



农业害虫跨越渤海的迁飞规律与控制策略*

周 燕** 张浩文 吴孔明***

(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 100094)

摘 要 迁飞是农业害虫适应环境变化、保障种群繁衍的季节性转移为害策略。受东亚季风气候的影响, 农业害虫在中国迁飞致灾问题十分严重。我们自 2003 年起, 在农业昆虫自华北及其以南地区迁入东北地区的必经之地, 位于渤海中间的山东省长岛县北隍城岛 (38°24'N; 120°55'E), 系统监测研究了迁飞昆虫的种类组成、群落结构、种群动态、生理生化特征和季节性迁飞规律。研究表明, 跨越渤海迁飞的昆虫种类有 9 目 36 科 120 余种, 以棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner)、粘虫 *Mythimna separate* (Walker) 等鳞翅目害虫为优势种类。多数种类呈现迁飞性昆虫的生理生化特征, 春季和夏初种群多数个体卵巢发育成熟、交配基本完成, 显示迁飞末期的生殖特征, 夏末和秋季种群卵巢尚未发育、交配率低, 显示迁飞初期的生殖特点。对迁飞路径的分析表明, 迁飞类型可分为以亚洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Hübner) 和绿盲蝽 *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) 为代表的单个夜晚为主的近距离迁飞, 其迁移距离多在 200 km 以内; 以棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 和二点委夜蛾 *Athetis lepigone* (Möschler) 为代表的 1-2 个夜晚为主的中距离迁飞, 其迁移距离多在 500 km 以内; 以及以小地老虎 *Agrotis ypsilon* (Rottemberg) 和粘虫 *Mythimna separate* (Walker) 为代表的多个夜晚的远距离迁飞, 其迁移距离多大于 500 km。文中基于这些害虫的迁飞生物学特征和迁飞规律, 提出了以“阻断成虫迁飞过程”为核心的防控策略。

关键词 农业害虫; 跨海迁飞; 群落结构; 迁飞模式; 生物学规律; 防控新策略

Frequency of migration of agricultural pests across the Bohai Sea in northern China and a control strategy for these species

ZHOU Yan** ZHANG Hao-Wen WU Kong-Ming***

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, CAAS, Beijing 100094, China)

Abstract Insect populations embark on long-distance migrations to avoid adverse environmental conditions and obtain suitable conditions for reproduction. The East Asian monsoon climate is a major driver of pest migration, which poses serious challenges for food production and security in China. Systematic studies conducted since 2003 on Beihuang Island (38°24'N; 120°55'E) in the center of the Bohai Strait, a key migration route for insects migrating from Northern China and further south into Northeastern China, have obtained data on the species composition, population structure and dynamics, physiological and biochemical properties and seasonal migration frequency, of migratory insects. The results reveal that up to 120 species from 9 orders and 36 families migrate across the Bohai Strait, the most abundant being the Noctuidae, especially, *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Mythimna separate* (Walker). Most migratory insects captured in spring and early summer are sexually mature and mated, which is typical of the late migratory stage, whereas later cohorts are immature and have a higher proportion of unmated individuals, which is typical of the early migratory stage. Analysis of migration routes indicate that migratory patterns can be divided into 3 types: short, medium and long, distance migration. Examples of short distance migrants are *Ostrinia furnacalis* (Guenée) and *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) which typically travel 200 km in a single night. Examples of medium distance migrants are *H. armigera* and *Athetis lepigone* (Möschler) which typically travel less than 500 km within 1-2 nights. Examples of long-distance migrants are *Agrotis ipsilon* (L.) (Hufnagel) and *Mythimna separate* (Walker).

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31727901)

**第一作者 First author, E-mail: 18763823663@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: wukongming@caas.cn

收稿日期 Received: 2019-11-29; 接受日期 Accepted: 2020-01-08

which typically travel at least 500 km over several nights. Based on these biological properties and migration patterns, a control strategy focused on the migratory behavior of adult insect pests is suggested.

Key words agricultural pest; overseas migration; population structure; migratory pattern; biological regularity; new control strategy

东北是我国的粮食主产区, 迁飞性害虫的暴发危害已成为制约该区粮食生产的重要因素。20 世纪 60 年代, 中国科学院动物研究所科学家对黄渤海海域的迁飞昆虫进行了初步观察, 鉴定得到了 7 目 22 科 53 种昆虫 (陈永林等, 1963); 80 年代开始, 吉林省农业科学院植物保护研究所和中国农业科学院植物保护研究所利用扫描昆虫雷达观测了农业害虫在华北和东北之间的迁移活动 (程登发等, 2005); 90 年代末, 中国农业科学院植物保护研究所科研人员乘客轮进一步观测

了渤海湾地区昆虫的迁飞情况 (吴孔明等, 1998)。

长期以来, 华北和东北地区农业害虫迁飞研究工作主要在陆地进行, 但往往受困于当地种群的干扰, 无法保证所观测个体均为野外迁飞种群。我们于 2003 年, 在山东省长岛县北隍城岛 (38°24'N; 120°55'E) 建立昆虫跨海迁飞的野外观测基地 (图 1)。该岛位于黄渤海交汇处, 南望华北平原, 北眺东北平原, 是昆虫迁入东北地区的必经之地 (付晓伟, 2015)。本文综述了相关研究的工作进展。

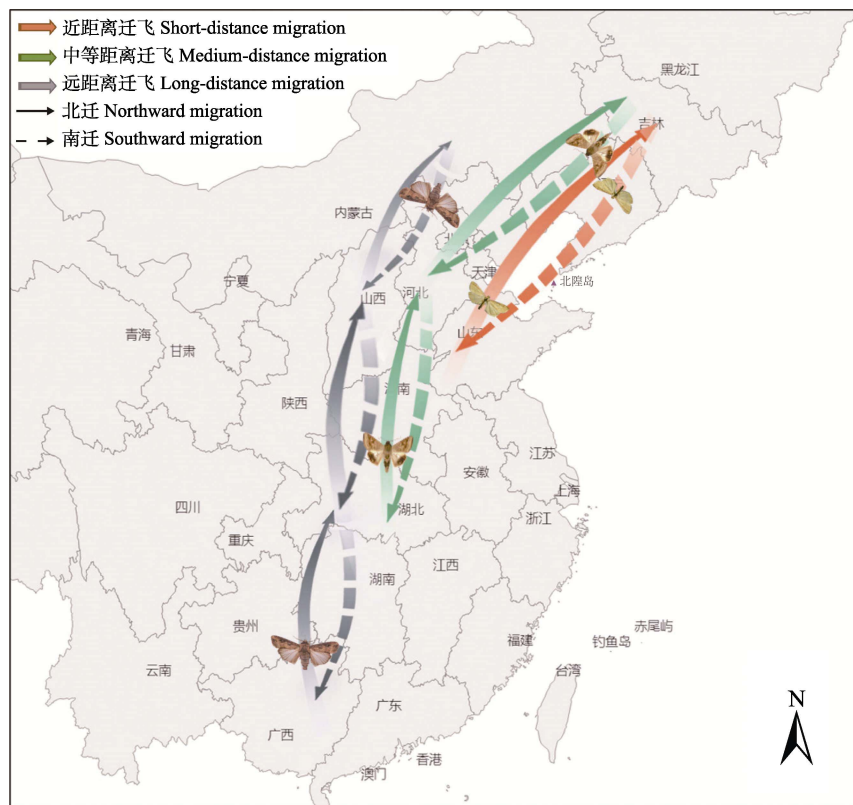


图 1 不同类型昆虫的迁飞模式

Fig. 1 Migration patterns of different insects

地图 (1: 20 000 000) 来源于国家基础地理信息中心。

The map data (1: 20 000 000) was from National Geomatics Center of China.

1 迁飞昆虫的种类构成与生物学

1.1 种类构成

跨渤海迁飞的昆虫种类十分丰富, 多达 9 目

36 科 120 余种, 其中害虫 26 科 100 余种, 天敌昆虫 10 科 19 种。对农业生产有重大危害的鳞翅目昆虫 10 科 67 种, 蜻蜓目和鞘翅目为次优势类群, 同翅目等 6 目种类较少 (表 1)。棉铃虫

表 1 渤海湾地区季节性迁飞昆虫的种类 (山东省长岛县北隍城岛 2003-2019 年空射灯观测)
Table 1 Species of seasonal migratory insects across the Bohai Sea in northern China (Observed by vertical pointing searchlight on Beihuang Island during 2003-2019)

序号 No.	种 Species	序号 No.	种 Species
	鳞翅目 Lepidoptera		鹿蛾科 Amatidae
	夜蛾科 Noctuidae	33	蕾鹿蛾 <i>Amata germana</i> (Felder)
1	棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i> (Hübner)		尺蛾科 Geometridae
2	粘虫 <i>Mythimna separata</i> (Walker)	34	丝棉木金星尺蛾 <i>Calospilos suspecta</i> (Warren)
3	草地贪夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i> (J.E. Smith)	35	紫线尺蛾 <i>Calothyranis comptaria</i> Walker
4	光腹粘虫 <i>Eriopyga grandis</i> (Butler)	36	槐尺蠖 <i>Semiothisa cinerearia</i> Bremer et Grey
5	小地老虎 <i>Agrotis ypsilon</i> (Rottemberg)		刺蛾科 Limacodidae
6	大地老虎 <i>Agrotis tokionis</i> Butler	37	黄刺蛾 <i>Cnidocampa flavescens</i> (Walker)
7	黄地老虎 <i>Agrotis segetum</i> Denis and Schifferrmüller	38	绿刺蛾 <i>Parasa hilarula</i> (Staudinger)
8	八字地老虎 <i>Agrotis c-nigrum</i> (Linnaeus)	39	褐边绿尺蛾 <i>Parasa consocia</i> Walker
9	绿毛地老虎 <i>Agrotis praecox</i> Linnaeus	40	中国扁刺蛾 <i>Thosea sinensis</i> (Walker)
10	甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i> (Hübner)		灯蛾科 Arctiidae
11	甘蓝夜蛾 <i>Mamestra brassicae</i> Linnaeus	41	人纹污灯蛾 <i>Spilarctia subcarnea</i> (Walker)
12	斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i> (Fabricius)	42	白雪灯蛾 <i>Spilosoma niveus</i> (Ménétriés)
13	苜蓿夜蛾 <i>Heliothis dipsacea</i> (Linnaeus)	43	红缘灯蛾 <i>Amsacta lactinea</i> (Cramer)
14	旋幽夜蛾 <i>Discestra trifolii</i> Rottemberg	44	肖浑黄灯蛾 <i>Rhyparioides amurensis</i> (Bremer)
15	旋目夜蛾 <i>Speiredonia retorta</i> Linnaeus		天蛾科 Sphingidae
16	宽胫夜蛾 <i>Protoschinia scutosa</i> (Denis Schifferrmüller)	45	豆天蛾 <i>Clanis bilineata</i> Mell
17	银纹夜蛾 <i>Ctenoplusia agnata</i> (Staudinger)	46	霜天蛾 <i>Psilogramma menephron</i> (Gramer)
18	银锭夜蛾 <i>Macdunnoughia crassisigna</i> (Warren)	47	甘薯天蛾 <i>Agrius convolvuli</i> (Linnaeus)
19	朽木夜蛾 <i>Agrotis putris</i> (Linnaeus)	48	葡萄天蛾 <i>Ampelophaga rubiginosa</i> Bremer et Grey
20	毛翅夜蛾 <i>Dermaleipa juno</i> (Dalman)	49	雀纹天蛾 <i>Theretra japonica</i> (Orza)
21	客来夜蛾 <i>Chrysorithrum amata</i> (Bremer)	50	钩翅天蛾 <i>Mimastiliae christophi</i> Staudinger
22	变色夜蛾 <i>Enmonodia vespertili</i> Fabricius	51	构星天蛾 <i>Parum colligata</i> (Walker)
23	梨剑纹夜蛾 <i>Acrionicta rumicis</i> Linnaeus	52	榆绿天蛾 <i>Callambulyx tartarunovii</i> Bremer et Grey
24	红棕灰夜蛾 <i>Polia illoba</i> (Butler)	53	小豆长喙天蛾 <i>Macroglossum stellatarum</i> (Linnaeus)
25	石榴巾夜蛾 <i>Parallelia stuposa</i> Fabricius		木蠹蛾科 Cossidae
26	葡萄修虎蛾 <i>Sarbanissa subflava</i> (Moore)	54	多斑豹蠹蛾 <i>Zeuzera multistrigata</i> Moore
27	苹梢鹰夜蛾 <i>Hypocala subsatura</i> Guenée		舟蛾科 Notodontidae
28	棉小造桥虫 <i>Anomis flava</i> (Fabricius)	55	舟形毛虫 <i>Phalera flavescens</i> (Bermer et Grey)
29	棉大造桥虫 <i>Ascotis selenaria</i> (Schifferrmüller et Denis)		螟蛾科 Pyralididae
30	二点尾夜蛾 <i>Athetis lepigone</i> (Möschler)	56	草地螟 <i>Loxostege sticticalis</i> Linne
31	烟青虫 <i>Helicoverpa assulta</i> (Guenée)	57	桃蛀螟 <i>Conogethes punctiferalis</i> Guenée
	菜蛾科 Plutellidae	58	玉米螟 <i>Ostrinia nubilalis</i> (Hübner)
32	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i> (Linnaeus)	59	瓜绢螟 <i>Diaphania indica</i> (Saunders)

(续表 1) (Table 1 continued)

序号 No.	种 Species	序号 No.	种 Species
60	甜菜白带野螟 <i>Spoladea recurvalis</i> (Fabricius)		草蛉科 Chrysopidae
61	豆莢野螟 <i>Maruca testulalis</i> Geyer	81	大草蛉 <i>Chrysopa septempunctata</i> (Wesmael)
62	四斑绢野螟 <i>Diaphania quadrimaculalis</i> (Bremer et Grey)	82	日本通草蛉 <i>Chrysoperla nipponensis</i> (Okamoto)
63	黄杨绢野螟 <i>Botyodes diniasalis</i> Walker	83	叶色草蛉 <i>Chrysopa phyllochroma</i> (Wesmael)
64	棉大卷叶螟 <i>Sylepta derogata</i> Fabricius		鞘翅目 Coleoptera
65	大豆卷叶螟 <i>Lamprosema indicata</i> Fabricius		步甲科 Carabidae
66	高粱条螟 <i>Proceras venosatus</i> (Walker)	84	毛婪步甲 <i>Pseudoophonus griseus</i> Panzer
67	稻纵卷叶螟 <i>Cnaphalocrocis medinalis</i> Guenée	85	中华广肩步甲 <i>Calosoma maderae chinense</i> Kirby
	半翅目 Hemiptera	86	双斑青步甲 <i>Chlaenius bioculatus</i> Motschulsky
	盲蝽科 Miridae	87	绒毛曲斑青步甲 <i>Chlaenius micans</i> Fabricius
68	绿盲蝽 <i>Apolygus lucorum</i> (Meyer-Dür)	88	中华星步甲 <i>Calosoma chinense</i> Kirby
69	中黑盲蝽 <i>Adelphocoris suturalis</i> Jakovlev		虎甲科 Cicindelidae
	蝽科 Pentatomidae	89	中华虎甲 <i>Cicindela chinensis</i> De Geer
70	斑须蝽 <i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus)	90	金斑虎甲 <i>Cicindela aurulenta</i> Fabricius
71	茶翅蝽 <i>Halyomorpha picus</i> Fabricius		叶甲科 Chrysomelidae
	蜻蜓目 Odonata	91	蓝翅瓢萤叶甲 <i>Oides decempunctatus</i> (Billberg)
	蜻科 Libellulidae	92	杨叶甲 <i>Chrysomela populi</i> Linnaeus
72	黄蜻 <i>Pantala flavescens</i> Fabricius		叩头甲科 Elateridae
	蜓科 Aeshnidae	93	暗足重脊叩甲 <i>Chiagossius obscuripes</i> (Gyllenhal)
73	长痣绿蜓 <i>Aeschnophlebia longistigma</i> Selys	94	筛胸梳爪叩甲 <i>Melanotus cribricollis</i> (Faldermann)
	豆娘科 Coenagriidae	95	双瘤槽缝叩甲 <i>Agrypnus bipapulatus</i> Candèze
74	蓝豆娘 <i>Enallagma cyathigerum</i> Markings		龙虱科 Dytiscidae
	双翅目 Diptera	96	黄缘龙虱 <i>Cybister japonicus</i> Sharp
	食蚜蝇科 Syrphidae		水龟虫科 Hydrophilidae
75	黑带食蚜蝇 <i>Epistrophe balteata</i> De Geer	97	尖突水龟虫 <i>Hydrophilus acuminatus</i> Motschulsky
76	大灰食蚜蝇 <i>Syrphus corollae</i>		瓢虫科 Coccinellidae
	大蚊科 Tipulidae	98	七星瓢虫 <i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus
77	中纹大蚊 <i>Tipula conjuncta</i> Alexander	99	龟纹瓢虫 <i>Propylea japonica</i> (Thunberg)
78	谷类大蚊子 <i>Nephrotoma scalaris terminalis</i> (Wiedemann)	100	异色瓢虫 <i>Leis axyridis</i> (Pallas)
	膜翅目 Hymenoptera		鳃金龟科 Melolonthidae
	姬蜂科 Ichneumonidae	101	东北大黑鳃金龟 <i>Holotrichia diomphalia</i> Bates
79	螟蛉悬茧姬蜂 <i>Charops bicolor</i> (Szepligeri)		丽金龟科 Scarabaeoidae
	脉翅目 Neuroptera	102	黄褐丽金龟 <i>Anomala exoleta</i> Faldermann
	蚁蛉科 Myrmeleontidae	103	铜绿丽金龟 <i>Anomala corpulenta</i> Motschulsky
80	中华东蚁蛉 <i>Euroleon sinicus</i> (Navas)		直翅目 Orthoptera

(续表 1) (Table 1 continued)

序号 No.	种 Species	序号 No.	种 Species
	蝗科 Acrididae	111	禾谷缢管蚜 <i>Rhopalosiphum padi</i> Linnaeus
104	东亚飞蝗 <i>Locusta migratoria manilensis</i> (Meyen)	112	绣线菊蚜 <i>Aphis citricola</i> Van der Goot
	蝼蛄科 Gryllotalpidae	113	苜蓿无网长管蚜 <i>Acyrtosiphon kondio</i> Shinji
105	东北蝼蛄 <i>Gyllotalpa unispina</i> Sausure	114	大豆蚜 <i>Aphis glycines</i> Matsumura
	蟋蟀科 Gryllidae	115	棉蚜 <i>Aphis gossypii</i> Glover
106	扁头蟀 <i>Loxoblemmus equestris</i> Saussure	116	桃蚜 <i>Myzus persicae</i> Sulzer
107	油葫芦 <i>Gryllus testaceus</i> Walker		叶蝉科 Cicadellidae
	螽斯科 Tettgoniidae	117	桃网管蚜 <i>Uroleucon escalantii</i> (Knowlton)
108	中华螽斯 <i>Uvarovina chinensis</i> Ramme	118	大青叶蝉 <i>Cicadella viridis</i> Linnaeus
109	鼓翅尤螽 <i>Gampsocleis inflatus</i> Uvarov		飞虱科 Delphacidae
110	长翅绿螽 <i>Tettigonia caudata</i> (Charpentier)	119	白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i> (Horváth)
	同翅目 Homoptera	120	褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i> (Stål)
	蚜科 Aphididae	121	灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i> Fallén

Helicoverpa armigera (Hübner)、粘虫 *Mythimna separate* (Walker)、小地老虎 *Agrotis ypsilon* (Rottemberg)、黄地老虎 *Agrotis segetum* Denis and Schifferrmtiller、甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* Lnnaeus、宽胫夜蛾 *Protoschinia scutosa* (Denis Schifferrmüller)和银纹夜蛾 *Ctenoplusia agnata* (Staudinger)为优势种,甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner)和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius)等 25 种昆虫为常见种(付晓伟, 2015)。

1.2 生物学研究

掌握迁飞昆虫的生物学习性是探明灾变机理、制定高效防控措施的首要前提。迁飞生物学的研究主要集中在形态学变化、取食生物学、飞行动物学和繁殖生物学等方面。

1.2.1 迁飞种群形态学的季节性变化 昆虫的形态特征不仅是自身遗传作用的产物,也受外界环境的影响,最终与其生物学功能相适应。专性迁飞昆虫(小地老虎、黄地老虎、斜纹夜蛾)在翅膀载荷和飞行肌比例方面均显著优于兼性迁飞昆虫(棉铃虫),并且前者的体型和翅型更加细长,这或许是前者飞行能力强于后者的形态因素之一(邢振龙, 2014)。东北平原和华北平原

具有不同的气候特点,两地在环境条件和物候方面存在较大差异,这种差异也影响两地迁飞昆虫的体型变化。一般而言,春季和夏初迁入东北的个体体型较大,而秋季回迁个体体型较小,如北迁棉铃虫的体长和体重分别是南迁个体的 1.2 倍和 1.33 倍(Zhou et al., 2019a)。

1.2.2 迁飞种群取食的植物种类 昆虫迁飞是一个巨大的耗能过程,成虫在迁飞过程中需要取食蜜源植物以满足能量需求。由于花蜜中的花粉颗粒有粘附性,所以会粘在取食成虫的喙部而形成自然标记(Wäckers et al., 2007)。不同植物的地理分布不同,花粉外形也千姿百态,因此通过鉴定其携带的花粉种类,可以了解成虫取食的寄主植物并推断虫源地和过境地(Bryant et al., 1991; Hendrix and Showers, 1992)。

利用扫描电镜结合 DNA 条形码技术鉴定发现,6 月中上旬黄渤海迁飞的棉铃虫携带了大量枣树花粉,而此时只有华北地区的枣树处于开花期(徐广等, 1999)。春季和夏初的粘虫、小地老虎和黄地老虎常常携带板栗、苦楝、柑橘、白饭树、油橄榄、女贞和紫穗槐等植物的花粉,而这些植物分布在华中和华南地区,可推断该迁飞期的粘虫和地老虎类昆虫主要来自华中和华南

地区;秋季迁飞个体常常携带白玉草、向日葵和芥苳等华北和东北地区的植物花粉,说明此时的迁飞虫群主要来自华北和东北地区(Liu *et al.*, 2017; Chang *et al.*, 2018a)。

农业害虫在迁飞过程中取食的蜜源植物种类十分丰富,受生理需求和花蜜营养成分差异的影响,迁飞昆虫对蜜源植物的取食存在偏好性。棉铃虫取食的蜜源植物至少有 28 科 32 种,以对月见草属植物的携带率最高(Zhou *et al.*, 2019b);粘虫取食了至少 9 科 13 种植物,这些植物主要来自于被子植物门双子叶植物纲(Liu *et al.*, 2017);与粘虫类似,地老虎类害虫也偏爱被子植物门双子叶植物纲的植物,小地老虎取食的植物达 33 种,黄地老虎则有 40 种,但黄地老虎更喜食草本植物(Chang *et al.*, 2018a),而小地老虎对木本植物更喜爱(Liu *et al.*, 2016)。受物候变化的影响,这几种迁飞昆虫的花粉携带率均呈现季节性差异,北迁种群>南迁种群>混迁种群(Liu *et al.*, 2016, 2017; Chang *et al.*, 2018a; Zhou *et al.*, 2019b)。室内模拟实验发现,成虫期较差的营养和环境条件能够刺激棉铃虫迁飞(吴孔明和郭予元, 1997);取食蜜源植物能够显著增强迁飞棉铃虫的飞行和生殖能力(Zhou *et al.*, 2019b),从而提高迁飞种群的生态适应能力。

1.2.3 飞行生物学 飞行能力是昆虫远距离迁飞成功的首要条件,昆虫通过振动双翅爬升至飞行边界层后,借助气流实现远距离迁移。对渤海地区 88 种鳞翅目迁飞昆虫的振翅频率测定结果显示,迁飞昆虫的振翅频率存在科间和种间的差异。虽然鳞翅目昆虫振翅频率的范围很宽,但主要集中在 35-45 Hz,温度是影响振翅频率的主要环境因素,棉铃虫在 28-32 °C 时振翅频率最快,而粘虫和小地老虎则分别在 28 °C 和 24 °C 时振翅频率最高(施翔宇等, 2013)。

雷达监测结果表明,跨海迁飞昆虫往往在海平面 1 500 m 以下的高度飞行,虫群在迁飞过程中不断调整飞行姿态,以选择风向、风速和温度在最合适的高度聚集成层,且经常出现多层现象(Feng *et al.*, 2004b, 2005a, 2005b, 2009)。

棉铃虫在迁飞过程中,通常选择海拔 200-500 m 处飞行(Feng *et al.*, 2009),单晚飞行距离可达 150-300 km;初夏时节,棉铃虫聚集在逆温层和风速最大处成层(Feng *et al.*, 2004b);仲夏时节,其成层高度与最大风速和风切变有关,而与温度无关(Feng *et al.*, 2005b)。粘虫秋季南迁时则聚集在 50-500 m 内成层飞行(Feng *et al.*, 2008);黄蜻的飞行高度一般低于海平面 1 000 m,其成层高度与逆温层高度一致(Feng *et al.*, 2006)。

昆虫在跨海迁飞过程中表现出明显的共同定向行为,定位方向具有季节适应性。棉铃虫春季向东北定向,夏季无明确飞行方向(Feng *et al.*, 2004a);粘虫秋季向西南定向(Feng *et al.*, 2008),同样的行为在草地螟、甜菜夜蛾、小地老虎等迁飞昆虫中也有体现(Feng *et al.*, 2003)。

1.2.4 繁殖生物学 明确迁飞昆虫的性别比例、生理状态和繁殖能力对于预测后代的发生时期和危害程度具有重要的作用。总体来看,斜纹夜蛾、甘蓝夜蛾、黄地老虎、旋幽夜蛾 *Discestra trifolii* Rottemberg、宽胫夜蛾、苜蓿夜蛾 *Heliothis dipsacea* (Linnaeus)和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 均是雌虫居多(Fu *et al.*, 2014a, 2015b; Guo *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2015; Xiao *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2016; He *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2018; 周燕, 2019),甜菜夜蛾和小菜蛾则以雄虫较多(Fu *et al.*, 2014d, 2017)。在不同迁飞期内,性别比例存在季节性差异:小地老虎、棉铃虫的北迁种群中雌虫占优势,而雄虫则是其南迁种群的“主力军”(Liu *et al.*, 2015; 周燕, 2019);旋幽夜蛾、黄地老虎、甘蓝夜蛾和宽胫夜蛾则全年均以雌虫数目高于雄虫(Guo *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2015; He *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2018)。此外,受生理状态、气候条件和寄主植物等多种因素的影响,这种趋势并不总是恒定的,在个别年份会有差异(付晓伟, 2015)。

卵巢解剖结果表明,迁飞棉铃虫、粘虫、旋幽夜蛾、小地老虎、黄地老虎、甘蓝夜蛾、斜纹夜蛾、小菜蛾、宽胫夜蛾、苜蓿夜蛾、稻纵卷叶

螟的卵巢发育级别、交配比例和交配次数均随时间的推移呈下降趋势。春季北迁种群中性成熟个体和已交配雌蛾比例显著高于性未发育成熟个体和处女雌蛾的比例, 而秋季南迁种群则相反 (Fu *et al.*, 2014a, 2014c, 2015b; Guo *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2015; Xiao *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2016, 2018; He *et al.*, 2018; 周燕, 2019)。该现象说明春季迁到渤海湾地区的种群已经在迁飞过程中完成了交配活动, 降落后即可进入产卵繁殖阶段; 秋季捕获的种群刚刚开始南迁, 成虫处于稚嫩阶段。这些现象表明, 昆虫的迁飞行为始于卵巢稚嫩阶段, 终于交配完成、卵巢发育成熟后即将产卵之时。

受自身生理状态和营养条件等多因素的影响, 迁飞昆虫的繁殖能力呈现出季节性差异, 一般是春季北迁种群>秋季南迁种群>夏季混迁种群; 迁飞成虫补充营养能显著提升生殖能力, 但以处于生长发育前期昆虫的增加作用最为显著。如迁飞棉铃虫取食 10% 蜂蜜水后的单雌产卵量可达 839 粒, 是取食清水个体生殖能力的 2.82 倍。因此, 对于迁飞后代发生程度的预测应综合考虑迁飞种群的发生时期和营养状况。

2 种群动态与迁飞规律

2.1 种群动态

跨海迁飞昆虫的群落结构和生物数量呈现年际间和季节性的变化。在十余年的监测中, 2003、2008 和 2012 年迁飞昆虫数量较多, 其中 2012 年灯诱生物量达 50 余万头; 迁飞数量最多的月份发生在 9 月, 单月诱虫量可达 8 万余头, 是数目最少的 8 月份生物量的 250 倍; 根据迁飞生物量的季节性变化, 整个迁飞期可大致划分为北迁初期、北迁盛期、过渡期、回迁盛期和回迁末期 5 个阶段, 群落物种数和生物数量随季节推移呈显著的负二次多项式变化, 但群落结构呈现季节稳定性 (付晓伟, 2015)。

天敌昆虫是迁飞昆虫的重要组成部分, 与害虫种群存在伴迁现象。研究表明, 草蛉和瓢虫的时间生态位与鳞翅目害虫显著重叠; 跨年度分析显示, 天敌种群与害虫种群的生物量呈显著负相

关关系, 表明天敌昆虫的伴迁效应对害虫种群发挥了显著的抑制作用。研究发现, 粘虫等 33 种昆虫的南迁生物量是北迁生物量的 10 倍以上, 棉铃虫等 49 种昆虫的南迁生物量是北迁生物量的 1-10 倍, 表明跨海迁飞给昆虫种群带来了显著的生殖收益 (付晓伟, 2015)。

2.2 迁飞类型

根据渤海湾迁飞昆虫的越冬区域和迁飞特征, 可将其迁飞活动分为越冬区内的短距离迁飞 (< 200 km)、越冬区与非越冬区之间的中距离迁飞 (200-500 km), 以及跨区域的远距离迁飞 (> 500 km) 三种类型 (图 1)。

短距离迁飞通常发生在越冬区内, 该类昆虫往往具有较强的抗寒能力, 能以滞育虫态越冬, 多采取单个夜晚短于 200 km 的迁飞寻找新的栖息地, 亚洲玉米螟和绿盲蝽是该类昆虫的典型代表。亚洲玉米螟是跨海迁飞的常见种, 迁飞期 5-9 月份, 有明显的迁移方向, 春夏迁往东北平原, 秋季回迁华北平原 (图 1)。亚洲玉米螟跨海迁飞的生物量和生理状态均存在季节性差异, 南迁个体的生物量显著高于北迁个体, 但卵巢发育级别和交配比例要低于北迁个体。

中距离迁飞常发生在昆虫的越冬区和非越冬区之间, 多采取 1-2 个夜晚 200-500 km 的迁飞进入北方非越冬地区, 棉铃虫和二点委夜蛾是这类昆虫的典型代表。棉铃虫的越冬北界为 1 月份平均最低温度 -15 °C 等温线左右, 其在东北的绝大多数地区不能越冬 (郭予元, 1998), 但可以通过迁飞进入吉林等非越冬区 (图 1)。一般是春末夏初, 1 代棉铃虫成虫由华北中北部迁入东北地区, 6 月底-7 月中旬, 华北地区的 2 代棉铃虫可随气流继续迁往东北地区, 8 月底以后, 东北地区繁衍的后代回迁华北 (图 1) (Wu and Guo, 2005; 吴孔明和郭予元, 2007; Feng *et al.*, 2009)。

渤海湾地区远距离迁飞的昆虫多远离其南方越冬区, 该类昆虫不具备滞育特性、抗寒能力弱, 一般经过 3 个以上夜晚 > 500 km 的连续迁飞进入东北地区。该类昆虫包括粘虫、草地贪夜蛾、小地老虎、斜纹夜蛾、稻飞虱、稻纵卷叶螟、

小菜蛾和甜菜夜蛾等。以粘虫和小地老虎为例,粘虫在我国东部的越冬北界为 1 月份 0 °C 等温线或北纬 33 °C 左右(图 1),5 月下旬-6 月中旬的粘虫大多来自黄淮流域及以南地区,8 月下旬-9 月下旬的粘虫是东北地区的回迁种群。小地老虎的越冬北界与粘虫的相同,其发生期可大致划分为 4 月初-6 月底、7 月中旬-8 月底和 9 月上旬-10 月底三个时期,第一迁飞期的成虫主要来自长江流域向东北迁飞,第二迁飞期的个体来自华北和东北南部区域,第三迁飞期的小地老虎主要是东北地区向南方越冬区的回迁种群(刘永强, 2015)。

2.3 影响因素

2.3.1 生理生化 迁飞种群生殖发育呈现明显的保幼激素(Juvenile hormone, JH)和卵黄原蛋白基因表达调控节律。棉铃虫 *HaJhamt*, *HaJhe* 和 *HaJheh* 基因参与了迁飞棉铃虫 JH 的合成,并负反馈调控生殖发育。春夏季捕获的处于迁飞末期成虫的 JH 含量较低,而秋季处于迁飞早期的棉铃虫 JH 含量较高。成虫期营养对迁飞棉铃虫 JH 的合成与代谢有显著影响,进而调控其生殖发育(肖海军, 2014);粘虫的性成熟与卵黄原蛋白表达同步,与 JH 水平负相关, *MsJhamt*、*MsJheh* 和 *MsJhe* 是调控粘虫 JH 合成与降解的关键基因(Xiao *et al.*, 2016)。迁飞粘虫和小地老虎的 JH 含量与卵巢发育动态无显著的相关关系,说明 JH 对专性迁飞昆虫的调控作用相对较小(肖海军, 2014)。

采用 RT-PCR 和 RACE 技术克隆了小地老虎和黄地老虎隐花色素和磁感应基因的 cDNA 全长序列,分析表明 2 种地老虎的不同虫态均表达隐花色素和磁感应蛋白,但以成虫体内的表达量最高。光周期影响两类基因的表达节律,迁飞种群中的表达量显著高于室内种群,秋季南迁种群的表达量显著高于春季北迁种群,表明隐花色素和磁感应基因参与了迁飞过程中的生物钟和定向行为的调控(Chang *et al.*, 2017, 2018b, 2019)。

2.3.2 环境因子 温度、湿度、风、降雨和雾等是影响迁飞过程的环境因子。昆虫在迁飞过程中

往往选择温湿度和风向最合适的高度聚集成层,并主动调节与风的相对角度,以最大程度顺风飞行、节约自身能源。当风速较低时,位移方向可大幅度偏离风向;随着风速增大,虫体位移方向偏离风向的程度逐渐减小。棉铃虫、粘虫、黄蜻等大型昆虫的主动调节能力较强(Feng *et al.*, 2006, 2007),而稻纵卷叶螟等小型昆虫主要借助气流实现远距离迁飞。降雨会影响棉铃虫的起飞和降落行为,傍晚降雨会阻碍雨区棉铃虫的起飞,小雨对飞行行为的影响较小,但较大的降雨会迫使正在高空运行的棉铃虫降落到雨区;大雾会增大迁飞昆虫振动翅膀的压力,迫使昆虫被动降落(Feng *et al.*, 2006)。

气候变化影响跨海迁飞昆虫的群落物种数目、生物量和迁飞期。2012 年 7 月,由于东北和华北地区降雨频繁、温度适中,导致粘虫暴发严重,其发生规模历史罕见(赵中华等, 2013),当年粘虫的诱捕量高达 46 万头。类似的情况还发生于棉铃虫和二点尾夜蛾,2017 年棉铃虫的诱捕总量超过 10 万头,2019 年 6 月二点尾夜蛾迁飞高峰日诱捕 5 万余头。总体上,全球气温升高正导致迁飞昆虫迁飞时间提早、迁飞期延长和到达以前不能迁入的高纬度和高海拔地区(付晓伟和吴孔明, 2015)。

3 防控策略

粘虫、棉铃虫、地老虎等迁飞性害虫始终是中国农业害虫防控工作的重点,草地贪夜蛾等新迁飞害虫的出现加剧了迁飞性害虫的危害性。传统的防控策略主要是集中在迁出地和迁入地的卵和幼虫防治上,基于我们对渤海湾地区迁飞害虫生物学和发生规律的认识,我们认为中国应采取地面和空中相结合,以迁飞成虫为重点的全区域防控策略(图 2)。

3.1 最大限度地减少虫源地起飞数量

从源头控制迁飞害虫是区域性管理的核心。可采用抗性品种、天敌昆虫保护利用、生物农药、物理防控和生态兼容性化学农药等综合措施,最大程度的降低害虫发生程度、减少起飞数量。

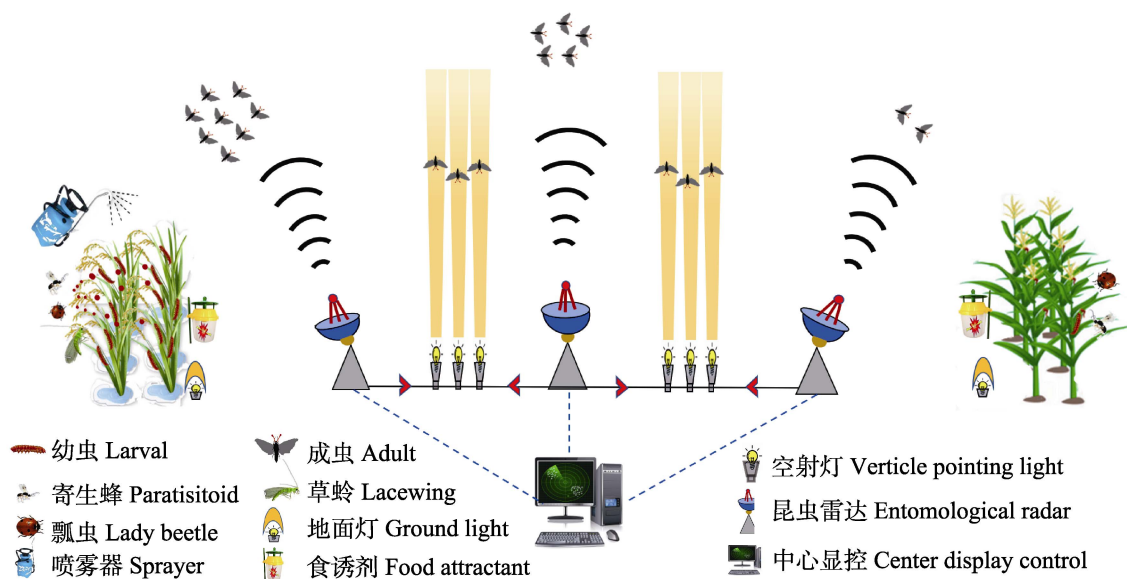


图 2 迁飞性害虫监测预警与绿色防控工程示意图

Fig. 2 Green control network for monitoring and forecasting migratory insects

3.2 实时监测和精准预测害虫的迁移过程

构建国家害虫迁飞雷达监测网络,对害虫的起飞-巡航-降落三个阶段实时监测。结合昆虫迁飞行为、气象预测和轨迹分析技术精准预测害虫迁移路线,及时发布预警信息,指导区域性防控工作。

3.3 高效阻截消灭迁移过程中的成虫种群

利用发射靶标害虫嗜好光谱的空射灯诱杀空中迁飞种群。对于多个夜晚连续迁飞的害虫,可在其中途降落地利用食诱剂和地面灯诱杀。通过对迁飞路径的管控,高效灭杀迁飞种群,减少到达迁入区的成虫数量。

3.4 最大限度地减少迁入地回迁数量

在迁入地可采用抗性品种、天敌昆虫保护利用、生物农药、物理防控和生态兼容性化学农药等综合措施,将害虫控制在经济阈值之下,并尽可能减少回迁数量,实现全区域高效管控的战略目标。

总体上,经过建国 70 年几代人的共同努力,中国迁飞性农业害虫的监测治理工作已经取得了长足的进步,为国家粮食安全提供了重要保

障。生物技术和信息技术的发展给迁飞性害虫的防控提供了新的手段,迁飞性害虫防控工作将越来越高效、越来越精准、越来越绿色。

参考文献 (References)

- Bryant VM, Pendleton M, Murry RE, Lingren PD, Raulston JR, 1991. Techniques for studying pollen adhering to nectar-feeding corn earworm (*Lepidoptera: Noctuidae*) moths using scanning electron microscopy. *Journal of Economic Entomology*, 84(1): 237–240.
- Chang H, Fu XW, Zhao SY, He LM, Hou YM, Wu KM, 2017. Molecular characterization, tissue, and developmental expression profiles of *MagR* and *cryptochrome* genes in *Agrotis ipsilon* (*Lepidoptera: Noctuidae*). *Annals of the Entomological Society of America*, 110(4): 422–432.
- Chang H, Guo JL, Fu XW, Liu YQ, Wyckhuys KAG, Hou YM, Wu KM, 2018a. Molecular-assisted pollen grain analysis reveals spatiotemporal origin of long-distance migrants of a noctuid moth. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(2): 567.
- Chang H, Guo JL, Fu XW, Shen XJ, Hou YM, Wu KM, 2018b. Molecular characterization and expression profiles of *IscA1* gene in a long-distance migrant, *Agrotis segetum*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 21(4): 1299–1306.
- Chang H, Guo JL, Fu XW, Wang ML, Hou YM, Wu KM, 2019. Molecular characterization and expression profiles of *cryptochrome* genes in a long-distance migrant, *Agrotis segetum* (*Lepidoptera:*

- Noctuidae). *Journal of Insect Science*, 19(1): 8: 1–11.
- Chen YL, Song CZ, Deng XS, 1963. A preliminary observation on the migratory insects in the Bohai Sea and the Yellow Sea of China. *Acta Entomologica Sinica*, 12(2): 137–148. [陈永林, 宋绍宗, 邓小山, 1963. 中国渤海及黄海海面迁飞昆虫的初步观察. *昆虫学报*, 12(2): 137–148.]
- Cheng DF, Feng HQ, Wu KM, 2005. Scanning Entomological Radar and Insect Migration. Beijing: Science Press. 1–198. [程登发, 封洪强, 吴孔明, 2005. 扫描昆虫雷达与昆虫迁飞监测. 北京: 科学出版社. 1–198.]
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2003. Radar observations of the autumn migration of the beet armyworm *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) and other moths in northern China. *Bulletin of Entomological Research*, 93(2): 115–124.
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2004a. Spring migration and summer dispersal of *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and other insects observed with radar in Northern China. *Environmental Entomology*, 33(5): 1253–1265.
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2004b. Northward migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and other moths in early summer observed with radar in northern China. *Journal of Economic Entomology*, 97(6): 1874–1883.
- Feng HQ, Wu KM, Ni YX, Cheng DF, Guo YY, 2005a. Return migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) during autumn in northern China. *Bulletin of Entomological Research*, 95(4): 361–370.
- Feng HQ, Wu KM, Ni YX, Cheng DF, Guo YY, 2005b. High-altitude windborne transport of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in mid-summer in northern China. *Journal of Insect Behavior*, 18(3): 335–349.
- Feng HQ, Wu KM, NI YX, Cheng DF, Guo YY, 2006. Nocturnal migration of dragonflies over the Bohai Sea in northern China. *Ecological Entomology*, 31(5): 511–520.
- Feng HQ, Wu XF, Wu B, Wu KM, 2009. Seasonal migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) over the Bohai sea. *Journal of Economic Entomology*, 102(1): 95–104.
- Feng HQ, Zhang YH, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2007. Nocturnal windborne migration of ground beetles, particularly *Pseudoophonus griseus* (Coleoptera: Carabidae), in China. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(2): 103–113.
- Feng HQ, Zhao XC, Wu XF, Wu B, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2008. Autumn migration of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) over the Bohai Sea in northern China. *Environmental Entomology*, 37(3): 774–781.
- Fu XW, 2015. Study on the community structure and population dynamics of migratory insects across the Bohai structure. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [付晓伟, 2015. “渤海湾通道”迁飞性昆虫群落结构及种群动态研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Fu XW, Feng HQ, Liu ZF, Wu KM, 2017. Trans-regional migration of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), in North-East Asia. *PLoS ONE*, 12(8): e0183582.
- Fu XW, Li C, Feng HQ, Liu ZF, Chapman JW, Reynolds DR, Wu KM, 2014a. Seasonal migration of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Crambidae) over the Bohai Sea in northern China. *Bulletin of Entomological Research*, 104(5): 601–609.
- Fu XW, Wu KM, 2015. Responses of the migratory insects to global climate change. *Scientia Agricultura Sinica*, 48(S): 1–15. [付晓伟, 吴孔明, 2015. 迁飞性昆虫对全球气候变化的响应. *中国农业科学*, 48(S): 1–15.]
- Fu XW, Xing ZL, Liu ZF, Ali A, Wu KM, 2014d. Migration of diamondback moth, *Plutella xylostella*, across the Bohai Sea in northern China. *Crop Protection*, 64: 143–149.
- Fu XW, Zhao XY, Xie BT, Ali A, Wu KM, 2015b. Seasonal pattern of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) migration across the Bohai Strait in northern China. *Journal of Economic Entomology*, 108(2): 525–538.
- Guo JL, Fu XW, Wu X, Zhao XC, Wu KM, 2015. Annual migration of *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae): Observed on a small isolated island in northern China. *PLoS ONE*, 10(6): e0131639.
- Guo YY, 1998. Research on Cotton Bollworm. Beijing: China Agriculture Press. 1–291. [郭予元, 1998. 棉铃虫的研究. 北京: 中国农业出版社. 1–291.]
- He LM, Fu XW, Huang YX, Shen XJ, Sun XT, Wu KM, 2018. Seasonal patterns of *Scotogramma trifolii* Rottemberg (Lepidoptera: Noctuidae) migration across the Bohai Strait in northern China. *Crop Protection*, 106: 34–41.
- Hendrix III WH, Showers WB, 1992. Tracing black cutworm and armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) northward migration using *Pithecellobium* and *Calliandra* pollen. *Environmental Entomology*, 21(5): 1092–1096.
- Liu YQ, 2015. Migration and natal origins of *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae) over the Bohai Sea. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [刘永强, 2015. 小地老虎跨海迁飞规律与虫源地分析. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Liu YQ, Fu XW, Feng HQ, Liu ZF, Wu KM, 2015. Trans-regional migration of *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae) in north-east Asia. *Annals of the Entomological Society of America*, 108(4):

- 519–527.
- Liu YQ, Fu XW, Mao LM, Xing ZL, Wu KM, 2017. Identification of host plant use of adults of a long-distance migratory insect, *Mythimna separata*. *PLoS ONE*, 12(9): e0184116.
- Liu YQ, Fu XW, Mao LM, Xing ZL, Wu KM, 2016. Host plants identification for adult *Agrotis ipsilon*, a long-distance migratory insect. *International Journal of Molecular Sciences*, 17(6): 851.
- Shi XY, Feng HQ, Li JD, Liu B, 2013. Comparison of wingbeat frequency between oriental armyworm *Mythimna separata*, cotton bollworm *Helicoverpa armigera* and black cutworm *Agrotis ypsilon*. *Plant Protection*, 39(2): 31–35. [施翔宇, 封洪强, 李建东, 刘冰, 2013. 黏虫、棉铃虫和小地老虎振翅频率的比较. 植物保护, 39(2): 31–35.]
- Wäckers FL, Romeis JP, van Rijn, 2007. Nectar and pollen feeding by insect herbivores and implications for multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 52: 301–323.
- Wu KM, Guo YY, 1997. Effects of food quality and larval density on flight capacity of cotton bollworm. *Acta Entomologica Sinica*, 40(1): 51–57. [吴孔明, 郭予元, 1997. 营养和幼期密度对棉铃虫飞翔能力的影响. 昆虫学报, 40(1): 51–57.]
- Wu KM, Guo YY, 2005. The evolution of cotton pest management practices in China. *Annual Review of Entomology*, 50: 31–52.
- Wu KM, Guo YY, 2007. Geotype differentiation and regional migratory regularity of *Helicoverpa armigera* in China. *Plant Protection*, 33(5): 6–11. [吴孔明, 郭予元, 2007. 棉铃虫种群的地理型分化和区域性迁飞规律. 植物保护, 33(5): 6–11.]
- Wu KM, Xu G, Guo YY, 1998. Observations on migratory activity of cotton bollworm moths across the Bohai Gulf in China. *Acta Phytophylacica Sinica*, 25(4): 335–340. [吴孔明, 徐广, 郭予元, 1998. 棉铃虫一代成虫在渤海海面迁飞的考察. 植物保护学报, 25(4): 335–340.]
- Wu X, Fu, XW, Guo JL, Zhao XC, Wu KM, 2015. Annual migration of cabbage moth, *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae), over the sea in northern China. *PLoS ONE*, 10(7): e0132904.
- Xiao HJ, 2014. Seasonal dynamics on juvenile hormone and vitellogenin expression during migration in Noctuidae insects. Post-doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [肖海军, 2014. 夜蛾类昆虫迁飞过程中保幼激素与卵黄蛋白基因表达季节动态. 博士后论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Xiao HJ, Fu XW, Liu YQ, Wu KM, 2016. Synchronous vitellogenin expression and sexual maturation during migration are negatively correlated with juvenile hormone levels in *Mythimna separata*. *Scientific Report*, 6: 33309.
- Xing ZL, 2014. Wing structure and mechanical properties of some species of Noctuid moths. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [邢振龙, 2014. 几种夜蛾科昆虫翅膀结构和力学性能研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Xu G, Guo YY, Wu KM, 1999. Analyses of pollens adhering to cotton bollworm moths (Lepidoptera: Noctuidae). *Scientia Agricultura Sinica*, 32(6): 63–68. [徐广, 郭予元, 吴孔明, 1999. 棉铃虫成虫携带花粉的分析. 中国农业科学, 32(6): 63–68.]
- Zhao SY, Fu XW, Guo JL, Zhou Y, Wyckhuys KAG, Wu KM, 2018. Seasonal patterns of *Protoschinia scutosa* (Lepidoptera: Noctuidae) migration across China's Bohai Strait. *Environmental Entomology*, 47(4): 927–934.
- Zhao XY, Fu XW, Ali A, Wilson K, Wu KM, 2016. Is *Heliopsis viriplaca* (Lepidoptera: Noctuidae) a long-distance migrant?. *Bulletin of Entomological Research*, 106(6): 740–748.
- Zhao ZH, Zhou Y, Yang PY, 2013. Progress in green prevention and control of crop diseases and insect pests in China in 2012. *China Plant Protection*, 33(10): 69–72. [赵中华, 周阳, 杨普云, 2013. 2012年全国农作物病虫害绿色防控工作进展. 中国植保导刊, 33(10): 69–72.]
- Zhou Y, 2019. Study on the migratory biology of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) across the Bohai strait. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [周燕, 2019. 渤海湾地区棉铃虫种群迁飞生物学研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Zhou Y, Wu QL, Zhao SY, Guo JL, Wyckhuys KAG, Wu KM, 2019a. Migratory *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) exhibits marked seasonal variations in morphology and fitness. *Environmental Entomology*, 48(3): 755–763.
- Zhou Y, Zhao SY, Wang ML, Yu WH, Wyckhuys KAG, Wu KM, 2019b. Floral visitation can enhance fitness of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) long-distance migrants. *Journal of Economic Entomology*, 112(6): 2655–2662.