

# 蝉的鸣声与发声

蒋锦昌 著



地震出版社

# 蝉的鸣声与发声

蒋锦昌 著

地震出版社

## 图书在版编目(CIP)数据

蝉的鸣声与发声/蒋锦昌著. —北京:地震出版社, 2002. 8

ISBN 7-5028-1925-8

I. 蝉… II. 蒋… III. 蝉科—发声机制—研究 IV. Q969.360.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 072955 号

## 内 容 提 要

本书反映了作者近 20 年来有关蝉鸣声和发声机理的研究成果,及其国内外的有关研究工作。全书共 3 篇 13 章,183 张插图。其中“大自然的杰出塑造”篇主要论述蝉类系统进化中鼓膜发声器的演化和与之相适应的虫体结构和生态习性,及其与人类的关系;“蝉的鸣声与叫声”篇主要论述蝉鸣声的记录、分析和描述,二个种群的 35 种雄蝉的求偶性呼叫声、某些种类的求爱声和呼叫声的地区性以及雄蝉的非求偶叫声;“蝉的发声和接收”篇主要论述雄蝉鼓膜发声器的结构和声学特性、发声的原初过程、神经支配和蝉鸣声的辐射,蝉鸣机理的声学分析和单向性声通讯。

本书可供农、林、生物学、生物物理学和声学类大专学生和研究生阅读,并可供从事与生物声学领域有关的专业研究人员和声学工作者参考。同时,本书可为青少年和对该领域感兴趣的广大读者开拓新的知识面。

## 蝉的鸣声与发声

蒋锦昌 著

责任编辑:蒋乃芳

责任校对:王花芝

---

出版发行:地震出版社

北京民族学院南路 9 号

邮编:100081

发行部:68423031 68467993

传真:68423031

门市部:68467991

传真:68467972

总编室:68462709 68423029

传真:68467972

E-mail: seis@ht. rol. cn. net

经销:全国各地新华书店

印刷:北京地大彩印厂

---

版(印)次:2002 年 8 月第一版 2002 年 8 月第一次印刷

开本:787×1092 1/16

字数:416 千字

印张:16.25 插页:1

印数:001~500

书号:ISBN 7-5028-1925-8/Z·91 (2475)

定价:50.00 元

版权所有 翻印必究

(图书出现印装问题,本社负责调换)

## · 作者简介 ·



**蒋锦昌** 1938年10月出生,江苏宜兴人,1963年毕业于中国科学技术大学生物物理系,并一直在中国科学院生物物理研究所从事科研工作,1966年3月邢台地震后就致力于开创和发展我国地震生物学的研究,并开拓了我国动物声行为和零磁空间生物效应的研究。1990年晋升为研究员,1993年获政府特殊津贴,曾任中国地震学会理事和中国声学学会理事。研究工作主要涉及地震前动物异常行为与地震关系及机理研究、鸟鸣声的模式识别及其与地震关系的量化观测、蝉鸣声的声学特性及其发声和接收机理、零磁空间对鸟类声行为的影响、鸟类的声行为及其发声的神经调控机制等方面,现主持“零磁空间对脑功能影响”的研究课题(中国科学院知识创新工程项目)。发表有关的研究论文80多篇,出版《地震生物学概论》等著作。

## 序

锦昌同志从事蝉鸣研究近二十年，以其研究所得深入总结，完成《蝉的鸣声和发声》专著，要我写几个字，这对我是非常高兴的事。

记得幼年时，每到初秋，遍地蝉声，引起很大兴趣。后来到美国学习，现在普遍应用的石英振荡器的发明人 G. W. Pierce 教授退休，邀请两位博士生在暑假期间帮他采集、分析秋虫的鸣声，我也曾去参观他们的工作，并且发生了兴趣。可以说，Pierce 开创了以现代技术研究动物发声的先河，在这六十年中已发展成为现代声学的一个重要分支——生物声学。蝙蝠的声纳研究为加深对声纳系统的理解，增加了认识，是生物声学的一个著名的例子。《蝉的鸣声和发声》是生物声学的重要发展，对生物声学的实验技术、分析方法都作出了贡献，对蝉声的发声机理和对几克的小虫能发出宏大的鸣声，作出了解释，是声学的重要发展。谨对作者的成就，热烈祝贺。

锦昌同志以近二十年的时间，从简单条件开始，专攻一个重要课题，专心致志，孜孜不倦，作出重要成就，更是难能可贵。有些同志提倡基础研究，但希望很快得到实际应用；也有些研究工作的同志急于取得成果，稍有所得即不暇深入，这都不利于科学的发展。科学研究工作，质量是首要的。希望锦昌同志今后工作一如既往，取得重大的进一步成就。

马大猷 2000.12.15

# 引言

在昆虫世界里,蝉类仅仅是同翅目(Homoptera)中的一个种群(蝉科 Cicadidae, 英文, Cicadas)。但在有声世界里,蝉是善歌的娇娇者,并以特有的生活习性和特化了的鼓膜发声器发出高亢而动听的鸣声,早为人们所熟悉。与直翅目(Orthoptera)中善歌鸣虫(蟋蟀、螽斯、蝗虫和蝼蛄等)的摩擦发声和两性对歌的双向性声通讯相比较,系统进化中雌蝉的发声结构退化而失去发声功能,而雄蝉的鼓膜发声器得到高度特化和发达,不仅由复杂肋结构的发声膜受迫振动发声,并配备一整套调音和扩音结构,犹似一架超小型组合式音响装置,形成适合于种衍生的单向性声通讯。有些种类的雄蝉能发出优美而动听的变音调声,可与善歌的鸣鸟声相媲美,故有“鸟鸣蝉”等之称。但在物种的进化中它们比有“智慧中枢”的鸟类低等得多。同时,为了适应种衍生的需要,系统进化中不仅雄蝉的虫体结构发生了重大的适应性变化,其发声膜、发声肌和发声神经的结构和动作特性,及其背瓣、腹瓣和气囊等调音和扩音结构,都呈与鸣声种特性有关的种差异,而且雌蝉的发声肌退化为细长的听膜肌,多数种类雄蝉的镜膜兼有听膜和鸣声辐射的主要窗口的功能,以适应单向性声通讯的需要。因此,有关蝉类鸣声和发声的研究早就引起生物学和声学家的浓厚的兴趣。由于受到蝉类鸣叫季节和地区分布,以及吮吸植株汁液为生而难以人工饲养等限制,蝉鸣声和发声机理的研究远不如对直翅目鸣虫摩擦发声的研究来得广泛和深入。但是这领域的研究不仅在生物学上对认识鸣虫的声通讯、分类的声学标志和物理防治等具有重要的意义,而且在声学上雄蝉的组合式鼓膜发声器比直翅目鸣虫的摩擦发声更为迷人。雄蝉的发声肌不到 0.1g,以特有的高速率收缩运动驱动面积约 0.3cm<sup>2</sup> 的发声膜振动,不仅可产生极其复杂和高强度的声脉冲,并通过一整套调音和扩音结构的功能作用,产生 80~100dB,甚至高达 130dB 的不同音调变化的鸣叫声,发声效率可达 30% 左右,是目前的电声装置所难以比拟的。因此揭示蝉类发声膜的非线性结构和相应的非线性声学原理,及其调音和扩音结构的声学功能,对推进生物声学和电声技术的发展具有重要的科学意义和应用前景。

蝉如何发出强烈鸣声的现象早就引起人们的兴趣,在 17 世纪初就有雄蝉发声器的解剖学报道(Casseri, 1600),而蝉类分类学的报道约在 18 世纪 70 年代(如, Fabricius, 1775)。19 世纪到 20 世纪 30 年代,对蝉鸣声的研究为一般的定性描述,例如,语音描述(Bennett, 1860)、词语描述(Marshall, 1897)和乐谱描述(Myers, 1926)。1932 年加藤正世(Kato)出版的《蝉类研究》专著中,给出了 20 余种蝉鸣声的语音描述,并对蝉的发声器结构和神经系统给出了一般形态学图解和描述,但仍是分类学为主。蝉鸣声的定量研究开始于 20 世纪 40 年代, Pierce (1948) 首先用自制的照相记录仪(photographic recorder),给出了北美地区 2 种蝉(*Lyristes canicularis* Harris 和 *Okanagana rimosa* Say) 鸣声的二维图示。继后就是 Pringle (1953) 首先用阴极射线示波器给出了斯里兰卡地区几种蝉

鸣声时间波形的示波图,但缺乏频率信息。声(语)图仪(sonagraph/sound spectrograph)问世(Koenig等,1946)开拓了对蝉鸣声的声图结构、频谱特性和时间波形结构的认识,例如,Alexander等(1958)对2种17年蝉鸣声的研究。由Sueur(2001)的蝉鸣分类表来看,有鸣声图样(示波图、声图和频谱,或其中之一)的蝉262种(蝉亚科140种,裸蝉亚科119种,翅蝉亚科、副蝉亚科和螽蝉亚科各1种,我国被收录的蝉亚科17种和裸蝉亚科3种)中,1988~2000年为188种,约为1948~1997年(74种)的2.5倍。可见,虽然至今对蝉鸣的了解还不足全球蝉类(约3000余种)的十分之一,但近十多年来随着电声技术、信号分析和生物技术的发展,蝉鸣声的研究得到了长足的发展,而且促进了发声机理的研究。其中,对囊蝉(*Cystosoma saundersii*)和2种17年蝉(*Magicalada cassini*和*M. septendecim*)等的研究较为系统和深入。这些研究对蝉鸣声、鼓膜发声器的结构和发声机理,及其与听觉功能的内在联系等方面提供了新的认识,但仍缺乏系统的比较研究,尤其是对变音调蝉鸣声产生的声学原理和生物学机制的认识还非常有限。

我国早在石器时代就认识了蝉,殷代甲骨文中就出现了与蝉形状非常相似的文字和饰纹。夏王朝(公元前16世纪)的《礼记·月令》中就有蝉鸣与物候关系的记载:“仲夏之月,螳螂生,蝉始鸣;孟秋之月,寒蝉鸣。”但直到20世纪30~50年代,程淦藩(1935)《中国蝉之名录》(《中国蝉科志》第4页)和蔡帮华(1956)《昆虫分类学》等著作的问世,才对我国蝉类分类学有了一定的研究,并给出了少数常见种鸣声的语音描述。1997年问世的《中国蝉科志》(周尧、雷仲仁等),较系统地给出了我国200余种蝉类的分类,以及23种蝉鸣声的示波图和频谱分析。

1983年4月作者在云南景洪地震培训班讲课期间,对蝉鸣的社会性现象产生了极大兴趣,并开始我国蝉鸣声和发声机理的研究。在马大猷院士的鼓励和国家自然科学基金相继3次的资助下,对我国蝉类鸣声的种特性、发声器的结构和力学特性、发声的声学 and 生物学原理、发声肌的动作特性和神经支配特性、以及单向性声通讯等方面,进行了较为系统的研究。近年来,国内有关科研单位也相继开展了一些蝉类鸣声的研究。至今,国内外尚无有关“蝉的鸣声和发声”的科普读物和专著,其研究结果都分散在国内外有关的刊物上。我国是世界上蝉类资源最丰富的国家之一,随着国民经济和科学技术的发展,进一步认识和开发利用这一资源就需要普及和提高这一领域的知识。同时,这也是生物物理学的分支学科——生物声学的重要研究内容,需要吸引更多的生物学和声学工作者来进一步开拓这一领域的研究。据此,作者集近20年来的研究工作和国内外的有关资料,撰写这本兼有科普性与学术性的著作。

作者对中国科学院声学研究所马大猷院士的多次指导,张家驹、程明昆和齐士铃研究员多年来的帮助,西北农业大学周尧教授在有关蝉类分类学上的帮助,中国农业科学院植物保护研究所雷仲仁研究员在蝉类鸣声种特性方面的合作研究,王永兵同志在硕士研究生、杨新宇同志在硕士和博士研究生期间所做的大量工作,以及曾参与本工作的刘向群、王强、刘利军、徐慕玲、陈浩、张红和唐欢等同志,一并表示致谢。特别要感谢85岁高龄的马大猷教授亲自为本书作《序》和对科学工作者的勉励。

由于作者知识面和资料搜集的有限性,以及目前对蝉类发声的生物学和声学原理的了解还有相当的局限性,因此书中难免存在不当和错误之处,恳请读者批评指正,以便更好地完善本书。

# 引 言

在昆虫世界里,蝉类仅仅是同翅目(Homoptera)中的一个种群(蝉科Cicadidae,英文,Cicadas)。但在有声世界里,蝉是善歌的娇娇者,并以特有的生活习性和特化了的鼓膜发声器发出高亢而动听的鸣声,早为人们所熟悉。与直翅目(Orthoptera)中善歌鸣虫(蟋蟀、螽斯、蝗虫和蝼蛄等)的摩擦发声和两性对歌的双向性声通讯相比较,系统进化中雌蝉的发声结构退化而失去发声功能,而雄蝉的鼓膜发声器得到高度特化和发达,不仅由复杂肋结构的发声膜受迫振动发声,并配备一整套调音和扩音结构,犹似一架超小型组合式音响装置,形成适合于种衍生的单向性声通讯。有些种类的雄蝉能发出优美而动听的变音调声,可与善歌的鸣鸟声相媲美,故有“鸟鸣蝉”等之称。但在物种的进化中它们比有“智慧中枢”的鸟类低等得多。同时,为了适应种衍生的需要,系统进化中不仅雄蝉的虫体结构发生了重大的适应性变化,其发声膜、发声肌和发声神经的结构和动作特性,及其背瓣、腹瓣和气囊等调音和扩音结构,都呈与鸣声种特性有关的种差异,而且雌蝉的发声肌退化为细长的听膜肌,多数种类雄蝉的镜膜兼有听膜和鸣声辐射的主要窗口的功能,以适应单向性声通讯的需要。因此,有关蝉类鸣声和发声的研究早就引起生物学和声学家的浓厚的兴趣。由于受到蝉类鸣叫季节和地区分布,以及吮吸植株汁液为生而难以人工饲养等限制,蝉鸣声和发声机理的研究远不如对直翅目鸣虫摩擦发声的研究来得广泛和深入。但是这领域的研究不仅在生物学上对认识鸣虫的声通讯、分类的声学标志和物理防治等具有重要的意义,而且在声学上雄蝉的组合式鼓膜发声器比直翅目鸣虫的摩擦发声更为迷人。雄蝉的发声肌不到0.1g,以特有的高速率收缩运动驱动面积约 $0.3\text{cm}^2$ 的发声膜振动,不仅可产生极其复杂和高强度的声脉冲,并通过一整套调音和扩音结构的功能作用,产生80~100dB,甚至高达130dB的不同音调变化的鸣叫声,发声效率可达30%左右,是目前的电声装置所难以比拟的。因此揭示蝉类发声膜的非线性结构和相应的非线性声学原理,及其调音和扩音结构的声学功能,对推进生物声学和电声技术的发展具有重要的科学意义和应用前景。

蝉如何发出强烈鸣声的现象早就引起人们的兴趣,在17世纪初就有雄蝉发声器的解剖学报道(Casseri, 1600),而蝉类分类学的报道约在18世纪70年代(如, Fabricius, 1775)。19世纪到20世纪30年代,对蝉鸣声的研究为一般的定性描述,例如,语音描述(Bennett, 1860)、词语描述(Marshall, 1897)和乐谱描述(Myers, 1926)。1932年加藤正世(Kato)出版的《蝉类研究》专著中,给出了20余种蝉鸣声的语音描述,并对蝉的发声器结构和神经系统给出了一般形态学图解和描述,但仍是分类学为主。蝉鸣声的定量研究开始于20世纪40年代, Pierce (1948) 首先用自制的照相记录仪(photographic recorder),给出了北美地区2种蝉(*Lyrister canicularis* Harris 和 *Okanagana rimosa* Say) 鸣声的二维图示。继后就是 Pringle (1953) 首先用阴极射线示波器给出了斯里兰卡地区几种蝉



鸣声时间波形的示波图,但缺乏频率信息。声(语)图仪(sonagraph/sound spectrograph)问世(Koenig等,1946)开拓了对蝉鸣声的声图结构、频谱特性和时间波形结构的认识,例如,Alexander等(1958)对2种17年蝉鸣声的研究。由Sueur(2001)的蝉鸣分类表来看,有鸣声图样(示波图、声图和频谱,或其中之一)的蝉262种(蝉亚科140种,裸蝉亚科119种,翅蝉亚科、副蝉亚科和螽蝉亚科各1种,我国被收录的蝉亚科17种和裸蝉亚科3种)中,1988~2000年为188种,约为1948~1997年(74种)的2.5倍。可见,虽然至今对蝉鸣的了解还不足全球蝉类(约3000余种)的十分之一,但近十多年来随着电声技术、信号分析和生物技术的发展,蝉鸣声的研究得到了长足的发展,而且促进了发声机理的研究。其中,对囊蝉(*Cystosoma saundersii*)和2种17年蝉(*Magicalada cassini*和*M. septendecim*)等的研究较为系统和深入。这些研究对蝉鸣声、鼓膜发声器的结构和发声机理,及其与听觉功能的内在联系等方面提供了新的认识,但仍缺乏系统的比较研究,尤其是对变音调蝉鸣声产生的声学原理和生物学机制的认识还非常有限。

我国早在石器时代就认识了蝉,殷代甲骨文中就出现了与蝉形状非常相似的文字和饰纹。夏王朝(公元前16世纪)的《礼记·月令》中就有蝉鸣与物候关系的记载:“仲夏之月,螳螂生,蝉始鸣;孟秋之月,寒蝉鸣。”但直到20世纪30~50年代,程淦藩(1935)《中国蝉之名录》(《中国蝉科志》第4页)和蔡帮华(1956)《昆虫分类学》等著作的问世,才对我国蝉类分类学有了一定的研究,并给出了少数常见种鸣声的语音描述。1997年问世的《中国蝉科志》(周尧、雷仲仁等),较系统地给出了我国200余种蝉类的分类,以及23种蝉鸣声的示波图和频谱分析。

1983年4月作者在云南景洪地震培训班讲课期间,对蝉鸣的社会性现象产生了极大兴趣,并开始我国蝉鸣声和发声机理的研究。在马大猷院士的鼓励和国家自然科学基金相继3次的资助下,对我国蝉类鸣声的种特性、发声器的结构和力学特性、发声的声学 and 生物学原理、发声肌的动作特性和神经支配特性、以及单向性声通讯等方面,进行了较为系统的研究。近年来,国内有关科研单位也相继开展了一些蝉类鸣声的研究。至今,国内外尚无有关“蝉的鸣声和发声”的科普读物和专著,其研究结果都分散在国内外有关的刊物上。我国是世界上蝉类资源最丰富的国家之一,随着国民经济和科学技术的发展,进一步认识和开发利用这一资源就需要普及和提高这一领域的知识。同时,这也是生物物理学的分支学科——生物声学的重要研究内容,需要吸引更多的生物学和声学工作者来进一步开拓这一领域的研究。据此,作者集近20年来的研究工作和国内外的有关资料,撰写这本兼有科普性与学术性的著作。

作者对中国科学院声学研究所马大猷院士的多次指导,张家驹、程明昆和齐士铃研究员多年来的帮助,西北农业大学周尧教授在有关蝉类分类学上的帮助,中国农业科学院植物保护研究所雷仲仁研究员在蝉类鸣声种特性方面的合作研究,王永兵同志在硕士研究生、杨新宇同志在硕士和博士研究生期间所做的大量工作,以及曾参与本工作的刘向群、王强、刘利军、徐慕玲、陈浩、张红和唐欢等同志,一并表示致谢。特别要感谢85岁高龄的马大猷教授亲自为本书作《序》和对科学工作者的勉励。

由于作者知识面和资料搜集的有限性,以及目前对蝉类发声的生物学和声学原理的了解还有相当的局限性,因此书中难免存在不当和错误之处,恳请读者批评指正,以便更好地完善本书。

# 目 录

## 第一篇 大自然的杰出塑造

|                     |      |
|---------------------|------|
| 第 1 章 蝉的系统发育 .....  | (1)  |
| 1.1 发声器的演化 .....    | (1)  |
| 1.2 虫体的适应性变化 .....  | (2)  |
| 1.3 背瓣和腹瓣的演化 .....  | (6)  |
| 1.4 特有的生活习性 .....   | (9)  |
| 1.5 鸣叫的时间习性 .....   | (12) |
| 第 2 章 蝉与人类的关系 ..... | (14) |
| 2.1 蝉的地区分布 .....    | (14) |
| 2.2 蝉的地理分布 .....    | (15) |
| 2.3 蝉的危害与防治 .....   | (16) |
| 2.4 蝉的可用性 .....     | (17) |

## 第二篇 蝉的鸣声与叫声

|                                       |      |
|---------------------------------------|------|
| 第 3 章 蝉鸣声的记录、分析和描述 .....              | (19) |
| 3.1 蝉鸣声的记录 .....                      | (19) |
| 3.2 蝉鸣声的分析 .....                      | (19) |
| 3.3 蝉鸣声的描述 .....                      | (20) |
| 第 4 章 裸蝉亚科雄蝉的求偶声 .....                | (24) |
| 4.1 红蝉 <i>H. sanguinea</i> .....      | (24) |
| 4.2 雅氏山蝉 <i>L. yamashitai</i> .....   | (25) |
| 4.3 东北山蝉 <i>L. admirabilis</i> .....  | (27) |
| 4.4 山西姬蝉 <i>C. shansiensis</i> .....  | (27) |
| 第 5 章 蝉亚科背瓣不足型种雄蝉的求偶声 .....           | (30) |
| 5.1 绿草蝉 <i>M. hebes</i> .....         | (30) |
| 5.2 大鼻草蝉 <i>M. nasalis</i> .....      | (31) |
| 5.3 靛青草蝉 <i>M. indigotea</i> .....    | (33) |
| 5.4 斑蝉 <i>G. maculata</i> .....       | (33) |
| 5.5 广西彩蝉 <i>C. guangxiensis</i> ..... | (38) |
| 第 6 章 蝉亚科背瓣丰满型种雄蝉的求偶声 .....           | (41) |
| 6.1 螳蛄蝉 <i>P. kaempferi</i> .....     | (41) |

|                            |                                                                   |       |
|----------------------------|-------------------------------------------------------------------|-------|
| 6.2                        | 黄螳蛄 <i>P. hilpa</i> .....                                         | (46)  |
| 6.3                        | 黑蚱蝉 <i>C. atrata</i> .....                                        | (47)  |
| 6.4                        | 黄蚱蝉 <i>C. mandarina</i> .....                                     | (49)  |
| 6.5                        | 南蚱蝉 <i>C. holsti</i> .....                                        | (50)  |
| 6.6                        | 大沽蝉 <i>P. gigas</i> .....                                         | (51)  |
| 6.7                        | 蟪蛄 <i>Tanna sp.</i> .....                                         | (52)  |
| 6.8                        | 日本蟪蛄 <i>T. japonensis</i> .....                                   | (55)  |
| 6.9                        | 网翅蝉 <i>P. ducalis</i> .....                                       | (57)  |
| 6.10                       | 螂蝉 <i>P. linearis</i> .....                                       | (59)  |
| 6.11                       | 黑螂蝉 <i>P. piceata</i> .....                                       | (61)  |
| 6.12                       | 震旦马蝉 <i>P. pieli</i> .....                                        | (63)  |
| 6.13                       | 大马蝉 <i>M. kareisana</i> .....                                     | (65)  |
| 6.14                       | 松村大马蝉 <i>M. matsumurai</i> .....                                  | (71)  |
| 6.15                       | 胡蝉 <i>G. tienta</i> .....                                         | (73)  |
| 6.16                       | 尖瓣蜩蝉 <i>D. terpsichore</i> .....                                  | (75)  |
| 6.17                       | 狭瓣蜩蝉 <i>A. bindusara</i> .....                                    | (79)  |
| 6.18                       | 蜩蝉 <i>D. feae</i> .....                                           | (83)  |
| 6.19                       | 长瓣蜩蝉 <i>D. hainanensis</i> .....                                  | (84)  |
| 6.20                       | 贾氏僚蝉 <i>L. jai</i> .....                                          | (85)  |
| 6.21                       | 呜呜蝉 <i>O. maculaticollis</i> .....                                | (85)  |
| 6.22                       | 弯三瘤蝉 <i>I. flexa</i> .....                                        | (90)  |
| 6.23                       | 周氏寒蝉 <i>M. choui</i> .....                                        | (94)  |
| 6.24                       | 蒙古寒蝉 <i>M. mongolica</i> .....                                    | (98)  |
| 6.25                       | 台湾松寒蝉 <i>M. opalifera</i> Walker var. <i>formosana</i> Kato ..... | (102) |
| 6.26                       | 松寒蝉 <i>M. opalifera</i> .....                                     | (104) |
| <b>第7章 雄蝉的非求偶性叫声</b> ..... |                                                                   | (110) |
| 7.1                        | 抗议叫声 .....                                                        | (110) |
| 7.2                        | 夜叫声 .....                                                         | (110) |
| 7.3                        | 群体叫声 .....                                                        | (111) |
| 7.4                        | 社会性叫声 .....                                                       | (111) |

### 第三篇 蝉的发声和接收

|                           |                   |       |
|---------------------------|-------------------|-------|
| <b>第8章 鼓膜发声器的结构</b> ..... |                   | (114) |
| 8.1                       | 鼓膜发声器的配置 .....    | (114) |
| 8.2                       | 发声肌的形态结构 .....    | (116) |
| 8.3                       | 发声肌的显微和超微结构 ..... | (117) |
| 8.4                       | 肌原纤维的阵列结构 .....   | (121) |
| 8.5                       | 发声膜的形态结构 .....    | (123) |
| 8.6                       | 发声膜的显微和超微结构 ..... | (125) |

|             |                         |              |
|-------------|-------------------------|--------------|
| 8.7         | 辅助发声结构 .....            | (129)        |
| <b>第9章</b>  | <b>蝉发声的原初过程 .....</b>   | <b>(133)</b> |
| 9.1         | 发声膜的静态特性 .....          | (133)        |
| 9.2         | 发声膜的动态特性 .....          | (137)        |
| 9.3         | 发声肌动作的一般特性 .....        | (143)        |
| 9.4         | 发声肌的颤动特性 .....          | (146)        |
| 9.5         | 发声肌的肌动特性 (EMG) .....    | (150)        |
| 9.6         | 张肌的调节功能 .....           | (156)        |
| <b>第10章</b> | <b>雄蝉发声的神经支配 .....</b>  | <b>(159)</b> |
| 10.1        | 雄蝉的神经系统 .....           | (159)        |
| 10.2        | 发声神经的类型和结构 .....        | (160)        |
| 10.3        | 单音调蝉鸣声的神经支配 .....       | (163)        |
| 10.4        | 变音调蝉鸣声的神经支配 .....       | (167)        |
| 10.5        | 发声神经支配的频率响应特性 .....     | (170)        |
| 10.6        | 发声神经支配的时间强度特性 .....     | (172)        |
| 10.7        | 中枢的控声功能 .....           | (173)        |
| <b>第11章</b> | <b>蝉鸣声的辐射 .....</b>     | <b>(176)</b> |
| 11.1        | 蝉鸣声的近体方向性 .....         | (176)        |
| 11.2        | 辅助发声器的声辐射 .....         | (178)        |
| 11.3        | 气囊的共鸣功能 .....           | (183)        |
| 11.4        | 腹部的伴音运动 .....           | (185)        |
| 11.5        | 声门的调音功能 .....           | (187)        |
| <b>第12章</b> | <b>蝉鸣机理的声学分析 .....</b>  | <b>(190)</b> |
| 12.1        | 鼓膜发声器的声学模型 .....        | (190)        |
| 12.2        | 发声膜肋振动的类比分析 .....       | (191)        |
| 12.3        | 调声板膜的类比分析 .....         | (195)        |
| 12.4        | 气囊的共鸣模式 .....           | (196)        |
| 12.5        | 蝉鸣声辐射的种特性 .....         | (203)        |
| 12.6        | 雌蝉飞行趋声范围的估计 .....       | (209)        |
| <b>第13章</b> | <b>蝉的单向性声通讯 .....</b>   | <b>(213)</b> |
| 13.1        | 听觉器的结构和功能 .....         | (213)        |
| 13.2        | 弦音器的功能模式 .....          | (215)        |
| 13.3        | 蝉的听觉敏感性 .....           | (216)        |
| 13.4        | 蝉的方向听觉 .....            | (218)        |
| 13.5        | 鸣叫雄蝉的听觉响应 .....         | (219)        |
| 13.6        | 鸣叫雄蝉听觉与发声的内在关系 .....    | (224)        |
| <b>附录</b>   | <b>雄蝉虫体特征检索表 .....</b>  | <b>(226)</b> |
|             | <b>中英文专业词汇对照表 .....</b> | <b>(236)</b> |
|             | <b>参考文献 .....</b>       | <b>(242)</b> |

# 第一篇 大自然的杰出塑造

蝉类是地球第四纪冰川到来后，在绿洲内保存下来的一个种群。在与大自然的抗衡中，为了适应环境而求得生存，蝉类与其它动物类群一样，形成了自己特有的种群特性。在系统进化中，为了适应幼虫的长期地下生活和出土后羽化时固定虫体，以及吮吸植株汁液为生的需要，形成发达的开掘式前足和锐利的刺吸口器，在地理分布上形成主要为热带和亚热带种型。更重要的是为了有效地以声信号作为种衍生信使的需要，发声结构的演化和发声效能的增强形成了系统进化特有的种群特性。除了与特定环境相适应的少数种类仍以无特化结构的翅体拍击发声和有一定特化结构的摩擦发声之外，绝大多数种类的雄蝉形成了其它节肢动物难以比拟的高度特化的鼓膜发声器。这不仅由高度特化的发声肌驱动不同肋结构的发声膜振动发声，并配置不同形态结构的调音—扩音结构，产生和发出不同音色和音调变化的种特性鸣声。与此同时，雄蝉的体形和体内外结构发生了重大的变化，中胸明显扩大，第1、2腹节愈合而特化为鼓膜发声器，并占据虫体胸腹部的主要位置，头胸部与压缩在有限空间内的内脏系统分开，以细长的食道和背管相连接。与此相反，雌蝉的发声器退化而失去发声功能，其发声肌蜕化成细长的听膜肌，增强听觉的调节功能，以适应声通讯的需要。可见，蝉类发声结构的演化和发声效能的增强不仅是其系统进化的重要标志，而且杰出地体现了大自然在降低能耗下追求高速度和高效率的设计目标。

## 第1章 蝉的系统发育

全球约有蝉类 3000 余种，我国已知的约 200 多种，是蝉类资源最多的国家之一。蝉类 (Cicadas) 在昆虫纲中的隶属关系为昆虫纲→有翅亚纲 (Pterygota)→不全变态类 (Hemimetabola)→半翅类 (Hemipteroidea)→同翅目 (Homoptera, 前翅呈相同的形态结构)→头喙亚目 (Auchenorrhyncha)→蝉总科 (Cicadoidea)→蝉科 (Cicadidae)。与其它节肢动物相比较，蝉类发声结构和发声效能的演化，和虫体结构的适应性变化，不仅是其系统进化特有的重要标志，并是大自然杰出塑造的典范。

### 1.1 发声器的演化

蝉类以声信号作为种衍生信使，其发声方式、发声结构的演化和发声效能的增高最为引人注目，不仅是蝉类系统进化的重要标志，而且是蝉总科系统分类中重要的亚科特征。祖种

没有鼓膜发声器、听器、背瓣和腹瓣，而且腹部(气囊)很小、前胸背板远大于中胸背板、前胸背板的端部宽于基部，发声效率低。衍生种的中胸扩大和1~2腹节愈合而高度特化为鼓膜发声器，并衍生一整套调音和扩音的辅助发声结构(如背瓣、腹瓣、褶膜、镜膜、鼓室、腹室和气囊等)，发声效率高。同时，发声方式由无特化结构的翅体拍击发声，演化由一定特化结构的摩擦发声，进而演化为高度特化的鼓膜发声器的膜振动发声。

蝉总科中，一支为蠡蝉科(Tettigarctidae)的蠡蝉亚科(Tettigarctinae)，原始性状最多的原始类群，全球仅2种，分布在澳大利亚南部。另一支为蝉科(Cicadidae)，分为胸蝉亚科(Plautillinae)、翅蝉亚科(Platypediinae)、齿蝉亚科(Ydiellinae)、副蝉亚科(Tettigadinae)、裸蝉亚科(Tibicininae)和蝉亚科(Cicadinae)。裸蝉亚科和蝉亚科在分支顶端，最为进化，种类和数量最多，约占蝉总科的98%，而且蝉亚科比裸蝉亚科更为进化，种类和数量更多。其它亚科虽然种类很少，但进化的途径可能不同而构成不同的亚科分支。

胸蝉亚科：虽有副发声器和鼓膜发声器，有背瓣，发声效率较高，但胸、腹部的形态结构较原始于其它亚科，仅见于非洲的局部地区。

翅蝉亚科：无背瓣无特化的发声结构，多为翅体型发声，即由翅的快速运动拍击虫体发声，雌雄都有发声行为，一般有听器和腹瓣，全球有4族5属33种，为北美特有类群，我国仅1族1属3种。

齿蝉亚科：例如，*Ydiella gilloni* Boulard，无鼓膜发声器，双翅型摩擦发声，与直翅目鸣虫(蝗虫等)的摩擦发声器相类似，即由后翅前缘一排锥状突起(相当于刮器)与前翅后缘2A脉下方几排密生的小齿突(相当于音锉)摩擦发声。

副蝉亚科：无背瓣，有鼓膜发声器，并特有副发声器，即雌、雄蝉中胸背瓣前侧角由许多弯曲的细纵纹组成的椭圆形发声盘，与前翅臀叶基部的叶状突摩擦发声。其发声盘的大小、形状和纵纹的多少因种而异，鸣声也各有特色。全球共30多种，主要分布在新热带区，尤其南美洲南部，我国仅古北区有1属1种。

裸蝉亚科：仅雄蝉有鼓膜发声器，无背瓣，发声膜裸露。有腹瓣和听器。全球性分布，但主要分布在南半球的热带和亚热带区，我国已知的为5族15属46种。

蝉亚科：仅雄虫有鼓膜发声器，背瓣(dorsal valve, DV)部分或全部盖住发声膜，腹瓣的大小和形状成明显的种异。全球性分布，为数量最多的类群，我国已知约13族46属156种。其中，背瓣盖住发声膜不足二分之一的背瓣不足型种雄蝉为15属56种，背瓣盖住大部或全部发声膜的背瓣丰满型种雄蝉为31属100种。

## 1.2 虫体的适应性变化

在系统进化中，为了适应环境和繁衍后代的生存竞争需要，必须有效地进行单向性声通讯。雄蝉随着第1、2腹节愈合和高度特化为鼓膜发声器，虫体的外部形态和体内结构都产生了结构性的适应性变化。

### 1.2.1 形态结构

蝉类的虫体着有不同的体色和斑纹，多般为褐色、黄绿色或绿色和灰黑色或黑色等，栖居树荫中具有一定的保护色的功能。有些种类以体色来拟名，例如，红蝉属的4种红蝉都因腹部为红色或胸部有红斑等而分别冠以红蝉、小黑红蝉、大红蝉和胸红蝉。

虫体都分为头部、胸部和腹部(图 1.1)。头部两侧为一对复眼,可视近物。头部前方向前隆起为额,其顶后方中央为呈三角形排列的 3 个单眼,有一定的光感觉。两侧复眼和单眼所在的头面为头顶。复眼内侧为一对鬃状触角,通常为 5~7 节,基节较粗,其它各节逐渐变细。额两侧为颊板,下方为锥形刺吸口器。

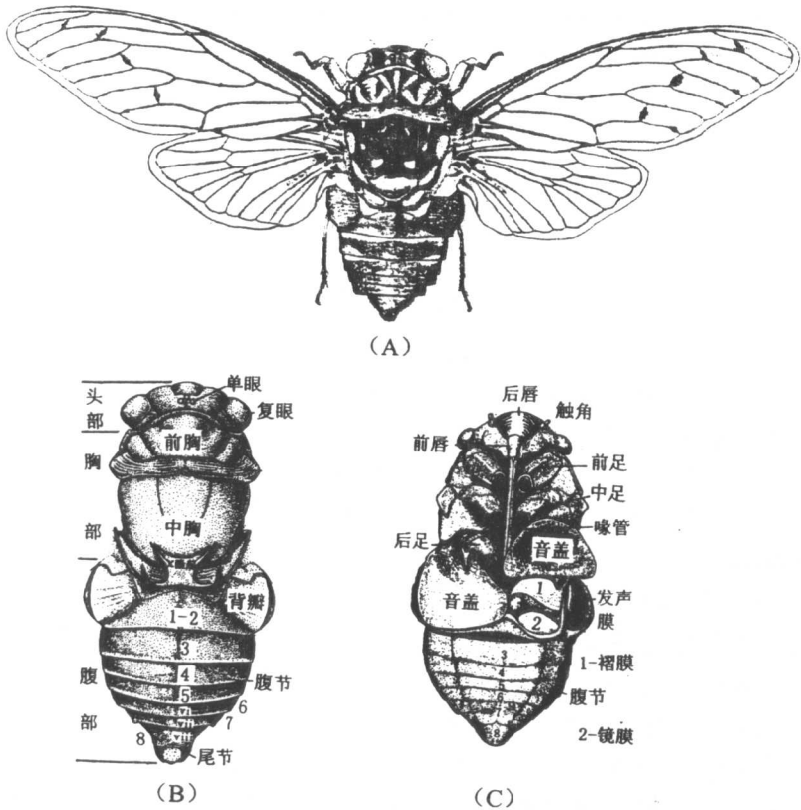


图 1.1 蝉的形态结构(据周尧等, 1997)  
(A)全身背面观; (B)和(C)去双翅后背面观和腹面观

胸部分为前胸、中胸和后胸。前胸背板的前缘框边紧挨头部,并有两侧缘和后缘边框。中胸背板发达,多般呈半球状,后缘中央为 X 形隆起(cruciform elevation)。后胸狭小,紧接愈合的 1~2 腹节之间的左右两侧各有一个发达的鼓膜发声器,故有“蝉以胁鸣”之称(其意为发声器在两侧腋下)。背面两侧可见鼓膜发声器的鼓盖,腹面可见两侧鼓膜发声器的音盖(又称腹瓣),掀开音盖可见镜膜(听膜)和褶膜。雌蝉的发声器已退化而只见其痕迹。腹部的 3~8 腹节为气囊和内脏系统, 9~11 腹节为外生殖器和附属器。

蝉类的前翅较大,后翅较小,有较高的飞行能力。翅膜透明或革质,并着不同的颜色和不同形态的斑纹,与生活环境相匹配,具有一定的保护色功能。有些种类以犹似绚丽的彩蝶,并以翅斑形态和颜色来拟名。例如斑蝉族的 17 种蝉,虫体虽都为黑色,但翅斑的形态和颜色多样,冠以“琥珀蝉”、“孔雀蝉”、“黑豹斑蝉”、“绿彩蝉”和“橙彩蝉”等美称。前翅的纵脉发达,并由纵、径和横脉分别构成基室、径基室、径室、翅端室和臀室。

蝉类有 3 对强劲의胸足。前足基节环状,股节粗大且下方为刺形开掘式足,胫节细长分 3 节和爪一对,爪间无爪垫。中、后足股节明显变细,胫节与前足相似,但后足基节腹面有

一根向后生长的基节刺。可见，蝉类 3 对发达的胸足，不仅其前足适应于幼虫期在地下土壤内生活的开掘需要，而且 3 对胸足适应于老熟若虫(已成熟的幼虫)出土后羽化时固定虫体的需要，即前足抓住树杆，中、后足支撑在树杆上。

### 1.2.2 体内结构

为了适应于产生足够声强和种特性的鸣声，雄蝉的气囊占据腹腔的大部分，内脏系统压缩于腹后部和尾部的有限空间内(图 1.2)。

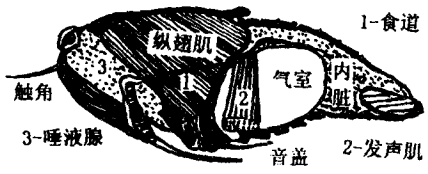


图 1.2 雄蝉的纵剖面

雄蝉的气囊，又称“气室”，约占整个腹部空间的二分之一。大多数种类雄蝉鸣叫时，气囊司“共鸣腔”的功能。其它的内脏系统产生相应的结构性变态以适应庞大的气囊所占空间的需要，其长长的食道穿过纵翅肌，并由横隔板中央狭缝的上部穿过，并在气室上部与几乎紧贴背部的胃、肠系统相接，其它的内脏系统都被压缩在气囊后面的尾腹部。同时，中枢神经系统的后胸腹神经节的纤维束从横隔板中央狭缝的下部穿过，然后分开，并到达所支配的有关效应器。

### 1.2.3 体长与体宽

由我国已知的 200 余种蝉类来看，系统进化中雄蝉体长虽有明显的种差异，但可分为小型、中型、大型和特大型种，体长分别为 20mm 以下、20~40mm 以下、40~50mm 以下和 50mm 以上。体形虽有细长、粗壮、宽扁之分，但由体长体宽比可分为标准型、窄型和宽型体形，其体长体宽比分别约 3.5、4.0 和 2.5。同时，种型和体形的种优势与鼓膜发声器的发达程度相适应。雌蝉由于发声器退化和气囊闭塞，虫体一般都小于同种雄蝉。我国已知蝉类中，除翅蝉亚科 1 属 3 种和副蝉亚科 1 属 1 种的雄蝉体长平均为  $(27.4 \pm 3.5)$ mm 之外，其它 98% 为裸蝉亚科(15 属 46 种)和蝉亚科(46 属 156 种)。

裸蝉亚科中，体长和体宽(中胸背的宽度)有测量值的雄蝉为 11 属 38 种(见附录)，占已知种的 82.6%。雄蝉体长单元的种量分布只有 1 个分布区，并以小型种为主(图 1.3)。

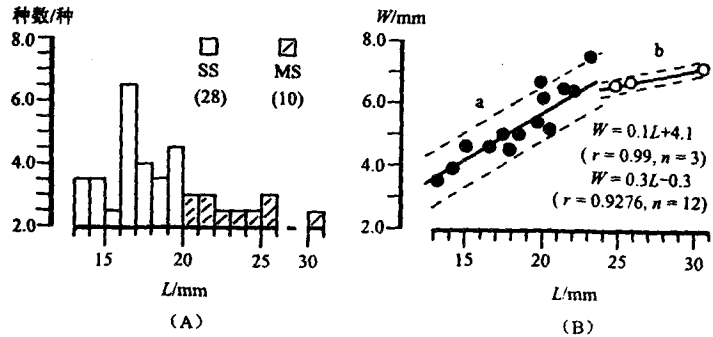


图 1.3 裸蝉亚科雄蝉体长单元的种量分布和体宽(W)与体长(L)关系  
(A)体长单元的种量分布，SS 和 MS 为小型和中型种；(B)W 与 L 的关系，  
r 为相关系数，n 为样本数，虚线为回归直线 95% 的置信区



图 1.3(A)中, 小型种(SS)28 种, 占 73.7%, 平均体长 16.7mm; 中型种(MS)10 种, 占 26.3%, 平均体长为 23.4mm。同时, 89.5%的雄蝉为标准型体形, 即体长 13~23mm (图 1.3B-a), 体宽与体长显著性相关( $r > r_{0.001}$ ,  $df$ (自由度)=10), 回归系数所表示的虫体增宽系数(widening coefficient of insect-body, WCIB)为 0.3, 体长体宽比(ratio of body length— to—width, RBLW)平均为 3.6, 并只有置信区(图 1.3B-a 中虚线区)外 2 种雄蝉近似宽型体形(RBLW=3.1); 其他 10.5%的雄蝉为窄型体形, 即体长 24~30mm(图 1.3B-b), 体宽与体长近似相关( $r > r_{0.1}$ ,  $df=1$ ), WCIB 为 0.1, RBLW 平均为 3.9。

蝉亚科中背瓣不足型种雄蝉中, 体长和体宽有测量值的雄蝉为 14 属 45 种(见附录), 占已知种的 80.4%。雄蝉体长单元展示 2 个分布区, 并以中型种为主(图 1.4)。

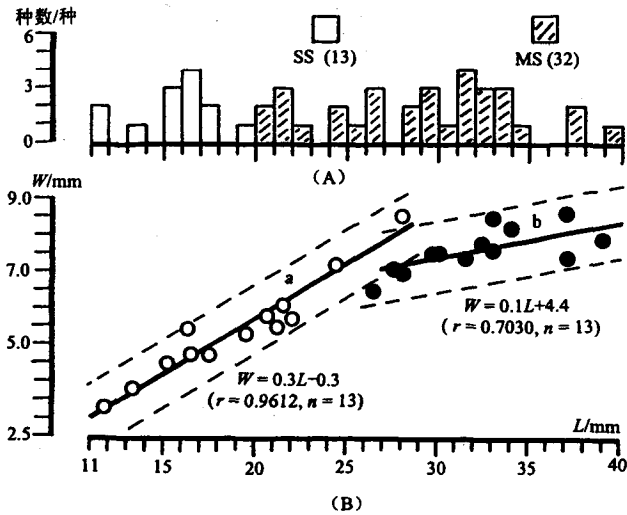


图 1.4 背瓣不足型种雄蝉体长单元的种量分布和体宽(W)与体长(L)关系  
(A)体长单元的种量分布, SS和MS为小型和中型种; (B)W与L的关系,  
 $r$ 为相关系数,  $n$ 为样本数, 虚线为回归直线 95%的置信区

图 1.4(A)中, 中型种(MS)32 种, 占 71.1%, 平均体长 28.6mm; 小型种占 28.9%, 平均体长 15.6mm。同时, 只有 48.9%的雄蝉为标准型体形, 即体长 11~28mm(图 1.4B-a), 体宽与体长显著性相关( $r > r_{0.001}$ ,  $df=11$ ), 虫体增宽系数(WCIB)为 0.3, 体长体宽比(RBLW)平均为 3.5。51.5%的雄蝉为窄型体形, 即体长 26~39mm(图 1.4B-b), 体宽与体长显著性相关( $r > r_{0.05}$ ,  $df=11$ ), WCIB 为 0.1, RBLW 平均为 4.2。

蝉亚科中背瓣丰满型种雄蝉, 体长和体宽有测量值的雄蝉为 28 属 89 种(见附录), 占已知种的 89.0%。雄蝉体长展示 4 个独立分布区(图 1.5A), 并以中型和大型种为主, 分别占 61.8%和 25.8%, 平均体长分别为 29.1mm 和 43.2mm。小型和特大型种分别占 6.7%和 5.6%, 平均体长分别为 18.2mm 和 51.4~70.5mm。同时, 62.9%的雄蝉为标准型体形, 即体长为 17.0~50.0mm(图 1.5B-a), 体宽与体长显著性相关( $r > r_{0.001}$ ,  $df=31$ ), 虫体增宽系数(WCIB)为 0.3, 体长体宽比(RBLW)平均为 3.5, 并只有置信区(图 1.5B-a 中虚线区)外 2 种雄蝉近似宽型体形(RBLW=3.1); 12.4%的雄蝉为窄型体形, 体长为 35.0~70.5mm(图 1.5B-b), 体宽与体长显著性相关( $r > r_{0.001}$ ,  $df=7$ ), WCIB 和 RBLW 分别为 0.2 和 4.0; 9.0%(螳螂蝉族)和 15.7%的雄蝉为宽型体形, 体长分别为 17.0~23.0mm 和