

广聚萤叶甲成虫取食经历对后续产卵寄主选择的影响

曹振军, 孟 玲, 李保平

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

摘要:【背景】取食经历对植食性昆虫的寄主选择行为具有较大影响,影响天敌昆虫寄主专一性测定的设计和结果解释。【方法】采用选择性试验,观察了入侵豚草的重要天敌——广聚萤叶甲成虫羽化后取食不同植物对其后续产卵寄主选择的影响。【结果】与取食豚草的试虫相比,有取食三裂叶豚草、苍耳或菊芋经历的成虫选择苍耳产卵的频次增加,不再对豚草表现出明显的选择偏好性。对产卵识别期的Cox模型分析结果表明,成虫早期取食不同植物,对后续产卵选择有显著影响,成虫羽化后如果先取食豚草或三裂叶豚草,则选择苍耳产卵的倾向显著低于豚草;但如果先取食苍耳、菊芋和农家向日葵,则选择苍耳产卵的倾向与豚草无显著差异。【结论与意义】由此推测,广聚萤叶甲初羽化成虫取食的植物对其后续产卵选择具有较大影响,因而在寄主专一性测定中应关注测试前饲喂的植物种类。

关键词: 学习; 产卵选择; 识别期; 寄主专一性测定; 杂草生物防治

Effects of early feeding experience on oviposition host selection in *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae)

Zhen-jun CAO, Ling MENG, Bao-ping LI

Ministry of Education Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, College of Plant Protection,
Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu 210095, China

Abstract: 【Background】Experience has influence on host selection behavior in herbivorous insects, which can affect host specificity testing design and the explanation of the results. 【Method】Multiple choice trials were performed on the exotic lepidopteran, *Ophraella communa*, an important biological control agent of the invasive common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, to evaluate how previous feeding experiences during early adulthood influenced subsequent oviposition choices. 【Result】Adults after emergence with prior feeding experience on non-target plants, *A. trifida*, *Xanthium sibiricum* or *Helianthus tuberosus* increased oviposition on *X. sibiricum*, while not on the target weed, *A. artemisiifolia*. The analyses using Cox regression model of recognition time to oviposition indicated that prior feeding experience on different plant species had significant influence on oviposition choices for the respective plants they experienced. The tendency of oviposition on *X. sibiricum* was significantly lower compared to that on *A. artemisiifolia* when the adults had a feeding experience on *A. artemisiifolia* or *A. trifida*, but not different when the insects had such experience on *X. sibiricum*, *H. tuberosus*, or *H. annuus*. 【Conclusion and significance】Feeding experiences on plants early at adult stage can influence ensuing oviposition host selection. Therefore, caution should be exercised in routine host-specificity test when dealing with feeding test insects prior to the testing.

Key words: learning; oviposition selection; recognition time; host specificity testing; biological weed control

在杂草传统生物防治中,对潜在植食性天敌昆虫的风险评估至关重要(李保平和孟玲,2007; Lonsdale,2001)。寄主专一性测定(即寄主范围评估)通常是预测对非靶标生物潜在风险的关键,甚至是唯一的程序(McEnvoy,1996; Wapshere,1974)。在生物防治实践中,由于生态环境安全等原因很少能在野外环境条件下进行寄主专一性测定,通常在室内(包括温室)控制条件下进行测定,这必然会受到各种因

素的影响;寄主专一性测定均基于行为研究,即使专一性很强的昆虫也会受到其内部生理状态、外部环境因子以及学习行为的影响,从而影响寄主专一性测定结果(Marohasy,1998)。了解可能影响寄主专一性测定结果的因素,不仅可以使我们对测定结果的风险分析更加客观、合理,而且有助于设计可信的测定方法并对测定结果做出合理的解释(李保平和孟玲,2006; Schaffner,2001)。

在寄主专业化性的进化中,行为因素可能比形态或生理因素更为重要(Bernays & Chapman,1994),故而行为因素对寄主专一性测定结果的影响更大,测定方法时常受行为的影响而出现“错误”的判断(李保平和孟玲,2006)。植食性昆虫对供试植物的取食经历可能导致其中枢或周缘神经系统发生某种变化,从而影响后续对潜在寄主植物的选择行为,进而影响测定结果(Marohasy,1998)。例如,许多鳞翅目幼虫前期取食经历会诱使其偏好取食所经历的植物;同样的现象也经常出现在同翅目和鞘翅目中(Bernays & Chapman,1994; Fernandez & Hilker,2007)。

豚草 *Ambrosia artemisiifolia* L. 起源于北美,20 世纪 30 年代于我国东南沿海地区首次发现,是一种重要的外来入侵杂草,已扩散蔓延至我国 21 个省(市)(曹振军等,2009)。广聚萤叶甲 *Ophraella communa* LeSage 是豚草的专食性昆虫,原产于北美(LeSage,1986),于 20 世纪末传入亚洲,我国大陆于 2001 年首次发现该虫(孟玲和李保平,2005),现已扩散至江淮、长江流域及其以南的一些地区,其分布北线在江苏徐州一带(孟玲等,2007),分布南线达到广州韶关(黄红英和徐剑,2009)、福建福州(Zhou *et al.*,2010)。广聚萤叶甲的无意发现丰富了可用于豚草生物防治的潜在天敌资源(孟玲和李保平,2005),但有必要评估其对非靶标植物的风险。胡亚鹏和孟玲(2007)室内非选择性地测定了广聚萤叶甲对 52 种菊科及常见作物的取食选择,发现广聚萤叶甲不同程度地取食苍耳 *Xanthium sibiricum* Patr. ex Widder、向日葵 *Helianthus annuus* L. 和菊芋 *H. tuberosus* L. 等同属于向日葵族 Heliantheae 的近缘非靶标植物,但极少数幼虫可在苍耳和向日葵上完成一个世代;Cao *et al.* (2011)和 Dernovici & Teshler (2006)的产卵选择测定表明,广聚萤叶甲在豚草存在的情况下,很少选择其他植物,仅偶尔选择近缘植物向日葵或苍耳。本研究采用选择性试验设计,旨在探究初羽化成虫取食几种近缘植物的经历对其后续产卵寄主选择的影响,为制定合理的寄主专一性测定方法和科学解释测定结果提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫和植物

广聚萤叶甲成虫由野外豚草上采集的蛹羽化获得;供试植物豚草、三裂叶豚草 *A. trifida* L.、苍耳、油葵“辽丰 F-51”和农家向日葵“三道黑”以及

菊芋,单株盆栽种植。豚草和苍耳种子采自南京市郊,农家向日葵种子为商品用种子,油葵种子由沈阳农业科学院向日葵研究所提供,菊芋幼苗从南京市郊移栽。所有植物在进入生长期后待用。

1.2 试验方法

将初羽化、无取食经历的成虫挑出,分别用测试植物叶片群集饲养在养虫盒内(10 cm × 8 cm × 7 cm),待其取食 48 h 后将正在交配的雌虫挑出备用,从而获得不同取食(植物)经历的试虫。

挑选株高约 40 cm 生长旺盛的豚草、三裂叶豚草、苍耳、菊芋、油葵和农家向日葵盆栽植物,按圆形等距离摆放于木框纱网罩笼(60 cm × 60 cm × 90 cm)内,随后在罩笼中心点释放 1 头试虫;每隔 2 h 观察 1 次(6:00 ~ 22:00),检查成虫是否产卵,一旦发现产卵或逃逸即终止观察;5 d 内未产卵亦终止观察。从成虫释放到发现落卵的时间定义为产卵识别期,其长短反映了昆虫对寄主植物的选择偏好性(Singer, 1982),可用于测定植食性天敌昆虫的寄主专一性(王宏媛等,2009; Marohasy,1998)。试验在室外网室中进行,温度 25 ~ 30 ℃,湿度 55% ~ 80%,自然光周期为 14L: 10D。每个处理重复 15 次。

1.3 数据分析

用 Fisher 精确测验比较不同取食经历的广聚萤叶甲成虫对不同测试植物产卵选择频次的差异(用 holm 法校正将多重比较的差异显著水平控制在 5%)。用 Cox 风险比例模型分别拟合不同取食经历的成虫在测试植物上的产卵识别期,以估计测试植物被产卵的风险率,用对数秩测验比较在其他植物与豚草上的产卵风险率之间的差异显著性(Crawley,2007)。分析用 R 统计软件(R Development Core Team,2008)。

2 结果与分析

2.1 取食经历对产卵选择频次的影响

当广聚萤叶甲成虫先取食豚草、农家向日葵或油葵时,后续的产卵选择均明显偏好豚草;但当先取食三裂叶豚草、苍耳或菊芋时,后续产卵选择则未表现出对豚草的明显偏好性($P > 0.05$)(表 1)。

2.2 取食经历对产卵识别期的影响

Cox 模型拟合结果表明,广聚萤叶甲成虫早期取食不同植物,对后续产卵选择有显著影响(图 1、表 2)。取食豚草或三裂叶豚草的成虫在豚草或三裂

叶豚草上的累积产卵风险率 ≥ 0.4 时需 50 或 70 h,而在其他测试植物上的累积风险率 <0.2 ,显著低于豚草。有取食豚草经历的成虫选择苍耳产卵的风险率仅为豚草的 0.9%,而选择菊芋的风险率为豚草的 18.3%。有取食其他植物(苍耳、菊芋和农家向日葵)经历的试虫选择苍耳产卵的累积风险率达

到 0.4 时需 90 ~ 110 h,其风险率与选择豚草无显著差异($P>0.05$)。有取食苍耳经历的试虫选择苍耳产卵的风险率为选择豚草的 53.4%,取食菊芋的试虫后续选择苍耳产卵的风险率为豚草的 34.4%,而取食农家向日葵的试虫选择苍耳产卵的风险率为豚草的 59.7%。

表 1 不同取食经历的广聚萤叶甲成虫对植物的产卵选择频次 (n = 15)

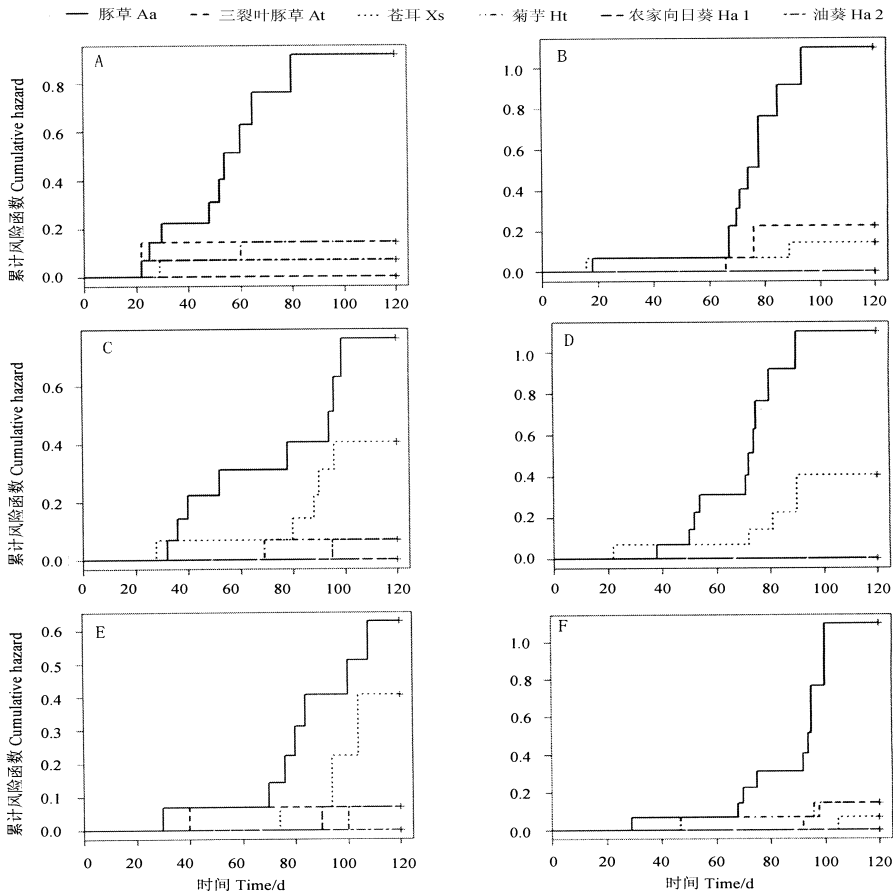
Table 1 Frequency distribution of oviposition incidences for *O. communis* adults with different feeding experiences on test plants (n = 15)

经历的取食植物 Pre-feeding plant	测试植物 Test plants						P*
	豚草 Aa	三裂叶豚草 At	苍耳 Xs	菊芋 Ht	农家向日葵 Ha 1	油葵 Ha 2	
豚草 Aa	9	2	1	2	0	1	0.050
三裂叶豚草 At	10	3	2	0	0	0	0.099
苍耳 Xs	8	1	5	1	0	0	0.071
菊芋 Ht	10	0	5	0	0	0	0.352
农家向日葵 Ha 1	10	2	1	2	0	0	0.036
油葵 Ha 2	10	1	3	1	0	0	0.023

Aa: *A. artemisiifolia*, At: *A. trifida*, Xs: *X. sibiricum*, Ht: *H. tuberosus*, Ha 1: *H. annuus*, "Sandaohai", Ha 2: *H. annuus*, "Liaofeng-51".

* Fisher 精确测验比较对不同测试植物选择频次的差异(未将 0 纳入比较)。

* Using Fisher's exact test to compare the difference of choice frequency on test plants(zero not into the comparison).



A、B、C、D、E、F 分别代表有取食豚草、三裂叶豚草、苍耳、菊芋、农家向日葵“三道黑”、油葵“辽丰-51”经历;没有显示曲线的测试植物说明未选择产卵;曲线上的十字代表失访值。

A,B,C,D,E,F represent with feeding experiences of *A. artemisiifolia*, *A. trifida*, *X. sibiricum*, *H. tuberosus*, *H. annuus*, "Sandaohai", *H. annuus*, "Liaofeng-51", respectively; Test plants not shown were not selected for oviposition;

Cross bars on curves represent censored data.

图 1 具有取食不同植物经历的广聚萤叶甲成虫对测试植物选择产卵的累计风险函数

Fig. 1 Cumulative hazard functions for test plants by *O. communis* adults with experiences of feeding the respective plants

表 2 拟合具有取食不同植物经历的叶甲成虫产卵识别期的 Cox 比例风险模型系数

Table 2 Coefficients of Cox proportional hazard model fit to recognition time of *O. communis* adults to oviposition for test plants in *A. artemisiifolia* with feeding experiences on different plants during early adult stage

取食经历的植物 Plant experienced	测试植物* Test plant	风险率 Hazard ratio	95% 置信域 95% CI		差异显著水平 <i>P</i>
			下限 Lower bound	上限 Upper bound	
豚草 Aa	豚草 Aa	1.000	—	—	—
	三裂叶豚草 At	0.191	0.041	0.889	0.035
	苍耳 Xs	0.009	0.011	0.701	0.022
	菊芋 Ht	0.183	0.039	0.849	0.030
	农家向日葵 Ha 1	0.000	—	—	—
	油葵 Ha 2	0.090	0.011	0.713	0.023
三裂叶豚草 At	豚草 Aa	1.000	—	—	—
	三裂叶豚草 At	0.224	0.061	0.817	0.023
	苍耳 Xs	0.141	0.031	0.650	0.012
	菊芋 Ht	0.000	—	—	—
	农家向日葵 Ha 1	0.000	—	—	—
	油葵 Ha 2	0.000	—	—	—
苍耳 Xs	豚草 Aa	1.000	—	—	—
	三裂叶豚草 At	0.000	—	—	—
	苍耳 Xs	0.534	0.175	1.635	0.270
	菊芋 Ht	0.094	0.012	0.749	0.026
	农家向日葵 Ha 1	0.000	—	—	—
	油葵 Ha 2	0.091	0.011	0.728	0.024
菊芋 Ht	豚草 Aa	1.000	—	—	—
	三裂叶豚草 At	0.000	—	—	—
	苍耳 Xs	0.344	0.117	1.020	0.053
	菊芋 Ht	0.000	—	—	—
	农家向日葵 Ha 1	0.000	—	—	—
	油葵 Ha 2	0.000	—	—	—
农家向日葵 Ha 1	豚草 Aa	1.000	—	—	—
	三裂叶豚草 At	0.111	0.014	0.907	0.040
	苍耳 Xs	0.597	0.189	1.884	0.380
	菊芋 Ht	0.107	0.013	0.868	0.036
	农家向日葵 Ha 1	0.109	0.013	0.883	0.038
	油葵 Ha 2	0.000	—	—	—
油葵 Ha 2	豚草 Aa	1.000	—	—	—
	三裂叶豚草 At	0.131	0.028	0.601	0.009
	苍耳 Xs	0.061	0.008	0.482	0.080
	菊芋 Ht	0.134	0.029	0.615	0.098
	农家向日葵 Ha 1	0.000	—	—	—
	油葵 Ha 2	0.000	—	—	—

Aa: *A. artemisiifolia*, At: *A. trifida*, Xs: *X. sibiricum*, Ht: *H. tuberosus*, Ha 1: *H. annuus*, "Sandaohai", Ha 2: *H. annuus*, "Liaofeng-51".

* 以豚草的风险率为基准进行比较;供试植物学名参见表 1。

* The hazard of *A. artemisiifolia* (Aa) was the baseline; See Table 1 for Latin names of the plants.

3 讨论

学习在昆虫取食和产卵行为中发挥着重要作用,非联想学习(如习惯化、诱导性偏好)通常影响取食行为,而联想学习常影响产卵行为(Shoonhoven *et al.*, 2005)。本研究结果表明,广聚萤叶甲初羽化成虫的取食经历可显著影响其后续对产卵植物的选择,例如,在部分非靶标植物上的取食经历可诱导其对苍耳的产卵偏好性增加。该结果支持此前的寄主专一性测定结论,即苍耳是广聚萤叶甲仅

次于豚草的潜在寄主植物(Cao *et al.*, 2011)。成虫早期取食经历影响后续取食植物选择的现象也存在于其他植食性昆虫中,例如,线小萤叶甲 *Galeru-cellula lineola* Fabricius 对取食植物的选择明显受早期取食历经的影响(Ikonen *et al.*, 2003);菜粉蝶 *Pieris rapae* L. 和棉铃虫 *Helicoverpa armigera* Hübner 成虫早期接触的植物,影响其后续的产卵选择行为(Cunningham *et al.*, 1987; Traynier, 1986)。

广聚萤叶甲取食经历影响产卵选择的机理尚

不明确,可能属于非联想学习,也可能属于联想学习,因为幼虫与成虫取食相同的植物,成虫选择植物既可取食,也可产卵。所以,如果成虫早期取食经历诱导后续的取食选择(偶尔也产卵),则属于非联想学习中的“诱导性食物偏好”;如果成虫早期取食经历使昆虫把植物的某些特性(如化学物质)与后续产卵选择中遇到的物质联系起来,则属于联想学习。解释其中的机理有必要进行详细的试验。

在杂草生物防治实践中进行植食性天敌昆虫的寄主专一性分析时,通常用靶标植物在生测前饲喂初羽化成虫以促进其性成熟,该取食经历可能促进其对靶标植物的选择偏好性,从而难以全面评价其寄主选择性。建议在测定试虫前用测试植物(包括靶标植物)作为对照饲喂,以全面评估其寄主专一性,为生防作用物的生态风险评估提供更多依据。

参考文献

- 曹振军,李保平,孟玲. 2007. 外来广聚萤叶甲在我国大陆潜在分布区的预测. 中国生物防治, 23(4): 310–315.
- 胡亚鹏,孟玲. 2007. 外来植食性广聚萤叶甲对非靶标植物的潜在影响. 生态学杂志, 26(1): 56–60.
- 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.
- 李保平,孟玲. 2007. 杂草生防作用物对本土生物群落的影响. 生态学报, 27(8): 3513–3519.
- 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和生活史特征. 中国生物防治, 23(1): 5–10.
- 王宏媛,李保平,孟玲. 2009. 外来广聚萤叶甲对非靶标植物的选择行为. 中国生物防治, 25(21): 20–124.
- Bernays E A and Chapman R F. 1994. *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. New York: Chapman & Hall.
- Cao Z, Wang H, Meng L and Li B. 2011. Risk to non-target plants from *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae), a potential biological control agent of alien invasive weed, *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) in China. *Applied Entomology and Zoology*, 46(3): 375–381.
- Crawley M J. 2005. *The R Book*. London: Wiley & Sons.
- Cunningham J P, Jallow M F A, Wright D J and Zalucki M P. 1998. Learning in host selection in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Animal Behaviour*, 55: 227–234.
- Dernovici S A, Teshler M P and Watson A K. 2006. Is sunflower (*Helianthus annuus*) at risk to damage from *Ophraella communa*, a natural enemy of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*)? *Biocontrol Science and Technology*, 16(7): 669–686.
- Fernandez P and Hilker M. 2007. Host plant location by Chrysomelidae. *Basic and Applied Ecology*, 8: 97–116.
- Ikonen A, Sipura M, Miettinen S and Tahvanainen J. 2003. Evidence for host race formation in the leaf beetle *Galerucella lineola*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 108: 179–185.
- LeSage L. 1996. A taxonomic monograph of the nearctic galerucine genus *Ophraella wicox* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 133: 1–75.
- Lonsdale W M, Briebe D T and Cullen J M. 2001. Risk analysis and weed biological control // Wainberg E, Scott J K and Quimby P C. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. London: CABI Publishing, 185–210.
- 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. 2007. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- Schaffner U R S. 2001. Host range testing of insects for biological control: how can it be better interpreted? *BioScience*, 51: 951–959.
- Shoonhoven L M, van Loon J J A and Dicke M. 2005. *Insect-Plant Biology*. London: Chapman & Hall.
- Singer M C. 1982. Quantification of host preference by manipulation of oviposition behavior in the butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia*, 52: 224–229.
- Traynier R M M. 1986. Long-term changes in the oviposition behaviour of the cabbage butterfly, *Pieris rapae*, induced by contact with plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 40: 25–33.
- Wapshere A J. 1974. A strategy for evaluating the safety of organisms for biological control. *Annals of Applied Biology*, 77: 201–211.
- Zhou Z S, Guo J Y, Chen H S and Wan F H. 2010. Effects of temperature on survival, development, longevity and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent against invasive ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asterales: Asteraceae). *Environmental Entomology*, 39: 1021–1027.

(责任编辑:彭露)