前沿与综述

天敌昆虫对害虫的非直接致死效应*

李 姣[1,3] 金晨钟[1] 龙大彬[2] 欧阳芳[3] 戈 峰[3**]

（1. 湖南人文科技学院 生命科学系，娄底 417000；2. 湖南省烟草公司长沙市公司浏阳分公司，浏阳 410300；
3. 中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京 100101）

摘 要 天敌是影响害虫种群动态的重要因素。一般认为天敌对害虫作用的方式，主要是通过直接的捕食或寄生。事实上，天敌还可以通过捕食或寄生过程中产生的“威吓”等非直接致死效应（Non-lethal effects）或胁迫作用（Stress），影响着害虫的生长发育、繁殖。有时这种天敌存在的非直接致死效应对害虫产生的负面影响甚至比天敌对害虫的直接捕食作用还强。显然，评价天敌作用时，除了计算天敌对害虫的直接捕食或寄生的效率，还应考虑天敌存在时对害虫的非直接致死效应。本文基于作者及前人的研究，分别论述了捕食性天敌、寄生性天敌对害虫的非直接致死效应，解析了环境变化对天敌非直接致死效应的影响，探讨了这种非直接致死效应的可能机制，提出了未来的研究发展方向。

关键词 捕食性天敌，寄生性天敌，非直接致死效应，胁迫作用，间接控害，天敌评价

Non-lethal effects of a natural enemy on herbivore insect population

LI Jiao[1,3] JIN Chen-Zhong[1] LONG Da-Bin[2] OUYANG Fang[3] GE Feng[3**]

(1. Hunan University of Humanities, Science and Technology, Loudi 417000, China; 2.Tobacoo Companies in Hunan Province, Liuyang 410300, China; 3. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Natural enemies play an important role in regulating the population dynamics of insect pest populations. It is well known that predators typically affect prey through either predation or parasitism. Furthermore, the non-lethal effects, or stress, associated with encountering predators can influence the development and reproduction of pest species. In fact, these non-lethal effects can sometimes have a greater negative influence on pest populations than predation. In view of this, non-lethal effects (indirect stresses) should be taken into account when assessing the control exerted by natural enemies on pest populations. In this paper, we discuss the non-lethal effects of predators and parasites on pest insects, analyze the impacts of changeable environments on the non-lethal effects of natural enemies, summarize the possible mechanisms of non-lethal effects of predators on prey, and provide suggestions for future research on the non-lethal effects of natural enemies on herbivore insect populations.

Key words predators, parasite, non-lethal effect, stress, indirect control, natural enemies assess

1 引言

发挥天敌控害的生态服务功能，是昆虫生态调控的基础（戈峰等，2014）。在自然生态系统中，天敌与害虫相辅相成，天敌是影响害虫种群动态的重要因素。如杀伤天敌，将是诱发棉田蚜虫严重发生的主要原因（陈庆明和赵富强 2007）；反之，排除了捕食性天敌，将使麦蚜发

* 资助项目：国家自然科学基金项目（31200321）；国家科技支撑计划 （2012BAD19B05）和“国家重点基础研究发展计划资助（973计划）”项目（编号 2013CB127604）

**通讯作者，E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期：2014-04-17，接受日期：2014-06-24

生在平稳期、盛发期、消退期种群数量分别增加35%、42%和 32%（于汉龙等，2014）；这些结果充分显示天敌对害虫具有很好的控制作用。

一般认为天敌对害虫控制的作用方式，主要是通过直接的捕食或寄生作用。事实上，天敌不仅可以直接捕食或寄生害虫使害虫种群下降，而且还可以通过捕食或寄生过程中产生的“威吓”等胁迫作用（Stress）影响着害虫的生长发育、繁殖（Kunert and Weisser，2003），使这些“九死一生”逃脱了天敌的害虫“身心”受到严重伤害，生长发育受阻，种群密度下降，从而产生天敌对害虫的非（直接）致死效应（Non-lethal effect）或胁迫作用（White *et al.*，2011；Zanette *et al.*，2011；Andrew *et al.*，2012）。如 McPeek 等（2001）研究表明，2 种蜻蜓 *Enallagma cyathigerum* 和 *Ischnura rufostigma* 在天敌存在的胁迫压力存在下，会减少对食物的摄取总量，继而导致生长缓慢。Stoks（2001）发现，天敌胁迫产生的压力可能会降低蜻蜓 *Lestes sponsa* 幼虫的食物消化效率和代谢率，从而减缓了发育速度。Kunert and Weisser（2003）结果显示，当桃蚜感觉到它的天敌集栖瓢虫 *Hippodamia convergens* 存在时，它的后代将产生更多的有翅蚜，以逃离到没有天敌存在的生境中，躲避被天敌捕食的风险。Mondor 和 Roitberg（2002）竟然还发现，曾被放置集栖瓢虫的棉花，即使棉花上没有了集栖瓢虫，但当接入棉蚜后，棉蚜也能感受到这些集栖瓢虫留下的“痕迹”，从而使得其后代产生更多的有翅蚜，以逃离这个曾有“天敌”出没的生境。甚至一些结果还表明，这种天敌存在的非致死效应对害虫产生的负面影响比天敌对害虫直接的捕食作用还强大（Nakaoka，2000；Relyea，2000；McPeek *et al.*，2001；Peckarsky *et al.*，2001；White *et al.*，2011；Zanette *et al.*，2011）。显然，评价天敌作用时，除了计算天敌对害虫的直接捕食或寄生的效率，还应考虑天敌存在时对害虫的非致死效应。

国内外学者早就注意到，捕食者对猎物的影响不仅限于直接捕杀，还包括这种猎物为躲避捕食者而产生的非致死效应或捕食风险效应（Predation risk effects）（Andrew *et al.*，2012；石建斌，2013）。如 Havel（1987)就曾报道过有关天敌通过捕食或寄生过程对害虫（或猎物）所产生的非致死效应，显示被捕食或寄生的风险可强烈地影响靶标猎物种群的行为、生理、形态及生活史，但这些研究着重于分析捕食压力对猎物行为和形态的影响。自 20 世纪 90 年代开始，该类研究渐渐转向生活史方面，包括胁迫作用对猎物的孵化时间（Sih and Moore 1993）、形态变化（DeVito *et al.*，1998）和繁殖力（Ball and Baker，1996；Chivers *et al.*，2001）等影响，表明存在天敌胁迫作用下，猎物有转向品质较低的寄主取食，以减少被攻击的可能性，同时还可能降低其繁殖力（Norrdahl and Korpimki，2000）等特征。近年来的研究，还逐渐关注这种作用的机制（Mondor and Roitberg，2002；Peacor，2002；Swapna *et al.*，2014；Thaler *et al.*，2014）以及环境变化对天敌胁迫作用的影响（Thaler *et al.*，2012；李姣等，2013b）。本文基于作者及前人的研究，分别论述了捕食性天敌、寄生性天敌对害虫的非致死效应，解析了环境变化对天敌非致死效应的影响，探讨了这种非致死效应的可能机制，提出了未来的研究发展方向。

2 捕食性天敌对害虫的非致死效应

大量研究表明，捕食性天敌不仅可以通过捕食直接影响靶标猎物的种群密度，而且还能通过胁迫“干扰”“恐吓”引起猎物某些习性的改变（Kunert and Weisser 2003；Andrew *et al.*，2012）。为了减少和躲避被天敌捕食的风险，很多动物表现出世代间形态的改变（Mondor *et al.*，2005）。如天敌的胁迫作用可以显著地影响靶标猎物的生长率或发育速度（Nakaoka，2000；Relyea，2000；Peckarsky *et al.*，2001；Preisser and Bolnick，2008），这主要是因为生物体在取食时存在一个内在的交替换位——当它们改变其习性以减少被捕食危机的同时，必然会导致其取食率的下降（Werner and Anholt，

1993），从而影响其生长发育的速度，这就是通常认为的天敌对目标猎物生长发育表现出的直接的负面影响（Peacor，2002）。其实，天敌的非致死效应或胁迫作用还可通过三级营养关系对猎物生长发育产生间接的正面影响（Peckarsky and McIntosh，1998；Peacor，2002）。一些研究结果表明，这种负面的影响甚至比正面的要大（Werner *et al.*，1983；Peckarsky *et al.*，2001；Andrew *et al.*，2012）。有研究结果显示，由于猎物为了逃离被捕食而减少取食，使得第三级营养水平升高，而导致了猎物生长率提高的可能性（Diehl *et al.*，2000）。

蚜虫是世界性的重要害虫，具有多型现象。在无性生殖阶段，蚜虫一般产生等量的有翅蚜和无翅蚜（Kawada，1987；Dixon，1998）。但 Sloggett 和 Weisser（2002）发现在有捕食性天敌胁迫时，豌豆蚜将增加产生有翅蚜的比例。而有翅蚜个体与无翅蚜有着本质的差异，主要表现在有翅蚜具有更长的个体发育历期，较低的繁殖力和较短的生活周期（Dixon，1998）。正因为如此，有翅蚜比例的增加将导致较低种群密度的发生（Swapna *et al.*，2014）。

过去有关捕食性天敌的胁迫作用大都是研究一个世代，而有关多世代的研究报道较少（Sloggett and Weisser，2002；Nelson，2007）。李燕平和戈峰（2010a）通过连续 3 代观测了龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* Thunberg 对果蝇的捕食胁迫作用，结果显示：龟纹瓢虫的干扰胁迫作用，可以间接地增加果蝇的适合度，促进果蝇种群的增长，使果蝇种群自我维持、调节到相应的水平。

外界环境条件变化影响着天敌对害虫的非直接致死效应（Sheriff *et al.*，2012）。这种非直接致死效应依天敌胁迫作用方式、作用的时间长短、猎物虫态等不同。

2.1 胁迫作用方式的影响

通过直接放入瓢虫、间接将瓢虫笼罩起来或将蚜虫笼罩起来对蚜虫胁迫作用研究表明，短时间（4 h）直接放入瓢虫的胁迫方式对棉蚜的生长发育、繁殖和适合度无显著影响。但间接将瓢虫笼罩起来或将蚜虫笼罩起来对棉蚜生长发育、繁殖和内禀增长率有显著影响（李姣，2008）。

2.2 胁迫作用时间长短的影响

进一步通过笼罩瓢虫和笼罩蚜虫胁迫作用的时间长短对棉蚜生长发育、繁殖和内禀增长率的研究显示，经过笼罩瓢虫胁迫作用较长时间（8，12 和 24 h）后，棉蚜感受到瓢虫的存在时，它的生长发育、繁殖和内禀增长率有显著影响，表现出发育历期、平均每代的历期显著缩短，内禀增长率极显著增加的趋势，即适合度增加；而笼罩瓢虫时间较短（4 h）的胁迫处理对棉蚜的影响则没有显著变化。说明通过作用一段时间后，笼罩瓢虫的胁迫作用才表现出来，而且有利于蚜虫的适合度增加。但如果将蚜虫笼罩起来，让瓢虫在蚜虫周围活动，其结果则与之相反，主要以胁迫作用时间较短（4 h）的胁迫处理显著，表现出发育历期、平均每代的历期显著缩短，内禀增长率极显著增加的趋势；而时间较长（8，12 和 24 h）的胁迫处理无显著变化（李姣等，2013a）。

2.3 不同发育阶段的影响

不同龄期的昆虫感受天敌的胁迫作用不同。Mondor 和 Roitberg（2002）研究了桃蚜在被捕食压力下蚜虫的生长发育特征，发现当蚜虫若虫在第 1 龄期在被捕食危险下时其腹管的发育最快。由于低龄若蚜在被捕食压力下过于发育其腹管（蚜虫报警激素释放部位），因而延长其发育历期；由于低龄若虫具有更易被捕食的危险，更喜欢释放报警激素。而报警激素的释放将消耗蚜虫本身的能量，因而报警激素对低龄若蚜的影响造成其体重减轻繁殖力降低（Mondor and Roitberg，2003）。也有研究表明，蚜虫的低龄若虫对瓢虫的胁迫更为敏感（李姣，2008）。李燕平和戈峰（2010a）研究结果显示，间接胁迫比直接胁迫更能影响幼虫的发育，缩短了 1 龄幼虫的发育历期。而直接胁迫比间接胁迫更能影响幼虫发育为成虫后的寿命。李姣（2008）也发现间接将瓢虫笼罩起来或将蚜虫笼罩起来的胁迫作用对不同的蚜虫发育阶段作用不同，对 1、2、

3 龄作用更为明显，而对 4 龄和成虫的作用较小，说明低龄幼虫为敏感龄期。而且，母代产仔期的胁迫处理能够使其发育历期显著缩短，母代作用的效应更明显。

2.4 不同性别昆虫的影响

不同性别昆虫对天敌的胁迫作用感受不同。李燕平和戈峰（2010b）以黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 及其捕食性天敌异色瓢虫为研究系统，通过接入异色瓢虫到有果蝇的指形管中，研究了果蝇雌、雄成虫单独或共同被异色瓢虫捕食胁迫后，果蝇寿命、繁殖和子代的生长发育变化，发现当雄虫单独面对瓢虫捕食胁迫压力后，与未受胁迫的雌虫交配，寿命会明显延长；若与同样也单独受过胁迫的雌虫交配，则不会出现该变化；但如果是交配后受到胁迫，则雄虫寿命会高于交配前胁迫的处理。

2.5 寄主植物的影响

天敌对害虫的胁迫作用还受害虫寄主植物营养状况的影响（Thaler *et al.*，2012)。Thaler 等（2014）用野生型番茄（高抗性品种）和茉莉酸突变体番茄（低抗性品种）饲养烟草夜蛾 *Manduca sexta*，观察其在捕食性天敌刺肩蝽 *Podisus maculiventris* 存在捕食风险时的行为与生理反应，发现在低抗性的寄主植物上取食减少，但增加同化效率使其体重与没有天敌胁迫时相近；而在高抗性植物番茄上生长的烟草夜蛾取食减少，但不改变代谢率，也与使其体重与没有天敌胁迫时相近；换言之，害虫受到天敌与营养缺乏双重胁迫时，将降低其对天敌的负面作用，从而维持被捕食和营养需求的权衡。

3 寄生性天敌对害虫的非致死效应

由于寄生性天敌对蚜虫的作用与捕食者作用不同，每个寄生性天敌寄生能力有限，而且在寄生过程中不会立即造成蚜虫死亡（Quicke，1997；Swapna *et al.*，2014）。过去有关寄生性天敌与寄主的关系，主要集中于它们之间的寄主免疫与寄生性天敌的抗免疫作用，而有关蚜虫在被寄生蜂搜索寄生胁迫下的行为作用研究却少见报道（Carton and Nappi，1997；Frost，1999)。Slogett 和 Weisser（2002）发现豆蚜被寄生性天敌作用后，其后代的有翅型增加，其所得的结论与捕食性天敌的行为影响变化一致，从而推测蚜虫无论受到捕食性与寄生性天敌的胁迫作用，其行为的反应均表现出适合度下降的趋势（Nelson，2007）。Andrew 等（2012）研究表明，寄生蜂的存在还改变了豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 和桃蚜 *Myzus persicae* 的竞争，使非寄主猎物豌豆蚜的种群下降更为明显。但这个方面的证据仍不充分，而且大数的研究都是单个世代的，有关多世代的天敌胁迫作用研究却未见有报道。

李姣等（2013a）一方面通过将蚜茧蜂直接放入到蚜虫群体中，待蚜茧蜂寄生、胁迫 24 h 后，观察记录未被寄生的蚜虫个体适合度的变化情况；另一方面将蚜茧蜂笼罩起来放入到蚜虫群体中，待蚜茧蜂胁迫棉蚜 24 h 后，观察记录蚜虫个体适合度的变化。结果表明，蚜茧蜂不同龄期棉蚜的寄生干扰作用不同；随着对棉蚜干扰龄期的推后，棉蚜的产仔量越来越少、成蚜的寿命越短。说明棉蚜茧蜂对不同龄期棉蚜的干扰作用不同，棉蚜龄期越高，受蚜茧蜂的干扰作用越大。而且，直接放寄生蜂对各个世代棉蚜内禀增长率均没有显著的影响，而间接地放寄生蜂的干扰作用明显地增加了第 2 代、第 3 代棉蚜内禀增长率。这些结果充分提示：寄生蜂间接干扰作用比直接干扰作用更大；寄生蜂间接干扰作用对棉蚜的生长发育和繁殖都有影响，明显地影响了后代的内禀增长率和种群动态（李姣，2008）。

4 环境变化对天敌非致死效应的影响

4.1 对捕食性天敌的影响

在天敌捕食或潜在捕食的胁迫作用下，害虫会进行适合度的调整，以应对不利环境。周波

（2008）的结果表明，天敌胁迫与高 CO_2 浓度胁迫间对棉蚜的生长发育存在交互作用。然而，就若虫发育期而言，其中，又以早期发育期（如 1 龄）和发育末期（如 4 龄）对两种胁迫因子表现敏感。高浓度 CO_2 和龟纹瓢虫胁迫均能提升棉蚜种群的净增殖率，但在高浓度 CO_2 水平下，棉蚜对龟纹瓢虫胁迫具有快速适应的机制，即 F_1 代显著，F_2、F_3 代不显著。龟纹瓢虫捕食胁迫作用因高 CO_2 浓度这种稳定的环境因子的参与而被进一步加强。因而，可以预测，在未来高 CO_2 浓度的作用下，棉蚜种群更容易暴发，捕食性天敌势必可能通过提高其捕食能力来控制棉蚜种群。

4.2 对寄生蜂天敌的影响

李姣等（2013b）观察了大气 CO_2 浓度升高下直接放入蚜茧蜂、笼罩间接放入蚜茧蜂胁迫作用对多代棉蚜生长发育、繁殖和适合度的影响。结果表明，在高大气 CO_2 浓度条件下，直接放寄生蜂后使第 1 代、第 3 代棉蚜内禀增长率显著下降，间接放寄生蜂后除导致第 2 代棉蚜内禀增长率增加外，其它各个世代没有发生显著的变化。与正常大气 CO_2 浓度条件下，所得出直接放寄生蜂对各个世代棉蚜内禀增长率均没有显著的影响，而间接地放寄生蜂的干扰作用明显地增加了第 2 代、第 3 代棉蚜内禀增长率的结果完全不同。结果充分提示：在高大气 CO_2 浓度条件下，寄生蜂直接干扰作用比间接干扰作用更大；而且，高大气 CO_2 浓度将通过影响寄生蜂的间接干扰作用，从而影响棉蚜的生长发育、繁殖、适合度和种群动态，使棉蚜种群有下降的趋势。

5 非致死效应的可能机制

尽管天敌的非直接致死效应对害虫-天敌之间的关系及生物防治实践非常重要，但对产生这些作用的机理知之不多。目前，已经主要有以下三个假说来解释天敌非直接致死效应对害虫影响的作用机制。

5.1 “假拥挤效应”

瓢虫产生对蚜虫间接作用的机理，通常用“假拥挤效应”来解释，即蚜虫感受到捕食者时将被拥挤而逃离生境。一般认为，棉蚜在龟纹瓢虫胁迫作用下，当它感受到龟纹瓢虫的威胁时，其通过停止取食、移动或从取食的位置掉落，以便从被捕食的危险中逃脱（Roitberg and Myers，1978；Swapna *et al.*，2014）。

[反]-β-法尼烯（(E)-β-farnesene）是多种蚜虫报警信息素中的主要成分（Pickett *et al.*，1992）。许多种类的蚜虫当受到龟纹瓢虫的攻击时，能从它们的腹管中分泌出报警信息素（Zhang *et al.*，1997）。若蚜存在更容易被捕食的可能性，因此比成蚜更容易释放报警信息素（Mondor and Roitberg，2002）。但报警信息素的分泌将消耗有机体内的能量，分泌大量的报警信息素将增加其受伤和死亡的危险性（Allan *et al.*，1996）。Mondor 和 Roitberg（2002）发现当桃蚜分泌报警信息素将减少其后代的适合度。然而令人难以理解的是，许多种类的蚜虫包括棉蚜通常不会轻易释放报警信息素，直到受到瓢虫的攻击时，才从它们的腹管中释放出报警信息素；而早在身体接触之前，蚜虫就探测到了捕食者的存在，报警信息素的释放是蚜虫在紧张条件下的一种本能的反映（Strong，1967）。如果当棉蚜最初感受到瓢虫的胁迫就释放出报警信息素，便可有利于其同类的分散，使其变得更警惕，减少了其被成功捕食的可能性（Montgomery and Nault，1978），并阻止了它们的死亡（Maynard，1965）。同时，释放出报警信息素的蚜虫也将有机会逃脱，但也有可能会增加被捕食的风险（Mondor and Roitberg，2002）。此外，瓢虫也不捕食含有 EBF 信息素的蚜虫分泌的蜜露，但经常会花更多时间搜捕含有蚜虫气味的地方或寄主。分泌了蜜露的蚜虫也不一定会更容易被瓢虫找到或捕食。

5.2 “资源水平”假说

Peacor（2002）通过对蝌蚪的研究，提出了“资源水平”假说，认为存在捕食者胁迫作用下单个体猎物取食量减少，间接地减少了猎物的资源利用，从而促使“留下”的猎物可利用资源水平提高，进一步使得猎物的生长率提高。因此，猎物的生长率变化依赖于该猎物的相对密度

和资源的动态（Sloggett and Weisser，2002）。Teplisky 等（2005）认为蝌蚪在不同的捕食者种类胁迫作用下，其形态的变化又不同，种群增长率也表现不同。但这种现象主要发生在水生动物中，而在陆生昆虫中尚未见有报道。

5.3 捕食应激假说

通常认为，天敌胁迫作用下，害虫产生应激反应，代谢能量消耗增加，取食量下降（Hawlena and Schmitz,，2010）。Stoks（2001）发现，天敌胁迫产生的压力会降低蜻蜓 *Lestes sponsa* 幼虫的食物消化效率和代谢率，从而减缓了发育速度。Thaler 等（2014）研究表明，烟草夜蛾则通过增加同化效率补偿其减少的取食。对于大型捕食者来说，捕食者的出现或仅仅是捕食者的气味，会导致猎物动物血液中糖皮质激素（应激激素，主要成分为皮质醇激素）浓度的上升。这种浓度的上升可通过影响免疫和消化系统而间接地降低猎物的生存和繁殖，影响猎物的种群动态（White *et al.*，2011；石建斌，2013）。

6 展望

天敌在害虫生态调控中起着非常重要的作用（戈峰等，2011；欧阳芳等，2013）。上述研究案例表明，捕食性天敌不仅直接捕食害虫，影响靶标害虫的种群密度，而且还能通过引起猎物某些习性的改变，间接的影响害虫的适合度（Kunert and Weisser，2003）。显示，天敌即便不直接地接触被捕食者，也会对其的生长发育产生一定影响，产生非致死效应。未来的研究将重点关注以下 3 个方面。

6.1 天敌作用的评价

目前分析天敌的控害作用，主要是计算天敌对害虫直接的捕食或寄生作用。但如前所述，天敌在直接捕食或寄生害虫的同时，还通过捕食或寄生过程中产生的非致死效应强烈地影响靶标猎物种群的行为、生理、形态以及生活史，使这些“九死一生”逃脱天敌的害虫“身心”受到伤害，生长发育受阻，种群密度下降。这种非致死效应甚至比天敌对害虫直接捕食作用的功能还大（Peckarsky *et al.*，2001)。显然，评价天敌作用时，除了计算天敌对害虫的直接捕食或寄生的效率，还应该考虑天敌对害虫产生的非致死效应。综合考虑天敌对害虫的直接捕食作用与间接胁迫功能，可以更好地发挥天敌的控制作用。

6.2 作用机制的分析

有关天敌非致死效应产生的机制一直受到关注。目前主要有“假拥挤效应”（Mondor and Roitberg，2002）、“资源水平”假说（Peacor，2002）和捕食应激假说（Thaler *et al.*，2014）。黑腹果蝇作为奠定经典遗传学基础的重要模式生物之一， 已于 2000 年完成其基因组 180 Mb，约编码 13 600 个基因的测序。由于其清晰的遗传背景和便捷的遗传操作，果蝇在发育生物学、生物化学、分子生物学等领域也都占据了不可替代的位置（王转斌和曲志才，2006）。同时也被认为是一个理想的研究昆虫生态学和行为学的模式昆虫。李燕平和戈峰（2010a，2010b）前期实验表明，龟纹瓢虫、异色瓢虫对黑腹果蝇成虫和幼虫均有捕食作用，可以直接地捕食果蝇；同时在捕食过程中，还对生存的果蝇产生捕食胁迫作用，从而可能对生存的果蝇生长发育产生影响。显然，利用果蝇基因组信息的优势条件，从生态基因组学的角度，研究昆虫在天敌作用下的行为、生长发育变化等，可揭示非致死效应胁迫作用对昆虫影响的分子机理，进而为害虫的防治提供新的思路。另一方面，也可通过果蝇对天敌胁迫的适合度变化来推测生物应对胁迫可能产生的响应。

6.3 田间试验的验证

在长期的协同进化过程中，当蚜虫受到天敌或天敌的遗留物胁迫作用后，其行为将发生改变（Preisser *et al.*，2005)。其中，最简单的方式是逃避有天敌或天敌遗留物的栖息地（Weisser *et al.*，1999）。如桃蚜暴露在有捕食者时，其有

翅型将增加，以躲避捕食者的捕食（Kunert and Weisser，2003）；棉蚜感受到集栖瓢虫存在后，其后代有翅型将增加，并逃避到无天敌的生境中定居（Weisser and Braendle，2001）。即捕食者不仅可以直接捕食蚜虫，而且还可以间接地通过改变蚜虫的行为，达到控制蚜虫的目的（Mondor *et al*.，2005）。但这些研究大都集中在个体水平，而有关这方面的田间证据不多。Nelson（2007）曾分析了田间捕食者对桃蚜种群的影响后，发现只有高频率的干扰作用，才对桃蚜种群有抑制作用。显然，这个方面的作用尚需要开展田间试验的验证。

参考文献 (References)

Allan RA, Elgar MA, Capon RJ, 1996. Exploitation of an ant chemical alarm signal by the zodariid spider *Habronestes bradleyi* Walchenaer. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263(1366): 69–73.

Andrew F, Elizabeth YL, Deborah LF, 2012. Non-consumptive effects of a natural enemy on a non-prey herbivore population. *Ecol. Entomol*., 37(1): 43–50.

Ball SL, Baker RL, 1996. Predator-induced life history changes: antipredator behavior costs or facultative life history shifts. *Ecology*, 77(4): 1116–1124.

Carton Y, Nappi AJ, 1997. Drosophila cellular immunity against parasitoids. *Parasitol. Today*, 13(6): 218–227.

Chivers DP, Kiesecker JM, Marco A, DeVito J, Anderson MT, Blaustein AR, 2001. Predator-induced life history changes in amphibians: egg predation induces hatching. *Oikos*, 92(1): 135–142.

Devito J, Chivers DP, Kiesecker JM, Marco A, Wildy EL, Blaustein AR, 1998. The effects of snake predation on metamorphosis of western toads, *Bufo boreas* (Amphibia, Bufonidae). *Ethology*, 104(3): 185–193.

Diehl S, Cooper SD, Kratz KW, Nisbet RM, Roll SK, Wiseman SW, Jenkins TM, 2000. Effects of multiple, predator-induced behaviors on short-term producer-grazer dynamics in open systems. *Am. Naturalist*, 156(3): 293–313.

Dixon AFG, 1998. Aphid Ecology. London: Chapman and Hall. 113–168.

Havel JE, 1987. Predator-induced defences: a review// Kerfoot WC, Sih A (eds.). Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. Univ. Press of New England. 264–278.

Hawlena D , Schmitz OJ , 2010. Herbivore physiological response to predation risk and implications for ecosystem nutrient dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(35): 15503–15507.

Kawada K, 1987. Polymorphism and morph determination // Minks AK, Harrewijn P (eds.). Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier, Amsterdam. 299–314.

Kunert G, Weisser WW, 2003. The interplay between density and trait-mediated effects in predator-prey interactions: a case study in aphid wing polymorphism. *Oecologia*, 135(2): 304–312.

Maynard SJ, 1965. The evolution of alarm calls. *Am. Nat*., 99: 59–63.

Mondor EB, Jay R, John FA, 2005. Predator-induced transgenerational phenotypic plasticity in the cotton aphid， *Oecologia*, 142(1): 104–108.

McPeek MA, Grace M, Richardson JML, 2001. Physiological and behavioral responses to predators shape the growth/predation risk trade-off in damselflies. *Ecology*, 82(6): 1535–1545.

Mondor BM, Roitberg BD, 2003. Age-dependent fitness costs of alarm signaling in aphids. *Can. J. Zool*., 81(5): 757–762.

Mondor BM, Roitberg BD, 2002. Pea aphid, Acyrthosiphon pisum, cornicle ontogeny as an adaptation to differential predation risk. *Can. J. Zool*., 80(12): 2131–2136.

Montgomery ME, Nault LR, 1978. Effects of age and wing polymorphism on the sensitivity of Myzus persinae to alarm pheromone. *Ann. Entomol. Soc.Am*., 71(5): 788–790.

Nakaoka M, 2000. Nonlethal effects of predators on prey populations: predator-mediated change in bivalve growth. *Ecology*, 81(4): 1031–1045.

Nelson EH, 2007. Predators avoidance behavior in the pea aphid: cost, frequence, and population consequences. *Oecologia*, 151(1): 22–32.

Norrdahl K, Korpimki E, 2000. The impact of predation risk from small mustelids on prey populations. *Mammal. Rev*., 30(3): 147–156.

Peacor SD, 2002. Positive effect of prodators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour. *Ecol. Letters*, 5: 77–85.

Peckarsky BL, McIntosh AR, 1998. Fitness and community consequences of avoiding multiple predators. *Oecologia*, 113(4): 565–576.

Peckarsky BL, Taylor BW, McIntosh AR, McPeek MA, Lytle DA, 2001. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology*, 82(3): 740–757.

Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1992. The chemical ecology of aphids. *Annu. Rev. Entomol*., 37: 67–90.

Preisser EL, Bolnick DI, Benard MF, 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator–prey

interactions. *Ecology*, 86(2): 501–509.

Preisser EL, Bolnick DI, 2008. The many faces of fear: comparing the pathways and impacts of nonconsumptive predator effects on prey populations. *PLoS ONE*, 6: e2465.

Quicke DLJ, 1997. Parasitic Wasps. Chapman & Hall. 67–98.

Relyea RA, 2000. Trait-mediated indirect effects in larval anurans: reversing competition with the threat of predation. *Ecology*, 81(8): 2278–2289.

Roitberg BD, Myers JH, 1978. Adaptation of alarm pheromone response in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. *Can. J. Zool.*, 56(1): 103–108.

Sheriff MJ, Wheeler H, Donker SA, Krebs CJ, Palme R, Hik DS, Boonstra R, 2012. Mountain-top and valley-bottom experiences: the stress axis as an integrator of environmental variability in arctic ground squirrel populations. *Journal of Zoology*, 287(1): 65–75.

Sih A, Moore RD, 1993. Delayed hatching of salamander eggs in response to enhanced larval predation risk. *Am. Nat.*, 142(2): 947–960.

Sloggett JJ, Weisser WW, 2002. Parasitoids induce production of the dispersal morph in the pae aphid, *Acyrthosiphon pisum*. *Oikos*, 98(2): 323–333.

Stoks R, 2001. Food stress and predator-induced stress shape developmental performance in a damselfly. *Oecologia*, 127(2): 222–229.

Strong FE, 1967. Observations on aphid cornicle secretions. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 60(3): 668–673.

Swapna R, Purandare BT, Jennifer AB, 2014. Comparison of the wing polyphenic response of pea aphids (*Acyrthosiphon pisum*) to crowding and predator cues. *Ecol. Entomol.*, 39(3): 263–266.

Thaler JS, Heidy C, Goggy D, 2014. Effects of predation risk and plant resistance on *Manduca sexta* caterpillar feeding behaviour and physiology. *Ecol.Entomol.*, 39(2): 210–216.

Thaler JS, McArt SH, Kaplan I, 2012 Compensatory mechanisms for ameliorating the fundamental tradeoff between predator avoidance and foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(30): 12075–12080.

Teplitsky C, Plenet S, Le'Na JP, Mernet N, Malet E, Joly P, 2005. Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defences in an anuran tadpole. *J. Evol. Biol.*, 18(1): 180–190.

Weisser WW, Braendle C, Minoretti N, 1999. Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proc. R. Soc. Lond B*, 266(1424): 1175–1182.

Weisser WW, Braendle C, 2001. Body colour and genetic variation in winged morph production in the pea aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 99(2): 217–223.

Werner EE, Anholt BR, 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality-rates mediated by foraging activity. *Am. Naturalist*, 142(2): 242–272.

Werner EE, Gilliam JF, Hall DJ, Mittelbach GG, 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64(6): 1540–1548.

White PJ, Garrott RA, Hamlin KL, Cook JG, Cunningham JA, 2011. Body condition and pregnancy in northern Yellowstone elk: Evidence for predation risk effects? *Ecol. Appl.*, 21(1): 3–8.

Zanette LY, White AF, Allen MC, Clinchy M, 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*, 334(6061): 1398–1401.

Zhang ZN, Tu MH, Du YJ, Fang YL, Lu Y, Liu X, Lu H, 1997. Behavioral and eletrophysiological response of *Myzus persicae* to stimulus of (E)-ß-farnesene. *Acta Entomol. Sinica*, 40(1): 40–44.

陈庆明, 赵富强, 2007. 保护利用天敌控制棉蚜的发生蔓延. 新疆农业科技, (3): 40–41. [CHEN QM, ZHAO FQ, 2007. The protection and utilization of natural enemies to control cotton aphid spread. *Xinjiang Agricultural Science and Technology*, (3): 40–41.]

戈峰, 欧阳芳, 赵紫华, 2014. 基于服务功能的昆虫生态调控理论. 应用昆虫学报, 51(3): 597–605. [GE F, OUYANG F, ZHAO ZH, 2014. Ecological management of insects based on ecological services at a landscape scale. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(3): 597–605.]

戈峰, 吴孔明, 陈学新, 2011. 植物-害虫-天敌互作机制研究前沿. 应用昆虫学报, 48(1): 1–6. [GE F, WU KM, CHEN XX, 2011. Major advance on the interaction mechanism among plants, pest insects and natural enemies in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(1): 1–6.]

李姣, 龙大彬, 肖铁光, 欧阳芳, 2013a. 蚜茧蜂对多世代棉蚜生长发育与繁殖的胁迫作用. 应用昆虫学报, 50(4): 951–958. [LI J, LONG DB, XIAO TG, OUYANG F, 2013a. The impacts of stress from Lysiphlebia japonica Ashmead on the development and fecundity of the three successive generations of aphids . *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(4): 951–958.]

李姣, 龙大彬, 肖铁光, 2013b. CO_2 浓度变化下蚜茧蜂胁迫作用对多世代棉蚜适合度的影响. 应用昆虫学报, 50(4): 959–066. [LI J, LONG DB, XIAO TG, 2013b. Response of three successive generations of aphids to stress from Lysiphlebia japonica Ashmead under ambient CO2 and elevated CO2 . *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(4): 959–066.]

李姣, 2008. 龟纹瓢虫、蚜茧蜂对棉蚜生长发育、繁殖与适合度

的间接影响. 硕士学位论文. 湖南：湖南农业大学. The indirect effect of stress from Propylaea japonica Thunberg and Lysiphlebia japonica Ashmead on development, fecundity and fitness of Aphis gossypii Glover.

李燕平, 戈峰, 2010a. 龟纹瓢虫的捕食胁迫作用对连续三代果蝇发育与繁殖的影响. 昆虫知识, 47(1): 139–145. [LI YP, GE F, 2012a. Effect of prey stress from Propylea japonica on development and fecundity of Drosophila melanogaster in successive three generations . *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(1): 139–145.]

李燕平, 戈峰, 2010b. 异色瓢虫捕食胁迫对黑腹果蝇繁殖与后代发育的影响. 生态学杂志, 29(3): 554–559. [LI YP, GE F, 2010b. Effects of predatory stress imposed by Harmonia axyridis on the development and fecundity of Drosophila melanogaster . *ChineseJournal of Ecology*, 29(3): 554–559.]

欧阳芳, 赵紫华, 戈峰, 2013. 昆虫的生态服务功能. 应用昆虫学报, 50(2): 305–310. [GE F, ZHAO ZH, OUYANG F, 2013. Insect ecological services . *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 305–310.]

石建斌, 2013. 捕食风险的种群动态效应及其作用机理研究进展. 动物学杂志, 4: 8(1) : 150–158. [SHI JB, 2013. Effect of Predation Risk on Prey Population Dynamics and Its Mechanisms . *Chinese Journal of Zoology*, 4: 8(1) : 150–158.]

王转斌, 曲志才, 2006. 培养果蝇的最佳生态因子研究. 菏泽学院学报, 28(5): 112–114. [WANG ZB, QU ZC, 2006. An Investigation on Optimal Ecological Factors for Breeding Fruit Fly. *Journal of Heze University*, 28(5): 112–114.]

于汉龙, 李林懋, 张思聪, 于毅, 张安盛, 李丽莉, 周仙红, 庄乾营, 2014. 应用罩笼法定量评价天敌对麦蚜的控害作用. 应用昆虫学报, 51(1): 107–113. [YU HL, LI LM, ZHANG SC, YU Y, ZHANG AS, LI LL, ZHOU XH, ZHUANG QY, 2014. Effect of suppression of natural enemies on wheat aphids using enclosures in wheat fields . *ChineseJournal of Ecology*, 51(1): 107–113.]

周波, 2008. CO2 浓度升高与龟纹瓢虫胁迫作用下蚜虫适合度的变化. 硕士学位论文. 湖南: 湖南农业大学. [ZHOU BO, Effects of CO2 elevation and predation pressure on the fitness of Aphis gossypii (Glover)]