

东北师范大学



环境温度对乌苏里姬螽鸣声声学特征的影响

作者：李晨辉 陈晗 张溢华 张琳 李悦驰 李佳鸿 黎文杰 黄雪芹

指导老师：王寅亮

组别：动物二组

摘 要

声学通讯是昆虫通讯交流的主要方式之一。昆虫利用鸣声吸引异性、发出警报、避趋天敌。昆虫种内鸣声特征稳定，种内个体间利用鸣声保持信息交流，种间个体保持生殖隔离。本文选取了直翅目昆虫中的典型物种乌苏里姬螽，从脉冲序列持续时间、脉冲序列间隔时间、脉冲组持续时间、脉冲组间隔时间、单个脉冲周期、脉冲序列间隔比、脉冲个数等方面，探究其在不同温度下鸣声的声学特征以求得到乌苏里姬螽的鸣声在不同温度环境下的特点。

关键词：乌苏里姬螽；鸣声；声学特征；环境温度

Abstract

Acoustic communication is one of the main ways in which insects communicate. Insects use the stridulation to attract the opposite sex, issue an alarm, and avoid natural enemies. The acoustic characteristics of insects are stable, inter-individual use of songs to maintain information exchange, inter-individual individuals to maintain reproductive isolation. In this article, we selected the Wusuli grasshopper as typical species in the genus orthoptera, from the duration of the pulse sequence, the interval of the pulse sequence, the duration of the pulse group, the time interval of the pulse group, the interval of the single pulse, the interval of the pulse sequence, the number of pulses and so on, to explore the acoustic characteristics of the sound at different temperatures in order to obtain the characteristics of the sound of the Wusuli grasshopper in different temperature environment.

Key words: Wusuli; stridulation; Acoustic features; temperature environment

引 言

直翅目属于节肢动物门、有颚亚门、六足总纲、昆虫纲、有翅亚纲，是昆虫纲中一个较大的类群。直翅目起源比较早，全世界已知种类有两万种，广泛分布于世界各地。主要包括蝗亚目和螽斯亚目。我国已知一千多种，包括蝗虫、螽斯、蟋蟀、蚱类、蝼蛄、蚤蝼等多种昆虫。本目昆虫多为中大型昆虫，触角丝状，前胸背板大，前翅为复翅，后翅膜质透明，呈扇状。多数种类雄虫具有发音器，以左、右翅相互摩擦发音（如螽斯，蟋蟀，蝼蛄等），或以后足腿节内侧的音齿与前翅相互摩擦发音（如蝗虫）。雄虫发音主要为了求偶，雌虫不发音。能发音的种类常具听器，螽斯，蟋蟀，蝼蛄等昆虫的听器常位于前足胫节基部，或显露，或呈狭缝型。螽斯总科是直翅目中的第二大类群，到目前为止已发现的螽斯达 6000 种以上，在目前的分类中划分为 19 亚科，74 族，1193 个属^[1]。螽斯大多是植食性的，是农业害虫的一种，少数螽斯是杂食性的是重要的天敌昆虫，具有较高的生物防治潜质。

声学通讯是昆虫通讯交流的主要方式之一。昆虫利用鸣声吸引异性、发出警报、避趋天敌。昆虫种内鸣声特征稳定，种内个体间利用鸣声保持信息交流，种间个体保持生殖隔离。几乎所有的螽斯种类均能发出鸣声，螽斯是以摩擦的方式发声的^[2]，其左翅腹面翅脉特化形成声齿，右翅边缘硬化突起形成刮器，在两翅相互摩擦的过程中，声齿与刮器相互摩擦进而发出清脆响亮且极具特色的鸣声。其在整个通讯系统中占据这重要的作用：配偶的定位与选择^[3-4]，天敌的侦查与躲避^[5-6]等等，螽斯利用鸣声信号进行交流与通过视觉进行的交流共同构成了螽斯的物理通讯。除此之外，螽斯类的昆虫还具有以信息素为介导的嗅觉交流及味觉交流，统称为化学交流^[7]。

鸣声具有极高的种间特异性，国内外已有很多关于直翅目昆虫鸣声的研究，国外对于螽斯的研究较早取得成果较多。1970 年 Morris 对 *Metriopterasphagnorum* 的鸣声特征及发声机制进行研究。而后 Bailey 对分布于非洲乌干达地区的螽斯和分布于澳大利亚草螽科的螽斯进行研究^[8-9]。1988 年，Heller 对欧洲的螽斯鸣声和发声结构进行研究^[10]。Ingrisch 和 Gorochov 研究发现种间发声齿的各种性状、发声锉的长度差异较大，并对螽斯总科雌性的发声器做了部分研究^[11-15]。Forrest 和 Lajoie 等对两种雄性露螽科螽斯鸣声结构比较研究，发现两种螽斯的时域特征差异显著，但主能峰频率相近^[16]。Sylvain 等对属间鸣声时域特征进行研究，发现差异显著^[17]。

国内对于螽斯鸣声的研究起步比较晚，近年来，石福明，常岩林，卢胜荣等人在螽斯鸣声的研究上相对做了较多的工作。何忠和陈念丽对北京地区 *Gampsocleis gratiosa* 鸣声的声谱、节律以及声压的瞬时变化做了研究；沈钧贤和关力对笨棘颈螽 *Deracantha onos* 进行有关发声及听觉感受进行研究，研究表明，该螽斯是靠覆翅的左右翅互相摩擦从而产生声

响，且其鸣叫声由大量脉冲序列组成；李延友等研究优雅蝈蝈、鼓翅鸣蝈和暗褐蝈蝈 3 种蝈蝈的鸣叫行为及鸣声类型，发现它们具有明显的昼夜节律；王寅亮和任炳忠还对不同生态型同种蝈蝈的鸣叫进行了研究，发现长翅型的雄性蝈蝈鸣声更能吸引雌性^[18-20]。在昆虫的鸣声声学特征分析中，主要分为时域特征（time domain）和频域特征（frequency domain）。前者是指，声音强度随时间变化的一类特征，其中横轴表示时间，纵轴表示的是声音的幅度；昆虫鸣声的时域特征主要包括脉冲组个数、脉冲个数、脉冲结构、脉冲持续时间、脉冲组持续时间、脉冲间隔持续时间等等。后者是指昆虫的鸣声在某个特定时刻的声学频率结构，其横轴为频率，纵轴为声音中所含对应频率的比例。还有一种以时间为横轴，以频率为纵轴，频率成分的大小由颜色的深浅表达的声学图，称为频谱图。

1. 材料与方法

1.1 实验材料

本文选取了直翅目昆虫中的典型物种乌苏里姬螽如（图 1），从脉冲序列持续时间、脉冲序列间隔时间、脉冲组持续时间、脉冲组间隔时间、单个脉冲周期、脉冲序列间隔比、脉冲个数等方面，探究其在不同温度下鸣声的声学特征以求得到乌苏里姬螽的鸣声在不同温度环境下的特点。

本实验以乌苏里姬螽为主要研究对象，对其鸣声进行了录制与分析。查询资料可知，乌苏里姬螽为中国新纪录种，仅见于吉林省的和龙、长白、临江和柳河地区，分布于山区多石砾的草地，常藏匿于草根处。该种在国外也有分布，主要分布在朝鲜半岛，俄罗斯贝加尔地区，阿穆尔河流域，哈巴罗夫边疆区和滨海边疆区。

乌苏里姬螽体型较小，深褐色，头定宽于前胸，与头顶垂直，前胸背板背面平坦，侧片边缘黄白色，翅短于尾端，基部窄，端部宽，钝圆，产卵瓣黑褐色，马刀状并向上弯曲，雄性发声时是靠前后翅相互摩擦发声，前足胫节有听器，前翅前部具发音器——音锉和刮器，前翅狭长，前缘向下方倾斜，前翅侧区呈绿色，有褐色斑与条带，雌雄两性均具听器，位于前足胫节基部，或显露，或呈狭缝形。

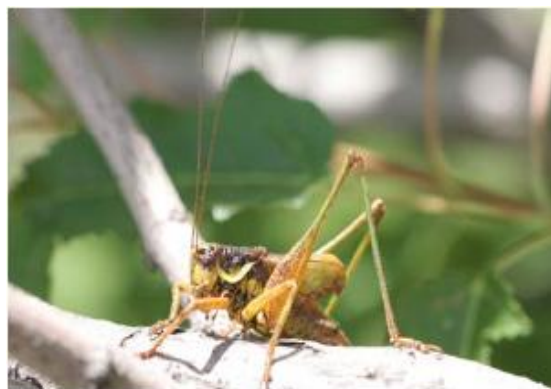


图 1

1.2 实验方法（具体温度，用具）

昆虫鸣声在野外录制采集获得。本次录制主要在吉林省长春市白山市抚松县露水河镇的

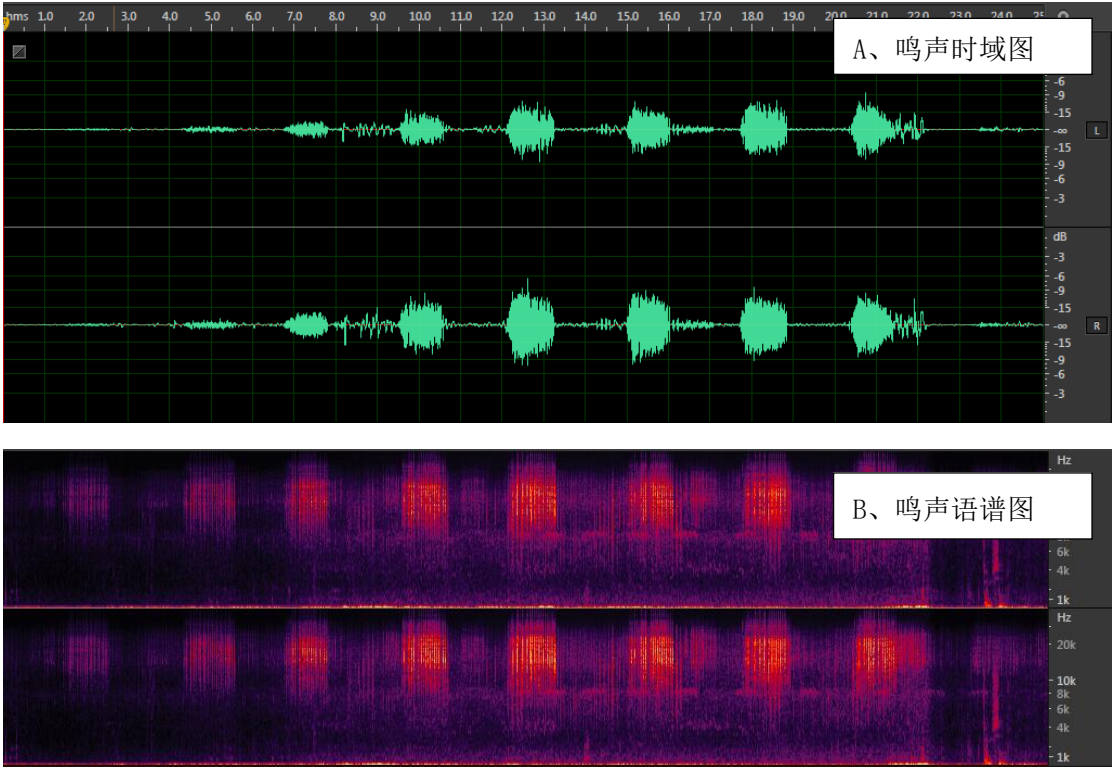
长白山露水河国家森林公园内的露水河国际狩猎场内进行的，其坐标为（128.013182E, 42.556114N）。对昆虫鸣声使用 SonyPCM-50 数字录音机（两个内置麦克、最高采样率为 96kHz）对昆虫声音进行录制。声音样本采录时，选择正在鸣叫的雄虫，与其距离大约 0.5 至 1.5m 之间，录制样本时同时观察录音机波形显示，录制样本结束后，立即对录入样本语音进行标号，先用相机将其照下并标号，再用捕虫网捕捉鸣虫并对应标号。

对声音样本采用 Adobe Audition 软件进行时域、频域分析。利用 GraphPad Prism 6 软件进行对声音样本的脉冲组持续时间、脉冲个数、单个脉冲持续时间、脉冲组间隔时间、脉冲间隔时间、脉冲间隔比、单个脉冲周期等作出相对比例的图像。

3. 实验结果及分析

3.1 35℃下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征

在 35℃条件下，对于乌苏里姬螽的种鸣声声学特征描述如下（图 2），测得乌苏里姬螽的单个脉冲时序时间为 0.016s，单个脉冲周期为 5.838×10^{-5} s，脉冲个数为 28 个，脉冲间隔比为 1.24s，脉冲间隔时间为 0.015s，脉冲组持续时间为 0.842s，脉冲组间隔时间为 2.11s。统计分析得在 35 摄氏度条件下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征如下（表 1）



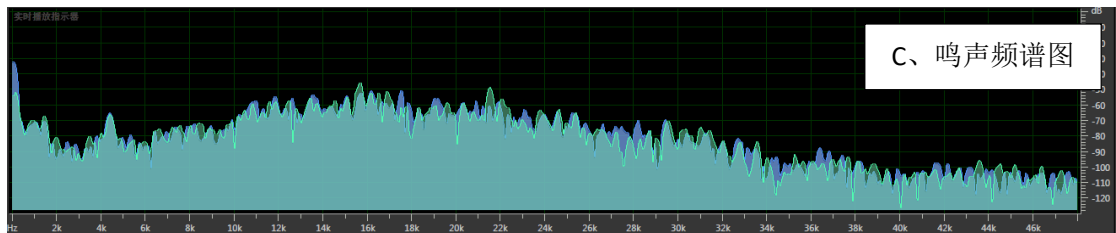


图 2 乌苏里姬螽的鸣声声学特征图谱

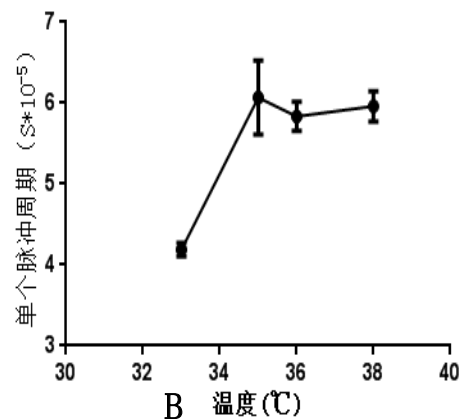
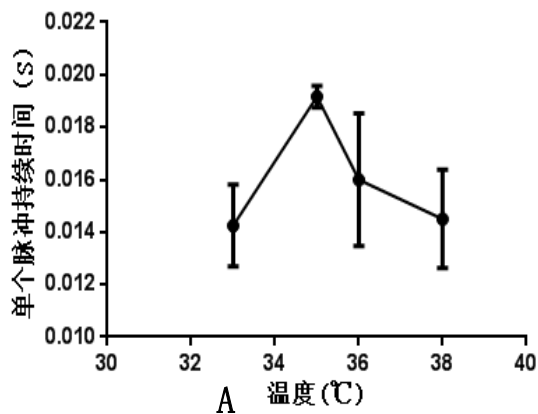
A、鸣声时域图 B、鸣声语谱图 C、鸣声频谱图

表 1 乌苏里姬螽的种鸣声声学特征

特征	平均值	方差
单个脉冲持续时间 (s)	0.016	1.67E-7
单个脉冲周期 (10^{-5} s)	5.838	2.08E-6
脉冲个数 (个)	28	0.967
脉冲间隔比	1.24	0.012
脉冲间隔时间 (s)	0.015	3E-7
脉冲组持续时间 (s)	0.842	0.00212
脉冲组间隔时间 (s)	2.11	0.013

3.2 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征

实验结果所得如下 (图 3)，单个脉冲持续时间、脉冲间隔比这两个特征数值均是在 33℃-35℃上升，在 35℃-36℃、36℃-38℃下降；单个脉冲周期、脉冲个数、脉冲组持续时间在 33℃-35℃、36℃-38℃上升，在 35℃-36℃下降，而脉冲间隔时间、脉冲组间隔时间这两个声学特征在各个温度区间上的变化趋势同上面的三个特征数据相反。这些特征之间随温度的变化存在一定的内在关系。



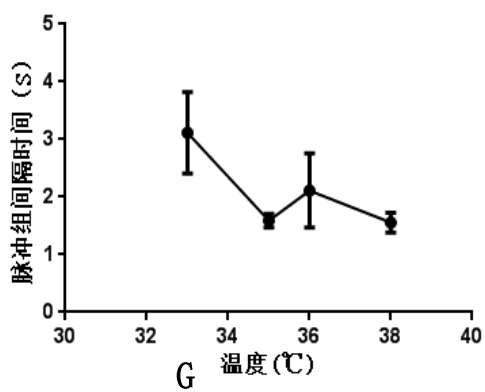
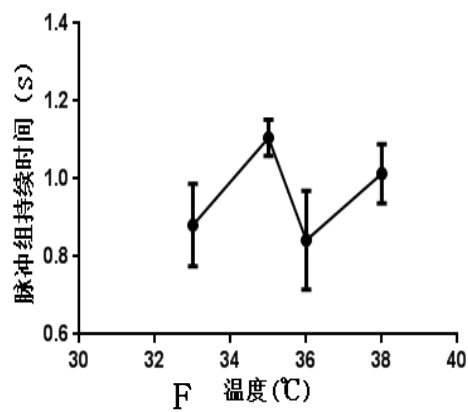
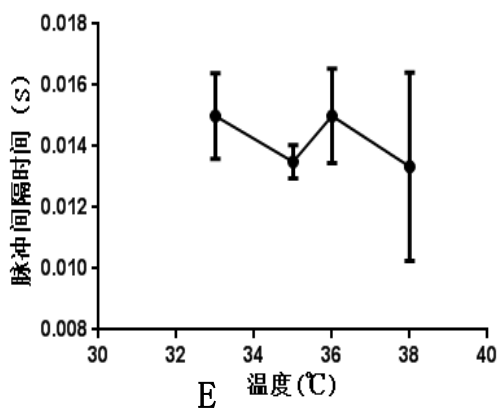
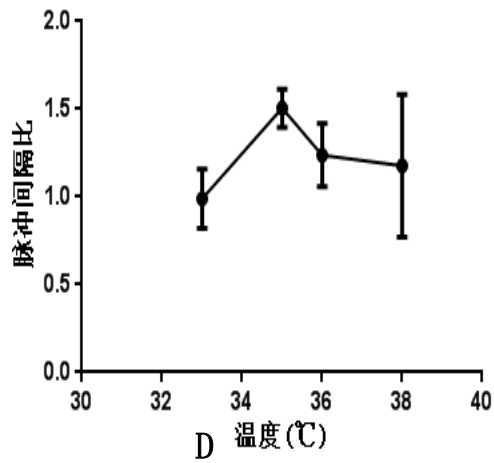
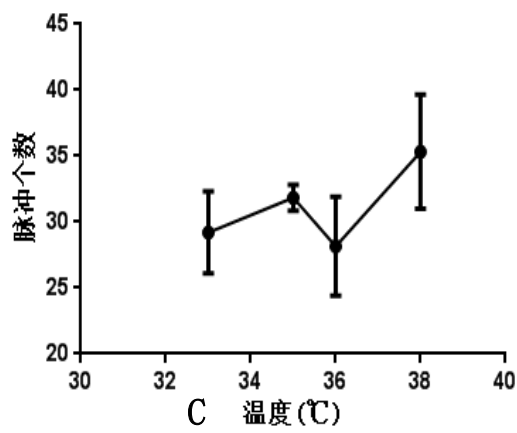


图 3 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征比较曲线

A: 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征单个脉冲持续时间的变化; B: 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征单个脉冲周期的变化; C: 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征脉冲个数的变化; D: 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征脉冲间隔比的变化; E: 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征脉冲间隔时间的变化; F: 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征脉冲组持续时间的变化; G: 不同温度下乌苏里姬螽的种鸣声声学特征脉

各个温度下的声学特征方差值在 33℃ 最小，也就是说，33℃ 的数据较稳定，比较准确，而其他温度下一些声学特征的方差有的大，有的小，不是很稳定，这也有可能是直翅目鸣虫的发声特点，也可能是数据的准确性不好。如下（表 2）

表 2 不同温度声学特征数据的平均值与方差

项目 数据		单个脉冲 持续时间 (s)	单个脉冲 周期× 10 ⁻⁵ s	脉冲个 数 (个)	脉冲间 隔比	脉冲间隔 时间 (s)	脉冲组持 续时间 (s)	脉冲组间隔 时间 (s)
平均 值	33℃	0.01463	4.188	29.20	0.9893	0.01650	0.8812	3.113
	35℃	0.01917	6.071	31.83	1.505	0.01350	1.106	1.589
	36℃	0.01600	5.838	28.17	1.237	0.01500	0.8423	2.112
	38℃	0.01443	5.961	35.00	1.191	0.01300	0.9984	1.555
方差	33℃	2.426E-6	6.891E-8	9.700	0.02830	1.960E-6	0.01100	0.5007
	35℃	1.670E-6	2.080E-6	0.9670	0.01200	3E-7	0.00212	0.0130
	36℃	6.400E-6	3.302E-7	14.00	0.0323	2.4E-6	0.01600	0.4140
	38℃	2.950E-6	3.467E-7	16.30	0.1400	8.67E-6	0.006000	0.02900

3.3 频域分布的确定

以高于-60db 作为筛选条件，通过频率分析确定频域范围（图 4）， 33 度 14k-30kHz， 35 度为 9.5k-28kHz， 36 度为 10k-32kHz， 38 度为 12k-28kHz。

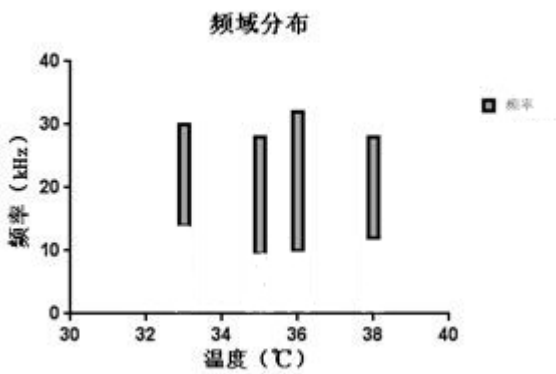


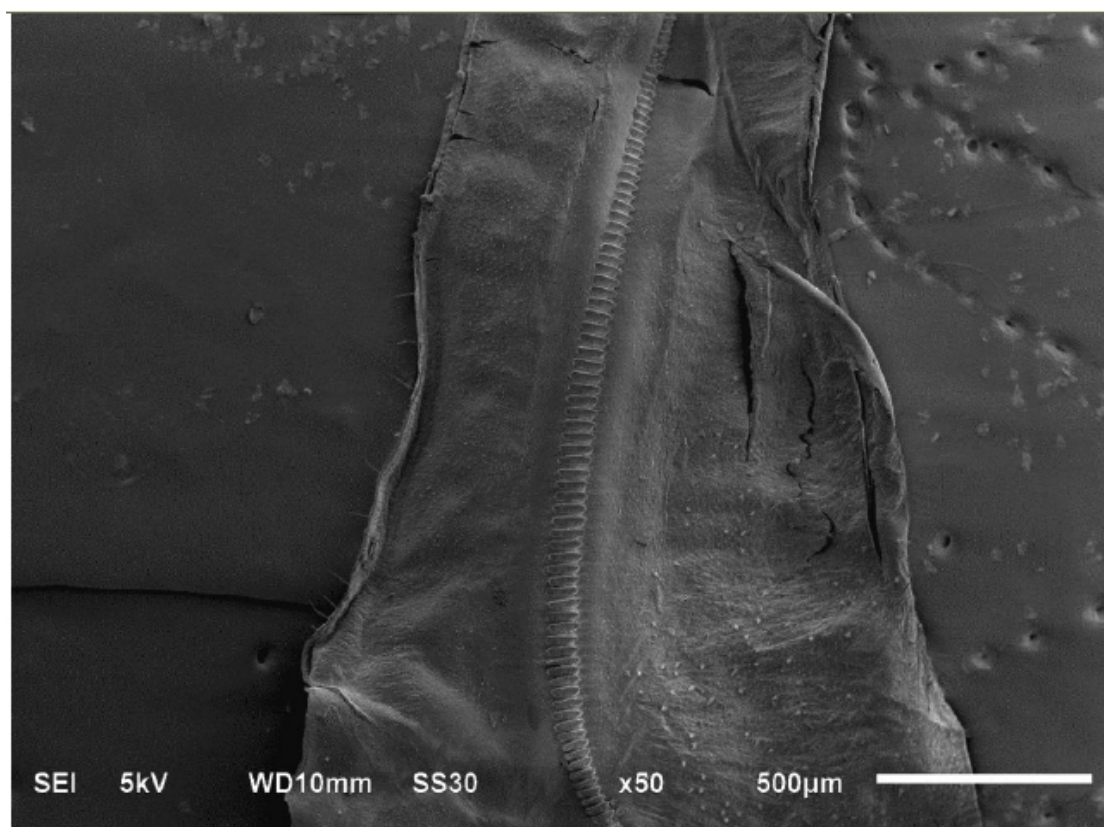
图 4

总 结

昆虫的鸣叫行为一般有两个目的，一是求偶，而是宣告领地。有相关研究证实了不同鸣声声学特征对于种内交配选择的影响^[21-24]。雌性种群偏向于选择叫声具有更大重复率、声强和更长的持续时间的雄性。

螽斯是利用两前翅翅脉的特化结构相互摩擦而发声的^[25-26]，其中左翅腹面翅脉特化为声齿列，右翅边缘硬化突起形成刮器。两翅相互摩擦时，声齿列与刮器相互摩擦产生鸣声。

乌苏里姬螽的声锉整体呈弧线型，声锉中部的单一发声齿为棒状，略扁平，由中部到两端声齿逐渐变小，排列较为紧密。乌苏里姬螽的发声齿排列很不规整，刮器就会以非匀速的状态下行进，从而产生了频率没有分布的广谱噪音。



乌苏里姬螽声锉结构电镜照片（引自张雪，2016）

从实验结果中可以看出，35℃对于乌苏里姬螽的鸣声特征来说是一个明显的转折点，从33℃到35℃时，脉冲间隔比上升，脉冲组间隔时间下降，脉冲组持续时间上升，说明当温

度升高时，螽斯叫得“更快，更持久”；温度从 35℃再往上升高时，脉冲间隔比下降，脉冲组间隔时间有所上升，脉冲组持续时间下降（结果没有显示），说明此时温度的继续升高，使得螽斯在鸣叫上的兴奋度有所减弱。螽斯时域特征（包括各种）最高通常都是在 35 度左右，这说明在此温度下螽斯鸣声的声学特征在此温度较明显，因此我们有理由推测，与螽斯鸣声有关的酶最适温度在 35 度左右，才能使能量较高较集中。

昆虫的发声受到多种因素的影响，包括物种遗传特性、性别、虫体发育程度、神经和肌肉组织的协调、同种或异种其他个体的行为刺激以及各种环境因子（例如光照、温度、湿度、风力等）。其中温度对鸣虫的鸣声影响极为显著。由于昆虫是变温动物，所以温度的改变会对其生理代谢以及行为活动产生显著影响。

参考文献

- [1] Eades D C Otte D. Orthoptera Species File Online [DB/OL]. 2009.
- [2] 何忠，陈盛丽. 北京地区五种常见鸣虫的鸣声结构 [N] 动物学报，1985. 31(4).
- [3] Gerhardt H C, Huber F. Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions [M], Chicago: University of Chicago Press, 2002
- [4] Bush S L, Becjers O M, Schul J. A complex mechanism of call recognition in the katydid *Neoconocephalus affinis* (Orthoptera: Tettigoniidae) [J]. The Journal of Experimental Biology, 2009, 212: 644-655.
- [5] Hobel G, Schul J. Listening for males and bats: spectral processing in the hearing organ of *Neoconocephalus bivocatus* (Orthoptera: Tettigoniidae) [J]. Journal of Comparative physiology A, 2007, 193: 917-925.
- [6] Ramsier M A, Cunningham A J, Moritz G L, et al. Primate communication in the pure ultrasound [J]. Biology Letters, 2012, 8(4): 508-511
- [7] 王寅亮，鲁莹，任炳忠. 昆虫鸣声通讯研究概述 [J]. 吉林大学学报，2012, 34 (4) : 355-362.
- [8] Bailey W J. Species isolation and song types of the genus *Ruspolia* Schulthess (Orthoptera: Tettigoniidae) in Uganda [J]. Journal of Natural History, 1976, 10: 511-528
- [9] Bailey W J. A review of Australian Copiphorini (Orthoptera: Tettigoniidae: Conocephalinae) [J]. Australian Journal of Zoology, 1979, 27: 1015-1049
- [10] Heller K G. Bioakustik der Europäischen Laubheuschrecken [M]. Weikersheim: Weikersheim: Verlag Josef Margraf, 1988.
- [11] 李恺，康振民. 湖北省三种蟋蟀鸣声结构分析 [N] 昆虫知识，1999, 21 (3).
- [12] 吴幅植，冯平章，何总. 北京及银川常见蟋蟀鸣叫习性与种类鉴定 [N]. 昆虫学报，1985. 29 (1).
- [13] 曲业宽，王文慧，王寅亮. 长白山地区 3 种跃度蝗鸣声结构的比较研究 [J]. 安徽农业通

报, 2014, 20(17):21-23.

[14] 卢亚玲. 昆虫鸣声信号特征参数提取的研究 [J]. 武汉工业学院学报, 2008, 27(3): 53-56.

[15] 曹立民, 郑哲民, 廉振民. 东北地区跃度蝗属鸣声结构的比较研究(直翅目:网翅蝗科) [J]. 昆虫分类学报, 1995, 17(1):70-74.

[16] 顾世璎. 昆虫之间怎样交流信息 [J]. 发明与创新, 2007(8):8-9.

[17] Shaw K L, Herlihy D P. Acoustic preference functions and song variability in the Hawaiian cricket *Laupalacerasina* [J]. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 2000, 267:577-584.

[18] Kirsten Klappert, Klaus Reinhold. Acoustic preference functions and sexual selection on the male calling song in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* [J]. Animal Behaviour, 2003, 65:225-233.

[19] Russ, Racey. Species-specificity and individual variation in the song of male *Nathusius' pipistrellus* (*Pipistrellus nathusii*) [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2007, 61(5):669-677.

[20] Sueur J, Windmill J F C, Robert D. Sexual dimorphism in auditory mechanics: tympanal vibrations of *Cicada orni*. Journal of Experimental Biology, 2008, 211:2379-2387.

[21] Wollerman L. Stabilizing and directional preferences of female *Hyla braccata* for calls differing in static properties [J]. Animal Behaviour, 1998, 55: 1619-1630.

[22] Murphy C G, Gerhardt H C. Mating preference functions of individual female barking treefrogs, *Hyla gratiosa*, for two properties of male advertisement calls [J]. Evolution, 2000, 54: 660-669.

[23] Shaw K L, Herlihy D P. Acoustic preference functions and song variability in the Hawaiian cricket *Laupalacerasina* [J]. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 2000, 267: 577-584.

[24] Kirsten Klappert, Klaus Reinhold. Acoustic preference functions and sexual selection on the male calling song in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* [J]. Animal Behaviour, 2003, 65: 225-233.

[25] Walker T J, Carlyle T C. Stridulatory file teeth in crickets: Taxonomic and acoustic implications (Orthoptera: Gryllidae) [J]. International Journal of Insect Morphology and Embryology, 1975, 4: 151-158.

[26] Schmidt G H, Stelzer R. Characterization of male structures, and the stridulatory organs of *Pantecphylus cerambycinus* (Ensifera: Tettigoniidae: Pseudophyllidae) [J]. Entomologia Generalis, 2005, 27: 143-154.