



## 评述

中国知名大学及研究院所专栏 中国农业科学院植物保护研究所专辑

# 中国主要鳞翅目农业害虫迁飞致灾机制研究与展望

江幸福, 张蕾, 程云霞, 罗礼智

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

E-mail: xfjiang@ippcaas.cn

收稿日期: 2016-01-20; 接受日期: 2016-02-26; 网络版发表日期: 2016-05-25

国家公益性行业(农业)科研专项(批准号: 201403031)、国家国际科技合作专项(批准号: 2014DFR31250)、国家自然科学基金(批准号: 31371947, 31301656, 31071677, 31000850)和北京市自然科学基金(批准号: 6142017)资助

**摘要** 害虫迁飞是长期适应不稳定的农田环境进化形成的通过飞行开拓新生境、调节种群结构和维持种群繁衍的重要生活史对策, 也是其经常暴发成灾的主要原因。迁飞害虫暴发是由其本身生物学习性与外部环境相协调的结果, 特别是进化出一系列有利于种群生存、繁衍和增长的适应性生活史策略。对黏虫(*Mythimna separata*)、草地螟(*Loxostege sticticalis*)、甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)和稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis*)等主要农业害虫的迁飞致灾机制研究表明, 这些害虫迁飞已不仅是简单地通过扩大危害区域或增加危害发生频次而加剧灾害, 而且进化形成了一系列适应性促进种群暴发的新机制, 包括: (i) 适宜的迁飞行为不仅不会以生殖力下降为代价, 而且还会促进种群同步生殖, 从而加剧后代集中危害; (ii) 迁飞型不仅可通过成虫远距离迁飞逃避天敌攻击和病原物侵染, 而且在幼虫期还形成了比居留型更强的防御能力, 从而有效抵抗天敌和病原物, 有利于种群生存、增长与迁飞危害; (iii) 黏虫和草地螟进化出了在极端环境下迁飞行为“二次调控”的弹性策略, 从而由迁飞型转化为居留型而在本地快速产卵危害; (iv) 甜菜夜蛾缺乏“卵子发生-飞行拮抗”综合症, 边生殖边迁飞导致危害扩大, 且对低剂量毒物显示促进迁飞危害效应。本文根据目前害虫迁飞致灾机制研究现状, 提出加强昆虫迁飞行为调控的遗传基础研究, 完善迁飞行为的导航与降落机制研究以及开拓害虫迁飞与免互作研究等。

**关键词** 迁飞害虫, 迁飞与生殖, 迁飞与免疫, 迁飞行为“二次调控”, “卵子发生-飞行拮抗”综合症, 低剂量毒物促进迁飞效应

害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。通过迁飞, 害虫可以在空间上开拓新生境、扩大危害区域、调节种群结构以及在时

间上延长危害期、维持种群增长和繁衍<sup>[1~3]</sup>。因此, 迁飞也是通常造成害虫大面积和多世代暴发致灾的重要原因。在欧洲、非洲、北美洲和大洋洲, 蝗虫(沙漠

**引用格式:** 江幸福, 张蕾, 程云霞, 等. 中国主要鳞翅目农业害虫迁飞致灾机制研究与展望. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 565–572

Jiang X F, Zhang L, Cheng Y X, et al. Research advances and perspectives on migration-induced mechanisms promoting outbreaks of major Lepidopteran insect pests in China. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 565–572, doi: 10.1360/N052016-00167

蝗(*Schistocerca gregaria*)<sup>[4]</sup>和澳洲疫蝗(*Chortoicetes terminifera*)<sup>[5]</sup>、非洲黏虫(*Spodoptera exempta*)<sup>[6,7]</sup>、一点黏虫(*Pseudaleitia unipuncta*)<sup>[8]</sup>、草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)<sup>[9]</sup>、小地老虎(*Agrotis ypsilon*)<sup>[10]</sup>和甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)<sup>[11]</sup>等均是当地农业生产上主要迁飞害虫, 这些害虫有的能够在不同洲际间迁飞危害, 对多个国家的农作物造成重大损失. 我国地跨热带、亚热带、暖温带、中温带和寒温带等多个季风气候带, 给迁飞害虫提供了适宜的季节性生长发育空间尺度, 也造成了迁飞害虫在我国呈现季节性南北往返迁飞危害. 长期以来, 飞蝗(*Locusta migratoria*)、黏虫(*Mythimna separate*)、草地螟(*Loxostege sticticalis*)、稻飞虱、稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis*)、甜菜夜蛾、棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)和小地老虎等一直都是我国农作物主要迁飞害虫<sup>[12]</sup>, 给我国农业生产和粮食安全带来严重威胁, 长期被我国列为重大害虫监测和防治对象.

正是由于迁飞害虫发生危害的严重性和经济重要性, 欧美等发达国家对其研究非常重视, 取得了一系列重大成果和经典理论, 如“卵子发生-飞行拮抗综合症”理论<sup>[13]</sup>、“迁飞适合度代价”理论<sup>[14]</sup>、“迁飞综合症”理论<sup>[15]</sup>、跨洲或跨国远距离迁飞路线<sup>[16]</sup>以及近年来发现的迁飞导航与定向机制<sup>[17-20]</sup>. 我国科学家对迁飞害虫的发生危害规律、迁飞行为调控、越冬与迁飞规律、监测预警和综合防治技术等也进行了系统研究, 对害虫迁飞行为机制的研究已深入到生态学、生理学、遗传学和分子生物学等多个层面, 特别是随着昆虫分子生物学技术的发展, 利用候选基因和全基因组技术揭示了害虫迁飞行为发生机制<sup>[21,22]</sup>. 这些研究很好地阐明了害虫为什么迁飞以及怎样迁飞的问题, 对于揭示害虫迁飞生物学本质以及预测预报有很强的指导意义, 也为我国控制迁飞害虫危害和挽回经济损失做出了重要贡献. 但目前对迁飞害虫成灾机制的研究还不够深入, 对害虫迁飞的生态学意义以及迁飞致灾的研究还不系统. 已有研究大多集中在迁飞害虫本身生物学习性以及成灾的外界环境与生物因素的影响, 而针对害虫迁飞特性与暴发成灾关系方面的研究较为缺乏. 近年来, 本研究组围绕黏虫、草地螟、甜菜夜蛾和稻纵卷叶螟等主要鳞翅目农业害虫迁飞与生殖、迁飞与免疫、迁飞行为的“二

次调控”以及毒物的低剂量迁飞效应等适应性进行了较为系统的研究, 发现了一些新的害虫迁飞致灾的机制.

## 1 适宜的迁飞方式促进成虫生殖提前和同步性, 导致种群后代集中暴发或成灾

### 1.1 促进生殖的适宜迁飞方式

害虫迁飞与生殖的关系影响迁入种群的数量消长以及后代能否暴发一直是迁飞研究的重点, 也是国内外研究争议最多的问题. 争议的焦点主要是迁飞对生殖的正负影响. 迁飞对生殖负面影响的研究主要集中在外翅类昆虫, 由于建立飞行器官(飞行肌)所需的能源物质与生殖(卵子发生及卵巢发育)所需的物质基本相同, 昆虫为了迁飞必然要在生殖的资源投入方面有所降低, 这也是大多数有翅型(长翅型)迁飞昆虫通常比无翅型(短翅型)产卵量少、卵巢发育慢和交配延迟的原因, 这种情况也普遍存在于内翅类昆虫中<sup>[14]</sup>. 另外, 由于迁飞是一种耗能相当大的运动, 远距离迁飞势必会消耗大量的能源物质, 继而对生殖造成负面影响, 因此, 迁飞也曾被认为是在生殖方面付出的一种“代价”策略<sup>[14]</sup>. 但一些昆虫为了克服迁飞与生殖之间的矛盾, 在迁飞期间暂时压抑卵巢的发育及性行为, 而尽可能地发展飞行系统, 以保证迁飞的成功, 一旦迁飞结束后, 其卵巢发育便很快成熟并交配产卵. 在许多昆虫中并没有观察到飞行对生殖的不利作用, 相反, 飞行还具有刺激生殖的作用. 如蝗虫飞行行为能显著刺激卵母细胞的生长, 产卵量也不下降<sup>[23]</sup>. 蟋蟀的飞行也会显著减弱其翅型分化导致的生殖负面效应<sup>[24]</sup>. 产生不同结果的重要原因是昆虫飞行处理的方式不同, 如飞行的年龄和飞行强度(包括单次飞行时间和总飞行次数). 近年来, 本研究组通过对黏虫、草地螟和稻纵卷叶螟等飞行与生殖互作的系统研究表明, 适宜的迁飞方式有利于促进成虫个体或种群生殖, 主要体现在促进迁飞后成虫产卵提前以及种群产卵整齐度和同步性显著增强, 而单雌产卵量和寿命等无明显负影响, 从而导致迁飞后种群能够在短时间内快速、整齐地产下大量后代, 且这些后代在相同的环境中生长发育、集中危害容易成灾. 为此, 本研究组<sup>[25]</sup>提出了描述种群产

卵同步性的首次产卵期的新概念 PFO(period of first oviposition).

当然,不同昆虫适宜的迁飞方式不同,包括昆虫适宜迁飞的起始年龄、每次飞行的时间以及最多持续飞行的频次均会不同,这也间接揭示了这些昆虫最可能的迁飞方式,有利于揭示其野外迁飞行为规律.黏虫飞行促进生殖的适宜方式为:成虫羽化后 1 日龄开始迁飞,每晚飞行不超过 12 h,飞行不超过 3 个连续夜晚<sup>[26-28]</sup>.这种飞行方式显著促进成虫提前产卵、增加成虫产卵整齐度而产卵量无明显下降.草地螟飞行促进生殖的适宜方式为:成虫 3 日龄开始迁飞,每晚飞行可超过 12 h,5 日龄以前飞行均可显著促进成虫生殖<sup>[25]</sup>.这种飞行方式有利于促进成虫提前产卵、提高产卵整齐度而产卵量、卵孵化率均无显著变化.进一步对田间草地螟迁入种群生殖参数的研究也验证了这种迁飞效应<sup>[29]</sup>.稻纵卷叶螟飞行对生殖的影响也是依赖成虫飞行的起始日龄,每晚飞行时间以及飞行的夜晚数.成虫在羽化后 1~2 日龄起飞,每晚飞行 6 或 12 h,连续飞行不超过 2 个夜晚会显著促进成虫产卵提前或提高产卵同步性,有利于种群后代暴发或成灾<sup>[30]</sup>.这些结果均表明,尽管黏虫、草地螟、稻纵卷叶螟等迁飞害虫飞行与生殖之间存在拮抗(trade-off),但这个拮抗会在适宜的飞行方式下得以减弱或消除,从而有利于种群迁入后生殖和暴发.

## 1.2 迁飞促进生殖的机制

适宜的飞行方式对生殖产生的正效应可能在多种迁飞昆虫中普遍存在,但这种效应的机制是什么?根据前期研究基础提出了假设:即在适宜的飞行方式下,飞行将会提高咽侧体(corpora allata, CA)活性,加快 CA 分泌保幼激素(juvenile hormone, JH),导致成虫飞行系统加速降解,生殖系统发育加快,从而促进成虫提前产卵,且产卵整齐,有利于后代集中暴发或成灾.这种假设在黏虫中得到了验证.(i)黏虫在适宜条件下的飞行确实显著提高了成虫咽侧体的活性<sup>[31]</sup>,野外经历迁飞的黏虫 JH 滴度也显著高于未迁飞的<sup>[32]</sup>;(ii)较高的 JH 滴度不利于成虫飞行,体外保幼激素类似物(juvenile hormone analogue, JHA)能显著降低成虫的飞行能力,其原因是 JHA 降低了成虫飞行能源物质(甘油三酯)的积累<sup>[33]</sup>;(iii)外源点滴 JHA 能显著促进成虫生殖,尽管这种促进作用只发

生在黏虫羽化初期<sup>[34]</sup>.这表明,昆虫迁飞促进生殖的一个重要机制是飞行提高了成虫咽侧体活性,加速 JH 的合成与分泌,而 JH 的增加不利于成虫飞行而有利于生殖,从而促进成虫提前产卵、产卵量增加或产卵整齐,导致后代种群在较短的时间内集中暴发或成灾.

## 2 迁飞型昆虫幼虫期防御能力增强,有利于种群生存、增长和迁飞危害

### 2.1 迁飞型昆虫抵抗天敌和病原菌能力

尽管昆虫通过迁飞暂时逃脱原栖息地天敌捕食、寄生和病原物侵染<sup>[35]</sup>,但在迁飞过程中或迁入到新的栖息地时仍然面临这些因素的威胁.为保持种群生存、繁衍和迁飞成功,迁飞型昆虫在进化过程中可能会形成一套有利于抵抗天敌攻击或病原物侵染的生存对策,即迁飞型在幼虫期表现出明显的防御能力增强的趋势,从而有利于种群生存、羽化和成功迁飞,进而产卵危害.这种假说在黏虫和草地螟的迁飞型分化及其抵抗天敌寄生和病原菌侵染过程中得到了验证.尽管较高密度下向迁飞型发育的黏虫幼虫易受天敌的攻击,但对天敌的抵抗能力显著强于低密度下向居留型发育的,其幼虫被伞裙追寄蝇(*Exorista civilis*)寄生后存活率和羽化率均显著高于向居留型发育的<sup>[36]</sup>.且较高密度下向迁飞型发育的黏虫幼虫对绿僵菌(*Metarrhizium anisopliae*)的免疫能力显著强于低密度下向居留型发育的,体现出明显的幼虫密度依赖性抗病性现象<sup>[36]</sup>.同样,有利于草地螟迁飞型发育的密度(中等密度 10 头/650 mL)下幼虫对白僵菌(*Beauveria bassiana*)和伞裙追寄蝇的防御能力均最强,体现在该密度下草地螟幼虫因白僵菌感染和伞裙追寄蝇寄生的死亡率最低,而伞裙追寄蝇因草地螟免疫的死亡率却最高<sup>[37]</sup>.

### 2.2 迁飞型昆虫防御能力增强的机制

昆虫在长期进化过程中形成了先天免疫的防御机制,包括细胞免疫和体液免疫.黏虫和草地螟迁飞型幼虫抵抗天敌和病原菌能力增强的重要原因与其防御机制密切相关.随着幼虫密度的升高,向迁飞型发育的草地螟幼虫血细胞数目明显增加,特别是与免疫能力密切相关的浆血细胞和颗粒体细胞数量增

加显著<sup>[38]</sup>。同时, 迁飞型草地螟幼虫血淋巴抗菌活力也显著高于居留型的<sup>[37]</sup>, 而且不同密度诱导下草地螟幼虫的血淋巴酚氧化酶(phenoloxidase, PO)活性差异显著, 随着幼虫密度的升高, 向迁飞型发育的幼虫黑化程度、表皮和血淋巴 PO 活性均显著增强<sup>[37]</sup>。同样, 黏虫不同组织的 PO 活性与密度的关系也与草地螟有相似的趋势, 即随着幼虫密度的升高, 无论是血淋巴还是表皮的 PO 活性均显著增强, 且幼虫表皮的黑化程度与表皮 PO 活性呈显著正相关<sup>[36]</sup>。这表明, 血细胞数量增加、血淋巴抗菌活力以及不同组织 PO 活性的增强是昆虫黑化程度增加以及免疫能力增强的重要原因。

### 3 内翅类昆虫进化出迁飞的“二次调控”适应性机制, 有利于种群繁衍或成灾

#### 3.1 黏虫迁飞行为的“二次调控”

迁飞昆虫种群中并非所有的个体均发生迁飞行为, 迁飞行为的发生是环境<sup>[1,2,39,40]</sup>与遗传<sup>[41~43]</sup>相互作用的产物。未成熟期环境因素影响昆虫的发育方向, 导致迁飞型和居留型分化。外翅类迁飞昆虫有翅型(长翅型)和无翅型(短翅型)是迁飞型分化的标志, 这种分化一旦形成, 在当代种群中不可逆转, 其迁飞行为在一个世代中只有一次调控的机会。而内翅类迁飞昆虫尽管迁飞型分化在形态上没有明显差异, 但未成熟期所处的环境也会导致成虫求偶前期、产卵前期和飞行能力等差异显著, 这种差异也是区分内翅类昆虫迁飞型与居留型的主要特征<sup>[44~48]</sup>。

黏虫属于内翅类, 未成熟期经历的环境条件如温湿度、光周期、幼虫密度、食物等显著影响成虫迁飞型分化<sup>[21]</sup>。相对于未成熟期环境对黏虫迁飞行为的第一次调控, 其成虫期仍然具备第二次对迁飞行为调控的能力, 但这种调控只发生在成虫的一个关键时期内, 在该时期内黏虫可根据所处的环境条件而调整最终的发育方向, 即迁飞行为的第二次调控。黏虫这种关键时期为成虫羽化后 24 h 内, 在关键时期内起作用的环境因子可以是饥饿、长光照和低温, 并且这些环境因子的刺激必须要达到一定程度才能产生作用。这种迁飞型向居留型转化并不具备可逆性, 即只有迁飞型黏虫在关键时期内受到极端

环境因素的胁迫后向居留型转化, 而居留型无论在什么条件下均不能向迁飞型转化<sup>[21,49]</sup>。当然, 这种迁飞行为的“二次调控”是基于种群在某个较短的时间内(关键时期)受极端逆境胁迫产生的利益最大化适应机制, 否则种群可能面临迁飞失败而灭绝的风险。因此, 此种逆境与迁飞昆虫在未成熟期感受到环境恶化信号而向迁飞型发育从而逃离本地的适应性机制不仅不矛盾, 而且还是一种生活史对策的有益补充。

#### 3.2 草地螟迁飞行为的“二次调控”

与黏虫相似, 草地螟迁飞型成虫在一个特定时期内受到环境因素的胁迫也会发生迁飞行为的“二次调控”, 这种特定的时期是成虫羽化后 48 h。目前已经明确的是迁飞型草地螟成虫在饥饿的条件下能够再次调整发育方向, 由迁飞型向居留型转化。这种迁飞行为的“二次调控”策略显著提高了草地螟对环境变化的适应能力, 增加其生活史对策的弹性, 有利于迁飞型在特殊环境条件下调整发育方向, 专注生殖以利于后代种群繁衍与增长, 也有利于导致种群集中暴发或成灾<sup>[50]</sup>。

#### 3.3 昆虫迁飞行为的“二次调控”的产生机制

环境因素的刺激导致 JH 的提前分泌是迁飞行为“二次调控”发生的重要原因。黏虫羽化后在关键时期内(羽化后 24 h)成虫咽侧体以及调控 JH 生物合成的咽侧体合成激活肽——促咽侧体神经肽(allatotropin, AT)还处于未激活状态, 此时成虫 JH 以及卵黄原蛋白还未合成, 正是由于此时的环境因素激活了神经内分泌细胞释放出神经肽 AT, 进而激活咽侧体合成 JH, 并使其合成和释放 JH 的速度增加, 引起血淋巴中 JH 滴度的提前上升, 导致迁飞型个体卵巢发育加速, 产卵提前, 同时引起飞行肌降解加速, 飞行能力显著下降, 最终由迁飞型转化为居留型。进一步通过原核表达方法获得了 AT 基因的外源重组蛋白的点滴试验也表明该蛋白具有促进迁飞型黏虫提前产卵的生物活性。干涉 AT 基因后, 迁飞型黏虫产卵前期显著延长, 产卵率显著下降, 但总产卵量无显著差异。这进一步表明 AT 蛋白及其调控的 JH 在黏虫迁飞型转换中发挥重要作用<sup>[34,51]</sup>。

## 4 甜菜夜蛾缺乏“卵子发生-飞行拮抗”综合症, 且对苏云金芽胞杆菌 Bt 显示促进迁飞效应

### 4.1 甜菜夜蛾不存在“卵子发生-飞行拮抗”综合症

尽管“卵子发生-飞行拮抗”综合症被认为是大多数迁飞昆虫协调迁飞与生殖矛盾的经典理论<sup>[13]</sup>, 但甜菜夜蛾飞行与生殖关系并不符合这一理论. 甜菜夜蛾产卵期间的飞行并未对生殖产生负面影响, 相反, 产卵前的初羽化(1 日龄)成虫飞行还会对生殖产生不利作用. 说明甜菜夜蛾飞行与生殖系统的发育是相互重叠的, 并没有限定在产卵前期内. 成虫交配与否、交配次数也对飞行能力无显著负作用, 直到交配后 7 日龄雌蛾飞行距离和飞行时间才明显下降, 而成为飞行的限制因素. 同样, 7 日龄前成虫产卵量和交配次数均与飞行能力无显著相关性, 说明甜菜夜蛾飞行与生殖系统的发育是两个相互独立平行发展的过程<sup>[52]</sup>. 甜菜夜蛾这种飞行与生殖相互独立的关系与其成虫非常短的产卵前期有关, 甜菜夜蛾成虫产卵前期很短, 羽化后 1~2 天即可产卵, 生殖系统在蛹期即开始形成, 用于生殖的资源大部分来自未成熟期, 成虫期生殖与飞行系统对资源的竞争并不明显, 这种生理特征意味着成虫边产卵边进行迁飞的可能, 体现了较强的适应性特征, 也在一定程度上增加了危害的时空不确定性和成灾机率.

### 4.2 甜菜夜蛾对 Bt 显示促进迁飞效应

Bt 因其分泌的毒蛋白具有杀虫效果好、安全、高效等优点而被广泛应用于害虫防治. 如 Bt 制剂和转 Bt 基因作物, 近年来, 我国转 Bt(Cry1Ac)棉花的推广种植, 很好地控制了棉铃虫、红铃虫(*Pectinophora gossypiella*)等靶标害虫的同时, 也导致棉田生态系统中的其他害虫的地位出现明显的变化<sup>[53]</sup>. 甜菜夜蛾在我国以及巴基斯坦等国的转 Bt 棉花上的发生危害呈上升趋势<sup>[54~56]</sup>引起了不少学者的重视, 尽管有科学家提出甜菜夜蛾对 Bt 毒素的不敏感或者转基因棉田传统杀虫剂的使用量降低导致甜菜夜蛾等非靶标害虫的大发生<sup>[53]</sup>, 但这些观点仍然存在争议, 而从 Bt 蛋白与迁飞关系的角度研究表明, 甜菜夜蛾对低浓度的 Bt 蛋白显示出促进迁飞的效应. 尽管 Bt 蛋白对甜菜夜蛾发育速率、幼虫和蛹大小以及成虫产卵量

等有亚致死效应, 但这种效应会被低浓度 Bt 蛋白显著促进成虫飞行所补偿, 且这种增强的飞行有利于甜菜夜蛾逃离转基因棉田而迁飞到其他地方扩大危害, 显示了甜菜夜蛾逆境下迁飞危害的生活史对策<sup>[57]</sup>.

## 5 害虫迁飞研究的展望

尽管国内外学者对昆虫迁飞行为与致灾机制的研究已涉及生态、生理和分子水平, 但要真正揭示昆虫迁飞致灾的本质仍需深入研究, 特别是以下 3 个方面.

### 5.1 加强昆虫迁飞行为调控的遗传基础研究

昆虫迁飞行为的发生是环境与遗传因素共同作用的产物, 然而对迁飞的遗传基础研究还不够深入. 近年来, 随着分子生物学技术的发展, 昆虫转录组和全基因组技术应用于昆虫迁飞行为机制的研究中, 从遗传学角度揭示了迁飞行为有关的基因类群及其功能. 如揭示了帝王蝶生物钟基因、JH 生物合成途径基因、定向的分子信号、化学感受和化学防御分子等与迁飞行为相关的基因类群<sup>[58]</sup>. 并进一步应用群体遗传学和全基因组技术揭示了帝王蝶的起源以及迁飞的飞行肌发育基因选择信号<sup>[59]</sup>. 蝗虫脂肪代谢相关的基因类群构成了迁飞动力的能量基础<sup>[22]</sup>. 随着昆虫全基因组测序计划的实施, 越来越多的农业害虫迁飞行为的遗传调控机制将会被揭示, 而根据这些关键的靶标基因进行遗传修饰的后基因组功能研究将会在害虫行为控制技术研发方面取得更大进展.

### 5.2 完善迁飞的导航与降落机制研究

昆虫迁飞过程包括“起飞”、“运转”和“降落”3 个阶段, 目前我国对害虫起飞阶段的研究较为清楚, 而对运转和降落过程中的行为机制研究较少, 不利于指导害虫降落危害的预测预报工作. 特别是对害虫迁飞的导向机制还不清楚, 对昆虫迁飞的目的地还不能很好地早期预测. 而对害虫迁飞末期的降落机制与寄主识别机制研究也较缺乏, 还不能很好地解释害虫从空中降落到植物上的定位机制. 因此, 加强迁飞害虫的空中导航、定向与地面寄主植物的识别机制研究, 将会促进对害虫迁飞目的地方位和作物布局等的预测预报工作, 有利于迁飞害虫的早期防控.

### 5.3 开拓迁飞害虫对外来天敌或病原物免疫研究

昆虫迁飞长期暴露在未知和多变的栖息地环境中, 迁飞成功与否不仅受到本身生理状态影响, 而且在很大程度上受到各种外界环境和生物等因素的综合影响。由于迁飞导致害虫与环境中的天敌或病原物接触机会增加, 二者的相互影响将会产生一系列复杂的生态后果, 如天敌或病原物的诱导对害虫迁

飞的刺激或抑制效应, 迁飞害虫的免疫对迁飞行为本身的影响以及免疫的机制等, 然而这一领域的研究才处于起步阶段。因此, 加强对迁飞害虫免疫研究有助于从种间关系揭示害虫迁飞与免疫的协调机制, 理论上将会揭示迁飞的适应机制, 生产上将有助于研发高效的天敌或病原物等防治技术, 有利于迁飞害虫的综合防控。

### 参考文献

- 1 Southwood T R E. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol Rev*, 1962, 37: 171–214
- 2 Southwood T R E. Habitat, the templet for ecological strategies? *J Anim Ecol*, 1977, 46: 337–465
- 3 Dingle, H. Evolutionary genetics of migration. In: Dingle H, ed. *Migration*. New York: Oxford University Press, 1996. 353–381
- 4 Lecoq M. Desert locust management: from ecology to anthropology. *J Orthoptera Res*, 2005, 14: 179–186
- 5 Drake V A, Farrow R A. The nocturnal migration of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (Walker) (Orthoptera: Acrididae): quantitative radar observations of a series of northward flights. *Bull Entomol Res*, 1983, 73: 576–585
- 6 Tucker M R, Pedgley D E. Rainfall and outbreaks of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull Entomol Res*, 1983, 73: 195–199
- 7 Tucker M R. Inter- and intra-seasonal variation in outbreak distribution of the armyworm, *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae), in eastern Africa. *Bull Entomol Res*, 1994, 84: 275–287
- 8 McNeil J N. The true armyworm, *Pseudaletia unipuncta*: a victim of the pied piper or a seasonal migrant? *Insect Sci Appl*, 1987, 8: 591–597
- 9 Pair S D, Raulston J R, Westbrook J K, et al. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) outbreak originating in the lower Rio Grande Valley, 1989. *Fla Entomol*, 1991, 74: 200–213
- 10 Story R N, Keaster A J, Showers W B, et al. Survey and phenology of cutworms (Lepidoptera: Noctuidae) infesting field corn in the Midwest. *J Econ Entomol*, 1984, 77: 491–494.
- 11 Greenberg S M, Sappington T W, Legaspi B C, et al. Feeding and life history of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) on different host plants. *Ann Entomol Soc Am*, 2001, 94: 566–575
- 12 罗礼智, 曹雅忠. 害虫迁飞研究与我国农业的发展. 见: 中国农业学会. 中国农学会新的农业科技革命战略与对策讨论会论文集, 中国农学会新的农业科技革命战略与对策讨论会. 北京: 中国农业科技出版社, 1998. 616–619
- 13 Johnson C G. *Migration and Dispersal of Insect by Flight*. London: Methuen, 1969
- 14 Rankin M A, Burchsted J C A. The cost of migration in insects. *Annu Rev Entomol*, 1992, 37: 533–559
- 15 Dingle H. The evolution of migratory syndromes in insects. In: Woiwood I P, Reynolds D R, Thomas C D, eds. *Insect Movement: Mechanisms and Consequences*. Oxford: CABI Publishing, 2001. 159–181
- 16 Drake V A, Gatehouse A G. *Insect Migration: Tracking Resources in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995
- 17 Merlin C, Heinze S, Reppert S M. Unraveling navigational strategies in migratory insects. *Curr Opin Neurobiol*, 2012, 22: 353–361
- 18 Guerra P A, Gegear R J, Reppert S M. A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nat Commun*, 2014, 5: 4164
- 19 Chapman J W, Klaassen R H G, Drake V A, et al. Animal orientation strategies for movement in flows. *Curr Biol* 2011, 21: R861–R870
- 20 Chapman J W, Nesbit R L, Burgin L E, et al. Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. *Science* 2010, 327: 682–685
- 21 Jiang X F, Luo L Z, Sappington T W, et al. Regulation of migration in *Mythimna separata* (Walker) in China: a review integrating environmental, physiological, hormonal, genetic, and molecular factors. *Environ Entomol*, 2011, 40: 516–533
- 22 Wang X H, Fang X D, Yang P C, et al. Locust genome sequence provides insight into swarm formation and long-distance flight. *Nat Commun*, 2014, 5: 2957
- 23 Highnam K C, Haskell P T. The endocrine system of isolated and crowded *Locusta* and *Schistocerca* in relation to oocyte growth, and the effects of flying upon maturation. *J Insect Physiol*, 1964, 10: 849–864
- 24 Guerra P A, Pollack G S. Flight behaviour attenuates the trade-off between flight capability and reproduction in a wing polymorphic cricket. *Biol Lett*, 2009, 5: 229–231

- 25 Cheng Y X, Luo L Z, Jiang X F, et al. Synchronized oviposition triggered by migratory flight intensifies larval outbreaks of beet webworm. *PLoS One*, 2012, 7: e31562
- 26 罗礼智, 李光博, 胡毅. 黏虫飞行与产卵的关系. *昆虫学报*, 1995, 38: 284–289
- 27 罗礼智, 江幸福, 李克斌, 等. 黏虫飞行对生殖及寿命的影响. *昆虫学报*, 1999, 42: 150–158
- 28 吕伟祥. 促进黏虫生殖的飞行模式及其能源物质分配规律. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2015
- 29 宋文一, 程云霞, 罗礼智, 等. 迁飞对草地螟生殖行为及种群暴发的影响. *植物保护*, 2016, 42: 26–30
- 30 Zhang L, Pan P, Sappington T W, et al. Accelerated and synchronized oviposition induced by flight of young females may intensify larval outbreaks of the rice leaf roller. *PLoS One*, 2015, 10: e0121821
- 31 李克斌, 曹雅忠, 罗礼智, 等. 飞行对黏虫体内甘油酯积累与咽侧体活性的影响. *昆虫学报*, 2005, 48: 155–160
- 32 江幸福, 罗礼智. 黏虫迁出与迁入种群的行为和生理特性比较. *昆虫学报*, 2005, 48: 61–67
- 33 Luo L Z, Li K B, Jiang X F, et al. Regulation of flight capacity and contents of energy substances by methoprene in the moths of oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Acta Entomol Sin*, 2001, 8: 63–72.
- 34 张蕾. 黏虫迁飞型转化为居留型的关键时期和调控基础. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2006
- 35 Altizer S, Han B, Bartel R. Animal migrations and infectious disease risk. *Science*, 2011, 331: 296–302
- 36 白毓昕. 幼虫密度对黏虫生长发育及防御能力的影响. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学, 2010
- 37 Kong H L, Cheng Y X, Luo L Z, et al. Density-dependent prophylaxis in crowded beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae) larvae to a parasitoid and a fungal pathogen. *Int J Pest Manag*, 2013, 59: 174–179
- 38 杨志兰, 程云霞, 罗礼智, 等. 幼虫密度对草地螟血细胞数量和组成的影响. *昆虫学报*, 2013, 56: 630–637
- 39 Dingle H. Migration. In: Kerkut G A, Gilbert L I, eds. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology*. Oxford: Pergamon Press, 1985, 9: 375–415
- 40 Dingle H. Migration: the Biology of Life on the Move. New York: Oxford University Press, 1996. 474
- 41 Harrison R G. Dispersal polymorphism in insects. *Annu Rev Ecol Syst*, 1980, 11: 95–118
- 42 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
- 43 Gatehouse A G. Genes, environment and insect flight. In: Goldsworthy G J, Weeler C, eds. *Insect Flight*. Boca Raton: CRC Press, 1989. 116–138
- 44 Han E N, Gatehouse A G. Genetics of pre-calling period in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) and implications for migration. *Evolution*, 1991, 45: 1502–1510
- 45 Han E N, Gatehouse A G. Flight capacity: genetic determination and physiological constraints in a migratory moth *Mythimna separata*. *Physiol Entomol*, 1993, 18: 183–188
- 46 Gatehouse A G. Behavior and ecological genetics of wind-borne migration by insects. *Annu Rev Entomol*, 1997, 42: 475–502
- 47 Gatehouse A G, Zhang X X. Migratory potential in insects: variation in an uncertain environment. In: Drake V A, Gatehouse A G, eds. *Insect Migration: Tracking Resources in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 193–242
- 48 江幸福, 罗礼智, 胡毅. 黏虫产卵前期的遗传特征. *生态学报*, 2005, 25: 68–72
- 49 Zhang L, Jiang X F, Luo L Z. Determination of sensitive stage for switching migrant oriental armyworms, *Mythimna separata* (Walker), into residents. *Environ Entomol*, 2008, 37: 1389–1395
- 50 程云霞. 草地螟 *Loxostege sticticalis* 迁飞与生殖行为的调控及互作关系. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2012
- 51 Zhang L, Luo L Z, Jiang X F. Starvation influences allatotropin gene expression and juvenile hormone titer in the adult oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Arch Insect Biochem Physiol*, 2008, 68: 63–70
- 52 Jiang X F, Luo L Z, Sappington T W. Relationship of flight and reproduction in beet armyworm, *Spodoptera exigua*, a migrant lacking the oogenesis-flight syndrome. *J Insect Physiol*, 2010, 56: 1631–1637
- 53 Lu Y H, Wu K M, Jiang Y Y, et al. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of Bt cotton in China. *Science*, 2010, 328: 1151–1154
- 54 Wu G, Harris M K, Guo J Y, et al. Response of multiple generations of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hubner), feeding on transgenic Bt cotton. *J Appl Entomol*, 2008, 133: 90–100
- 55 郑霞林, 王攀, 王小平, 等. 转基因棉甜菜夜蛾的为害现状、暴发成因及防治现状. *植物保护*, 2010, 36: 34–38
- 56 Arshad M, Suhail A. Field and laboratory performance of transgenic Bt cotton containing Cry1Ac against beet armyworm *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pak J Zool*, 2011, 43: 529–535
- 57 Jiang X F, Chen J, Zhang L, et al. Increased long-flight activity triggered in beet armyworm by larval feeding on diet containing Cry1Ac

protoxin. PLoS One, 2013, 8: e63554

58 Zhan S, Merlin C, Boore J L, et al. The monarch butterfly genome yields insights into long-distance migration. *Cell*, 2011, 147: 1171–1185

59 Zhan S, Zhang W, Niitepöld K, et al. The genetics of monarch butterfly migration and warning coloration. *Nature*, 2014, 514: 317–321

## Research Advances and Perspectives on Migration-induced Mechanisms Promoting Outbreaks of Major Lepidopteran Insect Pests in China

JIANG XingFu, ZHANG Lei, CHENG YunXia & LUO LiZhi

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

Migratory flight of agricultural insect pests is not only an important life history strategy evolved to explore new habitats, regulate population structure and maintain reproductive potential in unstable farmland environments, but also results in frequent outbreaks. Outbreaks of migratory insects can be attributed to an interaction between internal insect biology and external environmental conditions, constituting a series of adaptive life history strategies benefiting survival, reproduction and population growth. Research on major lepidopteran pests in China, including oriental armyworm, *Mythimna separata*, beet webworm, *Loxostege sticticalis*, beet armyworm, *Spodoptera exigua* and rice leaf roller, *Cnaphalocrocis medinalis*, indicates that the migratory behavior of these insects not only contributes to spatially widespread and temporally frequent damage, but also facilitates population outbreaks through several mechanisms. First, normal long-distance flight activity does not result in a reproductive cost, and tends to synchronize reproduction within the population leading to intensified outbreaks of larval offspring. Second, migrants can escape increasing populations of local natural enemies and pathogens, and larval offspring also exhibit stronger resistance to them compared with residents, promoting better survival, population growth and outbreak potential. Third, a novel mechanism provides flexibility in regulating migration as a life history strategy in *M. separata* and *L. sticticalis*: under extreme environmental conditions, would-be migrants can quickly shift into residents to lay eggs locally. Fourth, *S. exigua* is a migrant lacking the oogenesis-flight syndrome, and evidence suggests that it can lay eggs during migration. Likewise, a hormetic dose-response to Bt affects *S. exigua* flight in a way that may also facilitate outbreaks. Based on progress in clarifying the processes promoting outbreaks of these major migratory insects, we propose future research into the mechanisms of genetic regulation, navigation and landing aspects of migratory activity, as well as the relationship between immunity and migratory behavior.

**migratory insects, migration and reproduction, migration and immunity, secondary regulation of migration, oogenesis-flight syndrome, hormesis for flight**

doi: 10.1360/N052016-00167