

蛹重及蛹饲养密度对黑水虻繁殖力影响*

王凤英^{1**} 李俊俊¹ 杨革玲¹ 石超宏² 顾文杰^{2***}

(1. 广州安芮洁环保科技有限公司, 广州 510640; 2. 广东省农业科学院农业资源与环境研究所, 广州 510640)

摘要 【目的】资源昆虫黑水虻 *Hermetis illucens* 成虫产卵效率低, 在一定程度上制约了其推广应用。明确蛹重及蛹饲养密度对成虫繁殖力和虫卵生产效益的影响, 有利于推动黑水虻规模化养殖进程。【方法】在室内条件下, 通过控制幼虫饲养密度, 获得个体重量不同的黑水虻蛹, 比较 2 种蛹重 (小蛹 130 mg/头和大蛹 180 mg/头) 及 3 种蛹饲养密度 (3、6 和 9 kg/笼) 对黑水虻繁殖力的影响。【结果】蛹重对黑水虻的蛹期、羽化率和成虫性比无显著影响 ($P > 0.05$)。与小蛹相比, 大蛹羽化的成虫产卵总量和平均单雌产卵量显著增加 ($P < 0.001$)。随着蛹饲养密度的提高, 大小蛹的虫卵总产量均极显著增加 ($P < 0.001$), 平均单雌产卵量均极显著降低 ($P < 0.001$)。蛹重及蛹饲养密度对黑水虻卵孵化率无显著影响 ($P > 0.05$), 各处理组平均卵孵化率均 $\geq 89.24\%$ 。大蛹的卵蛹比和生产收益相比小蛹显著提高 ($P < 0.05$)。大小蛹的卵蛹比随饲养密度的增高而显著降低 ($P < 0.05$), 生产收益随饲养密度的增高而显著提升 ($P < 0.05$)。【结论】黑水虻大蛹繁殖力显著高于小蛹, 生产中可通过繁育大蛹来提高虫卵产量; 蛹饲养密度可根据蛹与虫卵的市场价格实时调整, 以获得最大经济收益。

关键词 黑水虻; 蛹重; 蛹饲养密度; 繁殖力; 虫卵收益

Effects of pupal weight and feeding densities on the reproduction of the black soldier fly, *Hermetis illucens* (Diptera: Stratiomyidae)

WANG Feng-Ying^{1**} LI Jun-Jun¹ YANG Ge-Ling¹ SHI Chao-Hong² GU Wen-Jie^{2***}

(1. Guangzhou Outreach Environmental Technologies Co. LTD., Guangzhou 510640, China; 2. Institute of Agricultural Economics and Information, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China)

Abstract [Aim] To determine how pupal weight and feeding densities affect the reproduction of the black soldier fly, *Hermetis illucens*. [Methods] *H. illucens* pupae of various weights were reared in a laboratory and classified according to weight (c. 130 mg = lighter pupal weight, c. 180 mg = heavier pupal weight) and rearing density (3, 6 and 9 larvae kg/cage). [Results] There was no significant different in the eclosion rate, eclosion period and sex ratio of lighter and heavier pupae ($P > 0.05$). However, females that emerged from heavier pupae had significantly higher average egg production and laid a greater average number of eggs laid per female than those that emerged from lighter pupae ($P < 0.001$). Although there was a significant increase in egg production with increased rearing density ($P < 0.001$), the average number of eggs laid per female also significantly declined ($P < 0.001$). Pupal weight and larval feeding densities did not significantly affect egg hatchability ($P > 0.05$). Females that emerged from heavier pupae had significantly higher egg production, egg mass and pupal quantity, compared to those that emerged from lighter pupae ($P < 0.05$). Although there was a significant increase in egg production with increased rearing density ($P < 0.05$), egg mass and pupal quantity significantly declined ($P < 0.05$). [Conclusion] Females that emerged from heavier pupae were significantly more fecund than those that emerged from lighter pupae. Egg production can be increased by producing heavier pupae. Larval feeding density can be adjusted in real time according to the market price of pupae and eggs to achieve maximum profit.

Key words *Hermetis illucens*; pupal weight; pupal feeding density; reproduction; egg income

*资助项目 Supported projects: 广东省农业科学院院长基金项目 (201934); 广东省农业科学院农业优势产业学科团队建设项目 (202121TD)

**第一作者 First author, E-mail: 1347829357@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: 616390890@qq.com

收稿日期 Received: 2023-10-19; 接受日期 Accepted: 2024-07-23

黑水虻 *Hermetis illucens* 又名亮斑扁角水虻, 具有生物安全性高、食性广、繁殖力强和养殖难度低等特点, 是规模化养殖较为成功的饲用资源昆虫之一。目前, 黑水虻幼虫的人工养殖技术和应用开发取得了良好进展, 但对黑水虻成虫生物学的研究较少, 黑水虻规模化繁育仍存在较多问题。黑水虻成虫产卵效率低, 养殖成本偏高, 在一定程度上制约了其规模化生产, 也阻碍了其作为新型功能性饲料原料在饲料行业的推广应用 (Lemke *et al.*, 2023; Meneguz *et al.*, 2023; Laursen *et al.*, 2024)。

昆虫繁殖力受环境因素和自身因素影响 (易小龙等, 2021)。在种群中, 个体间的竞争关系会影响群体密度, 进而影响昆虫的繁殖能力 (Stiling, 1988; Chi *et al.*, 2020)。研究表明, 环境因素对黑水虻的羽化率、产卵量、成虫寿命和卵孵化率有显著影响 (Holmes *et al.*, 2012; Heussler *et al.*, 2018; Bertinetti *et al.*, 2019; Bertrand *et al.*, 2019; Lupi *et al.*, 2019; Macavei *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2022)。然而, 针对黑水虻个体大小及种群密度对其繁殖力影响的研究较少。黑水虻养殖系统的正常运转依赖大量、稳定的虫卵供应 (Pastor *et al.*, 2015), 当前许多养殖者难以维持稳定的成虫种群, 黑水虻虫卵的大规模生产仍具挑战性 (Meneguz *et al.*, 2023)。

黑水虻个体大小具有高度的可塑性 (Jones and Tomberlin, 2019)。大量研究表明, 与低密度和最佳食物供应条件相比, 在食物资源有限的情况下高密度饲养会产生较小的幼虫和预蛹 (Myers *et al.*, 2008; Parra Paz *et al.*, 2015; Barragan-Fonseca *et al.*, 2018)。Jones 和 Tomberlin (2019) 在此基础上进一步研究, 发现通过控制幼虫密度和摄食率, 成虫体重相差高达 26%。个体大小是生物最基本也是最重要的表型之一, 直接关系到生物的生长、发育、生殖和存活, 是影响种群发展及群落结构与功能的重要因子 (黄韵珊等, 2017)。昆虫幼虫和蛹的重量已被证明会影响成虫的生殖适应性, 如雌性繁殖力 (Blackmore and Lord, 2000; Telang *et al.*, 2006; Gotthard *et al.*, 2007; 庾琴等, 2016)、雄性交配成功率和精子大小 (Delisle and Hardy, 1997)。在昆虫规模化养殖

中, 幼虫化蛹的数量以及蛹重直接关系到成虫的数量和生殖力, 影响昆虫种群的繁殖量 (夏克祥, 1989)。黑水虻作为已成功实现人工规模化养殖的昆虫, 明确蛹重 (指投入养虫笼的蛹的平均体重) 及蛹饲养密度 (指每个养虫笼内蛹的总重) 对种群繁殖量的影响, 有利于实现虫卵的高效生产。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

同批次孵化的 5 日龄黑水虻幼虫由广州安芮洁环保科技有限公司提供, 平均每头幼虫重 (4.22 ± 0.10) mg。黑水虻幼虫在每千克含水率 80% 的餐厨浆料上饲养, 饲养密度分别为 600 头和 300 头, 待幼虫化蛹后, 挑选同日龄但个体重量不同 (A 类蛹: 每头蛹重的范围为 125.00-135.00 mg, 记为小蛹; B 类蛹: 每头蛹重的范围为 175.00-185.00 mg, 记为大蛹) 的蛹各 108 kg。

将黑水虻大蛹和小蛹分别放到 18 个塑料周转箱 ($80 \text{ cm} \times 40 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$), 每箱 3 kg 蛹。每 1 000 g 蛹覆盖 500 g 含水率 50% 的木糠, 以防止被阳光照射死亡。在生产用成虫棚 ($12 \text{ m} \times 6 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ 的棚顶为薄膜、墙壁为彩钢板的温棚) 内放入 18 个养虫笼 ($2.0 \text{ m} \times 1.0 \text{ m} \times 1.5 \text{ m}$), 养虫笼内分别放入 1 箱小蛹 (A-1)、1 箱大蛹 (B-1)、2 箱小蛹 (A-2)、2 箱大蛹 (B-2)、3 箱小蛹 (C-1) 和 3 箱大蛹 (C-2), 每个处理设置 3 次重复。试验过程采用自然光照, 空气能加温设备控温, 成虫棚棚顶喷雾系统每天早晚喷雾 1 次加湿, 负压风机换气, 阴雨天开除湿机控湿的办法控制成虫棚棚内环境。试验期间, 成虫棚内日最高温度为 (32.34 ± 3.93) $^{\circ}\text{C}$, 日最低温度为 (22.69 ± 2.42) $^{\circ}\text{C}$, 最高湿度为 $69.00\% \pm 11.95\%$, 最低湿度为 $37.18\% \pm 11.62\%$ 。

参照李俊俊等 (2020), 以 700 g 含水率 70% 的麸皮、200 g 新鲜成虫尸体和 100 g 黑水虻 5 日龄幼虫的混合物作为产卵诱集物, 每隔 3 d 更换新的诱集物。产卵诱集物装在塑料圆盆 (直径 20 cm, 高 10 cm) 内, 盆口覆盖 80 目纱网, 并

用松紧带固定,以防止成虫将卵产到诱集物中。纱网上方放置集卵板,由 5 块松木木板(30 cm × 4 cm × 0.8 cm)整齐叠放组成,木板两端分别钉有图钉,形成 1-2 mm 的空隙,同时用松紧带固定集卵板,避免拿取时缝隙内的虫卵掉落。

1.2 研究方法

1.2.1 蛹重对黑水虻蛹羽化参数的影响 在 18 个养虫笼中,分别取 100 头蛹和 100 g 含水率 50% 的木糠,放置到透明塑料盒(18 mm × 12 mm × 10 mm)中,塑料盒上覆盖一层纱网(40 目,25 mm × 15 mm),并用盖子扣紧,盖子中间剪一个缺口(10 mm × 4 mm),确保通风。每天 17:00 记录塑料盒内蛹的羽化数量和羽化成虫的性别,将成虫放飞对应的养虫笼内,直至试验结束。

蛹期:从蛹放入塑料盒当天到全部羽化所经历的时间;

蛹羽化率=蛹羽化数/总蛹数×100%;

成虫性比=羽化的雌成虫数/羽化的成虫总数(Bertrand *et al.*, 2019)。

1.2.2 蛹重及蛹饲养密度对黑水虻繁殖力的影响 当日产卵量:每天 18:00,收集养虫笼内集卵板和围网上的虫卵,用电子秤称重,记为当日产卵量;

产卵期:从初次到最终收到虫卵所经历的时间,记为产卵期;

平均单雌产卵量:参照莫文艳等(2020),计算出 1 g 卵为 41 000 个卵粒,结合成虫性比计算。平均单雌产卵量=(产卵总量×41 000)/(蛹箱数×3×1 000×性比/蛹重×1 000);

卵蛹比:生产上用于表示 1 kg 蛹羽化的成虫的产卵总克数;

卵孵化率:由于虫卵在计数过程中可能会被损坏,因此本试验参照 Hoc 等(2019)方法测定卵孵化率。卵粒平均重量根据莫文艳等(2020),得出平均卵粒重 0.024 mg,与 Kim 等(2008)结果(0.024 mg)相同,与 Hoc 等(2019)(0.025 mg)相似。用载玻片在分析天平(赛多利斯,BSA224S 中称取当日虫卵 0.001 0-0.005 0 g,用不锈钢小勺轻轻推散,再将各处理的载玻

片分别放到培养皿内(d=18 cm),培养皿底部平铺两层湿滤纸,将培养皿置于温度 30 ℃,湿度 80%的人工气候箱(宁波赛福实验仪器有限公司,PRX-350B)。3 d 后,取出载玻片并放置到生物显微镜(广州博冠光电科技有限公司,605F02)下,用 4 倍镜数出未孵化卵粒数。孵化率(%)=(采样卵重量/平均卵粒重-未孵化卵粒数)/(采样卵重量/平均卵粒重)×100。

1.2.3 蛹重及蛹饲养密度对黑水虻成虫生产性能的影响 对广东省主要黑水虻养殖公司进行调研,发现生产上常用卵蛹比(即 1 kg 蛹羽化的成虫的产卵克数)评估蛹品质。虫卵生产成本主要有人工、蛹生产、蛹采购、养虫笼折旧以及环境控制能耗费用等。本试验各处理统一采用 3 m³ 的养殖空间,养虫笼折旧与环境控制成本相同,在此不做具体讨论。据前期调查,生产上承包虫卵生产的人工费用约为 0.14 元/g(即生产出 1 g 虫卵,支付 0.14 元的人工费用),市场虫卵价格约为 1 元/g,蛹价格约为 10 元/kg。虫卵收益=虫卵量×1-虫卵量×0.14-蛹重量×10。

1.3 数据分析

所有数据均采用 Excel 2020 进行整理和绘图。蛹重对黑水虻蛹羽化参数的影响数据使用 *t* 检验分析,其它数据均使用 R 统计软件(2018)做双因素方差统计分析,主效应包括蛹重(大蛹、小蛹)和蛹饲养密度(3、6 和 9 kg/笼)以及蛹重和蛹饲养密度的互作效应。差异显著者,用 LSD 法进行多重比较。以 $P < 0.05$ 为差异显著标准,以 $P < 0.001$ 为差异极显著标准,数据结果以平均值±标准误表示。

2 结果与分析

2.1 蛹重对黑水虻蛹羽化参数的影响

蛹重对黑水虻蛹期、性比和羽化率均无显著影响(表 1)($P > 0.05$)。小蛹和大蛹蛹期分别为(32.67±0.47)和(32.00±0.82) d,羽化率分别为 96.00%±2.16%和 93.66%±0.47%,及羽化成虫性比分别为 50.35%±0.64%和 52.31%±1.39%。

表 1 蛹重对黑水虻蛹羽化参数的影响
Table 1 Effects of pupal weight on eclosion parameters of *Hermetis illucens*

蛹重类型 Type of pupal weight	蛹期 (d) Pupa stage (d)	羽化率 (%) Eclosion rate (%)	性比 (%) Sex ratio (%)
小蛹 Lighter pupae	32.67±0.47 ns	96.00±2.16 ns	50.35±0.64 ns
大蛹 Heavier pupae	32.00±0.82 ns	93.66±0.47 ns	52.31±1.39 ns
P-值 P-value	0.64	0.21	0.15

表中数值为平均值±标准误, 同列数据后 ns 表示 *t* 检验差异不显 ($P \geq 0.05$)。
Data in the table are mean±SE, and followed by ns within the same column indicate no significant difference ($P \geq 0.05$, *t*-test).

蛹重对黑水虻成虫羽化过程影响见图 (1: A-C)。小蛹和大蛹均在化蛹后的第 6 天开始羽化, 雄虫比雌虫羽化时间早 4-5 d, 整个种群的羽化过程持续 33 d。小蛹和大蛹分别在羽化的第 24 和 19 天, 雌成虫羽化数量超过雄成虫。黑水虻累计羽化率及雌、雄虫每日累计羽化率均接近 S 型曲线, 羽化过程表现出 3 个不同特征, 即第 1-7 天为羽化的开始期, 曲线上升缓慢; 第 14-19 天为羽化加速期, 此期间日羽化率最高; 第 23 天后羽化曲线趋于平缓。

2.2 蛹重及蛹饲养密度对黑水虻繁殖力的影响

蛹重及蛹饲养密度对黑水虻繁殖力的影响如表 2 所示。与小蛹相比, 大蛹羽化的成虫产卵量和平均单雌产卵量极显著增加 ($P < 0.001$), 大蛹和小蛹的平均产卵量分别为(229.22±55.52)和 (183.44±48.94) g, 平均单雌产卵量分别为 (576.73±136.55) 和 (341.61±68.15) mg/头。虫卵总量随着蛹饲养密度的提高而显著增加 ($P < 0.001$), 蛹为 3、6 和 9 kg/笼时, 虫卵产量分别为 (143.50±22.47), (212.26±22.38) 和 (263.25±31.27) g, 而平均单雌产卵量随蛹饲养密度的提高极显著降低 ($P < 0.001$), 分别为 (587.82±179.55), (431.94±111.09)和(357.77±96.70) mg/头。蛹重及蛹饲养密度对黑水虻卵孵化率无显著影响 ($P > 0.05$), 各处理的卵平均孵化率均≥ 89.24%。

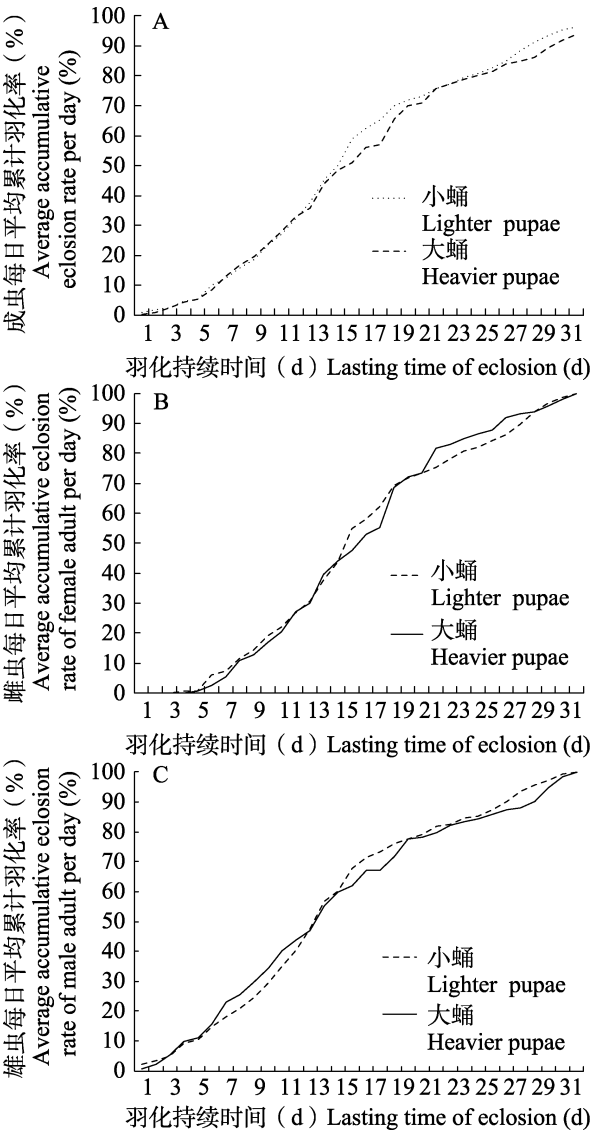


图 1 蛹重对黑水虻成虫羽化过程的影响
Fig. 1 Effects of pupal weight on eclosion of *Hermetis illucens*

A. 成虫每日平均累计羽化率; B. 雌虫每日平均累计羽化率; C. 雄虫每日平均累计羽化率。
A. Aaverage accumulative eclosion rate of adults per day; B. Average accumulative eclosion rate of female adults per day; C. Average accumulative eclosion rate of male adults per day.

蛹重及蛹饲养密度对黑水虻产卵过程影响如图 2 (A-C) 所示。各处理均在蛹羽化后第 5 天收集到卵块, 产卵后的第 9-20 天为产卵高峰期。成虫产卵后的第 14-16 天, 各处理产卵率续达 50%。饲养密度为 3 和 6 kg/笼时, 成虫产卵期为 36 d。饲养密度为 9 kg/笼时, 成虫产卵期为 39 d, 并在第 33-37 天出现产卵次高峰。各处

表 2 蛹重及蛹饲养密度对黑水虻繁殖力的影响
Table 2 Effects of pupal weight and feeding densities on fecundity of *Hermetis illucens*

处理 Treatments		产卵总量 (g) Egg yield (g)	平均单雌产卵量 (mg/头) Average amount of eggs laid per female (mg/ind.)	卵孵化率 (%) Hatch rate of egg (%)
A-1		123.27±4.72c	424.44±16.25 a	92.52±2.51 a
A-2		192.12±4.56 b	330.75±7.84 b	90.70±3.11 ab
A-3		234.94±3.81 a	269.65±4.38 c	90.87±2.67 ab
B-1		163.73±3.48 c	751.20±15.97 a	90.69±2.59 ab
B-2		232.40±3.82 b	533.12±8.75 b	89.24±1.86 b
B-3		291.54±5.11 a	445.88±7.82 c	89.93±2.30 b
主因子分析 Principal factor analysis				
蛹重类型 Type of pupal weight	小蛹 Lighter pupae	183.44±48.94 a	341.61±68.15 b	91.36±2.78 a
	大蛹 Heavier pupae	229.22±55.52 a	576.73±136.55 a	89.95±2.25 a
蛹饲养密度 Pupal feeding densitie	3 kg/笼 3 kg /cage	143.50±22.47 c	587.82±179.55 a	91.60±2.64 a
	6 kg/笼 6 kg/cage	212.26±22.38 b	431.94±111.09 ab	89.97±2.59 a
	9 kg/笼 9 kg/cage	263.25±31.27 a	357.77±96.70 b	90.40±2.46 a
P 值 P-value				
蛹重 Pupal weight		$P > 0.05$	$P < 0.001$	$P > 0.05$
蛹饲养密度 Pupal feeding densities		$P < 0.001$	$P < 0.05$	$P > 0.05$
蛹重×蛹饲养密度 Pupal weight ×Pupal feeding densities		$P < 0.05$	$P < 0.001$	$P > 0.05$

A、B 为两种类型的蛹，A 蛹体重范围 125-135 mg，B 蛹体重范围为 175-185 mg；1、2、3 代表饲养密度，分别为 3、6 和 9 kg 蛹/笼。表中数值为平均值±标准误，同一列数据后的不同字母表示 LSD 多重比较差异显著 ($P < 0.05$)。表 3 同。
A and B is two types of pupae, A pupae have a weight range of 125-135 mg, B pupae have a weight range of 175-185 mg; 1, 2 and 3 represent rearing density are 3, 6 and 9 pupae kg/cage, respectively. Data in the table are mean±SE, and followed by the different letters within the same column indicate significant difference by least significant difference test ($P < 0.05$).The same as Table 3.

理成虫每日累计产卵率均接近 S 型曲线，产卵过程表现出 3 个不同特征，即第 1-8 天为产卵的开始期，曲线缓慢上升；第 9-20 天为产卵加速期，此期间日产卵率最高；第 21 天之后产卵曲线趋于平缓。

2.3 蛹重及蛹饲养密度对虫卵生产效益的影响

蛹重及蛹饲养密度对虫卵生产效益的影响如表 3 所示。与小蛹相比，大蛹卵蛹比和生产收益显著提升 ($P < 0.05$)，分别提高 26.70%和 37.09%。卵蛹比随饲养密度的增高而显著降低 ($P < 0.05$)，3、6 和 9 kg/笼的卵蛹比分别为 47.83±7.49、35.38±3.73 和 29.25±3.48。生产收益随饲养密度的增高而显著增加 ($P < 0.05$)，3、6 和 9 kg/笼的虫卵收益分别为 (113.50±22.47)、(152.26±22.38) 和 (173.25±31.27) 元。

3 讨论

虫卵生产是黑水虻规模化养殖的关键阶段。黑水虻成虫不需要额外的营养摄入，依赖幼虫发育阶段储备的能量进行交配和繁殖 (Sheppard *et al.*, 2002; Tomberlin *et al.*, 2002; Tomberlin and Sheppard, 2002)。因此，生产优质的蛹可能有利于提高黑水虻繁殖力，明确蛹重及蛹饲养密度对成虫繁殖和虫卵生产效益的影响，有利于推动黑水虻规模化养殖进程。

研究表明，黑水虻大蛹繁殖力显著高于小蛹，大蛹和小蛹羽化成虫的平均单雌产卵量分别为 (445.88-751.20) 和 (269.65-424.44) mg/头。这一结果与 Jones 和 Tomberlin (2020) 的研究相似，其将黑水虻成虫分为大型和小型，发现大型

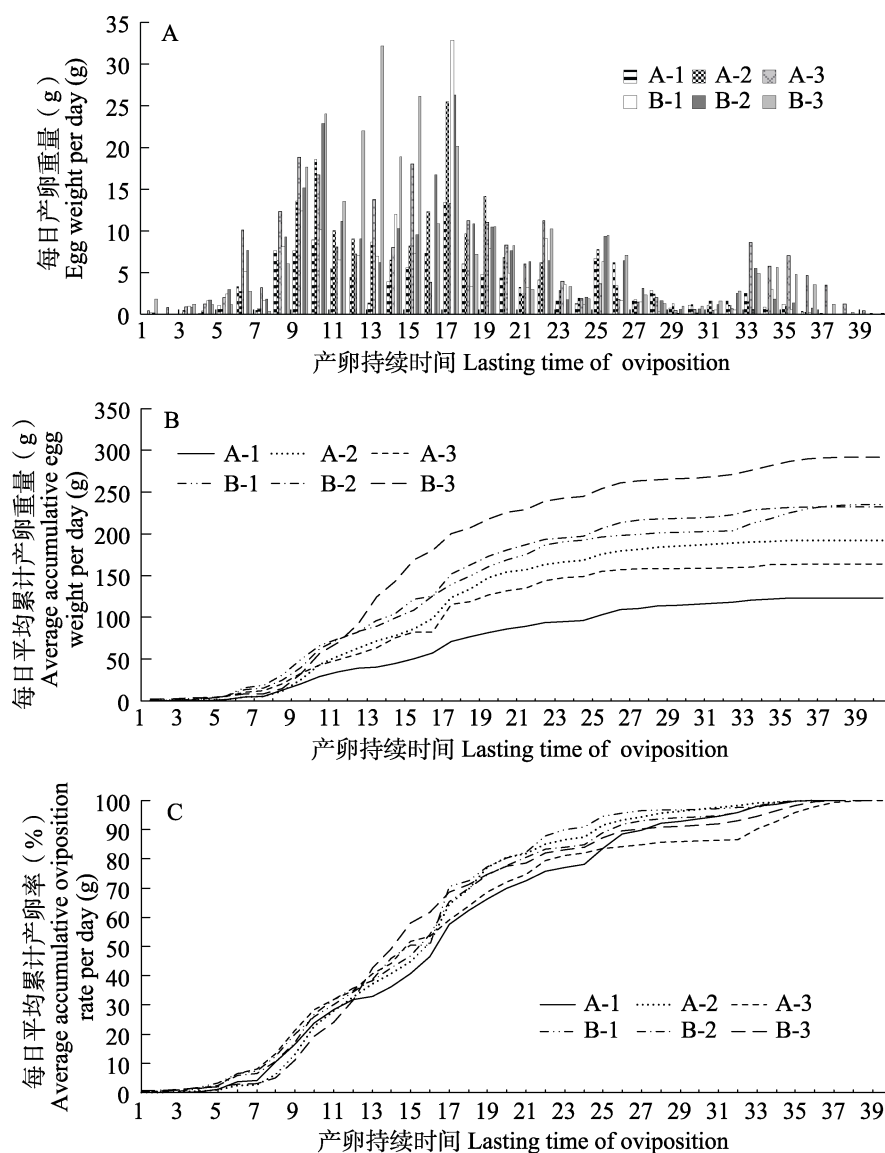


图2 蛹重及蛹饲养密度对黑水虻成虫产卵过程的影响

Fig. 2 Effects of pupal weight and pupal feeding densities on oviposition of *Hermetis illucens*

A. 每日产卵重量; B. 每日平均累计产卵重量; C. 每日平均累计产卵率。

A. Egg weight per day; B. Average accumulative egg weight per day; C. Average accumulative oviposition rate per day.

成虫的产卵量比小型成虫高 114%-200%。推测体型较大雌虫的卵巢和基础卵母细胞较大,从而具备更强的繁殖能力 (Gobbi *et al.*, 2013), 而体型较大的雄虫具有更强的防御能力,能够占据更大的领地,在交配过程中不易受到干扰,交配成功率高 (Jones and Tomberlin, 2020)。成虫体型与繁殖力呈正相关,这在其他昆虫中也有类似报道 (Thornhill and Alcock, 1983; Calvo and Molina, 2005; Morimoto *et al.*, 2018), 例如,大型埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 雌虫的产卵量比小型雌虫多

50% (Dieng *et al.*, 2016)。

庾琴等 (2016) 发现,梨小食心虫雌蛹重量对成虫产卵量影响显著。当蛹重一定时,产卵量随蛹羽化成虫密度的增大而增加。这一发现与多项研究结果相似 (Nakamura *et al.*, 2016; Oonincx *et al.*, 2016; Park *et al.*, 2016; Bertrand *et al.*, 2019; Hoc *et al.*, 2019)。然而,蛹羽化的成虫密度与产卵量之间并非绝对正相关。本研究结果表明,无论是黑水虻的大蛹还是小蛹,随着蛹饲养密度的增加,平均单雌产卵量均显著下降。这可能是由

表 3 蛹重及蛹饲养密度对黑水虻虫卵生产效益的影响

Table 3 Effects of pupal weight and feeding densities on egg income of *Hermetis illucens*

处理 Treatments	卵蛹比 Egg mass/pupal quantity	生产收益 (元) Income (yuan)
A-1	41.09±1.57 a	93.27±4.72 c
A-2	32.02±0.76 b	132.12±4.56 b
A-3	26.10±0.42 c	144.94±3.81 a
B-1	54.58±1.16 a	133.73±3.48 c
B-2	38.73±0.64b	172.40±3.82 b
B-3	32.40±0.57 c	201.55±5.11 a
主因子分析 Principal factor analysis		
蛹重类型 Type of pupal weight	小蛹 Lighter pupae 大蛹 Heavier pupae	33.07±6.60 b 41.90±9.92 a
蛹饲养密度 Pupal feeding densitie	3 kg/笼 3 kg/cage 6 kg/笼 6 kg/cage 9 kg/笼 9 kg/cage	113.50±22.47 b 152.26±22.38 a 173.25±31.27 a
P 值 P-value		
蛹重 Pupal weight		$P < 0.05$
蛹饲养密度 Pupal feeding densities		$P < 0.001$
蛹重 × 蛹饲养密度 Pupal weight × Pupal feeding densities		$P < 0.001$

于当成虫密度超过一定限度时, 个体间竞争加剧, 影响个体的活动和繁殖性能, 最终减少平均单雌产卵量 (Weaver and McFarlane, 1990)。黑水虻成虫产卵量存在成虫密度阈值, 超过该阈值, 成虫因对食物 (Mamai *et al.*, 2017) 或产卵位点 (Delves and Browne, 1989) 的竞争而降低个体的生殖力。本研究未对成虫交配率进行统计, 但观察到部分死亡的雌成虫腹部含有卵粒, 推测超出密度阈值的成虫未发生交配或延迟交配。蛹重及蛹饲养密度对虫卵孵化率没有显著影响, 各处理收集到的虫卵孵化率均 $\geq 89.24\%$ 。与 Jones and Tomberlin (2020) 的等研究发现一致, 即同体型的成虫竞争小, 虫卵孵化率高。据笔者观察, 雌虫产下未受精的卵一般发生在无雄虫或雌、雄成虫交配过程被干扰的情况下。因此, 适宜的性比及同体型的雌、雄虫, 可能有助于提高虫卵孵化率。

本试验中, 黑水虻成虫产卵期为 36-39 d, 较其它相关研究都要长。如: Nakamura 等 (2016) 研究中, 黑水虻成虫产卵期为 7.6-9.4 d; Oonincx 等 (2016) 研究中, 黑水虻成虫产卵期为 (10.0±3.5) - (16.0±5.3) d; Zhang 等 (2010)

研究中, 黑水虻成虫产卵期约为 19 d, 以及 Hoc 等 (2019) 研究中, 黑水虻的成虫产卵期为 (11.0±0.1) - (15.0±0.5) d。推测造成该结果原因主要有两个: 一是试验对象不同。大部分研究采用同一时间羽化的成虫进行试验, 而本试验使用的是同一日龄的蛹 (黑水虻大规模繁育均是以蛹的密度来控制成虫密度) 进行试验, 导致个体间的生长异质性更大, 潜在的延长了产卵期 (Nakamura *et al.*, 2016)。二是成虫饲养环境存在差异。本试验在黑水虻成虫繁育大棚内进行, 虽然试验环境条件 (温度和湿度) 适宜黑水虻成虫交配产卵, 但为控制虫卵生产成本, 温、湿度并不恒定, 这也可能是导致产卵期与其它研究结果差异较大的原因。

黑水虻大蛹的卵蛹比显著高于小蛹。调查发现, 实际生产中黑水虻的蛹重通常是 110-120 mg/头, 卵蛹比为 20-33, 即 1 kg 黑水虻蛹羽化的成虫可以产出 20-33 g 虫卵。而本研究中, 大蛹 (175-185 mg/头) 和小蛹 (125-135 mg/头) 的卵蛹比分别为 32.40-54.58 和 26.10-41.09。此外, 本研究还发现大蛹的虫卵生产收益显著高于小蛹, 且随蛹饲养密度的增加, 虫卵收益增高。因

此,适当降低幼虫养殖密度,可以生产出更大的蛹,增加虫卵生产收益。在大蛹与低密度处理组中,黑水虻单雌产卵量最高,而在大蛹和高密度处理组中,生产收益最高。这说明在一定程度上,超过密度阈值的成虫数量可以弥补个体繁殖能力的损失,但随着饲养密度的增加,平均单雌产卵量下降,如果继续增大成虫密度,可能会导致产卵量不变甚至降低,最终造成经济损失。

本研究主要评价了2种蛹重及3种蛹饲养密度对黑水虻繁殖力的影响,但也存在一些局限性,未来的研究应对此进行考虑。本试验未对养虫笼内成虫的虫口密度进行系统统计。蛹的羽化速率受环境影响大,湿度越高,羽化越慢,温度越高,羽化越快。当环境条件发生改变时,由于蛹的羽化速率不同,养殖室内成虫虫口密度也不同。因此,成虫虫口密度对黑水虻繁殖力的影响有待进一步研究。

综上所述,黑水虻大蛹的繁殖力显著高于小蛹,实际生产中可以通过繁育大蛹来提高虫卵产量。在本试验条件和市场环境下,大蛹与高密度处理的生产收益最高,但蛹和虫卵的价格随市场供需关系的变化而波动。因此,生产中可参考本研究提供的测算方法,适时调整放到养虫笼的蛹重,以期获得最大收益。

参考文献 (References)

- Barragan-Fonseca KB, Dicke M, van Loon JJA, 2018. Influence of larval density and dietary nutrient concentration on performance, body protein, and fat contents of black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(9): 761–770.
- Bertinetti C, Samayoa AC, Hwang SY, 2019. Effects of feeding adults of *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) on longevity, oviposition, and egg hatchability: Insights into optimizing egg production. *Journal of Insect Science*, 19(1): 1–7.
- Bertrand H, Gregoire, Noël, Joachim, Carpentier, Frédéric F, Rudy CR, 2019. Optimization of black soldier fly (*Hermetia illucens*) artificial reproduction. *PLoS ONE*, 2019, 14(4): e021610.
- Blackmore MS, Lord CC, 2000. The relationship between size and fecundity in *Aedes albopictus*. *Journal of Vector Ecology*, 25(2): 212–217.
- Calvo D, Molina JM, 2005. Fecundity-body size relationship and other reproductive aspects of *Streblote panda* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Ecology and Population Biology*, 98(2): 191–196.
- Chi H, You MS, Atlihan R, Smith CL, Kavousi A, Özgökçe MS, Güncan A, Tuan SJ, Fu JW, Xu YY, Zheng FQ, Ye BH, Chu D, Yu Y, Gharekhani G, Saska P, Gotoh T, Schneider MI, Bussaman P, Gökçe A, Liu TX, 2020. Age-Stage, two-sex life table: An introduction to theory, data analysis, and application. *Entomologia generalis* 40(2): 103–124.
- Delisle J, Hardy M, 1997. Male larval nutrition influences the reproductive success of both sexes of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Functional Ecology*, 11(4): 451–463.
- Delves RI, Browne LB, 1989. Changes in reproductive performance of the Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina* (Wied.) (Dipt., Calliphoridae) following laboratory colonization. *Journal of Applied Entomology*, 107(1/5): 228–237.
- Dieng H, Abang F, Ahmad AH, Abd Ghani I, Satho T, Miake F, Ahmad H, Zuharah WF, Majid AHA, Morales RE, Morales NP, Hipolito CN, Noweg GT, 2016. Physical characteristics and reproductive performance in *Aedes* (Diptera: Culicidae). *Journal of Entomological and Acarological Research*, 48(3): 323–331.
- Gobbi P, Martínez-Sánchez A, Rojo S, 2013. The effects of larval diet on adult life-history traits of the black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae). *European Journal of Entomology*, 110(3): 461–468.
- Gotthard K, Berger D, Walters R, 2007. What keeps insects small? Time limitation during oviposition reduces the fecundity benefit of female size in a butterfly. *The American Naturalists*, 169(6): 768–779.
- Heussler CD, Walter A, Oberkofler H, Insam H, Arthofer W, Schlick-Steiner BC, Steiner FM, 2018. Influence of three artificial light sources on oviposition and half-life of the black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae): Improving small-scale indoor rearing. *PLoS ONE*, 13(5): e0197896.
- Hoc B, Noël G, Carpentier J, Francis F, Caparros Megido R, 2019. Optimization of black soldier fly (*Hermetia illucens*) artificial reproduction. *PLoS ONE*, 14(4): e0216160.
- Holmes LA, Vanlaerhoven SL, Tomberlin JK, 2012. Relative humidity effects on the life history of *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae). *Environmental Entomology*, 41(4): 971–978.
- Holmes LA, Vanlaerhoven SL, Tomberlin JK, 2013. Substrate effects on pupation and adult emergence of *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae). *Environmental Entomology*, 42(2): 370–374.
- Huang YS, Zhang JY, Jiang MX, 2017. Effects of body size on the population biology of insects. *Acta Ecologica Sinica*, 37(7): 2158–2168. [黄韵珊, 张静宇, 蒋明星, 2017. 昆虫个体大小对其种群生物学的影响. *生态学报*, 37(7): 2158–2168.]
- Jones BM, Tomberlin JK, 2019. Impact of larval competition on life-history traits of the black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 112(6): 505–510.
- Jones BM, Tomberlin JK, 2020. Effects of adult body size on mating success of the black soldier fly, *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae). *Journal of Insects as Food and Feed*, 7(1): 5–20.
- Kim JG, Choi YC, Choi JY, Kim WT, Jeong GS, Park KH, Hwang SJ, 2008. Ecology of the black soldier fly, *Hermetia illucens*

- (Diptera: Stratiomyidae) in Korea. *Korean Journal of Applied Entomology*, 47(4): 337–343.
- Laursen SF, Flint CA, Bahrndorff S, Tomberlin JK, Kristensen TN, 2024. Reproductive output and other adult life-history traits of black soldier flies grown on different organic waste and by-products. *Waste Management*, 181: 136–144.
- Lemke NB, Dickerson AJ, Tomberlin JK, 2023. No neonates without adults. *BioEssays*, 45(1): 2200162.
- Li JJ, Wang FY, Kuang WY, Li H, Li Y, 2020. An attractant for black soldier fly adult. CN111743056A.2020-10-29. [李俊俊, 王凤英, 邝文校, 李皓, 利逸, 2020. 一种黑水虻成虫产卵诱集物, CN111743056A.2020-10-29.]
- Liu ZY, Najar-Rodriguez AJ, Morel PCH, Minor MA, 2022. Reproduction of black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) under different adult densities and light regimes. *Journal of Economic Entomology*, 115(1): 37–45.
- Lupi D, Savoldelli S, Leonardi MG, Jucker C, 2019. Feeding in the adult of *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae): Reality or fiction? *Journal of Entomological and Acarological Research*, 51(1): 8046.
- Macavei LI, Benassi G, Stoian V, Maistrello L, 2020. Optimization of *Hermetia illucens* (L.) egg laying under different nutrition and light conditions. *PLoS ONE*, 15(4): e0232144.
- Mamai W, Bimbile-Somda NS, Maiga H, Juarez JG, Muosa ZAI, Ali AB, Lees RS, Gilles JRL, 2017. Optimization of mosquito egg production under mass rearing setting: Effects of cage volume, blood meal source and adult population density for the malaria vector, *Anopheles arabiensis*. *Malaria Journal*, 16(1): 41.
- Meneguz M, Miranda CD, Cammack JA, Tomberlin JK, 2023. Adult behaviour as the next frontier for optimising industrial production of the black soldier fly *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae). *Journal of Insects as Food Feed*, 9(4): 399–414.
- Mo WY, Wang FY, Wang GX, Hu JR, Huang YH, 2020. Study on the embryogenesis of black soldier fly (*Hermetia illucens* L.) and its application in production. *Journal of Environmental Entomology*, 42(3): 701–706. [莫文艳, 王凤英, 王国霞, 胡俊茹, 黄燕华, 2020. 黑水虻卵胚胎发育过程及在生产上的应用. 环境昆虫学报, 42(3): 701–706.]
- Morimoto J, Nguyen B, Tabrizi ST, Ponton F, Taylor P, 2018. Social and nutritional factors shape larval aggregation, foraging, and body mass in a polyphagous fly. *Scientific Reports*, 8: 147–150.
- Myers HM, Tomberlin JK, Lambert BD, Kattes D, 2008. Development of black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) larvae fed dairy manure. *Environmental Entomology*, 37(1): 11–15.
- Nakamura S, Ichiki RT, Shimoda M, Morioka S, 2016. Small-scale rearing of the black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae), in the laboratory: Low-cost and year-round rearing. *Applied Entomology and Zoology*, 51(1): 161–166.
- Oninxc DGAB, Volk N, Diehl JJE, van Loon JJA, Belušić G, 2016. Photoreceptor spectral sensitivity of the compound eyes of black soldier fly (*Hermetia illucens*) informing the design of LED-based illumination to enhance indoor reproduction. *Journal of Insect Physiology*, 95: 133–139.
- Park K, Kim W, Kim E, Choi JY, Kim SH, 2016. Effect of adult population density on egg production in the black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae). *International Journal of Industrial Entomology*, 33(2): 92–95.
- Parra Paz AS, Carrejo NS, Gómez Rodríguez CH, 2015. Effects of larval density and feeding rates on the bioconversion of vegetable waste using black soldier fly larvae *Hermetia illucens* (L.). (Diptera: Stratiomyidae). *Waste Biomass Valorization*, 6(6): 1059–1065.
- Pastor B, Velasquez Y, Gobbi P, Rojo S, 2015. Conversion of organic wastes into fly larval biomass: Bottlenecks and challenges. *Journal of Insects as Insect Food Feed*, 1(3): 179–194.
- Sheppard DC, Tomberlin JK, Joyce JA, Kiser BC, Sumner SM, 2002. Rearing methods for the black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae). *Journal of Medical Entomology*, 39(4): 695–698.
- Stiling P, 1988. Density-dependent processes and key factors in insect populations. *Journal of Animal Ecology*, 57(2): 581–593.
- Telang A, Li YP, Noriega FG, Brown MR, 2006. Effects of larval nutrition on the endocrinology of mosquito egg development. *Journal of Experimental Biology*, 209(Pt 4): 645–655.
- Thornhill R, Alcock J, 1983. Evolution of Insect Mating Systems. Cambridge: Harvard University Press. 547.
- Tomberlin JK, Sheppard DC, Joyce JA, 2002. Selected life-history traits of black soldier flies (Diptera: Stratiomyidae) reared on three artificial diets. *Annals of the Entomological Society of America*, 95(3): 379–386.
- Tomberlin JK, Sheppard DC, 2002. Factors influencing mating and oviposition of black soldier flies (Diptera: Stratiomyidae) in a colony. *Journal of Entomological Science*, 37(4): 345–352.
- Tomberlin JK, Sheppard DC, 2001. Lekking behavior of the black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae). *Florida Entomologist* 84(4): 729–730.
- Weaver DK, McFarlane JE, 1990. The effect of larval density on growth and development of *Tenebrio molitor*. *Journal of Insect Physiology*, 36(7): 531–536.
- Xia KX, 1989. Effects of density on pupation and pupal weight of cotton bollworm. *Journal of Plant Protection*, 16(1): 2. [夏克祥, 1989. 密度对棉铃虫化蛹及蛹重的影响. 植物保护学报, 16(1): 2.]
- Yi XL, Wang XY, Zheng XL, Lu W, 2021. Insect reproductive fitness environmental factor multiple mating mating experience delayed mating. *Guangdong Agricultural Sciences*, 48(4): 9. [易小龙, 王小云, 郑霞林, 陆温, 2021. 昆虫繁殖适度研究进展. 广东农业科学, 48(4): 9.]
- Yu Q, Wang F, Zhang RX, Guo GM, Fan RJ, Hao C, 2016. Effects of pupal weight on the fecundity and longevity of adults and the larval development of the next generation in *Grapholitha molesta* (Lepidoptera: Tortricidae). *Acta Entomologica Sinica*, 59(9): 6. [庾琴, 王芳, 张润祥, 郭贵明, 范仁俊, 郝赤, 2016. 梨小食心虫蛹重对成虫繁殖力和寿命及下一代幼虫发育的影响. 昆虫学报, 59(9): 6.]
- Zhang JB, Huang L, He J, Tomberlin JK, Li JH, Lei CL, Sun M, Liu ZD, Yu ZN, 2010. An artificial light source influences mating and oviposition of black soldier flies, *Hermetia illucens*. *Journal of Insect Science*, 10: 202.