

棉铃虫齿唇姬蜂的人工繁育研究进展

刘素果¹, 张继红², 张寰², 李瑄², 王红托², 苗麟², 秦启联^{2*}

(1. 北京市南口农场, 北京 102202; 2. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 棉铃虫齿唇姬蜂 *Campoletis chloridae* Uchida 是一种世界范围分布、寄主谱很广的内寄生蜂, 产卵于低龄寄主幼虫体内, 可使寄主幼虫在暴食期前大量死亡, 能有效抑制寄主的种群密度。该寄生蜂对多种作物上的鳞翅目害虫种群控制具有重要的利用价值。本文对该蜂人工繁育的研究进展及存在问题进行综述, 希望对其繁育与利用提供借鉴和指导。

关键词: 棉铃虫齿唇姬蜂; 繁育; 寄主; 温度; 性比

中图分类号: S476.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9261(2012)01-0116-05

Research Progress in Rearing of Parasitoid Wasp *Campoletis chloridae*

LIU Suguo¹, ZHANG Jihong², ZHANG Huan², LI Xuan², WANG Hongtuo², MIAO Lin², QIN Qilian^{2*}

(1. Nankou Farm, Beijing 102202; 2. State Key Lab of Integrated Management of Insects & Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: *Campoletis chloridae* Uchida is a world wide endoparasitoid wasp with a wide host range. Besides its high parasitization efficacy in the field, it lays eggs into host larvae at their earlier instars, which results in death of host larvae before severe crop damage being caused. Therefore, *C. chloridae* has most potential in population control of its lepidopteran hosts on various crops. However, the parasitoid wasp is not commercially produced yet. In this paper, the progresses and existing problems in rearing of *C. chloridae* were reviewed and analyzed with the aim to provide useful information for breeding and utilization of *C. chloridae*.

Key words: *Campoletis chloridae*; rearing; host; temperature; sex ratio

随着人们对生态环境、食品安全的日益关注, 害虫的生物防治技术迎来了新的发展机遇, 其中害虫天敌由于具有针对性寻找寄主的能力, 以及对生态系统的安全性和可持续性, 而成为优先考虑的防治手段。目前世界上已有 170 多种天敌昆虫被商业化生产和销售^[1], 而我国的天敌昆虫产业化还处在起步阶段, 仅有 10 种左右可以规模化生产, 发展空间巨大。为此有必要选取一些田间优势天敌昆虫, 瞄准天敌的饲养和利用, 以昆虫行为学、生理学、营养学、化学生态学等应用基础研究为先导, 深入开展规模化饲养和释放的关键技术研究, 为天敌昆虫的产业化之路提供有力的技术支持。

棉铃虫齿唇姬蜂 *Campoletis chloridae* Uchida 是一种分布和寄主范围都很广泛的单寄生内寄生蜂, 在我国长江流域和黄河流域, 以及印度、巴基斯坦、日本、北美、澳大利亚、斐济、新西兰等地均有分布, 寄主范围包括棉铃虫 *Helicoverpa armigera* Hübner、烟青虫 *H. assulta* Guenée 在内的实夜蛾属的几乎所有种类, 以及斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius)、甜菜夜蛾 *S. exigua* Hübner、黏虫 *Mythimna separata* Walker、苜蓿夜蛾 *Heliothis virescens* (Hufnagel)、甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* L.、小地老虎 *Agrotis ipsilon* (Hufnagel) 等多种鳞翅目害虫^[2,3]。这些害虫可为害棉花、小麦、玉米、番茄、辣椒、花生、豆类、烟草等多种作物。

棉铃虫齿唇姬蜂对田间棉铃虫和烟青虫均有较高的寄生率。在河南新乡的麦田和棉田中该蜂对棉铃虫

收稿日期: 2011-03-15

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项(200803002)

作者简介: 刘素果(1967-), 男, 学士, 农艺师, E-mail: suguoliu@yahoo.com.cn; *通讯作者, 博士, 研究员, E-mail: qinqi@ioz.ac.cn.

的寄生率最高可达 78.5%^[4]。尽管新乡棉区还有多种寄生性天敌对棉铃虫起控制作用，但棉铃虫齿唇姬蜂是优势种，其寄生数约占棉铃虫世代总寄生数的 71.3%。在山东沂水烟田，该蜂对烟青虫的寄生率平均为 67.0%，最高达 85.4%^[5]。在湖南长沙的番茄、烟草和棉田，该蜂寄生率最高达 63.1%^[6]。在国外的不同生态系统中该蜂的寄生率也高达 80%^[7-9]。

棉铃虫齿唇姬蜂产卵于低龄寄主幼虫体内，孵化的幼虫取食寄主的血淋巴、脂肪体和马氏管等，单个寄主只能育出 1 头成蜂，使寄主幼虫在暴食期前死亡，可有效抑制寄主的种群密度。因此，该蜂对于多种作物上的鳞翅目寄主种群的控制具有重要的利用价值。目前该蜂在国内外尚无商品化产品。本文将就与该蜂人工繁育相关的研究成果和存在问题进行综述，希望对该蜂的扩繁与利用提供借鉴与指导。

1 寄主

棉铃虫和烟青虫是棉铃虫齿唇姬蜂非常适宜的寄主，室内寄生成功率都在 80% 以上。但这两种寄主均存在自相残杀的习性，棉铃虫齿唇姬蜂产卵后需单头饲养，工作量大，因而有必要寻找其它替代寄主。

刘万学等^[10]以斜纹夜蛾作为替代寄主，取得了最高 53% 的寄生成功率。以 2 龄末至 3 龄初的 5 种夜蛾科幼虫为寄主的试验发现，寄生蜂幼虫在斜纹夜蛾和黏虫体内的发育历期都比棉铃虫和烟青虫为寄主的长 1 d；以黏虫为寄主得到的蜂茧比以斜纹夜蛾、棉铃虫、烟青虫育出的蜂茧重低约 1 mg。寄主的大小与成蜂体重正相关^[11]。棉铃虫齿唇姬蜂茧重的差异是否源于寄主体重的差异，尚需进一步验证。雌蜂的大小与寿命、最初产卵量、搜索和扩散能力等指标直接相关^[12-15]，因而关系到其繁殖力的高低。据王琛柱^[11]报道，大小约 12 mg 的棉铃虫幼虫育出的雌蜂体重在 3 mg 左右，其寿命最长。Zhang 等^[16]以 3 龄初期黏虫为寄主的研究发现，雌蜂产卵 1 次的寄生成功率约 50%，育出的成蜂体重在 3 mg 左右。据此初步推测，采用适当大小的黏虫为寄主育出的后代蜂与以棉铃虫为寄主育出的后代蜂的繁殖力相当。

如何进一步提高棉铃虫齿唇姬蜂在替代寄主上的寄生成功率，是人工繁育该蜂必须解决的关键问题。过寄生（即在同一寄主上产下 1 个以上的卵）不失为一种有效的途径。该蜂在黏虫上产卵 2 次和 5 次均可使黏虫的寄生成功率提高到 80% 以上，而成蜂体重和性比与只产卵 1 次的相比没有显著差异^[16]。为了在大规模人工繁蜂中取得最好的繁蜂效率，还需要进一步确定寄生蜂与寄主的比例，以及寄主暴露时间等参数。

2 饲养的温度条件

天敌繁育中温度往往是首先需要考虑的因素。在 RH (70%±10%) 和光周期 10L:14D 的条件下，Pandey 和 Tripathi^[17]发现，在 17~27 °C，棉铃虫齿唇姬蜂的质量变化不大，其中 22 °C 下繁殖力最高，27 °C 下种群增长最快；而在 37 °C 下蜂蛹的死亡率最高可达 71.8%。Dhillon 和 Sharma^[18]报道，该蜂幼虫在低于 12 °C 或高于 35 °C 下都不能存活，该结果与 Pandey 和 Tripathi^[17]的研究稍有出入，推测可能与饲养系统不同有关，譬如棉铃虫齿唇姬蜂的不同地理种群、寄主食料、寄主质量等都有可能影响后代蜂的生存力^[19]。

一定温度范围内，温度越低，棉铃虫齿唇姬蜂成蜂的寿命越长。刘万学等^[10]报道，4~12 °C 下成蜂寿命为 41.4 d。You 等^[6]的结果显示，4~6 °C 下成蜂寿命为 41.0 d，6~8 °C 下为 25.9 d。Pande 和 Tripathi^[17]指出，12 °C 下雌蜂寿命为 17.2 d；而 Dhillon 和 Sharma^[18]报道 12 °C 下实验室种群雌蜂寿命为 90.9 d，田间种群雌蜂寿命为 70.7 d。后两篇报道中，12 °C 下棉铃虫齿唇姬蜂的寿命差异多达数倍，比较其试验条件，除了地理位置的差异外，明显不同之处仅见于寄主棉铃虫的饲料和向棉铃虫齿唇姬蜂提供寄主的时间间隔，即后者位于较低纬度，饲养棉铃虫用的是基于鹰嘴豆的半合成人工饲料，隔天向棉铃虫齿唇姬蜂提供 1 次寄主^[18]；而前者位于较高纬度，饲养棉铃虫直接用的鹰嘴豆的叶或豆荚，每天向棉铃虫齿唇姬蜂提供 1 次寄主^[17]。这种成蜂寿命的显著差异到底是由于不同地理种群的遗传差异，还是因饲料不同而导致寄主质量的差异，亦或源自雌蜂产卵时间的延长，有待进一步研究。

3 性比

就寄生蜂而言，雌蜂的多少直接关系到种群的增长速率，同时仅有雌蜂能够在寄主上产卵寄生，导致

寄主死亡,从而控制害虫种群,因此后代性比是衡量繁育效率的一个重要指标。雌雄性比失调(这里特指雄性个体偏多)是寄生蜂饲养中一个很常见的问题。Heimpel 和 Lundgren^[20]曾总结已报道的在实验室或大规模饲养中出现性比失调的寄生蜂类群,涉及 7 个科的 51 种寄生蜂,其中茧蜂科 26 种,姬蜂科 15 种,包括 3 种齿唇姬蜂。棉铃虫齿唇姬蜂的饲养中也存在雄性比例增高的现象^[21]。

能否解决性比失调的问题是寄生蜂能否走向商品化生产的一个关键因素。Heimpel 和 Lundgren^[20]从天敌生产商处购买了 27 种寄生蜂测定其性比,结果显示后代仔蜂中雌性比例偏高的多达 17 种寄生蜂,其中有两种甚至育出的完全都是雌蜂;另有 6 种的雌雄比例持平;仅有 4 种寄生蜂育出的雄蜂偏多。以两个茧蜂科寄生蜂为例:麦蛾柔茧蜂 *Habrobracon hebetor* (Say)在文献报道中雄性比例最高可达 80%^[22],天敌生产商提供的蜂种性比[性比=雄蜂/(雄蜂+雌蜂)]为 0.32;淡足潜蝇茧蜂 *Opius pallipes* Wesmael 在以往报道中,性比最高超过了 0.9^[23],而天敌生产商提供的蜂种性比为 0.52。由以上数据可以看出,成功产业化的寄生蜂商品建立在性别等重要繁蜂指标得到较好调控的基础之上。

解决性比失调的关键是明确寄生蜂的性比决定和调控机制,有针对性地优化饲养条件。下文将重点阐述有关棉铃虫齿唇姬蜂性比的研究成果、存在的问题及其解决的途径。

3.1 性别决定的遗传机制

膜翅目昆虫属单倍二倍性(haplodiploidy)的性别决定机制,即雌性为二倍体,雄性为单倍体。目前的报道显示,姬蜂总科除了存在产雄孤雌生殖、产雌孤雌生殖外,至少还有两类性别决定机制:一类是互补的性别决定机制(complementary sex determination, CSD),另一类是一系列非 CSD 系统(non-CSD systems)。在 CSD 中,子代蜂性别是由单基因位点决定的,受精卵中这一位点若是杂合的,将发育为雌蜂,纯合的将发育为二倍体的雄蜂^[24]。这些二倍体的雄蜂或者不能完成发育而夭折,或者不育,从而对寄生蜂的性比和种群的发展造成极为不利的影[25-27]。因此,近亲交配将使得 CSD 类寄生蜂后代出现纯合二倍体雄蜂的比例增加,并导致发育性死亡率提高^[24]。秦启联等^[28]研究发现,近交是导致中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* (Haliday)偏雄性比的重要因素,暗示该蜂可能存在 CSD 的性别决定机制,提出扩大繁蜂种群、减少近交交配几率是避免偏雄性比的重要手段。

棉铃虫齿唇姬蜂的未交配雌蜂产下的后代均为雄蜂,属产雄孤雌生殖,饲养中要保证成蜂充分交配^[21]。经多代繁殖后,棉铃虫齿唇姬蜂容易出现性比失调的现象,其中是否存在 CSD 性别决定机制,尚需进一步研究确认。如果存在 CSD 性别决定机制,则饲养中必须考虑采取措施,避免近亲交配。

3.2 性别调控的非遗传因素

除了上述遗传机制外,交配后的雌蜂还可以通过自身的控制和/或受一些外界因素的影响,有选择地控制卵是否授精,调节产出卵的倍性,从而产下不同性别的后代。因此尚有许多非遗传因素影响雌蜂产出的后代的性比^[29]。

3.2.1 交配时的蜂龄 刘万学等^[30]对棉铃虫齿唇姬蜂室内交配行为的研究表明,雄蜂是交配的主导因素,一生中可多次交配,平均交配次数为 2.6 次,而雌蜂一般仅交配 1 次。温度 26 °C 和光照 1500 lx 是雌蜂个体成功交配的最佳条件。羽化 12 h 的雄蜂不能与雌蜂完成交配,其中 43.2% 的雄蜂对雌蜂没有任何反应。处女蜂的日龄明显影响其交配成功率。羽化 12 h 的雌蜂可以交配,但交配成功率仅为 13.3%。羽化后 24~36 h 的雌蜂与羽化后 36 h 的雄蜂交配成功率最高。

同时,成蜂交配时的蜂龄对其产出后代的数量和性比也有影响。刚刚羽化的雌蜂(0~12 h)与老龄雄蜂交配所产生的后代要多于老龄雌蜂与新羽化雄蜂交配的后代,即交配时雌蜂的蜂龄增加对后代产出下降的影响要高于雄蜂的蜂龄^[31]。雌雄成蜂在羽化后迅速交配(0~12 h)所产生的后代中,雌性比例最高,性比可达 0.34。随着成蜂交配时间的延迟,产出后代的雄性个体增多。当雌雄成蜂羽化后 96~108 h 交配,后代性比达到 0.67。因此,在繁育棉铃虫齿唇姬蜂过程中,成蜂羽化后,应立即提供合适的条件,使其充分交配并尽早提供适龄的寄主使其产卵寄生,这将有利于提高后代仔蜂的产量,特别是后代雌蜂的数量。

3.2.2 产卵时雌蜂的蜂龄 棉铃虫齿唇姬蜂不同日龄的雌蜂繁育的后代,其性比存在显著差异。随着日龄的增加,雄性后代的比例逐渐加大^[17,21]。

3.2.3 寄生蜂和寄主的密度 寄主密度的增加会显著提高棉铃虫齿唇姬蜂后代的雌蜂比例,在雌蜂:寄主

达 1:32 后, 寄生蜂的羽化数和性比趋于稳定。相反, 增加成蜂的相对密度, 则显著提高了后代雄蜂的比例^[32]。

Pandey 等^[33]研究发现: 雄蜂的存在会显著提高后代中雄性个体的比例, 但无论雄蜂存在与否, 雌蜂密度的增加都会降低后代雌蜂的比例, 而寄主密度的增加则会提高后代雌蜂的比例。因此雌蜂和寄主的相对密度是影响后代性比的关键因素, 雄蜂的存在会在此基础上进一步降低后代雌性比例。

棉铃虫齿唇姬蜂对已被寄生过的寄主有识别能力, 并避免在其上产卵, 但当寄主和雌蜂的相对比例下降时, 该蜂会在已被寄生过的寄主上过寄生^[16,32]。在过寄生时, 寄生蜂通常会产下更多的单倍体卵^[34], 而且雄性后代因为需要的营养更少、发育更快而在竞争中更容易胜出^[29]。雄蜂的求偶追逐或与雌蜂偶然的触角接触可能都会干扰并降低雌蜂的生殖力^[33]。为此, 无论是室内繁蜂还是田间释放, 为了提高后代子蜂的雌性比例, 都要保证适当的寄生蜂和寄主比例, 并于成蜂充分交配后在雌蜂开始产卵时, 适时去除雄蜂, 减少其对后代性比的干扰。

另外, 在一定的雌蜂和寄主密度之下, 寄主的暴露时间是繁蜂的又一个重要参数。有报道显示, 后代子蜂的性比与寄主的过寄生程度相关^[35]。不同的寄主暴露时间决定了寄主不同的过寄生程度。为此, 大规模人工繁蜂要取得满意的性比, 需要对雌蜂和寄主密度, 以及寄主暴露时间统筹考虑, 并进行优化。

3.2.4 环境条件 温度对棉铃虫齿唇姬蜂的性比也有影响。适温条件下, 棉铃虫齿唇姬蜂的性比都偏于雌性。雌蜂比例在 22 °C 下最高, 可达 89.6%^[17], 随着温度降低或升高, 雄性比例开始增加, 至 12 °C 或 37 °C 时, 性比偏于雄性^[17,18]。这提示我们大量繁蜂过程中, 只要饲养条件得当, 保持平衡甚至偏雌性比的目标是有可能达到的^[17,18]。湿度和光周期对棉铃虫齿唇姬蜂性比的影响未见报道, 但在饲养中要保持种蜂生活的小环境湿度, 一般在成蜂管内放入植物叶片或湿纸以保持一定的湿度^[17,18]。

3.2.5 寄主的大小、龄期或质量 一般情况下, 大寄主提供的营养充分, 质量更高, 单寄生蜂的雌蜂倾向于在大寄主上产下雌性后代, 而在小寄主上产下雄性后代^[36]。这一理论已在多种寄生蜂上得到证实^[37~41]。寄生蜂是如何感知寄主大小的? 豌豆潜叶蝇姬小蜂 *Diglyphus isaea* Walker 对寄主大小的判断与其先前遇到的寄主大小有关, 即依据寄主的相对大小而不是绝对大小来决定产下的后代性别。尽管雌蜂对寄主大小的评判受最近相遇寄主的影响更大, 但早先遇到的寄主对雌蜂的评判也有影响。为此, 向潜蝇姬小蜂提供个体逐渐增大的寄主, 或同时提供大小不同的寄主, 可以产生后代性比逐渐偏雌的结果^[42,43]。虽然目前还没有寄主大小或龄期对棉铃虫齿唇姬蜂后代子蜂性比影响的报道, 但在繁蜂研究和生产实践中, 寄主大小的因素还需要关注, 以最大限度地提高繁蜂质量。

4 结语

上述棉铃虫齿唇姬蜂人工繁育条件的研究成果, 为规模化繁育该寄生蜂奠定了很好的基础, 但不同报道的结果并不完全一致, 这可能与该蜂不同的地理种群、寄主的种类与质量的不同、饲养条件的差异等都有关系。因此, 不能照搬前人的研究成果, 需要根据具体的棉铃虫齿唇姬蜂种群及饲养系统, 优化繁育条件。在繁蜂过程中, 保证成蜂尽早地完全交配、尽快产卵并排除雄蜂对雌蜂的干扰、保障适当的雌蜂、寄主密度和寄主暴露时间、提供合适的温度等环境条件等, 都将有助于提高后代雌蜂比例。鉴于国内多个研究小组都曾出现经多代饲养后棉铃虫齿唇姬蜂容易出现性比失调的问题, 有必要明确该蜂是否存在 CSD 性别决定机制。如果存在 CSD 性别决定机制, 则饲养中必须考虑采取相应措施, 避免近亲交配。此外, 高质量寄主的饲养与供应、蜂的贮存等也是该蜂人工繁育所必须解决的问题。

参 考 文 献

- [1] 徐学农, 王恩东. 中国生物防治[J], 2007, 23(4): 373-382.
- [2] 马存, 戴小枫. 棉花病虫害防治彩色图说[M]. 北京: 金盾出版社, 1996.
- [3] Gupta R K, Rai D, Devil N. Journal of Asia-Pacific Entomology[J], 2004, 7: 239-247.
- [4] 戴小枫. 生物防治通报[J], 1990, 6: 153-176.
- [5] 侯茂林, 万方浩, 王福莲. 中国生物防治[J], 2002, 18(2): 54-57.

- [6] You L S, Lei R H, Jiang J X, *et al.* Entomologica Sinica[J], 2002, 9: 29-37.
- [7] Pawar C S. Pestology[J], 1998, 22: 51-59.
- [8] Banchor G. Insect Environment[J], 2000, 6: 101-102.
- [9] Kaur S, Barar K S, Sekhon B S, *et al.* Journal of Biological Control[J], 2000, 14: 51-54.
- [10] 刘万学, 万方浩, 苑士涛. 中国生物防治[J], 2004, 20: 17-20.
- [11] 王琛柱. 中国生物防治[J], 2001, 17(3): 107-111.
- [12] Waage J K. In: Waage J K, Greathead D J, eds. Insect Parasitoids[M]. Academic Press, 1986: 63-95.
- [13] Godfray H C J. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology[M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994.
- [14] Visser M E. Journal of Animal Ecology[J], 1994, 63: 963-978.
- [15] Ellers J, van Alphen J J M, Sevenster J G. Journal of Animal Ecology[J], 1998, 67: 318-324.
- [16] Zhang J H, Gu L Q, Wang C Z. Environmental Entomology[J], 2010, 39 (4): 1249-1254.
- [17] Pandey A K, Tripathi C P M. BioControl[J], 2008, 53: 461-471.
- [18] Dhillon M K, Sharma H C. BioControl[J], 2009, 54: 743-750.
- [19] Murugan K, Kuma N S, Jeyabalan D, *et al.* Insect Science and its Application[J], 2000, 20: 23-31.
- [20] Heimpel G E, Lundgren J G. Biological Control[J], 2000, 19: 77-93.
- [21] 苑士涛, 万方浩, 刘万学, 等. 中国生物防治[J], 2004, 20: 27-30.
- [22] Rotary N, Gerling D. Environmental Entomology[J], 1973, 2(1): 134-138.
- [23] Minkenbergh O P J M, van Lenteren J C. Agricultura University of Wageningen Papers[J], 1986, 86: 1-50.
- [24] Heimpel G E, de Boer J G. Annual Review of Entomology[J], 2008, 53: 209-230.
- [25] Stouthamer R, Luck R F, Werren J H. Environmental Entomology[J], 1992, 21: 427-435.
- [26] Werren J H. In: Thornhill N W eds. The Natural History of Inbreeding and Outbreeding[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1993: 42-59.
- [27] Cook J M, Crozier R H. Trends in Ecology & Evolution[J], 1995, 10: 281-286.
- [28] 秦启联, 王金耀, 徐世新, 等. 中国生物防治[J], 2001, 17(4): 155-158.
- [29] King B H. Quarterly review of Biology[J], 1987, 62: 367-396.
- [30] 刘万学, 苑士涛, 万方浩, 等. 中国生物防治[J], 2007, 23: 14-18.
- [31] Pandey A K, Tripathi S, Tripathi C P M. BioControl[J], 2009, 54: 47-53.
- [32] Kumar N, Kumar A, Tripathi C P M. Insect Science and its Application[J], 2000, 20: 73-76.
- [33] Pandey P, Kumar N, Tripathi C P M. Journal of Applied Entomology[J], 2004, 128: 254-257.
- [34] Holmes H B. Entomophaga[J], 1972, 17: 79-88.
- [35] Hegazi E, Khafagi W. BioControl[J], 2008, 53: 427-438.
- [36] Charnov E L, Los-Denhartogh R L, Jones W T, *et al.* Nature[J], 1981, 289: 27-33.
- [37] Heinz K M, Parrella M P. Ecological Entomology[J], 1990, 15: 391-399.
- [38] King B H. Evolutionary Ecology[J], 1990, 4: 149-156.
- [39] Opp S B, Luck R F. Annals of the Entomological Society of America[J], 1986, 79: 700-704.
- [40] Urano T, Hijii N. Entomologia Experimentalis et Applicata[J], 1995, 74: 23-35.
- [41] Paine T D, Joyce A L, Millar J G, *et al.* Biological Control[J], 2004, 30: 374-381.
- [42] Ode P J, Heinz K M. Biological Control[J], 2002, 24: 31-41.
- [43] Chow A, Heinz K M. Entomologia Experimentalis et Applicata[J], 2005, 117: 193-199.