

一种斑翅果蝇寄生蜂的交配行为观察及雄虫交配次数对繁殖的影响*

刘冰^{1**} 李明玥^{1**} 熊焰¹ 刘树楠¹ 胡纯华² 肖春¹ 唐国文^{1***}

(1. 云南农业大学植物保护学院, 昆明 650201; 2. 云南农业大学职业与继续教育学院, 昆明 650201)

摘要 【目的】明确一种斑翅果蝇寄生蜂 *Trichopria drosophilae* 的交配行为以及雌雄蜂的交配次数对后代的影响。【方法】在室内对斑翅果蝇寄生蜂的交配行为进行观察, 记录该蜂在交配行为中所出现的求偶行为、交尾前期行为、交尾行为和交尾完毕的动作及持续时间。测定寄生蜂各交配次数下的雌蜂寿命、后代出蜂总量和后代性比。【结果】寄生蜂的交配过程包括以下几个阶段: 求偶, 雄蜂逐渐靠近雌虫、追逐雌蜂并震动翅膀, 直至爬上雌虫背部整个过程持续 (50.47±85.01) s。交尾前期, 雄虫头部从雌蜂的两触角中间伸出, 并将触角从雌虫触角两侧向中间有规律的触碰雌虫触角, 直至雌蜂打开生殖孔, 整个过程持续 (43.73±13.97) s。交尾, 雄蜂将雄性交配器插入雌性生殖孔整个过程持续 (36.28±11.03) s。交尾后期, 雌虫左右甩动腹部 2~3 次, 主动与雄虫分离整个过程持续 (8.95±3.40) s。观察结果显示, 雌虫一生只能交配一次, 雄蜂一生交配次数在 (16.54±1.37) 次, 最多达到 19 次 (N=10), 雄虫的交配次数对与之交配的雌蜂的寿命和后代总量无显著影响。雄蜂的交配次数对雌性后代的性比有显著影响。【结论】该寄生蜂的交配过程主要分为雄虫求偶、交尾前期、交尾、交尾后期等阶段。求偶和交尾前期阶段主要行为是雄虫追逐雌蜂、爬上雌虫背部并用触角摩擦雌虫触角。交尾阶段主要行为是雄蜂交配器插入雌性生殖孔。交尾后期主要行为是雌蜂将雄蜂甩开, 是雌虫唯一主动发起的行为。随着雄蜂交配次数增加, 雌蜂后代雌/雄性比降低。

关键词 斑翅果蝇寄生蜂, 交配次数, 性比, 交配行为

Mating behavior of *Trichopria drosophilae* and the effect of male mating frequency on the production of female offspring

LIU Bing^{1**} LI Ming-Yue^{1**} XIONG Yan¹ LIU Shu-Nan¹ HU Chun-Hua²
XIAO Chun¹ TANG Guo-Wen^{1***}

(1. Plant Protection College, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. College of Continuing Education and Vocational Education, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract 【Objectives】The mating behavior of the parasitic wasp *Trichopria drosophilae* and the effect of the frequency of mating of male and female wasps on offspring sex ratio was determined. 【Methods】The mating behavior of *T. drosophilae* was observed in a laboratory, and the various stages of this, including pursuing, courtship, early mating period, mating, as well as the duration of mating, were recorded. Furthermore, the effect of the number of mating events on the number of offspring and the life span of female adults was investigated. 【Results】The mating behavior of *T. drosophilae* included the following stages: Pursuing (95.45 ± 71.23) s, males gradually walking up to females; Courtship (50.47 ± 85.01) s, males shaking their wings and beginning to chase and climb onto the backs of females; early mating period, in which the male's head extends from between the female's antennae and the male's antennae touch the mid-portion of the female's antennae on both sides; mating

*资助项目 Supported projects: 欧洲果树主要病虫害的高效实用创新型综合治理技术和策略项目 (Dropsa, 613678)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: liubing.tc@163.com; moonMYL@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: guowen03@163.com

收稿日期 Received: 2017-9-18, 接受日期 Accepted: 2017-10-9

(36.28 ± 11.03) s, the males copulatory apparatus is inserted into the females genital pore; late mating (8.95 ± 3.40) s, females drive off males by vigorously swinging their abdomen. The mating frequency of males was significantly higher than that of females; females only mate once in their lifetime whereas males can mate up to 19 (16.54 ± 1.37) times ($n=10$). [Conclusion] The mating behavior of *T. drosophilae* can be divided into distinct stages. The pursuing stage is the longest and is initiated by males which also are the most active sex during the courtship stage. The shortest stage is the late mating stage which is the only stage initiated by females. Males that mate more often produce noticeably fewer female offspring.

Key words *Trichopria drosophilae*, mating times, sex ratio, mating behavior

斑翅果蝇 *Drosophila suzukii* Matsumura 又称铃木氏果蝇, 是一种重要的经济害虫, 主要危害软皮水果, 其与绝大多数蝇类不同的是斑翅果蝇具有锯齿状的产卵器可以危害软皮水果 (Lee *et al.*, 2011)。目前在美国该虫危害樱桃、蓝莓、覆盆子、小红莓和草莓等水果的直接产量损失据估计达到 20%~40% (Goodhue *et al.*, 2011)。斑翅果蝇的化学防治被认为是斑翅果蝇成虫最有效的防治方法 (刘佩旋等, 2016) 但对斑翅果蝇幼虫和蛹防治效果较差。蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoideas vindemmiae* 和锤角细蜂 *Trichopria drosophilae* (Rosa *et al.*, 2015) 是目前被发现的两种斑翅果蝇蛹期寄生蜂 (Rosa *et al.*, 2015), 其中锤角细蜂科寄生蜂 *Trichopria drosophilae* 是一种可以在室内成功饲养的斑翅果蝇蛹寄生蜂, 是一种单寄生蜂, 寄生率为 10.7% (Chabert *et al.*, 2012), 并且还是一种抑性寄生蜂 (Rosa *et al.*, 2015), 在寄生的同时会杀死斑翅果蝇蛹。Fleury 等 (2009) 第一次公开报道, 发现此蜂是法国南部果蝇类害虫最重要的蛹寄生蜂之一 (Rosa *et al.*, 2015)。目前来看, 斑翅果蝇寄生蜂的行为观察研究和大规模饲养技术发展缓慢, 没有一种斑翅果蝇寄生蜂被用于斑翅果蝇的田间防治中。

对昆虫交配行为的研究有助于了解昆虫的生活史和进化途径并预测种群间基因流向, 研究结果还可以为昆虫的适度繁殖及其性信息素的研究提供科学依据 (Cloutier *et al.*, 2000)。自然界中, 寄生蜂后代性别的决定方式是单双倍型, 一般未受精的单倍体卵发育成雄性, 受精后的双倍体则发育成雌蜂 (胡好远等, 2010 年)。大多数的昆虫雌雄均能多次交配, 且雌雄的多次

交配都有助于产生更多的后代 (Reynolds, 1996; Arnqvist and Nilsson, 2000)。然而, 有文献表明, 大多数种类的雄性寄生蜂能多次交配, 但雌性寄生蜂一生只能交配一次 (Ridley, 1993; King and Bressac, 2010)。随着雄性寄生蜂的交配次数增加, 体内精子数量减少, 导致后代雌性比例降低, 但这些雄性仍然可以继续交配并有雌性后代产生 (Damiens and Boivin, 2005)。为了明确 *Trichopria drosophilae* 的交配行为, 并为之后的规模化饲养和探讨性信息素的研究提供参考, 本试验对 *Trichopria drosophilae* 的交配行为进行了详细的观察描述, 对求偶、交尾等行为的持续时间进行记录。为探讨 *Trichopria drosophilae* 雄虫的交配次数是否对雌蜂的繁殖产生影响, 本试验研究了雌雄蜂的交配次数对雌蜂寿命、雌性比雄性的性比、后代出蜂总量的影响。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

1.1.1 斑翅果蝇 供试斑翅果蝇采自云南省红河州石屏县杨梅园。在实验室进行室内人工饲养时, 将斑翅果蝇放进长宽各 40 cm 的纱网笼子里并提供新鲜香蕉供其产卵和幼虫的生长发育 (刘燕等, 2017), 成虫用 10% 蜂蜜水喂养 [饲养条件: 温度 (23±1) °C, 相对湿度 60%, 光周期 14L: 10D] 饲养 10 代备用。

1.1.2 寄生蜂 *Trichopria drosophilae* 供试用 *Trichopria drosophilae* 用斑翅果蝇蛹诱捕, 采自云南农业大学校园内。室内饲养用 10% 蜂蜜水喂养, 并提供足够的斑翅果蝇一日龄的蛹让其寄生 [饲养条件: 温度 (25±1) °C, 相对湿度 60%, 光周期 14L: 10D, 饲养 10 代备用]。

1.2 试验方法

1.2.1 交配行为观察 挑取即将羽化出寄生蜂的斑翅果蝇蛹,用 10 mL 玻璃瓶单头分装,几天后获得未交配的雌雄蜂。待寄生蜂羽化后用脱脂棉蘸取 10% 蜂蜜水喂养 1 d。

将一对未交配的寄生蜂同时放入直径为 9 cm 的玻璃培养皿中,在培养皿边沿放置蘸有 10% 蜂蜜水的脱脂棉团用以补充营养,用保鲜膜封口并在保鲜膜表面用四号昆虫针扎 5 个小孔。记录寄生蜂交配前的搜寻行为、求偶行为、交尾前期、交尾行为和交尾完毕的动作及持续时间,共记录 50 组,同时对各个阶段进行拍照和录像(孙芳等,2013)。

1.2.2 雌蜂的交配次数 在下午 14:00 至下午 18:00 随机选取 10 组上述已交配成功的寄生蜂,取出雄蜂后每组再放入 10 头未交配雄蜂进行连续观察 4 h,如雌蜂没有出现交配行为,则取出雄蜂,用蜂蜜水继续喂养雌蜂,1 d 后重新放入 10 头未交配雄蜂。如此重复进行,直至该雌蜂死亡。

1.2.3 雄蜂的交配次数 从上述 50 组成功交配的寄生蜂中的随机选择 10 组取出雌虫,分别给予一头未交配的雌蜂,交配成功后再给予一头新的雌蜂,如若 20 min 内未完成交配则换一头新的雌蜂。每天观察其活跃程度,当每天连续 3 次未能成功交配则视为不活跃,取出雌蜂给予蘸有 10% 蜂蜜水的棉团补充营养第 2 天继续交配实验,直至雄蜂死亡。统计雄蜂的交配次数。

将上述成功交配的雌蜂分别单头放入 9 cm 的玻璃培养皿中,每天给予 10 头斑翅果蝇 1 日龄的蛹,同时给予蘸有 10% 蜂蜜水的棉团补充营养,每天定时更换斑翅果蝇蛹,直至雌蜂自然死亡。将被更换出来的斑翅果蝇蛹放置在 10 mL 的特制玻璃瓶中,并放置蘸有 10% 蜂蜜水的棉团为羽化出的成蜂补充水分和营养,用棉塞封口。每日观察,自第一头蜂羽化开始每天 9:00 准时统计羽化的雌雄蜂数,待全部羽化完毕,显微镜下统计未羽化的寄生蜂。统计寄生蜂的雌雄后代数目和被寄生的后代总数,计算雌性比雄

性的性比。

选取上述 50 组中剩余的 30 组成功交配的寄生蜂中的 10 组取出雌虫,用 10% 蜂蜜水饲养 1 d,第 2 天给予 15 头未交配雌蜂并给于蘸有 10% 蜂蜜水的棉团补充营养,两天后取出全部雌蜂再给予 15 头未交配的雌蜂。将这 30 头雌蜂按上述方法处理,后代中有雌蜂出现的则记为一次成功交配。统计雄性寄生蜂一生的最大交配次数。

1.2.4 数据分析 用 IBM SPSS Statistics 20 软件中的卡方检验 ($P < 0.05$)、单因素方差分析 (AVONA) 数据间显著性差异。

2 结果与分析

2.1 锤角细蜂的交配行为

雄蜂求偶:雄蜂震动翅膀,追逐雌蜂,求偶开始前期雌蜂会逃离雄蜂,直至雄蜂爬至雌蜂背上,求偶过程持续约 (50.47 ± 85.01) s 后结束(图 1)。

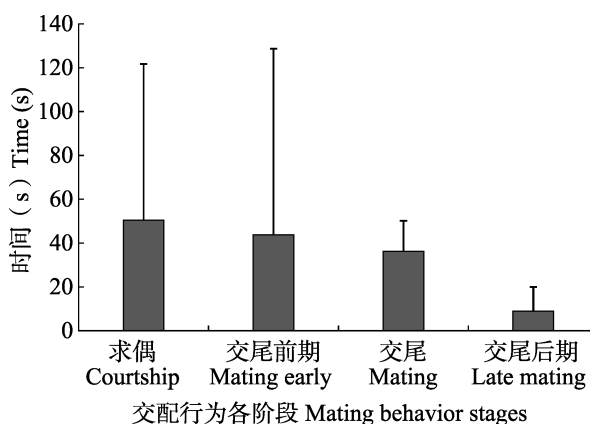


图 1 交配行为各阶段所用时间
Fig. 1 The time of each stage of mating

交尾前期:雄蜂爬至雌蜂背上之后,用前足抱握雌蜂的胸部,中足抱握雌蜂的胸部或腹部,后足抱握雌虫的腹部或支撑身体。待雌虫原地不动后,雄虫头部从雌蜂的两触角中间伸出,并将触角从雌虫触角两侧向中间靠拢有规律的触碰雌虫触角,经历 (43.73 ± 13.97) s (图 1) 雌虫生殖孔打开,交尾前期结束(图 2)。

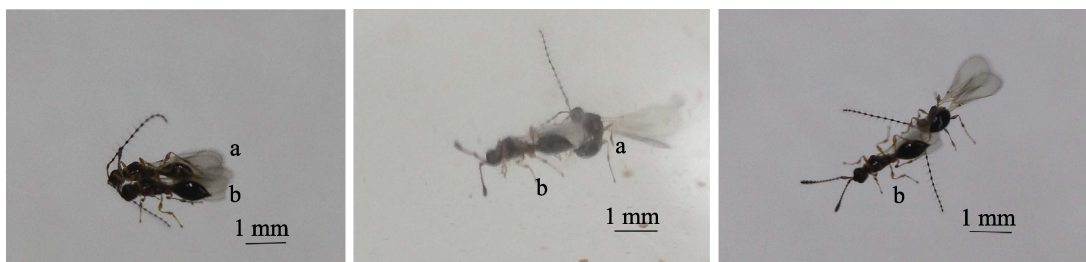


图 2 *Trichopria drosophilae* 交配主要阶段

Fig. 2 Main phases of mating behavior of *Trichopria drosophilae*

图中 a 为雄虫, b 为雌虫。 为交尾前期瞬间图, 雄虫将头部从雌虫触角间隙伸出, 并用触角从外侧向里侧由下到上摩擦雌虫触角; 为交尾阶段瞬间图, 雄虫将交配器插入雌虫生殖孔; 为交尾后期瞬间图, 雌虫左右摆动腹部 2~3 次, 摆脱雄虫。

a: Male; b: Female. ① is the early mating sequence, the male head from the female tentacles between the two tentacles, and with the antenna from the outside to the inside from the bottom to the friction of female tentacles. ② is the tail phase of the moment diagram, the male will be inserted into the female genitals. ③ is the late mating after the moment, the female left and right swing 2 to 3 times, out of the male.

交尾: 雄蜂后退, 后足支撑身体, 前足和中足抱握雌蜂腹部, 并将雄性交配器插入雌性生殖孔(图 2)。交尾时长为(36.28±11.03)s(图 1)。

交尾后期: 交尾后期雌蜂开始活动, 并左右甩动腹部, 约甩动两到 3 次之后雌雄虫分开交尾结束(图 2)。交尾后期持续时间为(8.95±3.40)s(图 1)。

2.2 锤角细蜂雌蜂交配次数

经统计, 10 组雌蜂每组共放入 50 头雄蜂, 直至该蜂死亡均未发生二次交配的情况。当雌雄蜂相遇, 仍然有追逐的动作, 但雌蜂反应较剧烈, 几乎不允许雄蜂爬到其背上, 即使雄虫成功爬到其背上也无法将交配器插入生殖孔。

2.3 锤角细蜂雄虫的交配次数及其交配次数对其后代的影响

在雄虫的整个生命历程中能够一直交配, 但是 30 头未交配雌蜂依次与同一雄蜂交配后, 最多只有 19 头寄生蜂产生雌性后代, 故雄蜂的最大交配次数为 19 次 (N=10)。

雄虫第 1~第 10 次交配次数下的雌蜂的寿命为(13.50±5.80)、(14.50±5.80)、(13.75±2.061)、(14.00±6.98)、(16.00±3.91)、(14.50±4.51)、(12.50±1.00)、(13.00±2.16)、(10.75±2.99)、(13.25±2.06) d (图 2)。经检验 ($F_{1,085}=0.445$,

$P=0.899$) 雄蜂交配次数对雌蜂寿命并无显著影响。

雄虫第 1~第 10 次交配次数下成功羽化的后代总数量为 (81.75±7.8)、(85.75±7.13)、(82.5±9.68)、(77.5±13.91)、(70.75±2.87)、(80.25±8.06)、(79±10.03)、(82.75±15.3)、(74.75±11.08)、(82.75±15.3)、(67.5±4.36) 和(78.25±10.16)头(图 3), 经检验($F_{2,213}=1.386$,

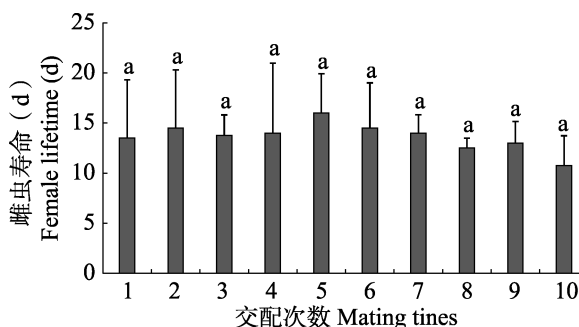


图 3 雄虫交配次数对雌虫寿命的影响

Fig. 3 Longevity of *Trichopria drosophilae* females when mated with males mated different times

柱上标有不同字母表示显著性差异, 利用 IBM SPSS Statistics 20 软件中的卡方检验 ($P<0.05$) 单因素方差分析 (AVONA) 对数据进行显著性差异分析。下同。

Histograms with different letters indicate significant difference using IBM SPSS statistics software in 20 Chi-square test ($P < 0.05$), the single factor analysis of variance (AVONA) significant difference analysis.

The same below.

$P=0.238$) 雄性的交配次数对雌蜂后代出蜂总量并无显著影响。雄性的交配次数对雌性/雄性的性别比有显著影响。雄性后代所占比例随着交配次数的增加而增加。

通过对雌虫比雄虫的性别比进行数据分析得出 $F_{1,968}=78.693$, $P<0.01$, 即随着雄虫交配次序的递增雌虫比雄虫的性别比降低。综合上述交配次数对后代总数无显著影响的情况, 则后代雄虫数量随着雄虫交配次数的增加而增加, 反之雌性后代减少 (图 4)。

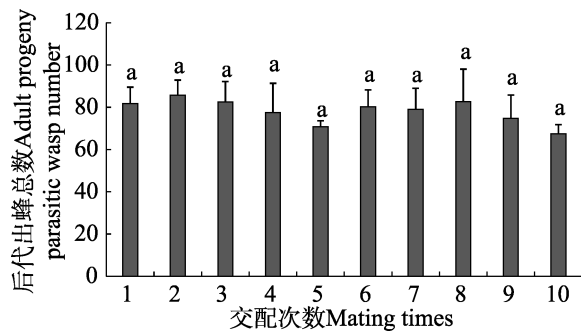


图 4 雄虫交配次数对后代出蜂总量的影响

Fig. 4 Effects of mating times of male on the total amount of adult parasitic wasp

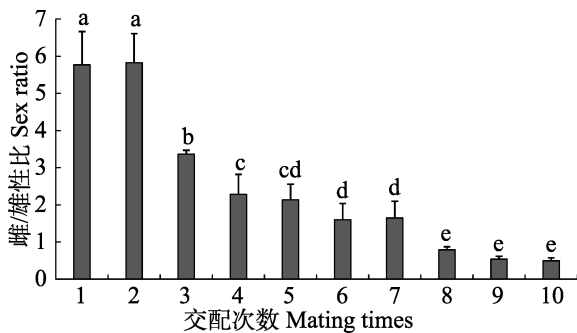


图 5 交配次数对雌/雄性比的影响

Fig. 5 Effect of mating times on female/male ratio

3 讨论

雄蜂用前足抱握雌蜂的胸部, 中足和后足抱握雌蜂腹部, 有时以后足支撑身体, 并以触角不断敲打雌蜂的触角, 短暂接触后, 雌蜂打开生殖孔 (孙芳等, 2013)。本研究的结果显示, 雄蜂在交配前期会将头部从雌蜂的两触角中间伸出, 并将触角从雌虫触角两侧向中间靠拢有规律的由下向上的用触角摩擦和触碰雌虫触角, 约 50 s

之后雌蜂打开生殖孔。雌蜂生殖孔打开之后, 雄蜂后退, 将交配器插入雌蜂的生殖孔。交配结束后雌蜂开始爬行, 摆脱雄蜂 (孙芳等, 2013)。本研究的结果显示毛锤角细蜂交尾时类似孙芳等 (2013) 的研究, 交尾结束略有不同, *Trichopria drosophilae* 雌蜂主动甩动腹部 2~3 次将雄蜂与之分开。

寄生蜂雄蜂一般可以进行多次交配, 而一些种类的雌蜂往往一生只能交配一次, 这种现象在单寄生性寄生蜂中更普遍 (Ridley, 1993)。寄生蜂 *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae) 的大多数雌蜂一生仅能交配 1 次, 少数的再次交配行为与雌蜂体内的精子数量相关 (Steiner *et al.*, 2008)。聚寄生性寄生蜂 *Cephalonomia hyalinipennis* (Hymenoptera: Bethyridae) 的雌虫可以多次交配, 但再次交配的时间明显比初次交配较长 (Pérez-Lachaud, 2010)。聚寄生性寄生蜂在单个寄主体内往往存在多头后代, 其后代会存在种内竞争, 雌蜂的多次交配行为可能会有助于减少这种竞争, 从而提高后代的成活率; 而这种竞争关系在单寄生性寄生蜂中并不存在, 使得单寄生性寄生蜂形成单次交配现象 (Ridley, 1993)。在寄生蜂交配时不仅仅进行精子的传递也包括一些雄性附属腺体分泌的肽聚糖等生物活性物质, 而这些物质会抑制雌性的生理反应, 使之产生对其他雄性不应性, 这可能就是雌性单次交配的原因 (Gillott *et al.*, 2003)。本研究的结果显示, *Trichopria drosophilae* 在初次交配后雄虫均无法和已交配的雌蜂交尾, 即使是雄虫有交尾的动作雌虫的生殖孔也无法打开。可见, *Trichopria drosophilae* 雌虫一生中仅能进行一次交配。

随着雄蜂交配次数的增加, 其体内可供交配的精子数量逐渐减少 (King and Bressac, 2010; Damiens and Boivin, 2005)。侏小蜂 *Spalangia cameroni* (Hymenoptera: Pteromalidae) 雄蜂羽化后, 体内的精子数量是固定的, 不会再产生新的精子, 且交配次数过多体内精子严重不足的雄蜂依然能够进行交配, 导致后代雄性比例更显著增大 (孙芳等, 2013)。蝇蛹金小蜂后代性别受

亲代雄蜂交配次序影响极显著,随亲代雄蜂交配次数的增加,后代雄性百分比极显著增加,在亲代雌蜂产卵后期,后代雄性百分比显著增大(孙芳等,2011)。本实验结果也显示随着雄蜂交配次序的增加后代中雄性的比例明显升高,但雄虫的交配次序对雌虫的寿命和后代总数影响并不显著。可见,雌虫体内的卵不受交配的影响,只是会影响后代的雌雄比例进而影响寄生蜂种群的扩繁。所以在应用中要合理的给予足够数量的雄虫有利于长期的生物防治效果。

参考文献 (References)

- Arqvist G, Nilsson T, 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal behaviour*, 60(2): 145.
- Chabert S, Allemand R, Poyet M, Eslin P, Gibert P, 2012. Ability of european parasitoids (hymenoptera) to control a new invasive asiatic pest, *Drosophila suzukii*. *Biological Control*, 63(1): 40–47.
- Cloutier C, Duperron J, Tertuliano M, Mcneil JN, 2000. Host instar, body size and fitness in the koinobiotic parasitoid aphidius nigripes. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97(1): 29–40.
- Damiens D, Boivin G, 2005. Male reproductive strategy in *Trichogramma evanescens*: sperm production and allocation to females. *Physiological Entomology*, 30(3): 241–247.
- Gillott C, 2003. Male accessory gland secretions: Modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annual Review of Entomology*, 48: 163–184.
- Goodhue RE, Bolda M, Farnsworth D, 2011. Spotted wing *drosophila* infestation of California strawberries and raspberries: economic analysis of potential revenue losses and control costs. *Pest Management Science*, 67(11): 1396–1402.
- Hu HY, Zhu XL, Chen ZZ, Niu LM, FU YG, 2010. Sexual distribution of parasitic wasps. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(6): 1081–1088. [胡好远, 朱小力, 陈中正, 牛黎明, 符悦冠, 2010. 寄生蜂性别分配行为. 昆虫知识, 47(6): 1081–1088.]
- King BH, Bressac C, 2010. No fitness consequence of experimentally induced polyandry in a monandrous wasp. *Behaviour*, 147(1): 85–102.
- Lee JC, Bruck DJ, Dreves AJ, 2011. In focus: Spotted wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii*, across perspectives. *Pest Management Science*, 67(11): 1349.
- Liu Y, Xie DS, Zhang F, 2017. Ovi position preferences and reproductive success of *Drosophila suzukii* on 4 non-host fruits. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(1): 107–112. [刘燕, 谢东生, 张峰, 2017. 斑翅果蝇对四种非寄主果实的产卵选择适应性. 应用昆虫学报, 54(1): 107–112.]
- Liu PX, Zheng YN, Xin B, 2016. Research progress in comprehensive control and control of *Drosophila suzukii*. *China Fruit*, (4): 61–66. [刘佩旋, 郑雅楠, 辛蓓, 2016. 斑翅果蝇综合防治研究进展. 中国果树, (4): 61–66.]
- Pérez-Lachaud G, 2010. Reproductive costs of mating with a sibling male: sperm depletion and multiple mating in *Cephalonomia hyalinipennis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137(1): 62–72.
- Reynolds JD, 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(2): 68.
- Ridley M, 1993. Clutch size and mating frequency in parasitic Hymenoptera. *American Naturalist*, 142(5): 893–910.
- Rosa G, Jordi R, Gustavo AR, 2015. Prospects for the biological control of *Drosophila suzukii*. *Biocontrol*, 60(3): 331–339.
- Steiner S, Henrich N, Ruther J, 2008. Mating with sperm - depleted males does not increase female mating frequency in the parasitoid *Lariophagus distinguendus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 126(2): 131–137.
- Sun F, Cheng ZZ, Duan BS, He Z, Xie L, Hu HY, 2013. Mating behavior of *Pachycrepoides vindemiae* and the effects of male mating times on the production of females. *Acta Ecologica Sinica*, 33(14): 4354–4360. [孙芳, 陈中正, 段毕升, 贺张, 谢磊, 胡好远, 2013. 蝇蛹金小蜂的交配行为及雄蜂交配次数对雌蜂繁殖的影响. 生态学报, 33(14): 4354–4360.]