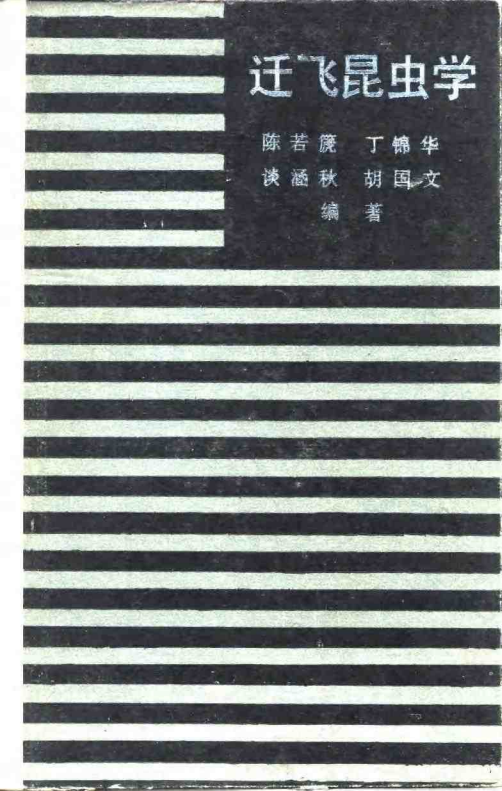




# 迁飞昆虫学

陈若簾 丁锦华  
谈涵秋 胡国文  
编 著

# 迁 飞 昆 虫 学

陈若麓 丁锦华 编著  
谈涵秋 胡国文

农 业 出 版 社

# 迁 飞 昆 虫 学

陈若簪 丁锦华 谈涵秋 胡国文 编著

\* \* \*

责任编辑 杨国栋

农业出版社出版（北京朝阳区枣营路）

新华书店北京发行所发行 通县曙光印刷厂印刷

850×1168mm32开本 13.125印张 298千字

1989年10月第1版 1989年10月北京第1次印刷

印数 1—810册 定价 9.95 元

ISBN 7-109-00587-9/Q·18

## 前 言

由于我国耕作栽培制度和品种的剧烈变更,导致了某些迁飞性害虫的暴发为害,为了解决这一问题我们从70年代开始研究昆虫迁飞有关课题。结合研究,搜集和阅读了国内外大量的文献资料,使我们对昆虫迁飞的认识在理性上有了较大提高。

昆虫迁飞是自然界中普遍存在的一种现象。随着科学技术的发展,各门学科的互相交叉和渗透,各学科工作者互相协作,促进了迁飞昆虫研究的深入发展,特别是近30年来进展更快。对昆虫迁飞的认识由一些表面现象的记载发展到从生态学、生理学、行为习性上和作为进化适应对策上予以深刻地阐明。使我们感到昆虫学领域内一门分支的新兴学科——“迁飞昆虫学”将毫无疑问地会发展起来。

虽然国外已有一些关于昆虫迁飞的专题论著,但系统地介绍昆虫迁飞的著作尚未见到,为了教学和科研及生产上的需要,比较系统地总结国内、外在迁飞昆虫研究方面的成就,为新学科的建立打下初步基础。这是我们编写本书的旨意,也是一次大胆的尝试。

由于昆虫的迁飞涉及到有关基础理论学科和昆虫学科各个领域,在编写这本书时,确实碰到了一些困难,好在编写过程中,我们有 C.G. Johnson (1969) 的 “Migration and Dispersal of Insect by Flight”, R. C. Rainey 编辑的 “Insect Flight”, H. Dingle 编辑的 “Evolution of Ins-

ect Migration and Diapause”, A. Sidney 和 Jr. Gauet-hreaux的 “Animal Migration, Orientation and Navigation.” 以及其它有关著作和大量散布于各国期刊上的文献资料作为借鉴和参考, 才得以完成这一任务。在此, 编者对提供本书资料的专著和论文作者表示衷心的感谢。书中引用的文献资料如有疏漏和错误之处, 均由本书编者负责。

本书得以问世是和各方的大力帮助和支持分不开的。这里尤其是要对在编写过程中起过关键性作用的一些人表示由衷的感谢。首先是南京农业大学副校长程遐年同志, 他热情地赞助和关怀本书的编写及在定稿时发挥了很大的作用; 王荫长同志慷慨地提供有关文献和自己尚未发表的研究资料; 蔡立正同志自始至终给予很多帮助并为绘制插图花费了许多时间和精力; 钱贻舜同志、上海市川沙县植保植检站李汝铎、何剑乔同志为本书绘制了大量的插图, 华中农学院邓望喜、上海星火农场宋焕增和福建农科院刘浩官等同志惠赠有关照片, 为本书增添了不少特色。胡春林、王维淑同志参加编排和誊抄工作。此外, 韩尔宁、张建新、都健以及众多的研究生和大学生们在得知我们编写本书时, 均主动给予多方的协助, 使我们倍受鼓舞。对以上这些同志为本书编写所作的贡献, 我们将永铭记在心。

本书第一至第六章和第九章由陈若麓编写, 第七、第八和第十章分别由谈涵秋、丁锦华和胡国文编写。全书完稿后由丁锦华进行统编和校对。

因编写时间仓促, 业务水平有限, 书中错误之处在所难免, 恳切希望同行专家和读者不吝批评指正。

编著者谨识

一九八五年十一月于紫金山麓

## 内 容 简 介

本书重点论述迁飞昆虫的动力学、能量代谢、迁飞机制以及与环境条件的关系。共分十章：第一章概述昆虫迁飞的研究历史及迁飞和扩散的基本概念；第二和第三章主要讨论昆虫迁飞的动力学基础，包括昆虫飞行的适应性构造和功能及飞行期间的能量代谢；第四章阐述昆虫迁飞的生理、生态机制，即迁飞与两性发育、内分泌激素控制和环境条件的关系；第五和第六章论证了昆虫迁飞的过程，即起飞迁出、空间运行和降落有关的一些问题；第七章深入浅出地介绍昆虫迁飞与气象条件的关系；第八和第九章分别综述了国内、外主要迁飞昆虫研究成果；第十章昆虫迁飞规律的研究方法。每章后附有主要参考文献，读者可根据自己的需要从中追溯最原始的资料。

可供植物保护、昆虫学、生态学等方面的科研和各级农业院校师生及害虫测报人员参考。



# 目 录

## 前言

### 第一章 昆虫迁飞的概念及类别 ..... 1

#### 一、昆虫迁飞现象及研究概况 ..... 2

#### 二、昆虫迁飞的基本概念 ..... 5

##### (一) 昆虫迁飞概念的不同观点 ..... 5

##### (二) 迁移飞行和非迁移飞行 ..... 7

##### (三) 从进化的角度看昆虫的迁飞 ..... 9

##### (四) 迁飞和扩散 ..... 10

##### (五) 迁移和居留 ..... 11

##### (六) 迁飞的个体和群体关系 ..... 12

#### 三、昆虫迁移和扩散的类别 ..... 12

#### 参考文献 ..... 27

### 第二章 昆虫的飞翔运动 ..... 34

#### 一、具翅胸节的构造 ..... 34

#### 二、昆虫飞行肌的构造和功能 ..... 36

##### (一) 昆虫飞行肌的构造 ..... 36

##### (二) 神经肌肉突触及机能 ..... 38

##### (三) 同步型飞行肌和非同步型飞行肌 ..... 40

#### 三、翅的运动 ..... 40

##### (一) 翅的扑动机制 ..... 40

##### (二) 翅的扑动节奏 ..... 41

#### 四、翅运动过程中气动力的发生 ..... 43

##### (一) 举力(升力) ..... 43

##### (二) 阻力 ..... 43

##### (三) 昆虫的飞行和气动力的产生 ..... 44

|                                   |     |
|-----------------------------------|-----|
| (四) 昆虫在空中滑行的气动力 .....             | 53  |
| 五、感觉器官对昆虫飞翔的控制作用 .....            | 56  |
| (一) 翅上的感觉器及作用 .....               | 56  |
| (二) 其它感觉器对飞行的影响 .....             | 58  |
| 参考文献 .....                        | 61  |
| 第三章 昆虫飞行的能量代谢 .....               | 64  |
| 一、昆虫飞行期间的代谢速率 .....               | 64  |
| (一) 环境温度 .....                    | 65  |
| (二) 翅负荷与体重 .....                  | 68  |
| (三) 飞行速度 .....                    | 69  |
| (四) 输送价 .....                     | 69  |
| 二、昆虫飞行代谢的神经控制 .....               | 70  |
| 三、飞行肌的能量供应机制 .....                | 72  |
| (一) 氧化供应 .....                    | 72  |
| (二) 飞行肌中物质代谢的生化过程 .....           | 72  |
| (三) 燃料的动员 .....                   | 79  |
| (四) 飞行代谢的激素控制机制 .....             | 81  |
| 四、飞行肌温度和代谢速率 .....                | 85  |
| (一) 温度对飞翔“发动机”的影响 .....           | 85  |
| (二) 飞行前的准备运动 .....                | 87  |
| (三) 飞行期间胸部温度的稳定 .....             | 89  |
| 参考文献 .....                        | 91  |
| 第四章 昆虫迁飞与两性发育、内分泌控制和环境条件的关系 ..... | 98  |
| 一、迁飞与交配、性发育和产卵 .....              | 99  |
| (一) 迁飞与两性交配 .....                 | 100 |
| (二) 迁飞与雌虫卵巢发育和产卵 .....            | 102 |
| (三) 雌虫卵巢发育状况在迁飞研究中的应用 .....       | 109 |
| 二、昆虫迁飞的内分泌控制 .....                | 112 |
| (一) 昆虫运动与蜕皮激素的关系 .....            | 113 |
| (二) 昆虫迁飞行为与保幼激素的关系 .....          | 114 |

|                                   |     |
|-----------------------------------|-----|
| (三) 昆虫迁飞行为与心侧体和有关激素的关系·····       | 128 |
| 三、昆虫迁飞与环境条件的关系·····               | 129 |
| (一) 昆虫迁飞与遗传和环境的关系·····            | 129 |
| (二) 环境条件引起昆虫迁移飞行的两种假说·····        | 131 |
| (三) 引起昆虫迁飞的环境因素·····              | 124 |
| 参考文献·····                         | 131 |
| 第五章 昆虫的起飞和迁出·····                 | 136 |
| 一、幼嫩期和飞行能力的发育·····                | 136 |
| (一) 幼嫩期的发育·····                   | 137 |
| (二) 飞行前的生理准备·····                 | 138 |
| (三) 飞行能力的生化成熟·····                | 139 |
| 二、起飞·····                         | 140 |
| (一) 起始运动·····                     | 140 |
| (二) 影响起飞的条件及各有关系因素联合的影响·····      | 141 |
| 三、迁出飞行·····                       | 144 |
| (一) 迁出飞行的特点·····                  | 144 |
| (二) 迁出飞行的周期·····                  | 145 |
| (三) 突然的大量迁出飞行·····                | 152 |
| (四) 越冬、越冬后的迁出飞行·····              | 154 |
| (五) 关于群集作为迁移同步因素问题·····           | 155 |
| 参考文献·····                         | 157 |
| 第六章 昆虫迁移的方位、空间运行动态和降落·····        | 161 |
| 一、迁移的方位·····                      | 162 |
| (一) 迁飞与风的关系·····                  | 163 |
| (二) 视觉反应在近地层空中对飞行速度、高度和时间的作用····· | 165 |
| (三) 迁出方位·····                     | 169 |
| (四) 迁移运行过程中的方位·····               | 171 |
| 二、迁飞昆虫在空中的组成和分布动态·····            | 166 |
| (一) 空中迁飞种群的组成和空中浮游生物的概念·····      | 166 |
| (二) 空中昆虫的密度·····                  | 169 |
| 三、降落·····                         | 206 |

|                      |     |
|----------------------|-----|
| (一) 昆虫在空中的聚集和降落      | 205 |
| (二) 降落时飞行行为的变更       | 207 |
| (三) 定居活动             | 208 |
| 参考文献                 | 211 |
| 第七章 昆虫迁飞与天气条件的关系     | 217 |
| 一、有关昆虫远距离迁飞天气条件的基本概念 | 217 |
| (一) 风与等压线            | 217 |
| (二) 风带与气压带           | 21  |
| (三) 低气压系统            | 220 |
| (四) 高气压              | 221 |
| (五) 锋                | 222 |
| (六) 切变线              | 223 |
| (七) 热带辐合带            | 225 |
| (八) 冷高压活动            | 227 |
| (九) 梅雨               | 227 |
| (十) 台风               | 228 |
| (十一) 雷暴              | 229 |
| 二、昆虫长距离迁飞的大气环流背景     | 230 |
| (一) 东亚季风环流与昆虫的长距离迁飞  | 230 |
| (二) 非洲的盛行风与沙漠蝗的迁移    | 236 |
| (三) 北美洲的平均流场与昆虫的迁移   | 236 |
| 三、昆虫的起飞(迁出)与气象条件的关系  | 239 |
| (一) 温度               | 240 |
| (二) 光照               | 241 |
| (三) 湿度               | 243 |
| (四) 气压               | 243 |
| (五) 风和垂直气流           | 244 |
| (六) 其它               | 245 |
| 四、昆虫迁飞运行与气象条件的关系     | 245 |
| (一) 昆虫的飞行速度          | 245 |
| (二) 昆虫迁飞的运载气流        | 247 |

|                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| (三) 北迁过程中飞行的北界.....                                                                   | 263 |
| (四) 昆虫飞行高度与气象条件.....                                                                  | 264 |
| (五) 昆虫运行时的密度与气象条件.....                                                                | 265 |
| 五、昆虫降落(迁入)与气象条件的关系 .....                                                              | 267 |
| (一) 昆虫降落的气象原因.....                                                                    | 267 |
| (二) 有利于昆虫降落的天气系统.....                                                                 | 262 |
| (三) 昆虫受内在“生物钟”支配的降落与气象条件.....                                                         | 269 |
| 参考文献 .....                                                                            | 271 |
| 第八章 国内迁飞昆虫研究的例证 .....                                                                 | 275 |
| 一、粘虫 <i>Mythimna separata</i> (Walker) .....                                          | 276 |
| 二、小地老虎 <i>Agrotis ypsilon</i> Rottemberg.....                                         | 284 |
| 三、稻纵卷叶螟 <i>Cnaphalocrocis medinalis</i> Guenée .....                                  | 289 |
| 四、褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i> Stål.....                                             | 300 |
| 五、白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i> Horváth .....                                       | 313 |
| 参考文献 .....                                                                            | 328 |
| 第九章 国外迁飞昆虫研究的例证 .....                                                                 | 330 |
| 一、沙漠蝗 <i>Schistocerca gregaria</i> (Forsk.) .....                                     | 330 |
| 二、非洲粘虫 <i>Spodoptera exempta</i> (Wlker) .....                                        | 333 |
| 三、甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i> (Hb.) 和秋粘虫 <i>S. rugiperda</i><br>(J. E. Smith) ..... | 337 |
| 四、斑蝶 <i>Danuz plexippus</i> L. ....                                                   | 338 |
| 五、紫萼叶蝉 <i>Macrostelus fascifrons</i> (Stål) .....                                     | 341 |
| 六、甜菜叶蝉 <i>Circulifer tenellus</i> (Baker) .....                                       | 344 |
| 七、马铃薯叶蝉 <i>Empoasca fabae</i> (Harris) .....                                          | 348 |
| 八、褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i> (Stål) .....                                          | 348 |
| 九、蚜虫类 .....                                                                           | 351 |
| 十、其它蝴蝶类 .....                                                                         | 353 |
| 参考文献 .....                                                                            | 356 |
| 第十章 昆虫迁飞的研究方法.....                                                                    | 359 |

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| 一、昆虫飞行能力的测定和仪器装备 .....  | 360 |
| (一) 举力的测定 .....         | 360 |
| (二) 振翅频率的测定 .....       | 361 |
| (三) 飞行时间、距离和速度的测定 ..... | 362 |
| 二、昆虫迁飞规律的研究方法 .....     | 364 |
| (一) 雌虫卵巢解剖 .....        | 364 |
| (二) 高山网捕 .....          | 373 |
| (三) 海面网捕 .....          | 379 |
| (四) 飞机网捕 .....          | 383 |
| (五) 空中吸虫器 .....         | 388 |
| (六) 标记释放回收 .....        | 392 |
| (七) 雷达在昆虫迁飞研究中的应用 ..... | 396 |
| 参考文献 .....              | 405 |

## 第一章 昆虫迁飞的概念及类别

关于昆虫迁飞的概念是昆虫学家、生态学家极为感兴趣的问题。昆虫迁飞现象在自然界中普遍存在着，这在国内外的历史上亦早有记载。但对昆虫迁飞的概念，各学者有着各自的理解和解释。迁飞不是飞翔的同义词，有着生态空间的概念，有着生态行为和生理基础的标准。迁飞和扩散在定义上也有区别。迁飞是可以由自身控制或借助于外力的帮助，有一定方向性的移动，而扩散一般是指个体间平均距离的增加。但由于对许多昆虫缺少深入的研究，在实际区分上尚存在着困难。因此，在类型的归纳上常不过分强调在概念上的区别。

昆虫迁飞是一种特殊的行为，是在长期进化过程中形成的一种适应性，表现于昆虫种群周期性地从一个空间单位迁向另一个空间单位，以保证其生活史的延续和物种的繁衍。昆虫的迁飞过程可分为起飞迁出、运行和降落3个阶段。迁飞是从成虫迁离羽化场所开始并到达新的场所产下新一代的全过程。昆虫在起飞迁出后，需要足够长的时间和不受干扰的飞行，穿越近地面的空气边界层后，进入高空的水平输送气流，并保持气载状态随气流作远距离运行。当进入新的繁殖或栖息场所后，降落的昆虫常在宁静的空气中由于求欲飞行或依它们的感觉机制发现寄主。

## 一、昆虫迁飞现象及研究概况

在动物界中，一些鸟类、鱼类的季节性迁移和回游已是众所周知的事实。昆虫的迁飞现象虽不如鸟类、鱼类那样为人们所熟悉，但无疑，迁飞现象在昆虫世界中是客观存在的。在自然界中，一些昆虫的种群数量常常会季节性地从一些场所突然消失或下降，而在另一些场所则会季节性地突然出现或增多。一些蝴蝶、蜻蜓、蝗虫等常常会成群地在旷野、海面或山顶上空穿越而过。这种现象显然不同于一般昆虫在它们栖息地因觅食、交配或产卵活动所作的飞行。一些体形小，飞行力较弱的昆虫如蚜虫、飞虱、纵卷叶螟等，其迁飞虽不易由人们的肉眼发现，但它们季节性地从一地迁出消失，而在另一地突增的现象十分明显。至目前为止，在世界各地空中不同高度捕捉的昆虫种类十分丰富。

Glick (1939) 在美国路易斯安那州不同高度捕捉到的昆虫分属于20个目，216科，700多种，Herrell等 (1964, 1966) 在太平洋、印度洋、大西洋洋面共捕获15目，192种不同种类的昆虫。陈永林等 (1963) 根据在我国渤海、黄海海面迁飞昆虫的观察记录，发现有很多重要的经济害虫如粘虫、小地老虎、棉铃虫、棉小造桥虫、稻苞虫、麦二叉蚜、麦长管蚜、桃赤蚜、豆天蛾等，具有越海迁飞的现象。邓望喜等在1977—1979年夏、秋季节；在我国鄂、湘、赣3省范围内，从空中100—3000米不同高度范围内应用飞机捕捉，结果共捕获10个目，42科，84种昆虫。其中主要的农业害虫和天敌有褐飞虱、白背飞虱、黑尾叶蝉、稻纵卷叶螟、甘薯麦蛾、大豆螟蛾、黑肩绿盲蝽、中华草蛉、龟纹瓢虫、食蚜蝇、小茧蜂等。1979—1983

年，上海星火农场在上海至大连的黄海海面共捕获12个目，72科，328种昆虫。在上述各种捕捉的种类中，尽管未必都具有迁飞的习性，但在某种程度上，可以说明迁飞现象在昆虫世界中有一定的普遍性。

关于昆虫的迁飞现象，在人类的生活和历史中有很多神奇的传说和历史记述。在圣经“出埃及记”中，有上帝使东风把蝗虫刮到埃及惩罚法老的故事。在古代历史上，我国是记述昆虫迁飞现象最早的国家。在《史记·秦始皇本纪》中，记载着公元前243年蝗虫在我国迁飞为害的史实——“始皇四年十月庚寅，蝗从东方来蔽之，天下疫”。这是叙述昆虫迁飞现象的最早史实。至汉代，我国即已有虫由风生之说。以后，我国对蝗虫的发生、迁飞和为害有比较系统的记载。如“安帝永初七年（公元113年）八月丙寅，京师大风，蝗虫飞过洛阳”，“天保八年（公元569年），夏至九月，河北六州，河南十二州……，大蝗是月飞至京师，蔽日，声如风雨”，“贞元六年（公元780年）五月，……蝗自海而至飞蔽天”等等。一直到清代对飞蝗的生活习性，迁飞行为和防治有十分科学的概述。顺治七年（公元1657年）在《捕蝗要诀·除蝗八要》一书中记述有，“蝗性顺风。西北风起，则向东南。东南风起，则向西北。亦间有逆风行者，大约顺风时多，每行必有头，有最大色黄者领之始行。……，若惊其头则四散难治矣”。这一记述中有关蝗虫迁飞的行为和条件与当代蝗虫迁飞研究的结果十分相似。

除蝗虫以外，我国对稻苞虫、粘虫的迁飞的记述亦较早。康熙丁巳年（公元1677年），刘应棠在《梭山农谱·耘卷·梳虫》一文中详细记述了稻苞虫迁入的天气和田间幼虫为害的状况以及用稻梳除虫的方法。文中记述道：“一中伏间，酷暑熏

蒸，热气逼地，山云应焉，往往生雨。雨之去来，随大南风。风来雨来，风去雨去，以故晴湿不常，不正之气，田禾感之而蛄虫生，食叶竟啜蛭有声……”。在同治十三年（公元1874年），陈崇砥在《治蝗书·附捕粘虫说》一书中记述了粘虫发生的条件。文中叙述为：“北地值田禾茂盛之时，或遇大雾或阴晴不时，则生青虫，形始蚕。”上述这些记载与当代关于昆虫迁飞和降雨的天气条件颇为类同。

近一二个世纪以来，世界各地对昆虫的迁飞先后都有大量的记载和研究。Gilbert 1785年记录了南汉普顿的塞布纳（Selborne）地区在一次东风以后，出现了大量的黑蚜。Parry（1828）在1827年去北极的途中发现北极海面的浮冰上有很多蚜虫，当时鉴定为 *Aphis borealis*，Tutt（1900）记录了上百万丫纹夜蛾和其它昆虫与一些鸟类自东向西迁飞，Webster（1901）列举了一些蚱、麦瘿蚊、梨圆盾蚧、棉叶夜蛾、蜘蛛，可以由风暴吹送得很远，Smith和Allen（1932）报道，在美国黄瓜十一星叶甲春季随风由南向北迁飞，秋季随风向南回迁。自30年代起，英国著名昆虫学家Williams对昆虫的迁飞，特别是对蝴蝶、蛾类、食蚜蝇以及蜻蜓等作了较为系统的研究工作。在30—50年代以他为代表的研究工作，其重要特点是表明了自然界昆虫的迁飞现象十分普遍，昆虫的迁飞是一种重要的行为和生态现象。从本世纪50年代以后，研究已进入对一些经济上重要性的害虫，如沙漠蝗、蚜虫、粘虫、秋粘虫、非洲粘虫、叶蝉类、褐飞虱和自背飞虱、稻纵卷叶螟等。在迁飞行为、生理、生态、季节性迁飞规律、遗传进化等方面进行了系统的研究分析，取得了很大进展，大大促进了农、林、医等迁飞昆虫的研究。在研究方法上已由迁飞现象的推理分析进而开始采用标记释放回收、雷达追踪等方法，以提供昆虫迁飞的

直接证据。我国对粘虫、褐飞虱、稻纵卷叶螟已通过远距离标记释放回收获得成功。在北美对斑蝶的标记释放亦取得同样的结果。在英国、澳大利亚、美国等国家应用雷达技术探测或跟踪蝗虫、非洲粘虫、蚜虫等的迁飞活动亦已成功并将有很大的发展。

## 二、昆虫迁飞的基本概念

### (一) 昆虫迁飞概念的不同观点

关于昆虫迁飞的概念，很多学者根据各自的理解和兴趣，有着不同的解释。对迁飞的定义亦很不统一，其争论点主要集中于以下几个方面。

1. 昆虫迁飞的方向。以 Williams 为代表的学者认为，迁飞昆虫有一种独立于环境的天赋定向机制，在整个迁飞过程中是由昆虫本身决定迁飞的方向和路径。因此，迁飞应是主动的定向飞行。对于一些形体小、飞行力弱、随气流迁移的昆虫，认为是一种无意识的飞行，是一种被动的迁移，称之为扩散。

但迁飞的大量事实表明，除一些蝶类如斑蝶和一种佛罗里达盐滩蝶 *Ascia monuste*，可以不靠风迁移以外，大部分迁飞昆虫情况与上述标准不符。蝗虫和蚜虫以往是作为主动定向迁飞和被动扩散的典型例子，但实际上两者在所谓的主动和被动迁飞概念上无本质性的差别。事实上蝗虫靠风力的迁移程度并不少于蚜虫，而有翅蚜作为迁移者的自主程度亦并不亚于蝗虫。沙漠蝗迁飞群体中个体的飞行方向与蝗群迁飞的方向常常无直接联系。迁飞的轨迹受制于风向、风速。有翅蚜在开始进入气流、保持在气流中长距离输送以及降落地面等，都有一定的主