

文章编号: 1001-1498(2007)02-0188-05

光周期和温度对美凤蝶滞育诱导的影响^{*}

易传辉, 陈晓鸣^{**}, 史军义, 周成理

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所; 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室, 云南 昆明 650224)

摘要: 对光周期和温度对美凤蝶峨眉种群滞育诱导的影响进行了研究, 结果表明: 光周期对美凤蝶滞育的诱导作用与温度有关, 在 20 的恒温条件下, 光照在 12 ~ 13 h 范围内, 随着光照时间的缩短, 滞育个体增加, 在光照时间短于 12.5 h 后达到 100%; 在 25 时, 光照时间在 11 ~ 13.5 h 范围内, 随光照时间的缩短, 滞育率增加, 但没有出现全部个体滞育的情况, 最高滞育率为 94.5%; 在 30 时, 在实验光周期范围内没有出现滞育个体。温度对滞育的影响受光周期的影响, 在相同光照条件下, 在一定温度范围内, 随着温度的上升, 滞育率下降, 当温度上升幅度达到 30, 无论长短光照条件下均不出现滞育个体。只有在短光照条件下, 低温才有利于滞育, 而长光照和高温则有利于个体的发育而抑制滞育产生。短光照对滞育的诱导作用具有累积效应。在 20 恒温条件下, 美凤蝶的临界光周期为 LD 13 h 11 min 10 h 49 min; 而在 25 恒温条件下, 美凤蝶的临界光周期为 LD 12 h 49 min 11 h 11 min。随着温度的升高, 临界光照长度缩短。美凤蝶对光周期的敏感期为 5 龄幼虫。

关键词: 美凤蝶; 滞育; 诱导; 光周期; 温度

中图分类号: Q969.438.2

文献标识码: A

The Effects of Photoperiod and Temperature on Diapause Inducing of the Great Mormon Butterfly *Papilio memnon* Linnaeus

YI Chuan-hui, CHEN Xiao-ming, SHI Jun-yi, ZHOU Cheng-li

(Research Institute of Resource Insects, CAF; Key Laboratory of Resource Insect Cultivation and Utilization, State Forestry Administration, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: The effects of photoperiod and temperature on diapause inducing of the great mormon butterfly *Papilio memnon* were studied, which came from the population of Emei areas, Sichuan Province. The effects of photoperiod on diapause were related to temperature. Under constant temperature 20, the percentage of diapause individuals went up with the shortening of daylength during 12 h to 13 h, and reached to 100% when daylength less than 12.5 h. Under constant temperature 25, the percentage of diapause individuals went up with the shortening of daylength during 11 h to 13.5 h, too, and arrived 94.5% when daylength at 12 h, but the percentage didnot arrive to 100%. Under constant temperature 30, no diapause happened. The effects of temperature on diapause were also related to photoperiod. Under the same daylength and in the range of test temperature, the percentage of diapause individuals went down with temperature increasing. When temperature arrived to 30, no individual went to diapause whether daylength short or long. Only short daylength and low temperature were benefit to diapause, long daylength and high temperature were benefit to growth. Short daylength had a cumulative effect for inducing diapause. Under constant temperature

收稿日期: 2006-10-13

基金项目: 国家林业局“948 引进项目“珍稀濒危蝴蝶培育技术引进”(2005-4-59)的部分内容

作者简介: 易传辉(1970—),男,四川开江人,在读博士研究生,主要研究方向:观赏昆虫培育与利用。

* 实验材料由四川峨眉山市胡芳女士提供,气象资料由成都高原气象研究所李跃清提供,在此表示衷心感谢!

** 通讯作者

20 °C, the critical photoperiod of *Papilio mannon* was LD 13 h 11 min 10 h 49 min, under constant temperature 25 °C, the critical photoperiod was LD 12 h 49 min 11 h 11 min. The critical daylength shortened with the rising of temperature. The fifth instar larvae of *Papilio mannon* is the sensitive stage to photoperiod.

Key words: *Papilio mannon*; diapause; induce; photoperiod; temperature

美凤蝶 (*Papilio mannon* Linnaeus) 属鳞翅目 (Lepidoptera) 凤蝶科 (Papilionidae) 凤蝶属 (*Papilio*) 的一种大型昆虫。该蝶雌雄异型, 在四川峨眉地区 1 年 3 代, 以蛹滞育越冬; 成虫在 4—10 月出现, 喜访花采蜜, 雄蝶飞行力强, 雌蝶飞行缓慢, 体态优美。幼虫以柑橘类 (*Citrus* spp.) 为食。国内主要分布在云南、四川、湖南、浙江等长江以南的广大地区; 国外主要分布于日本、东南亚和南亚地区。美凤蝶在国内仅见生物学特性方面的描述^[1-3], 而国外也仅见日本学者 Yoshio 等对美凤蝶光周期反应、耐寒性, 以及不同地理种群的临界光周期进行了研究^[4,5], 国内外均未见有关美凤蝶滞育研究的详细报道。

由于美凤蝶体型较大, 体态优美, 现已成为人工养殖和市场供应的主要蝴蝶品种之一, 标本被广泛应用于各种精美工艺品的制作, 而美凤蝶活体成虫则成了各种蝴蝶观赏园、蝴蝶公园、婚庆、开幕式等应用的主要蝴蝶品种, 深受广大群众特别是小朋友的喜爱。随着旅游业的发展, 各种蝴蝶观赏园、蝴蝶公园在全国各地兴起, 对美凤蝶活体成虫的需求量增大。由于美凤蝶滞育的存在, 仅能在 4—9 月提供活体成虫, 即便是在生长季节, 也无法对产量和市场进行调节, 严重地制约了蝴蝶产业的快速发展。因此, 开展美凤蝶滞育的应用研究, 已成为蝴蝶养殖产业的迫切要求, 而美凤蝶滞育的人工诱导和解除, 对活体的贮存、运输和调节市场供应都具有重要作用。

1 材料方法

1.1 实验材料

美凤蝶实验种群来源于四川省峨眉山市。2004 年 6 月从四川省峨眉山伏虎寺 (海拔约 500 m) 采集美凤蝶成虫放入试验繁殖园内, 以 10% 蜂蜜作为成虫补充营养, 繁殖后代用作试验虫源。越冬蛹保存于室外繁殖园内。

1.2 实验方法

实验光周期为 24 h 循环光周期。光周期根据峨眉山地区 1 a 中的自然光照长度 (查《天文年历》中民用蒙影晨昏时刻表) 和自然条件下美凤蝶在当地进入滞育和滞育解除前后的实际光照进行设置,

并参考了其它昆虫对光周期的反应; 温度设置参考美凤蝶在峨眉山地区生长季节 (4 月中下至 9 月中下旬) 的实际温度。

1.2.1 幼虫饲养 幼虫用新鲜柑橘 (*Citrus* spp.) 叶喂养, 1~2 龄幼虫饲养于无色透明小塑料瓶 (直径 4.2 cm, 高 8 cm) 内, 每瓶 10 头; 3~4 龄饲养于无色透明塑料杯 (直径 7.2 cm, 高 13 cm) 内, 每杯 10 头; 进入 5 龄后饲养于无色透明塑料盒 (长 15.5 cm, 宽 8 cm, 高 12 cm) 内, 每盒 5~10 头。气候箱内湿度设置为 90% ($\pm 7\%$), 光照强度为 3 000 lx。

1.2.2 光周期和温度对滞育影响实验 温度设置为 20 (± 1), 25 (± 1) 和 30 (± 1), 共 3 个梯度, 每个梯度相差 5 度。光周期设置为 9 个 (LD11 13, LD11.5 12.5, LD12 12, LD12.5 11.5, LD13 11, LD13.5 10.5, LD14 10, LD14.5 9.5, LD15 9), 每个光周期的光照时间相差 30 min。化蛹 10 d 后, 转入光周期为 LD 12 12 (表示光照时间和黑暗时间各为 12 h) 相应温度的气候箱中。观察记录各组滞育情况。各组实验虫数 20 头。

利用 SPSS 软件计算光周期与滞育率的相关性及寻找最佳拟合曲线, 用拟合曲线方程估算美凤蝶的临界光周期。

1.2.3 敏感虫龄测定 在 20 °C 的条件下, 将 1~5 龄不同龄期幼虫和初化蛹在长光照 (LD 15 9) (表示光照时间为 15 h, 黑暗时间为 9 h) 和短光照 (LD 12 12) 下交替处理, 观察记录滞育情况。

2 结果与分析

2.1 光周期和温度对美凤蝶滞育的影响

2.1.1 光周期对美凤蝶滞育的影响 实验结果 (表 1) 表明, 在 20 °C 条件下, 光照时间在 13 h 时已出现滞育个体; 在 12~13 h 之间, 随着光照时间的缩短, 滞育个体增加, 滞育率上升, 在光照时间短于 12.5 h 后达到 100%; 在 25 °C 条件下, 光照时间在 13.5 h 已出现滞育个体, 在 11.0~13.5 h 光照时间范围内, 随光照时间的缩短, 滞育个体增加, 滞育率上升, 但在整个实验光照时间范围内, 没有出现全部个体滞育的情况, 最高滞育率在光照时间为 12 h 时, 为

94.5%;而在 30 时,在实验光周期范围内没有出现滞育个体,滞育率均为 0%。这说明光照时间对美凤蝶的生长发育具有重要影响,这种影响因光照时间的长短而存在重大差异。在相同温度条件下,一定温度范围内,短光照有利于美凤蝶滞育,而长光照则有利于个体发育;但短光照对美凤蝶个体滞育的诱导作用与温度有关,温度越低,诱导作用越强,温度越高诱导作用越弱,当温度超过一定界限后,短光照的诱导作用消失。

表 1 不同光周期和温度条件下的滞育率 %

温度 /	光照时间 /h								
	11	11.5	12	12.5	13	13.5	14	14.5	15
20	—	—	100	100	74	0	0	0	0
25	89	50	94.5	61.9	46.2	15.4	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0

在 25 条件下,滞育率在光照时间为 12 h 时达到最高,为 94.5%;而当光照时间短于 12 h 后滞育率反而下降,光照为 11.5 h 时仅为 50%;当光照短于 11.5 h,在光照 11.0~11.5 范围内,随着光照时间的变短,滞育率又有所上升,在 11 h 时达到 89%。这种情况在研究其它昆虫对光周期的反应中也曾出现,如棉铃虫在 22、24、26 条件下 12 h 时滞育率达到最大,其后开始下降^[6],浙江北部地区的桑螟滞育研究中也发现类似的表现^[7]。自然界中高温往往伴随着长日照,低温伴随着短日照;而实验中出现这种滞育反应的光温与自然界的实际情况矛盾。这是否是导致出现这种滞育反应的原因,或预示美凤蝶在其生物地理历史过程中所经历的某一自然历史事件在遗传记忆中的体现,有待今后进一步研究。

2.1.2 温度对美凤蝶滞育的影响 实验结果(表 1)表明,20 时,光照时间为 13 h 时,滞育率为 74%,当光照时间短于 12.5 h 后滞育率均达到 100%;而 25 时,光照时间为 13 h 时,滞育率仅为 46.2%,12.5 h 时滞育率为 61.9%,当光照时间为 12 h 时滞育率达到最高值 94.5%,整个实验光周期范围内没有出现 100%的个体滞育;当气温达到 30 时,实验光周期范围内没有出现滞育个体。这说明温度对滞育的影响,与温度本身的高低有关。在一定温度范围内,随着温度的上升,相同光照条件下,滞育率下降,当上升幅度达到一定界限,无论长短光照条件下均不出现滞育个体。同时,也表明温度对滞育的影响受光周期的影响,只有在短光照条件下,低温才有利于滞育。

实验还表明,25 时,在较长光照(13.5 h)下已有部分个体进入滞育;而 20 时,在 13.5 h 光照时没有个体滞育,较短光照(13 h)下才有部分个体才进入滞育。在峨眉山市的人工养殖种群中,也发现在温度较高(日平均气温在 25 左右)和日照时间最长(查《天文年历》中的民用蒙影晨昏时刻表可知此时的日照时间接近 15 h)的 6 月下旬的少数个体进入滞育(4%),但滞育时间较短,滞育强度较弱,滞育蛹历期约 80 d 左右,这说明在长光照下高温也可能诱导部分个体进入滞育。这可能是美凤蝶适应当地环境的结果,但为什么仅少数个体进入滞育,其机理有待进一步研究。本实验中没有观察到美凤蝶在长光照(LD 15:9)下的滞育个体,可能与实验样本数较少有关,有待今后的进一步实验验证和完善。

2.1.3 光周期和温度的相互作用 Beck^[8]认为光周期是诱导、维持和终止滞育的主要因素,而 Tauber^[9]和 Danks 等^[10]认为光周期和温度均为昆虫滞育诱导、维持和终止的主要因素,光周期和温度相互影响;该研究也表明光周期和温度相互作用,共同对美凤蝶的滞育诱导产生影响。在实验光周期和温度范围内,短光照和低温有利于美凤蝶滞育的诱导,而长光照和高温则有利于个体的发育而抑制滞育产生;但也发现光周期和温度对滞育的影响不尽相同,当温度较低时,光周期的诱导作用明显,而当温度较高时,光周期的诱导作用明显减弱以至消失。温度对滞育的影响总体上表现为温度较高时对滞育的抑制作用,当温度超过一定界限,全部个体不再进入滞育。正是由于光周期和温度的这种相互作用,共同精确地调节着昆虫进入滞育的时间,从而使昆虫能够躲避不良环境的影响而得以繁衍。

2.2 临界光周期

在 20 时,光照时间在 12~14 h 的光周期范围内,美凤蝶滞育率与光周期变化显著相关($r=0.928$, $=0.05$),利用 SPSS 软件求得美凤蝶滞育率与光周期变化的拟合理论二项式方程为:

$$y = -13.714x^2 + 296.571x - 1476.057 (R^2 = 0.871)$$

图 1 为光周期与滞育关系拟合理论曲线。根据二次方程估算诱导 50% 个体进入滞育的光照长度为 13 h 11 min。因此美凤蝶在 20 时的临界光周期为 LD 13 h 11 min 10 h 49 min。这与美凤蝶在峨眉山地区秋季进入滞育时的光周期十分接近。峨眉山地区在 30°N(29°31'N)左右,查《天文年历》的民用蒙影晨昏时刻表可知,在 9 月中旬峨眉山地区的

光照时间接近 13 h 10 min (在 9 月 18 日为 13 h 07 min)。美凤蝶在峨眉山地区以第 3 代蛹滞育越冬,第 3 代在 9 月中旬至 10 月上旬化蛹,而峨眉山地区在 9 月 26 日左右的日平均气温为 20℃,与实验温度也十分接近。

在 25℃ 时,光照时间在 12~14 h 的光周期范围内,美凤蝶滞育率与光周期变化显著相关 ($r = -0.993, P < 0.01$),利用 SPSS 软件求得美凤蝶滞育率与光周期变化的拟合理论二项式方程为:

$$y = 5.514x^2 - 190.471x + 1585.057 (R^2 = 0.99)$$

图 2 为 25℃ 条件下光周期与滞育关系的拟合理论曲线。根据二次方程估算诱导 50% 个体进入滞育的光照时间为 12 h 49 min。因此,在 25℃ 时美凤蝶的临界光周期为 LD 12 h 49 min 11 h 11 min。

在 20℃ 条件下,美凤蝶的临界光照时间为 13 h 11 min;而 25℃ 条件下,临界光照时间为 12 h 49 min,要比 20℃ 时短 22 min。这说明临界光周期与温度有关,一定温度范围内,温度越高,临界光照时间越短,即在较高温度时更短的光照才能引起在较低温度下较长光照相同的滞育诱导效果。

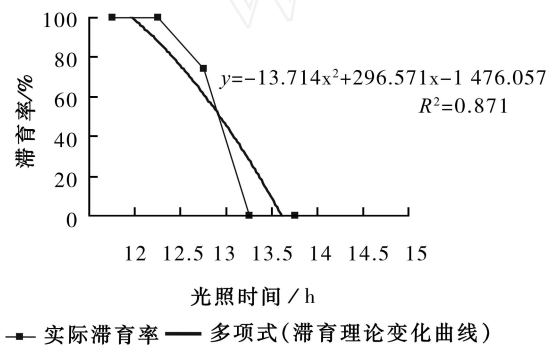


图 1 20℃ 下滞育变化趋势

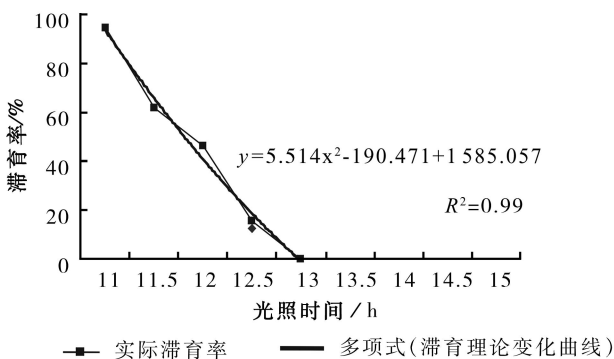


图 2 25℃ 下滞育变化趋势

在 20℃ 温度条件下,峨眉 (29°31'N) 种群的临界光周期与日本 Kanagawa (35°16'N) 的新建立种群

诱导滞育的临界光周期 LD 13 h 15 min 10 h 45 min 相近,但后者更偏北一些;而峨眉山与日本 Naze City (28°23'N) 和 Kagoshima (31°36'N) 纬度相近,但在 Naze City 的热带种群诱导滞育的临界光周期为 LD 12 h 30 min 11 h 30 min,比峨眉种群的临界光照时间短 41 min,而在 Kagoshima 的温带种群的临界光周期为 LD 13 h 11 h,临界光照时间也比峨眉种群短 11 min。在纬度更偏北的 Mino (34°54'N) 等地的温带种群和 Shizuoka (35°02'N) 新建立种群临界光周期为 LD 13 h 11 h^[4,5],临界光照时间也比峨眉种群短 11 min。这说明不同地理种群对光周期的反应存在差异,在相同温度条件下诱导热带地区种群进入滞育要比诱导温带和亚热带地区种群进入滞育需要的光照时间更短,这是不同地理种群长期适应当地生态环境的结果。不同的地理种群具有不同的生物地理历史,因而具有不同的生态策略。这种现象在其它蝴蝶中也有类似的发现,如 Blau 在研究 *P. polyxenes* 不同地理种群的滞育反应时,发现纽约的光周期可诱导其滞育,而在 Costa Rica 却不能^[11]。

2.3 敏感虫龄

实验结果 (表 2) 显示,在 20℃ 下,1 龄至初化蛹、2 龄至化蛹和 3 龄至初化蛹分别饲于短光照 (LD 12:12) 下,其余阶段分别饲于长光照 (LD 15:9) 下,全部个体滞育,滞育率达 100%;而 4 龄至初化蛹、5 龄至初化蛹和初化的蛹分别饲于短光照 (LD 12:12) 下,其余时间分别饲于长光照 (LD 15:9) 下,滞育率分别为 92.0%、88.2% 和 0%。这说明美凤蝶对光周期的敏感时期在幼虫阶段,同时也表明短光照对美凤蝶滞育的诱导作用具有累积作用,在短光照下饲养的时间越长,滞育率越高;同时 1 龄至初化蛹、2 龄至初化蛹、3 龄至初化蛹、4 龄至初化蛹、5 龄至初化蛹和初化蛹分别饲于长光照 (LD 15:9) 下,其余时间分别饲于短光照 (LD 12:12) 下,滞育率分别为 0%、5.5%、5.9%、11.8%、8.3% 和 100%。这表明短光照对美凤蝶幼虫均有诱导作用,但对 1 龄到 4 龄幼虫的诱导作用均较弱,只能诱导少量个体进入滞育,而对 5 龄幼虫的诱导作用较强,1 龄至 5 龄幼虫在短光照下处理后全部个体进入滞育,滞育率达到 100%。综上所述,无论是先在长光照 (LD 15:9) 下饲养还是先在短光照 (LD 12:12) 下饲养,经过短光照处理的 5 龄幼虫,滞育率均超过 50%,因此可以推断美凤蝶的 5 龄幼虫对短光照十分敏感,为敏感虫龄,即美凤蝶的敏感虫龄为 5 龄

幼虫。

表 2 20 下幼虫接受不同长、短光照处理后蛹的滞育率

处理号	样本数	虫龄						滞育率 / %
		1龄	2龄	3龄	4龄	5龄	刚蛹化的蛹	
1	20	S	S	S	S	S	S	100.0
2	20	L	S	S	S	S	S	100.0
3	20	L	L	S	S	S	S	100.0
4	21	L	L	L	S	S	S	92.0
5	20	L	L	L	L	S	S	88.2
6	20	L	L	L	L	L	S	0.0
7	20	L	L	L	L	L	L	0.0
8	30	S	L	L	L	L	L	5.5
9	30	S	S	L	L	L	L	5.9
10	30	S	S	S	L	L	L	11.8
11	20	S	S	S	S	L	L	8.3
12	20	S	S	S	S	S	L	100.0

注: L 表示长光照 (LD 15 9), S 表示短光照 (LD 12 12)

实验结果还表明,在 20 下短光照 (LD 12 12) 能诱导美凤蝶 1 龄至 4 龄的部分个体进入滞育,即 1 至 4 龄均有部分个体对短光照敏感,并且滞育率变化不大,均在 10% 左右。这可能与美凤蝶适应当地环境有关,其生态学意义和有关机理有待今后的进一步研究。

3 小结

3.1 光周期和温度对美凤蝶滞育的影响

在实验光周期和温度范围内,短光照和低温有利于美凤蝶滞育的诱导,而长光照和高温则有利于个体的发育而抑制滞育产生。光周期和温度对滞育的影响存在差异,当温度较低时,光周期的诱导作用明显,而当温度较高时,光周期的诱导作用明显减弱以至消失;温度对滞育的影响总体上表现为温度较高时对滞育的抑制作用,当温度超过一定界限,全部个体不再进入滞育。光周期和温度并不是相互独立的作用因素,而是相互作用,共同对美凤蝶的滞育与发育产生影响。

3.2 临界光周期

在 20 时,美凤蝶的临界光周期为 LD13 h 11 min 10 h 49 min,与其在峨眉山地区秋季进入滞育时的光周期十分接近。在 9 月中旬峨眉山地区的光照长度接近 13 h 10 min (在 9 月 18 日为 13 h 07

min),美凤蝶在峨眉山地区以第 3 代蛹滞育越冬,第 3 代在 9 月中旬至 10 月上旬化蛹。在 25 时,美凤蝶的临界光周期为 LD12 h 49 min 11 h 11 min。20 时的临界光照时间要比 25 时长 22 min,这说明临界光周期与温度有关,在一定温度范围内,温度越高,临界光照时间越短,即在较高温度时更短的光照才能引起在较低温度下较长光照相同的滞育诱导效果。

3.3 敏感虫龄

美凤蝶的敏感虫龄为 5 龄幼虫,但在 20 下,短光照 (LD12: 12) 能诱导美凤蝶 1 龄至 4 龄幼虫的部分个体进入滞育,即 1 至 4 龄幼虫部分个体对短光照敏感,并且滞育率变化不大,均在 10% 左右。出现这种现象的可能原因及其生态学意义和机理有待今后的进一步研究。

参考文献:

- [1] 周尧. 中国蝴蝶志 [M]. 郑州:河南科技出版社, 1994
- [2] 周尧. 中国蝴蝶分类与鉴定 [M]. 郑州:河南科技出版社, 1998
- [3] 武春生. 中国动物志昆虫纲第 25 卷: 鳞翅目凤蝶科 [M]. 北京: 科学出版社, 2001
- [4] Yoshio M, Ishii M. Geographical variation of pupal diapause in the great momon butterfly *Papilio mannon* L. (Lepidoptera: Papilionidae), in western Japan [J]. Applied Entomology and Zoology, 1998, 33 (2): 281 ~ 288
- [5] Yoshio M, Ishji M. Photoperiod effects on pupal development in two tropical *Papilio* butterflies (Lepidoptera, Papilionidae) [J]. Trans Lipid Soc Japan, 2004, 55 (4): 275 ~ 279
- [6] 蒋明星, 谢立群, 张孝羲. 棉铃虫的滞育诱导特性 [J]. 应用生态学报, 1999, 10 (1): 60 ~ 62
- [7] 白锡川, 杨海江, 陆鸿英, 等. 光周期对浙北地区桑螟滞育的影响 [J]. 蚕业科学, 2002, 28 (4): 329 ~ 332
- [8] Beck S D. Effect of the moperiod on photoperiodic determination of diapause in *Ostrinia nubilalis* [J]. Insect Physiol, 1985, 31: 41 ~ 46
- [9] Tauber M J, Tauber C A, Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects [M]. New York: Oxford Univ Press, 1986, 112 ~ 150
- [10] Danks H V. Insect Dormancy: an Ecological Perspective [J]. Biol Survey of Canada, Natl Mus Natl Sci, Ottawa, 1987, 105 ~ 122
- [11] Blau W S. Life history variation in the black swallowtail butterfly [J]. Oecologia, 1981, 48 (1): 116 ~ 122