

连续温度梯度下昆虫趋温性的研究现状与展望

马春森, 马 罡, 杜 尧, 杨和平

(中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所 农业部生物防治资源与利用重点开放实验室, 北京 100081)

摘要: 昆虫作为一种能够自由活动的生物, 可以通过运动主动选择对其有利的环境温度。大多数研究中昆虫被迫接受人为设定的恒温或变温, 并未体现出昆虫本身对适宜温度的主动选择性。连续温度梯度是在某一介质的两端产生由高到低连续变化的温度范围。在一定温度梯度中昆虫趋温行为的研究揭示了其主动选择的适宜温度, 这对了解昆虫的空间动态、提高测报准确性和开发防治新方法有重要意义。总结了产生连续温度梯度的各种装置, 致冷、加热和温度测量方法以及昆虫趋温行为的观察装置和方法, 包括在植物体上(内)及空气、下垫面、粮食和土壤等介质中产生温度梯度的方法及装置。各装置以水浴或电器设备制冷或加热, 肉眼观察手工记录或以摄像机、声音信号采集系统等方法记录昆虫的行为。综述了多种昆虫生长发育、栖息、产卵或取食的偏好温度, 总结了性别、发育阶段和生态型等生理因素及光照、湿度和预适应温度等环境因子对昆虫偏好温度变化的影响。昆虫的趋温性因种而异, 同种昆虫不同发育阶段或不同生命活动所趋温度不同。多种种类昆虫雄性成虫的偏好温度比雌性略高。某些昆虫的多型现象可能导致其种内不同生态型的偏好温度存在差异。光照和湿度的变化会影响某些昆虫对温度的反应。有些昆虫经预适应温度训练后, 其偏好温度发生改变。某些昆虫对温度的偏好呈现出一定的日变化和季节变化规律。饥饿条件下昆虫的偏好温度降低。温度梯度的有无及其方向、温度的高低、温差的大小等因素都会影响昆虫的活动性。最后分析了本类研究中存在的问题和不足, 并展望了未来的研究方向, 指出开展对重要农林作物害虫和天敌趋温行为及其生理学机制, 外界环境因素影响昆虫趋温性等方面的探索将是未来该领域研究的重点内容。

关键词: 连续温度梯度; 偏好温度; 趋温性; 昆虫

文章编号: 1000-0933(2005)12-3390-08 **中图分类号:** Q 958 **文献标识码:** A

Current status and future perspectives for behavioural response of insects to temperature gradient

MA Chun-Sen, MA Gang, DU Yao, YANG He-Ping (Key Laboratory of Biological Control, Ministry of Agriculture, Institute of Agricultural Environment and Sustainable Development, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12): 3390~ 3397.

Abstract Insects, as free-moving living organisms, can avoid detrimental temperatures and search for favourite temperatures by active crawling or flying under natural conditions. However, the tested insects were forced to live under uniform temperature conditions in most experiments for studying effects of constant or alternative temperatures on insects. Results from those experiments cannot demonstrate what are the favourite temperatures for those insects in nature. Temperature gradient is a temperature field in which temperature continuously decreases or increases from one side to the other. Investigations on thermotactic behaviours of insects in temperature gradients can show preference of insects to the optimal temperature, and it is useful for understanding spacial dynamics, improving prediction techniques and innovating new control methods of those insects. We reviewed the research progress on behaviors of insects in temperature gradients and the devices used in those experiments. We described the methods to produce a temperature gradient across a plant organ, a circular plate,

基金项目: 国家“863”资助项目(2002AA 241231, 2003AA 209010); 国家科技平台资助项目(2004DKA 30460-6)

收稿日期: 2005-04-23; **修订日期:** 2005-10-20

作者简介: 马春森(1963~), 男, 山西人, 博士, 主要从事昆虫生态学、害虫物理防治研究 E-mail: ma-chunsen@cjac.org.cn

Foundation item: National “863” Program of China (No. 2002AA 241231 and 2003AA 209010); National Program for R&D Infrastructure and Facility of China (No. 2004DKA 30460-6)

Received date: 2005-04-23; **Accepted date:** 2005-10-20

Biography: MA Chun-Sen, Ph.D., mainly engaged in insect ecology and physical control of pests E-mail: ma-chunsen@cjac.org.cn

a rectangular board, a cylinder of grain or soil. Those devices cooled or heated the experimental arena with water bath or electronic thermostat, measured temperatures with a group of thermometers, thermocouples or temperature sensors and recorded the behaviors of insects with naked eyes, video cameras or a group of microphones. We listed preferred temperatures of 16 species of insects for development, inhabitation, deposition or feeding. The changes of preferred temperature of insects were attributed to both internal physiological and external environmental conditions. The preferred temperatures of insects were different not only between various species but also between different development stages or life activities of the same species. Males preferred higher temperature than females for most species of insects. Different type of a polymorph insect species might prefer different temperatures. Light and relative humidity were important factors that affect the response of insect to temperature gradient. Preferred temperatures of insects might alter after a period of temperature acclimation. Some species of insects performed particular diurnal or seasonal responses rhythms to temperature gradient. Usually, unfed insects had lower preferred temperatures than the fed ones. The existence, directions and extent of the temperature gradient influenced activities of insects. We analysed the weak aspects of previous studies and pointed out the works needed to do in the future. Entomologists have not yet explored thermotactic behaviours of most species of the important insect pests and their natural enemies in China. We should investigate the behaviours and the physiological mechanisms of those insects in temperature gradient. Moreover, we should clarify the effects of environmental conditions on thermotaxis of the important insect species in the future.

Key words: temperature gradient; preferred temperature; thermotaxis; insect

昆虫是变温动物, 环境温度影响其生命活动中全部化学反应的速率, 并决定蛋白质的空间构象^[1]。因此, 温度对昆虫生长发育、繁殖的影响一直是经久不衰的热点研究领域, 每年都有大量文献报道该领域的研究结果。受试验条件的限制和人们习惯的影响, 绝大多数研究都是将昆虫强迫饲养在恒温下进行的。但昆虫生活的自然环境中, 温度随每天的时间及季节的更替而变化, 即使在同一时间、同一地点的不同小生境中温度也不是均匀一致的。能自由活动的昆虫不只被动地接受环境温度的影响, 还可以通过自主运动避开极端温度, 并寻找“偏好”的环境温度, 以利其栖息、迁移、生长发育、取食、交配和生殖^[2]。麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum*^[3,4]、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*^[5] 和白腹皮蠹 *Demestes maculatus*^[6] 的幼虫均有躲避高温的习性。锈赤扁谷盗 *Cryptolestes ferrugineus* 成虫在秋季粮仓外冷内热时向中心移动^[7], 但温度过高时, 则向较凉爽的区域运动^[8]。烟粉虱 *Bemisia argentifolii* 喜在叶片温度较低的一侧产卵^[9]。因此, 恒温下研究得出的昆虫生长发育或繁殖的最佳温度, 实际上不一定是昆虫在长期进化中形成的自己喜欢的最佳温度。利用人工气候箱进行的变温对昆虫影响的研究, 证明了恒温下试验结果在昆虫种群动态预测中的不足^[3,4]。但该类试验也是将昆虫置于人为预设的变温模式下, 并将昆虫固定在小生境(夹笼)中进行的, 并未体现出昆虫本身对适宜温度的主动选择性。

设计合适的连续温度梯度生成装置, 并利用其进行昆虫主动选择温度的研究, 可明确昆虫主动选择的栖息、取食、蜕皮、繁殖的最佳温度范围, 了解其趋温行为反应及其影响因子, 进而了解其转移和分布规律及季节性发生动态, 为探明昆虫的生态学规律, 准确进行田间抽样调查, 提高测报准确性, 开发有害种类防治新方法提供重要依据。

1 温度梯度产生方法和试验装置

1.1 植物体上(内)连续温度梯度产生方法

用夹笼将棉花或黄瓜叶片夹住, 夹笼的两面各有一穿过其直径的小铜管, 使小铜管与叶片的中脉相互贴近, 在小铜管中通入循环流动的热水或冷水, 同时控制室温, 可在叶片表面产生由中脉向叶片外缘逐渐升高或降低的温度梯度^[9]。用红外灯的辐射热加热苹果的一侧, 另一侧置于室温下, 可在苹果内部得到温度梯度^[10]。以上 2 种方法均以热电偶测量植物各部分的温度。该类装置以植物体为微环境, 在其上(内)产生温度梯度, 所模拟昆虫生命活动的环境较为接近田间自然状态, 适用于在植物体上(内)生活且转移性不强的昆虫。

1.2 同心圆连续温度梯度装置

同心圆连续温度梯度是在均匀介质的圆形表面或圆柱体横截面, 产生由中心(圆心)向四周逐渐升高^[11]或降低^[6,7]的连续温度梯度, 每个同心圆都是一条等温环线。Osuji 在圆形玻璃缸底圆心正下方装一白炽灯, 调节电灯与缸底距离并以室温为低温端, 在缸底产生了由中心向四周温度逐渐降低的温度梯度^[4]。以室温为低温端产生的温度梯度范围较窄, 为了扩大温度梯度范围, King & Riley 在铜制圆盘外缘装一圆形热水管, 中心装一冷水管, 在圆盘上产生了由中心到外缘温度逐渐升高的温度梯度^[13]。此 2 种装置均在平面上产生温度梯度, 并通过测量部分位点温度, 画出同心圆等温线的方法确定圆盘各位点温度, 这类装置简便实用, 适于观察昆虫对下垫面温度的趋性, 但确定温度方法较为粗略, 温度数据易产生偏差。为了研究昆虫在固体介质

中的空间分布, Flinn & Hagstrum 在一装满小麦的圆筒的轴心处插入金属水管, 用电热棒将水加热, 该装置置于室温下, 可在圆筒内的小麦中产生从轴心向圆周逐渐降低的温度梯度, 用温度传感器与数显测温仪直接测量小麦中各位点的温度^[7]。该装置适用于研究害虫在固体介质中不同温度处的分布, 测量温度比画同心圆等温线精确, 但由于固体介质不透明, 不能实时观察害虫的趋温行为。

1.3 矩形连续温度梯度装置

矩形连续温度梯度是在均匀介质的矩形表面, 产生从一边到其对边逐渐升高或降低的连续的温度梯度, 垂直于温度梯度变化方向的直线为等温线。矩形连续温度梯度装置的应用较广, 多以空气、金属、树脂玻璃、粮食或土壤为导热媒介。

1.3.1 空气连续温度梯度产生装置 分别以循环水浴制冷, 和缠绕线圈的铝块加热木槽的两端^[12]; 或用白炽灯加热树脂玻璃箱的一端, 另一端置于室温^[13], 可在中空容器内的空气中产生温度梯度。用一组热电偶或温度计同时插在容器内的不同部位测量温度。该类装置适用于观察飞行昆虫在空间温度梯度内的活动。

1.3.2 下垫面连续温度梯度产生装置 以金属或树脂玻璃为导热介质, 对其下垫面的一端加热, 另一端制冷, 可产生下垫面连续温度梯度。以金属铝板为热导体可得到线性变化的温度梯度^[14-16], 数据的处理及分析较为方便, 但以树脂玻璃为介质得到的温度梯度却是非线性的^[17]。该类装置的加热方法包括温水浴^[2, 14, 17, 18]、电暖气^[17]、加热线圈^[15, 20]和电热片^[16]等; 制冷方法包括冷水浴^[2, 14, 16]、冰浴^[15, 18-20]和室温控制^[17]。用水浴控制加热或制冷, 温度的可控性较强, 但装置结构较复杂, 操作繁琐; 以电加热器代替水浴控制温度梯度, 简化了试验装置的结构, 增加了装置的可操作性。这些温度梯度装置中采用温度计^[19]、热敏电阻器^[18]、电子温度计^[2]、热电偶^[14, 20]及数字热电偶温度传感器^[15, 20]等测量装置内各位点温度。用普通刻度式温度计测量温度易在读取温度数据时产生误差, 耗费观察时间; 而以电子温度计、热电偶及数字热电偶温度传感器测量温度提高了测量温度的准确性, 使读取数据更加方便、省时。采用该类装置观察和记录昆虫趋温行为的方法包括肉眼观察、手工记录^[2, 18-20]和摄像机记录^[14-17]。摄像机的使用不仅减轻了观察者的工作量, 节省了工作时间, 而且大大提高了记录的准确性。普通摄像机在黑暗条件下记录昆虫活动时需要灯光照明^[15, 16], 为了消除亮光对昆虫行为的影响, Pires 等采用了红外摄像机记录昆虫在黑暗中的趋温行为^[17]。

近年来, 自动控制和计算机技术的采用使该类装置实现了温度梯度控制、温度记录和昆虫行为观察记录全过程的自动化, 方便了装置的操作, 提高了工作效率。Grodzicki & Caputa 用恒温冷冻器和自动调温器分别对置于一铝箱两端的水箱制冷和加热, 分别在箱顶和箱底等间距安装 16 组红外发射仪和红外接收元件, 在同一位置安装有 16 组热电偶, 各红外接收元件分别与相应位置的热电偶相连, 当昆虫位于红外发射仪和红外接收器元件间的区域时, 阻断了红外发射和接收元件之间的通路, 通过红外扫描, 计算机将自动记录昆虫当时所在位置及该位置处温度, 红外扫描装置只适用于记录一个昆虫的运动, 同时进行多虫体试验时, 则改用摄像机记录昆虫的移动^[14]。

1.3.3 固体连续温度梯度产生装置

在装有固体介质(如粮食或土壤)的容器两端分别设置高温和低温, 可在容器内的固体中得到温度梯度。该类装置用恒温热水浴^[8, 21-25]或电阻^[26]加热, 用控制室温的方法^[8, 21-25]或电制冷器^[26]对低温端降温; 以热敏电阻器与数据获取与控制模块(data acquisition and control unit)连接^[8, 21-25]或以温度传感器与计算机相连^[26]测量并记录温度。

在粮食或沙土等固体介质中生活的昆虫, 其趋温行为难以用肉眼直接观察到。为了研究蜚蠊 *A. renivaga investigata* 在沙子中的趋温行为, Edney 等曾以放射性元素作标记, 用伽马射线照相机记录了其在沙子中的运动^[27]。此方法虽能通过系列照片的比较确定昆虫在固体中的运动轨迹, 但观察成本较高, 不具实用性。以研究昆虫在固体粮食中的趋温分布为目的, Jian 等通过一定时间间隔抽取粮食不同位置的方法, 记录了锈赤扁谷盗在粮食中的分布^[8, 21-25], 但该方法并不能记录昆虫的扩散和趋温运动。为了准确记录昆虫在固体小麦中的运动, Hagstrum 等在装置底部等间距安装了 8 个压电麦克风(piezoelectric microphone)和 8 个温度传感器, 当昆虫在小麦中移动时, 压电麦克风通过与计算机相连放大昆虫产生的声音信号, 使计算机记录该时刻昆虫所在位置及温度^[26], 该装置设计精妙, 可用于观察并实时记录昆虫在固体介质中的移动。

2 昆虫趋温性的研究

2.1 昆虫的趋温性

在长期的进化过程中, 不同种类昆虫形成了其独特的偏好温度, 如 Pekin 研究了 20 余种瓢虫的偏好温度, 认为这些瓢虫的偏好温度是其物种特性(species-specific), 可作为一个种间比较的指标^[28]。同种昆虫为了适应不同的生活环境, 还逐渐分化, 形成了不同的生态型, 这些生态型个体间的偏好温度也不尽相同, 如菱蝗 *Tetrix undulate* 暗色型和灰色型成虫个体间的偏好温度存在差异^[29]。昆虫完成其生长发育所需要的温度条件又是十分复杂的, 虫态、虫龄及性别不同可导致同种昆虫趋温性的差异。另外, 昆虫还可通过选择不同的环境温度来完成其生长发育过程中的不同生命活动。本文对某些昆虫生长发育、栖息、产卵或取食的偏好温度进行了总结, 详见表 1。

表 1 昆虫在连续温度梯度范围内的偏好温度

Table 1 Preferred temperatures of insects in temperature gradients				
昆虫种类	发育阶段	温度梯度()	偏好温度()	文献来源
Species of insects	Development stage	Temperature gradient	Preferred temperature	Source of reference
禾谷缢管蚜	3~ 4 龄幼虫	20~ 40	20~ 25(栖息)	W iktelius 1987 ^[5]
<i>Rhopalosiphum padi</i>	III~ IV instars	20~ 40	20~ 25(inhabitation)	W iktelius 1987 ^[5]
烟粉虱	成虫		31(产卵)	Skinner 1996 ^[9]
<i>Bemisia argentifolii</i>	Adults		31(oviposition)	Skinner 1996 ^[9]
糖粉蚧	成虫		25~ 35	Hafez & Salam a 1969 ^[33]
<i>Saccharicoccus sacchari</i>	Adults		25~ 35	Hafez & Salam a 1969 ^[33]
美洲蜚蠊	成虫	10~ 50	29~ 31(栖息)	Grodzicki & Caputa 2005 ^[14]
<i>Periplaneta americana</i>	Adults	10~ 50	29~ 31(inhabitation)	Grodzicki & Caputa 2005 ^[33]
蜚蠊			27~ 29(聚集)	Edney 等 1978 ^[27]
<i>Arenivaga investigata</i>			27~ 29(aggregation)	Edney 等 1978 ^[27]
黑蝗	幼虫		38. 6(取食); 42. 2(发育)	L actin & Johnson 1996 ^[34]
<i>Melanoplus sanguinipes</i>	Nymphs		38. 6(feeding) 42. 2(development)	L actin & Johnson 1996 ^[34]
骚扰锥蝽	成虫	20~ 50	26(产卵)	L azzari 1991 ^[17]
<i>Triatoma infestans</i>	Adults	20~ 50	26(oviposition)	L azzari 1991 ^[17]
大锥蝽	成虫	22~ 38	25~ 29(产卵); 30(蜕皮)	Pires 等 2002 ^[16]
<i>Panstrongylus megalistus</i>	Adults	22~ 38	25~ 29(oviposition) 30(ecdysis)	Pires 等 2002 ^[16]
长红锥蝽	成虫		25~ 26(产卵)	Schiman & L azzari ^[30]
<i>Rhodnius prolixus</i>	Adults		25~ 26 (oviposition)	Schiman & L azzari ^[30]
红蝽	成虫	18. 2~ 35	23. 8~ 27. 5(栖息)	
	幼虫	18. 2~ 35	23. 8~ 27. 5(栖息)	Youdeowei 1968 ^[19]
<i>Dysdercus intermedius</i>	Adults	18. 2~ 35	23. 8~ 27. 5(inhabitation)	
	larvae	18. 2~ 35	23. 8~ 27. 5(inhabitation)	Youdeowei 1968 ^[19]
带纹棉红蝽	成虫	15~ 38	23~ 34(栖息)	
	幼虫	15~ 38	23~ 34(栖息)	M age 1965 ^[18]
<i>Dysdercus fasciatus</i>	Adults	15~ 38	23~ 34(inhabitation)	
	larvae	15~ 38	23~ 34(inhabitation)	M age 1965 ^[18]
白腹皮蠹	幼虫	20~ 39. 5	23. 5~ 25(栖息)	
		31~ 44	32~ 34(栖息)	O suji 1975 ^[6]
<i>Demestes maculatus</i>	L arvae	20~ 39. 5	23. 5~ 25(inhabitation)	
		31~ 44	32~ 34(inhabitation)	O suji 1975 ^[6]
锈赤扁谷盗	成虫	27. 5~ 52. 5	30~ 36. 5(栖息)	J ian 等 2002 ^[8]
<i>Cryptolestes ferrugineus</i>	Adults	27. 5~ 52. 5	30~ 36. 5 (inhabitation)	J ian 等 2002 ^[8]
赤拟谷盗	成虫	22~ 36	> 30	Hagstrum 等 1998 ^[26]
<i>Tribolium castaneum</i>	Adults	22~ 36	> 30	Hagstrum 等 1998 ^[26]
美国散白蚁	成虫(工蚁)	26~ 47	29~ 32(栖息)	
		5. 8~ 43. 6	14~ 19(栖息)	Sm ith & Rust 1994
<i>Reticulitermes hesperus</i>	Adults	26~ 47	29~ 32 (inhabitation)	
	(workers)	5. 8~ 43. 6	14~ 19(inhabitation)	Sm ith & Rust 1994 ^[20]
粉蝶	成虫	15~ 42	29(栖息)	
	幼虫	15~ 42	无偏好温度	N ielsen E. T. & N ielsen H. T. 1959 ^[12]
<i>Asciamonuste</i>	Adults	15~ 42	29(inhabitation)	
	larvae	15~ 42	no preferred temperature	N ielsen E. T. & N ielsen H. T. 1959 ^[12]

昆虫的趋温性因种而异。对于同一生命过程, 不同种类昆虫的适温范围不同, 且种间变化较大。如长红锥蝽 *Rhodnius prolixus*^[30]和骚扰锥蝽 *Triatoma infestans*^[17]产卵的偏好温度为 25~ 26 , 但烟粉虱 *Bemisia argentifolii* 产卵的偏好温度则为 31^[9]; 禾谷缢管蚜偏好栖息在 20~ 25 较低的温度^[5], 而锈赤扁谷盗偏好栖息在 30~ 36. 5 的高温处^[8]。一般说来, 不同种类昆虫产卵时偏好的温度范围变化较窄(25~ 31); 而栖息分布的偏好温度范围变化较宽(14~ 36. 5), 如带纹棉红蝽在 23 ~ 34 范围内栖息^[18]。

同种昆虫不同发育阶段或不同生命活动所趋温度不同。粉蝶 *Asciamonuste* 成虫的偏好温度为 29 , 而幼虫在 15~ 42 的温度梯度内没有任何偏好温度^[12]。红蝽 *Dysdercus intermedius*^[19]成虫的偏好温度为 26. 3~ 27. 5 , 2~ 5 龄幼虫为 23. 8~

25.3。Ceusters 在研究蚂蚁 *Formica polyctena* 的偏好温度时发现,其幼蚁的偏好温度随虫龄的增加升高^[31];与高龄成虫相比,羽化 1 日龄的锈赤扁谷盗成虫对温度梯度的反应较弱,其在温度梯度高温处分布的个体较少^[25]。有些昆虫在其不同发育阶段则表现出相同的趋温性,如带纹棉红蜡^[18]。同种昆虫的不同生命活动适温范围也不同,大锥蜡 *Panstrongylus megistus* 成虫产卵的偏好温度为 25~29,而若虫蜕皮温度为 30^[16]。蚂蚁 *Formica polyctena* 产卵和孵化温度为 24.6,而蛹分布在 26.7 的区域^[31]。苹果蠹蛾 (*Cydia pomonella*) 幼虫喜在苹果果实温度较高的部分取食,但其老熟幼虫在 9~29 范围内选择化蛹场所时无温度偏好性,因为高温往往伴随低温,影响蛹的正常羽化^[10]。同种昆虫不同发育阶段或不同虫龄个体间趋温行为差异产生的原因是什么?同种昆虫的不同生命活动适温范围不同,是否说明其完成某一特定生命活动时需要特殊的温度?这些问题还不十分清楚,目前对该方面的研究还滞留在描述这种现象产生的阶段,尚缺乏在本质上和深层次对其产生原因和机理的探索。

性别的差异可能导致昆虫趋温性的不同。多数种类昆虫雄性成虫的偏好温度比雌性略高,如雄性粉蝶 *Ascia monuste*^[12]、红蜡 *Dysdercus intermedius*^[19] 和带纹棉红蜡^[18] 的偏好温度比雌性分别高 0.8、1.3 和 1.5~4;但长红锥蜡 *Rhodnius prolixus* 雄性成虫的偏好温度为 25,而雌性成虫为 25.4^[30]。不同性别的同种昆虫在某一生理阶段的趋温性可能不同。早春时期,滞育结束后 6d 的梨花象 *Anthonomus pomorum* 雌性成虫在人工黑暗期无偏好温度,而同时期的雄性成虫在黑暗阶段偏好较高温度, Hausman 等认为调控梨花象趋温行为的内在因子是内激素控制,性腺的发育程度存在差异是造成雌雄成虫趋温行为差异的原因^[32]。在一定温度梯度下,某些昆虫的雄虫比雌虫更为活跃。在 22~36 的温度梯度内,赤拟谷盗雄性成虫比雌性成虫更易向高温处移动, Hagstrum 等在分析雌雄成虫趋温行为的差异时指出,赤拟谷盗雄虫触角的第三节有察觉热度的能力,因而比雌虫更易察觉到高温的存在^[26]。锈赤扁谷盗雌雄成虫在温度梯度下的移动和分布无显著差异^[22]。对雌雄昆虫趋温反应差异的研究虽已开展,但研究还不透彻,同种昆虫雌雄间趋温差异的产生原因尚不十分清楚。此外,昆虫的雌雄二型现象颇为值得关注,如舞毒蛾雌虫色淡而雄虫色深,一些毒蛾雌虫具翅而雄虫无翅等,这些因素都可能造成雌雄个体间对温度反应的差异,但该方面的研究并不多见。

某些昆虫的多型现象可能导致其种内不同生态型的偏好温度不同。暗色型雌性菱蝗 *Tetrix undulata* 成虫比其灰色型雌性成虫的偏好温度高,而将同一色型的个体涂成黑色或灰色以增加或减少其散热率,其同一色型个体间的体温调节行为仅有微小差别,暗色型和灰色型之间却差异显著。Forsman 等认为,色型基因位点与相关生理和行为在遗传上的关联(连锁不平衡 linkage disequilibrium)最有可能导致暗色型和灰色型在体温调节方面的差异^[29]。社会性昆虫的不同等级偏好温度也不同,如蚂蚁 *Formica polyctena* 工蚁聚集在平均温度为 13.0 的低温区域,蚁后的偏好温度为 22.7^[31]。但有些昆虫不同生态型个体间偏好温度差异不大,如白色和暗色型粉蝶 *Ascia monuste* 成虫^[12]。研究昆虫不同生态型的趋温行为差异,可为深入探索其生态学差异的起源及进化提供有力的理论依据。

2.2 昆虫趋温性的变化及其影响因子

昆虫作为变温动物极易受周围环境的影响,光照、湿度及短时间的温度变化等因素都会影响其对温度的反应,如光照和湿度分别影响墨西哥大豆瓢虫和弹尾虫 *Cryptopygus antarcticus* 的偏好温度。某些昆虫对温度的偏好随日变化和季节变化呈现出一定的规律性,如骚扰锥蜡^[17]、长红锥蜡^[30]、大锥蜡^[16] 和意大利蜜蜂 *Apis mellifera*^[14] 的偏好温度随每日时间变化而变化,粉蝶 *Ascia monuste*^[12] 和步甲 *Agonum dorsale*^[35] 的偏好温度随季节的变化而变化。昆虫的饥饿状态也会影响其对温度的趋性,饥饿条件下,昆虫的偏好温度降低。此外,昆虫的趋温性和其它习性之间也相互影响。

光照和湿度对昆虫偏好温度的影响:光照条件影响某些昆虫的趋温行为。墨西哥大豆瓢虫 *Epilachna varivestis* 的偏好温度并不是一个生理恒量,而随光照条件的变化而改变,其二龄幼虫的偏好温度在弱光下为 21.1~23.9,而在强光下则升为 32.2~37.8^[11]。但骚扰锥蜡偏好温度的日变化周期受光照的影响较小,在光周期(L/D)为 12:12h 时为 24h,在全光期(L/L)和全暗期(D/D)分别为 27.35h 和 23.35h。Molini & Lazzari 认为骚扰锥蜡的偏好温度受其内部生物钟(internal oscillator)调控,而受外界环境影响较小^[36]。相对湿度可能影响昆虫的趋温性。相对湿度对弹尾虫 *Cryptopygus antarcticus* 在温度梯度内的分布有较大影响,但几乎不影响带纹棉红蜡^[18] 和西木白蚁 *Incisitermes minor*^[15] 对温度的反应。一般地,相对湿度通过与温度的互作对昆虫在温度梯度内的趋温行为产生影响,相对湿度对弹尾虫 *Cryptopygus antarcticus* 趋温分布的影响大于温度梯度本身的影响^[2],而温度梯度对西木白蚁趋温行为的影响则大于相对湿度的影响^[15]。Madge 在研究带纹棉红蜡趋温性受相对湿度影响较小的原因时发现,带纹棉红蜡具有两种分别对干燥和湿润环境敏感的湿度感觉器,既耐干燥又耐潮湿,所以其趋温行为受相对湿度影响较小^[18]。光照和湿度对昆虫趋温性的影响与昆虫的感觉器官和神经系统密不可分,其感觉器官感知外界环境变化的能力决定了其趋温行为的变化,对昆虫感觉器官及神经系统的研究将有助于了解其行为变化与外界环境刺激之间的关系。

温度适应性训练对昆虫趋温性的影响:有些昆虫经预适应温度训练后,其偏好温度发生改变。分别经 15 和 35 预适应后的锈赤扁谷盗成虫的偏好温度有一定差异^[25];弹尾虫 *Cryptopygus antarcticus* 的偏好温度随预适应温度的升高而显著升高,

Hayward 等认为这与其在预适应过程中调整了自身新陈代谢或生理机能有关^[2]。相反, 黑尾果蝇 *D. rosophila melanogaster* 和另一种果蝇 *D. simulans* 的成虫经一周不同温度训练后, 对温度的偏好并无改变^[13]; 但若改变其预适应温度的训练方式, 其偏好温度发生变化, 如在 28℃ 下饲养所得成虫的偏好温度比在 19℃ 和 25℃ 下饲养的低^[13], Forsman 等在研究预适应温度训练影响菱蝗 *Tetrix undulata* 成虫的偏好温度时得到了类似的结论^[29], Krstevska & Hoffman 将这种现象解释为昆虫对其饲养温度的一种补偿^[13]。

昆虫偏好温度的日变化和季节变化: 某些昆虫的偏好温度在一天中不同时间内表现出一定的节律性变化。骚扰锥蝽^[17]、大锥蝽^[16]和长红锥蝽^[30]在开始黑暗时偏好温度最高, 而分别在光照开始^[16, 17]和光照期内^[30]最低, Minoli & Lazzari 在研究骚扰锥蝽偏好温度的日节律变化时指出, 其内部生物钟调控可保证其节律性生命活动适应其自身能量的日常变化, 而不完全依赖于外界环境条件的改变^[36]。意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 个体的偏好温度在 14:00 时最高 (32~36℃), 然后逐渐降低, 4:00 时降至最低 (26~30℃); 而其群体的偏好温度则在 4:00 时最高 (30~32℃), 14:00 时最低 (27~31℃), Grodzicki & Caputa 认为造成个体和群体间这种差异的原因与蜂群白天活动、夜间休息所形成的生物钟有关, 而离开蜂群的个体则可通过恒温调节对策 (heterothemic strategy) 调节自身体温以节省能量的消耗^[14]。有些长期生活在黑暗中的昆虫, 如美洲蜚蠊则不存在这种日变化节律^[14]。某些昆虫的偏好温度还随季节的更替而变化。粉蝶 *A. scia monuste* 成虫夏季时的偏好温度比冬季时高 5℃^[12]; 步甲 *A. gonum dorsale* 偏好温度的变化与其季节性迁移有关^[35]。对昆虫偏好温度日变化和季节变化的研究, 有助于了解其行为变化规律, 掌握其发生动态, 但该方面研究的深度还显不够, 并未揭示其行为变化规律的产生机理。

昆虫的饥饿状态对其偏好温度的影响: 饥饿条件下, 昆虫的偏好温度降低。骚扰锥蝽进食后的偏好温度为 28~29℃, 饥饿 12d 后则降至 25~26℃^[17, 36], 长红锥蝽^[30]和大锥蝽^[16]成虫的偏好温度在饥饿后也降低, Schilman & Lazzari 认为这是昆虫在饥饿时降低自身能量消耗的需要^[36]。粉蝶 *A. scia monuste* 成虫的偏好温度在饲喂后 5~6h 比饲喂前升高 4℃, 饲喂后 8~9h 又降至饲喂前的偏好温度, Nielsen & Nielsen 在探讨其偏好温度变化的原因时指出, 粉蝶 *A. scia monuste* 成虫饲喂后偏好温度升高与其摄入食物有关^[12], 但其偏好温度并不是在取食后立即升高的现象并未得到明确的解释。

温度梯度对昆虫行为习性的影响: 温度梯度的有无及其温度的高低、温差的大小等因素影响昆虫的活动性。西木白蚁幼虫在高温温度梯度内的聚集速度比在低温温度梯度内快, 且均快于无温度梯度^[15]。增加苹果两侧的温度差, 苹果蠹蛾幼虫在果实温度较高一侧的蛀透率随之升高^[10]。昆虫对温差较大的温度梯度的反应比对温差较小的快, 如锈赤扁谷盗成虫^[24]。温度梯度的存在和温差的大小还可对昆虫的某种习性产生影响, 如趋地性对锈赤扁谷盗成虫在储粮中扩散和分布的影响大于温度梯度的影响, 但成虫趋地运动速度可被上下高低的垂直温度梯度降低, 上部温度升高可减弱锈赤扁谷盗成虫的趋地性^[23]。此外, 同种昆虫耐高温和低温的能力不同。糖粉蚧较耐低温而不耐高温, 当温度在 27℃ 以下时, 诱导糖粉蚧雌虫从低温向高温运动的临界温度差为 11℃; 而在 27℃ 以上时, 诱导雌虫从高温处向低温处移动的临界温度差只为 1℃^[33]。

3 展望

温度的变化对昆虫生命活动有着重要的影响, 对昆虫在温度梯度下主动行为的研究是了解其栖息、取食、扩散及分布与温度间关系的主要方法。以往的研究已取得了一些重要进展, 初步了解了昆虫运动与温度变化间的关系, 这些结论对掌握其生物学、生态学及行为学规律有重要意义, 并为提高害虫预测预报的准确性及开发昆虫种群动态模型及害虫防治新方法提供了理论依据, 在昆虫的防治与利用中起到了一定的积极作用。但迄今为止, 该类研究尚处于起步阶段, 缺少深入而细致的研究, 涉及的昆虫种类尚不够广泛, 许多重大农业害虫和天敌尚未开展这方面的研究, 在一定程度上限制了害虫预测预报及开发防治新方法的发展。在温度梯度装置设计方面, 设计模拟田间自然状态下作物上的温度梯度尚不成熟, 而开展此类试验对研究主要农林害虫有重要意义。

昆虫选择适宜温度的行为受其自身生理条件的制约。虽然对昆虫的偏好温度已有大量研究, 但关于昆虫自身生理条件影响其对外界温度反应的生理学机制的研究尚显欠缺, 昆虫内在生理因素与其趋温性之间的关系, 昆虫对温度感应、趋温运动及其变化的机理尚待深入研究。如波动变化的温度对某些昆虫来说比在恒温下更有利^[17, 36], 这是否是由于昆虫根据其自身生理状况的改变选择不同的环境温度还不十分清楚。同种昆虫不同发育阶段趋温性差异的产生是由于其不同发育阶段生理需要的温度不同^[31]还是与其感觉温度器官的发育或退化有关? 抑或是不同生理阶段其体内调节自身体温的某种物质发生了变化? 对这些问题的深入研究可以为昆虫的高效饲养与利用提供必要的参考信息。

昆虫趋温性与其它习性之间的互作研究也存在不足, 如锈赤扁谷盗的趋地性和趋温性互相影响^[23], 该方面的研究也是今后应该开展的重要工作。Forsman 等证明了不同生态型菱蝗 *Tetrix undulata* 间的体温调节行为存在差异, 从而导致了其在同一环境条件下的行为反应不同^[29]。昆虫的多型现象普遍存在, 如蚜虫分多种型: 干母、干雌、迁移蚜、侨蚜、性母、性蚜; 飞虱有长翅、短翅型; 亚洲玉米螟有一化性和二化性 2 种生态型等。同种昆虫不同生态型个体间对温度的行为反应的研究并不多见, 还有待进一步探索, 这有助于了解其不同生态型个体间对温度反应的差异, 为预测和防治害虫发生提供准确的信息。

昆虫的运动和分布受外界环境因素的影响较大。如蚜虫通常集中在植株幼嫩部位栖息取食,但高温可促使棉蚜 *Aphis gossypii* 转移到棉花下部老叶^[37],还可促使麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* 从旗叶向下部转移或跌落地面^[38]。光照和湿度等对昆虫的趋温行为产生综合影响,改变其中某一因子,其趋温行为可能发生改变。在瑞典春大麦苗期,晴天时的地表温度可达到麦禾谷缢管蚜的致死高温,该时期蚜虫多分布在土壤表层以下,而随着麦苗逐渐挺拔、长高,蚜虫从地下转移到地表上的麦株^[5]。麦禾谷缢管蚜这种分布及转移规律除与其所需营养和偏好温度有关外,是否还与其畏光、喜湿的习性有关及有怎样的关系,目前尚不十分清楚。目前,非生物环境因素影响昆虫趋温行为的研究所涉及的昆虫种类尚少,对各环境因子影响昆虫趋温性的交互作用研究也不够深入,开展该方面的研究可进一步探明昆虫的生态学及生物气候学规律,从而为昆虫的防治与利用提供重要的理论依据。

References

- [1] Hoffmann K H. Metabolic and enzyme adaptation to temperature. In: Hoffmann K H. ed. *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. Berlin, Heidelberg, New York and Tokyo: Springer Verlag, 1985. 1~2
- [2] Hayward S A L, Worland M R, Convey P, et al. Temperature preferences of the mite, *A. laskozetes antarcticus*, and the collembolan, *Cryptopygus antarcticus* from the maritime Antarctic. *Physiological Entomology*, 2003, **28**: 114~121.
- [3] Ma C S, Hau B, Poehling H M. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2004, **110**: 65~71.
- [4] Ma C S, Hau B, Poehling H M. The effect of heat stress on the survival of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). *European Journal of Entomology*, 2004, **101**: 327~331.
- [5] Wiktelius S. Distribution of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) on spring barley plants. *Annals of Applied Biology*, 1987, **110**: 1~7.
- [6] Osuji F N C. The distribution of the larvae of *Demestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) in a radial temperature gradient. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1975, **18**: 313~320.
- [7] Flinn P W, Hagstrum D W. Distribution of *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Cucujidae) in response to temperature gradients in stored wheat. *Journal of Stored Products Research*, 1998, **34**: 107~112.
- [8] Jian F, Jayas D S, White N D G, et al. Temperature and geotaxis preference by *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Laemophloeidae) adults in response to 5 /m temperature gradients at optimum and hot temperatures in stored wheat and their mortality at high temperature. *Environmental Entomology*, 2002, **31**: 816~826.
- [9] Skinner R H. Leaf temperature effects on *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) oviposition. *Environmental Entomology*, 1996, **25**: 1371~1375.
- [10] Kuhrt U, Samietz J, Dorn S. Thermoregulation behaviour in codling moth larvae. *Physiological Entomology*, 2005, **30**: 54~61.
- [11] King E W, Riley R C. Effect of light on the temperature preferendum of larvae of the Mexican bean beetle, *Epilachna varivestis*. *Annals of the Entomological Society of America*, 1960, **53**: 591~595.
- [12] Nielsen E T, Nielsen H T. Temperatures preferred by the pierid *Ascia monuste* L.. *Ecology*, 1959, **40**: 181~185.
- [13] Krstevska B, Hoffmann A A. The effect of acclimation and rearing conditions on the response of tropical and temperate populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* to a temperature gradient (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Behavior*, 1994, **7**: 279~288.
- [14] Grodzicki P, Caputa M. Social versus individual behaviour: a comparative approach to thermal behaviour of the honeybee (*Apis mellifera* L.) and the American cockroach (*Periplaneta americana* L.). *Journal of Insect Physiology*, 2005, **51**: 315~322.
- [15] Cabrera B J, Rust M K. Behavioral responses to light and thermal gradients by the western drywood termite (Isoptera: Kalotermitidae). *Environmental Entomology*, 1996, **25**: 436~445.
- [16] Pires H H R, Lazzari C R, Schilman P E, et al. Dynamics of thermopreference in the Chagas disease vector *Panstrongylus megistus* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology*, 2002, **39**: 716~719.
- [17] Lazzari C R. Temperature preference in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *Bulletin of Entomological Research*, 1991, **81**: 273~276.
- [18] Madge D S. The response of cotton stainers (*Dysdercus fasciatus* Sign.) to relative humidity and temperature, and the location of their hygroreceptors. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1965, **8**: 135~152.
- [19] Youdeowei A. The behaviour of a cotton stainer *Dysdercus intermedius* (Heteroptera, Pyrrhocoridae) in a temperature gradient and the affect of temperature on aggregation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1968, **11**: 68~80.
- [20] Smith J L, Rust M K. Temperature preferences of the western subterranean termite, *Reticulitermes hesperus* Banks. *Journal of Arid*

- Environm ents*, 1994, **28**: 313~ 323
- [21] Jian F, Jayas D S, White N D G. Movement and distribution of adult *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Læmophloeidae) in stored wheat in response to temperature gradients, dockage, and moisture differences *Journal of Stored Products Research*, 2005, **41**: 401~ 422
- [22] Jian F, Jayas D S, White N D G. Movement of adult *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Læmophloeidae) in wheat: response to temperature gradients and gravity. *Environmental Entomology*, 2004, **33**: 1003~ 1013
- [23] Jian F, Jayas D S, White N D G. Movement of adult rusty grain beetles, *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Læmophloeidae), in wheat in response to 5 /m temperature gradients at cool temperatures *Journal of Stored Products Research*, 2003, **39**: 87~ 101
- [24] Jian F, Jayas D S, White N D G. Movement and distribution of adult rusty grain beetle, *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Læmophloeidae), in stored wheat in response to different temperature gradients and insect densities *Journal of Economic Entomology*, 2004, **97**: 1148~ 1158
- [25] Jian F, Jayas D S, White N D G. Effects of temperature acclimation and age on movement of *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Læmophloeidae) adults in response to temperature gradients *Canadian Entomologist*, 2005, **137**: 71~ 82
- [26] Hagstrum D W, Flinn P W, Gaffney J J. Temperature gradient on *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae) adult dispersal in stored wheat *Environmental Entomology*, 1998, **27**: 123~ 129
- [27] Edney E B, Franco P, Wood R. The responses of *Arenivaga investigata* (Dictyoptera) to gradients of temperature and humidity in sand studied by tagging with technetium 99m. *Physiological Zoology*, 1978, **51**: 241~ 255
- [28] Pekin V P. Thermopreferendum reactions of ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae) as a criterion for interspecies comparison *Sibirskii Biologicheskii Zhurnal*, 1993, **4**: 9~ 18
- [29] Forsman A, Ringblom K, Civantos E, *et al* Coevolution of color pattern and thermoregulatory behavior in polymorphic pygmy grasshoppers *Tetrix undulata* *Evolution*, 2002, **56**: 349~ 360
- [30] Schilman P E, Lazzari C R. Temperature preference in *Rhodnius prolixus*, effects and possible consequences *Acta Tropica*, 2004, **90**: 115~ 122
- [31] Ceusters R. Social homeostasis in colonies of *Formica polyctena* Foerst (Hymenoptera, Formicidae): nest form and temperature preferences In Wilde, J. de ed *Proceedings of the Eighth International Congress of the International Union for the Study of Social Insects* Wageningen, The Netherlands, September 5 ~ 10, 1977. 1977, 111 ~ 112 Wageningen, The Netherlands; Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1977.
- [32] Hausmann C, Samietz J, Dorn S. Thermal orientation of *Anthonomus pomorum* (Coleoptera: Curculionidae) in early spring *Physiological Entomology*, 2005, **30**: 48~ 53
- [33] Hafez M, Salama H S. Temperature and humidity reactions of the sugar cane mealybug, *Saccharicoccus sacchari* Ckll (Homoptera: Coccoidea). *Bulletin de la Societe Entomologique d'Egypte*, 1969, **53**: 41~ 62
- [34] Lactin D J, Johnson D L. Behavioural optimization of body temperature by nymphal grasshoppers (*Melanoplus sanguinipes*, Orthoptera: Acrididae) in temperature gradients established using incandescent bulbs *Journal of Thermal Biology*, 1996, **21**: 231~ 238
- [35] Kreckwitz H. Experiments in the breeding biology and the seasonal behaviour of the carabid beetle *Agonum dorsale* Pont in temperature and moisture gradients *Zoologische Jahrbucher Abteilung fuer Systematik Oekologie und Geographie der Tiere*, 1980, **107**: 183~ 234
- [36] Minoli S A, Lazzari C R. Chronobiological basis of thermopreference in the haematophagous bug *Triatoma infestans* *Journal of Insect Physiology*, 2003, **49**: 927~ 932
- [37] Liu X D, Zhang X X, Zhao N S, *et al* Ecological adaptation of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) to cotton developmental stage and temperature *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2000, **23**: 29~ 32
- [38] Ma C S. *Modelling and simulation of the population dynamics of the cereal aphid Metopolophium dirhodum in northern Germany*. Hildesheim, Berlin: Verlag Franzbecker, 2000. 139~ 141

参考文献:

- [37] 刘向东, 张孝羲, 赵娜珊, 等. 棉蚜对棉花生育期及温度条件的生态适应性. *南京农业大学学报*, 2000, **23**: 29~ 32