

影响专食性广聚萤叶甲产卵选择的因素

李保平¹, 徐 军², 王宏媛³, 孟 玲¹

¹南京农业大学植物保护学院,农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室,江苏 南京 210095;

²江苏省无锡市白蚁防治研究所,江苏 无锡 214001; ³吉林省环境保护厅,吉林 长春 130033

摘要:【背景】广聚萤叶甲幼虫常群聚于部分豚草植株取食,可能与成虫产卵选择有关,因此,探究广聚萤叶甲产卵选择的影响因素具有重要意义。【方法】于2005年在广聚萤叶甲的主要分布区(江苏、江西、湖北、湖南)进行了1次随机抽样调查,并在南京城郊于2008年5月25日~9月1日进行了豚草的定点定期跟踪调查,用广义线性模型分析调查因子的影响。【结果】随机抽样调查结果表明,卵块数量随豚草植株冠层直径和健康程度的增大而显著增多,冠层直径每增大1 cm,卵块数增多2%;健康程度每提高1级,卵块数增加近2.1倍;在豚草植株被利用程度增大的情况下,卵块数量随植株健康程度增大而增多,如果植株上增加1头幼虫或蛹,则植株健康程度每提高1级,卵块数增多2%,但植株冠层每增大1 cm,卵块数减少0.6%。定点定期调查结果表明,豚草上的着卵块概率受豚草斑块大小、植株冠层直径、发育期和生境光照情况等因素的显著影响,豚草斑块每增加1株植物,产卵概率提高0.5%;植株冠层直径每增大1 cm,产卵概率提高3%;在暴露生境中的豚草上产卵的概率比遮阴(树下)下的豚草提高近1倍。【结论与意义】豚草植株个体特性对着卵数量有显著影响,而豚草个体和群体特性以及小生境显著影响产卵发生。

关键词: 豚草; 野外调查; 寄主专一性; 产卵选择; 杂草生防

An analysis of factors influencing oviposition selection of specialist
Ophraella communa (Coleoptera: Chrysomelidae)

Bao-ping LI¹, Jun XU², Hong-yuan WANG³, Ling MENG¹

¹Ministry of Education Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu 210095, China; ²Institute of Termite Control, Jiangsu Province, Wuxi, Jiangsu 214001, China; ³Department of Environment Protection, Jilin Province, Changchun, Jilin 130033, China

Abstract: 【Background】Larval aggregative feeding on invasive common ragweed *Ambrosia artemisiifolia* L. is frequently observed by the specialist *Ophraella communa* LeSage in the field, which suggests selective oviposition in adult females. 【Method】To explore potential factors affecting oviposition choices of the insect a random survey of main distribution areas in mainland China was conducted for the number of egg-masses laid during July ~ August, 2005, including Jiangsu, Jiangxi, Hubei, and Hunan Provinces. Additionally, a cross-season survey of tagged plants was made for incidences of oviposition from 25 May to 1 September, 2008. Generalized linear models (logit link-function) were used to analyze potential factors influencing the probability of oviposition. 【Result】Analysis of the random survey indicated that the number of egg-masses increased with increasing canopy diameter and level of plant healthiness. With every cm of canopy diameter increase, there was an increase of 2% in egg-masses, while the number of egg-masses nearly doubled with one degree increase in healthiness. Under condition of pre-existing presence of one conspecific larva or pupa, egg-masses increased by 2% with plant one degree of healthiness but decreased by 0.6% with 1 cm increase in canopy diameter. A significant influence of plant canopy, healthiness, colonization by conspecifics, and their interactions was found, but not of growth stage. The probability of egg-mass deposition on the plants increased with plant patch size, canopy diameter, growth stage, and habitat shadiness. The probability increased by 0.5% with an increase in plant patch size by one plant, by 3% with an increase in plant canopy diameter by 1 cm. 【Conclusion and significance】Factors associated with individual plants influence the number of egg masses deposited, but traits linked with plant population and its habitats affected the probability of egg deposition.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*; field survey; host specificity; oviposition selection; biological weed control

收稿日期:2011-08-30 接受日期:2011-10-13
基金项目:国家重点基础研究发展计划(2009CB119200)
通讯作者(Author for correspondence): 孟玲, E-mail: ml@njau.edu.cn
致谢:感谢李刚、丁志平、王旭、旺真、拥囡和蒋明等在试验中给予的帮助,以及周忠实对文稿提出的修改建议!

寄主专一性是评估生防天敌生态风险的关键依据 (McEnvoy, 1996)。鉴于检疫要求, 寄主专一性测定必须在特定的限制环境中 (实验室、温室) 进行。测定方法常以昆虫行为为基础, 因而容易受到昆虫生理和行为因素的影响而得出“错误”的结论 (李保平和孟玲, 2006)。为减小寄主专一性测定出现的“错误”, 需深入了解影响植食性昆虫寄主选择行为的因素。对已引进的天敌昆虫进行追溯性研究, 通过参照天敌在野外的实际表现, 分析室内寄主专一性测定研究设计与结果解释中存在的问题, 可为改进生防天敌的风险评估方法提供依据 (Marohasy, 1998)。然而, 这样的研究相对于丰富的传统生防实践案例而言, 还远远不够 (Louda et al., 2005)。对此, 本文以外来专食性昆虫广聚萤叶甲 *Ophraella communa* LeSage 为对象, 进行野外调查以探究影响其产卵选择的环境因素。

广聚萤叶甲起源于北美, 自 2005 年报道发现于我国华东地区以来, 目前已扩散到南至广东韶关 (黄红英和徐剑, 2009)、北至江苏徐州等地 (孟玲和李保平, 2005; 孟玲等, 2007)。目前, 专食性昆虫广聚萤叶甲已被用于豚草 *Ambrosia artemisiifolia* L. 生物防治 (陈红松等, 2009)。豚草在农田生态系统中常呈不连续斑块状分布, 散生于路边、渠埂、撂荒地, 但在野外调查中常见广聚萤叶甲幼虫群聚于个别植株取食为害, 而其邻近植株却完好无损, 说明广聚萤叶甲雌成虫对豚草植株有着明显的选择性。为了探究影响广聚萤叶甲成虫产卵选择的因素, 本研究首先对广聚萤叶甲在我国的主要分布区进行抽样调查, 然后对南京城郊豚草斑块进行定点定期的跟踪调查。

1 材料与方法

1.1 调查样地环境

抽样调查于 2005 年 7 ~ 8 月在广聚萤叶甲的主要分布区进行。该叶甲 1 年发生 3 ~ 5 代 (从北至南), 世代间高度重叠, 在豚草生长季节均可见产卵。调查选在江苏 (4 块样地)、江西 (3 块)、湖北 (1 块) 和湖南 (1 块) 进行。样地环境如下: (1) 江

苏省南京市钟山景区, 豚草散布于林下小路边; (2) 江苏省盱眙县铁山寺森林公园, 豚草散布于农田的路边, 与其他菊科植物混生; (3) 南京市浦口区南京农业大学试验农场, 豚草散布于农田的路边; (5) 江苏省徐州市火车站附近, 豚草分布于铁路边; (6) 江西省南昌市双港路小学操场附近, 豚草散布于城郊马路边; (7) 江西省万年市石镇渡口, 豚草分布于河岸的路边; (8) 江西省九江市火车站附近, 豚草生于铁路附近一小片大豆地中; (9) 湖北武汉市武昌火车站附近, 豚草散布于铁路边; (10) 湖南省临湘市 107 国道附近, 豚草分布于居民区附近的路边和水渠边。

定点调查选在南京市钟山景区和浦口区南京农业大学试验农场进行, 钟山景区 ($32^{\circ}02'30'' \sim 32^{\circ}03'N$, $118^{\circ}50'59'' \sim 118^{\circ}51'04''E$) 植被为乔木、灌丛和草本植物的混合型, 植被郁闭度高; 豚草多生长于大乔木的树荫下。试验农场 ($32^{\circ}01'39'' \sim 32^{\circ}02'05''N$, $118^{\circ}37'36'' \sim 118^{\circ}38'00''E$) 位于长江以北, 属于农田生态系统, 人为干扰较大; 豚草以大小不等的斑块散布于田边、路边, 日照条件好。

1.2 调查方法

豚草属先锋植物, 在局部扰动环境中具有很强的定植能力, 常以小片区形式高度集中地分布于局部小生境中。抽样调查采取每样地随机选取 1 块豚草片区 (称“斑块”), 首先测量斑块内所有豚草的株高、冠层直径、健康程度、已感染幼虫和蛹数量 (具体方法详见表 1), 然后检查记录卵块数量。

定点调查从 2008 年 5 月 25 日开始, 此时在少数豚草上零星出现广聚萤叶甲成虫, 直到 9 月 1 日产卵即将结束为止, 共调查 12 次。根据生境类型, 在钟山景区和试验农场各选 30 个豚草片区作为固定调查样点, 记录斑块大小和环境特征 (表 1), 由于意外原因实际的有效样点为 42 个, 有效植株为 194 株。其中, 每个样点随机抽取 5 株豚草标记作为定点样株, 不足 5 株的样点全部调查, 大约每周调查 1 次, 测定植株生长特征 (表 1), 并检查是否落卵, 抹去落卵以免影响后续产卵。

表1 调查与分析的自变量定义

Table 1 Definitions of explanatory variables in the study

自变量类型 Variable type	变量 Variable	定义 Definition
连续性 Continuous	斑块大小(株数) ¹ Patch size (no. plants) ¹	斑块为具有独立边界、生长在一起的一片豚草,且孤立于其他豚草斑块。 A patch is a group of plants with distinct edge, which is isolated from other similar groups.
	植株冠层直径/cm ^{1,2} Plant canopy diameter ^{1,2}	代表植株大小,用顶部最大直径表示。 Representing plant size as measured by top diameter.
	植株被利用程度(幼期昆虫个体数) ² Plant exploitation (no. immature insects) ²	代表豚草植株已被叶甲利用的程度,用广聚萤叶甲幼虫和蛹的数量表示。 Representing colonization of host plants by conspecific insects, as measured by number of larva and pupae.
属性 Categorical	光照情况 ¹ Light environment ¹	遮阴; 暴露。Shading; Sunny.
	豚草生育期 ^{1,2} Plant life stage ^{1,2}	营养生长期; 开花期。Vegetative growth; Blossom.
	植株健康(级) ² Plant healthiness (rank) ²	分5级; 1级:几乎死亡,被食叶面积占75%~100%; 2级:长势较差,被食叶面积占50%~75%; 3级:中等健康,被食叶面积占15%~50%; 4级:基本健康,被食叶面积<15%; 5级:健康,无任何虫害。 Five ranks; 1: Almost dead, with 75%~100% of leaf area consumed; 2: Poorly growing, with 50%~75% of leaf area consumed; 3: Moderately healthy, with 15%~50% of leaf area consumed; 4: Almost healthy, with <15% of leaf area consumed by insects; 5: Healthy, without any feeding damage.

¹ 定点调查所研究的因子变量; ² 抽样调查所研究的因子变量。
¹Variables investigated in the spot sampling; ²Variables investigated in the sample survey.

1.3 数据分析

在分析抽样调查数据中,由于样地数量在各分布区极不一致,故将所查分布区的数据合并后进行分析,采用基于负二项分布的对数线性模型拟合卵块数及其影响因素,该模型适用于拟合零值较多的数据。根据 AIC 准则并参考似然比测验(以 5% 为差异显著性水平)选择模型(Crawley,2007)。在分析定点调查数据中,由于观测变量(因变量)为有或无落卵,故用 Logistic 回归模型拟合有或无卵块及其影响因素的关系,模型选择用似然比测验法逐步反向进行(以 5% 为差异显著性水平)(Fox & Weisberg,2011)。数据分析在 R 统计软件平台进行(R Development Core Team,2008)。

2 结果与分析

在全国不同地点的抽样调查结果表明,所查样株中没有卵块的植株占 66.1%,有 1 个卵块的植株占 18.5%,每株≥4 个卵块的植株仅占 4.8%(图 1)。用基于负二项分布的线性模型分析表明,豚草植株冠层、健康程度、被利用程度及其因素间互作显著影响卵块数(表 2)。具体影响效应为:(1)卵块数量随豚草植株冠层直径和健康程度的增大而显著增多,豚草植株冠层每增大 1 cm,卵块数增多 2%;健康程度每提高 1 级,卵块数增多近 2.1 倍。(2)在豚

草植株上增加 1 头幼虫或蛹的情况下,植株健康程度每提高 1 级,卵块数增多 2%,但植株冠层每增大 1 cm,卵块数减少 0.6%(表 2)。

对定点调查数据进行 Logistic 回归模型拟合表明,豚草斑块大小、植株冠层直径、发育期和生境光照情况均显著促进产卵发生。豚草斑块每增加 1 株植物,产卵概率提高 0.5%;植株冠层直径每增大 1 cm,产卵概率提高 3%;在暴露生境中的豚草上产卵的概率比遮阴(树下)下的豚草提高近 1 倍;开花期豚草上的产卵概率比营养生长期大 3.75 倍(表 3)。

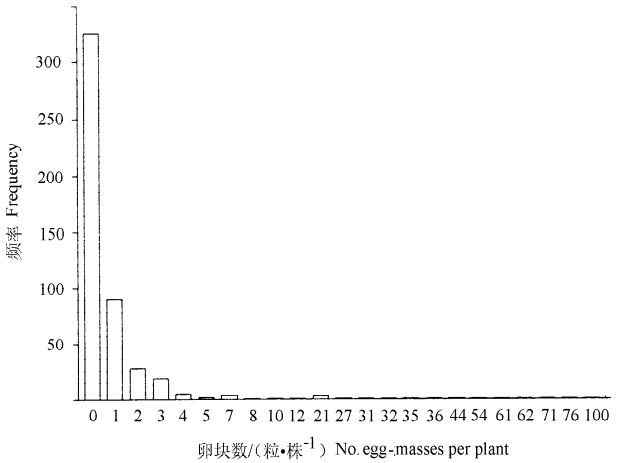


图1 广聚萤叶甲在豚草上落卵量的频率分布图

Fig. 1 Frequency of egg-masses on *A. artemisiifolia* laid by *O. communis*

表 2 拟合卵块数量及其影响因素的广义线性模型(负二项分布)参数

Table 2 Estimated parameters of generalized linear model (negative binomial distribution) fit to number of egg-masses and covariates

变量 Variables	系数 Coefficient	标准误 SE	Z	P
截距 Intercept	-2.684	0.510	-5.258	<0.001
植株冠层直径 Plant canopy diameter/cm	0.021	0.010	2.121	0.034
植株健康程度(级) Plant healthiness (rank)	0.735	0.141	5.198	<0.001
植株被利用程度(幼期个体数) Plant exploitation (no. immature insects)	-0.004	0.015	-0.242	0.809
植株健康程度 × 植株冠层直径 Plant healthiness × Plant canopy diameter	-0.006	0.003	2.205	0.040
植株健康程度 × 植株被利用程度 Plant healthiness × Plant exploitation	0.016	0.005	3.217	0.001

表 3 影响广聚萤叶甲产卵发生的主要因子拟合 Logistic 模型参数

Table 3 Coefficients of logistic model with explanatory variables that have significant effects on probability of oviposition by *O. communis*

变量 Variables	系数 Coefficient	标准误 SE	Z	P	优势比* Odd ratio	95%置信域 95% CI
截距 Intercept	-3.917	0.256	-15.276	<0.001	0.02	0.01 ~ 0.03
豚草斑块大小(株数) Patch size (no. plants)	0.005	0.001	4.497	<0.001	1.01	1.00 ~ 1.01
光照情况 Light environment	0.685	0.236	2.900	0.004	1.98	1.20 ~ 3.20
植株冠层直径 Plant canopy diameter/cm	0.033	0.004	7.398	<0.001	1.03	1.02 ~ 1.04
豚草发育期 Plant growth period/d	1.323	0.232	5.695	<0.001	3.75	2.37 ~ 5.91

* 取值 0 ~ ∞, 优势比 = 1 说明产卵事件发生与不发生的概率相等; >1 说明产卵发生的几率大于不发生; <1 说明产卵发生的几率小于不产卵。
* When value is 0 ~ ∞, Odd ratio = 1 indicate the probability of ovipositing occurrence or not is equal; >1 indicate the probability of ovipositing occurrence is greater than no ovipositing occurrence; <1 indicate the probability of ovipositing occurrence is less than no ovipositing occurrence.

3 讨论

植食性昆虫从远距离搜寻并找到寄主植物包含一系列行为过程,来自植物和环境因子的视觉和化学信号刺激在搜寻中发挥着主要作用(Finch & Collier, 2000)。但找到寄主植物未必一定产卵,因为产卵与否还取决于对其他若干因素的评价,包括植物物理和化学特性、自身状态(如抱卵量、寄主剥夺、日龄等)、环境因素(如温度、湿度)、其他生物(如捕食者)等(Bernays & Chapman,1994; Schoohoven *et al.*,2005)。本研究对影响广聚萤叶甲产卵选择的因素的随机和定点抽样调查分析表明,寄主植物豚草的个体表型和群体特征显著影响产卵发生及其着卵量,而与植株个体特征有关的因素中,冠层直径、健康状态、被利用程度等与着卵(块)数的关系较大;而与群体特征有关的因素中,斑块大小及其空间位置(暴露或遮阴)与产卵发生的关系较大。野外观察发现,广聚萤叶甲在夏季气温较高时可以做低空飞行;Watanabe & Hirai (2004)在日本的调查也发现,从越冬场所出蛰的成虫具有较强的扩散能力。所以,推测广聚萤叶甲对豚草的搜寻和产卵选择符合 Finch & Collier (2000) 提出的

“适当/非适当降落理论”,即与植物群体和空间环境特征相关的因素影响昆虫的降落,而与植物个体特性相关的因素更多影响寄主选择。

植食性昆虫找到寄主植物后,还需对其进行评价,然后决定是否产卵和产多少卵。本研究表明,开花期豚草比营养生长期豚草上发生产卵的概率高,可能由于植物在不同生长发育时期释放出的化学气味不同,使得与产卵选择相关的信号物质出现差异,从而导致昆虫的产卵选择性(Reisenman,2010);植株上的卵块数量随植株冠层直径增大、健康状态提高以及被其他昆虫利用程度减轻而增多,但两者之间并非简单的直线函数关系。其原因可能在于,一方面,植株上已有的同类释放外激素吸引后续昆虫产卵,但幼虫排泄的粪便又含有拒避作用(Fernandez & Hilker,2007),加上植株被取食后释放的化学物质可能对昆虫同时存在吸引和拒避作用(Karban & Baldwin,1997);另一方面,影响因素之间还存在着复杂的互作效应,例如,若植株上增加 1 头幼虫或蛹,则植株健康程度每提高 1 级,卵块数增多 2%,而植株冠层每增大 1 cm,卵块数减少 0.6%。所以,最

终的作用效果不仅取决于植物释放的化学物质的质和量(Städler,2002),还与植株上其他同类释放的化学物质的质和量有关(Hilker & Meiners,2011)。

参考文献

陈红松,周忠实,郭建英,王沫,彭兆普. 2009. 豚草种群控制概况. 植物保护,35(2):20-24.

黄红英,徐剑. 2009. 韶关发现专取食豚草的昆虫——广聚萤叶甲. 中国生物防治,25(4):374-375

李保平,孟玲. 2006. 杂草生物防治中天敌昆虫寄主专一性测定及其风险分析. 中国生物防治,22(3):161-168.

孟玲,李保平. 2005. 新近传入我国大陆取食豚草的广聚萤叶甲. 中国生物防治,21(2):65-69.

孟玲,徐军,李海波. 2007. 外来广聚萤叶甲在我国的扩散及生活史特征. 中国生物防治,23(1):5-10.

Bernays E A and Chapman R F. 1994. *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. New York: Chapman & Hall.

Crawley M J. 2007. *The R Book*. London: Wiley & Sons.

Fernandez P and Hilker M. 2007. Host plant location by Chrysomelidae. *Basic and Applied Ecology*, 8: 97-116.

Finch S and Collier R H. 2000. Host-plant selection by insects—a theory based on ‘appropriate/inappropriate landings’ by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96: 91-102.

Fox J and Weisberg S. 2011. *An R Companion to Applied Regression*. Los Angeles: Sage Publications.

Hilker M and Meiners T. 2011. Plants and insect eggs: how do they affect each other? *Phytochemistry*, 72: 1612-1623.

Karban R and Baldwin I T. 1997. *Induced Responses to Herbivory*. Chicago: The University of Chicago Press.

Louda S M, Tatyana A, Rand F and Arnett A E. 2005. Assessment of ecological risks in weed biocontrol: input from retrospective ecological analyses. *Biological Control*, 35: 253-264.

Marohasy J. 1998. The design and interpretation of host-specific tests for weed biological control with particular reference to insect behaviour. *Biocontrol News and Information*, 19(1): 13-20.

McEnvoy P B. 1996. Host specificity and biological pest control. *BioScience*, 46: 401-405.

R Development Core Team. 2008. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-00-3, <http://www.R-project.org/>.

Reisenman C E, Riffell J A, Bernays E and Hildebrand J G. 2010. Antagonistic effects of floral scent in an insect plant interaction. *Proceedings of Royal Society of London, B. Biological Science*, 277: 2371-2379.

Schoohoven L M, van Loon J J A and Marcel D. 2005. *Insect-Plant Biology*. London: Oxford University Press.

Städler E. 2002. Plant chemicals important for egg deposition in herbivorous insects//Hilker M and Meiners T. *Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition*. Berlin: Blackwell Publishing Ltd., 171-197.

Watanabe M and Hirai Y. 2004. Host-use pattern of the ragweed beetle *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae) for overwintering and reproduction in Tsukuba. *Applied Entomology and Zoology*, 39: 249-254.

(责任编辑:彭露)