

赤眼蜂属系统进化研究进展*

何晓芳 温硕洋^{1**} 庞雄飞

(华南农业大学资源环境学院昆虫学系 广州 510642)

Advances in phylogenetic studies of *Trichogramma*. HE Xiao Fang, WEN Shuo Yang^{1**}, PANG Xiong-Fei
(*Department of Entomology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China*)

Abstract The genus *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), as an important agent of biological control, includes more than 180 species in the world. Different taxonomic systems have been developed based on morphological characters by different taxonomists. Until now, many problems still remain unsolved in the genus, because of lacking discriminative characters and little fossil records. It is hopeful to apply the molecular approach in phylogenetic analysis for the genus. Recent advances in phylogenetic studies of *Trichogramma* are reviewed in this paper.

Key words *Trichogramma*, phylogeny, evolution.

摘要 赤眼蜂是一类重要的天敌昆虫,该属包括的种类达180多种,并且广泛地分布于世界各地。通过对形态特征的分析,赤眼蜂属的系统发育研究在不同的研究者中得到不同的分类系统。由于赤眼蜂的个体微小,仅0.4 mm左右,现有的化石记录稀少,并且可用作系统发育研究的形态特征很少,导致该类群的系统发育研究仍有许多不清楚的地方。同时,近年来分子生物学的发展为赤眼蜂系统发育研究提供了很好的途径,也取得了一些共识。但仍然未能提出一套精确的、更可靠的分类系统。作者对近年来的赤眼蜂属系统进化研究进行了综述。

关键词 赤眼蜂属,系统发育,进化

* 高等学校博士学科点专项科研基金;教育部高等学校重点实验室访问学者基金(中山大学生物防治重点实验室);华南农业大学校长基金(23号)资助。

** 联系作者:shywen@scau.edu.cn

收稿日期:2004-01-06,修回日期:2004-05-20

赤眼蜂属 *Trichogramma* Westwood 隶属于膜翅目 Hymenoptera, 赤眼蜂科 Trichogrammatidae, 在世界范围内被广泛应用于农业害虫控制, 特别是防治鳞翅目害虫的重要天敌昆虫。最早的赤眼蜂 (Trichogrammatids) 化石记录出现在渐新世的琥珀中, 距今约 7×10^8 年^[1]。在与其主要寄主鳞翅目昆虫的长期协同进化的过程中, 已经形成专化寄生于鳞翅目昆虫的卵中的一种寄生模式。据记载, 赤眼蜂的寄主多达几百种^[2]。虽然赤眼蜂用于生物防治的时间已超过 1 个多世纪, 并取得显著成果, 但由于赤眼蜂的个体微小, 近缘种间缺乏清晰可鉴的形态特征, 单单依靠以形态特征来研究赤眼蜂属的分类与系统发育仍有许多未能解决的问题。

1 赤眼蜂分类研究的进展

1.1 全世界赤眼蜂新种发现概况

自 Westwood 在 1833 年描述的第 1 种赤眼蜂 *T. evanescens* Westwood 到 1994 年共有 145 种赤眼蜂被描述^[3]。到 1999 年止, 赤眼蜂属在全世界记录分布已有 180 多种^[4], 中国有记录的种为 29 种 (部分数据参考林乃铨^[5]), 而在最近的 30 年中描述新种近 160 多种, 见图 1 (部分数据参考 Voegelé^[6])。这些数字的增长, 一方面可以认为是自 60 年后, 人们开始认识到农药对人类生存环境带来危害, 继而寻求一些生物防治的方法来防治农业害虫, 同时认识到赤眼蜂对农业生产的重要性。另一方面也可以认为是由于显微技术的发展, 赤眼蜂分类学家找到了以雄外生殖器这个重要的分类标记, 为赤眼蜂的分类提供了更可靠和更有价值的依据。可以看到, 从 1970 年到 1999 年在新种发现方面做了大量的工作。这 2 方面的原因促使赤眼蜂分类自 70 年代到现在快速发展, 并且以 Pinto 在 1999 年出版的专著为代表^[4]。

1.2 赤眼蜂地理分布的研究概况

纵观近 30 年间各大洲发表赤眼蜂新种的情况 (图 2) 来看, 美洲 (北美和南美) 欧洲和亚洲远超过非洲和澳洲, 基本反映各地对赤眼蜂科学研究的深入程度。赤眼蜂发现数量最多的

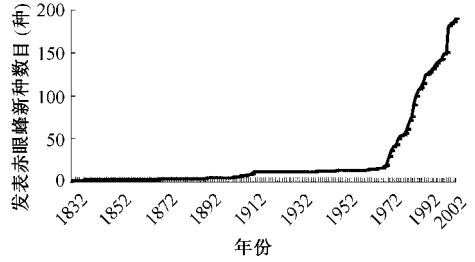


图 1 自 1833 年 Westwood 第 1 次描述 *Trichogramma evanescens* 后发现赤眼蜂新种的数目

大陆为北美洲, 共 68 种, 其次为古北区, 共 52 种。东洋区发现的赤眼蜂有 40 种, 南美洲已知的赤眼蜂有 24 种, 其余相当小的数量来自非洲区为 8 种, 澳洲为 7 种, 新西兰为 4 种^[4]。这些数字的多少一方面与当地赤眼蜂的采集工作相关, 另一方面与当地的农业发展相关。赤眼蜂世界性分布的物种内, 分布在北美的赤眼蜂中, 有 25% 的赤眼蜂可以从其他的大陆中发现有记载^[4]。但又没有 1 种赤眼蜂是遍布全世界的。这样广泛的分布区域, 一方面与赤眼蜂的寄主范围较广有关, 与自然传播有关。另一方面可能与农业经济的发展, 一些人人为传播有关。例如: 亚洲玉米螟赤眼蜂 *T. ostriniae* 原产于亚洲地区, 经常用于防治玉米上的玉米螟^[7]。近年来人为引入到美国用于田间释放防治欧洲玉米螟^[8,9], 继而定殖于北美。

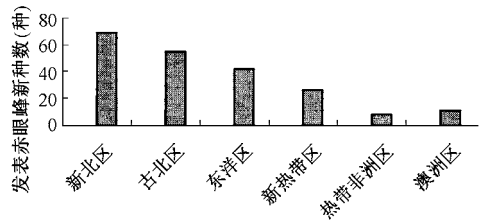


图 2 赤眼蜂地理分布图

1.3 赤眼蜂属的物种形成

对于赤眼蜂分化起源的问题有 2 种不同的探讨, 首先是: Nagarkatti 和 Nagaraja 认为 Minutum 类群包含的赤眼蜂种类最多, 应该是分化较早的类群, 其它的类群都由此类群分化, 即 Minutum 类群为本属中最早分化的类群^[10]。但 Pitno 对形态特征支序分析结果显示,

Minutum 类群并不与代表着祖征的外群亲缘关系最近^[4]。

其次是 Pintureau 曾经试图用赤眼蜂的地理分布与其专化寄生的寄主之间的关系探讨赤眼蜂物种形成的模式^[11]。遗憾的是,赤眼蜂的地理分布数据仍然缺乏,所提供信息较少。并且,赤眼蜂对寄主嗜好性会影响赤眼蜂的物种形成,对于非单一性寄主的赤眼蜂的物种形成模式更为复杂。至今为止,仍未能探清楚寄主与赤眼蜂物种分化之间的关系。

2 建立在形态特征基础上的系统发育研究

赤眼蜂属分为 3 个亚属:包括赤眼蜂指名亚属 *Trichogramma* (共 173 种赤眼蜂), *Trichogrammanza* 亚属 (共 3 种赤眼蜂) 和 *Vanlisus* 亚属 (4 种赤眼蜂)。*Trichogramma* 亚属为世界性分布的,而 *Trichogrammanza* 亚属只分布于澳洲和新西兰, *Vanlisus* 亚属分布于中美洲、北美洲西南部的加佛利亚和澳洲^[4]。不同的赤眼蜂分类学家根据不同的分类特征尝试将赤眼蜂属分为不同类群(从 9 个类群到 16 个类群)^[10,12-17]。其中论述了类群特征并分析类群之间的进化关系的仅见 Pintureau(1993)和 Pinto (1999)(见图 3)的分类系统。

Pinto 和 Pintureau 的分类系统中有重叠的部分,如 Parkeri Section 包括了 Pintureau 分类系统中的 Perkinsi Group 和 Pinto Group。Exiguum

Section 包括 Minutum Group、Dendrolimi Group、Evanescens Group 和 Pretiosum Group。Drepanophorum Section 相当于 Fascatum Group。

Pinto 根据包括触角、前翅和雄外生殖器在内的 50 个形态特征,以系统发育的理论对北美 68 种赤眼蜂(其中 2 种来自古北区,2 种来自新西兰和澳洲)做了详细的分析对比,但仍有 31 种赤眼蜂的亲缘关系仍未能解决^[4]。

利用形态特征进行的支序分析已经很好地解决很多问题,如:明确赤眼蜂指名亚属是个单系的问题,解决赤眼蜂属内大部分的物种鉴定,以及尽管有着不同的意见但也对赤眼蜂亚属内细分为各大类群进行了多种尝试。然而,以形态特征做系统发育分析存在一些关键的问题,例如:许多用于统计的形态特征都是数量性状而不是质量性状,这些特征在一些物种之间是一种连续的性状,根本不可能用支序分析中的有或无来定义,而且从未以系统发育的角度进行检验^[4]。另外,大部分的赤眼蜂,包括一些俄罗斯、中国和南美洲所描述的赤眼蜂都未被收入现有的分类系统。要想将一些新发现的赤眼蜂纳入到以形态特征为依据的系统发育研究是很困难的或者是不可能的。因此提出寻找其他可利用的数据以解决系统发育的问题。

近年来,分子生物学技术的发展对现代进化生物学产生了重大的影响,分子生物学技术已经成为研究分化进化的重要手段。

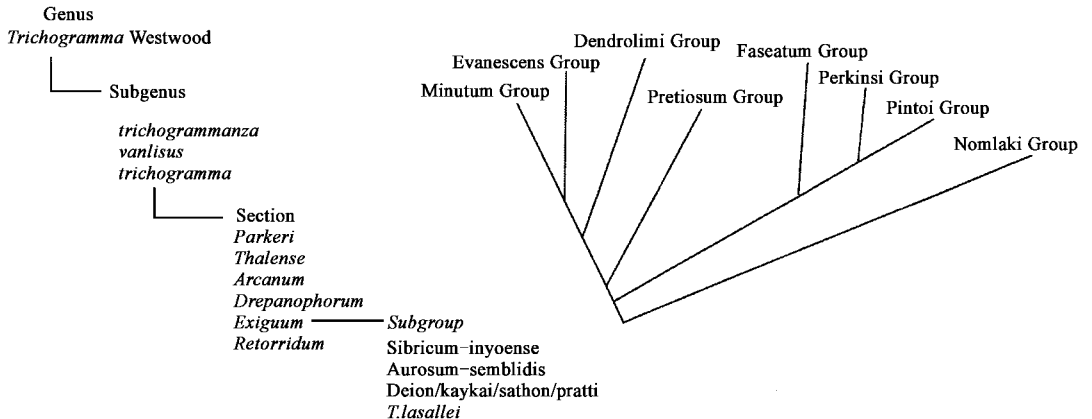


图 3 Pinto(左)和 Pintureau(右)的赤眼蜂属分类系统

3 建立在分子特征基础上的系统发育研究

3.1 蛋白质和同工酶多态

自 Voegelé 和 Berge 在 1976 年发表第一篇电泳技术在赤眼蜂分类中的应用报告后,用电泳的方法对赤眼蜂进行分类鉴定在 20 世纪 80 ~ 90 年代报道较多^[13,14,18,19],主要运用以下几种酶作为分析标记:酯酶(EST),苹果酸脱氢酶(MDH),过氧化物歧化酶(SOD)或其它酶(四唑氧化酶,靛酚氧化酶)。催化剂的分析包括:磷酸葡糖变位酶(PGM),酸性磷酸酶和 α -磷酸甘油脱氢酶(GPDH)。借助聚丙烯酰胺凝胶电泳对酶或蛋白质类进行分离,然后酶谱扫描,得出不同种类的赤眼蜂具有不同的扫描峰数目或峰间距离不同的结果,以此来区别不同的赤眼蜂。或者利用赤眼蜂酯酶同工酶的电泳比较区别少数几种赤眼蜂,并指出赤眼蜂酯酶同工酶带的变化与蜂种的系统进化、亲缘关系有关。利用同工酶进行系统发育的研究优点在于:等位酶的遗传和表达遵循孟德尔定律,可以把亲缘关系量化,可探测物种隐藏的变异性。例如:种间(*T. dendrolimi* 与 *T. voegelei*)的遗传距离为 0.164 ~ 1.010,种内变异范围为 0.000 (*T. evanescens*, *T. brassicae*) ~ 0.314 (*T. cacoeciae*)^[13]。尽管酯酶电泳的方法在当时被认为是一种能够提供精确鉴别形态特征较为相似的物种的方法,但它仍然不能区分出部分赤眼蜂^[12]。同时,在酯酶同工酶亲缘关系的量化计算中,会出现一些种群间的差异大于种间的差异,因此不能正确反映亲缘关系的远近^[14]。而且,实验所选取的酶或蛋白质种类有限,分析结果会带来一定的偏差^[20,21]。进行电泳实验需要大量新鲜样品,多数赤眼蜂标本都是采集后经过浸制,特别是现已存在的模式标本,赤眼蜂体内的酶或蛋白质已降解,因此运用电泳技术研究赤眼蜂属的分类存在一定的困难。

3.2 基因位点和 DNA 序列多态

对赤眼蜂进行基因位点多态的研究,主要运用 RFLP、RAPD 和微卫星的方法。Landry 等比较了 *T. dendrolimi* Matsumura, *T. pretiosum*

Riley 和 *T. evanescens* Westwood 的 RAPD-PCR DNA 产物,可通过非特异的扩增片段区别出这 3 种形态较为相似的寄生蜂^[22]。RAPD 还可用作研究构建赤眼蜂的遗传图谱^[23]。建立于 PCR 基础上的 RAPD 技术有以下特点:随机引物不需要特定设计;退火温度较低,允许适当的错配,提高多态检出率,可以检出 RFLP 标记不能检出的重复顺序区。但它对模板的要求很高,由于赤眼蜂的个体较小,仅 0.4 mm,在模板制备上有特殊要求;且实验的重复性不强。

RFLP 标记呈孟德尔遗传规律,不受环境影响,结果稳定,重复性好。因此适宜于分析群体内和群体间的遗传变异度,群体间基因流的评价及谱系和亲缘关系的确定。通过对来自线粒体(mt DNA)全序列的 RFLP 分析,可以较好地阐明一些近缘种赤眼蜂的进化关系。Sappal 对 *T. minutum*, *T. brassicae*, *T. near sibiriacum* 3 种蜂的 ITS 1、8S、28S DNA 进行酶切反应,都能利用限制性内切酶所切得的特异片段区分出这 3 种蜂,但没有对这些赤眼蜂的亲缘关系进行分析^[24]。Vanlerverghe 等用 11 种限制性内切酶对 *T. evanescens*, *T. brassicae*, *T. voegelei*, *T. cacoeciae*, *T. daumalae*, *T. senblidis* 等 7 种赤眼蜂的 mt DNA 全序列(16 500 ± 300 bp)进行 RFLP 分析。并根据酶切片段的多态性用距离法和简约法推导出这 7 种赤眼蜂的进化关系^[25]。RFLP 也存在着缺点。例如:RFLP 需要的 DNA 量较大,必须分别进行多种限制性酶的酶切反应,多态性检出效率低,只能检测内切酶识别位点上的变异,提供有限的信息^[24,26,27]。

微卫星 DNA 在进化过程中所受选择压力相对来说要小得多,因此具有丰富的多态性。微卫星 DNA 多位于基因非编码区和端粒区,其核心序列为串联重复的 2 ~ 6 个碱基,核心序列重复次数的不同就构成了位点的遗传多态性。微卫星的多态与探针技术结合起来可以为赤眼蜂的鉴定提供可靠的方法,Landai 等通过微卫星测序的方法,根据微卫星的核酸替代率计算出:*T. evanescens* 在 5 百万年前出现,而 *T. brassicae* 与 *T. voegelei* 在 1.75 百万年前自 1 个

共同祖先中分化而来^[28]。微卫星多态是基于整个基因组进行扫描,所得的信息量较大,对于赤眼蜂近缘种的鉴定应有较大的应用前景。

在目前条件下,我们仍未能将每个物种的基因组全部序列测出来,仅能利用基因片段进行研究。因此,选择有代表性的基因片段进行标记对解决上述问题有一定的帮助。

迄今为止,在赤眼蜂属研究中,用于序列分析的标记主要有核糖体第一内部可转录间隔区(internal transcribed spacer 1, ITS1)和第二内部可转录间隔(ITS2)。采用 ITS1 作为遗传标记分析赤眼蜂种间关系的报道较少,仅见 Orrego 和 Aguda 获得 *T. pretiosum* Riley, *T. demoliini* Matsumura 的 rDNA ITS1 差异达 27.1 %^[29]。张淑贞得出 *T. ostrinia* Pang et Chen 和 *T. confusum*(Nagaraja et Nagerkatti, nec. Ishii) rDNA ITS1 相似性为 86.1 %。最终得出 ITS1 在这些种内比较稳定,种间差异明显的结论^[30]。

协同演化作用于 rDNA 的重复单位,维持着种内序列的同源性大于种间序列的同源性,这就是 rDNA 分析诊断物种学说的原理^[31]。ITS2 在赤眼蜂种间变异较大,并且在序列上有长短的变化,最长的序列与最短的序列种间差异 360 bp 以上(308 ~ 668 bp)^[32],因此适用于物种的鉴定。近期, Pinto 在发表赤眼蜂新种的时候也附带上了该新种的 ITS2 序列^[33]。李正西和沈佐锐也运用 ITS2 的差异发展特异引物来对赤眼蜂进行分子鉴定的研究^[34]。

核糖体 DNA(Ribosomal DNA, rDNA)长期以来被认为是一种可用于进化和系统发育研究的标记基因。在昆虫的系统发育研究中,rDNA 有用于高级阶元六足纲的起源问题^[35,36],也有用于昆虫科级(family level)以下的系统发育研究及近缘物种的亲缘关系分析,如膜翅目昆虫^[37-40]、按蚊^[41-43]和果蝇^[44,45]等类群。相对而言,由于 ITS2 序列的长短变异太大而不适宜用于赤眼蜂属系统发育的分析,现在大多报道仅限于利用 ITS2 序列研究一些亲缘关系较近的种^[38,39,46]。

除了这 2 个间隔区以外,目前仍未见有其

它的基因序列用于分析赤眼蜂的进化问题。但在膜翅目等其它昆虫中,已有利用 CO II, Cytb, 16S 及 28S 基因等进行科间、属间及种间的亲缘关系分析^[47-49]。因此,很有必要借鉴这些经验对赤眼蜂属进行分析。

4 结束语

比较以上各种方法,研究的方法不一样,所获得的信息和结果也不一样。而各种方法得到的数据都有其不足,依据单个方法或单项遗传指标在分析赤眼蜂的系统发育过程时的结果往往有差异,这提示我们在依据单项指标解释赤眼蜂的种间关系时需要慎重。因为单个形态性状或基因位点的遗传信息毕竟有限,有时基因本身还要受到环境选择作用、随机漂变以及群体间基因流的影响,因而在分析过程中应联合运用多种方法或多个基因位点,同时应尽可能多地选取样本进行综合分析。还要结合传统研究方法方面的结果才有可能使分析的结果更接近于实际情况。赤眼蜂属的系统发育和分布的研究还是非常的不足,主要受实验材料的限制,赤眼蜂为世界性分布物种,要尽量多地得到已描述的种类进行系统的研究是一件困难的事情。而且,目前的采集工作主要集中于农业生产系统,而自然生态系统的采集工作进行得较少。

总而言之,目前对赤眼蜂的形态支序数值分析、杂交分析、蛋白质和同工酶及基因位点的分析都做了很多有建设性的探索工作,也取得了一些共识,但存在的争议还较多,主要体现在对赤眼蜂属内的种间系统发育关系上,不同的赤眼蜂分类学家根据不同的分类特征提出了不同的分类系统^[4,8,17],另外一方面,赤眼蜂属所包括的物种之多,而相对清晰的分类特征较少,甚至有些可以认为是同型(homoplasy)特征,这些困难都极大地阻碍了赤眼蜂属的系统发育研究。所以有必要将主要的分类特征和信息量丰富的基因序列进行综合分析,建立相对客观的系统发育关系系统,对一些同物异名或误定的种类进行订正,这需要进行广泛的国际合作。

综合分类学、分子进化和生物防治方面研究人员的力量,以便共同克服构建相对理想的赤眼蜂属的系统发育关系的种种困难。

参 考 文 献

- 1 Doult R., L., Viggiani G. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 1968, **35**, 477 ~ 586.
- 2 Bao J. Z., Chen X. H. *Research and Application of Trichogramma in China*. Beijing: Academic Books and Periodical Science Press, 1989. 220.
- 3 Pinto J. D., Stouthamer R. *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Wallingford (UK), 1994. 1 ~ 36.
- 4 Pinto J. D. *Systematics of the North American Species of Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Tricogrammatidae). Washington: Allen Press, Inc., 1999. 287.
- 5 林乃铨, 中国赤眼蜂分类. 福州: 福建科学技术出版社, 1994. 362.
- 6 Voegelé J. *Trichogramma and other Egg Parasites*. 2nd Intern. Symp., Guangzhou (China), France: INRA Publication, 1986. 10 ~ 15.
- 7 Li L. Y. *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Wallingford (UK). 1994. 37 ~ 54.
- 8 Hoffmann M.P., Walker D.L., Shelton A.M. *Entomophaga*. 1995, **40**: 387 ~ 402.
- 9 Wang B., Ferro D.N., Hosmer D. W. *Entomol. Experim. Appl.*, 1997, **83**: 337 ~ 345.
- 10 Nagarkatti S., Nagaraja H., *Annu. Rev. Entomol.*, 1977, **22**: 157 ~ 176.
- 11 Pintureau B. *Bull. Soc. Entomol. Fr.* 1990, **95**: 17 ~ 38.
- 12 Voegelé J.J., Pintureau B. *Les Colloques de l'INRA*, 1982, **9**: 45 ~ 75.
- 13 Pintureau B. *Système matique évolutive du genre Trichogramma* Westwood en Europe. Thesis, Université Paris VII, 1987. 311.
- 14 Pintureau B. *Biochem. System. Ecol.*, 1993, **21**: 557 ~ 573.
- 15 Viggiani G., Laudonia S. *Boll. Lab. Entomol. Agraria 'Filippo Silvestri' di Portici*, 1989, **46**: 107 ~ 124.
- 16 Pinto J.D. *J. New York Entomol. Soc.*, 1992, **100**: 621 ~ 633.
- 17 Sorokina A. P. *Key to Species of the Genus Trichogramma* Westw. (Hymenoptera: Tricogrammatidae) of the World Fauna. Moscow: Kolos Publishing House, 1993. 77.
- 18 黄寿山, 戴志一, 王光铭, 王春光. 江苏农学院学报, 1991, **12**(1): 57 ~ 61.
- 19 Pintureau B. *Entomophaga* 1993, **38**(3): 411 ~ 431.
- 20 王中仁. 生物多样性, 1994, **2**(1): 38 ~ 43.
- 21 王中仁. 生物多样性, 1994, **2**(2): 91 ~ 95.
- 22 Landry B. S., Dextraze L., Boivin G. *Genome*, 1993, **36**: 580 ~ 587.
- 23 Laurent V., Wajnberg E., Mangin B. *Genetics*, 1998, **150**(1): 275 ~ 82.
- 24 Sappal N.D., Jeng R.S., Hubbes M. *Genome*, 1995, **38**: 419 ~ 425.
- 25 Vanlerverghé-Masutti F. *J. Agr. Sci. Suppl.*, 1994, **16**: 171 ~ 176.
- 26 邱芳, 伏健民. 生物多样性, 1998, **6**(2): 143 ~ 150.
- 27 黄原. 分子系统学——原理、方法及应用. 北京: 中国农业出版社, 1998. 372.
- 28 Landais I., Chavigny P., Castagnone C., *Genetics*, 2000, **255**: 65 ~ 73.
- 29 Orrego C., Agudelo F., Silva I. M. M. S., *Florida Entomol.*, 1993, **76**: 519 ~ 524.
- 30 张淑贞. 蛋白质和 DNA 在亚洲玉米螟赤眼卵蜂和蔗螟卵蜂鉴定上的利用. 台北: 国立中兴大学昆虫学研究所, 硕士论文. 1998. 59.
- 31 Hillis D.M., Huelsenbeck J.P., Cuninghame C.M., *Science*, 1986, **264**: 456 ~ 487.
- 32 何晓芳. 赤眼蜂属的分类和系统发育研究. 广州: 华南农业大学, 博士论文, 2003. 132.
- 33 Pinto J. D., Koopmanschap A. B., Platner G. R. *Biol. Contr.*, 2002, **23**: 134 ~ 142.
- 34 李正西, 沈佐锐. 昆虫学报, 2002, **45**(5): 559 ~ 566.
- 35 Carapelli A., Frati F., Nardi F. *Pedobologia*, 2000, **44**(4): 361 ~ 373.
- 36 Gribet G., Ribera C. *Cladistics*, 2000, **16**: 204 ~ 231.
- 37 Belshaw R., Fitton M., Herniou E. *System. Entomol.*, 1998, **23**: 109 ~ 123.
- 38 Silva I. M. M. S., Honda J., Van Kan R., *Biol. Contr.*, 1999, **16**: 177 ~ 184.
- 39 Stouthamer R., Yu G., Koopmanschap A.B. *Entomol. Exp.*, 2000, **95**: 105 ~ 111.
- 40 Stouthamer R. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 2000, **29**(4): 832 ~ 837.
- 41 Paskewitz S. M., Wesson D. M., Collins F. H. *Insect Mbl. Biol.*, 1993, **2**: 247 ~ 257.
- 42 Cornel A. J., Porter C. H., Collins F. H., *Med. Entomol.*, 1996, **33**: 109 ~ 116.
- 43 Hackett B. J., Gimnig J., Guelbeogo W., *Insect. Mbl. Bio.*, 2000, **9**(4): 369 ~ 374.
- 44 Schlotterer C., Hauser M. T., Haeseler A. *Mbl. Biol. Evol.*, 1994, **11**: 513 ~ 522.
- 45 Morrow J., Scott L., Congdon B. *Evolution*, 2000, **54**(3): 899 ~ 910.
- 46 Stouthamer R., Hu J. G., Frenk J. P. M. Vankan, *Biocontrol*, 1999, **43**: 421 ~ 440.
- 47 Mareluly P., Whitfield J. B. *Mbl. Phy. Ecol.*, 1999, **12**(3): 282 ~ 294.
- 48 Dowton M., Austin A. D., Antolin M. F. *Ins. Mbl. Biol.*, 1998, **7**: 129 ~ 150.
- 49 Dowton M., Austin A. D., *Mbl. Phylogen. Ecol.*, 1998, **10**(3): 354 ~ 66.