蟋蟀对召唤声识别的趋声性定位行为*

王月婷** 车 菲 那 杰***

(沈阳师范大学化学与生命科学学院 沈阳 110034)

摘 要 为了探究蟋蟀种内个体间的声音通讯原理,本研究通过回放利用 Cool-edit 2000 声音采集软件采集的双斑蟋 *Gryllus bimachlatus* 召唤声,分别对雌、雄蟋蟀识别召唤声的趋声性定位行为进行了观测研究。实验结果表明:雌、雄双斑蟋对回放的召唤声均有较强的识别反应,但雌蟋蟀的趋声定位性较强,能在较短的时间内积极寻找到声源,路径成“s”型;雄蟋蟀反应相对较弱,路径较长,找到声源时间比雌蟋蟀长。本研究结果揭示召唤声在蟋蟀种内通讯中不仅对个体间的联系有作用,对异性求偶也有重要作用。

关键词 双斑蟋,召唤声,行为,趋声性

Phonotactic position-fixing behavior of recognition on calling song in crickets

WANG Yue-Ting** CHE Fei NA Jie***

(College of Chemistry & Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China)

Abstract In order to investigate the role of the recognition principle in cricket song we studied the phonotactic position-fixing behavior of male and female crickets (*Gryllus bimachlatus*). Our results show that the song of a conspecific male cricket can elicit phonotactic responses of both females and males, but the phonotactic movements of females towards singing males were stronger and shorter, in terms of reaction time, than those of males. The female pattern of phonotactic approaches was sigmoid. These results reveal that the song of male crickets not only affects the behavior of male conspecifics but also attracts females for courtship.

Key words *Gryllus bimachlatus*, calling song, behavior, phonotaxis

鸣声是昆虫间传递信息的有效方式之一,它对种内个体间的信息交流、交配繁殖乃至生存有着重要的作用(隋艳晖等,2003)。据不完全统计,昆虫纲的 34 个目中有 16 个目的昆虫能发声(彩万志,1988)。蟋蟀是利用声音通信的一个典型代表,雄性振翅发出鸣叫,雌性趋声(Hedwig,2006)。蟋蟀有三种典型的鸣声:召唤声(calling song)、求偶声(courtship song)、争斗声(rival song),其中召唤声是实现信息传递的常见方式。召唤声的主要作用是唤起、吸引雌虫(Huber,1962)。蟋蟀的鸣声习性与其行为密切相关,不同种类的鸣声对应其行为习性不同,雄蟋蟀的自然音节速率是同种雌蟋蟀用来识别和开始寻找声源的特征(Zuk *et al.*,1998)。陈道海等利用计算机声分析技术对双斑蟋 *Gryllus bimachlatus* 和长颚斗蟋的召唤声结构、频谱与时域特征进行比较,初步探讨了鸣声特征与行为的关系(2002a,2002b)。Hedwig 和 Poulet(2004)给予行走在轨迹球上的雌蟋蟀长短不同的声刺激,结果发现雌蟋蟀会依据个体偏好暂时改变趋声的方向;Rillich 等(2009)研究不同时长的召唤声和求偶声对雌蟋蟀间行为的影响,结果证实了录制的召唤声可引诱雌蟋蟀间产生与求偶声相似的种内攻击现象;沈均贤和关力(1986)对螽斯 *Deracantha onos* 趋声定位进行研究,表明雌螽斯对正在鸣叫的同种雄螽斯有趋声运动的特征,趋声路径为“之”字型;何忠等(1989)对北京地区非洲蝼蛄 *Gryllotalpa africana* Palisot de Beauvois 进行了召唤声的声引诱实验,结果显示在成虫活动高峰期,召唤声信号诱

* 资助项目:辽宁省教育厅基金项目(LS2010151)、沈阳师范大学实验中心主任基金项目(SY200907)。

** E-mail: wangyuet0415@163.com

*** 通讯作者,E-mail:synunajia@yahoo.com.cn

收稿日期:2010-08-02,接受日期:2010-09-02

捕的成虫数多。但至今为止,关于雌、雄双斑蟋在种内通讯中对召唤声识别的趋声定位行为尚不清楚。

本文以双斑蟋为实验材料,用生物物理学、动物行为学的研究方法,对雌、雄蟋蟀识别召唤声的趋声定位行为进行详细研究,为进一步研究昆虫声音通讯机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究以实验室内累代饲养的直翅目蟋蟀科双斑蟋成虫为实验材料。实验室内饲养条件:光周期为 L: D = 12: 12,温度为(27 ± 3)℃,相对湿度为 60% ±10%,饲料使用实验动物用的固体人工合成饲料。雌、雄蟋蟀分开饲养,实行声隔离。

1.2 实验方法

1.2.1 召唤声的采集、播放及频谱分析 召唤声采集与记录在没有杂音的条件下进行。将计算机外接麦克风垂直放在装有蟋蟀的盒子外侧,麦克风距目标 6 ~ 9 cm,采用 Cool-edit 2000 声音采集软件(采样频率 44.1 Hz,分辨率 16 bit),在立体声条件下对蟋蟀的召唤声进行录音,择其最佳鸣声进行保存及频谱分析。然后将录制的召唤声储存到 MP3 储存器中备用。

1.2.2 观测雌、雄蟋蟀对召唤声识别的趋声性定位行为 本实验测试装置参照沈钧贤和关力(1986)关于螽斯 *Deracantha onos* 的趋声性与定位的测试装置(图 1)改制而成,装置的底面积为 100 cm × 60 cm,周围壁高 30 cm,用吸声泡沫做成。在装置一端壁内安装小型扬声器,为声刺激源,另一端为适应室作为蟋蟀行走的起点,蟋蟀行走的终点为扬声器附近 5 cm 范围内。

观测方法 将一只蟋蟀放在行为装置的适应室内适应 30 min 后,允许其自由行走,另一侧扬声器开始播放录制的同种雄性召唤声,观察记录蟋蟀对召唤声识别过程的行走路线,每次观测时间为 ≤300 s(蟋蟀进入终点范围 5 cm 内停止实验)。按上述操作,测 120 只(60 只♀、60 只♂)。实验后,分别将测试的蟋蟀依次放入直径为 10 cm 的 120 个塑料盒内继续饲养,作为对照组进行实验。对照实验的条件、装置、方法同实验组,但不播放录制的同种雄性的召唤声。

1.2.3 实验数据分析 采用 SPSS13.0 软件对实验数据进行 X^2 检验(pearson chi-square)统计分析。$P < 0.05$ 为差异显著,$P < 0.01$ 为极显著差异。

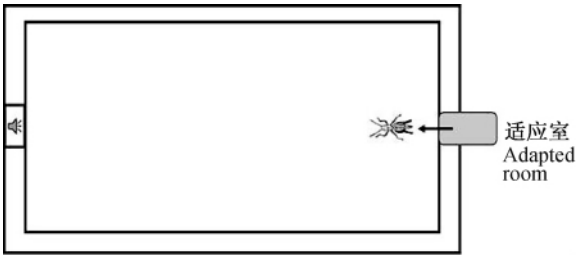


图 1 实验装置模式图

Fig. 1 Schematic of experimental facility

2 结果与分析

2.1 双斑蟋召唤声的声波特征

召唤声是雄虫不受任何干扰时(即无同性竞争者、雌性、敌害)所发出的一种自发的鸣声。本实验采集了 10 只双斑蟋的召唤声(calling song),并对召唤声的声波特性进行了分析。结果显示:双斑蟋的召唤声节奏平稳且明显有序,一个音组(syllables group)由周期性重复的 2 ~ 3 个典型音节(syllables)组成,每个音节节律的长度相等,间歇时间长(图2:A)。每个单音节(syllable)由4

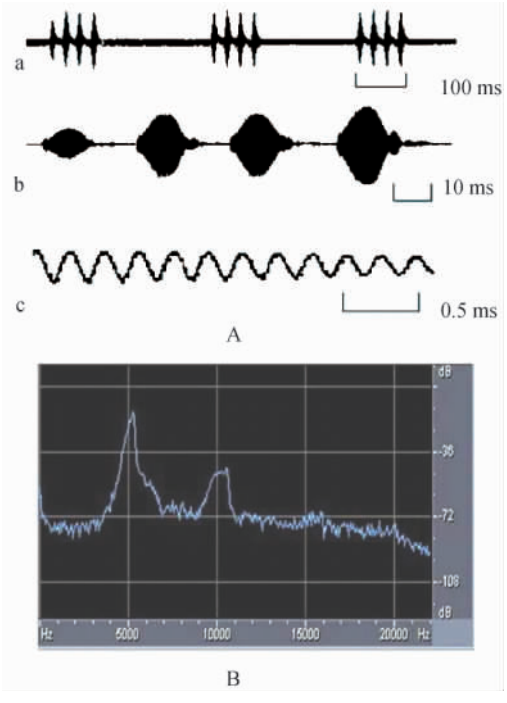


图 2 双斑蟋召唤声的示波和频谱图

Fig. 2 Oscillogram and frequency spectra of calling song in *G. bimachlatus*

A. 示波图 Oscillogram B. 频谱图 Frequency spectum

个间隔规则的脉冲组(pulses group)构成,脉冲组开始波幅相对较小,呈现调幅特性,然后波幅逐渐增大(图 2:A)。脉冲(pulses)形状较规则,每个脉冲由一系列呈正弦波形态的载波组成(图 2:A)。召唤声的频谱图(图 2:B)有 2 个能峰,主能峰比次能峰振幅大得多,分别为 5 307 Hz 和 105 550 Hz,其能量主要集中在第 1 能峰上。

2.2　无声刺激时蟋蟀的行走特征

无外源声刺激时,利用实验装置(图 1),分别观测雌、雄蟋蟀在试验装置内行走,结果发现雌、雄蟋蟀行走均十分缓慢,平均速度小于 1.2 cm/s。行走路径无规律可循,中途总停歇,因此,无法描绘出路线图。在没有声源刺激的条件下,分别测试雌、雄蟋蟀各 60 只,结果显示:到达终点的雌、雄蟋蟀为 10 只和 8 只,找到终点的几率微乎其微,没有方向优势性(图 3:A,C)。

2.3　雌蟋蟀对召唤声识别的行为特点

在召唤声刺激的条件下,对 60 只雌蟋蟀进行了趋声行为观测。结果显示,在 300 s 内有 46 只雌蟋蟀找到终点,约 40% 的雌蟋蟀在 60 s 内到达终点,约 25% 的雌蟋蟀在 60 ~ 120 s 内到达终点,约 15% 的雌蟋蟀在 120 ~ 300 s 内到达终点(图 3:B)。与无声条件下的对照组相比较可见,同种雄蟋蟀的召唤声对雌蟋蟀有很大的吸引力。雌蟋蟀在无声条件下与召唤声刺激条件下找到终点的数值比较表明,两者有极显著性差异($X^2 = 48.620$, $P < 0.01$)。

与无声刺激时无规律的行走不同,雌蟋蟀的行走方向总是朝声源方向运动,开始速度慢,越靠近声源速度越快,对记录的 60 只雌蟋蟀的路径与时间数据进行统计,计算出平均速度为(11 ± 2) cm/s。70% 以上找到终点的雌蟋蟀行走的路线相对于声源方向或左或右波浪式曲折前进,即为“s”型,少数雌蟋蟀能沿中线找到终点(图 4:A)。

2.4　雄蟋蟀对召唤声识别的行为特点

在召唤声刺激的条件下,对 60 只雄蟋蟀进行行为观测。结果显示,在 300 s 内有 22 只雄蟋蟀找到终点,约 12% 的雄蟋蟀在 60 s 内到达终点,约 15% 的雄蟋蟀在 60 ~ 120 s 内到达终点,约10% 的雄蟋蟀在120 ~ 300s内到达终点(图3:D)。

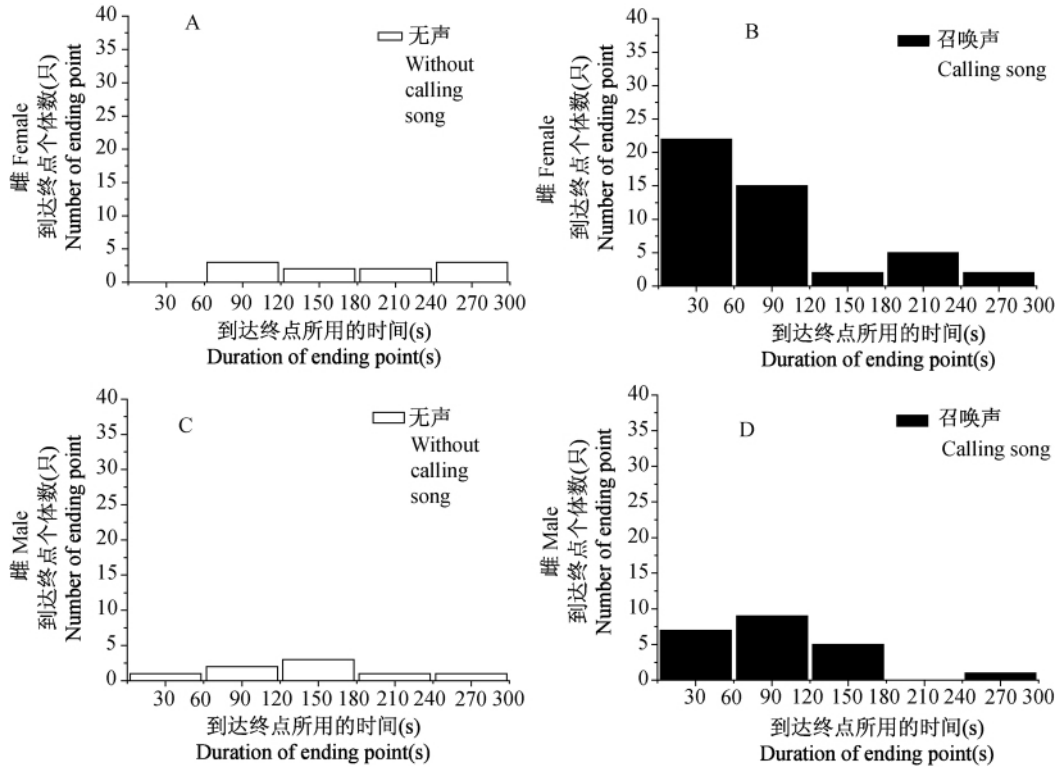


图 3　雌、雄双斑蟋对召唤声的趋声行走时间的比较

Fig. 3　Comparison of phonotactic walking time in female and male *G. bimachlatus*

A. 雌性在无声条件下行走时间 Walking time of females under silent condition;B. 雌性在召唤声刺激条件下趋声行走时间 Walking time of females under calling song;C. 雄性在无声条件下行走时间 Walking time of males undersilent condition;D. 雄性在召唤声刺激条件下趋声行走时间 Walking time of males under calling song

与无声条件下的对照组相比较可见，同种雄蟋蟀的召唤声对雄蟋蟀有吸引力，但其影响的行为效果没有雌蟋蟀明显。雄蟋蟀在无声条件下与召唤声刺激条件下找到终点的数值比较表明，两者有极显著性差异（$X^2 = 7.685$，$P < 0.01$）。

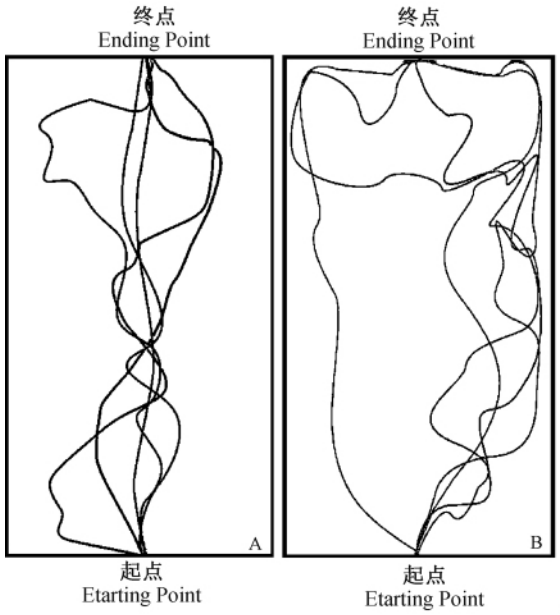


图 4 双斑蟋行走的路线图

Fig. 4 Tracks of *G. bimachlatus*

A. 雌性行走的路线图 Tracks of females

B. 雄性行走的路线图 Tracks of males

与无声刺激时无规律的行走不同，雄蟋蟀的行走也是朝声源方向运动，开始速度很慢，在距声源 1/3 时开始加速，对记录的 60 只雄蟋蟀的路径与时间数据进行统计，计算出平均速度为（7 ± 3）cm/s。80% 到达终点的雄蟋蟀，其行走路线相对于声源方向较大幅度偏左或偏右一侧反复曲折前进，与雌蟋蟀围绕起始点中线左右前进明显不同，因此雄蟋蟀找到终点的时间要比雌蟋蟀长（图 4：B）。实验测试中有 24 只雄蟋蟀未离开适应室，3 只对扬声器播放的召唤声作出鸣叫回应。

3 讨论

3.1 双斑蟋召唤声鸣叫的生物物理学特性及生物学意义

雄性双斑蟋蟀独处时，发出的召唤声清脆响亮，音节变化慢，间歇时间长，频带相对窄（陈道海等，2002b）。召唤声的音节节律相同，音节长度、持续时间和间隔时间相等。蟋蟀所发出召唤声的“ji”是一个音节，即翅膀相互摩擦一次。召唤声是同种蟋蟀个体间远距离通信方式之一，对蟋蟀个体间交配、觅食、占区等起到重要的作用。

3.2 双斑蟋对鸣叫召唤声的识别能力

当播放人工录制的双斑蟋召唤声时，作者发现雌、雄蟋蟀均能在较短时间内做出反应，先用左、右前腿摆出不同角度来探听声源的方向，然后确定声源位置，沿途左右曲折向声音方向行进，离声源越近则速度越快，最后准确找到声源位置。这可能与蟋蟀特有的“耳朵”有关，许多研究者认为昆虫行进路径的曲折模式将有助于其从声源获取方位信息（沈钧贤和关力，1986）；昆虫趋声运动路径的波浪式前进，有助于增大“双耳”之间强度差、相位差（Rheinlaender and Blätgen，1982）。依据作者实验结果进行统计，召唤声引诱来的雌性占 77%，雄性占 37%，雌蟋蟀找到声源消耗的时间少于雄蟋蟀，表明召唤声对雌蟋蟀的吸引力明显高于雄蟋蟀，这也充分证明了召唤声的主要功能是吸引性接受状态的雌性个体前来寻找配偶（贾志云和蒋志刚，1999），对召唤声产生识别反应的雌蟋蟀说明其正处于性接受状态或是对该召唤声所反应出的雄性个体的体质较满意，有寻求同种雄性进行交配的欲望；没有对召唤声产生行为反应的雌蟋蟀，表明其对发声的雄性个体不是十分满意，没有积极交配的活动。由于雄性发出召唤声有占区行为的表现（Belwood and Morris，1987），40% 以上的雄性只是立在原地或是停在声源远处，并不入侵声源邻近领域，避免发生争斗；5% 的雄性会对声源发出鸣叫以示挑衅。

3.3 昆虫鸣叫声通讯研究的展望

本实验采集还原回放雄蟋蟀召唤声，结果表明雌、雄双斑蟋均可识别召唤声，说明召唤声是传达信息、协调个体间行为通讯方式。但求偶声、争斗声会对雌、雄蟋蟀行为产生怎样的影响，控制其不同鸣声的神经机制是否异同，都需要进一步实验来研究证明。只有这样，才能更加完善的阐述蟋蟀间是如何通过三种鸣声进行信息传播的。

参考文献（References）

Belwood JJ，Morris GK，1987. Bat predatin and its influence on calling behavior in nertropical katydids. *Science*，238：64—67.

彩万志，1988. 昆虫的发音及其分类上的应用. 昆虫知识，25(1)：41—44.

陈道海,李洁萍,林焕芳,丘占锋, 2002a. 长颚斗蟋的鸣声结构与行为分析. 动物学研究,23(6):492—498.

陈道海,林焕芳,李洁萍,丘占锋,2002b. 双斑蟋鸣声特征与行为关系的初步研究. 动物学研究,23(4):288—295.

Hedwig B, Poulet JFA, 2004. Complex auditory behaviour emerges from simple reactive steering. *Nature*, 430: 781—785.

Hedwig B, 2006. Pulses, patterns and paths: neurobiology of acoustic behaviour in crickets. *J. Comp. Physiol A.*, 192: 677—689.

何忠,陈念丽,席瑞华,陈宁生,岳廷茂,1989. 非洲蝼蛄的鸣声结构及声引诱. 动物学报,35(1):73—81.

Huber F,1962. Central nervous control of sound production in crickets and some speculations on its evolution. *Evolution*, 16:429—442.

贾志云,蒋志刚,1999. 迷卡斗蟋和短翅鸣螽的行为谱及交配行为. 动物学报, 45(1): 49—56.

Rheinlaender J, Blätgen G, 1982. The precision of auditory lateralization in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Physiol. Entomol.*, 7:209—218.

Rillich J, Buhl E, Schildberger K, Stevenson PA, 2009. Female crickets are driven to fight by the male courting and calling songs. *Anim. Behav.*, 77:737—742.

沈钧贤,关力,1986. 螽斯(*Deracantha onos*)的趋声性与定位精度. 生物物理学报,2:252—256.

隋艳晖,徐洪富,孙淑君,刘勇,孙炳香, 2003. 昆虫发声行为的研究现状. 山东农业大学学报:自然科学版,34(3): 443—446.

Zuk M, Rotenberry JT, Simmons LW, 1998. Calling songs of field crickets (*Teleogryllus oceanicus*) with and without phonotactic parasitoid infection. *Evolution*, 52 (1): 166—171.