



沈顺章, 牛黎明, 符悦冠, 陈俊谕, 朱俊洪, 张方平. 日本食蚱蜢小蜂的交配行为及雌蜂生殖系统观察 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (4): 985–990.

日本食蚱蜢小蜂的交配行为及雌蜂生殖系统观察

沈顺章^{1,2}, 牛黎明^{1,3}, 符悦冠^{1,4}, 陈俊谕², 朱俊洪^{2*}, 张方平^{1,4*}

(1. 中国热带农业科学环境与植物保护研究所, 海口 571101; 2. 海南大学热带农林学院, 海口 570228;

3. 农业农村部热带作物有害生物综合治理重点实验室, 海口 571101; 4. 海南省热带作物病虫害生物防治工程技术研究中心, 海口 571101)

摘要: 日本食蚱蜢小蜂 *Coccophagus japonicus* Compere 是橡副珠蜡蚧 *Parasaissetia nigra* Nietner 的优势寄生蜂之一, 为明确其交配行为及雌蜂生殖系统构成, 本研究在室内观察了该蜂的交配行为、雄蜂交配能力、雌蜂生殖系统等。结果表明: 日本食蚱蜢小蜂的交配过程可分为交配前行为、交配、交配后行为 3 个阶段, 整个交配过程平均时间为 76.2 s, 其中, 交配时间为 20.6 s; 小蜂羽化当天即可交配, 雌、雄蜂具有多次交配的习性, 雄蜂的交配能力随其日龄的增加而减弱, 1 日龄的雄蜂交配能力最强, 为 6.3 次/d, 雄蜂一生平均能交配 36.9 次; 雌蜂的生殖系统由 1 对卵巢、1 对侧输卵管、1 条中输卵管、1 个受精囊和外生殖器等组成, 卵巢管数量存在变异, 其中 95.78% 雌蜂卵巢具 6 (3+3) 条卵巢管, 2.78% 雌蜂卵巢具 5 (3+2) 条卵巢管, 1.22% 的雌蜂卵巢具 7 (3+4) 条卵巢管, 0.22% 的雌蜂卵巢是具 4 (2+2, 1+3) 条卵巢管, 还有极个别的雌蜂仅有 1 个卵巢, 由 3 条卵巢管组成。研究结果表明日本食蚱蜢小蜂有多次交配习性, 卵巢存在一定变异。

关键词: 橡副珠蜡蚧; 日本食蚱蜢小蜂; 交配行为; 生殖系统

中图分类号: Q968.1; S476

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 04-0985-06

Studies on the mating behavior and reproductive system of female *Coccophagus japonicus* Compere

SHEN Shun-Zhang^{1,2}, NIU Li-Ming^{1,3}, FU Yue-Guan^{1,4}, CHEN Jun-Yu^{1,2}, ZHU Jun-Hong^{2*}, ZHANG Fang-Ping^{1,4*} (1. Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Hainan Engineering Research Center for Biological Control of Tropical Crops Diseases and Insect Pests, Haikou 571101, China; 2. Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China; 3. Key Laboratory of Integrated Pest Management on Tropical Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, P. R. China, Haikou 571101, China; 4. Hainan Engineering Research Center for Biological Control of Tropical Crops Diseases and Insect Pests, Haikou 571101, China)

Abstract: *Coccophagus japonicus* Compere is one of the dominant parasitoids of *Parasaissetia nigra* Nietner. To clarify the mating behavior and reproductive system composition of female *C. japonicus*, the mating behavior, mating capacity and reproductive system of the wasp were observed in the laboratory. The results showed that the mating process could be divided into 3 phases: pre-mating behavior, mating and post-mating behavior. The whole mating process lasted for 76.2 seconds in average and mating lasted for

基金项目: 国家重点研发计划 (2018YFD0201100); 天然橡胶产业技术体系 (CARS-33-GW-BC2); 热科院基本业务费 (1630042017002)

作者简介: 沈顺章, 硕士研究生, E-mail: 1204978996@qq.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 张方平, 硕士, 副研究员, 主要研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: fangpingz97@163; 朱俊洪, 硕士, 副教授, 主要研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: 5477750@qq.com

收稿日期 Received: 2019-07-01; 接受日期 Accepted: 2019-09-30

20.6 seconds in average. The wasp could mate on the day of emergence. Male and female wasps could mate repeatedly. The mating capacity of males decreased with day age. The one-day-old males had the highest mating capacity, which was 6.3 times per day in average. In the whole life of male wasps, they could mate for 36.9 times in average. The reproductive system of female *C. japonicus* was composed of one pair of ovaries, one pair of lateral oviducts, one pair of median oviducts, one spermatheca and external genitalia. The ovariole numbers of *C. japonicus* females were different. The statistics showed that 95.78% female ovaries had 6 ovarioles (3 + 3), 2.78% had 5 ovarioles (3 + 2), 1.22% had 7 ovarioles (3 + 4), 0.22% had 4 ovarioles (2 + 2 or 1 + 3) and in very few cases, females had only one ovary with 3 ovarioles. The results showed that the *C. japonicus* could multiple mating and there was some variation in their ovaries.

Key words: *Parasaissetia nigra* Nietner; *Coccophagus japonicus* Compere; mating behavior; reproductive system

交配是两性生殖的昆虫繁衍后代最重要、最基本的环节 (Miyatake, 1997)。交配行为的本质就是刺激雌虫产卵 (Opp, 1986), 而产卵行为是昆虫繁殖后代、维持种群数量的重要环节 (杨小凡, 2017)。交配对于雌、雄个体来说, 既有益处又有害处。有益方面包括雄性个体可以增加其基因的传播机会, 留下更多的后代, 提高雄性的遗传适合度 (张延华, 2006), 雌性个体在交配过程中可以得到雄虫的精液或者精囊中的营养物质, 而这些营养物质有利于雌虫的生长发育 (李晓维, 2014), 提高雌虫的生殖能力 (Tregenza, 1988)。如只交配 1 次的果蝇 *Drosophila mojavensis*, 其产卵高峰期只能维持 4 d, 而多次交配的果蝇产卵高峰期可以持续 14 d (Thornhill, 1983); 黄粉甲虫 *Tenebrio molitor* 雌虫在 1 d 内交配 4 次和只交配 1 次相比较, 其繁殖率可提高 1.8 倍 (Worden, 2001)。不利方面表现为: 昆虫在交配过程中会耗费大量时间和能量 (Thornhill, 1983); 雌雄个体要保持一定的姿势不动, 增加被捕食的风险; 雄性在交配竞争过程中难免会对雌雄个体造成机械损伤 (李晓维, 2014); 在交配过程中雌性的生殖器会暴露在空气中增加寄生虫和疾病的传染率 (Hurst, 1995; Thrall, 1997; Hockham, 2004; Knell, 2004); 此外, 一些研究表明雄性的精液产物会引起雌性多种生活史的改变 (Baer, 2001; Blanckenhorn, 2002), 从而缩短寿命。

日本食蚧蚜小蜂 *Coccophagus japonicus* Compere 是蜡蚧科昆虫的重要寄生蜂 (徐志宏, 2004)。近年, 本研究团队调查发现橡副珠蜡蚧 *Parasaissetia nigra* Nietner 是该蜂的寄主之一, 为其优势寄生性天敌, 并开展了相关的生物、生态学观察, 研究

摸清了日本食蚧蚜小蜂的寄生行为特性 (李贤, 2019), 明确了该蜂的寄主龄期是橡副珠蜡蚧 3 龄若虫及初期成虫 (吴晓霜, 2019), 阐明了 24 ~ 27℃、光周期 12 L:12 D、0 ~ 8 日龄的雄蜂等条件是该蜂交配的适合条件。本文仅针对日本食蚧蚜小蜂的交配行为、雄蜂交配能力、雌蜂生殖系统等进行观察, 以期明确其交配行为、雄蜂交配能力及雌蜂生殖系统构成, 为该蜂的扩繁利用技术研发提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

日本食蚧蚜小蜂: 采于海南省儋州市中国热带农业科学院环境与植物保护研究所的实验基地, 收集日本食蚧蚜小蜂褐蛹, 待羽化后用橡胶上的橡副珠蜡蚧繁殖, 形成数量较大的实验种群, 然后将蜂转接到南瓜饲养的橡副珠蜡蚧上, 形成以南瓜为植物寄主的种群以供试验所需。

橡副珠蜡蚧: 采于云南省热带作物研究所试验场六队橡胶树上, 在中国热带农业科学院环境与植物保护研究所内的养虫室 (25℃ ~ 27℃、RH 70% ~ 90%) 里, 用南瓜繁殖至成虫备用。

1.2 试验方法

1.2.1 日本食蚧蚜小蜂的交配行为

将日本食蚧蚜小蜂的褐蛹单头装入指形管 (高 7.5 cm, 直径 1.3 cm) 内, 待其羽化, 然后按 1♀:1♂ 的比例 (总共 2 头) 置于指形管中。观察并记录寄生蜂交配行为, 并对交配的各阶段进行拍照。每对观察 10 min, 若没有交配行为发生则更换雌蜂继续观察, 若再过 10 min 还是没有发生

交配则更换雌蜂。共观察 53 对, 其中有效交配 30 对。

1.2.2 雄蜂的交配能力

参考侯茜 (2015) 的试验方法, 将当天羽化的 1 对雌、雄蜂置于指形管中进行配交能力试验。每对观察 30 min, 若雌、雄蜂均无任何反应, 则更换新的未交配过的雌蜂; 次日重复进行前一天的试验步骤, 直到雄蜂死亡 (所使用的雌蜂均是当天羽化且未交配过的)。每头雄蜂每天给予 30 头雌蜂, 雄蜂总数为 10 头。试验重复 3 次。

1.2.3 雌成虫卵巢生殖系统

将日本食蚱蜢小蜂雌蜂置于 70% 酒精内 2 min, 在载玻片上滴 1 滴清水, 将寄生蜂放置清水边缘。在体视镜 (OLYMPUS - SZ61) 下, 左手用解剖针按住寄生蜂胸部与腹部交界处, 右手用解剖针按住腹末的外生殖器将雌蜂腹部卵巢轻轻往侧边拖动, 待腹板断裂时, 同时用 2 根解剖针切断腹部与胸部的连接处, 小心剥离外生殖器、腹板、消化系统等, 留下内生殖系统, 然后将带有完整生殖系统的载玻片置于超景深三维显微镜 (KEYENG VHX - 500) 下观察、拍照。

2 结果与分析

2.1 日本食蚱蜢小蜂的交配行为

观察发现日本食蚱蜢小蜂的雌蜂和雄蜂均能进行多次交配, 其交配过程分为交配前、交配和交配后 3 个步骤:

交配前行为 (图 1 A): 当雄蜂遇到雌蜂后, 若雌蜂有意愿与雄蜂进行交配, 则雌蜂会保持不

动, 然后雄蜂逆时针或顺时针绕着雌蜂爬行; 最后爬到雌蜂的腹部并准备进行外生殖器的对接, 交配前行为平均花费时间为 3.25 ± 4.99 s。

交配行为 (图 1 B): 雌、雄蜂完成外生殖器对接后, 雄蜂以后足为支撑, 前足抱住雌蜂的腹部, 中足不停地敲打雌蜂的腹部; 交配时雄蜂的翅膀张开与自身垂直并保持不动, 雄蜂的触角与头胸部成一条直线并保持静止。交配过程中雌蜂则始终保持静止。交配持续时间为 20.61 ± 11.78 s。

交配后行为 (图 1 C): 雄蜂以后足为支撑, 把前足放在雌蜂的翅膀上, 中足悬空; 此阶段雄蜂会有节奏摆动翅膀; 每次摆动翅膀时, 触角也会随之摆动 1 次。雌蜂在此时保持不动。然后, 雄蜂自动离开或雌蜂用后足将雄蜂的前足从雌蜂的翅膀上踢开; 雌蜂有时会在原地停留小段时间, 有时雌蜂交配完会马上飞走, 交配后行为持续时间为 52.3 ± 30.9 s。

2.2 雄蜂交配能力

雄蜂的交配次数随雄蜂日龄的增加而减少, 雄蜂死亡前 3 d 均无交配活动。1 日龄雄蜂的平均交配次数最多, 为 6.3 次/d。雄蜂一生平均可交配 36.9 ± 16.8 次, 个别雄蜂多达 105 次 (图 2)。

2.3 日本食蚱蜢小蜂雌蜂生殖系统

日本食蚱蜢小蜂雌蜂的生殖系统位于腹部 (图 3)。整个内生殖系统呈乳白半透明, 卵巢丝端具有较长的透明悬带。生殖系统由 1 对卵巢、1 对侧输卵管 (基部膨大为输卵管萼)、1 条中输卵管、1 个受精囊、毒囊及毒腺和外生殖器等组成。外生殖器又包括产卵针、产卵瓣、产卵瓣鞘等。



图 1 日本食蚱蜢小蜂的交配行为

Fig. 1 Mating behavior of *Coccophagus japonicus*

注: A, 交配前; B, 交配行为; C, 交配后行为。Note: A, pre-mating behavior; B, mating behavior; C, post-mating behavior.

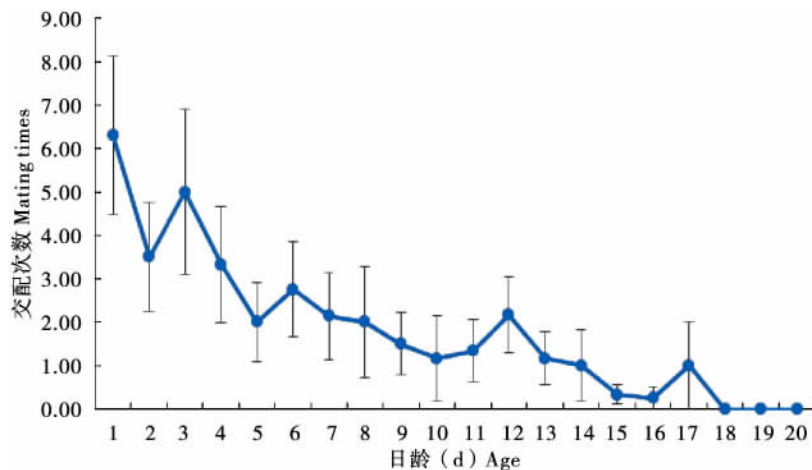


图2 雄蜂不同日龄的平均交配次数

Fig. 2 Average mating times (Mean ± SE) of male *Coccophagus japonicus* at different age

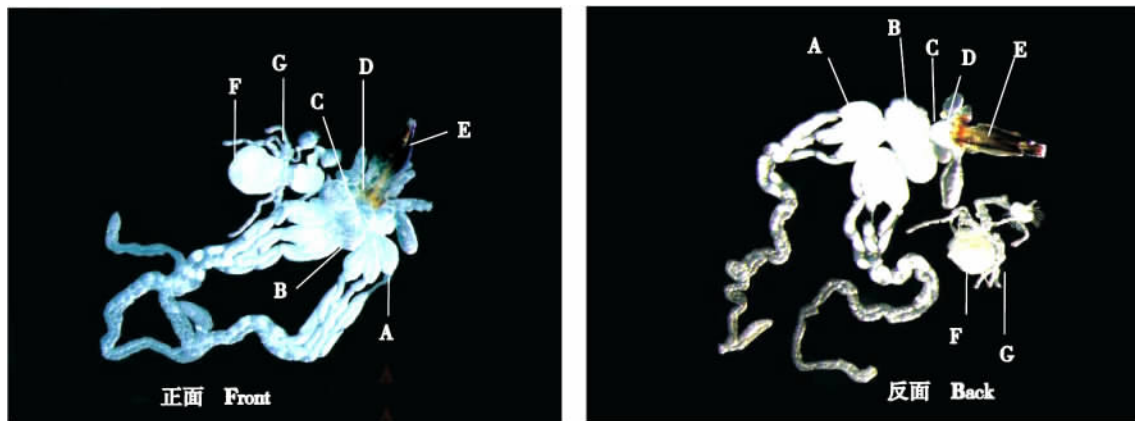


图3 日本食蚜蚜小蜂雌蜂生殖系统 (80 ×)

Fig. 3 The female reproductive system of *Coccophagus japonicus* (80 ×)

注: A, 卵巢; B, 侧输卵管; C, 中输卵管; D, 受精囊; E, 外生殖器; F, 毒囊; G, 毒腺。Note: A, ovaries; B, lateral oviducts; C, median oviducts; D, spermatheca; E, external genitalia; F, venom reservoir; G, venom gland.

对 900 头雌蜂进行解剖, 观察发现日本食蚜蚜小蜂的卵巢管数量存在变异。95.78% 的雌蜂卵巢由 6 条 (3 + 3) 卵巢管组成; 2.78% 的雌蜂卵巢是由 5 条 (3 + 2) 卵巢管组成; 1.22% 的雌蜂卵巢是由 7 条 (3 + 4) 卵巢管组成; 0.22% 的雌蜂卵巢是由 4 条卵巢管组成, 这部份又分为 2 + 2 和 1 + 3 两种类型, 2 种类型所占的比例均为 0.11%。还有极个别的雌蜂个体仅有 1 个卵巢, 由 3 条卵巢管组成。

3 结论与讨论

3.1 交配行为和雄蜂的交配能力

在昆虫交配过程中雄性昆虫通常为主动方,

例如茶细蛾雕绒茧蜂 *Apanteles theivorae* Minamikawa (侯茜, 2015)、班氏跳小蜂 *Aehasius bambawalei* Hayat (高原, 2014)、蝇蛹金小蜂 *Pachycrepoides vindemmiae* Rondani (孙芳, 2013)、褐带卷蛾茧蜂 *Bracon adoxophyesi* Minamikawa (罗旭初, 2017) 等寄生蜂的雄蜂在交配过程均起着主动作用。本研究中, 日本食蚜蚜小蜂雄蜂在交配过程中也表现出主动寻找雌蜂、求偶、拥抱、交尾等行为, 雄蜂的这种主动可能是接收到了雌虫发出的性信息素、听觉或视觉等方面信号导致 (Fonseca, 2013)。寄生蜂的交配次数因种类及性别不同而存在差异。据报道, 锤角细蜂 *Trichopria drosophilae* 雌虫一生只能交配 1 次, 雄蜂一生可交配

16.54 次, 最多达到 19 次 (刘冰, 2017); 日本恩蚜小蜂 *Encarsia japonica* Viggiani 雄蜂一生最多交配 6 次 (谢金莉, 2015); 茶细蛾雕绒茧蜂单头雄蜂最高交配次数为 6 次、而雌蜂仅为 4 次 (侯茜, 2015)。本研究, 日本食蚜蚜小蜂的雌雄蜂都存在多次交配的习性, 但雌蜂的交配次数明显少于雄蜂; 雄蜂交配能力随雄蜂日龄的增加而逐渐减弱, 雄蜂一生能交配 36.94 次, 最多能交配 105 次, 其交配能力远远强于其他寄生蜂, 这可能是该蜂对其种群偏雌性的一种适应性。

3.2 日本食蚜蚜小蜂雌蜂的生殖系统

解剖观察发现, 日本食蚜蚜小蜂雌蜂的生殖系统位于腹部。整个内生殖系统呈乳白半透明, 丝端具有较长的透明悬带。日本食蚜蚜小蜂的生殖系统与大多数蚜小蜂属寄生蜂相似, 由 1 对卵巢、1 对侧输卵管、中输卵管、受精囊 (为亮黄色球型)、毒囊及毒腺和外生殖器等组成。日本食蚜蚜小蜂侧输卵管最基部膨大, 称之为输卵管萼 (Grosch, 1977)。

不同种类昆虫间的卵巢管数量及构成差异很大, 如蚜茧蜂属 *Aphidius* 仅有 1 对卵巢管, 而优姬蜂属 *Euceros* 的卵巢管则多达 200 对以上, 其中, 以钩腹姬蜂 *Trigonalyid* 卵巢管数最多, 可达 700 对 (Iwata, 1960a; 1960b)。在卵巢管数量较少的昆虫种类中, 个体间的差异也较小; 而在卵巢管数目较多的昆虫种类, 个体间的差异则较大, 甚至同一个体间的左右卵巢的卵巢管数目也会不同 (Iwat, 1960a; 1960b)。本研究中, 日本食蚜蚜小蜂不同个体间的卵巢构成及卵巢管数量存在较大差异, 绝大部分雌蜂卵巢由 6 条卵巢管 (3 + 3) 组成, 但也有少量的为 7 条 (3 + 4)、5 条 (3 + 2)、4 条 (2 + 2、1 + 3) 条、3 条 (仅有 1 个卵巢) 等多种形式。吕慧平 (2002) 对 480 头蝶蛹金小蜂的解剖后也发现, 绝大多数 (96.9%) 的蝶蛹金小蜂的左右卵巢也均由 3 条卵巢管组成, 另外, 3.1% 的雌蜂的左右卵巢则由数目不同的卵巢管构成。造成卵巢管数目变异的原因较多, 如柔茧蜂 *Habrobracon juglandis* 的 4 龄幼虫在低温处理后, 卵巢管数目可以由正常的 2 对 (每个卵巢 2 条) 增加到 5 ~ 11 对不等 (Grosch, 1977)。因此, 日本食蚜蚜小蜂不同个体的卵巢管数量存在差异具体是由环境因素造成还是内在因素造成还是由两者共同作用下造成的, 则有待下一步研究。

参考文献 (References)

- Baer B, Morgan ED, Schmid HP. A nonspecific fatty acid within the bumblebee mating plug prevents females from remating [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98 (7): 3926 - 3928.
- Blanckenhorn WU, Hosken DJ, Martin OY, *et al.* The costs of copulating in the dung fly *Sepsis cynipsea* [J]. *Behavioral Ecology*, 2002, 13 (3): 353 - 358.
- Fonseca MG, Seb S, Auad AM, *et al.* Mating behavior of *Mahanarva spectabilis* (Hemiptera: Cercopidae) under laboratory conditions [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2013, 26 (6): 824 - 831.
- Gao Y. Study on the Reproductive Strategy of *Aehasius bambawalei* Hayat and its Control Efficiency *Phenacoccus lolenopsis* Tinsley [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University Master Thesis, 2014. [高原. 班氏跳小蜂生殖策略及对扶桑绵粉蚜寄生效能的研究 [D]. 福州: 福建农林大学硕士论文, 2014]
- Grosch DS, Kratsas RG, Petters RM. Variation in *Habrobracon juglandis* ovariole number. I. Ovariole number increase induced by extended cold shock of fourth - instar larvae [J]. *J. Embryol. Exp. Morphol.*, 1977, 40 (1): 245 - 251.
- Hockham LR, Graves JA, Ritchie MG. Sperm competition and the level of polyandry in a bushcricket with large nuptial gifts [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2004, 57 (2): 149 - 154.
- Hou Q, Li X, Yu JG, *et al.* Mating behavior of *Glytapaoteles theivoraes* Shenefeld (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Journal of Northwest A & F University* (Nat. Sci. Ed), 2015, 43 (11): 113 - 117. [侯茜, 李鑫, 于建光, 等. 茶细蛾雕绒茧蜂的交配行为研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2015, 43 (11): 113 - 117]
- Hurst GD, Sharpe RG, Broomfield AH, *et al.* Sexually transmitted disease in a promiscuous insect, *Adalia bipunctata* [J]. *Ecological Entomology*, 1995, 20 (3): 230 - 236.
- Iwata K. Phenological observation on the Japanese Ichneumon flies with special reference to their fecundity (Hymenoptera) [J]. *Mushi*, 1960a, 33: 39 - 46.
- Iwata K. The comparative study of the ovary in Hymenoptera. Supplement on Aculeata with descriptions of ovarian eggs of certain species [J]. *Acta hym. Fukuoka*, 1960b: 205 - 211.
- Knell RJ, Webberley KM. Sexually transmitted diseases of insects: Distribution, evolution, ecology and host behavior [J]. *Biological Reviews*, 2004, 79 (3): 557 - 581.
- Li X, Fu YG, Zhu JH, *et al.* Parasitic Behavior of *Coccophagus japonicus* Compere [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2019, 40 (3): 535 - 540. [李贤, 符悦冠, 朱俊洪, 等. 日本食蚜蚜小蜂的寄生行为观察 [J]. 热带作物学报, 2019, 40 (3): 535 - 540]
- Li XW. Studies on Female Mating System Reproductive Biology and Gene Transfer in *Echinothrips americanus* and *Thrips tabaci* [D]. Xianyang: Northwest A & F University Master Thesis, 2014. [李晓维. 美洲棘蓟马和烟蓟马雌性交配系统、繁殖生物学及基因交流研究 [D]. 咸阳: 西北农林科技大学硕士论文, 2014]

- Liu B, Li MY, Xiong Y, *et al.* Mating behavior of *Trichopriadrosophila* and the effect of male mating frequency on the production of female offspring [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2017, 54 (5): 749–754. [刘冰, 李明玥, 熊焰, 等. 一种斑翅果蝇寄生蜂的交配行为观察及雄虫交配次数对繁殖的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2017, 54 (5): 749–754]
- Luo XC, Liu L, Huang SC. *et al.* Observation on eclosion, mating and oviposition behaviors of *Bracon adoxophyesi* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (2): 382–389. [罗旭初, 刘丽, 黄山春, 等. 褐带卷蛾茧蜂羽化、交配及产卵行为观察 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (2): 382–389]
- Lv HP. Effects of Some Factors on Ovarian Development and Vitellogenesis of *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae) [D]. Hangzhou: Zhejiang University Doctoral Dissertation, 2002. [吕慧平. 蝶蛹金小蜂卵巢发育和卵黄发生的影响因子及其作用 [D]. 杭州: 浙江大学博士论文, 2002]
- Miyatake T. Correlated responses to selection for developmental period in *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae): Time of mating and daily activity rhythms [J]. *Behavior Genetics*, 1997, 27 (5): 489–498.
- Opp SB, Prokopy RJ. Variation in laboratory oviposition by *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) in relation to mating status [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1986, 79 (4): 705–710.
- Shen SZ, Zhang FP, Fu YG, *et al.* Factors affecting mating in *Coccophagus japonicus* Compere [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (5): 1135–1141. [沈顺章, 张方平, 符悦冠, 等. 日本食蚜蚜小蜂的交配影响因子研究 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (5): 1135–1141]
- Sun F, Chen ZZ, Duan BS, *et al.* Mating behavior of *Pachycrepoideus vindemmiae* and the effects of male mating times on the production of females [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33 (14): 4354–4360. [孙芳, 陈中正, 段毕升, 等. 蝇蛹金小蜂的交配行为及雄蜂交配次数对雌蜂繁殖的影响 [J]. 生态学报, 2013, 33 (14): 4354–4360]
- Thornhill R, Alcock J. The Evolution of Insect Mating Systems [M]. Harvard: The President and Fellows of Harvard College, 1983: 1–564.
- Thrall PH, Antonovics J, Bever JD. Sexual transmission of disease and host mating systems: Within – season reproductive success [J]. *The American Naturalist*, 1997, 149 (3): 485–506.
- Tregenza T, Wedell N. Benefits of multiple mates in the cricket *Gryllus bimaculatus* [J]. *Evolution*, 1998, 52 (6): 1726–1730.
- Worden BD, Parker PG. Polyandry in grain beetles, *Tenebrio molitor*, leads to greater reproductive success: Material or genetic benefits? [J]. *Behavioral Ecology*, 2001, 12 (6): 761–767.
- Wu XS, Niu LM, Fu YG, *et al.* Research on the control of *Parasaissetia nigra* Nietner by *Coccophagus japonicus* Compere [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2019, 56 (2): 208–213. [吴晓霜, 牛黎明, 符悦冠, 等. 日本食蚜蚜小蜂对橡副珠蜡蚧的控制作用研究 [J]. 应用昆虫学报, 2019, 56 (2): 208–213]
- Xie JL. Study on Reproductive Biological Characteristics and Individual Development of *Encarsia japonica* Viggiani [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University Master Thesis, 2015. [谢金莉. 日本恩蚜小蜂生殖生物学特性与个体发育的研究 [D]. 福州: 福建农林大学硕士论文, 2015]
- Xu ZH, Huang J. Chinese Fauna of Parasitic Wasps on Scale Insects [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2004: 373–375. [徐志宏, 黄健. 中国介壳虫寄生蜂志 [M]. 上海: 上海科技出版社, 2004: 373–375]
- Yang XF, Fan Y, An LN, *et al.* Oviposition rhythm of oriental fruit moth *Grapholita molesta* under different light conditions [J]. *Journal of Plant Protection*, 2017, 44 (5): 873–874. [杨小凡, 范凡, 安立娜, 等. 不同光照环境下梨小食心虫的产卵节律 [J]. 植物保护学报, 2017, 44 (5): 873–874]
- Zhang YH. The economic reasons of female multiple mating behavior [J]. *Journal of Southwest University of Science and Technology*, 2006, 23 (3): 33–38. [张延华. 雌性动物多次交配的经济学原因 [J]. 西南科技大学学报, 2006, 23 (3): 33–38]