

芦苇收割对宫苍仁蚧密度及其五种寄生蜂共寄生关系的影响*

马 华^{1,2**} 潘 卉² 吴 捷^{2***} 李 恺^{1***} 孙 瑛³ 陈秀芝³

(1. 华东师范大学生命科学学院 上海 200241; 2. 中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所上海昆虫博物馆 上海 200032; 3. 上海九段沙湿地国家自然保护区管理署 上海 200135)

摘 要 【目的】 本文旨在揭示芦苇 *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel 收割对宫苍仁蚧 *Nipponaclerda biwakoensis* Kuwana 密度及其 5 种寄生蜂寄生率和共寄生关系的影响及作用机制。【方法】 在上海九段沙湿地上沙的芦苇未收割区和收割区分别设置 16 个和 20 个样方, 于 2011 年 7 月和 9 月进行重复采样, 对未收割区和收割区的蚧虫密度、寄生蜂寄生率、共寄生关系和雌性比率分别进行比较分析。【结果】 芦苇收割能够显著降低蚧虫密度 ($P<0.001$) ; 从 7 月到 9 月, 寄生蜂总寄生率呈增高趋势, 但 7 月芦苇未收割区和收割区间寄生蜂总寄生率差异不显著 ($P>0.05$) , 而 9 月芦苇收割区寄生蜂总寄生率则显著高于未收割区 ($P<0.001$) ; 而寄生蜂总寄生率与蚧虫密度相关性并不显著。不同寄生蜂对芦苇收割的响应不同, 且存在时间差异性。7 月, *Aprotocetus* sp. 的寄生率最高, 且在收割区的寄生率显著高于未收割区 ($P<0.05$) , 而其他寄生蜂寄生率均较低。9 月, *Aprotocetus* sp. 的寄生率呈下降趋势, 而其余寄生蜂寄生率则呈升高趋势; 而且除 Encyrtidae sp. 外, 其他寄生蜂寄生率在未收割区和收割区间存在显著差异 ($P<0.001$) 。此外, 芦苇收割还显著增加 *Boucekiella depressa* 与 *Astymachus japonicus* 的共寄生率 ($P<0.001$) , 并显著减少 *B. depressa* 与 *Aprotocetus* sp. 的共寄生率 ($P<0.001$) 。除 *Aprotocetus* sp. ($P<0.05$) 外, 芦苇收割对寄生蜂的雌性比率无显著影响。【结论】 不同寄生蜂对芦苇收割的响应, 不仅依赖于蚧虫密度, 而且还与寄生蜂的扩散能力和竞争能力等生物学特性有关。因此, 芦苇收割能通过多种途径影响寄生天敌和宫苍仁蚧的高营养级互作关系, 需引起足够的重视。

关键词 芦苇收割, 宫苍仁蚧, 寄生蜂, 寄生率, 共寄生

Effects of cutting *Phragmites australis* on the density of the scale insect *Nipponaclerda biwakoensis* Kuwana and multiparasitism relationships of its five parasitoids

MA Hua^{1,2**} PAN Hui² WU Jie^{2***} LI Kai^{1***} SUN Ying³ CHEN Xiu-Zhi³

(1. School of Life Science, East China of Normal University, Shanghai 200241, China; 2. Shanghai Entomological Museum, Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Science, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China; 3. Shanghai Jiuduansha Wetland National Nature Reserve Administration, Shanghai 200135, China)

Abstract [Objectives] The aim of this paper is to investigate the effects of reed cutting on the density of the scale insect *Nipponaclerda biwakoensis* and the parasitism rates and multiparasitism relationships between the five parasitoids that parasitize it. [Methods] Sixteen experimental plots in an uncut *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel community and twenty plots in a cut *P. australis* community on Shangsha Island in the Jiuduansha wetland nature reserve, Shanghai, were

* 资助项目: 中国科学院战略生物资源科技支撑体系运行专项 (CZBZX-1)

**E-mail: mahua0329@126.com

***通讯作者, E-mail: jiewu@sippe.ac.cn; kaili@bio.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2013-07-22, 接受日期: 2013-11-18

repeatedly sampled in July and September of 2011. Differences in the scale insect density, parasitism rates, multiparasitism relationships and female ratios of the five parasitoids between the cut (C) and uncut (UC) plots were statistically compared. **[Results]** Reed cutting significantly decreased scale insect density ($P<0.001$); the total parasitism rate of the five parasitoids significantly increased from July to September. The total parasitism rate was not significantly different between C and UC plots in July ($P>0.05$), but was significantly higher in C than in UC plots in September ($P<0.001$). The total parasitism rate of the five parasitoids was not significantly related to scale insect density. Responses of the five parasitoids to reed cutting were different and varied with sampling season. In July, the parasitism rate of *Aprostocetus* sp. was higher than that of all other parasitoids, and was significantly higher in C than in UC plots ($P<0.05$) when the parasitism rates of other parasitoids were low. In September, the parasitism rate of *Aprostocetus* sp. decreased, while the parasitism rates of other parasitoids increased. Except for the Encyrtidae sp., the parasitism rates of other parasitoids were significantly different between UC and C plots ($P<0.001$). Reed cutting significantly increased the multiparasitism rate of *Boucekiella depressa* and *Astymachus japonicus* ($P<0.001$), and decreased the multiparasitism rate of *B. depressa* and *Aprostocetus* sp. ($P<0.001$). Except for *Aprostocetus* sp. ($P<0.05$), reed cutting had no significant effects on the female ratios of other parasitoids. **[Conclusion]** Responses of five parasitoids to reed cutting not only depend on scale insect density but also to their own biological characteristics such dispersal and competitive ability. Therefore, reed cutting can affect interactions between parasitoids and *N. biwakoensis* through many different mechanisms.

Key words *Phragmites australis* cutting, *Nipponaclerda biwakoensis*, parasitoids, parasitism rate, multiparasitism

宫 苍 仁 蚧 *Nipponaclerda biwakoensis* Kuwana, 又名芦苇日仁蚧、芦苇尾蚧, 俗称柴虱子、苇虱, 分布于韩国、日本及我国山东、河北和上海等地的芦苇 (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel) 产区 (王宗典等, 1989; 王子清, 2001)。该蚧在不同纬度地区一年可发生 3~6 代, 繁殖方式以孤雌生殖为主, 通常聚集于芦苇叶鞘下, 刺吸取食芦秆汁液, 使芦苇生长衰弱并易受煤污病危害, 从而对芦苇生产力造成严重影响 (王宗典等, 1989; 沈百炎等, 1995; 王子清, 2001)。然而, 宫苍仁蚧同时也是芦苇湿地食物链的重要组成部分, 是芦苇群落中栖息鸟类的重要食物资源 (Takano, 1981; 沈百炎等, 1995; 熊李虎等, 2007; Xiong *et al.*, 2010), 也是多种昆虫天敌捕食和寄生的对象 (刘自然, 1987; Kaneko, 1995), 因此在维持芦苇湿地食物网动态稳定性方面起着重要作用。开展宫苍仁蚧与其自然天敌相互作用关系, 及相关影响因子的研究, 对于促进宫苍仁蚧的生物防治, 增进我们对芦苇湿地生态系统动态的了解, 均具有积极意义。

膜翅目 Hymenoptera 昆虫是宫苍仁蚧重要的寄生天敌, 目前已知有 5 种小蜂总科

Chalcidoidea 的寄生蜂对宫苍仁蚧具有较高的寄生率, 分别为跳小蜂科 Encyrtidae 的 *Astymachus japonicus* Howard、*Boucekiella depressa* Hoffer、*Platencyrtus aclerus* Xu、Encyrtidae sp. 和姬小蜂科 Eulophidae 的 *Aprostocetus* sp.。这些寄生蜂对宫苍仁蚧的总寄生率可超过 40%, 因此具有较高的生防价值 (Kaneko, 1995)。有研究表明, 尽管不同寄生蜂种类对宫苍仁蚧的寄生率差异较大, 但这些寄生蜂间具有稳定的共寄生关系 (Kaneko, 1995)。此外, 不同寄生蜂的寄生率在芦秆上具有一定的空间垂直分布差异性, 并且还会受到鸟类捕食和其它植食性昆虫 (如鳞翅目 Lepidoptera 蛀秆昆虫) 的间接影响 (Kaneko, 1995, 2004, 2005a, 2005b)。然而, 这 5 种寄生蜂间的共寄主机制和相互作用关系有待进一步深入研究, 一些非自然因素, 如人类干扰活动对宫苍仁蚧-共寄生蜂体系的影响则研究较少。

芦苇收割是芦苇湿地一种重要的经济生产活动, 但同时也是对芦苇湿地生态系统的一种重要干扰, 能对芦苇湿地生态系统的结构和功能, 以及生物多样性组成和分布构成重要影响 (Hansson and Graneli, 1984; Decler, 1990; Graveland, 1999; 熊李虎等, 2007; Valkama *et al.*, 2008; 徐明喜等,

2011; Escutia-Lara *et al.*, 2012; 马华等, 2013)。尽管缺乏数据支持, 但芦苇收割导致的越冬场所减少一直被认为是降低宫苍仁蚧次年危害的一种重要方法(夏宝池等, 1993; 沈百炎等, 1995), 而芦苇收割导致的蚧虫密度下降, 以及芦苇收割导致的生境时间连续性间断, 则有可能对宫苍仁蚧-寄生蜂的相互作用关系产生重要影响, 并改变寄生蜂天敌对宫苍仁蚧的控制作用。

本研究以上海九段沙湿地为试验地点, 开展芦苇收割对宫苍仁蚧密度及其 5 种寄生蜂寄生率和共寄生关系影响的研究, 旨在揭示人类干扰活动对植食昆虫-寄生性天敌互作关系的影响机制和途径, 并为这 5 种寄生蜂的共寄主机制研究, 及其对宫苍仁蚧种群控制作用的研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于上海九段沙湿地国家级自然保护区 (31°06'20"~31°14'00"N, 121°53'06"~122°04'33"E)。该地区位于长江口和东海交汇处, 由江亚南沙、上沙、中沙和下沙四块沙洲组成。东西长约 46.3 km, 南北宽约 25.9 km。气候类型属于东亚季风气候, 年均降水量为 1 143 mm (陈秀芝等, 2011)。土壤类型为盐渍化特征的沼泽滩盐土。植被群落主要由芦苇、海三棱藨草 (*Scirpus mariqueter* Tang *et* Wang)、藨草 (*Scirpus triqueter* Linnaeus) 和互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel) 等构成, 其中芦苇群落面积为 941 hm² (陈秀芝, 2012), 大部分仍处于天然状态。

1.2 研究方法

在九段沙湿地上沙芦苇群落设置 2 个高程相近的试验样地, 分别为芦苇未收割区 (UC) 和收割区 (C)。其中未收割区设置 4 个样点, 收割区设置 5 个样点。样点间距大于 100 m。每个样点设置 4 个样方 (2 m×2 m), 样方间距为 10 m。未收割区共计 16 个样方, 收割区共计 20 个样方。

采样时间为 2011 年 7 月和 9 月, 分别对应宫苍仁蚧的第 1 和第 2 代成虫的盛发期 (Kaneko, 2005b)。采样时每个样方 (2 m×2 m) 内随机选取一个 50 cm×50 cm 的小样方, 将小样方内的芦苇地上部分用枝剪齐地剪下后带回实验室。室内将芦苇叶鞘小心剥离芦秆, 并记录每秆芦苇上被寄生蚧虫数和未寄生蚧虫数 (不包括当年枯秆和具侧枝芦秆), 然后将被寄生蚧虫放入尼龙网 (80 目) 封闭的离心管 (0.5 mL) 中, 在室内进行培养 (滤纸保湿)。待蚧虫内的寄生蜂完全羽化后, 将羽化出的寄生蜂放入装有 75% 乙醇的 EP 管 (0.1 mL) 中保存, 随后进行蜂种和性别鉴定以及数量统计, 为避免培养条件和随机因素引起的误差, 研究中仅使用完成羽化的寄生蜂数据。

1.3 数据分析

芦苇未收割区和收割区间蚧虫密度、寄生蜂总寄生率和雌性比率的比较采用非参数检验 (Mann-Whitney *U* test)。寄生蜂总寄生率及不同寄生蜂寄生率与蚧虫密度的相关分析应用斯皮尔曼等级相关 (Spearman rank correlation) 进行分析。未收割区和收割区间不同寄生蜂寄生率 (各样地羽化出某寄生蜂的蚧虫数与被寄生蚧总数之比) 和两种寄生蜂共寄生率的差异采用皮尔逊卡方检验 (Pearson chi-square test) 进行分析。两种寄生蜂的共寄生率采用如下公式进行计算: $C_s = 2j / (a + b)$, 式中 C_s 为两种寄生蜂共寄生率, j 为两种寄生蜂共寄生蚧虫数, a 和 b 分别为羽化出两种寄生蜂的蚧虫数。采用 Microsoft Office Excel 2007 和统计分析软件 SPSS 16.0 for Windows 对试验数据进行统计分析。

2 结果与分析

本研究中, 7 月和 9 月分别获得了 229 头和 982 头蚧虫的寄生蜂数据, 其中收割区 449 头 (7 月 30 头; 9 月 419 头), 未收割区 762 头 (7 月 199 头; 9 月 563 头)。

2.1 芦苇收割对蚧虫密度和寄生蜂总寄生率的影响

无论 7 月还是 9 月, 芦苇收割均能够显著降低蚧虫密度 ($P<0.001$), 并且收割区 7 月蚧虫密度显著低于 9 月 ($P<0.05$), 这表明蚧虫的不断繁殖并不能抵消芦苇枯秆移除对蚧虫种群密度的消极影响。与收割区相反, 未收割区 9 月蚧虫密度虽高于 7 月, 但统计学差异并不显著 ($P>0.05$)。

寄生蜂总寄生率不论在芦苇收割区还是在未收割区, 9 月均显著高于 7 月 ($P<0.001$), 但芦苇收割对 7 月寄生蜂总寄生率的影响并不显著 ($P>0.05$), 而 9 月收割区寄生蜂总寄生率则显著高于未收割区 ($P<0.001$), 这与蚧虫密度的比较结果相反 (表 1)。蚧虫密度与寄生蜂总寄生率相关分析则表明, 各样方的寄生蜂总寄生率与蚧虫密度的相关性, 除了在 7 月收割区近显著 (Spearman rank correlation, $P=0.05$) 外, 其余均不显著 ($P>0.05$)。该结果表明蚧虫密度差异并不是导致寄生蜂总寄生率差异的主要原因。

2.2 芦苇收割对不同寄生蜂寄生率的影响

通过比较不同寄生蜂在芦苇收割区和未收割区的寄生率 (包括单寄生和共寄生), 发现芦苇收割可影响多种寄生蜂的寄生率。7 月, 收割区采集的被寄生蚧虫均未检出 *B. depressa* 和 *Encyrtidae* sp. 寄生的情况, 并且这两种寄生蜂在未收割区占寄生蜂寄生率百分比也很低, 因此时间和气候因素可能是导致这两种寄生蜂在 7 月

寄生率较低的重要原因。此外, 无论收割区还是未收割区, *Aprotocetus* sp. 寄生率的百分比均最高, 并且其在收割区的寄生率显著高于未收割区 ($\chi^2=6.646$, $P=0.01$), 高达 90%。*A. japonicus* 和 *P. aclerus* 虽然在未收割区占有较高比率, 但与收割区的统计学差异并不显著 ($P>0.05$)。9 月, 有 4 种寄生蜂的寄生率在收割区和未收割区间存在显著差异, 其中 *A. japonicus* ($\chi^2=22.036$, $P<0.001$) 和 *P. aclerus* ($\chi^2=32.226$, $P<0.001$) 在未收割区的寄生率极显著高于收割区; *B. depressa* ($\chi^2=17.924$, $P<0.001$) 和 *Aprotocetus* sp. ($\chi^2=48.281$, $P<0.001$) 在未收割区的寄生率显著低于收割区。*Aprotocetus* sp. 在收割区寄生率依然最高, 但低于 7 月; 而未收割区 *Aprotocetus* sp. 的寄生率明显下降, 这可能与其它寄生蜂寄生率上升导致种间竞争加剧有关, 而 *Encyrtidae* sp. 在收割区和未收割区的寄生率差异则不显著 ($\chi^2=0.479$, $P>0.05$) (图 1)。

9 月各样方不同寄生蜂寄生率与蚧虫密度的相关性分析结果表明 (7 月各样方寄生蜂寄生率过低, 故未做分析), 不同寄生蜂对蚧虫密度的响应不同 (表 2)。*P. aclerus* 寄生率与蚧虫密度呈显著正相关, 说明其在未收割区较高的寄生率与未收割区较高的蚧虫密度有关。与其相似的还有 *Encyrtidae* sp., 其寄生率也与蚧虫密度呈显著正相关, 并且其在未收割区的寄生率也较收割区高。*Aprotocetus* sp. 的寄生率则与蚧虫密度成显著负相关, 该结果与前面结果一致, 即: *Aprotocetus* sp. 在蚧虫密度较低的 7 月未收割区

表 1 芦苇未收割区和收割区蚧虫密度及寄生蜂总寄生率比较

Table 1 Comparison of the scale insect density and the total parasitism rate of parasitoids between UC and C plots

样地 Plot	样本数 Sample number	蚧虫密度 (头/秆)		寄生蜂总寄生率 (%)	
		Scale insect density (individuals/shoot)		Total parasitism rate of parasitoids (%)	
		7 月 July	9 月 September	7 月 July	9 月 September
未收割区 UC	16	30.05±24.11 ^a	47.68±33.02 ^a	10.52±5.86 ^a	27.04±7.06 ^b
收割区 C	20	2.15±2.94 ^{***a}	15.62±11.28 ^{***b}	9.72±12.75 ^a	44.93±12.95 ^{***b}

注: 表中数据为平均值±标准差。***表示收割区与未收割区数据统计学差异在 0.001 水平上显著。不同上标小写字母

表示 7 月与 9 月数据统计学差异在 0.05 水平上显著。

The data in the table are mean $\pm$ SD. *** indicates that the difference between UC and C plots is significant at 0.001 level. Different small letters behind data indicate the difference between July and September is significant at 0.05 level.

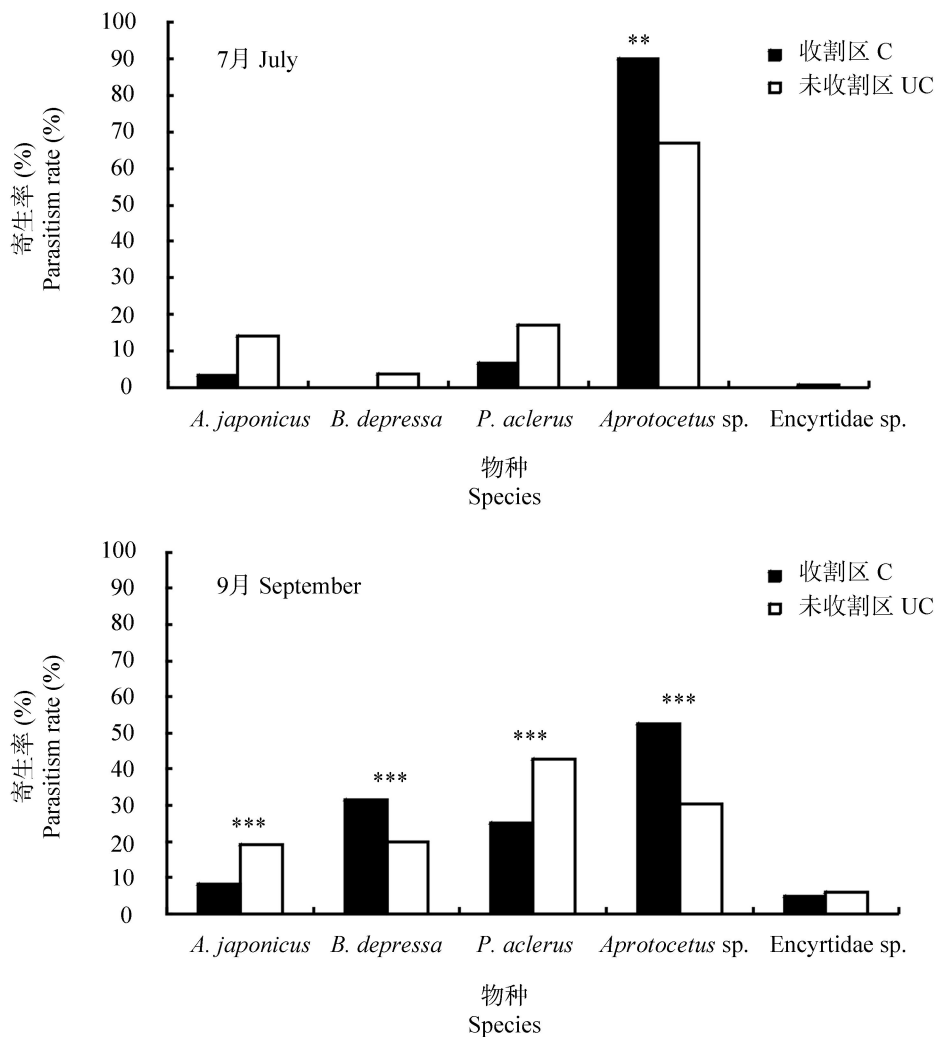


图 1 芦苇未收割区和收割区 5 种寄生蜂寄生率比较

Fig. 1 Comparison of parasitism rates of five parasitoids between C and UC plots

注：** 和 *** 分别表示收割区和未收割区寄生蜂寄生率差异在 0.01 和 0.001 水平上显著。

** and *** indicate that the difference of parasitism rates by parasitoids between C and UC plots is significant at 0.01 and 0.001 level, respectively.

表 2 5 种寄生蜂寄生率与蚧虫密度关系的相关分析

Table 2 Correlation analysis of relationship between parasitism rates of five parasitoids and the scale insect density

物种 Species	相关系数 Correlation coefficient	P
<i>A. japonicus</i>	0.200	0.243
<i>B. depressa</i>	-0.161	0.348

<i>P. aclerus</i>	0.680	< 0.001
<i>Aprotocetus sp.</i>	-0.432	0.009
<i>Encyrtidae sp.</i>	0.522	0.001

和收割区以及 9 月收割区, 往往具有较高的竞争优势, 能够占据较高的寄生率百分比。另外两种寄生蜂 *A. japonicus* 和 *B. depressa* 的寄生率与蚧虫密度的相关系数分别为正值和负值, 但并不显著, 因此除蚧虫密度以外的一些因子可能对这两

种寄生蜂的寄生率具有更大的影响。

2.3 芦苇收割对寄生蜂共寄生关系的影响

由于 7 月寄生蜂寄生率总体偏低, 不能满足分析要求, 因此仅对 9 月未收割区和收割区间不同寄生蜂的共寄生关系和雌性比率差异进行了比较分析。结果表明, 不同寄生蜂的共寄生关系具有明显的选择性, *A. japonicus* 和 *B. depressa*, *B. depressa* 和 *Aprotocetus* sp. 以及 *P. aclerus* 和 *Encyrtidae* sp. 具有较高的共寄生率, 而 *A. japonicus* 和 *P. aclerus* 则无共寄生情况。此外, 3 种寄生蜂共寄生的情况也有发生, 例如 *A. japonicus*、*B. depressa* 与 *Encyrtidae* sp., *B. depressa*、*P. aclerus* 与 *Encyrtidae* sp., *Aprotocetus* sp.、*P. aclerus* 与 *Encyrtidae* sp., 但上述 3 种寄生蜂共寄生的情况所占的百分比非常小 (2.18%), 为避免受随机因素的影响, 在此不做进一步分析。

通过列联表卡方检验对收割区和未收割区寄生蜂共寄生率差异进行检验(共寄生率过低和出现零值均未做分析, 原因同上), 结果表明芦苇收割能显著增加 *B. depressa* 与 *A. japonicus* 的共寄生率 ($\chi^2=20.380$, $P<0.001$), 并显著减少 *B. depressa* 与 *Aprotocetus* sp. 的共寄生率 ($\chi^2=18.140$, $P<0.001$), 而对其它寄生蜂间的共寄生率影响不显著 (表 3)。

2.4 芦苇收割对寄生蜂雌性比率的影响

由于寄生蜂的雌性比率与寄生蜂的繁殖策略和竞争能力关系紧密, 因此比较分析了芦苇收割对不同寄生蜂雌性比率的影响。结果表明, 除 *Aprotocetus* sp. 之外, 芦苇收割对其他 4 种寄生蜂的雌性比率没有显著影响 ($P>0.05$)。 *Aprotocetus* sp. 在收割区的雌性比率显著低于未收割区 ($P<0.05$) (表 4)。

表 3 芦苇未收割区和收割区 5 种寄生蜂共寄生率比较

Table 3 Comparison of multiparasitism rates of five parasitoids between UC and C plots

物种 Species	共寄生率 Multiparasitism rate (%)				
	<i>A. japonicus</i>	<i>B. depressa</i>	<i>P. aclerus</i>	<i>Aprotocetus</i> sp.	<i>Encyrtidae</i> sp.
<i>A. japonicus</i>	—	21.56 / 50.46 ***	0 / 0	0.78 / 0	0 / 1.42
<i>B. depressa</i>	—	—	2.52 / 0.57	30.11 / 11.31 ***	2.61 / 2.76
<i>P. aclerus</i>	—	—	—	1.23 / 2.42	28.35 / 17.45
<i>Aprotocetus</i> sp.	—	—	—	—	1.66 / 1.94
<i>Encyrtidae</i> sp.	—	—	—	—	—

注: 所给数据为未收割区/收割区。*** 表示收割区和未收割区寄生蜂共寄生率差异在 0.001 水平上显著。

Data given are UC / C. *** indicates that the difference of multiparasitism rates by parasitoids between C and UC plots is significant at 0.001 level.

表 4 芦苇未收割区和收割区 5 种寄生蜂雌性比率比较

Table 4 Comparison of female ratio of five parasitoids between UC and C plots

物种 Species	未收割区 (UC)		收割区 (C)	
	<i>n</i>	Mean $\pm$ SD	<i>n</i>	Mean $\pm$ SD
<i>A. japonicus</i>	106	0.77 $\pm$ 0.26	35	0.78 $\pm$ 0.21
<i>B. depressa</i>	110	0.66 $\pm$ 0.28	129	0.69 $\pm$ 0.29
<i>P. aclerus</i>	241	0.68 $\pm$ 0.23	106	0.64 $\pm$ 0.30
<i>Aprotocetus</i> sp.	172	0.72 $\pm$ 0.25	215	0.66 $\pm$ 0.27 *

Encyrtidae sp.	34	0.52 ± 0.40	21	0.43 ± 0.42
----------------	----	-------------	----	-------------

注：* 表示收割区和未收割区寄生蜂雌性比率差异在 0.05 水平上显著。

* indicates that the difference of female ratio of five parasitoids between UC and C plots is significant at 0.05 level .

3 讨 论

本研究结果表明,芦苇收割导致的越冬代蚧虫数量的减少能对次年蚧虫种群数量产生重要影响,并且虽然蚧虫具有较强的繁殖能力,但并不足以消除芦苇收割对其种群密度的抑制作用。此外,在未收割的天然芦苇群落,尽管 9 月蚧虫密度高于 7 月,但统计学差异不显著,因此自然天敌可能对蚧虫种群密度的控制起着重要作用。不论未收割区还是收割区,从 7 月到 9 月,随着蚧虫密度的增加,寄生蜂总寄生率也显著增加(虽相关性不显著),这表明寄生蜂对蚧虫种群密度的控制作用呈增强趋势。这种寄生蜂寄生率随寄主密度增加而升高的现象,同样也见于其它膜翅目昆虫,如赤眼蜂属 *Trichogramma* Westwood 的两种寄生蜂对小菜蛾 *Plutella xylostella* Linnaeus 种群密度的控制作用(何余容和庞雄飞,2000)。然而,本研究中芦苇收割对 7 月寄生蜂总寄生率的影响不显著。这表明除寄主密度外,寄生蜂越冬代需要一定时间和气候条件来恢复种群数量。不过需要注意的是,9 月收割区蚧虫密度虽然低于未收割区,但其寄生蜂总寄生率却显著高于未收割区,而蚧虫密度差异很难解释这种现象,不同寄生蜂对芦苇收割和蚧虫密度的不同响应可能是造成这种现象的重要原因。

进一步分析表明, *Aprotocetus* sp. 在 7 月和 9 月的收割区均占有较高的寄生率,这可能与 *Aprotocetus* sp. 具有较强的扩散能力有关(除 *Aprotocetus* sp. 外,其它寄生蜂为了更好地适应芦苇叶鞘下狭小的活动空间,体型均发生了较扁平的特化)。在寄主密度较低的情况下, *Aprotocetus* sp. 可能通过提高扩散能力和搜索效率获得竞争优势。此外, Kaneko (1995) 报道过与其他寄生蜂共寄生时, *Aprotocetus* sp. 的羽化数量显著减少。这表明 *Aprotocetus* sp. 的扩散能

力虽强,但在共寄生情况下其幼虫对寄主体内资源的竞争能力可能相对较弱,因此随着蚧虫密度的增加,其它寄生蜂寄生率升高,而 *Aprotocetus* sp. 的寄生率则呈下降趋势。寄生蜂在竞争力和迁徙扩散能力间的这种权衡,可能是建立共寄主关系的一种重要机制 (Nguyen-Ngoc *et al.*, 2010)。本研究还发现两种寄生蜂 *P. aclerus* 和 *Encyrtidae* sp. 的寄生率与寄主密度呈显著正相关,这可能与较高的寄主密度能够提高雌蜂对寄主的搜寻能力和自身健康状况,从而提高单位时间内雌性寄生蜂对寄主的寄生率有关 (Bezemer *et al.*, 2010)。

此外,除了蚧虫密度,芦苇收割造成的芦苇生物学特征的改变,也可能影响寄生蜂的分布及对蚧虫的控制作用。有研究表明,芦苇收割能够对芦苇秆密度和生物量,甚至土壤全氮含量产生影响(马华等,2013),从而有可能影响芦苇群落的光照和风力等微环境因子以及芦秆的营养状态。由于寄生蜂在长期进化过程中形成的对栖境独特的偏好性,微环境因子的改变可能影响一些寄生蜂的寄生行为(孙新涛等,2003)。例如本研究中的 5 种寄生蜂,其中 *A. japonicus* 的体型最小,而且外形高度特化,身体十分扁平,其飞行扩散能力可能较容易受到环境条件的影响,因此芦苇收割对芦苇群落微环境的改变,可能对 *A. japonicus* 的寄生率产生更重要的影响。此外,芦苇收割导致芦秆上蚧虫时间分布连续性的间断(寄生蜂越冬寄主的移除以及蚧虫密度恢复较慢),也可能对扩散能力较弱的寄生蜂产生类似于生境破碎化的效应,使其觅食行为受到干扰而导致寄生率降低(杨芳和贺达汉,2007)。然而,上述效应对 *A. japonicus* 寄生率的影响,仍需进一步研究证实。对于寄生率与蚧虫密度无显著相关性的 *B. depressa* 而言,目前还很难采用扩散能力和寄主搜索效率来解释其在收割区具有较高寄生率的原因,但共寄生关系显示,蚧虫的

5 种寄生蜂中仅 *B. depressa* 能和其它 4 种寄生蜂成功共寄生, 这表明 *B. depressa* 可能具有较强的竞争力或较宽泛的寄主适应范围。在寄主密度较低且本身对蚧虫密度变化不敏感的情况下, *B. depressa* 可能通过与其它寄生蜂共寄生来提高自己的寄生率。综上所述, 芦苇收割对不同寄生蜂寄生率的影响很大程度上取决于不同寄生蜂独特的生物学特性。

无论芦苇收割区还是未收割区, 5 种寄生蜂间稳定的共寄生关系与 Kaneko (1995) 的研究结果一致。芦苇收割显著增加 *B. depressa* 与 *A. japonicus* 的共寄生率, 并显著减少 *B. depressa* 与 *Aprotocetus* sp. 的共寄生率, 而对其他寄生蜂的共寄生关系没有显著影响。Kaneko (1995) 推测寄生宫苍仁蚧的寄生蜂间的个体大小的相近程度可能影响寄生蜂间的共寄生关系, 因为个体大小相近的寄生蜂, 其发育速率可能也较为接近, 从而有利于寄生蜂共寄生并同时完成发育。然而, 寄生蜂相似的发育速率并不能解释芦苇收割对寄生蜂共寄生率的影响。*B. depressa* 与 *A. japonicus* 在收割区共寄生率增加, 可能是由于这两种寄生蜂在寄主适应范围上存在较大的重叠, 因此较低的蚧虫密度增加了二者共用适宜寄主或生境斑块的概率。相比扩散能力相对较弱的 *A. japonicus* 而言, *Aprotocetus* sp. 则在低寄主密度的条件下, 能通过搜寻和利用更多未被寄生的蚧虫来避免与竞争力较强的 *B. depressa* 共寄生, 从而导致二者共寄生率下降。Costamagna 等 (2004) 也曾发现, 不同寄生蜂对寄主美洲粘虫 *Pseudaletia unipuncta* Haworth 密度变化的不同响应能够影响寄生蜂间的共寄生关系。

本研究还发现芦苇收割能显著降低姬小蜂科 *Aprotocetus* sp. 的雌性比率, 但对其他 4 种跳小蜂科寄生蜂的雌性比率没有影响。Suzuki and Iwasa (1980) 曾报道过亲代雌寄生蜂对寄主与寄生蜂数量比值下降的响应, 可能是导致群寄生蜂子代雄性比率增加的一种机制, 因此芦苇收割区较低的蚧虫密度可能是导致 *Aprotocetus* sp. 雌性比率降低的重要原因之一。此外, 寄主密度的

降低还可能导致交尾后的雌性寄生蜂发现寄主的时间变长, 并引起子代蜂雌性比率的下降 (王问学, 1990)。另外, 发现寄主的时间延长还可能对雌性 *Aprotocetus* sp. 交尾后的生理状态尤其是载卵量产生不利影响, 从而影响雌性比率, 但具体机理有待研究。

综上所述, 本研究结果表明芦苇收割可对宫苍仁蚧密度、及其寄生蜂的寄生率和共寄生关系产生影响, 因此芦苇收割有可能改变芦苇湿地高营养级互作关系, 并对更高营养级的群落结构和多样性组成造成影响, 应该引起重视。同时, 研究还显示不同寄生蜂对收割介导的蚧虫密度改变具有不同的响应, 相关结果对促进寄生蜂共寄主机制的研究及宫苍仁蚧控制天敌的筛选具有重要意义。

致谢: 感谢中国科学院动物研究所张彦周博士在寄生蜂物种鉴定过程中给予的帮助, 感谢上海九段沙湿地国家级自然保护区郑麟在野外采样中给予的协助, 另外, 对中国科学院植生所上海昆虫博物馆的张旭凤、戴莉和张晶在材料准备和论文撰写过程中给予的大力协助, 也一并表示衷心的感谢。

参考文献 (References)

- Bezemer TM, Harvey JA, Kamp AFD, Wagenaar R, Gols R, Kostenko O, Fortuna T, Engelkes T, Vet LEM, Van der Putten WH, Soler R, 2010. Behaviour of male and female parasitoids in the field: influence of patch size, host density, and habitat complexity. *Ecol. Entomol.*, 35: 341–351.
- Costamagna AC, Menalled FD, Landis DA, 2004. Host density influences parasitism of the armyworm *Pseudaletia unipuncta* in agricultural landscapes. *Basic. Appl. Ecol.*, 5: 347–355.
- Declerck K, 1990. Experimental cutting of reedmarsh vegetation and its influence on the spider (Araneae) fauna in the Blankaart Nature Reserve, Belgium. *Biol. Conserv.*, 52(3): 161–185.
- Escutia-Lara Y, Lara-Cabrera S, Gómez-Romero M, Lindig-Cisneros R, 2012. Common reed (*Phragmites australis*) harvest as a control method in a Neotropical wetland in Western México. *Hidrobiológica*, 22(2): 125–131.
- Graveland J, 1999. Effects of reed cutting on density and breeding success of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge

- Warbler *A. schoenobaenus*. *J. Avian. Biol.*, 30: 469–482.
- Hansson LA, Graneli W, 1984. Effects of winter harvest on water and sediment chemistry in a stand of reed (*Phragmites australis*). *Hydrobiologia*, 112(2): 131–136.
- Kaneko S, 1995. Frequent successful multiparasitism by five parasitoids attacking the scale insect *Nipponaclerda biwakoensis*. *Res. Popul. Ecol.*, 37(2): 225–228.
- Kaneko S, 2004. Within-plant vertical distributions of the scale insect *Nipponaclerda biwakoensis* and its five parasitoids that exhibit frequent successful multiparasitism on the common reed. *Entomol. Sci.*, 7: 331–339.
- Kaneko S, 2005a. Seasonal population changes of five parasitoids attacking the scale insect *Nipponaclerda biwakoensis* on the common reed, with special reference to predation by wintering birds. *Entomol. Sci.*, 8: 323–329.
- Kaneko S, 2005b. Abundances of five parasitoids attacking the scale insect *Nipponaclerda biwakoensis* on morphologically changed reed shoots due to damage by a stem-boring caterpillar. *Ecol. Res.*, 20: 555–561.
- Nguyen-Ngoc D, Bravo de la Parra R, Zavala MA, Auger P, 2010. Competition and species coexistence in a metapopulation model: Can fast asymmetric migration reverse the outcome of competition in a homogeneous environment? *J. Theor. Biol.*, 266: 256–263.
- Suzuki Y, Iwasa Y, 1980. A sex ratio theory of gregarious parasitoids. *Res. Popul. Ecol.*, 22: 366–382.
- Takano S, 1981. Birds of Japan in Photographs (In Japanese with English summary). Tokyo: Tokai University Press. 373.
- Valkama E, Lyytinen S, Koricheva J, 2008. The impact of reed management on wildlife: A meta-analytical review of European studies. *Biol. Conserv.*, 141(2): 364–374.
- Xiong LH, Wu X, Lu JJ, 2010. Bird predation on concealed insects in a reed-dominated estuarine tidal marsh. *Wetlands*, 30: 1203–1211.
- 陈秀芝, 郭水良, 朱莉莉, 王春龙, 2011. 长江口九段沙不同等级潮沟附近主要植物种群的分布格局. *湿地科学*, 9(1): 52–60. [Chen XZ, Guo SL, Zhu LL, Wang CL, 2011. Distribution pattern of main plant populations around tidal creeks in different grades in the Jiuduansha shoals in the mouth of Yangtze river. *Wetland Science*, 9(1): 52–60.]
- 陈秀芝, 2012. 上海九段沙国家级湿地自然保护区昆虫多样性及其影响因素研究. *上海师范大学学报(自然科学版)*, 41(4): 399–409. [Chen XZ, 2012. Insect diversity and its influencing factors in Jiuduansha wetland national nature reserve, Shanghai. *Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences)*, 41(4): 399–409.]
- 何余容, 庞雄飞, 2000. 深圳郊区寄生小菜蛾的赤眼蜂种类及消长动态. *昆虫天敌*, 22(1): 1–5. [He YR, Pang XF, Species and parasitism of trichogramma on the diamondback moth, *plutella xylostella* in Shenzhen, China. *Natural Enemies of Insects*, 2000. 22(1): 1–5.]
- 刘自然, 1987. 芦苇宫苍仁蚧生活习性的初步研究. *昆虫知识*, 1: 29–30. [Liu ZR, 1987. Preliminary study on life habit of *Nipponaclerda biwakoensis*(Kuwana). *Entomological Knowledge*, 1: 29–30.]
- 马华, 陈秀芝, 潘卉, 孙瑛, 吴捷, 2013. 持续收割对上海九段沙湿地芦苇生长特征、生物量和土壤全氮含量的影响. *生态与农村环境学报*, 29(2): 209–213. [Ma H, Chen XZ, Pan H, Sun Y, Wu J, 2013. Effects of continuous harvesting on growth and biomass of *phragmites australis* and soil total nitrogen content in Jiuduansha wetland, Shanghai. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 29(2): 209–213.]
- 沈百炎, 夏宝池, 顾宝玉, 颜亭明, 李玉生, 曹权, 1995. 宫苍仁蚧发生规律及其生态控制的研究. *植物保护*, 21(3): 15–17. [Shen BY, Xia BC, Gu BY, Yan TM, Li YS, Cao Q, 1995. Investigation on the bionomics and ecological control of *nipponaclerda biwakoensis*. *Plant Protection*, 21(3): 15–17.]
- 孙新涛, 林乃铨, 王黎明, 陈和杰, 2003. 化学和物理因子在寄生蜂寻找寄主过程中的作用. *武夷科学*, 19(1): 230–237. [Sun XT, Lin NQ, Wang LM, Chen HJ, 2003. Effects of chemical and physical factors on host-seeking of parasitic wasps. *Wuyi Science Journal*, 19(1): 230–237.]
- 徐明喜, 张银龙, 陆珏, 范雅君, 苏莹莹, 2011. 芦苇收割对湖滨湿地土壤酶活性的影响. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 35(6): 143–146. [Xu MX, Zhang YL, Lu J, Fan YJ, Su YY, 2011. Effect of reed cutting on soil enzyme activities in riparian zone. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 35(6): 143–146.]
- 熊李虎, 吴翔, 高伟, 周洁, 陆健健, 2007. 芦苇收割对震旦鸦雀觅食活动的影响. *动物学杂志*, 42(6): 41–47. [Xiong LH, Wu X, Gao W, Zhou J, Lu JJ, 2007. Impact of reed cutting on foraging of reed parrotbill *paradoxornis heudei*. *Chinese Journal of Zoology*, 42(6): 41–47.]
- 夏宝池, 赵云琴, 沈百炎, 张建生, 顾宝玉, 颜亭明, 1993. 射阳海涂芦苇病虫害的生态控制. *植物资源与环境*, 2(1): 31–36. [Xia BC, Zhao YQ, Shen BY, Zhang JS, Gu BY, Yan TM, 1993. The ecological control of pests and diseases of reed in Sheyang beach. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2(1): 31–36.]
- 王问学, 1990. 寄生蜂的性比分配. *生物防治通报*, 6(4): 173–178. [Wang WX, 1990. Sex allocation by parasitic hymenoptera.

- Chinese Journal of Biological Control*, 6(4): 173-178.]
- 王子清, 2001. 中国动物志. 第 22 卷: 同翅目, 蚧总科. 北京: 科学出版社. 524-525. [Wang ZQ, 2001. *Fauna of China Entomology*. Volume 22, Homoptera, Coccoidea. Beijing: Science Press. 524-525.]
- 王宗典, 游兰韶, 熊漱琳, 1989. 荻芦害虫与天敌图谱. 北京: 轻工业出版社. 79-80. [Wang ZD, You LS, Xiong SL, 1989. *Iconography of Pests and Natural Enemies of Amur Silvergrass and Reed*. Beijing: Light Industry Press. 79-80.]
- 杨芳, 贺达汉, 2007. 生境破碎化对植物-昆虫及昆虫之间相互关系的影响. 昆虫知识, 44(5): 642-646. [Yang F, He DH, 2007. Effects of habitat fragmentation on plant and insect-insect interactions. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(5): 642-646.]