

7-17

19613(3)
http://www.cqvip.com

昆虫迁飞行为的参数化 I. 行为分析

翟保平 · 张孝羲 ✓ 程遐年

(南京农业大学植物保护系, 南京, 210095)

Q968.1

A

摘要 通过对雷达昆虫学研究和其他方法得到的研究成果的综合分析, 提出一套昆虫迁飞行为参数化方案, 即: 起飞时间以日出日没及晨昏朦影时刻为基准, 降落时间依目标昆虫的迁飞特性具体取值; 运行高度取边界层顶与目标昆虫飞行低温阈限所在高度之间的气流层, 运行方向取风向值并以目标昆虫的定向加以修饰, 运行速度为风速与目标昆虫自身飞行速度的矢量和。这套方案可作为昆虫迁飞轨迹数值模拟的基础, 为迁飞性害虫异地预测提供一种有效的工具。

关键词: 昆虫迁飞, 行为分析, 参数化。

昆虫生态学

PARAMETERIZING THE MIGRATORY BEHAVIOUR OF INSECTS I. Behavioural analysis

Zhai Baoping Zhang Xiaoxi Cheng Xia'nian

(Dept. of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing, 210095, China)

Abstract A parameterizing scheme for insect migratory behaviour was presented based on the comprehensive analysis of the radar entomological researches and other migration studies. That is, take off time is around sunset (or sunrise) to twilight, but descent time needs to be specified with the flight capacity and migratory features of the objective species; the flying altitude is between the PBL top and the height where temperature is near the flight threshold of the objective species; their tracks are generally following wind streams, but modified to some extent by orientation of macroinsects, and their ground speed is the vector sum of wind speed and their air speed. This scheme will be useful for the numerical simulation of insect migratory pathways, and thus be valuable for the inter-regional forecast of migratory insect pests.

Key words: insect migration, behavioural analysis, parameterization.

60年代以来, 随着耕作制度和栽培品种的改变以及高投入丰产措施的普遍推广, 迁飞性害虫的发生范围不断扩大, 猖獗频率逐渐增加, 对农业生产的威胁日益严重。准确及时

• 国家自然科学基金和国家教委高校博士学科点专项科研基金资助项目。

收稿日期: 1994-12-18, 修改稿收到日期: 1996-07-26

地做出迁飞性害虫的发生预测,无疑具有重要的理论意义和实践意义。对迁飞性害虫的测报一般采取异地预测,而异地预测准确与否的关键在于能否准确地确定虫源区。国内外目前或通过天气图和高空流场分析来推断大尺度(大区尺度, $10^2 \sim 10^3$ km 量级)、低分辨率的虫源区;或把昆虫视作惰性粒子,根据地面和 850 hPa 等压面的风温资料做大气气块的轨迹分析来回推虫源区¹⁾。但雷达昆虫学研究表明,空中种群的运行轨迹取决于大气边界层风温场的时空变化和迁飞昆虫自身的行为反应^[1],这恰恰是目前昆虫迁飞轨迹分析中未加考虑的关键因子。

本文基于国内外的雷达昆虫学研究的文献报道和前人以不同方法得到的研究结果,整理分析并确定空中种群密度的时空分布及其与风温场的关系、迁飞起止时间、巡航高度、飞行上界、定向程度及其对位移方位的影响等,提出一套昆虫迁飞行为参数化方案,据此组建数值模型进行迁飞轨迹分析,可得中尺度(区县尺度, $10 \sim 10^2$ km 量级)的虫源地,为异地预测和防治决策提供基础数据。

1 迁飞时间参数

1.1 起飞与降落时间

大多数迁飞性昆虫都是在夜间迁飞的,一般在日落后起飞。某些种类,如飞虱、叶蝉等的起飞为晨昏双峰型,在日出前还有一些个体起飞。还有一些白天迁飞的种类(主要是小型昆虫,如蚜虫),没有固定的起飞时间。对飞虱类而言,其起飞时间在夏季和初秋也为日落之后,但晚秋时则逐渐提早,主要受温度条件的限制^[2,3]。它们早晨的起飞量则小得多,如白天褐飞虱的空中密度仅为夜间的 5%^[3]。邓望喜也报道,90.5%的褐飞虱在黄昏起飞^[4]。李世良等用航模机空中捕虫的结果表明,夜间飞虱捕获量是白天的 12.9 倍^[5]。所以,黄昏起飞迁出是大部分农业害虫所采取的行为方式。这可能与昆虫对风温场的适应有关,因为夜间风温场要比白天更有利于迁飞^[6]。

影响迁飞个体起飞的各种作用因子,在自然界中是同时存在的,但在某时刻总是某一种因素为主限制因子。傍晚起飞时,温度条件通常是满足的,因此在一定的温度阈值之上,光强就成了限制起飞的主要因子;而早晨起飞时,光是满足的,但温度常是限制起飞的因子。需要指出的是,影响昆虫起飞的因子往往是多方面的,昆虫要求的起飞温度阈值也不一样,而且并非恒定值,会由于多种因素的影响而改变,如取食或性成熟方面的生理状况等。尤其对那些大型昆虫,往往不能用一固定的温度值作为衡量种群起飞的阈值^[7]。而且,迁飞季节里的温度一般都远高于其起飞阈值。因此,温度不适于做为起飞时间的判据。

对光的反应则主要表现在日出日没时。国内外的雷达观测都表明,夜行性大型昆虫的起飞高峰一般出现在日落后 20 min 左右^[8-12],即大约在民用昏影终时(即太阳在地平线以下 6° 时)。马世骏(1963)用天文历推算粘虫蛾的起飞期,表明傍晚飞翔高峰都出现在日落 30~45 min^[13],这也正是民用昏影终时(以下简称昏影终时)。在南京江浦和江西东乡的雷达观测期间,夜行性大、中型昆虫的起飞始期出现在日落前后(表 1),考虑大、中型昆虫的起飞一般持续约 20 min,不超过半小时,故其起飞峰期大致也在昏影终时。晚秋时节,飞虱类的起飞往往出现在日出前。不过,其起飞过程可持续 1~2 h,若取其起飞峰期则仍大约在昏影终时。小型昆虫的早晨起飞则出现在民用晨光始时(以下简称晨光始时),高峰

1) 翟保平. 迁飞过程中昆虫的行为与轨迹分析. 南京农业大学博士论文, 1993, 1~6.

表 1 夜行性昆虫起飞时间与日没时刻对照(江浦 1990)

Table 1 Take off of nocturnal insects and sunset and twilight (Jiangpu, 1990)

日期 Date	起飞始期 Take off	日没时刻 Sunset	昏影终时 Twilight
8.23	18:47	18:41:52	19:07:15
8.26	18:30	18:38:22	19:03:36
8.29	18:44	18:34:45	18:59:51
8.30	18:28	18:33:32	18:58:35
9.2	18:22	18:29:48	18:54:44
9.3	18:30	18:28:33	18:53:26
9.4	18:30	18:27:17	18:52:08
9.5	18:31	18:26:01	18:50:50
9.7	18:30	18:23:27	18:48:11
9.8	18:37	18:22:09	18:46:52
9.10	18:20	18:19:33	18:44:12
9.12	18:20	18:16:56	18:41:32
9.13	18:20	18:15:37	18:40:12
9.15	18:30	18:12:59	18:37:31
9.16	18:25	18:11:39	18:36:10
9.17	18:20	18:10:20	18:34:39
9.18	18:24	18:09:00	18:33:29

表 2 小型昆虫晨飞时刻与日出时刻对照
(江浦 1988, 1990; 东乡 1991)

Table 2 Take off of diurnal micro-insects and sunrise and twilight (Jiangpu 1988, 1990; Dongxiang 1991)

日期 Date	起飞始期 Initiation	晨光始时 Twilight	日出时刻 Sunrise	起飞止时 Termination
1988.				
09.25	05:35	05:30:22	05:54:46	06:10
1990				
09.07	05:22	05:19:13	05:43:58	05:48
09.09	05:25	05:20:30	05:45:12	05:50
09.10	05:17	05:21:09	05:45:48	05:50
09.14	05:26	05:23:42	05:48:16	06:00
1991				
10.05	05:30	05:44:42	06:08:12	—
10.07	05:40	05:45:45	06:09:17	—
10.10	05:50	05:47:21	06:10:56	06:20
10.17	05:55	05:51:15	06:14:59	06:20
10.18	05:50	05:51:50	06:15:36	—

在日出前, 日出后便减弱、终止(表 2)。

据此, 可以大致确定夜行性昆虫的起飞始于日落而止于昏影终时, 白天迁飞的大多数昆虫在晨光始时开始起飞, 日出后终止。

降落不象起飞那样以一定的规模发生在一定的时间, 降落的地点也不确定, 故降落时间难以象起飞那样以一固定时间来描述。虽然在迁飞峰期都曾出现过全夜有密集虫层过境飞行的记录^[3, 14], 但在其它多数夜间, 空中种群的密度到午夜就变得较稀, 到黎明前就很稀了。Wolf *et al.* 用机载雷达跟踪了一个蛾群的迁飞过程。蛾群起飞后在 200~700 m 高度顺风北移, 密度随迁出距离的增加而渐降。黎明时到达距虫源区 420 km 处消失, 总共运行 7.60 h^[13]。因此对全夜飞行的个体, 降落时间可定为晨光始时。而对非整夜飞行的个体来说, 须根据该种昆虫的迁飞特性与实际观测结果分析确定不同的持续飞行时间组合, 一般可取 6~8 h。

许多夜行性昆虫往往是通过连续几夜的夜间飞行, 而非一次连续飞行到达新栖息地的。其中, 每夜飞行的起止时间一般取决于迁飞个体对温度和光的反应。此外, 迁飞个体间飞行力的差异也使其飞行持续时间参差不一, 表现为空中种群的密度随迁出距离的增加而渐减^[16, 17]。对于飞虱类昆虫, 在何时降落以及有无再迁飞的问题, 翟保平(1992)根据国内外的室内和田间试验、海捕、空捕和高山网捕以及雷达观测的结果就此做过专题讨论, 认为飞虱类(褐飞虱)迁飞种群的绝大多数个体是在黄昏起飞, 飞行一夜后降落, 飞行时间约 12 h 左右, 若从褐飞虱南北往返迁飞的主降区和波及区的分布来分析, 主降区离迁出区约 300~600 km, 基本上是飞虱一夜的迁飞距离。但对波及区而言(离迁出区 6~9 个纬距, 即 600~1000 km), 则

既可能是连续直达的, 也有可能是经再迁飞到达的。因为“同期突发”并非同一天突发, 而是一个时段内的大范围突发。故推测褐飞虱迁飞种群的大多数个体迁飞一夜后降落, 少量个体再迁飞到波及区, 也会有少量飞行力极强的个体经连续飞行到达波及区甚至边缘区。

促其再迁飞的可能条件是降落时体内还剩余足够的能源物质,而落点附近又无适宜的食料,这种降落基本上是因气象条件的影响而使其在不适宜的时间和地点的迫降。做轨迹分析时需综合分析气象条件、迁入区条件和迁入种群的生理条件来确定迹线的终止或继续^[18]。

1.2 垂直气流与昆虫的起降

人们普遍认为,上升气流对昆虫的起飞具有重要作用,即使是象粘虫那样的大型蛾类,也必须借助上升气流才能达到其巡航高度。同样,下沉气流和降雨也是降落的必要条件^[7, 19, 20]。因此,上升气流区和下沉气流区成为分析迁出迁入区的首选因子。实际上,晨昏起飞期正值对流出现之前和地面逆温形成之后,大气边界层呈稳定态,不存在上升气流,即使有也极微弱。在天气尺度系统中,垂直气流的速度为厘米级,其最大值不过每秒几个厘米。这对那些大型蛾类来说显然是微不足道的,它们起飞时的爬升率可达 0.5 m/s ^[8, 9, 11, 17]。即使对于小型昆虫,如飞虱,在江浦和东乡的雷达观测也表明,褐飞虱具有大约 0.2 m/s 的稳定的爬升率,而在其起飞期间并无迹象表明有上升气流的存在^[3]。若以吊飞试验中最初 $20\sim 40\text{ min}$ 的飞行速度作为升空飞行速度的话,则爬升过程中褐飞虱的飞行速度为 $0.4\sim 0.5\text{ m/s}$ ^[21]。David & Hardie 还报道了甜菜蚜 *Aphis fabae* Scopoli 具有 0.22 m/s 的爬升率^[22]。因此,除了在强对流天气、或在锋区或雨区出现的强烈的下沉气流(1 m/s 或更强)会阻其起飞外,迁飞昆虫(包括小型昆虫)完全可以主动升空,而且可以逆着一般的下沉气流爬升^[19]。整个起飞过程有如烟流喷出、浮升、逐渐变平的抬升过程,即起飞、爬升到巡航高度,然后转入水平运行。这在雷达平面显示器上清楚地表现为回波的烟流状分布^[3, 9, 17, 23],因此主动升空与否可以作为迁飞性昆虫典型的行为特征。在吊飞试验中,非迁飞性种类的飞翔力并不亚于那些典型的迁飞性种类^[24, 25];但在自然条件下二者的根本差异在于是否主动起飞,并在一定的大气环流条件下完成其迁飞过程。邓望喜(1981)根据飞机空捕的结果分析,也认为褐飞虱、白背飞虱等具有主动升空的特性^[4]。

垂直气流对降落的影响同样是很有限制的。赵圣菊(1988)用07时的高空风资料计算空气垂直速度,表明在下沉气流和上升气流中降落的蛾量平均都在50%左右(还有在上升气流中降落78%蛾量的记录),而且在不同的天气系统下都能降落。槽后、脊前多下沉气流,降蛾量也只占52.9%^[19]。谈涵秋等(1984)的研究结果也表明,飞虱的降落既发生在降雨区(锋面型天气),也发生在无雨区(高压脊天气型);既有在下沉气流区的降落,又有在无下沉气流的地区的降落,而且在上升气流中的降落也有一定的发生频率^[26]。可见,即使象飞虱这样的小型昆虫,也能逆着一般的上升气流降落。只有在中小尺度天气系统发生时,如强对流天气或飑线过境等,会使遭遇的昆虫被迅速集聚升空或卷落地面^[27-29]。但这些中小尺度天气系统发生的时空频率不定,且与昆虫起降相吻合的机率也不高,此外,在锋面系统所形成的大片雨区或风向辐合带附近,常有大量迁飞种群迫降地面。但从整个迁飞过程中昆虫的行为的角度来看,这些天气过程只是出现同期突增的迁入高峰的外界因素,并非迁飞种群降落的必要条件,迁飞个体的降落则由于飞行力的差异而在迁飞途中陆续不断地发生着。这里,降落的主动性是显而易见的。实际上,当迁飞个体在特定生理条件下响应某种环境信号而停止振翅,立即就会平抛坠落,进入近地层后再重新振翅平飞,寻找适宜的落点降落,就象人类跳伞那样。

综上所述,在一般天气条件下,垂直气流对昆虫的起降没有决定性影响,或影响极微。

主动起降正是迁飞性种类典型的行为特征,而锋面天气及强降水过程使迁飞种群的迫降并非降落的必要条件。所以,时间参数中不必考虑垂直气流对昆虫起降的作用,但对落点的判断需确定迹点所至处有无降水天气。

2 迁飞高度参数

在昆虫雷达投入使用以前,人们在用气象雷达观测大气时就发现,迁飞昆虫的层状集聚,即成层现象是空中种群一个普遍的行为特征,这种行为与大气结构有关(表 3)。60 年代末以来,专用昆虫雷达的应用进一步证实,成层高度与逆温层顶和极值风速带(或低空急流)所在的高度一致(表 4)。考察一下边界层气象学中关于边界层顶的概念^[43],便不难发现,空中种群的大多数个体集聚在边界层顶,即边界层大气与自由大气的结合部。此交界面乃一物质面,而非几何面,即它是有一定厚度的,也即夜间陆地边界层 200~600 m 高度、夜间海洋边界层 500~1000 m 高度和对流边界层约 1500 m 高度。边界层顶的低空逆温和低空急流为迁飞种群提供了最适宜的运行环境,迁飞种群通过对风温场的主动选择和适应而在边界层顶集聚成层,作者将这种行为现象称之为“边界层顶现象”^[1]。

表 3 气象观测中发现的边界层顶附近的成层现象
Table 3 Layering angels near the PBL ceiling observed by radar

资料来源 Reference	时间地点 Time & site	雷达种类 Radar type	观测结果 Radar data
Hardy & Glover 1966	1965. 9 美国 USA	3. 2, 10. 7 & 71. 5 cm 超敏雷达 Ultrasensitive radar	连续 24 h 观测表明,昆虫在混合层顶附近一个强下沉逆温和最大风速层的高度(1~2 km)成层 During a 24 h period observation, a strong insect layer was formed at altitudes 1~2 km. The layer associated with the sharp subsidence inversion and was near the top of the convective mixing zone.
Inoue 1974	1970. 7 中国东海 East China Sea	3. 2 cm 气象雷达 Met. radar	在 800~1800m 高空检测到一个覆盖面积约 150km ² 的飞虱虫群。 A swarm of planthoppers which covered about 150 km ² was detected at altitudes 800~1800 m.
Campistron 1975	1971. 6 法国 France	8. 6 mm 垂直波束雷达 Vertical beam radar	昆虫在位于热泡顶(即混合层顶)的稳定层中形成一个层状回波带。 The angel stratification was formed in the inversion layer located at the top of thermals.
Richter <i>et al.</i> 1973	1972. 8 美国 USA	FM-CW	昆虫层位于与逆温层和热稳定层相一致的云顶,且响应于大气结构的日变化而出现明显的晨昏起飞峰及相应的昼间和夜间虫层。 A strong insect layer located at the top of the cloud which associated with a temperature inversion and a thermal stable layer. Dusk and dawn takeoff peaks and related nocturnal and daytime insect layers, appeared in response to the daily evolution of the atmospheric structures.
Gossard & Chadwick 1979	1970's 美国 USA	FM-CW	空中虫群在覆盖逆温和地面逆温层上方形成密集层状集聚。 Strong concentration of insects was detected over the capping inversion and surface inversion.

表 4 迁飞种群在边界层顶附近的成层现象

Table 4 Layering airborne insects near the PBL ceiling observed by radar

时间地点 Time & site	昆虫种类 Species	成层现象 Radar data	文 献 References
加拿大 1973 Canada	<i>Choristoneura fumiferana</i>	夜间蛾群的最高密度出现在逆温层顶且随逆温发展虫层高度逐渐升高。 The maximum density of the nocturnal moths appeared at the top of temperature inversion, and the altitude of the insect layer increased gradually with the development of the temperature inversion.	[8]
澳大利亚 1978 Australia	<i>Pylalids & Noctuids moths</i>	蛾群出现在位于逆温层顶的最大风速带内(14~17 m/s), Concentration of moths appeared in the max wind speed zone (14~17 m/s) over the temperature inversion.	[35]
澳大利亚 1980 Australia	Noctuids moths	蛾群集聚在 200~300 m 高度与强逆温有关的低空急流(20 m/s)中层。 Moths concentrated into a deep layer at altitudes 200~300 m, which was just located in a low level jet (LLJ) (20m/s) and over a strong surface inversion.	[36]
美国 1988 & 1989 USA	Noctuids moths	蛾群集聚在高度与逆温有关的低空急流中(300~900 m)南北往返迁飞。 Migrating moths concentrated in a LLJ (300~900 m) associated with temperature inversion.	[37]
美国 1982 USA	<i>Heliothis zea</i>	蛾群在大平原夜间急流中北迁, 虫层高度与急流轴线位置(300~800 m)一致。 Moths migrated northward in the Great Plain LLJ. The altitude of the layer was near the jet axis (300~800 m).	[38]
美国 1987 USA	<i>H. zea</i>	蛾群出现在位于逆温层顶的最大风速带中(20 m/s). Concentration of moths appeared in the max wind speed zone (20 m/s) over the temperature inversion.	[39]
美国 1989 USA	<i>H. zea & Spodoptera frugiperda</i>	蛾群在 200~700 m 高度的夜间急流中(15 m/s)北迁 7.7 h, 420 km. Moths migrated northward in the nocturnal jet (15 m/s), altitude 200~700 m for 7.7 h and covered 420 km.	[15]
美国 1984 USA	<i>Rhopalosiphum maidis & other micro-insects</i>	小型昆虫在 900~1200 m 高度的最大风速带里和 500~650 m 高度的下沉逆温层顶成层, 从清晨始一直维持了 5h, Micro-insect layers were detected at the max wind speed zone (altitude 900~1200m) and at the top of a subsidence inversion (altitude 500~650m). The layers sustained for 5h during the morning.	[40]
澳大利亚 1978 Australia	Micro-insects	小型昆虫早晨起飞后在 150~250 m 高度形成两个虫层, 之后随对流发展上升到 700 m 高度。 Two layers formed by dawn take off of micro-insects were detected at altitudes 150~250 m and then up to 700m with the development of convection.	[41]

(续表 4)

时间地点 Time & Site	昆虫种类 Species	成层现象 Radar Data	文献 References
中国江浦 1988. 9. 20 Jiangpu China	<i>Nilaparvata lugens</i> & other micro-insects	750~1050 m 高度上一个已飞了一夜的过境虫层早晨仍在飞行。 A passaging insect layer between 750~1050 m above ground, which had persisted all the night, was detected at the early morning.	[3]
1988. 9. 28		夜间在 380~825m 高度有一过境虫层(飞虱占 90%)。在层底取样 3h, 有 1211 头褐飞虱入网。 A dense passaging micro-insect layer(planthoppers accounted for 90% of the individuals) between 380~825 m above ground was detected and 1211 <i>N. lugens</i> catches were caught in an aerial net during a 3h aerial sampling period from the bottom of this layer (20 : 55~23 : 42)	[3]
1990. 9. 19		小型昆虫傍晚起飞后在 570~900 m 高度成无定向层, 持续 2 h 后逐渐减弱。 Micro-insect layer was formed at altitude 570~900 m after their dusk take off. It sustained for 2h and then disappeared gradually	[23]
中国吉林 1986 Jilin	<i>Mythimna separata</i> & other moths	蛾群在 200~400 m 高度的最大风速带内成层。 Moths concentrated in max wind speed zone located at altitude 200~400 m.	[12]
中国营口 1989 Yingkou China		蛾群在渤海上空 400~800m 高度的低空急流(15~30 m/s)中成层。 Moths concentrated in a LLJ (15~30 m/s) between 400~800 m over the Bohai Sea.	[42]

褐飞虱的成层高度与蛾类不同, 往往不在温度廓线的最暖部分, 一般要高于其他夜行性种类, 但层顶与其飞翔适温下限所在的高度一致, 并随着夜间温度的不断降低而逐渐下移^[3]。在江浦试验和东乡试验期间, 经常观测到蛾类等大、中型昆虫层与飞虱类小型昆虫层同时出现在不同高度上^[3, 44], 反映出对风湿场不同的选择方式。

温度决定了迁飞高度的上限。据室内研究、空中取样和雷达观测等不同方法所得到的越来越多的迹象表明, 昆虫在被幅合气流携带迅速升空时, 会有一种主动地或被动地抵抗上浮的行为反应, 从而重新回到其巡航高度^[27, 45]。对这种抵抗行为有几种可能的解释。一是被动反应, 即一旦被上升气流载至气温绝热递减的高度, 空中迁飞个体的代谢下降而无法产生足够高的振翅频率来保持其浮升力, 就在某一温度阈限下停止振翅。只要上升气流的升速不足以抵消其下坠速度, 迁飞个体终将下落到能保持其浮升力的较低而较暖的高度层。另一种解释为主动反应, 即迁飞个体能感知气流迅速的垂直位移, 它们响应于温度和气压的变化率剧增的刺激, 转而逆上升气流下飞或只是主动停飞而下坠。60年代的一次雷达观测为前一种解释提供了证据^[46]。供试蛾在 1630 m 高处释放后, 本能地上飞约 15 s, 因感知温度不适($\leq 13^{\circ}\text{C}$)而收拢双翅平稳地盘旋下落(或翻滚下落); 同时, 此间它们又断续振翅来感觉温度是否变得适宜, 直至降落到温度较暖而能够水平飞行的高度层(1000 m), 便停止下落而转入水平运行。这种对温度变化的主动适应能力, 正是昆虫与尘粒或孢子在

空中运行时的根本区别。

3 迁飞速度和方向参数

国内外的雷达观测结果都表明,空中种群在迁飞过程中绝非处于“休止”态,也非仅仅在滑翔,其运行速度(ground speed)是风速与其自身的飞行速度(air speed)的矢量和^[12, 47]。从表 5 可知,东方粘虫在运行中的飞行速度可达 3~6 m/s,而非洲粘虫的飞行速度在不同风速下都保持在 2~4 m/s^[17]。

表 5 东方粘虫的定向与位移(公主岭 1986.6)^[12]

Table 5 The orientation and displacement of *Mythimna separata* detected by radar (Gongzhuling, June 1986)

日期 Date	时间 Time	高度 Height(m)	风向 WD°	定向 OA°	位移方位 TRD°	位移速度 TRS(m/s)	风速 WS(m/s)
11	21:20	150	40	—	45	13.0	10.0
12	22:00	100	40	—	60	15.5	9.5
14	23:30	100	300	310	305	10.3	4.0

注:表内各值均为实测值,其中风向指风的方向。

WD: Forward wind direction, WS: Wind speed, OA: Heading, TRD: Track azimuth, TRS: Ground speed.

认为迁飞个体以“休止”态随风飘流的观念之所以流行至今,不能不说与国内几个吊飞试验的结果有关。自胡伯海、林昌善始,又张志涛、李光博,后翟保平、陈瑞鹿分别制作了小型环型风洞来测试气流对吊飞个体的影响,所得结果都表明,吊飞个体的飞行速度随风速增大而逐渐减小,当风速大到一定程度时,昆虫便完全失去了飞行能力^[24, 47, 48]。但只要对昆虫迁飞的实际大气环境稍加考察,就会立刻发现,上述试验中所用小型风洞(如果可以称之为风洞的话)内的气流环境及其飞翔动力学特性显然与自然环境相差甚远。飞行磨吊臂的有限臂长迫使供试个体做完全不同于自然环境的极小半径的圆周运动,如果再在一个很小而封闭的环形通道里加上高速气流,供试个体当然无法振翅。这种试验装置本身的不合理,对试验结果的解释自然也不合理。早有论者提出,在解释吊飞结果时必须格外小心,尤其是将其用在解释昆虫的迁飞行为时更须谨慎^[49]。在澳大利亚的一次雷达观测中,在风速为 14 m/s 的低空急流中成层的虫群的运行速度是 20 m/s,而层外个体运行的速度才 11 m/s,各飞行高度上的风速都与运行速度相差大约 5 m/s^[36]。可见,自然环境中迁飞个体的飞行速度并不因风速的增减而变化;在整个迁飞过程中,空中种群是主动乘风运行,而非随风飘流。

迁飞种群另一个普遍的、显著的行为特征是共同定向,即空中虫群保持一致的飞行方向。不仅大型昆虫有定向,小型昆虫(如蚜虫)也如此。它们或顺风定向(定向方位与风向一致),或侧风定向(定向方位与风向呈一定夹角),或不论风向如何都朝向某一固定的地理方位(罗盘方向)定向^[8, 40, 41, 50]。从表 6 可以看出,雷达观测期间主要刮东风或东南风,而东北风和北风很少,但空中虫群的定向却几乎总是朝 SSW-WSW,即越冬区所在的方向,使得在东风时实际位移方位是 WSW。即使这种定向在 SE 风时对实际位移影响不大,但这种行为的生态适应性是不言而喻的。

雷达观测中未发现飞虱类有定向行为^[3],但在 1991 年东乡观测的一次晨起飞之后,在 700 m 高度形成了有明显定向的虫层,估计是一些白天迁飞的小型昆虫(Riley *et al.* 未发表

表 6 秋季回迁时蛾类的定向与位移 (江浦 1990)

Table 6 The orientation & displacement of autumn returning moths (Jiangpu, 1990)

日期 Date	时间 Time	定向方位 Heading	位移方位 Track azimuth	风向 Wind direction
8.24	18:45	SW	SW	ENE
	22:00	SW	200m 以下 SW, 以上 WSW-W 200m below, SW; above, WSW-W	
	23:00~00:00	SW	200m 以下 WSW, 以上 WNW 200 m below, WSW; above, WNW	
8.27	18:00~19:00	SW	200m 以下 WSW, 以上 W 200m below, WSW; above, W	ESE
	20:00	SW	WNW	
8.28	18:00~21:00	SW	W	
	21:00~22:00	SW	WNW	
8.29	18:00~00:00	SW-SSW	200m 以下 WSW, 以上 WNW 200 m below, WSW; above, WNW	W/ESE
	8.30	18:00~20:00	S-SSW	
8.30	20:00~22:00	S	WSW	
	22:00~00:00	SSE-S	SW-WSW	
	8.31	00:00	SSW	
9.02	18:00~20:00	S-SSW	SW	ENE/SE
9.03	17:00~20:00	S	WSW	E
	20:00~23:00	SW	200m 以下 WSW, 以上 W 200m below, WSW; above, W	
9.04	18:00~21:00	SSW	W	E
	21:00~22:30	SW	200m 以下 WSW, 以上 W 200m below, WSW; above, W	
	22:30~23:30	SW	WNW	
	23:30~00:00	WSW	WSW	
	00:00~02:00	SW	200m 以下 WSW, 以上 WNW 200m below, WSW; above, WNW	
9.05	17:00~19:00	SSW	SW	NE/ENE
	20:00~22:00	SSW	WSW	
	22:00~00:00	SSW	W/WNW	
9.07	20:00~22:00	SW	WSW	E
	22:00~00:00	200m 以下 SW 200m below, SW	WSW	
		200m 以上 WSW Above 200m, WS W	WNW	
9.08	19:30~20:30	SW	W	E
9.09	04:30~06:30	SSW	200m 以下 SW, 以上 WSW-W 200m below, SW; above, WSW-W	E
	9.13	20:00~21:00	SSW	
9.14	05:00~06:00	SW	SSW/SW	NE
9.15	20:00	SSW	W/WNW	SSW-SE
9.17	17:00~18:00	SSW	450m 以下 SSW, 以上 S-SSE 450m below, SSW; above, S-SSE	NE
	18:30~22:00	SE-SSE	800m 以上 SSE Above 800m, SSE	
	23:00~01:00	SSW	SSW/SW/WSW/SW	

资料)。虽然小型昆虫(尤其象蚜虫)的定向并不会对运行轨迹有什么影响,但这种行为却

清楚地表明,即使是小型昆虫,也绝不象尘粒那样在随风飘荡。

目前,对夜间迁飞的昆虫,尤其是小型昆虫的定向机制还不清楚。不论定向的机制是什么,定向对飞行速度较快的大型昆虫的迁飞轨迹有显著的影响,其结果是迁飞种群对具有生态意义的迁飞方向一致的非随机性选择。因此,对某些飞行能力较强的迁飞种类,有必要考虑定向行为对其运行轨迹的修饰作用。

4 结论

4.1 在一般天气条件下,垂直气流对昆虫的起降影响不大,主动起降正是迁飞性昆虫典型的行为特征。强烈天气造成的空中种群的迫降并非降落的必要条件。

4.2 空中种群的大部分个体通过对边界层风温场的各种行为反应,选择了在边界层顶附近的最大风速带内集聚成层,并通过定向在一定程度上修饰其运行方向。其运行速度为风速与其自身飞行速度的矢量和。

4.3 几种主要农业害虫的迁飞主要发生在夜间,其起始时间大致可以日出日没时刻来表征,迁飞的终止则需多方面地综合分析。

参 考 文 献

- 1 翟保平,张孝羲. 迁飞过程中昆虫的行为:对风温场的适应与选择. 生态学报, 1993, 13: 356~363
- 2 陈若镜,程暹年. 褐飞虱起飞行为与自身生物学节律环境因素同步关系的初步研究. 南京农学院学报, 1980 (2): 1~8
- 3 Riley J R *et al.* The long distance migration of *Nilaparvata lugens* in China; radar observations of mass return flight in the autumn. *Ecol. Ent.* 1991, 16: 471~489
- 4 邓望喜. 褐飞虱和白背飞虱空中迁飞规律的研究. 植物保护学报, 1981, 8: 73~82
- 5 李世良等. 空中昆虫的航捕观测. 昆虫知识, 1986, 23(2): 53~56
- 6 Drake V A, Farrow R A. The influence of atmospheric structure and motions on insect migration. *Ann. Rev. Ent.*, 1988, 33: 183~210
- 7 陈若镜等. 迁飞昆虫学. 北京: 农业出版社, 1989
- 8 Schaefer G W. Radar observations of insect flight. *Symp. R. Ent. Soc. Lond.*, 1976, 7: 157~197
- 9 Riley J R *et al.* Radar observations of *Spodoptera exempta*, Kenya, March-April 1979. *COPR, Misc. Rep.* 1981, 54: 1~43
- 10 Drake V A, Farrow R A. The nocturnal migration of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera*; quantitative radar observations of a series of northward flights. *Bull. ent. Res.*, 1983, 73: 567~565
- 11 Farrow R A, Daly J C. Long-range movement as an adaptive strategy in the genus *Heliothis*; a review of its occurrence and detection in four pest species *Aust. J. Zool.* 1987, 35: 1~24
- 12 Chen Rui-lu *et al.* Radar observations of the spring migration into northeastern China of the oriental armyworm, *Mythimna separata*, and other insects. *Ecol. Ent.* 1989, 14: 149~162
- 13 马世骏. 粘虫迁飞的生理生态学背景. 科学通报, 1963, 9: 63~65
- 14 陈瑞鹿. 雷达在粘虫迁飞研究中的应用. 林昌善主编. 粘虫生理生态学. 北京: 北京大学出版社, 1990. 293~335
- 15 Wolf W W *et al.* Recent airborne radar observations of migrant pests in the United States. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 1990 B, 328: 619~630
- 16 程暹年等. 稻褐飞虱迁飞规律的研究. 昆虫学报, 1979, 22: 1~21
- 17 Riley J R *et al.* Observations of the flight behaviour of the armyworm moth, *Spodoptera exempta*, at an emergence site using radar and infra-red optical techniques. *Ecol. Ent.* 1983, 8: 395~418
- 18 翟保平. 也谈褐飞虱的再迁飞问题. 病虫测报, 1992 (3): 36~40
- 19 赵圣菊. 粘虫与气象. 北京: 气象出版社, 1988
- 20 林昌善. 粘虫生理生态学. 北京: 北京大学出版社, 1990
- 21 陈若镜等. 褐飞虱的飞翔能力. 昆虫学报, 1984, 27: 121~127

- 22 David C T, Hardie J. The visual response of free-flying summer and autumn forms of the black bean aphid in an automated flight chamber. *Physiol. Ent.* 1988, **13**: 277~284
- 23 Riley J R *et al.* Observations of the autumn migration of *Nidulparvata lugens* and other pests in East Central China. *Bull. ent. Res.* 1994, **84**: 389~402
- 24 翟保平, 陈瑞鹿. 亚洲玉米螟飞翔能力的初步研究. 吉林农业科学, 1989 (1): 40~46.
- 25 孙建中, 张建新. 三化螟、二化螟和大螟成虫的飞翔能力. 昆虫学报, 1992, **36**: 315~322
- 26 谈涵秋等. 褐飞虱远距离迁飞中的降落和垂直气流、降雨的关系. 南京农学院学报, 1982 (2): 18~25
- 27 Pedgley D E. *Windborne Pests and Diseases: Meteorology of Airborne Organisms*. Horwood Chichester UK 1982
- 28 Dickison R B B, Haggis M J, Rainey R C. Spruce budworm moth flight and storms; case study of a cold front system. *J. Clim. appl. Met.* 1983, **22**: 278~286
- 29 Dickison R B B, Haggis M J, Rainey R C, *et al.*. Spruce budworm moth flight and storms; further studies using aircraft and radar. *J. Clim. appl. Met.* 1986, **25**: 1600~1608
- 30 Hardy K R, Glover K M. 24 hour history of radar angel activity at three wavelengths. *Proc. 12th Wea. Radar Conf.*, Am. Met. Soc, Boston, Mass. 1966. 269~274.
- 31 Inoue E Current activities in aerobiology in Japan. *Boundary-Layer Met.* 1974, **7**: 257~266
- 32 Campistron B. Characteristic distributions of angel echoes in the lower atmosphere and their meteorological implications. *Boundary-Layer Met.* 1975, **9**: 411~426
- 33 Gossard E E, Chadwick R B. Studies of insects by high resolution radar. *Proc. 14th Conf. Agric. For. Met. & 8th Conf. Biomet. Minneapolis, Minn.* Am. Met. Soc. Boston, 1979. 286~271
- 34 Richter J H *et al.* Remote radar sensing: atmospheric structure and insects. *Science*, 1973, **180**: 1176~1178
- 35 Drake V A. The vertical distribution of macro-insects migrating in the nocturnal boundary layer; a radar study. *Bound.-Layer Met.* 1984, **28**: 353~374
- 36 Drake V A. Radar observations of moths migrating in a nocturnal low-level jet. *Ecol. Ent.*, 1985, **10**: 259~265
- 37 Beerwinkle K R *et al.* Seasonal radar and meteorological observations associated with nocturnal insect flight at altitudes to 900 meters. *Environ. Ent.* 1994, **23**: 535~542
- 38 Wolf W W *et al.* Relationship between radar entomological measurements and atmospheric structure in south Texas during March and April 1982. In: Sparks A N (ed.) *Long-range Migration of Moths of Agronomic Importance to the United States and Canada: Specific Examples of Occurrence and Synoptic Weather Patterns Conductive to Migration*. USDA/ARS 43. 1986. 98~104
- 39 Hobb S E, Wolf W W. An airborne radar technique for studying insect migration. *Bull. ent. Pes.*, 1989, **79**: 693~704
- 40 Irwin M E, Thresh J M. Long-range aerial dispersal of cereal aphids as virus vectors in North America. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 1988, B, **321**: 421~446
- 41 Farrow R A. Interactions between synoptic scale and boundary layer meteorology on micro-insect migration. In: Dantharayanan W (ed.) *Insect Flight: Dispersal and Migration*. Springer-Verlag, Heidelberg, 1986. 185~195
- 42 Chen Rui-lu *et al.* Migration of oriental armyworm *Mythimna separata* in East Asia in relation to weather and climate. 1. Northeastern China. In: Drake V A & Gatehouse A G (eds.) *Insect Migration: Tracking Resources through Space and Time*. Cambridge University Press, UK, 1995. 93~104
- 43 Stull R B. *An Introduction to Boundary Layer Meteorology*. Kluwer, Academic Publishers, 1989. (杨立新译, 气象出版社, 1991)
- 44 程邈年等. 褐飞虱在中国东部秋季回迁的雷达观测. 南京农业大学学报, 1994, **17** (3): 24~32
- 45 Achtemeier G L. Grasshopper response to rapid vertical displacements within a 'clear air' boundary layer as observed by Doppler radar. *Environ. Ent.* 1992, **21**: 921~938
- 46 Glover K M *et al.* Radar observations of insects in free flight. *Science*, 1966, **154**: 967~972
- 47 胡伯海, 林昌善. 粘虫飞行的模拟试验. 生态学报, 1983, **3**: 367~375
- 48 张志涛, 李光博. 粘虫飞翔生物学特性的初步研究. 植物保护学报, 1985 **12**: 93~100
- 49 Gatehouse A G, Woodrow K. P. Simultaneous monitoring of flight and oviposition of individual velvetbean caterpillar moths (by Wales, Barfield & Leppla 1985); A critique. *Physiol. Ent.*, 1987, **12**: 117~121
- 50 Riley J R, Reynolds D R. Orientation at night by high-flying insects. In: Dantharayanan W (ed.) *Insect Flight: Dispersal and Migration*. Springer Verlag, Hamburg, 1986, 71~87