

母代性比对甜菜夜蛾实验种群繁殖潜力的影响*

王思芳^{1**} 周倩^{1**} 张雪¹ 万方浩^{1,2} 张彬^{1***}

(1. 青岛农业大学农学与植物保护学院, 山东省植物病虫害综合防控重点实验室, 青岛 266109;

2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要 【目的】探明母代性比对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 实验种群繁殖及后代发展趋势的影响, 为短期预测预报提供科学指导。【方法】在人工气候培养箱中(设置条件: 温度 28 ± 1 , 光周期为 16L: 8D, 相对湿度为 $70\%\pm 5\%$), 研究甜菜夜蛾实验种群不同母代性比结构(♀: ♂=1: 1, 1: 2, 1: 3)对主要繁殖参数的影响。【结果】甜菜夜蛾成虫产卵历期随母代性比下降而缩短; 种群产卵量随母代性比降低而减少; 孵化率随母代性比降低而升高; 每雌产卵量无差异, 但雄蛾对卵及后代的贡献量却随着雌蛾比例的加大而显著提高; 后代性比和雌蛹蛹重有随母代性比下降而上升的趋势。【结论】母代性比除对甜菜夜蛾雌蛾个体生殖能力影响较小, 对雌蛾产卵历期、种群产卵量和孵化率、后代性比、后代雌蛹蛹重及母代雄蛾生殖贡献率均有显著影响。当以性诱剂诱集的雄虫数量为依据进行短期预测预报时, 除了考虑雄虫的数量外, 还有必要了解此时种群的性比结构, 才能做出更准确的判断。

关键词 甜菜夜蛾, 性比, 产卵量, 孵化率, 产卵历期

Effect of maternal sex ratio on the reproductive potentials of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*

WANG Si-Fang^{1**} ZHOU Qian^{1**} ZHANG Xue¹ WAN Fang-Hao^{1,2} ZHANG Bin^{1***}

(1. Key Laboratory of Integrated Crop Pest Management of Shandong Province, College of Agronomy and Plant Protection, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract 【Objectives】To understand the effects of sex ratio on the reproduction and population dynamics of *Spodoptera exigua*, and thereby improve our ability to forecast outbreaks of this pest. 【Methods】Reproductive parameters were studied under different sex ratios (♀: ♂=1: 1; 1: 2; 1: 3) under laboratory conditions (temperature $(28\pm 1)^{\circ}\text{C}$, RH $70\%\pm 5\%$, photoperiod 16 L: 8 D). 【Results】Sex ratio had an obvious impact on reproductive parameters. Although the oviposition duration of females reduced as the sex ratio declined the hatching rate increased. Although female egg production did not differ significantly among the three different sex ratio groups, the contribution of males to the next generation increased rapidly as the proportion of females increased. Offspring sex ratio and female pupa weight tended to increase with declining parental sex ratio. 【Conclusion】Sex ratio had little influence on the reproductive capacity of individual female adults, but did have a significant influence on the oviposition duration of females and male reproduction. Therefore, short-term forecasts based on the number of male *S. exigua* lured into traps by sex attractants should also take into account the population sex ratio.

Key words *Spodoptera exigua*, sex ratio, fecundity, hatching rate, oviposition duration

*资助项目 Supported projects: 山东省优秀中青年科学家奖励基金 (BS2013NY005); 山东省现代农业产业技术体系项目 (SDAIT-05-13); 青岛农业大学高层次人才启动基金 (631316)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: wangsifangz@163.com; 17854224921@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: binzhang@qau.edu.cn

收稿日期 Received: 2017-01-20, 接受日期 Accepted: 2017-03-28

甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 属于鳞翅目夜蛾科, 又名贪夜蛾、菜褐夜蛾、玉米夜蛾, 是一种世界范围内发生的重要多食性农业害虫, 具有寄主多、发生广、迁飞能力强、喜温并且耐高温等特点(罗礼智等, 2000)。20 世纪 80 年代以前, 甜菜夜蛾在我国仅是一种偶发性害虫, 很少造成严重危害, 自 20 世纪 80 年代中期以来, 甜菜夜蛾在我国的发生危害范围逐渐扩大, 成灾频率逐年增高, 危害日趋严重(李建勋等, 2008; 张彬等, 2008)。据笔者近年观察, 甜菜夜蛾在大葱、菠菜、萝卜、大白菜、辣椒等多种蔬菜上严重发生, 给蔬菜生产造成了严重损失; 甜菜夜蛾严重为害茶树、苹果等也时有发生。探讨甜菜夜蛾的灾变机制, 了解甜菜夜蛾种群发展动态机制, 对甜菜夜蛾有效防控及无公害农产品生产具有重要意义。

性比是昆虫种群的重要特征(董钧峰等, 2001), 其指的是一个昆虫种群雌性个体数和雄性个体数之比, 很多研究证明性比显著影响种群动态, 是决定昆虫种群兴衰的重要因素之一(费世民等, 2011)。刘瑞林等(1983)报道玉米螟生殖力随雌蛾比例的提高而增强, 但是性比对孵化率的影响不明显。李敏敏等(2014)根据草地螟成虫交配潜力及对后代的贡献量比较分析, 推测出性比为 2:1 至 1:1 时, 有利于草地螟种群大发生。甜菜夜蛾属于多次交配的害虫, 雌蛾和雄蛾一生都可多次交配(董双林和杜家纬, 2002), 性比能影响甜菜夜蛾交配次数(罗礼智等, 2003), 继而可能会影响种群的发展趋势。多年来针对不同环境条件对甜菜夜蛾生长发育和种群动态的影响有较为系统的研究, 比如温湿度(徐金汉等, 1999; 韩兰芝等, 2003)、寄主植物及营养(张娜等, 2009; Zhang *et al.*, 2011a; 2011b)、光周期(徐金汉等, 2002)等, 但性比对甜菜夜蛾繁殖力、种群动态及后代性比的影响尚未见报道。为探究性比结构对甜菜夜蛾种群动态的影响, 并以此为基础提高预测预报和综合防治水平, 本研究对不同母代性比组合下甜菜夜蛾实验种群的繁殖潜力参数进行了研究。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

实验虫源采自青岛市城阳区上马镇大葱田(120.17°E, 41.67°N), 在人工气候培养箱内按照肖伟等(2005)的方法连续饲养 5~8 代的雌雄成虫作为本实验的试虫。

1.2 实验设计

本实验在人工气候培养箱中进行, 所有试虫均置于温度为(28±1), 光周期为 16L:8D, 相对湿度为 70%±5%的人工气候培养箱(RDN-300D-5; 宁波, 中国)内。将当日羽化的雌蛾和雄蛾同时放入直径为 25 cm、深度为 12 cm 的塑料盒中, 盒底放入浸有 10% 蜂蜜水的脱脂棉供成虫取食, 养虫笼中放入滤纸收集卵。每天更换棉球及滤纸, 并记录卵量, 直至笼内雌成虫全部自然死亡。将每天收集的卵放到有人工饲料的养虫盒内, 并置到人工气候培养箱中, 记录初孵幼虫数量。孵化出的后代幼虫发育到 3 龄时, 更换人工饲料 1 次, 最后收集蛹称重并鉴定雌雄, 计算存活率和后代性比。实验设 3 个处理, 每处理设 5 个重复。每处理试虫雌雄共 24 头, 3 个处理雌雄分别是♀:♂=1:1(雌虫 12 头, 雄虫 12 头)、♀:♂=1:2(雌虫 8 头, 雄虫 16 头)和♀:♂=1:3(雌虫 6 头, 雄虫 18 头)。

1.3 数据处理

母代性比对产卵量、产卵期、孵化率、后代蛹重、后代性比的影响采用单因素方差分析(ANOVA), 不同性比组间差异用 Student-Newman-Keuls(S-N-K)检验法进行统计分析, 确定差异显著水平为 $P < 0.05$ 。所有统计分析均使用 SPSS 20.0 完成。计算结果中, 种群总孵化量指的是每个性比种群后代所有初孵幼虫数; 孵化率指的是每个性比种群初孵幼虫数除以种群总产卵量; 每雌产卵量指的是每个性比种群总产卵量除以这个种群中的雌蛾数量; 每雌孵出幼虫数指的是每个性比种群后代所有初孵幼虫数除以这个种群中的雌蛾数量。为了量化评价雄

蛾对种群生殖的影响,参照李敏敏等(2014)的方法引入雄蛾对卵的贡献量、雄蛾对后代的贡献量。每雄对卵(后代)贡献量是指一个性比组中雌蛾总的产卵量(或后代总的孵化数)除以雄蛾总数所得数值,这个指标可用于描述雄蛾对后代繁殖的贡献。

2 结果与分析

2.1 母代性比对繁殖力的影响

本实验设置的性比范围内,种群繁殖力随雌虫比例减少而减少(图1),差异显著($F=29.385$, $P<0.0001$),性比1:1种群产卵量最高,1:3种群产卵量最低。该实验设置的3个不同母代性比种群中,甜菜夜蛾每雌产卵量没有显著差异($F=0.237$, $P=0.793$)(图1),但每雌孵出后代数受母代性比影响显著($F=4.702$, $P=0.031$),1:3性比种群显著高于1:1性比种群,雌虫对后代贡献量随性比减小而增大。每雄对卵贡献量有显著差异($F=55.633$, $P<0.0001$),1:1性比种群每雄对卵贡献量显著大于其他种群;而且每雄对后代贡献量也存在显著差异,随母代性比减小而减小($F=27.807$, $P<0.0001$)(表1)。

2.2 母代性比对产卵期的影响

实验结果表明母代性比对雌虫产卵期有显著影响($F=31.938$, $P<0.0001$)(图2)。

不同性比实验种群产卵期随雌虫比例下降,而显著缩短(表2),性比1:1时,雌虫的产卵期长达8.8 d,性比为1:3时,雌虫的产卵期只有3.6 d,比1:1的种群缩短了2.44倍。

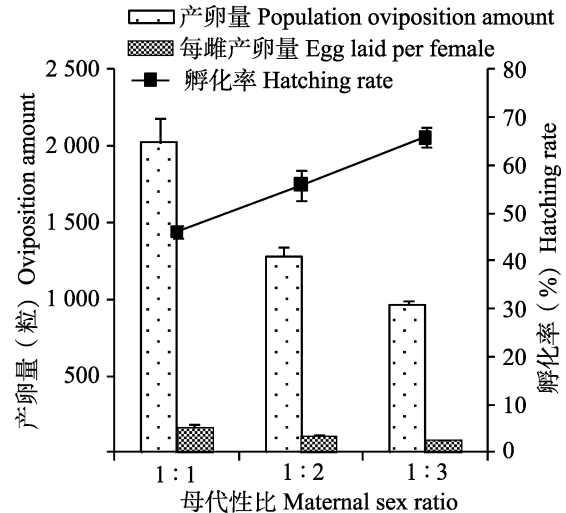


图1 母代性比对甜菜夜蛾每雌产卵量及孵化率的影响
Fig.1 Effect of maternal sex ratio on eggs laid per female and hatching rate of *Spodoptera exigua*

不同母代性比种群产卵高峰日基本一致,均出现在产卵期前2~3 d,其中1:3性比种群雌虫产卵高峰出现在第3天($F=7.576$, $P=0.003$),1:2性比种群产卵高峰出现在第2天和第3天($F=2.981$, $P=0.026$)。1:1性比种群产卵高峰出现在第2天和第3天($F=7.788$, $P<0.0001$)。

表1 母代性比对甜菜夜蛾生殖力的影响
Table 1 Effect of maternal sex ratio on fecundity of *Spodoptera exigua*

生殖参数 Reproductive parameters	母代性比 (♀:♂) Maternal sex ratio (♀:♂)		
	1:1	1:2	1:3
种群总孵化量 (头) Total larvae hatched	929.4±62.3b	710.2±79.7a	638.2±18.2a
孵化率 (%) Hatching rate	46.2±1.3a	55.9±3.1b	65.8±2.1c
每雌产卵量 (粒) Eggs laid per female	168.5±13.4a	160.2±7.5a	161.8±3.4a
每雄对卵贡献量 (粒) Male' contribution on offspring egg amount	168.5±13.4c	80.1±3.7b	53.9±1.1a
每雌孵出幼虫 (头) Larvae hatched per female	77.5±5.2a	88.8±10.0ab	106.4±3.0b
每雄对后代贡献量 (头) Male' contribution on offspring larva amount	77.5±5.2b	44.4±5.0a	35.5±1.0a

表中的数据为平均值±标准误;同行数据后标有不同小写字母表示差异显著($P<0.05$, S-D-K)。下表同。

Data are presented as mean ± SE. Within a line, data followed by different letters are significantly different ($P<0.05$, S-D-K). The same below.

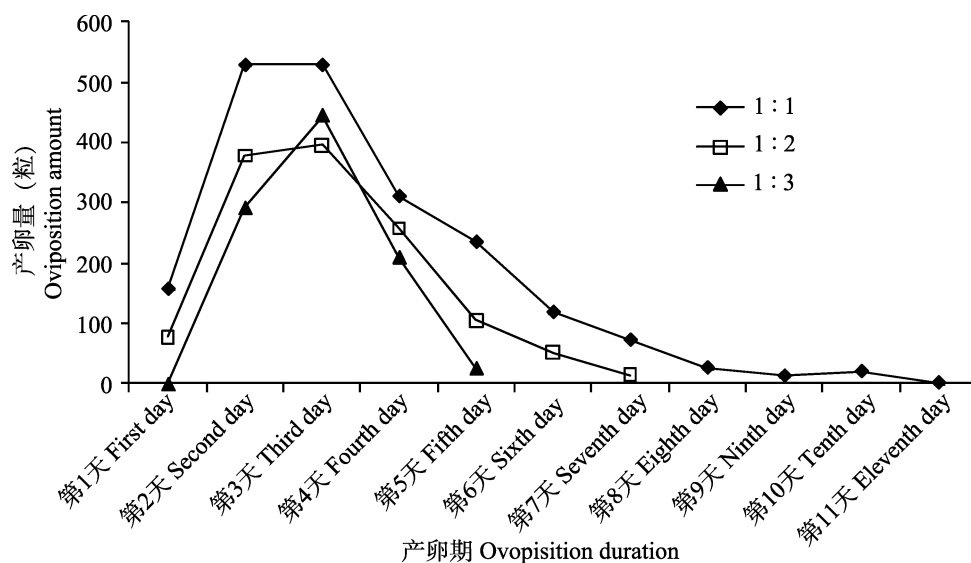


图2 不同母代性比条件下甜菜夜蛾产卵期种群总产卵量动态变化

Fig. 2 Effect of maternal sex ratio on population oviposition dynamic of female *Spodoptera exigua*

表2 母代性比对甜菜夜蛾产卵期的影响
Table 2 Effect of maternal sex ratio on oviposition duration of female *Spodoptera exigua*

母代性比 (♀:♂)	产卵期 (d)
Maternal sex ratio (♀:♂)	Oviposition duration (d)
1:1	8.8±0.49a
1:2	5.8±0.58b
1:3	3.6±0.25c

2.3 母代性比对后代孵化率的影响

将不同母代性比种群所产卵放置到有人工饲料的养虫盒内,观察初孵幼虫数量,计算出卵的孵化率。结果表明不同母代性比种群产下的卵的孵化率存在显著差异 ($F=18.638$, $P<0.0001$) (表1,图1),随着雌虫比例的减少,其后代卵的孵化率显著提高。性比为1:1卵的孵化率最低,无效卵比例最高;性比1:3种群卵的孵化率最高,无效卵比例最低。该实验其他条件一致,性比是影响孵化率的唯一因素。

2.4 母代性比对后代性比及蛹重的影响

甜菜夜蛾幼虫化蛹后,将蛹取出并鉴定每个蛹的性别并称重。实验结果表明后代性比受到了母代性比的影响 ($F=23.467$, $P=0.001$),其中1:1和1:2性比种群其后代性比间没有差异,

而1:3性比种群的后代性比显著高于其他两个性比种群(表3)。母代性比对甜菜夜蛾后代雄蛹重量没有显著影响 ($F=1.065$, $P=0.348$),但对后代雌蛹体重有显著差异 ($F=3.797$, $P=0.026$),其中1:3性比种群显著高于其他性比种群(表3)。

3 讨论

本研究中母代性比低(♀:♂=1:3)的种群,产卵期短、卵孵化率高、后代性比高,这些参数变化预示着该性比种群可在较短时间内实现种群数量的增加。首先,随着母代性比降低,甜菜夜蛾雌虫产卵期缩短。我们由此推断在雄性居多的种群中,雌虫可能在早期获得了足够的交配机会,从而使受精囊内的精珠持续刺激卵巢管排卵。其次,随着性比降低,卵孵化率提高。本研究所有种群营养是一致的,所以卵孵化率主要取决于卵的受精比例,孵化率高说明了该种群受精卵比例高。甜菜夜蛾成虫一生中可以进行多次交配,但是性比结构中雄性比例增加会使无效卵减少。宫亚军等(2010)对小菜蛾的研究也发现随着雌雄性比减小,小菜蛾卵的孵化率增加。本研究结论与以上结论相同。最后,母代性比低的种群,其后代性比高,说明昆虫的后代具有一定

表 3 甜菜夜蛾母代性比对后代性比和蛹重的影响

Table 3 Effect of maternal sex ratio on offspring sex ratio and pupa weight of *Spodoptera exigua*

母代性比 (♀ : ♂) Maternal sex ratio (♀ : ♂)	后代性比 (♀ : ♂) Offspring sex ratio (♀ : ♂)	后代雌蛹重 (g/头) Offspring female pupa weight per pupa (g)	后代雄蛹重 (g/头) Offspring male pupa weight per pupa (g)
1 : 1	0.52±0.06a	0.1185±0.0040a	0.1150±0.0024a
1 : 2	0.61±0.03a	0.1192±0.0027a	0.1142±0.0022a
1 : 3	0.94±0.06b	0.1299±0.0034b	0.1193±0.0021a

的自我调节能力。当然,后代的性比可能是由于卵期性比有差异,也可能是因为幼虫期雌雄个体的存活率不同所导致(费世民等,2011),但是由于甜菜夜蛾等昆虫在幼虫期从外部特征上并不能区分,因此母代低性比而后代种群恢复高性比的自我调节能力,是由受精时期决定还是幼虫期死亡率性别差异所导致,尚需进一步研究。总之,我们推断在雄性比例较高的甜菜夜蛾种群中,甜菜夜蛾种群发展速度较快,种群恢复能力更强。

在试验设置的性比范围内,每雌产卵量差异不显著,这说明雌蛾产卵量主要受自身卵细胞数量的制约,是由种的遗传性及幼虫期营养决定,雌成虫发挥了最大生殖潜能。但每雌孵出幼虫数受性比影响显著,1:3 性比种群显著高于 1:1 性比种群,雌虫对孵出后代数量的贡献随着性比减小而增大。随着种群中雄虫数量的增加,每头雄蛾对后代贡献量差异显著,1:1 是 1:3 的 3 倍。以上结果与李敏敏等(2014)对草地螟的研究结论相同。每雌产卵量无明显差异,而每雄对卵贡献量有显著差异。说明雌成虫繁殖能力相近并达到最大繁殖力,与雄虫交配刺激雌成虫产卵,我们推测雌蛾与不同雄蛾多次交配。根据李敏敏等(2014)的结论,高性比有利于释放雄蛾的交配繁殖力,我们对每雄对卵贡献量的分析正好印证了这一结果,性比结构中,随着雄蛾比例的减小,每雄对卵贡献量增加。

另外值得注意的是,本研究中 1:3 性比种群后代的雌蛹蛹重明显高于其他两种性比种群,雌蛹蛹重越高往往代表其成虫繁殖力越高,甜菜夜蛾种群雄性比例的提高在提升后代雌性比例的同时是否也影响后代雌性个体的繁殖能力值

得我们深入探讨。所以,当以性诱剂诱集的雄虫数量为依据进行短期预测预报时,除了考虑雄虫的数量外,还有必要了解此时的性比,才能做出更准确的判断。如果雄虫数量相同,而雌虫数量不同,后代的种群数量和发生期都会有较大的不同。

参考文献 (References)

- Dong JF, Wang CZ, Qin JD, 2001. Sex ratio distorters of insects and their action mechanism. *Entomological Knowledge*, 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.]
- Dong SL, Du JW, 2002. Effects of mating experience and temperature on sex pheromone production of beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13(12): 1633–1636. [董双林, 杜家玮, 2002. 交配和温度对甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 雌蛾性信息素产生的影响. 应用生态学报, 13(12): 1633–1636.]
- Fei SM, He YP, He F, Wang LH, Cai XH, Chen XM, 2011. Researches on the distortion of sex ratio in dioecism population and its controlling hypothesis. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 32(2): 23–37. [费世民, 何亚平, 何飞, 王乐辉, 蔡小虎, 陈秀明, 2011. 雌雄异体生物种群的性比失调及其调控研究现状. 四川林业科技, 32(2): 23–37.]
- Gong YJ, Lu H, Shi BC, Yao JL, Kang ZJ, 2010. Effect of different sex ratio on propagate of *Plutella xylostella*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(1): 63–66. [宫亚军, 路虹, 石宝才, 姚金亮, 康总江, 2010. 不同性比对小菜蛾繁殖及田间种群数量的影响. 昆虫知识, 47(1): 63–66.]
- Han LZ, Zhai BP, Zhang XX, 2003. Life table of the laboratory population of *Spodoptera exigua* (Hübner) at different temperatures. *Acta Entomologica Sinica*, 46(2): 184–189. [韩兰芝, 翟保平, 张孝羲, 2003. 不同温度下的甜菜夜蛾实验种群生命表研究. 昆虫学报, 46(2): 184–189.]
- Li JX, Li J, Cheng WX, Liu YL, Liu H, Wang JJ, 2008. The

- bionomics of adult beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 24(5): 318–322. [李建勋, 李娟, 程伟霞, 刘雅丽, 刘怀, 王进军, 2008. 甜菜夜蛾成虫生物学特性研究. 中国农学通报, 24(5): 318–322.]
- Li MM, Cheng YX, Xiao YH, Luo LZ, 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.]
- Liu RL, Wang XS, Fu MS, Li XL, Yan LY, 1983. Mating with different sex ratios influence the fecundity of female moths of corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenee). *Journal of Shanxi University(Natural Science Edition)*, (2): 93–96. [刘瑞林, 王新省, 傅鸣实, 李晓玲, 阎立云, 1983. 不同性交配对比玉米螟雌蛾生殖力的影响. 山西大学学报(自然科学版), (2): 93–96.]
- Luo LZ, Cao WJ, Qian K, Hu Y, 2003. Mating behavior and capacity of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 46 (4): 494–499. [罗礼智, 曹卫菊, 钱坤, 胡毅, 2003. 甜菜夜蛾交配行为和能力. 昆虫学报, 46 (4): 494–499.]
- Luo LZ, Cao YZ, Jiang XF, 2000. Biology and developmental tendency analysis of *Spodoptera exigua*. *Plant Protection*, 26(3): 37–39. [罗礼智, 曹雅忠, 江幸福, 2000. 甜菜夜蛾发生危害特点及其趋势分析. 植物保护, 26(3): 37–39.]
- Xiao W, Deng XP, Liu H, 2005. An improved method of rearing *Spodoptera exigua* larvae. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(5): 581–583. [肖伟, 邓新平, 刘怀, 2005. 甜菜夜蛾幼虫饲养技术的改进. 昆虫知识, 42(5): 581–583.]
- Xu JH, Guan X, Huang ZP, Yu ZQ, 1999. Effect of different combinations of temperature and humidity on the development and fecundity of *Spodoptera exigua*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 10 (3): 80–82. [徐金汉, 关雄, 黄志鹏, 余朝勤, 1999. 不同温湿度组合对甜菜夜蛾生长发育及繁殖力的影响. 应用生态学报, 10 (3): 80–82.]
- Xu JH, Wang ZS, Guan X, 2002. Effect of photoperiod on the growth and development of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 31(2): 177–180. [徐金汉, 王兆守, 关雄, 2002. 光周期对甜菜夜蛾生长发育状况的影响. 福建农林大学学报(自然科学版), 31(2): 177–180.]
- Zhang B, Liu H, Wang JJ, 2011a. Effect of host plants on development, fecundity and enzyme activity of *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Agricultural Sciences in China*, 10(8): 1232–1240.
- Zhang B, Liu H, Wang JJ, Zhou XX, 2008. Advance in the Research on *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 24(10): 427–433. [张彬, 刘怀, 王进军, 周旭, 2008. 甜菜夜蛾研究进展. 中国农学通报, 24(10): 427–433.]
- Zhang B, Sanders HH, Wang JJ, Liu H, 2011b. Performance and enzyme activity of beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) under various nutritional conditions. *Agricultural Sciences in China*, 10(5): 737–746.
- Zhang N, Guo JY, Wan FH, Wu G, 2009. Effect of three kind of host plants on development and some digestive enzyme activities of beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Acta Phytophylacica Sinica*, 36(2): 146–150. [张娜, 郭建英, 万方浩, 吴刚, 2009. 寄主植物对甜菜夜蛾生长发育和消化酶活性的影响. 植物保护学报, 36(2): 146–150.]