

· 害虫行为调控与抗药性 ·

迁飞昆虫的个体行为、种群动态及生态效应

胡高^{1*} 高博雅¹ 封洪强² 江幸福³ 翟保平¹ 吴孔明³

1. 南京农业大学 植物保护学院, 南京 210095
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] 由于亚洲东部独特的大气地理环境,我国大多数重大暴发性害虫都具有迁飞性。研究昆虫空中迁飞过程,探究其关键控制机制,对实现准确测报和科学防控尤为重要。本文从个体空中行为、空中虫群时空动态、昆虫迁飞生态效应三个层次对迁飞昆虫学的主要研究进展进行了综述。高空迁飞昆虫因种类不同、大气地理环境差异,可能采取不同的行为策略来完成迁飞,但其定向行为机制依然成谜;昆虫迁飞发生范围可覆盖多个省市,乃至多个国家,实现大区域尺度的实时监测、准确模拟和预测将是未来研究重点;迁飞昆虫具有重要的生态功能,全球变化背景下昆虫数量变化倍受关注,迁飞昆虫带来的信息流动(基因、病原微生物、抗药性水平等)将为昆虫种群管理、生态效应评估提供重要信息。

[关键词] 昆虫迁飞;定向机制;种群动态;生态效应

粮食的可持续生产对我国未来发展至关重要——我国必须用世界7%的耕地养活世界22%的人口。但是诸多潜在威胁一直制约着粮食产量,其中最重要的威胁就是病虫害。据统计,各种病虫害造成全球农作物减产40%以上^[1,2],其中大部分减产是由虫害所引起的^[2]。而世界上最重要的暴发性害虫均为迁飞性昆虫,例如蝗虫、稻飞虱、东方粘虫(*Mythimna Separata*)和蚜虫等。我国由于受东亚季风气候影响,迁飞性害虫的危害尤为严重^[3-7]。目前,控制虫害的有效手段主要为化学防治,我国化学杀虫剂的用量约占世界的14%^[8]。随着害虫抗药性和环境污染问题的日益严重,科学合理地使用农药、整体提高防效、减少化学农药用量成为迫切需求。准确及时的测报为选择最佳施药时机提供宝贵情报,是以最少用药量获得最大防治效果、减少化学农药用量的基础。

由于迁飞性害虫的暴发很大程度上取决于迁入种群,对昆虫迁入区和迁入量进行准确预测是实现迁飞害虫有效防控的前提。那么,研究昆虫空中迁



胡高 南京农业大学植物保护学院教授、博士生导师。国家自然科学基金优秀青年科学基金、江苏省杰出青年科学基金获得者,江苏省“333”人才工程第三层次培养对象,南京农业大学“钟山学者计划”首席教授。主要从事迁飞昆虫学、害虫监测与预警研究工作。迄今以第一作者或通讯作者在 *Science*、*Current Biology*、*Journal of Pest Science* 等期刊发表论文30余篇;登记软件著作权1项。现为中国生态学会理事。

飞过程,探究其关键控制机制,对实现准确测报尤为重要。本文拟从迁飞昆虫的个体空中行为、空中虫群的时空动态、昆虫迁飞的生态效应三个层次进行综述,并对今后的研究方向进行展望。

1 个体:空中行为及其定向机制

昆虫的迁飞行为策略因种间存在的个体差异、飞行能力强弱而异^[4,9]。依据迁飞时段和飞行高度可分为白天低空飞行、白天高空飞行和夜间高空飞行三类^[4]。其中,白天低空飞行的主要包括蝴蝶、蜻蜓等大型昆虫,其飞行高度限于其飞行边界层

收稿日期:2020-03-31;修回日期:2020-06-11

* 通信作者,Email:hugao@njau.edu.cn

本文受到国家自然科学基金资助项目(31822043)和国家重点研发计划(2019YFD0300102)的资助。

内^[10]。在飞行边界层内,风速通常小于昆虫自身的飞行速度。因此,白天低空飞行的昆虫能够自主控制飞行速度和方向。它们能够通过基于太阳罗盘(包括太阳方位、偏振光等)和地面参考标记(海岸线、道路等)实现定向,并能依据生物钟对飞行方向进行校正^[10-14]。也因为白天低空飞行的昆虫个体较大、飞行高度不高,人类通过肉眼就能观察到,所以个别迁飞种类特别引人注目,相关研究亦非常深入,如美国大斑蝶(*Danaus Plexippus*)。因此,这里不加详述,本文主要讨论高空飞行的昆虫个体。

高空飞行的昆虫个体,借助于空中高速气流实现远距离的迁移,其迁飞距离往往可达数百乃至上千公里。但空中虫群并非完全随风飘移,其行为具有一定的主动性。中、大型昆虫(蝗虫、蜻蜓、夜蛾等)具有共同定向和聚集成层行为^[3, 15],这一系列行为使昆虫实现了快速、有效的迁移,增加了迁飞成功率,是一种“生态适应性”策略。这种行为策略包括(1)在高空气流方向适宜的晚上进行大规模迁飞;(2)在最大风速所在高度飞行;(3)头向与风向呈一定夹角,以补偿风向与偏好方向(Preferred Direction)的偏差,即具有对风漂移的补偿行为;(4)偏好方向存在季节性切换^[16, 17]。丫形银纹夜蛾(*Autographa Gamma*)由于采用了这种迁飞策略,其迁飞速度可达到30~100 km/hr,与迁飞雀鸟的迁飞速度基本相同^[18]。当风向与偏好方向的偏角大于20°时,该虫依然能够通过定向在一定程度上修正侧风偏移^[19],但并不能完全修正^[4, 16]。这种定向策略,称为“基于罗盘定向的顺风迁移”(Compass-Biased Downstream Orientation),是迁飞速度和偏好方向两者之间的一种权衡(Trade-Off),即实现了快速迁移的同时,也一定程度上减小了与偏好方向的偏差^[3, 4]。春季北迁到秋季南迁,目标迁移方向的季节性切换可能与一些季节性信号有关(如光周期变化)^[4, 16]。英国南部全年盛行西南风(向北气流),不利于昆虫秋季向南回迁。因此,秋季昆虫必须选择和利用发生频率较低的北风才能成功南迁^[20]。尽管小型昆虫(如稻飞虱)尚未表现出共同定向行为,但它们通过成层行为避免完全被动随风飘移,即选择具有适合风向和最大风速的高度来进行迁飞,在空中形成持续数小时甚至整个夜晚的空中虫层(层厚50~450 m)^[15, 21-24]。

昆虫共同定向及对风漂移的补偿行为可能与季节相关。白天迁飞的食蚜蝇春季迁飞时定向行为较弱,头向与位移方向的夹角有正值(将减少迁飞方向

与偏好方向的偏移)、亦有负值(增加迁飞方向与偏好方向的偏移),意味着春季迁飞个体不会修正顺风迁移所导致的与偏好方向的偏移,基本上采用完全随风飘移策略。但秋季回迁时共同定向的现象更为普遍(90%以上的迁飞事件),迁飞个体的头向分布更为集中,且具有非常强的风漂移补偿行为,通过选择风速较低的空中气流,能够更好的修正顺风迁移方向与偏好方向的偏移,头向与风向的夹角为正值^[25]。夜间迁飞的丫形银纹夜蛾春季北迁和秋季南迁时,也存在季节性差异。春季,恒定罗盘定向巡航(Constant Compass Course,头向保持与迁飞偏好方向一致)、基于罗盘定向的顺风迁移两种策略都会存在,而秋季回迁时,基本上采用基于罗盘定向的顺风迁移策略^[26]。

尽管大量研究证实了高空迁飞昆虫通过采用一系列的定向行为策略成功实现了远距离迁飞,但是其定向行为机制始终未解。首先,昆虫如何获得罗盘信号?很多动物都被证明利用地磁场获得罗盘信号,如鸟类和海龟^[27-29]。对于夜间迁飞的蛾类昆虫来说,不少研究也推测其利用地磁定向的可能性最大。改变磁场强度或垂直分量方向确实能够影响粘虫的定向行为,但磁场水平分量反转或偏转对定向影响不明显,推测其可能利用磁倾角辅助定向^[30-32]。而关于粘虫磁定向分子机制的研究表明,隐花色素Cry2和磁受体蛋白MgR可能起重要作用^[33]。最近一项研究证实:澳大利亚布冈夜蛾(*Agrotis Infusa*)基于地磁和地标实现定向,当地磁和地标(山体)同时发生偏转时,其飞行方向也发生相应的改变(完全与预测结果一致)。当地磁、地标偏转方向不一致时,即飞蛾获得了两种相互矛盾的罗盘信号时,会先尝试基于地标进行定向,但随后就不再定向。因此,夜间迁飞昆虫可能基于地磁罗盘和视觉标志物(山体、天体星光等)共同实现定向^[34]。白天高空迁飞的食蚜蝇推测可能与白天低空迁飞的蝴蝶一样,基于时间补偿的太阳罗盘定向,但仍缺乏直接证据^[25]。其次,迁飞昆虫如何实现迁飞方向的反转?即春季北迁,秋季迁飞方向转为向南迁飞^[16, 20]。粘虫每年在我国远距离季节性南北往返迁飞与其在我国北方不能越冬,南方难以度夏相关^[35, 36],推测光周期、温度变化可能是其迁飞方向季节性反转的信号。已有研究证实,冬季低温促使向南回迁的大斑蝶越冬后改变迁飞方向,实现向北迁飞^[37]。再者,高空迁飞昆虫如何感知气流方向?Reynolds AM等人认为:夜间迁飞昆虫可能通过空

中的微小湍流(Turbulence)来实现对风向的感知和判断。基于湍流定向机制,他们曾预测:北半球昆虫迁飞方向总是向右偏离风向,南半球昆虫迁飞方向总是向左偏离风向^[38, 39]。然而目前只有英国少数年份的雷达观测数据支持该论点。最后,日行性昆虫迁飞峰通常发生在温暖干燥、无风或弱风的天气条件,或者当风向与迁飞方向基本一致时,空中虫群数量可通过地面天气条件进行预测^[20];然而夜间地面天气状况和高空并不存在一定的相关关系,那么夜间迁飞昆虫是如何基于地面天气状况来决定是否开始距离迁飞?^[20, 39]

2 空中虫群的时空动态:迁飞循环与种群存续

对于大多数迁飞昆虫来说,对其完整的迁飞循环过程(越冬范围、迁飞路径、迁飞时间点)仍缺乏了解。以褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)为例,早在20世纪70年代末研究人员就绘制了其在我国东部的迁飞路线模式图,包括5次北迁和3次回迁^[40]。但该模式图仅仅是整个迁飞循环过程的一部分,而对中南半岛越冬区域长期缺乏了解,我国西南稻区迁飞路线研究不足。基于轨迹分析和大气环流分析等手段,最近研究发现:我国东部地区的虫源主要来自中南半岛中部,包括越南中北部、泰国东北部、老挝南部,而与湄公河三角洲地区褐飞虱种群关联不大^[41, 42]。基于全基因组测序手段, Hu QL等揭示了整个亚太地区的褐飞虱种群可以分为5个地理种群:澳大利亚、南亚、东南亚、孟加拉国以及我国福建种群;其中,南亚、东南亚种群在中国、泰国、缅甸三国交界区域形成混合种群。东南亚种群在此基础上又可以细分为三种亚群:东南亚大陆种群、东南亚近海种群和东亚种群^[43]。这三个亚群事实上很好地验证了轨迹分析、大气环流分析的研究结果。东南亚大陆种群反映了缅甸与我国西南地区的迁飞活动,东亚种群反映了从中南半岛中北部地区(泰国、老挝、越南中北部)到我国东部、日本、韩国的迁飞活动,东南亚近海种群反映了湄公河三角洲及周边地区与我国褐飞虱种群关联不大^[41-43]。因此,分子手段也很好展示了各种群间的基因交流程度。我国迁飞路线和种群交流比较清楚的另一个例子是粘虫^[35, 44-46]。从20世纪60年代开始,通过标记—释放—回收技术、分子遗传标记、雷达监测、轨迹分析等一系列的研究,明确了粘虫在我国东部形成一个完整的南北往返迁飞循环,东、西部地区亦有明显的

虫源交流^[35, 44-46]。但中南半岛、日本和韩国等境外虫源跨境迁飞仍不清楚。

由于昆虫个体小,飞行能力有限,其迁飞过程很大程度上受大气环境(气象因子、天气系统或过程)的影响。因此,大气环境对昆虫迁飞过程的影响一直是迁飞昆虫学的研究关注点,并一直尝试基于气象因子、天气形势来预测迁飞性昆虫的发生动态^[47]。小型昆虫进行季节性往返迁飞的案例是相当少的。小型昆虫稻飞虱(褐飞虱、白背飞虱 *Sogatella furcifera*)在亚洲东部的迁飞似乎得益于世界上最典型的季风——东亚季风^[6, 48-50]。该地区春夏季盛行西南气流,秋冬季转换为偏北气流,为昆虫迁飞提供了最好的运载气流。褐飞虱北迁过程与该地区最重要的天气系统西太平洋副热带高压系统(副高)密切相关。褐飞虱整个北迁过程可分为5次迁入。6月份之前,由于雨带停留在华南地区或以南地区,前3次迁入主降区位于华南地区;随着副高第1次北跳,雨带移入长江流域,同时西南风加强,第4~5次迁入主降长江流域;副高第2次北跳,雨季移出长江流域,褐飞虱北迁过程结束。因此,褐飞虱整个迁飞过程与雨带、西南风的发展相一致,与西太平洋副热带高压的季节性移动一致。当6~7月份副高偏强时,副高位置趋于稳定,副高脊线稳定于25°N,雨带位于江淮地区,西南低空急流增强,有利于褐飞虱迁入长江流域^[6, 50]。而夏季副热带高压强度又受3、4月份印度洋、西太平洋区域的海平面温度的调控^[51]。基于此,可以建立基于3、4月份海平面温度的模型来预测我国长江下游地区7月份的迁入量^[6]。

也正是由于亚洲东部地区典型的季风气候,以及自中南半岛到我国东北平原、日本群岛、朝鲜半岛一带地势相对平坦,几乎没有地理屏障,再加之从南到北沿纬度升高不同生育期的作物和其他寄主植物递次分布,从而构成了昆虫迁飞的最佳场所^[48]。因此,当草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)2019年入侵我国时,便可预测其将在我国形成季节性南北迁飞,成为我国常发性害虫^[52-54]。基于历史气象资料,预测草地贪夜蛾将从西线、东线两条路径由南向北迁飞。西线源于缅甸、云南越冬区,经贵州、四川,进入河南、山西南部、陕西南部;东线源于泰国、老挝、越南以及我国华南越冬区,3、4月份主要迁入我国华南地区,以及湖南南部、江西南部等地,5、6月份大举进入长江流域,波及黄淮地区,6、7月份进一步向北,进入黄河以北地区,甚至到达东北地

区^[52-54]。同时,6、7月份草地贪夜蛾可跨海进入日本和韩国^[55]。以上研究结果与2019年草地贪夜蛾发生情况基本一致^[56]。

生境质量(寄主植物时空分布及营养状况、地面环境因子)也是影响迁飞性昆虫迁飞过程和种群数量的重要因素。例如,6、7月份褐飞虱由华南地区迁入长江流域时,大面积扩种的单季稻田食料材料适宜,为迁入种群提供了最适宜的栖息繁殖环境,造成褐飞虱种群数量迅速增长^[57]。近年来有不少研究基于虫源地生境质量建模来预测小红蛱蝶(*Vanessa Cardui*)、大斑蝶的种群数量^[58, 59]。归一化植被指数(Normalized Difference Vegetation Index, NDVI)能够很好的反映生境质量,冬季越冬区非洲西部稀树大草原区1月份NDVI值决定了欧洲地区小红蛱蝶夏季种群数量(胡高等,待发表数据)。

此外,随着全球变化,昆虫迁飞也出现了许多新情况,包括迁飞时间、发生区域、迁飞数量的改变^[57, 60-63]。例如,草地贪夜蛾随着日益频繁的国际贸易被携带进入非洲,然后一路东进入亚洲东部,成为该地区新的常发性迁飞害虫^[52];东亚飞蝗以前主要在我国渤海湾及以南区域普遍发生,随着全球变暖,其发生区域扩展到我国东北地区^[61];小地老虎(*Agrotis Ipsilon*)出现越冬代、第一代成虫峰期提前,发生区域北界北移的现象^[62]。粘虫亦出现一代成虫峰期提前、迁出种群比例下降^[63]以及二代成虫回迁比例下降而继续留在东北繁殖三代粘虫比例增多的现象^[36]。

事实上,如何准确监测昆虫的大区域迁飞,并构建预测模型,实现对迁飞害虫的准确预测,一直是巨大挑战。目前,雷达仍是监测和研究昆虫空中迁飞最直接、有效的工具。一方面,昆虫专用垂直雷达在英国、澳大利亚已业务运行多年,可解析得到昆虫个体大小、体型、飞行头向、飞行速度、轨迹方向^[47, 64];国内昆虫雷达技术正在逐步完善成熟,但缺乏数据积累。另一方面,业务运行的气象雷达亦可提取到生物信息,在鸟类迁飞研究和监测中取得巨大成功^[65, 66]。美国基于全国范围气象雷达监测网,不仅实现了对境内鸟类迁飞的实时监测,还能准确预测未来6小时、24小时、72小时全国的空中迁飞量。气象雷达分辨率远不及昆虫专用雷达,但具有监测范围大、全国已联结成网的优势,可实现全境监测,在昆虫迁飞研究和监测中具有巨大的潜力^[67]。

3 生态效应: 季节性大规模的物质流、能量流、信息流

数以亿万计的动物通过远距离迁徙,寻找千里

之外的繁殖之所,以增加种群生存机会的时候,也影响了整个自然生态系统和农业生态系统。不仅仅是捕食者、猎物等不同营养层级生物跨区域的流动,还有花粉、种子、寄生性微生物的大量携带扩散,更有大规模的物质和能量的转运^[68]。而种类多、数量大的昆虫迁飞无疑是地球上规模最宏大的动物迁徙,它们对维持生态系统的健康和稳定至关重要^[20]。

首先,除了我们所关注的暴发性农业害虫,还有大量其他迁飞性昆虫,亦提供着非常重要的生态功能^[7, 20, 69]。以迁飞性食蚜蝇为例,每年春季北迁进入英国的数量约4.8亿头(生物量约10.11吨),夏秋季回迁达到10.3亿头(生物量约21.49吨)。北迁进入英国的食蚜蝇所产生的并存活的后代完成生活史可以消灭6.3万亿头蚜虫(生物量约6300吨)。同时,食蚜蝇成虫春季北迁时可携带3亿至7.5亿花粉颗粒;夏秋季南迁可携带30亿至190亿花粉颗粒。因此,迁飞性食蚜蝇在传授花粉、害虫控制方面具有重要作用^[69]。在全球昆虫数量急剧下降的背景下^[70, 71],而迁飞性昆虫数量基本维持稳定^[20, 69],这意味着迁飞性昆虫(害虫、天敌等)对环境变化可能具有更强的适应能力,将扮演更重要的角色。在东亚迁飞场,渤海湾北城隍岛长达15年(2003—2017年)的观测数据显示,至少有36科119种昆虫进行远距离迁飞。除了重大农业害虫,还有大量的天敌昆虫^[7]。此外,还有媒介昆虫的迁飞,可造成人畜疾病或植物病害的流行和暴发^[72]。

其次,大规模的昆虫迁飞带来大量物质和能量的跨区域交流。Hu G等基于英国长达10年的雷达观测数据,首次测算了空中迁飞昆虫的数量和生物量。每年约3.5万亿迁飞性昆虫飞过英国南部,其生物量约3200吨,是同一迁飞路线上3000万头迁飞候鸟的8倍,揭示了昆虫迁飞是规模最大的动物迁徙。3200吨约含100吨氮、10吨磷,相当于大气中的0.2%的氮沉降和0.6%~4.7%的磷沉降,还带来578万亿焦耳能量的流动^[20]。

最后,昆虫迁飞还意味着基因的流动与交流。通常,迁飞性昆虫由于频繁的基因交流,遗传背景相似或差异较小。而根据遗传背景的相似程度可以很好跟踪不同种群间的交流。如草地贪夜蛾在北美地区仅在德克萨斯和佛罗里达两地的南部地区能够越冬,形成两个不同的越冬种群。根据其遗传背景(主要依据线粒体单倍型表达谱)存在显著差异,推断草地贪夜蛾存在不同的迁飞路线。德克萨斯越冬种群向北迁飞到美国中部堪萨斯州、内布拉斯加州和爱

荷华州;还可沿密西西比河向东北迁飞到伊利诺伊州、明尼苏达州以及宾夕法尼亚州。而佛罗里达越冬种群沿着大西洋海岸向阿巴拉契亚山脉以东迁飞^[73, 74]。德克萨斯越冬种群向东北迁飞可与佛罗里达越冬种群形成混合发生区^[73]。同样依据遗传背景的差异,发现入侵我国的草地贪夜蛾源于北美的佛罗里达种群,并且主要为喜食玉米的玉米型,而不是水稻型^[75]。因此,昆虫生物型差异、抗药性水平这些信息均可通过昆虫迁飞而不断交流,而交流程度则对害虫种群管理和防控有着非常重要的指导意义。

4 展 望

总的来说,由于昆虫个体较小,迁飞又发生在数百米的高空,我们对昆虫空中迁飞过程的认识仍然不足,对空中迁飞过程的关键控制机制也缺乏了解。针对昆虫个体空中行为、空中虫群动态、生态效应三个方面提出以下几个关键科学问题。

(1) 昆虫个体空中行为策略及其定向机制。迁飞是昆虫对“地面地理环境—空中大气环境—寄主植物空间分布”三者构成的迁飞场长期适应和进化的结果。不同地区、不同季节的大气环境存在差异,不同昆虫的个体大小、飞行能力亦存在差异,都可能导致昆虫个体空中行为策略的差异,包括对飞行高度层的选择、侧风定向策略(顺风迁移或修正偏移),都将影响昆虫迁移的轨迹和发生区的分布。而昆虫定向行为机制,包括罗盘信号、迁移方向季节性反转的外界环境信号、夜间迁飞昆虫响应大气环境的信号等等的作用机制,都将是未来需要解决的关键科学问题。

(2) 区域尺度空中虫群数量时空动态。如何准确监测昆虫的大区域迁飞;解析影响空中虫群空间分布和数量动态的关键环境因子(大气环境、地理环境);构建预测模型实现对迁飞害虫的准确预测等都是亟待开展的研究工作。利用昆虫专用雷达、气象雷达等监测工具实现迁飞昆虫空中虫群的大区域、实时监测;并在此基础上,综合空中大气环境、地面地理环境、寄主植物生境等资料,从而实现对大区域尺度迁飞过程的模拟和预测,这将是未来的发展方向。

(3) 迁飞昆虫的生态功能。迁飞昆虫除了重大农业害虫外,还有天敌昆虫、中性昆虫、传粉昆虫等,它们都承担着重要的生态功能。因此,明确空中迁飞昆虫的生物多样性、群落结构及其稳定性,对害虫

种群管理、评估环境生态效应具有重要意义。随着全球变化,昆虫种类和数量正在急剧下降^[70, 71],但其中迁飞昆虫种类和数量的变化趋势仍然有待进一步评估^[20, 69]。已有研究阐释了迁飞昆虫的物质和能量的流动,但对信息流缺乏研究。迁飞昆虫不同地区种群携带不同的病原微生物,因防治水平差异而有不同的抗药性水平。因此,明确迁飞昆虫不同地区种群如何通过迁飞构建彼此之间的联系,并带来这些信息的流动,将对迁飞昆虫的种群管理有重要指导作用。虽然分子标记、花粉标记、同位素测定和轨迹分析等研究手段可以追溯种群之间的联系^[43, 52, 75-77],但如何计算、量化各种群间的联系程度,以及评估迁飞昆虫的信息流动仍有待进一步的研究。

参 考 文 献

- [1] Oerke EC. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 2006, 144: 31—43.
- [2] Bebbler DP, Holmes T, Gurr SJ. The global spread of crop pests and pathogens. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23: 1398—1407.
- [3] Chapman JW, Drake VA, Reynolds DR. Recent insights from radar studies of insect flight. *Annual Review of Entomology*, 2011, 56: 337—356.
- [4] Chapman JW, Reynolds DR, Wilson K. Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. *Ecology Letters*, 2015, 18(3): 287—302.
- [5] Jones CM, Parry H, Tay WT et al. Movement ecology of pest *Helicoverpa*: implications for ongoing spread. *Annual Review of Entomology*, 2019, 64: 277—295.
- [6] Hu G, Lu MH, Reynolds DR, et al. Long-term seasonal forecasting of a major migrant insect pest: the brown planthopper in the Lower Yangtze River Valley. *Journal of Pest Science*, 2019, 92(2): 417—428.
- [7] Guo J, Fu X, Zhao S et al. Long-term shifts in abundance of (migratory) crop feeding and beneficial insect species in northeastern Asia. *Journal of Pest Science*. 2020, 93: 583—594.
- [8] Fan M, Shen J, Jiang R, et al. Improving crop productivity and resource use efficiency to ensure food security and environmental quality in China. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(1): 13—24.
- [9] Chapman JW, Klaasser RHG, Drake VA, et al. Animal orientation strategies for movement in flows. *Current Biology*, 2011, 21(20): R861—R870.
- [10] Srygley RB, Dudley R. Optimal strategies for insects migrating in the flight boundary layer: mechanisms and consequences. *Integrative and Comparative Biology*, 2008, 48(1): 119—133.

- [11] Nesbit RL, Hill JK, Woiwod IP, et al. Seasonally adaptive migratory headings mediated by a sun compass in the painted lady butterfly, *Vanessa cardui*. *Animal Behaviour*, 2009, 78(5): 1119—1125.
- [12] Reppert SM, Guerra PA, Merlin C. Neurobiology of monarch butterfly migration. *Annual Review of Entomology*, 2016, 61: 25—42.
- [13] Guerra PA, Merlin M, Gegear RJ. Discordant timing between antenna disrupts sun compass orientation in migratory monarch butterflies. *Nature Communications*, 2012, 3: 958.
- [14] Guerra PA, Gegear RJ, Reppert SM. A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nature Communications*, 2014, 5: 4164.
- [15] Drake VA, Reynolds DR. *Radar Entomology: Observing Insect Flight and Migration*. Wallingford: CABI, 2012.
- [16] Chapman JW, Reynolds DR, Hill JK, et al. A seasonal switch in compass orientation in a high-flying migrant moth. *Current Biology*, 2018, 18(19): R908—909.
- [17] Chapman JW, Reynolds DR, Mouritsen H, et al. Wind selection and drift compensation optimize migratory pathways in a high-flying moth. *Current Biology*, 2018, 18(7): 514—518.
- [18] Alerstam T, Jason WC, Bäckman J, et al. Convergent patterns of long-distance nocturnal migration in noctuid moths and passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2011, 278(1721): 3074—3080.
- [19] Chapman JW, Nesbit RL, Burgin LE, et al. Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. *Science*, 2010, 327(5966): 682—685.
- [20] Hu G, Lim KS, Horvitz N, et al. Mass seasonal bioflows of high-flying insect migrants. *Science*, 2016, 354(6319): 1584—1587.
- [21] Riley JR, Cheng XX, Zhang XX, et al. The long-distance migration of *Nilaparvata lugens* (Stål) (Delphacidae) in China: radar observations of mass return flight in the autumn. *Ecological Entomology*, 1991, 16(4): 471—489.
- [22] Riley JR, Reynolds DR, Smith AD, et al. Observations on the autumn migration of *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) and other pests in east central China. *Bulletin of Entomological Research*, 1994, 84(3): 389—402.
- [23] Riley JR, Reynolds DR, Smith AD, et al. 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: 397—414.
- [24] Wainwright CE, Reynolds DR, Reynolds AM. Linking Small-scale flight manoeuvres and density profiles to the vertical movement of insects in the nocturnal stable boundary layer. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 1019.
- [25] Gao B, Wotton KR, William LS, et al. Adaptive strategies of high-flying migratory hoverflies in response to wind currents. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2020, 287(1928): 20200406.
- [26] Chapman JW, Nilsson C, Lim KS, et al. Adaptive strategies in nocturnally migrating insects and songbirds: contrasting responses to wind. *The Journal of Animal Ecology*, 2016, 85(1): 115—124.
- [27] Wiltschko W, Wiltschko R. Magnetic compass of European robins. *Science*, 1972, 176(4030): 62—64.
- [28] 王毅男, 潘永信, 田兰香, 等. 2005. 生物磁学在鸟类定向研究中的进展. *动物学杂志*, 2005, 40(5): 119—123.
- [29] Brothers JR, Lohmann KJ. Evidence for geomagnetic imprinting and magnetic navigation in the natal homing of sea turtles. *Current Biology*, 2015, 25(3): 392—396.
- [30] 高月波, 胡高, 翟保平. 磁场变化对粘虫飞行定向行为的影响. *应用昆虫学报*, 2014, 51: 899—905.
- [31] Xu J, Pan W, Zhang Y, et al. Behavioral evidence for a magnetic sense in the oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Biology Open*, 2017, 6(3): 340—347.
- [32] 王伟弘, 张蕾, 程云霞, 等. 粘虫飞行定向行为与不同磁场环境的关系. *应用昆虫学报*, 2018, 55(5): 794—801.
- [33] 谢殿杰, 张蕾, 程云霞, 等. 黏虫 MagR, Cry2 基因的时空表达分析. *植物保护*, 2020, doi: 10.16688/j.zwbh.2020035.
- [34] Dreyer D, Frost B, Mouritsen H, et al. The earth's magnetic field and visual landmarks steer migratory flight behavior in the nocturnal Australian Bogong moth. *Current Biology*, 2018, 28(13): 2160—2166.
- [35] 李光博, 王恒祥, 胡文绣. 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收试验. *植物保护学报*, 1964, 3(2): 101—110.
- [36] 江幸福, 张蕾, 程云霞, 等. 我国粘虫发生危害新特点及趋势分析. *应用昆虫学报*, 2014, 51(6): 1444—1449.
- [37] Guerra PA, Reppert SM. Coldness triggers northward flight in remigrant monarch butterflies. *Current Biology*, 2013, 23(5): 419—423.
- [38] Reynolds AM, Reynolds DR, Sanjay PS, et al. Orientation in high-flying migrant insects in relation to flows: mechanisms and strategies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 2016, 371(1704): 20150392.
- [39] Chapman JW, Nilsson C, Lim KS, et al. Detection of flow direction in high-flying insect and songbird migrants. *Current Biology*, 2015, 25(17): R751—R752.
- [40] 程遐年, 陈若麓, 习学, 等. 稻褐飞虱迁飞规律的研究. *昆虫学报*, 1979, 22(1): 1—21.
- [41] Hu G, Lu MH, Tuan HA, et al. Population dynamics of rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* (Hemiptera, Delphacidae) in Central Vietnam and its effects on their spring migration to China. *Bulletin of Entomological Research*, 2017, 107(3): 369—381.

- [42] Wu QL, Hu G, Tuan HA, et al. Migration patterns and winter population dynamics of rice planthoppers in Indochina: New perspectives from field surveys and atmospheric trajectories. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 265: 99—109.
- [43] Hu QL, Zhou JC, Ye YX, et al. Whole genome sequencing of 358 brown planthoppers uncovers the landscape of their migration and dispersal worldwide. *bioRxiv*, 2019, doi: 10.1101/798876v1.
- [44] 西部地区粘虫迁飞与测报研究协作组. 我国西部地区粘虫迁飞规律及预测预报研究. 1957—1987 庆祝中国农业科学院建院 30 周年(专辑), 1987, 68—74.
- [45] Jiang XF, Luo LZ, Zhang L. Amplified fragment length polymorphism analysis of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) geographic and melanic laboratory populations in China. *Journal of Economic Entomology*, 2007, 100(5): 1525—1532.
- [46] Chen RL, Sun YJ, Wang SY, et al. Migration of the oriental armyworm *Mythimna separata* in East Asia in relation to weather and climate. I. Northeastern China// V. A. Drake and A. G. Gatehouse (eds.), *Insect Migration: Tracking Resource in Space and Time*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 1995, 93—104.
- [47] Drake VA, Farrow RA. The influence of atmospheric structure and motions on insect migration. *Annual Review of Entomology*, 1988, 33: 183—210.
- [48] 张志涛. 昆虫迁飞与昆虫迁飞场. *植物保护*, 1992, 18: 48—50.
- [49] Chen H, Chang XL, Wang YP, et al. The early northward migration of the White-Backed Planthopper (*Sogatella furcifera*) is often hindered by heavy precipitation in southern China during the pre-flood season in May and June. *Insects*, 2019, 10(6): 158.
- [50] Lu MH, Chen X, Liu WC, et al. Swarms of brown planthopper migrate into the lower Yangtze River Valley under strong Western Pacific Subtropical Highs. *Ecosphere*, 2017, 8(10): e01967.
- [51] Wang B, Xiang BQ, Lee JY. Subtropical high predictability establishes a promising way for monsoon and tropical storm predictions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(8): 2718—2722.
- [52] Li XJ, Wu MF, Ma J, et al. Prediction of migratory routes of the invasive fall armyworm in eastern China using a trajectory analytical approach. *Pest Management Science*, 2020, 76(2): 454—463.
- [53] 吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析. *植物保护*, 2019, 45(2): 1—6.
- [54] 吴秋琳, 姜玉英, 胡高, 等. 中国热带和南亚热带地区草地贪夜蛾春夏两季迁飞轨迹的分析. *植物保护*, 2019, 45(3): 1—9.
- [55] Ma J, Wang YP, Wu MF, et al. High risk of the fall armyworm invading Japan and the Korean Peninsula via overseas migration. *Journal of Applied Entomology*, 2019, 143: 911—920.
- [56] 姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 等. 2019 年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测. *植物保护*, 2019, 45(6): 10—19.
- [57] Hu G, Cheng XN, Qi GJ, et al. Rice planting systems, global warming and outbreaks of *Nilaparvata lugens* (Stål). *Bulletin of Entomological Research*, 2011, 101(2): 187—199.
- [58] Menchetti M, Guéguen M, Talavera G. Spatio-temporal ecological niche modelling of multigenerational insect migrations. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 2019, 286(1910): 20191583.
- [59] Saunders SP, Ries L, Neupane NN, et al. Multiscale seasonal factors drive the size of winter monarch colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(17): 8609—8614.
- [60] Hu G, Xie MC, Lin ZX, et al. Are outbreaks of *Nilaparvata lugens* (Stål) associated with global warming? *Environmental Entomology*, 2010, 39(6): 1705—1714.
- [61] Tu X, Hu G, Fu X, et al. Mass windborne migrations extend the range of the migratory locust in east China. *Agricultural and Forest Entomology*, 2020, 22(1): 41—49.
- [62] Zeng J, Liu Y, Zhang H, et al. Global warming modifies long-distance migration of an agricultural insect pest. *Journal of Pest Science*, 2020, 93: 569—581.
- [63] Chen Q, Zhang Y, Qi X, et al. The effects of climate warming on the migratory status of early summer populations of *Mythimna separata* (Walker) moths: A case study of enhanced corn damage in central-northern China, 1980—2016. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(21): 12332—12338.
- [64] Drake VA, Hatty S, Symons C, et al. Insect monitoring radar: maximizing performance. *Remote Sensing*, 2020, 12(4): 596.
- [65] Van Doren BM, Horton KG. A continental system for forecasting bird migration. *Science*, 2018, 361(6407): 1115—1118.
- [66] Rosenberg KV, Dokter AM, Blancher PJ, et al. Decline of the North American avifauna. *Science*, 2019, 366(6461): 120—124.
- [67] Cui K, Hu C, Wang R, et al. Deep-learning-based extraction of the animal migration patterns from weather radar images. *Science China Information Sciences*, 2020, 63(4): 140304.

- [68] Bauer S, Hoyer BJ. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem function worldwide. *Science*, 2014, 344(6179): 1242552.
- [69] Wotton KR, Gao B, Menz MHM, et al. Mass seasonal migrations of hoverflies provide extensive pollination and crop protection services. *Current Biology*, 2019, 29(13): 2167—2173.
- [70] Seibold S, Gossner MM, Simons NK, et al. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 2019, 574(7780): 671—674.
- [71] Didham RK, Barbero F, Collins CM, et al. Spotlight on insects: trends, threats and conservation challenges. *Insect Conservation and Diversity*, 2020, 13(2): 99—102.
- [72] Huestis DL, Dao A, Diallo M, et al. Windborne long-distance migration of malaria mosquitoes in the Sahel. *Nature*, 2019, 574: 404—408.
- [73] Nagoshi RN, Meagher RL, Hay-Roe M. Inferring the annual migration patterns of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in the United States from mitochondrial haplotypes. *Ecology and Evolution*, 2012, 2(7): 1458—1467.
- [74] Westbrook JK, Nagoshi RN, Meagher RL, et al. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths. *International Journal of Biometeorology*, 2016, 60(2): 255—267.
- [75] 张磊, 柳贝, 姜玉英, 等. 中国不同地区草地贪夜蛾种群生物型分子特征分析. *植物保护*, 2019, 45(4): 20—27.
- [76] Suchan T, Talavera G, Sáez L, et al. Pollen metabarcoding as a tool for tracking long-distance insect migrations. *Molecular Ecology Resources*, 2019, 19(1): 149—162.
- [77] Hobson KA, Wassenaar LI. *Tracking Animal Migration with Stable Isotopes (2nd Edition)*. Academic Press, 2019.

Insect Migration: Individual Behaviour, Population Dynamics and Ecological Consequences

Hu Gao^{1*} Gao Boya¹ Feng Hongqiang² Jiang Xingfu³ Zhai Baoping¹ Wu Kongming³

1. *College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095*

2. *Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002*

3. *Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193*

Abstract Eastern Asia is a very suitable region for insect migration, and there are many migratory insects, some of them are serious crop pests. However, any efficient control measures will rely heavily on the ability to forecast the timing, location and scale of migratory pest arrivals, and thus understanding the migrating process of insects in the air is particularly crucial. Here, we review the research progress of insect migration by discussing the flying behaviour of high-flying insect individuals, the spatiotemporal dynamics of the aerial insect swarms, and the ecological consequences of insect migration. According to the inherent differences of high-flying insect species and the different features of the atmospheric and geographic environments, migrants may have different adaptive strategies to achieve their long-distance journey, but their orientation mechanisms are still unclear. Insect migration is always occurred over a broad area from multiple provinces to many countries, how to monitor, model and predict properly on such a large scale is still a big challenge. As migrating insects have essential ecological functions, the trend of insect number and diversity are getting more attention recently due to the global climate changes. We believe that the information flow (gene exchange, pathogenic microorganisms, pesticide resistance levels, etc.) brought by migratory insects will provide valuable information to insect population management and relevant ecological effect assessments.

Keywords insect migration; orientation mechanism; population dynamics; ecological effect

(责任编辑 张强 吴妹)

* Corresponding Author, Email: hugao@njau.edu.cn