植物保护学报 Journal of Plant Protection，2021，48(5)：1139-1146 DOI：10.13802/j.cnki.zwbhxb.2021.2021866

核型多角体病毒与中红侧沟茧蜂对寄主棉铃虫的联合效应

查 萌 刘方慧 蔡丽美 祝 琳 田志强 刘小侠*

（中国农业大学植物保护学院昆虫学系，北京 100193）

摘要：为明确寄生蜂中红侧沟茧蜂*Microplitis mediator*与核型多角体病毒（nucleopolyhedrovirus，NPV）对寄主棉铃虫*Helicoverpa armigera*的联合效应，测量中红侧沟茧蜂和NPV单处理及复合处理后棉铃虫幼虫的形态学指标，并统计棉铃虫幼虫死亡率及寄生蜂中红侧沟茧蜂子代存活率。结果显示，处理3 d和5 d后，中红侧沟茧蜂和NPV单处理及复合处理的棉铃虫幼虫体长、体宽、头壳宽度、体重均显著低于对照，但各处理之间差异不显著。接入浓度为2.5×10^4 OBs/mL和2.5×10^6 OBs/mL NPV时，中红侧沟茧蜂和NPV这2种生防因子对棉铃虫均表现为拮抗效应或累加效应。接入浓度为2.5×10^4 OBs/mL NPV时，先寄生后接毒和先接毒后寄生处理的棉铃虫实际死亡率分别为4.35%和14.26%；接入浓度为2.5×10^6 OBs/mL NPV时，棉铃虫实际死亡率则分别为31.55%和94.19%，先接毒后寄生处理的棉铃虫实际死亡率均显著高于先寄生后接毒处理的实际死亡率。接入浓度为2.5×10^6 OBs/mL NPV时，先寄生后接毒和先接毒后寄生处理的寄生蜂子代存活率分别为54.51%和3.71%，前者显著高于后者。表明中红侧沟茧蜂寄生和NPV侵染均能显著抑制棉铃虫的生长发育，但两者联合应用时拮抗效应明显且对寄生蜂子代有影响，同时用于生物防治棉铃虫时应谨慎。

关键词：棉铃虫；中红侧沟茧蜂；核型多角体病毒；体长；体宽；体重；头壳宽度；联合效应

Combined effects of nucleopolyhedrovirus and parasitoid *Microplitis mediator* on cotton bollworm *Helicoverpa armigera*

Zha Meng Liu Fanghui Cai Limei Zhu Lin Tian Zhiqiang Liu Xiaoxia*

（Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China）

Abstract: In order to investigate the combined effects of parasitoid *Microplitis mediator* parasitization and nucleopolyhedrovirus (NPV) infection on cotton bollworm *Helicoverpa armigera*, morphological indexes of *H. armigera* larvae treated with NPV and parasitoid alone and combined were measured, and the larval mortality and progeny survival rate of *M. mediator* under different combinations of parasitized and infected treatments were statistically analyzed. The results showed that the body length, body width, head shell width and body weight of *H. armigera* larvae in single and combined treatments were significantly lower than those in the control group after three and five days, but there was no significant difference among the treatments. When the virus concentration was 2.5×10^4 OBs/mL and 2.5×10^6 OBs/mL, the two factors showed antagonistic or additive effects on *H. armigera*. When NPV concentration was 2.5×10^4 OBs/mL, the actual mortality rates were 4.35% and 14.26%, respectively for the parasitized-then-infected group and the infected-then-parasitized group. When NPV concentration was 2.5×

基金项目：国家重点研发计划（2017YFD0201900）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：liuxiaoxia611@cau.edu.cn

收稿日期：2021-06-01

10^6 OBs/mL, the mortality rates of *H. armigera* larvae in two treatments were 31.55% and 94.19%, respectively. The mortality of *H. armigera* in parasitized-then-infected group was higher than that in infected-then-parasitized group. When NPV concentration was 2.5×10^6 OBs/mL, the survival rate of the parasitoid progenies was 54.51% in the parasitized-then-infected group, significantly higher than 3.71%, the rate in the infected-then-parasitized group. The results showed that both *M. mediator* parasitization and NPV infection could significantly suppress the growth and development of *H. armigera*. But the antagonistic effect was obvious and the offspring of parasitoids were affected when the two were applied together. Therefore, it should be cautious to use them together in biological control of cotton bollworm.

Key words: *Helicoverpa armigera*; *Microplitis mediator*; nucleopolyhedrovirus; body length; body width; body weight; head shell width; combined effects

棉铃虫*Helicoverpa armigera*是一种为害严重的多食性害虫，制约着我国棉花、小麦和玉米等经济作物的发展，每年给农业生产造成巨大的损失（Wu et al.，2008）。现阶段，随着种植技术的不断发展，对棉铃虫的防控技术也提出了更高要求。为了实现化学农药的减量控害（杨普云等，2010；刘瑞红等，2014），利用生物防治手段代替化学农药的途径应运而生。

在棉铃虫生物防治中，核型多角体病毒（nucleopolyhedrovirus，NPV）和中红侧沟茧蜂*Microplitis mediator*扮演着重要角色。棉铃虫NPV是一种高效的微生物杀虫剂。当被NPV病毒感染后，初期棉铃虫幼虫不表现明显的外部病症，当发病后其体色变黄，发白，行动异常并逐渐丧失食欲，最后体内组织液化，流出脓状体液（张松斗，2017；魏周秀和刘小侠，2020）。中红侧沟茧蜂是一种单寄生的内寄生蜂，主要寄生夜蛾科幼虫，其寄主包括棉铃虫、黏虫*Mythimna seperata*等重大农业害虫（路子云等，2016；刘文旭等，2018）。中红侧沟茧蜂可寄生低龄棉铃虫，其老熟幼虫在棉铃虫进入暴食期前从寄主体内钻出，此时棉铃虫停止取食，失去为害能力，从而达到防治害虫的目的（张璟等，2018）。

目前关于寄主被寄生蜂寄生后其体内生理生化变化的研究较多，如寄生蜂调控寄主生长发育和生化代谢（王士军，2012），寄主被寄生蜂寄生后体内激素水平变化（Nakai et al.，2005）以及血细胞的凋亡情况（Wan et al.，2015）等。而关于寄生蜂和昆虫病毒对寄主联合作用的研究较少，如Stoianova et al.（2012）发现同时被姬小蜂*Euplectrus plathypenae*寄生和NPV侵染后，甜菜夜蛾*Spodoptera exigua*幼虫体重比2种生防因子单独处理的体重显著降低，且寄生2 d后接毒的寄主幼虫死亡率显著低于仅接毒的幼虫，并建议错开寄生蜂与病毒的释放时间。Zhang et al.（2020）研究发现淡足侧沟茧蜂*M. pallidipes*能增强NPV对甜菜夜蛾的致病力，两者有较好的协同防效，而关于棉铃虫被中红侧沟茧蜂寄生及被NPV侵染后的生长发育及死亡情况鲜见报道，因此，本研究于室内测量被中红侧沟茧蜂寄生以及被NPV侵染后棉铃虫幼虫体长、体宽、头壳宽度、体重以及不同接毒浓度下这2种生防因子对棉铃虫的互作类型及寄生蜂子代的存活情况，以期为利用这2种生防因子调控寄主种群数量提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫：棉铃虫为本实验室采用人工饲料（范贤林等，2003）饲养超过20年的种群，置于温度（26±1）℃、相对湿度（60±10）%、光周期14 L∶10 D的人工气候箱中单头饲养至2龄初幼虫供试。中红侧沟茧蜂蜂种由河北省农业科学院植物保护研究所提供，将蜂茧置于指形管中并置于温度（26±1）℃、相对湿度（60±10）%、光周期14 L∶10 D的人工气候箱中羽化，羽化后每天用10%蜂蜜水饲喂。

供试病毒：5×10^9 OBs/mL棉铃虫NPV原液，购于济南白云实业有限责任公司，用灭菌水将原液逐次稀释为2.5×10^6 OBs/mL和2.5×10^4 OBs/mL浓度的NPV悬浮液，于4℃储存备用。

仪器：PRX-450C-30人工气候箱，宁波海曙赛福试验器仪器厂；SZ680连续变倍体视显微镜，重庆奥特光学仪器有限责任公司。

1.2 方法

1.2.1 寄生和接毒对棉铃虫幼虫形态学指标的影响

本试验共设5个处理，即先寄生后接毒、先接毒后寄生、仅接毒、仅寄生和对照（CK）。（1）先寄生后接毒，即棉铃虫2龄初幼虫先寄生中红侧沟茧蜂雌蜂1头，2 d后接浓度为2.5×10^4 OBs/mL的NPV悬浮

液；(2)先接毒后寄生，即棉铃虫2龄初幼虫先接浓度为2.5×10^4 OBs/mL的NPV悬浮液，2 d后寄生中红侧沟茧蜂雌蜂1头；(3)仅接毒，即棉铃虫2龄初幼虫接浓度为2.5×10^4 OBs/mL的NPV悬浮液；(4)仅寄生，即棉铃虫2龄初幼虫寄生中红侧沟茧蜂雌蜂1头；(5)CK，即正常生长的棉铃虫2龄初幼虫。每个处理3个生物学重复，每个重复观察30头试虫。

寄生方法：采用单头寄生方法。在高1.5 cm、直径9 cm的培养皿中引入羽化后交配过的中红侧沟茧蜂雌蜂1头，然后用毛笔挑取棉铃虫2龄初幼虫放入皿内，观察雌蜂的产卵行为，发生1次后用毛笔移出棉铃虫幼虫，换另1头未寄生的棉铃虫幼虫重复操作，将寄生过的棉铃虫幼虫用干净的人工饲料于温度(26±1)℃、相对湿度(60±10)%、光周期14 L∶10 D的人工气候箱中单头饲养。接毒方法：将浓度为2.5×10^4 OBs/mL的NPV悬浮液10 μL均匀滴加到长0.5 cm、宽0.5 cm、高0.1 cm的饲料块表面，置于高33 mm、上下直径分别为37 mm和29 mm的塑料盒中，接入单头饥饿10~12 h的棉铃虫2龄初幼虫，取食24 h后将棉铃虫转移至新鲜干净的人工饲料中于温度(26±1)℃、相对湿度(60±10)%、光周期14 L∶10 D的人工气候箱中单头饲养。

将寄生和接毒复合处理完成的时间定为第0天，此时仅寄生、仅接毒和对照的棉铃虫2龄初幼虫从2龄初起已生长2 d，于复合处理完成的第1、3、5天分别测量各处理棉铃虫幼虫体长、体宽、体重和头壳宽度4个形态学指标，用游标卡尺测量体长，在显微镜下测量体宽和头壳宽度，用电子天平称量体重。

1.2.2　寄生和接毒处理顺序对棉铃虫幼虫的联合效应

本试验处理设置如下：(1)2龄先寄生后3龄接毒，即棉铃虫2龄初幼虫先寄生中红侧沟茧蜂雌蜂1头，2 d后分别接浓度为2.5×10^4 OBs/mL和2.5×10^6 OBs/mL的NPV悬浮液；(2)2龄先接毒后3龄寄生，即棉铃虫2龄初幼虫先分别接浓度为2.5×10^4 OBs/mL和2.5×10^6 OBs/mL的NPV悬浮液，2 d后寄生中红侧沟茧蜂雌蜂1头；(3)2龄仅接毒和3龄仅接毒，即棉铃虫2龄初和3龄初幼虫分别接浓度为2.5×10^4 OBs/mL和2.5×10^6 OBs/mL的NPV悬浮液；(4)2龄仅寄生和3龄仅寄生，即棉铃虫2龄初和3龄初幼虫分别寄生中红侧沟茧蜂雌蜂1头，每个处理3个生物学重复，每个重复观察30头棉铃虫。处理后第8天寄生蜂幼虫钻出寄主体外，统计各处理下棉铃虫的死亡情况和寄生蜂子代蜂茧的羽化情况，计算棉铃虫的实际死亡率和寄生蜂子代蜂的羽化率，即寄生蜂子代存活率。寄生和接毒复合处理中棉铃虫期望死亡率为复合处理中各单独处理的棉铃虫实际死亡率之和。

采用共毒因子确定NPV与中红侧沟茧蜂的联合效应，共毒因子$=(O_c-O_e)/O_e\times100$ (Liu et al., 2006)，式中O_c为实际死亡率，O_e为期望死亡率。当共毒因子≥20时，NPV与中红侧沟茧蜂联合作用表现为协同效应；当共毒因子≤−20时，两者联合作用表现为拮抗效应；当−20<共毒因子<20时，两者联合作用表现为累加效应(Guan et al., 2009)。

1.3　数据分析

利用SPSS 25.0软件对试验数据进行统计分析，应用Duncan多重比较法进行差异显著性检验。

2　结果与分析

2.1　寄生和接毒对棉铃虫幼虫形态学指标的影响

寄生和接毒处理能显著抑制寄主棉铃虫的生长发育。处理1 d后，仅接毒、仅寄生、先寄生后接毒和先接毒后寄生处理的棉铃虫幼虫体长、体宽和体重均低于对照，而头壳宽度与对照差异不大，处理3 d和5 d后，仅接毒、仅寄生、先寄生后接毒和先接毒后寄生处理的棉铃虫幼虫体长、体宽、头壳宽度和体重均显著低于对照($P<0.05$，表1)。随着处理时间的延长4个形态学指标逐渐增加，但增加较缓慢。先寄生后接毒和先接毒后寄生2个处理的棉铃虫体长、体宽、头壳宽度和体重均无显著差异；先寄生后接毒和先接毒后寄生处理1 d后，个别指标与仅接毒或仅寄生的差异显著外，仅接毒、仅寄生、先寄生后接毒和先接毒后寄生4个处理的棉铃虫体长、体宽、头壳宽度和体重之间均差异不显著；处理3 d和5 d后，仅接毒、仅寄生、先寄生后接毒和先接毒后寄生处理之间均差异不显著(表1)。

2.2　寄生和接毒处理顺序对棉铃虫幼虫的联合效应

2.2.1　对棉铃虫实际死亡率的联合效应

先接毒后寄生处理的棉铃虫实际死亡率大于先寄生后接毒处理的棉铃虫实际死亡率。当接毒浓度为2.5×10^4 OBs/mL时，先寄生后接毒和先接毒后寄生处理的棉铃虫实际死亡率分别为4.35%和14.26%，且前者显著低于后者($P<0.05$)；当接毒浓度为2.5×10^6 OBs/mL时，先寄生后接毒和先接毒后寄生处理的棉铃虫实际死亡率分别为31.55%和94.19%，且前者显著低于后者($P<0.05$，表2)。仅寄生和仅接毒处理的棉铃虫实际死亡率均随着棉铃虫龄期的升高而降低，且接毒浓度越高，棉铃虫实际死亡率越高(表2)。此外，当接毒浓度为2.5×10^4 OBs/mL

时，中红侧沟茧蜂与NPV的共毒因子均小于−20，两者均表现为拮抗效应；当接毒浓度为2.5×10^6 OBs/mL时，2龄先寄生后3龄接毒处理下中红侧沟茧蜂与NPV表现为拮抗效应，而2龄先接毒后3龄寄生处理下二者表现为累加效应（表2）。

2.2.2 对寄生蜂子代存活率的联合效应

寄生和接毒组合处理的寄生蜂子代存活率均低于仅寄生处理的，且先寄生后接毒处理的寄生蜂子代存活率高于先接毒后寄生处理的。当接毒浓度为2.5×10^4 OBs/mL时，先寄生后接毒和先接毒后寄生处理的寄生蜂子代存活率分别达到63.31%和60.17%，两者之间差异不显著；当接毒浓度增加至2.5×10^6 OBs/mL时，先寄生后接毒处理的寄生蜂子代存活率为54.51%，而先接毒后寄生处理的寄生蜂子代存活率仅有3.71%，显著低于先寄生后接毒处理（$P<0.05$）。此外，除2龄先寄生后3龄接毒且接毒浓度为2.5×10^4 OBs/mL处理的寄生蜂子代存活率与其对照差异不显著以外，其他3个寄生和接毒组合处理的寄生蜂子代存活率均显著低于其对照（$P<0.05$，表2）

表1 接种核型多角体病毒和中红侧沟茧蜂寄生后棉铃虫幼虫的形态变化

Table 1 Morphological changes of *Helicoverpa armigera* larvae infected with nucleopolyhedrovirus and parasitized by *Microplitis mediator*

不同处理 Different treatments	处理1 d后 After one day of treatment			
	体长 Body length/mm	体宽 Body width/mm	头壳宽度 Head shell width/mm	体重 Body weight/mg
对照CK	8.05±0.35 a	1.48±0.06 a	0.76±0.02 a	13.03±0.83 a
仅接毒 Infected	7.20±0.27 ab	1.35±0.07 ab	0.76±0.03 a	10.89±1.13 a
仅寄生 Parasitized	5.95±0.27 c	1.12±0.05 c	0.60±0.02 b	5.46±0.70 b
先寄生后接毒 Parasitized then infected	7.20±0.19 ab	1.28±0.05 abc	0.73±0.03 a	7.22±0.47 b
先接毒后寄生 Infected then parasitized	6.69±0.19 bc	1.25±0.05 bc	0.76±0.02 a	6.28±0.50 b
不同处理 Different treatments	处理3 d后 After three days of treatment			
	体长 Body length/mm	体宽 Body width/mm	头壳宽度 Head shell width/mm	体重 Body weight/mg
对照CK	13.19±0.36 a	2.37±0.08 a	1.38±0.08 a	52.60±6.04 a
仅接毒 Infected	8.20±0.34 b	1.51±0.07 b	0.90±0.05 b	17.56±1.17 b
仅寄生 Parasitized	8.03±0.44 b	1.53±0.06 b	0.86±0.03 b	10.48±0.81 b
先寄生后接毒 Parasitized then infected	8.36±0.17 b	1.63±0.05 b	0.89±0.02 b	15.55±0.88 b
先接毒后寄生 Infected then parasitized	7.56±0.22 b	1.44±0.05 b	0.82±0.02 b	10.40±0.45 b
不同处理 Different treatments	处理5 d后 After five days of treatment			
	体长 Body length/mm	体宽 Body width/mm	头壳宽度 Head shell width/mm	体重 Body weight/mg
对照CK	17.61±0.76 a	3.18±0.06 a	2.18±0.08 a	124.02±7.90 a
仅接毒 Infected	9.02±0.58 b	1.65±0.09 b	1.09±0.10 b	19.39±1.64 b
仅寄生 Parasitized	8.80±0.45 b	1.73±0.07 b	0.91±0.02 b	14.20±0.76 b
先寄生后接毒 Parasitized then infected	10.38±0.42 b	1.71±0.07 b	1.01±0.03 b	18.15±0.49 b
先接毒后寄生 Infected then parasitized	8.99±0.08 b	1.61±0.07 b	1.02±0.05 b	17.29±0.80 b

表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经Duncan多重比较法检验在$P<0.05$水平差异显著。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level used by Duncan multiple comparison method.

表2 接种核型多角体病毒和中红侧沟茧蜂寄生不同处理对棉铃虫和寄生蜂子代的联合效应

Table 2 Combined effects of different treatments of nucleopolyhedrovirus and *Microplitis mediator* on *Helicoverpa armigera* and *M. mediator* offspring

处理 Treament	接毒浓度 Virus feeding concentration/（OBs/mL）	实际死亡率 Actual mortality/%	期望死亡率 Expected mortality/%	共毒因子 Cotoxicity factor	互作类型 Type of interaction	寄生蜂子代存活率 Survival rate of the progenies of parasitoids/%
2龄先寄生后3龄接毒 2nd instar parasitized then 3rd instar infected	2.5×10^4	4.35±0.01 f	24.25	−82	拮抗效应 Antagonism	63.31±5.99 bc
	2.5×10^6	31.55±3.78 c	90.06	−65	拮抗效应 Antagonism	54.51±0.38 c
2龄先接毒后3龄寄生 2nd instar infected then 3rd instar parasitized	2.5×10^4	14.26±2.46 de	40.98	−65	拮抗效应 Antagonism	60.17±7.25 bc
	2.5×10^6	94.19±2.10 a	99.49	−5	累加效应 Additive	3.71±0.08 d
2龄仅接毒 2nd instar infected	2.5×10^4	35.00±0.96 c	–	–	–	–
	2.5×10^6	93.51±0.37 a	–	–	–	–
3龄仅接毒 3rd instar infected	2.5×10^4	17.11±0.96 d	–	–	–	–
	2.5×10^6	82.92±7.15 b	–	–	–	–
2龄仅寄生 2nd instar parasitized	–	7.14±0.99 ef	–	–	–	69.05±1.82 b
3龄仅寄生 3rd instar parasitized	–	5.98±0.77 ef	–	–	–	83.32±0.23 a

表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经Duncan多重比较法检验在$P<0.05$水平差异显著。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level used by Duncan multiple comparison method.

3 讨论

寄主幼虫被寄生蜂寄生或感染NPV后，其取食和生长发育均受到明显抑制作用（时敏等，2020）。寄生蜂对寄主生长发育的影响主要表现在两方面，一方面是抑制寄主的体重增长，且寄主体重的降低可能是由于取食量减少所致（Huang et al.，2008；Chu et al.，2014）；另一方面表现为寄主发育减缓、发育历期延长（白素芬等，2005；李欣等，2005）。NPV是寄主种群数量的重要调节因子（Luna-Espino et al.，2018；Abid et al.，2020），接毒后存活的昆虫在发育历期、蛹重和产卵量等方面都会发生变化（蒋杰贤等，2004）。与寄主被寄生蜂寄生类似，感染NPV同样会使寄主取食量大幅度减少（胡萃等，1990），这可能是造成接毒寄主生长发育速率降低的原因之一。本研究结果显示中红侧沟茧蜂与NPV均使棉铃虫幼虫形态学指标增加缓慢，表明棉铃虫生长发育受到抑制；此外，在试验后期观察到先寄生后接毒、先接毒后寄生、仅接毒、仅寄生4个处理的棉铃虫幼虫取食行为明显减少，推测可能是在发育后期，寄生蜂和NPV的寄生因子通过影响寄主的正常取食来抑制其生长，但4个处理组之间的寄主形态指标总体来说无太大差异，表明寄生和接毒单独或共同处理以及处理的不同先后顺序对棉铃虫的生长发育作用影响不大。

利用寄生蜂和昆虫病毒进行生物防治时，两类生防因子之间可能存在协同或拮抗效应，因此在选择防治策略前必须先明确它们之间的相互作用。部分研究表明寄生蜂和病毒在害虫防治过程中具有增效作用，如Guo et al.（2013）研究结果显示寄生蜂对病毒致病力的影响与接毒浓度有关，在适宜的接毒浓度下，斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricornis* 与NPV同时处理寄主甜菜夜蛾或寄生1 d后接毒，寄生蜂均能显著增强寄主幼虫对病毒的敏感性；Matthews et al.（2004）研究发现黏虫悬茧蜂 *Meteorus gyrator* 与颗粒体病毒联合使用时，寄主草安夜蛾 *Lacanobia oleracea* 的死亡率显著高于单独使用病毒或寄生蜂。部分研究结果显示寄生蜂的存在不会影响病毒的致病性，如Stoianova et al.（2012）研究发现姬小蜂和病毒同时处理或间隔1 d处理后寄主的死亡率与仅接毒处理无显著差异，表明寄生蜂与病毒在综合防治方案中可以兼容。本研究结果显示中红侧沟茧蜂和NPV共同使用对棉铃虫大多表现为拮抗作用，可能是由于寄生削弱了病毒的致病力，从而导致寄

主棉铃虫死亡率下降，原因有3个：(1)寄生蜂幼虫在寄主体内生长发育时会摄取寄主体内的养分，而病毒的主要增殖场所是在富含营养的脂肪体中，因此被寄生后寄主的营养缺乏会直接减弱病毒的繁殖力(Cossentine，2009)；(2)寄生蜂会抑制寄主的生长，直至寄生蜂老熟幼虫从寄主体内钻出时棉铃虫的体型也仅相当于4龄大小，大大限制了病毒的指数增长(Pruijssers et al.，2009)；(3)茧蜂科寄生蜂可以分泌诱导寄主血细胞凋亡的蛋白，而细胞凋亡正是阻止杆状病毒在寄主组织间传播的有效途径，故也会影响病毒在寄主体内的增殖(Li et al.，2014)。此外，本研究结果还表明在2种接毒浓度下，先接毒后寄生处理的棉铃虫的实际死亡率均明显高于先寄生后接毒的处理，推测一方面可能是由于前者棉铃虫接毒龄期为2龄初，而后者棉铃虫接毒龄期为3龄初，低龄期寄主幼虫对病毒的抵抗能力较弱而导致寄主更高的死亡率；另一方面可能是由于棉铃虫若先感染病毒再被寄生，在被寄生时棉铃虫体内病毒增殖量已达到一定程度，此时寄生蜂寄生因子对病毒的促进作用更加明显，最终给寄主造成更大的伤害。本研究结果显示只有在接高浓度病毒后寄生处理的组合中这2个生防因子才表现为累加效应，可能是因为病毒导致的棉铃虫死亡率较高，占主导地位，而寄生对棉铃虫死亡率的贡献作用不明显，最终导致二者呈现累加效应。

本研究结果还表明接入NPV浓度越高且接毒时间早于寄生，则棉铃虫幼虫体内中红侧沟茧蜂子代的存活率也更低。Rabie et al.(2010)和Lu et al.(2017)研究结果表明寄生蜂的存活率与感染病毒的浓度以及寄生相对于接毒的时间有关，接毒浓度越高、寄主越早感染病毒，寄生蜂完成发育的概率则越小。本研究结果中寄生和接毒组合处理的寄生蜂子代存活率低的一个原因可能是感染病毒导致寄主大量死亡，体内的寄生蜂幼虫无法完成生活史(Nakai & Kunimi，1998；Cossentine，2009)。另外，先接毒后寄生处理的寄生蜂存活率明显低于先寄生后接毒的处理，一方面可能是由于寄生蜂在寄生前2 d已经感染病毒，病毒与中红侧沟茧蜂卵或幼蜂竞争寄主体内的营养物质，致使寄生蜂发育早期营养物质不足而不能顺利结茧出蜂，但若在寄生后第2天感染病毒，寄生蜂幼虫已发育至较高龄期，此时病毒相对于幼蜂的竞争力不明显，因此对寄生蜂影响较小(Matthews et al.，2004；Jiang et al.，2011；Guo et al.，2013)。另一方面推测还可能由于NPV诱导棉铃虫产生某些有害于未成熟寄生蜂生存和发育的物质，致使寄生蜂无法完成正常发育过程(Kyei-Poku & Kunimi，1998)。

综上所述，中红侧沟茧蜂寄生与NPV不同处理顺序组合对棉铃虫的形态指标影响差异不大，而对棉铃虫的联合致死作用表现为拮抗效应，且先接毒后寄生处理的高于先寄生后接毒处理，这可能与寄生蜂、病毒在寄主体内的资源竞争有关，具体原因还需进一步探究。除了处理的先后顺序，感染病毒的浓度也影响棉铃虫的死亡率，即病毒浓度越高导致棉铃虫死亡率越高，但相应的对寄生蜂后代也会造成更大的伤害，因此在实际应用这2种生防因子时应当注意，将释放寄生蜂的时间早于释放病毒的时间可能会减少对寄生蜂种群的不利影响。

参 考 文 献 (References)

Abid AD, Saeed S, Zaka SM, Shahzad S, Ali M, Iqbal M, Iqbal N, Jamal ZA. 2020. Field evaluation of nucleopolyhedrosis virus and some biorational insecticides against *Helicoverpa armigera* Hubner (Noctuidae: Lepidoptera). Saudi Journal of Biological Sciences, 27(8): 2106−2110

Bai SF, Chen XX, Cheng JA, Fu WJ, He JH. 2005. Effect of wasp-associated factors of *Cotesia plutellae* on growth and development of *Plutella xylostella* larvae. Journal of Plant Protection, 32(3): 235−240 (in Chinese) [白素芬, 陈学新, 程家安, 符文俊, 何俊华. 2005. 菜蛾盘绒茧蜂主要寄生因子对寄主小菜蛾生长发育的调控. 植物保护学报, 32(3): 235−240]

Chu YN, Michaud JP, Zhang J, Li Z, Wang YZ, Chen H, Li JC, Lu ZY, Zhang QW, Liu XX. 2014. Performance of *Microplitis tuberculifer* (Hymenoptera: Braconidae) parasitizing *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) in different larval instars. Biological Control, 69: 18−23

Cossentine JE. 2009. The parasitoid factor in the virulence and spread of lepidopteran baculoviruses. Virologica Sinica, 24(4): 305−314

Fan XL, Lu MG, Meng XQ, Rui CH. 2003. An improved rearing technique for *Helicoverpa armigera*. Entomological Knowledge, 40(1): 85−87 (in Chinese) [范贤林, 卢美光, 孟香清, 芮昌辉. 2003. 棉铃虫室内饲养技术的改进. 昆虫知识, 40(1): 85−87]

Guan XM, Liu XX, Lu ZQ, Zhao ZW, Zhang QW, Xia JY. 2009. Influence of tannic acid and Cry1Ac toxin of *Bacillus thuringiensis* on larval survival, growth, and development of *Helicoverpa armigera*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 132(1): 50−58

Guo HF, Fang JC, Zhong WF, Liu BS. 2013. Interactions between *Meteorus pulchricornis* and *Spodoptera exigua* multiple nucleopoly-

hedrovirus. Journal of Insect Science, 13(12): 1−12

Hu C, Ye GY, Lin GM, Wu WL, Zhu JQ, Shang JN. 1990. Effect of the nuclear polyhedrosis virus from tea geometrid (*Ectropis obliqua hypulina*) on feeding, growth and development of tea geometrid larvae. Journal of Zhejiang Agricultural University, 16(2): 113−118 (in Chinese) [胡萃, 叶恭银, 林高明, 吴伟龙, 朱俊庆, 商建农. 1990. 茶尺蠖NPV对茶尺蠖幼虫取食及生长发育的影响. 浙江农业大学学报, 16(2): 113−118]

Huang F, Cao TT, Shi M, Chen YF, Chen XX. 2008. Parasitism-induced effects on host growth and metabolic efficiency in *Plutella xylostella* larvae parasitized by *Cotesia vestalis* or *Diadegma semiclausum*. Insect Science, 15(3): 237−243

Jiang JX, Hu SP, Ji XY, Liu JJ, Yuan YD. 2004. The control effect of *Spodoptera exgiua* nuclear polyhedrosis virus on its host population. Journal of Plant Protection, 31(4): 383−389 (in Chinese) [蒋杰贤, 胡颂平, 季香云, 刘劲军, 袁永达. 2004. 甜菜夜蛾核型多角体病毒对宿主种群的控制作用. 植物保护学报, 31(4): 383−389]

Jiang JX, Zeng AP, Ji XY, Wan NF, Chen XQ. 2011. Combined effect of nucleopolyhedrovirus and *Microplitis pallidipes* for the control of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*. Pest Management Science, 67(6): 705−713

Kyei-Poku GK, Kunimi Y. 1998. Nondevelopment of *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae) in entomopoxvirus-infected larvae of *Pseudaletia separata* (Lepidoptera: Noctuidae). Biological Control, 11(3): 209−216

Li M, Pang ZY, Xiao W, Liu XY, Zhang Y, Yu DS, Yang MJ, Yang Y, Hu JS, Luo KJ. 2014. A transcriptome analysis suggests apoptosis-related signaling pathways in hemocytes of *Spodoptera litura* after parasitization by *Microplitis bicoloratus*. PLoS ONE, 9(10): e110967

Li X, Cui L, Bai SF, Yuan GH. 2005. The capacity of regulation on development of host diamondback moth, *Plutella xylostella*, by endoparasitoids. Journal of Henan Agricultural University, 39(3): 308−311, 316 (in Chinese) [李欣, 崔莉, 白素芬, 原国辉. 2005. 内寄生蜂对寄主小菜蛾发育的调控能力研究. 河南农业大学学报, 39(3): 308−311, 316]

Liu RH, Yu FH, Zhang JP. 2014. Occurrence regularity and control technology of *Helicoverpa armigera* (Hubner) in Shihezi. Chinese Agricultural Science Bulletin, 30(7): 292−296 (in Chinese) [刘瑞红, 喻峰华, 张建萍. 2014. 石河子地区棉铃虫发生规律及药剂防治技术. 中国农学通报, 30(7): 292−296]

Liu WX, Ma AH, Lu ZY, Ran HF, Li JC. 2018. Release of the parasitoid *Microplitis mediator* to control *Helicoverpa armigera* in corn and pepper fields. Chinese Journal of Applied Entomology, 55(1): 39−43 (in Chinese) [刘文旭, 马爱红, 路子云, 冉红凡, 李建成. 2018. 释放中红侧沟茧蜂对玉米、辣椒田棉铃虫的防治效果. 应用昆虫学报, 55(1): 39−43]

Liu XX, Zhang QW, Xu BL, Li JC. 2006. Effects of Cry1Ac toxin of *Bacillus thuringiensis* and nuclear polyhedrosis virus of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on larval mortality and pupation. Pest Management Science, 62(8): 729−737

Lu ZQ, Li Z, Lu ZY, Li JC, Yang YH, Zhang QW, Liu XX. 2017. Interaction between endoparasitoid *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) and nucleopolyhedrovirus in larvae of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). Biological Control, 115: 152−156

Lu ZY, Ma AH, Ran HF, Liu WX, Liu XX, Li JC, Zhang QW. 2016. Effects of parasitism by *Microplitis mediator* (Haliday) on the feeding and development of *Mythimna separata* (Walker) larvae. Chinese Journal of Applied Entomology, 53(5): 982−987 (in Chinese) [路子云, 马爱红, 冉红凡, 刘文旭, 刘小侠, 李建成, 张青文. 2016. 中红侧沟茧蜂寄生对粘虫幼虫取食及生长发育的影响. 应用昆虫学报, 53(5): 982−987]

Luna-Espino JC, Castrejón-Gómez VR, Pineda S, Figueroa JI, Martínez AM. 2018. Effect of four multiple nucleopolyhedrovirus isolates on the larval mortality and development of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae): determination of virus production and mean time to death. Florida Entomologist, 101(2): 153−159

Matthews HJ, Smith I, Bell HA, Edwards JP. 2004. Interactions between the parasitoid *Meteorus gyrator* (Hymenoptera: Braconidae) and a granulovirus in *Lacanobia oleracea* (Lepidoptera: Noctuidae). Environmental Entomology, 33(4): 949−957

Nakai M, Kunimi Y. 1998. Effects of the timing of entomopoxvirus administration to the smaller tea tortrix, *Adoxophyes* sp. (Lepidoptera: Tortricidae) on the survival of the endoparasitoid, *Ascogaster reticulatus* (Hymenoptera: Braconidae). Biological Control, 13(1): 63−69

Nakai M, Shiotsuki T, Kunimi Y. 2005. An entomopoxvirus and a granulovirus have different impacts on *Adoxophyes honmai* (Tortricidae, Lepidoptera) simultaneously parasitized by *Ascogaster reticulatus* (Braconidae: Hymenoptera). Biological Control, 33(2): 230−237

Pruijssers AJ, Falabella P, Eum JH, Pennacchio F, Brown MR, Strand MR. 2009. Infection by a symbiotic polydnavirus induces wasting and inhibits metamorphosis of the moth *Pseudoplusia includens*. The Journal of Experimental Biology, 212(18): 2998−3006

Rabie MM, Seraj AA, Talaei-Hassanloui R. 2010. Interaction between MbMNPV and the braconid parasitoid *Habrobracon hebetor* (Hym., Braconidae) on larvae of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lep., Noctuidae). Biocontrol Science and Technology, 20(10): 1075−1078

Shi M, Tang P, Wang ZZ, Huang JH, Chen XX. 2020. Review of research on parasitoids and their use in biological control in China. Chinese Journal of Applied Entomology, 57(3): 491−548 (in Chinese) [时敏, 唐璞, 王知知, 黄健华, 陈学新. 2020. 中国寄生蜂研究及其在害虫生物防治中的应用. 应用昆虫学报, 57(3): 491−548]

Stoianova E, Williams T, Cisneros J, Muñoz D, Murillo R, Tasheva E, Caballero P. 2012. Interactions between an ectoparasitoid and a nucleopolyhedrovirus when simultaneously attacking *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Applied Entomology, 136(8): 596−604

Wan NF, Ji XY, Zhang H, Yang JH, Jiang JX. 2015. Nucleopolyhedrovirus infection and/or parasitism by *Microplitis pallidipes* Szepligeti affect hemocyte apoptosis of *Spodoptera exigua* (Hübner) larvae. Journal of Invertebrate Pathology, 132: 165−170

Wang SJ. 2012. Regulation mechanism of *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) and its host *Mythimna separata* (Walker). Guangdong Agricultural Sciences, 39(8): 81−86 (in Chinese) [王士军. 2012. 中红侧沟茧蜂与寄主粘虫之间的生理调控机制. 广东农业科学, 39(8): 81−86]

Wei ZX, Liu XX. 2020. Field efficacy test of *Helicoverpa armigera* nuclear polyhedrosis virus (NPV) against *Helicoverpa armigera* larvae in seed producing maize. Agricultural Science-Technology and Information, (11): 9−10 (in Chinese) [魏周秀, 刘小侠. 2020. 棉铃虫核型多角体病毒(NPV)防治制种玉米棉铃虫幼虫田间药效试验. 农业科技与信息, (11): 9−10]

Wu KM, Lu YH, Feng HQ, Jiang YY, Zhao JZ. 2008. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with Bt toxin-containing cotton. Science, 321(5896): 1676−1678

Yang PY, Xiong YK, Yin Z, Shan XN. 2010. Progress and prospect of green prevention and control technology demonstration work. China Plant Protection, 30(4): 37−38 (in Chinese) [杨普云, 熊延坤, 尹哲, 单绪南. 2010. 绿色防控技术示范工作进展与展望. 中国植保导刊, 30(4): 37−38]

Zhang H, Jiang JX, Chen YJ, Wang JY, Ji XY, Wan NF. 2020. Contribution of a parasitoid species to multiplication and transmission of a multiple nucleopolyhedrovirus in caterpillars. Journal of Applied Entomology, 144(4): 308−314

Zhang J, Liu XX, Lu ZY, Li JC, Zhang QW, Li Z. 2018. Impact of parasitism by *Microplitis mediator* on the behavior of *Helicoverpa armigera* larvae. Chinese Journal of Applied Entomology, 55(1): 32−38 (in Chinese) [张璟, 刘小侠, 路子云, 李建成, 张青文, 李贞. 2018. 中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫幼虫行为的影响. 应用昆虫学报, 55(1): 32−38]

Zhang SD. 2017. Molecular mechanism of climbing behavior of *Helicoverpa armigera* larvae triggered by HaSNPV. Ph. D thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [张松斗. 2017. 核型多角体病毒诱导棉铃虫幼虫上爬行为的分子机制研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学]

（责任编辑：张俊芳）