东北粘虫春季空中虫群的迁飞行为*

高月波** 孙雅杰 张 强 孙 嵬 周佳春

（吉林省农业科学院植物保护研究所 农业部东北作物有害生物综合治理重点实验室，公主岭 136100）

摘 要 【目的】 研究春季迁飞粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 空中虫群的聚集成层和共同定向等飞行行为。**【方法】** 以 2 年粘虫迁飞盛期的雷达观测数据为基础，结合空间气象要素和罗盘信号分析。**【结果】** 在温度较低的春季进行迁飞的粘虫多在逆温层顶附近聚集成层，空中虫群会主动选择高温。迁飞粘虫具有明显的飞行低温阈值（16℃左右），此温度以下空中虫群密度低、无聚集成层现象。空中虫群位移方向的离散度与风速呈显著负相关。当风速较大（大于 5 m/s）且风向与粘虫迁飞方向（东北）相一致时，虫群通常表现为顺风定向；当风速小于 3 m/s 且风向与粘虫迁飞方向明显不同时，虫群表现为明显的侧风补偿甚至逆风飞行行为。此外，粘虫可能利用罗盘信号进行迁飞定向，例如地磁场。**【结论】** 试验结果可为迁飞性害虫的异地预测研究提供一定的基础理论依据。

关键词 粘虫，迁飞，共同定向，聚集成层，行为机制

The spring migration behavior of the oriental armyworm, *Mythimna separata*, in northeastern China

GAO Yue-Bo** SUN Ya-Jie ZHANG Qiang SUN Wei ZHOU Jia-Chun

(Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Northeast, Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China)

Abstract [Objectives] To investigate the aerial stratification and common orientation of the spring migrant populations of the oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). **[Methods]** This study is based on spring radar data collected over two years, in combination with the analysis of meteorological factors and compass cues. **[Results]** Most moths trended to aggregate near the upper inversion surface in order to find warmer conditions. Moreover, *M. separata* moths had a lower temperature threshold (about 16°C) during the migration period when it had low population density and did not to aggregate under this temperature threshold. Furthermore, a significant correlation between migration direction and the wind speed was observed. When the wind was strong (>5 m/s) and closely aligned with the armyworm moths heading (i.e., toward the NE), *M. separata* generally orientated close to the downwind. When the wind speed was less (<3 m/s) and not closely aligned with the moths heading, *M. separata* compensated for the cross-wind drift and even flew upwind. On the other hand, the oriental armyworm may use some compass cues (e.g., geomagnetic compass) to orient its general flight direction, during migration. **[Conclusion]** The results provide some theoretical basis for the off-site forecasting of migratory insect pests.

Key words *Mythimna separata*, migration, common orientation, stratification, behavior mechanism

粘虫 *Mythimna separate*（Walker）具有远距离迁飞习性。每年 5 月下旬至 6 月上旬，粘虫可借助有利气流从北纬 39°以南的 4~5 代及 3~4 代区远距离迁入我国东北，并对当地玉米、小麦及高粱等禾本科作物构成严重威胁（Chen *et al.*，1989；林昌善，1990），春季迁入的粘虫在东北地区繁殖 1 代，当 2 代粘虫成虫羽化时遇合适气流将向南迁出，如气流条件不允许将滞留当地繁

* 资助项目：公益性行业（农业）科研专项（201403031）；吉林省农业科技创新工程重大产业技术领域关键技术研究项目

**通讯作者，E-mail: gaoyuebo8328@163.com

收稿日期：2014-06-10，接受日期：2014-06-25

殖为害，2012 年 8 月，东北 2 代粘虫大暴发，吉林省农作物受害总面积达 37.5 hm^2，直接经济损失高达 10.1 亿元（张云慧等，2012）。当前，昆虫雷达是监测迁飞性昆虫空中种群最有效的工具之一。在雷达揭示空中虫群的飞行行为中，聚集成层和共同定向等行为现象最为引人注目。聚集成层是指空中虫群在较大的水平范围及相对较小的垂直空间内高密度聚集，虫群密度高且具有明显的上下分界；共同定向则是指虫群头朝向同一地理方位，表现为虫群定向与风向相一致或呈一定夹角，定向虫群在雷达 PPI（Plane position indicator）图像中呈现“哑铃形”回波分布（翟保平和张孝羲，1993；翟保平，1999，2005）。许多雷达观测结果证实，高密度虫层与夜间稳定边界层的逆温现象密切联系，虫群频频选择温度最高、风速较大的逆温层顶附近聚集成层，表现出对高温的显著选择（Riley *et al.*，1991；翟保平，1999）。但并非所有的成层现象都与高温相关，秋季回迁的褐飞虱种群在黄昏起飞后可以爬升至 700~900 m 的高度形成温障层（Ceiling layer），虫层顶高与其飞行低温阈值（16℃）高度相一致（Riley *et al.*，1991）。还有一些成层现象与低空急流中心的最大风速或气流的最大切变存在密切联系（Riley and Reynolds，1986；Wolf *et al.*，1986）。夜间迁飞昆虫的共同定向行为机制可能更为复杂，其中风、月亮方位角、地面标志物、晨昏朦影、飞行个体间的视觉联系以及地磁场都可能成为迁飞性昆虫的定向信号（Drake，1983；Chapman *et al.*，2008）。利用垂直雷达对银 Y 夜蛾 *Autographa gamma* 夜间迁飞定向行为的观测表明，该虫可能利用罗盘信号和其偏好方向来优化迁飞路径（Dingle，1996；Chapman *et al.*，2010）。迄今为止，相关研究尚不能对上述空中虫群的飞行行为机制做出准确解释。是风还是温度在空中虫群的聚集成层过程中发挥重要作用？夜间迁飞虫群是借助风、地物还是诸如磁场、星体等罗盘信号来实现其共同定向？

远距离迁飞是许多昆虫躲避不良环境并选择新的生境进行定殖的行为对策，成层和定向行为对迁飞性昆虫种群具有非常重要的生物学意义，选择风温条件适宜的高度聚集成层可以保证迁飞昆虫长时间和远距离迁飞，共同定向可以优化迁飞路径提高虫群顺利到达目的地的可能性（Feng *et al.*，2004）。许多迁飞性昆虫，诸如粘虫、草地螟、棉铃虫、稻纵卷叶螟及褐飞虱等都是臭名昭著的农业害虫，每每造成令人触目惊心的农业损失（Wolf *et al.*，1986；Chen *et al.*，1989；Feng *et al.*，2004，2005；高月波等，2008）。成层和定向行为大大提高了迁飞虫群在局部地区集中降落并突发猖獗的可能性，因此飞行行为机制的明确将有助于判断害虫迁飞过程中的运行速度、轨迹和降落区，为迁飞性害虫的异地预测提供直接依据（Drake and Farrow，1988）。本文利用 2 年东北春季粘虫空中迁飞种群的雷达观测数据，结合相关气象要素及罗盘信号分析，探讨粘虫空中虫群的聚集成层和共同定向等行为机制。

1　材料与方法

1.1　昆虫雷达及观测方法

雷达主机为日本株式会社（JRC）生产的 JMA-510，G-6 型航海雷达主机，装配无锡无线电二厂生产的 711 型气象雷达天线。雷达主要技术参数：X 频带 3 cm 波长，最大发射功率 10 kw，脉冲宽度分别为 0.08、0.4、0.8 和 1.2 μs；天线为圆抛物面，直径 1.5 m，最大转速可达 20 转/min。1999—2000 连续 2 年的 5 月下旬—6 月上旬，在吉林省公主岭对夜间迁飞的粘虫种群进行观测。观测始于傍晚 19:00 时，止于次日凌晨 05:00；19:00—20:00 期间，每 30 min 观测一次，20:00—次日凌晨 05:00 期间，每 1 h 观测一次。每次观测时，雷达天线仰角均为 3°、5°、8°、12°、18°、28°、45°和 58°（孙雅杰和陈瑞鹿，1997）。

1.2　粘虫迁飞行为参数算法

本研究所用昆虫雷达的数据记录主要通过对实时雷达 PPI 图像的单周或多周曝光拍摄来完成，通过对照片显示的回波数量及分布，并结合雷达性能参数来计算空中虫群的时空动态及行为参数（王素云等，1997），本文所涉及的昆虫飞行行为参数算法如下。

1.2.1　虫群迁飞高度（H）　根据昆虫回波和雷达的距离（S）与雷达扫描时的仰角（α）来计算，即 $H=S\times\mathrm{Sin}(\alpha)$。

1.2.2　昆虫位移方向与定向　利用多次曝光拍摄下雷达天线每旋转一周昆虫回波所处位置，结合多周拍摄后同一昆虫在雷达 PPI 图片上呈现的

多个回波点以构成昆虫飞行轨迹，利用软件几何画板 5.0 测定昆虫个体位移方向，并利用圆形数据统计软件 Oriana 2.0 计算空中虫群的平均位移方向及标准差，用标准差表示位移方向的离散度。测量雷达 PPI 图像中哑铃型回波分布的方位，空中虫群的共同定向与该方位垂直。通过比较昆虫位移速度和风速大小以确定昆虫个体头向，当位移速度明显大于风速时认为昆虫是顺风或侧顺风头向。

1.3　风速、风向及温度等气象资料

风速、风向及温度等气象资料为 NCEP/NCAR 每 3 h 一次的 1 km×1 km 精度的全球最终分析资料（FNL）（ftp://ftp.iap.ac.cn/fnl/）和 MICAPS 常规资料，采用 MM5 模式进行数值模拟，获得每小时一次的 30 km×30 km 格距的气象要素场，经 MM5-GrADS 模块转换为 GrADS 格点数据。

1.4　雷达观测期间的月球仰角、方位角及地磁场数据

通过 SkyMap 软件获得雷达观测期间的月球仰角与方位角数据。雷达 PPI 上的 0°代表磁北，磁北方位是观测前借助地质罗盘调整雷达车及天线指向来确定，并通过 NOAA 地球物理学数据中心（http://www.ngdc.noaa.gov/geomagmodels/IGRFWMM.jsp）查询雷达观测期间当地的磁偏角为–9°17′。

2　结果与分析

2.1　粘虫空中迁飞虫群的聚集成层与共同定向行为现象

1999 和 2000 连续 2 年的雷达观测结果表明，东北地区春季粘虫迁飞的盛期在 5 月末至 6 月初，虫群选择夜间迁飞，每天黄昏时分（19:00—19:30）大规模起飞，飞行高度可达 1 000 m 以上。高密度虫层通常出现在迁飞盛期的晴朗夜晚，最早可在 20:00 左右出现，虫层通常在 200~600 m 高度之间形成，少数虫层高度可达上千米，虫层厚度为 50~150 m 之间。虫层持续时间通常可达数小时，甚至整夜。虫层高度常伴随时间发生明显变化。2 年的观测中，聚集成层现象多与定向行为相伴出现，成层的虫群基本都表现为共同定向（图 1：A），但定向的虫群并非都聚集成层。迁飞盛期的多数夜晚，粘虫空中种群共同定向现象最早出现在起飞半小时后（即到达其巡航高度时）。虫群定向方位通常为东北，少数夜晚定向北或西北，定向的虫群在雷达 PPI 上呈现明显的哑铃型分布。不同观测夜间虫群定向方位存在差异，同一观测夜不同观测时间或观测高度上定向方位也存在变化（图 1：B）。

2.2　粘虫空中迁飞虫群的聚集成层与气象要素的关系

选择典型的聚集成层现象结合不同高度的温度、风速及风向的时空变化以分析粘虫空中种群聚集成层的行为机制。结果表明，春季迁飞的粘虫种群通常选择较高的温度聚集成层，成层现象与逆温现象关系密切，而与风速、风向的变化关系不大。1999 年 5 月 31 日 01:40，雷达观测虫层形成于 970~1 050 m 之间，此时在 550~1 100 m 之间存在明显的逆温现象，而虫层形成的高度恰好接近逆温层顶的位置，低于 16℃以下的范围内回波非常少（图 2：A)。1999 年 6 月 1—2 日，高密度虫层几乎持续整夜，风速极值始终出现在 600~700 m 高度，风向在 200~1 200 m 范围内也无明显切变，但逆温现象明显且逆温层顶高

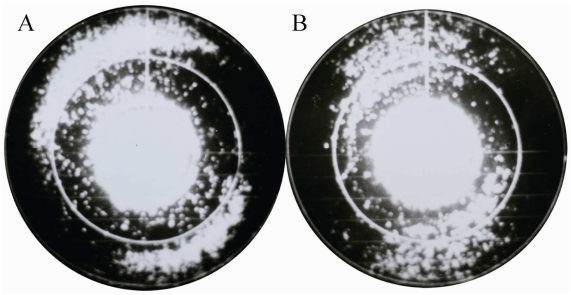

图 1　空中粘虫虫群成层和共同定向的雷达图像

Fig. 1　Radar PPI photographs of the stratification and common orientation by airborne *Mythimna separata*

图中所示为空中虫群在雷达 PPI 上呈现的回波，每幅图中的垂直竖线代表磁北方向。A.空中粘虫虫群在 280~420 m 之间聚集成层，高密度虫群共同定向东北（1999 年 6 月 1 日，20:41，雷达天线仰角 18º，从圆心到圆周边缘的距离为 435 m）；B.空中粘虫虫群在 430 m 高度以下（内圈）的定向方位（东北）与 430 m 高度以上(外圈，定向东)存在明显差异(1999 年 6 月 1 日 22:48，雷达天线仰角为 28º，从圆心到圆周边缘的距离为 650 m)。

These photographs show the airborne insect echoes appear on radar ‘plan position indicator’ (PPI), in which the direction of north is indicated by the vertical line. A. 20:41 1st June, 1999 at 18° elevation, the distance from the centre of PPI to the edge of range circle was equivalent to 435 m.

Most of the individuals of armyworm are concentrated into a horizontal layer at height from 280 to 420 m and exhibit common orientation (NE); B. 22:48 1st June, 1999 at 28° elevation, the distance from the centre of PPI to the edge of range circle was equivalent 650 m. the common orientation of airborne individuals of armyworm below height of 430 m (inner circle, NE) was different from the higher flyers (outer circle, E).

度在不同时间上存在明显变化。在 20:10，虫层在 260~400 m 之间形成，此时的温度最大值出现在 300 m 高度（图 2：B）；在 21:45，温度最大值出现在 370 m 左右，虫层高度伴随温度略有升高（320~430 m）（图 2：C）；在 02:46，逆温层顶高度继续升高（600 m 左右），虫层也攀升至 470~550 m 高度（图 2：D)。另外，分析所有成层现象与温度的关系还发现，粘虫成层温度下限为 16℃，在此温度以下虫群无成层现象出现。

2.3 粘虫空中迁飞虫群的位移方向、共同定向及其与风和罗盘信号的关系

风速较大且风向为西南的雷达观测夜，粘虫空中虫群的位移方向与风向十分接近。位移方向的离散度与风速呈显著负相关（r=–0.74; $F_{1,15}$=18; P<0.01），风是决定空中虫群位移方向的关键因子，风速越大虫群的位移方向与风向夹角越小。在 2 年共 15 个雷达观测夜中，空中风向多为西南方向且风速均较大（大于 5 m/s）；在少数观测夜，风向为东南或西北，风速均很小（小于 3 m/s）。粘虫空中虫群多数共同定向东北方位，与春季东北地区盛行的西南季风基本保持一致或较小夹角（图 3：A，B）。当风向与粘虫迁飞的东北方向存在很大差异且风速较小的夜晚，空中虫群出现了明显的侧风补偿甚至逆风飞行行为。2000 年 6 月 1 日 20:11，285~435 m 高度平均风向为 168°，平均风速为 0.8 m/s，虫群定向为 17°，侧风补偿角度为 29°（图 3：C）；2000 年 6 月 3 日 20:31，285~435 m 高度平均风向为 157°，平均风速仅为 0.95 m/s，此时虫群平均位移方向为 38°，共同定向为 50°，侧风补偿角度达 73°（图 3：D）；2000 年 6 月 2 日，夜间风向为西北，风速小于 3 m/s，空中虫群的位移方向和定向均为北或东北，表现为显著的逆风位移和定向（图 3：E，F）。分析所有观测到的定向现象与月球仰角、方位角的关系发现，粘虫共同定向行为与月亮的有无及方位无必然联系，共同定向行为频繁发生在无月夜。粘虫的共同定向均指向北方，但与磁北方向不完全一致（图 3）。

3 讨论

通过研究东北地区粘虫迁飞虫群的成层机制发现，空中虫群多在温度最高的逆温层顶附近聚集成层，且虫层高度会伴随逆温层顶高度的变化而变化。因此，虫群对温度具有明显的主动选择行为，适宜的温度是保证昆虫长时间持续飞行的先决条件。在东北春季粘虫迁飞盛期，夜间温度通常较低，以本研究所涉及的 2 年春季为例，迁飞盛期时空间最高温度均在 22℃以下，少数观测夜最高温度尚不到 17℃，低温条件应该是导致粘虫选择逆温层顶成层的主要原因。在迁飞过程中，粘虫飞行行为受到其持续飞行低温阈值

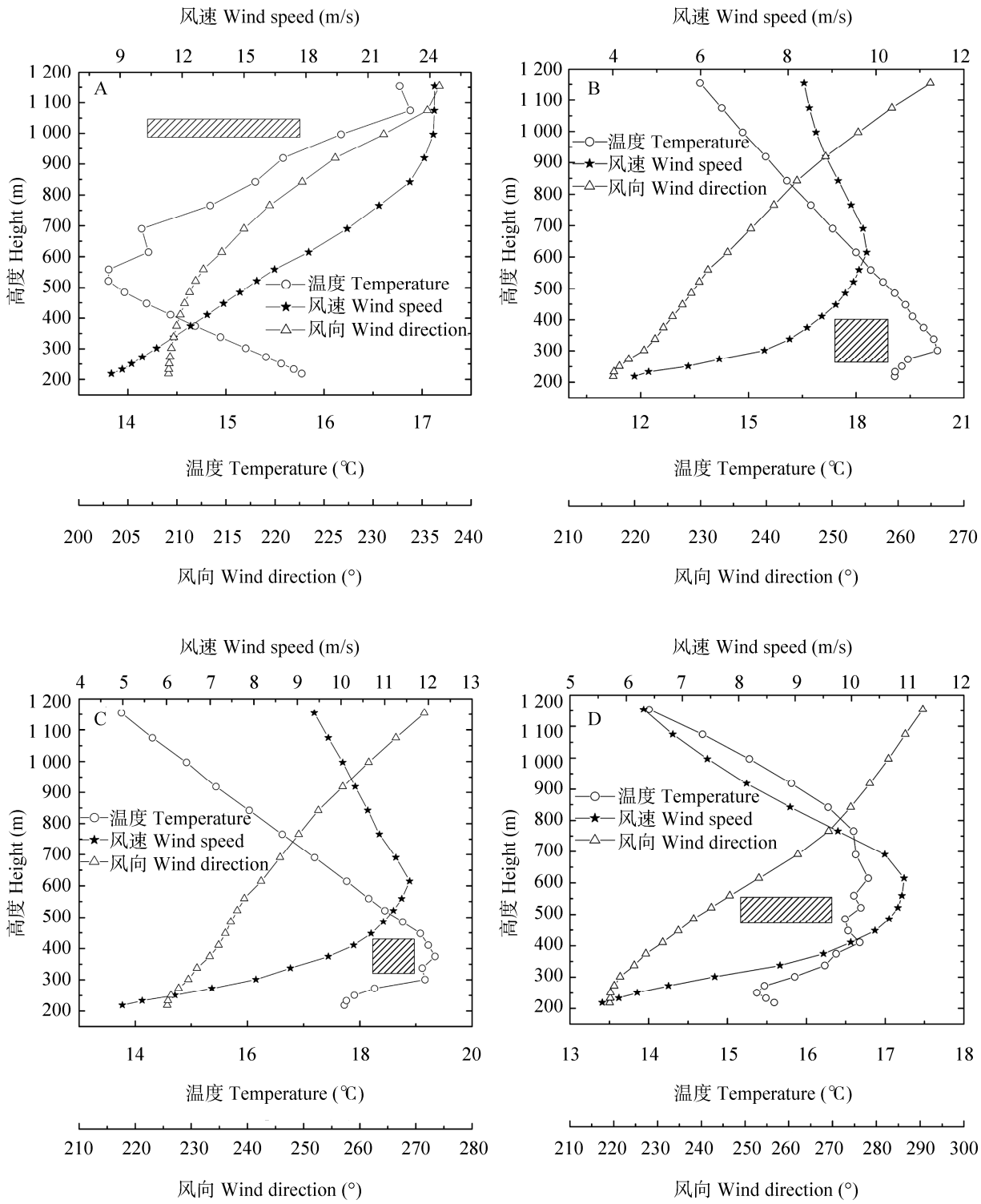

图 2 粘虫迁飞虫层的高度与风和温度的关系

Fig. 2 The relationship between the height of armyworm layers and wind and temperature

* 资助项目：公益性行业（农业）科研专项（201403031）；吉林省农业科技创新工程重大产业技术领域关键技术研究项目

**通讯作者，E-mail: gaoyuebo8328@163.com

收稿日期：2014-06-10，接受日期：2014-06-25

图中矩形阴影表示虫层高度和厚度。观测时间依次为：A.1999 年 5 月 31 日 01:30；B.1999 年 6 月 1 日 20:10；C.1999 年 6 月 1 日 21:45；D.1999 年 6 月 2 日 02:46。

The shaded rectangle indicates the height and thickness of the moth layer. Observation times of above figures are in order A. 01:30 h 31st May 1999, B. 20:10 1st June 1999, C. 21:45 1st June 1999, D. 02:46 2nd June 1999.

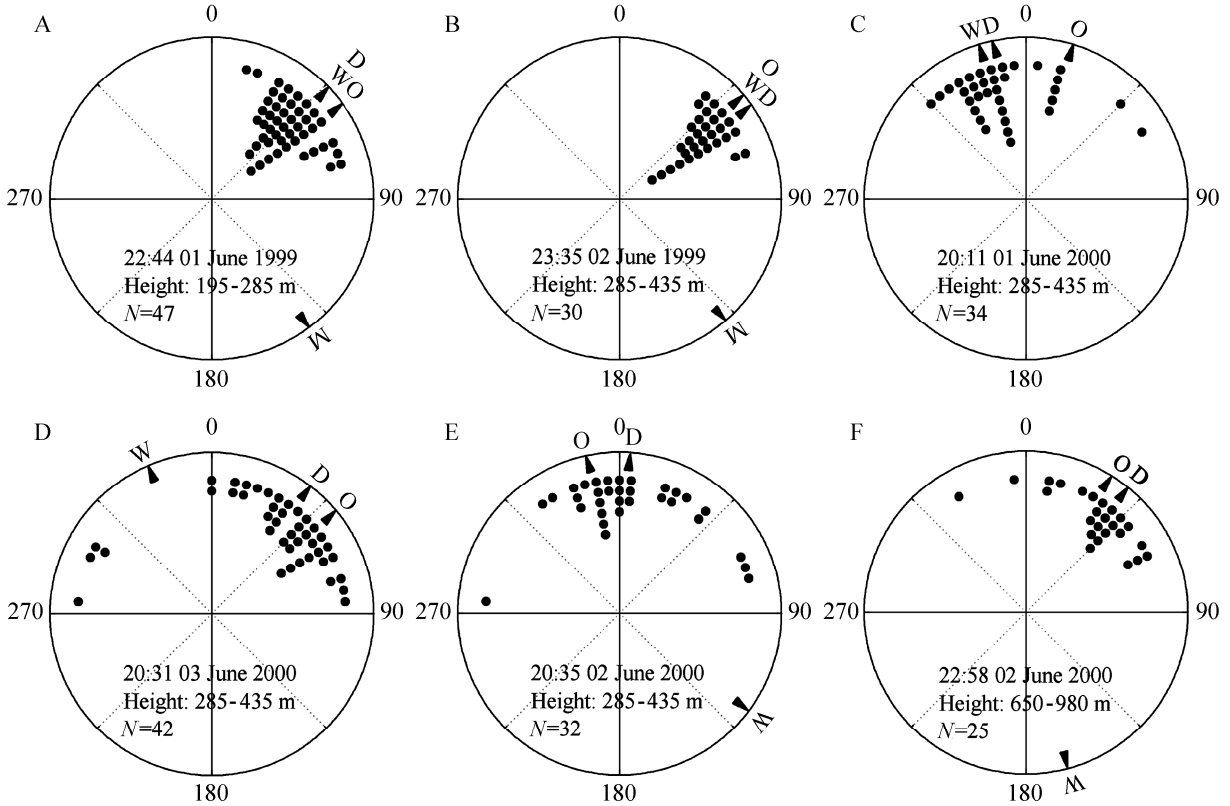

图 3　东北春季粘虫迁飞的位移方向与共同定向

Fig. 3　Displacement direction and common orientation of airborne moths of *Mythimna separata* in spring in northeastern China

图中黑点代表迁飞粘虫个体，黑点对应角度为粘虫位移方向；圆周外 D 代表虫群的平均位移方向，O 代表虫群共同定向方位，W 代表风向（为实际风向减去磁偏角），M 代表月球方位，0°为磁北方向；圆周内标注观测时间、高度和粘虫数量。

Each black dot at the circle periphery indicates the displacement direction of individual moth of *M. separata*. D: The mean direction of displacement; O: Common orientation; W: The direction of wind blowing; M: Moon's azimuth; 0° is the direction of magnetic north. Observation time, height and number of moths (N) are marked in figures.

的显著影响，这一温度在 16℃左右。部分观测夜，空间逆温现象不明显，温度伴随高度升高而不断降低，在温度 16℃以下的高度范围内雷达回波分布极少，更无成层现象发生。本研究证实了在低温条件下，粘虫空中虫群聚集成层主要原因是对较高温度的主动选择（Wood *et al.*，2006，2010）。设想当环境温度较高时，温度不再是昆虫持续飞行的限制因素，空中粘虫虫群是否还会一味选择逆温层顶的高温处成层呢？飞行行为试验证实，鳞翅目成虫具有主动选择最适飞行温度的行为特性，因此当环境温度很高时，空中虫群可能不会一味选择最高温而是更倾向于最适飞行温度（高月波和翟保平，2010）。空中虫群是否具有主动选择高风速层聚集迁飞以达到最远的迁飞距离的能力呢？昆虫通常是通过视觉检测标志物的相对运动来判断自身运动速度的，夜晚在几百米甚至上千米高度上迁飞的昆虫几乎不可能找到合适的参照物来利用视觉线索检测自身运动从而对风速和风向做出判断（高月波和翟保平，2010）。如果昆虫具有主动选择最高风速进行乘风飞行的能力，可能是利用检测气流中的压力变化或通过双翅上的本体

感受器来对风速变化做出反应，另外昆虫触角对微弱气流和力的感受也可能成为昆虫进行风速选择的方式（Sane *et al.*，2007；Webb，2007；Reynolds *et al.*，2010）。另外，夜间稳定边界层中的小尺度大气运动也可能使空中虫群被动集聚在低空急流中而形成虫层，例如辐合产生的密度流、湍流等小尺度气流运动等（Sane *et al.*，2007）。

粘虫迁飞种群具有明显的共同定向现象，这种迁飞行为与风向、月亮等可能的定向信号无密切相关关系。但风速与粘虫位移方向的离散度相关分析表明，风速直接影响粘虫飞行过程中的侧风补偿能力，即在风速越大补偿能力越差。部分观测夜不同高度上虫群的定向与风向变化是相一致的，较大风速对虫群的共同定向应该存在影响。昆虫是无法直接对风向进行判断的，只能通过视觉信号来判断自身的位移方向，但在亮度极低的黑夜迁飞，可用的视觉信号基本不存在（Riley，1989）。在大尺度的大气运动过程中，由风切变导致的湍流被认为具有稳定的同向性，而气流运动的各向异性有可能为迁飞性昆虫的定向提供信号，但至今无法证实这种通过风切变产物克赫波（Kelvin-Helmholtz wave）引起的各向异性是否在小尺度大气运动中也同样存在（Reynolds *et al.*，2009，2010）。在风速较小且风向与粘虫迁飞方向（东北）显著不同条件下，虫群会出现明显的侧风补偿甚至逆风飞行行为。因此，粘虫在迁飞过程中应该具有判断飞行方向并主动选择飞行方向的能力，这种能力应该与某种罗盘信号相关，地磁场是最稳定和可靠的罗盘信号之一（Dingle，1996；Chapman *et al.*，2008）。远距离迁徙的鸟类、哺乳动物等可以利用磁场定向（Wiltschko and Wiltschko, 1995；Wiltschko，2003）；蜜蜂和蚂蚁等社会性昆虫也能在近距离的觅食和返巢过程中利用磁场导航（Gould *et al.*，1978；Banks and Srygley，2003）。白天远距离迁飞的昆虫可以利用时间补偿的太阳罗盘进行定向已经得以证实（Perez *et al.*，1997）。那么，夜间远距离迁飞的昆虫是否会利用磁场定向，其感觉机制是什么？这些都有待于进一步的深入研究，以揭示迁飞性昆虫共同定向的内在机制。

致谢：南京农业大学陈晓博士和胡高博士协助风温场的模拟与分析，谨致谢忱！

参考文献 (References)

Banks AN, Srygley RB, 2003. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants. *Atta colombica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, 109(10): 835–846.

Chapman JW, Nesbit RL, Burgin LE, Reynolds DR, Smith AD, Middleton DR, Hill JK, 2010. Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. *Science*, 327(5966): 682–685.

Chapman JW, Reynolds DR, Mouritsen H, Hill JK, Riley JR, Sivell D, Simth AD, Woiwod IP, 2008. Wind selection and drift compensation optimize migratory pathways in high-flying moth. *Curr. Biol.*, 18(7): 514–518.

Chen RL, Bao XZ, Drake VA, Farrow RA, Wang SY, Sun YJ, Zhai BP, 1989. Radar observations of the spring migration into northeastern China of the oriental armyworm moth, *Mythimna separata*, and other insects. *Ecol. Entomol.*, 14(2): 149–162.

Dingle H, 1996. Migration: The Biology of Life on the Move. New York: Oxford University Press. 375–413.

Drake VA, 1983. Collective orientation by nocturnally migrating Australian plague locusts, *Chortoicetes terminifera* (Walker) (Orthoptera: Acrididae): a radar study. *Bull. Entomol. Res.*, 73(4): 679–692.

Drake VA, Farrow RA, 1988. The influence of atmospheric structure and motions on insect migration. *Annu. Rev. Entomol.*, 33: 183–210.

Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2004. Spring migration and summer dispersal of *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and other insects observed with radar in northern China. *Environ. Entomol.*, 33(5): 1253–1265.

Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Ni YX, Guo YY, 2005. High-altitude windborne transport of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in mid-summer in northern China. *J. Insect Behav.*, 18(3): 335–349.

Gould JL, Kirschvink JL, Deffeyes KS, 1978. Bees have magnetic remanence. *Science*, 201(4360): 1026–1028.

Perez SM, Taylor OR, Jander RA, 1997. A sun compass in monarch butterflies. *Nature*, 387: 97.

Reynolds AM, Reynolds DR, Riley JR, 2009. Does a 'turbophoretic' effect account for layer concentrations of insects migrating in the stable night-time atmosphere. *J. R. Soc. Interface.*, 6(30): 87–95.

Reynolds AM, Reynolds DR, Smith AD, 2010. A single wind-mediated mechanism explains high-altitude 'non-goal oriented' headings and layering of nocturnally migrating insects. *Proc. R. Soc. B*, 277(1682): 765–772.

Riley JR, 1989. Orientation by high-flying insects at night: observations and theories // Orientation and Navigation-Birds,

Humans and other animals. Conference of the Royal Institute of Navigation, Cardiff. 6–8.

Riley JR, Cheng XN, Zhang XX, Reynolds DR, Chen XN, Xiao XZ, Reynolds DR, Xu GM, Smith AD, Cheng JY, Bao AD, Zhai BP, 1991. The long-distance migration of *Nilaparvata lugens* (Stål) (Delphacidae) in China: radar observation of mass return flight in autumn. *Ecol. Entomol.*, 16(4): 471–489.

Riley JR, Reynolds DR, 1986. Orientation at night by high-flying insects // Danthanarayana D (ed.). Insect Flight: Dispersal and Migration. Berlin:Springer-Verlag Press. 71–87.

Sane SP, Dieudonne A, Willis MA, Daniel TL, 2007. Antennal mechanosensors mediate flight control in moths. *Science*, 315(5813): 863–866.

Webb B, 2007. Insect behaviour: controlling flight altitude with optic flow. *Curr. Biol.*, 17(4): R124–R125.

Wiltschko R, Wiltschko W, 1995. Magnetic Orientation in Animals. Berlin:.Springer-Verlag Press. 10–245..

Wiltschko W, 2003. Magnetic orientation in birds and other animals // Kramer B (ed.). Advances in Solid State Physics. Berlin: Springer-Verlag Press. 815–829.

Wolf WW, Westbrook JK, Sparks AN, 1986. Relationships between radar entomological measurements and atmospheric structure in South Texas during March and April 1982 // Sparks AN (ed.). Long-Range Migration of Moths of Agronomic Importance to the United States and Canada: Specific Examples of the Occurrence and Synoptic Weather Patterns Conducive to Migration. U. S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service Press. 84–97.

Wood CR, Chapman JW, Reynolds DR, Barlow JF, Smith AD, Woiwod IP, 2006. The influence of the atmospheric boundary layer on nocturnal layers of noctuids and other moths migrating over southern Britain. *Int. J. Biometeorol.*, 50(4): 193–204.

Wood CR, Clark SJ, Barlow JF, Chapman JW, 2010. Layers of nocturnal insect migrants at high-altitude: the influence of atmospheric conditions on their formation. *Agric. For. Entomol.*, 12(1): 113–121.

高月波, 陈晓, 陈钟荣, 包云轩, 杨荣明, 刘天龙, 翟保平, 2008. 稻纵卷叶螟（*Cnaphalocrocis medinalis*）迁飞的多普勒昆虫雷达观测及动态. 生态学报, 28(11): 5238–5247.[GAO YB, CHEN X, CHEN ZR, BAO YX, YANG RM, LIU TL, ZHAI BP, 2008. Dynamic analysis on the migration of the rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) by Doppler Insect Monitoring Radar and numerical simulation. *Acta Ecologica Sinica*, 28(11): 5238-5247.]

高月波, 翟保平, 2010.飞行过程中棉铃虫对温度的主动选择. 昆虫学报, 53(5): 540–548.[GAO YB, ZHAI BP, 2010. Active temperature selection of flying *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) moths. *Acta Entomologica Sinica*, 53(5) : 540 － 548]

林昌善, 1990. 粘虫生理生态学. 北京: 北京大学出版社. 173–252.[LIN CS, 1990. Physiology and Ecology of the Oriental Armyworm, *Mythimna separate*. Beijing Normal University Press, Beijing. 173-252.]

孙雅杰, 陈瑞鹿, 1997. 雷达观测空中飞行昆虫的有效距离. 昆虫知识, 34(4): 201–203．[SUN YJ, CHEN RL, 1997. The measurement of available distance observing airbone insect by a radar. *Entomological Knowledge*, 34(4): 201–203.]

王素云, 陈瑞鹿, 暴祥致, 孙雅杰, 翟保平, 谢为民, 1997. 昆虫雷达回波图像的拍摄和识别方法. 昆虫知识, 34(3): 167–170. [WANG SY, CHEN RL, BAO XZ, SUN YJ, ZHAI BP, XIE WM, 1997. The method of shoot and identification from radar echo for insects. *Entomological Knowledge*, 34(3): 167–170.]

翟保平, 1999. 追踪天使：昆虫雷达 30 年. 昆虫学报, 42(3): 315–326.[ZHAI BP, 1999. Tracking angels: 30 years of radar entomology. *Acta Entomologica Sinica*, 42(3): 315–326]

翟保平, 2005. 昆虫雷达让我们看到了什么？昆虫知识, 42(2): 217–226. [ZHAI BP, 1999. What have we seen by entomological radar? *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(2): 217–226.]

翟保平, 张孝羲, 1993. 迁飞过程中昆虫的行为: 对风温场的适应与选择. 生态学报, 13(4): 356–363.[ZHAI BP, ZHANG XX, 1993. Behaviour of migrating insects: adaptation and selection to atmospheric environment. *Acta Ecologica Sinica*, 13(4): 356–363.]

张云慧, 张智, 姜玉英, 曾娟, 高月波, 程登发, 2012. 2012 年三代黏虫大发生原因初步分析. 植物保护, 38(5): 1–8.[ZHANG YH, ZHANG Z, JIANG YY, ZENG J, GAO YB, CHENG DF, 2012. Preliminary analysis of the outbreak of the third-generation armyworm *Mythimna separate* in China in 2012. *Plant Protection*, 38(5): 1-8.]