

# 滞育烟蚜茧蜂的亲代效应评价\*

张礼生\*\* 陈红印 张 洁 李玉艳

(中国农业科学院植物保护研究所 农业部作物有害生物综合治理综合性重点实验室 中美生物防治合作实验室 北京 100081)

**摘要** 【目的】烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* Ashmead 是可持续防控蚜虫的优良内寄生蜂，适宜的低温短光照可诱导其进入滞育，滞育后产品货架期长达 120 d，对害虫生防意义重大。为深入探索滞育烟蚜茧蜂的亲代效应，分析滞育机理，提高滞育诱导效率，指导该天敌产品的贮存实践，开展本研究。【方法】在室内测试了滞育烟蚜茧蜂 F<sub>1</sub> 代的羽化率、性比、成蜂寿命、滞育率、寄生力以及 F<sub>2</sub> 代的羽化率、性比等生物学指标，综合评价滞育烟蚜茧蜂的亲代效应。【结果】滞育经历对烟蚜茧蜂子代的部分生物学性状具有显著性影响，F<sub>1</sub> 代雌蜂比例显著增加，滞育维持 30 d 后子代雌蜂比例由 0.59 上升至 0.65；F<sub>2</sub> 代雌蜂比例与 CK 无差别，维持在 0.58 左右；F<sub>1</sub> 代滞育率显著升高，可由对照的 44.75% 提高至 74.01%，滞育维持 30 d 后子代滞育率具升高趋势；F<sub>1</sub> 代寄生力略增加，各处理形成的僵蚜数在 117~129 头间，但无显著性差异；F<sub>1</sub> 代羽化率、子代成蜂寿命与 CK 相比无差异。【结论】烟蚜茧蜂具有较显著的滞育亲代效应，亲代滞育经历可显著提高子一代的滞育率，利于子代抵御不良环境胁迫，提高种群存活率。

**关键词** 烟蚜茧蜂，滞育，亲代效应

## Maternal effect of diapause in *Aphidius gifuensis* Ashmead

ZHANG Li-Sheng\*\* CHEN Hong-Yin ZHANG Jie LI Yu-Yan

(Key Laboratory of Integrated Pest Management in crops, Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences; Sino-American Biological Control Laboratory, USDA-ARS, Beijing, 100081, China)

**Abstract** [Objectives] *Aphidius gifuensis* Ashmead is an important solitary endoparasitoid of aphids and is a significant biological control agent for these pests. Research on diapause in *A. gifuensis* can not only help us better understand the development of this beneficial insect, but could also enhance the efficiency of using it as a bio-control agent. Previous studies have suggested that low temperature and short-days can induce this parasitic wasp to enter diapause, thereby extending its “shelf-life” for up to 120 days. [Methods] In this paper, we analyzed the F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generation’s emergence rate, sex ratio, adult longevity, diapause rate and other biological indicators. [Results] Parental diapause had a significant effect on the biological characteristics of the F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generations. The number of female parasitoids and the diapause rate of the F<sub>1</sub> generation increased significantly; the proportion of females in the F<sub>1</sub> generation increased from 0.59 to 0.65 after diapause had been maintained for 30 d. There was no significant difference in the number of female parasitoids between the F<sub>2</sub> generation and the control; the proportion of females among post-diapause and non-diapause *A. gifuensis* offspring was around 0.58. There was a significant increase in the diapause rate of the F<sub>1</sub> generation offspring, increasing from 44.75% to 74.01%. The parasitic capacity of F<sub>1</sub> females increased slightly, but not significantly, compared to the control. The emergence rate of post-diapause and non-diapause *A. gifuensis* offspring was > 88% at 20°C and 25°C, L16: D8, RH 75%, 4 400 lx and the

\* 资助项目：国家自然科学基金项目(31071742)；公益性行业科研专项(201103002)；973 项目(2013CB127602)

\*\*通讯作者，E-mail: zhangleesheng@163.com

收稿日期：2013-10-08，接受日期：2013-11-16

average longevity of different diapause duration *A. gifuensis* offspring was > 6.0 days. [Conclusion] There is a significant maternal diapause effect in *A. gifuensis*, parental diapause can significantly improve the diapause rate of the first generation, which will help it to withstand adverse environmental stress and thereby improve its survival.

**Key words** *Aphidius gifuensis*, diapause, maternal effect

烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* Ashmead 是蚜虫的专性内寄生蜂,已在多国实现商品化,取得了显著控害效果和经济效益。利用其本身固有的遗传特性——滞育,可调控发育进度,延长产品货架期,解决其常年生产、产品贮存及适时应用等实际问题 (Denlinger, 2001; Košťál, 2006; 张礼生, 2009; Denlinger and Lee, 2010)。研究表明,烟蚜茧蜂以老熟幼虫滞育,属兼性冬滞育型 (李学荣, 1999; Ohta and Ohtaishi, 2006; 李玉艳, 2011),低温、短光照是其诱导滞育的主要因子,在短光照 (L8:D16) 条件下,温度低于 12℃可诱导烟蚜茧蜂进入滞育,8℃处理滞育率可达 54.35%;在 12℃、全黑暗条件时,滞育烟蚜茧蜂贮存期可达 120 d (李玉艳, 2011; 张礼生等, 2011; 李玉艳等, 2013; 张洁, 2013)。

亲代效应 (Maternal effect) 是指亲代的表现型、环境经历、行为等对子代表现型差异和适应性的影响,是从亲代继承的一种非遗传效应,在昆虫中普遍存在,能增加子代对即将出现的可预测环境变化的适应性,在自然种群进化过程中起重要作用。在昆虫的滞育中,子代的滞育表现受到亲代表现型及其环境经历等影响的现象,即滞育的亲代效应 (Mousseau and Fox, 1998; 李玉艳等, 2010)。进行烟蚜茧蜂滞育的亲代效应的研究,有助于深入理解昆虫滞育的机理与功能,并为该天敌的扩繁与应用提供理论参考。

## 1 材料与方法

试验于 2010—2013 年持续进行。

### 1.1 供试昆虫

桃蚜 *Myzus persicae* Sulzer 采自北京市中国农业科学院实验基地甘蓝田,在温室内用油菜 (*Brassica campestris* Linnaeus) 苗连续饲养 50 代以上,建立稳定的实验种群。试验用桃蚜在人工气候箱 (宁波江南仪器厂, RXL-500C 型, (25±0.1)℃、L14:D10、RH 80%±5%、4 400 lx) 内用油菜饲养 10 代以上,以 2~3 日龄的若蚜作为供试寄主。

烟蚜茧蜂采自北京市中国农业科学院实验基地甘蓝田,采回僵蚜,单管分装,置于室内供其羽化。在温室内将初羽化成蜂按 1:100 的蜂蚜比接至 2~3 日龄的若蚜上,任其交配、产卵,连续饲养建立稳定的烟蚜茧蜂种群。分别建立正常发育 (作为对照处理)、滞育诱导并进行滞育维持的烟蚜茧蜂种群供测试,于养虫笼 (45 cm×45 cm×30 cm) 内饲养。

### 1.2 试验方法

下述各处理的试虫正常发育种群于 (25±0.1)℃、L14:D10、RH80%±5%、4 400 lx 下培养;滞育诱导及维持的条件均为 (10±0.1)℃、L8:D16、RH80%±5%、3 300 lx;滞育维持时长分别为 0、15、30 和 45 d;滞育解除后分两组培养,除温度分别为 20℃、25℃外,其它条件均为 L14:D10、RH80%±5%、4 400 lx。

**1.2.1 滞育经历对 F<sub>1</sub> 代羽化率、性比的影响** 将各滞育持续期及对照处理下烟蚜茧蜂寄生形成的僵蚜,分别置原条件下培养,逐日观察,计算

羽化率和性比。

**1.2.2 滞育经历对 F<sub>1</sub> 代成蜂寿命的影响** 对各测试种群, 将羽化 24 h 内的烟蚜茧蜂所产子代蜂, 单头放入 220 mL 的塑料杯中, 每日用 15% 蜂蜜水饲喂。记录雌、雄蜂存活天数。每处理测定雌、雄蜂各 45 头, 3 次重复。

**1.2.3 滞育经历对 F<sub>1</sub> 代寄生力的影响** 将接有 50 头 2~3 日龄烟蚜的油菜苗置于玻璃筒 (  $\phi$ 14 cm, 高 20 cm ) 内, 接入 1 对羽化 24 h 内的子代蜂, 逐日更换新鲜寄主直至雌蜂死亡, 换出的烟蚜置于同条件下继续饲养 7 d, 记录僵蚜数和出蜂数。每处理 45 对, 3 次重复。

**1.2.4 滞育经历对 F<sub>1</sub> 代滞育率的影响** 将各滞育持续期的烟蚜茧蜂 ( 僵蚜态 ) 移入人工气候箱内解除滞育, 8 d 后羽化的个体待试。将 10 盆带蚜油菜苗 ( 蚜虫为 2~3 日龄, 蚜量 100 头左右 ) 分置于 2 个自制养虫笼 ( 25 cm×30 cm×30 cm ) 中, 向笼内接入滞育持续期相同且羽化 24 h 内的烟蚜茧蜂雌、雄蜂各 20 头, 任其自由交配, 24 h 后除去成蜂。逐日观察并收集体色透明、腹部膨大的烟蚜 ( 此时烟蚜茧蜂发育至 2~3 龄 ) 于培养皿内, 每皿置 50 头, 以脱脂棉保湿, 检视僵蚜数量, 每处理 10 次重复。再将上述僵蚜按原条件进行滞育诱导 10 d 后解除滞育, 每日观察, 自最后一头僵蚜羽化之日起, 5 d 内若无僵蚜羽化出蜂, 将剩余僵蚜取出解剖, 在镜检虫态及存活状况, 计算滞育率。

**1.2.5 滞育经历对 F<sub>2</sub> 代羽化率、性比的影响** 培养方法如 1.2.3, 统计各处理 F<sub>2</sub> 代羽化率和雌性比例。每处理 45 对, 3 次重复。

### 1.3 数据处理

采用统计分析软件 SAS ( 9.1 ) 对各数据进行 ANOVA 方差分析, 滞育率数据先经反正弦平方根 (  $\sin^{-1}\sqrt{p}$  ) 转化。

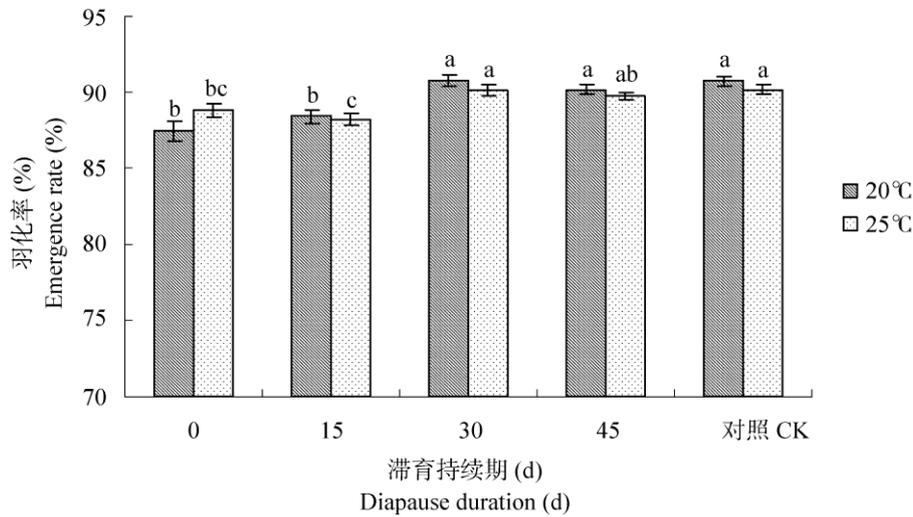
## 2 结果与分析

### 2.1 滞育经历对 F<sub>1</sub> 代羽化率、性比的影响

亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代羽化率的影响如图 1 所示, 滞育解除后, 环境温度 20°C、25°C 下, 子代羽化率与对照间无显著性差异; 各处理下滞育烟蚜茧蜂 F<sub>1</sub> 代羽化率均在 85% 以上; 滞育持续 30 d 后, 子代羽化率显著升高, 由 0 d 时的 86.17% 升高至 90.82%, 略超过无滞育经历者。说明滞育后子代对环境的适应性较好; 亲代滞育经历未降低子代羽化率; 一定时间的滞育维持促进子代羽化率提高, 亲代滞育对子代羽化率指标而言, 具正向效应。

### 2.2 滞育经历对 F<sub>1</sub> 代性比的影响

亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代雌蜂比例的影响如图 2 所示, 滞育解除后, 环境温度对子代性比有一定影响, 25°C 时子代性比较稳定, 20°C 下雌蜂比例波动性明显, 从 0.592 至 0.648。一定时间内, 随滞育维持时间延长, 子代雌蜂比例升高, 滞育期超过 30 d 后, 雌性比例增加趋势显著。具滞育经历的烟蚜茧蜂, 后代雌性比例较高, 各处理的雌性比例均在 0.6 以上, 即雌雄性比超过 1.5 : 1, 说明亲代滞育经历可促进子代出现更多雌性个体; 性比这一生物学特性与环境温度有关, 不同环境下性比表现不稳定。尽管对照处理下雌蜂也

图1 亲代滞育经历对F<sub>1</sub>代羽化率的影响Fig. 1 F<sub>1</sub> generation emergence rate of offspring of post-diapause *Aphidius gifuensis*

注：图中标注不同英文小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ , Duncan's 新复极差法)。下图同。

Histograms with different small letters indicate significantly difference by Duncan's multiple range test ( $P < 0.05$ ). The same below.

多于雄蜂，雌蜂比例在 0.59 左右，一方面或与烟蚜茧蜂孤雌产雄的生殖特性相关，试验条件下交尾充分，雄蜂个体数较少，另一方面或与营养条件理想，蚜类寄主充裕有关，刺激了寄生蜂雌性个体增多。综合而言，亲代滞育对子代雌性率指标而言，具正向效应。

### 2.3 滞育经历对 F<sub>1</sub> 代成蜂寿命的影响

滞育经历对 F<sub>1</sub> 代成蜂寿命的影响结果如表 1 所示。各处理下成蜂寿命与对照相比，子代雌、

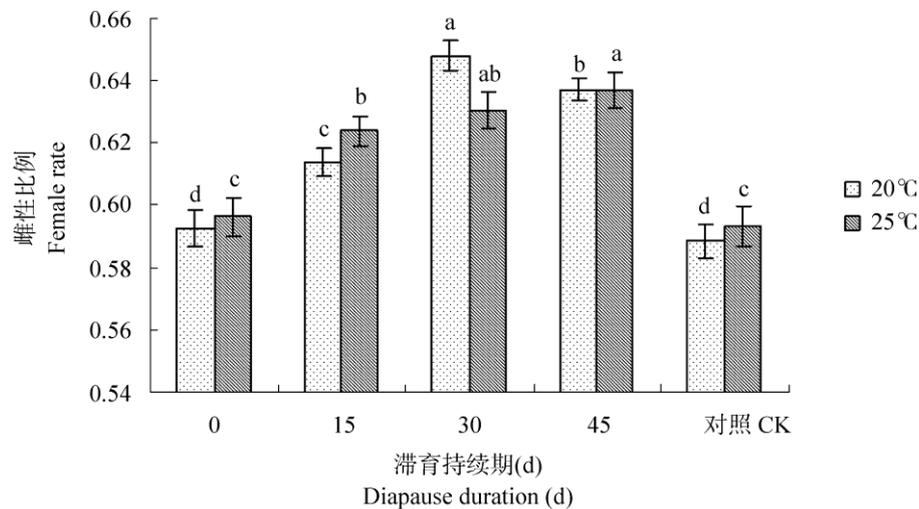
雄蜂寿命在 5.54~7.43 d 之间，尽管随滞育持续期的增加，子代雌蜂、雄蜂的寿命都略有增加，但差异未达到显著水平，说明亲代滞育经历未影响子代成蜂寿命，一定时段的滞育维持或能促进子代成蜂寿命的延长。

对比 20°C、25°C 下的 F<sub>1</sub> 代成蜂存活时间，环境温度变化未显著影响子代寄生蜂寿命。相对而言，滞育后 F<sub>1</sub> 代的雌蜂寿命长于雄蜂，这一现象与正常发育下的情况相同。

\* 资助项目：国家自然科学基金项目(31071742)；公益性行业科研专项(201103002)；973 项目(2013CB127602)

\*\*通讯作者，E-mail: zhangleesheng@163.com

收稿日期：2013-10-08，接受日期：2013-11-16

图2 亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代雌性比例的影响Fig. 2 F<sub>1</sub> generation female rate of post-diapause *Aphidius gifuensis*

注：雌性比例=雌蜂数目/羽化出蜂数目。

Female rate (%) = No. females/No. emerged adult parasitoids.

表1 亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代成蜂寿命Table 1 F<sub>1</sub> generation longevity of post-diapause and non-diapause adults of *Aphidius gifuensis*

滞育持续期 (d) Diapause duration	20°C 雌蜂 (d) Female at 20°C	20°C 雄蜂 (d) Male at 20°C	25°C 雌蜂 (d) Female at 25°C	25°C 雄蜂 (d) Male at 25°C
0	6.87±0.98 a	6.05±1.03 a	5.72±1.18 a	5.54±0.94 a
15	7.19±1.47 a	6.28±0.82 a	5.96±1.06 a	5.63±0.76 a
30	7.32±1.54 a	6.30±0.80 a	6.08±1.12 a	5.79±0.74 a
45	7.43±1.60 a	6.36±0.83 a	6.04±0.78 a	5.88±0.76 a
对照 CK	7.15±1.66 a	6.15±0.82 a	5.98±1.10 a	5.67±0.81 a

注：表中数据为平均数±标准差；同列数据后标注相同英文小写字母表示没有显著差异 ( $P<0.05$ )。下表同。Data in the table represent mean±SD, and followed by same small letters in the same column indicate no significantly difference by Duncan's multiple range test ( $P<0.05$ ). The same below.

## 2.4 亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代寄生力的影响

亲代滞育的 F<sub>1</sub> 代成蜂寄生形成的僵蚜数如表 2 所示，各处理下寄生形成的僵蚜总数维持在 117~129 头之间，处理间无显著性差异；亲代滞育

的子代在环境温度 20°C 和 25°C 时，寄生能力无显著性差异；亲代滞育与正常发育的子代寄生能力也无显著性差异。试验结果证明亲代的滞育经历对子代寄生烟蚜的数量不存在显著影响，寄生力

\* 资助项目：国家自然科学基金项目(31071742)；公益性行业科研专项(201103002)；973 项目(2013CB127602)

\*\*通讯作者，E-mail: zhangleesheng@163.com

收稿日期：2013-10-08，接受日期：2013-11-16

是较稳定的生物学指标，环境温度对其影响较小。

## 2.5 滞育经历对 F<sub>1</sub> 代滞育率的影响

亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代滞育率的影响如图 3 所示，各处理中 F<sub>1</sub> 代滞育率均超过 40%，其中滞育诱导结束即打破滞育者的 F<sub>1</sub> 代，滞育率为为

48.20%，略高于正常发育个体的滞育率 44.75%，二者间无显著性差异；亲代滞育持续期为 15 d 者的 F<sub>1</sub> 代，滞育率显著升高达到 58.81%；亲代滞育持续期为 30 d 者的 F<sub>1</sub> 代，滞育率显著升高达到 72.89%；亲代滞育持续期延长至 45 d 者的

表 2 亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代寄生力的影响  
Table 2 Total number of mummies produced by post-diapause of *Aphidius gifuensis*

母代滞育持续期 (d) Diapause duration of the parental	20°C 僵蚜总数 (头) No. mummies at 20°C (mummy per female)	25°C 僵蚜总数 (头) No. mummies at 25°C (mummy per female)
0	117.75±2.35 a	126.42±2.69 a
15	118.59±3.23 a	122.58±2.87 a
30	123.14±2.69 a	127.36±2.01 a
45	121.75±3.13 a	129.49±2.62 a
对照 CK	120.73±2.65 a	126.89±3.08 a

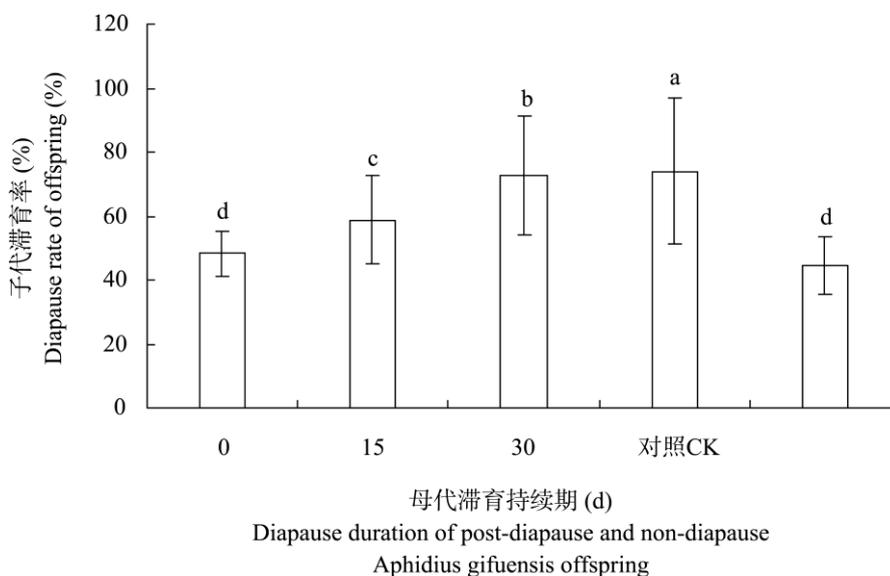


图 3 亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代滞育率的影响

Fig. 3 F<sub>1</sub> generation diapause rate of post-diapause *Aphidius gifuensis*

注：滞育率 (%) = (8 d 后羽化个体数 + 解剖发现存活数) / 50 × 100。

Diapause rate (%) = No. entered diapause / 50 × 100.

F<sub>1</sub> 代，滞育率达到 74.01%，均显著高于对照组。上述结果说明，烟蚜茧蜂滞育的亲代效应显著，

亲代的滞育经历对子代适应胁迫环境具有显著的正向促进作用，亲代具滞育者，其子代适应性

更强, 在不良环境下存活能力更强。

## 2.6 滞育经历对 F<sub>2</sub> 代羽化率的影响

亲代滞育经历对 F<sub>2</sub> 代羽化率的影响如表 3 所示, 各处理与对照间无显著性影响, 羽化率均维持在较高水平。环境温度变化也未显著影响 F<sub>2</sub> 代羽化率, 说明羽化率是较稳定性的生物学指标, 综合亲代滞育经历对 F<sub>1</sub> 代、F<sub>2</sub> 代羽化率试验结果

来看, 羽化率与亲代的滞育经历关联不密切。

## 2.7 滞育经历对 F<sub>2</sub> 性比的影响

亲代滞育经历对 F<sub>2</sub> 代性比的影响如图 4 所示, 各处理雌性比例均超过 57%, 总体仍是雌性个体数量高于雄性, 亲代滞育持续时间之间、亲代滞育处理与对照间均无显著性差异, 显示滞育经历未能显著影响 F<sub>2</sub> 代性比。

表 3 亲代滞育经历对 F<sub>2</sub> 代羽化率的影响  
Table 3 Emergence rate of F<sub>2</sub> generation of post-diapause *Aphidius gifuensis*

滞育持续期 (d) Diapause duration	20°C F <sub>2</sub> 代羽化率 (%) Emergence rate of F <sub>2</sub> generation at 20°C	25°C F <sub>2</sub> 代羽化率 (%) Emergence rate of F <sub>2</sub> generation at 25°C
0	89.93±4.68 a	89.81±5.48 a
15	90.07±6.66 a	89.76±5.22 a
30	90.18±4.28 a	90.32±2.74 a
45	90.15±5.25 a	90.20±2.83 a
对照 CK	90.54±4.05 a	90.36±5.26 a

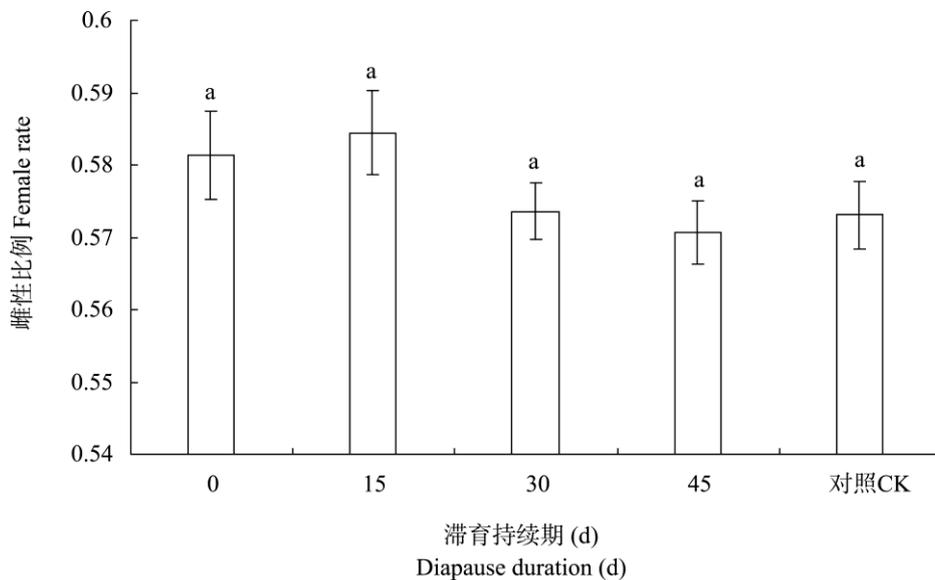


图 4 亲代滞育经历对 F<sub>2</sub> 代性比的影响

Fig. 4 Female rate of F<sub>2</sub> generation of post-diapause and non-diapause *Aphidius gifuensis*

注: 雌性比例=雌蜂数目/羽化出蜂数目。

Female rate=No. females/No. emerged adult parasitoids.

### 3 讨论

包括烟蚜茧蜂在内的许多天敌昆虫,其发育过程中存在滞育,滞育期间昆虫可忍受更严酷的环境条件,存活时间显著延长,种群生存能力显著提高,当前大量应用的天敌昆虫产品,已基本掌握了诱导天敌昆虫进入滞育及解除滞育的技术,能及时将生产出的天敌昆虫以滞育状态进行储存,在释放前再打破滞育使其进入活跃状态来防治害虫,滞育调控技术已成为天敌昆虫生产和高效应用的核心技术之一(Denlinger, 2008; 张礼生等, 2009, 2011)。此外,开展天敌昆虫滞育的研究,也有助于掌握天敌昆虫的发育特点与发生动态,提高害虫防治效率,有助于加深对天敌昆虫发育机制的认识,探寻昆虫对环境适应机制及进化途径。因此,滞育调控及滞育机理研究也一直是昆虫学研究的一个重要领域(Denlinger, 2001)。

亲代效应在生物界普遍存在,于生物进化过程中起着重要作用,曾有观点认为该效应是亲代遭受环境胁迫后继续遗留给子代的负面效应,对子代生长发育不利(Falconer, 1989)。近年来,随着研究水平的深入,越来越多的证据特别是果蝇亲代效应基因等的研究表明母代效应是自然选择的结果,是表现型对环境异质性适应的反应机制(Riska, 1989; Mousseau and Dingle, 1991; Fox and Mousseau, 1998),在社会性昆虫、蝶类昆虫中也得到了证实(Schwander, 2008; Melanie, 2010)。昆虫的表现型不仅受自身基因及其所处环境的影响,也受亲代基因及亲代所经历环境的影响(Mousseau, 1988),一方面亲代的表现型

及其经历环境会影响子代的滞育,另一方面亲代滞育特征会影响子代的表现型,这就是滞育的亲代效应(Glenn and Coby, 2004; 刘柱东等, 2003; 杨东等, 2005)。

在亲代效应中,通常母代对子代发育及其表型决定影响较大,而父代的影响较小,因此母代效应被认为是非孟德尔亲代效应(包括母本和父本的效应)的一种简略形式(Savalli, 1998, 2000),当由环境决定的雄性精子质量影响到后代的表现型时,可认为是父代效应(杨东等, 2005)。一般而言,子代的表现型和适应性是由母本和父本共同决定的,事实上,很多生物学家习惯用“母代效应”描述所有的非孟德尔亲代效应, Fox 等(1995, 2003)也指出母代效应通常也叫亲代效应,因此,通常所说的亲代效应多指母代效应。在大多数关于昆虫滞育的亲代效应的报道中,涉及的也多为母代对子代滞育的影响,而对父代效应的报道则较少。烟蚜茧蜂属于小型寄生蜂,单纯研究母代效应或父代效应都存在一定的试验及统计学困难,本试验研究的亲代均为滞育个体,探讨了  $F_1$  代和  $F_2$  代的羽化率与性比,  $F_1$  代的寄生力、存活寿命、滞育率等重要的生物学指标,特别是针对滞育的亲代效应是否具有隔代遗传进行了测试,综合评价烟蚜茧蜂滞育的亲代效应表现。试验结果证明,滞育经历对烟蚜茧蜂子代的部分生物学性状具有显著性影响,  $F_1$  代雌蜂比例显著增加,  $F_2$  代雌蜂比例与 CK 无差别;  $F_1$  代滞育率显著升高;  $F_1$  代寄生力略增加,但无显著性差异;  $F_1$  代羽化率、子代成蜂寿命与 CK 相比无显著性差异,但滞育维持超

\* 资助项目: 国家自然科学基金项目(31071742); 公益性行业科研专项(201103002); 973 项目(2013CB127602)

\*\*通讯作者, E-mail: zhangleesheng@163.com

收稿日期: 2013-10-08, 接受日期: 2013-11-16

过 30 d 后, 子代的相关指标略有正向上升, 综合显示出滞育烟蚜茧蜂具有较显著的亲代效应。

寄生蜂滞育的亲代效应主要受滞育持续时间、光周期、温度等环境条件以及亲代自身因素等的影响。一般而言, 亲代经历的短光照、低温和寄主资源缺乏等, 预示着环境条件的改变, 能促使亲代产下更多的滞育子代(杨东, 2005)。本试验证明烟蚜茧蜂亲代的滞育经历, 对子代部分生物学指标存有显著影响, 亲代滞育经历可促进  $F_1$  代出现更多雌性个体, 遭受相同不利的环境变化时, 亲代滞育的后代更能适应环境变化, 滞育率显著高于正常发育的个体后代。

从亲代滞育的持续时间角度判断, 胁迫条件下的滞育持续对滞育昆虫当代而言, 具有一定的负面效应, 随着滞育持续期的延长, 进入滞育的个体死亡率增加。我们此前开展的试验证实, 在  $12^{\circ}\text{C}$ 、全黑暗条件下, 滞育烟蚜茧蜂(僵蚜态)可保存 120 d, 但后期死亡率较大(李玉艳等, 2009, 2011)。黑折脉蚜茧蜂 *Aphidius nigripes* Ashmead 以预蛹滞育, 其滞育期长达 8 个月(Brodeur and McNeil, 1989, 1994), 存在亲代效应的蚜茧蜂 *Praon occidentalis* Baker 滞育期也长达 8 个月(Schlinger, 1960), 存在亲代效应的蚜外茧蜂 *Praon palitans* Muesebeck 冬季滞育可达 140d(Schlinger and Hall, 1960, 1959)等均存在滞育持续后期死亡率偏高的情况。这也是包括烟蚜茧蜂在内的天敌昆虫产品生产中所面临的两难选择, 一方面希望通过滞育最大限度地延长天敌昆虫产品货架期, 另一方面又不能接受贮存的天敌产品大量死亡, 故此确定合适的滞育持续期具有重要的现实意义。限于研究条件, 本试验测试了滞育持续期在 45 d 内的烟蚜茧蜂, 一定时间(30 d 后)的滞育维持促进子代羽化率

提高, 促使子代出现更多雌性个体, 促进子代成蜂寿命的延长, 尽管未达显著水平, 但总体有升高趋势; 但在子代滞育率、性比、寄生能力等指标方面, 亲代持续时间超过 30 d, 上述指标均有显著性的正向增长。说明亲代通过自身经历的环境条件决定其子代的发育路径, 在其生活史中具有重要意义, 这不仅能使子代有效抵御逆境胁迫, 也避免了种群在恶劣环境中遭遇灭亡的命运, 从而使种群能继续繁衍。

对大多数寄生蜂的研究表明, 母代经历的光周期对寄生蜂的滞育能产生显著影响, 甚至完全决定其子代的滞育。有观点认为, 化性固定的多数昆虫, 亲代会根据自身经历的光周期而决定其子代是否进入滞育, 当母代感受到的环境条件利于子代发育时会产下非滞育子代, 而当母代经历不利于其子代生长繁殖的环境条件时, 则会适时产下滞育子代, 从而避开了不利环境条件的侵袭, 保证子代个体的生存。如丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* (Walker) 亲代在卵形成期经历短日照, 会导致子代的幼虫滞育(Schneiderman, 1958)。菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia plutellae* Kurdiumov 亲代在长日照条件下饲养可降低子代滞育诱导的临界温度(郭玉玲, 2007)。黑折脉蚜茧蜂的雌成虫在低温和短日照下比在高温和长日照下能产下更多的滞育子代(Schlinger and Hall, 1960; Brodeur and McNeil, 1989)。卷蛾赤眼蜂 *Trichogramma cacoeciae* Marchal 的子代滞育受亲代经历的光周期的显著影响, 在较高温度  $13^{\circ}\text{C}$  时, 若母代经历 L14 : D10 的短光照, 大多数个体进入滞育, 而在 L16 : D8 长光照条件下, 大多数个体进入停育期, 但在较低温度  $10^{\circ}\text{C}$  时, 该影响较弱(Pizzoli and Pintureau, 2008)。赤眼蜂 *Trichogramma*

*principium* Sugonyaev & Sorokina 在 12.5°C 短光照条件下, 无论母代经历光照的长短, 全部进入滞育, 而在 15°C 时, 母代经历短光照能增加子代的滞育率 (Rezsnik and Kats, 2004)。黄杉小蠹茧蜂 *Coeloides brunneri* Vier 的子代滞育率则完全取决于母代在产卵前和产卵期间所经历的光周期 (Ryan, 1965)。烟蚜茧蜂滞育与光周期关联性的研究报道不多, 我们前期进行的光周期 L14 : D10、L12 : D12、L10 : D14、L8 : D16 对烟蚜茧蜂滞育诱导的研究表明, 短日照是诱导其滞育的充分条件 (李玉艳等, 2011, 2013; 张洁等, 2012), 本试验测试了 L8 : D16 即短日照条件下, 证实了子代部分生物学指标受亲代滞育及贮存日照时长的影响。

滞育亲代经历的温度条件对子代也有重要影响。如广赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* Westwood 亲代经历短光照, 能产生高比率的滞育幼虫, 但若将雌蜂饲养在较高温度时, 其子代幼虫的滞育率就下降 (Zaslavsky and Umarova, 1982)。可见, 亲代经历的高温条件能部分抵消其所经历的短光照的影响, 对广赤眼蜂来说, 高温可能有利于其正常发育, 而使子代幼虫的滞育比例降低。一般, 低温能诱导更多的昆虫个体进入滞育, 就冬季滞育的昆虫而言, 低温预示着冬季寒冷的到来, 常会使其产下更多的滞育子代, 从而避开严寒的侵袭。如丽蝇蛹集金小蜂在 15°C 下产生的幼虫比在 25°C 下产生的幼虫, 有更高的滞育率 (Saunders, 1965)。此前我们开展的烟蚜茧蜂滞育诱导试验, 在低温区内测试内 14、12、10、8°C 对滞育率、羽化率等指标的影响, 总结了 12°C 以下低温是诱导烟蚜茧蜂滞育的决定性因子 (李玉艳等, 2011, 2013), 本试验对烟蚜茧蜂母代滞育个体的诱导

和维持温度均为 10°C, 子代的性比、滞育率等显著异于对照处理, 证实亲代滞育的温度经历对子代存有影响。

亲代滞育后, F<sub>1</sub> 代在适应环境方面, 除性比在稍低温度 (20°C) 时波动较大外, 其余均与较高温度 (25°C) 下的表现相同。此外, 以往对昆虫开展的亲代效应分析, 多针对 F<sub>1</sub> 代, 本试验还分析了亲代滞育经历对 F<sub>2</sub> 代的影响, 在羽化率、性比这两个指标未有显著性变化, 未能证实隔代遗传的存在, 后续或可设计其它测试指标, 深入开展相关探索。

#### 参考文献 (References)

- Brodeur J, McNeil JN, 1989. Biotic and abiotic factors involved in diapause induction of the parasitoid, *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Insect Physiology*, 35(12): 959–974.
- Brodeur J, McNeil JN, 1989. Biotic and abiotic factors involved in diapause induction of the parasitoid, *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Insect Physiology*, 35(12): 959–974.
- Brodeur J, McNeil JN, 1994. Seasonal ecology of *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae), a parasitoid of *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 23(2): 292–298.
- Denlinger DL, 2001. Stree proteins: a role in insect diapause? //Giebultowicz JM, Saunders DS(eds.). *Insect Timing: Circadian Rhythmicity to Seasonality*. Amsterdam: New York, Elsevier Science. 1–234.
- Denlinger DL, 2008. Why study diapause? *Entomological Research*, 38: 1–9.
- Denlinger DL, Lee RE, 2010. *Low Temperature Biology of Insects*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 1–390.
- Falconer DS, 1989. *Introduction to Quantitative Genetics* 3rd ed. Essex, England: Longman Scientific and Technical. 340.
- Fox CW, Mousseau TA, 1995. Determination of clutch size and seed preference in a seed beetle *Stator beali* (Coleoptera: Bruchidae). *Environmental Entomology*, 24(6): 1557–1561.
- Fox CW, Mousseau TA, 1998. Maternal effects as adaptations for transgenerational phenotypic plasticity in insects// Mousseau IA, Fox CW(eds.). *Maternal Effects as Adaptations*. New York:

- Oxford University Press. 159–177.
- Fox CW, Bush ML, Wallin WG, 2003. Maternal age affects offspring lifespan of the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. *Functional Ecology*, 17(6): 811–820.
- Glenn LH, Coby S, 2004. Maternal investment affects offspring phenotypic plasticity in *Aviviparous cockroach*. *PNAS*, 101(15): 5595–5597.
- Košťál V, 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Physiology*, 52(2): 113–127.
- Melanie G, Hans VD, Bengt K, 2010. Reproductive plasticity, ovarian dynamics and maternal effects in response to temperature and flight in *Pararge aegeria*. *Journal of Insect Physiology*, 56(9): 1275–1283.
- Mousseau TA, Dingle H. 1991. Maternal effects in insects: examples, constraints, and geographic variation // Pudley EC (ed.). *The Unity of Evolutionary Biology*. Dioscorides Press. 745–761.
- Mousseau TA, Fox CW, 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(10): 403–407.
- Ohta I, Ohtaishi M, 2006. Effect of low temperature and short day length exposure on the development of *Aphidius gifuensis* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae). *Applied Entomology and Zoology*, 41(4): 555–559.
- Pizzol J, Pintureau B, 2008. Effect of photoperiod experienced by parents on diapause induction in *Trichogramma cacoeciae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 127(1): 72–77.
- Reznik SY, Kats TS, 2004. Exogenous and endogenous factors inducing diapause in *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomological Review*, 84(9): 963–970.
- Riska B, 1989. Composite traits selection response and evolution. *Evolution*, 43: 1172–1191.
- Ryan RB, 1965. Maternal influence on diapause in a parasitic insect, *Coeloides brunneri* Vier. (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Physiology*, 11(10): 1331–1336.
- Saunders DS, 1965. Larval diapause of maternal origin: induction of diapause in *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Experimental Biology*, 42(3): 495–508.
- Savalli UM, Fox CW, 1998. Genetic variation in paternal investment in a seed beetle. *Animal Behaviour*, 56(4): 953–961.
- Schlinger EI, Hall JC, 1959. A synopsis of the biologies of three imported parasites of the spotted alfalfa aphid. *Journal of Economic Entomology*, 52(1): 154–157.
- Schlinger EI, Hall JC, 1960. The biology, behavior and morphology of *Praon palitans* Muesebeck, an internal parasite of the spotted alfalfa aphid, *Therioaphis maculata* (Buckton). *Annals of the Entomological Society of America*, 53(2): 144–160.
- Schneiderman, HA, Horwitz J, 1958. The induction and termination of facultative diapause in the chalcid wasps *Mormoniella vitripennis* (Walker) and *Tritneptis klugii* (Ratzeburg). *Journal of Experimental Biology*, 35: 520–551.
- Savalli UM, Czesak ME, Fox CW, 2000. Paternal investment in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae): Variation among populations. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(6): 1173–1178.
- Schwander T, Humbert JY, Brent CS, Cahan SH, Chapuis L, Renai E, Keller L, 2008. Maternal effect on female caste determination in a social insect. *Current Biology*, 18(4): 265–269.
- Zaslavsky V, Umarova TY, 1982. Photoperiodic and temperature control diapause in *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomology Review*, 60(4): 1–12.
- 郭玉玲, 庞淑婷, Umsalama AE, 郝仲萍, 施祖华, 2007. 母代光照经历对菜蛾盘绒茧蜂滞育发生的影响. *中国生物防治*, 23(1): 1–4. [GUO YL, PANG ST, Umsalama AE, HAO ZP, SHI ZH, 2007. Effect of maternal photoperiod experience on diapause incidence of *Cotesia plutellae*. *Chinese Journal of Biological Control*, 23(1): 1–4.]
- 李学荣, 胡萃, 忻亦芬, 1999. 烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 滞育诱导研究. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 25(4): 435–438. [LI XR, HU C, XIN YF, 1999. Artificial induction of *Aphidius gifuensis* diapause. *Journal of Zhejiang University*, 25(4): 435–438.]
- 李玉艳, 陈红印, 王孟卿, 张礼生, 2009. 环境因子对寄生蜂滞育的影响 // 吴孔明主编, 粮食安全与植保科技创新论文集. 北京: 中国农业科技出版社. 587–592. [Li YY, Chen HY, Wang MQ, Zhang LS, 2009. The effect of environmental factors on diapause of parasitic wasps // WU KM *et al.*, *Proceedings of Food Security and Plant Protection Science and Technology Innovation*, China Agricultural Science and Technology, Beijing. 587–592.]
- 李玉艳, 张礼生, 陈红印, 王伟, 张洁, 2011. 烟蚜茧蜂滞育相关的发育指标测定 // 吴孔明主编, 植保科技创新与病虫害防控专业化. 北京: 中国农业科技出版社. 373–378. [LI YY, ZHANG LS, CHEN HY, WANG W, ZHANG J, 2011. Determination of development induces of diapause related in *Aphidius gifuensis* Ashmead // WU KM *et al.*, *Proceedings of Specialization in Control of Plant Diseases and Insect Pests and Plant Protection Science and Technology Innovation*, China Agricultural Science and Technology, Beijing. 373–378.]
- 李玉艳, 张礼生, 陈红印, 2010. 生物因子对寄生蜂滞育的影响. *昆虫知识*, 47(4): 638–645. [LI YY, ZHANG LS, CHEN HY,

2010. Effect of biotic factors on diapause of parasitic wasps. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(4): 638-645.]
- 李玉艳, 张礼生, 陈红印, 王伟, 张洁, 2013. 烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* Ashmead 滞育诱导的温光周期反应. *应用昆虫学报*, 50(3): 718-726.[LI YY, ZHANG LS, CHEN HY, WANG W, ZHANG J, 2013. Temperature and photoperiod response of diapause induction in *Aphidius gifuensis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(3): 718-726.]
- 李玉艳, 2011. 烟蚜茧蜂滞育诱导的温光周期反应及滞育生理研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.[LI YY, 2011. Temperature and photoperiod response of diapause induction and diapause physiology in *Aphidius gifuensis* Ashmead. Master Dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences.]
- 刘柱东, 李典谟, 葛绍奎, 齐晔, 2003. 昆虫的母代效应. *昆虫学报*, 46(1): 108-113. [LIU ZD, LI DM, GE SK, QI Y, 2003. Maternal effects in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 46(1): 108-113.]
- 杨东, 吴少会, 杨忠成, 薛芳森, 2005. 昆虫滞育的亲代效应. *江西农业大学学报*, 27(2): 242-248.[YANG D, WU SH, YANG ZC, XUE FS, 2005. Parental effects in insect diapause. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 27(2): 242-248.]
- 张洁, 张礼生, 陈红印, 李玉艳, 刘遥, 2012. 烟蚜两种寄生蜂成蜂的过冷却点及冰点测定 // 吴孔明主编, 植保科技创新与现代农业建设. 北京: 中国农业科技出版社. 161-163.[ZHANG J, ZHANG LS, CHEN HY, LI YY, LIU Y, 2012. Supercooling point and freezing point of the two aphid parasitoids // WU KM *et al.*, *Proceedings of Modern Agricultural Construction and Plant Protection Science and Technology Innovation*, China Agricultural Science and Technology, Beijing. 161-163.]
- 张洁, 2013. 烟蚜茧蜂滞育后生物学及扩繁寄主的适应性评价. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院研究生院.[ZHANG J, 2013. Studies of post-diapause biology and hosts screening on *Aphidius gifuensis* Ashmead. Master Dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences.]
- 张礼生, 陈红印, 王孟卿, 张莹, 陈长风, 王树英, 李玉艳, 张洁, 王伟, 2011. 小型寄生蜂滞育研究中的几个问题 // 吴孔明主编, 植保科技创新与病虫害防控专业化. 北京: 中国农业科技出版社. 334-345.[ZHANG LS, CHEN HY, WANG MQ, ZHANG Y, CHEN CF, WANG SY, LI YY, ZHANG J, WANG W, 2011. Some problems in diapause research of small parasitic wasps // WU KM *et al.*, *Proceedings of Specialization in Control of Plant Diseases and Insect Pests and Plant Protection Science and Technology Innovation*, China Agricultural Science and Technology, Beijing. 334-345.]
- 张礼生, 陈红印, 王孟卿. 2009. 天敌昆虫的滞育研究及其应用 // 吴孔明主编, 粮食安全与植保科技创新. 北京: 中国农业科技出版社. 548-552.[ZHANG LS, CHEN HY, WANG MQ, 2009. Researches of diapause and application of natural enemy insects // WU KM *et al.*, *Proceedings of Food Security and Plant Protection Science and Technology Innovation*, China Agricultural Science and Technology, Beijing. 548-552.]