

蚕豆蚜种群动态与蚕豆生理变化的关系

王海波 周纪纶

(复旦大学, 上海)

摘 要

本文以蚕豆和蚕豆蚜构成的人工种间关系系统为对象, 研究了蚜虫种群动态和植物生理变化的关系。发现蚕豆生理应激过程能影响蚕豆蚜种群的生殖率、存活率等种群特征, 从而调节其种群的动态。蚕豆还能传导放大昆虫种群自主调节的信息。蚜虫种群的适应过程, 包括减小种群数量(低生殖率和迁移), 降低对植物的胁迫, 从而维持种间关系系统的持续发展。本文还初步将植物的生理应激过程与昆虫种群的动态过程相耦联, 建立动态模型, 对种间关系的发展趋势进行了分析和讨论。

关键词: 蚕豆蚜, 种群, 蚕豆, 生理变化。

一、前 言

植物和昆虫相互作用所构成的种间关系相当复杂。近年来, 有关昆虫对抗性物质的反应(逃避和解毒), 植物状态及植物生理代谢物质对昆虫发育和生殖的影响等方面的研究工作有许多报道。如 Freeland 等在鳞翅目幼虫的中肠组织中发现了许多种能消化植物抗性物质的酶^[1]; Feeny 发现昆虫能在时间上逃避植物抗性物质^[2]; Rosenthal 报道了 L-Canaline 和 L-Canavaline 对昆虫有抗性^[3]; 以及 Cull, Emden 和 Hankioja 等揭示了昆虫的发育受植物状态的影响^[4-5]。但在种间关系的协同性和整体性背景上, 对植物和昆虫的整体变化过程尚缺乏研究。我们认为, 只有了解植物和昆虫相互作用的全过程, 才能揭示种间的复杂关系。

本文对由蚕豆蚜胁迫引起的蚕豆生理应激反应(见“蚕豆对蚕豆蚜刺吸胁迫的生理防御策略”)反过来作用于蚕豆蚜种群动态的过程进行了研究。结合实验数据, 探讨建立了蚕豆蚜种群宏观动态和蚕豆生理应激的微观过程之间的相关模型, 为从整体上了解蚕豆和蚕豆蚜相互作用系统的动态过程提供了手段。

二、实验与方法

以蚕豆蚜 (*Aphis craccivora*) 和蚕豆 (*Vicia faba*) 为实验材料。在盆栽蚕豆苗上接种蚜虫, 建立人工种间关系处理系统。另设无蚜植株为对照组。处理组与对照组均在有控条件下培养。

本实验中使用了如图 1 所示的培养小室, 进行了下述一系列实验

1. 蚜虫生命表, 设立三组实验: (1) 对照组, 用对照组蚕豆苗叶子饲养蚜虫;
- (2) 蚜虫处理组, 用处理组蚕豆苗叶子(上有少量蚜虫、危害不严重)饲养蚜虫;
- (3)

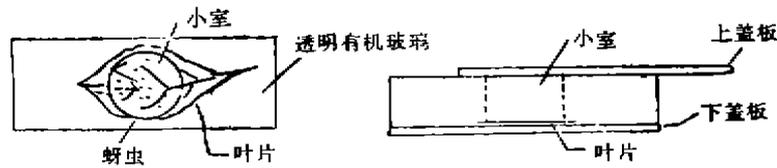


图 1 培养小室

Fig.1 Culture compartment

氯原酸处理组, 用经 0.5mg/ml 浓度的氯原酸溶液浸泡 2 小时的对照组蚕豆苗叶子饲养蚜虫。每小室 2 个蚜虫, 每组实验 90 个蚜虫。每八小时记录一次发育和生育情况。

2. 植物生理状态对蚜虫取食行为的影响, 四种不同叶(上述三种再加黄叶)置于同一培养小室饲养 4 头蚜虫, 观察蚜虫的分布。实验重复 20 次。

3. 蚜虫种群的密度制约, 以不同密度的蚜虫饲养于小室内, 观其生殖率。实验重复 20 次。

4. 蚜虫种群自主调节信息的传送, 将培养小室用透性膜一分为二, 分别饲养高密度(10 头成蚜)和低密度(1 头成蚜)蚜虫于二边。叶子使用分为两分隔小室共用一叶和每分隔小室独用一叶两种。观察分隔小室的产蚜数, 以每小室三个成蚜的产蚜数为对照。实验重复 20 次。

实验样本符合分析要求, 数据进行了检验。

三、实验结果

1. 蚕豆生理应激对蚕豆蚜生命周期的影响

根据生命表数据, 可以算出各组实验种群的净生殖率 (R_0) 和内禀增长率 (r_m)。

$$R_0 = \int_0^{\infty} l(x)m(x)d(x) = \sum l(x)m(x)$$

用 Lotka (1925) 提出的算式计算内禀增长率 r_m

$$\int_0^{\infty} e^{-r_m x} \cdot l(x)m(x)d(x) = 1$$

表 1 数据可见, 两组处理蚜虫种群的内禀增长率 $r_m < 0$, 净生殖率 $R_0 < 1$, 可见种群数量将趋向减少。同时, 说明在承受过蚜虫胁迫的蚕豆叶中, 存在着能调节蚜虫种群动态的因素。氯原酸可能即是一种主要因素。当然从两个不同处理组的 r_m 差值可见, 氯原酸不是调节或抑制蚜虫种群增长的唯一因素。

表 1 各组的净生殖率和内禀增长

Table 1 Net reproduction rate and instantaneous rate of *A. craccivora* population growth

对 照 组	$R_0 = 9.356$	$r_m = 0.0784$
处理组 (蚜虫) 1	$R_0 = 0.0667$	$r_m = -0.101$
处理组 (氯原酸) 2	$R_0 = 0.6556$	$r_m = -0.0117$

注: 处理 1: 蚜虫处理组 处理 2: 氯原酸处理组

r_m 值下降的主要原因是：

(1) 存活率下降 存活曲线表明，两处理组的存活率明显低于对照组，特别在若虫期差异更大，显示植物状态与蚜虫的存活密切相关，并在整体效应的 r_m 值中反映出来。

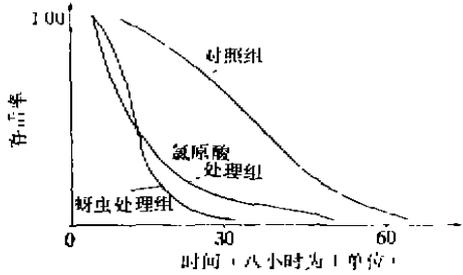


图 2 各组实验种群的存活率曲线

Fig.2 Survival curve of each experimental population

(2) 期望寿命缩短 对照和两组处理种群的期望寿命相差很大，达 120 小时左右，而两处理组之间差异不大 (20 小时)。这种与植物状态显著相关的期望寿命变化，使生殖期时间缩短，导致总生殖数和 r_m 值下降。

(3) 发育历期延长 表 6 数据可见，两处理组的发育历期明显延长，从而使代时增加。这种发育历期的延长明显地影响到存活率，并在 r_m 值中显示出来。

(4) 生殖率下降 根据蚜虫在各种处理叶上的产蚜数，可以看到，植物状态明显影响

表 2 发育历期表

Table 2 Developmental duration of *A. craccivora*

龄 期	对照组 (hr)	处理组 1	处理组 2
1—2	32.00	46.96	50.87
2—3	37.65	38.40	43.39
3—4	42.96	51.29	56.44
4—5	55.86	58.87	66.89

表 3 各种不同处理叶上的蚜虫生殖率

Table 3 *A. Craccivora's* reproduction rate on *Vicia faba's* leaves of different treatment

组 别	平均数	对 照 组	处 理 组 1
对 照 组	3.21		
处 理 组 1	2.64	显著相关 S.D (P<0.05)	
处 理 组 2	2.97	显著相关 S.D (P<0.05)	不显著相关 N.S.D

显著相关 (S.D at) P<0.01 (F-Test)

表 4 蚜虫对各种不同处理叶的取食反应

Table 4 Aphid's feeding response to bean's leaves of different

组 别	平均数	对 照 组	处 理 组 1	处 理 组 2
对 照 组	2.00			
处 理 组 1	1.10	不显著相关 N.S.D		
处 理 组 2	0.70	显著相关 S.D P<0.05 (F-T)	不显著相关 N.S.D	
黄 叶 组	0.00	显著相关 S.D P<0.05 (F-T)	显著相关 S.D P<0.05 (F-T)	不显著相关 N.S.D

显著相关 (S.D at) P<0.05 (F-Test)

处理组 1 和处理组 2 同前面一样。

到蚜虫种群的生殖率。进一步分析得出，两处理的蚜虫种群生殖率比对照组低，差异显著，

而两处理组之间差异不明显。(表4)。

2. 蚜虫对不同处理植物叶的取食反应

表4说明,蚜虫对不同状态的叶子的选择有差异性,且以对照>蚜虫处理>氯原酸处理>黄叶的顺序选择。进一步分析可知,氯原酸即是一种影响蚜虫取食的驱避因子(氯原酸处理组的叶子表面含有氯原酸,故比蚜虫处理组的叶子更不受欢迎,见表5)。

3. 蚜虫种群的密度制约

各种密度下的生殖率显示(图3),密度与生殖率显著相关。即随着密度的上升,蚜虫种群的生殖率逐渐下降。同样,在高密度下,有翅成虫比例升高,迁移大发生。在实验种群系统中,当蚜虫密度相当高,植物状态极其恶劣时,蚜虫大规模地迁移出去(飞出或爬出)。尽管迁移的结果仍是死亡,但迁移不会停止。

4. 蚜虫种群调节因子的传导方式

设想种群调节因子的传导方式可能有二种,即气体和液体传导,通过上述实验方法设计的第4项,初步探索了两者的可能性。

表6和表7显示,共用一叶的两分隔小室的生殖率之间无差异,但都与对照组有显著差异,各用一叶的两分隔小室的生殖率之间有显著差异,且高密度半室与对照组差异显著而低密度与之无显著差异。这一结果说明,蚜虫可能通过叶液来传送种群密度的调节信息,而不太可能从气态途径传送。这个结论可从下述事实,即同叶共用组中,既有气相又有液相联系,并且确有种群调节因子从高密度半室传到低密度半室,而分叶使用组中,仅有气相联系且无调节因子的传递的事实推论而得,从而可以认为,植物可能充当了昆虫种群密度调节信息的传导者。

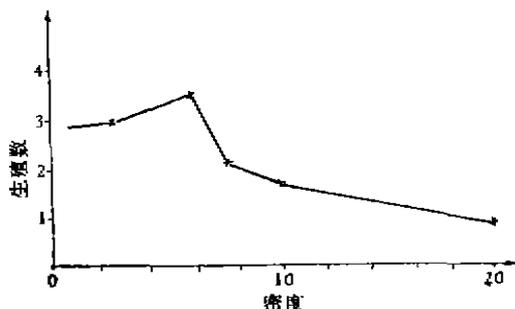


图3 密度对生殖率的影响
Fig.3 Effect of aphid's density on reproduction rate

表5 种群调节(两分隔小室共同一叶)

Table 5 Aphid population regulation (two compartments on one leaf)

	平均数	对照组	低密度半室
对照组(3蚜虫)	7.30		
低密度半室	4.82	显著相关S.D	
高密度半室	4.62	显著相关S.D	不显著相关N.S.D

显著相关(S.D at) $P < 0.05$ (T-Test)

表6 种群调节(两分隔小室各用一叶)

Table 6 Aphid population regulation (one compartment on one leaf)

	平均数	对照组	低密度半室
对照组(3蚜虫)	7.30		
低密度半室	7.45	不显著相关N.S.D	
高密度半室	4.79	显著相关S.D	显著相关S.D

显著相关(S.D at) $P < 0.05$ (T-Test)

四、种间关系动态模拟和分析

种间关系实验结果表明, 昆虫种群的宏观动态和植物生理应激过程之间有一种联系。利用模拟模型的手段, 对两者关系进行描述, 将有利于整体上的理解。

1. 蚜虫种群动态模型建立 (算式确立)

参考李典谟 (1984) 等人的昆虫种群算式, 提出下列模型算式:

$$n_{i,j}^{(t+1)} = \begin{cases} P(D) \sum_{i=1}^k n_{i,j}^{(t)}, & \text{一龄第一天 } (i=1, j=1) \\ \sum_{i=1}^k n_{i-1,j}^{(t)} \cdot f_{i,j}^{(t)}, & i=2,3,4,5, j=1 \\ n_{i,j}^{(t)-1} \cdot s_{i,j}^{(t)-1}, & i=1,2,3,4,5 \quad j=2 \cdots k \\ y(D') \sum_{i=1}^k n_{i,j}^{(t)} \cdot f_{i,j}^{(t)}, & i=5, j=1 \cdots k \end{cases}$$

其中: $n_{i,j}^{(t)}$ 为第 t 次计算中, 处于第 i 龄第 j 天年龄的虫数。 $s_{i,j}^{(t)}$ 为第 t 次计算中, 处于第 i 龄第 j 天年龄的蚜虫在第 $j+1$ 天年龄存活, 并仍处于第 i 虫态的比例。 $f_{i,j}^{(t)}$ 为第 t 次计算中, 处于第 i 龄虫态的蚜虫在 j 天年龄全成本阶段发育, 并在第 $j+1$ 天进入第 $i+1$ 龄虫态的比例。 $P(D)$ 为生殖率, 由密度和植物状态制约, 用下式计算。

$$P(D) = \begin{cases} 1.07e^{-0.00163D} & z \geq 0.7 \\ 0.76e^{-0.00163D} & 0.7 > z \geq 0.5 \\ 0.44e^{-0.00163D} & 0.5 > z \geq 0.3 \\ 0 & z < 0.3 \end{cases}$$

其中 D 为密度, z 为植物状态变量

$y(D')$ 为上代密度和植物状态决定的有翅率

$$y(D') = \begin{cases} 0 & 0.5 \leq z \leq 1 \\ 1 - 1.085e^{-0.000488D'} & 0.3 \leq z < 0.5 \\ 1 & z < 0.3 \end{cases}$$

其中 D' 为上代密度。

2. 植物生长状态方程的假设

实验结果显示, 蚕豆生长状态与蚜虫数和危害时间长短相关, 且在一定范围内变动。假设无蚜健康植物和死亡植物为两个极端, 其生长状态值为 1 和 0, 则其余状态的值是 1—0 区间的分布。根据连续测定的植物生理指标变化 (PAL 酶活力, 氯原酸含量等) 值, 及植物状态的恢复调节能力, 建立下述植物状态方程:

$$z = \begin{cases} 300/D & D < 500 \text{ 头}, T < 30 \text{ 天} \\ 200/D & D \geq 500 \text{ 头}, T > 10 \text{ 天或 } D \geq 600 \text{ 头} \\ 0 & D \geq 1000 \text{ 头}, T > 5 \text{ 天} \end{cases}$$

当 $z < 0.3$ 时, 植物状态不能回到正常状态 (将死亡); 当算出 $z > 1$ 时, 作 $z = 1$ 。

3. 昆虫种群动态模型和植物生理状态方程的耦联 建立计算机模拟模型, 结果见图4。

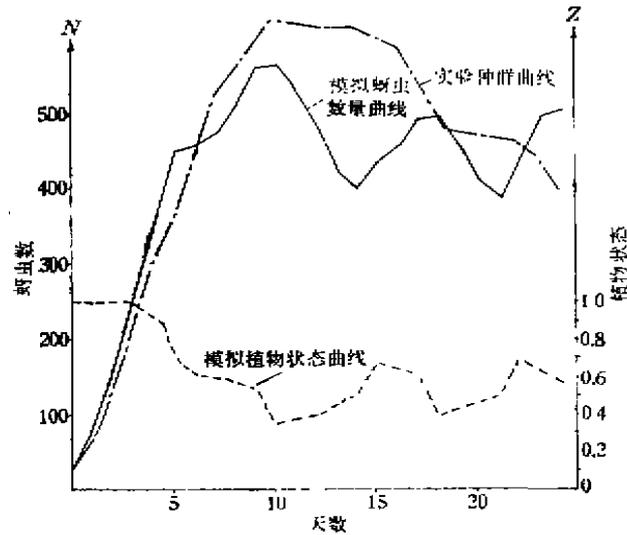


图4 计算机模拟模型
Fig.4 Computer simulation model

计算机模拟的蚜虫种群数量动态曲线与实验种群结果基本拟合, 植物状态的波动也与植物生理应激过程适合。

从曲线可见, 种间相互作用从最初建立, 到某时期的抗性和虫害达到平衡, 是一种必然的结果。以后由于扰动, 系统进入不稳定的振荡环中, 行为状态变得无序。

五、讨 论

昆虫胁迫所引起的植物生理应激, 确能反过来影响和调节昆虫种群的动态, 以减轻植物受到的生理胁迫。实验结果显示, 蚜虫种群的生殖率、存活率等动态特征, 以及蚜虫的取食行为等, 都会因植物的生理状态变化(生理应激过程)而发生明显的变化, 最终导致蚜虫种群数量下降。除了被动调节外, 蚜虫还能通过增加有翅后代的比例和传送密度调节的信息来自主调节种群动态, 以响应植物生理应激的防御效应。

结合植物生理应激过程和昆虫种群动态, 可见两者互为因果, 并处于一种动态的相互调节的过程中。如实验结果显示, 当蚜虫刺吸胁迫蚕豆时, 便出现了植物的生理应激反应。而这种应激, 又反过来作用于蚜虫种群, 使两者进入一种不稳定的震荡环中。

昆虫和植物种间关系从建立到震荡是协同进化的结果, 对两者作用的利害判别, 取决于各自的状态和所处的环境, 即取决于植物-昆虫-环境相互作用的小系统的特征过程。

参 考 文 献

- [1] Freehand, W.J., and D.H.Janzen., 1974, Strategies in herbivory by mammals, the role of plant secondary compounds, *Amer. Natur.* 108:269—289.
- [2] Feeny, P.P., 1970, Seasonal changes in oak tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars, *Ecology* 51:565—584.
- [3] Rosenthal, G.A., 1982., L-canavanine and L-canaline, Protective allelochemicals of certain leguminous plants, *Plant resistance to insects*, ed. by Paul A.Jedin, 279—280, Amer.Chem.Soci, Washington, D. C.
- [4] Cull, D. C., and H. F. Van Emden., 1977, The effect on *Aphis fabae* of diet changes in their food quality, *Physiological Entomology*, 2:109—115.
- [5] Hankioja, E., 1982, Inducible defences of white birch to a geometrid defoliator, *Epirrita autumnata*, Proc. 5th int. Symp, Insect-Plant Relationships, Wangeningen, Pudoc, Wagement.

致谢 本文工作得到吴干红老师的帮助及李典谟先生的指导。在此表示衷心的感谢。

THE RELATIONSHIP BETWEEN *Aphis craccivora* POPULATION DYNAMICS AND *Vicia faba* PHYSIO- LOGICAL STRESS

Wang Haibo Zhou Jilun

(Biology Department of Fudan University, Shanghai)

The Experiments were carried out to study the relationship dynamics of *Aphis craccivora* population and *Vicia faba* between physiological stress on the basis of plant-insect experimental system. It is found that *V. faba's* physiological stress can affect *A. craccivora* population's reproduction rate, survival rate and other population characteristics to regulate aphid population dynamics. *Vicia faba* can transmit and amplify the aphid's message which regulates the insect population density. The adaptive process of *A. craccivora* population, including reducing population size (lower reproduction rate and migration) lessens the physiological pressure to plant, so as to maintain the development of plant-insect interspecies system. In this paper, the computer simulation model is set up by coupling the physiological stress process of plant and population dynamics of insect, and the development trend of interspecies relationship was also discussed.

Key words: *Aphis craccivora*, population, *Vicia faba*, physiological stress,