

DOI: 10.5846/stxb201409181849

杨帆, 翟保平. 温度对稻纵卷叶螟再迁飞能力的影响. 生态学报, 2016, 36(7): - .

Yang F, Zhai B P. Influence of temperature on the re-emigratory flight performance of *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae). Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(7): - .

温度对稻纵卷叶螟再迁飞能力的影响

杨 帆, 翟保平*

南京农业大学昆虫学系, 农作物生物灾害综合治理教育部和农业部重点实验室, 南京 210095

摘要: 利用计算机控制的飞行磨系统测定了温度对稻纵卷叶螟飞行以及再迁飞能力的影响。结果表明, 在未交配条件下, 20—29℃ 范围内成虫均能进行正常的飞行活动, 且雌、雄个体的飞行能力没有显著差异。26℃ 条件下成虫的飞行时间最长、飞行速度最快、飞行距离最远, 种群的再迁飞比例最高, 再迁飞次数最多(平均 2.42 次, 最多 5 次); 其它 3 个温度下大多数个体仅能完成一次连续飞行, 无法进行再次飞行。虽然 20℃、23℃ 和 29℃ 下成虫的平均再迁飞次数(分别为 0.53、0.81 和 0.75 次)、再迁飞比例没有显著差异, 但对飞行行为产生不同的影响。低温显著降低了成虫的飞行速度; 而高温下成虫飞行后的死亡率大大增加, 表现为 29℃ 下个体的存活率明显低于其它温度。

关键词: 稻纵卷叶螟; 再迁飞; 温度; 飞行磨

Influence of temperature on the re-emigratory flight performance of *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae)

YANG Fan, ZHAI Baoping*

Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Insect Pests, Ministry of Education, Ministry of Agriculture of China, Department of Entomology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: The rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) is one of the most serious pests of rice production in Asia. The species is a high-altitude nocturnal windborne migrant. The moths migrate annually from southern to northern China in spring and summer, and then return to southern China in the fall. The migration involves a series of nighttime flights rather than one continuous flight. Moths usually land at dawn and take-off again the following evening. Our previous study reported their considerable capacity to re-emigrate. However, the response of re-emigrating moths to ambient temperatures remains unclear. The flight and re-emigration performance of *C. medinalis* in relation to temperature and their sex were examined in this study by tethered flight with computer-based flight mills at different temperatures (20℃—29℃) in 2-d-old virgin females and males when take-off behavior occurred for the first time. The selection and adaptability of the flight process to temperature can help reveal the dynamic distribution and flight behavioral mechanisms of aerial migratory insects.

The results showed that ambient temperature significantly influenced the re-emigratory flight performance of *C. medinalis*, although flight activities were normal between 20℃ and 29℃. Not all the measured flight parameters were significantly different between females and males at the same temperatures. The longest flight duration, fastest flight speed, greatest flight distance, and highest take-off proportion and re-emigration times were recorded at 26℃. Adults could fly for 3.42 successive nights on average, and the maximum flight duration of six nights was observed at 26℃. However, most individuals could only complete a continuous flight for one night and could not take off for the second night at the other three

基金项目: 农业公益性行业科研专项资助项目(200903051); 国家水稻产业技术体系项目(nycyt-x-01)

收稿日期: 2014-09-18; 网络出版日期: 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bpzhai@njau.edu.cn

temperatures. Although the re-emigration performance at 20°C or 23°C was similar to that at 29°C, different effects on the flight behavior were observed. The flight velocity was greatly reduced at low temperatures, which shortened the total flight distance. The mortality rate of moths after successive passive flights was significantly higher at 29°C than at the other temperatures, thereby showing that high temperatures had a greater influence on the survival rate of moths engaging in long-duration flights than low temperatures. Active selection behavior for optimal flight temperature (i.e. the flight altitude) was exhibited by the airborne migrants to avoid or reduce unnecessary energy costs during migration whenever possible. We suggest that re-emigration flight can be momentarily terminated if the environmental temperature is significantly lower than the optimal flight temperature for *C. medinalis*. Airborne migrants may choose the most optimal flight altitude for different migration seasons, according to the weather system on a small or moderate scale.

Key Words: Key Words: *Cnaphalocrocis medinalis*; re-emigration; temperature; flight mill

作为一种适应性生活史对策,昆虫的迁飞行为受其自身生理因素以及外界环境,包括温度、湿度、光周期、食物以及种群密度等的综合调控,其中环境温度具有更直接的影响作用^[1-2]。温度对昆虫迁飞型的分化有重要影响^[3];昆虫在起飞时一般都存在最低温度阈值,夏季大多数昆虫选择在黄昏时分大规模起飞,而秋季回迁时由于温度较低,起飞时间会相应提前^[4-7];在飞行过程中还存在起始飞行温度和最适飞行温度^[8]。过去的一些雷达观测结果,多认为空中迁飞虫群的成层现象仅与最大风速和最大风切变有关而与温度关系不大^[9-11],但现在更多的研究发现温度也是虫群飞行高度选择的制约因素之一,甚至是成层的主要原因^[12-19]。由于昆虫对飞行适宜温度的要求存在差异^[20-25],不同的迁飞种类可能在大气不同高度层上形成多个虫层。因此,明确不同种类的迁飞昆虫对温度的选择和适应特性对于揭示空中虫群的分布动态以及飞行行为机制具有重要意义。

稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) 是一种局地间歇性发生的重大农业害虫,70 年代末的全国大协作已证实了其在我国东半部季节性往返迁飞的规律,提出每年春夏季自南向北有 5 次北迁、秋季自北向南有 3 次回迁过程^[26-27]。稻纵卷叶螟的迁飞行为受温度影响显著,主要表现在:夏季高温是诱发成虫生殖停滞并向北迁飞的主导生态因子^[28-29];温度影响成虫的起飞行为,低温大大降低迁出代种群的起飞意愿和外迁比例(未发表资料),雷达观测结果表明夏季北迁时稻纵卷叶螟在日落后(20:00 左右)达到起飞高峰^[30],而秋季回迁时于黄昏时分(18:30 左右)就开始大规模起飞^[31-32];此外,稻纵卷叶螟在不同温度条件下的一次持续飞行能力也存在显著差异^[33],成虫飞行的低温阈值为 13°C^[34]。但是值得注意的是,与其它许多鳞翅目昆虫相同,稻纵卷叶螟具有再迁飞现象,其一次远距离迁飞常要经历多天的夜间飞行和白昼停歇,在如此复杂的长时间、大尺度飞行过程中,每个夜晚温度的变化都将可能影响第二天的后续飞行。因此明确温度对稻纵卷叶螟再迁飞行为的影响至关重要。王凤英^[35]、黄学飞^[36]等首次在飞行室内测定了稻纵卷叶螟成虫的再迁飞能力及其与性别、蛾龄、交配状态以及成虫期补充营养的关系,但温度对其再迁飞能力的影响未见报道。

本文利用计算机控制的飞行磨系统测定了不同温度梯度下稻纵卷叶螟的再迁飞能力,以探讨成虫飞行对温度的主动选择效应,确定其空中飞行的适宜温度范围,以期更好的阐释鳞翅目迁飞昆虫在夜间飞行过程中的成层现象和对大气温度场的选择行为机制。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

稻纵卷叶螟虫源采自江苏省农科院水稻试验田,携至室内后幼虫采用 10—15cm 左右的新鲜幼嫩玉米苗群体饲养,化蛹后将其放入铺有湿润脱脂棉的塑料盒内(附尼龙纱网盖),成虫羽化后雌雄随机配对移入 500mL 透明塑料杯中(2 对/杯),饲喂 10% 紫云英蜂蜜,饲喂期间每天更换新鲜蜂蜜水。所有试虫均放置在恒温(26±1)°C、RH 80%—90%、光周期 14 L:10 D(光期为 06:00—20:00)的培养箱中饲养。室内继代饲养 1 代

以后用于本实验。本研究中的所有供试样本均为未交配成虫。

稻纵卷叶螟的人工饲料尚未研制成功,而稻苗饲养可操作性差且难以实现继代饲养,玉米苗饲养是最佳选择。且原有研究表明,取食水稻和玉米苗的稻纵卷叶螟的主要生物学特性没有显著差异,玉米苗上饲养多代的种群转移到水稻上依然表现出很强的适应性^[37-38]。因此,本研究选择玉米苗来完成实验种群的规模化继代饲养。

1.2 再迁飞能力测试

采用佳多公司研制的 24 通道飞行磨采集系统对稻纵卷叶螟成虫的再迁飞能力进行测定,系统能够自动记录昆虫飞行过程中的飞行速度以及飞行时间的变化。测试前,先将虫体用乙醚轻微麻醉,然后用细毛笔轻轻刷掉前胸背板处的鳞毛,用 502 胶将前胸背板粘接于直径 1mm 的塑料管上;测试时,将塑料管连接于飞行磨的吊臂上,并保持试虫飞行的切线方向与吊臂垂直。测试过程在完全黑暗的环境中进行;实验开始前,利用人工模拟的黄昏将室内光照强度在 45min 内由 1000 lx 逐渐降低至 0.1 lx,具体的灯光系统详见文献^[39]。设 20、23、26、29($\pm 1^{\circ}\text{C}$) 4 个温度梯度,控制空气相对湿度在 70%—85%之间,飞行测试时间为 19:00—23:00,即每晚吊飞 4h。每次飞行测试结束后,将试虫小心取下,按原来的饲养方式重新转移至 500mL 透明塑料杯中,饲喂 10%的紫云英蜂蜜水;第二天傍晚继续作再迁飞吊飞试验,如此重复,直至试虫死亡。

再迁飞时分点的设定依据:首先,根据 1988—1991 年和 2007 年的雷达观测结果^[31-32],稻纵卷叶螟空中虫群密度在夜间 19:00—23:00 时间段内(约 4 h)最大,23:00 以后空中回波数量明显减少,午夜 0:00 之后空中的回波就很少了。其次,根据飞行力的测试结果,在 12 h 的人工暗期内,迁飞型个体的平均飞行时间不足 5 h;比较供试个体在不同时段内的飞行比率,在前 4 个小时内有 75%以上的供试蛾飞行,在第 6 个小时内降至 33%,飞行 8 小时后降到 10%左右^[40]。从以上分析可知,稻纵卷叶螟在一次迁飞过程中的主动飞行主要集中在起飞后的前 4 h 内。因此,本研究将 4 h 作为再迁飞的分时点。

此外,稻纵卷叶螟羽化后第 2 个夜晚是迁出种群的起飞高峰期^[39],因此本研究选择生长发育良好的 2 日龄成虫作为首次起飞的供试虫源。对稻纵卷叶螟成虫的再迁飞能力采用每个夜晚的单次总飞行时间、总飞行距离、平均飞行速度以及再迁飞次数、再迁飞比率五个参数进行评估。

1.3 迁飞飞行与日常飞行的划分标准

已有研究表明稻纵卷叶螟迁飞型与居留型的划分界点为单次累计飞行时间超过约 40min,强迁飞型与迁飞型的划分界点为 130min^[35-36]。由于我们只对与迁飞行为有关的飞行感兴趣,本研究只考虑 40min 以上的连续飞行,部分琐碎或短暂的飞行记录将从数据集中删除,并且只对人工模拟的黄昏开始后至测试结束这段时间内试虫的飞行记录进行分析。此外,在吊飞室内通过红光观察稻纵卷叶螟在飞行磨上的飞行行为,结果发现两种截然不同的飞行状态:一部分个体飞行时尾部微微上翘,振翅频率均匀,一次持续飞行时间长,即迁飞飞行;另外一部分个体悬于吊臂上时,腹部频繁扭动,尾部下弯,振翅频率忽快忽慢,这类个体一次持续飞行时间短,停歇次数多、停飞时间长,可判定为日常飞行。本研究根据单次累计飞行时间以及飞行状态的双重判定标准将个体可能的迁飞飞行与日常飞行区别开来。

1.4 数据处理

对温度、性别以及飞行次数对稻纵卷叶螟再迁飞能力的影响采用三因素重复测量方差分析,其中温度和性别为自变量,飞行次数为协变量;对相同飞行次数、不同温度处理下稻纵卷叶螟的再迁飞能力,以及不同温度处理下的平均再迁飞次数进行单因素方差分析,并用 Tukey's HSD 多重比较法对其差异进行显著性检验;两组数据均值比较采用 t 测验;对相同飞行次数、不同温度处理下成虫飞行比例和飞行后死亡率的差异分析采用卡方检验。所有统计分析均在 SAS 9.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 温度对稻纵卷叶螟再迁飞能力的影响

对不同温度处理下稻纵卷叶螟雌、雄蛾再迁飞能力的差异进行了三因素重复测量方差分析,结果如表 1

所示。环境温度对稻纵卷叶螟每个夜晚的单次总飞行时间、飞行距离以及平均飞行速度均存在显著影响,但相同飞行次数的雌虫和雄虫的飞行参数没有显著差异;成虫在羽化后不同夜晚(再迁飞不同次数)的飞行能力存在显著差异,但温度和性别两因子的交互影响作用不显著。

表 1 温度、性别以及飞行次数对稻纵卷叶螟再迁飞能力影响的三因素重复测量方差分析

Table 1 Three-factor repeated measures analysis of variance for the effects of temperature, sex and flight times on re-emigration flight performance of *Cnaphalocrocis medinalis*

参数 Traits	因子 Factors	d. f.	F	P
飞行时间 Flight duration	温度 Temperature (A)	3	19.56	<0.0001
	性别 Sex (B)	1	2.26	0.1344
	飞行次数 Flight times (C)	5	13.05	<0.0001
	A × B	3	0.56	0.6423
	A × C	15	4.27	<0.0001
	B × C	5	1.79	0.1178
	A × B × C	15	0.91	0.5532
飞行速度 Flight velocity	温度 Temperature (A)	3	58.73	<0.0001
	性别 Sex (B)	1	0.83	0.3634
	飞行次数 Flight times (C)	5	13.70	<0.0001
	A × B	3	1.18	0.3200
	A × C	15	9.13	<0.0001
	B × C	5	1.55	0.1759
	A × B × C	15	1.14	0.3229
飞行距离 Flight distance	温度 Temperature (A)	3	17.69	<0.0001
	性别 Sex (B)	1	0.36	0.5498
	飞行次数 Flight times (C)	5	25.91	<0.0001
	A × B	3	0.70	0.5509
	A × C	15	1.23	0.2511
	B × C	5	0.25	0.9392
	A × B × C	15	0.79	0.6845

小于 0.05 显著性水平的 *P* 值加粗显示。

从表 2、3、4 可知,相同温度下,随着飞行次数的增加,迁飞型个体每个夜晚的持续飞行时间、飞行距离以及平均飞行速度逐渐降低,且雌、雄虫呈现出相同的变化趋势。稻纵卷叶螟成虫在第 1 个测试夜晚表现出最强劲的飞行势头,并在随后的两次再迁飞过程中保持着相对稳定的飞行参数值,连续再迁飞 3 次之后飞行能力大幅下降。在不同温度之间,吊飞相同次(天)数个体每个夜晚的飞行能力差异显著($P < 0.05$),成虫在 26℃ 下的再迁飞能力最强,表现为首次起飞时的各项飞行参数均显著高于 20℃ 和 23℃,第 2—5 次再迁飞飞行时的平均飞行速度和总飞行距离显著高于其它温度。

表 2 温度对飞行不同次(天)数的稻纵卷叶螟成虫飞行时间(h)的影响

Table 2 Effects of temperature on re-emigration flight duration of *C. medinalis* adults

性别 Sex	温度 Temperature	样本量 Samples (n)	再迁飞次数 Re-emigration times (n)					
			0	1	2	3	4	5
雌虫 Females	20℃	20	1.82±0.22	1.38±0.19	1.44±0.14	1.25±0.24	1.08±0.18	0.98±0.19
	23℃	16	1.90±0.24	2.17±0.31	1.41±0.35	1.74±0.03	0.00	0.00
	26℃	23	2.48±0.21	2.66±0.22	2.41±0.31	2.43±0.27	2.04±0.24	2.16±0.64
	29℃	22	2.29±0.19	1.30±0.15	1.26±0.25	0.85	0.00	0.00
雄虫 Males	20℃	16	2.31±0.22	1.87±0.37	1.57±0.30	0.00	0.00	0.00
	23℃	21	2.01±0.18	1.51±0.35	1.29±0.36	1.46±0.47	1.04±0.53	0.00

续表

性别 Sex	温度 Temperature	样本量 Samples (n)	再迁飞次数 Re-emigration times (n)					
			0	1	2	3	4	5
总计 Total	26℃	47	2.56±0.13	2.73±0.14	1.88±0.20	2.02±0.27	1.75±0.16	0.94±0.13
	29℃	27	2.29±0.17	1.71±0.29	1.36±0.32	0.76	0.00	0.00
	20℃	36	2.04±0.16 b	1.56±0.18 b	1.50±0.14 ab	0.63±0.26 c	0.54±0.21 b	0.49±0.19 b
	23℃	37	1.96±0.15 b	1.92±0.24 b	1.38±0.26 b	1.60±0.21 ab	0.69±0.35 b	0.00 b
	26℃	70	2.53±0.11 a	2.71±0.12 a	2.05±0.17 a	2.21±0.19 a	1.67±0.21 a	1.55±0.38 a
	29℃	49	2.29±0.12 ab	1.53±0.18 b	1.33±0.22 ab	0.81±0.05 bc	0.00 b	0.00 b

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经 Tukey's HSD 检验后差异显著 ($P<0.05$)。供试成虫首次起飞时间为 2 日龄,其中第 1 次起飞记为第 0 次再迁飞,第 2 次起飞记为第 1 次再迁飞,每个夜晚吊飞 4h,依此类推。表 3、表 4 同。

表 3 温度对飞行不同次(天)数的稻纵卷叶螟成虫飞行距离(km)的影响

Table 3 Effects of temperature on re-emigrationflight distance of *C.medinalis* adults

性别 Sex	温度 Temperature	样本量 Samples (n)	再迁飞次数 Re-emigration times (n)					
			0	1	2	3	4	5
雌虫 Females	20℃	20	3.30±0.55	2.45±0.49	1.97±0.31	1.69±0.45	1.40±0.32	1.18±0.31
	23℃	16	3.74±0.83	3.42±0.75	2.22±0.83	4.08±0.59	0.00	0.00
	26℃	21	6.88±0.75	7.01±0.98	5.55±0.86	5.54±0.78	4.64±0.71	4.88±1.96
	29℃	22	6.07±0.79	3.05±0.53	2.42±0.38	1.67±0.68	0.00	0.00
雄虫 Males	20℃	16	4.33±0.44	2.80±0.86	1.86±0.59	0.00	0.00	0.00
	23℃	21	4.08±0.59	1.71±0.70	1.16±0.52	2.42±1.36	1.00±0.71	0.00
	26℃	44	6.72±0.49	6.93±0.51	4.71±0.59	4.53±0.78	1.69±0.21	1.39±0.08
	29℃	27	5.52±0.53	3.78±0.86	3.08±1.08	1.13±0.61	0.00	0.00
总计 Total	20℃	36	3.76±0.37 b	2.58±0.43 b	1.93±0.39 b	0.85±0.39 c	0.70±0.27 b	0.59±0.23 b
	23℃	37	3.93±0.48 b	2.57±0.53 b	1.87±0.58 b	3.25±0.77 b	0.69±0.31 b	0.00 b
	26℃	65	6.77±0.41 a	6.96±0.46 a	5.00±0.48 a	5.01±0.55 a	3.51±0.60 a	3.14±1.12 a
	29℃	49	5.77±0.46 a	3.44±0.52 b	2.81±0.65 b	1.40±0.27 bc	0.00 b	0.00 b

表 4 温度对飞行不同次(天)数的稻纵卷叶螟成虫飞行速度(km/h)的影响

Table 4 Effects of temperature on re-emigrationflight velocity of *C.medinalis* adults

性别 Sex	温度 Temperature	样本量 Samples (n)	再迁飞次数 Re-emigration times (n)					
			0	1	2	3	4	5
雌虫 Females	20℃	20	1.67±0.08	1.52±0.13	1.37±0.08	1.26±0.15	1.30±0.11	1.20±0.13
	23℃	16	1.76±0.16	1.64±0.18	1.37±0.19	1.83±0.55	0.00	0.00
	26℃	21	2.67±0.12	2.68±0.14	2.45±0.11	2.30±0.17	2.27±0.19	1.82±0.38
	29℃	22	2.56±0.16	1.89±0.19	1.61±0.25	1.59±0.37	0.00	0.00
雄虫 Males	20℃	16	1.84±0.07	1.31±0.16	1.16±0.21	0.00	0.00	0.00
	23℃	21	1.87±0.13	1.31±0.20	0.99±0.12	1.52±0.44	0.96±0.59	0.00
	26℃	44	2.52±0.10	2.43±0.11	2.48±0.13	2.22±0.13	1.69±0.15	1.53±0.12
	29℃	27	2.34±0.10	1.75±0.17	2.05±0.29	1.50±0.33	0.00	0.00
总计 Total	20℃	36	1.75±0.06 b	1.45±0.10 c	1.30±0.09 c	0.63±0.25 c	0.65±0.25 bc	0.60±0.23 b
	23℃	37	1.82±0.10 b	1.46±0.14 c	1.23±0.13 c	1.70±0.34 ab	1.05±0.09 b	0.00 bc
	26℃	65	2.57±0.08 a	2.16±0.09 a	2.08±0.09 a	1.95±0.08 a	1.56±0.09 a	1.14±0.10 a
	29℃	49	2.44±0.09 a	1.81±0.12 b	1.83±0.19 b	1.56±0.21 b	0.00 c	0.00 bc

值得注意的是,在 2 日龄首次起飞时,稻纵卷叶螟成虫在 20℃ 和 23℃ 条件下的平均飞行速度仅为 1.75 和

1.82km/h,显著低于 26℃ 下 2.57km/h 和 29℃ 下 2.44 km/h 的平均值,因此与 29℃ 相比尽管飞行时长没有明显区别,但总飞行距离依然表现出显著差异。这说明低温会显著降低成虫的飞行速度,从而缩短总飞行距离。在一定范围内,飞行速度会随着温度的升高而加快。

2.2 温度对稻纵卷叶螟种群再迁飞比例的影响

不同温度对稻纵卷叶螟成虫的再迁飞次数有显著的影响,且雌虫($F = 14.08$; $df = 3, 87$; $P < 0.0001$)和雄虫($F = 10.43$; $df = 3, 74$; $P = 0.0003$)对温度的反应表现出相同的变化趋势。从图 1 可知,在 26℃ 之前,再迁飞次数随着温度的升高而增加,超过 26℃ 显著下降。在四个温度处理下,以 26℃ 条件下试虫的再迁飞能力最强,平均可进行 3—4 次连续飞行,最多 6 次;其它温度下种群的再迁飞次数明显降低,其中在 23℃ 环境中雌蛾平均可进行 1.1 次再迁飞,而雄蛾仅有 0.6 次,20℃ 和 29℃ 下大多数个体仅能完成一次连续飞行,无法进行再迁飞飞行。

进一步对不同温度处理下稻纵卷叶螟飞行不同次(天)数的飞行比例进行对比分析,结果如图 2 所示。无论在何种温度条件下,再迁飞的个体比率均随着飞行次数的增加而逐渐降低,并且以 20℃、23℃ 和 29℃ 环境中下降最为迅速和明显。卡方检验结果表明,温度对稻纵卷叶螟成虫的再迁飞比率有显著影响,除首次起飞外,在随后的再迁飞过程中,26℃ 条件下起飞个体的百分比均明显高于其它温度(表 5)。26℃ 下种群做 2 次迁飞的比率接近 70%,3 次的达 60%,第 4 次下降至 35.38%,最多可进行 6 次再迁飞,起飞比例为 7.69%;而 20℃、23℃ 和 29℃ 条件下成虫再迁飞比例的变化趋势基本相似,第 2 次吊飞种群的起飞比例即迅速降至 40% 以下,第 3 次仅为 15% 左右,4 次以后不足 10%。

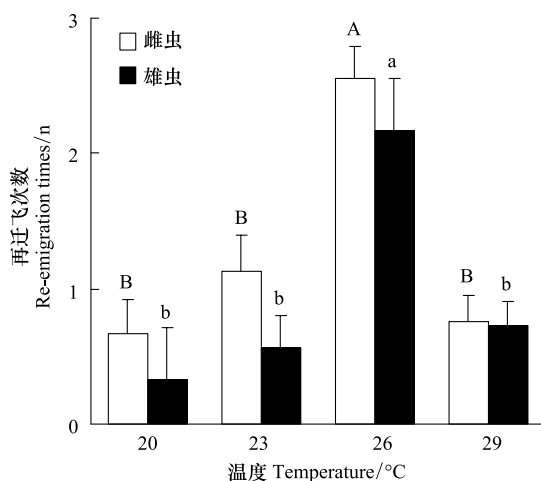


图 1 温度对稻纵卷叶螟再迁飞次数的影响

Fig.1 Effects of temperature on re-emigration times of *Cnaphalocrocis medinalis* tested for 4-h on flight mills every night

图中数据为平均值±标准误。相同性别内每个柱上标有不同字母(雌虫为大写字母、雄虫为小写字母)表示经 Tukey-HSD 检验后差异显著($P < 0.05$)。供试成虫首次起飞时间为 2 日龄。

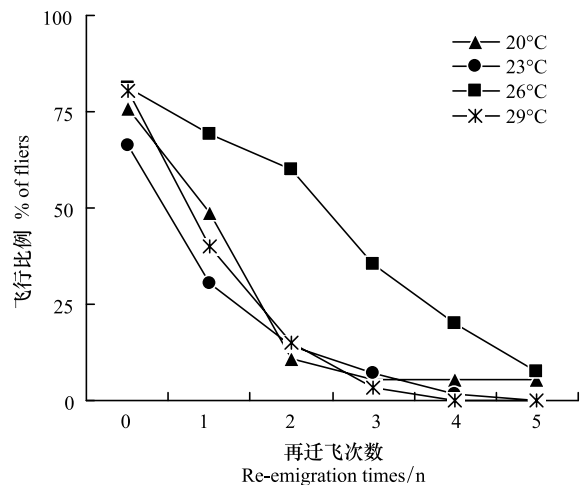


图 2 不同温度处理下稻纵卷叶螟成虫吊飞不同次(天)数的飞行比例

Fig. 2 Re-emigration proportion of *C. medinalis* adults under different temperature treatment tested for 4-h on flight mills every night

供试成虫首次起飞时间为 2 日龄。

2.3 温度对飞行成虫死亡率的影响

对不同温度处理下稻纵卷叶螟成虫飞行后的死亡率进行了统计,结果如图 3 所示。就整个再迁飞过程而言,无论在何种温度处理下,随着吊飞次数的增加,成虫飞行后的死亡率均呈现明显的上升趋势;就不同温度、相同再迁飞次数的个体而言,卡方检验结果表明温度对成虫飞行后的死亡率有显著影响(表 5),死亡率随温度的升高而升高。2 日龄首次飞行后成虫在高温下的存活率明显低于低温,表现为 29℃ 环境中飞行 1 夜后试虫死亡率就超过 30%,显著高于 20℃、23℃ 和 26℃;此后死亡个体数不断增加,飞行 2 次后升至 66.67%,飞行 5 次后全军覆没,死亡率达到 100%。23℃ 和 26℃ 条件下试虫飞行后死亡率相对接近。飞行 6 次后成虫在

20℃下的死亡率最低,仅为 38.9%,而其它 3 个温度处理均达到 90%以上,差异显著。总体而言,在 20℃条件下稻纵卷叶螟成虫飞行后的存活率最高,23℃和 26℃次之,29℃最低。

表 5 温度对稻纵卷叶螟成虫再迁飞比例和死亡率影响的卡方检验

Table 5 Chi-square test for the effects of temperature on re-emigration flight proportion and mortality rate of <i>C.medinalis</i> adults				
再迁飞次数(n) Re-emigration times	飞行比例 Flight proportion		死亡率 Mortality rate	
	χ^2	<i>p</i>	χ^2	<i>p</i>
0	4.976	0.1735	30.564	<0.0001 ^b
1	20.269	0.0001	52.254	<0.0001
2	49.186	<0.0001	52.789	<0.0001
3	34.355	<0.0001	47.935	<0.0001
4	19.562	<0.0001 ^a	40.698	<0.0001
5	4.192	0.0406 ^a	26.435	<0.0001 ^c

^a表示用校正 χ^2 检验法,对 20℃、23℃和 29℃处理的数据进行了合并处理;^b表示用校正 χ^2 检验法,对 20℃、23℃和 26℃处理的数据进行了合并处理;^c表示用校正 χ^2 检验法,对 23℃、26℃和 29℃处理的数据进行了合并处理。小于 0.05 显著性水平的 *P* 值加粗显示。

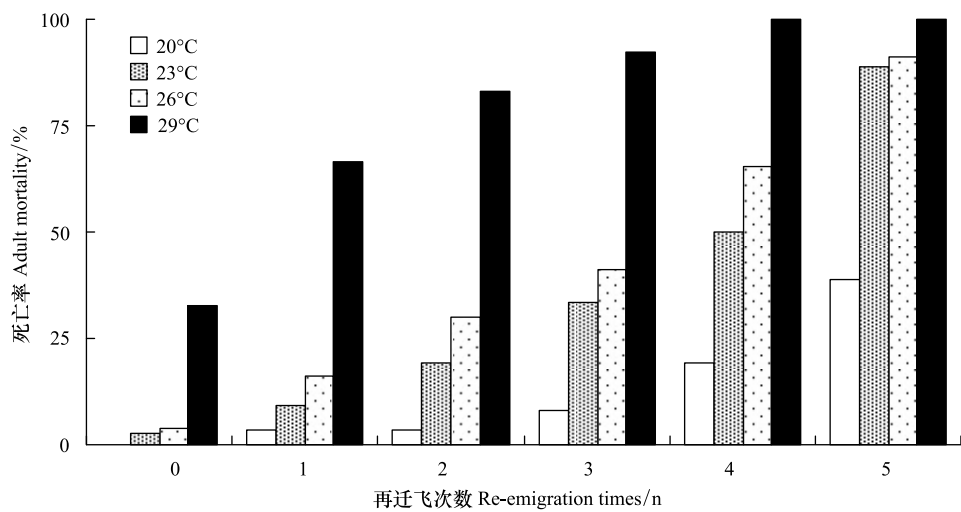


图 3 不同温度处理下稻纵卷叶螟成虫飞行后的死亡率

Fig. 3 Mortality rate of *C.medinalis* adults under different temperature treatments tested for 4-h on flight mills every night

图中数据为飞行后死亡个体数的累计值;供试成虫首次起飞时间为 2 日龄。

3 结论与讨论

适宜的温度是昆虫长时间持续飞行的先决条件。本研究结果表明,稻纵卷叶螟在再迁飞过程中对温度有明显的响应。成虫在 20—29℃ 范围内均能进行正常的飞行活动,且相同温度下雌、雄个体的飞行能力没有显著差异。但最适宜的再迁飞飞行温度为 26℃ 左右,该温度条件下成虫的飞行时间最长、飞行速度最快、飞行距离最远,种群的再迁飞比例最高,再迁飞次数最多。20℃、23℃和 29℃下不仅单次飞行能力有所下降,而且再迁飞行为受到明显抑制,超过 50%的个体只飞行一个夜晚后便停止再次起飞。此外,低温对飞行的影响还表现在显著降低了成虫的飞行速度,因此即使飞行持续时间与高温相似,但总飞行距离有所下降;而高温对种群存活率的影响明显大于低温,表现为成虫飞行后的死亡率随温度的升高和飞行次数的增加而升高,20℃下死亡率最低。

韩志民^[33]测定了稻纵卷叶螟在不同温度下的一次飞行能力,亦发现成虫飞行后的死亡率和体重消耗均随温度的升高而增加,与本试验结果基本相同;此外,韩志民测得高温(32℃)对雌虫飞行的抑制作用高于雄虫,而低温下(16℃)雌虫的适应能力高于雄虫,本文结果则表明相同环境温度下雌、雄蛾的再迁飞能力没有

显著差异,这可能与测试时长以及温度梯度设置不同有关。稻纵卷叶螟属夜间迁飞蛾类,热带地区4—6月份850hPa和900hPa的高空温度大多集中在23—25℃,局部区域最高温能达到28℃,因此本研究将吊飞时的环境最高温设置在30℃以下而没有更高,更符合高空迁飞的真实情况。

事实上昆虫的迁飞过程受到多种大气过程的综合影响,同时表现出对风温场的主动选择能力以及对大气结构和运动的高度复杂的适应性反应^[41-43]。昆虫最优飞行能力的发挥不仅取决于所处环境的温度条件,空气湿度以及风向、风速等都是重要的限制因子。空气湿度可以通过影响昆虫体内水分丧失的速度以及存活时间的长短间接影响个体的飞行能力,高湿有利于飞行时间的延长,但限制飞行速度;而低湿对个体存活及飞行速度的提高均有不利影响^[22]。而且温、湿度二者对成虫飞行力的影响是相互制约的,昆虫只有在适宜的温、湿度组合条件下,飞行能力才能得到最好的表现^[24]。稻纵卷叶螟是一种趋湿性迁飞昆虫,在高空飞行时也需要一定的湿度条件。王翠花等^[44]发现850hPa等压面是水汽输送的主要高度层,同时也是稻纵卷叶螟迁飞的主要通道,说明高空的相对湿度分布对稻纵卷叶螟飞行高度的选择也具有重要的指示意义。本文虽只研究了在恒定且适宜的湿度条件下(RH70%—85%)不同温度对稻纵卷叶螟再迁飞能力的影响,但在实验过程中依然发现,当空气相对湿度低于60%时,成虫飞行后的死亡率会明显上升,从而间接影响再迁飞行为。

稻纵卷叶螟在不同季节、不同地理位置的迁飞高度有所不同,夏季飞行高度一般在1000 m以上、秋季在500 m以下^[31, 45],但关于虫群选择特定高度成层的原因目前观点不一。在华南地区的扫描雷达观测到稻纵卷叶螟空中迁飞虫群的成层高度可达1000m,成层现象虽与局部极值风速有关,但最大密度并不总是出现在最大风速处^[30]。在南京浦口的几次雷达监测表明,空中密集虫层多在400—500m形成^[31-32],此时正值当地六(4)代种群北迁、偶有长三角虫源迁入的混合期,迁飞虫层的大气温度在20℃以上,远远高于稻纵卷叶螟飞行的低温阈值13℃;黄山光明顶的高山捕虫网在海拔1840m的高度每年迁飞季节也能捕捉到大量成虫^[27]。这些现象说明在高温季节、夏季北迁时期,温度并非稻纵卷叶螟成层的关键或限制因子。但是在高海拔地区的春季早期迁入以及秋季回迁时期,地面温度相对较低,当大气温度低于个体飞行的适宜温度范围时,低温屏障便成为远距离迁飞的限制因子。当环境温度显著低于昆虫最适飞行温度时,空中虫群对飞行低温阈值显著选择,从而形成温障层^[46]。Reynolds^[17]等人认为当所有垂直高度上的温度条件都能满足迁飞个体的持续飞行时,虫群会根据其它因素选择合适的飞行高度。逆温和低空急流在大气边界层中相伴而生,共同作用于空中迁飞虫群的成层,帮助它们以最低的飞行代价来实现最远的迁飞距离。综上所述,我们认为当其它条件都满足时,稻纵卷叶螟迁飞时空虫群会主动选择适温层,以避免或者尽可能减少不必要的飞行代价。若飞行途中偶遇异常低温,则再迁飞过程可能会暂时终止。在不同的迁飞季节,种群会根据中小尺度内的天气系统选择最有利的飞行高度,更好的完成迁飞使命。

当然,通过飞行磨吊飞测得的飞行能力毕竟只是非自然情况下的模拟结果,由于摩擦阻力、惯性阻力以及吊臂扭转阻力的存在,试虫在飞行磨上的速度会小于其自身的真正飞行速度^[47],因此这样的被动飞行会在一定程度上影响昆虫真实飞行意愿的表达。另外,本研究只能间接地说明稻纵卷叶螟在室内恒温、恒湿条件下的飞行能力。在田间复杂多变的气象条件下,稻纵卷叶螟的飞行可能受变温、变湿的影响以及高空气流的共同作用,明确飞行过程中环境因子的变化对稻纵卷叶螟再迁飞的影响也是阐明其迁飞行为机制的关键问题。本研究结果可为进一步深化对迁飞过程中昆虫行为的认识提供参考。

参考文献(References):

- [1] Johnson C G. Migration and Dispersal of Insects by Flight. London: Methuen, 1969: 763-763.
- [2] McManus M L. Weather, behavior and insect dispersal. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1988, 120(S146): 71-94.
- [3] Rankin M A, Burchsted J C A. The cost of migration in insects. *Annual Review of Entomology*, 1992, 37: 533-559.
- [4] Dry W W, Taylor L R. Light and temperature thresholds for take off by aphids. *Journal of Animal Ecology*, 1970, 39(2): 493-504.
- [5] Walker T J. Migrating Lepidoptera: Are butterflies better than moth? *The Florida Entomologist*, 1980, 63(1): 79-98.
- [6] 邓望喜. 褐飞虱及白背飞虱空中迁飞规律的研究. *植物保护学报*, 1981, 8(2): 73-82.

- [7] Dingle H. Migration: The Biology of Life on the Move. Oxford: Oxford University Press, 1996: 375-413.
- [8] Taylor L R. Analysis of the effect of temperature on insects in flight. Journal of Animal Ecology, 1963, 32(1): 99-117.
- [9] Beerwinkle K R, Lopez J D, Witz J A, Schleider P G, Eyster R S, Lingren P D. Seasonal radar and meteorological observations associated with nocturnal insect flight at altitudes to 900 meters. Environmental Entomology, 1994, 23(3): 676-683.
- [10] Feng H Q, Wu K M, Ni Y X, Cheng D F, Guo Y Y. High-altitude windborne transport of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in mid-summer in northern China. Journal of Insect Behavior, 2005, 18(3): 335-349.
- [11] Hobbs S E, Wolf W W. An airborne radar technique for studying insect migration. Bulletin of Entomological Research, 1989, 79(4): 693-704.
- [12] Aralimarad P, Reynolds A M, Lim K S, Reynolds D R, Chapman J W. Flight altitude selection increases orientation performance in high-flying nocturnal insect migrants. Animal Behaviour, 2011, 82(6): 1221-1225.
- [13] Chapman J W, Drake V A, Reynolds D R. Recent insights from radar studies of insect flight. Annual Review of Entomology, 2011, 56: 337-356.
- [14] Drake V A. The vertical distribution of macro-insects migrating in the nocturnal boundary layer: a radar study. Boundary-Layer Meteorology, 1984, 28(3-4): 353-374.
- [15] McLaren J D, Bhamoun J S, Bouten W. Wind selectivity and partial compensation for wind drift among nocturnally migrating passerines. Behavioral Ecology, 2012, 23(5): 1089-1101.
- [16] Reynolds D R, Chapman J W, Edwards A S, Smith A D, Wood C R, Barlow J F, Woivod I P. Radar studies of the vertical distribution of insects migrating over southern Britain: the influence of temperature inversions on nocturnal layer concentrations. Bulletin of Entomological Research, 2005, 95(3): 259-274.
- [17] Reynolds D R, Smith A D, Chapman J W. A radar study of emigratory flight and layer formation by insects at dawn over southern Britain. Bulletin of Entomological Research, 2008, 98(1): 35-52.
- [18] Smith A D, Reynolds D R, Riley J R. The use of vertical-looking radar to continuously monitor the insect fauna flying at altitude over southern England. Bulletin of Entomological Research, 2000, 90(3): 265-277.
- [19] Wood C R, Clark S J, Barlow J F, Chapman J W. Layers of nocturnal insect migrants at high-altitude: the influence of atmospheric conditions on their formation. Agricultural and Forest Entomology, 2010, 12(1): 113-121.
- [20] 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.
- [21] 程登发, 田喆, 孙京瑞, 倪汉祥, 李光博. 禾缢管蚜在不同温度条件下的飞行能力. 昆虫学报, 1997, 40(增刊): 180-185.
- [22] 程登发, 田喆, 李红梅, 孙京瑞, 陈巨莲. 温度和湿度对麦长管蚜飞行能力的影响. 昆虫学报, 2002, 45(1): 80-85.
- [23] 江幸福, 罗礼智, 李克斌, 曹雅忠, 胡毅, 刘悦秋. 温度对甜菜夜蛾飞行能力的影响. 昆虫学报, 2002, 45(2): 275-278.
- [24] 江幸福, 蔡彬, 罗礼智, 曹雅忠, 刘悦秋. 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.
- [25] 高月波, 翟保平. 飞行过程中棉铃虫对温度的主动选择. 昆虫学报, 2010, 53(5): 540-548.
- [26] 张孝羲. 昆虫迁飞的类型及生理、生态机制. 昆虫知识, 1980, 17(5): 236-240.
- [27] 张孝羲, 耿济国, 周威君. 我国稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 迁飞规律的研究. 南京农学院学报, 1981, 23(3): 43-54.
- [28] 张孝羲, 耿济国, 周威君. 稻纵卷叶螟迁飞的生态机制研究. 南京农学院学报, 1981, 23(4): 40-51.
- [29] 吴进才. 光照、温度及食物的变化对稻纵卷叶螟迁飞的效应. 昆虫学报, 1985, 28(4): 398-405.
- [30] 蒋春先, 杨秀丽, 齐会会, 张云慧, 程登发. 中国华南地区稻纵卷叶螟迁飞的一次雷达观测. 中国农业科学, 2012, 45(23): 4808-4817.
- [31] Riley J R, Reynolds D R, Smith A D, Edwards A S, Zhang X X, Cheng X N, Wang H K, Cheng J Y, Zhai B P. Observations of the autumn migration of the rice leaf roller, *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and other moths in eastern China. Bulletin of Entomological Research, 1995, 85(3): 397-414.
- [32] 高月波, 陈晓, 陈钟荣, 包云轩, 杨荣明, 刘天龙, 翟保平. 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, 2008, 28(11): 5238-5247.
- [33] 韩志民. 稻纵卷叶螟迁飞与生殖的互作关系[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [34] 陈永年. 稻纵卷叶螟飞翔特性的初步观察: I. 飞翔前期、飞翔起始温度及起飞蛾龄. 湖南农学院学报, 1979, (4): 17-25.
- [35] 王凤英, 张孝羲, 翟保平. 稻纵卷叶螟的飞行和再迁飞能力. 昆虫学报, 2010, 53(11): 1265-1272.
- [36] 黄学飞, 张孝羲, 翟保平. 交配稻纵卷叶螟飞行能力及再迁飞能力的影响. 南京农业大学学报, 2010, 33(5): 23-28.
- [37] 廖怀建, 黄建荣, 刘向东. 利用玉米苗饲养稻纵卷叶螟的方法. 应用昆虫学报, 2012, 49(4): 1078-1082.
- [38] 方源松. 玉米苗饲养的稻纵卷叶螟对水稻的适应力及温湿度对卵和初孵幼虫的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2013.
- [39] 杨帆, 郑大兵, 史金剑, 胡高, 张孝羲, 翟保平. 稻纵卷叶螟的起飞日龄观测. 应用昆虫学报, 2013, 50(3): 592-600.
- [40] 杨帆. 稻纵卷叶螟迁飞和再迁飞的生态机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [41] 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(4): 356-363.
- [42] 翟保平, 张孝羲, 程遐年. 昆虫迁飞行为的参数化: I. 行为分析. 生态学报, 1997, 17(1): 7-17.

- [43] 翟保平, 张孝羲. 昆虫迁飞行为的参数化: II. 模式与检验. 生态学报, 1997, 17(2): 190-199.
- [44] 王翠花, 包云轩, 王建强, 翟保平, 向勇. 2003 年稻纵卷叶螟大发生的水汽条件分析. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1693-1698.
- [45] 翟保平, 张孝羲. 稻纵卷叶螟标记蛾迁飞轨迹的数值模拟. 西南农业大学学报, 1998, 20(5): 528-535.
- [46] 高月波, 雷勇辉, 胡高, 翟保平. 迁飞过程中空中虫群的成层机制. 中国科技论文在线, 2011[2011-03-14]. <http://www.paper.edu.cn>.
- [47] Taylor R A J, Bauer L S, Poland T M, Windell K N. Flight performance of *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) on a flight mill and in free flight. Journal of Insect Behavior, 2010, 23(2): 128-148.