

烟蚜茧蜂种内寄主识别与内部竞争

梁启富 刘冬冬 刘同先*

(西北农林科技大学植物保护学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 为明确寄生桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer) 的单性内寄生蜂烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* Ashmead 的种内识别与内部竞争, 研究测定不同寄主密度对烟蚜茧蜂雌蜂卵的分布影响, 以及不同产卵时间间隔对自身和同种寄主识别、种内内部竞争的影响。结果显示, 烟蚜茧蜂在寄主密度为 30 头以下时, 过寄生率高于 31.16%; 而寄主密度为 50 头以上时, 过寄生率低于 6.64%。在 24 h 以上的产卵时间间隔下, 烟蚜茧蜂的自身过寄生率高于 37.04%, 而同种过寄生率在 22.45%~25.93% 之间; 而且龄期较高的幼虫在种内内部竞争中获胜的概率高于 72.00%。表明烟蚜茧蜂在低寄主密度下倾向于过寄生, 在高寄主密度下有避免过寄生的趋势; 烟蚜茧蜂倾向于自身过寄生, 而对同种过寄生表现出一种产卵限制; 在烟蚜茧蜂的种内内部竞争中, 龄期较高的幼虫一般具有优势。

关键词: 烟蚜茧蜂; 桃蚜; 过寄生; 卵分布; 寄主密度; 时间间隔

Intraspecific host discrimination and intrinsic competition in parasitoid *Aphidius gifuensis* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae)

Liang Qifu Liu Dongdong Liu Tongxian*

(College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi Province, China)

Abstract: To clarify the intraspecific host discrimination and intrinsic competition in parasitoid *Aphidius gifuensis* Ashmead parasitizing the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), the influence of host density on egg distribution was determined, and the effects of different time intervals of oviposition on self- and conspecific discrimination and intraspecific intrinsic competition were also studied. The results demonstrated that at ≤ 30 host density, superparasitism percentages of *A. gifuensis* were more than 31.16%; at ≥ 50 host density, superparasitism percentages were less than 6.64%. At ≥ 24 h interval, self-superparasitism percentages of *A. gifuensis* were more than 37.04%, while conspecific superparasitism percentages were 22.45%–26.32%, and the winning probabilities of the older larvae were more than 72.00%. Therefore, *A. gifuensis* tended to superparasitize green peach aphids at low host density, whereas it had a tendency to avoid superparasitism at higher host density. *A. gifuensis* tended to superparasitize aphids previously parasitized by itself, while this parasitoid showed an oviposition restraint to conspecific superparasitism. In intraspecific intrinsic competitions, the older larvae of this parasitoid commonly had superiority.

Key words: *Aphidius gifuensis*; *Myzus persicae*; superparasitism; egg distribution; host density; time interval

寄生蜂的生殖成功取决于它们在合适寄主上产卵的能力(Charnov, 1976; Mangel, 1989)。寄主选择

是寄生蜂生殖成功的关键步骤, 与寄主质量有关。寄主质量能够影响寄生蜂的主要适合度参数, 如子

基金项目: 国家自然科学基金(31272089), 国家公益性行业(农业)科研专项(20133019), 国家现代农业(大宗蔬菜)产业技术体系(CARS-25)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: txliu@nwsuaf.edu.cn

收稿日期: 2016-09-13

代存活率(Vinson & Iwantsch, 1980)、成蜂大小(van den Assem et al., 1989)、性比(Werren, 1980)、成蜂寿命和繁殖力(van Alphen & Visser, 1990)等。因此, 必须仔细评价作为寄生蜂后代发育利用的唯一资源的潜在寄主质量(Godfray, 1994)。寄主质量与寄主的种类、龄期、发育阶段和大小有关, 这决定了寄生蜂后代的主要适合度(Vinson, 1976; Godfray, 1994; Brodeur & Boivin, 2004)。同样, 寄主是否已被寄生的信息也是决定寄主质量的一项重要因素(van Alphen & Visser, 1990)。

Godfray(1994)将过寄生定义为一个寄主个体内寄生蜂的个体数超过寄主营养所能负担的数量, 导致部分或全部个体不能成功完成发育而死亡, 或成蜂因发育不良而失去繁衍后代能力的现象。而 van Dijken et al.(1992)认为过寄生是寄生蜂在已被自身或同种其它个体产卵过的寄主上再次寄生的现象, 又可分为自身过寄生和同种过寄生。早期, 人们普遍认为过寄生是寄生蜂的一种错误行为, 但现在越来越多的人认为过寄生是寄生蜂的一种适应策略, 尤其在环境中未被寄生的寄主很少或者寄生蜂的抱卵量较高时(van Alphen & Visser, 1990)。尽管过寄生在某些情况下可能是一种适应行为, 大多数单寄生蜂倾向避免过寄生造成卵和时间的浪费(van Alphen & Visser, 1990)。

寄主识别指的是寄生蜂能够区分辨别未被寄生的和已经被寄生寄主的能力(Vinson, 1976)。自身识别是雌性寄生蜂识别先前被自己寄生的寄主, 同种识别是寄生蜂识别先前被同种其它蜂寄生的寄主(Godfray, 1994), 二者合称为种内识别。研究表明, 寄生蜂接受或拒绝已经被寄生的寄主可能会受到寄主密度与雌蜂卵巢内成熟卵密度比值(Outreman et al., 2001)和产卵时间间隔(Chow & Mackauer, 1986)的影响。

内部竞争发生在同一寄主个体内发育的未成熟寄生蜂之间(Godfray, 1994; Harvey et al., 2013)。在内部竞争中, 多余的后代可能通过直接物理攻击或间接生理抑制而被清除(Harvey et al., 2013)。在物理攻击中, 很多单寄生蜂的1龄幼虫拥有1对镰刀状上颚, 用来与其它竞争者打斗, 死亡的寄生蜂幼虫身体上留下了物理打斗造成的黑化伤口(Godfray, 1994; Harvey et al., 2013)。迄今为止, 生理抑制的机制在大多数情况下仍然是未知的。Godfray(1994)发现内部竞争的结果受产卵顺序和2次产卵时间间隔的影响。

Cloutier(1984)报道了黑足蚜茧蜂 *Aphidius ni-*

gripes Ashmead 在低寄主密度下, 倾向于过寄生大戟长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas); 此蜂在2 h的产卵时间间隔内没有寄主识别能力, 而在更长的产卵时间间隔(最长为24 h)内, 该寄生蜂的寄主识别能力随产卵时间间隔的延长而增强。Chow & Mackauer(1984)报道了史氏蚜茧蜂 *Aphidius smithi* Sharma & Subba Rao 的种内内部竞争, 发现较高龄期的幼虫通常清除更幼小的幼虫, 这取决于竞争者的相对大小和发育阶段; Bai(1991)研究了阿尔蚜茧蜂 *Aphidius ervi* Haliday 利用内部信号识别未被寄生的和已被同种寄生蜂寄生的豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris), 发现0 h的产卵时间间隔内, 阿尔蚜茧蜂的同种过寄生率较高; 24 h以上的产卵时间间隔内, 同种过寄生率较低; 该寄生蜂的幼虫通过物理攻击和可能的生理抑制等竞争手段清除多余的幼虫。

烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* Ashmead 也是一种多食性单寄生性内寄生蜂, 广泛分布于亚洲国家, 如中国、日本和韩国等。已有研究认为该寄生蜂可作为桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer)、甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus)、萝卜蚜 *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach) 和马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) 的潜在生物防治因子(Ohta et al., 2001; Wei et al., 2003; Yang et al., 2009)。目前尚无烟蚜茧蜂种内寄主识别和内部竞争的相关报道。本试验研究烟蚜茧蜂的产卵行为、不同寄主密度对烟蚜茧蜂卵分布的影响, 以及不同产卵时间间隔对烟蚜茧蜂自身识别与同种识别、种内内部竞争的影响, 以期为提高烟蚜茧蜂的大规模饲养技术提出理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试虫源: 烟蚜茧蜂成蜂于2013年5月采自西北农林科技大学北校区冬小麦田, 用甘蓝植株上的桃蚜饲养。蚜虫和寄生蜂种群置于大小为60 cm×60 cm×60 cm的养虫笼内在24±1℃、(60±5)% RH、光周期14 L:10 D的条件下饲养。收集新形成的僵蚜, 并单独存放在0.2 mL离心管内, 便于收集刚羽化的成蜂。烟蚜茧蜂成蜂羽化后, 将雌、雄蜂1:1配对在离心管内进行交配, 管内放有用80%蜂蜜水浸湿的脱脂棉。挑取2龄桃蚜若蚜和2~4日龄已交配的烟蚜茧蜂雌蜂备用。

1.2 方法

1.2.1 烟蚜茧蜂在桃蚜内的产卵率测定

将1头烟蚜茧蜂雌蜂和20头桃蚜置于直径3.5 cm

培养皿内,皿内铺有0.8%水琼脂层,在水琼脂层上放直径3.5 cm的甘蓝叶碟。每头蚜虫只允许寄生蜂穿刺1次,蚜虫被穿刺后立即用小毛笔从培养皿内移除到另1个培养皿中。每头寄生蜂穿刺10头蚜虫,重复20次,总共观察200头已被穿刺的蚜虫。试验结束时,将移出的蚜虫在皿内继续饲养72 h后在0.8%生理盐水中解剖每组蚜虫以确定是否存在寄生蜂幼虫,并统计产卵率。

烟蚜茧蜂单次产卵时间非常短,因此无法通过产卵时间估计成功产卵率。由于寄生蜂雌蜂并不是一直在它穿刺的寄主内产卵,一些被穿刺的寄主实际上可能是假寄生的(已经被穿刺,但没有寄生蜂的卵)。由于烟蚜茧蜂的卵很小,而且预试验表明烟蚜茧蜂的卵不受蚜虫的包裹或破坏,因此,解剖被烟蚜茧蜂寄生72 h后的桃蚜,用幼虫数量来估算实际产卵数量。

1.2.2 在不同寄主密度下烟蚜茧蜂卵的分布

试验前1 d给烟蚜茧蜂雌蜂提供充足寄主,使其处于正常的产卵状态,然后将1头雌蜂分别与5、10、15、30、50、70、90、110头不同密度桃蚜分别置于直径3.5 cm的培养皿内,24 h后移除寄生蜂,将皿内的蚜虫继续饲养72 h后在0.8%生理盐水中解剖所有活的蚜虫,并记录每头蚜虫体内的寄生蜂幼虫数量。每头雌蜂仅使用1次,每处理重复3~15次。

1.2.3 烟蚜茧蜂自身寄主识别与同种寄主识别

首先获得0、24、48、72 h前已被烟蚜茧蜂自身(或同种寄生蜂)寄生的蚜虫,然后将1头烟蚜茧蜂雌蜂与1头未被寄生的和1头已被自身(或同种寄生蜂)寄生的蚜虫分别置于直径3.5 cm的培养皿内,皿内放有置于0.8%水琼脂之上的甘蓝叶碟。认为产卵时间间隔为0、24、48、72 h。每头蚜虫只允许寄生蜂穿刺1次,然后立即从皿内移除。当烟蚜茧蜂在每头蚜虫上产卵时,记录烟蚜茧蜂雌蜂行为,如触角检测行为和插入产卵器行为。将转移出的蚜虫继续饲养72 h后,在0.8%生理盐水中解剖被穿刺的蚜虫。记录每头蚜虫中寄生蜂幼虫的数量。每头雌蜂仅使用1次,每处理重复20~50次。

为了分析避免过寄生的比例,比较了每个寄主遭遇2次穿刺后的卵观察分布与零假设 H_0 (没有寄主识别能力)下的期望分布。本试验假设:(1)每次穿刺最多产1粒卵;(2)2次穿刺是独立的(即没有寄主识别能力);(3)所有卵均能存活到解剖时。设定 p_0 和 p_1 是1个未被寄生的寄主受到1次单独的穿刺后,包含0或者1个寄生蜂卵的二项分布概率。根

据上述试验可估计 p_0 和 p_1 。因此,在零假设下,样本大小为 n ,经过2次连续穿刺后,在解剖时寄主内含有 j 个寄生蜂卵的期望频率为 E_j : $E_0=np_0^2$; $E_1=2np_0p_1$; $E_2=np_1^2$ 。使用 G -test of goodness-of-fit 比较每个寄主内寄生蜂卵的观察分布与期望分布的差异,每个处理中的所有重复进行加和。

1.2.4 种内内部竞争

将1头烟蚜茧蜂分别与已被同种寄生蜂0、24、48和72 h前穿刺过的蚜虫各5头置于直径3.5 cm的培养皿内,皿内放有置于0.8%水琼脂之上的甘蓝叶碟。每头蚜虫只允许寄生蜂穿刺1次,然后立即从皿内移除。将转移出的蚜虫继续饲养72 h后,在0.8%生理盐水中解剖被穿刺的蚜虫,记录每头蚜虫体内寄生蜂幼虫的数量。观察寄生蜂幼虫的存活情况,记录其大小以及伤口、体色等竞争证据。为了增加潜在过寄生的蚜虫总数,每处理重复15次,并加和所有重复数据。

1.3 数据分析

采用卡方检验分析寄主中寄生蜂卵的观察频率分布与泊松分布(随机分布)的差异;试验数据使用SPSS 19.0 软件进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),采用Tukey法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 烟蚜茧蜂在桃蚜内的产卵率

在200头被解剖的桃蚜中,有184头桃蚜含有1头烟蚜茧蜂的幼虫,因此烟蚜茧蜂在2龄桃蚜内的寄生率约为92.00%。该寄生率可作为后续试验的参考数据。

2.2 烟蚜茧蜂在不同寄主密度下的卵分布

采用卡方检验检测烟蚜茧蜂在不同寄主密度下的观察频率分布与估计泊松(随机)分布,结果显示,在寄主密度为5头蚜虫时,过寄生率达65.71%,并随着寄主密度的升高而降低,过寄生现象在所有蚜虫密度下均有发生。在寄主密度为10头和15头时,过寄生率分别为59.14%和58.73%;在寄主密度为30头时,过寄生率为31.16%;在寄主密度为50头以上时,过寄生率低于6.64%。在寄主密度小于或等于30头时,烟蚜茧蜂幼虫的观察分布与泊松分布无显著差异;在大于30头时,烟蚜茧蜂幼虫的观察分布与泊松分布差异显著(表1)。表明该寄生蜂卵的分布受到寄主密度的影响,即烟蚜茧蜂在低寄主密度下倾向于过寄生,在高寄主密度下避免过寄生的趋势。

表 1 泊松分布检测烟蚜茧蜂在 8 个桃蚜密度下的幼虫分布

Table 1 Distributions of *Aphidius gifuensis* eggs at eight green peach aphid densities, tested against Poisson distribution

寄主密度 Host density	<i>n</i>	<i>n_a</i>	烟蚜茧蜂平 均卵量	过寄生率 (%)	观察值 Observed			期望值 Expected			χ^2_{df}	<i>P</i>
			Average egg number	Superparasitism	0	1	≥2	0	1	≥2		
5	15	70	2.70±0.36 a	65.71±7.07 a	18	6	46	4.13	11.69	50.87	54.16 ₂	0.14
10	10	93	2.01±0.16 b	59.14±4.29 a	19	19	55	13.79	26.61	54.59	4.19 ₂	0.12
15	9	126	1.99±0.21 b	58.73±5.47 a	24	29	73	17.36	34.55	75.08	3.51 ₂	0.17
30	8	215	1.15±0.15 c	31.6±2.83 b	66	82	67	68.08	78.29	67.24	0.23 ₂	0.89
50	6	241	0.63±0.05 d	6.64±0.56 c	106	119	16	128.35	80.86	30.82	28.89 ₂	<0.001
70	3	198	0.41±0.03 e	2.02±0.18 d	121	73	4	131.40	53.88	12.55	13.42 ₂	0.001
90	3	255	0.30±0.02 f	1.18±0.10 e	182	70	3	188.91	56.67	9.35	7.70 ₂	0.02
110	3	317	0.25±0.02 g	0.63±0.05 f	239	76	2	246.88	61.72	7.71	7.77 ₂	0.02

n: 测试的寄生蜂总数; *n_a*: 活的蚜虫总数; 0、1、2: 解剖的蚜虫中寄生蜂幼虫数量。表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经 Tukey 法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。*n*: Total number of tested parasitoids; *n_a*: total number of live aphids; 0, 1, 2: number of parasitoid larvae found in dissected aphids. Data are mean±SE. Different letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by Tukey test.

2.3 烟蚜茧蜂的自身寄主识别与同种寄主识别

在所有产卵时间间隔下,无论是未被寄生的蚜虫还是已被寄生的蚜虫,烟蚜茧蜂均穿刺每 1 个遇到的寄主,表明该寄生蜂缺少外部寄主识别能力。在 0、24 和 48 h 的产卵时间间隔下,烟蚜茧蜂在已被自身寄生的寄主中幼虫的观察分布与零假设下的期望分布无显著差异;但在 72 h 的时间间隔下,在已被

自身寄生的寄主中幼虫的观察分布显著不同于期望分布;在 48 h 以下的产卵时间间隔内,烟蚜茧蜂的过寄生率在 75.00%~82.35% 之间,因此该寄生蜂不能避免自身过寄生;而在 72 h 的时间间隔时,烟蚜茧蜂的过寄生率为 37.04%,说明该寄生蜂能在一定程度上避免自身过寄生(表 2)。

表 2 在不同的时间间隔下烟蚜茧蜂识别未被寄生和已被自身或同种寄生的桃蚜

Table 2 Discrimination by *Aphidius gifuensis* between unparasitized and self- or conspecific parasitized green peach aphids at different time intervals

类型 Type	T	未被寄生的蚜虫 Unparasitized aphid				已被寄生的蚜虫 Parasitized aphid						
		<i>n</i>	0/0	1/0	寄生率 (%) Parasitism	<i>n</i>	0/0	1/0	2/0	1/2	寄生率 (%) Parasitism	过寄生率 (%) Superparasitism
自身寄主识别 Self-host discrimination	0	20	1	19	95.00±5.00 a	20	0	5*	15	100.00±0.00 a	—	
	24	26	2	24	92.31±5.33 a	26	1	6	1	18	96.15±3.85 a	75.00±9.03 a
	48	20	2	18	90.00±6.88 a	20	0	3	3	14	100.00±0.00 a	82.35±9.04 a
	72	30	2	28	93.33±4.63 a	30	1	17	2	10	96.67±3.33 a	37.04±9.51 b
同种寄主识别 Conspecific host discrimination	0	27	2	25	92.31±5.14 a	27	0	11*	16	100.00±0.00 a	—	
	24	22	1	21	95.45±4.55 a	22	2	14	1	5	90.91±6.27 a	25.00±9.93 a
	48	32	2	30	93.75±4.35 a	32	4	20	1	7	87.50±5.94 a	25.93±8.59 a
	72	52	3	49	94.23±3.26 a	52	3	38	0	11	92.31±3.73 a	22.45±5.92 a

T: 第 1 次和第 2 次产卵的时间间隔; *n*: 样本数量; 0: 缺失寄生蜂的幼虫; 1: 存在第 1 次产卵的幼虫; 2: 存在第 2 次产卵的幼虫。* 表示在 0 h 间隔下,不能区分幼虫来自第 1 次产卵还是第 2 次产卵。表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经 Tukey 法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。T: Time interval between the first and second oviposition; *n*=sample size; 0: the absence of a parasitoid larva; 1: the presence of a larva of the first oviposition; 2: the presence of a larva of the second oviposition. * indicates that it can not distinguish the larva from the first oviposition or the second at the 0 h interval. Data are mean±SE. Different letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by Tukey test.

在所有产卵时间间隔下,无论是未被寄生的蚜虫还是已被同种寄生蜂寄生的蚜虫,烟蚜茧蜂均穿刺每1个遭遇的寄主,表明该寄生蜂缺少外部寄主识别能力。烟蚜茧蜂在已被同种寄生蜂寄生的寄主中的幼虫观察分布明显不同于零假设下的期望分布。在0 h间隔下,烟蚜茧蜂过寄生刚被同种寄生的桃蚜,而在24 h以上的产卵时间间隔下,烟蚜茧蜂的过寄生率在22.45%~25.93%之间(表2),这说明该寄生蜂对同种过寄生表现出一种产卵限制。

2.4 烟蚜茧蜂种内内部竞争

在被过寄生的蚜虫中,龄期较高的幼虫通常是第1粒卵孵化的,但在0 h时间间隔下,由于2个幼虫的大小接近,不能区分是否来自第1头雌蜂还是

第2头。其它产卵时间间隔下,在烟蚜茧蜂种内内部竞争中,龄期较高的幼虫一般具有优势,在24 h以上的产卵时间间隔下,龄期较高的幼虫在种内内部竞争中获胜的概率高于72.00%(表3)。在解剖时偶尔发现1头烟蚜茧蜂幼虫用上颚嵌入到其它竞争者的体内,但最多只是1个健康的或1个不是由物理打斗而死亡的幼虫。幼虫检测结果显示,大部分死亡的幼虫是半透明的或者不透明的,并缺少实际打斗的证据,如伤口或者粗糙的残缺,表明生理抑制可能是烟蚜茧蜂的种内内部竞争机制;在某些情况下,2头幼虫能一直存活到解剖时;当2头寄生蜂同时在1个寄主体内产卵时,这2个卵一般都能孵化,并且1头幼虫清除另1个在1龄早期阶段的竞争者。表明竞争者在卵期从不受抑制或被清除。

表3 被过寄生的桃蚜中烟蚜茧蜂后代的种内内部竞争结果

Table 3 Outcome of intraspecific intrinsic competition among offspring of *Aphidius gifuensis* in superparasitized green peach aphids

T (h)	被过寄生的蚜虫数					种内内部竞争结果			
	Number of superparasitized aphids					Outcome of intraspecific intrinsic competition (%)			
	n	1/(2)	(1)/2	1/2	(1)/(2)	第1头幼虫获胜	第2头幼虫获胜	2头幼虫 Both larvae	
						First larva won	Second larva won	均存活 All live	均死亡 All dead
0	32	30*	0	0	2	93.75±4.35*		0.00±0.00 b	6.25±4.35 a
24	24	24	0	0	0	100.00±0.00 a	0.00±0.00 a	0.00±0.00 b	0.00±0.00 a
48	25	18	0	7	0	72.00±9.17 a	0.00±0.00 a	28.00±9.17 a	0.00±0.00 a
72	32	30	0	2	0	93.75±4.35 a	0.00±0.00 a	6.25±4.35 b	0.00±0.00 a

T: 第1次和第2次产卵的时间间隔; n: 含有2个幼虫的蚜虫数量; 0: 缺失寄生蜂的幼虫; 1: 存在第1次产卵的幼虫; 2: 存在第2次产卵的幼虫。(1)和(2)蚜虫中含有第1次和第2次产卵的死亡幼虫。*表示在0 h间隔下,不能区分幼虫来自第1次产卵还是第2次产卵。表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经Tukey法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。T: Time interval between the first and second oviposition; n: number of aphids containing two larvae; 0: the absence of a parasitoid larva; 1: the presence of a larva of the first to oviposition; 2: the presence of a larva of the second oviposition. (1) and (2) mean number of aphids containing dead larvae from the first oviposition and second oviposition. * indicates that it can not distinguish the larva from the first oviposition or the second at the 0 h interval. Data are mean±SE. Different letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by Tukey test.

3 讨论

寄生蜂决定产卵与否会受到寄主条件的影响(Bakker et al., 1985; van Alphen & Visser, 1990)。寄主条件如种类、大小以及是否已被寄生,决定了寄主质量,这些因素决定雌蜂的适合度。在本研究中,通过同时提供给雌蜂已被寄生和未被寄生的寄主,测定了烟蚜茧蜂是否对寄主条件的改变有反应。因为已被寄生的寄主质量相比于未被寄生的寄主差(Godfray, 1994),当2种寄主类型都可利用时,雌蜂可能选择后者。在某些情况下寄主资源被过度利用,如果寄生蜂后代在这些寄主体内的存活概率较高,则此蜂可能选择在这些寄主体内产卵;若寄生蜂

后代在这些寄主体内的存活概率较低,则可能选择不产卵。

本研究分析了烟蚜茧蜂在不同寄主密度下的卵分布情况,发现在低寄主密度下服从随机分布,高寄主密度下不服从随机分布;而van Alphen & Nell (1982)认为当一种寄生蜂能够进行寄主识别,其卵分布不服从随机分布,与本研究结果存在一些差异,这可能与自身过寄生是一种适应行为有关。Visser et al. (1992)表明自身过寄生是单性寄生蜂和大量的同种寄生蜂同时搜寻一个区域时的一种进化稳定策略。在单性寄生蜂中,当雌蜂与同种寄生蜂竞争时,可能通过在已被自身寄生的寄主中产额外的卵获得

适 合 度 (van Alphen & Visser, 1990; Visser et al., 1990);但在本研究中,雌蜂单独在斑块内搜寻时,与同种寄生蜂没有直接竞争,自身过寄生被认为是不适应的(Visser et al., 1990)。尽管区域内仍然有很多健康蚜虫,但自身过寄生现象会大量发生。Oliver et al. (2003; 2006)报道蚜虫次级共生菌 *Serratia symbiotica* 赋予豌豆蚜对抗阿尔蚜茧蜂的中等抗性。以前研究中在供试的桃蚜中仅检测到 *Serratia symbiotica* 一种次级共生菌,烟蚜茧蜂可能通过过寄生克服共生菌辅助的蚜虫防御,并增加成功寄生的可能性(Liu et al., 2016),这种假设可能解释烟蚜茧蜂在低寄主密度下大量存在自身过寄生现象。

在本试验中,同种寄主识别结果显示的烟蚜茧蜂雌蜂行为与预期一致。当烟蚜茧蜂在未被寄生的和已被寄生的蚜虫中选择时,寄生蜂倾向于选择在未被寄生的蚜虫中产卵。除了 0 h 的产卵时间间隔下,雌蜂在已被寄生的蚜虫中表现出非常强烈的产卵限制。在 0 h 的产卵时间间隔时第 2 粒卵有高存活率,而在 24 h 以上的产卵时间间隔下的低存活率明显影响第 2 头蜂的产卵决定。烟蚜茧蜂雌蜂喜欢在刚被寄生的蚜虫中产卵,但拒绝 24 h 以前已被寄生的寄主,这表明雌蜂可能以某种方式评价第 1 个卵的时期,或可能由于第 1 次寄生相关寄主条件的改变,此后根据这个作出产卵决定。被寄生寄主的血淋巴中会发生各种化学变化(Pennachio et al., 1995),这些化学变化可能提供寄主识别的基础(Fisher & Ganesalingam, 1970; Vinson, 1976; Cloutier et al., 1984)。同种寄主识别行为显示产卵(或斑块)标记在 1 个种群中是多变的,并且可能具有寄生蜂个体特异性(Völkl & Mackauer, 1990; McBrien & Mackauer, 1991)。

综上,烟蚜茧蜂利用内部信号识别未被寄生的和已被自身或同种寄生的寄主。该寄生蜂喜好过寄生已被自身寄生的寄主,这可能与抵御桃蚜内次级共生菌 *Serratia symbiotica* 帮助桃蚜对抗寄生蜂有关。雌蜂倾向于在刚被同种寄生蜂寄生的寄主中产卵,而拒绝在被同种寄生蜂寄生超过 24 h 的寄主中产卵。烟蚜茧蜂可能通过物理打鬥和生理抑制清除多余的幼虫,龄期相对较高的幼虫通常在竞争中获胜。关于烟蚜茧蜂寄主识别机制和种内内部竞争机制,今后还需要进一步探索研究。

参 考 文 献 (References)

- Bai B. 1991. Conspecific superparasitism in two parasitoid wasps, *Aphidius ervi* Haliday and *Aphelinus asychis* Walker: reproductive strategies influence host discrimination. *Canadian Entomologist*, 123(6): 1229–1237
- Bakker K, van Alphen JJM, van Batenburg FHD, van der Hoeven N, Nell NW, van Strien-van Liempt WTFH. 1985. The function of host discrimination and superparasitization in parasitoids. *Oecologia*, 67(4): 572–576
- Brodeur J, Boivin G. 2004. Functional ecology of immature parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 49: 27–49
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2): 129–136
- Chow FJ, Mackauer M. 1984. Inter- and intraspecific larval competition in *Aphidius smithi* and *Praon pequodorum* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Canadian Entomologist*, 116(8): 1097–1107
- Chow FJ, Mackauer M. 1986. Host discrimination and larval competition in the aphid parasite *Ephedrus californicus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 41(3): 243–254
- Cloutier C. 1984. The effect of host density on egg distribution by the solitary parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Canadian Entomologist*, 116(6): 805–811
- Cloutier C, Douse LA, Bauduin F. 1984. Host discrimination in the aphid parasitoid *Aphidius nigripes*. *Canadian Journal of Zoology*, 62(7): 1367–1372
- Fisher RC, Ganesalingam VK. 1970. Changes in the composition of host haemolymph after attack by an insect parasitoid. *Nature*, 227(5254): 191–192
- Godfray HCJ. 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton: Princeton University Press, pp. 126–150
- Harvey JA, Poelman EH, Tanaka T. 2013. Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps. *Annual Review of Entomology*, 58: 333–351
- Liu YH, Kang ZW, Guo Y, Zhu GS, Shah MMR, Song Y, Fan YL, Jing XF, Liu TX. 2016. Nitrogen hurdle of host alternation for a polyphagous aphid and the associated changes of endosymbionts. *Scientific Reports*, 6: 24781
- Mangel M. 1989. An evolutionary interpretation of the “motivation to oviposit”. *Journal of Evolutionary Biology*, 2(3): 157–172
- McBrien H, Mackauer M. 1991. Decision to superparasitize based on larval survival: competition between aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 59(2): 145–150
- Ohta I, Miura K, Kobayashi M. 2001. Life history parameters during immature stage of *Aphidius gifuensis* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae) on green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Applied Entomology and Zoology*, 36(1): 103–109
- Oliver KM, Moran NA, Hunter MS. 2006. Costs and benefits of a super-infection of facultative symbionts in aphids. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 1273–1280
- Oliver KM, Russell JA, Moran NA, Hunter MS. 2003. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America, 100(4): 1803–1807
- Outreman Y, Le Ralec A, Plantegenest M, Chaubet B, Pierre JS. 2001. Superparasitism limitation in an aphid parasitoid: cornicle secretion avoidance and host discrimination ability. *Journal of Insect Physiology*, 47(4/5): 339–348
- Pennachio F, Digilio MC, Tremblay E. 1995. Biochemical and metabolic alterations in *Acyrtosiphon pisum* parasitised by *Aphidius ervi*. *Archives of Insect Biochemistry & Physiology*, 30(4): 351–367
- van Alphen JJM, Nell HW. 1982. Superparasitism and host discrimination by *Asoba ratabida* Nees [Braconidae: Alysiinae], a larval parasitoid of Drosophilidae. *Netherlands Journal of Zoology*, 32(2): 232–260
- van Alphen JJM, Visser ME. 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 35: 59–79
- van den Assem J, van Iersel JJA, Los-den Hartogh RL. 1989. Is being large more important for female than for male parasitic wasps? *Behaviour*, 108(1/2): 160–195
- van Dijken MJ, van Stratum P, van Alphen JJM. 1992. Recognition of individual-specific marked parasitized hosts by the solitary parasitoid *Epidinicarsis lopezi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(2): 77–82
- Vinson SB. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 21: 109–133
- Vinson SB, Iwantsch GF. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 25: 397–419
- Visser ME, Luyckx B, Nell HW, Boskamp GJF. 1992. Adaptive superparasitism in solitary parasitoids: marking of parasitized hosts in relation to the pay-off from superparasitism. *Ecological Entomology*, 17(1): 76–82
- Visser ME, van Alphen JJM, Nell HW. 1990. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of the number of parasitoids depleting a patch. *Behavior*, 114(1/4): 21–36
- Völkl W, Mackauer M. 1990. Age-specific pattern of host discrimination by the aphid parasitoid *Ephedrus californicus* Baker (Hymenoptera: Aphidiidae). *Canadian Entomologist*, 122(2): 349–361
- Wei JN, Li TF, Kuang RP, Wang Y, Yin TS, Wu XF, Zou L, Zhao WY, Cao J, Deng JH. 2003. Mass rearing of *Aphidius gifuensis* (Hymenoptera: Aphidiidae) for biological control of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Biocontrol Science and Technology*, 13(1): 87–97
- Werren JH. 1980. Sex-ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. *Science*, 208(4448): 1157–1159
- Yang S, Yang SY, Zhang CP, Wei JN, Kuang RP. 2009. Population dynamics of *Myzus persicae* on tobacco in Yunnan Province, China, before and after augmentative releases of *Aphidius gifuensis*. *Biocontrol Science and Technology*, 19(1/2): 219–228

(责任编辑:王 璇)