环境因子对云南蝠蛾羽化的影响

张德利， 鲁增辉， 贺宗毅， 游华建， 涂永勤， 陈仕江*

（重庆市中药研究院，重庆 400065）

摘要 为明确环境因子对云南蝠蛾蛹发育羽化的影响，采用三元一次正交组合设计分析方法，研究了不同土壤温度、土壤含水量、土层深度条件组合对云南蝠蛾蛹历期、羽化历期、羽化率、羽化出土率的影响，并分别建立了回归方程。结果表明，不同环境因子组合处理对云南蝠蛾蛹的发育羽化有显著影响，其中以土壤温度 16℃、土壤含水量 60%、土层深度 5 cm 组合条件下蛹历期最短，为 18.41 d；羽化历期最短，为 17 d；羽化最为集中；羽化率、羽化出土率结果最好，均达到了 96.67%，在土壤温度 8℃、土壤含水量 30%、土层深度 15 cm 的组合条件下羽化率和羽化出土率均最低，均为 33.33%；在土壤温度 8℃、土壤含水量 60%、土层深度 5 cm 的组合条件下蛹历期最长，为 36.75 d。从回归分析来看，土壤温度对蛹的发育羽化起着主导主用，特别是对蛹历期、羽化历期、羽化率的影响，在这三个回归方程中，其偏回归系数绝对值最高，分别 16.2、9.70、5.94；土壤含水量对羽化出土率的影响起着主导作用，其偏回归系数最高为 75.42，对羽化率的影响仅次于土壤温度，而对蛹历期、羽化历期影响较小；土层深度对蛹历期、羽化出土率的影响分别次于土壤温度、土壤含水量，其偏回归系数绝对值分别为 0.46、7.92，对羽化历期和羽化率的影响最小。

关键词 环境因子； 云南蝠蛾； 羽化

中图分类号： Q 968 **文献标识码：** A **DOI：** 10.16688/j.zwbh.2018174

Effects of environmental factors on adult emergence of *Hepialus yunnanensis*

ZHANG Deli， LU Zenghui， HE Zongyi， YOU Huajian， TU Yongqin， CHEN Shijiang

（*Chongqing Academy of Chinese Materia Medica*, *Chongqing* 400065, *China*）

Abstract In order to clarify the effects of environmental factors on adult emergence of *Hepialus yunnanensis*, we studied the emergence rate, emergence percentage (soil surface), the pupal developmental duration and emergence duration of *H. yunnanensis* under the different combinations of soil temperature, soil moisture content, and soil depth by using orthogonal combination experiment and regression analysis of the three factors at different levels. The results showed that different combinations of environmental factors had significant effects on adult emergence of *H. yunnanensis*. Under the upper-level combination of three factors, the pupal developmental duration and emergence duration were the shortest (18.41 d and 17 d, respectively), while the emergence rate and emergence percentage (soil surface) were highest in all combinations (96.67%). Under the lower-level combination of three factors, the emergence rate and emergence percentage (soil surface) were lowest in all combinations (33.33%). The regression analysis indicated that the soil temperature played a dominant role in emergence rate, the pupal developmental duration and emergence duration, and the absolute value of partial regression coefficients of temperature were all the highest among the three equations (16.2, 9.70 and 5.94, respectively). Soil moisture played a dominant role in emergence percentage (soil surface), with a partial regression coefficient of 75.42, and played a secondary role in emergence rate; there was least effects on the pupal developmental duration and emergence duration. The soil depth played a secondary role in the pupal developmental duration and emergence percentage (soil surface), with the absolute value of partial regression coefficient of 0.46 and 7.92, respectively, and there was the least effects on the emergence duration and emergence rate.

Key words environmental factor； *Hepialus yunnanensis*； emergence

收稿日期： 2018-04-20 **修订日期：** 2018-08-26

基金项目： 重庆市科委基础研究与前沿探索(cstc2017jcyjAX0297)；重庆市科委社会事业与民生保障科技创新专项(cstc2017shmsA130017，cstc2017shms-zdyf0409，cstc2015shmszx120032，cstc2017shmsA130117)；四川省转移支付项目(2017SZYF0013)

* 通信作者 E-mail：shijiangchen@163.com

冬虫夏草是线虫草科 Ophiocordycipitaceae 线虫草属 *Ophiocordyceps* 真菌冬虫夏草菌 *Ophiocordyceps sinensis* (Berk.)[1] 寄生在鳞翅目蝙蝠蛾科昆虫蝙蝠蛾 *Hepialus armoricanus* Oberthur 幼虫虫体上形成的菌虫复合体。在我国分布于四川、西藏、青海等地海拔3 000 m以上的局部高寒草甸地带。进入 21 世纪以后,因全球气候变化、生态环境破坏,以及掠夺式的采挖,加之其自身生长缓慢,自然资源可更新能力低下,天然蕴藏量迅速减少,目前冬虫夏草野生资源濒于灭绝,被列为国家重点保护野生植物(Ⅱ级)。人工培殖冬虫夏草是解决资源濒危、保护生态环境的最佳途径[2],蝙蝠蛾幼虫是冬虫夏草的寄主,是人工培殖冬虫夏草研究的重要组成部分,为筛选出更多适合人工饲养的优质寄主昆虫,我们在各大产区收集了蝙蝠蛾虫种,云南蝠蛾是其中一个饲养效果较好的种群。

云南蝠蛾 *Hepialus yunnanensis* Yang, Li *et* Shen,无钩蝠蛾属昆虫,分布于云南剑川、丽江、兰坪[3],是冬虫夏草寄主昆虫之一。目前对冬虫夏草寄主蝙蝠蛾生物学方面的报道较多,刘飞等[4]对同产区剑川蝠蛾 *Hepialus jianchuanensis* 的生物学特性进行了研究,引种的剑川蝠蛾与康定基地饲养的其他寄主生物学特性在生活历期、卵粒重以及腹内余卵数量等方面有一定的差异;尹定华等[5]研究了比如蝠蛾 *Hepialus biruensis* 的生物学特性,对幼虫期、蛹期及羽化特点进行了研究;涂永勤等[6]研究了小金蝠蛾 *Hepialus xiaojinensis* 的生物学特性,对小金蝠蛾的生活史、产卵、发育历期等进行了详细的报道。尽管有关蝙蝠蛾生物学的研究报道较多,但研究环境因子对各发育阶段影响的文献报道较少,沈发荣等[7]研究了温、湿度对德钦蝠蛾 *Hepialus deqinensis* 繁殖力的影响,得出德钦蝠蛾的羽化、交配、产卵、孵化等与温度密切相关;涂永勤等[8]报道了温度对小金蝠蛾卵孵化的影响。这些研究从报道来看还不够系统深入,而且不同产区的蝙蝠蛾生物学上有一定差异,如果要人工饲养蝙蝠蛾,则更需要深入了解影响各虫态生长发育的因子。因此,我们对云南蝠蛾生物学进行系统研究。本文将从影响其蛹发育的主要环境因子土壤温度、土壤含水量、土层深度进行研究,为冬虫夏草产业化饲养寄主昆虫提供部分依据。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

云南蝠蛾来自康定冬虫夏草培育基地,于 2015 年 6 月 8 日,选取活力较好且化蛹 1～2 d 的蛹作为供试虫源。

1.2　试验设计

环境因子对昆虫蛹羽化的影响是比较复杂的,本试验选择土壤温度(x_1)、土壤含水量(x_2)和土层深度(x_3)3 个对羽化可能影响较大的因素,每个因素设 3 个水平,按照三元一次正交组合设计处理试蛹。因素水平编码值见表 1,试验结构矩阵见表 2。每个编号处理蝙蝠蛾蛹 10 头,重复 3 次。

表 1　土壤温度、土壤含水量及土层深度试验水平

Table 1　Experimental levels of soil temperature, soil moisture content and soil depth

试验因素 Experimental factor	编码 Code		
	−1	0	1
土壤温度(x_1)/℃ Soil temperature	8	12	16
土壤含水量(x_2)/% Soil moisture content	30	45	60
土层深度(x_3)/ cm Soil depth	15	10	5

1.3　试验方法

土壤为从野外采集的有机质土壤,将土壤碾碎、过筛后置于烘箱中,经 110℃烘干至恒重后,加灭菌水将土壤配制成含水量(绝对含水量)分别为 30%、45%、60%的土壤备用,然后将配制好的土壤装入塑料饲养盒(40 cm×30 cm×25 cm)中,土壤厚度统一为 20 cm,用直径为 5 mm 的玻璃棒按试验设计钻深度分别为 5 cm、10 cm、15 cm 的孔穴,孔穴斜度为 60°,将试蛹头部朝上放入孔穴中,表面撒上一层 1 mm的对应处理的细土,称重记录每个饲养盒的重量,然后再在盒子上蒙上保鲜膜,并在保鲜膜上用针扎上适量的小孔,最后,将装有试蛹的饲养盒按试验设计置于温度分别为 8、12、16℃的人工气候箱中。试验期间,每两天称量一次饲养盒的重量,补足水分,并跟踪记录蛹的羽化日期、羽化出土数量情况,最后将土壤全部倒出,统计死蛹、蛹壳数及土中未出土面的羽化成虫。

1.4　数据处理及说明

描述蛹羽化特征包括蛹历期、羽化历期、羽化率、羽化出土率,均采用三元一次回归方程:$y=a+b_1x_1+b_2x_2+b_3x_3$(x_1、x_2、x_3 分别表示土壤温度、土壤含水量、土层深度 3 个土壤因子)。数据的方差分析、回归方程的建立和回归系数的测验均采用 SPSS19.0 软件完成并选用 Duncan 法进行处理间多重比较。

蛹历期:成虫出土最早的日期,本次试验最早于 2015 年 6 月 17 日见蝙蝠蛾成虫出土,按 6 月 17 日＝1 转换处理;羽化历期:指蛹历期至羽化结束经历的

天数；羽化率：指全部羽化成虫数占供试蛹数的百分比；羽化出土率：是指爬出土面的羽化成虫数占全部羽化成虫数的百分比。

2 结果与分析

本次试验蛹开始羽化的日期为 6 月 17 日，羽化结束日期为 8 月 15 日，蛹平均历期为 28 d，羽化历期共计 59 d，供试蛹总数为 390 头，羽化数为 256 头，羽化率为 65.61%，出土成虫数 187 头，羽化出土率为 73.38%。土壤温度(x_1)、土壤湿度(x_2)、土层深度(x_3)三因子不同水平组合下，对云南蝠蛾的蛹历期(y_1)、羽化历期(y_2)、羽化率(y_3)、羽化出土率(y_4)的影响结果统计及多重比较结果见表 2，方差分析结果表明处理间有显著性差异(表 3)。

表 2 试验处理水平与结果[1)]

Table 2 Experimental structure matrix and results

处理编号 Code	土壤温度(x_1)/℃ Soil temperature	土壤含水量(x_2)/% Soil moisture content	土层深度(x_3)/cm Soil depth	蛹历期/d Pupal developmental duration	羽化历期/d Emergence duration	羽化率/% Emergence rate	羽化出土率/% Emergence percentage (soil surface)
1	16	60	5	(18.41±1.19)d	(17±2.00)c	(96.67±5.77)a	(96.67±5.77)a
2	16	60	15	(19.53±0.82)d	(18±2.65)c	(93.33±5.77)ab	(53.70±3.46)c
3	16	30	5	(20.64±0.78)d	(20±3.00)bc	(83.33±11.55)ab	(80.09±7.81)ab
4	16	30	15	(20.59±0.65)d	(18±2.08)c	(73.33±5.77)b	(54.16±10.26)c
5	8	60	5	(36.75±2.39)a	(24±11.02)bc	(43.33±11.55)c	(93.33±11.55)a
6	8	60	15	(34.72±0.94)a	(28±8.50)a	(36.67±15.28)c	(55.00±18.03)c
7	8	30	5	(33.33±0.80)a	(17±1.15)c	(30.00±10.00)c	(80.55±17.21)ab
8	8	30	15	(33.20±0.52)a	(23±1.73)bc	(33.33±11.55)c	(33.33±28.87)d
9	12	45	10	(28.76±0.86)bc	(29±2.52)a	(86.67±15.28)ab	(79.44±4.04)ab
10	12	45	10	(27.60±1.12)bc	(26±1.53)ab	(76.67±5.77)ab	(82.74±7.00)ab
11	12	45	10	(27.57±1.38)bc	(29±1.53)a	(86.67±5.77)ab	(82.74±7.57)ab
12	12	45	10	(30.65±1.55)b	(27±2.08)ab	(76.67±11.55)ab	(91.07±1.73)ab
13	12	45	10	(26.31±2.06)c	(26±3.21)ab	(66.67±20.82)b	(71.11±7.51)bc

1) 表中同列数字后不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。
Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level.

表 3 羽化特征指标的方差分析表

Table 3 Variance analysis of emergence index

羽化指标 Emergence index	自由度 df	均方 MS	F	P
蛹历期(y_1) Pupal developmental duration	12	214.06	38.590	0.000 0
羽化历期(y_2) Emergence duration	12	57.59	3.751	0.003 0
羽化率(y_3) Emergence rate	12	1 702.99	14.705	0.000 0
羽化出土率(y_4) Emergence percentage	12	1 063.44	8.602	0.000 0

2.1 环境因子对蛹历期的影响

环境因子对云南蝠蛾蛹历期影响结果如表 2 所示，对蛹历期与土壤温度、土壤湿度、土层深度进行三元一次正交组合回归分析，其回归方程为：

$$y_1 = 46.39 - 16.2x_1 + 1.61x_2 - 0.46x_3 - 1.13x_1x_2 + 0.44x_1x_3 - 0.37x_2x_3$$
$$(r = 0.94, F = 38.59, P = 0) \quad (1)$$

从方程(1)的偏回归系数绝对值可知，三个单因子中对蛹历期影响最大的为土壤温度，且呈负相关，在试验范围内温度越高蛹历期越短，而土壤含水量、土层深度影响较小，其中土壤含水量与蛹历期呈正相关，土壤含水量越高蛹历期越短，土层深度与蛹历期呈负相关，土层深度越深其蛹历期越早。三对因子的互作对蛹历期的影响较小，偏回归系数的检验均不显著。

2.2 环境因子对羽化历期的影响

根据表 2 得到的结果，对羽化历期与土壤温度、土壤含水量、土层深度进行三元一次正交组合回归分析，得到其回归方程：

$$y_2 = 43.95 - 9.70x_1 - 1.50x_2 + 1.39x_3 - 0.16x_1x_2 + 0.01x_1x_3 - 0.02x_2x_3$$
$$(r = 0.60,\ F = 3.05,\ P = 0.02) \quad (2)$$

从方程(2)的偏回归系数绝对值可知，三个因子对羽化历期影响作用最大的是土壤温度，且与其呈负相关，土壤温度越高羽化历期越短，羽化越集中，而土壤含水量、土层深度对其影响较小，其中土壤含

水量与羽化历期呈负相关,含水量越高则羽化历期越短,土层深度与羽化历期呈正相关,土层深度越浅则羽化历期越短。三对因子的互作对羽化历期的影响较小,偏回归系数的检验均不显著。

2.3　环境因子对羽化率的影响

根据表 2 得到的结果,对羽化率与土壤温度、土壤湿度、土层深度进行三元一次正交组合回归分析,其回归方程为:

$$y_3 = 13.30 + 5.94x_1 + 4.17x_2 - 0.83x_3 + 2.60x_1x_2 - 0.1x_1x_3 - 0.69x_2x_3 \quad (r = 0.84,\ F = 13.60,\ P < 0.05) \qquad (3)$$

从方程(3)的偏回归系数绝对值可知,三个因子对羽化率影响作用最大的是土壤温度,其次是土壤含水量,土层深度对羽化率的影响极小,偏回归系数为−0.83(P=0.82),显著性检验未达显著水平,土壤温度和土壤含水量与羽化率均呈正相关,即土壤温度和土壤含水量越高,羽化率越高,而土层深度与羽化率呈负相关,土层深度越深则羽化率越低。两因子交互作用对羽化率的影响以土壤温度×土壤含水量为最大,且呈正相关,两者的互作对羽化率具有叠加作用,而土壤温度×土层深度和土壤含水量×土层深度对成虫羽化的影响较小,偏回归系数分别为−0.1(P=0.67)、−0.69(P=0.89),均未达显著水平。

2.4　环境因子对羽化出土率的影响

由表 2 可知,处理 1、处理 3、处理 5、处理 7 及处理 9～13 的羽化出土率较高,为 71.11%～96.67%,其中最高是处理 1,为 96.67%,其余处理羽化出土率较低,最低的是处理 4,为 54.16%。方差分析显示处理间有显著差异,多重比较结果表明,处理 1、处理 5 与处理 3、处理 7 及处理 9～12 无显著差异,但显著高于其余处理,而处理 3、处理 7 及处理 9～12 与处理 13 无显著差异,但是显著高于处理 2、处理 4、处理 6、处理 8,处理 2、处理 4、处理 6 之间无显著差异,但显著高于处理 8。通过三元一次正交组合回归分析,其回归方程为:

$$y_4 = 82.66 + 1.37x_1 + 75.42x_2 - 7.92x_3 + 3.44x_1x_2 + 1.39x_1x_3 - 0.83x_2x_3 \quad (r = 0.8, F = 9.47, P < 0.05) \qquad (4)$$

从方程(4)可以看出,其回归模型经检验达显著水平,从方程偏回归系数绝对值可知,土壤含水量的偏回归系数绝对值为 75.42,对羽化出土率的影响最大,与其呈正相关,即试验范围内土壤含水量越高则出土羽化率越高,其次是土壤深度,偏回归系数为−7.92,与羽化出土率呈负相关,即在试验范围内土壤深度越浅羽化出土率越高,而土壤温度对羽化出土率的影响最小,偏回归系数为 1.37,与其呈正相关,即土壤温度越高则羽化出土率越高。两因子交互作用的影响以土壤温度×土壤含水量最大,偏回归系数为 3.44,其次是温度×深度,偏回归系数为 1.39,这两组因子互作与羽化出土率为正相关,说明这两个因子互作对羽化出土率具有叠加效应,而土壤含水量×土壤深度的偏回归系数最小,为−0.83,与羽化出土率为负相关,说明这两个单因子互作会降低单因子对羽化出土率的影响。

3　讨论

试验结果表明,土壤温度、土壤含水量、土层深度三因子组合对云南蝠蛾的蛹历期、羽化历期、羽化率、羽化出土率都有显著的影响,但各因子对 4 个羽化特征指标影响不同,所起的主导作用不同。从回归分析来看,土壤温度对蛹历期、羽化历期、羽化率的影响起主要作用,而对羽化出土率的影响较小,即在 8～16℃内,土壤温度越高,蛹历期越短,羽化历期越短,羽化率越高,这符合温度与昆虫生长发育的正常规律,与已有的同属其他蝠蛾种的研究结果一致,尹定华等[10]、涂永勤等[6]报道,蛹期随温度的升高而缩短,温度过低,成虫羽化率和交配率也降低;土壤含水量在 30%～60%范围内对羽化率影响仅次于土壤温度,而对羽化出土率的影响起主要作用,t 检验达到显著水平,随土壤含水量增加,羽化率提高,这与尹定华等的研究基本一致,将土壤湿度维持在 50%左右,对提高羽化率有利,此外,在试验中观察发现,土壤含水量较低的处理中,有的蛹已经羽化出壳,但翅膀仍与蛹壳紧紧相连,很难分离,推测可能与土壤含水量较低有关,这也可能影响到羽化成虫的正常出土,可能是导致土壤含水量在三个因子中对羽化出土率发挥主导作用的原因;土壤含水量对蛹历期和羽化历期影响不明显,其 t 检验也不显著,也就是说含水量的高低对蝠蛾蛹发育进度的影响较小;土层深度根据野外蝙蝠蛾幼虫活动情况的调查结果及有关研究报道[9]设定在 5～15 cm,但云南蝠蛾在土壤中的活动情况及蛹的分布情况并无相关报道,结果发现土层深度对羽化出土率影响仅次于土壤含水量,随着土层深度的增加羽化出土率有所降低,而对蛹历期、羽化历期、羽化率的影响较小。从结果中也可以看到,土壤温度、土壤含水量与土层深度的下水平组合对羽化率及羽化出土率具有明显的叠加效应,该处理下的羽化出土率最低,对蛹历期

和羽化历期的影响结果不是最大的，这可能与试验的供试虫蛹数量基数不够大，导致蛹羽化的数量较少，再有就是温度是影响这两个指标的主导因子，因而在该处理下蛹历期不是最长，羽化历期不是最久的。此外，因子互作对蛹历期、羽化历期的影响较小，而对羽化率和羽化出土率的影响较大，特别是土壤温度×土壤含水量的互作影响最大，这也说明土壤温度、土壤含水量在成虫羽化过程中具有主导作用。

通过研究不同土壤温度、土壤含水量、土层深度三个环境因子对云南蝠蛾蛹羽化的影响，初步明确了不同环境条件下云南蝠蛾蛹生长发育的规律，云南蝙蝠蛾作为冬虫夏草寄主昆虫，在人工产业化饲养过程中，可以通过控制环境条件，提高蛹的羽化率及羽化出土率，还可为成虫发生期和发生量预测提供参考，以及为生产上其他如饲养饲料、土壤基质、饲养盒等生产资料的准备提供依据。但要应用于云南蝙蝠蛾的规模化饲养，还需要更系统地研究三因子对羽化的影响，进一步缩小各因子梯度及增加上限，以便明确极端条件对羽化的影响。

参考文献

[1] 戴玉成，李玉. 中国六种重要药用真菌名称的说明[J]. 菌物学报，2011，30(4)：515－518.

[2] 陈仕江，钟国跃，马开森. 珍稀名贵中药材冬虫夏草资源可持续利用的思考与建议[J]. 重庆中草药研究，2006(2)：8－10.

[3] 朱弘复. 中国动物志：昆虫纲第三十八卷鳞翅目蝙蝠蛾科蛱蛾科[M]. 北京：科学出版社，2004：134－135.

[4] 刘飞，伍晓丽，张德利，等. 引种云南产冬虫夏草寄主蝠蛾的生物学特性研究[J]. 中国中药杂志，2009，34(4)：379－381.

[5] 尹定华，陈仕江，李黎，等. 西藏冬虫夏草寄主比如蝠蛾生物学特性的研究[J]. 特产研究，2004(2)：1－5.

[6] 涂永勤，张德利，曾纬，等. 四川小金蝠蛾生物学特性研究[J]. 应用昆虫学报，2011，48(4)：990－996.

[7] 沈发荣，杨大荣，杨埃雄，等. 温、湿度对德钦蝠蛾繁殖力的影响[J]. 动物学研究，1991(3)：271－276.

[8] 涂永勤，张德利，唐毅，等. 温度对小金蝠蛾卵孵化率的影响[J]. 时珍国医国药，2010，21(7)：1776－1777.

[9] 尹定华，傅善全，李泉森. 贡嘎蝠蛾幼虫生物学特性的观察[J]. 昆虫知识，1995(5)：289－291.

[10] 尹定华，傅善全，李泉森，等. 贡嘎蝠蛾蛹的生物学特性[J]. 特产研究，1993(1)：3－4.

（责任编辑：田 喆）

（上接 128 页）

[2] 范锦胜，张李香，王贵强，等. 寄主植物对甜菜夜蛾种群动态的影响[J]. 植物保护，2012，38(4)：33－37.

[3] 徐爱仙. 甜菜夜蛾核型多角体病毒防治蔬菜甜菜夜蛾田间药效试验[J]. 长江蔬菜，2013(6)：50－51.

[4] 葛少彬，梁卿，郑常格，等. 甜菜夜蛾核型多角体病毒研究进展[J]. 中国植保导刊，2015，39(9)：16－20.

[5] CAI Yi, CHENG Zhongshan, LI Chongbi, et al. Biological activity of recombinant *Spodoptera exigua* multicapsid nucleopolyhedrovirus against *Spodoptera exigua* larvae[J]. Biological Control, 2010, 55: 178－185.

[6] NGUYEN D H, NAKAI M, TAKATSUKA J, et al. Interaction between a nucleopolyhedrovirus and the braconid parasitoid *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae) in the larvae of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Applied Entomology and Zoology, 2005, 40 (2): 325－334.

[7] OKUNO S, TAKATSUKA J, NAKAI M, et al. Viral-enhancing activity of various stilbene-derived brighteners for a *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) nucleopolyhedrovirus [J]. Biological Control, 2003, 26: 146－152.

[8] HUGHES P R, WOOD H A. A synchronous peroral technique methods for the bioassay of insect viruses [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 1981, 37:154－159.

[9] HUGHES P R, WOOD H A. *In vivo* and *in vitro* bioassay methods for baculoviruses [M] // GRANADOSR R, FEDERICIB A, eds. The biology of baculoviruses, Volume 2. CRC Press, Boca Raton, Florida.

[10] OHNUMAY, KAINOH Y. Effect of parasitism by *Ascogaster reticulates* (Hym: Braconidae) on growth of the host, *Adoxophyes* sp. (Lepidoptera: Tortricidae)[J]. Entomophaga, 1992, 37:327－332.

[11] HOCHBERG M E. Intra-host interactions between a braconid endoparasitoid, *Apanteles glomeratus*, and a baculovirus for larvae of *Pieris brassicae*[J]. Journal of Animal Ecology, 1991, 60: 51－63.

[12] KYEI-POKU G K, NAKAI M, KUNIMI Y. The effects of timing and dose of entomopoxvirus infection in *Pseudaletia separata* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae on the development of *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae)[J]. Applied Entomology and Zoology, 1999, 34: 517－523.

[13] GUO Huifang, FANG Jichao, ZHONG Wanfang, et al. Interactions between *Meteorus pulchricornis* and *Spodoptera exigua* multiple nucleopolyhedrovirus [J]. Journal of Insect Science, 2013, 13(12): 1－12.

[14] NAKAI M, KUNMI Y. Granulosis virus infection of the smaller tea tortrix (Lepidoptera: Tortricidae): effect on the development of the endoparasitoid, *Ascogaster reticulates* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. Biological Control, 1997, 8: 74－80.

[15] MCCUTCHEN B F, HERRMANNR, HEINZK M, et al. Effects of recombinant baculoviruses on a nontarget endoparasitoid of *Heliothis virescens* [J]. Biological Control, 1996, 6: 45－50.

[16] KING B H. Offspring sex ratios in parasitoid wasps [J]. Quarterly Review of Biology, 1987, 62: 367－396.

（责任编辑：田 喆）