

实验条件下黏虫、棉铃虫和小地老虎的定向行为比较

施翔宇^{1,2}, 封洪强^{2*}, 刘中芳³, 李建东¹

(1. 沈阳农业大学农学院, 沈阳 110161; 2. 河南省农业科学院植物保护研究所, 郑州 450002;
3. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

摘要 定向是昆虫迁飞过程中的一个重要行为,定向行为的微小差异将导致迁飞轨迹的巨大差异。为建立实验室测定夜间迁飞昆虫定向的方法,本文尝试了室内用自制的飞行模拟器测定诱捕到的正在迁飞的黏虫、棉铃虫和小地老虎的定向行为。结果表明这3种昆虫的单个个体都存在显著的定向行为,但只有黏虫存在共同定向行为。黏虫在模拟飞行过程中飞行时间最长并且能很快转向其偏爱的方向进行定向,用飞行模拟器可以很好地测定其定向(包括方向及持续时间),因此这种方法适于用来进一步研究黏虫的定向机制。而棉铃虫飞行时间较短,定向不稳定,小地老虎自由旋转时间较长,定向角度杂乱,是否适合用此飞行模拟器研究其定向行为及机制还有待进一步研究。

关键词 黏虫; 棉铃虫; 小地老虎; 迁飞; 定向; 飞行模拟器

中图分类号: Q 968 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2010.04.012

Comparative studies on orientation behaviors of *Mythimna separata*, *Helicoverpa armigera*, and *Agrotis ypsilon* in the laboratory

Shi Xiangyu^{1,2}, Feng Hongqiang², Liu Zhongfang³, Li Jiandong¹

(1. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China;
2. Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China;
3. Institute of Plant Protection, China Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract Orientation is one of the important behaviors of insects during migration. Minor difference in orientation behavior would result in a large discrepancy in migratory trajectories. To establish a method for measuring insect orientations of nocturnal migrants in the laboratory, the present study evaluated the possibility measuring insect orientations of trapped migratory moths of *Mythimna separata*, *Helicoverpa armigera* and *Agrotis ypsilon* using a novel flight simulator. The results indicated that only the population of *M. separata* had significant orientation, although each individual of these three species was significantly orientated. During the simulated flight, *M. separata* achieved the longest flight duration and determined their preferred directions quickly with limited turns, thus orientations of *M. separata* were easy to be measured with the flight simulator (including the direction and duration of flight), and provided a novel experimental tool for understanding the orientation mechanisms of this species in the future. *H. armigera* had relatively shorter flight duration and unstable preferred direction, and *A. ypsilon* turned repeatedly and the orientation was highly variable. Therefore, it was not fully convinced that this method is suitable for measuring the orientation of these two species.

Key words *Mythimna separata*; *Helicoverpa armigera*; *Agrotis ypsilon*; migration; orientation; flight simulator

昆虫的迁飞是一种复杂的行为,包括起飞、运转和降落3个过程。许多重要害虫都具有远距离迁飞

特性,如东亚飞蝗[*Locusta migratoria manilensis* (Meyen)]、黏虫(*Mythimna separata* Walker)、棉

收稿日期: 2010-04-08 修订日期: 2010-05-06

基金项目: 国家自然科学基金(30971873);“十一五”国家科技支撑计划(2006BAD08A01);河南省杰出青年基金(094100510024)

* 通信作者 E-mail: feng_hq@163.com

铃虫[*Helicoverpa armigera* (Hübner)]、稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis* Guenée)、小地老虎[*Agrotis ypsilon* (Rottemberg)]、多种蚜虫等,常造成异地突然暴发,给农业生产带来灾难性损失,难以预测和防治,因此对昆虫迁飞行为的研究尤为重要。昆虫的迁飞行为不同于无机离子的扩散,雷达观测表明昆虫具有定向和成层两个重要的行为特性,这种微小的行为差异会导致几百平方米范围内运行轨迹的巨大差别^[1]。

昆虫迁飞过程中的定向表现为可以选择有利的风向顺风飞行或在风力较小时保持自己偏爱的方向飞行,既与迁飞场的生物气候有关又与昆虫本身的行为有关^[2]。到目前为止,昆虫的迁飞过程中还存在很多未解之谜^[3],尤其是夜间迁飞的昆虫的定向机制。通过雷达观测到一些夜间迁飞的昆虫如黏虫、黄蜻(*Pantala flavescens* Fabricius)、草地螟(*Loxostege sticticalis* Linnaeus)等无论风向怎么变化总是向着恒定的方向飞行甚至逆风飞行^[4-6],这显然是夜间迁飞的昆虫具有定向能力的有力证据。昆虫雷达可以用于测定夜间迁飞昆虫的定向,并通过分析其与迁飞场的关系得出定向机制的假说,但如何用试验的方法证明这些定向机制假说还存在困难。

本试验用自制的飞行模拟器^[7]测定了 3 种迁飞性夜蛾(黏虫、棉铃虫和小地老虎)的定向,比较了这 3 种迁飞昆虫在飞行模拟器上的飞行行为差异,为进一步研究迁飞昆虫的定向机制提供了一种试验方法。

1 材料与方法

1.1 昆虫的采样地点与捕捉方法

试验时间选择在 2009 年 6 月上中旬进行,地点在山东省烟台市长岛县北隍城岛,该岛位于渤海和黄海交界处,南距胶东半岛约 60 km,北距辽东半岛约 40 km,有利于捕捉跨海迁飞的昆虫^[6]。夜间使用安装在平房顶上垂直向上照射的探照灯诱捕高空正在迁飞的昆虫^[5,6,8-10],次日早上选择试验用虫养在塑料养虫笼中,加入适量蜂蜜水补充营养,留作晚上试验使用。

1.2 定向行为测定

试验时间选择在晚上 20:00 以后进行,先把昆虫

中胸背板上的鳞片刮去,再将其背板粘在飞行模拟器下端使昆虫的头向与飞行模拟器旋转轮上标记点的方向一致,然后在密闭的暗室中进行录像采集^[7]。每头成虫测试前人为转动飞行模拟器设定其头部朝向地磁的北方,然后任其自由转动定向,每头昆虫记录 610 s。采集到的 ASF 格式的视频文件用 Ultra WMV Converter 软件转化为 AVI 格式(视频尺寸为 640×480,帧率为 25),再用红外动物行为捕捉及分析系统软件 MIAS2D(北京现代富博科技有限公司)进行数据处理,便能得到每帧(1/25 s)昆虫的定向角度^[7]。

1.3 定向数据的统计分析

每头被测昆虫的平均定向 $\bar{\phi}$ 采用 Rayleigh 测验方法通过对该昆虫逐帧(每 1/25 s)的定向角度 ϕ_i ($i=n$)统计得到^[11],具体计算方法如下:

$$\bar{\phi} = \begin{cases} \tan^{-1} = (\bar{S}/\bar{C}) & \bar{C} \geq 0 \\ \tan^{-1} = (\bar{S}/\bar{C}) + \pi & \bar{C} < 0 \end{cases}$$

其中:

$$\bar{C}^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \cos \phi_i, \bar{S}^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sin \phi_i$$

平均定向的标准差 $v = \{-2 \log \bar{R}\}^{1/2}$, 其中 $\bar{R} = (\bar{C}^2 + \bar{S}^2)^{1/2}$ 。

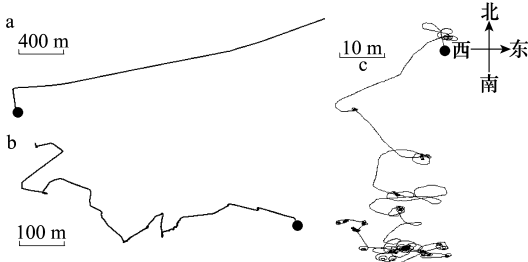
本文中使用的 $\bar{\phi} \pm v$ 表示昆虫的定向角度。统计得到的 $2n\bar{R}^2$ 的值接近于 χ^2 分布,因此本试验利用 χ^2 检验对 $2n\bar{R}^2$ 的值进行比较,从而分析出该昆虫是否存在定向行为。一个物种的平均定向角度使用 Rayleigh 测验方法统计该物种的 m 个被测昆虫个体的平均定向得到。

2 结果与分析

2.1 3 种昆虫在飞行模拟器上的飞行行为

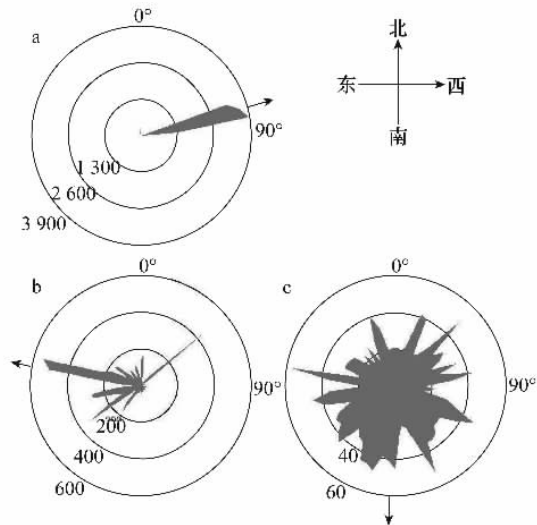
3 种昆虫在吊飞过程中均可以自由旋转身体并向着所偏好的方向持续定向飞行,所不同的是 3 种昆虫自由旋转的时间和定向飞行的时间不同,定向的稳定性也不同。黏虫可以很快地转向某个特定方向进行长时间持续飞行,方向较为稳定;棉铃虫的定向角度变化范围要大于黏虫,往往向着多个方向定向;而小地老虎自由旋转的时间较长,定向方向更加多变(图 1,图 2)。

在使用飞行模拟器测定昆虫的定向过程中,并不是所有昆虫一直都在振翅飞行,一些昆虫会出现停飞状态,这就造成不同昆虫个体在飞行模拟器上飞行的时间和停顿次数有所不同。对3种昆虫的飞行时间进行统计分析发现不同种类昆虫间总飞行时间存在显著差异($F=4.487\ 0, p=0.020\ 1$);黏虫在飞行模拟器上振翅飞行的时间最长,可以达到(375.89 ± 186.97)s,棉铃虫时间最短,为(159.85 ± 128.81)s,两者之间差异显著,小地老虎的飞行时间(263.44 ± 179.88)s介于黏虫和棉铃虫之间,与两者差异不显著(试验环境的温度为 $22\sim24\ ^\circ\text{C}$,本试验中昆虫的飞行时间与温度之间无相关性)。试验过程中黏虫、棉铃虫和小地老虎的平均停飞次数分别为 0.83 ± 0.58 、 2.00 ± 1.56 次和 3.40 ± 6.22 次,三者间无显著差异($F=0.139\ 30, p=0.264\ 5$)。



此图根据昆虫的定向并假定昆虫的飞行速率为5 m/s绘制。图中黑点代表飞行起始点,黏虫(a)、棉铃虫(b)和小地老虎(c)的飞行时间分别为515.68 s、268.6 s和182.88 s

图1 单头黏虫、棉铃虫和小地老虎的飞行轨迹模拟图



图中极坐标刻度为帧数n,黏虫、棉铃虫和小地老虎飞行时间同图1

图2 黏虫(a)、棉铃虫(b)和小地老虎(c)单个个体定向分布图

2.2 3种昆虫的定向行为差异

单头黏虫、棉铃虫和小地老虎都显著存在定向行为(图2)。试验所用3种昆虫单头个体的平均定向角度如表1。对三者平均角度的标准差进行比较发现:黏虫<棉铃虫<小地老虎,在1%水平差上异极显著($F=57.9250, p<0.01$)。这说明黏虫在3种昆虫之中定向行为稳定性最高,棉铃虫次之,小地老虎最差。

表1 3种昆虫的平均定向角度¹⁾

编号	定向角度/ $^\circ$		
	黏虫	棉铃虫	小地老虎
1	150.09 $\pm$ 27.25	17.12 $\pm$ 49.28	133.15 $\pm$ 85.65
2	22.82 $\pm$ 24.24	280.79 $\pm$ 48.26	328.72 $\pm$ 92.38
3	256.76 $\pm$ 14.39	282.91 $\pm$ 63.82	278.58 $\pm$ 68.93
4	47.85 $\pm$ 5.59	348.20 $\pm$ 29.35	189.42 $\pm$ 83.83
5	21.34 $\pm$ 37.86	223.47 $\pm$ 20.49	207.91 $\pm$ 84.08
6	39.88 $\pm$ 29.45	170.83 $\pm$ 20.43	70.57 $\pm$ 85.30
7	230.92 $\pm$ 4.85	229.88 $\pm$ 64.09	87.64 $\pm$ 100.71
8	26.32 $\pm$ 9.48	15.69 $\pm$ 25.76	295.11 $\pm$ 64.06
9	69.35 $\pm$ 12.23	140.22 $\pm$ 27.11	203.67 $\pm$ 83.77
10	42.29 $\pm$ 9.89	141.84 $\pm$ 22.10	176.06 $\pm$ 73.44
11	58.33 $\pm$ 42.58	—	—
12	84.73 $\pm$ 14.64	—	—

1) 表1中方向数据经 Rayleigh 测验均为显著($p<0.05$)

将同种昆虫不同个体的平均定向进行统计分析发现:黏虫显著地向东北定向($\theta=(48.91\pm42.62)^\circ, n=12, p<0.05$)。棉铃虫和小地老虎定向的平均角度分别为(279.68 ± 70.61) $^\circ$ 和(194.84 ± 60.61) $^\circ$ ($n=10, p<0.05$),无显著定向行为(图3)。

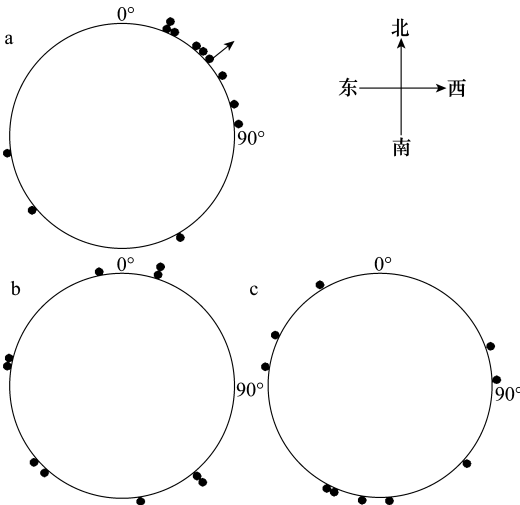


图3 黏虫(a)、棉铃虫(b)和小地老虎(c)3种昆虫的定向分布

3 讨论

本试验的研究结果表明迁飞中的黏虫、棉铃虫和小地老虎的所有个体都存在定向行为,其中黏虫在飞行模拟器上振翅飞行时间较长,可以很快确定其所偏爱的方向长时间定向飞行,定向角度的标准差较小。本研究中发现黏虫在 6 月份向东北方向定向,方向稳定,这与昆虫雷达观测到秋季迁飞时向西南稳定定向^[4,8]相一致,为黏虫的罗盘定向机制假说提供了试验证据。黏虫在排除风、月光和星空的影响后仍可以稳定准确地定向,表明黏虫可能利用地磁定向,下一步需要利用亥姆霍兹线圈抵消和逆转地磁场再测定其定向行为的变化从而证明黏虫的地磁定向机制。本试验的结果提供了一种实验条件下测定黏虫定向的方法,为进一步研究黏虫的定向机制奠定了基础。

昆虫雷达观测发现我国渤海上空的棉铃虫在春季和夏季借助偏南风向北迁飞、秋季借助合适的风向向南迁飞,其定向角度与下风向角度线性相关^[9-10]。本试验将棉铃虫迁飞过程中所需的载体——风的因素排除以后,棉铃虫群体的飞行方向比较紊乱,定向不显著,这表明棉铃虫可能采取与黏虫不同的定向机制,有待于进一步研究。使用飞行模拟器测试发现小地老虎定向角度的选择范围最大,往往自由旋转搜索偏爱方向的时间比定向的时间还长,群体之间也没有发现定向行为,目前还未发现小地老虎的定向方面的其他研究成果,其定向行为尚待研究。

本试验中,3 种昆虫的行为差异产生的原因是不同种昆虫对飞行模拟器具有不同的适应性,还是不同种昆虫本身体型、力量或是定向飞行行为存在差异还不清楚,需要进一步探索。

参考文献

- [1] Wolf W W, Westbrook J K, Raulston J R, et al. Radar observations of orientation of noctuids migrating from corn fields in the Lower Rio Grande Valley[J]. *Southwestern Entomologist Supp*, 1995,18:45 - 61.
- [2] Dingle H. *Migration: the biology of life on the move*[M]. Oxford: Oxford University Press, 1996.
- [3] Holland R A, Wikelski M, Wilcove D S. How and why do insects migrate? [J]. *Science*, 2006, 313: 794 - 796.
- [4] Riley J R, Reynolds D R, Smith A D, et al. Observations of the autumn migration of the rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* and other moths in eastern China[J]. *Bulletin of Entomological Research*, 1995, 85: 397 - 414.
- [5] Feng H Q, Wu K M, Cheng D F, et al. Spring migration and summer dispersal of *Loxostege sticticalis* and other insects observed with radar in northern China [J]. *Environmental Entomology*, 2004, 33: 1253 - 1265.
- [6] Feng H Q, Wu K M, Ni Y X, et al. Nocturnal migration of dragonflies over the Bohai Sea in northern China[J]. *Ecological Entomology*, 2006, 31: 511 - 520.
- [7] 施翔宇, 封洪强, 李建东. 一种测定昆虫定向的飞行模拟器简介 [J]. *河南农业科学*, 2010(2): 70 - 72.
- [8] Feng H Q, Zhao X C, Wu X F, et al. Autumn migration of *Mythimna separata* over the Bohai Sea in northern China[J]. *Environmental Entomology*, 2008, 37: 774 - 781.
- [9] Feng H Q, Wu K M, Ni Y X, et al. High-altitude windborne transport of *Helicoverpa armigera* and other moths in mid-summer in northern China [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2005, 18: 335 - 350.
- [10] Feng H Q, Wu X F, Wu B, et al. Seasonal migration of *Helicoverpa armigera* over the Bohai Sea[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2009, 102: 95 - 104.
- [11] Feng H Q, Wu K M, Cheng D F, et al. Northward migration of *Helicoverpa armigera* and other moths in early summer observed with radar in Northern China[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2004, 97(6): 1874 - 1883.