

日龄、性别及线虫侵染对松树蜂飞行能力的影响*

刘晓博^{1**} 郑子金² 周 丰² 任利利¹ 骆有庆^{1***}

(1. 北京林业大学林木有害生物防治北京市重点实验室, 北京 100083; 2. 黑龙江鹤岗绿森林业有限公司, 鹤岗 154199)

摘 要 【目的】明确松树蜂 *Sirex noctilio* Fabricius 雌雄成虫飞行能力随日龄的变化以及线虫 *Deladenus siricidicola* Bedding 侵染对松树蜂飞行能力的影响, 为研究松树蜂扩散规律及评估线虫防治松树蜂效果提供重要参考资料。【方法】从黑龙江省鹤岗市采集樟子松虫害木, 于室内饲养羽化获得松树蜂成虫。利用佳多飞行磨系统对实验种群松树蜂的 1、2、3、4、5、6、7、8 日龄的雌雄成虫个体分别进行 12 h 连续吊飞试验, 测定其累计飞行距离、累计飞行时间、平均飞行速度。【结果】随日龄增加, 松树蜂雌雄成虫在 12 h 内的累计飞行距离和累计飞行时间呈下降趋势。不同日龄雌成虫的平均飞行速度存在显著差异, 随日龄增加, 平均飞行速度逐渐下降; 不同日龄雄成虫的平均飞行速度无显著差异。不同性别松树蜂飞行能力有差异, 雌性相比雄性累计飞行距离和累计飞行时间普遍较高; 而不同性别成虫间平均飞行速度未存在显著差异。性别和日龄的互作对松树蜂累计飞行距离的影响达到了显著水平。线虫侵染对雌雄成虫飞行能力(累计飞行距离、累计飞行时间、平均飞行速度)的影响均不显著。【结论】随日龄增加, 松树蜂雌雄成虫飞行能力呈下降趋势, 雌虫比雄虫的飞行能力较强; 线虫侵染对雌雄成虫飞行能力无显著影响。

关键词 松树蜂, 日龄, 线虫, 飞行能力

Effects of age (in days), gender and nematode infection on the flight capacity of *Sirex noctilio*

LIU Xiao-Bo^{1**} ZHENG Zi-Jin² ZHOU Feng² REN Li-Li¹ LUO You-Qing^{1***}

(1. Beijing Key Laboratory for Forest Pest Control, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Hegang Lvsen Forestry Co., Ltd., Hegang 154199, China)

Abstract 【Objectives】To determine the effect of age and infection by the nematode *Deladenus siricidicola* Bedding on the flight capacity of *Sirex noctilio*. 【Methods】Insects were obtained from the trunks of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv. in Hegang Heilongjiang province and reared indoors under laboratory conditions. The flight capacity of adult *S. noctilio* of 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 and 8 days of age was tested for 12 h in a Jiaduo flight mill system. Total flight distance, total flight duration and average flight speed were recorded. 【Results】Total flight distance and total flight duration declined with age. There was a significant difference in average flight speed among females of ages, and average flight speed gradually declined with age. However, there was no significant difference in average flight speed among males of different ages. The flight capacity of the sexes differed; females generally had a longer total flight distance and total flight duration than males but there was no significant difference between the sexes in average flight speed. Total flight distance was affected by a significant interaction between sex and age. Nematode infection had no obvious influence on the flight capacity of *S. noctilio*. 【Conclusion】The flight capacity of *S. noctilio* decreases with age and the females have greater flight capacity than males. Nematode infection appears to have no significant effect on flight capacity.

Key words *Sirex noctilio*, day of age, nematode, flight capacity

*资助项目 Supported projects: 公益性行业科研专项 (201404401); 国家自然科学基金青年科学基金项目 (31500529)

**第一作者 First author, E-mail: superliuxb@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: youqingluo@126.com

收稿日期 Received: 2017-09-28, 接受日期 Accepted: 2017-11-01

松树蜂 *Sirex noctilio* Fabricius 属膜翅目 (Hymenoptera) 树蜂科 (Siricidae) 树蜂属 (*Sirex*)。其作为一种国际性重大林业检疫害虫, 已经被北美植保组织认定为具有极高风险的入侵生物。松树蜂原产于欧洲和北非, 最早于 1900 年入侵新西兰、1952 年入侵澳大利亚, 1980 年入侵乌拉圭、1985 年入侵阿根廷、1988 年入侵巴西、1994 年入侵南非、2000 年入侵智利, 2005 年入侵美国, 并在各国造成巨大的经济损失 (Madden, 1988 ; Farji-Brener and Corley, 1998 ; Carnegie *et al.*, 2006 ; Ryan and Hurley, 2012)。松树蜂在我国已于 2013 年首次发现, 并传入定殖于东北地区, 严重危害樟子松林, 造成了巨大经济损失 (李大鹏等, 2016)。2013 年 7—10 月, 国家林业局开展了针对松树蜂的普查工作, 确定目前松树蜂的发生区主要在黑龙江省、内蒙古自治区和吉林省的部分地区, 并将松树蜂增补入“林业危险性有害生物名单”。一个世纪以来, 尽管世界各国对松树蜂进行了较为深入的研究、建立了多种防控体系, 但总体控制效果并不理想, 松树蜂不断扩散并传入新的地区定殖。飞行能力测定是了解昆虫迁飞扩散能力的重要基础, 明确松树蜂的飞行能力对于制定防控措施, 进行风险分析和预测预报都有重要意义。

目前, 松树蜂在我国只危害樟子松 *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv., 在东北地区一般一年发生 1 代, 成虫羽化期在 7 月下旬至 9 月初, 羽化高峰期主要集中在 8 月初至 8 月底。成虫一般在阳光充足且温暖的时段较活跃, 环境条件为 20~30℃, 湿度大于 60%, 一天之中 10:00—14:00 最为活跃, 此时段多飞行或交配及产卵 (刘晓博, 尚未发表)。目前对松树蜂生活史的研究较为明确, 但对松树蜂飞行能力的研究并不充分。已有多位研究者探索了松树蜂成虫个体大小、体重、温度、光周期、交配以及线虫侵染对松树蜂飞行能力的影响, 而日龄对松树蜂飞行能力影响的研究尚未涉及 (Bedding, 1979 ; Villacide and Corley, 2008 ; Bruzzone *et al.*, 2009 ; Gaudon *et al.*, 2016)。

在澳大利亚和南非, 利用寄生性线虫防治松树蜂是较为有效的防控手段 (Slippers *et al.*,

2012), 主要使用的是松树蜂的寄生性线虫 *Deladenus siricidicola* Bedding (Tylenchida: Neotylenchidae)。*D. siricidicola* 有两个生活周期, 其中菌食生活周期在树木中生活, 以松树蜂的共生菌 *Amylostereum areolatum* (Chaillet ex Fr.) Boidin (Russulales: Amylostereaceae) 为食; 在合适条件下侵染松树蜂幼虫并转变为寄生型, 在松树蜂体内开始寄生生活周期, 随着线虫不断繁殖, 从幼虫体腔逐渐转移到生殖系统及卵内, 致使松树蜂绝育 (Bedding, 1967, 1972)。线虫侵染会降低松树蜂的繁殖力 (Kroll *et al.*, 2013 ; Haavik *et al.*, 2016), 也会对松树蜂个体大小产生影响 (Villacide and Corley, 2008 ; Haavik *et al.*, 2016)。本课题组在我国松树蜂成虫体内也发现了 *D. siricidicola* 的存在。

目前对于线虫侵染对松树蜂飞行能力的影响, 多位研究者的意见并不一致。Bedding (1979) 研究表明线虫侵染对松树蜂飞行能力无影响, 而 Villacide 和 Corley (2008) 研究表明线虫侵染会降低松树蜂的飞行能力, 但是 Gaudon 等 (2016) 则认为受线虫侵染的松树蜂雄虫飞的更远, 受线虫侵染的雌虫飞行能力与健康雌虫飞行能力无差异。

各学者研究线虫侵染对松树蜂飞行能力的影响存在分歧, 这其中原因还需继续深入分析研究。日龄对昆虫成虫飞行能力一般都有明显影响, 而各研究者对松树蜂日龄的选择也较模糊。因此有十分必要对日龄和线虫侵染在松树蜂飞行能力上的影响进行深入研究。通过本研究, 可对松树蜂扩散规律、风险评估及评估线虫防治松树蜂效果提供重要理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

樟子松木段采集自黑龙江省鹤岗市峻德林场, 长度约 1.5 m, 置于实验室养虫笼中饲养, 每日收集自然羽化的松树蜂成虫, 记录其羽化日期。

为明确松树蜂个体大小范围,共测量统计了 343 头雌虫和 816 头雄虫的前胸背板宽数据(图 1)。根据雌雄虫前胸背板宽中位数及平均值,确定了中等大小松树蜂雌虫前胸背板宽约为 3.5~4.0 cm,雄虫前胸背板宽约为 3.0~3.5 cm,并以此标准选择合适大小的松树蜂成虫进行吊飞试验。

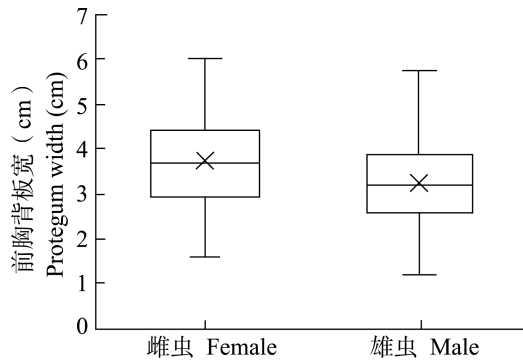


图 1 松树蜂成虫前胸背板宽
Fig. 1 Prolegum width of *Sirex noctilio*

选取个体大小相近的成虫(雌虫前胸背板宽 3.5~4.0 cm,雄虫前胸背板宽 3.0~3.5 cm),将其放入塑料果冻杯(上口径 7.5 cm,底部直径 6 cm,高度 3.9 cm)中。小杯底部放入滤纸以供松树蜂休息,杯盖上扎 7 个直径 2 mm 的小孔,在适宜条件下饲养(温度 25℃、湿度 50%~60%),选取不同日龄雌雄成虫进行吊飞试验。

1.2 吊飞试验

吊飞仪器选用 32 通道佳多昆虫飞行磨系统(河南佳多公司)。飞行磨吊臂为长 20 cm、直径 0.2 mm 的不锈钢丝。测试前,先将待测松树蜂用乙醚轻微麻醉,然后将吊臂末端蘸取少量万能胶(广州爱必达胶粘剂有限公司)迅速粘接于松树蜂前胸背板处。测试时,将飞行磨吊臂放在飞行磨上,让松树蜂绕吊臂中轴作切线旋转。测试在温度 25℃、湿度 50%~60%、无风、光照强度 200~350 lx 的条件下进行,测试时间为 12 h (9:00—21:00)。我国松树蜂成虫寿命一般 8~9 日龄(刘晓博,未发表数据)。因此,将雌雄松树蜂成虫按日龄设置为 8 组,分别为 1 日龄、2 日龄、3 日龄、4 日龄、5 日龄、6 日龄、7 日龄和 8 日龄。每个处理至少测定 13 头成虫,每头

成虫仅测试 1 次。吊飞结束后对松树蜂进行解剖,观察其卵巢和腹部内部,以判定松树蜂是否被线虫侵染。

1.3 数据分析

飞行能力用累计飞行距离、累计飞行时间、平均飞行速度及最大飞行速度表示,各飞行参数均由系统自带分析软件计算得出。同时参照江幸福等(1999)方法,对各处理中个体的飞行能力进行分析比较。使用统计分析软件使用 SPSS 20.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA)统计差异显著后,多重比较采用 Duncan's 法。

2 结果与分析

共获得有效飞行数据 233 组,其中雌虫 104 组,雄虫 129 组。不同日龄松树蜂雌雄成虫吊飞飞行参数如下(表 1)。

2.1 日龄、性别与累计飞行距离的关系

松树蜂雌虫羽化后,2 日龄的累计飞行距离最大(21.64±3.79) km,此后逐渐下降(图 2:A)。雌虫最大累计飞行距离为 56.25 km,其中 50%的雌虫累计飞行距离超过 5.5 km,20%的雌虫累计飞行距离超过 13 km。单因素方差分析结果显示,各日龄雌虫的累计飞行距离间差异显著($F=6.709$, $P=0.000$)。

松树蜂雄虫羽化后,1 日龄的累计飞行距离最大(11.61±2.22) km,此后逐渐下降。单因素方差分析结果显示,各日龄雄虫的累计飞行距离间显著($F=6.372$, $P=0.000$)。雄虫最大累计飞行距离为 30.80 km,其中 50%的雄虫累计飞行距离超过 4.8 km,20%的雌虫累计飞行距离超过 10.3 km。

对累计飞行距离进行双因素方差分析,统计结果显示日龄因素对松树蜂累计飞行距离的影响达到显著水平($F=15.991$, $P=0.000$),性别因素对累计飞行距离的影响也达到显著水平($F=5.595$, $P=0.002$),雌虫的累计飞行距离大于雄虫,日龄和性别的互作对累计飞行距离的影响也达到显著水平($F=2.615$, $P=0.013$)。

表 1 不同日龄松树蜂雌雄成虫飞行距离、飞行时间和飞行速度

Table 1 Flight distance, flight duration and flight speed of *Sirex noctilio* male and female adults

性别 Gender	日龄 (d) Days of age	数量 Quantity	累计飞行距离 (km) Total flight distance	累计飞行时间 (h) Total flight duration	平均飞行速度 (km/h) Average flight speed
雌 Female	1	13	20.98±5.52a	6.03±1.17a	3.25±0.31a
雌 Female	2	13	21.64±3.79a	5.97±0.88a	3.54±0.36a
雌 Female	3	13	9.61±1.57b	3.65±0.61b	2.78±0.26ab
雌 Female	4	13	8.14±1.92b	3.30±0.72b	2.48±0.22abc
雌 Female	5	13	3.92±1.12b	2.00±0.57bc	1.93±0.26c
雌 Female	6	13	4.45±1.03b	1.92±0.39bc	2.49±0.40abc
雌 Female	7	13	3.83±0.67b	2.18±0.35bc	2.06±0.32bc
雌 Female	8	13	2.57±0.75b	1.15±0.30c	2.17±0.19bc
雄 Male	1	16	11.61±2.22a	3.81±0.64a	2.79±0.29a
雄 Male	2	17	10.67±1.70ab	3.83±0.6ab	2.98±0.20a
雄 Male	3	18	7.74±1.60bc	2.97±0.53bc	2.78±0.30a
雄 Male	4	17	7.12±1.02bcd	2.50±0.31bcd	2.99±0.26a
雄 Male	5	15	3.60±0.82cde	1.65±0.46de	2.44±0.24a
雄 Male	6	15	4.25±0.89de	1.93±0.42cde	2.54±0.36a
雄 Male	7	15	2.66±0.54e	1.14±0.21e	2.32±0.25a
雄 Male	8	16	3.14±0.85e	1.21±0.36e	2.55±0.25a

表中所列的数据为平均值±标准误。同一列数据后标有不同字母的为 Duncan's 多重比较差异显著 ($P < 0.05$)。

Data are presented as mean±SE, and followed by the different letters in the same column indicate significantly different by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$).

2.2 日龄、性别与累计飞行时间的关系

松树蜂的累计飞行时间走势和累计飞行距离变化趋势一致 (图 2:B)。松树蜂雌虫羽化后, 飞行能力逐渐下降, 1 日龄累计飞行时间最大 (6.03 ± 1.17) h。单因素方差分析结果显示, 各日龄雌虫的累计飞行时间差异显著 ($F=11.686$, $P=0.000$)。

松树蜂雄虫羽化后, 飞行能力逐渐减弱, 2 日龄累计飞行时间最大 (3.83 ± 0.6) h, 此后逐渐下降。单因素方差分析结果显示, 各日龄雄虫累计飞行时间差异显著 ($F=8.265$, $P=0.000$)。

对累计飞行时间进行双因素方差分析, 统计结果显示日龄因素对松树蜂累计飞行时间的影响达到显著水平 ($F=13.083$, $P=0.000$), 性别因素对累计飞行时间的影响也达到显著水平 ($F=9.912$, $P=0.002$), 雌虫的累计飞行时间大

于雄虫, 而日龄和性别的互作对累计飞行时间的影响未达到显著水平 ($F=1.199$, $P=0.304$)。

2.3 日龄、性别与平均飞行速度的关系

松树蜂的平均飞行速度走势随日龄变化不明显 (图 2:C)。松树蜂雌虫羽化后, 2 日龄平均飞行速度最大 (3.54 ± 0.36) km/h, 此后下降不明显。单因素方差分析结果显示, 各日龄雌虫平均飞行速度间差异显著 ($F=3.687$, $P=0.001$)。

松树蜂雄虫飞行速度随日龄变化不明显, 4 日龄平均飞行速度最大 (2.99 ± 0.26) km/h, 单因素方差分析结果显示, 各日龄雄虫平均飞行速度间的差异不显著 ($F=0.813$, $P=0.578$)。

对平均飞行距离进行双因素方差分析, 统计结果显示日龄因素对松树蜂平均飞行速度的影响达到显著水平 ($F=3.657$, $P=0.001$), 而性别因素对平均飞行速度的影响未达到显著水平

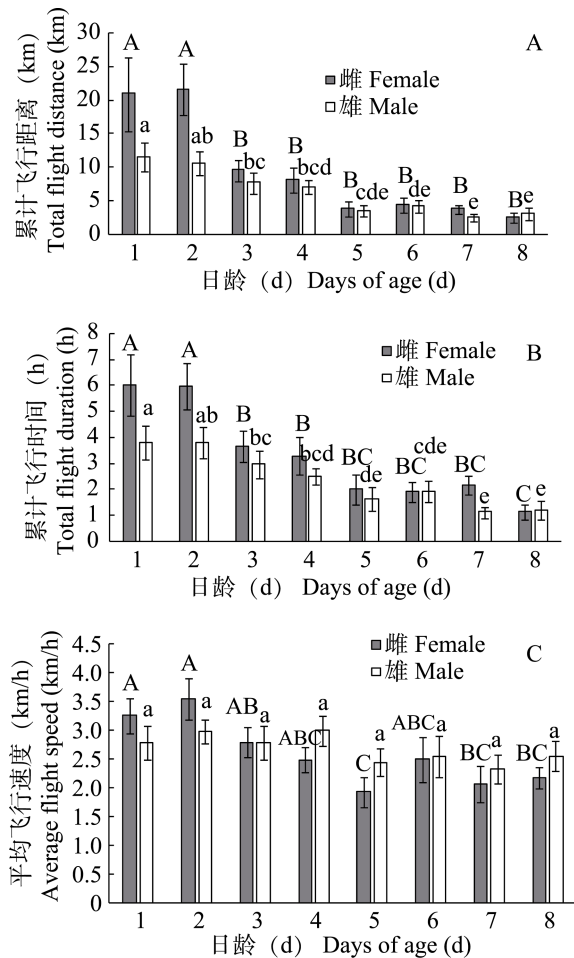


图2 日龄对松树蜂雌雄成虫飞行的影响

Fig. 2 The impact of age on flight capacity of *Sirex noctilio* male and female adults

A. 累计飞行距离随日龄的变化; B. 累计飞行时间随日龄的变化; C. 平均飞行速度随日龄的变化。

柱上标有不同大写字母表示不同日龄松树蜂雌虫差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 多重比较法), 柱上标有不同小写字母表示不同日龄松树蜂雄虫的差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 多重比较法)。

A. Variation of total flight distance with days of age;

B. Variation of total flight duration with days of age;

C. Variation of average flight speed with days of age.

Histograms with different capital letters indicate significant difference among females of different ages at $P < 0.05$ level by Duncan's multiple range test, while with different lowercase letters indicate significant difference among males of different ages at $P < 0.05$ level by the Duncan's multiple range test.

($F = 0.336$, $P = 0.563$), 日龄和性别的互作对平均飞行速度的影响未达到显著水平 ($F = 1.057$, $P = 0.392$)。

2.4 线虫侵染与飞行能力的关系

由于不同日龄松树蜂的飞行能力有明显差异, 1 日龄和 2 日龄松树蜂飞行能力相当且较强, 故选择 1 日龄和 2 日龄松树蜂成虫 (雌虫 15 头, 雄虫 21 头)。经过解剖观察, 其中被线虫侵染雌虫 10 头, 雄虫 11 头; 健康雌虫 5 头, 雄虫 10 头。分析了线虫侵染对松树蜂雌雄成虫飞行的影响。

单因素方差分析结果显示, 线虫侵染对雌虫累计飞行距离的影响未达到显著水平 ($F = 1.148$, $P = 0.303$), 对雌虫累计飞行时间的影响未达到显著水平 ($F = 0.010$, $P = 0.920$), 对雌虫平均飞行速度的影响未达到显著水平 ($F = 0.855$, $P = 0.372$)。线虫侵染对雄虫累计飞行距离的影响未达到显著水平 ($F = 0.072$, $P = 0.791$), 线虫侵染对雄虫累计飞行时间的影响未达到显著水平 ($F = 0.278$, $P = 0.604$), 线虫侵染对雄虫平均飞行速度的影响未达到显著水平 ($F = 0.331$, $P = 0.572$)。

3 讨论

松树蜂飞行能力测定及其相关因素的确定, 可为松树蜂分布区的预测、明确其自然扩散能力提供基础重要数据, 也可为阐释松树蜂的成灾机制和其监测预警提供思路和建议。

大部分昆虫的繁殖和扩散能力受到体重的影响, 这种联系是通过复杂的激素相互作用而产生的 (Jervis and Ferns, 2004)。松树蜂成虫不取食, 因此个体大小和体重是其繁殖和活动的重要因素 (Zondag and Nuttall, 1977; Bruzzone *et al.*, 2009)。在很多研究中, 松树蜂个体大小是一个重要变量, 对松树蜂的飞行能力有显著影响 (Villacide and Corley, 2008; Bruzzone *et al.*, 2009; Gaudon *et al.*, 2016)。然而 Bedding (1979), Villacide 和 Corley (2008) 以及 Gaudon (2016) 等并未在选取虫源时对松树蜂个体大小进行限制, 这可能是造成三者研究结果不同的原因之一。本研究所选取个体大小相近的松树蜂, 可降低个体大小对飞行能力的影响, 同时所造成

虫均为中等大小,其测试结果可体现松树蜂种群普遍的飞行能力。

一般而言,日龄对昆虫成虫的飞行能力有显著影响 (Cui *et al.*, 2013)。本研究明确了日龄对松树蜂成虫的飞行能力有显著影响:不同日龄雌雄成虫间累计飞行距离和累计飞行时间存在显著差异,随日龄增加,累计飞行距离和累计飞行时间逐渐下降;不同日龄雌成虫间平均飞行速度存在显著差异,随日龄增加,平均飞行速度逐渐下降;不同日龄雄成虫间平均飞行速度无显著差异。总体而言,日龄对累计飞行距离、累计飞行时间、平均飞行速度的影响均达到显著水平。松树蜂雌雄成虫飞行能力存在差异。不同性别成虫间累计飞行距离和累计飞行时间存在显著差异,雌性比雄性累计飞行距离和累计飞行时间普遍较高;而不同性别成虫间平均飞行速度未存在显著差异。日龄和性别的互作对累计飞行距离的影响显著,而对累计飞行时间、平均飞行速度的影响不显著。本研究显示松树蜂的飞行能力随日龄的增加是逐渐下降的,这可能与松树蜂刚羽化就已经性成熟有关 (Neumann *et al.*, 1987)。松树蜂羽化后不取食,依靠自身脂肪能量储备运动和繁殖直至死亡 (Zondag and Nuttall, 1977),这也可能就是松树蜂的飞行能力随日龄的增加而下降的原因。雌虫飞行能力普遍高于雄虫,雌虫平均个体大小比雄虫大可能是原因之一。相比雄虫,雌虫需要寻找配偶和合适寄主,较强的飞行能力有助于其繁殖,这也可能是雌虫飞行能力普遍高于雄虫的原因之一 (Martínez *et al.*, 2014)。

线虫侵染会影响松树蜂的个体大小,这可能是线虫和松树蜂互相竞争营养,或是线虫对松树蜂生长发育有限制作用。线虫侵染对松树蜂飞行能力的影响可能是通过影响个体大小对其飞行能力产生影响,个体小的或被寄生的松树蜂一般比健康松树蜂飞行速度慢且飞行距离短。Villacide 和 Corley (2008) 研究表明线虫侵染会降低松树蜂的飞行能力,可能由于所选取的受线虫侵染的松树蜂个体较小,导致其飞行能力较弱。Gaudon 等 (2016) 认为受线虫侵染的松树

蜂雄虫飞的更远,也可能由于所选取雄虫个体大小差异较大。

本研究显示,线虫侵染对雌雄成虫飞行能力(累计飞行距离、累计飞行时间、平均飞行速度)的影响均不显著,这与 Bedding (1979) 的研究结果较一致。另一方面,线虫侵染不影响松树蜂飞行能力,这有利于松树蜂的扩散,也有助于线虫的扩散传播 (Gaudon *et al.*, 2016)。在松树蜂危害暴发前期,松树蜂种群是高度集中的 (Corley *et al.*, 2007),被线虫侵染和健康的松树蜂分别在各集中区均有分布,线虫侵染不影响松树蜂飞行能力,这保证了线虫不会导致松树蜂和线虫传播速度的下降 (Bedding and Akhurst, 1974)。

对于线虫侵染对松树蜂飞行能力影响的研究还应继续深入进行,明确 *D. siricidicola* 的扩散速度和 *D. siricidicola* 与松树蜂的关系对于优化使用线虫防治松树蜂的措施有着重要作用 (Bedding, 1984; Villacide and Corley, 2008)。

本研究获得了较为详尽准确的松树蜂飞行参数,体现和明确了松树蜂的飞行能力,并分析了日龄和线虫侵染对松树蜂飞行能力的影响,这对松树蜂的防控及线虫的利用具有的重要的参考价值。下一步应继续探索影响松树蜂飞行能力的因素,以期可以准确预测松树蜂野外飞行能力和扩散速度;继续深入研究线虫和松树蜂生物生态学联系,以明确影响线虫防控效果的因素。

参考文献 (References)

- Carnegie AJ, Matsuki M, Haugen DA, Hurley BP, Ahumada R, Klasmer P, Sun J, Iede ET, 2006. Predicting the potential distribution of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae), a significant exotic pest of *Pinus* plantations. *Annals of Forest Science*, 63(2): 119–128.
- Bedding RA, 1967. Parasitic and free-living cycles in entomogenous nematodes of the genus *Deladenus*. *Nature*, 214(5084): 174–175.
- Bedding RA, 1972. Biology of *Deladenus siricidicola* (Neotylenchidae), an entomophagous nematode parasitic in siricid woodwasps. *Nematologica*, 18(4): 482–493.
- Bedding RA, Akhurst R, 1974. Use of the nematode *Deladenus siricidicola* in the biological control of *Sirex noctilio* in

- Australia. *Journal of the Australian Entomological Society*, (13): 129–135.
- Bedding RA, 1979. Manipulating the entomophagous-mycetophagous nematode, *Deladenus siricidicola*, for biological control of the wood wasp, *Sirex noctilio* in Australia// USDA Forest Service General Technical Report. 144–147.
- Bedding RA, 1984. Nematode parasites of Hymenoptera// Nickle WRR (ed.). *Plant and Insect Nematodes*. New York: Marcel Dekker, Inc. 755–795.
- Bruzzzone OA, Villacide J, Bernstein C, Corley JC, 2009. Flight polymorphism in the woodwasp *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae): an analysis of tethered flight data using wavelets. *Journal of Experimental Biology*, 212(5): 731–737.
- Corley JC, Villacide JM, Bruzzzone OA, 2007. Spatial dynamics of a *Sirex noctilio* woodwasp population within a pine plantation in Patagonia, Argentina. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(3): 231–236.
- Cui JX, Li SJ, Zhao P, Zou FM, 2013. Flight capacity of adult *Culex pipiens pallens* (Diptera: Culicidae) in relation to gender and day-age. *Journal of Medical Entomology*, 50(5): 1055–1058.
- Farji-Brener AG, Corley JC, 1988. Successful invasions of hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecología Austral*, 8(2): 273–279.
- Gaudon JM, Haavik LJ, MacQuarrie CJK, Smith SM, Allison JD, 2016. Influence of nematode parasitism, body size, temperature, and diel period on the flight capacity of *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae). *Journal of Insect Behavior*, 29(3): 301–314.
- Haavik LJ, Allison JD, MacQuarrie CJK, Nott RW, Ryan K, de Groot P, Turgeon JJ, 2016. Non-lethal effects of nematode infection on *Sirex noctilio* and *Sirex nigricornis* (Hymenoptera: Siricidae). *Environmental Entomology*, 45(2): 320–327.
- Jervis MA, Ferns PN, 2004. The timing of egg maturation in insects: ovigeny index and initial egg load as measures of fitness and of resource allocation. *Oikos*, 107(3): 449–460.
- Jiang XF, Luo LZ, Hu Y, 1999. Influence of larval diets on development, fecundity and flight capacity of the beet armyworm *Spodoptera exigua*. *Acta Entomologica Sinica*, 42(3): 270–276. [江幸福, 罗理智, 胡毅, 1999. 幼虫食物对甜菜夜蛾生长发育、繁殖及飞行的影响. *昆虫学报*, 42(3): 270–276.]
- Kroll SA, Hajek AE, Morris EE, Long SJ, 2013. Parasitism of *Sirex noctilio* by non-sterilizing *Deladenus siricidicola* in northeastern North America. *Biol. Control*, 67(2): 203–211.
- Li DP, Shi J, Luo YQ, 2015. Mutualism between the Eurasian woodwasp, *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) and its fungal symbiont *Amylostereum areolatum* (Russulales: Amylostereaceae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(9): 1019–1029. [李大鹏, 石娟, 骆有庆, 2015. 松树蜂与其共生真菌的互利共生关系. *昆虫学报*, 58(9): 1019–1029.]
- Madden JL, 1988. *Sirex* in Australasia. Boston: Springer US. 407–429.
- Martínez AS, Villacide J, Fernández Ajó AA, Martinson SJ, Corley JC, 2014. *Sirex noctilio* flight behavior: toward improving current monitoring techniques. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152(2): 135–140.
- Neumann FG, Morey JL, McKimm RJ, 1987. The sirex wasp in Victoria. Bulletin no. 29. Department of Conservation, Lands and Forests Division, Forest and Lands, Victoria. 1–41.
- Ryan K, Hurley BP, 2012. Life history and biology of *Sirex noctilio* // Slippers B, De Groot P, Wingfield MJ (eds.). *The Sirex Woodwasp and Its Fungal Symbiont: Research and Management of a Worldwide Invasive Pest*. Dordrecht: Springer. 15–30.
- Slippers B, Hurley BP, Mlonyeni XO, de Groot P, Wingfield MJ, 2012. Factors affecting the efficacy of *Deladenus siricidicola* in biological control systems // Slippers B, De Groot P, Wingfield MJ (eds.). *The Sirex Woodwasp and Its Fungal Symbiont: Research and Management of a Worldwide Invasive Pest*. Dordrecht: Springer. 119–133.
- Villacide JM, Corley JC, 2008. Parasitism and dispersal potential of *Sirex noctilio*: implications for biological control. *Agr. Forest Entomol.*, 10(4): 341–345.
- Zondag R, Nuttall MJ, 1977. *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera: Siricidae). New Zealand Forest Service, Forest Research Institute *Forest and Timber Insects in New Zealand*, 20: 1–7.