



刘晓博, 任利利, 石娟, 骆有庆. 我国松树蜂雌虫的生殖潜力研究 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (5): 1076–1083.

## 我国松树蜂雌虫的生殖潜力研究

刘晓博<sup>1,2</sup>, 任利利<sup>1,2</sup>, 石娟<sup>1,2\*</sup>, 骆有庆<sup>1,2\*</sup>

(1. 北京林业大学林木有害生物防治北京市重点实验室, 北京 100083;

2. 中法欧亚森林入侵生物联合实验室, 北京林业大学和法国农科院, 北京 100083)

**摘要:** 松树蜂 *Sirex noctilio* 是一种严重危害松属植物 *Pinus* spp. 的入侵生物, 其扩散和繁殖能力强, 为了明确我国松树蜂的繁殖力及其影响因素, 本研究调查统计了不同个体大小、不同线虫感染状态、不同产卵次数对松树蜂怀卵量的影响。结果表明, 松树蜂怀卵量与前胸背板宽呈指数相关; 有线虫感染的松树蜂怀卵量均值略小于无线虫感染的松树蜂怀卵量均值, 但两者差异不显著; 未产卵的初羽化雌虫怀卵量为  $147.80 \pm 10.22$  粒, 产卵至死的松树蜂怀卵量为  $50.22 \pm 5.46$  粒, 推算松树蜂死亡时已产卵 30 次左右, 松树蜂单头雌虫一生平均产卵 97.58 粒。在观察时段  $17.49 \sim 23.15^\circ\text{C}$  温度范围内, 其产卵次数与温度密切相关, 随温度升高产卵次数增多, 温度下降产卵次数减少。此外还改进了松树蜂繁殖力公式, 进行了我国松树蜂的繁殖力估算。本研究明确了松树蜂的繁殖力和个体大小、线虫感染的关系以及环境温度对其产卵繁殖的影响, 为评估松树蜂危害、预测松树蜂种群扩散和制定松树蜂防控措施提供了重要参考。

**关键词:** 松树蜂; 生殖潜力; 个体大小; 产卵次数; 温度

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 05-1076-08

### The potential fecundity of *Sirex noctilio* in China

LIU Xiao-Bo<sup>1,2</sup>, REN Li-Li<sup>1,2</sup>, SHI Juan<sup>1,2\*</sup>, LUO You-Qing<sup>1,2\*</sup> (1. Beijing Key Laboratory for Forest Pest Control, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. IFOPE International Associated Laboratory, INRA-Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** *Sirex noctilio* is a seriously harmful invasive organism for *Pinus* with strong diffusive and reproductive capacity. To determine the fecundity and its influencing factors, this study investigated the number of eggs carried by *S. noctilio* females with different size, different nematode infection status and different oviposition frequency. The results showed that egg content of *S. noctilio* was correlated with the width of prothorax, showing a positive exponential correlation. The number of eggs of parasitized females was slightly less than that of non-parasitized females, but the difference between them was not significant. Newly emerged females carry  $147.80 \pm 10.22$  eggs and  $50.22 \pm 5.46$  eggs remained after death. Estimates show that *S. noctilio* oviposited about 30 times before death, and one female oviposited 97.58 eggs throughout its life. In observation time, that temperature range  $17.49^\circ\text{C}$  from  $23.15^\circ\text{C}$ , the oviposition frequency of *S. noctilio* was strongly correlated with temperature. The oviposition frequency increased with temperature, and oviposition frequency decreased with temperature. At the same time, the fertility formula was improved, and fertility estimation of *S. noctilio* in China is carried out, according to the survey data.

基金项目: 林业公益性行业科研专项 (201504304); 北京市科技计划 (Z171100001417005)

作者简介: 刘晓博, 男, 1988 年生, 河北邢台人, 博士研究生, 研究方向为森林昆虫学, E-mail: superliuqb@163.com

\* 通讯作者 Author for correspondence: 石娟, E-mail: shi\_juan@263.net; 骆有庆, E-mail: youqingluo@126.com

收稿日期 Received: 2019-09-09; 接受日期 Accepted: 2019-10-16

This study defines the reproductive potential of *S. notilio* with the effect of individual size and nematode infection and the effect of environmental temperature on its reproduction, and provides an important reference for assessing the damage of *S. notilio*, predicting the spread of *S. notilio* and developing the prevention and control measures for *S. notilio*.

**Key words:** *Sirex noctilio*; potential fecundity; size; oviposition frequency; temperature

松树蜂 *Sirex noctilio* F. 属膜翅目 Hymenoptera 树蜂科 Siricidae 树蜂属 *Sirex*, 原产于欧洲和北非, 在很多国家和地区是一种危害严重的入侵生物。自 1900 年入侵新西兰以来, 松树蜂在全球不断入侵新的地区并造成巨大经济损失, 1961 年入侵澳大利亚、1980 年入侵乌拉圭、1985 年入侵阿根廷、1988 年入侵巴西、1994 年入侵南非、2001 年入侵智利、2004 年入侵美国、2005 年入侵加拿大 (Hurley *et al.*, 2012; Lantschner *et al.*, 2014)。在 1946–1951 年间, 松树蜂造成了新西兰 12 万 ha 松林中 30% 辐射松的死亡 (Rawlings, 1955)。在澳大利亚南部, 1987–1989 年曾爆发松树蜂危害, 造成 500 万树木死亡, 带来了 1 000~1 200 万澳元经济损失 (Haugen, 1990)。在巴西, 松树蜂入侵了 3.5 万 ha 松林, 预计每年造成 660 万美元的损失 (Bedding and Iede, 2005)。南非的 Eastern Cape 和 KwaZulu-Natal 两省也有 3.5 万 ha 松林受害, 总共造成了 3 亿美元的损失 (Hurley *et al.*, 2007)。Yemshanov 等人使用生态经济学的方法估算了松树蜂可能造成的损失, 预计未来 20 年, 松树蜂在加拿大东部地区每年可能造成 0.86~2.54 亿加币的损失 (Yemshanov *et al.*, 2009)。近年松树蜂也入侵到我国, 在东北地区引起大量樟子松死亡, 造成了巨大经济损失 (Li *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017)。松树蜂幼虫蛀干危害, 而成虫携带的共生菌 *Amylostereum areolatum* 和毒素, 可在产卵时同虫卵一起注入树干, 导致寄主树木衰弱和死亡 (Coutts, 1969; Madden, 1988)。松树蜂寄主广泛, 主要危害松属植物, 在高种群密度时或危害爆发时可危害健康树木, 是树蜂科中唯一可以危害健康树木的种类 (Madden, 1975; Spradbery and Kirk, 1981; Bordeaux and Dean, 2012)。

松树蜂的自然扩散能力强, 目前估计每年入侵扩散速度为 30~50 km (Haugen *et al.*, 1990; Tribe and Cillie, 2004)。Evans 对比了 7 种入侵北美的昆虫扩散速度, 包括舞毒蛾 *Lymantria dispar* L.、*Adelges piceae* Ratz.、铁杉球蚜 *Adelges tsugae* Annand、松切梢小蠹 *Tomicus piniperda* L.、白蜡窄

吉丁 *Agrilus planipennis* Fairmaire、*Pyrrhalta viburni* Paykull、松树蜂 *Sirex noctilio* F., 其中松树蜂的扩散速度 (30.3 km/year) 明显高于除白蜡窄吉丁外的其他昆虫扩散速度 (4.2~16.5 km/year) (Evans, 2016)。温度影响了松树蜂种群扩散和定殖, 这是由于气温影响松树蜂的代谢率和活跃程度, 更高的气温可能有助于提高松树蜂的扩散速度和增加其扩散距离 (Lantschner *et al.*, 2014)。松树蜂的扩散也常借助人因素, 有松树蜂危害的木材或木材包装在跨国、跨地区运输中会造成松树蜂的扩散传播 (Villacide and Corley, 2012; Carnegie *et al.*, 2016)。目前有研究使用微卫星标记等方法探索松树蜂的扩散路径, 使用 Climax 软件进行预测松树蜂的适宜分布区 (Carnegie *et al.*, 2006; Boissin *et al.*, 2012; Bittner *et al.*, 2017)。松树蜂的生殖潜力取决于雌虫的怀卵量, 而怀卵量个体差异较大, 一般认为松树蜂雌虫怀卵量平均在 220 粒左右 (Ryan and Hurley, 2012)。Madden 认为松树蜂雌虫怀卵量取决于个体大小, 与前胸背板宽有关, 统计了松树蜂怀卵量在 30 粒到 450 粒不等, 并提出了公式  $y = 28.8 (52.5)^x$ , 其中  $y$  为雌虫怀卵量 (粒),  $x$  为雌虫前胸背板宽 (cm) (Madden, 1974)。Zondag 和 Nuttall 统计了新西兰松树蜂的怀卵量在 50 粒到 500 粒不等 (Zondag and Nuttall, 1977), Neumann 和 Minko 记录了澳大利亚维多利亚州松树蜂的怀卵量在 21 粒到 458 粒不等, 并根据统计的当地松树蜂性比, 推算出松树蜂的生殖潜力为 1 头松树蜂雌虫 1 年可以繁殖出 53 头雌虫, 计算公式为  $RP = F \times SR$ , 其中  $RP$  为繁殖潜力 (reproductive potential),  $F$  是怀卵量,  $SR$  为雌虫在群体中的比例 (sex ratio) (Neumann and Minko, 1981)。松树蜂的寄生性线虫 *Deladenus siricidicola* Bedding 具有复杂的生命周期, 在寄生周期时可以寄生松树蜂幼虫, 在松树蜂体内生长发育, 直到侵入松树蜂成虫的卵巢并寄生卵, 被寄生的卵无法发育成幼虫, 使松树蜂绝育 (Bedding, 2009)。Kroll 等人认为被线虫寄生的松树蜂产卵量比健康松树蜂产卵量平均少 29 粒,

由于被线虫寄生的松树蜂个体较小,其怀卵量也比健康松树蜂怀卵量较少 (Kroll *et al.*, 2013)。近年来关于松树蜂的生殖潜力研究较少,其生殖潜力的影响因素也无定论 (Madden, 1974; Zondag and Nuttall, 1977; Neumann and Minko, 1981; Neumann *et al.*, 1987)。松树蜂在不同地区危害时,寄主范围、气候环境、天敌等条件均不同,其各地区种群的个体大小、生殖力、飞行能力、聚集性等因素也不同,因此不能直接沿用国外研究。为明确我国的松树蜂生殖潜力,确定松树蜂生殖潜力的影响因素,进行松树蜂怀卵量和产卵量以及生殖潜力的研究是十分必要的。本文明确了我国松树蜂的怀卵量与个体大小、线虫寄生的关系,探索了松树蜂产卵与外界环境的关系,以期评估我国松树蜂的繁殖潜力和种群扩散潜力提供依据,对评估松树蜂危害有重要意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试虫源

试验地点位于黑龙江省鹤岗市峻德林场,虫源来自受害樟子松木段饲养羽化收集。2015年6月在鹤岗市峻德林场,在林间根据松树蜂危害状:针叶失绿枯萎、树干上有泪滴状流脂、有圆形羽化孔 (Matthew *et al.*, 2009; Xu, 2018),选择受松树蜂危害的樟子松 (直径 15 ~ 20 cm),砍伐后截成 1 m 长木段,并用融化的石蜡封住截面,以减少水分蒸发。

在峻德林场设立 3 个户外养虫棚/笼 (A, B, C)。其中户外养虫棚 A (长×宽×高 = 6 m×6 m×2 m) 用于获得虫源,在户外养虫棚 A 内放入受松树蜂危害的木段,待其自然羽化,每日早上 6:30 收集羽化成虫。户外养虫棚 B (长×宽×高 = 6 m×6 m×2 m) 用于观察松树蜂产卵行为,在棚中放入 10 段健康樟子松木段 (直径 15 ~ 20 cm, 长 1 m) 供松树蜂产卵,使用 TP-2200 温湿度记录仪 (北京安伏电子技术有限公司, 中国; 测量范围温度: -40 ~ 123.8℃, 相对湿度: 0 ~ 100%) 记录环境温湿度。户外养虫笼 C (长×宽×高 = 1 m×1 m×1.5 m) 用于跟踪观察不同产卵次数的松树蜂,在笼中放入 1 段健康樟子松木段 (直径 15 ~ 20 cm, 长 1 m) 和樟子松带针叶小枝,供松树蜂产卵和休息。

### 1.2 不同个体大小松树蜂的怀卵量

松树蜂产卵行为一般发生在 8:00 之后,交配行为一般发生在 10:00 之后 (刘晓博, 未发表数据)。每日早上 7:00 从养虫棚 A 中收集未产卵且未交配的松树蜂雌虫,随机选取 35 头中等大小的健康雌虫,放入 -20℃ 冰箱冷冻 10 min 致死,然后使用游标卡尺测量前胸背板宽、前翅长、体长、产卵器长,使用电子天平测体重,并使用体视显微镜 (Leica EZ4W) 解剖,观察检测是否有线虫 *Deladenus siricidicola* 寄生,并将卵从腹部取出,移置于培养皿上计数。

### 1.3 不同产卵次数松树蜂的怀卵量

每日早上 7:00 从养虫棚 A 中收集未产卵且未交配的松树蜂雌虫,选取个体大小中等的松树蜂雌虫 (前胸背板宽 2.80 ~ 4.00 mm),将其单独置于户外养虫笼 C 中。每天 7:30 - 17:30 跟踪观察记录松树蜂的产卵次数,中午及晚上将松树蜂放入空养虫笼中,确保松树蜂未在非观察时间内产卵,连续观察记录 3 d。将达到累计产卵 5 次、产卵 10 次、产卵 15 次、产卵 20 次和产卵 25 次的松树蜂雌虫取出,放入 -20℃ 冰箱冷冻 10 min 致死,后解剖,统计其怀卵量;另一方面,将户外养虫棚 B 中收集的在樟子松木段上产卵至死的松树蜂雌虫 (有些松树蜂在产卵过程中死亡,产卵器仍插在树干上,此松树蜂可以认为是产卵至死,其产卵次数未知) 和早上在养虫棚 A 中收集的未产卵松树蜂雌虫均放入 -20℃ 冰箱冷冻 10 min 致死,后解剖,统计其怀卵量。

### 1.4 环境温度对松树蜂产卵次数的影响

在户外养虫棚 B 中使用 TP-2200 温湿度记录仪记录观察时间段内的环境温湿度。棚中放入松树蜂雌虫 20 头、雄虫 70 头,每日从 6:30 - 17:30 分时段观察统计松树蜂雌虫在樟子松不同木段上的产卵次数,方法为在产卵附近用记号笔标记,每隔 3 min 检查是否有松树蜂仍在产卵,记录不同木段上的产卵起始时间和产卵次数。

### 1.5 数据分析

使用 SPSS 24 软件 (IBM 公司, 美国) 进行数据分析,利用 LSD 多重比较对差异性显著性进行分析。使用曲线估算筛选怀卵量和个体大小参数合适的拟合曲线,并进行回归分析;通过独立样本 *t* 检验对比有无线虫侵染的松树蜂怀卵量的差异;通过 Pearson 相关分析研究环境温度和松树蜂产卵次数的关系。

## 2 结果与分析

### 2.1 松树蜂怀卵量与个体大小的关系

共解剖未产卵松树蜂雌虫 35 头, 前胸背板宽范围为 2.41 ~ 4.51 mm。结果显示, 未产卵的松树蜂雌虫怀卵量在 94 ~ 252 粒, 平均值为 150.86 粒。通过散点图初步分析, 松树蜂怀卵量与松树蜂个体大小呈指数关联趋势, 进一步分别对松树蜂的前胸背板宽、前翅长、体长、产卵器长和体重与怀卵量进行曲线估算, 对比各模型回归系数, 其中前胸背板宽与怀卵量的决定系数最大, 拟合效果最好, 如图 1 所示, 其回归方程  $y = 29.42 \times 1.57^x$ ,  $R^2 = 0.85$ , 其中  $y$  为松树蜂怀卵量 (粒),  $x$  为松树蜂前胸背板宽 (mm)。

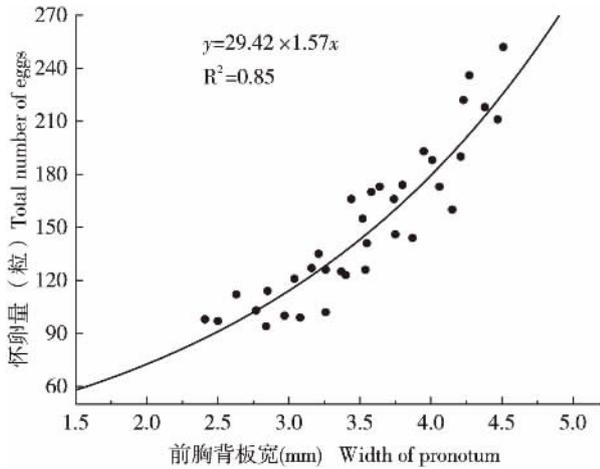


图 1 松树蜂怀卵量和前胸背板宽的关系

Fig. 1 Relation between the egg content of *Sirex noctilio* and the width of prothorax

### 2.2 松树蜂怀卵量与线虫感染的关系

共解剖未交配未产卵的松树蜂雌虫 35 头, 有线虫寄生 22 头, 无线虫寄生 13 头, 无线虫寄生松树蜂怀卵量为  $161.46 \pm 12.69$  粒, 有线虫寄生的松树蜂怀卵量为  $144.59 \pm 8.91$  粒。如图 2 所示, 有线虫寄生的松树蜂怀卵量略小于无线虫寄生的松树蜂怀卵量, 但两者差异不显著 ( $t = 1.115$ ,  $df = 33$ ,  $P = 0.550$ )。

### 2.3 不同产卵次数松树蜂怀卵量及松树蜂繁殖潜力

共解剖不同产卵次数松树蜂雌虫 54 头, 其中无产卵的初羽化雌虫 10 头, 产卵 5 次的雌虫 9 头, 产卵 10 次的雌虫 7 头, 产卵 15 次的雌虫 7 头, 产

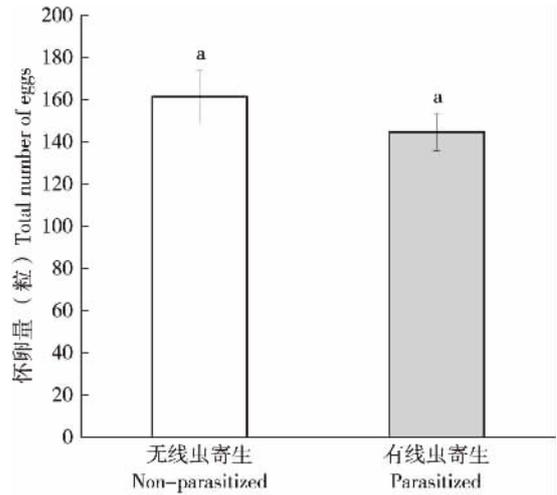


图 2 有线虫寄生和无线虫寄生的松树蜂怀卵量比较

Fig. 2 Total number of eggs in parasitized and non-parasitized *Sirex noctilio* females

卵 20 次的雌虫 7 头, 产卵 25 次的雌虫 5 头, 产卵至死的 9 头。如图 3 所示, 未产卵的初羽化雌虫怀卵量为  $147.80 \pm 10.22$  粒, 产卵 5 次的松树蜂怀卵量为  $130.89 \pm 6.86$  粒, 产卵 10 次的松树蜂怀卵量为  $112.57 \pm 5.05$  粒, 产卵 15 次的松树蜂怀卵量为  $88.57 \pm 7.32$  粒, 产卵 20 次的松树蜂怀卵量为  $68.86 \pm 5.59$  粒, 产卵 25 次的松树蜂怀卵量为  $59.40 \pm 4.43$  粒, 产卵至死的松树蜂怀卵量为  $50.22 \pm 5.46$  粒。经推算, 松树蜂产卵至死时可能已产卵 30 次左右, 平均每次产卵 3.25 粒卵, 松树蜂单头雌虫一生平均产卵 97.58 粒卵。

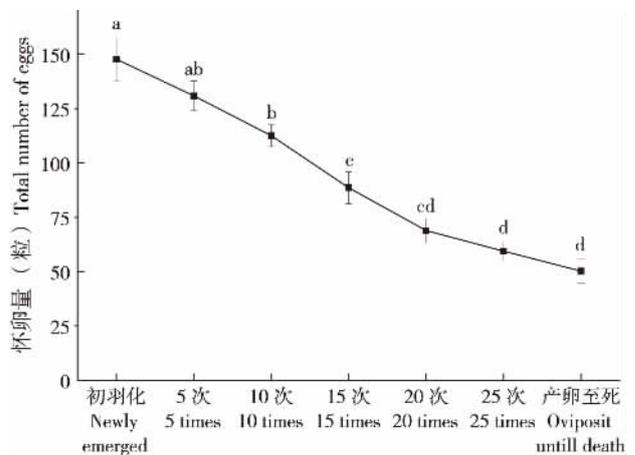


图 3 不同产卵次数松树蜂的怀卵量

Fig. 3 Fecundity of *Sirex noctilio* in different oviposition frequency

## 2.4 环境温湿度与松树蜂产卵的关系

按日分时段统计了松树蜂在樟子松不同木段上的产卵次数,如图4所示,可以看出松树蜂产卵有两个高峰期,分别是9:30-10:30和13:30-14:30,而10:30-13:30产卵次数下降,其原因是这段时间为松树蜂交配的高峰时期,产卵的松树蜂减少。在观察时间内,气温变化范围为17.49~23.15℃,湿度范围为85.42%~64.17%,松树蜂在一天中不同时间段的产卵次数和气温的 Pearson 相关系数为  $r = 0.751$ ,  $P = 0.008$ ,说明在温度17.49~23.15℃范围内,气温与松树蜂产卵次数呈正相关;松树蜂在一天中不同时间段的产卵次数和湿度的 Pearson 相关系数为  $r = -0.739$ ,  $P = 0.009$ ,说明在湿度85.42%~64.17%范围内,环境湿度与松树蜂产卵次数呈负相关。

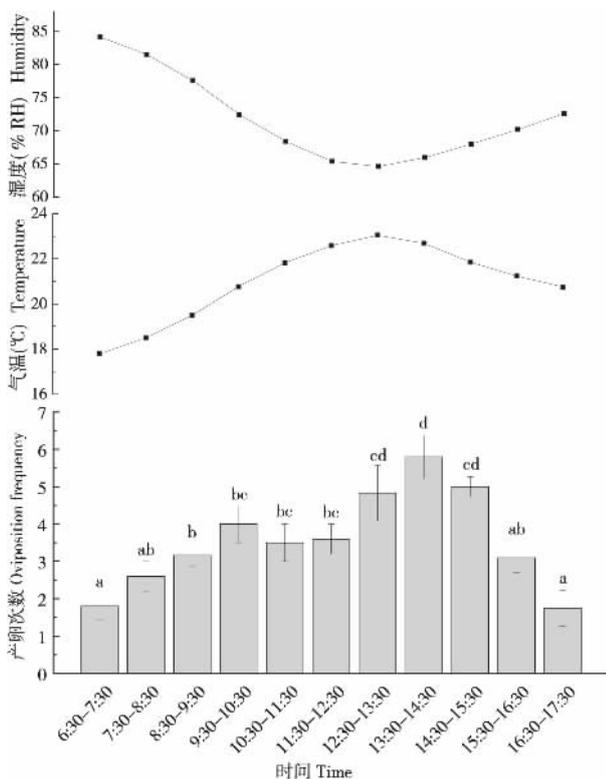


图4 松树蜂在一天中不同时间段的产卵次数与气温的关系

Fig. 4 Oviposition frequency of *Sirex notilio* with respect to temperature at different times of day

## 2.5 松树蜂繁殖力评估

松树蜂可营孤雌生殖,两性生殖产雌虫,孤雌生殖产雄虫。以 Neumann and Minko 提出的松树蜂繁殖力公式 (1987) 为依据,通过增加线虫侵染率、幼虫存活率等因素,改进后的松树蜂繁殖力的公式为:

$$RP = (F - FD) \times (1 - IR) \times LR \times SR$$

其中 RP 为繁殖潜力 (reproductive potential), F 为未产卵怀卵量 (fecundity), FD 为至死时怀卵量 (fecundity until death), IR 为线虫侵染率 (infection rate), LR 为幼虫存活率 (larvae survival rate), SR 为雌虫在群体中占比 (sex ratio)。

根据相关数据估算在适宜自然条件下松树蜂的繁殖力。松树蜂的平均怀卵量为  $147.80 \pm 10.22$  粒,至死怀卵量  $50.22 \pm 5.45$  粒,估计松树蜂一生产卵 97.58 粒;黑龙江省鹤岗市松树蜂雌性比为 1:2.4,雌虫在群体中占比 29.4% (刘晓博,未发表数据);鹤岗市松树蜂被线虫侵染率在 40%~70%,而线虫侵染卵的比例在 20% 左右,幼虫存活率与受到寄生蜂或真菌等侵染有关。根据木段解析统计老龄幼虫存活率,估计幼虫存活率在 90% 左右。根据繁殖力公式进行计算,松树蜂的繁殖力为 20.66,即 1 头松树蜂雌虫 1 代可繁殖产生 20.66 头雌虫。

## 3 结论与讨论

松树蜂的怀卵量决定了其繁殖潜力,不同个体的怀卵量不同,一般认为体型大的个体怀卵量更多。Madden 提出了松树蜂雌虫前胸背板宽和雌虫怀卵量的回归公式  $y = 28.8 (52.5)^x$ ,其中 y 是雌虫怀卵量 (粒),x 是雌虫前胸背板宽 (cm) (Madden, 1974)。与松树蜂同属的新渡户树蜂 *Sirex nitobei* 也有类似研究, Fukuda 等人提出了新渡户树蜂体重宽和雌虫怀卵量的回归公式,  $N_p = 1.86W^{0.92}$ ,  $R^2 = 0.94$ ,其中  $N_p$  为雌虫怀卵量 (粒),W 为雌虫体重 (Fukuda *et al.*, 2008)。Haavik 等人针对受线虫侵染和无线虫侵染的松树蜂与前胸背板宽的关系分别提出了回归方程,也根据总群体提出了回归方程,  $eggs = 69 (\pm 3) size - 96 (\pm 10)$ ,  $R^2 = 0.75$ ,eggs 为松树蜂怀卵量, size 为前胸背板宽 (mm) (Haavik *et al.*, 2016)。Bittner 认为松树蜂在不同地区危害时,寄主范围、聚集性、气候环境耐受度和天敌等因素对松树蜂的影响都可能存在差异 (Bittner *et al.*, 2017)。不同地区松树蜂的繁殖力也会存在差异,本研究针对我国的松树蜂进行了繁殖力研究。本研究结果显示,未产卵的松树蜂雌虫怀卵量在 94~252 粒,平均值为 150.86 粒,这一范围低于国外报道 (Madden, 1974; Zondag and Nuttall,

1977; Neumann *et al.*, 1987)。并提出了松树蜂雌虫前胸背板宽和雌虫怀卵量的回归公式, 与 Madden 提出的公式相近, 也确定了松树蜂个体大小决定了其怀卵量, 可以应用本研究提出的公式进行松树蜂怀卵量估算, 这对于预测松树蜂种群增长有重要意义。

本研究对比了有线虫寄生和无线虫寄生松树蜂的怀卵量, 发现有线虫寄生的松树蜂怀卵量略小于无线虫寄生的松树蜂怀卵量, 但两者差异不显著, 线虫寄生对松树蜂怀卵量的影响未达到显著水平。Haavik 等人的研究也支持相同观点, 其研究表明受线虫寄生的松树蜂和 *Sirex nigricornis* 怀卵量比其各自健康个体的怀卵量均略低, 但差异不显著 (Haavik *et al.*, 2016)。线虫寄生对松树蜂怀卵量的影响可能是由于线虫会影响寄主代谢, 对松树蜂个体大小产生影响, 进一步影响怀卵量, 但是这一效应较难量化研究。然而, 不论是否有线虫寄生, 个体大小都会限制松树蜂寿命、生殖潜力和扩散能力 (Madden, 1974; Villacide and Corley, 2008; Bruzzone *et al.*, 2009)。线虫寄生对松树蜂怀卵量影响不显著, 但是线虫寄生会影响松树蜂的生殖潜力和扩散能力, 原因是被线虫寄生的卵, 其内部结构全部被线虫破坏, 无法孵化成为幼虫, 同时被线虫寄生的松树蜂通过产卵行为帮助线虫进行了传播和扩散。

本研究明确了松树蜂单头雌虫一生的产卵数量及产卵次数。Haavik 等人调查显示, 75% 的松树蜂雌虫死亡前怀卵量低于最初怀卵量的 25%, 接近一半的雌虫死亡前怀卵量为 0 (Haavik *et al.*, 2016)。由于个体大小和怀卵量相关, 本研究选取个体大小中等的松树蜂进行实验, 对比不同产卵次数松树蜂的怀卵量。结果显示未见怀卵量为 0 的个体, 松树蜂死亡前最小怀卵量为 19 粒, 平均怀卵量为 50.22 粒, 同时推算出松树蜂产卵至死时的产卵次数在 30 次左右, 松树蜂单头雌虫一生平均产卵 97.58 粒。松树蜂在死亡前并不会把所有卵产完, 这可能是受到寿命或必须代谢物质的限制。松树蜂产卵钻蛀是非常耗能的过程, 消耗自身脂肪游离糖、糖原、脂类物质等, 并且其羽化后不补充营养, 因此由于产卵消耗, 导致寿命降低, 死亡前并不会把所有的卵产完。

温度是影响昆虫生长发育和繁殖的重要因素, 温度胁迫对昆虫繁殖的影响一直是昆虫和环境关系的研究热点 (Jiang *et al.*, 2015)。温度胁迫会

导致昆虫产卵量减少、卵孵化率降低、产卵历期改变、性比变化等。温度影响昆虫的能量代谢, 一定范围内, 随温度升高, 代谢提升, 产卵次数可能会更多 (Ziegler and Antwerpen, 2006); 但当温度达到一定程度时, 能量代谢的酶可能受到抑制, 由此对产卵量和产卵频率产生影响 (Krebs and Holbrook, 2001), 这可能是造成松树蜂在午间 (10:30 - 12:30) 产卵次数下降的原因之一。松树蜂交配的高峰期主要在 11:00 - 13:00 之间, 10:30 - 12:30 时间段有一定数量的松树蜂雌虫进行交配而未进行产卵, 这也是造成松树蜂在午间产卵次数下降的原因之一。除了 10:30 - 12:30 时间段, 松树蜂产卵次数均随温度升高、湿度降低而增多, 随温度下降、湿度增加而减少。在观察条件下温湿度范围内, 松树蜂产卵次数和环境温度和湿度存在强相关性。

本研究统计了松树蜂在不同樟子松木段上的产卵次数, 体现的是松树蜂群体在一天中观察时段内, 产卵次数的节律。总体上, 在一天之内, 松树蜂随着温度的升高而产卵次数增多, 随着温度下降而产卵次数减少。温度与松树蜂产卵次数的相关性, 是由于温度影响了昆虫体内的能量代谢水平和激素水平 (Jiang *et al.*, 2015)。

Neumann 和 Minko 提出的繁殖力公式是基于松树蜂各阶段均无死亡的前提, 而自然条件下, 松树蜂繁殖力受到卵成活率、幼虫成活率、成虫成活率等各种因素的影响, 因此实际繁殖力要低于其估算的值 (Ryan and Hurley, 2012)。本研究根据 Neumann 和 Minko 提出的松树蜂繁殖力公式进行了改进, 考虑了松树蜂并未把所有的卵产出, 同时补充了线虫侵染和幼虫存活率对繁殖力的影响, 结合本研究调查数据, 进行了针对我国松树蜂的繁殖力估算, 得出松树蜂的繁殖力为 20.66, 即 1 头松树蜂雌虫 1 代可繁殖产生 20.66 头雌虫。值得注意的是, 松树蜂线虫侵染率在各地区不同, 幼虫存活率也受到很多天敌和环境因素的影响, 因此不同情况下松树蜂的繁殖力可能会发生变化, 可采用当地调查数据, 再使用繁殖力公式来进行估算。

本研究明确了松树蜂一生产卵次数和产卵量, 确定了环境温湿度与其产卵繁殖存在相关性, 研究了松树蜂的繁殖力与个体大小、线虫寄生的关系, 并进行了我国松树蜂繁殖力估算, 为评估松树蜂危害、预测松树蜂种群扩散和制定松树蜂防控措施提供了重要参考。

## 参考文献 (References)

- Bedding RA, Iede ET. Application of *Beddingia siricidicola* for Sirex Woodwasp Control. In: Grewal PS, Ehlers RU, Shapiro – Ilan DI, eds. Nematodes as Biocontrol Agents [C]. Wallingford, UK: CAB International, 2005: 385 – 400.
- Bedding RA. Controlling the Pine – killing Woodwasp, *Sirex noctilio*, with Nematodes. In: Hajek AE, Glare TR, Callaghan MO, eds. Use of Microbes for Control and Eradication of Invasive Arthropods [C]. Dordrecht: Springer, 2009: 213 – 235.
- Bittner TD, Hajek AE, Haavik L, et al. Multiple introductions of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) in northeastern North America based on microsatellite genotypes, and implications for biological control [J]. *Biological Invasions*, 2017, 19 (5): 1431 – 1447.
- Boissin E, Hurley B, Wingfield MJ, et al. Retracing the routes of introduction of invasive species: The case of the *Sirex noctilio*, woodwasp [J]. *Molecular Ecology*, 2012, 21 (23): 5728 – 5744.
- Bordeaux JM, Dean JFD. Susceptibility and response of pines to *Sirex noctilio*. In: Slippers B, Groot PD, Wingfield MJ, eds. The Sirex Woodwasp and its Fungal Symbiont [C]. Netherlands: Springer, 2012: 31 – 51.
- Bruzzone OA, Villacide JM, Carlos B, et al. Flight variability in the woodwasp *Sirex noctilio* (hymenoptera: siricidae): An analysis of flight data using wavelets [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2009, 212 (5): 731 – 737.
- Bryant B, Raikhel AS. Programmed autophagy in the fat body of *Aedes aegypti* is required to maintain egg maturation cycles [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6 (11): e25502.
- Carnegie AJ, Matsuki M, Haugen DA, et al. Predicting the potential distribution of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae), a significant exotic pest of Pinus plantations [J]. *Annals of Forest Science*, 2006, 63 (2): 119 – 128.
- Coutts MP. Mechanism of pathogenicity of *Sirex noctilio* on *Pinus radiata* I. Effects of symbiotic fungus *Amylostereum* sp. (Thelophoraceae) [J]. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1969a, 22: 915 – 924.
- Evans AM. The speed of invasion: Rates of spread for thirteen exotic forest insects and diseases [J]. *Forests*, 2016, 7 (5): 1 – 11.
- Fukuda H, Kajimura H, Hijii N. Fecundity of the woodwasp, *Sirex nitobei* Matsumura, in relation to its body size [J]. *Journal of the Japanese Forestry Society*, 2008, 75: 405 – 408.
- Haavik LJ, Allison JD, Macquarrie CJK, et al. Nonlethal Effects of nematode infection on *Sirex noctilio* and *Sirex nigricornis* (Hymenoptera: Siricidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2016, 45 (2), 10.1093/ee/nvv223.
- Haugen DA, Bedding RA, Underdown MG, et al. National strategy for control of *Sirex noctilio* in Australia [J]. *Australian Forest Grower*, 1990, 13 (2): 1 – 8.
- Hurley BP, Croft P, Verleur M, et al. The control of the siren woodwasp in diverse environments: The South African experience. In: Slippers B, Groot PD, Wingfield MJ, eds. The Sirex Woodwasp and its Fungal Symbiont [C]. Netherlands: Springer, 2012: 246 – 265.
- Hurley BP, Slippers B, Wingfield MJ. A comparison of control results for the alien invasive woodwasp, *Sirex noctilio*, in the southern hemisphere [J]. *Agricultural and Forest Entomology*, 2007, 9 (3): 159 – 171.
- Jiang FZ, Zheng LY, Guo JX, et al. Effects of temperature stress on insect fertility and its physiological and biochemical mechanisms [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2015, 37 (3): 653 – 663.
- Krebs RA, Holbrook SH. Reduced enzyme activity following Hsp70 overexpression in *Drosophila melanogaster* [J]. *Biochemical Genetics*, 2001, 39 (1 – 2): 73 – 82.
- Kroll SA, Hajek AE, Erin Morris E, et al. Parasitism of *Sirex noctilio* by non-sterilizing *Deladenus siricidicola* in northeastern North America [J]. *Biological Control*, 2013, 67 (2): 203 – 211.
- Lantschner MV, Villacide JM, Garnas JR, et al. Temperature explains variable spread rates of the invasive woodwasp *Sirex noctilio*, in the southern hemisphere [J]. *Biological Invasions*, 2014, 16 (2): 329 – 339.
- Li DP, Shi J, Lu M, et al. Detection and identification of the invasive *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) fungal symbiont, *Amylostereum areolatum* (Russulales: Amylostereaceae), in China and the stimulating effect of insect venom on laccase production by *A. areolatum* YQL03 [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2015, 108 (3): 1136 – 1147.
- Madden JL. An analysis of an outbreak of the woodwasp, *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera, Siricidae), in *Pinus radiata* [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 1975, 65 (3): 491 – 500.
- Madden JL. Oviposition behaviour of the woodwasp, *Sirex noctilio* F. [J]. *Australian Journal of Zoology*, 1974, 22 (3): 341 – 351.
- Madden JL. *Sirex* in Australasia. In: Berryman AA, ed. Dynamics of Forest Insect Populations [C]. New York: Plenum Press, 1988: 407 – 429.
- Matthew PA, Sullivan JM, Harrison T, et al. Diagnosing the Presence of *Sirex noctilio* from Examination of Dying and Recently Dead Pine Trees [R]. New York, Report for USDA APHIS, 2009: 1 – 16.
- Neumann FG, Minko G. The siren wood wasp in Australian radiata pine plantations [J]. *Australian Forestry*, 1981, 44 (1), 46 – 63.
- Neumann FG, Morey JL, McKimm RJ. The Sirex Wasp in Victoria. bulletin no. 29 [M]. Victoria: Department of Conservation, Forests and Lands, 1987: 1 – 41.
- Rawlings GB. Epidemics in pinus radiata forests in New Zealand [J]. *New Zealand Journal of Forestry*, 1955, 7: 53 – 57.
- Ryan K, Hurley BP. Life history and biology of *Sirex noctilio*. In: Slippers B, Groot PD, Wingfield MJ, eds. The Sirex Woodwasp and its Fungal Symbiont [C]. Netherlands: Springer, 2012: 16 – 30.
- Tribe GD, Cillie JJ. The spread of *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera: Siricidae) in South African pine plantations and the introduction and establishment of its biological control agents [J]. *African Entomology*, 2004, 12 (1): 9 – 17.
- Villacide JM, Corley JC. Ecology of the woodwasp *Sirex noctilio*:

- Tackling the challenge of successful pest management [J]. *International Journal of Pest Management*, 2012, 58 (3): 249 – 256.
- Wang LX, Liu XB, Ren LL, *et al.* Variety of endophytic fungi associated with conifers in mixed conifer forests invaded by *Sirex noctilio* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2017a, 53 (9): 81 – 89. [王立祥, 刘晓博, 任利利, 等. 松树蜂入侵的混交林中针叶树种内生真菌多样性 [J]. 林业科学, 2017a, 53 (9): 81 – 89]
- Xu Q, Cao LJ, Ma JP, *et al.* Study on the morphology and damage characteristics of *Sirex noctilio* [J]. *Journal Environmental Entomology*, 2018, 40 (2): 299 – 05. [徐强, 曹丽君, 马金萍, 等. 松树蜂形态及危害特点的研究 [J]. 环境昆虫学报, 2018, 40 (2): 299 – 305]
- Yemshanov D, McKenney DW, Groot PD, *et al.* A bioeconomic approach to assess the impact of an alien invasive insect on timber supply and harvesting: A case study with *Sirex noctilio* in eastern Canada [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39 (1): 154 – 168.
- Zondag R, Nuttall MJ. *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera: Siricidae). In: *Forest and Timber Insects in New Zealand* [C]. Wellington: Forest Research Institute, 1977, 20: 1 – 8.