

北方硕螽行为模式的研究^{*}

王 静^{**} 赵 敏 安建梅 芦荣胜^{***}

(山西师范大学生命科学学院 临汾 041004)

摘 要 本文采取饲养观察与相机捕捉相结合的方法对北方硕螽 *Deracantha onos* Pallas 的行为模式,如若虫行为、常见行为、鸣声行为和交配行为模式进行了观察描记。并应用分析软件对数据进行了处理。结果表明:若虫不鸣叫,午间取食;其蜕皮与温度和食性有关。成虫在各种环境条件下均出现清理触角、触角摆动、行进及取食等行为;但在营养不良空间狭小情况下,还会出现同类相食。对性成熟雄性个体的鸣声分别在独雄、双雄和一雌一雄3种情况下,以24 h为周期进行观察。独雄鸣叫时间最长,一昼夜鸣叫时间为 (492.84 ± 82.52) min,双雄时鸣叫时间最短,为 (239.85 ± 40.55) min,夜间鸣叫时间相对减少。食性和温度也对鸣叫时间有影响。鸣声是螽斯种内重要的通讯方式,在交配也会起到作用。交配时雌虫爬到雄虫的背部,雄虫尾部翘,雌虫尾部下弯,两性生殖孔相接,至雌虫生殖孔外挂精包为止。

关键词 螽斯总科,北方硕螽,行为模式,鸣声,交配

Research on behavior patterns in *Deracantha onos* Pallas

WANG Jing^{**} ZHAO Min AN Jian-Mei LU Rong-Sheng^{***}

(College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China)

Abstract The basic behavior patterns of laboratory raised *Deracantha onos* Pallas were recorded using digital media and analyzed with computer software. The results show that nymphs cannot call and that daily activity peaks at noon. Nymphal molt is related to temperature and diet. In various environmental conditions, adults perform moving, feeding and other behaviors but cannibalism can occur at high density and when there is insufficient food. Calling of different combinations of adults, single males, two males and male and female pairs, was recorded for 24 hours. Single males called the longest; $(492.84 + 82.52)$ min in circadian time. Two males called for the shortest time, $(239.85 + 40.55)$ min, and the times of calling song had gone short at night. Feeding and temperature also affected calling time. Sound plays an important role in species to communication and mating patterns. When mating, females crawl onto the male's back, the male's tail is recurved upwards and the female's tail bends down so that their respective genital openings come into contact. Mating culminates with spermatophores being deposited at the female reproductive aperture.

Key words Tettigonioidea, *Deracantha onos*, behavior patterns, calling song, mating patterns

动物行为学作为揭示生命活动的规律、探索生命体与环境之间的重要领域之一,已成为国际、国内的研究热点(陈道海等,2005)。昆虫行为的模式包括取食、清理、避敌、交配、鸣叫等(何祝清和李恺,2009)。昆虫的行为也与周围环境的变化表现出相关性,同时也和其存在的生态系统中的其他生物存在着相关性。了解其行为模

式便可应用于防治。其中行为模式的研究是行为学研究的一个基本方面。然而,螽斯的行为模式的研究在国内却鲜见报道。国内仅有隋艳晖(2003)及贾志云和蒋志刚(1999)曾对一些种类蟋蟀和短翅鸣螽的行为模式进行了观察和描述。Janentos (1980), Brown (1981), Parker (1983), Luttbeg (1996)曾对雌性搜索雄性的行为进行过观

^{*} 资助项目:国家自然科学基金(31101614)。

^{**} E-mail: wangjing0256@ yahoo. cn

^{***} 通讯作者, E-mail: lursh3000@ yahoo. com. cn

收稿日期:2012-05-31, 接受日期:2012-07-24

察,并详细介绍了雌性搜索雄性的行为模式。Cade(1980)对昆虫的求偶鸣曲行为及交配行为模式做了详细的观察。Sakaluk(1987)对蟋蟀的交配行为做过观察。

北方硕螽 *Deracantha onos* Pallas, 属直翅目, 螽斯总科, 硕螽科, 在我国北方具有广泛的分布。其为一年一代昆虫, 以卵在土中越冬。此虫在麦收前主要食害红薯苗、刺槐叶、葱叶、辣椒叶等, 在麦收后主要为害玉米、豆类、酸枣、烟叶等。并且于 1965、1975、1978 年在运城垣曲县大发生(贾恩贤等, 1996)。大发生时, 群集取食, 一地食光, 再迁往其他地方(吴亚, 1977)。

因此, 本实验采取饲养观察与相机捕捉相结合的方法, 记录数据并用 SPSS13.0 软件分析得出结论, 不仅可以了解北方硕螽行为模式, 为防治打下基础, 也丰富了螽斯总科昆虫的行为学的研究。

1 材料与方法

1.1 采养实验虫源

本实验所用北方硕螽均采自山西运城垣曲县, 采集时主要运用田间捕捉法。捕捉回的北方硕螽采用室内分笼单头饲养或群养。

1.2 北方硕螽若虫和成虫行为模式的观察

随机选取若虫 30 只, 其中单一肉食、单一素食、混食性食物各 10 只, 观察记录。随机选取刚羽化的成虫 30 只, 其中单一肉食、单一素食、混合性食物各 10 只, 观察记录。对行为模式的观察主要分为 3 种情况即为随机选取雌雄北方硕螽各 15 只, 将其分开单独饲养于塑料杯中。饲养充足的食物; 随机选取雌雄北方硕螽各 15 只, 将其群养在 10 cm × 20 cm 的纸箱中, 3 d 喂食一次; 随机选取性成熟的雌雄北方硕螽各 15 只, 两两配对并置于小养虫笼中, 饲喂充足的食物。在杯底、养虫笼底垫铺取自原生境的土壤, 并将其置于自然光周期中。以 24 h 为一个周期, 采用目标动物观察法和所有事件观察法对其进行 3 周的观察, 夜间观察用 15 W 红灯泡, 并记录所观察到的行为。用 Sony MZ-R55 数字光盘录音机(频响范围 20 Hz-20 kHz), 通过外接 Philips SBC ME400 话筒, 录制单头雄性的自然鸣叫声, 样本量为 5 只。应用计算机通过 Audition3.0 语音分析软件, 对鸣声的时域以及频域特征进行分析。

1.3 数据处理方法

实验所得数据均由 SPSS13.0 软件进行处理, 处理所得数据以平均数 ± 标准差的形式标出。

2 结果与分析

2.1 若虫行为模式

若虫不鸣叫, 只有在午间取食时才会进行少量活动。每一只若虫都需要进行 5 次蜕皮后, 才会发育为成虫。每次蜕皮前会有 1 d 或 2 d 的禁食, 在禁食期几乎不活动。蜕皮时, 头部向下, 触角向两侧展开, 并用附肢紧紧握住附着物, 开始蜕皮。蜕皮开始后首先是头部蜕裂线裂开, 然后依次往下, 蜕皮后的虫子会在稍事静伏后, 将自己蜕下的皮吃掉(图 1)。温度和食性均会对若虫的蜕皮及活动时间产生影响(表 1)。在不同的营养条件下, 若虫在 25℃ 时所用蜕皮时间最短, 平均蜕皮时间为 (38.00 ± 2.26) min, 随着温度的上升, 各种营养条件若虫的蜕皮持续时间均会有所增加, 适宜的温度会使蜕皮更加顺利的进行, 从而减少蜕皮所用的时间; 若虫在 35℃ 活动时间最长为 (168.60 ± 2.40) min, 在 20 ~ 35℃ 活动时间会随着温度的上升而有所增加。此外, 在不同温度下, 若虫在混食条件下所需时间最短 (0.61 ± 0.05) min, 活动最活跃, 活动时间最长为 (162.60 ± 6.60) min; 在纯肉食饲养条件下, 若虫的蜕皮持续时间会有所延长, 日常活动时间有所下降。

2.2 成虫的常见行为模式

观察实验中的 60 个样本发现, 在营养充足、空间广阔及营养不良、空间狭小的情况下这 60 只北方硕螽均会出现清理触角, 触角摆动、行进及取食等行为; 但是在营养不良且密度过大情况下的 30 只北方硕螽中有 4 只被同类咬死并且吃掉。

清理触角: 清理触角一般发生在鸣叫结束和取食完成后。清理时, 用前足将单侧触角压至口器旁, 可见触角在两个大颚之间来回移动。清理触角时, 方向由基部向顶部进行。一侧触角清理之后, 再沿同一方向清理另一个触角。

触角摆动: 北方硕螽的触角可以单侧摆动, 也可以双侧一起摆动, 可以前后摆动, 也可以成圆弧状摆动。在静止状态下, 北方硕螽的触角一般是单侧摆动, 并且前后摆动为主。在正常情况下触角摆动缓慢, 在受到惊吓时摆动急促、混乱。

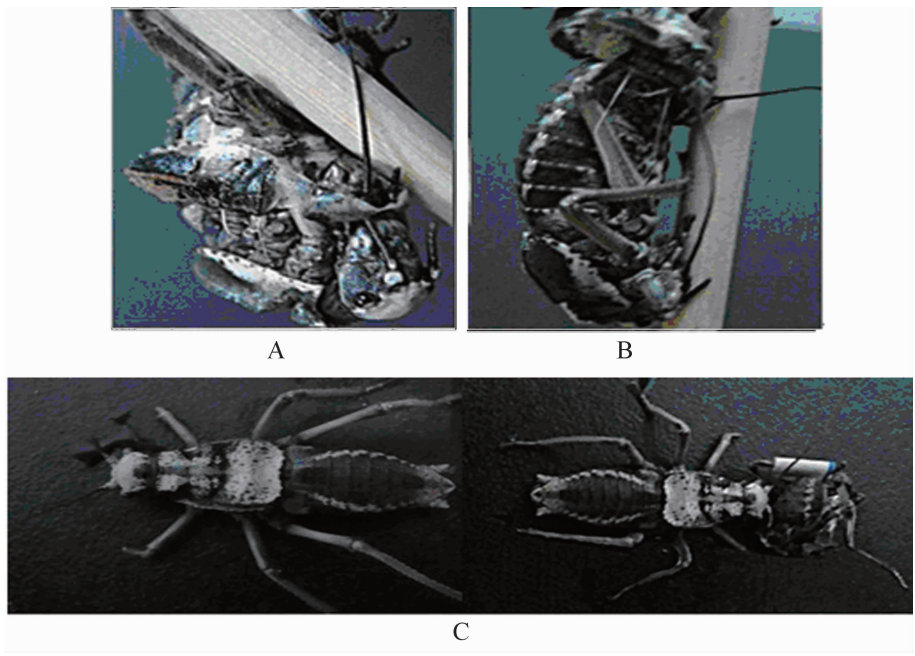


图 1 蜕皮行为模式

Fig. 1 Molting behavior

A. 蜕皮开始;B. 蜕皮结束;C. 不同个体吞食其蜕皮。

A. beginning of molting;B. ending of molting; C. different individuals swallowed their molting.

表 1 温度对不同食性若虫蜕皮时间的影响

Table 1 Influence of temperature on the time of nymphs molt

温度(℃) Temperature	肉食 Meat		素食 Vegetarian food		混食 Mix diet	
	蜕皮时间(min)	活动时间(min)	蜕皮时间(min)	活动时间(min)	蜕皮时间(min)	活动时间(min)
	Molting time	Activity time	Molting time	Activity time	Molting time	Activity time
	(min)	(min)	(min)	(min)	(min)	(min)
20	41.50 ± 2.99	2.45 ± 0.13	38.00 ± 1.63	2.53 ± 0.05	35.25 ± 2.50	2.58 ± 0.10
25	40.75 ± 2.38	2.53 ± 0.17	36.25 ± 1.26	2.60 ± 0.14	33.28 ± 2.75	2.68 ± 0.05
30	42.75 ± 2.63	2.60 ± 0.14	40.25 ± 3.30	2.63 ± 0.10	37.25 ± 2.22	2.73 ± 0.05
35	43.50 ± 2.38	2.77 ± 0.58	40.75 ± 2.98	2.82 ± 0.08	39.75 ± 3.86	2.85 ± 0.06

行进方式:北方硕螽复眼较小,不发达,行进时主要依靠触角不停的摆动用来探明前方是否有障碍物,同时下颚须努力向下伸展来探明前方的环境条件,从而使其不致碰到障碍物或从高处跌落。但受到惊吓时,触角和下颚须会摆动混乱,不能有效探明方向及其所在位置,从而使其从高处跌落。

取食方法:北方硕螽为咀嚼式口器,在取食时,首先用尖利的大颚将食物切断、咬下,在上下

颚须的辅助下将食物送入口中,再由内部的小颚须将其咬碎,由舌头将咬碎的食物送入食道。

同类相食:在食物短缺、密度较大或产卵之前,成虫之间存在相互咬食的现象,相互咬食的个体不断用自己的附肢将对方固定,并用其大颚咬食对方的身体。

2.3 成虫的鸣声行为模式

鸣声是雄虫的特性,雄虫在性成熟之后,开始鸣叫,其目的是为寻找合适配偶进行繁殖。在鸣

叫前,雄虫会四处爬行寻找一个适合鸣叫的地点,找到后短暂静伏,然后开始鸣叫。鸣叫时,前胸背板抬起,左右鞘翅不停的做启闭运动,此时,位于左鞘翅腹面基部的音锉与右鞘翅上缘的刮器快速摩擦,从而发出连续且响亮的鸣声。展翅静立时,雄虫的鸣叫有时会突然停止,静止在原地,翅膀并没有立即闭合而是仍然处于鸣叫状态。从表 2 可以得出,独雄时,脉冲组持续时间最短,脉冲组重复次数最多,脉冲持续时间最短,主能峰频率最高,可使其鸣声传播的较远,吸引雌性;一雌一雄时,雄虫的各项鸣声特征均不明显;双雄时,因彼此之间干扰致使主能峰频率最小。实验观察到北方硕螽在独雄、双雄和一雌一雄 3 种情况下的鸣叫次数及每次鸣叫的起止时间,做连续 24 h 的记录,并用结束时间减去起始时间得出一次鸣叫的

时间。以分钟为单位时间对鸣叫时间进行累计,得出以上 3 种情况下北方硕螽一昼夜的鸣叫次数及不同时段鸣叫占时。图 2 说明,北方硕螽的鸣声主要集中在日出以后,高峰出现在午间,一雌一雄在 12:00—14:00 达到鸣叫的高峰;并且其高峰值要明显高于其它两者,在高峰结束后迅速回落,在 19:00—20:00 出现小幅回升;独雄在 9:00—11:00 和 13:00—15:00 出现两个高峰,高峰之后平稳回落;双雄同样有两个高峰值,分别出现在 9:00—10:00 和 13:00—14:00,高峰之后平稳回落。看出独雄和双雄的峰值接近,在高峰之后均没有出现回升而是平稳回落,于日落之后,进入低缓期,夜间鸣叫时间极少,但双雄在夜间的鸣叫要多于其它两者。

表 2 不同情况下的鸣声特征
Table 2 Character of songs at different circumstance

	脉冲组持续时间 (s) Pulse group duration (s)	脉冲组重复次数 Pulse group repetition	脉冲组所含脉冲个数 Number of pulses	脉冲持续时间 (s) Pulse duration (s)	主能峰频率 (kHz) Peak frequency (kHz)
独雄 Single male	0.02 ± 0.002	50 ± 0.89	11 - 14	0.0015 ± 0.001	13.2 ± 0.09
一雌一雄 One male and one female	0.03 ± 0.001	34 ± 0.89	11 - 14	0.0026 ± 0.001	13.0 ± 0.09
双雄 Two males	0.03 ± 0.002	33 ± 0.89	11 - 14	0.0027 ± 0.001	12.7 ± 0.14

温度为 (25 ± 2)℃ 时,鸣叫时间主要集中在 9:00—13:00,13:00 以后鸣叫时间急剧减少,15:00 以后几乎无鸣叫。在温度为 (30 ± 2)℃ 时,鸣叫高峰为 11:00—13:00,在高峰之后出现急剧回落,但在 17:00—19:00 出现短暂回升。在温度为 35℃ 时,北方硕螽在各个时段的鸣声都比较旺盛,鸣叫时间最长,此温度下鸣声的高峰为 13:00—15:00。因此,该温度范围为北方硕螽的最适活动温度范围(图 3)。

从表 3 中可以看出,在不同的温度下,鸣声的时域和频域特征会有所不同。在 35℃ 时,脉冲组持续时间最短 (0.020 ± 0.002) s,脉冲组重复次数最多 (50.00 ± 0.89) 次,主能峰频率最低为 (13.20

± 0.09) kHz。在 20 ~ 35℃ 的范围内,随温度的升高,脉冲组持续时间有所下降,脉冲组重复率逐渐升高。在 20 ~ 30℃ 的范围内,随着温度的升高脉冲组所含脉冲个数有所上升,脉冲持续时间有所下降。

食性也会对北方硕螽的鸣叫时间产生一定的影响。肉食条件饲养下,日鸣叫时间为 (280.46 ± 88.13) s,鸣叫主要集中在 9:00—13:00,其余时段鸣叫时间较短,但在夜间其鸣叫时间要明显多于其他两种情况。单次鸣叫最长时间 76 s,日鸣叫次数为 (24.75 ± 2.87) 次。素食条件饲养下,日鸣叫时间最短为 (261.33 ± 51.28) s,鸣叫主要集中在 9:00—13:00,其余时段鸣叫时间较短。单次鸣

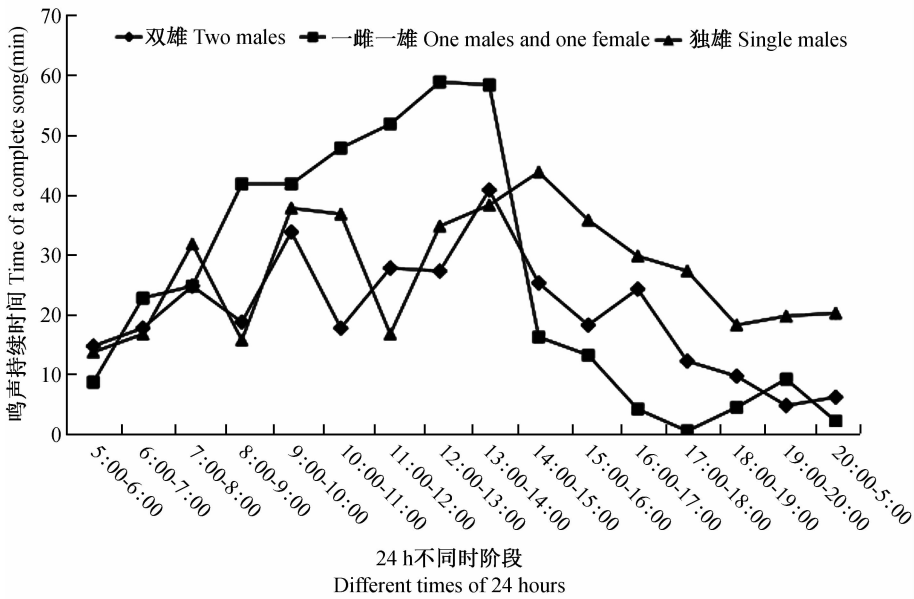


图 2 雄性昼夜鸣叫模式

Fig. 2 The day and night pattern of the male songs

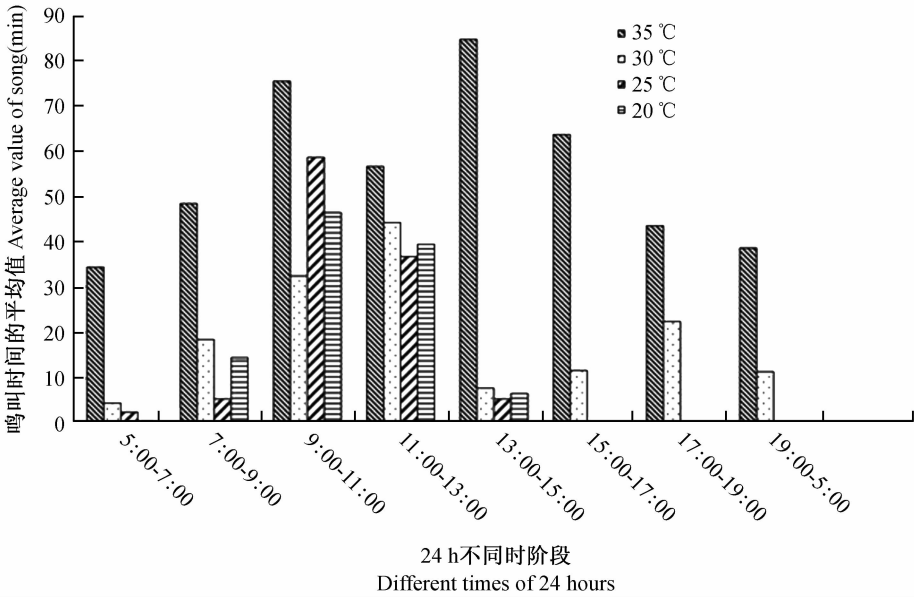


图 3 不同温度下各个时段的鸣叫时间

Fig. 3 The calling time at different temperatures in various time periods

叫最长时间 81 s,日鸣叫次数为 (24 ± 9.09) 次。混食条件饲养日鸣叫时间在 3 种情况中最长的为 (307.45 ± 63.38) s,6:00—12:00 鸣叫最为旺盛,17:00—19:00 鸣叫时间较少甚至无鸣叫,但在 19:00 以后出现回升。单次鸣叫最长时间 103 s,日鸣叫次数为 (14.67 ± 4.04) 次。由此可见,在混

食条件下,北方硕螽的日鸣叫次数最少,但日鸣叫时间、单次鸣叫持续时间都较其他两种情况要长,所以,混食条件比较适合北方硕螽的生存(图 4)。

2.4 交配行为模式

交配前,雄虫会在鸣叫的同时围绕雌虫活动,有时雌雄两性会发生触角的碰触。一段时间后,

表 3 不同温度下鸣声特征

Table 3 Character of songs at different temperature

温度 (℃)	脉冲组持续 时间 (s)	脉冲组重复 次数	脉冲组所含脉 冲个数	脉冲持续 时间 (s)	主能峰频率 (kHz)
Temperature	Pulse group duration (s)	Pulse group repetition	Number of pulses	Pulse duration (s)	Peak frequency (kHz)
20	0.030 ± 0.001	33.91 ± 0.66	11.20 ± 1.64	0.0026 ± 0.0004	13.32 ± 0.83
25	0.030 ± 0.001	34.21 ± 1.14	11.60 ± 0.89	0.0020 ± 0.0007	14.08 ± 0.08
30	0.027 ± 0.001	37.40 ± 2.04	14.25 ± 0.500	0.0015 ± 0.0006	13.93 ± 0.10
35	0.020 ± 0.002	50.00 ± 0.89	13.33 ± 0.600	0.0015 ± 0.001	13.20 ± 0.09

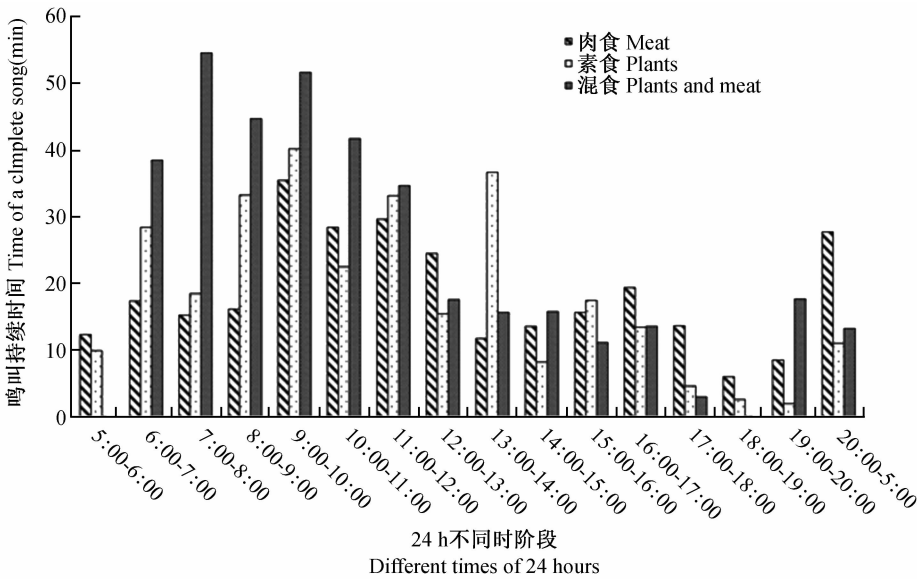


图 4 不同食性条件下鸣叫时间

Fig. 4 The calling time under different feeding habits

雄虫会根据雌虫的活动调整自己的位置,使其尾部始终朝向雌性,等待雌虫靠近。

交配时,雌虫爬到雄虫的背部,雄虫尾部上翘,并以勾刺将雌虫尾部紧紧勾住;雌虫尾部下弯,前肢抱住雄虫的头部。此时,两性生殖孔相接,雄虫的尾部不断的上翘,直至雌性生殖孔外悬白色的精包为止,交配结束(图 5)。

交配后,雄虫松开勾刺,雌虫携带精包爬离雄虫。之后,雌虫会将外挂于尾部的精包吃掉。

在雄虫有交配欲望时,阳具有外露现象,雄虫在静止或爬行时,将生殖孔张开,此时可见其阳具不断蠕动,有时甚至会向外突出(图 5)。有些雄虫有时会出现强烈的交配欲望也会出现假交配,

此时,如果其他雄虫从其身上爬过时,它会将自己尾部的勾刺勾住其上的雄虫的腹部,将其固定。然后将其尾部上翘,露出生殖器,进行交配。并且在交配后产生精包悬挂于上部雄虫的尾部(图 5)。

3 讨论

动物的行为受到周围环境的影响很大。在实验的观察和记录中难免会影响到北方硕螽的行为,这一缺点有待进一步完善。在本实验中北方硕螽会出现清理触角、触角摆动、行进、取食及鸣叫和交配等具体行为,同时在营养不良的情况下会出现同类相食的情况等行为。这与贾志云和蒋

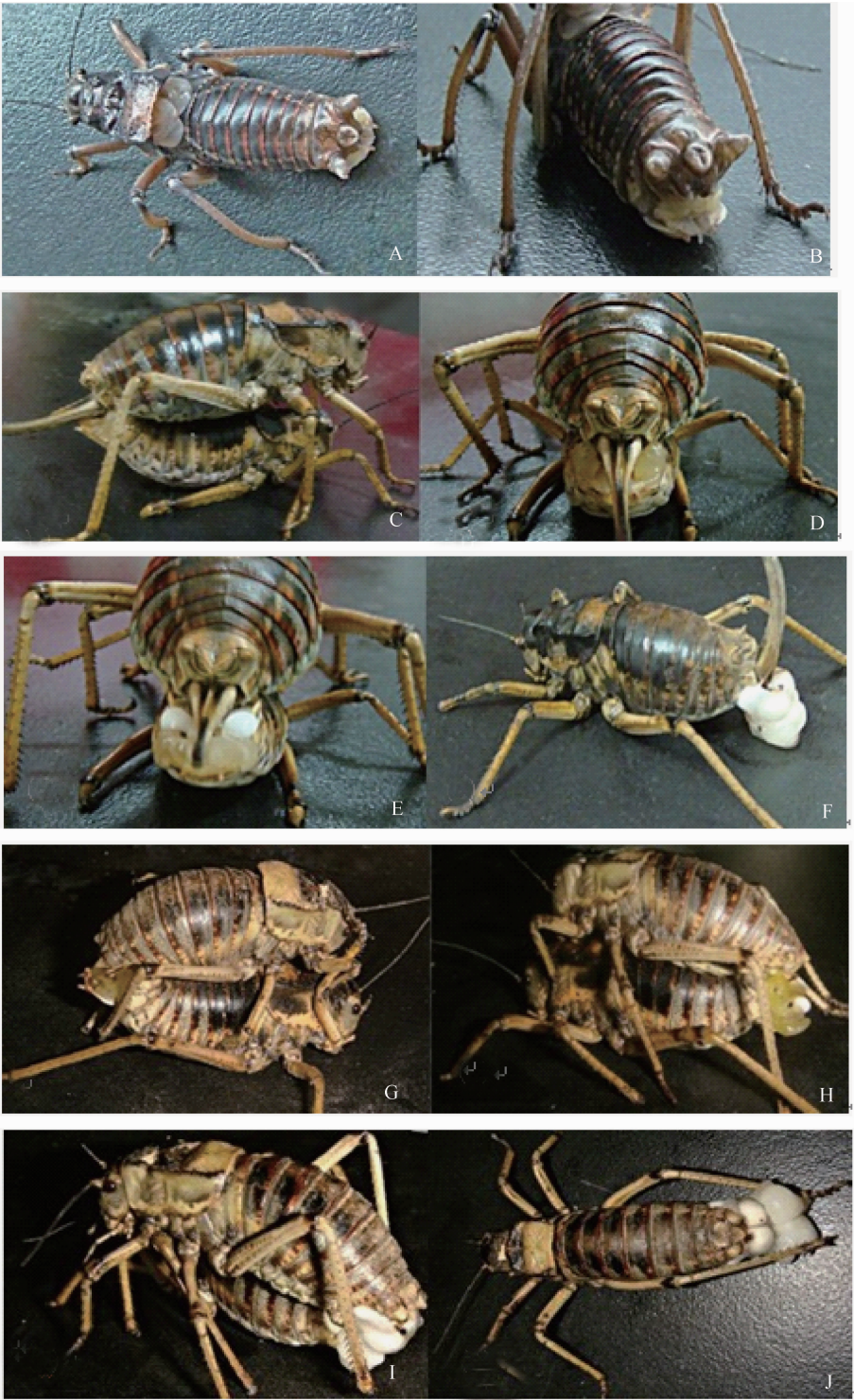


图 5 交配行为模式

Fig.5 Mating behavior

A,B. 阳具外露行为模式 exposed penis behavior patterns;C-F. 交配行为模式 mating behavior;
G-J. 假交配行为式 false mating behavior.

志刚(1999)曾对短翅鸣螽的行为谱观察时发现的短翅鸣螽的行为主要是跗节-胫节摩擦、清理生殖孔附近区域、跌落、阳具外露、腹部弯曲、咬食精护、假交配等行为的研究是一致的。

在实验观察中,若虫不能鸣叫,只有在午夜取食时才会进行少量活动。当温度和食性不同时,若虫的蜕皮时间及活动时间均有所不同。适宜的温度会使蜕皮更加顺利,从而减少了蜕皮所用的时间,合理的营养能减少若虫的每次蜕皮时间,并且增加若虫的活动时间。这与奚耕思和郑哲明(1991)等观察到的日本绿露螽在羽化时,要将双足倒挂于植物之上,头向下,头部先蜕出,然后逐渐将身体后面的皮蜕去中观察的若虫蜕皮过程是一致的。

北方硕螽的鸣叫主要集中在白天,午间达到鸣叫的高峰,鸣叫的高峰与交配的高峰期一致。且午间也是雌雄活动最活跃的时段,这样可以增加雌雄相遇的机会,保证本种类的繁衍。除此之外,鸣叫时间的长短也决定着交配能否成功。独雄时,鸣叫时间是最长的,这样可以更好的吸引雌虫;在引入雌虫后,鸣叫时间会缩短,这样可以节约鸣叫时所消耗的能量,也可以很大程度上避免天敌的危害,从而保证自己的基因得以延续;由于双雄同时存在会有明显的竞争,这样导致双雄时鸣叫时间较独雄时短。隋艳辉(2003)也曾在对蟋蟀的鸣声及其行为进行研究时发现,鸣叫时间的长度对雄性是否能够交配成功是非常重要的,形成配对以后,雄虫的鸣叫时间会明显较少,因为此时更多的鸣叫并不能为雄虫带来选择上的利益,同时,鸣叫的减少也会降低雄虫被捕的风险与本实验结论一致。

昆虫行为模式的研究,既是农业生产的需要也是生态环境研究的必要。魏佳宁等(2012)通过寻找基因和生态调控行为治理害虫的新技术和新方法,为有效开展害虫治理、减少化学农药做出贡献。昆虫以其数量众多为特点,对生态系统发育以及人类生活都有着一定的影响。

北方硕螽的行为受到环境和其他物种的影响,本实验属于限定空间的试验,是在特定的空间中观察北方硕螽行为,其在自然条件下的行为模式有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Brown L, 1981. Patterns of female choice in mottled sculpins. *Anim. Behav.*, 29:375 - 382.
- Cade WH, 1985. Insect mating and courtship behavior// Kerkut GA, Gillberteds LI (eds.). *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Pergamonpress. 591 - 619.
- Janentos AC, 1980. Strategies of female mate choice: a theoretical analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7: 107 - 112.
- Luttbeg B, 1996. A comparative Bayes tactic for mate assessment and choice. *Behav. Ecol.*, 4:451 - 460.
- Parker GA, 1983. Mate quality and mating decisions// Bateson P (ed.). *Mate Choice*. New York: Cambridge University Press. 141 - 166.
- Sakaluk SK, 1987. Reproductive behavior of the decorated cricket, *Grylloides supplicans* calling schedules, spatial distribution, and mating. *Behavior*, 100:202 - 205.
- 陈道海, 袁肇友, 杜金球, 陈华絮, 2005. 迷卡斗蟋鸣声的声学特征及其生物学意义. *昆虫学报*, 48(1):82 - 89.
- 何祝清, 李恺, 2009. 黄脸油葫芦的鸣声结构及其行为分析. *华东师范大学学报*, 6:23 - 31.
- 贾恩贤, 孙旭, 杨千锁, 1996. 北方硕螽的生物学观察. *昆虫知识*, 33(2):81 - 82.
- 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.
- 隋艳辉, 2003. 蟋蟀鸣声及其行为研究. 硕士学位论文. 泰安:山东农业大学.
- 魏佳宁, 王宪辉, 孙玉诚, 鲁敏, 张永军, 王桂荣, 徐卫华, 康乐, 2012. 害虫的遗传与行为调控. *应用昆虫学报*, 49(2):299 - 308.
- 吴亚, 1977. 两种硕螽螯的研究初报. *昆虫知识*, 10(6): 177 - 178.
- 奚耕思, 郑哲明, 1991. 日本绿露螽的生物学特性研究. *陕西师大学报*, 19(2):48 - 50.