

浅黄恩蚜小蜂雌雄蜂胚胎及个体发育

张晓曼¹, 杨丽文³, 王 甦², 张 帆²

(1.河北师范大学 生命科学学院,河北省动物生理生化与分子生物学重点实验室,河北 石家庄 050024;
2.北京市农林科学院 植物保护研究所,北京 100097; 3.北京市植物园管理处/北京市花卉园艺工程技术研究中心,北京 100093)

摘 要:浅黄恩蚜小蜂(*Encarsia sophia*)是烟粉虱的重要天敌,为单寄生蜂,雌蜂的寄生方式属于独性内寄生,雄蜂的寄生方式属于外寄生中的自复寄生(autoparasitoid),也称重寄生(hyperparasitoid),雌雄蜂寄主、寄生方式及发育环境不同。首次对浅黄恩蚜小蜂雌雄蜂胚胎发育全过程进行了连续观测,并测量了雌雄蜂胚胎体长的变化。结果表明:雌蜂胚胎发育过程中出现 3 层膜,外部 2 层为胚膜(浆膜)、胚外膜(滋养膜),其中胚外膜在胚胎发育到 8 h 左右在显微镜下可见,雌卵孵化后消失;而雄蜂胚胎发育过程中出现了 2 层膜,没有发现胚外膜,但在雄蜂胚胎前末端能够观察到一个柄(pedicel),一直保留到雄蜂胚胎孵化后消失,而雌蜂胚胎前末端的柄发育到 2 h 左右出现,24 h 左右消失。雌蜂胚胎体长从 0 h 发育到 36 h 增长较快(0.198~0.280 mm),而雄蜂胚胎体长在此发育阶段变化较小(0.163~0.187 mm);从 36 h 到 48 h 雌雄蜂胚胎孵化,体长均有明显的增加。

关键词:烟粉虱;浅黄恩蚜小蜂;胚胎;发育;胚外膜

中图分类号:S 476+.3 **文献标志码:**A **doi:**10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.202304008

Embryo and Ontogeny of Female and Male *Encarsia sophia*

ZHANG Xiaoman¹, YANG Liwen³, WANG Su², ZHANG Fan²

(1.College of Life Sciences, Hebei Normal University, Hebei Key Laboratory of Animal Physiology,
Biochemistry and Molecular Biology, Hebei Shijiazhuang 050024, China;

2.Institute of Plant Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China;

3.Beijing Botanical Garden/Beijing Flower and Horticultural Engineering Technology Research Center, Beijing 100093, China)

Abstract: *Encarsia sophia* is an important natural enemy of *Bemisia tabaci*. It is a single parasitoid, in which females are alone endoparasitoid and males are autoparasitoid, also known as hyperparasitoid. The male and female bees are different in the host, parasitic way and development environment. Herein, for the first time, the whole process of the embryo development of *E. sophia* male and female bees was continuously observed and photographed by electron microscope, and the changes in the length of both male and female embryos were measured. The result showed that three layers of membranes occurred during the development of female embryos, and the external two layers are embryonic membrane (chorion) and extraembryonic membrane (trophamnion). The extraembryonic membrane can be seen under a microscope when the embryos developed to about 8 h, and disappeared until the female eggs hatched. In contrast, only two layers of membranes appeared during the development of male embryos, and extraembryonic membrane did not observed. There was a pedicel in the front of the male egg, and it disappeared when the male embryo began to hatch, while the pedicel of fe-

收稿日期:2022-05-29; 修回日期:2022-07-23

基金项目:国家自然科学基金(32072479)

作者简介:张晓曼(1985-),女,河北石家庄人,助理研究员,博士,研究方向为昆虫分子生态及生物防治。

通信作者:王 甦(1978-),男,研究员,博士生导师,研究方向为生物防治。E-mail:anthocoridae@163.com

male embryo emerged at 2 h of development and disappeared at 24 h. The length of female embryos increased rapidly from 0 h to 36 h (0.198~0.280 mm), whereas the length of male embryos showed minor change during this time (0.163~0.187 mm). Both male and female embryos hatched from 36 h to 48 h, and the body length obviously increased.

Key words: *Bemisia tabaci*; *Encarsia sophia*; embryo; development; extraembryonic membranes

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 为半翅目粉虱科小粉虱属, 是世界范围内重要的农作物害虫, 由于其寄主多, 寄生范围广, 抗药性高, 对农业造成了巨大的经济损失, 所以对烟粉虱的防治尤为重要^[1]. 而生物防治由于其无污染、无毒、不易产生抗性等优点而被广泛关注^[2-4]. 烟粉虱的优势天敌主要有捕食螨、瓢虫、螯、寄生蜂等, 其中寄生蜂对烟粉虱的防治已在大田应用^[2].

滑行黑蜂属 (*Amitus*)、桨角蚜小蜂属 (*Eretmocerus*) 及恩蚜小蜂属 (*Encarsia*) 的寄生蜂为烟粉虱的重要寄生性天敌^[5-6]. 其中浅黄恩蚜小蜂为烟粉虱潜在的优势寄生蜂^[7-8], 有研究表明在实验室条件下, 浅黄恩蚜小蜂与丽蚜小蜂同时存在时, 浅黄恩蚜小蜂有更强的竞争优势, 是一种有潜在应用价值的寄生蜂^[9]. 浅黄恩蚜小蜂 (*Encarsia sophia*) 为单寄生蜂, 雌蜂的寄生方式属于独性内寄生, 雄蜂的寄生方式属于外寄生中的自复寄生 (autoparasitoid), 雄蜂的发育只能过寄生在雌蜂幼虫上, 而不能寄生在雄蜂幼虫上^[10]. 雌性寄生蜂是由受精卵寄生于烟粉虱体内发育而来的, 为初寄生蜂; 而雄性寄生蜂为第二寄生蜂, 外寄生在初寄生蜂上发育而来^[11], 此初寄生蜂可以是同种的雌性寄生蜂也可以是不同种的寄生蜂, 如恩蚜小蜂属和桨角蚜小蜂属^[12]等.

浅黄恩蚜小蜂雌雄异律发育, 雌雄异律发育的寄生蜂寄生于不同的寄主中或者寄生于同一寄主的不同环境中, 胚胎期与幼虫期的形态有所区别^[13]. 昆虫的胚胎发育指自母体产出后到孵出幼虫或若虫的阶段, 胚胎发育分为卵裂、胚盘形成、胚带形成、胚膜形成、胚层形成、胚体分节、胚动体壁形成等若干阶段^[14-15]. 对于恩蚜小蜂属的胚胎发育及胚后发育相关研究较少, 胚胎发育的文章仅见于 *Encarsia berlesei*, *Encarsia citrina*^[16] 和双斑恩蚜小蜂 (*Encarsia bimaculata*)^[17]; 胚后发育相关研究主要有浅黄恩蚜小蜂 (*E. sophia*) 和双斑恩蚜小蜂 (*E. bimaculata*)^[11,18], 由于其体型较小, 难以观察, 所以胚胎发育的研究较少. 本文主要对浅黄恩蚜小蜂的雌雄蜂胚胎及个体发育进行了研究. 浅黄恩蚜小蜂雌蜂为内寄生蜂, 雄蜂为外寄生蜂, 描述雌雄蜂胚胎发育的不同有助于理清其雌雄蜂不同的寄生方式的客观原因, 以期了解雌雄蜂不同寄生机制提供理论基础.

1 材料与方法

1.1 供试昆虫的饲养

浅黄恩蚜小蜂由美国德克萨斯 A&M 大学农业实验站昆虫系引入, 室内用烟粉虱繁殖. 烟粉虱在室内饲养 (温度 25~30 ℃, 湿度 80 %, 光照 16 h), 寄主植物为棉花. 离体叶片放在培养皿中, 用脱脂棉包裹离体叶片的柄部并注入水起保湿作用.

1.2 雌雄卵及幼虫的获得

在干净的棉花叶片上释放成对的烟粉虱成虫, 每片叶片约 100 对成虫, 24 h 后将烟粉虱移除. 待烟粉虱发育到三龄若虫时, 将寄生烟粉虱若虫的棉花叶片离体放入培养皿中, 接入 50 头交配过的雌蜂, 在显微镜下观察其产卵情况, 在棉花叶片上用数字标记被寄生的烟粉虱若虫, 并记录下寄生的时间, 从刚寄生 0 h 开始解剖, 每 2 h 间隔解剖一次, 若发现间隔的 2 h 胚胎发育有新的变化, 则在间隔的 2 h 内再进行观察, 直到卵孵化为止. 解剖液为 PBS (磷酸缓冲液), pH 7.0. 寄生烟粉虱后发育到三龄后期的雌蜂幼虫为雄蜂寄主, 将未交配的雌蜂成虫释放到带有发育到三龄后期的雌蜂的棉花叶片上, 未受精卵发育成雄蜂, 雄卵的发育解剖时间间隔同雌卵相同. 雌雄蜂卵孵化为幼虫后, 每 12 h 解剖一次.

解剖时, 将做标记的待解剖的烟粉虱若虫用解剖针挑入解剖液中, 解剖烟粉虱获得雌卵或雌虫幼虫时, 烟粉虱体液会随之一起溢出, 此时应及时清除, 并迅速对雌卵或雌虫幼虫在显微镜下进行拍照. 解剖重寄

生的烟粉虱获得雄卵或雄蜂幼虫时(此时烟粉虱若虫只剩下体壁)体壁内只有雌蜂幼虫与雄卵或雄蜂幼虫,解剖时应非常小心的剥去烟粉虱体壁,即可获得雄卵或雄虫幼虫,将雄卵及其所寄生的雌蜂的幼虫及雄虫幼虫在显微镜下拍照。

1.3 雌雄卵及幼虫的电子显微镜观察

将解剖得到的卵或幼虫分别在荧光倒置显微镜(Leica DMIRB 美国莱卡)或电子显微镜(Leica MZ205 A 美国莱卡)下观察并拍照,观察雌雄卵的胚胎发育及个体发育。

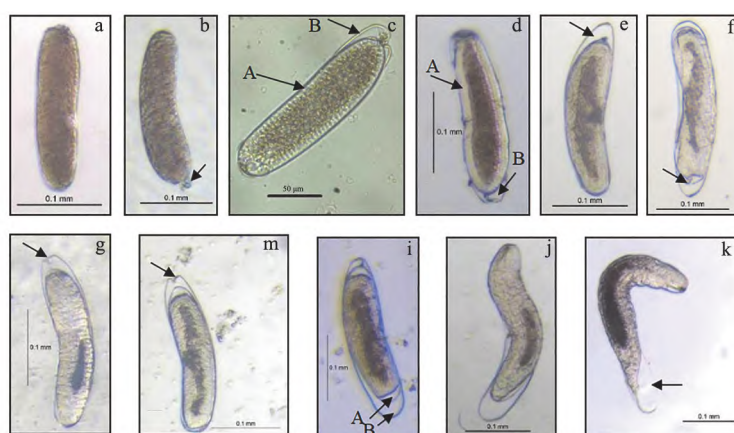
1.4 数据分析

用 Leica Application Suite version 3.60 对图像进行处理,对发育不同时期的雌雄胚胎及幼虫进行测量。

2 结果与分析

2.1 雌蜂胚胎及个体的发育

雌卵在 36~48 h 之间孵化。刚产下的卵的形状为长椭圆形,两端钝圆(图 1a),发育到 2 h 左右时卵的一端出现一个小柄(图 1b)。随着胚胎的发育,周质内的活质体(子核与周围细胞形成)在 7 h 左右出现质膜,形成围绕卵黄的一层单细胞,在卵端部的柄上连接处开始出现一层膜,称为胚外膜(图 1c 中箭头 B 所指)。12 h 左右时胚胎的胚盘形成(图 1d),12~24 h 时胚胎体内出现深色代谢物质(图 1e)。发育至 24 h 左右时浆膜在显微镜下可见,卵前末端的柄消失(图 1f)。24~36 h 之间,胚胎开始出现胚动,顶端胚外膜向下凹陷与浆膜连接,中间形成一个细小的通道与口部连接,显微镜下可以看到胚胎可以通过此部位允吸烟粉虱体液(图 1g,m,i),胚胎进一步发育,尾部的胚外膜与浆膜清晰可见(图 1i)。发育至 36 h 时,胚胎尾部清晰可见(图 1j),此时胚胎活动剧烈,胚外膜随着胚胎左右摇摆向尾部移动。48 h 时胚胎孵化,蜕皮可见(图 1k)。

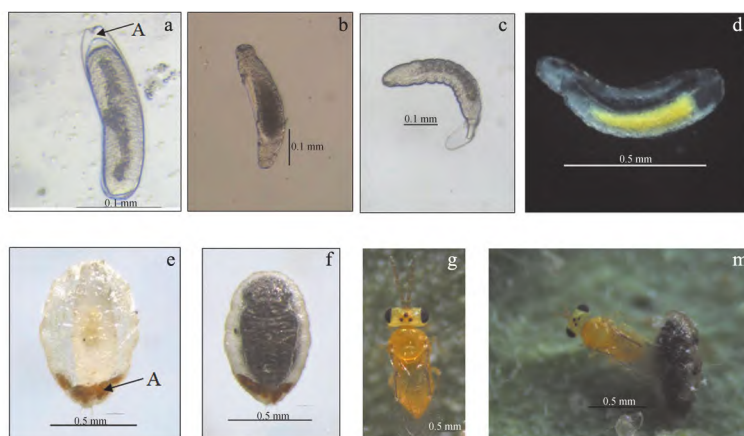


(a)雌卵,寄生 0 h; (b)发育到 2 h 的胚胎,箭头部位为卵柄; (c)7 h 的胚胎,A 为向周边移动的单细胞层,B 为胚外膜; (d)12 h 的胚胎,此时胚盘形成即 A 箭头所指; (e)12~24 h 的胚胎体内可以看到深色代谢物质,箭头所指为胚外膜; (f)24 h 胚胎,浆膜出现; (g,m,i)24~36 h 出现胚动,(g)和(m)中箭头所指为口器小孔,(i)中 A 为浆膜,B 为胚外膜; (j)36 h,褐色物质周围出现一层肌细胞; (k)48 h 胚胎,卵孵化,箭头所指为胚胎的蜕皮。

图 1 浅黄恩蚜小蜂雌蜂的胚胎发育

Fig.1 Embryonic Development of *E. sophia* Female

浅黄恩蚜小蜂雌蜂胚后发育主要经历 3 个阶段,幼虫、预蛹和黑蛹、成蜂。一龄幼虫体节分化不明显(图 2b);二龄初期幼虫的体节有明显的分化(图 2c);图 2 中的 d 为三龄幼虫;预蛹和黑蛹阶段小蜂排泄物可见(图 2e,f);羽化为成蜂后,雌蜂可以将未受精卵外寄生在雌蜂三龄幼虫、预蛹或发育前期的黑蛹上(图 2 m),未受精卵发育成雄蜂。



(a)雌卵,箭头为胚外膜与口之间连接的管道;(b)一龄雌蜂幼虫;(c)二龄雌蜂幼虫,体节有明显的分化;(d)三龄幼虫,成C字形;(e)预蛹,箭头为雌蜂排泄物;(f)黑蛹;(g)雌蜂成虫;(m)雌蜂产未受精卵,发育成雄蜂。

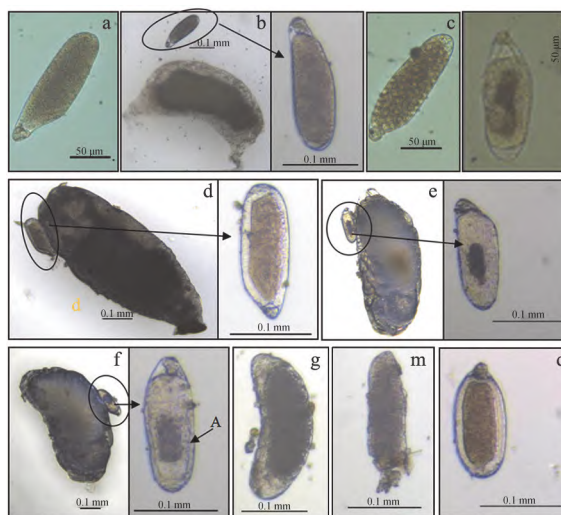
图2 浅黄恩蚜小蜂雌蜂个体发育

Fig.2 Ontogeny Development of *E. sophia* Female

2.2 雄蜂胚胎及个体发育

雌蜂产下未受精卵之后发育成雄蜂在本文中称为雄卵,外形与受精卵(之后发育成雌蜂,在本文中称为雌卵)有所区别,后端成钝圆形,前端尖锐并生长有一个柄(图 3a),雄卵发育到 2 h 时,卵前端的柄与卵体之间出现胚膜(图 3b),柄可以很有力的吸附在寄主雌蜂上,以取食雌蜂幼虫的营养.胚胎发育到 6 h 左右时,质膜出现,并开始围绕卵黄向周边移动(图 3c),12 h 左右时,胚盘形成,并且紧贴在寄主雌蜂幼体上(图 3d),发育至 12~24 h 时,浆膜出现并在胚体中央开始出现深色代谢物质,到 24 h 左右时,深褐色物质进一步积累(图 3e),发育至 36 h 时,有胚动,深褐色物质周围出现一层肌细胞(图 3f),48 h 左右时雄蜂胚胎孵化(图 3g).偶尔雌蜂会将 2 个以上的未受精卵产在寄主雌蜂幼虫上,实验过程中,发现最多时有 10 个未受精卵产在同一个寄主上.当雌蜂将 2 个以上未受精卵产在寄主雌蜂幼虫上时,只有一个卵存活,其他的卵无法存活,如图 3m,在卵期死亡,与孵化的雄卵(图 3g)在同一个寄主内。

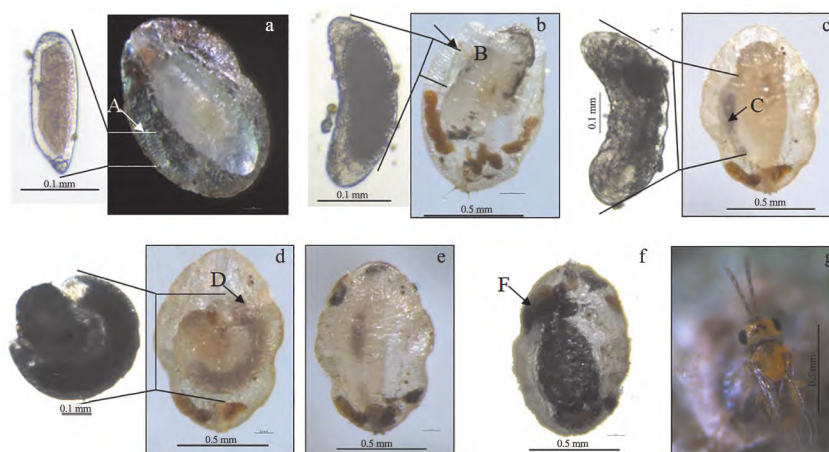
雄蜂的胚后发育也同样包括 3 个阶段,幼虫期、预蛹黑蛹期、成蜂期.一龄的雄蜂体节没有分化(图 4b),二龄的雄蜂有明显的分化(图 4c),三龄的雄蜂成 C 字形围绕寄主(图 4d),其预蛹(图 4e)和黑蛹(图 4f)排泄物成黑褐色,明显区别于雌蜂的排泄物,雄蜂成蜂成褐黄色(图 4g),与雌蜂的浅黄色有区别。



(a)刚寄生的卵;(b)放大部分为发育 2 h 的雄蜂胚胎;(c)发育至 6 h 的胚胎,质膜出现,开始向周边移动;(d)放大部分为 12 h 发育的胚胎,此时胚盘形成;(e)发育至 22 h 的胚胎,可以明显的看到 2 层膜,外面一层为浆膜,体内出现褐色代谢物;(f)发育至 24 h 胚胎,褐色代谢物进一步积累加深;(g)36 h 有胚动,箭头 A 所示为一层肌细胞;(h)48 h,雄蜂胚胎已孵化;(m)寄生 48 h 的未孵化的雄蜂卵(已经死亡),与(g)中已孵化的雄卵寄生在同一个寄主上,生长被抑制。

图3 浅黄恩蚜小蜂雄蜂的胚胎发育

Fig.3 Embryonic Development of *E. sophia* Male

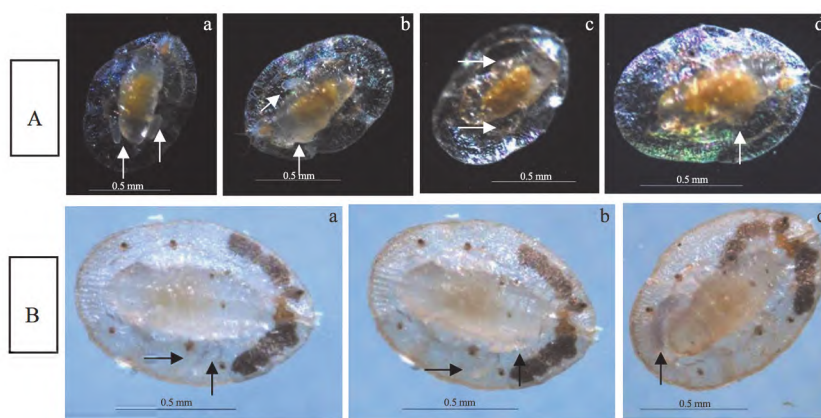


(a)放大部分为雄卵；(b)放大部分为一龄雄蜂幼虫；(c)放大部分为二龄雄蜂幼虫，体节开始变化；(d)三龄雄蜂幼虫，整个身体成C字形包裹寄主雌蜂幼虫；(e)雄蜂预蛹；(f)雄蜂黑蛹，箭头F为雄蜂排泄物；(g)雄蜂成蜂。

图4 浅黄恩蚜小蜂雄蜂个体发育

Fig.4 Ontogeny Development of *E. sophia* Male

图5中的A和B为同一个雌蜂幼虫寄主寄生了2个雄卵，发育到72 h时另一个雄卵消失。图5A中两个雄卵产在寄主的两边，图5B中两个雄卵产在同一侧，24 h之后其中一个雄卵出现胚动，从第二个雄卵口器与寄主之间穿过，阻断了第二个雄卵的取食渠道，第二个雄卵死亡。



(A)a为0 h同时寄生在同一个寄主中的2个雄卵，b为发育24 h后的2个雄蜂胚胎，其中1个出现胚动开始移动，c为48 h后的2个雄蜂幼虫，其中一个已经不移动，另一个发育为一龄，d为72 h后的雄蜂幼虫，其中一个卵已经消失，另一个已经发育为二龄幼虫。(B)a为0 h同时寄生在同一个寄主中的两个雄卵，b为发育24 h后的两个雄蜂胚胎，其中一个先出现胚动，移动后阻断另一个卵的取食途径，72 h后其中一个发育为二龄幼虫，另一个卵消失。

图5 雌蜂幼虫同时被2个未受精卵寄生

Fig.5 The Female Larvae Are Parasitized with Two Unfertilized Eggs

2.3 雌雄蜂胚胎体长变化

雌雄胚胎从0 h到48 h孵化，体长变化不同，雌蜂胚胎0 h到36 h体长增长较快(0.198~0.280 mm)，而雄蜂胚胎在此时间内体长变化较小，为0.163~0.187 mm。从36 h到48 h雌雄蜂胚胎孵化，体长都有明显增加，雌蜂从0.280 mm增长到0.367 mm，雄蜂从0.170 mm增长到0.255 mm，如图6。从图中可以看出，雌蜂胚胎从0 h开始体长增长较快，而雄性胚胎在48 h孵化时才有较明显的增长。

3 讨论

首次报道了浅黄恩蚜小蜂雌雄蜂胚胎的发育，雌雄蜂个体的发育虽然已有报道^[11,19]，但对雄蜂的个体

发育都是在寄主体内进行观察,本实验是将雄蜂幼虫剖出对各个发育阶段进行了拍照描述,雌雄蜂分别经历了卵期,幼虫,预蛹黑蛹期和成虫期,一龄雌蜂孵化时尾部出现一个尾巴,这可能跟以后产卵器的发生有关,且雌雄蜂都在幼虫发育到二龄时有明显体节分化。

浅黄恩蚜小蜂雌雄蜂的胚胎发育形态有所区别,雌蜂胚胎有胚外膜,而在雄蜂胚胎发育时没有发现。雌雄蜂形态的不同是在发育的过程中产生的^[20]。首先,雌雄蜂卵形态不同可能是因为雌蜂产受精卵和未受精卵时处理不同;其次,雌雄蜂胚胎形态不同跟外胚胎膜的有无有关。不同的寄生蜂早期发育有所区别,伯恩蚜小蜂胚胎极体不消解,在胚的外层形成一层胚外膜,又称滋养膜(trophamnion),认为与营养及寄主免疫有关,异养的 *Encarsia porteri* 雌虫胚胎有一层膜包围着胚胎,而雄胚胎中没有发现,也有研究报道双斑恩蚜小蜂 *Encarsia bimaculata* 雌虫胚胎也有一层胚外膜^[17-18],已有研究表明,胚外膜直接参与寄主的免疫抑制作用, *Encarsia berlesei* 和 *Encarsia citrina* 在孵化时胚外膜释放畸形细胞,抑制寄主对其的免疫^[16]。 *Encarsia coniugata*, *Encarsia partenopea* 和 *E. berlesei* 雌雄胚胎发育相似,不形成胚外膜^[13]。浅黄恩蚜小蜂雌蜂卵及幼虫期在烟粉虱体液内生长,而雄蜂外寄生于雌蜂上,所以雌蜂寄生阶段尤其是胚胎期需要更强的免疫力抑制寄主淋巴系统对其的免疫,因此雌蜂胚胎的胚外膜可能直接与抵抗寄主的免疫力有关,本研究也表明雌蜂胚胎在发育 0~36 h 时体长有明显的增长,而雄蜂胚胎体长在此时间内变化不明显,所以猜测雌蜂的这层胚外膜也可能与提供营养有关。

浅黄恩蚜小蜂雌蜂胚胎在发育过程中,卵前末端的柄从没有(0 h 的卵)到出现(发育 2 h 左右)再到消失(发育到 24 h 左右时);胚胎发育前期前末端的柄与胚外膜相连,形成一个吸收烟粉虱体液的进食管道,后消失。而雄蜂在整个胚胎过程中都有卵柄出现,并且吸附在寄主雌蜂幼虫上,这与钱明惠^[17]报道的双斑恩蚜小蜂雌蜂的卵一端的柄有所区别。有些寄生蜂是异律发育(heteronomous development),雌雄蜂发育的方式不同,胚胎的形态有所不同,有些异律发育的早期胚胎,雄卵前末端有一个柄,而雌卵不具备,而浅黄恩蚜小蜂雌蜂胚胎发育前期也有卵柄出现,其雄蜂胚胎的卵柄一直没有消失,这可能与其外寄生的方式有关,以便于吸附在寄主体上吸取营养。雄蜂胚胎发育的过程中没有胚外膜的出现,所以无法抵抗烟粉虱体液对其的免疫作用,这可能是雌蜂只能把雄卵(未受精卵)产在烟粉虱体液已干燥的环境^[11]中的主要原因。雌蜂胚胎随着发育时间的增加体长有显著差异,而雄蜂体长变化较小,原因可能是雌蜂胚胎发育的过程中比雄蜂胚胎中的胚外膜有免疫和吸收营养的功能,从而导致雌蜂胚胎生长速度不同。

对于寄生蜂之间的竞争机制,已有研究表明,卵较大者如果能提前孵化或幼虫个体大小占优势,则能够在竞争中胜出^[21],本研究中,雌蜂幼虫寄主上同时寄生的 2 个雄卵,先出现胎动和孵化的雄卵能够存活下来,另一个 72 h 时已经消失,原因可能是一个雄蜂卵对另一个雄蜂卵的免疫抑制或对其取食途径的阻断。有些寄生蜂能够识别寄主是否是同种或他种寄生蜂寄生^[22],丽蚜小蜂在产卵时,能够将寄主体内其它的寄生蜂通过产卵器杀死^[23],也有研究表明浅黄恩蚜小蜂产雌卵时,能够识别寄主是否被寄生过^[9],但在产雄卵时的竞争并没有相关报道。关于异律发育的寄生蜂,产雄且为自复寄生时,其识别机制及产多个卵时的竞争机制需要进一步研究考证。

参考文献:

- [1] de BARRO P J, LIU S S, OKALEBO L B, et al. *Bemisia tabaci*: A Statement of Species Status. Annual Review of Entomology, 2011, 56: 1-19. doi:10.1146/annurev-ento-112408-085504
- [2] GOOLSBY J A, de BARRO P J, KIRK A A, et al. Post-release Evaluation of Biological Control of *Bemisia tabaci* Biotype 'B' in the USA and the Development of Predictive Tools to Guide Introductions for Other Countries[J]. Biological Control, 2005, 32: 70-77. doi:10.1016/j.biocontrol.2004.07.012
- [3] WANG Y, HOU Y, BENELLI G, et al. *Trichogramma ostrinae* Is More Effective than *Trichogramma dendrolimi* as a

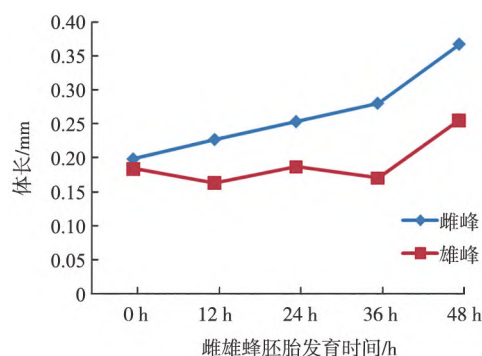


图 6 雌雄胚胎 48 h 内体长变化

Fig.6 Changes in Body Length of Male and Female Embryos in 48 h

- Biocontrol Agent of the Asian Corn Borer, *Ostrinia furnacalis*, *Insects*, 2022, 13(1):70, doi:10.3390/insects13010070
- [4] 张晓曼,王甦,罗晨,等.异色瓢虫对胡萝卜微管蚜防治潜能评价.中国生物防治学报,2015,31(3):1-5.
ZHANG Xiaoman, WANG Su, LUO Chen, et al. Assessment of Potential Control of *Semiaphis heraclei* by *Harmonia axyridis*. Chinese Journal of Biological Control, 2015, 31(3):1-5.
- [5] HOELMER K A. Whitely Parasitoids: Can They Control Field Population of *Bemisia* [M]. UK: Intercept Ltd, 1995:451-476.
- [6] de OLIVEIRA R, OLIVEIRA G M, dos SANTOS de SOUZA M, et al. Development and Parasitism of *Encarsia hispida* (Hymenoptera: Aphelinidae) on *Bemisia tabaci* Biotype B in Cotton [J]. African Journal of Agricultural Research, 2016, 11(26):2266-2270. doi:10.5897/ajar2016.11078
- [7] KAPADIA M N, PURI S N. Development, Relative Proportions and Emergence of *Encarsia transvena* (Timberlake) and *Eretmocerus mundus* Mercet, Important Parasitoids of *Bemisia tabaci* (Gennadius), *Entomol* [J], 1990, 15(3/4):235-239.
- [8] PALANISWAMI M S, ANTONY B, VIJAYAN S L, et al. Sweetpotato Whitely *Bemisia tabaci*: Ecobiology, Host Interaction and Natural Enemies, 2001, 26:256-262.
- [9] 李元喜,罗晨,周长青,等.烟粉虱两种寄生蜂生物学特性及寄主竞争关系研究.昆虫学报,2008,51(7):738-744.
LI Yuanxi, LUO Chen, ZHOU Changqing, et al. Bionomics and Host Competition of Two Parasitoids on *Bemisia tabaci*. *Acta Entomologica Sinica*, 2008, 51(7):738-744.
- [10] ZHAO Y, ZHU L, RAMIREZ-ROMERO R, et al. Mating Status of an Autoparasitoid and Sex of the Secondary Host Impact the Outcome of Heteronomous Hyperparasitism. *Entomologia Generalis*, 2021, 42(1):87-99. doi:10.1127/entomologia/2021/1324
- [11] ANTONY B, PALANISWAMI M S, HENNEBERRY T J. *Encarsia transvena* (Hymenoptera: Aphelinidae) Development on Different *Bemisia tabaci* Gennadius (Homoptera: Aleyrodidae) Instars [J]. *Environment Entomology*, 2003, 32(3):584-591. doi:10.1603/0046-225x-32.3.584
- [12] HUNTER M S, KELLY S E. Hyperparasitism by an Exotic Autoparasitoid: Secondary Host Selection and the Window of Vulnerability of Conspecific and Native Heterospecific Hosts [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1998, 89:249-259. doi:10.1046/j.1570-7458.1998.00406.x
- [13] HUNTER M S, WOOLLEY J B. Evolution and Behavioral Ecology of Heteronomous Aphelinid Parasitoids [J]. *Annual Review of Entomology*, 2001, 46(3):251-290. doi:10.1146/annurev.ento.46.1.251
- [14] 雷朝亮,荣秀兰.普通昆虫学[M].北京:中国农业出版社,2003,105-114.
LEI Chaoliang, RONG X L. General Entomology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003, 105-114.
- [15] 许再福.普通昆虫学[M].北京:科学出版社,2009,166-172.
XU Zaifu. General Entomology [M]. Beijing: Science Press, 2009, 166-172.
- [16] PEDATA P A, GARONNA A P, ZABATTA A et al. Development and Morphology of Teratocytes in *Encarsia berlesei* and *Encarsia citrine*: First Record for Chalcidoidea [J]. *Insect Physiology*, 2003, 49(11):1063-1071. doi:10.1016/j.jinsphys.2003.08.003
- [17] 钱明惠,任顺祥,邱宝利.双斑恩蚜小蜂的生殖方式及其在烟粉虱体内的发育[J].昆虫知识,2006,44(3):397-401.
QIAN Minghui, REN Shunxiang, QIU Baoli. The Reproductive Model and Development of *Encarsia bimaculata* in *Bemisia tabaci*. *Entomological Knowledge* [J], 2006, 44(3):397-401.
- [18] ANTONY B, PALANISWAMI M S, KIRK A A, et al. Development of *Encarsia bimaculata* (Heraty and Polaszek) (Hymenoptera: Aphelinidae) in *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae) Nymphs [J]. *Biological Control*, 2004, 30:546-555. doi:10.1016/j.biocontrol.2004.01.018
- [19] 周长青,李元喜,刘同先,等.浅黄恩蚜小蜂雌蜂的个体发育及其寿命和产卵量的观察[J].中国生物防治,2010,29(2):113-118.
ZHOU Changqing, LI Yuanxi, LIU Tongxian, et al. Development and Morphology of Female Immature of *Encarsia sophia* and Their Longevity and Fecundity [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2010, 29(2):113-118.
- [20] FLANDERS S E. Deviate-ontogenies in the Aphelinid Male (Hym.) Associated with the Ovipositional Behavior of the Parental Female [J]. *Entomophaga*, 1967, 12(4):415-427.
- [21] COLLIER T, KELLY S, HUNTER M. Egg Size, Intrinsic Competition, and Lethal Interference in the Parasitoids *Encarsia pergandiella* and *Encarsia formosa* [J]. *Biological Control*, 2002, 23:254-261. doi:10.1006/bcon.2001.1007
- [22] 李元喜,刘树生.拟寄生昆虫中的过寄生现象[J].昆虫知识,2001,38(3):169-172.
LI Yuanxi, LIU Shusheng. Superparasitism in Insect Parasitoids [J]. *Entomological Knowledge*, 2001, 38(3):169-172.
- [23] NETTING J F, HUNTER M S. Ovicide in the Whitefly Parasitoid, *Encarsia formosa* [J]. *Animal Behaviour*, 2000, 60(2):217-226. doi:10.1006/anbe.2000.1463

(责任编辑 柴 键)