

DOI: 10.20103/j.stxb.202410312665

赵芳宇, 刘鹏程, 张彦龙, 王小艺, 杨忠岐. 寄生蜂拓展新寄主的影响因素. 生态学报, 2025, 45(12): 6095-6102.

Zhao F Y, Liu P C, Zhang Y L, Wang X Y, Yang Z Q. Factors affecting the host range expansion of parasitoids. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(12): 6095-6102.

寄生蜂拓展新寄主的影响因素

赵芳宇^{1,2}, 刘鹏程², 张彦龙^{1,*}, 王小艺¹, 杨忠岐¹

¹ 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 北京 100091

² 安徽师范大学生态与环境学院, 芜湖 241002

摘要: 多寄主型寄生蜂在其栖息地内可寄生多种寄主, 当外来害虫进入到它们的栖息地时, 这些寄生蜂可能会将新进入的外来害虫拓展为新的寄主资源。中国本土的周氏啮小蜂将外来入侵种美国白蛾拓展为新寄主是典型的例子。然而, 并非所有多寄主型寄生蜂都能将这些陌生资源转化为新寄主, 寄生蜂开拓新资源需要满足一定的条件。基于国内外关于寄生蜂拓展新寄主的典型案例, 综述了影响寄生蜂拓展新寄主的主要因素。首先, 寄生蜂和寄主能够形成寄生关系的最基本前提是寄生蜂的母代蜂产卵时间与新寄主适合被寄生的时期有重合, 新寄主适合被寄生的时期栖息地也应与原始寄主相近; 其次是新寄主和原始寄主危害生境内的同一植物时, 植物受害挥发物产生对寄生蜂能产生同样的吸引作用; 第三, 寄生蜂能利用与原始寄主相似信息物质来定位新寄主的精确位置, 或者新寄主自身挥发性物质中存在与原始寄主结构相异, 但功能一致的物质; 第四, 新寄主和原始寄主被寄生时期虫体的物理结构相似, 利于寄生蜂接受并产卵。第五, 寄生蜂在新寄主产卵后, 后代可以适应新寄主体内营养环境而顺利发育至成虫。以上因素为通过经典或增效生物防治来筛选和利用本土寄生蜂以对抗入侵害虫提供了基本依据。通过优先考虑符合这些因素的寄生蜂, 从业者能够在对非靶标的影响降至最低的同时提高生物防治计划的成功率。周氏啮小蜂的案例表明了寄主拓展机制能够实现对入侵物种的有针对性的天敌部署, 为生物入侵提供可持续的解决方案。

关键词: 寄生蜂; 寄主转移; 适应机制; 化学信息物质; 生物防治

Factors affecting the host range expansion of parasitoids

ZHAO Fangyu^{1,2}, LIU Pengcheng², ZHANG Yanlong^{1,*}, WANG Xiaoyi¹, YANG Zhongqi¹

¹ Key Laboratory of Forest Protection, State Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

² School of Ecology and Environment, Anhui Normal University, Wuhu 241002, China

Abstract: Generalist parasitoid wasps possess the capacity to parasitize multiple host species in their native habitats. When invasive pests encroach into their habitat ecosystems, these native parasitoids may expand their host range by incorporating the novel invaders as viable host resources. A prominent example is the native Chinese pupal parasitoid *Chouioia cunea*, which has successfully utilized the invasive fall webworm (*Hyphantria cunea*) as a novel host. However, not all generalist parasitoids exhibit this adaptive capability, as the exploitation of novel hosts requires fulfillment of specific ecological and physiological criteria. Based on global case studies of parasitoid-host expansion, this review synthesizes critical factors influencing parasitoids' capacity to adopt novel hosts. The first important factor is temporal and spatial synchrony. The foundational prerequisite for establishing a parasitoid-host relationship is the temporal overlap between the oviposition period of maternal parasitoids and the developmental stage of the novel host suitable for parasitism. Additionally, the novel host's habitat during this vulnerable stage must align ecologically with that of the original host. For instance, synchrony in

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32471881); 国家重点研发计划(2021YFD1400300)

收稿日期: 2024-10-31; **网络出版日期:** 2025-04-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangyl@caf.ac.cn

phenology ensures that emerging parasitoid offspring encounter hosts at susceptible life stages. The second factor is host-induced plant volatiles (HIPVs). When novel and original hosts infest the same plant species, the plant-derived volatile organic compounds (VOCs) emitted in response to herbivory must elicit analogous attraction in parasitoids. These HIPVs serve as indirect cues for host location. Cross-species recognition of these chemical signals is essential for parasitoids to associate novel hosts with familiar foraging environments. The third factor is host-location mechanisms. Successful parasitoids must either (i) utilize conserved semiochemicals (e.g., kairomones) shared between original and novel hosts for precise localization or (ii) recognize functionally equivalent volatile compounds from novel hosts, even if structurally distinct from those of original hosts. This dual mechanism ensures that parasitoids bypass structural variability in host-derived cues while retaining chemosensory efficacy. The fourth factor is morphological compatibility. The physical architecture of the novel host during its parasitism-susceptible stage must resemble that of the original host. Similarities in body size, cuticle thickness, or defensive structures facilitate parasitoid acceptance, ovipositor penetration, and egg deposition. Morphological mismatches often lead to rejection or failed parasitism. The last factor is nutritional suitability. Post-oviposition, the novel host's internal physiological environment must support the complete development of parasitoid offspring. This includes compatibility with host hemolymph composition, immune evasion mechanisms, and nutrient availability. For instance, host-specific immune responses or inadequate nutrient profiles may disrupt larval development, precluding adult emergence. These factors combine provide a framework for screening and harnessing native parasitoids to combat invasive pests through classical or augmentative biological control. By prioritizing parasitoids that meet these factors, practitioners can enhance the success rate of biocontrol programs while minimizing non-target effects. The case of *Chouioia cunea* exemplifies how host-switching mechanisms enables targeted deployment of natural enemies against invasive species, offering sustainable solutions to ecological invasions.

Key Words: parasitic wasps; host transfer; daptive mechanism; semiochemical; biological control

经典生物防治是引入入侵生物的原产地天敌来长期抑制和调节入侵害虫的种群数量的防治方法。引进的天敌和入侵生物产地一致^[1-2],二者之间存在长期的协同进化关系。这个理论造就了很多成功案例:1888年美国加州引进澳洲瓢虫 *Rodolia cardinalis* 成功控制入侵害虫柑桔吹绵蚧 *Icerya purchase*,拉开了现代经典生物防治的序幕^[3]。2019年中国农科院植保所团队从欧洲引进的潜叶蛾妮姬小蜂 *Necremnus tuta*,具有产卵寄生、取食寄主和叮蛰致死三种典型控害行为,能够防控入侵害虫番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 的发生与危害^[4]。截至到2010年,全球共记录了6158种寄生性和捕食性天敌的引进案例,用来防治588种害虫,其中172种害虫得到了有效控制^[5-6]。但是,经典生物防治在全球检疫性害虫——美国白蛾 *Hyphantria cunea* 防控上仍未取得实质性进展。美国白蛾属灯蛾科目夜蛾科 *Erebidae* 灯蛾亚科 *Arctiinae* 白蛾属 *Hyphantria*,原产地北美,最早于1940年入侵匈牙利,之后又进入到日本、罗马尼亚、奥地利,前苏联,波兰,法国、意大利等32个国家并蔓延成灾^[7-8],成为了全球性的检疫害虫。自1979年首次在我国辽宁丹东发现美国白蛾以来,截止到2024年2月,共在全国13个省区,共609个县级行政区发现了它的危害^[9],该虫给我国造成了严重的生态和经济损失。一些国家多次尝试从北美引进该虫的自然天敌,例如欧洲在1953—1955年间从美国白蛾原产地加拿大和美国北部引进过多种天敌,俄罗斯也引进过2种天敌,但是引种后这些天敌均未能能在入侵地建立种群,亦未起到防治作用。因此,在美国白蛾的入侵地,人们至今还无法利用经典生物防治方法控制美国白蛾,不得不尝试通过保护和利用本土天敌来进行防治。

在中国,人们就利用了被入侵地的本土天敌周氏啮小蜂 *Chouioia cunea* 有效控制了美国白蛾危害。周氏啮小蜂是杨忠岐1985年在美国白蛾入侵地陕西找到的蛹期寄生蜂^[10],它是一种中国本土的寄生蜂;据调查,周氏啮小蜂在中国的原始寄主有舞毒蛾 *Lymantria dispar*、榆毒蛾 *Stilpnotia ochropoda*、杨雪毒蛾 *Leucoma candida*、国槐尺蛾 *Semiothisa cinerearia*、杨扇舟蛾 *Clostera anachoreta*、桃剑纹夜蛾 *Acronycta incretata* 等鳞翅目

昆虫^[11]。周氏啮小蜂具有较高的生殖潜力,在单头美国白蛾蛹上即可产生 200—300 头子代寄生蜂。同时周氏啮小蜂分布范围广泛,除陕西外,还分布于北京、河北、辽宁、山东、天津、上海等地^[12]。随着美国白蛾在中国逐步扩散,美国白蛾变成了广泛存在的周氏啮小蜂的潜在寄主。在山东聊城从未人工释放周氏啮小蜂的地区调查美国白蛾天敌发现,周氏啮小蜂对越冬代和第一代美国白蛾蛹的寄生率分别达到 13.25% 和 9.56%^[13],说明该小蜂在自然状况下可以将美国白蛾蛹开发为新的寄主^[13]。在白蛾发生区,周氏啮小蜂可将美国白蛾种群控制在较低的发生水平。鉴于周氏啮小蜂对美国白蛾有较好的防治效果^[14],各地森防部门大量使用了人工助增的方法利用周氏啮小蜂防治美国白蛾,增加了周氏啮小蜂与美国白蛾接触机会。魏建荣等^[15]记载 1997 年连续在山东烟台放蜂,2 年后,释放区周氏啮小蜂的区域美国白蛾被寄生率达到 64.94%,远高于对照区的 14.97%。最近在江苏徐州,放蜂后,白蛾周氏啮小蜂对美国白蛾越冬蛹的寄生率高达 61.04%^[16]。这证实了人工释放周氏啮小蜂进一步促进了周氏啮小蜂将美国白蛾开拓为新的寄主。

周氏啮小蜂与美国白蛾的关系和经典生物防治中的天敌与害虫关系不同,是利用了受入侵地本土的寄生蜂控制了外来入侵害虫,周氏啮小蜂和美国白蛾之间不存在协同进化关系,即对于最早遇见美国白蛾的周氏啮小蜂来说,美国白蛾是完全陌生的寄主资源。苏智等^[11]调查了周氏啮小蜂的转主寄主(alternate host),认为周氏啮小蜂会在美国白蛾和原始寄主之间来回转移。他认为周氏啮小蜂在美国白蛾短暂的适合被寄生的蛹期之外,它还寄生柳毒蛾、榆毒蛾越冬代蛹、国槐尺蛾的第 1 代蛹、柳毒蛾、榆毒蛾的第 1 代蛹,而后会再次转移寄生至美国白蛾蛹越冬。也就是说在美国白蛾入侵之前,柳毒蛾、榆毒蛾和国槐尺蛾均是周氏啮小蜂的原始寄主,寄生美国白蛾是周氏啮小蜂开拓了“新寄主”,相当于寄主范围的扩大,原始寄主仍然会被寄生。周氏啮小蜂是典型的多寄主型寄生蜂(generalis parasitoids),多寄主型寄生蜂与本土的多种原始寄主存在长期的协同进化关系,但和入侵害虫不存在任何协同进化关系,多寄主型寄生蜂如何将陌生资源开拓为新寄主?现有文献中很难找到。本文从影响多寄主型寄生蜂开发新寄主的影响因素入手,试图解开多寄主型寄生蜂寄生新寄主的过程和机制,为开发和利用本土天敌应对外来有害生物提供证据。

1 多寄主型寄生蜂可开拓新的寄主资源的普遍性

寄主转移在营寄生生活的物种上比较常见,例如入侵到安大略湖中的海七鳃鳗 *Petromyzon marinus* 会在首选寄主鳟鱼 *Salvelinus namaycush* 密度低时,大量转移寄生奇努克鲑鱼 *Oncorhynchus tshawytscha*^[17]。即使在专化性很强的食毛螨上,也会发生寄主转移^[18]。寄生蜂能够寄生一定范围的寄主在昆虫中非常常见,其可能通过利用广泛寄生不同寄主来维持其种群,以确保种群延续性^[19]。例如,遗常室茧蜂 *Peristenus relictus* 是一种容性寄生蜂,其寄主范围较广,能够寄生在多种盲蝽体内,且表现出对不同寄主龄期的偏好性^[20]。抑性外寄生蜂异角亨姬小蜂 *Hemiptarsenus varicornis* 可以寄生在我国南方十多种潜叶蝇幼虫上,尤其是美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae* 和三叶草斑潜蝇 *L. trifolii*^[21]。蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoideus vindemmiae* 是一种典型的外寄生蜂,其寄主包括果蝇科、花蝇科等多种昆虫^[22]。内寄生蜂中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 可以寄生包括棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、粘虫 *Mythimna separata* 和甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 等农业重大害虫^[23]。单寄生蜂蝇蛹蛹小蜂 *Spalangia endius* 可寄生瓜实蝇 *Bactrocera cucurbitae*、橘小实蝇 *B. dorsalis* 和南瓜实蝇 *B. tau*、家蝇 *Musca domestica*、果蝇 *Zaprionus indianus* 和厩螫蝇 *Stomoxys calcitrans* 等多种蝇类害虫^[24]。

入侵生物(invasive species)往往是入侵地内多寄主型寄生蜂的潜在食物资源,全新的食物资源往往能吸引寄生蜂发生“寄主转移”^[25]。Chabert 等^[26]研究了 5 种欧洲本地寄生蜂对入侵种斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* 控制效率,发现有 2 种多寄主型寄生蜂可以寄生到斑翅果蝇身上,而 3 种单寄主的寄生蜂不能寄生。还有研究发现了姬蜂 *Venturia canescens* 可以从原始寄主谷斑螟 *Plodia interpunctella* 向新寄主地中海粉螟 *Ephestia kuehniella* 转移^[27]。在意大利,本土的幼虫寄生蜂隆脊瘿蜂 *Leptopilina heterotoma*、蛹寄生蜂蝇蛹金小蜂和果蝇锤角细蜂 *Trichopria drosophilae* 可以寄生入侵的斑翅果蝇种群^[28]。栗瘿蜂 *Dryocosmus kuriphilus* 入侵克罗地亚后,有 15 种当地的寄生蜂转移至这个入侵种上^[29]。白蜡窄吉丁 *Agrilus planipennis* 入侵北美后,通过在

加拿大中部人工助增释放本土寄生蜂 *Phasgonophora sulcata* 和多种茧蜂 *Atanycolus* spp., 3 年后, 16.67% 白蜡窄吉丁被 *P. sulcata* 的寄生, 被众多当地茧蜂 *Atanycolus* spp. 合计寄生率达 48.18%^[30]。白蜡吉丁肿腿蜂 *Sclerodermus pupariae* 最初被发现自然寄生白蜡窄吉丁幼虫和蛹, 但后来证实它可以寄生多种吉丁甲科和天牛科昆虫的幼虫^[31]。光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 入侵北美和欧洲后, 被当地的多种寄生蜂寄生^[29,32]。美国白蛾入侵中国后, 包括周氏啮小蜂在内, 共发现了 20 种寄生蜂, 这些寄生蜂均属于中国本地种^[33], 黄粉虫 *Tenebrio molitor* 也通过人为控制, 被周氏啮小蜂开拓为的新寄主^[8]。在开拓新寄主时, 由于不同寄主提供的资源状况不同, 寄生蜂的寄生方式也会发生改变。如蝇蛹金小蜂在黑腹果蝇蛹和伊米果蝇蛹中, 蝇蛹金小蜂可能在较小的寄主体内发生重寄生, 而在较大的家蝇蛹中则可能同时发生初寄生和次寄生^[34]。这些实例可以体现开拓新寄主的现象在多寄主型寄生蜂中发生普遍。

2 影响多寄主型寄生蜂选择和开拓新寄主资源的因素分析

影响多寄主型寄生蜂开拓新寄主资源因素要从寄生蜂找到并寄生新寄主的过程入手: 寄主的虫期, 受寄主危害植物挥发性信息物质, 与寄主本身相关的信息物质, 寄主体的物理结构和寄主营养物质这几方面是影响多寄主型寄生蜂找到并寄生新寄主的条件。

2.1 寄主发育时期

寄生蜂和寄主能够形成寄生关系的最基本前提是寄生蜂的母代蜂产卵时间与新寄主适合被寄生的时期有重合, 新寄主适合被寄生的时期栖息地也应与原始寄主相近。寄生蜂分为卵寄生蜂、幼虫寄生蜂和蛹寄生蜂, 一般情况下一寄生蜂仅寄生寄主的特定阶段。一些寄生蜂对某个发育阶段具体龄期具有偏好性。例如被美国引进防治粉虱 *Aleurodicus dugesii* 的几种粉虱若虫期寄生蜂浅黄恩蚜小蜂 *Encarsia noyesi*, *Idiopus affinis* 和 *Entedononecremnus krauteri*, *I. affinis* 可寄生粉虱所有 4 个龄期, 但偏好于 3 龄; 浅黄恩蚜小蜂寄生 2—4 龄, 偏好 4 龄^[35]。中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 可以寄生稻粘虫 *Mythimna separata* 1—4 龄的幼虫, 但是更倾向于 2—3 龄幼虫。蛹期寄生蜂蝇蛹金小蜂后代死亡率随着寄主蛹龄的增加而增加, 低日龄的寄主蛹是该寄生蜂最佳的寄生对象^[28]。寄生蜂还倾向于寄生与原始寄主同样的发育时期, 不同时期的寄生蜂寄生其他阶段的实例不常见, 但在实验室条件下可发生改变, 蛹期寄生蜂蝇蛹金小蜂寄生了斑翅果蝇的幼虫, 但是这种能力在自然环境中并不常见^[28]。周氏啮小蜂是美国白蛾的蛹期寄生蜂, 周氏啮小蜂的成虫期与美国白蛾的蛹期能部分重合会为寄生提供条件。

2.2 受寄主危害植物的挥发性信息物质

很多种类寄生蜂无法正确辨别健康植株的挥发物, 而被其寄主害虫为害之后的植株的挥发物种类和含量均发生变化, 对寄生蜂定位寄主具有导向作用^[36—38]。因此, 受昆虫危害植物的挥发性信息物质也成了天敌找到昆虫栖息环境的重要信息物质。一般寄生蜂是通过嗅觉探查植食性昆虫取食寄主后诱导产生的信息化合物来寻找寄主^[39]。仇兰芬等^[40]发现受桑天牛 *Apriona germar* 啃食的受害的桑 *Morus alba* 枝条气味对桑天牛长尾啮小蜂 *Aprostocetus fukutai* 引诱作用明显。寄主受害后, 所散发的化学信息物质成分多种多样。在中国, 红颈常室茧蜂 *Peristenus spretus* 是绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 的寄生蜂, 它会被绿盲蝽危害过的蓖麻 *Ricinus communis* 散发的信息物质吸引, 起作用的信息物质主要是异丙基甲苯和 4'-乙基苯乙酮^[41]。受南美斑潜蝇 *Liriomyza huidobrensis* 危害的豆科植物所挥发物 Z-3-己烯醇可有效地吸引寄生蜂 *Opius dissitus*, 并且, 该寄生蜂能通过信息物质区分寄主损伤和其他损伤。另外, 黄蚜小蜂 *Aphytis melinus* 依赖于红圆蚧 *Aonidiella aurantia* 危害后的大溪地酸橙 *Citrus latifolia* 挥发的 D-柠檬烯和罗勒烯来定位红圆蚧的栖境^[42]。丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 是一种多寄主型寄生蜂, 寄生多种双翅目的昆虫的蛹, 腐肉的气味对这个金小蜂有很强的吸引作用, 腐肉气味的中正丁酸和正丁醇能引起丽蝇蛹集金小蜂高度的嗅觉反应, 甲基二硫烷 (DMDS) 是腐肉气味中唯一能对丽蝇蛹集金小蜂产生引诱作用的挥发性化学物质^[43]。对于寄生蜂来说, 寄主受害的挥发性信息物质是各种寄主相关化合物的协同作用, 作为有用的寄主位置线索, 只有一小部分天然混合物介导了

对寄生蜂的吸引^[44]。美国白蛾和周氏啮小蜂的原始寄主危害同一寄主植物时,寄主植物受害挥发物可能对周氏啮小蜂产生同样的吸引作用,此种化合物成分及其对周氏啮小蜂行为影响目前还不清楚。

2.3 寄主本身信息物质

寄生蜂进入寄主栖境后,会进一步搜索寄主,在此阶段挥发性信息素和接触信息素同时会起作用。寄生蜂倾向于在近距离搜索寄主时利用寄主本身相关的气味,比如寄主体表挥发物、寄主唾液、寄主粪便、鳞片、产卵器分泌物等的信息化合物寻找寄主昆虫^[45]。例如,卵期寄生蜂主要靠寄主卵的气味来定位寄主,没有寄生经历的卵寄生蜂甲腹茧蜂 *Chelonus insularis* 的雌蜂会同时受到草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 卵和玉米 *Zea mays* 植株气味吸引;但是当寄生蜂有过寄生经历后,雌蜂会更灵敏的区分玉米植株上是否有寄主卵^[46]。幼虫期寄生蜂可被多种与寄主相关的信息物质所吸引。例如虫粪,仓储害虫的幼虫。寄生蜂肿腿蜂 *Holepyris sylvanidis* 会利用寄主虫粪气味找到拟谷盗 *Tribolium confusum*^[47]。象甲的幼虫寄生蜂 *Spintherus dubius*,不会被寄主幼虫的气味所吸引,而是被成虫的粪便所吸引^[48]。幼虫寄生蜂还会被补充营养的食物资源所吸引,例如花蜜,矢车菊 *Centaurea cyanus* 和大巢菜 *Vicia sativa* 的花能吸引盘绒茧蜂 *Cotesia rubecula* 去寄生菜粉蝶 *Pieris rapae*^[49]。低龄幼虫的寄生蜂还会被寄主卵的气味所吸引,黑胸姬蜂 *Hyposoter horticola* 是庆网蛱蝶 *Melitaea cinxia* 的幼虫寄生蜂,雌蜂会被寄主卵的气味吸引,以便取食卵片孵化好的幼虫。蛹期寄生蜂会被寄主茧、寄主体和寄主的虫粪所吸引,例如角壁蜂 *Osmia cornuta* 的茧和虫粪对蛹期寄生蜂金绿齿腿长尾小蜂 *Monodontomerus aeneus* 雌蜂有吸引作用,其中虫粪的吸引作用大于茧,而茧和虫粪混合吸引作用更强^[50]。周氏啮小蜂是美国白蛾蛹期的寄生蜂,已有研究证实了周氏啮小蜂会受到美国白蛾蛹和虫粪的信息物质吸引^[51-52],并鉴定了信息物质成分。美国白蛾化蛹时常被茧包裹,茧会对蛹的信息物质起到隔离作用,因此茧的信息物质对于周氏啮小蜂的定位美国白蛾起了更重要的作用。周氏啮小蜂还会利用寄主蛹与非寄主蛹的挥发性信息化合物差异确定寄主,Pan 等^[53]找到了周氏啮小蜂触角中正十二烯气味结合蛋白和受体基因,并证实了正十二烯是周氏啮小蜂区分寄主与非寄主的主要信息化合物^[54]。

2.4 寄主体的物理结构

寄生蜂接触到寄主后,成功的产卵到寄主体内或体表,是寄生成功的必要阶段,需要适应寄主体的物理特征^[55],寄主的物理状态会影响寄生蜂的产卵。对于暴露型的寄主,颜色会影响寄生蜂的寄生行为,瓢虫茧蜂 *Perilitus coccinellae* 会对与寄主类似的颜色彩色纸、金属和木块制成的模型也产生攻击行为。寄主体表的质地形状也会影响寄生蜂的产卵行为。Schmidt 等^[56]发现用作产卵模型的纸筒表面的质地和结构变化能明显影响褐足黑瘤姬蜂 *Pinpla instigator* 刺探纸筒模型的频率,寄生蜂喜欢选择表面光滑的纸筒刺蜇,末端封闭的纸筒更易受到寄生蜂攻击,而末端开口的纸筒总是被拒绝。蛛蜂 *Brachyapus nikkoensis* 会把卵产在蜘蛛 *Agelena sylvatica* 的头胸部坚硬的甲壳上,这样可以比产在腹部受到损坏的可能性小^[55]。对于坚硬的蛹体,产卵器通过上下两个鞘的往复运动使产卵期能够缓慢进入蛹体^[57]。周氏啮小蜂向美国白蛾蛹产卵,需要产卵器插入蛹体,蛹皮厚度和强度与周氏啮小蜂雌蜂产卵器长短、结构和强度密切相关,国内外还未见此方面的报道。

2.5 寄主营养

寄生蜂幼虫期生长发育以及成虫期繁殖所需营养全都来源于寄主,寄主的营养状况对寄生蜂的健康状态 and 适应性具有显著影响^[58]。有相关研究表明个体大、内容物含量更多的寄主能提高出蜂的数量、雌雄性比、寿命、耐饥饿能力。如郭明昉和张兢业^[59]以及陈锦宏等^[60]研究发现,松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 倾向于在个体大的寄主卵中产下更多的雌性后代,且从营养含量更高的柞蚕卵 *Antheraea pernyi* 中繁育的个体比米蛾卵 *Corcyra cephalonica* 繁殖出的寄生蜂个体更大,寄生能力更强。王华和习新强^[61]发现,寄生在体重较大的伊米果蝇 *Drosophila immigrans* 蛹中的毛锤角细蜂 *Trichopria drosophilae* 雌蜂的雌雄子代成蜂体重最大,忍受饥饿的时间最长,雌成蜂寿命最长并且抱卵量最多。同时,卵内营养不足可能导致寄生蜂放弃寄生或无法完成生长发育。宋凯等^[62]在对玉米螟赤眼蜂 *Trichogramma ostrinae* 对麦蛾 *Sitotroga cerealella* 卵的寄生研

究结果表明,12—24h 的寄主卵粒往往比高龄的卵粒更加吸引寄生蜂,卵龄越高的卵粒对寄生蜂吸引力降低可能由于高卵龄的寄主卵粒内部幼虫基本成型,其生长发育消耗了卵内的营养,从而导致寄生蜂放弃寄生。布拉迪小环腹瘿蜂幼蜂 *Leptopilina bouhardi* 在正常寄主黑腹果蝇幼虫 *Drosophila melanogaster* 体内能完成生长发育,但在无菌寄主体内无法借助寄主肠道微生物抑制寄主脂降解,从而无法提供布拉迪小环腹瘿蜂幼蜂生长发育所需营养成分,导致幼蜂出现大量死亡,无法发育至成蜂^[63]。还有研究发现添加 *E. separatae* 毒液来早期抑制寄主生长,降低了寄主质量,减少了寄生蜂幼虫的食物资源(例如脂肪体)会对寄生蜂的适存性产生严重影响^[64]。由此可见,新寄主必须提供充足的营养才能让寄生蜂成功寄生。

3 结论与讨论

通过文献的总结和凝练,本研究认为,多寄主型寄生蜂找到并寄生新寄主的影响因素主要有 5 个。首先是二者在空间和时间尺度上要有“相遇”的可能,即害虫的暴露时期与寄生蜂的繁殖期重合;第二是原始寄主和新寄主危害植物后,植物的挥发性物质存在相似之处,可吸引寄生蜂定位到新寄主的栖境,或者新寄主危害植物的挥发性物质中存在吸引寄生蜂产生搜索行为的特殊物质;第三,新寄主自身存在与寄生蜂原始寄主相似信息物质可被寄生蜂用于定位新寄主的精确位置,或者新寄主自身挥发性物质中存在与寄生蜂原始寄主结构相异,但功能一致的物质;第四,新寄主和原始寄主被寄生时期虫体的物理结构相似,利于寄生蜂接受并产卵。第五,寄生蜂产卵后,后代可以适应寄主体内环境而顺利发育到成虫。

随着对生态保护的要求越来越高,人们对于虫害的防治正从化学防治转向生物防治,对于生物防治技术也提出了更高的要求,利用本土天敌防治外来入侵害虫是一个很有前景的发展方向。目前国内外对周氏啮小蜂的分布范围和寄生应用效果的相关研究很多,但对关于影响寄生蜂寄主选择和转移的关键信息物质、物理因素以及寄生后寄生蜂是如何在寄主体内适应发育的研究较少。未来的研究应多关注本土天敌选择和转移到入侵生物的关键信息物质和物理因素及其能够在入侵生物体内寄生顺利发育的内在机理。

参考文献(References):

- [1] Van Driesche R G, Carruthers R I, Center T, Hoddle M S, Hough-Goldstein J, Morin L, Smith L, Wagner D L, Blossey B, Brancatini V, Casagrande R, Causton C E, Coetzee J A, Cuda J, Ding J, Fowler S V, Frank J H, Fuester R, Goolsby J, Grodowitz M, Heard T A, Hill M P, Hoffmann J H, Huber J, Julien M, Kairo M T K, Kenis M, Mason P, Medal J, Messing R, Miller R, Moore A, Neuenschwander P, Newman R, Norambuena H, Palmer W A, Pemberton R, Perez Panduro A, Pratt P D, Rayamajhi M, Salom S, Sands D, Schooler S, Schwarzlander M, Sheppard A, Shaw R, Tipping P W, van Klinken R D. Classical biological control for the protection of natural ecosystems. *Biological Control*, 2010, 54: S2-S33.
- [2] Kenis M, Hurley B P, Colombari F, Lawson S, Sun J H, Wilcken C, Weeks R, Sathyapala S. Guide to the classical biological control of insect pests in planted and natural forests. FAO Forestry Paper, 2019(182): 96.
- [3] Caltagirone L E, Douth R L. The history of the vedalia beetle importation to California and its impact on the development of biological control. *Annual Review of Entomology*, 1989, 34: 1-16.
- [4] Zhang Y B, Tian X C, Wang H, Castañé C, Arnó J, Wu S R, Xian X Q, Liu W X, Desneux N, Wan F H, Zhang G F. Nonreproductive effects are more important than reproductive effects in a host feeding parasitoid. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 11475.
- [5] Cock M J W, Murphy S T, Kairo M T K, Thompson E, Murphy R J, Francis A W. Trends in the classical biological control of insect pests by insects: an update of the BIOCAT database. *Biological Control*, 2016, 61(4): 349-363.
- [6] Kenis M, Hurley B P, Hajek A E, Cock M J W. Classical biological control of insect pests of trees: facts and figures. *Biological Invasions*, 2017, 19(11): 3401-3417.
- [7] EPPO. EPPO Global Database; *Hyphantria cunea* (HYPHCU), 2021.
- [8] Li X W, Liu Q, Bi H L, Wang Y H, Xu X, Sun W, Zhang Z, Huang Y P. piggyBac-based transgenic RNAi of serine protease 2 results in male sterility in *Hyphantria cunea*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2022, 143: 103726.
- [9] 国家林业和草原局. 国家林业和草原局公告第 6 号: 国家林业和草原局, 2024.
- [10] 杨忠岐. 中国寄生于美国白蛾的啮小蜂-新属-新种(膜翅目,姬小蜂科,啮小蜂亚科). *昆虫分类学报*, 1989(Z1): 117-123.
- [11] 苏智, 杨忠岐, 魏建荣, 王小艺. 白蛾周氏啮小蜂转主寄主的研究. *林业科学*, 2004, 40(4): 106-116.

- [12] 郑雅楠, 祁金玉, 孙守慧, 杨长成. 白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea* Yang 的研究和生物防治应用进展. 中国生物防治学报, 2012, 28(2): 275-281.
- [13] 岳喜强, 张贵民, 姜秀芹, 刘幸红. 聊城地区美国白蛾天敌种类调查及寄生性研究. 山东农业科学, 2016, 48(6): 95-98.
- [14] Xin B, Liu P X, Zhang S, Yang Z Q, Daane K M, Zheng Y N. Research and application of *Chouioia cunea* Yang (Hymenoptera: Eulophidae) in China. *Biocontrol Science and Technology*, 2017, 27(3): 301-310.
- [15] 魏建荣, 王传珍, 曲花荣, 杨忠岐, 邵凌松. 天敌昆虫对美国白蛾的生物控制研究. 林业科学, 2004, 40(2): 90-95.
- [16] 朱兴沛, 凌超, 张亮, 朱乾坤, 王新, 郭同斌. 利用白蛾周氏啮小蜂生物防治美国白蛾研究. 江苏林业科技, 2021, 48(5): 39-43.
- [17] Adams J V, Jones M L. Evidence of host switching: Sea lampreys disproportionately attack Chinook salmon when lake trout abundance is low in Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 2021, 47: S604-S611.
- [18] Doña J, Proctor H, Mironov S, Serrano D, Jovani R. Host specificity, infrequent major host switching and the diversification of highly host-specific symbionts: The case of vane-dwelling feather mites. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(2): 188-198.
- [19] Raymond L, Plantegenest M, Gagic V, Navasse Y, Lavandero B. Aphid parasitoid generalism: development, assessment, and implications for biocontrol. *Journal of Pest Science*, 2016, 89(1): 7-20.
- [20] Rahman S M M. 遗传室茧蜂的生物学特性及其对苜蓿盲蝽的生物防治潜力[D].北京: 中国农业科学院, 2014.
- [21] 刘万学, 王文霞, 王伟, 陆书龙, 万方浩. 异角亨姬小蜂生物学特性及其应用研究进展. 中国生物防治学报, 2013, 29(4): 613-619.
- [22] 杨磊. 蝇蛹金小蜂毒液组分及其对寄主免疫反应的调控作用[D].杭州: 浙江大学, 2020.
- [23] OLGA V. 中红侧沟茧蜂表皮蛋白的表达和功能研究[D].北京: 中国科学院大学, 2020.
- [24] 刘欢, 李磊, 牛黎明, 张方平, 韩冬银, 符悦冠. 寄主对蝇蛹金小蜂发育及寄生效能的影响. 生物安全学报, 2016, 25(3): 194-198.
- [25] Murdoch W W. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs*, 1969, 39(4): 335-354.
- [26] Chabert S, Allemand R, Poyet M, Eslin P, Gibert P. Ability of European parasitoids (Hymenoptera) to control a new invasive Asiatic pest, *Drosophila suzukii*. *Biological Control*, 2012, 63(1): 40-47.
- [27] Jones T S, Bilton A R, Mak L, Sait S M. Host switching in a generalist parasitoid: contrasting transient and transgenerational costs associated with novel and original host species. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(2): 459-465.
- [28] Rossi Stacconi M V, Buffington M, Daane K M, Dalton D T, Grassi A, Kaçar G, Miller B, Miller J C, Baser N, Ioriatti C, Walton V M, Wiman N G, Wang X G, Anfora G. Host stage preference, efficacy and fecundity of parasitoids attacking *Drosophila suzukii* in newly invaded areas. *Biological Control*, 2015, 84: 28-35.
- [29] Michael T. Smith, Roger W. Fuester, Joseph M. Tropp, Ellen M. Aparicio, Daria Tatman, Wildonger J A. Native natural enemies of native woodborers: potential as biological control agents for the Asian longhorned beetle, 2008.
- [30] Gaudon J M, Smith S M. Augmentation of native North American natural enemies for the biological control of the introduced emerald ash borer in central Canada. *Biological Control*, 2020, 65(1): 71-79.
- [31] 魏可. 多寄主型寄生蜂白蜡吉丁肿腿蜂应对环境变化的行为和发育策略研究[D].北京: 中国林业科学研究院, 2016.
- [32] Hérard F, Maspero M, Ramualde N. Potential candidates for biological control of the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*) and the *Citrus* longhorned beetle (*Anoplophora chinensis*) in Italy. *Journal of Entomological and Acarological research*, 2013, 45 (S1): 22.
- [33] 罗立平, 王小艺, 杨忠岐, 曹亮明. 美国白蛾防控技术研究进展. 环境昆虫学报, 2018, 40(4): 721-735.
- [34] 陈伟. 蝇蛹金小蜂重寄生与过寄生行为研究[D].芜湖: 安徽师范大学, 2016.
- [35] Schoeller E N, Redak R A. Host stage preferences of *Encarsia noyesi*, *Idioporus affinis*, and *Entedononecremnus krauteri*: parasitoids of the giant whitefly *Aleurodicus dugesii* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Environmental Entomology*, 2018, 47(6): 1493-1500.
- [36] Bruce T J A, Matthes M C, Chamberlain K, Woodcock C M, Mohib A, Webster B, Smart L E, Birkett M A, Pickett J A, Napier J A. *Cis*-Jasmone induces *Arabidopsis* genes that affect the chemical ecology of multitrophic interactions with aphids and their parasitoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(12): 4553-4558.
- [37] Yu H L, Zhang Y J, Wyckhuys K A G, Wu K M, Gao X W, Guo Y Y. Electrophysiological and behavioral responses of *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) to caterpillar-induced volatiles from cotton. *Environmental Entomology*, 2010, 39(2): 600-609.
- [38] 潘洪生, 赵秋剑, 赵奎军, 张永军, 吴孔明, 郭予元. 中红侧沟茧蜂对不同龄期棉铃虫幼虫及其为害棉株的趋性反应. 昆虫学报, 2011, 54(4): 437-442.
- [39] Vet L M, Dicke M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 1992, 37: 141-172.
- [40] 仇兰芬, 孙绪良, 孙守家, 高金玉. 桑天牛长尾啮小蜂的寄主搜索行为. 昆虫天敌, 2003, 25(1): 24-27.
- [41] Xiu C L, Dai W J, Pan H S, Zhang W, Luo S P, Wyckhuys K A G, Yang Y Z, Lu Y H. Herbivore-induced plant volatiles enhance field-level parasitism of the mirid bug *Apolygus lucorum*. *Biological Control*, 2019, 135: 41-47.

- [42] Mohammed K, Agarwal M, Du X B, Newman J, Ren Y L. Behavioural responses of the parasitoid *Aphytis melinus* to volatiles organic compounds (VOCs) from *Aonidiella aurantii* on its host fruit Tahitian lime fruit *Citrus latifolia*. *Biological Control*, 2019, 133: 103-109.
- [43] Frederickx C, Dekeirsschieter J, Verheggen F J, Haubruge E. Host-habitat location by the parasitoid, *Nasonia vitripennis* Walker (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Forensic Sciences*, 2014, 59(1): 242-249.
- [44] Morawo T, Fadamiro H. Identification of key plant-associated volatiles emitted by *Heliothis virescens* larvae that attract the parasitoid, *Microplitis croceipes*; implications for parasitoid perception of odor blends. *Journal of Chemical Ecology*, 2016, 42(11): 1112-1121.
- [45] Vinson S B. The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biological Control*, 1998, 11(2): 79-96.
- [46] Roque-Romero L, Cisneros J, Rojas J C, Ortiz-Carreón F R, Malo E A. Attraction of *Chelonus insularis* to host and host habitat volatiles during the search of *Spodoptera frugiperda* eggs. *Biological Control*, 2020, 140: 104100.
- [47] Fürstenau B, Adler C, Schulz H, Hilker M. Host habitat volatiles enhance the olfactory response of the larval parasitoid *Holepyris sylvanidis* to specifically host-associated cues. *Chemical Senses*, 2016, 41(7): 611-621.
- [48] Faraone N, Svensson G P, Anderbrant O. Attraction of the larval parasitoid *Spintherus dubius* (Hymenoptera: Pteromalidae) to feces volatiles from the adult *Apion* weevil host. *Journal of Insect Behavior*, 2017, 30(1): 119-129.
- [49] Fataar S, Kahmen A, Luka H. Innate and learned olfactory attraction to flowering plants by the parasitoid *Cotesia rubecula* (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae): Potential impacts on conservation biological control. *Biological Control*, 2019, 132: 16-22.
- [50] Filella I, Bosch J, Llusà J, Seco R, Peñuelas J. The role of frass and cocoon volatiles in host location by *Monodontomerus aeneus*, a parasitoid of Megachilid solitary bees. *Environmental Entomology*, 2011, 40(1): 126-131.
- [51] Zhu G, Pan L, Zhao Y, Zhang X, Wang F, Yu Y, Fan W, Liu Q, Zhang S, Li M. Chemical investigations of volatile kairomones produced by *Hyphantria cunea* (Drury), a host of the parasitoid *Chouioia cunea* Yang. *Bulletin of Entomological Research*, 2017, 107(2): 234-240.
- [52] Li T H, Che P F, Yang X B, Song L W, Zhang C R, Benelli G, Desneux N, Zang L S. Optimized pupal age of *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) enhanced mass rearing efficiency of *Chouioia cunea* Yang (Hymenoptera: Eulophidae). *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 3229.
- [53] Pan L N, Guo M Q, Jin X, Sun Z Y, Jiang H, Han J Y, Wang Y H, Yan C C, Li M. Full-length transcriptome survey and expression analysis of parasitoid wasp *Chouioia Cunea* upon exposure to 1-dodecene. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 18167.
- [54] Pan L N, Gao W F, Liu X Y, Qin D Y, Zhang T T, Ren R, Zhang W Y, Sun M D, Gao C Q, Bai P H, You W, Zhu G P, Li M. Parasitoids as taxonomists; how does the parasitoid *Chouioia cunea* distinguish between a host and a non-host? *Pest Management Science*, 2023, 79(11): 4547-4556.
- [55] Takasuka K, Fritzén N R, Tanaka Y, Matsumoto R, Maeto K, Shaw M R. The changing use of the ovipositor in host shifts by ichneumonid ectoparasitoids of spiders (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Parasite*, 2018, 25: 17.
- [56] Schmidt J M, Cardé R T, Vet L E M. Host recognition by *Pimpla instigator* F. (Hymenoptera: Ichneumonidae): preferences and learned responses. *Journal of Insect Behavior*, 1993, 6(1): 1-11.
- [57] Cerkvenik U, van de Straat B, Gussekloo S W S, van Leeuwen J L. Mechanisms of ovipositor insertion and steering of a parasitic wasp. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(37): E7822-E7831.
- [58] Maure F, Thomas F, Doyon J, Brodeur J. Host nutritional status mediates degree of parasitoid virulence. *Oikos*, 2016, 125(9): 1314-1323.
- [59] 郭明昉, 张兢业. 赤眼蜂寄生行为研究(IV)—子代数量分配和子代性分配. *昆虫天敌*, 1993, 15(2): 51-59.
- [60] 陈锦宏, 秦睿嫔, 王潇雨, 刘小侠, 张松斗, 李贞. 米蛾卵和柞蚕卵对松毛虫赤眼蜂人工扩繁效率影响的比较. *植物保护学报*, 2024, 51(4): 952-959.
- [61] 王华, 习新强. 寄主对毛锤角细蜂雌雄后代的差异性影响. *昆虫学报*, 2024, 67(7): 923-931.
- [62] 宋凯, 何运转, 郑礼. 麦蛾卵龄对玉米螟赤眼蜂寄生选择及后代质量指标的影响. *中国生物防治学报*, 2014, 30(5): 618-623.
- [63] Zhou S C, Lu Y Q, Chen J N, Pan Z Q, Pang L, Wang Y, Zhang Q C, Strand M R, Chen X X, Huang J H. Parasite reliance on its host gut microbiota for nutrition and survival. *The ISME Journal*, 2022, 16(11): 2574-2586.
- [64] Nakamatsu Y, Kuriya K, Harvey J A, Tanaka T. Influence of nutrient deficiency caused by host developmental arrest on the growth and development of a koinobiont parasitoid. *Journal of Insect Physiology*, 2006, 52(11/12): 1105-1112.