

寄生蜂适应性生殖行为策略的研究进展

罗丽林,李 莉*
(贵州师范大学 生命科学学院,贵州 贵阳 550025)

摘要: 生殖行为是保障寄生蜂种群存活与繁衍的重要因素,其表现形式多种多样,不仅与寄生蜂种类和习性有关,还是应对寄主及其栖境变化的适应性行为策略之一。综述和对比了多种寄生蜂生殖行为的主要表现形式、影响因素和适应性意义,并结合寄生蜂生殖行为策略的研究现状分析,展望寄生蜂行为调控技术运用于农林害虫生物防治的前景与价值。
关键词: 寄生蜂; 生殖行为; 适应意义; 行为调控; 生物防治
中图分类号: S476.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2018)06-0007-06

Research Progress on Adaptive Reproductive Behavior Strategies of Parasitic Wasps

LUO Lilin, LI Li*
(School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China)

Abstract: Reproductive behavior is one of the most important factors which influence survival and reproduction of parasitoid population. The parasitoids' reproductive behavior has various forms of performance related with their species and habits. And the behavior is one of the crucial adaptive strategies to cope with different hosts and complex habitats. This paper summarized and compared reproductive behavior of various parasitoids in Hymenopteran, involving their forms of behavioral performance, impact factors and adaptive significance. Based on the analysis of research status of parasitoids' reproductive behavior strategies, we also discussed the application potential of parasitoid behavior manipulation in biological control of agricultural and forestry pests.
Key words: Parasitic wasps; Reproductive behavior; Adaptive significance; Behavior manipulation; Biological control

昆虫的生殖行为 (Reproductive behavior) 是指昆虫在世代延续过程中的一系列动作或活动^[1]。其表现形式多样,根据卵子是否受精可分为单性生殖和两性生殖,其中大多数昆虫主要行两性生殖。昆虫两性生殖行为过程主要包括求偶、交配和产卵等,有的昆虫在产卵后还有照料、保护子代等抚育行为^[1-2]。对昆虫生殖行为的研究是揭示昆虫演化的前提条件,也是深入了解昆虫生物学特性的重要途径。此外,对昆虫生殖行为机制的研究还可为有害生物的防控另辟蹊径,如农林业生产上常用的重要

害虫性引诱技术、迷向技术、雄性不育技术等。这些昆虫行为调控技术对提高害虫防效和保护有益天敌等具有重要应用价值。因此,昆虫生殖行为的理论基础研究和生产实践应用研究备受关注,尤其是在寄生性天敌昆虫的行为学研究和应用中,因为寄生性天敌昆虫的生殖行为直接关系到其室内规模化繁殖、野外自然种群繁衍与扩散等关键技术的实施和效果^[3]。
寄生蜂是寄生性天敌昆虫中的主要类群之一,在农林业有害生物防治中占有重要地位。目前,寄

收稿日期:2017-12-14
基金项目:国家自然科学基金项目(31360519);贵州省科技厅农业攻关项目(黔科合 NY[2013]3041 号);贵州省林业厅科学技术项目(黔林科合[2014]02 号)
作者简介:罗丽林(1992-),女,贵州务川人,在读硕士研究生,研究方向:昆虫行为生态学。E-mail:luolilin09@126.com
* 通讯作者:李 莉(1980-),女,贵州贵阳人,副教授,博士,主要从事昆虫行为生态与化学生态研究。
E-mail:lilee001@126.com

生蜂行为学研究主要集中在寄生行为、取食行为、学习行为等方面,关于寄生蜂求偶、交配、产卵和抚育等生殖行为方面的研究也较多。从寄生蜂生殖行为的观察到其行为背后的生理生化机制研究、从其化学通讯机制研究到行为调控技术的研发、从非生物因子对生殖行为的影响研究到田间释放技术的优化等等,都取得了一定进展,不仅丰富了寄生蜂生殖行为策略的多样性,还提供了许多寄生蜂行为调控技术应用的可行性分析和参考。对寄生蜂生殖行为的观察在许多种类中都有涉及,求偶、交配行为观察如苜蓿叶象甲姬蜂(*Bathyplectes curculionis*)^[4]、大腿小蜂(*Brachymeria lasus* 和 *B. intermedia*)^[5]、红跗头甲肿腿蜂(*Cephalonomia tarsalis*)^[6]、烟蚜茧蜂(*Aphidius gifuensis*)^[7]等,产卵行为观察如丽蚜小蜂(*Encarsia formosa*)^[8]、半闭弯尾姬蜂(*Diadegma semiclausum*)^[3]、蝶蛹金小蜂(*Pteromalus puparum*)^[9]等。其中,求偶作为寄生蜂生殖行为的开端,在生殖行为中占据重要地位,因此对寄生蜂寻找配偶过程中化学信息联系的研究成为热点,如 Collatz 等^[10]对红跗头甲肿腿蜂求偶行为中的化学信息物质进行研究,发现月桂醛(Dodecanal)作为该种寄生蜂的性信息素调节其求偶交配行为,Itadani 等^[11]对螟蛉瘤姬蜂(*Itoplectis naranyae*)寻找配偶中的化学信息也做了研究。由于寄生蜂与寄主的关系密不可分,因此,寄生蜂的生殖行为还会受到寄主体表化学信息物质的影响。除了化学因素以外,物理和生物因素也可影响寄生蜂的生殖行为,如环境温度会影响半闭弯尾姬蜂后代性比,在 15~25℃ 时,母蜂产生雌性后代的比例较高,高于 25℃ 后,后代雌蜂所占比例明显降低^[12];杆菌 *Arsenophonus nasoniae* 可诱导丽蝇蛹集金小蜂(*Nasonia vitripennis*)的产雌孤雌生殖^[13]。

为了充分了解不同种类寄生蜂的生殖行为特点,主要通过比较不同生活习性的寄生蜂,特别是单寄生蜂和群集寄生蜂在生殖行为上的差异,总结寄生蜂生殖行为的主要表现形式、影响因素和适应性意义,并结合寄生蜂生殖行为策略研究现状,展望寄生蜂行为调控技术运用于农林害虫生物防治的前景与价值。

1 寄生蜂的生活习性与生殖行为多样性

寄生蜂生殖行为的多样性与寄生蜂的种类和习性密切相关。根据寄生蜂产卵位置及其幼虫取食习性不同,分为内寄生蜂(Endoparasitoid,寄生蜂卵产在寄主体内,幼虫孵化后直接取食寄主组织并在寄主体内完成发育)和外寄生蜂(Ectoparasitoid,寄生

蜂卵产在寄主体外,幼虫孵化后始终在寄主体外取食)^[14]。根据寄生蜂寄生行为对寄主生理状态产生的影响,可分为抑性寄生蜂(Idiobiont parasitoid,雌蜂在产卵过程中将毒素注入寄主体内,导致寄主麻醉或停止发育,直至死亡)和容性寄生蜂(Koinobiont parasitoid,寄生蜂寄生寄主后,寄主可持续发育并产生免疫反应)^[14]。此外,从寄生时寄生蜂数量多少来看,还可分为单寄生蜂(Solitary parasitoid)和群集寄生蜂(Gregarious parasitoid),前者的配偶资源较为有限,竞争激烈,而后者通常在一头寄主上产生多个后代,易形成近亲交配(Sib mating)和局域配偶竞争(Local mate competition, LMC)^[15-16]。

2 寄生蜂生殖行为的表现形式

2.1 求偶行为

大多数寄生蜂雄蜂在求偶活动中占据主导地位,表现出一系列吸引异性的行为。寄生蜂求偶行为通常包括追赶、触角接触(Antennal touch)和拍击(Antennal drum)、试图交配(Attempted copulation)等^[17],如单寄生蜂浆角蚜小蜂(*Eretmocerus eremicus*)和蒙氏浆角蚜小蜂(*E. mundus*)^[18]、丽蚜小蜂^[8]、棉铃虫齿唇姬蜂(*Campoletis chlorideae*)^[19]。除此之外,有些寄生蜂还会表现出一些特殊行为,如单寄生蜂苜蓿叶象甲姬蜂雄蜂的“跳舞(Dancing)”(雄蜂快速转动,翅与胸呈 45° 并伴随有短幅振动)^[4],又如单寄生蜂 *B. lasus* 和 *B. intermedia* 雄蜂的“摇摆(Swaying)”(触角呈 45° 竖起,身体左右摇摆)^[5];群集寄生蜂 *C. hyalinipennis* 雄蜂还有点头(Head nodding)、足在雌蜂腹部两侧有节律收缩等行为^[20];内寄生蜂 *Syrphoctonus tarsatorius* 雄蜂求偶时触角卷曲缠绕雌蜂的触角呈双螺旋状^[21]。

2.2 交配行为

寄生蜂的交配行为多样,交配次数也因种而异。大多数寄生蜂的雄蜂先于雌蜂羽化,并主动寻找其配偶。有的寄生蜂雄蜂会群集在雌蜂茧蛹周围,等待雌蜂羽化,在一些具有聚集习性的寄生蜂种类中尤为突出,如寄生鳞翅目、鞘翅目等蛀干害虫的寄生蜂^[22]。有些寄生蜂的雄蜂羽化后会表现出相互打斗或毁掉其他未羽化雄性蛹等行为,以争夺配偶资源及交配机会^[23]。例如,杨氏榕树金小蜂(*Diaziella yangi*)雄蜂用口器相互撕咬,完成交配后的雌蜂再遇到雄蜂时会迅速离去以避免第 2 次交配^[24]。此外,大多数群集寄生蜂雌蜂可行多次交配,如丽蝇蛹集金小蜂^[25]、管侧沟茧蜂(*Microplitis tuberculifer*)^[26]、*C. hyalinipennis*^[20]。而单寄生蜂雌蜂在一生中通常仅能交配 1 次^[27],如蝇蛹金小蜂

(*Pachycrepoideus vindemmiae*)^[28]、螟蛉瘤姬蜂^[11]、棉铃虫齿唇姬蜂^[19]、米象金小蜂(*Lariophagus distinguendus*)^[29]、广大腿小蜂(*B. lasus*)^[5]等。

无论是单寄生蜂还是群集寄生蜂,交配持续时间均较短。单寄生蜂蝇蛹金小蜂交配持续时间仅有2.62 s^[28],广大腿小蜂交配持续时间仅为8 s,同属的*B. intermedia*交配持续时间为7~12 s^[5],棉铃虫齿唇姬蜂交配持续时间较长,但也只有162 s;群集寄生蜂管侧沟茧蜂的交配持续时间为4~6 s^[26]。

2.3 产卵行为

寄生蜂的产卵行为也因种而异,其雌成蜂的产卵方式、历时和数量与寄主的特点密切相关。例如,内寄生蜂玉米螟赤眼蜂(*Trichogramma ostrinae*)雌蜂能根据寄主的大小调节产卵数量,并通过产卵行为控制子代性比^[30]。外寄生蜂将卵产在寄主体表,如管氏肿腿蜂(*Sclerodermus guani*)雌蜂产卵时,用足抓紧寄主、腹部左右摩擦、伸出产卵器前后滑动、腹部拱起将卵粒产出^[31]。群集寄生蜂雌蜂对寄主大小、发育状态等有选择性^[32-33],如蝶蛹金小蜂在大型寄主体内产较多的卵和高比例的雌性后代^[34]。此外,寄生蜂自身的体型也会影响其产卵决策,如蝶蛹金小蜂个体较大的雌蜂所产的窝卵数较多^[9];又如淡足缺肘反颚茧蜂(*Aphaereta pallipes*)体型较大的雌蜂所产窝卵数较多,但其近源种日内瓦缺肘反颚茧蜂(*A. genevensis*)雌蜂所产窝卵数却与体型大小呈反比^[35]。

2.4 抚育行为

对有的寄生蜂而言,亲代抚育是生殖行为的延续和重要组成部分^[36]。一些寄生蜂的母蜂产卵后,为提高其子代的存活和发育状况会表现出协助取食、搬运、协助羽化等一系列行为^[37-38],这是半社会性昆虫重要特征之一,也是寄生蜂应对复杂环境的重要适应性生殖策略^[39-40]。寄生蜂的亲代抚育行为目前仅在肿腿蜂属中发现,研究表明,棱角肿腿蜂(*Goniozus nephantidis*)雌蜂会一直守在后代身旁直至羽化,以保护后代免遭重寄生、多寄生和同种之间的竞争^[41];哈氏肿腿蜂(*S. harmandi*)和管氏肿腿蜂具有相类似的抚育行为,它们的母蜂在子代发育过程中会表现出清洁寄主、搬运卵或幼虫、将子代搬离发霉或变质的寄主体、协助子代羽化等一系列抚育行为^[42]。据报道,管氏肿腿蜂雌成蜂的搬运行为还具有节律性^[43],主要发生在老熟幼虫期。另外,该种雌成蜂还会清除发育不良的子代卵粒或幼虫,以确保其余子代正常发育所需的食物和微栖境,还能降低被球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)等微生物天敌侵染的风险,有效提高子代的存活率^[42,44-45]。

3 影响寄生蜂生殖行为的因素

3.1 物理因素

复眼和触角作为寄生蜂主要的光感受器官和嗅觉、触觉感受器官,影响寄生蜂配偶搜索、识别和求偶等行为过程。陆剑锋等^[46]用水溶性黑色素涂抹蝇蛹寄生蜂啮小蜂(*Tetrastichus* sp.)的复眼,观察发现雄蜂复眼被涂抹后,骑上雌蜂、敲打雌蜂触角和完成交配的次数明显减少,这说明视觉对啮小蜂雄蜂的求偶行为有很大影响,但视觉对雌蜂无显著影响。辛星^[47]采用同样的方法对椰心叶甲啮小蜂(*T. brontispae*)双侧复眼进行涂抹,得出了相同的结果。

3.2 化学因素

3.2.1 性信息素 性信息素是寄生蜂寻找和识别配偶的重要纽带。寄生蜂性信息素通常由雌蜂产生,如*Syndipnus rubiginosus*雌蜂释放性信息素 Ethyl (Z) - 9 - hexadecenoate^[48];红跗头甲肿腿蜂雌蜂释放的性信息素为十二醛(Dodecanal)^[10];米象金小蜂也是由雌蜂产生信息素引诱雄蜂,主要成分为 Heptacosane, 3 - methyl^[29]。但有的雄蜂也能产生性信息素,如群集寄生蜂丽蝇蛹集金小蜂的雄蜂通过释放(4R,5R) - 和(4R,5S) - 5 - hydroxy - 4 - decanolide (HDL)来吸引未交配雌蜂^[49];肿腿蜂 *Laelius utilis* 也是由雄蜂释放性信息素^[50]。此外,性信息素还可能由蛹产生,如内寄生蜂螟卵啮小蜂(*Tetrastichus schoenobii*)^[51]。

性信息素可分为挥发性和非挥发性2种。单寄生蜂通常释放挥发性的信息素,如日光蜂、小蜂、瘿蜂、金小蜂、*Scelionidae*、小茧蜂、姬蜂、寡节小蜂和赤眼蜂大多数信息素是挥发性的^[52-53]。然而,对于群集寄生蜂,交配通常在羽化场所,信息素多以半挥发性或非挥发性物质为主^[15]。由于群集寄生蜂中的交配竞争十分激烈,为了迷惑对手,以确保雄蜂能够有效交配或授精成功,刚交配过的雄蜂会模仿雌蜂释放性信息素吸引同种雄蜂,表现出欺骗性的交配策略,如茧蜂科的 *Cotesia rubercula*^[54]。

3.2.2 寄主利他素 除了雌蜂或雄蜂释放的信息素影响外,寄主及其寄主植物的挥发性物质也能调节寄生蜂的求偶、交配和产卵等生殖行为。例如,当仓蛾姬蜂(*Venturia canescens*)雌蜂在寄主气味源背景条件下,其雄蜂搜索配偶的效率明显提高^[55]。此外,Li等^[56]发现,管氏肿腿蜂雌、雄蜂均对寄主气味源产生明显的正趋向反应,这可能成为寻找配偶或交配场所的重要线索,不仅避免在生殖行为方面投入更多成本(合成特殊的性信息素),增加雄蜂有效寻找配偶的概率,还有利于聚集生活习性寄生蜂亲

代与子代之间的化学信息交流。

3.3 生物因素

3.3.1 资源竞争 群集寄生蜂的交配常发生在有限的栖境和亲属间,交配时雄性个体间存在争夺交配资源而进行的竞争——局部配偶竞争,并且经常发生在兄弟间,这显然会降低亲代雌性的适合度。例如,榕小蜂 *Micranisa ralianga* 雄蜂在争夺配偶时通常会发生激烈的打斗,有时失败的一方甚至会被对方咬死;而榕小蜂 *Walkerella* sp. 雄蜂的打斗通常都是致命的^[57]。这会引起母蜂偏向产生更多比例的雌性后代。

3.3.2 体内共生菌 大多数寄生蜂雌蜂行两性生殖可产生两性后代,孤雌生殖雌蜂通常产生雄性后代,而某些寄生蜂因其体内共生菌的存在也可行产雌孤雌生殖。如 *Wolbachia* 菌能够诱导丽蚜小蜂、*Diaphorencyrtus aligarhensis*、赤眼蜂等种类的产雌孤雌生殖,蒙氏浆角蚜小蜂的产雌孤雌生殖也是由 *Wolbachia* 菌引起^[58-59]。除了引起寄生蜂的产雌孤雌生殖外,*Wolbachia* 菌还可提高寄生蜂个体的生殖力,如 Vavre 等^[60]发现,摩洛哥赤眼蜂 (*T. bourarachae*) 含 *Wolbachia* 菌时的生殖力是同种不含 *Wolbachia* 菌的 2 倍。

4 小结与讨论

在行为生态学中,策略指生物在进化过程中衍生出一套具有遗传基础的决策规则。其中,生殖行为策略是寄生蜂生活史进化生物学的重要特征之一。寄生蜂的求偶、交配和产卵等生殖行为表现形式复杂多样,这是寄生蜂对寄主及其栖息环境的适应策略。通过对比不同习性寄生蜂的生殖行为特点可以看出,绝大多数单寄生蜂、群集寄生蜂均会释放性信息素,交配历时较短,可产多头卵粒;但单寄生蜂往往会有较复杂的求偶行为,大多释放挥发性性信息素,且雌蜂仅交配一次;而群集寄生蜂雌蜂可行多次交配,倾向于借助半挥发性或非挥发性信息素;有的群集寄生蜂,如肿腿蜂还具有雌性抚育的行为。另外,寄生蜂这些生殖行为上的差异可能会成为寄生蜂种间生殖隔离的因素,即使是相同行为也可能因行为发生的频率、次数等存在差异而引起生殖隔离。研究表明,*Muscidifurax* 属的寄生蜂求偶时均表现出翅的振动,但不同种则会因翅振动的振幅、速度和持续时间不同而产生生殖隔离^[61];近缘种浆角蚜小蜂和蒙氏浆角蚜小蜂由于触角拍击次数或频率不一而导致 2 个种的生殖隔离^[18]。

群集寄生蜂的雌蜂通常可行多次交配,这可能是因为单次交配没有获得足够的精子使卵完全受

精,雌蜂趋向多次交配以补充精子^[61]。例如,豆象金小蜂 (*Dinarmus basalis*) 的多次交配行为就表现为精子补充^[62]。同时,雌蜂的多次交配也可能是精子竞争的结果。精子竞争是昆虫进行性选择的一种内在机制^[63]。在多次交配的寄生蜂中,不同雄蜂精子的授精概率并不相同,如一种姬蜂 *Diadro muspulchellus* 的卵子倾向于同首次交配雄蜂的精子结合^[64]。此外,由于群集寄生蜂在单个寄主体内或体外往往存在多头后代,亲属间存在配偶竞争,雌蜂多次交配可能会有助于减少这种竞争^[27]。

寄生蜂为了适应外部环境和内部生理状态,产生多变的生殖行为策略。寄生蜂的生殖与其寄主密切相关,“寄主大小-质量 (Host size-quality)” 假说预测,寄生蜂在大型寄主上产较多雌性后代,而在小型寄主上产较多雄性后代^[65],如豆象金小蜂^[66]。此外,内部生理状态如交配与否也会影响寄生蜂的生殖行为,如蚜小蜂科一些种类,未交配雌蜂将卵产到已被同种寄生的寄主体内,造成重寄生,其后代为雄性;交配雌蜂则将卵产到未被寄生的寄主体内,其后代为雌性^[67]。还有一些蚜小蜂将受精卵产到蜡蚧类寄主体内,且发育为雌性后代,而将未受精卵产到鳞翅目类寄主体内,且发育为雄性后代^[68]。

对寄生蜂生殖行为的研究具有重要理论意义,也可为探索将调控寄生蜂生殖行为运用于生物防治的关键技术奠定基础,从而提高释放寄生蜂防控重要农林害虫的效果^[69-70]。同时,可以利用现代生物技术和先进分析仪器,从寄生蜂的生理、生化、遗传和神经等多方面着手,更进一步地揭示寄生蜂生殖行为的内在机制,为寄生蜂行为调控技术的开发与利用提供新思路、新方法和新技术。

参考文献:

- [1] 秦玉川. 昆虫行为学导论[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
- [2] 黄维亚, 周江, 罗庆怀, 等. 昆虫护幼行为的研究进展[J]. 湖南农业科学, 2016(9): 107-110.
- [3] 陈福寿, 王燕, 郭九惠, 等. 半闭弯尾姬蜂羽化、交配及产卵行为观察[J]. 环境昆虫学报, 2010, 32(1): 132-135.
- [4] Dowell R V, Horn D J. Mating behavior of *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae) [J]. BioControl, 1975, 23(3): 271-273.
- [5] Simser D H, Coppel H C. Courtship and mating behavior of *Brachymeria lasus* (Hymenoptera: Chalcididae), an imported gypsy moth parasitoid [J]. BioControl, 1980, 25(4): 349-355.
- [6] Cheng L L, Howard R W, Campbell J F. Mating Behavior of *Cephalonomia tarsalis* (Ashmead) (Hymenoptera: Beth-

- ylidae) and the effect of female mating frequency on offspring production[J]. *Journal of Insect Behavior*, 2004, 17(2): 227-245.
- [7] 柏天琦, 杨硕媛, 谷星慧, 等. 烟蚜茧蜂的交配行为研究[J]. *南方农业学报*, 2017, 48(9): 1605-1610.
- [8] Kajita H. Mating and oviposition of three *Encarsia* species (Hymenoptera: Aphelinidae) on the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1989, 24(1): 11-19.
- [9] 夏诗洋, 孟玲, 李保平. 聚寄生性蝶蛹金小蜂雌蜂体型大小对产卵策略的影响[J]. *昆虫学报*, 2012, 55(9): 1069-1074.
- [10] Collatz J, Tolasch T, Steidle J L. Mate finding in the parasitic wasp *Cephalonomia tarsalis* (Ashmead): More than one way to a female's heart [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2009, 35(7): 761-768.
- [11] Itadani H, Ueno T. Chemically mediated mate finding of the polyphagous solitary parasitoid *Itopectis naranyae* (Hymenoptera: Ichneumonidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2014, 107(1): 288-294.
- [12] 原建强, 李欣. 半闭弯尾姬蜂性比的影响因素研究[J]. *河南农业大学学报*, 2008, 42(3): 334-336.
- [13] Balas M T, Lee M H, Werren J H. Distribution and fitness effects of the son-killer bacterium in *Nasonia* [J]. *Evolutionary Ecology*, 1996, 10(6): 593-607.
- [14] 徐海云, 杨念婉, 万方浩. 寄生蜂的外竞争和内竞争作用[J]. *中国生物防治学报*, 2014, 30(4): 546-551.
- [15] Godfray H C J. Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology [J]. *Environmental Entomology*, 1994, 24(2): 483-484.
- [16] Gu H, Dorn S. Mating system and sex allocation in the gregarious parasitoid *Cotesia glomerata* [J]. *Animal Behaviour*, 2003, 66(6): 259-264.
- [17] Mdortde F, Adel M, Rrdo N, et al. Behavioural evidence for a female sex pheromone in *Cotesia flavipes* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Physiological Entomology*, 2004, 29(2): 183-187.
- [18] Ardeh M J, Jong P W D, Loomans A J M. Inter- and intraspecific effects of volatile and nonvolatile sex pheromones on males, mating behavior, and hybridization in *Eretmocerus mundus* and *E. eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2004, 17(6): 745-759.
- [19] 刘万学, 苑士涛, 万方浩, 等. 棉铃虫齿唇姬蜂室内交配行为及影响因素的研究[J]. *中国生物防治学报*, 2007, 23(1): 14-18.
- [20] Pérez-Lachaud G. Reproductive costs of mating with a sibling male: Sperm depletion and multiple mating in *Cephalonomia hyalinipennis* [J]. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 2010, 137(1): 62-72.
- [21] Steiner S M, Kropf C, Graber W, et al. Antennal courtship and functional morphology of tyloids in the parasitoid wasp *Syrphoctonus tarsatorius* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Diplazontinae) [J]. *Arthropod Structure and Development*, 2010, 39(1): 33-40.
- [22] 杨忠岐. 膜翅目 [M]. 香港: 香港天则出版社, 1992.
- [23] Waage J K. Sex ratio and population dynamics of natural enemies—Some possible interactions [J]. *Annals of Applied Biology*, 1982, 101(1): 159-164.
- [24] 宋波, 彭艳琼, 杨赵雄, 等. 钝叶榕 (*Ficus curtipes*) 非传粉小蜂交配行为 [J]. *生态学报*, 2008, 28(2): 595-601.
- [25] Grillenberger B K, Zande L V D, Bijlsma R, et al. Reproductive strategies under multiparasitism in natural populations of the parasitoid wasp *Nasonia* (Hymenoptera) [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2009, 22(3): 460-470.
- [26] 王金耀, 屈振刚. 管侧沟茧蜂寄生行为生物学特性研究[J]. *华北农学报*, 2007, 22(2): 149-151.
- [27] Ridley M. Clutch size and mating frequency in parasitic Hymenoptera [J]. *American Naturalist*, 1993, 142(5): 893-910.
- [28] 孙芳, 陈中正, 段毕升, 等. 蝇蛹金小蜂的交配行为及雄蜂交配次数对雌蜂繁殖的影响 [J]. *生态学报*, 2013, 33(14): 4354-4360.
- [29] Ruther J, Homann M, Steidle J L M. Female-derived sex pheromone mediates courtship behaviour in the parasitoid *Lariophagus distinguendus* [J]. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 2000, 96(3): 265-274.
- [30] 王振营, 周大荣, Hasan S A. 玉米螟赤眼蜂的产卵行为研究 [J]. *中国生物防治学报*, 1996, 12(4): 145-149.
- [31] 吴华. 管氏肿腿蜂个体发育、产卵行为及寄主选择性研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2012.
- [32] 谢正华, 周祖基, 杨伟, 等. 寄生经历对川硬皮肿腿蜂寄主搜索行为的影响 [J]. *应用昆虫学报*, 2006, 43(4): 520-523.
- [33] 武辉, 王小艺, 李孟楼, 等. 白蜡吉丁肿腿蜂的生物学和生态学特性及繁殖技术研究 [J]. *昆虫学报*, 2008, 51(1): 46-54.
- [34] 张晓岚, 孟玲, 李保平. 菜粉蝶蛹体型大小对蝶蛹金小蜂后代数量、性比及体型大小的影响 [J]. *生态学杂志*, 2009, 28(4): 677-680.
- [35] Pexton J J, Mayhew P J. Clutch size adjustment, information use and the evolution of gregarious development in parasitoid wasps [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2005, 58(1): 1739-1747.
- [36] 尚玉昌. 行为生态学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 1998: 63-353.
- [37] Resh V H, Carde R T. *Encyclopedia of insects* [M]. New York: Academic Press, 2003: 848-850.
- [38] Costa J T. *The other insect societies* [M]. Cambridge: Harvard University Press, 2006.
- [39] Linksvayer T A, Wade M J. The evolutionary origin and elaboration of sociality in the aculeate Hymenoptera;

- Maternal effects, sib-social effects, and heterochrony [J]. Quarterly Review of Biology, 2005, 80 (3) : 317-336.
- [40] Kölliker M, Vancassel M. Maternal attendance and the maintenance of family groups in common earwigs (*Forficula auricularia*): A field experiment [J]. Ecological Entomology, 2007, 32 (1) : 24-27.
- [41] Hardy I C W, Blackburn T M. Brood guarding in a bethylid wasp [J]. Ecological Entomology, 1991, 16 (1) : 55-62.
- [42] Hu Z, Zhao X, Li Y, et al. Maternal care in the parasitoid, *Sclerodermus harmandi* (Hymenoptera: Bethyridae) [J]. PLoS One, 2012, 7 (12) : 1411.
- [43] 伍绍龙, 徐福元, 李保平, 等. 管氏肿腿蜂雌性抚育中幼虫转移行为的启动和节律 [J]. 昆虫学报, 2013, 56 (4) : 392-397.
- [44] 伍绍龙, 周志成, 彭曙光, 等. 管氏肿腿蜂抚育行为的代价和收益 [J]. 中国生物防治学报, 2017, 33 (1) : 39-43.
- [45] 黄维亚, 李莉. 管氏肿腿蜂抚育行为有利于子代生长发育 [J]. 昆虫学报, 2017, 60 (4) : 441-449.
- [46] 陆剑锋, 邱鸿贵, 邱中良, 等. 啮小蜂视觉和触角在交配中的作用观察 [J]. 昆虫天敌, 2005, 27 (1) : 15-20.
- [47] 辛星. 椰心叶甲啮小蜂复眼和触角对其交配和寄生行为的影响 [D]. 海口: 海南大学, 2010.
- [48] Eller F J, Bartelt R J, Jones R L, et al. Ethyl (Z)-9-hexadecenoate a sex pheromone of *Syndipnus rubiginosus*, a sawfly parasitoid [J]. Journal of Chemical Ecology, 1984, 10 (2) : 291-300.
- [49] Ruther J, Stahl L M, Steiner S, et al. A male sex pheromone in a parasitic wasp and control of the behavioral response by the female's mating status [J]. Journal of Experimental Biology, 2007, 210 (12) : 2163-2169.
- [50] Howard R W. Comparative analysis of cuticular hydrocarbons from the ectoparasitoids *Cephalonomia waterstoni* and *Laelius utilis* (Hymenoptera: Bethyridae) and their respective hosts, *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Cucujidae) and *Trogoderma variabile* (Coleoptera: Dermestidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1992, 85 : 317-325.
- [51] 刘雨芳. 昆虫性信息素及其对昆虫生殖行为的调节 [J]. 中山大学研究生学刊 (自然科学与医学版), 1996, 17 (1) : 72-77.
- [52] Finidori-Logli V, Bagnères A G, Erdmann D, et al. Sex recognition in *Diglyphus isaea* walker (Hymenoptera: Eulophidae): Role of an uncommon family of behaviorally active compounds [J]. Journal of Chemical Ecology, 1996, 22 (11) : 2063-2079.
- [53] Pompanon F, Schepper B D, Mourer Y, et al. Evidence for a substrate-borne sex pheromone in the parasitoid wasp *Trichogramma brassicae* [J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23 (5) : 1349-1360.
- [54] Field S A, Keller M A. Alternative mating tactics and female mimicry as post-copulatory mate-guarding behaviour in the parasitic wasp *Cotesia rubecula* [J]. Animal Behaviour, 1993, 46 (6) : 1183-1189.
- [55] Metzger M, Fischbein D, Auguste A, et al. Synergy in information use for mate finding: Demonstration in a parasitoid wasp [J]. Animal Behaviour, 2010, 79 (6) : 1307-1315.
- [56] Li L, Liu Z D, Sun J H. Olfactory cues in host and host-plant recognition of a polyphagous ectoparasitoid *Scleroderma guani* [J]. BioControl, 2015, 60 (3) : 307-316.
- [57] 王振吉, 沈慧. 3 种寄生蜂的交配行为 [J]. 河北师范大学学报 (自然科学版), 2013, 37 (3) : 287-291.
- [58] Grenier S, Pintureau B, Heddi A, et al. Successful horizontal transfer of *Wolbachia* symbionts between *Trichogramma* wasps [J]. Proceeding Royal Society London B, 1998, 265 : 1441-1445.
- [59] Huigens M E, Luck R F, Klaassen R H G, et al. Infectious parthenogenesis [J]. Nature, 2000, 405 : 178-179.
- [60] Vavre F, Girin C, Boulétreau M. Phylogenetic status of a fecundity-enhancing *Wolbachia*, that does not induce thelytoky in *Trichogramma* [J]. Insect Molecular Biology, 1999, 8 (1) : 67-72.
- [61] 刘兴平, 彭接辉, 何海敏, 等. 多次交配对昆虫适应性的影响 [J]. 江西农业大学学报, 2008, 30 (4) : 592-600.
- [62] Chevrier C, Bressac C. Sperm storage and use after multiple mating in *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. Journal of Insect Behavior, 2002, 15 (3) : 385-398.
- [63] 长有德, 康乐. 昆虫在多次交配与精子竞争格局中的雌雄对策 [J]. 昆虫学报, 2002, 45 (6) : 833-839.
- [64] Boomsma J J. Split sex ratios and queen-male conflict over sperm allocation [J]. Proceedings of the Royal Society B (Biological Sciences), 1996, 263 (1371) : 697-704.
- [65] Charnov E L, Los-Den Hartogh R L, Jones W T, et al. Sex ratio evolution in a variable environment [J]. Nature, 1981, 289 : 27-33.
- [66] Campan E, Benrey B. Behavior and performance of a specialist and a generalist parasitoid of bruchids on wild and cultivated beans [J]. Biological Control, 2004, 30 (2) : 220-228.
- [67] Flanders S E. Differential host relations of the sexes in parasitic hymenoptera [J]. Entomologia Experimentalis Et Applicata, 1959, 2 (2) : 125-142.
- [68] Kerkut G A, Gilbert L I. Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Vol. 6. Nervous system; Sensory [J]. International Journal of Biochemistry, 1985, 17 (11) : 1280-1281.
- [69] 向玉勇, 张帆. 赤眼蜂在我国生物防治中的应用研究进展 [J]. 河南农业科学, 2011, 40 (12) : 20-24.
- [70] 康育光, 李捷, 赵飞, 等. 国内斑潜蝇寄生蜂的研究进展 [J]. 山西农业科学, 2011, 39 (1) : 95-98.