淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的寄生功能反应*

王金彦** 万年峰 范能能 蒋杰贤***

（上海市农业科学院生态环境保护研究所，上海 201403）

摘 要 【**目的**】评估淡足侧沟茧蜂 *Microplitis pallidipes* 对入侵昆虫草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 的控制作用。【**方法**】观察 5 个温度下淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾幼虫的寄生功能反应、搜寻效应和自身密度干扰反应。【**结果**】在 20、23、26、29 和 32 ℃条件下，淡足侧沟茧蜂对幼虫的寄生功能反应均符合 Holling Ⅱ型方程；同一温度下，淡足侧沟茧蜂寄生量随寄主密度增加而增加，当寄主密度增加到一定水平后，寄生量趋于平稳；淡足侧沟茧蜂的寄生效能受温度影响，29 ℃的寄生效能最大，而 20 ℃的最小；淡足侧沟茧蜂搜寻效应，随寄主密度和淡足侧沟茧蜂自身密度的增加而逐渐降低；Hessell-Varley 干扰模型模拟发现，淡足侧沟茧蜂数量增加致使搜寻效应值减小、搜索效率降低。【**结论**】温度影响淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的寄生作用，且该蜂个体之间的干扰效应降低了其寄生效能。

关键词 草地贪夜蛾；淡足侧沟茧蜂；功能反应；搜寻效应；干扰效应；温度

Functional response of *Microplitis pallidipes* parasitizing S*podoptera frugiperda*

WANG Jin-Yan** WAN Nian-Feng FAN Neng-Neng JIANG Jie-Xian***

(Eco-environmental Protection Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403, China)

Abstract **[Objectives]** To evaluate the effectiveness of parasitism by *Microplitis pallidipes* Szepligetion on *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) larvae. **[Methods]** We studied the functional response, search rate and effect of intraspecific competition, on the parasitism rate of *M. pallidipes* on *S. frugiperda* larvae at five different temperatures (20, 23, 26, 29 and 32 ℃), in a laboratory. **[Results]** The functional response of *M. pallidipes*on fitted a Holling type II model at all five temperatures. At the same temperature, the parasitism rate increased with host density up to a certain level after which it tended to stabilize. The parasitic efficiency of *M. pallidipes* was affected by temperature. The parasitic efficiency (a/T_h) was highest at 29 ℃ and lowest at 20 ℃. Search effectiveness gradually decreased with increasing density of both the host species and *M. pallidipe*. Simulation with the Hessell-varley model suggests that both search effect and search efficiency decrease with increasing density of parasitic wasps. **[Conclusion]** Temperature affects parasitism by *M. pallidipes* on *S. frugiperda* and intraspecific competition between *M. pallidipes* reduced the parasitism rate.

Key words invading insect; *Spodoptera frugiperda*; functional response; searching effect; parasitic efficiency; temperature

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 是鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae 昆虫，源于美洲热带和亚热带地区（Luginbill，1928；Todd and Poole，1980；Cock *et al.*，2017）。该虫适应能力强、善远距离迁飞、产卵量高、破坏力强，寄主植物高达 300 余种，是一种重要的世界性害虫（Nagoshi *et al.*，2007；唐璞等，2019）。草地贪夜蛾于 2019 年 1 月被发现入侵我国以来，已成为我国农业生产中备受关注重视的重大入侵昆虫（郭井菲等，2019；徐蓬军等，2019）。国外已成功应用寄生蜂防控草地贪夜蛾，例如甲腹茧蜂 *Chelonus insularis*（Zenner *et al.*，2006）、黑

*资助项目 Supported projects：上海市农业科学院卓越团队建设项目（2018[B-01]）

**第一作者 First author，E-mail：wangjinyan1912@163.com

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

收稿日期 Received：2020-02-24；接受日期 Accepted：2020-08-27

唇姬蜂 *Campoletis sonorensis*（Jourdie *et al.*，2010）等。然而，目前我国在利用寄生蜂防控草地贪夜蛾方面的工作尚处于起步阶段。

研究寄生蜂与害虫之间的功能反应关系，对评价天敌昆虫的控害能力具有重要意义（He and Wang，2014；吕宝乾等，2018）。目前，有关寄生蜂的寄生功能反应已有大量报道，如蚧黄蚜小蜂 *Aphytis diaspidis*（Byeon *et al.*，2011）、瘦怒茧蜂 *Orgilus ischnus*（杜芹等，2016）、日本食蚧蚜小蜂 *Coccophagus japonicus*（吴晓霜等，2019）等。然而，草地贪夜蛾如何响应寄生蜂的寄生功能反应，值得进一步探讨。作者前期研究表明，淡足侧沟茧蜂 *Microplitis pallidipes* 是上海市郊甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 等夜蛾科害虫的优势寄生蜂（季香云等，2017；Jiang *et al.*，2013，2018；Wan *et al.*，2015，2019）。唐继洪等（2020）报道了淡足侧沟茧蜂是草地贪夜蛾幼虫的寄生性天敌，作者在室内繁蜂试验中也发现该蜂能寄生草地贪夜蛾。因此，为评价淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的寄生潜能，本研究分析寄生蜂 Holling Ⅱ型功能反应、搜寻效应以及密度干扰效应，旨在为利用该蜂防控草地贪夜蛾提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试淡足侧沟茧蜂采集于上海市农业科学院庄行综合试验站甘蓝上被寄生的斜纹夜蛾幼虫，采回后在上海市农业科学院生态保护研究所养蜂室内，用甜菜夜蛾繁殖多代后，用草地贪夜繁殖 2 代。草地贪夜蛾卵块采集于上海市农业科学院庄行综合试验站玉米田，将卵块置于人工气候培养箱（28 ℃、14L：10D、RH=80%±5%）内，用灭菌处理的洁净塑料盒饲养；待卵块孵化后，饲喂人工饲料，于培养箱室内饲养 1 代后备用（Ramalho *et al.*，2018）。

1.2 试验设计与方法

1.2.1 不同温度下淡足侧沟茧蜂寄生草地贪夜蛾的功能反应测试 试验设 20、23、26、29 和 32 ℃共 5 种温度，每温度下设置每瓶 10、20、30、40 和 50 头草地贪夜蛾 3 龄幼虫共 5 个密度。试验时，将幼虫分别置于玻璃罐头瓶（直径 10 cm、高 15 cm）中，在罐头瓶中放适量新鲜玉米叶片，每瓶放入 1 对已充分交配 12 h 的 1-2 日龄淡足侧沟茧蜂成蜂（♀：♂ = 1：1），将罐头瓶用纱布封口后，分别放置于不同试验温度下观察。待寄生蜂在 5 种温度下产卵寄生 24 h 后，去除寄生蜂，将幼虫分别移至洁净的平底玻璃试管（直径 2 cm、高 15 cm）内，在人工气候培养箱（设置条件：28 ℃、14L：10D、RH=80%±5%）内饲养，每管 1 头。每日更换新鲜饲料，同时观察记录虫体出茧和被寄生情况，直至幼虫化蛹或死亡，对死虫经镜检确定是否被寄生（Jiang *et al.*，2018；Wan *et al.*，2019）。各温度与密度组合处理重复 5 次。试验数据，用 Holling Ⅱ圆盘方程拟合，$N_a=aT_n/(1+aT_hN)$（Holling，1959），式中，N_a 为被寄生的幼虫数，N 为供蜂寄生的寄主数，a 为瞬间攻击率，T 为寄生时间(d)，T_h 为处理一头幼虫所需时间。

1.2.2 不同温度下淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的搜寻效应 利用试验 1.2.1 的数据，采用 Holling（1959）提出的寻找效应（S）与寄主的密度模型进行拟合：$S = a/(1+aT_hN)$，a、T_h 和 N 同 Holling Ⅱ方程。

1.2.3 不同温度下淡足侧沟茧蜂密度干扰效应 分别将 1、2、4、6、8 对（♀：♂ = 1：1）24 h 内羽化的淡足侧沟茧蜂成蜂放入玻璃罐头瓶中（15 cm×15 cm×15 cm），交配 12 h 后，分别放入 60 头 3 龄初幼虫，然后置于 23、26、29 ℃（光周期 14L：10D，湿度 80%±5%）的人工气候箱中，寄生 24 h 后将草地贪夜蛾幼虫单头饲养于玻璃试管中（方法同 1.2.1）。每日观察并记录幼虫被寄生情况，每个处理重复 3 次。采用 Hassell-Varley 干扰模型 $E = QP^{-m}$ 拟合淡足侧沟茧蜂的自身密度干扰效应（Hassell，1969），式中，E 为寻找效应（即寄生率），Q 为搜寻常数，m 为相互干扰参数，P 为寄生蜂密度。$E=N_a/NP$，式中 N_a 为被寄生的幼虫数，N 为供蜂寄生的寄主数，P 为寄生蜂密度。

1.3　数据处理

数据分析及制图采用 Excel、SPSS 20.0 和 Sigmaplot 14.0 软件。应用 Tukey's HSD 法进行处理间的差异显著性检验。

2　结果与分析

2.1　不同温度下淡足侧沟茧蜂寄生草地贪夜蛾的功能反应

同一温度下，寄生蜂的寄生量随寄主密度的增加而增加，但密度大于 20 头/瓶时，寄生量趋于平稳（图 1），且在不同寄主密度之间存在显著差异（表 1）；当寄主密度相同时，不同温度作用下，20 ℃的寄生量和寄生率最低，而 29 ℃的则最高，且差异显著（图 1）。

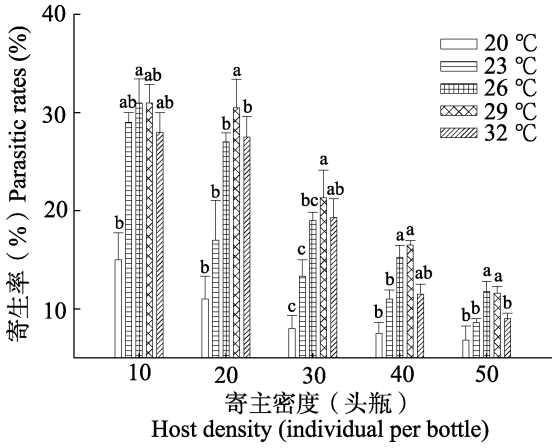

图 1　不同温度下淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的寄生情况

Fig. 1　Parasitic rates of *Microplitis pallidipes* on *Spodoptera frugiperda* larvae at different temperatures

柱上标有不同小字母表示差异显著（P<0.05）。

Histograms with different small letters indicate significant difference (P<0.05).

表 1　不同温度下淡足侧沟茧蜂的寄生量

Table 1　Parasitized number of on *Spodoptera frugiperda* larvae by *Microplitis pallidipes* at different temperatures

温度 Temperature (℃)	寄主密度（头/瓶） Host density (individual per bottle)									
	10		20		30		40		50	
	实际寄生量（头） Actually parasitized (ind.)	理论寄生量（头） Oretically parasitized (ind.)	实际寄生量（头） Actually parasitized (ind.)	理论寄生量（头） Oretically parasitized (ind.)	实际寄生量（头） Actually parasitized (ind.)	理论寄生量（头） Oretically parasitized (ind.)	实际寄生量（头） Actually parasitized (ind.)	理论寄生量（头） Oretically parasitized (ind.)	实际寄生量（头） Actually parasitized (ind.)	理论寄生量（头） Oretically parasitized (ind.)
20	5.00± 0.55 d	4.48	8.40± 0.93 cd	8.22	10.80± 0.80 bc	11.38	14.00± 0.89 ab	14.09	16.80± 1.46 a	16.43
23	7.80± 0.20 d	6.97	10.80± 1.62 cd	11.38	14.00± 1.00 bc	14.42	16.80± 0.73 ab	16.65	18.60± 0.40 a	18.35
26	8.20± 0.49 d	8.83	14.80± 0.37 c	14.16	17.40± 0.51 b	17.71	20.20± 0.97 a	20.26	21.80± 1.02a	22.17
29	8.20± 0.37 c	9.58	16.20± 1.16 b	14.85	18.80± 1.69 ab	18.17	21.20± 0.37 a	20.47	21.60± 0.68 a	22.15
32	7.60± 0.40 c	9.25	15.00± 0.84 b	13.87	17.60± 1.12 ab	16.64	17.20± 0.80 ab	18.49	19.00± 0.55 a	19.81

表中数据为平均值±标准误，同行数据后标有不同小字母表示显著性差异（P<0.05）。

The data in the table are mean ± SE, and followed by different small letters in the same line indicate significant difference (P<0.05).

对表 1 数据用 Holling Ⅱ模型进行模拟，表明在试验温度范围内，各温度下寄生蜂对草地贪夜蛾的寄生量均符合 Holling Ⅱ功能反应模型（表 2）。不同温度下，判定系数 R^2 均达到显著水平，说明 Holling Ⅱ圆盘方程能很好地反应寄生蜂在不同温度下对草地贪夜蛾的寄生作用。处理时间的大小次序为：20 ℃>26 ℃>29 ℃>23 ℃>32 ℃，瞬间攻击率的次序为：32 ℃>29 ℃>26 ℃>23 ℃>20 ℃，寄生效能的次序为：29 ℃>26 ℃>32 ℃>23 ℃>20 ℃（表 2）。5 个温度梯度中，29 ℃为寄生蜂最为适宜的寄生温度，其次是 26 ℃，温度过高或过低均会影

表 2 不同温度下淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的寄生功能反应参数

Table 2 Parameters of parasitic functional responses of *Microplitis pallidipes* on *Spodoptera frugiperda* larvae at different temperatures

温度 Temperature (℃)	功能反应圆盘方程 Disc equation of functional response	瞬间攻击率 Attack rate (a)	处理时间 Handing time (T_h)	寄生效能 Parasitic efficiency (a/T_h)	判定系数 Coefficient of determination (R^2)	寄生上限 Maximum parasitized hosts (N_a max)
20	N_a=0.493N/(1+0.010N)	0.493	0.020	24.65	0.991	50.00
23	N_a=0.899N/(1+0.029N)	0.899	0.032	28.09	0.983	31.25
26	N_a=1.175N/(1+0.033N)	1.175	0.028	41.96	0.992	35.71
29	N_a=1.351N/(1+0.041N)	1.351	0.030	45.03	0.961	33.33
32	N_a=1.387N/(1+0.050N)	1.387	0.037	37.49	0.917	27.02

响该蜂的寄生率。

2.2 不同温度下淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的搜寻效应

在试验温度范围内，淡足侧沟茧蜂的搜寻效应随寄主幼虫密度的增加而降低；同一寄主幼虫密度下，搜寻效应总体上随温度的升高而增强，29 ℃时最强，20 ℃最低（图 2）。

2.3 不同温度下淡足侧沟茧蜂的密度干扰效应

同一温度下，随着寄生蜂自身密度的增加，被寄生的幼虫数量增加，但寻找效应 E 降低（表 3），说明一定空间范围内，淡足侧沟茧蜂的个体间存在干扰现象。不同寄生蜂密度条件下，淡足侧沟茧蜂对甜菜夜蛾幼虫的寄生量随着温度升高而增加；在 23-29 ℃范围内，随着温度升高，探索常数 Q 和相互干扰系数 m 增大（表 4）。表明在一定温度范围内，随着温度的升高，淡足侧沟茧蜂的搜索能力提高，相互干扰作用也增

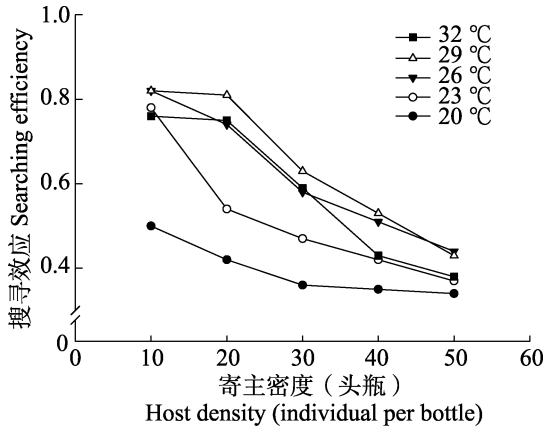

图 2 不同温度下淡足侧沟茧蜂的搜寻效应与寄主密度的关系

Fig. 2 The relationship between the searching efficiency of *Microplitis pallidipes* and the host densities at different temperatures

表 3 不同温度下淡足侧沟茧蜂的密度干扰效应

Table 3 Interference effect by different densities of *Microplitis pallidipes* at different temperatures

密度（对/瓶） Density (pair per bottle)	温度 Temperature (℃)					
	23		26		29	
	N_a	E	N_a	E	N_a	E
1	16.20±1.16 c	0.27±0.02 a	16.80±1.11 bc	0.28±0.02 a	18.80±0.86 c	0.31±0.01 a
2	23.40±0.75 b	0.19±0.01b	25.20±1.16 bc	0.21±0.01 b	30.20±1.50 b	0.25±0.01 b
4	24.80±1.24 ab	0.10±0.01 c	34.20±1.20 b	0.14±0.00 c	36.60±1.66 ab	0.15±0.01 c
6	28.80±0.86 a	0.08±0.00 cd	35.60±1.29 ab	0.10±0.00 d	39.80±2.22 a	0.11±0.01 d
8	28.60±1.08 a	0.06±0.00 d	35.00±1.10 ab	0.08±0.00 d	40.00±2.30 a	0.08±0.01 d

N_a：被寄生的幼虫数；E：搜寻效应 。表中数据为平均值±标准误，同列数据后标有不同小字母表示显著性差异（P<0.05）。

N_a: The number of parasitized larvae; E: Searching effect. The data in the table are mean ± SE, and followed by different small letters in the same column indicate significant difference (P<0.05).

表 4　不同温度下淡足侧沟茧蜂密度干扰效应方程及参数

Table 4　Equations and estimated parameters of interferential effect of *Microplitis pallidipes* density at different temperatures

温度 Temperature (℃)	干扰效应方程 Interference effect theory model	干扰系数 Interference constant (m)	搜寻常数 Quest constant (Q)	判定系数 Coefficien of determination (R^2)
23	$E=0.278P^{-0.674}$	0.674	0.278	0.982
26	$E=0.288P^{-0.558}$	0.558	0.288	0.977
29	$E=0.328P^{-0.565}$	0.565	0.328	0.960

大，温度明显影响淡足侧沟茧蜂的干扰效应。通过拟合 Hessell 干扰模型，得到模型参数及方程（$E_{23℃}=0.278P^{-0.674}$；$E_{26℃}=0.288P^{-0.558}$；$E_{29℃}=0.328P^{-0.565}$），由该模型方程可知：增加淡足侧沟茧蜂的数量，会降低该蜂搜寻效应和搜索能力。

3　讨论

功能反应是评价害虫天敌的寄生或捕食效率的重要指标之一（Farrokhi *et al.*，2010）。自 Solomon（1949）首次提出功能反应方法以来，国内外众多学者对寄生蜂的功能反应做了许多研究（Byeon *et al.*，2011；李倩等，2017；吕宝乾等，2018）。目前，寄生功能反应已然成为衡量寄生蜂对害虫控制作用的重要标准（Jones *et al.*，2003），合理使用寄生性天敌昆虫的功能反应模型可显著提高田间利用寄生性天敌防治害虫的效率。本研究结果表明，在试验的温度范围内，寄生蜂对草地贪夜蛾的寄生功能反应符合 HollingⅡ功能模型，寄生量随寄主密度的增加而增加，但当寄主密度增加到一定值时，寄生量增幅减缓，这与许多已报道的茧蜂科的寄生蜂的相关研究结果一致（Hopper and King，1986；胡浩等，2015；李宏梦等，2019），其原因可能与寄生蜂在单位时间内有限的成熟卵量有关（Mills and Lacan，2004）。寄生蜂的瞬间攻击率 a 和处理时间 T_h 能充分反映寄生蜂和宿主之间的结构关系，而寄生效能 a/T_h 是衡量寄生作用效果的重要指标之一（陈俊谕等，2013）；本研究表明，29 ℃时淡足侧沟茧蜂的寄生效能最高，20 ℃时最低；对于寄生率而言，同一寄主密度下，依然是 29 ℃最高，20 ℃时最低，说明温度是影响淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾的寄生效果的重要因素。因此在室内繁育寄生蜂时要把控好环境温度，在田间释放寄生蜂时选择在适合的环境温度进行，以发挥其最大寄生潜力。

搜寻效应反映了寄生蜂对寄主的搜寻能力，与寄主密度和寄生蜂自身密度密切相关。搜寻效应的研究结果表明，搜寻效应随着寄主密度的增加而逐渐降低，在试验温度范围内，随温度的升高而增加，20 ℃下搜寻效应最低，这与刘爱萍等（2012）报道的茶足柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus testaceipes* 寄生苜蓿蚜 *Aphis craccivora*、陈俊谕等（2013）研究的歌德恩蚜小蜂 *Encarsia guadeloupae* 寄生螺旋粉虱 *Aleurodicus dispersus* 研究结果（搜寻时间减少和搜寻效应下降）一致。茧蜂自身干扰效应模型的模拟结果表明，当寄生空间和寄主密度一定时，随着寄生蜂自身密度的增加，雌蜂所能寄生的寄主数量并不成比例增加，说明淡足侧沟茧蜂个体之间存在着干扰效应，且在一定空间范围内，干扰效应随着寄生蜂密度的增加而增强。因此，在寄生蜂繁育和田间应用时，也要根据空间大小以及寄主密度，合理地确定寄生蜂的数量，减少寄生蜂个体之间的干扰作用，在保证高寄生率的同时降低成本。

本研究在实验室条件下通过淡足侧沟茧蜂对草地贪夜寄生功能反应模型、搜寻效应模型及自身密度干扰模型的拟合，明确了环境对淡足侧沟茧蜂寄生草地贪夜蛾幼虫的影响。然而田间自然因素（风速、温湿度、降雨等）变化较大，对寄生作用有很大影响，需进一步研究在田间条件下淡足侧沟茧蜂对草地贪夜蛾控害能力。

参考文献 (References)

Byeon YW, Tuda M, Kimb JH, Choi MY, 2011. Functional responses

of aphid parasitoids, *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae) and *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Biocontrol Science and Technology*, 21(1): 57–70.

Chen JY, Chen TY, Fu YG, Zhang FP, Han DY, Niu LM, 2013. Functional response of *Encarsia guadeloupae* Viggiani on *Aleurodicus dispersus* Russell. *Chinese Journal of Biological Control*, 29(2): 175–180. [陈俊谕, 陈泰运, 符悦冠, 张方平, 韩冬银, 牛黎明, 2013. 哥德恩蚜小蜂对螺旋粉虱的功能反应研究. 中国生物防治学报, 29(2): 175–180.]

Cock MJW, Beseh PK, Buddie AG, Giovanni C, Crozier J, 2017. Molecular methods to detect *spodoptera frugiperda* in ghana, and implications for monitoring the spread of invasive species in developing countries. *Scientific Reports*, 7(1): 4103.

Du Q, Cheng YX, Luo LZ, Lei CL, Jiang XF, Zhang L, 2016. Developmental and reproductive aspects of parasitoid wasp, orgilus ischnus and its bio-control potentials to *Loxostege sticticalis*. *Chinese Journal of Biological Control*, 32(4): 421–427. [杜芹, 程云霞, 罗礼智, 雷朝亮, 江幸福, 张蕾, 2016. 瘦怒茧蜂的发育与生殖及对草地螟的控制作用. 中国生物防治学报, 32(4): 421–427.]

Farrokhi S, Ashouri A, Shirazi J, Allahyari H, Huigens ME, 2010. A comparative study on the functional response of wolbachia-infected and uninfected forms of the parasitoid wasp trichogramma brassicae. *Journal of Insect Science*, 10(167): 1–11.

Guo JF, He KL, Wang ZY, 2019. Biological characteristics, trend of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, and the strategy for management of the pest. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(3): 361–369. [郭井菲, 何康来, 王振营, 2019. 草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策. 应用昆虫学报, 56(3): 361–369.]

Hassell MP, 1969. A population model for the interaction between *Cyxenis albicans* (Fall.) (Tachinidae) and *Operophtera brumata* (L.) (Geometridae) at Wytham Berkshire. *Journal of Animal Ecology*, 38(3): 567–576.

He XZ, Wang Q, 2014. Demographic dynamics of *Platygaster demades* in response to host density. *Biological Control*, 72: 46–53.

Holling CS, 1959. Some characteristics of simple type of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91(7): 385–389.

Hopper KR, King EG, 1986. Linear functional response of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) to variation in Heliothis spp. (Lepidoptera: Noctuidae) density in the field. *Environmental Entomology*, 15(3): 476–480.

Hu H, Meng L, LI BP, 2015. Functional responses of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae) to *Spodoptera litura* larvae at different instars. *Chinese Journal of Biological Control*, 31(2): 176–180. [胡浩, 孟玲, 李保平, 2015. 斑痣悬茧蜂对不同龄期斜纹夜蛾幼虫的寄生功能反应. 中国生物防治学报, 31(2): 176–180.]

Ji XY, Yin YY, Wan NF, Jiang JX, 2017. The effect of parasitization by *Microplitis pallidipes* Szepligeti, (Hymenoptera: Braconidae) on the activities of protective and immune enzymes in the hemolymph of larval *Spodoptera exigua* (Hübner). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(2): 214–220. [季香云, 印杨毅, 万年峰, 蒋杰贤, 2017. 淡足侧沟茧蜂寄生对甜菜夜蛾幼虫血淋巴保护酶和免疫酶的影响. 应用昆虫学报, 54(2): 214–220.]

Jiang JX, Ji XY, Yin YY, Wan NF, 2013. The effect of nucleopolyhedrovirus infection and/or parasitism by *Microplitis pallidipes* on hemolymph proteins, sugars, and lipids in *Spodoptera exigua* larvae. *BioControl*, 58(6): 777–788.

Jiang JX, Yang JH, Ji XY, Zhang H, Wan NF, 2018. Experimental temperature elevation promotes the cooperative ability of two natural enemies in the control of insect herbivores. *Biological Control*, 117: 52–62.

Jones DB, Giles KL, Berberet RC, Royer TA, Elliott NC, Payton ME, 2003. Functional responses of an introduced parasitoid and an indigenous parasitoid on greenbug at four temperatures. *Environmental Entomology*, 32(3): 425–432.

Jourdie V, Alvarez N, Molina-Ochoa J, Williams T, Bergvinson D, Benrey B, Turlings TCJ, Franck P, 2010. Population genetic structure of two primary parasitoids of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera), *Chelonus insularis* and *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera): To what extent is the host plant important? *Molecular Ecology*, 19(10): 2168–2179.

Li HM, Liu KQ, He KL, Wang ZY, 2019. Functional Response of *Macrocentrus cingulum* to *Ostrinia furnacalis* larvae. *Chinese Journal of Biological Control*, 35(3): 350–355. [李宏梦, 刘凯强, 何康来, 王振营, 2019. 腰带长体茧蜂对亚洲玉米螟幼虫的寄生功能反应. 中国生物防治学报, 35(3): 350–355.]

Li Q, Cheng YX, Luo LZ, Du Q, Jiang XF, Zhang L, 2017. Biology and bio-control potential of *Zele chlorophthalmus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 33(6): 803–810. [李倩, 程云霞, 罗礼智, 杜芹, 江幸福, 张蕾, 2017. 绿眼赛茧蜂生物学特性及其对草地螟的控害作用. 中国生物防治学报, 33(6): 803–810.]

Liu AP, Hang HG, Xu LB, Gao SJ, Zhang YH, Kang AG, 2012. Parasitic functional response of *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) to *Aphis craccivora* (Koch). *Journal of Environmental Entomology*,

34(1): 69–74. [刘爱萍, 黄海广, 徐林波, 高书晶, 张玉慧, 康爱国, 2012. 茶足柄瘤蚜茧蜂对苜蓿蚜的寄生功能反应. 环境昆虫学报, 34 (1): 69–74.]

Lü BQ, Su L, Peng ZQ, Jin QA, Wen HB, He X, Liu YC, 2018. Functional response of *Chouioia cunea* (Hainan population) on *Opisina arenosella*. *Journal of Biosafety*, 27(3): 200–204. [吕宝乾, 苏璐, 彭正强, 金启安, 温海波, 何杏, 刘衍超, 2018. 周氏啮小蜂(海南种群)对椰子织蛾的寄生功能反应. 生物安全学报, 27(3): 200–204.]

Luginbill P, 1928. The Fall Army Worm. Washington D.C.: US Department of Agriculture. 2–7.

Mills NJ, Lacan I, 2004. Ratio dependence in the functional response of insect parasitoids: Evidence from *Trichogramma minutum* foraging for eggs in small host patches. *Ecological Entomology*, 29(2): 208–216.

Nagoshi RN, Silvie P, Meagher RL, Lopez J, Machado V, 2007. Identification and comparison of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in brazil, texas, and florida. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(3): 394–402.

Ramalho SR, Bezerra CdaS, Lourenço de Oliveira DG, Souza Lima L, Maria Neto S, Ramalho de Oliveira CF, Valério Verbisck N, Rodrigues Macedo ML, 2018. Novel peptidase kunitz inhibitor from platypodium elegans seeds is active against *spodoptera frugiperda* larvae. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(6): 1349–1358.

Solomon ME, 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 18(1): 1–35.

Tang JH, Lv BQ, Lu H, Ji XC, Yang PY, Su H, Cai B, 2020. Investigation and preliminary study of biological characteristic of parasitic wasps of *Spodoptera frugiperda* in Hainan. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 41(6): 1189–1195. [唐继洪, 吕宝乾, 卢辉, 吉训聪, 杨普云, 苏豪, 蔡波, 2020. 海南草地贪夜蛾寄生蜂调查与基础生物学观察. 热带作物学报, 41(6): 1189–1195.]

Tang P, Wang ZZ, Wu Q, Liu YQ, Shi M, Huang JH, Chen XX, 2019 The natural enemies of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* and their application in biological control programs 2019. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(3): 370–381. [唐璞, 王知知, 吴琼, 刘银泉, 时敏, 黄健华, 陈学新, 2019. 草地贪夜蛾的天敌资源及其生物防治中的应用. 应用昆虫学报, 56(3): 370–381.]

Todd EL, Poole RW, 1980. Keys and illustrations for the army worm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenée from the Western Hemisphere. *Annals of the Entomological Society of America*, 73(6): 722–738.

Wan NF, Ji XY, Zhang H, Yang JH, Jiang JX, 2015. Nucleopolyhedrovirus infection and/or parasitism by *Microplitis pallidipes* Szepligeti affect hemocyte apoptosis of *Spodoptera exigua* (Hübner) larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 132: 165–170.

Wan NF, Yang JH, Zhang H, Wang JY, Chen YJ, Ji XY, Jiang JX, 2019. Prior experiences of endoparasitoids affect their ability to discriminate NPV-infected from non-infested caterpillars. *Biological Control*, 128: 64–75.

Wu XS, Niu LM, Fu YG, Chen JY, Han DY, Li L, Wu QQ, Zhang FP, Zhu JH, 2019. Research on the control of *Parasaissetia nigra* Nietner by *Coccophagus japonicus* Compere. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(2): 208–213. [吴晓霜, 牛黎明, 符悦冠, 陈俊谕, 韩冬银, 李磊, 吴琦琦, 张方平, 朱俊洪, 2019. 日本食蚧蚜小蜂对橡副珠蜡蚧的控制作用研究. 应用昆虫学报, 56(2): 208–213.]

Xu PJ, Zhang DD, Wang J, Wu KM, Wang XW, Wang XF, Ren GW, 2019. The host preference of *Spodoptera frugiperda* on maize and tobacco. *Plant Protection*, 45(4): 61–64, 90. [徐蓬军, 张丹丹, 王杰, 吴孔明, 王新伟, 王秀芳, 任广伟, 2019. 草地贪夜蛾对玉米和烟草的偏好性研究. 植物保护, 45(4): 61–64, 90.]

Zenner I, Alvarez A, Barreto S, 2006. Influence of parasitism by *Chelonus insularis* Cresson (Hymenoptera: Braconidae) on the susceptibility of *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) to insecticides. *Neotropical Entomology*, 35(6): 818.