

螨类休眠体的发育与治理

张曼丽, 范青海*

(福建农林大学生物农药与化学生物学教育部重点实验室, 福州 350002)

摘要: 休眠体是螨类抵御不良环境并借助携播者进行传播的特殊形式, 许多非痒螨股的无气门目螨类都有此现象。休眠体形成和解除由遗传因素决定, 也受到一种或多种环境因素的影响, 如温度、湿度、营养和密度等, 但各种因素对不同的螨类所起的作用不同; 环境与遗传基因的相互作用是决定休眠体形成与解除的关键。一些易形成休眠体的螨类是生产和生活中的重要害虫, 它们表皮构造特殊、个体微小, 给防治和检疫工作造成了很大困难。为此, 本文对休眠体的发生、传播、生长发育和防治等方面的研究概况进行了回顾。

关键词: 螨; 休眠体; 发育; 携播; 环境因素; 遗传因素; 防治

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2007)12-1293-07

The development of mite hypopi (Acari) and their control

ZHANG Man-Li, FAN Qing-Hai* (Key Laboratory of Biopesticide and Chemical Biology, Ministry of Education, College of Plant Protection, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Hypopi are specialized forms of non-Psoroptidia astigmatid mites that may occur between protonymphal and tritonymphal stages. They are produced to resist the worsening habitat or adverse environmental conditions and to disperse by means of other animals. Their formation and molting are determined by genetic factors and influenced by one or more environmental factors such as temperature, relative humidity, nutrition and density, whose effects differ from species to species. The interaction of genetic and environmental factors plays a key role in the process. Many of these mites are closely related to our lives and have brought difficulties to manage and quarantine due to their highly sclerotized cuticle and small size. In view of the importance of the special stage, herein we comprehensively review the research progress in the occurrence, dispersal, formation, molting and control of the hypopi.

Key words: Acari; hypopus; development; phoresy; environmental factors; genetic factors; control

蜱螨亚纲(Acari)无气门目(Astigmata)的一些螨类在发育过程中形成一个异型发育状态, 即介于第1若螨和第3若螨的休眠体(hypopus)或称为第2若螨(deutonymph)。休眠体不取食, 是螨类抵抗不良环境、加强种的延续和传播的一种特殊形式。休眠体在身体结构和功能上发生了一系列变化; 在其形成之前, 第1若螨体躯逐渐萎缩, 变成圆形或卵圆形, 表皮骨化变硬, 体色随时间推移而由浅变深; 颚体退化, 取食器官消失, 在末体区形成一个发达的吸盘板(Hughes, 1976)。这种类型的生活史在动物界十分罕见。

休眠体有活动休眠体(active hypopus)和不活动

休眠体(inert hypopus)两类。大部分休眠体是活动休眠体, 能自由活动, 其吸盘板适合于吸附或抱握在其他动物身体上(Hughes, 1976; 李隆术和李云瑞, 1988); 少数螨类, 如: 食甜螨属 *Glycyphagus* 和短毛螨属 *Chaetodoctylus* 的种类, 能形成不活动休眠体, 身体被包围在第1若螨的皮壳中, 几乎完全不活动。而最极端的形式, 如: 家食甜螨 *Glycyphagus domesticus*, 其休眠体由一个卵圆形的囊状物组成, 除神经系统保持原形外, 肌肉和消化道均退化为无结构的团块(Hughes and Hughes, 1939)。

早在120多年前, Michael就发表了关于休眠体问题的文章, 说明休眠体是一个异型阶段, 认为有些

基金项目: 国家自然科学基金项目(30570220); 福建省自然科学基金项目(B0410014)

作者简介: 张曼丽, 女, 1981年5月生, 河北石家庄人, 硕士研究生, 从事蜱螨行为学研究, E-mail: manlizhang3@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: qhfanacari@gmail.com

收稿日期 Received: 2007-04-26; 接受日期 Accepted: 2007-11-13

螨类有,有些则没有(Michael, 1884)。自从 Michael 提出休眠体的问题以后,许多蜱螨学家对控制休眠体与正常发育状态转换的生理和生态因素进行了研究。关于休眠体生物学和生态学的研究很多,但是对其形成和解除机制观点不一。此外,在生产生活方面,与人类关系密切的大部分无气门目螨类普遍存在休眠体现象,由于其抗逆能力和传播能力很强,给防治带来了很大困难(Okabe, 1999)。鉴于休眠体在生物学上的特殊性和经济上的重要性,本文对其发生类群、生物学意义、影响形成与解除的因素以及防治方法等研究概况进行了回顾。

1 休眠体的发生类群及生物学意义

1.1 产生休眠体的类群及休眠体在分类上的应用

无气门目螨类休眠体只发生于痒螨股以外的类群,常见的有粉螨科(Acaridae)、食藻螨科(Algophagidae)、果螨科(Carpoglyphidae)、毛爪螨科(Chaetodactylidae)、嗜草螨科(Chortoglyphidae)、爱培螨科(Ebertiidae)、棘鼠螨科(Echimyopodidae)、小高螨科(Gaudiellidae)、食甜螨科(Glycyphagidae)、半疥螨科(Hemisarcoptidae)、薄口螨科(Histiotostomatidae)、颈下螨科(Hypoderatidae)、钳爪螨科(Labidophoridae)和温特螨科(Winterschmidtidae)。其中,粉螨科和食甜螨科螨类多发生在储藏物和屋尘中,大部分种类都会产生休眠体,是生产和生活中危害较重的类群。食甜螨科休眠体忍受低温的能力很强,有些种类可以在 -5℃条件下存活 1 年以上。颈下螨科螨类的休眠体大多藏在动物寄主的组织内,有的种类靠吸取动物的体液生存(李隆术和李云瑞, 1988)。

在一些类群中,只有休眠体而没有发现成螨,不少种类是以休眠体为模式标本而建立的,因此休眠体在分类学上就显得特别重要,如:粉螨科、薄口螨科、半疥螨科等,常以休眠体作为分属和分种的依据。

1.2 休眠体的生物学意义

为保持种群的繁衍扩散,螨类通过产生休眠体来利用外界力量,如:风、水、其他动物以及人类的活动等进行传播。休眠体可借助其他小型节肢动物、哺乳动物或鸟类等进行传播。吸腐薄口螨 *Histiostoma spomyzarum* 休眠体利用甲虫、蝇类和多足纲动物携播;菌食嗜菌螨 *Mycetoglyphus fungivorus* 和食根生卡螨 *Sancassania rhizoglyphoides* 的休眠体利用蚂蚁作为传播工具,同时食根生卡螨休眠体可

在 2 种鼯(*Sorex araneus* 和 *Crocidura leucondon*)和普通田鼠 *Microtus arvalis* 身上发现(Türk and Türk, 1957)。奥氏生卡螨 *Sancassania oudemansi* 休眠体发生于蚁巢中,也可在潮湿的、储藏很久的坚果上发现(Hughes, 1976)。活动休眠体可靠自身力量附着在其他动物身上进行传播,而且方式多样。有些休眠体在形成后会立刻转移到携播者身上,如:扎氏脂螨 *Lardoglyphus zacheri* 饥饿后形成大量休眠体,能迅速附着在白腹皮蠹 *Dermestes maculatus* 幼虫身上(Hughes, 1956),并经常附着在关节膜的光滑面上。河野脂螨 *Lardoglyphus konoi* 休眠体常常附着在肉食皮蠹 *Dermestes carnivorous* 和白腹皮蠹身体上(Hughes, 1956; Rack, 1968)。家食甜螨和害嗜鳞螨 *Lepidoglyphus destructor* 能产生不活动休眠体,主要存在房屋地板碎屑、仓库储藏物、饲料稻草中(Sinha, 1968),在恶劣的环境条件下,活动状态的个体大量死亡,不活动休眠体开始产生,除一些个体随人为清扫、运输等外界力量扩散到其他地方外,大部分在原地消极等待良好环境的到来,以便继续发育。

休眠体在携播者上的附着机制已基本明确。它们利用可前伸的多孔吸盘抱握寄主,增加附着力。实验室薄口螨 *Histiostoma laboratorium* 利用中央吸盘之前的两个小吸盘先接触寄主,然后其他吸盘再吸上去(Perron, 1954)。有些螨类具有特殊构造,如:钳爪螨亚科(Labidophorinae)休眠体形成由抱握器和盖在抱握器上的一对坚硬的活动褶所组成的器官,以便牢牢握住携播者的皮毛。有些种类的休眠体不仅仅是附着在携播者体外,还能转移到携播者皮下和皮内寄生(Balashov, 2000)。颈下螨科的螨类多寄生于鸟体上,如:大脚颈下螨 *Hypodectes propus* 休眠体发现于鸽子的皮肤下,能从鸽子组织液中获取营养(Fain, 1967)。对于这种寄生现象, Houck 和 Cohen (1995)以克氏半疥螨 *Hemisarcoptes cooremani* 为材料,利用放射性同位素氘做标记,通过种间液体移动试验,证明该螨的休眠体能直接从寄主瓢甲 *Chilocorus cacti* 血淋巴里获取发育所需要的物质(至少是水);采用扫描电镜技术,观察并展示了休眠体寄生现象。根据这一发现,他们提出无气门目是由自由生活形式向寄生形式进化的,而休眠体的形成推动了这种演化。

与携播者具有相同的生活环境和同步的生活史的螨类更容易传播。罗宾根螨 *Rhizoglyphus robini* 与粪蝇 *Scatopsis* sp.、麦蝇 *Phorbia* sp.、种蝇 *Chortophila* sp.、食蚜蝇 *Eumerus* sp. 等双翅目昆虫以及其他小型

昆虫有相同的栖息环境,其休眠体很容易随这些蝇类传播(Zakhvatkin, 1941)。在食品仓库里,伯氏生卡螨 *Sancassania berlesei* 常发生在潮湿发霉的小麦上,其休眠体常随储藏物害虫特别是黄粉虫 *Tenebrio molito* 传播(Michael, 1901; 1903)。专性携播的螨类通常与携播者的生活史同步,携播于 *Lionotus delphinalis* 蜂上的寄恩斯螨 *Ensliniella parasitica* 的休眠体正好形成在此蜂成虫羽化高峰期,以便附着在成虫体上进行传播(胡敦孝和沈佐锐, 2001)。一些螨类的寄主和携播者不同,如:赫利螨 *Hericia herticia* 和空那德螨 *Naiadacarus arboricola* 分别生活于树木流出的汁液上和树洞中,它们形成休眠体的时间与蝇类飞到汁液上产卵的时间吻合,休眠体就利用这些蝇类进行传播(Robinson, 1953; Fashing, 1976)。

2 影响休眠体发育的主要因素

2.1 休眠体的形成

对于休眠体的形成的原因,人们做过很多研究,不同的螨类有所差异,主要影响因素有:(1)外部因素即气候、营养和种群密度;(2)内部因素即内部代谢和遗传;(3)以上两种因素相互作用共同影响。

2.1.1 影响休眠体形成的外部因素

2.1.1.1 温、湿度的影响:螨类生长发育需要适宜的温、湿度条件,温度过高或过低、湿度过低等,都会促使休眠体的形成(陆云华, 2002a, 2002b)。Hodson (1928)通过1个月的观察,发现在相同的饲养条件下,刺足根螨 *Rhizoglyphus echinopus* 在逐步干燥的环境中会大量死亡,形成的休眠体数量很少,而在保持潮湿不变的条件下,整个种群生长良好并形成了大量的休眠体,认为湿度是影响休眠体形成的重要因素。在种群繁盛时,适当的干燥有时会加速休眠体的形成;Bake(1964)发现,在污水细菌滤床上经常会有大量的速生薄口螨 *Histiostoma feroniarum* 的休眠体,认为由于滤床的菌丝能使空气干燥,而造成休眠体在这些地方特别多。Matsumoto(1993)试验研究证明,河野脂螨在30℃、96% RH的条件下,休眠体很容易形成。Ehmsberger等(2000)在研究小气候对动物区系的影响时发现,在不良的温湿条件下,伯氏生卡螨会产生大量的休眠体。螨类在特定条件下形成休眠体,不同种类对环境的适应性不同。Schulze (1924)发现小粗脚粉螨 *Acarus farris* 休眠体对干燥环境的抵抗力要比静粉螨 *Acarus immobilis* 小的多,

这点也为 Griffiths(1964)所证实。在70% RH或更低的相对湿度条件下,小粗脚粉螨休眠体很快死亡,而静粉螨则生存正常(Baker, 1964; Schulz, 1924)。

2.1.1.2 营养的影响:通常营养和其他因素一起影响着休眠的形成。幼螨的静息期和第1若螨前期是其敏感时期(Knülle, 1987),此时温湿度是否适宜、食物是否充足,决定了第1若螨的发育方向(Hughes, 1964)。食物质量降低、营养匮乏或营养不良,会导致休眠体形成,有时营养所起的作用是决定性的(Corente and Knülle, 2003)。食物的腐败能导致罗宾根螨低龄若螨形成休眠体,而且在年初比在以后更容易形成(Michael, 1903)。基本营养的缺乏和失调,可以助长静粉螨休眠体的形成(Griffiths, 1966)。在缺少食物时,粗脚粉螨和扎氏脂螨都能产生大量的休眠体(Hughes, 1956; Solomon, 1946)。实验室薄口螨和刺足根螨对食物的种类和质量比数量更为敏感(Perron R, 1954; Woording, 1963)。食物的成分、种类、比例会促进或延缓休眠体的形成。当食物被耗尽时,休眠体会加速形成(Griffiths, 1966; Polezhaev, 1938)。研究发现,维生素B和麦角甾醇能促使休眠体的形成,而这些是合成激素所必需的物质(Hughes, 1964; Griffiths, 1966)。但是,经过进一步研究发现,维生素B的数量不是决定休眠体形成的关键营养因素,而基础营养的比例和有效形式才是引起休眠体形成的重要因素(Corente and Knülle, 2003; Griffiths, 1969)。Matsumoto(1978)在25℃、85% RH条件下对河野脂螨饲以不同种类的食物,在酵母中分别加入豆粉、奶酪、明胶、蛋清等物质,均导致螨的种群密度降低,而形成的休眠体数比单独用酵母的明显增多。Matsumoto(1993)用豆粉作为食料饲养河野脂螨,发现种群密度非常低,而休眠体的数量却相当高;经过分析认为该螨生长发育需要动物饲料,植物饲料不适合于河野脂螨生长,会促使休眠体增加;并提出休眠体形成的比例与食物中干酵母含量相关的观点。

2.1.1.3 种群密度的影响:种群密度会对食料数量和质量造成影响,有时很难区分密度与饲料对休眠体形成的影响作用。但是也有一些螨类需要达到一定的密度才能形成休眠体。Woording(1969)用直径25 mm、高25 mm的培养管隔离饲养罗宾根螨,当该螨卵、幼螨或第1若螨少于20头时,不会形成休眠体;而在大量培养时,1%~2%的个体能形成休眠体。对于整个种群来说,过高的种群密度会造成不利的环境条件,引起种群迁移或形成休眠体;通过

这种形式可以延缓种群增长,减少种内竞争,自我调节密度以防种群崩溃(Chmielewski, 1973)。

2.1.2 影响休眠体形成的内部因素

内部器官分化和神经系统的生理作用以及遗传因素对休眠体的形成有很大影响,但是有关研究相对较少。研究发现,有的螨类形成休眠体并不完全依赖于环境条件,如:家食甜螨约有 50% 的第 1 若螨都要经过休眠体状态(Hora, 1934)。一些学者认为,这可能是由于内部器官的分化造成的(Hughes and Hughes, 1939)。

分泌系统对休眠体的形成起一定的调节作用。能正常蜕皮而直接发育为第 3 若螨的第 1 若螨,其背部神经细胞中的颗粒会消失,同时在唾液腺细胞中这些颗粒也会变得极少;而在易形成休眠体的品系中,第 1 若螨神经细胞中虽然也缺少这些颗粒,但在唾液腺细胞里有这些颗粒(Hughes, 1964)。Hughes(1964)提出在形成第 1 若螨最初的 20~30 h 中,这些神经细胞颗粒的多少与休眠体的形成有关,此时期第 1 若螨的命运就已经定了,遇到饥饿就会形成休眠体。第 1 若螨真皮细胞核决定表皮的形成,蜕皮时不合适的细胞质和细胞核随蜕皮脱落,新细胞核形成新的细胞质,产生出休眠体的表皮(Hughes, 1964)。

一些螨类形成休眠体主要是由遗传因素决定的。在食物缺少时,易形成休眠体的粗脚粉螨品系能产生大量的休眠体,而不易形成休眠体的品系则不会形成休眠体(Solomon, 1946)。

2.1.3 内部与外部因素相互作用

近年来,一些学者提出休眠体的形成是内部因素与环境因素相互作用的结果。Chmielewski(1977)通过对粉螨总科的 12 个种的研究,发现一些种不形成休眠体,如:腐食酪螨 *Tyrophagus putrescentiae*、食虫狭螨 *Thyreophagus entomophagus* 和棉兰皱皮螨 *Suidasia medane*、河野脂螨、害嗜鳞螨 *Lepidoglyphus destructor* 和家食甜螨;其他种,如:甜果螨 *Carpoglyphus lactis* 和羽栉毛螨 *Ctenoglyphus plumiger* 很少出现休眠体,粗脚粉螨偶尔出现休眠体。从而提出休眠体的形成是以遗传基因为基础,并与生态因子密切相关。

基因的异质性和生态的可塑性使螨类适应环境,同时环境影响基因的表达。基因与生态因子的相互作用导致了螨的 3 种状态(直接发育螨、活动休眠体和不活动休眠体)比例的变化(Knülle, 2003)。同一种螨类,由于实验室建立品系的年份不同,在基

因上会产生差异,产生休眠体情况也会发生变化(Knülle, 1991a);并且经历过休眠体时期的个体所产生的后代比直接发育成第 3 若螨的个体所产生的后代更容易形成休眠体(Chmielewski, 1977)。研究发现,可变的生态因子,如:食物质量、外界温湿度的改变都会影响螨的表型;不同栖息地的种群,由于基因的差别也会影响休眠体的形成速度(Balashov, 2000)。

Knülle 及其合作者对害嗜鳞螨休眠体进行了多年系统性研究,也提出基因和环境互作的观点。食物因子能影响休眠体的形成,基因型不同的个体对食物的质量反应大不相同(Knülle, 1987)。螨类会通过遗传多态现象来适应突变或致命的环境条件,当栖息地营养恶化时,如:过分的拥挤会使螨逃离,恶化的生活环境为能形成休眠体的基因表达做好了准备(Corente and Knülle, 2003)。从自然选择和进化的角度来看,基因和环境的变化使生活周期发生了改变,从而逐渐演化出了休眠体这种特殊形式(Knülle, 1991a, b)。

2.2 休眠体的解除

休眠体的解除与环境 and 遗传因素有关。当环境条件适宜时,休眠体会蜕去硬壳,发育成第 3 若螨,进而发育为成螨。蜕皮需要合适的水分和温、湿度条件,不同的螨类所需要的条件有所差异。速生薄口螨休眠体与含有水分的菌丝接触,2~3 天后就能蜕皮(Baker, 1964b);博氏生卡螨 *Sancassania boharti* 休眠体在温度 15℃ 以上、相对湿度高于 97% 的条件下会蜕皮(Cucher and Woording, 1969)。温、湿度组合实验证明,24℃ 条件下,罗宾根螨蜕皮需要较高的湿度,低于 93% RH 不会蜕皮,如果条件合适,休眠体可以达到 100% 的解除(Capua and Gerson, 1983)。有些能寄生哺乳动物皮肤的休眠体,放在 100% RH 的小玻璃容器中,可以诱导和促进其蜕皮(Fain, 1978)。某些螨蜕皮时需要特殊的饲料和营养。实验室薄口螨蜕皮必需有酵母;硫胺特别是核黄素,也起着重要的作用(Perron, 1954)。

休眠体蜕皮一般受携播者和生活小生境的影响。附着在白腹皮蠹身上的河野脂螨休眠体比生活于成螨群中的休眠体变成第 3 若螨的比率要高,能达到 95%。休眠体附着于其他生物体上有助于其生存、传播和发育成第 3 若螨(Okamoto *et al.*, 1991a, 1991b)。有时小生境对休眠体蜕皮影响不大,在 3 种不同的土壤真菌上培养罗宾根螨,休眠体蜕皮的百分比没有明显差异(Rhoades *et al.*, 1989)。

Knülle(1991b)认为休眠体的持续时间受基因控制 ,同时受很多环境因素的影响。适宜的温度、高的湿度可以促使休眠体阶段的结束。如果环境条件不利于休眠体蜕皮 ,那么它们将进入静息状态。

2.3 休眠体发育的遗传基础

休眠体的形成和解除都受到遗传因素即基因的影响。休眠体的基因连锁图谱还未构建全面 ,但 Knülle 证明同一种螨的敏感品系和非敏感品系杂交 ,子代产生休眠体的比例介于亲代之间 ,说明休眠是由基因控制的。品系选择实验证明 ,休眠体的产生和解除受不同的等位基因的控制。等位基因位点上微小变化的累积 ,能加速休眠体的生理发育 ,产生基因梯度。这种附加作用不仅控制生理发育的倾向 ,即进入或者结束休眠体阶段 ,同时影响各种机能发育所需要的时间 ,也就是休眠体发生速度和持续时间(Knülle , 1991b)。

个体间基因的差异会造成表现型的不同 ,不同种类形成休眠体难易程度和速度也有所不同 (Chmielewski , 1977)粗脚粉螨容易形成休眠体是由于存在不同的基因压力(Griffiths , 1962) ,害嗜鳞螨经过一定时期的环境选择 ,产生休眠体的百分比从 20% ~ 30% 逐渐增加到 80% ~ 90% ,表明休眠体可能由基因多型性控制的。

3 防治难点与治理方法

由于螨类个体微小 ,其危害也经常被忽视(翦福记等 , 1994)。储藏物和屋尘中常见无气门目的 34 个属中 ,大多数螨类在生活史中会出现休眠体 (OConnor , 1979)。休眠体能携带微生物病菌 ,污染储藏物 ;而且有很强的抗逆能力 ,在谷仓中 ,害嗜鳞螨休眠体可忍耐 - 18℃ 的低温(Usatinskaya , 1954) ,这种强生存力和高耐受力对种群延续有利 ,但给防治工作造成了很大困难。由于熏蒸剂难以穿透休眠体坚硬的外壳 ,仓库中常用的磷化氢、氯化钴和溴甲烷等熏蒸剂难以将其杀死 ,休眠体已成为仓库害虫防治上的一个难点(罗建波等 , 1996 ; 翦福记 , 1996)。Barker(1982)用二硫化碳对害食鳞螨休眠体进行熏蒸试验 ,发现只有当药剂浓度超过 50 mL/L 处理 1 天时 ,休眠体才可以被控制住。普遍危害块根块茎类作物的根螨 ,以休眠体的形式越冬 ,在生产上很难将其根除。食用菌大害螨粗脚粉螨也是以休眠体在储藏配料堆垛底层过冬(孙庆田等 , 2002) ,危害后的菌床 轻则退菌、推迟出菇 ,重则大幅度减

产 ,甚至绝收。在检疫方面 ,用漂浮法分离螨类 ,休眠体很难浮出水面 ,很容易造成漏检(黄世水和梁凤娇 , 2003)。

防治休眠体需要采取综合措施。通过隔离减少其传播媒介 ,切断传播途径。对仓储害螨可根据休眠体的生物学特性 ,采用熏蒸和干燥相结合的方法进行控制。多次用药需要找到 2 次低剂量用药的间隔 ,在第 1 次用药存活下来的休眠体已经全部孵化为第 3 若螨但尚未发育为成螨之前进行用药。寻找开发对休眠体高效的熏蒸或高渗透性药剂 ,提高防治效果。此外 ,研究其他防治措施 ,如 : Zedar(1988)报道尖狭下盾螨 *Hypoaspis aculeifer* 可以捕食刺足根螨的任何螨态 ,因此可考虑采用生物防治的手段 ,利用天敌控制害螨。在检疫方面 ,要提高休眠体的检验技术 ,防止害螨以休眠体形式传入。

4 小结

国外对休眠体的研究很多 ,所涉及到的种类也很丰富。主要有温度、湿度、食物和种群密度、以及内部器官、神经系统和遗传等与休眠体形成与解除的关系研究 ,并且提出遗传基因与环境互作的观点。国内对休眠体形成机理等方面的研究报道较少 ,为我国螨类学研究提出了新的研究课题。

不同螨类休眠体的形成机制不同 ,除了 Knülle 对害嗜鳞螨进行了多年的系统研究外 ,对其他螨类研究还不够深入。关于休眠体产生和解除的具体原因还有争议 ,有关生产应用的许多问题也未解决 ,如 :除了温度、湿度、食物、种群密度和遗传因素外是否还有其他因素影响休眠体的形成 ,一些不产生休眠体的类群是否可以通过诱导形成休眠体 ,如何加速休眠体的解除来减少害螨的传播。随着研究方法的改进和先进仪器设备的引入 ,关于螨类休眠体形成机理的理论将会进一步完善 ,其有效防治方法的研究也将进一步深入。

参 考 文 献 (References)

- Baker RA , 1964. The further development of the hypopus of *Histioglyphus feroniarum* (Dufour , 1839) (Acari). *Ann. Mag. Nat. Hist.* , 7 (13) : 693 - 695 .
- Balashov YS , 2000. Evolution of the nidicole parasitism in the Insecta and Acarina. *Entomol. Obozr.* , 79 (4) : 925 - 940 .
- Barker PS , 1982. Control of a mite , *Lepidoglyphus destructor* , including hypopi , in wheat with carbon disulfide. *J. Econ. Entomol.* , 75 : 426 - 439 .

- Capua S , Gerson U , 1983. The effects of humidity and temperature on hypopodial molting of *Rhizoglyphus robini*. *Entomol. Exp. Appl.* , 34 : 96 – 98.
- Chmielewski W , 1973. A study on the influence of some ecological factors on the hypopus formation of stored product mites. In : Daniel M , Rosicky B eds. Proceedings of the 3rd International Congress of Acarology , Prague. 357 – 363.
- Chmielewski W , 1977. Formation and importance of the hypopus stage in the life of mites belonging to the superfamily Acaroidea. *Prace Nauk. Inst. Ochr. Rosl.* , 19(1) : 5 – 94.
- Corente CH , Kntille W , 2003. Trophic determinants of hypopus induction in the stored-product mite *Lepidoglyphus destructor* (Acari : Astigmata). *Exp. Appl. Acarol.* , 29(1 – 2) : 89 – 107.
- Cucher JJ , Wording JP , 1969. Environmental regulation of hypopial apolysis of the mite *Sancassania boharti*. *J. Insect Physiol.* , 15 : 2 045 – 2 057.
- Fain A , 1967. Les hypopes parasites des tissus cellulaires des oiseaux (Hypodectidae : Sarcoptiformes). *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.* , 43 : 1 – 139.
- Fain A , 1978. A simple method for inducing the eclosion of piliculous and endofollicular hypopi and demonstrating the presence of endocutaneous parasitic mites. *Acarologia* , 19(2) : 208 – 301.
- Griffiths DA , 1962. Flour mite , *Acarus siro* L. , 1758 , as a species complex. *Nature* , 196(4 857) : 908.
- Griffiths DA , 1964. Experimental studies on the systematics of the genus *Acarus* Linnaeus , 1758 (Sarcoptiformes , Acarina). *Acarologia* , 6 (Suppl.) : 101 – 116.
- Griffiths DA , 1966. Nutrition as a factor influencing hypopus formation in *Acarus siro* species complex (Acarina : Acaridae). *J. Stored Prod. Res.* , 1 : 325 – 340.
- Griffiths DA , 1969. The influence of dietary factors on hypopus formation in *Acarus immobilis* Griffiths (Acari , Acaridae). In : Evans GO ed. Proceedings of the 2nd International Congress of Acarology , 1967. Budapest : Akadémiai Kiadó. 419 – 432.
- Hodson WEH , 1928. The bionomics of the bulb mite , *Rhizoglyphus echinopus*. *Bull. Entomol. Res.* , 19 : 187 – 200.
- Hora AM , 1934. On the biology of the mite , *Glycyphagus domesticus* de Geer (Tyroglyphidae , Acarina). *Ann. App. Biol.* , 21(3) : 483 – 494.
- Houck MA , Cohen AC , 1995. The potential role of phoresy in the evolution of parasitism : radiolabelling(tritium) evidence from an astigmatid mite. *Exp. Appl. Acarol.* , 19(12) : 677 – 694.
- Houck MA , OConnor BM , 1991. Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. *Ann. Rev. Entomol.* , 36 : 611 – 636.
- Hu DX , Shen ZR , 2002. Phoretic mites and insects. *Entomol. Knowl.* , 38 (2) : 91 – 94. [胡敦孝 , 沈佐锐 , 2001. 携播螨与昆虫. 昆虫知识 , 38(2) : 91 – 94]
- Huang S , Liang F , 2003. A new study on inspection method of quick separating autoecious acarid from glucide. *Plant Quarantine* , 17(1) : 15 – 16. [黄世水 , 梁凤娇 , 2003. 糖类寄生螨快速分离检验方法. 植物检疫 , 17(1) : 15 – 16]
- Hughes AM , 1956. The mite genus *Lardoglyphus* Oudemans , 1927 (= *Hoshikadania* Sasa and Asanuma , 1951). *Zool. Meded.* , 34(20) : 271 – 285.
- Hughes AM , 1976. The Mites of Stored Food and Houses. 2nd ed. Min. Agric. Fisheries , Food , Tech. Bull. 9. London : H. M. S. O. 400 pp.
- Hughes AM , Hughes TE , 1939. The internal anatomy and postembryonic development of *Glycyphagus domesticus* De Geer. *Proc. Zool. Soc. Lond.* , 108 : 715 – 733.
- Hughes TE , 1964. Neurosecretion , ecdysis and hypopus formation in the Acaridei. In : Collins F ed. Proceedings of the 1st International Congress of Acarology 1963 – Acarokogia 6 (fasc. horsér.). 338 – 342.
- Jian FJ , 1996. A review of resent studies of effects of fumigants on stored product mites. *Grain Storage* , 25(3) : 3 – 9. [翦福记 , 1996. 储藏物螨类熏蒸防治方法研究状况及进展. 粮食储藏 , 25(3) : 3 – 9]
- Jian FJ , Chen QZ , Lu AB , 1994. The toxicity of phosphine , carbon dioxide and oxygen aione and as mixtures to the adults of copra mite. *Journal of Zhengzhou Grain College* , 15(1) : 30 – 37. [翦福记 , 陆启宗 , 陆安邦 , 1994. 磷化氢、二氧化碳及低氧二氧化碳混合熏蒸对腐食酪螨成螨毒杀作用的研究. 郑州粮食学院学报 , 15(1) : 30 – 37]
- Kntille W , 1987. Genetic variability and ecological adaptability of hypopus formation in a stored product mite. *Exp. Appl. Acarol.* , 3(1) : 21 – 32.
- Kntille W , 1991a. Life-cycle strategies in unpredictable varying environments : genetic adaptations in a colonizing mite. In : Schuster R , Murphy PW eds. The Acari : Reproduction , Development and Life-history Strategies. London : Champin and Hall. 51 – 55.
- Kntille W , 1991b. Genetic and environmental determinants of hypopus duration in the stored-product mite *Lepidoglyphus destructor*. *Exp. Appl. Acarol.* , 10 : 231 – 258.
- Kntille W , 2003. Interaction between genetic and inductive factors controlling the expression of dispersal and dormancy morphs in dimorphic Astigmatic mites. *Evolution* , 57(4) : 828 – 838.
- Li LS , Li YR , 1988. Acarology. Chongqing : Chongqing Press. 194 – 195. [李隆术 , 李云瑞 , 1988. 蜱螨学. 重庆 : 重庆出版社. 194 – 195]
- Lu YH , 2002a. The biological characteristics and control countermeasures of *Tyrophagus putrescentiae* on the edible fungi. *Journal of Anhui Agricultural Sciences* , 30(1) : 100. [陆云华 , 2002a. 食用菌大害螨——腐食酪螨的生物学特性及防治对策. 安徽农业科学 , 30 (1) : 100]
- Lu YH , 2002b. The research on *Histrostoma feroniarumin* mushroom : the new record in Jiangxi. *Journal of Yichun University(Nat. Sci. Ed.)* , 24(4) : 57 – 59. [陆云华 , 2002b. 江西新纪录——速生薄口螨的研究. 宜春学院学报(自然科学) , 24(4) : 57 – 59]
- Luo JB , Yu CS , Zeng BF , 1996. The control of mite living in feed. *China Feed* , (14) : 36 – 37. [罗建波 , 余传胜 , 曾邦藩 , 1996. 饲料中螨类的防治. 中国饲料 , (14) : 36 – 37]
- Matsumoto KO , Kamoto M , Wada Y , Yamaura H , 1993. Studies on the environmental factors for the breeding of grain mites. XIV. *Jap. J. Sanit. Zool.* , 44(1) : 23 – 28.
- Matsumoto L , 1978. Studies on the environmental factors for the breeding of

grain mites. Ⅱ. *Jap. J. Sanit. Zool.*, 29(4):287–294.

Michael AD, 1884. The hypopus question, or the life history of certain Acarina. *J. Linn. Soc. London (Zool.)*, 17:371–394.

Michael AD, 1901. British Tyroglyphidae I. London: Ray Society.

Michael AD, 1903. British Tyroglyphidae II. London: Ray Society.

Fashing NJ, 1976. The evolutionary modification of dispersal in *Naiadacarus arboricola* Fashing, a mite restricted to water-filled treeholes (Acarina: Acaridae). *Amer. Midland Nat.*, 95(2):337–346.

OConnor BM, 1979. Evolutionary origins of astigmatid mites inhabiting stored products. In: Rodriguez JG ed. Recent Advances in Acarology, Vol. 1. New York: Academic Press. 273–278.

Okabe K, 1999. Morphology and ecology in deutonymphs of non-psoroptid Astigmata. *J. Acarol. Soc. Jpn.*, 8(2):89–101.

Okamoto M, Matsumoto K, Dusbabek F, Bukva V, 1991a. Observations on the behavior of the hypopus of *Lardoglyphus konoi*. In: Dusbábek F, Bukva V eds. Modern Acarology. Vol. 2. Proceedings of the VIII International Congress of Acarology, held in Ceske Budejovice, Czechoslovakia, 6–11 August 1990. Praha: Academia. 555–559.

Okamoto M, Matsumoto K, Shirasaka R, 1991b. Studies on the attaching behavior of the *Lardoglyphus konoi* (Acari, Lardoglyphidae) hypopus and its molting into the tritonymph. *Jap. J. Sanit. Zool.*, 42(3):219–228.

Perron R, 1954. Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Physiologie der Milbe *Histiostoma laboratorium*. *Acta Zool. (Stockh.)*, 35:71–176.

Polezhaev WG, 1938. Influence de la faim sur la formation des hypopes enkystes chez *Glycyphagus destructor* (Schrk.). *Zool. J. Moscow*, 17:617–621.

Rack G, 1968. Milben als Hausungeziefer u. Vorratsschädlinge in Nordwestdeutschland (Unbekannter Einband). *Ent. Mitt. Zool. St. Inst. Zool. Mus.*, Hamburg, 3(62):1–19.

Rhoades MH, Poe SL, Stipes RJ, 1989. Transformation of Hypopodes of *Rhizoglyphus robini* (Acari: Astigmata: Acaridae) on cultures of three soil fungi. *Exp. Appl. Acarol.*, 6(1):91–94.

Robinson I, 1953. The hypopus of *Hericia hericia* (Kramer) (Acarina, Tyroglyphidae). *Proc. Zool. Soc. London*, 123:267–272.

Schulz H, 1924. Zur kenntnis der dauerformen (Hypopi) der Mehlmilbe *Tyroglyphus farinae* (L.). *Zentralbl. Bakteriol. Paras. Infektionskr.*, 60:536–549.

Sinha RN, 1968. Adaptive significance of mycophagy in stored-product Arthropoda. *Evolution*, 22(4):785–798.

Solomon ME, 1946. Tyroglyphid mites in stored products: Ecological studies. *Ann. Appl. Biol.*, 33(1):82–97.

Sun QT, Chen RZ, Meng ZJ, 2002. Biological characteristics of *Acarus siro* Linnaeus and its comprehensive prevention and control. *Journal of Jilin Agricultural University*, 24(3):30–32. [孙庆田, 陈日璽, 孟昭军, 2002. 粗足粉螨的生物学特性及综合防治的研究. 吉林农业大学学报, 24(3):30–32]

Türk E, Türk F, 1957. Systematik und Ökologie der Tyroglyphiden Mitteleuropas. Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina, 1. Leipzig. 3–226.

Usatinskaya RS, 1954. The biological bases for the use of low temperature in the struggle against pests of stored grain (insects and mites). *Acad. Sci. USSR*. 88.

Woording JP, 1963. The nutrition and biology of saprophytic Sarcoptiformes. In: Naegele J ed. Advances in Acarology, I. New York: Cornell University Press. 89–111.

Woording JP, 1969. Observations on the biology of six species of acarid mites. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 62:102–108.

Zakhvatkin AA, 1941. Fauna of U.S.S.R. Arachnoidea. Vol. VI. No. 1. Tyroglyphoidea (Acari). Translated and edited by Ratcliffe A, Hughes AM. The American Institute of Biological Sciences, Washington, D.C.

Zedan MAA, 1988. Studies on predator-prey interactions between *Hypoaspis aculeifer* Canestrini (Acarina: Laelapidae) and *Rhizoglyphus echinopus* (Fum. & Rob.) (Acarina: Acaridae) under laboratory conditions. *J. Afr. Zool.*, 102:381–387.

(责任编辑:袁德成)