应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2019, 56(1): 85–90. DOI: 10.7679/j.issn.2095–1353.2019.010

空间和猎物密度对异色瓢虫取食柑橘木虱的影响*

黄振东[1**] 周新苗[2] 蒲占滑[1] 胡秀荣[1] 杜丹超[1] 陈国庆[1] 张宏宇[2]

（1. 浙江省柑桔研究所，台州 318020；2. 华中农业大学，武汉 430070）

摘 要 **【目的】** 捕食功能与捕食行为发生的空间及猎物密度存在相关性，通过对异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas)在室内不同空间大小和柑橘木虱 *Diaphorina citri* 密度不同条件下的影响程度研究，可以为田间应用提供参考。**【方法】** 分别设计不同的捕猎空间，研究捕食量和空间大小的相关性，采用高、低密度梯度下研究异色瓢虫对柑橘木虱的取食功能反应，以及在捕食笼中设置不同的猎物密度，统计日捕食头数。**【结果】** 空间大小（x）与日捕食量（y）呈线性负相关，结果拟合 $y = -28.375x + 130.08$ 线性方程，不同密度梯度设置得到的 Holling Ⅱ型功能反应曲线参数显示，高密度下异色瓢虫捕食柑橘木虱更快、更容易，异色瓢虫在不同柑橘木虱密度下持续捕食结果表明，起始密度高低影响第一天的捕食量，对随后的日捕食量影响不大。**【结论】** 空间尺寸和猎物密度明显影响异色瓢虫成虫对柑橘木虱的捕食行为。

关键词 异色瓢虫；柑橘木虱；空间大小；密度；捕食行为

Effect of spatial scale and prey density on predation of the adult Asian citrus psyllid *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae) by adult *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae)

HUANG Zhen-Dong[1**] ZHOU Xin-Miao[2] PU Zhan-Xu[1] HU Xiu-Rong[1]
DU Dan-Chao[1] CHEN Guo-Qing[1] ZHANG Hong-Yu[2]

(1. Institute of Citrus Research, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Taizhou 318020, China; 2. Institute of Urban and Horticultural Pests, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract **[Objectives]** To provide a reference on the effect of spatial scale and prey density on the effectiveness of adult *Harmonia axyridis* (Pallas) as a biological control for adult *Diaphorina citri*. **[Methods]** We investigated the effect of spatial scale on predation by measuring predation in different sized enclosures, and quantified the effect of prey density on the functional response of adult *H. axyridis* preying on adult *D. citri*. **[Results]** A negative, linear relationship between enclosure size (x) and daily prey consumption (y) could be described by the equation $y = -28.375x + 130.08$. The Holling Ⅱ functional response curve indicated that the predation rate increased with prey density. Initial prey density strongly affected the number of prey consumed on the first day, but had only a slight effect on subsequently daily consumption. **[Conclusion]** Spatial scale and prey density significantly affect the predation rate of adult *H. axyridis* on adult *D. citri*.

Key words *Harmonia axyridis* (Pallas); *Diaphorina citri*; spacial size; prey density; predatory behavior

异色瓢虫 *Harmonia axyridis*（Pallas）属鞘翅目 Coleoptera，瓢虫科 Coccinellidae，分布在我国各地，是亚洲本地种群，目前已传播到世界38个国家，异色瓢虫捕食害虫的能力很强，是重要的天敌资源，具有广阔的开发利用前景，异色瓢虫还具有产卵期长、产卵量大、耐高温、食量

*资助项目Supported projects：国家重点研发项目柑橘农药肥料双减技术研究与推广（2017YFD0202004）；浙江省科技项目异色瓢虫防控柑橘木虱关键技术及其应用（2016C32037）

**通讯作者 Corresponding author，E-mail：hyhzd121505@163.com

收稿日期 Received：2018-07-23；接受日期 Accepted：2018-09-07

大、易于饲养等优点，是一种非常值得开发利用的天敌昆虫（王小艺和沈佐锐，2002；Brown *et al.*，2011）。

应用瓢甲科昆虫对有害生物进行控制已经有将近 120 年的历史了，对蚜虫、木虱、粉虱、蚧壳虫等重要害虫均具有很强的捕食能力，异色瓢虫作为其中的佼佼者，在其引入地及原产地都发挥了重要的控害作用（Lucas *et al.*，2002；王小艺和沈佐锐，2002；Koch，2003；欧阳浩永等，2017）。异色瓢虫也作为主要天敌应用于佛罗里达州柑橘上的根象 *Diaprepes abbreviatus* L，而且使用效果十分明显（Mattson *et al.*，1991）。异色瓢虫同样是柑橘木虱重要捕食性天敌（马宝旭等，2018），在美国佛罗里达，异色瓢虫是柑橘木虱 *Diaphorina citri Kuwayama*（Hemiptera: Liviidae）的主要捕食性天敌，在自然条件下，它们对柑橘木虱卵和若虫的捕食量累计可达 80%-100%，对柑橘木虱的捕食效果明显，当其被释放到柑橘园并以柑橘木虱作为食物来源后，其种群数量逐渐变大，成为柑橘木虱最重要的捕食性天敌之一。这说明了异色瓢虫在柑橘木虱的生物防治中可以起很大的控制作用（代晓彦等，2014；Michaud and Olsen，2004）。

害虫密度和空间分布对于天敌捕食影响至关重要（Murakami and Tsubaki，1984；Cappuccino，1987），尽管已有大量有关瓢虫取食行为的实验室研究，但大部分研究都是采用幼虫和在较小的空间进行，并采用固定的害虫密度（Gascon and Travis，1992；Ives *et al.*，1993）。有关空间大小和密度对于捕食行为的研究报道很少，而采用天敌进行田间释放的生物防治应用中，会遇到不同猎物密度条件和较大的捕食空间，这些影响因素会直接决定天敌释放控制害虫的效率与实用性。

因此我们比较了不同空间条件下异色瓢虫取食柑橘木虱的取食量大小，以及在不同空间条件下的功能反应研究，以及在同一空间大小条件下，不同柑橘木虱的密度条件，取食量的变化研究，初步揭示了空间大小和不同猎物密度对异色瓢虫捕食行为的影响。

1 材料与方法

1.1 材料

试验中采用的异色瓢虫成虫，取自浙江省柑桔研究所室内饲养种群，采用豆蚜饲养，豆蚜由华中农业大学提供维持在（25±1）℃，60%-65%的相对湿度（RH）和日光灯下 14L∶10D 光周期条件，采用豌豆苗饲养，试验的柑橘木虱成虫采自浙江黄岩橘园，在（25±5）℃和 50%-70%相对湿度和 16 L∶8D 光周期条件下饲养于九里香苗。

1.2 方法

1.2.1 不同空间对异色瓢虫成虫捕食量的影响 分别在直径×厚度分别为 6 cm×1.5 cm、9 cm×1.5 cm、15 cm×1.5 cm 的塑料培养皿中放置 1 头饥饿 24 h 的异色瓢虫成虫，成虫蛹化后采用柑橘木虱饲养 15 d 用于试验，并放置 100 头柑橘木虱成虫，设 10 组重复，10 组重复中异色瓢虫雌雄性成虫各 5 组，实验在（25±1）℃，85%±5%相对湿度和光周期 14L∶10D 的光照培养箱中进行，24 h 后调查捕食量。

1.2.2 不同柑橘木虱密度梯度异色瓢虫取食的功能反应 低密度试验：在直径×厚度为 9 cm×1.5 cm 的塑料培养皿中，放置 1 头饥饿 24 h 的异色瓢虫成虫，成虫蛹化后采用柑橘木虱饲养 15 d 用于试验，并分别放置柑橘木虱成虫为 10、20、30、40、50 头，每处理设 10 组重复，10 组重复中异色瓢虫雌雄性成虫各 5 组，24 h 后调查捕食量。

高密度试验：在直径×厚度为 9 cm×1.5 cm 的塑料培养皿中，放置 1 头饥饿 24 h 的异色瓢虫成虫，成虫蛹化后采用柑橘木虱饲养 15 d 用于试验，并分别放置柑橘木虱成虫为 60、80、100、120、140 头，每处理设 10 组重复，10 组重复中异色瓢虫雌雄性成虫各 5 组，24 h 后调查捕食量。以上实验均在（25±1）℃，85%±5%相对湿度和光周期 14L∶10D 的光照培养箱中进行。

1.2.3 不同柑橘木虱密度对连续捕食行为的影响 采用组培盆栽小苗，高度为 7 cm，品种为

酸橙，种植于小花钵中，栽植土表面用白色无纺布遮盖，待有嫩芽长出，开始试验，将盆栽小苗放在铁丝笼中，外面套上用透明塑料膜，并打上气孔，外罩尺寸长 × 宽 × 高为 7 cm × 7 cm × 10 cm，放置 1 头饥饿 24 h 的异色瓢虫成虫，成虫蛹化后采用柑橘木虱饲养 15 d 用于试验，柑橘木虱成虫密度分别设 20、30、40、50，每天定时记录异色瓢虫取食量，并记录直至柑橘木虱基本吃完为止，每处理设 10 组重复，10 组重复中异色瓢虫雌雄性成虫各 5 组。

1.3　数据处理

原始数据采用 ANOVA 分析，均值和差异显著性（LSD）在 0.05 水平下检验，线性回归和 R^2 值采用软件 Microsoft Office Excel 2007 趋势线计算，功能反应拟合功能反应 II 型公式，拟合方程采用 DPS14.50 软件（http://www.dpsw.cn）。

$$N_a = \frac{aTN_0}{1 + aT_h N_0},$$

其中 N_a 表示日捕食量；N_0 表示起始设置的猎物；T_h 表示捕食时间；常数 a 表示瞬时攻击率；T 是试验时间，由于本试验在 24 h 调查为 1 d，这里取 1。

2　结果与分析

2.1　空间大小对异色瓢虫成虫捕食量影响结果

相同厚度不同直径为 6、9、15 cm 的培养皿空间，24 h 后异色瓢虫成虫捕食柑橘木虱成虫的平均数量分别为 98.25、80.25、41.5 头，3 个不同直径的培养皿中捕食数呈显著差异，显示培养皿空间越小，捕食数越大，随着培养皿空间增大，捕食数量减少的负相关关系，以单头异色瓢虫 24 h 捕食量（y）与培养皿直径（x）回归，得到方程为 $y = -28.375x + 130.08$（$R^2 = 0.957\ 3$）（图 1）。

2.2　不同猎物密度梯度下的异色瓢虫捕食柑橘木虱功能反应

柑橘木虱设低密度梯度下，根据设置的柑橘木虱成虫原始头数 N_0 和经过 24 h 的异色瓢虫成虫捕食数量 N_a 拟合如下功能 II 型反应方程，从方程（a）得到瞬时攻击率为 0.662 5，捕食一头柑橘木虱的平均捕食时间为 0.034 0，图 2 中显示随着柑橘木虱密度增加，日捕食量随之提高，但达到一定密度后，增速放缓。符合 II 型功能反应特征。

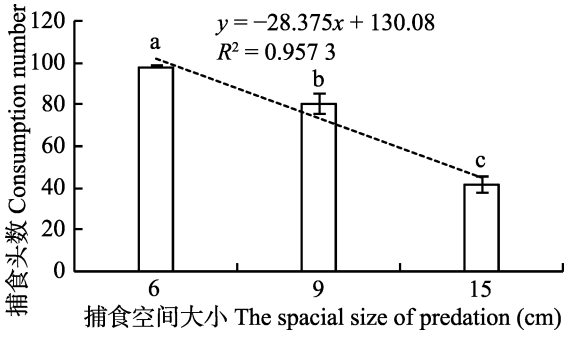

图 1　不同捕食空间捕食数量的变化

Fig. 1　The change of prey consumption on different size of space

柱上标有不同字母表示差异显著（t-检验，$P < 0.05$）。Histograms with different letters indicate significantly different at 0. 05 level by t- test.

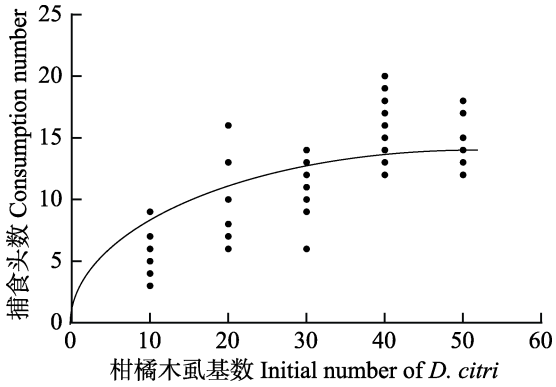

图 2　低密度下的异色瓢虫捕食柑橘木虱功能反应曲线

Fig. 2　The curve of functional response in adult *Harmonia axyridis* on adult *Diaphorina citri* at lower prey density

$$N_a = \frac{0.662\ 5\ N_0}{1 + 0.022\ 5 N_0} \qquad \text{(a)}$$

高密度梯度下，根据设置的柑橘木虱成虫原始头数 N_0 和经过 24 h 的异色瓢虫成虫捕食数量 N_a 拟合如下功能 II 型反应方程，从方程（b）得到瞬时攻击率为 0.686 4，捕食时间为 0.009 3，随着柑橘木虱密度增加，日捕食量随之提高，但

达到一定密度后，增速放缓。符合 II 型功能反应特征（图 3）。

$$N_a = \frac{0.686\,4N_0}{1+0.006\,4N_0} \qquad \text{(b)}$$

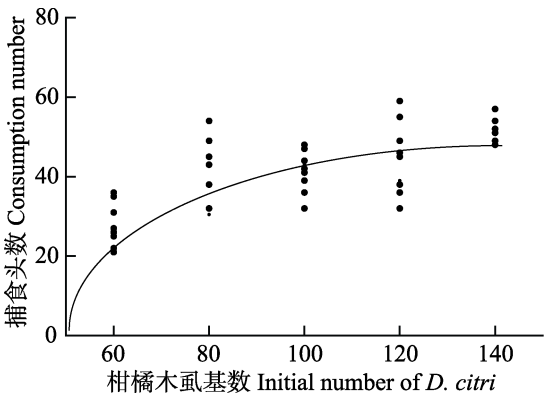

图 3　高密度下的异色瓢虫捕食柑橘木虱功能反应曲线

Fig. 3　The curve of functional response in adult *Harmonia axyridis* on adult *Diaphorina citri* at higher prey density

高密度梯度功能反应公式计算的捕食时间小于低密度梯度，说明高密度下异色瓢虫捕食柑橘木虱更快、更容易。

2.3　单头瓢虫在不同柑橘木虱密度下连续捕食效果

在放置不同起始数量柑橘木虱成虫的盆栽苗上，起始基数越高，日捕食量越大，基本在 5-6 d 即可将柑橘木虱成虫取食完毕，在起始密度 20 头的柑橘木虱设置试验中，累计捕食量 (y) 与调查天数（x）呈线性关系，$y = 2.5x + 6.966\,7$（$R^2 = 0.840\,6$），在起始密度 30 头的柑橘木虱设置试验中，累计捕食量（y）与调查天数（x）拟合 $y = 5.114\,3x + 16.156$（$R^2 = 0.966\,8$）方程，在起始密度 40 头的柑橘木虱设置试验中，累计捕食量 (y) 与调查天数 (x) 拟合 $y = 5.228\,6x + 7.644\,4$（$R^2 = 0.995\,1$）方程，在起始密度 50 头的柑橘木虱设置试验中，累计捕食量（y）与调查天数（x）拟合 $y = 5.190\,5x + 15.889\,0$（$R^2 = 0.979\,3$）方程，由此可见，对于设置 30 头到 50 头基数的柑橘木虱成虫累计消耗量与时间关系的方程拟合线斜率相似，说明从第 2 天开始，基本每天的捕食量相同（图 4），第 1 天的捕食量都超过后面的日捕食量（图 5）。

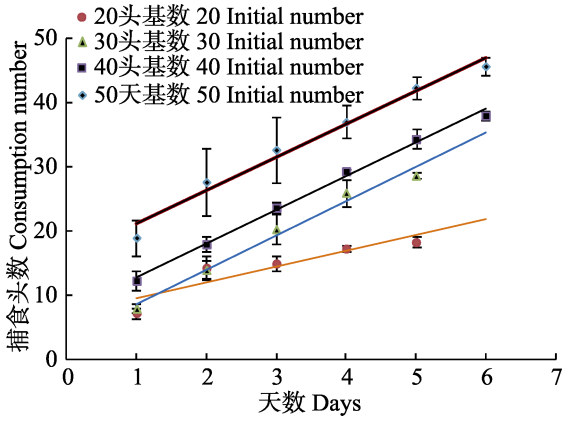

图 4　柑橘木虱成虫不同起始密度下异色瓢虫成虫累计捕食数

Fig. 4　The accumulative consumption of adult *Harmonia axyridis* to adult *Diaphorina citri* at different initial prey density

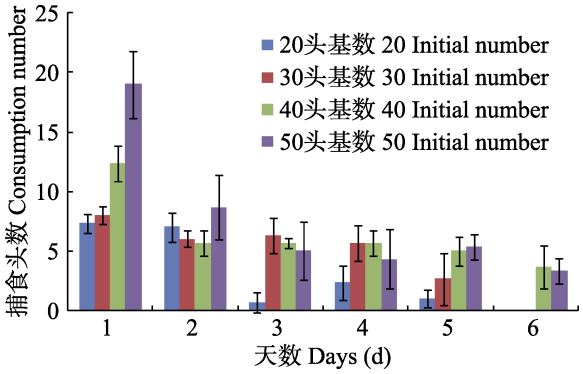

图 5　柑橘木虱成虫不同起始密度下异色瓢虫成虫日捕食数比较

Fig. 5　The daily consumption of adult *Harmonia axyridis* to adult *Diaphorina citri* at different initial prey density

3　结论

空间大小对于异色瓢虫成虫捕食柑橘木虱的行为影响很大，空间大小与日捕食量呈线性负相关，空间越小即猎物密度越大，从拟合公式 $y = -28.375x + 130.08$ 也可以初步判断，当空间无穷小时，异色瓢虫成虫和柑橘木虱可以排除飞行影响，最大日捕食量可以达到 130.08 头柑橘木虱成虫。

在 II 型捕食功能反应方程的推导上，如果设定的猎物密度梯度不同，即得到的功能反应方程

有一定的差异，本实验设定的低密度梯度得出的功能反应方程计算出的捕食时间 0.034 0 d（0.816 0 h）高于高密度梯度捕食时间 0.009 3 d（0.223 2 h）。

在设计的一定空间的捕食笼中，捕食的动力学结果表明，设计初始投放猎物密度主要影响第一天的捕食量，而对后面的日捕食量影响不大。

4　讨论

异色瓢虫成虫具有很强的飞行和活动能力，柑橘木虱成虫也有一定的飞行和跳跃活动能力，但一般柑橘木虱不喜运动，而异色瓢虫成虫可以根据气味和视觉反应来捕食柑橘木虱（Obata，1986），在狭窄的空间环境下，异色瓢虫成虫更容易捕捉到猎物，另外也提高了猎物的密度，狭窄的空间环境限制了柑橘木虱的逃逸能力，这与 Yasuda 和 Ishikawa（1999）研究结果高密度条件下异色瓢虫成虫每天吃掉蚜虫数量更大的结果相同。

以前报道认为，功能反应中两个重要参数捕食处理时间 T_h 和瞬时攻击率 a 是反应天敌觅食行为的重要参数，而研究功能 II 型反应参数与猎物密度关系文献很少（Hassell，1978；Streams，1994）。在本研究中，我们设计了两个不同的密度范围，得出的两个参数有显著不同，由此可见在不同密度条件下的设置得到的功能反应 II 型参数是有不同的，虽然异色瓢虫的消化能力是固定外，但高密度下增加了捕食机会，减少了捕食运动的时间和接触机会，从而使得高密度试验条件下捕食处理时间 T_h 会缩短，同时也验证了高密度会提高捕食能力。吴迪（2008）研究了不同空间水平处理中异色瓢虫对豆蚜的捕食功能反应，在空间相对较大的处理中，异色瓢虫雄、雌成虫对豆蚜的理论最大捕食量 N_a 分别为 200、200，瞬间攻击率分别为 1.062 7、1.054 9；捕食单头豆蚜（无翅成虫）所需的时间 T_h 分别为 0.006 0、0.005 6 d。而在小培养皿中，异色瓢虫雄、雌成虫对豆蚜的理论最大捕食量 N_a 分别为 142.86、111.11，瞬间攻击率分别为 1.101 3、0.325 6；捕食 1 头豆蚜无翅成虫所需的时间 T_h 分别为 0.007 7、0.009 1 d，本研究得出在异色瓢虫成虫捕食柑橘木虱的行为中，空间大小与日捕食量呈线性负相关，而吴迪（2008）的研究结果显示差异不大，主要还是由于柑橘木虱成虫的跳跃能力较强，在小的空间限制了柑橘木虱的逃逸能力，从而提高了异色瓢虫成虫的捕食能力。Feng 等（2018）研究揭示功能反应参数与猎物分布有关，高密度下猎物处于聚集状态，可以使异色瓢虫的更容易捕食猎物。在本研究中，相同空间条件下，不同的密度范围设定表现不同的功能反应曲线和参数，进一步说明害虫密度对于天敌捕食量关系很大，研究结果与 Feng 等（2018）研究类似，本实验在一个小笼中进行连续捕食行为的观察，明显发现捕食量低于培养皿的结果，也说明空间大小也显著影响捕食行为。

异色瓢虫捕食过程中，最大捕食量与两个因素有关，一是其消化能力，二是觅食行为（Papanikolaou *et al.*，2014），因此在功能反应研究中，空间大小和猎物密度在满足觅食行为上是一个很重要的因素，而天敌的消化能力跟天敌昆虫的饥饿状况、发育、虫龄、虫态、性别等因子高度相关，因此功能反应只是相对反映天敌对于害虫的控制能力，本研究只是在一个特定的角度对比了异色瓢虫捕食柑橘木虱的行为。异色瓢虫捕食柑橘木虱试验在室内限制条件下进行，猎物与被捕食者均处于一个简单的封闭系统内，而在田间，植物枝叶形成一个非常复杂的结构体系，交错的枝叶随机地改变着异色瓢虫的搜索行为，从而严重影响了其捕食效应，所以试验结果与自然条件下的捕食作用有一定差异，田间的功能反应和干扰反应有待于进一步的研究。另外在害虫低密度和大空间条件下，异色瓢虫觅食能力会受到很大影响，从而导致捕食困难，影响异色瓢虫的生存，从而影响数值反应，这一点尚需进一步研究。

参考文献（**References**）

Brown PMJ, Thomas CE, Lombaert E, Jeffries DL, Estoup A,

Handley LJL, 2011. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. *Biological Control*, 56(4): 623–641.

Cappuccino N, 1987. Comparative population dynamics of two goldenrod aphids spatial patterns and temporal constancy. *Ecology,* 68(6): 1634–1646.

Dai XY, Ren SL, Zhou YT, 2014. Advances in biological control of citrus psyllid *Diaphorina citri,* a vector insect of citrus huanglongbing disease. *Chinese Journal of Biological Control*, 30(3): 414–419. [代晓彦, 任素丽, 周雅婷, 2014. 黄龙病媒介昆虫柑橘木虱生物防治新进展. 中国生物防治学报, 30(3): 414–419.]

Feng Y, Zhou ZX, An MR, Yu XL, Liu TX, 2018. The effects of prey distribution and digestion on functional response of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control,* 124(4): 74–81.

Gascon C, Travis J, 1992. Does the spatial scale of experimentation matter? A test with tadpoles and dragonflies. *Ecology*, 73(6): 2237–2243.

Hassell MP, 1978. The Dynamics of Predator-Prey Systems. Monographs in Population Biology. 1–237.

Ives AR, Kareiva P, Perry R, 1993. Response of a predator to variation in prey density at three hierarchical scales: lady beetles feeding on aphids. *Ecology*, 74(7): 1929–1938.

Koch RL, 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science*, 3: 1–16.

Lucas E, Gagne I, Coderre D, 2002. Impact of the arrival of *Harmonia axyridis* on adults of *Coccinella septempunctata* and *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 99(4): 457–463.

Ma BX, Wu PX, Xu Q, He J, Zhang R, Zhang RZ, 2018. Predatory function and field suppression to *Poratrioza sinica* Yang & Li (Lycium) by *Harmonia axyridis* Pallas. *Journal of Environmental Entomology*, 40(1): 70–81. [马宝旭, 巫鹏翔, 徐婧, 何嘉, 张蓉, 张润志, 2018. 异色瓢虫对枸杞木虱捕食功能及田间捕食效果. 环境昆虫学报, 40(1): 70–81.]

Mattson DJ, Gillin CM, Benson SA, Knight RR, 1991. Bear feeding activity at alpine insect a aregation: site in the Yellowstone ecosystem. *Canadian Journal of Zoology*, 69(9): 2430–2435.

Michaud JP, Olsen LE, 2004. Suitability of Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, as prey for ladybeetles. *Biological Control*, 49(4): 417–431.

Murakami Y, Tsubaki Y, 1984. Searching efficiency of the lady beetle *Coccinella septempunctata* larvae in uniform and patchy environments. *Journal of Ethology,* 2(1): 1–6.

Obata S, 1986. Mechanisms of prey finding in the aphidophagous ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomophaga,* 31(3): 303–311.

Ouyang HY, Wu PX, Xu J, Zhang R, He J, Zhang RZ, 2017. Effectiveness of *Harmonia axyridis* as a natural enemy for controlling *Poratrioza sinica* Yang & Li in the field. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(6): 999–1007. [欧阳浩永, 巫鹏翔, 徐婧, 张蓉, 何嘉, 张润志, 2017. 异色瓢虫对枸杞木虱控害作用. 应用昆虫学报, 54(6): 999–1007.]

Papanikolaou NE, Milonas PG, Demiris N, Papachristos DP, Matsinos YG, 2014. Digestion limits the functional response of an aphidophagous coccinellid (Coleoptera: Coccinellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 107(2): 468–474.

Streams FA, 1994. Effect of prey size on attack components of the functional response by *Notonecta undulata*. *Oecologia*, 98(1): 57–63.

Wang XY, Shen ZR, 2002. Progress of applied research on multicolored Asian ladybird beetle. *Entomological Knowledge*, 39(4): 255–261. [王小艺, 沈佐锐, 2002. 异色瓢虫的应用研究概况. 昆虫知识, 39(4): 255–261.]

Wu D, 2008. Study on flying ability and predation function response of *Harmonia axyridis.* Master thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University. [吴迪, 2008. 异色瓢虫法国种群飞行能力及捕食效应研究. 硕士论文. 兰州: 甘肃农业大学.]

Yasuda H, Ishikawa H, 1999. Effects of prey density and spatial distribution on prey consumption of the adult predatory ladybird beetle. *Journal of Applied Entomology*, 123(10): 585–589.