

# 大草蛉幼虫对烟粉虱的捕食功能反应及捕食行为观察

刘爽<sup>1</sup>, 王甦<sup>1</sup>, 刘佰明<sup>2</sup>, 周长青<sup>3</sup>, 张帆<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>北京市农林科学院植物保护环境保护研究所, 北京 100097; <sup>2</sup>天津市植物保护研究所, 天津 300112; <sup>3</sup>北京市海淀区农业科学研究所, 北京 100080)

**摘要:**【目的】评估大草蛉 (*Chrysopa pallens*) 对烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 卵、若虫及伪蛹的搜寻、控害潜能, 观察分析其捕食行为。【方法】在室内设置不同密度的烟粉虱卵、若虫及成虫供大草蛉高龄幼虫取食, 统计大草蛉 3 龄幼虫在不同猎物密度下的净取食和取食比例, 并进行相关统计分析。观察大草蛉 3 龄幼虫的取食行为的若干独立行为事件, 系统描述其行为事件内容, 分析研究各行为发生频次及持续时间占总捕食过程的比例。

【结果】大草蛉 3 龄幼虫对烟粉虱卵、若虫及伪蛹的捕食功能反应均同时拟合 Holling II 及 III 型方程。在室内条件下, 大草蛉 3 龄幼虫的捕食量随猎物密度的增加而上升, 其瞬间攻击率随烟粉虱虫龄的增加而增大, 且处理时间为若虫 > 伪蛹 > 卵, 最佳寻找密度为若虫最低。对搜寻效应的估计结果表明, 大草蛉幼虫对烟粉虱的搜寻效应随烟粉虱虫龄的增加而升高。大草蛉取食卵及若虫时, 其行走及搜索行为所占比例相当, 而取食伪蛹时搜索行为所占比例最高而取食其次。同时, 在捕食过程中, 各行为事件的发生比例也存在显著差异。【结论】大草蛉高龄幼虫在低密度下对烟粉虱卵、若虫及成虫的捕食能力随密度增长且不受密度制约, 其捕食行为事件的发生频次及持续时间在取食不同类型猎物时差异显著。

**关键词:** 大草蛉; 烟粉虱; 功能反应; 捕食行为

## The Predation Function Response and Predatory Behavior Observation of *Chrysopa pallens* Larva to *Bemisia tabaci*

LIU Shuang<sup>1</sup>, WANG Su<sup>1</sup>, LIU Bai-ming<sup>2</sup>, ZHOU Chang-qing<sup>3</sup>, ZHANG Fan<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Plant and Environmental Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Science, Beijing 100097;

<sup>2</sup>Tianjin Institute of Plant Protection, Tianjin 300112; <sup>3</sup>Agriculture Research Institute of Haidian District of Beijing, Beijing 100080)

**Abstract:** 【Objective】 The objective of this study is to evaluate the potential regulation capacity of *Chrysopa pallens* to *Bemisia tabaci*, and analyze the function response, searching rate and relative predatory behaviors of *C. pallens* on *B. tabaci* egg, nymph and pupa in lab conditions. 【Method】 Different prey densities of egg, nymph and pupa of *B. tabaci* were set up as different treatments for evaluating predatory capacity of 3rd instar larva *C. pallens*. The net aggregation of prey consumed and prey consumed ratio in each density were recorded and analyzed. Furthermore, the predatory period was classified into different independent behavior events and evaluated each event in the way of occurrence frequency and ratio of each behavior event to the total duration of predation. The description of each event was also executed at the same time. 【Result】 The results showed that the function response of *C. pallens* 3rd instar larva on *B. tabaci* egg, nymph and pupa were fitted to Holling II & III formulas. In lab controlled conditions, the predatory capacities of *C. pallens* on *B. tabaci* egg, nymph and pupa increased with the increasing prey density. The instantaneous attacking rate was increased with the increasing of target development stages, and the variation of dealing duration was nymph > pupae > egg. On the contrast, the best searching density was the lowest in nymph treatment. Furthermore, the evaluation of searching rate showed that the searching rate of *C. pallens* on *B. tabaci* increased with the increasing of target

收稿日期: 2010-07-03; 接受日期: 2010-11-03

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (2009CB119206)

联系方式: 刘爽, Tel: 010-51503688; E-mail: Liushuanghappy365@yahoo.com.cn. 通信作者张帆, Tel: 010-51503688; E-mail: zf6131@263.net

development stages. When *C. pallens* preyed egg and nymph, the percentage of walking and searching behavior were the most and second. But in pupa treatment, the searching behaviour was the first place and the predation was the second. Similarly, the frequency of each behavior was shown significant differences in predation courses. 【Conclusion】The present study demonstrated that the predatory capacity of *C. pallens* larva to *B. tabaci* egg, nymph and pupa increased with prey density increasing without any density restriction. The analysis of occurrence frequency and time spend ratio of each behavior event showed significant differences when predator preyed different kinds of prey. The results showed that *B. tabaci* pupa is the favorite prey of *C. pallens* larva at low prey density level.

**Key words:** *Chrysopa pallens*; *Bemisia tabaci*; function response; predatory behavior

## 0 引言

【研究意义】烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 属同翅目粉虱科, 为世界性的重要害虫<sup>[1-2]</sup>。目前烟粉虱广泛分布于全球各个农业经济区域并且大面积危害各种十字花科、茄科的农产品<sup>[3-4]</sup>。自 2000 年烟粉虱在中国大面积爆发后, 给蔬菜产业造成极为严重的经济损失, 目前烟粉虱已经成为中国危害最为严重的入侵生物之一<sup>[5-6]</sup>。长期以来, 中国一直采取化学防治的手段来抑制烟粉虱的发展和扩张, 但是随着农药应用的加剧, 烟粉虱的抗药性有了显著加强。其对常用的化学杀虫剂均产生了一定的交互抗性, 继而降低防控效果<sup>[3,7]</sup>。近年来随着绿色无公害农业的快速发展, 应用生物天敌已经成为烟粉虱控害工作的主体<sup>[8-9]</sup>。各地利用各种捕食性、寄生性天敌对烟粉虱进行防控工作均有显著成效<sup>[10]</sup>。【前人研究进展】草蛉属 (*Chrysopidae*) 昆虫作为节肢动物的杂食性捕食者 (arthropod generalist predator, AGP), 能够取食多种有害昆虫<sup>[11-13]</sup>。长期以来, 人们对草蛉属昆虫的生物学特性以及其优秀的捕食能力进行了一系列研究<sup>[14-17]</sup>, 逐步开发了多种草蛉属昆虫作为生物防治天敌在世界范围内推广应用<sup>[18]</sup>。有研究表明, 红通草蛉 (*Chrysopa rufilabris*) 和普通草蛉 (*Chrysoperla carnea*) 均可取食烟粉虱若虫, 且可以完成发育, 其发育程度受不同寄主植物的影响。但上述研究并未对两者的捕食作用做出相应评估。大草蛉属脉翅目 (*Chrysopa pallens*), 为中国本地捕食性昆虫, 可以捕食同翅目的多种害虫<sup>[19]</sup>。早期人们对于大草蛉的研究主要针对其对蚜虫的控害能力以及毒理学等方面, 并没有将其作为烟粉虱的捕食性天敌而加以研究。近年来, 草蛉属的许多物种均在烟粉虱入侵地被研究, 进而作为烟粉虱的捕食性天敌开发利用<sup>[18]</sup>。但对于中国本地的大草蛉来说, 其研究还仅限于大草蛉对蚜虫捕食作用, 且文献极少。【本研究切入点】利用功能反应模型可以对不同猎物种群规模

下天敌的捕食能力进行动态评估<sup>[20-23]</sup>。通过拟合 Holling II 及 III 型功能反应模型, 可以得到大草蛉在不同猎物密度下取食烟粉虱能力变化的结果, 并对其控害潜能加以分析。基于此, 本研究在室内均衡条件下, 针对大草蛉高龄幼虫捕食烟粉虱不同虫态的捕食功能反应及相关捕食行为进行观察研究。【拟解决的关键问题】希望通过本试验能够为下列问题提供答案:

(1) 大草蛉 3 龄幼虫能否捕食烟粉虱, 对烟粉虱不同虫态的捕食能力之间是否存在差异; (2) 大草蛉 3 龄幼虫在各虫态烟粉虱不同密度下的捕食结果是否能用 Holling 模型拟合; (3) 大草蛉 3 龄幼虫取食烟粉虱不同虫态时是否存在行为差异。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试昆虫

烟粉虱采自北京市延庆县蔬菜温室内。室内以番茄盆栽红 (*Lycopersicon esculentum*) 为寄主饲养, 建立稳定种群。饲养条件: 利用人工气候控制设备调节; 环境条件设为温度 (25 ± 2) °C, 相对湿度 (70 ± 5) %, 光周期 L : D = 16 : 8。

大草蛉采自北京市农林科学院玉米试验田中, 共 500 头。用带有寄主叶片的烟粉虱及豆蚜 (*Aphis cavernas*) (实验室繁殖, 寄主为蚕豆芽) 饲养, 获得大草蛉卵。将大草蛉卵移至洁净的带盖玻璃培养皿 (d = 20.0 cm) 中, 孵化后, 用烟粉虱作为寄主单头饲养在一次性塑料培养皿 (d = 4.5 cm) 中, 饲养至 3 龄后供试。饲养条件同烟粉虱。

### 1.2 试验方法

1.2.1 大草蛉 3 龄幼虫对烟粉虱不同虫态的捕食能力 猎物密度设置为 20、40、60、80、100、120、140、160、180、200、220 头共 11 个梯度水平, 烟粉虱不同虫态包括卵、若虫和伪蛹 (4 龄若虫)。用一次性塑料培养皿 (d = 9.0 cm), 在皿体侧面钻一圆孔 (d = 0.8 cm), 制成测试容器。选取带有烟粉虱特定虫态

的番茄叶片,在解剖镜(Olympus Motic sfc-11,下同)下将多余的烟粉虱个体用解剖针剔除,用湿润脱脂棉包裹叶柄并在脱脂棉外侧覆一层保鲜膜,将叶柄插过培养皿侧面的圆孔。然后将体型大小相近,饥饿处理24 h后的大草蛉3龄初幼虫单头移入该培养皿后,用封口膜(Parafilm)封严培养皿,并在膜上用昆虫针扎些小孔用于通风。将培养皿放在一盛有清水的锥形瓶(150 mL)之上,使番茄叶片的叶柄插入此锥形瓶的水中,置于人工气候箱(环境参数同上)。24 h后在解剖镜下观察统计各密度处理下大草蛉3龄幼虫的捕食量。各密度处理重复5次。

**1.2.2 大草蛉3龄幼虫对烟粉虱不同虫态的捕食功能反应** 将前述试验所获各密度处理下的捕食量以倒数法拟合Holling圆盘方程。通过卡方检验可知大草蛉3龄幼虫捕食烟粉虱不同虫态时是否与Holling II、III模型拟合。

**Holling II型功能反应模型:**  $N_a = a' T_r N / (1 + a' T_h N)$   
式中,  $N$  为猎物密度,  $N_a$  为相应密度下的捕食量,  $a'$  为瞬间攻击率,  $T_r$  为捕食者可利用的总时间(本研究为1 d),  $T_h$  为平均处理时间(即捕食者捕食1头猎物所消耗的时间)。

表1 大草蛉行为学观察内容

Table 1 Description of the behavior events of *C. pallens*

行为事件 Behavior	观察内容表述 Description of each behavior observation
行走 Walking	捕食者在叶片表面爬行 Predator moving forward across the leaf surface
休息 Resting	捕食者保持静止状态 Predator standing motionless
梳理 Grooming	捕食者用其前、后足快速抚摸身体表面和触角 Predator making rapid movements with its fore and hind legs across its body surface and antenna
搜索 Orienting	捕食者在叶片表面无特定方向爬行 Predator pivoting on the leaf without advancing in any particular direction
刺探 Poking	捕食者刺入或咬取目标,但不取食 Predator poking, but no feeding
取食 Feeding	捕食者消耗目标 Predator consuming
取食蜜露和汁液 Feeding honeydew and juice	捕食者取食猎物排出的蜜露或叶片的组织 Predator feeding honeydew or plant tissue

### 1.3 数据分析

利用统计软件SPSS 11.0 for windows,对不同虫态同一密度以及同一虫态不同密度下的捕食量进行ANOVA分析。通过卡方检验来推断大草蛉3龄幼虫对烟粉虱不同虫态的取食是否拟合Holling II, III模型。

## 2 结果

### 2.1 大草蛉3龄幼虫对烟粉虱不同虫态的捕食能力

**Holling III型功能反应模型:**  $N_a = a \text{EXP}(-b/N)$   
式中,  $N$  为猎物密度,  $N_a$  为相应密度下的捕食量,  $a$  为最大捕食量,  $b$  为捕食者的最佳寻找密度。

**1.2.3 大草蛉3龄幼虫对烟粉虱不同虫态的搜寻效应估计** 利用拟合Holling II型功能反应模型所得参数,大草蛉3龄幼虫对烟粉虱卵、若虫及伪蛹的搜寻效应依公式进行估算:  $S = a' / (1 + a' T_h N)$ 。式中  $S$  为搜寻效应值,  $a'$  及  $T_h$  同Holling II型功能反应模型方程。

**1.2.4 大草蛉3龄幼虫对烟粉虱不同虫态的捕食行为观察** 取洁净的番茄苗(品种同上)放入饲养烟粉虱的养虫笼内接虫96 h后,将此带虫的番茄苗置于干净纱笼(30.0 cm<sup>3</sup>)内继续培养。待成虫产卵后选取一带卵叶片剪下,在解剖镜下将多余的卵挑去以保持此叶片上有100粒卵。将此叶片叶柄用湿润的脱脂棉包裹,然后移入洁净玻璃培养皿( $d = 9.0 \text{ cm}$ )中。后将饥饿处理完成的大草蛉3龄幼虫放入皿中。在显微镜下按照表1所示内容进行观察,利用计时器(Casio RPG50 Protrek)对各行行为持续时间进行统计记录。每次持续观察4 h,各重复5次。将取食对象更换为若虫及伪蛹并重复上述步骤。按下式计算不同行为取食持续时间百分比: 持续时间百分比(BDR) = 不同行为的持续时间/总观察时间(4 h) × 100%。

大草蛉3龄幼虫对不同密度烟粉虱卵、若虫及伪蛹的捕食量如图1所示。大草蛉对同一虫态烟粉虱捕食量受猎物密度影响显著。总体来说,对伪蛹的捕食量所受影响最为显著( $F=762.706, df=10, P<0.01$ );其次为取食若虫( $F=332.892, df=10, P<0.01$ );而取食卵比取食若虫变化稍差( $F=311.528, df = 10, P < 0.01$ )。

相同猎物密度条件下,大草蛉3龄幼虫对不同烟

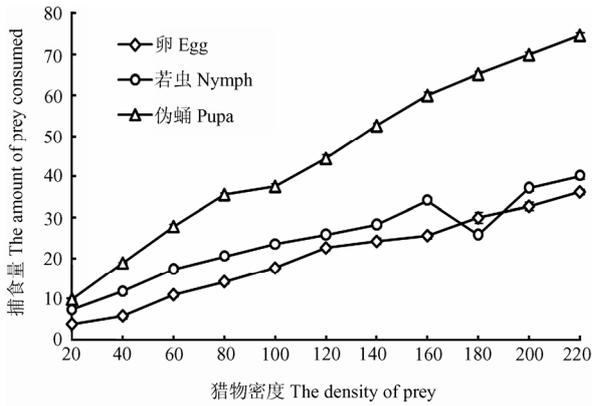


图 1 大草蛉 3 龄幼虫在不同烟粉虱虫态密度下的捕食量  
 Fig. 1 The amount of prey consumed by *C. pallens* 3rd instar larva to different status of *B. tabaci* in different prey density

粉虱虫态的捕食量随猎物龄期的增加而增加。全部猎物密度处理中，均以对伪蛹的捕食量为最高，若虫次之，而卵最低，且各组之间均存在显著差异。总体来看，大草蛉 3 龄幼虫在任意密度内对伪蛹的捕食量均为同密度下对卵捕食量的两倍以上。当猎物密度增加至 220 时大草蛉对猎物的捕食量达到最大值，但对卵的捕食量仅为对伪蛹的 48.6%，对若虫的捕食量略高，为对伪蛹的 53.8%（图 1）。

以取食量占密度猎物量百分比来比较取食量变化（图 2），当取食卵时，取食比例随密度呈线性下降（ $y = -0.006x + 17.945$ ），且下降幅度较小。大草蛉

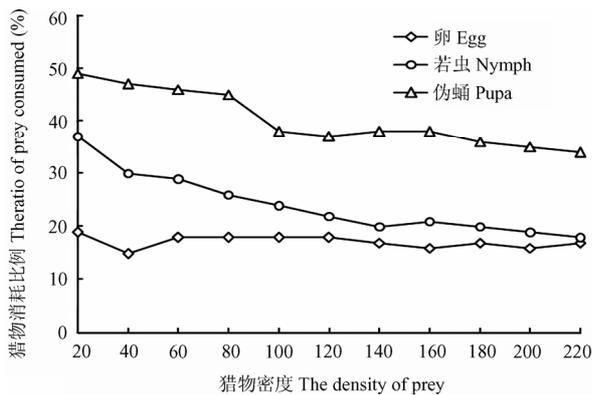


图 2 大草蛉 3 龄幼虫取食不同烟粉虱虫态在不同猎物密度下的消耗比例  
 Fig. 2 Prey consumed ratio in different prey densities of *C. pallens* 3rd instar larva to different status of *B. tabaci*

取食若虫时，其捕食比例随猎物密度增加拟合 Logarithmic 曲线下下降（ $y = 59.751 - 7.7555 \ln(x)$ ）。当猎物密度较低时，捕食比例随密度增加而快速降低。而当猎物密度较高时捕食比例下降幅度明显减少，当密度增加至 200 时，其捕食比例也随之下降至 20% 以下。捕食烟粉虱伪蛹时大草蛉 3 龄幼虫表现出与捕食若虫相似的趋势（Logarithmic,  $y = 71.446 - 6.796 \ln(x)$ ），但其捕食比例随密度增加的下降幅度较捕食若虫时更为平缓，且捕食比例始终保持在 30% 以上。

2.2 拟合 Holling II 功能反应模型

通过对 Holling II 模型方程两侧取倒数后原方程可转化为一元线性方程： $1/Na = T_h + 1/a'N$ 。因此将试验中所获观测值取倒数后与密度值倒数结合进行回归分析所得结果如表 2 所示。大草蛉捕食烟粉虱卵、若虫及伪蛹时均拟合 Holling II 型功能反应模型，比较各参数后可知大草蛉 3 龄幼虫捕食烟粉虱伪蛹时其瞬间攻击率最高，其次为若虫，而取食卵时最低。与瞬间攻击率相似，大草蛉取食烟粉虱卵时其处理时间最短，仅为取食伪蛹的 68.6% 及取食若虫的 22.2%。当猎物密度  $N \rightarrow \infty$  时， $1/N \rightarrow 0$ 。因而处理内的最大捕食量  $Na_{max} = 1/T_h$ 。大草蛉取食不同烟粉虱虫态时的理论最大捕食量由高到低依次为：卵、若虫和伪蛹。上述结果表明，大草蛉倾向于在单位时间内攻击取食较多的伪蛹，尽管对伪蛹的处理时间远高于卵。而对于烟粉虱若虫，大草蛉对其的攻击欲望虽然高于卵，但是其处理若虫的时间要远高于卵及伪蛹。因而，当大草蛉取食烟粉虱时，其对若虫的喜好程度要远低于卵及伪蛹。

拟合 Holling II 功能反应方程结果表明，大草蛉 3 龄幼虫捕食烟粉虱卵、若虫及伪蛹时，其捕食量随猎物密度增加而增加，且利用卡方检验比较理论值与观测值后所得差异不显著。当大草蛉取食烟粉虱卵及伪蛹时，其取食量随密度增长不断增加。在本试验所设猎物密度范围内（ $N \leq 220$ ），曲线未有明显趋向平缓的趋势，即设置密度相对于最大捕食量的相应猎物密度有较大差距。在本试验设置的猎物密度范围内，大草蛉 3 龄若虫取食量受猎物密度影响试验明显。因此当环境中烟粉虱密度保持中等偏下的水平时，其捕食作用非常理想。

取食若虫时与取食卵及伪蛹的稍有不同，当猎物密度达到一定程度（ $N \geq 160$ ）时，其捕食量随猎物密度变化的趋势逐渐减小。尽管此时猎物密度与获得最大捕食量的相应猎物密度相比差距甚大，但其取食量

表 2 大草蛉 3 龄幼虫捕食烟粉虱不同虫态的功能反应模型拟合结果

Table 2 The results of the function response model estimation of the *C. pallens* 3rd instar larva prey on different status of *B. tabaci*. (Holling II)

猎物虫态 Prey state	功能反应方程 Function response equation	Rsq 值 Rsq value	瞬间攻击率 a' Momentary attacking rate	处理时间 T <sub>h</sub>	日最大捕食量 Daily most prey consumed amount	X <sup>2</sup> 值 X <sup>2</sup> value	P
卵 Egg	Na = 0.1773 N / (1 + 0.00062 N)	0.961	0.1773	0.0035	285.7	6.309	0.789
若虫 Nymph	Na = 0.39 N / (1 + 0.006162 N)	0.911	0.39	0.0158	63.3	2.985	0.982
伪蛹 Pupa	Na = 0.5081 N / (1 + 0.002591 N)	0.998	0.5081	0.0051	196.1	4.563	0.918

增幅下降的趋势已经十分明显, 分析得知其会在较长的猎物密度变化范围内保持较低的捕食量增幅。

### 2.3 拟合 Holling III 功能反应模型

将 Holling III 型功能反应方程中猎物密度 N 进行倒数处理后方程转化为指数模型 (Exponential model):  $Na = a \exp(-bT)$ ,  $T = 1/N$ 。将不同密度下的捕食量与各猎物密度倒数进行曲线拟合后其结果如表 3 所示。大草蛉取食烟粉虱卵、若虫及伪蛹时均拟合 Holling III 型功能反应。通过比较方程各参数可知, 以 Holling III 型推断的大草蛉对烟粉虱不同虫态的最大捕食量与 Holling II 型不同。大草蛉取食烟粉虱伪蛹的最大捕食量最高为 71.65, 为烟粉虱卵的 2 倍以上, 若虫的 1.9 倍。各处理之间的最佳寻找密度也不尽相同, 当大草蛉 3 龄幼虫取食烟粉虱卵时, 其最佳寻找密度最高 ( $b = 50.882$ ), 其次为伪蛹 ( $b = 44.202$ ), 而若虫最低 ( $b = 37.36$ )。上述结果与 Holling II 型相似, 大草蛉倾向在较低的烟粉虱种群密度下 ( $N < 50$ ) 进行捕食活动, 且对烟粉虱伪蛹有一定的喜好性。

从拟合 Holling III 型模型方程后所得曲线可知, 大草蛉 3 龄幼虫取食烟粉虱卵、若虫及伪蛹时其取食量随猎物密度的增加而增加。经卡方检验, 其理论值与观测值之间无显著差异 (表 3)。与 Holling II 型不同, 在猎物密度较低 ( $N < 40$ ) 的范围内, 其对烟粉虱各虫态的捕食比例均呈现下降趋势。此结果表明当猎物密度很低时, 大草蛉对烟粉虱的反应受到相应抑

制。

当猎物密度增加到一定程度后, 捕食比例呈现出增长趋势。与 Holling II 型相似, 当猎物密度增加到一定高度后, 变化趋向平缓, 即功能反应将达到平稳期。大草蛉的捕食量将达到饱和, 其取食量将受到其对猎物的同化速度的制约而接近最大捕食量  $a$ 。而比对方程中最佳寻找密度  $b$  后可知, 此最佳寻找密度均处于拟合曲线的上扬部分内。此时尽管未达到理论上的最大捕食量, 但是在此密度下的捕食比率却呈现增长态势。

### 2.4 大草蛉 3 龄幼虫对烟粉虱不同虫态的搜寻效应估计

对大草蛉 3 龄幼虫取食烟粉虱各虫态所得搜寻效应与猎物密度之间进行回归分析, 结果表明当捕食者取食烟粉虱不同虫态时, 其搜寻效应均随猎物密度的增加而呈线性下降 ( $y_1 = -9.6 \times 10^{-5} x + 0.177$ ;  $y_2 = -0.001x + 0.346$ ;  $y_3 = -0.001x + 0.49$ )。比较回归方程系数可知, 大草蛉 3 龄幼虫取食烟粉虱若虫时搜寻效应随密度增加下降趋势最大, 取食伪蛹次之, 而取食烟粉虱卵时其搜寻效应下降程度甚微。当猎物密度相同时, 大草蛉 3 龄幼虫取食伪蛹时的搜寻效应始终最高, 取食卵时最低 (图 3)。

### 2.5 大草蛉 3 龄幼虫对烟粉虱不同虫态捕食行为学观察

在整个观察过程中, 大草蛉 3 龄幼虫始终处于静

表 3 大草蛉 3 龄幼虫捕食烟粉虱不同虫态的功能反应模型拟合结果

Table 3 The results of the function response model estimation of the *C. pallens* 3rd instar larva prey on different status of *B. tabaci* (Holling III)

猎物虫态 Prey state	功能反应方程 Function response equation	Rsq 值 Rsq value	日最大捕食量 Daily most prey consumed amount	最佳寻找密度 b Best searching density	X <sup>2</sup> 值 X <sup>2</sup> value	P
卵 Egg	Na = 33.547 exp (-50.882/N)	0.848	33.547	50.882	6.559	0.766
若虫 Nymph	Na = 38.305 exp (-37.361/N)	0.866	38.305	37.36	3.022	0.981
伪蛹 Pupa	Na = 71.65 exp (-44.202/N)	0.900	71.65	44.202	4.558	0.919

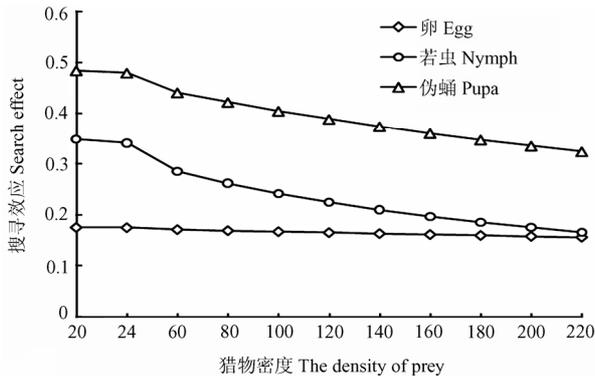


图 3 大草蛉 3 龄取食烟粉虱不同虫态在不同猎物密度下的搜寻效应

Fig. 3 The search effect of *C. pallens* 3rd instar larva to different status of *B. tabaci* in different prey densities

止与运动状态交替变换中。而取食行为往往伴随搜索行为频繁发生。当在搜索过程中大草蛉遇到猎物时，会在极短时间内刺杀猎物，且取食时间迅猛短促。通过观察可知，大草蛉的行为转换有以下几种：①从搜索到刺探；②从刺探到取食；③从取食到梳理；④从搜索到行走；⑤从行走走到休息；⑥从行走走到取食蜜露或汁液。

在观察的同时对大草蛉各个捕食行为的持续时间及发生次数分别进行了统计记录。大草蛉对烟粉虱卵、若虫及伪蛹不同捕食行为持续时间百分比见图 4。

大草蛉在贴叶面前行的过程中用颞部不断触及叶片表面，但是对于烟粉虱卵总是处于一种趋避的状态。其消耗的搜索时间可能是对烟粉虱卵的一种重复性排除。在对烟粉虱卵的整个取食行为过程中，取食与刺

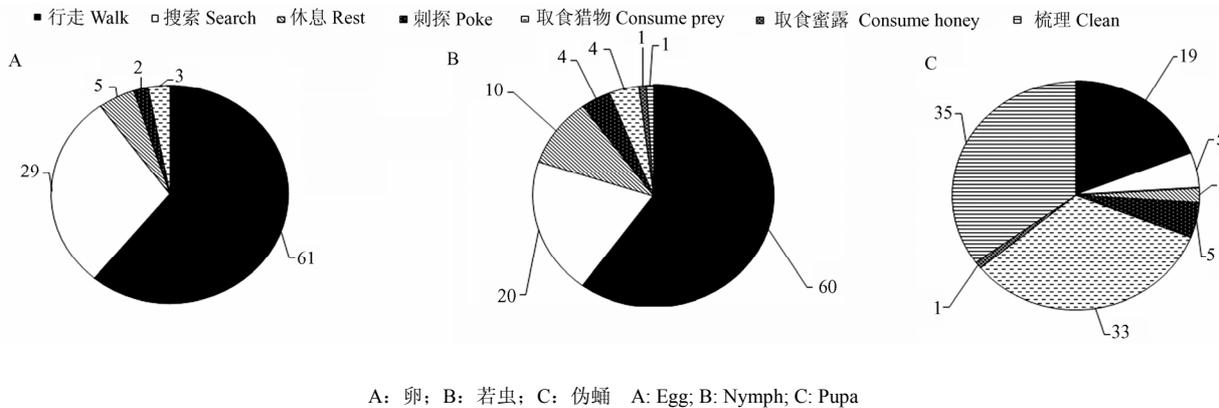


图 4 不同行为事件在捕食过程中所占比例

Fig. 4 The ratio of each behavior event to the total duration of predation

探行为相仿，休息行为也处于较低水平 (BDR = 5%)。尽管行走的总时间较长，但在观察中发现行走活动中总是伴有停顿 (休息)。这些停顿十分频繁但每次持续时间极短。在取食卵的试验过程中未观察到梳理行为，这可能与较低的取食水平有关。同时也未观察到取食蜜露或汁液 (图 4-A)。

大草蛉取食烟粉虱若虫时，搜索行为所占的百分比有一定程度下降，仅为行走的 1/3。与取食卵时相似，刺探及取食所占比例较低 (BDR = 4%)，但均比取食卵时有一定增长。在取食若虫时，大草蛉对此指定猎物的喜好也不强烈。其将更多的时间分配给了搜索和行走，通过这些活动来扩大搜索范围和捕食面积。显然，在本试验中大草蛉 3 龄幼的捕食投资收益比 (捕

食活动损耗：捕食量) 将呈现负增长趋势。伴随刺探和取食活动所占比例的增加，休息行为所占的比例也较取食卵时增加了 1 倍 (BDR = 10%)。而且出现了梳理行为，但其所占比例较少，仅为 1%。在活动过程中大草蛉少量取食蜜露或汁液 (BDR = 1%) (图 4-B)。

当大草蛉取食烟粉虱伪蛹时，搜索行为及行走所占比例大幅下降，而取食行为则有了较大幅度的增长。梳理成为整个过程的最主要行为，为取食行为的 1.06 倍以及行走行为的 1.8 倍。刺探行为较捕食烟粉虱若虫时增长很少，仅为 5%。伴随取食行为的增加大草蛉的梳理活动变得较为频繁 (表 4)。休息行为下降幅度也较大，仅为取食若虫时的 1/5。虽然大草蛉取食

目标猎物的比例大幅上升, 取食蜜露或汁液的行为仍然会出现(1%)。从各行为所占比例变化可知, 大草蛉较偏好捕食烟粉虱伪蛹。此时由于取食时间明显增加, 用于搜索及行走的时间投资相应下降, 会直接增加大草蛉捕食活动的净收益(图 4-C)。

大草蛉 3 龄幼虫不同捕食行为事件的发生频率随猎物的改变(不同烟粉虱虫态)而变化(表 4)。大草蛉 3 龄幼虫取食烟粉虱卵、若虫及伪蛹过程中各行为发生频率之间存在极显著差异, 且捕食伪蛹时行为间差异最显著( $F=1\ 006.085$ ,  $df=6$ ,  $P<0.01$ ), 卵次之( $F=331.194$ ,  $df=6$ ,  $P<0.01$ ), 差异最小为若虫( $F=155.995$ ,  $df=6$ ,  $P<0.01$ )。尽管猎物不同, 但搜索行为发生的频次在不同处理中均为最高。除捕食伪蛹外, 其余处理的行走发生的次数均为第二。而对于大草蛉不喜好的烟粉虱若虫及卵来说, 梳理行为发生的次数最少。只有在捕食伪蛹时伴随搜索及取食次数的大幅增高才达到 10 次以上。同一行为在不同处理间也存在极显著差异。差异显著程度从大到小依次为:

行走( $F=1\ 380.08$ ,  $df=2$ ,  $P<0.01$ ); 刺探( $F=1\ 010.73$ ,  $df=2$ ,  $P<0.01$ ); 搜索( $F=789.62$ ,  $df=2$ ,  $P<0.01$ ); 取食( $F=773$ ,  $df=2$ ,  $P<0.01$ ); 休息( $F=231.211$ ,  $df=2$ ,  $P<0.01$ ); 梳理( $F=132.429$ ,  $df=2$ ,  $P<0.01$ ); 取食蜜露或汁液( $F=8.103$ ,  $df=2$ ,  $P<0.01$ )。比较后可知, 与捕食行为密切相关的行为事件(搜索、刺探、取食、行走等)在不同处理间的差异幅度较大; 休息及梳理是上述行为的伴随活动, 所以差别幅度较小; 取食蜜露可以看作捕食者在猎食过程中的随机活动, 因此变化幅度最小。总体来说, 大草蛉 3 龄幼虫不喜好取食烟粉虱卵及若虫, 尽管取食行为依然存在, 但次数非常小。相对应的, 搜索和以扩大搜索范围的行走活动频繁发生。伪蛹为大草蛉 3 龄幼虫偏好取食对象, 刺探及取食行为频繁发生。与前述试验结果相呼应, 对伪蛹的取食及刺探持续时间百分比也远大于取食其它 2 个虫态。因此无论从各行为事件的持续时间还是发生频率上均可以看出伪蛹为大草蛉 3 龄幼虫的偏好猎物。

表 4 大草蛉 3 龄幼虫对不同龄期烟粉虱捕食行为事件发生频率

Table 4 The frequency of each behavior in the predation courses of *C. pallens* 3rd instar larva to different instars of *B. tabaci*

猎物虫态 Prey state	行为事件发生频率 The frequency of each behavior in the predation courses						
	取食烟粉虱 Prey <i>B. tabaci</i>	取食蜜露 Prey honey	刺探 Poke	行走 Walk	休息 Rest	梳理 Clean	搜索 Target search
卵 Egg	1.8±0.3cC	5.8±0.2cC	4.4±0.3cC	43.6±0.4aA	19.4±2.7aA	0.0±0.0cC	54.3±0.9bB
若虫 Nymph	7.4±0.9bB	4.9±0.3bB	8.9±0.6bB	16.8±0.8bB	7.0±0.5bB	4.0±0.3bB	25.6±0.8cC
伪蛹 Pupa	55.9±1.6aA	6.8±0.4aA	44.2±1.0aA	5.7±0.3cC	4.4±0.6cC	11.7±0.8aA	84.3±1.4aA

### 3 讨论

利用捕食功能反应对天敌捕食能力进行分析研究已经成为对天敌防控能力进行试验评估的必经程序。在诸如七星瓢虫、龟纹瓢虫及小花蝽等天敌防控特定有害昆虫的开发利用中均对其捕食功能反应做出了相应研究<sup>[24-26]</sup>。随着烟粉虱在中国的逐渐扩散, 利用外来天敌以及开发本地多食性昆虫天敌的工作已经成为烟粉虱防控工作中的重要一环<sup>[27]</sup>。除传统的瓢虫、捕食蝽类天敌外, 草蛉属昆虫也被作为捕食性天敌而加以利用。林克剑等<sup>[28]</sup>通过研究中华草蛉(*Chrysopa sinica*)对 B 型烟粉虱若虫的捕食功能反应, 认为其捕食功能反应曲线符合 Holling II 型方程, 且与异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)及龟纹瓢虫(*Propylaea japonica*)的捕食功能反应拟合结果相似。本研究结果

表明大草蛉对烟粉虱伪蛹的喜好程度最高。当取食若虫时, 大草蛉的瞬间攻击率( $a' = 0.1773$ )低于中华草蛉(male:  $a' = 1.026$ ; female:  $a' = 1.1237$ )。但其处理时间( $T_h = 0.0158$ )均高于中华草蛉(male:  $T_h=0.0047$ ; female:  $T_h=0.0093$ )。因此, 中华草蛉对于若虫的攻击能力要高于大草蛉。这种针对同种猎物不同虫态的喜好分离, 可以很好地减少大草蛉与中华草蛉在取食烟粉虱时产生种间竞争。此外, 利用上述特性, 在释放草蛉控制烟粉虱时, 可以针对烟粉虱种群发展的不同时期有选择地释放中华草蛉(种群发展初期)及大草蛉(种群发展后期)。

本研究以在不同猎物密度下的捕食量为基础, 分别拟合了 Holling II 型方程及 Holling III 型方程。最终结果表明大草蛉 3 龄幼虫对烟粉虱不同虫态的捕食作用均同时满足上述两种模型。当烟粉虱猎物密度很高

时(接近获得最大捕食量时的对应密度), II型和 III型功能反应表现出同样的趋势——反密度制约。在此范围内其捕食功能反应将到达一个平稳期。比较 II型及 III型模型所得理论最大捕食量, 两者差距较大。笔者认为, 虽然大量相关研究文献均表明天敌昆虫对猎物的捕食功能反应均为 II型, 但本试验中 III型模型更接近实际情况。因为 Holling II型模型的限定条件为具有充足的食物条件且捕食者的捕食行为不受环境因素影响。III型模型在 II型模型的基础上考虑了猎物密度很低时捕食者对猎物的反应会受到抑制, 其原因主要有种间干扰及种内干扰。本研究未涉及捕食者干扰作用的研究, 仅仅通过所得不同功能反应方程曲线进行了类比。

通过比较瞬间攻击率与处理时间的比值( $a' / T_h$ ), 可以评估天敌对猎物的消耗效率。本研究中大草蛉对烟粉虱各虫态  $a' / T_h$  分别为 50.7, 24.6, 99.6。由此可见, 大草蛉 3 龄幼虫对烟粉虱伪蛹的控制能力最强。比照拟合 III型所获得的最大捕食量  $a$ , 同样可以看出其最大捕食量仍然是对伪蛹最高, 且其对应的最佳寻找密度适中。

草蛉属昆虫在很大程度上依靠卓越的搜索能力来增强猎食能力。本研究中所用猎物均为烟粉虱的静止虫态, 但大草蛉对不同虫态的捕食行为有很大的不同。尽管行走和搜索这两种行为都保持运动状态, 但其目的性明显不同。将总行为时间比例及行为时间发生频率结合分析后可知, 大草蛉在猎食非喜好猎物(卵和若虫)时, 其行为通常是搜索和以扩大搜索面积或转换搜索地点为目的的行走穿插进行。在上述处理中, 这两种行为具有短时多次的特点。而在捕食伪蛹时, 大草蛉明显减少行走的频率, 同时搜索的频率大幅上升, 且伴随着取食频率的显著提高。这种行为策略性变化表现出大草蛉面对不同猎物时具有针对性的行为调整过程。

## 4 结论

大草蛉幼虫作为一种广食性的捕食性昆虫, 对烟粉虱非成虫期个体均具有捕食作用。尽管捕食能力与其它典型的天敌昆虫如小黑瓢虫 (*Delphastus catalinae*)、异色瓢虫相比捕食能力稍弱<sup>[28-29]</sup>, 但其食谱范围广可以减少同资源种团间的竞争。而且大草蛉对烟粉虱伪蛹表现出强烈的喜好, 这种集中取食专一虫态的特点可以通过和其它捕食性天敌进行猎食时机分离来保证自己的生存空间。因此, 大草蛉适合

在烟粉虱种群爆发后与多种天敌混合释放以获得更加理想的防治效果。在释放大草蛉时, 应该利用上述特点针对目标生态系统中烟粉虱种群结构特点进行有选择的释放。充分利用其喜好烟粉虱伪蛹的特性, 在烟粉虱爆发后期作为一种补充和应急手段来说是非常合适的。

## References

- [1] Liu S S, Barro P J D, Xu J, Luan J B, Zang L S, Ruan Y M, Wan F H. Asymmetric mating interactions drive wide spread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 2007, 318: 1126-1131.
- [2] Cock M J W. *Bemisia tabaci, a Literature Survey on the Cotton Whitefly with an Annotated Bibliography*. London: FAOCAB International Institute of Biological Control, 1986: 121.
- [3] 向玉勇, 李子忠, 张帆, 罗晨. 烟粉虱和温室粉虱的研究进展. 山地农业生物学报, 2004, 23(4): 352-359.  
Xiang Y Y, Li Z Z, Zhang F, Luo C. Progress of study on *Bemisia tabaci* (Gennadius) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2004, 23(4): 352-359. (in Chinese)
- [4] Chu D, Zhang Y J, Brown J K, Cong B, Xu B Y, Wu Q J, Zhu G R. The introduction of the exotic Q biotype of *Bemisia tabaci* (Gennadius) from the Mediterranean region into China on ornamental crops. *Florida Entomologist*, 2006, 89(2): 168-174.
- [5] 张芝利. 关于烟粉虱大发生的思考. 北京农业科学, 2000(增刊): 1-3.  
Zhang Z L. Some thoughts to the ousters of tobacco whitefly. *Beijing Agricultural Science*, 2000(Suppl.): 1-3. (in Chinese)
- [6] Dennehy T J, DeGain B A, Harpold V S, Brown J K, Morin S, Fabrick J A, Byrne F J, Nichols R L. New challenges to management of whitefly resistance to insecticides in Arizona. *The University of Arizona College of Agricultural and Life Sciences 2005 Vegetable Report*, 2005: 1-10.
- [7] 林克剑, 吴孔明, 魏洪义, 郭子元. 烟粉虱在不同寄主作物上的种群动态及化学防治. 昆虫知识, 2002, 39(4): 284-288.  
Lin K J, Wu K M, Wei H Y, Guo Y Y. Population dynamics of *Bemisia tabaci* on different host plants and its chemical control. *Entomological Knowledge*, 2002, 39(4): 284-288. (in Chinese)
- [8] 王惠, 孔维娜, 马瑞燕. 烟粉虱生物防治研究进展. 山西农业大学学报, 2005, 25(4): 420-424.  
Wang H, Kong W N, Ma R Y. Biological control of *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Journal of Shanxi Agriculture University*, 2005, 25(4): 420-424. (in Chinese)

- [9] 孟瑞霞, 张青文, 刘小侠. 烟粉虱生物防治应用现状. 中国生物防治, 2008, 24(1): 80-84.  
Meng R X, Zhang Q W, Liu X X. Progress in the application of biological control of *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Biological Control*, 2008, 24(1): 80-84. (in Chinese)
- [10] 董国堃, 林凌伟, 叶建人, 李伟龙, 王永才, 占红木. 外来入侵生物烟粉虱的发生规律及防治技术. 浙江农业科学, 2005(1): 54-56.  
Dong G K, Lin L W, Ye J R, Li W L, Wang Y C, Zhan H M. Occurrence pattern and control of a biological invader *Bemisia tabaci*. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2005(1): 54-56. (in Chinese)
- [11] Synder W E, Evans E W. Ecological effect of invasive arthropod generalist predator. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, 37: 95-122.
- [12] 黄 红, 晏建章, 李代芹. 大草蛉对棉花害虫捕食作用的研究. 昆虫天敌, 1990, 12(1): 7-12.  
Huang H, Yan J Z, Li D Q. Predation model of the *Chrysopa septempunctata* on cotton insect pests. *Natural Enemies of Insects*, 1990, 12(1): 7-12. (in Chinese)
- [13] 赵 琴, 陈 婧, 刘凤想, 肖文芳, 彭 宇. 大草蛉对桃蚜和夹竹桃蚜的捕食作用研究. 环境昆虫学报, 2008, 30(3): 220-223.  
Zhao Q, Chen J, Liu F X, Xiao W F, Peng Y. Predation of *Chrysopa pallens* on *Myzus persicae* and *Aphis nerii*. *Journal of Environmental Entomology*, 2008, 30(3): 220-223. (in Chinese)
- [14] Hoelmer K A, Hafez S M, Saber S A. An overview of natural enemy explorations and evaluations for *Bemisia* in US. *IOBC/WPRS Bulletin*, 1999, 22: 109-112.
- [15] Nakahira K, Arakawa R. Effect of photoperiod on the development and diapause of the green lacewing *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae). *Ecological Science*, 2005, 8: 133-135.
- [16] 刘凤想, 焦彦成, 邓艳东, 赵敬钊, 彭 宇. 草间钻头蛛、大草蛉和中华通草蛉对茶尺蠖、小绿叶蝉的选择效应. 四川动物, 2007, 26(3): 497-500.  
Liu F X, Jiao Y C, Deng Y D, Zhao J Z, Peng Y. Selective predation of *Hylyphantes graminicola*, *Chrysopa pallens*, *Chrysoperla sinica* to *Ectropis obliqua* and *Empoasca flavescens*. *Sichuan Journal of Zoology*, 2007, 26(3): 497-500. (in Chinese)
- [17] 张 帆, 王素琴, 罗 晨, 陈艳华, 李 凤. 几种人工饲料及繁殖技术对大草蛉生长发育的影响. 植物保护, 2004, 30(5): 36-40.  
Zhang F, Wang S Q, Luo C, Chen Y H, Li F. Effects of the artificial diets and breeding means on growth and development of *Chrysopa septempunctata* Wesmael. *Plant Protection*, 2004, 30(5): 36-40. (in Chinese)
- [18] Tauber M J, Tauber C A, Daane K M, Hagen K S. Commercialization of predators: recent lessons from green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysoperla*). *American Entomologist*, 2000, 46(1): 26-38.
- [19] 杨星科, 杨集昆. 脉翅目, 草蛉科//杨星科, 中国昆虫志, 第 39 卷. 北京: 科学出版社, 2005: 218-248.  
Yang X K, Yang J K. Neuroptera, Chrysopidae// Yang X K. *Fauna Sinica, Vol 39*. Beijing: Science Press, 2005: 218-248. (in Chinese)
- [20] Ricklefs R E. *The Economy of Nature* (fifth edition). USA: W.H. Freeman & Company, 2001.
- [21] 陈 新, 贺钟麟, 张运慈. 大草蛉对烟蚜种群密度的功能反应及控制能力研究. 河南农业大学学报, 1990, 24(4): 444-454.  
Chen X, He Z L, Zhang Y C. On the evaluation of the natural controlling effects of *Chrysopa septempunctata* on *Myzus persicae* based on the functional response models. *Acta Agriculturae Universitatis Henanensis*, 1990, 24(4): 444-454. (in Chinese)
- [22] 徐洪富, 刘 勇, 牟吉元, 邵玉杰, 张立本. 大草蛉和叶色草蛉捕食绣线菊蚜功能的研究. 山东农业科学, 1997(6): 28-30.  
Xu H F, Liu Y, Mu J Y, Shao Y J, Zhang L B. Predation of *Chrysopa septempunctata* Wesmael and *Chrysopa phyllochroma* Wesmael on *Aphis citricola* von der Goot. *Journal of Shandong Agricultural Science*, 1997(6): 28-30. (in Chinese)
- [23] 苏胜权, 周亚君. 大草蛉对苹果园绣线菊蚜的功能反应模型. 河南农业大学学报, 1993, 27(2): 156-158.  
Su S Q, Zhou Y J. The functional response model of *Chrysopa septempunctata* to density *Aphis citricola*. *Acta Agriculturae Universitatis Henanensis*, 1993, 27(2): 156-158. (in Chinese)
- [24] 王 甦, 张润志, 张 帆. 异色瓢虫生物生态学研究进展. 应用生态学报, 2007, 18(9): 2117-2126.  
Wang S, Zhang R Z, Zhang F. Research progress on biology and ecology of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(9): 2117-2126. (in Chinese)
- [25] 侯茂林, 万方浩. 七星瓢虫成虫对烟蚜的捕食作用. 昆虫知识, 2004, 41(4): 347-350.  
Hou M L, Wang F H. Predation of *Myzus persicae* by adults of *Coccinella septempunctata*. *Entomological Knowledge*, 2004, 41(4): 347-350. (in Chinese)
- [26] 张世泽, 吴 林, 许向利, 花保祯. 小花蝽对牛角花齿蓟马的捕食作用. 应用生态学报, 2006, 17(7): 1259-1263.  
Zhang S Z, Wu L, Xu X L, Hua B Z. Predation of *Orius minutus* on *Odontothrips loti*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(7):

- 1259-1263. (in Chinese)
- [27] 张世泽, 万方浩, 花保桢, 张 帆. 烟粉虱的生物防治. 中国生物防治, 2004, 20(1): 57-60.
- Zhang S Z, Wan F H, Hua B Z, Zhang F. Biological control of *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Chinese Journal of Biological Control*, 2004, 20(1): 57-60. (in Chinese)
- [28] 林克剑, 吴孔明, 刘山蓓, 张永军, 郭予元. 中华草蛉、龟纹瓢虫和异色瓢虫对 B 型烟粉虱的捕食功能反应. 昆虫知识, 2006, 43(3): 339-344.
- Lin K J, Wu K M, Liu S B, Zhang Y J, Guo Y Y. Functional response of *Chrysopa sinica*, *Propylaea japonica* and *Leis axyridis* to *Bemisia tabaci*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2006, 43(3): 339-344. (in Chinese)
- [29] Heinz K M, Brazzle J R, Pickett C H, Natwick E T, Nelson J M, Parrella M P. Predatory beetle may suppress silverleaf whitefly. *California Agriculture*, 1994, 48: 35-40.

(责任编辑 岳 梅)

## 2010年全球转基因作物种植面积

位次	国家	种植面积 (万公顷)	作物	位次	国家	种植面积 (万公顷)	作物
1	美国	6680	玉米、大豆、棉花、油菜、甜菜、苜蓿、木瓜、南瓜	16	西班牙	10	玉米
2	巴西	2540	大豆、玉米、棉花	17	墨西哥	10	棉花、大豆
3	阿根廷	2290	大豆、玉米、棉花	18	哥伦比亚	<10	棉花
4	印度	940	棉花	19	智利	<10	玉米、大豆、油菜
5	加拿大	880	油菜、玉米、大豆、甜菜	20	洪都拉斯	<10	玉米
6	中国	350	棉花、木瓜、白杨、番茄、甜椒	21	葡萄牙	<10	玉米
7	巴拉圭	260	大豆	22	捷克	<10	玉米、番茄
8	巴基斯坦	240	棉花	23	波兰	<10	玉米
9	南非	220	玉米、大豆、棉花	24	埃及	<10	玉米
10	乌拉圭	110	大豆、玉米	25	斯洛伐克	<10	玉米
11	玻利维亚	90	大豆	26	哥斯达黎加	<10	棉花、大豆
12	澳大利亚	70	棉花、油菜	27	罗马尼亚	<10	玉米
13	菲律宾	50	玉米	28	瑞典	<10	番茄
14	缅甸	30	棉花	29	德国	<10	番茄
15	布基纳法索	30	棉花	总计		14800	

资料来源: Clive James, 2010 年。www.isaaa.org

孙雷心