

豚草生育期和被利用状态对广聚萤叶甲产卵选择的影响

王宏媛^{1,2}, 曹振军¹, 李保平¹, 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吉林省环境保护厅, 吉林 长春 130033

摘要:【背景】植食性昆虫对产卵场所的选择行为受多种因素的影响, 其中寄主植物的发育阶段和被同种其他个体利用程度是影响其产卵选择的重要因素之一。【方法】采用野外罩笼的选择性试验, 观察了广聚萤叶甲成虫对不同生长发育阶段、不同被取食程度、不同落卵量的豚草植株的产卵选择行为, 分析产卵选择频次, 用 Cox 比例风险模型拟合识别期以估计产卵选择偏好性。【结果】开花期豚草被选择产卵的风险(瞬间概率)仅为生长期的 16.5%, 苗期豚草被选择产卵的风险为生长期的 34.1%; 成虫对 3 种被食程度豚草的产卵选择频次之间存在显著差异($n=20$, $P<0.01$), 在 3 级被食程度豚草上产卵次数最多(12 次), 而在 5 级被食豚草上产卵次数最少(2 次), 表明成虫明显偏好将卵产于已被中等程度取食的植株上; 成虫对不同落卵量植株(0、4、8 个·株⁻¹)未表现出显著的产卵偏好, 对不同密度(高、低)斑块的豚草的产卵选择亦无显著差异。【结论与意义】豚草生育期和被取食程度影响广聚萤叶甲雌虫的产卵选择, 而植株上的落卵量和豚草密度对产卵选择没有影响。

关键词: 产卵选择; 取食为害; 植物密度; 落卵量; 寄主专一性

Influence of growth periods and colonization on oviposition selection of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae) on *Ambrosia artemisiifolia* (Compositae)

Hong-yuan WANG^{1,2}, Zhen-jun CAO¹, Bao-ping LI¹, 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; ²Department of Environment Protection, Jilin Province, Changchun, Jilin 130033, China

Abstract: 【Background】Oviposition site selection in insect herbivores can be influenced by a variety of factors, including development stage and colonization of conspecifics. 【Method】Choice trials using field cages were conducted to observe oviposition selection of *Ophraella communa* on the invasive weed, *Ambrosia artemisiifolia* of varying plant stage, feeding damage level, and egg-loading level. Frequency of oviposition choices was compared and latency to oviposition (as measured by recognition time) fitted with Cox proportional hazard model to evaluate host preferences. 【Result】Blossoming plants had a lower hazard of being oviposited by *O. communa* females compared to that in vegetative stage (a difference of 16.5%), and seedlings also had lower hazard (by 34.1%) vs. the vegetative stage. Adults chose to selectively oviposit according to different levels of feeding damage ($n=20$, $P<0.01$), with more oviposition choices (12) for the plant at the intermediate level (rank 3) and avoiding heavily (rank 5) damaged plants. *O. communa* females laid similar number of eggs on plants carrying no eggs, four, or eight egg-masses, neither showed preferences between plant patches of the low vs. high densities. 【Conclusion and significance】Plant growth periods and the extent of feeding damage exercised obvious influences on oviposition selection, but egg densities or density of plants did not affect oviposition choices.

Key words: oviposition selection; feeding damage; plant density; egg loading; host specificity

对大部分植食性昆虫而言,寄主植物选择与产卵场所选择密切相关,因为许多植食性昆虫的取食和产卵在同一种寄主植物上发生。植食性昆虫根据植物气味、植物表面以及内部特性寻找寄主和产卵场所(Bernays & Chapman,1994; Hilker & Meiners,2011)。植食性昆虫对寄主植物的选择“标准”并非固定不变的,而是依据植物特征、自身的状态以及其他生物和非生物因素的变化而变化(Shoopenhoven *et al.*,1998),这给测定植食性昆虫的寄主专一性带来了很大的困难。由于对候选植食性昆虫进行寄主专一性测定是杂草生物防治实践的重要内容(李保平和孟玲,2006),故有必要深入探究影响专食性昆虫寄主选择行为的因素。

广聚萤叶甲 *Ophraella communa* LeSage 原产于北美,是豚草的专一性天敌昆虫(LeSage,1986)。20 世纪末传入日本、韩国和我国台湾,随后在我国大陆也发现该虫(孟玲和李保平,2005);目前,广聚萤叶甲已分布于我国江淮、长江流域及其以南的一些地区(孟玲等,2007)。根据生物气候模型预测,其适生范围的北线将达到我国华北和东北地区(曹振军等,2007)。豚草 *Ambrosia artemisiifolia* L. 原产于北美,是一种恶性入侵杂草,已广泛分布于我国 21 个省(市)(万方浩等,1993)。

本研究通过野外罩笼试验,观察豚草不同生长阶段、被取食程度以及落卵数量等因素对广聚萤叶甲成虫产卵选择行为的影响,为进一步完善寄主专一性测定方法提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

广聚萤叶甲成虫由采自南京市郊豚草上的蛹羽化获得。将初羽化、无取食经历的成虫挑出,群集放在养虫盒内(10 cm × 8 cm × 7 cm)用新鲜豚草叶片饲养,待其取食 48 h 后选正在交配的成虫作为试虫。豚草种子采自南京市郊,单株盆栽生长至不同阶段(株高分别为 20、40 和 60 cm)时待用。试验均在室外纱网罩笼(60 cm × 60 cm × 90 cm)中进行。

1.2 对不同生长期豚草的产卵选择试验

将苗期(株高 20 cm)、营养生长期(40 cm)和开花期(60 cm)的豚草植株分别放入纱网罩笼中,

在距离 3 盆寄主相等的中心点放入 1 对成虫;每天观察 4 次(6:00、10:00、14:00 和 18:00),检查是否产卵,一旦发现产卵或逃逸即终止观察;10 d 内未产卵亦终止观察。试验重复 20 次。从成虫释放到发生产卵的时间定义为“产卵识别期”(Singer,1982),产卵识别期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)。

1.3 对不同被食程度豚草的产卵选择试验

将豚草被食程度划分为 3 个水平:不被取食、被食 3 级(25% ~ 50% 叶面积被食)和 5 级(75% ~ 90% 叶面积被食)(万方浩和王韧,1989)。将不同密度的广聚萤叶甲幼虫接到豚草植株上,待植株被食程度达到预设程度后移走幼虫作为处理植株待用。将 3 株不同被食程度的豚草植株放入纱网罩笼中;其他试验方法同 1.2。

1.4 对不同落卵量豚草的产卵选择试验

设 3 个落卵量水平:0、4、8 个 · 株⁻¹(每个卵块含 25 ~ 30 粒卵)。把即将产卵的雌虫移入罩网内的豚草植株上,任其产卵一段时间后移走,根据预设落卵量水平除去多余卵块,使留下的卵块分布于植株各方位。将 3 株不同落卵水平的豚草植株放入纱网罩笼中;其他试验方法同 1.2。

1.5 对不同密度豚草的产卵选择试验

设 2 个密度斑块:8 和 16 株 · 块⁻¹(4.17、25 株 · m⁻²),选择株高为 40 cm、叶片数为 12 ~ 14 片的健康豚草,在室外大纱网罩笼(450 cm × 250 cm × 200 cm)中沿两长边分别设置 2 个密度斑块,斑块相距 1 m,于 2 个斑块中间点释放 5 头雌虫;每天观察 2 次(9:00、16:00),记录成虫所在位置和卵块数;连续观察 3 d。试验重复 16 次。

1.6 数据分析

用 Fisher 精确测验比较广聚萤叶甲对 3 种不同处理豚草选择频次的差异(用 holm 法校正多重比较的差异显著水平为 0.05);用 *t* 测验比较不同密度斑块植株上落卵量(卵块数)的差异;用 Cox 风险比例模型拟合在不同处理植株上的产卵识别期,以估计不同处理豚草被选择产卵的风险(瞬间概率)(Crawley,2005)。分析用 R 统计软件(R Development Core Team,2007)。

2 结果与分析

2.1 成虫对不同生长期豚草的产卵选择

在20次重复中,成虫在苗期豚草上产卵8次,生长期豚草上9次,开花期豚草上3次,成虫对不同时期豚草的产卵选择差异不显著($P=0.098$)。成虫对营养生长期豚草的产卵识别期最短,显著短于开花期植株。Cox模型拟合结果表明,开花期豚草被选择产卵的风险仅为生长期的16.5%,苗期豚草被选择产卵的风险为生长期的34.1%(表1)。

2.2 成虫对不同被食程度豚草的产卵选择

成虫产卵次数在3种被食程度豚草之间达到显著差异($n=20, P<0.01$),在3级被食程度豚草上产卵次数最多(12次),而在5级被食豚草上产

卵次数最少(2次)。成虫产卵识别期随豚草被食程度增大而缩短,在不同被食程度豚草上产卵的风险率差异不显著(表2)。

2.3 成虫对不同落卵量豚草的产卵选择

在落卵量为0、4和8个·株⁻¹的豚草植株上,成虫产卵选择次数分别为4、7和9,无显著差异($P>0.05$)。成虫对不同落卵量豚草的产卵识别期为33.45~39.08 h,无显著差异;成虫在不同落卵量豚草上的产卵风险亦不存在显著差异(表3)

2.4 成虫对不同密度斑块豚草的产卵选择

成虫在低密度豚草斑块上产的卵块数为3.5块·株⁻¹,略少于在高密度豚草上的产卵数,无显著差异($P>0.05$)(图1)。

表1 广聚萤叶甲成虫在不同株高豚草上产卵前期的Cox模型拟合参数
Table 1 Estimated coefficients of Cox model fit to recognition time (hours) to oviposition of *O. communa* for *A. artemisiifolia* at different growth stages

豚草生长期* Plant life stage	产卵识别期中值(25%~75%分位值) Median recognition time to oviposition (25%~75% quantile)/h	风险率 Hazard ratio	95%置信域 95% CI		p
			下限 Lower bound	上限 Upper bound	
营养生长期 Vegetative growth	40.50 (26.13~46.89)	1.00	—	—	—
苗期 Seedling	47.50 (41.50~51.61)	0.34	0.17	0.68	0.002
开花期 Flowering	54.50 (50.50~61.00)	0.17	0.08	0.35	< 0.001

* 以生长期豚草被产卵的风险为基准进行比较。
* The hazard of plant at vegetative growth stage was the baseline.

表2 拟合广聚萤叶甲成虫在不同被食程度豚草上产卵前期的Cox模型参数
Table 2 Estimated coefficients of Cox model fit to recognition time (hours) to oviposition of *O. communa* for *A. artemisiifolia* at variable levels of feeding damage

豚草被取食等级* Rank of feeding damage	产卵识别期中值(25%~75%分位值) Median recognition time to oviposition (25%~75% quantile)/h	风险率 Hazard ratio	95%置信域 95% CI		p
			下限 Lower bound	上限 Upper bound	
0	67.34 (50.08~80.40)	1.00	—	—	—
3	42.15 (36.30~48.00)	1.56	0.57	4.26	0.39
5	52.25 (37.88~69.38)	4.24	0.08	24.04	0.10

0: 未被取食, 3: 25%~50%叶面积被食, 5: 75%~90%叶面积被食; * 以未被取食豚草被产卵的风险为基准进行比较。
0: no feeding, 3: 25%~50% of leaf area was consumed, 5: 75%~90% of leaf area consumed; * The hazard of plants without feeding damage was the baseline.

表3 拟合广聚萤叶甲成虫在不同落卵量豚草上产卵前期的Cox模型参数
Table 3 Estimated coefficients of Cox model fit to recognition time (hours) to oviposition of *O. communa* for *A. artemisiifolia* at variable egg loading

落卵量/(个·株 ⁻¹)* Egg loading/(egg-masses per plant)	产卵识别期中值(25%~75%分位值) Median recognition time to oviposition (25%~75% quantile)/h	风险率 Hazard ratio	95%置信域 95% CI		p
			下限 Lower bound	上限 Upper bound	
0	33.49 (27.77~44.00)	1.00	—	—	—
4	30.09 (22.17~46.08)	0.99	0.28	3.48	0.991
8	38.33 (23.84~45.23)	0.69	0.20	2.43	0.569

* 以无卵块豚草被产卵的风险为参照值进行比较。
* The hazard of no-egg mass plant was the baseline.

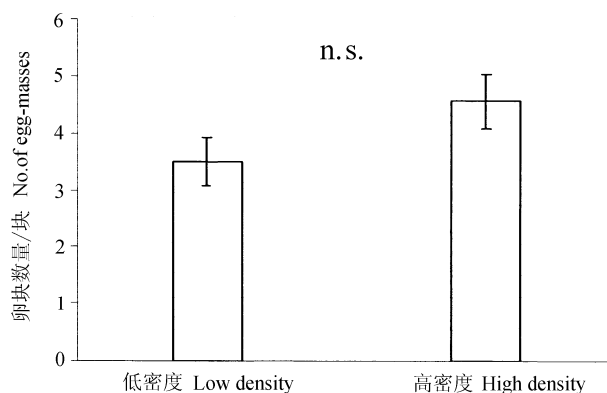


图1 不同豚草密度斑块上广聚萤叶甲的卵块数量

Fig.1 Number of egg-masses of *O. communa* on *A. artemisiifolia* patches at low and high density

3 讨论

植物的大小和结构不仅影响植食性昆虫的群落组成 (Strong *et al.*, 1984), 而且影响植食性昆虫的产卵选择 (Alonso & Herrera, 1996), 尤其是对于那些子代幼虫的生长发育依赖雌虫产卵选择的种类 (Heisswolf *et al.*, 2005)。本研究结果表明, 广聚萤叶甲成虫产卵偏好营养生长期豚草, 而不喜好开花期豚草, 这与幼虫食叶习性一致。因为处于营养生长旺盛的植株, 不但可以满足幼虫对营养质量的要求, 而且可以负载更多的子代幼虫; 而开花期豚草随着营养向生殖生长转移, 叶片营养质量明显下降。已有研究表明, 昆虫可感受植物不同生长期释放的化学物质 (挥发性或非挥发性) 的刺激, 从而做出产卵选择 (Hilker & Meiners, 2011)。

植食性昆虫的取食会诱导植物产生、释放挥发性化学物质, 往往释放量随被取食程度增大而增多 (Karban & Baldwin, 1997), 使其他植食性昆虫在远距离就可感受到, 从而影响其搜寻和选择 (Hilker & Meiners, 2005)。本研究发现, 广聚萤叶甲雌虫偏好产卵于被中等程度取食的植株, 而最少选择严重被食的植株。在对其他几种叶甲的研究中也发现, 成虫趋向于被取食过的植株产卵 (Fernandez & Hilker, 2007)。显然, 轻度取食诱导植物释放的化学物质, 成为引诱其他个体搜寻和选择的刺激信号; 而严重被食的植株可能由于释放的化学物质对其他个体的搜寻和产卵具有拒避作用, 也可能由于该植株营养质量和数量都下降, 而不利于子代幼虫的生长。

不但取食可诱导植物释放化学物质, 产卵也可诱导植物产生化学气味, 从而影响其他植食性昆虫的搜寻和选择 (Hilker & Meiners, 2011)。例如, 榆叶甲

Xanthogaleruca luteola (Muller) 对产卵诱导释放的化学物质的反应与卵密度有关, 落卵量少的植株具有吸引作用, 而落卵量大的植株则具有拒避作用 (Meiners *et al.*, 2005)。但本研究未发现广聚萤叶甲雌虫对落卵量不同的豚草表现出不同的产卵偏好; 该结果与野外观察到的现象一致, 广聚萤叶甲各虫态均呈高度聚集分布 (孟玲和徐军, 2007), 常见豚草植株上叶片被取食殆尽, 但植株上仍有大量幼虫尚未完成发育, 说明植株上的落卵量超过其负载力。发生这种现象的原因难以解释, 可能由于在原产地天敌对广聚萤叶甲卵和幼虫的控制作用较大, 从而避免植株上的幼虫数量超过其负载力; 而在入侵地新的环境中, 由于缺乏天敌压力, 使幼虫数量常超过植株的负载力。所以, 开展原产地与入侵地昆虫生态学比较研究将有助于阐明上述问题。

参考文献

- 艾洪木, 史梦竹, 傅建伟, 郭建英, 万方浩. 2011. 利用光谱特征评价广聚萤叶甲对豚草的控制效果. 植物保护学报, 38(3): 276–280.
- 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.
- 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.
- 关广清. 1985. 豚草和三裂叶豚草的形态特征和变异类型. 沈阳农学院学报, 16(4): 9–17.
- 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. 2007. 豚草条纹萤叶甲各虫态的空间分布型. 昆虫知识, 44(5): 11–15.
- 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.
- 万方浩, 关广清, 王韧. 1993. 豚草及豚草综合治理. 北京: 中国科学技术出版社.
- 万方浩, 王韧. 1989. 豚草条纹叶甲的生物学特性. 生物防治通报, 5(2): 71–75.
- 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(2): 120–124.
- Alonso C and Herrera C M. 1996. Variation in herbivory within and among plants of *Daphne laureola* (Thymelaeaceae): correlation with plant size and architecture. *Journal of Ecology*, 84(4): 495–502.

- Bernays E A and Chapman R F. 1994. *Host-plant Selection by Phytophagous Insects*. New York: Chapman & Hall.
- Crawley M J. 2005. *The R Book*. London: Wiley & Sons.
- Fernandez P and Hilker M. 2007. Host plant location by Chrysomelidae. *Basic and Applied Ecology*, 8: 97 – 116.
- Heisswolf A, Obermaier E and Poethke H J. 2005. Selection of large host plants for oviposition by a monophagous leaf beetle: nutritional quality or enemy-free space? *Ecological Entomology*, 30: 299 – 306.
- Hilker M and Meiners T. 2002. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 104: 181 – 192.
- 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.
- LeSage L. 1986. A taxonomic monograph of the nearctic galerucine genus *Ophraella* Wicox (Coleoptera: Chrysomelidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 133: 1 – 75.
- 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.
- Meiners T, Hacker N, Anderson P and Hilker M. 2005. Response of the elm leaf beetle to host plants induced by oviposition and feeding: the infestation rate matters. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115: 171 – 177.
- 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>.
- Shoohoven L M, van Loon J J A and Dicke M. 1998. *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.
- Strong D R, Lawton J H and Southwood S R. 1984. *Insects on Plants*. Massachusetts: Harvard University Press.

(责任编辑:彭露)