

一日龄粘虫不同时长吊飞对生殖及寿命的影响*

吕伟祥 江幸福 张 蕾** 罗礼智

(中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘 要 【目的】本研究旨在阐明羽化后 1 日龄粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 的飞行潜力以及飞行对成虫生殖和寿命的影响, 从而进一步解析粘虫的迁飞行为特征。【方法】利用室内昆虫飞行磨计算机数据采集系统, 研究了羽化后 1 日龄粘虫吊飞 6、9 和 12 h 的飞行能力差异, 以及不同时长吊飞后粘虫的生殖参数和成虫寿命的变化情况。【结果】结果表明, 1 日龄雌雄蛾均具有一定的飞行能力, 但当吊飞时间超过 9 h 之后, 成虫的飞行时间、距离和速度均不再显著上升。除吊飞 12 h 成虫的飞行速度外, 其它处理雌雄蛾的飞行能力之间无显著差异。羽化后 1 日龄不同时长吊飞对粘虫的生殖均有显著的促进作用, 但随着吊飞时间的延长, 这种促进作用显著降低。6、9 和 12 h 吊飞处理均导致成虫产卵前期显著缩短, 但仅吊飞 6 和 9 h 成虫的产卵量和产卵历期显著高于对照。吊飞 12 h 成虫的产卵量和产卵历期则显著低于吊飞 6 和 9 h 的成虫, 并和对照差异不显著。吊飞 12 h 后, 雌雄成虫寿命均显著缩短。【结论】羽化后 1 日龄飞行显著促进粘虫的生殖, 但随着飞行时间的延长, 飞行对生殖的促进效应显著减弱。

关键词 粘虫, 1 日龄成虫, 飞行时长, 生殖

Effect of different tethered flight durations on the reproduction and adult longevity of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae)

LÜ Wei-Xiang JIANG Xing-Fu ZHANG Lei** LUO Li-Zhi

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract [Objectives] To describe flight potential of adult *Mythimna separata* (Walker) one day after emergence and the effect of tethered flight on reproduction and adult longevity, thereby clarifying the migration character. [Methods] A flight mill system was used to examine the effects of different tethered flight durations on adult *M. separata* one day after emergence. The influences of different flight durations on reproduction were determined by analyzing variation in the reproductive parameters of groups of adults subject to 6, 9 or 12 h tethered flight. [Results] Our results indicate that newly emerged *M. separata* adults have a moderate flight potential, and there was no significant increase in flight duration, flight distance or flight velocity when adults were subject to tethered flight for more than 9 h. Furthermore, no significant differences were observed between females and males, except in flight velocity when individuals were tethered for 12 h. Flight on day 1 after emergence significantly accelerated reproduction in *M. separate* but this effect decreased significantly following prolongation of tethered flight duration. The preoviposition period of adults tethered for 6, 9 and 12 h was significantly shortened compared to the control. The lifetime fecundity and oviposition period, however, were only significantly greater than the control in adults tethered for 6 and 9 h. Adults tethered for 12 h displayed obviously lower lifetime fecundity and a shorter oviposition period than those tethered for 6 and 9 h, however, no significant differences were found between those tethered for 12 h and the control. The longevity of both females and males in the 12 h treatment group were both significantly shorter than those in the control. [Conclusion] Therefore, we conclude that relatively short flight on the first day after emergence significantly

* 资助项目: 公益性行业(农业)科研专项(201403031, 201303057); 国家自然科学基金项目(31000850)

**通讯作者, E-mail: leizhang@ippcaas.cn

收稿日期: 2014-07-07, 接受日期: 2014-07-15

enhances reproduction but that these effects decrease significantly if the flight duration is prolonged.

Key words *Mythimna separata*, 1-day old adults, flight duration, reproduction

迁飞是昆虫在长期进化过程中形成的逃避不良环境,寻觅新生境的一种行为对策,也是昆虫种类和数量繁多,经常暴发成灾的主要原因(Kennedy, 1985)。迁飞和生殖的交互作用是决定昆虫种群动态的主要影响因素,但迁飞究竟是否需要以牺牲生殖为代价一直存在争议。在蚜虫等翅多型昆虫中发现,迁飞对生殖有负面影响,如延长产卵前期、降低产卵量等(Socha and Šula, 2006; Zhang *et al.*, 2009; Gibbs and Dyck, 2010),但并非所有昆虫的迁飞都需要付出生殖代价。迁徙蚱蜢 *Melanoplus sanguinipes*、庆网蟋蟀 *Melitaea cinxia* 和蟋蟀 *Gryllus texensis* 等昆虫的飞行不仅不抑制生殖,反而有促进作用(Rankin and Burchsted, 1992; Hanski *et al.*, 2006; Guerra and Pollack, 2007, 2009)。同时,成虫的迁飞时期和时长也是决定迁飞对生殖影响效应的主要因素。草地螟 *Loxostege sticticalis* 羽化后 1 日龄首次飞行导致产卵延迟,3 日龄及以后飞行显著增加产卵同步性,并且 3 日龄成虫经历 24 h 内不同时长飞行均显著促进生殖(Cheng *et al.*, 2012)。稻纵卷叶螟 1 日龄飞行对生殖有显著促进作用,但飞行对生殖的影响随着吊飞时长的延长而由促进生殖转变为抑制(潘攀, 2013)。因此,昆虫迁飞对生殖的影响并不是绝对的正或负效应,而与昆虫种类、迁飞时期和时长有密切关系。如何全面正确评价昆虫迁飞对生殖的影响,对明确迁飞在昆虫种群繁衍进化过程中的作用,揭示迁飞与种群暴发成灾的关系,制订害虫可持续治理策略均具有重要意义。

粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 是一种典型季节性迁飞害虫,每年在我国南北往返迁飞为害,给农业生产造成重大损失(李光博等, 1964)。仅 2012 和 2013 年,粘虫在我国的危害面积就高达 927.9 和 805.4 万公顷次(全国农技推广中心提供)。多年来,我国对粘虫迁飞行为机制进行

了系统研究,在迁飞行为发生的生态、生理和遗传等方面取得了一系列重要成果。如明确了粘虫不同日龄飞行能力及飞行能源物质动用规律,确定了粘虫迁飞型转化关键时期及主要生理和分子调控因子等(罗礼智等, 1995b; Zhang *et al.*, 2008a, 2008b; Jiang *et al.*, 2011)。目前,已明确粘虫迁飞发生在产卵前期,并且飞行对生殖的影响跟首次飞行日龄有密切关系,羽化后 1 日龄飞行使产卵显著提前,2~4 日龄飞行对生殖无影响,5 日龄飞行则显著抑制生殖(罗礼智等, 1999),但这些研究仅是针对每日龄吊飞近 24 h 成虫的结果,并且未对羽化后不同时长吊飞的粘虫飞行潜力的变化进行研究。而且,粘虫是夜蛾科昆虫,在自然界中具有夜晚飞行,白天降落补充营养的习性,其飞翔活动全都在夜间的 12 h 内(张志涛和李光博, 1985)。因此,我们通过模拟粘虫在自然界中暗期的长短变化,对羽化后 1 日龄粘虫雌雄成虫的飞行潜力进行系统研究,并揭示不同时长飞行对粘虫生殖和寿命的影响,以期进一步明确粘虫的迁飞行为特征。现将研究结果报道如下。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

实验所用虫源来自野外采集的成虫经室内繁殖 5 代的粘虫蛾。幼虫采用 30~50 cm 高的玉米苗进行群体饲养,密度约为 10 头/瓶(9 cm×13 cm)。每日更换新鲜玉米苗直至幼虫停止取食为止。幼虫老熟时,在玻璃瓶内加入含水量 10% 的细土供其化蛹。成虫羽化后立即雌雄配对(1:1)置于高 21 cm、直径 9 cm 的圆柱形塑料透明养虫罩中,每天饲喂 5% (V/V) 新鲜蜂蜜水。饲养温度为(24±1)℃,相对湿度 70% RH 左右,光周期 L:D=14:10 左右。

1.2 吊飞处理

选择羽化后 1 日龄内雌雄成虫进行吊飞, 测试时间分别为 6、9 和 12 h, 以不吊飞成虫为对照 (罗礼智等, 1999; Cheng *et al.*, 2012)。吊飞结束后立即取下雌雄成虫配对, 对照和处理成虫均每日饲喂 5% 新鲜的蜂蜜水直至成虫死亡, 记录产卵前期、首次产卵历期、总产卵量、产卵历期、交配等参数。

1.3 飞行能力测试

成虫飞行能力的测试仪器为昆虫飞行数据采集系统 (河南佳多公司), 该系统可自动记录昆虫的飞行时间、距离和速度等。测试前先用乙醚将虫体轻微麻醉, 用毛笔轻轻除去背部胸腹连接处鳞片后, 用 502 胶将吊环连接到成虫背部的胸腹交界处, 然后再连接于飞行磨吊臂上。测试开始时间均为羽化当晚 19:30, 测试在 (24±1) °C、相对湿度 70% RH 左右, 完全黑暗的条件下进行。

1.4 数据处理

所得数据均用平均值±标准误来表示, 两组数据均值比较采用 *t*-测验, 两组以上处理组间的飞行参数数值经方差分析 (ANOVA) 后, 用 LSD

多重比较法进行差异显著性测定, 交配率差异采用卡方测验进行分析。采用的统计分析软件为 SAS9.0 版。

2 结果与分析

2.1 1 日龄不同强度吊飞粘虫成虫的飞行能力

在 6、9 和 12 h 飞行测试中, 雌雄成虫的飞行能力随着吊飞时长的增加而逐渐延长。其中, 不同强度吊飞雌蛾的飞行时间和距离均存在显著差异 ($F=3.14, P<0.01$; $F=4.97, P<0.01$), 而飞行速度间则无明显变化 ($F=0.97, P=0.42$) (表 1)。吊飞 12 h 雌蛾的飞行时间和距离显著高于 6 h 吊飞 ($P<0.05$), 9 h 雌蛾的飞行能力尽管低于 12 h 吊飞雌蛾, 但差异不显著 ($P>0.05$)。不同强度吊飞雄蛾飞行能力的变化趋势和雌蛾相类似 ($F=6.90, P<0.01$; $F=3.88, P<0.01$; $F=5.69, P<0.01$), 吊飞 12 h 雄蛾的飞行时间和距离显著高于 6 h ($P<0.05$), 但和 9 h 吊飞雄蛾差异不显著 ($P>0.05$)。吊飞 6 h 雄蛾的飞行速度则最高, 并显著高于 9 h ($P<0.05$)。除吊飞 12 h 雌蛾的平均飞行速度显著高于雄蛾之外 ($P<0.05$), 雌雄蛾的飞行能力之间均无显著差异 ($P>0.05$)。

表 1 不同时长吊飞 1 日龄粘虫雌雄成虫的飞行能力

Table 1 Flight capacity of female and male *Mythimna separata* moths during different flight test duration on day 1 after emergence

吊飞时间 Tethered flight duration (h)	飞行时间 Flight duration (h)		飞行距离 Flight distance (km)		飞行速度 Flight velocity (km/h)	
	雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male
6	1.88±0.35b (24)	2.09±0.36b (24)	4.97±0.86b (24)	6.49±1.25b (24)	2.94±0.55a (24)	2.93±0.16a (24)
9	2.88±0.44ab (27)	3.42±0.47ab (27)	8.05±1.45ab (27)	8.23±1.51ab (27)	2.69±0.18a (27)	2.14±0.16b (27)
12	3.51±0.54a (29)	4.81±0.63a (29)	12.91±2.44a (29)	12.94±1.96a (29)	3.31±0.21a* (29)	2.69±0.16ab (29)

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不同吊飞时长之间 LSD 多重比较差异显著 ($P<0.05$), * 表示相同吊飞时长的雌雄蛾之间 *t*-测验差异显著 ($P<0.05$)。括号内为测试虫数。

Data are presented as mean ± SE, and followed by different letters are significantly different among different tethered durations at the 5% level by LSD test. Asterisks indicate that percentage is significantly different between female and male at 5% level by two-sample *t*-test. The numbers in parentheses show the sample size.

进一步分析 1 日龄不同时长吊飞成虫飞行能力的变化,按照飞行距离的长短将雌雄蛾飞行能力划分 3 个等级进行比较(图 1:A,B)。整体表现为随吊飞时间的延长,雌雄蛾强飞个体比例增加,弱飞和中飞个体比例减少。其中,吊飞 6 h 雌蛾以飞行距离在 1~10 kmn 的中飞个体为主,比例高达 83.33%,比吊飞 9 和 12 h 的中飞个体分别多 24.07%和 41.95%。飞行距离大于 10 km 的强飞行个体比例随吊飞时间的延长而增多,吊飞 12 h 的强飞个体比例高达 55.17%,比吊飞 6 和 9 h 的多 42.67%和 18.13%。此外,按照飞行时间的长短将雌雄蛾飞行能力划分 3 个等级的分析结果也表明,随吊飞时间的延长,飞行时间大于 120 min 的雌雄蛾强飞个体比例增

加,弱飞和中飞个体比例减少。吊飞 12 h 雌蛾的强飞行个体比例最高,分别比吊飞 6 和 9 h 高了 34.9%和 9.4%,吊飞 6 h 的中飞和弱飞个体比例则均最高。雄蛾各飞行等级飞行个体比例的变化与雌蛾基本一致,均以 12 h 吊飞的雄蛾强飞个体比例最高,6 h 的最低(图 2:A,B)。

2.2 1 日龄不同强度吊飞对粘虫雌虫生殖和寿命的影响

羽化后 1 日龄雌雄成虫吊飞 6、9 和 12 h 后,产卵前期均显著短于对照($P < 0.05$,图 3:A),以吊飞 9 h 成虫的产卵前期最短,但和其他时长吊飞处理之间差异不显著($P > 0.05$)。此外,尽管 1 日龄成虫吊飞 6、9 和 12 h 后雌蛾的首次产

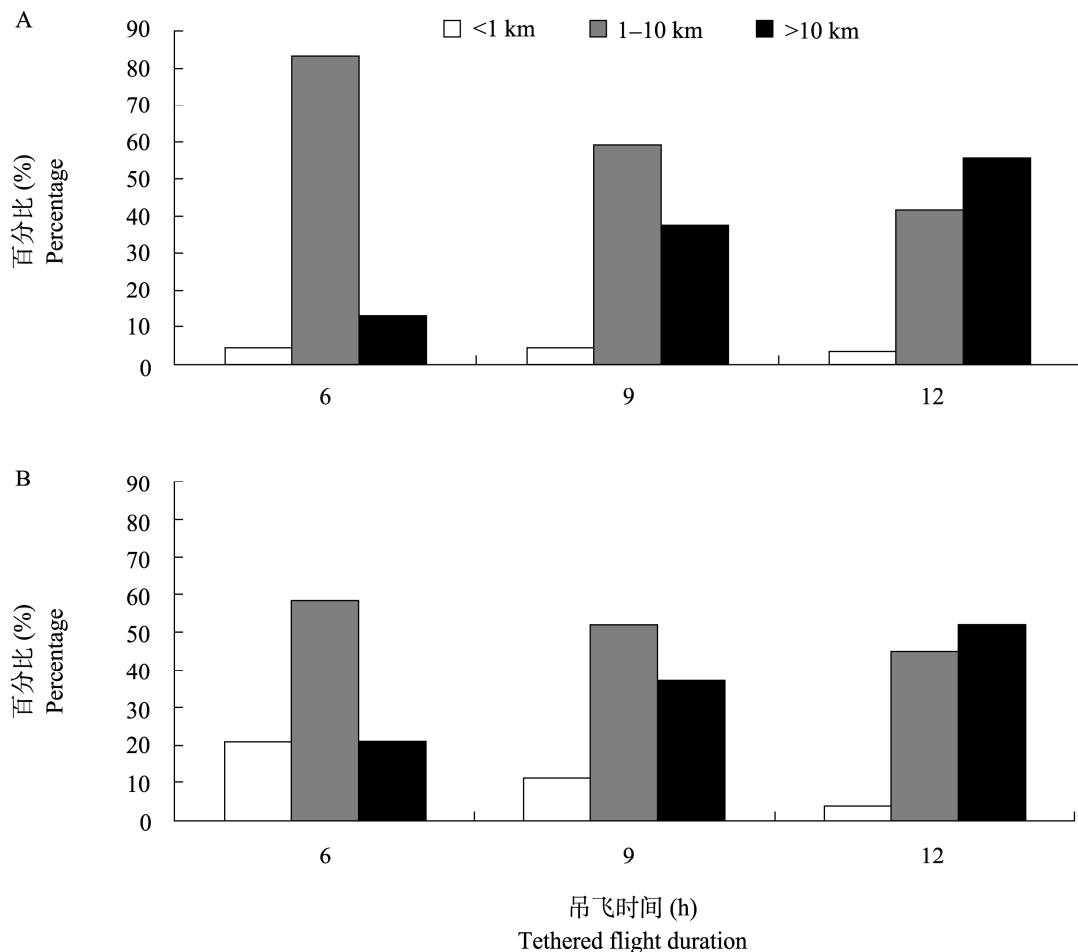


图 1 吊飞不同时长 1 日龄粘虫雌 (A) 雄 (B) 成虫飞行距离范围的个体比例分布

Fig. 1 Frequency distribution of flight distance in female (A) and male (B) *Mythimna separata* moths by different tethered flight duration on day 1 after emergence

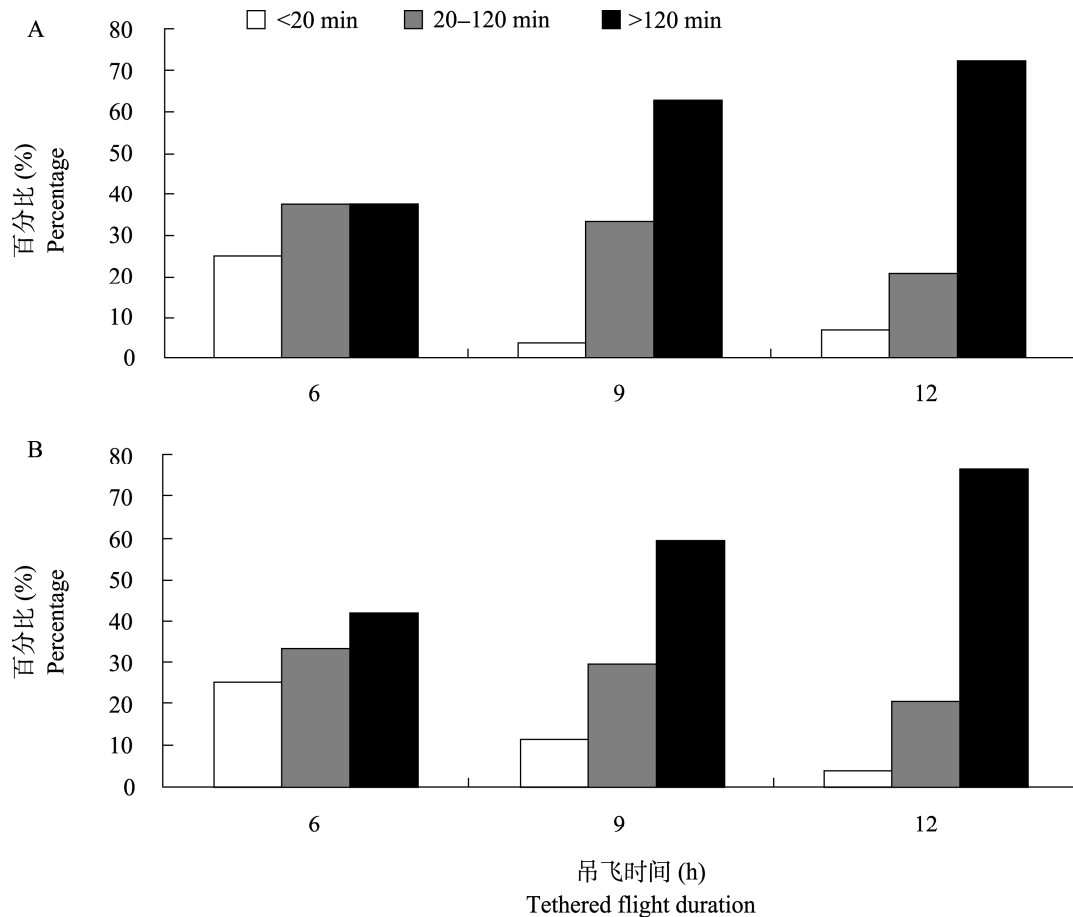


图 2 吊飞不同时长 1 日龄粘虫雌 (A) 雄 (B) 成虫飞行时间范围的个体比例分布

Fig. 2 Frequency distribution of flight duration in female (A) and male (B) *Mythimna separata* moths by different tethered flight duration on day 1 after emergence

卵历期 (PFO) 相对对照分别缩短了 0.27、0.47 和 0.39 d, 但均和对照差异不显著 ($P > 0.05$, 图 3 : B)。

1 日龄吊飞 6~12 h 后成虫的产卵量均高于对照成虫, 但随吊飞时间的延长产卵量逐渐降低。其中, 吊飞 6 和 9 h 雌蛾的产卵量显著高于对照 ($P < 0.05$, 表 2), 而吊飞 12 h 成虫的产卵量和对照差异不显著 ($P > 0.05$), 但显著低于吊飞 6 和 9 h 的处理 ($P < 0.05$)。尽管吊飞 6 和 9 h 雌蛾的产卵历期均高于对照, 但仅吊飞 9 h 雌蛾的产卵历期显著高于对照 ($P < 0.05$, 表 2), 吊飞 12 h 雌蛾的产卵历期最短, 显著低于 6 和 9 h 吊飞处理 ($P < 0.05$), 但和对照差异不显著 ($P > 0.05$)。此外, 1 日龄不同时长吊飞对粘虫的交配次数和交配率均无显著影响 ($F = 1.59$,

$P = 0.1963$; $\chi^2 = 1.9895$, $df = 3$, $P = 0.5746$, 表 2)。

1 日龄吊飞对粘虫雌雄蛾寿命具有显著影响 ($F = 3.50$, $P = 0.02$; $F = 5.25$, $P < 0.01$), 随着吊飞时间的延长, 雌雄蛾的寿命逐渐缩短。至吊飞 12 h 时, 雌雄蛾寿命均显著短于对照和吊飞 6 h 雌蛾 ($P < 0.05$), 而吊飞 6 和 9 h 的雌雄蛾均与对照差异不显著 ($P > 0.05$)。

3 讨论

本文研究结果表明, 羽化后 1 日龄的粘虫雌雄成虫均具有一定的飞行潜力, 并且表现为随着吊飞时间的延长, 雌雄成虫的飞行能力逐渐上升的趋势。但由于吊飞 12 h 成虫的飞行能力相对于吊飞 9 h 的无显著性差异, 且吊飞 12 h 成虫中飞行时间超过 9 h 的仅占总样本数的 6.90%。以

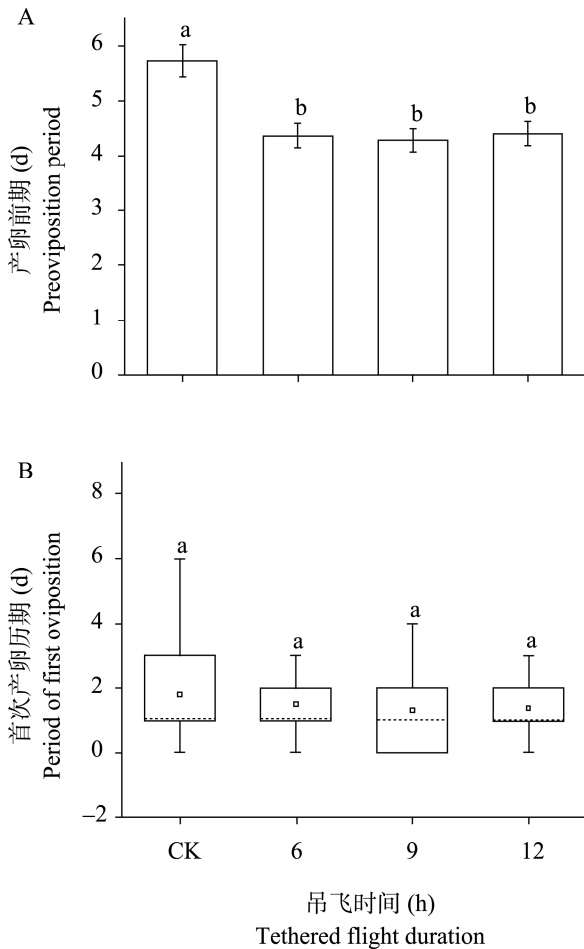


图3 1日龄不同时长吊飞粘虫雌虫的产卵前期(A)和首次产卵历期(B)

Fig. 3 The preoviposition period (A) and period of first oviposition (B) in *Mythimna separata* during 6, 9 and 12 h tethered flight on day1 after emergence

A 图中数据为平均值±标准误; B 图中数据为(从每个盒的顶部到底部)最大值(—)、上四分位数(——)、平均值(□)、中位数(---)和下四分位数(——), 最大值(—)上的相同字母表示 LSD 测试在 $\alpha = 0.05$ 水平差异不显著, 每组数据测试的成虫数量从左到右依次为 26、24、27 和 29。

Data in figure A is presented as mean \pm SE. Data in figure B are presented (from top to bottom in each of the box) as the maximum (—), upper quartile (——), mean (□), median (---) and lower quartile (——). In each column, data sharing the same letters are not significantly different at the 5% level by LSD test. The sample size of the four panels from left to right is 26, 24, 27 and 29.

往的吊飞测试也证明,羽化后 1 日龄粘虫成虫的飞行能力相对较弱,进行 24 h 吊飞成虫的平均飞行时间也未能超过 12 h (张志涛和李光博,

1985; 罗礼智等, 1999)。张志涛和李光博(1985)也曾发现粘虫的飞翔活动都在夜间,尤其是集中在进入暗期后的 10.5 h 内,而迁飞活动高峰期则很可能集中在 1:00—5:00 之间。雷达观测结果证实,粘虫在日落前后起飞,次日清晨降落,每晚迁飞时间约为 7~12 h。迁飞过程中需要经过几个夜晚的迁飞,白天降落补充营养的昼夜节律,才能完成其远距离迁飞的全过程 (Chen *et al.*, 1989; 陈瑞鹿, 1990a)。因此,我们推测羽化后 1 日龄粘虫单个夜晚的有效飞行时长大多不超过 9 h 左右,超过此范围外成虫的飞行时间和距离较难有实质性的增加。

Johnson (1969) 曾提出,昆虫迁飞行为的发生应该是在成虫羽化之后的幼嫩阶段后期,交配产卵之前。本文研究发现,羽化后 1 日龄夜晚进行吊飞对粘虫生殖具有显著促进作用,导致粘虫的产卵前期显著缩短,产卵量显著增加以及产卵历期的显著延长,表明粘虫在 1 日龄夜晚进行首次飞行不需要以牺牲生殖为代价,这与罗礼智等(1999)对不同日龄飞行对粘虫生殖影响的研究结果基本吻合。因此,从有利于生殖的层面而言,粘虫的首次起飞应该是倾向集中在羽化后 1 日龄晚间。这个推测已在野外实验中得到了有力的证实,昆虫雷达对粘虫迁飞行为的检测结果发现,粘虫在羽化后 1~2 d 进行迁飞(陈瑞鹿, 1990b)。然而,羽化后 1 日龄粘虫飞行对生殖的影响也并非固定不变的。尽管吊飞 12 h 后成虫的各项生殖参数仍优于未吊飞的对照粘虫,但其产卵量和产卵历期均未能显著高于对照,并且相对于吊飞 6 和 9 h 的成虫显著降低。表明随吊飞时长的增加,飞行对生殖的促进作用逐渐减弱。因此,从成虫飞行潜力和繁衍后代的角度来分析,可以推测粘虫迁飞有利于生殖的有效飞行时长应该是在 9 h 以内。如果粘虫可以羽化后 1 日龄晚间起飞,且单个夜晚的飞行时间在 9 h 以内,将有利于粘虫在迁入地的暴发成灾。在稻纵卷叶螟的研究中也发现,飞行对生殖的影响随着飞行时间的延长而由促进生殖转变为抑制生殖。尽管羽化后 1 日龄飞行对生殖有显著促进作用,但当吊飞时间超过 12 h 后,导致成虫产卵量和

表 2 1 日龄不同强度吊飞对粘虫产卵量、产卵历期、交配次数、交配率和成虫寿命的影响
 Table 2 Lifetime fecundity, oviposition period, mating frequency, mating percentage, and longevity of *Mythimna separata* moths that experienced different flight test durations on day 1 after emergence

吊飞时间 Tethered flight duration (h)	产卵量 Lifetime fecundity (eggs)	产卵历期 Oviposition period (d)	交配次数 Mating frequency	交配率 Mating percentage (%)	雌虫寿命 Female longevity (d)	雄虫寿命 Male longevity (d)
对照 CK	799.23±54.67b (26)	6.04±0.32bc (26)	1.19±0.17a (26)	81.48	11.42±0.50a (26)	16.23±0.76ab (26)
6	977.33±47.45a (24)	6.96±0.34ab (24)	0.88±0.09a (24)	80.77	10.83±0.44a (24)	16.67±0.68a (24)
9	943.81±42.40a (27)	7.15±0.39a (27)	1.22±0.12a (27)	92.59	10.26±0.32ab (27)	14.15±0.73bc (27)
12	820.59±40.39b (29)	5.93±0.28c (29)	1.21±0.12a (29)	87.10	9.59±0.43b (29)	12.97±0.85c (29)

表中数据表示为平均值±标准误，同一列数据后不同字母表示经过 LSD 测试（交配率为卡方 χ^2 检验）后在 $\alpha=0.05$ 水平差异显著，括号中的数字表示样本量。

Data are presented as mean ± SE. Data in the same column with different letters are significantly different at 5% level by LSD test. The mating percentage between the treatments is significantly different, as determined by Chi-square test ($\chi^2=1.9895$, $df=3$, $P=0.5746$). Number in the parentheses is the corresponding sample size.

交配率均显著降低（潘攀，2013）。此外，尽管羽化后 1 日龄夜晚吊飞并未引起成虫产卵整齐度的显著上升，但我们在研究中发现，粘虫经过 2~4 个夜晚飞行后的粘虫的产卵整齐度显著高于对照（吕伟祥等，待发表）。显然，除了首次起飞日龄和飞行时长外，飞行夜晚数也是影响粘虫迁飞和生殖的主要因素。因此，除飞行日龄之外，昆虫迁飞的时间长短也是决定飞行对生殖影响作用的主要因素。迁飞昆虫在什么时候起飞，起飞后多久降落，甚至飞行几个夜晚，都影响了成虫在迁入地的产卵情况，从而最终左右了下一代幼虫的发生动态及是否暴发成灾。

研究表明，昆虫飞行器官的建立和迁飞的过程中需要消耗大量的能源物质，因此在迁飞过程中生殖系统发育暂时受到抑制，甚至引起产卵量的降低和产卵的延迟（Kennedy，1985；Rankin，1992；Socha and Šula，2006）。然而，对粘虫、稻纵卷叶螟、草地螟等昆虫的研究结果表明，迁飞昆虫在长期的进化过程中形成了非常灵活的生活史对策，它们可以通过选择合适的迁飞时期，适度的迁飞时长，甚至有利的飞行夜晚数来

调节飞行和生殖系统之间的能源和物质分配，从而规避所需要付出的不必要的生殖代价，以增加繁衍更多后代的可能性。尽管室内的研究还不足以完全反应田间粘虫的迁飞行为特性，但本文的研究结果已证实单个夜晚的飞行时长对粘虫的生殖具有显著影响。然而，由于自然界中昆虫的起飞和降落往往还受到天气等多种因素的影响。因此，明确粘虫的迁飞行为特性，揭示迁飞和粘虫暴发成灾之间的关系并为预测预报提供科学的技术参数，还需要结合对田间气象因子等因素的分析。此外，导致粘虫这种迁飞生活史策略的内在生理调控机制是什么，能源物质在飞行和生殖系统中究竟如何分配运转，是否与保幼激素的调控密切相关（Zhang *et al.*，2008b），也待于我们进一步的研究。

参考文献 (References)

- Chen RL, Sun YJ, Wang SY, Zhai BP, Bao XZ, 1995. Migration of the oriental armyworm *Mythimna separata* in East Asia in relation to weather and climate. I. Northeastern China // Drake VA, Gatehouse AG (eds.). *Insect Migration: Tracking Resource in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge,

- United Kingdom. 93–104.
- Cheng YX, Luo LZ, Jiang XF, Sappington TW, 2012. Synchronized oviposition triggered by migratory flight intensifies larval outbreaks of beet webworm. *PLoS ONE*, 7 (2): e315626.
- Gibbs M, Dyck HV, 2010. Butterfly flight activity affects reproductive performance and longevity relative to landscape structure. *Oecologia*, 163 (2): 341–350.
- Guerra PA, Pollack GS, 2007. A life history trade-off between flight ability and reproductive behavior in male field Crickets (*Gryllus texensis*). *J. Insect Behav.*, 20 (4): 377–387.
- Guerra PA, Pollack GS, 2009. Flight behaviour attenuates the trade-off between flight capability and reproduction in a wing polymorphic cricket. *Biol. Lett.*, 5 (2): 229–231.
- Hanski I, Saastamoinen M, Ovaskainen O, 2006. Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly met population. *J. Anim. Ecol.*, 75 (1): 91–100.
- Jiang XF, Luo LZ, Zhang L, Sappington TW, Hu Y, 2011. Regulation of migration in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) in China: A review integrating environmental, physiological, hormonal, genetic, and molecular factors. *Environ. Entomol.*, 40 (3): 516–533.
- Johnson CG, 1969. Migration and Dispersal of Insects by Flight. London: Methuen. 1–763.
- Kennedy JS, 1985. Migration, behavioral and ecological // Rankin MA (ed.). Migration: mechanisms and adaptive significance. *Contrib. Mar. Sci.* 27 (Suppl.). Marine Science Institute, University of Texas at Austin, Port Aransas, TX. 5–26.
- Rankin MA Burchsted JCA, 1992. The cost of migration in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 533–559.
- Socha R, Sula J, 2006. Flight muscles polymorphism in a flightless bug, *Pyrrhocoris apterus* (L.): Developmental pattern, biochemical profile and endocrine control. *J. Insect Physiol.*, 52 (3): 231–239.
- Zhang L, Luo LZ, Jiang XF, 2008a. Determination of sensitive stage for switching migrant oriental armyworms into residents. *Environ. Entomol.*, 37(6): 1389–1395.
- Zhang L, Luo LZ, Jiang XF, 2008b. Starvation influences allatotropin gene expression and juvenile hormone titer in the female adult oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 68(2): 63–70.
- Zhang Y, Wu KM, Kris AGW, George EH, 2009. Trade-off between flight and fecundity in the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.*, 102 (1): 133–138.
- 陈瑞鹿, 1990a. 迁飞害虫的雷达监测. *病虫测报*, (2): 36–41.
- 陈瑞鹿, 1990b. 粘虫迁飞的模式//林昌善主编,粘虫生理生态学. 北京: 北京大学出版社. 322–335.
- 李光博, 王恒祥, 胡文绣, 1964. 粘虫的季节性迁飞为害假说及标记回收试验. *植物保护学报*, 3(20): 101–110.
- 罗礼智, 李光博, 胡毅, 1995. 粘虫蛾飞行与产卵的关系. *昆虫学报*, 38(3): 284–289.
- 罗礼智, 江幸福, 李克斌, 胡毅, 1999. 粘虫飞行对生殖及寿命的影响. *昆虫学报*, 42(2): 150–158.
- 潘攀, 2013. 稻纵卷叶螟飞行行为及生殖的互作关系. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.
- 张志涛, 李光博, 1995. 粘虫飞翔生物学特性初步研究. *植物保护学报*, 12(2): 93–100.