

稻纵卷叶螟的起飞日龄观测^{*}

杨帆^{**} 郑大兵 史金剑 胡高 张孝羲 翟保平^{***}

(南京农业大学植物保护学院昆虫学系 农作物生物灾害综合治理教育部和农业部重点实验室 南京 210095)

摘要 在室内条件下,通过自主设计的起飞观测装置,利用人工模拟的黄昏环境,研究了稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 1~6 日龄未交配成虫的起飞行为,并分别对迁出种群以及本地繁殖种群的起飞、扩散行为与日龄和性别的关系进行了测试分析。结果表明:(1)生殖隔离条件下,不同日龄稻纵卷叶螟的起飞和扩散比例存在显著差异,以羽化后 24 h 内成虫的飞行频率最低,2 日龄是迁出种群的起飞高峰期。(2)对于夏季北迁种群而言,在首次迁飞发生期,当具备适宜的光照、温度等适于起飞的环境条件时,雌虫的起飞迁飞频率高于雄虫。(3)稻纵卷叶螟的迁飞历期较长,雌蛾产卵前期可达 7.6 d,即在羽化后较长一段时间内成虫均可保持远距离飞行的潜能。(4)本地繁殖种群的起飞数量明显低于迁出种群,但仍占有一定比例,表明迁飞是稻纵卷叶螟的遗传特性,田间各代均有一定比例的外迁个体,这种种性特征不会因室内继代饲养而完全丧失。

关键词 稻纵卷叶螟,起飞日龄,生殖滞育

Observations on migratory behavior of *Cnaphalocrocis medinalis*: When will they take-off?

YANG Fan^{**} ZHENG Da-Bing SHI Jin-Jian HU Gao ZHANG Xiao-Xi ZHAI Bao-Ping^{***}

(Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Insect Pests, Ministry of Education, Ministry of Agriculture of China, Nanjing 210095, China)

Abstract Take-off behavior of the migratory moth *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée was observed in unmated females and males 1 to 6 days after eclosion, in a climate chamber. The relationship between flight performance of emigrant and local breeding populations and adult age and sex were investigated. Simulated dusk and a self-developed observation device were used. The following results were obtained: (1) There were significant differences in flight frequency between virgin moths of different ages. The number of take-offs was lowest during the first 24 hours after eclosion but peaked rapidly during the 2nd day. (2) A significantly lower proportion of males than females took off for the first long distance migration under at optimum temperature and illumination conditions. (3) *C. medinalis* displayed a long migration period, which means that their propensity and capacity to engage in such flights can be maintained for quite a long time after eclosion. (4) The local breeding population had a significantly lower average take-off frequency than the emigrant population, but still comprised a certain proportion of emigrants. This suggests that migration is a hereditary characteristic of *C. medinalis* that is not lost completely even under continuous captive breeding. A certain proportion of emigrants always exists in any generation.

Key words *Cnaphalocrocis medinalis*, take-off ages, reproductive diapause

稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 区域、长距离、季节性的迁飞习性(全国稻纵卷叶螟研究协作组,1981)。由于室内饲养技术至今未

^{*} 资助项目:农业公益性行业科研专项资助项目(200903051);国家水稻产业技术体系项目(nycytx-01)。

^{**}E-mail: 2011202042@njau.edu.cn

^{***}通讯作者, E-mail: bpzhai@njau.edu.cn

收稿日期:2013-03-24,接受日期:2013-04-25

能解决,有关稻纵卷叶螟迁飞的生理生态机制、尤其是迁飞行为的研究,至今仍停留在 20 世纪 70、80 年代的全国大协作时期(张孝羲等,1980a,1980b,1981)。按照张孝羲等(1979)提出的分级标准,通过雌蛾卵巢解剖所得各级别卵巢所占比例,可以判定田间各代种群的虫源性质。与大多数迁飞性昆虫相同,稻纵卷叶螟的首次远距离持续飞行发生在成虫羽化幼嫩阶段的后期,即生殖系统发育的未成熟阶段(Kennedy,1961)。“羽化幼期”是指当外界条件允许时,昆虫从羽化至能飞翔之间的阶段,即成虫羽化到翅骨化变硬这段时间(Taylor,1957)。迁出期的稻纵卷叶螟雌蛾会出现短暂的生殖滞育,卵巢发育程度以 I、II 级为主(湖南农学系昆虫教研室,1979)。但这种方法只能判别群体的性质,无法判定个体的行为动态。虽然各种诱虫灯已广泛应用于迁飞性害虫的监测与预警,但稻纵卷叶螟对目前常用诱虫灯的趋性不强而上灯量极少,迁飞峰次不明显,单纯依靠灯诱虫量无法判定种群的迁入迁出过程,而更多的需要结合田间调查数据来综合分析。因此,如何准确判断其迁出期就成为异地预测的关键问题。

2011 年 6—7 月,笔者在广西永福田间自然状态下进行了稻纵卷叶螟夏季北迁种群起飞行为的观测试验,初步明确了迁出代种群的起飞高峰时刻、平均起飞比例,对比了迁飞型和居留型雌蛾的卵巢发育程度,同时发现适宜的光照强度是触发起飞行为发生的关键因子,且不良天气条件(如风、雨)等环境因子对起飞有一定的负面影响(未发表资料)。但是田间的稻纵卷叶螟究竟在羽化后几日龄开始大规模迁出?有利于成虫起飞的幼嫩期状态又能维持多久?这些问题尚待解决。

为此,本文拟在室内条件下,通过自主设计的起飞观测装置,利用人工模拟的黄昏光照条件,创造试虫起飞时相同的环境条件,研究稻纵卷叶螟不同虫源性质种群的起飞、扩散行为与日龄和性别的关系,明确其起飞前期,确定首次迁飞的主要发生期,以期为稻纵卷叶螟的轨迹分析提供可靠的实测参数,为异地预测和灾变预警提供科学的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

迁出种群:2012 年 6 月于广西南宁采集田间

迁出代老熟幼虫或蛹,室内羽化后,选择生长发育良好的成虫作为供试材料。稻纵卷叶螟幼虫化蛹后放入铺有湿润脱脂棉的塑料盒内(附尼龙纱网盖),成虫羽化后雌雄分开,分别移入 1 000 mL 塑料杯中(5 头/杯),饲喂 5% 紫云英蜂蜜,饲喂期间每天更换蜂蜜水。为尽可能保持种群的迁飞性质,所有试虫均处于生殖隔离状态,并且放置在恒温(28 ± 1)℃、RH 80%~90%、光周期 L:D=14:10(光期为 06:00—20:00)的培养箱中饲养。同年 8 月底于浙江金华采集田间迁出代种群,重复该实验。

本地繁殖种群:将上述南宁采集的稻纵卷叶螟迁出种群在室内继代饲养 3 代后,作为本地繁殖种群的供试虫源。幼虫用幼嫩玉米苗群体饲养(廖怀建等,2012),成虫饲喂 10% 紫云英蜂蜜水,整个饲养温度为恒温(26 ± 1)℃,其它同上所述。

1.2 仪器设备

起飞笼:采用高透明 PVC 膜制作成圆筒形起飞笼,直径 50 cm,高 120 cm;底部为白色塑料泡沫板(便于观测),中间放一 500 mL 透明塑料杯作为起飞平台。

光源:由 20 个成排的日光灯(36 V/40 W)和 2 个白炽灯(12 V/40 W)组成。所有实验均于每天黄昏时开始进行,为保证各处理下光照条件的一致性,通过逐渐熄灭 20 个平行日光灯(2 个/3 min),并将白炽灯与电位计相连调节光照强度的变化,创造人工模拟的黄昏,使室内光照强度在 45 min 内由 1 000 lx 逐渐降低至 0.1 lx。用 TES-1330A 型照度计同步测定观测期间的光照强度变化。所有处理中,光源均位于起飞平台上方 200 cm 处,以消除光源产热对起飞装置内部温度变化的影响。

1.3 起飞观测

在起飞笼内分别测定迁出种群和本地繁殖种群 1~6 日龄未交配雌、雄蛾的起飞及扩散比例。

起飞状态的确定:由于稻纵卷叶螟具有较强的自主飞行能力,黄昏至夜间的起飞行为可能同时包括迁飞起飞和扩散起飞(包括觅食、求偶、产卵繁殖等)。其中迁飞起飞才是本研究所关注的对象,因此需要将这两种行为准确分开。而在前期的田间观察中亦发现,迁飞起飞和扩散起飞的状态是截然不同的,据此稻纵卷叶螟的迁飞起飞

状态可以定义为:将螺旋式垂直上升、起飞后落点在起飞平台 100 cm 以上者定义为有效起飞;凡在光照强度停止变化后 30 min 内未起飞、静伏不动或在底部进行小范围平行扩散、频繁转移者皆视为无效起飞个体。

以上实验均在人工气候室内进行,室内环境温度(26 ± 1)℃,RH 70%~80%。整个测试环境保持安静,避免人为干扰。所有待测试虫需在实验开始前 1 h 移至气候室,使其适应周围环境。每个处理重复至少 8 次,每个重复 5 头试虫。所有试虫不重复使用,实验完毕后进行标记以隔离未测试种群。

1.4 田间种群生殖力测定

2011 年 5—7 月于广西永福分别采集田间纯迁入代、本地繁殖代和迁出代稻纵卷叶螟的高龄若虫或蛹,携至室内饲养(光周期、温度等环境条件同室外)。将同一天羽化的稻纵卷叶螟成虫配对(雌雄比 1:1)移入 500 mL 透明塑料杯中,饲喂紫云英蜂蜜水,每日观察其产卵和存活情况,记录雌蛾产卵前期、产卵历期、日产卵量、交配率及成虫寿命。由于迁入代为外来种群,无法判断其产卵前期,将田间始见蛾群视为纯迁入种群,直接采集成虫作为供试虫源。

1.5 数据处理

用 Excel 软件对室内模拟和田间调查数据进行初步统计。对不同日龄成虫的飞行(包括起飞和扩散)比例进行方差分析,并用 Duncan's 多重比较对其差异进行显著性检验;不同虫源性质以及不同性别个体起飞比例的差异用 *t* 测验进行显著性检验;所有统计分析均在 SAS 9.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 稻纵卷叶螟迁出种群起飞比例的日变化

对稻纵卷叶螟迁出种群未交配个体 1~6 日龄的起飞比例进行了统计,结果如表 1 所示。不同日龄之间成虫的起飞比例有显著差异($F = 13.14; df = 5, 87; P < 0.0001$),且雌虫($F = 7.79; df = 5, 39; P < 0.0001$)和雄虫($F = 7.32; df = 5, 40; P < 0.0001$)表现出相似的变化趋势。迁出种群以羽化后 24 h 内的 1 龄成虫的起飞比例最低,平均值不及 22%;随着日龄的增加,起飞个体数迅速增多,2 日龄即达到高峰值 69.07%;羽化后第 3 天起飞比例有所下降,但之后很快回升,且一直保持在 50% 左右的高水平,6 日龄略有降低,但 4、5、6 日龄成虫的起飞比例并没有显著差异。

表 1 稻纵卷叶螟迁出种群未交配个体不同日龄的起飞比例
Table 1 Take-off proportion performed at different ages by unmated *Cnaphalocrocis medinalis* moths of emigrant population

日龄 Adult age (d)	雌虫 Females		雄虫 Males		总计 Total
	供试蛾数 Samples (n)	起飞比例(%) Take-off proportion	供试蛾数 Samples (n)	起飞比例(%) Take-off proportion	
1	35	20.71 ± 4.42 c	35	22.86 ± 5.22 c	21.79 ± 3.30 d
2	50	77.67 ± 4.61 a	40	58.33 ± 4.67 a	69.07 ± 3.96 a
3	50	42.31 ± 8.37 b	55	20.61 ± 6.07 c	30.94 ± 5.53 cd
4	35	52.86 ± 8.37 b	35	48.33 ± 7.04 ab	48.85 ± 4.82 b
5	30	48.89 ± 8.76 b	35	47.86 ± 5.10 ab	48.33 ± 4.67 b
6	25	46.00 ± 2.45 b	30	36.39 ± 5.75 bc	40.76 ± 3.52 bc

注:表中数据为平均值±标准误,同一列数据后标有不同字母表示经 Duncan's 多重比较后差异显著($P < 0.05$),下表同。
Data in the table are mean ± SE, and followed by different letters within the same column are significantly different by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$). The same below.

进一步对相同日龄、不同性别雌、雄蛾的起飞比例进行对比分析,结果显示:除 1 日龄外,羽化后 2~6 d 雌虫的起飞比例均高于雄虫,且 2 日龄 ($P = 0.0102$) 和 3 日龄 ($P = 0.047$) 雌雄个体存在显著性差异(图 1)。对羽化后所有日龄成虫蛾平均起飞比例的比较结果亦表明雌虫起飞比例高

于雄虫且差异显著 ($t = 2.40; df = 89; P = 0.0186$),其中雌虫的平均起飞比例为 49.7%,雄虫为 37.9% (图 2)。由此看出,雄虫的迁飞欲望不及雌虫,表现在总体起飞个体数稍低于雌虫,但两者起飞比例随日龄的变化趋势基本一致。

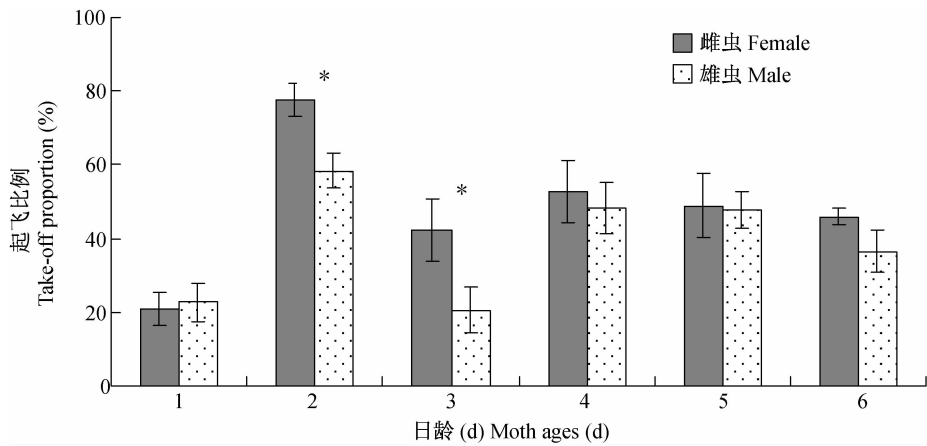


图 1 稻纵卷叶螟迁出种群雌雄未交配个体相同日龄起飞比例的比较

Fig. 1 Comparison of take-off proportion between virgin females and males of *Cnaphalocrocis medinalis* for emigrant population at the same age

图中数据为平均值 ± 标准误,相同日龄两组柱上标有 * 表示经 t 测验后差异显著 ($P < 0.05$)。

Data in the figure are mean ± SE. * indicates significant difference within the same age by t -test ($P < 0.05$).

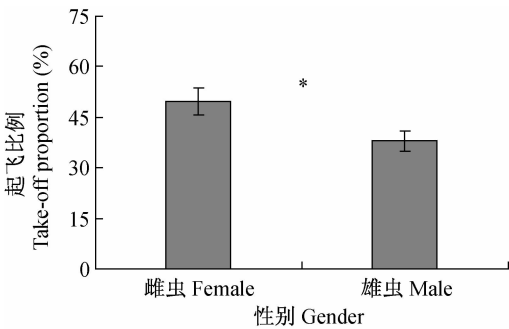


图 2 稻纵卷叶螟迁出种群未交配个体 1~6 日龄平均起飞比例

Fig. 2 Take-off proportion of 1-6-day-old unmated *Cnaphalocrocis medinalis* moths for emigrant population

图中数据为平均值 ± 标准误,两组柱间标有

* 表示经 t 测验后差异显著 ($P < 0.05$)。

Mean (± SE) with * between females and males are significantly different by t -test ($P < 0.05$).

2.2 稻纵卷叶螟本地繁殖种群飞行比例的日变化

对本地繁殖代成虫傍晚的飞行行为观测包括 3 个参数,即迁飞起飞、扩散起飞和停留不飞个体数。从表 2 可知,虽然羽化后成虫的迁飞起飞比例随着日龄的增加有上升的趋势,但无显著差异 ($F = 1.20; df = 5, 44; P = 0.3254$);不同日龄之间成虫的扩散比例表现出极显著差异 ($F = 16.23; df = 5, 44; P < 0.0001$),以 1 日龄最低,平均值仅为 7.7%,2 日龄为 60%,显著高于其它日龄,羽化后第 3 天起扩散比例虽有所下降,但 3~6 日龄的平均值没有显著差异;另外,从停留不飞个体的统计数来看,初羽化时大部分成虫飞行欲望不强,仅有 15% 左右的个体对黄昏时的光照变化表现出行为反应,2 日龄飞行比例最高,3~6 日龄无显著差异 ($F = 8.66; df = 5, 47; P < 0.0001$)。

总体而言本地繁殖种群黄昏至夜间的飞行行

表 2 稻纵卷叶螟本地繁殖种群未交配个体不同日龄的飞行比例

Table 2 Take-off proportion performed at different ages by unmated *Cnaphalocrocis medinalis* moths of local population

日龄 Adult age (d)	供试蛾数 Samples (n)	比例 Proportion (%)		
		迁飞起飞 Migratory flight	扩散起飞 Trivial flight	停留不飞 Non-flying
1	50	7.22 ± 3.64 a	7.67 ± 2.38 c	85.11 ± 3.15 a
2	50	6.00 ± 3.06 a	60.00 ± 7.60 a	34.00 ± 8.33 c
3	45	12.22 ± 6.62 a	25.56 ± 1.00 b	62.22 ± 7.27 b
4	45	18.52 ± 5.19 a	17.78 ± 4.90 bc	63.70 ± 6.20 b
5	40	17.50 ± 4.53 a	10.63 ± 4.06 bc	71.87 ± 5.17 ab
6	40	10.61 ± 3.83 a	16.33 ± 2.84 bc	73.06 ± 4.70 ab

为以近距离扩散为主,有远迁欲望的个体数量相对较少。但不论是迁飞起飞还是日常扩散飞行,不论是迁出种群还是本地种群,均以 1 日龄成虫的飞行比例最低,2 日龄的飞行活动最为频繁(表 1,表 2)。

2.3 不同虫源性质成虫起飞特性的比较

分别对相同日龄、不同虫源性质成虫的起飞特性进行比较,结果表明:除 3 日龄($t = 1.03$; $df = 24$; $P = 0.3134$)外,羽化后 1~6 d 内迁出种群

的起飞比例均显著高于本地繁殖种群,且 2 日龄($t = 8.51$; $df = 22$; $P < 0.0001$)、5 日龄($t = 3.32$; $df = 16$; $P = 0.0043$)和 6 日龄($t = 5.59$; $df = 15$; $P < 0.0001$)达到极显著水平(图 3)。进一步统计羽化后 1~6 日龄所有个体的平均迁飞比例,亦得到相同的结果,其中迁出种群约有 43.6% 的个体表现出迁飞欲望,远远高于本地种群 11.8% 的平均值($t = 10.13$; $df = 143$; $P < 0.0001$)(图 4)。

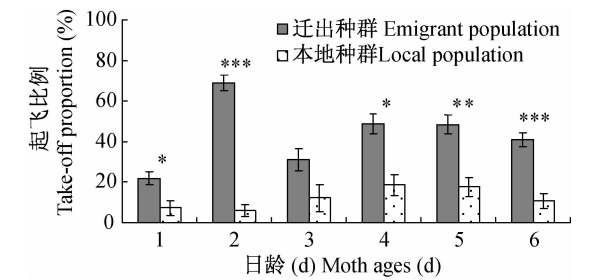


图 3 稻纵卷叶螟迁出种群与本地繁殖种群未交配个体相同日龄的起飞比例

Fig. 3 Take-off proportion of unmated *Cnaphalocrocis medinalis* moths between emigrant and local populations at the same age

图中数据为平均值 ± 标准误。相同日龄两组柱上标有 * 表示经 t 测验后在 0.05 水平差异显著, ** 表示 0.01 水平差异显著, *** 表示 0.001 水平差异显著。图 4 同。
Data in the figure are mean ± SE. * indicates the significant difference between emigrant and local population within the same age by t -test at 0.05 level. ** and *** mean significant difference at 0.01 level and 0.001 level, respectively. The same for Fig. 4.

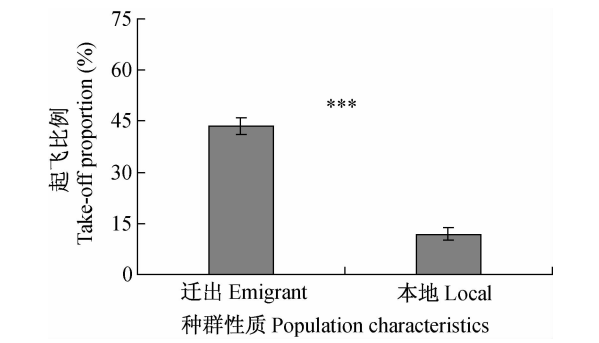


图 4 稻纵卷叶螟迁出种群与本地繁殖种群未交配个体 1~6 日龄平均起飞比例

Fig. 4 Take-off proportion of 1-6-day-old unmated *Cnaphalocrocis medinalis* moths for emigrant and local populations

2.4 田间不同虫源性质种群生殖力的比较

分别对田间迁入代、本地繁殖代、迁出代 3 种不同虫源性质种群雌蛾的生殖力进行了比较,包括产卵前期、产卵历期、逐日产卵量、总怀卵量以及交配次数等参数,结果如图 5、表 3 所示。就产

卵量而言,迁入种群最高,单雌总产卵量可达 400 粒,其次为本地繁殖代,迁出种群最低,平均值仅 85 粒左右,三者之间差异达极显著水平 ($F = 75.03; df = 2, 51; P < 0.0001$)。此外,本地繁殖种群和迁出种群个体之间产卵量差异都较大,但迁入种群的产卵整齐度却非常高。由表 3 可知,迁出种群产卵前期长达 7.6 d,与本地繁殖种群相

比推迟 3.5 d,且差异显著 ($t = 7.57; df = 30; P < 0.0001$);产卵历期 ($F = 10.96; df = 2, 51; P = 0.0001$)和交配次数 ($F = 64.66; df = 2, 49; P < 0.0001$)也都明显低于迁入代和本地繁殖代,表现出迁飞昆虫典型的起飞前期生殖停育的特性。

表 3 不同种群性质稻纵卷叶螟雌蛾的生殖力
Table 3 Fecundity of female *Cnaphalocrocismedinalis* for different population characteristics

种群性质 Population characteristics	产卵前期 (d) Pre-oviposition period (days)	产卵历期 (d) Oviposition period (days)	单雌怀卵量 Mean number of chorionated eggs per female		交配次数 Mating frequency
			产卵量 Eggs laid	残卵量 Eggs not laid	
迁入代 Immigrants	—	7.77 ± 1.31 a	400.50 ± 70.07 a	8.73 ± 5.87	2.59 ± 0.59 a
本地繁殖代 Local breeding	4.13 ± 1.30 *	8.20 ± 2.08 a	339.47 ± 115.36 b	22.23 ± 21.46	1.38 ± 0.65 b
迁出代 Emigrants	7.59 ± 1.28	5.71 ± 1.65 b	84.76 ± 59.74 c	—	0.47 ± 0.51 c

注:表中数据为平均值 ± 标准差,* 表示本地繁殖代与迁出种群的产卵前期经 t 测验后差异显著 ($P < 0.05$)。
Data in the table are mean ± SD. * indicates the significant difference of pre-oviposition period between local and emigrant population by t -test at 0.05 level.

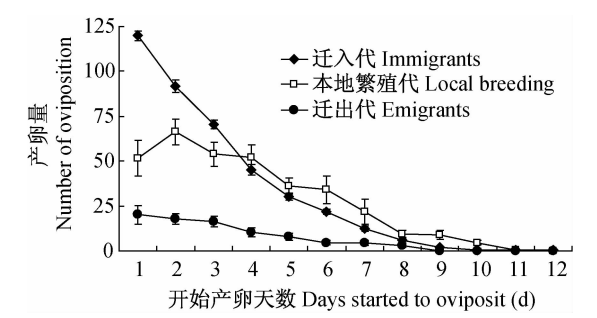


图 5 不同种群性质稻纵卷叶螟雌蛾的逐日产卵量 (平均值 ± 标准误)

可能与昆虫在羽化初期时飞行肌较为柔嫩、发育尚不完全有关。在生殖隔离条件下,迁出种群 2 日龄成虫的起飞比例最高,这与前人所做稻纵卷叶螟不同日龄成虫飞行能力的研究结果总的趋势是一致的,仅在不同具体日龄上有一定的出入。如郑祖强和张孝羲 (1989) 用飞行磨吊飞测定的羽化后 2~4 d 成虫飞行能力最强,徐秀秀 (2012) 的研究结果表明 3 日龄成虫飞行能力最强,另外湖南农学院昆虫教研室 (1978) 研究发现稻纵卷叶螟以Ⅲ级蛾的平均振翅频率最高、飞翔时间最长,我们认为以上研究结果并不相互矛盾。

首先,对于迁飞性昆虫而言,尽管其飞行能力的高低可以代表自身进行远距离迁飞的潜能,却并不等同于飞行欲望。飞行磨吊飞,具有强迫昆虫飞行的弊端,而本实验让试虫在完全自主的条件下自由选择自己的飞翔方式,赋予其更大的主观能动性,更接近田间的真实情况。所以本研究结果可能更具实际指导意义。

3 讨论

3.1 羽化后 2 日龄是稻纵卷叶螟的起飞高峰期

本研究发现,不论迁出种群还是本地繁殖种群,均以羽化后 24 h 内成虫的飞行频率最低。这

第二,成虫羽化初期需要补充营养,吸食花蜜后体重增加。有研究表明单位体重所能维持的最长飞翔时间,是以卵巢发育在 I、II 级的雌蛾最高,而不是 III 级蛾(湖南农学系昆虫教研室,1978)。而在室内正常饲养条件下,稻纵卷叶螟羽化后 2 d 内雌蛾卵巢发育是以 I、II 级为主的,3 日龄后 III 级比例大大增加。这说明在羽化初期,3 日龄之前成虫单位体重所能维持的的飞翔能力是最强的。

第三,许多有关鳞翅目夜蛾科迁飞昆虫的研究证明 2 日龄成虫具备迁飞飞行的生理基础。李克斌和罗礼智(1999)测定了不同日龄粘虫 3-羟酰辅酶 A 脱氢酶(HOAD)的活性,发现 2 日龄开始 HOAD 酶的活性急剧增高并一直维持在较高水平,表明此时的成虫动用脂肪的能力迅速增强,即具备了远距离迁飞飞行的能力。另外,对室内诱导的迁飞个体在羽化后 24 h 内进行强迫飞行、点滴 JHA 以及饥饿、低温处理可使其产卵前期显著缩短、产卵量增加,但在 2 日龄以后进行同样处理则没有这种效果,认为羽化后的 24 h 是粘虫“决定”迁飞或留在本地产卵的最后一道生理调控“开关”(Zhang *et al.*, 2008)。这种现象也可以理解为 1 日龄是粘虫在成虫阶段感受环境变化的临界虫期,2 日龄开始已进入远距离飞行的生理准备状态并迅速达到起飞的临界状态。

3.2 雌虫的迁飞起飞比例高于雄虫

1978 年湖南农学系昆虫教研室对稻纵卷叶螟迁出代种群飞翔持续时间和振翅频率的初步观察结果表明,就不同性别而言,雄蛾的平均振翅频率低于雌蛾,而且不论平均累计飞翔时间、或平均最长飞翔时间,均以雌蛾最长。徐秀秀(2012)的吊飞测试结果为雌蛾的平均飞行时间和飞行距离稍高于雄蛾,但在统计学上没有显著性差异;王凤英(2010)的研究亦得到相似的结论。韩志民(2011)研究了温度对稻纵卷叶螟飞行能力的影响,认为在同一温度条件下,雌雄成虫的飞行能力表现出一定的差异,其中 16℃ 时雌蛾的平均飞行距离、飞行速度以及飞行时间均显著高于雄蛾,但在 28℃ 下则显著低于雄蛾。

但是以上研究均侧重于对稻纵卷叶螟飞行能力的测定,本文试图从试虫自主起飞的角度研究该问题,发现迁出种群除 1 日龄外,羽化后 2~6 d

雌虫的起飞比例均高于雄虫,并以 2 日龄和 3 日龄的差异最为显著,而且就所有个体的平均起飞比例而言,依然是雌虫显著高于雄虫。该结论与湖南农学系昆虫教研室(1978)的观点一致,但与上述其他 3 人的结果均不相同。究其原因,认为可能与供试虫源和测试方法不同有关,本研究所用虫源明确分为迁出种群和本地繁殖种群,研究结果应该更接近田间的真实情况。对于迁出种群而言,个体的平均起飞比例可以反映整体的飞行潜力和迁飞欲望,由此推测:在稻纵卷叶螟的首次迁飞发生期,在具备适宜的光照、温度等适于起飞的环境条件的前提下,雌虫的迁飞欲望高于雄虫。

不过多年来昆虫学家对这一问题的阐述似有不同的理解。赵万源(1977)发现在粘虫大发生时期,各地测报站不同时期诱集到的蛾子中雌雄性比差异显著,由此推断,在迁飞初期(羽化后 1~4 d)雌雄比应该趋于一致,5~10 日龄时能捕获较多的雌虫,而在迁飞末期则雄蛾占大多数,并提出可以根据捕获成虫的性比以及交配状况来推测蛾群的不同迁飞阶段。他认为从生殖生物学意义上来看,昆虫迁飞时只有雌、雄个体一起起飞,才能维持种群的繁衍。但 James(1975)对 11 种白天活动的鳞翅目昆虫飞翔活动的研究表明,雄虫倾向于留在原先的繁殖场所进行求偶、交配等行为,雌虫则更喜欢扩散,而且每个种的雌虫一般都比雄虫飞得远些快些,他认为只有雌虫才能开拓新的栖息地。雌虫是大多数基因流动和散布的承担者,与雄虫相比具有更强的迁飞潜力和迁飞欲望,这对于种群的延续和增值或许具有更重要的生物学意义(Johnson, 1963)。从本试验结果看,尽管雌虫迁飞欲望更强些,但毕竟还是有一定比例的雄虫会随雌虫一起起飞迁出的,这样,通过雄虫的多次交配,还是能够保证种群的繁衍增殖。

3.3 稻纵卷叶螟的迁飞历期较长

刘芹轩等(1982)用罩笼将迁出期的白背飞虱成虫强迫居留,发现罩笼后第 3 天 I 级卵巢由最初的 90% 降为 30%,第 7 天仅占 20%,由此推出白背飞虱的迁飞滞育期为 7~10 d;田间成虫在迁出高峰期 I 级卵巢比例持续几天高达 100%,这也说明白背飞虱成虫在羽化的幼期就开始离开滞育场所,田间成虫全部为生殖滞育个体。张建新等(1992)在拥挤饲养条件下,研究了白背飞虱迁出

种群卵巢发育进度与日龄的关系,同时结合飞行能力的测定,综合得出其迁出高峰期为羽化后 2 ~ 6 d,且该结论与胡国文等(1982)的研究结果一致。Otuka 等(2012)建立了虫源地种群迁出期的预测模型,用有效积温(EAT)来预测江苏省灰飞虱的羽化期,并将其起飞前期定为 2 d,得出“迁出期 = 3 d (variance) + 1 d (PE, EAT 预测的理论羽化日期) + 2 d (起飞前期) + 3 d (variance) = 9 d”的结论。

事实上对稻飞虱等外翅类昆虫起飞迁出历期的研究早有报道,但是许多内翅类(鳞翅目、双翅目、鞘翅目)迁飞种类却几乎没有定论,原因何在?调控内翅类昆虫迁飞种群分化、迁飞行为发生的生理生化机理比外翅类昆虫要复杂的多。就鳞翅目而言,田间种群选择迁飞或滞留不仅与幼虫期和蛹期的环境条件密切相关,还与成虫期的补充营养有关(Wheeler,1996)。比如稻纵卷叶螟在幼虫期诱导迁飞的条件下,成虫期饲喂蜂蜜水会部分逆转其生殖滞育状态,自然种群可由迁飞型轻松转变为居留型(吴进才,1985)。换言之,在室内模拟条件下,对这类昆虫迁飞型的人为诱导及其迁飞状态的保持非常困难。而且目前已知许多鳞翅目昆虫具有多次迁飞性,卵巢成熟后依然可以远距离飞行,因此我们不能像研究飞虱那样,单纯依靠解剖结果,通过雌虫卵巢停育的持续时间来判定种群的迁飞滞育期。

本文试图从行为学的角度来重新阐述这一问题。研究发现,稻纵卷叶螟在 2 日龄的起飞高峰过后,3 日龄起飞比例迅速下降,但 4 ~ 6 日龄再次回升,并且一直维持在 50% 左右的高水平。这或许可以理解为,稻纵卷叶螟的迁飞期较长,在羽化后较长一段时间内成虫均可保持远距离飞行的潜能和欲望,这也与其再迁飞能力很强的特性相符合。有研究表明稻纵卷叶螟平均可进行 4 ~ 5 次(夜)再迁飞(黄学飞等,2010;王凤英等,2010),按照本文的分析结果,2 日龄首次起飞,到 6 日龄时恰好可以完成第 5 次飞行。当然,我们不能完全排除一种可能,那就是高日龄成虫频繁的飞行活动与求偶、交配和产卵等行为也有关。

迁飞是稻纵卷叶螟与生态条件变化节奏相适应的长期自然选择中形成的种性特征。本研究中,从广西南宁采集的稻纵卷叶螟迁出种群在室内继代饲养 3 代以后,起飞比例大大降低,符合稻

纵卷叶螟田间种群动态随季节变化而具有迁入、迁出和本地繁殖的不同世代性质的自然规律。这表明,用本试验中所设计的室内模拟起飞装置来研究鳞翅目昆虫起飞飞行行为是可行的。

尽管本地繁殖种群的起飞比例大大降低,但是仍有部分个体依然保持着迁飞性。这说明,遗传因素在调控昆虫飞行行为方面占据着重要地位。不过室内测定的稻纵卷叶螟迁出种群的平均起飞比例比田间观测结果低 15% 左右(未发表资料),这可能与供试虫源不同有关。更重要的是,室内饲养环境不可能与水稻田完全一致,试虫从田间转移至室内,其生殖停滞状态能否保持、保持多久、怎样保持?这是需要进一步明确的问题,包括生殖滞育的天数、性召唤出现的时刻等迁飞行为参数。

参考文献 (References)

- James AS, 1975. Flight patterns among eleven species of diurnal Lepidoptera. *Ecology*, 56 (6):1367 - 1377.
- Johnson CG, 1963. Physiological factors in insect migration by flight. *Nature*, 198(4879):423 - 427.
- Kennedy JS, 1961. A turning point in the study of insect migration. *Nature*, 198(4767):785 - 791.
- Otuka A, Zhou YJ, Lee GS, Matsumura M, Zhu YQ, Park HH, Liu ZW, Morimura SS, 2012. Prediction of overseas migration of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera:Delphacidae) in East Asia. *Appl. Entomol. Zool.*, 47(4):379 - 388.
- Taylor LR, 1957. Temperature relations of teneral development and behaviour in *Aphis fabae* scop. *J. Exp. Biol.*, 34:189 - 208.
- Wheeler D, 1996. The role of nourishment in oogenesis. *Annu. Rev. Entomol.*, 41:407 - 431.
- Zhang L, Jiang XF, Luo LZ, 2008. Determination of sensitive stage for switching migrant oriental armyworms into residents. *Environ. Entomol.*, 37(6):1389 - 1395.
- 韩志民, 2011. 稻纵卷叶螟迁飞与生殖的互作关系. 硕士学位论文. 武汉:华中农业大学.
- 胡国文, 谢明霞, 汪毓才, 1982. 白背飞虱成虫起飞的影响因素. 西南农学院学报, (1):59 - 65.
- 湖南农学院昆虫教研室, 1978. 稻纵卷叶螟飞翔特性的初步观察: I. 飞翔持续时间和振翅频率. 湖南农学院学报, (3):42 - 47.
- 湖南农学院昆虫教研室, 1979. 稻纵卷叶螟飞翔特性的初步观察: II. 飞翔起始温度及起飞蛾龄. 湖南农学院学

报, (4):17-25.

黄学飞, 张孝羲, 翟保平, 2010. 交配对稻纵卷叶螟飞行能力及再迁飞能力的影响. 南京农业大学学报, 33(5): 23-28.

李克斌, 罗礼智, 1999. 粘虫飞行肌中与能量代谢有关的酶活性研究. 昆虫学报, 42(1):37-43.

廖怀建, 黄建荣, 刘向东, 2012. 利用玉米苗饲养稻纵卷叶螟的方法. 应用昆虫学报, 49(4):1078-1082.

刘芹轩, 吕万明, 张桂芬, 1982. 白背飞虱的生物学和生态学研究. 中国农业科学, (3):59-66.

全国稻纵卷叶螟研究协作组, 1981. 我国稻纵卷叶螟迁飞规律研究进展. 中国农业科学, (5):1-8.

王凤英, 张孝羲, 翟保平, 2010. 稻纵卷叶螟的飞行和再迁飞能力. 昆虫学报, 53(11):1265-1272.

吴进才, 1985. 光照、温度及食物的变化对稻纵卷叶螟迁飞的效应. 昆虫学报, 28(4):398-405.

徐秀秀, 2012. 稻纵卷叶螟迁飞与生殖的关系及其生理机

制研究. 硕士学位论文. 北京:中国农业科学院.

张建新, 张孝羲, 罗卫华, 1992. 白背飞虱飞行能力的研究. 昆虫知识, (2):65-69.

张孝羲, 1980a. 昆虫迁飞的类型及生理、生态机制. 昆虫知识, 17(5):236-240.

张孝羲, 1980b. 稻纵卷叶螟 (*Cnaphalocrocis medinalis* Guenée) 迁飞规律的研究. 昆虫学报, 23(2):130-140.

张孝羲, 耿济国, 周威君, 1981. 我国稻纵卷叶螟迁飞规律的研究. 南京农学院学报, 23(3):43-54.

张孝羲, 陆自强, 耿济国, 1979. 稻纵卷叶螟雌蛾解剖在测报上的应用. 昆虫知识, 16(13):18-20.

赵万源, 1977. 粘虫生殖与迁飞. 昆虫知识, 14(1):12-13.

郑祖强, 张孝羲, 1989. 稻纵卷叶螟飞行能力的研究. 中国迁飞性昆虫研究进展学术讨论会摘要汇编. 南京:南京农业大学. 22-23.

封面介绍

异稻缘蝽 *Leptocoris varicornis* (Fabricius)

异稻缘蝽 *Leptocoris varicornis* (Fabricius), 属半翅目细缘蝽科。体长 18.5 mm, 复眼红色, 头部、前胸背板、小盾片及腹部绿色, 前翅革质部与膜质部皆为暗褐色, 各足绿色细长, 胫节以下渐呈黄褐色。外观近似稻蛛缘蝽 *Leptocoris acuta* (Thunberg), 但本种触角末节黑色或暗黄褐色、各足腿节绿色, 而稻蛛缘蝽触角末节为黄褐色、各足腿节端部具明显黄褐色。有专家认为二者乃同种异名, 其分类地位目前尚有争议。此照片为作者 2013 年 4 月 12 日 18:37 摄于越南清化省 Cam Thuy 县 Cam Son 村稻田中, 异稻缘蝽近年在印支三国水稻田发生日趋严重, 已成为当地重要的水稻害虫。该种学名承蒙中国农业大学彩万志教授鉴定, 并得到云南省农业科学院农业环境资源研究所湛爱东研究员和广东省农业科学院植物保护研究所吕利华研究员的帮助, 在此谨致谢忱!

(翟保平 南京农业大学昆虫学系)