

昆虫迁飞的调控基础及展望

江幸福, 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 100094)

摘要: 昆虫迁飞是在长期适应多变的环境过程中进化形成的一种行为对策, 也是昆虫的种类和数量繁多, 以及迁飞害虫经常暴发成灾的主要原因。昆虫迁飞行为的发生不仅受到外界环境因素的影响, 而且受到本身生理因素的调控。目前, 国内外对此类研究主要集中在生态环境、生理因素、行为学以及种群遗传学方面的调控机制。随着分子生物学技术的发展, 昆虫迁飞行为发生的分子调控机制也越来越受到重视。在对国内外主要昆虫迁飞调控机制概述的基础上, 对新的分子生物学技术在昆虫迁飞调控中的应用进行了探讨与展望。

关键词: 昆虫; 迁飞; 调控

文章编号: 1000-0933(2008)06-2835-08 中图分类号: Q968 文献标识码: A

Regulation basis and perspectives on insect migration

JIANG Xing-Fu, LUO Li-Zhi

State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2835 ~ 2842.

Abstract: Insect migration is not only an adaptive behavior strategy which has evolved independently in the complicated and uncertain environment in most insect orders, but also is a key factor which induced the population abundance as well as infestation. This behavior is regulated not only by the environmental conditions but also the insect physiological factors. At present, many research progresses focus on the regulation mechanism of ecological environment, physiological factors, behavioral and genetic bases of insect migration. With the development of molecular biology technology, the molecular regulation mechanism resulted in insect migration has been paying more and more attention. Based on the summary of main regulation mechanisms of insect migration, perspectives and progress of new molecular mechanism underlying the regulation of insect migration are discussed.

Key Words: insect; migration; regulation

昆虫迁飞是在长期进化过程中形成的一种生存对策, 长期以来, 飞蝗 *Locusta migratoria*、粘虫 *Mythimna*

基金项目: 国家基础研究发展计划资助项目 (2006CB102001); 国家自然科学基金资助项目 (30500330); 国家科技攻关计划资助项目 (2005BA529A03, 2005BA529A04); 北京市自然科学基金资助项目 (6072023)

收稿日期: 2007-04-05; **修订日期:** 2007-12-29

作者简介: 江幸福 (1970 ~), 男, 安徽怀宁人, 博士, 副研究员, 主要从事昆虫迁飞行为的生理、生态及遗传调控机制和害虫综合防治研究. E-mail: xjiang@ippcaas.cn

Foundation item: The project was financially supported by the Major State Basic Research Development Program (No. 2006CB102001); National Natural Science Foundation of China (No. 30500330); National Key Project of Science and Technology Plan (No. 2005BA529A03, 2005BA529A04) and Beijing Science Foundation (No. 6072023)

Received date: 2007-04-05; **Accepted date:** 2007-12-29

Biography: JIANG Xing-Fu, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in ecological, physiological and genetic regulation of insect migration and pest integrated management. E-mail: xjiang@ippcaas.cn

separata、草地螟 *Loxostege sticticalis*、稻飞虱、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*、棉铃虫 *Heliothis armigera* 等迁飞性害虫一直是我国主要农作物上的重大害虫。昆虫迁飞与种群暴发成灾有关,其迁飞行为的发生与调控机制一直是国内外昆虫迁飞研究领域中的热点。目前,此类研究主要集中在生态环境、生理因素、行为学以及种群遗传学方面的调控机制。随着分子生物学技术的发展,昆虫迁飞行为发生的分子调控机制也越来越受到重视。本文在对国内外主要迁飞昆虫迁飞行为调控机制概述的基础上,对分子生物学技术在昆虫迁飞行为调控中的应用进行探讨与展望。

1 迁飞行为的分化及发育模式

昆虫迁飞行为并不是发生在种群内的每一个个体上。如我国典型的迁飞性粘虫,每年春天由南向北的迁飞过程中,常在起飞地留下一定数量的滞留种群^[1]。褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 也有类似的现象^[2]。大 mali 筋长蜡 *Oncopeltus fasciatus* 衣阿华州自然种群中约有一半是迁飞型^[3]。迁飞行为分化在外翅类昆虫中表现较为明显,有翅型或长翅型个体具有较长的翅膀、发达的飞行肌以及较低的产卵量,而对应的无翅型或短翅型个体翅膀及飞行肌退化,但生殖系统发达、产卵能力强。内翅类昆虫由于无明显翅型分化,其迁飞型的界定主要有两种标准,第一,成虫持续飞行时间。如对大 mali 筋长蜡和瓢虫 *Hippodamia convergens* 的研究中,吊飞测试中飞行超过 30min 的个体即可认为是迁飞个体^[4]。根据稻纵卷叶螟的持续飞行时间和飞行节律分为短飞行居留型、长飞行迁飞型和中间型^[5]。第二,成虫生殖前期。在一些成虫生殖前期较长的迁飞昆虫中,这种标准更为普遍,如对粘虫研究^[6~8]。尽管已经明确生殖前期以及持续飞行时间的长短是区别迁飞个体与滞留个体的主要标准,但由于其具有数量性状的特性,并不具有遗传稳定性,一旦条件改变,迁飞型分化即可产生变异。如东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis*、粘虫在种群密度或食料条件下诱导产生的群居型和散居型。这种变型属于非遗传的多型现象,当环境因素变化时也可相互转换^[9,10]。McNeil 等^[11,12] 在对一点粘虫 *Pseudaletia unipuncta* 地理种群生理特征研究时发现,北美的大陆种群与大西洋的岛屿种群在飞行行为、生殖行为以及调控飞行和生殖行为的保幼激素等方面均有显著的差异。与北美种群相比,大西洋的岛屿种群的求偶(生殖)前期较短,卵巢发育较快,保幼激素水平增长较快,最大峰值也较高等,所有这些特征均与室内诱导产生的滞留型相似。而北美的大陆种群为了适应当地季节性的气候变化等不稳定的生境而进化成迁飞型,并且这两个地理种群在遗传上具有稳定性。

中国农科院植物保护研究所近年来对黑化粘虫飞行与生殖行为特征的研究表明,与正常型(灰白粘虫)相比,黑化粘虫具有较短的产卵前期,较大的产卵量,但飞行能力较弱。因此黑化型粘虫具有滞留型的特征^[13]。粘虫黑化是受常染色体上一对等位基因中隐性基因所控制,因此也具有稳定的遗传特征^[14]。这样粘虫的正常型与黑化型也可分别作为迁飞型与滞留型的发育模式进行研究。

2 迁飞行为的调控基础

2.1 环境调控

环境因素对昆虫迁飞有直接的影响。其中温度、湿度、气象、光照、食物和种群密度的影响作用较大。每年我国粘虫季节性南北往返迁飞即是其冬天在北方地区不能越冬而夏天在南方地区不能越夏所致^[15]。温度对昆虫迁飞型的分化也有重要作用,如 mali 筋长蜡的发育温度从 23℃ 增加到 27℃ 时,其迁飞型比例下降^[16]。温度对昆虫迁飞行为的影响还表现在对起飞、飞行以及飞行高度的影响,迁飞昆虫一般都具有起飞温度,如粘虫迁飞的适宜温度为 11~32℃,最适在 17℃ 左右,下限为 8℃^[17]。迁飞过程中对空中走廊高度的选择便主要是大气层不同的温度差所致^[18]。尽管粘虫飞行受空气相对湿度的影响并没有温度作用明显^[19],但相对湿度对稻纵卷叶螟迁飞方向和空中迁飞高度均具有显著的影响作用^[20]。由于大多数迁飞昆虫属风载型迁飞昆虫,特别是一些体型较小的迁飞昆虫种类,其迁飞行为显著受到气流、气压、锋面天气等气象因素影响。稻纵卷叶螟的迁飞与西太平洋副热带高压的活动关系密切^[21]。褐飞虱远距离南北迁飞以及降落过程均显著受到三维气流场与锋面天气的影响^[22,23]。

光周期是诱导昆虫迁飞的重要信号。在短光照下发育的个体多数迁飞,而在长光照下的很少迁飞。如粘

虫感受光周期的时间越长,个体发育越快,成虫产卵前期变短,不利于成虫迁飞的因素增加,而当光周期由长变短时,成虫产卵前期变长从而有助于迁飞^[18,24]。光周期也是影响昆虫迁飞型分化的重要因素,是一些昆虫翅二型转变的开关机制^[25]。

食物和种群密度经常是共同影响昆虫的迁飞,昆虫在食物缺乏或质量不高(拥挤度高)时,便会迁飞,反之则留在本地。如沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 在拥挤条件下饲养时,个体发育快,成虫出现迁飞行为^[26]。粘虫幼虫在高密度条件下饲养时,产卵前期延长而飞行能源物质含量增加,飞行能力增强,从而有利于迁飞^[10,27]。另外食物质量和种群密度也是翅型分化的重要因素。如褐飞虱的长翅型成虫的分化与虫口密度呈正相关。而且迁飞型(长翅型)成虫在食物适宜时也可直接转为短翅型(滞留型)^[28]。

2.2 激素调控

保幼激素在昆虫迁飞与生殖的调控中起着非常重要的作用。较低的保幼激素滴度引发昆虫迁飞,上升到一定的阈值时会导致迁飞行为终止,而卵粒开始形成,卵巢迅速发育^[29]。但事实上,保幼激素调控迁飞行为的机制是一个非常复杂的过程,并且还存在争议。最为显著的是保幼激素在发挥调控作用时存在一个敏感时期,即调控作用无普遍性。一些翅二型昆虫在幼虫发育的某个阶段,存在着一系列的保幼激素敏感时期,在该时期内,保幼激素滴度的改变会导致整个虫体发育模式的改变。如对褐飞虱翅型分化的激素调控研究表明,若虫在3、4龄时经保幼激素类似物(JHM)处理后,能够明显提高成虫的短翅型比例,尤以3龄时处理效果最明显,5龄时处理则无此作用。其作用的临界期在4龄^[30]。这同 Iwanaga 等^[31]研究结果基本一致。但也有研究表明,褐飞虱雌、雄4龄若虫期及雄虫的5龄若虫初期,长、短翅型间虫体内保幼激素滴度差异明显,因此认为该阶段是其翅型分化的关键时期^[32]。

在一些内翅类昆虫中,成虫期的保幼激素滴度能改变虫体的形态而影响其迁飞行为,但较高的保幼激素滴度同样会抑制迁飞行为的发生。如对初羽化粘虫蛾使用外源保幼激素类似物处理后,可导致成虫提前产卵,飞行能力和飞行能源物质含量下降^[8]。至于其调控作用是否也具有时空特异性,有待于进一步探讨。

2.3 遗传调控

2.3.1 迁飞行为数量遗传学理论

Johnson 提出的大多数迁飞昆虫中存在“卵子发生-飞行拮抗综合症”,表明迁飞不仅仅是一种简单的运动,同时也是一种在自然选择压力下形成的一种适应性生活史策略。昆虫迁飞常常发生成虫幼嫩时期,在雌虫中更为明显,这种适应性是建立在雌虫卵巢和飞行器官发育的关系基础上,认为迁飞与生殖是在能源物质动用方面存在“生理开关”,并将“卵子发生-飞行拮抗综合症”与生活史结构相联系。自然选择不仅仅单独作用于飞行本身,还进一步作用于组成迁飞综合症特征的复合体(包括生殖)^[29]。因此,很有可能组成迁飞综合症的各个特征共同受基因调控,在这些特征之间可能存在着遗传相关。但无论是在种群内还是在种群间,通过自然选择形成的迁飞行为与生活史结构的关系存在大量的变异,这也是昆虫为了适应不同的栖息地环境而形成的生物多样性^[3,33]。

在大多数情况下,与迁飞相关的性状一般是连续变化的数量性状,受多基因控制并不遵循孟德尔分离规律,数量性状之间也可能存在相关性。因此,对迁飞相关性状的分析需要借助数量遗传学知识^[34]。

2.3.2 飞行行为的遗传调控

既然昆虫的迁飞行为是适应环境的变化而通过自然选择形成的一种生存对策,那么其行为的发生不仅会受环境因素的影响,而且还会受到遗传因素的调控^[25,35]。作为质量性状的翅型分化(翅膀的长短、有无)虽然在少数的昆虫中受单基因控制,并且遵循孟德尔式分离规律。如车轴草根瘤象甲 *Sitona hispidula* (Fab.) 短翅型基因是显性基因的孟德尔式分离^[36]。在步甲 *Pterostichus anthracinusiu* 也存在同样的情况^[37]。但大多数昆虫翅型分化主要受多基因控制。如水黽 *Limnopotus canaliculatus*, 经过选择试验,长翅型比例可由60%增加到85%^[38]。褐飞虱翅型分化受位于常染色体和性染色体的两对基因控制,经多代选择长翅型比例可由原来的57%增加到97%,短翅型比例可由50%增加到93%^[39]。

作为数量性状的飞行能力(飞行时间、距离),虽然在少数昆虫中由单基因调控,但大多数昆虫的飞行能力是由多基因控制的,选择试验是揭示多基因控制的最直接的方法,如马利筋长蜡迁飞种群选择试验在一代内能将飞行超过 30min 或更长的个体比例从 25% 上升到 60%^[40]。Sharp^[41]等也用选择试验分别增加了 *Anastrepha suspense* (loew) 实蝇和地中海实蝇 *Ceratitis capitata* 长时间飞行个体的比例。白背飞虱 *Sogatella furcifera* 飞行能力的双向选择有利于飞行能力弱的个体,即选择能降低种群内迁飞个体的频率^[42]。黄地老虎 *Agrotis segeum* 和小地老虎 *Agrotis ipsilon* 飞行能力双向选择有利于飞行能力弱的个体,而对飞行能力强的个体选择响应较低^[43]。斑蝶 *Occidryas editha* 种群中存在不同迁飞型比例部分是由于遗传成分作用的^[44]。加州天幕毛虫 *Malacosoma californica* 亲本“活跃”的成虫产生的后代“活跃”个体增加,反之亦然^[45]。自 Caldwell^[46]等应用子代对亲代的回归法,估算出小乳草长蜡 *Lygaeus kalmi* 飞行时间的遗传力为 0.20~0.41(当回归于父本时,遗传力为 0.20;回归于母本时为 0.41,表明有明显的母性效应)后,国内外昆虫学家分别对不同昆虫飞行能力的遗传力进行了估算(表 1)。结果表明,昆虫飞行能力的遗传力通常均较低,尽管遗传因素在调控昆虫飞行行为中占据重要地位,但并不是决定性作用,其飞行能力受环境因素的影响较大,这种飞行能力的高度变异性正是昆虫为了适应不稳定的环境而表现出的灵活性。

表 1 不同昆虫迁飞行为特征遗传力的估算

Table 1 Estimating heritability of migratory behavior in different insects

昆虫种类 Species	行为特征 Behaviour or trait	遗传力 h ²	资料来源 Reference
小乳草长蜡 <i>Lygaeus kalmi</i>	飞行时间 Flight duration	0.20~0.41	[46]
非洲粘虫 <i>Spodoptera exempta</i>	飞行时间 Flight duration	0.4	[47]
棉铃虫 <i>Heliothis armigera</i>	总飞时间 Total flight duration	0.39	[48]
	单次最长飞行时间 Longest single flight	0.15	
苹果蠹蛾 <i>Cydia pomonella</i>	飞行距离 Flight distance	0.37~0.57	[49]
马利筋长蜡 <i>Oncopeltus fasciatus</i>	翅膀长度 Wing length	0.49~0.87	[50]
迁移蚱蜢 <i>Melanoplus sanguinipes</i>	迁飞倾向 Migratory tendency	0.5~0.6	[51]
东方粘虫 <i>Mythimna separata</i>	飞行时间 Flight duration	0.27	[52]
白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	飞行时间 Flight duration	0.11~0.08	[42]

2.3.3 生殖行为的遗传调控

由于大多数迁飞昆虫迁飞行为的发生是在成虫幼嫩时期,因此迁飞昆虫一般有较长的产卵前期,产卵前期对昆虫飞行能力的表达有显著的影响,因而与昆虫迁飞有密切的关系。迁飞昆虫的生殖行为同样也受到遗传因素的影响,目前研究较多的是对产卵前期的遗传调控。如大马利筋长蜡产卵前期遗传力值为 0.2~0.25^[53,54]。棉红蜡 *Dysdercus fasciatus* 产卵前期的遗传力值为 0.18~0.40^[55]。白背飞虱成虫交配前期、交配持续时间、产卵前期的遗传力分别为 0.1581、0.2661、0.2421,表明白背飞虱生殖行为的亲子代相似性很小,遗传力较低,较大程度上是受环境因素的影响^[56]。对鳞翅目昆虫的研究也表明有遗传因素作用于成虫产卵前期,如棉铃虫产卵前期的遗传力值为 0.12~0.58^[57]。斜纹夜蛾 *Autographa gamma* 产卵前期的遗传力值为 0.24~0.66^[58]。不同地理种群的非洲粘虫 *Spodoptera exempta* 产卵前期显著差异,产卵前期遗传力值为 0.12~0.43,且在家系间表现为明显分离,产卵前期很有可能为 X-染色体性连锁^[59]。对粘虫求偶前期的遗传研究也表明有类似的现象^[60]。

2.3.4 飞行与生殖行为的遗传相关

迁飞是昆虫为了逃避本地不适宜的环境而通过飞行到达另一个新的栖息地定居,通过长期自然选择形成了一套与迁飞协同进化的生活史特征,从而使昆虫能成功地定殖。这种生活史特征一般涉及到昆虫到达新栖息地后快速生长发育、较快的生殖和较高的产卵量,这些特性与迁飞能力相联系,因而可能存在遗传相关。迁飞昆虫遗传相关的结果被一些学者称为“定居综合症”^[3,61],并在许多昆虫中得以研究。

选择试验是被用来评价其定居综合症主要方法。通过对粉甲 *Tribolium* 高扩散率和低扩散率两个品系进

行多代选择,然后评价其生活史特性的相关反应。结果表明具有较高扩散率的甲虫发育较快,在生殖开始的头四天产的卵较多,且受精卵的比例较高^[62]。马利筋长蜡迁飞种群生活史的遗传结构也表明有“定居综合症”。通过对翅长、发育时间、产卵前期、产卵量在内的一系列性状的遗传率和遗传相关估算表明,长翅型虫子发育较快且产卵量较大,但产卵前期与其它性状无显著相关^[53]。Palmer 等再次对马利筋长蜡性状间的遗传相关进行研究,表明,吊飞时间、飞行距离与翅长存在正相关,且长翅型在头 5d 的产卵量也显著增多,但翅膀长度与产卵前期无显著相关^[54]。在红蜡科虫子 *Dysdercus bimaculatus* 中也得到类似的结果^[55]。产卵前期与其它性状相关性的缺乏意味着昆虫在生殖和迁飞选择方面保持着较大的灵活性,选择能够作用于产卵前期,但不被其它生活史特征的遗传关系所限制。

另外,一些与迁飞相关的生理性状的遗传及相关也有研究,如翅振频率、飞行能源物质消耗的遗传力通常在 30% 与 40% 之间,翅振频率与翅面积、总能源以及面积与能源物质间的遗传相关非常明显^[63]。对迁移蜡蚋迁飞个体比例的选择时不仅能够产生对吊飞时间相关的效应,而且迁飞行为的选择与胸部脂类物质含量表现出一个中等相关反应^[51]。很明显,遗传变异对昆虫进化过程具有十分重要的意义,迁飞遗传的理解将对现代进化生物学起到非常重要的作用。

2.4 分子调控及其发展趋势

目前,国内外对昆虫迁飞行为发生与调控的基础研究主要集中在生态环境、生理因素、行为学以及种群遗传学方面的调控机制,而对分子调控机制研究十分缺乏。未来昆虫迁飞行为调控的分子基础将主要体现在调控昆虫飞行器官生长与发育的功能蛋白如飞行肌特异性肌动蛋白和肌球蛋白、昆虫飞行代谢过程中起重要作用的酶系统、受体蛋白以及调控腺体分泌激素的神经肽类物质等。

由于昆虫迁飞行为与飞行肌的活动密切联系,飞行肌特异性肌动蛋白的研究对阐明其迁飞的本质及内在调控机制具有重要的意义。肌动蛋白是细胞骨架的主要成分及各种细胞和器官(肌肉)运动的主要因子,存在于所有的真核细胞中,且保守性相当高,在生物发育过程中的表达具有时空特异性。克隆迁飞昆虫飞行肌特异性肌动蛋白基因并了解基因的时空表达特征对于了解迁飞型分化具有重要作用。如褐飞虱的飞行肌特异性肌动蛋白基因的 3' 非翻译区已经被克隆,并对其在不同发育阶段的虫体中的表达进行了研究^[64],这为深入了解褐飞虱的翅型分化有着重要的意义。

昆虫神经肽作用于昆虫生长发育、蜕皮变态、滞育、代谢、生殖等各个发育过程。促咽侧体素(allatotropin, AT)和咽侧体抑制素(allatostatin, AST)是昆虫脑分泌的神经肽类物质,正向或负向调控昆虫咽侧体合成保幼激素(JH)的活性^[65]。AT 和 AST 通过与细胞膜上的受体结合,激活相应的具有调节生理功能的信号产生,达到促进或抑制咽侧体对 JH 的合成和分泌作用。由于 JH 在迁飞昆虫中不仅调控幼虫发育与变态过程,而且还调控成虫飞行与生殖过程。因此,控制咽侧体合成 JH 的 AT 和 AST 无疑在昆虫迁飞行为发生过程中具有重要的调控功能,了解 AT 和 AST 基因的分子结构特征以及相关功能表达情况,从分子水平上阐明昆虫迁飞行为的调控机制有着重要的理论和实际意义。对粘虫神经肽的研究获得了 AT(AST)对成虫迁飞与生殖均有重要影响作用的直接证据,并克隆了粘虫 AT 基因(GenBank: DQ208707),获取了较高浓度的 AT 外源重组蛋白。明确了 JH 提前分泌是粘虫由迁飞型向滞留型转变的主要原因,而 AT 粗蛋白能促进咽侧体活性,提高 JH 滴度,加速成虫生殖系统发育,调控滞留型粘虫产生。这表明,AT 对粘虫迁飞与生殖的影响主要是通过调控 JH 合成和分泌而发生作用。

应用蛋白质组学的方法,克隆昆虫迁飞型分化的特异性表达序列标签(EST),鉴定与迁飞型分化相关的功能基因,并对基因表达的时空特异性进行研究,对于阐明昆虫迁飞型分化的分子遗传机理具有重要的理论与实践意义。

综上所述,昆虫迁飞行为发生与调控是一个极其复杂的过程,不同种类的昆虫迁飞行为机制既具有相似性也具有差异性。从 20 世纪 50 年代起,尽管国内外昆虫学家致力于昆虫迁飞行为机制研究,但不可否认,有关昆虫起飞、飞行与降落 3 个阶段行为调控的生理学、细胞学和分子机制仍未能取得重大突破,这也在一定程

度上反映出昆虫迁飞行为机制的复杂性。随着现代生理生态和分子生物学技术的发展,昆虫迁飞行为机制将主要集中于以下 3 个方面。第一,从宏观尺度研究全球气候和生态系统变化等对昆虫迁飞的影响;;第二,从微观角度借助现代基因组和蛋白质组技术研究昆虫迁飞的遗传学基础,特别是迁飞昆虫的种群遗传多样性、环境异质性以及迁飞丰富度之间的遗传关系以及调控昆虫迁飞的功能基因组研究;第三,昆虫个体迁飞行为的实时跟踪技术研究,如小型无线电跟踪技术等。

References:

- [1] Jiang X F, Luo L Z. Comparison of behavioral and physiological characteristics between the emigrant and immigrant of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 2005, 48(1): 61—67.
- [2] Cai X M. Insects migration. *Entomological Knowledge*, 1988, 25(3): 188—191.
- [3] Dingle H. Behaviour, genes and life histories: complex adaptations in uncertain environments. In: Price P W, Slobodchikoff C N & Gaud W S eds. *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. New York: John Wiley, 1984. 169—194.
- [4] Rankin M A, Rankin S M. Some factors affecting presumed migratory flight activity of the convergent ladybeetle, *Hippodamia convergent* (Coccinellidae: Coleoptera). *Biol. Bull.*, 1980, 158: 356—369.
- [5] Zhang X X. Style and mechanism of physiology and ecology of insects Migration. *Entomological Knowledge*, 1980, 17(5): 236—239.
- [6] Jiang X F, Luo L Z, Hu Y. Genetic characteristics of pre-oviposition period in the oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 68—72.
- [7] Luo L Z, Li G B, Hu Y. Relationship between flight capacity and oviposition of oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 1995, 38(3): 284—289.
- [8] Luo L Z, Li K B, Jiang X F, Hu Y. Regulation of flight capacity and contents of energy substances by methoprene in the moths of Oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 2001, 8(1): 63—72.
- [9] Zhang L, Li H M. The impacts of nymph population densities and stadium of *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) on the changes of its social type to the scattered type. *Plant Protection Technology and Extension*, 2002, 22(4): 3—5.
- [10] Luo L Z, Li G B, Cao Y Z, *et al.* The influence of larval rearing density on flight and reproductive capacity of adult Oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 1995, 38(1): 38—45.
- [11] McNeil J N, Laforge M, Bedard C, Cusson M. Juvenile hormone production and sexual maturation in the true armyworm, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) (Lepidoptera: Noctuidae): a comparison of migratory and non-migratory populations. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1996, 32: 575—584.
- [12] McNeil J N, Miller D, Laforge M, Cusson M. The biosynthesis of juvenile hormone, its degradation and titres female of true armyworm: a comparison of migratory and non-migratory populations. *Physiol. Entomol.*, 2000, 25: 103—111.
- [13] Jiang X F, Luo L Z, Zhang L. Relative fitness of near isogenic lines for melanic and typical forms of the oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Environ. Entomol.*, 2007, 36(5): 1296—1301.
- [14] Liu H B, Luo L Z, Hu Y. Morphological characteristics and inheritance of the melanic form of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47(3): 287—292.
- [15] Chen R C, Ding J H, Tan H Q, *et al.* *Insects migration*. Beijing: Agriculture Press, 1989.
- [16] Rankin M A, Burchsted J C A. The cost of migration in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 1992, 37: 533—559.
- [17] Zhang Z T, Li G B. A study on the biological characteristics of the flight of the oriental armyworm (*Mythimna separata* (Walker)) moth. *Acta Phytophylacica Sinica*, 1985, 12(2): 93—100.
- [18] Lin C S. Studies on the regularity of the outbreak of the oriental armyworm (*Leucania separata* Walker) IV. An analysis of meteorological conditions during the descending movement of the long-distance migration of the oriental armyworm moth. *Acta Phytophylacica Sinica*, 1963, 2(2): 111—122.
- [19] Jiang X F, Cai B, Luo L Z, *et al.* Influences of temperature and humidity on flight capacity in the moths of Oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 738—743.
- [20] Wang C H, Bao Y X, Wang J Q, *et al.* Analysis on atmospheric dynamical mechanisms for the great immigration events of the rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* Guenee in 2003. *Acta Entomologica Sinica*, 2006, 49(4): 604—612.
- [21] Lin L. The relation between migration of the rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* Guenee and west pacific ocean subtropical high pressure. *Meteorological Monthly*, 1987, 3: 58.
- [22] Jiang G H, Tan H Q, Sheng W Z, *et al.* The relation between long distance northward migration of the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) and synoptic weather conditions. *Acta Entomologica Sinica*, 1981, 24(3): 251—261.
- [23] Jiang G H, Tan H Q, Sheng W Z, *et al.* The relation between long distance southward migration of the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*)

- and synoptic weather conditions. *Acta Entomologica Sinica*, 1982, 25(2): 147—155
- [24] Cao Y Z, Li G B, Hu Y. Effects of photoperiod on reproduction and flight of oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(4): 402—406.
- [25] Harrison R G. Dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Ecological Systematics*, 1980, 11: 95—118.
- [26] Huffaker C B, Rabb R L eds. *Ecological Entomology*. New York: Wiley, 1984. 149—178
- [27] Li K B, Luo L Z. Effects of larval density on energetic reserves in the adults of oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 1998, 41(3): 250—257.
- [28] Zou Y D, Chen J C, Wang S H. The relation between nutrient substances in the rice plant and wing dimorphism of the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål). *Acta Entomologica Sinica*, 1982, 25(2): 220—222.
- [29] Johnson C G. Migration and dispersal of insects by flight. London: Methuen, 1969.
- [30] Wang J, Wu Z T, Zhang Y J, *et al.* Effects of exogenous hormones on wing dimorphism of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Acta Entomologica Sinica*, 1998, 41(4): 371—375.
- [31] Iwanaga K, Tojo S. Effects of juvenile hormone and rearing density on wing dimorphism and oocyte development in the planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J. Insect Physiol.*, 1986, 32(6): 585—590.
- [32] Dai H G, Wu X Y, Wu S W. The change of juvenile hormone titer and its relation with wingdimorphism of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Acta Entomologica Sinica*, 2001, 44(1): 27—32.
- [33] Southwood T R E. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.*, 1977, 46: 337—465.
- [34] Falconer D S. *Introduction to Quantitative Genetics*. 3rd edn. London: Longman, 1989.
- [35] Gatehouse A G. Genes, environment and insect flight. *Insect flight*. In: Goldsworthy G J and Wheeler C. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, 1989. 116—138.
- [36] Jackson D J. The inheritance of long and short wings in the weevil, *Sitona hispidula* with a discussion of wing reduction among beetles. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 1928, 55: 665—735.
- [37] Lindroth C H. Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus*. III. *Hereditas*, 1946, 32: 37—40.
- [38] Zera A J, Innes D J, Saks M E. Genetic and environmental determinants of wing polymorphism in the water strider. *Limnopolus canaliculatus*. *Evolution*, 1983, 37(3): 513—522
- [39] 诸刚直. トビイロヴソカバにみ翅長変異の遗传制御. 个体群生态学会会报(日文), 1992, 49, 12—14.
- [40] Dingle H. The influence of environment and heredity on flight activity in the milkweed bug *Oncopeltus*. *J. Exp. Biol.*, 1968, 48: 175—184.
- [41] Sharp J L, Boller E T, Chambers. Selection for flight propensity of laboratory and wild strains of *Anastrepha suspense* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *J. Ecol. Entomol.*, 1983, 76: 302—305.
- [42] Zhang J X, Zhang X X. Quantity genetics of flight capacity of *Sogatella furcifera* (Horvath). *Entomological Knowledge*, 1992, 29(5): 257—259.
- [43] Blair B W. Flight activity of *Agrotis segetum* (Denis and Schiff) and *A. ipsilon* Hufn (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Ent. Soc. Sth. Afr.*, 1978, 41: 241—245.
- [44] Gilbert L E, Singer M C. Dispersal and gene flow in a butterfly species. *Am. Nat.*, 1973, 107: 58—72.
- [45] Wellington W G. Qualitative changes in populations in unstable environment. *Can. Ent.*, 1964, 96: 436—451.
- [46] Caldwell R L, Hegmann J P. Heritability of flight duration in the milkweed bug *Lygaeus kalmii*. *Nature*, 1969, 223: 91—92.
- [47] Park W, Gatehouse A G. Genetic factors controlling flight performance and migration in the African armyworm moth *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, 1985, 75: 49—63.
- [48] Colvin J, Gatehouse A G. The reproduction flight syndrome and inheritance of tethered-flight activity in the cotton bollworm moth, *Heliothis armigera*. *Physiological Entomology*, 1993, 18: 16—22.
- [49] Schumacher P, Weber B C, Hagger C, Dorn S. Heritability of flight distance for *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1997, 85: 169—175.
- [50] Dingle H. *Migration: the Biology of Life on the Move*. OUP. New York, 1996. 474.
- [51] Jack W, Kent J R, Rankin M A. Heredity and physiological correlates of migratory tendency in the grasshopper *Melanoplus sanguinipes*. *Physiological Entomology*, 2001, 26: 371—380.
- [52] Han E N, Gatehouse A G. Flight capacity: genetic determination and physiological constraints in a migratory moth *Mythimna separata*. *Physiological entomology*, 1993, 18: 183—188.
- [53] Hegmann J P, Dingle H. Phenotypic and genetic covariance structure in a milkweed bug life history. In *Evolution and Genetics of life Histories*. Edited by Dingle H and Hegmann J P. New York: Springer, 1982. 177—185.
- [54] Palmer J O, Dingle H. Direct and correlated response to selection among life history traits in milkweed bug (*Oncopeltus fasciatus*). *Evolution*, 1986, 40: 767—777.
- [55] Derr J A. The nature of variation in life history characters of *Dysdercus bimaculatus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae), a colonizing species. *Evolution*, 1980, 34: 548—557.

- [56] Zhang J X, Gu Z Y, Luo W H, *et al.* Study on reproduction of *Sogatella furcifera* (Horvath). *Entomological Knowledge*, 1990, 27(5): 260—263.
- [57] Colvin J, Gatehouse A G. Migration and genetic regulation of the pre-reproductive period in the cotton bollworm moth, *Heliothis armigera*. *Heredity*, 1993, 70: 407—412.
- [58] Hill J K, Gatehouse A G. Genetic control of the pre-reproductive period in *Autographa gamma* (L.) (Silver Y moth) (Lepidoptera: Noctuidae). *Heredity*, 1992, 69: 458—464.
- [59] Wilson K, Gatehouse A G. Migration and genetics of pre-reproductive period in the moth *Spodoptera exempta* (African armyworm). *Heredity*, 1992, 69: 255—262.
- [60] Han E N, Gatehouse A G. Genetics of precalling period in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) and implications for migration. *Evolution*, 1991, 45(6): 1502—1510.
- [61] Safriel U N, Ritte U. Criteria for the identification of potential colonizers. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1980, 13, 287—297.
- [62] Lavie B, Ritte U. The relation between dispersal and reproductive fitness in the flour beetle *Tribolium castaneum*. *Canad. J. Genet. Cytol.*, 1978, 20: 589—59.
- [63] Curtsinger J W, Laurie-Ahlberg, C C. Genetic variability of flight metabolism in *Drosophila melanogaster* I. Characterization of power output during tethered flight. *Genetics*, 1981, 98: 549—564.
- [64] Liu M D, Hong X Y, Du J G, Chen X N. 3'-RACE of actin genes in *Nilaparvata lugens* and RT-PCR examination on expression of the actin genes. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2003, 26(3): 49—51.
- [65] Li S, Jiang R J, Cao M X. Allatotropic and allatostatic activities in extracts of brain and the effects of *Manduca sexta* allatotropin and *Manduca sexta* allatostatin on juvenile hormone synthesis in vitro by corpora allata from the Eri silkworm, *Smia Cynthia ricini*. *Physiological Entomology*, 2002, 27: 322—329.

参考文献:

- [1] 江幸福, 罗礼智, 胡毅. 粘虫迁出与迁入种群行为和生理特征比较. *昆虫学报*, 2005, 48(1): 61~67.
- [2] 蔡晓明. 昆虫的迁飞. *昆虫知识*, 1988, 25(3): 188~191.
- [5] 张孝羲. 昆虫迁飞的类型及生理生态机制. *昆虫知识*, 1980, 17(5): 236~239.
- [6] 江幸福, 罗礼智, 胡毅. 粘虫产卵前期的遗传特征. *生态学报*, 2005, 25(1): 68~7.
- [7] 罗礼智, 李光博, 胡毅. 粘虫飞行与产卵的关系. *昆虫学报*, 1995, 38(3): 284~289.
- [9] 张龙, 李洪海. 虫口密度和龄期对东亚飞蝗群居型向散居型转变的影响. *植保技术与推广*, 2002, 22(4): 3~5.
- [10] 罗礼智, 李光博, 曹雅忠, 等. 粘虫幼虫密度对成虫飞行与生殖的影响. *昆虫学报*, 1995, 38(1): 38~45.
- [14] 刘红兵, 罗礼智, 胡毅. 黑化粘虫的形态变异及遗传模式. *昆虫学报*, 2004, 47(3): 287~292.
- [15] 陈若簏, 丁锦华, 谈含秋, 等. 迁飞昆虫学. 北京: 农业出版社, 1989.
- [17] 张志涛, 李光博. 粘虫飞翔生物学特性初步研究. *植物保护学报*, 1985, 12(2): 93~100.
- [18] 林昌善. 粘虫发生规律的研究 IV: 与粘虫蛾远距离迁飞降落过程有关的物理因素分析. *植物保护学报*, 1963, 2(2): 111~122.
- [19] 江幸福, 蔡彬, 罗礼智, 等. 温、湿度综合效应对粘虫蛾飞行能力的影响. *生态学报*, 2003, 23(4): 738~743.
- [20] 王翠花, 包云轩, 王建强, 等. 2003 年稻纵卷叶螟重大迁入过程的大气动力机制分析. *昆虫学报*, 2006, 49(4): 604~612.
- [21] 林朗. 稻纵卷叶螟迁飞与副高的关系. *气象*, 1987, 3: 58.
- [22] 江广恒, 谈涵秋, 沈婉贞, 等. 褐飞虱远距离向北迁飞的气象条件. *昆虫学报*, 1981, 24(3): 251~261.
- [23] 江广恒, 谈涵秋, 沈婉贞, 等. 褐飞虱远距离向南迁飞的气象条件. *昆虫学报*, 1982, 25(2): 147~155.
- [24] 曹雅忠, 李光博, 胡毅. 光周期对粘虫生殖与飞翔影响的初步研究. *生态学报*, 1997, 17(4): 402~406.
- [27] 李克斌, 罗礼智. 粘虫幼虫密度对成虫能源物质含量的影响. *昆虫学报*, 1998, 41(3): 250~257.
- [28] 邹运鼎, 陈基诚, 王士槐. 稻株营养物质与褐飞虱翅型分化的关系. *昆虫学报*, 1982, 25(2): 220~222.
- [30] 王健, 吴振廷, 张一九, 等. 外源激素对褐飞虱翅型分化的影响. *昆虫学报*, 1998, 41(4): 371~375.
- [32] 戴华国, 吴小毅, 武淑文. 褐飞虱体内保幼激素滴度变化及其与翅型分化的关系. *昆虫学报*, 2001, 44(1): 27~32.
- [42] 张建新, 张孝羲. 白背飞虱飞行能力的数量遗传机制. *昆虫知识*, 1992, 29(5): 257~259.
- [56] 张建新, 顾忠盈, 罗卫华, 等. 白背飞虱生殖行为的研究. *昆虫知识*, 1990, 27(5): 260~263.
- [64] 刘美德, 洪晓月, 杜建光, 程遐年. 褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 肌动蛋白基因 3' ~ RACE 及基因表达的 RT-PCR 检测. *南京农业大学学报*, 2003, 26(3): 49~51.