

白边痂蝗在青藏高原上的地理变异

印象初*

(青海省生物研究所)

蝗虫的种类很多,是为害农作物和牧草的重要害虫。有些种类的形态在不同地点或不同时间有很大的差异,这些差异给分类工作者带来了很大的麻烦,并且往往由于标本数量少或工作粗糙而鉴定错误,甚至错订成新种或新亚种。就飞蝗 (*Locusta migratoria* L.) 而言, Uvarov (1921) 发表了变态学说,揭示了飞蝗的群居型、散居型、中间型之间后代可以互变的秘密。而在此学说发表之前,人们都把群居型和散居型飞蝗当作二个种。这种种内变异现象引起了分类工作者和生态工作者的重视。近来国内外学者对种下分类工作研究颇多, Крицкая (1972) 对雏蝗 [*Chorthippus macrocerus* (F.-W.)] 的种内变异进行了研究,利用 χ^2 值来区分亚种。

青藏高原是世界的屋脊,高原的自然条件特殊,蝗虫的种类较少,而有分布的多为青藏高原的特有种类。一般平原上分布的种类仅能分布到海拔 3,000 米左右,如黄胫小车蝗 (*Oedaleus infernalis infernalis* Sauss)、短星翅蝗 (*Calliptamus abbreviatus* Ikonn), 仅能分布到海拔 2,800 米。赤翅蝗 (*Celes skalozubovi* Adel.) 仅能分布到海拔 3,200 米。广布种白边痂蝗 [*Bryodema luctuosum luctuosum* (Stoll.)] 在国外分布于苏联(外贝加尔),蒙古,克什米尔。我国的东北、内蒙古、河北、山西、甘肃、青海、西藏等地也有分布。在青藏高原上从海拔 2,000 米到 4,800 米均可采集到。作者研究了在青藏高原不同海拔高度上采到的白边痂蝗标本 226 头,发现在形态上有显著的变异。鉴于白边痂蝗的种内变异同雏蝗 [*Chorthippus macrocerus* (F.-W.)] 的种内变异颇有相似之处,为此本文对 Крицкая (1972) 一文附带提出一些不同的看法,进行初步的探讨。

本文研究用的标本采自下列地点:

- 9♂♂, 2♀♀, 西藏安多, 海拔 4,800 米, 1972. VII. 26—30. 采集者: 王祖祥、印象初。
- 73♂♂, 25♀♀, 青海治多, 海拔 4,300 米, 1963. VIII. 23—IX. 12. 采集者: 印象初。
- 7♂♂, 8♀♀, 青海玉树, 海拔 3,900 米, 1963. VIII. 10—IX. 22. 采集者: 印象初。
- 14♂♂, 15♀♀, 青海天峻, 海拔 3,500 米, 1964. VII. 22—IX. 9. 采集者: 刘季科、张云占。
- 6♂♂, 1♀, 青海祁连, 海拔 3,100 米, 1965. VIII. 1. 采集者: 印象初。
- 18♂♂, 6♀♀, 青海贵南, 海拔 3,000 米, 1964. VIII. 20—25. 采集者: 王祖祥、印象初。
- 9♂♂, 9♀♀, 青海共和, 海拔 2,900 米, 1964. IX. 23. 采集者: 印象初。
- 17♂♂, 5♀♀, 青海同仁, 海拔 2,400 米, 1964. VII. 14—17. 采集者: 王祖祥、印象初。
- 2♂♂, 青海尖扎, 海拔 2,000 米, 1964. VII. 17. 采集者: 印象初。

* 承冯彦同志协助拍摄照片。

一、体型大小的变异

蝗虫常以体长、前翅长、前胸背板长、后足股节长等来描述和区分种类,现将上述采集地点的白边痂蝗的测量结果列于表 1。

表 1 白边痂蝗测量记载(单位:毫米)

项 目 地 点				体 长						前 翅 长					
				♂			♀			♂			♀		
				最小	最大	平均	最小	最大	平均	最小	最大	平均	最小	最大	平均
青	海	尖	扎	29.6	33.4	31.5	—	—	—	40.8	41.8	41.3	—	—	—
青	海	同	仁	30.5	35.5	33.1	32.0	36.3	34.9	39.3	42.7	41.3	18.8	22.2	20.2
青	海	共	和	26.3	33.0	30.8	30.6	37.6	34.5	37.3	41.1	39.5	17.6	22.8	20.5
青	海	贵	南	27.3	32.7	29.9	31.6	36.5	33.7	34.5	43.0	38.3	17.5	19.6	18.6
青	海	祁	连	27.3	30.0	28.8	—	—	26.5	35.5	38.5	37.0	—	—	17.8
青	海	天	峻	24.8	29.0	27.2	27.5	36.8	30.0	32.8	37.6	36.1	15.5	20.1	17.9
青	海	玉	树	24.7	28.0	26.2	29.3	31.2	30.4	32.5	36.8	34.6	18.5	18.9	18.7
青	海	治	多	23.7	28.6	26.7	24.1	35.0	29.6	32.8	36.2	34.5	14.9	18.9	16.2
西	藏	安	多	24.1	28.0	26.2	29.3	31.2	30.4	32.5	36.8	35.3	18.5	18.9	18.7

项 目 地 点				后 足 股 节 长						前 胸 背 板 长					
				♂			♀			♂			♀		
				最小	最大	平均	最小	最大	平均	最小	最大	平均	最小	最大	平均
青	海	尖	扎	16.1	16.8	16.5	—	—	—	8.8	9.3	9.1	—	—	—
青	海	同	仁	15.7	18.0	16.8	16.5	19.0	17.6	8.1	9.3	8.7	9.0	10.9	10.0
青	海	共	和	14.8	16.5	15.5	15.4	17.3	16.2	8.0	9.1	8.4	8.8	11.0	9.8
青	海	贵	南	14.4	16.8	15.5	15.4	17.0	16.0	7.5	8.8	8.2	8.0	10.2	9.0
青	海	祁	连	14.2	15.4	14.8	—	—	14.5	7.6	8.3	8.0	—	—	8.6
青	海	天	峻	13.2	15.2	14.5	14.2	16.2	15.3	6.4	8.3	7.7	7.8	9.2	9.1
青	海	玉	树	13.0	15.4	14.5	15.0	15.3	15.2	7.0	8.9	8.3	9.4	9.8	9.6
青	海	治	多	13.3	15.3	14.4	13.5	16.3	15.1	7.0	8.3	7.7	7.7	9.5	8.9
西	藏	安	多	13.0	15.4	14.5	15.0	15.3	15.2	7.0	8.9	8.3	9.4	9.8	9.6

从表 1 看出:白边痂蝗的个体随海拔高度的增加而变小,海拔高度差距愈大,体形差异愈显著。如同仁和治多两地,海拔相差 1,900 米,两地的平均值悬殊很大,同仁的标本前翅长雄性为 41.3 毫米,雌性为 20.2 毫米;而治多的标本雄性为 34.5 毫米,雌性为 16.2 毫米。海拔高度邻近,个体大小的差异就不显著,甚至出现交叉现象,如玉树和治多两地海拔相差 400 米,前胸背板、后足股节、前翅等玉树的标本大于治多的标本;雄性体长治多的标本反大于玉树的标本。

根据海拔高低两极的标本,如治多和同仁两地其个体大小差异是显著的(见图版 I, 1),如果不看其他地点的标本,将这两地的标本分别定为二个亚种也未尚不可。如把各种海拔高度的标本依次排在一起,则很明显地为一个梯度变异(见图版 I, 2),海拔升高,蝗虫的个体逐渐变小,它们是渐变的,海拔高度邻近的标本都比较相似,不能把它们定为不同的亚种。

将海拔高度与前翅长的关系作图表示(见图 1)也和实物照片一样,明显地存在梯度变异,仅安多一地例外。

Mayr (1953) 提出差异系数 C. D.* 大于 1.28, 则应该分开为两个亚种。今将安多、治多、玉树、天峻、祁连、贵南、共和、同仁等八地的雄性前翅长度其相互间的差异系数计算结果列于表 2。

从表 2 看出:当海拔上升到 3,100 米(祁连)时差异就显著了。而再往上升,以祁连同天峻、玉树、治多、安多相比又不显著了。而以祁连同海拔较低的贵南、共和相比差异也不显著。祁连仅与同仁差异显著,这说明其变异是

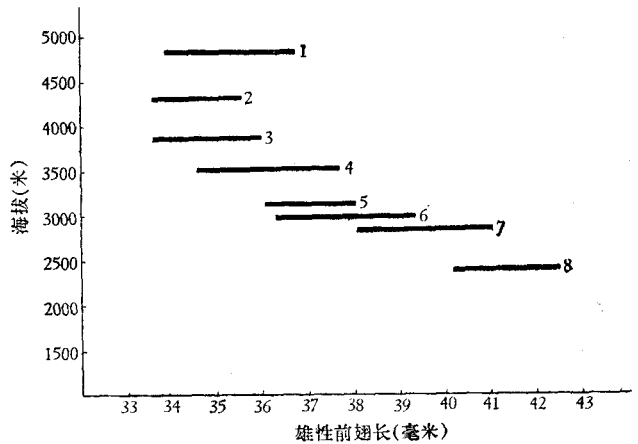


图 1 雄性前翅长与海拔的关系

(1.安多, 2.治多, 3.玉树, 4.天峻, 5.祁连, 6.贵南, 7.共和, 8.同仁)

表 2 雄性前翅长度差异系数统计表

地 点	青海同仁	青海共和	青海贵南	青海祁连	青海天峻	青海玉树	青海治多	西藏安多
青 海 同 仁	—	■	■	△	△	○	+	○
青 海 共 和		—	■	■	■	△	△	△
青 海 贵 南			—	■	■	■	■	■
青 海 祁 连				—	■	■	■	■
青 海 天 峻					—	■	■	■
青 海 玉 树						—	■	■
青 海 治 多							—	■
西 藏 安 多								—

■ C. D. <1.28, △ C. D. >1.28<2, ○ C. D. >2<3, + C. D. >3.

渐变的。特别值得注意的是贵南一地,它同其他七个地点相比差异均不显著,其本地个体间的差异较大,标准差达 ± 2.05 毫米。虽然同仁、共和两地与玉树、治多、安多等地的差异系数已够得上分别定亚种的水平,但由于贵南、祁连、天峻等地的标本填满了两极间的间隙,应当把它们看作梯度变异。

海拔升高昆虫出现小型现象, Mani (1962, 1968), 陈世骧 (1963), 印象初 (1974) 均有记载。陈世骧对一些叶甲在高原上个体变小的原因作了分析,认为在空气稀薄的高原上,体型小是对飞行有利的。不能飞行,能跳跃的种类,体型减小亦具同样的适应意义。作者认为高原上昆虫变小除物理因子外尚有其他因子,例如气候因子和食物因子。

高原上海拔的高低对气候影响很大,气候条件的好坏,基本上同海拔高低成反比例,即海拔愈高,气候愈坏。气候条件变坏了,植物生长受到影响,蝗虫的营养和发育条件也

* C. D. = $\frac{M_B - M_A}{S. D. A + S. D. B}$, M = 平均值, S. D. = 标准差 = $\sqrt{\frac{\sum d^2}{n}}$.

变坏,一些平原上的种类上升到一定的高度不能适应当地的环境就不能生存下去,而一些能适应的种类,如白边痂蝗由于营养、生长和发育条件都不如海拔较低的地方那样好,就导致个体变小。如同仁为农业区,小麦成熟好,白边痂蝗个体最大。贵南为农牧交错区,小麦有时能成熟,有时霜期早了就不能成熟,白边痂蝗的个体就小些。天峻为牧业区,农作物不能生长,白边痂蝗的个体又小些。治多位于青藏高原的中心地带附近,属高寒牧区,白边痂蝗的个体为最小。

海拔升高,一般来说自然条件随之恶化,但也有例外,还要看所在地的具体地形条件和纬度的高低。如西藏的安多海拔 4,800 米,青海的治多海拔 4,300 米,依海拔而言,治多的自然条件应优于安多,但实际上则安多略好于治多。因安多位于唐古拉山的南坡,纬度低,山地起伏,气温高,降雨多,气候条件较好,植被也较好。而治多位于唐古拉山以北,纬度高,当地为一大草滩,气温低,降雨少,植被不如安多好。为此,安多的海拔虽较治多为高,但白边痂蝗的个体反较治多的为大。如单纯从物理因子来解释,安多的空气一定比治多稀薄,则白边痂蝗的个体安多的大于治多就不好解释了。

二、体色深浅的变异

体色深浅同海拔高低有关。海拔低的地方的个体,体色普遍较深,海拔高的地方的个体颜色较浅。如采自同仁的 17 头雄虫中灰黑色的 8 头,占 47.1%;灰褐色的 8 头,占 47.1%;棕褐色的 1 头,占 5.8%。采自治多的 73 头雄虫中灰黑色的 1 头,占 1.4%;灰色的 52 头,占 71.2%;浅棕褐色的 19 头,占 26.0%;褐绿色的 1 头,占 1.4%。

前翅和后足股节外侧的暗色斑点的显现程度也同海拔有关。海拔低暗斑明显的个体较多,海拔高仅个别明显,多数模糊,甚至消失。

前翅的暗斑以治多和同仁为例,在同仁的 17 头雄虫中,前翅暗斑明显的 7 头,占 41.2%;模糊的 10 头,占 58.8%。治多的 73 头雄虫中,暗斑明显的 3 头,占 4.1%;模糊的 15 头,占 20.6%;暗斑消失者 55 头,占 75.3%。

后足股节外侧的三个暗斑也相似。如同仁的 17 头雄虫中暗斑明显者 9 头,占 52.9%;模糊的 8 头,占 47.1%。治多的 73 头雄虫中暗斑明显的 7 头,占 9.6%;模糊的 25 头,占 34.2%;暗斑消失者 41 头,占 56.2%。

蝗虫的体色常随同于或近似于蜕皮时背景的颜色,这显然起保护色作用。白边痂蝗体色深浅和暗斑显现程度的变异同海拔高低的关系是非常明显的。其体色变浅可能同当地浅色环境有关,其暗斑不显,原因不明,也许同个体大小的变异原因相似。海拔低,气候条件好,暗斑显现者多。反之,海拔高,气候条件坏,暗斑显现者少,消失者多。上述海拔升高,体色变浅和暗斑不显或消失的现象同 Mani (1962, 1968) 对高原上其他昆虫的记载是不一致的,这说明昆虫的变异是多样的。

综上所述,白边痂蝗在青藏高原上能广泛地分布。其个体大小随海拔升高而变小。其体色随海拔升高而变浅。其前翅及后足股节上的暗色斑点当海拔升高到 4,000 米以上时就很少显现,甚至多数消失。这种变异是相当显著的,其两极甚至达到了不同亚种的水平,但其变异是渐变的,不同海拔高度的标本连起来填满了两极间的间隙,因而认为它们是梯度变异,不应另订立新亚种。

作者手边缺少海拔低于 2,000 米地点的标本,因而不能全面地进行研究,这些地点的白边痂蝗个体有无变异?如有,是向大还是向小方向变异?变异是否有规律?系尚待研究的问题。但从上述材料可以说明海拔的高低对白边痂蝗引起的变异是很大的,这种变异继续下去,从量变到质变,可能是形成新亚种(或新种)的途径之一。这种由于海拔高度不同而引起的变异在其他种蝗虫和其他昆虫中如前所述也往往出现,因而是值得进一步研究的。也就是说一些种类划分了亚种,它们之间是否排除了梯度变异,确实达到了区分亚种的标准,是值得探讨的。上面提到了白边痂蝗的地理变异同维蝗 [*Chorthippus macrocerus* (F.-W.)] 的变异有相似之处,附带进行初步的探讨。

Крицкая (1972) 将维蝗 [*Chorthippus macrocerus* (F.-W.)] 作了分类研究,依据前胸背板长、体长、前翅长、后足股节长等指标重新列出了 *Chorthippus m. macrocerus* (F.-W.), *Chorthippus m. purpuratus* (Vor.), *Chorthippus m. ponticus* Mistsh. 等三个亚种检索表。该文研究了 24 个地点的大量标本,作了大量的测量和计算工作,但所作的结论似乎欠妥,提出下列四点进行商讨:

1. 该文提出的标准在同一文章中未严格遵守。该文提出以 t 值大于 3 或小于 3 作为区分亚种的界线。伏罗希洛夫格勒 (Ворошиловград) 的标本 Крицкая 将其定为 *Chorthippus m. purpuratus* 亚种,其与同亚种的其他地点的 t 值理应多数小于 3。但却相反。其前胸背板同该亚种其他 6 地的 t 值为 2 地小于 3, 4 地大于 3, 即多数差异显著,按该文的标准不能列入该亚种。而该地同 *Chorthippus m. ponticus* 亚种的 7 个地点的 t 值却为 5 地小于 3, 2 地大于 3 (见原文表 4), 看来放入本亚种反较妥当,因多数是差异不显著的。但该文却违背自己提出的标准,将伏罗希洛夫格勒的标本定为 *Chorthippus m. purpuratus* 亚种。

2. 检索表的亚种界线不十分明确。用该检索表检索,拿第一特征前胸背板来说,伏尔加格勒 (Волгоград), 伏罗希洛夫格勒, 阿纳帕 (Анапа) 等地的标本大者可鉴定为一个亚种,小者可鉴定为另一亚种,究属何亚种? 该检索表作不出结论。其他特征在各亚种之间也均出现交叉现象。

3. 该种的变异系梯度变异。从该文所列的数据,可以看出: 雄性前胸背板长从 2.62—3.46 毫米之间,中间没有间隙,存在着完全的梯度变异。雄性后足股节长从 8.22—10.54 毫米之间仅有一个微小的间隙 0.03 毫米,而这个间隙也不在该文所主张的亚种分界线上,而是在亚种 *Chorthippus m. purpuratus* 内伏尔加格勒与基希涅夫 (Кишинев) 之间。雄性前翅长从 7.95—11.44 毫米之间,这中间有四个微小的间隙,0.17 毫米[鄂伦堡(Оренбург)与基希涅夫], 0.15 毫米[伊哲万(Иджеван)与连科兰(Ленкорань)], 0.11 毫米[库尔斯克(Курск)与阿斯卡尼亚诺瓦(Аскания-Нова)], 0.05 毫米[斯塔夫罗波尔(Ставрополь)与帖别尔达(Теберда)], 这四个间隙也都不在亚种分界线上,都在亚种内。而且这些间隙都非常小,难于区分,不应作为亚种的鉴别界线。

4. *Chorthippus m. purpuratus* 亚种的前胸背板长在表 1 中最大为 2.95 ± 0.026 毫米,在表 3 中最大为 2.90 毫米,前后不一,表 1 的数据同检索表相矛盾,表 3 的数据同检索表相符。这种不一如表 1 笔误或统计表 3 时疏忽是可以谅解的,如为了凑合制作检索表的需要而抛弃这个数据那是不应当的。

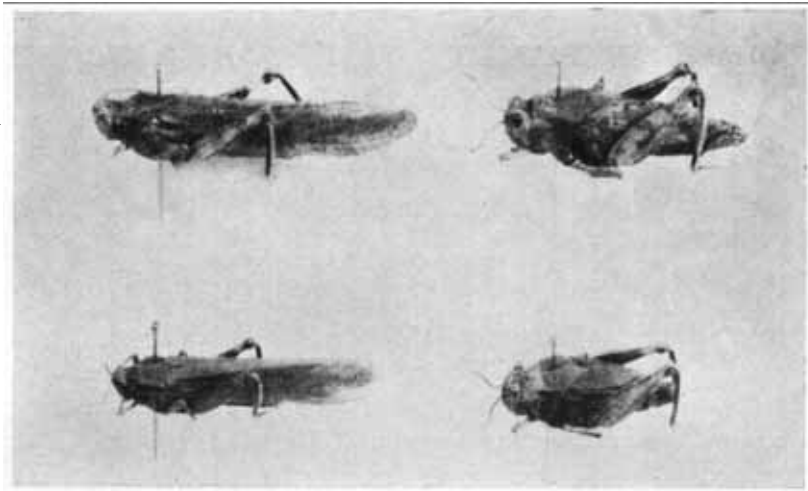
该文列举数据认为该种维蝗雌雄两性的前翅中脉域和肘脉域的宽狭不能作为区分亚种的界线是令人信服的。但新提出的区分亚种的界线似乎是不妥的,理由如上。本文作者认为从该文所列的资料仅能说明该种种内变异很大,但达不到区分亚种的水平,如该种确有亚种分化,还应作细致的研究,找出明确的区分亚种的标准。

伟大的导师恩格斯指出:“一切差异都在中间阶段融合,一切对立都经过中间环节而互相过渡,对自然观的这种发展阶段来说,旧的形而上学的思维方法就不再够了。辩证法不知道什么绝对分明的和固定不变的界限,不知道什么无条件的普遍有效的‘非此即彼!’,它使固定的形而上学的差异互相过渡,除了‘非此即彼!’,又在适当的地方承认‘亦此亦彼!’,并且使对立互为中介;辩证法是一致的、最高度地适合于自然观的这一发展阶段的思维方法。”¹⁾这一观点对分类工作是一个指针。上述白边痼蝗因海拔不同而存在的梯度变异和维蝗 [*Chorthippus macrocerus* (F.-W.)] 存在的变异,说明其差异在中间阶段融合,它们之间的关系是“亦此亦彼”,不应区分为不同的亚种。如果我们仅从治多采到了白边痼蝗的小型个体,并从同仁采到了大型个体,而没有采到天峻、祁连、贵南等地的中间个体,在这种情况下,假如一个分类工作者认为它们之间存在非大即小的差异,系“非此即彼”把它们订立成二个亚种,是可以谅解的,虽然没有正确地反映客观事实。现在普遍承认亚种的标准是它们满足 75% 准则的要求,而且两极间不存在梯度变异。在这种情况下说明客观事物的差异确实存在“非此即彼”的标准,可以正确区分出不同的亚种,在此基础上订亚种较为可靠。为此,作者认为订立亚种应当掌握足够数量的标本,包括不同地点、不同时间的标本,进行系统的研究分析,根据客观事物作出正确的结论。不应先有主观看法,作出订亚种或合亚种的打算,而后去找一些论据,这样往往难于正确地反映客观事物。在标本少,采集地点又少的情况下很快订新亚种就难免发生错误,给分类工作增添不应有的麻烦。以上看法不很成熟,如有错误,欢迎批评指正。

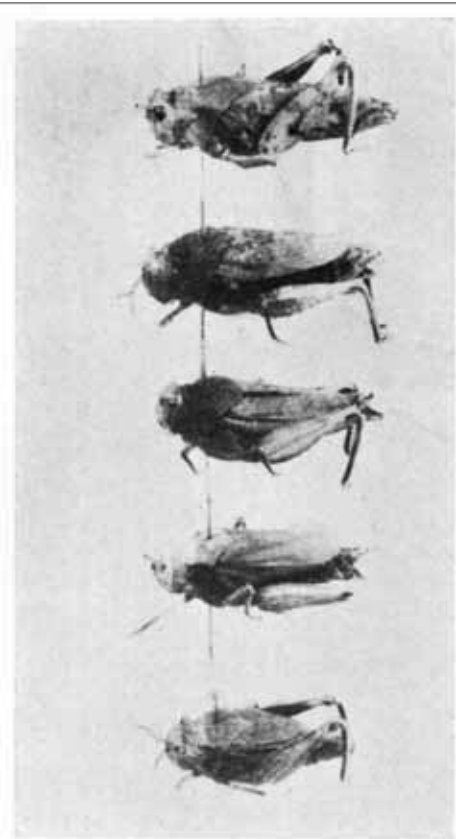
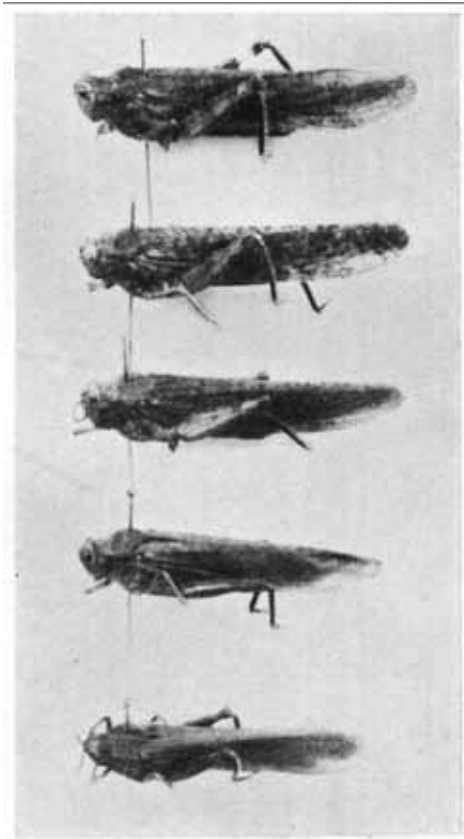
参 考 资 料

- 夏凯龄 1958 中国蝗科分类概要。科学出版社。
 陈永林 1964 西藏昆虫考察报告(直翅目:蝗科)。昆虫学报 13 (3): 407—13。
 陈世骧 1963 西藏昆虫考察报告(鞘翅目:叶甲科)。昆虫学报 12 (4): 447—57。
 印象初 1974 青藏高原蝗科的一新属三新种。昆虫学报 17 (2): 181—188。
 Mayr, E., E. G. Linsley, R. L. Usinger 1953 Methods and principles of systematic zoology.
 Mani, M. S. 1962 Introduction to high altitude entomology, insect life above the timber-line in the N. W. Himalaya.
 Mani, M. S. 1968 Ecology and biogeography of high altitude insects.
 Бен-Бисенко, Г. Я. и Л. Л. Миленко 1951 Саранчевые Фауны СССР и Сопредельных Стран.
 Кришкая, И. Г. 1972 Географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация усатого конька *Chorthippus macrocerus* (F.-W.). Энтомологическое обозрение Том LI выпуск 2, 254—66.

1) 恩格斯:《自然辩证法》。《马克思恩格斯选集》第三卷第 535 页,1972 年,人民出版社。



1. 白边痲蝗的个体差异显著(上采自同仁,下采自治多,左♂右♀)



2. 白边痲蝗的梯度变异(左♂右♀,采集地点由上而下依次为: 同仁、共和、贵南、天峻、治多)

**GEOGRAPHIC VARIABILITY OF *BRYODEMA LUCTUOSUM*
LUCTUOSUM (STOLL.) IN CHINGHAI-TIBETAN
PLATEAU OF CHINA**

YIN CHIANG-CHU

(*Chinghai Institute of Biology, Sining*)

In the present paper a description of geographic variability of *Bryodema luctuosum luctuosum* (Stoll.) in Chinghai-Tibetan Plateau of China is given. The variability is shown in size and coloration. The size of body becomes smaller and coloration of body changes into lighter from the elevation 2,000 m to 4,800 m. In the great majority of specimens collected from above the elevation 4,000 m, the blackish spots of elytra and hind femora are hazy or absent. The question of subspecies of *Chorthippus macrocerus* (F.-W.) is also discussed.