日本平腹小蜂滞育解除条件及其在广州市田间的 越冬情况

赵 灿 夏 玥 张宝鑫 李敦松 **

(1. 广东省农业科学院植物保护研究所,农业农村部华南果蔬绿色防控重点实验室,广东省植物保护新技术重点实验室,广州510640; 2. 华南农业大学植物保护学院,广州510640)

摘要:为明确日本平腹小蜂 Anastatus japonicus Ashmead 滞育解除的环境影响因子,于室内对不同光周期(10 L: 14 D和16 L: 8 D)、不同温度(17、24和27 °C)及10 °C低温刺激下日本平腹小蜂滞育解除率和滞育解除历期进行对比,并在广州市田间对越冬代日本平腹小蜂自然羽化情况进行调查。结果显示,高温长光照和低温短光照均可以解除日本平腹小蜂滞育,但是相对于低温短光照,高温长光照的滞育解除率更高,滞育解除历期更短,其中温度27 °C、光周期16 L: 8 D条件下日本平腹小蜂的滞育解除率最高,滞育解除历期最短,分别为98.09%和22.95 d。低温刺激不是日本平腹小蜂滞育解除的必需条件,10 °C下储存时间越长,滞育解除历期越短。日本平腹小蜂在田间以老熟幼虫越冬,当月平均气温达到20 °C以上时开始缓慢羽化,在广州市的越冬时间长达4.5~7.0个月。表明日本平腹小蜂滞育解除最适宜的条件为温度27 °C和光周期16 L: 8 D。

关键词:日本平腹小蜂;滞育解除;越冬;温度;光周期

Diapause termination of parasitoid wasp *Anastatus japonicus* Ashmead and its overwintering in the field in Guangzhou

Zhao Can¹ Xia Yue² Zhang Baoxin¹ Li Dunsong¹*

- Guangdong Provincial Key Laboratory of High Technology for Plant Protection; Key Laboratory of Green Prevention and Control on Fruits and Vegetables in South China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Plant Protection Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, Guangdong Province, China;
 College of Plant Protection, South China Agricultural University, Guangzhou 510640, Guangdong Province, China)
- **Abstract:** To clarify the environmental factors affecting the termination of diapause in parasitoid wasp *Anastatus japonicus*, this study explored the effects of photoperiods (10 L:14 D and 16 L:8 D), temperatures (17, 24 and 27 $^{\circ}$ C) and low-temperature stimulation (10 $^{\circ}$ C) on the diapause termination of *A. japonicus* under laboratory conditions. The eclosion of the overwintering *A. japonicus* in the field of Guangzhou was also investigated. The results showed that both high temperature with long photoperiod and low temperature with short photoperiod could terminate the diapause of *A. japonicus*. However, the rate of diapause termination was higher and the duration of diapause termination was shorter under high temperature with long photoperiod when compared with low temperature with short photoperiod. At a temperature of 27 $^{\circ}$ C and a photoperiod of 16 L:8 D, the diapause termination rate and period was the highest and shortest (98.09% and 22.95 d respectively). Low-temperature stimulation was not a necessary condition for diapause termination of *A. japonicus*. The longer the storage time at 10 $^{\circ}$ C, the shorter

收稿日期: 2023-06-05

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(32001968),广东省驻镇帮镇扶村科技特派员项目(KTP20210252),财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-32-12)

^{*} 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: dsli@gdppri.cn

the diapause termination duration. Anastatus japonicus overwintered as mature larvae inside host eggs. When the monthly average temperature reached above 20 $^{\circ}$ C, the overwintering A. japonicus began to emerge, with an overwintering period of 4.5 to 7.0 months in the field of Guangzhou. These results indicated that the optimal temperature and photoperiod for diapause termination of A. japonicus was 27 $^{\circ}$ C and 16 L:8 D, respectively.

Key words: Anastatus japonicus; diapause termination; overwintering; temperature; photoperiod

日本平腹小蜂 Anastatus japonicus Ashmead 是一种重要的卵寄生蜂,可寄生多种果树及森林害虫的卵,如荼翅蝽 Halyomorpha halys (Stål)(Mi et al., 2022)、荔枝蝽 Tessaratoma papillosa (Drury)(Zhao et al., 2021)、点蜂缘蝽 Riptortus pedestris (Fabricius)(李文敬等,2021)和双黑目天蚕蛾 Caligula japonica (Moore)(Wei et al., 2022)等。在害虫生物防治应用中,日本平腹小蜂可用柞蚕 Antheraea pernyi (Guérin-Méneville)卵作为替代寄主进行规模化繁殖(Zhao et al.,2021)。在寄生蜂的规模化生产中,常通过诱导寄生蜂进入滞育来延长天敌昆虫的货架期(张礼生等,2014)。

滯育是昆虫为了适应不良环境而停止生长发育的一种适应性策略(Denlinger,2002;Koštál,2006)。昆虫滞育可分为滯育诱导、滯育维持、滯育解除和滯育后发育4个阶段(Tauber et al.,1986)。温度和光周期是影响昆虫滯育的主要因素(徐卫华,2008)。进入滯育的昆虫,即使外界环境条件适宜也无法发育,只有经历滯育打破阶段才能解除滯育,重新发育(徐卫华,2008;Denlinger et al.,2012)。通过对寄生蜂的滯育调控可以实现蜂种的长期储存、延长货架期并提高天敌昆虫的抗逆性,对寄生蜂的规模化生产及大面积应用具有重要意义(张洪志等,2018)。

国内外对平腹小蜂滞育的报道主要集中在滞育诱导的环境因子及滞育虫态上,如枯叶蛾平腹小蜂 Anastatus ramakrishnai (Mani)以预蛹滞育越冬(周祖基等,1989);丽头短角平腹小蜂 Mesocomys pulchriceps Cameron 和蟑螂平腹小蜂 Anastatus umae Bouček 在短日照条件下进入滞育(van den Berg,1971;Narasimham & Sankaran,1982)。本课题组前期研究发现低温短光照可以诱导日本平腹小蜂进入滞育,在温度17℃、光周期10 L:14 D条件下获得的滞育率最高(Zhao et al.,2021)。滞育储存可以显著提高冷藏储存6个月的日本平腹小蜂的羽化率(Zhao et al.,2021)、雌蜂的繁殖力和寿命(未发表数据)等,对提高日本平腹小蜂的活性和生物防治效果具有重要意义。滞育解除是滞育储存中一个重要环

节,但是目前对于平腹小蜂滞育解除的研究还未见报道。

昆虫的滞育解除主要受温度和光周期的影响, 因种类不同而存在明显差异(张礼生等,2014)。冬 季滞育的昆虫通常需要经历低温解除滞育,而对于 热带地区的夏滞育昆虫,光周期被认为是打破滞育 的关键因子(徐卫华,2008)。如赤眼蜂必须经历一 段时间的低温才能解除滞育(张俊杰等,2018)。双 色闭口茧蜂 Biosteres sp. 在短日照(10~13 h)条件下 的滞育解除率达100%,但是在长日照(14~16 h)条 件下却无法解除滞育(李爱青和薜芳森,2002)。由 于不同种类昆虫的滞育解除条件差别很大,因此需 要对日本平腹小蜂的滞育解除条件进行详细研究。 本研究将探索温度、光周期及低温刺激等环境条件 对日本平腹小蜂滞育解除率和滞育解除历期的影 响,同时探索其在广州市田间环境下的越冬和羽化 情况,以期为调控日本平腹小蜂的生长发育、产品贮 存和田间释放预处理技术提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫:日本平腹小蜂由中国农业科学院植物保护研究所农业农村部-CABI生物安全联合实验室提供,采集于北京市郊区被寄生的茶翅蝽卵块,待日本平腹小蜂羽化后置于长32 cm、宽25 cm、高9 cm的塑料保鲜盒中,并以孔径为0.425 mm的不锈钢纱网覆口,以10%蜂蜜水饲喂,在温度(24±1)℃、光周期16 L:8 D、相对湿度(70±5)%、光照强度3 000 lx 的人工气候箱中扩繁1年后供试。柞蚕茧购买于吉林市华旭蚕业有限公司,取羽化未交配且完全展翅的柞蚕雌蛾,剖腹取新鲜卵,用清水反复洗涤后,于室温下晾干,挑选成熟且饱满的健康卵粒备用,使用前用0.1%苯扎溴铵消毒液进行表面消毒5~10 min。

试剂和仪器:苯扎溴铵消毒液,南昌华鑫医药化工有限公司。S9E体式解剖镜,德国徕卡公司;RDZ-300D-4型人工气候箱,宁波东南仪器有限公司。

1.2 方法

1.2.1 温度和光周期对日本平腹小蜂滞育解除的影响测定

以3~20日龄已充分交配的日本平腹小蜂雌蜂 作为蜂种,以柞蚕剖腹卵作为替代寄主,寄生2d后, 将被寄生的柞蚕卵先置于温度(24±1) ℃、光周期 16 L: 8 D条件下发育 2 d, 然后转移到温度(17± 1) ℃、光周期 10 L:14 D条件下滞育诱导 45 d,再置 于5个不同温度和光周期组合条件下进行滞育解 除,分别为:(1)温度17 ℃,光周期10 L:14 D;(2)温 度 17 ℃, 光周期 16 L:8 D; (3) 温度 24 ℃、光周期 16 L:8 D; (4) 温度 27 ℃, 光周期 10 L:14 D; (5) 温 度27 ℃,光周期16 L:8 D;所有处理相对湿度均为 (70±5)%。每个处理重复6次,每个重复60头试虫。 能够羽化出蜂的视为滞育解除,每天记录羽化出蜂 数,待羽化结束10d后,显微镜下解剖查看未羽化的 日本平腹小蜂虫态及存活状态,计算滞育解除率和 滯育解除历期。滯育解除历期是指从转移到滯育解 除条件下到正常羽化所需的天数。

1.2.2 短暂低温处理对平腹小蜂滞育解除的影响测定 参照 1.2.1 方法将被日本平腹小蜂寄生的柞蚕 卵在滞育诱导条件下诱导 45 d,然后置于全黑暗、10 ℃低温条件下贮存 20、30、40、50、90 d,再转移到 温度 24 ℃、光周期 16 L:8 D条件下进行滞育解除,每天记录羽化出蜂数,待羽化结束 10 d后,在显微镜下解剖查看未羽化的日本平腹小蜂虫态及存活状态,计算滞育解除率和滞育解除历期。将被日本平腹小蜂寄生的柞蚕卵滞育诱导 45 d后不经历低温条件而直接转移到温度 24 ℃、光周期 16 L:8 D条件下进行繁育的处理作为对照。每个处理重复 6次,每个重复 60 头试虫。

1.2.3 广州市田间日本平腹小蜂越冬和羽化情况调查选择成熟且饱满的健康柞蚕卵制作卵卡,每张约粘贴1000粒柞蚕卵。以3~20日龄已充分交配的日本平腹小蜂雌蜂对其进行寄生。分别在2020年11月2日和2021年10月30日连续2年将被日本平腹小蜂新鲜寄生的卵卡悬挂于广东省农业科学院植物保护研究所室外的桂花树上,悬挂高度约1m,每株桂花树上悬挂1张卵卡,每年选择2株桂花树悬挂卵卡,树间距约1m。观察卵卡上日本平腹小蜂的越冬情况和第2年春天的羽化情况,每天记录羽化成虫数,直到所有越冬幼虫全部羽化,未羽化的带回室内在显微镜下解剖查看其存活情况。

1.3 数据分析

试验数据利用 SPSS 21.0 软件进行统计分析。

滞育解除率数据需要先进行平方根转换后再进行分析,但是图中所列数据均为未转换的。温度和光周期对日本平腹小蜂滞育解除率的影响采用双因素方差分析,应用Bonferroni检验法进行差异显著性检验;相同光周期下温度对日本平腹小蜂滞育解除率的影响采用单因素方差分析,应用Tamhane检验法进行差异显著性检验;温度和光周期对日本平腹小蜂滞育解除历期的影响采用双因素方差分析,应用Mann-Whitney检验法进行差异显著性检验;短暂低温对日本平腹小蜂滞育解除率和滞育解除历期的影响采用单因素方差分析,应用最小显著差数(least significant difference, LSD)法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 温度和光周期对日本平腹小蜂滞育解除的影响

2.1.1 对滞育解除率的影响

温度和光周期对日本平腹小蜂的滞育解除率有显著影响(温度: $F_{1,19}$ =4.971,P=0.038;光周期: $F_{1,19}$ =142.27,P<0.001;图1),温度和光周期的交互作用对日本平腹小蜂的滞育解除率也有显著影响($F_{1,19}$ =86.777,P<0.001)。本研究中5种光周期和温度组合条件均可以解除日本平腹小蜂的滞育;且在温度27 $^{\circ}$ 、光周期16 L:8 D条件下,日本平腹小蜂的滞育解除率最高,达到98.09%。

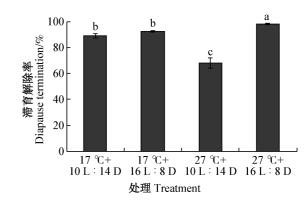


图 1 温度和光周期组合对日本平腹小蜂滞育解除率的影响 Fig. 1 Influences of temperature and photoperiod on diapause termination of *Anastatus japonicus*

图中数据为平均数 \pm 标准误。不同字母表示经 Bonferroni 检验法检验差异显著(P<0.05)。 Data are mean \pm SE. Different letters indicate significant difference by Bonferroni test (P<0.05).

采用单因素方差分析法对长光照 16 L:8 D条件下,不同温度 17、24 和 27 ℃对日本平腹小蜂滞育解除率的影响进行分析,结果显示温度越高,滞育解

除率越高(图2)。27 ℃条件下日本平腹小蜂的滞育解除率显著高于17 ℃条件下的滞育解除率($F_{2,21}$ = 3.606,P=0.045)。

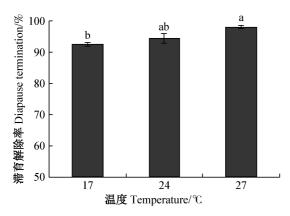


图2 光周期16L:8D条件下温度对日本平腹小蜂 滞育解除率的影响

Fig. 2 Influences of temperature on diapause termination of *Anastatus japonicus* under the same photoperiod of 16 L:8 D

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示经 Tamhane 检验法检验差异显著 (*P*<0.05)。 Data are mean±SE. Different letters indicate significant difference by Tamhane test (*P*<0.05).

2.1.2 对滞育解除历期的影响

温度和光周期对日本平腹小蜂的滞育解除历期有显著影响(温度: $F_{1,20}$ =393.382,P=0.038;光周期: $F_{1,20}$ =83 961.059,P<0.001;图 3);温度和光周期之间无交互作用,对日本平腹小蜂滞育解除历期无显著影响($F_{1,20}$ =0.007,P=0.935)。

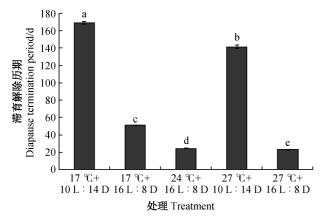


图 3 温度和光周期组合对日本平腹小蜂滞育解除历期的影响 Fig. 3 Influences of temperature and photoperiod on diapause termination period of *Anastatus japonicus*

图中数据为平均数 \pm 标准误。不同字母表示经 Mann-Whitney 检验法检验差异显著(P<0.05)。 Data are mean \pm SE. Different letters indicate significant difference by Mann-Whitney test (P<0.05).

进一步对17、24和27℃温度下不同光周期处

理进行非参数检验,结果显示5组处理之间存在显著差异(χ^2 =32.795,df=4,P<0.001;图3)。高温长光照条件可以显著缩短日本平腹小蜂的滞育解除历期,其中温度27 ℃、光周期16 L:8 D条件下的滞育解除历期最短,仅为22.95 d;低温短光照条件显著延长了日本平腹小蜂的滞育解除历期,其中温度17 ℃、光周期10 L:14 D条件下的滞育解除历期最长,为169.1 d。在相同光周期条件下,日本平腹小蜂的滞育解除历期随着温度的升高而缩短;而在相同温度下,日本平腹小蜂的滞育解除历期随着光照时间的延长而缩短。表明本研究设置的滞育诱导条件(即温度17 ℃、光周期10 L:14 D处理)下长期储存的日本平腹小蜂也会缓慢解除滞育,滞育解除历期长达169.1 d。

2.2 短暂低温对日本平腹小蜂滞育解除的影响

滞育日本平腹小蜂在10 ℃低温条件下进行短暂储存,储存50 d时滞育解除率显著高于对照组 $(F_{3,17}=3.388,P=0.042)$,储存20 d和90 d时滞育解除率与对照组无显著差异,且所有处理组的日本平腹小蜂滞育解除率均大于95%(图4-A)。滞育日本平腹小蜂在10 ℃下的储存时间对其滞育解除历期有显著影响 $(F_{3,17}=238.965,P<0.001)$,储存时间越长,滞育解除历期越短,10 ℃下储存90 d时日本平腹小蜂的滞育解除历期比对照组缩短4.07 d(图4-B)。

2.3 日本平腹小蜂在广州市田间的越冬和羽化情况

2020年11月2日和2021年10月30日在广州市田间悬挂被日本平腹小蜂寄生的柞蚕卵卡,调查结果显示,分别在2020年12月1日和2021年11月19日日本平腹小蜂全部发育至老熟幼虫并进入休眠。2021年3月14日和2022年3月15日,少量越冬的幼虫开始羽化出蜂,此时期月平均气温达到20℃以上;50%的幼虫完成羽化分别发生在2021年4月21日和2022年4月13日,此时月平均气温在23℃以上(图5)。日本平腹小蜂羽化持续时间长达2~3个月,越冬时间长达4.5~7.0个月,表明温度是促进日本平腹小蜂羽化的重要因素。

3 讨论

温度和光周期是影响昆虫滞育解除的 2 个关键因素,因种类不同而存在明显差异(张礼生等,2014)。如中黑盲蝽 Adelphocoris suturalis (Jakovlev)卵的滞育解除需要 4 ℃低温,35 ℃高温不能解除滞育(陈培育等,2015);未经低温贮存的广赤眼蜂 Trichogramma evanescens Westwood 不能完成滞育

发育,3 ℃低温冷藏3个月可解除滞育(朱涤芳等,1992);松毛虫赤眼蜂 *Trichogramma dendrolimi* Matsumura 在3 ℃条件下的滞育解除率很高,滞育解除时间较短(周淑香等,2014);低温和高温均可解除棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner)的滞育(蒋明星和张孝羲,1996;吴孔明和郭予元,1996);家蚕 *Bombyx mori* Linnaeus滞育卵必须经历夏季高温才能逐渐打破滞育(徐卫华,2008);全日照可解除东亚小花蝽 *Orius sauteri* (Poppius)的滞育(王方海等,1998); 10.17~11.08~h光照条件可以打破嗜蜜茧蜂 *Bracon mellitor* Say 雌性蛹的滞育(Meinke & Slosser,1985)。

本研究发现日本平腹小蜂的滞育无需低温刺激即可解除,高温长光照和低温短光照均可以解除滞育,其中温度27℃、光周期16L:8D条件下日本平腹小蜂的滞育解除率最高,滞育解除时间最短。温度和光周期以及两者交互作用对日本平腹小蜂的滞育解除率均有显著影响,在短光照条件下滞育解除历期显著延长,且在滞育条件下长期储存的日本平腹小蜂也会随着时间的延长缓慢解除滞育,滞育解除历期长达169.1 d。因此,在日本平腹小蜂生产中需要长期储存蜂种时,可以在诱导滞育后适当选择更低的温度,如在10~13℃进行长时间储存。

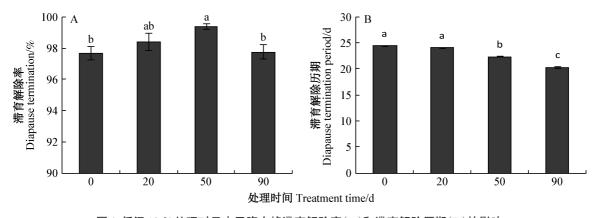


图4 低温10 ℃处理对日本平腹小蜂滞育解除率(A)和滞育解除历期(B)的影响

Fig. 4 Influences of low-temperature (10 $^{\circ}$ C) treatment on diapause termination (A) and diapause termination period (B) of *Anastatus japonicus*

图中数据为平均数±标准误。不同字母表示经LSD法检验差异显著(*P*<0.05)。Data are mean±SE. Different letters indicate significant difference by LSD test (*P*<0.05).

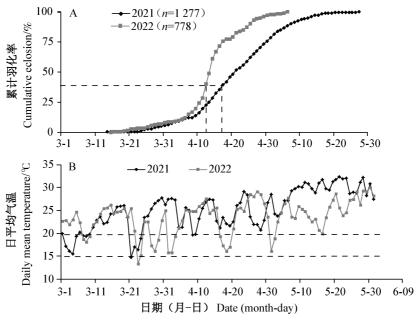


图 5 广州市田间日本平腹小蜂的越冬和羽化情况

Fig. 5 Adult eclosion of overwintering generation of Anastatus japonicus under field conditions in Guangzhou

通常短期的滞育会减少滞育期间的能量消耗, 更多的营养物质被储存并分配到滞育后的发育阶

段。有些昆虫可在进入滞育前累积能量物质,弥补 滞育期间代谢物质的消耗,而使滞育后个体具有更 强的生殖力、更长的寿命和更高的存活率等(Menu & Desouhant, 2002; 张礼生等, 2014)。因此, 通过诱导 寄生蜂进入滞育,实现寄生蜂产品的长期储存,理论 上为天敌昆虫的周年扩繁提供了可能。不同种昆虫 的发育生物学具有较大差异,如烟蚜茧蜂 Aphidius gifuensis Ashmead滯育后个体的羽化率和寄生率均 高于非滞育个体(李学荣等,1999;张洁,2013);翼蚜 外茧蜂 Praon volucre (Haliday)滞育2个月后,其成 蜂寿命有所延长(Colinet et al., 2012);科尔多瓦赤 眼蜂 Trichogramma cordubensis Vargas et Cabello 滞 育解除后的雌蜂产卵量略有增加(Pizzol & Pintureau, 2008)。但是在不良环境下的长期滞育对滞 育昆虫当代具有负面效应。如缩基开臂反鄂茧蜂 Asobara tabida (Nees),随着雌蜂滞育期的延长,滞 育蛹的死亡率升高,雌蜂羽化后的产卵量和干物质 含量等明显降低(Ellers & van Alphen, 2002)。因此 在天敌昆虫的生产中需要权衡利弊,一方面最大限 度地延长产品的货架期,另一方面又不能导致天敌 产品的大量死亡和产卵能力的大幅下降,选择适宜 的滞育期长度对天敌昆虫的生产具有重要意义。因 此对于日本平腹小蜂长期滞育储存后的存活率、寿 命和产卵能力等生物学特性的评价极其重要,今后 将开展进一步的研究。

侯峥嵘(2013)发现,在我国北京市寄生斑衣蜡蝉 Lycorma delicatula (White)卵的平腹小蜂以幼虫越冬,分2批羽化,第1批幼虫在第2年日均温度达到15℃时开始羽化(3月末至4月初),剩下约15%的幼虫到8—9月才羽化,室内饲养的平腹小蜂在第2年室温达到20℃时才开始羽化;Stahl et al.(2019)发现在瑞士西北地区,2016年9月上旬寄生茶翅蝽卵的双带平腹小蜂 Anastatus bifasciatus (Geoffroy)以老熟幼虫进入休眠,直到次年5月底(周平均气温达到15℃以上)才开始羽化。本研究结果与上述研究结果基本一致,即2020年11月2日和2021年10月30日挂出的柞蚕卵卡中,日本平腹小蜂以老熟幼虫状态越冬,均在次年3月中旬到3月底才开始缓慢羽化,此时月平均气温达到20℃以上。

本研究还发现田间日本平腹小蜂开始羽化后的4~6周会出现一个羽化高峰期,但是全部羽化需要长达2~3个月的时间。类似的,寄生茶翅蝽卵和黄连木异舟蛾 Thaumetopoea solitaria (Freyer)卵的双带平腹小蜂分别需要90 d和100 d才能完成羽化

(Boyadzhiev et al., 2017; Stahl et al., 2019)。这种羽化模式代表了"风险扩散和赌注对冲"策略(Hopper, 1999),可能是一种保护种群延续的策略,即在多变和无法预测的环境条件下形成的一种种群延续生产策略,如是否有合适的寄主和充足的食物等。综上所述,本研究提供了一种日本平腹小蜂室内快速解除滞育的方法,明确了田间条件下越冬代日本平腹小蜂自然羽化(解除滞育)的条件和越冬时长,研究结果将为精确调控日本平腹小蜂的发育、产品贮存和田间释放预处理技术提供理论指导。

参考文献(References)

- Boyadzhiev P, Mirchev P, Georgiev G. 2017. Species of the genus Ooencyrtus Ashmead, 1900 (Hymenoptera: Encyrtidae), egg parasitoids of *Thaumetopoea solitaria* (Lepidoptera: Notodontidae) in Bulgaria. Acta Zoologica Bulgarica. Supplement, (S8): 107–112
- Chen PY, Feng HQ, Li GP, Niu YT, Qiu F, Qiang XJ. 2015. Impacts of temperature and photophase on diapause termination of *Adelphocoris suturalis*. Plant Protection, 41(4): 143–145 (in Chinese) [陈培育, 封洪强, 李国平, 牛银亭, 邱峰, 强学杰. 2015. 温度和光照对中黑盲蝽滞育解除的影响. 植物保护, 41(4): 143–145]
- Colinet H, Renault D, Charoy-Guével B, Com E. 2012. Metabolic and proteomic profiling of diapause in the aphid parasitoid *Praon volucre*. PLoS ONE, 7(2): e32606
- Denlinger DL. 2002. Regulation of diapause. Annual Review of Entomology, 47: 93–122
- Denlinger DL, Yocum GD, Rinehart JP. 2012. Hormonal control of diapause.//Gibert LI. Insect endocrinology. Amsterdam: Elsevier, pp. 430–463
- Ellers J, van Alphen JJM. 2002. A trade-off between diapause duration and fitness in female parasitoids. Ecological Entomology, 27(3): 279–284
- Hopper KR. 1999. Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. Annual Review of Entomology, 44: 535–560
- Hou ZR. 2013. Study on the *Lycorma delicatula* and egg parasitoids. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Forestry (in Chinese) [侯峥嵘. 2013. 斑衣蜡蝉及其卵寄生蜂研究. 硕士学位论文. 北京: 中国林业科学研究院]
- Jiang MX, Zhang XX. 1996. Effect of low temperatures on the reactivation and survival of diapausing pupae of cotton bollworm. Journal of Plant Protection, 23(4): 375–376 (in Chinese) [蒋明星, 张孝羲. 1996. 低温对棉铃虫滞育蛹活化和存活的影响. 植物保护学报, 23(4): 375–376]
- Koštál V. 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. Journal of Insect Physiology, 52(2): 113–127
- Li AQ, Xue FS. 2002. The effects of temperature and photoperiod on diapause maintenance and termination in both *Pegomya bicolor* and its parasitic braconid wasp (*Biosteres* sp.). Acta Agriculturae Universitis Jiangxiensis, 24(4): 436–440 (in Chinese) [李爱青,

- 薛芳森. 2002. 温度和光周期对双色泉蝇及其寄生蜂泉蝇茧蜂滞育维持和解除的影响. 江西农业大学学报(自然科学), 24 (4): 436-440]
- Li WJ, Chen JH, Mi QQ, Zhuo FY, Zhong YZ, Dou SH, Zhang F, Shi SS, Zhang JP. 2021. Study on the biocontrol potential of *Anastatus japonicus* Ashmead (Hymenoptera: Eupelmidae) against *Riptortus pedestris* (Fabricius) (Hemiptera: Alydidae). China Plant Protection, 41(7): 26–31 (in Chinese) [李文敬, 陈菊红, 米倩倩, 卓富彦, 钟永志, 豆少辉, 张峰, 史树森, 张金平. 2021. 日本平 腹小蜂对点蜂缘蝽的控害潜能研究.中国植保导刊, 41(7): 26–311
- Li XR, Hu C, Xin YF. 1999. Artificial induction of *Aphidius gifuensis* diapause. Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences), 25(4): 435–438 (in Chinese) [李学荣, 胡萃, 忻亦芬. 1999. 烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 滞育诱导研究. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 25(4): 435–438]
- Meinke LJ, Slosser JE. 1985. *Bracon mellitor* Say (Hymenoptera: Braconidae) diapause in the Texas rolling plains. Annals of the Entomological Society of America, 78(3): 376–380
- Menu F, Desouhant E. 2002. Bet-hedging for variability in life cycle duration: bigger and later-emerging chestnut weevils have increased probability of a prolonged diapause. Oecologia, 132(2): 167–174
- Mi QQ, Zhang JP, Ali MY, Zhong YZ, Mills N, Li DS, Lei YM, Zhang F. 2022. Reproductive attributes and functional response of *Anastatus japonicus* on eggs of *Antheraea pernyi*, a factitious host. Pest Management Science, 78(11): 4679–4688
- Narasimham AU, Sankaran T. 1982. Biology of *Anastatus umae* (Hymenoptera: Eupelmidae), an oothecal parasite of *Neostylopyga rhombifolia* (Blattodea: Blattidae). Colemania, 1(3): 135–140
- Pizzol J, Pintureau B. 2008. Effect of photoperiod experienced by parents on diapause induction in *Trichogramma cacoeciae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 127(1): 72–77
- Stahl JM, Babendreier D, Haye T. 2019. Life history of *Anastatus bifasciatus*, a potential biological control agent of the brown marmorated stink bug in Europe. Biological Control, 129: 178–186
- Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S. 1986. Seasonal adaptations of insects. New York: Oxford University Press
- van den Berg MA. 1971. Studies on the induction and termination of diapause in *Mesocomys pulchriceps* Cam. (Hymenoptera: Eupelmidae) an egg parasite of Saturniidae (Lepidoptera). Phytophylactica, 3(2): 85–88
- Wang FH, Zhou WR, Wang R. 1998. The biological observation and the rearing method of *Orius sauteri* (Hemiptera: Anthocoridae). Natural Enemies of Insects, 20(1): 42–44 (in Chinese) [王方海,周伟儒,王韧.1998. 东亚小花蝽的生物学及其人工繁殖. 昆虫天敌, 20(1): 42–44]
- Wei XY, Chen YM, Wang XG, Lv RE, Zang LS. 2022. Demography and fitness of *Anastatus japonicus* reared from *Antheraea pernyi* as a biological control agent of *Caligula japonica*. Insects, 13 (4): 349
- Wu KM, Guo YY. 1996. Investigations on the migration and diapause in *Helicoverpa armigera*: diapause termination and emergence pattern in *Helicoverpa armigera*. Scientia Agricultura Sinica, 29

- (1): 15-20 (in Chinese) [吴孔明, 郭予元. 1996. 棉铃虫迁飞与滞育的研究: 棉铃虫滞育的解除与羽化形式. 中国农业科学, 29(1): 15-20]
- Xu WH. 2008. Advances in insect diapause. Chinese Bulletin of Entomology, 45(4): 512-517 (in Chinese) [徐卫华. 2008. 昆虫滞育研究进展. 昆虫知识, 45(4): 512-517]
- Zhang HZ, Gao F, Liu MY, Wang MZ, Han YH, Kong L, Chen HY, Liu CX, Wang MQ, Zhang LS. 2018. Research advances in diapause in small parasitic wasps in all the world in the last ten years. Journal of Environmental Entomology, 40(1): 82–91 (in Chinese) [张洪志, 高飞, 刘梦姚, 王曼姿, 韩艳华, 孔琳, 陈红印, 刘晨曦, 王孟卿, 张礼生. 2018. 近十年全球小型寄生蜂滞育研究的新进展. 环境昆虫学报, 40(1): 82–91]
- Zhang J. 2013. Study on post-diapause biology and hosts screening on *Aphidius gifuensis* Ashmead. Master thesis. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [张洁. 2013. 烟蚜茧蜂滞育后生物学及扩繁寄主的适应性评价. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院研究生院]
- Zhang JJ, Zhang X, Du WM, Ruan CC, Zang LS, Ren BZ. 2018. Effects of inducing initial stage, temperature and period on diapause induction and diapause termination of *Trichogramma dendrolimi*. Journal of Plant Protection. 45(6): 1308–1313 (in Chinese) [张俊杰, 张雪, 杜文梅, 阮长春, 臧连生, 任炳忠. 2018. 植物保护学报, 45(6): 1308–1313]
- 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, 193 (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, 193]
- Zhao C, Guo Y, Liu ZX, Xia YE, Li YY, Song ZW, Zhang BX, Li DS. 2021. Temperature and photoperiodic response of diapause induction in *Anastatus japonicus*, an egg parasitoid of stink bugs. Insects, 12(10): 872
- 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. 松毛虫赤眼蜂滯育诱导及解除条件研究. 应用昆虫学报, 51(1): 45–52]
- Zhou ZJ, Zhang WM, Yang CP, Wu MN, Tan L, Wu PH. 1989. Study on the artificial breeding technology of the flat-bellied wasp of the dead-leaf moth: II. Shortening diapause time of seed bees and research on the breeding technology. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 10(4): 30–34 (in Chinese) [周祖基,张务民,杨春平,吴猛耐,谭林,吴平辉. 1989. 枯叶蛾平腹小蜂人工繁育技术研究: II. 种蜂滞育时间的缩短及繁蜂技术研究. 四川林业科技, 10(4): 30–34]
- Zhu DF, Zhang ML, Li LY. 1992. A study on the diapause and coldstorage technique of *Trichogramma evanescens*. Natural Enemies of Insects, 14(4): 173–176 (in Chinese) [朱涤芳, 张敏玲, 李丽英. 1992. 广赤眼蜂滯育及贮存技术研究. 昆虫天敌, 14 (4): 173–176]