

双翅目昆虫的婚飞

王孟卿^{1*} 陈红印¹ 杨定²

(1. 中国农业科学院植物保护研究所 农业部生物防治重点开放实验室 北京 100081;

2. 中国农业大学昆虫学系 北京 100193)

Swarming of Diptera insects. WANG Meng-Qing^{1*}, CHEN Hong-Yin¹, YANG Ding² (1. *Key Laboratory for Biological Control of Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China*; 2. *Department of Entomology, Chinese Agricultural University, Beijing 100193, China*)

Abstract Swarming is basical behavior in insects, tends to promote outcrossing, and has great value on its mating and reproduction. The swarming groups, swarming markers, and influence of environmental factors on swarming in Diptera are summarized. And swarming behavior for Empididae is specially discussed.

Key words swarming, Diptera, mate, marker

摘要 婚飞是昆虫的一个基本行为,促成远缘繁殖,对双翅目昆虫的繁殖和交配均有非常重要的意义。文中对双翅目昆虫中具有婚飞行为的类群、婚飞标志物、环境因子对婚飞的影响进行了概括总结,并特别讨论了舞虻科昆虫的婚飞行为。

关键词 婚飞,双翅目,交配,标志物

婚飞是与交配相关的群集飞行行为,是昆虫的一个基本行为,广泛存在于原始类群和高等类群中^[1],如黄昏时大量摇蚊的婚飞,密度之大以至于被误认为是烧着的楼房冒出的烟雾。关于蚊虫婚飞的记载较多,从简单的描述到详尽功能和行为研究的报道都有^[1-12]。其实婚飞在双翅目的多个类群中普遍存在,交配在婚飞中进行也是其繁殖策略之一。即使在这个双翅目的范围内,婚飞行为在不同的类群中也有很大变化^[13],甚至一些昆虫学家将婚飞特征用于某些种间的识别及害虫防治^[3-4,14-18]。但目前有关婚飞的报道比较零散,国内还没有这方面的报道,在此作者仅就双翅目昆虫的婚飞加以介绍。

1 婚飞类群

双翅目中的多个类群有关于婚飞方面的文献记载^[1-12,19-33],其中研究最广泛的为长角亚目的5个科:摇蚊科、蠓科、蚊科、蚋科和瘿蚊科,笔者在研究过程中也曾发现大蚊科昆虫的

婚飞;短角亚目中,要数舞虻科、虻科、蜂虻科和食虫虻科的婚飞最受昆虫学家的关注;环裂亚目中的类群,有婚飞现象记载的相对较少:文献中见到的有蝇科、食蚜蝇科、实蝇科、厕蝇科和舌蝇科等。值得注意的是,舞虻科昆虫具有婚飞习性,但并非舞虻科所有的种类都有婚飞习性,已知有5个亚科,即小室舞虻亚科、阿舞虻亚科、捷舞虻亚科、毛脉舞虻亚科和舞虻亚科有婚飞习性,而其它亚科尚未观察到这种现象^[34]。Yang和Saigusa(2001)曾经在云南省绿春县发现一种长足虻的婚飞,并将之命名为婚飞异长足虻 *Diaphorus salticus*^[35]。

2 婚飞的地点和时间选择

大多数的昆虫学家认为婚飞是一定数量个体在飞行中交配的场所^[24,36-40]。不同类群识别不同的标志物,在不同的地点,不同的时间,

* 通讯作者, E-mail: mengqingsw99@yahoo.com.cn

收稿日期:2010-04-22,修回日期:2010-06-17

以及不同的飞行模式形成不同的婚飞群 (swarming population) 极少出现两种或两种以上的昆虫选择同一的时段在同一个标志物上形成婚飞群。适合的光照、稳定(风力小)、潮湿的环境比较适合婚飞。就群体大小、形状和持久性而言,可以将婚飞群分为持久型 (persistent) 和短暂型 (transient) 两种。风是破坏婚飞使之中断的最重要的环境因素。

2.1 婚飞地点

从本质上讲,婚飞就是一定数量的个体与一个明显的地表因素相关的飞行。该地表因素一般与周围环境形成鲜明的对照,通常被称之为婚飞标志物 (swarming marker) [1, 36, 37]。婚飞标志物与形成鲜明对照的环境一起综合起作用,离开周围环境不能单独起作用。所以通常所指的标志物实际上是特定环境下的某一地点,长角亚目昆虫的婚飞多发生在羽化或取食地点周围的植物上。报道中提及较多的婚飞地点有:水边(水面的亮色与岸边的暗色形成对照)、道旁、树冠、树枝端部的下方、森林中大树遮盖下的空地、牛身上、一堆牛粪上、一个突出的叶子上等等,通常具有种特异性。这些地点经常很普通,但是由于特别的相对尺寸、相对光亮程度或者轮廓的不同的锐化程度使它看起来不寻常,对不同种类的昆虫来说有不同的价值。一种瘦蚊 *Anarete pritchardi* 很容易把较黑暗背景上浅颜色物体作为婚飞标志物,广泛分布的六齿伊蚊 *Aedes hexodontus* 常以池塘边的植物叶子作为婚飞标志物。典型的可视婚飞标志物起到稳固婚飞群的作用。

2.1.1 婚飞标志物对婚飞的影响 不同种类的昆虫其婚飞群中的个体数存在种间差异,一个婚飞群可能只是几个或者是成千上万个的个体一起 [37]。如,幽蚊属 *Chaoborus* 的种类,在湖边形成几里长的婚飞群,看上去似黑烟,无从计算其个体数;光胸库蠓 *Culicoides impunctatus* 的婚飞群大小在 10 ~ 1 000 头之间,常见的在 200 个左右 [20],最小的婚飞群通常成竖直柱形筒状,大的婚飞群则平铺开成卵圆形。而根据 Alderman (2009) 的记载 [21],厕蝇科昆虫婚飞群

中最大的个体数为 20;食蚜蝇的婚飞群更小。对单独一个种而言,其婚飞群的大小有一个自我调节的标准。但是,单独看来,它明显受到标志物尺寸和数量的影响 [37]:大尺寸的婚飞标志物周围趋向于聚集大的婚飞群,但婚飞群并不会随着标志物的增大无限增加婚飞个体数;同样条件下,单位面积内婚飞标志物数量增加直接导致婚飞群内个体数减少。在草坪上,瘦蚊 *Anarete pritchardi* 围着一个 0.8 cm × 3 cm 左右大小的白色纸片婚飞,用大一些的纸片,能招来更多数量的婚飞虫子,但是随着纸片持续增大,增大到 15 倍大小的时候,婚飞群中虫子的数量不再明显增多。如果人为缩小标志物尺寸,婚飞的虫子就会散开一部分,群体变小;顺着风向,在较小尺寸的标志物的下风向近距离处添加大尺寸的标志物,后者将驱散围绕小的标志物形成的婚飞群。除此以外,婚飞标志物的尺寸很大程度上影响婚飞持续的时间,标志物尺寸越大婚飞持续的时间越长。

通过增加人造标志物的数量将尖音库蚊 *Culex pipiens* 婚飞群减至单个的个体。如淡角库蠓 *Culicoides pallidicornis* 在蕨类植物的叶子上婚飞一样,当不连续的婚飞标志物很多,并且很多个都很容易看见的话,婚飞群可能会很小并且不稳定。

同样,婚飞标志物的颜色对婚飞群也产生一定内聚效应。Chattopadhyay (1999) 研究了标志物的颜色对萨摩亚摇蚊 *Chironomus samoensis* 和须耐凯氏摇蚊 *Kiefferulus barbatitarsis* 婚飞的影响,发现在黑色、蓝色、红色、绿色和黄色 5 种颜色中,黑色标志物能吸引最多的个体,蓝色的影响稍差,其他三个颜色的则几乎不能起到标志物的作用 [37]。当然,换另外一种昆虫,其结果有可能不同。

2.1.2 婚飞地点的稳定性与长期性 以前,婚飞昆虫的这种婚飞地点的稳定性也极少为人们所提及,并不是所有的婚飞昆虫长期稳定的在同一个地点婚飞。Toft (1989) 发现一种蜂虻 *Lordotus pulchrissimus* 的婚飞地点可以连续使用 3 年 [23]。Svensson 和 Petersson (1992) 曾经注

意到北方舞虻 *Empis borealis* 的一些婚飞地点, 连续几年都一直使用, 并且每年都有类似的婚飞雌虫的数目^[36]。1989—1993 年连续 4 年的观察表明, 不同的婚飞标志物上婚飞雌性的数目大致相当, 其中的有些婚飞地点已经用了 18 年之久^[38]。并且 Svensson 和 Petersson^[38-40] 和 Gwynne 等^[41] 的研究资料表明: 吸引大多数婚飞个体的婚飞地点白天的光照比较强, 那些吸引少数婚飞个体的婚飞地点和白天日照较少的地点可能很快就不再作为婚飞地点而存在。因此, 北方舞虻的有些婚飞地点能坚持多年并且每年吸引类似数目的婚飞个体。

2.2 婚飞的时间

对大部分双翅目昆虫的婚飞而言, 适合的光照是必须的。一种短角瘦蚊 *Anarete* sp. 随着气温的升高婚飞频率呈增长趋势。Chiang 和 Stenroos (1963)^[42], Heinrich 和 Pantle (1975)^[43] 认为是适合的光照使虫子的体温得以保持甚至升高是婚飞频率增加的原因所在。不同的昆虫选择不同的时间段婚飞, 时间段的选择受季节的限制, 还受当日光照条件, 风力的影响。

双翅目昆虫的婚飞时间可以大致分类两种: 强光下婚飞和微光下婚飞。如一种短角瘦蚊和蚋科的很多种类属于前者, 其婚飞发生在中午前后的几个小时。另外的大部分类群, 则在微光条件下, 即黎明和(或)黄昏婚飞, 虻科昆虫经常只在早上婚飞, 根据 Campbell 和 Kettle (1979) 的观察, 库蠓 *Culicoides brevitarsis* Kieffer 的婚飞, 一般开始于日落前, 如果发生在阴影下, 开始于日落前的 2 min; 发生在阴影外的则会晚 1~2 min, 大多数很快就停止了或者日落后不久四散开来^[44]。也有例外, 根据 Svensson 和 Petersson^[40] 的观察: 气候条件合适的情况下, 北方舞虻在一天中的大部分时间都可能婚飞, 当地时间从早上 8:00 到晚上 19:00 甚至 20:00 都会发生。如果日温度变化在 8~21℃ 之间, 当日的婚飞活动没有明显的变化。

微光条件下的婚飞受该时段光密度的中值或者光密度变化的影响。在低纬度地区, 婚飞

时段非常短而且很定时; 在高纬度地区时段较长, 相对不很定时。对于微光条件下婚飞的昆虫而言, 傍晚婚飞的持续时间要明显长于黎明婚飞的时间。根据 Rajavel (1995) 的观察, 骚扰阿蚊 *Armigeres subalbatus* 发生在傍晚的婚飞能持续 135 min, 而黎明的婚飞则平均只有 75 min^[45]。

2.3 光照和风对昆虫婚飞的影响

如前所述, 对双翅目昆虫的婚飞而言, 光照是绝对需要的, 同时风速对婚飞也有一定的影响。光照和风的影响还体现在婚飞位置的移动和婚飞群中飞行个体的朝向。如果光源是均匀的, 那婚飞群的分布也是对称的。如六齿伊蚊在太阳开始闪光的时候, 虫子就会朝向迎着太阳光的一边飞去, 而在一天中, 随着太阳的移动, 婚飞群的核心位置发生改变。有人认为飞行中蚊子的姿势就是对气流的反应, Knab^[10] (1906) 就曾经详细记录了尖音库蚊 *Culex pipiens* 在婚飞群中的飞行行为: 每一个个体都头朝向风的来源方向, 风从北面来时, 婚飞群一直在草堆的南面, 所有的蚊子都面朝向北; 反过来, 所有的蚊子都面朝南, 并且它们聚集在草堆的北面。但是如果风没有的话, 这种一致的状态就会打破。

同样条件下, 婚飞的发生以及持续时间受到风力的影响, 在此期间, 风速小于 1.11 m/s 的情况下, 婚飞的可能性超过 95%, 但是如果风速达到 1.91 m/s 的话, 婚飞的可能性就能降低到零。温度、湿度、云量和直射光的出现并不影响婚飞群的出现^[44]。

3 婚飞群的组成

不同种类昆虫的婚飞群根据婚飞标志物的情况具有非常明确的位置和分界线。同种昆虫形成的婚飞群决定于对特殊的标志物的特殊反应, 同时受到一天中的时间和季节的限制, 因此为种内交配和种间隔离提供必备条件。

3.1 婚飞群中种的专化性

不同种类的昆虫识别不同的标志物, 其婚飞时间和飞行模式的不同特征共同导致了典型

的婚飞群是由单一种的个体形成的,甚至在一些多个种共存的环境中,各自还保持着这种专化性。大多数的婚飞群都具有这种专化性,例如:约氏短角瘦蚊 *Anarete johnsoni* 和库蠓属的两个种,云斑库蠓 *Culicoides nubeculosus* 和李拭库蠓 *C. riethi*,即使同时围绕相同的标志物婚飞,由于其婚飞群在不同的高度,也是明显各自独立的。Corbet (1964) 观察了白腹蓝带蚊 *Uranotaenia alboabdominalis* 和一种曼蚊 *Mansonia fuscopennata* 同时在同一地点不同的高度位置的婚飞,婚飞群中的只有种内交配,而没有发现种间交配^[46]。

实际上,由不同的种组成的“混合婚飞群”是不多见的。目前关于蚊科鳞蚊属的两个种 *Psorophora confinnis* 和 *P. ciliate* 的混合婚飞有记载,六齿伊蚊和黄色伊蚊 *Aedes flavescens* 的混合婚飞杂交配对偶有发生。

3.2 婚飞群中的性比

如前所述,婚飞已经被认为是交配的场所。然而大多数的室外观察却发现婚飞群中大部分或者几乎所有的个体都是雄性,被称为雄性婚飞群。而这一发现与婚飞作为交配场所的观点明显相悖。其实,早在 19 世纪中期就有学者通过对婚飞过程的观察找出其中的奥秘:实验室条件下,等量的未交配雌雄个体释放后,它们很快形成一个雌、雄个体都参加的婚飞群,但是很快交配,交配后的雌性离开这个群体。在婚飞的过程中,性比发生很大变化,从原来的差不多相等到后来的雄性占绝对优势^[1]。在一些冬大蚊 *Trichocera* spp., 摇蚊 *Chironomus* spp., 细蚊 *Dixa* spp. 也曾经报道过交配过的雌性不再回到婚飞群中的现象。虻 *Tabanus bishopi* 交配后的雌性个体有些也飞入婚飞群,但是不被雄虫所拦截。

也有一些类群出现相反的情况,所观察到的婚飞群以雌性个体为主,被称之为雌性婚飞群。类似的,并不是这个群内部一直未出现雄性,而是雄性参与婚飞、交配后马上离开婚飞群,而雌性个体则持续留在群内。一些蠓 *Ceratopogon* spp. 就是以雌性个体为主的婚飞

群。舞虻科昆虫根据不同的种类,雄性婚飞群和雌性婚飞群都有,北方舞虻的婚飞群属于雌性婚飞群。

4 婚飞群中的个体行为

在双翅目昆虫的婚飞过程中,个体的行为可以分为三个阶段:取暖 (basking)、徘徊 (hovering) 和捕猎 (chasing),捕猎包括同性个体间的攻击和对异性的捕捉^[19]。通过晒太阳取暖的过程为维持和(或)升高体温提供基础,补充在徘徊和捕猎过程中所消耗的能量,大部分个体成功捕猎并交配后离开婚飞群。不同的种在这三个部分花费的时间有所不同,对黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* 而言,用在徘徊的时间最长。

昆虫学家的注意力多数集中在与捕猎有关的研究上^[5-8, 11-12, 24-28, 31, 41]。对于飞行中交配的双翅目昆虫来说,集结的过程紧接着就是导致捕获雌性的快速反应。这种反应通常是发生在几厘米到几米范围之内具有高度专化方向性的,与这种方向性高度相关的是相应的视觉和听觉器官^[1, 44]。

一般情况下,成群的昆虫从离婚飞标志物或远或近的距离范围内向中心集中,婚飞群的形成及其位置决定于对标志物特征的视觉反应。双翅目中,大多数有婚飞习性的类群,其复眼非常专化,有明显的雌雄二型现象。雄虫复眼为接眼式,复眼的上半部分的小眼面都加大,通常大于雌虫的复眼;下部的小眼面似乎仅与两性都具有的相同的飞行行为有关;而上部的大的小眼面则直接决定雄性识别、接近和捕捉上方飞行中雌性的行为,而对从较下的部位进入婚飞群中的雌性则没有什么反映。在毛蚊科、极蚊科、蚋科、网蚊科、一些虻科和舞虻科中,这种现象非常明显以至于复眼的上下两部分有一个明显的分界线^[5-12, 14, 15, 19-22, 24-32, 40-45]。

听觉器官很大程度上帮助雄性个体感知雌性。在蚊科、幽蚊科、蠓科和摇蚊科这几个科中,雄性的羽状触角通常是显著而且构造复杂

的器官,对雌虫飞行的声音很敏感。其触角上的毛,在中音阶和相近的高音阶范围内,随声波颤动;并且感觉到声波的昆虫能够准确的定位声音的源头。即使一个触角断掉,它还能保持这种能力。就埃及伊蚊而言,羽毛状触角保持一生,而对四斑按蚊来说,只保持一定的时间段,只要羽毛状触角上的刚毛存在,雄性就能感受飞行中的雌性。

5 婚飞过程的适应性

交配在婚飞过程中进行是双翅目昆虫中广泛存在的生殖策略,并且是该类群的一个基本特征。婚飞使不同基因型的昆虫相遇并促成远缘繁殖,在幼虫发育地点呈点、片状分布并不能完全分散的情况下,如果成虫不扩散,近亲繁殖就会发生,此时婚飞显得特别重要。婚飞地点的精度使发现配偶的效率比搜寻大大提高,特别是个体较少或者比较分散时,进入婚飞群的雌性处于卵巢发育阶段,婚飞的进行提高了群体的交配率。斯氏按蚊的一个亚种 *Anopheles stephensis mysorensis* 每个晚上持续 50 min 的婚飞,婚飞群中的 60% 的雄性个体在这一阶段完成交配,整个种群的交配可能因此就很快完成。

对于一些类群而言,获得高的交配率要付出很高的代价。黑北极舞虻 *Rhamphomyia nigrita* 的雄虫在伊蚊属 *Aedes* 昆虫婚飞时将其捕获,并将猎物带到自己婚飞标志物处,进入婚飞群送给雌性黑北极舞虻。在这两个同时发生的婚飞过程中,前者是既得利益者,后者的婚飞明显付出了生命的代价。蠓科昆虫的一些种类婚飞过程中,取食和交配之间有紧密相连的关系。当雌性个体进入到雄性婚飞群中时,雄性与雌性交配的活动与雌性捕捉雄性作为猎物的行为实际上是同时进行的,在交配过程中,雌性刺穿雄性的头部吸出内部组织,最终雄性只剩下空的脆弱的表皮。当大量个体群集,常面临被天敌(如鸟类、蝙蝠和一些蜻蜓等)发现的危险,文献记载一种虻 *Tabanus bishoppi* 的婚飞群容易受到斑沙蜂属 *Bembix* 昆虫的攻击,在这种情况下,雌性和雄性都会受到攻击^[47, 48]。

一个容易忽视的问题就是在双翅目昆虫适应和进化过程中婚飞习性的变化。典型的婚飞群中交配,促使了远交(异型杂交),但是一些科中,并未表现所有典型的飞行中集结和交配的所有过程,与交配相关的飞行减少,或者干脆不婚飞,交配在取食地点进行。很多短角亚目的昆虫,如一些鹞虻 *Rhagio* 和伪鹞虻 *Atherix* 种类的婚飞比较简单,有长时间的间歇;家蝇 *Musca domestica* 的飞行已经减缩到不超过几厘米远的蹦蹦跳跳。对于那些不飞行的种类,其交配行为在地面上进行,交配感应开始于接触到了雌性个体^[49]。它们中包括与人共处的种类,缓慢的飞行和紧密的区域化,飞行中集结和识别并不总是很必要。同时在这些科中,特有的专化飞行中交配的感觉器官经常或多或少的简化了。一些雄性蚋的复眼雌雄二型现象弱化,在一种裸蠓 *Atrichopogon pollinivorus* 中羽状触角有轻微的简化,在脉毛蚊 *Culiseta inornata* 中表现得更加明显。由于更多的在地面上的运动,雄性外生殖器也常常变得加大,同时严重骨化。双翅目昆虫婚飞习性的减缩可能促使其从完全的异型繁殖到近亲繁殖甚至最后发展到孤雌生殖的发生。

致谢 承蒙中国农业科学院植物保护研究所顾新丽提供文献资料。中国农业大学王心丽教授、刘志琦副教授等讨论有关问题,谨此铭谢。

参 考 文 献

- 1 Downs J. A. The swarming and mating flight of Diptera. *Annu. Rev. Ent.*, 1969, **14**: 271 ~ 298.
- 2 Hirabayashi K., Nakamoto N. Field study on acoustic response of chironomid midges (Diptera: Chironomidae) around a hyper-eutrophic lake in Japan. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 2001, **94**(1): 123 ~ 128.
- 3 Hirabayashi K., Ogawa K. Field study on capturing midges, *Prosilocerus akamusi* (Diptera: Chironomidae), by artificial wingbeat sounds in a hyper-eutrophic lake. *Med. Ent. Zool.* 2000, **51**(4): 235 ~ 242.
- 4 Cabrera M., Jaffe K. An aggregation pheromone modulates lekking behavior in the vector mosquito *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *J. Am. Mosq. Control Assoc.*, 2007, **23**(1): 1 ~ 10.

- 5 Chattopadhyay S. Observation on swarming behaviour of *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) in nature. *J. Natcon.* , 1999 , **11**(2) : 197 ~ 199.
- 6 Gibson G. Swarming behaviour of the mosquito *Culex pipiens quinquefasciatus*: a quantitative analysis. *Physiol Ent.* , 1985 , **3**: 283 ~ 296.
- 7 Gomulski L. Observations on the swarming behaviour of three species of *Aedes* mosquitoes in Britain. *Brit. Mosq. Group News* , 1988 , **5**: 5 ~ 7.
- 8 Kaul H. N. , Watal B. L. Field observations on the swarming and mating behaviour of *Culex pipiens fatigans* in Delhi. *J. Commun. Dis.* , 1978 , **10**: 99 ~ 106.
- 9 Kawai S. , Wada Y. , Omori N. Preliminary note on the swarming of *Culex tritaeniorhynchus*. *Trop. Med.* , 1967 , **9**: 58 ~ 64.
- 10 Knab F. The swarming of *Culex pipiens*. *Psyche* , 1906 , **13**: 123 ~ 133.
- 11 Marchand R. P. Field observations on swarming and mating in *Anopheles gambiae* mosquitoes in Tanzania. *Neth. J. Zool.* , 1984 , **34**: 367 ~ 387.
- 12 Williams F. M. , Patterson R. S. Swarming and mating behaviour in *Culex pipiens quinquefasciatus* Say. *Mosq. News* , 1969 , **29**: 662 ~ 666.
- 13 彩万志,花保祯,宋敦伦,等(译). 昆虫学概论(第三版). 北京:中国农业大学出版社 2009. 92 ~ 93 204 250 372.
- 14 Downs J. A. Behavioral characters and their diversification in the phylogeny of Diptera: Mating in flight. In: Weismann L. , Orszagh I. , Pont A. C. *et al.* (eds.). *Proc. Second Int. Cong. Dipterology.* SPB Academic , The Hague , The Netherlands , 1991. 39 ~ 54.
- 15 Diabate A. , Dabire R. K. , Kengne P. , *et al.* Mixed swarms of the molecular M and S forms of *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae) in sympatric area from Burkina Faso. *J. Med. Ent.* , 2006 , **43**(3) : 480 ~ 483.
- 16 Mankin R. W. Acoustical detection of *Aedes taeniorhynchus* swarms and emergence exoduses in remote salt marshes. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* , 1994 , **10**(2) : 302 ~ 308.
- 17 Mazumdar A. , Chaudhuri P. K. , Gupta S. K. New insectivorous midges of the genus *Nilobezzia* Kieffer from India (Dipt. , Ceratopogonidae: Sphaeromiini). *Ent. Mon. Mag.* , 2009 , **145**: 131 ~ 152.
- 18 Carpenter S. , Mordue W. , Mordue J. Selection of resting areas by emerging *Culicoides impunctatus* (Diptera: Ceratopogonidae) on downy birch (*Betula pubescens*). *Int. J. Pest Manag.* , 2008. **54**(1) : 39 ~ 42.
- 19 Alderman J. The swarming behaviour of *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Diptera: Syrphidae). *Brit. J. Ent. Natur. Hist.* , 2008 , **21**(1) : 17 ~ 26.
- 20 Blackwall A. , Mordue A. J. , Young M. R. , *et al.* The swarming behaviour of the Scottish biting midge , *Culicoides impunctatus* (Diptera: Ceratopogonidae). *Ecol. Ent.* , 1992 , **17**: 319 ~ 325.
- 21 Alderman J. The swarming orientation of *Fannia armata* (Diptera: Fanniidae). *Brit. J. Ent. Natur. Hist.* , 2009 , **22**(1) : 1 ~ 6.
- 22 Bussiere L. F. , Gwynne D. T. , Brooks R. Contrasting sexual selection on males and females in a role-reversed swarming dance fly , *Rhamphomyia longicauda* Loew (Diptera: Empididae). *J. Evol. Biol.* , 2008 , **21**(6) : 1 683 ~ 1 691.
- 23 Toft C. A. Population structure and mating system of a desert bee fly (*Lordotus pulcherrimus*; Diptera: Bombyliidae). 2. Female demography , copulations and characteristics of swarm sites. *Oikos* , 1989 , **54**(3) : 359 ~ 369.
- 24 Sullivan R. T. Insect swarming and mating. *Fla. Ent.* , 1980 , **64**: 44 ~ 65.
- 25 Hahn S. , Reinhardt K. Habitat preference and reproductive traits in the Antarctic midge *Parochlus steinenii* (Diptera : Chironomidae). *Antarct. Sci.* , 2006 , **18**(2) : 175 ~ 181.
- 26 Peloquin J. J. , Olson J. K. Observations on male swarms of *Psorophora columbiana* in Texas islands. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* , 1985 , **1**: 482 ~ 488.
- 27 Rajavel A. R. Field observations on the swarming behavior of *Armigeres subalbatus* (Coq) (Diptera: Culicidae). *Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health* , 1995 , **26**(1) : 168 ~ 171.
- 28 Russell P. F. , Rao T. R. On Swarming , mating and oviposition behaviour of *Anopheles culicifacies*. *Am. J. Trop. Med.* , 1942 , **22**: 417 ~ 427.
- 29 Russell R. C. Male swarming and mating behaviour in *Culex annulirostris* Skuse (Diptera: Culicidae) at Appin, NSW. *Gen. Appl. Ent.* , 1985 , **17**: 5 ~ 8.
- 30 Svensson B. G. Swarm behavior , sexual dimorphism and female reproductive status in the sex-role reversed danced fly *Rhamphomyia marginata*. *J. Insect Behav.* , 1998 , **10**: 783 ~ 804.
- 31 Svensson B. G. , Petersson E. Swarming and mating of *Chironomus yoshimatsui* (Diptera: Chironomidae) : Seasonal change in the timing of swarming and mating. *J. Ethol.* , 1984 , **2**(1) : 37 ~ 45.
- 32 Tokeshi M. , Reinhardt K. Reproductive behaviour in *Chironomus anthracinus* (Diptera: Chironomidae) , with a consideration of the evolution of swarming. *J. Zool. Lond.* , 1996 , **240**: 103 ~ 112.
- 33 Yuval B. , Bouskila A. Temporal dynamics of mating and

- predation in mosquito swarms. *Oecologia*, 1993, **95**(1): 65 ~ 69.
- 34 杨定 杨集昆. 《中国动物志》(昆虫纲第三十四卷). 北京: 科学出版社, 2004. 54 ~ 56.
- 35 Yang D., Saigusa T. New species of Sympycninae and Diaphorinae from Yunnan, Southwest China (Empidoidea: Dolichopodidae). *Stud. Dipt.*, 2001, **8**: 505 ~ 520.
- 36 Svensson B. G., Petersson E. Why insects swarm: testing the models for lek mating systems swarming *Empis borealis* females. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1992, **31**: 253 ~ 261.
- 37 Chattopadhyay S. Effect of swarm marker on the swarming behaviour of chironomids (Diptera: Chironomidae). *J. Exp. Zool.*, 1999, **2**(2): 157 ~ 158.
- 38 Svensson B. G., Petersson E. Swarm site fidelity in the sex role-reversed dance fly *Empis borealis*. *J. Insect Behav.*, 2000, **13**(6): 785 ~ 796.
- 39 Svensson B. G., Petersson E. Mate choice tactics and swarm size; a model and test in a dance fly. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1994, **35**: 161 ~ 168.
- 40 Svensson B. G., Petersson E. Diurnal and seasonal variations in swarm and mating behaviour of the dance fly *Empis borealis* (Diptera: Empididae). *Ann. Zool. Fenn.*, 1995, **32**: 403 ~ 409.
- 41 Gwynne D. T., Bussiere L. F., Ivy T. M. Female ornaments hinder escape from spider webs in a role-reversed swarming dance fly. *Anim. Behav.*, 2007, **73**(6): 1 077 ~ 1 082.
- 42 Chiang H. C., Stenroos O. Ecology of insect swarms. II. Occurrence of swarms of *Anarete* spp. under different field conditions (Diptera: Cecidomyiidae). *Ecology*, 1963, **44**: 598 ~ 600.
- 43 Heinrich B., Pantle C. Thermoregulation in small flies (*Syrphus* sp.): Basking and shivering. *J. Exp. Biol.*, 1975, **62**: 599 ~ 610.
- 44 Campbell M. M., Kettle D. S. Swarming of *Culicoides brevitarsis* Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae) with reference to markers, swarm size, proximity of cattle, and weather. *Aust. J. Zool.*, 1979, **27**(1): 17 ~ 30.
- 45 Rajavel A. R. Field observations on the swarming behavior of *Armigeres subalbatus* (Coq.) (Diptera: Culicidae). *Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health*, 1995, **26**(1): 168 ~ 171.
- 46 Corbet P. S. Observations on the swarming and mating of mosquitoes in Uganda. *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond.*, 1964, **113**: 356 ~ 361.
- 47 Fyodorova M. V., Azovsky A. I. Interactions between swarming *Chironomus annularius* (Diptera: Chironomidae) males: Role of acoustic behavior. *J. Insect Behav.*, 2003, **16**(2): 295 ~ 306.
- 48 O' Neill K. M. Temporal and spatial dynamics of predation in a robber fly (*Efferia staminea*) population (Diptera: Asilidae). *Can. J. Zool.*, 1992, **70**(8): 1 546 ~ 1 552.
- 49 Yuval B. Mating systems of blood-feeding flies. *Annu. Rev. Ent.*, 2006, **51**: 413 ~ 440.