

东亚飞蝗行为和形态型变的判定指标*

郭志永 石旺鹏** 张 龙 王贵龙

(中国农业大学昆虫系,北京 100094)

【摘要】 通过田间、室外罩笼、室内行为测试等一系列实验,研究了东亚飞蝗群居型和散居型之间的行为和形态差异,确立了东亚飞蝗不同生态型个体的形态和行为指标.结果表明,雌雄散居型蝗蛹每分钟的跳跃次数均在1.4以下,转向次数分别在1.3和1.4以下;雌雄群居型蝗蛹每分钟的跳跃次数均在1.6以上,转向次数分别在1.6和1.5以上.群居型蝗虫的跳跃次数、转向次数显著高于散居型蝗虫,所以跳跃次数、转向次数可作为东亚飞蝗行为型变判定指标.在同型不同性别的蝗虫之间行为型变指标没有显著差异. F/C 值可作为4龄以上东亚飞蝗的形态型变判定指标,而 E/F 值可作为东亚飞蝗成虫的形态型变判定指标.两型的 F/C 值都随龄期的增长而增加,且同龄期雄虫 F/C 均大于雌虫 F/C . F/C 、 E/F 值在不同形态和同型不同性别间均存在极显著差异.因此,确定两型形态型变标准时应将雌、雄虫分开,即雌性和雄性散居型第4、5龄及成虫的 F/C 值分别大于2.5、2.8、3.3和2.6、2.9、3.5;雌性和雄性群居型第4、5龄及成虫的 F/C 值分别小于2.5、2.7、3.1和2.5、2.8、3.3.成虫的 E/F 值也可以作为成蝗形态型变的判断指标.

关键词 东亚飞蝗 行为指标 形态指标

文章编号 1001-9332(2004)05-0859-04 **中图分类号** S433.2 **文献标识码** A

Behavioral and morphological indices for phase transformation of oriental migratory locust *Locusta migratoria manilensis*. GUO Zhiyong, SHI Wangpeng, ZHANG Long, WANG Guilong (Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100094, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2004, 15(5): 859~862.

Based on the data obtained from laboratory and field experiments, this paper established the morphological and behavioral indices for phase solitaria (S) and phase gregaria (G) of oriental migratory locust *Locusta migratoria manilensis*. S-females and S-males jumped $1.4 \text{ times} \cdot \text{min}^{-1}$, and the frequency of turning was $1.3 \text{ times} \cdot \text{min}^{-1}$ for S-females and $1.4 \text{ times} \cdot \text{min}^{-1}$ for S-males. G-females and G-males jumped $1.6 \text{ times} \cdot \text{min}^{-1}$, and the frequency of turning was $1.6 \text{ times} \cdot \text{min}^{-1}$ for G-females and $1.5 \text{ times} \cdot \text{min}^{-1}$ for G-males. Both jumping and turning behaviours were significantly greater ($P < 0.05$) for gregaria locusts than for solitaria locusts. These behavioral parameters of the frequency of locust jumping and turning can be used as "the behavioral indices for phase transformation". The F/C ratio and the E/F ratio might be used as the morphological indices for phase transformation of the gregaria and solitaria of *Locusta migratoria manilensis*. The F/C ratio goes up as the locust grows, but the F/C ratio of females from the 4th instar to adult is less than that of the male of the same instar and phase. Comparing with the F/C and E/F ratio of the male, those of the female exhibited significant difference in the same phase. The F/C ratio of the fourth instar, fifth instar and adults were 2.5, 2.8 and 3.3 for S-females, and 2.6, 2.9 and 3.5 for S-males. As for G-females and G-males, the F/C ratio of the fourth instar, fifth instar and adults were 2.5, 2.8, 3.3 and 2.5, 2.7, 3.1, respectively. The E/F ratios of adults can be used as "the morphological phase indices for phase transformation".

Key words *Locusta migratoria manilensis*, Behavioral indices, Morphological indices.

1 引 言

飞蝗猖獗危害的重要特点是散居型向群居型的转变和群居型大规模的群集迁飞.飞蝗型变是昆虫的一种多态现象,其中有群居型、过渡型(转型变)、散居型之分,各型之间可相互转化.群居型和散居型在体色、体型、生活习性、生理特征、发育和行为等方面有明显差异^[2,5].

尽管一般认为飞蝗型变与蝗灾无直接关系,但是型变与聚集行为、群集迁飞相互关联^[3,11].型变研究在国际学术领域相当活跃,主要是以沙漠蝗

(*Schistocerca gregaria*)、非洲飞蝗(*Locusta migratoria migratorioides*)、亚洲飞蝗(*Locusta migratoria migratoria*)等为研究对象^[1,6,8,12].早在20世纪50年代,成虫期的 F/C (后足腿节长度与头部最宽度之比)和 E/F (前翅长度与后足腿节长度之比)就被用于非洲飞蝗两型形态差异的定量测定^[5,20].飞蝗的行为型变的概念于20世纪80年代末、90年代初提出^[9,10,17,18],与形态型变一道被用于沙漠蝗的研

* 国家自然科学基金资助项目(30100121).

** 通讯联系人.

2003-02-20收稿,2003-07-23接受.

究,但有关其定量指标的研究报道较少.国内在蝗虫行为型变研究方面未见报道.本文选择跳跃次数、转向次数两项相互独立的指标,比较两型间的差异,以确定东亚飞蝗行为型变的判定指标.尽管沙漠蝗、非洲飞蝗与东亚飞蝗在聚集、迁飞行为及型变方面有许多相似之处,但它们在分类地位、体型、体色、地理区系、生活环境、世代等方面差异明显,影响其型变的决定性因子及生态、生理机制有无异同,尚需进一步研究.龄期、虫口密度、化学信息素都是影响型变的重要因子^[7,13-15,19].然而,生态因子对型变影响争论的焦点集中在关键因子及其影响程度,两型判定指标往往是观点分歧的根源.因此,研究东亚飞蝗的行为和形态型变判定指标,具有重要的理论意义.

2 材料与方法

2.1 供试材料

群居型蝗虫系亲代群养的成虫产下的卵块于室内集中孵化后,按每笼300头(70 cm×60 cm×60 cm)在室内饲养而得,饲养温度为 28 ± 2 °C,相对湿度为60%~70%.光照 $24 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$.散居型系亲代单养的成虫所产卵块于室内单块保存且单块孵化而得,幼蛹自孵出即放入笼内单头饲养.单养蝗蛹均置于温室内进行层架式放置,层架下为株高30~40 cm、植被盖度大于90%的小麦丛,饲养条件与群养室一致.

在天津市北大港蝗区从虫口密度 $>1\ 600$ 和 $1\ 200 \text{ 头} \cdot \text{m}^{-2}$ 的蝗群中,采集群居型的4龄中期、5龄中期蝗蛹.群居成蝗系从虫口密度 $>1\ 200 \text{ 头} \cdot \text{m}^{-2}$ 的蝗群中采回的5龄末期蝗蛹,按每笼5 000头置于室外笼内(9 m×3 m×2 m),饲养至羽化后第3~4 d.散居型蝗虫所有试虫均直接来自田间最高虫口密度不大于 $4 \text{ 头} \cdot \text{m}^{-2}$ 的大港蝗区.

2.2 指标测定

2.2.1 行为型变 用自制的联机昆虫行为观测仪观察,观察条件与养虫室一致.将第2龄至5龄试虫先饥饿12 h,并在行为观测仪中预置5 min,然后单头观察测试1 min.每测5头虫,排气30 min,并更换观测仪底部纱网和预置室,每次使用2个预置室.蝗虫不重复使用,雌雄各测30头.

对每头试虫测定观察其跳跃次数、跳跃距离、滞留时间(测试时间内的总滞留时间)、爬行时间(测试时间内爬行时间总计)、爬行路程(测试时间内爬行的路程总和)、爬行速度(爬行路程/爬行时间)、转向次数(测试时间内在朝东、南、西、北4个方向转动的次数总和)、爬行次数(测试时间内爬行次数的总和)8项指标.最终筛选出跳跃次数和转向次数2个相互独立的指标,比较两型间的差异性.

2.2.2 形态型变 主要采用 F/C 作为4龄、5龄和成虫期两型形态判定指标. E/F 仅用于成虫期验证 F/C 作为两型形态判定指标的可靠性(F 、 C 、 E 值用游标卡尺测量).在采回的两型蝗虫中分别挑选测试龄期间形态器官健全的雌、雄各34头活虫为试虫;其中将群居型、散居型作为2种处理,每

头试虫作为1次重复,每型重复观察30次.

2.2.3 数据分析 运用方差分析法、Duncan's新复极差法比较同型态、同龄期的雌、雄间的差异,若差异显著,则在两型间把雌、雄分开比较.若两型的同龄、同性别间存在显著差异,则可作为两型形变判定指标.数据分析主要使用DPS统计软件^[21].

3 结果与分析

3.1 蝗虫行为型变判定指标

由表1可以看出,同一龄期不同生态型雌性飞蝗个体之间的转向次数、跳跃次数存在极显著差异($P<0.01$),可以作为行为型变的判定指标,即雌性散居型蝗蛹每分钟的跳跃次数均在1.4以下,每分钟的转向次数在1.3以下,而雌性群居型蝗蛹每分钟的跳跃次数在1.6以上,每分钟的转向次数也在1.6以上.

由表1还可以看出,同一龄期不同生态型雄性飞蝗个体之间的转向次数、跳跃次数存在极显著差异($P<0.01$),可以作为行为型变的判定指标,即雄性散居型蝗蛹每分钟的转向次数在1.4以下,每分钟的跳跃次数也在1.4以下,而雄性群居型蝗蛹每分钟的跳跃次数在1.6以上,每分钟的转向次数在1.5以上.

综合分析研究结果后发现,无论是群居型雄性或雌性蝗虫,其转向和跳跃频率都极显著大于散居型蝗虫,转向和跳跃的频率愈大,容易找到影响群居的聚集信息素的源头,蝗虫群集的几率愈大,相互接触的几率增加.外部环境条件的变化首先引起蝗虫个体行为的调整,以便适应环境.行为上的变化是型变的基本条件和首先出现的特征.因此,在外部形态还未明显改变以前,行为特征是判断蝗虫型变的主要途径,即便是形态变化发生以后,其行为特征还是十分显著,仍然是判断型变的可靠特征,特别是用于判断低龄蝗虫(如第2、3龄)的型变极为容易和可靠.研究还发现,同一生态型的同龄蝗虫的转向次数、跳跃次数无性别差异.因此,研究飞蝗转向和跳跃行为反应时无需考虑性别差异.

3.2 蝗虫形态型变判定指标

表2结果表明,同一龄期散居型飞蝗的 F/C 值极显著大于群居型的 F/C 值,而成虫期群居型飞蝗的 E/F 极显著大于散居型的 E/F 值.除群居型成虫的 E/F 值雌、雄间没有显著差异外,同型飞蝗的 F/C 和 E/F 值性别差异极显著.这说明飞蝗在异质的生态环境中发育一段时间后(或4龄后),两型形

态间出现明显的差异。不同生态型、不同性别飞蝗的 F/C 值均随龄期的增长而增大,且同一龄期雄虫的 F/C 值均大于雌虫的 F/C 值,而成虫期的雄虫的 E/F 值小于雌虫的 E/F 值。因此,确定两型形态型变标准时,雌、雄个体分开,即雌性和雄性散居型第 4 龄、第 5 龄、成虫的 F/C 值分别大于 2.5、2.8、3.3 和 2.6、2.9、3.5,而雌性和雄性群居型第 4 龄、第 5 龄、成虫的 F/C 值分别小于 2.5、2.7、3.1 和 2.5、2.8、3.3。总之,第 4 龄以上的蝗虫的 F/C 值可以作为蝗虫形态型变的判定依据,而且成虫的 E/F 值也可以作为成蝗形态型变的判断指标。

表 1 群居型、散居型飞蝗同龄雄虫间行为型变判定指标

Table 1 Behavioral indices of S-males and G-males for phase transformation (min^{-1})

虫龄 Instars	生态型 Ecologic phase	雌虫 Female		雄虫 Male	
		转向次数 Turn frequency	跳跃次数 Jump frequency	转向次数 Turn frequency	跳跃次数 Jump frequency
2	G	1.694 ± 0.365 ^A	1.716 ± 0.545 ^A	1.667 ± 0.354 ^A	1.62 ± 0.466 ^A
	S	1.275 ± 0.335 ^B	1.189 ± 0.297 ^B	1.223 ± 0.33 ^B	1.263 ± 0.42 ^B
3	G	1.625 ± 0.361 ^A	1.672 ± 0.529 ^A	1.765 ± 0.299 ^A	1.792 ± 0.4 ^A
	S	1.173 ± 0.243 ^B	1.253 ± 0.367 ^B	1.187 ± 0.245 ^B	1.308 ± 0.444 ^B
4	G	1.625 ± 0.362 ^A	1.647 ± 0.442 ^A	1.693 ± 0.416 ^A	1.79 ± 0.552 ^A
	S	1.214 ± 0.311 ^B	1.342 ± 0.523 ^B	1.378 ± 0.373 ^B	1.315 ± 0.461 ^B
5	G	1.688 ± 0.394 ^A	1.626 ± 0.355 ^A	1.538 ± 0.373 ^A	1.634 ± 0.366 ^A
	S	1.24 ± 0.316 ^B	1.195 ± 0.33 ^B	1.275 ± 0.335 ^B	1.212 ± 0.318 ^B

G: 群居型 Gregaria; S: 散居型 Solitaria. 处理间采用 DMRT 统计, 相同字母分别表示在 0.01 水平上差异不显著, 不同字母表示差异极显著. Same letters indicate no significant difference, and different letters indicate significantly difference at 1% level respectively by Duncan's multiple range test. 因转向次数、跳跃次数的分布为 Poisson 分布, 且有零样方出现, 故表中的统计结果为 $(\chi+1)$ 的平方根结果. Statistical results in the table are square of $(\chi+1)$, because turn frequency and jump frequency are Poisson distribution, and it is found zero samples. 每个处理样本数都是 30 头. The number of replicate is 30. 下同. The same below.

表 2 群居型、散居型飞蝗同龄雌虫间形态型变判定指标

Table 2 Morphological indices of S-females and G-females for phase transformation

虫龄 Instars	生态型 Ecology phase	雄虫 Male		雌虫 Female	
		平均值 ± 指标误 (F/C)	平均值 ± 指标误 (E/F)	平均值 ± 指标误 (F/C)	平均值 ± 指标误 (E/F)
		Mean ± errors	Mean ± errors	Mean ± errors	Mean ± errors
4	散居型 S	2.683 ± 0.053 ^{aA}	-	2.564 ± 0.035 ^{aA}	-
4	群居型 G	2.450 ± 0.046 ^{bb}	-	2.412 ± 0.055 ^{bb}	-
5	散居型 S	2.919 ± 0.086 ^{aA}	-	2.832 ± 0.056 ^{aA}	-
5	群居型 G	2.717 ± 0.056 ^{bb}	-	2.618 ± 0.044 ^{bb}	-
成虫 Adults	散居型 S	3.538 ± 0.062 ^{aA}	1.861 ± 0.02 ^{bb}	3.378 ± 0.057 ^{aA}	1.95 ± 0.019 ^{bb}
成虫 Adults	群居型 G	3.243 ± 0.078 ^{bb}	2.043 ± 0.037 ^{aA}	3.098 ± 0.079 ^{bb}	2.054 ± 0.044 ^{aA}

4 讨 论

研究表明,以转向次数、跳跃次数作为东亚飞蝗的行为型变的判定指标是可靠的。散居型的转向次数、跳跃次数均显著比群居型低。一方面,可能散居型飞蝗对环境刺激的敏感性比群居型飞蝗要低,散居型蝗群密度较小,有充足的资源维持它们生存和繁殖,自然竞争压力较小,个体较大,活动不灵活,运动频率低。另一方面,散居型飞蝗不需要也不会远距

离迁飞,因此其内部生理生态机能与为远距离迁飞做准备的群居型飞蝗完全不同,如群居型飞蝗迁飞前卵巢停止发育,且翅肌发达,而散居型则不同,从而影响了它的行为能力。科学家们研究后认为,蝗虫的型变与它们个体之间的相互接触频率密切相关,尤其是后腿的相互接触和摩擦对型变的影响很大^[9,16]。转向和跳跃的频率与它们个体之间的接触和摩擦机率是密切相关的。散居型蝗虫活动频率低,个体间互相接触的几率大为减少,而群居型蝗虫则相反,很容易判别。

群居型(成虫除外)或散居型飞蝗存在性二型现象,且 F/C 或 E/F 值可作为东亚飞蝗群居型或散居型的形态判定指标,这与 Deng 等^[4]对沙漠蝗等蝗虫的研究结果基本一致,但他们认为这两种比值只能作为 5 龄以上蝗虫型变的形态判定指标。本文通过对 4 龄蝗虫的 F/C 值的研究后认为, F/C 值可作为 4 龄以上(包含 4 龄)的飞蝗两型的形态判定指标。

一般认为,有群居生活史的飞蝗为群居型;整个生活史都散居的飞蝗为散居型^[9]。然而,即使采用同一种或亚种为试虫,不同的研究者所得的 E/F 值或 F/C 值都不尽相同。但一般认为,成虫期用 E/F 值作为蝗虫群居型和散居型形态判定指标,用 F/C 值作为飞蝗蝗蛹形态型变的判定指标是可行的^[11]。过去提到的飞蝗型变一般是飞蝗形态型变的简称,大都采用形态学指标判定飞蝗生态型间差异。本文引入行为指标来判定飞蝗生态型间差异,故提出与“形态型变”相对应的“行为型变”概念。与形态指标相比,行为型变指标可能比形态型变指标更有利于体现两型互变的生物学特点。因为它能有效地判定出低龄(至少 2 龄)蝗蛹两型间的差异,形态指标只能适用于判定 4 龄以上两型间的差异,而龄期越小不同因子对其形态转变进程的影响越大,所以行为指标能较好地反应型变过程。但是,形态指标却有相对稳定性好、可靠性强的优点,而行为指标却具有可塑性大、田间不易观察等缺陷。两种型变指标结合应用,对研究东亚飞蝗的型变机理、聚集行为和指导防治有十分重要的意义。

致谢 本文得到天津市大港区防蝗站谢志庚站长、大港区农林局窦锋副局长以及中国农业大学昆虫系害虫生防室严毓骅教授的支持和指导,谨此致谢。

参考文献

- 1 Bouaichi A, Roessingh P, Simpson SJ. 1995. An analysis of the be-

- havior effects of crowding and re-isolation on solitary-reared adult desert locusts (*Schistocerca gregaria*) and their offspring. *Physiol Ent*, **20**:199~208
- 2 Bouaichi A, Simpson SJ, Roessingh P. 1996. The influence of environmental microstructure on the behavioral phase state and distribution of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Physiol Ent*, **21**: 247~256
 - 3 Cheke RA, Holt J. 1993. Complex dynamics of desert locust plagues. *Ecol Entol*, **18**:109~115
 - 4 Deng LA, Torto B, Hassanali A. 1996. Effects of shifting to crowded or solitary conditions on pheromone release and morphometrics of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *J Insect Physiol*, **42**(8):771~776
 - 5 Dirsh VM. 1953. Morphometrical studies on phase of the desert locust (*Schistocerca gregaria*) (F.). *Anti-Locust Bull*, **16**:1~34
 - 6 Gillett DS. 1988. Solitization in the desert locust, *Schistocerca gregaria* (F.) (Orthoptera: Acrididae). *Bull Ent Res*, **78**:623~631
 - 7 Hassanali A, Bashir MO. 1999. Insights for the management of different locust species from new findings on the chemical ecology of the desert locust. *Insect Sci Appl*, **19**(4):369~376
 - 8 Hägele BF, Oag V, Bouaichi A, et al. 2000. The role of female accessory glands in maternal inheritance of phase in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J Insect Physiol*, **46**:275~280
 - 9 Heifetz Y, Miloslavski L, Applebaum SW. 1998. Cuticular surface hydrocarbons of desert locust nymphs, *Schistocerca gregaria* and their effect on phase behavior. *J Chem Ecol*, **24**(6):1033~1047
 - 10 Heifetz Y, Voet H, Applebaum SW. 1996. Factors affecting behavioral phase transition in the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae). *J Chem Ecol*, **22**:1717~1737
 - 11 Injeyan HS, Tobe SS. 1981. Phase polymorphism in *Schistocerca gregaria*: Reproductive parameters. *J Insect Physiol*, **27**:635~649
 - 12 Islam SM, Roessingh P, Simpson SJ. 1994. Parental effects on the behaviour and colouration of nymphs of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J Insect Physiol*, **40**:173~181
 - 13 McCaffery AR, Simpson ST, Saiful IM, et al. 1998. A gregarising factor present in the egg pod foam of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J Exp Biol*, **201**:347~363
 - 14 Njagi PGN, Torto B, Hassanali A. 1996. Phase-independent responses to phase-specific aggregation pheromone in adult desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae). *Physiol Ent*, **21**:131~137
 - 15 Pener MP. 1991. Locust phase polymorphism and its endocrine relations. *Adv Insect Physiol*, **39**:1~79
 - 16 Roessingh P, Bouaichi A, Simpson ST. 1998. Effects of sensory stimuli on the behavioural phase state of desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J Insect Physiol*, **44**(10):883~893
 - 17 Roessingh P, Simpson SJ. 1994. The time-course of behavioural phase change in nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Physiol Ent*, **19**:191~197
 - 18 Roessingh P, Simpson SJ, James S. 1993. Analysis of phase related changes in behaviour of desert locust nymphs. *Proc R Soc Lond B*, **252**:43~49
 - 19 Shi W-P(石旺鹏), Yan Y-H(严毓骅), Zhang L(张龙). 2000. Preliminary study on aggregation effects of feces volatiles from *Locusta migratoria manilensis*. *J China Agric Univ* (中国农业大学学报), **5**(5):54~58(in Chinese)
 - 20 Symmons PM. 1969. A morphometric measure of phase in the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *J Anim Ecol*, **29**:309~339
 - 21 Yuan K-J(苑克俊), Li Z-S(李震山), Zhang D-H(张道辉). 1999. Introduction on DPS-98 data proceeding software. *Comp Agric* (计算机与农业), **4**:21~24(in Chinese)

作者简介 郭志永,男,1973年生,博士研究生,主要从事昆虫化学生态学研究,发表论文数篇. Tel: 010-62892511, E-mail: guowu@vip.sina.com
