

黑襟毛瓢虫对棉蚜的数值反应*

赵鼎新

(中国科学院上海昆虫研究所)

摘 要

本文研究了不同龄期及不同发育期的黑襟毛瓢虫在不同食蚜量(生物量)下的发育速率, 增长速率, 存活率及生殖率。主要结果如下:

(1) 讨论了下模型 (Beddington *et al.*, 1976) 的隐含假设:

$$\frac{1}{d} = a \left(\frac{KaNT}{1 + aT_s N} - B \right) \quad (1)$$

其中最主要一点就是该模型没有考虑到在(食物摄入量)常数 B 邻域内发育速率的非连续性。为了描述此性质, 我们提出了以下通式:

$$\frac{1}{d} = \begin{cases} 0 & X < B \\ F(X(N)) & X \geq B \end{cases} \quad (2)$$

式中: $1/d$ 是捕食者发育速率, X 是捕食者摄入的生物量, N 为猎物密度。 $F(X(N))$ 为一可以是线性或其他形状的函数。笔者认为发育速率在 B 邻域的不连续性是数值反应的一个普遍规律。(2) 黑襟毛瓢虫幼虫取食量与增长率的关系结果表明, 三、四龄幼虫在取食量较低时能以低于上一龄期初的体重(负增长率)进入下一龄期或虫态。(3) 二、三龄幼虫有很强的耐饥性, 但一、四龄幼虫对饥饿较敏感(图5)。第 $i-1$ 龄幼虫的取食量能影响第 i 龄时的存活率及发育速率(表2)。(4) 幼虫及成虫的取食率对生殖均有重要影响, 但取食量对卵重及其卵的孵化率影响不显著。

数值反应 (Numerical response) 可定义为由于猎物密度的变化而引起的捕食者种群数量的变化 (Solomon, 1949), 它与功能反应共同构成了捕食作用研究的两个方面。与功能反应不同的是, 数值反应研究并没有在认识到它的重要性之后立即发展起来。这是由于问题本身的复杂性所致。首先, 不象拟寄生者-寄主系统的线性数值反应, 对捕食者来说, 它一生要取食多个猎物, 所呈现的数值反应往往很复杂; 其次, 影响数值反应的环节较多, 捕食者取食猎物的多少对捕食者本身的 (1) 发育速率; (2) 存活率; (3) 生殖率均有影响 (Lawton *et al.*, 1975)。并且这 3 个环节又相互关联, 所以很难找出一个带有普遍意义的关系来。

尽管如此, 一些早期的生态工作者仍在数值反应研究方面做了不少努力 (如 Toth *et al.*, 1972; Glen, 1973; Wratten, 1973 等)。但从理论上研究数值反应并取得一些成绩的则要首推 Crawley (1975) 与 Beddington (1976)。

数值反应理论发展较缓慢的另一个原因也许是因为在这方面完整的实验较少。虽然, 已有一些生态学家作了有关实验。但他们的工作仅集中在数值反应的某一环节或捕食者的一个至数个龄期上, 而集中在一种捕食者种群上的, 所有龄期与环节上的数值反应, 至今尚未见报道。本文较详细地研究了黑襟毛瓢虫 (*Scymnus hoffmanni*) 各龄幼虫及成虫对棉蚜

* 本文是笔者硕士学位论文的一部分, 在杨平澜先生指导下进行。研究中得到本所生态组罗志义、刘斌章等同志的帮助, 中国科学院动物所马世骏先生提出了宝贵意见, 丁岩钦先生代为修改了文稿, 在此一并致谢。

(*Aphis gossypii*) 数值反应的各个环节。希望本文能为理论生态学家提供一个较完整的信息。

一、实验材料和方法

1. 实验昆虫

黑襟毛瓢虫在1984年4月中旬从市郊蚕豆田中捕捉得到。棉蚜从近郊的木槿上采收。

2. 实验条件

实验在 $26 \pm 1^\circ\text{C}$ 的温室中进行, 温室内相对湿度约在70%左右, 光照每天16小时。实验所用养虫器的内径为 22×6 厘米(直径 $\times$ 高)。养虫器底部垫有木槿叶子作为基质。该叶即可作为棉蚜的食物又可保持器皿内的湿度。器皿内叶子每日更换一次。

3. 食蚜量与发育速率及死亡率的关系

将刚蜕皮(或孵化)的黑襟毛瓢虫幼虫称重, 记录下蜕皮(或孵化)的时间并喂以特定蚜量, 所喂蚜虫重量每头为 0.058 ± 0.015 毫克。当幼虫快蜕皮(或化蛹、羽化)时, 每隔半小时观察一次, 见其蜕皮(或化蛹、羽化)后, 记录下进入下一龄期(或虫态)的时间, 并将幼虫(或成虫)再放入天平称重, 称后将该虫烘干称干重; 同时, 被取食的死蚜虫也取出称湿重并干重, 称重结果均记录。以上实验每个处理重复5—6次。

4. 食蚜量与生殖率的关系

(1) 依表1对初孵黑襟毛瓢虫幼虫进行连续饲养直至成虫, 记录下幼虫历期、蛹期并

抽样依上法称湿重并干重。瓢虫养至成虫后, 每日喂饱, 使之交配并产卵后, 记录下每天的产卵量。

(2) 黑襟毛瓢虫幼虫喂饱, 待羽化并交配后, 每组取6—8头雌性成虫, 共分5组, 其中第一组每头瓢虫每天喂10头棉蚜, 其余组每天分别喂以15、20、25、30头棉蚜。记录同(1)。

表1 各龄瓢虫幼虫的蚜虫喂法

Table 1 The feeding Procedures to the different instars of *Scymnus hoffmanni*

各龄喂法 幼虫期 共喂蚜虫头数	瓢虫龄期	一	二	三	四
25		3	4	8	10
32		4	6	8	14
35		4	6	10	15
46		6	8	12	20
70		8	12	20	30

二、实验结果与讨论

1. 取食量与发育速率的关系

Beddington 等(1976)曾提出用以下方程来描述捕食量与发育速率的关系, 并引用了大量资料对此式进行了验证(见Beddington *et al.*, 1976的图3:a-h)。

$$\frac{1}{d} = \alpha \left(\frac{KaNT}{1 + aT_k N} - B \right) \quad (1)$$

这儿 $1/d$ 为捕食者的发育速率, T_k 为处理时间, a 为成功搜索率, N 为猎物密度, α 、 K 、 B 均为常数。

上式实质上假定了一个食物摄入量的阈值, 在这阈值之下捕食者将不能发育, 而当食物摄入量超过这阈值时, 捕食者的发育速率为单调增的连续函数。但黑襟毛瓢虫的实验结果

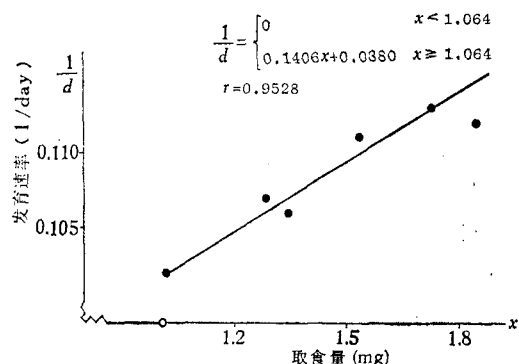


图 1:a—d 捕食者所食棉蚜生物量与各龄幼虫发育速率的关系
Fig. 1:a—d The effect of the biomass ingested on the development rate of larval stage of *S. hoffmanni*

却表明(图 1:a—d),无论是哪龄幼虫,它们在一定捕食量下的发育速率均为零(存在一个阈值);而达到这捕食量时,捕食者的发育速率却一下增的很高,此后又随捕食量呈缓慢的近似线性的增长。即捕食者的发育速率在阈值处存在着一个跳跃,这现象与(1)式所依据的假设是相悖的。为此,我们对捕食者在不同捕食量下的发育行为提出如下新的假设:(1)低于某一捕食量捕食者发育速率为零;(2)而在这捕食量之上,捕食者则有一种按其本身生物学节律进行发育的倾向。可用公式表示为:

$$\frac{1}{d} = \begin{cases} 0 & X < B \\ F(X(N)) & X \geq B \end{cases} \quad (2)$$

$1/d, B, N$ 定义均同(1)式, $F(X(N))$ 是一个与捕食者捕食量有关的函数。 $(N)X$ 为捕食者所摄取猎物的生物量。本文中各龄捕食者幼虫及其整个幼虫期所摄取的生物量可用下式计算:

$$X_i = A * N_i * UE_i$$

$$X = A * \sum_{i=1}^4 N_i UE_i$$

这儿 N_i 为 i 龄捕食者取食的猎物数, A 为猎物的平均重量, UE_i 为 i 龄捕食者对猎物的利用效率(定义及算法见后)。

假设 $F(X(N))$ 为线性函数,用(2)式我们对实验资料进行了拟合,拟合结果与相关系数均可见图 1¹⁾。

形成(2)式所描述的这种取食量与发育速率在阈值点左右不连续现象的原因是明显的。这是因为:(1)生物体只要在能存活的情况下,确有一个按其本身节律来完成发育的倾向;(2)捕食量与捕食者发育速率之间还存在着一个不稳的正反馈机制。如在本实验中,当食蚜量低于一定限度,黑襟毛瓢虫幼虫由于获取不到足够的食物而加快的搜索速度,这种行为在一旦搜索不到猎物时,反而增高了幼虫的能耗,从而加速了其死亡;但当取食量到达或超过一阈值时,那么该幼虫到某一时刻马上会进入蜕皮前的停食状况,此时幼虫的基础代谢极低,因此能将较多的能量用于蜕皮以进入下一龄期。

就Beddington等(1976)用以验证(1)式的一些资料来看,其中绝大多数(除文中的图 3:f 外)还是更符合(2)式。因此可以认为,在阈值点左右捕食量与发育速率的这种不连续性,是捕食作用中的一个普遍规律。

图 2 给出黑襟毛瓢虫在整个未成熟期中捕食量与发育速率的关系。整个未成熟期的发育速率与取食量的关系和各龄幼虫的基本一致。

1) 对图 1 及图 2 回归式中的回归系数进行了 T 检验(即对于 $1/d = ax + b$, $H_0: a = 0$), 检验结果一、二、三龄幼虫及成虫组差异极显著, 四龄组差异显著。

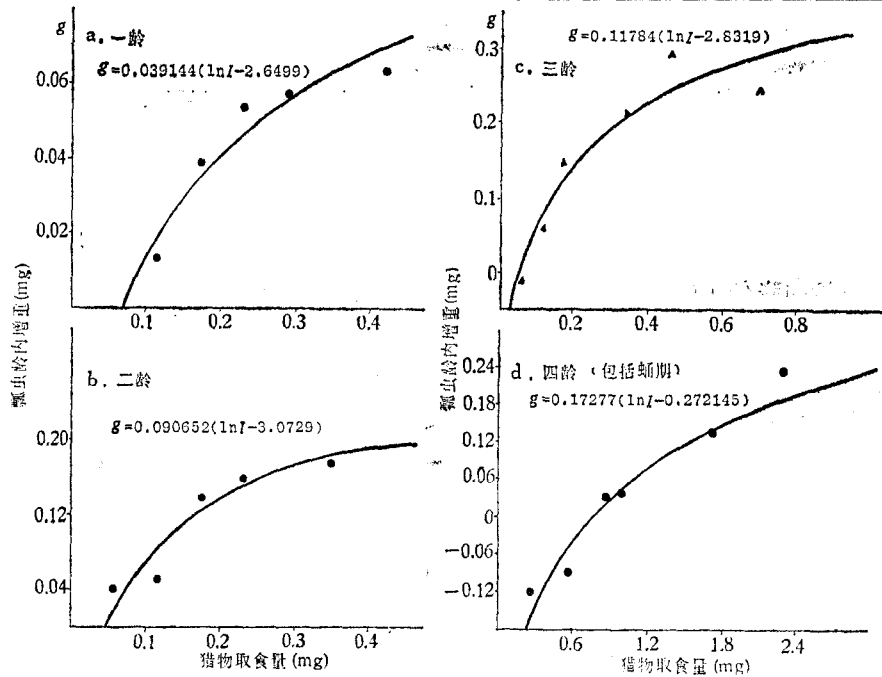


图 2 取食量与未成熟期黑襟毛瓢虫发育速率的关系

Fig.2 The effect of the biomass ingested on development rate of immature stage of *S. hoffmanni*

2. 猎物取食量与各龄瓢虫幼虫增长率之间的关系

猎物取食量与各龄瓢虫幼虫增长率之间的关系可用下式拟合, 其中时间单位取黑襟毛瓢虫各龄幼虫的历期:

$$g = \delta(\ln I - C) \quad (3)$$

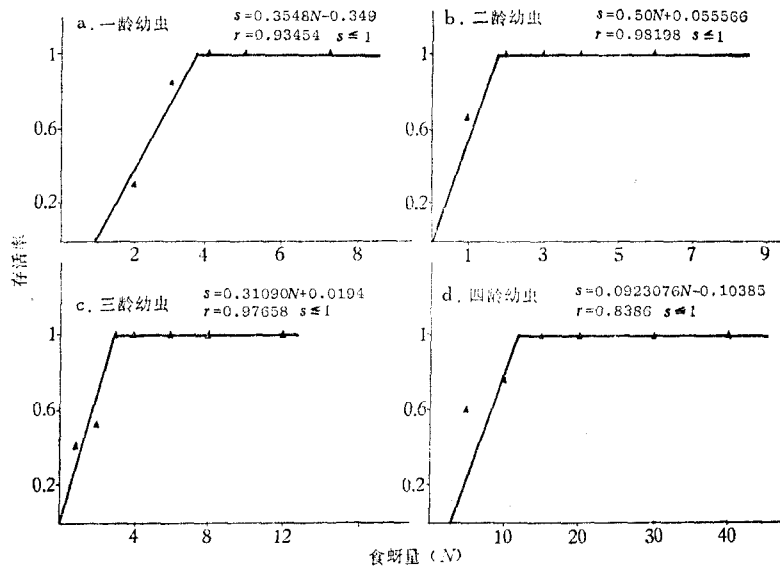


图 3:a—d 棉蚜取食量与黑襟毛瓢虫幼虫增长率之间的关系

Fig.3:a—d The relationship between the biomass of aphid consumed and the growth rate (biomass) of larval stages of *S. hoffmanni*

这儿 g 为增长率(单位时间内捕食者生物量的积累), I 为食物摄入率(单位时间内所摄入的生物量,时间单位同 g) δ 、 C 为常数,其值取决于捕食者同化效率与呼吸作用所消耗能量的大小。

(3)式的拟合结果可见图3:a—d。实验结果显示,所食棉蚜生物量越小,则每龄瓢虫幼虫的增长率就越小。尤其是三、四龄幼虫,它们在猎物较少时甚至能以低于上一龄期初的体重(负增长率)进入下一龄期或虫态。如三龄取食一头蚜虫的实验组,其幼虫体重在四龄初反而比三龄初降低了0.008毫克,食蚜量为10头的四龄幼虫在发育至成虫时,体重也减轻了0.154毫克。

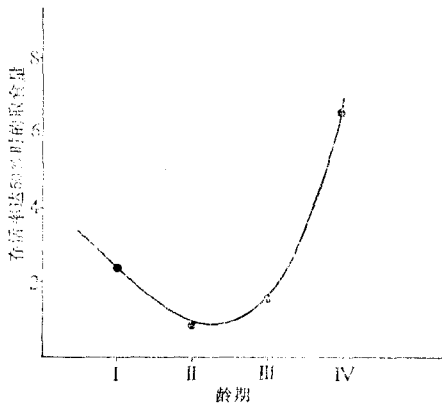


图 4:a—d 黑襟毛瓢虫幼虫食蚜量与存活率的关系
Fig.4:a—d The relationship between the number of prey eaten and the survival rate of *S.hoffmanni*

虫的饥饿敏感期,这一点可通过龄期与在50%死亡率下各龄幼虫的平均取食量曲线(L.D.50曲线)看出。

表 2 第 $i-1$ 龄($2 \leq i \leq 4$)黑襟毛瓢虫幼虫的食蚜量与其第 i 龄时的历期与存活率的关系

Table 2 The relationship between the instar duration/survival rate of the i th instar larva and the number of prey eaten of the $(i-1)$ th instar larva ($2 \leq i \leq 4$)

蚜虫喂法	存活率 (%)	历期 (小时)
二龄喂饱, 三龄喂 2 头蚜虫	100	30
二龄喂二头蚜虫、三龄继续喂 2 头	40	33.33
三龄前喂饱, 四龄喂 5 头蚜虫	60	75
二、三龄均喂2头蚜虫, 四龄喂 5 头	0	—

产生这现象的原因可能是:①黑襟毛瓢虫的一龄与四龄历期较长;②一龄幼虫对猎物的用效率较低(见后);③四龄幼虫至成虫其间有一个蛹期,变态运动要消耗大量能量。

4. 幼虫期食量及成虫每日取食量对产卵量的影响

为了弄清黑襟毛瓢虫幼虫期捕食量及成虫每日捕食量对产卵量的影响,我们进行了一系列实验。在实验前,先对各处理组成虫所产卵的卵重及孵化率进行了抽样检查。孵化率抽样结果表明各处理组成虫所产的卵均能孵化,这儿就不再列出。卵重资料可见表3。表3中平

3. 食蚜量与幼虫存活率之间的关系

图4:a—d给出了黑襟毛瓢虫幼虫食蚜量与存活率之间的关系,曲线拟合结果及参数也列于其上,本文不再赘述。仅有二点需说明:

(1)本文用在实验中的第 i 龄($d \leq i \leq 4$)黑襟毛瓢虫幼虫在第 $i-1$ 龄时均处于饱食状态,事实上 $i-1$ 龄幼虫的取食量也会影响 i 龄时幼虫的存活率与发育速率,对此笔者曾作过2组对照实验。为简明,仅列实验结果于表2。

从表2可看出, $i-1$ 龄时黑襟毛瓢虫的食量对 i 龄时的存活率及发育速率均有较大影响。

(2)一龄与四龄阶段是黑襟毛瓢虫幼

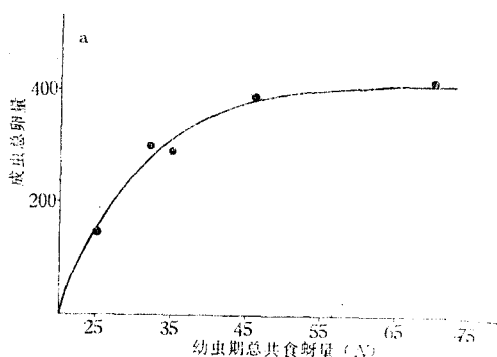


图 5 龄期与各龄存活率达50%的食蚜量之间的关系
Fig.5 Relationship between instar number and the feeding rate at which 50% of larvae in a particular instar successfully complete their development

均卵重最轻的为幼虫期喂25头棉蚜组 ($\bar{W} = 0.0172$ 毫克);最重的是幼虫期喂45头棉蚜组 ($\bar{W} = 0.0197$ 毫克);二处理间 t 检验的结果表明其间差异并不显著 ($P = 0.2$)。以上二实验说明,对于黑襟毛瓢虫来说,只有卵量才是影响数值反应的主要因素。

表 4 给出了黑襟毛瓢虫幼虫的食量,初羽化时成虫体重及在这食量与体重下其一生的总卵量。

图6:a、b分别为依表 4 资料绘出的幼虫食量与成虫总卵量(图 6:a)及初羽化时成虫体重与成虫总卵量(图 6:b)的关系。其中图6:a的曲线仅通过目测拟合;图6:b曲线是

表 3 不同食蚜量下卵重的差别

Table 3 The effect of the number of prey eaten on the egg weight

成虫喂饱 幼虫定量	蚜量 卵重 (毫克)	25	32	35	45	46	70
		0.0172	0.018	0.0177	0.0197	0.191	0.0183
幼虫喂饱 成虫定量	蚜量 (头/日)	10	15	20	25	30	
	卵重	0.0175	0.0182	0.0179	0.0181	0.0176	

表 4 幼虫食量,在此食量下成虫体重与成虫卵量的关系

Table 4 The relationship between the adult weight/the number of eggs laid and the number of prey eaten at the larva stage

幼虫期食量(头)	25	32	35	46	70
成虫体重(毫克)	0.5030	0.659	0.5660	0.7962	0.8917
成虫一生平均总卵量(粒)	147.7	300.8	290.0	383.0	408.6

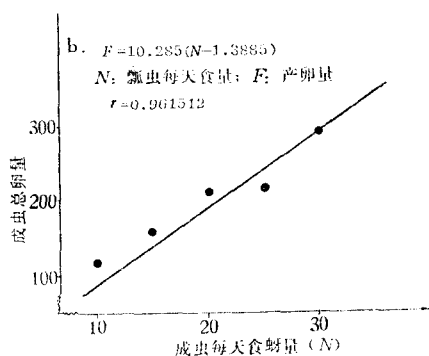


图6:a 黑襟毛瓢虫幼虫的食量与成虫一生总产卵量的关系
Fig.6:a The relationship between number of prey eaten in the larval stage of *S.hoffmanni* and its fecundity

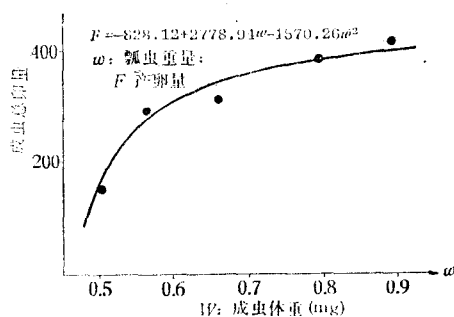


图 6:b 黑襟毛瓢虫成虫重量与产卵量的关系
Fig.6:b The relationship between the weight of adult of *S.hoffmanni* and its total eggs laid

非线性拟合的结果。比较两图可发现,成虫重量与产卵量的关系要比食蚜量与产卵量的关系显得更直接些。例如,幼虫期喂35头棉蚜的处理组,其成虫所产的卵反而少于喂32头棉蚜处理组,但图 6:b 却能告诉们,这是因为在幼虫期取食35头棉蚜的黑襟毛瓢虫的成虫重量反而小于取食32头时成虫的重量。

图 7 给出的是处于饱食状态下的黑襟毛瓢虫幼虫它的成虫每日食蚜量与一生总卵量的关系。

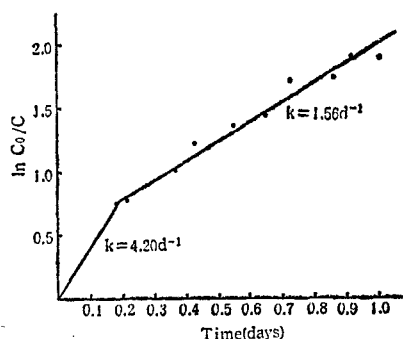


图 7 黑襟毛瓢虫成虫每天食蚜量与产卵量的关系
Fig.7 The relationship between the number of prey eaten of each days and its fecundity

本文以下式拟合了二者关系:

$$F = \lambda(N - C)$$

这儿 F 为产卵量, N 为食蚜量, C 、 λ 均为常数。其拟合结果及参数均可见图 7。

实验告诉我们,幼虫阶段的食蚜量对一生总卵量的影响要大于成虫期每日食蚜量对总卵量的影响。如幼虫期喂25头至46头其间仅相差21头蚜虫,而在成虫饱食状况下,其一生总卵量却相差了200多粒,这要比118.7粒(成虫每日喂10头蚜虫组)与291.5粒(成虫每日喂30头蚜虫组)之间的差距还大。但幼虫期食蚜量达到某一水平后(并不一定达到饱食),那么成虫每日的食蚜量即成了决定卵量的关键。

参 考 文 献

- Beddington, J. R., M.P.Hassell and J.H.Lawton 1976 The components of arthropod predation. II. The predator rate of increase. *J.Anim.Ecol.* 45: 165—185.
- Crawley, M.J. 1975 The numerical responses of insect predators to changes in prey density. *J.Anim.Ecol.* 44: 877—892.
- Glen, D.M. 1973 The food requirements of *Blepharidopterus angulatus* (Heteroptera: Miridae) as a predator of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae*. *Entomologia exp. appl.* 16:255—267.
- Lawton, W.W. and A.Oaten 1975 Predation and population stability. *Advan. Ecol.Res.* 9: 1—131.
- Solomon, M.E. 1949 The natural control of animal populations. *J.Anim.Ecol.* 18:1—35.
- Toth, R.S. and R.M. Chew 1972 Development and energetics of *Notonecta undulata* during predation on *Culex tarsalis*. *Ann.Ent.Soc.Am.* 65:1270—1279.
- Wratten, R.D. 1973 The effectiveness of the Coccinellid beetle, *Adalia bipunctata* (L.) as a predator of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae* L. *J.Amin.Ecol.* 42:785—802.

THE NUMERICAL RESPONSES OF COCCINELLID BEETLE, *SCYMNUS HOFFMANNT* TO COTTON APHID, *APHIS GOSSYPHII* GLOVER

Zhao Dingxin

(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica)

The present paper examines how the number of cotton aphid eaten (biomass consumed) influences the development rate, growth rate, survival rate and fecundity rate of different instars and stages of *Scymnus hoffmanni*. The main results of this paper are as follows:

(1) implicit assumption in the following equation (Beddington *et al.*, 1976) is discussed,

$$\frac{1}{d} = \alpha \left(\frac{KaNT}{1 + aT_n N} - B \right) \quad (1)$$

One of the most important points is that no allowance is made in this equation for the discontinuity of development rates at the neighbourhood of the constant B . In order to describe the discontinuity mentioned above, a general formula is advanced,

$$\frac{1}{d} = \begin{cases} 0 & X < B \\ F(X(N)) & X \geq B \end{cases} \quad (2)$$

Where: $1/d$ is the development rate of predator, X is the biomass that the predator ingested, N is prey density and $F(X(N))$ is a function which may be linear or in the other form. It is supposed that the discontinuity property of the development rate at the neighbourhood of the threshold B is a general rule of the numerical response. (2) The relationship between biomass consumed and the growth rate of the larva of *Scymnus hoffmanni* is discussed. The result shows that the larvae of three and four instars can live till the next stage at a negative growth rate when they eat fewer aphids. (3) The larva at the stage of two and three instars has high tolerable level for hunger, but the period from the first instar and the fourth instar is the hunger-sensitive period (fig.5). The number of prey eaten of $i-1$ instar can influence the survival and development rates of i instar (Tab.2). (4) Both feeding rates of the larva and adult have important influence on fecundity (Fig.6 (a, b)), but the influence on the weight of egg and its hatching rate is statistically of nonsignificance.