

幼虫密度对马铃薯块茎蛾生殖的影响*

李宗铠^{1**} 王春娅^{1**} 胡纯华² 董智森¹
王伟丹¹ 赵贵科¹ 董文霞^{1***}

(1. 云南农业大学植物保护学院, 昆明 650201; 2. 云南农业大学职业与继续教育学院, 昆明 650201)

摘要 【目的】为了研究马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* (Zeller) 幼虫的饲养密度对生殖的影响。【方法】本实验研究并比较了两种幼虫密度 (15 头/130 g 块茎、45 头/130 g 块茎) 的马铃薯块茎蛾成虫按照 1:5 和 1:1 比例交配后代的产卵量、畸形卵率、孵化率、化蛹率、羽化率、性比等生物学参数。

【结果】高幼虫密度饲养的马铃薯块茎蛾化蛹率、羽化率、存活率、性比均显著较低, 而幼虫~蛹的历期显著短于正常幼虫密度的。两种密度成虫按 1:5 头配产卵, 若雄性亲本为高幼虫密度饲养则卵的孵化率显著较低, 若雌性亲本为高幼虫密度饲养则产卵量较低, 畸形卵率显著较高。两种密度雌雄虫均为 5 头进行配对时, 正常幼虫密度雌虫其所产卵的畸形率显著较低, 产卵量、卵孵化率均显著较高, 后代幼虫历期、化蛹率显著较高。而高幼虫密度雌虫其所产卵则受雄虫影响, 亲代为高密度雄虫则畸形率较低, 孵化率较高。【结论】高幼虫密度饲养的雄、雌虫生殖活力均降低。高幼虫密度雌虫可受高幼虫密度雄虫的诱导提高生殖能力, 并影响其后代性比从而调节其种群动态。

关键词 马铃薯块茎蛾, 幼虫密度, 产卵量, 生殖

Effect of larval density on the reproduction of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller)

LI Zong-Kai^{1**} WANG Chun-Ya^{1**} HU Chun-Hua² DONG Zhi-Sen¹
WANG Wei-Dan¹ ZHAO Gui-Ke¹ DONG Wen-Xia^{1***}

(1. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. College of Continuing Education and Vocational Education, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the effect of larval density on the reproduction of *Phthorimaea operculella* (Zeller), 【Methods】Larvae were reared at high density (45 larvae/130 g potato) or normal larval density (15 larvae / 130 g potato) and then paired at sex ratios of 1:5 and 1:1. Reproductive parameters of the resultant offspring, including egg number, proportion of abnormal eggs, egg hatch rate, pupation rate, emergence rate, and sex ratio, were measured. 【Results】The pupation rate, emergence rate, survival rate, and sex ratio of the offspring of the high density group were significantly lower than those of the offspring of the normal density group, but their larval and pupal periods were also significantly shorter. When females and males were paired at a ratio of 1:5, the hatching rate of eggs decreased significantly if the males were from the high density group; whereas if females were from the high density group, the proportion of abnormal eggs was significantly higher. However, if females were from the normal density group, the proportion of abnormal eggs was significantly lower at a sex ratio of 1:1 (5 females to 5 males), and the egg number, hatch rate, larval duration and pupation rate were significantly higher. The viability of eggs laid by females of the high density group was affected by male origin. When males were from the high density group, the proportion of abnormal eggs decreased, and the hatch rate increased. 【Conclusion】Rearing larvae at high density reduced the subsequent fertility rate of both female and male adults. However, mating with male from the high density group improved the reproductive capacity of females from that group, which could affect both the sex ratio and

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (21560607)

**并列第一作者 The authors contributed equally to this work, E-mail: lizongkai66@126.com; wcyxhp@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: dongwenxia@163.com

收稿日期 Received: 2016-04-15, 接受日期 Accepted: 2016-09-12

population dynamics.

Key words potato tuber moth, larval density, number of eggs laid, reproduction

马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* (Zeller) 是马铃薯 *Solanum tuberosum*、烟草 *Nicotiana tabacum* 等茄科植物上的主要害虫之一 (Sharaby *et al.*, 2009; Ma and Xiao, 2013) 在马铃薯贮藏期马铃薯块茎蛾幼虫以钻蛀块茎为害, 在田间则以幼虫蛀食叶肉、嫩芽为害 (Rondon, 2010; 张晓娟, 2013)。

幼虫种群密度是影响蛾类生长发育、繁殖及种群动态的重要因子之一 (Coll *et al.*, 2000)。幼虫密度显著影响粘虫 *Mythimna separata*、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*、稠李巢蛾 *Yponomeuta evonymellus* 等蛾类的生长发育、繁殖能力 (Gunn and Gatehouse, 1987; 罗礼智等, 1995; Javoš *et al.*, 2005; 王娟等, 2008)。马艳粉等 (2010) 研究了不同密度对马铃薯块茎蛾生殖的影响, 结果表明: 随着密度的增加, 雌雄虫性比 ($\text{♀}/\text{♂}$)、种群趋势指数等下降。因此, 密度显著影响马铃薯块茎蛾繁殖及其后代发育、繁殖。

昆虫生殖方式多样性适应了环境的变化, 其中, 孤雌生殖方式对昆虫种群生存和繁衍具有重要的意义 (彩万志, 1989; Hoffmann *et al.*, 2011)。马艳粉等 (2010) 对马铃薯块茎蛾的孤雌生殖进行了研究, 结果表明: 块茎中幼虫密度影响马铃薯块茎蛾孤雌生殖行为, 随着密度增加, 密度达到 30 头幼虫/130 g 块茎以上时出现孤雌生殖现象, 并且随密度升高种群中孤雌生殖率也增加。

随密度的升高, 雌雄虫性比 ($\text{♀}/\text{♂}$) 下降, 即雄虫比例增加、雌虫比例减少, 然而, 在密度达到 30 头幼虫/130 g 块茎以上时却出现孤雌生殖现象, 并且孤雌生殖率越来越高, 这一现象值得关注。一般认为, 雄虫比例增大提高了雌虫的交配率, 而高密度雌虫却存在孤雌生殖现象。据此推测在高密度情况下雄虫可能存在一定不育性, 从而促使雌虫启动生殖响应机制, 以提高后代种群数量。目前, 国内外对这方面的研究还很缺乏, 高密度情况下马铃薯块茎蛾雌、雄成虫是否都存在生殖力退化以及生殖力退化和雌成虫

孤雌生殖的关系目前都还不明确, 密度影响马铃薯块茎蛾两性生殖和孤雌生殖的机制还未被研究。本实验通过两种密度马铃薯块茎蛾间的杂交, 及其后代相关生物学参数的测定, 研究了块茎中幼虫密度对马铃薯块茎蛾成虫两性生殖和孤雌生殖的影响, 以期揭示这一生物学现象的原因, 并为进一步研究马铃薯块茎蛾对密度胁迫产生的生殖响应机制做出初步探索。

1 材料与方法

1.1 虫源与试虫饲养

马铃薯块茎蛾采自云南省宣威市, 已在实验室饲养多代, 生物学特性稳定。

马铃薯块茎蛾幼虫用马铃薯块茎饲养, 幼虫饲养方法: 挑选新鲜薯块, 分别按正常幼虫密度 (N) 和高幼虫密度 (H) (由于密度达到 30 头幼虫/130 g 块茎以上时出现孤雌生殖现象, 据此将 15 头幼虫/130 g 块茎密度定为正常幼虫密度, 45 头幼虫/130 g 块茎密度定为高幼虫密度, 将初孵幼虫接入马铃薯, 待幼虫成功钻蛀后, 将薯块置于细沙上 (两种密度分开放置), 幼虫老熟后入沙化蛹, 待蛹羽化, 收集成虫, 置于产卵盒中产卵, 收取两种密度的卵备用, 成虫每天饲喂 10% 的蜂蜜水。饲养条件: 温度 (25 ± 2), 光周期 $L:D = 14:10$, 相对湿度为 50%~70%。

1.2 幼虫密度对马铃薯块茎蛾生殖的影响

1.2.1 幼虫密度对马铃薯块茎蛾亲代生长发育和生殖的影响 分别将正常密度和高密度的初孵幼虫按正常密度和高密度接入马铃薯中, 详细记录每个处理的幼虫数, 每种密度各接 395~405 头幼虫, 接虫 5~6 d 后每天 9:30 收取蛹, 并将单头蛹置于小玻璃瓶中, 待蛹羽化后辨认雌雄, 并用 1/10 000 电子天平称量单头成虫重, 每组处理重复 4 次。记录初始虫数、化蛹虫数、羽化虫数、雌雄虫数、虫重、幼虫历期、蛹历期。

1.2.2 幼虫密度对马铃薯块茎蛾雌雄虫生殖活力影响的测定

(1) 高幼虫密度雄虫生殖活力的测定:

待蛹羽化后, 取 1 日龄成虫, 按如下方案放入交配笼中饲养, 每组处理重复 4 次。

处理组 $N♀h♂$: 5 头正常密度雌虫 × 1 头高密度雄虫; 对照组 $N♀n♂$: 5 头正常密度雌虫 × 1 头正常密度雄虫(“n”表示 1 头正常密度成虫, “h”表示 1 头高密度成虫)。

每天 11:00 收取卵块, 使用体式显微镜计数卵量和卵的发育情况, 记录单日卵量、畸形卵(包括不饱满卵和干瘪卵)量, 待 5~6 d 后幼虫孵化记录未孵化卵量。成虫死亡后解剖雌虫, 检查是否交配。(雌雄虫性比设置为 5:1, 是基于低密度(5 头/130 g 块茎)情况下饲养的马铃薯块茎蛾性比大于 2, 因此性比扩大到两倍, 以使雌虫得到充分交配)

(2) 高幼虫密度雌虫生殖活力的测定(方法同上):

处理组 $h♀N♂$: 1 头高密度雌虫 × 5 头正常密度雄虫; 对照组 $n♀N♂$: 1 头正常密度雌虫 × 5 头正常密度雄虫; 对照组 $h♀H♂$: 1 头高密度雌虫 × 5 头高密度雄虫。

1.2.3 幼虫密度对马铃薯块茎蛾子代的影响

(1) 两种密度成虫同雌雄比交配方案

待蛹羽化后, 取 1 日龄成虫, 按如下方案放入交配笼中饲养, 每个处理雌雄比为 1:1, 重复 4 次。每天 11:00 收取产卵块, 并记录卵和畸形卵。

处理组 $H♀N♂$: 5 头高密度雌虫 × 5 头正常密度雄虫; 处理组 $N♀H♂$: 5 头正常密度雌虫 × 5 头高密度雄虫; 对照组 $N♀N♂$: 5 头正常密度雌虫 × 5 头正常密度雄虫; 对照组 $H♀H♂$: 5 头高密度雌虫 × 5 头高密度雄虫。

(2) 交配子代幼虫、蛹、成虫的生物学参数的测定

待卵孵化后, 在 $H♀N♂$ 、 $N♀H♂$ 、 $N♀N♂$ 、 $H♀H♂$ 4 个处理中挑取幼虫按(15 头幼虫/130 g 马铃薯)的密度接入马铃薯中, 每个处理接入幼虫 38~40 头, 重复 4 次。5~6 d 后每天收取蛹,

置于小玻璃瓶中, 记录方法同 1.2.1。

1.3 数据统计

采用 t -测验及 Duncan's 多重比较 (SPSS Statistics 21.0) 分析处理间差异显著性, $P < 0.05$ 。

畸形率 (%) = 畸形卵量/总卵量 × 100,

孵化率 (%) = (总卵量 - 未孵化卵量)/总卵量 × 100,

发育卵率 (%) = (总卵量 - (未孵化卵量 - 畸形卵量))/总卵量 × 100,

幼虫存活率 (%) = 化蛹虫数/幼虫总数 × 100,

蛹存活率 (%) = 羽化虫数/蛹总虫数 × 100,

交配率 (%) = 已交配雌虫/总雌虫 × 100。

2 结果与分析

2.1 幼虫密度对亲代生长发育和生殖的影响

高密度的马铃薯块茎蛾幼虫化蛹率显著低于正常密度, 蛹的羽化率高密度较低, 但是差异不显著(表 1)。因此, 从初孵幼虫到成虫, 高密度的死亡率显著高于正常密度。高密度的幼虫历期为 (11.48 ± 0.21) d, 正常密度为 (12.72 ± 0.42) d, 差异显著, 蛹历期差异不显著(表 1), 因此, 同时间接入两种密度的幼虫, 高密度羽化时间显著早于正常密度饲养。正常密度饲养的幼虫略重, 但是差异不显著。正常密度饲养时雌雄比为 (1.21 ± 0.05) , 高密度性比为 (0.97 ± 0.02) , 显著较低。因此, 块茎内幼虫密度对马铃薯块茎蛾的生长发育和生殖有显著影响。

高密度的马铃薯块茎蛾初羽化时间早于正常密度, 羽化高峰出现的时间也早于正常密度, 羽化高峰峰值也更高, 羽化时间比较集中(图 1)。正常密度的幼虫~蛹历期为 (20.4 ± 0.1) d, 显著晚于高密度的 (19.2 ± 0.1) d ($t = 13.60$, $df = 3$, $P = 0.00043$)。高密度和正常密度马铃薯块茎蛾雌虫羽化时间均早于雄虫(图 2)。因此, 高密度情况下马铃薯块茎蛾暴发更早且暴发量大, 雌虫早于雄虫。

2.2 幼虫密度对亲代雌雄虫生殖能力的影响

2.2.1 幼虫密度对雄虫生殖能力的影响 $N♀n♂$ 组单雌产卵量比 $N♀n♂$ 组高, 但是差异不显著 ($P >$

表 1 两种幼虫密度饲养的马铃薯块茎蛾各虫态生物学参数

Table 1 The biological parameters of life stage of potato tuber moth rearing at two different larval densities

幼虫密度 Larval density	幼虫 Larva		蛹 Pupa		成虫 Adult		
	历期 (d) Larval duration	化蛹率 (%) Pupation rate	历期 (d) Pupal duration	羽化率 (%) Emergence rate	雄虫重 (mg) Weight of male	雌虫重 (mg) Weight of female	性比 (♀/♂) Sex ratio
<i>N</i>	12.72 ± 0.42*	94.30 ± 0.99*	7.72 ± 0.31	92.34 ± 1.59	4.97 ± 0.12	8.39 ± 0.17	1.21 ± 0.05**
<i>H</i>	11.48 ± 0.21	89.61 ± 1.46	7.69 ± 0.14	91.61 ± 1.21	4.85 ± 0.17	8.00 ± 0.20	0.97 ± 0.02
<i>t</i> -测验 <i>t</i> -test	<i>t</i> =2.388, <i>df</i> =6, <i>P</i> =0.038	<i>t</i> =2.659, <i>df</i> =6, <i>P</i> =0.059	<i>t</i> =0.059, <i>df</i> =6, <i>P</i> =0.478	<i>t</i> =0.568, <i>df</i> =6, <i>P</i> =0.305	<i>t</i> =1.055, <i>df</i> =6, <i>P</i> =0.184	<i>t</i> =1.955, <i>df</i> =6, <i>P</i> =0.073	<i>t</i> =4.97, <i>df</i> =6, <i>P</i> =0.008

表中数据为 Mean ± SE, **和*分别表示成对样本经过单尾 *t*-测验检验结果在 1%和 5%水平上差异显著。*N* 表示正常密度饲养, *H* 表示高密度饲养。

Data are mean ± SE. The symbols ** and * in the table indicate significantly different at *P* < 0.01 or *P* < 0.05 by using One-tailed *t*-test, respectively. *N* means normal density (15 larvae/130 g of potato) and *H* means high density (45 larvae/130 g of potato).

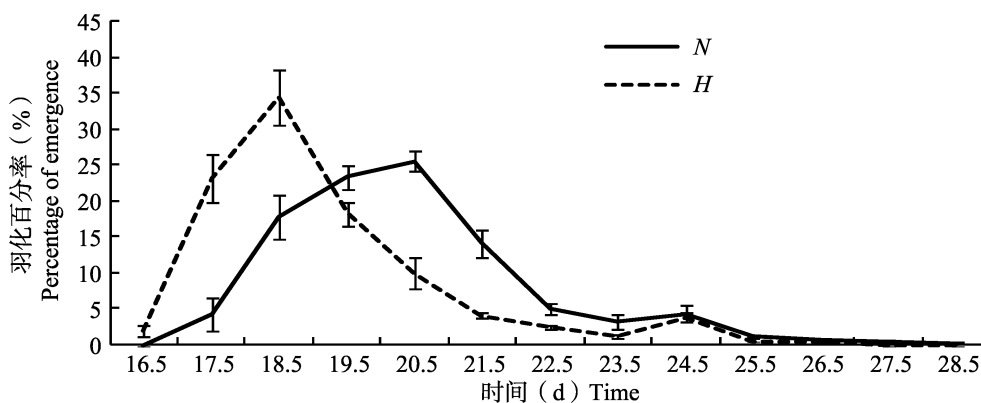


图 1 两种幼虫密度马铃薯块茎蛾羽化时间

Fig. 1 Pupa emergence time of potato tuber moth from two different larval rearing densities

N 表示正常密度饲养, *H* 表示高密度饲养。下图同。

N means normal density (15 larvae/130 g of potato) and *H* means high density (45 larvae/130 g of potato). The same below.

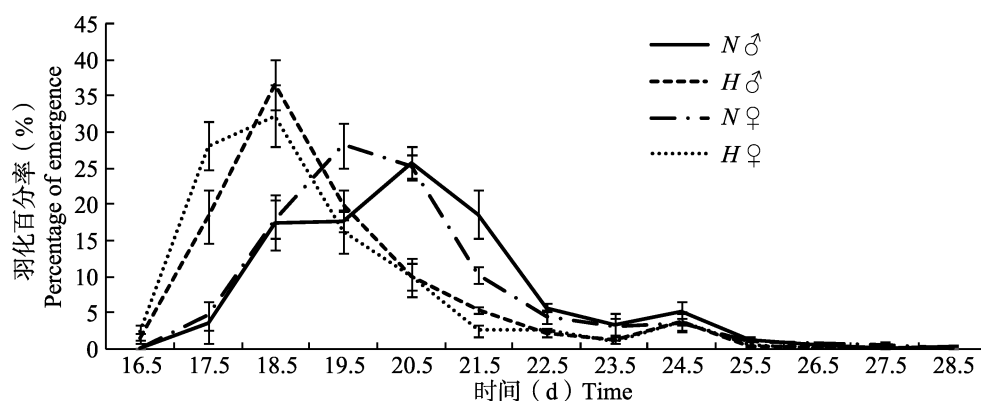


图 2 两种幼虫密度饲养的马铃薯块茎雌雄蛾羽化时间

Fig. 2 The emergence time of potato tuber moth from two different larval rearing densities

0.05)(表 2), *N*♀*n*♂组卵的孵化率(±SE)和发育卵率(±SE)为 84.49% ± 2.74%和 89.66% ±

2.81%, 显著高于 (*P* < 0.05) *N*♀*h*♂组 (73.74% ± 2.13%, 79.77% ± 1.78%)(表 2), 表明高密度饲

表 2 两种幼虫密度饲养的马铃薯块茎蛾雄蛾生殖能力比较
Table 2 The fertility of female potato tuber moth at two different larval rearing densities

两种密度组合 Two density combination	单雌产卵量 (粒) Number of eggs laid per female	畸形率 (%) Abnormality rate	孵化率 (%) Hatch rate	受精率 (%) Fertility rate	交配率 (%) Mating rate
$N♀n♂$	156.8 ± 10.5	5.16 ± 0.61	85.40 ± 1.60	89.66 ± 2.81	100.0 ± 0.0
$N♀h♂$	127.7 ± 9.4	6.03 ± 0.69	$72.47 \pm 0.60^{**}$	$79.77 \pm 1.78^{**}$	95.0 ± 5.0
t -测验 t -test	$t = -9.700,$ $df = 6,$ $P = 0.001$	$t = -0.94,$ $df = 6,$ $P = 0.384$	$t = 6.342,$ $df = 6,$ $P = 0.001$	$t = 6.187,$ $df = 6,$ $P = 0.001$	$t = -1.000,$ $df = 6,$ $P = 0.196$

表中数据为 Mean ± SE, **和*分别表示成对样本经过单尾 t -测验检验结果在 1%和 5%水平上差异显著。 $N♀n♂$ 表示: 5 头正常密度雌虫×1 头高密度雄虫, $N♀h♂$ 表示: 5 头正常密度雌虫×1 头正常密度雄虫。
Data are mean ± SE. The symbols ** and * in the table indicate significantly different at $P < 0.01$ or $P < 0.05$ by using One-tailed t -test, respectively. N and n mean 5 and 1 individuals from normal density, respectively. H and h mean 5 and 1 individuals from high density, respectively. For example, $N♀h♂$ means 5 females from normal density mating with 1 male from high density.

养的马铃薯块茎蛾雄成虫存在生殖活力退化。
2.2.2 幼虫密度对马铃薯块茎蛾雌虫生殖能力的影响 $n♀N♂$ 组的单雌产卵量 (± SE) 最高, 为 (221.3 ± 11.5) 粒, 显著高于 ($P < 0.05$) $h♀N♂$ 组和 $h♀H♂$ 组 (表 3)。 $h♀N♂$ 组的畸形率 (± SE) 为 ($11.32 \% \pm 0.77 \%$) 比 $n♀N♂$ 和 $h♀H♂$ 组的高 (表 3)。表明高密度饲养的马铃薯块茎蛾雌虫存在生殖活力退化。

2.3 幼虫密度对马铃薯块茎蛾子代的影响

2.3.1 幼虫密度对马铃薯块茎蛾卵的影响
 $N♀N♂$ 、 $N♀H♂$ 组单雌产卵量显著高于 ($P <$

0.05) $H♀N♂$ 、 $H♀H♂$ 组 (表 4), 即正常密度的雌成虫产卵量显著高于高密度的雌成虫, 表明: 雌虫的单雌产卵量受密度的影响, 而不受与其交配的雄虫影响。卵的畸形率 $H♀N♂$ 、 $H♀H♂$ 组显著高于 $N♀N♂$ 、 $N♀H♂$ 组 ($P < 0.05$) (表 4)。卵的孵化率 (± SE) 则 $N♀N♂$ 组最高, 为 $90.37 \% \pm 0.48 \%$, $N♀N♂$ 组其次, $H♀N♂$ 、 $H♀H♂$ 组最低, 卵的发育率 (± SE) 也是 $N♀N♂$ 组最高, 为 $95.72 \% \pm 0.38 \%$ 。各组的交配率差异不显著 (表 4)。值得重点关注的是 $H♀H♂$ 组和 $H♀N♂$ 组相比, 畸形率略低, 孵化率、发育卵率略高, 虽

表 3 两种幼虫密度饲养的马铃薯块茎蛾雌蛾生殖能力比较
Table 3 The fertility of female potato tuber moth at two different larval rearing densities

两种密度组合 Two density combination	单雌卵量 (粒) Number of eggs laid per female	畸形率 (%) Abnormality rate	孵化率 (%) Hatch rate	受精率 (%) Fertility rate
$n♀N♂$	$221.3 \pm 11.5a$	$7.42 \pm 0.49b$	$90.79 \pm 0.51a$	$98.21 \pm 0.29a$
$h♀N♂$	$180.3 \pm 8.0b$	$11.32 \pm 0.77a$	$86.06 \pm 0.68b$	$97.38 \pm 0.30b$
$h♀H♂$	$202.5 \pm 10.2ab$	$9.21 \pm 0.47b$	$89.44 \pm 0.54a$	$98.65 \pm 0.08a$
方差分析 Duncan's test	$F=2.354,$ $df=11,$ $P=0.151$	$F=5.995,$ $df=11,$ $P=0.022$	$F=11.945,$ $df=11,$ $P=0.003$	$F=4.193,$ $df=11,$ $P=0.044$

表中数据为 Mean ± SE, 同列数据后标有相同小写字母表示经方差分析 (Duncan's 多重比较法) 差异不显著 ($P > 0.05$)。 $n♀N♂$ 表示: 1 头正常密度雌虫 × 5 头正常密度雄虫, $h♀N♂$ 表示: 1 头高密度雌虫 × 5 头正常密度雄虫, $h♀H♂$ 表示: 1 头高密度雌虫 × 5 头高密度雄虫。
Data are mean ± SE, and followed by the same letters indicate no significant difference at 0.05 level by Duncan's multiple range test. N and n mean 5 and 1 individuals from normal density, respectively. H and h mean 5 and 1 individuals from high density, respectively. For example, $h♀N♂$ means 1 female from high density mating with 5 males from normal density.

表 4 两种幼虫密度饲养的马铃薯块茎蛾交配的卵生物学参数比较
Table 4 The egg biological parameters of potato tuber moth at two larval densities

两种密度组合 Two density combination	单雌产卵量 (粒) Number of eggs laid per female	畸形率 (%) Abnormality rate	孵化率 (%) Hatch rate	受精率 (%) Fertility rate	交配率 (%) Mating rate
$N♀N♂$	230.1 ± 8.9a	5.34 ± 0.41b	90.37 ± 0.48a	95.72 ± 0.38a	92.5 ± 2.50a
$N♀H♂$	221.9 ± 7.8a	7.29 ± 1.13b	84.33 ± 1.08b	91.62 ± 0.74b	87.5 ± 2.50a
$H♀N♂$	171.2 ± 22.1b	11.58 ± 0.53a	77.85 ± 1.09c	89.42 ± 1.26b	90.0 ± 4.08a
$H♀H♂$	158.4 ± 12.0b	10.10 ± 0.23a	79.87 ± 1.13c	89.97 ± 0.94b	85.00 ± 6.45a
方差分析 Duncan's test	$F = 6.674$, $df = 15$, $P = 0.007$	$F = 17.614$, $df = 15$, $P = 0.000$	$F = 31.906$, $df = 15$, $P = 0.000$	$F = 10.230$, $df = 15$, $P = 0.001$	$F = 0.98$, $df = 15$, $P = 0.427$

表中数据为 Mean ± SE, 同列数据后标有相同小写字母表示经方差分析 (Duncan's 多重比较法) 差异不显著 ($P > 0.05$)。 $H♀N♂$ 表示: 5 头高密度雌虫 × 5 头正常密度雄虫, $N♀H♂$ 表示: 5 头正常密度雌虫 × 5 头高密度雄虫, $N♀N♂$ 表示: 5 头正常密度雌虫 × 5 头正常密度雄虫, $H♀H♂$ 表示: 5 头高密度雌虫 × 5 头高密度雄虫。表 5 同。

Data are mean ± SE, and followed by the same letters indicate no significant difference at 0.05 level by Duncan's multiple range test. N means 5 individuals from normal density. H means 5 individuals from high density. For example, $H♀N♂$ means 5 high density female mating with 5 normal density male. The same as Table 5.

然两组间差异不显著, 但是亲本 $H♀$ 和亲本 $H♂$ 、亲本 $N♂$ 交配后反而 $H♀H♂$ 组的卵的活力更高。表 3 结果也显示 $h♀N♂$ 组的畸形率和未孵化率都比 $h♀H♂$ 组高, 且差异都显著。两个实验结果均表明: 亲本高密度雄虫与亲本高密度雌虫交配后能够提高后代的存活能力, 高密度雄虫与正常密度雌虫交配却不能。因此, 密度对马铃薯块茎蛾卵的活力 (同雌雄比交配) 存在显著影响。

2.3.2 幼虫密度对马铃薯块茎蛾后代各虫态的影响 卵的孵化率 ($\pm SE$) $N♀N♂$ 组 ($90.37\% \pm 0.48\%$) 显著高于 ($P < 0.05$) $N♀H♂$ 组 ($84.33\% \pm$

1.08%), $N♀H♂$ 组显著高于 ($P < 0.05$) $H♀N♂$ 组 ($77.85\% \pm 1.09\%$)、 $H♀H♂$ 组 ($79.87\% \pm 1.13\%$), 幼虫化蛹率 ($\pm SE$) $N♀N♂$ 组最高, 为 $93.47\% \pm 1.43\%$, 与 $H♀N♂$ 、 $H♀H♂$ 差异显著 ($P < 0.05$), 羽化率各组差异都不显著 (表 5)。幼虫历期和蛹历期各组间差异都不显著, 雌雄成虫虫重差异也不显著 (表 5)。而成虫性比 ($♀/♂$) ($\pm SE$) 则比较值得关注, $N♀N♂$ 组 (1.23 ± 0.04) 比 $N♀H♂$ 组 (0.87 ± 0.02) 小, $H♀N♂$ 组 (1.18 ± 0.12) 比 $H♀H♂$ 组 (1.08 ± 0.05) 略大, 亲本为 $H♂$ 的组与亲本为 $N♂$ 的组相比差异显著 ($P < 0.05$), 亲本为 $H♂$ 的组成虫性比提高, 即雄虫数量比雌

表 5 两种幼虫密度饲养的马铃薯块茎蛾杂交后代的生物学参数比较
Table 5 The biological parameters of potato tuber moth offspring at two of larval density

两种密度组合 Two density combination	卵 Eggs 孵化率 (%) Hatch rate	幼虫 Larva 历期 (d) Larval duration	化蛹率 (%) Pupation rate	蛹 Pupa 历期 (d) Pupal duration	羽化率 (%) Emergence rate	雄虫重 (mg) Weight of male	雌虫重 (mg) Weight of female	性比 (♀/♂) Sex ratio
$N♀N♂$	90.37±0.48a	8.19±0.04b	93.47±1.43a	7.54±0.06a	91.75±1.28a	5.04±0.11a	8.21±0.17a	1.23±0.04a
$N♀H♂$	84.33±1.08b	8.33±0.02ab	90.37±2.47ab	7.56±0.08a	90.80±2.43a	4.93±0.06a	8.19±0.16a	0.87±0.02b
$H♀N♂$	77.85±1.09c	8.51±0.12a	82.64±2.86c	7.73±0.07a	87.64±2.36a	5.17±0.08a	8.50±0.09a	1.18±0.12a
$H♀H♂$	79.87±1.13c	8.49±0.08a	85.58±2.43bc	7.58±0.08a	90.08±2.07a	4.96±0.07a	8.32±0.09a	1.08±0.05ab
方差分析 Duncan's test	$F=31.906$, $df=15$, $P=0.000$	$F=4.063$, $df=15$, $P=0.033$	$F=4.213$, $df=15$, $P=0.014$	$F=1.390$, $df=15$, $P=0.293$	$F=0.707$, $df=15$, $P=0.556$	$F=1.606$, $df=15$, $P=0.240$	$F=1.142$, $df=15$, $P=0.372$	$F=5.094$, $df=15$, $P=0.017$

虫数量多, 而亲本为 $N\delta$ 的组则雌虫数比雄虫数略多。因此, 密度对马铃薯块茎蛾后代的存活力(同雌雄比交配)存在显著影响。

3 结论与讨论

本研究通过两种密度马铃薯块茎蛾间的杂交及其后代相关生物学参数的测定, 结果表明: 高密度饲养的马铃薯块茎蛾雄虫和雌虫的生殖活力均降低, 高密度饲养可诱导雌虫的孤雌生殖, 高密度雄虫也可诱导高密度雌虫产生孤雌生殖。

幼虫种群密度是影响昆虫生长发育和生殖的重要因素之一, 不同种类的昆虫受密度影响表现也不尽相同(Iwao, 1962; Hodjat, 1970; 罗礼智等, 1995; Javoiš *et al.*, 2005; 王娟等, 2008)。粘虫 *M. seprata*、二点委夜蛾 *Athetis lepidone*、甜菜夜蛾 *S. exigua*、草地螟 *Loxostege sticticalis* 等雌虫产卵量随密度的增加而减少(Stephens, 2008; 孔海龙等, 2011; 江幸福等, 2011; 李艳等, 2014)。高密度饲养的马铃薯块茎蛾单雌产卵量降低, 这与马艳粉等(2010)研究结果相似, 也与上述蛾类类似。不同密度的亲代马铃薯块茎蛾化蛹率、羽化率、性比、虫重等结果与马艳粉等(2010)基本一致、趋势相同。但是在发育历期方面本研究与马艳粉等(2010)结果不同, 本研究高密度饲养条件下幼虫历期缩短, 蛹历期差异不显著, 而马艳粉等(2010)研究结果则是幼虫历期、蛹历期随密度的增加而延长。本研究每个处理接虫约 400 头, 样本容量足够大, 每组处理重复 4 次, 在统计学上更具有代表性, 在长期的实验过程中也发现: 同时接入马铃薯中的两种密度马铃薯块茎蛾其高密度羽化时间更早。昆虫种群的突然暴发, 常常和幼虫密度有关(孔海龙等, 2011)。马铃薯块茎蛾在高幼虫密度情况下各虫态历期减短, 从初孵幼虫到成虫高密度比正常密度短 1.27 d, 导致虫害发生的突发性。

本研究就幼虫密度对马铃薯块茎蛾生殖的影响进行了重点研究, 结果表明: 高密度下饲养的马铃薯块茎蛾雌雄虫均存在一定生殖力的降低(即不育性)。目前, 关于温度影响昆虫不育

性的研究比较多, 但是密度影响昆虫不育性的研究还比较缺乏。陈婷(2011)研究了 Q 型烟粉虱对高温胁迫的生殖响应, 结果表明: 短时高温胁迫可导致 Q 型烟粉虱 F_0 代存活率降低、产卵量下降、雌成虫比例减少和 F_1 代发育历期延长。高温亦可导致雄性桑蚕不育, 主要原因是高温使精子量减少和精子活力减弱(张彦广, 1994)。另一方面, 辐照方法诱导雄性不育的技术已用于地中海实蝇 *Ceratitis capitata*、采采蝇 *Glossina austeni* 等害虫的防治, 并取得显著效果(钟国华等, 2012)。因此, 本文为利用高密度饲养来产生具有不育性的马铃薯块茎蛾方面的研究做出初步探索, 也提供了一种全新的诱导昆虫不育性的思路, 即高密度饲养途径。

性比是指昆虫种群内雌雄个体数量之间的比例(董钧锋等, 2001), 是昆虫种群的一个生物特征, 受昆虫内部的基因所控制, 也受外界环境因子影响(章士美和杨明旭, 1986)。本实验中, 比较亲代和子代性比($\text{♀} / \text{♂}$)结果表明: 正常密度雌、雄虫交配其后代能维持性比不变, 高密度雌、雄虫交配其后代性比升高; 而不同密度雌雄虫交配时, 若亲代父本为高密度雄虫则其后代性比比父本为正常密度雄虫的低。据此可以推断: 正常密度情况下马铃薯块茎蛾种群性比相对恒定, 而高密度情况下其后代性比提高以适应生殖能力的降低; 高密度雄虫可诱导雌虫降低性比, 即减少雌虫的比例, 从而适应高密度雄虫生殖能力的降低。这一现象不仅是对高密度的适应, 也是对种群动态的调节, 对于种群的生存繁衍有积极意义。李敏敏等(2014), 研究了性比对草地螟 *L. sticticalis* 生殖潜力和寿命的影响, 结果表明: 性比($\text{♀} / \text{♂}$)对草地螟雌蛾生殖影响较小, 而对雄蛾生殖的影响较大, 性比为 2:1 至 1:1 时, 有利于草地螟种群大暴发, 结果与本实验结果相似。

本研究表明高密度饲养的马铃薯块茎蛾雌虫与雄虫交配可显著提高卵的存活率。据此可以推断高密度饲养的雄蛾存在一定程度的不育性, 导致雌虫受精率低, 所以高密度饲养雌蛾的孤雌生殖能力便被激发, 通过启动孤雌生殖这一方

式,可以缓解生殖能力的退化,在一定程度上提高种群质量。孤雌生殖可使得种群不致退化和灭绝(王成业,2011),孤雌生殖后代保持了亲本优良的基因,繁殖速度也相对较快,是两性生殖的有效补充。张文俊(2007)研究了稻水象甲 *Lissorhoptrus oryzophilus* 原产地与入侵地种群,结果发现:孤雌生殖型具一定的生殖优势,有利于生物入侵。然而,本研究中(1头高密度雌虫 × 5头正常密度雄虫)组和(1头高密度雌虫 × 5头高密度雄虫)组相比卵的孵化率提高是不是由于孤雌生殖所致,高密度雌虫能不能同时产下受精卵和孤雌生殖卵还需要进一步验证,而且本研究中未发育的卵是不是未受精卵还不明确,还需要进一步从生殖系统和生殖细胞方面进行直接验证。

参考文献 (References)

- Cai WZ, 1989. The evolutionary significance of parthenogenesis reproduction. *Entomological Knowledge*, 26(6): 364–367. [彩万志, 1989. 孤雌生殖及其在进化上的意义. 昆虫知识, 26(6): 364–367.]
- Chen T, 2011. Physiological and reproductive responses of *Bemisia Tabaci* (Gennadins) Q-biotype to high temperature stress. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [陈婷, 2011. Q型烟粉虱对高温胁迫的生理和生殖响应机制. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Coll M, Gavish S, Dori I, 2000. Population biology of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) in two potato cropping systems in Israel. *Bulletin of Entomological Research*, 90(4): 309–315.
- Dong JF, Wang CZ, Qin JD, 2001. Sex ratio distorters of insects and their action mechanism. *Chinese Bulletin of Entomology*, 38(3): 173–177. [董钧锋, 王琛柱, 钦俊德, 2001. 昆虫性比失调因子及其作用机理. 昆虫知识, 38(3): 173–177.]
- Gunn A, Gatehouse AG, 1987. The influence of larval phase on metabolic reserves, fecundity and lifespan of the African armyworm moth, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, 77(44): 651–656.
- Hodjat SH, 1970. Effects of crowding on colour, size and larval activity of *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 13(1): 97–106.
- Hoffmann AA, Reynolds KT, Nash MA, Weeks AR, 2011. A high incidence of parthenogenesis in agricultural pests. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 275(1650): 2473–2481.
- Iwao S, 1962. Studies on the phase variation and related phenomena in some Lepidopterous insects. *Memoirs of the College of Agriculture*, 84(18): 1–80.
- Javoiš J, Tammaru T, Käär M, 2005. Oviposition in an eruptive moth species, *Yponomeuta evonymellus*, is insensitive to the population density experienced during the larval period. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115(3): 379–386.
- Jiang XF, Luo LZ, Jiang YY, Zhang YJ, Zhang L, Wang ZY, 2011. Damage characteristics and outbreak causes of *Athetis lepigone* in China. *Plant Protection*, 37(6): 130–133. [江幸福, 罗礼智, 姜玉英, 张跃进, 张蕾, 王振营, 2011. 二点委夜蛾发生为害特点及暴发原因初探. 植物保护, 37(6): 130–133.]
- Kong HL, Luo LZ, Jiang XF, Zhang L, Hu Y, 2011. Effects of larval density on growth, development and reproduction of the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(12): 1384–1390. [孔海龙, 罗礼智, 江幸福, 张蕾, 胡毅, 2011. 幼虫密度对草地螟生长发育及繁殖的影响. 昆虫学报, 54(12): 1384–1390.]
- Li MM, Cheng YX, Xiao YH, Luo Z, Jiang XF, Zhang L, 2014. Effect of sex ratio on the reproductive potentials and longevity of the beet webworm, *Loxostege sticticalis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1589–1596. [李敏敏, 程云霞, 肖永红, 罗礼智, 江幸福, 张蕾, 2014. 性比对草地螟生殖潜力和寿命的影响. 应用昆虫学报, 51(6): 1589–1596.]
- Li Y, Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Liu YQ, Luo LZ, 2014. Effects of larval density on the development and reproduction of *Athetis lepigone*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(3): 623–629. [李艳, 江幸福, 张蕾, 程云霞, 刘彦群, 罗礼智, 2014. 幼虫密度对二点委夜蛾生长发育及繁殖的影响. 应用昆虫学报, 51(3): 623–629.]
- Luo LZ, Li GB, Cao YZ, Hu Y, 1995. The influence of larval rearing density on flight capacity and fecundity of adult oriental armuworm, *Mythmna Separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 38(1): 38–45. [罗礼智, 李光博, 曹雅忠, 胡毅, 1995. 粘虫幼虫密度对成虫飞行与生殖的影响. 昆虫学报, 38(1): 38–45.]
- Luo LZ, Xu HZ, Li GB, 1995. Effects of rearing density on the food consumption and utilization of larval oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 38(4): 428–435. [罗礼智, 徐海忠, 李光博, 1995. 粘虫幼虫密度对幼虫食物利用率的影响. 昆虫学报, 38(4): 428–435.]
- Ma YF, Xiao C, 2013. Push-pull effects of three plant secondary metabolites on oviposition of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella*. *Journal of Insect Science*, 13: 1–7.

- Ma YF, Xu Y, Li N, Li ZY, He YQ, Xiao C, 2010. Effect of larval density on growth, development and reproduction of potato tuber moth, *Phthorimaea operculella*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(4): 694–699. [马艳粉, 胥勇, 李娜, 李正跃, 何月秋, 肖春, 2010. 幼虫密度对马铃薯块茎蛾生长发育及繁殖的影响. 昆虫知识, 47(4): 694–699.]
- Rondon SI, 2010. The potato tuber worm: a literature review of its biology, ecology and control. *American Journal of Potato Research*, 87(2): 149–166.
- Sharaby A, Abdel-Rahman H, Moawad S, 2009. Biological effects of some natural and chemical compounds on the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae). *Saudi Journal of Biological Sciences*, 16(1): 1–9.
- Stephens M, 2008. Effects of temperature on the activity and kinetics of the granulovirus infecting the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control*, 44(3): 286–295.
- Wang J, Jiang XF, Wu DL, Luo LZ, 2008. Effect of larval rearing density on development and fecundity of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(8): 889–894. [王娟, 江幸福, 吴德龙, 罗礼智, 2008. 幼虫密度对甜菜夜蛾生长发育与繁殖的影响. 昆虫学报, 51(8): 889–894.]
- Wang CY, 2011. Genetic mechanism and evolutionary significance of the origin of parthenogenetic insects. *Zoological Research*, 32(6): 689–695. [王成业, 2011. 昆虫孤雌生殖起源的遗传机制和进化意义. 动物学研究, 32(6): 689–695.]
- Zhang SM, Yang MX, 1986. A preliminary study on sex ratios of insects. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, S3: 8–13. [章士美, 杨明旭, 1986. 昆虫性比的初步研究. 江西农业大学学报, S3: 8–13.]
- Zhang WJ, 2007. Mechanism for the population increase and geographical range expansion of the rice water weevil, *Lissorhoptusory Zophilus* Kuschel. Doctoral dissertation. Zhejiang: Zhejiang University [张文俊, 2007. 稻水象甲 *Lissorhoptus oryzophilus* Kuschel 种群数量扩张机制的研究. 博士学位论文. 浙江: 浙江大学.]
- Zhang XJ, 2013. The attractant effect of volatiles from potato tuber to female potato tuber moths. Master dissertation. Kunming: Yunnan Agricultural University. [张晓娟, 2013. 马铃薯块茎挥发物对马铃薯块茎蛾雌蛾引诱作用. 硕士学位论文. 昆明: 云南农业大学.]
- Zhang YG, 1994. Evaluation of studies on the influence of high temperature on male sterility in the silkworm (*Bombyx mori* L.). *Journal of South China Agricultural University*, 15(2): 151–155. [张彦广, 1994. 高温对桑蚕雄性不育的影响研究评述. 华南农业大学学报, 15(2): 151–155.]
- Zhong GH, Chen Y, Yang HG, Hu MY, 2012. Advances in application and research of sterile insect irradiation techniques. *Plant Protection*, 38(2): 12–17. [钟国华, 陈永, 杨红霞, 胡美英, 2012. 昆虫辐照不育技术研究与应用进展. 植物保护, 38(2): 12–17.]