

中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫幼虫行为的影响*

张 璟^{1**} 刘小侠¹ 路子云² 李建成² 张青文¹ 李 贞^{1***}

(1. 中国农业大学昆虫学系, 北京 100193; 2. 河北省农林科学院植物保护研究所, 保定 071000)

摘 要 【目的】中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 是棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 生物防控的重要因子, 通过温室对未被寄生和被中红侧沟茧蜂寄生棉铃虫幼虫在棉花植株上的行为观察, 分析中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫在棉花植株上行为活动及分布位置的影响。【方法】采用“固定时间间隔扫描抽样”观察法, 监测寄生后 1-10 d 被寄生与未被寄生棉铃虫幼虫在棉花植株上的取食和空间位移等行为的变化。【结果】中红侧沟茧蜂寄生可以极显著降低棉铃虫幼虫在棉花植株上的取食行为比例 ($P < 0.01$); 被寄生棉铃虫幼虫在棉株上的空间位移比例于寄生后的 1-2 d 极显著高于未被寄生棉铃虫 ($P < 0.01$), 而在发育后期极显著低于未被寄生棉铃虫幼虫 ($P < 0.01$); 被寄生棉铃虫幼虫在棉铃上的分布比例显著降低而在花上的分布比例显著升高 ($P < 0.05$); 棉铃虫发育后期, 被寄生棉铃虫在棉叶背面的分布比例极显著高于未被寄生棉铃虫 ($P < 0.01$)。【结论】中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫幼虫的取食、活动和栖境选择具有显著影响。

关键词 寄生蜂, 生物防控, 行为操控, 生态适应性

Impact of parasitism by *Microplitis mediator* on the behavior of *Helicoverpa armigera* larvae

ZHANG Jing^{1**} LIU Xiao-Xia¹ LU Zi-Yun² LI Jian-Cheng²
ZHANG Qing-Wen¹ LI Zhen^{1***}

(1. Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. Institute of Plant Protection, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Baoding 071000, China)

Abstract [Objectives] The parasite *Microplitis mediator* is an important biological control for the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. To analyze the impact of parasitism by *M. mediator* on the behavior of *H. armigera* larvae we compared the behavior of parasitized and unparasitized larvae in a green house. [Methods] Using the fixed-interval time scan sampling method, the feeding behavior and spatial displacement of unparasitized and parasitized *H. armigera* larvae were investigated and recorded from 1 to 10 days post-infection by *M. mediator*. [Results] Parasitized larvae spent significantly ($P < 0.01$) less time feeding on cotton plants than unparasitized larvae, and, spatial displacement was significantly ($P < 0.01$) higher in parasitized larvae than in unparasitized larvae 1-2 days after infection. Spatial displacement among parasitized larvae declined significantly ($P < 0.01$) over time with significantly less parasitized larvae found on cotton plant bolls than on cotton flowers ($P < 0.05$). Later in the developmental period significantly more parasitized larvae were found on the abaxial blade of cotton leaves than unparasitized larvae ($P < 0.01$). [Conclusion] Parasitism by *M. mediator* had a significant impact on the feeding behavior and within-plant distribution of *H. armigera* larvae.

Key words parasitoid wasp, biological control, behavior manipulation, ecological fitness

寄生蜂与寄主之间的相互作用及协同进化一直是昆虫生态学和行为学的研究热点。除了可

以麻痹和直接取食寄主体内的营养物质完成生长发育, 寄生蜂还可以通过“操控”寄主的生理

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2017YFD0201900)

**第一作者 First author, E-mail: zg216@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: lizhencau@cau.edu.cn

收稿日期 Received: 2017-11-16, 接受日期 Accepted: 2017-12-29

和行为为其寻找安全合适的栖息环境,从而增强其生态适应性以利于种群的延续和发展 (Libersat *et al.*, 2009; Weinersmith *et al.*, 2016; Geffre *et al.*, 2017)。因此,关于寄生蜂对寄主昆虫行为的影响及相关机制的研究可以为明确两者的互作关系和寄生蜂对害虫的控制效果提供重要理论依据,并可为指导田间的合理应用和释放提供重要参考。

中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* Haliday, 属膜翅目茧蜂科,广泛分布于欧洲和亚洲的多个国家和地区,可寄生鳞翅目夜蛾科和尺蛾科的 40 多种害虫 (李建成等, 2010)。在我国,中红侧沟茧蜂主要分布于河北、河南、山东、山西、辽宁和新疆等地,主要寄主为棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、粘虫 *Mythimna separate*、小地老虎 *Agrotis ipsilon* 和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*, 是田间害虫生物防控的重要因子 (李建成等, 2010; 王士军, 2012)。中红侧沟茧蜂寄生会导致寄主棉铃虫幼虫取食量下降、发育历期延长,并于寄生蜂出茧后失去爬行能力并很快死亡。田间示范监测结果表明,中红侧沟茧蜂对棉铃虫的寄生率可达 60% 以上,保蕾铃率可达 80% 以上,对于棉铃虫具有显著的控制效果 (李建成等, 2004)。

本课题组前期的研究发现,非滞育条件下,中红侧沟茧蜂“操控”寄主棉铃虫爬向寄主植物的绿色叶片,啣出寄主结绿色的非滞育茧;而滞育条件下,“操控”寄主棉铃虫爬向枯黄叶片,啣出寄主结褐色的滞育茧 (Luo *et al.*, 2013)。由此可见,中红侧沟茧蜂可以通过对寄主行为的“操控”为自己寻找合适的结茧位置,利用环境保护色躲避敌害、促进种群繁衍,扩大防控效应。为了进一步明确中红侧沟茧蜂寄生对寄主棉铃虫行为的调控作用,本研究在温室内连续监测了中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫幼虫在棉花植株上的取食和空间位移等行为的影响,以期揭示中红侧沟茧蜂对寄主的行为调控作用提供参考,并为指导中红侧沟茧蜂的田间合理应用提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试棉花 非转基因棉花品种“荆 7516-1”由国家棉花种植资源中期库提供。将棉花种子播于直径为 15 cm 的塑料营养钵内,每盆 1 株,于本实验室自然光照条件的温室内 (20-30) 进行培育,当株高达 70-80 cm、有 9-10 节分枝,同时具有嫩叶、老叶、花和棉铃时用于试验。

1.1.2 供试昆虫 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 为本实验室采用人工饲料 (范贤林等, 2003) 饲养多代的种群。在玻璃管 (长 5.5 cm×直径 2.2 cm) 中单头饲养至 1 龄末至 2 龄初用于后续试验,人工气候箱饲养条件为 (26±1) , 80%±10% RH, 14L:10D。中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 蜂种由河北省农科院植保所提供。本研究采用以 1 龄末 2 龄初粘虫幼虫为寄主扩繁多代后的种群进行试验,人工气候箱饲养条件为 (26±1) , 80%±10% RH, 14L:10D。

1.2 实验方法

1.2.1 中红侧沟茧蜂寄生棉铃虫 采用单头寄生的方法进行中红侧沟茧蜂对棉铃虫的寄生。将初羽化中红侧沟茧蜂成虫置于接蜂箱 (40.0 cm×30.0 cm×30.0 cm) 中交配,并以蜂箱侧壁挂浸满 10% 蜂蜜水的小棉球供寄生蜂补充营养。挑取生长发育状况一致的健康 2 龄初棉铃虫幼虫,单头放在倒扣的玻璃管 (长 5.5 cm×直径 2.2 cm) 中供寄生蜂寄生,每管放 5 头交配 48 h 后的寄生蜂。观察发现棉铃虫幼虫被中红侧沟茧蜂蛰刺寄生后即取出备用。

1.2.2 棉铃虫在棉花植株上的行为观察 在完成寄生当天,于自然光照温室内 (20-30), 分别将 1 头未被寄生和被寄生 2 龄棉铃虫幼虫随机释放在一株棉花植株叶片上,10 株棉花为一个重复,试验共设置 3 次重复。接种后采用“固定时间间隔扫描抽样”观察法 (郭林芳等, 2010), 分别于每天的 8:00 至 17:00 每隔 15 min 观察记录一次棉铃虫在棉花植株上的行为: 取食行

为,即是否有取食痕迹; 位移行为,即幼虫是否从前次观察的位置离开; 在植株上的位置,即幼虫位于棉花植株的叶片上、棉铃上、花上还是茎上; 叶片上的位置,即幼虫位于叶片的正面或背面。整个观察期持续至中红侧沟茧蜂从被寄生棉铃虫幼虫体内钻出结茧或未被寄生棉铃虫幼虫钻入土内化蛹。

1.2.3 中红侧沟茧蜂的结茧位置观察 于中红侧沟茧蜂钻出棉铃虫幼虫结茧后观察记录蜂茧在棉花植株的上、中、下部和在棉花叶片、棉铃、花和茎上的分布情况。以棉花植株地上部分主茎的第 1-2 节分枝为植株“下部”, 3-10 节分枝为植株“中部”, 11 节分枝及以上部分为植株“上部”。

1.3 数据分析

为了比较棉铃虫幼虫在被中红侧沟茧蜂寄生后不同天内的行为表现,对棉花植株上未被寄生和被寄生棉铃虫的以下行为参数进行了计算分析: 累积正在取食比例,即每日内观察到的幼虫正在取食的次数与当日总观察次数的比值;

累积位置变化比例,即每日内观察到的幼虫发生位移的次数与当日总观察次数的比值; 植株不同部位累积分布比例,即每次观察时幼虫位于叶片、棉铃、花或茎上的次数与当日总观察次数的比值; 叶片正背面累积分布比例,即每次观察时幼虫位于叶片正面或背面的次数与当日总观察次数的比值。其中,未被寄生与被寄生棉铃虫幼虫之间,在被寄生后各日内的取食比例、位置变化比例、叶片正背面分布比例和植株不同部位分布比例的差异均采用独立样本 t -检验进行显著性分析;总观察期间内,不同处理棉铃虫在棉花植株各部位(叶片、棉铃、花和茎上)间的累积分布比例差异采用单因素方差分析(Games-Howell 法)进行统计学检验。试验数据均采用 IBM SPSS statistics 21 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫幼虫活动状态的影响

在整个观测期间内,被中红侧沟茧蜂寄生的

棉铃虫幼虫每日在棉花植株上的取食比例均显著低于未被寄生棉铃虫幼虫($t_1=8.517$, $P_1=0.001$; $t_2=8.836$, $P_2=0.001$; $t_3=12.513$, $P_3<0.0001$; $t_4=11.068$, $P_4<0.0001$; $t_5=42.332$, $P_5<0.0001$; $t_6=12.511$, $P_6<0.0001$; $t_7=11.549$, $P_7<0.0001$; $t_8=15.495$, $P_8<0.0001$; $t_9=22.136$, $P_9<0.0001$; $t_{10}=20.935$, $P_{10}<0.0001$)(图 1)。而且在被寄生后的第 9 和第 10 天出现了未被寄生棉铃虫取食活动比例上升,被寄生的取食比例下降的行为变化趋势。

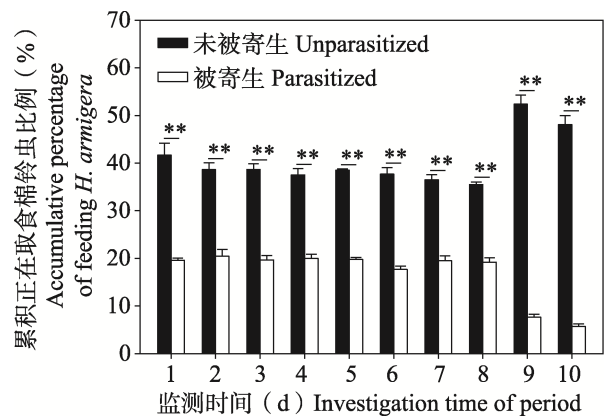


图 1 被寄生和未被寄生棉铃虫幼虫每日在棉花上的累计取食比例

Fig. 1 Accumulative feeding percentage of parasitized and unparasitized *Helicoverpa armigera* larvae on cotton plant in each day of investigation

柱上标有**代表 0.01 水平下存在极显著差异, *代表在 0.05 水平下存在显著差异。下同。

** and * indicate significant difference at level of 0.01 and 0.05, respectively. The same below.

在中红侧沟茧蜂寄生后的第 1 和第 2 天,被寄生棉铃虫幼虫在棉花植株上的位置变化比例显著高于未被寄生棉铃虫幼虫($t_1=11.816$, $P_1<0.0001$; $t_2=6.361$, $P_2=0.003$)。在第 3 至第 8 天两者之间无显著差异。而在寄生后的第 9 和第 10 天,被寄生棉铃虫幼虫在棉花植株上的位置变化比例呈现出显著低于未被寄生棉铃虫幼虫的变化($t_9=37.988$, $P_9<0.0001$; $t_{10}=13.873$, $P_{10}<0.0001$)(图 2)。

2.2 中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫幼虫在棉花植株上分布位置的影响

在整个观测期间内,未被寄生棉铃虫幼虫在

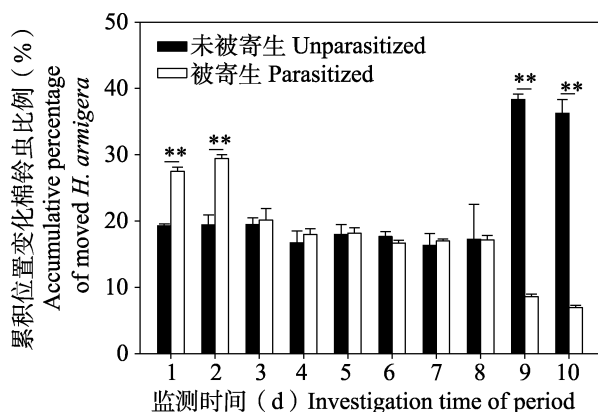


图2 被寄生和未被寄生棉铃虫幼虫每日在棉花上的累计位置变化比例

Fig. 2 Accumulative proportion of spatial displacement of parasitized and unparasitized *Helicoverpa armigera* larvae on cotton plant in each day of investigation

棉花叶片上的分布比例最高 (43.32 ± 1.15)%, 其次是花 (27.38 ± 1.9)%和铃 (19.17 ± 2.64)%上, 茎部分布比例最低 (5.29 ± 0.18)%; 被中红侧沟茧蜂寄生的棉铃虫幼虫主要栖息在棉花植株的叶片 (39.56 ± 2.28)%和花 (40.54 ± 4.53)%上, 在铃 (2.54 ± 0.22)%和茎部 (3.07 ± 0.18)%的累计分布比例较低 (图3)。

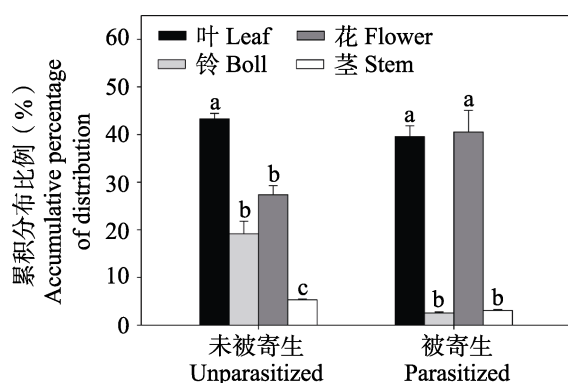


图3 被寄生和未被寄生棉铃虫幼虫在棉花叶片、铃、花和茎上的分布情况

Fig. 3 Distribution of parasitized and unparasitized *Helicoverpa armigera* larvae on leaf, boll, flower and stem of cotton plant

柱上标有不同字母代表 0.05 水平下存在显著差异。

Histograms with different letters indicate significant difference at level of 0.05.

在整个观测期间内, 被中红侧沟茧蜂寄生的棉铃虫幼虫在棉铃上的分布比例均较低且均显

著低于未被寄生棉铃虫幼虫在棉铃上的分布比例 ($t_1=5.046$, $P_1=0.007$; $t_2=4.089$, $P_2=0.026$; $t_3=4.523$, $P_3=0.043$; $t_4=24.373$, $P_4<0.0001$; $t_5=24.254$, $P_5<0.0001$; $t_6=8.245$, $P_6=0.001$; $t_7=51.5$, $P_7<0.0001$; $t_8=13.473$, $P_8=0.005$; $t_9=19.145$, $P_9<0.0001$; $t_{10}=33.15$, $P_{10}<0.0001$)。被寄生棉铃虫幼虫在棉花植株茎部的分布比例也较低, 且除了寄生后第6和第8天, 其在茎部的分布比例均显著低于未被寄生棉铃虫 ($t_1=5.719$, $P_1=0.011$; $t_2=5.404$, $P_2=0.012$; $t_3=3.128$, $P_3=0.035$; $t_4=5.692$, $P_4=0.006$; $t_5=4.158$, $P_5=0.014$; $t_6=2.530$, $P_6=0.201$; $t_7=6.047$, $P_7=0.004$; $t_8=1.061$, $P_8=0.394$; $t_9=7.421$, $P_9=0.002$; $t_{10}=20.935$, $P_{10}<0.0001$)。观测期的第2至第8天, 被寄生棉铃虫幼虫在花上的分布比例均显著高于未被寄生棉铃虫 ($t_1=2.986$, $P_1=0.058$; $t_2=3.890$, $P_2=0.03$; $t_3=38.060$, $P_3<0.0001$; $t_4=12.494$, $P_4<0.0001$; $t_5=9.086$, $P_5=0.002$; $t_6=10.452$, $P_6=0.001$; $t_7=7.616$, $P_7=0.003$; $t_8=16.689$, $P_8<0.0001$)。而在第9和第10天显著低于未被寄生棉铃虫 ($t_9=7.722$, $P_9=0.005$; $t_{10}=3.355$, $P_{10}=0.044$) (图4)。

2.3 中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫在棉花叶片正背面分布情况的影响

未被寄生和被中红侧沟茧蜂寄生的棉铃虫幼虫在棉花叶片正背面的分布情况随监测时间存在显著变化。寄生后的第1至第3天和第7天, 未被寄生和被寄生棉铃虫幼虫在棉叶正背面的分布比例无显著差异。寄生后的第4至第6天未被寄生棉铃虫幼虫在棉叶背面的分布比例显著高于被寄生棉铃虫 ($t_4=5.984$, $P_4=0.004$; $t_5=3.839$, $P_5=0.018$; $t_6=5.561$, $P_6=0.005$)。寄生后的第9和第10天, 未被寄生棉铃虫幼虫在棉叶正面的分布比例显著高于被寄生棉铃虫幼虫 ($t_9=11.642$, $P_9<0.0001$; $t_{10}=21.27$, $P_{10}<0.0001$)。而被寄生棉铃虫在棉叶背面的分布比例于寄生后的8-10 d 显著高于未被寄生棉铃虫幼虫 ($t_8=10.633$, $P_8<0.0001$; $t_9=23.469$, $P_9<0.0001$; $t_{10}=11.035$, $P_{10}<0.0001$) (图5)。

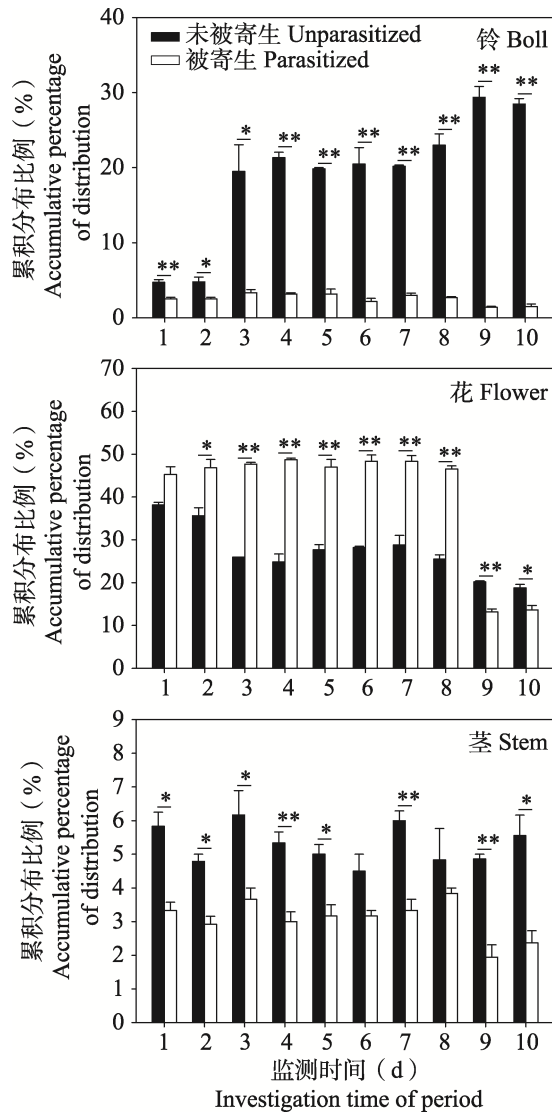


图4 被寄生和未被寄生棉铃虫幼虫每日在棉铃、花和茎上的累计分布比例

Fig. 4 Distribution percentage of parasitized and unparasitized *Helicoverpa armigera* larvae on leaf, boll, flower and stem of cotton plant in each day of investigation

2.4 中红侧沟茧蜂在棉花植株上的结茧位置分布

寄生后 7-9 d, 中红侧沟茧蜂从棉铃虫幼虫体内钻出结茧。对结茧位置的统计分析发现, 中红侧沟茧蜂在棉花植株中部的结茧比例最高 (70%), 其次是棉株上部 (30%), 不在植株下部和土面上结茧。另外, 中红侧沟茧蜂偏爱在植株中上部的叶片背面结茧 (80%), 在叶片正面 (10%) 和茎部 (10%) 的结茧比例较低 (图 6)。

3 讨论

寄生是一种极其成功的生命策略, 寄生生物可以通过影响寄主的生理、表型和行为活动以实现自身的扩散和种群发展 (Libersat *et al.*, 2009; Geffre *et al.*, 2017)。作为一种优势天敌, 寄生蜂的发育、繁殖及其与寄主害虫之间的互作关系长期以来都是植保工作者所关注的研究热点。寄生蜂的生活习性和繁殖方式多种多样, 因此与寄主之间的互作关系也不尽相同。鳞翅目昆虫是农业生产中的重要害虫类群, 其寄生蜂大多为容性寄生蜂 (Koinobiont)。与抑性寄生蜂 (Idiobiont) 不同, 容性寄生蜂不直接杀死寄主, 而是在寄主体内持续发育, 直至幼虫老熟后才从寄主体内啮出化蛹 (徐海云等, 2014)。因此, 容性寄生蜂与寄主昆虫之间的互作关系更加复杂, 寄生蜂不仅可以调控寄主体内的生理和免疫反应获得营养和生存条件, 还会通过激素和神经调控影响寄主的行为和习性以有利于趋避敌害实现自我保护 (王士军, 2012; Libersat and Gal, 2013)。

中红侧沟茧蜂是棉铃虫幼虫的一种容性寄生蜂, 是棉铃虫的重要生物防控因子。本文研究结果表明, 中红侧沟茧蜂寄生对棉铃虫的取食、活动和栖境选择具有显著影响。中红侧沟茧蜂寄生会显著降低棉铃虫幼虫在棉花植株上的取食行为比例; 寄生初期, 被寄生棉铃虫在棉株上的空间位移比例显著高于未被寄生棉铃虫, 发育后期显著低于未被寄生棉铃虫幼虫; 被寄生棉铃虫幼虫在棉铃上的分布比例显著降低, 寄生蜂出茧前后被寄生棉铃虫在棉叶背面的分布比例显著高于未被寄生棉铃虫。类似的研究结果在斑痣悬茧蜂对甜菜夜蛾幼虫的行为影响及斜纹夜蛾侧沟茧蜂寄生对斜纹夜蛾幼虫行为的影响研究中也报道 (郭林芳等, 2010; 严珍等, 2014)。研究发现, 斑痣悬茧蜂寄生后期, 被寄生甜菜夜蛾幼虫的取食行为比例和空间位移比例均显著低于未被寄生甜菜夜蛾幼虫, 而且被寄生幼虫在植株上部和外部的分布比例显著低于未被寄生幼虫 (郭林芳等, 2010)。被斜纹夜蛾侧沟茧蜂寄生的斜纹夜蛾幼虫在发育后期的位移和取食

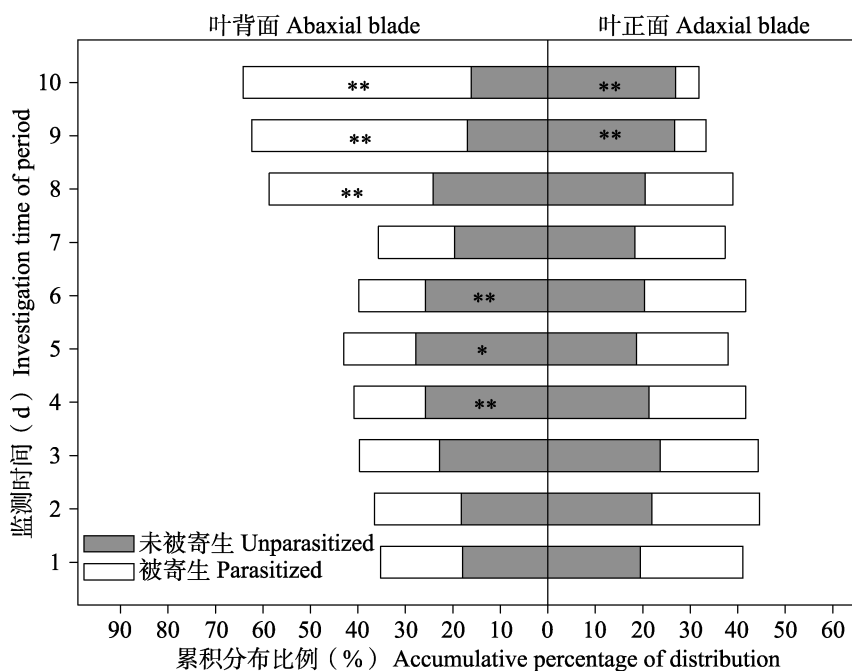


图 5 被寄生和未被寄生棉铃虫幼虫每日在棉花叶片正背面的分布比例

Fig. 5 Distribution percentage of parasitized and unparasitized *Helicoverpa armigera* larvae on the adaxial blade and abaxial blade of cotton leaf in each day of investigation

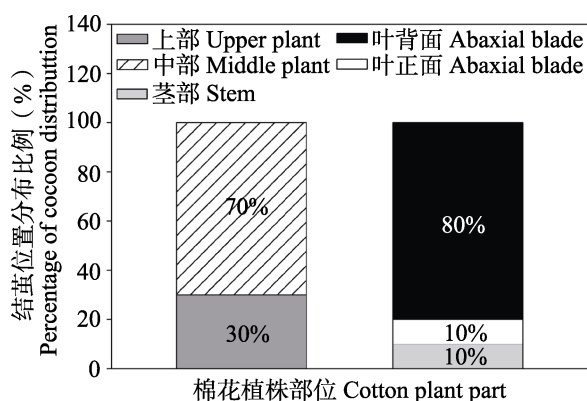


图 6 中红侧沟茧蜂在棉花植株上的结茧位置分布

Fig. 6 Pupation site of *Microplitis mediator* on cotton plant

也均受到显著抑制,其在叶背面的分布比例显著高于未被寄生幼虫,寄生的前期和中期,被寄生幼虫的爬行速度显著高于未被寄生幼虫(严珍等,2014)。这些研究结果均表明,寄生蜂寄生可以显著降低夜蛾科害虫的取食频率从而减轻对植株的取食为害;同时,被寄生蜂寄生后,寄主昆虫均显著倾向于向叶片背面、植株中部等隐蔽位置转移。本研究后期对中红侧沟茧蜂结茧位置的调查结果表明,中红侧沟茧蜂的结茧位置主要在棉花植株中部的叶片背面,说明寄生蜂可以

通过“操控”寄主幼虫在植株上的分布位置为自己寻找合适的结茧场所以躲避天敌的为害,提高种群的存活率。

关于寄生蜂“操控”寄主昆虫行为的研究还有很多报道(Alford *et al.*, 2016; Kloss *et al.*, 2017; Mohan and Sinu, 2017)。例如,寄生蜂 *Cotesia glomerata* 可以调控寄主蜘蛛 *Pieris brassicae* 死亡前在寄生蜂蜂茧的上部结网以保护寄生蜂免受天敌为害(Brodeur and Vet, 1994); 茧蜂 *Glyptapanteles* sp. 可以诱导寄主尺蠖 *Thyrinteina leucocerae* 出现保镖行为,尺蠖幼虫会在寄生蜂啮出结茧后一直守护在蜂茧周围通过猛烈甩动头部驱赶天敌直至死亡,这种守护行为可以将寄生蜂的田间死亡率降低两倍(Grosman *et al.*, 2008)。昆虫行为学、生理学和神经生物学方面的研究结果初步证实了寄生蜂对寄主的行为调控作用并出现了“寄生蜂操控”和“操控寄主保镖行为”等假说(Thomas *et al.*, 2005; Libersat and Gal, 2013; Weinersmith *et al.*, 2016; Mohan and Sinu, 2017)。这些假说均认为寄生蜂可以利用“寄主操控”行为实现自我保护,有利于自身的种群繁衍。但是,在“寄生蜂操控”过

程中是否存在能量权衡, 寄生蜂“操控”寄主过程中是否需要投资能量和生殖代价? 这种收益和损失在长期的进化过程中是如何平衡的? 现代分子生物学、组学与生物信息学技术与平台的发展及昆虫神经生物学、生理学和生物化学的深入研究将为全面和深入解析“寄生蜂操控寄主”现象的分子机制提供更多理论数据, 相关研究结果也可为生态学、进化生物学和神经生物学的发展提供重要理论基础。

参考文献 (References)

- Alford L, Androdias A, Franco T, Pierre J, Burel F, van Baaren J, 2016. Potential host manipulation by the aphid parasitoid *Aphidius avenae* to enhance cold tolerance. *PLoS ONE*, 11(12): e0168693.
- Brodeur J, Vet LEM, 1994. Usurpation of host behavior by a parasitic wasp. *Animal Behavior*, 48(1): 187–192.
- Fan XL, Lu MG, Meng XQ, Rui CH, 2003. An improved rearing technique for *Helicoverpa armigera*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 40(1): 85–87. [范贤林, 卢美光, 孟香清, 芮昌辉, 2003. 棉铃虫室内饲养技术改进. 昆虫知识, 40(1): 85–87.]
- Geffre AC, Liu R, Manfredini F, Beani L, Kathirithamby J, Grozinger CM, Toth AL, 2017. Transcriptomics of an extended phenotype: parasite manipulation of wasp social behaviour shifts expression of caste-related genes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 284(1852): 20170029.
- Grosman AH, Janssen A, De Brito EF, Cordeiro EG, Colares F, Fonseca JO, Lima ER, Pallini A, Sabelis MW, 2008. Parasitoid increases survival of its pupae by inducing hosts to fight predators. *PLoS ONE*, 3(6): e2276.
- Guo LF, Meng L, Li BP, 2010. Behaviors of *Spodoptera exigua* larvae as affected by parasitization of *Meteorus pulchricornis* (Braconidae, Hymenoptera). *Journal of Nanjing Agricultural University*, 33(5): 71–74. [郭林芳, 孟玲, 李保平, 2010. 斑痣悬茧蜂寄生对甜菜夜蛾幼虫行为的影响. 南京农业大学学报, 33(5): 71–74.]
- Kloss TG, Gonzaga MO, de Oliveira LL, Sperber CF, 2017. Proximate mechanism of behavioral manipulation of an orb-weaver spider host by a parasitoid wasp. *PLoS ONE*, 12(2): e0171336.
- Li JC, Lu ZY, Qu ZG, Liu WX, 2010. Research progress of *Microplitis mediator* and its application. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 14(8): 4–11. [李建成, 路子云, 屈振刚, 刘文旭, 2010. 中红侧沟茧蜂研究及应用进展. 河北农业科学, 14(8): 4–11.]
- Li JC, Pan WL, Zhang XF, Zhang QW, Wang ZP, Ha MT, 2004. Control effect of releasing *Microplitis mediator* on cotton bollworm *Helicoverpa armigera* in Xinjiang cotton field. *China Cotton*, 31(9): 17–19. [李建成, 潘文亮, 张小风, 张青文, 王泽鹏, 哈密提, 2004. 新疆棉田释放中红侧沟茧蜂对棉铃虫的防治效果. 中国棉花, 31(9): 17–19.]
- Libersat F, Delago A, Gal R, 2009. Manipulation of host behavior by parasitic insects and insect parasites. *Annual Review of Entomology*, 54: 189–207.
- Libersat F, Gal R, 2013. What can parasitoid wasps teach us about decision-making in insects? *The Journal of Experimental Biology*, 216(1): 47–55.
- Luo S, Michaud JP, Li JC, Zhang J, Liu X, Zhang Q, 2013. Seasonal cues mediate host behavior modification and cocoon polymorphism in *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae). *European Journal of Entomology*, 110(2): 271–276.
- Mohan P, Sinu PA, 2017. Parasitoid wasp usurps its host to guard its pupa against hyperparasitoids and induces rapid behavioral changes in the parasitized host. *PLoS ONE*, 12(6): e0178108.
- Thomas F, Adamo S, Moore J, 2005. Parasitic manipulation: Where are we and where should we go? *Behavioural Processes*, 68(3): 185–199.
- Wang SJ, 2012. Regulation mechanism of *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) and its host *Mythimna separate* (Walker). *Journal of Guangdong Agricultural Sciences*, (8): 81–86. [王士军, 2012. 中红侧沟茧蜂与寄主粘虫之间的生理调控机制. 广东农业科学, (8): 81–86.]
- Weinersmith KL, Liu SM, Forbes AA, Egan SP, 2016. Tales from the crypt: a parasitoid manipulates the behavior of its parasite host. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 284(1847): 20162365.
- Xu HY, Yang NW, Wan FH, 2014. Extrinsic and intrinsic competitive interactions in parasitoids. *Chinese Journal of Biological Control*, 30(4): 546–551. [徐海云, 杨念婉, 万方浩, 2014. 寄生蜂的外竞争和内竞争作用. 中国生物防治学报, 30(4): 546–551.]
- Yan Z, Lü BQ, Qiu JJ, Peng ZQ, Zhang CH, Jin QA, Shi JM, 2014. Effect of parasitization of *Microplitis prodeniae* (Braconidae, Hymenoptera) on activities of *Spodoptera litura* Larvae. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 35(12): 2445–2449. [严珍, 吕宝乾, 岳建军, 彭正强, 章程辉, 金启安, 时佳妹, 2014. 斜纹夜蛾侧沟茧蜂寄生对斜纹夜蛾幼虫集中行为的影响. 热带作物学报, 35(12): 2445–2449.]