

龟纹瓢虫对棉蚜的捕食行为*

戈峰 丁岩钦

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要 为探讨天敌对害虫的捕食作用机制,充分发挥生物防治的作用,本文从捕食能学角度,系统地观测了龟纹瓢虫 *Propylea japonica* (Thunberg) 对棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 的捕食行为及影响的因素。结果表明:龟纹瓢虫对棉蚜的捕食行为依棉蚜的密度变化而逐渐转变;它在棉蚜密度高时,搜索活动下降;而在棉蚜密度低时,则搜索活动增加。产生这种行为是由于肠胃量与棉蚜遭遇率变化的综合作用结果。因此,将瓢蚜比调控在一定水平上,可以更有效地发挥以瓢治蚜的生物防治作用。

关键词 龟纹瓢虫,棉蚜,捕食行为

大量的研究表明,捕食者在长期的协同进化过程中,能根据外界环境条件的变化,调节其捕食行为,逐渐形成诸如坐等捕食式^[1],积极搜索式^[1],依猎物密度变化的混合式^[2-6]的生态对策,以便获得最大的能量,减少其生存的风险^[7]。有关该对策形成的机理,引起了生态学家极大的关注。最优取食理论认为,对猎物密度变化信息的评估,是捕食者产生这一对策的根本途径^[5,8,9]。而这一信息评估,可能取自于其捕食率的变化^[8-10],或遭遇率的变化^[11],或其胃容量的变化^[12]。目前对此争论较大。

龟纹瓢虫 *Propylea japonica* (Thunberg) 是棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 的重要捕食性天敌。前人已对该虫的生物学特性^[13],对棉蚜的捕食作用^[14]及其食饵搜索行为^[15]进行过研究。本文从捕食能学角度,系统地分析该虫捕食行为与处置时间的变化,研究其生态对策,探讨其形成的机制,旨在于丰富昆虫生态学的理论和充分发挥以瓢治蚜的生态调控作用。

1 材料与方法

龟纹瓢虫分低龄(2龄)幼虫、高龄(4龄)幼虫和雌成虫三个虫态。均为室内饲养而得。在脱皮或羽化后的第二天,饱食后饥饿24h进行试验。供试食物为刚从田间采回的棉蚜,大小基本一致,体重为0.243mg/头。试验在室温25℃—30℃进行。在培养皿的底部紧贴一片新鲜的棉叶,然后接入以下各试验处理的龟纹瓢虫与棉蚜。自7:00—19:00时,每隔1min(不足1min以1min计算)记录瓢虫的各种行为状态:搜索活动(虫足移动了位置)、捕食活动(从棉蚜进入嘴到完全吞入为止)和休息(既不捕食也不搜索)。以每小时及每天(12h)二种方式统计各行为状态的时间数。试验处理分以下几种,每个处理重复

* 国家自然科学基金资助项目内容之一。
本文于1993年12月收到。

5 次以上。

1.1 猎物密度的变化

1 头瓢虫捕食的蚜虫密度分为 4、8、16、32、64 头 5 个处理; 1 头瓢虫成虫捕食的棉蚜密度分 16、32、64、128 头 4 个处理。

1.2 捕食者密度的变化

在棉蚜密度 64 头下, 瓢虫成虫密度设 1、2、3 头 3 个处理。

1.3 试验容器面积与复杂度变化

在小培养皿($2 \times 10\text{cm}$)、大培养皿($3 \times 15\text{cm}$)、1 000ml 大烧杯(1 片棉叶、2 片棉叶和 3 片棉叶)处理下进行 1 头瓢虫成虫捕食 128 头棉蚜的捕食行为观察。

2 结果分析

2.1 搜索活动的变化

龟纹瓢虫每小时内搜索时间(min)的日变化如图 1、2 所示。在所有棉蚜密度下, 龟纹瓢虫在开始 1h 内均积极地搜索猎物, 后 1—2h 下降, 其后(2h 后, 下同)则依棉蚜密度变化而表现出如下的差异。

低龄幼虫在棉蚜密度 4 头时, 其后的搜索活动逐渐增大, 而且一直保持较高的状态, 其变化曲线为“后峰型”(图 1a), 在 8 头和 16 头时, 其后的搜索活动逐渐上升到一定程度后再逐渐下降, 其变化表现为“单峰型”(图 1b, 1c); 在 32 头和 64 头时, 其后的搜索活动基本上处于一个较低的水平, 呈波浪式“线型”变化(图 1d, 1e)。

高龄幼虫在棉蚜密度 4 头时, 其后的搜索活动一直处于一个较高状态, 显波浪式的“多峰型”变化(图 1a); 在 8 头时, 呈“双峰型”变化, 即搜索活动一段时间后, 搜索活动下降, 之后又开始搜索(图 1b); 在 16 头、32 头和 64 头, 其后的搜索活动呈波浪式下降趋势, 且随着棉蚜密度增加, 其波浪式变化越趋平稳(图 1c, 1d, 1e)。

成虫在棉蚜密度 16 头和 32 头, 其后的搜索活动呈“多峰式”变化, 尤以 16 头时变化幅度大(图 2a, 2b)。在 64 头和 128 头, 其后的搜索活动变化幅度较小, 保持在一个较低的水平上(图 2c, 2d)。

产生上述搜索活动变化的原因, 主要是与棉蚜被捕食、密度逐渐下降有关。当棉蚜密度太低时, 龟纹瓢虫只能依靠加大其搜索活动, 尽可能增加搜索和捕食棉蚜的概率, 以获得一定的能量, 维持其生存的基本需要; 当棉蚜密度很高时, 棉蚜被捕食的概率较大, 龟纹瓢虫的搜索活动较少, 以尽可能地节约能量; 当棉蚜密度处于高低两者之间时, 龟纹瓢虫的搜索活动受棉蚜密度下降的影响, 由迅速搜索转为缓慢搜索, 形成了一个逐渐变化的过程。

2.2 与棉蚜密度关系

2.2.1 搜索活动: 为便于比较, 现进一步分析每虫每日(12h)平均搜索时间与棉蚜密度关系。如图 3 所示, 随着棉蚜密度的增加, 瓢虫每虫每日的平均搜索时间表现出逐渐减小的趋势。其中低龄和高龄的幼虫在棉蚜密度 4 头与 8 头之间下降尤为明显, 分别下降了 58.33% 和 31.33%; 在中等密度(8 头, 16 头, 32 头)之间变化较少, 到试验最高密度(64 头)时又略有下降, 分别比上一个密度(32 头)下降 10.27% 和 26.83%。成虫在 32 头和 64 头

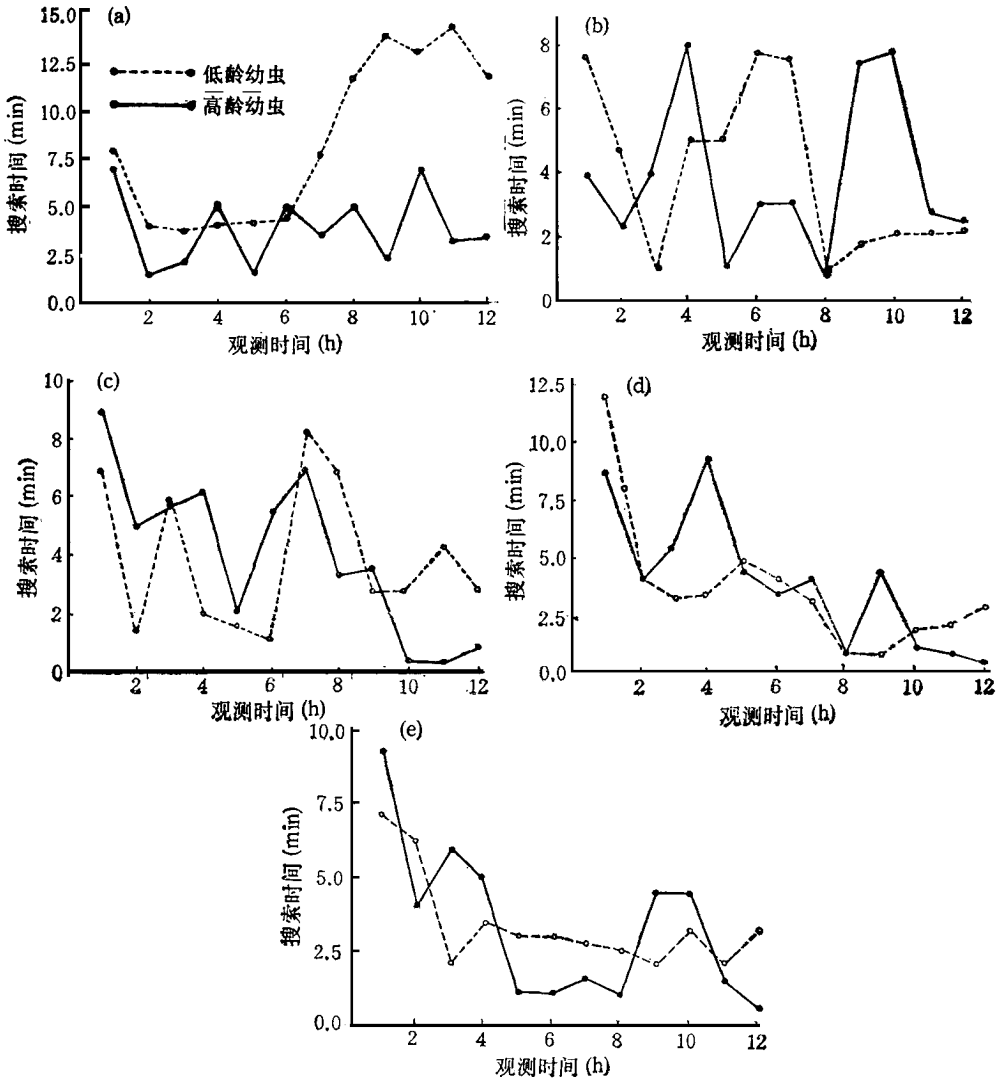


图1 龟纹瓢虫低龄幼虫和高龄幼虫在不同棉蚜密度下搜索时间的变化
a: 4头棉蚜, b: 8头棉蚜, c: 16头棉蚜, d: 32头棉蚜, e: 64头棉蚜。

棉蚜密度之间变化较小,在16头与32头之间,64头与32头之间变化较大。说明龟纹瓢虫的搜索活动随棉蚜密度变化,而棉蚜密度的增加,导致龟纹瓢虫的捕食功能增加。表1结果表明,平均每捕食1头棉蚜所需要搜索的时间(T_s/Na),随着猎物密度(N)的增加呈幂函数下降。且幂函数指数以成虫最大,低龄幼虫次之,高龄幼虫最低。

2.2.2 处置时间:瓢虫平均每处置一个猎物的时间也随棉蚜密度而变化。 t 测验表明,成虫在各棉蚜密度下的平均每处置一个棉蚜的时间(Th/Na)变化不大($P > 0.1$);低龄幼虫除在棉蚜密度64头时明显偏低外,其余密度下差异也不显著($P > 0.1$)。高龄幼虫在棉蚜密度4头、8头、16头时逐渐下降,而在之后几个密度之间变化也不大($P < 0.1$)。

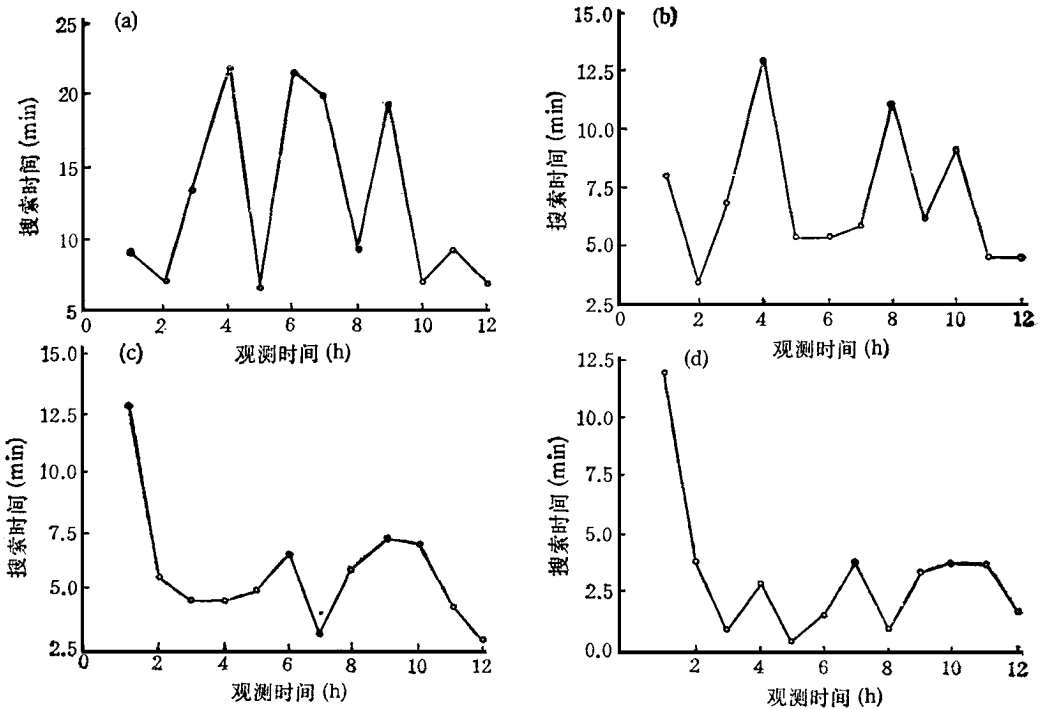


图2 龟纹瓢虫成虫在不同棉蚜密度下搜索时间的变化
a: 16头棉蚜, b: 32头棉蚜, c: 64头棉蚜, d: 128头棉蚜。

说明棉蚜密度变化对龟纹瓢虫成虫的处置时间无影响,对幼虫在某些密度下有影响,即随密度增大,其处置时间下降,而在某些密度下则无作用。进一步通过成对数据 t 测验发现,成虫与各龄幼虫之间的处理时间在各棉蚜密度下差异显著 ($P = 0.002$ 和 $P = 0.048$),而高龄幼虫与低龄幼虫之间在各棉蚜密度下差异不显著 ($P = 0.21$)。

2.3 与捕食者大小的关系

不同虫态龟纹瓢虫的搜索时间与猎物处置时间不同。 t 测验表明,除棉蚜密度为4头时,低龄幼虫的日搜索时间显著高于高龄幼虫 ($P = 0.042$) 外,其它各密度下,低龄幼虫与高龄幼虫的日搜索时间差异不显著 ($P > 0.1$)。而成虫的搜索时间明显地高于各龄幼虫 ($P < 0.05$)。它们的平均每猎物处置时间随虫体的增大而缩短,即成虫 < 高龄幼虫 < 低龄幼虫。

2.4 与捕食者自身密度关系

随着捕食者密度的增加,捕食者的平均搜索时间数也增加。其中高龄幼虫的搜索时间随自身密度增加呈“J”型变化。即高龄幼虫密度增加到2头时,其平均搜索时间增加不

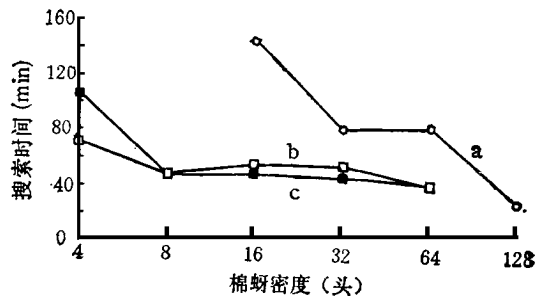


图3 龟纹瓢虫成虫(a)、高龄幼虫(b)和低龄幼虫(c)搜索活动与棉蚜密度关系

表 1 龟纹瓢虫捕食搜索时间 (T_s/Na) 与猎物密度(N) 的关系

类 型	方 程	相关系数 r
低龄幼虫	$T_s/Na = 60.62N^{-0.75}$	-0.921*
高龄幼虫	$T_s/Na = 38.34N^{-0.65}$	-0.978**
成 虫	$T_s/Na = 180.14N^{-1.14}$	-0.950*

注：显著水平*为 0.05,**为 0.01。

大,而当密度增加到 3 头,其平均搜索时间增加显著 ($P < 0.05$),为 2 头时的 3.45 倍,成虫的搜索时间数随自身密度呈“S”型变化。当其自身密度由 1 头增加到 2 头时,其平均搜索时间数增加了 1.98 倍,而在自身密度由 2 头增加到 3 头时差异不显著 ($P > 0.1$)。这是由于捕食者自身干扰竞争所致,且成虫的干扰作用比幼虫要大。

2.5 与试验容器面积及容器内复杂度的关系

试验容器的大小及容器内的复杂度均影响着龟纹瓢虫的搜索活动。随着试验容器面积 $S(\text{cm}^2)$ 的增大,龟纹瓢虫成虫平均捕食一个棉蚜所需要的搜索时间 (T_s/Na) 成线性增加,方程式为: $T_s/Na = 0.725 + 0.0026S$, ($r = 0.993*$)。

随着试验容器内棉叶数(L)的增加, 龟纹瓢虫成虫平均捕食一个棉蚜所花费的搜索时间 (T_s/N) 成幂函数增加,方程式为: $T_s/Na = 5.10L^{0.652}$, ($r = 0.953*$)。

3 小结与讨论

3.1 捕食行为的变化类型

Formanowicz & Bradley^[4] 将捕食行为分为坐等捕食型、积极搜索型和依猎物密度变化的混合型三大类。本文研究表明,龟纹瓢虫属于第三类,即在猎物密度低时,增加其搜索时间;而在猎物密度高时,则减少其搜索时间。这与已报道的几种水生昆虫捕食能学行为相似^[3,5]。但龟纹瓢虫捕食行为变化是渐近式的,即仅当棉蚜低密度和高密度时,其行为转变才特别明显。

3.2 形成的机制

在所有测试的棉蚜密度下,龟纹瓢虫刚开始时均积极地搜索。当获得一定能量之后,搜索活动则下降,之后又开始下一轮的“搜索→消化吸收获能→搜索”的捕食循环。而每次新的捕食循环,则将引起瓢虫胃中所容纳蚜虫数量增加,和棉蚜密度下降,遭遇率下降。但当棉蚜密度很高时,棉蚜密度下降幅度较小,棉蚜遭遇率仍然很大,因此不需要花较多的时间搜索猎物,其搜索活动缓慢。当棉蚜密度很低时,棉蚜遭遇率下降幅度大,龟纹瓢虫只能依靠加大其搜索活动以获得能量。而此过程需要花费一定的能量,致使瓢虫胃容量减小,又将花费更多时间搜索猎物,以维持其生存的需要,因而搜索活动加快。由此可知,龟纹瓢虫随棉蚜密度而变化的捕食行为,是由于其肠胃量和棉蚜遭遇率变化综合作用的结果。

3.3 在生防中的应用探讨

从捕食能学行为来看,棉蚜密度越高,越利于龟纹瓢虫的生存、繁衍。但棉蚜密度太高(超过经济允许水平时),又将对棉株产生危害。因此,保留一定数量的棉蚜,将瓢蚜比调控在一定水平上,可以更有效地发挥以瓢治蚜的生物防治作用。

参 考 文 献

- 1 Schorner T W. Theory of feeding strategies. A. Rev. Ecol. Syst., 1969, 2: 369—404.
- 2 戈峰, 陈常铭. 八斑球腹蛛对褐飞虱的捕食作用. 生物防治通报, 1989, 5(2): 84—88.
- 3 Formanowicz D R Jr. Foraging tactics of larvae of *Dytiscus verticilis* (Coleoptera: Dytiscidae): the assessment of prey density. J. Anim. Ecol. 1982, 51: 757—767.
- 4 Formanowicz D R Jr, Bradley P J. Fluctuations in prey density: effects on the foraging tactics of scolopendrid centipedes. Anim. Behav., 1987, 35: 453—461.
- 5 Jaeger R G, *et al.* Foraging tactics of a terrestrial salamander: choice of diet in structurally simple environments. Am. Nat., 1981, 117: 639—664.
- 6 Norberg R A. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. J. Anim. Ecol., 1977, 46: 511—529.
- 7 Wiegert R G, Peterson C E. Energy transfer in insects. Ann. Rev. Entomol., 1983, 28: 455—486.
- 8 Charnov E L. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theor. Pop. Biol., 1976, 9: 129—136.
- 9 Sih A. Optimal foraging: partial consumption of prey. Am. Nat., 1980, 116: 281—290.
- 10 Cook R R, Cockrell B J. Predator ingestion rate and its bearing on feeding time and the theory of optimal diets. J. Anim. Ecol., 1978, 47: 547.
- 11 Pulliam, H R. On the theory of optimal diets. Am. Nat., 1974, 108: 59—74.
- 12 Johnson, D M, *et al.* Modeling arthropod predation: wasteful killing by damselfly naiads. Ecology, 1975, 56: 10781—10993.
- 13 杨建华. 龟纹瓢虫的初步研究. 昆虫知识, 1983, 20(5): 217—219.
- 14 邹运鼎, 等. 龟纹瓢虫成虫对棉蚜的捕食作用. 生物数学学报, 1986, 1(1): 64—69.
- 15 邹运鼎, 等. 龟纹瓢虫成虫的食饵搜索行为——向地域集中型转换的激发和持续时间. 生态学报, 1988, 8(4): 336—341.

THE FORAGING BEHAVIOR OF LADY BEETLE *PROPYLAEA JAPONICA* TOWARDS COTTON APHIDS *APHIS GOSSYPHII*

Ge Feng Ding Yanqin

(Institute of Zoology, Academia Sinica Beijing 100080)

Abstract The foraging behavior of the lady beetle *Propylea japonica* towards the cotton aphid *Aphis gossypii* was systematically examined. The results indicated that the foraging behavior of the lady beetle changed gradually at different aphid densities. When the aphid density changed from low to high, the lady beetle switched from active search to ambush search, and when the aphid density changed from high to low, the lady beetle switched from ambush to active search. Such behavioral change resulted from the integrated effect of the amount of food already present in the gut and the encounter rate with aphids. We suggest that better control effect of the lady beetles on cotton aphids might be gained by regulating their density ratio.

Key words *Propylea japonica*, *Aphis gossypii*, foraging behavior