

温度和光周期对亚洲玉米螟羽化节律的影响^{*}

余国志 陈超 刘伟 付小刚 魏洪义^{**}

(江西农业大学农学院 南昌 330045)

摘要 实验在不同的温度和光周期条件下研究了亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée) 的羽化节律。结果表明:在 8~16 h 的暗期中亚洲玉米螟羽化高峰均集中在暗期,羽化活动随光暗交替表现出节律性。这种节律性受到暗长的影响,暗期越短羽化高峰越提前,反之亦然;其次温度也影响羽化节律,在 22℃ 中各光周期的羽化高峰均比 25℃ 出现的更晚。此外亚洲玉米螟在持续的光期中羽化不表现出内源性节律,而在持续暗期中却表现出内源性节律,且该内源性节律在 22℃ 和 25℃ 下基本相同约为 24 h。

关键词 羽化节律, 光周期, 温度, 亚洲玉米螟

Effects of temperature and photoperiod on the eclosion rhythm of *Ostrinia furnacalis*

YU Guo-Zhi CHEN Chao LIU Wei FU Xiao-Gang WEI Hong-Yi^{**}

(College of Agronomy, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract The effects of temperature and photoperiod on the eclosion rhythm of *Ostrinia furnacalis* (Guenée) were studied under laboratory conditions. All of the eclosion peaks were found to appear in the scotophase, for night lengths from 8 h to 16 h. The eclosion patterns were found to be in rhythm with the light-dark cycle, the rhythmicity being affected by the length of scotophase and by temperature. The eclosion peak was earlier with a shorter scotophase, and later with a longer scotophase and the peaks were later at a temperature of 22℃ than at 25℃. Free-run eclosion rhythms were found to be about 24 h at both 22℃ and 25℃ and only appeared in constant darkness.

Key words eclosion rhythm, photoperiod, temperature, *Ostrinia furnacalis*

地球上几乎所有的生物行为活动都呈现出一定的节律性,即所谓生物节律(biological rhythm),而昆虫的羽化节律是其中被广泛研究的生物节律之一(吴少会等, 2006; Košťál, 2011)。羽化是昆虫生活史中的最后一次蜕皮活动,多数昆虫的羽化活动受羽化激素(eclosion hormone, EH)、蜕皮触发激素(ecdysis triggering hormone, ETH)和甲壳纲心肌活性肽(crustacean cardioactive peptide, CCAP)等一系列激素和光照、温度等外界环境的共同调控(Ampleford and Steel, 1985; Gammie and Truman, 1999; Myers, 2003)。这种共同调控作用表现即为:激素调节昆虫体内的代谢网络控制细胞衰老和程序性死亡奠定昆虫蜕皮羽化内部生理

基础,但是蜕皮活动并不随着内部生理代谢完成立刻进行,而是伴随着外界环境周期性变化而集中在某个时段进行,昆虫若错过这几个小时便会等到下一个周期甚至再下一个周期才会羽化。当外界环境因素恒定不变时,昆虫羽化活动则表现出内部自由运转的节律或者失去节律性(Košťál, 2011)。

调节昆虫的羽化节律的主要外源环境因素有光照和温度(Myers, 2003)。许多研究认为光周期是调节羽化节律的主导同步因素(dominant zeitgeber)(Saunders, 1970; Gillanders and Saunders, 1992; Qiu and Hardin, 1996)。自然条件下昆虫羽化的节律周期约为 24 h,但是不同的昆

^{*} 资助项目:国家自然科学基金(30971909, 30460075);教育部留学回国人员科技启动基金(2010-609-38)和植物病虫害生物学国家重点实验室开放基金(SKL20100P19)。

^{**} 通讯作者, E-mail: hyiwei@yahoo.com.cn

收稿日期:2011-12-29, 接受日期:2012-06-16

虫羽化节律可能存在差异。如美国白蛾 *Hyphantria cunea* Drury 在 24 h 的光周期中只有一个羽化高峰且集中在暗期,随着光照时间延长羽化高峰由暗期移至光期 (Morris and Takeda, 1994)。而普通伊蚊 *Aedes communis* De Geer 和尖音库蚊 *Culex pipiens* L. 在 24 h 光周期中有 2 个羽化高峰,2 个高峰分别集中在上午和傍晚 (Karpova, 2009)。一些研究表明温度是光周期主导节律的补偿因素 (Zimmerman *et al.*, 1968; Pittendrigh and Takamura, 1987)。但是对于某些在土壤中羽化的昆虫来说,温度甚至代替了 24 h 光周期成了调节羽化活动的“定时钟” (Tanaka and Watari, 2003)。

亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée) 是我国农作物的重大害虫之一,其危害对象包括玉米、高粱、棉花等主要经济和粮食作物 (陈元生和涂小云, 2011)。前人已对亚洲玉米螟的生长繁殖 (鲁新和周大荣, 1999; 靳军灵等, 2011; 乔利等, 2011)、体型变异 (涂小云等, 2011b)、滞育 (涂小云等, 2011a) 等基础生物学特性做了详尽的研究,但有关亚洲玉米螟羽化节律研究却未见报道。虽然其他昆虫羽化节律研究亦有初步报道,如二化螟 (孙丽娟等, 2002)、斑潜蝇 (罗进仓等, 2004)、花角蚜小蜂 (陈顺立等, 2011) 等。遗憾的是研究者并未详细研究外界环境因素特别是温度和光周期对羽化节律的影响。本实验首次研究了亚洲玉米螟羽化活动节律,揭示了外界因素与羽化节律的关系。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

供试玉米螟采自于江西农业大学试验田,在室内用人工饲料养殖多代建立种群。室内培养温度 (25 ± 1) °C, 光周期 L:D = 14:10, 相对湿度 60% ~ 70%, 成虫羽化后配对转入保鲜袋产卵繁殖,期间饲喂 10% 的蔗糖水。

1.2 实验方法

幼虫化蛹后立即转入恒温光照培养箱中经不同的温度和光周期处理,实验分别在 22°C 和 25°C 条件下各设置 7 个不同的光周期:L:D = 24:0 (全光)、L:D = 16:8、L:D = 14:10、L:D = 12:12、L:D = 10:14、L:D = 8:16、L:D = 0:24 (全暗)。每组

(温度 × 光周期) 处理虫数为 400 头。试验期间每小时统计羽化个体数目,每实验组连续记录不少于 5 d。数据统计时在必要的时候作者将 3 ~ 5 d 内相同时刻点羽化数目相加当成一天内羽化数目。作者用羽化时间的中位数 (Φ_e) 定量比较不同温度和光暗交替条件下的羽化节律差异;实验统计每个个体羽化时间距离暗期开始时的时间差, Φ_e 即为这些时间差的中位数;用 τ 表示全光或全暗条件下内源的羽化节律, τ 为 2 个羽化高峰之间的时间差。参数计算方法参照 Watari (2002)。实验数据用 SPSS18.0 和 Excel 2007 处理分析,显著性分析采用 *t*-test 及 Mann-Whitney U test。

2 结果与分析

2.1 亚洲玉米螟在不同温度和光周期下的羽化节律

亚洲玉米螟蛹在短光照条件下进入暗期即刻开始羽化成成虫,而长光照条件下少数个体在进入暗期之前便开始羽化 (图 1), 羽化活动随着暗期缩短而提前 (图 2, 22°C, $P < 0.001$; 25°C, $P = 0.008$; *t*-test)。此外,羽化活动还受到温度影响。22°C 时羽化个体分布于整个暗期,然而在 L:D = 16:8、L:D = 14:10、L:D = 12:12 等光周期中,暗期结束后仍有部分个体羽化;而在 25°C 时羽化个体则集中在进入暗期前几个小时,只有 L:D = 16:8 的光周期中有少部分个体在暗期结束后羽化 (图 1)。22°C 下各个光周期条件下的羽化活动均比 25°C 下提前 (图 2, L:D = 16:8, $P = 0.008$; L:D = 14:10, $P < 0.001$; L:D = 12:12, $P < 0.001$; L:D = 14:10, $P < 0.001$; L:D = 16:8, $P = 0.004$; *t*-test)。

2.2 亚洲玉米螟在不同温度下的全光和全暗自由运转节律

实验表明持续的暗期中无论在 22°C 还是在 25°C 时亚洲玉米螟羽化活动都显示出内部自由运转节律 (图 3), 然而 2 个温度下自由运转节律的周期时间没有差异 (图 4, $P = 0.613$, Mann-Whitney U test)。值得注意的是在全光条件下亚洲玉米螟的羽化活动却失去了节律性 (图 3)。

3 讨论

自然界中,昆虫的行为节律有较强的可塑性,

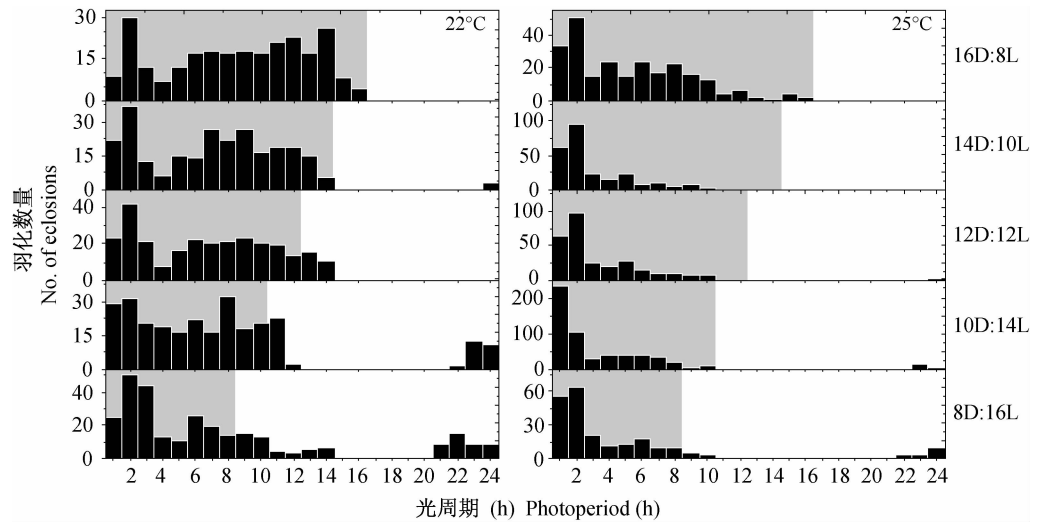


图 1 22℃和 25℃中不同光周期条件下玉米螟羽化分布情况

Fig.1 Distribution of eclosion of *Ostrinia furnacalis* in different photoperiod at 22℃ and 25℃

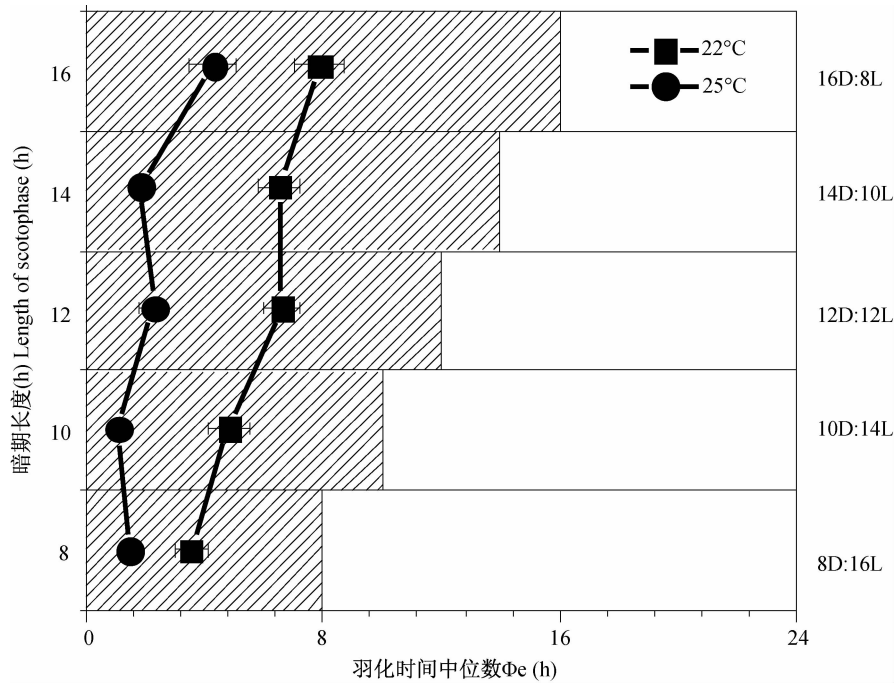


图 2 在 22℃和 25℃的不同光周期条件下亚洲玉米螟羽化活动的差别

Fig.2 The difference of eclosion of *Ostrinia furnacalis* under different photoperiod at 22℃ and 25℃

图中数据为平均数 ± 标准误。Data are mean ± SE (n = 6).

昆虫的行为节律由内在节律即生物钟和外在环境因素相互作用而形成。本实验观察到在一天范围之内亚洲玉米螟在暗期开始羽化,随着暗期结束羽化终止(图 1)。亚洲玉米螟羽化期是其生活史上最脆弱的时期,对伤害的防御和逃避能力很低。因此在暗期羽化是避免伤害的重要策略,有助于

提高种群的适合度。此外为了满足其他的生理生态因素要求,某些昆虫将其羽化高峰同步于光期的开始(Bertossa *et al.*, 2010)。清晨的空气湿度较大,温度也逐渐升高,能够满足昆虫羽化后展翅的要求。对于某些寿命短暂的寄生蜂而言,在光期开始时羽化不仅能更好地展翅,而且还能以最

快速度找到寄住,加大繁殖几率(Bertossa *et al.*, 2010)。

蛹期不同的暗长也会影响亚洲玉米螟的羽化节律。随着暗期的缩短羽化活动随之提前(图 1, 图 2),即在更短的暗期内,羽化个体更集中,而当暗期短到一定程度时(如 8 h)羽化个体便不完全集中在暗期了。这与早期的对果蝇的羽化节律研究结果一致(Pittendrigh, 1954, 1960)。这表明内在节律和外在环境条件(如光周期)共同调控亚洲玉米螟的羽化节律,在此过程中内在节律可能在不断调整以适应外在的光周期变化(图 3)。

在影响整个生物节律系统的外界环境因素中,温度和光周期各自对生物节律的影响在不同物种中有不同的地位。部分昆虫羽化节律受光周

期影响较大,受温度影响较小,而一些昆虫则相反。通常情况下光周期主导的羽化节律中,温度则作为影响羽化节律的一个辅助因素。因为在自然条件下,光照的出现也往往意味着温度的上升。本实验观察发现更高的温度有利于亚洲玉米螟能集中在较短的暗期内羽化。在各光周期中,25℃条件下暗期开始 2 h 羽化数目均比 22℃条件下更多(图 1)。在更高温度下整个羽化持续更短,25℃时约为 3~5 d,而 22℃时为 5~7 d(数据未列出)。部分生活在高海拔地区(Khare *et al.*, 2004)或者是蛹期在泥土中的昆虫(Tanaka and Watari, 2011)由于昼夜温差或者是缺少明暗交替的光周期,因此温度可能成为控制该类昆虫羽化节律的主导因素。

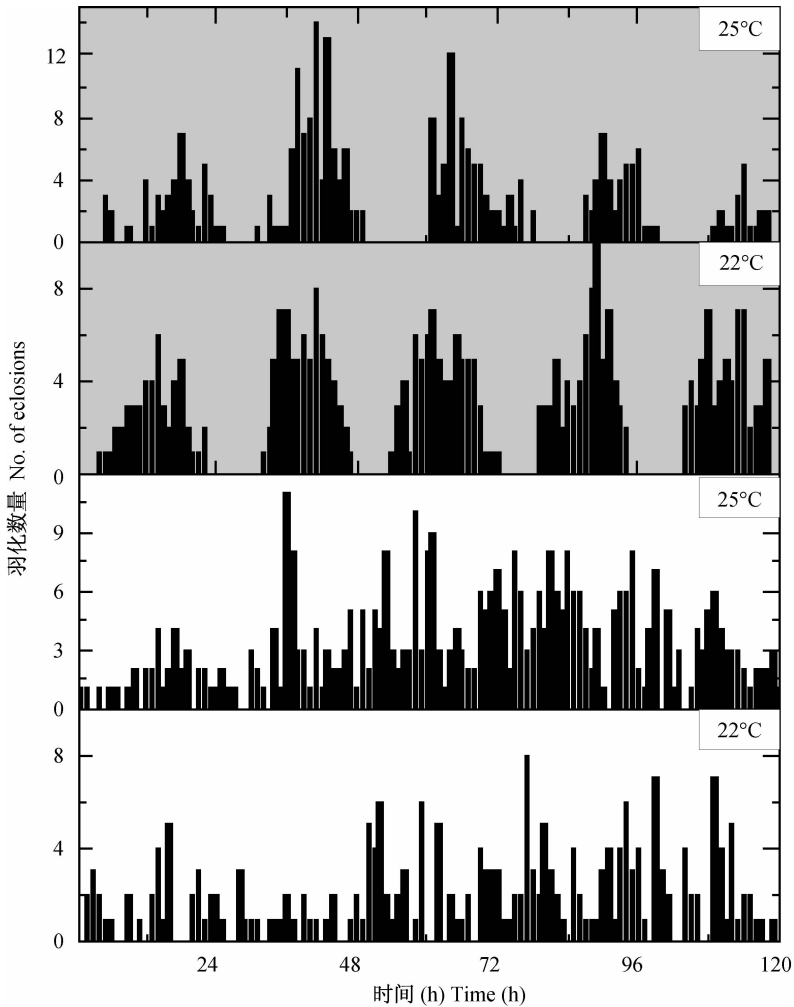


图 3 在 22℃ 和 25℃ 全暗(灰色)和全光(白色)条件下玉米螟连续数天的羽化分布情况

Fig. 3 Distribution of *Ostrinia furnacalis* adult eclosion under constant dark (gray) and constant light (white) at 22℃ and 25℃

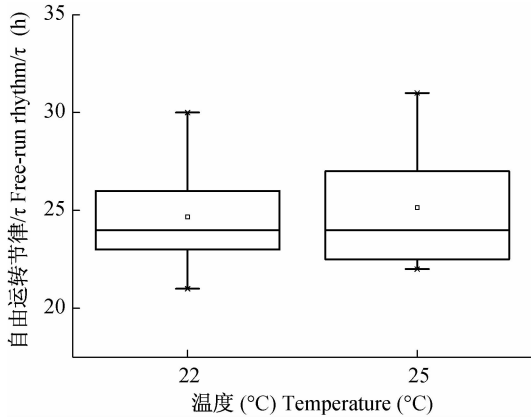


图 4 在 22℃ 和 25℃ 条件下亚洲玉米螟
在持续暗期中的自由运转节律

Fig. 4 The free-running eclosion rhythms of
Ostrinia furnacalis in constant dark at 22℃ and 25℃

当在持续光照或者持续黑暗下昆虫羽化活动仍会出现一定的节律,或者是失去节律性。此时昆虫羽化由内源性节律控制。亚洲玉米螟在持续暗期中羽化活动呈现出节律性,而持续的光期则没有节律性(图 3)。然而出现如此差异还需进一步研究。以前的理论认为,暗期羽化节律受温度补偿,即在较高温度下自由运转节律周期比低温下更短(Pittendrigh, 1960)。随后的部分研究亦证实了这一结论(Zimmerman *et al.*, 1968; Pittendrigh and Takamura, 1987; Pittendrigh *et al.*, 1991)。值得注意的是,亚洲玉米螟自由运转节律在 22℃ 和 25℃ 的并无明显的差异(图 4),表明亚洲玉米螟的自由运转节律受温度的影响不大,但是其机理还需进一步研究。

参考文献 (References)

Ampleford EJ, Steel CG, 1985. Circadian control of a daily rhythm in hemolymph ecdysteroid titer in the insect *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 59(3):453–459.

Bertossa RC, van Dijk J, Beersma DG, Beukeboom LW, 2010. Circadian rhythms of adult emergence and activity but not eclosion in males of the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *J. Insect Physiol.*, 56(7):805–812.

Gammie SC, Truman JW, 1999. Eclosion hormone provides a link between ecdysis-triggering hormone and crustacean cardioactive peptide in the neuroendocrine cascade that controls ecdysis behavior. *J. Exp. Biol.*, 202(Pt 4):343

– 352.

Gillanders SW, Saunders DS, 1992. A coupled pacemaker-slave model for the insect photoperiodic clock: interpretation of ovarian diapause data in *Drosophila melanogaster*. *Biol. Cybern.*, 67(5):451–459.

Karpova SG, 2009. Effect of light and temperature on the daily rhythm of adult eclosion in the blood-sucking mosquitoes *Aedes communis* De Geer and *Culex pipiens* L. (Diptera, Culicidae). *Entomol. Rev.*, 89(4):377–389.

Khare PV, Keny VL, Vanlalngthaka C, Satralkar MK, Kasture MS, Barnabas RJ, Joshi DS, 2004. Effects of temperature, photoperiod, and light intensity on the eclosion rhythm of the high-altitude himalayan strain of *Drosophila ananassae*. *Chronobiol. Int.*, 21(3):353–365.

Košťál V, 2011. Insect photoperiodic calendar and circadian clock: independence, cooperation, or unity? *J. Insect Physiol.*, 57(5):538–556.

Morris MC, Takeda S, 1994. The adult eclosion rhythm in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae): Endogenous and exogenous light effects. *Biol. Rhythm. Res.*, 25(4):464–476.

Myers EM, 2003. The circadian control of eclosion. *Chronobiol. Int.*, 20(5):775–794.

Pittendrigh CS, 1954. On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. *PNAS*, 40(10):1018–1029.

Pittendrigh CS, 1960. Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 25:159–184.

Pittendrigh CS, Kyner WT, Takamura T, 1991. The amplitude of circadian oscillations: temperature dependence, latitudinal clines, and the photoperiodic time measurement. *J. Biol. Rhythms.*, 6(4):299–313.

Pittendrigh CS, Takamura T, 1987. Temperature dependence and evolutionary adjustment of critical night length in insect photoperiodism. *PNAS*, 84(20):7169–7173.

Qiu J, Hardin PE, 1996. Developmental state and the circadian clock interact to influence the timing of eclosion in *Drosophila melanogaster*. *J. Biol. Rhythms.*, 11(1):75–86.

Saunders DS, 1970. Circadian clock in insect photoperiodism. *Science*, 168(3931):601–603.

Tanaka K, Watari Y, 2003. Adult eclosion timing of the onion fly, *Delia antiqua*, in response to daily cycles of temperature at different soil depths. *Naturwissenschaften*, 90(2):76–79.

Tanaka K, Watari Y, 2011. The onion fly modulates the adult

- eclosion time in response to amplitude of temperature cycle. *Naturwissenschaften*, 98(8):711 – 715.
- Watari Y, 2002. Comparison of the circadian eclosion rhythm between non-diapause and diapause pupae in the onion fly, *Delia antiqua*. *J. Insect Physiol.*, 48(1):83 – 89.
- Zimmerman WF, Pittendrigh CS, Pavlidis T, 1968. Temperature compensation of the circadian oscillation in *Drosophila pseudoobscura* and its entrainment by temperature cycles. *J. Insect Physiol.*, 14(5):669 – 684.
- 陈顺立, 张飞萍, 洪炳煌, 2011. 引进花角蚜小蜂成虫的寿命和羽化节律. *应用生态学报*, 22(1):221 – 228.
- 陈元生, 涂小云, 2011. 玉米重大害虫亚洲玉米螟综合治理策略. *广东农业科学*, (2):80 – 83.
- 靳军灵, 鲁新, 李丽娟, 席景会, 丁岩, 张国红, 刘宏伟, 周淑香, 2011. 水分对亚洲玉米螟越冬幼虫化蛹的影响研究. *玉米科学*, 19(1):128 – 131.
- 鲁新, 周大荣, 1999. 亚洲玉米螟的化性与繁殖力的关系. *昆虫知识*, 36(2):74 – 77.
- 罗进仓, 魏玉红, 邓刚, 刘月英, 2004. 温、湿度对南美斑潜蝇和美洲斑潜蝇羽化的影响. *昆虫知识*, 41(5):478 – 480.
- 乔利, 潘兹亮, 卢兆成, 张丽霞, 仵均祥, 2011. 单头饲养与群体饲养对亚洲玉米螟生长发育与繁殖的影响. *西北农业学报*, 20(10):204 – 206.
- 孙丽娟, 戴华国, 衣维贤, 陆永钦, 2002. 二化螟水稻类群与茭白类群成虫羽化节律和交配节律研究. *昆虫知识*, 39(6):421 – 423.
- 涂小云, 陈元生, 夏勤雯, 陈超, 匡先钜, 薛芳森, 2011a. 亚洲玉米螟两个不同地理种群对暗期干扰的滞育反应. *昆虫学报*, 54(8):943 – 948.
- 涂小云, 夏勤雯, 陈超, 陈元生, 匡先钜, 薛芳森, 2011b. 亚洲玉米螟体重和体型的地理变异. *昆虫学报*, 54(2):143 – 148.
- 吴少会, 向群, 薛芳森, 2006. 昆虫的行为节律. *江西植保*, 29(4):147 – 157.