

高温冲击对沃尔巴克氏体 (*Wolbachia*) 诱导孤雌产雌的丽蚜小蜂 (*Encarsia formosa*) 生殖和发育的影响

周淑香¹, 李 玉^{1,*}, 张 帆^{2,*}

(1. 吉林农业大学菌物研究所, 长春 130118; 2. 北京市农林科学院植保环保所, 北京 100097)

摘要:研究了持续高温(31℃恒温)和高适温交替(白天 31℃/夜间 25℃变温)条件对感染沃尔巴克氏体(*Wolbachia*)的丽蚜小蜂生殖和发育的影响。结果发现在持续高温条件下,丽蚜小蜂的生殖力和羽化率降低、寿命缩短、后代雄性比例增加,丽蚜小蜂从 F1 代开始产生雄性后代,且雄性比例在 45% 以上,F2 代雄性比例达到最高值,表明高温冲击会对丽蚜小蜂的控害潜能产生不利的影响,因此在丽蚜小蜂的商业生产和田间应用中要注意环境温度,避免因高温带来的损失。在 31℃ 恒温条件下连续培养 3 代或 6 代再转入 25℃ 培养,丽蚜小蜂雄性后代比例和沃尔巴克氏体在丽蚜小蜂雌性群体中的感染率都能够很快恢复到高温处理前的水平。说明沃尔巴克氏体对环境变化有一个自动调节和适应的过程。变温条件下丽蚜小蜂从 F2 代开始产生雄性后代,但雄性后代比例较低(13%),表明短期高温冲击对丽蚜小蜂的生殖方式影响不大,但是短期高温冲击如果持续作用就会产生积累效应,影响丽蚜小蜂的后代性别。

关键词:丽蚜小蜂;沃尔巴克氏体;孤雌生殖;高温冲击;生物防治

文章编号:1000-0933(2009)09-4732-06 中图分类号:Q142,Q968 文献标识码:A

Influences of high temperature shock on the reproduction and development of the *Wolbachia*-induced parthenogenetic parasitoid wasp, *Encarsia formosa* (Gahan)

ZHOU Shu-Xiang¹, LI Yu^{1,*}, ZHANG Fan^{2,*}

1 Institute of Mycology, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China

2 Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Science, Beijing 100097, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(9): 4732 ~ 4737.

Abstract: The effects of constant high temperature (31℃) and alternating high-low temperature (31℃ for 16 hours and 25℃ for 8 hours) on reproduction and development of *Wolbachia*-infected *Encarsia formosa* were investigated in the laboratory. When treated with constant high temperature, for the wasps, the reproduction ability decreased and the longevity shortened; for the offspring, the male ratio increased and adult emergence rate decreased. More than 45% males were induced from the 1st generation and male percentage of 3rd generation reached 81%. These results indicated that the high temperature was destructive to *E. formosa* population. Therefore, the environmental temperature should be paid attention when the wasp was reproduced in factory or applied in field in order to avoid the loss caused by high temperature. The sex ratio and the proportions of *Wolbachia*-infected female of offspring recovered to as those of wasp untreated once the high-temperature-treated wasps were transferred to 25℃, whether they have been reared for 3 or 6 generations under 31℃. These results suggested that *Wolbachia* could adapt to environmental changes. In the treatment of alternating temperature, the percentage of male wasps (13%) was low although they were induced from the 2nd generation, indicating that short high temperature shocks could not influence the reproduction pattern of *Wolbachia*-infected *E. formosa*. Whereas, if short high

基金项目:国家“973”计划资助项目(2006CB102005);国家科技支撑计划资助项目(2006BAD08A02)

收稿日期:2009-04-07; **修订日期:**2009-05-31

致谢:感谢中国农业大学李正西博士、南京农业大学李元喜博士在文章撰写过程中提出宝贵意见。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuli966@126.com; zfb131@263.net

temperature shocks were maintained for several days, the sex ratio of *Wolbachia*-infected *E. formosa* could be changed significantly.

Key Words: *Encarsia formosa*; *Wolbachia*; parthenogenesis; heat shock; biological control

丽蚜小蜂(*Encarsia formosa* (Gahan))属膜翅目(Hymenoptera),蚜小蜂科(Aphelinidae),是烟粉虱(*Bemisia tabaci*(Gennadius))和温室白粉虱(*Trialeurodes vaporariorum*(Westwood))的重要寄生性天敌,目前已在世界范围内大规模生产和广泛应用^[1,2]。丽蚜小蜂行孤雌产雌生殖,这种生殖方式是由其体内共生的沃尔巴克氏体(*Wolbachia*)引起的^[3],高温和抗生素处理可以使沃尔巴克氏体失活,产生雄性后代^[4,5]。

丽蚜小蜂主要靠雌性产卵寄生或用产卵器刺破寄主后取食来对粉虱进行控制,雄性后代数量增加势必降低丽蚜小蜂的生防效率,同时高温也会对丽蚜小蜂的生殖力、羽化率和雌成蜂寿命产生不利的影响。而丽蚜小蜂在田间应用过程中难免遭遇高温的天气,释放田间的温度多在 30℃ 以上,且持续多日。因此研究高温冲击,特别是持续多日的短期高温冲击对丽蚜小蜂生殖和发育的影响,对指导丽蚜小蜂的生产和应用,保证其田间控害效果具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

(1)烟粉虱采自北京郊区蔬菜田,经分子检测确认为 B 型,在北京市农林科学院生防中心温室内用番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill)(品种为盆栽红,种子购于北京市农林科学院蔬菜研究所)繁殖多代。培养室温度(25±1)℃,光周期(L:D)16h:8h,RH 65%~75%。

(2)丽蚜小蜂为北京品系,1978 年从英国引入,在北京地区已经成功定殖,并大量释放。室内用烟粉虱(B 型)繁殖多代。培养条件与烟粉虱相同。

1.2 试验条件

试验均在 MLR-350H 人工气候箱(日本 SANYO)中进行,温度误差为±1℃。实验设置 31℃ 恒温和高适温交替(白天 31℃(16h)/夜间 25℃(8h)变温)两个温度处理,以 25℃ 恒温培养为对照。RH 70%~75%,光周期(L:D)=16h:8h。

1.3 试验方法

1.3.1 烟粉虱若虫的准备

当番茄苗长至 25cm 左右,将番茄苗接烟粉虱 24 h 后去除成虫,置于洁净的养虫笼(40 cm×50 cm×60 cm)内继续培养,待烟粉虱若虫发育到 3~4 龄,取带柄的叶片,在体视解剖镜下剔除不需要的若虫,仅保留试验所需数目。

1.3.2 丽蚜小蜂生殖力、寿命、羽化率和后代性别的观察

将带有 60 个烟粉虱若虫的番茄叶片置于改制塑料培养皿中(培养皿直径为 9 cm,培养皿盖上有 1 个直径 4 cm 的圆孔,覆以 120 目的纱网,以利于通气),叶柄处用润湿的脱脂棉包裹,以保持叶片鲜活。然后将丽蚜小蜂雌成蜂单头引入,让其产卵后,分别置于两个处理温度条件下培养。每隔 24 h 提供 1 次新鲜寄主(烟粉虱若虫)直到成虫死亡。更换下来的叶片放入自制水培培养皿内(水培培养皿直径 9 cm,皿内加水,培养皿盖四周有 6 个直径为 1 cm 的圆孔,孔内放置离体叶片,叶片在培养皿内可始终保持鲜活),培养箱内继续培养。每 12 h 观察 1 次,直到有寄生黑蛹产生,记录产生的黑蛹数,再将叶片转移到改制塑料培养皿中,待蜂羽化后记录羽化出的雌、雄后代数和出蜂时间,计算雌成蜂寿命和后代雄性比。每个处理 30 次重复。31℃ 恒温处理连续培养 7 代,分别取第 3 代和第 6 代子蜂转入 25℃ 恒温条件下再连续培养 3 代;变温处理连续培养 4 代。丽蚜小蜂的生殖力用单只雌蜂产生的黑蛹数来表示。雌成蜂寿命为雌蜂从羽化到死亡所经历的时间。雄性比为羽化出的雄蜂数/羽化出蜂总数。因试验以接入成蜂产卵开始观察,所以各试验温度下记录的第一

组数据均为母代的观察结果,以 F0 表示,以此类推。

1.3.3 丽蚜小蜂发育历期的观察

F1 代成蜂羽化后,每个处理随意选取 5 头雌蜂放入带有 20 个 3~4 龄烟粉虱若虫的叶片上让其产卵,2h 后去除成蜂,叶片置于相应温度培养箱内培养。每 12h 观察 1 次,直到有寄生黑蛹形成,记录黑蛹形成的时间,并给每个黑蛹编号。用记号笔记下黑蛹在叶片上的位置,放入培养箱继续培养,直到成蜂羽化,记录成蜂羽化时间,计算丽蚜小蜂的发育历期。以成蜂接入的时间作为产卵时间。每个处理重复 3~5 次,观察所有被寄生粉虱体内丽蚜小蜂的发育。

1.3.4 沃尔巴克氏体的分子检测

丽蚜小蜂总 DNA 的提取:参照罗晨等^[6]的方法。取单只成虫置于滴有 20 mL 碱裂解液(50 mmol/L Tris-HCl(pH 8.0),20 mmol/L NaCl,1 mmol/L EDTA,1% SDS)的封口膜上充分研磨匀浆,将匀浆液移入 1.5 mL 的离心管中,加入 1 μ L 蛋白酶 K(20 mg/mL),充分混均后,置于 60℃ 下水浴 3 h,中途追加 1 μ L 蛋白酶 K。取出后加 78 μ L 重蒸水,100℃ 水浴 5 min,加 200 μ L 预冷的无水乙醇,冰浴 2 h,以 12000 r/min 离心 20 min,取出后倒去上清液,DNA 沉淀在室温下晾干,加 20 μ L 缓冲液(pH8.0),4℃ 保存用于 PCR。

wsp 基因的 PCR 扩增及电泳检测:*wsp* 基因的 PCR 扩增参照 Zhou 等^[7]的方法。在 20 μ L 反应体系中进行,扩增引物为 *wsp*81F(5'-TGG TCC AAT AAG TGA TGA AGA AAC),*wsp*691R(5'-AAA AAT TAA ACG CTA CTC CA)。反应体系为模板 DNA 1.5 μ L,20 μ mol/L 正向引物和反向引物各 0.5 μ L, dNTP(2.5 mmol/L) 2 μ L,10 $\times$ 缓冲液 2 μ L,25 mmol/L MgCl₂ 2 μ L,2.5 U Taq 酶 0.4 μ L,用去离子水加至 20 μ L。PCR 扩增程序为 94℃,1 min;55℃,1 min;72℃,1 min;共 35 个循环,扩增反应结束后将 PCR 扩增产物在 1% 的琼脂糖凝胶上进行电泳(电压 120V,电泳缓冲液为 0.5 $\times$ TBE),电泳胶置于用 0.5 $\times$ TBE 缓冲液稀释 2000 倍的 EB 中染色 25 min,置紫外分析仪中检测。每个 DNA 样品重复 3 次。

1.4 数据处理

用 Two-way ANOVA 检测不同温度处理及作用时间(世代)对丽蚜小蜂生殖力、寿命、羽化率和后代性别交互作用。对不同温度处理丽蚜小蜂的发育历期;同一温度处理的不同世代及不同温度处理相同世代丽蚜小蜂的生殖力、寿命、羽化率和后代性别分别进行单因素方差分析,用 LSD 进行差异显著性检验。以上数据分析均采用统计软件 SPSS15.0 进行。

2 结果与分析

2.1 高温冲击对丽蚜小蜂生殖力、寿命、羽化率、后代性别及沃尔巴克氏体感染情况的影响

丽蚜小蜂的生殖力和雄性后代比例在不同温度处理和不同世代之间都存在显著差异,温度和世代对丽蚜小蜂的生殖力和雄性后代比例存在显著的交互作用;丽蚜小蜂寿命和羽化率在不同温度间存在显著差异,在不同世代间差异不显著(表 1),故未对丽蚜小蜂不同世代间寿命和羽化率进行单因素方差分析。

表 1 对丽蚜小蜂生殖力、寿命、羽化率及后代性别的两因素方差分析结果

变异来源 Source of variation	df	生殖力 Fecundity		寿命 Longevity		羽化率 Emergence rate		后代雄性比 Male proportion	
		F	P	F	P	F	P	F	P
世代 Generation	3	3.398	0.019	0.245	0.865	0.427	0.734	45.381	<0.01
温度 Temperature	2	38.944	<0.01	58.812	<0.01	14.851	<0.01	160.277	<0.01
世代 $\times$ 温度 Generation $\times$ Temperature	6	2.569	0.021	0.694	0.654	0.651	0.690	25.761	<0.01
Error	181								

在 31℃ 恒温条件下连续培养,丽蚜小蜂的生殖力、羽化率降低、寿命缩短,各世代与对照相比均达到显著水平,但世代之间差异不显著;在白天 31℃,夜间 25℃ 变温条件下培养,丽蚜小蜂的生殖力和寿命与 31℃ 恒

温条件培养的丽蚜小蜂具有相同的变化趋势,但是在变温条件下,F0 代生殖力降低的幅度较小,与对照处于同一水平,F1 代以后丽蚜小蜂的生殖力开始大幅度下降,与对照之间差异显著。变温条件下丽蚜小蜂的羽化率与对照相比也有所降低,但降低幅度小于恒温培养,其中 F0 代与对照处于同一水平,其它各世代与对照相比均存在显著差异(图 1)。

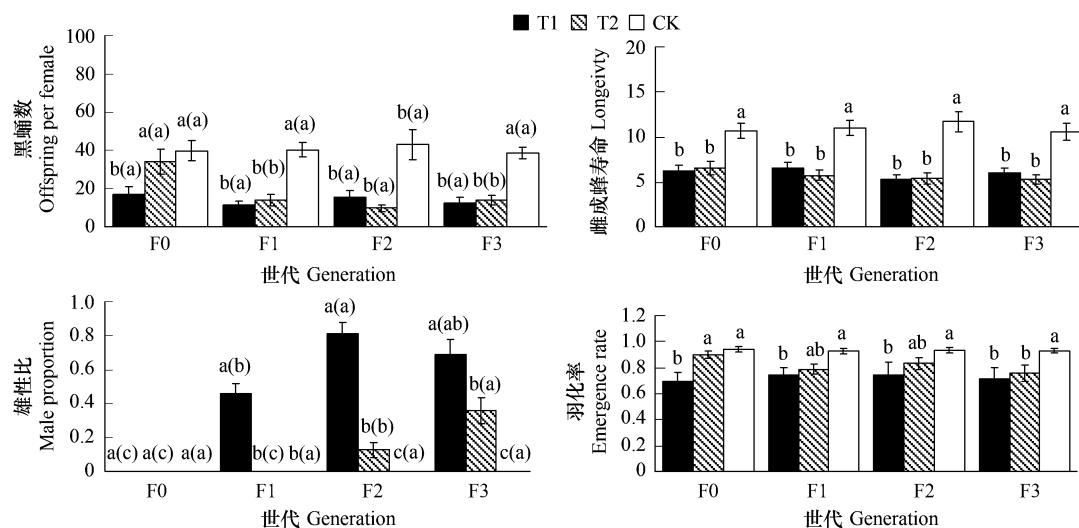


图 1 高温冲击对丽蚜小蜂生殖力、寿命、羽化率及后代性别的影响

Fig. 1 Effects of high temperature on fecundity, longevity, sex ratio and emergence rate of *E. formosa*

T1: 31℃ 恒温; T2: 白天 31℃/夜间 25℃ 变温 不同字母表示同一世代不同温度处理间差异显著, 括号内不同字母表示同一温度下不同世代间差异显著(LSD 法, $P < 0.05$) T1: Constant high temperature; T2: Alternating temperature. Different letters indicate significant differences between different treatment, different letters in parentheses indicate significant differences between different generation (protected LSD, $P < 0.05$)

在 31℃ 恒温条件培养, 丽蚜小蜂从 F1 代开始产生雄性后代, 后代雄性的比例为 47%, F2 代雄性后代比例最高, 达到 81.4%, F3 代雄性后代比例有所下降并趋于稳定。在 31℃ 恒温条件下连续培养 3 代和 6 代转入 25℃ 培养, 丽蚜小蜂的后代雄性比例降低, 并很快恢复到高温处理前的水平; 在 25℃ 条件下培养丽蚜小蜂的沃尔巴克氏体感染率为 100%, 随着高温处理时间增加丽蚜小蜂雌性群体中沃尔巴克氏体的感染率逐渐下降, 在 31℃ 恒温条件下连续培养 3 代和 6 代转入 25℃ 培养, 丽蚜小蜂雌性群体中沃尔巴克氏体感染率又恢复到高温处理前的水平(表 2)。在丽蚜小蜂雄性后代体内也检测到沃尔巴克氏体感染, 但感染率较低(低于 10%)。

在白天 31℃, 夜间 25℃ 的变温条件下丽蚜小蜂从 F2 代开始产生雄性后代, 但雄性后代所占比例较少, 仅为 12.8%, F3 代雄性后代比例有所增加, 达到 35.83%。对照后代全为雌性(图 1)。

2.4 不同温度处理丽蚜小蜂的发育历期

表 3 可见, 高温条件下, 丽蚜小蜂从卵到羽化的发育历期与对照相比明显缩短($F = 15.202$, $df = 2$, $P < 0.01$), 且两种高温处理间差异不显著。但高温条件下丽蚜小蜂从卵到蛹的发育历期均长于对照, 其中 31℃ 恒温条件下丽蚜小蜂从卵发育到蛹所经历的时间最长, 为 (9.62 ± 0.24) d, 与对照 $((8.83 \pm 0.19)$ d) 相比差异显著($F = 3.302$, $df = 2$, $P < 0.01$)。

3 讨论

温度是影响丽蚜小蜂发育和繁殖的重要生态因子, 在高温条件下, 丽蚜小蜂生殖力下降、羽化率降低、从卵到羽化的发育历期及雌成蜂寿命缩短, 这与前人的试验结果基本一致^[8-11]。但徐维红^[8]等人在研究中发现不同温度条件下丽蚜小蜂的生殖力之间无显著差异, 且试验中得到的生殖力和寿命数据均大于本试验所得结果, 这可能与丽蚜小蜂和烟粉虱的不同生物型及试验条件有关。关于丽蚜小蜂的生物和生态学国内外已有

大量的研究报道^[1,9,12,13],但是这些试验数据大都是在恒温条件下获取的,本试验在研究持续高温(31℃恒温)对丽蚜小蜂作用的同时还模拟夏季温室的昼夜温度变化,研究了高适温交替作用对丽蚜小蜂的生殖和发育的影响,更接近实际情况,可为其田间应用提供科学依据。

丽蚜小蜂孤雌产雌的生殖方式是由其体内共生的沃尔巴克氏体引起的,30℃以上高温、抗生素处理以及滞育都可以导致沃尔巴克氏体密度的减少,甚至全部去除,诱导宿主产生雄性的后代^[4,5,14,15],当沃尔巴克氏体的密度降低到一定程度时,用常规 PCR 的方法无法检测到单个宿主体内的沃尔巴克氏体^[14],因此可以通过沃尔巴克氏体感染率粗略估计沃尔巴克氏体在宿主种群中的感染情况。本试验中,在 25℃条件下丽蚜小蜂产生的后代全为雌性,沃尔巴克氏体感染的检出率达到 100%,在 31℃恒温条件下培养,丽蚜小蜂从 F1 代开始产生雄性后代,且雄性比例在 45%以上,F2 代雄性比例达到最高值,然后逐渐下降并趋于稳定,在 31℃恒温下连续培养 3 代或 6 代再转入 25℃培养,丽蚜小蜂雄性后代比例及雌性群体中沃尔巴克氏体感染率都能够很快恢复到高温处理前的水平。说明沃尔巴克氏体对环境变化有一个自动调节和适应的过程。在持续高温的作用下沃尔巴克氏体在寄主体内的活性受到抑制,但不能被完全去除,一旦环境条件适宜沃尔巴克氏体的活性便会恢复。

表 2 31℃持续高温对丽蚜小蜂后代性别的影响及丽蚜小蜂雌性后代沃尔巴克氏体感染情况的检测(Mean ± SE)

Table 2 Effects of constant high temperature on sex ratio of *E. formosa* and proportion of females infected by *Wolbachia* (determined by PCR)

代别 Generation	后代雄性比% Male proportion of offspring	沃尔巴克氏体 感染率% (No.) Proportion of <i>Wolbachia</i> - infected females
CK	0c	1.00(20)
F0	0c	93.75(16)
F1	45.94 ± 5.93b	83.33(28)
F2	81.43 ± 6.24a	69.23(26)
F3	68.88 ± 8.99ab	70.59(17)
F6	52.32 ± 8.90b	41.18(22)
31℃(3)~25℃ F0	6.23 ± 0.48ab	88.24(17)
F1	9.11 ± 0.79a	93.75(16)
F2	8.00 ± 0.70a	96.17(17)
31℃(6)~25℃ F0	6.25 ± 1.08ab	75.00(16)
F1	8.50 ± 0.66a	93.75(16)
F2	7.50 ± 1.04ab	1.00(15)

表中同一列不同字母表示数据间差异显著(LSD法, $P < 0.05$)

Different letters in the same column indicate significant differences (protected LSD, $P < 0.05$)

表 3 不同温度处理丽蚜的发育历期(Mean ± SE)

Table 3 Effect of temperature on development of *E. formosa*

处理 Treatments	卵-蛹 From egg to prepupal	蛹-羽化 From prepupal to adult	卵-羽化 From egg to adult
31℃持续高温 Constant high temperature	9.62 ± 0.24a	4.07 ± 0.14b	13.69 ± 0.26b
变温 Alternating temperature	9.36 ± 0.31ab	3.64 ± 0.20b	13.00 ± 0.30b
CK	8.83 ± 0.19b	6.40 ± 0.17a	15.23 ± 0.29a

崔宝玉等^[16]于蛹中期和后期对感染沃尔巴克氏体的松毛虫赤眼蜂进行 6h 的 32、35 和 38℃ 单次高温冲击,发现处理蜂及子蜂均为雌性,未见雄蜂,认为短期高温冲击不会对松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系体内的沃尔巴克氏体活性产生抑制作用而使其恢复两性生殖。耿金虎等^[17]发现以柞蚕卵繁殖的松毛虫赤眼蜂在蛹中期分别经历 6h 35、40℃ 高温冲击处理,单卵雌蜂率显著高于对照,而在蛹后期经历 6h 35℃ 高温冲击处理,单卵羽化雌蜂率与对照无显著差异,认为这可能由统计方法及试验误差所致。但崔宝玉等^[16]和耿金虎等^[17]未对持续多日的短期高温作用进行研究。本试验在 31℃ 恒温条件下,丽蚜小蜂从 F1 代开始产生雄性个体,且雄性比例达到 45%以上;在白天 31℃、夜间 25℃ 的高适温交替作用下,丽蚜小蜂前两代产生的后代全部为雌性,从第三代开始出现雄性个体,雄性比例为 12.7%,说明短期高温冲击不能抑制沃尔巴克氏体的活性,对丽蚜小蜂生殖方式产生影响,但是短期高温持续多日就会产生累积作用,使沃尔巴克氏体失去活性,从而影响丽蚜小蜂后代性别。

丽蚜小蜂的产卵期与雌成蜂寿命几乎一致,雌成蜂寿命缩短必然导致产卵寄生和对烟粉虱取食量的下

降,同时丽蚜小蜂的羽化率和羽化出的雌成蜂比例降低又减少了能够产卵寄生的丽蚜小蜂数量,因此高温冲击会降低丽蚜小蜂对粉虱的控制能力,同时这些因素也会进一步影响到丽蚜小蜂的种群动态,降低丽蚜小蜂同其它物种的竞争能力。作者认为这可能是丽蚜小蜂在我国南方分布和应用较少的一个重要原因。

总之,丽蚜小蜂在烟粉虱和温室白粉虱的生物控制中起着重要的作用,但是在丽蚜小蜂的生产和应用中经常会受到温度等诸多因素的影响,降低丽蚜小蜂的品质和控制害虫的能力,因此在对丽蚜小蜂进行大规模生产和田间应用时,一定要注意繁殖和释放的温度条件,以达到最佳的控害效果。

References:

- [1] Hoddle M S, Van Driesche R G, Sanderson J P. Biology and use of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa*. Annual Review of Entomology, 1998, 43: 645—669.
- [2] Guo Yi, Liu W X, Wan F H, Wang J J. Parasitism behaviors of *Encarsia formosa* and Influence factors. Chinese Journal of Biological Control, 2007, 23(2): 180—183.
- [3] Stouthamer R, Mak F. Influence of antibiotics on the offspring production of the *Wolbachia*-infected parthenogenetic parasitoid *Encarsia formosa*. Journal of Invertebrate Pathology, 2002, 80(1): 41—45.
- [4] Zchori-Fein E, Roush R T, Hunter M S. Male production induced by antibiotic treatment in *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae), an asexual species. Experimentia, 1992, 48(1): 102—105.
- [5] Stouthamer R, Luck R F, Hamilton W D. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to revert to sex. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 1990, 87: 2424—2427.
- [6] Luo C, Yao Y, Wang R J, Yan F M, Hu D X, Zhang Z L. The use of mitochondrial cytochrome oxidase I (mt CO I) gene sequences for the identification of biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) in China. Acta Entomologica Sinica, 2002, 45(6): 759—763.
- [7] Zhou W, Rousset F, O'Neill S L. Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using wsp gene sequences. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 1998, 265(22): 509—515.
- [8] Xu W H, Zhu G R, Li G L, Xu B Y, Zhang Y J, Wu Q J. Influence of temperature on the biology of *Encarsia formosa* parasitizing the whitefly *Bemisia tabaci*. Chinese Journal of Biological Control, 2003, 19(3): 103—106.
- [9] Zhang S Z, Guo J Y, Wan F H, Zhang F. Effect of temperature on the development, survival and longevity of *Encarsia formosa*. Chinese Journal of Biological Control, 2004, 20(3): 174—177.
- [10] Enkegaard A. *Encarsia formosa* parasitizing the Poinsettia-strain of the cotton whitefly, *Bemisia tabaci*, on poinsettia: bionomics in relation to temperature. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1993, 69(3): 251—261.
- [11] Enkegaard A. Temperature dependent functional response of *Encarsia formosa* parasitizing the poinsettia-strain of the cotton whitefly, *Bemisia tabaci*, on poinsettia. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1994, 73(1): 19—29.
- [12] Zhang S Z, Guo J Y, Wan F H, Zhang F. Parasitic behavior and selectivity of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) towards *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) on different host plants. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(10): 2595—2560.
- [13] Zhang G F, Fu S S. The Ontogeny of *Encarsia formosa*. Journal of Agricultural University of Hebei, 1989, 12(2): 50—55.
- [14] Van opijnen T, Breeuwer J A J. High temperatures eliminate *Wolbachia*, a cytoplasmic incompatibility inducing endosymbiont, from the two-spotted spider mite. Experimental and Applied Acarology, 1999, 23(11): 871—881.
- [15] Noda H, Koizumi Y, Zhang Q, et al. Infection density of *Wolbachia* and incompatibility level in two planthopper species, *Laodelphax striatellus* and *Sogatella furcifera*. Insect Biochemistry Molecular Biology, 2001, 31(6-7): 727—737.
- [16] Cui B Y, Qian H T, Dong H, Cong B, Li X H. Effect of high temperature shock on *Trichogramma dendrolimi* infected by *Wolbachia*. Chinese Bulletin of Entomology, 2007, 44(5): 694—697.
- [17] Geng J H, Shen Z R, Li Z X, Zhang F. Effects of High Temperature Shocks on *Trichogramma dendrolimi* Reared on *Antheraea pernyi* Eggs. Chinese Journal of Biological Control, 2005, 21(4): 222—226.

参考文献:

- [2] 郭义, 刘万学, 万方浩, 王进军. 丽蚜小蜂寄生过程中的行为学研究进展. 中国生物防治, 2007, 23(2): 180—183.
- [6] 罗晨, 姚远, 王戎疆, 阎凤鸣, 胡敦孝, 张芝利. 利用 mtDNA CO I 基因序列鉴定我国烟粉虱的生物型. 昆虫学报, 2002, 45(6): 759—763.
- [8] 徐维红, 朱国仁, 李桂兰, 徐宝云, 张友军, 吴青君. 温度对丽蚜小蜂寄生烟粉虱生物学特性的影响. 中国生物防治, 2003, 19(3): 103—106.
- [9] 张世泽, 郭建英, 万方浩, 张帆. 温度对不同品系丽蚜小蜂发育、存活和寿命的影响. 中国生物防治, 2004, 20(3): 174—177.
- [12] 张世泽, 郭建英, 万方浩, 张帆. 丽蚜小蜂两个品系寄生行为及对不同寄主植物上烟粉虱的选择性. 生态学报, 2005, 25(10): 2595—2560.
- [13] 张桂芬, 付守三. 丽蚜小蜂 (*Encarsia formosa* Gahan) 的个体发育. 河北农业大学学报, 1989, 12(2): 50—55.
- [16] 崔宝玉, 钱海涛, 董辉, 丛斌, 李旭辉. 短期高温对感染 *Wolbachia* 的松毛虫赤眼蜂发育和繁殖的影响. 昆虫知识, 2007, 44(5): 694—697.
- [17] 耿金虎, 沈佐锐, 李正西, 张帆. 高温冲击对柞蚕卵繁殖赤眼蜂的影响. 中国生物防治, 2005, 21(4): 222—226.