孤雌产雌食胚赤眼蜂高温敏感阶段的研究

李明睿[1]， 王震刚[1]， 刘 婷[1]， 匡 悦[1]， 王 强[1]， 李迎瑞[1]，
李博洋[1]， 刘向涛[1]， 吴雨聪[1]， 张海燕[1,2*]

(1. 黑龙江八一农垦大学农学院，大庆 163319；2. 黑龙江省秸秆资源化利用工程技术研究中心，大庆 163319)

摘要 胞内共生菌 *Wolbachia* 可诱导赤眼蜂产雌孤雌生殖，而高温可使感染 *Wolbachia* 的赤眼蜂产雄比例增加。本文以感染 *Wolbachia* 孤雌产雌生殖的食胚赤眼蜂 *Trichogramma embryophagum* 为材料，采用 30℃和 35℃高温处理卵、幼虫、预蛹、蛹和成虫等不同发育阶段的虫体，统计子代蜂发育历期、寄生数、羽化率和性比。结果表明，与 25℃对照相比，高温缩短了子代蜂各发育阶段的历期，其中蛹、成虫和全世代历期显著缩短。处理的发育阶段和持续时间不同，子代的出雄率不同，而且随着处理时间的延长，对食胚赤眼蜂子代的寄生和羽化有一定的影响。基于高温处理后子代出雄率指标分析，F_3 代卵和幼虫经高温处理后代子代雄蜂比率最高，达到了 20.54%和 23.78%，明显高于预蛹期和蛹期处理的雄蜂率。结果表明，高温处理后感染 *Wolbachia* 的食胚赤眼蜂生殖方式改变的敏感发育阶段为卵期和幼虫期，本研究可为进一步揭示 *Wolbachia* 调控赤眼蜂生殖的机理提供理论参考。

关键词 *Wolbachia*； 食胚赤眼蜂； 孤雌产雌生殖； 发育阶段

中图分类号： S 476.3 **文献标识码：** A **DOI：** 10.16688/j.zwbh.2022087

Sensitive stages of thelytokous parthenogenetic *Trichogramma embryophagum* infected by *Wolbachia* in response to high temperature

LI Mingrui[1]， WANG Zhengang[1]， LIU Ting[1]， KUANG Yue[1]， WANG Qiang[1]， LI Yingrui[1]，
LI Boyang[1]， LIU Xiangtao[1]， WU Yucong[1]， ZHANG Haiyan[1,2*]

(1. *College of Agriculture*, *Heilongjiang Bayi Agricultural University*, *Daqing* 163319, *China*; 2. *Heilongjiang Provincial Research Center for Engineering Technology of Straw Resource Utilization*, *Daqing* 163319, *China*)

Abstract The intracellular symbiotic *Wolbachia* can induce thelytokous parthenogenesis in *Trichogramma*, but the proportion of male offsprings of *Trichogramma* infected with *Wolbachia* will increase after treatment with higher temperature. In this study, the eggs, larvae, prepupae, pupae and adults of infected *Trichogramma embryophagum* were treated at 30℃ and 35℃. The developmental duration, parasitism number, emergence rate and sex ratio of progenies were calculated. The results showed that high temperature shortened the developmental duration of the offspring, especially the developmental durations of pupa, adult and whole generation. The percentages of offspring males were different with different developmental stages treated and different treatment durations. The parasitism and emergence were changed with increasing treatment time. Based on the analysis of the percentages of offspring males under high-temperature treatment, the highest percentages of males were recorded when eggs and larvae were treated in F_3 generation, reaching 20.54% and 23.78%, respectively, higher than those when pre-pupae and pupae were treated. The results suggested that the changes of reproductive pattern of *T. embryophagum* induced by *Wolbachia* were most sensitive to high-temperature treatment at egg and larval stages. This study provides a theoretical reference for further revealing the reproductive mechanism of *Trichogramma* associated with *Wolbachia* infection.

Key words *Wolbachia*； *Trichogramma embryophagum*； thelytokous parthenogenesis； developmental stage

收稿日期： 2022-02-21 **修订日期：** 2022-04-01
基金项目： 国家级大学生创新创业训练计划(202010223046)；国家自然科学基金青年科学基金(31301714)；黑龙江省自然科学基金(C2015039)；校级留学归国计划项目(ZRCLG201901)
* 通信作者 E-mail：zhanghy51@126.com

节肢动物胞内共生细菌沃尔巴克氏体 *Wolbachia* 广泛存在于自然界中[1],可通过宿主细胞质(非细胞核遗传)向宿主子代垂直传播[2]。*Wolbachia* 可改变宿主生殖方式,诱导宿主细胞质不亲和(cytoplasmic incompatibility,CI)(包括单向不亲和与双向不亲和)[3-5]、孤雌生殖(parthenogenesis inducing,PI)[产雄孤雌生殖(arrhenotoky,AY)与产雌孤雌生殖(thelytoky,TY)][6-7]、遗传雄性的雌性化(feminization)[8]、雄性致死(male-killing)[9]等。近十年来,*Wolbachia* 改变宿主生殖方式的现象在蛛形纲、等足目和一些昆虫中均有报道[10-14]。例如,*Wolbachia pipientis* 可调控赤眼蜂发生孤雌产雌生殖[15],同时 *Wolbachia* 的杀雄、胞质不亲和等特性也可以应用到其他昆虫中,这对改良天敌种群具有重要意义[16-17]。

赤眼蜂是一类广泛应用于害虫生物防治的卵寄生蜂。其中,孤雌产雌生殖的赤眼蜂无需交配即可产下近 100%的子代雌蜂,因此无需饲养雄蜂,大幅节约了生产成本[18]。目前已知 *Wolbachia* 可感染约 20 种赤眼蜂,如松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi*、短管赤眼蜂 *T. pretiosum*、螟黄赤眼蜂 *T. chilonis*、食胚赤眼蜂 *T. embryophagum* 和安荔赤眼蜂 *T. oleae* 等[19-21]。研究发现,高温和抗生素对赤眼蜂体内 *Wolbachia* 影响显著,超过 28℃的高温可使子代蜂出现雄性,且温度越高、处理时间越长子代蜂雄性比例越高[22]。此外,喂食抗生素也可使感染 *Wolbachia* 的赤眼蜂生殖方式部分或完全恢复为两性生殖[23]。研究发现,*Wolbachia* 诱导的赤眼蜂产雌孤雌生殖现象取决于 *Wolbachia* 的滴度[24],本课题组前期研究发现,除了滴度因素外,高温(30℃以上)会影响 *Wolbachia* 对宿主赤眼蜂生殖方式的调控。

本研究采用 25、30℃和 35℃分别处理食胚赤眼蜂各发育阶段(卵、幼虫、预蛹、蛹和成虫),通过调查处理后子代蜂生殖表型,明确高温对 *Wolbachia* 调控赤眼蜂产雌孤雌生殖方式产生影响的关键阶段。研究结果将有助于揭示 *Wolbachia* 调控赤眼蜂生殖表型发生改变的机理。

1　材料与方法

1.1　试验材料

蜂种:感染 *Wolbachia* 的孤雌产雌食胚赤眼蜂 *Trichogramma embryophagum* (Hartig)由广东省农业科学院提供,在黑龙江八一农垦大学农学院养虫室饲养 80 代以上。

寄主米蛾卵:黑龙江八一农垦大学农学院养虫室饲养的米蛾 *Corcyra cephalonica* (Stainton)所产新鲜卵。

1.2　试验方法

蜂种保种:将天然桃树胶均匀地涂抹在灭菌滤纸上,将新鲜米蛾卵均匀地洒在上面,在距离紫外灯 10 cm 处灭菌 10 min,接蜂后将蜂卡置于 25℃,相对湿度为 70%的恒温培养箱内保种繁殖。

不同温度下感染 *Wolbachia* 的食胚赤眼蜂各阶段发育历期:取单头食胚赤眼蜂雌蜂,置于玻璃指形管内,给予含足量新鲜米蛾卵的卵卡(超过 200 粒米蛾卵),用棉花塞住管口,转移至 25、30、35℃的人工气候箱中恒温培养,相对湿度均为 70%,光周期为 L//D=12 h//12 h。每隔 8 h 观察 1 次食胚赤眼蜂发育情况,统计卵期、幼虫期、预蛹期、蛹期和成虫期持续时间。

短期高温处理方法:取初羽化成虫 60 头,每 15 头为 1 组,每头单独放入一个小指形管内,放入新鲜卵卡(约 200 粒卵)供其寄生。试验分别设卵期、幼虫期、预蛹期和蛹期进行 30℃或 35℃高温处理,以 25℃为对照温度。卵期高温处理:将接入卵卡的指形管转移到 30℃或 35℃,相对湿度 70%的恒温培养箱中培养,寄生 8 h 去除种蜂,待寄生蜂卵期结束(去除种蜂后约 1 d),将指形管重新放回 25℃,相对湿度 70%的条件下培养,当被寄生的米蛾卵变黑(此时赤眼蜂发育至蛹期)时从每组的卵卡(15 张卵卡每张卡上取 1～2 粒)上随机挑取 15 粒以上待羽化出蜂的米蛾卵,用于出蜂后下一代的处理。幼虫期、预蛹期和蛹期的高温处理:接入卵卡的指形管在 25℃,相对湿度 70%的条件下培养 8 h 后去除种蜂,待卵发育至幼虫初期(去除种蜂后约 2 d)、预蛹期(去除种蜂后约 4 d)和蛹期(去除种蜂后约 5 d)时,将指形管分别放入 30℃或 35℃,相对湿度 70%的恒温培养箱中培养,其中幼虫和预蛹在高温下均处理 1 d,蛹期处理 3 d,而后将指形管重新放回 25℃,相对湿度 70%的条件下培养。羽化出蜂后代按上述方法继续处理,其中第 1 次处理的蜂为 F_0 代,经高温处理 1 次后获得的子代蜂为 F_1 代,第 2 次处理后羽化子代蜂为 F_2 代,依次类推统计至 F_3 代出蜂。

统计每一子代寄生数、羽化数,统计羽化率、雄蜂率。寄生数为米蛾卵被寄生变黑的数量。

羽化率＝羽化出蜂数/寄生卵粒数×100%；雄蜂率＝羽化雄蜂数/羽化出蜂数×100%。

1.3 数据统计与分析

调查记录的试验数据经 Excel 整理后，不同处理的寄生数、发育历期均值首先进行单因素方差分析，对存在显著性差异的数据进一步采用 Duncan 氏新复极差法进行多重比较。羽化率及雄蜂百分率数据转换后再进行分析。显著性水平 $\alpha=0.05$。

2 结果与分析

2.1 孤雌产雌食胚赤眼蜂的发育历期

通过显微镜观察孤雌产雌赤眼蜂各发育阶段的特征及历期，结果见表 1。由表 1 可知，与 25℃相比，30℃和 35℃下食胚赤眼蜂蛹、成虫和全世代历期均显著缩短，而两个高温处理之间赤眼蜂各阶段的发育历期无显著差异。

表 1 不同温度下食胚赤眼蜂的发育历期[1)]

Table 1 Developmental durations of *Trichogramma embryophagum* at different temperatures

温度/℃ Temperature	发育历期/d Developmental duration					
	卵 Egg	幼虫 Larva	预蛹 Prepupa	蛹 Pupa	成虫 Adult	全世代 Generation
25	(1.21±0.04)a	(1.55±0.04)a	(0.74±0.06)a	(4.83±0.05)a	(2.97±0.04)a	(11.3±1.74)a
30	(1.13±0.13)a	(1.43±0.05)a	(0.65±0.05)a	(3.70±0.05)b	(2.06±0.07)b	(8.97±1.04)b
35	(1.03±0.06)a	(1.02±0.04)a	(0.68±0.03)a	(3.34±0.05)b	(1.88±0.06)b	(7.95±0.76)b

1) 表中数据为平均值±标准误。同列数据后不同小写字母表示不同温度间的指标差异显著($P<0.05$)，下同。
Data in the table are mean±SE. The different lowercase letters in the same column indicate significant differences at 0.05 level. The same applies below.

2.2 高温处理后孤雌产雌食胚赤眼蜂的生物学特性

2.2.1 高温处理食胚赤眼蜂不同发育阶段后各代的寄生、羽化情况

由表 2 可知，食胚赤眼蜂 F_0 代卵、幼虫、预蛹和蛹经过 30℃或 35℃高温处理后，F_1 代的寄生数(19.61～22.86 粒)、羽化率(64.43%～87.86%)与未经高温处理的对照(25℃)的寄生数和羽化率(23.88 粒和 81.04%)相比均无显著差异，35℃预蛹期处理的羽化率为 87.86%，显著高于该温度下卵和幼虫处理后，以及 30℃处理各阶段后 F_1 代蜂的羽化率。30℃处理卵、幼虫、预蛹和蛹后 F_1 代蜂的羽化率没有显著差异。

由表 3 可知，食胚赤眼蜂同一发育阶段经过连续两代 30℃或 35℃高温处理后，F_2 代的寄生数与 25℃对照相比均没有显著差异，但 30℃和 35℃的卵处理其 F_2 代的寄生数差异显著，分别为 19.47 粒和 28.77 粒，其他阶段经高温处理后 F_2 代寄生数均无显著差异。30℃处理预蛹后 F_2 代的羽化率最低，为

表 2 不同发育阶段的食胚赤眼蜂经高温处理后 F_1 代的寄生、羽化情况

Table 2 Parasitism number and emergence rate of F_1 generation of *Trichogramma embryophagum* after they were treated by high-temperature at different developmental stage

温度/℃ Temperature	处理发育阶段(F_0) Developmental stage	寄生数/粒 Parasitized eggs	羽化率/% Emergence rate
25	—	(23.88±1.62)a	(81.04±4.88)ab
30	卵	(19.61±1.45)a	(64.43±3.46)b
	幼虫	(21.37±1.43)a	(67.63±4.78)b
	预蛹	(22.19±2.43)a	(68.11±4.68)b
	蛹	(22.86±1.38)a	(69.43±2.76)b
35	卵	(21.08±1.43)a	(69.25±6.55)b
	幼虫	(20.35±1.45)a	(70.56±5.87)b
	预蛹	(22.39±2.12)a	(87.86±3.79)a
	蛹	(22.14±2.15)a	(77.43±0.86)ab

表 3 不同发育阶段的食胚赤眼蜂经高温处理后 F_2 代的寄生、羽化情况

Table 3 Parasitism number and emergence rate of F_2 generation of *Trichogramma embryophagum* after they were treated by high-temperature at different developmental stage

温度/℃ Temperature	处理发育阶段(F_1) Developmental stage	寄生数/粒 Parasitized eggs	羽化率/% Emergence rate
25	—	(25.10±1.93)ab	(77.41±3.06)c
30	卵	(19.47±1.68)b	(75.41±2.15)c
	幼虫	(21.17±1.87)ab	(74.24±5.04)c
	预蛹	(23.57±1.54)ab	(66.35±3.45)d
	蛹	(23.68±1.75)ab	(75.15±2.46)c
35	卵	(28.77±2.54)a	(86.17±2.58)ab
	幼虫	(23.54±1.57)ab	(84.27±6.71)b
	预蛹	(26.45±1.41)ab	(82.15±4.45)bc
	蛹	(23.71±2.58)ab	(80.24±2.35)bc

66.35%,显著低于其他处理。35℃处理卵和幼虫,F_2 代羽化率分别为 86.17%和 84.27%,显著高于 25℃时的羽化率。

由表 4 可知,食胚赤眼蜂同一发育阶段经过连续三代的高温处理后,除了 30℃蛹处理的 F_3 代寄生数为 20.54 粒,显著低于 35℃预蛹处理外,其他各处理间及与对照间 F_3 代的寄生数均无显著差异。羽化率统计结果表明,30℃卵处理 F_3 代羽化率最低,为 60.78%,其次为 35℃预蛹处理,羽化率为 61.54%,两者显著低于 30℃蛹处理和 35℃其他阶段的处理。35℃幼虫处理后羽化率最高,为 83.45%,显著高于 30℃卵、幼虫和预蛹处理。

表 4　不同发育阶段的食胚赤眼蜂经高温处理后 F_3 代的寄生、羽化情况

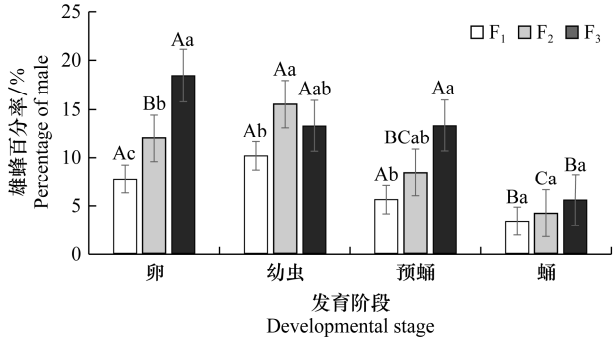
Table 4　Parasitism number and emergence rate of F_3 generation of *Trichogramma embryophagum* after they were treated by high-temperature at different developmental stage

温度/℃ Temperature	发育阶段 Developmental stage	寄生数/粒 Number of parasitized eggs	羽化率/% Emergence rate
25	—	(25.44±2.01)ab	(73.80±2.56)ab
30	卵	(23.67±1.64)ab	(60.78±2.45)c
	幼虫	(24.65±2.44)ab	(66.35±3.65)bc
	预蛹	(24.44±1.33)ab	(68.54±2.54)bc
	蛹	(20.54±1.21)b	(78.34±2.65)ab
35	卵	(21.35±1.65)ab	(75.22±7.34)ab
	幼虫	(25.43±1.54)ab	(83.45±4.56)a
	预蛹	(28.21±1.23)a	(61.54±3.64)c
	蛹	(25.12±211)ab	(76.65±3.87)ab

2.2.2　食胚赤眼蜂各个发育阶段高温处理后子代的雄蜂率

研究发现,在 25℃下,食胚赤眼蜂孤雌产雌,子代没有雄性个体出现,不同发育阶段虫体经 30℃和 35℃高温处理后,子代均羽化出雄蜂。卵、预蛹和蛹连续 3 代经 30℃处理,随着连续处理代数增加,子代雄蜂率明显增加,其中卵处理后子代雄性个体比例随着处理代数增加而显著增加,到 F_3 代雄蜂率最高,为 20.54%(图 1),幼虫期处理后子代 F_2 代雄蜂率最高,也在 20%左右,与 F_3 代没有显著差异,但显著高于 F_1 代的雄蜂率。比较同一世代的各处理之间的雄蜂率,可以看出,F_1 代、F_2 代的雄蜂率均以幼虫期处理较高,但 F_3 代的雄蜂率以卵处理最高,F_3 代的卵、幼虫、预蛹处理的雄蜂率间没有显著差异,但三者均明显高于蛹期处理的雄蜂率。

卵、幼虫和蛹连续 3 代经 35℃处理,随着处理代数的增加,子代雄蜂率增加,其中幼虫处理后子代雄性个体比例随着处理世代增加而显著增加,到 F_3 代雄蜂率最高达 23.78%(图 2),卵处理的 F_1 代和 F_3 代间雄蜂率差异显著,F_3 代卵和幼虫处理的雄蜂率显著高于预蛹和蛹期处理的雄蜂率。



图中不同小写字母表示同一阶段的虫体经高温处理后不同世代间差异显著($P<0.05$);不同大写字母表示同一世代的不同发育阶段间差异显著($P<0.05$)。下同。

Different lowercase letters in the same developmental stage indicate significant differences among different generations at 0.05 level; Different capital letters indicate significant differences among different developmental stage of the same generation at 0.05 level. The same applies below.

图 1　不同发育阶段的食胚赤眼蜂经 30℃高温处理后子代雄性比率

Fig. 1　The percentages of male offspring of *Trichogramma embryophagum* after they were treated under 30℃ at different developmental stage

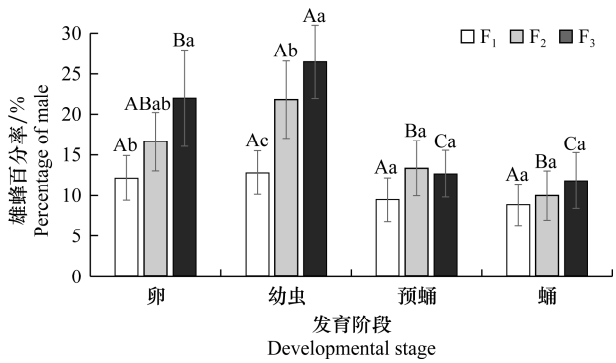


图 2　不同发育阶段的食胚赤眼蜂经 35℃高温处理后子代雄性比率

Fig. 2　The percentages of male offspring of *Trichogramma embryophagum* after they were treated under 35℃ at different developmental stage

3　结论与讨论

关于温度对感染 *Wolbachia* 的赤眼蜂的影响已有较多研究,其中高温可以改变感染 *Wolbachia* 赤眼蜂的生殖特性也有报道[25],但高温诱导孤雌产雌

赤眼蜂生殖发生改变的敏感发育阶段至今没有报道，明确高温改变赤眼蜂生殖方式的敏感发育阶段，对于研究孤雌产雌赤眼蜂生殖具有重要意义。孤雌产雌的松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 经短期高温刺激，尤其是 38℃高温刺激后羽化出蜂率和单卵出蜂数明显降低，其子代蜂各指标变化不明显，二代赤眼蜂均未有雄蜂出现，说明短期高温冲击没有对 *Wolbachia* 调控其宿主生殖方式的作用产生影响[26]。随着温度的升高赤眼蜂体内的 *Wolbachia* 滴度会降低，在 28℃到 31℃中滴度随着代数的增加先下降后上升，雄蜂百分率和雌雄间体百分率却随着代数的增加呈先上升后下降再上升的趋势[29]。根据试验结果和现象推断，高温会促使感染 *Wolbachia* 的赤眼蜂由孤雌产雌转变为孤雌产雄；过高和过长的温度处理会降低 *Wolbachia* 对赤眼蜂的作用；所以适当的短时高温和选择不同发育阶段进行处理是本试验进行的关键。本研究连续高温处理 3 个世代，孤雌产雌品种食胚赤眼蜂生殖方式有所改变，而根据张海燕等[28]、潘雪红等[25]及宁素芳等[29]对不同种孤雌产雌赤眼蜂的研究，高温对松毛虫赤眼蜂和短管赤眼蜂的出雄率变化的影响较明显的结论略有不同，是否与食胚赤眼蜂体内 *Wolbachia* 菌系或赤眼蜂种类对高温的耐受性有关需进一步试验进行验证。

除了高温以外，其他外界环境因子如抗生素、交配等诱导孤雌产雌赤眼蜂生殖方式发生改变也有报道[25]。不同温度下与雄蜂交配不会改变 *Wolbachia* 感染引起的松毛虫赤眼蜂产雌孤雌生殖方式，抗生素处理和持续至少 20 d 的 32℃高温是改变感染 *Wolbachia* 的松毛虫赤眼蜂生殖方式的决定因素[27]。本试验孤雌产雌的食胚赤眼蜂各发育阶段在经过短期 30℃和 35℃高温处理后，子代出现了雄蜂，且处理的发育阶段不同、世代不同，子代恢复出雄的比率也不同，处理代数越多子代出现雄蜂的几率越大。短期高温处理卵和幼虫后生殖方式改变即出雄的几率较大，尤其是幼虫处理后变化较明显，预蛹期和蛹期高温处理后出雄率变化不大，只有个别世代出现变化。说明高温对 *Wolbachia* 诱导赤眼蜂生殖改变的影响主要发生在卵期和幼虫期。田间释放赤眼蜂防治害虫的时候，都是选择赤眼蜂即将羽化出蜂的时期，所以田间生产应用过程中如遇高温不会影响寄生效果，这一研究结果为生产上释放孤雌产雌的赤眼蜂提供了参考。

参考文献

[1] PINTUREAU B, GRENIER S, HEDDI A, et al. Biodiversity of *Wolbachia* and of their effects in *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. Annales de la Société Entomologique De France, 2002, 38(4): 333-338.

[2] 潘雪红，何余容，陈科伟，等. *Wolbachia* 感染对拟澳洲赤眼蜂寿命、生殖力和嗅觉反应的影响[J]. 昆虫学报，2007，50(3)：207-214.

[3] GHELELOVITCH S. Genetic study of two characters of pigmentation of *Culex autogenicus* Roubaud [J]. Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, 1950, 84(3): 217-224.

[4] ZABALOU S, RIEQLER M, THEODORAKOPOULOU M, et al. *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility as a means for insect pest population control [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(42): 15042-15045.

[5] YEN J, BARR A. New hypothesis of the cause of cytoplasmic incompatibility in *Culex pipiens* L. [J]. Nature, 1971, 232(5313): 657-658.

[6] STOUTHAMER R, LUCK R, HAMILTON W. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera/Trichogrammatidae) to revert to sex [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1990, 87(7): 2424-2427.

[7] STOUTHAMER R, BREEUWERT J, LUCK R, et al. Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis [J]. Nature, 1993, 361(6407): 66-68.

[8] ROUSSET F, BOUCHON D, PINTUREAU B, et al. *Wolbachia* endosymbionts responsible for various alterations of sexuality in arthropods [J]. Proceedings of the Royal Society, 1992, 250(1328): 91-98.

[9] HURST G, JIGGINS F, SCHULENBURG J, et al. Male-killing *Wolbachia* in two species of insect [J]. Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences, 1999, 266: 735-740.

[10] WERREN J, BALDO L, CLARK M. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology [J]. Nature Reviews Microbiology, 2008, 6(10): 741-751.

[11] 廖姗，康琳，陈小爱. *Wolbachia* 在灰飞虱体内的分布[J]. 复旦学报(自然科学版)，2001，40(4)：539-543.

[12] JUCHAULT P, RIGAUD T, MOCQUARD J. Evolution of sex-determining mechanisms in a wild population of *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea, Isopoda): competition between two feminizing parasitic sex factors [J]. Heredity, 1992, 69(4): 382-390.

[13] HORNETT E, CHARLAT S, DUPLOUY A, et al. Evolution of male-killer suppression in a natural population [J/OL]. PLoS Biology, 2006, 4(9): e283. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040283.

(下转 112 页)

sect phototaxis and application to pest management: a review [J]. Pest Management Science, 2019, 75(12): 3135 - 3143.

[7] 靖湘峰，雷朝亮. 昆虫趋光性及其机理的研究进展[J]. 昆虫知识，2004，41(3)：198 - 203.

[8] 沈颖，尉吉乾，莫建初，等. 昆虫趋光行为研究进展[J]. 河南科技学院学报(自然科学版)，2012，40(5)：19 - 23.

[9] 刘晓英，焦学磊，郭世荣，等. 基于LED诱虫灯的果蝇趋光性试验[J]. 农业机械学报，2009，40(10)：178 - 180.

[10] 周庆贤，梁帆，梁广勤，等. 应用光波技术诱捕桔小实蝇试验[J]. 广东农业科学，2008(3)：62 - 63.

[11] LI Lei, MA Huabo, NIU Liming, et al. Evaluation of chromatic cues for trapping *Bactrocera tau* [J]. Pest Management Science, 2017, 73(1): 217 - 222.

[12] 范凡，任红敏，吕利华，等. 光谱和光强度对西花蓟马雌虫趋光行为的影响[J]. 生态学报，2012，32(6)：1790 - 1795.

[13] 米娜，张起恺，王海鸿，等. 烟蓟马趋光规律及不同波长色板田间诱捕效果[J]. 中国农业科学，2019，52(10)：1721 - 1732.

[14] 范凡. 基于害虫-天敌关系的西花蓟马-东亚小花蝽趋光性的结构基础及其行为机理[D]. 保定：河北农业大学，2012.

[15] 雷仲仁，徐瑞瑞，米娜，等. 一种昆虫趋光行为测试装置：CN211910195U [P]. 2020 - 11 - 13.

[16] ANTIGNUS Y. Manipulation of wavelength-dependent behaviour of insects: an IPM tool to impede insects and restrict epidemics of insect-borne viruses [J]. Virus Research, 2000, 71(1/2): 213 - 220.

[17] LAND M F. Visual acuity in insects [J]. Annual Review of Entomology, 1997, 42(1): 147 - 177.

[18] LIU Huan, GAO Zhou, DENG Shuzhen, et al. The photokinesis of oriental fruit flies, *Bactrocera dorsalis*, to LED lights of various wavelengths [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2018, 166(2): 102 - 112.

[19] 杨子祥，沙毓沧，袁理春，等. 不同颜色和果实对桔小实蝇的诱集效果研究[J]. 西南大学学报(自然科学版)，2011，33(4)：64 - 66.

[20] 闫凯莉. 普通大蓟马复眼形态结构及其趋光(色)行为研究[D]. 广州：华南农业大学，2016.

[21] 刘振兴. 粘虫和棉铃虫趋光行为、复眼结构及光受体基因差异研究[D]. 武汉：华中农业大学，2019.

[22] LONE S R, CHAKRAVARTHI A, SHARMA V K. Sex and age related changes in the locomotor activity and phototactic behaviors of two closely related species of *Camponotus* ants [J]. Journal of Insect Physiology, 2012, 58(1): 75 - 82.

[23] ALTERMATT F, BAUMEYER A, EBERT D. Experimental evidence for male biased flight-to-light behavior in two moth species [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2009, 130(3): 259 - 265.

(责任编辑：杨明丽)

(上接 104 页)

[14] CORDAUX R, MICHEL-SALZAT A, FRELON-RAIMOND M, et al. Evidence for a new feminizing *Wolbachia* strain in the isopod *Armadillidium vulgare*: evolutionary implications [J]. Heredity, 2004, 93(1): 78 - 84.

[15] 刘宏岳，宋月，王哲，等. *Wolbachia* 在我国不同地理种群的玉米螟赤眼蜂中的分布[J]. 应用昆虫学报，2009，46(2)：266 - 271.

[16] 宋月，沈佐锐，王哲，等. *Wolbachia* 在螟黄赤眼蜂种群内的分布及其遗传稳定性[J]. 环境昆虫学报，2010，32(2)：188 - 193.

[17] RONG Xia, ZHANG Yankai, ZHANG Kaijun, et al. Identification of *Wolbachia*-responsive microRNAs in the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* [J/OL]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 1122. DOI: 10.1186/1471-2164-15-1122.

[18] STOUTHAMER R. The use of sexual versus asexual wasps in biological control [J]. Entomophaga, 1993, 38(1): 3 - 6.

[19] 霍梁霄，李媛媛，张丹，等. 孤雌产雌生殖品系松毛虫赤眼蜂产卵强度对 *Wolbachia* 诱导的其生殖表型的影响[J]. 昆虫学报，2021，64(5)：597 - 604.

[20] PINTUREAU B, CHAUDIER S, LASSABLIERE F, et al. Addition of *wsp* sequences to the *Wolbachia* phylogenetic tree and stability of the classification [J]. Journal of Molecular Evolution, 2000, 51(4): 374 - 377.

[21] 肖庄婷，王德森，何余容. 安荔赤眼蜂在中国野外首次发现及其体内 *Wolbachia* 的检测[J]. 昆虫学报，2021，64(3)：409 - 418.

[22] 吕琳，李媛媛，霍梁霄，等. 孤雌产雌松毛虫赤眼蜂种群间生殖表型的比较[J]. 中国生物防治学报，2023，39(2)：245 - 253.

[23] 张美娇，王轩，李远玉，等. 两种抗生素对携带 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂生殖模式的影响[J]. 环境昆虫学报，2020，42(5)：1177 - 1182.

[24] 陈茜，王丽艳，杨志强，等. 温度通过影响 *Wolbachia* 滴度调控赤眼蜂生殖方式[J]. 昆虫学报，2016，59(4)：464 - 471.

[25] 潘雪红，何余容. 高温和四环素对 *Wolbachia* 诱导孤雌产雌短管赤眼蜂的影响[J]. 华中农业大学学报，2010，29(6)：687 - 691.

[26] 崔宝玉，钱海涛，董辉，等. 短期高温对感染 *Wolbachia* 的松毛虫赤眼蜂发育和繁殖的影响[J]. 昆虫知识，2007，44(5)：694 - 697.

[27] 张海燕，张莹，丛斌，等. 外界生态因子对感染 *Wolbachia* 的松毛虫赤眼蜂生殖稳定性影响[J]. 中国农业科学 2009，4(7)：2366 - 2372.

[28] 张海燕，丛斌，田秋，等. 温度对感染沃尔巴克氏体的松毛虫赤眼蜂种群参数的影响[J]. 昆虫学报，2006，49(3)：433 - 437.

[29] 宁素芳. 温度对赤眼蜂体内 *Wolbachia* 滴度的影响及赤眼蜂雌雄间体的研究[D]. 沈阳：沈阳农业大学，2017.

(责任编辑：杨明丽)