

研究生创新教育系列丛书

使头弄足体轻盈，
尽舞芳菲曲几重。
四时行踪猜不透，
百态千姿宇环中。



昆虫行为学

导论

秦玉川 主编



科学出版社
www.sciencep.com

研究生创新教育系列丛书

昆虫行为学导论

秦玉川 主编

中国农业大学研究生教材建设
项目资助（编号 J006-11）

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是从我国研究生教育的实际出发,按“洋为中用”的原则进行编写的,在编写中注意汲取先进国家的昆虫行为学教学与科研精华,同时也尽量搜集了国内与昆虫行为相关的素材。本书的出版有助于昆虫方向的研究生和相关人员系统全面地掌握昆虫行为知识,有助于在较深的层次上激发学生和读者对昆虫王国的探索精神。教材分为上、下两篇,共十六章,图文并茂。上篇为昆虫行为基础,介绍昆虫行为的基础知识,如昆虫行为发生的遗传、神经、生理、生态等机理;下篇为昆虫行为各论,从不同的领域或侧面介绍昆虫行为的表现、调控、应用,如昆虫的定向、移动、通讯、取食、繁殖、占区、社会生活等。各章分别附有本章中英名词术语对照和本章的实验设计(不包括第一章和第十六章)。

本书适用于高等院校和科研院所昆虫学方向研究生及高年级本科生,相关教学、科研人员及中学生物课教师等参考阅读。

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新 蕾 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2009年5月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2009年5月第一次印刷 印张:26 插页:8

印数:1—1 500 字数:637 000

定价:85.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

前 言

昆虫行为贯穿于昆虫学科各个方面，因而是昆虫学不可缺少的基础部分；昆虫行为的表现，哪怕是一个看似非常简单的行为表现背后都有着极其错综复杂的背景和机制，因而昆虫行为是深奥复杂、耐人寻味的，它把研究者带入了一个较深的研究探索层次。目前我国还没有一种行为学期刊出版，这也反映了我们在这领域的落后状态。20世纪80年代，美国陆续出版了 *Introduction to Insect Behavior* (Atkins, 1980) 和 *Insect Behavior* (Matthews and Matthews, 1982)。这两本书对此前的昆虫行为研究和教学进行了系统总结，遗憾的是，近年来未见到它们的新版本。由于其缺乏二十多年的昆虫行为研究的新材料，若将它们作为研究和教学参考书就显得陈旧了。*Animal Behavior* (Alcock, 1995; 2005) 自其出版以来已再版多次，该书虽然包括很多昆虫行为方面的内容，但就整个昆虫行为学科来看，它毕竟缺少系统性和完整性。我国已有动物行为的书出版，如《动物行为》(范志勤, 1988)、《应用动物行为学》(李世安, 1985)、《行为生态学》(尚玉昌, 1998) 和《动物行为学》(尚玉昌, 2005)。但目前尚未见到昆虫行为学著作。这无疑对我国昆虫行为学研究和教学是不利的。

与先进国家相比，我国的昆虫行为学研究的教学还处于起步阶段，尽管在相关书刊上不乏丰富的昆虫行为内容，但尚没有一部系统的昆虫行为学教材或专著问世。因此，及时把国外昆虫行为学的研究成果系统地介绍到国内，同时把国内的昆虫行为学研究进行整理，形成一部完整而系统的昆虫行为学教科书，对促进我国昆虫学科在21世纪的快速发展将会起到积极作用。作者自1996年开始为中国农业大学昆虫学系硕士研究生开设“昆虫行为学”课程，至今已历时13年，开课伊始也是本书编写的开始。本书的素材搜集与讲授注意了以下两点：一是注意介绍昆虫行为表现及其功能，对于一些较为重要的概念提供一个系统性的、比较性的和进化的途径进行介绍，而不是面面俱到的介绍；二是通过教材及讲授使学生和读者树立这样的信念：昆虫行为不仅有趣而且有用，昆虫行为研究耐人寻味、前景广阔。总之，本教材可以较为系统地向人们展示昆虫行为知识，在较深的层次上激发学生对昆虫学科的兴趣、启发其探索精神、丰富其研究思路、加强其观察和动手能力。

本书分为上、下两篇，共十六章，图文并茂。上篇为昆虫行为基础，介绍昆虫行为的基础知识，共分为七章，分别是：第一章 绪论、第二章 感器、第三章 本能与学习、第四章 行为生理、第五章 行为生态、第六章 行为的节律和生物钟和第七章 行为的遗传与进化；下篇为昆虫行为各论，从不同的领域或侧面讲授昆虫行为的表现、调控、应用，共分为九章，它们是：第八章 定向和移动、第九章 取食、第十章 繁殖、第十一章 通讯、第十二章 防卫与攻击、第十三章 占区、第十四章 前社会行为及社会性行为的演化和第十五章 真社会行为。第十六章 展望。各章分别附有本章中英名词术语对照和本章的实验设计（不包括第一章和第十六章）。

本书是为加强和改进研究生培养工作，充实高层次人才培养基本条件和手段，更新

研究生教学内容，确保研究生培养质量，实施北京市教育委员会“研究生教育项目”(XK100190554)，并由中国农业大学研究生院进行研究生教材立项建设的(项目编号J006-11)。本书2006年12月6日批准立项，12月20日编写成员和编写内容分工得以最后确定，编写正式开始。各位参编者虽然不是专门从事昆虫行为研究的，但有一个共同点即在各自的研究与教学中都对昆虫行为感兴趣，这奠定了共同著书的基础。本书的编写采用主编负责制，根据本书各部分内容的要求聘请相关领域的国内外昆虫学专家学者按编写大纲具体分工，分别执笔编写，最后由主编统稿。本书的编写注重了系统性、启发性、理论与实践的结合性，以及经典内容与新内容的衔接性。此外，在阐述昆虫行为原理时尽量找到相关的实例和图表，并附上必要的实验设计，以加深学生的印象和理解。具体章节和编写分工如下：秦玉川教授任主编，并编写第一、五、八、十三、十五和十六章，另外对第四、七、十二和十四章作了补充；石旺鹏副教授编写第六、十和十四章；闫凤鸣教授编写第二、第十一和第十二章；孙璟琰博士和高希武教授编写第四、第九章；李正西副教授编写第七章；刘勇教授和刘同先教授编写第三章。

科学出版社的李秀伟编辑为本书的出版做了大量细致和卓有成效的编辑工作，并就书稿中文字等许多方面的问题提出了很好的建议，使本书得以如期顺利出版，在此深表谢意。

编 者

2008年8月

目 录

前言

上篇 昆虫行为基础

第一章 绪论	3
第一节 昆虫行为及其生物学基础	5
第二节 昆虫行为的研究与发展简史	11
第三节 昆虫行为描述中应注意的问题	14
第四节 昆虫行为研究的意义和实际应用	15
主要参考文献	23
中英名词术语对照	26
第二章 感器	28
第一节 概述	28
第二节 感触器	34
第三节 感化器	35
第四节 温湿感器	39
第五节 感光器	40
第六节 听觉感器	44
主要参考文献	45
中英名词术语对照	46
实验一 应用扫描电镜技术观察鳞翅目昆虫触角上的感器	48
第三章 本能与学习	54
第一节 本能行为	55
第二节 学习行为	64
结语	77
主要参考文献	77
中英名词术语对照	80
实验二 小菜蛾雌成虫对忌避剂的学习与适应	82
第四章 行为生理	84
第一节 神经系统和行为	84
第二节 激素和行为	95
主要参考文献	103
中英名词术语对照	105
实验三 昆虫对化学物质的触角电位反应	106
主要参考文献	108

第五章 行为生态	109
第一节 行为与环境.....	109
第二节 种群行为生态.....	115
第三节 行为模型与模拟.....	120
第四节 比较行为生态.....	136
主要参考文献.....	140
中英名词术语对照.....	141
实验四 生态条件变化与蚜虫迁飞行为.....	142
第六章 行为的节律和生物钟	144
第一节 日节律与生物钟.....	145
第二节 年节律与生物钟.....	150
第三节 生物钟的调节.....	150
主要参考文献.....	157
中英名词术语对照.....	159
实验五 蛹羽化节律.....	160
实验六 成虫求偶节律.....	161
第七章 行为的遗传与进化	162
第一节 分析行为遗传的传统方法.....	162
第二节 单基因或少数基因影响的一些行为.....	166
第三节 行为的进化.....	173
主要参考文献.....	178
中英名词术语对照.....	179
实验七 果蝇 <i>fru</i> 基因的剪切位点分析	181

下篇 昆虫行为各论

第八章 定向和移动	187
第一节 定向.....	187
第二节 导航.....	192
第三节 移动.....	197
主要参考文献.....	208
中英名词术语对照.....	210
实验八 蚂蚁的定向与采食活动.....	211
第九章 取食	212
第一节 寄主选择行为.....	214
第二节 植食性昆虫的寄主选择行为.....	216
第三节 寄生蜂的寄生行为.....	223
第四节 捕食性昆虫的取食行为.....	229
第五节 吸血昆虫的取食行为.....	232

第六节 社会性昆虫的取食行为·····	234
第七节 取食行为的机制·····	237
主要参考文献·····	238
中英名词术语对照·····	240
实验九 挥发性信息化合物对寄生蜂寄主选择行为的影响·····	240
主要参考文献·····	241
第十章 繁殖 ·····	242
第一节 寻找配偶·····	243
第二节 求偶与交配·····	254
第三节 产卵与抚幼·····	260
第四节 性角色颠倒的检验·····	263
主要参考文献·····	265
中英名词术语对照·····	269
实验十 寻偶行为观察·····	270
第十一章 通讯 ·····	272
第一节 化学通讯·····	272
第二节 听觉通讯·····	278
第三节 视觉通讯·····	282
第四节 触觉通讯·····	287
第五节 昆虫通讯的应用和展望·····	288
主要参考文献·····	289
中英名词术语对照·····	290
实验十一 利用风洞技术研究昆虫的定向飞行行为·····	291
第十二章 防卫与攻击 ·····	295
第一节 行为防卫·····	295
第二节 结构防卫·····	297
第三节 化学防卫·····	298
第四节 色彩防卫·····	300
第五节 拟态·····	300
第六节 群体防卫·····	309
第七节 攻击·····	309
主要参考文献·····	314
中英名词术语对照·····	315
实验十二 昆虫防卫类型的观察和蜜蜂毒液的分析·····	316
附录 SDS-PAGE 的原理和操作步骤 ·····	317
第十三章 占区 ·····	320
第一节 竞争与占区·····	322
第二节 占区和适合度·····	328
第三节 一些有关占区的假说和模型·····	331

附录	343
主要参考文献	343
中英名词术语对照	344
实验十三 蜻蜓的领域和占区观察	345
第十四章 前社会行为及社会性行为的演化	346
第一节 前社会性昆虫的群集行为	346
第二节 前社会性昆虫的报警行为	347
第三节 亲代照顾	348
第四节 昆虫社会的演化	350
第五节 昆虫社会进化的可能途径及原因	352
主要参考文献	355
中英名词术语对照	356
实验十四 前社会性昆虫报警行为观察	356
第十五章 真社会行为	358
第一节 胡蜂	359
第二节 蜜蜂	361
第三节 蚂蚁	364
第四节 白蚁	378
主要参考文献	388
中英名词术语对照	388
实验十五 蜜蜂的社会组织	389
第十六章 展望	391
主要参考文献	403

上 篇
昆虫行为基础

第一章 绪 论

昆虫与外界联系的所有方式都要通过其各种行为表现出来。因此,昆虫行为是昆虫学必不可少的组成部分。色彩斑斓的昆虫种类和形态往往使人着迷,千姿百态的昆虫行为更是使人流连忘返。随着昆虫学的发展和现代科技的渗透,昆虫的行为表现、功能和机制的一体化研究产生了系列成果。如观察研究蜜蜂在蜂箱里的活动行为与采集的关系,揭开了蜜蜂之间传递信息的秘密——蜜蜂舞蹈语言;研究蛾子求偶与交配行为表现与化学信息的关系,在机制和技术上找到了害虫预测预报及其调控的突破口(其中最为引人注目的是对昆虫性信息素的研究和应用);研究昆虫定向与寄主选择和寄生行为的系列关系,为揭示抗虫性机理奠定了基础;研究植物—害虫—天敌的系统行为关系,已成为有害生物综合治理(IPM)的重要组成部分。

尽管人们常常把昆虫行为作为一种定型行为(先天性的、固定的或刻板式的行为),然而,昆虫行为还是十分复杂的,有很多问题仍不得其解,我们不应将它公式化。昆虫行为往往是许多反应的相互作用,只有充分了解了各种反应相互作用的本质,才能深入理解其机制。不同的行为类型是为适应生存而长期进化的结果。通常,人们渴望用其所学的行为学上的知识来了解和辨别这些进化类型,但若没有充分考虑不同行为类型在其进化条件下的适应性,必将无法真正洞察这些行为类型,也难于使其从书本上学来的知识得到应用。

在宏观上,昆虫世界显示出两个相互矛盾的特征:极大的变异性和同样极大的同一性(恒定)。变异方面指的是,已被命名的昆虫已超过一百万种,据说总数可达几千万种。那么如何解释这种变异呢?进化生物学(evolutionary biology)可回答变异方面的问题。但其不变性又怎样呢?如就一类昆虫来说,年复一年,一代又一代地以几乎不变的形态和行为模式生活着,这正好与其变异相反。对这种现象解释就要求助于遗传学(Genetics)。近些年来,昆虫行为学家将这两个方面结合起来进行系统和综合的研究,使昆虫行为学的研究水平达到了新的高度。

从期刊和著作出版情况来看,行为学和行为生态学的发展是很快的。1947年只有一种行为学期刊即 *Behavior*, 而到20世纪70年代末已出版发行了20多种行为学(包括昆虫行为学杂志)和行为生态学期刊,几乎每年增加一种,特别是70年代后发展最快,新增期刊十多种。Thakur等(2004)对自1968年以来在以动物行为为主的核心期刊上刊出的论文进行了统计,表明动物行为的文章数呈非常快的上升趋势,昆虫行为自20世纪90年代后开始快速上升(图1-1)。

目前我国还没有一种动物行为学期刊出版,这也反映了我国在这一领域研究方面的落后状态。20世纪80年代,美国陆续出版了 *Introduction to Insect Behavior* (Atkins, 1980) 和 *Insect Behavior* (Matthews and Matthews, 1982)。这两本书对20世纪80年代以前的昆虫行为研究和教学进行了系统总结,遗憾的是,近年来未见到它们的再版本。*Animal Behavior* (Alcock, 1995; 2005)自其出版以来已再版多次。该书虽然包

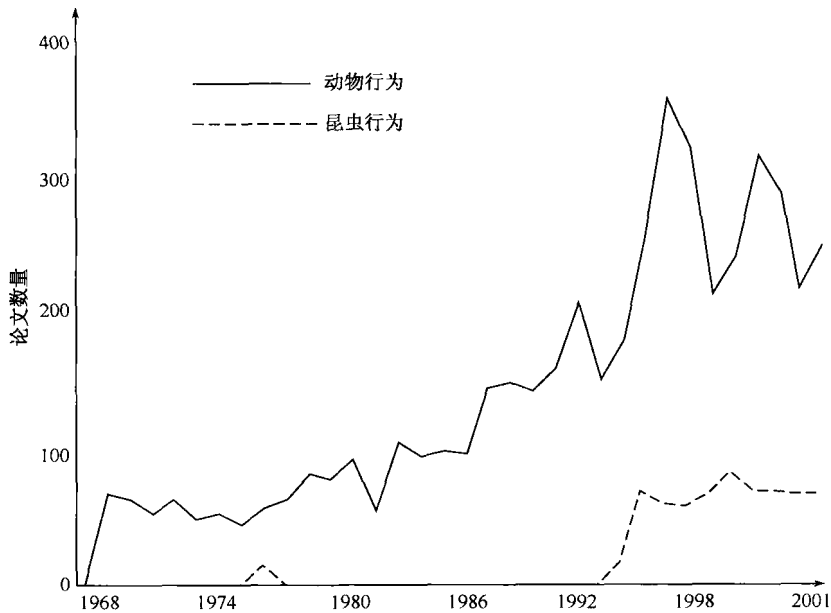


图 1-1 近年来动物行为和昆虫行为在世界核心期刊中发表的文章数量统计 [根据 Thakur 等 (2004) 重绘]

括很多昆虫行为方面的内容,但就整个昆虫行为学科来看,它毕竟缺少整体性和系统性。我国已有动物行为的书出版,如《动物行为》(范志勤,1988)、《应用动物行为学》(李世安,1985)、《行为生态学》(尚玉昌,1998)和《动物行为学》(尚玉昌,2005),但目前尚未见到昆虫行为著作。这无疑对我国昆虫行为学研究和教学是不利的。

为了解昆虫行为的研究动态,1997年,秦玉川对英联邦农业文摘(CAB)1992~1997年检索出的有关昆虫行为的论文摘要319篇进行分类整理,得到如下结果:有关昆虫繁殖行为方面的文献数量最多,出现98篇,占总篇数的30.7%;其次是采食行为46篇,占14.4%;第三是行为基础研究24篇,占7.5%;第四是防卫与攻击行为22篇,占6.9%;第五是定向与归巢行为15篇,占4.7%。其他昆虫行为114篇,包括占区、通讯、遗传与进化等。在这些文献中出现最多的昆虫目是:膜翅目、双翅目、鳞翅目、直翅目、鞘翅目及同翅目。Thakur等(2004)对刊在*Journal of Insect Behavior*(美国)中的关键词进行统计,发现以下9个关键词出现的次数最多,依次为:产卵、雌性、采食、体躯大小、性选择、采食、繁殖、雄性和拟寄生。由此可见当前昆虫行为不同侧面所受关注的程度。

因为我国的昆虫行为学研究尚处于起步阶段,需要大量学习和借鉴国外的先进知识和经验。因此,及时把国外昆虫行为学的研究成果系统地介绍到国内,同时把国内的昆虫行为学研究进行必要的整理,形成一部较为完整而系统的昆虫行为学读物对促进我国的昆虫学科的发展将起到积极作用。作者自1996年开始为中国农业大学昆虫学系硕士研究生开设“昆虫行为学”课,至今已历时13年,开课伊始也是本书编写的开始。在编写过程中注意了以下两点:一是注意介绍行为表现与功能的关系,对于一些较为重要

的概念通过提供一个系统性的、比较性的和进化的途径进行介绍；二是强调昆虫行为不仅有趣，而且是十分有用的，是昆虫各方面研究不可缺少的重要内容。此外，在阐述昆虫行为原理时尽量找到相关的实例和图示，以加深学生和读者的印象和理解。本书分为上、下两篇共 16 章：即昆虫行为学基础（共 7 章）、昆虫行为学各论（共 8 章）、昆虫行为学展望（1 章），其中每章还附有中英名词术语对照和实验设计（不包括第一章和第十六章）。

总之，通过较为系统地学习昆虫行为知识，可以大大激发人们对昆虫王国的兴趣，启发其探索精神，丰富其研究思路，加强其观察和动手能力。

第一节 昆虫行为及其生物学基础

一、什么是行为？

动物的行为是指动物在做什么，这是最简单的定义。再详细一点，行为是指生物为更好地适应环境而调整自己生活方式的活动。后一种定义也未免包括的面太宽，然而却可帮助人们认识行为的形成和分类。行为是个体、群体、群落、以至生态系统中信息流的重要组成部分。行为取决于信息，信息影响着行为。人们知道，能量流动一旦中断，生命也就随着消失。同样，信息流遭到干扰和破坏，动物也难以正常地生存。行为与信息不仅影响到个体，作为整个生态系统中各亚系统的重要环节，它们还会影响到整个系统的稳定性。因此，行为研究愈来愈显示出其重要的意义。

昆虫行为学是研究昆虫的活动方式、功能及其机制的学科。昆虫行为与昆虫饲养、生物防治、生态生理研究、分类等关系密切。可以看到，一般的移动、修饰和取食是个体的活动，称为维持性活动（maintenance activity）。这类活动可使昆虫保持良好的状态，但通常几乎对其同类其他个体没什么影响。第二类活动为通讯性活动（communicatory activity），是面向同一类其他个体的活动，即通过传播信息影响同类其他个体的“情绪（mood）”和活动。第三类活动为不同昆虫种类之间的相互影响。昆虫的活动虽然一般是刻板性的（stereotyped），但它们在不同环境背景下的表现是很复杂和耐人寻味的。

虽然就绝大多数昆虫来说，移动是最基本的行为，然而静止也是行为。例如，很多昆虫遇到危险后就逃之夭夭；然而另外许多昆虫却靠伪装（camouflage）静止于某种姿态，看起来好像其突然消失了一样，而这样就躲避了灾害。例如，尺蛾就是这样（图 1-2）。

这个例子表明昆虫在不同情况下采用不同的行为方式，并使其奏效，这在客观上具有存活价值。不同的昆虫种类采用的行为方式是不同的。一般而论，不管在什么情况下，昆虫只要能够恰如其分地做出特定行为反应，总会给自己带来更好的生存机会，并可留下较多的后代。自然选择使好的行为方式保留下来，并赋予这些物种以更多的生存机会。人们今天看到的昆虫行为模式（behavior pattern）是通过长期进化而来的。自然选择表明，一个动物所做的任何事情，最终都要在其成功的繁殖上表现出来。一个个体所能利用的有限的能量必须在维持活动和繁殖活动间进行合理的划分，而实现这种合理的划分的基本前提就是进行与其他个体最优的交流和通讯。



图 1-2 尺蛾 (geometrid moth) 白天栖息在树枝上, 花纹似扇贝的翅缘, 斑驳的底色与其背景色浑然一体, 难以区分, 若蛾子不动实难被发现 (见文后彩色图版)

二、分类 (形态) 与行为的关系

昆虫进化的四个阶段: 第一阶段: 原始无翅 (泥盆纪, Devonian Period, 3.5~4.0 亿年前), 代表种类有原尾目的衣鱼 (silverfish)、跳虫 (spring tail) 等。第二阶段: 出现翅, 但由于有翅接点结构 (wing hinging mechanism) 而不能折叠 (前石炭纪, Lower Carboniferous, 3.3~3.5 亿年前), 代表种类有蜻蜓 (dragonfly)、蜉蝣 (mayfly) 等。第三阶段: 有翅, 翅上出现了可弯曲的结构 (wing flexion mechanism) (后石炭纪, Upper Carboniferous, 2.95~3.3 亿年前), 使翅可紧靠体躯, 增强了其活动空间, 从而个体可占据原来不能占据的生态位, 代表种类为现今的绝大部分昆虫, 如鳞翅目昆虫、膜翅目昆虫、鞘翅目昆虫等。第四阶段: 完全变态 (complete metamorphosis) 的出现, 使昆虫能够更好地适应环境。代表种类为现今的绝大部分昆虫, 如鳞翅目昆虫、膜翅目昆虫、鞘翅目昆虫等。这类昆虫占到现有昆虫种类的 97% 左右 (图 1-3)。

研究表明, 昆虫在行为和形态分类之间表现出了很强的一致性。一个种群内行为的异同性往往可反映出由外部形态确定的发展史上的联系性。然而, 行为特性与内部形态的联系却很少引起人们注意。值得一提的是 Mckittrick (1964) 的工作, 她根据如下四点对蜚蠊进行分类: ①雌性产卵瓣; ②雄性外生殖器; ③前胃 (proventriculus) 构造; ④产卵行为。她的分类方法克服了前人仅根据外部形态进行分类的不足。将蜚蠊 (Blattaria) 分为两个总科: Blattoidea 总科中所有的种类都是卵生 (oviparous); 而在 Blaberoidea 总科中除了一些卵生种类外, 还进化出了卵胎生 (ovoviviparity) 和胎生 (viviparity)。由于她的分类方法更为系统, 其结果更为合理, 因而获得了普遍的好评 (图 1-4)。

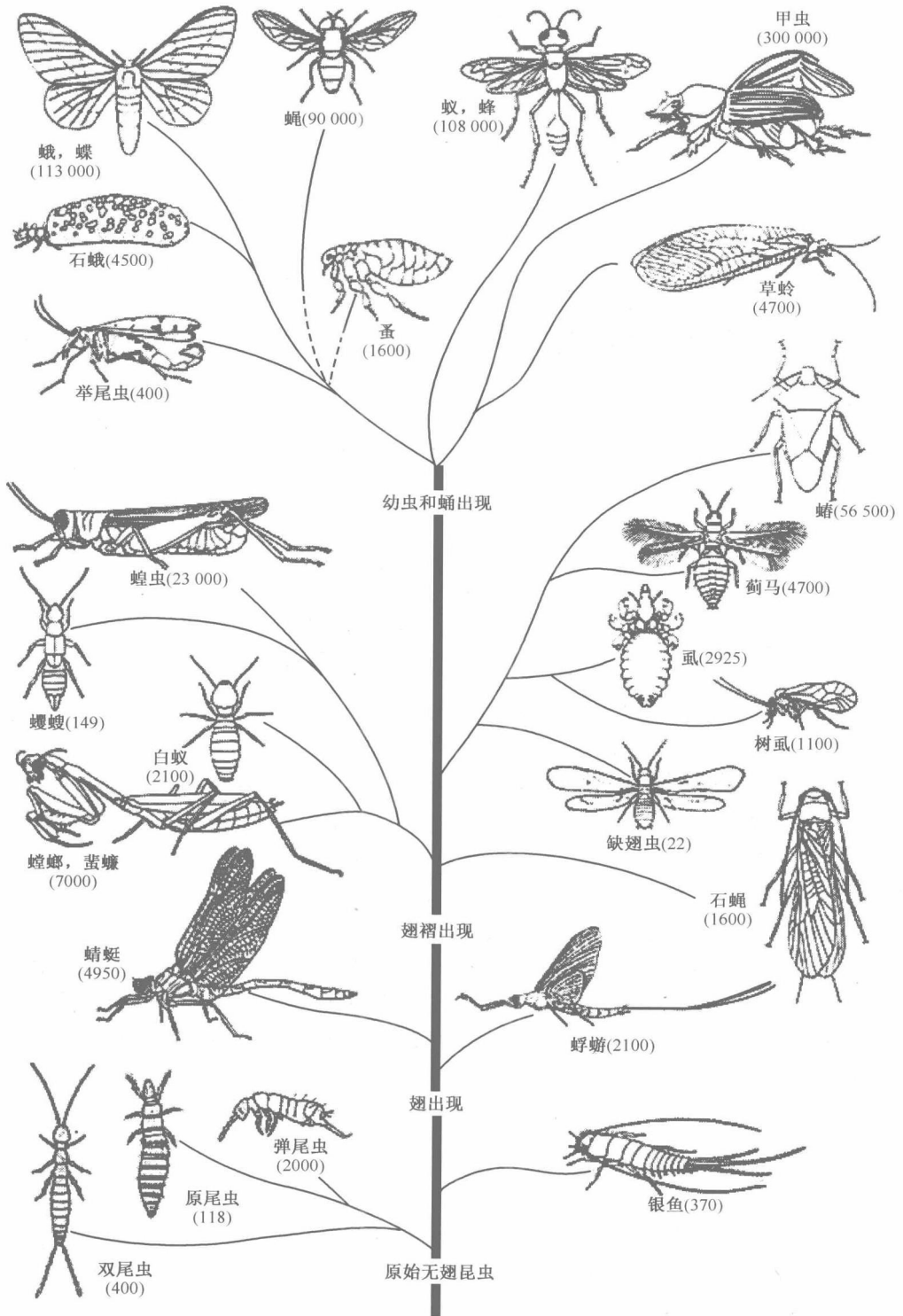


图 1-3 一个假想的现有昆虫目的进化关系图 (Alcock, 1995)
(数字表示种数)

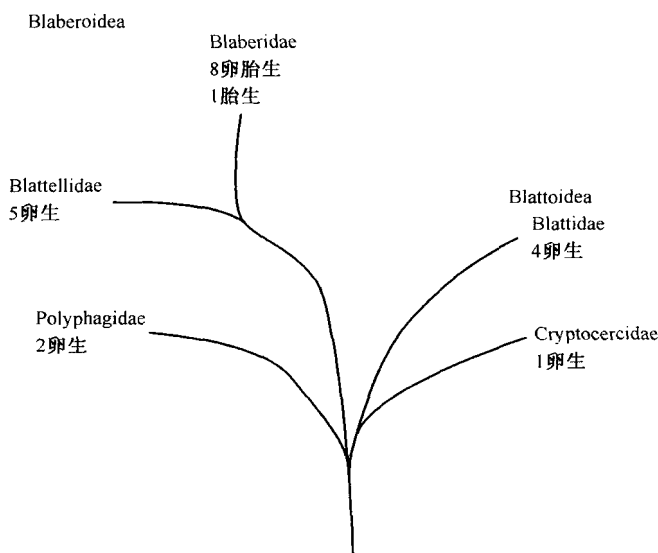


图 1-4 McKittrick (1964) 对蜚蠊 (Blattaria) 所做的
系统发育和高级分类 (Roth, 1970)
(数字表示亚科数)

交配行为的差异是造成物种隔离的最重要的影响因素之一。例如北美洲东部的不同种类的大萤火虫 (*Photuris*)，由于其雄虫在外部形态上没什么区别，故在分类上很混乱。后来 Barber (1951) 发现它们在求偶 (courtship) 时发出萤光的方式上存在着差别。他主要根据这一特性进行重新分类，结果鉴定出了 18 个种，其中 10 个为新种。

行为特性不仅可以确定以前根据其他特性不能确定的系统发育关系，并且可用来帮助发现新的关系。Lloyd (1966) 研究了美国的普通小萤火虫 (common smaller fireflies)，在 *Photinus* 属中发现了几个“隐藏”种。其分类的主要依据是求偶方式的差别。如雄性个体飞行的高度和方式不同，闪萤光的长度不同，每次闪萤光的脉冲次数不同，有时候萤光的强度和色彩也存在差异。尽管形态特征通常被作为分类研究的基础，若进一步把有关的行为用在分类上将更为有效。Mayr (1970) 指出，行为是进化的定步者 (pace maker)：“当进入一个新的生态位或适应一个新区域时，几乎没有例外地由其行为调整或改变开始。而其他方面的适应，特别是结构的适应，则是排在第二位的”。

三、遗传和行为的关系

在本书中，我们将反复传授行为的遗传决定作用的观点。为此，在这里有必要介绍与此有重要联系的两个经典的实验：杂交实验 (crossing experiments) 和选择实验 (selection experiments)。

杂交实验：指使用具有不同行为的个体进行杂交，继而检验其杂交后代的行为的方法。需要注意的是，做这类实验的环境条件要稳定或控制得很好。例如，Rothenbuhler