

# 黏虫黑化引起的免疫致灾新机制的思考

张 蕾<sup>1#</sup>, 刘悦秋<sup>2#</sup>, 程云霞<sup>1</sup>, 江幸福<sup>1\*</sup>

(1. 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;

2. 北京农学院园林系, 北京 102206)

**摘要** 本文根据田间发现的黏虫大发生迁飞种群的多数个体均发生了不同程度黑化的现象, 结合近年来迁飞昆虫的密度依赖性防御能力、体液免疫与细胞免疫应答机制、防御的神经内分泌调控机制以及生态免疫等方面的研究进展, 提出黏虫防御反应及其与迁飞致灾关系的思考, 对于揭示迁飞性黏虫成灾新机制以及指导其生物防治均具有重要意义。

**关键词** 黏虫; 密度依赖性防御; 免疫机制; 生态免疫; 免疫致灾

**中图分类号:** S 433.4 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2017.03.002

## Consideration of a novel mechanism of outbreak induced by immunity based on the field investigation of the larval melanization in the oriental armyworm, *Mythimna separata*

Zhang Lei<sup>1</sup>, Liu Yueqiu<sup>2</sup>, Cheng Yunxia<sup>1</sup>, Jiang Xingfu<sup>1</sup>

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

2. Department of Landscape, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China)

**Abstract** Based on the field investigation of the larval melanization in the outbreak populations of the oriental armyworm, *Mythimna separata*, combined with the recent research progresses in the insect density-dependent prophylaxis, humoral and cellular immunity mechanisms, neuroendocrine regulation of the immunity and ecological immunity, we hypothesized a possible novel mechanism of outbreak induced by immunity and proposed the future research tendency in *M. separata*. This review may contribute to further understanding of the immunity response characteristics and guidance of the biocontrol management in this long-distance migratory insect pest.

**Key words** *Mythimna separata*; density-dependent prophylaxis; immunity mechanism; ecological immunity; outbreak induced by immunity

黏虫 *Mythimna separata* 是一种典型的远距离迁飞害虫, 也是严重威胁我国玉米、小麦和水稻三大主粮生产安全的重大生物灾害<sup>[1]</sup>。其发生范围广, 危害世代多, 每年在我国有 4~5 次大范围的迁飞危害, 严重时可能造成粮食绝产绝收<sup>[2]</sup>。历史上黏虫曾被称为“神虫”, 大发生时出现“食稼殆尽、斗米千钱”的现象。1950—1989 年间, 黏虫有 17 年暴发成灾, 成灾面积 7 191 万 hm<sup>2</sup>, 粮食损失超过 1 643 万 t。近年来, 黏虫危害呈加重之势, 2012 年和 2013 年连

续在全国大发生, 其发生面积之大, 虫口密度之高, 损失之重, 均属历史罕见<sup>[3-4]</sup>。

正是由于黏虫发生危害的严重性, 我国对黏虫灾害十分重视。20 世纪 50—70 年代末, 曾组织全国力量对黏虫越冬迁飞规律及防控技术进行过系统研究。90 年代后对其成灾机理和迁飞行为发生与调控机制的研究取得了一系列重要进展。但由于近年来全球气候、农作物种植结构、品种布局和耕作栽培制度以及黏虫本身适应性和致害性等变化, 黏虫

收稿日期: 2017-04-17

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201403031); 国家自然科学基金(31672019, 31371947, 31301656); 北京市自然科学基金(6172030, 6142017)

\* 通信作者 E-mail: xfjiang@ippcaas.cn

# 共同第一作者

成灾规律发生了明显变化。我们在全国开展黏虫危害调查时发现田间所有大发生成灾种群均出现了不同程度的黑化,幼虫黑化已成为高密度成灾种群典型的预警指标。进一步调查发现这些黑化黏虫的天敌寄生率和病原物侵染率明显下降且一些常用的真菌、细菌和病毒等生物制剂对其防治效果均不明显,导致近年来其在生产上危害程度加重<sup>[1]</sup>。这些问题引起了我们高度重视,这些黑化黏虫是否存在密度依赖性防御反应?如果有,其防御的免疫应答机制是什么?黏虫黑化—防御能力—免疫应答三者间如何联系?与免疫相关的神经内分泌激素是否以及如何调节其免疫功能?黏虫防御反应(被寄生或侵染)后是否会调控其行为及发育方向从而影响种群动态与发生危害?明确这些来源于田间生产上的科学问题,无论是在理论上对于揭示黏虫免疫致灾机制、促进对其进化与环境适应性认识,还是在应用上对于掌握黏虫抵抗天敌与病原物侵害的生存策略,从而指导和开展其生物防治均具有重要意义。

## 1 昆虫防御反应

### 1.1 迁飞性昆虫密度依赖性防御能力

密度依赖性防御反应(density-dependent prophylaxis, DDP)广泛存在于鳞翅目、直翅目、鞘翅目、膜翅目和双翅目等种类中,即昆虫为了抵御高密度下寄生物或病原物侵入与传播风险的增加而将更多的资源投入到免疫以获得较强的防御能力<sup>[5]</sup>。这种防御特性在密度依赖性黑化的昆虫中更为普遍<sup>[6]</sup>。昆虫可以利用幼虫密度来预测受天敌寄生和病原物侵染的几率,从而对资源进行最佳分配,以增强抵抗寄生物和病原物能力,而大多数迁飞昆虫还可以利用密度作为一种环境条件变化的信号,当种群密度变化时,昆虫会改变能源投资方向,如较高密度下能源从用于卵巢发育转向翅和飞行肌发育或脂类积累,从而分化出迁飞型<sup>[7-8]</sup>。因此,迁飞昆虫的资源分配更加复杂,其密度依赖性防御反应研究不仅可促进对环境适应策略的认识,揭示其进化理论,而且还有助于从免疫学和迁飞行为学多方面了解昆虫种群动态变化规律,指导生物防治。因此,迁飞昆虫密度依赖性防御反应已成为多学科交叉研究热点。

通常随着种群密度的增加,昆虫被寄生或侵染的几率明显增加,但与低密度种群相比,较高密度种

群对寄生物和病原物抵抗力增强。对草地螟 *Loxostege sticticalis* 不同密度下抗天敌寄生和病原菌侵染能力的研究表明,较高密度下防御能力显著高于单头的<sup>[9]</sup>。对非洲黏虫 *Spodoptera exempta* 的研究表明,黑化的高密度群居型对核多角体病毒(Nuclear polyhedrosis viruses, NPV)的抵抗力是低密度种群的 10 倍<sup>[10]</sup>。甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 在一定密度范围内,对 NPV 抵抗能力随密度增加而增强<sup>[11]</sup>。沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 群居型个体对绿僵菌的抵抗力显著高于散居型的<sup>[5,12]</sup>。当然并不是所有昆虫都具备密度依赖性防御特性<sup>[13]</sup>。

### 1.2 昆虫密度依赖性免疫应答机制

昆虫免疫过程非常复杂,昆虫密度依赖性防御能力主要受包括体液免疫和细胞免疫在内的一系列天生免疫应答的影响<sup>[14]</sup>。免疫指标主要体现在酚氧化酶(polyphenol oxidase, PO)和溶菌酶等活性变化、抗菌肽产生、血细胞种类与数量、细胞吞噬与包裹作用等方面。通常情况下,昆虫在寄生物和病原物侵染时多项免疫指标随着密度的增加而提高,但不同免疫通道间也会存在平衡(trade-off)。PO 是昆虫黑色素合成的关键酶,不仅是黑化昆虫产生的重要物质,同时也是免疫系统的重要组成,血淋巴、中肠、表皮组织 PO 活性与其对许多天敌和病原菌的抵抗力直接相关。群居型非洲黏虫对 NPV 的抵抗力比散居型的强,其对应个体血淋巴 PO 活性也高。中肠和表皮也是许多寄生物和病原菌侵入寄主的重要部位,这些组织中 PO 活性随幼虫体色黑化的加深也增强,表明这些部位 PO 活性增加也是防御能力增强的主要原因。较高密度下草地螟防御能力增强与其血淋巴中 PO 活性、抗菌活力以及血细胞总数等增加相关<sup>[9]</sup>。海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 黑化个体的血淋巴和表皮的 PO 活性均高于非黑化个体的<sup>[15]</sup>。沙漠蝗群居型个体血细胞数目明显较散居型增加,血淋巴抗菌活力也明显高于散居型的<sup>[12]</sup>。但昆虫的免疫指标之间也存在相互平衡,如海灰翅夜蛾黑化幼虫的血淋巴和表皮 PO 活性、血细胞数量都高于非黑化个体,但血淋巴中抗菌物质的抗菌活力在非黑化幼虫中明显偏高<sup>[15]</sup>。群居型沙漠蝗防御能力的提高与血淋巴抗菌活力提高、血细胞数量增加有关,而血淋巴中 PO 活性、血细胞包裹作用在群居型个体中均较低<sup>[12]</sup>,也表明其

免疫系统存在平衡关系。

### 1.3 昆虫免疫防御的神经内分泌调节机制

昆虫免疫通常受神经和内分泌系统调节,特别是神经和内分泌激素。激素对免疫的调控作用主要体现在免疫细胞上存在多种激素受体,其与受体结合能显著影响细胞免疫。章鱼胺、5-羟色胺和多巴胺等生物胺是昆虫体内重要的神经激素,同时也是免疫调节因子<sup>[16-17]</sup>。外源注射章鱼胺、5-羟色胺和多巴胺能显著增强美洲蜚蠊 *Periplaneta americana* 血细胞的吞噬作用,且感染金黄色葡萄球菌后血淋巴中章鱼胺和5-羟色胺含量显著增加<sup>[18]</sup>。烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫被茧蜂寄生或注射失活细菌均可引起血淋巴中章鱼胺含量的明显升高<sup>[19]</sup>。蟋蟀 *Gryllus texensis* 血淋巴、脂肪体、大脑及神经索中都有章鱼胺受体基因表达且与免疫功能相关<sup>[20]</sup>。另外,种群密度也可显著影响昆虫章鱼胺、多巴胺及5-羟色胺的含量。与低密度种群相比,高密度下蟋蟀 *Gryllus bimaculatus* 脑部章鱼胺、5-羟色胺和多巴胺的含量均明显增高<sup>[21]</sup>。不同种群密度下飞蝗 *Locusta migratoria* 体内神经激素受体基因也差异表达<sup>[22]</sup>。因此,神经激素生物胺是调节昆虫密度依赖性防御的重要物质。

保幼激素(juvenile hormone, JH)和蜕皮激素(molting hormone, MH)是昆虫体内主要的内分泌激素,不仅调控昆虫生长发育、变态、迁飞与生殖,而且还对免疫功能具有调节作用。其中JH能抑制昆虫的免疫反应,如外源JH能降低海灰翅夜蛾幼虫对寄生蜂的包囊作用,并且随着激素剂量的增加抑制作用增强<sup>[23]</sup>。黄粉虫 *Tenebrio molitor* 成虫交配后高浓度JH能抑制体内PO活性和包囊作用<sup>[24-25]</sup>。另一方面,MH能促进昆虫的免疫反应。黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 注射MH能增强细胞吞噬功能、诱导某些抗菌肽基因表达、增强PO活性<sup>[26]</sup>,并可促进病原物模式识别蛋白基因的表达<sup>[27]</sup>,而在MH缺失的个体中,细胞包囊作用则被抑制<sup>[28]</sup>。总之,JH和MH不仅能够正向调控昆虫的细胞免疫,而且还可以通过诱导或抑制抗菌肽调控其体液免疫<sup>[29-30]</sup>。另外,昆虫内分泌激素还可以与神经激素相互作用,共同对免疫系统进行调控<sup>[31]</sup>。

### 1.4 防御反应对昆虫行为及发育方向的影响

昆虫在受到外界天敌寄生或病原物侵染时,会

被其免疫受体识别并开始一系列免疫反应。这些免疫反应影响昆虫的资源分配并可能改变其行为或发育方向从而影响种群动态<sup>[32-33]</sup>。然而,导致这方面改变的机制很少被研究<sup>[34]</sup>。对于迁飞昆虫而言,防御反应如何影响迁飞和生殖行为从而影响寄主和病原物种群动态在生态免疫学上尤为重要<sup>[35]</sup>。对群居型飞蝗被一种微孢子虫 *Paranosema locustae* 寄生后的免疫反应和发育方向研究表明,寄生后显著影响群居型蝗虫后肠细菌群落生长从而减少粪便中聚集信息素的产生,导致群居型蝗虫向散居型转变。其原因主要是由于寄生减少了蝗虫神经激素(5-羟色胺和多巴胺)的生物合成<sup>[36]</sup>。烟草天蛾在被寄生后取食行为会受到显著抑制,血细胞数量下降。注射灭活的细菌同样也能引起寄主取食行为和血细胞数量的下降,但两者均能引起血淋巴章鱼胺浓度的升高和前肠蠕动性下降,这表明烟草天蛾免疫反应引起了相关免疫指标的变化进而影响了寄主的取食行为<sup>[19]</sup>。因此,昆虫在受到外来寄生或侵染威胁时,将会通过神经内分泌系统调节免疫系统的功能,进而在行为和发育方向上产生适应性生存策略,从而影响种群动态。尽管目前昆虫密度依赖性防御反应及其生态学效应已引起科学家重视,但围绕密度依赖性黑化—防御能力—免疫应答机制—生态免疫效应四者间有机联系尚未见报道,严重制约了昆虫密度依赖防御理论的发展。因此,综合昆虫学、免疫学和生态学等交叉学科的昆虫密度依赖性防御反应及其生态免疫效应研究成为发展趋势。

## 2 黏虫免疫致灾机制研究的发展趋势

我们前期研究表明黏虫是一种典型的密度依赖性黑化昆虫<sup>[37-38]</sup>,这也就是田间出现的高密度大发生种群通常是黑化型的重要原因。那么如何回答大发生黑化黏虫种群成灾的原因呢?尽管前期对黏虫黑化与成灾的关系进行过较为系统的研究,明确了黑化黏虫生长发育快,存活率高,取食量大但食物利用率低,发育而来的成虫分化出迁飞型而迁飞到他处危害<sup>[7-8,37-38]</sup>等生物学和行为学变化,这无疑能很好地阐明黑化黏虫致灾的部分原因,但黑化黏虫是否具有密度依赖性免疫防御反应?如果有,将会极大地丰富黑化黏虫成灾的机制。实际上,我们前期工作初步表明答案是肯定的。对不同幼虫密度饲养

下的黏虫防御伞裙追寄蝇 *Exorista civilis* 和绿僵菌 *Metarrhizium anisopliae* 的研究表明:高密度下幼虫抵抗寄生能力较强,30 头/850 mL 下寄生蝇死亡率高;而寄主出蛾率高。同样,高密度下幼虫抗病力显著增强,30 头/850 mL 下幼虫存活率显著高于单头饲养的。进一步对不同密度下黏虫 PO 活性测定表明,高密度下 6 龄幼虫表皮和血淋巴 PO 活性均显著高于低密度的,初步明确 PO 活性的增加是 高密度幼虫黑化及抗病虫能力增强的主要原因。这些结果为下一步系统开展黏虫密度依赖性防御反应的免疫应答、神经内分泌调节以及防御后行为与发育方向变化等研究奠定了坚实的基础。因此,黏虫免疫致灾机制研究可集中在以下几个方面:第一,建立黏虫密度依赖性抗天敌寄生和病原物侵染平台,系统研究其密度依赖性防御能力的变化;第二,系统研究黏虫体液与细胞免疫应答机制,明确黏虫黑化—防御能力—免疫应答三者间联系;第三,通过注射神经和内分泌激素后测定其防御能力和免疫指标的变化以及检测防御过程中各种激素含量的变化,明确其对免疫的调节机制;第四,检测黏虫被天敌寄生或病原物感染后幸存个体飞行与生殖能力的变化,从而鉴定其迁飞型转化等行为与发育方向的变化,解析黏虫在种群密度和生物因子双重压力下的生存策略。

通过以上系统研究不仅可以揭示黏虫密度依赖性黑化及防御特性,解析其密度依赖性黑化—抗天敌寄生与病原物侵染能力—细胞和体液免疫应答的三者联系;而且可以进一步揭示神经内分泌因子对其免疫功能的调节作用以及免疫后迁飞型转化等行为和发育方向变化。从而在理论上达到明确黑化黏虫的免疫防御作用、调节机制以及生态免疫效应,在生产上揭示田间大发生种群黑化的生活史与进化策略以及暴发成灾机制,为指导黏虫高效生物防治提供科学依据。

## 参考文献

- [1] 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.
- [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): 101-109.
- [3] 张云慧,张智,姜玉英,等. 2012 年三代黏虫大发生原因初步分析[J]. 植物保护, 2012,38(5): 1-8.
- [4] 姜玉英,李春广,曾娟,等. 我国粘虫发生概况:60 年回顾[J]. 应用昆虫学报, 2014, 51(4): 890-898.
- [5] Wilson K, Cotter S C, Reeson A F, et al. Melanism and disease resistance in insects [J]. Ecology Letters, 2001, 4: 637-649.
- [6] Hagen S, Ims R A, Yoccoz N G. Density-dependent melanism in subarctic populations of winter moth larvae (*Operopthera brumata*) [J]. Ecological Entomology, 2003,28: 659-665.
- [7] 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.
- [8] Jiang Xingfu, Luo Lizhi, Zhang Lei, et al. Regulation of migration in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) in China: A review integrating environmental, physiological, hormonal, genetic, and molecular factors [J]. Environmental Entomology, 2011, 40: 516-533.
- [9] Kong Hailong, Cheng Yunxia, Luo Lizhi, 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: 174-179.
- [10] Reeson A F, Wilson K, Gunn A, et al. Baculovirus resistance in the noctuid *Spodoptera exempta* is phenotypically plastic and responds to population density [J]. Proceedings of the Royal Society of London B, 1998, 265: 1787-1791.
- [11] Goulson D, Cory J S. Response of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) to crowding: interactions with disease resistance, colour phase and growth [J]. Oecologia, 1995, 104: 416-423.
- [12] Wilson K, Thomas M B, Blanford S, et al. Coping with crowds: Density-dependent disease resistance in desert locusts [J]. Proceedings of the National Academy of Science USA, 2002, 99:5471-5475.
- [13] Piesk M, Karl I, Franke K, et al. High larval density does not induce a prophylactic immune response in a butterfly [J]. Ecological Entomology, 2013, 38: 346-354.
- [14] Stanley D, Zhang L, Kim Y. Insect anti-viral immunity: roles of prostaglandins and other eicosanoids [J]. Invertebrate Survival Journal, 2015, 12: 166-169.
- [15] Cotter S C, Hails R S, Cory J S, et al. Density dependent prophylaxis and condition dependent immune function in Lepidopteran larvae: a multivariate approach [J]. Journal of Animal Ecology, 2004, 73:283-293.
- [16] Adamo S A, Webster J P. Neural parasitology: How parasites manipulate host behaviour [J]. Journal of Experimental Biology, 2013, 216: 1-2.
- [17] Adamo S A. The effects of stress hormone on immune function may be vital for the adaptive reconfiguration of the immune system during fight-or-flight behavior [J]. Integrative Comparative Biology, 2014, 54: 419-426.
- [18] Baines B, Desantis T, Downer R G H. Octopamine and 5 -

- hydroxytryptamine enhance the phagocytic and nodule formation activities of cockroach (*Periplaneta americana*) haemocytes [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1992, 38(11):905 - 914.
- [19] Adamo S A. Parasitic suppression of feeding in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*; parallels with feeding depression after an immune challenge [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2005, 60(4):185 - 197.
- [20] Easy E A, Adamo S A. Biogenic amine receptor gene expression in the immune system and nervous system of the Texas field cricket (*Gryllus texensis*) [J]. *Foreign Language Annals*, 2011, 30(3):410 - 427.
- [21] Iba M, Nagao T, Urano A. Effects of population density on growth, behavior and levels of biogenic amines in the cricket, *Gryllus bimaculatus* [J]. *Zoologicalence*, 2016, 12(6):695 - 702.
- [22] Chen Shuang, Yang Pengcheng, Jiang Feng, et al. *De novo* analysis of transcriptome dynamics in the migratory locust during the development of phase traits [J]. *PLoS ONE*, 2010, 5; e15633.
- [23] Khafagi W E, Hegazi E M. Effects of juvenile hormones and precocenes on the immune response of *Spodoptera littoralis* larvae to supernumerary larvae of the solitary parasitoid, *Microplitis rufiventris* Kok. [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2001, 47:1249 - 1259.
- [24] Rolff J, Siva-Jothy M T. Copulation corrupts immunity: a mechanism for a cost of mating in insects [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99: 9916 - 9918.
- [25] Rantala M J, Vainikka A, Kortet R. The role of juvenile hormone in immune function and pheromone production trade-offs: a test of the immunocompetence handicap principle [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B; Biological Sciences*, 2003, 270: 2257 - 2261.
- [26] Dimarcq J L, Imler J L, Lanot R. et al. Treatment of I(2)mbn *Drosophila* tumorous blood cells with the steroid hormone ecdysone amplifies the inducibility of antimicrobial peptide gene expression [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1997, 27: 877 - 886.
- [27] Rus F, Flatt T, Tong M, et al. Ecdysone triggered PGRP-LC expression controls *Drosophila* innate immunity [J]. *The EMBO Journal*, 2013, 32(11):1626 - 1638.
- [28] Sorrentino R P, Carton Y, Govind S. Cellular immune response to parasite infection in the *Drosophila* lymph gland is developmentally regulated [J]. *Developmental Biology*, 2002, 243: 65 - 80.
- [29] Tian Ling, Guo Enen, Diao Yupu, et al. Genome-wide regulation of innate immunity by juvenile hormone and 20 - hydroxyecdysone in the *Bombyx* fat body [J]. *BMC Genomics*, 2010, 11:549.
- [30] Tian Ling, Ma Li, Guo Enen, et al. 20 - Hydroxyecdysone up-regulates *Atg* genes to induce autophagy in the *Bombyx* fat body [J]. *Autophagy*, 2013, 9:1172 - 1187.
- [31] Demas G E, Adamo S A, French S S. et al. Neuroendocrine-immune crosstalk in vertebrates and invertebrates: implications for host defence [J]. *Functional Ecology*, 2011, 25: 29 - 39.
- [32] Reynolds J J H, White A, Sherratt J A. et al. The population dynamical consequences of density-dependent prophylaxis [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2011, 288: 1 - 8.
- [33] Adamo S A, Webster J P. Neural parasitology: how parasites manipulate host behaviour [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2013, 216(1):1 - 2.
- [34] Libersat F, Delago A, Gal R. Manipulation of host behavior by parasitic insects and insect parasites [J]. *Annual Review of Entomology*, 2009, 54:189 - 207.
- [35] Altizer S, Bartel R, Han B A. Animal migration and infectious disease risk [J]. *Science*, 2011, 331: 296 - 302.
- [36] Shi Wangpeng, Guo Yang, Xu Chuan, et al. Unveiling the mechanism by which microsporidian parasites prevent locust swarm behavior [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2014, 111: 1343 - 1348.
- [37] 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.
- [38] 江幸福, 罗礼智. 昆虫黑化现象 [J]. *昆虫学报*, 2007, 50(11): 1173 - 1180.

(责任编辑: 田 喆)