

DOI: 10.5846/stxb202104231073

孙佳琦, 王光华, 任应党, 陈琴, 白耀宇. 温度变化对休耕期冬水田天敌捕食猎物的影响及天敌耐冷性分析. 生态学报, 2022, 42(7): 2943-2961.

Sun J Q, Wang G H, Ren Y D, Chen Q, Bai Y Y. Effect of temperature change on the predation of predatory arthropods from winter-spring fallow waterlogged paddy fields on their prey and the cold tolerance of the predators. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2943-2961.

温度变化对休耕期冬水田天敌捕食猎物的影响及天敌耐冷性分析

孙佳琦¹, 王光华², 任应党², 陈琴³, 白耀宇^{1,*}

1 西南大学 植物保护学院, 重庆 400716

2 河南省农业科学院 植物保护研究所, 郑州 450002

3 重庆市沙坪坝区农业技术服务中心, 重庆 400030

摘要:为评估冬水田休耕季节长达 6—8 个月温度变化对稻田主要捕食性天敌通过觅食策略维持其种群发生的影响, 在室内测定了两种代表性温度下青翅蚜形隐翅甲 *Paederus fuscipes* 成虫、拟水狼蛛 *Pirata subpiraticus* 和拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata* 成蛛、亚成蛛对天台刺齿蛾 *Homidia tiantaiensis* 和白翅叶蝉 *Thaia rubiginosa* 成虫的捕食功能反应、搜寻效应、自身密度干扰效应以及捕食偏好性; 测定了这些捕食者在这两种温度诱导下的过冷却点 (Supercooling point, SCP) 和结冰点 (Freezing point, FP)。结果表明, 温度变化显著影响了捕食性天敌的捕食功能反应、对猎物的搜寻效应以及自身密度的干扰反应。在 22 °C 和 12 °C 下, 捕食者对刺齿蛾和叶蝉的捕食功能反应均符合 Holling II 模型。由捕食功能反应可知, 22 °C 下捕食者对两种猎物的捕食量均高于 12 °C 下的捕食量, 两种温度下捕食者对刺齿蛾的捕食量要显著高于对叶蝉的捕食量。22 °C 下捕食者对两种猎物的瞬时攻击率、最大捕食量和 a/T_h 值均相应地高于 12 °C 下的值, 而 22 °C 下它们对两种猎物的处理时间则相应地小于 12 °C 下的处理时间。在同一猎物相同温度下, 狼蛛和豹蛛亚成蛛的瞬时攻击率、最大捕食量和 a/T_h 值均相应地高于狼蛛和豹蛛成蛛的值, 它们的处理时间则明显小于其成蛛的处理时间。隐翅甲的最大捕食量和 a/T_h 值在 12 °C 叶蝉试验中均最大, 而其处理时间则最小; 其它条件下的隐翅甲参数值通常介于狼蛛和豹蛛成蛛、亚成蛛各参数值之间。捕食者对两种猎物的搜寻效应与猎物密度呈负相关; 温度变化对捕食者搜寻效应的影响程度与捕食者和猎物的种类有关; 22 °C 下的搜寻效应值均高于 12 °C 下的搜寻效应值。捕食者对两种猎物的捕食作用均随自身密度升高而下降, 22 °C 下对两种猎物和 12 °C 下对刺齿蛾的搜寻常数和干扰系数值均以狼蛛和豹蛛亚成蛛的为最高, 而 12 °C 下对叶蝉的这 2 个值以豹蛛亚成蛛和隐翅甲的为最高。两种温度下捕食者对这两种猎物存在选择偏好性, 更嗜食刺齿蛾, 但温度变化没有对捕食者的这种猎物偏好性产生影响。在这两种温度快速冷驯化下这些捕食者间的 SCP 和 FP 均差异显著, 通常温度降低能诱导亚成蛛的 SCP 和 FP 下降, 而成蛛的升高, 隐翅甲的变化很小或下降, 说明不同捕食者适应温度降低的耐冷特性与其捕食作用间存在一定相关性。

关键词: 冬水田; 休耕季节温度; 捕食性节肢动物; 天台刺齿蛾; 捕食作用; 过冷却点

Effect of temperature change on the predation of predatory arthropods from winter-spring fallow waterlogged paddy fields on their prey and the cold tolerance of the predators

SUN Jiaqi¹, WANG Guanghua², REN Yingdang², CHEN Qin³, BAI Yaoyu^{1,*}

1 College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China

2 Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China

3 Agricultural Technology Service Center of Shapingba District, Chongqing 400030, China

基金项目: 国家自然科学基金联合项目 (U1704234); 国家自然科学基金 (31772161)

收稿日期: 2021-04-23; **网络出版日期:** 2021-12-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yybai711@163.com

Abstract: Winter-spring fallow waterlogged paddy fields (WWF) make up a subtropical type of rice fields in the hilly areas of southern China and generally last 6—8 months and actually experience autumn, winter and spring in southwestern China, especially in Sichuan province and Chongqing municipality. In this study, we aim to evaluate the effects of temperature change on predation of the main predatory natural enemies in WWF during the postharvest fallow period. Therefore, the predation effect, searching efficiency, intraspecific density interference and predation preference of adults of rove beetle *Paederus fuscipes*, adults and subadults of spiders *Pirata subpiraticus* and *Pardosa pseudoannulata* to adults of springtail *Homidia tiantaiensis* and leafhopper *Thaia rubiginosa* were studied in lab at 22 °C and 12 °C representing two typical temperatures from WWF seasons. In addition, the supercooling point (SCP) and freezing point (FP) of these predators induced under the two temperature conditions were measured by the thermistor-based method that is to clarify the effects of ambient temperature change on their predation. The results showed that the change of temperature significantly affected the functional response of the predators, the searching efficiency and the intraspecific density interference of the predators. The functional responses of these predators fitted well with the Holling II model at 22 °C or 12 °C. According to the functional response, the predation numbers of these predators to the two preys at 22 °C were higher than those at 12 °C, and they consumed significantly more prey numbers of *H. tiantaiensis* than that of *T. rubiginosa* at the two temperatures. The instant attack rates, the maximum predation number and a/T_h value of these predators to the springtail and leafhopper at 22 °C were higher than those of 12 °C, and their handling time at 22 °C was shorter than that at 12 °C. No matter in leafhopper experiment or in springtail experiment, the instant attack rate, the maximum predation number and a/T_h value of subadults of *P. subpiraticus* and *P. pseudoannulata* were higher than those of their adults, and their handling time was significantly shorter than that of their adults. The maximum predation numbers and a/T_h value of *P. fuscipes* were the largest in the leafhopper experiment at 12 °C, while the treatment time was the smallest; and yet these values of other parameters of *P. fuscipes* in two prey treatments at two temperatures were between those of spider adults and subadults. The influence of temperature change on the searching efficiency of these predators was related to the species or stages of predators and prey species, and the searching efficiency at 22 °C was higher than that at 12 °C. Under the two temperature conditions, the searching efficiency of these predators to the two preys was negatively correlated with the prey density, and both decreased with the increase of prey density. The predation activity ratio of these predators to the two preys decreased with the increase of self-density. The values of searching parameter and interference effect coefficient of subadults of *P. subpiraticus* and *P. pseudoannulata* to the two preys at 22 °C or the springtail at 12 °C were the highest, whereas the two values of *P. pseudoannulata* subadult and *P. fuscipes* adults were the highest at 12 °C. When both the two preys were available, the food selectivity index of all predators was greater than that of one, which indicates that these predators had a predation preference for the two preys, and preferred to prey on the springtail *H. tiantaiensis*. Although the food selectivity index of these predators at 22 °C was higher than that at 12 °C, the change of temperature had no effect on the predator's preference. Generally, the decrease of temperature can induce the drops in the SCP and FP of subadults of *P. subpiraticus* and *P. pseudoannulata*, and the rise of the two values in the adults of the two spider species and the smaller change of SCP in the adults of *P. fuscipes*, which indicates that there is a certain correlation between the cold tolerance of these predators and their predation.

Key Words: winter-spring fallow waterlogged paddy fields; temperature of the fallow seasons; predatory arthropod; *Homidia tiantaiensis*; predation; supercooling point

在我国南方稻作区,冬水田是指水稻收割后休耕的秋、冬及春季用来蓄水的稻田,既是一种耕作制度又是一种蓄水工程,广泛分布于四川、重庆等西南丘陵山区^[1]。目前,重庆稻区的冬水田种植面积较大,占其水稻栽种面积的59%以上,约为 $1.1 \times 10^6 \text{ hm}^2$;种植模式以年种一季中稻或中稻结合再生稻为主,水稻从9月收割

后休耕至翌年 5 月移栽的时间长达 6—8 个月^[2]。

由于水稻(特别是再生稻)收割后稻田休耕系统水稻主要害虫及植食性昆虫种类和数量急剧减少,节肢动物群落又存在重建的过程^[3],而捕食性天敌需要在重建的稻田节肢动物群落中发现其主要猎物,这就使得长达半年之久的冬水田休耕期捕食性天敌的生存问题受到了关注^[4-5]。我们前期调查指出,冬水田以天台刺齿蚧 *Homidia tiantaiensis* 等弹尾虫为代表的主要腐食者功能群对拟水狼蛛 *Pirata subpiraticus* 和拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata* 及青翅蚁形隐翅甲 *Paederus fuscipes* 等优势捕食者种群发生起到关键作用^[4-5]。尽管如此,这些捕食者的捕食作用也易受到冬水田休耕季节温度变化的影响。研究指出,温度能显著影响蜘蛛等天敌的种群数量^[6]及捕食率和捕食量^[7-10]。捕食功能反应是研究捕食者捕食作用有效性和评价其捕食潜力的经典方法^[11],从捕食功能反应方程可以得出捕食者的瞬时攻击率、对猎物的处理时间和搜寻效应值及猎物密度对天敌捕食量的影响规律^[12-13]。同时,捕食过程中捕食者自身密度的干扰效应及对猎物的捕食偏好性也能影响其捕食效率和捕食量^[14]。另外,过冷却点(Supercooling point, SCP)是衡量变温动物耐冷性强弱的重要指标,也是其抵御低温环境的一种生理现象;捕食者 SCP 越低,其抗冷能力就越强^[15]。而随季节温度变化捕食者的种群发生量和捕食作用也与其对低温的耐冷性有关^[16]。总之,温度与捕食者的捕食作用密切相关^[12-13],而目前研究稻田系统拟水狼蛛、拟环纹豹蛛和青翅蚁形隐翅甲等优势捕食者的捕食功能反应及猎物偏好性等主要以模拟作物生长季节的温度为主^[17-19],罕有模拟冬水田休耕季节较低温度下捕食者的捕食作用报道,更无分析冬水田捕食者耐冷特性与其捕食作用关系的研究。

休耕季节冬水田中数量巨大的天台刺齿蚧和以成虫越冬的水稻害虫白翅叶蝉 *Thaia rubiginosa* 往往在稻田生境混合发生^[4],且其主要游猎型天敌青翅蚁形隐翅甲、拟水狼蛛和拟环纹豹蛛以成虫和成蛛、若蛛等越冬^[4,20-22]。这些捕食者能在越冬期间白天较低温度下出洞觅食^[5,21];而重庆丘陵低海拔地区休耕季节冬水田生境温度较高,从当年 9 月至翌年 3 月,稻田土壤温度为 4.4—26.4 °C,均温为 13.1 °C^[23]。因此,我们以冬水田休耕季节前后期(当年 9—11 月和翌年 2—3 月)和中期(当年 12 月—翌年 1 月)白天较多频次波动范围中的两种温度为代表,在室内条件下研究温度变化对这 3 种天敌捕食天台刺齿蚧和白翅叶蝉、自身密度干扰反应及猎物偏好性的影响,测定这些捕食者的 SCP 等耐冷性参数并分析与其捕食作用关系,以期为更好地保护冬水田休耕季节这些天敌的种群发生和翌年寻找更加有效的水稻害虫“绿色防控”策略提供基础理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验时间和地点

于 2020 年 12 月至 2021 年 3 月在西南大学植物保护学院昆虫生态与转基因植物生物安全评价实验室进行捕食性天敌的捕食作用试验。于 2021 年 3 月在河南省农业科学院进行捕食性天敌的耐冷性测定试验。

1.2 试验材料

于 2020 年 12 月至 2021 年 3 月在重庆市璧山区(106°02′—106°20′E, 29°17′—29°53′N)大路街道和河边镇休耕期冬水田采集青翅蚁形隐翅甲 *P. fuscipes* 成虫、拟水狼蛛 *P. subpiraticus* 和拟环纹豹蛛 *P. pseudoannulata* 成蛛和亚成蛛、天台刺齿蚧 *H. tiantaiensis* 和白翅叶蝉 *T. rubiginosa* 成虫(分别简称隐翅甲、狼蛛成蛛或亚成蛛、豹蛛成蛛或亚成蛛、刺齿蚧和叶蝉)。采回的捕食者均使用刺齿蚧和叶蝉混合猎物在培养皿中饲喂 24 h 后再分别置于后续试验温度(22 °C 和 12 °C)中饥饿 24 h 供试。刺齿蚧和叶蝉在室温下饲养供试。

1.3 试验条件

捕食者对猎物的捕食功能反应、捕食者自身密度对其捕食的干扰效应以及捕食者的捕食偏好性试验均在人工气候箱(RXZ 型,江南仪器制造厂,中国)中进行。该气候箱温度分别为(22 ±1)°C 和(12 ±1)°C,相对湿度和光周期均为(85 ±10)%和 12L:12D。

1.4 研究方法

1.4.1 供试捕食者的体长测定

由于本试验中隐翅甲和蜘蛛个体均采自休耕季节冬水田,为减少这些捕食者个体的体型大小(特别是狼

蛛和豹蛛亚成蛛)对试验结果的影响,我们对这些供试捕食者个体的体长做了测定分析。

1.4.2 捕食者对刺齿蚧和叶蝉的捕食功能反应和搜寻效应

在试验开始前,将粗细和长度基本一致的稻秆一端用湿润无菌脱脂棉包裹后竖立于塑料管(直径 3 cm,高 10 cm)底部,并在塑料管的管壁上刻划易于捕食者上下爬行的线条。在试验开始时,先按照 5、10、15、20 和 25 头/管密度梯度分别接入刺齿蚧或叶蝉成虫,然后分别挑取 1 头饥饿后的捕食者放入不同猎物密度的塑料管中,最后将塑料管顶部用纱布封口后放置于人工气候箱内开始试验。每个猎物密度重复 10 次。24 h 后统计每个塑料管中猎物的剩余数量,计算捕食者的日捕食量,日捕食量=(猎物初始数量-剩余数量)/1 d。死亡的叶蝉在体视镜下观察后,若有残缺、孔洞等情况,则记为被捕食。

单头捕食者对猎物的捕食功能反应类型通常符合 Holling II 型^[12],圆盘方程为 $N_a = aNT_r / (1 + aT_h N)$ ^[24]; 式中, N_a 为被捕食的猎物数, a 为瞬时攻击率, N 为猎物密度, T_r 为总试验时间(本试验中为 1 d), T_h 为处理单头猎物的时间。为了拟合回归曲线并计算参数 a 和 T_h , 对方程取倒数后变形,使其线性化,即 $1/N_a = 1/aNT_r + T_h/T_r$; 在该方程式中, $1/N_a$ 和 $1/N$ 分别看作该方程的因变量和自变量。在本试验中,除了计算上述方程中的主要参数 a 和 T_h 外,也计算能综合反映捕食者对猎物的捕食能力参数 a/T_h 值。利用上述反应模型参数,分别计算每种捕食者对刺齿蚧和叶蝉的搜寻效应参数 S , 计算公式为: $S = a / (1 + aT_h N)$ 。

1.4.3 捕食者自身密度对其捕食的干扰效应

先在上述 1.4.2 处理后的塑料管中按照 1、2、3、4 和 5 头/管的天敌密度梯度接入捕食者,然后分别在每个塑料管中接入 15 头刺齿蚧或叶蝉,最后将塑料管顶部用纱布封口后放置于人工气候箱内开始试验。每个捕食者密度重复 5 次。24 h 后统计每个管中猎物的剩余数量,计算日捕食量。若捕食者个体间发生同类相残现象,则这一重复视为无效。

捕食者自身密度的干扰效应曲线采用 Hassell 和 Varley^[25] 干扰反应模型 $E = QP^{-m}$ 拟合; 式中, E 为捕食作用率, Q 为搜寻常数, P 为捕食者密度, m 为干扰系数。捕食作用率 E 的计算公式为: $E = N_a / NP$; 式中, N_a 和 N 分别为被捕食的猎物数和猎物初始密度。

1.4.4 捕食者的捕食偏好性分析

先在上述 1.4.2 处理后的每个塑料管中分别接入 1 头一种捕食者和 20 头不同组合的两种猎物,然后将每个塑料管顶部用纱布封口后放置于人工气候箱内开始试验。其中,猎物组合设置 3 个处理,分别为 5 头叶蝉和 15 头刺齿蚧、10 头叶蝉和 10 头刺齿蚧、15 头叶蝉和 5 头刺齿蚧。每个处理重复 5 次。24 h 后统计每个管中猎物剩余数量,计算日捕食量。猎物选择性指数(D)的计算公式为: $D = N_{p1}N_2 / (N_{p2}N_1)$ ^[26]; 式中, N_{p1} 和 N_{p2} 分别为刺齿蚧和叶蝉的被捕食量, N_1 和 N_2 分别为刺齿蚧和叶蝉的初始密度值。当 $D > 1$ 时,捕食者对猎物具有捕食偏好性。

1.4.5 不同温度快速冷驯化后捕食者过冷却点和结冰点的测定

利用 DW-40L348 型医用低温保存箱(海尔有限公司,中国)和 SUN-V 型智能昆虫过冷却点测定仪(北京鹏程电子公司,中国)及仪器配套软件测定捕食者的过冷却点(SCP)和结冰点(Freezing point, FP)。这些捕食者快速冷驯化方法参照刘佳等^[15]的方法略有修改。在测试前,先将隐翅甲、狼蛛成蛛和亚成蛛、豹蛛成蛛和亚成蛛保存于 1.5 mL 离心管中,然后将这些离心管分别置于 12 ℃ 和 22 ℃ 的人工气候箱内对这些捕食者驯化 2 h,最后将它们取出并放置于室温下恢复 1 h 后进行 SCP 和 FP 的测定。在测定时,先将测定电极与虫体充分接触并塞入棉花固定(注意不要使虫体受伤),然后将它们迅速放入冰箱内降温。在该降温过程中,计算机软件会记录虫体温度变化曲线,当该曲线跳跃式上升时的温度即为 SCP,而上升结束后开始下降时的温度则为 FP。每个温度处理测定的这 3 种不同虫态的捕食者均为 30 头,其中隐翅甲成虫及狼蛛和豹蛛成蛛为雌雄各 15 头。

1.5 统计分析

使用 SPSS 19.0 软件对试验数据进行统计分析。其中,对捕食者体长、捕食量、耐冷性参数 SCP 和 FP 先

采用 Shapiro-Wilk 法进行数据正态性检验,如符合正态分布且差异不显著则利用独立样本 t 检验法和 Duncan 氏新复极差法进行统计分析;否则使用非参数 Mann-Whitney U 和 Kruskal-Wallis 单因素 ANOVA 检验法进行统计分析。捕食功能反应模型的拟合程度分析采用 F 检验,干扰效应模型的分析采用卡方适合性检验。使用 Origin 2019b 软件作图。

2 结果与分析

2.1 隐翅甲和蜘蛛体长分析

经 Shapiro-Wilk 正态性检验,在 22 °C 和 12 °C 下,所有捕食者同一种类且同一虫态个体间的体长均呈正态性分布,且无显著性差异($0.776 < SW < 0.989, P > 0.05$)。同时,捕食刺齿蚱和叶蝉试验中的捕食者同一种类且同一虫态个体的体长在两种温度间也均无显著性差异($-1.561 < t < 0.709, P > 0.05$);但同一猎物试验且同一温度条件下,不同捕食者或不同虫态捕食者的个体体长间均存在极显著性差异($101.213 < F < 172.784, P < 0.001$)(表 1)。另外,相同温度条件下不同猎物试验中的捕食者同一种且同一虫态个体间的体长差异均不显著($-1.348 < t < 0.268, P > 0.05$)。

表 1 两种温度条件下捕食天台刺齿蚱和白翅叶蝉试验中隐翅甲和蜘蛛体长分析

Table 1 Analysis of body length of predators rove beetle and spider preying on the adults of springtail *Homidia tiantaiensis* and leafhopper *Thaia rubiginosa* under two temperature conditions

捕食者 Predators	捕食天台刺齿蚱试验 Experiments of preying on <i>H. tiantaiensis</i>	
	22 °C	12 °C
青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	7.10±0.130Ba	7.20±0.105Ba
拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	6.44±0.129Ca	6.38±0.156Ca
拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	3.94±0.183Ea	4.16±0.121Ea
拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	8.28±0.139Aa	8.14±0.14Aa
拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	5.10±0.134Da	5.06±0.068Da
捕食白翅叶蝉试验 Experiments of preying on <i>T. rubiginosa</i>		
青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	7.30±0.071Ba	7.18±0.159Ba
拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	6.38±0.183Ca	6.56±0.144Ca
拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	4.02±0.066Ea	4.34±0.194Ea
拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	8.26±0.150Aa	8.12±0.128Aa
拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	5.18±0.177Da	5.06±0.133Da

表中数据为体长(mm)平均数±标准误。同一猎物且相同温度试验中捕食者体长后的同列不同大写字母表示体长平均数间差异显著($\alpha = 0.05$, Duncan 氏新复极差法检验);同一猎物且不同温度试验中捕食者体长后的同行相同小写字母表示体长平均数间差异不显著($\alpha = 0.05$, 两独立样本的 t 检验)

2.2 不同温度下捕食性天敌对刺齿蚱和叶蝉的捕食功能反应

由图 1 和图 2 可知,在 22 °C 和 12 °C 下,随着这两种猎物密度的增加,所有捕食者对刺齿蚱和叶蝉的捕食量均逐渐增加,捕食功能反应曲线呈上升趋势。

在捕食刺齿蚱试验中,不同温度下捕食者对刺齿蚱捕食量的变化规律明显不同。在 22 °C 时,不同刺齿蚱密度下同一捕食者的捕食量间均差异显著($3.79 < F < 20.01, P < 0.05$);相同刺齿蚱密度下捕食者间的捕食量仅在刺齿蚱密度为 5 头/管时,狼蛛亚成蛛、豹蛛成蛛和亚成蛛的捕食量显著高于隐翅甲和狼蛛成蛛的捕食量($F = 8.19, P < 0.05$)。在 12 °C 时,不同刺齿蚱密度下同一捕食者的捕食量间只有隐翅甲、狼蛛亚成蛛的差异显著($F = 16.95, F = 21.37; P < 0.05$);相同刺齿蚱密度下,狼蛛和豹蛛亚成蛛的捕食量总是显著高于隐翅甲、狼蛛和豹蛛成蛛的捕食量($9.90 < F < 20.62, P < 0.05$)。另外,相同刺齿蚱密度下隐翅甲及狼蛛和豹蛛成蛛分别在 15、20 和 25 头/管时的捕食量、狼蛛亚成蛛分别在 15 和 20 头/管时的捕食量、豹蛛亚成蛛分别在 5、10 和 25 头/管时的捕食量在两种温度间存在显著性差异($2.05 < t < 13.09, P < 0.05$)(图 1)。

在捕食叶蝉试验中,不同温度下捕食者对叶蝉捕食量的变化规律也明显不同。在 22 °C 时,不同叶蝉密度下,除豹蛛成蛛外,同一捕食者的捕食量间均差异显著 ($9.60 < H < 15.01, P < 0.05$); 相同叶蝉密度下,捕食者间的捕食量仅在叶蝉密度为 15、20 和 25 头/管时存在显著性差异 ($11.54 < H < 14.35, P < 0.05$)。在 12 °C 时,不同叶蝉密度下狼蛛成蛛、狼蛛亚成蛛和豹蛛成蛛对叶蝉的捕食量间均无显著性差异 ($4.32 < H < 5.07, P > 0.05$), 而隐翅甲和豹蛛亚成蛛对叶蝉的捕食量间存在显著性差异 ($H = 13.34, H = 12.85, P < 0.05$); 除叶蝉密度为 10 头/管外,相同叶蝉密度下,捕食者的捕食量间均无显著性差异 ($3.40 < H < 7.56, P > 0.05$) (图 2)。另外,在两种温度间相同叶蝉密度下,隐翅甲在 25 头/管时的捕食量、狼蛛成蛛分别在 10、15、20 和 25 头/管时的捕食量、狼蛛亚成蛛分别在 15、20 和 25 头/管时的捕食量、豹蛛亚成蛛分别在 5、20 和 25 头/管时的捕食量间存在显著性差异 ($-2.80 < Z < -2.00, P < 0.05$) (图 2)。

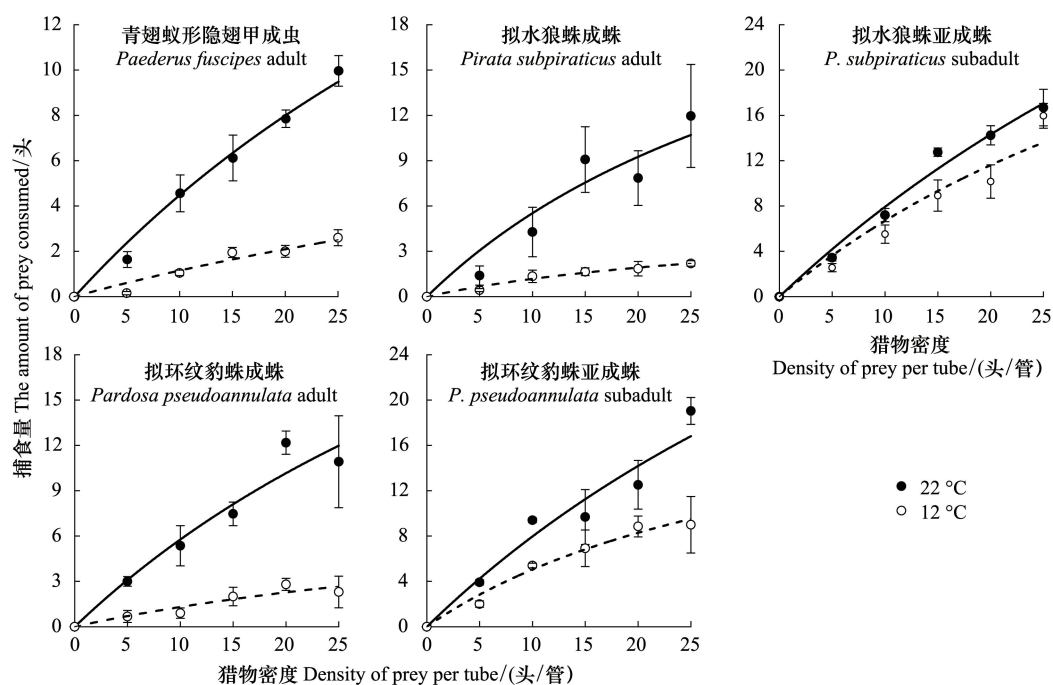


图 1 两种温度条件下隐翅甲和蜘蛛个体对天台刺齿蚱的捕食功能反应曲线

Fig.1 Functional response curves of rove beetle and spider individuals to the adults of springtail *Homidia tiantaiensis* under two temperature conditions

统计分析表明,这些捕食者的捕食功能反应模型拟合程度均达到了极显著水平 ($23.27 < F < 505.85, P < 0.01$),说明这些捕食者对这两种猎物的捕食功能反应均很好地符合了 Holling II 反应模型。同时, $1/N$ (猎物密度的倒数) 与 $1/N_a$ (被捕食的猎物数的倒数) 的相关系数 r 值在 0.840 至 0.994 间,均大于 $r_{(0.05,5)}$ 值 0.755,表明这些捕食者的捕食量与猎物密度间显著相关(表 2)。

在捕食刺齿蚱试验中,除了狼蛛亚成蛛外,22 °C 下其它捕食者的瞬时攻击率均明显高于 12 °C 下的瞬时攻击率;而 22 °C 下所有捕食者的处理时间均低于 12 °C 下的处理时间;22 °C 下所有捕食者的最大捕食量和 a/T_h 值均高于 12 °C 下的最大捕食量和 a/T_h 值;在 22 °C 或 12 °C 捕食刺齿蚱试验中,豹蛛和狼蛛亚成蛛的瞬时攻击率、最大捕食量和 a/T_h 值均明显高于其它捕食者,而它们的处理时间则明显低于其它捕食者的处理时间(表 2)。

在捕食叶蝉试验中,除了豹蛛成蛛外,22 °C 下其它捕食者的瞬时攻击率均明显高于 12 °C 下的瞬时攻击率;除了隐翅甲外,22 °C 下其它捕食者的处理时间均低于 12 °C 下的处理时间;22 °C 下所有捕食者的最大捕食量和 a/T_h 值均高于 12 °C 下的最大捕食量和 a/T_h 值。在 22 °C 下,狼蛛亚成蛛的瞬时攻击率和豹蛛亚成蛛的最大捕食量,均明显高于其它捕食者的瞬时攻击率和最大捕食量,而豹蛛亚成蛛的处理时间和豹蛛成蛛的 a/T_h

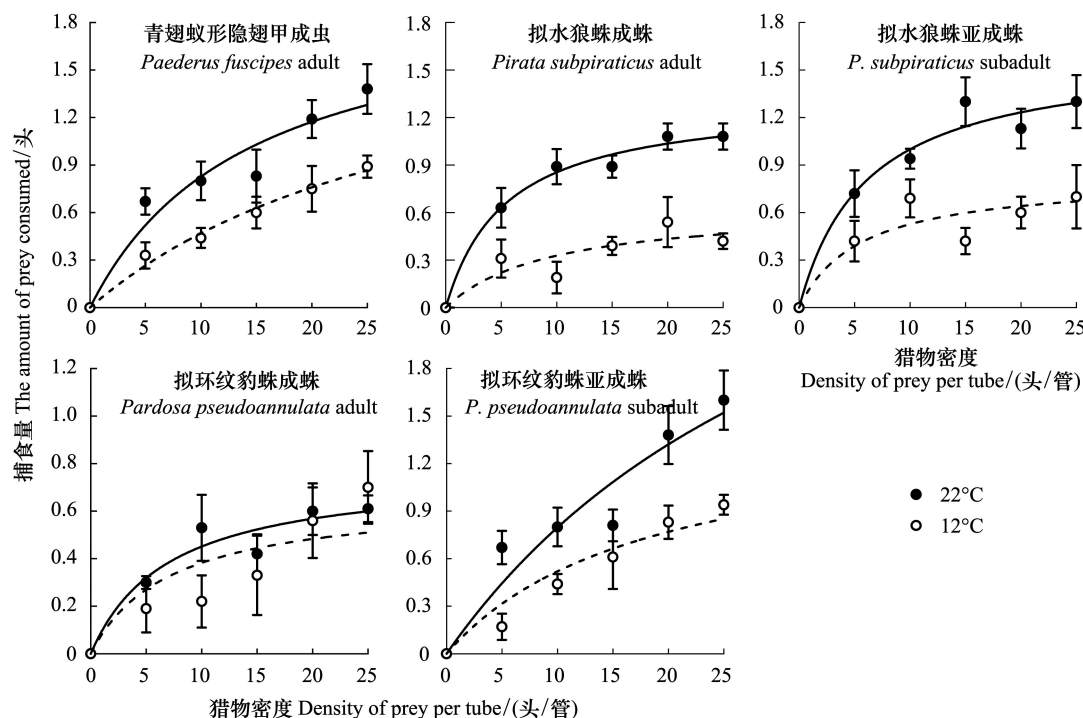


图2 两种温度条件下隐翅甲和蜘蛛个体对白翅叶蝉成虫的捕食功能反应曲线

Fig. 2 Functional response curves of rove beetle and spider individuals to the adults of leafhopper *Thaia rubiginosa* under two temperature conditions

T_h 值均明显低于其它捕食者的处理时间和 a/T_h 值。在 12℃ 下,狼蛛亚成蛛的瞬时攻击率高于其它捕食者的值;隐翅甲的最大捕食量明显高于其它捕食者的最大捕食量;狼蛛和豹蛛成蛛的 a/T_h 值相近,均明显低于其它捕食者的 a/T_h 值(表 2)。

另外,在 22℃ 或 12℃ 下,当猎物密度分别为 20 和 25 头/管时,所有捕食者对刺齿蚱的捕食量均显著高于对叶蝉的捕食量 ($-3.19 < Z < -1.97, P < 0.05$) (图 1、图 2);所有捕食者对刺齿蚱的瞬时攻击率、最大捕食量和 a/T_h 值均高于对叶蝉的这些参数值,而这些捕食者对刺齿蚱的处理时间则要小于对叶蝉的处理时间(表 2)。

2.3 不同温度下捕食性天敌对刺齿蚱和叶蝉的搜寻效应

从捕食者对刺齿蚱和叶蝉的搜寻效应结果(图 3、图 4)可知,22℃ 下所有天敌的搜寻效应值(刺齿蚱: 0.381—0.850,叶蝉: 0.024—0.139)均高于其 12℃ 下的搜寻效应值(刺齿蚱: 0.089—0.706,叶蝉: 0.018—0.046);两种温度下所有天敌对刺齿蚱和叶蝉的搜寻效应均与猎物密度呈负相关,随猎物密度的增加搜寻效应曲线呈明显下降趋势。隐翅甲、狼蛛和豹蛛成蛛对刺齿蚱的搜寻效应受温度影响明显,搜寻效应值从 22℃ 下的 0.5 以上急剧下降到 12℃ 下的 0.1,下降了 73.75%—79.21%;狼蛛和豹蛛亚成蛛对刺齿蚱的搜寻效应受温度干扰小,22℃ 和 12℃ 下的搜寻效应值均在 0.35 以上,温度变化导致的该效应值变化范围在 0.3 以内,下降了 15.55%—44.02%。

所有捕食者对叶蝉的搜寻效应随猎物密度的增加呈较为平缓下降趋势,特别是豹蛛成蛛的下降幅度最小。所有捕食者 22℃ 时的搜寻效应值与 12℃ 时的值相差较小,仅狼蛛成蛛和亚成蛛的值出现了明显变化,变化范围为 0.024—0.073,下降了 44.60%—61.34%;而隐翅甲、豹蛛成蛛和亚成蛛受温度变化影响最小,该值由 22℃ 降为 12℃ 时的变化范围为 0.004—0.053,下降了 16.80%—50.57%。

表 2 两种温度下隐翅甲和蜘蛛对天台齿跳和白翅叶蝉的捕食功能反应模型及参数值
Table 2 Functional response models and parameter values of predators rove beetle and spider to the adults of springtail *Homidia tiantaiensis* and leafhopper *Thaia rubiginosa* under two temperature conditions

温度 Temperature	捕食者 Predators	捕食功能反应方程 Functional response equation	r	模型检验 Model checking	瞬时攻击率/ a Instant attack rate	处理时间/ T_h Handling time	最大捕食量 $1/T_h$ Maximum predation number	a/T_h
22 °C	捕食天台齿跳 Preying on <i>H. tiantaiensis</i>							
	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	$N_a = 0.513N / (1 + 0.014N)$	0.994	$F = 505.85$ $P < 0.0001$	0.513	0.027	37.037	19.000
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	$N_a = 0.685N / (1 + 0.024N)$	0.952	$F = 58.38$ $P = 0.0011$	0.685	0.035	25.571	19.571
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	$N_a = 0.888N / (1 + 0.012N)$	0.992	$F = 414.93$ $P < 0.0001$	0.888	0.014	71.429	63.429
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	$N_a = 0.668N / (1 + 0.016N)$	0.973	$F = 122.72$ $P = 0.0003$	0.668	0.024	41.667	27.833
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	$N_a = 0.908N / (1 + 0.014N)$	0.972	$F = 113.77$ $P = 0.0004$	0.908	0.015	66.667	60.533
	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	$N_a = 0.127N / (1 + 0.011N)$	0.971	$F = 96.29$ $P = 0.0004$	0.127	0.087	11.494	1.460
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	$N_a = 0.151N / (1 + 0.028N)$	0.988	$F = 291.01$ $P < 0.0001$	0.151	0.185	5.405	0.816
12 °C	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	$N_a = 0.770N / (1 + 0.018N)$	0.967	$F = 87.91$ $P = 0.0005$	0.770	0.023	43.478	33.478
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	$N_a = 0.153N / (1 + 0.017N)$	0.946	$F = 58.33$ $P = 0.0011$	0.153	0.111	9.009	1.378
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	$N_a = 0.644N / (1 + 0.028N)$	0.990	$F = 41.20$ $P < 0.0001$	0.644	0.043	23.256	14.977
	捕食白翅叶蝉 Preying on <i>T. rubiginosa</i>							
	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	$N_a = 0.142N / (1 + 0.071N)$	0.968	$F = 100.66$ $P = 0.0004$	0.142	0.500	2.000	0.284
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	$N_a = 0.213N / (1 + 0.157N)$	0.994	$F = 249.38$ $P < 0.0001$	0.213	0.737	1.357	0.289
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	$N_a = 0.244N / (1 + 0.150N)$	0.959	$F = 230.56$ $P < 0.0001$	0.244	0.615	1.626	0.397

续表

温度 Temperature	捕食者 Predators	捕食功能反应方程 Functional response equation	r	模型检验 Model checking	瞬时攻击率/ a Instant attack rate	处理时间/ T_h Handling time	最大捕食量 $1/T_h$ Maximum predation number	a/T_h
12 ℃	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	$N_a = 0.102N / (1 + 0.133N)$	0.966	$F = 132.63$ $P = 0.0002$	0.102	1.304	0.767	0.078
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	$N_a = 0.092N / (1 + 0.026N)$	0.957	$F = 88.39$ $P = 0.0004$	0.092	0.283	3.534	0.325
	青翅蚊形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	$N_a = 0.060N / (1 + 0.030N)$	0.994	$F = 357.29$ $P < 0.0001$	0.060	0.533	1.876	0.113
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	$N_a = 0.077N / (1 + 0.135N)$	0.882	$F = 44.41$ $P = 0.0019$	0.077	1.753	0.570	0.044
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	$N_a = 0.146N / (1 + 0.180N)$	0.906	$F = 44.44$ $P = 0.0019$	0.146	1.233	0.811	0.118
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	$N_a = 0.088N / (1 + 0.142N)$	0.840	$F = 23.27$ $P = 0.0063$	0.088	1.614	0.620	0.055
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	$N_a = 0.077N / (1 + 0.054N)$	0.969	$F = 122.95$ $P = 0.0003$	0.077	0.701	1.427	0.110

N : 猎物密度; N_a : 被捕食的猎物数。 N : Density of prey, N_a : Numbers of prey consumed

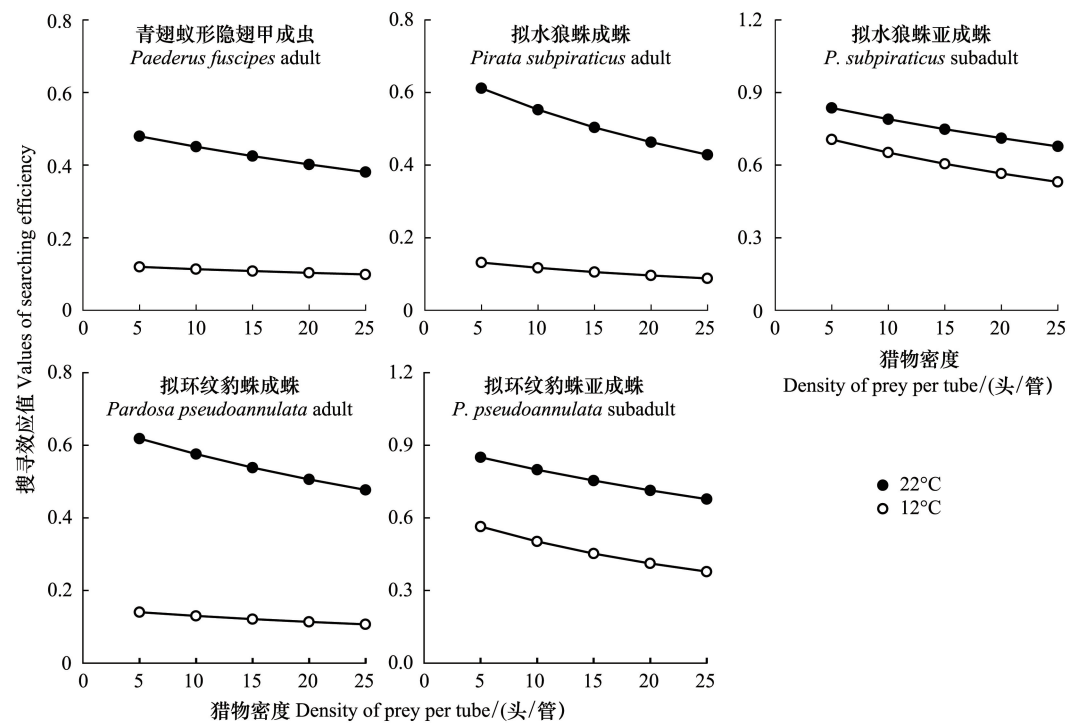


图3 两种温度条件下隐翅甲和蜘蛛捕食天台刺齿蚱的搜寻效应曲线

Fig.3 Searching efficiency curves of predators rove beetle and spider to the adults of springtail *Homidia tiantaiensis* under two temperature conditions

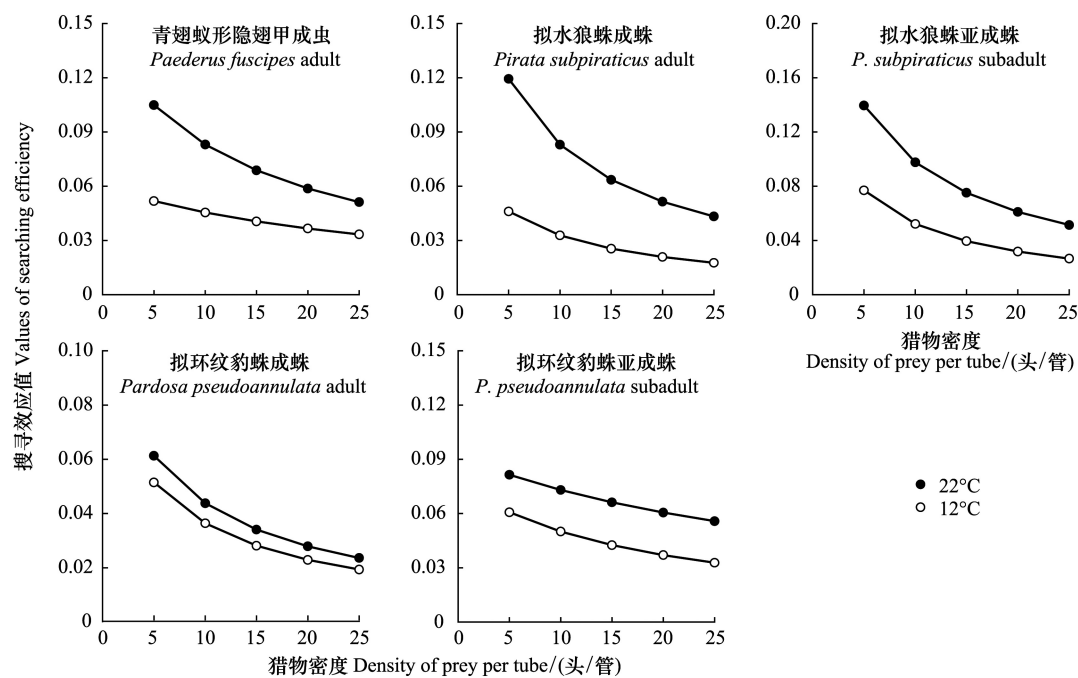


图4 两种温度条件下隐翅甲和蜘蛛捕食白翅叶蝉成虫的搜寻效应曲线

Fig.4 Searching efficiency curves of predators rove beetle and spider to the adults of leafhopper *Thaia rubiginosa* under two temperature conditions

2.4 不同温度下捕食性天敌自身密度对其捕食的干扰效应

经干扰效应模型拟合,两种温度下捕食者自身密度对其捕食刺齿蚱和叶蝉的干扰效应模型及参数值见表3。由表3可知,捕食作用率与捕食者密度的相关系数 r 值在0.954至0.999间,均大于 $r_{(0.01,4)}$ 值0.917,表明这些天敌自身密度与其捕食量极显著相关。经卡方适合性检验,捕食刺齿蚱和叶蝉试验中各天敌在两种温度下的 χ^2 值在 6.145×10^{-7} 至 4.100×10^{-3} 间,均小于 $\chi^2_{(0.05,4)}$ 值9.49,说明这些天敌干扰效应方程均拟合良好,均能很好地反映它们自身密度的干扰效应。

表3 两种温度下隐翅甲和蜘蛛自身密度对其捕食刺齿蚱和叶蝉成虫的干扰效应模型及参数值

Table 3 Models and parameter values of intraspecific interference effect of predators rove beetle and spider at different densities of their individuals preying on the adults of springtail and leafhopper under two temperature conditions

温度 Temperature	捕食者 Predators	种内干扰效应方程 Intraspecific interference effect equation	相关系数 r Correlation coefficient	搜寻常数 Q Searching constant	干扰效应系数 m Interference effect coefficient	χ^2
捕食天台刺齿蚱试验 Experiments of preying on <i>H. tiantaiensis</i>						
22 °C	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	$E = 0.622P^{-0.75}$	0.954	0.622	0.75	3.110×10^{-3}
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	$E = 0.746P^{-1.64}$	0.999	0.746	1.64	1.901×10^{-4}
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	$E = 0.809P^{-1.14}$	0.998	0.809	1.14	2.107×10^{-4}
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	$E = 0.411P^{-0.72}$	0.983	0.411	0.72	4.318×10^{-4}
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	$E = 0.946P^{-1.06}$	0.999	0.946	1.06	1.930×10^{-4}
12 °C	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	$E = 0.163P^{-0.57}$	0.970	0.163	0.57	9.626×10^{-5}
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	$E = 0.182P^{-1.07}$	0.999	0.182	1.07	8.950×10^{-6}
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	$E = 0.762P^{-1.46}$	0.995	0.762	1.46	7.166×10^{-4}
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	$E = 0.226P^{-0.68}$	0.995	0.226	0.68	3.552×10^{-5}
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	$E = 0.719P^{-1.06}$	0.966	0.719	1.06	4.100×10^{-3}
捕食白翅叶蝉试验 Experiments of preying on <i>T. rubiginosa</i>						
22 °C	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	$E = 0.054P^{-0.52}$	0.989	0.054	0.52	3.546×10^{-6}
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	$E = 0.053P^{-0.67}$	0.998	0.053	0.67	6.145×10^{-7}
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	$E = 0.095P^{-0.99}$	0.992	0.095	0.99	1.576×10^{-5}
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	$E = 0.027P^{-0.39}$	0.983	0.027	0.39	8.395×10^{-7}
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	$E = 0.054P^{-0.70}$	0.995	0.054	0.70	1.840×10^{-6}
12 °C	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	$E = 0.039P^{-0.82}$	0.989	0.039	0.82	2.965×10^{-6}
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	$E = 0.027P^{-0.45}$	0.979	0.027	0.45	1.357×10^{-6}
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	$E = 0.027P^{-0.44}$	0.982	0.027	0.44	1.096×10^{-6}
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	$E = 0.026P^{-0.73}$	0.971	0.026	0.73	3.035×10^{-6}
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	$E = 0.039P^{-0.80}$	0.988	0.039	0.80	3.134×10^{-6}

E :捕食作用率; P :捕食者密度。 E :Predation ratio, P :Predator density

在 22 ℃ 下,豹蛛和狼蛛亚成蛛对刺齿蚱的搜寻常数值最高,其次是狼蛛成蛛、隐翅甲和豹蛛成蛛的值,搜寻常数最高值是最低值的 2.3 倍;干扰系数值以狼蛛成蛛的为最高,其次是狼蛛亚成蛛、豹蛛亚成蛛、隐翅甲和豹蛛成蛛的值,干扰系数最高值是最低值的 2.3 倍。在 12 ℃ 下,狼蛛亚成蛛对刺齿蚱的搜寻常数值最高,其次是豹蛛亚成蛛的值,而豹蛛成蛛、狼蛛成蛛和隐翅甲的值要明显低于前 2 者的值,搜寻常数最高值是最低值的 4.7 倍;干扰系数值以狼蛛亚成蛛的为最高,其次是豹蛛亚成蛛和狼蛛成蛛的值,而豹蛛成蛛和隐翅甲的值最小,干扰系数最高值是最低值的 2.6 倍(表 3)。

在 22 ℃ 下,狼蛛亚成蛛对叶蝉的搜寻常数值最高,其次是三者间接近的豹蛛亚成蛛、隐翅甲和狼蛛成蛛的值,最小的是豹蛛成蛛的值,搜寻常数最高值是最低值的 3.5 倍;干扰系数值以狼蛛亚成蛛的为最高,其次是豹蛛亚成蛛、狼蛛成蛛、隐翅甲和豹蛛成蛛的值,干扰系数最高值是最低值的 2.5 倍。在 12 ℃ 下,豹蛛亚成蛛和隐翅甲对叶蝉的搜寻常数值最高,其次是狼蛛成蛛和亚成蛛、豹蛛成蛛的值,搜寻常数最高值是最低值的 1.5 倍;干扰系数值以隐翅甲的为最高,其次是豹蛛亚成蛛和成蛛的值,而狼蛛成蛛和亚成蛛的值最小,干扰系数最高值是最低值的 1.9 倍(表 3)。

在两种温度下,所有捕食者对刺齿蚱和叶蝉的捕食作用率均随捕食者自身密度的增加而下降(图 5、图 6)。其中,在 22 ℃ 下,所有捕食者的捕食作用率下降幅度均较大;在 12 ℃ 下,多数捕食者的捕食作用率下降幅度较大,但隐翅甲和狼蛛成蛛对刺齿蚱、狼蛛亚成蛛对叶蝉的捕食作用率下降幅度较小。当捕食者密度为 5 头/管时,两种温度下所有捕食者自身密度对其捕食能力的干扰作用最大,对刺齿蚱和叶蝉的捕食作用率均降至最低值,降幅为 50.19%—92.65%,说明此时捕食者自身密度对其捕食能力存在较强的干扰作用(图 5、图 6)

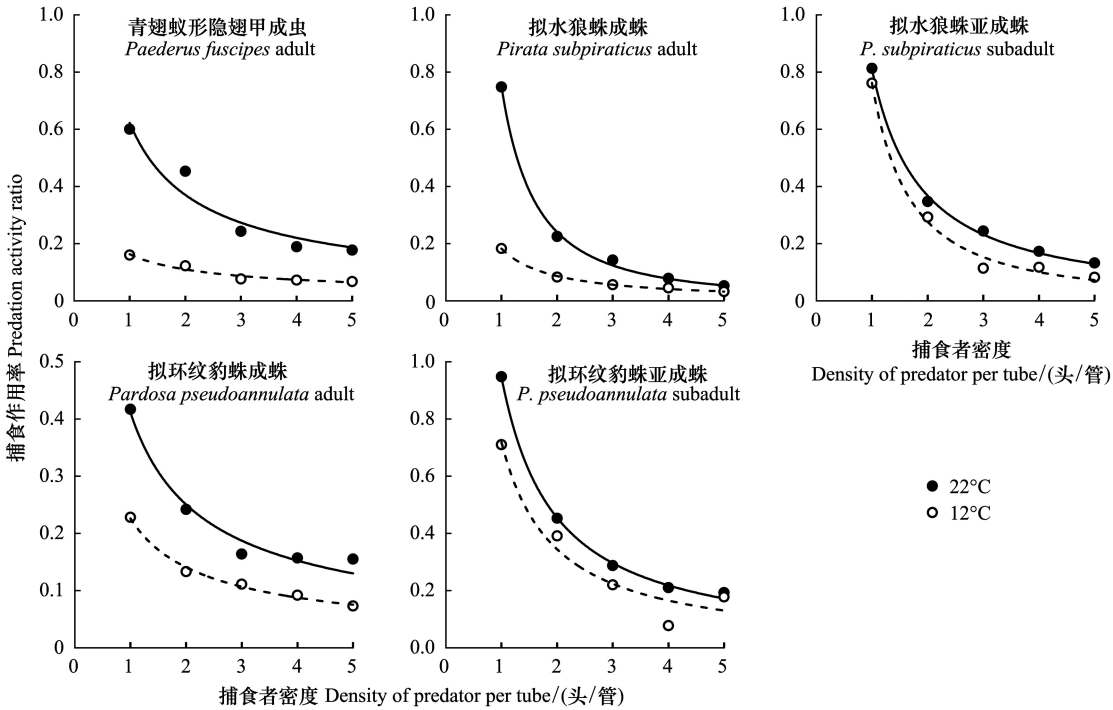


图 5 两种温度下隐翅甲和蜘蛛自身密度对其捕食天台刺齿蚱的干扰效应曲线

Fig.5 Intraspecific interference effect curves of predators rove beetle and spider at different densities of their individuals preying on the adults of springtail *Homidia tiantaiensis* under two temperature conditions

2.5 不同温度下捕食性天敌的捕食偏好性分析

当猎物总数固定为 20 头时,以不同比例放入刺齿蚱和叶蝉后所有捕食者在两种温度下的猎物选择性指数均大于 1,表明这些捕食者在捕食刺齿蚱和叶蝉时存在选择偏好性,总是更偏好捕食刺齿蚱(表 4)。同时,

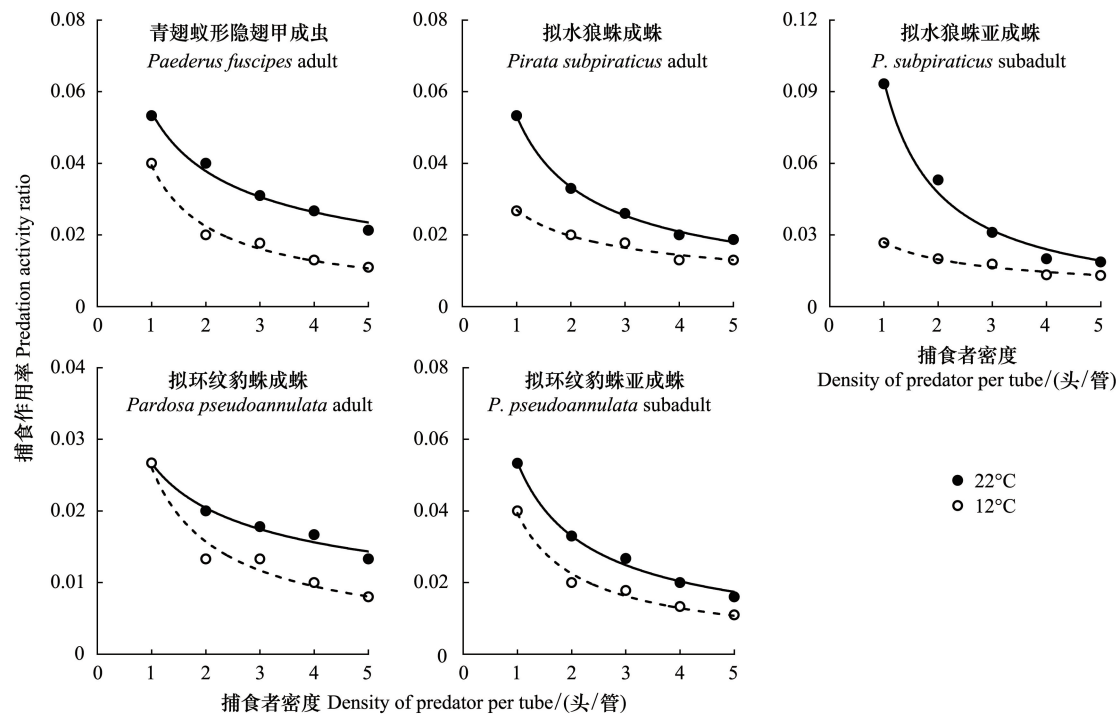


图6 两种温度下隐翅甲和蜘蛛自身密度对其捕食白翅叶蝉成虫的干扰效应曲线

Fig.6 Intraspecific interference effect curves of predators rove beetle and spiders at different densities of their individuals preying on the adults of leafhopper *Thaia rubiginosa* under two temperature conditions

温度也显著影响了这些捕食者的捕食作用,不同温度下这些捕食者的猎物选择性指数变化规律明显不同。其中,在 22℃下,10 头叶蝉和 10 头刺齿蚧处理中的豹蛛成蛛的选择性指数(28.00)要远高于其它所有处理中的捕食者的选择性指数(2.40—9.67);在 12℃下,捕食者的选择性指数最高值(17.33)属于 5 头叶蝉和 15 头刺齿蚧处理中的豹蛛亚成蛛,其次是该处理中的狼蛛亚成蛛选择性指数(15.00),而隐翅甲的选择性指数均较低(1.44—3.75)(表 4)。

表 4 两种温度条件下隐翅甲和蜘蛛对叶蝉和刺齿蚧的捕食偏好性

Table 4 Predation preference of predators rove beetle and spider to the adults of leafhoppers and springtails under two temperature conditions

叶蝉和刺齿蚧数量 Numbers of <i>T. rubiginosa</i> and <i>H. tiantaiensis</i>	捕食者 Predators	被捕食量/头 Killed numbers		选择性指数 Food selectivity index
		白翅叶蝉 <i>T. rubiginosa</i>	天台刺齿蚧 <i>H. tiantaiensis</i>	
温度为 22 ℃ 下的试验 Experiments at 22 ℃				
5 头白翅叶蝉和 15 头天台刺齿蚧	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	0.60±0.25	8.00±1.30	4.44
5 <i>T. rubiginosa</i> and 15 <i>H. tiantaiensis</i>	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	1.40±0.25	9.80±2.80	2.33
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	0.60±0.40	11.40±0.51	6.33
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	0.20±0.20	5.80±2.04	9.67
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	0.80±0.37	12.60±0.51	5.25
10 头白翅叶蝉和 10 头天台刺齿蚧	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	1.20±0.20	3.80±0.58	3.17

续表

叶蝉和刺齿蚱数量 Numbers of <i>T. rubiginosa</i> and <i>H. tiantaiensis</i>	捕食者 Predators	被捕食量/头 Killed numbers		选择性指数 Food selectivity index
		白翅叶蝉 <i>T. rubiginosa</i>	天台刺齿蚱 <i>H. tiantaiensis</i>	
10 <i>T. rubiginosa</i> and 10 <i>H. tiantaiensis</i>	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	1.40±0.51	7.20±1.02	5.14
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	0.80±0.37	6.40±0.51	8.00
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	0.20±0.20	5.60±1.08	28.00
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	1.20±0.58	7.20±0.97	6.00
15 头白翅叶蝉和 5 头天台刺齿蚱	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	1.40±0.25	1.60±0.40	3.43
15 <i>T. rubiginosa</i> and 5 <i>H. tiantaiensis</i>	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	1.60±0.25	1.80±0.49	3.38
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	1.00±0.32	0.80±0.37	2.40
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	0.80±0.20	1.00±0.45	3.75
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	1.40±0.51	4.00±0.63	8.57
温度为 12 ℃ 下的试验 Experiments at 12 ℃				
5 头白翅叶蝉和 15 头天台刺齿蚱	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	0.60±0.25	2.60±0.25	1.44
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	0.40±0.40	7.60±1.91	6.33
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	0.20±0.20	9.00±1.34	15.00
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	0.00	2.00±0.55	—
10 头白翅叶蝉和 10 头天台刺齿蚱	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	0.20±0.20	10.40±1.60	17.33
	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	1.00±0.00	2.20±0.58	2.20
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	0.60±0.40	5.60±0.51	9.33
	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	0.20±0.20	2.80±0.86	14.00
10 <i>T. rubiginosa</i> and 10 <i>H. tiantaiensis</i>	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	0.00	1.40±0.25	—
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	0.60±0.25	6.60±1.17	11.00
	青翅蚁形隐翅甲成虫 <i>P. fuscipes</i> adult	0.80±0.37	1.00±0.32	3.75
	拟水狼蛛成蛛 <i>P. subpiraticus</i> adult	0.80±0.37	0.60±0.25	2.25
15 头白翅叶蝉和 5 头天台刺齿蚱	拟水狼蛛亚成蛛 <i>P. subpiraticus</i> subadult	0.33±0.33	1.00±1.00	9.09
	拟环纹豹蛛成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> adult	0.25±0.25	1.00±0.41	12.00
	拟环纹豹蛛亚成蛛 <i>P. pseudoannulata</i> subadult	0.40±0.25	1.20±0.37	9.00

表中数据为平均数±标准误

2.6 不同温度下捕食性天敌的耐冷性分析

在 22 ℃ 和 12 ℃ 快速冷驯化后,隐翅甲、狼蛛成蛛和亚成蛛、豹蛛成蛛和亚成蛛各自 SCP 和 FP 均呈规律性变化(图 7)。其中,两种温度下的 SCP 均值依次为-9.2 ℃、-8.8 ℃、-6.4 ℃、-7.0 ℃、-7.9 ℃,而 FP 均值分别为-7.0 ℃、-5.9 ℃、-3.9 ℃、-4.7 ℃、-5.5 ℃。两种温度间除了狼蛛成蛛的 SCP 和豹蛛亚成蛛的 FP 显著差异外($t = -6.328, t = 2.644; P < 0.05$),其它捕食者间的 SCP 和 FP 均无显著性差异($-1.884 < t < 1.093, P > 0.05$);尽管如此,通常 12 ℃ 低温诱导下狼蛛和豹蛛亚成蛛的 SCP 与 FP 呈下降趋势,而狼蛛和豹蛛成蛛的 SCP 与 FP 呈增加趋势(图 7)。

在 22 ℃ 和 12 ℃ 下,这些捕食者间的 SCP 或 FP 均差异极显著($6.060 < F < 54.428, P < 0.001$),22 ℃ 下的 SCP 和 FP 以及 12 ℃ 下的 SCP 的排序均为狼蛛亚成蛛>豹蛛成蛛>豹蛛亚成蛛>狼蛛成蛛>隐翅甲,但在 12 ℃ 下的 FP,它们的排序为豹蛛成蛛>狼蛛亚成蛛>豹蛛亚成蛛>狼蛛成蛛>隐翅甲(图 7)。

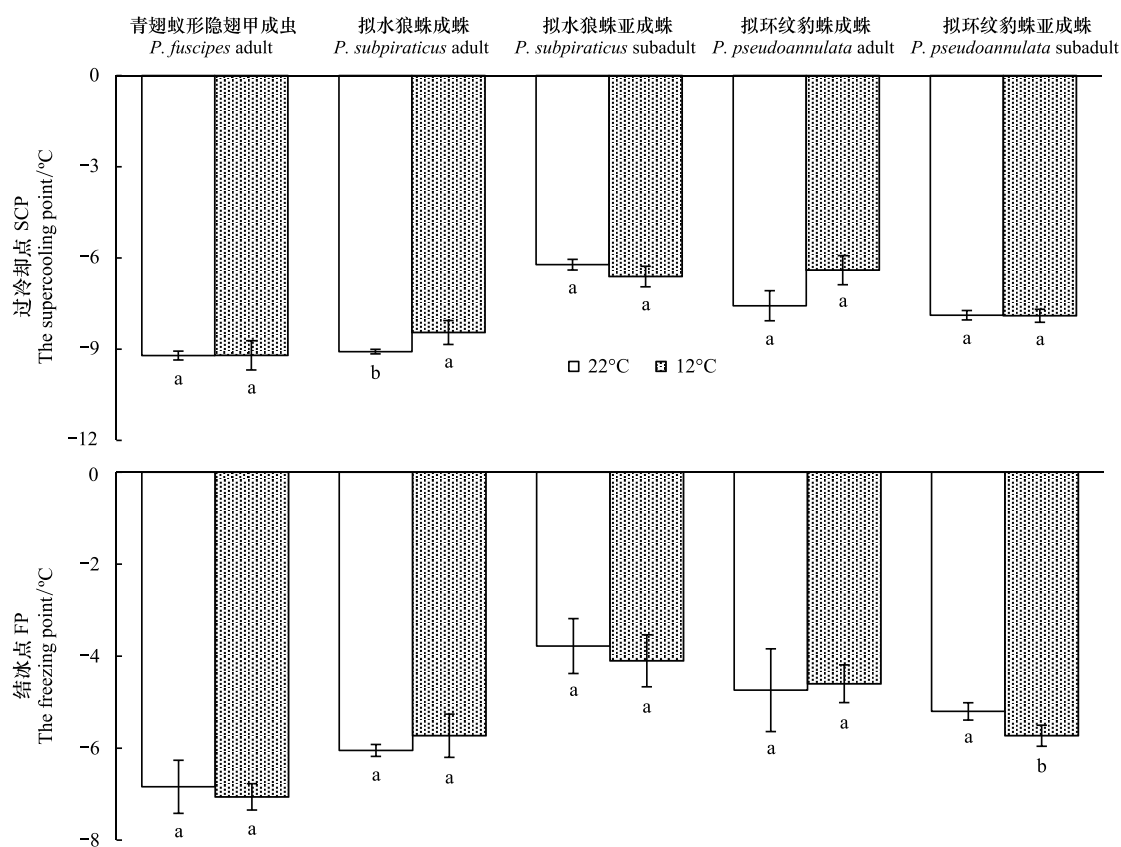


图 7 隐翅甲和蜘蛛在两种温度快速冷驯化后的过冷却点 SCP 和结冰点 FP

Fig.7 The supercooling point (SCP) and freezing point (FP) of rove beetle and spider induced rapidly by two temperatures

图中柱状体顶部相同小写字母表示同一捕食者在两种温度诱导下的 SCP 或 FP 间无显著性差异($\alpha = 0.05$, 两独立样本的 t 检验)

3 讨论

本文以冬水田休耕季节主要捕食性天敌青翅蚁形隐翅甲成虫、拟水狼蛛和拟环纹豹蛛成蛛、亚成蛛及它们的主要猎物天台刺齿蚱和白翅叶蝉为代表,研究了温度变化对捕食者捕食猎物的影响,重点强调了近年重新鉴定和明确的天台刺齿蚱在 6—8 个月非作物生育期低温条件下作为这些捕食者猎物的重要性。

3.1 休耕期冬水田捕食性天敌的越冬虫态及猎物的生态功能分析

本试验以冬水田休耕期优势捕食性天敌拟水狼蛛和拟环纹豹蛛两种常见的虫态以及青翅蚁形隐翅甲成虫为代表研究了它们的捕食作用。我们及其它相关研究指出,拟水狼蛛和拟环纹豹蛛均为冬水田或冬闲田休

耕季节优势捕食者,均以成蛛、亚成蛛和幼蛛越冬^[4,21-22,27];而冬水田休耕期或稻田生境越冬期青翅蚁形隐翅甲成虫的密度很大^[4,20,28]。同时,结合李剑泉等^[21]和王智^[22]室内饲养拟水狼蛛和拟环纹豹蛛的研究结果可知,本研究供试的拟水狼蛛和拟环纹豹蛛亚成蛛分别约为4龄和5龄。由于捕食者体型或虫龄大小能显著影响它们对猎物的捕食量和捕食功能反应^[12,14,29-30];而本研究结果表明,同一温度或不同温度条件下捕食者同一种且相同虫态个体的体长间均符合正态分布,且差异不显著,说明这些供试捕食者个体能够用于本试验中不同温度条件下的捕食作用比较试验。

本研究通过分析休耕季节冬水田2种蜘蛛和青翅蚁形隐翅甲对两种主要猎物的捕食作用,强调了天台刺齿蛾等弹尾虫种类在该季节维持这些天敌种群发生的重要性。虽然白翅叶蝉是南方稻区水稻上的重要害虫之一^[31],一些水稻生育期的研究分析了这3种天敌对白翅叶蝉的捕食作用^[32],但尚无休耕季节冬水田白翅叶蝉的研究报道。迄今,尽管对稻田生态系统弹尾虫生态功能的研究较多,但因缺乏相关鉴定资料或对该类群分类的不重视,多数研究对它们的分类以目/纲级分类单元为主^[33-35],而在种级分类水平上尚存疑问^[18],甚至有错误现象^[23,36]。近年来通过广泛调查发现,我国不同稻区地表弹尾虫的种类分布差异较大,但也存在一些发生量大且重要的广布种类,如我们重新鉴定的长角蛾科中的2个种,即天台刺齿蛾和纵纹刺齿蛾 *H. social*^[4-5]。我们前期研究表明,这2种弹尾虫是不同种类蜘蛛的重要猎物,其中拟水狼蛛在冬水田休耕季节捕食纵纹刺齿蛾的阳性检出率达到了69%^[37];进一步利用定量实时聚合酶链反应(Quantitative real-time PCR)对冬水田不同种类蜘蛛捕食该刺齿蛾的DNA量化比较结果显示,拟水狼蛛是更为活跃的该刺齿蛾捕食者^[5]。这里需要特别说明的是,这些弹尾虫种类在休耕季节稻田不应该仅仅被定义为捕食性天敌的替代猎物,而是捕食者的主要猎物;同时它们又能促进水稻等田间植物残体的分解,是稻田休耕期重建的节肢动物群落中的“关键或中心”节肢动物类群^[4]。与上述水稻休耕季节冬水田弹尾虫的研究结果相比,在水稻生育期“水稻-害虫-天敌”三营养系统中它们的生态功能更多地被定义为“中性或无害”,仅仅作为优势捕食者蜘蛛等的随机选择性猎物,起到调控捕食性天敌拟水狼蛛等对主要害虫稻飞虱等捕食的作用^[33-35,38]。另外,在水稻生态系统,鲜有研究青翅蚁形隐翅甲捕食弹尾虫的报道。

3.2 温度变化对捕食性天敌捕食功能反应的影响

虽然捕食性天敌捕食作用研究的新方法和新技术在不断发展,如先后出现的酶联免疫方法^[32,36,39]、稳定同位素技术^[38]、分子技术^[5,37]和视频录像分析技术^[40]等,但依靠直接观察和计数的传统的捕食功能反应等技术和方法仍然在捕食性天敌捕食作用的研究中不可或缺^[11,14]。另外,影响捕食性天敌捕食作用的非生物胁迫因素有很多,其中温度对捕食性天敌的捕食量影响较大,特别是低温条件^[12-13,41-42]。由于狼蛛和豹蛛成蛛、亚成蛛及隐翅甲成虫在冬水田越冬期均有捕食活动,特别是冬水田休耕季节的前期(再生稻期)和后期(水稻移栽前期)^[4-5];甚至稻田气温达5℃以上的晴天,蜘蛛也能出洞觅食^[21]。因此,本研究利用捕食功能反应方法研究模拟条件下的冬水田季节温度变化对稻田主要捕食者捕食作用的影响有重要的现实意义。

本研究结果表明,在22℃和12℃下,所有捕食者对刺齿蛾和叶蝉的捕食功能反应均符合Holling II反应模型,这些捕食者的捕食量与猎物密度极显著正相关。相关研究表明,尽管捕食者对猎物不同龄期的功能反应模型存在差异^[43],但通常单头捕食者的捕食功能反应符合Holling II反应模型^[17-18,44-45]。在一定范围内,温度越高,捕食者的生理代谢就越快,捕食率也就越高^[46]。尽管如此,我们发现温度降低没有影响狼蛛亚成蛛对猎物的瞬时攻击率和作用时间,相反却增强了它们的这种捕食反应特性,这可能反映了这些蜘蛛亚成蛛更强的抗低温适应能力和捕食作用。相关的报道也指出,与成蛛相比,拟水狼蛛若蛛捕食白背飞虱 *Sogatella furcifera* 的能力要更强^[47]。

另外,从本试验两种温度下所有捕食者对刺齿蛾的瞬时攻击率、最大捕食量和 a/T_h 值均相应地高于对叶蝉的这些参数值可知,刺齿蛾是这些捕食者的主要嗜食猎物,而低温条件下隐翅甲相对于狼蛛和豹蛛而言也更嗜好捕食叶蝉。

3.3 温度变化对捕食性天敌搜寻效应及其自身密度干扰效应的影响

搜寻效应是捕食者捕食猎物的行为反应结果。随猎物密度增加,搜寻效应则下降^[14]。本研究结果表明,

尽管在同一温度下,捕食性天敌对刺齿蚧和叶蝉的搜寻效应值均随猎物密度增加而下降,但 22 ℃ 下的搜寻效应值要高于 12 ℃ 的值,且该搜寻效应值与刺齿蚧密度的负相关程度要明显高于与叶蝉密度的负相关程度,这说明刺齿蚧密度对该搜寻效应的影响更大;另外,隐翅甲成虫、狼蛛和豹蛛成蛛对刺齿蚧的搜寻效应受温度影响明显,而对叶蝉的搜寻效应受温度影响不明显,这进一步说明了这些捕食者对两种猎物嗜食程度存在差异。相关研究指出,温度能显著影响捕食者对猎物的搜寻效应^[43],且捕食者的这种搜寻效应与不同猎物种类有关^[18]。

在捕食猎物时,隐翅甲、狼蛛和豹蛛自身密度会影响其捕食效率;其自身密度越大,干扰作用就越强,捕食作用率也会逐渐降低^[44,48-49]。本研究结果表明,无论猎物是刺齿蚧还是叶蝉,两种温度下这些捕食者随自身数量增多,其捕食作用率均下降,这种关系显然符合 Hassell 模型;且这些天敌的干扰效应方程均能很好地反映它们自身密度的干扰效应。但在两种温度和不同猎物条件下,该干扰效应方程的参数值出现了较大变化。在两种温度下,捕食者对刺齿蚧的搜寻常数值和干扰系数值均以狼蛛和豹蛛亚成蛛的为最高;在 22 ℃ 下它们对叶蝉的搜寻常数值和干扰系数值均以狼蛛亚成蛛的为最高,而在 12 ℃ 下的这两个参数值却以豹蛛亚成蛛或隐翅甲成虫的为最高,这也反应了这些捕食者对温度和猎物种类变化的响应程度存在明显的差异。研究指出,温度变化能影响捕食者的干扰效应;同一捕食者密度下,随温度升高,捕食者的捕食作用率增大,其自身干扰效应就增强,干扰系数和搜寻常数会变大^[50];而这显然也与它们对猎物的捕食选择性本身就存在差异密切相关^[18]。

3.4 温度变化对捕食性天敌捕食偏好性的影响

大量研究指出,青翅蚁形隐翅甲、拟水狼蛛和拟环纹豹蛛都是游猎型广食性捕食者,能捕食多种猎物^[17,19,22,47,51-52]。尽管如此,本研究发现,这些捕食者对不同猎物的捕食显然存在选择偏好性,更嗜好捕食刺齿蚧;这与庞保平等^[18]的研究结果有一定相似性,即在长角蚧 *Salina* sp. 和白背飞虱共存系统中,拟环纹豹蛛更嗜好捕食该长角蚧。李剑泉和赵志模^[53] 研究发现,在不同猎物共存系统中,拟水狼蛛最喜欢捕食褐飞虱 *Nilaparvata lugens*,其次是白背飞虱,对黑尾叶蝉 *Nephotettix nigropictus* 的捕食量很小。周集中和陈常铭^[51] 研究表明,相较于褐飞虱其他虫态,拟环纹豹蛛更嗜好捕食短翅成虫。Mishra 等^[54] 研究指出,与稻缘蝽 *Leptocoris varicornis* 和蚱蜢 *Oxya nitidula* 若虫相比,稻田优势种苏门答腊豹蛛 *Pardosa sumatrana* 对黑尾叶蝉、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 和三化螟 *Scirpophaga incertulas* 成虫的捕食量更大。同时,本试验也发现,温度变化也对这些捕食者的猎物选择性指数产生了较大影响,但总的取食偏好性未发生改变。其它相关研究也指出,不同温度下环纹小肥螋 *Euborellia annulipes* 总是对小菜蛾 *Plutella xylostella* 幼虫具有捕食偏好性^[55]。总之,研究冬水田休耕季节这些广食性捕食者对温度的适应性和对猎物的选择偏好性,有益于采取更加有效的天敌保护对策从而为翌年制定更加有效的稻田绿色防控措施打下坚实的理论参考依据。

3.5 捕食性天敌的耐冷性与其捕食作用关系

昆虫是变温动物,对季节变化的自身温度调节能力直接影响着其种群的生存、繁殖和分布,特别是适应低温严寒的能力。因此,研究冬水田休耕季节隐翅甲、狼蛛和豹蛛的耐低温特性对保护它们的种群发生,尤其是捕食作用具有重要意义。由于捕食者的 SCP 和 FP 存在显著的季节性变化规律^[15],为此,本研究模拟了冬水田休耕季节两种代表性温度条件,测定了它们诱导下的这些捕食者的 SCP 和 FP,并结合其捕食作用,分析它们耐冷性参数与其捕食作用的关系。

本研究表明,通常两种温度间的各捕食者的 SCP 和 FP 差异不显著。但是,不同温度诱导下,隐翅甲、狼蛛与豹蛛之间的 SCP 和 FP 存在显著性差异;其中,隐翅甲的 SCP 和 FP 均低于狼蛛和豹蛛成、亚成蛛的值,这说明隐翅甲有更强的适应低温的能力。尽管如此,由于 SCP 和 FP 只是反映昆虫存活低温下限,故本研究中没有发现它们与这些捕食者的捕食作用强弱有显著的正相关性;但在远高于它们 SCP 和 FP 的试验温度中,通常狼蛛和豹蛛亚成蛛的瞬时攻击率、最大捕食量和 a/T_h 值都最大,表现出与它们的 SCP 和 FP 负相关的关系;而隐翅甲仅在 12 ℃ 下与狼蛛和豹蛛亚成蛛一起表现出了较强的捕食叶蝉能力,这也可能与其本身较强

的耐冷能力和嗜好捕捉叶蝉有关。我们相关的研究指出,在拟环纹豹蛛成蛛和青翅蚁形隐翅甲成虫共存系统中,隐翅甲具有更强的耐冷特性,在低温条件下其捕食行为表现的更为积极;尽管在 22 ℃ 各处理条件下隐翅甲总是豹蛛的集团内猎物(单向性捕食),隐翅甲被捕食率为 89%—100%,但在 12 ℃ 相同各处理条件下豹蛛也常被隐翅甲作为集团内猎物捕食(双向性捕食),豹蛛被捕食率为 10%—60%(作者待发表资料)。另外,我们也发现,相对于成蛛,温度降低后狼蛛和豹蛛亚成蛛的耐冷能力均增强,这也在一定程度上解释了为什么这些亚成蛛在低温条件下表现出了更强的捕食能力。

参考文献(References):

- [1] 陈桂权. 稻作与环境: 清代以来四川冬水田的历史变迁与技术选择. 自然科学史研究, 2018, 37(4): 461-471.
- [2] 魏朝富, 高明, 黄勤, 车福才, 杨剑虹, 谢德体, 蔡祖聪, 徐华. 耕种制度对西南地区冬水田甲烷排放的影响. 土壤学报, 2000, 37(2): 157-165.
- [3] 张文庆, 古德祥, 张古忍. 论短期农作物生境中节肢动物群落的重建 I. 群落重建的概念及特性. 生态学报, 2000, 20(6): 1107-1112.
- [4] 白耀宇, 庞帅, 殷禄燕, 宋艾妮, 祝增荣. 冬水田典型生境类型节肢动物群落多样性及生物量特征. 生态学报, 2018, 38(23): 8630-8651.
- [5] Sun J Q, Pang S, Wang X Q, Wang G H, Zhu Z R, Cheng J A, Bai Y Y. Molecular quantification of spider preying on springtails in winter-spring fallow waterlogged paddy fields. Applied Entomology and Zoology, 2021, 56(2): 165-172.
- [6] Barton B T. Local adaptation to temperature conserves top-down control in a grassland food web. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011, 278(1721): 3102-3107.
- [7] Pandian T J, Mathavan S, Jeyagopal C P. Influence of temperature and body weight on mosquito predation by the dragonfly nymph *Mesogomphus lineatus*. Hydrobiologia, 1979, 62(2): 99-104.
- [8] Laws A N, Joern A. Grasshopper fecundity responses to grazing and fire in a Tallgrass prairie. Environmental Entomology, 2011, 40(5): 979-988.
- [9] 曾粮斌, 程毅, 严准, 马骏, 任顺祥, 魏林, 薛召东. 拟环纹豹蛛和前凹豹蛛对小菜蛾的捕食作用. 中国农学通报, 2016, 32(26): 48-54.
- [10] Walker R, Wilder S M, González A L. Temperature dependency of predation; increased killing rates and prey mass consumption by predators with warming. Ecology and Evolution, 2020, 10(18): 9696-9706.
- [11] Fenlon J S, Faddy M J. Modelling predation in functional response. Ecological Modelling, 2006, 198(1-2): 154-162.
- [12] 吴坤君, 盛承发, 龚佩瑜. 捕食性昆虫的功能反应方程及其参数的估算. 昆虫知识, 2004, 41(3): 267-269.
- [13] Gilioli G, Baumgärtner J, Vacante V. Temperature influences on functional response of *Coenosia attenuate* (Diptera: Muscidae) individuals. Journal of Economic Entomology, 2005, 98(5): 1524-1530.
- [14] 周军辉, 李鹏雷, 乃吾扎提·祖农, 郑卉娜, 黄建, 王竹红. 龟纹瓢虫对柑橘木虱的捕食功能反应及猎物偏好性. 植物保护学报, 2020, 47(5): 1062-1070.
- [15] 刘佳, 李锐, 赵燕妮, 张晋龙, 李生才. 不同季节星豹蛛过冷却能力变化趋势. 植物保护学报, 2014, 41(3): 263-269.
- [16] Tanaka K. Seasonal and latitudinal variation in supercooling ability of the house spider, *Achaearanea tepidariorum* (Araneae: Theridiidae). Functional Ecology, 1996, 10(2): 185-192.
- [17] 罗肖南, 卓文禧, 王逸民. 青翅蚁形隐翅虫对水稻害虫的捕食作用研究. 昆虫天敌, 1989, 11(1): 12-19.
- [18] 庞保平, 程家安, 王启法. 稻田蜘蛛对弹尾虫的功能反应及选择作用. 植物保护学报, 1998, 25(3): 193-196.
- [19] 马明勇, 彭兆普, 曾晓玲. 拟水狼蛛对褐飞虱捕食功能反应及两者空间分布型. 植物保护, 2010, 36(6): 87-90, 111.
- [20] 罗肖南, 卓文禧, 王逸民. 青翅蚁形隐翅虫的研究. 昆虫知识, 1990, 27(2): 77-79.
- [21] 李剑泉, 沈佐锐, 赵志模, 罗雁婕. 拟水狼蛛的生物学生态学特性. 生态学报, 2002, 22(9): 1478-1484.
- [22] 王智. 拟环纹豹蛛的生物生态学特性. 昆虫学报, 2007, 50(9): 927-932.
- [23] Bai Y Y, Yan R H, Ye G Y, Huang F N, Cheng J A. Effects of transgenic rice expressing *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab protein on ground-dwelling collembolan community in postharvest seasons. Environmental Entomology, 2010, 39(1): 243-251.
- [24] Holling C S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. The Canadian Entomologist, 1959, 91(7): 385-398.
- [25] Hassell M P, Varley G C. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. Nature, 1969, 223(5211): 1133-1137.
- [26] Holling C S. The components of predatory as revealed by a study of small mammal predatory of the European pine sawfly. The Canadian Entomologist, 1959, 91(5): 293-320.
- [27] 张娟, 曾玲, 梁广文, 陆永跃. 稻田越冬害虫及其捕食性节肢动物类群的空间分布动态. 环境昆虫学报, 2010, 32(3): 299-306.

- [28] 王助引. 广西稻田隐翅虫已知种及其分布. 西南农业学报, 1990, 3(4): 75-80.
- [29] Uiterwaal S F, Mares C, DeLong J P. Body size, body size ratio, and prey type influence the functional response of damselfly nymphs. *Oecologia*, 2017, 185(3): 339-346.
- [30] Thorp C J, Alexander M E, Vonesh J R, Measey J. Size-dependent functional response of *Xenopus laevis* feeding on mosquito larvae. *PeerJ*, 2018, 6: e5813.
- [31] 李惠香, 姜国庆, 陈二龙, 黄云桃, 徐贵方, 丁和明. 水稻白翅叶蝉发生规律及测报技术. 植物医生, 2015, 28(1): 6-8.
- [32] 周汉辉. 血清法探讨天敌对三种稻田昆虫的抑制作用. 植物保护学报, 1989, 16(1): 7-11.
- [33] 吴进才, 胡国文, 唐健, 束兆林, 杨金生, 万志农, 任正才. 稻田中性昆虫对群落食物网的调控作用. 生态学报, 1994, 14(4): 381-386.
- [34] 郭玉杰, 王念英, 蒋金炜, 陈俊炜, 唐建. 中性昆虫在稻田节肢动物群落中作为捕食者营养桥梁作用的研究. 中国生物防治, 1995, 11(1): 5-9.
- [35] 刘雨芳, 古德祥. 稻田中性昆虫多样性及其生态功能分析. 中国生物防治, 2002, 18(4): 149-152.
- [36] 赵伟春, 王光华, 程家安, 陈正贤. 弹尾虫单克隆抗体的制备及其在捕食研究中的应用. 生态学报, 2007, 27(9): 3694-3700.
- [37] 庞帅, 王超, 王光华, 王雪芹, 祝增荣, 白耀宇. 利用 18S rDNA 分析冬水田蜘蛛对弹尾虫的捕食作用. 植物保护学报, 2017, 44(6): 1011-1016.
- [38] Park H H, Lee J H. Arthropod trophic relationships in a temperate rice ecosystem: a stable isotope analysis with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Environmental Entomology*, 2006, 35(3): 684-693.
- [39] 刘雨芳, 张古忍, 古德祥, 温瑞贞. 用 ELISA 方法研究稻田节肢动物的食物关系. 昆虫学报, 2002, 45(3): 352-358.
- [40] Hemerik L, Bianchi F, van de Wiel I, Fu D M, Zou Y, Xiao H J, van der Werf W. Survival analysis of brown plant hoppers (*Nilaparvata lugens*) in rice using video recordings of predation events. *Biological Control*, 2018, 127: 155-161.
- [41] Cardelús C L, Scull P, Hair J, Baimas-George M, Lowman M D, Eshete A W. A preliminary assessment of Ethiopian sacred grove status at the landscape and ecosystem scales. *Diversity*, 2013, 5(2): 320-334.
- [42] 段小凤, 王晓庆, 李品武, 彭萍. 几种环境因子对昆虫适应性影响的研究进展. 中国农学通报, 2015, 31(14): 79-82.
- [43] 周集中, 陈常铭. 拟环纹狼蛛对褐飞虱的捕食作用及其模拟模型的研究 I: 功能反应. 生物防治通报, 1986, 2(1): 2-9.
- [44] 吴六侠, 王洪全. 拟水狼蛛捕食功能反应及其数学模拟的初步研究. 生物防治通报, 1987, 3(1): 7-10.
- [45] 杨国庆, 陆珍珍, 高鑫, 罗锦, 吴进才. 环氧虫啉对灰飞虱种群增长和拟水狼蛛捕食功能的影响. 植物保护, 2014, 40(6): 65-69, 74.
- [46] 谭昭君, 汪波, 钟文涛, 龚瑶, 黄婷, 颜亨梅. 光照强度、颜色和温度对狼蛛捕食功能的影响. 湖南师范大学自然科学学报, 2016, 39(3): 22-27.
- [47] 林华峰, 陶方玲. 拟水狼蛛不同状态对白背飞虱捕食功能反应模型的研究. 安徽农学院学报, 1992, 19(1): 61-67.
- [48] 古德祥, 林一中, 周汉辉. 青翅蚊形隐翅虫在稻田捕食性天敌中的地位与作用. 生物防治通报, 1989, 5(1): 13-15.
- [49] 祁彪, 祁少莽, 游树立, 王东明, 徐宗敬, 秦守明. 几种蜘蛛对褐稻虱捕食功能反应的初步研究. 植物保护学报, 1990, 17(1): 29-34.
- [50] 尚素琴, 刘平, 张新虎. 不同温度下巴氏新小绥螨对西花蓟马初孵若虫的捕食功能. 植物保护, 2016, 42(3): 141-144.
- [51] 周集中, 陈常铭. 拟环纹狼蛛对褐飞虱的捕食作用及其模拟模型的研究 III: 选择捕食作用. 生态学报, 1987, 7(3): 228-237.
- [52] 胡自强, 贺一原, 颜亨梅, 杨海明, 朱泽瑞, 王洪全. 荧光物示踪法定量测定水稻-叶蝉-蜘蛛食物链的营养关系. 生态学报, 2002, 22(7): 1079-1084.
- [53] 李剑泉, 赵志模. 多物种共存系统中拟水狼蛛对三种稻虫的捕食作用. 植物保护学报, 2002, 29(1): 1-6.
- [54] Mishra A, Kumar B, Rastogi N. Predation potential of hunting and web-building spiders on rice pests of Indian subcontinent. *International Journal of Tropical Insect Science*, 2021, 41(2): 1027-1036.
- [55] da Silva Nunes G, de Paulo H H, Dias W S R, De Bortoli S A. Feeding preference of *Euborellia annulipes* to *Plutella xylostella*: effects of temperature and prey development stage. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 2020, 50: e57778.