

## 茧蜂雄性外生殖器研究进展

曾爱平<sup>1a</sup>, 游兰韶<sup>1a</sup>, 柏连阳<sup>1a</sup>, 刘玉娥<sup>1b</sup>, 欧晓明<sup>2</sup>

(1.湖南农业大学 a.生物安全科学技术学院; b.图书馆, 湖南 长沙 410128; 2.湖南化工研究院, 湖南 长沙 410001)

**摘 要:** 茧蜂的雄性外生殖器可用于鉴别近缘种。收集近 60 年的茧蜂雄性外生殖器研究成果, 研究茧蜂科 28 个亚科, 114 属 256 种的雄性外生殖器的形态结构, 提出茧蜂科和亚科内雄性外生殖器的类型, 可以分为两大分支。明确茧蜂各亚科雄性外生殖器的各种特征的特征性状即祖征和衍征是镶嵌式存在的, 原始类群如矛茧蜂亚科 Doryctinae 和圆口类 Cyclostome 虽有许多原始特征, 但在某一或某些特征上常常出现特化, 即处于相对的衍征状态。各亚科雄性外生殖器的祖征和衍征性状分布的不均衡也受平行现象 Parallelisms 的影响。

**关 键 词:** 茧蜂雄性外生殖器; 形态; 系统发育; 镶嵌分布; 平行现象

中图分类号: Q969.54<sup>+</sup>4.7 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2010)02-0196-07

## Research progress on the male genitalia of Braconidae (Hymenoptera)

ZENG Ai-ping<sup>1a</sup>, YOU Lan-shao<sup>1a</sup>, BAI Lian-yang<sup>1a</sup>, LIU Yu-e<sup>1b</sup>, OU Xiao-ming<sup>2</sup>

(1.a.College of Bio-Safety Science and Technology; b.Library, HNAU, Changsha 410128, China; 2.Hunan Research Institute of Chemical Industry, Changsha 410001,China)

**Abstract:** The braconid male genitalia can be used to identify closely-related species. After studying nearly 60 years' male genitalia, the author summarizes the results of 256 braconid species which are grouped into 114 genera and 28 subfamilies. The structure of male genitalia, its application in species description and the phylogenetic analysis are introduced. Two groups of braconid male genitalia of subfamilies of the family Braconidae are also discussed. This paper further demonstrates that the character distribution of plesiomorphic character-state and apomorphy character-state of male genitalia of subfamilies are "sandwiched" and influenced by the parallelisms.

**Key words:** Braconidae male genitalia; morphology; phology; "sandwiched"; parallelisms

昆虫雌雄外生殖器代表了种的特征, 它骨化程度大, 具有稳定性, 易于得到, 是判断物种的可靠标准。《昆虫形态学原理》中有关于昆虫雄性外生殖器的形态描述<sup>[1]</sup>, 《分类学家用昆虫雌雄外生殖器词汇》中, 共有 34 位专家对 29 个目昆虫的雌雄外生殖器给予形态描述和规范形态名称<sup>[2]</sup>, 都推动了昆虫分类的发展。在近缘种鉴别方面, 雌性外生殖器鉴别有较大的局限性<sup>[3]</sup>。从国内外对昆虫雄性外生殖器形态研究结果可以看出, 从低级类群到高级

类群, 昆虫雄性外生殖器存在着形态构造简单到复杂的进化过程。进化过程表现在无翅亚纲的原尾目、弹尾目、双尾目外生殖器的结构和其他目有所不同, 比较原始简单。如弹尾目无雄性外生殖器, 原尾目雌雄外生殖器相似, 为须叶型(squama), 双尾目为乳突状外生殖器。蜉蝣目的雄性外生殖器仍为最原始的类型之一。蜻蜓目雄性外生殖器已逐步进化, 表现在有属于现代起源的交配附属器官, 有阴茎及起保护作用骨化的阴茎侧突, 在以后进化的

收稿日期: 2009-10-12

基金项目: 现代农业产业技术体系专项基金; 湖南省教育厅项目(06C415)

作者简介: 曾爱平(1962—), 男, 湖南邵阳人, 博士, apzengchina@163.com

20 多个目中, 雄性外生殖器及其骨化的附属器官在分类上起了很重要的作用. 如鳞翅目, 其雄性外生殖器结构较为复杂, 腹部第 7~10 节体壁衍生成成对骨化附属器官, 由各自的背板和腹板, 或节间体壁衍生出来<sup>[2]</sup>. 膜翅目昆虫是昆虫纲中较为高级的类群之一, 物种的雄性外生殖器也就进化得结构较为复杂而具有实用性.

归纳近 60 年来茧蜂科雄性外生殖器用于分类研究的资料, 发现对形态结构研究逐渐完善, 雄性外生殖器能够为系统发育研究提供许多有用性状, 同时使用许多性状, 包括雄性外生殖器参加判断, 雄性外生殖器起了一个重要因子的作用. 由于已明确不同属的雄性外生殖器形态比较固定, 也有研究同一亚科内不同属雄性外生殖器的形态变化.

## 1 茧蜂雄性外生殖器的形态

茧蜂的雄性外生殖器骨化强, 近基部着生在第 9 节腹板上, 近端部外露, 第 9 节腹板的后缘、下缘和内缘分别以膜和外生殖器的背腹面相连, 这些和整个外生殖器相连的膜一般足够宽大<sup>[4]</sup>.

### 1.1 基环(basal ring)

基环是骨化的部分, 又称生殖基(gonobase, gb), 中部突起或平截, 可以固定在第 8 腹板上, 下方和阳茎基侧突叶(parameral plate)基部相连(图 1, 仿 Tobias, 1961; 原图 Tobias 使用学名为 *Foersteria talitzkii* Tobias, 后经 van Achterberg (1990) 确定为异名). 不同类群基环长(高), 中等长, 隆起(祖征)或横置, 平截(衍征)是分类依据. 基环变长、高和这些属的雄蜂腹部末端的改变有关.

### 1.2 阳茎基侧突基(parameral plate)

成对, 端部称为阳茎基侧突(parameres, pmr), 阳茎基侧突基和阳茎基侧突相连, 构成外生殖器侧面部分, 阳茎基侧突基的每一边都是内弯的, 其内面包含两片阳茎基腹缺(volsellae, vol), 阳茎基侧突和阳茎基侧突基间是无缝的, 阳茎基腹缺(volsellae, vol)和阳茎基侧突基连接. 阳茎基侧突有毛(图 1), 毛多、长, 集中在端部是祖征. 不同类群阳茎基侧突变化很大; 有阳茎基侧突不能伸达抱器背突的中

部; 或超过抱器背突中部; 或伸达并包住阳茎端, 成为分类的依据. 阳茎基侧突长、宽大是祖征, 变窄、短是衍征.

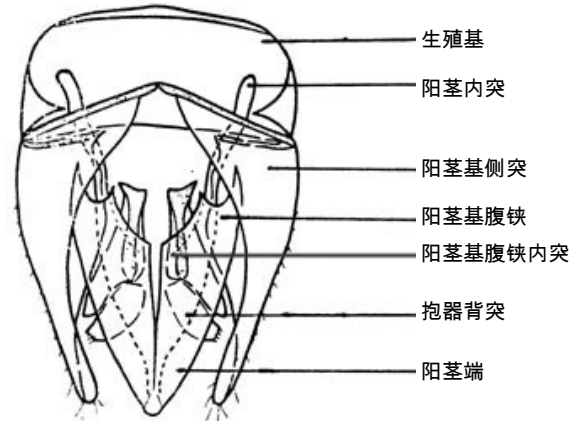


图 1 毛弗氏茧蜂

Fig.1 *Foersteria puber* (Haliday)

### 1.3 阳茎基腹缺(volsellae, vol)

成对的阳茎基腹缺位于阳茎基侧突基腹面之间(腹面之内), 是外生殖器的中段, 每一个阳茎基腹缺是长圆形或长柱形, 分为阳茎基腹缺基(basivolsella)及端部一对不对称的端叶, 叫做抱器背突, 即指状突(digitus), 另有尖突(cuspis). 阳茎基腹缺基和阳茎基侧突基的腹缘相连. 阳茎基腹缺基的前侧面有一对长形突起, 出自阳茎, 称为阳茎内突(aedeagal apodeme), 位于阳茎基侧突基的圆腔之内. 许多亚科阳茎基腹缺也有内突 [ridge (Mateô, 1996)]. 阳茎基腹缺端部的尖突小型, 不能活动, 在茧蜂科, 尖突(cuspis)和阳茎基腹缺端部相连, 可以是叶状, 相连处有关节而突出(图 1), 也有直接和阳茎基腹缺端部相连, 无关节(图 1), 也有尖突有齿或尖突退化. 阳茎基腹缺内突在矛茧蜂亚科 Doryctinae(图 1)、角腰茧蜂亚科 Pambolinae、异茧蜂亚科 Exothecinae、索翅茧蜂亚科 Hormiinae、软节茧蜂亚科 Lysiterminae(图 1)、小腹茧蜂亚科 Microgastrinae、奇脉茧蜂亚科 Miracinae 都是很明显的. 阳茎基腹缺有微毛是祖征. 抱器背突(指状突)则是一个游离的构造, 以膜和阳茎基腹缺基端缘相连, 不同类群有或无齿状突起(图 1).

### 1.4 阳茎(aedeagus, aed)

阳茎是茧蜂雄性外生殖器的主要部分, 由管道

组成,通过阳茎基侧突基和阳茎基腹缺,阳茎基部宽,端部狭.阳茎内有一对长形骨化组织(rods)称为阳茎内突,经过阳茎基环及阳茎基侧突<sup>[4]</sup>(图1).

## 2 茧蜂雄性外生殖器在茧蜂鉴定中的应用

20世纪50—60年代,欧洲和北美学者对分布在欧洲的茧蜂广布种或常见种都作过雄性外生殖器研究,以免将其他种误定为本种,特别是一些属的模式种后来被学者配备有雄性外生殖器的详图,这在分类研究上有一定意义.不少学者终其一生研究不同地理分布区的相关类群,除介绍雌性外生殖器形态外,出于经验和谨慎的原因都详细描述该类群雄性外生殖器的形态,以增加鉴定的准确性.如Nixon<sup>[5]</sup>(英国)、Loan<sup>[6-7]</sup>(加拿大)、Tobias<sup>[8-9]</sup>(前苏联)、Belokobylskij<sup>[10-11]</sup>(俄罗斯)、von Michael<sup>[12]</sup>研究优茧蜂亚科 Euphorinae; Walker<sup>[13]</sup>(英国)、Sharma & Chatterjee<sup>[14-15]</sup>、Sharma<sup>[16-18]</sup>、Chalika<sup>[19]</sup>(印度)、Dutu-Lacatusu<sup>[20]</sup>(德国)、Williams<sup>[21]</sup>(加拿大)、van Achterberg<sup>[22]</sup>等研究小腹茧蜂亚科 Microgasterinae, Gupta & Shama<sup>[23]</sup>(印度)研究窄径茧蜂亚科 Bassinae (=Agathinae), Haesealbarth<sup>[24]</sup>(德国)、Quicke<sup>[25]</sup>(英国)研究茧蜂亚科 Braconinae, Belokobylskij<sup>[26]</sup>(俄罗斯)研究奇脉茧蜂亚科 Miracinae, Marsh<sup>[27-28]</sup>(美国)、Tobias<sup>[29]</sup>(前苏联)、Belokobylskij<sup>[30-35]</sup>等研究矛茧蜂亚科 Doryctinae, Brajkovic<sup>[36]</sup>(南斯拉夫)研究茧蜂科 Braconidae.

研究茧蜂科亚科间的系统发育关系时,使用许多形态学性状,其中包括雄性外生殖器,参考判断.如 Belokobylskij 研究矛茧蜂亚科内 12 个族 34 个种的雄性外生殖器构造、进化及在矛茧蜂亚科分类上的意义,试图初步解决矛茧蜂亚科的分族问题<sup>[37]</sup>; van Achterberg 在讨论茧蜂科各亚科间的系统发育关系时使用了 Tobias 强调的阳茎基腹缺上的尖突的形态及位置,作为一个性状来参加研究(分开的尖突应是祖征性状)<sup>[38]</sup>. Quicke 和 van Achterberg 在研究茧蜂科各亚科的系统发育关系时,使用 Paup 和 Hennig 86 支序分析程序,共研究分析 96 个性状,其中包括雄性外生殖器的尖突、阳茎基侧突、生殖基的形态,所得支序图表明茧蜂科可以分为 3 个主

要的亚科群<sup>[39]</sup>. Van Achterberg 在进行属于圆口类(cyclostome)的肿腿茧蜂亚科 Betylobraconinae、软节茧蜂亚科 Lysiterminae、角腰茧蜂亚科 Pambolinae-Chre-mylini、矛茧蜂亚科 Doryctinae-高角茧蜂族 Ypsis-tocerini 等亚科及相关族属(均为前足跗节短,加宽)的修订时,其所作的系统发育支序研究使用 59 个性状,也包括 4 个雄性外生殖器形态学性状<sup>[40]</sup>.说明研究茧蜂雄性外生殖器形态学的性状对研究茧蜂科亚科间的系统发育关系有重要价值,可用于某些亚科的系统发育分析.同样也有研究同一亚科内不同属雄性外生殖器的形态变化,如 Quicke 研究茧蜂亚科几个属的雄性外生殖器形态变化,以此来肯定分为不同属的合理性,并可看出雄性外生殖器形态学的一系列性状对茧蜂亚科属的区分上起重要作用<sup>[25]</sup>.此外,茧蜂雄性外生殖器和族属间的系统发育关系也有论述. Maetô 研究小腹茧蜂亚科 Macrogastrinae 39 个属的雄性外生殖器在不同属之间的形态变化,以此对 Mason 的分类系统作出评价<sup>[41]</sup>.此项工作将研究雄性外生殖器的意义向前推进了一步.体型较小的类群,如优茧蜂亚科、小腹茧蜂亚科等,使用雄性外生殖器作为分类研究,结果更为准确.研究雄性外生殖器的衍征有助于阐明亚科的进化和亚科的系统发育.

研究自 1946 年以来不同地理分布区 28 个亚科、114 属 256 种茧蜂的雄性外生殖器,初步认为可以分为两种类型(图 2).

### 2.1 茧蜂亚科群(=圆口类, Cyclostomes-lineage)

雄性外生殖器的主要共同点是生殖基(阳茎基环)高(长),隆起或强度隆起(多数),或微隆起(少数)或横置(少数).阳茎基腹缺内突明显(多数)或不明显(少数).阳茎基侧突不能伸达或刚伸达抱器背突中部,阳茎基侧突端部有毛,抱器背突无齿(多数)或有齿(少数).包括茧蜂亚科、内茧蜂亚科、矛茧蜂亚科、异茧蜂亚科、索翅茧蜂亚科、角腰茧蜂亚科、卫茧蜂亚科、软节茧蜂亚科、厚腿茧蜂亚科、肿腿茧蜂亚科、高角茧蜂亚科、锐眼茧蜂亚科、蝇茧蜂亚科、反颚茧蜂亚科等.

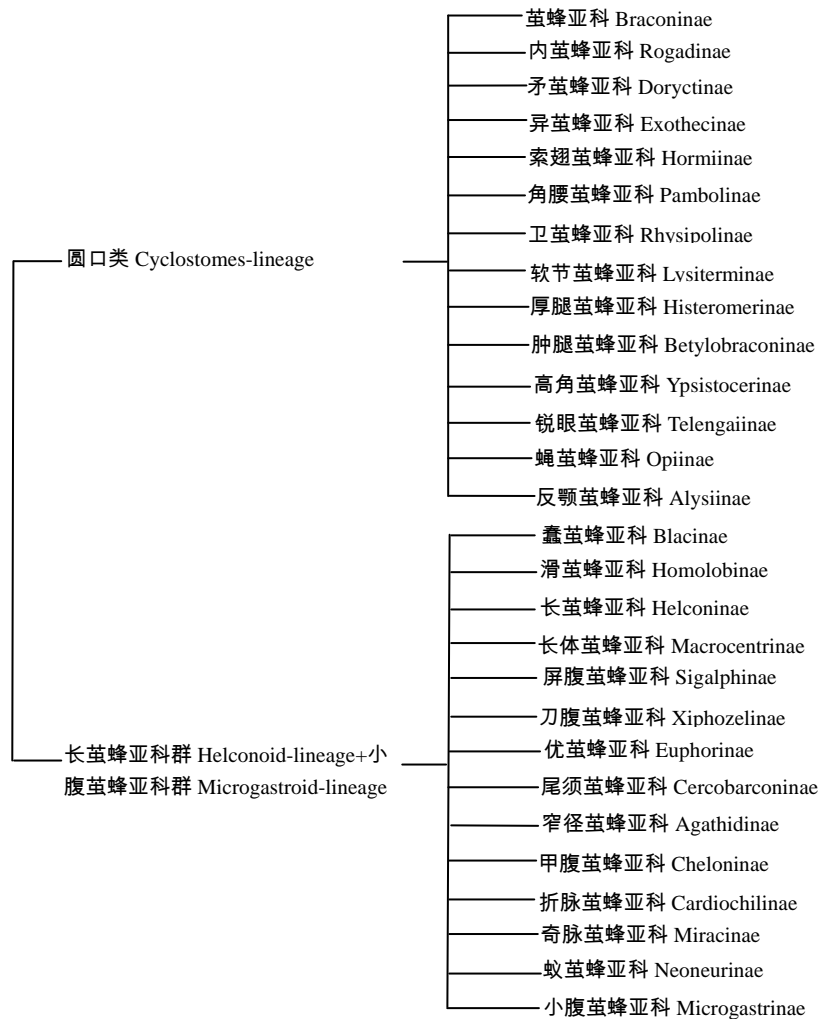


图 2 茧蜂科雄性外生殖器的类型

Fig.2 Main groups of subfamilies of Braconidae based on data of male genitalia

2.2 小腹茧蜂亚科群 (Microgastroid-lineage) + 长茧蜂亚科群 (Helconoid-lineage)

茧蜂雄性外生殖器的主要共同点是, 生殖基(阳茎基环)横置(多数), 或中等长(中等高), 顶部凹入(多数), 或隆起(少数). 阳茎基侧突均能伸达抱器背突中部或超过抱器背突中部, 达到或包围阳茎端, 阳茎基侧突端部有毛, 抱器背突有齿. 包括甲腹茧蜂亚科、折脉茧蜂亚科、奇脉茧蜂亚科、蚊茧蜂亚科、小腹茧蜂亚科、蠢茧蜂亚科、滑茧蜂亚科、长茧蜂亚科、长体茧蜂亚科、屏腹茧蜂亚科、刀腹茧蜂亚科、优茧蜂亚科、尾须茧蜂亚科、窄径茧蜂亚科等.

如果只是根据上述 28 个亚科、114 属 256 种茧

蜂的雄性外生殖器的性状, 还不能最后确定茧蜂科亚科间的系统发育关系, 但能够支持并说明哪几个类群是单系群. 笔者研究发现, 茧蜂科内同一属的雄性外生殖器性状相对稳定, 这样给属以上族、亚科的系统发育研究提供了很好的参考依据. 有趣而巧合的是, 形态学研究<sup>[38-39, 42]</sup>和分子数据研究<sup>[43-44]</sup>把茧蜂科 Braconidae 分为 3 个亚科群, 即茧蜂亚科群(=圆口类 Cyclostomes-lineage)、小腹茧蜂亚科群和长茧蜂亚科群<sup>[39, 45]</sup>, 而雄性外生殖器结合形态学研究能反映出茧蜂科各类群之间的亲疏远近, 研究结果客观反映出茧蜂科归为两大类, 即茧蜂亚科群和小腹茧蜂亚科群+长茧蜂亚科群, 总体上支持了 Quicke 和 van Achterberg 提出的各自独立的 3 个亚科群的茧蜂分类系统<sup>[39]</sup>.

### 3 讨论

研究明确茧蜂雄性外生殖器可以分为2个主要类型,一类是外寄生的圆口类 Cyclostomes-neage,包括茧蜂亚科、内茧蜂亚科、矛茧蜂亚科、异茧蜂亚科、索翅茧蜂亚科、角腰茧蜂亚科、卫茧蜂亚科、软节茧蜂亚科、厚腿茧蜂亚科、肿腿茧蜂亚科、高角茧蜂亚科、锐眼茧蜂亚科、蝇茧蜂亚科、反颚茧蜂亚科等。另一类为内寄生的进化的长茧蜂亚科群 Helconoid-lineage 和小腹茧蜂亚科群 Microgastroid-lineage,包括甲腹茧蜂亚科、折脉茧蜂亚科、奇脉茧蜂亚科、蚊茧蜂亚科、小腹茧蜂亚科、蠢茧蜂亚科、滑茧蜂亚科、长茧蜂亚科、长体茧蜂亚科、屏腹茧蜂亚科、刀腹茧蜂亚科、优茧蜂亚科、尾须茧蜂亚科、窄径茧蜂亚科等。

形态学研究和分子数据研究把茧蜂科分为3个亚科群,即茧蜂亚科群(=圆口类 Cyclostomes-lineage)、小腹茧蜂亚科群(Microgastroid-lineage)和长茧蜂亚科群(Helconoid-lineage),而雄性外生殖器结合形态学研究能反映出茧蜂科各类群之间的亲缘关系,研究结果客观反映出茧蜂科可归为两大类,即茧蜂亚科群和小腹茧蜂亚科群+长茧蜂亚科群,与何俊华等<sup>[46]</sup>、陈家骅<sup>[3]</sup>观点相同,总体上支持了 Quicke 和 van Achterberg<sup>[39]</sup>首先提出的3个亚科群的茧蜂分类系统。

茧蜂科各亚科雄性外生殖器的各种特征性状,即祖征和衍征是镶嵌式<sup>[47-48]</sup>(“三明治”)存在的,原始的类群(圆口类)或另两个类群(小腹茧蜂亚科群或长茧蜂亚科群)雄性外生殖器有许多原始的特征,但在某一或某些特征上常常出现特化,即处于相对的衍征状态<sup>[47]</sup>。衍征的存在有助于解释亚科的进化(van Achterberg,私人通信,2009)。另图2雄性外生殖器祖征和衍征性状分布的状态,也是各亚科性状出现平行现象(parallelisms)<sup>[38, 47, 49]</sup>的结果。平行现象导致形态趋同 homeoplasie,按系统发育来说,它们不是同源的,他们的相似是由于趋同平行现象的关系,按各自独立进化的形式形成,不是共同祖先形成<sup>[38,42,45]</sup>。

承荷兰皇家自然历史博物馆 van Achterberg 博士3年来对本文第一作者的具体指导和多方面的帮

助,谨致谢忱。

### 参考文献:

- [1] Richards O W. 膜翅目导论和分科检索表[M]. 赵修复,译. 北京:科学出版社,1985:1-156.
- [2] Tuxen S L. Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects [M]. Copenhagen: Ejnar Munksgaard, 1956:1-284.
- [3] 陈家骅,宋东宝. 中国小腹茧蜂[M]. 福州:福建科学技术出版社,2004:1-354.
- [4] Alam S M. The skeleto-muscular mechanism of *Stenobracon deesae* Cam.(Brac. Hymenoptera) an ectoparasite of sugarcane juar borers of india[J]. Aligrah Musl Univ Publs, 1951(3):1-74.
- [5] Nixon G E J. Euphorine parasites of capsid and *Lygaeid* bugs in Uganda (Hymenoptera, Braconidae)[J]. Bull Ent Res, 1946, 37:113-129.
- [6] Loan C C. Euphoriana Gahan: A redefinition with new name combination and a new Canadian species (Hymenoptera, Braconidae: Euphorinae)[J]. Proc Ent Soc Wash, 1970, 72(4):437-442.
- [7] Loan C C. The European species of *Leiophron* Nees and *Peristenus* Foerster (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae)[J]. Trans R Ent Soc Lond, 1974, 126(2):207-238.
- [8] Tobias V I. Generic groupings and evolution of parasitic Hymenoptera of the subfamily Euphrinae, (Hymenoptera, Braconidae)[J]. Ent Review, 1966, 45(3):612-633.
- [9] Tobias V I. Guide to the insects of European part of USSR Hymenoptera. Fauna USSR[J]. The Academy Press of Sciences of USSR, 1986, 3(4):1-500. (In Russian).
- [10] Belokobylskij S A. Revision of the genus *Centistes* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae) of the USSR Far East and neighbouring territories[J]. Zool Med Leiden, 1992, 66(1):199-237. (In Russian)
- [11] Belokobylskij S A. To the knowledge of the braconid wasps of the genus *Streblocera* West (Hymenoptera, Braconidae) of the Southern Far East[J]. Entomologicheskoe Obozr, 1987, 66(1):159-174. (In Russian)
- [12] Achtelig Michael. Beschreibung des Mannchens von *Meteorus pachypus* Schniedeknecht (Braconidae, Hymenoptera) ein unbekannter Parsit on *Raphidia xanthostigma* Schummel (Raphidiptera)[J]. Nachrichtenblatt, 1974, 23(1):1-5.
- [13] Walker A K. Species of Microgastrinae (Hymenoptera: Braconidae) parasitizing Lepidopterous ceral stem borers in Africa[J]. Bull Entomol Res, 1994, 84:421-434.
- [14] Sharma V, Chatterjee P N. Description of *Apanteles*

- chatterjeei* sp. nov. (Hymenoptera : Braconidae) from Nilambur , Madras , India[J]. Indian Forester , 1970(4) : 322-325.
- [15] Sharma V , Chatterjee P N . A new species of *Apanteles* (Hymenoptera : Braconidae) from India[J] . Oriental Insects , 1970a , 4(2) : 165-168.
- [16] Sharma V . Taxonomic studies on *Apanteles* Foerster (Hymenoptera : Braconidae Microgasterinae)from India III. *Vitripennis* group[J]. Oriental Insects , 1972 , 6(4) : 553-560.
- [17] Sharma V . Taxonomic studies on *Apanteles* Foerster (Hymenoptera :Braconidae :Microgasterinae)from India IV. The *Carbonavius* group[J]. Oriental Insects , 1973 , 7(1) : 119-126.
- [18] Sharma V. Taxonomic studies on *Apanteles* Foerster (Hymenoptera : Braconidae : Microgasterinae) from India[J]. Oriental Insects , 1973 , 7(3) : 333-341.
- [19] Chalikar M R. Two new species of *Cotesia* from India (Hymenoptera : Braconidae)[J] .Oriental Insects ,1984 , 18 : 17-23.
- [20] Dutu-Lacatusu M. Neue Beiträge zum Studium der Braconiden in der Rumänischen Volksrepublik[J]. Rev Biol , 1962(7) : 283-292.
- [21] Williams D J M. Classification , phylogeny and zoogeographic studies of species of *Sathon* Mason (Hymenoptera : Braconidae)[J] . Quaestiones Entomologicae , 1988 , 24 : 529-639.
- [22] van Achterberg C , Polaszek . The parasites of several cereal stem borers (Lepidoptera : Cossidae , Cranbidae , Noctuidae , Pyralidae) in Africa belonging to family Braconidae (Hymenoptera : Ichneumonoidea)[J] . Zool Verh Leiden , 1996 , 304(23) : 1-123.
- [23] Gupta V K , Bhat S. The oriental species of *Earinus* and *Camptothlipsis* (Hymenoptera : Braconidae)[J]. Oriental Insects , 1974 , 8(2) : 119-232.
- [24] Haesealbarth E Zur. Kenntnis der Palaearctischen Arten der Gattung *Coeloides* Wesmael(Hymenoptera , Braconidae)[J] . Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft , 1967 , 57 : 20-53.
- [25] Quicke D L J. Inter-generic variation in the male genitalia of the Braconinae (Insecta , Hymenoptera , Braconidae)[J]. Zoologica Scripta , 1988 , 17(4) : 399-409.
- [26] Belokobylskij S A. East Palaearctic braconid species of the genera *Dirrhopa* and *Mirax* (Hymenoptera , Braconidae ,Miracinae)[J]. Vestn Zool , 1989(4) :34-36. (In Russian)
- [27] Marsh P M. The nearctic doryctinae I. A review of the subfamily with a taxonomic revision of the Tribe Hecabolini(Hymenoptera :Braconidae)[J] .Ann Entomol Soc America , 1965 , 58(5) : 668-698.
- [28] Marsh P M. The Nearctic Roryctinae VI. The genera *Acrophasmus* , *Glyptocolastes* , *Doryctinus* and a new genus ,*Stenocorse* (Hymenoptera : Braconidae)[J]. Proc Ent Soc Wash , 1968 , 70(2) : 101-113.
- [29] Tobias V I. A new form of the genus *Foersteria* Szépl. from Moldavia (Hymenoptera , Braconidae)[J]. Trudy Moldavsk Inst Sador Vinogr Kishinev , 1961(7) : 155-158. (In Russian)
- [30] Belokobylskij S A. Braconids of the genera *Exontsira* gen . n. , *Ontsira* Cameron and *Hypodoryctes* Kokujev (Hymenoptera : Braconidae) of the Asiatic part of the USSR[J]. Ent Obozr , 1982(3) : 600-612. (In Russian)
- [31] Belokobylskij S A. A review of the Palaearctic species of the genera *Pombolus* Hal. and *Dimeris* Ruthe (Hymenoptera : Braconidae ) [J]. Proceedings Zoological Institute Leningrad , 1986 , 159 : 18-37.(In Russian)
- [32] Belokobylskij S A. On the status of the genus *Dolopsidea* Hincks (Hymenoptera , Braconidae , Doryctinae) [C]//Storozheva N A , Kusalin O G . New Data on Insect Systematics from the Soviet Far East . Vladivostok : Acaclu Sic USSR , 1987 : 1-44 . (In Russian)
- [33] Belokobylskij S A .On the classification and phylogeny of the braconid wasps subfamilies Doryctinae and Exothecinae (Hymenoptera : Braconidae)[J]. Ent Obozr , 1992(4) : 900-927. (In Russian)
- [34] Belokobylskij S A . On the classification and phylogeny of the braconid wasps subfamilies Doryctinae and Exothecinae(Hymenoptera : Braconidae)[J]. Ent Obozr , 1993(1) : 143-164. (In Russian)
- [35] Belokobylskij S A. A new tribe of the subfamily Doryctinae from Papua New Guinea (Hymenoptera : Braconidae)[J]. Zoosystematica Rossica , 1994 , 3(1) : 141-145.
- [36] Brajkovic M M. Parazitske ose Braconidae , Hymenoptera . Uporedno-morfoloska studija i genitalnih struktura , sistematika i filogenija[J]. Beograd : Naucna Rnfiga , 1989 : 75-99.
- [37] Belokobylskij S A. The structure of external male genitalia of subfamily Doryctinae (Hymenoptera : Braconidae) and its evolution and significance in phology. Morphology Principle of Insect[J] .Science ,1987b ,69 : 209- 219.
- [38] Achterberg C van. Parallelisms in the Braconidae (Hymenoptera) with special reference to the biology [C]//Advance in Parasitic Hymenoptera Research ,1988 : 85-115.
- [39] Quicke D L J , van Achterberg C. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenopter : Ichneumonoidea)[J]. Zool Verh Leiden , 1990 , 258 :

- 1-95 .
- [40] Achterberg C van. Generic revision of the subfamily Bethlobraconinae (Hymenoptera : Braconidae) and other groups with modified fore tarsus[J] . Zool Verh Leiden , 1995 , 298 : 1-242.
- [41] Maetô K. Inter-generic variation in the external male genitalia of the subfamily Microgastrinae (Hymenoptera : Braconidae) , with a reassessment of Mason's tribal system[J]. J Hym Res , 1996(5) : 38-52.
- [42] Achterberg C van. Essay on the phylogeny of Braconidae (Hymenoptera : Ichneumonidae)[J] . Ent Tidskr , 1984 , 105 : 41-58.
- [43] Downton M , Austin A D , Antolin M F . Evolutionary relationships among the Braconidae (Hymenoptera : Ichneumonoidea) inferred from partial 16S rDNA gene sequences[J]. Insect Molecular Biology , 1998(7) : 129-150.
- [44] Shi M , Chen X X , van Achterberg C. Phylogenetic relationships among the Braconidae (Hymenoptera : Ichneumonoidea) inferred from partial 16S rDNA , 28S rDNA D2 , 18S rDNA gene sequences and morphological characters[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution , 2005 , 37(1) : 104-116.
- [45] 游兰韶 , 魏美才 , 宋东宝 , 等 . 湖南茧蜂志(一) [M] .长沙 : 湖南科学技术出版社 , 2006 : 1-285.
- [46] 何俊华 , 陈学新 , 马云 . 中国动物志·昆虫纲 : 第十八卷 膜翅目 茧蜂科(一) [M]. 北京 : 科学出版社 , 2000 : 1-757.
- [47] 郑乐怡. 动物分类原理和方法[M]. 北京 : 高等教育出版社 , 1987 : 1-191.
- [48] 陈世骥. 进化论和分类学[M]. 北京 : 科学出版社 , 1978 : 1-100.
- [49] Wiley E O. 谱系分类学原理及应用[M] . 蒋光藻 , 曾录书 , 译 . 成都 : 四川科学技术出版社 , 1987 : 1-496.

责任编辑 : 罗慧敏

英文编辑 : 胡东平

(上接第 195 页)

行 . 试验结果表明这种选择培养基对检测土壤中青枯菌有较好效果 , 且与青枯病发病程度呈正相关 . 今后可进一步系统检测土壤青枯菌 , 提出确实有效的施用生防菌的时期 .

#### 参考文献 :

- [1] 番华彩 , 唐嘉义 , 秦小萍 , 等 . 烟草青枯病防治研究进展[J] . 云南大学学报 : 自然科学版 , 2008 , 30(S1) : 31-35 .
- [2] 朱贤朝 , 王彦亭 , 王智法 . 中国烟草病害[M] . 北京 : 中国农业出版社 , 2002 : 152-153 .
- [3] Wenneker M, Verdel M S W , Groeneveld R M W , et al . *Ralstonia (Pseudo- monas) solanacearum* race3 (biovar2) in surface water and natural weed hosts: First report on stinging nettle (*Urtica dioica*)[J] . European Journal of Plant Pathology , 1999 , 105 : 307-315 .
- [4] 易有金 , 尹华群 , 罗宽 , 等 . 烟草内生短芽孢杆菌的分离鉴定及对烟草青枯病的防效[J] . 植物病理学报 , 2007 , 37(3) : 301-306 .
- [5] 彭细桥 , 刘红艳 , 罗宽 , 等 . 烟草内生青枯病拮抗细菌的筛选和初步鉴定[J] . 中国烟草科学 , 2007 , 28(2) : 38-40 .
- [6] Lee Yung-An , Wang Chi- Chang . The design primers for the detection of *Ralstonia solanacearum* in soil samples by polymerase chain reaction[J]. Botanical Bulletin of Academia Sinica , 2000 , 41 : 121-128 .
- [7] Priou S , Gutarra L , Aley P . An improved enrichment broth for the sensitive detection of *Ralstonia solanacearum* (biovars 1 and 2A) in soil using DAS-ELISA [J] . Plant Pathology , 2006 , 55 (1) : 1-10 .
- [8] 王胜坤 , 王军 , 徐大平 . 植物青枯菌检测方法研究进展[J] . 南京林业大学学报 : 自然科学版 , 2007 , 31(2) : 118-122 .
- [9] Granada G A , Sequeira L. Survival of *Pseudomonas solanacearum* in soil , rhizosphere and plant roots [J] . Canadian Journal of Microbiology , 1983 , 29 : 433-440 .
- [10] 张新生 , 罗宽 . 番茄青枯病检测土的初步研究[J] . 湖南农业大学学报 (原湖南农学院学报) , 1988 , 14(4) : 47-50 .
- [11] 方中达 . 植病研究方法[M] . 3版 . 北京 : 中国农业出版社 , 1998 : 182-183 .
- [12] 王莹 , 辛士刚 . 正交试验在 ICP2AES 法测定野菜中的微量元素中的应用[J]. 光谱学与光谱分析 , 2004 , 10(24) : 1253-1256 .

责任编辑 : 罗慧敏

英文编辑 : 胡东平