

自复寄生蜂的生殖特性及其对生物防治的影响

孙丽影^{1,2}, 杨念婉², 王进军¹, 万方浩^{2,*}

(1. 西南大学植物保护学院, 昆虫学及害虫控制工程重庆市市级重点实验室, 重庆 400716;

2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点研究室, 北京 100193)

摘要: 自复寄生蜂营雌雄异律发育, 雌蜂为初级寄生蜂, 雄蜂为复寄生蜂。依据寄主类型产下的相应性别的后代, 其性比受到寄主数量、初级寄主与二级寄主的相对丰度等因素影响。自复寄生蜂能够寄生和取食初级寄主, 抑制有害昆虫的种群数量, 同时能够寄生和取食同种和异种寄生蜂幼虫, 产生致死干扰竞争作用。复寄生二级寄主时, 易感时间窗口主要集中在老熟幼虫至预蛹阶段。与同种二级寄主相比, 自复寄生蜂更倾向于寄生异种二级寄主或无选择倾向性, 取食时, 更倾向于异种二级寄主。自复寄生蜂特殊的生殖方式使其对生物防治的影响备受争议。在评价其生物防治价值时, 应对其正面影响和负面影响做出全面权衡。本文对自复寄生蜂的生殖特性、对同种和其他种类寄生蜂产生的致死干扰竞争作用及其对生物防治的影响等问题的国内外研究进展进行了综述, 以期利用这种天敌资源开展有害生物综合治理提供依据。

关键词: 自复寄生蜂; 繁殖; 性比; 二级寄主选择倾向性; 易感时间窗口; 寄主取食; 生物防治

中图分类号: Q964 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2014)03-0365-08

Reproductive traits of autoparasitoids and their influences on biological control

SUN Li-Ying^{1,2}, YANG Nian-Wan², WANG Jin-Jun¹, WAN Fang-Hao^{2,*} (1. Key Laboratory of Entomology and Pest Control Engineering, College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: Autoparasitoids (heteronomous hyperparasitoids) are parasitoids whose males and females are parasitic in different species of hosts. Female eggs develop as obligate primary parasitoids, while male eggs develop as hyperparasitoids. The sex ratio of offsprings produced by females depending on the type of hosts is affected by host density, as well as the relative abundance of the primary and secondary hosts. Autoparasitoids can suppress the population of pests by parasitizing and feeding on the primary hosts. Also they can parasitize and feed on the hosts that have been parasitized by conspecific or heterospecific females, leading to the lethal interference competition. The window of secondary hosts for hyperparasitizing is at late instar larval to pre-pupal stage. Autoparasitoids prefer to hyperparasitize and feed on heterospecific hosts than conspecific hosts or have no obvious parasitization tendency. As a result, the specific reproductive pattern has led the application of autoparasitoids in biological control to become the focus of controversy. We should evaluate both the positive and negative influences caused by autoparasitoids before using it in biological control. In this article, we reviewed the recent advances on the reproductive traits of autoparasitoids, lethal interference competition effects on secondary hosts, and their influences on biological control. This will provide a theoretical foundation for the optimum use of autoparasitoids in integrated pest management.

Key words: Autoparasitoids; reproduction; sex ratio; secondary host selection; vulnerability window; host feeding; biological control

生物防治因具有安全、作用时间较长和防治成本相对低廉等优点, 已成为有害生物综合防治的重

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30930062); 国家自然科学基金青年基金项目(31301726)

作者简介: 孙丽影, 女, 1988年生, 河北唐山人, 硕士研究生, 研究方向为外来入侵物种生物防治, E-mail: sunliying_0124@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: wanfanghao@caas.cn

收稿日期 Received: 2013-11-28; 接受日期 Accepted: 2014-02-07

要手段 (Culliney, 2005)。寄生蜂是农林生态系统害虫的重要天敌资源,其分布广、种类多,是生物防治中最重要的生物类群之一 (侯照远和严福顺, 1997)。其中膜翅目蚜小蜂科 (Aphelinidae) 寄生蜂在介壳虫、蚜虫和粉虱等害虫的生物防治过程中发挥了重要作用 (Williams, 1996a), 有些种类如短距蚜小蜂 *Aphelinus abdominalis* (Dalman)、丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* Gahan 和蒙氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus mundus* Mercet 等已经进行了商品化生产 (van Lenteren *et al.*, 1997; Yang *et al.*, 2014)。

自复寄生蜂 (autoparasitoids) 是蚜小蜂科寄生蜂中一类寄生方式特别的类群, 主要存在于食蚜蚜小蜂属 *Coccophagu*, *Coccobius* 属, *Coccophagoides* 属和恩蚜小蜂属 *Encarsia* (Hunter and Woolley, 2001)。自复寄生蜂能够导致同种和异种寄生蜂幼虫的死亡, 从而产生致死干扰竞争作用, 因此在生物防治中备受争议, 一直是科学界关注的焦点。本文对自复寄生蜂的生殖特性、致死干扰竞争作用及其对生物防治的影响进行了综述, 以期为后续的深入研究奠定基础, 为自复寄生蜂在生物防治中的科学应用提供理论依据。

1 自复寄生蜂的生殖特性

自复寄生蜂营雌雄异律发育, 即雌、雄蜂有不同的生殖方式和发育规律。雌蜂为初级寄生蜂, 由受精卵发育而来, 寄生于初级寄主即靶标昆虫; 雄蜂由未受精卵 (卵子) 发育而来, 为复寄生蜂, 寄生于二级寄主, 包括同种或异种寄生蜂幼虫 (Walter, 1983), 因此自复寄生蜂也被称为兼性重寄生蜂 (heteronomous hyperparasitoids)。根据二级寄主的不同, 自复寄生蜂可分为专性自复寄生蜂和兼性自复寄生蜂, 其中, 专性自复寄生蜂只寄生同种二级寄主, 而兼性自复寄生蜂能够寄生同种和异种二级寄主 (Mills and Gutierrez, 1996; Hunter and Woolley, 2001)。本文中的自复寄生蜂如无特别说明均指兼性自复寄生蜂。

1.1 自复寄生蜂的生殖过程

自复寄生蜂与其他单双倍型性别决定的昆虫一样, 未受精的单倍型卵发育成雄蜂, 受精的二倍型卵发育成雌蜂 (胡好远等, 2010)。未交配的雌蜂只能产下雌性后代; 雌蜂与雄蜂交配后, 精子将储存在雌蜂的受精囊中, 通过受精囊腺控制精子从输精管的排出, 进而决定卵子是否受精, 因此自复寄生蜂能够

在产卵的过程中根据寄主类型控制卵子是否受精而产下相应性别的后代 (Colgan and Taylor, 1981; King, 1987; Werren, 1987; 何建平和奚耕思, 2003)。以浅黄恩蚜小蜂 *En. sophia* (Girault & Dodd) 为例, 自复寄生蜂产雌及产雄的具体生殖过程包括 4 个阶段: (1) 体外触角检测寄主; (2) 产卵器穿刺检测寄主体内环境; (3) 排卵; (4) 拔出产卵器。在产雌和产雄的生殖过程中, 雌蜂对寄主的体外触角检测时间无差异, 而产雄行为的产卵器体内检测 + 产卵时间要显著长于产雌行为 (王继红等, 2012)。在观察三色恩蚜小蜂 *En. tricolor* Förster 和硕恩蚜小蜂 *En. pergandiella* Howard 自复寄生生殖过程的实验中, 也发现产雄 (同种二级寄主) 行为所需的时间显著长于产雌行为 (Williams, 1995; Huang *et al.*, 2009)。

1.2 自复寄生蜂的性比调节机制

自复寄生蜂可根据寄主类型产下不同性别的后代, 除寄主类型外, 是否还有其他因素影响自复寄生蜂的后代性比? Fisher (1930) 提出了物种性比调节的基础理论, 他指出在种群数量大、两性个体间随机交配的基础上, 后代性比与亲代产下两性后代所需投入资源 (如时间和能量等) 的比例成正相关, 并且两性后代数量均等是一种稳定的进化策略, 因此亲代对于两性后代应投入相同的资源, 后代性比应为 1:1。不过, 该理论是否适用于自复寄生蜂, 以及自复寄生蜂的性比调节机制尚存在争议 (Harvey *et al.*, 2013)。

Colgan 和 Taylor (1981) 基于 Fisher 的理论构建了后代性比决定的理论模型, 指出自复寄生蜂产下的雌性卵量与总的产卵量的比值为 $r = 1 / (c + 2pq + 1)$, 其中, $p = p_1 / p_2$, p_1 表示成功复寄生的雄性后代量与产下的总的雄性卵量的比值, p_2 表示适宜被复寄生的雌性后代量 (二级寄主) 与产下的总的雌性卵量的比值, c 表示产雄过程与产雌过程雌蜂资源投入 (时间和能量) 的比值, q 表示雌蜂复寄生自身雌性后代的量与复寄生总量的比值; 当雌蜂只利用非自身雌性后代作为二级寄主时, $q = 0$, $r = 1 / (c + 1)$, 随着 q 的增加, r 降低, 因此当自复寄生蜂普遍复寄生自身雌性后代时, 后代性比偏向雌性 (female-biased sex ratio) 较多。不过, 作者没有明确阐述参数 p 与后代性比之间的关系。这一理论目前尚无直接的实验数据支持, 已有的实验结果并未表明二级寄主是否为自身后代这一因素在自复寄生蜂性比调节中的重要性 (Hunter, 1989a, 1993; Donaldson and

Walter, 1991a, 1991b; Avilla *et al.*, 1991)。Williams (1996b) 针对上述理论中的参数 q 以三色恩蚜小蜂为研究对象, 发现其在自身后代二级寄主和非自身后代二级寄主中的产卵量无显著性差异, 表明三色恩蚜小蜂不能识别 2 种二级寄主。

Godfray 等 (Godfray and Waage, 1990; Godfray and Hunter, 1992, 1994) 将 Fisher 的性比调节理论应用到自复寄生蜂中, 指出在运用该理论时, 必须明确成功繁殖的限制因素是什么, 在此基础上提出了寄主限制 (host limitation) 和卵限制 (egg limitation) 两种情况下自复寄生蜂的性比调节机制。当初级寄主和二级寄主的数量足够大, 寄生蜂有充足的时间寻找和评估寄主时, 限制繁殖的因素是寄生蜂的抱卵量, 这种情况即为卵限制: 雌蜂应该对有限的卵量做出权衡, 根据 Fisher 的理论应将卵子等量分配给两性后代, 因此在卵限制的情况下, 后代性比应为 1:1。寄主限制是指在寄主数量有限的情况下, 限制繁殖的因素为寄生蜂寻找到寄主的时间: 当两种寄主分布在不同的生境时, 根据 Fisher 的理论雌蜂应该用相同的时间寻找两种寄主, 后代性比应与雌蜂遇到两种寄主的概率有关; 当两种寄主分布在相同的生境时, 雌蜂寻找两种寄主的过程是同时进行的。此时已经不需要对限制因素做出权衡, Fisher 的理论不再适用, 在该情况下雌蜂会根据遇到的寄主类型产下相应性别的后代。因此, 在寄主限制的情况下, 无论两种寄主分布于同一或不同生境, 后代性比与两种寄主的相对丰度是一致的。简言之, 在寄主资源丰富 (卵限制) 的情况下, 自复寄生蜂的后代性比为 1:1; 而在寄主资源相对缺乏 (寄主限制) 的情况下, 后代性比由初级和二级寄主的相对丰度决定。Hunter 和 Godfray (1995) 对三色恩蚜小蜂的后代性比进行了研究, 通过提供不同寄主数量和寄主比例的产卵环境模拟寄主限制和卵限制两种情况, 结果表明当寄主数量高时, 后代性比接近 1:1, 当寄主数量低时, 后代性比依据寄主比例产生相应变化。此外, 通过构建模型模拟寄主限制和卵限制两种极端情况, 也验证了 Godfray 等理论的正确性 (Hunter and Godfray, 1995)。然而, 在田间应用该理论时, 很难评估实验种群处于寄主限制或者卵限制, 只能通过模型从理论上推测田间种群处于寄主限制和卵限制的中间连续变化状态, 因此, 田间的性比调节机制更为复杂 (Rosenheim, 1999; West and Rivero, 2000)。

不同于 Godfray 等 (Godfray and Waage, 1990; Godfray and Hunter, 1992, 1994) 的理论, Walter 和

Donaldson (1994) 指出自复寄生蜂在寄主资源充足的情况下后代性比不为 1:1。他们强调当自复寄生蜂遇到寄主时, 会依据寄主类型产下相应性别的后代, 这是一种固定的繁殖策略, 因此, 无论是在寄主资源丰富或缺乏的情况下, 自复寄生蜂的后代性比均与个体的繁殖行为以及两种寄主的相对丰度有关。该理论与 Godfray 等提出的性比调节理论争论的焦点就在于随着寄主数量的增加, 自复寄生蜂后代性比是否会趋向 1:1。Donaldson 和 Walter (1991a, 1991b) 对 *C. atratus* Compere 进行室内研究和田间调查时, 发现该自复寄生蜂的后代性比与初级寄主和二级寄主的相对丰度成正相关, 但是并不精确地反映两种寄主的比例, 雌蜂对两种寄主的处理行为和两性后代死亡率不同等因素也会对后代性比产生影响。

此外, 雌蜂对不同寄主的嗜好度和寄主的空间分布等因素也会影响自复寄生蜂的性比调节。当为三色恩蚜小蜂提供初级寄主和同种二级寄主时, 雌蜂更倾向于寄生初级寄主, 因此后代性比偏向雌性较多。用异种二级寄主替换同种二级寄主后, 与初级寄主相比雌蜂对异种二级寄主的嗜好度更高, 后代性比偏向雄性 (male-biased sex ratio) 较多 (Avilla *et al.*, 1991)。在对硕恩蚜小蜂的田间调查中发现, 与初级寄主相比, 该蜂更倾向于寄生同种二级寄主 (Hunter, 1993)。Hunter 和 Godfray (1995) 在研究中发现, 相对于初级寄主和二级寄主分别分布在两片叶片的生境, 两种寄主分布在同一叶片上时, 初级寄主将更多地被用于取食而非产卵, 因此雌性后代数量减少, 三色恩蚜小蜂的雄性后代比例更高。

因此, 自复寄生作为一种特殊的生殖方式蕴含着十分复杂的性比调节机制, 包括寄主数量、初级和二级寄主的相对丰度、雌蜂对不同寄主的嗜好性、寄主的空间分布、产卵过程中亲代的资源投入和复寄生自身雌性幼虫的概率等因素均会对自复寄生蜂的后代性比产生影响。已有的研究只是针对个别因素展开探究, 各种因素对后代性比的影响程度以及性比调节机制的内在规律需要我们展开更加深入和全面的研究。

2 自复寄生蜂的致死干扰竞争作用

自复寄生蜂雄蜂的繁殖以牺牲同种或异种寄生蜂幼虫为代价, 同时可以取食已被寄生的寄主而导致其他个体的死亡, 因此自复寄生蜂的存在必然会对自身和其他种类寄生蜂的种群数量和资源获得造

成影响(Heinz and Nelson, 1996; Rosenheim, 1998; Sullivan and Völkl, 1999; Collier and Hunter, 2001)。近年来,自复寄生蜂对自身及其他种类寄生蜂的致死干扰竞争作用得到了广泛的研究。

2.1 自复寄生蜂对二级寄主的选择倾向性

自复寄生蜂对不同寄主的选择倾向性会影响同一生物群落中并存的其他物种的相对丰度,也会影响寄生蜂对寄主种群的遏制作用(徐海云等, 2011)。自复寄生蜂的致死干扰竞争作用包括对自身的种内作用和对其他种类寄生蜂的种间作用,当自复寄生蜂更倾向于复寄生异种二级寄主时,种间作用更加突出。

已有的研究表明,当同种和异种二级寄主同时存在时,自复寄生蜂更倾向于寄生异种二级寄主或无选择倾向性(Williams, 1991; Hunter and Kelly, 1998; Bográn and Heinz, 2002; Huang *et al.*, 2009; Zang *et al.*, 2011a),但尚未发现其更倾向于寄生同种二级寄主的现象。为三色恩蚜小蜂同时提供同种和异种二级寄主时,即三色恩蚜小蜂已寄生寄主和耕恩蚜小蜂 *En. inaron* (Walker) 或丽蚜小蜂已寄生寄主,三色恩蚜小蜂更倾向于寄生异种二级寄主(Williams, 1991; Huang *et al.*, 2009)。Bográn 和 Heinz (2002) 选用硕恩蚜小蜂为研究对象,丽蚜小蜂和蒙氏桨角蚜小蜂已寄生寄主为异种二级寄主,提供初级寄主和任意两种二级寄主时,雌蜂更倾向于寄生异种二级寄主;提供初级寄主和 3 种二级寄主时,雌蜂对 3 种二级寄主未表现出选择倾向性。当异种二级寄主为丽蚜小蜂和迈恩蚜小蜂 *En. meritoria* Gahan 已寄生寄主时,硕恩蚜小蜂在同种和异种二级寄主之间未表现出选择倾向性(Pedata and Hunter, 1996)。对浅黄恩蚜小蜂的研究中,以丽蚜小蜂和黑盾桨角蚜小蜂 *Er. melanoscutus* Zolnerowich & Rose 已寄生寄主为异种二级寄主时,浅黄恩蚜小蜂更倾向于寄生异种二级寄主(Zang *et al.*, 2011a)。以漠桨角蚜小蜂 *Er. eremicus* Rose & Zolnerowich 已寄生寄主为异种二级寄主时,则未表现出选择倾向性(Hunter and Kelly, 1998)。

由上述研究可发现自复寄生蜂对二级寄主的选择倾向性与寄生蜂种类、交配状态、初级寄主和二级寄主种类,以及所提供的选择性条件有关。此外,不同种类的自复寄生蜂对同种和异种二级寄主表现出了不同的选择倾向性,这可能与自复寄生蜂对寄主的识别能力存在一定的关系(Avilla *et al.*, 1991;

Pedata *et al.*, 2002)。

2.2 自复寄生蜂自复寄生的易感时间窗口

易感时间窗口(vulnerability window)是指寄主适宜被寄生蜂寄生的发育阶段的持续时间(Hunter and Kelly, 1998)。自复寄生的易感时间窗口主要集中在老熟幼虫至预蛹阶段。该阶段幼虫已发育成熟,与其他发育阶段相比可以为寄主提供更充足的营养,雄性幼虫可以迅速完成生长发育,从而在缩短世代发育时间的同时提高自身的繁殖能力,进而达到种群内禀增长率的最大化(Jones and Greenberg, 1999)。二级寄主处于易感时间窗口时被寄生率显著高于其他发育阶段,且雄蜂成功羽化的概率也最大。Hunter(1989b)对硕恩蚜小蜂易感时间窗口进行研究时发现,雌性幼虫发育至 7-9 日龄(老熟幼虫至预蛹期)时最易被复寄生。对浅黄恩蚜小蜂的研究也发现,同其他发育阶段相比,寄生蜂的幼虫发育至老熟幼虫至预蛹期时,更易于被复寄生(Chen *et al.*, 2013)。在对三色恩蚜小蜂的研究中也得到了类似的结果(Avilla and Copland, 1987; Huang *et al.*, 2009)。

自复寄生蜂在寄生同种二级寄主时,很少寄生易感时间窗口以外的发育阶段,即使在其他阶段有产卵现象的发生,羽化率也很低。与同种二级寄主相比,异种二级寄主的易感时间窗口可能更长。Hunter 和 Kelly(1998)在研究中发现浅黄恩蚜小蜂复寄生自身幼虫时,只寄生发育到老熟幼虫至预蛹的幼虫;复寄生漠桨角蚜小蜂时,在老熟幼虫至预蛹、早期蛹和老熟蛹的发育阶段均可复寄生,且雄蜂能够成功羽化,漠桨角蚜小蜂的易感时间窗口是浅黄恩蚜小蜂的 2.4 倍。该研究只是针对浅黄恩蚜小蜂和漠桨角蚜小蜂展开,其他种类自复寄生蜂的易感时间窗口是否也符合该结论需要进一步验证。

2.3 自复寄生蜂的取食

寄生蜂不仅可以在寄主上产卵寄生,也可以在寄主上进行取食,这种现象称为寄主取食(host-feeding)(Jervis and Kidd, 1986)。寄生蜂用产卵器刺破寄主,通过取食渗出的组织液获取所需的营养物质,以保证卵子成熟和维持寿命(Collier, 1995; Giron *et al.*, 2002; Burger *et al.*, 2005),这种取食寄主的行为已在 17 个科 140 种寄生蜂中发现,尤其在膜翅目寄生蜂中十分普遍(Jervis and Kidd, 1986)。

已有的研究表明,自复寄生蜂会取食异种二级寄主,但对同种二级寄主的取食现象很少发生。Zang 等(2011a)通过研究浅黄恩蚜小蜂的寄主取食

行为发现, 浅黄恩蚜小蜂在 24 h 内可以取食 1~2 头异种二级寄主(丽蚜小蜂或黑盾桨角蚜小蜂已寄生寄主), 极少取食同种二级寄主。Huang 等(2009) 对三色恩蚜小蜂的研究也得到了相同的结论。

自复寄生蜂与其他种类寄生蜂之间存在的寄生和取食关系与集团内捕食作用(intraguild predation, IGP) 十分相似(Polis and Holt, 1992)。所谓集团内捕食作用, 是指利用相似有限资源而具有潜在竞争关系的物种之间的竞争、寄生和取食作用的联合(Polis *et al.*, 1989)。因此, 自复寄生蜂也可以被称为集团内捕食者, 而异种二级寄主则可以被称为集团内猎物。根据已有的研究结果可以发现, 当存在资源竞争对手时, 自复寄生蜂能够利用竞争者获得雄蜂和营养, 既可减少竞争者的种群数量又有利于自身的种群发展, 并且自复寄生蜂更倾向于寄生和取食异种二级寄主, 从而避免对自身种群的破坏, 这不失为一种十分聪明的做法。

很多科学工作者对自复寄生蜂的自我保护机制进行了探索, 前文中提到的自复寄生蜂对寄主的识别能力和同种二级寄主相对较窄的易感时间窗口都起到了对自身的保护作用。一些学者还提出这种自我保护机制与寄生蜂幼虫化蛹时的黑化作用有关(Pedata and Hunter, 1996; Huang *et al.*, 2009)。但 Gerling 和 Rejouan(2004) 利用浅黄恩蚜小蜂、耕恩蚜小蜂和橘黄恩蚜小蜂 *En. lutea* (Masi) 为实验对象, 对黑化作用是否具有保护寄生蜂免于被寄生和取食的作用进行了验证, 结果发现幼期蛹始终比老化蛹更易受到寄生和取食, 老化蛹所表现出的免疫力与蛹的黑化作用无关。对于自复寄生蜂的自我保护机制仍然存在很多疑问, 一些理论的提出也只是停留在假设和推测阶段, 缺乏具体的实验结果提供理论支持。因此, 对于该问题的探索仍需要我们更多的努力。

3 自复寄生蜂对生物防治的影响

自复寄生蜂特殊的生殖方式和寄生方式使其在生物防治中的作用成为争论的焦点, 不同的学者根据相应的研究结果提出了不同的观点。

3.1 自复寄生蜂对生物防治的正面影响

根据自复寄生蜂的生殖特性我们了解到, 自复寄生蜂对自身和其他种类寄生蜂的致死干扰竞争作用主要发生在其繁殖雄性后代的过程中, 自复寄生

蜂可以通过寄生和取食初级寄主而抑制有害生物的种群数量。浅黄恩蚜小蜂与丽蚜小蜂和黑盾桨角蚜小蜂相比, 具有突出的寄主取食能力(Zang and Liu, 2008), 雌蜂的交配状态和食物短缺的持续时间都会对浅黄恩蚜小蜂的寄主取食能力产生影响(Zang and Liu, 2009, Zang *et al.*, 2011b)。Yang 等(2012) 在对浅黄恩蚜小蜂寄主处理策略的研究中发现该蜂对初级寄主的寄生和取食数量随着寄主密度的增加而显著增加, 并且寄生蜂的寄主处理策略能够随寄主密度的不同而有所调整, 在寄主密度极低时, 产卵寄生于最适龄期寄主(3 和 4 龄若虫), 转而取食可替代寄主(1 和 2 龄若虫); 随寄主密度的增加, 取食最适龄期的寄主数量迅速增加, 而寄生数量基本维持不变; 当寄主密度较高时, 其寄生和取食均转向最适龄期寄主。因此, 自复寄生蜂具有应用于高密度寄主害虫生物防治的潜力。

除上述影响因素外, 雄蜂的数量、初级寄主和二级寄主的种类也会对自复寄生蜂的生物防治作用产生影响。Zang 等(2011a) 在研究中指出控制害虫时, 雄蜂的数量对于自复寄生蜂是至关重要的因素, 当浅黄恩蚜小蜂的雌雄比例不低于 3:1 时能够比丽蚜小蜂发挥更好的防治效果; 浅黄恩蚜小蜂与可复寄生的异种寄生蜂同时释放时可以获得更多的雄蜂, 雌蜂与复寄生于异种寄生蜂的二级寄主所羽化出的雄蜂交配后会具有更长的产卵期和更强的寄生能力, 能够更好地发挥生物防治作用。Dai 等(2013) 在研究中发现用于繁殖雌雄蜂的初级寄主种类会对浅黄恩蚜小蜂寄生和取食初级寄主的能力产生影响, 从而影响其生物防治作用。

此外, Hassell 等(1983) 提出在有害昆虫生物防治中, 随着生境中同种雌蜂和其他种类寄生蜂数量的增加或减少, 可用于复寄生的二级寄主数量也相应增加或减少, 自复寄生蜂能够通过调节复寄生对寄生蜂幼虫的致死量来调节自身和其他种类寄生蜂的种群数量, 使其保持在一个相对稳定的动态平衡中, 从而提高生物防治体系中寄主和寄生蜂种群数量的稳定性, 这样有利于生物防治的可持续发展, 从而更持久的发挥防治有害生物的作用。

3.2 自复寄生蜂对生物防治的负面影响

自复寄生蜂的存在会对自身和其他种类的寄生蜂产生致死干扰竞争作用, 能够抑制生物防治体系中自身和其他初级寄生蜂的种群数量, 从而影响对有害生物的防治效果。Mills 和 Gutierrez(1996) 构建三级营养模型(tritrophic model) 评价 3 种寄生蜂

的不同组合模式对烟粉虱的生物防治效果,包括一种典型的初级寄生蜂、一种专性自复寄生蜂和一种兼性自复寄生蜂;结果显示单独使用初级寄生蜂可以有效抑制烟粉虱的种群数量,而单独使用自复寄生蜂时,由于复寄生对自身种群的限制作用,使得防治效果受到了影响;在不同组合引入模式中,初级寄生蜂和专性自复寄生蜂同时引入时生物防治效果最好,而引入兼性自复寄生蜂会抑制其他种类寄生蜂的防治潜能,对生物防治效果起到了负面影响。Briggs 和 Collier (2001) 通过构建阶段结构模型 (stage-structured model) 研究自复寄生蜂的生物防治效果,结果表明自复寄生蜂与初级寄生蜂组合使用时,靶标有害昆虫的种群数量高于单独使用初级寄生蜂;不过两种自复寄生蜂组合使用的防治效果要优于单独使用一种自复寄生蜂。模型表明自复寄生蜂由于自复寄生的生殖方式限制了自身的防治效果,同时也降低了其他寄生蜂的种群数量,对有害生物防治效果产生负面影响。

自复寄生蜂在生物防治中究竟发挥了怎样的作用,其实质就是对其正面影响和负面影响的权衡,哪一种作用更突出便决定了自复寄生蜂在生物防治中的价值。在已有的研究结果中对自复寄生蜂单独释放防治靶标害虫的效果评价不一。在寄生蜂对烟粉虱防治效果的评价中,浅黄恩蚜小蜂与漠浆角蚜小蜂相比,防治效果相当 (Hunter *et al.*, 2002), 与丽蚜小蜂相比,防治效果不及丽蚜小蜂 (Pang *et al.*, 2011), 但 Zang 等 (2011a) 指出当浅黄恩蚜小蜂的雌雄比例不低于 3:1 时防治效果优于丽蚜小蜂。自复寄生蜂与可复寄生的初级寄生蜂共同释放时,在多数情况下自复寄生蜂的正面作用可以抵消负面作用,自复寄生蜂的存在不会抑制防治效果。浅黄恩蚜小蜂和漠浆角蚜小蜂混合释放时,防治效果与单独释放两种寄生蜂相比无显著性差异,均能抑制烟粉虱的种群数量 (Hunter *et al.*, 2002)。Bográn 等 (2002) 选用硕恩蚜小蜂、丽蚜小蜂和蒙氏浆角蚜小蜂进行了不同释放模式的田间防治效果实验,结果表明只有硕恩蚜小蜂和丽蚜小蜂混合释放处理对烟粉虱的防治作用受到抑制,而其他处理组之间差异并不显著。丽蚜小蜂和浅黄恩蚜小蜂组合释放时,两种寄生蜂的对烟粉虱的寄生量均下降,但取食量均增加,因此烟粉虱的总体死亡率增加,据此作者认为自复寄生蜂的存在并不会影响生物防治的效果 (Pang *et al.*, 2011)。

综上,自复寄生蜂在生物防治中发挥的效果会

受到很多因素的影响,如寄主密度、初级寄主以及共同释放的异种寄生蜂种类等。已有的研究结果中,理论模型与田间或室内实验结果对自复寄生蜂生物防治价值的评价存在较大差异,对于自复寄生蜂的“功”与“过”需要更加全面的权衡。如何深入挖掘自复寄生蜂的生物防治潜能,使其正面作用更突出,仍需要更多的研究和理论支持。

4 结语与展望

自复寄生蜂的生殖特性、对自身和其他种类寄生蜂的致死干扰竞争作用及其对生物防治的影响得到了越来越多的研究,今后的研究成果将不断地为我们揭开这一特殊生殖方式和寄生方式的神秘面纱,让我们对自复寄生蜂形成更加全面和深入的认识。在已有的研究结果中我们不难发现,很多理论性的假设和推论仍然缺乏实际检验,如自复寄生蜂在致死干扰竞争作用中的自我保护机制和自复寄生蜂的性比调节机制等,对于这些问题更为深入的发现等待着我们去探索。

自复寄生蜂在生物防治中发挥的效果受到寄主密度、初级寄主以及共同释放的异种寄生蜂种类等诸多因素的影响,为其生物防治价值的评估工作带来了一定的困难。已有的评价结果中尚存在争议,导致争议的主要原因是评价时考虑的因素、选用的条件和标准不一致。因此,对自复寄生蜂生物防治价值进行评估时,亟需建立一个全面、系统和统一的体系,结合防治工作的实际情况,综合各方面因素,对自复寄生蜂的负面影响和正面影响做出更加全面的权衡和评价。如何更深入挖掘自复寄生蜂的生物防治潜能,使其在生物防治中扬长避短将成为重要的研究方向,上述问题的解决能够为自复寄生蜂在生物防治中的科学应用提供更多的理论支持,使其能够更好的发挥对有害生物的防治作用。

参考文献 (References)

- Avilla J, Anadón J, Sarasúa MJ, Albajes R, 1991. Egg allocation of the autoparasitoid *Encarsia tricolor* at different relative densities of the primary host (*Trialeurodes vaporariorum*) and two secondary hosts (*Encarsia formosa* and *E. tricolor*). *Entomol. Exp. Appl.*, 59(3): 219–227.
- Avilla J, Copland MJW, 1987. Effects of host stage on the development of the facultative autoparasitoid *Encarsia tricolor* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Ann. Appl. Biol.*, 110(2): 381–389.
- Bográn CE, Heinz KM, 2002. Host selection by the heteronomous

- hyperparasitoid *Encarsia pergandiella*: multiple-choice tests using *Bemisia argentifolii* as primary host. *Entomol. Exp. Appl.*, 103(1): 11–21.
- Bográn CE, Heinz KM, Ciomperlik MA, 2002. Interspecific competition among insect parasitoids: field experiments with whiteflies as hosts in cotton. *Ecology*, 83(3): 653–668.
- Briggs CJ, Collier TR, 2001. Autoparasitism, interference, and parasitoid-pest population dynamics. *Theor. Pop. Biol.*, 60(1): 33–57.
- Burger JMS, Kormany A, van Lenteren JC, Vet LEM, 2005. Importance of host feeding for parasitoids that attack honeydew-producing hosts. *Entomol. Exp. Appl.*, 117(2): 147–154.
- Chen TH, Li M, Wang JH, Zhang F, Li YX, 2013. Vulnerability window for laying male eggs and superparasitism in producing female offspring of *Encarsia sophia* on *Bemisia tabaci* B biotype. *BioControl*, 58(1): 27–36.
- Colgan P, Taylor P, 1981. Sex-ratio in autoparasitic Hymenoptera. *Am. Nat.*, 117(4): 564–566.
- Collier TR, 1995. Host feeding, egg maturation, resorption, and longevity in the parasitoid *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 88(2): 206–214.
- Collier TR, Hunter MS, 2001. Lethal interference competition in the whitefly parasitoids *Eretmocerus eremicus* and *Encarsia sophia*. *Oecologia*, 129(1): 147–154.
- Culliney TW, 2005. Benefits of classical biological control for managing invasive plants. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 24(2): 131–150.
- Dai P, Liu LZ, Ruan CC, Zang LS, Wan FH, 2013. Effect of the primary host for production of both sexes on the mating interaction in an autoparasitoid species. *BioControl*, 58: 331–339.
- Donaldson JS, Walter GH, 1991a. Brood sex ratios of the solitary parasitoid wasp, *Coccophagus atratus*. *Ecol. Entomol.*, 16(1): 25–33.
- Donaldson JS, Walter GH, 1991b. Host population structure affects field sex ratios of the heteronomous hyperparasitoid, *Coccophagus atratus*. *Ecol. Entomol.*, 16(1): 35–44.
- Fisher RA, 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, New York. 158–160.
- Gerling D, Rejouan N, 2004. Age-related pupal defenses against congeneric interneccine activity in *Encarsia* species. *Entomol. Exp. Appl.*, 110(1): 87–93.
- Giron D, Rivero A, Mandon N, Darrouzet E, Casas J, 2002. The physiology of host feeding in parasitic wasps: implications for survival. *Funct. Ecol.*, 16(6): 750–757.
- Godfray HCJ, Hunter MS, 1992. Sex ratios of heteronomous hyperparasitoids: adaptive or non-adaptive? *Ecol. Entomol.*, 17(1): 89–90.
- Godfray HCJ, Hunter MS, 1994. Heteronomous hyperparasitoids, sex ratios and adaptations: a reply. *Ecol. Entomol.*, 19(1): 93–95.
- Godfray HCJ, Waage JK, 1990. The evolution of highly skewed sex ratios in aphelinid wasps. *Am. Nat.*, 136(5): 715–721.
- Harvey JA, Poelman EH, Tanaka T, 2013. Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps. *Annu. Rev. Entomol.*, 58: 333–351.
- Hassell MP, Waage JK, May RM, 1983. Variable parasitoid sex ratios and their effect on host-parasitoid dynamics. *J. Anim. Ecol.*, 52(3): 889–904.
- He JP, Xi GS, 2003. Structure and function of insect spermathecae. *Entomological Knowledge*, 40(5): 476–479. [何建平, 奚耕思, 2003. 昆虫受精囊的结构与功能. *昆虫知识*, 40(5): 476–479]
- Heinz KM, Nelson JM, 1996. Interspecific interactions among natural enemies of *Bemisia* in an inundative biological control program. *Biol. Control*, 6(3): 384–393.
- Hou ZY, Yan FS, 1997. Progress in the study on host selection behaviors of parasitic wasps. *Acta Entomologica Sinica*, 40(1): 94–107. [侯照远, 严福顺, 1997. 寄生蜂寄主选择行为研究进展. *昆虫学报*, 40(1): 94–107]
- Hu HY, Zhu XL, Chen ZZ, Niu LM, Fu YG, 2010. Sex allocation of parasitoid wasps. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(6): 1081–1088. [胡好远, 朱小力, 陈中正, 牛黎明, 符悦冠, 2010. 寄生蜂性别分配行为. *昆虫知识*, 47(6): 1081–1088]
- Huang Y, Loomans AJM, van Lenteren JC, Xu RM, 2009. Hyperparasitism behaviour of the autoparasitoid *Encarsia tricolor* on two secondary host species. *BioControl*, 54(3): 411–424.
- Hunter MS, 1989a. Sex allocation and egg distribution of an autoparasitoid, *Encarsia pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Ecol. Entomol.*, 14(1): 57–67.
- Hunter MS, 1989b. Suitability of stages of female *Encarsia pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae) for development of conspecific male hyperparasites. *Entomophaga*, 34(2): 265–274.
- Hunter MS, 1993. Sex allocation in a field population of an autoparasitoid. *Oecologia*, 93(3): 421–428.
- Hunter MS, Collier TR, Kelly SE, 2002. Does an autoparasitoid disrupt host suppression provided by a primary parasitoid? *Ecology*, 83(5): 1459–1469.
- Hunter MS, Godfray HCJ, 1995. Ecological determinants of sex allocation in an autoparasitoid wasp. *J. Anim. Ecol.*, 64: 95–106.
- Hunter MS, Kelly SE, 1998. Hyperparasitism by an exotic autoparasitoid: secondary host selection and the window of vulnerability of conspecific and native heterospecific hosts. *Entomol. Exp. Appl.*, 89(3): 249–259.
- Hunter MS, Woolley JB, 2001. Evolution and behavioral ecology of heteronomous aphelinid parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.*, 46(1): 251–290.
- Jervis MA, Kidd NAC, 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.*, 61(4): 395–434.
- Jones WA, Greenberg SM, 1999. Host instar suitability of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) for the parasitoid *Encarsia pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae). *J. Agric. Urban Entomol.*, 16(1): 49–57.
- King BH, 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. *Quart. Rev. Biol.*, 62(4): 367–396.
- Mills NJ, Gutierrez AP, 1996. Prospective modelling in biological control: an analysis of the dynamics of heteronomous hyperparasitism

- in a cotton-whitefly-parasitoid system. *J. Appl. Ecol.*, 33 (6): 1379 – 1394.
- Pang ST, Wang L, Hou YH, Shi ZH, 2011. Interspecific interference competition between *Encarsia formosa* and *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae) in parasitizing *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) on five tomato varieties. *Insect Sci.*, 18 (1): 92 – 100.
- Pedata PA, Giorgini M, Guerrieri E, 2002. Interspecific host discrimination and within-host competition between *Encarsia formosa* and *E. pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae), two endoparasitoids of whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae). *Bull. Entomol. Res.*, 92(6): 521 – 528.
- Pedata PA, Hunter MS, 1996. Secondary host choice by the autoparasitoid *Encarsia pergandiella*. *Entomol. Exp. Appl.*, 81(2): 207 – 214.
- Polis GA, Holt RD, 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.*, 7(5): 151 – 154.
- Polis GA, Myers CA, Holt RD, 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 297 – 330.
- Rosenheim JA, 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.*, 43(1): 421 – 447.
- Rosenheim JA, 1999. The relative contributions of time and eggs to the cost of reproduction. *Evolution*, 53(2): 376 – 385.
- Sullivan DJ, Völkl W, 1999. Hyperparasitism, multitrophic ecology and behaviour. *Annu. Rev. Entomol.*, 44(1): 291 – 315.
- Walter GH, 1983. ‘Divergent male ontogenies’ in Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): a simplified classification and a suggested evolutionary sequence. *Biol. J. Linn. Soc.*, 19(1): 63 – 82.
- Walter GH, Donaldson JS. 1994. Heteronomous hyperparasitoids, sex ratios and adaptations. *Ecol. Entomol.*, 19(1): 89 – 92.
- van Lenteren JC, Roskam MM, Timmer R, 1997. Commercial mass production and pricing of organisms for biological control of pests in Europe. *Biol. Control*, 10(2): 143 – 149.
- Wang JH, Chen TH, Zhang F, Liu TX, Li YX, 2012. Maternal oviposition behavior differed between female and male offspring in *Encarsia sophia* on *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Biological Control*, 28(3): 308 – 313. [王继红, 陈庭慧, 张帆, 刘同先, 李元喜, 2012. 浅黄恩蚜小蜂产雌和产雄生殖行为. 中国生物防治学报, 28(3): 308 – 313]
- Werren JH, 1987. Labile sex ratios in wasps and bees. *BioScience*, 37 (7): 498 – 506.
- West SA, Rivero A, 2000. Using sex ratios to estimate what limits reproduction in parasitoids. *Ecol. Lett.*, 3(4): 294 – 299.
- Williams T, 1991. Host selection and sex ratio in a heteronomous hyperparasitoid. *Ecol. Entomol.*, 16(3): 377 – 386.
- Williams T, 1995. The biology of *Encarsia tricolor*: an autoparasitoid of whitefly. *Biol. Control*, 5(2): 209 – 217.
- Williams T, 1996a. Invasion and displacement of experimental populations of a conventional parasitoid by a heteronomous hyperparasitoid. *Biocontrol Sci. Technol.*, 6(4): 603 – 618.
- Williams T, 1996b. A test of kin recognition in a heteronomous hyperparasitoid. *Entomol. Exp. Appl.*, 81(2): 239 – 241.
- Xu HY, Yang NW, Wan FH, 2011. Lethal interference competition between natural enemies in insect community. *Acta Entomologica Sinica*, 54(3): 361 – 367. [徐海云, 杨念婉, 万方浩, 2011. 昆虫群落中天敌间的致死干扰竞争作用. 昆虫学报, 54(3): 361 – 367]
- Yang NW, Ji LL, Lövei GL, Wan FH, 2012. Shifting preference between oviposition vs. host-feeding under changing host densities in two aphelinid parasitoids. *PLoS ONE*, 7(7): e41189.
- Yang NW, Zang LS, Wang S, Guo JY, Xu HX, Zhang F, Wan FH, 2014. Biological pest management by predators and parasitoids in the greenhouse vegetables in China. *Biol. Control*, 68: 92 – 102.
- Zang LS, Liu TX, 2008. Host-feeding of three whitefly parasitoid species on *Bemisia tabaci* biotype B, with implication for whitefly biological control. *Entomol. Exp. Appl.*, 127(1): 55 – 63.
- Zang LS, Liu TX, 2009. Food-deprived host-feeding parasitoids kill more pest insects. *Biocontrol Sci. Technol.*, 19: 573 – 583.
- Zang LS, Liu TX, Wan FH, 2011a. Reevaluation of the value of autoparasitoids in biological control. *PLoS ONE*, 6(5): e20324.
- Zang LS, Liu TX, Zhang F, Shi SS, Wan FH, 2011b. Mating and host density affect host feeding and parasitism in two species of whitefly parasitoids. *Insect Sci.*, 18: 78 – 83.

(责任编辑: 袁德成)