

甜菜夜蛾不同龄期幼虫被斑痣悬茧蜂寄生的风险分析^{*}

陶 敏 李保平 孟 玲^{**}

(南京农业大学植物保护学院昆虫学系,农业部作物病虫害监测与防控重点开放实验室,南京 210095)

摘 要 寄生蜂的寄主识别期是构建最优接受寄主模型的重要参数之一。本研究观察了斑痣悬茧蜂(*Meteorus pulchricornis*)对甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)不同龄期幼虫的识别期,并首次用生存分析方法估计寄主被寄生的风险以及寄生经历对寄主识别期的影响。结果表明:在2.5 h观察期内,除1龄寄主幼虫外,其他各龄(2~5龄)幼虫均被寄生;对首次寄主识别期的Cox回归模型拟合分析表明,与2龄寄主幼虫(参照虫龄)相比,3~5龄寄主幼虫被寄生的累计风险比率显著高于2龄寄主幼虫(2.6~4.0倍),而对再次寄主识别期的分析未发现3~5龄寄主幼虫与2龄幼虫之间存在显著差异。根据对首次与再次寄主识别期进行的生存曲线比较表明,对2~4龄幼虫的再次寄主识别期显著短于首次寄主识别期;说明寄生经历显著提高了寄生蜂的寄主识别期。由此推测,较高龄期甜菜夜蛾幼虫被无寄生经验斑痣悬茧蜂寄生的风险高于低龄幼虫。

关键词 斑痣悬茧蜂;甜菜夜蛾;寄生风险;寄主龄期选择;行为生态学

中图分类号 Q968 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)1-0075-04

Parasitization hazard of different *Spodoptera exigua* instar larvae by *Meteorus pulchricornis*. TAO Min, LI Bao-ping, MENG Ling (Key Laboratory of Monitoring and Management of Crop Diseases and Pest Insects, Ministry of Agriculture; Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095 China). Chinese Journal of Ecology 2010 29(1) 75-78.

Abstract: Host recognition time is one of the important parameters in optimal host acceptance models. Aimed to assess the parasitization hazard of different *Spodoptera exigua* instar larvae by *Meteorus pulchricornis*, the host recognition time for first and successive attacks were recorded under non-choice condition, and fitted by the Cox proportional hazard model of survival analysis. In the meantime, the survivor functions of different instar larvae as affected by parasitization experience were estimated by Kaplan-Meier method. The Cox proportional hazard model fitting with the host recognition time for first attack showed that host L1 was not susceptible to parasitism, but L3, L4, and L5 were more prone to be attacked than L2 by 2.6-4.0-fold. However, the model-fitting with the host recognition time for successive attacks did not detect significant differences among host instars. The survival curves measuring the fraction of unparasitized host larvae were compared for the first and successive attacks, which indicated that the host recognition time for the first attack of L2, L3, and L4 was much less than that for the successive attack. It was suggested that higher instar larvae were more likely to be attacked by naive parasitoids.

Key words: *Meteorus pulchricornis*; *Spodoptera exigua*; parasitization hazard; host-stage selection; behavioral ecology.

^{*} 国家自然科学基金资助项目(30871670和30570310)。

^{**} 通讯作者 E-mail: ml@njau.edu.cn

收稿日期:2009-05-31 接受日期:2009-09-19

寄生蜂从发现寄主到完成产卵,包含着复杂的信息接收和处理过程,即对来自寄主的物理、化学以及行为信息进行识别和评价,并综合其他来源的信息,从而做出最终决策——放弃或接受(产卵)(van Alphen *et al.* 2003; 娄永根等 2005)。完成这一过程所需的时间称为寄主识别期,这一时间变量在寄生蜂搜寻寄主行为中具有重要意义,是构建最优接受寄主模型的重要参数之一(Godfray, 1994)。所以,通过分析寄生蜂对不同寄主的识别期长短,可以估计寄主被寄生的风险大小。

生存分析(或失效时间分析)是一类专门用于分析这类时间变量的统计方法(Lee & Wang, 2003)。这类方法不仅在医疗康复和工业品质分析中广泛应用,而且在研究生物的个体存活、搜寻行为、(被捕食)风险、衰老等生态学研究显示出特有的优势(Fox 2001),并被推荐用于评估引进天敌昆虫对非靶标生物的潜在风险(Hoffmeister *et al.*, 2006)。但迄今尚未见用于评估寄主昆虫被寄生的风险分析。

本研究以斑痣悬茧蜂(*Meteorus pulchricornis*)及其寄主甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)幼虫为模式,观察寄生蜂的首次和再次寄主识别期,旨在回答以下2个问题:1)不同龄期寄主幼虫被寄生的风险是否存在差异;2)如果存在差异,这种差异是否受到寄生蜂寄生经历的影响。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试大豆品种为“南农86-4”,由南京农业大学大豆实验室提供。供试寄主甜菜夜蛾采自江苏省丰县郊区。斑痣悬茧蜂是众多蛾类害虫幼虫期的内寄生性天敌,属单寄生(何俊华等 2002)。欧洲的种群营两性生殖,亚洲的种群主要营产雌孤雌生殖(Fuester *et al.*, 1993)。本研究所用斑痣悬茧蜂为产雌孤雌生殖,采自南京市江浦区大豆田中的甜菜夜蛾幼虫育出。2种昆虫在(26 ± 2)℃、60%~80% RH、光照14 h的养虫室内饲养。

1.2 斑痣悬茧蜂对不同龄期寄主幼虫的识别期观察

在非选择条件下分别将不同龄期甜菜夜蛾幼虫提供给1头斑痣悬茧蜂寄生,记录完成识别和产卵所需的时间(即寄主识别期)。将2头同一龄期的

甜菜夜蛾幼虫接入底部铺有大豆叶的方形塑料盒中(8 cm × 8 cm),大豆叶下铺有1%的琼脂保湿,塑料盒上盖一层保鲜膜,以方便观察。从塑料盒侧壁的小洞释放1头4~6日龄无寄生经历的寄生蜂(前期观察表明4~6日龄为寄生蜂产卵高峰期),并开始计时,连续观察寄生蜂在塑料盒内的搜寻直到将产卵器刺入寄主(前期观察表明,产卵器刺入寄主后产卵的概率≥95%),期间所经历的时间为“首次寄主识别期”。然后继续观察该寄生蜂(已成为有寄生经历的寄生蜂),记录从第1次产卵到第2次产卵所经历的时间,即“再次寄主识别期”。分别观察斑痣悬茧蜂对1~5龄寄主幼虫的首次和再次寄主识别期。对1龄寄主幼虫重复15次,对2~5龄寄主幼虫重复30次。

1.3 数据分析

由于描述某事件发生的时间变量通常不符合正态分布,而且在观察中时常出现某事件未发生的情况,故用常规的统计测验难以分析(Fox 2001)。本研究采用生存分析中的比例风险模型(简称“Cox模型”)拟合对不同龄期幼虫的寄主识别期,从而对其被寄生风险进行评估(Lee & Wang 2003)。为评价寄生经历对寄主识别期的影响,对寄生蜂首次寄生与再次的生存函数(衡量寄主不被寄生的概率)进行了比较,生存函数用Kaplan-Meier估计法(乘积限估计法)计算(Lee & Wang 2003)。数据分析用R统计软件(R-2.7.1)(Crawley 2005; R Development Core Team 2007)。

2 结果与分析

2.1 不同龄期寄主幼虫被斑痣悬茧蜂寄生的风险

在2.5 h观察期内,除1龄寄主幼虫外,其他各龄(2~5龄)幼虫均可被寄生(图1)。对首次寄主识别期的Cox模型拟合分析表明,与2龄寄主幼虫(参照虫龄)相比,3~5龄寄主幼虫被寄生的累计风险比率显著高于2龄寄主(2.6~4.0倍)(图1和表1)。对再次寄主识别期的Cox模型拟合分析表明,3~5龄寄主幼虫被寄生的累计风险比率与2龄幼虫之间无显著差异(图1和表1)。

2.2 首次与再次寄主识别期生存曲线的比较

斑痣悬茧蜂对2~4龄寄主幼虫的首次与再次寄主识别期生存曲线存在显著差异,首次寄主识别

表1 用Cox比例风险模型拟合斑痣悬茧蜂对不同龄期寄主幼虫的寄主识别期的系数

Tab.1 Estimated coefficients of the Cox's proportional hazard model fitted by the host recognition times of *Meteorus pulchricornis* for different host instars

寄主识别期	龄期	风险系数 ± 标准误差	风险比例	z 测验值	p
首次寄生	2	0	1.00	—	—
	3	1.39 ± 0.29	4.01	4.73	<0.01
	4	0.96 ± 0.27	2.60	3.58	<0.01
	5	1.36 ± 0.29	3.90	4.71	<0.01
再次寄生	2	0	1.00	—	—
	3	-0.005 ± 0.26	0.994	-0.02	>0.05
	4	0.10 ± 0.26	1.104	0.38	>0.05
	5	-0.02 ± 0.26	0.980	-0.08	>0.05

1 龄寄主幼虫均未被寄生,故未纳入模型,以2 龄寄主被寄生的风险函数作为参照值。

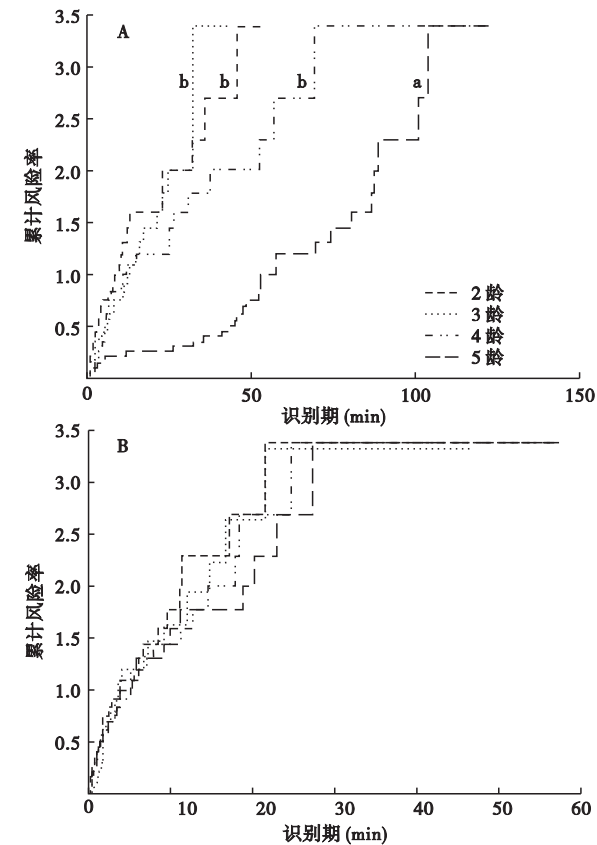


图1 用Cox模型估测不同龄期寄主幼虫被斑痣悬茧蜂首次(A)和再次(B)寄生的累计风险率
Fig.1 Cumulative hazard ratios for the host recognition time to different instar-hosts being attacked for the first (A) and successive (B) launches estimated by Cox's model

期均长于再次寄主识别期(图2),例如,50%的寄生蜂对2龄寄主的首次识别期需要47 min,而再次识别期只需2 min,50%的寄生蜂对3龄寄主的首次识别期需要8 min,而再次识别期只需2 min。但对

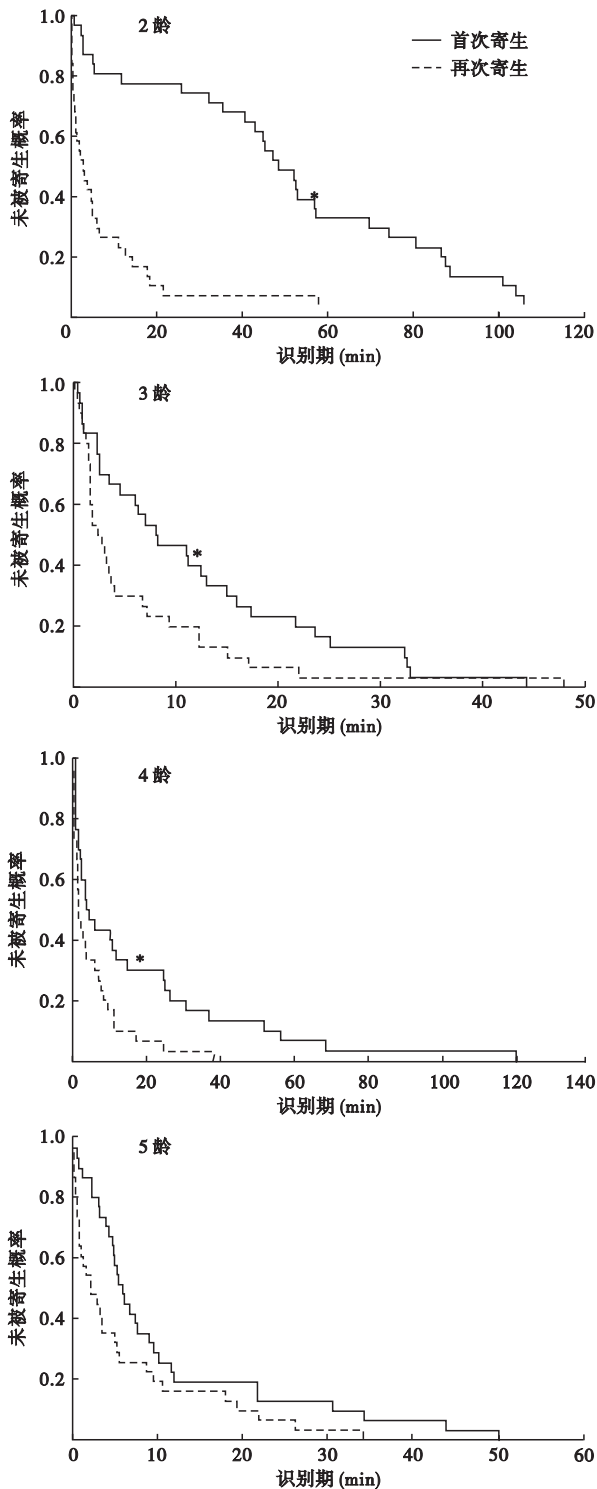


图2 斑痣悬茧蜂对不同龄期寄主幼虫两次寄生的生存曲线比较
Fig.2 Comparison of survivor curves between the first and successive attacks on different host instars
*表示生存曲线之间差异显著。

5龄寄主幼虫的首次与再次寄主识别期生存曲线无显著差异(图2)。

3 讨论

分析斑痣悬茧蜂对甜菜夜蛾不同龄期寄主幼虫的首次识别期表明,1龄幼虫被寄生的风险最低(未被寄生),3~5龄幼虫被寄生的风险显著高于2龄幼虫(高2.6~4.0倍)。这与刘亚慧和李保平(2006)的选择性实验基本一致,该研究发现,在成对龄期幼虫间(除有5龄外),较高龄期寄主被寄生得更多。龄期较高的寄主幼虫通常体型较大,意味着寄生蜂幼虫具有更加丰富的营养物质,故这类幼虫可能为寄生蜂所偏好。但未龄幼虫由于寄生蜂幼虫难以调节其营养分配,而对寄主幼虫发育不利(Liu & Li 2006)。而初龄幼虫体型太小,产卵期刺入过程对其伤害较大,从而影响寄生蜂后代发育或存活,这可能是1龄幼虫不被寄生的原因。本研究结果符合Harvey和Strand(2002)提出的“折衷发育策略”,即中间龄期寄主幼虫对于寄生蜂的适合度高于更低或更高龄期幼虫。

然而,寄生经历对识别期具有明显的影响,对再次寄主识别期进行Cox回归分析,未发现不同龄期寄主幼虫之间被寄生的风险存在显著差异;而且通过生存分析发现,再次寄主识别期显著短于首次寄主识别期(5龄除外),说明搜寻效率得到了提高。对寄生蜂学习行为的大量研究表明,寄生经历可以明显提高寄生蜂的搜寻和识别寄主的效率(Turlings *et al.*, 1993)。

根据本研究结果推测,对于无寄生经验的斑痣悬茧蜂而言,较高龄期甜菜夜蛾幼虫被寄生的风险高于低龄幼虫,而对于有寄生经验的蜂来说,2~5龄幼虫之间的被寄生风险无显著差异。

致谢 感谢李璐璐、张博、王宏媛等在实验中给予帮助。

参考文献

- 何俊华,施祖华,刘银泉. 2002. 中国甜菜夜蛾寄生蜂名录. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 28(5): 473-479.
- 刘亚慧,李保平. 2006. 斑痣悬茧蜂对甜菜夜蛾幼虫龄期的选择及生长发育的研究. 南京农业大学学报, 29(2): 66-70.
- 姜永根,汪霞,杜孟浩,等. 2005. 寄生性天敌寄生行为

- 及研究中应注意的若干问题. 生态学杂志, 24(4): 438-442.
- Crawley MJ. 2005. The R Book. England: John Wiley & Sons, Ltd.
- Fox GA. 2001. Failure-time analysis// Scheiner SM, Gurevitch J, eds. Design and Analysis of Ecological Experiments. New York: Oxford University Press: 235-266.
- Fuester RW, Taylor PB, Peng H. 1993. Laboratory biology of a uniparental strain of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae), an exotic larval parasite of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Annals of the Entomology Society of America*, 86: 298-304.
- Godfray HCJ. 1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Harvey JA, Strand MR. 2002. The developmental strategies of endoparasitoid wasps vary with host feeding ecology. *Ecology*, 83: 2349-2451.
- Hoffmeister TS, Babendreier D, Wajnberg E. 2006. Statistical tools to improve the quality of experiments and data analysis for assessing non-target effects// Bigler F, Babendreier D, Kuhlmann U, eds. Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods: Methods and Risk Assessment. Wallingford: CABI Publishing: 222-241.
- Lee ET, Wang JW. 2003. Statistical Methods for Survival Data Analysis (Third Edition). New Jersey: Wiley & Interscience.
- Liu Y, Li B. 2006. Developmental interactions between *Spodoptera exigua* (Noctuidae: Lepidoptera) and its uniparental endoparasitoid *Meteorus pulchricornis* (Braconidae: Hymenoptera). *Biological Control*, 38: 264-269.
- R Development Core Team. 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL. [2009-05-31]. <http://www.R-project.org>.
- Turlings TCJ, Wäckers FL, Vet LEM, *et al.* 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids// Papaj DR, Lewis AC, eds. Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives. New York: Chapman & Hall: 51-78.
- van Alphen JJM, Bernstein C, Driessen G. 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 81-87.

作者简介 陶敏,女,1985年生,硕士研究生。主要从事寄生蜂行为生态学研究。E-mail: 2007102095@njau.edu.cn
责任编辑 刘丽娟