

三种捕食性瓢虫的种间竞争作用

王 甦¹, 谭晓玲^{1,2}, 徐红星¹, 张 帆¹

(¹北京市农林科学院植物保护环境保护研究所, 北京 100097; ²西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:【目的】明确多种捕食性天敌田间混合释放后的种群动态, 探索瓢虫种间干扰的行为学基础和生态位上的竞争关系。【方法】在田间农业生态系统中混合释放异色瓢虫、龟纹瓢虫及多异瓢虫, 对种群发展动态连续监测; 在室内对 3 种瓢虫的 1 龄幼虫对卵及 4 龄幼虫之间互残现象进行观察; 对自然生境中 3 种瓢虫的猎物资源进行确认和资源等级划分, 并计算各瓢虫的生态位宽度及生态位重叠系数。【结果】3 种捕食性瓢虫在混合种群释放后个体数量均线性上升, 异色瓢虫的上升速率显著大于其余 2 种瓢虫。各瓢虫均倾向于取食异种瓢虫的卵和幼虫, 其中异色瓢虫攻击取食卵的能力显著大于其余 2 种瓢虫。异色瓢虫 4 龄幼虫在互残后的存活数量显著大于其余 2 种瓢虫, 且伤残比例仅为龟纹瓢虫的 22.3% 及多异瓢虫的 29.8%。基于田间观测结果, 异色瓢虫共取食 17 种猎物, 占总量 89.5%, 龟纹瓢虫共取食 12 种猎物, 占总量的 63.2%, 多异瓢虫共取食 9 种猎物, 占总量的 47.4%。计算异色瓢虫、龟纹瓢虫和多异瓢虫的生态位宽度分别为 0.713, 0.393 和 0.304; 所得生态位重叠系数异色瓢虫与龟纹瓢虫为 0.992, 龟纹瓢虫与多异瓢虫为 0.983, 异色瓢虫与多异瓢虫为 0.964。【结论】异色瓢虫与其它捕食性瓢虫在田间释放时表现出很强的竞争作用。异色瓢虫可以通过较高的种间互残及攻击防御能力提高自身在营养水平低下情况时的生存概率。异色瓢虫的生态位宽度高, 且与其它瓢虫的生态位重叠程度大。因此异色瓢虫的存在会严重影响同生态位其它捕食性瓢虫的种群增长。

关键词: 异色瓢虫; 龟纹瓢虫; 多异瓢虫; 同资源种团; 竞争模型; 生态位重叠

Interspecific Competition Among Three Predacious Ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae)

WANG Su¹, TAN Xiao-ling^{1,2}, XU Hong-xing¹, ZHANG Fan¹

(¹Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097; ²College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shanxi)

Abstract: 【Objective】The objective of this study is to determine the population dynamics of various predacious ladybird beetles after mixed releasing in the field, the behavioural bases in interspecific disturbance and the interspecific competition in niche level. 【Method】The population dynamics of the three predacious ladybird beetles, *Harmonia axyridis*, *Propylea japonica* and *Hippodamia variegata* were monitored after they were introduced into agricultural ecosystem. The cannibalism was observed with 1st instar larvae to eggs and 4th instar larvae each other among these three intraguild predators. Based on the field survey, the food prey of these three ladybirds as different resource levels were separated, and the niche breadth and niche overlap index were calculated. 【Result】The total scale of population showed linear increasing in all three ladybirds, and the rate in *H. axyridis* population was higher than others significantly. The eggs preyed in all ladybirds were tended to heterogenetic egg and larvae. The amount of egg consume in *H. axyridis* was significantly higher than other two and over 25% both. *H. axyridis* also showed the highest survival rate and the lowest damaged rate in survival samples, the damaged rates were only 22.3% to *P. japonica* and 29.8%

收稿日期: 2012-01-05; 接受日期: 2012-03-22

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (2009CB119206)、中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2-YW-N-42-04)、国家桃产业技术体系 (NYCYTX-31-02)

联系方式: 王 甦, Tel: 010-51503688; E-mail: septempunctata@yahoo.com.cn. 通信作者张 帆, Tel: 010-88463669; E-mail: zf6131@263.net

to *H. variegata*. The field investigation showed that *H. axyridis*, *P. japonica* and *H. variegata* could prey 17 species (89.5% of the total), 12 species (63.2% of the total) and 9 species (47.4% of the total), respectively. The calculated niche breadths of *H. Axyridis*, *P. japonica*, *H. variegata* were 0.713, 0.393 and 0.304, respectively. The niche overlap indexes were showed as *H. axyridis* to *P. japonica* was 0.992, *P. japonica* to *H. variegata* was 0.983 and *H. axyridis* to *H. variegata* was 0.964. 【Conclusion】*H. axyridis* showed extremely high competition with other predacious ladybird in field application. *H. axyridis* could obtain benefits via interspecific attacking under rare nutrition conditions. The wider niche breadth and higher niche overlap level of *H. axyridis* could influence the population development and niche separation of other predacious ladybird beetles.

Key words: *Harmonia axyridis*; *Propylea japonica*; *Hippodamia variegata*; intraguild predation; competition modeling; niche overlap

0 引言

【研究意义】利用捕食性瓢虫对蚜虫、粉虱、蓟马以及其它多种农林害虫进行生物防治，已经是现代绿色植物保护体系中的重要内容之一^[1]。由于捕食性瓢虫食谱范围广、生存定殖能力强、繁殖效率高且种群易于扩张^[2]，目前已经成为各地农业生态系统中的优势种，并且显著影响引入地生态系统中物种多样性的结构和变化^[3]。因此，捕食性瓢虫在释放后的生态效率以及其产生的衍生生态效应已经成为综合安全利用捕食性瓢虫进行生物防治的核心问题。【前人研究进展】随着捕食性瓢虫应用的不断深入，人们开始关注这些瓢虫定殖后所产生的连带效应和负面影响，尤其是与引入地生态结构和群落结构失衡相关的非靶标作用最受关注^[4-6]。原产于亚洲地区的异色瓢虫 (*Harmonia axyridis*) 是生物防治领域极为重要的天敌昆虫，可取食多重蚜虫、粉虱、蓟马、松干蚧、粉蚧、木虱、叶螨及某些鳞翅目昆虫的幼虫和卵，并在世界各地发挥了极大的控害功效^[7-9]。但是近年来，异色瓢虫对引入地其它捕食性瓢虫的入侵性危害日趋严重，直接威胁到当地农业生态系统的生物安全^[10]。如异色瓢虫在北美的果园中可以造成 90% 以上的瓢虫物种消失^[11]。而在欧洲，异色瓢虫可以大幅度地减少温室内的物种多样性，并且呈现快速扩张的趋势^[12-14]。异色瓢虫对同一生态位捕食性瓢虫的侵害不单单表现在争夺食物及生境资源上，在很多情况下同资源种团内的捕食作用，会给其它瓢虫种群造成极大的伤害^[15-16]。与此同时，异色瓢虫自身则会通过自我识别减少种内自残的发生，减少种群规模的损失^[17-18]。【本研究切入点】虽然可以通过室内试验了解异色瓢虫对其它捕食性瓢虫的侵害，但是基于生物防治实践于种群规模上的研究却鲜见报道。其次，对于异色瓢虫非靶标作用的研究工作多见于引入地的研究报道，对于异色瓢虫的这种入侵危害是原生特性还是在引入地

的适应性改良尚存在着争论。在宏观物种竞争的生态学研究途径中，利用生态位竞争理论，可以直观、准确地了解物种之间的生态位及竞争关系，对物种在特定生境内的种群发展进行分析^[19]。【拟解决的关键问题】近年来，笔者在北京市周边地区依托有机果园建立了多个天敌释放及多样性保护基地，并对多个瓢虫在特殊时期的种群动态进行了研究分析^[20]。在前期研究基础上，本文以北京地区常见的异色瓢虫、龟纹瓢虫 (*Propylea japonica*) 以及多异瓢虫 (*Hippodamia variegata*) 为对象，进行其温室定向释放试验以及自然种群取食猎物多样性调查，并在室内对上述 3 种瓢虫的种间互残行为进行了观察研究。以期了解捕食性天敌在原产地自然环境中的种群竞争、生态位重叠及其瓢虫种间的相互影响等，为安全有效地利用天敌进行生物防治提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料采集及试验种群的室内定殖

本试验所用异色瓢虫及龟纹瓢虫，均采集自北京市昌平区流村镇王家园村七星苹果合作社 (E 116°23'09", N40°10'42")，多异瓢虫产自北京房山区十渡风景区 (E 115°48'21", N 39°26'06")。2011 年 5—6 月于上述地点分别采集异色瓢虫 417 头 (雄 189 头，雌 228 头)，龟纹瓢虫 211 头 (雄 89 头，雌 122 头) 以及多异瓢虫 304 头 (雄 151 头，雌 153 头)。然后移至室内养虫笼 (铝合金+纱网制，75.0 cm × 55.0 cm × 50.0 cm) 中，饲喂豌豆修尾蚜 (*Megoura japonica*) 建立试验种群，控制密度为 80—100 头/笼，各瓢虫试验种群扩繁 3 代以上供试。程控养虫室环境条件为温度 (25±1) °C，相对湿度 (65±5) %，光照强度 3 000 lx 以及光照周期 16L : 8D。

1.2 三种捕食性瓢虫的田间种间竞争

本研究在北京市蟹岛生态农庄有机种植温室内进行，试验时间为 2011 年 8—9 月。选取试验样地，试

验在用 90 目纱网制作的笼罩 (面积 10.0 m × 5.0 m, 高 0.75 m) 中进行, 每笼内放置已接种豌豆修尾蚜的蚕豆苗 (> 800 株, 蚜虫密度 800—1 200 头/株)。为保持环境中食物资源的稳定性, 所用蚕豆苗每周更新 1 次。植株更新时将带有瓢虫卵的叶片以及植株上存留的幼虫及成虫转移至新补充的植株上, 而后将异色瓢虫、龟纹瓢虫及多异瓢虫雌雄各 100 头分别于笼罩的东、中及西部 3 个位置同时放入, 使 3 种瓢虫在试验空间内自由扩散。每周 2 次 (每周一、周四), 于试验样地内对所设植物逐株检查, 观察记录不同种类瓢虫的数量变化 (幼虫及蛹按照成虫计入总量), 共调查 4 周。重复 5 次。

1.3 三种捕食性瓢虫的室内互残

室内试验均在如上程控养虫室进行。1 龄幼虫对卵的攻击: 分别将 3 种捕食性瓢虫的 1 龄幼虫各 1 头饥饿处理 8 h 后, 分别放入一洁净塑料培养皿 (D=9.0 cm) 中, 而后将 3 种瓢虫的卵块 (均含 20 粒卵) 同时放入皿中供其取食, 皿口覆以封口膜 (Parafilm) 并用解剖针扎取透气口若干。24 h 后记录各处理 1 龄幼虫对卵的取食数量。各处理重复 5 次。

4 龄幼虫的种间攻击行为: 将 3 种捕食性 4 龄幼虫各 10 头饥饿处理 8 h 后, 同时放入洁净的透明塑料盒 (25.0 cm × 20.0 cm × 15.0 cm) 中, 盒口处理同上。盒上方置放高清摄像机 (HD-Camera, SONY, FZ-1) 一台, 对皿中供试瓢虫间的互残行为进行实时监测。24 h 后记录存活瓢虫个体数量及生存状态。重复 10 次。

1.4 三种捕食性瓢虫野外生态位竞争关系

对于 3 种捕食性瓢虫的猎物食谱野外调查工作选择在同一生境内完成。观测样地为北京市昌平区流村镇王家园村生物多样性研究基地 (E 116°23'09", N 40°10'42")。基地占地 1.67 hm², 植被类型包括果树、生草、多种蔬菜、经济作物以及观赏花卉。该基地常年实行有机生产管理, 生态环境条件接近自然条件。调查工作于 2011 年 6—8 月完成, 随机选取 10 个观测点, 采用目测法对瓢虫的取食情况进行调查, 每周 2 次 (每次于观测日 9:00—11:00 和 13:00—15:00, 共持续观测 4 h), 对瓢虫所取食的猎物进行采集, 在室内镜检鉴定并测量体长。

利用瓢虫所取食猎物的体长对 3 种捕食性瓢虫的取食水平进行资源等级划分, 设置 6 个资源等级: < 1.0 mm、1.0—5.0 mm、5.1—10.0 mm、10.1—15.0 mm、15.1—20.0 mm、> 20.0 mm; 统计各物种在各资源层级中所取食猎物种类的数量。并按照式 (1) 及式

(2) 分别计算 3 种捕食性天敌各自的生态位宽度 (niche breadth) 以及生态位重叠程度 (niche overlap)^[21]:

$$B_i = \frac{\lg \sum N_{ij} - (1 / \sum N_{ij}) (\sum N_{ij} \lg N_{ij})}{\lg r} \quad (1)$$

式中, B_i = i 种的生态位宽度; N_{ij} = i 种利用 j 资源等级的数值; r = 生态位的资源等级数。

$$C_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum \left| \frac{N_{ij}}{N_i} - \frac{N_{hj}}{N_h} \right| \quad (2)$$

式中, C_{ih} = i 种和 h 种之间的生态位重叠指数; N_{ij} = i 种在 j 资源等级中出现的数值; N_i = i 种在所有资源等级中的数值; N_{hj} = h 种在 j 资源等级中的出现数值; N_h = h 种在所有资源等级中的数值。

1.5 数据处理

利用统计分析软件 SPSS16.0 对所得各项数据进行计算, 求得各处理内、各项观测数据的平均值和标准误, 以不同捕食性瓢虫以及释放处理作为独立样本, 对混合释放后瓢虫种群的数量变化进行多因素方差分析; 分别以不同捕食性瓢虫以及不同龄期作为独立样本, 对瓢虫混合种群内互残情况变化进行单因素方差分析。幸存个体的伤残比例经方差分析前经反正弦平方根转换。

2 结果

2.1 温室混合释放的三种捕食性瓢虫的种间竞争

对混合释放后温室生态系统的持续调查表明, 异色瓢虫、龟纹瓢虫及多异瓢虫均可在释放地定殖, 但是表现出不同的种群时间动态 (图 1)。尽管 3 种瓢

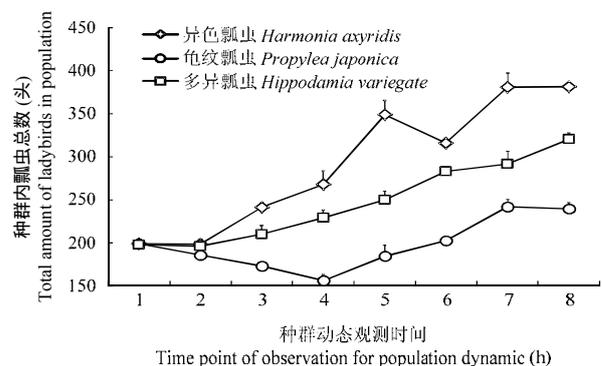


图 1 三种瓢虫释放后随定殖发展的种群规模变化

Fig. 1 The dynamic scale variations of three ladybird beetles with colonization development

虫种群内的个体数量均随定殖时间的增加显著增长，但是异色瓢虫的增长幅度要显著大于其余 2 种，龟纹瓢虫的增长速率最为缓慢 ($F_{HA}=13.658, P_{HA} < 0.001$; $F_{PJ}=13.658, P_{PJ} < 0.001$; $F_{HV}=13.658, P_{HV} < 0.001$)。多因素方差分析结果表明，不同瓢虫种群及发展时间对其种群规模均有显著影响。在各时间点上，种群内个体数量由大至小均为异色瓢虫 > 多异瓢虫 > 龟纹瓢虫；除此之外，时间和瓢虫种类对各种群规模的交互影响也同样达到显著水平 (表 1)。尽管龟纹瓢虫在种群发展过程中个体数量有阶段性下降，但是 3 种瓢虫的种群增长趋势与种群发展时间之间均存在线性增长关系 ($R_{HA}=0.978, R_{PJ}=0.796, R_{HV}=0.956$)。

表 1 三种捕食性瓢虫田间释放后不同时间种群数量变换的多因素方差分析结果

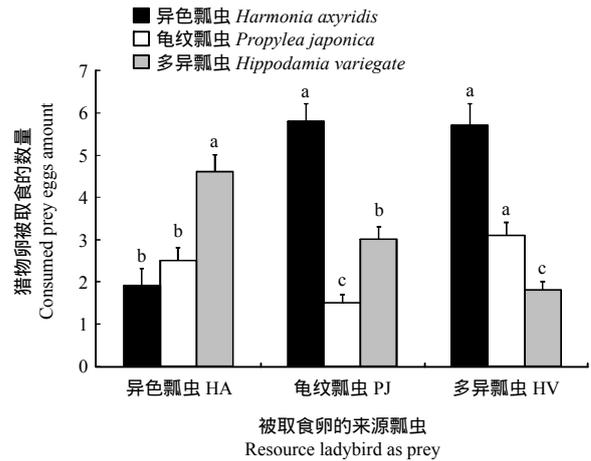
Table 1 The results of multi-ANOVA analysis of population amounts of three predacious ladybirds with different time variables

处理 Treatment	Type III Sum of Squares	d_f	F	P
时间 Time	238658.992	7	88.034	< 0.001
瓢虫 Coccinellids	176057.017	2	227.297	< 0.001
时间 × 瓢虫 Time × Coccinellids	70247.383	14	12.956	< 0.001

2.2 三种捕食性瓢虫互残的室内观察

3 种供试瓢虫 1 龄幼虫除了会对同种卵进行种内自残外，还会取食其它瓢虫的卵。试验结果表明 3 种瓢虫对同种卵的取食数量均显著小于其余 2 种 (图 2, $F_{HA}=23.148, P_{HA} < 0.001$; $F_{PJ}=5.658, P_{PJ}=0.007$; $F_{HV}=19.854, P_{HV} < 0.001$)。异色瓢虫取食数量在龟纹瓢虫和多异瓢虫的之间，没有显著差异，均超过提供卵粒总数的 25%；龟纹瓢虫取食不同瓢虫卵粒的数量差异较大，其中取食多异瓢虫卵的数量最高，但是各处理中取食量均未超过卵粒总数的 15%；与异色瓢虫相似，多异瓢虫取食其余 2 种卵的数量没有显著差异。说明各瓢虫均能够主动趋避取食同种卵而倾向于取食其它瓢虫的卵作为营养补充，而其中异色瓢虫表现出更高的取食效率，且取食非同种卵的数量显著多于同种卵。

3 种瓢虫 4 龄幼虫经过饥饿处理后均表现出极强的攻击性。经 24 h 后幸存个体数量在不同种瓢虫之间差异显著 ($F=23.379, P < 0.001$)。龟纹瓢虫与多异瓢虫之间存活数量没有差异，均显著小于异色瓢虫，且均小于起始数量的 60% (图 3)。视频监控记录显



图中相同颜色柱形中相同字母表示经 LSD 比较后在 $P=0.05$ 水平未见显著差异。下同 The same letters on the inside of columns with same color means there are no significant differences in $P=0.05$ level by LSD comparison. The same as below

图 2 三种瓢虫 1 龄幼虫取食不同来源卵粒的数量比较

Fig. 2 The comparison of amount of consumed eggs from different resources by three ladybird beetles 1st instar larvae

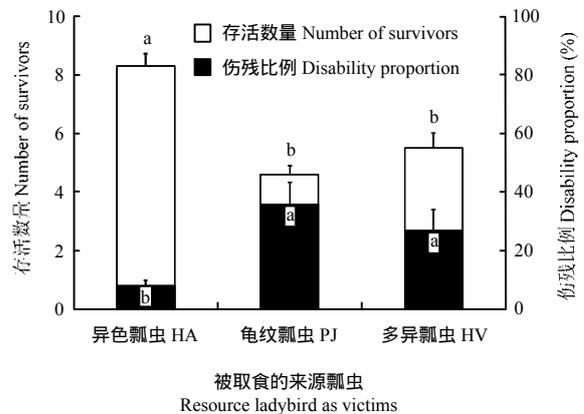


图 3 三种瓢虫 4 龄之间互残后的存活数量及伤残比例

Fig. 3 Survivor number and disability proportion of the samples after mutually hurt among three ladybird beetles 4th instar larvae

示，所有死亡个体均受到外部攻击。幸存个体中，伤残比例受瓢虫物种影响显著 (图 3 $F=6.597, P=0.005$)。异色瓢虫幸存个体中的伤残比例低于 10%，显著小于其余 2 种瓢虫，仅为龟纹瓢虫的 22.3% 及多异瓢虫的 29.8%；且余下 2 种瓢虫之间未见显著差异，伤残比

例均大于 20%。总体上看,异色瓢虫在资源短缺的情况下,表现出更高的种间攻击趋性和较高的防御能力,借此减少在种间互残中的损失,提高自身的生存概率。而其余 2 种瓢虫无法对异色瓢虫产生足够的威胁,因而只能在有限的空间内对等的划分生存概率。

2.3 三种捕食性瓢虫基于野外调查的生态位竞争关系

野外调查所得 3 种瓢虫的猎物目录及按照体长所划分的资源等级分配结果如表 2 所示。共观察到 19 种主要猎物,其中同翅目蚜总科 7 种,占总量的 36.8%;鳞翅目昆虫 5 种,占总量的 26.3%;蝽类、粉虱类、螨类各 2 种,分别占总数的 10.5%,另有缨翅目 1 种。各资源等级中,以等级 2 涵盖物种最多,为 10 种,其余各等级分别为:等级 1=2 种;等级 3=2 种;等级 4=1 种;等级 5=2 种;等级 6=2 种。异色瓢虫的猎物资源等级分布为:等级 1=2 种;等级 2=10 种;等级 3=2 种;等级 4=1 种;等级 5=1 种;等级 6=1 种,共取食 17 种猎物,占总量的 89.5%;龟纹瓢虫的猎物资源等级分布为:等级 1=2 种;等级 2=9 种;等级 3=1 种;

等级 4=0 种;等级 5=0 种,等级 6=0 种,共取食 12 种猎物,占总量的 63.2%;多异瓢虫的猎物资源等级分布为:等级 1=0 种;等级 2=7 种;等级 3=1 种;等级 4=1 种;等级 5=0 种;等级 6=0 种,共取食 9 种猎物,占总量的 47.4%。

基于上述猎物资源等级分布及 3 种瓢虫取食猎物的情况,分别计算了 3 种瓢虫的生态位宽度及两两之间的生态位重叠系数(表 3)。生态位宽度是物种利用资源多样性的一个指标,因此其数值表现与各瓢虫取食猎物的数量一致。在本试验中,生态位宽度的比较结果为异色瓢虫>龟纹瓢虫>多异瓢虫,且异色瓢虫的生态位宽度几乎为多异瓢虫的 2 倍。与生态位宽度不同,3 种瓢虫之间,任意两种瓢虫的生态位重叠系数十分相近,均达到了极高的重叠水平。其中异色瓢虫与龟纹瓢虫之间的生态位为重叠程度已经几乎达到 100%重叠。结合生态位宽度的结果,说明异色瓢虫占有生境中的绝大多数的共同资源。并且针对资源之间的重叠性,弱势瓢虫已经产生对应的生态位分化,以维持自身种群的发展。

表 2 三种瓢虫取食猎物的资源等级分配表

Table 2 The distribution of prey resources at different resource levels by three ladybird beetles

编号 Number	所取食的物种 Prey species	资源等级 Resource level	取食者(瓢虫) Predator (Coccinellids)		
			异色瓢虫 <i>H. axyridis</i>	龟纹瓢虫 <i>P. japonica</i>	多异瓢虫 <i>H. variegata</i>
1	豆蚜 <i>Aphis craccivora</i>	2	Yes	Yes	Yes
2	棉蚜 <i>Aphis gossypii</i>	2	Yes	Yes	Yes
3	苹果黄蚜 <i>Aphis citricola</i>	2	Yes	Yes	Yes
4	烟粉虱 <i>Bemisia tabaci</i>	2	Yes	Yes	No
5	麻皮蝽 <i>Erthesina full</i>	6	No	No	No
6	西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i>	2	Yes	Yes	No
7	梨小食心虫 <i>Grapholitha molesta</i>	4	Yes	No	Yes
8	茶翅蝽 <i>Halyomorpha picus</i>	5	No	No	No
9	金纹细蛾 <i>Lithocolletis ringoniella</i>	3	Yes	Yes	No
10	豌豆修尾蚜 <i>Megoura japonica</i>	2	Yes	Yes	Yes
11	苹果瘤蚜 <i>Myzus malisuctus</i>	2	Yes	Yes	Yes
12	桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	2	Yes	Yes	Yes
13	苹果全爪螨 <i>Panonychus ulmi</i>	1	Yes	Yes	No
14	斜纹夜蛾 <i>Prodenia litura</i>	6	Yes	No	No
15	小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	3	Yes	No	Yes
16	玉米蚜 <i>Rhopalosiphum maidis</i>	2	Yes	Yes	Yes
17	苹白卷叶蛾 <i>Spilonota lechriaspis</i>	5	Yes	No	No
18	二斑叶螨 <i>Tetranychus urticae</i>	1	Yes	Yes	No
19	温室粉虱 <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	2	Yes	No	No

表 3 三种瓢虫的生态位宽度以及相互生态位重叠系数
Table 3 The niche breadth and inter-niche overlap indexes of three ladybird beetles

生态位参数 Parameters of niche	对象 Object	数值 Value
生态位宽度 Niche breadth	异色瓢虫 <i>H. axyridis</i>	0.713
	龟纹瓢虫 <i>P. japonica</i>	0.393
	多异瓢虫 <i>H. variegata</i>	0.304
生态位重叠系数 Niche overlap Index	异色瓢虫-龟纹瓢虫 HA-PJ	0.992
	龟纹瓢虫-多异瓢虫 PJ-HV	0.983
	异色瓢虫-多异瓢虫 HA-HV	0.964

3 讨论

现代生物防治的核心问题，不仅仅局限于天敌昆虫的释放效率以及最终控害效果，还涉及到释放地生态平衡以及生物多样性保护等诸多方面^[22]。捕食性瓢虫的释放会产生非靶标危害，通过争夺有限的生境资源抑制其它同资源种团捕食者（intra-guild predator）的生存和发展^[23]。多数情况下这种种间竞争不会直接影响生物防治效果，但高营养级捕食者多样性的降低以及物种之间平衡性的减弱往往会增加整个群落的不稳定性，继而降低整个系统的生态效率及对不良环境条件的耐受度^[19]。异色瓢虫在生物防治的同时，会严重破坏引入地的物种多样性和生态系统平衡，产生多种入侵危害^[24]。潜在入侵危害多数是由于异色瓢虫种群增长速度过快，生态系统自身的调节能力无法达到平衡的目的^[25]。在本试验中，不同捕食性瓢虫在混合种群发展的起始阶段就已经开始分化。异色瓢虫自释放后即保持高增长态势，种群中个体数量明显大于其余捕食性瓢虫。众多引入地的研究表明，异色瓢虫在释放后的定殖能力十分惊人，表型可塑性（phenotypic plasticity）使其可以应对复杂的环境变化。其异色瓢虫面对引入地陌生生境中的资源结构以及温度条件，仍然可以保持较高的繁殖能力和生长发育速率^[26-27]。本试验所得结果，表明异色瓢虫在原产地即拥有强大的定殖扩散能力。即使同为本地捕食性瓢虫，龟纹瓢虫和多异瓢虫仍然会在定殖过程中受到抑制。尽管随着群落的发展这 3 种瓢虫的种群规模会进入一个相对平稳的阶段，基于种群规模的分化还是十分明显。笔者同样对自然生境中的捕食性瓢虫进行了动态监测，结果表明捕食性瓢虫的种群发展存在着自然分化，不同瓢虫之间的种群发展时机和高峰区间都不相同^[20]。因此，尽管自然种群中捕食性瓢虫种间

通过时间尺度上的分化来减少竞争损耗，但是在农业生态系统中的生物防治释放仍然会给这些捕食性天敌带来一定的潜在影响。

同资源捕食性瓢虫之间的互残行为一直是人们关注的焦点。基于营养补充的需求，捕食性瓢虫的互残主要发生在 1 龄幼虫对卵，以及 4 龄幼虫之间^[28]。异色瓢虫在生境营养条件不佳的情况下，会通过种内自残以及种间互残来维持种群的稳定^[29]。Yasuda 等对异色瓢虫和七星瓢虫之间的种间取食行为进行了研究，结果表明异色瓢虫对七星瓢虫的攻击率显著大于种内自残率，且对七星瓢虫 3 龄及 4 龄幼虫的取食攻击最高^[17]。即使是在食物丰富的自然生境中，异色瓢虫同样会大肆攻击七星瓢虫，受益于此，异色瓢虫自卵期存活至成虫的比例要远远大于七星瓢虫^[30]。在本试验中，1 龄幼虫取食卵，还是 4 龄幼虫之间的种内自残均显著小于种间。笔者前期的一些研究结果显示，瓢虫会通过减少姊妹个体间的自残行为来提高同母个体的整体生存几率^[18]。尽管 1 龄幼虫初孵后营养极为匮乏，取食同卵堆未孵化的卵是最为便利的营养补充方式。但是所有瓢虫对同种卵的取食均小于 20%。异色瓢虫不但能取食更多数量的其它瓢虫，而且对于外来攻击的防御能力很高，因此存活个体自身的健康情况也显著大于其它瓢虫（图 3）。在食物资源匮乏的条件下，异色瓢虫这种在攻击上的主动性以及自身的高防御力不但可以使其在种间竞争中获得直接的收益，还能提高异色瓢虫种群内的相对个体质量，以保证其在生境中的优势地位。

4 结论

异色瓢虫具有极强的定殖扩张能力，在与其它捕食性瓢虫混合释放后可以迅速成为生境中的优势种。尽管 3 种瓢虫均倾向攻击非同种个体，但是异色瓢虫在取食非同种卵及幼虫数量，以及在抵御其它瓢虫的取食攻击上表现出明显的优势。异色瓢虫的生态位宽度远远大于其余捕食性瓢虫，且与其它瓢虫的生态位重叠程度高，因此其与生境中的其它瓢虫存在严重的生态位竞争，继而推动不同捕食性瓢虫的生态位分化。

致谢：感谢中国科学院动物研究所朱朝东研究员在野外调研中提供的帮助。

References

- [1] Dixon A F G. *Insect Predator-Prey Dynamics, Ladybird Beetles and*

- Biological Control*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000.
- [2] Kindlmann P, Dixon A F G. Optimal foraging ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *European Journal of Entomology*, 1993, 90: 443-450.
- [3] 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)
- [4] Alyokhin A, Sewell G. Changes in a lady beetle community following the establishment of three alien species. *Biological Invasions*, 2004, 6(4): 463-471.
- [5] Koch R L, Galvan T L. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*/Roy H E, Wajnberg E. *Form Biological Control to Invasion: The Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species*. Springer, 2008: 23-35.
- [6] Pervez A, Omkar. Ecology and biological control application of multicoloured Asian ladybird, *Harmonia axyridis*: A review. *Biocontrol Science and Technology*, 2006, 16(2): 111-128.
- [7] De Clercq P, Peeters I, Vergauwe G, Thas O. Interaction between *Podisus maculiventris* and *Harmonia axyridis* two predators used in augmentative biological control in greenhouse crops. *BioControl*, 2003, 48(1): 39-55.
- [8] Koch R L. The multicoloured 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.
- [9] Trouve C, Ledee S, Ferran A, Brun J. Biological control of the damson-hop aphid, *Phorodon bumuli* (Hom.: Aphididae) using the ladybeetle *Harmonia axyridis* (Col.: Coccinellidae). *BioControl*, 1997, 42(1/2): 57-62.
- [10] Gordon R D. The Coleoptera (Coccinellidae) of America North of Mexico. *Journal of New York Entomological Society*, 1985, 93: 1-912.
- [11] Brown M W. Intraguild responses of aphid predation on apple to the invasion of an exotic species, *Harmonia axyridis*. *BioControl*, 2003, 48(2): 141-153.
- [12] Adiaens T, Branquart E, Maes D. The multicoloured Asian ladybird *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae), a threat for native aphid predators in Belgium? *Belgium Journal of Zoology*, 2003, 133(2): 201-202.
- [13] Van Lenteren J C, Loomans A J M, Babendreier D, Bigler F. *Harmonia axyridis*: an environmental risk assessment for northwest Europe. *BioControl*, 2008, 53(1): 37-54.
- [14] 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(3): 207-215.
- [15] Cardinale B J, Harvey C T, Gross K, Ives A R. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 2003, 6(9): 857-865.
- [16] Facon B, Crespin L, Loiseau A, Lombaert E, Magro A, Estoup A. Can things get worse when an invasive species hybridizes? The harlequin ladybird *Harmonia axyridis* in France as a case study. *Evolutionary Applications*, 2011, 4(1): 71-88.
- [17] Yasuda H, Kikuchi T, Kindlmann 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(3): 373-384.
- [18] 王 甦, 谭晓玲, 张 帆. 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. *生态学报*, 2010, 30(19): 5396-5403.
Wang S, Tan X L, Zhang F. Influence of kin relationship on cannibalism behavior of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) fourth instar larvae in different temperature conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19): 5396-5403. (in Chinese)
- [19] Molles M C. *Ecology: Concepts and Applications*. New York: MacGraw-Hill, 2008.
- [20] Wang S, Tan X L, Xu H X, Zhang F. The niche overlap competition of three ladybird beetles, *Coccinella septempunctata*, *Harmonia axyridis* and *Propylea japonica* based on field survey monitoring. *Journal of Environmental Entomology*, 2012. (in Print)
- [21] Colwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1971, 52(4): 567-576.
- [22] Rosenheim J A, Kaya H K, Ehler L E, Marois J J, Jaffee B A. Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biological Control*, 1995, 5(3): 303-335.
- [23] Obrycki J J, Kring T J. Predaceous coccinellidae in biological control. *Annual Review of Entomology*, 1998, 43: 295-321.
- [24] Roy H, Wajnberg E. From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as a model species. *BioControl*, 2008, 53(1): 1-4.
- [25] Lande R. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology*, 2009, 22(7): 1435-1446.
- [26] Lombaert E, Malausa T, Devred R, Estoup A. Phenotypic variation in

- invasive and biocontrol population of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*. *BioControl*, 2008, 53(1): 89-102.
- [27] Brown P M, Thomas C E, Lombaert E, Jeffries D L, Estoup A, Hadley L L. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and route of invasion. *BioControl*, 2011, 56(4): 623-641.
- [28] Agarwala B K, Dixon A F G. Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. *Ecological Entomology*, 1992, 17(4): 303-309.
- [29] Snyder W E, Joseph S B, Preziosi R F, Moore A J. Nutritional benefits of cannibalism for the ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) when prey quality is poor. *Environmental Entomology*, 2000, 29(6): 1173-1179.
- [30] Hironori Y, Katsyhiro S. Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *BioControl*, 1997, 42(1/2): 153-163.

(责任编辑 岳 梅)

《中国草食动物科学》2013 年征订启事

《中国草食动物科学》是由中华人民共和国农业部主管、中国农业科学院兰州畜牧与兽药研究所主办的国家级科技核心期刊。是由《中国草食动物》于 2012 年 4 月更名而成。《中国草食动物科学》为美国《化学文摘》收录期刊 (CA), 中国科技核心期刊, 中国农业核心期刊, RCCSE 中国核心 (扩展板) 学术期刊; 是中国科学引文数据库 (CSCD)、中国科技论文与引文数据库、中国学术期刊综合评价数据库 (CAJCED) 和中国生物学文献数据库统计源期刊。

《中国草食动物科学》的创办, 就是要在原《中国草食动物》的基础上, 立足西部, 充分利用研究所的区位优势, 提高期刊核心竞争力, 建立适应市场经济体制的与国际接轨的全新办刊理念, 及时、准确地反映草食动物科技进步的方向, 增强在国内外同行中的影响力和竞争力, 更好地满足广大科研、教学与畜牧生产者的需求, 服务我国节粮型动物养殖和畜牧业发展。

《中国草食动物科学》主要刊登包括牛、羊、马、骆驼、鹿、兔、鸭、鹅、鸵鸟、鱼等在内的各种节粮型草食动物的最新科研成果和科技成就。主要栏目: 遗传育种, 繁殖与生理, 营养与饲料, 草地与牧草, 疾病防控。

《中国草食动物科学》为双月刊, 大 16 开, 80 页码, 彩色封面, 每期定价 8.00 元, 全年 48.00 元, 逢双月 1 日出版。国内统一刊号: CN 62-1206/Q, 国际标准刊号: ISSN 2095-3887, 邮发代号: 54—57, 国外代号: BM5133。全国邮局均可订阅。

地址: 甘肃省兰州市七里河区硷沟沿 335 号 (邮政编码: 730050)

电话: (0931) 2656124, (0931) 2115279; 邮箱: Email: xumuchj@163.com