

异色瓢虫捕食胁迫对黑腹果蝇繁殖与后代发育的影响*

李燕平^{1,2} 戈峰^{2**}

(¹ 中国科学院研究生院, 北京 100039; ² 中国科学院动物研究所农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要 以模式昆虫黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)及捕食性天敌异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)为研究系统, 通过把异色瓢虫接入到有黑腹果蝇的指形管中, 研究了黑腹果蝇雌、雄成虫单独或共同被异色瓢虫捕食胁迫后, 其自身寿命、子代的生长发育、繁殖和适合度的变化。结果表明: 当雄性黑腹果蝇受到异色瓢虫成虫胁迫时, 其寿命明显延长, 但胁迫与否对雌性黑腹果蝇的寿命无明显影响; 当黑腹果蝇的雌雄成虫同时受到胁迫时, 其子代幼虫的发育历期延长, 雄性后代寿命也增加, 而雌性或雄性黑腹果蝇单独受到胁迫, 其子代幼虫发育进度没有明显改变; 当初孵黑腹果蝇幼虫受到异色瓢虫成虫直接或间接捕食胁迫后, 其后续幼虫的发育历期都会受到影响, 其中1龄期受到的间接捕食胁迫作用的影响大于直接捕食胁迫作用, 直接捕食胁迫1龄幼虫比间接捕食胁迫更能延长其将来雌性成虫的寿命。

关键词 黑腹果蝇; 异色瓢虫; 捕食胁迫; 发育; 繁殖

中图分类号 Q958.15 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)3-0554-06

Effects of predatory stress imposed by *Harmonia axyridis* on the development and fecundity of *Drosophila melanogaster*. LI Yan-ping^{1,2}, GE Feng² (¹ Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; ² State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China). *Chinese Journal of Ecology* 2010 29(3) 554-559.

Abstract: Model insect *Drosophila melanogaster* was exposed to its predatory natural enemy *Harmonia axyridis* to study the responses of the insect in its development and fecundity. When the male and female *D. melanogaster* adults were separately exposed to *H. axyridis*, the lifespan of the males was significantly extended, while that of the females was less affected; when the male and female *D. melanogaster* adults were exposed together to *H. axyridis*, the development duration of *D. melanogaster* larvae and the lifespan of the males were prolonged. There were some changes in the development duration of successive stages when the 1st instar *D. melanogaster* larvae were exposed directly or indirectly to the predator, being significantly longer under indirect than under direct exposure. To our knowledge, this is the first report to observe the changes in the developmental duration and fecundity of female and/or male *D. melanogaster* exposed to *H. axyridis*.

Key words: *Drosophila melanogaster*; *Harmonia axyridis*; predatory stress; development; fecundity.

目前对农林害虫的防治主要采用化学防治的方法, 它不仅使害虫如棉蚜对有机磷、氨基甲酸酯类和

拟除虫菊酯等大部分农药产生了抗性(Kerns & Gaylor, 1992), 而且破坏了生态系统中天敌昆虫的组成, 杀死大量的天敌, 导致一系列的不良后果, 引起残留增加、环境污染等问题(Wu & Guo, 2003)。实际上, 在生态系统中, 有多种捕食性天敌, 控制着害虫种群的发生与危害。

* 中国科学院战略生物资源保存与可持续利用专项项目(KSCX2-YW-Z-0712)和国家科技支撑计划资助项目(2008BADA5B01-04)。

** 通讯作者 E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期: 2009-07-09 接受日期: 2009-11-16

捕食性天敌不仅直接捕食猎物,而且还能通过捕食的压力改变生存猎物的生长发育、繁殖,间接地影响猎物的适合度(Kunert & Weisser 2003)。在长期的协同进化过程中,当蚜虫受到天敌或天敌的遗留物胁迫作用后,其行为将发生改变(Lima & Dill, 1990; Picket *et al.*, 1992; Lima, 1998)。其中,最简单的方式是逃避有天敌或有天敌遗留物的栖息地(Weisser *et al.*, 1999)。如桃蚜遇到捕食者时,其有翅型将增加,以躲避捕食者的捕食(Sloggett & Weisser 2002; Kunert & Weisser 2003);棉蚜感受到天敌集栖瓢虫存在后,其后代有翅型将增加,并逃避到无天敌的生境中定居(Weisser & Braendle 2001)。因此,捕食者不仅可以直接捕食蚜虫,而且还可以间接地通过改变蚜虫的行为,达到控制蚜虫的目的(Mondor & Roitberg 2002)。

“假拥挤效应”是用来解释蚜虫在感受到瓢虫作用后,其适合度下降的现象,认为有瓢虫存在时,蚜虫将产生报警激素,而报警信息素的分泌是一个耗能过程,蚜虫分泌大量的报警信息素将增加其受伤和死亡的危险性(Teerling *et al.*, 1993; Mondor & Roitberg 2002)。Peaco(2002)通过对蝌蚪的研究,提出了“资源水平”假说,认为存在捕食者胁迫作用下单个体猎物取食量减少,间接地减少了猎物的资源利用,从而促使“留下”的猎物可利用资源水平提高,进一步使得猎物的生长率提高。但这种胁迫作用对不同性别和不同虫态的昆虫影响如何,目前尚未见有报道。

黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)是奠定经典遗传学基础的重要模式生物之一(刘祖洞和江绍慧, 1987),由于其清晰的遗传背景和便捷的遗传操作,果蝇在发育生物学、生物化学、分子生物学等领域也都占据了不可替代的位置(王转斌和曲志才, 2006)。同时,也被认为是一个理想的研究昆虫生态学和行为学的模式昆虫(刘力, 2000; 王转斌和曲志才, 2006)。异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)是一种常见的捕食性昆虫(刘向辉等, 2001)。基于天敌胁迫作用可能会对昆虫的寿命、发育和繁殖产生影响这一科学假说,考虑到母体成虫及后代(初孵幼虫)对天敌胁迫作用的敏感性不同,本研究以黑腹果蝇及其捕食性天敌异色瓢虫为研究系统,通过接入异色瓢虫到有果蝇的指形管中,研究果蝇雌、雄成虫及1龄幼虫被异色瓢虫捕食胁迫后,其自身寿命、子代的生长发育、繁殖的变化,旨在于阐明瓢虫不同的干

扰方式对果蝇适合度的影响。

1 材料和方法

1.1 供试材料

黑腹果蝇来自中国科学院遗传研究所室内饲养的野生型果蝇品系CS。培养在含有10 ml标准玉米琼脂糖培养基(含酵母粉1.2%)的指形管中饲养3代以上用于试验。指形管规格(2.5 cm × 2.5 cm × 8 cm)。

瓢虫为异色瓢虫成虫。采自北京市农林科学院。用20%的蜂蜜水浸湿棉絮饲养在塑料饭盒中,盒盖上打孔用以透气。与果蝇饲养在同一个气候箱中。胁迫前饥饿24 h。

实验在光照培养箱(哈尔滨市东联电子技术开发有限公司制造 HPG-280B)中进行,光照为16 h,温度为25 °C ± 0.5 °C,相对湿度为50% ± 7%。

1.2 试验处理

1.2.1 瓢虫不同的干扰方式对成虫的适合度的影响 参照国际上通用的研究方法,在有培养基的每个指形管中,分别接入羽化24 h后未交配过的10 ♀、10 ♂、5 ♀ + 5 ♂进行3种处理,然后在3个处理(每个指形管)中,再接入1头饥饿24 h的异色瓢虫成虫,让瓢虫在该指形管中捕食果蝇24 h,之后将瓢虫移走。同时,以每个指形管中放入10 ♀、10 ♂、5 ♀ + 5 ♂作为3种不接入异色瓢虫的对照处理;每个处理重复6次。

在上述处理24 h后,分别进行以下5种方式配对,形成以下5个处理:

1)单雌胁迫处理。用上述瓢虫胁迫处理的5个雌果蝇成虫与未经瓢虫胁迫处理的5个雄果蝇成虫(5 ♀ 胁 + 5 ♂ 未)配对,24 h后,将雌果蝇每只单独(记为“5 ♀ 胁独”),雄果蝇5只集中(记为“5 ♂ 未集”),按图1右边所指示转移到有培养基的直管中继续饲养。

2)单雄胁迫处理。用瓢虫胁迫处理的5个雄果蝇成虫与未经瓢虫胁迫处理的5个雌果蝇成虫(5 ♀ 未 + 5 ♂ 胁)配对,24 h后,将雌果蝇每只单独(记为“5 ♀ 未独”),雄果蝇5只集中(记为“5 ♂ 胁集”),按图1右边所指示转移到有培养基的直管中继续饲养。

3)雌雄前胁迫处理。用分别经瓢虫胁迫处理的5个雄果蝇成虫与经瓢虫胁迫处理的5个雌果蝇成虫(5 ♀ 胁 + 5 ♂ 胁)配对,24 h后,将雌果蝇每只

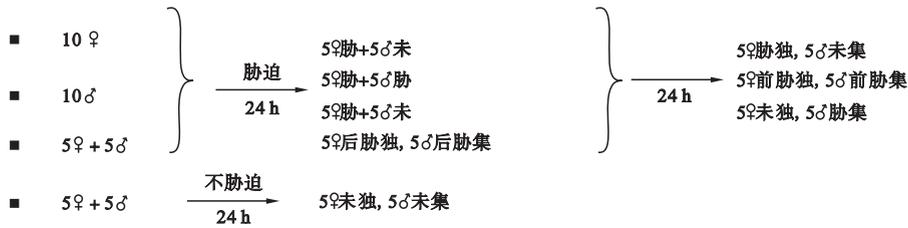


图1 实验设计方案

Fig. 1 Experimental plan

“胁”表示瓢虫的胁迫作用；“未”表示未有瓢虫的胁迫作用；“后胁”表示♀、♂在交配后受到瓢虫的胁迫作用；“前胁”表示♀、♂在交配之前受到瓢虫的胁迫作用；“独”表示单只饲养；“集”表示集中饲养。

单独(记为“5♀前胁独”)、雄果蝇5只集中(记为“5♂前胁集”)按图1右边所指示转移到有培养基的直管中继续饲养。

4)雌雄后胁迫处理。用5个配对后经过瓢虫的胁迫处理的雌雄果蝇成虫(5♀前胁+5♂前胁),饲养24h后,将雌果蝇每只单独(记为“5♀后胁独”)、雄果蝇5只集中(记为“5♂后胁集”)按图1右边所指示转移到有培养基的直管中继续饲养。

5)对照组。用未经瓢虫胁迫处理的5个雄果蝇成虫与未经瓢虫胁迫处理的5个雌果蝇成虫配对24h后,将雌果蝇每只单独(记为“5♀未独”)、雄果蝇5只集中(记为“5♂未集”)按图1右边所指示转移到有培养基的直管中继续饲养。每个处理重复6次。

整个实验设计方案如图1。

1.2.2 瓢虫不同的干扰方式对1龄幼虫的胁迫作用

1)瓢虫直接胁迫处理。在有培养基的每个指形管中,放入5对羽化24h后的果蝇,待其交配产下卵后,移走成虫。当出现1龄幼虫时,放入1只饥饿24h的异色瓢虫,让瓢虫在每个指形管捕食果蝇24h,之后再将其移走。观察每个指形管中所剩下的果蝇幼虫的发育历期,待其羽化后,分性别集中饲养,至自然死亡。

2)笼罩瓢虫间接胁迫处理。在有培养基的每个指形管中,放入5对羽化24h后的果蝇,待其交配产下卵后,移走成虫。当出现1龄幼虫时,放入1只饥饿24h、用纱布笼罩起来的异色瓢虫,24h后再将其移走。观察每个指形管中果蝇幼虫的发育历期,待其羽化后,分性别集中饲养,至自然死亡。

3)对照处理。在有培养基的每个指形管中,放入5对羽化24h后的果蝇,待其交配产下卵后,移走成虫。观察每个指形管中果蝇幼虫的发育历期,

待其羽化后,分性别集中饲养,至自然死亡。不接入瓢虫,其余操作与直接胁迫处理相同。

每个处理6个重复。

1.3 观测指标

实验每隔4h记录一次各个处理的雌、雄果蝇成虫的自身寿命、子代卵、1、2、3龄幼虫、化蛹、羽化出现的时间,子代成虫性别及数量及寿命。

实验每隔4h记录一次果蝇各个处理的1、2、3龄幼虫、化蛹、羽化出现的时间,成虫性别及寿命。

当果蝇后代羽化后,每隔24h记录1次果蝇的羽化数和性别,并移走新羽化的果蝇。由于指形管空间的限制,单只饲养雌果蝇成虫时,每隔3d将成虫转到新的培养基中。

1.4 数据分析

用SPSS 10.0统计分析软件,对不同作用方式处理间的雄成虫寿命、雌成虫寿命、雌虫有效产卵量、后代幼虫历期(卵、1龄、2龄、3龄、蛹期)、雌雄成虫寿命、成虫性比等进行t检验的显著性测定,当达到显著水平时,进行新复极差检验($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 瓢虫对雌、雄成虫的胁迫作用

2.1.1 对被胁迫果蝇成虫寿命、繁殖量的影响 表1表明,通过不同方式对果蝇成虫进行胁迫后,雌性无论受到那种方式的胁迫,对其寿命无显著影响($P>0.05$);但雄性的寿命在5种处理间存在着极显著的差异($F=11.457, P=0.001$)。其中:单独被瓢虫捕食胁迫后所存活的雄虫寿命显著高于其他处理,而雌雄受到胁迫后再交配(雌雄前胁)的雄虫寿命显著低于单独雌、雄成虫处理和雌雄先交配后胁迫(雌雄后胁)处理。

对瓢虫胁迫不同性别的各处理下果蝇成虫繁殖量测定结果(表1)表明,无论受到那种瓢虫的胁迫

表1 不同瓢虫作用方式胁迫对果蝇成虫寿命、繁殖的影响
Tab.1 Effects of different modes of stress from *Harmonia axyridis* on the adult longevity and fecundity of *Drosophila melanogaster*

作用方式	雄成虫寿命 (d)	雌成虫寿命 (d)	有效产卵量 (头·雌 ⁻¹)
对照	12.16 ± 2.45 bc	26.86 ± 2.76 a	66.25 ± 9.49 a
单雌胁迫	17.97 ± 2.44 b	29.76 ± 2.23 a	65.33 ± 9.57 a
单雄胁迫	31.08 ± 2.38 a	32.50 ± 2.56 a	58.53 ± 8.93 a
雌雄后胁迫	18.68 ± 2.39 b	32.04 ± 2.49 a	82.38 ± 9.07 a
雌雄前胁迫	10.90 ± 1.16 c	29.00 ± 2.66 a	56.46 ± 8.49 a

数值为平均值 ± 标准误;同列不同字母为处理间差异显著(新复极差检验 $P < 0.05$)。下同。

作用方式,果蝇雌虫的繁殖量在各个处理间均无显著的差异。

2.1.2 胁迫果蝇后对其子代的生长发育、寿命的影响 不同方式对果蝇成虫进行胁迫后,对果蝇子代的蛹历期、性比无显著的影响($P > 0.05$) (表2)。但对子代各个阶段的发育历期,如果蝇子代卵($F = 3.772, P = 0.006$)、1龄($F = 2.924, P = 0.023$)、2龄($F = 5.566, P = 0.001$)、3龄($F = 11.914, P = 0.001$)幼虫历期在各个处理间存在着显著的差异。其中只胁迫雌虫处理组产下的卵历期显著高于对照组,而雌雄后胁迫组显著低于其他处理。只胁迫雄虫组的果蝇1龄幼虫历期显著高于其他处理。雌雄同时受到胁迫(雌雄后胁迫组或雌雄前胁迫组)的果蝇2龄幼虫历期显著高于其他处理。雌雄后胁迫组的果蝇3龄幼虫历期显著高于其他处理,只胁迫雌虫组

的果蝇3龄幼虫历期显著低于其他处理(表2)。

果蝇子代中的雄性寿命($F = 5.353, P = 0.001$)和雌性寿命($F = 3.115, P = 0.017$)在各个处理间存在着显著的差异。其中,只胁迫雄虫组的果蝇后代雌虫的寿命显著低于对照、只胁迫雌虫组。雌雄后胁迫组的果蝇后代雄虫的寿命显著高于其他处理;而只胁迫雌虫组的果蝇后代雄虫的寿命也显著高于只胁迫雄虫组(表2)。

以上结果显示,当雌雄共同面对天敌胁迫后,对其后代的影响较大,会加速后代卵的孵化速度,幼虫期持续时间长,并且这种处理的后代,其雄虫的寿命也明显长于其他处理。

2.2 瓢虫对初孵幼虫的胁迫作用

不同方式对果蝇初孵幼虫进行瓢虫胁迫后,对幼虫的第2、3龄历期无显著的影响($P > 0.05$)。但胁迫对幼虫的1龄历期($F = 12.1, P = 0.001$)和蛹历期($F = 4.373, P = 0.032$)的影响存在着极显著的差异。其中,瓢虫间接胁迫条件下的果蝇一龄幼虫历期显著低于其他处理。而间接胁迫下的果蝇蛹历期则显著高于直接胁迫处理(表3)。

受胁迫的幼虫发育为成虫后,不同处理下雌成虫($F = 5.061, P = 0.008$)、雄成虫($F = 3.538, P = 0.033$)寿命的也存在着极显著的差异。其中瓢虫直接胁迫处理的雌虫寿命显著高于对照组,但雄虫寿命却显著低于对照组(表3)。

表2 不同瓢虫作用方式胁迫对果蝇后代生长发育、寿命的影响

Tab.2 Effects of different modes of stress from *Harmonia axyridis* on the developmental time and adult longevity for the successive generation of *Drosophila melanogaster*

作用方式	卵 (h)	1龄 (h)	2龄 (h)	3龄 (h)	蛹 (h)	性比(雄性在群体中的比例)	雄成虫寿命 (d)	雌成虫寿命 (d)
对照	32.00 ± 1.53 b	21.72 ± 1.19 b	20.80 ± 1.23 b	30.52 ± 2.01 b	96.00 ± 3.76 a	0.512 ± 0.017 a	24.10 ± 1.56 bc	40.03 ± 1.68 a
单雌胁迫	36.92 ± 1.44 a	20.92 ± 1.72 b	18.40 ± 1.88 b	21.60 ± 1.65 c	99.48 ± 6.82 a	0.495 ± 0.021 a	28.53 ± 1.74 b	38.69 ± 1.52 a
单雄胁迫	36.52 ± 1.66 ab	27.48 ± 1.96 a	18.00 ± 1.31 b	34.40 ± 1.72 b	95.60 ± 2.75 a	0.494 ± 0.013 a	23.90 ± 1.73 c	32.43 ± 1.77 b
雌雄后胁迫	29.72 ± 1.84 c	20.80 ± 1.68 b	26.40 ± 1.58 a	39.88 ± 1.49 a	99.48 ± 2.03 a	0.498 ± 0.018 a	32.90 ± 1.11 a	35.77 ± 1.67 ab
雌雄前胁迫	36.68 ± 1.97 ab	22.28 ± 1.42 b	26.68 ± 2.61 a	30.28 ± 2.61 b	94.28 ± 2.36 a	0.486 ± 0.015 a	27.50 ± 1.70 bc	36.75 ± 1.69 ab

表3 不同瓢虫作用方式胁迫对初孵果蝇幼虫的生长发育、成虫后寿命的影响

Tab.3 Effects of different modes of stress from *Harmonia axyridis* on the developmental time and adult longevity for the successive generation of *Drosophila melanogaster*

作用方式	1龄 (h)	2龄 (h)	3龄 (h)	蛹 (h)	雄成虫寿命 (d)	雌成虫寿命 (d)
对照	32.00 ± 0 a	24.00 ± 2.53 a	47.32 ± 9.60 a	105.32 ± 8.56 ab	22.53 ± 1.50 a	22.27 ± 1.44 b
直接胁迫	32.00 ± 0 a	20.00 ± 0 a	34.00 ± 0.89 a	88.68 ± 1.61 b	17.52 ± 0.66 b	28.60 ± 1.73 a
间接胁迫	24.68 ± 0.67 b	20.00 ± 0 a	46.68 ± 1.98 a	125.32 ± 12.47 a	21.23 ± 1.71 ab	26.10 ± 0.98 ab

3 讨论

3.1 胁迫作用对不同性别果蝇成虫的影响

在自然生态系统中,天敌与害虫共存。天敌不仅可以直接捕食猎物,还可以通过捕食过程中产生的“威胁”压力影响着害虫的生长发育、繁殖(Kunert & Weisser 2003)。如McPeck等(2001)研究表明2种蜻蜓(*Enallagma cyathigerum*和*Ischnura rufostigma*)在天敌胁迫压力存在下,会减少食物的摄取总量,继而导致生长缓慢。Stoks(2001)研究表明,天敌胁迫产生的压力可能会降低蜻蜓(*Lestes sponsa*)幼虫的食物消化效率或者新陈代谢率,从而减缓了发育速度。不同性别昆虫对天敌的胁迫作用感受不同,但这个方面的研究报道较少。本研究以黑腹果蝇及其捕食性天敌异色瓢虫为研究系统,通过接入异色瓢虫到有果蝇的指形管中,首次研究了果蝇雌、雄成虫单独或共同被异色瓢虫捕食胁迫后,果蝇寿命、繁殖、和子代的生长发育变化。

已有大量资料报道,天敌的胁迫作用可以显著地影响靶标猎物的生长率或发育速度(Sih,1997;Nakaoka 2000;Peckarsky *et al.*,2001),主要是因为生物体在取食时存在一个内在的交替换位——当它们改变其习性以减少被捕食危机的同时,必然会导致其取食率的下降(Abrams,1984;Houston *et al.*,1993;Werner & Anholt,1993),从而影响其生长发育的速度,使天敌对目标猎物生长发育产生直接的负面影响(Peacor 2002)。其实,天敌胁迫作用还可通过三级营养关系对猎物生长发育产生间接的正面影响(Turner & Mittelbach,1990;Huang & Sih,1991;McIntosh & Townsend,1996)。一些研究表明,这种负面的影响甚至比正面的要大(Werner *et al.*,1983;van Buskirk & Yurewicz,1998;Relyea,2000)。本研究发现,瓢虫捕食胁迫作用对果蝇雌成虫的寿命、繁殖量、子代的性比影响不明显,说明胁迫对雌性成虫的影响较小。但对雄性成虫则不同。当雄虫单独面对天敌胁迫压力后,与未受胁迫的雌虫交配,寿命会明显延长,若与同样也单独受过胁迫的雌虫交配,则不会出现该变化,但如果是交配后受到胁迫,则雄虫寿命会高于交配前胁迫的处理。若雄虫没有受到胁迫,那么无论雌虫是否受胁迫,均不影响雄虫寿命。说明雄虫对天敌胁迫的敏感性高于雌虫。推测其原因可能是由于雌虫一旦交配过一次,就可以终生产

卵,且产卵量大。那么,只要遇到雄虫一次就可以繁殖后代,所以是否有天敌的胁迫并不会对其带来太大影响。而雄虫需要不断和不同的雌虫交配,需要更充足的时间,有天敌胁迫的话,会影响其与更多雌虫交配。

本研究还表明,无论哪种胁迫方式对幼虫发育的蛹期均影响不大。只胁迫雄虫会显著延长后代1龄的发育时间,而只胁迫雌虫则会缩短后代3龄的发育时间。雌雄成虫均受到胁迫,则会明显延长其后代2龄的发育时间,而先交配后胁迫处理对后代的影响更大,表现在卵的历期明显缩短,幼虫2、3龄历期明显延长,成虫后雄性的寿命也明显长于其他处理。说明当雌雄共同面对天敌后,产下的后代虽然已没有天敌胁迫的存在,但仍表现出异于平常的发育情况。这些变化有助于受胁迫的成虫后代能尽早逃避危险(卵、幼虫),加快繁殖(成虫)速度,以维持种群数量的稳定。

3.2 不同胁迫方式对果蝇1龄幼虫的影响

不同龄期的昆虫感受天敌的胁迫作用不同。如Frazar等(1981)报道蚜虫若虫对被捕食危险更加敏感,并且低龄的若虫比成虫更具有被捕食的危险性。Mondor和Roitberg(2002)研究了桃蚜在被捕食压力下蚜虫的生长发育特征,发现当蚜虫若虫在第1龄期在被捕食危险下时其腹管的发育最快。由于低龄若蚜在被捕食压力下过于发育其腹管(蚜虫报警激素释放部位),因而延长其发育历期;由于低龄若虫具有更易被捕食的危险,更喜欢释放报警激素。而报警激素的释放将消耗蚜虫本身的能量(Mondor & Roitberg 2003),因而报警激素对低龄若蚜的影响造成其体质量减轻繁殖力降低。

本文结果显示,间接胁迫比直接胁迫更能影响幼虫的发育,缩短了1龄幼虫的发育历期。而直接胁迫比间接胁迫更能影响幼虫发育为成虫后的寿命。其中雌虫寿命延长了,雄虫的寿命缩短了。这与胁迫成虫的结果不一样,说明幼虫与成虫直接面对天敌时所产生的物质不同,而间接胁迫则不会产生该物质。产生这种现象的原因,可能是由于间接胁迫笼罩了天敌,天敌虽发现猎物存在但不能捕食到,所以释放的捕食信号可能异于直接胁迫,使得1龄幼虫产生某种物质,它能加速幼虫发育,从而尽早逃离天敌胁迫作用,而直接胁迫则不会产生该物质。

参考文献

- 刘力. 2000. 果蝇:基因、脑和行为. 世界科技研究与发展, **22**(6):46-49.
- 刘向辉, 戈峰, 丁岩钦, 等. 2001. 棉田节肢动物群落的优势种分析. 生态学杂志, **20**(6):16-19.
- 刘祖洞, 江绍慧. 1987. 遗传学实验. 北京:高等教育出版社.
- 王转斌, 曲志才. 2006. 培养果蝇的最佳生态因子研究. 菏泽学院学报, **28**(5):112-114.
- Abrams PA. 1984. Foraging time optimization and interactions in food webs. *The American Naturalist*, **124**:80-96.
- Frazer BD, Gilbert N, Ives PM, et al. 1981. Predator reproduction and the overall predator-prey relationship. *Canadian Entomologist*, **113**:1015-1024.
- Houston AI, Mcnamara JM, Hutchinson JMC. 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **341**:375-397.
- Huang CF, Sih A. 1991. Experimental studies on direct and indirect interactions in a 3 trophic-level stream system. *Oecologia*, **85**:530-536.
- Kerns DL, Gaylor MJ. 1992. Insecticide resistance in field populations of the cotton aphid (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, **85**:1-8.
- Kunert G, Weisser WW. 2003. The interplay between density and trait-mediated effects in predator-prey interactions: A case study in aphid wing polymorphism. *Oecologia*, **135**:304-312.
- Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**:619-640.
- Lima SL. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: What are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience*, **48**:25-34.
- McIntosh AR, Townsend CR. 1996. Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: A trophic cascade mediated by fish induced changes to grazer behaviour? *Oecologia*, **108**:174-181.
- McPeck MA, Grace M, Richardson JML. 2001. Physiological and behavioral responses to predators shape the growth/predation risk trade-off in damselflies. *Ecology*, **82**:1535-1545.
- Mondor EB, Roitberg BD. 2002. Pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, cornicle ontogeny as an adaptation to differential predation risk. *Canadian Journal of Zoology*, **80**:2131-2136.
- Mondor EB, Roitberg BD. 2003. Age-dependent fitness costs of alarm signaling in aphids. *Canadian Journal of Zoology*, **81**:757-762.
- Nakaoka M. 2000. Nonlethal effects of predators on prey populations: Predator-mediated change in bivalve growth. *Ecology*, **81**:1031-1045.
- Peacor SD. 2002. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour. *Ecology Letters*, **5**:77-85.
- Peckarsky BL, Taylor BW, McIntosh AR, et al. 2001. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology*, **82**:740-757.
- Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, et al. 1992. The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology*, **37**:67-90.
- Relyea RA. 2000. Trait-mediated indirect effects in larval anurans: Reversing competition with the threat of predation. *Ecology*, **81**:2278-2289.
- Sih A. 1997. To hide or not to hide? Refuge use in a fluctuating environment. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**:375-376.
- Sloggett JJ, Weisser WW. 2002. Parasitoids induce production of the dispersal morph in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oikos*, **98**:323-333.
- Stoks R. 2001. Food stress and predator-induced stress shape developmental performance in a damselfly. *Oecologia*, **127**:222-229.
- Teerling CR, Gillespie DR, Borden JH. 1993. Utilization of western flower thrips alarm pheromone as a prey-finding kairomone by predators. *Canadian Entomologist*, **125**:431-437.
- Turner AM, Mittelbach GG. 1990. Predator avoidance and community structure: Interactions among piscivores, planktivores, and plankton. *Ecology*, **71**:2241-2254.
- van Buskirk J, Yurewicz KL. 1998. Effects of predators on prey growth rate: Relative contributions of thinning and reduced activity. *Oikos*, **82**:20-28.
- Weisser WW, Braendle C. 2001. Body colour and genetic variation in winged morph production in the pea aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **99**:217-223.
- Weisser WW, Braendle C, Minoretti N. 1999. Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proceedings of the Royal Society B*, **266**:1175-1182.
- Werner EE, Anholt BR. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality-rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*, **142**:242-272.
- Werner EE, Gilliam JF, Hall DJ, et al. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, **64**:1540-1548.
- Wu KM, Guo YY. 2003. Influences of *Bacillus thuringiensis* Berliner cotton planting on population dynamics of the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover, in northern China. *Environmental Entomology*, **32**:312-318.

作者简介 李燕平,女,1979年生,硕士。主要从事动物生态学。E-mail: dasister@263.net
责任编辑 刘丽娟