应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2014, 51(1): 307–313. DOI: 10.7679/j.issn.2095–1353.2014.037

定量评价天敌控害功能的生态能学方法*

戈 峰** 欧阳芳

（中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101）

摘 要 由于昆虫的能量完全来自于寄主，因此昆虫摄入的能量相当于食物的被取食消耗量。生态能量学方法的基本原理就是捕食性天敌完全依靠捕食猎物（害虫）而获取能量。显然，捕食性天敌摄入的能量就相当于为猎物（害虫）的被捕食消耗量，也即是捕食性天敌摄入量等于猎物（害虫）的被捕食消耗量。由此，可通过研究捕食性天敌和害虫种群的能量动态，定量分析捕食性天敌对害虫的控制作用。本文详细论述了生态能量学方法的基本原理、测算方法，并以棉田捕食性瓢虫类捕食作用为例，介绍了该方法的应用，为定量评价天敌的控害作用提供了一种新方法。

关键词 捕食性天敌，害虫，控害功能，生态能量学，定量评价

Quantitative evaluation of the biological control value of predatory insects based on ecological energetic analyses

GE Feng** OUYANG Fang

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Based on the principle of ecological energetics, predatory insects depend completely on their prey to acquire energy. The energy ingested by predatory insects is therefore equivalent to the energy of their prey. According to the population energy dynamics of pest and predatory insects, the biological control of natural enemy insects can be quantitatively evaluated. In this paper, we discuss the principles of ecological energetics and calculation methods. We then use these methods to quantitatively evaluate the biological control value of predatory beetles in cotton agro-ecosystems. Ecological energetic analyses provide a new method to evaluate the biological control value of natural enemy insects in agro-ecosystems.

Key words predatory insects, pest insects, biological control, ecological energetics, quantitative evaluating

在农田生态系统中，天敌对害虫起着重要的调控作用。如何定量地评价捕食性天敌的控害作用，一直是昆虫生态学和害虫管理学研究的重点与难点。其中，不同种类或不同生长发育阶段的捕食性天敌控害作用大小不同，如不同种类瓢虫（如龟纹瓢虫、七星瓢虫和异色瓢虫）对蚜虫的捕食作用能力不同；即使是同一个种（如龟纹瓢虫），其幼虫与成虫阶段的捕食能力也不相同。过去的研究主要集中在种群的“数”（即个体数量或种群数量密度）上，并没有区别天敌昆虫的不同种类或不同虫龄阶段控害能力的差异。

能量是生态系统的动力，是一切生命活动的基础，也是所有生态系统共有的单位。能量以生物个体为载体沿着食物链逐级传递。种群能量动态是种群密度、年龄结构、存活率、虫体含能量等的综合反映。因此研究昆虫种群能量动态，可以量化捕食性天敌的控害作用。本文详细论述了生态能量学方法的基本原理、测算方法，并以棉田捕食性瓢虫类

* 资助项目：国家自然科学基金委项目（31200321）和国家科技支撑计划项目（2012BAD19B05）

**通讯作者，E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期：2013-12-19，接受日期：2013-12-27

控害作用为例，介绍了该方法的应用，为定量评价天敌的控害作用提供了一种新方法。

1 基本理论

有机体的一切生命活动、生长、发育和繁殖等都伴随着能量的摄入、利用和转化。能量的不断流动是生态系统的三大功能之一，是所有生态系统内在的、共有的特征。生态能量学（Ecological energetics）主要是研究生物通过营养途径对能量的利用和转化效率以及能量在不同营养层次生物类群之间的转移和转化规律（Wiegert, 1976）。一般用能量收支或能流表示。其基本原理有以下两点。

1.1 个体能量收支平衡理论

能量以食物的形式（I）被摄入昆虫个体，其中一部分以粪便能和排泄能（FU）的形式排除到昆虫体外，另一部分被昆虫同化吸收（A）；在同化的能量中，一部分在代谢过程中以热能形式被消耗，剩余部分被储存于昆虫体内，构成昆虫的生产量（或称生产力，P）。昆虫的生产力（P）包括生长生产量（Pg）和生殖生产量（Pr）两个部分。生长生产量（Pg）由昆虫生长过程中体重（生物量）的增加量（△B）和生长过程中丝或蜕的皮（蜕）组成；而生殖生产量（Pr）主要是指昆虫的产卵量。其研究的理论框图见图１。

能量收支方程计算的公式为：

$$I = P + R + FU,$$

$$P = Pg + Pr,$$

$$Pg = \Delta B + E。$$

1.2 摄入的能量与寄主（猎物）被取食（捕食）消耗量相等理论

由于昆虫的能量完全来自于寄主，因此昆虫摄入的能量相当于食物的被取食消耗量。生态能量学方法的基本原理是捕食性天敌完全依靠捕食猎物（害虫）而获取能量，捕食性天敌摄入的能量就相当于为猎物（害虫）的被捕食消耗量。即捕食性天敌摄入量=猎物（害虫）的被捕食消耗量（戈峰等，2002）。由此，可通过研究捕食性天敌和害虫种群的能量动态，定量分析捕食性天敌对害虫的控制作用。

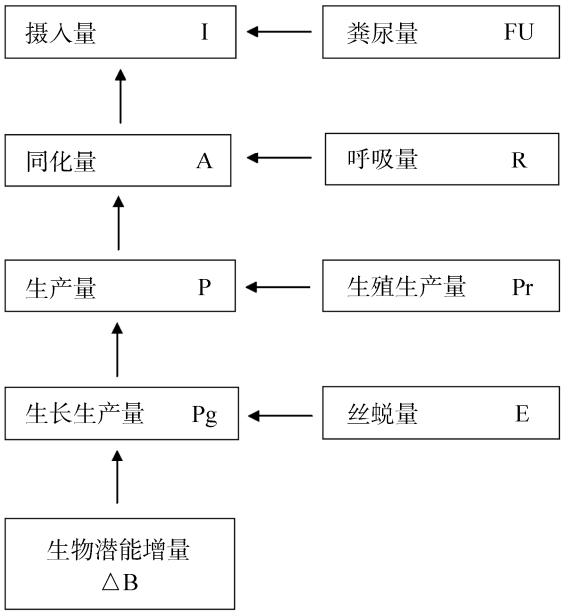

图 1 昆虫能量收支的理论研究框图

Fig. 1 Flow diagram for the determination of the energy budget of insects

计算方法为：

捕食性天敌摄入的能量相当于害虫被捕食消耗量；

捕食性天敌的摄食利用效率＝捕食性天敌摄入的能量/害虫生产力。

上述摄食利用效率可以相对客观地定量评价捕食性天敌的捕食能力。

2 测定方法

主要包括昆虫个体能量收支、昆虫种群能量动态和群落能流分析三个部分。

2.1 昆虫个体能量收支测定

通常用以下能量收支方程表示：

$$I = P + R + F + U$$

式中 I、P、R、F 和 U 分别代表摄食能、生产量、呼吸消耗量、粪便能量和尿能。由于昆虫的粪和尿无法分开，它们的能量收支方程通常简化为：

$$I = P + R + FU$$

2.1.1　饲养和收集昆虫　在实验室内一定的温度、湿度、光照和食物下饲养昆虫；然后每隔一定时间（通常在每个虫态刚刚蜕皮的时侯）及时收集各龄昆虫的虫体、排泄物和蜕。

2.1.2　生物量测定　将收集到昆虫的材料放置于 60ºC 的恒温箱中 72 h 拟或低温冷冻干燥至恒重；用十万分之一电子天平测定各个虫龄虫体、排泄物和蜕的鲜重和干重，以其干重作为生物量。

2.1.3　昆虫样品能值的测定　可用 Phillipson 微量氧弹能量计测定各种昆虫的能（量）值。

2.1.4　昆虫个体能流参数的测定

（1）摄食能（*I*）

测定昆虫的摄食的能量主要方法如下：

1）重量测定法　通过称取昆虫取食前后食物的变化，计算出昆虫的摄食量；再根据该食物的能值，将重量转换为能量，由此推算出昆虫的摄食能。

2）粪尿量推算法　通过收集昆虫排出的粪尿量，再根据实验室测定的摄食量和粪尿量的关系，计算摄食量。

3）同位素标志法　根据昆虫对放射性同位素的摄入、积累及排除之间的平衡，以估算昆虫的摄食量。

4）指示剂法　如果食物标以易于测定、使用的浓度对昆虫正常生理活动影响不大，肠不易吸收的指示剂，则可以通过测定指示剂在食物与粪便中的浓度，计算昆虫同化效率和摄食。

（2）生产量（*P*）

昆虫的生产量由昆虫合成物质的总量组成，主要表现为生长发育过程中体重（生物现存量）的增加；此外，还包括昆虫发育过程中各龄期的蜕和吐丝、雌成虫产卵量。一般先用重量法测定实验前后昆虫虫体的生物量以及实验期间蜕和丝等的生物量，根据各物质的能值换算成能量，然后计算生产量。

（3）呼吸量（*R*）

目前常用的是 Gilson 示差呼吸仪。这种呼吸仪测定出的都是昆虫的耗氧量，再根据氧卡系数（平均值为 14.12 kJ/g），计算出呼吸耗能量（J）。

（4）粪尿量（*FU*）

较大型昆虫的粪尿可直接收集，再根据其能值，计算粪尿排出损失的能量。对于小型昆虫，尤其是同翅目蚜虫分泌的蜜露，可用特制过滤纸收集，再滴定测定。

（5）构建能量收支方程

根据上述测定值，构建以下的能量收支方程：

$$I = P + R + FU$$

式中 *I*、*P*、*R*、*F*U 分别代表摄食能、生产量、呼吸消耗量、粪便和尿能。

2.2　昆虫种群能量动态

种群能量动态通常是在个体能量收支的实验室测定的基础上，结合实验室种群或野外自然种群的能量动态进行估测。

2.2.1　种群生命表及田间系统调查

（1）实验室种群生命表

在实验室内一定的温度、湿度、光照和食物下饲养一定密度的昆虫种群。每天观测记录各龄幼虫的发育历期和死亡率；至成虫期，记录成虫发育历期、产卵量和死亡率。同时，每隔一定时间（通常在每个虫态刚刚蜕皮的时侯），收集各龄昆虫的虫体、排泄物和蜕。

（2）田间种群调查

选择有代表意义的、不同处理的农田，重复至少 3 次。自春季开始，每 5~10 d 一次，5 点取样，每点 1 m^2，详细调查记载各处理农田重要昆虫的卵、各龄幼虫、蛹和成虫的数量；同时收集它们的虫体，以在室内测定它们的生物量和热值。

2.2.2　昆虫样品能值的测定　用 Phillipson 微量氧弹能量计测定，方法同 2.1.3。室内个体生物量、虫体含能量、呼吸量、排泄量测定方法同 2.1.4。

2.2.3　种群生产量的推算　根据昆虫生物学和生态学特性的不同，昆虫种群生产量的推算主要有以下三条途径:

（1）从种群平均数量和个体生物量来估计。根据每次调查期间的平均种群密度、生物量变化量及个体平均能值来推算。此方法最常使用，多

用于世代离散，个体发育基本一致的种群。如 Bailey 和 Mukerji（1977）使用下式计算蝗虫种群生产力：

$$P=\sum_{1}^{n}N\cdot\Delta W\cdot Cv$$

式中 N 为每次调查期间的平均种群密度，$\triangle W$ 为调查期间的生物量变化量，Cv 是个体平均能值，n 为调查次数。

（2）由个体体重增长率或单位体重变化率来估计。多用于世代重叠，个体发育不一致的种群。

（3）从种群数量消亡率估计。主要有将各个时期死亡量相加的累加法，或将各调查时期平均个体数及其体重绘成曲线求其面积的图解法，或应用特定年龄生命表估计死亡率法计算种群生产力的生命表法。例如，戈峰和丁岩钦（1996）在估计棉铃虫的种群生产力时，先根据田间调查结果，将棉铃虫种群年龄结构分为卵、1～2 龄、3～4 龄、5～6 龄 4 个年龄组，以改进的特定年龄生命表分析的图解法，计算出不同调查时期各年龄组数量消长曲线下的总面积（即“日·头总数”），再除以各年龄组在该时期平均温度下的历期，即可得出各年龄组龄中期的个体数（头）。由棉铃虫各代自然种群生命表可知年龄组之间死亡的比例，从而得出各龄期的蜕皮数及其虫蜕的能量损失值（E），以及各龄期的死亡数和死亡损失量（M）。种群生产力（P）为：

$$P=\sum_{i=1}^{i}(Ei+Mi)+P'$$

式中，i 代表棉铃虫的卵及 1～6 龄幼虫，Ei 和 Mi 分别为第 i 阶段的蜕能量损失值和虫体能量损失值。由于棉铃虫化蛹后不再获取能量，因而蛹的现存量即为棉铃虫种群的最终生产量（P'）。

2.2.4 种群呼吸耗能量 种群呼吸耗能量是估计种群生产力的一个重要途径，但也是非常难的一个方法。因为田间昆虫种群的呼吸受多种因素，如温度、湿度、光照、食物营养等的影响。它只能是一个近似值。

呼吸耗能量可由每次调查时各龄的个体数与其室内测定值相结合进行推算;也可根据呼吸量与其体重的关系，由每次调查时的平均体重来推算。由于田间温度及田间昆虫的活动对其呼吸量影响较大，因此要将种群呼吸量乘以一个系数进行校正（戈峰和丁岩钦，1996）。

2.2.5 种群的摄入量 种群的摄入量通常是在室内测定的基础上，结合田间数量进行估计。如蝗虫摄入量公式：

$$I=\sum_{i=1}^{k}Ii\cdot Ti\cdot Ni$$

式中 i 为昆虫的龄期，Ii 为各龄期昆虫的平均摄入量，Ti 为各龄期昆虫平均取食时间，Ni 为各龄期取食的昆虫种群数。

对于某些难以测定摄入量的昆虫，则利用公式进行推算：

$$I=A+R+FU$$

或 $I=A\times$同化率

种群的同化量与排泄量推算，同种群摄入量估计方法一致。

2.2.6 害虫与天敌作用的评价 根据昆虫摄入的能量与寄主猎物被捕食消耗量相等理论，评价捕食性天敌作用。

2.3 昆虫群落能流分析

戈峰等（2002），Gao 等（2007，2008）针对田间研究的需要，根据每次调查收集的昆虫种类、数量、体重、室内的呼吸量等，发展了以下计算昆虫群落能流参数的方法，分别为：

昆虫群落呼吸量

$$R=\sum_{k=1}^{m}\sum_{i=1}^{n}\left(\frac{W_{i,k-1}+W_{i,k}}{2}\right)\cdot R_i\cdot a\cdot b\cdot f\left(T_k\right)\cdot D_k$$

昆虫群落生产量

$$P=\sum_{k=1}^{m}\sum_{i=1}^{n}\left(\frac{W_{i,k-1}+W_{i,k}}{2}\right)\cdot R_i\left(\frac{\alpha_i}{1-\alpha_i}\right)\cdot a\cdot b\cdot f\left(T_k\right)\cdot D_k$$

昆虫群落摄入量

$$I=\sum_{k=1}^{m}\sum_{i=1}^{n}\left(\frac{W_{i,k-1}+W_{i,k}}{2}\right)\cdot R_i\left(\frac{\alpha_i}{\alpha_i\cdot\beta_i}\right)\cdot a\cdot b\cdot f\left(T_k\right)\cdot D_k$$

昆虫群落同化量 $A=P+RA$

式中，m，n 分别为田间所有昆虫的调查次数与种类数；

$W_{i,k-1}$，$W_{i,k}$ 分别为第 i 种昆虫第 k-1 次和第

k 次调查时的生物量（mg）；

R_i、α_i、β_i 分别为第 i 种昆虫的呼吸代谢速率（mL/（mg·d））、生产效率（P/（P+R））；和同化率 （A/I），其部分数据由作者测定，部分数据引自于有关参考文献；

a 为氧卡系数 （J/mL）；

b 为田间呼吸耗氧量修正系数，取 b=2.58;

f（T_k）为第 k 次调查时温度的变化所引起的作用函数，通常以温度系数 Q_{10}=2 来校正；

D_k 为从第 k-1 次到第 k 次调查时的时间间隔（d）。

3　定量评估步骤——以棉田捕食性瓢虫类捕食作用为例

3. 1　瓢虫个体能量收支参数测定

（1）生物量与热值: 将田间采回的各种类型棉田主要害虫、捕食性天敌瓢虫杀死、烘干、称重；在日产岛津燃研式弹式自动热量计上测定热值。

（2）呼吸量（R）利用 Gilson 示差呼吸仪测定棉田主要捕食性天敌瓢虫的呼吸量和棉蚜个体能量收支。

（3）个体能量收支参数

根据上述生态能学方法所述，可估计瓢虫、棉蚜等棉田昆虫各阶段的个体能量收支参数。

3.2　田间系统调查

选择以下 6 种不同类型的棉田: 春季（4 月 27 日）播种的单作棉田（简称为春播棉田），春季播种与小麦套种的棉田（春套棉田），春季播种与绿豆间作的棉田（豆间棉田），春夏之交（5 月 15 日 ）播种的单作棉田（迟播棉田），夏季（5 月 30 日）播种与小麦套种的棉田（夏套棉田）、麦后（6 月 15 日）播种的单作棉田（夏播棉田）。每类型田重复 2 次，面积均不少于 0.0667 hm^2。各类型棉田全年均不施药防治。

自 6 月上旬开始，每 5 d 一次，5 点取样，每点 1 m^2（相当于 6 株棉花），系统调查各棉田所有害虫、捕食性天敌的的种群密度。对主要害虫、捕食性瓢虫进行分龄记载。

3.3　捕食性瓢虫类能流参数计算

参考 2.3 评价方法计算棉田生态系统中捕食性天敌瓢虫及其害虫的能流参数。

3.4　控害功能的分析

由于捕食者完全是依靠捕食猎物而获取能量，其摄入的能量即相当于为猎物的被捕食消耗量。因此根据捕食性天敌的摄入量（I）与害虫净生产力（P）相比作为捕食性天敌的控害功能系数。即：

$$\text{控害功能系数} = \frac{\text{捕食性天敌的摄入量（}I\text{）}}{\text{害虫净生产力（}P\text{）}}$$

式中，害虫净生产力 P 的估计公式同捕食性天敌净生产力（P） 的估计一致。

3. 5　数据分析

根据上述给出的计算方法，计算出了表 1 中不同时空类型棉田捕食性瓢虫对棉蚜、害虫的控制能力。

表 1 表明，棉田捕食性瓢虫每平方米每年的摄入害虫量为 26.45~70.40 kJ，其摄入量占整个捕食性天敌摄入量的 28.30%~47.88%, 说明瓢虫是棉田捕食性天敌的优势种类。以其摄入量对所有害虫的生产力进行比较，其控害功能系数为 2.39%~7.98%，相对较低；但由于其主要捕食蚜虫为主，以其摄入量与蚜虫种群生产力相比，则控害功能系数为 5.07%~12.85%，表明棉田瓢虫对蚜虫的控制作用较大。

与常规棉田相比，晚播棉田瓢虫对害虫的摄入量和控害功能系数分别下降了 13.3%和 8.52%，夏播棉田瓢虫对害虫的摄入量、控害功能系数分别下降 17.00%、49.00%，说明随着播种期的推后，棉田瓢虫的摄入量和对害虫的控制能力下降；在套作棉田，春麦套棉田对害虫的摄入量、控害功能系数分别为常规单作棉田的 103.85%和 54.14%，夏麦套作棉田对害虫的摄入量、控害功能系数分别为晚播棉田的 133.71%和 76.02%，表明棉花与小麦套作后，其系统内瓢虫类的摄入量虽有一定的增加，但同时由于其内害

表 1 不同时空类型棉田捕食性瓢虫的控害功能（引自戈峰等，2002）

Table 1 Biological control efficiency of ladybirds on arthropod pests in different cotton agroecosystem (after Ge *et al.*, 2002)

类型田 Type	摄入量(*I*) Ingestion kJ/(m^2·a)	占捕食性天敌总量(%) Of total predators(%)	对棉蚜控害功能系数(%) Control efficiency to aphids(%)	对所有害虫控害功能系数(%) Control efficiency pests(%)
常规棉田 Spring-planting agroecosytem	60.42	38.04	12.85	7.98
晚播棉田 Late-planting agroecosytem	52.38	46.18	9.28	7.30
夏播棉田 Summer-planting agroecosytem	44.11	45.86	5.68	4.07
春麦套棉田 Cotton-wheat intercrop in spring agroecosytem	62.75	28.30	7.68	4.32
夏麦套棉田 Cotton-wheat intercrop in summer agroecosytem	70.04	47.88	12.06	5.55
豆间棉田 Cotton-bean intercrop in spring agroecosytem	26.45	28.91	5.07	2.39

虫种群的生产力有较大幅度的增加，结果导致其控害功能系数反而下降；对于豆间棉田来说，其对害虫的摄入量和控害功能系数比常规单作棉田分别下降 56.23%和 70.05%，显示间作不利用于瓢虫类对害虫的捕食和控害功能。

4 讨 论

捕食性天敌类群在农田生态系统中对害虫种群起着非常重要的调控作用。本方法从捕食性天敌对害虫能量摄入和利用的角度，以能量为统一单位，将田间害虫、天敌种群密度、年龄结构、生存率及含能量等综合成为种群能量动态，把捕食者的捕食获能功能与害虫的被捕食消耗量统一起来，将捕食者的捕食获能功能与田间种群密度结合起来，克服了不同种类与不同龄期天敌作用不同的缺点，不但可反映了其能流量的变化及其对害虫的控制作用，而且可阐明外界因子（如不同播种期、套间作等）对棉田捕食性瓢虫种群能量获取与利用的影响，从而能客观地评价捕食性天敌在棉田生态系统中的作用与地位，为定量地评价捕食性天敌对害虫的控制作用提供了一种新方法。

当然，生态能量学方法也有一些不足之处。一是计算比较繁琐，要测定昆虫的呼吸量、生产量和热值；二是田间种群能量参数受多种因素的影响，尤其是呼吸量的估计值差异较大；三是假设捕食者对猎物全部消耗掉，事实上，有些猎物不可能全部被捕食者所消耗。仍值得进一步改进。

参考文献 (References)

Bailey CG, Mukerji MK, 1977. Energy dynamics of *Melanoplus*

bivittatus and *M. femurrubrum* (Orthoptera: Acrididae) in a grassland ecosystem. *Can. Entoml.*, (109): 605–614.

Gao F, Ge F, Liu XH, Song Y, 2008. Impact of insecticides on the structure and productivity of insect pest and natural enemy communities associated with intercropping in cotton agroecosystems. *International Journal of Pest Management*, 54(2): 103–114.

Gao F, Liu XH, Ge F, 2007. Energy budgets of the Chinese green lacewing (Neuroptera: Chrysopidae) and its potential for biological control of the cotton aphid (Homoptera: Aphididae). *Insect Science*, (14): 497–502.

Wiegert, 1976. Ecological Energetics. Hutchinson & Ross, Pennsylvani Press.1–457.

戈峰，丁岩钦，1996. 棉铃虫种群能量动态及其为害特征. 应用生态学报, 7(2): 185–190.

戈峰，刘向辉，潘卫东，丁岩钦, 2002. 棉田捕食性瓢虫控害功能的分析. 应用生态学报, 13(7): 841–844.