

靶标寄主害虫提取物驯化对松毛虫赤眼蜂 寄主选择偏好的影响

张柱亭^{1*}, 英美^{2*}, 周金成^{2**}, 董辉^{2**}

(1. 凯里学院, 凯里 556011; 2. 沈阳农业大学植物保护学院, 沈阳 110866)

摘要: 柞蚕卵繁育的松毛虫赤眼蜂已被用于防治多种鳞翅目害虫。为改善雌蜂对害虫的嗜好性, 本研究以亚洲玉米螟卵、幼虫和雌蛾腹部提取液及正己烷对照溶液, 在孤雌产雌品系和两性品系子代蜂幼期及羽化前期施加气味刺激, 调查子代雌蜂对玉米螟卵的选择偏好。结果发现, 对照组孤雌产雌品系雌蜂对玉米螟卵选择率显著高于两性品系; 经提取液驯化的两性品系雌蜂对玉米螟卵选择率显著高于对照; 雌蛾腹部提取液处理的两性品系雌蜂对玉米螟卵的选择率和瞬时选择倾向最高, 但不同提取液对孤雌产雌品系雌蜂的选择率和瞬时选择倾向无显著影响; 提取液和蜂品系对雌蜂卵块驻留时间无显著影响。本研究将为改善寄生蜂对寄主害虫的靶向性提供参考。

关键词: 松毛虫赤眼蜂; 寄主偏好; 孤雌生殖; 化学遗传假说; 规模化繁育

中图分类号: S476.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9261(2021)01-0070-07

Effects of Acclimatization to the Extracts from Target Pest on Host Preference of *Trichogramma dendrolimi*

ZHANG Zhuting^{1*}, YING Mei^{2*}, ZHOU Jincheng^{2**}, DONG Hui^{2**}

(1. Kaili University, Kaili 556011, China; 2. College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: The egg parasitoid, *Trichogramma dendrolimi*, successfully mass-reared on the factitious eggs of Chinese oak silk moth, *Antheraea pernyi*, has been widely used as an effective biological control agent against multiple lepidopteran pests. However, the preference of *T. dendrolimi* for the target host pest will decline as the wasps are reared on *A. pernyi* eggs for a long time. This study aimed to examine the preference of both bisexual *Wolbachia*-uninfected and thelytokous *Wolbachia*-infected lines of *T. dendrolimi* for the target pest eggs. The *T. dendrolimi* offspring was treated by the odour of the extracts of *Ostrinia furnacalis* eggs, larvae, and abdomen scales. The host selection of treated offspring wasps was investigated between *A. pernyi* eggs and *O. furnacalis* eggs. The results showed that, in the control group, thelytokous females showed a higher preference for *O. furnacalis* eggs than bisexual females. Regardless of different extract, the bisexual females treated by the extracts exhibited higher preference for *O. furnacalis* eggs than the control females. The bisexual females treated by the extract of the abdominal scales of *O. furnacalis* female moths showed the highest selection and instantaneous preference for *O. furnacalis* eggs. However, the selection rate and instantaneous preference of thelytokous females were not influenced by the extracts. The residence duration of females was not affected by *Trichogramma* line and the extracts. The results provide a new insight in the improvement of the control efficacy of mass-reared *T. dendrolimi* wasps on the target pest.

收稿日期: 2020-05-21

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0300704); 凯里学院博士专项(BS201339)

作者简介: *共同第一作者, 张柱亭, 博士, 副教授, E-mail: zhangzhuting120@163.com; 英美, 本科生, E-mail: 1106898909@qq.com。 **通信作者, 周金成, 博士, 讲师, E-mail: parasitoidswasp@163.com; 董辉, 博士, 副教授, E-mail: biocontrol@163.com。

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.01.002

Key words: *Trichogramma dendrolimi*; host preference; parthenogenesis; chemical legacy hypothesis; mass-rearing

松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 是一种被广泛应用于防治多种鳞翅目害虫的卵期寄生蜂^[1,2]。自 20 世纪 50 年代至今,我国逐渐形成了一套以柞蚕卵 *Antheraea pernyi* 为替代寄主的大卵繁育技术体系^[3-5]。柞蚕卵繁育松毛虫赤眼蜂具有繁蜂效率高、寄主易于获得、便于贮藏和运输等优点。然而,柞蚕卵育出的松毛虫赤眼蜂在规模化生产的各个环节中均长期脱离其自然寄主,因而缺乏自然寄主的嗜好性刺激和联系性学习,对田间自然寄主的定位、搜寻和识别能力存在衰退风险,导致赤眼蜂可能只“认识”其替代寄主而“不认识”其自然寄主^[6]。因此,要想从根本上提高释放赤眼蜂的防效,首先应改善室内规模化繁育的松毛虫赤眼蜂对田间靶标寄主害虫的嗜好性。

寄生蜂的记忆和学习行为是影响其寄主选择行为的重要因子。寄生蜂可通过接受各种外界刺激,建立起对寄主昆虫的“联想”,在成长过程中逐步积累起新的行为模式。寄生蜂的学习行为不仅存在于成虫阶段,也可发生于幼期及羽化早期^[7]。这种动物的早期学习行为曾被广泛报道于脊椎动物中,如某些成年动物个体总是偏向于选择其出生地相似的环境,这种现象被称为出生地偏好诱导(Natal habitat preference inducing, NHPI)。在昆虫中最早的描述则见于“Hopkins 寄主选择原理”(Hopkins's host selection principle)。该理论认为昆虫幼期的经历会塑造成虫对化学气味的选择偏好^[8]。例如,以非自然寄主小蜡螟 *Meliphora grisella* 繁育的仓蛾姬蜂 *Venturia canescens* 对非自然寄主的嗜好程度显著提高^[9]。在该原理基础上,Corbet^[10]进一步提出了“化学遗赠假说”,认为寄生蜂在羽化过程中已经与寄主物质发生接触,而这种寄主栖境遗赠的化学信号将对寄生蜂随后的行为产生深远影响,即羽化条件作用(Emergence condition)。这种作用同样存在于赤眼蜂中,有学者发现一种赤眼蜂 *Trichogramma nrivela* 对不同寄主的嗜好性受其早期羽化经历的影响^[11]。Scholz^[12]则认为,要想充分发挥赤眼蜂的防治效果,就应该尽可能选取其目标害虫的卵作为饲养寄主。然而以自然寄主繁育赤眼蜂存在饲养成本高、产能不足及难以储存等诸多问题,以替代寄主大规模繁育赤眼蜂仍然是主要方式。在规模化繁育的过程中,如果能在赤眼蜂幼期或早期羽化阶段增加自然寄主的某些化学刺激,可能将改善子代蜂对自然寄主的靶向作用。

为改善柞蚕卵繁育的松毛虫赤眼蜂对自然寄主害虫的靶向作用,本研究以其主要目标害虫之一亚洲玉米螟为例,利用亚洲玉米螟卵、幼虫、雌蛾腹部的正己烷粗提取液,在松毛虫赤眼蜂寄生及子代羽化前分别施加不同提取液的气味刺激,比较处理后孤雌产雌品系和两性品系子代雌蜂对目标寄主(亚洲玉米螟)和替代寄主(柞蚕卵)的选择偏好。研究结果将为提高规模化繁育的天敌昆虫对目标害虫的靶向作用提供新的思路。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 由沈阳农业大学害虫生物防治研究室连代饲养,成虫通过无菌棉球蘸取 15% 蜂蜜水每日饲喂,以硫酸纸作为其产卵介质。玉米螟产卵后,将新鲜 1 日龄卵块剪下后备用。柞蚕 *Antheraea pernyi* 由辽宁省蚕业科学研究所(辽宁省凤城市)提供。柞蚕卵属于目前工厂化繁育赤眼蜂的中间寄主,为柞蚕雌蛾腹部解剖后获得的未受精剖腹卵。取羽化后 2 日龄的雌蛾剖腹卵,经无菌水漂洗并去除绿卵、病卵后备用。

本试验所使用松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* 品系分别为感染 *Wolbachia* 的产雌孤雌品系和未感染 *Wolbachia* 的两性品系。两种品系均来源于同一个自然种群,感染 *Wolbachia* 的产雌孤雌品系最初通过显微注射,将 *Wolbachia* 人工转染至未感染 *Wolbachia* 的两性生殖品系雌蜂后获得。

所有供试昆虫均在 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$, 相对湿度 $(70 \pm 5)\%$, 光周期 16L:8D 条件下饲养。

1.2 提取液的制备

本试验雌蜂预设 4 种提取液处理水平,分别为亚洲玉米螟卵提取液、幼虫提取液、成虫腹部提取液以及正己烷溶液对照。不同提取液的制备方法如下:

卵提取液：用毛刷将新鲜玉米螟卵块从产卵介质上刮下后称取 1 g，加正己烷溶液 50 mL 浸提 2 h，取上清液转移至-80 ℃低温保存备用。

蛾腹部提取液：取羽化后 2 日性成熟的玉米螟雌蛾腹部鳞片，称取 10 g 鳞片后加入正己烷溶液 50 mL 浸提 2 h，取上清液转移至-80 ℃低温保存备用。

幼虫提取液：取 3 龄玉米螟幼虫研磨后称取 10 g 幼虫匀浆，50 mL 浸提 2 h，取上清液转移至-80 ℃低温保存备用。

正己烷溶液：取 20 mL 正己烷溶液作为对照，置于-80 ℃低温保存备用。

1.3 试验设计

为使松毛虫赤眼蜂在幼期和羽化前期接触到不同提取液的气味，本试验取新鲜的柞蚕卵 50 粒置于玻璃试管内，接蜂前 1 h，用塑料雾化喷头分别将卵、幼虫、雌蛾腹部提取液及正己烷溶液约 1 mL 均匀喷涂于柞蚕卵卡表面。之后接入孤雌产雌品系或两性品系雌蜂约 100 头，寄生 24 h 后移出雌蜂。待柞蚕卵内子代蜂羽化前 24 h（发育 14 d）时，再次在寄生柞蚕卵块表面均匀喷涂相应提取液或正己烷溶液，使初羽化的子代蜂能充分接触到提取液的气味。

本试验采用改装的“Y”形管检验雌蜂对寄主的选择性。“Y”形管（臂长 6 cm，内径 0.8 cm，夹角 75°）分别与空气泵、加湿器、流量计相连接，直型臂（管长 5 cm）不接任何装置，该区是空气混合通过的区域，直管管口引入的雌蜂在此区域接触亚洲玉米螟卵和柞蚕卵的气味源。“Y”形管两臂用于随机放置亚洲玉米螟卵块或柞蚕卵，本试验采用的空气流速为 200 mL/min。根据赤眼蜂趋光性强的特点，光源保持在直通区域的正上方，以避免干扰试验结果。

试验每次于直通区接入 1 头雌蜂，在“Y”型玻璃管两臂各放置 1 粒柞蚕卵和 1 块玉米螟卵块，并使气流由两臂流向直通臂。接入雌蜂后开始计时，观察 300 s 内雌蜂选择寄主的类型、时间和寄主驻留累积时间。300 s 内未选择寄主的雌蜂则被视为无效重复，更换雌蜂重新开始试验。每测 1 头雌蜂后用无水乙醇擦拭各区域后自然晾干，再开始下一头雌蜂的测试。试验每测试 1 头雌蜂则交替更换 Y 型玻璃管两臂内的寄主卵类型，以避免因两臂结构、气流流量的微小差异带来的试验误差。试验共设提取液处理类型和雌蜂品系两因素，共 8 组处理水平，每处理水平重复观察 20 头雌蜂。

统计每头雌蜂对靶标寄主卵（亚洲玉米螟卵）和替代寄主卵（柞蚕卵）的选择比例，并记录对靶标寄主卵的选择时间，以及选择靶标寄主后雌蜂在靶标寄主卵块上的单次驻留时间。

1.4 数据统计与分析

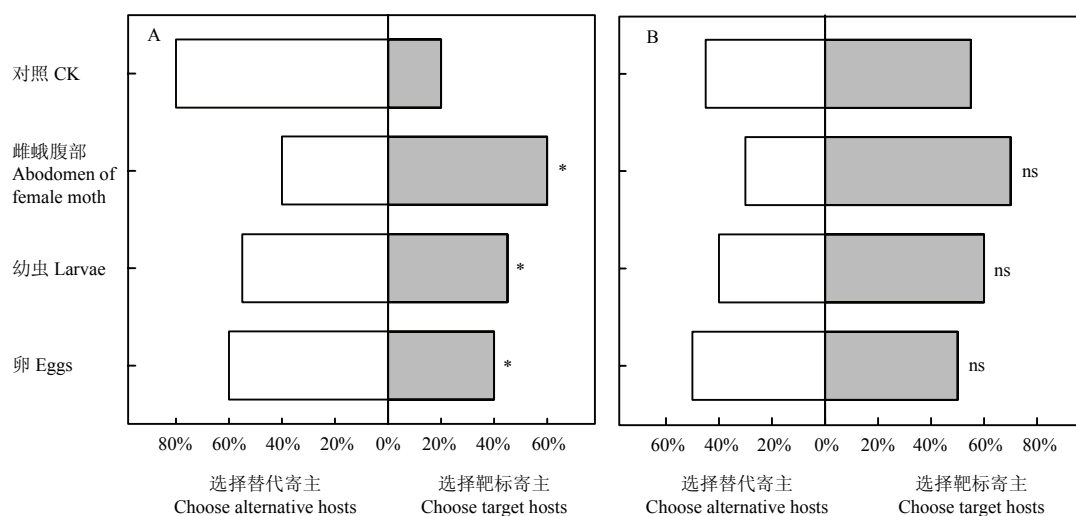
因数据不满足方差同质性假定，本研究采用非参数检验中的符号单尾测验（One side sign test）分别检验了不同提取液驯化的雌蜂对靶标寄主卵的选择比例是否显著高于对照组。为检验长期饲养对孤雌产雌品系和两性品系雌蜂寄主嗜好性的影响，采用符号双尾测验（Two side sign test）分析了对照组孤雌产雌品系和两性品系雌蜂间对靶标寄主卵选择比例的差异。为比较不同提取液对雌蜂对目标寄主的靶向性改善效果，不同提取液处理的同品系雌蜂对靶标寄主卵的选择比例差异也采用符号双尾测验进行检验^[12]。

随接蜂时间的延长，雌蜂对选择靶标寄主卵的累积风险采用考克斯比例风险模型（Cox's cumhazed risk model）进行分析^[14]。采用广义线性模型（Generalized linear model）分析不同驯化处理和雌蜂品系对雌蜂在靶标卵块驻留时间的影响。为满足模型正态性和方差同质性假定，模型选用伽马分布（Gamma distribution），以避免统计学第二类错误。不同处理组下试验指标间的多重比较采用 Tukey-HSD 法进行检验^[12]。本试验所得数据均使用 R 统计软件进行分析^[15]，差异显著水平设定为 0.05。

2 结果与分析

符号检验结果表明，对照组孤雌产雌品系雌蜂（55.00%）对靶标寄主的选择性显著高于对照组两性生殖品系雌蜂（20.00%）。单尾测验表明，分别经玉米螟卵、幼虫和雌蛾腹部提取液驯化的两性生殖品系雌蜂（卵：40.00%， $P=0.032$ ；幼虫：45.00%， $P=0.010$ ；雌蛾腹部：60.00%， $P<0.001$ ）对靶标寄主卵的选择比例均显著高于对照组雌蜂（20.00%）（图 1A）。分别经玉米螟卵、幼虫和雌蛾腹部提取液驯化的孤雌产雌品系雌蜂（卵：50.00%， $P=0.75$ ；幼虫：60.00%， $P=0.41$ ；雌蛾腹部：70.00%， $P=0.13$ ）对靶

标寄主卵的选择比例与对照组雌蜂（55.00%）相比均无显著差异（图 1B）。不同提取液驯化的同品系雌蜂中，雌蛾腹部提取液驯化的两种品系雌蜂对靶标寄主卵的选择比例均最高，但与幼虫和卵提取液相比均无显著差异（图 1）。



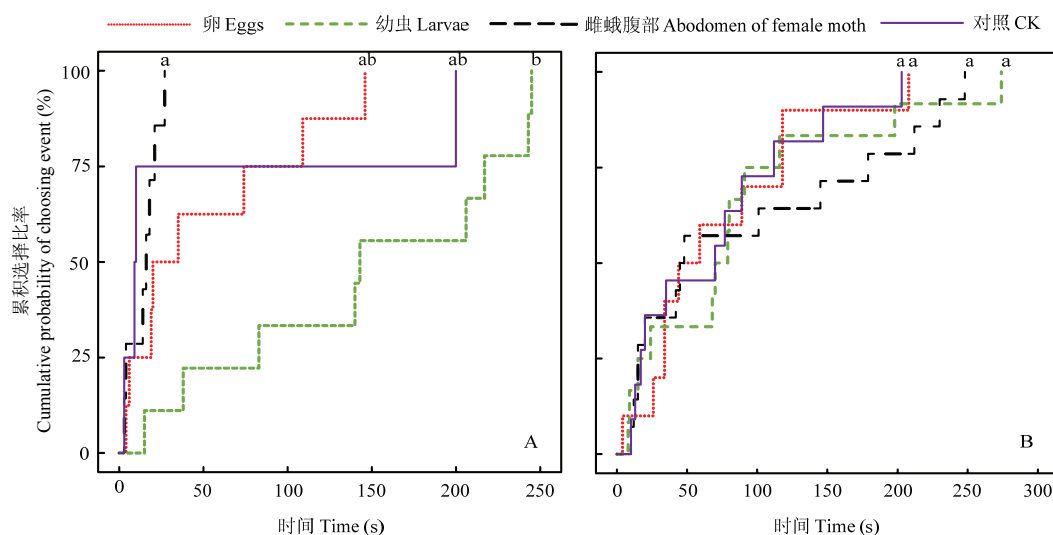
注：“*”表示提取液处理的雌蜂对靶标寄主卵的选择率显著高于对照组雌蜂， $P < 0.05$ ；“ns”表示无显著差异。

Note: “*” indicated that the selection proportion of target host eggs treated by the extract was significantly higher than that of the control, $P < 0.05$, “ns” indicated insignificant difference.

图 1 不同提取液处理的两性品系 (A) 和孤雌产雌品系 (B) 雌蜂对替代寄主和靶标寄主的选择比例

Fig. 1 The selection proportion of bisexual (A) and thelytokous (B) females treated by different extracts on alternative and target host eggs

考克斯比例风险模型分析表明，雌蜂对靶标寄主的选择倾向受雌蜂品系和提取液类型的交互作用影响 ($\chi^2 = 10.18$, $P = 0.017$)。在两性生殖品系雌蜂中，雌蛾腹部提取液驯化的雌蜂选择靶标寄主的时间最短（选择中位时间：16.00 s；瞬时选择风险：2.95%/s），显著短于幼虫提取液驯化的雌蜂（143.00 s, 0.31%/s; $z = 3.30$, $P = 0.0049$ ），但与卵提取液和对照组雌蜂的选择倾向（卵：27.50 s, 1.22 %/s, $z = 1.56$, $P = 0.40$; CK: 19.50 s, 1.36%/s, $z = 1.09$, $P = 0.69$ ）相比均无显著差异（图 2A）。而在孤雌产雌品系雌蜂中，不



注：不同小写字母表示不同提取液处理的雌蜂瞬时选择风险的差异显著性。

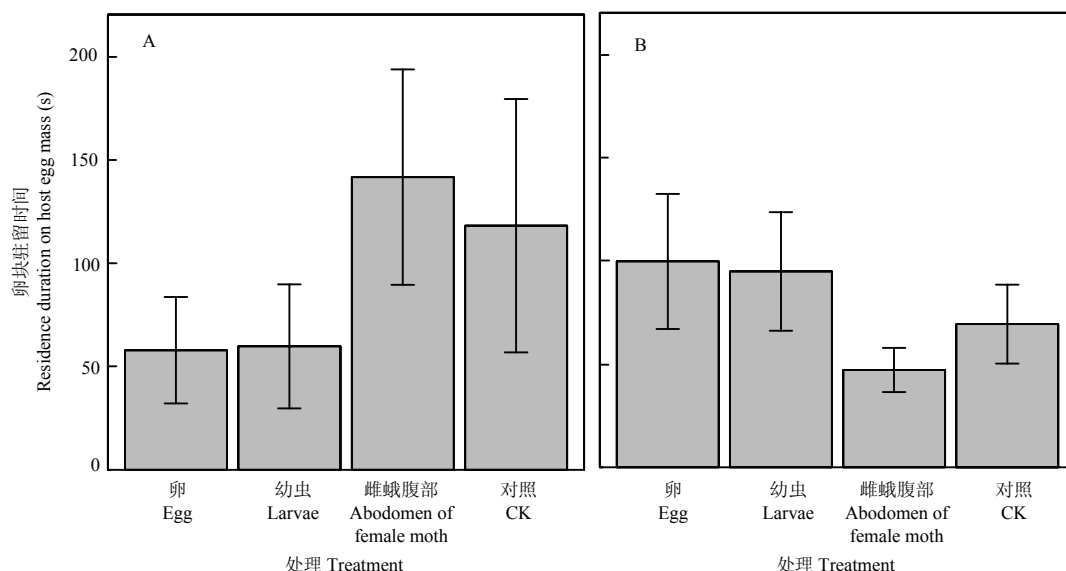
Note: Different lowercase letters indicated the significant differences of instantaneous choosing risk of females treated by different extracts.

图 2 不同提取液处理的两性生殖品系 (A) 和孤雌产雌品系 (B) 雌蜂对靶标寄主的累积选择比率

Fig. 2 The cumulative probability of choosing target host eggs by bisexual (A) and thelytokous (B) females treated with different extracts

同提取液类型对雌蜂选择倾向均无显著影响 ($\chi^2=1.02$, $P=0.80$), 卵提取液、幼虫提取液、雌蛾腹部提取液和正己烷对照处理的雌蜂选择中位时间分别为 51.50 s、74.50 s、46.50 s 和 70.00 s, 瞬时选择风险分别为 1.14%/s、0.92%/s、0.84%/s 和 1.22%/s (图 2B)。

雌蜂在靶标寄主卵块的驻留时间均不受雌蜂品系 ($\chi^2=0.36$, $P=0.55$)、提取液类型 ($\chi^2=0.031$, $P=0.99$) 以及两因素间的交互作用影响 ($\chi^2=7.69$, $P=0.053$)。卵提取液、幼虫提取液、雌蛾腹部提取液和正己烷对照处理的两性生殖品系雌蜂的卵块驻留时间分别为 57.88 s、59.78 s、141.71s 和 118.25 s (图 3A)。卵提取液、幼虫提取液、雌蛾腹部提取液和正己烷对照处理的孤雌产雌品系雌蜂的卵块驻留时间分别为 99.90 s、95.01 s、47.21 s 和 69.45 s (图 3B)。



注：误差柄表示标准误差。Note: The errorbars indicated the standard errors.

图 3 不同提取液处理的两性生殖品系 (A) 和孤雌产雌品系 (B) 雌蜂的卵块驻留时间

Fig. 3 The residence duration of bisexual (A) and thelytokous (B) females treated by different extracts

3 讨论

本研究发现, 未经提取液处理的对照组两性生殖雌蜂对替代寄主柞蚕卵的偏好性较高 (图 1A), 而孤雌产雌生殖的雌蜂对柞蚕卵和亚洲玉米螟卵的选择未表现出显著偏好性 (图 1B)。这说明长期以替代寄主饲养的两性生殖的松毛虫赤眼蜂对替代寄主已产生依赖, 结果支持 “Hopkins 寄主选择原理” 及化学遗赠假说。而孤雌产雌品系雌蜂未表现出对替代寄主的嗜好性, 这可能与其体内受 *Wolbachia* 感染有关。

一些研究发现, *Wolbachia* 感染的赤眼蜂对寄主的评估和选择能力下降, 导致雌蜂无法通过判断寄主卵的质量, 进而未表现寄生偏好。这种现象可由两种假说解释: (1) 记忆剥夺假说 (Memory retention hypothesis)。有研究发现 *Wolbachia* 削弱了宿主赤眼蜂的记忆能力, 使得寄生蜂 “遗忘” 之前的学习经验, 进而降低其对寄主质量的判断能力^[16]。这可能与 *Wolbachia* 对宿主中枢神经组织的侵染有关。病原学检测发现, *Wolbachia* 可侵染果蝇的脑组织^[17,18]及丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 头部^[19]。在本研究中, *Wolbachia* 诱导的赤眼蜂记忆机能衰退可能使雌蜂遗忘了幼期寄主信息, 导致其未能表现出对柞蚕卵的嗜好性。(2) 感知功能衰退。感知功能的衰退将使宿主雌蜂对寄主识别及评估能力下降^[20]。有研究发现 *Wolbachia* 对拟澳洲赤眼蜂 *T. confusum* 嗅觉反应存在负面影响, 而感染 *Wolbachia* 的松毛虫赤眼蜂雌蜂对米蛾卵提取物的嗅觉反应下降^[21]。本研究揭示了长期以替代寄主饲养的两性品系松毛虫赤眼蜂对替代寄主表现出依赖性和嗜好性, 对田间自然寄主的寄生功能存在衰退风险, 而孤雌产雌赤眼蜂在寄主选择偏好上存在天然的 “缺陷”。

在两性生殖的松毛虫赤眼蜂中, 利用亚洲玉米螟的不同提取物可显著改善雌蜂对玉米螟卵的嗜好性。

有学者用香草素刺激幼虫期烟蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 后, 羽化后的成蜂会对香草素产生趋性^[22,23]。另一项研究则发现, 末龄幼虫阶段及羽化阶段的经历对烟蚜茧蜂的栖息地选择存在显著影响^[7]。一种姬小蜂 *Hyssopus pallidus* 幼期经过苹果提取液处理后, 成虫会表现出对相同气味的趋性^[22]。以黎豆夜蛾 *Anticarsia gemmatialis* 卵育出的短管赤眼蜂 *T. pretiosum* 在气味选择试验中, 总是偏好于选择黎豆夜蛾^[24]。柞蚕卵育出的松毛虫赤眼蜂寄生玉米螟卵后, 子代蜂对玉米螟卵的寄生偏好将得到改善, 且随饲养世代的增加, 对玉米螟卵的偏好也逐渐增强。然而以少量蓖麻蚕卵 *Philosamia cynthia* 驯化羽化早期的赤眼蜂并不能增强寄生蜂对蓖麻蚕卵的嗜好性^[6]。虽然以自然寄主饲养赤眼蜂能够使子代蜂保持对自然寄主的嗜好性, 但繁殖成本将成倍增加, 因此通过利用自然寄主提取物处理替代寄主繁育的子代蜂更具可行性。我们认为通过人为施加对赤眼蜂子代的化学馈赠信号, 使赤眼蜂在人工繁育条件下保持对寄主害虫的联想式经验, 可改善雌蜂在野外对目标害虫的靶向作用。

本研究还发现, 以雌蛾腹部提取液处理的雌蜂对玉米螟卵块的嗜好性最高。鳞翅目害虫的腹部是其生殖和代谢中心, 是性信息素的分泌部位, 同时也是雌蛾的抱卵部位, 因而对卵寄生蜂具有较强的吸引力。一些研究发现, 赤眼蜂可凭借鳞翅目昆虫的性信息素对寄主环境进行定向和搜寻^[25,26]。有些寄生蜂甚至通过性信息素找到性成熟的雌蛾, 通过搭乘雌蛾的“顺风车”, 找到其产卵场所^[27]。因此, 雌蛾腹部存在的各种信息素对赤眼蜂具有天然的吸引力, 使其更易于在幼期及羽化前期建立起对寄主害虫的联想式条件反射。

本研究利用行为学原理, 为改善规模化饲养的松毛虫赤眼蜂对田间害虫的靶向作用提供了新的思路, 并提供了初步研究结果。未来仍有必要围绕此方面开展更深入的研究, 例如寄主害虫粗提物的哪些有效成分有助于改善赤眼蜂对寄主害虫的嗜好性? 能否复合植物挥发物和寄主害虫提取物, 进一步增强赤眼蜂对寄主害虫的搜寻效率? 开展这些方面的研究, 将有助于解决目前规模化繁育赤眼蜂在田间应用中的瓶颈。

参 考 文 献

- [1] Liu Q Q, Zhou J C, Zhang C, *et al.* Co-occurrence of thelytokous and bisexual *Trichogramma dendrolimi* Matsumura (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in a natural population[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 17480.
- [2] Zhou J C, Dong Q J, Zhang T S, *et al.* Effect of wind time on the dispersal capacity of *Trichogramma dendrolimi* Matsumura (Hymenoptera Trichogrammatidae)[J]. Journal of Asia-Pacific Entomology, 2019, 22(3): 742-749.
- [3] 张俊杰, 阮长春, 臧连生, 等. 我国赤眼蜂工厂化繁育技术改进及防治农业害虫应用现状[J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(5): 638-646.
- [4] 武琳琳. 松毛虫赤眼蜂工厂化生产及田间应用技术研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2014.
- [5] Zhou J C, Liu Q Q, Wang Q R, *et al.* Optimal clutch size for quality control of bisexual and *Wolbachia*-infected thelytokous lines of *Trichogramma dendrolimi* Matsumura (Hymenoptera: Trichogrammatidae) mass reared on eggs of a substitutive host, *Antheraea pernyi* Guerin-Meneville (Lepidoptera: Saturniidae)[J]. Pest Management Science, 2020, DOI:10.1002/ps.5805.
- [6] 邱鸿贵, 邱中良, 沈伯钧, 等. 松毛虫赤眼蜂寄主偏爱可塑性的研究[J]. 昆虫天敌, 1999, 21(2): 49-54.
- [7] 张晨阳. 烟蚜茧蜂羽化前学习对成虫寄主选择行为的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [8] Hopkins A. Contribution to discussion[J]. Journal of Economic Entomology, 1917, 10: 92-93.
- [9] Thorpe W H, Jones F G W. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection[J]. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 1937, 124(834): 56-81.
- [10] Corbet S A. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis[J]. Ecological Entomology, 1985, 10(2): 143-153.
- [11] Bjorksten T A, Hoffmann A A. Effects of pre-adult and adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichogramma*[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1995, 76(1): 49-58.
- [12] Scholz B C G. Evaluation and selection of native egg parasitoids for bollworm management in Australian cotton (*Trichogramma australicum*, *Trichogramma carverae*, *Trichogrammatoidea bactrae*)[J]. Colloques de Linna, 1991, 56: 235-238.
- [13] 汤银才. R 语言与统计分析[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008.
- [14] Cox D R. Regression models and life tables[J]. The Journal of the Royal Statistical Society, Series B, 1972, 74: 187-220.
- [15] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing[EB/OL]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [2019-03-11].

<https://www.r-project.org/>.

- [16] Farahani H K, Ashouri A, Goldansaz S H, *et al.* Decrease of memory retention in a parasitic wasp: an effect of host manipulation by *Wolbachia*?[J]. Insect Science, 2017, 24: 569-583.
- [17] Strunov A, Kiseleva E, Gottlieb Y. Spatial and temporal distribution of pathogenic *Wolbachia* strain *Wmelpop* in *Drosophila melanogaster* central nervous system under different temperature conditions[J]. Journal Invertebrate Pathology, 2013, 114(1): 22-30.
- [18] Strunov A, Kiseleva E. *Drosophila melanogaster* brain invasion: pathogenic *Wolbachia* in central nervous system of the fly[J]. Insect Science, 2016, 23: 253-264.
- [19] Wang X X, Qi L D, Jiang R, *et al.* Incomplete removal of *Wolbachia* with tetracycline has two-edged reproductive effects in the thelytokous wasp *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae)[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 44014.
- [20] 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.
- [21] 张海燕. 赤眼蜂种间 *Wolbachia* 转染与生防潜力研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2009.
- [22] Gandolfi M, Mattiacci L, Dorn S. Preimaginal learning determines adult response to chemical stimuli in a parasitic wasp[J]. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 2003, 270(1533): 2623-2639.
- [23] Gutiérrez-Ibáñez C, Villagra C A, Niemeyer H M. Pre-pupation behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Haliday) and its consequences for pre-imaginal learning[J]. Naturwissenschaften, 2007, 94(7): 595-600.
- [24] Goulart M M P, de Freitas Bueno A, de Freitas Bueno R C O, *et al.* Host preference of the egg parasitoids *Telenomus remus* and *Trichogramma pretiosum* in laboratory[J]. Revista Brasileira De Entomologia, 2011, 55(1): 129-133.
- [25] Noldus L P J J, Lenteren J C V, Lewis W J. How *Trichogramma* parasitoids use moth sex pheromones as kairomones: orientation behaviour in a wind tunnel[J]. Physiological Entomology, 1991, 16(3): 313-327.
- [26] 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.
- [27] Huigens M E, Pashalidou F G, Qian M H, *et al.* Hitch-hiking parasitic wasp learns to exploit butterfly antiaphrodisiac[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(3): 820-825.

(责任编辑: 张莹)