

麻竖毛天牛幼虫大小对松褐天牛肿腿蜂产卵决策的影响

陈然¹, 唐艳龙², 唐桦¹, 王小艺^{1*}, 杨忠岐¹

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所/国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 北京 100091;

2. 遵义师范学院生物与农业科技学院, 遵义 563000)

摘要: 为探讨寄主大小对松褐天牛肿腿蜂产卵决策的影响, 进而为其人工繁育和林间应用提供科学依据。本研究选取重量 0.10~0.15、0.15~0.20、0.20~0.25、0.25~0.30、0.30~0.35 g 的麻竖毛天牛幼虫为寄主, 接入已交配的雌性松褐天牛肿腿蜂, 观察并记录其寄生和产卵行为, 统计子代数量和子代性比(雄性占比)。结果表明寄主大小对松褐天牛肿腿蜂的寄生率影响不明显, 但可影响子代适合度; 子代数量与寄主大小呈正相关关系; 雄性占比随寄主个体增大而降低, 但子代发育历期不受寄主大小影响。研究结果证实, 寄主大小可影响松褐天牛肿腿蜂的寄生决策。

关键词: 松褐天牛肿腿蜂; 寄主大小; 寄生率; 发育历期; 子代数量; 雄性占比

中图分类号: S476.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9261(2019)06-0848-07

Effects of Larvae Body Size of *Thyestilla gebleri* on Oviposition Decision of *Sclerodermus alternatusi*

CHEN Ran¹, TANG Yanlong², TANG Hua¹, WANG Xiaoyi^{1*}, YANG Zhongqi¹

(1. Key Laboratory of Forest Protection, State Forestry and Grassland Administration of China/Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. School of Life Science and Agrotechnological Academy, Zunyi Normal College, Zunyi 563000, China)

Abstract: Effects of host size on the oviposition decision of *Sclerodermus alternatusi*, an ectoparasitoid of *Monochamus alternatus*, were determined to support artificial rearing of the parasitoid and its use in biological control. Parasitoids were artificially reared on *Thyestilla gebleri* larvae of different size (0.10–0.15 g, 0.15–0.20 g, 0.20–0.25 g, 0.25–0.30 g, 0.30–0.35 g) under laboratory conditions. The parasitism and oviposition behaviors were observed and the progeny number and sex ratio were recorded. The results showed that host size did not affect the parasitism rate of *S. alternatusi*, while did affect the progeny fitness. Progeny number was positively related with host size and the male proportion of progeny declined with the increase of host size. These findings reveal that host size does not affect the oviposition decision of *S. alternatusi*, but influence the progeny fitness.

Key words: *Sclerodermus alternatusi*; host size; parasitism rate; development duration; number of progeny; male proportion

寄生蜂是天敌昆虫的重要组成部分, 同时也是抑制害虫种群数量的重要因素^[1-5]。寄生蜂通过产卵于寄主体内或体表, 而后随着子代寄生蜂的发育进而对寄主造成不同程度的生理影响甚至死亡^[6,7]。对寄生整个过程而言, 产卵是极其关键的行为之一, 反映出是否合理地选择寄主, 决定着能否提高子代适合度^[8]。但是寄生蜂的产卵行为受多种因素影响, 寄生蜂在复杂、不一的寄生环境下体现出不同的寄生适应性, 做出合理的产卵决策^[9]。如可疑柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus ambiguus* Haliday 在寄生不同龄期的黑豆蚜 *Aphis fabae*

收稿日期: 2019-03-12

基金项目: 贵州省科技计划项目 (2017-5202); 国家重点研发计划 (2018YFC1200400)

作者简介: 陈然, 硕士研究生, E-mail: chenran2018@163.com; *通信作者, 博士, 研究员, E-mail: xywang@caf.ac.cn。

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2019.05.007

Scopoli 时, 对 2 龄若蚜的寄生率最高, 子代发育历期最短^[10]。刘欢等^[11]以瓜实蝇蛹 *Bactrocera cucurbitae* Coquillett、南瓜实蝇蛹 *B. tau* Walker 和橘小实蝇蛹 *B. dorsalis* Hendel 繁育蝇蛹俑小蜂 *Spalangia endius* Walker, 在非选择条件下, 蝇蛹俑小蜂在瓜实蝇蛹上的出蜂量最多, 发育历期最短。豆象金小蜂 *Dinarmus basalis* Rond 能够识别寄主质量优劣, 在品质较差的寄主上会繁育出较多的雄性子代^[12]。

除上述寄主龄期、寄主种类、寄主质量等因素外, 寄主体型大小亦可影响寄生蜂的产卵决策^[13-15]。寄主体型大小代表着寄生蜂在寄生期间可获取的营养资源的多少, 因此寄主大小可能是寄生蜂在选择寄主时重要的参考依据^[16,17]。对于不同类型寄生蜂而言, 寄主大小对产卵决策的影响程度不一^[18]。容性寄生蜂 (koinobiont parasitoid) 在寄生寄主后, 不会使寄主停止生长, 子代寄生蜂在非成熟发育期间 (immature development) 所需的营养资源由寄主持续补充, 因此寄主即时的体型大小对容性寄生蜂而言并不代表绝对的营养物质的多少^[18]。但如果寄主被抑性寄生蜂 (idiobiont parasitoid) 所寄生, 则会停止发育, 寄生蜂在子代发育过程中所需的营养资源只能从寄主上获取, 所以寄主大小对抑性寄生蜂的产卵行为有重要影响^[19]。例如, 周冰颖等^[20]以青杨天牛 *Saperda populnea* L. 幼虫为寄主, 管氏肿腿蜂 *Sclerodermus guani* Xiao et Wu 在产卵中期产的子代蜂随着寄主质量的上升而增加, 同时在质量较大的寄主上繁育更多的雌性后代。

松褐天牛肿腿蜂 *Sclerodermus alternatusi* Yang 隶属膜翅目 Hymenoptera, 肿腿蜂科 Bethyridae, 在 2010 年于云南省昆明市郊区松林中发现, 该蜂是寄生松褐天牛幼虫 (1~3 龄初) 的体外抑性寄生蜂^[21]。松褐天牛肿腿蜂的雌蜂除了直接寄生寄主外, 刺蛰、取食等亦可导致寄主死亡, 表明该种肿腿蜂是防治松褐天牛的重要天敌, 在生物防治松褐天牛幼龄幼虫上具有良好的应用前景^[22,23]。迄今, 关于寄主大小对肿腿蜂产卵选择和子代发育的影响的研究, 多集中在管氏肿腿蜂和哈氏肿腿蜂 *Sclerodermus harmandi* Buysson, 尚未有关于松褐天牛肿腿蜂的类似报道^[24,25]。本文以松褐天牛肿腿蜂为研究对象, 以不同质量的麻竖毛天牛 *Thyestilla gebleri* Faldermann 幼虫为替代寄主, 以期明确寄主大小对肿腿蜂的产卵决策及子代适合度的影响, 进而为肿腿蜂的人工繁育和生物防治应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

1.1.1 寄生蜂 供试松褐天牛肿腿蜂为野外剖木获取后经本实验室人工繁育第 37 代, 挑选已交配、活力强且无营养补充的雌蜂作为试虫。

1.1.2 寄主 供试替代寄主麻竖毛天牛幼虫为市场购买所得, 用分析天平 (精确度 0.0001 g, METTLER TOLEDO, 上海) 分别称取重量在 0.10~0.15、0.15~0.20、0.20~0.25、0.25~0.30、0.30~0.35 g 的 5 组幼虫, 各组处理间寄主大小差异显著 ($F=937.957$; $df=4, 199$; $P<0.001$), 每组 50 头。洗净擦干后在 4 °C 的人工气候箱 (PRX-450L, 宁波赛福实验仪器有限公司) 中放置 24 h 以剔除伤残幼虫, 选取 200 头备用。

1.2 松褐天牛肿腿蜂的寄生行为

将 5 组供试寄主幼虫分别置于 1 cm×5 cm 的玻璃指形管中, 每头寄主接入 1 头雌性松褐天牛肿腿蜂, 将已消毒的棉团塞入管口, 将所有指形管置于 25 °C 人工气候箱 (RH=60%, 光周期 16L:8D), 每组处理 40 头寄主。自肿腿蜂接入起, 使用体视显微镜 (Stemi 2000-C, ZEISS, 德国) 观察母蜂是否产卵, 每天观察两次 (8:00 和 20:00)。若肿腿蜂在幼虫体表产卵, 视为寄主被寄生, 而后统计各组寄生率。

1.3 松褐天牛肿腿蜂子代适合度

采用 1.2 中的上述方法观察子代发育过程, 记录母蜂产卵时间、子代卵孵化时间、子代结茧时间、子代羽化时间, 计算子代发育历期。

为避免母蜂数量影响子代数量, 待子代全部化蛹后, 移除母蜂。待子代全部羽化后, 统计雌、雄子代数量, 并计算雄性占比。

1.4 数据统计与分析

该试验所有数据均用 Excel 和 SPSS 21 进行统计分析。对 5 组处理中的发育历期采用非参数检验 (Kruskal-

Wallis)，对 5 组处理中的寄主重量和子代数量采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和 Duncan 氏新复极差法进行多重比较，对寄生率和子代性比采用卡方检验 (Chi-square test)，寄主大小与肿腿蜂子代发育历期、子代数量及雄性占比的关系用回归分析进行拟合。以上所有分析中的差异显著概率水平均为 0.05。

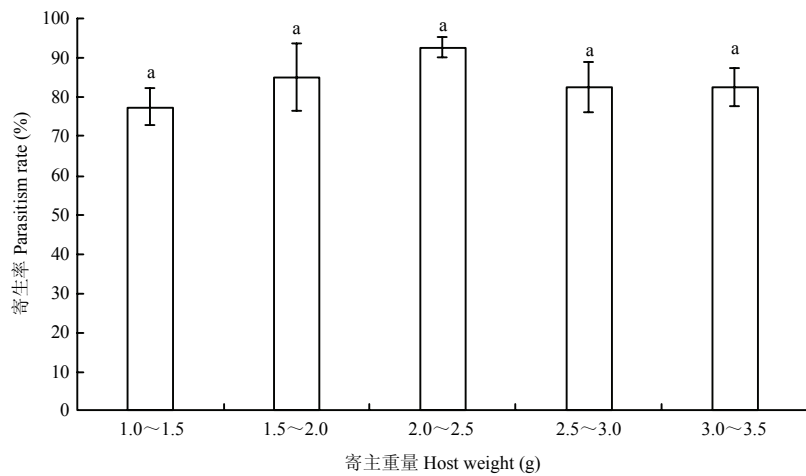
2 结果与分析

2.1 寄主大小对寄生率的影响

5 组处理下的寄生率随寄主重量的增大先上升后下降。寄生率总体较高，均在 75% 以上，当寄主重量为 2.0~2.5 g 时，寄生率最高为 92.5% (图 1)。但统计分析表明，在不同寄主重量下寄生率差异不显著 ($\chi^2 = 3.571$; $df=4$; $P=0.467$)。

2.2 寄主大小对松褐天牛肿腿蜂子代发育历期的影响

松褐天牛肿腿蜂子代的发育历期不随寄主重量的增大而变化 (图 2)，说明在不同寄主大小的处理下，各组松褐天牛肿腿蜂子代蜂发育历期差异不显著 ($\chi^2=4.32$; $df=4$; $P=0.364$)。5 组不同寄主重量处理下的发育历期分别为 (34.87±0.25)、(34.41±0.3)、(34.96±0.24)、(34.40±0.19) 及 (35.08±0.25) d。



注：图中数据为平均值±标准误。不同小写字母表示不同处理间寄生率在 0.05 水平上差异显著。

Note: Data in the figure were means±SE. Different lowercase letters indicated significant difference in parasitism rate at different treatments at 0.05 level.

图 1 寄主重量对松褐天牛肿腿蜂寄生率的影响

Fig. 1 Effect of different host weight on parasitism rate of *S. alternatusi*

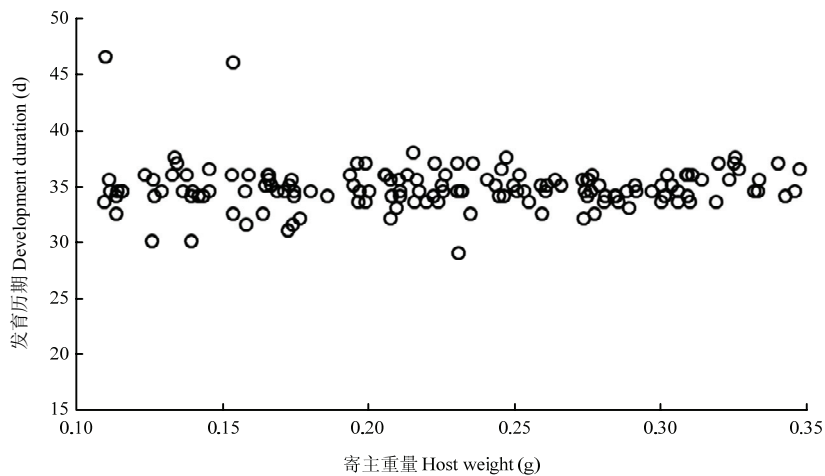


图 2 寄主重量和松褐天牛肿腿蜂发育历期的关系

Fig. 2 Relationship between host weight and development duration of *S. alternatusi*

2.3 寄主大小对松褐天牛肿腿蜂子代数量及雄性占比的影响

寄主大小对子代数量有显著影响 ($F=2.518$; $df=4, 152$; $P=0.044$)。子代数量随寄主质量增加而增大 ($R^2=0.052$; $df=1, 152$; $P=0.005$)。当寄主重量在 1.0~1.5 g 时, 子代数量最少为 (31.74 ± 3.35) 头; 寄主重量在 3.0~3.5 g 时, 子代数量最多为 (44.19 ± 3.60) 头 (图 3)。子代雄性占比在不同寄主大小的处理下差异显著 ($\chi^2=23.249$; $df=4$; $P<0.001$), 雄性占比与寄主重量呈负相关关系 ($R^2=0.026$; $df=1, 151$; $P=0.049$), 即随着寄主重量的增加, 雄性占比由 (17.40 ± 4.31) % 逐渐下降至 (9.86 ± 3.51) % (图 4)。

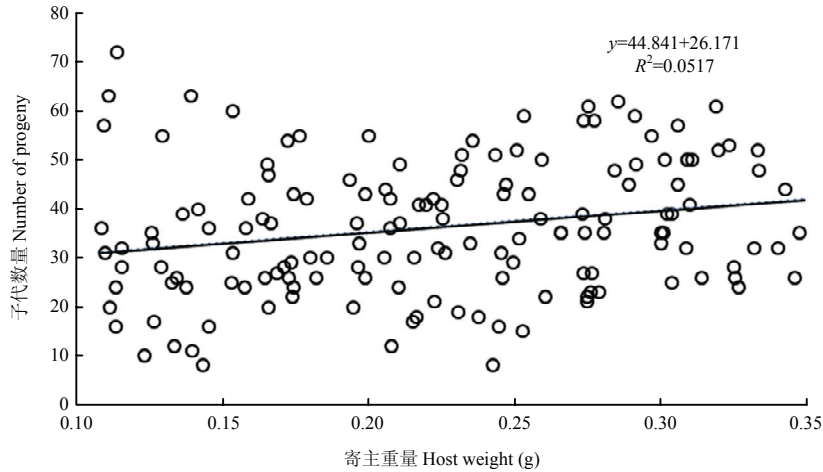


图 3 寄主重量与松褐天牛肿腿蜂子代数量的关系

Fig. 3 Relationship between host weight and number of progeny of *S. alternatusi*

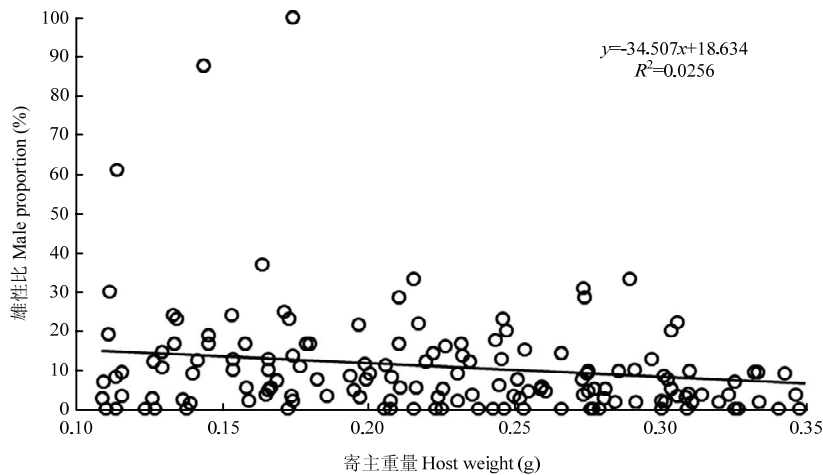


图 4 寄主重量与松褐天牛肿腿蜂子代雄性占比的关系

Fig. 4 Relationship between host weight and male proportion of *S. alternatusi*

3 讨论

本试验以麻豎毛天牛幼虫为替代寄主, 探究了寄主大小对松褐天牛肿腿蜂产卵决策的影响。试验结果表明, 肿腿蜂的产卵及子代发育均受寄主大小的显著影响, 体型较大的寄主可有效地提高子代适合度。

在寄生寄主之前, 寄生蜂会对寄主进行评估, 判断其是否满足寄生标准^[26-28]。大部分寄生蜂在选择不同大小的寄主时, 往往倾向于可提高子代适合度的选择, 因此寄生率往往与寄主大小呈函数关系。赵海燕等^[29]将橘小实蝇蛹蝇 *Bactrocera dorsalis* Hendel 蛹通过饥饿处理分为小、中及大型三类, 结果表明蝇蛹蛹小蜂显著偏好寄生体型中等的寄主蛹。此外, 棉铃虫齿唇姬蜂 *Camponotus chlorideae* Uchida 在寄

生不同大小的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* Hübner 时, 在一定范围内, 体型越大, 寄生率越低^[30]。在本试验中, 在寄主大小不同的情况下, 5 组处理下松褐天牛肿腿蜂对寄主寄生率没有差异, 但寄主体型处于中等水平时, 寄生率有最大值 92.5%。这可能因为寄主及寄生蜂种类的不同而导致。首先, 本研究中替代寄主为麻竖毛天牛幼虫, 该种天牛幼虫行为防御能力较低以及免疫能力较弱, 易被肿腿蜂攻击而寄生^[31]。其次, 松褐天牛肿腿蜂可能对寄主大小的选择性不明显, 但是仍会根据寄主大小来调节子代适合度。例如莱氏棱角肿腿蜂 *Goniozus legneri* Gordh 是一种群聚外寄生性寄生蜂, 当替代寄主为不同龄期(质量)的地中海面粉蛾 *Anagasta kuehniella* Zeller 幼虫时, 所有龄期均有寄生发生, 但产卵量随寄主体型增大而增大^[32]。本次试验 5 组处理的寄生率均在 75%以上, 以及后期的子代数量及性比亦可证明以上两点推论。

发育历期是衡量寄生蜂适合度的重要标准之一^[33]。本试验结果表明, 寄主大小不影响松褐天牛肿腿蜂的子代发育历期。类似结果亦出现在其他种寄生蜂中, 广大腿小蜂 *Brachymeria lasus* Walker、副珠腊蚱阔柄跳小蜂 *Metaphycus parasaissetiae* Zhang et Huang、管氏肿腿蜂等多种寄生蜂的子代发育历期均不受寄主大小的影响^[24,34,35]。就目前已发表的研究来看, 该现象可能由多种原因所导致: 第一、部分寄生蜂与寄主相互作用的过程中, 常以最大的发育速度完成生长发育, 因此在没有其他因素干扰的情况下, 不同体型下的发育历期大致相同^[36,37]; 第二、与体内寄生蜂相比, 松褐天牛肿腿蜂的子代在寄主体表完成发育, 因此不受寄主体腔空间的限制, 进而使发育历期所承受的自然选择压力远小于内寄生蜂^[38]; 第三、肿腿蜂的抚幼习性有助于提高子代的发育同步性, 肿腿蜂具有近交的特点, 提高发育同步性可确保在短时间内完成交配^[39]。

松褐天牛肿腿蜂的触角上共鉴定出 7 种类型的感器, 在选择寄主时可能通过触角评估寄主状态, 进而决定是否寄生或调节适合度^[40]。最适觅食理论 (optimal foraging theory) 认为寄生蜂选择寄主的主要目的是为了提升适合度, 子代数量也是评价适合度的标准之一。在本试验中, 松褐天牛肿腿蜂的子代数量与寄主大小呈正相关关系。这可能因为体型较大的寄主可提供相对多的营养资源, 从而满足母蜂在生殖上的能量需求。

迄今, 已有大量理论和研究认为, 寄生蜂选择高质量的寄主会产出较多的雌性后代, 反之选择低质量的寄主会繁育较多的雄性后代^[13,41-43]。同时对于生物防治而言, 寄生蜂种群中有较高比例的雌性个体有利于提升防治效果^[44]。在本试验中, 松褐天牛肿腿蜂的子代性比为偏雌性比, 而且随着寄主重量的增大雌性后代逐渐增多。该现象可能有以下解释: 首先, 肿腿蜂可在同胞蜂内雌雄交配, 少量的雄蜂即可满足交配, 因此母蜂倾向于繁育较少的雄蜂; 其次, 局部配偶竞争理论 (local mate competition) 认为较少雄蜂数量有利于减缓雄性个体中的为争夺交配权而产生的竞争^[45]; 最后, 雌蜂需要较多的营养资源才可完成发育, 但在营养竞争中雄蜂更具优势, 因此当寄主质量较低时, 母蜂倾向于产出较多的雄蜂以缓解雌蜂的营养竞争^[19]。但在探究不同寄主大小对哈氏肿腿蜂子代性比的影响时, 研究表明子代性比和寄主大小呈负相关关系。Liu 等^[25]认为两性生殖比孤雌生殖更能提升肿腿蜂的适合度, 为了整体提升种群适合度, 因此母蜂产出较多的雄蜂以增加两性生殖的几率。但本研究结果与之相反, 可能由于寄主种类不同, 具体原因需进一步探究。

本试验表明, 寄主大小对寄生适合度有重要影响, 重量较大的寄主有利于产出雌蜂比例较高、数量较多的后代种群。和多数报道一样, 本试验将重量大小作为主要指标探究寄主质量与寄生适合度之间的关系, 但未关注肿腿蜂自身大小对寄生适合度是否存在影响, 在未来需对此问题作深入研究。

参 考 文 献

- [1] 肖晖, 黄大卫. 寄生蜂在生物防治中的作用[J]. 世界农业, 1996(8): 39-40.
- [2] 杨忠岐, 王小艺, 张翌楠, 等. 以生物防治为主的综合控制我国重大林木病虫害研究进展[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(2): 163-183.
- [3] 罗立平, 王小艺, 杨忠岐, 等. 光肩星天牛生物防治研究进展[J]. 生物灾害科学, 2018, 41(4): 247-255.
- [4] 党英侨, 王小艺, 杨忠岐. 天敌昆虫在我国林业害虫生物防治上的研究进展[J]. 环境昆虫学报, 2018, 40(2): 15-28.
- [5] 张宇凡, 王小艺. 星天牛生物防治研究进展[J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(1): 134-145.

- [6] Vinson S B. The chemical ecology of the parasitoid host relationship[M]//Bell W J, Carde R T, eds. Chemical Ecology of Insects. London: Chapman and Hall, 1984.
- [7] Vinson S B. The behavior of parasitoids[M]//Kerkut G A, Gilbert L I, eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. New York: Pergamon Press, 1985.
- [8] 侯照远, 严福顺. 寄生蜂寄主选择行为研究进展[J]. 昆虫学报, 1997, 40(1): 94-107.
- [9] 王小艺, 杨忠岐. 多寄主型寄生性天敌昆虫的寄主适应性及其影响因素[J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1615-1627.
- [10] 曹林, 李保平. 寄主龄期对可疑柄瘤蚜茧蜂寄生及其后代适合度的影响[J]. 生态学杂志, 2006, 25(11): 1380-1383.
- [11] 刘欢, 李磊, 牛黎明, 等. 寄主对蝇蛹小蜂发育及寄生效能的影响[J]. 生物安全学报, 2016, 25(3): 194-198.
- [12] 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.
- [13] Chong J H, Oetting R D. Host stage selection of the mealybug parasitoid *Anagyrus spec. nov* near *sinope*[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2006, 121(1): 39-50.
- [14] Strand M R, Vinson S B. Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae)[J]. Environmental Entomology, 1983, 12(4): 1114-1119.
- [15] Godfray H C J. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology[M]. Princeton: Princeton University Press, 1994.
- [16] Charnov E L. The Theory of Sex Allocation[M]. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- [17] Askew R R, Shaw M R. Parasitoid communities: their size, structure and development. Insect Parasitoid[M]//Waage J K, Greathead D R, eds. 13th Symposium of the Royal Entomological Society of London. London: Academic Press, 1986, 225-264.
- [18] Charnov E L, Los-den Hartogh R L, Jones W T, et al. Sex ratio evolution in a variable environment[J]. Nature, 1981, 289(5793): 27-33.
- [19] King B H. Offspring sex ratios in parasitoid wasps[J]. The Quarterly Review of Biology, 1987, 62(4): 367-396.
- [20] 周冰颖, 李保平, 林芳芳, 等. 寄主体型大小对管氏肿腿蜂生殖潜力的影响[J]. 昆虫学报, 2016, 59(3): 316-321.
- [21] Yang Z Q. A new species of *Sclerodermus* (Hymenoptera: Bethyilidae) parasitizing larva of *Monochanus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) from China[J]. Annals of the Entomological Society of America, 2019. (Accepted)
- [22] 张彦龙, 杨忠岐, 王小艺, 等. 松褐天牛肿腿蜂对寄主松褐天牛三龄幼虫的功能反应[J]. 昆虫学报, 2012, 55(4): 426-434.
- [23] 杨远亮, 杨忠岐, 王小艺, 等. 松褐天牛肿腿蜂对松褐天牛低龄幼虫控制作用的研究[J]. 林业科学研究, 2013, 26(3): 312-319.
- [24] 林芳芳, 唐秀云, 孟玲, 等. 寄主体型大小和母蜂数量对管氏肿腿蜂产卵前期和发育历期的影响[J]. 南京农业大学学报, 2015, 38(4): 584-589.
- [25] Liu Z D, Xu B B, Li L, et al. Host-size mediated trade-off in a parasitoid *Sclerodermus harmandi*[J]. PLoS ONE, 2011, 6: e23260.
- [26] Goubault M, Krespi L, Boivin G, et al. Intraspecific variations in host discrimination behavior in the pupal parasitoid *Pachycrepoideus vindemniae* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae)[J]. Environmental Entomology, 2004, 33(2): 362-369.
- [27] West S A. Sex Allocation[M]. Princeton: Princeton University Press, 2009.
- [28] King B H, Napoleon M E. Using effects of parasitoid size on fitness to test a host quality model assumption with the parasitoid wasp *Spalangia endius*[J]. Revue Canadienne De Zoology, 2006, 84(11): 1678-1682.
- [29] 赵海燕, 陆永跃, 曾玲, 等. 寄主大小对蝇蛹小蜂 *Spalangia endius* (Walker) 产卵选择和发育的影响[J]. 生物安全学报, 2015(1): 15-19.
- [30] 王琛柱. 寄主大小与棉铃虫齿唇姬蜂产卵和发育的关系[J]. 中国生物防治学报, 2001, 17(3): 107-111.
- [31] Wei K, Gao S K, Tang Y L, et al. Determination of the optimal parasitoid-to-host ratio for efficient mass-rearing of the parasitoid, *Sclerodermus pupariae* (Hymenoptera: Bethyilidae)[J]. Journal of Applied Entomology, 2017, 141(3): 1-8.
- [32] Lee H J. Ovipositional mechanism of an ecto-parasitoid, *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethyilidae)[J]. Chinese Journal of Entomology, 1992, 12(3): 193-199.
- [33] Roitberg B D, Boivin G, Vet L E M. Fitness, parasitoids, and biological control: an opinion[J]. Canadian Entomologist, 2001 133(3): 429-438.
- [34] 高珏晓, 孟玲, 李保平. 广大腿小蜂对菜粉蝶蛹体型大小的产卵选择及后代发育表现[J]. 生态学杂志, 2010, 29(2): 339-343.
- [35] 张方平, 朱俊洪, 李磊, 等. 寄主大小对副珠蜡蚧柄跳小蜂产卵选择及繁殖的影响[J]. 环境昆虫学报, 2017, 39(5): 1130-1134.
- [36] Harvey J, Vet L, Jiang N, et al. Nutritional ecology of the interaction between larvae of the gregarious ectoparasitoid, *Muscidifurax raptorellus* (Hymenoptera: Pteromalidae), and their pupal host, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae)[J]. Physiological Entomology, 1998, 23(2): 113-120.

- [37] Harvey J A, Strand M R. The developmental strategies of endoparasitoid wasps vary with host feeding ecology[J]. *Ecology*, 2005, 83(9): 2439-2451.
- [38] Strand M R. Development traits and life-history evolution in parasitoids[M]//Hochberg M E, Ives A R, eds. *Parasitoid Population Biology*. Princeton New Jersey: Princeton University Press, 2000, 139-162.
- [39] 张仲信, 田淑贞. 天牛肿腿蜂生物学特性及其利用的研究初报[J]. *昆虫知识*, 1980, 27(2): 71-73.
- [40] 周长祥. 松褐天牛肿腿蜂的寄主定位机制[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [41] Pandey S, Singh R. Host size induced variation in sex ratio of an aphid parasitoid *Lysiphlebia mirizai*[J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1999, 90(1): 61-67.
- [42] Charnov E L, Skinner S W. Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition Decisions[J]. *Environmental Entomology*, 1985, 14(4): 383-391.
- [43] King B H. Host-size-dependent sex ratios among parasitoid wasps: does host growth matter?[J]. *Oecologia*, 1989, 78(3): 420-426.
- [44] Boulton, R A, Collins, L A, Shuker, D M. Beyond sex allocation: the role of mating systems in sexual selection in parasitoid wasps[J]. *Biological Reviews*, 2015, 90(2): 599-627.
- [45] Hamilton W D. Extraordinary sex ratios[J]. *Science*, 1967, 156(3774): 477-488.