## 诱导始期、温度和历期对松毛虫赤眼蜂滞育诱导 及解除滞育的影响

张俊杰! 张 雪! 杜文梅! 阮长春! 臧连生!\* 任炳忠2\*

(1. 吉林农业大学生物防治研究所,吉林省生物防治技术工程研究中心,长春 130118; 2. 东北师范大学生命科学院,长春 130024)

摘要:为实现赤眼蜂滞育技术在工厂化生产中的应用,在实验室条件下测定了诱导始期(卵期,幼虫前期、中期、后期,预蛹初期)、温度(8、10、12 和 14  $^{\circ}$ )及诱导历期(10、20、30 和 40 d)对松毛虫赤眼蜂  $Trichogramma\ dendrolimi$ 滞育诱导的作用,并对其解除滞育的条件进行了探索。结果表明:松毛虫赤眼蜂从卵期到预蛹初期均可被诱导滞育,以幼虫中期诱导效果最佳。12  $^{\circ}$  为诱导松毛虫赤眼蜂滞育的最适温度,12  $^{\circ}$  下诱导滞育 20 d,松毛虫赤眼蜂即可进入稳定的滞育状态,滞育率达97.4%。赤眼蜂滞育后,需经过一段时间的低温后才能完成滞育发育。滞育松毛虫赤眼蜂在3  $^{\circ}$  条件下储藏70 d,解除滞育率达95.9%,3  $^{\circ}$  条件下经历各储存时间的滞育解除率均高于0  $^{\circ}$  。

关键词: 松毛虫赤眼蜂; 滞育; 恒温; 诱导历期

# Effects of inducing initial stage, temperature and period on diapause induction and diapause termination of *Trichogramma dendrolimi*

Zhang Junjie<sup>1</sup> Zhang Xue<sup>1</sup> Du Wenmei<sup>1</sup> Ruan Changchun<sup>1</sup> Zang Liansheng<sup>1\*</sup> Ren Bingzhong<sup>2\*</sup>

(1. Engineering Research Center of Biological Control, Institute of Biological Control, Jilin Agricultural University,

Changchun 130118, Jilin Province, China; 2. School of Life Sciences, Northeast Normal University,

Changchun 130024, Jilin Province, China)

**Abstract:** In order to successfully utilize the diapause technology for the factory production of *Tricho-gramma*, the diapause induction conditions for *T. dendrolimi* were investigated in the laboratory. The effects of inducing initial developmental stage (egg, earlier, intermediate, and later periods of larvae, prepupae), inducing temperature (8, 10, 12 and 14°C) and inducing period (10, 20, 30, and 40 d) on diapause rate were investigated. Besides, the optimal conditions for diapause termination were also measured. The results showed that, from egg stage to prepupal stage, *T. dendrolimi* could be induced into diapause. On the whole, the intermediate larval stage was the most sensitive period for diapause induction. The suitable inducing constant temperature of *T. dendrolimi* was 12°C. At 12°C for 20 days, 97.4% of *T. dendrolimi* were induced into diapause. Once the parasitoids entered diapause, they would experience a period of cold storage to complete the diapause development. At 3°C for 70 days, the rate of diapause termination reached 95.9%. The diapause termination rates at 3°C during all tested storage periods were higher than those stored at 0°C.

Key words: Trichogramma dendrolimi; diapause; constant temperature; inducing period

滞育是昆虫度过不良环境的一种重要行为,对 维持昆虫种群和个体生存,保持群体发育统一,保证

基金项目:国家重点研发计划(2017YFD0200400),吉林省科技厅重点科技攻关计划(20160204010NY),吉林省科技发展计划项目(20170623002TC)

<sup>\*</sup>通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: lsz0415@163.com, bzren@163.com

种繁衍(徐卫华,2008)。研究天敌昆虫的滞育对于 保护、利用天敌昆虫和防治害虫具有重要意义。近 年来,随着绿色防控技术的大力推广,对天敌产品尤 其是赤眼蜂产品的需求量也在不断增加。因此,储 存技术在赤眼蜂工厂化生产中至关重要。传统的低 温冷藏技术在保存商品化天敌时存在较大弊端,冷 藏超过30 d后,严重影响产品质量(耿金虎等, 2005),而利用诱导滞育可以延长天敌昆虫的储存时 间。此外,成功地解除滞育,灵活地掌握天敌昆虫的 释放时机,可以更好地发挥天敌昆虫对害虫的防治 效果(张伟等,2014)。昆虫的滞育受多种因素影响, 如温度(Ventura Garcia et al., 2002)、诱导时期 (Reznik & Voinovich, 2016)、母代光周期(Ivanov & Reznik, 2008)、诱导历期(张荆等, 1994; Ma & Chen, 2006)等,清晰地掌握各因素对诱导昆虫滞育 的效果是大规模工厂化生产天敌昆虫的前提条件。

松毛虫赤眼蜂 Trichogramma dendrolimi 属膜翅 目赤眼蜂科,是世界上人工繁殖最广泛的赤眼蜂之 一,在中国主要利用其丰富的柞蚕 Antheraea pernyi 资源,通过剖腹取其卵来繁殖松毛虫赤眼蜂来防治 亚洲玉米螟 Ostrinia furnacalis、马尾松毛虫 Dendrolimus punctatus、水稻二化螟 Chilo suppressalis 等害 虫(Pizzol et al., 2012; Zhang et al., 2014; 张俊杰等, 2015)。国内外已经对19种赤眼蜂的滞育进行了研 究,不同的赤眼蜂种内、种间及不同寄主的诱导条件 存在很大差异(张礼生等,2014)。引起赤眼蜂滞育 的因素很多,其中温度被认为是最主要的因素,适宜 的低温条件可以诱导大多数赤眼蜂进入滞育 (Zaslavski & Umarova, 1990; Laing & Corrigan, 1995). 目前关于松毛虫赤眼蜂滞育研究的报道较常见,但 结果不尽相同,如李丽英等(1992)研究了松毛虫赤 眼蜂在不同寄主内的滞育情况,在麦蛾 Sitotroga cerealella 卵中10℃下诱导30 d,松毛虫赤眼蜂滞育率 为96.9%,而在米蛾Corcyra cephalonica卵和柞蚕卵 中,松毛虫赤眼蜂滞育率分别为28.8%和11.4%;而 张荆等(1994)研究认为,在柞蚕卵中诱导滞育的适 宜温度为10~13℃,滞育诱导历期为30~40 d,此条 件下松毛虫赤眼蜂滞育率可达到65.8%~86.1%:Ma & Chen(2006)也得到了相似的研究结果,在10℃下处 理4周后松毛虫赤眼蜂的滞育率较高;此外,二步中 低变温对松毛虫赤眼蜂滞育的诱导作用也影响较 大,如在7~13℃二步变温下诱导28d以上,松毛虫赤 眼蜂滞育率可达60%~70%(马春森和陈玉文, 2005)。松毛虫赤眼蜂在不同寄主内以及不同温度 处理条件下的滞育率存在一定差异,而且已有报道 主要集中温度对松毛虫赤眼蜂滞育诱导的影响上, 而未考虑诱导始期及历期其它影响因素对滞育率的 影响。双因素互作对滞育诱导的影响更未见详细报道。

赤眼蜂一旦进入滯育状态,必须要经过一段时间的低温后才能解除滯育,但关于历时和温度研究结果各异。如朱涤芳等(1992)报道,滯育的广赤眼蜂 T. evanescens 在 3℃贮存 4 个月时羽化率最高;Ventura Garcia et al.(2002)发现,科尔多瓦赤眼蜂 T. cordubensis滯育后在 3℃存放 6 个月仍保持高羽化率。Ghosh & Ballal(2017)研究表明,米蛾卵繁育的螟黄赤眼蜂 T. chilonis 在 5℃存放 6 个月可以解除滯育,但仅有 23%~36% 的成蜂羽化;周淑香等(2014)研究表明,1℃时柞蚕卵繁育松毛虫赤眼蜂滯育解除效果最好,第60 天羽化出蜂率最高,达95.2%,但储存期不能超过 4 个月。目前关于赤眼蜂解除滯育的研究报道较少,已有的结果均是关于历时和温度对滯育的影响,而其它因素是否影响赤眼蜂的滯育解除还有待研究。

松毛虫赤眼蜂在吉林省乃至全国的应用越来越广泛,吉林农业大学生物防治研究所成功将滞育技术应用于松毛虫赤眼蜂生产及害虫防治中,应用滞育松毛虫赤眼蜂防治玉米螟面积超过67万 hm²(张俊杰等,2015)。为进一步了解影响滞育的因素,明确诱导始期、温度和历期在松毛虫赤眼蜂滞育诱导中的作用,在已有研究的基础上,从生产应用实际出发,针对滞育率不稳定、解除滞育率低等问题,以松毛虫赤眼蜂黑龙江种群为研究对象,探讨诱导始期、温度与历期互作对松毛虫赤眼蜂滞育及解除滞育的影响,以期为有效诱导松毛虫赤眼蜂滞育、延长赤眼蜂产品贮存时间和批量释放提供理论技术依据,为从真正意义上实现我国松毛虫赤眼蜂大规模工业化生产提供理论支撑。

### 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试昆虫:松毛虫赤眼蜂于2013年7月采自黑龙江省尚志市苇河镇玉米田,田间自然寄主为亚洲玉米螟卵。在室内进行分离纯化后,通过雄性外生殖器进行鉴定(庞雄飞和陈泰鲁,1974; Pinto,1992)。在温度26±1℃、相对湿度(65±5)%、光周期16 L:8 D的培养箱中寄生柞蚕卵,室内饲养5代以上,建立稳定的试验种群。柞蚕卵,来自选大二化性秋蚕茧,采自吉林省永吉县,室温条件下发育出蛾并

剖腹取卵,接蜂前用1‰新洁尔灭浸泡消毒10 min。

试剂及仪器:1‰新洁尔灭溶液,北京润泽康生物科技有限公司。MLR-351H型智能人工气候箱,日本三洋公司。

### 1.2 方法

### 1.2.1 诱导始期对松毛虫赤眼蜂滞育的影响

将初羽化的1500头松毛虫赤眼蜂成蜂引入到 装有500粒新鲜柞蚕卵的培养瓶中,在26±1℃、相对 湿度(60±5)%全黑暗条件下,寄生8h后除去母蜂, 将寄生卵在26±1℃、相对湿度(60±5)%、光周期 L 16:D8条件下分别培养16、36、52、68和86h,对 松毛虫赤眼蜂进行诱导始期处理,诱导始期共设置 5个处理,即卵期、幼虫前期、幼虫中期、幼虫后期、 预蛹初期。试验开始时,将全部处理的松毛虫赤眼 蜂置于12±1℃、相对湿度(60±5)%全黑暗的人工气 候培养箱内诱导滞育30d,各处理随机抽样60粒 卵,单卵置于单指形管内,于26±1℃、相对湿度(60± 5)%全黑暗条件下发育12d后,按照王承纶等 (1981)标准在解剖镜下分别检查并记录活预蛹数 (滯育个体数)、死预蛹数、蛹及成蜂数,并计算滯育 率,滞育率=活预蛹数/(活预蛹数+死预蛹数+蛹+成 蜂数)×100%,滞育率是检验滞育诱导是否成功的重 要指标。

# 1.2.2 温度和诱导历期对松毛虫赤眼蜂滞育的影响将初羽化的2500头松毛虫赤眼蜂成蜂引入到装有1000粒新鲜柞蚕卵的培养瓶中,在26±1℃、相对湿度(60±5)%全黑暗条件下,寄生8h后除去母蜂,然后将寄生卵在相同温湿度、光周期L16:D8条件下继续发育52h至幼虫中期,然后进行温度和诱导历时的双因素滞育诱导处理,共16个处理组合,即4个温度处理×4个诱导历期处理,其中4个温度处理分别为8、10、12和14℃,4个诱导历时处理为10、20、30和40d。各处理随机抽取30粒卵,单卵置于单指形管内,于26℃、相对湿度(60±5)%全黑暗下发育12d,记录统计数据同1.2.1。

### 1.2.3 温度和冷藏时间对赤眼蜂解除滞育的影响

将初羽化的2500头松毛虫赤眼蜂成蜂引入到装有1000粒新鲜柞蚕卵的培养瓶中,在26±1℃、相对湿度(60±5)%全黑暗条件下,寄生8h后除去母蜂,然后将寄生卵在相同温湿度、光周期L16:D8条件下继续发育52h至幼虫中期,在12±1℃条件下进行滞育诱导,30d后进行温度和冷藏时间的双因素解除滞育处理,共14个处理组合,即2个温度处理×7个冷藏时间处理,2个温度分别为0℃和3℃;7个

冷藏时间处理分别为30、40、50、60、70、80和90d, 其它条件相同,均为相对湿度(60±5)%全黑暗条件下冷藏。各处理随机抽取30粒卵,单卵置于单指形管内,于26±1℃、相对湿度(60±5)%全黑暗条件下发育5d后,按照王承纶等(1981)标准在解剖镜下分别检查并记录活预蛹数、死预蛹数、蛹及成蜂数,并计算解除滞育率。解除滞育率=(蛹+成蜂数)/(活预蛹数+死预蛹数+蛹+成蜂数)×100%。

### 1.3 数据分析

试验数据采用DPS16.05软件统计分析。对松毛虫赤眼蜂在不同发育阶段的诱导滞育率进行单因素方差分析,采用Tukey's HSD法进行差异显著性检验;对松毛虫赤眼蜂在不同温度和诱导历期的滞育率以及在不同温度和储存时间的解除滞育率进行双因素方差分析,采用Tukey's HSD法进行差异显著性检验。对同一储存时间下,两温度间的解除滞育率采用Student's t检验法进行检验。

### 2 结果与分析

### 2.1 诱导始期对松毛虫赤眼蜂滞育的影响

在恒温12℃、相对湿度(60±5)%全黑暗的条件下,从卵期、幼虫前期、幼虫中期、幼虫后期及预蛹初期进行诱导均可使松毛虫赤眼蜂滞育。诱导始期为幼虫中期和卵期时,松毛虫赤眼蜂的滞育率最高,分别为97.2%和93.5%,二者之间差异不显著,但均显著高于诱导始期为幼虫前期、后期和预蛹初期的滞育率(F<sub>4,10</sub>=612.52,P<0.0001,图1)。

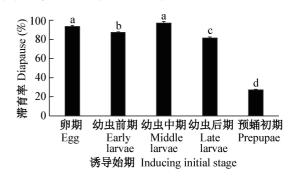


图1 不同诱导始期对松毛虫赤眼蜂滞育的影响

Fig. 1 The influence of inducing initial stage on diapause of *Trichogramma dendrolimi* 

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示经 Tukey's HSD 法检验在 *P*<0.05 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters indicate significant difference at *P*<0.05 by Tukey's HSD test.

### 2.2 温度和诱导历期对赤眼蜂诱导滞育的影响

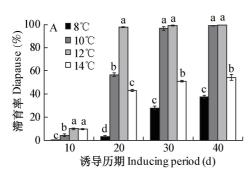
诱导温度和诱导历期对松毛虫赤眼蜂的滞育均

有显著影响(温度: $F_{3,32}$ =2 211.00,P<0.0001;诱导历期: $F_{3,32}$ =2 942.70,P<0.0001),且二者之间的交互作用对其也有显著影响( $F_{9,32}$ =255.57,P<0.0001)。

在各诱导历期下,温度对松毛虫赤眼蜂的滞育有显著影响(10 d: $F_{3,8}$ =35.94,P=0.0001;20 d: $F_{3,8}$ =1494.02,P<0.0001;30 d: $F_{3,8}$ =816.86,P<0.0001;40 d: $F_{3,8}$ =524.85,P<0.0001)。除14℃诱导10 d与12℃诱导10 d的滞育率差异不显著外,8℃和14℃下各诱导历期处理的滞育率均显著低于10℃和12℃,说明8℃和14℃不利于松毛虫赤眼蜂进入滞育状态;12℃下诱导20 d时,其平均滞育率达97.4%,显著高于其它3个温度的平均滞育率,说明12℃可使松毛虫赤眼蜂快速进入滞育状态;10℃诱导30 d后,松毛

赤眼蜂也可进入稳定滞育状态,且滞育率与12℃条件下无显著差异(图2-A)。

随着诱导时间的延长,4个不同温度处理的松毛虫赤眼蜂滞育率均呈上升趋势,达到一定时间后进入稳定滞育状态。在各温度下,诱导历期对松毛赤眼蜂滞育有显著影响(8℃: $F_{3,8}$ =230.27,P<0.0001;10°С: $F_{3,8}$ =1315.06,P<0.0001;12°С: $F_{3,8}$ =7744.66,P<0.0001;14°С: $F_{3,8}$ =227.66,P<0.0001)。在4个不同温度处理下,诱导40d与30d的滞育率差异不显著,表明在低温条件下,诱导30d已经使松毛虫赤眼蜂进入稳定滞育状态;而在12°C下诱导20d即可使其进入稳定的滞育状态,与诱导30d和40d的滞育率差异不显著(图2-B)。



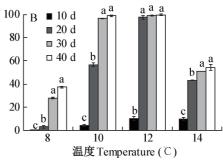


图 2 各诱导历期下温度(A)、各温度下诱导历期(B)对松毛虫赤眼蜂滞育的影响

Fig. 2 The influences of temperature under various inducing periods (A) and inducing period under various temperatures (B) on diapause of *Trichogramma dendrolimi* 

图中数据为平均数±标准误。各组柱上不同字母表示经 Tukey's HSD法检验在 *P*<0.05 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters on the bars in a given group indicate significant difference at *P*<0.05 level by Tukey's HSD test.

### 2.3 温度和冷藏时间对赤眼蜂解除滞育的影响

温度和冷藏时间对松毛虫赤眼蜂解除滞育均有显著影响(温度: $F_{1,28}$ =722.24,P<0.0001;冷藏时间: $F_{6,28}$ =3 291.49,P<0.0001),二者之间的交互作用对松毛虫赤眼蜂解除滞育也有显著影响( $F_{6,28}$ =82.44,P<0.0001)。

松毛虫赤眼蜂的解除滞育率随着时间的推移而逐渐增加。在3°C下冷藏30~60 d,解除滞育率随着储存时间的延长而显著提高( $F_{6,14}$ =3 135.65,P<0.0001),70 d时,解除滞育率达95.9%,滞育基本解除,且与80、90 d时差异不显著。在0°C下冷藏30~70 d时,松毛虫赤眼蜂解除滞育率随储存时间的延长而显著提高( $F_{6,14}$ =1 147.51,P<0.0001,图3),80 d时,滞育解除达到稳定状态,解除滞育率为91.5%,且与90 d时差异不显著。低温储藏30 d时,0°C和3°C之间差异不显著(t=2.2593,df=5,P=0.0734),但此时松毛虫赤眼蜂解除滞育率在较低水平;40~70 d时,3°C下的解除滞育率显著高于0°C下(40 d:t=-15.2749,

df=5, P<0.0001; 50 d: t=-36.4056, df=5, P<0.0001; 60 d: t=-16.5308, df=5, P<0.0001; 70 d: t=-15.8351, df=5, P<0.0001); 当储存时期达到80 d和90 d时, 二者之间差异不显著(80 d: t=-3.0669, df=5, P=0.0279; 90 d: t=-2.6879, df=5, P=0.0434, 图3)。

### 3 讨论

本研究结果表明,松毛虫赤眼蜂从卵期到幼虫中、后期开始诱导均能获得较好的滞育率,其中幼虫中期为诱导赤眼蜂滞育的最佳时期,此结果与在其它种赤眼蜂中得到的结果一致,如朱涤芳等(1992)对广赤眼蜂的滞育虫态进行研究,结果表明从卵期开始至预蛹前期均可引起广赤眼蜂滞育。而周淑香等(2014)对松毛虫赤眼蜂的研究结果表明,以幼虫前期阶段开始诱导滞育效果最好。结果差异的原因可能是相对湿度等其它试验参数不同。

在影响松毛虫赤眼蜂滞育的各因素中,温度被 认为是最关键的因素。许多研究结果表明恒温诱导 滞育的最佳温度基本接近于赤眼蜂的发育起点温 度,如科尔多瓦赤眼蜂发育起点温度为10.4℃,在 10℃诱导滞育效果最佳,诱导处理30d可使90.0% 以上个体进入滞育(Ventura Garcia et al., 2002)。松 毛虫赤眼蜂预蛹的发育起点温度为11.03℃,蛹期的 发育起点温度为12.06℃(王承纶等,1981),本研究 得出松毛虫赤眼蜂滞育诱导的适宜温度为10~12℃ 之间,与发育起点温度基本一致。在诱导滞育的效 果上,利用相同寄主、相近温度条件得到的滞育率却 差异很大,如张荆等(1994)利用柞蚕卵繁殖的松毛 虫赤眼蜂在恒温11.5℃条件下诱导30d,最高滞育 率为72.4%; Ma & Chen(2006)在10℃下诱导4周滞 育率超过80%;周淑香等(2014)在10℃和13℃下连 续诱导31 d,滞育率分别可达100.0%和99.1%。而 本研究在10℃诱导30 d和12℃诱导20 d可使96.0% 以上的个体进入滞育,诱导30d以后滞育率接近 100.0%。上述研究结果不同可能由于松毛虫赤眼 蜂采集地点不同,但Zhang et al.(2017)也比较了松 毛虫赤眼蜂黑龙江种群和辽宁种群对滞育诱导的反 应,认为2个地理种群在10~12℃条件下诱导滞育对 温度的反应基本相同。诱导时间是影响赤眼蜂滞育 率的另一个重要因子。诱导时间太短不足以使赤眼 蜂完成滞育的生理变化,诱导时间过长可能导致出 蜂率下降,严重影响赤眼蜂的品质。Ma & Chen (2006)研究结果表明,在10℃下,诱导历期从16 d 增加至22 d,滞育率则从1.0%增加到48.0%,当诱导 时间延长至28 d时,滞育率最高。

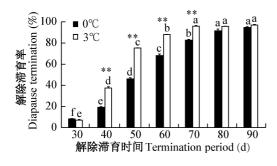


图3 温度及储存时间对松毛虫赤眼蜂解除滞育的影响

Fig. 3 The influences of temperature and storage period on diapause termination of *Trichogramma dendrolimi* 

图中数据为平均数±标准误。同色柱上不同字母表示经Tukey's HSD 法检验在 *P*<0.05 水平差异显著;\*\*表示两温度间经 Student's *t* 检验法检验在 *P*<0.01 水平差异极显著。Data are mean±SE. Different letters on the same color bars indicate significant difference at *P*<0.05 level by Tukey's HSD test. \*\* indicates significant difference under both temperatures at *P*<0.01 level by Student's *t* test.

在其它对赤眼蜂滞育诱导的研究中,多是将研究重点放在单一因素上,并未对因素间的协同作用进行深入研究(Ventura Garcia et al., 2002; Rahimi-Kaldeh et al., 2017),本试验将温度与诱导历期组合,研究了两者相互作用对松毛虫赤眼蜂滞育的影响,结果表明其滞育受发育阶段、温度、诱导历期等多因素共同调控,其中温度在整个诱导过程中起着重要的作用,适宜的温度可以缩短诱导历期,而诱导历期的长短决定了滞育的质量。因此,在实际应用中,应该选择最适宜温度和最短诱导时间,以保证高效地获取高质量的滞育赤眼蜂。

赤眼蜂滯育后,需经过一段时间的低温后才能解除滯育。朱涤芳等(1992)研究结果表明,广赤眼蜂滯育后未经低温贮存或1~2个月内的短期低温贮存不能完成滯育发育,至少经历2个月以上的低温才可以使滯育松毛虫赤眼蜂复苏并开始发育,低温储存4~5个月效果更佳。周淑香等(2014)在10℃下诱导滯育后置于1℃冷藏的松毛虫赤眼蜂解除滯育率明显好于3℃处理,解除滯育所需时间较短,羽化出蜂率更高,更耐储存。本研究结果表明,在3℃冷藏的松毛虫赤眼蜂解除滯育的时间明显短于0℃冷藏的,冷藏70 d时松毛虫赤眼蜂可进入稳定解除滯育状态,与大多数研究报道的解除滯育时选择的温度相一致(朱涤芳等,1992;Pompanon & Boulétreau,1997;Ventura Garcia et al.,2002)。

由于松毛虫赤眼蜂滞育行为本身的复杂性,想要更清楚地了解滞育行为并更好地利用滞育特性,还需要增加对其它因素,如赤眼蜂地理种群(或品系)的研究,同时还需要进一步探究各因素的交互作用,特别是对松毛虫赤眼蜂滞育生理生化和分子机制进行更深入的研究,从而为其大规模生产和推广应用提供理论支撑。

### 参考文献(References)

Geng JH, Shen ZR, Li ZX, Zhang F. 2005. Optimal stage and temperature for cold storage of *Trichogramma dendrolimi* reared on *Antheraea pernyi* eggs. Acta Entomologica Sinica, 48(6): 903–909 (in Chinese) [耿金虎, 沈佐锐, 李正西, 张帆. 2005. 利用柞蚕卵繁殖的松毛虫赤眼蜂的适宜冷贮虫期和温度. 昆虫学报, 48 (6): 903–909]

Ghosh E, Ballal CR. 2017. Diapause induction and termination in Indian strains of *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Canadian Entomologist, 149(5): 1–9

Ivanov MF, Reznik SY. 2008. Photoperiodic regulation of the diapause of the progeny in *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): dynamics of sensitivity to photo-

- period at the immature stages of maternal females. Entomological Review, 88(3): 261-268
- Laing JE, Corrigan JE. 1995. Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae): the role of host species, temperature and photoperiod. Canadian Entomologist, 127(1): 103–110
- Li LY, Zhu DF, Chen QX, Zhang ML, Shliachtich VA, Greenberg AM. 1992. *Trichogramma* spp. diapsuse induced by low temperature relation to hosts. Natural Enemies of Insects, 14(3): 117–125 (in Chinese) [李丽英, 朱涤芳, 陈巧贤, 张敏玲, 弗·阿·希略赫基契, 阿·莫·格林别尔格. 1992. 低温诱导赤眼蜂滞育与寄主的关系. 昆虫天敌, 14(3): 117–125]
- Ma CS, Chen YW. 2005. Effects of alternating temperature and time on diapause of *Trichogramma dendrolimi*. Journal of Plant Protection, 32(2): 174–178 (in Chinese) [马春森, 陈玉文. 2005. 二步中低变温对松毛虫赤眼蜂滞育的诱导作用. 植物保护学报, 32 (2): 174–178]
- Ma CS, Chen YW. 2006. Effects of constant temperature, exposure period, and age on diapause induction in *Trichogramma dendrolimi*. Biological Control, 36(3): 267–273
- Pang XF, Chen TL. 1974. *Trichogramma* of China (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Acta Entomologica Sinica, 17(4): 441–454 (in Chinese) [庞雄飞, 陈泰鲁. 1974. 中国的赤眼蜂属 *Trichogramma* 记述. 昆虫学报, 17(4): 441–454]
- Pinto JD. 1992. Novel taxa of *Trichogramma* from the New World tropics and Australia (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Journal of the New York Entomological Society, 100(4): 621–633
- Pizzol J, Desneux N, Wajnberg E, Thiéry D. 2012. Parasitoid and host egg ages have independent impact on various biological traits in a *Trichogramma* species. Journal of Pest Science, 85(5): 489–496
- Pompanon F, Boulétreau M. 1997. Effect of diapause and developmental host species on the circadian locomotor activity rhythm of *Trichogramma brassicae* female. Entomologia Experimentalis et Applicata, 82 (2): 231–234
- Rahimi-Kaldeh S, Ashouri A, Bandani A, Tomioka K. 2017. The effect of *Wolbachia* on diapause, fecundity, and clock gene expression in *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Development Genes and Evolution, 227(6): 401–410
- Reznik SY, Voinovich ND. 2016. Diapause induction in *Trichogramma telengai*: the dynamics of maternal thermosensitivity. Physiological Entomology, 41(4): 335–343
- Ventura Garcia P, Wajnberg E, Pizzol J, Oliveira MLM. 2002. Diapause in the egg parasitoid *Trichogramma cordubensis*: role of temperature. Journal of Insect Physiology, 48(3): 349–355
- Wang CL, Wang HX, Wang YA, Lu H. 1981. Studies on the relationship of temperature and development of *Trichogramma dendrolimi* Matsumura. Zoological Research, 2(4): 25–34 (in Chinese) [王承纶, 王辉先, 王野岸, 路红. 1981. 松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* Matsumura 个体发育与温度的关系. 动物学研究, 2(4): 25–34]

- Xu WH. 2008. Advances in insect diapause. Chinese Bulletin of Entomology, 45(4): 512-517 (in Chinese) [徐卫华. 2008. 昆虫滯育研究进展. 昆虫知识, 45(4): 512-517]
- Zaslavski VA, Umarova TY. 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species. Entomophaga, 35(1): 23–29
- Zhang J, Wang JL, Yang CC, Cong B. 1994. A study on the method inducing *Trichogramma dendrolimi* Matsumura into diapause stage. Journal of Shenyang Agricultural University, 25(3): 254–258 (in Chinese) [张荆, 王金玲, 杨长城, 丛斌. 1994. 利用低温诱导松毛虫赤眼蜂滞育技术研究. 沈阳农业大学学报, 25(3): 254–2581
- Zhang JJ, Desneux N, Benelli G, Zang LS, Du WM, Ruan CC. 2017.
  Geographic variation of diapause induction rates in *Trichogramma drendrolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in China.
  Journal of Economic Entomology, 110(2): 386–391
- Zhang JJ, Ren BZ, Yuan XH, Zang LS, Ruan CC, Sun GZ, Shao XW. 2014. Effects of host-egg ages on host selection and suitability of four Chinese *Trichogramma* species, egg parasitoids of the rice striped stem borer, *Chilo suppressalis*. BioControl, 59(2): 159–166
- Zhang JJ, Ruan CC, Zang LS, Shao XW, Shi SS. 2015. Technological improvements for mass production of *Trichogramma* and current status of their applications for biological control on agricultural pests in China. Chinese Journal of Biological Control, 31(5): 638–646 (in Chinese) [张俊杰, 阮长春, 臧连生, 邵玺文, 史树森. 2015. 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. 中国生物防治学报, 31(5): 638–646]
- Zhang LS, Chen HY, Wang MQ, Liu CX, Zhang Y, Chen CF, Wang SY. 2014. Research prospects in diapause of parasitoid wasp. Chinese Journal of Biological Control, 30(2): 149–164 (in Chinese) [张礼生, 陈红印, 王孟卿, 刘晨曦, 张莹, 陈长风, 王树英. 2014. 寄生蜂的滞育研究进展. 中国生物防治学报, 30(2): 149–164]
- Zhang W, Liu S, Li N, Chen J, He YZ, Qin QJ. 2014. Effects of photoperiods on adult diapause of *Harmonia axyridis* (Pallas). Journal of Plant Protection, 41(4): 495–500 (in Chinese) [张伟, 刘顺, 李娜, 陈洁, 何运转, 秦秋菊. 2014. 光周期对异色瓢虫生殖滞育的影响. 植物保护学报, 41(4): 495–500]
- Zhou SX, Lu X, Zhang GH, Li LJ, Ding Y. 2014. Research on the induction and termination of diapause in *Trichogramma dendrolimi*. Chinese Journal of Applied Entomology, 51(1): 45–52 (in Chinese) [周淑香, 鲁新, 张国红, 李丽娟, 丁岩. 2014. 松毛虫赤眼蜂滞育诱导及解除条件研究. 应用昆虫学报, 51(1): 45–52]
- Zhu DF, Zhang ML, Li LY. 1992. A study on the diapause and coldstorage technique of *Trichogramma evenescens*. Natural Enemies of Insects, 14(4): 173–176 (in Chinese) [朱涤芳, 张敏玲, 李丽英. 1992. 广赤眼蜂滯育及储存技术研究. 昆虫天敌, 14 (4): 173–176]

(责任编辑:张俊芳)