



日本食蚧蚜小蜂过寄生的影响因子及过寄生对其子代的影响

张方平^{1*}, 朱俊洪², 郭晶³, 叶政培¹, 陈俊谕¹,
王建赞¹, 符悦冠^{1,4}

(1. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所/农业农村部热带作物有害生物综合治理重点实验室/天敌昆虫繁育与产业化海南省工程研究中心, 海口 571101; 2. 海南大学植物保护学院, 海口 570228; 3. 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070; 4. 中国热带农业科学院三亚研究院, 三亚 572024)

摘要: 为了明确影响日本食蚧蚜小蜂 *Coccophagus japonicus* 过寄生的因子及其对发育与繁殖的影响, 于室内在不同接蜂比例、♀蜂驻留时间、接蜂间隔时间及寄主龄期条件下观察了日本食蚧蚜小蜂的过寄生情况, 并观察了该蜂在高过寄生率(蜂蚧比为1:5)条件下, 以橡副珠蜡蚧 *Parasaissetia nigra* 2龄若虫、3龄若虫、1~2日龄成虫(初期成虫)和10~11日龄成虫(褐色期成虫)为寄主时的发育历期、寿命、出蜂量及雌蜂体长。结果表明, 接蜂比例、♀蜂驻留时间、接蜂间隔时间及寄主龄期均是日本食蚧蚜小蜂发生过寄生重要影响因子, 日本食蚧蚜小蜂过寄生率随接蜂比例下降而降低, 蜂蚧比为1:5时过寄生率最高(91.03%), 1:30时过寄生比例最低(11.61%); 接蜂间隔时间为6d时其过寄生率最高, 为57.72%; ♀蜂驻留时间在0~48h范围内, 过寄生率随驻留时间增加而上升, 驻留时间48h时最高(30.41%); 寄主龄期对该蜂的过寄生率影响明显, 以寄主为3龄若虫时最高(54.40%)。与对照相比, 过寄生时的日本食蚧蚜小蜂发育历期延长, 成虫寿命缩短, 身体更小, 出蜂量多, 高过寄生率条件下寄生蜂的发育历期除寄主为2龄橡副珠蜡蚧时短于对照外, 其余处理均长于对照, 雌成蜂寿命及体长则均短于对照, 出蜂数除以初期成虫为寄主外, 寄主为其余3个龄期的橡副珠蜡蚧均多于对照。综上, 接蜂比例、接蜂时间、两次接蜂的间隔时间、寄主龄期等是日本食蚧蚜小蜂发生过寄生重要影响因子; 发生过寄生后, 日本食蚧蚜小蜂的发育历期延长、品质下降, 但从寄主中获得的后代概率略有提高。

关键词: 日本食蚧蚜小蜂; 过寄生; 发育; 繁殖

中图分类号: Q968.1; S476

文献标识码: A

The impact factors of superparasitism by *Coccophagus japonicus* and its effects on the offspring

ZHANG Fang-Ping^{1*}, ZHU Jun-Hong², GUO Jing³, YE Zheng-Pei¹, CHEN Jun-Yu¹, WANG Jian-Yun¹, FU Yue-Guan^{1,4} (1. Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of

基金项目: 海南省重点研发项目(ZDYF2023XDNY085); 海南省科技人才创新项目“热带经济作物重大病虫害灾变机制与全程绿色防控技术体系创建”(KJRC2023B18); 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-33-GW-BC2); 海南省自然科学基金项目(321RC623, 321RC458)

作者简介: 张方平, 女, 硕士, 研究员, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: fangpingz97@163.com

收稿日期 Received: 2023-10-23; 修回日期 Revision received: 2024-06-16; 接受日期 Accepted: 2024-06-18

Tropical Agricultural Sciences/ Key Laboratory of Integrated Pest Management on Tropical Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/ Provincial Engineering Research Center for the Breeding and Industrialization of Natural Enemies, Haikou 571101, China; 2. College of Plant Protection, Hainan University, Haikou 570228, China; 3. College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 4. Sanya Research Institute of Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Sanya 572024, China)

Abstract: This study aims to clarify the factors influencing the superparasitism by parasitoid wasp, *Coccophagus japonicus* and its impact on the development and reproduction. The observations were conducted under various conditions of different parasitoid densities, female residence time, intervals between wasp releases and host stages. Also, the development, longevity, adult emergence and body length of the wasps were assessed, when four different stages of host, *Parasaissetia nigra*, facing high superparasitism condition (1 parasitoid: 5 scales). The result showed that parasitoid density, female residence time, interval between wasp releases and host stage all were factors influencing the superparasitism of *Coccophagus japonicus*. The superparasitism rate of *C. japonicus* decreased with the decrease of parasitoid density. The highest superparasitism rate (91.03%) was found when the wasp-host ratio was 1 : 5, and the lowest superparasitism rate (11.61%) was found when the wasp-host ratio was 1 : 30. For intervals between *C. japonicus* releases, the highest rate of superparasitism was 57.72% at 6 d interval. When the female residence time of *C. japonicus* was in the range of 0-48 h, superparasitism rate increased with residence time increasing, and the highest superparasitism rate was 30.41% at a residence time of 48 h. The effect of host stage was also observed, and the highest superparasitism rate (54.40%) was found when using 3rd instar *P. nigra* as hosts. In general, the wasps had longer developmental time, shorter longevities and shorter body lengths compared to control condition, whereas more adult emergence was recorded under high superparasitism rate. There were two exceptions: The wasp developmental time was shorter under high superparasitism rate compared to control condition when using the 2nd instar *P. nigra* as hosts, and less adult emergence was observed when using the early adult stage of *P. nigra* as hosts. Therefore, the study showed that the parasitoid density, female residence time, interval between wasp releases and host stage are important factors influencing the superparasitism by *C. japonicus*. Superparasitism led to extended development periods and reduced quality of *C. japonicus*, although the probability of obtaining offspring from the host was slightly increased.

Key words: *Coccophagus japonicus*; superparasitism; development; reproduction

过寄生是指一头寄主体内寄生者的个体数量超过寄主营养所能负担的数量,导致部分或全部个体不能完成发育,或因发育不良而致使失去繁衍后代的能力,这种现象在寄生蜂中普遍存在 (Darrouzet *et al.*, 2008)。由于多个寄生蜂寄生于同一寄主体内,寄生蜂所获得营养数量及质量明显下降,其存活率、体型大小、寿命、生殖力以及雌性比均会下降 (Van *et al.*, 1987; Van *et al.*, 1999; 李元喜, 2001; Tracy Reynolds *et al.*, 2004), 并且延缓其发育进程

(Hilal *et al.*, 2017)。普遍认为过寄生对寄生性昆虫是不利的, 需要尽可能避免寄生性昆虫发生过寄生 (Tena *et al.*, 2008), 但也有学者认为过寄生或能突破寄主生理上的防御 (Waage *et al.*, 1986; Tracy Reynolds *et al.*, 2004), 当寄主中拥有的寄生蜂卵子越多, 那么从该寄主中获得后代的概率就会越高, 因此, 在准确判断寄主适合性基础上进行的过寄生是寄生蜂在长期进化过程中形成的一种适应性策略 (Van *et al.*, 1990)。据报道, 寄生蜂是否发生过寄生的决策受多种因素能影响, 其中, 寄生蜂识别能力、寄主条件 (种类、密度、龄期) 及多次寄生的间隔时间、寄生蜂数量等是其重要影响因子, 但不同种类间其影响程度存在差异 (Mackauer *et al.*, 2001; Tracy Reynolds *et al.*, 2004; Thi *et al.*, 2008)。

日本食蚧蚜小蜂 *Coccophagus japonicus* 是橡副珠蜡蚧 *Parasaissetia nigra*、龟蜡蚧 *Ceroplastes floridensis*、红蜡蚧 *Ceroplastes rubens*、褐软蚧 *Coccus hesperidum*、日本蜡蚧 *Ceroplastes japonicas* 等多种蜡蚧的重要寄生蜂 (沈顺章等, 2017)。据本团队前期研究结果, 该蜂能寄生橡胶树重要害虫橡副珠蜡蚧的 2 龄若虫、3 龄若虫、初期成虫及褐色期成虫 (吴晓霜等, 2018), 是一种对橡副珠蜡蚧有较好控制作用的跨期寄生蜂 (吴晓霜等, 2019)。本团队前期初步观察到日本食蚧蚜小蜂能在同一寄主体内产生多粒卵, 但最终只有一粒卵能发育为成蜂, 说明该蜂是存在过寄生现象的一种单寄生蜂。目前, 针对影响日本食蚧蚜小蜂过寄生因子的研究未见报道, 且过寄生对该蜂繁殖及品质的影响尚未明确。本研究针对接蜂比例、♀蜂驻留时间、接蜂间隔时间及寄主龄期等对日本食蚧蚜小蜂过寄生的影响开展研究, 并观察高过寄生率条件下其子代发育、繁殖及品质, 以期提升该蜂的繁蜂技术及田间控害效果提供数据支撑。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

橡副珠蜡蚧: 采于云南省热带作物研究所试验场六队的橡胶树上, 在海南省儋州市中国热带农业科学院环境与植物保护研究所的养虫室 (温度 25~27°C、相对湿度 70%~90%) 内用南瓜繁殖数代备用。

日本食蚧蚜小蜂: 在海南省儋州市中国热带农业科学院环境与植物保护研究所的试验基地采集日本食蚧蚜小蜂褐蛹, 待羽化后用橡胶上的橡副珠蜡蚧繁殖, 形成数量较大的种群, 然后将蜂转接在室内 (温度 25~27°C、相对湿度 70%~90%) 用南瓜饲养的橡副珠蜡蚧上, 形成以南瓜为植物寄主的种群以供试验所需。

1.2 试验方法

1.2.1 过寄生行为的影响因子

1.2.1.1 蜂蚧比对日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

将当天羽化且未交配的日本食蚧蚜小蜂按 2♀ : 1♂ 的比例装入指形管 (高 7.5 cm, 直径 1.3 cm), 用 20% 蔗糖水浸湿的脱脂棉贴于管壁作为成蜂补充营养, 并将其放入相对湿度 75%±5%, L : D=12 h : 12 h, 温度 27°C±1°C 的人工气候箱内, 使其自由交配 24 h 后取出 ♀ 蜂

备用。在直径90 mm的培养皿内放入附有30头橡副珠蜡蚧3龄若虫的南瓜块，然后按♀蜂：蚧虫=1：5、1：10、1：15、1：30的比例引入上述备好的日本食蚧蚜小蜂，将含20%蔗糖水的脱脂棉贴于培养皿壁上为♀蜂补充营养，用保鲜膜密封培养皿口，用解剖针在保鲜膜上扎数个透气小孔，并将该培养皿置于上述人工气候箱内。24 h后取出培养皿，去除♀蜂，然后将蚧虫放在体视镜下解剖观察、记录每头蚧虫体内的蜂卵数及发生过寄生的蚧虫数，计算各处理的过寄生率。试验重复5次。

1.2.1.2 驻留时间对日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

按1.2.1.1方法准备交配的♀蜂，在直径90 mm的培养皿内放入附有60头橡副珠蜡蚧3龄若虫的南瓜块，按♀蜂:蚧虫（3龄橡副珠蜡蚧若虫）=1：30的比例将蜂引入培养皿中，用保鲜膜密封培养皿口，用解剖针在保鲜膜上扎数个透气小孔，并将该培养皿放入人工气候箱内，培养条件和补充营养的方法同1.2.1.1。将寄生蜂在培养皿内的时间定义为“驻留”时间。12 h、24 h、36 h、48 h取出培养皿，去除♀蜂，然后将蚧虫放在体视镜下解剖观察、记录每头蚧虫体内的蜂卵数及发生过寄生的蚧虫数，计算各处理的过寄生率。试验重复5次。

1.2.1.3 接蜂间隔时间对日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

在南瓜上选取带有60头橡副珠蜡蚧3龄若虫的部位（如果该部位附有多余的蚧虫则用解剖针挑除），用自制的局部接蜂器（杯口直径为7.5 cm，高为8.5 cm的透明塑料杯口边沿粘一层海绵，杯底开一直径略大于1.1 cm孔）罩住上述带蚧虫的部位，引入1头已交配的♀蜂并放入上述人工气候箱接蜂，在杯内放置浸有20%蔗糖水的脱脂棉为成蜂补充营养，24 h后取出♀蜂，带蚧虫的南瓜继续放入培养箱中培养，然后分别于2 d、4 d、6 d、8 d、10 d再次接入1头♀蜂，24 h后取出雌蜂，将蚧虫放在体视镜下解剖观察，记录每头蚧虫体内的蜂卵数及发生过寄生的蚧虫数，计算各处理的过寄生率。试验重复5次。

1.2.1.4 寄主龄期对日本食蚧蚜小蜂对过寄生行为的影响

试验设置橡副珠蜡蚧2龄、3龄若虫、1~2日龄成虫（初期成虫）和10~11日龄成虫（褐色期成虫）4个处理。将含有30头上述龄期蚧虫的南瓜块置于培养皿内，按♀蜂：蚧虫=1：15的比例将已交配的雌蜂引入培养皿（直径90 mm）中，培养条件和补充营养的方法同1.2.1.1。24 h后取出雌蜂，将蚧虫放在体视镜下解剖观察，记录每头蚧虫体内的蜂卵数及发生过寄生的蚧虫数，计算各处理的过寄生率。试验重复5次。

1.2.2 过寄生后橡副珠蜡蚧体内日本食蚧蚜小蜂的数量动态

在完整的南瓜上选取附有60头橡副珠蜡蚧3龄若虫的部位为1组，用上述局部接蜂器将该部位罩住，共计16组，按♀蜂：蚧虫=1：5的比例引入日本食蚧蚜小蜂，接蜂在相对湿度为75%±5%，L：D=12 h：12 h，温度为27℃的人工气候箱内进行，24 h后去除寄生蜂，橡副珠蜡蚧仍放回人工气候箱饲养，每隔24 h解剖1组（60头蚧虫），观察其体内蜂卵数、幼虫数，试验直至日本食蚧蚜小蜂全部化蛹，试验重复3次。

1.2.3 高过寄生率对日本食蚧蚜小蜂发育及繁殖的影响

分别在完整的南瓜上选取附有60头橡副珠蜡蚧2龄若虫、3龄若虫、1~2日龄成虫（初期成虫）及10~11日龄成虫（褐色期成虫）的部位，并用自制的局部接蜂器分别罩住上述部位，按♀蜂：蚧虫=1：5的比例引入已交配♀蜂，接蜂在相对湿度为75%±5%，L：D=12 h：12 h，温度为27℃的人工气候箱内进行，24 h后取出去除♀蜂后仍放回上述人工气候箱饲养，直至日本食蚧蚜小蜂羽化为成蜂。每日观察1次，记录日本食蚧蚜小蜂的世代发育历期、成蜂寿命、出蜂数。小蜂羽化后将成蜂用酒精处死，在带有计算机成像系统的数码解剖镜下，用测量软件测量成蜂体长。对照组按♀蜂：蚧虫=1：30接蜂，接蜂条件及接蜂后的观察方法均同处理组。试验重复5次。

1.3 数据分析

过寄生率(%) = 过寄生蚧虫数/寄生蚧虫数×100

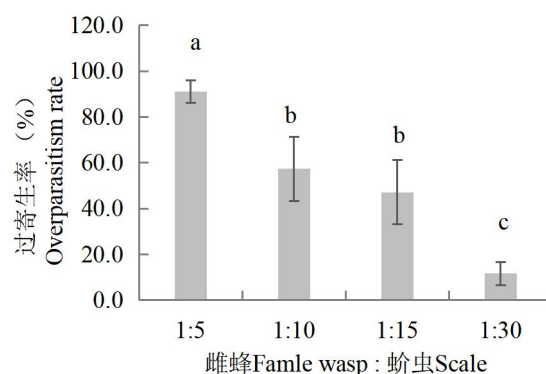
试验数据均采用SAS9.4统计软件进行分析。日本食蚧蚜小蜂对橡副珠蜡蚧的过寄生率均进行反正弦的平方根转换，再采用单因素方差分析(ANOVA)，Duncan法比较差异显著性，发育历期、成虫寿命则直接进行方差分析和比较。图表制作在Microsoft Excel 2010版完成。

2 结果与分析

2.1 日本食蚧蚜小蜂的过寄生影响因子

2.1.1 接蜂比例对日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

接蜂比例对日本食蚧蚜小蜂过寄生率影响明显 ($F_{3,15}=54.1710$; $P<0.001$)。随着蜂蚧比下降，日本食蚧蚜小蜂的过寄生率呈下降趋势。其中蜂蚧比为1：5时过寄生率最高，为91.03%，显著高于其他处理，蜂蚧比为1：30时过寄生率最低，仅为11.61%。蜂蚧比明显影响单个寄主体内的蜂卵数比率，随着蜂蚧比下降，由雌蜂:蚧虫=1:5下降到雌蜂:蚧虫=1:30时，单个寄主体内蜂卵数≥4粒的比率由48.25%下到0，单个寄主体内产1粒卵的比率则由10.53%增加到88.51%（图1）。



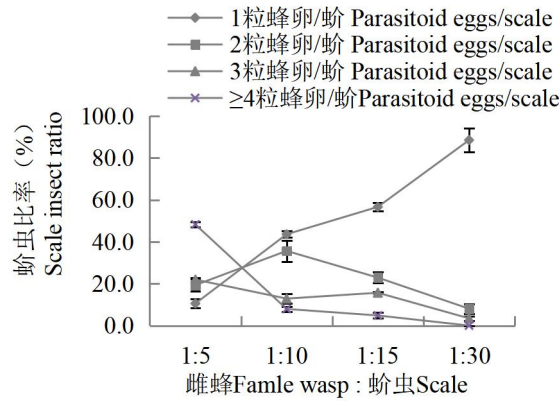


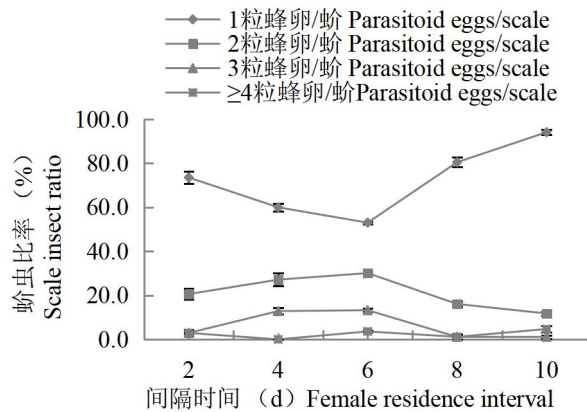
图1 接蜂比例对日本食蚧蚜小蜂过寄生的影响

Fig. 1 Effect of the proportion of *Coccophagus japonicus* on superparasitism

注：图中数据为平均值±标准差，柱上不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著，下同。Note: Data were mean ± standard error, different lowercase letters in the bar indicated significant difference at 0.05 level between treatments, the same below.

2.1.2 接蜂间隔时间对过日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

接蜂间隔时间对日本食蚧蚜小蜂的过寄生率有明显影响 ($F_{3,19}=32.1770$, $P<0.001$)，间隔时间为 2~6 d 内过寄生率随接蜂间隔时间的延长而增加，间隔 6 d 时其过寄生率最高为 57.72%，显著高于其处理，其次为间隔 4 d，过生率为 42.75%；间隔时间为 6~10 d 内，过寄生率随间隔时间的延长而下降，间隔 10 d 时过寄生率最低，仅为 15.57%。随着间隔时间的增加，单个寄主体内 1 粒蜂卵的比率呈先下降后上升的趋势，在间隔 6 d 时最低，为 53.01%，寄主体内 2 粒卵及 3 粒卵比率均以间隔 6 d 最高，分别为 30.12% 及 13.25%，寄主体内产 4 粒卵的较少，所有处理 ≥4 粒卵的比率均低于 5% (图 2)。



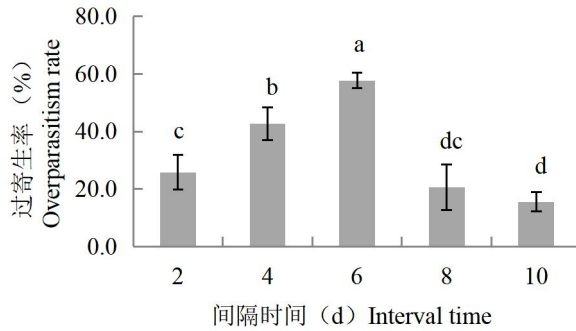


图2 接蜂间隔时间对日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

Fig. 2 Effect of female *Coccophagus japonicus* residence interval on superparasitism

2.1.3 驻留时间对过日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

日本食蚧蚜小蜂在寄主区域的驻留时间对其过寄生有明显影响($F_{3,15}=84.327, P<0.001$)。驻留时间 48 h 时过寄生率最高, 为 30.41%, 显著高于其他时间处理, 驻留 6、12、24 h 的过寄生率分别为 12.19%、11.89%、11.61%, 三者间差异不显著。驻留时间在 48 h 以内, 单个寄主体内 1 粒蜂卵的比率高于 70.93%, 2 粒蜂卵的比率在 26.74% 以下, 3 粒卵及 4 粒蜂卵的比率均较低 (图 3)。

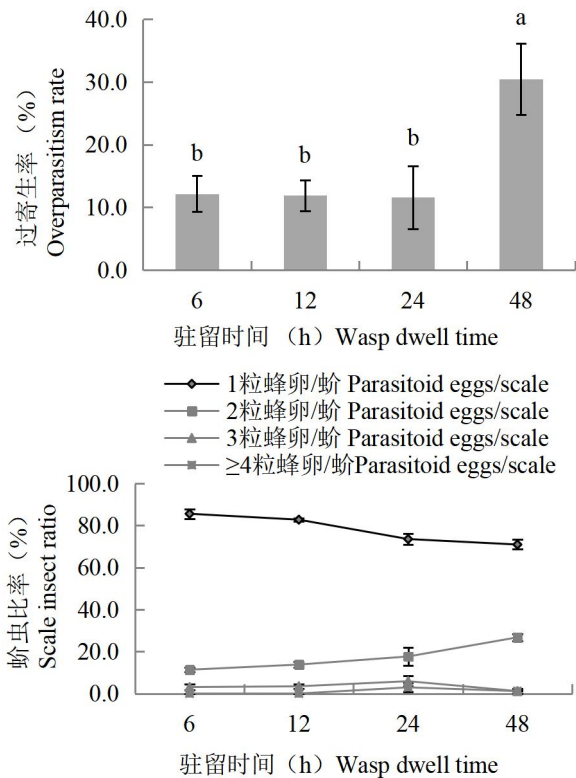


图3 驻留时间对日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

Fig. 3 Effect of dwell time for *Coccophagus japonicus* on superparasitism

2.1.4 寄主龄期对日本食蚧蚜小蜂过寄生行为的影响

寄主龄期对日本食蚧蚜小蜂过寄生率的影响明显 ($F_{3,15}=9.652, P<0.001$), 过寄生率以

寄主 3 龄若虫时最高，为 54.54%，显著高于褐色期成虫（30.21%）及 2 龄若虫（28.69%）；其次为初期成虫（47.32%），显著高于 2 龄若虫，但 3 龄若虫与初期成虫及褐色期成虫无显著差异。单个寄主体内产 1 粒蜂卵的比例以 2 龄若虫最高（69.91%），其次是褐色成虫（68.27%）；单个寄主体内产 2 粒蜂卵的比例以 3 龄若虫时最高，为 35.86%，其次为 2 龄若虫（25.46%），初期成虫体内最低（15.15%）；单个寄主体产 3 粒蜂卵及 4 粒蜂卵的比例均以寄主为初期成虫时最高，分别为 24.68%，3.90%（图 4）。

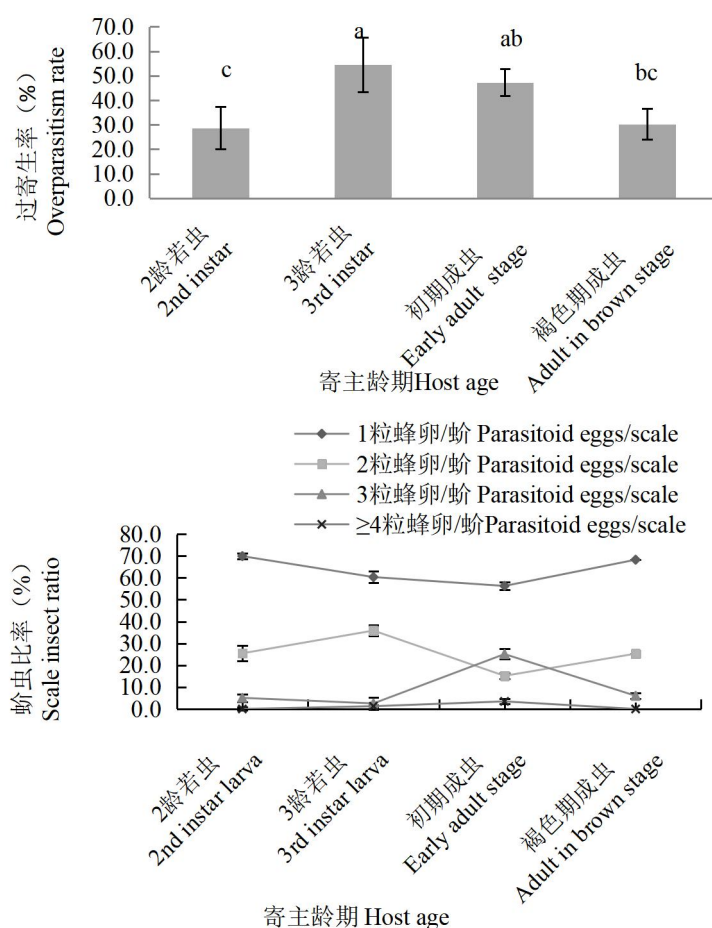


图 4 寄主龄期对日本食蚧蚜小蜂过寄生的影响

Fig. 4 Effect of host instar for *Coccophagus japonicus* on superparasitism

2.3 过寄生后日本食蚧蚜小蜂在寄主体内的数量动态

通过解剖观察到日本食蚧蚜小蜂产卵于蚧虫体内 3~5 d 孵化（图 5）。多粒卵及低龄幼虫共存于 1 头蚧虫体内。每头橡副珠蜡蚧体内平均可产日本食蚧蚜小蜂 7.5 粒，其幼虫数量随其发育时间延长而下降，小蜂的幼虫数量在接蜂后第 5 天时最多，为 4.6 头/蚧；小蜂发育到 3 龄幼虫后期时（接蜂后第 13 天时），体内仅有 1 头幼虫。

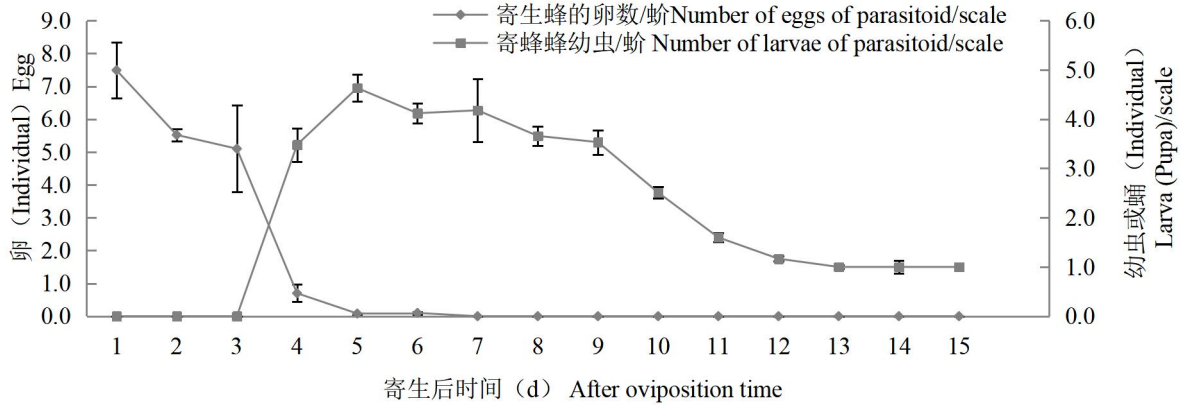


图5 超寄生后单个寄主体内的日本食蚜蚜小蜂数量动态

Fig. 5 Population dynamics of *Coccophagus japonicus* in a single host after superparasitism

2.2.2 高过寄生率对日本食蚜蚜小蜂发育及繁殖的影响

由 2.1.1 结果设置了接蜂的蜂虫比为 1 : 5 为处理组 (即高过寄生率组)。由表 1 可知, 高过寄生率对日本食蚜蚜小蜂的发育历期、成虫寿命、出蜂数及体长均有明显影响。随着寄主龄期增加, 高过寄生率组的日本食蚜蚜小蜂的发育均呈延缓趋势; 寄主为褐色期及初期成虫的处理组的发育历期显著长于对照, 且也显著长于蜂虫比为 1 : 5、寄主为 2 龄若虫及 3 龄若虫的处理组; 日本食蚜蚜小蜂寄生橡副珠蜡蚧 2 龄若虫时发育历期最短, 对照及处理组的发育历期分别为 24.6 d 及 23.8 d, 二者之间无显著差异; 寄生橡副珠蜡蚧 3 龄若虫, 处理组的发育历期均长于对照, 二者无显著差异。对照的成蜂寿命以寄主为橡副珠蜡蚧初期成虫的最长 (31.6 d), 处理组以寄主为橡副珠蜡蚧 3 龄若虫最长 (30.1d), 均显著长于寄主为 2 龄若虫及褐色期成虫; 对照与高过寄生率条件下 (蜂虫比 1 : 5) 的成蜂寿命相比, 除寄主为 3 龄若虫差异不明显外, 其余 3 个处理寄主条件下处理组的寿命均显著短于对照。出蜂数随寄主龄期的增加总体为下降趋势, 以寄生 2 龄橡副珠蜡蚧的最多, 蜂虫比 1 : 5 与对照的出蜂数分别为 33.8 头及 32.5 头, 均显著高于相应处理的寄主为初期成虫及褐色期成虫的出蜂数; 寄主为褐色期时处理组与对照的出蜂数差异显著, 其余发育阶段的寄主条件下, 二者之间无明显差异。雌蜂体长随寄主龄期的增加而增长, 且寄主为 3 龄若虫~初期成虫时处理组的小蜂体长显著短于对照。

表 1 高过寄生率对日本食蚜蚜小蜂对发育及繁殖的影响

Table 1 Effects of High Parasitism Rate on the Development and Reproduction of *Coccophagus japonicus*

雌蜂: 蚜虫 (Wasp : Scale)	小蜂世代发育历期 (d) Development duration			
	寄主 2 龄若虫 Host 2 nd instar nymphs	寄主 3 龄若虫 Host 3 rd instar nymphs	寄主初期成虫 Early adult host	寄主褐色期成虫 Host adult in the brown stage
对照 CK (1 : 30)	24.6 ± 0.4 c	25.6 ± 1.1 c	29.0 ± 0.9 b	31.6 ± 0.4 a
处理 Treat (1 : 5)	23.8 ± 0.2 d	25.9 ± 0.7 c	30.2 ± 0.8 b*	33.6 ± 0.7 a*
雌蜂: 蚜虫	成虫寿命 (d) Adult's life-span			

(Wasp : Scale)	寄主 2 龄若虫	寄主 3 龄若虫	寄主初期成虫	寄主褐色期成虫
	Host 2 nd instar nymphs	Host 3 rd instar nymphs	Early adult host	Host adult in the brown stage
对照 CK (1 : 30)	23.8 ± 1.9 c*	30.2 ± 0.9 ab	31.6 ± 2.1 a*	26.1 ± 0.8 bc
处理 Treat (1 : 5)	21.6 ± 1.3 c	30.1 ± 2.6 a	29.1 ± 1.2 a	22.4 ± 1.9 b

出蜂数 (individual) Emergence amount				
雌蜂 : 蚱虫 (Wasp : Scale)	寄主 2 龄若虫	寄主 3 龄若虫	寄主初期成虫	寄主褐色期成虫
	Host 2 nd instar nymphs	Host 3 rd instar nymphs	Early adult host	Host adult in the brown stage
对照 CK (1 : 30)	32.5 ± 0.8 a	30.4 ± 0.8 a	22.8 ± 2.2 b	10.8 ± 0.7 b
处理 Treat (1 : 5)	33.8 ± 0.9 a	32.6 ± 1.3 a	22.8 ± 0.8 b	19.8 ± 1.6 c*

雌蜂体长 (mm) Body length of female				
雌蜂 : 蚱虫 (Wasp : Scale)	寄主 2 龄若虫	寄主 3 龄若虫	寄主初期成虫	寄主褐色期成虫
	Host 2 nd instar nymphs	Host 3 rd instar nymphs	Early adult host	Host adult in the brown stage
对照 CK (1 : 30)	1.21 ± 0.01 b	1.40 ± 0.01 a*	1.37 ± 0.01 a*	1.40 ± 0.01 a*
处理 Treat (1 : 5)	1.13 ± 0.03 b*	1.32 ± 0.01 a	1.33 ± 0.02 a	1.38 ± 0.03 a

注：表中数据为平均数±标准差，同一行中不同小写字母表示同行数据在 0.05 水平差异显著 (DMRT 法)。同列*表示同一种参数在 0.05 水平差异显著 (t 测验)。Notes: Data in table were mean±SD. The different small letters in a line indicate significant difference at $P<0.05$ by Duncan's multiple range test. The asterisk (*) in the same column indicates a significant difference in the same parameter at $P<0.05$ by t-test.

3 结论与讨论

寄生蜂与寄主相遇的几率、寄主的质量、两次接蜂的间隔时间等因素与其发生过寄生的概率密切相关 (Duval *et al.*, 2018; Herlin *et al.*, 2021)。本试验发现增加蜂蚱比及延长寄生蜂的驻留时间均会提高日本食蚱蚜小蜂过寄生率, 研究结果与螟蛉盘绒茧蜂 *Cotesia ruficrus*、*Diachasmimorpha longicaudata*、螟黄赤眼蜂 *Trichogramma chilonis* 等相似 (李丽娟等, 2009; Altafini *et al.*, 2013; 江化琴等, 2014), 说明减少寄主的数量或延长雌蜂与寄主处于同一区域的时间均可增加该蜂与寄主的相遇几率从而导致过寄生发生。拟寄生昆虫可通过产卵标记来识别寄主是否被寄生, 但随着产卵后时间的延长, 其产卵标记信号会逐渐减弱或消失, 导致寄生蜂的过寄生率随之增加 (李元喜等, 2001; Duval *et al.*, 2018)。本研究中两次接蜂的间隔时间在 2~6 d 范围内, 随间隔时间的延长, 过寄生率呈上升趋势, 这可能是小蜂第一次产卵留下的标记信息逐渐减弱导致; 间隔时间为 8 d 时, 其过寄生率显著下降, 这可能是第一次产于寄主体内的小蜂卵在发育 8 d 时已为 2~3 龄幼虫, 成蜂容易识别出寄主是否被寄生。寄主质量对过寄生率有明显影响, 本研究中寄主为 3 龄若虫时过寄生率最高, 说明该蜂初寄生与过寄生在寄主龄期的选择上存在差异 (吴晓霜等, 2018); 本研究中观察到寄生蜂在同一寄主体内产 3 粒以上卵多出现在橡副珠蜡蚧初期成虫, 这可能是日本食蚱蚜小蜂在过

寄生产卵时对寄主质量及其体内已有产卵量之间存在一个整体权衡导致。

单寄生蜂在过寄生条件下,幼虫阶段会发生激烈的竞争,多余的个体一般通过物理或生理竞争被杀死 (Eller *et al.*, 1990; Van *et al.*, 1993),同时也必然会降低子代蜂的发育适合度 (Duval *et al.*, 2018)。寄生蜂发生过寄生后,其后代的存活率与接蜂的间隔时间、寄主的品质、母蜂的质量等密切相关,寄生蜂产卵时母体质量越差,第二次产卵的后代在竞争中的胜算越低,例如寄生蜂 *Echthrodelphax fairchildii* 的处女蜂发生过寄生时第一个后代在过寄生竞争中常输给其产下的第二个后代 (Herlin *et al.*, 2021; Liu *et al.*, 2021), *Cotesia vestalis*、*Leptopilina heterotoma* 等寄生蜂发生过寄生的间隔时间较短时,第二次产卵的存活率高于第一次产卵,但当间隔时间超过一定界限后,其第二次产卵的后代存活率则会下降 (Visser *et al.*, 1992; Duval *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2020)。本研究中,同一寄主体内 1 龄日本食蚱蚜小蜂幼虫数量最多,小蜂发育到 3 龄幼虫后期时每个寄主体内均仅余 1 头寄生蜂,2~3 龄幼虫期间 (小蜂产卵后第 6~10 天) 单个寄主体内的小蜂幼虫数量急剧下降,说明该蜂幼虫在此期间对营养的需求量及其攻击力处于较高水平,因此,在此期间所发生的过寄生,其后代在同一寄主体内的种类竞争中处于明显劣势。

另外,寄生蜂发生过寄生后,常表现为小蜂发育变缓、体型缩小、寿命变短、生殖力降低、雌性比例下降等 (张延峰等, 2010; 刘慧等, 2017)。由于观察寄生蜂发育的样本从外观难以确定其是否发生过寄生,本研究在前期解剖观察到在接蜂比例为雌蜂:蚱虫=1:5 时的过寄生率为 91.03% 的基础上,设置了接蜂比例的蜂虫比为 1:5 为高过寄生率处理组。研究表明提高日本食蚱蚜小蜂过寄生率后,除在 2 龄寄主体内的小蜂发育略快于对照外,在其余龄期寄主体内发育均慢于对照,说明寄主的龄期明显影响日本食蚱蚜小蜂过寄生后的发育。研究结果也显示,蜂蚱比 1:5 的处理明显缩短了日本食蚱蚜小蜂的成虫寿命及体长,说明过寄生后该蜂的品质较原寄生有所下降,其结果与螟黄赤眼蜂及玉米螟赤蜂 *T. ostriniae* 等过寄生后相似 (张延峰等, 2010; 刘慧等, 2017)。据报道,同种寄生的寄生蜂 *Pachycrepoides vindemmiae* 寄生品质较差的寄主时个体变小,但寄生品质较好的健康寄主时,它们的后代会恢复到正常大小 (Chen *et al.*, 2015),而日本食蚱蚜小蜂是否也有此特性尚需进一步研究。

目前,学术界对寄生蜂过寄生的利弊有不同观点,普遍认为应尽量避免过寄生以免造成资源的浪费及蜂种品质下降 (Tena *et al.*, 2008);而另一种观点则认为,过寄生是寄生蜂在特定条件下采取的一种优化策略,可克服寄主的防御,从而获得更多的后代 (Khafagi *et al.*, 2008)。本研究中,过寄生后其子代的出蜂数量均有所上升,寄主为褐色期的橡副珠蜡蚱尤为明显,说明过寄生可能有助于日本食蚱蚜小蜂在发育中突破高龄寄主生理上的防御 (Waage, 1986; Tracy Reynolds *et al.*, 2004)。因此,在日本食蚱蚜小蜂的生产应用中,建议根据实际需求来衡量该蜂过寄生的优劣,选择其适宜的扩繁及释放条件,以此更好发挥其利用潜能。

参考文献 (References)

- Altafini DL, Redaelli LR, Jahnke SM. Superparasitism of *Ceratitis capitata* and *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Florida Entomologist*, 2013, 96 (2): 391-395.
- Chen W, He Z, Ji XL, et al. Hyperparasitism in a generalist ectoparasitic pupal parasitoid, *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), on its own conspecifics: When the lack of resource lead to cannibalism [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10 (4): e0124305
- Chen WB, Vasseur L, Zhang SQ, et al. Mechanism and consequences for avoidance of superparasitism in the solitary parasitoid *Cotesia vestalis* [J]. *Science Reports*, 2020, 10 (1).
- Darrouzet E, Boivin G, Chevrier C. Sex allocation decision under superparasitism by the parasitoid wasp *Eupelmus vuilleti* [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2008, 21: 181-191.
- Duval JF, Brodeur J, Doyon J, et al. Impact of superparasitism time intervals on progeny survival and fitness of an egg parasitoid [J]. *Ecological Entomology*, 2018, 43 (3): 310-317.
- Eller FJ, Tumlinson JH, Lewis WJ. Intraspecific competition in *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Heliothis species* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Annals of Entomological Society America*, 1990, 83: 504-508.
- Herlin W, Yoshimura H, Yamada YY. Survival rates of the first and second offspring of *Echthrodolphax fairchildii* Perkins (Hymenoptera: Dryinidae) under self and conspecific superparasitism: The effects of body size of ovipositing females [J]. *Entomological Science*, 2021, 24 (4): 366-381.
- Ho TT, Ueno T. Host discrimination and factors affecting incidence of superparasitism in *Hemiptarsenus varicornis* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of the leafminer *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) [J]. *Journal of the Faculty of Agriculture Kyushu University*, 2008, 53 (2): 447-452.
- Jiang HQ, Chen Y, Liu YH. Superparasitism of *Cotesia ruficrus* (Hymenoptera: Braconidae) and its effects on the offspring growth and development [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (10): 1213-1218. [江化琴, 陈媛, 刘映红. 螟蛉盘绒茧蜂的过寄生行为及其对子代生长发育的影响 [J]. 昆虫学报, 2014, 57 (10): 1213-1218]
- Kahfagi WE, Hegazi EM. Does superparasitism improve host suitability for parasitoid development? A case study in the *Microplitis rufiventris*-*Spodoptera littoralis* system [J]. *Biocontrol*, 2007, 53 (3): 427-438.
- Li LJ, Lu X, Zhang GH, et al. Effect of inoculation hours on breeding of *Trichogramma chilonis* [J]. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2009, 34 (3): 42-43. [李丽娟, 鲁新, 张国红, 等. 接蜂时间对螟黄赤眼蜂人工繁殖的影响 [J]. 吉林农业科学, 2009, 34 (3): 42-43]
- Li YX, Liu SS. Superparasitism in insect parasitoids [J]. *Entomological Knowledge*, 2001, 38 (3): 169-173. [李元喜, 刘树生. 拟寄生昆虫中的过寄生现象 [J]. 昆虫知识, 2001, 38 (3): 169-173]
- Liu H, Fang XD, Liu JX, et al. Superparasitism of *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) by different inoculation and its influences on offspring [J]. *China Plant Protection*, 2017, 37 (7): 5-10. [刘慧, 方小端, 刘经贤, 等. 螟黄赤眼蜂的过寄生繁殖及其对后代的影响 [J]. 中国植保导刊, 2017, 37 (7): 5-10]
- Liu PC, Zhao B, Cao DD, et al. Oviposition decisions in an endoparasitoid under self-superparasitism conditions [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2021, 24 (1): 443-447.
- Mackauer M, Chau A. Adaptive self superparasitism in a solitary parasitoid wasp: The influence of clutch size on offspring size [J]. *Functional Ecology*, 2001, 15: 335-343.
- Shen SZ, Zhang FP, Fu YG, et al. Factors affecting mating in *Coccophagus japonicus* Compere [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (5): 977-985. [沈顺章, 张方平, 符悦冠, 等. 日本食蚜蚜小蜂的交配影响因子研究 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (5): 977-985]
- Tena A, Kapranas A, Garcia MF. Host discrimination, superparasitism and infanticide by a gregarious endoparasitoid [J]. *Animal Behaviour*, 2008, 76: 789-799.
- Tracy Reynolds K, Hardy ICW. Superparasitism: A non-adaptive strategy? [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19 (7): 347-348.
- Tunca H, Colombel EA, Venard M, et al. Incidence of superparasitism in the egg parasitoid, *Oencyrtus kuvanae* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2017, 27 (6): 796-808.
- Van Alphen JJM, Visser ME. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids [J]. *Annual Review of Entomology*, 1990, 35: 59-79.
- Van Baaren J, Landry BL, Boinin G. Sex allocation and larval competition in a superparasitizing solitary egg parasitoid: Competing strategies for an optimal sex ratio [J]. *Functional Ecology*, 1999, 113: 66-71.
- Van Dijken MJ, Vanstratum P, Vanalphen JJM. Superparasitism and sex ratio in the solitary parasitoid *Epidinocarsis lopezi* [J]. *Entomologia Experiment et Applicata*, 1993, 68: 51-58.
- Van Dijken MJ, Waage JK. Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1987, 43 (2): 183-192.

- Visser ME, Luyckx B, Nell HW, *et al.* Adaptive superparasitism in solitary parasitoids-marking of parasitized hosts in relation to the payoff from superparasitism [J]. *Ecological Entomology*, 1992, 17 (1): 76-82.
- Waage JK. Family planning in parasitoids: Adaptive patterns of progeny and sex allocation [J]. *Insect Parasitoids*, 1986: 63-95.
- Wu XS, Niu LM, Fu YG, *et al.* Research on the control of *Parasaissetia nigra* Nietner by *Coccophagus japonicus* Compere [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2019, 56 (2): 208-213. [吴晓霜, 牛黎明, 符悦冠, 等. 日本食蚜蚜小蜂对橡副珠蜡蚧的控制作用研究 [J]. *应用昆虫学报*, 2019, 56 (2): 208-213]
- Wu XS, Zhang FP, Fu YG, *et al.* Host instar preference of *Coccophagus japonicus* Compere [J]. *Journal of Environmental Entomology*. 2018, 40 (6): 1375-1379. [吴晓霜, 张方平, 符悦冠, 等. 日本食蚜蚜小蜂对寄主的龄期选择性 [J]. *环境昆虫学报*, 2018, 40 (6): 1375-1379]
- Zhang YF, Song QT, Zhang F, *et al.* Comparison of superparasitism and suitability to superparasitism between *Trichogramma ostrinae* and *T. dendrolimi* [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2010, 26 (4): 377-384. [张延峰, 宋琼婷, 张帆, 等. 两种赤眼蜂过寄生及其对过寄生适应能力的比较 [J]. *中国生物防治*, 2010, 26 (4): 377-384]