夜蛾黑卵蜂雌雄蜂鉴别方法及雌蜂寄生草地贪夜蛾卵的行为特征

杨 帅#, 张龙喜#, 赵 旭, 霍梁宵, 周金成*, 董 辉*

(沈阳农业大学植物保护学院, 沈阳 110866)

摘要 夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus* 被认为是草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 卵期的高效寄生蜂。明确夜蛾黑卵蜂基本生物学特征将为其繁育及应用提供重要参考。本研究对雌、雄蜂外部形态及雌蜂寄生行为进行了观察。结果显示,1)除雌蜂产卵器和雄蜂外生殖器等第一性征外,夜蛾黑卵蜂雌、雄蜂个体还具备一些典型的第二性征,可通过触角环节数量、触角棒节和柄节形态以及足和触角的颜色进行区分。2)在同一卵块上,雄蜂先于雌蜂羽化,并撕咬寄主卵壳协助雌蜂羽化;雌蜂羽化后雄蜂会立即求偶并与其交配。3)夜蛾黑卵蜂雌蜂通过利用寄主卵表鳞毛空隙、主动清理鳞毛和移动表层卵粒 3 种行为策略实现对大部分草地贪夜蛾卵的寄生。本研究建立了夜蛾黑卵蜂雌、雄蜂的鉴别方法,并明确了雌蜂应对夜蛾黑卵蜂卵表结构防御的行为策略。

关键词 草地贪夜蛾; 夜蛾黑卵蜂; 寄生行为; 卵寄生蜂; 生物防治

中图分类号: S 476.3, S 433.4 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019496

A method for sex identification of *Telenomus remus* wasps and its parasitic behavioral characteristics against *Spodoptera frugiperda* eggs

YANG Shuai#, ZHANG Longxi#, ZHAO Xu, HUO Liangxiao, ZHOU Jincheng*, DONG Hui*

(*College of Plant Protection*, *Shenyang Agricultural University*, *Shenyang* 110866, *China*)

Abstract *Telenomus remus* has been considered as an effective biological control agent against *Spodoptera frugiperda* eggs. The investigation of basic biological characteristics of *T. remus* will supply reference for the mass rearing and application of *T. remus*. In this study, we described the characteristics of parasitic behavior of *T. remus* females and the morphological difference between female and male *T. remus*. The results showed as follows: 1) Except primary sexual characteristics, the sex of *T. remus* wasps could be determined by secondary sexual characteristics including the number of antennal segments, morphology of antennal club and scape, color of leg and antenna. 2) Male wasps emerged earlier than female wasps in the same egg mass, and could help the emergence of female wasps by biting the shell of host eggs. Males could mate with females rapidly once females emerged. 3) Female wasps could parasite *S. frugiperda* eggs through three typical behavior strategies including seeking and using gaps among scale-hair scales, cleaning the scale-hair, and moving host eggs on the surface. In this study, we established a method for sex identification of *T. remus* wasps and revealed the behavioral strategy of *T. remus* females handling the morphological defense of *S. frugiperda* eggs.

Key words *Spodoptera frugiperda*; *Telenomus remus*; parasitic behavior; egg parasitoid wasp; biological control

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 是新入侵我国的多食性和迁飞性害虫[1]。该虫于 2019 年 1 月入侵我国以来凭借我国夏季季风北上迁飞扩散至华南、长江流域及黄淮海的广大粮食作物产区[2-3]。截至 9 月份,草地贪夜蛾已扩散到我国 25 个省份[4],其入侵速度创造了空前的记录,远远超过我国目前记录在案的所有入侵害虫。随着草地贪夜蛾在我国的定殖,其种群数量逐步扩张,迁飞虫源地北移,在

收稿日期: 2019-09-17 **修订日期:** 2019-09-26
基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0201805)
* 通信作者 E-mail:董辉 biocontrol@163.com;周金成 parasitoidswasp@163.com
# 为并列第一作者

未来几年该虫可能进一步入侵我国黄淮海、东北乃至新疆等北方玉米主产区，成为我国又一个“北迁南回，周年循环”的重大迁飞性害虫[4]。

草地贪夜蛾的迁飞性决定了其迁飞种群会在田间短时间内产下大量卵块，成为该虫田间为害的源头。另外，草地贪夜蛾幼虫发育速度快，初孵幼虫会在1周内发育为3龄幼虫，而3龄后的幼虫因具有钻蛀习性，其防治难度加大[5]。因此，卵期是草地贪夜蛾防控的重要窗口期。利用卵寄生蜂在卵期防治鳞翅目害虫是目前普遍的防治策略。然而，草地贪夜蛾卵块表面常具有一层较厚的鳞毛层，其可以阻隔寄生蜂接触卵块。此外，草地贪夜蛾卵粒常多层堆积，即使寄生蜂能够突破卵表的鳞毛层，也仅能寄生表层的草地贪夜蛾卵粒而无法接触到内层卵粒[5-7]。由于上述原因，目前我国规模化繁育的几种赤眼蜂对草地贪夜蛾卵的寄生效率极低[6-7]。因此，寻找一种针对草地贪夜蛾卵期的高效寄生性天敌对该虫的防控尤为重要。

夜蛾黑卵蜂 *Telenomus remus* 已被国内外证明是草地贪夜蛾的高效生防作用物[8-10]。我们前期的研究已经证明，被夜蛾黑卵蜂“访问”过的草地贪夜蛾卵块的卵粒被寄生率可达95%以上，表明该蜂具备极高的应用潜力[6]。因此，建立夜蛾黑卵蜂大规模繁育的技术体系将被提上日程，了解夜蛾黑卵蜂的基本生物学特征将为该蜂的繁育技术提供参考。尽管夜蛾黑卵蜂的性别可通过雌蜂产卵器和雄蜂外生殖器等第一性征进行区分，然而其外生殖器较短且藏于腹部，在活动状态下的成蜂因不易观察其外生殖器而难以区分其性别，而通过触角、各部位颜色等较明显的第二性征可实现对雌、雄蜂的区分。基于上述原因，本研究通过观察和描述夜蛾黑卵蜂雌、雄蜂的第二性征，建立了一种分辨夜蛾黑卵蜂雌、雄的方法。并通过观察记录夜蛾黑卵蜂寄生草地贪夜蛾卵的行为特征揭示该蜂在应对草地贪夜蛾卵块结构防御的行为策略。

1 材料与方法

1.1 供试寄主

草地贪夜蛾幼虫和夜蛾黑卵蜂均采集自贵州省黔东南苗族侗族自治州凯里市丹寨县附近的玉米田。草地贪夜蛾幼虫在室内以人工饲料饲养。人工饲料以Bowling于1967年提出的人工饲料配方为基础[11]，加入微量甲醛、韦氏盐和复合维生素改进。羽化后的草地贪夜蛾成虫置于圆柱形养虫笼(直径20 cm，高35 cm)内充分交配，以脱脂棉蘸取10%蜂蜜水每12 h饲喂1次，以牛皮纸作为产卵介质。每日将牛皮纸上所产的草地贪夜蛾卵块剪下作为供试寄主卵。夜蛾黑卵蜂雌蜂以草地贪夜蛾卵块作为寄主饲养，成蜂羽化后以棉线蘸取10%蜂蜜水每日饲喂1次。本试验草地贪夜蛾和夜蛾黑卵蜂繁育条件均为RH 60%～80%，(26±1)℃，光周期 L//D=16 h//8 h。

1.2 夜蛾黑卵蜂雌、雄蜂的形态描述及鉴别

观察羽化后的成蜂的交配行为确定雌蜂和雄蜂个体。将发生交配行为的雌、雄蜂快速用乙醚麻醉后移出，于体视显微镜下观察并记录雌、雄蜂的形态特征。为排除个体间形态差异，雌、雄蜂各取10头进行重复观察。

1.3 夜蛾黑卵蜂寄生行为和交配行为的观察

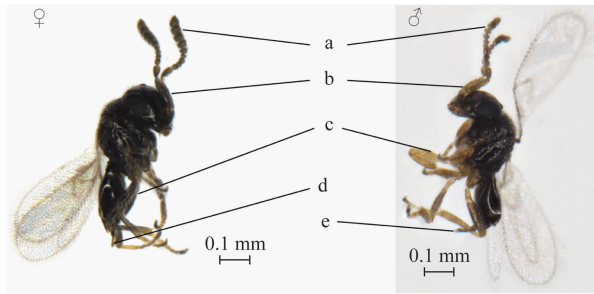
取5头1日龄夜蛾黑卵蜂雌蜂，供以1块产出24 h内、且覆盖鳞毛层的草地贪夜蛾卵块，共进行5次重复。观察并记录夜蛾黑卵蜂雌蜂在卵块上的寄生行为特征。

由于夜蛾黑卵蜂的交配行为一般发生于羽化后较短的时间内。本试验取1块已被夜蛾黑卵蜂充分寄生的草地贪夜蛾卵块，待夜蛾黑卵蜂子代发育至第12天时，每隔4 h观察记录子代蜂是否从寄生卵粒内羽化。若发现有夜蛾黑卵蜂羽化，观察记录羽化后雄蜂和雌蜂的交配行为特征。共重复观察10块被寄生卵块。

2 结果与分析

2.1 夜蛾黑卵蜂雌、雄蜂的形态描述及鉴别

通过形态观察，我们发现雌、雄蜂个体可通过触角环节数量、触角末端棒节形态、触角柄节形态、触角颜色、胸足颜色和生殖器类型共6个特征进行区分。雌蜂触角11节，呈黑褐色，棒节膨大分为4节(图1a)，柄节宽(图1b)；足除跗节为浅黄色外，其余部分为黑褐色(图1c)；具产卵器(图1d)。雄蜂触角与足呈浅黄色(图1c)；触角12节，棒节4节不膨大(图1a)，柄节窄(图1b)；无产卵器，具雄性外生殖器(图1e)。



a: 棒节; b: 柄节; c: 足; d: 产卵器; e: 雄性外生殖器
a: Club; b: Scape; c: Leg; d: Ovipositor; e: Male genitalia

图 1　夜蛾黑卵蜂雌、雄蜂的形态特征

Fig. 1　Morphological characteristics of female and male *Telenomus remus*

2.2　夜蛾黑卵蜂寄生行为和交配行为的主要特征

通过对夜蛾黑卵蜂寄生草地贪夜蛾卵行为的观察,我们发现夜蛾黑卵蜂采用 3 种行为策略来应对草地贪夜蛾卵块的结构防御:1)寄生草地贪夜蛾卵块表面卵粒时,雌蜂先用后足前后"清扫"卵块表面的鳞毛(图 2a),将大部分鳞毛拨开,随后使用前足和中足进一步拨开卵表鳞毛(图 2b),在卵表清理出一小片没有鳞毛的区域,在清理鳞毛的过程中,雌蜂常同时使用前足对触角进行清理(图 2c),清理鳞毛耗时数秒至数十秒不等,鳞毛越稠密耗时越长。鳞毛清理完毕,雌蜂会将腹部向下弯曲露出产卵器,将产卵器刺入卵粒进行产卵,产卵时间一般不超过 10 s(图 2d)。2)如果卵块表面的鳞毛层存在较大间隙,或者卵块边缘的卵粒侧面未覆盖鳞毛,雌蜂则直接对未覆盖鳞毛的卵粒进行寄生(图 2d)。3)如果卵块中的卵粒多层堆积,夜蛾黑卵蜂会首先寄生卵块表面的卵粒,随后利用胸足"踢开"或用整个身体"挤开"卵块表面的卵粒,对内层卵粒进行寄生。我们还发现,雌蜂访问卵块时,会在 1～2 h 内寄生几乎全部的卵粒,偶尔存在"过寄生"现象,即雌蜂会在已被寄生的卵粒上再次产卵。被过寄生的卵粒虽然被产入 2 粒以上的夜蛾黑卵蜂卵,但子代蜂幼虫会在寄主卵内发生争斗,最多只羽化出 1 头子代成蜂。

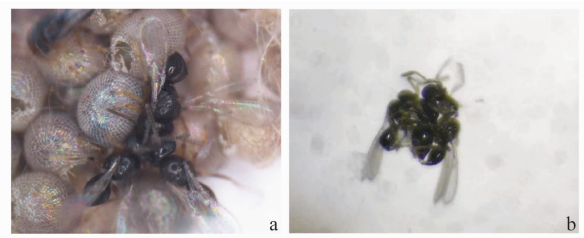
夜蛾黑卵蜂的交配行为一般发生在雌蜂羽化后的数秒内,持续时间极短,且雄蜂间存在激烈的配偶竞争行为。在同一寄主卵块上,夜蛾黑卵蜂雄蜂会先于雌蜂数小时羽化。雄蜂羽化后不会离开卵块,而是"蹲守"在卵块上等待雌蜂羽化。待雌蜂即将羽化时,雄蜂会主动在卵粒外撕咬卵壳,协助雌蜂从卵粒内钻出(图 3a)。雌蜂羽化后马上会遭遇多头雄蜂的"追逐"(图 3b),雄蜂以胸足抱住雌蜂完成交配,交配时间常不足 5 s。如果雄蜂数量过多,雄蜂的交配行为常受到其他雄蜂干扰而中断。



a: 雌蜂利用后足清理鳞毛; b: 雌蜂利用前足和中足清理鳞毛; c: 雌蜂用前足整理触角; d: 雌蜂产卵行为
a: Female wasp clean the scale-hair scales by hind legs; b: Female wasp clean the scale-hair scales by middle legs and fore legs; c: Female wasp clean its antennae by fore legs; d: The oviposition behavior of female wasp

图 2　夜蛾黑卵蜂寄生草地贪夜蛾卵的行为特征

Fig. 2　Behavioral characteristics of female *Telenomus remus* when they parasite *Spodoptera frugiperda* eggs



a: 羽化后的雄蜂通过咬破卵壳协助雌蜂羽化; b: 雄蜂争夺与雌蜂交配
a: Male wasp bite egg shells to assist the emergence of female wasps; b: Male wasps competing for mating with the female

图 3　夜蛾黑卵蜂的交配行为

Fig. 3　Mating behavior of *Telenomus remus*

3　讨论

研究结果表明,夜蛾黑卵蜂雌、雄蜂具有较明显的外部形态区别,其性别特征与唐雅丽等描述的夜蛾黑卵蜂的部分形态特征基本相符[12-13]。我们前期的研究及国外类似研究均发现,夜蛾黑卵蜂对草地贪夜蛾的卵粒寄生率远高于其他卵寄生蜂,具有极高的应用潜力[6, 15-16]。随着草地贪夜蛾大规模入侵我国,夜蛾黑卵蜂的大规模繁育及田间应用技术将被提上日程。目前,利用米蛾卵作为中间寄主规模化繁育夜蛾黑卵蜂已获得成功[17],国内则以斜纹夜蛾 *S. litura* 卵或甜菜夜蛾 *S. exigua* 卵小规模繁育夜蛾黑卵蜂[7-8, 14]。通过外部形态快速鉴别夜蛾黑卵蜂的性别有助于对其种群性别结构进行管控,

对改进该蜂的室内扩繁和田间应用技术具有重要意义。例如,在室内繁育过程中,了解夜蛾黑卵蜂种群性别结构有助于改进室内繁育技术,提高种群雌性比。另一方面,卵寄生蜂在田间的定殖能力遵循阿利效应(Allee effect),当释放的夜蛾黑卵蜂密度较低时,种群内雄蜂可能无法充分与雌蜂交配,导致雌蜂因未充分受精而产下大量无繁殖能力的雄性子代。因此对夜蛾黑卵蜂性别进行快速鉴定也有助于监测其田间种群性别结构,进而通过改进田间释放技术来增强该蜂防控草地贪夜蛾的效果。

本研究通过对夜蛾黑卵蜂寄生行为的观察,发现其可以通过特殊的行为策略来抵御草地贪夜蛾卵块对卵寄生蜂的结构防御,这些结果与国外同行的研究结果基本相符[18-19]。草地贪夜蛾卵表的鳞毛层可有效防御大部分卵寄生蜂,我国目前大规模生产的几种赤眼蜂对草地贪夜蛾卵的寄生率极低[6]。另一方面,原产于美洲的短管赤眼蜂被认为是草地贪夜蛾卵的重要天敌,但我们发现这种赤眼蜂仅能寄生表层的卵粒而不能寄生内层卵粒,导致该蜂对草地贪夜蛾的卵粒寄生率仅为 40%~60%[7]。国外对夜蛾黑卵蜂寄生行为的相关研究表明,该蜂在寄生三层堆积的寄主卵块时,对最内层的卵粒寄生率也可以达到 90%以上[19]。我们所观察到的夜蛾黑卵蜂的行为策略也暗示了该蜂对草地贪夜蛾卵具有显著的专一性。可见,夜蛾黑卵蜂的特殊行为策略是其高效寄生草地贪夜蛾卵的重要原因。

草地贪夜蛾入侵我国后极有可能成为我国又一种季节性迁飞性害虫。因此,利用夜蛾黑卵蜂等高效生防天敌产品对草地贪夜蛾进行长期防控尤为重要。我们对夜蛾黑卵蜂雌、雄虫外部形态及行为特征进行的观察和描述将有助于我国生防工作者充分了解该蜂的生物学特性,为未来夜蛾黑卵蜂工厂化繁育体系的建立提供基础资料,为推广应用夜蛾黑卵蜂防治草地贪夜蛾提供参考。

参考文献

[1] TODD E L, POOLE R W. Keys and illustrations for the armyworm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenée from the Western Hemisphere [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1980, 73(6): 722-738.

[2] 吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析[J]. 植物保护, 2019, 45(2): 1-6.

[3] 姜玉英, 刘杰, 朱晓明. 草地贪夜蛾侵入我国的发生动态和未来趋势分析[J]. 中国植保导刊, 2019, 39(2): 33-35.

[4] 中华人民共和国农业农村部. 农业农村部就草地贪夜蛾防控工作举行新闻发布会[EB/OL]. [2019-09-17]. http://www.moa.gov.cn/hd/zbft_news/cdtyefk/.

[5] 郭井菲, 何康来, 王振营. 草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策[J]. 应用昆虫学报, 2019, 56(3): 361-369.

[6] 霍梁霄, 周金成, 宁素芳, 等. 夜蛾黑卵蜂寄生草地贪夜蛾和斜纹夜蛾卵的生物学特性[J]. 植物保护, 2019, 45(5): 60-64.

[7] 朱凯辉, 周金成, 张柱亭, 等. 短管赤眼蜂对草地贪夜蛾和斜纹夜蛾不同日龄卵的寄生能力及子代蜂适合度[J]. 植物保护, 2019, 45(5): 54-59.

[8] 李志刚, 吕欣, 押玉柯, 等. 粤港两地田间发现夜蛾黑卵蜂与螟黄赤眼蜂寄生草地贪夜蛾[J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(4): 760-765.

[9] 戴鹏, 孙佳伟, 陈永明, 等. 发现 3 种防治草地贪夜蛾的卵寄生蜂[J]. 吉林农业大学学报, 2019, 41(5): 505-509.

[10] PEÑAFLOR M F G V, SARMENTO M M M, BEZERRA DA SILVA C S, et al. Effect of host egg age on preference, development and arrestment of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) [J]. European Journal of Entomology, 2013, 109(1): 15-20.

[11] BOWLING C C. Rearing of two lepidopterous pests of rice on a common artificial diet [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1967, 60(6): 1215-1216.

[12] 唐雅丽, 陈科伟, 许再福. 夜蛾黑卵蜂(*Telenomus remus* Nixon)个体发育研究[J]. 长江蔬菜, 2010(18): 1-3.

[13] 唐璞, 王知知, 吴琼, 等. 草地贪夜蛾的天敌资源及其生物防治中的应用[J]. 应用昆虫学报, 2019, 56(3): 370-381.

[14] 杨莹, 韩勇, 方祝红, 等. 寄主卵龄和接触时间对夜蛾黑卵蜂寄生能力的影响[J]. 应用昆虫学报, 2012, 49(6): 1490-1495.

[15] KENIS M, DU PLESSIS H, VAN DEN BERG J, et al. *Telenomus remus*, a candidate parasitoid for the biological control of *Spodoptera frugiperda* in Africa, is already present on the continent [J/OL]. Insects, 2019, 10 (4). https://doi.org/10.3390/insects10040092.

[16] POMARI-FERNANDES A, DE FREITAS BUENO A, DE BORTOLI S A, et al. Dispersal capacity of the egg parasitoid *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Platygastridae) in maize and soybean crops [J]. Biological Control, 2018, 126: 158-168.

[17] QUEIROZ A P, DE FREITAS BUENO A, POMARI-FERNANDES A, et al. Quality control of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygastridae) reared on the factitious host *Corcyra cephalonica* (Lepidoptera: Pyralidae) for successive generations [J]. Bulletin of Entomological Research, 2017, 107(6): 1-8.

[18] VAN WELZEN C R L, WAAGE J K. Adaptive responses to local mate competition by the parasitoid *Telenomus remus* [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1987, 21(6): 359-365.

[19] SCHWARTZ A, GERLING D. Adult biology of *Telenomus remus* [Hymenoptera: Scelionidae], under laboratory conditions [J]. Entomophaga, 1974, 19(4): 483-492.

(责任编辑: 杨明丽)