

生物因子对寄生蜂滞育的影响*

李玉艳** 张礼生*** 陈红印

(中国农业科学院植物保护研究所农业部生物防治重点开放实验室 北京 100081)

Effect of biotic factors on diapause of parasitic wasps. LI Yu-Yan**, ZHANG Li-Sheng***, CHEN Hong-Yin
(Key Laboratory for Biological Control of Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract Host and parental factors are important influences on diapause in parasitic wasps. Various aspects of hosts, such as species, morph, physiological states and abundance, can affect the diapause of the wasps that parasitize them. Host species influences many aspects of wasps' diapause, including its occurrence, duration, the proportion of individuals that enter diapause and photoperiodic response. The influence of host morphs on diapause are most prominent in aphid parasitoids. The physiological state of the host and host abundance are also important factors affecting diapause in parasitic wasps. In addition, the photoperiod and temperature experienced by wasps' parents significantly affect diapause in their offspring. Differences between parental instars are the main reason for variation in parental factors. Prospects for research on, and application of, diapause in parasitic wasps are discussed.

Key words parasitic wasps, diapause, biotic factors, host, parents

摘 要 在影响寄生蜂滞育的生物因子中,寄主及亲代是主要影响因子。寄主可以从种类、类型、生理状态及丰富度等方面影响寄生蜂的滞育;寄生不同种类的寄主,寄生蜂的滞育反应、滞育进度、滞育比例以及光周期反应表现等均有不同;寄主类型的影响在蚜茧蜂类群中表现最为突出,不同寄主类型能对蚜茧蜂的滞育诱导产生不同影响;此外,寄主生理状态和寄主丰富度也是影响寄生蜂滞育的重要因子。亲代对寄生蜂滞育的影响则通过其所经历的环境条件以及自身因素等方面来表现:亲代经历的光周期和温度等能显著影响子代的滞育,甚至起完全决定作用;在亲代自身因素的影响中,亲代虫龄差异是主要因素。本文同时对寄生蜂滞育的研究及应用前景也一并作了展望。

关键词 寄生蜂,滞育,生物因子,寄主,亲代

滞育是昆虫在长期进化过程中形成的一种对不利环境条件的适应性,能帮助昆虫躲避各种不利条件的侵袭,以维持个体生存和种群延续,在昆虫的生长繁育中具有重要意义^[1,2]。当外界的生物和非生物条件利于昆虫生存时,昆虫进行生长、发育和繁殖;一旦环境条件出现异常(如高温、严寒、日长变化、食料缺乏等),昆虫即选择进入滞育,以此抵御不利环境的侵袭^[3]。近半个世纪以来,随着分子生物学和生化技术的不断发展,人们对昆虫滞育的研究逐渐从宏观领域深入到微观领域,研究内容从滞育的环境调控^[4~7]、内分泌系统调控^[8,9]以及

与昆虫光周期反应有关的时钟机制的理论模型^[10~12]等逐渐扩展到基因表达对滞育的调控作用、滞育激素的组成及作用、以及滞育相关蛋白的编码及合成^[13,14]等。滞育研究的深入和发展,不仅有助于明确各类昆虫的滞育调控机理、分析其生活史对策,而且能为经济昆虫的开

* 资助项目:农业公益性行业科研专项(200803032)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(2009yw06)、国家科技支撑计划项目(2006BAD08A02)。

**E-mail:lyy129@126.com

***通讯作者,E-mail:zhangleesheng@163.com

收稿日期:2009-09-30,修回日期:2010-01-23

发利用及农林业害虫的生物防治等提供理论基础。

寄生蜂属寄生性天敌,在农业害虫的生物防治中起重要作用。近年来,随着昆虫滞育研究的深入,寄生蜂的滞育研究也得到了不断发展,在环境因子对寄生蜂滞育的影响、滞育发育的生物生理学以及滞育的激素调控等方面取得了一些进展,研究涉及的种类也在不断增加,这为滞育在寄生性天敌昆虫生产领域中的应用提供了理论基础和技术指导^[3,4]。影响寄生蜂滞育的环境因子包括非生物因子和生物因子,二者共同影响寄生蜂的滞育。近年来,对影响寄生蜂滞育的非生物因子的研究主要集中在光周期、温度和温光组合以及湿度等方面^[15],对其他非生物影响因子的研究则较少。本文通过总结对寄生蜂滞育的研究进展,阐述了寄主及亲代等生物因子对寄生蜂滞育的影响,并对寄生蜂滞育的研究及应用前景进行了展望。

1 寄主对寄生蜂滞育的影响

一般而言,在昆虫滞育的环境影响因子中,光周期和温度起决定性作用,但食料因子也常起到重要作用。通常,食料是作为光周期和温度反应的调节因子影响昆虫滞育的诱导。对于一些昆虫而言,食料是滞育诱导的主要因子,甚至食料还直接或间接的影响到它们的滞育维持、解除及滞育后发育^[16]。

由于寄生蜂与寄主(食料)的关系密切,且大部分寄生蜂为内寄生性昆虫,在寄生蜂的生长、发育过程中,寄主的性状常对其有较大影响。在目前已研究的寄生蜂种群中,大多数寄生蜂的滞育主要受到寄主种类、寄主类型、寄主生理状态及寄主丰富度等的影响。

1.1 寄主种类的影响

寄生蜂寄生不同的寄主,其滞育反应表现不同。在自然界中,寄生蜂均有适宜的寄主范围。对于同种寄生蜂,寄生某固定寄主可以正常发育而不进入滞育状态,若寄生于其它寄主则可能出现滞育。如在 15℃、临界日长 L:D = 10:14 范围内,广蚜茧蜂 *Aphidius matricariae*

Haliday 寄生不全生活周期型的茄无网长管蚜 *Aulacorthum solani* Kaltentbach, 棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 和冬葱瘤额蚜 *Myzus ascalonicus* Doncaster 时不能滞育^[17],但寄生黑豆蚜 *Aphis fabae* Scopoli 的卵生蚜时,则可进入滞育^[18]。微小赤眼蜂 *Trichogramma minutum* Riley 在地中海粉螟 *Ephestia kuehniella* Zeller、麦蛾 *Sitotroga cerealella* Olivier 或云杉色卷蛾 *Choristoneura fumiferana* Clemens 的卵内不能进入滞育,但同样条件下,在铁杉尺蠖 *Lambdina fiscellaria* Guenée 的卵内却能以预蛹进入滞育^[19]。自然条件下,淮北地区的舟蛾赤眼蜂 *Trichogramma closterae* Pang et Chen 若寄生柳毒蛾 *Stilpnotia salicis* L. 卵,则 10 月上旬即可进入滞育,但若寄生蓖麻蚕 *Attacus cyntia ricini* Boisduval 卵,只有在 10 月下旬后寄生的个体才能滞育^[20]。寄生蜂在不同寄主体内的不同滞育反应可能与寄主的营养状况有关,取食不同植物的寄主其体内营养状况必然存在差异,寄生蜂可能因寄主营养上的差异而选择不同的发育路径,或正常发育或选择进入滞育。此外,寄主个体大小及其体内激素种类、含量的不同也可能是影响因素。

对于可导致寄生蜂滞育的寄主而言,种类不同会影响寄生蜂的滞育强度,表现为不同的滞育进度和滞育比例。例如将两色瘤姬蜂 *Pimpla instigator* Fabricius 饲养于甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* L. 上比饲养在大菜粉蝶 *Pieris brassicae* L. 上进入滞育的个体比例更高^[21]。类似的,茧蜂 *Asobara tabida* Nees 在黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Hardcover 内比在果蝇 *Drosophila subobscura* Collin 内有更高比例的滞育率^[22]。寄生蜂在不同寄主体内表现出的滞育比例的不同可能与寄主个体大小有关,在个体较小的寄主体内发育的寄生蜂,可能因寄主无法满足寄生蜂正常发育的营养需求而诱导其进入滞育。如同样处理条件下,稻螟赤眼蜂 *Trichogramma japonicum* Ashmead、亚洲玉米螟赤眼蜂 *Trichogramma ostriniae* Pang et Chen 和松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi*

Matsumura 在麦蛾卵内分别有 81.2% ~ 89.5%, 63.8% 和 96.9% ~ 97.9% 的滞育率,而在米蛾 *Corcyra cephalonica* Stainton 卵内的滞育率均低于 50%^[23]。上述赤眼蜂在麦蛾卵和米蛾卵内表现出的滞育率的显著差异除可能与两种寄主的大小有关外,寄主的营养状态差异以及寄主体内是否存在滞育活性物质也可能是影响其滞育率的因素。

此外,由于寄主营养及发育质量的差异,寄生于不同寄主上的寄生蜂,光周期反应也有不同表现。当丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* Walker 寄生麻蝇 *Sarcophaga argyrostoma* Robineau-Desvoidy 蛹时,只在 8 ~ 11 h 的短日照下才能产生子代滞育幼虫,且子代幼虫的滞育率高,而寄生红头丽蝇 *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy 或新陆原伏蝇 *Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy 的蛹时,滞育出现的时间延迟且子代幼虫的滞育率也低^[24]。

寄生蜂在不同寄主内的不同滞育反应,不仅与寄主的个体大小、营养状况有关,还可能与寄主的发育进度及体内是否存在某些滞育活性物质有关。寄生蜂因不同寄主选择不同发育路径,可以帮助其躲避因食物缺乏、气候变化等不利条件的威胁,从而保证个体生存和种群繁衍,这似乎是在长期进化过程中寄生蜂与寄主相互适应、协调的结果。

1.2 寄主类型的影响

在自然界中,很多昆虫有不同的发育类型,并表现出不同的生物学、生理学特性,体现出抗逆能力、营养状态、趋避天敌等方面的差异。寄生蜂在此类寄主不同发育类型的个体上,发育进度不一致,滞育表现也不尽相同。这一特性在蚜茧蜂类群中表现最为突出。

蚜虫寄主的不同类型能对蚜茧蜂的滞育诱导产生显著影响。Polgar 等研究了黑豆蚜 *Aphis fabae* Scopoli 不同类型对广蚜茧蜂和翼蚜外茧蜂 *Praon volucre* Haliday 滞育诱导的影响,发现在 21℃ 高温和长日照 (L:D = 16:8) 条件下,蚜茧蜂幼虫在孤雌生殖型 2 龄幼虫体内发育正常;而在卵生蚜体内发育的个体,70% ~ 90% 进

入预蛹滞育^[25]。室内 20℃,长日照 (L:D = 15:9) 条件下,大多数蚜茧蜂 *Pauesia unilachni* Gahan 在松树蚜虫 *Schizolachnus pineti* Fabricius 的卵生蚜体内进入滞育,而在干母或孤雌蚜体内不发生滞育^[17]。光照长于 12 h 时,无网长管蚜茧蜂 *Aphidius ervi* Haliday 在豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* Harris 的卵生蚜体内比在孤雌蚜体内发育的个体,有更高比例的滞育率。但与之不同的是,当用黑莓蚜 *Sitobion fragariae* Walker 的卵生蚜和孤雌蚜作寄主时,无网长管蚜茧蜂在此两类型蚜虫体内的滞育率没有差异^[26]。

蚜茧蜂在卵生蚜体内的滞育可能与寄主蚜虫体内和性蚜生殖有关的激素系统的变化有关^[18],此外,秋季卵生蚜的出现是寄主数量下降和冬季到来的明显信号,蚜茧蜂在卵生蚜体内进入滞育,能避免下一代遭遇不利的环境条件,保证种的延续,同时使其生长发育与寄主的生活周期相适应,从而避开寄主缺乏以及冬季寒冷等不利条件^[26]。

1.3 寄主生理状态的影响

寄生蜂在与其寄主的协调寄生过程中,很多寄生蜂能感受其寄主的生理状态,并适时诱发滞育。如贪婪反颚茧蜂 *Alysia manducator* Panzer 的滞育取决于物理和食料条件的相互影响,如果幼虫饲养在非滞育的麻蝇寄主上,即使在长日照条件下,也会发生滞育^[27]。茶毒蛾黑卵蜂 *Telenomus euproctidis* Wilcox 的 Ibaraki 种群和 Okinawa 种群分别寄生非滞育的茶毒蛾 *Euproctis pseudoconsersa* Strand 和台湾黄毒蛾 *Euproctis taiwana* Shiraki 时,无论在短日照 (L:D = 12:12) 还是长日照 (L:D = 16:8) 条件下,其全部或大部分子代不能进入滞育,但用茶毒蛾的滞育卵作寄主时,所有 Ibaraki 种群子代和超过 75% 的 Okinawa 种群子代均进入滞育^[28]。寄生性青铜巨颅金小蜂 *Catolaccus aeneoviridis* Girault 饲养于滞育的寄主上比饲养在非滞育的寄主上有更高的滞育率^[29]。可见,寄主卵的性质及寄主的生理状况能影响寄生蜂的滞育决定。寄生蜂在滞育寄主卵和非滞育寄

主卵内的不同滞育反应,可能与寄主卵的营养种类、含量及其所含的某些活性物质有关。其中,营养种类及含量的差异可能是主要影响因素。

不同虫龄的寄主可能因体内营养及激素含量等生理水平上的差异影响寄生蜂的滞育反应。例如苜蓿象甲姬蜂 *Bathyplectes curculionis* Thomson 寄生老龄寄主时,滞育率明显增加^[30]。黑折脉蚜茧蜂 *Aphidius nigripes* Ashmead 寄生1龄蚜虫时,比寄生4龄蚜虫时进入滞育的比例更高^[31]。

1.4 寄主丰富度的影响

在大多数情况下,食料(寄主)和其它因素共同影响昆虫的滞育,但目前人们对食料作用的研究相对较少。在一些仅依赖寄主才能生存的寄生性天敌中,寄主的丰富度常是影响其滞育诱导的主要因子。如在日本冲绳,茶毒蛾黑卵蜂的 Okinawa 种群在没有滞育寄主时,可能没有机会进入滞育^[28]。一种巨柄啮小蜂 *Melittobia chalybii* Ashmead 是否进入滞育完全取决于其寄主的状态^[32]。一般而言,寄主(食料)主要配合光周期或温度而影响寄生蜂的滞育诱导,寄主缺乏常常会导致更多的个体进入滞育。当丽蝇蛹集金小蜂寄生麻蝇受到限制时,会延长产卵时间,从而增加了光周期的滞育诱导,显著提高幼虫的滞育比例^[33]。缢管蚜茧蜂 *Aphidius rhopalosiphii* De Stefani Perez 在蚜虫数量较少时,会被诱发滞育^[34]。寄生蜂在寄主缺乏的条件下选择进入滞育,能保证个体生存,利于种群的繁衍,对于寄生蜂种的延续有重要意义。

2 亲代对寄生蜂滞育的影响

昆虫的表现型不仅受自身基因及其所处环境的影响,而且也受到亲代基因及亲代所经历的环境的影响^[35]。一方面亲代的表现型和其所经历的环境会影响子代的滞育,另一方面亲代滞育特征会影响子代的表现型,这就是滞育的亲代效应^[36]。亲代效应的解释说法不一,一般认为是亲代的表现型及其所经历的环境因素

(气候、食物质量、自然天敌等)或所采取的行为(寄主选择、配偶选择、产卵行为和亲代照料等)对子代表现型差异和适应性的影响^[37,38]。亲代效应在昆虫中普遍存在,它是从亲代继承的一种非遗传效应,能增加子代对即将出现的可预测环境变化的适应性,在自然种群进化过程中起重要作用。

亲代效应包括母代效应和父代效应。通常母代对子代发育及其表型决定影响较大,而父代的影响较小,因此母代效应被认为是非孟德尔亲代效应(包括母本和父本的效应)的一种简略形式^[39],当由环境决定的雄性精子质量影响到后代的表现型时,可认为是父代效应^[36]。一般而言,子代的表现型和适应性是由母本和父本共同决定的,事实上,很多生物学家习惯用“母代效应”描述所有的非孟德尔亲代效应,Fox 等也指出母代效应通常也叫亲代效应^[40],因此,通常所说的亲代效应多指母代效应。在大多数关于昆虫滞育的亲代效应的研究报道中,涉及的也多为母代对子代滞育的影响,而对父代效应的报道则较少。然而这并不能否认父代效应的存在,开展昆虫滞育的父代效应的研究,不仅有助于揭示父代对子代发育和表型决定的作用,还有助于更深入的了解昆虫滞育的亲代效应。也许将来,父代效应也会成为滞育研究的一个方向。

Mousseau 和 Fox 认为亲代效应是对环境异质性的表现型适应反应机制,并非简单的将环境信息从亲代传递给子代,其形成和功能在某程度上来说是自然选择的结果^[35]。随着亲代效应研究的深入,这一观点已逐渐得到广泛认同。在数量遗传学的推动下,人们对滞育的亲代效应也有了更深入的认识和了解,如亲代效应的内分泌调控^[41]以及分子调控^[42]等。一般而言,亲代经历的短光照、低温和寄主资源缺乏等,预示着环境条件的改变,能促使亲代产下更多的滞育子代^[43]。寄生蜂滞育的亲代效应主要受亲代经历的光周期、温度等环境条件以及亲代自身因素等的影响。

2.1 亲代经历的环境条件对寄生蜂滞育的

影响

对大多数寄生蜂的研究表明,亲代经历的光周期对寄生蜂的滞育能产生显著影响,甚至完全决定其子代的滞育。如丽蝇蛹集金小蜂母代在卵形成期经历短日照,会导致子代的幼虫滞育^[44]。菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia plutellae* Kurdiumov 母代在长日照条件下饲养可降低子代滞育诱导的临界温度^[45]。黑折脉蚜茧蜂 *Aphidius nigripes* Ashmead 的雌成虫在低温和短日照下比在高温和长日照下能产下更多的滞育子代^[31]。卷蛾赤眼蜂 *Trichogramma cacoeciae* Marchal 的子代滞育受亲代经历的光周期的显著影响,在较高温度 13℃ 时,若母代经历 L:D = 14:10 的短光照,大多数个体进入滞育,而在 L:D = 16:8 长光照条件下,大多数个体进入停育期,但在较低温度 10℃ 时,该影响较弱^[46]。赤眼蜂 *Trichogramma principium* Sugonyaev & Sorokina 在 12.5℃ 短光照条件下,无论母代经历光照的长短,全部进入滞育,而在 15℃ 时,母代经历短光照能增加子代的滞育率^[47]。黄杉小蠹茧蜂 *Coeloides brunneri* Viereck 的子代滞育率则完全取决于母代在产卵前和产卵期间所经历的光周期^[48]。对大多数昆虫而言,亲代会根据自身经历的光周期而决定其子代是否进入滞育,当亲代感受到的环境条件利于子代发育时会产下非滞育子代,而当亲代经历不利于其子代生长繁殖的环境条件时,则会适时产下滞育子代,从而避开了不利环境条件的侵袭,保证子代个体的生存。

此外,亲代经历的温度条件对子代滞育也有重要影响。如广赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* Westwood 母代经历短光照,能产生高比率的滞育幼虫,但若将雌蜂饲养在较高温度时,其子代幼虫的滞育率就下降^[49]。可见,亲代经历的高温条件能部分抵消其所经历的短光照的影响,对广赤眼蜂来说,高温可能有利于其正常发育,而使子代幼虫的滞育比例降低。一般,低温能诱导更多的昆虫个体进入滞育,就冬季滞育的昆虫而言,低温预示着冬季寒冷的到来,常会使其产下更多的滞育子代,从而避开严

寒的侵袭。如丽蝇蛹集金小蜂在 15℃ 下产生的幼虫比在 25℃ 下产生的幼虫,有更高的滞育率^[50]。亲代通过自身经历的环境条件决定其子代的发育路径,在其生活史中具有重要意义,这不仅能使子代顺利度过寒冷的冬季,也避免了种群在恶劣环境中遭遇灭亡的命运,从而使种群能继续繁衍。

2.2 亲代自身因素对寄生蜂滞育的影响

亲代虫龄差异是影响子代滞育的主要生理因素之一。如食胚赤眼蜂 *Trichogramma embryophagum* Hartig 子代进入滞育与否主要取决于母代的虫龄,在 20℃、L:D = 18:6 条件下,1~2 日龄的食胚赤眼蜂母代产下的子代滞育率最高(15%),而 9~11 日龄的母代产下的子代其滞育率逐渐下降到 0~5%,之后 15~17 日龄的母代产下的子代滞育率又轻微有所上升^[51]。一般情况下,随亲代虫龄的增长,所产子代的滞育率会增高^[52~54]。如丽蝇蛹集金小蜂,大多数亲代随着虫龄的增长,其子代 4 龄幼虫有较高的滞育率;少数亲代则随着虫龄的增长,子代 1 龄出现较高的幼虫滞育率^[53,54]。与之不同的是,黑折脉蚜茧蜂则随着亲代虫龄的增长,其子代滞育率降低^[31]。

此外,亲代成虫虫龄与外界环境条件相互作用,能通过影响母代成虫的生理和发育而影响子代滞育。如丽蝇蛹集金小蜂,通过剥夺母代寄主植物 5 d,子代幼虫的滞育率从 0 变为 97%^[55]。

寄生蜂滞育的亲代效应具有极其重要的适应意义,它能使亲代察觉栖息环境质量的下降,产下高滞育率的子代,从而避开了不利于生长发育的环境。此外,亲代效应还可使寄生蜂的繁殖与其可利用寄主的出现同步,并且能够分散在不同时期繁殖,大大提高了寄生蜂的适应性,增强了其在自然界的生存能力。滞育的亲代效应与发育研究有直接的相关性,对其深入研究将有利于寄生蜂发育生物学的发展和人们对昆虫生活史中一些现象的理解,同时在研究物种的进化过程中,亲代效应也具有理论参考价值。

3 研究及应用前景

目前,国内外对寄生蜂的滞育研究尚不深入,只对其滞育诱导^[3,15, 45, 56~58]和解除的环境影响因子^[58~62]等有所了解,而对滞育的生理生化变化、内分泌调控以及分子遗传机制等知之甚少。滞育研究涉及的类群也较少,有报道的寄生蜂主要包括茧蜂科、姬蜂科、赤眼蜂科、金小蜂科以及跳小蜂科等^[3,15],而对膜翅目其他科寄生蜂滞育的研究则尚不多见。此外,滞育在生产中的应用也未进入实质性阶段,生产中真正得到推广应用的例子还不多见,对其应用的可行性尚停留在试验摸索阶段,在大规模生产中的利用技术也不纯熟。关于寄生蜂滞育的许多问题尚未得到解答,如环境信号如何传递并最终导致寄生蜂体内发生变化,引发滞育出现的分子机制是什么?调节滞育进入的关键基因有哪些,怎样解释滞育的打破机制,参与滞育的分子调控的基因又有哪些?这一系列的问题目前仍然无法解答。对于寄生蜂滞育研究的缺乏,使得人们对寄生蜂这类有益天敌的认识和了解仅仅局限于生物学、生态学领域,而对其生理学特征、有关分子机制等知之甚少。因此,在生产应用领域,寄生蜂的规模化生产利用也必然会受到限制。如寄生蜂生产中的瓶颈之一即滞育问题,若滞育时间过长,很可能无法及时提供天敌产品,或错过最佳释放时期,而降低防控效果;若滞育时间过短,则贮藏期缩短,可能在尚不需要产品时,寄生蜂就已大量羽化,而降低产品的有效利用率。这就需要明确寄生蜂滞育的诱导、打破条件,以及滞育持续时间的长短,根据实际需求适时进行滞育诱导和滞育打破,做到天敌产品的科学合理释放。

因此,进一步研究寄生蜂的滞育调控,探索滞育诱导、滞育进入和滞育打破的技术方法,深入开展滞育的内分泌调控、分子遗传机制以及滞育期间寄生蜂体内各种生理生化水平变化等的研究,将有助于我们更好的解释寄生蜂滞育的内部调控机制、基因表达模式,了解滞育期和非滞育期寄生蜂的生理动态等,也为寄生蜂的

大规模饲养、储存和科学释放提供理论基础和技术指导。同时滞育在生产领域的应用也可以延长产品的货架期及防控作用时间,并能提高寄生蜂的抗逆性和繁殖力,增强其田间防控效果。这不仅能够推动寄生性天敌昆虫产品的产业化发展,而且对农业害虫的生物防控也具有深远意义。

参 考 文 献

- 1 Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal adaptations of insect. New York and Oxford: Oxford University Press, 1986. 135 ~ 151.
- 2 Polgár A. L., Darvas B. Ízeltlábúak alkalmazkodási stratégiái. III. Hipobiózis; Dormancia (kvieszcencia, diapauza) és kriptobiózis. (Adaptation strategies of Arthropods III. Hypobiosis; Dormancy (Quiescence, Diapause) and kriptobiosis. Növényvédelem, 1995, **31**:369 ~ 380.
- 3 张礼生. 滞育和休眠在昆虫饲养中的应用. 见:曾凡荣, 陈红印(主编),天敌昆虫饲养系统工程. 北京:中国农业科学技术出版社, 2009. 54 ~ 89.
- 4 张礼生, 陈红印, 王孟卿. 天敌昆虫的滞育研究及其应用. 见:粮食安全与植保科技创新论文集. 北京:中国农业科技出版社, 2009. 548 ~ 552.
- 5 Tanaka H., Sudo C., An Y., et al. A specific peptide produced in adult diapause of the leaf beetle, *Gastrophysa atrocyanea* Motschulsky (Coleoptera: Chrysomelidae). *Appl. Entomol. Zool.* 1998, **33**:535 ~ 543.
- 6 Zaslavski V. A. Insect Development, Photoperiodic and Temperature Control. Berlin:Springer-Verlag. 1988.
- 7 赖锡婷, 肖海军, 薛芳森. 昆虫滞育持续时间的影响因子及其对滞育后生物学的影响. 昆虫知识, 2008, **45**(2): 182 ~ 188.
- 8 Denlinger D. L. Hormonal control of diapause. In:Kerkut G. A., Gilbert L. I. (eds.). Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Oxford: Pergamon, 1985. 353 ~ 412.
- 9 王忠婵, 王方海. 昆虫蛹滞育的神经内分泌调控. 生物学通报, 2006, **41**(6):6 ~ 8.
- 10 Denlinger D. L., Giebultowicz J. M., Saunders D. S. In: Denlinger D. L., Giebultowicz J. M., Saunders D. S. (eds.). Insect Timing: Circadian Rhythmicity to Seasonality. Amsterdam, New York: Elsevier Science, 2001. 1 ~ 234.
- 11 Saunders D. S. Insect Clocks (2nd). Oxford: Pergamon Press, 1982.
- 12 Takeda M., Skopik S. D. Photoperiodic time measurement and related physiological mechanisms in insects and mites.

- Annu. Rev. Entomol.*, 1997, **42**:323 ~ 349.
- 13 Denlinger D. L. Regulation of diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 2002, **47**:93 ~ 122.
- 14 徐卫华. 昆虫滞育研究进展. 昆虫知识, 2008, **45**(4): 512 ~ 517.
- 15 李玉艳, 陈红印, 王孟卿, 等. 环境因子对寄生蜂滞育的影响. 见:粮食安全与植保科技创新论文集. 北京:中国农业科技出版社, 2009. 587 ~ 592.
- 16 王小平, 薛芳森, 华爱, 等. 食料因子对昆虫滞育及滞育后发育的影响. 江西农业大学学报, 2004, **26**(1):10 ~ 16.
- 17 Polgár L. A., Darvas B., Völkl W. Induction of dormancy in aphid parasitoids: implications for enhancing their field effectiveness. *Agr., Ecosyst. Environ.*, 1995, **52**:19 ~ 23.
- 18 Polgár L., Darvas B. Effects of nonsteroidal ecdysteroid agonist, RH 5849 on a host/parasite system *Myzus persicae*/ *Aphidius matricariae*. In: Polgár L., Chambers R. J., Dixon A. F. G. (eds.). Behaviour and Impact of Aphidophaga. The Hague: SPB Academic Publishing bv, 1991. 323 ~ 327.
- 19 Laing J. E., Corrigan J. E. Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae): the role of host species, temperature, and photoperiod. *Can. Entomol.*, 1995, **127**(1):103 ~ 110.
- 20 田坤发, 杨瑞祥, 姜永利. 舟蛾赤眼蜂自然越冬规律的研究. 昆虫天敌, 1998, **20**(3):106 ~ 111.
- 21 Claret J., Carton Y. Influence of the host species on the diapause of *Pimpla instigator* F. (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences, D.* 1975, **281**(4):279 ~ 282.
- 22 Kraaijeveld A. R., Alphen J. J. M. Variation in diapause and sex ratio in the parasitoid *Asobara tabida*. *Ent. Exp. Appl.* 1995, **74**(3):259 ~ 265.
- 23 李丽英, 朱涤芳, 陈巧贤, 等. 低温诱导赤眼蜂滞育与寄主的关系. 昆虫天敌, 1992, **14**(3):117 ~ 125.
- 24 Saunders D. S., Sutton D., Jarvis R. A. The effect of host species on diapause induction in *Nasonia vitripennis*. *J. Insect Physiol.*, 1970, **16**(3):405 ~ 416.
- 25 Polgar L., Mackauer M., Volkl W. Diapause induction in two species of aphid parasitoids: the influence of aphid morph. *J. Insect Physiol.*, 1991, **37**(9):699 ~ 702.
- 26 Christiansen-Weniger P., Hardie J. Development of the aphid parasitoid, *Aphidius ervi*, in asexual and sexual females of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, and the blackberry-cereal aphid, *Sitobion fragariae*. *Entomophaga*, 1997, **42**: 165 ~ 172.
- 27 Vinogradova Y. B., Zinovjeva K. B. The photoperiodic and temperature induction of pupal and their parasites. *J. Insect Physiol.*, 1972, **18**(9):1 629 ~ 1 638.
- 28 Arakaki N., Tanaka S. Diapause responses of two geographic strains of a phoretic egg parasitoid *Telenomus euproctidis* (Hymenoptera: Scelionidae) on two allopatric tussock moth species. *Entomol. Sci.*, 1998, **1**(2):145 ~ 153.
- 29 McNeil J. N., Rabb R. L. Physical and physiological factors in diapause initiation of two hyperparasites of the tobacco hornworm, *Manduca Sexta*. *J. Insect Physiol.*, 1973, **19**: 2 107 ~ 2 118.
- 30 Parrish D. S., Davis D. W. Inhibition of diapause in *Bathyplectes curculionis*, a parasite of the alfalfa weevil. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1978, **71**(1):103 ~ 107.
- 31 Brodeur J., McNeil J. N. Biotic and abiotic factors involved in diapause induction of the parasitoid, *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). *J. Insect Physiol.*, 1989, **35**(12):959 ~ 974.
- 32 Schmieder R. G. The polymorphic forms of *Melittobia chalybii* Ashmead and the determining factors involved in their production (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae). *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 1933, **65**(2):338 ~ 354.
- 33 Saunders D. S. Larval diapause of maternal origin-III. The effect of host shortage on *Nasonia vitripennis*. *J. Insect Physiol.*, 1966, **12**(8):899 ~ 908.
- 34 Legrand M. A., Salin C., Langer A., et al. Are mummy characteristics reliable indicators of diapause and cold tolerance in the parasitoid wasp *Aphidius rhopalosiphii* (Braconidae, Aphidiinae)? *CryoLetters*, 2004, **25**(3):161 ~ 166.
- 35 Mousseau T. A., Fox C. W. The adaptive significance of maternal effects. *Tree*, 1998, **13**:403 ~ 407.
- 36 杨东, 吴少会, 杨忠成, 等. 昆虫滞育的亲代效应. 江西农业大学学报, 2005, **27**(2):242 ~ 248.
- 37 Glenn L. H., Coby S. Maternal investment affects offspring phenotypic plasticity in *Aviviparous cockroach*. *PNAS*, 2004, **101**(15):5 595 ~ 5 597.
- 38 Mousseau T. A., Dingle H. Maternal effects in insects: examples, constraints, and geographic variation. In: Pudley E. C. (ed.). The Unity of Evolutionary Biology. Dioscorides Press, 1991. 745 ~ 761.
- 39 Savalli U. M., Fox C. W. Genetic variation in paternal investment in a seed beetle. *Anim. Behav.*, 1998, **56**:953 ~ 961.
- 40 Fox C. W., Bush M. L., Wallin W. G. Maternal age affects offspring lifespan of the seed beetle, *Callosobruchus aculates*. *Funct. Ecol.*, 2003, **17**:811 ~ 820.

- 41 Yamashita O. , Shiomi K. , Katagiri N. , *et al.* Insights for future studies on embryonic diapause promoted by molecular analyses of diapause hormone and its action in *Bombyx mori*. *New Engl. J. Med.* , 2001, **28**:145 ~ 153.
- 42 Denlinger D. L. Maternal control of fly diapause. In: Mousseau T. A. , Fox C. W. (eds.). *Maternal Effects as Adaptations*. New York: Oxford Univ. Press, 1998. 275 ~ 287.
- 43 刘柱东, 李典谟, 葛绍奎, 等. 昆虫的母代效应. *昆虫学报*, 2003, **46**(1):108 ~ 113.
- 44 Schneiderman H. A. , Horwitz J. The induction and termination of facultative diapause in the chalcid wasps *Mormoniella vitripennis* (Walker) and *Tritoneptis klugii* (Ratzeburg). *J. Exp. Biol.* , 1958, **35**:520 ~ 551.
- 45 郭玉玲, 庞淑婷, Umsalama A. E. A. , 等. 母代光照经历对菜蛾盘绒茧蜂滞育发生的影响. *中国生物防治*, 2007, **23**(1):1 ~ 4.
- 46 Pizzol J. , Pintureau B. Effect of photoperiod experienced by parents on diapause induction in *Trichogramma cacoeciae*. *Entomol. Exp. Appl.* , 2008, **127**(1):72 ~ 77.
- 47 Reznik S. Y. , Kats T. S. Exogenous and endogenous factors inducing diapause in *Trichogramma principium* Sug. *et* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 2004, **83**(4):776 ~ 786.
- 48 Ryan R. B. Maternal influence on diapause in a parasitic insect, *Coeloides brunneri* Vier. (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Physiol.* , 1965, **11**:1 331 ~ 1 336.
- 49 Zaslavsky V. A. , Umarova T. Y. Photoperiodic and temperature control diapause in *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomol. Rev.* , 1982, **60**(4):1 ~ 12.
- 50 Saunders D. S. Larval diapause induced by a maternally-operating photoperiod. *Nature*, 1965, **206**(4 985):739 ~ 740.
- 51 Reznik S. Y. , Kats T. S. , Umarova T. Y. , *et al.* Maternal age and endogenous variation in maternal influence on photoperiodic response in the progeny diapause in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Eur. J. Entomol.* , 2002, **99**(2):175 ~ 179.
- 52 Saunder D. S. Maternal influence on the incidence and duration of larval diapause in *Caliphora vicina*. *Physiol. Entomol.* , 1987, **12**:331 ~ 338.
- 53 Saunders D. S. The effect of the age of female *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera, Pteromalidae) upon the incidence of larval diapause. *J. Insect Physiol.* , 1962, **8**(3):309 ~ 318.
- 54 Saunders D. S. Larval diapause of maternal origin: induction of diapause in *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. Exp. Biol.* , 1965, **42**(3):495 ~ 508.
- 55 Saunders D. S. Larval diapause of maternal origin-II. The effect of photo-period and temperature on *Nasonia vitripennis*. *J. Insect Physiol.* , 1966, **12**(5):569 ~ 581.
- 56 Nealis V. G. , Oliver D. , Tehir D. The diapause responses to photoperiod in Ontario populations of *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Braconidae). *Can. Entomol.* , 1996, **128**(1):41 ~ 46.
- 57 Pivnick K. A. Diapause initiation and pupation site selection of the braconid parasitoid *Microplitis mediator* (Haliday) : a case of manipulation of host behaviour. *Can. Entomol.* , 1993, **125**(5):825 ~ 830.
- 58 Larios G. L. B. , Ohno K. , Fukuhara F. Effects of photoperiod and temperature on preimaginal development and summer diapause of *Chrysocharis pubicornis* (Zetterstedt) (Hymenoptera: Eulophidae), a pupal parasitoid of leafminers (Diptera: Agromyzidae). *Appl. Entomol. Zool.* , 2007, **42**(2):189 ~ 197.
- 59 Mehrnejad M. R. , Copland M. J. W. Diapause strategy in the parasitoid *Psyllaephagus pistaciae*. *Entomol. Exp. Appl.* , 2005, **116**(2):109 ~ 114.
- 60 Milonas P. G. , Savopoulou-Soultani M. Diapause induction and termination in the parasitoid *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera: Eulophidae) : role of photoperiod and temperature. *Ann. Entomol. Soc. Am.* , 2000, **93**(3):512 ~ 518.
- 61 Tatsumi E. , Takada H. Effects of photoperiod and temperature on adult oligopause of *Aphelinus asychis* and larval diapause of *A. albipodus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Appl. Entomol. Zool.* , 2005, **40**(3):447 ~ 456.
- 62 Seymour J. E. , Jones R. E. Humidity-terminated diapause in the tropical braconid parasitoid *Microplitis demolitor*. *Ecol. Entomol.* , 2000, **25**(4):481 ~ 485.