

蚜小蜂生殖、发育及其与寄主的关系^{*}

钱明惠^{1, 2} 任顺祥^{2**} 胡琼波²

(1. 广东省林业科学研究院森保所 广州 510520; 2 华南农业大学资源环境学院昆虫学系 广州 510642)

Reproduction development and host relationship of aphelinids. QIAN Ming-Hui^{1,2}, REN Shun-Xiang^{2**}, HU Qiong Bo² (1. Department of Forestry Protection, Guangdong Forestry Research Institute, Guangzhou 510520, China; 2. Department of Entomology, College of Natural Resource & Environmental Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract Aphelinids (Hymenoptera: Aphelinidae) are the very important natural enemies for insect pests in agriculture and forestry. The research advances on aphelinid biology, including reproduction and sex-determination, development patterns, the physiological relationship with their hosts and competition with other aphelinids were reviewed.

Key words aphelinids, reproduction, development, host relationship

摘 要 蚜小蜂是重要的农林作物害虫寄生蜂, 被广泛应用于生物防治。文章将国内外对蚜小蜂的生殖与性别决定方式, 蚜小蜂的生长和发育以及蚜小蜂对寄主的选择过程, 寄生蜂对寄主激素平衡的调节与控制, 蚜小蜂与其他寄生蜂之间的竞争作用等蚜小蜂与寄主之间的相互关系的研究概况进行综述。

关键词 蚜小蜂, 生殖, 发育, 寄主关系

蚜小蜂是农林作物上介壳虫、蚜虫、粉虱等重要害虫的寄生蜂, 少数营重寄生生活。蚜小蜂在农业上具有的经济意义早就为人认识, 60年代以后, 随着害虫生物防治的发展, 人们日益重视蚜小蜂的重要作用, 促进了蚜小蜂生物学和生态学的研究。特别是协同进化理论的提出和发展, 对蚜小蜂——寄主体系的研究起到很大的促进作用, 使蚜小蜂在昆虫科学领域中成为一个研究热点。作者对目前蚜小蜂的一些热点研究进展进行了概述。

1 蚜小蜂生殖与发育

1.1 蚜小蜂的生殖与性别决定方式

所有的膜翅目都是单倍二倍体(haplodiploid)的^[1], 也就是说, 雌蜂是二倍体(diploid), 而雄蜂是单倍体(haploid)的。大多数蚜小蜂为双亲生殖(biparental), 交配的雌蜂既能产受精卵, 发育成雌性子代, 也能产未受精卵, 发育成雄性子代^[2]。

孤雌生殖(parthenogenesis)或单亲生殖(uniparental)在蚜小蜂中也存在。如果未交配的雌蜂只能产生雄性子代, 就是孤雌产雄(arrhenotokous); 反之, 如果未交配的雌蜂只能

产生雌性子代, 就是孤雌产雌(thelytokous), 如丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 属于孤雌产雌类型^[3, 4]。产两性孤雌生殖(deuterotokous parthenogenesis)是指未经交配的雌蜂既产雌性卵又产雄性卵, 由于许多孤雌产雌的种类往往会产生很少的雄性子代, 因此 DeBach 建议将那些产雄率低于5%的种类仍然称为“thelytokous”(孤雌产雌)^[5]。

蚜小蜂控制性别的机制虽然未研究清楚, 但从已知的材料看非常独特。首先某些共生菌参与其性别的决定。*Wolbachia* 属是一类广泛存在于节肢动物生殖器官内, 专营细胞内寄生的立克次氏体微生物, 属于变形菌纲(Proteobacteria)的 α 亚纲, 立克次氏体科(Rickettsiaceae)。这些共生菌通过母系遗传参与调控寄主的多种生殖活动, 包括细胞质不亲和现象、诱导孤雌生殖现象、雌性化、雄性致死以及调节寄主生殖力等。*Wolbachia* 的分布十

^{*} 国家基金项目(30270901), 广东省自然科学基金项目(034002)。

^{**} 通讯作者, E-mail: rensxcn@yahoo.com.cn

收稿日期: 2006-05-31, 修回日期: 2006-07-21

分广泛,目前已经发现超过 16% 的昆虫种群^[6]以及 17 种甲壳纲动物、螨虫、线虫体内发现了它的存在。并且随着研究的不断深入,越来越多受其感染的节肢动物种类正在被发现。用抗生素处理蚜小蜂属的 3 个种,其中 2 个种丽蚜小蜂(*Encarsia formosa*, *Encarsia hispida*)产生了雄性后代^[3,4],并且通过 PCR 技术在丽蚜小蜂中找到了感染菌 *Wolbachia* 的特异性 DNA 序列。第 3 个种伯恩蚜小蜂 *Encarsia pergandiella* 不产雄,PCR 结果也证明了未感染 *Wolbachia*^[7,8]。这说明,丽蚜小蜂的产雌孤雌生殖是 *Wolbachia* 的共生造成的。从黄蚜小蜂属 *Aphytis* 的产雌种或种群调查来看,即使不是全部也是大多数被 *Wolbachia* 感染^[9],说明 *Wolbachia* 可能参与更多蚜小蜂的性别决定过程。

可能还有 *Wolbachia* 以外的微生物参与产雌性孤雌生殖。2001 年 Zchori-Fein 等又报道了一种新的垂直传递(vertically transmitted)菌,它不属于变形菌纲,因此暂定名为(*Encarsia bacterium*, EB)^[10]。EB 比 *Wolbachia* 更普遍地存在于恩蚜小蜂体内,供试的 7 个孤雌生殖的恩蚜小蜂种中,只有一种中有 *Wolbachia*,而 EB 存在于其它 6 种之中;另外 7 种有性生殖的恩蚜小蜂中,没有 *Wolbachia* 的存在,但有一种中检测到了 EB。虽然经过抗生素处理的伯恩蚜小蜂不能被诱导产生雄性,但它的产卵行为发生了改变。

另一种性比调控机制是通过父系遗传(paternally inherited)。一个来自 Ithaca 的伯恩蚜小蜂种群,其雄蜂被观察到具有重寄生和烟粉虱初级寄生 2 种发育方式。为什么雄蜂会有初级寄生这种非正常现象呢?原因在于:有一种因子使产在烟粉虱体内的蚜小蜂受精卵丧失父系染色体,从而由二倍体变成了单倍体,于是发育为雄蜂^[11]。在金小蜂 *Nasonia vitripennis* (Walker) 中发现了一种额外的染色体——父系性染色体(PSR),PSR 中也存在着特殊因子起着决定性别的作用。在金小蜂中,来自 PSR 雄蜂的精子使卵子受精后,将会导致除 PSR 染色体

外的雄性染色体全部丧失,接着 PSR 染色体便整合到母性染色体组中,这样就会产生下一代雄性个体。父系遗传发现频率很低,估计这种调节机制似乎也是有限的^[11]。

1.2 蚜小蜂的生长和发育

蚜小蜂一生经过卵、幼虫、蛹和成虫 4 个发育阶段,从卵到成虫羽化前都在寄主体内度过。由于寄生生活隐蔽,且个体微小,使其发育前期的卵和幼虫难以被察觉。发育过程中,卵与幼虫、以及幼虫各龄之间的形态差别甚微,幼期各发育虫态之间的界线也显得十分微妙^[2]。许多蚜小蜂是异律发育(heteronomous development)的,就是说它的雌蜂与雄蜂的发育方式不同,如自复寄生的种类之雌蜂在初级寄主上完成发育,雄蜂则取食雌蜂完成发育^[1]。

产在体外的雄性蚜小蜂卵往往前端具有一个柄(pedicel),并可能缠绕或卷曲(twisted or crimped);内寄生的雄卵与雌卵在形态上相同,无柄。雌蜂可能会通过腺体分泌特殊的覆盖物覆盖在雌卵或雄卵表面,如间接自寄生种 *Coccophagus gurneyi* 会有不同的表面处理方法,在粉蚧上的雄卵是不胞囊化的,但雌卵是胞囊化的。不同的蚜小蜂的卵大小是不同的,与其它动物一样,卵的大小与产卵量成反比,比如, *Encarsia tricolor* 的产卵量较少(7.3 粒/d)但卵较大(长 0.169 mm),而 *Encarsia perniciosi* 则产卵量较多(46 ~ 102 粒/d)但卵较小(长 0.085 mm)。一般地,小卵趋向于浮肿(hydropic)一些(卵黄较游离),而大卵则紧凑(anhydropic)一点(卵黄较坚固一些), *Encarsia* 属中具有 2 种类型的卵。一些异律发育的蚜小蜂的胚胎发生已经研究清楚,所有的种都表现出表面卵裂(superficial cleavage),而不像其它内寄生的膜翅目昆虫那样有着完全卵裂(complete cleavage)。 *Encarsia partenopea*、*Encarsia coniugata* 和 *Encarsia berlesii* 3 种蚜小蜂早期的雌性胚胎发生非常相似,极体保留了好几个时期后才退化,不会形成胚外膜^[1]。然而,伯恩蚜小蜂的极体不消解,而是发育成一个绕胚的多倍体层,这个胚外层被称为滋养羊膜(trophamnion),它可能具有营养

摄入或寄主免疫抑制功能。在某些情况下,滋养羊膜可能只与雌性发育有关而与雄性无关,异养的 *Encarsia porteri* 中,一层未知起源的细胞膜包围着发育中的雌性胚,而雄性则没有。在双斑恩蚜小蜂 *Encarsia bimaculata* 的发育中,也报道发现了胚外膜(extraembryonic membrane)的存在^[12]。有新证据表明,胚外膜可能直接参与了寄主免疫抑制作用,据 Pedata 等报道,恩蚜小蜂属中的 *Encarsia berlesei* 和 *Encarsia citrina* 2 个种在孵化时,可以从胚外膜上释放出畸形细胞,后者的作用是抑制寄主的免疫功能^[13]。

蚜小蜂幼虫一般在寄主的幼期虫态生活发育,同时对被寄生的寄主虫龄的适应性有一定要求,这些通常是产卵前通过产卵器连续刺探来评定,在刺探中蚜小蜂从寄主上获得结构、理化信息,产卵器的刺探显然也是阻止寄主继续发育至不适宜蚜小蜂生长的阶段。在粉虱的寄生蜂中,丽蚜小蜂喜欢寄生在第 3 和第 4 龄的寄主,若是第 1、2 龄被寄生,则寄主和寄生蜂都会在完成发育之前死亡。而伯恩蚜小蜂则多寄生在 2、3 龄上^[2]。蚜小蜂幼虫形态的最大区别在于最初 2 龄幼虫的功能性气门的有无。雄性外寄生蜂的 1~2 龄幼虫是开气门式,而雌性是无气门式;相反,在内寄生蜂中,雌雄相似,初龄幼虫都是无气门式。恩蚜小蜂属 *Encarsia* 中高龄幼虫的气门数量是不确定的,如 *E. aleoailicis*、*E. tricolor* 和 *E. lutea* 的雄虫有 9 对气门,而雌虫只有 8 对;但 *E. dichroa* 的雄虫有 6 对气门而雌虫有 5 对。有时,两性幼虫差异很大,如 *E. porteri* 的雄虫是寄生在鳞翅目卵内的初级内寄生,它的头部被有角状的装甲(Armored)、腹部腹面有长刺;而雌性幼虫在烟粉虱若虫体内发育,是膜翅目型的。幼虫性二型现象的原因不得而知^[1]。

蚜小蜂的成虫是自由活动的,成虫的寿命一般为 1 周左右,每雌产卵量几十粒不等。如 25℃ 时,双斑恩蚜小蜂成虫寿命为 7 d,每雌产卵量 27.3 粒^[14];花角蚜小蜂 *Coccobius azumai* 的雌蜂寿命只有 1 d 多,产卵量 14.75 粒^[15]。通常不同营养和温湿度条件下寿命和产卵量有

差异。蚜小蜂雌蜂一般在产卵之前都要补充营养,它们喜欢取食蚜虫、粉虱等分泌的蜜露。蚜小蜂雌蜂如何搜寻寄主、以及在遇到寄主后如何作出选择是很有趣的问题,这方面有许多研究报道。当丽蚜小蜂雌蜂遇到寄主时,首先会用触角探测寄主的背面,然后它要么会离开寄主,要么就插入其产卵器继续探测寄主体内的信息^[16],接下来,它会根据寄主的龄期与品质以及自身的生理状况作出拒绝、产卵或取食决定^[16, 17]。取食寄主时,它会先拔出产卵器,然后吸食从这个伤口渗出的寄主血淋巴。像丽蚜小蜂这样的取食寄主(host-feeding)行为是寄主蜂除寄生以外杀死寄主的重要方式,同时也使它们获得从蜜露中得不到的必须营养物质^[18],因为同步卵(synovigenic)寄生蜂的卵是在成虫羽化后慢慢成熟的,这意味着取食寄主是为卵的成熟过程补充养分,这是为后代投资能量。取食寄主具有重要应用价值,如丽蚜小蜂取食烟粉虱时没有对特定虫龄的偏好,1 只雌蜂成虫期可平均取食杀死寄主 100 头,因此这是烟粉虱重要的致死因子,已被取食的寄主不再被寄生,在已被寄生的寄主上也没有发现被取食的现象^[19]。以往关于寄生蜂取食寄主的研究主要集中在行为观察,这是一个很费时的工作,因而限制了观察寄生蜂的数目,利用取食了的丽蚜小蜂的特异性引物 BEF 和未取食的丽蚜小蜂的特异性引物 D2,通过 PCR 对照就可检测出丽蚜小蜂是否取食寄主了^[20]。

2 蚜小蜂与寄主之间的相互关系

2.1 蚜小蜂对寄主的选择过程

蚜小蜂的寄主绝大多数是介壳虫、蚜虫和粉虱,小部分寄生直翅目、鳞翅目和半翅目的卵,以及双翅目的蛹,有些是膜翅目的重寄生蜂。一种蚜小蜂较少只与一种寄主发生关系,同时除了寄生蜂与寄主的关系外,在一个生物群落中,寄生蜂还可能发生种内和种间的相互竞争。

蚜小蜂对寄主的选择有 4 个过程,栖息地选择—发现寄主—接受寄主—寄主适应性。在

这些过程中, 寄主的植物的引导作用、物种间的激素等化学信息物质的作用、或者其他刺激因素的作用等, 都是有待进一步探讨的问题^[2]。双斑恩蚜小蜂对其寄主烟粉虱的选择作用受利它素影响, 利它素可以增加蚜小蜂寻找寄主的效率, 有利于蚜小蜂寻找到适宜的寄主, 烟粉虱的若虫、皮蜕及其成虫分别用正己烷、乙醇和无菌水进行粗提, 作为利它素原。在处理区, 双斑恩蚜小蜂寻找寄主停留的时间较长, 行动更活泼, 对利它素源表现出高的正趋向性和选择性^[21]。

Chi 等发现, 被杨圆蚧 *Quadraspidiotus gigas* 危害后的小青×黑杨树皮和杨圆蚧 1 龄固定若虫的介壳对长棒四节蚜小蜂 *Pteroptrix longgiclava* 和黄胸捕虱蚜小蜂 *Encarsia gigas* 成虫具有较大的吸引力。3~7 μ L 介壳挥发油和 5~9 μ L 受害杨树皮挥发油对长棒四节蚜小蜂的寄主搜寻行为具有较强的引导作用。虫体的挥发油对小蜂的寄主定位也起到了一定的引诱作用。但是, 2 种小蜂对健康树皮的挥发油几乎没有反应^[22]。这似乎说明, 吸引蚜小蜂的物质可能是介壳虫产生的而不是杨树, 因为健康的杨树对蚜小蜂没有引诱作用。接下来采用气相色谱—质谱联机分析方法, 分析了这些挥发性物质的成分, 结果表明, 虫体和介壳中释放出的挥发性物质均含有苯甲醚和十一烷等 9 个组分, 但这 9 个组分在虫体和介壳挥发物中的比例略有变异^[23]。

丽蚜小蜂是防治温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 的重要天敌, 说明它对温室白粉虱有很好的寄主适应性。由于温室白粉虱和烟粉虱为同科昆虫, 所以在烟粉虱为害越来越严重的时候, 人们首先就会想到利用丽蚜小蜂。然而, 初步结果表明圣诞红上的烟粉虱不是丽蚜小蜂的适宜寄主^[24], 说明丽蚜小蜂在烟粉虱上的寄主适应性不仅与寄主有关, 而且还受寄主植物种类、品系及植物形态学特征等的影响^[25]。

2.2 寄生蜂对寄主激素平衡的调节与控制

昆虫的变态和发育受到保幼激素 (juvenile

hormone, JH) 和蜕皮激素 (ecdysteroids / moult hormone, MH) 的调控^[26]。JH 是咽侧体分泌的, 是萜类化合物, 目前已经证明有 7 种天然的 JH 存在, 其中 JH3 是普遍存在于昆虫体内的保幼激素^[27]。蜕皮激素是甾体化合物, 由前胸腺分泌, 起主要作用的是 20-羟基蜕皮酮 (20-E)^[28]。

寄生蜂对寄主激素的调控分 2 种类型^[29]: 第 1 种称为生理顺从者, 这类寄生蜂并不操纵寄主的激素水平, 但可以利用寄主的激素来调节自身的发育, 从而确保它们的生长发育与寄主同步。第 2 种是生理调节者, 寄生蜂调节寄主内分泌系统和 (或) 产生具有激素样活性的物质, 使寄主发育滞留在对寄生蜂有利的阶段。往往第 2 种更为常见。寄生蜂通过增加寄主保幼激素 (JH) 的滴度或降低蜕皮激素 (MH) 的水平来实现的激素调控^[30,31]。前者通过降低或抑制保幼激素酯酶 (JHE) 的活性来实现^[32], 后者通过抑制促前胸腺激素 (PTTH) 的释放或直接影响前胸腺的功能来实现^[33]。在过去有关寄主发育激素调控的研究, 同样集中在茧蜂科、姬蜂科等寄生蜂中的毒素、PDV 和畸形细胞共同参与抑制 JHE 活性, 或抑制 PTTH 作用的靶器官和钝化 β -蜕皮激素作用^[34,35]。至于在蚜小蜂—粉虱系统中寄主发育的调控和激素平衡的研究目前未见报道。

高效液相色谱法 (high performance liquid chromatography, HPLC) 是 20 世纪 60 年代发展起来的, 现已成为一种最常用的色谱分析方法^[36]。保幼激素和蜕皮激素的测定大多数采用这种方法^[28, 37~39], 并且用反相色谱比正相的更易分离和分析保幼激素^[40]。HPLC 测定需要较多数量的虫体, 而放射化学法 RC 测定保幼激素酯酶 JHE 需要虫体数量较少, 测定结果也较为准确, 方法是用 ³H 标记的保幼激素 JH, 用 pH 7.0 的磷酸缓冲液若虫体内的保幼激素酯酶液, 然后将二者混合, 用液体荧光闪烁计数器测定放射性活度^[41~43]。

2.3 蚜小蜂与其他寄生蜂之间的竞争作用

蚜小蜂的许多种是单寄生的, 雌蜂能够分

辨未寄生和已寄生的寄主,并产卵于未被寄生的寄主上。然而,有时寄主短缺或者难以寻找,这样蚜小蜂就会将卵产在已经寄生的寄主上,从而造成竞争作用。这类竞争有3种类型:由于多寄生(multiple parasitoid)造成的种间竞争;由于复寄生(superparasitoid)造成同种内的竞争;由于雌蜂同时产了多粒卵在同一个寄主内造成的同胞间种内竞争。寄生蜂的竞争力表现在内在的和外在的2个方面,外在竞争力是指寄生蜂控制寄主的能力,也就是发现与寄生寄主的能力。内在竞争力是指未成熟寄生蜂间的相互作用,是当不同的雌性寄生蜂将卵产在同一个寄主体内时表现出来的。平衡竞争理论(counter-balanced competition)认为,外部竞争的赢家往往是内部竞争的输家,反之亦然。 r —类策略的寄生蜂应该具有外部竞争的优势,而 k —类策略的具有内部竞争的优势,因此,那些产卵量大、卵较小的寄生蜂往往比那些卵大但产卵量少的寄生蜂更具有外部竞争优势。然而,有的研究结果^[44]正好与此相反,小卵的伯恩蚜小蜂比产大卵的丽蚜小蜂更具内部竞争优势。蚜小蜂还可以通过物理的和生理的机制来提高竞争力^[45]。物理机制主要是初孵幼虫具有强有力的上颚,使之在竞争中可咬杀竞争者。生理机制则有许多假说,其中寄主血淋巴的改变似乎对胚胎发育初期是致命的,但对经过了一定时期发育后的胚胎则是安全的^[46]。这意味着一旦一个寄主被寄生,其血淋巴成分就可能被寄生蜂改变(通过幼虫、成年雌蜂和畸形细胞都能改变血淋巴成分),改变后的血淋巴就会阻止新产卵的胚胎发育。

参 考 文 献

- Hunter M. S., Woolley J. B. *Annu. Rev. Entomol.*, 2001, **46**: 251~290.
- 黄建. 中国蚜小蜂科分类. 重庆: 重庆出版社, 1994. 348.
- Zehori-Fein E., Roush R. T., Hunter M. S. *Experientia*, 1992, **48**: 102~105.
- Hunter M. S. *J. Evol. Biol.*, 1999, **12**: 735~741.
- Debach P. *Isr. J. Entomol.*, 1969, **4**: 11~28.
- Werren J. H., Guo L., Windsor D. W. *Proc. R. Soc. London Ser. B.*, 1995, **262**: 147~204.
- Stouthamer R., Breeuwer J. A. J., Luck R. F., Werren J. H. *Nature*, 1993, **361**: 66~68.
- van Meer M. M. M., Wittevelt J., Stouthamer R. *Insect Mol. Biol.*, 1999, **8**: 399~408.
- Zehori-Fein E., Fakter O. A., Zeidan M., Gottlieb Y., Casansek H., et al. *Insect Mol. Biol.*, 1995, **4**: 173~178.
- Zehori-Fein E., Gottlieb Y., Kelly S. E., Brown J. K., Wilson J. M., et al. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2001, **98**: 12 555~12 560.
- Hunter M. S., Nur U., Werren J. H. *Heredity*, 1993, **70**: 162~171.
- Antony B., Palaniswami M. S., Kirk A. A., Henneberry J. T. *Biol. Control.*, 2004, **30**: 546~555.
- Pedata P. A., Garonna A. P., Zabatta A., Zeppa P., Romani R., et al. *J. Insect Physiol.*, 2003, **49**: 1 063~1 071.
- 邱宝利, 任顺祥, 吴建辉. 昆虫知识, 2005, **42**(1): 64~67.
- 丁德诚, 潘务耀, 唐子颖. 昆虫学报, 1995, **38**(1): 46~53.
- Netting J. F., Hunter M. S. *Anim. Behav.*, 2000, **60**: 217~226.
- van Vianen A., van Lenteren J. C. *Zagg En.*, 1986, **102**: 130~139.
- Heimpel G. E., Collier T. R. *Biol. Rev.*, 1996, **71**: 373~400.
- van Lenteren J. C., Drost Y. C., van Roemund H. J. W., Posthumus-Doodeman C. J. *J. Appl. Entomol.*, 1997, **121**: 473~485.
- 盖宇, 徐汝梅, Stouthamer R., van Lenteren J. C. 北京师范大学学报(自然科学版), 1999, **35**(3): 415~418.
- Mandour N. S., Ren S. X., Qiu B. L. *Acta Entomol. Sin.*, 2003, **46**(6): 745~748.
- Chi D. F., Rubio R. O., Yan S. C., Zhang D. D., Wen Z. H. 林业研究(英文版), 2002, **13**(4): 255~259.
- 迟德富, 严善春, 赵晓红, 温振宏. 东北林业大学学报, 2003, **31**(2): 20~22.
- 张世泽, 万方浩, 张帆, 花保桢. 中国生物防治, 2003, **19**(4): 149~153.
- Hoddle M. S. *Ann. Rev. Entom.*, 1998, **43**: 645~649.
- 郭鄂. 昆虫的激素. 北京: 科学出版社, 1979. 483.
- 徐豫松, 徐俊良. 中国蚕业, 2001, **22**(1): 56~57.
- 刘敬泽, 李永良, 姜在阶. 昆虫学报, 2001, **44**(1): 46~51.
- 王方海, 古德祥, 温瑞贞. 中山大学学报(自然科学版), 2000, **39**(1): 77~80.
- Dover B. A., Vinson S. B. *Physiol. Entomol.*, 1990, **15**: 405~414.
- Vinson S. B. *Arch. Insect. Biochem. Physiol.*, 1990, **13**: 63~81.
- Shelby K. S., Webb B. A. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 1997, **27**: 263~270.
- Dover B., Davies D. H., Vinson S. B. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 1988, **8**: 113~126.
- Dover B. A., Menon A., Brown B. C. *Insect Physiol.*, 1995, **41**: 809~817.
- Penracchio F., Sordetti R., Falabella P. *Insect Biochem. And Molec. Biol.*, 1997, **27**: 439~450.
- 刘密新, 罗国安, 张新荣, 童爱军. 仪器分析(第2版). 北京: 清华大学出版社, 2002. 381.
- 杨亦桦, 戴华国, 韩航如, 王鸣华. 华东昆虫学报, 1997, (2): 24~27.
- 张舒林, 姜在阶. 北京师范大学学报(自然科学版), 1997, **33**(4): 523~528.
- 王满囤, 李周直. 林业科学, 2002, **38**(5): 83~86.
- 欧阳迎春, 李胜. 昆虫学报, 2003, **46**(3): 282~287.
- 戴华国, 程微, 吴晓毅. 南京农业大学学报, 1997, **20**(4): 108~110.
- 戴华国, 吴晓毅, 武淑文. 昆虫学报, 2001, **44**(1): 27~32.
- 戴华国, 姜金林, 李元喜, 符文俊. 南京农业大学学报, 2002, **25**(1): 31~34.
- Collier T., Kelly S., Hunter M. *Biol. Control.*, 2002, **23**: 254~261.
- Vinson S. B., Hegazi E. M. *J. Insect Physiol.*, 1998, **44**: 703~712.
- Vinson S. B. *Insect Physiol.*, 1998, **44**: 701~702.