

管侧沟茧蜂寄生对粘虫在玉米植株上分布位置选择性的影响

李 贞¹ 褚艳娜^{1,2} 李建成³ 路子云³ 张青文¹ 刘小侠^{1*}

(1. 中国农业大学植物保护学院昆虫学系, 北京 100193; 2. 中国农业科学院蜜蜂研究所, 北京 100093;

3. 河北省农林科学院植物保护研究所, 保定 071000)

摘要: 为明确管侧沟茧蜂 *Microplitis tuberculifer* 寄生对粘虫 *Mythimna separata* 在玉米植株上分布位置的影响及相关机理, 采用生物学观察法在温室和实验室内监测了被寄生与未被寄生的粘虫幼虫在玉米活体植株和离体叶片上的分布及管侧沟茧蜂结茧位置的变化。结果表明, 被管侧沟茧蜂寄生的粘虫幼虫在玉米叶片背面的平均分布比例为 36.29%, 显著高于未被寄生粘虫的 14.60%; 寄生后第 8 天开始, 被寄生粘虫在黄色叶片上的分布比例显著高于未被寄生粘虫; 非滞育和滞育条件下, 管侧沟茧蜂在玉米植株黄色叶片上的平均结茧数目分别为 19.3 个和 15.3 个, 显著高于绿叶上的 6.5 个和 4.7 个及土面上的 0.8 个和 0.7 个, 选择性试验发现湿度在结茧位置的选择中发挥着重要作用。研究表明, 管侧沟茧蜂可以通过调控寄主粘虫在玉米植株上的分布位置协助其找到合适的结茧位置。

关键词: 寄生蜂; 行为调控; 滞育; 选择性

Impact of parasitism by *Microplitis tuberculifer* on the distribution of *Mythimna separata* on corn

Li Zhen¹ Chu Yanna^{1,2} Li Jiancheng³ Lu Ziyun³ Zhang Qingwen¹ Liu Xiaoxia^{1*}

(1. Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. Institute of Apicultural Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100093, China; 3. Institute of Plant Protection, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Baoding 071000, Hebei Province, China)

Abstract: To detect the impact of parasitism by *Microplitis tuberculifer* (Wesmael) on the distribution of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) on corn plant and explore the relevant mechanism underlying it, biological investigation was adopted to record the distribution of parasitized and unparasitized *M. separata* on live corn plants and detached leaves in the green house and laboratory. The preference of cocoon position selected by *M. tuberculifer* was recorded meanwhile. The results showed that, 36.29% of *M. separata* larvae parasitized by *M. tuberculifer* were distributed on the abaxial blade of corn leaves which was notably higher than the 14.6% of unparasitized ones; more and more parasitized *M. separata* larvae were detected on the yellow leaves of corn plant than the unparasitized ones from the 8th day after parasitized. Under the nondiapause and diapause conditions, the number of *M. tuberculifer* cocoons pupated on yellow leaves was, respectively, 19.3 and 15.3, which were significantly higher than those on green leaves (6.5 and 4.7) and in soil (0.8 and 0.7). Selection test suggested that humidity was an important factor for the position selection of *M. tuberculifer* to cocoon. The results indicated that *M. tuberculifer* could modify host behavior for finding suitable position to habitat and cocoon.

Key words: parasitoid wasp; behavior modification; diapause; selection preference

释放天敌是一项重要的生物防控措施,它利用生物物种间本能的竞争、捕食和偏害关系,以一种或一类生物抑制另一种或另一类生物,并可通过食物链的延续效应遏制有害生物的猖獗泛滥、维持农田生态系统平衡(张礼生和陈红印,2016),这种安全、省力、环境友好的虫害防控方法已经成为农田害虫综合治理的重要组成部分。作为一类优势天敌昆虫,伴随着产业化繁殖与生产的发展,寄生蜂在农林害虫生物防控中发挥着日益重要的作用(万方浩等,1999)。

寄生蜂可以准确定位寄主并完成寄生过程(Li et al., 2015),同时可以通过分泌毒液和携带病毒等途径影响寄主昆虫体内的生理代谢及免疫反应(Asgari & Rivers, 2011),实现对害虫生长发育及取食行为的控制,降低虫害并抑制害虫种群数量(Pennacchio & Strand, 2006)。与捕食性天敌不同,寄生蜂一般不会立即杀死和取食猎物,而是通过麻痹和“操控”寄主的生理和行为来为其后代提供食物来源、增强自身扩散能力或寻找适宜生境躲避天敌,以提高其生态适应性(Eberhard, 2000; Poton et al., 2006; Weinersmith et al., 2017)。寄生蜂对寄主的行为调控作用是影响二者互作关系和协同进化的重要因子(Poulin, 1995; Libersat & Gal, 2013)。

管侧沟茧蜂 *Microplitis tuberculifer* 又名瘤侧沟茧蜂,属膜翅目茧蜂科,在我国由北至南多省市均有分布,是鳞翅目夜蛾科害虫的重要内寄生蜂。管侧沟茧蜂寄主广泛,可以寄生斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*、甜菜夜蛾 *S. exigua*、甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和粘虫 *Mythimna separata* 等害虫的低龄幼虫,田间自然寄生率可达20%~30%(屈振刚等, 2005; 王金耀和屈振刚, 2007)。管侧沟茧蜂寄生会导致寄主幼虫的取食量显著降低、发育历期延长、无法化蛹,最终于寄生蜂出茧后死亡(屈振刚等, 2005; Chu et al., 2014)。另外,本课题组前期研究发现,中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 可以通过调控寄主行为协助其找到合适的结茧位置以保护自身的种群繁衍,扩大防控效应(Luo et al., 2013)。但目前关于管侧沟茧蜂寄生对寄主昆虫的行为调控及相关机制的研究尚未见报道。因此,基于前期研究,本试验在温室和实验室内采用生物学观察法监测管侧沟茧蜂寄生对粘虫幼虫生境位置选择性的影响,以期为揭示管侧沟茧蜂对

寄主昆虫的行为调控作用提供研究基础,并为指导田间管侧沟茧蜂的合理应用提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

供试玉米:玉米品种为中金368,购自中国农业大学农学院,种子播于直径为15 cm的塑料营养钵内,于中国农业大学昆虫学系害虫综合治理实验室自然光照条件下的20~30℃温室内进行培育,当株高达60~80 cm时用于试验。

供试昆虫:粘虫由中国农业科学院植物保护研究所提供,幼虫期采用新鲜玉米叶片饲养,采用实验室饲养多代的粘虫种群进行寄生和生物学观察。管侧沟茧蜂蜂种由河北省农业科学院植物保护研究所提供,以1龄末2龄初粘虫幼虫为寄主扩繁多代的实验室种群进行试验。供试昆虫均在温度 $26\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、RH(65±5)%、光周期14 L:10 D条件下饲养。

仪器:PRX-1000L型人工气候箱,宁波海曙赛福实验仪器厂。

1.2 方法

1.2.1 管侧沟茧蜂的寄生方式

群体寄生:将初羽化的管侧沟茧蜂成虫置于40 cm×30 cm×30 cm接蜂箱中交配,并以蜂箱侧壁悬挂浸满10%蜂蜜水的小棉球供寄生蜂补充营养。寄生蜂交配48 h后,挑取生长发育状况一致的健康2龄粘虫幼虫置于蜂箱底部的新鲜玉米叶上(寄生蜂头数:粘虫头数=3:10)(Chu et al., 2014)。寄生24 h后去除管侧沟茧蜂,收集被寄生的粘虫放在养虫袋内用新鲜玉米叶片继续饲养。

单头寄生:挑取生长发育状况一致的健康2龄粘虫幼虫,单头放在倒扣的玻璃管中供寄生蜂寄生,每管放5头交配48 h后的寄生蜂。观察发现粘虫幼虫被管侧沟茧蜂蛰刺寄生后即取出备用。

1.2.2 粘虫和蜂茧在温室盆栽玉米植株上的分布

粘虫在玉米植株上的分布:在非滞育条件下,取单头寄生和未被寄生的2龄粘虫幼虫分别随机接种到温室内盆栽玉米叶片上的不同位置并让其自由选择适宜的栖息场所,温度20~30℃。每24 h统计1次幼虫在玉米叶片正面和背面及在黄色叶片上、绿色叶片上和叶心内的分布情况,直至被寄生幼虫体内寄生蜂全部出茧。每个处理6次重复,每盆玉米为1个重复,每个重复接种10头幼虫于玉米植株上。接种

初期如发现粘虫逃逸立即补充相应处理的粘虫。

非滞育蜂茧在玉米植株上的分布:本试验只释放被寄生的粘虫,释放方法同上。释放后每24 h统计1次玉米植株不同部位上管侧沟茧蜂的蜂茧数量,直至被寄生幼虫体内寄生蜂全部出茧。试验设6次重复,每盆玉米为1个重复,每个重复接种30头被寄生粘虫幼虫。温室温度控制在 $25\pm 2^{\circ}\text{C}$ 。

滞育蜂茧在玉米植株上的分布:取群体寄生的2龄粘虫幼虫,于滞育条件下(温度 $16\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、RH(60±5)%、光周期10 L:14 D)诱导滞育直至能通过肉眼分辨成功寄生,得到滞育状态的被寄生幼虫。将试虫随机接种到盆栽玉米植株叶片上并让其自由选择适宜的栖息场所。在玉米植株下的土面上放置枯黄的玉米叶子作为结茧场所的补充。接种后每24 h统计1次玉米植株不同部位上管侧沟茧蜂的结茧数量,直至被寄生粘虫幼虫体内寄生蜂全部出茧。试验设6次重复,每盆玉米为1个重复,每个重复接种30头被寄生粘虫幼虫。温室温度控制在 $15\pm 2^{\circ}\text{C}$ 。

1.2.3 蜂箱内管侧沟茧蜂结茧位置的选择

为进一步分析叶片颜色和干燥度对管侧沟茧蜂结茧位置的影响,在室内观察了蜂箱内管侧沟茧蜂对黄色和绿色离体玉米叶片及不同颜色和湿度滤纸的结茧位置选择性。试验采用群体寄生的2龄粘虫幼虫,分别放在非滞育条件(温度 $26\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、RH(60±5)%、光周期14 L:10 D)和滞育条件(温度 $16\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、RH(60±5)%、光周期10 L:14 D)下饲养,直至能通过肉眼分辨成功寄生。试验装置参考Luo et al. (2013)方法,在40 cm×30 cm×30 cm的蜂箱中心放置直径9 cm的白色圆纸片作为放虫中心点,四周分为4个17 cm×17 cm的方形区域,2个邻近区域间隔约6 cm(图1)。

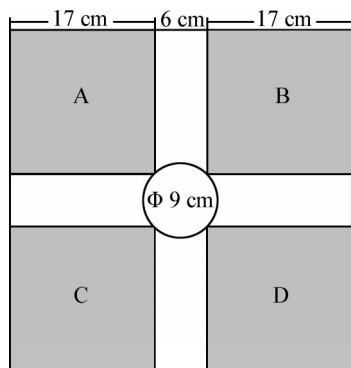


图1 结茧位置选择试验装置示意图(参考Luo et al., 2013)

Fig. 1 Diagram depicting subdivision for pupation site selection trials (refer to Luo et al., 2013)

试验共设置3对选择条件:①黄叶vs绿叶:在互为对角的A和D区放置新鲜的绿色玉米叶片,B和C区放置枯黄的玉米叶片,每天更换新鲜的绿色玉米叶片和枯黄玉米叶片。②黄纸vs绿纸:在互为对角的A和D区放置绿色纸片,B和C区放置黄色纸片。③干纸vs湿纸:在互为对角的A和D区放置潮湿(湿润但水不滴下,保持湿润)的滤纸,B和C区放置干燥的滤纸。

将被寄生的非滞育或滞育粘虫幼虫放到中心点,待寄生蜂幼虫从粘虫体内钻出化蛹后,连续观察3 d,每24 h观察1次,记录不同区域内管侧沟茧蜂的结茧数量。非滞育和诱导滞育粘虫各5次重复,每重复60头被寄生的粘虫。以在蜂箱A、B、C、D区域内叶片和滤纸上发现的结茧数目为有效数据,剔除无效结茧,通过比较不同叶片和滤纸上有效茧数目占该处理有效茧总数的比例分析叶片颜色和干燥度对管侧沟茧蜂结茧位置的影响。

1.3 数据分析

试验数据均采用SPSS 21.0软件进行统计分析。未被寄生和被寄生粘虫在玉米植株上的位置分布采用独立样本t测验法进行差异显著性检验,玉米植株不同位置的结茧率差异采用单因素方差分析(Tukey法)进行统计学检验,蜂箱内管侧沟茧蜂结茧位置的选择性采用 χ^2 检验进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 寄生与未被寄生粘虫幼虫在玉米植株上的分布

未被寄生和被管侧沟茧蜂寄生的粘虫幼虫在温室盆栽玉米叶片正面的平均分布比例分别为85.40%和63.71%,而在玉米叶片背面的平均分布比例分别为14.60%和36.29%。监测结果表明,被寄生粘虫在玉米植株叶片正面的分布比例显著低于未被寄生粘虫($t=2.844$; $df=5, 9$; $P<0.05$),而在叶片背面的分布比例显著增加($t=2.844$; $df=5, 9$; $P<0.05$)(图2)。未被寄生和被寄生的粘虫幼虫在盆栽玉米植株不同颜色叶片上的监测结果显示,未被寄生粘虫在玉米植株绿叶、黄叶和叶心上的平均分布比例分别为53.46%、11.56%和34.36%,另有0.62%的试虫逃逸;被寄生粘虫在玉米植株绿叶、黄叶和叶心上的平均分布比例分别为26.72%、16.0%和56.64%,另有0.64%的试虫逃逸。从接种玉米植株后的第8天开始,被寄生粘虫在黄色叶片上的平均分布比例显著高于未被寄生粘虫,且二者差异随观察时间的延长逐渐增大(图3)。

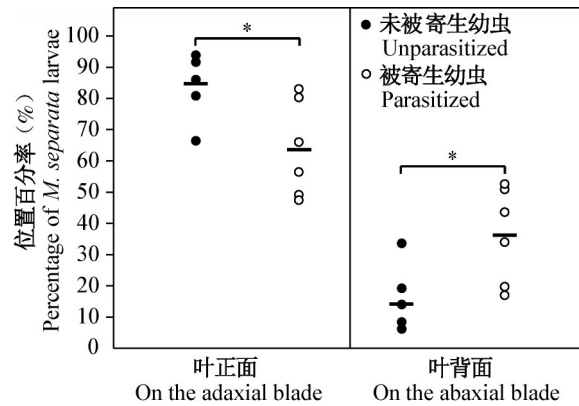


图2 被管侧沟茧蜂寄生和未被寄生粘虫幼虫在玉米植株叶片上的分布

Fig. 2 Distribution of *Microplitis tuberculifer*-parasitized and unparasitized *Mythimna separata* larvae on corn leaf

图中黑色短横线代表平均数。*表示经独立样本 *t* 测验法检验在 $P < 0.05$ 水平差异显著。The black short line represents mean value. * indicates significant difference at $P < 0.05$ level by Student's *t* test.

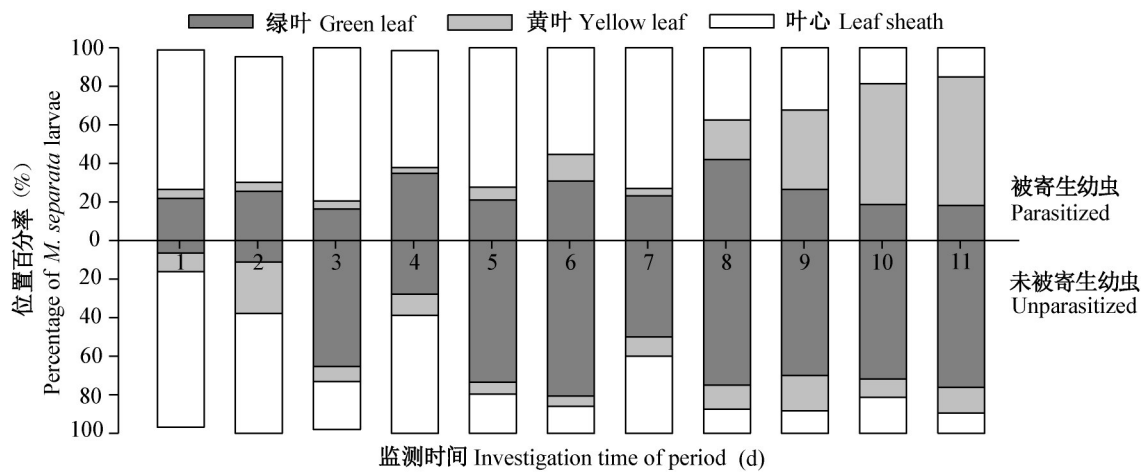


图3 被管侧沟茧蜂寄生和未被寄生粘虫幼虫在玉米植株上随监测时间的分布变化

Fig. 3 Distribution changes of *Microplitis tuberculifer*-parasitized and unparasitized *Mythimna separata* larvae on corn with investigation time

2.2 管侧沟茧蜂在玉米植株上的结茧位置选择性

温室盆栽玉米植株上的监测结果显示,在非滞育和滞育条件下,管侧沟茧蜂在玉米植株黄色叶片上的平均结茧数目分别为19.3个和15.3个,显著高于绿色叶片上的6.5个和4.7个及土面上的0.8个和0.7个。表明管侧沟茧蜂非滞育和滞育个体均偏爱在玉米植株的黄色叶片上化蛹,其次是绿色叶片,土面上最少($F=22.73$; $df=2, 15$; $P < 0.01$; $F=80.334$; $df=2, 15$; $P < 0.01$)(图4)。管侧沟茧蜂的非滞育茧和滞育茧均为黄褐色,2种茧均更倾向于随寄主一同出现在干枯变黄的植物叶片上,并且由丝连接蛹体和植物组织(图5)。

2.3 管侧沟茧蜂在蜂箱内的结茧位置选择性

蜂箱内管侧沟茧蜂的选择性试验结果表明,在非滞育状态下,管侧沟茧蜂在离体黄色叶片与绿色

叶片上的平均结茧率分别为81.54%和18.46%,在黄纸与绿纸上的平均结茧率分别为40.41%和54.73%,在干纸与湿纸上的平均结茧率分别为74.59%和25.41%。管侧沟茧蜂的结茧位置选择性在离体黄色叶片与绿色叶片之间、黄纸与绿纸之间及干纸与湿纸之间均存在显著差异($\chi^2=281.395$, $P < 0.01$; $\chi^2=4.994$, $P < 0.05$; $\chi^2=148.026$, $P < 0.01$),管侧沟茧蜂极显著趋向于在离体黄色玉米叶片和干纸上结茧(图6-A)。

在滞育状态下,管侧沟茧蜂在离体黄色叶片与绿色叶片上的平均结茧率分别为82.43%和17.57%,在黄纸与绿纸上的平均结茧率分别为47.20%和52.80%,在干纸与湿纸上的平均结茧率分别为76.25%和23.75%。管侧沟茧蜂结茧位置的选择性在离体黄色叶片与绿色叶片之间、干纸与湿纸之间

也均存在极显著差异($\chi^2=400.27, P<0.01; \chi^2=154.254, P<0.01$), 管侧沟茧蜂极显著趋向于在黄色玉米叶片和干纸上结茧; 但管侧沟茧蜂的结茧位置在黄纸与

绿纸之间无显著差异($\chi^2=2.353, P>0.05$) (图 6-B)。表明叶片湿度是影响管侧沟茧蜂选择结茧位置的重要因子, 该蜂倾向于选择在枯叶上结茧。

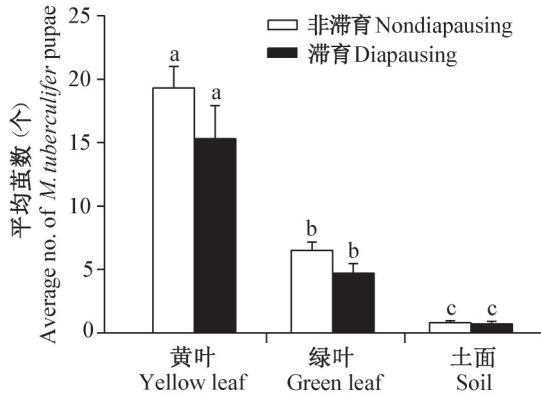


图4 玉米植株上管侧沟茧蜂滞育和非滞育幼虫结茧位置的分布情况

Fig. 4 Distribution of pupation site selected by diapausing and nondiapausing *Microplitis tuberculifer* larvae on corn

图中数据为平均数±标准误。同色柱上不同字母表示经Tukey法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters on the same color bars indicate significant difference at $P<0.05$ level by Tukey test.

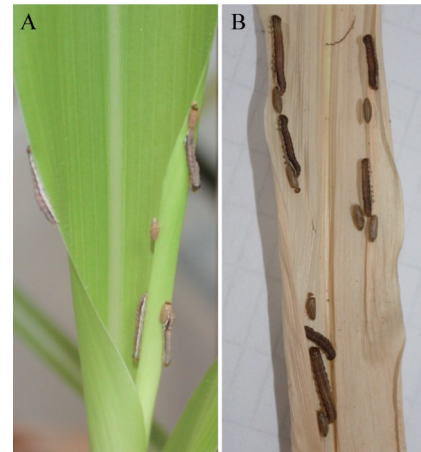


图5 被寄生粘虫和管侧沟茧蜂蜂茧在玉米植株上的分布情况

Fig. 5 Distribution of parasitized *Mythimna separata* larvae and pupae of *Microplitis tuberculifer* on corn

A: 玉米绿色叶片; B: 玉米黄色叶片。A: Green corn leaves; B: yellow corn leaves.

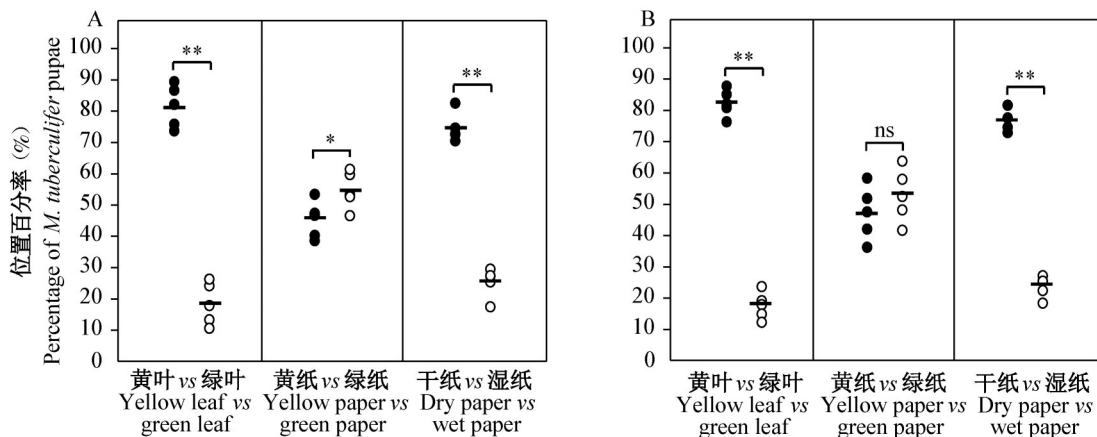


图6 管侧沟茧蜂滞育和非滞育茧的结茧位置选择性

Fig. 6 Pupation position selected by diapausing and nondiapausing *Microplitis tuberculifer* cocoon in cages

A: 非滞育茧; B: 滞育茧。图中黑色短横线代表平均数。*和**分别表示经 χ^2 测验法检验在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平差异显著, ns表示经 χ^2 测验法检验在 $P<0.05$ 水平无显著差异。A: Nondiapausing *Microplitis tuberculifer* pupae; B: diapausing *Microplitis tuberculifer* pupae. The black short line represents mean value. * or ** indicates significant difference at $P<0.05$ or $P<0.01$ level by χ^2 test, and ns represents no significant difference at $P<0.05$ level by χ^2 test.

3 讨论

寄生是一种极其成功的生命策略, 寄生生物可以通过影响寄主的表型和行为, 即“操控”寄主, 以获得自身的扩散和种群发展 (Poulin & Thomas, 1999; Libersat et al., 2009; Geffre et al., 2017)。涉及昆虫

的寄生生物“操控”寄主现象的研究一直以来备受关注 (Thomas et al., 2005; Alford et al., 2016; Kloss et al., 2017)。本研究结果表明, 管侧沟茧蜂寄生会导致寄主粘虫幼虫在玉米植株上的分布位置发生显著变化。粘虫幼虫喜食幼嫩的玉米叶片, 所以试验观察初期, 被寄生粘虫更倾向于栖息在盆栽玉米的叶

心处,随着观察时间延长,管侧沟茧蜂在寄主粘虫幼虫体内不断生长发育,被寄生幼虫的取食量下降且在玉米叶片背面和黄色枯叶上的分布比例显著增加。在温室内对非滞育和滞育条件下管侧沟茧蜂在盆栽玉米植株上的结茧位置选择性观察结果也表明,与滞育状态无关,管侧沟茧蜂在枯黄玉米叶片上的结茧率最高,其次是绿色叶片,土面上最少。管侧沟茧蜂的滞育和非滞育茧均为黄褐色,“操控”寄主粘虫栖息在叶片背面及向枯黄叶片转移后结茧均有利于寄生蜂躲避天敌,提高后代存活率。Luo et al. (2013)的研究发现,滞育和非滞育状态下的侧沟茧蜂会调控寄主粘虫选择不同的栖息位置结茧;非滞育状态下,寄生蜂“操控”寄主粘虫转移至绿色玉米叶片上脱离粘虫结绿色的非滞育茧,而滞育状态下粘虫倾向于选择栖息在黄色玉米叶片上,寄生蜂脱离寄主后结黄色的滞育茧。由此推测,茧蜂可以通过调控寄主对栖境的选择性找到适宜自身化蛹结茧的场所,以利用环境保护色降低其后代被天敌捕食的概率。另外,本试验还发现,在管侧沟茧蜂幼虫即将脱离寄主至成功结茧期间,寄主粘虫会保持不动,配合寄生蜂顺利完成结茧过程;寄生蜂成功结茧后,寄主粘虫还会忠实的守卫在蜂茧周围,通过甩动头部来驱赶天敌。但正常情况下,粘虫在感受到危险时会蜷缩身体并选择从植株上掉落来躲避危险,被茧蜂寄生后粘虫的行为发生了显著改变。寄生蜂通过调控寄主的行为变化趋避天敌保护后代的现象在对其它茧蜂的研究中也有报道,一种雕绒茧蜂 *Glyptapanteles* sp. 在寄主尺蛾 *Thyrinteina leucocerae* 体内发育成熟钻出寄主化蛹后,寄主会停止取食,并守卫在茧蜂蜂蛹附近通过摆动头部来驱赶寄生蜂的捕食者(Grosman et al., 2008)。

本研究在蜂箱内对管侧沟茧蜂结茧位置选择性的监测结果进一步验证了管侧沟茧蜂偏爱在枯黄叶片上结茧且与滞育状态无关;另外,本试验结果表明,环境湿度是影响管侧沟茧蜂选择结茧位置的重要因子,该蜂偏爱在枯黄离体玉米叶片和干燥滤纸上结茧。王德安等(1984)的研究也发现,被侧沟茧蜂寄生的棉铃虫幼虫喜欢爬到干燥的容器上部或瓦楞纸上,低湿有利于寄生蜂幼虫结茧。虽然活体绿色植物叶片与干枯的黄色叶片间存在挥发性化合物的差异,但本试验观察发现,寄生蜂极显著偏爱在无色无味的干燥纸上结茧。由此说明,湿度在寄生蜂“操控”寄主定位结茧场所的过程中起着重要作用,而绿色与枯黄叶片挥发性化合物的组成差异在定位

结茧场所过程中发挥的作用有待进一步研究。

管侧沟茧蜂整个幼虫期的发育都在寄主粘虫体内完成,直至幼虫发育成熟化蛹前才会脱离寄主。那么,管侧沟茧蜂在寄主体内是如何感知外界环境的,寄主粘虫在寄生蜂和外界环境之间是否履行着信息传递者的职责,管侧沟茧蜂是如何调控寄主行为发生改变的,这些问题都有待于今后进一步研究探讨。寄生生物一般可以通过分泌物直接或间接对寄主的中枢神经系统造成影响(Biron et al., 2005; Libersat et al., 2009),因此,利用现代分子生物学、组学与生物信息学技术并结合神经生物学的研究可以为解析寄生物“操控”寄主现象的分子机制提供重要理论数据,相关研究结果也可作为寄生生物学、生态学、进化生物学和神经生物学的发展提供重要理论和实践基础。

参 考 文 献 (References)

- Alford L, Androdias A, Franco T, Pierre JS, Burel F, van Baaren J. 2016. Potential host manipulation by the aphid parasitoid *Aphidius avenae* to enhance cold tolerance. *PLoS ONE*, 11(12): e0168693
- Asgari S, Rivers DB. 2011. Venom proteins from endoparasitoid wasps and their role in host-parasite interactions. *Annual Review of Entomology*, 56(1): 313–335
- Biron DG, Joly C, Galeotti N, Ponton F, March L. 2005. The proteomics: a new prospect for studying parasitic manipulation. *Behavioural Processes*, 68(3): 249–253
- Chu YN, Michaud JP, Zhang J, Li Z, Wang YZ, Chen H, Li JC, Lu ZY, Zhang QW, Liu XX. 2014. Performance of *Microplitis tuberculifer* (Hymenoptera: Braconidae) parasitizing *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) in different larval instars. *Biological Control*, 69(2): 18–23
- Eberhard WG. 2000. Spider manipulation by a wasp larva. *Nature*, 406(6793): 255–256
- Geffre AC, Liu R, Manfredini F, Beani L, Kathirathamby J, Grozinger CM, Toth AL. 2017. Transcriptomics of an extended phenotype: parasite manipulation of wasp social behavior shifts expression of caste-related genes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1852): 20170029
- Grosman AH, Janssen A, de Brito EF, Cordeiro EG, Colares F, Fonseca JO, Lima ER, Pallini A, Sabelis MW. 2008. Parasitoid increases survival of its pupae by inducing hosts to fight predators. *PLoS ONE*, 3(6): e2276
- Kloss TG, Gonzaga MO, de Oliveira LL, Sperber CF. 2017. Proximate mechanism of behavioral manipulation of an orb-weaver spider host by a parasitoid wasp. *PLoS ONE*, 12(2): e0171336
- Li Z, Li BS, Hu ZJ, Michaud JP, Dong J, Zhang QW, Liu XX. 2015. The ectoparasitoid *Scleroderma guani* (Hymenoptera: Bethyridae)

- uses innate and learned chemical cues to locate its host, larvae of the pine sawyer *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Florida Entomologist*, 98(4): 1182–1187
- Libersat F, Delago A, Gal R. 2009. Manipulation of host behavior by parasitic insects and insect parasites. *Annual Review of Entomology*, 54: 189–207
- Libersat F, Gal R. 2013. What can parasitoid wasps teach us about decision-making in insects? *The Journal of Experimental Biology*, 216(1): 47–55
- Luo SP, Michaud JP, Li JC, Zhang J, Liu XX, Zhang QW. 2013. Seasonal cues mediate host behavior modification and cocoon polymorphism in *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae). *European Journal of Entomology*, 110(2): 271–276
- Pennacchio F, Strand MR. 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 51: 233–258
- Poton F, Lebarbenchon C, Lefèvre T, Biron DG, Dunean D, Hughes DP, Thomas F. 2006. Parasitology: parasite survives predation on its host. *Nature*, 440(7085): 756
- Poulin R. 1995. “Adaptive” changes in the behavior of parasitized animals: a critical review. *International Journal for Parasitology*, 25(2): 1371–1383
- Poulin R, Thomas F. 1999. Phenotypic variability induced by parasites: extent and evolutionary implications. *Parasitology Today*, 15(1): 28–32
- Qu ZG, Wang JY, Zhu LY. 2005. Effects of parasitism by *Microplitis tuberculifer* on food consumption and development of *Spodoptera exigua* larvae. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 20(2): 93–96 (in Chinese) [屈振刚, 王金耀, 祝丽英. 2005. 管侧沟茧蜂的寄生对甜菜夜蛾幼虫取食和发育的影响. *华北农学报*, 20(2): 93–96]
- Thomas F, Adamo S, Moore J. 2005. Parasitic manipulation: Where are we and where should we go? *Behavioural Processes*, 68(3): 185–199
- Wan FH, Wang R, Ye ZC. 1999. Prospects of commercial products of insect natural enemies in China. *Chinese Journal of Biological Control*, 15(3): 135–138 (in Chinese) [万方浩, 王韧, 叶正楚. 1999. 我国天敌昆虫产品产业化的前景分析. *中国生物防治*, 15(3): 135–138]
- Wang DA, Nan LZ, Sun X, Li XZ. 1984. The biological study about the parasitoid wasp of *Helicoverpa armigera* larvae – *Microplitis* spp. *Natural Enemies of Insects*, 6(4): 211–218 (in Chinese) [王德安, 南留柱, 孙洗, 李小珍. 1984. 棉铃虫低龄幼虫寄生蜂——侧沟茧蜂生物学研究. *昆虫天敌*, 6(4): 211–218]
- Wang JY, Qu ZG. 2007. Study on biology character of parasitize behavior of *Microplitis tuberculifer* Wesmael. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 22(2): 149–151 (in Chinese) [王金耀, 屈振刚. 2007. 管侧沟茧蜂寄生行为生物学特性研究. *华北农学报*, 22(2): 149–151]
- Weinersmith KL, Liu SM, Forbes AA, Egan SP. 2017. Tales from the crypt: a parasitoid manipulates the behavior of its parasite host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1847): 20162365
- Zhang LS, Chen HY. 2016. Achievements and prospects in introduction of natural enemy insects and biocontrol microbial agents in China over the last three decades. *Plant Protection*, 42(5): 24–32 (in Chinese) [张礼生, 陈红印. 2016. 我国天敌昆虫与生防微生物资源引种三十年成就与展望. *植物保护*, 42(5): 24–32]

(责任编辑:李美娟)