

黑豆蚜与豌豆蚜的种间竞争及密度效应*

石永秀^{1, 2**} 上官超智^{1, 2} 王婷婷^{1, 2} 孙元星^{1, 2***}

(1. 甘肃农业大学植物保护学院, 兰州 730070; 2. 甘肃省农作物病虫害生物防治工程实验室, 兰州 730070)

摘要 【目的】黑豆蚜 *Aphis fabae* Scopoli 和豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 是豆科作物上的两类重要害虫, 常在同种豆科植物上混合发生, 但目前尚不明确 2 种蚜虫的种间竞争及密度效应。【方法】通过设置异种密度为单头、5 头和 10 头, 研究不同异种共存密度对单头豌豆蚜与黑豆蚜生长发育及生殖的影响; 异种预侵染后, 研究对另一种蚜虫生殖的影响。【结果】在单头和 5 头异种竞争条件下, 2 种蚜虫各龄若蚜的发育历期及 1 龄若蚜-成蚜的总发育历期均与对照差异不显著。在单头异种竞争条件下, 2 种蚜虫所得成蚜体重均与对照无显著差异; 在 5 头异种竞争条件下, 豌豆蚜成蚜体重显著低于对照, 而黑豆蚜显著高于对照。在 5 头异种共存竞争条件下, 黑豆蚜的生殖力无显著变化, 而异种高密度共存竞争 (5 头和 10 头) 对豌豆蚜的生殖力具有明显不利影响。当 2 种蚜虫共存于活体植株上, 豌豆蚜的首日产蚜量显著低于理论值, 而黑豆蚜略高于理论值。在异种预侵染条件下, 豌豆蚜的日均产蚜量显著低于对照, 而黑豆蚜的日均产蚜量略高于对照。【结论】黑豆蚜较豌豆蚜具有明显的竞争优势。这一研究结果对明确 2 种蚜虫在豆科作物上的群落演替规律及制定科学合理的防治措施具有重要指导意义。

关键词 黑豆蚜; 豌豆蚜; 种间竞争; 密度效应; 生殖力

The effects of density on interspecific competition between *Aphis fabae* Scopoli and *Acyrtosiphon pisum* (Harris)

SHI Yong-Xiu^{1, 2**} SHANGGUAN Chao-Zhi^{1, 2} WANG Ting-Ting^{1, 2} SUN Yuan-Xing^{1, 2***}

(1. College of Plant Protection, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Biocontrol Engineering Laboratory of Crop Diseases and Pests of Gansu Province, Lanzhou 730070, China)

Abstract 【Objectives】To determine the effects of density on the degree of interspecific competition between *Aphis fabae* Scopoli and *Acyrtosiphon pisum* (Harris), two important pests of leguminous crops that are usually sympatric on a same crop. 【Methods】The effects of different numbers of heterogonous species on the development and reproduction of *A. fabae* and *A. pisum* were determined, as was the effect of densities of 1, 5 or 10 *A. fabae* on *A. pisum*, and vice versa. In addition, the effects of pre-infestation by one species on the reproduction of the other were measured. 【Results】The developmental time of each instar and the duration required for 1st instar-to-adult of *A. fabae* and *A. pisum* were similar to those of the control (no competition) irrespective of whether there was one, or 5, heterogonous species present. When only a single heterogonous species was present, the weights of adult *A. fabae* and *A. pisum* were not significantly different from those of the control; however, when 5 heterogonous species were present the weights of adult *A. pisum* were significantly lower than the control and the weights of *A. fabae* were significantly higher than control. Reproduction of *A. fabae* was not significantly changed when 5 *A. ptisum* were present, whereas the presence of 5 or 10 *A. fabae* adversely affected the reproduction of *A. pisum*. When sympatric on live plants, first day nymph production of *A. pisum* was significantly lower than the theoretical value, whereas that of *A. fabae* was higher than the theoretical value. Pre-infestation by a heterogonous species caused reproduction of *A. pisum* to be significantly lower than that of the control, whereas reproduction of *A. fabae* was higher than that of the

*资助项目 Supported projects: 甘肃省青年科技基金 (20JR5RA006); 甘肃农业大学国家级大学生创新创业训练计划项目 (202010733040); 甘肃农业大学伏羲青年英才培养计划 (Gaufx-03Y05)

**第一作者 First author, E-mail: SYX18894070270@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: sunyx1988@126.com

收稿日期 Received: 2021-09-03; 接受日期 Accepted: 2021-12-17

control. **[Conclusion]** *A. fabae* is competitively superior to *A. pisum*. These results lay a solid foundation for further evaluating interspecies succession of these two aphids on leguminous crops, and for designing effective methods to control them.

Key words *Aphis fabae*; *Acyrtosiphon pisum*; interspecific competition; density effect; reproduction

在自然界中,不同种植食性昆虫同时或先后取食同一寄主植物的现象十分普遍(姚永生, 2017),它们间具有互利、中性、偏利及竞争四种作用关系(Denno *et al.*, 1995; Gao and Reitz, 2017)。其中,种间竞争在昆虫群落构建与演替中发挥十分重要的作用,一直备受关注(冯丽凯等, 2015)。研究表明生态位相同的两种刺吸式昆虫,由于聚集取食及寄主范围较狭窄等习性,种内与种间食物竞争强烈从而使其不能长期共存于同一空间范围内(Lawton and Strong, 1981; Denno and Roderick, 1992)。对于一种植物上先后发生的2种害虫,研究表明植物通过具有时滞效应的诱导防御可介导种间竞争(尤民生等, 2000),即前期取食昆虫诱导寄主植物产生防御,从而影响后取食昆虫的生长发育、存活及繁殖(Denno *et al.*, 2000)。例如,二斑叶螨 *Tetranychus urticae* Koch 取食番茄植株后,造成后期取食的西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 体内的保护酶和解毒酶活性发生显著变化,同时发育变缓(温娟, 2016)。棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 取食被朱砂叶螨 *T. cinnabarinus* Boisduval 为害的棉株后,其发育历期显著增长(马广民, 2017)。

蚜虫属半翅目 Hemiptera 蚜科 Aphididae, 是一类重要的刺吸式口器害虫。其中,黑豆蚜 *Aphis fabae* Scopoli 与豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 均严重为害豆科作物。豌豆蚜全球均可发生,主要危害豌豆、蚕豆和苜蓿等多种植物(王小强等, 2014),引起叶片变黄、卷缩,严重时导致植物死亡(张祥等, 2019);同时,它是多种植物病毒的传播载体,在大发生时会造成作物产量和品质的降低(马亚玲和刘长仲, 2014)。黑豆蚜通过直接吸食寄主植物汁液与间接传播植物病毒病对作物造成危害(Obopile and Ositile, 2010)。研究表明该蚜虫为害严重时可造成植物萎缩并延迟开花,引起高达 50% 以上的

产量损失(Obopile, 2006)。目前,尚不明确黑豆蚜与豌豆蚜在同一寄主植物上是否存在种间竞争关系及竞争对各自有怎样的影响。

本研究在豌豆蚜与黑豆蚜不同密度异种共存条件下,测定其生长发育及生殖情况,并测定异种预侵染对后发生种生殖力的影响,旨在明确2种蚜虫的种间竞争关系,为进一步阐明豆科作物上蚜虫群落的变化规律奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫及蚕豆幼苗

豌豆蚜(简写为 AP)与黑豆蚜(简写为 AF)于 2020 年 5 月采自甘肃农业大学校园苜蓿试验地,带回室内后饲养于蚕豆植株上(临蚕八号)。2 种蚜虫种群分别建立在不同养虫笼内(50 cm×50 cm×50 cm),饲养于温度为(23±1)℃,湿度为 50%±5%,光周期为 L:D=16:8 的养虫室内。将蚕豆种植在小盆中(直径 6 cm),置于人工气候箱内进行培养,人工气候箱设置为温度(23±1)℃,湿度 50%±5%,光周期 L:D=16:8,选取植株高 10 cm 左右的蚕豆幼苗作为供试材料。

1.2 供试装置

试验所需小叶笼制作方法如下:选取直径为 3 cm 的培养皿,用热熔胶沿皿口固定一圈厚度约为 0.2 cm 的海绵层;同时在对皿盖背面用热熔胶沿外缘固定一圈海绵层;将鸭嘴夹的一侧夹臂弯曲并用热熔胶固定于培养皿的外壁,另一侧夹臂用热熔胶固定于培养皿盖内侧。上述设计的小叶笼不会损伤蚕豆叶片。使用时,鸭嘴夹夹轴经橡皮筋缠绕于竹签上,并根据植株调整高度;夹臂固定连接的培养皿夹住叶片,将供试蚜虫限制于固定空间内。

叶碟制作方法如下:将充分溶解的 1% 琼脂

溶液倒入洁净的培养皿内(直径 3 cm),待其冷却后,铺入与培养皿内径大小相等的新鲜圆形蚕豆叶片,将其充分铺展与琼脂贴合,防止蚜虫逃逸到琼脂层。

笼罩制作方法如下:将直径为 12 cm 的圆柱形透明塑料桶的底部剪掉,并固定一层纱网(100 目),在圆桶盖(11.5 cm)上剪裁一个边长为 5 cm 的正方形孔,经此孔将蚕豆幼苗罩入笼罩内(桶身由花盆支撑),然后在蚕豆苗与桶盖内侧相接的地方铺入一层滤纸(与圆桶盖直径一致),防止蚜虫掉入土中。

1.3 不同密度异种共存对豌豆蚜与黑豆蚜生长发育及生殖的影响

1.3.1 单头异种共存 在叶碟内分别引入豌豆蚜(AP)与黑豆蚜(AF)的初产 1 龄若蚜各 1 头作为试验组,并标记为 AP+AF。分别以每一个叶碟中引入 1 头黑豆蚜的初产 1 龄若蚜(记作 AF)和豌豆蚜的初产 1 龄若蚜(记作 AP)作为对照。引入蚜虫后,用封口膜将皿-盖接口处密封(约 1 cm 未密封,用以透气),防止若蚜逃脱。每天同一时间观察试验组和对照组蚜虫的蜕皮情况,记录蚜虫的蜕皮次数并将蜕皮清理干净。每 4 d 更换 1 次新的叶碟。待其发育至成蚜后,用百万分之一天平(Sartorius MSE3.6P-000-DM,赛多利斯科技,德国)进行单头称重,记录成蚜体重,计算各龄若蚜的发育历期及 1 龄若蚜-成蚜的总发育历期。收集所得成蚜进行后续试验,各处理共计 15 个重复。

在叶碟内引入上述试验组所得 1 头豌豆蚜+1 头黑豆蚜的成蚜,作为试验组(记作 AP+AF-A);将对照组所得 1 头豌豆蚜的成蚜(记作 AP-A)和 1 头黑豆蚜的成蚜(记作 AF-A)分别引入不同叶碟内作为对照。每天同一时间观察并记录两种蚜虫的产蚜量,并将所产若蚜用毛刷轻轻挑出,连续记录 10 d。在此试验过程中,每 4 d 更换 1 次新的叶碟,各处理共计 15 个重复。

1.3.2 5 头异种共存 分别在一个叶碟内引入 1 头黑豆蚜+5 头豌豆蚜的初产 1 龄若蚜(记作 AF+5AP)和 1 头豌豆蚜+5 头黑豆蚜的初产 1 龄若蚜(记作 AP+5AF)。分别以每一个叶碟中引

入 1 头黑豆蚜的初产 1 龄若蚜(记作 AF)和 1 头豌豆蚜的初产 1 龄若蚜(记作 AP)作为对照。按 1.3.1 所述方法记录并更换叶碟,收集所得成蚜进行后续试验,各处理共计 15 个重复。

在叶碟内引入上述试验组所得 1 头黑豆蚜+5 头豌豆蚜的成蚜(记作 AF+5AP-A)和 1 头豌豆蚜+5 头黑豆蚜的成蚜(记作 AP+5AF-A),作为试验组;将对照组所得 1 头黑豆蚜的成蚜(记作 AF-A)和 1 头豌豆蚜的成蚜(记作 AP-A)引入不同叶碟内,作为对照。按 1.3.1 所述方法记录并更换叶碟。

1.3.3 10 头异种共存 为进一步明确高密度黑豆蚜共存竞争对豌豆蚜成蚜生殖力的影响,在叶碟内引入 1 头豌豆蚜+10 头黑豆蚜的成蚜(记作 AP+10AF-A),作为试验组;以 1 头豌豆蚜成蚜(记作 AP-A)的饲养处理作为对照。按照 1.3.1 所述方法记录并更换叶碟。

1.4 黑豆蚜与豌豆蚜共存于活体植株的生殖力测定

根据 1.3 各试验中 2 种蚜虫对照组(AF-A 与 AP-A)的首日平均产蚜量,试验开始第 1 天分别向不同的笼罩内(内含单株蚕豆苗)引入 3 头豌豆蚜的成蚜和 5 头黑豆蚜的成蚜以获得相同的起始若蚜数量。第 2 天移除成蚜,待若蚜发育 1 周后,在第 9 天(发育至成蚜并刚开始产若蚜)分别记录 2 种蚜虫的成蚜数量(21-23 头)。随后,待其产蚜 1 d 后于第 10 天移除成蚜;待若蚜发育 4 d 至 3 龄时,于第 15 天记录黑豆蚜与豌豆蚜的若蚜数量。各处理共计 13 个重复。据此,计算 2 种蚜虫在相同密度条件下的首日平均产蚜量,并与理论首日产蚜量进行比较。所用理论值为 1.3 中各试验 2 种蚜虫对照组第 1 天的平均产蚜量。

1.5 异种预侵染对黑豆蚜与豌豆蚜生殖的影响

本试验包括黑豆蚜预侵染后引入豌豆蚜成蚜(AF-AP-A)与豌豆蚜预侵染后引入黑豆蚜成蚜(AP-AF-A)两个处理。试验开始的第 1 天,选取 2 株蚕豆幼苗(高 10 cm,3 片叶),分别引入 3 龄豌豆蚜若蚜和 3 龄黑豆蚜若蚜 20 头(上

部叶片引入 10 头, 下部叶片引入 10 头), 随后用小叶笼将蚜虫罩住。待引入的蚜虫取食 48 h 后(第 3 天, 未发育至成蚜), 将其移除, 并将叶片剪下制成小叶碟, 引入 5 头另一种蚜虫的成蚜。每天同一时间观察各处理的产蚜情况, 并记录其产蚜量, 同时将所产若蚜挑出, 试验连续观察 5 d。在试验开始后的第 3 天, 以健康未受感染的蚕豆叶片制成小叶碟, 并在不同叶碟内分别引入 5 头黑豆蚜的成蚜(AF-A)和 5 头豌豆蚜的成蚜(AP-A), 按照相同方法进行统计, 作为对照。各处理共计 15 个重复。

1.6 数据分析

采用 SPSS 26.0 软件对获得的数据进行分析, 各参数在试验组与对照组的比较及 2 种蚜虫间的比较均采用独立样本 t -检验进行分析($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同密度异种共存对豌豆蚜与黑豆蚜生长发育及生殖的影响

2.1.1 单头异种共存 2 种蚜虫密度以单头共存时, 黑豆蚜($t = -1.507-1.497$, $P = 0.143-1.000$)与豌豆蚜($t = 0-0.887$, $P = 0.382-1.000$)各龄若蚜发育历期及 1 龄若蚜-成蚜的总发育历期均与对照差异不显著(图 1)。其中, 豌豆蚜和黑豆蚜从 1 龄若蚜发育至成蚜的平均时间分别为(7.7 ± 0.2) d(图 1: A)和(7.4 ± 0.3) d(图 1: C)。豌豆蚜成蚜体重(2.32 ± 0.27) mg 略高于对照(2.28 ± 0.25) mg, 但差异不显著($t = 0.130$, $P = 0.897$)(图 1: B); 黑豆蚜成蚜体重(0.48 ± 0.03) mg 与对照(0.48 ± 0.04) mg 相近($t = 0.026$, $P = 0.980$)(图 1: D)。

2 种蚜虫成虫密度以单头共存时, 豌豆蚜每日产蚜量与对照相比无显著差异($t = 1.591-1.721$, $P = 0.096-0.853$)(图 2: A); 所得 10 d 的日均产蚜量(6.9 ± 0.3) 头, 与对照相比(6.9 ± 0.4) 头无显著差异($t = 0.141$, $P = 0.889$)(图 2: B)。黑豆蚜的日产蚜量在第 10 天(4.9 ± 0.5) 头显著高于对照(3.3 ± 0.5) 头($t = 2.325$, $P =$

0.028), 而在其他时间均与对照无显著差异($t = 1.169-1.884$, $P = 0.280-0.940$)(图 2: C); 所得 10 d 的日均产蚜量(4.7 ± 0.3) 头与对照相比(4.2 ± 0.3) 头也无显著差异($t = 1.164$, $P = 0.254$)(图 2: D)。

2.1.2 5 头异种共存 2 种蚜虫密度以单头与 5 头共存时, 黑豆蚜($t = -1.890-0$, $P = 0.069-1.000$)与豌豆蚜($t = -1.183-1.871$, $P = 0.072-1.000$)各龄若蚜的发育历期及 1 龄若蚜-成蚜的总发育历期均与对照差异不显著(图 3)。其中, 豌豆蚜和黑豆蚜从 1 龄若蚜发育至成蚜的平均时间为(5.8 ± 0.1) d(图 3: A)和(5.6 ± 0.1) d(图 3: C)。豌豆蚜成蚜的体重(1.91 ± 0.21) mg 显著低于对照(2.50 ± 0.19) mg($t = -2.086$, $P = 0.046$)(图 3: B); 而黑豆蚜成蚜体重(0.47 ± 0.04) mg 显著高于对照(0.36 ± 0.04) mg($t = -2.108$, $P = 0.044$)(图 3: D)。

2 种蚜虫密度以单头与 5 头共存时, 豌豆蚜的日产蚜量在第 1 天、第 9 天与对照相比无显著差异(第 1 天: $t = -1.1611$, $P = 0.118$; 第 9 天: $t = -1.979$, $P = 0.058$), 而在其他时间均显著低于对照($t = -4.314-2.349$, $P \leq 0.026$)(图 4: A); 所得 10 d 的日均产蚜量(6.7 ± 0.4) 头显著低于对照(9.9 ± 0.4) 头($t = -5.749$, $P \leq 0.001$)(图 4: B)。黑豆蚜的日产蚜量在第 7 天(3.3 ± 0.6) 头与第 9 天(3.1 ± 0.7) 头显著低于对照(分别为(5.4 ± 0.5) 头和(5.2 ± 0.5) 头)(第 7 天: $t = -2.748$, $P = 0.010$; 第 9 天: $t = -2.412$, $P = 0.023$), 而在其他时间与对照相比无显著差异($t = -0.075-1.290$, $P = 0.208-0.941$)(图 4: C); 所得 10 d 的日均产蚜量与对照相比也无显著差异($t = -1.167$, $P = 0.253$)(图 4: D)。

2.1.3 单头豌豆蚜与 10 头黑豆蚜共存时的生殖力 单头豌豆蚜与 10 头黑豆蚜共存时的日产蚜量在第 1、第 7 及第 10 天与对照相比无显著差异($t = -1.976-0$, $P = 0.058-1.000$), 而在其他时间显著低于对照($t = -4.212-2.493$, $P \leq 0.019$)(图 5: A); 所得 10 d 的日均产蚜量(7.2 ± 0.3) 头也显著低于对照(9.9 ± 0.5) 头($t = -4.429$, $P \leq 0.001$)(图 5: B)。

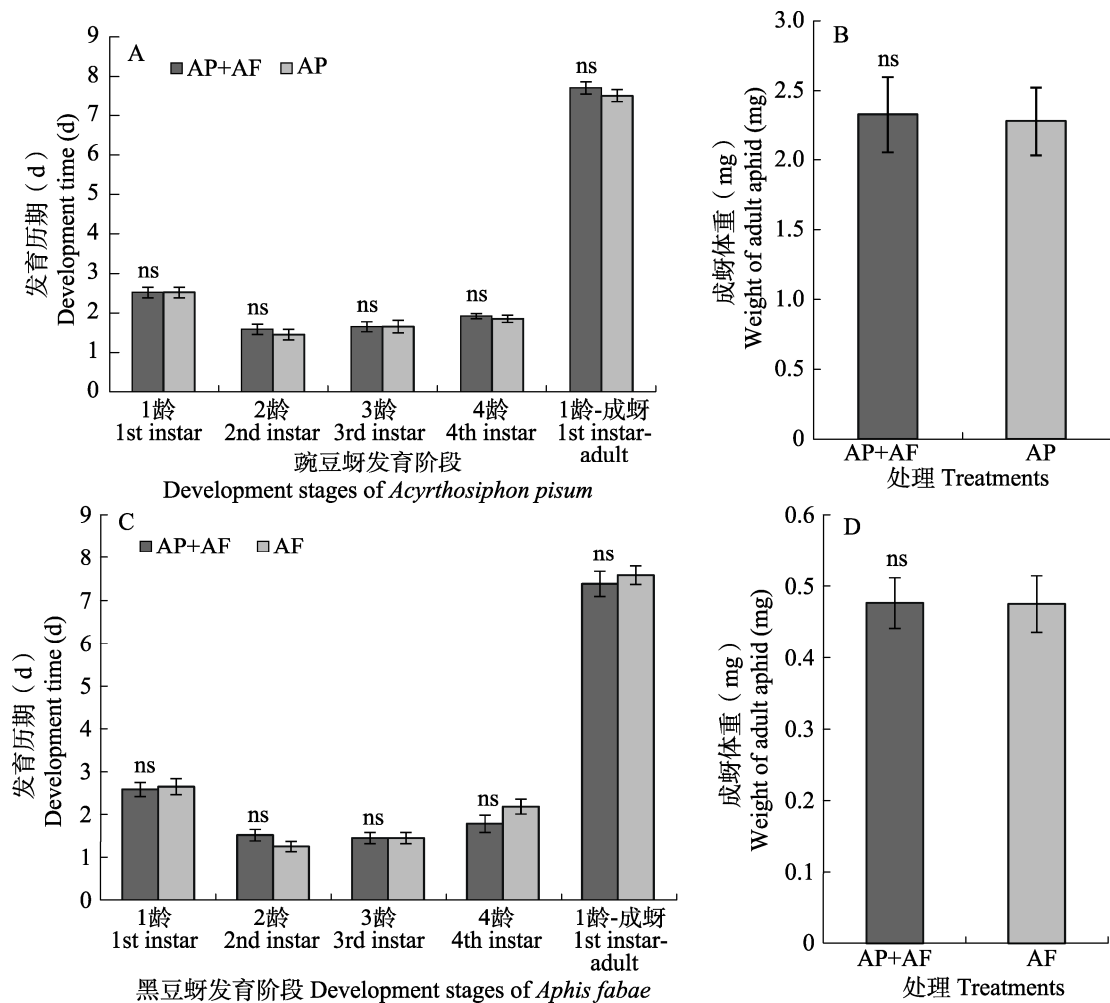


图1 单头异种共存条件下豌豆蚜与黑豆蚜若蚜的发育历期及成蚜体重

Fig. 1 Development time of nymphal stages and weight of adult aphids of *Acyrthosiphon pisum* and *Aphis fabae* under coexisting conditions with a single heterogonous species

A. 豌豆蚜若蚜的发育历期; B. 豌豆蚜成蚜体重; C. 黑豆蚜若蚜的发育历期; D. 黑豆蚜成蚜体重。
AP+AF: 单头豌豆蚜+单头黑豆蚜的共存试验组; AP: 单头豌豆蚜的对照组; AF: 单头黑豆蚜的对照组。

图中数据为平均值±标准误。*表示两个处理间有显著差异 ($P < 0.05$),

ns 表示试验组与对照组间无显著差异 ($P > 0.05$)。下同。

A. Development time of nymphal stages of *A. pisum*; B. Weight of adult *A. pisum*; C. Development time of nymphal stages of *A. fabae*; D. Weight of adult *A. fabae*. AP+AF: The coexisting treatment of a single *A. pisum*+*A. fabae*; AP: The control treatment of a single *A. pisum*; AF: The control treatment of a single *A. fabae*. Data in the figure are mean ± SE. The asterisk represents significant differences ($P < 0.05$), while ns indicates no significant difference between the coexisting treatment and control treatment ($P > 0.05$). The same as below.

2.2 2种蚜虫共存于活体植物的生殖力

当2种蚜虫共存于活体蚕豆植株上,黑豆蚜的首日产蚜量 (6.8 ± 0.9) 头略高于理论值 (6.0 ± 0.6) 头,但无显著差异 ($t = 0.734$, $P = 0.470$);而豌豆蚜的首日产蚜量 (7.5 ± 1.0) 头显著低于理论值 (10.2 ± 0.5) 头 ($t = -2.358$, $P = 0.027$) (图6)。

2.3 预侵染对竞争者生殖的影响

2.3.1 黑豆蚜预侵染对豌豆蚜生殖力的影响

豌豆蚜取食经黑豆蚜预侵染的蚕豆叶片后,其日产蚜量除第2天与对照相比无显著差异外 ($t = -0.850$, $P = 0.403$),其余时间均显著低于对照 ($t = -4.193-2.899$, $P \leq 0.007$) (图7: A);

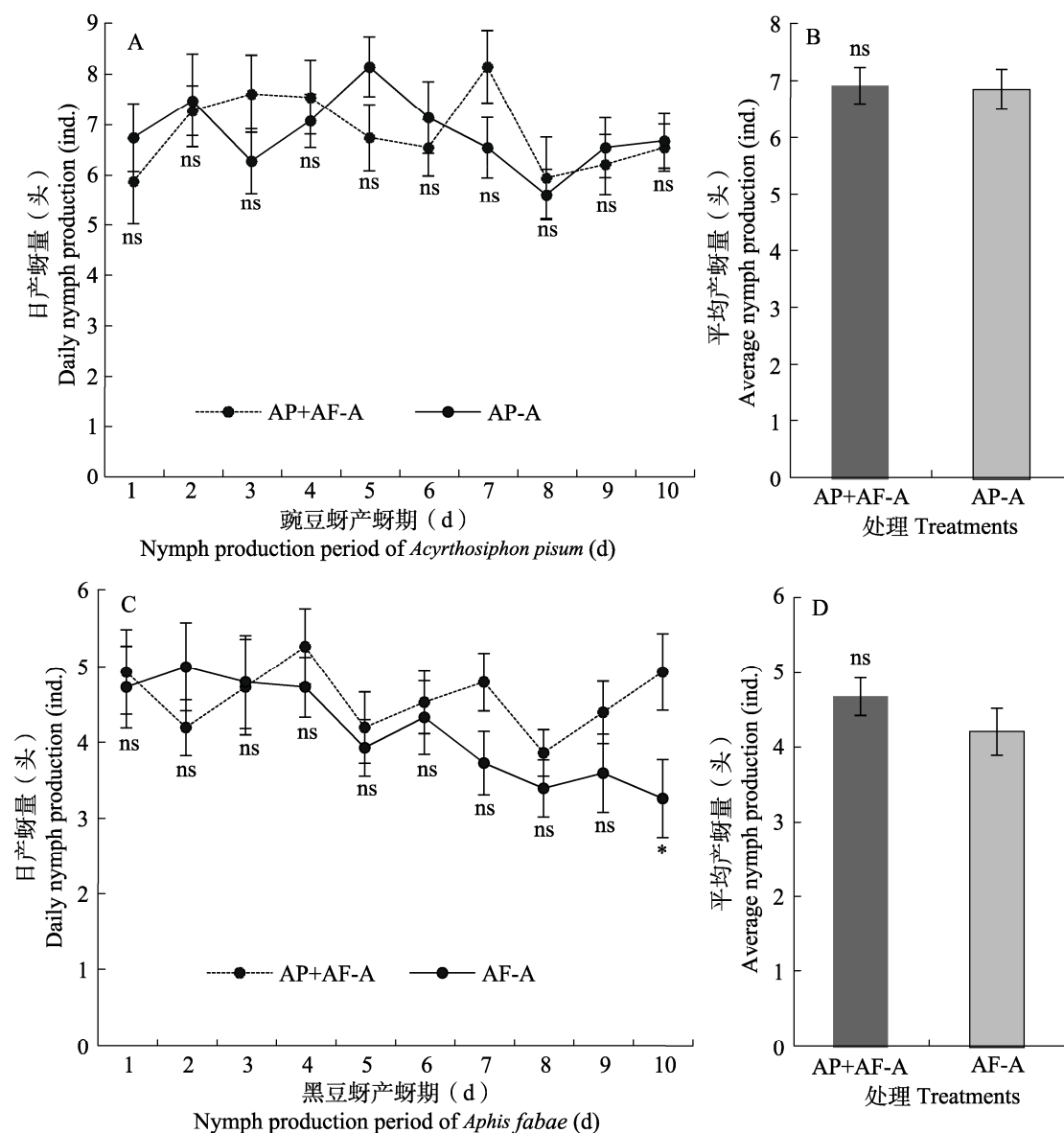


图 2 单头异种共存条件下豌豆蚜与黑豆蚜的日产蚜量变化及 10 d 的日均产蚜量

Fig. 2 Dynamic changes of daily nymph aphid production and the average production within 10 days of *Acyrthosiphon pisum* and *Aphis fabae* under coexisting conditions with a single heterogonous species

A. 豌豆蚜的每日产蚜量; B. 豌豆蚜 10 d 的日均产蚜量; C. 黑豆蚜的每日产蚜量; D. 黑豆蚜 10 d 的日均产蚜量。

AP+AF-A: 单头豌豆蚜+单头黑豆蚜成蚜的共存试验组; AP-A: 单头豌豆蚜成蚜的对照组;

AF-A: 单头黑豆蚜成蚜的对照组。下图同。

A. Daily nymph production of *A. pisum*; B. The average nymph production within 10 days of *A. pisum*;

C. Daily nymph production of *A. fabae*; D. The average nymph production within 10 days of *A. fabae*.

AP+AF-A: The coexisting treatment of a single *A. pisum* + *A. fabae* adult; AP-A: The control treatment of a single *A. pisum* adult; AF-A: The control treatment of a single *A. fabae* adult. The same below.

所得 5 d 的平均产蚜量 (7.4 ± 0.3) 头也显著低于对照 (10.0 ± 0.5) 头 ($t = -4.453, P \leq 0.001$) (图 7: B)。

2.3.2 豌豆蚜预侵染对黑豆蚜生殖力的影响
黑豆蚜取食经豌豆蚜预侵染的蚕豆叶片后, 其日

产蚜量除第 5 天略低于对照外, 其余时间均略高于对照, 但差异均不显著 ($t = -0.626-1.748, P = 0.091-0.767$) (图 8: A); 所得 5 d 的平均产蚜量 (6.9 ± 0.3) 头也稍高于对照组 (6.3 ± 0.6) 头, 但差异不显著 ($t = 0.777, P = 0.447$) (图 8: B)。

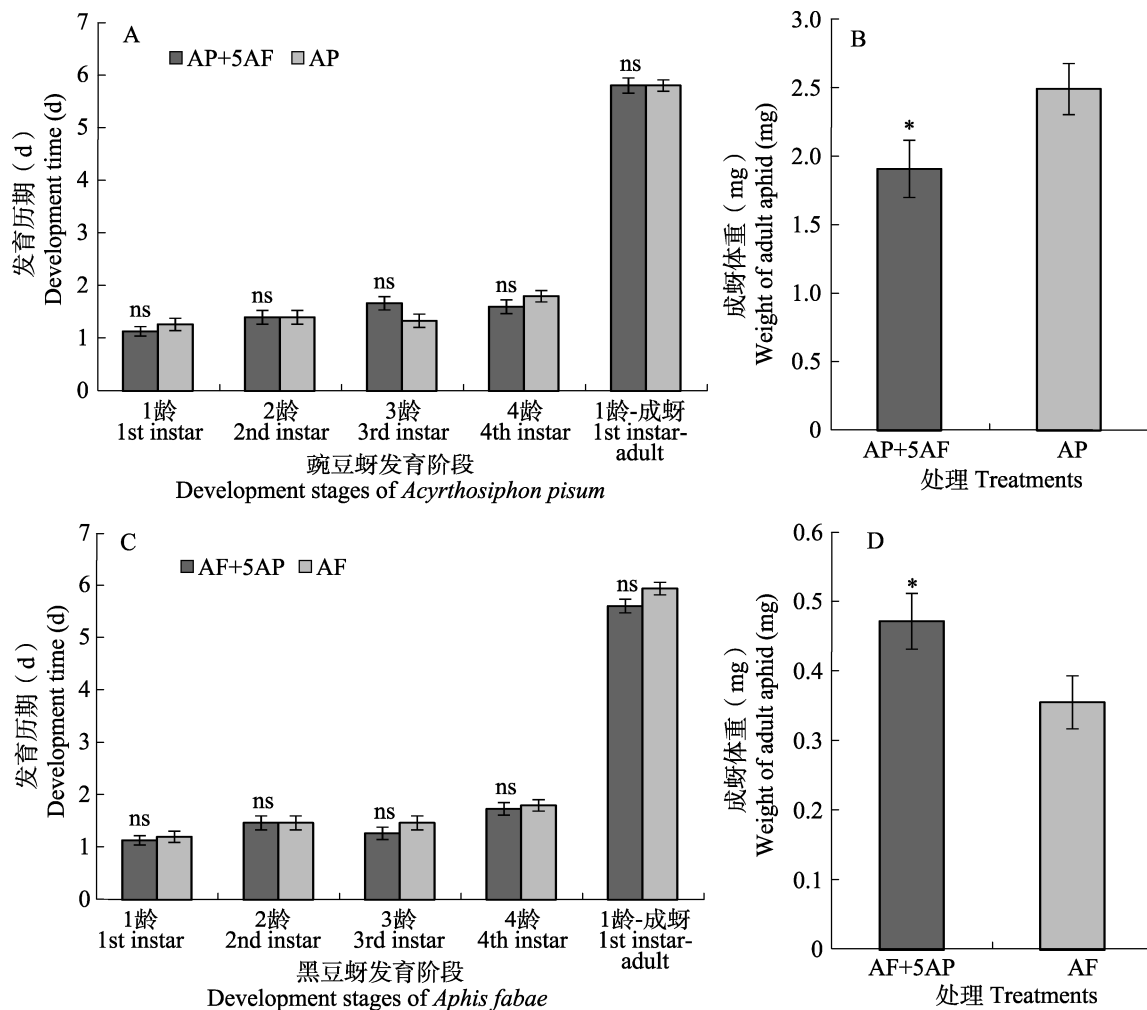


图3 5头异种共存条件下豌豆蚜与黑豆蚜若蚜的发育历期及成蚜体重

Fig. 3 Development time of nymphal stages and weight of adult aphids of *Acyrthosiphon pisum* and *Aphis fabae* under coexisting conditions with 5 heterogonous species

A. 豌豆蚜若蚜的发育历期; B. 豌豆蚜成蚜体重; C. 黑豆蚜若蚜的发育历期; D. 黑豆蚜成蚜体重。

AP+5AF: 单头豌豆蚜+5头黑豆蚜的共存试验组; AF+5AP: 单头黑豆蚜+5头豌豆蚜的共存试验组。

A. Development time of nymphal stages of *A. pisum*; B. Weight of adult *A. pisum*; C. Development time of nymphal stages of *A. fabae*; D. Weight of adult *A. fabae*. AP+5AF: A single *A. pisum*+5 *A. fabae*; AF+5AP: A single *A. fabae*+5 *A. pisum*.

3 讨论与结论

研究表明半翅目刺吸类昆虫通常具有强烈的种间竞争 (Moran and Whitham, 1990; Inbar *et al.*, 1995)。本研究发现, 当黑豆蚜在与豌豆蚜共存时, 豌豆蚜的成蚜体重与生殖力均受到显著抑制, 而黑豆蚜不受影响, 表明二者具有不对称的种间竞争 (张孝羲, 2002), 黑豆蚜占据明显优势。类似的非对称种间竞争在其它蚜虫中也有广泛报道。例如, 在寄主植物藜 *Chenopodium*

album L.上, 根部蚜虫 *Hayhurstia atriplicis* (L.) 对叶部蚜虫 *Pemphigus betae* Doane 的生长发育具有明显不利影响, 但 *P. betae* 对 *H. atriplicis* 无影响 (Moran and Whitham, 1990); 麦长管蚜 *Sitobion avenae* (F.) 在与麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* (Rondani) 及禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* (L.) 共存时, 麦长管蚜种群数量始终占据优势 (Wang *et al.*, 2018)。在蚜虫中, 这种不对称种间竞争产生的原因可能与其它刺吸类昆虫相近 (曹婷婷, 2013; 胡海燕, 2013), 主要是

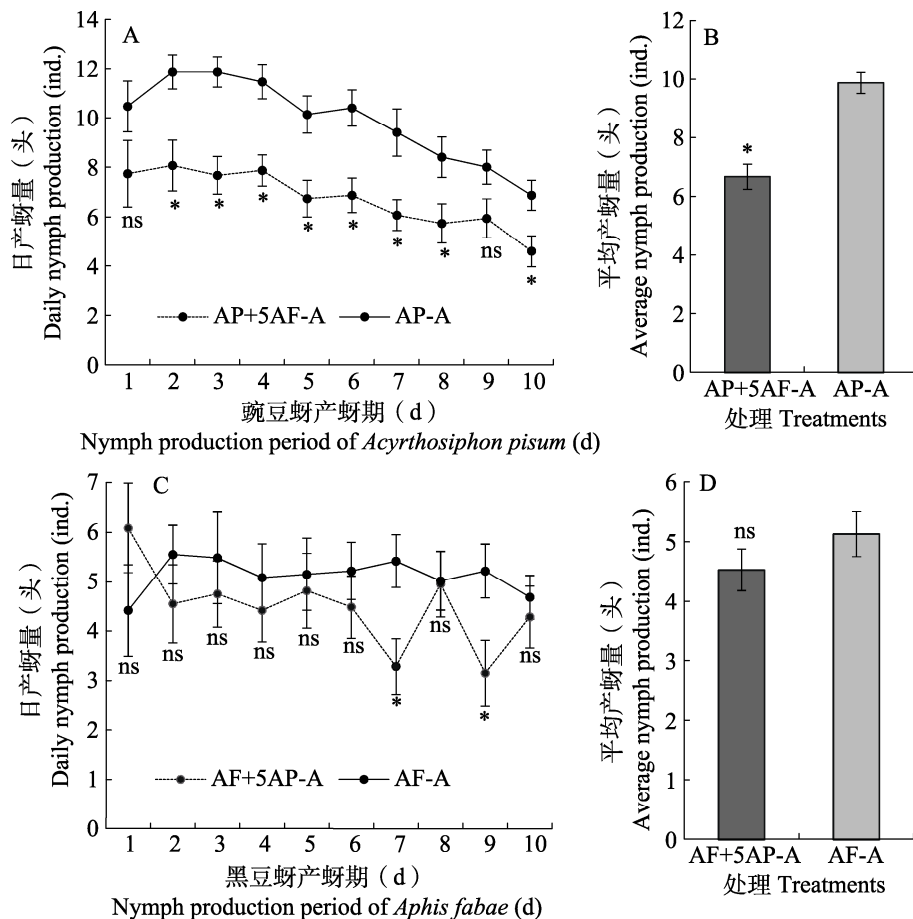


图 4 5 头异种共存条件下豌豆蚜与黑豆蚜的日产蚜量变化及 10 d 的日均产蚜量

Fig. 4 Dynamic changes of daily nymph aphid production and the average production within 10 days of *Acyrthosiphon pisum* and *Aphis fabae* under coexisting conditions with 5 heterogenous species

A. 豌豆蚜的每日产蚜量; B. 豌豆蚜 10 d 的日均产蚜量; C. 黑豆蚜的每日产蚜量; D. 黑豆蚜 10 d 的日均产蚜量。

AP+5AF-A: 单头豌豆蚜+5 头黑豆蚜成蚜的共存试验组; AF+5AP-A: 单头黑豆蚜+5 头豌豆蚜成蚜的共存试验组。

A. Daily nymph production of *A. pisum*; B. The average nymph production within 10 days of *A. pisum*; C. Daily nymph production of *A. fabae*; The average nymph production within 10 days of *A. fabae*. AP+5AF-A: A single *A. pisum*+ 5 *A. fabae* adults; AF+5AP-A: A single *A. fabae* + 5 *A. pisum* adults.

由于不同种蚜虫取食诱导寄主植物产生的生理生化代谢变化及引起寄主植物营养和化学物质变化不同有关;同时可能与不同种蚜虫自身的代谢酶的活性差异有关。

此外,本试验发现黑豆蚜密度越高对豌豆蚜造成的不利影响越显著。在单头黑豆蚜竞争压力下,豌豆蚜成蚜体重均与对照无显著差异;而在 5 头竞争压力下,豌豆蚜的成蚜体重显著低于对照。在生殖力方面,单头黑豆蚜共存竞争对豌豆蚜的每日产蚜量及 10 d 的日均产蚜量无显著影响;而在 5 头竞争压力下,豌豆蚜每日产蚜量(个别时间除外)及 10 d 的日均产蚜量均显著低于

对照。这一研究结果表明黑豆蚜与豌豆蚜的种间竞争存在密度效应(Denno and Roderick, 1992; 秦厚国等, 1992)。这种密度效应可能是黑豆蚜数量增加诱导寄主植物产生更强的防御反应(Inbar and Gerling, 2008; Skidmore and Hansen, 2017),从而在叶片内积累了更多的防御蛋白与次生物质(Kaplan and Denn, 2007; Nguyen *et al.*, 2016; Papadopoulou and van Dam, 2017)。当黑豆蚜的密度由 5 头增加至 10 头时,豌豆蚜产蚜量较对照的下降程度相近。这一研究结果表明两种高密度黑豆蚜取食诱导植物所产生的防御反应强度可能相同,但需进一步研究证实。

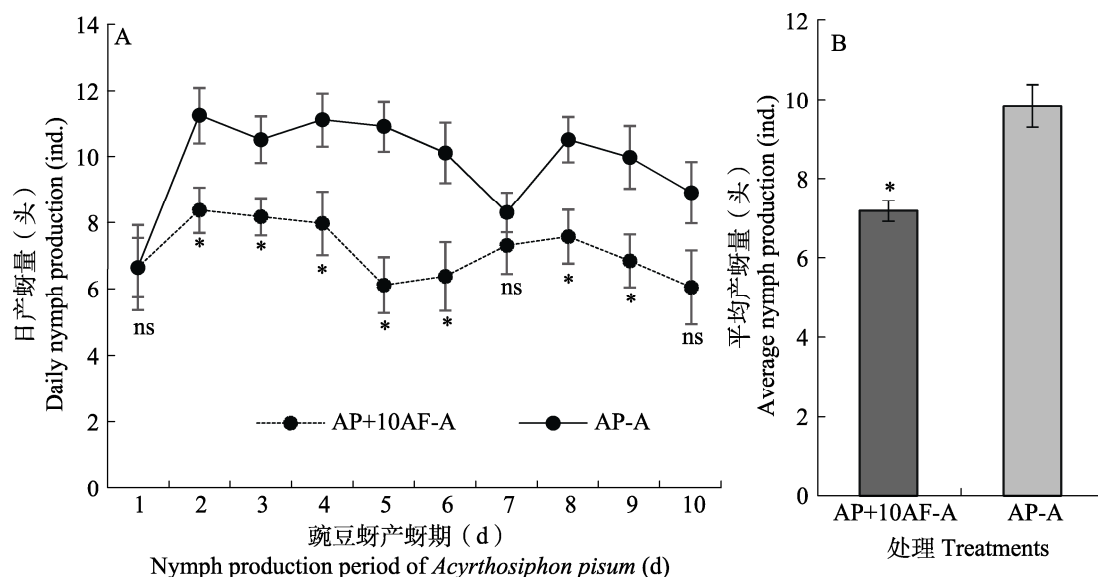


图 5 单头豌豆蚜与 10 头黑豆蚜共存时的日产蚜量变化及 10 d 的日均产蚜量

Fig. 5 Dynamic changes of nymph aphid production and the daily average production within 10 days of *Acyrthosiphon pisum* under coexisting conditions with 10 *Aphis fabae*

A. 豌豆蚜的每日产蚜量; B. 豌豆蚜 10 d 的日均产蚜量。AP+10AF-A: 单头豌豆蚜+10 头黑豆蚜成蚜的共存试验组。

A. Daily nymph production of *A. pisum*; B. Average nymph production within 10 days of *A. pisum*;
AP+10AF-A: A single *A. pisum*+10 *A. fabae* adults.

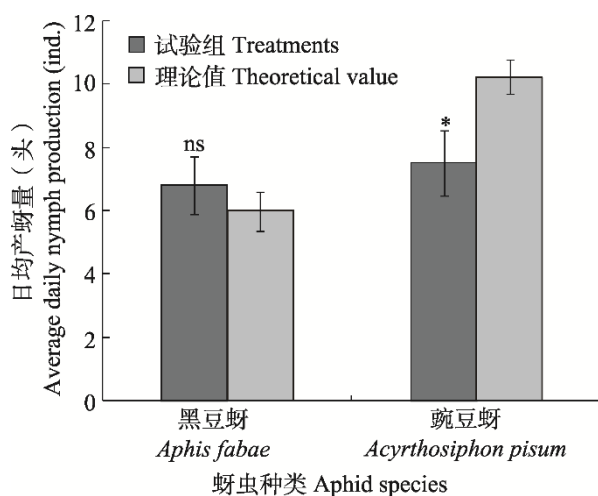


图 6 黑豆蚜与豌豆蚜的首日平均产蚜量及与理论值比较

Fig. 6 Average number of nymphs produced by *Aphis fabae* and *Acyrthosiphon pisum* at the first day and the comparison with theoretical value

当 2 种蚜虫以相同成蚜密度共存于活体植株, 豌豆蚜的首日产蚜量显著低于理论值 (减少 26.5%); 黑豆蚜的日均产蚜量未受明显影响且稍有增加。据此推测, 2 种蚜虫在田间某一时期共存时, 豌豆蚜的种群数量将逐步减小, 最终可能被黑豆蚜完全取代, 即达到种间竞争最残酷的结

果 (刘金燕等, 2008)。另有研究表明, 蚜虫的种间竞争常与 CO_2 浓度及温度等环境因子密切相关 (Wang *et al.*, 2018)。因此, 豌豆蚜与黑豆蚜在田间的竞争结果可能因季节与年份不同而存在一定差异。

除共存竞争外, 本研究还发现豌豆蚜取食经黑豆蚜预侵染的蚕豆植株后, 其日均产蚜量显著降低。这表明黑豆蚜预侵染对后续定殖豌豆蚜的生殖也具有明显不利影响。Gianoli (2000) 研究发现禾谷缢管蚜预侵染小麦会造成后续麦长管蚜繁殖力的降低, 而本研究中豌豆蚜预侵染对黑豆蚜的日均产蚜量具有一定促进作用。Brunissen 等 (2009) 的研究结果表明, 马铃薯蚜虫 *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) 取食被桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer) 预侵染的马铃薯植株后其种群增长速度加快, 推测蚜虫预侵染对后续取食蚜虫适合度的影响主要是通过诱导寄主植物产生防御反应并改变植物体内他感化合物造成的。但本研究植物诱导防御介导的 2 种蚜虫种间竞争可能来自叶片离体所受机械损伤与预侵染取食两个方面。在后续的研究中, 建议基于活体寄主植物开展试验并测定预侵染后植株体内的

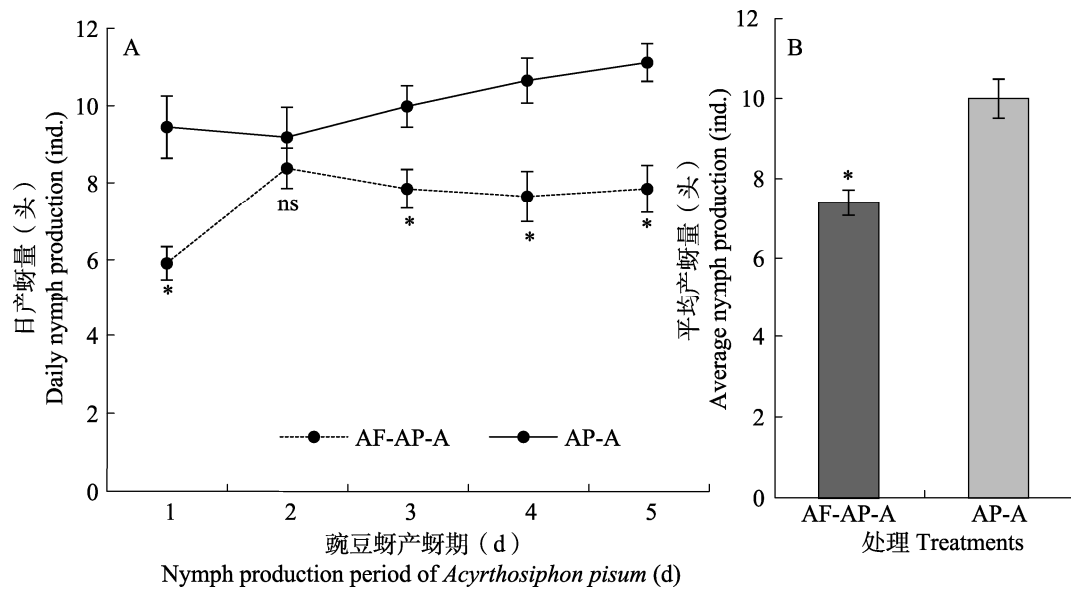


图 7 黑豆蚜预侵染对豌豆蚜日产蚜量及 5 d 的平均产蚜量的影响

Fig. 7 Effects of pre-infection by *Aphis fabae* on daily nymph production and the average nymph production within 5 days of *Acyrthosiphon pisum*

A. 豌豆蚜的每日产蚜量; B. 豌豆蚜 5 d 的平均产蚜量。

AF-AP-A: 豌豆蚜成蚜取食经黑豆蚜预侵染蚕豆叶片的试验组。

A. Daily nymph production of *A. pisum*; B. Average nymph production within 5 days of *A. pisum*;
AF-AP-A: Feeding *A. pisum* adult with broad bean leaf that was pre-infected by *A. fabae*.

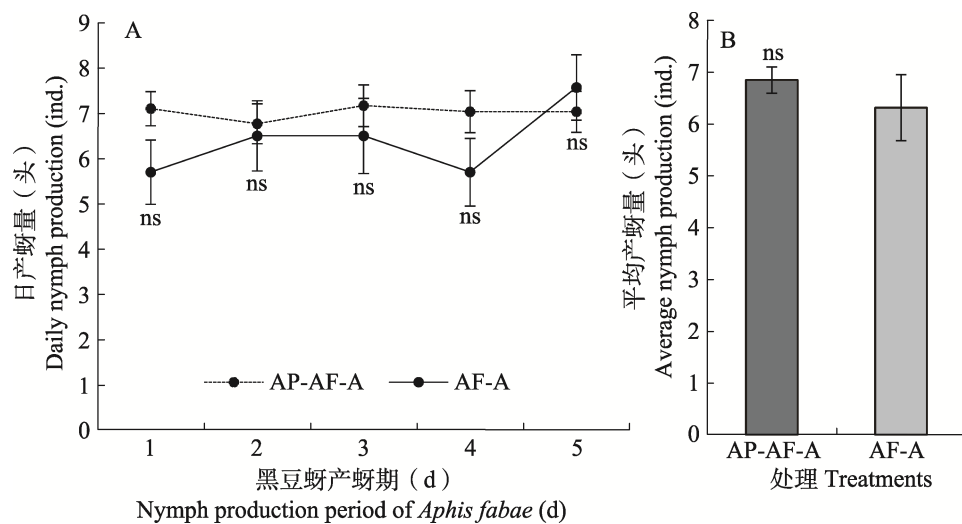


图 8 豌豆蚜预侵染对黑豆蚜日产蚜量及 5 d 的平均产蚜量的影响

Fig. 8 Effects of pre-infection by *Acyrthosiphon pisum* on daily nymph production and the average nymph production within 5 days of *Aphis fabae*

A. 黑豆蚜的每日产蚜量; B. 黑豆蚜 5 d 的平均产蚜量。

AP-AF-A: 黑豆蚜成蚜取食经豌豆蚜预侵染蚕豆叶片的试验组。

A. Daily nymph production of *A. fabae*; B. Average nymph production within 5 days of *A. fabae*;
AP-AF-A: Feeding *A. fabae* adult with broad bean leaf that was pre-infected by *A. pisum*.

物质改变将有利于揭示 2 种蚜虫种间竞争的生理基础。

综上,本研究从多个角度证实黑豆蚜较豌豆蚜具有明显的竞争优势。研究结果对明确 2 种蚜虫在豆科作物上的群落演替规律及制定科学合理的防治措施具有重要指导意义。

参考文献 (References)

- Brunissen L, Cherqui A, Pelletier Y, Vincent C, Giordanengo P, 2009. Host-plant mediated interactions between two aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 132(1): 30–38.
- Cao TT, 2013. Study on inter-specific interactions between rice planthoppers and relevant mechanism. Doctoral dissertation. Hangzhou: Zhejiang University. [曹婷婷, 2013. 稻飞虱种间互作关系及其机制研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学.]
- Denno RF, Roderick GK, 1992. Density-related dispersal in planthoppers: Effects of interspecific crowding. *Ecology*, 73(4): 1323–1334.
- Denno RF, McClure MS, Ott JR, 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: Competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, 40: 297–331.
- Denno RF, Peterson MA, Gratton C, Cheng J, Langellotto GA, Huberty AF, Finke DL, 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology*, 81(70): 1814–1827.
- Feng LK, Gao GZ, Lv ZZ, Jia HM, Wang PL, 2015. Interspecific competition between *Aphis gossypii* Glover and *Acyrtosiphon gossypii* Mordvilko at different temperatures. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(3): 557–565. [冯丽凯, 高桂珍, 吕昭智, 贾慧敏, 王佩玲, 2015. 不同温度条件对棉蚜、棉长管蚜种间竞争关系的影响. 应用昆虫学报, 52(3): 557–565.]
- Gianoli E, 2000. Competition in cereal aphids (Homoptera: Aphididae) on wheat plants. *Environmental Entomology*, 29(2): 213–219.
- Gao Y, Reitz SR, 2017. Emerging themes in our understanding of species displacements. *Annual Review of Entomology*, 62: 165–183.
- Hu HY, 2013. Effects of tobacco infested by *Bemisia tabaci* B-biotype on interspecific competition and detoxification metabolism between *B. tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum*. Doctoral dissertation. Taian: Shandong Agricultural University. [胡海燕, 2013. B 型烟粉虱诱导的烟草防御对 B 型烟粉虱和温室白粉虱种间竞争及解毒代谢的影响. 博士学位论文. 泰安: 山东农业大学.]
- Inbar M, Eshel A, Wool D, 1995. Interspecific competition among phloem-feeding insects mediated by induced host-plant sinks. *Ecology*, 76(5): 1506–1515.
- Inbar M, Gerling D, 2008. Plant-mediated interactions between whiteflies, herbivores, and natural enemies. *Annual Review of Entomology*, 53: 431–448.
- Kaplan I, Denno RF, 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*, 10(10): 977–994.
- Lawton JH, Strong DR, 1981. Community patterns and competition in folivores insects. *American Naturalist*, 118(3): 317–338.
- Liu JY, Zhang GF, Wan FH, Wang JJ, 2008. Mechanisms of inter- and intra-specific competitive replacement by the *Bemisia tabaci* B biotype (Homoptera: Aleyrodidae). *Biodiversity Science*, 16(3): 214–224. [刘金燕, 张桂芬, 万方浩, 王进军, 2008. 烟粉虱种内及种间竞争取代机制. 生物多样性, 16(3): 214–224.]
- Ma GM, 2017. Defensive response of cotton induced by *Tetranychus cinnabarinus* feeding and its effect on the development of *Aphis gossypii*. Doctoral dissertation. Beijing: China Agricultural University. [马广民, 2017. 朱砂叶螨取食诱导的棉花防御反应及其对棉蚜发育的影响. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.]
- Ma YL, Liu CZ, 2014. Effect of photoperiod on growth and development of two color morphs of pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 22(12): 1476–1483. [马亚玲, 刘长仲, 2014. 光周期对两种色型豌豆蚜生长发育的影响. 中国生态农业学报, 22(12): 1476–1483.]
- Moran NA, Whitham TG, 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. *Ecology*, 71(3): 1050–1058.
- Nguyen D, Rieu I, Mariani C, van Dam NM, 2016. How plants handle multiple stresses, hormonal interactions underlying responses to abiotic stress and insect herbivory. *Plant Molecular Biology*, 91(6): 727–740.
- Obopile M, 2006. Economic threshold and injury levels for control of cowpea aphid, *Aphis craccivora* Linnaeus (Homoptera: Aphididae) on cowpea. *African Plant Protection*, 12(1): 111–115.
- Obopile M, Ositile B, 2010. Life table and population parameters of cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) on five cowpea *Vigna unguiculata* (L. Walp.) varieties. *Journal*

- of *Pest Science*, 83(1): 9–14.
- Papadopoulos GV, van Dam NM, 2017. Mechanisms and ecological implications of plant-mediated interactions between below ground and above ground insect herbivores. *Ecological Research*, 32(1): 13–26.
- Qin HG, Ye ZX, Huang RH, Li H, 1992. Studies on density-dependent effect of the experimental population of *Sogatella furcifera*. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 4(2): 130–133. [秦厚国, 叶正襄, 黄荣华, 李华, 1992. 白背飞虱种群密度效应的研究. 江西农业学报, 4(2): 130–133.]
- Skidmore IH, Hansen AK, 2017. The evolutionary development of plant-feeding insects and their nutritional endosymbionts. *Insect Science*, 24(6): 910–928.
- Wen J, 2016. Effects of tomato plant defensive responses induced by *Tetanychus urticae* Koch on responses of *Frankliniella occidentalis* (Pergande). Master dissertation. Guiyang: Guizhou University. [温娟, 2016. 二斑叶螨为害番茄诱导防御反应对西花蓟马的影响. 硕士学位论文. 贵阳: 贵州大学.]
- Wang L, Li LK, Song YY, Han T, Chen FJ, 2018. Elevated CO₂ and temperature alter specific-species population dynamic and interspecific competition of three wheat aphids. *Journal of Applied Entomology*, 142(9): 863–872.
- Wang XQ, Liu CZ, Xing YT, Shi Z, 2014. Effects of sublethal dosage of imidacloprid, abamectin and beta-cypermethrin on the development and reproduction of green of the morph of pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). *Acta Prataculturae Sinica*, 23(5): 279–286. [王小强, 刘长仲, 邢亚田, 石周, 2014. 吡虫啉、阿维菌素和高效氯氰菊酯亚致死剂量对绿色型豌豆蚜发育及繁殖的影响. 草业学报, 23(5): 279–286.]
- You MS, Hou YM, Wei H, Li ZS, 2000. Spatial and temporal effects of plant induced defense. *Wuyi Science Journal*, 16: 195–201. [尤民生, 侯有明, 魏辉, 李志胜, 2000. 植物诱导防御的空间和时间效应. 武夷科学, 16: 195–201.]
- Yao YS, 2017. Interspecific pattern change of *Aphis gossypii* and *Acyrtosiphon gossypii* and its' influencing factors in Southern Xinjiang cotton-growing region. Doctoral dissertation. Beijing: China Agricultural University. [姚永生, 2017. 新疆南部棉区棉蚜与棉长管蚜种间关系的格局变化及影响因素分析. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.]
- Zhang X, Liu CZ, Song WH, 2019. Population density effect of two color types of pea aphids under different CO₂ concentrations. *Journal of Gansu Agricultural University*, 54(3): 78–83, 92. [张祥, 刘长仲, 宋维虎, 2019. 不同 CO₂ 浓度条件下两种色型豌豆蚜的种群密度效应. 甘肃农业大学学报, 54(3): 78–83, 92.]
- Zhang XX, 2002. *Insect Ecology and Forecast*. (3rd edition). Beijing: China Agriculture Press. 100–101. [张孝羲, 2002. 昆虫生态及预测预报(第3版). 北京: 中国农业出版社. 100–101.]