环境昆虫学报 2020，42（5）：1177－1182
Journal of Environmental Entomology
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2020. 05. 17

张美娇，王轩，李远玉，林良冠，潘志萍，何晓芳. 两种抗生素对携带 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂生殖模式的影响［J］. 环境昆虫学报，2020，42（5）：1177－1182.

两种抗生素对携带 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂生殖模式的影响

张美娇[1]，王　轩[1]，李远玉[1]，林良冠[1]，潘志萍[2]，何晓芳[1*]
（1. 华南农业大学农学院昆虫学系，广州 510642；2. 广东省科学院动物研究所，广州 520620）

摘要：携带有 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂为完全的产雌孤雌生殖。前期的实验表明，利用四环素对携带有 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂进行除菌处理，但结果并不能获得 100% 恢复孤雌产雄。本实验拟用环丙沙星与磺胺嘧啶这两种抗生素对携带有 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂进行除菌效果筛选。实验分 3 组药剂处理，分别为使用环丙沙星、磺胺嘧啶及环丙沙星与磺胺嘧啶 1∶1 混配液进行除菌处理。各组实验分别进行浓度为 0. 1 mg/mL、1. 0 mg/mL 和 10. 0 mg/mL 3 个浓度处理。以无抗生素蜂蜜水处理作为实验对照组。分别检测、记录各处理的 F_0－F_1代的寄生卵量，F_1－F_2代羽化个体数、雌雄个体数，雌雄相嵌体的个体数。结果表明：磺胺嘧啶处理短管赤眼蜂的 F_0代产卵量降低，但 F_1代恢复产卵量；仅有 0. 1 mg/mL 环丙沙星与磺胺嘧啶 1∶1 混配液对短管赤眼蜂 F_2代的卵羽化率具有抑制作用，其它的处理与对照组结果无差异。环丙沙星处理后的携带 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂没出现雄性后代，浓度为 0. 1 mg/mL 环丙沙星与磺胺嘧啶 1∶1 混配液处理在 F_2代出现了雌雄相嵌体。浓度为 1. 0 mg/mL 和 10 mg/mL 的环丙沙星与磺胺嘧啶 1∶1 混配液处理和磺胺嘧啶处理在 F_2代出现了完全雄性后代。使用磺胺嘧啶处理携带 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂，可更方便快捷获得 100% 雄性后代。

关键词：短管赤眼蜂；立克次体；环丙沙星；磺胺嘧啶；生殖行为
中图分类号：Q968. 1；S433　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1674－0858（2020）05－1177－06

Effects of two antibiotics on the reproductive pattern of *Trichogramma pretiosum* carrying *Wolbachia*

ZHANG Mei-Jiao[1], WANG Xuan[1], LI Yuan-Yu[1], LIN Liang-Guang[1], PAN Zhi-Ping[2], HE Xiao-Fang[1*]
(1. Department of Entomology, College of Agriculture, South China Aguicultural University, Guangzhou 510642, China; 2. Institute of Zoology, Guangdong Academy of Science, Guangzhou 520620, China)

Abstract: Endosymbiotic bacterium of genus *Wolbachia* cause thelytoky in *Trichogramma pretiosum*. Previous experiments showed that tetracycline can't revert thelytoky to complete arrhenotoky in *T. pretiosum*. In this paper, three antibiotic treatments, ciprofloxacin, sulfadiazine and 1∶1 mixture of both antibiotics and three concentrations (0. 1 mg/mL, 1. 0 mg/mL and 10. 0 mg/mL) for each antibiotic treatment were tested in the paper. Our results showed that sulfadiazine reduces the fecundity of F_0 generation of *T. pretiosum*, but restores egg production by F_1 generation. Only 0. 1 mg/mL 1∶1 mixed to egg emergence rate of F_2 generation has an inhibitory effect, and the other treatments have no difference from the control results. Mode of reproduction from thelytoky to arrhenotoky by exposing thelytokous

基金项目：广东科技计划产学研项目（2016A020206004）；广东省科技计划项目（2017B020202007）
作者简介：张美娇，女，硕士研究生，研究方向为昆虫行为生态学与害虫生物防治，E－mail：2605279044@ qq. com
* 通讯作者 Author for correspondence：何晓芳，博士，副教授，研究方向为农业昆虫与害虫防治，E－mail：hexf@ scau. edu. cn
收稿日期 Received：2019－03－04；接受日期 Accepted：2019－04－25

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

females of *T. pretiosum* to 1.0 mg/mL, 10 mg/mL sulfadiazine or mixed with ciprofloxacin, whereas no change in mode of reproduction by treated with ciprofloxacin alone. Intersex individual were detected in the treatment of 0.1 mg/mL 1∶1 mixture. Using sulfadiazine was more convenient and efficient to achieve completely arrhenotoky individuals in *T. pretiosum*.

Key words: *Trichogramma pretiosum*; *Wolbachia*; ciprofloxacin; sulfadiazine; mode of production

Wolbachia 是一种常见的细胞内共生菌，自然界中 66% 节肢动物感染了 *Wolbachia* (Hilgenboecker, 2008)。在长期的进化过程中，*Wolbachia* 拥有了以下调控宿主生殖方式的能力：导致宿主的胞质不相容、诱导孤雌生殖、导致雄性个体的雌性化、雄性致死性、增强繁殖力等 (Stouthamer *et al.*, 1990; O'Neill *et al.*, 1992; Girin *et al.*, 1995; Hurst *et al.*, 1999; Stouthamer *et al.*, 1999)。

赤眼蜂 *Trichogramma* Westwood 的性别决定为单倍/双倍体型 (Heimpel & Boer, 2008)。无雌雄交配条件下，产生单倍体的雄蜂。有雌雄交配条件下，产生双倍体的雌蜂。但一些赤眼蜂在感染 *Wolbachia* 后，会由产雄孤雌生殖转变为产雌孤雌生殖 (Stouthamer *et al.*, 1990)。由于在生产应用上，仅饲养雌蜂比饲养两种性别的赤眼蜂节约更多的生产成本；而且在田间释放时，具有产雌孤雌生殖能力的赤眼蜂更利于建立田间种群。如何利用 *Wolbachia* 对赤眼蜂生殖调控则向着更节约、更高效的目标进行研究。因此，不少研究都想获得更多的产雌孤雌生殖的赤眼蜂品系。

短管赤眼蜂 *Trichogramma pretiosum* 是南美洲地区应用最广泛的天敌寄生蜂。尤其在发现 *Wolbachia* 对短管赤眼蜂具有诱导产雌孤雌生殖的行为调控现象后 (Stouthamer & Kazmer, 1994)，其调控机制一直是个研究热点问题 (Rijesh, 2014; Russell *et al.*, 2018)。目前短管赤眼蜂的基因组及其体内感觉的 *Wolbachia* 基因组都已经公布 (Lindsey *et al.*, 2016; Lindsey, 2017; Lindsey *et al.*, 2018)，但是具体的机制仍待研究。其中一个最关键的问题是获得阴性的无感染 *Wolbachia* 短管赤眼蜂品系作为阴性对照是一系列研究的必要条件。

在之前的报道有利用四环素和高温分别对多种赤眼蜂体内的 *Wolbachia* 进行处理，以消除其体内的 *Wolbachia*，获得阴性的无感染 *Wolbachia* 赤眼蜂品系。但是多位研究者的实验结果表明，四环素和高温并不能完全去除短管赤眼蜂体内的 *Wolbachia* 或获得 100% 的孤雌产雄后代 (Stouthamer *et al.*, 1990; 潘雪红和何余容, 2010; 陈茜等, 2016; 董辉等, 2016; 张志凌, 2016; 宁素芳, 2017)。

环丙沙星 (ciprofloxacin) 和磺胺嘧啶 (sulfadiazine) 均为广谱抑菌剂。其中环丙沙星通过抑制细菌 DNA 解旋酶，阻止细菌复制而达到抑菌作用 (Davis *et al.*, 1996)。环丙沙星对青霉素类、头孢菌素类、氨基糖甙类和四环素类耐药菌珠均具有较高抗菌能力。磺胺嘧啶抑菌原理主要是与细菌体内的二氢叶酸合成酶结合，阻止正常的氨基苯甲酸 (PABA) 作为原料合成细菌所需的叶酸，进一步减少了细菌 DNA 的合成，从而抑制细菌的生长繁殖 (García-Galán *et al.*, 2008)。磺胺嘧啶对大多数革兰氏阳性菌和阴性菌均有抑制作用。

本实验利用两种抗生素环丙沙星和磺胺嘧啶的 3 个浓度对短管赤眼蜂进行了处理，观察短管赤眼蜂孤雌产雄的生殖方式是否发生改变，能否获得完全孤雌产雄的后代，从而为进一步研究 *Wolbachia* 在对短管赤眼蜂生殖性别调控的机制提供条件。

1 材料方法

1.1 供试昆虫

试验短管赤眼蜂种群购自美国，通过雄外生殖器特征进行形态鉴定及 *ITS2* 测序分子鉴定 (Stouthamer *et al.*, 1998)。体内的 *Wolbachia* 利用 *wsp* 特异引物进行扩增及测序鉴定 (Baldo *et al.*, 2006)。在恒温培养箱内 25℃，相对湿度为 70% ~ 80%，光周期为 16 L∶8 D 的条件下用米蛾卵 *Corcyra cephalonica* 繁殖，经过多代饲养，稳定繁殖。

1.2 试剂配制

环丙沙星，磺胺嘧啶购于广州健阳生物公司。利用两种抗生素的 3 个浓度对短管赤眼蜂进行了处理，将环丙沙星、环丙沙星：磺胺嘧啶 = 1∶1、磺胺嘧啶分别用 30% 蜂蜜水稀释为 0.1 mg/mL、1.0 mg/mL、10 mg/mL 的抗生素蜂蜜水。

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

1.3　抗生素对短管赤眼蜂生殖行为的影响

由于原短管赤眼蜂为孤雌产雌种群，不存在雄性个体。因此选择在雌蜂羽化后进行单蜂繁殖建立本实验种群。在体视镜下用小毛笔取出刚羽化的短管赤眼蜂雌蜂，单头放入指形管内，分别饲喂含有 3 种抗生素蜂蜜水。并设置 30% 蜂蜜水无抗生素为对照组。饲喂 24 h 后放入不少于 100 粒已灭胚的新鲜米蛾卵制作成的卵卡进行产卵寄生。寄生 24 h 后用小毛笔挑出赤眼蜂放入离心管于 −30℃ 保存。带有被寄生卵卡的指形管继续放入气候箱培养，温度 25℃，相对湿度 80% ~ 85%，光照条件 14 L∶10 D。每个处理进行 3 组重复。连续处理 2 代，记录 F_0 和 F_1 代处理米蛾卵变黑个数即赤眼蜂产卵量，F_1 和 F_2 代的羽化、雌性、雄性和雌雄镶嵌体个数，计算羽化率、雌雄性比。分析试验数据用 SPSS 24.0 软件，采用 one-way ANOVA 和 Duncan's 进行多重比较，不同世代间（F_0 与 F_1 或 F_1 与 F_2）的数据采用 *t* 检验进行分析。各参数统计计算如下：

产卵量的计算：接蜂后的第 7 天计录下每张卵卡上变色（黑）的卵粒数作为单头雌蜂的产量卵。

羽化率的计算：当小试管中出现成蜂开始记录所有羽化的成蜂头数，以成蜂数/产卵量 × 100% 作为羽化率。

产雄率的计算：每代的蜂死亡后，在 100 倍体视镜下根据触角形态特征和腹部是否具有产卵器来区分雌雄。触角毛较长，其中最长的触角毛是鞭节最宽处的 2.5 倍，作为雄性的主要外部形态特征。雌蜂触角毛较短，腹部具有产卵器。雌雄相嵌体的判断依靠触角的特征与是否具有产卵器的特征进行区分，如果有产卵器但触角表现为雄性特征或无产卵器但触角表现为雌性的个体都判断为雌雄相嵌体。

产雄率(%) = 雄性个体数/总羽化个体数 × 100

雌雄相嵌体比率(%) = 雌雄相嵌体个体数/总羽化个体数 × 100

2　结果与分析

2.1　抗生素对短管赤眼蜂产卵量的影响

多组抗生素处理中除 10 mg/mL 的环丙沙星：磺胺嘧啶 = 1∶1 处理呈现出 F_1 代比 F_0 代的产卵量显著高以外（$t = -3.18$，$P = 0.04$），其余各处理在世代间的产卵量没有差异（表 1）。与对照组仅喂食蜂蜜水相比，喂食抗生素与蜂蜜水混合的 F_0 代在产卵量上产生了各种变异。环丙沙星处理产卵量比对照具有高的产卵量，而且呈现浓度低的处理产卵量比浓度高的处理更高的产卵量。虽然这些差异并没达到显著水平。与对照组相比，含有磺胺嘧啶的 6 个处理获得的产卵量都偏低，尤其 0.1 mg/mL 的环丙沙星：磺胺嘧啶 = 1∶1 处理的产卵量显著地低于对照组（df = 6，$F = 2.39$，$P = 0.01$）（表 1）。

2.2　抗生素对短管赤眼蜂羽化率的影响

各处理在世代间的羽化率仅在 0.1 mg/mL 的环丙沙星：磺胺嘧啶 = 1∶1 处理的 F_2 代显著地低于 F_1 代（$t = 4.27$，$P = 0.01$）。其它的处理在世代间没有差异。F_1 世代的羽化率各处理间无显著差异（df = 9，$F = 1.08$，$P = 0.42$）。F_2 世代中，0.1 mg/mL 的环丙沙星∶磺胺嘧啶 = 1∶1 处理的羽化率显著地低于对照及其它浓度处理（df = 7，$F = 3.03$，$P = 0.03$）（表 1）。

2.3　抗生素对短管赤眼蜂子代性别的影响

抗生素对短管赤眼蜂产雄率的影响中能看出，在 F_1 代中，所有的处理都不曾出现雄性个体。从 F_2 代开始，含有磺胺嘧啶的处理就开始出现了雄性个体，并且当浓度达到 1.0 mg/mL 以上的处理中出现了 100% 的雄性后代，显著地高于其它的处理（df = 9，$F = 31.93$，$P = 0.00$）。0.1 mg/mL 的环丙沙星∶磺胺嘧啶 = 1∶1 处理中 F_2 代出现了1 头雌雄相嵌体，其雌雄相嵌体比率与其它处理存在显著差异（df = 9，$F = 3.31$，$P = 0.01$）（表 1）。但是环丙沙星经过 6 代的筛选仍然未能获得雄性的后代（数据未例出）。

3　结论与讨论

在某些赤眼蜂中，*Wolbachia* 降低了赤眼蜂的生殖力的同时（Hoogenboom *et al.*，1998；Luck，2000；Silva *et al.*，2000），缩短寄主寿命及影响嗅觉反应等寄生行为（潘雪红等，2007；张海燕等，2013）。本论文利用前人不曾使用过的两种抗生素尝试去除了短管赤眼蜂体内的 *Wolbachia*，并观察处理后对其生殖行为的影响。

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

表 1 抗生素对短管赤眼蜂的生殖影响

Table 1 Reproductive effects of antibiotics on *Trichogramma pretiosum*

抗生素处理浓度(mg/mL) Antibiotic treatment concentration		产卵量 Fecundity		羽化率(%) Mergence percentage		产雄率(%) Male percentage		雌雄相嵌体比率(%) Intersex phenotypes percentage	
		F_0	F_1	F_1	F_2	F_1	F_2	F_1	F_2
环丙沙星 Ciprofloxacin	0.1	41.67 ± 1.33 a (a)	32.67 ± 4.67 a (a)	96.90 ± 2.05 a (a)	90.28 ± 7.73 ab (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 c (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)
	1.0	39.00 ± 2.52 a (a)	36.00 ± 3.22 a (a)	74.95 ± 16.47 a (a)	92.25 ± 2.67 a (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 c (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)
	10.0	33.33 ± 4.18 ab (a)	35.33 ± 2.85 a (a)	87.86 ± 10.21 a (a)	95.96 ± 4.04 a (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 c (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)
环丙沙星∶磺胺嘧啶 = 1∶1 Ciprofloxacin∶Sulfadiazine = 1∶1	0.1	18.67 ± 1.33 c (a)	27.00 ± 5.51 a (a)	97.92 ± 2.08 a (a)	75.86 ± 4.73 b (b)	0.00 ± 0.00 a (a)	23.81 ± 23.81 c (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	3.77 ± 2.07 a (a)
	1.0	28.33 ± 2.03 bc (a)	29.33 ± 10.11 a (a)	93.45 ± 3.62 a (a)	93.27 ± 3.99 a (a)	0.00 ± 0.00 a (b)	100.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)
	10.0	24.33 ± 2.03 bc (b)	32.67 ± 1.67 a (a)	82.14 ± 7.75 a (a)	94.00 ± 1.49 a (a)	0.00 ± 0.00 a (b)	100.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)
磺胺嘧啶 Sulfadiazine	0.1	31.67 ± 5.81 ab (a)	35.67 ± 2.67 a (a)	93.30 ± 5.26 a (a)	83.99 ± 6.96 ab (a)	0.00 ± 0.00 a (b)	51.67 ± 12.29 b (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)
	1.0	26.00 ± 2.52 bc (a)	33.00 ± 6.25 a (a)	97.62 ± 2.38 a (a)	91.53 ± 4.33 a (a)	0.00 ± 0.00 a (b)	100.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)
	10.0	27.67 ± 3.93 bc (a)	33.67 ± 2.33 a (a)	77.73 ± 13.33 a (a)	95.38 ± 3.11 a (a)	0.00 ± 0.00 a (b)	100.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)
对照 Control		33.33 ± 1.86 ab (a)	34.33 ± 1.20 a (a)	95.01 ± 0.98 a (a)	92.46 ± 4.14 a (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 c (a)	0.00 ± 0.00 a (a)	0.00 ± 0.00 b (a)

注:表中数据为平均值 ± 标准误,括号内相同字母表示世代间的差异不显著;括号外相同字母表示同一世代不同处理间差异不显著($P > 0.05$)。Note: The data in the table are mean ± SE, the data in the same column followed by the same letter in parentheses are not significantly different at 5% level between different generation (DMRT); the same letter outside the brackets indicates that the difference between the different treatments of the same generation is not significant (DMRT).

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

3.1　抗生素对产卵量的影响

抗生素对赤眼蜂产卵量呈现出多种影响效果。通过四环素饲喂幼虫的方式去除短管赤眼蜂和广赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* 体内的 *Wolbachia* 的实验发现，去除体内 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂呈现出较低的产卵量（潘雪红和何余容，2010），但对广赤眼蜂的产卵量没有影响（Grenier *et al.*，2002）。本研究结果显示：与对照相比，环丙沙星对携带的短管赤眼蜂产卵量无抑制作用。磺胺嘧啶处理会降低 F_0 代的产卵量，尤其当磺胺嘧啶与环丙沙星混配使用时，抑制产卵量的效果更明显。但 F_1 代的产卵量都呈现回升。这个结果与前人多个实验结果类似。而经过多代的抗生素处理后（8 代左右），赤眼蜂的产卵量在连续的世代间会呈现出一种先降低随后又呈上升趋势波动状的影响（潘雪红和何余容，2010；董辉等，2016）。但根据长达 27 个世代的观察研究发现，用抗生素去除后 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂总寄生产卵量比感染的短管赤眼蜂要低（Grenier *et al.*，2002）。

3.2　抗生素对短管赤眼蜂羽化率的影响

盐酸四环素处理后松毛虫赤眼蜂后代羽化率在同一盐酸四环素处理浓度下，随着抗生素处理代数的增加呈先降低后升高的趋势（董辉等，2016）。本实验仅在 0.1 mg/mL 环丙沙星∶磺胺嘧啶 = 1∶1 处理中体现出 F_2 代的羽化率比 F_1 代的羽化率显著偏低外，其它的处理羽化率都不低于对照处理。

3.3　抗生素对短管赤眼蜂子代性别的影响

去除赤眼蜂体的 *Wolbachia*，最常用的方法是高温（>30℃）和抗生素的运用。高温会降低赤眼蜂体内的滴度，导致产雌孤雌生殖的赤眼蜂在其后代中产生雄蜂或雌雄相嵌体（Tulgetske & Stouthamer，2012）。但是高温通常也会降低赤眼蜂的存活率及产卵量（潘雪红和何余容，2010）。

抗生素处理同样也可以使产雌孤雌生殖的赤眼蜂处理后代出雄蜂或雌雄相嵌体。通常使用的抗生素包括四环素（tetracycline hydrochloride）、利福平（rifampicin）、磺胺甲恶唑（sulfamethoxazole）、庆大霉素（gentamycin）、青霉素（pennicillin G）、红梅素（erythromycin）等。但一些抗生素并不能使处理后的子代出现雄性个体（Stouthamer *et al.*，1990）或只产生少量的雄性个体（张志凌，2016）。同样，本研究单独利用环丙沙星的处理不能获得雄性个体。前人的多个实验中，即使成功获得了产雄孤雌生殖的个体，但由于这些抗生素不是 100% 去除赤眼蜂体的 *Wolbachia*，导致只要含有微量 *Wolbachia*，不是 100% 去除 *Wolbachia* 的赤眼蜂种群中，在其后代也能恢复产雌孤雌生殖的行为（Stouthamer *et al.*，1990）。

利用浓度高达 100 mg/mL 或 30 mg/mL 的四环素处理产雌孤雌生殖短管赤眼蜂或松毛虫赤眼蜂成虫，即使经过 5 代以上的处理，仍不能出现 100% 雄性后代，其后代雌性个代仍高达 60% 以上（Stouthamer *et al.*，1990；潘雪红和何余容，2010）。本实验利用 1.0 mg/mL 磺胺嘧啶或利用环丙沙星与磺胺嘧啶混用对携带 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂进行处理后，在 F_2 代就已经出现了 100% 的雄性个体。这些处理主要起作用的应当是磺胺嘧啶。推荐单独利用 1.0 mg/mL 磺胺嘧啶对携带 *Wolbachia* 的短管赤眼蜂进行的去除 *Wolbachia* 实验，这种方法更方便、省时，并且获得完全雄性后代。

参考文献（References）

Baldo L, Dunning Hotopp JC, Jolley KA, *et al.* Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72: 7098 – 7110.

Chen X, Wang LY, Yang ZQ, *et al.* Temperature regulates the reproduction mode of *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) by influencing the titer of endosymbiont *Wolbachia* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 59 (4): 464 – 471. [陈茜，王丽艳，杨志强，等. 温度通过影响 *Wolbachia* 滴度调控赤眼蜂生殖方式 [J]. 昆虫学报，2016，59 (4): 464 – 471]

Davis R, Markham A, Balfour JA. Ciprofloxacin: An updated review of its pharmacology, therapeutic efficacy and tolerability [J]. *Drugs*, 1996, 51: 1019 – 1074.

Dong H, Li SQ, Xie LN, *et al.* Influence of antibiotics on thelytokous strain of *Trichogramma dendrolimi* [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2016, 47 (3): 347 – 351. [董辉，李帅强，谢丽娜，等. 抗生素对松毛虫赤眼蜂产雌孤雌生殖品系的影响 [J]. 沈阳农业大学学报，2016，47 (3): 347 – 351]

García – Galán MJ, Díaz – Cruz MS, Barceló D. Identification and determination of metabolites and degradation products of sulfonamide antibiotics [J]. *Trends in Analytical Chemistry*, 2008, 27 (6): 1008 – 1022.

Girin C, Bouletreau M. Microorganism – associated variation in host infestation efficiency in a parasitoid wasp, *Trichogramma bourarachae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. *Experientia* (Basel), 1995, 51 (4): 398 – 401.

Grenier S, Gomes SM, Pintureau B, *et al.* Use of tetracycline in larval diet to study the effect of *Wolbachia* on host fecundity and clarify

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

taxonomic status of *Trichogramma* species in cured bisexual lines [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2002, 80: 13 – 21.

Heimpel GE, Boer JG. Sex determination in the Hymenoptera [J]. *Annual Review of Entomology*, 2008, 53: 209 – 230.

Hoogenboom A, Silva I, van Meer M, *et al*. Quality Assessments of *Wolbachia* Infected Versus Non Infected Lines of *Trichogramma deion* [C]. Wageningen: Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society, 1998: 99 – 104.

Hurst GD, Bandi C, Sacchi L, *et al*. *Adonia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) bears maternally inherited flavobacteria that kill males only [J]. *Parasitology*, 1999, 118 (2): 125 – 134.

Lindsey AR, Werren JH, Richards S, *et al*. Comparative genomics of a parthenogenesis – inducing *Wolbachia* symbiont [J]. *G3 – Genes Genomes Genetics*, 2016, 6: 2113 – 2123.

Lindsey ARI. Genomic and Evolutionary Consequences of *Wolbachia* – Mediated Parthenogenesis in *Trichogramma* Wasps [D]. Riverside: University of California Riverside, 2017.

Lindsey ARI, Kelkar YD, Wu X, *et al*. Comparative genomics of the miniature wasp and pest control agent *Trichogramma pretiosum* [J]. *BMC Biology*, 2018, 16: 54.

Luck C. Effect of temperature on the development and thermal requirements of *Wolbachia* – infected and antibiotically cured *Trichogramma kaykai* Pinto and Stouthamer (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 2000, 29: 497 – 505.

Ning SF. Effects of Temperature on Titer of *Wolbachia* in *Trichogramma* and the Study of Intersex in *Trichogramma* [D]. Shengyang: Shengyang Agricultural University, 2017. [宁素芳. 温度对赤眼蜂体内 *Wolbachia* 滴度的影响及赤眼蜂雌雄间体的研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017]

O'Neill SL, Giordano R, Colbert AM, *et al*. 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1992, 89 (7): 2699 – 2702.

Pan XH, He YR. Effect of high temperature and tetracycline on thelytokous parthenogenesis *Trichogramma pretiosum* Riley induced by *Wolbachia* [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2010, 29 (6): 687 – 691. [潘雪红, 何余容. 高温和四环素对 *Wolbachia* 诱导孤雌产雌短管赤眼蜂的影响 [J]. 华中农业大学学报, 2010, 29 (6): 687 – 691]

Pan XH, He YR, Chen KW, *et al*. Effect of *Wolbachia* infection on longevity, fecundity and olfactory response of *Trichogramma confusum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2007, 50 (3): 207 – 214. [潘雪红, 何余容, 陈科伟, 等. *Wolbachia* 感染对拟澳洲赤眼蜂寿命、生殖力和嗅觉反应的影响 [J]. 昆虫学报, 2007, 50 (3): 207 – 214]

Rijesh K. Insight to the Molecular Mechanisms and Role of the Sex Manipultor-*Wolbachia* in *Trichogramma pretiosum* [D]. Coimbatore: Bharathiar University, 2014.

Russell JE, Nunney L, Saum M, *et al*. Host and symbiont genetic contributions to fitness in a *Trichogramma-Wolbachia* symbiosis [J]. *Peer J*, 2018, 6: e4655.

Silva IMMS, Van Meer MMM, Roskam MM, *et al*. Biological control potential of *Wolbachia*-infected versus uninfected wasps: Laboratory and greenhouse evaluation of *Trichogramma cordubensis* and *T. deion* strains [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2000, 10: 223 – 238.

Stouthamer R, Breeuwer JA, Hurst GD. *Wolbachia pipientis*: Microbial manipulator of arthropod reproduction [J]. *Annual Review of Microbiology*, 1999, 53: 71 – 102.

Stouthamer R, Kazmer DJ. Cytogenetics of microbe – associated parthenogenesis and its consequences for gene flow in *Trichogramma* wasps [J]. *Heredity*, 1994, 73: 317 – 327.

Stouthamer R, Luck RF, Hamilton WD. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to revert to sex [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, 87: 2424 – 2427.

Stouthamer R. *Wolbachia* – induced parthenogenesis. In: O'Neill SL, Hoffman AA, Werren JH, Eds. Influential Passengers: Inherited Microorganisms and Arthropod Reproduction [M]. New York: Oxford University Press, 1997: 102 – 124.

Tulgetske GM, Stouthamer R. Characterization of intersex production in *Trichogramma kaykai* infected with parthenogenesis – inducing *Wolbachia* [J]. *Naturwissenschaften*, 2012, 99: 143 – 152.

Zhang HY, Wang LY, Cong B, *et al*. Comparison of olfaction response and parasitic ability of *Trichogramma* infected by *Wolbachia* [J]. *Journal of Heilongjiang Bayi Agricultural University*, 2013, 25 (3): 11 – 14, 19. [张海燕, 王丽艳, 丛斌, 等. 感染 *Wolbachia* 赤眼蜂的嗅觉反应和寄生力比较 [J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2013, 25 (3): 11 – 14, 19]

Zhang ZL. High Temperature and Antibiotics Modify Reproduction of *Wolbachia* – infected *Trichogramma pretiosum* [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2016. [张志凌. 高温胁迫和抗生素对携带 *Wolbachia* 短管赤眼蜂生殖的影响 [D]. 广州: 华南农业大学硕士学位论文, 2016]

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net