

龟纹瓢虫幼虫的食物搜索行为*

邹运鼎 徐光财 王 勇 唐世湖 陈高潮

(安徽农学院,合肥 230036)

摘要 本试验采用 Nakamuta(1982) 装置研究龟纹瓢虫 *Propylea japonica* (Thunberg) 幼虫的食饵搜索行为, 结果表明: 1. 五种刺激均能激发搜索行为由广域型转换为地域集中型; 2. 摄食时间与 GUT 呈正相关; 3. 摄食的最后一个食饵大小决定 GUT 的长短; 4. 摄食后 0—15 秒的搜索速度小、弯曲角度大。

关键词 龟纹瓢虫幼虫 搜索行为

多数捕食性瓢虫类摄食食饵的搜索行动都可由广域型向地域集中型转换 (Fleshner, 1950; Banks, 1957; Dixon, 1959; Nakamuta, 1982;)。即在捕到食饵前穿过广阔的场所作直线运动搜索食饵(广域型), 可是一旦捕获了食物, 搜索速度则比捕获前降低, 同时更加频繁地作方向转换, 在捕食到的食物场所周围作迂回搜索(地域集中型), 以此提高搜索效率。当进行地域集中型搜索不能发现下一个食物时, 搜索行动在短时间内将再次转为广域型。搜索行动由广域型向地域集中型转换是什么因子激发的, 以及地域集中型搜索行为持续的时间长短(即 giving-up time 简称为 GUT) 是什么因子决定的, 目前均不太清楚。

若依据最适采饵战略的理论, 由几个食饵小区变成一个区, 随着区内平均食饵捕获率提高, 小区内 GUT 则变短 (Charnov, 1976)。如果平均食饵捕获率可依空腹度来评价, 那么空腹度越高, GUT 则应该越长。草蛉 (*Chrysopa carnea*) 幼虫、七星瓢虫幼虫及二星瓢虫幼虫空腹度与 GUT 的关系可用上述理论解释。在搜索食饵时, 多数捕食性昆虫在攻击食饵之后表现出比攻击前更弯曲的动作 (Banks, 1957)。Tinbergen 等 (1967) 把在搜索前面立刻发现距食饵很近的场所的搜索称为领域范围搜索, 根据这种方式发现最初的食饵时, 该场所内的食饵被捕食的机会就增加了。龟纹瓢虫 *Propylea japonica* (Thunberg) 幼虫这方面的情况至今未见报道。激发龟纹瓢虫搜索棉蚜行为的转换因子和决定 GUT 长短的因子以及捕食前后行动变化等既是行为生态学的理论问题, 也是进化生态学的重要内容, 并且与龟纹瓢虫的利用有关, 为了搞清上述内容特开展了本研究。

一、材料和方法

供试的龟纹瓢虫系同发育进度的 4 龄幼虫, 采自我院农场麦田和棉田, 棉蚜采于我院

本文于 1988 年 12 月收到。

* 王弘法教授参加了部分工作。

校园木槿及棉田。龟纹瓢虫幼虫采回后使之饱食,然后禁食 12 小时。所有的处理均在每天 10—17 时进行,室内温度为 $20.21 \pm 1.49^{\circ}\text{C}$,相对湿度为 $67.7\% \pm 0.7\%$,光照为 230—280 lx。

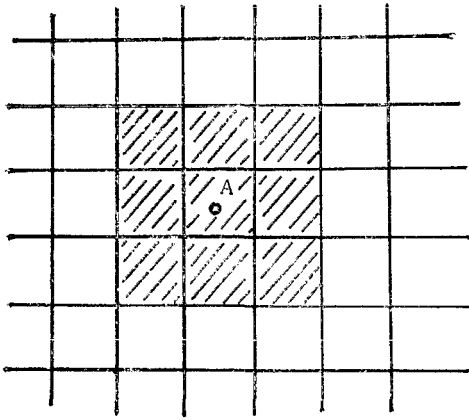


图 1 搜索食物的范围

A 为食物的位置,阴影部分面积表示搜索食物的范围,每小格为 $2 \times 2 \text{ cm}^2$

测定 GUT 采用 Nakamuta (1982) 设计的装置进行。GUT 本来是指捕食者在某小区摄食最后捕获的食饵后到离开该小区的时间,实际上对小区很难严格地下个定义。本研究采用 Nakamuta (1982) 简化的如图 1 所示的阴影部分表示。规定龟纹瓢虫处置捕获的最后 1 只棉蚜到离开阴影范围的时间为 GUT。当然小区不同,GUT 绝对值不同,但比较同一条件下的 GUT 相对值是不会产生误差的。本研究进行如下四个试验,具体操作步骤如下。

试验一,搜索行为向地域集中型转换的

激发:

- a. 龟纹瓢虫幼虫和食饵的接触:用镊子夹住无翅成蚜 1 头,使之接触龟纹瓢虫幼虫口器,在龟纹瓢虫幼虫咬住它之前移去。
- b. 食饵的捕获:和 a 同样的方法,待龟纹瓢虫幼虫咬住无翅成蚜后,立即将蚜虫移去,龟纹瓢虫完全没吃到食饵或者仅摄食被撕去的量。
- c. 食饵的摄食:和 a 同样方法,给予 1 头无翅成蚜,使龟纹瓢虫幼虫一点不剩地吃下。
- d. 和伪食饵接触:把琼脂块用镊子夹住,使之和龟纹瓢虫幼虫口器接触,然后移去。琼脂块中含 2% 的琼脂粉,用小刀切成 $1 \times 1 \times 1 \text{ mm}$ 的小块。
- e. 摄食沾有棉蚜体液的伪食饵:将无翅成蚜用镊子弄破后,把体液蘸在和 d 同同样的琼脂块表面,给龟纹瓢虫幼虫摄食。

ck. 作为对照不给予龟纹瓢虫幼虫刺激。

用秒表测定各处理的 GUT 值,每个处理各重复 15—20 次。

试验二,观察摄食的食饵大小与 GUT 的关系:

将食饵供给龟纹瓢虫幼虫摄食,用秒表测定自开始摄食到摄食结束的时间,尔后龟纹瓢虫幼虫开始搜索时测定 GUT。食饵分别用低龄、高龄若蚜,重复 10—15 次,试验前用光电分析天平 (TG-328B 型)测定棉蚜体重。

试验三,研究决定 GUT 长短的因子:

根据试验一、二的结果得知,摄食的食饵越大,GUT 值越大,因此可认为影响 GUT 长短的主要因子可能是摄食量的大小或者是摄食的食饵大小。为了明白是那一个因子,把大小不同的 2 头棉蚜按由大到小的顺序给予禁食 12 小时的龟纹瓢虫幼虫摄食,测定其 GUT 值。再按由小到大的顺序供给龟纹瓢虫幼虫摄食,测定其 GUT 值。每个处理重复 10—15 次,供试的低龄、高龄若蚜体重分别为 $85 \mu\text{g}$ 和 $220 \mu\text{g}$ 。

试验四, 龟纹瓢虫幼虫搜索摄食食饵前后的行动轨迹分析:

把 1 头无翅成蚜放入 Nakamura (1982) 的装置中央, 然后把禁食 12 小时的龟纹瓢虫幼虫放入该装置的一侧, 绘出摄食前后 45 秒的活动轨迹, 每 15 秒取 1 个停点。根据轨迹和停点计算各停点间的直径距离、摄食点与各停点间的直径距离以及摄食前后的速度及弯曲角度变化, 重复 15—30 次。

二、结 果

1. 向地域集中型转换的激发因子

将试验一的结果列于表 1, 并将 t 测验的结果列于表 2, 可看出五种刺激与对照的 GUT 间差异均显著, 即可以认为五种刺激的任一种都能激发龟纹瓢虫幼虫从广域型搜索向地域集中型搜索转换。而接触食饵和接触伪食饵的 GUT 之间及捕获食饵与摄食伪食饵的 GUT 之间差异不显著, 表明它们两两之间对龟纹瓢虫幼虫的刺激程度相近。

表 1 龟纹瓢虫幼虫在五种刺激下的 GUT 值

刺 激 方 式	$\bar{x} \pm s\bar{x}$ (秒)	重 复 次 数
对照 (ck)	2.000 ± 0.324	15
a. 和蚜虫接触	8.431 ± 2.422	16
b. 捕获蚜虫或仅取食撕去量	14.947 ± 2.641	15
c. 完全取食 1 头蚜虫	25.040 ± 5.852	15
d. 和琼脂块接触	8.331 ± 1.824	16
e. 捕获取食沾有蚜虫体液的琼脂块	17.856 ± 5.554	16

表 2 五种刺激与对照之间的 GUT 值 t 检验

比 较 项	df	$t_{0.01}$	t
ck 与 a	29	2.76	11.318**
ck 与 b	28	2.76	18.210**
ck 与 c	28	2.76	14.710**
ck 与 d	29	2.76	12.972**
ck 与 e	29	2.76	10.004**
a 与 b	29	2.76	8.501**
a 与 c	29	2.76	20.157**
a 与 d	30	2.75	0.150
a 与 e	30	2.75	6.146**
b 与 c	28	2.76	5.882**
b 与 d	29	2.76	10.629**
b 与 e	29	2.76	1.782
c 与 d	29	2.76	10.688**
c 与 e	29	2.76	3.295**
d 与 e	30	2.75	6.214**

** 表示两者之间差异极显著。

2. 摄食的食饵大小与 GUT 的关系

先将摄食低龄若蚜的时间与 GUT 的关系列于表 3, 经相关分析, 相关系数 r 为 0.925, 经检验, 两者之间极相关, 表明摄食时间越长, 刺激程度越大, GUT 值越大。

表 3 摄食 1 头低龄若蚜的时间与 GUT 的关系 (单位: 秒)

摄食时间	110.4	143.4	101.0	88.9	115.2	143.2	102.6	102.7	102.6	149.2	125.6	75.4	70.4
GUT	16.7	25.8	17.1	13.4	24.7	25.0	17.9	17.5	19.8	27.6	20.8	14.9	12.7

再将摄食高龄若蚜的时间与 GUT 的关系列于表 4, 相关分析得相关系数 r 为 0.748, 经检验两者极相关, 和摄食低龄若蚜的结论完全一致, 因此可以为龟纹瓢虫幼虫摄食时间越长, GUT 值越大。

表 4 摄食 1 头高龄若蚜的时间与 GUT 的关系 (单位: 秒)

摄食时间	230.8	181.9	161.5	163.1	189.9	274.1	377.5	342.9	287.4	408.1	444.4
GUT	48.1	31.8	34	24.4	25	45.3	45.7	43.4	36.7	43	49.2

3. 决定 GUT 长短的因子

把试验结果列于表 5, t 测验得 $t = 5.964$, $p < 0.05$ 表明按大小不同的两种顺序摄食的 GUT 间差异显著, 从表 5 看出, 先摄食小的蚜虫后摄食大的蚜虫所得的 GUT 值明显大于先食大后食小的 GUT 值, 因此, 可认为 GUT 的长短主要由摄食的食饵大小决定的, 即主要由后一个食饵的大小所决定。

表 5 按棉蚜大小不同顺序摄食的 GUT

处 理	重 复		GUT (秒)																					
	1	2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
先食大后食小	23.4	10.4	12.4	16.8	27.4	9.4	9.8	24.1	11.9	18.1	13.2	14.5	15.6	18.1	27.5									
先食小后食大	23.1	24.7	35.5	74.4	26.5	27.9	32.1	34.2	36.7	41.5	23.6	40.1	38.1	39.4	23.5									

4. 搜索摄食食饵前后的行动轨迹

把试验结果列于表 6, 可看出摄食前后 0—15 秒弯曲角度总和之间差异极显著, 表明龟纹瓢虫幼虫捕食棉蚜后 0—15 秒作频繁变换方向的搜索。捕食前后的 15—30 秒和 30 秒—45 秒弯曲角度比例均没有显著差异。

把龟纹瓢虫幼虫捕食棉蚜前后各个停点的距离和直径距离列于表 7, 把捕食棉蚜前后的速度和角度列于表 8, 可看出摄食前 0—45 秒内龟纹瓢虫幼虫的活动速度及弯曲的平均角度都比较稳定, 而摄食后 0—15 秒, 15—30 秒、30—45 秒期间的活动速度逐渐加快, 弯曲的平均角度逐渐变小, 尤其是摄食后 0—15 秒内, 活动速度只有摄食前 0—15 秒内速度的 1/3, 而弯曲的平均角度是摄食前的 2 倍多。

把龟纹瓢虫幼虫搜索轨迹中从取食点到摄食前后各个停点的距离列于表 9, 从表中

表 6 捕食棉蚜前后的弯曲度数以及向右弯曲的比例

时 间	捕食前后弯曲角度总和 (不分左右)				捕食前后向右弯曲的比例			
	捕食前	捕食后	t	P	捕食前	捕食后	F	P
0—15 秒	120	890			0.833	0.528		
	210	815			0.762	0.755		
	395	540			0.577	0.667		
	710	1260			0.225	0.659		
	420	480			0.881	0.667		
	350	230			0.429	0.217		
	210	550			0.714	0.000		
	240	680			0.417	0.544		
	370	310			0.195	0.194		
	280	590			0.679	0.458		
	210	800			0.476	0.625		
	180	660			0.111	0.742		
	430	700			0.349	0.357		
	240	950			0.250	0.147		
	430	730			0.791	0.836		
平 均	320	679	4.716	<0.001	0.538	0.493	1.129	
15—30 秒平均	359	539	1.779		0.642	0.506	1.534	
30—45 秒平均	329	454	1.970		0.594	0.566	2.540	

注: 15—30 秒的平均是 15 次试验结果的平均; 30—45 秒的平均是 12 次试验结果的平均。

表 7 龟纹瓢虫幼虫各停点距离和直径距离 (单位: cm)

时 间	编 号	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15															平 均
		摄食前 0—15 秒	9.5	12.3	5.4	3.2	6.5	9.4	12.4	9.0	7.2	9.0	5.2	6.5	1.2	6.4	
摄食后 0—15 秒	4.3	2.1	1.9	0.8	1.1	2.3	2.3	0.6	2.9	1.7	1.4	2.2	4.7	1.2	1.2	2.1	
摄食前 15—30 秒	5.5	7.2	4.8	6.5	1.2	3.5	5.6	7.6	10.3	9.2	3.1	10.7	9.4	2.4	5.0	6.1	
摄食后 15—30 秒	3.8	3.1	0.4	1.2	0.5	4.0	2.3	3.8	1.1	3.6	1.8	8.3	5.8	2.6	0.4	2.9	
摄食前 30—45 秒	6.2	4.3	3.8	3.2	3.9	7.7	12.4	10.1	9.1	3.4	6.4	12.6	6.1	3.4	3.1	6.4	
摄食后 30—45 秒	1.6	5.5	2.0	1.3	2.5	3.1	3.2	4.3	3.2	7.6	1.8	6.1	4.7	4.5	4.8	3.8	
摄食前直径距离	4.3	15.3	6.4	5.5	9.4	1.3	4.1	19.7	19.7	3.0	4.7	1.8	14.5	7.6	12.0	7.3	
摄食后直径距离	6.3	4.6	1.2	1.8	2.0	3.1	2.7	3.2	4.5	12.6	1.2	11.2	10.8	3.9	5.6	5.0	

表 8 龟纹瓢虫幼虫摄食前后的速度和角度

项目	平均速度 (cm/s)		弯曲的平均角度(度)	
	摄食前	摄食后	摄食前	摄食后
0—15	0.46	0.14	320	679
15—30	0.41	0.19	359	539
30—45	0.43	0.25	329	454

表 9 从摄食点到摄食前后各停点的距离 (单位: cm)

编号		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	平均
停点号																	
1	摄食前	6.2	4.3	3.8	3.2	3.9	7.7	12.4	10.1	9.1	3.4	6.4	12.6	6.1	3.4	3.1	6.4
	摄食后	4.3	2.1	1.9	0.8	1.1	2.3	2.3	0.6	2.9	1.7	1.4	2.2	4.7	1.2	1.2	2.1
2	摄食前	5.9	8.1	7.7	3.4	7.8	8.5	10.9	16.8	18.1	6.5	8.5	8.2	14.6	2.0	8.0	8.7
	摄食后	7.6	0.9	1.9	2.0	0.8	6.0	3.0	3.3	3.9	5.1	0.4	6.7	9.1	1.5	1.3	3.6
3	摄食前	4.3	15.3	6.4	5.5	9.4	1.3	4.1	19.7	19.7	3.0	4.7	1.8	14.5	7.6	12.0	7.3
	摄食后	6.3	4.6	1.2	1.8	2.0	3.1	2.7	3.2	4.5	12.6	1.2	11.2	10.8	3.9	5.6	5.0

看出,摄食前三个停点距取食点的距离都比摄食后三个停点距取食点的距离大,表明摄食前龟纹瓢虫搜索范围比摄食后 0—45 秒期间搜索范围大,同时三个停点距取食点距离变动小,而摄食后三个停点距取食点的距离随着时间的推移越来越大,摄食棉蚜前后的活动轨迹如图 2 所示。

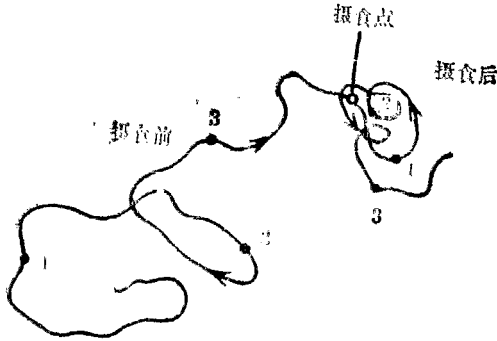


图 2 摄食棉蚜前后的搜索轨迹

三、小结与讨论

1. 龟纹瓢虫幼虫对食饵的搜索行动由广域型向地域集中型转换,五种处理都能激发,和龟纹瓢虫成虫搜索行动转换的激发因子是相同的(邹运鼎等, 1988)。七星瓢虫成虫的搜索行动转换

的激发因子也是如此(中牟田洁, 1985)。一种草蛉 (*Chrysopa carnea*) 幼虫只要咬住 1 只蚜虫,搜索行动也可发生转换 (Bond, 1980), 地域集中型搜索在食饵存在的情况下是提高搜索效率的有效方法,这是捕食性昆虫在长期进化过程中形成的一种适应能力。

2. 龟纹瓢虫幼虫由于食饵的刺激程度不同 GUT 的值也不同,由大到小的顺序是: $c > e > b > a \geq d$ 。

3. 食饵大、摄食时间长则 GUT 值越大,总摄食量与 GUT 值的大小无关,决定 GUT 长短的是摄食的最后 1 头食饵的大小。七星瓢虫成虫摄食桃赤蚜,一种食蚜蝇 (*Syrphus*) 幼虫摄食蚜虫也是如此 (Chandler, 1969; 中牟田洁, 1985)。等待伏击型的捕食者琉璃细蜻蜓的一种 (*Aeschna cyanea*) 的幼虫对伪食饵也伸出下唇捕获,移去伪食饵后,仍继续向伪食饵消失的场所短时间内将头定位,伪食饵越相似,定位持续的时间越长 (Etienne, 1972)。非捕食性的黑棉蝇 (*Phormia regina*) 吃了食饵后,在食饵附近剧烈地旋回飞行,这种旋回持续的时间与作为食饵的蔗糖浓度有关,浓度越高, GUT 越长 (Derhier, 1957; Nelson, 1977)。不仅对食饵的搜索,对交尾对象的搜索也是如此,德国茶小蠹 (*Blattella germanica*) 的雄虫,一旦发现雌的性激素就停在附近搜索雌虫,激素的浓度越高,搜索的时间越长 (Schal 等, 1983)。因此,多数昆虫搜索食饵和交尾对象

时进行地域集中型搜索, 搜索时间的长短由刺激的情报所决定。

4. 龟纹瓢虫幼虫摄食食饵后表现出比摄食前更弯曲的活动轨迹, 弯曲的角度总和摄食前后之间差异显著, 活动速度和直径距离小于摄食前。表明龟纹瓢虫幼虫以领域范围搜索来提高搜索效率, 这是长期进化过程中形成的一种适应能力。而当地域集中型搜索不能发现下一个食饵时, 立即又转换为广域型搜索。

本研究的结果表明, 龟纹瓢虫幼虫在搜索捕食棉蚜过程中, 充分利用时间和领域范围来提高搜索捕食效率, 这是最佳捕食战略理论的一项重要内容。

参 考 文 献

- 邹运鼎、王弘法、王勇、李文晋 1988 龟纹瓢虫成虫的食饵搜索行为。生态学报 3(4): 336—41。
- Banks, C. J. 1957 The behavior of individual coccinellid larvae on plants. *Br. J. Anim. Behav.* 5: 12—24.
- Chandler, A. E. F. 1969 Locomotory behavior of first instar larvae of aphidophagous Syrphidae (Diptera) after contact with aphids. *Anim. Behav.* 17: 673—8.
- Charnov, E. L. 1976 Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129—36.
- Dethier, V. G. 1957 Communication by insects: Physiology of dancing. *Science* 125: 331—6.
- Dixon, A. F. G. 1959 An experimental study of the searching behavior of the predatory coccinellid beetle, *Adalia decempunctata* (L.). *J. Anim. Ecol.* 28: 259—81.
- Etienne, A. S. 1972 The behavior of the dragonfly larvae, *Aeschna cyanea* M. after a short presentation of a prey. *Anim. Behav.* 20: 724—31.
- Fleschner, C. A. 1950 studies on searching capacity of the larval of three predators of the citrus red mite. *Hilgardia* 20: 233—265.
- Hassell, M. P. & R. M. May 1974 Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. *Anim. Ecol.* 43: 567—94.
- Nakamuta, K. 1983 Sequence of predatory behavior of the ladybeetle, *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) caused by prey consumption. *Appl. Ent. Zool.* 17: 501—6.
- Nakamuta, K. 1983 Sequence of predatory behavior of the ladybeetle, *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) on the green peach aphid, *Myzus persicae* Sulzer (homoptera: Aphididae). *Appl. Ent. Zool.* 18: 559—61.
- Nakamuta, K. 1984 Aphid body fluid stimulates feeding of a predatory ladybeetle, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Appl. Ent. Zool.* 19: 123—5.
- Nelson, M. 1977 The blowfly's dance: role in the regulation of food intake. *J. Insect Physiology.* 23: 603—11.
- Schal, C., T. R. Tobin, J. L. Surber, G. Vogel, M. K. Tourtellot, R. A. Leban, R. Sizemore and W. J. Bell (1983) Search strategy of sex pheromone-stimulated male German cockroaches. *J. Insect Physiol.* 27: 575—9.
- 中牟田 潔 1985 ナナホシテントウ成虫の餌探索行動: 地域集中型探索行動の解発刺激と持続時間。日本応用動物昆虫学会誌 29(1): 55—60。

SEARCHING BEHAVIOR OF *PROPYLEA JAPONICA* (THUNBERG) LARVAE

ZOU YUN-DING XU GUANG-CAI WANG YONG

TANG SHI-HU CHEN GAO-CHAO

(Anhui Agricultural College, Hefei 230036)

Searching behavior of the larvae of *Propylea japonica* (thunberg) was studied with the Nakamuta apparatus (1982). The results show: 1. Each of the 5 feeding stimuli as mentioned in the Method can induce a switchover of the seaching behavior from area-dissipated type to area-concentrated type. 2. The giving-up time (GUT) is positively correlated with the feeding time. 3. The GUT is determined by the size of the last prey consumed. 4. The slowest searching speed and the largest bending angles appear at 0—15 seconds after feeding start.

Key words *Propylea japonica* (Thunberg)—searching behavior