽 <i>A. cinnamomeus</i>	[9,48]
	红松实小卷蛾 <i>R. resinella</i>	[13]
	鳃金龟 <i>M. melolontha</i> , <i>M. hippocastani</i>	[1]
	栎枯叶蛾 <i>L. quercus</i>	[1]
	寄主-天敌互作假说 Host-natural enemy interaction hypothesis	[1,4,6,44]
寄主-天敌互作假说 Host-natural enemy interaction hypothesis	鲁夜蛾	[3]
	栎枯叶蛾 <i>L. quercus</i>	[1]

3.1 过渡周期形成-生命周期延长假说

该假说是依据 13 年和 17 年北美周期性蝉作为典型案例,提出北美周期性蝉种群最初可能从具有长生命周期的非周期性祖先蝉,通过形成过渡周期现象并延长生命周期进化而来。非周期性祖先蝉具有 9 年生命周期和过渡周期现象,Grant^[33]提出在周期性蝉羽化周期性形成初期,祖先蝉和同域定殖的其他非周期性蝉类存在资源竞争,不同体型大小祖先蝉幼虫在获取地下食物资源的能力上存在显著差异,造成不同年限同生种群丰富度差异即过渡周期现象。这种过渡周期现象理论上可以因地下的幼虫竞争和地上的捕食压力而逐渐形成周期性羽化现象^[33]。同时,祖先蝉可以通过每个幼虫龄期延长或未龄幼虫的延长滞育而延长生命周期。未龄幼虫的延长滞育可以使得生长较快的幼虫等待生长较慢的幼虫而实现同步性羽化。

3.2 低温驱动-成熟因子转换假说

两个古气候模型^[26,73]也是以 13 年和 17 年周期性蝉为模式昆虫,阐述祖先蝉在更新世冰河时期可能经

历的一系列连锁反应(地质冷却-有效积温不足-幼虫生长周期延长-极低成虫数量-成虫同步性羽化-素数生命周期产生),进而推动周期性羽化现象和素数生命周期形成的演化进程。针对素数生命周期的形成,提出了3种作用机制,第一种为成虫成熟决定因子从温度决定型转换成时间决定型。第二种为在低温条件下成虫极低的交配几率产生的阿利效应(Allee effect)(即个体适合度随种群密度或大小降低而降低的现象)。第三种机制指出在固定地点,具有偶数生命周期的蝉(如12/14/16/18年等)将会频繁相遇,发生激烈的种间竞争,同时具有不同生命周期的祖先蝉杂交将会影响后代羽化年限的准确性,造成蝉个体可能在羽化年限前或后的错误时间内羽化,在极短交配季节中因寻找不到配偶和面临高捕食压力而灭绝。只有选择了17年和13年质数生命周期的蝉在最少相遇机会下相安无事,实现种群的存续^[26,73]。同时,两个古气候假说阐释在几个方面存在差异:(1)Cox和Carlton^[26]认为生命周期延长是成虫为避免在冷夏羽化的适应性行为,而Yoshimura^[73]指出幼虫生长发育延长是由于对气候冷却的不适应反应;(2)Cox和Carlton^[26]则认为成虫飞行扩散能力较弱、交配完成率低是一些年限内成虫低种群密度的潜在原因,而Yoshimura^[73]指出一些年份间的成虫低种群密度是因幼虫生长发育延长和高幼虫致死率导致;(3)Cox和Carlton^[26]认为在冷夏时期成虫不能完成交配产卵而造成某些同生群的灭绝,进而促成成虫同步性羽化现象的形成,而Yoshimura^[73]指出成虫同步性羽化是一种提升交配几率的生存策略。Bernardo^[75]提出在周期性蝉进化过程中,祖先蝉成虫成熟因子由温度决定型到时间决定型的转换可能是阻止非周期现象逆转的潜在原因。但是Cox和Carlton^[26]认为不存在此类生理变化;(4)Cox和Carlton^[26]指出在错误年限羽化出来的蝉个体数量可以满足交配繁衍,但会因天敌捕食而灭绝,而Yoshimura^[73]认为低密度成虫种群和捕食者饱足效应共同降低群体交配成功率,造成种群难以存续而灭绝。Ito等^[67]对低温驱动-成熟因子转换假说进行了延伸和拓展。Toivonen和Fromhage^[74]通过模型阐释了在高强度的捕食作用产生的阿利效应下,非周期蝉成熟决定因子将由体型决定型转为时间决定型,对于成熟因子转换所需的捕食作用大小,生活在低温下的周期蝉通常低于高温下的蝉种类,这也间接解释了北美周期蝉的长生活史和在低温环境下的分布格局。

3.3 同生群竞争假说

同生群竞争假说是指在固定地点内不同年份同生群因生态位重叠,表现在食物资源、生存空间上的竞争现象,造成过渡周期现象和进一步羽化周期性的缓慢演化。代表昆虫有肉桂扁蝽、周期蛾类和周期性蝉。

针对肉桂扁蝽隔年同生群种群密度存在显著差异的形成机制,Heliövaara和Väisänen^[48-49]提出了同生群竞争假说。一方面,成虫分泌物可以直接干扰其他同生群生命活动,或诱发松树抵御机制进而防止后续种群定殖或产卵^[48]。另一方面,若虫和成虫之间因生态位重叠而引起食物资源竞争,也会促进过渡周期现象形成。反之,在北欧北部表现为3年生命周期的林区中,3个异时同生群的共存现象可能由于生态环境恶劣,松树被诱导产生的化学防御强度降低所致^[49]。此外,同生群之间的食物资源竞争、诱导防御竞争以及个体干扰竞争(同类相食、相残造成伤口进而引起病原侵染),可以用来解释红小实心卷蛾、栎枯叶蛾的隔年周期性羽化行为和鳃金龟的3年周期性羽化现象^[1,13]。

周期性蝉成虫通常对天敌反应迟滞,因此只能在高种群密度下生存,称为天敌不敏感行为^[5-6,76]。由于该特性,在非羽化年内的成虫个体将很快被捕食者歼灭,进而推动种群羽化同步性逐渐被加强,最终形成周期性羽化现象^[4-6,43],同时表现出捕食者饱足效应。Bulmer^[1]、Hoppensteadt和Keller^[44]提出幼虫间竞争和捕食者捕食效应将会造成长生命周期昆虫内一个或几个同生群成为优势种群,而其他同生群将会灭绝。Lehmann-Ziebarth等^[70]对上述观点进一步证实和拓展,指出不同年限同生群幼虫间竞争和捕食者饱足效应是祖先蝉形成周期性羽化现象的核心驱动力。Blackwood等^[45]指出在捕食者饱足产生的阿利效应下的周期蝉离散个体和优势同生群之间的竞争是7种周期蝉异域分布并且各区域内仅一个同步性羽化种群的分布格局形成的根本原因。但是,目前关于周期性蝉同生群内部或之间竞争的实际观察均较少,有限的野外研究记载同生群内幼虫之间的竞争现象,并且致死率主要集中在幼虫生长发育的最初两年^[77],随后致死率逐渐降低,而对不同年份同生群之间的幼虫竞争缺乏实测报道。

3.4 寄主-天敌互作假说

密度依赖型寄主-天敌假说提出专化于寄主特定发育时期的寄生性天敌、捕食者或病原微生物因天敌调控效应而产生的对不同年间优势同生群和小同生群寄生或捕食上的作用大小变化将会加速处于过渡周期阶段的昆虫羽化周期性的产生^[1,17,78]。Bulmer^[1]通过数学建模指出在寄生蜂生命周期为1年时,寄主生命周期为3年或者更短时,寄主-寄生蜂相互作用将会引起昆虫种群密度周期性波动。8种鲁夜蛾在芬兰拉普兰东部奇偶年间种群密度显著差异性被认为是受到了夜蛾瘦姬蜂(*Ophion luteus*)和单寄生低龄幼虫的容性姬蜂(*Meloboris collector*)的调节,可能也因鼯鼠等的捕食进一步加强^[3]。栎枯叶蛾和蝙蝠蛾的隔年周期性羽化现象也可能受到一年生专化性寄生蜂或病原菌的调控而形成^[1,27]。此外,通过统计周期蝉的13或17年长生活周期间面临的鸟类捕食压力变化,发现鸟类捕食作用大小波动是驱动周期蝉羽化周期性和生活史可塑性的潜在因素^[79]。

4 讨论

周期性昆虫发生通常与不利生态因子或食物资源相关,而后受到种群竞争和天敌互作等的调控而形成。不同昆虫种类的周期性形成机制和种群密度动态变化是相似的,但是由于昆虫种类在生活习性、生境状况、天敌构成、生命周期等上的不同,羽化周期性现象的演化成因和历程也存在差异。

Heliövaara 等^[2]列举了多种周期性昆虫,其中大多数种类生活在低温环境,生命周期为2或3年,成虫表现为每奇数年或偶数年的隔年羽化现象或者以3年为周期的羽化行为。其中,研究较为详尽的肉桂扁蝽、周期性蛾类和鳃金龟均不属于严格意义上的周期性昆虫,因为其在非羽化年份中也存在小同生群,种群应该处于过渡周期阶段。过渡周期现象的形成假说集中在同种内不同同生群间竞争假说、寄主-天敌互作假说,这两种假说均解释了隔年同生群种群密度显著差异性的维持机制,但是对过渡周期阶段最初形成机制未给予较好的阐释。对比2或3年生命周期的昆虫种类,13年和17年周期性蝉由于极长素数生命周期、完全的周期性羽化行为而更显特殊。针对于周期性蝉形成和维持机制,一直处于讨论争辩中,尚未形成统一、可靠的理论体系。其中,捕食者饱足假说和低温驱动假说不能解释周期性蝉种类的稀少性,祖先蝉个体均可能面临捕食压力和冰河时期的天气变冷、地质冷却的极端环境,难以合理解释为何仅小部分种群进化为周期性蝉^[67]。此外,在周期性蝉形成是否和更新世冰河时期的地质冷却、气候变冷有关上存在争议,Grant^[33]提出周期性蝉进化历程发生早于更新世冰河时期,寄主-天敌之间的互作、不同同生群之间的竞争、与同域非周期性蝉幼虫的食物资源竞争是造成周期性羽化现象的根本原因。然而,Cox 和 Carlton^[26]、Ito 等^[67]以及Yoshimura^[73]认为冰河时期的气候变冷造成祖先蝉的一系列种群连锁反应促成了周期性蝉的素数周期性羽化现象。相似地,Walting^[12]报道在斐济群岛上分布一种以8年为羽化周期的蝉(*R. knowlesi*)。Hajong 和 Yaakop^[10]、Hajong^[11]报道在印度东北部的安蝉(*C. ribhoi*)每4年高密度羽化一次,目前仍缺乏对这两种蝉羽化周期性形成机制的研究,推测与北美周期性蝉的产生原因和演化进程存在差异。

栗山天牛在辽宁和吉林省的大部分栎林内已经进化成完全的周期性羽化行为,少部分林区内种群可能处于过渡周期阶段。针对其周期性羽化行为的形成机制,从区域性遗传隔离、天敌调控作用和极端天气变化等方面入手,通过对我国周期性和非周期性种群开展种群遗传结构分析、天敌调查和耐寒力生理参数实测并在此基础上开展数学建模拟合,初步否定了成虫周期性羽化行为归因于吉林和辽宁省局部种群与其他地理种群间缺乏基因交流而造成的遗传隔离的假设,并提出了因天敌因子和极端气候为潜在原因的栗山天牛东北种群周期性羽化行为的形成假说^[80-81]。相对应地,前人对栗山天牛在东北林区的优势天敌栗山天牛生物型花绒寄甲(*Dastarcus helophoroides*)和栗山天牛跳小蜂(*Cerchysiella raddeii*)、寄生率且种群密度较低的天牛低龄幼虫寄生蜂种类的发现报道^[82-85],以及栗山天牛在东北林区1993年开始成灾的时间节点^[54]均佐证了本假说的可信性。

周期性昆虫形成机制研究不仅可以揭示推动形成种群周期性的潜在生态因子和历史演化进程,还可为避

免人为防治实践产生的潜在生态影响提供指导。例如,在周期性种群内(林间仅存在一个羽化同生群),可采取综合防治策略,将该同生种群密度降低至经济阈值以下即实现防控成效。在处于过渡周期现象的害虫种群内,在优势同生群成虫羽化年份,应提高防治力度和频次,而对隔年小同生群,不开展或降低防治力度和频次。同时,若害虫不同生长发育阶段致死率存在显著差异,可通过人为选择性释放天敌和保育手段提升林间天敌丰富度和种群定殖率,进而平衡天敌导致不同发育阶段致死率上的差异性,以避免因天敌调控效应推动羽化周期性形成。此外,也可以通过人为干预措施达到扭转处于过渡周期阶段的种群向非周期性羽化行为逆向演化的目的,根本上控制害虫暴发成灾。在非周期性种群内,开展防治实践过程中应事先评估可能对成虫羽化行为模式的潜在影响,应尽量减少对某一发育阶段高致死率的专化性天敌释放和针对目标害虫特定发育阶段的防治措施使用,而选择一些对害虫各生长发育阶段均作用且致死率差异不显著的广谱性天敌种类(如虫生微生物)和防治手段,避免因防治活动而推动羽化周期性和种群成灾发生。

参考文献(References):

- [1] Bulmer M G. Periodical insects. The American Naturalist, 1977, 111(982): 1099-1117.
- [2] Heliövaara K, Väisänen R, Simon C. Evolutionary ecology of periodical insects. Trends in Ecology & Evolution, 1994, 9(12): 475-480.
- [3] Várkonyi G, Hanski I, Rost M, Itämes J. Host-parasitoid dynamics in periodic boreal moths. Oikos, 2002, 98(3): 421-430.
- [4] Williams K S, Simon C. The ecology, behavior, and evolution of periodical cicadas. Annual Review of Entomology, 1995, 40: 269-295.
- [5] Lloyd M, Dybas H S. The periodical cicada problem. i. population ecology. Evolution; International Journal of Organic Evolution, 1966, 20(2): 133-149.
- [6] Lloyd M, Dybas H S. The periodical cicada problem. ii. evolution. Evolution, 1966, 20(4): 466-505.
- [7] Martin A, Simon C. Temporal variation in insect life cycles. BioScience, 1990, 40(5): 359-367.
- [8] Saulich A K. Long life cycles in insects. Entomological Review, 2010, 90(9): 1127-1152.
- [9] Heliövaara K, Väisänen R. Geographic variation in the life-history of *Aradus cinnamomeus* and a breakdown mechanism of the reproductive isolation of allochronic bugs (Heteroptera, Aradidae). Annales Zoologici Fennici, 1987, 24(1): 1-17.
- [10] Hajong S R, Yaakop S. *Chremistica ribhoi* sp. n. (Hemiptera: Cicadidae) from North-East India and its mass emergence. Zootaxa, 2013, 3702: 493-500.
- [11] Hajong S R. Mass emergence of a cicada (Homoptera: Cicadidae) and its capture methods and consumption by villagers in Ri-bhoi district of Meghalaya. Journal of Entomological Research, 2013, 37(4): 341-343.
- [12] Fijian Cicada (Raiateana knowlesi), Nanai. Nature Fiji Mareqeti Viti. [2024-04-22]. <https://naturefiji.org/fijian-cicada-raiateana-knowlesi-nanai/>.
- [13] Heliövaara K, Väisänen R. Periodicity of *Retinia resinella* in northern Europe (Lepidoptera: Tortricidae). Entomologia Generalis, 1988, 14(1): 37-45.
- [14] Furniss R L, Carolin V M, States U. Western forest insects/. Washington:Dept. of Agriculture, Forest Service; , 1977.
- [15] Douwes P. Periodical appearance of species of the butterfly Genera *Oeneis* and *Erebia* in fennoscandia (Lepidoptera: Satyridae). Entomologia Generalis, 1980, 6(2/3/4): 151-157.
- [16] Pyle R. The Audubon society field guide to North American butterflies. New York: Alferd A. Knopf, 1990.
- [17] Mikkola K. Alternate-year flight of northern *Xestia* species (Lep, Noctuidae) and its adaptive significance. Annales Zoologici Fennici, 1976, 42: 191-199.
- [18] Mikkola K, Lafontaine D, Kononenko V. Zoogeography of the Holarctic species of the Noctuidae (Lepidoptera): importance of the Beringian refuge. Entomologica Fennica, 1991, 2(3): 157-173.
- [19] Mikkola K, Kononenko V S. Flight year of the alternate-year *Xestia* moths (Lepidoptera, Noctuidae) in north-eastern Siberia-a character from the ice ages. Nota Lepidopterologica, 1989, 12: 144-152.
- [20] Pulliainen E, Itämes J. *Xestia* communities (Lepidoptera, Noctuidae) in eastern Finnish Forest Lapland as indicated by light trap sampling. Ecography, 1988, 11(3): 235-240.
- [21] Imby L, Palmqvist G. Svenska Anomogyna-arternas utseende, biologi och utbredning (Lep., Noctuidae). Entomologisk Tidskrift, 1978, 99: 97-107.
- [22] Tobi D R, Parker B L, Wallner W E. Feeding by *Korscheltellus gracilis* (Lepidoptera: Hepialidae) larvae on roots of spruce and fir. Journal of Economic Entomology, 1992, 85(6): 2329-2335.
- [23] 杨忠岐,王小艺,王宝,于艳萍,董志明,牟智慧,王怀松. 栗山天牛成虫羽化与温湿度的关系. 生态学报, 2011, 31(24): 7486-7491.
- [24] 王小艺,杨忠岐,唐艳龙,姜静,杨远亮,高纯. 栗山天牛幼虫龄数和龄期的测定. 昆虫学报, 2012, 55(5): 575-584.
- [25] Soper R S, Delyzer A J, Smith L F R. The genus *Massospora* entomopathogenic for cicadas. part. II. biology of *Massospora levispora* and its host

- Okanagana rimosa*, with notes on *Massospora cicadina* on the periodical cicadas. *Annals of the Entomological Society of America*, 1976, 69(1): 89-95.
- [26] Cox R T, Carlton C E. Paleoclimatic influences in the evolution of periodical cicadas (insecta: Homoptera: Cicadidae: *Magicalada* spp.). *American Midland Naturalist*, 1988, 120(1): 183-193.
- [27] Leonard J G, Parker B L. Periodical appearance of *Korscheltellus gracilis* (Lepidoptera: Hepialidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 1994, 87(5): 566-571.
- [28] Danks H V. Overwintering of some north temperate and Arctic Chironomidae; ii.chironomid biology. *The Canadian Entomologist*, 1971, 103(12): 1875-1910.
- [29] Barstad T E, Nilssen A C. Hibernation adaptation and eclosion synchrony in leaf-galling sawflies in subarctic Norway. *Polar Biology*, 2012, 35(7): 1097-1103.
- [30] Allstadt A J, Haynes K J, Liebhold A M, Johnson D M. Long-term shifts in the cyclicity of outbreaks of a forest-defoliating insect. *Oecologia*, 2013, 172(1): 141-151.
- [31] Alfaro R I, Berg J, Axelson J. Periodicity of western spruce budworm in Southern British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 2014, 315: 72-79.
- [32] Li S, Daudin J J, Piou D, Robinet C, Jactel H. Periodicity and synchrony of pine processionary moth outbreaks in France. *Forest Ecology and Management*, 2015, 354: 309-317.
- [33] Grant P R. The priming of periodical cicada life cycles. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, 20(4): 169-174.
- [34] Alexander R D, Moore T E. The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, and three new species (Homoptera, Cicadidae, *Magicalada*). *University of Michigan Museum of Zoology*, 1962, 121: 1-59.
- [35] Simon C. Evolution of 13- and 17-year periodical cicadas (homoptera: Cicadidae: *Magicalada*). *American Entomologist*, 1988, 34(4): 163-176.
- [36] Marshall D C, Cooley J R. Reproductive character displacement and speciation in periodical cicadas, with description of new species, 13-year *Magicalada neotredicim*. *Evolution*, 2000, 54(4): 1313-1325.
- [37] Cooley J R, Simon C, Marshall D C, Slon K, Ehrhardt C. Allochronic speciation, secondary contact, and reproductive character displacement in periodical cicadas (Hemiptera: *Magicalada* spp.): genetic, morphological, and behavioural evidence. *Molecular Ecology*, 2001, 10(3): 661-671.
- [38] Dybas H S, Lloyd M. The habitats of 17-year periodical cicadas (homoptera: Cicadidae: *Magicalada* spp.). *Ecological Monographs*, 1974, 44(3): 279-324.
- [39] Sota T, Yamamoto S, Cooley J R, Hill K B R, Simon C, Yoshimura J. Independent divergence of 13- and 17-y life cycles among three periodical cicada lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(17): 6919-6924.
- [40] Koyama T, Ito H, Fujisawa T, Ikeda H, Kakishima S, Cooley J R, Simon C, Yoshimura J, Sota T. Genomic divergence and lack of introgressive hybridization between two 13-year periodical cicadas support life cycle switching in the face of climate change. *Molecular Ecology*, 2016, 25(21): 5543-5556.
- [41] Fujisawa T, Koyama T, Kakishima S, Cooley J R, Simon C, Yoshimura J, Sota T. Triplicate parallel life cycle divergence despite gene flow in periodical cicadas. *Communications Biology*, 2018, 1: 26.
- [42] Du Z Y, Hasegawa H, Cooley J R, Simon C, Yoshimura J, Cai W Z, Sota T, Li H. Mitochondrial genomics reveals shared phylogeographic patterns and demographic history among three periodical *Cicada* species groups. *Molecular Biology and Evolution*, 2019, 36(6): 1187-1200.
- [43] Marlatt C L. The periodical cicada/. Washington, D.C.: U. S. Dept. of Agriculture, Bureau of Entomology, 1907.
- [44] Hoppensteadt F C, Keller J B. Synchronization of periodical cicada emergences. *Science*, 1976, 194(4262): 335-337.
- [45] Blackwood J C, Jonathan M, Meyer A D, Noble A E, Alan H, Liebhold A M. Competition and stragglers as mediators of developmental synchrony in periodical cicadas. *The American Naturalist*, 2018, 192, (4): 22-24.
- [46] Karban R, Black C A, Weinbaum S A. How 17-year cicadas keep track of time. *Ecology Letters*, 2000, 3(4): 253-256.
- [47] Brammanis L. Die kiefernirindenwanze, *Aradus cinnamomeus* Panz. (Hemiptera-Heteroptera). Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensweise und der forstlichen Bedeutung. *Studia Forestalia Suecica*, 1975, 123: 1-81.
- [48] Heliövaara K, Väisänen R. The biogeographical mystery of the alternate-year populations of *Aradus cinnamomeus* (Heteroptera, Aradidae). *Journal of Biogeography*, 1984, 11(6): 491-499.
- [49] Heliövaara K, Väisänen R. Periodicity of *Aradus cinnamomeus* (Heteroptera, Aradidae) in northern Europe. *Entomologisk Tidskrift*, 1988, 109: 53-58.
- [50] Niemela P, Aro E, Haukioja M. Birch leaves as a resource for herbivores. Damage-induced increase in leaf phenols with trypsin-inhibiting effects. *Republic. Kevo Subarctic Research Station*, 1979, 15: 37-40.
- [51] Leonard J G, Parker B L. Inferences of *Korscheltellus gracilis* (Lepidoptera: Hepialidae) habitat utilization from sticky trap catches on camels hump mountain, Vermont. *Environmental Entomology*, 1993, 22(5): 1108-1112.
- [52] Kojima T. Further Investigation on the immature Stages of some Japanese Cerambycid-beetles, with Notes of their Habits. *Journal of the College of Agriculture Imperial University of Tokyo*, 1931, 11(3): 263-308.
- [53] 陈世骧, 谢蕴贞, 邓国藩. 中国经济昆虫志(第一册)天牛科. 北京: 科学出版社. 1959.

- [54] 孙永平. 栗山天牛防治技术. 沈阳: 辽宁科学技术出版社. 2001.
- [55] Leksono A S, Takada K, Nakagoshi N, Nakamura K. Species composition of Modellidae and Cerambycidae (Coleoptera) in a coppice woodland. *Journal of Forest Research*, 2006, 11(1): 61-64.
- [56] Lim J, Jung S Y, Lim J S, Jang J, Kim K M, Lee Y M, Lee B W. A Review of Host Plants of Cerambycidae (Coleoptera: Chrysomeloidea) with new Host Records for Fourteen Cerambycids, Including the Asian Longhorn Beetle (*Anoplophora glabripennis* Motschulsky), in Korea. *Korean Journal of Applied Entomology*, 2014, 53(2): 111-133.
- [57] Quynh Nga C T, Long K D, Thinh T H. New records of the tribe Cerambycini (Coleoptera: Cerambycidae: Cerambycinae) from Vietnam. *TAP CHI SINH HOC*, 2015, 36(4): 428-443.
- [58] Mokuroku Database. <http://konchudb.agr.agr.kyushu-u.ac.jp/mokuroku/>. 2017.
- [59] Nikolay A, Vitaly B. On the northern border of the distribution of *Neocerambyx raddei* (Coleoptera, Cerambycidae) in East Asia. *Far Eastern Entomologist*, 2017, N332: 22-24.
- [60] 孙家礼, 孙光冀, 董小宁, 高志强, 唐艳龙, 姜静, 杨忠岐. 栗山天牛生物学特性及生物防治技术研究. *辽宁林业科技*, 2010, 4: 5-7.
- [61] 王明杰, 邵奎福. 岫岩地区栗山天牛的发生及防控措施. *辽宁农业科学*, 2013(2): 88-89.
- [62] 魏建荣, 杨忠岐, 王平彦, 孙绪良, 孙垒光. 利用花绒寄甲控制栗山天牛林间试验效果. *中国生物防治*, 2009, 25(3): 285-287.
- [63] 国家林业局. 栗山天牛防治技术规程: LY/T 2687-2016. 北京: 中国标准出版社, 2016.
- [64] 赵秀莲, 原中岳, 唐士军, 杨启胜. 辽宁省栗山天牛综合防治对策. *林业科技*, 2005, 30(4): 30-31.
- [65] 姜静, 杨忠岐, 唐艳龙, 唐桦, 孙光冀, 高志强. 专用黑光灯对栗山天牛的诱杀技术研究. *环境昆虫学报*, 2010, 32(3): 369-374.
- [66] 马治新, 王兴伟, 郭建, 李宝祥. 栗山天牛形态特征及其防治策略. *植保技术*, 2014, 7: 88-89.
- [67] Ito H, Kakishima S, Uehara T, Morita S, Koyama T, Sota T, Cooley J R, Yoshimura J. Evolution of periodicity in periodical cicadas. *Scientific Reports*, 2015, 5: 14094.
- [68] Rost M, Várkonyi G, Hanski I. Patterns of 2-year population cycles in spatially extended host-parasitoid systems. *Theoretical Population Biology*, 2001, 59(3): 223-233.
- [69] Behncke H. Periodical cicadas. *Journal of Mathematical Biology*, 2000, 40(5): 413-431.
- [70] Lehmann-Ziebarth N, Heideman P P, Shapiro R A, Stoddart S L, Hsiao C C L, Stephenson G R, Milewski P A, Ives A R. Evolution of periodicity in periodical cicadas. *Ecology*, 2005, 86(12): 3200-3211.
- [71] May R M. Periodical cicadas. *Nature*, 1979, 277(5695): 347-349.
- [72] Itô Y. Role of escape from predators in periodical *Cicada* (Homoptera: Cicadidae) cycles. *Annals of the Entomological Society of America*, 1998, 91(5): 493-496.
- [73] Yoshimura J. The evolutionary origins of periodical cicadas during ice ages. *The American Naturalist*, 1997, 149(1): 112-124.
- [74] Toivonen J, Fromhage L. Modelling the evolution of periodicity in the periodic cicadas. *Evolutionary Ecology Research*, 2018, 19: 107-125.
- [75] Bernardo J. Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(5): 166-173.
- [76] Karban R. Increased reproductive success at high densities and predator satiation for periodical cicadas. *Ecology*, 1982, 63(2): 321-328.
- [77] Karban R. Opposite density effects of nymphal and adult mortality for periodical cicadas. *Ecology*, 1984, 65(5): 1656-1661.
- [78] Godfray H C J, Hassell M P. Natural enemies may be a cause of discrete generations in tropical insects. *Nature*, 1987, 327: 144-147.
- [79] Koenig W D, Liebhold A M. Avian predation pressure as a potential driver of periodical cicada cycle length. *The American Naturalist*, 2013, 181(1): 145-149.
- [80] Zhang Y F, Manzoor A, Wang X Y. Mitochondrial DNA analysis reveals spatial genetic structure and high genetic diversity of *Massicus raddei* (Blessig) (Coleoptera: Cerambycidae) in China. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(20): 11657-11670.
- [81] 张宇凡. 栗山天牛成灾机制初步研究. 北京: 中国林业科学研究院, 2021.
- [82] 高峻崇, 山广茂, 赵海彬, 吴学贵, 高立军, 侯彬, 曹玉坤. 吉林省首次发现捕食栗山天牛的天敌——花绒坚甲. *吉林林业科技*, 2003, 32(1): 45.
- [83] Yang Z Q, Wang X Y, Zhang Y N. Recent advances in biological control of important native and invasive forest pests in China. *Biological Control*, 2014, 68: 117-128.
- [84] Cao L M, Yang Z Q, Tang Y L, Wang X Y. Notes on three braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae, Doryctinae) Parasitizing Oak Long-horned Beetle, *Massicus raddei* (Coleoptera: Cerambycidae), a severe pest of *Quercus* spp. in China, together with the description of a new species. *Zootaxa*, 2015, 4021(3): 467-474.
- [85] Cao L M, Achterberg C V, Tang Y L, Wang X Y, Yang Z Q. Revision of parasitoids of *Massicus raddei* (Blessig Solsky) (Coleoptera, Cerambycidae) in China, with one new species and genus. *Zootaxa*, 2020, 4881(1): zootaxa.4881.1.7.