



稻纵卷叶螟飞行行为特征^{*}

潘攀 罗礼智 江幸福 张蕾^{**}

(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)

摘要 本文在室内利用昆虫飞行磨系统和自主飞行监测系统研究了稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 的被动飞行能力和主动飞行意愿。结果表明,羽化后 1~4 日龄的稻纵卷叶螟成虫均具有较强的飞行能力,但不同日龄成虫的飞行能力差异显著。其中 1 日龄雌蛾飞行距离、时间和速度均显著低于 2 日龄,以羽化后 2 日龄飞行能力最强,4 日龄的飞行距离和时间均开始下降,但差异不显著。同时,无论是从飞行距离还是从飞行时间的角度,强、中、弱飞行个体的比例均随日龄而呈现明显变化,以 2 日龄强飞个体比率最高,1 日龄的最低;但是雄成虫各日龄飞行能力之间无显著差异。不同时长吊飞结果表明雌蛾能进行一次性持续飞行的最大有效时长为 12 h,超出此范围雌蛾的飞行距离和时间均不再延长。稻纵卷叶螟的自主飞行活动频次在进入暗期后显著上升,并且整个飞行活跃期集中在暗期,白天几乎无飞行活动;此外,1 日龄的自主飞行活跃度显著高于其余日龄,可能与稻纵卷叶螟此时期具有较强的飞行意愿有关。以上的研究结果丰富了稻纵卷叶螟的迁飞生物学理论,对改善与提高其预测预报技术和水平具有重要的理论和实际意义。

关键词 稻纵卷叶螟, 被动飞行能力, 自主飞行意愿

The characteristics of flight in the rice leaf roller, *Cnaphalocrocis medinalis*

PAN Pan LUO Li-Zhi JIANG Xing-Fu ZHANG Lei^{**}

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

Abstract We examined the passive flight capacity and flight willingness of the rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée using a flight mill and a positive flight monitoring system. Our results indicate that the flight capacity of adult *C. medinalis* is strong but that there is obvious variation among moths on days 1–4 after emergence. Flight distance, duration and velocity of *C. medinalis* moths on day 1 were all clearly weaker than on day 2. On day 4 after emergence, flight distance and duration both decreased, but the difference was not significant. In male adults, however, there were no obvious differences in flight capacity over days 1–4. We hypothesize that the migratory flight of the moth for one night is less than 12 h because flight capacity of the 18 h tethered group was not significantly higher than that of the 12 h group. Positive flight monitoring revealed a diurnal flight rhythm and proved that adult rice leaf roller flight occurs during the hours of darkness. The strongest flight willingness of *C. medinalis* may be day 1 after emergence. These results expand our understanding of the migratory biology of *C. medinalis*, as well as providing practical information toward establishing effective population monitoring and forecasting systems for this species.

Key words *Cnaphalocrocis medinalis*, flight capacity, flight willingness

迁飞是昆虫在长期适应复杂多变的环境过程中进化形成的行为对策,也是昆虫种类和数量繁多,经常暴发成灾的主要原因(Kennedy, 1985; Rankin and Burchsted, 1992)。长期以来,昆虫迁

^{*} 资助项目:公益性行业(农业)科研专项(200903051);国家自然科学基金项目(31000850)。

^{**}通讯作者, E-mail: leizhang@ippcaas.cn

收稿日期:2013-03-24, 接受日期:2013-04-02

飞的复杂多变特性给及时准确预测预报昆虫的迁飞为害规律设置了很大障碍,从而导致为害粮食安全和产量的事件频发,给世界农业生产造成了极大的经济损失。因此,昆虫迁飞作为热点问题始终受到国内外科学家的广泛关注,并对其迁飞行为开展了大量研究。

目前,对野外昆虫迁飞行为研究的主要方法有标记释放回收(李光博等,1964;张孝羲等,1980;陈阳等,2012)、雷达监测(陈鹿瑞等,1992;吴孔明等,2006;高月波等,2008)、灯光诱集(张跃进等,2005;蒋春先等,2011)、卵巢解剖(张孝羲等,1979;齐国君等,2008;韩志民等,2012)等,这些方法在明确迁飞规律与虫源性质等方面做出了重要贡献。而室内研究采用较多的是昆虫飞行磨吊飞技术。该项技术在研究昆虫的飞行能力、飞行生殖互作及其相关的生理生态特征上起到了不可忽视的作用,并为推测野外昆虫的迁飞特性提供了较为直观和可靠的依据(罗礼智等,1995,1999;江幸福等,2000;封传红等,2001;李克斌等,2005;张蕾等,2006;Jiang *et al.*, 2010;王凤英等,2010;Cheng *et al.*, 2012)。然而,由于吊飞技术所测定的是昆虫在被动情况下的飞行能力,和昆虫主动飞行意愿之间仍存在有一定差异。因此,人们也通过采用起飞观测罩、光学或触碰式昆虫飞翔记录装置等来观测绿伟蜓 *Anax junius*、白背飞虱 *Sogatella furcifera*、草地螟 *Loxostege sticticalis* 等成虫的自主飞行能力(张志涛,1984;May,1995;罗举等,2011),为全面解析这些昆虫飞行特性提供了很好的补充。

稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (鳞翅目:螟蛾科)是一种具有远距离迁飞习性的重大农业害虫,其每年季节性的南北往返迁飞给我国水稻生产造成了巨大的损失。虽然从上世纪80年代初至今,对稻纵卷叶螟的迁飞行为规律等进行了相关的研究(张孝羲等,1980,1981;吴进才,1985;Riley *et al.*, 1995;王凤英等,2010),但随着近年来栽培方式、耕作制度和全球气候的变化,已知的稻纵卷叶螟发生为害规律已不能满足农业生产的需求。此外,稻纵卷叶螟成虫具有怎样的飞行能力、日节律又是如何,尤其是其自主飞行情况是怎样等都是亟需解释的问题。围绕以上几个问题,我们开展了关于稻纵卷叶螟飞行能力和主动飞行意愿测试的实验,以求更科学地阐明其迁

飞生物学特性,并为稻纵卷叶螟迁飞轨迹划分和异地预测预报提供一些参考。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

实验虫源均采自广西兴安县未防治水稻田中稻纵卷叶螟蛹。待成虫羽化后立即雌雄配对($\delta : \text{♀} = 1:1$)置于高21 cm、直径9 cm的圆柱形塑料透明养虫罩中,每天饲喂10%的新鲜紫云英蜂蜜水(V/V)。室内饲养温度为 $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、湿度为 $85\% \pm 5\% \text{ RH}$ 、光周期为L:D=16:8。

1.2 飞行能力的吊飞测试

吊飞测试共分为两个实验:(1)不同时长吊飞的稻纵卷叶螟雌蛾飞行能力的测定:将1日龄的雌蛾分别吊飞6、12、18 h,测定其飞行能力;(2)不同日龄稻纵卷叶螟雌雄蛾飞行能力的测试:将羽化后的稻纵卷叶螟雌雄1比1配对,分别选取羽化后1、2、3、4日龄的雌雄蛾吊飞12 h,测试其飞行能力。

成虫飞行能力的测试仪器为昆虫飞行磨系统(河南佳多公司),该系统可自动记录测试昆虫的飞行时间、距离和速度等飞行参数。测试前先用乙醚将虫体轻微麻醉,用毛笔轻轻除去胸腹连接处的鳞毛以后,用502胶将吊环(1 cm)连接到成虫胸腹交界处,测试时,将吊环连于飞行磨的吊臂上。室内吊飞测试温度为 $(24 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、湿度为 $80\% \sim 90\% \text{ RH}$ 。测试开始时间均为晚上20:00时,在完全黑暗的条件下进行。成虫的飞行能力除用飞行距离、飞行时间、平均飞行速度表示外,还对不同实验组间的强、中、弱飞行个体比率进行分析比较(Sun *et al.*, 2012)。

1.3 飞行意愿的测试

飞行意愿测试仪器为作者实验室研制的昆虫自主飞行监测系统,该系统包括实验装置(光周期控制装置、盛放昆虫的监测罩和视频采集装置)和监测分析模块(图像运动目标识别分析模块、飞行参数提取模块和统计分析模块)(程云霞和罗礼智,2012)。具体操作方法如下:

将当天初羽化的稻纵卷叶螟每5对($\delta : \text{♀} = 1:1$)为一个重复放入圆柱形透明塑料监测罩(直径20 cm,高25 cm)中,共设置3个重复。测试温度为 $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$ 、湿度 $80\% \sim 90\%$ 、光周期为L:D

= 14:10,并每天饲喂新鲜的 10% 紫云英蜂蜜。通过视频采集装置对监测罩中的 1~7 日龄稻纵卷叶螟成虫的飞行行为进行视频信号采集。视频采集时间为每天 10:30 至次日 9:30,每录制 23 h,暗期采用可控红外装置进行视频信号采集。采集结束后系统将视频文件中的运动行为转化为定量数据,然后通过定义飞行阈值对稻纵卷叶螟的飞行活动数据进行抽取和分析。根据前期对稻纵卷叶螟飞行活动的观察,最终定义稻纵卷叶螟的飞行阈值为 100,仅大于 100 的视频转换数据被认为是成虫飞行所致而参与计数。抽取出的飞行数值通过飞行参数统计分析模块校验后,输出飞行累积时间、飞行活跃度、飞行次数和单次最长历时等数值。

1.4 数据处理

所得数据均用平均值 ± 标准误来表示,两组数据均值比较采用 *t* 测验,两组以上处理组间的飞行参数数值经方差分析 (ANOVA) 后,用 Tukey's HSD 多重比较法进行差异显著性测定。采用的统计分析软件为 SAS9.1 版。

2 结果与分析

2.1 飞行能力

2.1.1 不同时长吊飞的稻纵卷叶螟雌成虫的飞行能力 6、12、18 h 吊飞的雌蛾的飞行时间和飞行距离之间均具有显著差异 ($F_{2,102} = 113.35, P < 0.01$; $F_{2,102} = 51.59, P < 0.01$), 飞行速度间则无显著差异 ($F_{2,102} = 1.40, P = 0.25$) (表 1)。吊飞 12 和 18 h 雌蛾的飞行时间分别是 6 h 吊飞的 2.10 倍和 2.22 倍,飞行距离分别是 6 h 吊飞的 2.31 倍和 2.26 倍,且差异均显著 ($P < 0.05$)。但 18 h 吊飞的雌蛾无论在飞行距离还是飞行时间上均和 12 h 吊飞的差异不显著 ($P > 0.05$)。

按照飞行距离和飞行时间的长短将 12 和 18 h 划分为弱、中、强飞个体 (图 1),结果表明,尽管稻纵卷叶螟雌蛾的吊飞时间由 12 h 延长至 18 h,但 10~30 km 之间和大于 30 km 个体的比率并无明显变化。吊飞 18 h 雌蛾中的飞行距离大于 30 km 的强飞个体比 12 h 吊飞的只增加了 0.93%,而中飞个体仅增加了 1.78%,小于 10 km 的弱飞个体比率由 2.70% 降至为 0。此外,无论是 12 h 还是 18 h 吊飞均以总飞行时间在 8~12 h 的中飞个体比率为最高,分别为 78.38% 和 62.50%。尽管吊飞 18 h 雌蛾中有些个体的飞行时间可达 15 h,但飞行时间超过 12 h 的个体数仅占整体的 21.87%。

表 1 不同时长吊飞的 1 日龄稻纵卷叶螟雌蛾的飞行能力
Table 1 Flight capacity of female *Cnaphalocrocis medinalis* moths during different flight test durations on day 1 after emergence

测试时间 Tested flight duration (h)	飞行距离 Flight distance(km)	飞行时间 Flight duration(h)	飞行速度 Flight velocity(km/h)
6	12.59 ± 0.59 b (36)	4.87 ± 0.15 b (36)	2.59 ± 0.09 a (36)
12	29.04 ± 1.36 a (37)	10.21 ± 0.31 a (37)	2.81 ± 0.09 a (37)
18	28.42 ± 1.81 a (32)	10.82 ± 0.43 a (32)	2.63 ± 0.14 a (32)

注:表中数据为平均数 ± 标准误,同列数据后标有不同字母表示同一飞行参数间经 Tukey's HSD 多重比较后在 0.05 水平差异显著。括号内为测试虫数。

Data are presented as mean ± SE. In each column, data followed by different letters are significantly different at the 0.05 level by Tukey's HSD test. The numbers in parentheses show the sample size.

2.1.2 不同日龄稻纵卷叶螟成虫的飞行能力

12 h 的吊飞结果显示稻纵卷叶螟成虫具有较强的飞行能力,雌雄蛾最大的飞行距离分别可达 60.92 km 和 71.16 km (表 2)。雌蛾的飞行能力和日龄有密切关系,不同日龄雌蛾间的飞行时间、飞行距

离和飞行速度均存在显著差异 ($F_{3,130} = 4.14, P < 0.01$; $F_{3,130} = 4.73, P < 0.01$; $F_{3,130} = 3.17, P < 0.05$)。其中 1 日龄雌蛾的飞行距离显著低于 2、3 日龄的 ($P < 0.05$),但和 4 日龄差异不显著,2、3 日龄飞行距离和 4 日龄的飞行距离间差异也不显

1971. Steroid metabolism in insects. *Annu. Rev. Entomol.* , 16(1) :53 – 72.
- Shapiro JP, Keim PS, Law JH, 1984. Structural studies on lipophorin, an insect lipoprotein. *J. Biol. Chem.* , 259(6) :3680 – 3685.
- Simons K, Vaz WLC, 2004. Model systems, lipid rafts, and cell membranes1. *Annu. Rev. Biophys. Biomol. Struct.* , 33: 269 – 295.
- Svoboda JA, Rees HH, Thompson MJ, Hoggard N, 1988. Intermediates of stigmasterol metabolism in *Spodoptera littoralis*. *Steroids* , 53(3/5) :329 – 343.
- Svoboda JA, Robbins WE, 1967. Conversion of beta sitosterol to cholesterol blocked in an insect by hypocholesterolemic agents. *Science* , 156(3782) :1637 – 1638.
- Svoboda JA, Robbins WE, 1971. The inhibitive effects of azasterols on sterol metabolism and growth and development in insects with special reference to tobacco hornworm. *Lipids* , 6(2) :113 – 119.
- Svoboda JA, Thompson MJ, Robbins WE, Kaplanis JN, 1978. Insect steroid metabolism. *Lipids* , 13:742 – 753.
- Svoboda JA, Weirich GF, 1995. Sterol metabolism in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*-A review. *Lipids* , 30(3) :263 – 267.
- Thomas KK, Gilbert LI, 1968. Isolation and characterization of hemolymph lipoproteins of american silkworm *Hyalophora cecropia*. *Arch. Biochem. Biophys.* , 127(1) :512 – 521.
- Thomas KK, Gilbert LI, 1969. Hemolymph lipoproteins of silkworm *Hyalophora gloveri*-studies on lipid composition, origin and function. *Physiol. Chem. Phys.* , 1:293 – 311.
- Thompson SN, 1981. *Brachymeria lasus* and *Pachycrepoideus vindemiae*: sterol requirements during larval growth of two hymenopterous insect parasites reared *in vitro* on chemically defined media. *Exp. Parasitol.* , 51(2) :220 – 235.
- van Uitert I, Le Gac S, van den Berg A, 2010. The influence of different membrane components on the electrical stability of bilayer lipid membranes. *Biochim. Biophys. Acta* , 1798(1) :21 – 31.
- Voght SP, Fluegel ML, Andrews LA, Pallanck LJ, 2007. *Drosophila* NPC1b promotes an early step in sterol absorption from the midgut epithelium. *Cell MeTab.* , 5(3) :195 – 205.
- Vyazunova I, Lan Q, 2010. Yellow fever mosquito sterol carrier protein-2 gene structure and transcriptional regulation. *Insect Mol. Biol.* , 19(2) :205 – 215.



稻纵卷叶螟飞行行为特征^{*}

潘攀 罗礼智 江幸福 张蕾^{**}

(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)

摘要 本文在室内利用昆虫飞行磨系统和自主飞行监测系统研究了稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 的被动飞行能力和主动飞行意愿。结果表明,羽化后 1~4 日龄的稻纵卷叶螟成虫均具有较强的飞行能力,但不同日龄成虫的飞行能力差异显著。其中 1 日龄雌蛾飞行距离、时间和速度均显著低于 2 日龄,以羽化后 2 日龄飞行能力最强,4 日龄的飞行距离和时间均开始下降,但差异不显著。同时,无论是从飞行距离还是从飞行时间的角度,强、中、弱飞行个体的比例均随日龄而呈现明显变化,以 2 日龄强飞个体比率最高,1 日龄的最低;但是雄成虫各日龄飞行能力之间无显著差异。不同时长吊飞结果表明雌蛾能进行一次性持续飞行的最大有效时长为 12 h,超出此范围雌蛾的飞行距离和时间均不再延长。稻纵卷叶螟的自主飞行活动频次在进入暗期后显著上升,并且整个飞行活跃期集中在暗期,白天几乎无飞行活动;此外,1 日龄的自主飞行活跃度显著高于其余日龄,可能与稻纵卷叶螟此时期具有较强的飞行意愿有关。以上的研究结果丰富了稻纵卷叶螟的迁飞生物学理论,对改善与提高其预测预报技术和水平具有重要的理论和实际意义。

关键词 稻纵卷叶螟, 被动飞行能力, 自主飞行意愿

The characteristics of flight in the rice leaf roller, *Cnaphalocrocis medinalis*

PAN Pan LUO Li-Zhi JIANG Xing-Fu ZHANG Lei^{**}

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

Abstract We examined the passive flight capacity and flight willingness of the rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée using a flight mill and a positive flight monitoring system. Our results indicate that the flight capacity of adult *C. medinalis* is strong but that there is obvious variation among moths on days 1–4 after emergence. Flight distance, duration and velocity of *C. medinalis* moths on day 1 were all clearly weaker than on day 2. On day 4 after emergence, flight distance and duration both decreased, but the difference was not significant. In male adults, however, there were no obvious differences in flight capacity over days 1–4. We hypothesize that the migratory flight of the moth for one night is less than 12 h because flight capacity of the 18 h tethered group was not significantly higher than that of the 12 h group. Positive flight monitoring revealed a diurnal flight rhythm and proved that adult rice leaf roller flight occurs during the hours of darkness. The strongest flight willingness of *C. medinalis* may be day 1 after emergence. These results expand our understanding of the migratory biology of *C. medinalis*, as well as providing practical information toward establishing effective population monitoring and forecasting systems for this species.

Key words *Cnaphalocrocis medinalis*, flight capacity, flight willingness

迁飞是昆虫在长期适应复杂多变的环境过程中进化形成的行为对策,也是昆虫种类和数量繁多,经常暴发成灾的主要原因(Kennedy, 1985; Rankin and Burchsted, 1992)。长期以来,昆虫迁

^{*} 资助项目:公益性行业(农业)科研专项(200903051);国家自然科学基金项目(31000850)。

^{**} 通讯作者, E-mail: leizhang@ippcaas.cn

收稿日期:2013-03-24, 接受日期:2013-04-02

飞的复杂多变特性给及时准确预测预报昆虫的迁飞为害规律设置了很大障碍,从而导致为害粮食安全和产量的事件频发,给世界农业生产造成了极大的经济损失。因此,昆虫迁飞作为热点问题始终受到国内外科学家的广泛关注,并对其迁飞行为开展了大量研究。

目前,对野外昆虫迁飞行为研究的主要方法有标记释放回收(李光博等,1964;张孝羲等,1980;陈阳等,2012)、雷达监测(陈鹿瑞等,1992;吴孔明等,2006;高月波等,2008)、灯光诱集(张跃进等,2005;蒋春先等,2011)、卵巢解剖(张孝羲等,1979;齐国君等,2008;韩志民等,2012)等,这些方法在明确迁飞规律与虫源性质等方面做出了重要贡献。而室内研究采用较多的是昆虫飞行磨吊飞技术。该项技术在研究昆虫的飞行能力、飞行生殖互作及其相关的生理生态特征上起到了不可忽视的作用,并为推测野外昆虫的迁飞特性提供了较为直观和可靠的依据(罗礼智等,1995,1999;江幸福等,2000;封传红等,2001;李克斌等,2005;张蕾等,2006;Jiang *et al.*, 2010;王凤英等,2010;Cheng *et al.*, 2012)。然而,由于吊飞技术所测定的是昆虫在被动情况下的飞行能力,和昆虫主动飞行意愿之间仍存在有一定差异。因此,人们也通过采用起飞观测罩、光学或触碰式昆虫飞翔记录装置等来观测绿伟蜓 *Anax junius*、白背飞虱 *Sogatella furcifera*、草地螟 *Loxostege sticticalis* 等成虫的自主飞行能力(张志涛,1984;May,1995;罗举等,2011),为全面解析这些昆虫飞行特性提供了很好的补充。

稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (鳞翅目:螟蛾科)是一种具有远距离迁飞习性的重大农业害虫,其每年季节性的南北往返迁飞给我国水稻生产造成了巨大的损失。虽然从上世纪80年代初至今,对稻纵卷叶螟的迁飞行为规律等进行了相关的研究(张孝羲等,1980,1981;吴进才,1985;Riley *et al.*, 1995;王凤英等,2010),但随着近年来栽培方式、耕作制度和全球气候的变化,已知的稻纵卷叶螟发生为害规律已不能满足农业生产的需求。此外,稻纵卷叶螟成虫具有怎样的飞行能力、日节律又是如何,尤其是其自主飞行情况是怎样等都是亟需解释的问题。围绕以上几个问题,我们开展了关于稻纵卷叶螟飞行能力和主动飞行意愿测试的实验,以求更科学地阐明其迁

飞生物学特性,并为稻纵卷叶螟迁飞轨迹划分和异地预测预报提供一些参考。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

实验虫源均采自广西兴安县未防治水稻田中稻纵卷叶螟蛹。待成虫羽化后立即雌雄配对($\delta : \text{♀} = 1:1$)置于高21 cm、直径9 cm的圆柱形塑料透明养虫罩中,每天饲喂10%的新鲜紫云英蜂蜜水(V/V)。室内饲养温度为(26 ± 1)℃、湿度为 $85\% \pm 5\% \text{ RH}$ 、光周期为L:D=16:8。

1.2 飞行能力的吊飞测试

吊飞测试共分为两个实验:(1)不同时长吊飞的稻纵卷叶螟雌蛾飞行能力的测定:将1日龄的雌蛾分别吊飞6、12、18 h,测定其飞行能力;(2)不同日龄稻纵卷叶螟雌雄蛾飞行能力的测试:将羽化后的稻纵卷叶螟雌雄1比1配对,分别选取羽化后1、2、3、4日龄的雌雄蛾吊飞12 h,测试其飞行能力。

成虫飞行能力的测试仪器为昆虫飞行磨系统(河南佳多公司),该系统可自动记录测试昆虫的飞行时间、距离和速度等飞行参数。测试前先用乙醚将虫体轻微麻醉,用毛笔轻轻除去胸腹连接处的鳞毛以后,用502胶将吊环(1 cm)连接到成虫胸腹交界处,测试时,将吊环连于飞行磨的吊臂上。室内吊飞测试温度为(24 ± 1)℃、湿度为 $80\% \sim 90\% \text{ RH}$ 。测试开始时间均为晚上20:00时,在完全黑暗的条件下进行。成虫的飞行能力除用飞行距离、飞行时间、平均飞行速度表示外,还对不同实验组间的强、中、弱飞行个体比率进行分析比较(Sun *et al.*, 2012)。

1.3 飞行意愿的测试

飞行意愿测试仪器为作者实验室研制的昆虫自主飞行监测系统,该系统包括实验装置(光周期控制装置、盛放昆虫的监测罩和视频采集装置)和监测分析模块(图像运动目标识别分析模块、飞行参数提取模块和统计分析模块)(程云霞和罗礼智,2012)。具体操作方法如下:

将当天初羽化的稻纵卷叶螟每5对($\delta : \text{♀} = 1:1$)为一个重复放入圆柱形透明塑料监测罩(直径20 cm,高25 cm)中,共设置3个重复。测试温度为(26 ± 1)℃、湿度 $80\% \sim 90\%$,光周期为L:D

= 14:10,并每天饲喂新鲜的 10% 紫云英蜂蜜。通过视频采集装置对监测罩中的 1~7 日龄稻纵卷叶螟成虫的飞行行为进行视频信号采集。视频采集时间为每天 10:30 至次日 9:30,每录制 23 h,暗期采用可控红外装置进行视频信号采集。采集结束后系统将视频文件中的运动行为转化为定量数据,然后通过定义飞行阈值对稻纵卷叶螟的飞行活动数据进行抽取和分析。根据前期对稻纵卷叶螟飞行活动的观察,最终定义稻纵卷叶螟的飞行阈值为 100,仅大于 100 的视频转换数据被认为是成虫飞行所致而参与计数。抽取出的飞行数值通过飞行参数统计分析模块校验后,输出飞行累积时间、飞行活跃度、飞行次数和单次最长历时等数值。

1.4 数据处理

所得数据均用平均值 ± 标准误来表示,两组数据均值比较采用 *t* 测验,两组以上处理组间的飞行参数数值经方差分析 (ANOVA) 后,用 Tukey's HSD 多重比较法进行差异显著性测定。采用的统计分析软件为 SAS9.1 版。

2 结果与分析

2.1 飞行能力

2.1.1 不同时长吊飞的稻纵卷叶螟雌成虫的飞行能力 6、12、18 h 吊飞的雌蛾的飞行时间和飞行距离之间均具有显著差异 ($F_{2,102} = 113.35, P < 0.01$; $F_{2,102} = 51.59, P < 0.01$), 飞行速度间则无显著差异 ($F_{2,102} = 1.40, P = 0.25$) (表 1)。吊飞 12 和 18 h 雌蛾的飞行时间分别是 6 h 吊飞的 2.10 倍和 2.22 倍,飞行距离分别是 6 h 吊飞的 2.31 倍和 2.26 倍,且差异均显著 ($P < 0.05$)。但 18 h 吊飞的雌蛾无论在飞行距离还是飞行时间上均和 12 h 吊飞的差异不显著 ($P > 0.05$)。

按照飞行距离和飞行时间的长短将 12 和 18 h 划分为弱、中、强飞个体 (图 1),结果表明,尽管稻纵卷叶螟雌蛾的吊飞时间由 12 h 延长至 18 h,但 10~30 km 之间和大于 30 km 个体的比率并无明显变化。吊飞 18 h 雌蛾中的飞行距离大于 30 km 的强飞个体比 12 h 吊飞的只增加了 0.93%,而中飞个体仅增加了 1.78%,小于 10 km 的弱飞个体比率由 2.70% 降至为 0。此外,无论是 12 h 还是 18 h 吊飞均以总飞行时间在 8~12 h 的中飞个体比率为最高,分别为 78.38% 和 62.50%。尽管吊飞 18 h 雌蛾中有些个体的飞行时间可达 15 h,但飞行时间超过 12 h 的个体数仅占整体的 21.87%。

表 1 不同时长吊飞的 1 日龄稻纵卷叶螟雌蛾的飞行能力
Table 1 Flight capacity of female *Cnaphalocrocis medinalis* moths during different flight test durations on day 1 after emergence

测试时间 Tested flight duration (h)	飞行距离 Flight distance(km)	飞行时间 Flight duration(h)	飞行速度 Flight velocity(km/h)
6	12.59 ± 0.59 b (36)	4.87 ± 0.15 b (36)	2.59 ± 0.09 a (36)
12	29.04 ± 1.36 a (37)	10.21 ± 0.31 a (37)	2.81 ± 0.09 a (37)
18	28.42 ± 1.81 a (32)	10.82 ± 0.43 a (32)	2.63 ± 0.14 a (32)

注:表中数据为平均数 ± 标准误,同列数据后标有不同字母表示同一飞行参数间经 Tukey's HSD 多重比较后在 0.05 水平差异显著。括号内为测试虫数。
Data are presented as mean ± SE. In each column, data followed by different letters are significantly different at the 0.05 level by Tukey's HSD test. The numbers in parentheses show the sample size.

2.1.2 不同日龄稻纵卷叶螟成虫的飞行能力 12 h 的吊飞结果显示稻纵卷叶螟成虫具有较强的飞行能力,雌雄蛾最大的飞行距离分别可达 60.92 km 和 71.16 km (表 2)。雌蛾的飞行能力和日龄有密切关系,不同日龄雌蛾间的飞行时间、飞行距

离和飞行速度均存在显著差异 ($F_{3,130} = 4.14, P < 0.01$; $F_{3,130} = 4.73, P < 0.01$; $F_{3,130} = 3.17, P < 0.05$)。其中 1 日龄雌蛾的飞行距离显著低于 2、3 日龄的 ($P < 0.05$),但和 4 日龄差异不显著,2、3 日龄飞行距离和 4 日龄的飞行距离间差异也不显

著($P>0.05$)。2 日龄的飞行时间和速度均显著高于 1 日龄雌蛾($P<0.05$),但和 3、4 日龄差异不显著。雄蛾的飞行能力则未随日龄的延后而变化,表现为不同日龄雄蛾的飞行距离、时间和速度

之间差异均不显著($P>0.05$)。同日龄雌雄蛾之间的飞行能力除 2 日龄外差异均不显著($P>0.05$)。

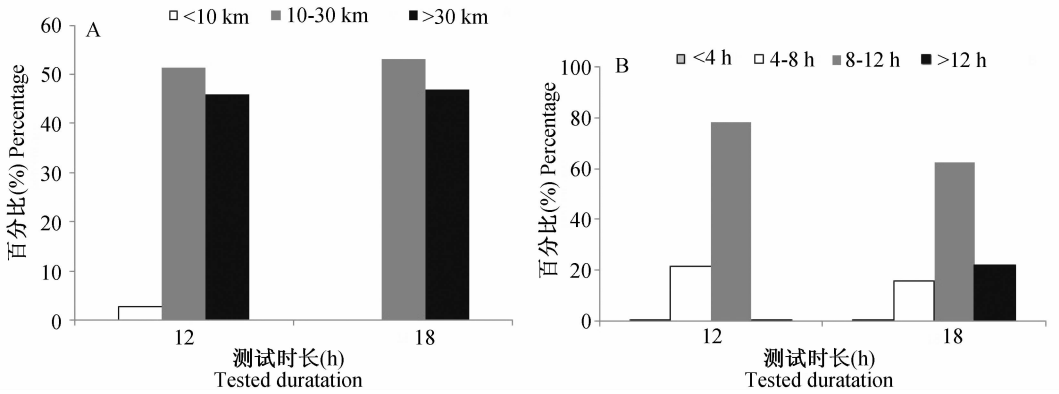


图 1 吊飞 12 h 和 18 h 稻纵卷叶螟雌蛾的飞行距离和时间范围的个体比率

Fig. 1 Proportion of female adult for flight distance and duration in *Cnaphalocrocis medinalis* during 12 h and 18 h tethered flight

A: 飞行距离 flight distance; B: 飞行时间 flight duration.

按照飞行距离的远近将雌雄成虫划分为不同能力的飞行个体(图 2)。结果表明,弱、中、强飞成虫的比例随成虫日龄的不同而呈现明显差异。以羽化后 1 日龄雌虫的弱飞和中飞比例最高,强飞个体比例最低;2 日龄成虫的弱飞和中飞个体比例最低,分别比 1 日龄减少了 16.45% 和 15.39%,强飞个体比例则最高,比 1 日龄增加了 31.84%。2 日龄之后,弱飞和中飞个体的比率随日龄的延后而逐渐上升,强飞个体比率随日龄增加而逐渐降低。雄蛾不同飞行个体的比率的变化和雌蛾不同。弱飞个体以 4 日龄比率最高,2 和 3 日龄成虫的比率最低;中飞个体则以 2 日龄成虫所占比率最大,分别比 1、3 和 4 日龄高出 17.43%、18.06% 和 18.93%。3 日龄的强飞个体比例最高,分别比 1、2 和 4 日龄高出 11.88%、17.42% 和 18.26%。

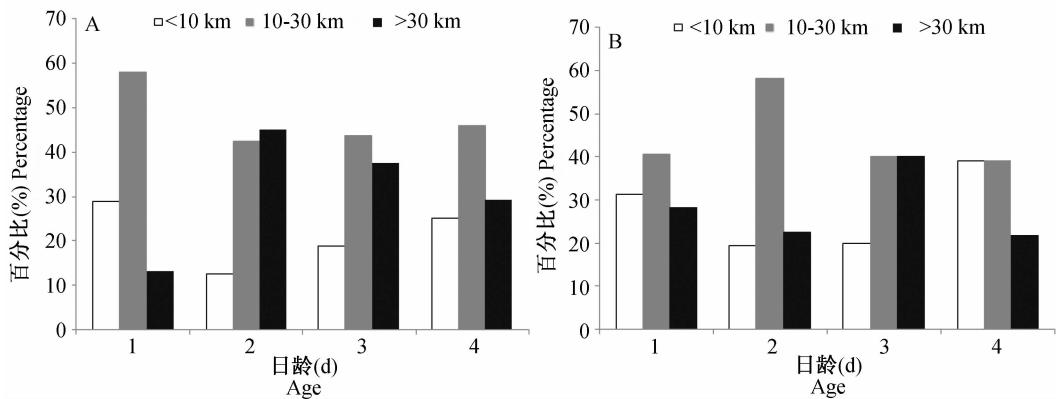
根据飞行时间长短划分不同飞行个体的分析结果和飞行距离的基本相同(图 3),羽化后 1 日龄雌蛾以 4~8 h 飞行时长的中飞个体为主,占总个体数的 55.26%,至 2 日龄时强飞个体(8~12 h)比率迅速由 1 日龄的 21.05% 上升至 65.00%,弱飞个体则降至 7.50%。2 日龄之后,强飞个体比率随日龄的增加而逐渐下降至 50.00% 和 37.54%,弱飞和中飞个体比率则随日龄逐渐上

升,但 4 日龄中的飞行 4~8 h 的个体比率相对于 3 日龄基本无变化,仅上升了 0.04%。羽化后 3 日龄雄虫的飞行时间在 8~12 h 的个体比率最高,分别比 1、3 和 4 日龄高出 19.11%、33.83% 和 32.43%。2 日龄雄虫飞行时间为 4~8 h 个体比例数最高,分别比 1、3 和 4 日龄高出 23.49%、25.90% 和 16.83%。

2.2 飞行意愿

2.2.1 稻纵卷叶螟成虫的飞行日节律 利用昆虫自主飞行监测系统获得的结果表明,稻纵卷叶螟成虫的飞行行为具有明显的昼夜节律性。以 1 日龄稻纵卷叶螟成虫飞行活动日节律为例(图 4),成虫的飞行行为在一个光周期中呈现明显的节律性变化规律,成虫在光期几乎无明显的飞行活动,一进入暗期后,成虫的飞行活动明显加强,表现为飞行次数和时间以及飞行活跃度明显增加,同时暗期开始后的第一个小时内与暗期的其他时间相比成虫的活跃度和飞行次数最多。

2.2.2 不同日龄稻纵卷叶螟的自主飞行行为 稻纵卷叶螟自主飞行活动的强弱受成虫日龄影响较大,成虫的飞行活跃度整体上随日龄的增加而逐渐下降(表 3)。不同日龄间的成虫在飞行活跃度、飞行累时和飞行次数这 3 个自主飞行活跃度



不同日龄稻纵卷叶螟雌、雄蛾飞行距离范围的个体比率

Fig. 2 Proportion of moths flight distance in *Cnaphalocrocis medinalis* on different adult age

A: 雌成虫飞行距离 flight distance of female adult; B: 雄成虫飞行距离 flight distance of male adult.

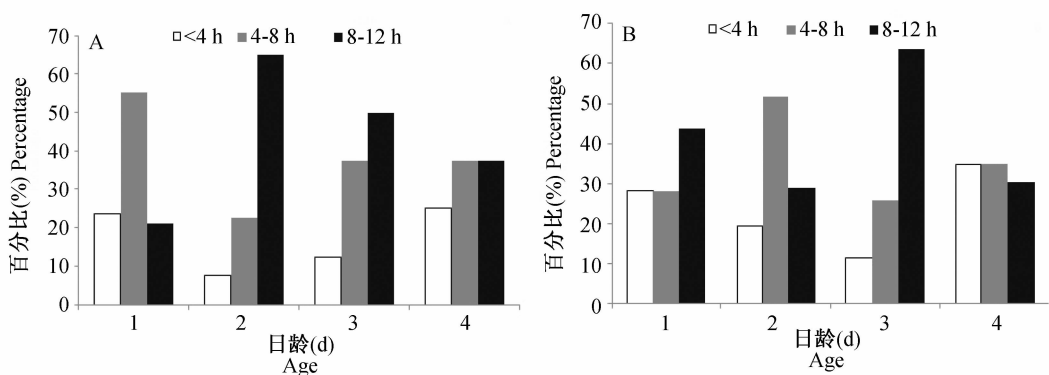


图 3 不同日龄稻纵卷叶螟雌、雄蛾飞行时间范围的个体比率

Fig. 3 Proportion of moths flight duration in *Cnaphalocrocis medinalis* on different adult age

A: 雌成虫飞行时间 flight duration of female adult; B: 雄成虫飞行时间 flight duration of male adult.

参数上均差异显著 ($F_{6,14} = 12.80, P < 0.0001; F_{6,14} = 12.13, P < 0.01; F_{6,14} = 12.33, P < 0.01$), 但不同日龄的单次飞行最长历时之间差异不显著 ($F_{6,14} = 1.58, P = 0.22$)。除单次飞行最长历时外, 1 日龄成虫各自主飞行参数均显著大于 2 ~ 7 日龄的 ($P < 0.05$), 飞行活跃度最强。从羽化后 3 日龄起, 各参数均随日龄的增加而逐渐降低, 但差异不显著 ($P > 0.05$)。

3 讨论

本文研究结果表明, 稻纵卷叶螟成虫具有较强的飞行能力, 并且随日龄的增加而呈现先升后降的类“抛物线”变化。且 1 日龄飞行能力最低, 2、3 日龄飞行能力最强, 4 日龄开始下降, 该研究

结果与郑祖强和张孝羲 (1989) 的较为一致。推测是由于初羽化稻纵卷叶螟处于幼嫩阶段初期, 此时飞行肌发育尚未健全, 飞行能源物质及与飞行有关酶系的活性较低。随着飞行肌等飞行系统发育的健全, 飞行能源物质的积累和酶活性的增强, 飞行能力显著上升。但随着保幼激素含量的上升, 卵巢的进一步发育, 能量使用的重点由迁飞转向生殖, 此时飞行肌干重下降, 飞行能源物质含量降低, 从而引起稻纵卷叶螟飞行能力的降低 (Sun *et al.*, 2012)。根据室内解剖结果, 羽化后 4 日龄成虫的卵巢发育普遍处于 3 级, 有些甚至 4 级, 生殖的开启是成虫飞行能力下降的主要原因 (Sun *et al.*, 2012; 潘攀等, 待发表)。值得一提的是, 尽管羽化后 1 日龄成虫飞行能力相对较低, 但其平

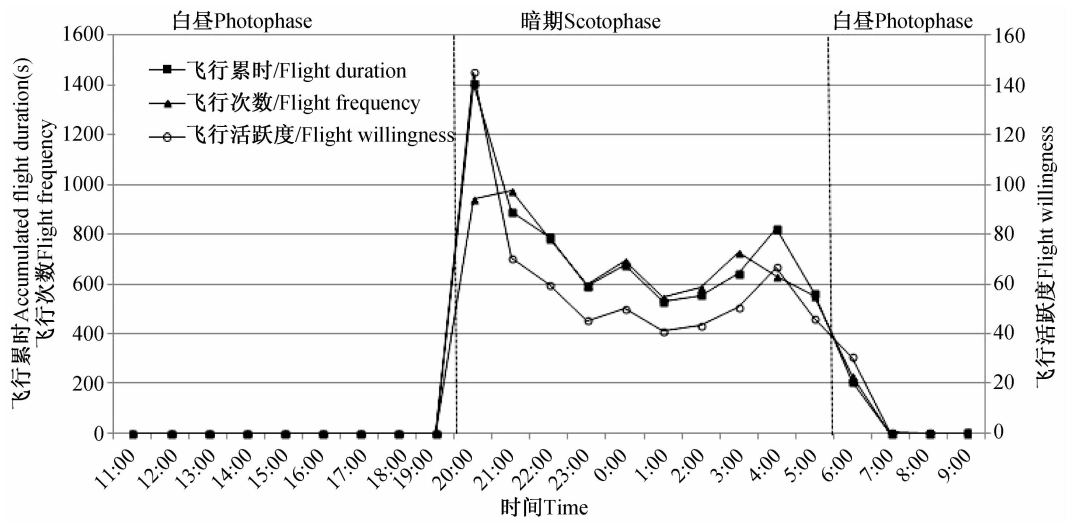


图 4 1 日龄稻纵卷叶螟成虫的飞行日节律

Fig. 4 Flight diurnal rhythm of 1 d old *Cnaphalocrocis medinalis* moth

图中数据为 3 个重复的平均数。

Data showed in the graph are the average of 3 replicates.

均飞行时间仍大于 6 h,飞行时长在 4~8 h 之间的占 55.26%,8 h 以上的占 21.05%,显示出非常强的飞行能力。不同强度的吊飞结果显示,尽管吊飞 12 h 和 18 h 的飞行能力均显著强于 6 h 吊飞,但当吊飞时间延长至 18 h 时雌蛾的飞行能力并未显著上升,飞行距离在 30 km 以上的个体比率仅有微弱上升,飞行时间超过 12 h 的也仅占少数。表明 12 h 是稻纵卷叶螟成虫一次性持续飞行的最大有效时长,超过此范围,即使通过外力强迫其继续飞行,但其飞行参数数值将很难再增长。该结果不仅对稻纵卷叶螟逐日飞行能力和单次飞行时长和距离的范围进行了划分,而且还再次表明其在进行长距离迁飞过程中必须降落栖息或补充营养,可能无法通过一次性的持续长时间飞行到达目的地。

自主飞行监测系统的研究结果显示,稻纵卷叶螟成虫的飞行活跃度呈现明显的昼夜节律性。白天成虫无明显的飞行活动,进入黑夜后飞行活跃度立即显著上升,并在整个暗期保持较高的活跃度。表明成虫对光照从有至无的变化表现出强烈的敏感性。整个飞行活跃度的发生基本呈现出“双峰”的特征,且“晨峰小,昏峰大”。由此推测自然界中稻纵卷叶螟的飞行行为发生在光照减弱进入黑夜期间,且可能持续较长一段时间,但具体仍需要决定于当时的环境条件是否合适。这与高

月波等(2008)的雷达观测基本一致。同时也跟本文中稻纵卷叶螟不能进行 12 h 以上连续飞行的吊飞结果相吻合,再次证明成虫不能进行昼夜的长时间连续飞行。研究还发现稻纵卷叶螟不同日龄间成虫自主飞行活跃度有显著性差异。1 日龄成虫的飞行活跃度显著大于其余日龄,推测羽化后 1 日龄晚间稻纵卷叶螟的飞行意愿最强。除此之外,1 日龄成虫较高的飞行活跃度可能还跟羽化初期成虫频繁的觅食活动,展翅和小范围的振翅飞行等强化飞行肌发育的活动有关。由于稻纵卷叶螟主要在夜间羽化,因此本文中观测到的飞行活跃度最高的羽化后 1 日龄晚实际上为自然界中羽化后的第 2 个夜晚。这与张孝羲等(1980)和 Wada 等(1988)的观点是基本一致的,即稻纵卷叶螟的迁飞发生在成虫的幼嫩后期(post-teneral)或生殖前期(pre-reproductive period)。解剖空中网捕的结果也表明,迁飞途中雌蛾大多未交配且卵巢级别不高于 2 级(Riley *et al.*, 1995)。尽管吊飞实验显示羽化后 2 日龄成虫的飞行能力最强,但由于吊飞结果仅表明在 2 日龄时成虫的飞行系统发育最为完善,此日龄成虫具有最强的理论飞行潜能,但并不意味稻纵卷叶螟一定会选择飞行能力最强的日龄进行首次起飞。羽化后 4 日龄之后,成虫开始产卵,其自主飞行活跃度也随日龄开始逐渐降低。但 5~7 日龄的成虫飞行活跃度未

显著低于 2~4 日龄,推测跟稻纵卷叶螟产卵进度不一致,以及其产卵仍需要借助一定的飞行活动才能完成有关。

综合以上研究结果,可以推测稻纵卷叶螟成虫的飞行系统在羽化后迅速发育,其首次飞行时间可能发生在幼嫩阶段末期的羽化后 1 日龄晚间,2 日龄时飞行能力达到最强,当能量供应的重心由飞行转向生殖系统发育时而导致飞行能力的下降,生殖的开启可能意味着成虫长距离迁飞的结束。由于羽化后 4 日龄飞行能力开始有下降的趋势,推测稻纵卷叶螟的迁飞日龄为羽化后 1~3 日龄。并且成虫每次飞行的时间在 12 h 以内,每日黄昏前后开始起飞,次日清晨降落补充营养,从而保证长距离迁飞的成功。

致谢:本实验昆虫自主飞行监测系统部分得到了本课题组程云霞博士的指导。另外,在具体实验开展过程中得到了本课题组林珠凤和龙葳的协助,在此一并表示感谢!

参考文献 (References)

- Cheng YX, Luo LZ, Jiang XF, Sappington TW, 2012. Synchronized oviposition triggered by migratory flight intensifies larval outbreaks of beet webworm. *PLoS ONE*, 7 (2):e31562.
- Jiang XF, Luo LZ, Sappington TW, 2010. Relationship of flight and reproduction in beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), a migrant lacking the oogenesis-flight syndrome. *J. Insect Physiol.*, 56 (11): 1631–1637.
- Kennedy JS, 1985. Migration, behavioral and ecological// Rankin MAR (ed.). Migration: mechanisms and adaptive significance. *Contrib. Mar. Sci.* 27 (Suppl.). Marine Science Institute, University of Texas at Austin, Port Aransas, TX. 1–868.
- May ML, 1995. Dependence of flight behavior and heat production on air temperature in the green darner dragonfly *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). *J. Exp. Biol.*, 198: 2385–2392.
- Rankin MA, Burchsted JCA, 1992. The cost of migration in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 37:533–559.
- Riley JR, Reynolds DR, Smith AD, Edwards AS, Zhang XX, Cheng XN, Wang HK, Cheng JY, Zhai BP, 1995. Observations of the autumn migration of the rice leaf roller

- Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and other moths in eastern China. *Bull. Entomol. Res.*, 85 (3):397–414.
- Sun BB, Jiang XF, Zhang L, David WS, Luo LZ, Long W, 2012. Methoprene influences reproduction and flight capacity in adults of the rice leaf roller, *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 82 (1):1–13.
- Wada T, Ogawa Y, Nakasuga T, 1988. Geographical difference in mated status and autumn migration in the rice leaf roller moth, *Cnaphalocrocis medinalis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 46:141–148.
- 陈鹿瑞, 暴祥致, 王素云, 孙雅杰, 李立群, 刘继荣, 1992. 草地螟迁飞活动的雷达观测. *植物保护学报*, 19 (2):171–174.
- 陈阳, 姜玉英, 刘家骧, 吕英, 孟正平, 陈静, 唐继洪, 2012. 标记回收法确认我国北方地区草地螟的迁飞. *昆虫学报*, 55(2):176–182.
- 程云霞, 罗礼智, 2012. 昆虫自主飞行监测系统和分析方法. 中国. ZL201110051190.6. 2012–10–17.
- 封传红, 翟保平, 张孝羲, 2001. 褐飞虱的再迁飞能力. *中国水稻科学*, 15(2):125–130.
- 高月波, 陈晓, 陈钟荣, 包云轩, 杨荣明, 刘天龙, 翟保平, 2008. 稻纵卷叶螟 (*Cnaphalocrocis medinalis*) 迁飞的多普勒昆虫雷达观察及动态. *生态学报*, 28 (11):5239–5246.
- 韩志民, 张蕾, 潘攀, 唐继洪, 罗礼智, 江幸福, 2012. 2010 年仪征市稻纵卷叶螟第三、四代发生动态及虫源性质. *植物保护*, 38(3):44–49.
- 江幸福, 罗礼智, 胡毅, 2000. 成虫期营养对甜菜夜蛾生殖和飞行的影响. *植物保护学报*, 27(4):327–332.
- 蒋春先, 齐会会, 孙明阳, 武俊杰, 张云慧, 程登发, 2011. 2010 年广西兴安地区稻纵卷叶螟发生动态及迁飞轨迹分析. *生态学报*, 31(21):6495–6504.
- 李光博, 王恒祥, 胡文绣, 1964. 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收试验. *植物保护学报*, 3(2):101–109.
- 李克斌, 曹雅忠, 罗礼智, 高希武, 尹姣, 胡毅, 2005. 飞行对粘虫体内甘油酯积累与咽侧体活性的影响. *昆虫学报*, 48(2):155–160.
- 罗举, 汪远昆, 张孝羲, 翟保平, 2011. 白背飞虱的迁飞生物学: 起飞与迁出. *应用昆虫学报*, 48(5):1202–1212.
- 罗礼智, 江幸福, 李克斌, 胡毅, 1999. 粘虫飞行对生殖及寿命的影响. *昆虫学报*, 42(2):150–158.
- 罗礼智, 李光博, 胡毅, 1995. 粘虫飞行与产卵的关系. *昆虫学报*, 38(3):284–289.
- 齐国君, 秦冉冉, 肖满开, 郑兆阳, 江潮, 程遐年, 张孝