

番茄感染双生病毒对叶毛密度和海氏桨角蚜小蜂搜寻行为及适合性的影响

潘登^{1,2}, 王岚岚², 刘树生², 李元喜^{1,*}, 刘银泉^{2,*}

(1. 南京农业大学植物保护学院昆虫系, 南京 210095;

2. 浙江大学昆虫科学研究所, 农业部农业昆虫学重点实验室, 杭州 310058)

摘要: 植物病毒可通过影响植物形态和生理特性从而对媒介昆虫和寄生性天敌产生作用。然而, 在植物-媒介昆虫-寄生蜂三营养级关系研究中有关植物病毒的影响很少被考虑。本研究测定和分析了番茄植株感染番茄黄化曲叶病毒(*tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV)后叶毛密度的变化及对烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 重要寄生性天敌海氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati* Zolnerowich and Rose 行为与适合性的影响。结果表明: 携带 TYLCV 病毒番茄植株叶毛密度显著增加, 为健康植株叶毛密度的 1.8 倍。海氏桨角蚜小蜂在带毒植株叶片上的寄主处置时间和寄主块停留时间显著长于其在健康植株叶片上的时间, 分别为其 2 倍和 1.5 倍, 但寄生蜂的寄生率、羽化率及发育历期差异不显著 ($P > 0.05$)。本文首次报道了双生病毒侵染可引起叶毛密度的增加, 对理解植物-双生病毒-烟粉虱-寄生蜂四方关系提供了新的数据。

关键词: 番茄黄化曲叶病毒; 烟粉虱; 海氏桨角蚜小蜂; 寄主块停留时间; 叶片表面特征; 叶毛密度; 植物-病毒-媒介昆虫-天敌关系

中图分类号: Q965.8 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2013)06-0644-08

Effects of begomovirus infection of tomato plants on leaf trichome density and foraging performance and fitness of *Eretmocerus hayati* (Hymenoptera: Aphelinidae), a parasitoid of the whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae)

PAN Deng^{1,2}, WANG Lan-Lan², LIU Shu-Sheng², LI Yuan-Xi^{1,*}, LIU Yin-Quan^{2,*} (1. Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Key Laboratory of Agricultural Entomology of Ministry of Agriculture, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: Plant viruses can induce changes in plant morphology and physiology, which may affect the performance of the insect vectors and parasitoids. However, the impact of plant viruses has been rarely considered in the research of this type of plant-vector-parasitoid interactions. In this study, we tested and analyzed the effects of the begomovirus, *tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV), on the leaf trichome density of tomato and the foraging performance and fitness of the whitefly parasitoid, *Eretmocerus hayati* Zolnerowich and Rose. Our results showed that viral infection of tomato led to a significant increase of leaf trichome density, which in virus-infected plants was 1.8 times as high as that in uninfected plants. The host handling time and patch residence time of the parasitoid on virus-infected plants were 2- and 1.5-fold as high as that on uninfected plants, respectively. However, the parasitism rates, emergence rates and developmental durations of the parasitoid on infected and uninfected plants were similar. This is the first report of begomovirus-induced increase of plant leaf trichomes and its effects on a parasitoid, and it provides new data for understanding the interactions between plants, begomoviruses, whiteflies and parasitoids.

Key words: *Tomato yellow leaf curl virus*; *Bemisia tabaci*; *Eretmocerus hayati*; patch residence time; leaf surface feature; trichome density; plant-virus-vector-natural enemy interactions

基金项目: 国家自然科学基金项目(31071736); 浙江省教育厅项目(Y200909516); 中央高校基本科研业务费专项(2012FZA6016)

作者简介: 潘登, 女, 1988 年生, 辽宁铁岭人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: dengpan1988@163.com

* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: yxli@njau.edu.cn; yqliu@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2013-01-30; 接受日期 Accepted: 2013-03-24

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 属于半翅目粉虱科, 是由至少 31 个外部形态无法区分的隐种组成的物种复合体 (De Barro *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012; 刘银泉和刘树生, 2012)。其中的 Middle East-Asia Minor 1 (MEAM1) 和 Mediterranean (MED) 两个隐种 (原先分别称为 B 和 Q 生物型) 先后入侵到全球多个国家和地区, 成为多种蔬菜、棉花和园林花卉等植物的主要害虫, 因其危害严重而广受关注 (Brown *et al.*, 1995; Oliveira *et al.*, 2001; 刘树生等, 2005; Liu *et al.*, 2007; De Barro *et al.*, 2011)。烟粉虱除直接危害作物外, 还可传播多种植物病毒, 特别是传播双生病毒 (Fauquet and Stanley, 2005)。其中, 番茄黄化曲叶病毒 (tomato yellow leaf curl virus, TYLCV) 仅通过烟粉虱传播, 在 2005 年侵入我国东部沿海的浙江、上海和江苏等地, 造成病毒病严重发生 (王冬生等, 2006; 赵统敏等, 2007; Mugiira *et al.*, 2008)。之后, 双生病毒引起的番茄病毒病在全国迅速蔓延, 造成我国多个省份番茄损失严重。例如, 2009 年番茄黄化曲叶病毒病在我国发病面积 300 多万亩, 直接经济损失高达数十亿元人民币 (<http://www.ampcn.com/news/detail/57365.asp>)。近年来的发展趋势还表明, 入侵烟粉虱及其所传双生病毒, 在今后一段时间仍是我国番茄作物生产中所必须应对的重大有害生物。

对于入侵烟粉虱及其所传双生病毒病的防治, 目前以化学防治方法为主。但是, 持续有效治理烟粉虱及双生病毒的根本途径是应用包括物理防治和生物防治措施在内的多种方法开展综合治理。在已知的烟粉虱寄生性天敌中, 海氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati* Zolnerowich and Rose 是近年来发现的一种专一寄生烟粉虱的重要寄生蜂, 最早在巴基斯坦被发现, 美国在 20 世纪 90 年代引入后用于防治 MEAM1 烟粉虱并获得成功 (Zolnerowich and Rose, 1998)。2004 年澳大利亚从美国引进该蜂防治 MEAM1 烟粉虱也获得成功 (De Barro and Coombs, 2009)。2008 年该蜂被引入我国并已开展了部分研究工作 (邵家斌等, 2010; 匡炜等, 2011; Yang and Wan, 2011; 戴鹏等, 2012)。

有关寄主植物-烟粉虱-天敌之间三营养级相互关系已有过详细报道 (Inbar and Gerling, 2008)。近年来, 媒介昆虫烟粉虱-双生病毒-寄主植物三方关系也是关注的一个热点 (栾军波和刘树生, 2010)。从生态学角度考虑, 植物-病毒-媒介昆虫三方关系还受到天敌因素的制约, 并与天敌相互作用。由于

植物被病毒侵染后常常导致植株叶片扭曲、皱缩及生长缓慢等症状从而影响叶片表面特性, 而叶片表面特性 (特别是叶毛的疏密等) 会影响寄生蜂等天敌的行为 (Inbar and Gerling, 2008), 而且植株被病毒侵染后也会对烟粉虱的适合性带来一定的影响 (栾军波和刘树生, 2010), 因此, 植物感染双生病毒后可能会对烟粉虱寄生蜂的搜寻行为 (foraging behavior) 和适合性产生直接或间接的影响。由于寄生蜂搜寻行为和效率直接影响寄生蜂的繁殖成功率和种群增长, 因此在行为生态学理论研究和寄生蜂释放应用中都受到重视 (Wajnberg *et al.*, 2008; 刘银泉, 2009)。本研究以番茄为植物材料, 调查植物感染 TYLCV 病毒后叶毛密度的变化, 研究植物感毒对烟粉虱寄生性天敌海氏桨角蚜小蜂的搜寻行为、寄生数、羽化数、寄生率、羽化率及寄生蜂发育历期等的影响, 并探讨叶毛密度的变化对寄生蜂搜寻行为的作用关系, 以了解植物带毒对烟粉虱寄生蜂的行为等生物学特性的影响, 为利用海氏桨角蚜小蜂防治烟粉虱及控制双生病毒病的发生提供基础信息。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试昆虫: 烟粉虱 MEAM1 隐种于 2008 年采自浙江温州地区甘蓝作物, 室内以棉花为寄主继代饲养, 每连续饲养 3 代进行检测以保证隐种的纯度。试验开始时继代种群已连续饲养 60 余代, 从中取出约 150 头烟粉虱建立试验种群。海氏桨角蚜小蜂于 2008 年由中国农业科学院植物保护研究所引进, 以棉花上饲养的 MEAM1 烟粉虱为寄主继代饲养。以上两种昆虫种群均在 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 60% ~ 80%, 14L:10D 条件下的养虫室内饲养。

1.1.2 供试植物: 番茄 *Solanum lycopersicum*, 品种为合作 903。番茄幼苗用配方营养土 (泥炭:珍珠岩:蛭石:有机肥按 5:1:1:1 体积比混合) 种植于直径 120 mm 塑料盆中, 在玻璃温室内培养到实验所需生长阶段。

1.1.3 供试病毒: 番茄黄化曲叶病毒 (TYLCV) 的农杆菌侵染体克隆由浙江大学生物技术研究所周雪平实验室构建并提供。

1.2 番茄带毒植株的获取

当番茄幼苗生长到 3 ~ 4 片真叶期时, 利用一次性注射器将带毒菌液注射到番茄植株的茎部和叶

柄韧皮部中,每株植株用菌液 0.2 mL,获得 TYLCV 接种的植株。15 d 后取心叶发黄卷曲的植株经 PCR 检测,确定带毒后备用。同时准备相同数量的未接毒番茄植株作为对照,本文中称为健康番茄。

1.3 烟粉虱若虫的准备

取长势一致的健康番茄和带毒番茄各 10 株,置于 $26 \pm 1^\circ\text{C}$, RH $65\% \pm 5\%$, 光周期 14L:10D 的人工气候箱内培养,每天取健康番茄和带毒番茄各一株,选植株中部叶片小叶 3 片,每张小叶片夹一个夹叶笼[直径 3 cm,根据臧连生等(2005)改进],每夹叶笼中接入 10 对烟粉虱成虫。烟粉虱产卵 12 h 后把所有成虫移走,待所产卵发育到 2 龄若虫时备用。

1.4 海氏浆角蚜小蜂的准备

实验前两天将带有寄生蜂蛹的棉花植株去除已羽化烟粉虱及寄生蜂成虫后转移到一个干净无虫养虫笼内(规格:60 cm × 60 cm × 60 cm),次日清晨将新羽化的小蜂雌雄配对引入到指形管中,并放入一蘸有 15% 蜂蜜水的滤纸条,早、中、晚各更换一次滤纸条以保证蜂的营养。培养 24 h 后已交配的雌蜂用于试验。

1.5 叶毛密度的测量

选择植株大小相似的健康番茄和带毒番茄各 3 株,每株取植株中部叶面积大小相近的叶片 2 片,每一叶片选取紧靠中间段主脉及主脉两侧到叶边缘中间位置各一处共 3 个观测点,观测点为直径 4 mm 的圆。选取观测点后,在室温状态下放置 1 h,然后在解剖镜下观测并记录观测点内叶毛数。

1.6 寄生蜂搜寻行为及羽化和发育历期观察

接蜂前将带有 20 ~ 30 头烟粉虱若虫的番茄叶片带柄剪下,用湿润脱脂棉包住叶柄保湿,番茄叶片正面朝下置于培养皿内,在解剖镜下检查烟粉虱若虫数目,使每张叶片保留烟粉虱 2 龄若虫 10 头,同时在纸上制作对应草图,标记好每头若虫的相对位置,以便于观察时辅助记录被寄生的个体及是否有过寄生发生。多余的若虫用昆虫针除去,带有剩余 10 头烟粉虱若虫的番茄叶片即定义为寄生蜂活动的寄主块(host patch)。将单头雌蜂引入到寄主块上,在显微镜下直接观察,用 OBSERVER 软件(荷兰 Noldus 公司生产)记录寄生蜂爬行、取食、寄生、休息和清洁等行为及各行为所持续的时间。本研究中,把寄生蜂在寄主块上爬行时间记作寄主搜索时间(host searching time),把寄生、取食寄主及其间的休息和清洁所持续时间记作寄主处置时间

(host handling time),当寄生蜂飞离叶片或者爬到叶片正面并持续 3 min 以上时观察终止。如果寄生蜂仅在叶片上短暂爬行但没有产卵寄生,则此次观察数据记为无效数据,在统计分析时排除。实验在 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 60% ~ 80% 的室内进行,每天 10:00 - 15:00 之间接蜂观察。每天测试时所取用的健康和带毒番茄叶片(寄主块)顺序交错,隔日顺序互换,以消除开始时间的先后对寄生蜂行为的影响。根据寄生蜂寄主块停留时间(patch residence time)的不同,在保证健康和带毒番茄叶片各有一个重复完成时,每天先后观察 2 ~ 4 头寄生蜂搜寻行为,所有观察共持续了 18 d。每天观察结束时将寄主块置于塑料盒改造成的养蜂盒内用植物营养液在 $26 \pm 1^\circ\text{C}$, RH $65\% \pm 5\%$, 光周期 14L:10D 的人工气候箱内继续培养,根据需要及时添加营养液。8 d 后每 24 h 检查并记录寄主块内寄生蜂的发育和羽化情况,统计并计算各寄主块内寄生蜂的羽化数和羽化率(羽化数/寄生数),以及从卵发育到成蜂的发育历期,分析番茄感毒对寄生蜂生长发育的影响。

1.7 数据处理

利用 STATISTICA 分析软件,对符合伽玛分布(gamma distribution)的寄生蜂寄主块停留时间用广义线性模型(generalized linear model),以对数为连系函数(link function)进行比较分析。对健康和带毒番茄上的寄生蜂的寄生数、羽化数、寄生率、羽化率、发育历期以及叶片单位面积内叶毛数目等进行 *t* 检验,其中百分数数据用反正弦平方根转换后分析。同一叶片上 3 个观测点之间叶毛密度的差异显著性用单因子方差分析(ANOVA)进行比较。

2 结果与分析

2.1 健康番茄与带毒番茄叶毛密度差异

同一叶片上的 3 个观测点之间叶毛密度没有显著差别(健康番茄: $F_{2,15} = 0.82$, $P = 0.46$; 带毒番茄: $F_{2,15} = 0.43$, $P = 0.66$),因此,同一叶片的 3 个观测点数据汇总后一起进行分析。带毒番茄和健康番茄的平均叶毛密度分别为 48.7 和 26.9 根/ mm^2 ,带毒番茄叶毛密度显著要高,约为健康番茄的 1.8 倍(图 1)。

2.2 寄生蜂搜寻行为观察

将寄生蜂只是短暂爬行没有成功寄生的记录剔除后,在健康和带毒番茄寄主块上观察寄生蜂行为

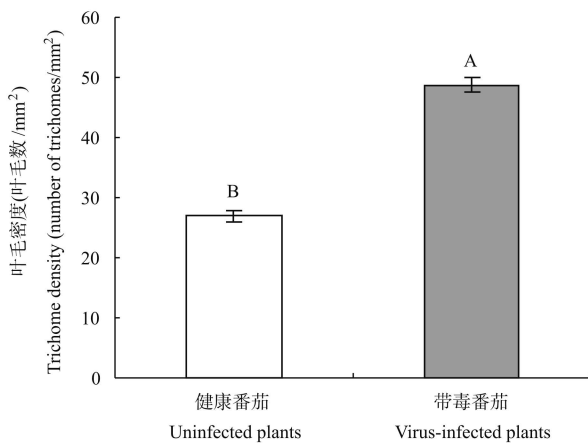


图1 健康番茄和带毒番茄的叶毛密度

Fig. 1 Leaf trichome density of the uninfected and virus-infected tomato plants

图中数据为平均值 \pm 标准误; 柱上不同字母表示差异极显著 ($P < 0.001$, t 检验)。Data in the figure are represented as mean \pm SE. Different letters above bars indicate extremely significant difference at the 0.001 level (t -test).

分别获得 16 个有效重复。当海氏桨角蚜小蜂被引入到叶片上时, 多数寄生蜂立即开始搜索, 一边爬行一边用触角敲打叶片表面。当探测到烟粉虱若虫时, 寄生蜂围绕寄主顺时针或逆时针方向边爬行边用触角敲打寄主, 选择适当的角度和位置进行寄生或刺探, 通常经历 2~3 个反复后开始插入产卵器进行寄生。寄生烟粉虱若虫时, 寄生蜂将产卵器插到烟粉虱若虫及其附着的叶片之间, 寄生过程中可观察到多数寄生蜂双翅竖起并拢, 排卵时, 其腹部下侧不停地轻微颤动, 从侧面可观察到腹部有类似“泵动”现象。取食烟粉虱时, 寄生蜂首先用产卵器将烟粉虱若虫体壁刺破, 然后用口器取食寄主体液, 此过程一般反复 3~4 次。完成一次寄生或取食的时间在本文中定义为从寄生蜂用触角敲打寄主开始直到寄生蜂拔出产卵器或停止取食并离开寄主结束。寄生蜂每完成一次寄生或取食时, 大多会在寄主附近静止休息片刻, 然后用前足清洁触角、用后足清洁翅。

本研究中, 海氏桨角蚜小蜂在部分重复中有过寄生现象发生, 健康番茄和带毒番茄叶片上分别共有 4 头和 7 头烟粉虱被过寄生一次(分属于 4 个和 6 个重复中), 所占被寄生个体的百分比分别为 7.5% 和 10.0%。由于过寄生比例不高, 且寄生蜂在带毒和健康番茄叶片上都有过寄生现象, 因此, 这些过寄生发生的时间在计算各重复中寄生蜂总寄生时间及平均寄生单头所需时间时均包括在内, 但

在统计寄生数时不重复计算个数。观察中发现寄生蜂取食烟粉虱若虫的比例较低, 在 16 个重复中健康番茄和带毒番茄上各有 3 头烟粉虱被取食(分属于 3 个重复中), 所占百分比均不到 2%。

比较寄生蜂在带毒番茄和健康番茄叶片上的寄主块停留时间, 寄生蜂在前者的停留时间是后者的 1.5 倍, 显著长于后者(表 1)。其中寄生蜂在带毒番茄叶片上的寄主处置时间和寄主搜索时间均长于其在健康番茄上的时间, 在带毒番茄叶片上的寄主处置时间约是在健康番茄叶片上的 2 倍, 差异显著, 但寄主搜索时间在两类番茄叶片间差异不显著(表 1)。在寄主处置行为中, 寄生蜂的总寄生时间在两类番茄叶片间存在显著差异, 在带毒番茄上的时间显著长于其在健康番茄植株上的时间。蜂在带毒番茄叶片上平均寄生一头烟粉虱若虫所用时间略高于在健康番茄叶片上的结果, 但差异不显著, 每一寄主块中烟粉虱若虫的被寄生率存在类似结果(表 1)。在带毒番茄叶片上寄生蜂取食一头寄主所用时间约是其在健康番茄叶片所需时间的 2.3 倍, 差异显著(表 1)。从寄生蜂在寄主块内的搜寻效率分析, 单位时间内(每 600 s)寄生蜂在带毒番茄上寄生烟粉虱的数量比其在健康番茄叶片稍低, 但二者差异未达显著水平(表 1)。

2.3 番茄带毒后对烟粉虱寄生蜂生长发育的影响

海氏桨角蚜小蜂后代羽化率在带毒番茄和健康番茄间无显著差异(图 2)。平均每头雌蜂最终从带毒番茄叶片和健康番茄叶片上的烟粉虱寄主中成功羽化出来的子代蜂数分别为 2.1 ± 0.4 和 1.9 ± 0.4 头, 差异不显著($P = 0.76$)。从卵到成蜂的发育历期在两类番茄植株间也无显著差异($P = 0.35$)(图 3)。

3 讨论

本研究结果表明, 番茄感染 TYLCV 病毒后使得烟粉虱寄生蜂的寄主块停留时间显著延长, 其中寄生蜂对烟粉虱的处置时间显著增加, 而其寄主搜索时间差别不显著(表 1)。另外, 番茄带毒导致番茄叶毛密度显著高于健康番茄(图 1)。结合对寄生蜂寄生行为的直接观察, 我们推测寄生性天敌的搜寻行为变化与番茄带毒导致的叶毛密度变化等叶片表面特征的改变有一定的关系。我们在观察中发现, 寄生蜂在寄生或取食寄主前围绕寄主顺时针或逆时针转动, 同时用触角探测寄主, 在找到合适的位置后才会用产卵器进行钻刺, 而叶毛会影响寄生

表 1 海氏桨角蚜小蜂在番茄叶片上的搜寻行为
Table 1 Foraging behaviour of *Eretmocerus hayati* on tomato leaflets

处理 Treatment	重复数 Number of patches tested	寄主处置时间 Host handling time (s)						搜索时间(s) Searching time per patch	寄生率(%) Parasitism rate of whiteflies	单位时间内(600 s)被 寄生若虫数量 Number of nymphae parasitized in 600 s
		寄主块停留时间(s) Patch residence time	总处置时间 Total handling time per patch	每寄主块上寄生时间 Time for parasitizing per patch	寄生单头若虫时间 Time for parasitizing a host nymph	寄生单头若虫时间 Feeding time on a host nymph	取食单头若虫时间 Feeding time on a host nymph			
健康番茄 Uninfected tomato	16	1 509.0 ± 191.2	564.6 ± 91.8	245.2 ± 36.6	72.5 ± 5.8	497.8 ± 29.2	944.4 ± 135.9	33.1 ± 5.3	1.5 ± 0.2	
带毒番茄 Virus-infected tomato	16	2 274.9 ± 258.2	1 106.0 ± 179.0	406.1 ± 62.4	89.6 ± 9.2	1 132.1 ± 46.7	1 168.8 ± 130.8	43.8 ± 6.4	1.3 ± 0.1	
显著性统计 <i>P</i> 值 <i>P</i> value		0.024	0.012	0.034	0.12	0.008	0.88	0.20	0.42	

每寄主块(叶片)上各有 10 头烟粉虱寄主。Each patch (leaflet) contains 10 whitefly hosts.

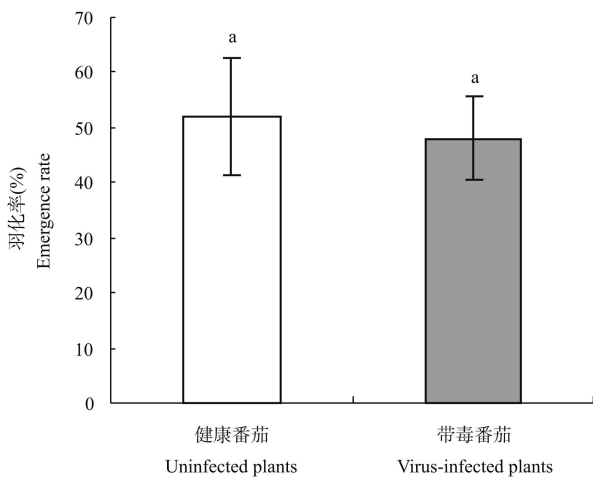


图2 海氏桨角蚜小蜂寄生健康和带毒番茄上烟粉虱其后代的羽化率

Fig. 2 Emergence rate of *Eretmocerus hayati* on *Bemisia tabaci* reared on the uninfected and virus-infected tomato plants
图中数据为平均值 \pm 标准误; 柱上相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$, t 检验); 图3同。Data in the figure are represented as mean \pm SE. The same letters above bars indicate no significant difference at the 0.05 level (t -test). The same for Fig. 3.

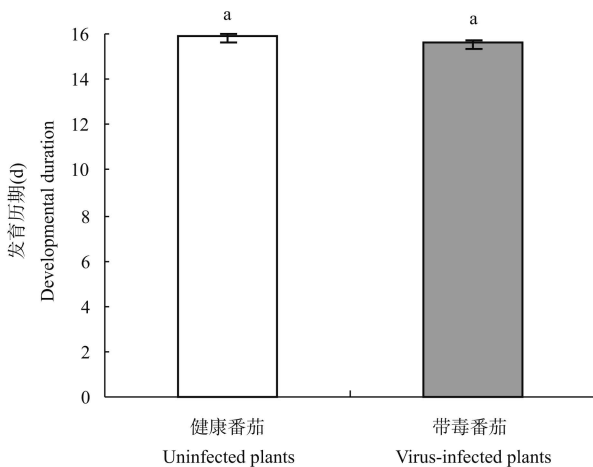


图3 海氏桨角蚜小蜂寄生健康和带毒番茄上烟粉虱后代从卵到成蜂的发育历期

Fig. 3 Developmental duration from egg to adult of *Eretmocerus hayati* on *Bemisia tabaci* reared on the uninfected and virus-infected tomato plants

蜂寻找到合适的位置和角度。因此,番茄感毒后叶毛密度的增加使得寄生蜂需要花费更多时间来处置寄主,从而增加其寄主块停留时间。观察中还发现,叶毛密度的增加干扰了寄生蜂在叶片上的爬行,这使得其在寄主块上的搜索时间也略有增加(表1)。此外,尽管实验设计中选择同样大小的叶片开展实验,但由于带毒后番茄生长相对缓慢,带

毒番茄叶片在开始接蜂时总体上略小于健康番茄叶片,而寄主块上烟粉虱若虫数目相同,这导致了带毒番茄叶片上寄主密度略高,所以这可能是寄生蜂在带毒叶片上寄生烟粉虱的数量稍多于健康番茄上的烟粉虱的一个原因(表1)。寄生蜂取食单头烟粉虱所用时间虽然差别显著,但在160头烟粉虱中只有3头被取食,其所占比重较低,因此,寄生蜂处置烟粉虱时间的增加应当是多种处置行为(寄生、取食等)共同作用的结果,不是某一特定行为花费时间显著增加所致。虽然蜂在带毒番茄上的寄主处置时间显著延长,但用单位时间内寄生烟粉虱的数量进行分析时,蜂在带毒番茄上的搜寻效率仅略低于在正常番茄上的搜寻效率,差异未达显著水平(表1),这一点可能和带毒叶片上烟粉虱密度略高有关。

海氏桨角蚜小蜂分别以带毒番茄与健康番茄叶片上的烟粉虱为寄主时,其寄生率、羽化数、羽化率、发育历期均无显著差异,这意味着番茄感染TYLCV对寄生蜂的生殖适合性未产生显著影响(图2和3,表1)。由于烟粉虱在携带TYLCV病毒的番茄上取食较短时间内就能获毒,而烟粉虱在带毒番茄与健康番茄上适合性无显著差异(Liu *et al.*, 2009),本文所用的番茄品种、病毒株和烟粉虱隐种与Liu等(2009)的相同,因此,本文结果表明,番茄带毒对寄生蜂的生长发育也无显著影响。寄生蜂在番茄上的发育历期也与匡炜等(2011)的研究结果基本一致。

植物-病毒-媒介昆虫三方关系的研究较多,但在研究三方关系时同时考虑第三营养级作用而开展的植物-病毒-媒介昆虫-天敌四方关系的研究较少,目前的研究主要和蚜虫相关(Jeger *et al.*, 2012)。在植物-病毒-蚜虫-寄生蜂的研究系统中,分别以燕麦-大麦黄矮黄症病毒(*barley yellow dwarf luteovirus*)-麦长管蚜 *Sitobion avenae* 和莴苣-芜菁黄化病毒(*turnip yellows virus*)-马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 为研究体系,发现无网长管蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 受植物病毒的影响会导致其存活率下降和发育时间延长(Christiansen-Weniger *et al.*, 1998; Calvo and Fereres, 2011),这是由于植物病毒诱导寄主植物生理状态改变从而影响介体蚜虫的发育适合性所致。本研究中以番茄-番茄黄化曲叶病毒-MEAM1烟粉虱-海氏桨角蚜小蜂为研究系统,由于双生病毒不引起媒介昆虫烟粉虱适合性发生显著变化(Liu *et al.*, 2009),因此也比较容易理

解本实验结果中寄生蜂生长发育等适合性在两类番茄间无显著差异这一现象。然而,植物带毒后引起叶毛密度的增加使得寄生蜂处置寄主时间增加,延长了其寄主块停留时间,并可能进一步影响了寄生蜂在寄主块内的搜寻效率。此外,寄主块时间的延长会增加不同个体在同一寄主块相遇的概率,可能会增加种内竞争或干扰风险,从而对种群的增长产生一定影响。

不同种类或者不同品种植物叶毛等叶片表面特征对植食性昆虫及天敌的影响的研究已开展了很多 (McAuslane *et al.*, 1995; Headrick *et al.*, 1996; Schoonhoven *et al.*, 2005; Inbar and Gerling, 2008; 谢辉等, 2012), 例如, 有研究显示植物受植食性昆虫取食可以引起一些新生叶片的叶毛密度增加, 这被认为是叶毛可起防御作用的一个证明 (Traw and Dawson, 2002; Schoonhoven *et al.*, 2005)。然而不同种类的天敌对叶毛密度不同的植物的选择偏好性、以及叶毛对于天敌昆虫搜寻行为和寄生率的影响并不一致 (McAuslane *et al.*, 1995; Inbar and Gerling, 2008), 提示我们需要针对不同的种类及生态条件区别对待叶毛的作用。但据我们所知, 病毒侵染植物后引起叶毛密度发生变化并影响寄生蜂搜寻行为的研究在之前并未见有报道, 本文的研究结果为目前兴起的植物-双生病毒-烟粉虱-寄生蜂四方关系的研究提供了直接证据, 也为利用海氏桨角蚜小蜂防治烟粉虱及控制双生病毒病的发生提供了有益的信息。

参考文献 (References)

- Brown JK, Frohlich DR, Rosell RC, 1995. The sweetpotato or silverleaf whiteflies: biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex? *Annu. Rev. Entomol.*, 40: 511–534.
- Calvo D, Fereres A, 2011. The performance of an aphid parasitoid is negatively affected by the presence of a circulative plant virus. *BioControl*, 56(5): 747–757.
- Christiansen-Weniger P, Powell G, Hardie J, 1998. Plant virus and parasitoid interactions in a shared insect vector/host. *Entomol. Exp. Appl.*, 86(2): 205–213.
- Dai P, Ruan CC, Zang LS, Wan FH, 2012. Host feeding and parasitism of *Eretmocerus hayati* on different nymphal stages of *Bemisia tabaci* “Q”. *Journal of Biosafety*, 21(1): 9–13. [戴鹏, 阮长春, 臧连生, 万方浩, 2012. 海氏桨角蚜小蜂对不同龄期“Q”烟粉虱的取食和寄生反应. *生物安全学报*, 21(1): 9–13]
- De Barro PJ, Coombs MT, 2009. Post-release evaluation of *Eretmocerus hayati* Zolnerowich and Rose in Australia. *Bull. Entomol. Res.*, 99(2): 193–206.
- De Barro PJ, Liu SS, Boykin LM, Dinsdale AB, 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annu. Rev. Entomol.*, 56: 1–19.
- Fauquet CM, Stanley J, 2005. Revising the way we conceive and name viruses below the species level: a review of geminivirus taxonomy calls for new standardized isolate descriptors. *Arch. Virol.*, 150(10): 2151–2179.
- Headrick DH, Bellows TS, Perring TM, 1996. Behaviors of female *Eretmocerus* sp. nr. *californicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) attacking *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on cotton, *Gossypium hirsutum* (Malvaceae), and melon, *Cucumis melo* (Cucurbitaceae). *Biol. Control*, 6(1): 64–75.
- Inbar M, Gerling D, 2008. Plant-mediated interactions between whiteflies, herbivores, and natural enemies. *Annu. Rev. Entomol.*, 53: 431–448.
- Jeger M, Chen ZY, Cunningham E, Martin G, Powell G, 2012. Population biology and epidemiology of plant virus epidemics: from tripartite to tritrophic interactions. *Eur. J. Plant Pathol.*, 133(1): 3–23.
- Kuang W, Yang NW, Wan FH, Yuan ZM, 2011. Effects of temperatures and *Bemisia tabaci* (Gennadius) reared on different host plants on development and reproduction of parasitoid, *Eretmocerus hayati* (Zolnerowich and Rose). *Chinese Journal of Biological Control*, 27(2): 152–156. [匡炜, 杨念婉, 万方浩, 袁哲明, 2011. 温度和烟粉虱寄主植物对海氏桨角蚜小蜂生物学特性的影响. *中国生物防治学报*, 27(2): 152–156]
- Liu J, Zhao H, Jiang K, Zhou XP, Liu SS, 2009. Differential indirect effects of two plant viruses on an invasive and an indigenous whitefly vector: implications for competitive displacement. *Ann. Appl. Biol.*, 155(3): 439–448.
- Liu SS, Colvin J, De Barro PJ, 2012. Species concepts as applied to the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: how many species are there? *Journal of Integrative Agriculture*, 11(2): 176–186.
- Liu SS, De Barro PJ, Xu J, Luan JB, Zang LS, Ruan YM, Wan FH, 2007. Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 318(5857): 1769–1772.
- Liu SS, Zhang YJ, Luo C, Wan FH, 2005. *Bemisia tabaci*. In: Wan FH, Zheng XB, Guo JY eds. *Biology and Management of Invasive Alien Species in Agriculture and Forestry*. Science Press, Beijing. 69–128. [刘树生, 张友军, 罗晨, 万方浩, 2005. 烟粉虱. 见: 万方浩, 郑小波, 郭建英 主编. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京: 科学出版社. 69–128]
- Liu YQ, 2009. Economic Foraging Decisions: the Behavioral Response of the Parasitoid, *Venturia canescens*. PhD Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [刘银泉, 2009. 仓蛾姬蜂觅食行为的经济决策. 杭州: 浙江大学博士学位论文]
- Liu YQ, Liu SS, 2012. Species status of *Bemisia tabaci* complex and their distribution in China. *Journal of Biosafety*, 21(4): 247–255. [刘银泉, 刘树生, 2012. 烟粉虱的分类地位及在中国的分布. *生物安全学报*, 21(4): 247–255]
- Luan JB, Liu SS, 2010. Roles of vector-virus-plant interactions in biological invasions. *Biodiversity Science*, 18(6): 598–604. [栾军波, 刘树生, 2010. 媒介昆虫-病毒-植物互作对生物入侵的影响. *生物多样性*, 18(6): 598–604]

- McAuslane HJ, Johnson FA, Colvin DL, Sojack B, 1995. Influence of foliar pubescence on abundance and parasitism of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on soybean and peanut. *Environ. Entomol.*, 24(9): 1135 - 1143.
- Mugiira RB, Liu SS, Zhou XP, 2008. Tomato yellow leaf curl virus and tomato leaf curl Taiwan virus invade south-east coast of China. *J. Phytopathol.*, 156(4): 217 - 221.
- Oliveira MRV, Henneberry TJ, Anderson P, 2001. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection*, 20(9): 709 - 723.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2005. *Insect-Plant Biology*. Oxford University Press, Oxford. 421 pp.
- Shao JB, Liu SS, Yu YZ, Liu YQ, 2010. Functional response of *Eretmocerus hayati* to two biotypes of the whitefly, *Bemisia tabaci*. *Journal of Environmental Entomology*, 32(1): 73 - 77. [邵家斌, 刘树生, 余元钊, 刘银泉, 2010. 海氏桨角蚜小蜂对两种生物型烟粉虱的功能反应研究. *环境昆虫学报*, 32(1): 73 - 77]
- Traw MB, Dawson TE, 2002. Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard. *Oecologia*, 131: 526 - 532.
- Wajnberg E, Bernstein C, van Alphen JM, 2008. *Behavioural Ecology of Insect Parasitoids - From Theoretical Approaches to Field Applications*. Blackwell Publishing, Malden. 464 pp.
- Wang DS, Kuang KY, Zhang H, Dai FM, Li LY, Qu PR, Cheng YK, Wang CM, 2006. Occurrence and prevention of greenhouse tomato yellow leaf curl virus disease in Shanghai. *Journal of Changjiang Vegetables*, (10): 25 - 26. [王冬生, 匡开源, 张穗, 戴富民, 李琳一, 瞿培荣, 程银坤, 王次马, 2006. 上海温室番茄黄化曲叶病毒病的发生与防治. *长江蔬菜*, (10): 25 - 26]
- Xie H, Wang Y, Liu YQ, Chen LP, 2012. The influence of plant constitutive defense system on phytophagous insects. *Plant Protection*, 38(1): 1 - 5. [谢辉, 王燕, 刘银泉, 陈利萍, 2012. 植物组成型防御对植食性昆虫的影响. *植物保护*, 38(1): 1 - 5]
- Yang NW, Wan FH, 2011. Host suitability of different instars of *Bemisia tabaci* biotype B for the parasitoid *Eretmocerus hayati*. *Biol. Control*, 59(2): 313 - 317.
- Zang LS, Liu YQ, Liu SS, 2005. A new clip-cage for whitefly experimental studies. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(3): 329 - 331. [臧连生, 刘银泉, 刘树生, 2005. 一种适合粉虱实验观察的新型微虫笼. *昆虫知识*, 42(3): 329 - 331]
- Zhao TM, Yu WG, Zhou YJ, Ji YH, 2007. Occurrence and diagnosis of tomato yellow leaf curl disease (TYLCD) in Jiangsu province. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 23(6): 654 - 655. [赵统敏, 余文贵, 周益军, 季英华, 2007. 江苏省番茄黄化曲叶病毒病(TYLCD)的发生与诊断初报. *江苏农业学报*, 23(6): 654 - 655]
- Zolnerowich G, Rose M, 1998. *Eretmocerus* Haldeman (Hymenoptera: Aphelinidae) imported and released in the United States for control of *Bemisia (tabaci complex)* (Homoptera: Aleyrodidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 100(2): 310 - 323

(责任编辑: 赵利辉)