避难所对七星瓢虫捕食桃蚜功能反应的影响*

王 珏** 原国辉 游秀峰 李慧玲 孙淑君 李为争***

(河南农业大学植物保护学院 郑州 450002)

摘 要 自然情况下的捕食是以植物为中介发生的。作者采用植物模型作为捕食环境,测试了单纯的物理因素(避难所)对七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* L. 捕食桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer)的功能反应的影响。结果表明,避难所的存在能造成七星瓢虫捕食量和捕食率极显著下降,对雄虫的影响显著比雌虫强,且在中等猎物密度时影响更为突出。Logistic 回归分析发现,七星瓢虫雌虫和雄虫无论避难所是否存在,功能反应类型均为 Holling Ⅱ型。避难所不存在的情况下,雌、雄成虫的圆盘方程分别为 $N_a = 1.0259\ N_0/(1 + 0.003078\ N_0)$ 和 $N_a = 0.9246\ N_0/(1 + 0.002127\ N_0)$,避难所存在的情况下,其圆盘方程分别为 $N_a = 0.9500\ N_0/(1 + 0.00342\ N_0)$ 和 $N_a = 0.6463\ N_0/(1 + 0.002262\ N_0)$。避难所的存在能导致两性成虫瞬时攻击率极显著下降,但仅雄虫处置时间极显著延长,说明雄虫在环境异质性较高时捕获猎物更困难。

关键词 七星瓢虫,桃蚜,避难所,功能反应,Holling 圆盘方程,随机捕食方程

Effect of refugia on the functional response of *Coccinella septempunctata* feeding on *Myzus persicae*

WANG Jue** YUAN Guo-Hui YOU Xiu-Feng LI Hui-Ling
SUN Shu-Jun LI Wei-Zheng***

(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract The effect of pure physical factors (prey refugia) on the functional response of *Coccinella septempunctata* L. feeding on *Myzus persicae* (Sulzer) was investigated using artificial plants in the field. The results show that the presence of prey refugia caused a dramatic decrease in prey consumption and predation rate, and that this effect was more marked with respect to male *C. septempunctata* than females. This refuge effect was maximal at moderate prey densities. Logistic regression indicates that the presence of refugia did not alter the type of functional response. In the absence of refugia, the Holling disc equations of females and males were $N_a = 1.0259\ N_0/(1 + 0.003078\ N_0)$ and $N_a = 0.9246\ N_0/(1 + 0.002127\ N_0)$, respectively, compared to $N_a = 0.9500\ N_0/(1 + 0.00342\ N_0)$ and $N_a = 0.6463\ N_0/(1 + 0.002262\ N_0)$ respectively in the presence of refugia. The provision of refugia caused a significant decrease in the instantaneous attack rates of both sexes but only the prey handling time of males was significantly prolonged. These results suggest that male predatory coccinellids find it more difficult to capture prey in complex habitats than females.

Key words *Coccinella septempunctata*, *Myzus persicae*, refuge, functional response, Holling disc equation, random predation equation

农业生态系统中的每个物种都不可避免与其它物种发生相互作用,其中捕食者与猎物之间的相互作用通常用功能反应来表征(Jalali *et al.*, 2010)。所谓功能反应是在给定时间间隔内,1 头天敌在不同猎物密度梯度下捕食的猎物量,以猎物密度对被食量作图,即得功能反应曲线。其中,瞬时攻击率和处置时间是功能反应模型涉及的两个重要的参数,是预测备选天敌的生物防治有效

* 资助项目:河南省教育厅科学技术研究重点项目(12A210012);公益性行业(农业)科研专项(201203036)。

** E-mail:smilewangjue@163.com

*** 通讯作者,E-mail:wei-zhengli@163.com

收稿日期:2012-08-16,接受日期:2012-10-25

性的重要依据(Cabral *et al.*,2009;Saleh *et al.*,2010),至今已描述了 5 种功能反应类型(Atlıhan *et al.*,2010;Rai *et al.*,2010)。

采用捕食性瓢虫对小体同翅目害虫进行生物防治已经一个多世纪(Obrycki and Kring,1998),此类天敌功能反应报道最频繁的形式是Ⅱ型(Atlıhan and Güldal,2009),也有许多种类呈Ⅲ型(Sarmento *et al.*,2007)。田间条件下,瓢虫对蚜虫的捕食作用一般发生在植物上;在不同植物种类上,即使同一种瓢虫,功能反应也存在较大的差异(Bottrell *et al.*,1998;Harmon *et al.*,2000;Al-Zyoud *et al.*,2005;Jalali *et al.*,2010),但造成这种差异的原因仍不明确,一般认为寄主植物的化学因素和物理因素可能均有影响。化学因素方面,最重要的是植物受蚜虫为害诱导释放的挥发物,此类挥发物可以使捕食性瓢虫在与猎物直接接触之前即可识别猎物存在的信息(Ciarla *et al.*,2005;Heit *et al.*,2008;Gencer *et al.*,2009;Glinwood *et al.*,2011);物理因素涉及的参数往往非常复杂,已经报道对功能反应有影响的参数有植物整体株型(Grevstad and Klepetka,1992;Vohland,1996;Heit *et al.*,2007;Timms,2008;Jalali *et al.*,2010),以及叶片颜色(Mondor and Warren,2000),质感(Rutledge,2003),形状、大小和厚度(Kareiva and Sahakian,1990),在植物上的着生位置(Al-Zyoud *et al.*,2005)等。由于自然条件下环境异质性的存在,使得部分猎物个体可以进入某些隐蔽的栖境,而某些体型较大的天敌种类却难以进入,或者虽然能够进入这些隐蔽的栖境但运动器官受到较大的阻碍效应,这种隐蔽的处所又称为"猎物避难所(prey refuge)",在农田生态系统中这种避难所主要是由植物创造的,这种避难所会严重影响生物防治的效果(Mackenzie *et al.*,2003;Nachman,2006)。例如,麦双尾蚜 *Diuraphis noxia*(Mordvilko)为害小麦叶后会造成叶片纵卷并在其间潜食,导致体型较大的天敌种类难以进入,而体型较小、功能反应表现并不突出的种类反而在生物防治中更加有效(梁宏斌等,1997)。

瓢虫使用视觉器官和嗅觉器官搜索蚜虫,存在广域搜索(extensive search)和区域集中搜索(area-concentrated search)两种模式(Ferran and Dixon,1993;Raymond *et al.*,2000)。在蚜虫斑块之间移动时采用广域搜索模式,此时植物化学因素起主要作用;在斑块附近或斑块内部移动时采用区域集中搜索模式,此时瓢虫不再需要来自猎物的视觉信息或嗅觉信息,而是由环境物理信息主导的(王根,1991;王小艺和沈佐锐,2002;Ninkovic *et al.*,2011)。然而,室内测试空间一般很小,与大田中蚜虫的一个斑块的面积类似,瓢虫依赖随机运动就可能遭遇大量的猎物个体,此时猎物避难所的存在可能对功能反应影响更大(Mahdian,2007;Jalali *et al.*,2010)。

显然,要想区分植物化学因素和物理因素在决定功能反应参数或类型中的相对重要性,需要采用不释放挥发物的模拟植物。遗憾的是,至今仅在雌性广赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* Westwood 对地中海斑螟 *Ephestia kuehniella* Zeller 的寄生测定时使用了模拟植物(Gingras and Boivin,2002)。由于瓢虫主要依赖爬行而不是飞行搜索蚜虫,我们推测植物的株型结构可能对此类天敌的影响比寄生蜂更大。为此,作者采用模拟植物创造猎物避难所的方法研究了避难所的存在对七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* L. 捕食桃蚜 *Myzus persicae*(Sulzer)功能反应的影响。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

供试桃蚜在笼罩中用烟草植株饲养,试验时取大小基本一致(在实验种群中占优势)的无翅红色型个体进行测试;供试七星瓢虫成虫采集于河南农业大学科教园区小麦田,在室内每日供给过量混合虫态的桃蚜,并与上述桃蚜饲养空间隔离。饲喂一个世代后,用未交配成虫分雌雄进行测试。雌雄鉴别方法是观察第 6 腹板后缘的形态,雌虫第 6 腹板后缘凸出且表面平整,而雄虫第 6 腹板后缘平截且中部有一横凹陷。饲养条件均为(25 ±2)℃,RH 50% ±10%,L∶D = 16∶8。

1.2　功能反应测定

采用市售的人工塑料假花创造猎物避难所,其形态特征如下:叶片黄绿色,卵状(长 4 cm,宽 2.5 cm),叶缘锯齿状,三叶轮生,共 3 层,各层叶片交错排列,相邻层间距 1 cm,叶片主脉向两侧各分出 7 个侧脉,无细脉。花冠白色,总状花序,共 8 个,花瓣卵圆形,长 3 cm,宽 2.5 cm。花托高 0.5 cm,着生 10 个花萼(花萼筒高 0.5 cm,顶角为

60°),无雌蕊和雄蕊。茎深绿色,直径 0.4 cm。测定时在每个培养皿正中央放置一株植物模型。

功能反应在底部铺有湿滤纸的培养皿(直径 14.0 cm,高 2 cm)中测定。设计每培养皿 40、80、120、160、200、240、280 头共 7 个密度梯度。每天 10:00 前取各密度的蚜虫放入培养皿,引入羽化后 7 日龄并经饥饿处理 12 h 的瓢虫 1 头,用有孔保鲜膜封住培养皿,24 h 后统计蚜虫被食量。雌雄分开测定,并将两性成虫分别分为 2 个亚组,一组提供避难所,另一组不提供避难所。性别、避难所、猎物密度的每种组合重复测定 10 次。

1.3 数据分析

采用三因素 ANOVA 分析瓢虫性别、避难所和桃蚜初始供给量对瓢虫捕食量和捕食率(即猎物被食量和初始供给量的比例)的影响,其中捕食量数据经对数转换后进行方差分析,而捕食率数据经反正弦平方根转换后进行方差分析,如果某因素或某交互作用在 $P = 0.05$ 水平上差异显著,用 Duncan 氏新复极差法对不同处理间的差异进行多重比较。

功能反应分析分为两步。首先采用 Logistic 回归分析功能反应类型,将每组实测数据强迫匹配一元高次方程(1):

$$\frac{N_a}{N_0} = \frac{\exp(P_0 + P_1N_0 + P_2N_0^2 + P_3N_0^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1N_0 + P_2N_0^2 + P_3N_0^3)} \quad (1)$$

式中,N_a表示桃蚜被食量,N_0表示猎物供给量,P_0、P_1、P_2和 P_3分别常数项、一次项、二次项和三次项系数的最大似然估计值。采用 Wald 检验判断 P_1、P_2和 P_3的显著性,如果出现不显著变量,则从高次项开始逐渐移除变量并重新进行回归检验,直到所有变量均显著为止。然后,根据 P_1符号确定功能反应类型:当 P_1显著小于 0 时为Ⅱ型功能反应,当 P_1显著大于 0 时呈Ⅲ型功能反应,如果 P_1与 0 差异不显著则为Ⅰ型(Juliano, 2001; Pervez and Omkar, 2005; Xue *et al.*, 2009)。

由于 Logistic 回归分析表明本试验的 4 组数据均符合Ⅱ型功能反应,进一步的参数分析仅限Ⅱ型功能反应。采用下述 Holling 圆盘方程(2)(Holling, 1959)和随机捕食方程(3)(Rogers, 1972)拟合猎物被食数量和初始猎物密度之间的关系。

Holling 圆盘方程为:

$$N_a = \frac{aTN_0}{1 + aT_hN_0} \quad (2)$$

对应的 Rogers 随机捕食方程为:

$$\frac{N_a}{N_0} = 1 - \exp(aT_hN_a - aT) \quad (3)$$

其中,a 表示瞬时发现率,T 表示捕食者和猎物共处的总时间,T_h为处置时间。采用基于 Levenberg-Marquardt 算法的非线性最小平方和法确定有关参数。如果两种模型均能拟合测试的数据,根据决定系数(R^2)的大小选择最优模型(Xue *et al.*, 2009)。利用"指示变量法"结合 t 测验比较两个均呈Ⅱ型功能反应的亚组瞬时发现率和处置时间的差异显著性(Pervez and Omkar, 2005)。

2 结果与分析

2.1 七星瓢虫捕食量和捕食率分析

不同因素及其交互作用对七星瓢虫捕食量和捕食率影响的三因素方差分析见表 1。七星瓢虫雌雄之间的捕食量和捕食率无差异,而避难所和猎物初始供给量是极显著的因素。避难所和性别之间针对捕食量分析有显著交互作用,但对捕食率不表现出显著交互作用。此外,避难所的影响随猎物密度不同而不同,针对捕食量和捕食率的影响分别达到极显著水平($F = 3.26$)和显著水平($F = 2.28$),而 3 个因素之间不存在更高层次的交互作用。

由于猎物供给量的不同必然会造成被食量的差异,且瓢虫性别的主效应不显著,故合并有关数据,并将性别与避难所交互作用、猎物密度与避难所交互作用结果分别绘制于图 1 和图 2。从图 1 可以看出,避难所不存在时两性成虫的捕食量均显著大于避难所存在时的捕食量,但两性之间捕食量的显著性差异仅出现在避难所存在时,且雄虫受影响更大;从图 2 可以看出,七星瓢虫捕食量的整体趋势是随着桃蚜供给量的增加而增加,而对猎物的捕食比例随着蚜虫初始供给量的增加而下降。避难所在每个猎物密度下对捕食量和捕食率均有极显著影响,但在中等大小的猎物供给量(120、160 和 200 头/培养皿)时表现更大。

表 1　性别、猎物密度和避难所对七星瓢虫捕食量和捕食率影响的方差分析

Table 1　Three-way ANOVA of the effects of sex, prey density, and sensory impairment and their interactions on the prey consumption and the predation ratio of *Coccinella septempunctata* adults

变异来源 Source of variance	*df*	*F* 值 *F*-value		$F_{0.05}$	$F_{0.01}$
		捕食量 N_a Prey eaten	捕食率 N_a/N_0 Predation ratio		
性别 Sex	1	1.50	2.85	3.87	6.73
猎物密度 N_0	6	107.45**	18.41**	2.13	2.87
避难所 Refuge	1	118.47**	113.36**	3.87	6.73
性别×猎物密度 Sex × N_0	6	0.84	0.68	2.13	2.87
性别×避难所 Sex × Refuge	1	4.77*	1.80	3.87	6.73
猎物密度×避难所 N_0 × Refuge	6	3.26**	2.28*	2.13	2.87
性别×猎物密度×避难所 Triple interaction	6	0.43	0.19	2.13	2.87
随机误差 Random error	280				

注:* 表示对应的因素或交互作用在 0.05 水平上对捕食量或捕食率有显著的影响,而 **表示在 0.01 水平上对 2 个试验指标有显著影响。

* indicates significant effect on prey consumption or predation ratio at 0.05 level, while **indicates significant effect on the two criteria at 0.01 level, by three-way ANOVA.

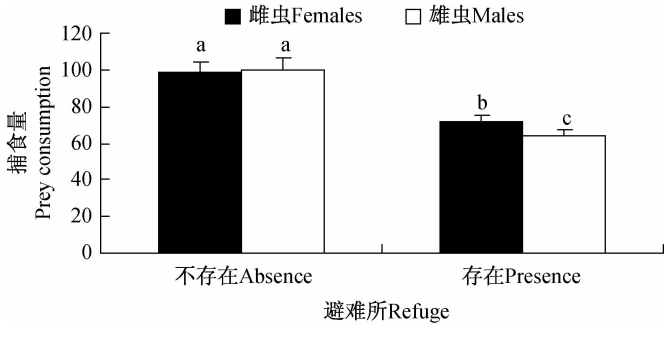


图 1　桃蚜避难所存在和不存在的情况下七星瓢虫两性成虫的取食量

Fig. 1　Prey consumption of *Coccinella septempunctata* sexes under the presence and absence of *Myzus persicae* refuge

注:柱图上方标有不同小写字母的表示其所代表的平均值之间经 Duncan's 多重比较在 0.05 水平上有显著性差异,将避难所与性别的组合看作 4 个独立组。

Histograms with different small letters indicate significant difference at 0.05 level by Duncan's multiple range test. The combinations of refuge and sex were considered as four separate groups.

2.2　避难所对七星瓢虫功能反应的影响

利用 Logistic 回归分析判断避难所存在和不存在时七星瓢虫两性成虫的功能反应类型,结果如表 2 所示。4 个亚组回归方程的一次项系数 P_1 均极显著小于 0,表明避难所存在不会改变功能反应的基本类型,即均为 Holling Ⅱ型。为了澄清避难所具体影响捕食能力的哪一方面,分别采用 Holling 圆盘方程和 Rogers 随机捕食方程计算避难所存在与不存在的条件下雌雄虫的瞬时发现率和处置时间(表 3)。从表 3 可以看出,两种模型均能得到满意的结果,但存在避难所时 Holling 圆盘方程决定系数高于 Rogers 随机捕食方程,不存在避难所时用 Rogers 随机捕食方程拟合更好。由于存

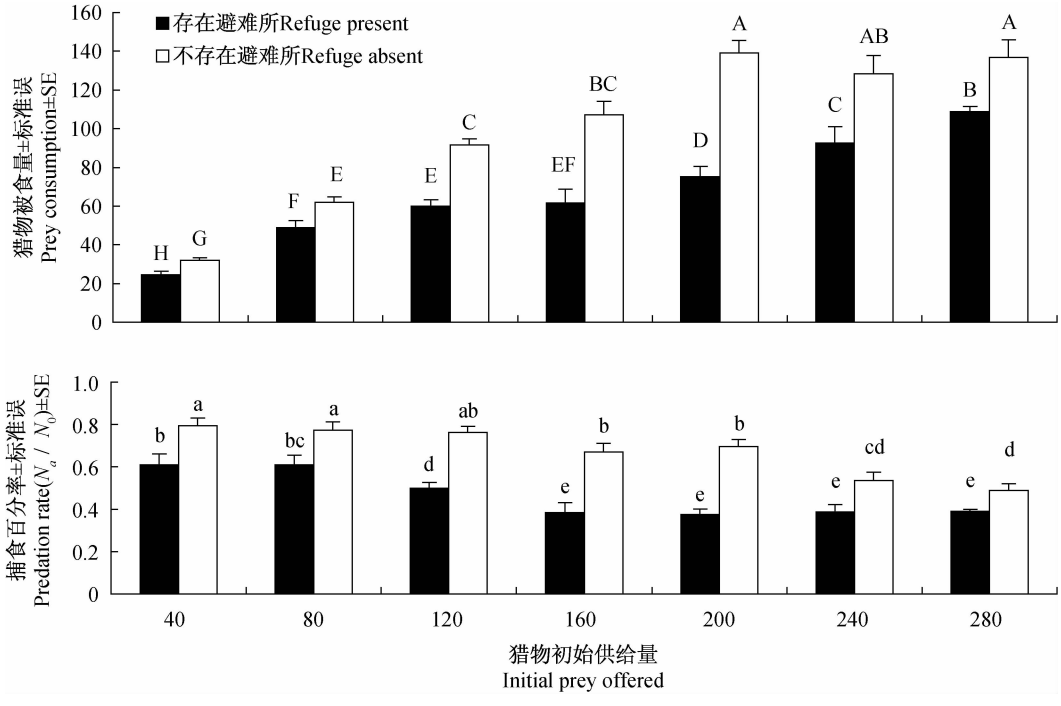


图 2 不同桃蚜初始供给量下避难所对七星瓢虫捕食量和捕食率的影响

Fig. 2 Effects of refuge on the prey consumption and predation rate of *Coccinella septempunctata* adults under different prey densities

注:捕食量数据经对数转换后进行方差分析,而捕食率数据经反正弦平方根转换后进行方差分析,但图中的平均数以原始数据给出。柱图上方标有不同小写字母表示其所代表的平均值在 0.05 水平上有显著性差异,而标有不同大写字母表示其所代表的平均值在 0.01 水平上有显著性差异(Duncan 氏新复极差法检验)。

The data of prey consumption were log-transformed before ANOVA, and the data of predation rates were arcsinesquare root transformed before ANOVA, but the means and coresponding standard errors are given in original data. Histograms with different small or capital letters indicate significant difference at 0.05 or 0.01 level, respectively, by Duncan's multiple range test.

在避难所时的条件更接近自然状况,故对 Holling 法拟合的参数进行了显著性分析。避难所的存在导致雌虫和雄虫瞬时攻击率极显著下降,其中雌虫瞬时攻击率下降为避难所不存在时的 73.11%,雄虫瞬时攻击率下降为避难所不存在时的 69.90%;不同的是,避难所的存在能导致雄虫处置时间极显著延长(为避难所不存在时的 1.5 倍左右),但对雌虫处置时间的影响没有达到显著水平。

根据 Holling 圆盘方程拟合的功能反应曲线如图 3 所示。避难所不存在的情况下,雌、雄成虫的圆盘方程分别为 $N_a = 1.0259\ N_0/(1 + 0.003078\ N_0)$ 和 $N_a = 0.9246\ N_0/(1 + 0.002127\ N_0)$,每日最大捕食量分别为 333.33 头和 434.78 头;避难所存在的情况下,其圆盘方程分别为 $N_a = 0.9500\ N_0/(1 + 0.00342\ N_0)$ 和 $N_a = 0.6463\ N_0/(1 + 0.002262\ N_0)$,每日最大捕食量分别为 277.78头和 285.71 头。另外还可以看出,避难所效应在中等猎物密度条件下最明显。

3 结论与讨论

捕食者-猎物的功能反应是评价天敌潜在捕食效率的重要工具,但不能单独决定生物防治的成败,因为自然情况下瓢虫对蚜虫的捕食作用总是发生在植物上。当瓢虫进入蚜虫斑块后,植物物理因素发挥着重要作用,具体影响可能与捕食者-猎物系统有关。例如,体型大小和猎物相似的捕食者可以自由出入猎物的避难所,但有可能每日最大捕食量和处置时间等不如体型较大的捕食者;反之,体型较大的捕食者尽管捕食量较大,却

表 2　避难所对七星瓢虫雌雄成虫对桃蚜捕食量的回归分析(逐步回归后的结果)

Table 2　Logistic regression of *Myzus persicae* consumed by *Coccinella septempunctata* males and females under different prey densities as well as refuge present or not (after stepwisely regressed)

避难所 Refuge	性别 Sex	系数 Coefficient	估计值 ± 标准误 Estimate ± SE	χ^2	P
存在	雌虫	P_0	1.3187 ± 0.2766	22.7227	<0.0001
Presence	Females	P_1	−0.0139 ± 0.0040	12.2367	<0.0001
		P_2	$2.76\times10^{-5}\pm1.21\times10^{-5}$	5.1845	0.0230
	雄虫	P_0	0.3680 ± 0.1903	3.7391	0.0530
	Males	P_1	−0.0040 ± 0.0011	13.9203	<0.0001
不存在	雌虫	P_0	1.9222 ± 0.1451	175.4015	<0.0001
Absence	Females	P_1	−0.0070 ± 0.0008	74.8998	<0.0001
	雄虫	P_0	1.5683 ± 0.2082	56.3824	<0.0001
	Males	P_1	−0.0051 ± 0.0012	19.2000	<0.0001

表 3　七星瓢虫雌雄成虫在有避难所和无避难所情况下捕食桃蚜的功能反应参数

Table 3　Mean estimated values (±SE) of attack rate (a), handling time (T_h) for *Coccinella septempunctata* females and males feeding on *Myzus persicae* with or without refuge

避难所 Refuge	性别 Sex	Holling 拟合法 Holling fitting method			Rogers 拟合法 Rogers fitting method		
		瞬时攻击率 a	处置时间 T_h	R^2	瞬时攻击率 a	处置时间 T_h	R^2
存在 Presence	雌虫 Females	0.7500	0.0036	0.9832	1.3138	0.0049	0.9153
	雄虫 Males	0.6463	0.0035	0.9558	0.9997	0.0044	0.9504
不存在 Absence	雌虫 Females	1.0259**	0.0030	0.9789	2.2154	0.0039	0.9890
	雄虫 Males	0.9246**	0.0023**	0.9877	1.8006	0.0029	0.9941

注:**表示每种性别在避难所存在和不存在的情况下功能反应参数在 0.01 水平上存在显著差异。雌雄之间的对应参数未作比较分析。

** indicates significant parameter difference between refuge presence and refuge absence at 0.01 level. The corresponding parameters between sexes were not compared.

仅能剔除避难所外的猎物个体,在生物防治中难以将害虫种群密度抑制在较低的水平,结果是残余的猎物由于内禀增长率比捕食者大得多,产生对害虫种群增长有利的条件。传统功能反应测定大多忽视了空间异质性的影响,仅凭瞬时攻击率和处置时间来评价天敌效率的高低,功能反应方程的拟合主要依赖肉眼观察曲线的形状(Holling Ⅱ型和Ⅲ型难以区分,通常采用卡方检验均能得到满意的决定系数),导致很多数据缺乏可比性(吴坤君等,2004)。例如,郝丹青和郝丹东(2005)发现七星瓢虫成虫(未分性别)对桃蚜的日最大捕食量为 777.5 头,薛明等(1996)报道这一数值为 997.4 头,而曹毅等(2003)的测定结果高达 1 021.5头。相比之下,侯茂林和万方浩(2004)以

表 2　避难所对七星瓢虫雌雄成虫对桃蚜捕食量的回归分析(逐步回归后的结果)

Table 2　Logistic regression of *Myzus persicae* consumed by *Coccinella septempunctata* males and females under different prey densities as well as refuge present or not (after stepwisely regressed)

避难所 Refuge	性别 Sex	系数 Coefficient	估计值 ± 标准误 Estimate ± SE	χ^2	P
存在	雌虫	P_0	1.3187 ± 0.2766	22.7227	<0.0001
Presence	Females	P_1	−0.0139 ± 0.0040	12.2367	<0.0001
		P_2	$2.76\times10^{-5}\pm1.21\times10^{-5}$	5.1845	0.0230
	雄虫	P_0	0.3680 ± 0.1903	3.7391	0.0530
	Males	P_1	−0.0040 ± 0.0011	13.9203	<0.0001
不存在	雌虫	P_0	1.9222 ± 0.1451	175.4015	<0.0001
Absence	Females	P_1	−0.0070 ± 0.0008	74.8998	<0.0001
	雄虫	P_0	1.5683 ± 0.2082	56.3824	<0.0001
	Males	P_1	−0.0051 ± 0.0012	19.2000	<0.0001

表 3　七星瓢虫雌雄成虫在有避难所和无避难所情况下捕食桃蚜的功能反应参数

Table 3　Mean estimated values (±SE) of attack rate (a), handling time (T_h) for *Coccinella septempunctata* females and males feeding on *Myzus persicae* with or without refuge

避难所 Refuge	性别 Sex	Holling 拟合法 Holling fitting method			Rogers 拟合法 Rogers fitting method		
		瞬时攻击率 a	处置时间 T_h	R^2	瞬时攻击率 a	处置时间 T_h	R^2
存在 Presence	雌虫 Females	0.7500	0.0036	0.9832	1.3138	0.0049	0.9153
	雄虫 Males	0.6463	0.0035	0.9558	0.9997	0.0044	0.9504
不存在 Absence	雌虫 Females	1.0259**	0.0030	0.9789	2.2154	0.0039	0.9890
	雄虫 Males	0.9246**	0.0023**	0.9877	1.8006	0.0029	0.9941

注:**表示每种性别在避难所存在和不存在的情况下功能反应参数在 0.01 水平上存在显著差异。雌雄之间的对应参数未作比较分析。

** indicates significant parameter difference between refuge presence and refuge absence at 0.01 level. The corresponding parameters between sexes were not compared.

仅能剔除避难所外的猎物个体,在生物防治中难以将害虫种群密度抑制在较低的水平,结果是残余的猎物由于内禀增长率比捕食者大得多,产生对害虫种群增长有利的条件。传统功能反应测定大多忽视了空间异质性的影响,仅凭瞬时攻击率和处置时间来评价天敌效率的高低,功能反应方程的拟合主要依赖肉眼观察曲线的形状(Holling Ⅱ型和Ⅲ型难以区分,通常采用卡方检验均能得到满意的决定系数),导致很多数据缺乏可比性(吴坤君等,2004)。例如,郝丹青和郝丹东(2005)发现七星瓢虫成虫(未分性别)对桃蚜的日最大捕食量为 777.5 头,薛明等(1996)报道这一数值为 997.4 头,而曹毅等(2003)的测定结果高达 1 021.5头。相比之下,侯茂林和万方浩(2004)以

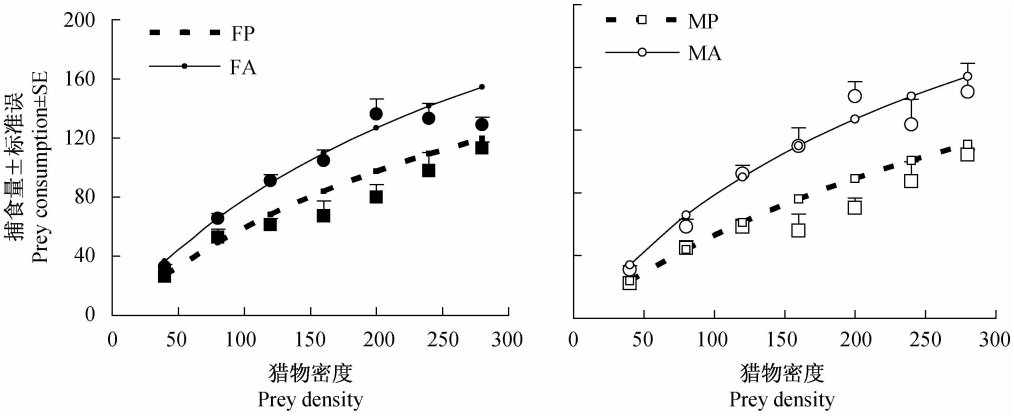


图 3 七星瓢虫两性成虫在避难所存在和不存在时捕食桃蚜的功能反应曲线

Fig. 3 The functional response curves of *Coccinella septempunctata* sexes feeding on *Myzus persicae* under the presence and absence of prey refuge

注:FP 和 FA 分别为七星瓢虫雌虫在避难所存在和不存在条件下的功能反应拟合曲线,MP 和 MA 分别为雄虫在避难所存在和不存在条件下的功能反应拟合曲线。不在曲线上的散点是不同试验亚组在相应猎物密度下的取食量实测平均值±标准误。

FP and FA are the functional response fitted curves of *C. septempunctata* females under the presence and absence of *M. persicae* refuge, respectively; and MP and MA are the corresponding curves of the males, respectively. The spots deviated from the curves are the observed mean prey consumptions (±SE) of different test groups under different *M. persicae* densities.

及 Cabral 等(2009)测得的结果与本试验不存在避难所时的结果比较接近。尽管许多研究者在测试时也引入了蚜虫的寄主植物(章炳旺和邹运鼎,1990;董应才等,1992;邹运鼎等,1999;Al-Zyoud *et al.*,2005;张蓉等,2007),但这些植物的尺寸和形状无法实现标准化,也难以澄清究竟是植物挥发物的影响还是物理因素的影响。

我们引入植物模型作为蚜虫避难所测试了七星瓢虫的功能反应,并用 Logistic 回归确定功能反应类型。结果发现,避难所能造成捕食量和捕食率极显著下降,并与性别和猎物密度存在一定的交互作用。对此的解释是,避难所有一定的"收容空间",当猎物密度很高时,避难所之外的桃蚜能够满足七星瓢虫的食物需求,故七星瓢虫没有必要开拓难以获得的食物资源;而在猎物密度较低时,饥饿的驱力引导七星瓢虫克服避难所效应,故猎物被食量和被食率差异也较小。此外,避难所的存在不改变功能反应类型,但能导致两性瞬时攻击率极显著下降,处置时间方面则仅雄虫受到负面影响,说明雄虫在复杂栖境下捕获猎物更加困难。但七星瓢虫的捕食过程包括 7 个步骤:搜寻、捕捉、嚼食、梳理、静止、展翅和排泄(王进忠等,2000),究竟避难所影响哪个步骤,仍然需要更详细的观察。当然,描述一株植物的物理参数非常多,尽管采用人工植物可以将植物挥发物效应分离出来,但人工植物的质感、纹理等还难以完全再现自然植物的特征。就本试验的结论来看,植物的株型结构等物理特性对功能反应的影响足以显著改变功能反应的参数。Kareiva 和 Sahakian (1990)指出,植物的抗虫性必须与自然控制因素充分和谐配套。当前的抗虫品种选育主要建立在不选择性、抗生性和耐害性等方面。结合本研究结果,我们认为品种选育时也应注意这些品种的物理特征,尽可能减少害虫的隐匿处所,这样才有利于天敌的定殖和迁移。

参考文献(References)

Al-Zyoud F, Tort N, Sengonca C, 2005. Influence of leaf portion and plant species on the egg-laying behaviour of the predatory ladybird *Serangium parcesetosum* Sicard (Col., Coccinellidae) in the presence of a natural enemy. *J. Pest Sci.*, 78:167 – 174.

Atlıhan R, Güldal H, 2009. Prey density-dependent feeding activity and life history of *Scymnus subvillosus*. *Phytoparasitica*, 37:35 – 41.

Atlıhan R, Kaydan MB, Yarımbatman A, Okut H, 2010. Functional response of the coccinellid predator *Adalia*

fasciatopunctata revelierei to walnut aphid (*Callaphis juglandis*). *Phytoparasitica*, 38:23 – 29.

Bottrell DG, Barbosa P, Gould F, 1998. Manipulating natural enemies by plant variety selection and modification: a realistic strategy? *Annu. Rev. Entomol.*, 43:347 – 367.

Cabral S, Soares AO, Garcia P, 2009. Predation by *Coccinella undecimpunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) on *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera: Aphididae): effect of prey density. *Biol. Contr.*, 50:25 – 29.

Ciarla MV, Mareggiani G, Heit G, Puhl L, 2005. *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) and *Capsicum annuum* (Solanaceae) volatiles: their effect on predators attraction. *Bol. San. Veg. Plagas.*, 31:503 – 507.

Ferran A, Dixon AFG, 1993. Foraging behaviour of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*, 90 (4):383 – 402.

Gencer NS, Kumral NA, Sivritepe HO, Seidi M, Susurluk H, Senturk B, 2009. Olfactory response of the ladybird beetle *Stethorus gilvifrons* to two preys and herbivore-induced plant volatiles. *Phytoparasitica*, 37:217 – 224.

Gingras D, Boivin G, 2002. Effect of plant structure, host density and foraging duration on host finding by *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environ. Entomol.*, 31(6):1153 – 1157.

Glinwood R, Ahmed E, Qvarfordt E, Ninkovic V, 2011. Olfactory learning of plant genotypes by a polyphagous insect predator. *Oecologia*, 166(3):637 – 647.

Grevstad FS, Klepetka BW, 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficieneies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia*, 92:399 – 404.

Harmon JP, Ives AR, Losey JE, Olson AC, Rauwald KS, 2000. *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) predation on pea aphids promoted by proximity to dandelions. *Oecologia*, 125:543 – 548.

Heit GE, Cohen G, Mareggiani G, 2008. Impact of odor signals on *Cycloneda sanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae) searching behavior. *Cien. Inv. Agric.*, 35(2):167 – 172.

Heit GE, Sardoy P, Cohen GR, Mareggiani G, 2007. Locomotor activity of *Cycloneda sanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae) exposed to volatile semiochemicals and to direct contact with the odour source. *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 66(3/4):197 – 203.

Holling CS, 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.*, 91:385 – 398.

Jalali MA, Tirry L, De Clercq P, 2010. Effect of temperature on the functional response of *Adalia bipunctata* to *Myzus persicae*. *BioControl*, 55:261 – 269.

Juliano SA, 2001. Nonlinear curve-fitting: predation and functional response curves//Scheiner SM, Gurevitch J (eds.). Design and Analysis of Ecological Experiments (2nd edition). New York: Oxford University Press. 178 – 196.

Kareiva PM, Sahakian R, 1990. Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. *Nature*, 345: 433 – 434.

Mackenzie A, Ball A S, Virdee SR, 2003. Ecology. Beijing: Science Press. 113 – 117.

Mahdian K, 2007. Functional response of *Picromerus bidens*: effects of host plant. *J. Appl. Entomol.*, 131(3):160 – 164.

Mondor EB, Warren JL,2000. Unconditioned and conditioned responses to colour in the predatory coccinellid, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*, 97(4):463 – 467.

Nachman G, 2006. A functional response model of apredator population foraging in a patchy habitat. *J. Anim. Ecol.*, 75:948 – 958.

Ninkovic V, Al Abassi S, Ahmed E, Glinwood R, Pettersson J, 2011. Effect of within-species plant genotype mixing on habitat preference of apolyphagous insect predator. *Oecologia*, 166:391 – 400.

Obrycki JJ, Kring TJ, 1998. Predaceous Coccinellidae in biological control. *Annu. Rev. Entomol.*, 43(1):295 – 321.

Pervez A, Omkar GAK, 2005. Functional responses of coccinellid predators: an illustration of a logistic approach. *J. Insect Sci.*, 7:32 – 37.

Rai S, Singh NN, Shankar U, 2010. Functional response of grub and adult of *Coccinella septempunctata* (L.) and *Coccinella transversalis* (Fabr.) on mustard aphid, *Lipaphis erysimi* (Kalt.). *Arch. Phytopathol. Plant Prot.*, 43 (18):1829 – 1835.

Raymond B, Darby AC, Douglas AE, 2000. The olfactory responses ofcoccinellids to aphids on plants. *Entomol. Exp. Appl.*, 95:113 – 117.

Rogers D, 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.*, 41:369 – 383.

Rutledge CE,2003. Epicuticular wax on pea plants decreases instantaneous search rate of *Hippodamia convergens* larvae and reduces attachment to leaf surfaces. *Can. Entomol.*, 135(1):93 – 101.

Saleh A, Ghabeish I, Al-Zyoud F, Ateyyat M, Swais M, 2010. Functional response of the predator *Hippodamia*

variegata (Goeze) (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on the aphid *Brachycaudus helichrysi* (Kaltenbach) infesting chrysanthemum in the laboratory. *Jordan J. Biol. Sci.*, 3 (1): 17 – 20.

Sarmento RA, Pallini A, Venzon M, Souza FF, Molina-Rugama AJ, Oliveira CL, 2007. Functional response of the predator *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae) to different prey types. *Brazilian Arch. Biol. Technol.*, 50: 121 – 126.

Timms JE, 2008. The effects of host plant on the coccinellid functional response: Is the conifer specialist *Aphidecta obliterata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) better adapted to spruce than the generalist *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae). *Biol. Control.*, 47 (3): 273 – 281.

Vohland K, 1996. The influence of plant structure on searching behaviour in the ladybird, *Scymnus nigrinus* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*, 93 (2): 151 – 160.

Xue YG, Meats A, Andrew G, Beattie C, Spooner-Hart R, Herron GA, 2009. The influence of sublethal deposits of agricultural mineral oil on the functional and numerical responses of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) to its prey, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Exp. Appl. Acarol.*, 48: 291 – 302.

曹毅, 崔志新, 陈文胜, 2003. 七星瓢虫对百合桃蚜的捕食功能反应. 佛山科学技术学院学报(自然科学版), 21 (2): 74 – 76.

董应才, 汪世泽, 张怡, 1992. 七星瓢虫幼虫对两种麦蚜的功能反应. 昆虫知识, 29 (4): 219 – 222.

郝丹青, 郝丹东, 2005. 七星瓢虫对桃蚜的捕食功能反应研究. 农业科学研究, 26 (2): 18 – 20.

侯茂林, 万方浩, 2004. 七星瓢虫成虫对烟蚜的捕食作用. 昆虫知识, 41 (4): 347 – 350.

梁宏斌, 张润志, 张广学, 魏争鸣, 文勇林, 王国平, 1997. 麦双尾蚜种群动态及天敌的作用. 植物保护学报, 24 (3): 193 – 198.

王根, 1991. 捕食性瓢虫的觅食行为. 昆虫知识, 28 (5): 316 – 319.

王进忠, 王熠, 孙淑玲, 2000. 七星瓢虫成虫觅食行为的观察. 昆虫知识, 37 (4): 195 – 196.

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.

吴坤君, 盛承发, 龚佩瑜, 2004. 捕食性昆虫的功能反应方程及其参数的估算. 昆虫知识, 41 (3): 267 – 269.

薛明, 李照会, 李强, 刘安敏, 1996. 七星瓢虫对萝卜蚜和桃蚜捕食功能的初步研究. 山东农业大学学报, 27 (2): 171 – 175.

张蓉, 杨芳, 马建华, 2007. 小十三星瓢虫对苜蓿斑蚜的捕食功能反应. 昆虫知识, 44 (2): 280 – 282.

章炳旺, 邹运鼎, 1990. 龟纹瓢虫成虫对麦蚜捕食作用的研究. 昆虫知识, 27 (5): 277 – 279.

邹运鼎, 孟庆雷, 陈高潮, 耿继光, 王公明, 1999. 干扰作用及空间异质性对七星瓢虫成虫捕食作用的影响. 昆虫学报, 42 (1): 53 – 56.