

斑痣悬茧蜂对不同寄主密度斑块的选择和最优搜寻行为*

杨德松^{1,2,3} 孟玲^{1,2} 李保平^{1,2**}

(¹南京农业大学植物保护学院, 南京 210095; ²农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 南京农业大学, 南京 210095;

³新疆石河子大学农学院, 新疆石河子 832000)

摘要 在圆柱形透明有机玻璃罩内, 观察了斑痣悬茧蜂对不同寄主密度斑块的选择和滞留时间, 并用 Cox 比例风险模型分析了寄主密度、产卵次数和搜寻特征对斑痣悬茧蜂在斑块上的驻留时间及其影响因素。结果表明: 斑痣悬茧蜂对高密度寄主斑块的初次选择次数、访问次数均高于低密度寄主斑块, 导致在高密度斑块上具有更高的寄生率; 斑痣悬茧蜂在各斑块的驻留时间随寄主密度的增加而增加。Cox 模型分析结果显示, 斑块内寄主密度和产卵数均对其离开斑块的倾向起消极作用, 即随寄主密度和产卵数的增加而倾向于留在斑块上; 而寄主密度与产卵数的交互作用对寄生蜂离开斑块倾向具有促进作用, 这两种作用可使寄生蜂利用寄主斑块获得最大适合度。

关键词 寄主密度; 产卵; 斑块驻留时间; 斑块时间最优分配; 最优搜寻行为

中图分类号 Q968.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)7-1322-05

Host-density patches selection and optimal foraging behavior of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae). YANG De-song^{1,2,3}, MENG Ling^{1,2}, LI Bao-ping^{1,2**} (¹College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, Ministry of Education, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ³College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi 832000, Xinjiang, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(7): 1322-1326.

Abstract: A large transparent cage trial was conducted to observe the host selection of parasitoid *Meteorus pulchricornis* and its residence time on different host-density patches of *Spodoptera exuglia larvae*, and the Cox proportional hazard model was used to examine the effects of host density, oviposition, and foraging attributes on the patch-residence time. The parasitoid made more choices of and undertook more visits to higher-density patches to realize higher parasitism rate. The residence time on the patches increased with host density. Cox model fitting results indicated that both the host density and the number of oviposition during the observation period had negative effects on the patch-leaving tendency, while the interaction of the two factors produced positive effects on the patch-leaving tendency, which could warrant the parasitoids to optimally exploit host patches to gain maximum fitness.

Key words: host density; oviposition; patch-residence time; optimal patch-time allocation; optimal foraging behavior.

由于寄主资源在自然界往往呈离散型斑块状分布 (Godfray, 1994), 寄生蜂面临在不同质量寄主斑块上搜寻时间的决策问题, 即何时离开该寄主斑块

才能获得最大的适合度收益 (Wajnberg, 2006)。诸多理论模型预测和实验研究表明, 许多因素不同程度地影响寄生蜂的斑块搜寻行为, 其中寄生蜂状态 (如抱卵量、营养水平等) 和寄主斑块质量 (如寄主密度、适宜寄主数量等) 是两大类主要因素 (van Alphen *et al.*, 2003)。寄主密度是决定斑块资源质量的主要因素之一, 由于随着寄生蜂搜寻时间的增加,

* 国家自然科学基金项目 (30871670) 和公益性行业 (农业) 科研专项 (201103002) 资助。

** 通讯作者 E-mail: lbp@njau.edu.cn

收稿日期: 2011-03-09 接受日期: 2011-04-12

可利用寄主的数量则逐渐减少,因而寄主密度是寄生蜂搜寻时间的递减函数(Strand, 2000),但在哪一时间点离开则受到许多其他因素的影响(Wajnberg, 2006)。因此,寄生蜂在寄主斑块上的时间分配机理可能是近十几年来行为生态学研究最集中的科学问题(Wajnberg *et al.*, 2008)。

斑痣悬茧蜂(*Meteorus pulchricornis*)是斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)、甜菜夜蛾(*S. exigua*)、棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)和舞毒蛾(*Lymantria dispar*)等重要食叶害虫的优势寄生性天敌,属单性寄生,营产雌孤雌生殖(何俊华等, 2002; 刘亚慧和李保平, 2006)。迄今已先后对该寄生蜂的寄生生物学(伍和平和李保平, 2007; 郭林芳和李保平, 2008)、学习行为和寄主龄期选择行为进行了研究(杨德松等, 2009a, 2009b; 陶敏等, 2010),但仍不清楚哪些因素影响该寄生蜂在不同密度寄主斑块上的驻留时间长短。为此,本研究以斑痣悬茧蜂为材料,设置不同的寄主密度,观察寄生蜂对不同密度斑块的选择行为及在不同寄主斑块上的寄生行为,并采用Cox比例风险模型分析了影响寄生蜂在寄主斑块上驻留时间长短的因素,以期阐明斑痣悬茧蜂的寄主搜寻行为机理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫与植物

供试大豆(*Glycine max*)品种为“南农-9414”(南京农业大学作物遗传与种质资源国家重点实验室大豆研究中心提供)。在温室中用花盆(直径20 cm,高24 cm)种植,每盆1株。

供试甜菜夜蛾采自江苏省丰县郊区,斑痣悬茧蜂于2002年8月由采自南京市江浦区大豆田中的甜菜夜蛾幼虫育出,两种昆虫在实验室人工饲料饲养多年。斑痣悬茧蜂雌蜂在寄主幼虫体内产 ≥ 1 粒卵,但只有1头后代幼虫发育成熟后咬破寄主体壁,爬出来吐丝结茧,茧悬吊在一根粘着于植物的丝线上。

1.2 试验方法

观察在圆柱形透明有机玻璃罩(直径80 cm、高100 cm)内进行,罩顶部和两侧有直径20 cm的纱网孔通风,观察罩四周用4只荧光灯(长100 cm, 40 W)照明(>3000 lx)。罩笼中放置4株受甜菜夜蛾幼虫取食的大豆植株(主茎高40 cm,有7个分枝),每株植物之间相距25 cm。在4株植物上分别

随机放置0、5、10、30头未被寄生的3龄甜菜夜蛾幼虫,每一植株定义为1个斑块,用红色细布条标记植物和有虫枝条。待幼虫取食2 h后,引入1头6日龄无寄生经历的寄生蜂,寄生蜂释放前饲喂10%的蜂蜜水。在罩笼的中心放入1头蜂后开始计时,跟踪裸眼直接观察寄生蜂7 h,详细记录寄生蜂的搜寻行为;7 h后移走寄生蜂,将各斑块寄主幼虫分别移入试管用人工饲料单头饲养,待寄生蜂幼虫钻出寄主后结茧或寄主化蛹(未被寄生的寄主)后停止观察,如果期间幼虫死亡,则解剖观察是否被寄生。试验观察在夏季进行,室内环境温度25℃~30℃。试验重复32次。

1.3 数据分析

1.3.1 斑块选择数据 用以下变量代表寄生蜂对不同密度寄主斑块的偏好:1)初次选择次数。指首次降落时对各寄主斑块的选择次数(共32次重复),用卡方检验分析选择比例随密度的变化趋势;2)访问次数。在观察期内对各寄主斑块的访问次数,用Tukey HSD多重比较进行分析;3)观察期内对各寄主斑块的寄生率,用Tukey HSD多重比较进行分析。

1.3.2 斑块驻留时间数据 寄生蜂在寄主斑块上的驻留时间为因变量,定义为从寄生蜂首次降落在植物上开始直到离开植株的持续时间,若寄生蜂飞离该植株后在30 s内未在另一植株上活动又返回该植株,则仍计入驻留时间;以下变量为协变量:1)寄主密度,指试验所设定的不同斑块的寄主密度(0、5、10和30头·株⁻¹);2)产卵次数:指在该驻留时间内用产卵器刺扎寄主幼虫的次数;3)末次产卵后时间:指最后一次刺扎寄主(如发生刺扎)直到离开斑块的时间。用生存分析(失效时间分析)模型中的Cox比例风险模型拟合寄生蜂在寄主斑块上的驻留时间与寄主密度、刺扎次数和末刺扎间隔时间等因素的关系。

Cox比例风险模型专门分析时间变量的非参数统计方法,本研究用该模型分析雌蜂离开寄主斑块的倾向(即“风险率”),即仍在寄主斑块上的寄生蜂单位时间内离开斑块的概率,该倾向根据以下公式用预先确定的因素(即协变量)进行拟合:

$$h(t) = h_0(t) \exp\left\{ \sum_{i=1}^p \beta_i z_i \right\}$$

式中: $h(t)$ 为风险率; $h_0(t)$ 为固有离开斑块倾向(即所谓“基线风险”), t 为进入斑块后经历的时间; β_i

为 p 个协变量 z_i 的系数, 检验协变量影响的系数的指数函数即风险比率比, 风险比率比 > 1 说明对雌蜂离开斑块倾向具有增强作用, 而风险比率比 < 1 说明对雌蜂离开斑块倾向具有相反的作用; 协变量既可以是固定的, 也可以随时间而变化; 当所有协变量的作用为 0 时, 基线风险就是离开斑块的倾向 (Wajnberg *et al.*, 2000), 用 R 统计软件 (R-2.7.1) 的生存分析 (survival) 功能包进行分析 (Crawley, 2005; R Development Core Team, 2007)。

2 结果与分析

2.1 寄生蜂对不同寄主斑块的选择

斑痣悬茧蜂对高密度斑块的选择次数显著多于低密度斑块 ($\chi^2 = 22.53$, $df = 1$, $P < 0.001$), 例如, 对 10 头 \cdot 株⁻¹ 的寄主斑块的选择次数比对 5 头 \cdot 株⁻¹ 的斑块高 2.5 倍 (表 1)。在 7 h 观察期内斑痣悬茧蜂对不同密度斑块的访问次数存在显著差异, 尽管对密度为 5 头 \cdot 株⁻¹ 的斑块的访问次数与对照 (0 头 \cdot 株⁻¹) 没有显著差异, 但与更高密度均存在显著差异, 例如对 30 头 \cdot 株⁻¹ 斑块的访问次数比对 10 头 \cdot 株⁻¹ 斑块高 2.5 倍。在观察期内斑痣悬茧蜂对不同密度斑块的寄生率亦存在显著差异, 例如, 对密度为 10 头 \cdot 株⁻¹ 的斑块的寄生率比对 5 头 \cdot 株⁻¹ 斑块的高近 3.5 倍 (表 1)。

2.2 在不同密度斑块上驻留时间及其影响因素

Cox 比例风险模型拟合结果表明: 1) 寄主密度对斑痣悬茧蜂离开寄主斑块的倾向具有消极作用 (β 为负值), 例如, 寄生蜂离开密度为 10 头 \cdot 株⁻¹ 斑块的倾向比离开 5 头 \cdot 株⁻¹ 斑块降低 5% (参数 -0.0469 取反对数后为 0.95) (图 1, 表 2), 寄生蜂驻留时间随寄主密度增加而延长, 在寄主密度为 0、5、10 和 30 头 \cdot 株⁻¹ 的斑块上平均停留 8.06、20.56、42.90 和 176.27 min; 2) 产卵次数对斑痣悬茧蜂离开寄主斑块的倾向具有消极作用 (β 为负值), 例

表 1 斑痣悬茧蜂对不同密度寄主斑块的偏好

Table 1 Preferences of *Meteorus pulchricornis* for different host-density patches

斑块寄主密度 (头 \cdot 株 ⁻¹)	初次选择次数 ($n=32$)	访问次数 (次 \cdot 7 h ⁻¹)	寄生率 (%)
0	2	1.44 \pm 0.20 a	-
5	4	1.78 \pm 0.24 a	9.38 \pm 2.00 a
10	8	3.06 \pm 0.39 b	32.50 \pm 2.00 b
30	18	5.56 \pm 0.45 c	42.20 \pm 1.43 c

数值为平均值 \pm 标准误; 同列数值后不同小写字母表示差异显著 (Tukey HSD 多重比较, $P < 0.05$)。

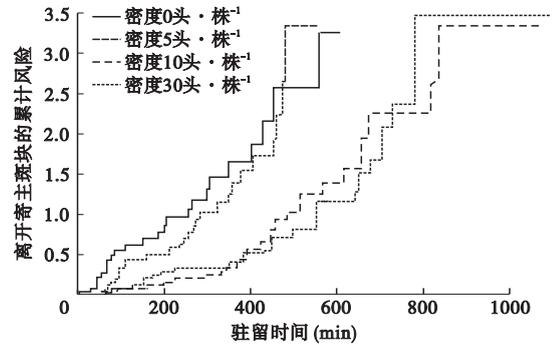


图 1 斑痣悬茧蜂离开不同密度寄主斑块的累计风险函数曲线

Fig. 1 Cumulative hazard function curves for the patch-leaving tendency on different host-density patches in *Meteorus pulchricornis*

表 2 拟合斑痣悬茧蜂寄主斑块驻留时间及其影响因素的 Cox 比例风险模型参数估计值

Table 2 Estimated coefficients of Cox proportion hazard model fitted to host-patch residence time and covariates in *Meteorus pulchricornis*

变量	系数 β	标准误	Wald χ^2	P
密度	-0.0469	0.0155	-3.02	<0.001
产卵次数	-0.5034	0.1454	-3.46	<0.001
密度 \times 产卵数	0.0169	0.0050	3.38	<0.001
末次产卵后时间	0.0167	0.0246	0.681	0.496

如, 在寄主斑块上产卵两次的寄生蜂离开斑块的倾向比产卵 1 次的蜂下降 40% (参数 -0.50 的反对数为 0.60); 3) 寄主密度与产卵次数互作对斑痣悬茧蜂离开寄主斑块的倾向具有积极作用 (β 为正值), 例如, 当寄主密度低而产卵数量多时, 寄生蜂离开寄主斑块的倾向要比寄主密度高而产卵数少时增加 1.7% (参数 0.0167 的反对数为 1.017); 4) 末次产卵后时间对斑痣悬茧蜂离开寄主斑块的倾向没有显著影响。

3 讨论

行为生态学的核心问题之一是动物根据何种机制来搜寻离散分布的资源斑块 (Stephens & Krebs, 1986)。寄生蜂通过挥发性化合物的浓度评估寄主幼虫密度差异, 已发现许多寄生蜂具有这种能力 (van Alphen *et al.*, 2003)。本研究中斑痣悬茧蜂对寄主密度相对较高的斑块初次选择偏好、访问次数和驻留时间都显著较高于寄主密度较低的斑块, 这与 Tenhumberg 等 (2001b) 对粉蝶微红绒茧蜂 *Cotesia rubecula* 的观察一致, 均符合 Charnov (1976) 最优搜

寻理论的预测。

本研究表明,斑痣悬茧蜂访问各密度斑块过程中,寄主密度和产卵数量对其离开斑块的倾向起消极作用,即随寄主密度和产卵数量的增加而倾向于留在斑块上。寄主密度作为斑块质量的主要代表性特征,是寄生蜂驻留寄主斑块的主要决定性因素,这在对其他寄生蜂的研究中也得到了印证,例如,Vos等(1998)对粉蝶微红绒茧蜂的研究发现,寄生蜂在粉蝶幼虫密度高的斑块上倾向于驻留更长的时间;Wagge(1979)对仓蛾姬蜂 *Venturia canescens* 搜寻石榴螟 *Ectomyelois ceratoniae* 蛹的行为学研究表明,产卵促使雌蜂延长驻留时间。本研究同时发现,寄主密度和产卵次数存在显著互作,对斑痣悬茧蜂离开斑块倾向产生促进作用。这说明虽然寄主密度增大或产卵次数增多时,均促进寄生蜂驻留斑块;但若二者同时变化,则促进寄生蜂离开寄主斑块,这一机制显然对寄生蜂的斑块最优利用有利。例如,当寄主密度高但产卵次数亦多时,意味着寄主斑块质量随时间而迅速下降,离开当前斑块去搜寻质量更好的斑块就可能获得更大的适合度。

然而,本研究也发现与先前研究结果不完全一致,斑痣悬茧蜂在寄主斑块上末次产卵至离开斑块的时间(末次产卵后时间)对其离开斑块倾向没有显著影响。而 Tenhumberg 等(2001a)以粉蝶微红绒茧蜂为例用随机动态编程模型模拟预测,末次产卵后时间与斑块的寄主密度存在正相关关系,即与后者对雌蜂离开斑块倾向具有同样的作用,但这一关系的程度(斜率)随产卵数量增加而降低。可能本研究的斑痣悬茧蜂产卵次数较多,从而掩盖了末次产卵后时间对寄生蜂离开寄主斑块倾向的影响。

斑痣悬茧蜂对寄主幼虫密度的搜寻行为对于防治许多夜蛾类幼龄幼虫具有重要意义。例如,斜纹夜蛾以卵块方式产卵,所以在3龄前呈明显的聚集分布;此前研究表明,3龄幼虫对于斑痣悬茧蜂幼虫发育最好(Liu & Li, 2006, 2008; 刘正等, 2010)。所以,在生物防治这类害虫时,在其幼虫发育早期释放斑痣悬茧蜂不仅有利于其寄主搜寻,而且可以避免寄主幼虫后期取食为害,可望收到较好的防治效果。当然,除了斑块的寄主密度和寄生蜂的产卵外,其他因素也可能与斑痣悬茧蜂的斑块驻留时间决策有

关。对其他寄生蜂斑块驻留时间决策行为的研究表明,有很多因素潜在影响寄生蜂的斑块离开决策,诸如寄生蜂本身特征(如搜寻经历、抱卵量等)、寄主斑块特征(质量、分布、寄主抵抗行为等)、其他天敌或同种其他个体的存在情况、斑块所在的植物以及环境因素(如温度)等等(Wajnberg, 2006)。

致谢 感谢本研究室刘亚慧、伍和平、李璐璐和郭林芳等在试验中的帮助。

参考文献

- 郭林芳, 李保平. 2008. 斑痣悬茧蜂寄生对甜菜夜蛾幼虫取食和食物利用的影响. *昆虫学报*, **51**(10): 1017–1021.
- 何俊华, 施祖华, 刘银泉. 2002. 中国甜菜夜蛾寄生蜂名录. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, **28**(5): 473–479.
- 刘正, 黄露, 孟玲, 等. 2010. 斑痣悬茧蜂的寄主种间选择性及其子代蜂发育适合度表现. *生态学杂志*, **29**(10): 1962–1966.
- 刘亚慧, 李保平. 2006. 斑痣悬茧蜂对甜菜夜蛾幼虫龄期的选择及其生长发育的研究. *南京农业大学学报*, **29**(2): 66–70.
- 陶敏, 孟玲, 李保平. 2010. 甜菜夜蛾不同龄期幼虫被斑痣悬茧蜂寄生的风险分析. *生态学杂志*, **29**(1): 75–78.
- 伍和平, 李保平. 2007. 补充营养对斑痣悬茧蜂寿命和取食行为的影响. *中国生物防治*, **23**(2): 184–187.
- 杨德松, 孟玲, 李璐璐, 等. 2009a. 斑痣悬茧蜂寄主搜索中的学习行为. *生态学杂志*, **28**(10): 2026–2031.
- 杨德松, 孟玲, 刘亚慧, 等. 2009b. 空间场所对斑痣悬茧蜂选择不同龄期甜菜夜蛾幼虫行为的影响. *中国生物防治*, **25**(3): 185–190.
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**: 129–136.
- Crawley M. 2005. *The R Book*. London: John Wiley & Sons, Ltd.
- Godfray HCJ. 1994. *Parasitoids, Behavioral and Evolutionary Ecology*. New Jersey: Princeton University Press.
- Liu YH, Li BP. 2006. Developmental interactions between *Spodoptera exigua* (Noctuidae: Lepidoptera) and its uniparental endoparasitoid *Meteorus pulchricornis* (Braconidae: Hymenoptera). *Biological Control*, **38**: 264–269.
- Liu YH, Li BP. 2008. Effects of *Helicoverpa armigera* (Noctuidae, Lepidoptera) host stages on some developmental parameters of the uniparental endoparasitoid *Meteorus pulchricornis* (Braconidae, Hymenoptera). *Bulletin of Entomological Research*, **98**: 109–114.

- 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, URL [2011-01-20]. <http://www.R-project.org>.
- Stephens DW, Krebs JR. 1986. Foraging Theory. Princeton; Princeton University Press.
- Strand MR. 2000. Developmental traits and life history evolution// Hochberg ME, Ives A, eds. Parasitoid Population Biology, Princeton, Princeton University Press: 139-162.
- Tenhumberg B, Keller MA, Possingham HP. 2001a. Using Cox's proportional hazards models to implement optimal strategies: An example from behavioural ecology. *Mathematical and Computer Modelling*, **33**: 597-607.
- Tenhumberg B, Keller MA, Tyre AJ, *et al.* 2001b. The effect of resource aggregation at different scales: Optimal foraging behaviour of *Cotesia rubecula*. *American Naturalist*, **158**: 505-518.
- van Alphen JJM, Bernstein C, Driessen G. 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 81-87.
- Vos M, Hemerik L, Vet LEM. 1998. Patch exploitation by the parasitoids *Cotesia rubecula* and *Cotesia glomerata* in multi-patch environments with different host distributions. *Journal of Animal Ecology*, **67**: 774-783.
- Waage JK. 1979. Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*, **48**: 353-371.
- Wajnberg E, Bernstein C, van Alphen JV, *et al.* 2008. Behavioral Ecology of Insect Parasitoids. London; Blackwell Publishing.
- Wajnberg E, Fauvergue X, Pons O. 2000. Patch-leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: An exponential analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology*, **11**: 577-586.
- Wajnberg E. 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: From ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**: 589-611.
-
- 作者简介 杨德松,男,1977年生,博士。主要从事害虫生物防治研究。E-mail: yds-agr@shzu.edu.cn
- 责任编辑 刘丽娟
-