

李光博院士在中国黏虫越冬迁飞规律与行为机制研究中的贡献

——纪念李光博院士诞辰 100 周年

江幸福*, 张 蕾, 罗礼智

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

摘要 迁飞害虫因其突发性、暴发性和异地虫源等特点常造成农作物损失。2020 年农业农村部公布的国家一类农作物病虫害名录上 10 种(类)害虫中就有 8 种(类)是迁飞性害虫。本文回顾了李光博院士在我国黏虫越冬迁飞规律与行为机制研究中的杰出贡献,包括:带领全国越冬调查协作组,首次提出我国黏虫越冬区划;首创黏虫大规模“标记-释放-回收”试验,揭示了季节性远距离南北往返迁飞规律;开启黏虫迁飞行为机制研究先河,发现黏虫迁飞与生殖生活史适应特征。李先生对黏虫越冬迁飞规律与机制的研究在国内外产生了重要影响,引领国内外其他迁飞害虫研究与治理,为迁飞害虫的监测预警和综合治理提供了理论依据并做出了重大贡献。结合李光博院士的研究成果,简要介绍了现阶段我国主要迁飞害虫的研究进展,并对未来研究趋势做了展望。

关键词 李光博; 黏虫; 越冬迁飞规律; 行为机制; 展望

中图分类号: S435.122 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2022209

Academician Li Guangbo's contribution to the research on the overwintering, migration regularity and behavior mechanism of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker)

— To commemorate the 100th Anniversary of the birth of Academician Li Guangbo

JIANG Xingfu*, ZHANG Lei, 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)

Abstract Migratory insect pests usually cause crop losses due to their characteristics of sudden and explosive occurrence and exotic population source. In 2020, 8 out of 10 species (category) on the National List of Crop Diseases and Insect Pests announced by the Ministry of Agriculture and Rural Affairs were migratory pests. This paper reviewed Academician Li Guangbo's outstanding contributions to the research on the overwintering, migration regularity and behavioral mechanisms of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). He proposed overwintering region division of *M. separata* in China for the first time by leading the national overwintering investigation cooperative group, and unveiled *M. separata* seasonal, long-distance, multigenerational roundtrip migration between southern and northern China by originating the large-scale mark-release-recapture experiment. Furthermore, he led the way in opening the study on regulation of migration behavior mechanism of *M. separata*, and found the adaptive characteristics between migration and reproduction. Academician Li Guangbo's research on the overwintering, migration regularity and behavior mechanism of *M. separata* had great impacts at home and abroad, made significant contributions by leading the similar research and management of other migratory pests, and provided theoretical basis for monitoring, forecasting and integrated management of migratory pests. Based on the research achievements of Academician Li Guangbo, we introduced the present research progress of major migratory pests in China in brief, and presented their future research tendency as well.

收稿日期: 2022-04-18

修订日期: 2022-04-20

基金项目: 国家自然科学基金(31871951); 中国农业科学院基本科研业务费所级统筹项目(2022)

* 通信作者 E-mail:xfjiang@ippcaas.cn

Key words Li Guangbo; *Mythimna separata*; overwintering and migration regularity; behavior mechanism; prospects

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,也是通常造成害虫大面积和多世代暴发致灾的重要原因。我国地跨热带、亚热带、温带和寒温带等多个季风气候带,给迁飞害虫发生为害提供了适宜的时空条件,有利于迁飞害虫在我国季节性南北往返迁飞为害。长期以来,飞蝗 *Locusta migratoria*、黏虫 *Mythimna separata*、草地螟 *Loxostege sticticalis*、稻飞虱、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 等一直都是我国农作物主要迁飞害虫,给我国农业生产和粮食安全带来严重威胁。2020 年农业农村部公布的国家一类农作物病虫害名录上 10 种(类)虫害中就有 8 种(类)是迁飞性害虫^[1]。

迁飞性害虫因其突发性、暴发性和异地虫源等特点常常造成生产上监测预报困难,防治上防不胜防的被动局面。黏虫即是这样一种以“突然而至”和“暴食为害”而著称的“神虫”,在我国发生已有 2 000 多年的历史,严重威胁我国玉米、小麦和水稻三大主粮作物生产安全^[2-3]。为揭开黏虫迁飞为害的神秘面纱与灾变机制,李光博院士带领团队创造性地提出了我国黏虫越冬区划,揭示了其在全国范围内季节性迁飞为害规律,并进一步探明了黏虫迁飞行为发生与调控的生态生理机制,为提高我国黏虫预测预报水平,有效控制其迁飞为害和保障我国粮食安全做出了重大贡献。

1 李光博院士在黏虫越冬迁飞规律与机制研究中的贡献

1.1 带领全国越冬调查协作组,首次提出我国黏虫越冬区划

迁飞害虫的越冬区划是明确其迁飞的初始虫源,揭示害虫迁飞特性的重要依据。为揭示黏虫春季世代发生的虫源,提高预测预报水平,李光博院士从上世纪 50 年代开始对黏虫越冬和区域种群动态规律进行了大量的调查研究,并负责组织全国黏虫协作网,提出加强对黏虫越冬与迁飞习性的研究。首先在我国华北、东北等地区进行挖土调查,抽样 10 多万个样方,通过大规模越冬调查,首次明确了在北方地区黏虫不能越冬。进一步组织全国协作单位在淮河以南开展越冬调查,取样数千个,获得了在淮河以南部分地区黏虫以蛹为主要越冬虫态的证据。其次,为探明黏虫越冬习性与越冬存活率,系统开展了黏虫越冬饲养观察,再次证明了黏虫在华北地区不能越冬,而在长江以南冬季饲养的黏虫成活率高且发育正常。再次,开展了黏虫耐低温能力测定并结合各地黏虫过冷

却点结果,证明了黏虫蛹期耐低温能力最强,各虫态死亡率随低温时间延长而增加,在 0℃ 条件下,30~35 d 后全部死亡。据此,李光博院士首次提出我国黏虫的越冬北界为 1 月份 0℃ 等温线,大致相当于 33°N。并根据黏虫发育起点温度,提出了 1 月份 8℃ 等温线附近(27°N 左右)及其以南各地为黏虫周年繁殖区,此区域黏虫冬季主要在冬小麦上生长发育,并可产生严重为害,少量幼虫也会栖居在绿肥田及田边杂草中取食。此两线之间的地区,黏虫主要以蛹越冬,越冬环境有麦田、绿肥田、稻田埂、稻桩和杂草等。最后,李光博院士在明确了东半部地区黏虫越冬规律的基础上,通过协作研究,又明确了中国西北、西南大部地区属二代黏虫常发区,越冬北界与东部地区基本一致。至此,李光博院士带领全国黏虫越冬调查协作组,通过大量的野外越冬调查,结合冬季饲养与抗寒能力测定等手段,成功解决了我国黏虫的越冬区划以及各地的春季始发虫源等关键问题,也为明确黏虫的迁飞规律奠定了基础^[4]。

1.2 首创黏虫大规模“标记-释放-回收”试验,揭示“神虫”迁飞规律

为揭示黏虫在我国来无影去无踪的“神虫”发生特点,李光博院士根据我国黏虫区域性种群动态变化以及发生为害资料的科学分析,提出全国黏虫季节性南北往返迁飞为害假说,并组织全国黏虫研究协作组创造性地开展大规模“标记-释放-回收”试验,验证了这一假说。首先,李光博院士将我国东半部地区的黏虫划分为华南的一代及五(或六)代多发区、江南的五代多发区、江淮的一代多发区、东北的二代多发区以及华南的三代多发区等 5 种类型发生区。其次,提出了 5 种发生区之间的黏虫季节性迁飞为害假说,即每年春季,在华南的一代及五(或六)代多发区,春季越冬代成虫于 2 月—4 月间羽化,除少数居留外,大部分向北迁飞到江淮的一代多发区繁殖为害,小部分可能继续北迁到东北和华北的二、三代多发区,形成该区春季世代的迁入虫源。在一代、三代及五代多发区,第一代黏虫发生于 3 月—6 月,5 月中、下旬至 6 月上、中旬各区第一代成虫羽化后,除少数居留外,大部分继续向北迁飞到东北的二代多发区。7 月中、下旬东北二代成虫羽化后除部分居留外,大部分向南迁飞到三代多发区繁殖。8 月下旬至 9 月上、中旬华北三代成虫羽化后,除少数居留外,大部分继续南迁到江南和华南地区越冬。第三,为验证这一假说,1961 年—1963 年李光博院

士及其团队分别在我国东部地区 9 省 13 地开展 13 次“标记-释放”试验,共标记黏虫蛾 202.5 万余头,并在 5 省 11 地回收到标记蛾 12 头,其中标记回收两地最远的直线距离为 1 400 km,这是首次获得黏虫迁飞最远的直线距离。根据黏虫标记回收结果绘制了第一张我国东部地区黏虫迁飞路线图。最后,借鉴东部地区黏虫“标记-释放-回收”成功经验,1978 年-1980 年又分别在我国西部地区 8 省 16 地共标记成虫 250 多万头,并分别在不同地区回收标记蛾 34 头,标记回收两地的直线距离为 540~1 280 km。在此基础上,又阐明了西部地区季节性迁飞规律以及东西部地区虫源交流关系。明确了中国西北、西南大部地区属二代黏虫常发区,其虫源性质主要来自江淮流域一代黏虫常发区,除不同纬度之间的水平迁飞外,还存在不同海拔间垂直迁飞,越冬北界与东部地区基本一致。至此,我国东、西部地区黏虫迁飞的神秘面纱得以完整揭开,这是世界上采用大规模“标记-释放-回收”方法研究害虫远距离迁飞规律的唯一成功范例,证实并揭示了黏虫远距离迁飞为害规律与路线,也为黏虫迁飞行为机制研究奠定了基础^[2,5]。

1.3 以迁飞规律为基础,探明黏虫迁飞行为发生与调控机制

李光博院士在明确黏虫迁飞规律的基础上,为进一步弄清其迁飞行为发生的原因与机制,上世纪 80—90 年代,带领团队不断攀登,揭示了黏虫迁飞行为发生与调控的生理生态机制。首先,明确了黏虫迁飞的行为参数,阐明了迁飞行为受到温湿度、幼虫密度、光周期、补充营养等外部环境因子的显著影响,并且环境因子还可以作为信号诱导黏虫迁飞型和居留型分化。较高的幼虫密度、幼虫期饥饿、短光照和高温等不良环境信号是诱导成虫迁飞行为发生的主要原因,也是迁飞型分化的重要因素。其次,明确了黏虫迁飞行为还会受到蛾龄、交配与产卵状态、飞行能源物质、内分泌激素等生理因素的显著影响。黏虫蛾羽化后 1~2 日龄即可迁飞,且迁飞行为发生在成虫产卵之前,飞行与生殖之间的平衡转换由“卵子发生-飞行拮抗”综合征协调。黏虫迁飞初期主要动用糖类能源物质,而在持续飞行期间主要动用脂类物质。迁飞型黏虫具有发达的飞行肌结构与功能,而飞行肌蛋白也可在飞行与生殖中最大效益转化利用。保幼激素(JHI、JHII)对黏虫飞行与生殖均有显著的影响,较低浓度的 JH 有利于成虫迁飞,较高则有利于生殖。最后,在研究明确黏虫飞行与生殖互作基础上,发现了迁飞型黏虫在羽化后一个较短的关键时期(羽化后的 24 h)

还可以在低温、饥饿和长光照等环境因素胁迫下向居留型转换。黏虫迁飞行为机制的研究将我国迁飞昆虫研究推向了一个新的高度^[6-13]。

1.4 黏虫迁飞研究的学术思想,引领国内外迁飞害虫研究与治理

李光博院士及其团队对黏虫迁飞规律及其行为调控机制的系统研究,在国内外引起重要反响。国内的稻飞虱、稻纵卷叶螟、小地老虎 *Agrotis ipsilon*、草地螟和甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 等迁飞性害虫均采取了与黏虫相似的研究思路、技术路线及研究方法,也取得了重要进展。英国、美国、日本和澳大利亚等昆虫迁飞研究专家到中国考察访问后,给予了极高的评价,认为这些研究处于世界领先地位。英国著名迁飞昆虫专家 Johnson 教授曾将李光博院士的黏虫迁飞研究成果收录到《昆虫的迁飞与扩散》专著中^[14]。美国著名迁飞昆虫专家 Showers 教授也利用了我国黏虫迁飞规律研究的原理和方法,在美国对小地老虎迁飞规律研究取得成功后,专门来信对李光博院士表示感谢,并给予高度评价^[15]。此后,中国与国际上有关害虫迁飞的实验室也开展了长期学术交流与合作,李光博院士的后辈们也相继到美国等各大大学和研究机构开展国际合作研究,继续在害虫迁飞行为及其调控机制方面进行深入研究。

2 当前我国主要害虫迁飞规律及调控机制研究进展

当前,全球气候变化以及我国农作物结构调整已显著影响包括迁飞害虫在内的害虫发生规律与灾变机理。结合李光博院士的黏虫研究成果,发现近年来我国黏虫、草地螟等发生为害与迁飞规律均呈现新的特点和变化,利用昆虫生态生理学、遗传学和分子生物学等方法对主要迁飞害虫生态适应性及迁飞致灾机制研究也取得了重要突破。

2.1 揭示了全球气候变化和作物结构调整背景下害虫迁飞为害规律的变化

20 世纪 60—70 年代,李光博院士根据黏虫“标记-释放-回收”结果以及各地种群动态规律,明确了我国东部地区黏虫呈现典型的季节性远距离接力式南北往返迁飞规律^[3]。随着全球气候变化以及农作物结构调整,当前我国黏虫迁飞为害规律发生了明显变化。主要体现在:春季黏虫向北迁飞的时间有所提前且迁飞持续时间延长,而秋季向南回迁的时间有所推迟,东北和华北地区虫源除向东部地区回迁外,还可向西南地区回迁。最为明显的是东北地区二代秋季回迁

比例缩小,而继续留在东北繁殖的比例增多,导致东北地区黏虫发生增加1个世代且回迁时间延迟^[16]。与此同时,随着全国玉米种植结构与面积调整,逐渐形成从东北到西南的斜长形玉米主要种植带,黏虫的发生为害也由原来的东半部地区为主演变为从东北到西南的斜长条带,玉米也成为当前黏虫为害最严重的作物^[16]。

当前我国草地螟已进入第4个发生周期,与前3个周期相比,本轮周期草地螟发生虫源地更加复杂,种群数量增长更快,迁飞路线进一步西移。除本土虫源外,有大量虫源是从蒙古、俄罗斯和哈萨克斯坦等国迁入。2019年和2020年内蒙古自治区多地草地螟灯下种群数量创历史新高,迁飞为害区域进一步向西北转移,特别是内蒙古中西部地区发生范围扩大^[17]。随着我国东北大豆振兴计划实施以及牧草业发展需求的增加,大豆、牧草等草地螟适宜寄主的增加将会对草地螟发生为害产生巨大的潜在风险。

2.2 揭示了黏虫、草地螟迁飞行为“二次调控”的适应性机制

黏虫、草地螟迁飞行为的“二次调控”是指相对于未成熟期,在环境因子诱导下产生迁飞型与居留型的第一次分化后,迁飞型个体仍然可以在一个较窄的关键时期遭受极端环境因子胁迫产生第二次型变。黏虫“二次调控”关键时期为成虫羽化后24 h内,极端环境因子可以是一定程度的饥饿、长光照和低温^[18-19]。草地螟二次调控的关键时期是成虫羽化后48 h内,目前已经明确的是一定程度的饥饿能够调控迁飞型向居留型转化^[20]。黏虫、草地螟这种迁飞行为的“二次调控”是基于种群在某个较短的时间内(关键时期)遭受极端逆境胁迫产生的利益最大化适应机制,以避免种群可能面临迁飞失败而灭绝的风险,也有利于导致种群集中暴发或成灾。进一步对黏虫迁飞行为“二次调控”产生机制的研究表明,环境因素的刺激导致保幼激素(JH)提前分泌是重要原因。正是由于关键时期内环境因素激活了神经内分泌细胞释放出促咽侧体肽(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。基因水平上正向调控JH的神经肽、关键酶和受体蛋白基因在环境因素的刺激下显著上调,而负向调控JH通路的基因水平受到抑制^[22]。

2.3 揭示了黏虫、草地螟和稻纵卷叶螟迁飞致灾新机制

黏虫、草地螟和稻纵卷叶螟在长期迁飞过程中

进化出一套在特定的适宜的迁飞模式下,成虫迁飞后有利于后代种群集中、快速产卵且产卵量不下降的致灾新机制。即适宜的迁飞模式不仅不会付出能量竞争方面的代价,而且还有利于促进成虫个体或种群生殖,导致灾害。黏虫这种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^[9,23-24]。这种飞行模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。草地螟促进生殖的适宜飞行模式为成虫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^[25]。稻纵卷叶螟在羽化后1~2日龄起飞,每晚飞行6 h或12 h,连续飞行不超过2个夜晚,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^[26]。进一步对黏虫迁飞促进生殖的调控机制研究表明,适宜的飞行模式显著提高了成虫咽侧体的活性,上调了与JH合成相关基因(*at*)的表达,抑制了负向调控JH的基因(*ast*、*jhe*)的表达,从而加速JH的合成与分泌,促进成虫提前产卵、产卵整齐度或产卵量增加,导致后代种群在较短的时间内集中暴发或成灾^[27-29]。

迁飞害虫另一个致灾新机制体现在迁飞型其幼虫期防御能力增强,有利于种群生存、增长和迁飞为害。这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。较高密度下向迁飞型发育的黏虫和草地螟幼虫对天敌和病原菌的抵抗能力显著强于低密度下向居留型发育的幼虫,体现出明显的幼虫密度依赖性防御现象^[30-31]。随着幼虫密度的升高,向迁飞型发育的幼虫其血细胞数量、酚氧化酶(PO)活性和抗菌活力均显著增强^[30]。抗菌肽关联基因^[32-33]、生物胺类章鱼胺、多巴胺和酪胺^[30, 34-35]等对防御能力均有重要调控作用。同样,迁飞型草地螟幼虫的血细胞数目、血淋巴PO活性和抗菌活力也显著高于居留型幼虫^[35-36]。

2.4 初步揭示了黏虫远距离迁飞的地磁定向机制

尽管黏虫迁飞定向受到风温场中风向的显著影响,但黏虫具备较强的主动飞行能力。野外种群迁飞型具有明显的共同定向行为,且符合“春夏北迁、秋冬南回”的定向特征。其定向行为明显受到磁场变化的影响,磁场强度与磁力线方向发生改变,黏虫飞行的方向也随即发生改变,表明其可能利用磁场定向^[37]。利用光学显微镜在普鲁士蓝染色的虫体石蜡切片中观察到黏虫体内有磁性颗粒的存在^[38]。应用高通量测序技术在黏虫中注释到近2万条功能基因的基础上,克隆到多个与黏虫迁飞定向相关的

磁受体蛋白基因,包括隐花色素(*Crys*)和铁硫蛋白基因(*MagR*)。通过对黏虫迁飞型、居留型、不同光周期下饲养种群的 *Crys* 和 *MagR* 基因的时空表达^[39]并结合 RNAi 分析表明,*Crys* 和 *MagR* 基因对黏虫迁飞型的定向行为有重要作用,初步表明黏虫可以利用磁场为其夜间远距离迁飞定向。

3 展望

黏虫、草地螟等 8 种(类)迁飞害虫均已纳入国家一类农作物病虫害名录,也是我国《生物安全法》中关注的重要内容。为有效防治迁飞害虫生物灾害,实现“虫口夺粮”,迁飞害虫研究任重而道远。以李光博院士为代表的老一辈科学家在我国重大迁飞害虫的研究与治理工作中做出了重大贡献,在国内外产生重要影响。沿着巨人的足迹,传承老一辈科学家治学思想,未来在我国迁飞害虫综合治理中,后辈需要从多学科、多角度加强迁飞害虫迁飞规律变化、跨境迁飞与迁飞致灾机制等灾变机理研究,建立自动化、智能化空地一体化监测技术体系和异地测报技术,创新成虫、幼虫和卵一体化新型绿色防治技术,为提高迁飞害虫监测预警水平,实现其可持续治理,保障我国农业生产安全提供理论依据。

参考文献

- [1] 中华人民共和国农业农村部. 中华人民共和国农业农村部公告第 333 号: 一类农作物病虫害名录[EB/OL]. (2020-09-15)[2022-04-18]. <http://www.moa.gov.cn/nybg/2020/202010/202011/t20201130-6357326.htm>.
- [2] 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[J]. 植物保护学报, 1964, 3(2): 101-110.
- [3] 叶志华. 中国重大农业生物灾害及减灾对策[M]//国家科委全国重大自然灾害综合研究组. 中国重大自然灾害及减灾对策分论. 北京: 科学出版社, 1993: 549-602.
- [4] 李光博. 我国粘虫研究概况及主要进展[J]. 植物保护, 1993, 19(4): 2-4.
- [5] 李光博,王恒祥,李淑华. 我国西部地区粘虫迁飞规律及预测预报研究[C]//1957-1987 中国农业科学院建院 30 周年(专辑). 1987: 68-74.
- [6] 曹雅忠,黄葵,李光博. 空气相对湿度对粘虫飞翔活动的影响[J]. 植物保护学报, 1995, 22(2): 134-138.
- [7] 曹雅忠,罗礼智,李光博,等. 粘虫飞翔能源物质及其消耗[J]. 昆虫学报, 1995, 38(3): 290-295.
- [8] 罗礼智,李光博,曹雅忠,等. 粘虫幼虫密度对成虫飞行与生殖的影响[J]. 昆虫学报, 1995, 38(1): 38-45.
- [9] 罗礼智,李光博,胡毅. 粘虫飞行与产卵的关系[J]. 昆虫学报, 1995, 38(3): 284-289.
- [10] 罗礼智,李光博,胡毅. 粘虫幼虫密度对其生长、发育及变型的影响[C]//“植物病虫害生物学研究进展”——植物病虫害生

- 物学国家重点实验室研究论文选. 1995: 209-214.
- [11] 罗礼智,李光博. 温度对草地螟成虫产卵和寿命的影响[J]. 昆虫学报, 1993, 36(4): 459-464.
- [12] 罗礼智,李光博. 粘虫蛾飞行肌超微结构的研究[J]. 昆虫学报, 1996, 39(2): 141-148, 225-226.
- [13] 张志涛,李光博. 粘虫飞翔生物学特性初步研究[J]. 植物保护学报, 1985, 12(2): 93-100.
- [14] JOHNSON C G. Migration and dispersal of insects by flight [M]. London: Methuen, 1969.
- [15] 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]. Journal of Economic Entomology, 1984, 77(2): 491-494.
- [16] 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[J]. 应用昆虫学报, 2014, 51(6): 1444-1449.
- [17] 江幸福,张蕾,程云霞,等. 草地螟第 4 个发生周期或将来临[J]. 植物保护, 2019, 45(4): 79-81.
- [18] ZHANG Lei, JIANG Xingfu, LUO Lizhi. Determination of sensitive stage for switching migrant oriental armyworms into residents [J]. Environmental Entomology, 2008, 37(6): 1389-1395.
- [19] JIANG Xingfu, LUO Lizhi, ZHANG Lei, et al. Regulation of migration in *Mythimna separata* (Walker) in China: a review integrating environmental, physiological, hormonal, genetic, and molecular factors [J]. Environmental Entomology, 2011, 40(3): 516-533.
- [20] CHENG Yunxia, SAPPINGTON T W, LUO Lizhi, et al. Starvation on first or second day of adulthood reverses larval-stage decision to migrate in beet webworm (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. Environmental Entomology, 2021, 50(3): 523-531.
- [21] ZHANG Lei, LUO Lizhi, JIANG Xingfu. Starvation influences allatotropin gene expression and juvenile hormone titer in the female adult oriental armyworm, *Mythimna separata* [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2008, 68(2): 63-70.
- [22] 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[J]. 中国科学: 生命科学, 2016, 46(5): 565-572.
- [23] 罗礼智,江幸福,李克斌,等. 粘虫飞行对生殖及寿命的影响[J]. 昆虫学报, 1999, 42(2): 39-47.
- [24] 吕伟祥. 促进粘虫生殖的飞行模式及其能源物质分配规律[D]. 北京: 中国农业科学院, 2015.
- [25] CHENG Yunxia, LUO Lizhi, JIANG Xingfu, et al. Synchronized oviposition triggered by migratory flight intensifies larval outbreaks of beet webworm [J/OL]. PLoS ONE, 2012, 7(2): e31562. DOI: 10.1371/journal.pone.0031562.
- [26] ZHANG Lei, PAN Pan, SAPPINGTON T W, et al. Accelerated and synchronized oviposition induced by flight of young females may intensify larval outbreaks of the rice leaf roller [J/OL]. PLoS ONE, 2015, 10(3): e0121821. DOI: 10.1371/journal.pone.0121821.
- [27] 李克斌,曹雅忠,罗礼智,等. 飞行对粘虫体内甘油酯积累与咽侧体活性的影响[J]. 昆虫学报, 2005, 48(2): 155-160.
- [28] 江幸福,罗礼智. 粘虫迁出与迁入种群的行为和生理特性比较[J]. 昆虫学报, 2005, 48(1): 61-67.
- [29] LUO Lizhi, LI Kebin, JIANG Xingfu, et al. Regulation of

flight capacity and contents of energy substances by methoprene in the moths of oriental armyworm, *Mythimna separata* [J]. Insect Science, 2001, 8(1): 63–72.

- [30] KONG Hailong, DONG Chuanlei, TIAN Zhen, et al. Altered immunity in crowded *Mythimna separata* is mediated by octopamine and dopamine [J/OL]. Scientific Reports, 2018, 8: 3215. DOI: 10.1038/s41598-018-20711-8.
- [31] KONG Hailong, CHENG Yunxia, LUO Llizhi, et al. Density-dependent prophylaxis in crowded beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae) larvae to a parasitoid and a fungal pathogen [J]. International Journal of Pest Management, 2013, 59(3): 174–179.
- [32] KONG Hailong, DONG Chuanlei, JING Wanghui, et al. Transcriptomic insight into antimicrobial peptide factors involved in the prophylactic immunity of crowded *Mythimna separata* larvae [J]. Developmental & Comparative Immunology, 2019, 98: 34–41.
- [33] KONG Hailong, JING Wanghui, YUAN Lin, et al. Bursicon mediates antimicrobial peptide gene expression to enhance crowded larval prophylactic immunity in the oriental armyworm, *Mythimna separata* [J/OL]. Developmental & Com-

parative Immunology, 2021, 115: 103896. DOI: 10.1016/j.dci.2020.103896.

- [34] KONG Hailong, DONG Chuanlei, JING Wanghui, et al. The role of tyramine β -hydroxylase in density dependent immunity of oriental armyworm (*Mythimna separata*) larva [J/OL]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(7): 1553. DOI: 10.3390/ijms20071553.
- [35] KONG Hailong, YUAN Lin, DONG Chuanlei, et al. Immunological regulation by a β -adrenergic-like octopamine receptor gene in crowded larvae of the oriental armyworm, *Mythimna separata* [J/OL]. Developmental & Comparative Immunology, 2020, 113: 103802. DOI: 10.1016/j.dci.2020.103802.
- [36] 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[J]. 昆虫学报, 2013, 56(6): 630–637.
- [37] 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[J]. 应用昆虫学报, 2018, 55(5): 794–801.
- [38] 谢殿杰, 王伟弘, 张蕾, 等. 粘虫蛾体内磁性颗粒初探[J]. 应用昆虫学报, 2021, 58(1): 90–95.
- [39] 谢殿杰, 张蕾, 程云霞, 等. 黏虫 *MagR* 和 *Cry2* 基因的时空表达分析[J]. 植物保护, 2021, 47(3): 6–13.

(责任编辑: 杨明丽)

(上接 2 页)

滋生地主要是滨湖和沿海大面积的荒地;还有内涝蝗区的局部荒地,即临时受到洪涝灾害影响的涝灾荒地,以及不能精耕细作的沿河洼地或靠近路边、地界、坟地、堤坡和土埝等特殊环境的农田。因此,他指出:“达到根治飞蝗的目的,必须兴修水利,改进耕作制度,消灭一切适宜蝗虫发生的基础”。并强调,要改造蝗区的这些特殊环境,使其不利于蝗虫发生是一项长期性的工作,“不是一朝一夕所能做到的事”。虽然在各级政府的重视下,通过认真贯彻“防重于治”和“打早、打小、打了”的治蝗精神,并大力推广药械治蝗、飞机治蝗等措施,特别是努力改造蝗虫滋生环境,将蝗区改造成农田,取得显著成效^[16]。但只要蝗虫发生环境依然存在,蝗虫仍有发生的可能。1973 年他在总结“改治并举,根除蝗害”治蝗方针指导下的治蝗经验基础上,建议农林部召开了“文化大革命”以来的第一次全国治蝗座谈会,并建议将我国治蝗方针修订为“依靠群众,勤俭治蝗,改治并举,根治蝗害”,经治蝗座谈会全体与会代表讨论通过。1974 年被我国正式确立为治蝗方针^[17]。

参考文献

- [1] 陈永林. 中国的飞蝗研究及其治理的主要成就[J]. 昆虫知识, 2000, 37(1): 50–59.
- [2] 中国农作物病虫害编辑委员会. 中国农作物病虫害(上册) [M]. 北京: 农业出版社, 1981: 835.
- [3] 曹骥, 李光博, 贾佩华. 津海、运河、卫河三区蝗虫发生地调查

概况[J]. 农业科学通讯, 1950(7): 13–15.

- [4] 李光博, 贾佩华. 静海县蝗虫发生调查及毒饵防治示范报告 [J]. 农业科学通讯, 1951(7): 14–15.
- [5] 李光博. 怎样认识飞蝗和它的龄期[J]. 农业科学通讯, 1953(2): 70–71.
- [6] 邱式邦, 李光博. 几种主要蝗虫的识别[J]. 农业科学通讯, 1954(4): 204–210.
- [7] 邱式邦, 郭守桂, 李光博. 关于侦查蝗虫方法的建议[J]. 农业科学通讯, 1952(9): 29–31.
- [8] 邱式邦, 郭守桂. 三种新兴药剂粉用治蝗之研究[J]. 中华农学会报, 1948(187): 29–35.
- [9] 叶正楚. 邱式邦传略[M]//邱式邦文选编委会. 邱式邦文选. 北京: 中国农业出版社, 1996: 2–3.
- [10] 李光博. 毒饵治蝗的探讨[J]. 农业科学通讯, 1951(11): 18.
- [11] 邱式邦, 李光博, 郭守桂. 一九五二年推广毒饵治蝗的结果 [J]. 农业科学通讯, 1953(2): 54–55.
- [12] 李光博, 曹雅琴, 经西莉. 有关毒饵施用技术的两个问题[J]. 农业科学通讯, 1953(2): 57–58.
- [13] 邱式邦, 李光博. 1953 年毒饵治蝗情况[J]. 农业科学通讯, 1954(2): 87–89.
- [14] 李光博, 张香蓉, 林汉连. 山东惠民专区主要土蝗秋季习性观察和防治经验介绍[J]. 农业科学通讯, 1954(2): 90–92.
- [15] 李光博, 王润黎, 赵荣光. 利用青鲜毒饵防治土蝗[J]. 农业科学通讯, 1955(5): 283–285.
- [16] 李光博. 我对飞蝗防治工作的几点意见[J]. 农业科学通讯, 1957(9): 509–510.
- [17] 倪汉祥. 李光博传略[M]//中国科学技术协会. 中国科学技术专家传略·农学篇·植物保护卷 2. 北京: 中国农业出版社, 1998: 347–354.

(责任编辑: 杨明丽)