

昆虫捕食行为生态学研究进展

戈 峰

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

行为学和生态学是生命科学中正在蓬勃发展的两个分支学科,而行为生态学则是这两个年轻学科的交叉领域。它主要研究生态学中的行为机制和动物行为的存活值、适合度与进化意义^[1]。

从理论上讲,开展行为生态学的研究,意味着把生态学、行为学、遗传学、生理学和进化论综合起来,并运用了数学和经济学分析方法,所以很有可能在新理论、新概念和新方法的探索上取得突破性进展,也有可能引起生态学的巨大变革;从应用的角度讲,因为动物之所以能极好地适应它们的环境,主要是依靠先天的本能行为适应和后天的学习行为适应,所以深刻地了解动物行为及其适应本质可为有效地利用有益动物和控制有害生物提供科学依据。因此,自本世纪60年代以来,它已成为生态学研究的热点之一,并逐渐形成了自己独特的理论体系。

捕食性昆虫是生态系统中的重要生物资源,也是行为生态学的“模式”动物。近年来,随着行为生态学研究工作的开展及生物防治实践的深入,有关捕食性昆虫行为研究报告逐渐增多,并取得了很多研究成果。本文就其理论、方法和研究进展作简要综述。

1 捕食行为理论

1.1 最优取食理论

捕食者在依靠搜索、捕捉和处置猎物而获得能量的同时,需要消耗一定的能量,冒着可能被捕食的风险。在长期的自然选择和协同进化过程中,捕食者总是朝着获能最大、耗能最小、风险最低的方向进化^[2]。即自然选择将捕食者

的时间和能量消耗逐渐达成了最适的分配,从而使它在捕食过程中获得最大的净收益,这就是捕食者的最优取食理论(optimal foraging theory)^[3],也是行为生态学中的两大公理之一。

1.2 最优取食模型

学者们提出了多种数学模型,对上述捕食者的最优取食理论进行解释。其中,最经典的为美国学者 Charnov^[1]的边际值理论(marginal value theorem)。该理论主要是探讨了捕食者如何根据斑块(patch)中猎物密度的变化,以决定离开这一斑块到另外一个猎物密度较高的斑块去,从而提高其能量获得率。假设:捕食者在某一斑块中连续捕食,猎物势必减少,捕食率下降,因此作为一个“最优”的捕食者,它不会将斑块中的所有猎物都捕食完,而是在其捕食率下降到一定阈值后即离开这一斑块。为此,Charnov 提出了一个最优取食数学模型,并通过定量的分析,给出了这个阈值。他认为,若捕食者在第1个类型斑块里 T_j 时间内的捕食量为 $g_j(T_j)$,那么当捕食者在该斑块的边际捕食率 $\partial g_j(T_j) / \partial T_j$ 下降到该生境内各斑块的平均捕食率 E_n^* 时,捕食者离开这一斑块。换言之,在一个由多斑块所组成的生境内,捕食者能评估斑块中猎物密度的变化,从而当它发现在斑块上对猎物种群的捕食率低于该生境内的平均捕食率时,即离开这一斑块,转移到另一斑块上去取食。

1.3 模型的验证

为验证上述最优取食模型,Charnov^[4]又提出了放弃时间(giving-up time,简称 GUT)的概念。它是指捕食者从斑块中最后捕食猎物到离开这一斑块的时间间隔,是一个可以通过试验

观察测定的指标。因此可通过 GUT 的测定来验证上述最优取食模型。

根据最优取食模型,捕食者能评估斑块中猎物密度变化,因而从理论上来讲,捕食者在同一生境中不同斑块上的放弃时间 GUT 值是相等的。Charnov^[5]曾用捕食者螳螂 *Hierodula crassa* 验证了这一理论。Hodges^[6]、Lina^[7]等也得出了类似的结果。但 McNair^[8]认为,不同的捕食者对斑块中猎物的利用不同,其 GUT 是变化的,而且应该是在一个猎物数与量较丰富的斑块中,其 GUT 值更大。邹运鼎等^[9]曾通过对龟纹瓢虫 *Propylaer japonica* (Thunberg) 捕食棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 的试验表明,捕食者在某一个斑块中的 GUT 的长短,与总摄入量无关,而与最后捕食的一只猎物的大小有关。

对于不同的生境,捕食者的 GUT 也不相同。Krebs 等^[10]已用试验表明,环境的整体对捕食越适合,捕食者的 GUT 值越低。

2 捕食策略及其形成的机理

2.1 捕食策略过程

Inove^[11]根据螳螂捕食行为的研究,将捕食者的捕食策略分为 4 个过程,即:①关于捕食率信息的收集;②对搜索、捕食率信息进行记忆;③对已收集的信息进行分析,并及时作出捕食策略的决定;④捕食者策略的实施。在策略实施过程中,继续收集信息,直到循环往复下去(见图 1)。

收集信息→记忆信息→决策→实施

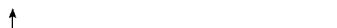


图 1 螳螂的捕食策略过程(据 Inove^[11]改绘)

2.2 捕食策略

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,调节其捕食过程中的时间与能量消耗的分配,逐渐形成坐等捕食式(sit-and-wait)、积极搜索式(active search)和搜索活动依猎物密度而变化的混合式(combination)的生态策略,以便获得最大能量,减少其生存的风险^[12]。

坐等式与积极搜索式是两类完全不同的捕食策略。主要表现在捕食过程中,它们在时间与能量消耗上的分配与利用不同,坐等式的捕食者捕食猎物花费时间最长,而消耗能量最低。积极搜索式捕食者则与之相反(见表 1)。

表 1 不同捕食策略的时间与能量消耗特点

类型	捕食能量消耗程度	捕食时间花费程度
坐等式	小	长
混合式	中	中
积极搜索式	大	短

从已有研究报告来看,大多数捕食者采用依猎物密度而变化的混合式策略。Formanowicz 等^[12]和 Norberg^[13]将这种捕食策略依猎物密度而变化的反应分为两种基本类型。I 型反应为捕食者在猎物密度高时,表现出积极地搜索,而猎物密度低时则缓慢地搜索。大多数脊椎动物属于这一类型。II 型反应则与之相反,即当猎物密度高时,捕食者表现出缓慢地搜索,而猎物密度低时则积极地搜索。大多数捕食性昆虫,如龟纹瓢虫^[13]、七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* L.^[15]、螳螂 *Paratenodera angustipennis*^[16]、一种龙虱 *Dytiscus verticalis*^[17]都属于这种类型。

这种捕食性昆虫搜索活动依猎物密度的变化,通常是渐近式的,即仅当猎物密度或很低或很高时,捕食性昆虫搜索行为的转化才尤为明显。从龟纹瓢虫低龄幼虫对棉蚜的捕食搜索活动的日变化来看^[14],它在试验开始 1 小时内均积极地搜索棉蚜,后 1~2 小时下降,之后(2 小时后,下同)则依供试的棉蚜密度不同而异。在棉蚜密度为 4 头时,其后的搜索活动一直保持较高的状态,其变化曲线为“后峰型”(图 2: a),在供试棉蚜为 8 头和 16 头时,其后的搜索方法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 2: b, c);在 32 头和 64 头,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 2: d, e)。这种捕食行为中由一种策略转为另一策略的时间间隔,依不同种类的捕食性昆虫而异。如龟纹瓢虫幼虫为 1~2 小时^[14],而螳螂 *Paratenodera angustipennis* 若

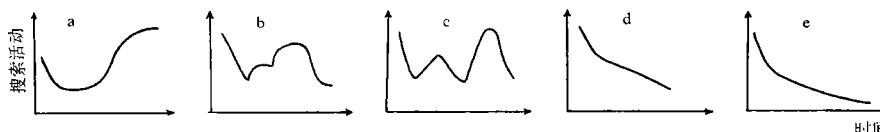


图2 龟纹瓢虫低龄幼虫在不同供试棉蚜密度下搜索行为的转化示意图(戈峰、丁岩钦^[14]改绘)

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

虫和成虫则分别为2天和3天^[16]。

2.3 捕食策略形成的机制

有关捕食者依猎物密度变化而形成不同捕食策略的机制,引起了生态学家们的极大关注。最优取食理论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^[4, 18]。而这一信息的评估,可能取自于其对猎物捕食率的变化,或其与猎物相遇率的变化,或其肠内猎物含量的变化^[19, 20]。对不同的捕食者,其策略形成的机理不同,如七星瓢虫根据猎物的相遇率的变化来评估信息^[15],螳螂根据胃容量的变化来评估信息^[16]。戈峰和丁岩钦^[14]通过研究龟纹瓢虫对棉蚜的捕食行为,发现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,之后又开始下一次的“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。因此可知,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 研究意义及前景

3.1 研究意义

昆虫种类繁多,分布很广,与人类的关系最为密切,因此昆虫捕食行为的研究具有重要的理论意义与实践意义。从理论上来讲,由于捕

食性昆虫与脊椎动物相比,具有繁殖周期短,易饲养和观察的特点,因而多以它作为模式来验证新的模型,探讨捕食行为机制及进化机理,以发展新的理论与方法,促进生态学的发展。

从害虫管理实践来讲,根据昆虫的捕食行为,还有助于制定有效的保护与利用天敌的方案。如田间使用诱集物或中间寄主,增加捕食者的密度与繁殖力;应用某些害虫刺激物(如棉蚜报警激素),刺激害虫活动,增加捕食性天敌对猎物(害虫)的相遇率;通过农事措施,将害虫与天敌调控到一定水平,即有利于天敌繁殖,又不使害虫对作物造成经济损失,从而充分发挥捕食性天敌的生态调控作用。

3.2 研究前景

目前,捕食性昆虫行为生态学研究方兴未艾,已成为现代生态学的一个重要内容。其主要发展趋势为:一是仍重视捕食策略形成的机制研究,分析哪种机制是引起昆虫捕食策略形成的主导因子及进化过程^[21];二是以捕食性昆虫为模式动物,探讨行为生态学中的重要理论,尤其是进化稳定对策(ESS)理论^[1, 21];三是研究捕食性昆虫的学习记忆过程及这个过程形成的机理^[22];四是研究猎物的防御行为^[23]。

其研究方法也由描述性研究发展到定量分析与模拟预测^[16],由单一的捕食行为观察发展为捕食-猎物系统及植物-猎物-捕食者三个营养级相互作用的行为研究^[23],由室内试验的“模式”的探讨走向生产实践的应用^[22]。

迄今,国内外研究最多的捕食性昆虫种类包括瓢虫^[6, 9, 14, 16, 23],食蚜蝇^[23]、草蛉^[23]和螳螂^[11, 16]等。其中,有关食蚜昆虫(瓢虫、草蛉、食蚜蝇)的行为生态学研究已举行了4次国际学术讨论会,今后还将每3年举行一次^[1]。足见,国际上对这一领域的重视程度。可以设想,今后随着行为生态学

研究的深入和害虫生物防治实践的开展,捕食性昆虫行为生态学的研究将会取得更大的进展。

参 考 文 献

- [1] 尚玉昌. 见: 马世骏主编. 中国生态学发展战略研究. 北京: 经济出版社, 1991. 107~143.
 - [2] Schoener, T. W. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 1969, **2**: 369~404.
 - [3] MacArthur, R. H., Pianka, E. R. *American Naturalist*, 1966. 603~609.
 - [4] Charnov, E. L. *Theorm. Pop. Biol.*, 1976, **9**: 129~136.
 - [5] Charnov, E. L. *American Naturalist*, 1976, **110**: 141~151.
 - [6] Hodges C. M. *American Naturalist*, 1981: 1166~1171.
 - [7] Lima, S. T. *Oecologia*, 1983, **58**: 232~237.
 - [8] McNair, J. N. *American Naturalist*, 1982, **119**: 511~529.
 - [9] 邹运鼎, 等. 生态学报, 1988, **8**(4): 336~341.
 - [10] Kreb, J. R., Ryan, J. C., Charnov, E. L. *J. Anim. Behav.*, 1974, **22**: 953~964.

- [11] Inoue, T. *Res. Popul. Ecol.*, 1983, **25**: 81~104.
 - [12] Formanowicz, D. R. Jr., P. J. Bradley. *Anim. Behav.*, 1987, **35**: 453~461.
 - [13] Norberg, R. A. *J. Anim. Ecol.*, 1977, **46**: 511~529.
 - [14] 戈峰, 丁岩钦. 昆虫学报, 1995, **38**(4): 436~441.
 - [15] Cater M. C., Dixon, A. F. *J. Anim. Ecol.*, 1982, **51**: 865~878.
 - [16] Inoue T., Matsura T. *Oecologia*, 1983, **56**: 264~271.
 - [17] Formanowicz, D. R. Jr. *J. Anim. Ecol.*, 1982, **51**: 757~767.
 - [18] Jaeger, R. G., et al. *Am. Nat.*, 1981, **117**: 639~664.
 - [19] Sih, A. *Am. Nat.*, 1980, **116**: 281~290.
 - [20] Cook, R. R., Cockrell, B. J. *J. Anim. Ecol.*, 1978, **47**: 547.
 - [21] Crawley, M. J., Krebs, J. R. In: Crowley, M. J. ed. Natural enemies. New York: Blackwell Scientific Publication. 1992. 90~114.
 - [22] Prokopy, R. J., Lewis, W. J. In: Papaj, D. R., Lewis, A. C. eds. Insect learning. New York: Chapman & Hall, 1993. 308~342.
 - [23] Malcolm, S. B. In: Crowley, M. J. ed. Natural enemies. New York: Blackwell Scientific Publication, 1992. 458~475.

唐 觉——江苏省吴江市人,1917年出生。1941年毕业于浙江大学农学院植物病虫害学系,历任浙江大学助教、讲师,浙江农学院副教授,浙江农业大学教授、博士生导师。普兼任中国昆虫学会理事,浙江省昆虫、植病学会副理事长,浙江省白蚁防治协会理事长、名誉理事长等职。

唐先生一生从事昆虫学教学、科研工作,开设过15门课程,培养了包括吴维均、管致和、汤祐德、巫国瑞等知名学者在内的大批专业人才。至今已在国内外发表论著一百篇(本),在五倍子、蚂蚁、白蚁、仓储害虫等方面都有许多独到的工作,造诣甚深。他是我国五倍子研究的主要奠基人,城市昆虫学的先驱者。1983年他帮助北京大华衬衫厂鉴定蚂蚁,以令人信服的依据,使在国际贸易纠纷中取得了胜利,既避免了经济损失;又争得国家信誉,影响极大。1984年他开发的特效、低毒有害蚂蚁诱杀粉,带动了全国有害蚂蚁的防治;同年他以鼎突多刺蚁和若干中草药配制而成的“中国蚊素酒”极大地推动了无毒、有益于人类健康的蚂蚁的药用和食用。50年代初,他将稻谷砻糠自焚成粉末,拌于种子或覆盖在粮堆上层,对仓虫取得了极为显著的防治效果,否定了欧美长期以来认为植物性惰性粉杀虫效果差的结论,至今仍值得大力推广。

唐先生老当益壮，耄耋之年，身体极佳，至今仍工作不停。1994年还只身前往法国参加国际社会性昆虫研究联合会(IUSSI)第12届年会并作报告。大会新成立了中国小组，被委任为小组联系人兼秘书之职。

唐先生擅长书法和国画，近年来一直获得了各方面的一致好评。

(胡 萍)