

不同温度条件下异色瓢虫四龄幼虫亲缘关系对自残行为的影响

王 魁¹, 谭晓玲^{1,2}, 张 帆^{1*}

(1. 北京市农林科学院植物保护环境研究所 100097; 2 西北农林科技大学植物保护学院 712100)

摘要: 在 14、18、22、24℃ 及 30℃ 下对异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas) 的不同同血缘的四龄幼虫自残行为及其对生长发育的影响进行研究。结果表明, 异色瓢虫四龄幼虫自残发生概率受环境温度条件影响显著。在 22—24℃ 处理范围内同血缘个体间自残发生概率均显著小于非同血缘个体。自残滞后时间同样受环境温度条件影响显著, 且在同一温度条件下同血缘个体间均显著小于非同血缘处理。个体间相互攻击率不受环境温度变化影响, 而在高于 22℃ 下受血缘关系影响显著。此外, 总受攻击次数在不同温度处理间差异显著。同血缘个体间自残后死亡率随温度增加而减少, 均在 30% 以上。而非同血缘个体间自残后死亡率不受温度变化影响, 均在 70% 以上。自残后残存个体的化蛹率及成虫羽化率均不受环境温度变化及个体间血缘关系的影响, 化蛹率除 30℃ 处理外均在 90% 以上, 而在各温度下两血缘处理的羽化率均大于 70%。

关键词: 异色瓢虫; 环境温度; 自残; 生长发育

Influence of kin relationship on cannibalism behavior of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) fourth instar larvae in different temperature conditions

WANG Qu¹, TAN Xiaoling², ZHANG Fan^{*}

1 Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences 100097, China

2 College of Plant Protection, Northwest Agriculture and Forestry University 712100, China

Abstract Present experiments were set 5 different temperature conditions as 14, 18, 22, 24, 30 °C to compare the variation of cannibalism behavior and related effects to development of *Harmonia axyridis* 4 th stage larvae in Sibling and Non-sibling. The results showed significant effects of temperatures on the cannibalism ratio both in two kin groups. And under 22—24°C, the cannibalism ratio in sibling group was lower than non-sibling group significantly. We found the effect of temperatures on lag duration of cannibalism was also significant and the lag duration in non-sibling group was higher than the other. The mutual attack ratio wasn't influenced by temperature variation significantly. The exception of the mutual attack ratio was showed significantly different between two kin groups when the temperatures were high than 22 °C. Furthermore, the significant differences of total suffering cannibalism attack times were shown among different temperatures. For the observation of cannibalism mortality, a reduced tendency with temperature increasing was shown in sibling group and the mortalities were all higher than 30%. On the contrast, the mortality in non-sibling group wasn't influenced by temperature variation and all mortalities were higher than 70%. The pupae ratio and emergency ratio of survivors were not influenced by temperature and kin relationship variation significantly. The pupae ratio in each temperature was high than 90% consistently except in 30 °C. And the emergency ratios in all temperatures were higher than 70%.

基金项目: 国家重点基础研究发展规划(2009CB119206); 国家科技支撑计划(2008BADA5B02); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-42-04); 国家科技支撑计划重点项目《区域农业生态系统害虫生物防治关键技术》

收稿日期: 2009-09-02 **修订日期:** 2009-12-01

*通讯作者 Corresponding author E-mail: z6131@263.net

Key Words: *Harmonia axyridis*; environmental temperature; cannibalism; development

在现代农业生产体系中开发利用各种捕食性昆虫作为生物防治天敌进行有害生物防治的工作已经取得了十分显著的效果^[1-3]。在不断深入引种释放生物防治天敌的同时,人们也非常关注这些捕食性天敌昆虫种群动态及与定殖扩散相关的基础生物学研究^[4]。自残行为作为影响种群消长及逆境定殖的重要因素,已经被作为生物入侵定殖机制的重要组成部分而得到广泛研究^[5-6]。当种群所处的自然环境中食物供应量低于种群所需的最小水平,或者种群内绝大多数个体处于极端逆境时,个体之间通过自残行为淘汰孱弱个体以保证种群规模维持在一定水平避免消亡^[7]。因此,具有自残行为的物种可以通过猎食同类个体增强其对环境波动的适应性,继而提高自身在环境中的竞争力^[8]。

本试验选取的研究对象异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas) 属鞘翅目 Coleoptera,瓢虫科 Coccinellida 是一种极为重要的捕食性天敌。20世纪其初作为重要的生物防治作用物自原产地亚洲东部及俄罗斯远东地区引入北美地区进行生物防治,并在其后的近一个世纪内在世界范围内广泛推广应用^[9-11]。自 20世纪 90 年后期,异色瓢虫以其非靶标作用及强大的生物入侵替代定殖能力而逐渐为人们所关注^[12-15]。一系列相关研究表明,异色瓢虫作为广食性昆虫,其种间及种内自残行为对其在引入地定殖、替代其它本地物种等生物入侵行为起到了极为显著的促进作用^[16-18]。近年来,随着异色瓢虫商业化集群饲养规模的不断加大,如何提高天敌昆虫的产能效率,降低种群增长消极因素已经成为国内外学者的关注热点。而自残行为作为造成种群负增长的重要因素,具有重要的研究价值。异色瓢虫自残行为多为幼虫之间、幼虫对未孵化卵及幼虫对预蛹和蛹的自残^[19]。通常情况下高龄幼虫对低龄幼虫在自残竞争中具有一定优势,但处于蜕皮期的高龄幼虫受低龄幼虫攻击的风险大幅上升^[20]。而四龄幼虫作为异色瓢虫化蛹前的重要虫期,其生长发育状况会直接影响化蛹以及间接影响成虫的获得^[7]。纵观现有的研究成果,目前对四龄幼虫自残行为的研究还十分缺乏。

本试验在室内条件下对不同血缘组合(同血缘及非同血缘)个体间自残行为进行系统观察研究。此外本试验将温度这一重要的环境条件变化与自残行为相结合,比较分析不同环境温度条件对自残行为的影响。以明确温度变化与异色瓢虫四龄幼虫的自残行为的相关性,获得其自残随温度梯度增减的变化规律以及血缘关系对高龄幼虫间的自残行为影响程度。继而丰富异色瓢虫自残行为研究体系,并对异色瓢虫大规模人工饲养技术的提高与完善提供一定的理论支持。

1 材料与方法

1.1 活体瓢虫获得与室内种群建立

本试验所用活体异色瓢虫 *H. axyridis* (Pallas)于 2008 年 4—5 月间采集自北京市平谷区山东庄设施桃园中,分 3 次采集雌雄成虫共 420 只。将所得成虫移入北京市农林科学院植物保护环境保护研究所天敌昆虫研究组昆虫繁育室内集中饲养。瓢虫饲养以豆蚜 *Aphis craccivora* (Koch) (寄主为生长期 1 周的蚕豆苗,豆蚜平均净重 = 0.0005 g, n=300) 为饲料。将野外采集的异色瓢虫成虫置入养虫笼中饲养(金属 + 纤维纱网制, 60.0 cm×45.0 cm×55.0 cm, 40 只 / 笼)。同时将足量蚜虫接入此笼中,且每 48 h 更新一次。饲养室内环境条件以全自动室内人工气候控制设备调控,各参数设置为:温度 (25±1)℃, 湿度 (65±5), 光照强度 3000 lx 且光照周期 L:D=16:8。

1.2 供试材料及温度梯度设置

室内瓢虫种群饲养 3 代以上,取初孵幼虫移入一次性塑料培养皿中(D=4.5 cm, 1 只 / 皿)同时放入足量蚜虫,皿口覆盖以封口膜(Parafilm, 3.4 inch)并用解剖针扎取通气孔若干。连续饲养至 4 龄,取蜕皮后 3 h 以上的个体进行试验。本试验所设各温度梯度如表 1 所示。

1.3 不同温度对异色瓢虫四龄幼虫自残行为及其生长发育的影响

1.3.1 非同血缘个体间个体间自残

(1) 自残行为观察 取上述 4 龄幼虫(来源于不同一雌性瓢虫后代)一对,经饥饿 12 h 处理后同时置入一

塑料培养皿中($D=9.5\text{ cm}$)内置一湿润脱脂棉以保持小环境湿度)。皿口覆盖以封口膜(Parafilm, 5.5 inch)并用解剖针扎取通气孔若干。将此样本放入按照表1温度及环境参数设定的人工气候箱(表1)中进行观察试验。每15 min观察1次,连续观察24 h。上述各部分试验共重复6组,每组含8个样本组。

观察记录并按表2所列公式计算所需参数。

(2)自残后残存个体化蛹率及羽化率于(1)观察试验完成后($>24\text{ h}$)将死亡个体移出,如试验对象均存活即将其中一头幼虫转移至另一同样规格的培养皿中继续饲养观察。将非同血缘四龄幼虫行走步足移除并经 CO_2 麻醉后作为饲料供应给试验观察对象(每4 h补充1头),直至试验对象化蛹,观察并计算化蛹率(化蛹率=化蛹样本数/全部自残存活样本数)。待成虫羽化完成后观察并计算羽化率(羽化率=羽化样本数/化蛹样本数)。

表1 不同温度梯度设置

Table 1 The setup of different environmental temperature treatments

实验处理 The set up	温度值/ $^{\circ}\text{C}$ Temperature Value	辅助说明 Supplement instruction
1	14	低温逆境
2	18	各温度参数以人工气候箱控制(Sanyo MH-350H)
3	22	最适温区
4	24	控制,其余基本环境参数同室内种群饲养。
5	30	高温逆境

表2 试验所得参数及其计算方法

Table 2 The parameters of present research & the related pathway of f gurations

试验参数 Experimental parameters	计算方法 Pathway of f guration
自残发生率 Ratio of Cannibalism occurrence	自残发生样本组数 / 总样本组数 $\times 100\%$
自残滞后时间 Lag duration of cannibalism	自残发生时间 - 样本组置入时间
不同部位受攻击比例 Ratio of attacking sufferance of different parts	各部位(头节、胸节、腹节及尾须)所受攻击次数 / 总次数
相互攻击率 Ratio of mutual attacking	存在相互攻击的样本组数 / 总自残样本组数
总受攻击频次 Total attack times	—
自残致死率 Cannibalistic Mortality	自残致死样本组数 / 总自残样本组数

1.3.2 同血缘样个体自残

除供试异色瓢虫为同一雌性个体所产F代外,其余同1.3.1。

1.4 数据分析方法

利用统计分析软件SPSS15.0 Student Edition Plus对所得参数进行统计分析,计算各参数平均值及标准误。以不同温度梯度为独立变量,对各参数进行单因素方差分析(ANOVA)。而以样本属性(非同血缘及同血缘)为独立变量对同一温度梯度下各参数进行独立样本t检验。

2 试验结果

2.1 自残行为观察

不同温度条件下,异色瓢虫四龄幼虫自残行为发生概率如图1所示。本试验中非同血缘个体间($F=11.246$, $P<0.001$)及同血缘个体间($F=7.924$, $P<0.001$)自残发生概率受环境温度条件影响显著。非同血缘个体在22—26°C范围内其自残发生率最高且显著大于其它温度处理;处于相对逆境温区(14°C、18°C及30°C,下同)的个体间自残发生率均显著小于最适温区。同血缘个体间在18°C以上各温度间未有显著差异;而在14°C下自残发生率显著小于其余各处理,仅为6.3%。

在22—26°C内非同血缘个体间自残发生概率均显著高于同血缘处理($t_2=4.227$, $df=10$, $P_{(2-tailed)}=0.002$, $t_6=8.991$, $df=6$, $P_{(2-tailed)}=0.001$)。而处于相对逆境温区下非同血缘及同血缘处理间自残发生概率未见显著性差异($t_4=1.754$, $df=10$, $P_{(2-tailed)}=0.11$; $t_8=0.859$, $df=6$, $P_{(2-tailed)}=0.411$; $t_5=1.589$, $df=10$, $P_{(2-tailed)}=0.143$)。

各处理下的自残滞后时间参见图2。各处理温度下非同血缘个体及同血缘个体间的自残滞后时间均存在显著性差异($F_{Non sibling}=12.233$, $P<0.001$; $F_{Sibling}=31.113$, $P<0.001$)。非同血缘和同血缘处理的自

残滞后时间在相对逆境条件下均显著大于最适温度区间。而在两血缘处理内均为 26°C 下的自残滞后时间最短((6.2 ± 0.5) h和 (10.2 ± 0.5) h),而最低温度梯度(14°C)下最长((14.2 ± 0.9) h和 (18.5 ± 1.4) h)。

检验结果表明,在同一温度梯度下非同血缘个体间自残滞后时间均显著大于同血缘处理($t_4=-2.538$, $df=9$, $P_{(2-\text{tailed})}=0.032$; $t_8=-6.871$, $df=22$, $P_{(2-\text{tailed})}<0.001$; $t_2=-3.091$, $df=39$, $P_{(2-\text{tailed})}=0.004$; $t_6=-4.825$, $df=50$, $P_{(2-\text{tailed})}<0.001$; $t_0=-6.941$, $df=35$, $P_{(2-\text{tailed})}<0.001$)。

异色瓢虫四龄幼虫在本试验中表现出极高的攻击性。无论在非同血缘还是同血缘处理内异色瓢虫四龄幼虫在遭受自残性攻击时均会进行反击(图3A)。同血缘处理内个体间自残的相互攻击率不受环境温度变化影响($F=4.329$, $P=0.009$)。在各温度梯度下非同血缘个体间相互攻击率均大于60%,而同血缘处理内仅在 14°C 下自残的相互攻击率大于60%。在同一温度下处于相对低温逆境条件下的个体间发生相互攻击的概率不受血缘关系的影响($t_4=0.158$, $df=7$, $P_{(2-\text{tailed})}=0.879$; $t_8=0.507$, $df=10$, $P_{(2-\text{tailed})}=0.623$)。而在大于 20°C 时这种相互攻击行为的发生概率受个体间的血缘关系影响显著($t_2=2.515$, $df=10$, $P_{(2-\text{tailed})}=0.031$; $t_6=4.202$, $df=10$, $P_{(2-\text{tailed})}=0.002$; $t_0=4.296$, $df=10$, $P_{(2-\text{tailed})}=0.002$)。

异色瓢虫四龄幼虫在不同温度梯度下自残行为内的总(受)攻击次数在两个血缘处理下均表现出显著差异(图3B, $F_{\text{Non-sibling}}=11.495$, $P<0.001$; $F_{\text{Sibling}}=8.639$, $P<0.001$)。非同血缘处理下在各温度梯度下的总攻击次数均大于同血缘处理。在自残行为观察过程中,本试验将受攻击对象的攻击部位划分为:头节、胸节、腹节及尾须,细化观察各部位遭受攻击的具体情况。

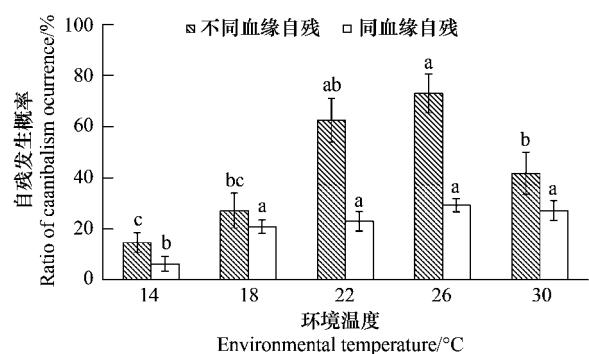


图1 不同温度下异色瓢虫自残发生概率

Fig. 1 The probability of cannibalism occurrence of *H. axyridis* in different environmental temperature

图中同一色系柱型上方相同小写字母表示其在 $P=0.05$ 水平上差异不显著, 下同

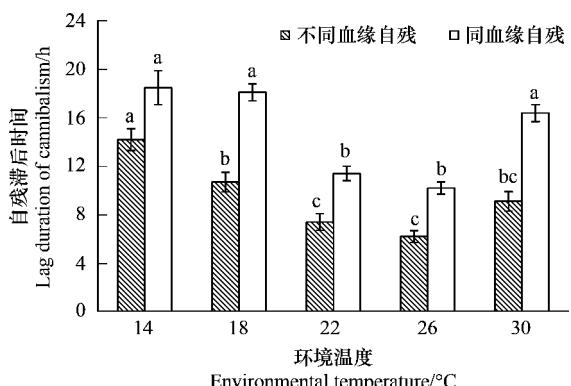


图2 不同温度下异色瓢虫自残滞后时间

Fig. 2 The lag duration of cannibalism of *H. axyridis* in different environmental temperature

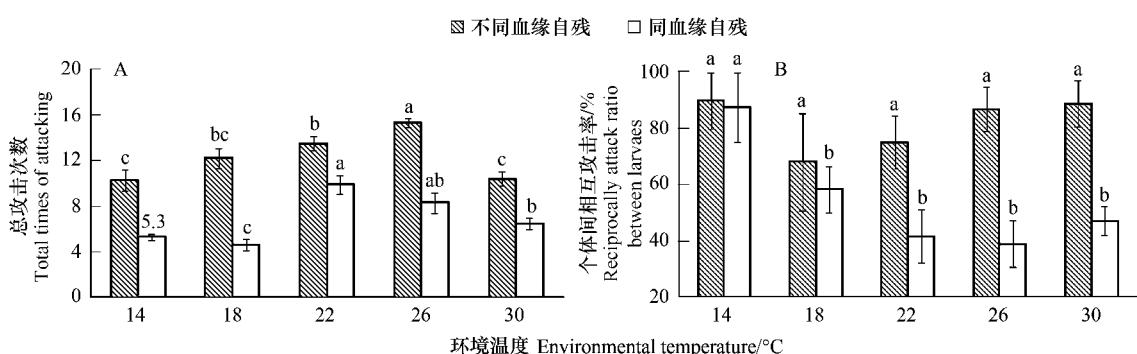


图3 不同温度条件下异色瓢虫相互攻击率及总攻击次数

Fig. 3 The ratio of mutual attacking & total attack sufferance times of victims of *H. axyridis* in different environmental temperature
A 相互攻击率; B 总攻击次数

其最终结果如图4所示。在非同血缘处理内各温度梯度下自残个体均会对受害者胸节及腹节进行攻击且腹节受攻击比例最大, 胸节其次(图4A)。当温度梯度大于等于18℃时自残个体开始攻击头节。而在最适温度范围内尾须也成为受攻击的对象, 此时受害者身体各部分均会成为自残个体取食的目标。但同血缘处理内只有腹节在各温度梯度下的自残行为中都会遭受攻击。在低温逆境条件(14℃、18℃)下, 个体间自残行为只以受害个体腹节为攻击目标。也随着环境温度增加受害部位扩大至整个受害者躯体。在各温度处理下仍然为腹节遭受攻击比例最高, 均在50%以上。

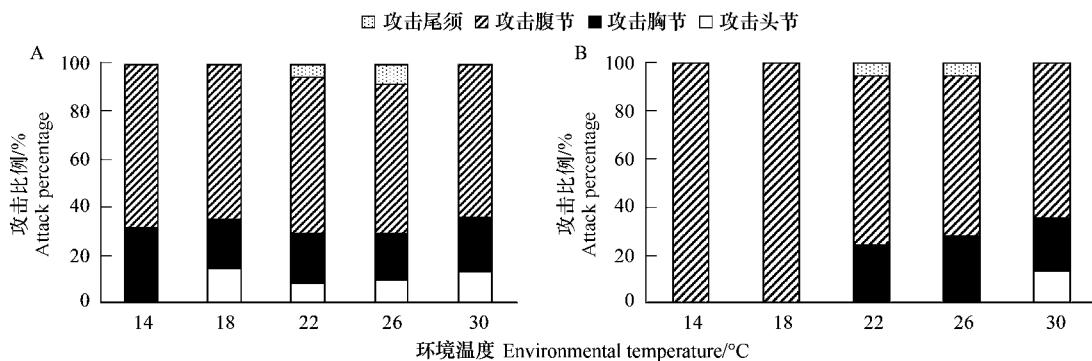


图4 不同温度条件下异色瓢虫不同部位受攻击比例

Fig. 4 The ratio of attacking suffering of different parts of victim of *H. axyridis* in different environmental temperature
A 非同血缘个体间; B 同血缘个体间

同血缘处理内自残个体的死亡率受环境温度影响显著($F=8.639$ $P<0.001$)自残后其死亡率在低温逆境环境下较高。而随着温度上升, 死亡率大幅下降, 至26℃时死亡率下降至36.1%。而后在30℃下小幅上扬, 但与26℃下无显著差异。(图5)非同血缘处理内自残个体的死亡率不受环境温度条件变化的影响($F=0.381$ $P=0.820$), 且随温度上升缓慢下降。22℃时, 不同处理间自残死亡率无显著差异($t_4=0.369$, $df=6$ $P_{(2-tailed)}=0.725$; $t_8=-0.212$ $df=11$ $P_{(2-tailed)}=0.836$ $t_2=1.857$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.093$)。而当温度上升至26℃以上后, 非同血缘处理内的自残死亡率显著大于同血缘处理($t_6=3.772$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.004$; $t_0=-2.315$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.043$)。

2.2 自残后残存个体化蛹率及羽化率

如表3所示, 自残后个体的化蛹率均不受环境温度变化影响(非同血缘 $F=0.646$ $P=0.635$ 同血缘 $F=0.704$ $P=0.598$)。各温度下的化蛹率除30℃外均在90%以上。但血缘关系对自残后个体的化蛹率未表现出显著影响($t_4=-0.181$ $df=8$ $P_{(2-tailed)}=0.861$; $t_8=0.567$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.583$ $t_2=-0.499$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.629$ $t_6=0.632$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.542$ $t_0=0.31$, $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.763$)。

成虫羽化率也不受温度变化的影响($F_{Non-sibling}=1.245$ $P=0.318$ $F_{Sibling}=0.1.153$ $P=0.457$), 其羽化率均大于70%。相关检验表明任意温度梯度下2个不同处理间成虫羽化率未有显著差异($t_4=0.882$, $df=3.378$ $P_{(2-tailed)}=0.403$; $t_8=0.998$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.341$; $t_2=-0.359$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.7279$; $t_6=-0.976$ $df=7.032$ $P_{(2-tailed)}=0.542$; $t_0=0.178$ $df=10$ $P_{(2-tailed)}=0.862$)。

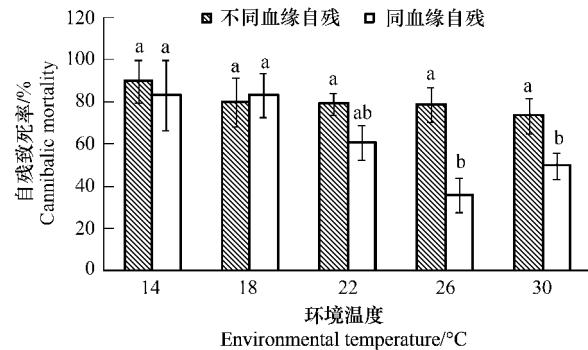


图5 不同温度下的异色瓢虫自残致死率
Fig. 5 Mortality of cannibal victims of *H. axyridis* in different environmental temperature

表 3 不同温度下异色瓢虫自残后个体化蛹率及羽化率

Table 3 Pupation & emergence ratio of larvae after cannibalism of *H. axyridis* in different environmental temperature

环境温度 /℃ Environmental temperature	自残后四龄幼虫化蛹率及成虫羽化率 /%					
	P Pupation & emergence ratio of 4 th stage larvae after cannibalism			Emergence ratio		
	化蛹率 Pupation ratio	非同血缘 Non sibling	同血缘 Sibling	羽化率 Emergence ratio	非同血缘 Non sibling	同血缘 Sibling
14	91.7±8.3	93.8±6.25	95.8±4.2	83.3±16.7		
18	90.3±6.2	83.3±10.5	75.0±9.1	87.5±8.5		
22	91.3±6.0	94.5±5.6	90.7±5.8	93.1±4.5		
26	97.2±6.8	91.7±8.3	86.1±9.0	95.8±4.2		
30	82.0±8.7	77.8±10.2	75.0±11.2	72.2±10.9		

3 分析与讨论

自残行为作为影响昆虫种群动态的重要因子, 其相关生理学、生态学以及行为学研究一直为众多学者所关注^[21-22]。以低龄幼虫对同种卵的自残行为的深入研究作为开端, 一系列以亲缘关系作为主要自残行为影响条件的工作逐渐将同种个体间的利它行为确定为自残行为发生发展的决定因素之一^[23]。针对异色瓢虫一龄幼虫对同血缘卵自残的研究表明, 初孵幼虫倾向取食同卵堆未孵化的卵来补充营养, 而母代个体会通过调整产卵策略(营养卵比例)以及改变卵体表面化学附着物(如正己烷)来减少同血缘个体对卵的自残行为^[24-26]。

本试验中各温度处理下, 同血缘个体间对自残表现出一定的趋避作用。与一龄幼虫对同血缘卵自残不同, 四龄幼虫个体间会通过亲缘识别来避免同血缘个体间的自残。在试验进行过程中观察到: 当四龄幼虫受到其它幼虫攻击时, 其自身会主动排出一种黄色液体。而此种液体具有一定的趋避性, 可以在一定程度上驱赶同类攻击者^[27]。通过对试验所得的各项参数进行分析比较可以进一步了解利他行为在自残过程中的主导性。根据 Hamilton的亲缘选择理论, 亲缘个体通过利它行为来增加间接适合度来提高某一血缘体系内相同基因的遗传概率^[28]。在本试验中通过进一步比较自残后个体化蛹率以及成虫羽化率后可以发现: 尽管同血缘处理内的自残水平显著低于非同血缘个体, 但是其成虫获得率并无显著差异。因此, 根据 Hamilton亲缘选择发生条件($B/C > 1/r$, B 接受利它行为受益者所得到的利益; C 利它行为给予者所遭受的损失; r 给予者和受益者之间的亲缘关系指数)可以推断同血缘个体间自残在保持一定潜在后代繁殖能力的基础上尽可能的使受害者的损失最大限度的转嫁给自残者^[29]。

温度作为昆虫生理及行为变化的重要影响条件, 在瓢虫的个体发生、发育以及取食、繁殖等过程中有发挥着极为关键的作用^[19]。本试验结果表明异色瓢虫四龄幼虫在最适温度范围内表现出强烈的自残趋势。相对而言, 低温环境对自残行为的发生要显著低于高温环境。相关异色瓢虫取食等运动能力的研究结果表明低温条件可以在很大程度上抑制其活跃性^[10]。低温处理下的瓢虫个体能量流失更为迅速, 尽管通过自残行为可以获得少量能量补充, 但是与高温条件相比, 前者在自残行为中所投资的能量很难维持一种高的自残比例。因此, 虽然低温条件下同样可以发生自残, 但自残者只能集中针对受害者躯体较柔软的部位发动攻击(胸、腹节), 且攻击前需要更多的预备时间, 但自残致死率也大于高温处理。而处于最适生长温度范围内的个体, 无论是非同血缘还是同血缘处理内其自残行为发生强度均高于逆境温区。

异色瓢虫原产地纬度跨度极大, 主要分布区自西伯利亚南部至中国岭南北麓一线^[30]。而在生物防治应用地区引种释放后其扩散面积也十分可观^[14]。异色瓢虫这种强大的分布定殖能力与其优秀的环境适应性有着不可分割的关系。当异色瓢虫进入生态系统中, 其种群在不同环境条件下可以进行内部伴随性调整^[19]。除了对相邻生态位同资源种团内的捕食性物种产生极大的非靶标作用外, 当整体环境营养水平下降时异色瓢虫幼虫可以通过具有近血缘个体趋避的种内自残行为淘汰边缘个体, 将种群规模精炼地保持在安全水平以下。这种通过调整生理行为度过瓶颈期的策略不单是异色瓢虫在扩散过程中的可塑性进化^[31], 更多的是一种基于遗传性的种群调整策略^[17-32]。

而针对实际天敌大规模饲养中出现的高密度种群自残现象,结合温度及血缘关系的影响,我们可以在人工大规模饲养异色瓢虫时采取相应策略,以减少自残损耗。首先,在饲养初期尽量保持同一容器内个体为同血缘。而一龄幼虫孵化后尽快将其与卵堆分离,以减少原始损耗。当幼虫发育至四龄幼虫后,在保证食物量充足的情况下适当降低环境温度(或者仅在白天降低环境温度)以减少自残发生概率。此外,在幼虫释放或者运输前进行一定的低温处理可以有效的减少个体因暂时性事物缺乏引起的自残。

致谢:本文在试验过程中承蒙美国堪萨斯大学 Michaud JP教授及法国农科院 Sophia试验站 Lombaert E博士的指导,在此深表感谢。

References

- [1] Evans EW. Habitat displacement of North American ladybirds by an introduced species. *Ecology* 2004; 85: 637-647.
- [2] Lucas E, Gagné J, Codene P. Impact of the Harmonia axyridis on adults of *Coccinella septempunctata* and *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 2002; 99: 457-463.
- [3] Fye R E. Rearing and release of coccinellids for potential control of Pear Psylla. *Agriculture Research Service (West Region)*, 2001; 20: 1-9.
- [4] Mooney H A, Cleland E E. The evolutionary impact of invasive species. *PNAS* 2001; 98(10): 5446-5451.
- [5] Yasuda H, Shinya K. Cannibalism interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga* 1997; 42: 153-163.
- [6] Yasuda H, Kikuchi T, Kindmann P, Sato S. Relationships between attack and escape rates, cannibalism and intraguild predation in larvae of two predatory ladybirds. *Journal of Insect Behavior* 2001; 14: 373-384.
- [7] Hodek I, Honěk J. *Ecology of Coccinellid*. Kluwer Academic Publisher, Netherland, 1996; 113-118.
- [8] Marshall S A. *Insects Their Natural History and Diversity*. New York: Firefly Books (U.S.), Inc., Buffalo, 2006; 217-244.
- [9] LaManna L, Miller J C. Temperature-dependent development in an Oregon population of *Harmonia axyridis* compared with *Hippodamia variegata* and *Adalia bipunctata* (Col: Coccinellidae). Biological Control 1998; 128: 298-306.
- [10] Koch R L. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science* 2003; 3: 1-16.
- [11] Colunga-García N, Gage SH. Arrival, establishment, and habitat use of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) in Michigan landscape. *Environmental Entomology* 1998; 27: 1574-1580.
- [12] Felix S, Soares A Q. Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 2004; 101(2): 237-242.
- [13] Majerus M, Strawson V, Roy H. The potential impacts of the arrival of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), in Britain. *Ecological Entomology* 2006; 31: 207-215.
- [14] Tunnoch W J, Wise I L, Matheson F O. Abundance of some native coccinellines (Coleoptera: Coccinellidae) before and after the appearance of *Coccinella septempunctata*. *Canadian Entomologist* 2003; 135(3): 391-404.
- [15] Brown M W, Miller S S. Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomological News* 109: 136-142.
- [16] Michaud J P. Non-target impacts of acaricides on ladybeetles in citrus: A laboratory study. *Florida Entomologist* 2002; 85: 191-196.
- [17] Snyder W E, Clevenger G M, Egenbroad S E. Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. *Oecologia* 2004; 140: 559-565.
- [18] Majerus M E N. *Ladybird*. London: Harper Collins Publisher, 1994; 317.
- [19] Dixon A F G. *Insect Predator-Prey Dynamics: Ladybird Beetles and Biological Control*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000; 176-177.
- [20] Crespi B J. Cannibalism and trophic eggs in subsocial and eusocial insects// Egger M A & Crespi B J, eds. *Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa*. Oxford, UK: Oxford University Press, 1992; 176-213.
- [21] Dong Q, Polis G A. The dynamics of cannibalistic populations: a foraging perspective// Egger M A & Crespi B J, eds. *Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa*. Oxford, UK: Oxford University Press, 1992; 13-37.
- [22] Mock D W, Parker G A. *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford, UK: Oxford University Press, 1997; 203-204.
- [23] Hemiptinne J L, Lognay G, Gauthier C, Dixon A F G. Role of surface chemical signal in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemicoecology* 1997; 10: 123-128.

- [25] Michaud J P Grant A K Adaptive significance of sibling egg cannibalism in Coccinellidae: comparative evidence from three species. *Annals of the Entomological Society of America* 2004 97: 710-719
- [26] Michaud J P A comparative study of larval cannibalism in three species of ladybird. *Ecological Entomology* 2003 28: 92-101
- [27] Hemipténe J L Dixon A F G Gauthier C Nutritive cost of intraguild predation in ladybird (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 2000 97: 559-562
- [28] Hamilton W D The Genetical Evolution of Social Behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 1964 7: 1-16
- [29] Hamilton W D Selection of selfish and altruistic behavior in some extreme models// Eisenberg J F Dillon J F eds. *Man and Beast: Comparative Social Behaviour*. Washington D C: Smithsonian Inst. 1970: 59-91
- [30] Pang H Ren S X Zeng T Pang X F Chinese Ladybird Biodiversity and Application. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press 2004
- [31] Lombaert E Malusa T Devred R Estoup A Phenotype variation in invasive and biocontrol population of harlequin ladybird Harmonia axyridis. *Biocontrol* 2008 53(1): 89-102
- [32] Wang S Michaud J P Zhang R Z Zhang F Liu S Seasonal cycles of assortative mating and reproductive behaviour in polymorphic populations of Harmonia axyridis in China. *Ecological Entomology* 2009 34(4): 483-494.

参考文献:

- [11] 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.