

# 小蜂滞育的研究进展\*

张 洁\*\* 张礼生\*\*\* 陈红印 李玉艳 王 伟

(中国农业科学院植物保护研究所农业部作物有害生物综合治理重点实验室 北京 100081)

**摘 要** 滞育现象在多种小蜂类天敌昆虫中存在,通过研究小蜂滞育技术,可实现蜂种的长期贮存、延长防控作用时间、提高产品的抗逆性,对小蜂工厂化生产及应用具有重要意义。本文在分析国内外小蜂总科昆虫滞育文献的基础上,总结了已开展滞育研究的 69 种小蜂类昆虫的滞育虫态、滞育持续期、主要诱导因子以及亲代效应等,分属小蜂科、赤眼蜂科、姬小蜂科、跳小蜂科、金小蜂科、蚜小蜂科、旋小蜂、长尾小蜂科、广肩小蜂、四节小蜂科 10 科。小蜂多以幼虫或预蛹滞育,其滞育敏感阶段因种不同而异。滞育持续期相对较长,大多可维持数月。一种寄生麦红吸浆虫的金小蜂 *Macroglenes penetrans* 在 2.5℃ 的土壤中,其滞育持续期可达 16 个月。低温、短日照和寄主是影响多数小蜂滞育的主要因子;但也有少数小蜂进行夏滞育,如普金姬小蜂 *Chrysocharis pubicornis*、*Aphelinus flavus*、车轴草广肩小蜂 *Bruchophagus platypterus* 等。另外,亲代也可对小蜂滞育产生一定影响。目前,对小蜂滞育后发育生物学评价的研究报道较少,尚待进一步探索研究。

**关键词** 小蜂, 滞育, 光周期, 温度, 寄主, 滞育后发育生物学

## Progress in research on diapause of chalcidoids

ZHANG Jie\*\* ZHANG Li-Sheng\*\*\* CHEN Hong-Yin LI Yu-Yan WANG Wei

(Key Laboratory of Integrated Pest Management in Crops, Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

**Abstract** Diapause is widespread in a variety of chalcidoids, which are important natural enemies of many pests. Regulating diapause of chalcidoids could achieve several important goals in chalcidoid production: long-term species preservation, prolonging of the period of prevention and control of pests, and improving the chalcidoids' resistance ability. An analysis of most of the recent literature on the diapause of chalcidoids reveals that 69 species have been studied with regard to diapause in instars, diapause duration, main factors inducing diapause and parental effects on diapause. The literature includes studies of species in the Chalcididae, Trichogrammatidae, Eulophidae, Encyrtidae, Pteromalidae, Aphelinidae, Eupelmidae, Torymidae, Eurytomidae and the genus *Dipriocampe*. The majority of chalcidoids diapaused as larvae or prepupae. The diapause-sensitive period varies in different species. Chalcidoids have a relatively long diapause duration and most can be maintained for several months. *Macroglenes penetrans* diapausing in soil at 2.5 degrees can survive for at least 16 months. The major factors influencing diapause of chalcidoids are short day light, low temperature and host. *Chrysocharis pubicornis*, *Aphelinus flavus* and *Bruchophagus platypterus* are species which diapause in summer. Parents may also have an impact on chalcidoids' diapause. Further research on post-diapause development needs to be undertaken.

**Key words** Chalcidoid, diapause, photoperiod, temperature, host, post-diapause development

滞育是昆虫受环境条件诱导所产生的静止状态的一种类型,是昆虫长期适应不良环境而形成的种的遗传特性。一旦进入滞育,即使环境条件良好,个体也不发育。只有经历一个特殊的滞育打破阶段,滞育才能被解除,开始重新发育(徐卫华,2008)。昆虫通过滞育及与之相似但较不稳定

\* 资助项目:国家自然科学基金(31071742);公益性行业(农业)科研专项(201103002);973 项目(2013CB127602)。  
\*\*E-mail: zhangjie8999@163.com  
\*\*\* 通讯作者: E-mail: zhangleesheng@163.com  
收稿日期:2012-05-14,接受日期:2012-05-31

的休眠现象来调节生长发育和繁殖的时间,以适应所在地区的季节性变化。近年来,国内外学者对昆虫滞育进行了广泛深入的研究,包括昆虫滞育的生态生理学、滞育的环境调控、滞育的光周期调控机制、滞育的激素调控以及滞育的分子调控等。

小蜂总科(Chalcidoidea)隶属于膜翅目(Hymenoptera)细腰亚目(Apocrita)。廖定熹(1987)主编的《中国经济昆虫志》将小蜂总科分为17科,其中包括小蜂科(Chalcididae)、褶翅小蜂科(Leucospidae)、长尾小蜂科(Torymidae)、无花果小蜂科(Agaonidae)、蚁小蜂科(Eucharididae)、巨胸小蜂科(Perilampidae)、广肩小蜂科(Eurytomidae)、俑小蜂科(Spalangidae)、金小蜂科(Pteromalidae)、姬小蜂科(Eulophidae)、扁股小蜂科(Elasmidae)、蚜小蜂科(Aphelinidae)、跳小蜂科(Encyrtidae)、棒小蜂科(Thysanidae)、旋小蜂科(Eupelmidae)、赤眼蜂科(Trichogrammatidae)、缨小蜂科(Mymaridae)。小蜂多数为控制害虫的天敌,少数则为益虫的敌害,还有一些以植物为食加害林木、牧草及药材种子。完全植食性的如无花果小蜂科(Agaonidae),兼有植食性种类及寄生性种类的如广肩小蜂科(Eurytomidae)、长尾小蜂科(Torymidae)以及少数金小蜂科(Pteromalidae),其他绝大多数为寄生性,在寄主各个发育阶段均可寄生,寄主范围也相当广泛。小蜂在害虫防治中是天敌因子中的重要组成部分,例如多种赤眼蜂、苹果绵蚜蚜小蜂 *Aphelinus mali*、棉铃虫金小蜂 *Eupteromalus genalis*、荔枝卵平腹小蜂 *Anastatus japonicus*、螟卵啮小蜂 *Tetrastichus schoenobii* 等。因此,开展小蜂类天敌昆虫的基础研究对其扩繁和应用具有重要意义。开展具有优良生防潜能的小蜂滞育研究,可明确小蜂的季节性生物学,完善有效害虫治理策略,并且可通过调控小蜂滞育,达到延长产品货架期、延长防控作用时间、提高抗逆性和繁殖力的目标,从而提高小蜂的利用效率。此外,小蜂滞育研究的深入开展,还可为寄生蜂类昆虫的滞育研究提供理论依据,完善寄生蜂的滞育调控技术,为其他寄生蜂的滞育研究和生产应用等奠定基础。本文对小蜂滞育的研究进展进行了综述,介绍了当前国内外开展滞育研究的小蜂种类及其滞育特征,分析了小蜂滞育调控的影响因子,并对滞育在小蜂生产中的应用以及目前小蜂

滞育研究中存在的问题进行了讨论。

## 1 小蜂总科的滞育种类及滞育特征

### 1.1 滞育种类

在整理 CAB Abstracts Database 收录的 1910 年以来文献的基础上,结合其他滞育研究文献,统计出已开展滞育研究的小蜂类昆虫共 69 种,对滞育特征有较详细描述有 52 种,涉及 10 科。其中,旋小蜂科 2 种,蚜小蜂科 7 种,广肩小蜂科 4 种,姬小蜂科 9 种,跳小蜂科 5 种,四节小蜂科 1 种,长尾小蜂科 4 种,金小蜂科 6 种,小蜂科 1 种,赤眼蜂科 13 种(表 1)。

以上所述小蜂种类主要寄生鳞翅目、鞘翅目、双翅目、半翅目和膜翅目,涉及 23 科。其中,鳞翅目 10 科,鞘翅目 2 科,双翅目 4 科,半翅目 5 科,膜翅目 2 科。所占种类较多的有夜蛾科、蚜科及潜蝇科等。可见,小蜂总科昆虫的寄主十分广泛,因此,小蜂在害虫防治中占有重要地位。有关 69 种滞育小蜂的种类、主要寄主、滞育特征及资料来源等见表 1。

### 1.2 滞育特征

在天敌昆虫中,胚胎滞育多见于膜翅目;幼虫滞育在膜翅目中也有出现;蛹滞育以膜翅目较为集中(张礼生等,2009)。大多数小蜂以预蛹或幼虫滞育。预蛹滞育多见于寄生鳞翅目害虫的赤眼蜂,如广赤眼蜂 *Trichogramma evanescens*、食胚赤眼蜂 *T. embryophagum*、*T. Principium* 等。幼虫滞育在寄生鳞翅目和同翅目昆虫的小蜂中均存在,如白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea*、螟卵啮小蜂 *Tetrastichus schoenobii*、*Dinarmus acutus*、白足蚜小蜂 *Aphelinus albipodus* 等均以幼虫滞育。长尾小蜂科和广肩小蜂科的一些植食性种类如黄杉籽长尾小蜂 *Megastigmus spermotrophus*、*Megastigmus specularis*、*Megastigmus pistaciae*、*Megastigmus suspectus*、扁桃仁蜂 *Eurytoma amygdali*、木橈种子小蜂 *Eurytoma plotnikovi* 等也以幼虫滞育。另外,少数小蜂以蛹滞育,如细蛾多胚跳小蜂 *Holcothorax testaceipes*、*Psyllaephagus pistaciae*。卵跳小蜂 *Ooencyrtus nezarae* 则以成虫滞育。

通常滞育的敏感阶段为滞育虫态的前一虫态或滞育虫态。由于小蜂的滞育虫态不同,因此其感受刺激的敏感阶段也不同。如广赤眼蜂、食胚

表 1 小蜂总科的滞育种类、主要寄主及滞育特征

Table 1 Diapause species, principal hosts and diapause characteristics of Chalcidoidea

| 种类                                    | 主要寄主                             | 滞育特征                                                                 | 资料来源                                                            |
|---------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| Species                               | Main hosts                       | Diapause characteristics                                             | References                                                      |
| 舞毒蛾卵平腹小蜂                              | 舞毒蛾                              | 未详述                                                                  | Sullivan <i>et al.</i> , 1977                                   |
| <i>Anastatus disparis</i>             | <i>Lymantria dispar</i>          |                                                                      |                                                                 |
| <i>Anastatus kashmiriensis</i>        | <i>Lymantria obfuscate</i>       | 未详述                                                                  | Raju and Singh, 1994                                            |
| <i>Eupelmus vuilleti</i>              | <i>Bruchidius atrolineatus</i>   | 未详述                                                                  | Monge and Huignard, 1991                                        |
| <i>Mesocomys pulchriceps</i>          | 大蚕蛾科 Saturniidae                 | 以预蛹滞育; 光照时间短于 12.5 h 时可诱导其滞育                                         | Berg and Van den, 1971                                          |
| 枯叶蛾平腹小蜂 <i>Vnastatus ramakrishnai</i> | 松毛虫属 <i>Dendrolimus</i> spp.     | 冬滞育                                                                  | 周祖基等, 1987                                                      |
| 白足蚜小蜂 <i>Aphelinus albipodus</i>      | 麦双尾蚜 <i>Diuraphis noxia</i>      | 以老熟幼虫滞育; 诱导滞育的条件是 18℃, 光周期 L12: D12                                  | Bernal and González, 1996, 2001; Tatsumi and Takada, 2005, 2006 |
| <i>Aphelinus asychis</i>              | 蚜科 Aphididae                     | 成虫兼性滞育                                                               | Tatsumi and Takada, 2005, 2006                                  |
| <i>Aphelinus flavus</i>               | <i>Drepanosiphum platanoides</i> | 夏滞育                                                                  | Hamilton, 1973                                                  |
| 苹果绵蚜蚜小蜂 <i>Aphelinus mali</i>         | 苹果绵蚜 <i>Eriosoma lanigerum</i>   | 以幼虫滞育; 冬滞育                                                           | Trimble and Blommers, 1990                                      |
| 棉蚜蚜小蜂 <i>Aphelinus varipes</i>        | 棉蚜 <i>Aphis gossypii</i>         | 诱导滞育的条件是 20℃, 光周期 L11.5: D12.5                                       | Yu, 1992                                                        |
| <i>Centrodora scolypopae</i>          | <i>Scolypopa australis</i>       | 以预蛹滞育; 光照是诱导其滞育的主要因子                                                 | Gerard, 2004                                                    |
| <i>Encarsia scapeata</i> 车轴草广肩小蜂      | <i>Trialeurodes lauri</i>        | 滞育寄主可诱导其滞育                                                           | Gerling <i>et al.</i> , 2009                                    |
| <i>Bruchophagus platyperus</i>        | 车轴草属 <i>Trifolium</i>            | 夏滞育; 滞育后发育的起点温度为 12℃                                                 | Peterson <i>et al.</i> , 1991                                   |
| 苜蓿籽蜂 <i>Bruchophagus roddi</i>        | 苜蓿属 <i>Medicago</i>              | 以幼虫滞育; 第 1 代幼虫无滞育, 第 2 代幼虫在 18℃ 条件下滞育持续期可达 99 d                      | Kral'ovic, 1971; Brewer, 1984                                   |
| 扁桃仁蜂 <i>Eurytoma amygdali</i>         | 扁桃 <i>Prunusdulcis</i>           | 以幼虫滞育                                                                | Tzanakakis and Karakassis, 1991; Margaritopoulos, 2006          |
| 木橐种子小蜂 <i>Eurytoma plotnikovi</i>     | 阿月浑子 <i>Pistachio</i>            | 以幼虫滞育                                                                | Jarraya and Helali, 1980                                        |
| 白蛾周氏啮小蜂 <i>Chouioia cunea</i>         | 美国白蛾 <i>Hlyphantria cunea</i>    | 以老熟幼虫滞育; 长日照反应型; 诱导滞育的条件为 21℃, 光周期 L10: D14                          | 孙守慧等, 2009                                                      |
| <i>Colpoclypeus florus</i>            | 卷蛾科 Tortricidae                  | 光照是诱导其滞育的主要因子; 诱导滞育的条件为 20℃, 光周期 L13.5: D10.5; 低温处理时间和温度对其滞育解除具有显著影响 | Milonas and Savopoulou-Soultani, 2000                           |

| ( 续表 1      Table 1 continued )        |                                      |                                            |                                   |
|----------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------------|-----------------------------------|
| 种类                                     | 主要寄主                                 | 滞育特征                                       | 资料来源                              |
| Species                                | Main hosts                           | Diapause characteristics                   | References                        |
| 普金姬小蜂 <i>Chrysocharis pubicornis</i>   | 潜蝇科 Agromyzidae                      | 夏滞育;短日照反应型;诱导滞育的条件为 25℃、L14: D10           | Larios and Fukuhara,2007          |
| <i>Aprostocetus दौरा</i>               | 苜蓿切叶蜂 <i>Megachile rotundata</i>     | 以幼虫滞育;在 4 ~ 5℃ 的条件下,滞育持续期为 6 个月            | Arretz <i>et al.</i> ,1989        |
| <i>Baryscapus bouceki</i>              | 侧沟茧蜂属 <i>Microplitis</i> Forster     | 未详述                                        | Askew and Shaw,2005               |
| <i>Sympiesis hyblaeae</i>              | 榆蓝叶甲 <i>Hyblaea puera</i>            | 滞育持续期约为 138 d                              | Sudheendrakumar,2002              |
| <i>Tetrastichus brevistigma</i>        | <i>Pyrrhalta aenescens</i>           | 敏感光照虫态为卵或一龄幼虫;光周期 L13: D11 条件下其滞育率可达 72.5% | Hamerski and Hall,1990            |
| <i>Tetrastichus incerius</i>           | 苜蓿叶象甲 <i>Hypera postica</i>          | 母代产卵后期产出的子代较易进入滞育状态                        | Horn,1971                         |
| <i>Tetrastichus julis</i>              | <i>Oulema melanopus</i>              | 夏未进入滞育状态                                   | Nechols <i>et al.</i> ,1980       |
| 螟卵啮小蜂 <i>Tetrastichus schoenobii</i>   | 三化螟 <i>Tryporyza incertulas</i>      | 以老熟幼虫滞育;长日照反应型;临界光周期为 12 ~ 12.5 h          | 邱鸿贵等,1980                         |
| <i>Tetrastichus turionum</i>           | 欧洲松梢卷叶蛾 <i>Rhyacionia buoliana</i>   | 未详述                                        | Huerta <i>et al.</i> ,2007        |
| <i>Copidosoma</i> sp.                  | 棉铃虫 <i>Heliothis armigera</i>        | 以预蛹滞育;滞育持续期为 10 ~ 11 个月                    | El-Heneidy,1983                   |
| <i>Discodes coccophagus</i>            | 杏球蚧 <i>Sphaerolecanium prunastri</i> | 以幼虫滞育;长日照反应型                               | Shel’ deshova,1978                |
| 细蛾多胚跳小蜂 <i>Holcothorax testaceipes</i> | 细蛾科 Gracilariidae                    | 以蛹滞育;低温是调节其滞育和发育的主要因素                      | Wang and Laing,1989               |
| 卵跳小蜂 <i>Ooencyrtus nezarae</i>         | 豆蜂缘蝽 <i>Riptortus clavatus</i>       | 以成虫滞育;在 15℃、L10: D14 条件下可诱导绝大多数雌虫进入滞育      | Teraoka and Numata,2000           |
| <i>Ooencyrtus pityocampae</i>          | 松异舟蛾 <i>Thaumetopoea pityocampa</i>  | 未详述                                        | Schmidt and Tsankov,1995          |
| <i>Psyllaephagus pistaciae</i>         | 阿月浑子树木虱 <i>Agonoscena pistaciae</i>  | 以蛹滞育;长日照反应型;冬滞育;光照对其滞育影响较显著                | Mehrnejad and Copland,2005        |
| 松叶蜂四节小蜂 <i>Dipriocampe diprioni</i>    | 松黄蜂 <i>Neodiprion sertifer</i>       | 以幼虫滞育;滞育持续期从早春至 7,8 月份                     | Pschorn-Walcher and Eichhorn,1971 |
| <i>Megastigmus bipunctatus</i>         | 北美黄杉 <i>Pseudotsuga menziesii</i>    | 未详述                                        | Lessmann,1974                     |
| <i>Megastigmus pinaspinis</i>          | 松科 Pinaceae                          | 未详述                                        | Fabre,2004                        |
| <i>Megastigmus pistaciae</i>           | 阿月浑子 Pistachio                       | 以幼虫滞育;低温不是滞育解除的必要因子                        | Jarraya and Helali, 1980          |

(续表 1 Table 1 continued)

| 种类<br>Species                                     | 主要寄主<br>Main hosts                    | 滞育特征<br>Diapause characteristics                                                | 资料来源<br>References                                                                                                                          |
|---------------------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Megastigmus specularis</i>                     | 冷杉 <i>Abies fabri</i>                 | 以幼虫滞育                                                                           | Annila, 1970, 1982                                                                                                                          |
| 黄 杉 籽 长 尾 小 蜂<br><i>Megastigmus spermotrophus</i> | 黄 杉 <i>Pseudotsuga sinensis</i>       | 以幼虫滞育; 长日照反应型                                                                   | Lessmann, 1974; Annila, 1982; Roux, 1997                                                                                                    |
| <i>Megastigmus suspectus</i>                      | <i>Abies alba</i>                     | 以幼虫滞育                                                                           | Skrzypczynska, 1978                                                                                                                         |
| <i>Megastigmus transvaalensis</i>                 | 肖 乳 香 <i>Schinus terebinthifolius</i> | 未详述                                                                             | Wheeler and Massey, 2001                                                                                                                    |
| <i>Macroglenes penetrans</i>                      | 麦红吸浆虫 <i>Sitodiplosis mosellana</i>   | 低温是诱导其滞育的主要因素; 在 2.5℃ 的土壤中, 其滞育持续期可达 16 个月                                      | Wise and Lamb, 2004                                                                                                                         |
| <i>Muscidifurax uniraptor</i>                     | 双翅目 Diptera                           | 未详述                                                                             | Legner, 1988                                                                                                                                |
| <i>Mormoniella vitripennis</i>                    | <i>Lucilia sericaia</i>               | 以老熟幼虫滞育                                                                         | Van Deu Merwe, 1943                                                                                                                         |
| <i>Amblymerus bruchophagi</i>                     | 苜蓿籽蜂 <i>Bruchophagus roddi</i>        | 以幼虫滞育                                                                           | Saunders <i>et al.</i> , 1970                                                                                                               |
| <i>Dinarmus acutus</i>                            | <i>Bruchus affinis</i>                | 以老熟幼虫滞育; 短日照处理母代成虫可诱导大量子代个体滞育; 冬滞育                                              | Fabres and Reymonet, 1991                                                                                                                   |
| 丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>                | 蝇科 Muscidae                           | 低温、短日照处理产卵前期的雌虫, 可产生滞育子代                                                        | Saunders, 1966                                                                                                                              |
| 松 毛 虫 赤 眼 蜂<br><i>Trichogramma dendrolimi</i>     | 松毛虫属 <i>Dendrolimus</i> spp.          | 长日照反应型; 以预蛹滞育; 全黑条件下, 13 ~ 7℃ (较高温下 10 h, 较低温度下 14 h), 诱导 28 d, 滞育率可达 60% ~ 70% | 马春森和陈玉文, 2005                                                                                                                               |
| 食胚赤眼蜂 <i>Trichogramma embryophagum</i>            | 柞蚕 <i>Antheraea pernyi</i>            | 以预蛹滞育, 光照对当代滞育的影响不明显, 若母代经短光照处理, 可提高子代滞育率                                       | Reznik <i>et al.</i> , 2002; Ivanov and Reznik, 2008; Reznik and Vaghina, 2008; Reznik and Voinovich, 2011; Sorokina and Maslennikova, 1986 |
| <i>Trichogramma euproctidis</i>                   | 麦蛾 <i>Sitotroga cerealella</i>        | 以预蛹滞育, 若母代经短光照、低温处理, 可提高子代滞育率                                                   | Mai and Zaslavskii, 1983                                                                                                                    |
| 广赤眼蜂 <i>Trichogramma evanescens</i>               | 甘 蓝 夜 蛾 <i>Mamestra brassicae</i>     | 以预蛹滞育; 低温是诱导其滞育的主要因素, 恒温 15℃ 诱导条件下, 其滞育率可达 91% 以上; 低温下光照时间长短对滞育个体数量的影响不大        | 朱 涤 芳 等, 1992; Bonnemaïson, 1972; Zaslavskii and Umarova, 1981; Sorokina and Maslennikova, 1986                                             |
| <i>Trichogramma funiculatum</i>                   | 苹 浅 褐 卷 蛾 <i>Epiphyas postvittana</i> | 未详述                                                                             | Rundle and Hoffmann, 2003                                                                                                                   |

(续表 1 Table 1 continued)

| 种类                                     | 主要寄主                                         | 滞育特征                                    | 资料来源                                     |
|----------------------------------------|----------------------------------------------|-----------------------------------------|------------------------------------------|
| Species                                | Main hosts                                   | Diapause characteristics                | References                               |
| <i>Trichogramma ingricum</i>           | 麦蛾 <i>Sitotroga cerealella</i>               | 以预蛹滞育,诱导滞育的最佳温度为 10℃,光周期对其滞育影响作用不大      | Sorokina,1987                            |
| 稻螟赤眼蜂 <i>Trichogramma japonicum</i>    | 稻 纵 卷 叶 螟<br><i>Cnaphalocrocis medinalis</i> | 未详述                                     | Jalali and Singh,1992                    |
| <i>Trichogramma maidis</i>             | 地 中 海 斑 螟 <i>Ephestia kuehniella</i>         | 未详述                                     | Pizzol and Voegelé,1988                  |
| 微小赤眼蜂 <i>Trichogramma minutum</i>      | <i>Lambdina fiscellaria</i>                  | 以预蛹滞育,15℃、L12:D12 条件下诱导 14 d 即可进入滞育     | Laing and Corrigan,1995                  |
| 亚洲玉米螟赤眼蜂 <i>Trichogramma ostriniae</i> | 玉 米 螟 <i>Pyrausta nubilalis</i>              | 未详述                                     | 李丽英等,1992                                |
| 暗黑赤眼蜂 <i>Trichogramma pintoï</i>       | 棉 铃 虫 <i>Helicoverpa armigera</i>            | 在幼虫发育过程中温度作为诱导其滞育的主要因子,8~12℃可诱导几乎所有个体滞育 | Sorokina and Maslennikova,1986;张俊杰等,2009 |
| <i>Trichogramma principium</i>         | 麦蛾 <i>Sitotroga cerealella</i>               | 以预蛹滞育,长日照反应型                            | Reznik and Kats,2004                     |
| 显棒赤眼蜂 <i>Trichogramma semblidis</i>    | 虻科 <i>Tabanidae</i>                          | 母代经历短光照可增加子代滞育率                         | Zaslavskii and Umarova,1990              |

赤眼蜂、*T. Principium* 和微小赤眼蜂均以预蛹滞育,其滞育敏感阶段均为幼虫期。松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 从卵期开始至预蛹前期,都可诱导滞育。细蛾多胚跳小蜂、*Psyllaephagus pistaciae* 均以蛹滞育,其滞育敏感阶段为老熟幼虫至预蛹期。甘蓝夜蛾赤眼蜂 *Trichogramma brassicae* 从卵期、幼虫前期和中期幼虫开始均可诱导其滞育 (Gunie and Lauge,1997; Pompanon and Bouletreau,1997; 宋凯和郑礼,2003)。

小蜂总科中滞育种类的滞育持续期相对较长,通常可维持数月。例如,一种寄生麦红吸浆虫的金小蜂 *Macroglenes penetrans* 在 2.5℃ 的土壤中,其滞育持续期可达 16 个月,且滞育解除后其羽化率较正常个体无显著差异 (Wise and Lamb,2004)。天敌产品的货架期和滞育持续期有关。滞育期太长或太短,都可能降低天敌产品的有效利用率。因此,在天敌工厂化生产中可利用天敌的滞育持续期来达到调控产品货架期的目的。

2 环境因子对小蜂滞育的影响

目前,国内外对小蜂滞育的研究主要集中在温度、光周期等环境因子方面,湿度、母代效应以及寄主等因子对滞育的影响报道较少。

2.1 光周期

光周期作为影响大多数昆虫滞育的主要因子,其季节性变化最精确也最有规律,是昆虫预测环境变化最可靠的信息 (李玉艳等,2009)。在已研究的小蜂种类中,其光周期反应多数为长日照反应型,如 *Trichogramma principium*、白蛾周氏啮小蜂、*Tetrastichus julis*、螟卵啮小蜂、*Psyllaephagus pistaciae*、*Discodes coccophagus*、黄杉长尾小蜂等。长日照反应型昆虫一般在长日照下生长和繁殖,在秋季或初冬短日照下发生滞育。如在美国,秋末的短日照和低温可诱导寄生谷物类害虫黑角负泥虫 *Oulema melanopus* 的 *Tetrastichus julis* 滞育 (Nechols *et al.*,1980)。但也有少数小蜂进行夏滞育,如普金姬小蜂 *Chrysocharis pubicornis*、*Aphelinus*

*flavus*、车轴草广肩小蜂 *Bruchophagus platypterus*。Zaslavski 等(1981,1990)研究表明,在适当的低温条件下,广赤眼蜂、食胚赤眼蜂、暗黑赤眼蜂 *Trichogramma pintoi* 当代诱导滞育对光周期反应不敏感,显棒赤眼蜂 *T. semblidis* 母代经历短光照可增加子代滞育率。朱涤芳等(1992)研究了全光照和全黑暗条件对广赤眼蜂滞育的影响,认为低温是诱导广赤眼蜂当代滞育的主要因素,低温下光照时间长短对滞育个体数的影响不大。

## 2.2 温度

温度也是影响小蜂滞育的重要环境因子。它对滞育的影响主要通过两个方面来体现,一是作为滞育诱导的主要刺激因子,这在热带地区的昆虫及温带地区的一些土栖性昆虫和高纬度地区的昆虫中较为常见;二是作为滞育诱导的调节因子,配合光周期及其他环境因子对昆虫的滞育产生影响(张礼生,2009)。

已研究的小蜂种类中,有些小蜂滞育主要受温度的影响,而光周期作用不大。例如寄生棉铃虫卵的广赤眼蜂主要受温度影响,低温是诱导滞育的主要因素,低温下光照时间长短对滞育个体数量的影响不大。Bonnemaison(1972)的研究表明在温度为 15℃、10℃,光照时间为 0、12、16 h 的条件下诱导广赤眼蜂滞育,其滞育率分别为 66% ~ 84% 和 87% ~ 96%。寄生地中海斑螟 *Ephestia kuehniella* 的科尔多瓦赤眼蜂老熟幼虫置于 10℃ 下处理 30 d,可诱导部分个体滞育,而 7℃ 或 12℃ 处理均不可诱导其滞育(Ventura *et al.*, 2002)。在暗黑赤眼蜂幼虫发育过程中温度作为诱导其滞育的主要因子,8 ~ 12℃ 可诱导几乎所有个体滞育(Sorokina and Maslennikova, 1986)。一种寄生 *Lucilia sericaia* 的金小蜂 *Mormoniella vitripennis* 在一定低温条件下可以老熟幼虫滞育,虽其经历短时间高温也可滞育,但不能正常化蛹(Merwe, 1943)。此外,邱鸿贵等(1980)的研究表明,在不太高的温度下,短日照能控制螟卵啮小蜂幼虫期的滞育,但随着温度的升高,控制作用逐渐减弱以至消失。8 h 短光照控制螟卵啮小蜂滞育的温度上限在 24℃ 左右。一种寄生苜蓿籽蜂 *Bruchophagus roddi* 的金小蜂 *Amblymerus bruchophagi* 在 27℃ 的条件下,光照时间为 0、4、8、12、16、20、24 h 均不可诱导其幼虫进入滞育

(Saunders *et al.*, 1970)。

此外,温度对滞育的维持和解除也有影响,有些种类对低温解除滞育需要一定的处理时间,如细蛾多胚跳小蜂滞育蛹在 0℃ 或 5℃ 下处理经过 15 周才可解除滞育(Wang and Laing, 1989)。5℃ 低温处理波唇姬小蜂 *Colpoclypeus florus* 8 周,在 20 d 内几乎所有的滞育幼虫发育为蛹,表明低温和低温处理时间对滞育解除具有显著影响(Milonas and Savopoulou-Soultani, 2000)。白足蚜小蜂可在 18℃、L:D = 11:13 的条件下诱导滞育,而 L:D = 10:14、5℃ 低温处理 6 周可使其解除滞育(Tatsumi and Takada, 2005)。甘蓝夜蛾赤眼蜂在预蛹的滞育解除阶段经历 31 ~ 32℃ 的高温,对羽化后雌虫的活力有一定影响(Gunie and Lauge, 1997)。

## 2.3 光温组合

自然条件下,各种环境因子之间的相互作用常能对滞育产生更显著的影响。多数情况下,低温与短光照配合对小蜂的滞育起促进作用。螟卵啮小蜂的滞育诱导中,温度为 18℃ 时,光照时数分别为 8、11、11.5 h 时,螟卵啮小蜂几乎全部发育到老熟幼虫阶段时进入滞育(邱鸿贵等, 1980)。Nechols 等(1980)的研究表明温度和光照共同调节 *Tetrastichus julis* 的滞育。寄生阿月浑子树木虱 *Agonosceca pistaciae* 的一种跳小蜂 *Psyllaephagus pistaciae*,其滞育率随着温度的降低而升高,在低温和短日照的相互作用下,滞育率可达到 100%(Mehrnejad and Copland, 2005)。在滞育主要受光周期调控的一些种类中,高温可对滞育产生抑制作用,该抑制作用表现为滞育延迟或不发生滞育。如邱鸿贵等(1980)的研究表明,当温度高于 24℃ 时,短日照对螟卵啮小蜂滞育的控制作用逐渐消失。

## 2.4 亲代

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(李玉艳等, 2010)。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(刘柱东等, 2003)。亲代经历的环境条件以及亲代的日龄,也会对子代的滞育产生影响。如母代日龄对食胚赤眼蜂子代的滞育有显著影响,1 ~ 2

日龄雌虫的子代滞育率最高达 15%,9~11 日龄时下降到 0~5%,而在老龄 15~17 d 时,子代滞育率有升高的趋势(Reznik *et al.*,2002)。食胚赤眼蜂发育到蛹期时对光照的反应是最敏感的,在这个时期,母代经历 1 d 的短光照(L:D=12:12),就可引起大多数子代进入滞育(Ivanov and Reznik,2008)。卷蛾赤眼蜂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=10:14 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(张俊杰等,2009)。广赤眼蜂的子代滞育受亲代经历温度的显著影响,若母代经历 25~26℃ 的高温,大多数子代个体进入滞育(Zaslavskii and Umarova,1981)。*Trichogramma principium* 在 12.5℃ 短光照条件下,无论母代经历光照的长短,其 100% 进入滞育,而在 15℃ 条件下,母代经历短光照后可以增加子代的滞育率(Reznik and Kats,2004)。与之类似,短日照处理 *Dinarmus acutus* 母代成虫可诱导大量子代个体滞育;低温、短日照处理产卵前期的丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 雌虫,可产生滞育子代(Saunders,1966);一种寄生苜蓿叶象甲 *Hypera postica* 的姬小蜂 *Tetrastichus incertus* 母代产卵后期产出的子代较易进入滞育状态(Horn,1971)。

## 2.5 寄主

通常,食料因子作为光周期和温度反应的调节因子对昆虫滞育产生作用。虽然对于一些昆虫而言,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(王小平等,2004),但对于大多数昆虫而言,食料因子只是影响滞育的从属因素。由于小蜂营寄生生活,其与寄主(食料)的关系密切。因此,寄主种类、生理状态及丰富度等性状会对小蜂的滞育产生影响。李丽英等(1992)对 4 种赤眼蜂进行的试验表明,寄生于麦蛾 *Sitotroga cerealella* 卵内的稻螟赤眼蜂、亚洲玉米螟赤眼蜂和松毛虫赤眼蜂滞育率为 63.8%~97.9%,而它们在米蛾 *Corcyra cephalonica* 卵内或松毛虫赤眼蜂在柞蚕 *Antheraea pernyi* 卵内滞育率均低于 50%,而拟澳洲赤眼蜂在上述 3 种寄主卵内滞育比例极低。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,寄主的营养状态以及寄主内是否存在诱导滞育的活性物质也可能是影响其滞育率的因素。寄生于不同寄主上的小蜂,其光周期反应也有不同的表现。当丽蝇蛹集金小蜂寄生麻蝇 *Sarcophaga argyrostoma* 蛹时,只在 8~11 h 的短日照下才能产生子代滞育幼虫,且子代幼虫滞育率高,而寄生红头丽蝇 *Calliphora vicina* 或新陆原伏蝇 *Protophormia terraenovae* 的蛹时,子代的滞育率降低且滞育出现的时间延迟(Saunders *et al.*,1970)。另外,寄主的滞育可能影响着赤眼蜂的滞育。Laing 和 Corrigan(1995)的研究表明,15℃,L:D=12:12 条件下,微小赤眼蜂寄生滞育的铁杉尺蛾卵 *Lambdina fiscellaria* 能滞育,而在地中海粉斑螟 *Ephestia kuehniella*、云杉色卷蛾 *Choristoneura fumiferana* 及麦蛾卵中均不能滞育(Laing and Corrigan,1995)。小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及含量有关。

## 3 小蜂滞育后发育的生物学评价

昆虫滞育是与其代谢和繁殖相联系的,昆虫的滞育后寿命、生殖力以及子代发育等生物学特性可能与滞育发生或滞育持续期有关(Tauber *et al.*,1986)。Howell(2000)研究表明置于 -10℃ 条件下 2~6 d 的滞育苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 较未经低温处理的个体提前羽化,且雌虫具有较长的寿命,雄虫具有较强的繁殖能力。Russ(1970)对滞育后发育的葡萄长须卷蛾 *Sparganothis pilleriana* 幼虫的研究表明,其羽化后雌雄性比为 1:0.7 且雄虫比雌虫平均提前羽化 4.43 d。此研究结果为控制该害虫提供的理论依据。王小平(2004)研究了大猿叶虫 *Colaphellus bozoringi* 滞育持续期对其滞育后生物学特性的影响在自然条件下和恒定条件下,对非滞育和自然滞育持续期约 5,9,16,22,29,34,47 个月的大猿叶虫成虫寿命和生殖力进行了测定,结果表明非滞育成虫的寿命显著长于经历约 5,9,16 个月滞育的成虫滞育后寿命,但不显著长于经历约 22,29,34,47 个月滞育成虫。非滞育雌虫具有长的产卵前期和产卵期,其每雌总产卵量、早期产卵量、平均产卵量和每日产卵量显著低于经历滞育的雌虫(经历约 5 个月滞育的雌虫除外)。另外,经历滞育的雌虫寿



命较正常个体有所延长。开展小蜂滞育后发育生物学的研究,可明确滞育对小蜂代谢和繁殖的影响,为滞育后发育的小蜂更好地发挥其防控作用提供理论依据。目前,关于小蜂滞育后发育生物学的研究报道较少,有待进一步探讨研究。

## 4 滞育在小蜂生产中的应用

滞育在小蜂生产中的应用主要在三个方面体现:一是延长小蜂产品货架期,二是延长小蜂对害虫的防控作用时间,三是提高小蜂的抗逆性和繁殖能力。目前,赤眼蜂、白蛾周氏啮小蜂和枯叶蛾平腹小蜂等在我国已进行大量推广应用。有研究表明,经变温诱导的滞育赤眼蜂,贮藏 3~6 个月后,在生产上应用仍很理想,羽化率 80% (王玉玲和肖子清,1998)。白蛾周氏啮小蜂在室内 18~24℃ 条件下,短光照可诱导老熟幼虫滞育(孙守慧等,2009)。对白蛾周氏啮小蜂滞育诱导条件的研究,可避免在正常生产条件下滞育个体的出现,同时通过人工诱导滞育可进一步研究种蜂长期保存技术。另外,开展滞育解除方面的研究,在实际生产中也具有很大意义。周祖基等(1987)的研究表明,增加冬季对枯叶蛾平腹小蜂繁蜂时的温度可使滞育期由 7 个月缩短到 2 个月左右,可增加 4 代繁蜂时间,使其更好的用于松毛虫的防治。掌握小蜂滞育诱导、解除的技术和方法,依靠人工调控滞育手段并根据害虫的发生情况,实现小蜂的科学合理释放,增强其田间防控效果。通常,滞育后的小蜂,其抗逆性和繁殖能力往往会提高,可显著提高防治效果。开展小蜂滞育的研究,对阐明生物种群调控的科学机制,提高天敌昆虫产品利用效率及完善害虫治理策略等具有重要意义。综上所述,滞育在小蜂的生产中具有重要意义,对于存在滞育的小蜂种类而言,若未掌握滞育的诱导及解除手段,滞育可能成为限制该小蜂工厂化生产的因素。因此,明确滞育的有关特征,掌握滞育的调控手段,对小蜂的工厂化生产和应用将起到非常积极的作用。

## 5 小结与展望

小蜂作为一类很好的寄生性天敌昆虫,对害虫有良好的防控效果,在生物防治中具有重要的应用价值。利用小蜂的滞育特性可以延长产品货架期、延长防控作用时间,还可以提高产品的抗逆

性和繁殖能力。这些对小蜂的工厂化生产、提高天敌产品的利用效率和增强田间防控效果等具有重大意义。

综合国内外滞育研究文献,有滞育研究报道的小蜂有 69 种,其滞育虫态大多数为预蛹或幼虫,滞育的敏感阶段因种而异。小蜂的滞育持续期相对较长,大多可维持数月,最长的可达 16 个月。在影响小蜂滞育的环境因子中,光周期、温度和寄主是主要因子,湿度、亲代和寄主植物也是影响因子。由于小蜂个体较小且营寄生生活,其操作、观察等存在一定难度,因此,目前关于小蜂的滞育后发育生物学、滞育生理学、滞育调控的分子机理等尚需进一步探索。随着昆虫滞育研究的深入开展,小蜂滞育的激素调控和分子调控有望成为学者研究的重点,并为天敌产品的工厂化生产应用等提供理论依据和技术支撑。

## 参考文献 (References)

- Annala E, 1970. Host trees and emergence of *Megastigmus specularis* Walley (Hym., Torymidae). *Ann. Entomol. Fenn.*, 36(4):186–190.
- Annala E, 1982. Diapause and population fluctuations in *Megastigmus specularis* Walley and *Megastigmus spermotrophus* Wachtl. (Hymenoptera, Torymidae). *Ann. Entomol. Fenn.*, 48(2):33–36.
- Arretz P, Santis L, Guerrero MA, Lamborot L, 1989. Presence of *Aprostocetus दौरा* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae) in Chile. *Acta Entomol. Chil.*, 15:275–276.
- Askew RR, Shaw MR, 2005. Observations on the biology of *Baryscapus* (Hymenoptera: Eulophidae: Tetrastichinae) with description of a new koinobiont hyperparasitoid with delayed development. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 69:11–15.
- Bernal JS, González D, 1996. Thermal requirements of *Aphelinus albipodus* (Hayat and Fatima) (Hym., Aphelinidae) on *Diuraphis noxia* (Mordwilko) (Hom., Aphididae) hosts. *J. Appl. Entomol.*, 120(10):631–637.
- Bernal JS, González D, 2001. Overwintering potential in California of two Russian wheat aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphelinidae et Aphidiidae) imported from Central Asia. *Pan-Pac. Entomol.*, 77(1):28–36.
- Bonnemaïson L, 1972. Diapause and superparasitism in *Trichogramma evanescens* Westwood (Hym. Trichogrammatidae). *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 77:122–

- 132.
- Brewer CJ, 1984. Field infestation and alfalfa seed chalcid ( Hymenoptera: Eurytomidae ) development in different medicago clones. *Environ. Entomol.* , 13 ( 4 ) : 1157 – 1159.
- El-Heneidy, 1983. Biological notes on *Copidosoma* sp. ( Hym. , Encyrtidae ), an egg-larval parasite of *Heliothis armigera* Hb. ( Lep. , Noctuidae ) in Egypt. *Z. Angew. Entomol.* , 96:74 – 77.
- Fabre JP, 2004. Competition between exotic and native insects for seed resources in trees of a Mediterranean forest ecosystem. *Biol. Invasions* , 6(1) :11 – 22.
- Fabres G, Reymonet C, 1991. Maternal induction of larval diapause in *Dinarmus acutus* ( Hym. : Pteromalidae ). *Entomophaga* , 36(1) :121 – 129.
- Gerard PJ, 2004. Synchronisation of the parasitoid *Centrodora scolypopae* with its host *Scolypopa australis*. *N. Z. Plant Protect.* , 57:191 – 195.
- Gerling D, Erel E, Guershon M, Inbar M, 2009. Bionomics of *Encarsia scapeata* Rivnay ( Hymenoptera: Aphelinidae ), tritrophic relationships and host-induced diapause. *Biol. Control* , 49:201 – 206.
- Gunie G, Lauge G, 1997. Effects of high temperatures recorded during diapause completion of ( *Trichogramma brassicae* ) prepupae ( Hym. : Trichogrammatidae ), on the treated generation and its progeny. *Entomophaga* , 42(3) : 329 – 336.
- Hamerski MR, Hall RW, 1990. Laboratory biology and rearing of *Tetrastichus brevistigma* ( Hymenoptera: Eulophidae ), a larval-pupal parasitoid of the elm leaf beetle ( Coleoptera: Chrysomelidae ). *J. Econ. Entomol.* , 83(6) : 2196 – 2199.
- Hamilton PA, 1973. The biology of *Aphelinus flavus* ( Hym. Aphelinidae ), a parasite of the sycamore aphid *Drepanosiphum platanoides* ( Hemipt. Aphididae ). *Entomophaga* , 18(4) :449 – 462.
- Howell JF, Neven LG, 2000. Physiological development time and zero development temperature of the codling moth ( Lepidoptera: Tortricidae ). *Environ. Entomol.* , 29 ( 4 ) : 766 – 772.
- Horn DJ, 1971. The relationship between a parasite, *Tetrastichus incertus* ( Hymenoptera : Eulophidae ), and its host, the alfalfa weevil, *Hypera postica* ( Coleoptera : Curculionidae ), in New York. *Can. Entomol.* , 103(1) : 83 – 94.
- Huerta A, Robredo F, Diez J, Pajares JA, 2007. Rearing in laboratory of *Tetrastichus turionum* ( Hymenoptera: Eulophidae ), a pupal parasitoid of *Rhyacionia buoliana* ( Lepidoptera: Tortricidae ). *Boletin de Sanidad Vegetal* , 33 (2) :169 – 177.
- Ivanov MF, Reznik SY, 2008. Photoperiodic regulation of the diapause of the progeny in *Trichogramma embryophagum* Htg. ( Hymenoptera, Trichogrammatidae ): dynamics of sensitivity to photoperiod at the immature stages of maternal females. *Entomol. Rev.* , 3(88) :255 – 264.
- Jalali SK, Singh SP, 1992. Differential response of four *Trichogramma* species to low temperatures for short term storage. *Biocontrol* , 37(1) :159 – 165.
- Jarraya A, Helali T, 1980. Contribution to the study of the insect fauna of pistachio. On the spatial distribution of *Megastigmus pistaciae* Walk. ( Hym. Torymidae ) and of *Eurytoma plotnikovi* Nik. ( Hym. Eurytomidae ) in Tunisia. *Source Bulletin des Recherches Agronomiques de Gembloux* , 13(3) :215 – 252.
- Kral'ovic J, 1971. The ecology of the lucerne seed Chalcid *Bruchophagus roddi* Guss. ( Hymenoptera, Eurytomidae ). *Biologické Prace* , 17(3) :2 – 75.
- Kwi MF, Zaslavski VA, 1983. Photoperiodic and temperature reactions in *Trichogramma euproctidis* ( Hymenoptera, Trichogrammatidae ). *Zool. Zh.* , 62(11) :1676 – 1680.
- Laing JE, Corrigan JE, 1995. Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* ( Hymenoptera, Trichogrammatidae ): the role of host species, temperature, and photoperiod. *Canadian Entomologist* , 127(1) :103 – 110.
- Larios GL, Fukuhara F, 2007. Effects of photoperiod and temperature on preimaginal development and summer diapause of *Chrysoschelis pubicornis* ( Zetterstedt ) ( Hymenoptera: Eulophidae ), a pupal parasitoid of leafminers ( Diptera: Agromyzidae ). *Applied Entomology and Zoology* , 42(2) :189 – 197.
- Legner EF, 1988. Studies of four thelytokous Puerto Rican isolates of *Muscidifurax uniraptor* ( Hymenoptera: Pteromalidae ). *Entomophaga* , 33(3) :269 – 280.
- Lessmann D, 1974. Ein Beitrag zur Verbreitung und Lebensweise von *Megastigmus spermatrophus* Wachtl and *M. bipunctatus* Swederus ( Hymenoptera, Chalcidoidea ). *Journal of Applied Entomology* , 75(1-4) :1 – 42.
- Mai FK, Zaslavski VA, 1983. Photoperiodic and temperature reactions of *Trichogramma euproctidis* ( Hymenoptera, Trichogrammatidae ). *Zoologicheskii Zhurnal* , 62(11) :1676 – 1680.
- Margaritopoulos T, 2006. Diapause completion in the almond seed wasp, *Eurytoma amygdali* ( Hymenoptera:

- Eurytomidae) following early low temperature treatment. *Eur. J. Entomol.*, 103:733 – 742.
- Mehrnejad MR, Copland MJW, 2005. Diapause strategy in the parasitoid *Psyllaephagus pistaciae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 116(2):109 – 114.
- Milonas PG, Savopoulou-Soultani M, 2000. Diapause induction and termination in the parasitoid *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera:Eulophidae): role of photoperiod and temperature. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 93(3):512 – 518.
- Monge JP, Huignard J, 1991. Population fluctuations of two bruchid species *Callosobruchus maculatus* (F.) and *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae) and their parasitoids *Dinarmus basalis* (Rondani) and *Eupelmus vuillei* (Crawford) (Hymenoptera, Pteromalidae, Eupelmidae) in a storage situation in Niger. *J. Af. Zool.*, 105(3):187 – 196.
- Neven LG, Ferguson HJ, Knight A, 2000. Sub-zero cooling synchronizes post-diapause development of codling moth, *Cydia pomonella*. *Cryo-Letters*, 21:203 – 214.
- Nichols JR, Tauber MJ, Helgesen RG, 1980. Environmental control of diapause and postdiapause development in *Tetrastichus julis* (Hymenoptera:Eulophidae), a parasite of the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Can. Entomol.*, 112(12):1277 – 1284.
- Peterson SS, Wedberg JL, Hogg DB, 1991. Postdiapause development and phenology of the trefoil seed chalcid (Hymenoptera:Eurytomidae) and its parasitoids. *Environ. Entomol.*, 20(6):1606 – 1611.
- Pizzol J, Voegelé J, 1988. The diapause of *Trichogramma maidis* Pintureau and Voegelé in relation to some characteristics of its alternative host *Ephestia kuehniella* Zell. *Colloques de l'INRA*, 48:93 – 94.
- Pompanon F, Bouletreau M, 1997. Effect of diapause and developmental host species on the circadian locomotor activity rhythm of (*Trichogramma brassicae*) females. *Entomol. Exp. Appl.*, 82(2):231 – 234.
- Pschorn-Walcher H, Eichhorn O, 1971. Untersuchungen über die Eiparasiten (Hym.: Chalcidoidea) der rotgelben Kiefern-Buschhornblattwespe *Neodiprion sertifer* Geoff. (Hym.: Diprionidae) (Vorläufige Mitteilung). *Anzeiger für Schädlingskunde*, 44(7):97 – 103.
- Raju SVS, Singh HN, 1994. Effect of temperature on egg diapause termination of Indian gypsy moth, *Lymantria obfuscata* Walk, and survival of its egg parasite, *Anastatus kashmiriensis* Mathur. *Naturalia*, 19:109 – 117.
- Reznik SY, Kats TS, Umarova TY, 2002. Maternal age and endogenous variation in maternal influence on photoperiodic response in the progeny diapause in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Eur. J. Entomol.*, 99(2):175 – 179.
- Reznik SY, Vaghina NP, 2008. Diapause induction in *Trichogramma embryophagum* Htg; the dynamics of thermosensitivity. *J. Appl. Entomol.*, 132(6):502 – 509.
- Reznik SY, Voinovich ND, 2011. Maternal regulation of *Trichogramma embryophagum* diapause photoperiodic sensitivity of adult females. *Biol. Control*, 57(2):158 – 162.
- Reznik SY, Kats TS, 2004. Exogenous and endogenous factors inducing diapause in *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 83(4):776 – 786.
- Roux G, Roques A, Menu F, 1997. Effect of temperature and photoperiod on diapause development in a Douglas fir seed chalcid, *Megastigmus spermotrophus*. *Oecologia*, 111(2):172 – 177.
- Rundle BJ, Hoffmann AA, 2003. Overwintering of *Trichogramma funiculatum* Carver (Hymenoptera: Trichogrammatidae) under semi-natural conditions. *Environ. Entomol.*, 32(2):290 – 298.
- Russ K, Rupf O, 1970. Observations on the termination of true diapause of *Sparganothis pilleriana* Schiffmüller. I. Termination of diapause under outdoor conditions. *Pflanzenschutzberichte*, 41(11/12):187 – 191.
- Saunders DS, 1966. Larval diapause of maternal origin—II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis*. *J. Insect Physiol.*, 12(5):569 – 581.
- Saunders DS, Sutton D, Jarvis RA, 1970. The effect of host species on diapause induction in *Nasonia vitripennis*. *Journal of Insect Physiology*, 16(3):405 – 416.
- Saunders, Robert C, Ting H, 1970. Biology and laboratory propagation of *Amblymerus bruchophagi* (Hymenoptera: Pteromalidae), a parasite of the alfalfa seed chalcid. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 63:744 – 749.
- Schmidt GH, Tsankov G, 1995. The egg parasitoids of *Thaumetopoea pityocampa* in the Atlas Mountains near Marrakech (Morocco). *Phytoparasitica*, 25(4):275 – 281.
- Shel'deshova GG, 1978. Photoperiodic reactions of *Discodes coccophagus* (Ratz.) (Hymenoptera, Encyrtidae) a parasite of the plum soft scale *Sphaerolecanium prunastri* Fonsc. (Homoptera, Coccoidea). *Trudy Zoologicheskogo Instituta*, 69:167 – 174.
- Skrzypczynska M, 1978. *Megastigmus suspectus* Borries, 1895

- (Hymenoptera, Torymidae), its morphology, biology and economic significance. *Z. Angew. Entomol.*, 85(2):204–215.
- Sorokina AP, 1987. The biological and morphological basis of the specific independence of *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 66(1):32–46.
- Sorokina AP, Maslennikova VA, 1986. Features of the photothermic reactions of some species of the genus *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Vestn. Leningrad. U. Biol.*, 1:9–14.
- Sudheendrakumar VV, 2002. Bioecology of *Sympiesis hyblaeae* Surekha (Hymenoptera: Eulophidae) a parasitoid of the teak defoliator, *Hyblaea puera* Cramer (Lepidoptera: Hyblaeidae). *J. Biol. Control*, 16(2):97–101.
- Sullivan CR, Griffiths KJ, Wallace DR, 1977. Low winter temperatures and the potential for establishment of the egg parasite *Anastatus disparis* (Hymenoptera: Eupelmidae) in Ontario populations of the gypsy moth. *Can. Entomol.*, 109(2):215–220.
- Tatsumi E, Takada H, 2005. Effects of photoperiod and temperature on adult oligopause of *Aphelinus asychis* and larval diapause of *A. albipodus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 40(3):447–456.
- Tatsumi E, Takada H, 2006. Differences in dormancy characteristics among populations of *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 50(1):72–74.
- Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S, 1986. Seasonal Adaptations of Insect. Oxford University. New York and Oxford Press. 1–416.
- Teraoka T, Numata H, 2000. Seasonal changes in the intensity of adult diapause in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 35(3):353–356.
- Trimble RM, Blommers LHM, 1990. Diapause termination and thermal requirements for postdiapause development in *Aphelinus mali* at constant and fluctuating temperatures. *Entomol. Exp. Appl.*, 56:61–69.
- Tzanakakis ME, Karakassis EJ, 1991. Diapause termination in the almond seed wasp, *Eurytoma amygdali* Enderlein (Hym., Eurytomidae), in northern Greece and under certain photoperiods and temperatures. *J. Appl. Entomol.*, 111:86–98.
- Berg MA, 1971. Studies on the induction and termination of diapause in *Mesocomys pulchriceps* Cam. (Hymenoptera: Eupelmidae) an egg parasite of Saturniidae (Lepidoptera). *Phytophylactica*, 3:85–88.
- Merwe JS, 1943. Investigations on the biology and ecology of *Mormoniella vitripennis* Walk. (Pteromalidae, Hym.). *J. Entomol. Soc. South. Af.*, 6:48–64.
- Ventura Garcia P, Wainberg E, Pizzol J, Oliveira MLM, 2002. Diapause in the egg parasitoid *Trichogramma cordubensis*: role of temperature. *J. Insect Physiol.*, 48(3):349–355.
- Wang T, Laing JE, 1989. Diapause termination and morphogenesis of *Holcothorax testaceipes* Ratzeburg (Hymenoptera: Encyrtidae), an introduced parasitoid of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (F.) (Lepidoptera: Gracillariidae). *Can. Entomol.*, 121(1):65–74.
- Wheeler GS, Massey LM, 2001. The brazilian peppertree drupe feeder *Megastigmus transvaalensis* (Hymenoptera: Torymidae): Florida distribution and impact. *Biol. Control*, 22:139–148.
- Wise IL, Lamb RJ, 2004. Diapause and emergence of *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae) and its parasitoid *Macroglenes penetrans* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Can. Entomol.*, 136(1):77–90.
- Yu DS, 1992. Effects of photoperiod and temperature on diapause of two *Aphelinus* spp. (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitizing the Russian wheat aphid. *Can. Entomol.*, 124(5):853–860.
- Zaslavskii VA, Umarova, 1981. Photoperiodic and temperature control of diapause in *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 60(4):721–731.
- Zaslavskii VA, Umarova TY, 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species. *Entomophaga*, 35(1):23–29.
- 李丽英, 朱涤芳, 陈巧贤, 1992. 低温诱导赤眼蜂滞育与寄主的关系. *昆虫天敌*, 14(3):117–125.
- 李玉艳, 陈红印, 张礼生, 2009. 环境因子对寄生蜂滞育的影响//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. 587–592.
- 李玉艳, 张礼生, 陈红印, 2010. 生物因子对寄生蜂滞育的影响. *昆虫知识*, 47(4):638–645.
- 廖定熹, 李学骝, 庞雄飞, 1987. 中国经济昆虫志, 第三十四册分册——膜翅目小蜂科. 北京:科学出版社. 107.
- 刘柱东, 李典谟, 葛少奎, 2003. 昆虫的母代效应. *昆虫学报*, 46(1):108–113.
- 鲁新, 李丽娟, 张国红, 2005. 松毛虫赤眼蜂工厂化产品低温贮存的研究. *吉林农业科学*, 30(3):6–8.
- 马春森, 陈玉文, 2005. 二步中低变温对松毛虫赤眼蜂滞

- 育的诱导作用. 植物保护学报, 32(2):174-178.
- 邱鸿贵, 何丽芬, 郭培福, 1980. 光照和温度对螟卵啮小蜂滞育的影响. 昆虫天敌, (2):28-31.
- 宋凯, 郑礼, 2003. 甘蓝夜蛾赤眼蜂滞育研究. 河北农业科学, 3(7):22-26.
- 孙守慧, 赵利伟, 祁金玉, 2009. 白蛾周氏啮小蜂滞育诱导及滞育后发育. 昆虫学报, 52(12):1307-1311.
- 王小平, 2004. 大猿叶虫滞育诱导及滞育后生物学特性的研究. 博士学位论文. 长沙:湖南农业大学.
- 王小平, 薛芳森, 华爱, 2004. 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, 26(1):10-16.
- 王玉玲, 肖子清, 1998. 中国赤眼蜂研究与应用进展. 中国农学通报, 14(1):43-44.
- 徐卫华, 2008. 昆虫滞育研究进展. 昆虫知识, 45(4):512-517.
- 张荆, 王金玲, 杨长成, 1994. 利用低温诱导松毛虫赤眼蜂滞育技术研究. 沈阳农业大学学报, 25(3):254-258.
- 张俊杰, 孙光芝, 杜文梅, 2009. 赤眼蜂滞育研究及应用进展. 吉林农业科学, 34(1):29-33.
- 张礼生, 2009. 滞育和休眠在昆虫饲养中的应用//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. 54-89.
- 张礼生, 陈红印, 王孟卿, 2009. 天敌昆虫的滞育研究及其应用//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. 54-89.
- 周祖基, 张务民, 杨春平, 1987. 枯叶蛾平腹小蜂人工繁育技术研究. 四川林业科技, 4(10):30-34.
- 朱涤芳, 张敏玲, 李丽英, 1992. 广赤眼蜂滞育及贮存技术研究. 昆虫天敌, 14(4):173-176.