

稻田穗期主要捕食性天敌对两种盲蝽 集团内捕食的初步研究*

乔 飞^{1,2**} 王光华¹ 王雪芹¹ 胡 阳^{3,4} 祝增荣¹ 程家安^{1***}

(1. 水稻生物学国家重点实验室, 农业部农业昆虫学重点实验室, 浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310058;

2. 河南省农业科学院植物保护研究所, 郑州 450002; 3. 水稻生物学国家重点实验室, 中国水稻研究所, 杭州 311402;

4. 贵州省农业科学院植物保护研究所, 贵阳 550006)

摘 要 【目的】集团内捕食是影响农业系统广食性天敌对靶标害虫控制作用的重要因素, 全面揭示稻田广食性天敌对稻飞虱重要天敌黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter 和中华淡翅盲蝽 *Tytthus chinensis* (Stål)(半翅目: 盲蝽科) 的集团内捕食作用有助于更好地保护利用天敌。【方法】建立以两种盲蝽为猎物对象的种特异性二重定量 PCR 系统, 检测比较不同抗性品种穗期田间主要捕食者对两种盲蝽的集团内捕食作用。【结果】(1) 本研究建立的二重定量 PCR 具有的物种专化性, 两种检测靶标灵敏度高且相似, 可用于田间捕食者猎物分析; (2) 感虫水稻品种上捕食者对盲蝽的捕食强度高于抗性水稻品种; 不同种类捕食者对盲蝽的集团内捕食强度有显著差异, 捕食者对黑肩绿盲蝽集团内捕食强度显著高于中华淡翅盲蝽。【结论】捕食性盲蝽在稻田生态系统遭遇集团内捕食, 其集团内捕食强度与水稻品种抗性、捕食者种类和猎物丰富度有关。

关键词 黑肩绿盲蝽, 中华淡翅盲蝽, 水稻抗性, 分子检测, 营养关系

Preliminary study of intraguild predation by generalist predators on two mirids in ear-stage paddy fields

QIAO Fei^{1,2**} WANG Guang-Hua¹ WANG Xue-Qin¹ HU Yang^{3,4}
ZHU Zeng-Rong¹ CHENG Jia-An^{1***}

(1. State Key Laboratory of Rice Biology, Key Laboratory of Agricultural Entomology of Ministry of Agriculture, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; 3. State Key Laboratory of Rice Biology, Chinese Rice Research Institute, Hangzhou 311402, China;

4. Institute of Plant Protection, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang, 550006, China)

Abstract [Objectives] Intraguild predation (IGP) plays a crucial role in regulating the abundance of predators of crop pests in agroecosystems. The conservation and utilization of important predators of rice planthoppers, the green mirid bug (*Cyrtorhinus lividipennis* Reuter) and the black mirid bug [*Tytthus chinensis* (Stål)] (Hemiptera: Miridae), could be improved by better understanding of IGP on these species in the rice ecosystem. [Methods] A duplicate, species-specific, quantitative PCR for these two species was established to test and compare the magnitude of IGP by different predators in paddy fields planted with 2 rice varieties with different levels of resistance to rice planthoppers. [Results] (1) The PCR had high specificity and similar sensitivity to both mirid species and could therefore be used to quantitatively measure the level of IGP. (2) Generalist predators collected from susceptible rice fields showed significantly higher levels of IGP on the green mirid bug compared to those from resistant rice fields. The level of predation on the green mirid bug was significantly different among different the generalist predator species tested, and was significantly higher than that on the black mirid bug. [Conclusion]

*资助项目 Supported projects: 国家 973 项目 (2010CB126200); 国家自然科学基金 (30921140407 和 31371935)

**第一作者 First author, E-mail: 11016078@zju.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: jacheng@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2015-12-23, 接受日期 Accepted: 2016-01-11

The relative magnitude of IGP on two mirids in rice fields can be related to host plant resistance to planthoppers, the species of generalist predators present, as well as prey species richness.

Key words *Cyrtorhinus lividipennis*, *Tytthus chinensis*, rice resistance to pest, molecular detection, trophic linkage

稻飞虱是我国和亚洲各国危害水稻生产最严重的害虫,化学防治会破坏生态系统调控功能,加剧稻飞虱的再猖獗,而通过改善稻田生态系统节肢动物群落结构,发挥自然调控功能是治理稻飞虱的可行途径(Bottrell and Schoenly, 2012; Lu *et al.*, 2015)。稻田生态系统中广食性天敌种类丰富,具有控制稻飞虱种群的潜力。例如,捕食性盲蝽——黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter 和中华淡翅盲蝽 *Tytthus chinensis* (Stål)——是稻飞虱重要的捕食性天敌,对控制热带和亚热带稻飞虱种群中发挥了重要的作用(陈建明等, 1992; Heong *et al.*, 1992; Barrion and Litsinger, 1994)。然而,广食性天敌在捕食害虫同时,它们还可能捕食其他天敌,发生集团内捕食关系(Intraguild predation, IGP)(Lucas, 2005)。中等强度的集团内捕食可提高生态系统群落结构的复杂性,促进系统稳定。但是从生物防治的角度看,强集团内捕食能降低天敌对害虫的调控作用(Straub *et al.*, 2008)。例如狼蛛 *Pardosa littoralis* Banks 捕食中华淡翅盲蝽同属种 *Tytthus vagus* Knight 降低了盲蝽对微飞虱 *Prokelisia dolus* Wilson 的调控作用,促进了飞虱种群增长(Finke and Denno, 2004)。

研究捕食者与害虫捕食关系的众多研究手段可用于研究集团内捕食关系。祝增荣和陈琬(1987)观察了尖沟宽黴蝽 *Microvelia horvathi* Lundblad 捕食黑肩绿盲蝽,以及稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* (Pang *et al.*)寄生黑肩绿盲蝽卵的集团内捕食现象。功能反应是评估天敌对猎物控制潜能的经典方法。Kestrup 等(2011)通过功能反应的研究方法比较土著卤虫 *Gammarus fasciatus* Say 和入侵种 *Echinogammarus ischnuss* (Stebbing)在不同水质中相互捕食的功能反应,并以此解释了这两种节肢动物在自然界中的分布格局。Perdikis 等(2014)通过笼罩试验研究了两种盲蝽——*Macrolophus pygmaeus*

(Rambur)和 *Nesidiocoris tenuis* Reuter——之间的相互捕食和生态分化。但是,这些研究方法容易干扰自然环境,而室内研究不能准确反应自然系统复杂多变的环境对捕食关系的影响。近年来,随着操作简单,灵敏度高,重复性好的基于PCR的分子检测技术的发展,使得通过设计物种特异性引物,研究田间生态系统中集团内捕食现象成为可能。例如,通过设计物种特异性引物,采用PCR的方法检测入侵欧洲的异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas)捕食两种土著瓢虫——二斑瓢虫 *Adalia bipunctata* (Linnaeus)和菱斑巧瓢虫 *Oenopia conglobata* Linnaeus——之间的集团内捕食(Rondoni *et al.*, 2015)以及集栖瓢虫 *Hippodamia convergens* Guerrin-Manaville 对蚜虫寄生蜂 *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson)的集团内捕食(Aebi *et al.*, 2011; Mullins *et al.*, 2011)。Gomez-Polo 等(2015)通过传统PCR、定量PCR和高通量测序3种方法比较研究了小花蝽 *Orius* spp. 对集团内猎物的田间捕食情况。

捕食性盲蝽遭遇集团内捕食是普遍存在的现象,稻田捕食性盲蝽同样也存在集团内捕食现象。本研究通过研究开发可用于同时检测捕食性天敌对两种盲蝽集团内捕食作用的二重实时荧光定量PCR体系,调查水稻生长后期田间主要捕食性天敌对盲蝽的集团内捕食作用及其影响因素,为深入研究稻田系统广食性天敌集团内捕食机理,探索提升稻田系统捕食性天敌自然调控稻飞虱的途径提供依据。

1 材料与方法

1.1 盲蝽种群密度调查与主要捕食者种类样本的采集

2012年在浙江杭州富阳中国水稻所试验场两块稻田进行田间盲蝽种群密度调查,并同时采集主要捕食性天敌样本。两块稻田分别种植抗稻

飞虱品种 (IR64) 和感稻飞虱品种两优培 9 (LYP9), 以形成高低两种不同的害虫稻飞虱种群数量。水稻于 6 月底移栽, 常规水肥管理, 不使用任何农药。鉴于灌浆期和黄熟期稻飞虱种群动态差异明显, 并且在穗期包括盲蝽在内的捕食者种类和数量最丰富, 是比较分析捕食关系的最佳时期, 所以本研究在灌浆期和黄熟期分别在两种稻田利用吸虫器取样, 每一品种稻田设 4 个小区, 每小区每次随机取样 3 穴水稻 (Hu *et al.*, 2014)。将采集的盲蝽带回室内进行鉴定, 并统计两种盲蝽密度。同时, 通过盆拍采集各种捕食性天敌, 每一个体单独收集于离心管, 迅速放入低温收集箱存放, 带回实验室放入 -80 °C 冰箱保存。

1.2 二重荧光定量体系建立

将田间采集的两种盲蝽饥饿 3 d 后用核酸提取试剂盒 (TOYOBO, NPK-101) 分别提取两种盲蝽的 DNA。利用 ITS & 5.8S 通用引物 (ITS1-F: TACACACCGCCCGTCGCTACAT 和 ITS2-R: TTCTTTTCCTCCSCTTAYTRATATGCTTAA) (Ji *et al.*, 2003) 扩增两种盲蝽的 ITS & 5.8S 序列。20 μ L PCR 反应体系中包括: DNA 模板 2 μ L, 前后引物 (10 mmol/L) 各 0.4 μ L, dNTPs (10 mmol/L) 1.6 μ L, 10 $\times$ PCR Reaction Buffer (含 Mg^{2+}) 2 μ L 和 1 U *r*-Taq DNA 聚合酶 (Takara)。扩增的程序是: 94 °C 预变性 3 min 后, 94 °C 0.5 min, 55 °C 0.5 min, 72 °C 2 min, 循环 34 次, 72 °C 延伸 8 min。PCR 程序结束后, 反应产物在含少许 EB 的 1% 琼脂糖凝胶上电泳检测条带, 割胶回收扩增所得片段。经连接转化和 PCR 反应初步鉴定的菌液送上海桑尼生物技术有限公司从正反两方向测序。每一盲蝽物种测试 3 个以上个体, 每个个体测试 3 个以上菌株 (黑肩绿盲蝽 ITS & 5.8S 基因序列号: KU289737; 中华淡翅盲蝽 ITS & 5.8S 基因序列号: KU291393)。

根据物种特异性引物和 TAQ-MGB 探针的设计原则, 设计了两种盲蝽的特异性引物和探针。黑肩绿盲蝽的两条物种特异性引物分别是: CL-F (CACCCAACCCTCTTTCGACA) 和 CL-

R (TGTTACAGAAATTTTCAGAAGACGTT), 物种特异性探针是 CL-P (FAM-CGCCAATCAGTA-TCTCAGGAGACAGCCA-MGB)。中华淡翅盲蝽的两条物种特异性引物分别是: TC-F (TTGAG TTGTTCTGAAACCTTTCCC) 和 TC-R (TCAC TATTAATTGTAAGACTGAATGCCTG), 物种特异性探针是 TC-P (VIC-CATTCGTGTCCGTCCG ATGGCA-MGB)。物种特异性引物和探针由英骏 (Invitrogen) 生物技术有限公司 (上海) 提供合成服务。

以田间常见 36 种节肢动物为检测对象 (表 1), 建立反应体系。所采用的 20 μ L 二重荧光定量体系包含: 2 μ L 10 $\times$ PCR Reaction Buffer (Free Mg^{2+}), 5 mmol/L $MgCl_2$, 1.6 μ L dNTPs (10 mmol/L), 1 U *r*-Taq DNA 聚合酶, 4 条引物各 100 nmol/L, 2 条探针各 50 nmol/L, 2 μ L 各种表 1 稻田节肢动物 DNA, 以双蒸水为对照。荧光定量 PCR 仪型号为 BioRad CFX-96。定量运行程序是 95 °C 预热 2 min 后, 94 °C 20 s, 60 °C 20 s, 40 个循环, 其中每一循环结束后都有荧光采集程序。反应结束后, 使用 Bio-Rad CFX Manager 2.1 软件对所采集的各种荧光信号进行整理分析。在 34 个反应循环中, 反应所产生的荧光信号大于 200 RFU (Relative fluorescent units), 即表示检测样品包含可检测量的靶标基因, 且检测荧光信号达到 200 RFU 的临界点即为该样品内靶标基因量所对应的临界循环次数 (Ct 值)。

为了研究特异性引物与探针的灵敏度, 本研究首先测定两种盲蝽 ITS & 5.8S 片段浓度, 根据基因浓度将最高检测浓度稀释至 2.5×10^8 copy/ μ L (Sint *et al.*, 2012), 然后逐次稀释 5 倍至最低浓度 5 copy/ μ L, 共 12 浓度梯度, 每个浓度测试 3 次。参照上述检测体系进行扩增反应。我们采用 CTAB 的方法 (Wang *et al.*, 2013), 提取了 15 粒两种盲蝽初产卵和 15 粒被异种盲蝽相互取食后的卵壳。将单个的完整的卵或者残余的卵壳与小片烟草叶一起匀质碾磨, 采用同上 CTAB 法提取混有卵或者卵残留物的 DNA, 以不加入卵或者卵壳的烟草 DNA 为对照, 通过上述荧光定量体系检测两种盲蝽单个卵和卵壳残余中基因的量。

表 1 用于核查所设计用于检测对两种盲蝽捕食作用的引物和探针专化性的稻田节肢动物
Table 1 The arthropod species in paddy field used to test the specificity of primers and probes designed for the two mirid species

目 Order : 科 Family	检测物种 Tested species
捕食者 Predators	
半翅目：盲蝽科 Hemiptera: Miridae	黑肩绿盲蝽 <i>Cyrtorhinus lividipennis</i> Reuter
半翅目：盲蝽科 Hemiptera: Miridae	中华淡翅盲蝽 <i>Tytthus chinensis</i> (Stål)
半翅目：宽肩蛄蝽科 Hemiptera: Veliidae	尖钩宽蛄蝽 <i>Microvelia horvathi</i> Lundblad
半翅目：花蝽科 Hemiptera: Anthocoridae	淡翅小花蝽 <i>Orius tantillus</i> (Motschulsky)
鞘翅目：隐翅甲科 Coleoptera: Staphylinidae	青翅蚁形隐翅甲 <i>Paederus fuscipes</i> Curtis
鞘翅目：隐翅甲科 Coleoptera: Staphylinidae	虎突眼隐翅甲 <i>Stenus cicindeloides</i> Schaller
蜘蛛目：狼蛛科 Araneida: Lycosidae	拟水狼蛛 <i>Pirata subpiraticus</i> (Boesenberg et Strand)
蜘蛛目：狼蛛科 Araneida: Lycosidae	拟环纹豹蛛 <i>Pardosa pseudoannulata</i> (Boesenberg et Strand)
蜘蛛目：跳蛛科 Araneida: Salticidae	纵条蝇狮 <i>Marpissa magister</i> (Karsch)
蜘蛛目：盗蛛科 Araneida: Pisauridae	白附蛛 <i>Dolomedes pallitarsis</i> Boesenberg et Strand
蜘蛛目：肖蛸科 Araneida: Tetragnathidae	锥腹肖蛸 <i>Tetragnatha maxillosa</i> Thorell
蜘蛛目：肖蛸科 Araneida: Tetragnathidae	四斑锯螯蛛 <i>Dyschiriognatha quadrimaculata</i> Bos. et Str.
蜘蛛目：肖蛸科 Araneida: Tetragnathidae	栉齿锯螯蛛 <i>Dyschiriognatha dentate</i> (Zhu and Wen)
蜘蛛目：微蛛科 Araneida: Linyphiidae	台湾裂头小皿蛛 <i>Atypena formosana</i> (Oi)
蜘蛛目：微蛛科 Araneida: Linyphiidae	食虫沟瘤蛛 <i>Ummeliata insecticeps</i> (Boesenberg et Strand)
蜘蛛目：微蛛科 Araneida: Linyphiidae	草间小黑蛛 <i>Erigonidium graminicolum</i> (Sundevall)
蜘蛛目：微蛛科 Araneida: Linyphiidae	驼背额角蛛 <i>Gnathonarium gibberum</i> Qi
蜘蛛目：球腹蛛科 Araneida: Theridiidae	八斑球腹蛛 <i>Coleosoma octomaculatum</i> Bs. et Str.
植食者 Herbivores	
半翅目：飞虱科 Hemiptera: Delphacidae	白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i> (Horváth)
半翅目：飞虱科 Hemiptera: Delphacidae	褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i> (Stål)
半翅目：飞虱科 Hemiptera: Delphacidae	灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i> (Fallén)
半翅目：叶蝉科 Hemiptera: Cicadellidae	黑尾叶蝉 <i>Nephotettix cincticeps</i> (Uhler)
半翅目：叶蝉科 Hemiptera: Cicadellidae	电光叶蝉 <i>Recilia dorsalis</i> Motschulsky
鳞翅目：螟蛾科 Lepidoptera: Pyralidae	二化螟 <i>Chilo suppressalis</i> (Walker)
鳞翅目：螟蛾科 Lepidoptera: Pyralidae	稻纵卷叶螟 <i>Cnaphalocrocis medinalis</i> (Guenée)
鳞翅目：夜蛾科 Lepidoptera: Noctuidae	稻螟蛉 <i>Naranga aenescens</i> Moore
鳞翅目：夜蛾科 Lepidoptera: Noctuidae	稻蛀茎夜蛾 <i>Sesamia inferens</i> (Walker)
鳞翅目：弄蝶科 Lepidoptera: Hesperidae	稻直纹弄蝶 <i>Parnara guttata</i> Bremer et Grey
中性昆虫 Neutral insects	
双翅目：摇蚊科 Diptera: Chironomidae	摇蚊 Midge
双翅目：水蝇科 Diptera: Ephydriidae	水蝇 Shore fly
弹尾目：等节跳科 Collembola: Isotomidae	弹尾虫 Springtail
寄生蜂 Parasitoids	
膜翅目：缨小蜂科 Hymenoptera: Mymaridae	稻虱缨小蜂 <i>Anagrus nilaparvatae</i> (Pang & Wang)
膜翅目：缨小蜂科 Hymenoptera: Mymaridae	蔗虱缨小蜂 <i>Anagrus optabilis</i> (Perkins)
膜翅目：缨小蜂科 Hymenoptera: Mymaridae	柄翅缨小蜂 <i>Gonatocerus</i> sp.
膜翅目：赤眼蜂科 Hymenoptera: Trichogrammatidae	稻虱寡索赤眼蜂 <i>Oligosita</i> sp.
膜翅目：赤眼蜂科 Hymenoptera: Trichogrammatidae	褐腰赤眼蜂 <i>Paracentrobia andoi</i> (Ishii)

*标记试虫采自菲律宾国际水稻所。

* indicate the samples collected from IRRI, Philippines.

1.3 田间样品定量检测

将田间采集和保存的各种捕食性天敌,采用 CTAB 法提取每头虫体 DNA,将所得 DNA 溶于 50 μL 双蒸水。对于除盲蝽以外的捕食者种类,以捕食者 DNA 为测试模板,以两种盲蝽的 ITS & 5.8S 基因为阳性对照,双蒸水为阴性对照,通过上述所建立的二重荧光定量检测各种捕食者对两种盲蝽捕食的 Ct 值。对于两种盲蝽,以异种盲蝽特异引物和探针构建单重荧光定量检测体系,检测两种盲蝽相互捕食的 Ct 值。

1.4 数据分析

通过检测得到除盲蝽外各种捕食性天敌每一个体是否曾捕食两种盲蝽,以及捕食量 (Ct 值),以及两种盲蝽每一个体是否曾捕食另一种盲蝽,以及捕食量。计算所检测的各种捕食者类群对两种盲蝽的检测率 (Detection rates, DR),和捕食者对猎物的物种捕食指数 (Species-specific consumption indexes, SCI) (Lundgren *et al.*, 2009)。

检测率 (DR) (%) = (阳性个体数/总检测个体数) $\times 100$;

物种捕食指数 (SCI) = $\text{DR} \times (1000/\text{Ct} - 29)$, 其中 Ct 是猎物检测阈值。

使用 DPS 统计软件一般线性模型 (GLM) 对田间盲蝽密度和集团内捕食强度进行统计分析,比较不同水稻品种稻田、不同天敌对集团内捕食强度的差异 (Tang and Zhang, 2013)。统计差异显著性水平为 $P < 0.05$, 多重比较采用 Duncan's 多重比较法分析。

2 结果与分析

2.1 两重荧光定量系统的专化性与灵敏性

通过测试二重荧光定量体系对田间多种节肢动物的交互扩增反应,这些节肢动物包括了分属两个纲,7 个目,20 个科的 36 种捕食者、植食者、中性昆虫和寄生蜂 (表 1)。结果表明特异性引物和探针只与靶标物种 DNA 发生扩增反

应,说明我们设计的性引物和探针具有物种专化性,能用于田间样品的检测。

本研究对引物和探针的灵敏性检测的结果表明引物和探针的灵敏度高,能检测到浓度低至 128 copy/ μL 的靶标基因 (图 1)。烟草 DNA 不能检测到两种盲蝽的 DNA。15 粒完整黑肩绿盲蝽卵 100% 能检测到该虫的特异性基因,检测阈值是 19.26 ± 0.28 (平均数 $\pm$ 标准误,下同),折算浓度约 4.20×10^5 copy/ μL ,是检测阈值浓度 3 000 余倍。15 卵壳中有 3 个 (20%) 能检测到黑肩绿盲蝽基因,检测阈值是 32.62 ± 1.09 ,对应基因浓度约 85 copy/ μL ,接近浓度阈值。15 粒完整中华淡翅盲蝽卵 100% 能检测到该虫的特异性基因,对应的检测阈值是 23.46 ± 0.59 ,折算浓度约 1.57×10^5 copy/ μL ,是检测阈值浓度 1 200 倍,15 卵壳中有 4 个 (26.67%) 能检测到特异性靶标基因,检测阈值是 32.69 ± 1.94 ,基因的浓度约 250 copy/ μL ,是阈值浓度约 2 倍。

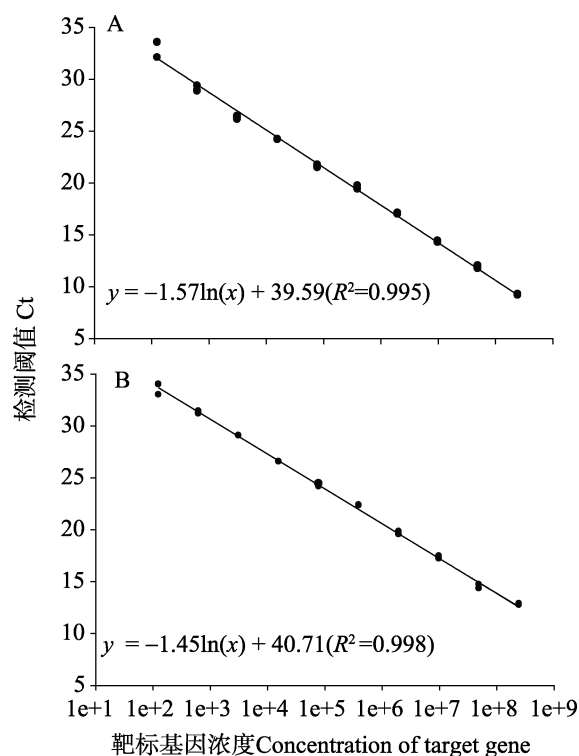


图 1 黑肩绿盲蝽 (A) 和中华淡翅盲蝽 (B) 基因扩增标准曲线

Fig. 1 Standard curves of concentrations of target genes for *Cyrtorhinus lividipennis* (A) and *Tytthus chinensis* (B)

2.2 田间两种盲蝽种群数量比较

两次调查均没有在抗性水稻田查到中华淡翅盲蝽。一般线性回归模型分析表明,黑肩绿盲蝽种群密度显著高于中华淡翅盲蝽 ($df=11$, $F=8.63$, $P=0.0042$),感虫水稻中两种盲蝽密度显著高于抗虫水稻 ($df=11$, $F=5.22$, $P=0.0249$),而同一田块两次采样时间的同种盲蝽种群密度间无显著差异 ($df=11$, $F=1.091$, $P=0.299$) (图2)。

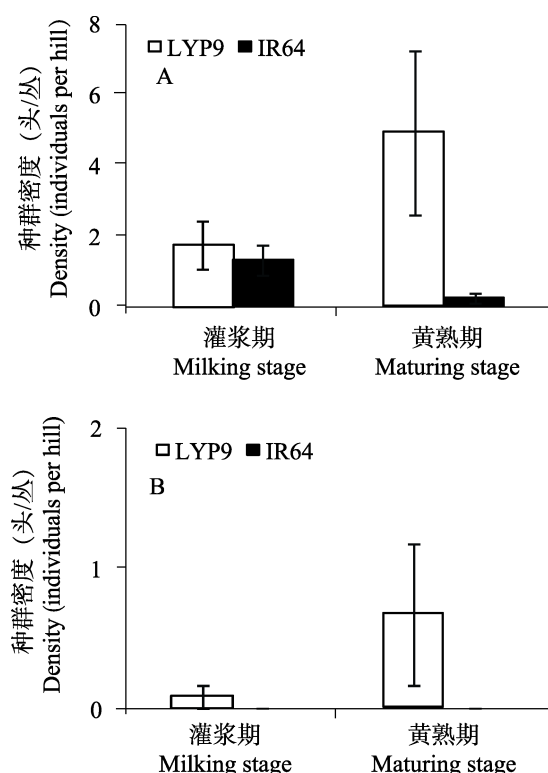


图2 不同水稻品种田间两个生育期盲蝽种群密度比较
Fig. 2 Comparisons of mirid densities between 2 rice growth stages for 2 varieties respectively

A. 黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis*; B. 中华淡翅盲蝽 *Tytthus chinensis*.

图中数据为平均数±标准误, 下图同。

Data are mean ± SD. The same below.

2.3 捕食者对盲蝽集团内捕食

比较分析了水稻生长后期2次所采集的7个科的15种捕食者,包括两种隐翅甲(虎突眼隐翅甲 *Stenus cicindeloides* Schaller 和青翅蚁形隐翅甲 *Paederus fuscipes* Curtis)、两种跳蛛[黑色蝇虎 *Plexippus paykulli* (Savigny et Audouin) 和纵

条蝇狮 *Marpissa magister* (Karsch)]、两种狼蛛[拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata* (Boesenberg et Strand) 和拟水狼蛛 *Pirata subpiraticus* (Boesenberg et Strand)]、3种肖蛸[锥腹肖蛸 *Tetragnatha maxillosa* Thorell、华丽肖蛸 *Tetragnatha nitens* (Audouin) 和四斑锯螯蛛 *Dyschiriognatha quadrimaculata* Bos. et Str.], 3种微蛛[食虫沟瘤蛛 *Ummeliata insecticeps* (Boesenberg et Strand)、草间小黑蛛 *Erigonidium graminicolum* (Sundevall) 和驼背额角蛛 *Gnathonarium gibberum* Qi]、1种球腹蛛(八斑球腹蛛 *Coleosoma octomaculatum* Bos. et Str.)和两种盲蝽(黑肩绿盲蝽和中华淡翅盲蝽)。检测结果显示,除了检测到隐翅甲和蜘蛛捕食盲蝽外,还检测到两种盲蝽相互间的集团内捕食。对黑肩绿盲蝽的集团内捕食情况,在感虫品种灌浆期检测的7科捕食性天敌中均以跳蛛科的捕食(检测率和物种捕食指数)最高,其次为球腹蛛科、肖蛸科和狼蛛科,黑肩绿盲蝽对淡翅盲蝽也有较高检测率,而隐翅虫科和微蛛科最低;黄熟期的检测结果基本相似。在抗性品种田间,在检测的各种捕食性天敌中以球腹蛛科和肖蛸的捕食较高。对淡翅盲蝽的集团内捕食情况,感虫品种田间两个生育期均以跳蛛科的捕食强度最大,在抗性品种田间,由于淡翅盲蝽数量极低,基本没有检测到对中华淡翅盲蝽的集团内捕食(表2)。

基于捕食者对盲蝽集团内捕食的一般线性模型(GLM)分析表明,感虫品种中各种捕食者对两种盲蝽的总体集团内捕食强度显著高于抗性品种田(对黑肩绿盲蝽的检测率: $df=1$, $F=9.53$, $P=0.0215$;对中华淡翅盲蝽的检测率: $df=1$, $F=46.75$, $P=0.0005$;对黑肩绿盲蝽的捕食指数: $df=1$, $F=21.73$, $P=0.0035$;对中华淡翅盲蝽的捕食指数: $df=1$, $F=17.09$, $P=0.0061$) (图3)。

鉴于不同采样时间捕食者对两种盲蝽的捕食指数没有显著影响(黑肩绿盲蝽检测率: $df=1$, $F=0.269$, $P=0.629$;中华淡翅盲蝽检测率: $df=1$, $F=0.778$, $P=0.412$;黑肩绿盲蝽物种捕食指数: $df=1$, $F=0.662$, $P=0.447$;中华淡翅盲蝽物种捕

表 2 捕食者对盲蝽的集团内捕食与环境因子的关系

Table 2 Interactions between intraguild predation on mirids by generalist predators and environmental factors

水稻生育期 Rice growth stages	捕食者 Predators	黑肩绿盲蝽 <i>Cyrtorhinus lividipennis</i>						中华淡翅盲蝽 <i>Tytthus chinensis</i>					
		LYP9			IR64			LYP9			IR64		
		<i>n</i>	DR (%)	SCI	<i>N</i>	DR (%)	SCI	<i>n</i>	DR (%)	SCI	<i>n</i>	DR (%)	SCI
灌浆期 Milking stage	隐翅甲 Staphylinidae	42	11.90	1.69	19	0	0	42	2.38	0.28	19	0	0
	狼蛛 Lycosidae	30	13.33	1.29	41	4.88	0.68	30	3.33	0.15	41	0	0
	跳蛛 Salticidae	9	44.44	6.05	/	/	/	9	11.11	1.29	/	/	/
	肖蛸 Tetragnathidae	21	19.05	2.58	33	15.15	0.85	21	4.76	0.83	33	3.00	0.04
	微蛛 Linyphiidae	45	8.89	1.05	35	2.86	0.27	45	8.89	0.27	35	0	0
	球腹蛛 Theridiidae	30	20.00	2.22	30	23.33	2.61	30	0	0	30	0	0
	盲蝽 Miridae	5	20.00	1.31	0	/	/	60	1.87	0.08	/	0/	/
黄熟期 Maturing stage	隐翅甲 Staphylinidae	47	6.38	0.52	20	0	0	47	2.13	0.24	20	0	0
	狼蛛 Lycosidae	35	25.71	2.07	40	10.00	0.96	35	2.86	0.08	40	0	0
	跳蛛 Salticidae	19	68.42	7.40	7	0	0	19	10.53	0.67	7	0	0
	肖蛸 Tetragnathidae	36	18.67	1.48	24	25.00	2.28	36	2.78	0.04	24	0	0
	微蛛 Linyphiidae	43	9.30	0.48	33	3.03	0.25	43	2.32	0.14	33	0	0
	球腹蛛 Theridiidae	30	13.33	1.04	30	23.33	1.36	30	3.33	0.27	30	0	0
	盲蝽 Miridae	5	0	0	/	/	/	25	4	0.49	9	0	0

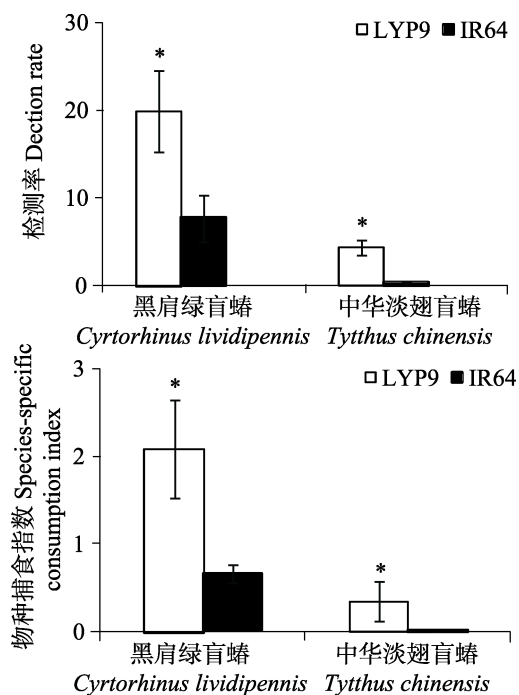


图 3 不同品种稻田捕食者对两种盲蝽检测率与捕食指数的比较

Fig. 3 Comparison of detection rates and consumption indexes on two mirid species by generalist predators between two fields planted with resistant and susceptible rice varieties

* 表示不同处理间在 0.05 水平差异显著。

* indicates significant difference between treatments at the 0.05 significant level.

食指数: $df=1$, $F=0.828$, $P=0.398$), 将两个时期的样本合在一起分析, 结果表明不同天敌对黑肩绿盲蝽的捕食指数具有显著差异 (检测率: $df=3$, $F=9.531$, $P=0.022$; 物种捕食指数: $df=3$, $F=4.66$, $P=0.041$)。从总体看, 跳蛛对黑肩绿盲蝽的捕食指数最大, 显著高于微蛛、中华淡翅盲蝽和隐翅甲。进一步对不同水稻品种上天敌之间的差异分析表明, 两种品种上, 不同天敌捕食黑肩绿盲蝽具有显著差异 (抗虫水稻田间的区内检测率: $df=1$, $F=6.82$, $P=0.017$; 抗虫水稻田间物种捕食指数: $df=1$, $F=4.45$, $P=0.046$; 感虫水稻田间检测率: $df=1$, $F=9.23$, $P=0.005$; 感虫水稻田间物种捕食指数: $df=1$, $F=5.60$, $P=0.027$)。在感虫水稻品种上, 跳蛛对黑肩绿盲蝽的捕食强度显著高于其他捕食者; 在抗虫品种上, 球腹蛛和肖蛸对黑肩绿盲蝽的检测率显著高于狼蛛和微蛛。从物种捕食指数上讲, 球腹蛛显著高于微蛛 (图 4)。

从总体看, 捕食者对黑肩绿盲蝽的集团内检测率 ($df=1$, $F=17.40$, $P<0.0001$) 和物种捕食指数 ($df=1$, $F=17.50$, $P<0.0001$) 均显著高于对中华淡翅盲蝽的捕食。然而, 不同捕食性天敌对中华淡翅盲蝽的集团内捕食强度尚未达到显著

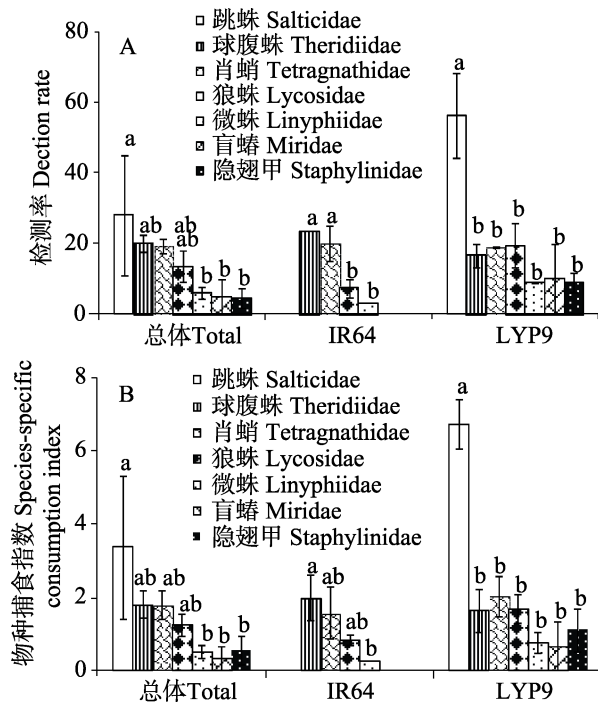


图4 不同品种田间各种捕食者对黑肩绿盲蝽检测率 (A) 与捕食指数 (B) 的比较

Fig. 4 Comparison of detection rate (A) and consumption index (B) on *Cyrtorhinus lividipennis* among generalist predators for various host plant treatments

柱上标有不同小写字母表示不同捕食者间差异显著性 (Duncan's 多重比较法, $P < 0.05$)。

Histograms with different letters indicate significant difference among generalist predators at the 0.05 significant level by Duncan's multiple range test.

水平 (检测率: $df=1$, $F=3.94$, $P=0.060$; 物种捕食指数: $df=1$, $F=1.90$, $P=0.227$)。在同一品种上的不同天敌对中华淡翅盲蝽的捕食强度也没有达到显著水平 (感虫品种检测率: $df=1$, $F=3.89$, $P=0.061$; 感虫品种捕食指数: $df=1$, $F=1.81$, $P=0.245$; 抗虫品种检测率: $df=1$, $F=1$, $P=0.500$; 抗虫品种捕食指数: $df=1$, $F=1.00$, $P=0.500$)。

3 讨论

广食性捕食天敌对农田系统害虫种群数量有重要控制作用,尤其是在害虫发生早期,或群落结构较为复杂的系统 (Müller and Brodeur, 2002; Symondson *et al.*, 2002)。然而广食性天敌同样可能捕食其它天敌,从而影响到天敌群体

对害虫的自然控制作用。因而,为了充分理解生态系统中自然天敌对害虫的调控作用,不仅需要评估不同广食性捕食者对靶标害虫的捕食潜力,同样需要评估捕食者对不同营养级的节肢动物的影响,在研究生态系统的结构与生态功能的同时,有必要充分理解生态系统的集团内捕食现象 (Aebi *et al.*, 2011; Gagnon *et al.*, 2011a)。基于 PCR 的分子检测技术的发展,为探索复杂系统中难以直接量化的捕食现象提供了基础 (Wang *et al.*, 2013)。稻田生态系统内营养关系复杂,蜘蛛和盲蝽均是稻飞虱的重要捕食性天敌,过去的研究多关注田间广食性天敌的数量,以及通过实验室功能反应来评价其对害虫的控制作用 (陈建明等, 1992; Heong *et al.*, 1992; 郭玉杰等, 1995)。本研究开发了对两种盲蝽均具有特异性的二重定量 PCR 技术,用于研究田间主要捕食性天敌对这两种盲蝽的捕食动态,以更好地理解稻田生态系统的结构与功能,并通过深入研究捕食性天敌间的营养关系来进一步揭示生态系统中捕食性天敌对目标害虫的调控机制。

我们选择在稻田穗期田间各种节肢动物物种和数量较为丰富的时期,从田间采样检测以探索复杂系统的集团内捕食现象,结果证实稻田系统多数捕食性天敌为广食性,除了捕食稻飞虱等害虫外,同样会捕食稻飞虱的捕食性天敌黑肩绿盲蝽和中华淡翅盲蝽。事实上,在半自然或者自然生态系统中,集团内捕食发生频率很高,各种生活习性的广食性天敌均可捕食其他天敌 (Polis *et al.*, 1989; 马克争等, 2004; Aebi *et al.*, 2011; Gagnon *et al.*, 2011a)。我们的分子检测除了发现蜘蛛和隐翅甲能捕食两种盲蝽外,还检测到了两种盲蝽相互集团内捕食 (Reciprocal intraguild predation),这一结果证实了在自然的生态系统中广泛存在集团内捕食。

为此,我们比较了稻田系统一些主要捕食者在不同靶标害虫密度条件下对两种盲蝽的集团内捕食现象,以探索可能影响田间集团内捕食的因子。我们除了利用检测率外,我们还参照 Lundgren 等 (2009) 的转换方程 ($SCI = P \times 1000 / Ct$) 对物种的捕食指数进行转换,以适当调整最低的

猎物质量指数接近于零,以更灵敏地反映捕食者肠道内猎物质量对物种捕食指数的影响。鉴于我们所接纳的阳性检测 Ct 值小于 34,其 $1\ 000/C_t$ 的转换值大于 29,因此我们采用 $SCI=P \times (1\ 000/C_t-29)$ 进行校正,以保证所有的质量系数均为正值,而最小的质量系数接近 0,从而提高分子检测的灵敏度,并使分析结果更符合统计规律。

不同的捕食者占据不同的生态位,并具有不同的行为习性,因此对特定猎物的捕食强度可能存在较大差异 (Lundgren *et al.*, 2009)。据我们调查发现,稻田生态系统中数量最多的捕食者是拟环纹豹蛛、锥腹肖蛸、食虫沟瘤蛛和八斑球腹蛛和黑肩绿盲蝽等,其他常见的捕食者包括拟水狼蛛、华丽肖蛸、四斑锯螯蛛、草间小黑蛛、驼背额角蛛、纵条蝇狮、黑色蝇虎、青翅蚁形隐翅甲、虎突眼隐翅甲和中华淡翅盲蝽等。因为在稻田生境中分类地位相近的物种具有相似的生态位,生活史和习性,因而在分子生态研究中通常将同一属性的捕食者或者猎物合并分析,比如 Staudacher 等 (2015) 将玉米地的集团内外猎物从大类逐次分析到具体物种,以此提高检测效率和构建田间营养食物网结构。Hagler 和 Blackmer (2015) 比较分析棉田捕食者中蜘蛛与捕食性昆虫对相同猎物的捕食差异。本研究根据对捕食者的采集情况,将同一科的捕食者合并分析,以评估不同捕食者类别对特定猎物捕食强度的差异。

研究结果表明,捕食者对两种盲蝽的集团内捕食强度与捕食者种类显著相关,跳蛛对盲蝽捕食强度最大,其次为球腹蛛、肖蛸和狼蛛,微蛛和隐翅虫最低。这一现象与这些捕食性天敌的生态位和行为特性密切相关。两种盲蝽以捕食稻飞虱卵为主,主要在稻株上飞虱卵分布区域,一般在稻株中部的叶鞘部位活动和取食,活动性强于稻飞虱。跳蛛活动性强,在稻株活动范围大,其生态位与盲蝽相似,且具有较强捕捉猎物能力,因而在检测的几类捕食性天敌中对盲蝽的检测率最高。球腹蛛的生态位也与盲蝽相似,但其活动性不如跳蛛;肖蛸主要分布在稻株中、上部,具有结网捕捉猎物能力;狼蛛尽管主要分布在稻

株基部,但具有较强活动捕捉能力,因而也具有较高捕食盲蝽的能力。微蛛尤其是食虫瘤胸蛛和草间小黑蛛等,主要分布在稻株基部,且活动性较弱 (吴进才等, 1993),因而对盲蝽的捕食能力最低。尽管隐翅虫主要分布稻株中下部,也与盲蝽生态位有一定重叠,但对盲蝽的捕食强度并不高,可能与隐翅虫处理猎物的方式有关,具体原因尚待进一步研究。

我们对两种盲蝽相互集团内捕食的功能反应研究发现,两种盲蝽对异种盲蝽的捕食强度高于它们对稻飞虱卵的捕食强度,这就可能制约了两种捕食性盲蝽的共存 (Qiao *et al.*, 2016),但田间样本检测结果表明,尽管两种盲蝽处于相同的生态位,但是在感虫品种田间与其它广食性捕食性天敌相比,盲蝽间集团内捕食作用相对较低。这表明田间其它捕食性天敌对盲蝽种群具有更强捕食作用的倾向,可能在一定程度上缓解了田间两种盲蝽相互捕食对它们共存的制约作用。

集团内捕食能影响生态系统的群落结构,从而进一步影响生物多样性、濒危物种保育和生物防治等 (Straub *et al.*, 2008)。例如,欧洲和美洲国家引进东亚的异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas) 防治当地蚜虫和粉蚧等害虫,却遭遇了始料未及的生态风险,因为异色瓢虫除了捕食害虫外还严重地捕食当地天敌,导致了当地土著捕食性瓢虫和其他天敌种群急剧下降 (Sloggett, 2012; Roy and Brown, 2015)。从生物防治的角度看,众多研究根据集团内捕食是天敌之间的表象消极联系,推导集团内捕食会降低天敌多样性和它们对害虫自上而下的调控功能 (Snyder and Ives, 2008; Straub *et al.*, 2008),部分研究案例也支持这一设想 (Finke and Denno, 2004; Martin *et al.*, 2013)。然而,对集团内捕食的深入分析发现,集团内捕食很少扰动捕食者多样性对害虫的种群调控功能 (Müller and Brodeur, 2002; Letourneau *et al.*, 2009; Aebi *et al.*, 2011; Chailleux *et al.*, 2014)。复杂环境中天敌之间通过资源分化而协同促进害虫防治的积极效应通常远胜集团内捕食的消极影响。因此在群落结构复杂的生态系统中,一方面发生着天敌集团内捕

食的消极营养联系,另一方面与营养联系相伴的非营养联系也同时发生,比如生态位互补(Niche complementarity)、取样效应(Sampling effect)和互惠关系(Facilitation)等,造成天敌多样性对害虫防治的积极调控作用(Letourneau *et al.*, 2009; Northfield *et al.*, 2014)。

已有的研究表明,试验田中感虫水稻品种田间的稻飞虱种群密度远高于抗虫品种田(Hu *et al.*, 2014)。我们的检测结果表明感虫品种田间两种盲蝽以及其它捕食性天敌的密度也较高,这一方面是由于在猎物资源丰富的感虫品种上盲蝽等天敌的繁殖能力更强(数量反应),同时黑肩绿盲蝽也有倾向于聚集在稻飞虱种群密度高的区域取食的习性(聚集反应)(嵒庆才和 Jervis, 1987)。因此,高密度的稻飞虱伴随着高密度的捕食性盲蝽,随之而带来的是高强度的对盲蝽的集团内捕食作用。可见不同抗性的水稻可在一定程度上通过影响稻飞虱种群密度而影响到盲蝽及其他捕食性天敌种群数量发展,从而提高捕食性天敌对盲蝽集团内捕食的强度(何晶晶等, 2013)。

研究天敌之间营养关系对理解生态系统结构与功能是至关重要的,多重荧光定量 PCR 为监测复杂系统中天敌对盲蝽的集团内捕食作用提供了便利。本研究结果表明,捕食性盲蝽在稻田生态系统遭遇集团内捕食是广泛存在的自然现象。集团内捕食受各种环境因素的影响,本研究发现捕食者种类、水稻品种特性和盲蝽种群密度均能直接或间接地影响集团内捕食强度,为协调利用天敌控制稻飞虱提供了基础。但是,本研究只通过分子手段检测了捕食者肠道内盲蝽基因残留情况,而不同捕食者,甚至不同的捕食者与猎物组合,对猎物消化速率可能存在差异,从而影响到对特定天敌和猎物组合田间捕食情况的定量评估(Gagnon *et al.*, 2011b)。同时,分子检测可能由于次级捕食等现象造成营养关系的误判,例如盲蝽的捕食者之间也会发生捕食关系(Finke and Denno, 2004)。因而,今后尚需要进一步评估稻田生态系统次级捕食的可能性,以及深入研究各种捕食者捕食特定猎物后的消

化速率,以进一步完善分子检测评价技术体系,以能更全面地理解生态系统结构(Furlong, 2015)。

参考文献 (References)

- Aebi A, Brown PM, De Clercq P, Hautier L, Howe A, Ingels B, Ravn HP, Sloggett JJ, Zindel R, Thomas A, 2011. Detecting arthropod intraguild predation in the field. *Biocontrol*, 56(4): 429–440.
- Barrion AT, Litsinger JA, 1994. Taxonomy of rice insect pests and their arthropod parasites and predators/Heinrichs EA (ed.). *Biology and Management of Rice Insects*. Manila: Wiley Press. 13–362.
- Bottrell DG, Schoenly KG, 2012. Resurrecting the ghost of green revolutions past: The brown planthopper as a recurring threat to high-yielding rice production in tropical Asia. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 15(1): 122–140.
- Chailleux A, Mohl EK, Alves MT, Messelink GJ, Desneux N, 2014. Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species: potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems. *Pest Management Science*, 70(12): 1769–1779.
- Chen JM, Cheng JA, He JH, 1992. A review of *Cyrtorhinus lividipennis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae) at home and abroad. *Entomological Knowledge*, 29(6): 370–373. [陈建明, 程家安, 何俊华, 1992. 黑肩绿盲蝽的国内外研究概况. 昆虫知识, 29(6): 370–373.]
- Finke DL, Denno RF, 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429(6990): 407–410.
- Furlong MJ, 2015. Knowing your enemies: Integrating molecular and ecological methods to assess the impact of arthropod predators on crop pests. *Insect Science*, 22(1): 6–19.
- Gagnon AÈ, Heimpel GE, Brodeur J, 2011a. The ubiquity of intraguild predation among predatory arthropods. *PloS ONE*, 6(11): e28061.
- Gagnon AÈ, Doyon J, Heimpel GE, Brodeur J, 2011b. Prey DNA detection success following digestion by intraguild predators: influence of prey and predator species. *Molecular Ecology Resources*, 11(6): 1022–1032.
- Gomez-Polo P, Alomar O, Castañé C, Aznar-Fernández T, Lundgren JG, Piñol J, Agustí N, 2016. Understanding trophic interactions of *Orius* spp. (Hemiptera: Anthracoridae) in lettuce crops by molecular methods. *Pest Management Science*, 72(2): 272–279.
- Guo YJ, Wang NY, Zhao JH, Hu GW, Tang J, Wu JC, Jiang JW, Chen JW, 1995. Comparative study on the composition and structure of arthropod community in four rice ecosystems in China. *Acta Ecologica Sinica*, 15(4): 433–441. [郭玉杰, 王念英, 赵军华,

- 胡国文, 唐健, 吴进才, 蒋金炜, 陈俊炜, 1995. 4 种生态类型稻区节肢动物群落的基本组成与结构特征分析. *生态学报*, 15(4): 433–441.]
- Hagler JR, Blackmer F, 2015. Evidence of intraguild predation on a key member of the cotton predator complex. *Food Webs*, (4): 8–13.
- He JJ, Zheng XS, Xu HX, Yang YJ, Lü ZX, 2013. The effect of agricultural inputs on biological characteristics and ecological functions of mirid bug *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter: A mini review. *Journal of Environmental Entomology*, 35(5): 664–672.
- [何晶晶, 郑许松, 徐红星, 杨亚军, 吕仲贤, 2013. 农投入品对黑肩绿盲蝽影响的研究进展. *环境昆虫学报*, 35(5): 664–672.]
- Heong KL, Aquino GB, Barrion AT, 1992. Population dynamics of plant-and leafhoppers and their natural enemies in rice ecosystems in the Philippines. *Crop Protection*, 11(4): 371–379.
- Hu Y, Cheng JA, Zhu ZR, Heong KL, Fu Q, He JC, 2014. A comparative study on population development patterns of *Sogatella furcifera* between tropical and subtropical areas. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 17(4): 845–851.
- Ji YJ, Zhang DX, He LJ, 2003. Evolutionary conservation and versatility of a new set of primers for amplifying the ribosomal internal transcribed spacer regions in insects and other invertebrates. *Molecular Ecology Notes*, 3(4): 581–585.
- Kestrup ÅM, Dick JT, Ricciardi A, 2011. Interactions between invasive and native crustaceans: differential functional responses of intraguild predators towards juvenile hetero-specifics. *Biological Invasions*, 13(3): 731–737.
- Letourneau DK, Jedlicka JA, Bothwell SG, Moreno CR, 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40(1): 573–592.
- Lu ZX, Zhu PY, Gurr GM, Zheng XS, Chen GH, Heong KL, 2015. Rice pest management by ecological engineering: a pioneering attempt in China// Heong KL, Cheng JA, Escalada MM (eds.). *Rice Planthoppers: Ecology, Management, Socio Economics and Policy*. Zhejiang University Press & Springer. 161–178.
- Lucas É, 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102(3): 351–364.
- Lucas É, Rosenheim JA, 2011. Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: A review of the evidence and a case study. *Biological Control*, 59(1): 61–67.
- Lundgren JG, Michael EE, Deirdre A, 2009. Analysis of the predator community of a subterranean herbivorous insect based on polymerase chain reaction. *Ecological Applications*, 19(8): 2157–2166.
- Ma KZ, Hao SG, Zhao HY, Kang L, 2004. Intraguild predation in the insect communities. *Entomological Knowledge*, 41(3): 191–197.
- [马克争, 郝树广, 赵惠燕, 康乐, 2004. 昆虫群落中的集团内捕食作用. *昆虫知识*, 41(3): 191–197.]
- Martin EA, Reineking B, Seo B, Steffan-Dewenter I, 2013. Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(14): 5534–5539.
- Müller CB, Brodeur J, 2002. Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control*, 25(2): 216–223.
- Mullins CB, Giles KL, Ye CM, Phoofofo MW, 2011. Using PCR to Detect intraguild predation of *Lysiphlebus testaceipes* by Coccinellids. *Southwestern Entomologist*, 36(3): 295–304.
- Northfield TD, Crowder DW, Takizawa T, Snyder WE, 2014. Pairwise interactions between functional groups improve biological control. *Biological Control*, 78(1): 49–54.
- Perdikis D, Lucas ELucas É, Garantonakis N, Giatropoulos A, Kitsis P, Maselou D, Panagakis S, Lampropoulos P, Paraskevopoulos A, Lykouressis D, Fantinou A, 2014. Intraguild predation and sublethal interactions between two zoophytophagous mirids, *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. *Biological Control*, 70: 35–41.
- Polis GA, Myers CA, Holt RD, 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1): 297–330.
- Qiao F, Zhu QZ, Wang XQ, Wang GH, Gurr GM, Zhu ZR, Heong KL, Cheng JA, 2016. Reciprocal intraguild predation between two mirid predators, *Cyrtorhinus lividipennis* and *Tytthus chinensis* (Hemiptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology*, 26(9): 1267–1284.
- Rondoni G, Athey KJ, Harwood JD, Conti E, Ricci C, Obrycki JJ, 2015. Development and application of molecular gut-content analysis to detect aphid and coccinellid predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Italy. *Insect Science*, 22(6): 719–730.
- Roy HE, Brown PMJ, 2015. Ten years of invasion: *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Britain. *Ecological Entomology*, 40(4): 336–348.
- Sint D, Raso L, Kaufmann R, Traugott M, 2011. Optimizing methods for PCR-based analysis of predation. *Molecular Ecology Resources*, 11(5): 795–801.
- Sloggett JJ, 2012. *Harmonia axyridis* invasions: Deducing evolutionary causes and consequences. *Entomological Science*, 15(3): 261–273.
- Snyder WE, Ives AR, 2008. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*, 82(3): 705–716.

- Staudacher K, Jonsson M, Traugott M, 2015. Diagnostic PCR assays to unravel food web interactions in cereal crops with focus on biological control of aphids. *Journal of Pest Science*, 89(1): 1–13.
- Straub CS, Finke DL, Snyder WE, 2008. Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biological Control*, 45(2): 225–237.
- Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH, 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47(1): 561–594.
- Tang QY, Zhang CX, 2012. Data processing system (DPS) software with experimental design, statistical analysis and data mining developed for use in entomological research. *Insect Science*, 20(2): 254–260.
- Wang GH, Wang XQ, Qiao F, Zhu ZR, Cheng JA, 2013. Development and preliminary application of a triplex real-time polymerase chain reaction assay for evaluating predation on three planthoppers in a rice ecosystem. *Molecular Ecology Resources*, 13(5): 811–819.
- Wei GC, Jervis MA, 1988. Foraging for patchily distributed preys by *Cyrtorhinus lividipennis* (Reuter). *Journal of Southwest Agricultural University (Natural Science)*, 10(2): 245–232. [嵇庆才, Jervis MA, 1988. 黑肩绿盲蝽对不均匀分布猎物的捕食行为. *西南大学学报(自然科学版)*, 10(2): 245–232.]
- Wu JC, L ZQ, Yang JS, Shu ZL, 1993. Habitat niche and predation effect of natural enemies of insect pests in paddy field. *Acta Entomologica Sinica*, 36(3): 311–323 [吴进才, 陆自强, 杨金生, 束兆林, 1993. 稻田主要捕食性天敌的栖境生态位与捕食作用分析. *昆虫学报*, 36(3): 311–323.]
- Zhu ZR, Chen X, 1987. Two natural enemies of *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter: *Microvelia horvathi* Lundblad and *Anagrus nilaparvatae* Pang & Wang. *Entomological Knowledge*, 23(6): 351. [祝增荣, 陈琇, 1987. 黑肩绿盲蝽的两种天敌——尖钩宽尾蝽和稻虱缨小蜂. *昆虫知识*, 23(6): 351.]