研究论文

二种寄生蜂寄生对不同虫龄小菜蛾精巢的影响*

何 璠** 白素芬*** 李 欣 晁云飞

(河南农业大学植物保护学院 郑州 450002)

Parasitic effects on host *Plutella xylostella* testes by two endoparasitoids. HE Fan**, BAI Su-Fen***, LI Xin, CHAO Yun-Fei (*College of Plant Protection, Henan Agricultural University*, Zhengzhou 450002, China)

Abstract The effects of the endoparasitoids *Cotesia vestalis* (Haliday) or *Diadegma semiclausum* Hellén on the germ cell and testicular growth of their host, *Plutella xylostella* (L.), were studied. *C. vestalis* and *D. semiclausum* carry two types of polydnaviruses. The results show that both *C. vestalis* bracovirus and *D. semiclausum* ichnovirus can inhibit host spermatogenesis and spermiogenesis; there were no, or only a few, sperm bundles in parasitized host testes. Inhibition of spermiogenesis was almost complete in hosts parasitized during early stages of development but was less severe in those parasitized at the 4th (final) stadium. Testicular growth of *P. xylostella* was also inhibited by parasitization; younger hosts developed smaller testes than those parasitized at the 4th stadium. The degree of castration therefore depends on the age at which the host is parasitized. *C. vestalis* had a significantly stronger suppressive effect on host germ cell and testicular growth than *D. semiclausum*.

Key words testes, endoparsitoid, polydnavirus, *Plutella xylostella*, instar

摘 要 为探明寄生蜂引起寄主寄生性去势的机制,本文选取携带不同多分 DNA 病毒(Polydnavirus,PDV)的 2 种内寄生蜂与共同寄主小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.) 为寄生体系,研究不同虫龄小菜蛾被寄生后雄性生精细胞、精子束形态和精巢发育体积变化,系统比较寄生性去势程度和分别拥有 2 类 PDV 的寄生蜂在寄主精子发生和形成过程中的作用。结果表明:携带 *Bracovirus* PDV 的菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia vestalis* (Haliday) 或拥有 *Ichvovirus* PDV 的半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum* Hellén 寄生对不同虫龄小菜蛾的精子发生和形成过程均产生明显的抑制作用,表现为不能产生精子束或精子束数量减少,但抑制程度以寄生低龄寄主时最明显。2 种蜂寄生均能抑制小菜蛾精巢体积的增长,但对低龄寄主的抑制程度明显强于高龄寄主,寄生性去势程度取决于寄生时寄主虫龄。相比而言,寄生不同虫龄小菜蛾时,茧蜂引起小菜蛾寄生性去势的程度均强于姬蜂。

关键词 精巢,寄生蜂,多分 DNA 病毒,小菜蛾,虫龄

多分 DNA 病毒(Polydnavirus,PDV)是仅存于寄生蜂当中的共生体病毒,在雌蜂卵巢萼腺上皮细胞复制,当雌蜂产卵寄生时,随蜂卵将大量的 PDV 病毒粒子也一同注入寄主体内。随后,PDV 病毒粒子侵染寄主几乎所有的组织,除血细胞、前胸腺外,还有脂肪体、神经组织、消化道、表皮等,更为明显得还引起寄主精巢的萎缩和退化即寄生性去势(Parasitic castration)[1]。虽已证明寄生蜂 PDV 是引起寄主去势的主要原因,但已往的研究结果均来自

* 资助项目:国家自然科学基金面上项目(30471168)。

** E-mail: hefan601@163.com

*** 通讯作者, E-mail: sfbai68@yahoo.com.cn

收稿日期:2009-09-05,修回日期:2010-01-15

于茧蜂。而我们知道,同属多分 DNA 病毒科的姬蜂 PDV 和茧蜂 PDV 分别隶属于姬蜂病毒属和茧蜂病毒属,二者在病毒形态和分子特性上存在很大差异,基因组序列同源性较低[2],表明二者间基因功能也将存在着一定的差异。目前,关于 2 类 PDV 基因功能的比较是昆虫学研究领域的热点。我们前期的研究结果表明,2 类 PDV 虽对共同寄主小菜蛾的精巢发育均产生明显的抑制作用,但引起去势的程度却存在明显差异,茧蜂携带的 PDV 对寄主精巢的抑制程度明显强于姬蜂 PDV[3]。然而,需要进一步明确得是,2 类 PDV 影响了寄主精子发生和形成的哪些过程? 影响程度如何?

Tagashira 等的研究结果表明,寄生蜂 PDV 对寄主精巢的影响还与寄生时寄主的虫龄有关,寄生低龄寄主时明显比寄生高龄寄主的抑制作用明显[4]。同样,当蚜虫在 1 龄接受寄生蜂产卵寄生时,只有极少数个体能发育至成蚜并产下少量若蚜,随着被蜂寄生时寄主虫龄的增大,能产若蚜个体的比例、平均产若蚜数均随之增加[5]。这说明寄生蜂对寄主生殖器官的影响与寄主接受产卵时的虫龄有密切关系。菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia vestalis*(Haliday)和半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum* Hellén 均可寄生小菜蛾 *Plutella xylostella*(L.)的 1 ~ 4 龄幼虫,并已明确小菜蛾精巢在末龄 4 龄时发育明显,随虫龄的增大,其体积呈指数增长[6]。因此,本文选取 2 种携带不同 PDV 的寄生蜂与共同寄主小菜蛾,并以不同虫龄小菜蛾为寄生体系,对不同虫龄寄主被寄生后精巢发育和内部生精细胞和精子束形态加以系统研究,以明确分别拥有 2 类 PDV 的寄生蜂对寄主精子发生和形成的哪些过程产生影响,并比较寄生性去势程度,以探明寄生蜂引起寄主寄生性去势的机制。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

小菜蛾采自郑州郊区蔬菜田,室内传代饲养。小菜蛾在(25 ± 1)℃,相对湿度 60% ~ 80%,光照周期 L∶D = 14∶10,光照强度 1 000 ~ 1 500 lx的人工气候箱内用甘蓝饲养。菜蛾盘绒茧蜂和半闭弯尾姬蜂均从郑州郊区菜地采集,室内分别以适龄小菜蛾幼虫续代保种,羽化后的成蜂用 10% ~15% 的蜂蜜水在保蜂盒内饲养。

1.2　单头被寄生寄主的获得

分别挑选 60 头大小发育一致的 2 龄末、3 龄末、4 龄初、4 龄中小菜蛾雄性幼虫供茧蜂或姬蜂寄生所用。

茧蜂或姬蜂单头寄生方法:将 1 头交配过的茧蜂或姬蜂雌蜂收集在指形管中,接入预先挑选的 2 龄末小菜蛾幼虫 1 头,一次寄生行为发生后,再接入下 1 头大小发育一致的小菜蛾,直至试验所需头数。同样方法获得 3 龄末、4 龄初、4 龄中被寄生寄主。将供试小菜蛾接入插有嫩甘蓝叶片的小养虫笼内,每笼 30 头,共设 2 笼,隔日更换一次新鲜叶片。分别记录寄生时间,同时设同期未被寄生的小菜蛾各 60 头做对照。

1.3　不同虫龄被寄生小菜蛾精巢形态观察及发育体积的测量

将上述单头寄生的小菜蛾于寄生后 0、1、2、3、4、5、6、7 d 分别挑出 5 头,解剖出精巢(每头只选 1 个精巢),在 Leica 相差显微镜下,用相机 Canon Powershot A650 IS 拍照观察,用 DT2000 图像分析软件 V2.0 测其长(L)、宽(W)、厚(T),分别取平均值,根据公式 $V = 1/4\pi(LWT)$ 计算出精巢发育体积[4]。

1.4　小菜蛾生精细胞和精子束形态观察

寄生后第 5 d,从被茧蜂或姬蜂寄生的不同虫龄或同期未被寄生的寄主中,各挑选 5 头处于该处理平均发育水平的小菜蛾,在鳞翅目生理盐水中解剖出精巢(被寄生的寄主应检查其体内蜂幼虫的发育是否正常),并将 1 个精巢在生理盐水中用解剖针撕碎,在 Leica 相差显微镜下,用相机 Canon Powershot A650 IS 拍照观察。

1.5　数据统计分析

采用公式:精巢生长抑制率(%) = (未被寄生小菜蛾精巢体积 - 寄生后小菜蛾精巢体积)/未被寄生小菜蛾精巢体积 × 100% ,计算不同虫龄小菜蛾被 2 种寄生蜂寄生后精巢生长

抑制率。数据分析时，先将百分率经反正弦转换，用 SPSS 统计分析软件进行差异显著性分析。其余数据采用 SPSS 软件进行配对样本 t 检验和单因素 ANOVA 差异显著性分析。

2　结果与分析

2.1　不同虫龄小菜蛾生精细胞形态

小菜蛾能产生真核和无核两种精子。精子的发生是在精巢内以生精囊为单位进行的，经历精原细胞囊、初级精母细胞囊、次级精母细胞囊、精细胞囊 4 个阶段。精子形成过程首先表现为精细胞囊伸长，经历精子束发育，最终形成成熟的精子束。

2 龄末小菜蛾生精细胞以精原细胞为主，进行有丝分裂。3 龄末小菜蛾幼虫，生精细胞发育出现囊的结构，精原细胞或精母细胞不再以游离态出现，而以精原细胞囊，精母细胞囊出现。4 龄初小菜蛾幼虫生精细胞经过减数分裂出现大量的精细胞囊。4 龄中小菜蛾幼虫精细胞囊伸长，发育成精子束（图 1：A ~ D）。

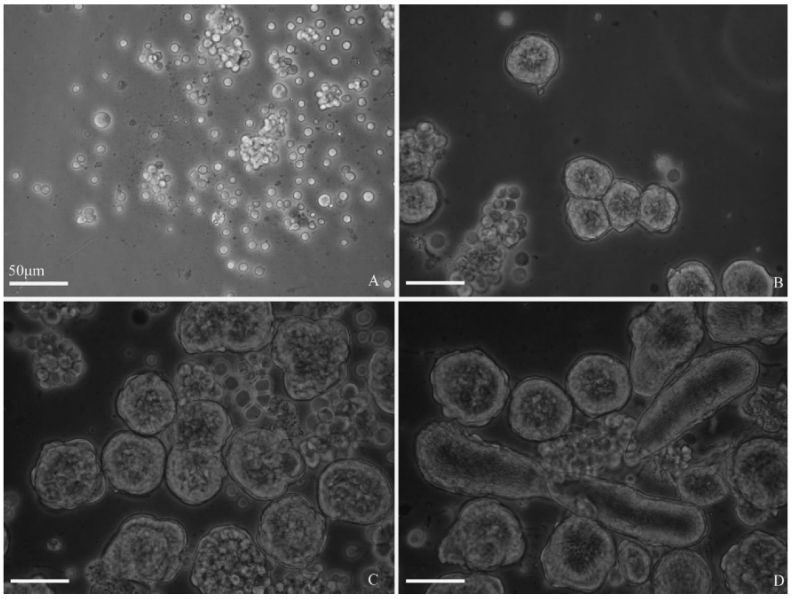


图 1　不同虫龄小菜蛾生精细胞形态

A：2 龄末小菜蛾生精细胞形态　B：3 龄末小菜蛾生精细胞形态

C：4 龄初小菜蛾生精细胞形态　D：4 龄中小菜蛾生精细胞形态

2.2　2 种寄生蜂寄生引起小菜蛾寄生性去势

2.2.1　2 种寄生蜂寄生对小菜蛾精子发生和形成的影响　对照 2 龄末小菜蛾发育 5 d 后，精巢内有大量的精子束出现，并有大量完整的精母细胞囊，而茧蜂或姬蜂寄生 2 龄末小菜蛾幼虫 5 d 后，能明显的抑制小菜蛾生精细胞的发育，表现为精子束数量比同期正常小菜蛾精子束数量缺乏或明显减少。茧蜂寄生后，几无精子束产生（图 2：A ~ C）。

正常 3 龄末小菜蛾幼虫发育 5 d 后变为预蛹，精巢中积累了较多的精子束和完整的精母细胞囊和精细胞囊。3 龄末小菜蛾精巢内部生精细胞形态以精原细胞囊为主，茧蜂或姬蜂寄生后虽能抑制小菜蛾精子发生和形成过程，但出现明显多于寄生 2 龄末小菜蛾幼虫的精子束（图 2：D ~ F）。

4 龄初小菜蛾幼虫发育 5 d 后正常化蛹。茧蜂或姬蜂寄生 4 龄初小菜蛾幼虫 5 d 后，精巢内出现很多精子束，但仍少于对照正常小菜蛾精子束数量（图 2：G ~ I）。而 4 龄中小菜蛾幼虫发育 5 d 后羽化为成虫，精巢内精子束异常丰富。茧蜂或姬蜂寄生 4 龄中小菜蛾幼虫，出现精子束的数量较上述各虫龄小菜蛾幼虫被寄生后精子束的数量都多（图 2：J ~ L）。

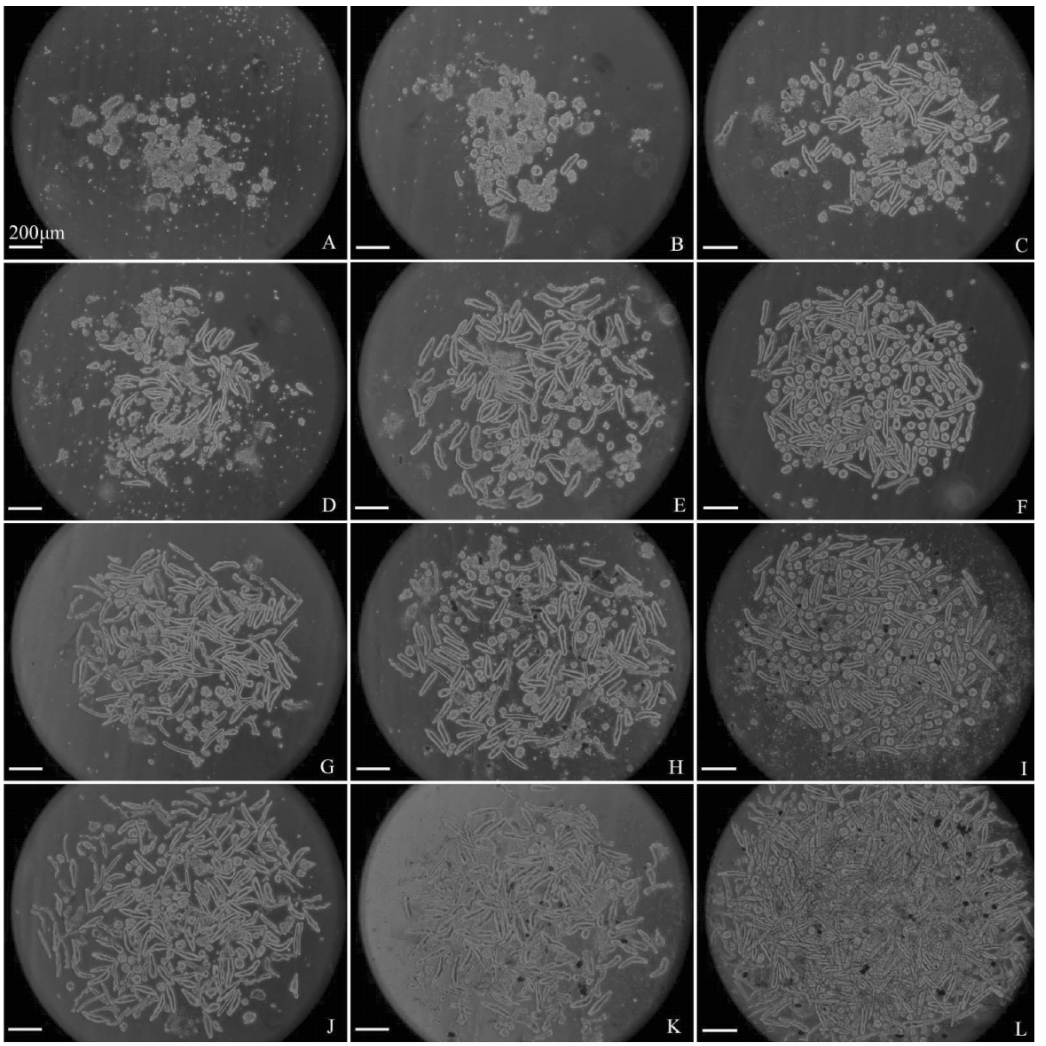


图 2　2 种蜂寄生 5 d 后,小菜蛾生精细胞和精子束形态

A:茧蜂寄生 2 龄末小菜蛾 5 d 后,生精细胞形态　B:姬蜂寄生 2 龄末小菜蛾 5 d 后,生精细胞和精子束形态　C:正常 2 龄末小菜蛾发育 5 d 后,生精细胞和精子束形态　D:茧蜂寄生 3 龄末小菜蛾 5 d 后,生精细胞和精子束形态　E:姬蜂寄生 3 龄末小菜蛾 5 d 后,生精细胞和精子束形态　F:正常 3 龄末小菜蛾发育 5 d 后,生精细胞和精子束形态　G:茧蜂寄生 4 龄初小菜蛾 5 d 后,生精细胞和精子束形态　H:姬蜂寄生 4 龄初小菜蛾 5 d 后,生精细胞和精子束形态　I:正常 4 龄初小菜蛾发育 5 d 后,生精细胞和精子束形态　J:茧蜂寄生 4 龄中小菜蛾 5 d 后,生精细胞和精子束形态　K:姬蜂寄生 4 龄中小菜蛾 5 d 后,生精细胞和精子束形态　L:正常 4 龄中小菜蛾发育 5 d 后,生精细胞和精子束形态

对于各虫龄小菜蛾,与茧蜂寄生相比,姬蜂寄生后的小菜蛾精巢中出现的精子束,均明显多于前者,说明茧蜂对小菜蛾精子发生和形成的抑制程度强于姬蜂。随着寄主虫龄的增长,茧蜂或姬蜂寄生后,小菜蛾精巢中出现的精子束数量也逐渐增加,说明茧蜂或姬蜂寄生对小菜蛾低龄幼虫的抑制程度明显高于高龄幼虫。这显然与寄生时寄主小菜蛾精子发生的特定时期有密切关系。茧蜂仍能造成高龄小菜蛾生殖细胞的畸形,但寄生 4 龄中小菜蛾造成生殖细胞畸形的数量远较寄生 3 龄末和 4 龄初的要少。

2.2.2　2 种蜂寄生对不同虫龄小菜蛾精巢发育的影响　茧蜂或姬蜂寄生均能抑制各虫龄小

菜蛾精巢的发育，随着寄生日龄的增加，各虫龄小菜蛾精巢体积虽有增长，但增长缓慢。被茧蜂或姬蜂寄生的小菜蛾精巢体积均小于同期未被寄生小菜蛾精巢体积，无论茧蜂或姬蜂寄生均造成寄主小菜蛾明显的寄生性去势（图 3～6）。

被茧蜂寄生的 2 龄末小菜蛾，经 5 d 的发育，其精巢发育体积为 0.021 mm^3，与同期未被寄生小菜蛾精巢发育体积相比，精巢生长抑制率达 71.17%。姬蜂与茧蜂类似，但各寄生日龄小菜蛾精巢的体积均大于茧蜂寄生，对精巢生长的抑制率也小于茧蜂寄生（图 3：A，B）。

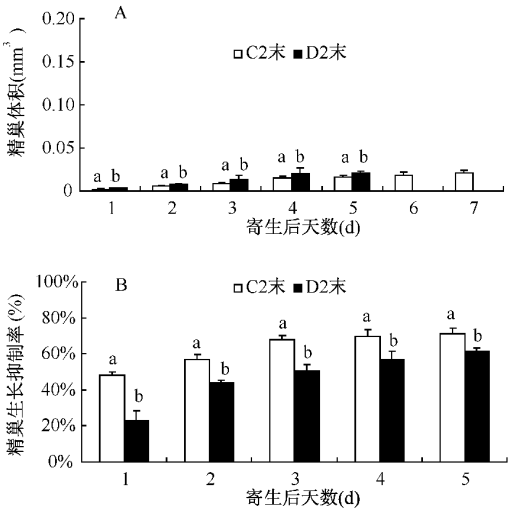


图 3 茧蜂或姬蜂寄生 2 龄末小菜蛾

A：寄生后小菜蛾精巢体积的变化 B：寄生对小菜蛾精巢生长的抑制

注：C2 末：被茧蜂寄生的 2 龄末小菜蛾幼虫 D2 末：被姬蜂寄生的 2 龄末小菜蛾幼虫。图中标注的不同字母表示差异显著（$P<0.05$）。（下图同）

未被寄生 3 龄末小菜蛾精巢，发育 3 d 后体积增长迅速，达到幼虫期精巢的最大发育体积。茧蜂或姬蜂寄生后，随寄生日龄的增加，小菜蛾精巢体积虽有所增长，但各自发育 5 d、7 d 的精巢体积分别只有 0.035 mm^3、0.028 mm^3，仍极显著小于发育 3 d 正常的小菜蛾精巢体积 0.170 mm^3（$P<0.01$）。茧蜂或姬蜂寄生后 3 d，各自对小菜蛾精巢生长的抑制率达 66.19% 和 48.01%，抑制作用明显（图 4：A，B）。

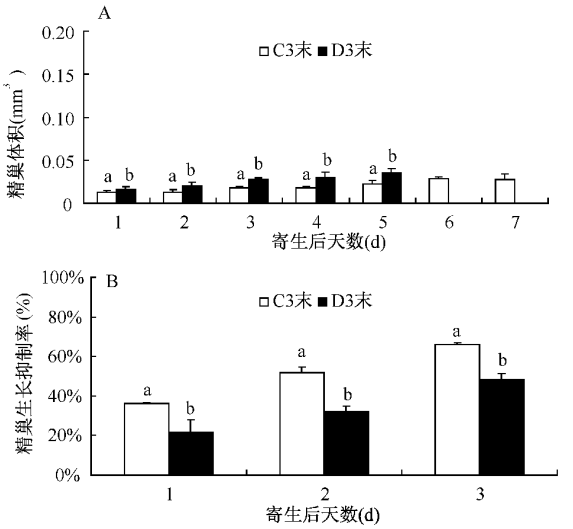


图 4 茧蜂或姬蜂寄生 3 龄末小菜蛾

A：寄生后小菜蛾精巢体积的变化 B：寄生对小菜蛾精巢生长的抑制

注：C3 末：被茧蜂寄生的 3 龄末小菜蛾幼虫 D3 末：被姬蜂寄生的 3 龄末小菜蛾幼虫。

然而，随着寄主小菜蛾幼虫虫龄的增加，进入末龄即 4 龄幼虫时，被寄生小菜蛾精巢最终发育体积（茧蜂幼虫从小菜蛾幼虫体内啮出前或姬蜂幼虫开始取食小菜蛾内部组织前）均高于寄生低龄寄主时的精巢体积，即 4 龄中 > 4 龄初 > 3 龄末 > 2 龄末（图 3～6：A）。

通过对被寄生小菜蛾不同虫龄精巢生长的抑制率比较，发现随寄主虫龄的增大，茧蜂或姬蜂寄生对小菜蛾精巢的抑制程度明显降低，抑制程度由强到弱依次为 2 龄末 > 3 龄末 > 4 龄初 > 4 龄中，其中对 2 龄、3 龄精巢生长的抑制率显著强于 4 龄（$P<0.05$）。且在所有寄生虫龄中，茧蜂的抑制程度都强于姬蜂寄生（图 3～6：B）。

研究中还发现，姬蜂寄生造成小菜蛾精巢畸形，对于 2 龄末和 3 龄末小菜蛾，随寄生日龄的增加，小菜蛾精巢畸形程度加剧，2 龄末小菜蛾精巢畸形程度强于 3 龄末；但是，随着寄主虫龄的增加，姬蜂不能造成高龄小菜蛾幼虫精巢畸形，寄生 4 龄中小菜蛾 5 d 后，2 个精巢仍能愈合，但寄生低龄小菜蛾的 2 个精巢却不能正

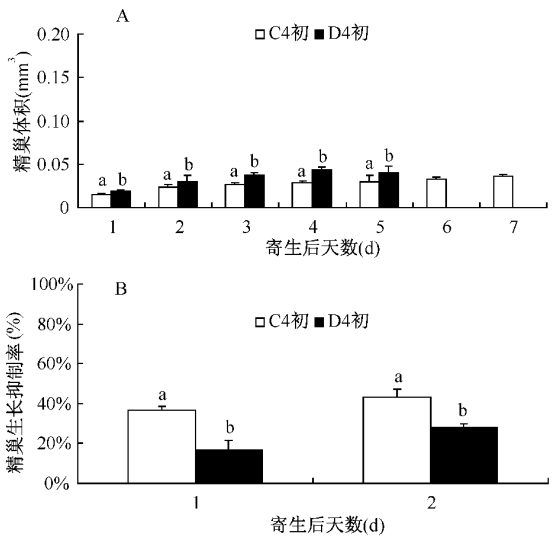


图 5　茧蜂和姬蜂寄生 4 龄初小菜蛾

A:寄生后小菜蛾精巢体积的变化　B:寄生对小菜蛾精巢生长的抑制

注:C4 初:被茧蜂寄生的 4 龄初小菜蛾幼虫　D4 初:被姬蜂寄生的 4 龄初小菜蛾幼虫。

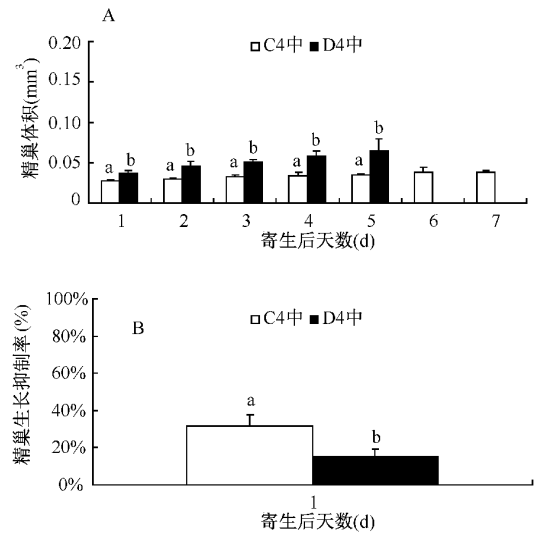


图 6　茧蜂和姬蜂寄生 4 龄中小菜蛾

A:寄生后小菜蛾精巢体积的变化　B:寄生对小菜蛾精巢生长的抑制

注:C4 中:被茧蜂寄生的 4 龄中小菜蛾幼虫　D4 中:被姬蜂寄生的 4 龄中小菜蛾幼虫。

常愈合。这说明随着寄主虫龄的增大,姬蜂对小菜蛾精巢发育的抑制程度下降。茧蜂也表现出相同的趋势,即随着寄主虫龄的增加,寄生对精巢生长的抑制程度降低。

3　讨论

昆虫学家 Beckage 等认为寄生蜂与寄主昆虫体系可以作为很好的工具,用来阐明昆虫生殖细胞生长发育的调节机制[7]。而通过模拟寄生在生殖细胞形成中的作用,来达到控制害虫的目的,将不失为一种安全、经济、有效和环保的生物防治新方法[7]。因此,研究寄生蜂对寄主昆虫生殖器官或生殖细胞发育的影响既有理论意义,又有重要的应用价值。

王方海等报道寄生蜂寄生后对寄主的生殖器官影响很大[8]。因寄生蜂幼虫在寄主体内消耗掉大量的营养,使其生殖器官得不到充足的营养而影响发育[9,10]。但事实上,寄生蜂产卵时注入寄主体内的寄生因子可以直接或间接的抑制或阻碍寄主生殖器官的正常发育[11]。

3.1　寄生对不同虫龄小菜蛾精子发生和形成的影响

茧蜂或姬蜂寄生不同虫龄小菜蛾,均抑制了小菜蛾生精细胞的正常发育,茧蜂或姬蜂对低龄幼虫生精细胞发育的抑制程度更为明显。茧蜂和姬蜂寄生后,不同虫龄寄主精巢中精子束的数量随虫龄的增加而增多。Tanaka 等[12]的研究表明寄生因子可能影响寄主精子发生过程中减数分裂的某个关键时期,如果寄主的精母细胞发育超过该关键时期,将不受寄生因子的影响,能继续分化形成精子。这可能是高龄幼虫被寄生后精子束数量比低龄幼虫被寄生后精子束数量多的原因。

寄生因子破坏寄主精巢鞘的结构也是精子发生受阻的重要因素[13]。被菜粉蝶盘绒茧蜂 *Apanteles glomeratus* 寄生后的菜青虫 *Pieris brassicae* 精巢鞘的厚度只有正常发育的1/4[10]。而本文研究的这 2 种蜂寄生均使小菜蛾的精巢鞘变薄[14],但发现这 2 种蜂寄生高龄幼虫精巢鞘变薄的程度低于寄生低龄幼虫,尤其是姬蜂。此外,姬蜂与茧蜂相比,前者寄生造成小菜蛾精巢鞘变薄程度低于后者,这可能是造成 2 种蜂寄生后小菜蛾精巢中精子束数量差异的原因,

也即造成不同寄生性去势程度的原因。但究其根源可能是 2 类 PDV 不同作用机制所导致的结果[4]。寄生引起寄主生殖细胞发育受阻，如在精子发生过程中初级精母细胞染色体异常、精细胞数量减少、细胞凋亡、无伸长的精子等[12,13,15]。进一步的研究发现，寄生蜂 PDV 基因特异性转录产物，在寄生后的寄主精巢迅速增加，12 h 达到高峰。注射 PDV 和毒液后，引起初级精母细胞有丝分裂和减数分裂前期的染色体异常[5]。2 种蜂寄生不同虫龄小菜蛾 5 d 后，其精巢中精子束的数量随虫龄的增加而增加，这可能与寄生引起影响精子发生过程中减数分裂的某个时期有关，这仍需进一步研究。

3.2 寄生对不同虫龄小菜蛾精巢发育的影响

本研究发现，茧蜂或姬蜂寄生后对不同虫龄小菜蛾的精巢发育均有不同程度的影响，能明显抑制小菜蛾精巢的正常发育。茧蜂或姬蜂寄生后，对低龄小菜蛾精巢发育的抑制程度高于对高龄小菜蛾的抑制程度。尤其是姬蜂寄生后，表现更为明显，寄生小菜蛾低龄幼虫造成精巢的畸形程度明显高于高龄幼虫，该结论与粘虫盘绒茧蜂 *Cotesia kariyai* 寄生粘虫 *Pseudaletia separata* 的不同虫龄相同。但与粘虫盘绒茧蜂相比，本研究中无论是菜蛾盘绒茧蜂还是半闭弯尾姬蜂的寄生均未使被寄生寄主精巢发育完全停滞，被寄生小菜蛾精巢的最终发育体积均较寄生初期的体积增加[6]。至于产生此不同结果的原因，还需进一步探明。而本研究中的 2 种蜂对不同虫龄小菜蛾精巢发育的影响与它们对不同虫龄小菜蛾生精细胞和精子束的影响是相吻合的。

参 考 文 献

1 蔡东章，白素芬，李欣，等. 寄生蜂引起的寄主昆虫寄生性去势的生理机制. 中国生物防治，2008，**24**(3)：277 ~ 282.

2 Kroemer J. A.，Webb B. A. Polydnavirus genes and genomes：emerging gene families and new insights into polydnavirus replication. *Annu. Rev. Entomol.*，2004，**49**：431 ~ 456.

3 Bai S. F.，Cai D. Z.，Li X.，*et al*. Parasitic castration of *Plutella xylostella* larvae induced by polydnaviruses and venom of *Cotesia vestalis* and *Diadegma semiclausum*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*，2009，**70**：30 ~ 43.

4 Tagashira E.，Tanaka T. Parasitic castration of *Pseudaletia separata* by *Cotesia kariyai* and its association with polydnavirus gene expression. *J. Insect Physiol.*，1998，**44**：733 ~ 744.

5 刘树生. 桃蚜被寄生龄期与受寄生蜂影响大小的关系. 昆虫学报，1990，**33**(4)：430 ~ 436.

6 蔡东章，白素芬，李欣，等. 小菜蛾精子发生的形态学观察. 河南农业大学学报，2008，**42**(2)：210 ~ 215.

7 Beckage N. E.，Gelman D. B. Wasp parasitoid disruption of host development：implication for new biologically based strategies for insect control. *Annu. Rev. Entomol.*，2004，**49**：299 ~ 330.

8 王方海，古德祥. 寄生蜂寄生过程中对寄主主要器官发育的影响. 中山大学学报(自然科学版)，2001，**40**(5)：76 ~ 79.

9 Kitano H. Effects of the parasitization of a braconid，*Apanteles*，on the blood of its host，*Pieris*. *J. Insect Physiol.*，1974，**20**：315 ~ 327.

10 Junnikkala E. Testis development in *Pieris brassicae* parasitized by *Apanteles glomeratus*. *Entomol. Exp. Appl.*，1985，**37**：283 ~ 288.

11 王方海，古德祥，温瑞贞. 纵卷叶螟绒茧蜂的畸形细胞. 中山大学学报(自然科学版)，2000，**39**(1)：77 ~ 80.

12 Tanaka T.，Tagashira E.，Sakurai S. Reduction of testis growth of *Pseudaletia separata* larvae after parasitization by *Cotesia kariyai*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*，1994，**26**：111 ~ 122.

13 Reed D. A.，Beckage N. E. Inhibition of testicular growth and development in *Manduca sexta* larvae parasitized by the braconid wasp *Cotesia congregata*. *J. Insect Physiol.*，1997，**43**：29 ~ 38.

14 蔡东章，白素芬，李欣，等. 三种内寄生蜂寄生对小菜蛾幼虫精子发生的影响. 昆虫学报，2006，**49**(6)：908 ~ 917.

15 Brown J. J.，Friedländer M. Influence of parasitism on spermatogenesis in the codling moth *Cydia pomonella* L. *J. Insect Physiol.*，1995，**41**：957 ~ 963.