



•研究简报•

土著昆虫素毒蛾在本地植物芦苇与入侵植物互花米草上的生活史

余文生 郭耀霖 江佳佳 孙可可 鞠瑞亭*

(复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 长江河口湿地生态系统野外科学观测研究站, 崇明生态研究院, 上海 200438)

摘要: 互花米草(*Spartina alterniflora*)入侵盐沼生态系统导致了土著广食性昆虫素毒蛾(*Laelia coenosa*)发生宿主转移。但是, 目前对素毒蛾在互花米草和芦苇(*Phragmites australis*)上的生活史规律的比较尚未见报道, 而此信息对评价素毒蛾能否持续利用互花米草具有重要的参考价值。为了明确素毒蛾在其原始宿主芦苇和外来新宿主互花米草上的生活史动态, 我们在上海崇明长江口盐沼湿地中, 对素毒蛾在芦苇和互花米草生境中的发生情况进行了系统调查。结果显示, 虽然素毒蛾在芦苇和互花米草上均一年发生3代, 并都以幼虫越冬, 但在互花米草生境中, 越冬代幼虫开始越冬的时间要比芦苇中晚20 d左右, 其他世代中的多个虫态在互花米草上持续出现的时间也比芦苇上延迟了约10 d。这些结果表明, 互花米草入侵后素毒蛾在外来植物上出现的持续时间虽然发生了延长, 但其年世代数未变化。我们推测素毒蛾在互花米草和芦苇上生长发育规律的差异可能受生境的资源可利用性及两种植物的营养与防御水平调控。

关键词: 适合度; 生物入侵; 生物学特性; 生态陷阱; 植食作用

Comparison of the life history of a native insect *Laelia coenosa* with a native plant *Phragmites australis* and an invasive plant *Spartina alterniflora*

Wensheng Yu, Yaolin Guo, Jiajia Jiang, Keke Sun, Ruiting Ju*

Institute of Biodiversity Science, Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Coastal Ecosystems Research Station of the Yangtze River Estuary, and Institute of Eco-Chongming (IEC), Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: The invasion of *Spartina alterniflora* into saltmarsh ecosystems has resulted in a host transfer of a native generalist insect, *Laelia coenosa*. Currently, the life history of *L. coenosa* on *S. alterniflora* is unclear, although this information is of great importance for evaluating if the native insect can permanently use *S. alterniflora*. To compare the differences in life history dynamics of *L. coenosa* between its native host plant *Phragmites australis* and the invasive host plant *S. alterniflora*, we investigated the insect occurrence on the two plant habitats in a saltmarsh of the Yangtze River estuary in Chongming, Shanghai. We found that the insect occurred in three generations and overwintered as larvae on both *S. alterniflora* and *P. australis*. The larvae started overwintering about 20 days later on the invasive plant than on the native plant, and emerging duration of the insect at most stages of other generations was also approximately 10 days later on the invasive than on native plant. These results suggest that following *S. alterniflora* invasion the duration of the moth's appearance on the invasive plant is prolonged however the number of annual generations does not change. We speculate that the differences in growth and development of *L. coenosa* between *S. alterniflora* and *P. australis* may be related to resource availability between plant habitats and the nutritional and defensive levels between plant species.

Key words: fitness; biological invasion; biological characteristics; ecological trap; herbivory

收稿日期: 2019-02-16; 接受日期: 2019-03-26

基金项目: 国家自然科学基金(31670544)和上海市科委重点项目(18DZ1206507)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jurt@fudan.edu.cn

植物入侵能改变土著昆虫的生境或食物资源的可获得性,从而对其种群和群落产生深刻影响(Bezemer et al, 2014)。外来植物传入新区后,虽然在其入侵早期由于天敌释放(enemy release)效应,往往能逃脱草食性昆虫的攻击(Keane & Crawley, 2002),但随着外来植物在新生境中定殖时间的延长,一些土著昆虫特别是广食性昆虫,由于其本土宿主资源的减少,可以拓展外来植物作为新宿主(Verhoeve et al, 2009)。然而,有关土著昆虫对外来植物的开拓性利用对其种群发展的利弊关系,当前仍缺乏共识。

互花米草(*Spartina alterniflora*)是一种原产于美洲的盐沼植物(Daehler & Strong, 1994),出于促淤保滩的目的于1979年被引入我国。然而,该外来植物引入我国后在东部沿海迅速扩张,并产生了严重的生态后果,目前已成为滨海湿地生态系统中最成功的入侵种(Ju et al, 2017)。在长江口盐沼,互花米草入侵给土著植物及昆虫群落带来了严重影响(Ju et al, 2017)。与本地植物芦苇(*Phragmites australis*)群落相比,互花米草入侵群落中土著昆虫的丰度显著降低(Wu et al, 2009)。然而,我们近年的调查发现,一些原本取食芦苇的昆虫开始明显向互花米草上转移,且在该外来植物上的种群数量不断增多,此举可导致土著食物网结构的改变(Ju et al, 2016)。其中,素毒蛾(*Laelia coenosa*) (图1)的宿主转移最为明显。

素毒蛾隶属鳞翅目毒蛾亚科,幼虫取食芦苇、荻(*Triarrhena sacchariflora*)等植物,是我国的土著广食性昆虫,主要分布于湖北、湖南、江西、山东

等省(曾宪顺等, 1988)。然而,在上海崇明东滩和九段沙湿地,由于芦苇被互花米草迅速替代,近年来该虫种群逐渐向互花米草转移(Ju et al, 2016)。在我们的前期调查中,虽然已明确互花米草和芦苇生境中素毒蛾夏季种群的密度没有显著差异,但到了秋末,外来植物上虫口密度显著高于土著植物(Ju et al, 2016)。这一结果暗示,互花米草入侵可能改变了素毒蛾的生活史动态(Ju et al, 2016, 2019)。但是,目前对素毒蛾在互花米草和芦苇上生活史规律的比较尚未见报道,而此信息对评价素毒蛾能否持续利用互花米草具有重要的参考价值。为此,本研究于2017年春到2018年春,在长江口盐沼中对芦苇和互花米草生境中素毒蛾的发生情况进行了为期1年的系统调查。

1 研究方法

1.1 调查地点

调查地点位于上海崇明长江口盐沼湿地(31.61°–31.67° N, 121.68°–121.80° E) (图2)。崇明年均降水量1,022 mm, 年均温15.3°C。月均最高气温27.5°C (7月), 最低2.9°C (1月)。研究区植被主要由芦苇和互花米草的单优群落或混生群落组成, 大约有212种昆虫分布, 但大多数昆虫只取食芦苇, 素毒蛾是唯一既取食芦苇又取食互花米草的昆虫, 在局部地区其幼虫密度在互花米草上高达30头/m² (Ju et al, 2019)。

1.2 调查时间与方法

结合素毒蛾在长江口盐沼中的发生动态, 调查时间从2017年4月上旬开始, 到2018年4月下旬结



图1 素毒蛾各生活史阶段形态图。a: 卵; b: 幼虫; c: 含蛹的茧; d: 成虫。

Fig. 1 Four stages in the life history of *Laelia coenosa*. a, Egg; b, Larva; c, Cocoon with pupa; d, Adult.

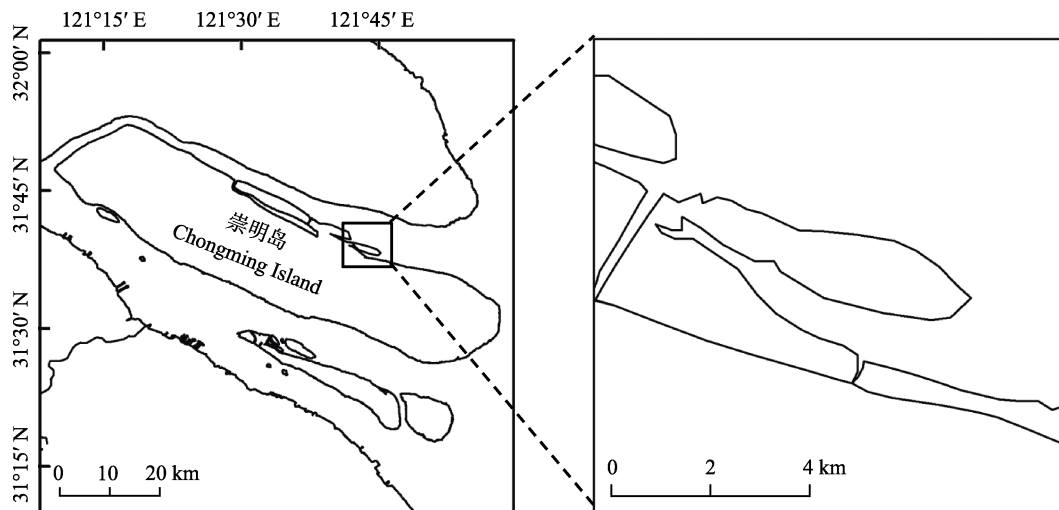


图2 位于上海崇明岛长江口湿地的调查地点

Fig. 2 Location of the study site in the Yangtze River estuary in Chongming of Shanghai

束。根据前一年是否已有素毒蛾发生作为调查样点的选择标准,在有素毒蛾发生的区域,选取纯互花米草和纯芦苇两种群落类型作为调查生境。每个调查生境中,选取面积为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的一块矩形区域,两个生境间隔约 50 m 。根据2016年冬季对调查区域的预先勘察,调查区域内植株上留存了大量已羽化或被寄生未羽化的茧蛹,表明调查区域内素毒蛾的发生已十分普遍。调查频率为每 10 d 1次。每次调查时,在各生境矩形调查区的对角线中心点和边缘的4个顶点附近随机选取 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 的样点5个,仔细检查并记录植株上的素毒蛾发生虫态(卵、幼虫、茧蛹、成虫,图1),以及秋后的越冬状态。

1.3 绘制生活史图

参考植食性昆虫生活史调查方法(肖娱玉等, 2010),根据野外调查各时间段记录的虫态情况,绘制互花米草和芦苇上的素毒蛾各世代生活史图。

2 结果

素毒蛾在芦苇和互花米草生境中的年世代数并无差异,均为1年3代,并在第三代以幼虫越冬(表1)。在两种植物生境中,越冬幼虫均在4月下旬开始出蛰活动,并于5月下旬结茧化蛹,6月上旬成虫开始羽化;越冬代幼虫出蛰后,在互花米草上取食的时间要比芦苇上延长约 10 d 。在第一代素毒蛾的发育过程中,卵在两种植物上均在6月上旬始见,但互花米草上上代成虫产卵的结束期要比芦苇上晚约 10 d ;与卵类似,幼虫和蛹在互花米草上持续的

时间也比芦苇上延迟 10 d 左右;但成虫在两种植物上出现的时间并无差异,均为7月下旬至8月中旬。在第二代素毒蛾中,除了成虫在互花米草上出现的时间比芦苇上延迟了约 10 d ,其他各虫态的发生规律在两种植物上并无差异。此外,素毒蛾的夏季种群存在明显的世代重叠现象,6-8月间,两种植物上的素毒蛾上下世代混合发生。素毒蛾的第三代卵在芦苇上于10月中旬已全部发育成幼虫,并在10月下旬进入越冬状态;而该世代的卵在互花米草上出现的时间可推迟到10月下旬,幼虫进入越冬的时间更是要比芦苇上延迟约 20 d 。此外,调查中还发现,在两种植物上,素毒蛾越冬态均为3龄期幼虫,但在越冬场所上稍有差别:在互花米草生境中,幼虫的越冬场所为凋落物或植株叶鞘内;而在芦苇生境中,由于地表凋落物较少,幼虫则多在植株隐蔽的叶鞘和茎秆交叉处越冬。

3 讨论

本研究发现,素毒蛾在长江口湿地的互花米草和芦苇上的世代数量均为1年3代,这与其他研究者不同地区、不同植物上的调查结果基本一致。例如,在长江中下游地区,素毒蛾在荻和芦苇上的世代数均为1年3代(李宏科, 1994);在河北沧州南大港湿地,素毒蛾在芦苇上1年可发生3代(杨长青等, 2016);在湖南洞庭湖的芦苇和荻上(张立明等, 1994),以及在江苏盐城滩涂的芦苇上,均发现素毒蛾1年可发生3代(夏宝池等, 1995)。这说明素毒蛾的

表1 素毒蛾在芦苇和互花米草上的生活史。● 卵; - 幼虫; ▲ 蛹; + 成虫; (-) 越冬幼虫。A: 上旬; M: 中旬; P: 下旬。

Table 1 Life history of *Laelia coenosa* on *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora*. ● Egg; - Larva; ▲ Pupa; + Adult; (-) Overwintering larva. A, M, and P respectively represent the first, middle, and last ten days of each month.

世代 Generation	生境 Habitat type	4月 April			5月 May			6月 June			7月 July			8月 August			9月 September			10月 October			11月 November			12月至次年3月 December to March		
		A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P			
越冬代 Over-wintering	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	(-)	(-)	-	-	-	-	▲	▲																			
	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	(-)	(-)	-	-	-	-	▲	▲	▲																		
第1代 The 1 st	芦苇 <i>Phragmites australis</i>							●	●	●																		
	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>							●	●	●	●																	
第2代 The 2 nd	芦苇 <i>Phragmites australis</i>													●	●	●	●											
	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>													●	●	●	●											
第3代(越冬) The 3 rd (Over-wintering)	芦苇 <i>Phragmites australis</i>																											
	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>																											

年世代数可能并不受宿主植物种类的影响。

从气温来看,虽然南北方年均温差异较大,但这一差异主要是由冬季低温不同而导致。结合素毒蛾在各地的世代数来看(李宏科, 1994; 张立明等, 1994; 夏宝池等, 1995; 杨长青等, 2016), 该虫的主要发生期在每年5月至10月上中旬, 这期间南北方气温差异并不十分明显。10月中下旬开始, 北方降温明显; 南方此时虽然气温仍适合该虫的生长发育, 但持续时间不会太久, 11月下旬后也会显著降温; 而素毒蛾即使在夏季完成1个世代的天数也需要60-70 d, 因此, 该虫在入秋后再完成1个世代显然

不可能。所以, 调控素毒蛾年世代数的主要环境因素为每年5月至10月上中旬的气温。

虽然外来植物对土著昆虫的影响经常被报道(如Wolkovich, 2010; Tang et al, 2012), 但有关入侵植物对本地昆虫生活史动态影响的文献并不多(Bezemer et al, 2014)。我们的调查显示, 虽然素毒蛾在长江口芦苇和互花米草生境中的年世代数均为3代, 但互花米草生境中第三代幼虫进入越冬的时间要比芦苇上晚20 d左右。这一结果说明, 素毒蛾幼虫秋季在互花米草上取食的时间比在芦苇上长。Liao等(2007)研究表明, 长江口湿地的芦苇和互花

米草物候期差异较大,特别是互花米草绿叶期要比芦苇长约50 d。10月中下旬以后,芦苇逐渐进入枯黄期,而互花米草即使12月上旬仍有较多绿叶在生长。我们推测,素毒蛾在互花米草上越冬期的延迟,可能是适宜的温度条件与外来植物拥有更持久的绿叶期共同导致的。换言之,互花米草在秋季能比芦苇提供更长久的可利用食物资源,而此时环境条件又恰好适宜昆虫的发育,在两者的共同作用下,素毒蛾在外来植物上取食时间就会延长。

除了幼虫在外来植物上出现的时间有所延长以外,素毒蛾的种群数量在互花米草和芦苇间也存在较大差异。已有调查发现,素毒蛾在长江口盐沼互花米草群落中的种群密度显著高于芦苇群落(Ju et al, 2016; Zhang et al, 2019)。这些结果表明,与芦苇相比,互花米草对素毒蛾的种群数量增长具有更大的促进优势。造成这种情况的可能原因有:(1)互花米草入侵后,入侵生境中素毒蛾的可利用资源获得性更强,这除了体现在物候上互花米草比芦苇具有更长的绿叶期以外,还体现在互花米草生境中植物的生物量也高于芦苇生境(Ju et al, 2016)。(2)素毒蛾幼虫在芦苇生境中一般在植株叶鞘和茎秆交叉处越冬,而在互花米草生境中则在凋落物或植株叶鞘内越冬。芦苇作为一种资源植物,在冬季大多被收割,即使不被收割的植株也只会留下少量茎秆;而互花米草植株的茎秆和叶片终年直立在湿地中。因此,在冬季,与芦苇相比,互花米草能更有效地保护越冬幼虫的存活,这种“庇护效应(refuge effect)”可为素毒蛾次年种群的发生提供更多的虫源基数,这也是造成互花米草群落中素毒蛾种群密度更高的原因之一。

尽管互花米草入侵能提高素毒蛾的种群丰度,但就目前情况而言,我们仍不能断定互花米草比芦苇更适合素毒蛾的发育。本研究发现,即使在同步解除越冬状态的越冬代素毒蛾中,幼虫在互花米草上出现的时间也比在芦苇上推迟约10 d,其他世代中也发现多个虫态在互花米草上持续出现的时间比芦苇上延迟,这说明素毒蛾种群中至少有些个体在互花米草上的发育时间要比芦苇上的慢。昆虫在宿主植物上的发育时间是评价适合度的关键指标(Zhang et al, 2019)。从适合度角度来看,作为一种新宿主,互花米草的营养质量可能不及该虫的原始宿主芦苇。已有研究表明,C₃植物芦苇与C₄植物互

花米草相比,前者的叶片氮含量更高(Gratton & Denno, 2005; 刘长娥等, 2008);由于氮是氨基酸和蛋白质的主要成分,氮含量越高,植物的营养越好(Kaspari & Powers, 2016);因此,氮含量差异可能在调节素毒蛾在互花米草和芦苇上的发育方面具有重要影响。除了植物营养差异以外,互花米草和芦苇的防御差异可能在调节素毒蛾的发育动态上也具有一定作用(Ju et al, 2019),但这方面的具体机理仍有待进一步研究。根据以上分析,如果互花米草的营养质量比芦苇差、防御能力比芦苇强、生境中资源可利用性更强,可促使素毒蛾陷入“生态陷阱(ecological trap)”危机(Bezemer et al, 2014)。关于互花米草入侵对素毒蛾的“生态陷阱”效应值得进一步深入研究。

综上所述,本研究表明,互花米草入侵盐沼芦苇群落以后,虽然并未改变素毒蛾的年世代数(1年3代),但延迟了幼虫开始越冬的时间,并延长了各世代中部分虫态在入侵植物上持续出现的时间,这可能与互花米草和芦苇生境中的资源可利用性差异有密切关联;此外,两种植物的营养和防御水平的不同,也可能在解释素毒蛾在两种植物上的生长发育差异时具有重要作用。这些差异可能会进一步导致素毒蛾的“生态陷阱”效应,相关研究值得进一步深入拓展。

参考文献

- Bezemer TM, Harvey JA, Cronin JT (2014) The response of native insect communities to invasive plants. *Annual Review of Entomology*, 59, 119–141.
- Daehler CC, Strong DR (1994) Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San-Francisco Bay, California: The influence of herbivory, pollination, and establishment site. *American Journal of Botany*, 81, 307–313.
- Gratton C, Denno RF (2005) Restoration of arthropod assemblages in a *Spartina* salt marsh following removal of the invasive plant *Phragmites australis*. *Restoration Ecology*, 13, 358–372.
- Ju RT, Chen YY, Gao L, Li B (2016) The extended phenology of *Spartina* invasion alters a native herbivorous insect's abundance and diet in a Chinese salt marsh. *Biological Invasions*, 18, 2229–2236.
- Ju RT, Li H, Shang L, Qiu SY, Li J, Nie M, Li B (2017) Saltmarsh cordgrass *Spartina alterniflora* Loisel. In: *Biological Invasions and Its Management in China* (eds Wan FH, Jiang MX, Zhan AB), Vol. 2, pp. 187–198. Springer,

Singapore.

- Ju RT, Ma D, Siemann E, Liu X, Wu JH, Li B (2019) Invasive *Spartina alterniflora* exhibits increased resistance but decreased tolerance to a generalist insect in China. *Journal of Pest Science*, 92, 823–833.
- Kaspari M, Powers JS (2016) Biogeochemistry and geographical ecology: Embracing all twenty-five elements required to build organisms. *The American Naturalist*, 188, S62–S73.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164–170.
- Li HK (1994) Studies on hibernate habitat and hibernate behaviour of *Lealia coenosa candida* Leech. *Entomological Knowledge*, 31, 295–296. (in Chinese with English abstract) [李宏科 (1994) 芦毒蛾越冬场所及越冬习性的研究. *昆虫知识*, 31, 295–296.]
- Liao CZ, Luo YQ, Jiang LF, Zhou XH, Wu XW, Chen JK, Li B (2007) Invasion of *Spartina alterniflora* enhanced ecosystem carbon and nitrogen stocks in the Yangtze estuary, China. *Ecosystems*, 10, 1351–1361.
- Liu CE, Yang YX, Yang Y (2008) Distribution characteristics and seasonal dynamics of N, P and K in wetland plants in upper shoal of Jiuduansha, Shanghai. *Chinese Journal of Ecology*, 27, 1876–1882. (in Chinese with English abstract) [刘长娥, 杨永兴, 杨杨 (2008) 九段沙上沙湿地植物N、P、K的分布特征与季节动态. *生态学杂志*, 27, 1876–1882.]
- Tang Y, Warren RJ II, Kramer TD, Bradford MA (2012) Plant invasion impacts on arthropod abundance, diversity and feeding consistent across environmental and geographic gradients. *Biological Invasions*, 14, 2625–2637.
- Verhoeve KJF, Biere A, Harvey JA, van der Putten WH (2009) Plant invaders and their novel natural enemies: Who is naïve. *Ecology Letters*, 12, 107–117.
- Wolkovich EM (2010) Nonnative grass litter enhances grazing arthropod assemblages by increasing native shrub growth. *Ecology*, 91, 756–766.
- Wu YT, Wang CH, Zhang XD, Zhao B, Jiang LF, Chen JK, Li B (2009) Effects of saltmarsh invasion by *Spartina alterniflora* on arthropod community structure and diets. *Biological Invasions*, 11, 635–649.
- Xia BC, Zhang MD, Gu BY, Yan TM, Li YS, Wang JT (1995) The ecological control of *Laelia coenosa* in Jiangsu beach. *Journal of Plant Resources and Environment*, 4(4), 49–52. (in Chinese with English abstract) [夏宝池, 张明栋, 顾宝玉, 颜亭明, 李玉生, 王锦涛 (1995) 江苏海涂苇田芦毒蛾的生态控制. *植物资源与环境*, 4(4), 49–52.]
- Xiao YY, Wang F, Ju RT, Li YZ, Du YZ (2010) Life history and occurrence of *Corythucha ciliata* in Shanghai. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47, 404–408. (in Chinese with English abstract) [肖娱玉, 王凤, 鞠瑞亭, 李跃忠, 杜予州 (2010) 上海地区悬铃木方翅网蝽的生活史及发生情况. *昆虫知识*, 47, 404–408.]
- Yang CQ, Liu L, Zeng J, Liu ZQ, Kou KJ, Jiang ZH, Zhang WY (2016) Investigation on biological characteristics of *Laelia coenosa* in Nandagang wetland and suggestions for monitoring and control. *China Plant Protection*, 36(7), 53–55. (in Chinese) [杨长青, 刘莉, 曾娟, 刘志强, 寇奎军, 姜中会, 张文英 (2016) 南大港湿地芦毒蛾生物学特性调查及监测防控建议. *中国植保导刊*, 36(7), 53–55.]
- Zeng XS, Xu GJ, Zhang GA, Zhang ZG (1988) Research on the biology and control of the *Laelia coenosa*. *Hubei Agricultural Sciences*, (8), 27–30. (in Chinese) [曾宪顺, 徐冠军, 张国安, 张中鸽 (1988) 素毒蛾的生物学研究及防治措施. *湖北农业科学*, (8), 27–30.]
- Zhang J, Ju RT, Pan H, Pan SF, Wu J (2019) Enemy-free space is important in driving the host expansion of a generalist herbivore to an inferior exotic plant in a wetland of Yangtze Estuary. *Biological Invasions*, 21, 547–559.
- Zhang LM, Yu YB, Wang BQ, Chen Q, Wang J (1994) Harm of the *Laelia coenosa* and research of some biological characteristics. *Journal of Hunan Agricultural College*, 20, 89–92. (in Chinese with English abstract) [张立明, 余映波, 王博强, 陈琪, 王进 (1994) 芦毒蛾的危害及若干生物学特性的观察. *湖南农学院学报*, 20, 89–92.]

(责任编辑: 万方浩 责任编辑: 闫文杰)