



高飞, 李玉艳, 王曼姿, 张礼生, 艾洪木. 丽蝇蛹集金小蜂的生物学及其滞育调控机制研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (2): 355–363.

# 丽蝇蛹集金小蜂的生物学及其滞育调控机制研究进展

高飞<sup>1,2</sup>, 李玉艳<sup>1\*</sup>, 王曼姿<sup>1</sup>, 张礼生<sup>1\*</sup>, 艾洪木<sup>2</sup>

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 中美合作生物防治实验室, 北京 100193;

2. 福建农林大学植物保护学院, 闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福州 350002)

**摘要:** 丽蝇蛹集金小蜂可以蛹外寄生多种双翅目蝇科害虫, 在防治卫生害虫及牲畜害虫方面效果显著。该蜂是实验室内研究寄生蜂的理想模式昆虫, 其发育学、行为学、生态学以及遗传学等的研究已有 70 多年的历史, 近年来, 随着金小蜂基因组测序的完成, 系统的 RNAi 方法和 CRISPR-Cas9 技术在丽蝇蛹集金小蜂中的成功应用, 该蜂现已成为优良的新型遗传学研究模式昆虫。丽蝇蛹集金小蜂以末龄幼虫进行兼性滞育, 其滞育由母代经历的短光照和低温决定, 研究该蜂的滞育, 不仅有助于揭示昆虫滞育的分子机制, 也可帮助解决有益昆虫实际应用中的贮存、运输和适时防治等问题, 为提高天敌昆虫的应用效果提供技术支撑。本文总结了近年来丽蝇蛹集金小蜂的研究文献, 主要介绍了该蜂的基本生物学特征, 概括了现代分子生物学前沿技术在金小蜂研究中的应用情况, 并重点讨论了丽蝇蛹集金小蜂滞育的最新研究进展, 以期为深入金小蜂的滞育研究和促进该蜂其他研究领域的发展提供参考。

**关键词:** 丽蝇蛹集金小蜂; 滞育; 分子调控机制; 分子生物学技术

**中图分类号:** Q968.1; S476

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1674-0858 (2020) 02-0355-09

## Research progress of biology and diapause regulation mechanism in the ectoparasitoid wasp *Nasonia vitripennis*

GAO Fei<sup>1,2</sup>, LI Yu-Yan<sup>1\*</sup>, WANG Man-Zi<sup>1</sup>, ZHANG Li-Sheng<sup>1\*</sup>, AI Hong-Mu<sup>2</sup> (1. USDA-ARS Sino-American Biological Control Laboratory, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

**Abstract:** The ectoparasitoid wasp *Nasonia vitripennis* could parasitize a variety of fly species in Diptera, and it has an important role in controlling sanitary pests and livestock pests. *N. vitripennis* is an ideal model insect for studying parasitic wasps in the laboratory. Researches on developmental, behavioral, ecological, and genetic of *N. vitripennis* have been conducted for more than 70 years. In recent years, *N. vitripennis* has become a new module insect for studying insect genetics, with the completion of genome sequencing of it, and the successful application of RNAi and CRISPR-Cas9 technology in *N. vitripennis*. The parasitoid is capable of entering a facultative, final-instar larval diapause, which programmed by short

**基金项目:** 国家重点研发计划项目 (2017YFD0201000, 2017YFE0104900); 国家自然科学基金青年基金 (31601689); 中国博士后科学基金项目 (2016M590162); 948 项目 (2016-X48)

**作者简介:** 高飞, 女, 1995 年生, 山东烟台人, 硕士研究生, 主要从事寄生蜂滞育相关研究, E-mail: gg68ff@163.com

\* 通讯作者 Author for correspondence: 李玉艳, 博士, 助理研究员, 主要研究方向为害虫生物防治, E-mail: lyy129@126.com; 张礼生, 博士, 研究员, 主要研究方向为害虫生物防治, E-mail: zhangleesheng@163.com

**收稿日期** Received: 2018-12-05; **接受日期** Accepted: 2019-01-23

photoperiod and low temperature experienced by female. Knowledge on diapause of *N. vitripennis* could not only help to reveal the molecular mechanism of insect diapause, but also could contribute to the development of storage, distribution and timely application of beneficial insect, as well as suggest techniques for improving the application effect of natural enemy insects. In this review, we summarize the research literatures of *N. vitripennis* in recent years. The basic biological characteristics of *N. vitripennis* was introduced. Application of advanced molecular biology techniques in the *Nasonia* research was also concluded. Most importantly, we discuss the latest progress of diapause in *N. vitripennis*. These results provide references for further studying diapause of parasitoids, and development of other research areas in *N. vitripennis*.

**Key words:** *Nasonia vitripennis*; diapause; molecular regulation mechanism; molecular biology techniques

寄生蜂是一类重要的寄生性天敌昆虫，其种类多，数量大，繁殖力强，在国内外农林害虫的生物防治中已得到广泛应用，并取得了显著效果 (Pennacchio and Strand, 2006; Grimmelikhuijzen *et al.*, 2007; 钱岑等, 2013)。丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 是多种蝇类害虫的重要天敌，在防治卫生害虫及牲畜害虫方面具有极大潜力。该蜂是实验室内研究寄生蜂的经典模式材料，70 多年来一直被用于遗传学、生态学、发育学和行为学研究 (Werren and Loehlin, 2009)。近年来，随着金小蜂基因组的测序完成 (The *Nasonia* Genome Working, 2010)，系统的 RNA 干扰方法 (Werren *et al.*, 2009) 和 CRISPR-Cas9 技术在丽蝇蛹集金小蜂中的成功应用 (Li *et al.*, 2017)，该蜂现已成为优良的新型遗传模型 (Li *et al.*, 2014 a; Rago *et al.*, 2016; Wolschin and Gadau, 2009)。作为一种模式研究昆虫，丽蝇蛹集金小蜂具有诸多优点，例如该蜂生活周期短，易于饲养。在 25℃ 的条件下两周就能够完成 1 代，每头寄主蝇蛹能繁育 20 ~ 50 头金小蜂，在实验室内可大量繁殖 (Werren, 2000)。金小蜂还可长期保存，适当低温保存可以延长成虫的寿命 (任倩等, 2011)，滞育条件下最长可以储存 2 年 (Saunders *et al.*, 1970; Paolucci *et al.*, 2013; 邱仕祺, 2015)。该蜂性别决定机制独特，为单元二倍体遗传模式，可用于突变体筛选和遗传性状基因的研究 (Rago *et al.*, 2016)。此外，金小蜂只有 5 对染色体 (Whiting, 1967)，结合已公布的基因组，便于进行遗传分析。

滞育是昆虫应对不利环境条件时生长发育停滞的一种生理状态 (李玉艳等, 2010)，不会随着不利条件的消失而解除，一般需要特殊的环境刺激才能打破滞育重新恢复进行生长发育 (Košťál,

2006; 徐卫华, 2008)。滞育昆虫有更多的脂肪含量、更强的耐寒性，能更好的抵抗疾病，并且能有效的抵制水分的流失。这些属性在滞育后也可以维持一段时间，有利于提高防治害虫策略 (Denlinger, 2008)。昆虫滞育分为兼性滞育和专性滞育，专性滞育的昆虫，其进入滞育不受外界环境的影响，是一种稳定的遗传特性；兼性滞育的昆虫根据外界环境条件的改变选择性的进入滞育状态，其滞育虫态固定，但进入滞育状态的个体的发生频率和发生世代不固定 (Mansingh, 1971; Tauber and Tauber, 1986)。滞育昆虫通常大量积累碳水化合物、氨基酸、脂肪等低温保护物质和能量物质，并伴随着代谢抑制、抗逆性提高、特定基因及蛋白表达等 (Hahn and Denlinger, 2011)。滞育不仅可以提高昆虫在逆境中的寿命和存活率 (Wolschin and Gadau, 2009)，而且可以使昆虫的发育进度与最有利的时机一致，还能提高群体发育的一致性，增强雌雄个体间交配的机会，产生更多的后代 (Morey *et al.*, 2012; Posledovich *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2018)。利用滞育，还可调控天敌昆虫的发育进度，延长生物防治作用物的贮存期，增加天敌产品的储备量，提高释放和应用防控效果，促进天敌昆虫的大规模生产和应用。因此，掌握昆虫滞育的相关知识，不仅可以揭示昆虫发育的内在调控机制，还可帮助完善害虫治理策略，促进天敌昆虫的生产应用，提高生物防治作用效果。

丽蝇蛹集金小蜂为兼性末龄幼虫滞育，其滞育由母代经历的光周期控制，当母代经历低温、短光照后可诱导子代进入老熟幼虫滞育。了解该蜂的滞育特征及其调控机制，对深入昆虫滞育机理研究，揭示昆虫对环境的适应机制等具有重要意义。本文综述了近年来国内外关于丽蝇蛹集金

小蜂的生物学、发育学、基因组学等的研究进展,重点总结了金小蜂滞育的进展情况,以期为进一步深入研究寄生蜂的滞育研究,提高寄生蜂的生物防治应用效果提供参考。

## 1 丽蝇蛹集金小蜂的生物学特性

### 1.1 繁殖能力

丽蝇蛹集金小蜂属于膜翅目 Hymenoptera 金小蜂科 Pteromalidae, 可以蛹外寄生丽蝇科 Calliphoridae 和麻蝇科 Sarcophagidae 等许多双翅目 Diptera 蝇科的害虫, 如麻蝇 *Sarcophaga crassipalpis*、棕尾别麻蝇 *Boettcherisca peregrine*、黑尾黑麻蝇 *Helicophagella melanura*、红尾粪麻蝇 *Bercaea cruentata*、巨尾阿丽蝇 *Aldrichina grahami* 及丝光绿蝇 *Lucilia sericata* 等 (Li *et al.*, 2014 b; 李玉艳, 2015)。该蜂广泛分布于世界各地, 主要分布在北美、欧洲及亚洲北部 (Wolschin and Gadau, 2009)。丽蝇蛹集金小蜂个体微小, 羽化后即可产卵, 卵多产于寄主蝇蛹的腹部, 平均每头蝇蛹可以繁育 20 ~ 50 头金小蜂 (Werren, 2000), 其寄生能力随产卵次数增加而下降 (张忠等, 2008), 对金小蜂生长发育无显著影响的低剂量  $\text{Cu}^{2+}$  胁迫可以提高其寄生率和产卵量, 并且亲代对  $\text{Cu}^{2+}$  耐受的品系也有较高的寄生率和产卵量 (董卉等, 2008)。

张忠等 (2010) 发现冷冻丽蝇蛹集金小蜂的寄主丝光绿蝇蛹对其后代的发育和繁殖能力无显著影响。金小蜂可以利用冷冻、冷藏、 $\text{CO}_2$  处理和热致死的蝇蛹, 当蝇蛹经 30 d 保存后, 仍能被寄生蜂利用。在大量繁殖蝇蛹金小蜂时, 可以考虑通过上述方法对蝇蛹进行处理, 尤其是使用冷冻方法 (贺张等, 2013)。

丽蝇蛹集金小蜂的后代具有偏雌性, 雄蜂通过腹部性信息素吸引雌性进行繁衍后代。通过行为生物学分析发现丽蝇蛹集金小蜂的雌性能够通过定向于雄性性信息素浓度来降低产生次优后代性别比例的风险 (Ruther *et al.*, 2009)。饲喂亚油酸可以明显提高雄蜂性信息素的含量, 更利于吸引雌性与之交配, 同时还发现雌蜂更倾向于在亚油酸含量高的蝇蛹上产卵 (Brandstetter and Ruther, 2016)。化学农药的使用也会影响金小蜂的繁殖能力, 例如, 新烟碱类杀虫剂吡虫啉虽然不影响丽蝇蛹集金小蜂的子代数量, 但可显著改

变其子代性比, 使其产生较多的雌性后代 (Cook *et al.*, 2016)。

### 1.2 贮存和寿命

金小蜂作为重要的模式研究材料和天敌昆虫, 其贮存至关重要。研究表明, 在不提供寄主的情况下, 只饲喂蒸馏水的丽蝇蛹集金小蜂可以存活 5 d 左右 (张忠等, 2008)。冷藏可以在不影响金小蜂后代雌性比和体长的前提下延长其寿命, 对金小蜂的幼虫或成虫进行冷藏, 可延缓发育速率, 消除繁殖过程中蝇蛹数量和金小蜂发育间的“剪刀差”, 但是冷藏时间会影响金小蜂的繁殖能力, 当冷藏时间不超过 12 d 时, 金小蜂的寄生和产卵能力不受显著影响; 超过 12 d 后, 其寄生和产卵能力呈直线下降 (任倩等, 2011)。除了冷藏, 取食蜂蜜水也可以显著延长丽蝇蛹集金小蜂的寿命 (张忠等, 2008)。此外, 滞育也能显著延长金小蜂的寿命, 通常滞育金小蜂幼虫可在室温条件下存活数月, Whiting (1967) 的研究结果表明金小蜂的滞育幼虫在室温下可存活 2 年多, 再经解除滞育后仍可正常发育。

### 1.3 共生菌

昆虫与共生菌之间联系非常紧密, 共生菌是由有机体演变而来, 在宿主昆虫体内逐渐进化成一个类细胞器的结构, 含有与宿主完全不同的核酸、蛋白质合成系统, 且不受宿主免疫系统的抵御, 与宿主形成了稳定、可遗传的共生系统 (赵志宏等, 2018)。共生菌在昆虫营养消化、免疫、生殖调控等过程中具有非常重要的影响 (钱岑等, 2013)。丽蝇蛹集金小蜂携带的一种重要共生菌是 *Wolbachia*。*Wolbachia* 可对金小蜂的生殖、性别决定、寄主适应性、系统发育和进化等产生重要影响。共生菌 *Wolbachia* 能够引发寄主多种生殖异常的行为, 主要包括孤雌生殖 (Parthenogenesis inducing)、雌性化 (Feminization)、杀雄作用 (Male killing) 等, 还会引起细胞质不相容 (Cytoplasmic incompatibility), 阻止种间杂交, 影响物种形成等 (Werren *et al.*, 2010), 在丽蝇蛹集金小蜂中, 去除共生菌 *Wolbachia* 的雌性和感染 *Wolbachia* 的雄性降低了其后代比, 表现出强烈的胞质不相容的现象, 共生菌对寄主和寄主基因的调控为物种进化、形成和进化关系等提供了重要的依据 (邱仕祺, 2015)。李培光等 (2015) 用利福平去除共生菌 *Wolbachia*, 发现丽蝇蛹集金小蜂的寿命与正常感染 *Wolbachia* 丽蝇蛹集金小蜂的寿

命没有显著差异。自然感染 *Wolbachia* 能显著延长和提高丽蝇蛹集金小蜂的发育历期、寿命、总产卵前期和平均世代周期,并能提高出蜂率和子代雌虫所占的比例。但共生菌 *Wolbachia* 在丽蝇蛹集金小蜂的毒液系统中几乎没有作用 (Sim and Wheeler, 2016)。在赤眼蜂的研究中发现感染共生菌 *Wolbachia* 会对赤眼蜂光周期基因的表达产生干扰,从而降低滞育率,提高其繁殖能力 (Rahimi-Kalderh *et al.*, 2017)。Bordenstein 和 Werren (2000) 的研究也表明,感染 *Wolbachia* 可能一定程度上也可提高丽蝇蛹集金小蜂的子代数量,但 *Wolbachia* 是否对其滞育产生影响,目前仍有待探讨。杀雄菌属共生菌也是在丽蝇蛹集金小蜂中发现的一种可以杀死雄性胚胎的共生菌,其在昆虫体内的分布已有大量报道,但目前对其功能研究较少。在丽蝇蛹集金小蜂中,杀雄菌属可杀死约 80% 的雄性胚胎从而使后代偏雌性 (Skinner, 1985),而在白蜡虫 *Ericerus pela*、美洲钝眼蜉 *Amblyomma americanum*、骚扰锥蝽 *Triatoma infestans* 和卡纳尔鸫虱蝇 *Pseudolynchia canariensis* 中杀雄菌属对性比没有影响 (Hypsa and Dale, 1997; Dale *et al.*, 2006; Clay *et al.*, 2008; 刘魏魏等, 2012)。因此可以利用 *Wolbachia* 对丽蝇蛹集金小蜂适合度的影响和生殖调控作用开展生物防治和基因工程防治 (邱仕祺, 2015)。

## 2 分子生物学前沿技术在丽蝇蛹集金小蜂研究中的应用

近年来,现代分子生物学技术迅速发展,基因组、蛋白组、代谢组等多种组学技术和 RNA 干扰技术日渐成熟,以及新基因编辑技术 (CRISPR-Cas9) 的开发,极大促进了昆虫学的研究进展。丽蝇蛹集金小蜂是研究昆虫发育学、行为学、生态学以及遗传进化等的优良模式材料,分子生物学前沿技术在金小蜂中的成功应用对深入相关领域研究具有重要作用。随着测序技术和生物信息学的发展,昆虫基因组的研究与日俱增。基因组研究是了解生物的遗传进化、系统发育等的基础,为从分子水平上利用生物的遗传信息对生物进行改造和应用提供了客观依据。昆虫基因组学的研究提高了人们对种群遗传学和进化生态学的理解和认识,促进了对重要农业害虫的适应和为害机制的研究,为害虫综合治理提供了新思路 (叶恭

银等, 2011; 彭露等, 2015)。2010 年丽蝇蛹集金小蜂、吉氏金小蜂 *N. giraulti* 和长角金小蜂 *N. longicornis* 的基因组在《科学》杂志上发表 (The Nasonia Genome Working, 2010)。这意味着金小蜂研究“后基因组时代”的开始。丽蝇蛹集金小蜂作为遗传研究的模式昆虫,其基因组测序的完成,为从进化遗传水平对金小蜂遗传重组、神经传递、杂交不亲和以及寄主选择等遗传机制的研究奠定了基础 (叶恭银等, 2011)。Rago 等 (2016) 对丽蝇蛹集金小蜂的基因组进行重新注释,通过增加基因数量,减少缺失基因的数量,提供更全面的剪接和基因结构数据,极大地提高了丽蝇蛹集金小蜂基因组的注释水平。改良后的基因组确定了与丽蝇蛹集金小蜂生物学相关的谱系特异性基因组特征,以及许多新基因,能更精确全面的认识和了解金小蜂,并为其他寄生蜂的研究提供了参考。

蛋白质组学是通过蛋白质进行综合分析,对蛋白功能做出精准的阐述,近年来,蛋白质组学在昆虫研究中的应用也越来越广泛。目前,蛋白质组学在丽蝇蛹集金小蜂上的应用主要是利用该技术研究其毒液、共生菌以及与滞育相关的蛋白等研究 (Wolschin and Gadau, 2009; De Graaf *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2018)。例如,使用 iTRAQ 技术测序发现丽蝇蛹集金小蜂蛋白质组共包含蛋白质 3 096 个,通过 GO 功能富集和 KEGG 通路分析显示这些蛋白主要参与了金小蜂各种代谢途径、脑细胞的构建和催化作用过程 (Li *et al.*, 2018)。代谢组学是在基因组学、转录组学、蛋白质组学之后发展起来的众多组学中的一种,通过刺激生物体系后,分析其代谢产物的变化来研究生物体系的一门学科。Li 等 (2015) 利用代谢组学研究发现滞育金小蜂氨基酸和碳水化合物代谢途径富集显著,尤其是嘧啶酸、脯氨酸和海藻糖高度积累,初步阐明了金小蜂滞育提高自身耐寒性的生理机制。

随着分子技术的发展进步, RNA 干扰 (RNAi) 技术已成为基因组学的研究热点,为基因功能的研究提供了高效方法 (叶恭银等, 2011)。RNAi 是双链 RNA 诱导的抑制同源基因表达的技术,第一个用于 RNAi 的昆虫是果蝇 (Zamore *et al.*, 2000)。RNAi 技术在丽蝇蛹集金小蜂中的应用已有系统的方法,已在金小蜂胚胎基因、眼睛颜色以及生物钟基因等研究中成功应用

(Lynch and Desplan, 2006; Werren and Loehlin, 2009; Mukai and Goto, 2016)。相比成熟的 RNAi 技术, CRISPR/Cas9 技术在丽蝇蛹集金小蜂中的应用正处于起步阶段。CRISPR/Cas9 技术于 2013 年公布于众, 生物学领域的科学家们短时间内便验证了其可靠性 (Cong *et al.*, 2013)。CRISPR/Cas9 技术具有设计简单、特异性强、效率高等优点, 为基因组定性改造调控和应用带来了突破性革命, 但该技术也存在脱靶和外源基因插入困难等一些问題, 这些问題在一定程度上限制了该技术的应用 (杨明辉等, 2018)。Li 等 (2017) 首次将 CRISPR/Cas9 技术应用于丽蝇蛹集金小蜂, 成功改变了金小蜂眼睛的颜色。CRISPR/Cas9 技术在丽蝇蛹集金小蜂上的成功应用, 促进了基因编辑技术在小型寄生蜂研究中的应用, 为深入开展寄生蜂的发育学、遗传进化等领域研究提供了方法指导。

### 3 丽蝇蛹集金小蜂的滞育

#### 3.1 滞育诱导和解除

影响昆虫滞育的主要因素包括遗传, 光周期、温度、湿度、密度、食物等 (Hodek, 2002; Jiang *et al.*, 2010), 除此之外, 物理操作、激素和化学物质等也能影响滞育的发生 (Denlinger, 2010)。在影响丽蝇蛹集金小蜂滞育诱导的因子中, 短日照、低温、寄主剥夺和年龄增长是主要因素 (Deloof *et al.*, 1979)。该蜂滞育的发生与环境中的温度和光周期密切相关, 早在 1965 年 Saunders (1965) 就发现低温和短光照可以提高丽蝇蛹集金小蜂的子代滞育率, 并且研究表明滞育诱导与母代诱导相关, 雄性不参与确定其直系后代的滞育特征。母代的经历、基因型与环境相互作用对子代个体的表现型产生影响 (Riska *et al.*, 1985)。外源营养物质是温光周期反应的辅助因子, 可以不同程度的影响昆虫滞育诱导, 如影响滞育率和耐寒性等 (张礼生等, 2014; 任小云等, 2016), 已有研究表明, 添加脯氨酸可以显著提高滞育金小蜂的耐寒性 (Li *et al.*, 2014 b)。

在丽蝇蛹集金小蜂中, 保幼激素对滞育和非滞育幼虫没有影响, 但是蜕皮甾醇可以解除滞育, 而保幼激素会降低蜕皮甾醇解除滞育的效率 (Deloof *et al.*, 1979)。低温可以打破滞育, 丽蝇蛹集金小蜂在 15℃ 的条件下处理数周就可以解除

滞育, 已有研究发现 5℃ 处理 10 周可以使 90% 的幼虫解除滞育, 而 2℃ 时效果更显著 (Schneiderman *et al.*, 1958; Li *et al.*, 2014)。滞育对丽蝇蛹集金小蜂的扩繁和应用具有重要意义, 通过调控金小蜂滞育, 可以延长产品货架期和防控作用时间、提高抗逆性和繁殖力等 (张礼生等, 2014)。

#### 3.2 滞育的生理特征

昆虫在滞育期间体内会发生一系列的生理生化变化来保障滞育个体在逆境中的生存和滞育解除后的发育 (任小云等, 2016), 主要表现为生长发育进程停滞, 昆虫体内含水量降低, 代谢速率下降, 碳水化合物、氨基酸和脂肪等营养和能量物质的积累、抗逆性提高, 以及特定基因及蛋白表达等 (Hahn and Denlinger, 2011; Li *et al.*, 2014 b; Hand *et al.*, 2016; Reynolds 2017)。丽蝇蛹集金小蜂以老熟幼虫进行滞育 (Saunders, 1965; Paolucci *et al.*, 2013), 滞育期长达 2 年之久 (Li *et al.*, 2014 b), 幼虫在滞育期间的生理代谢特征与非滞育个体显著不同。滞育金小蜂幼虫的鲜重显著高于非滞育幼虫, 但其含水量低, 失水速率慢, 过冷却点下降。滞育个体的耐寒性显著升高, 且随滞育深度增加, 耐寒能力逐渐提高 (Yoder *et al.*, 1994; Li *et al.*, 2014 b)。金小蜂在滞育期间显著积累低温保护物质, 如哌啶酸、脯氨酸和海藻糖等, 氨基酸和碳水化合物等的含量也变化显著, 体内多种代谢途径被改变, 能量代谢被显著抑制, 这些生理变化有助于提高滞育个体的耐寒性 (Wolschin and Gadau, 2009; Li *et al.*, 2015)。除此之外, 滞育寄主和寄主饲料添加脯氨酸、丙氨酸以及甘油也可以通过改变金小蜂的代谢图谱提高金小蜂的耐寒性 (Li *et al.*, 2014 b; Li *et al.*, 2015)。Košťál 等 (2016) 的研究也表明, 高浓度脯氨酸和精氨酸会提高耐寒性, 并认为耐寒性提高的可能机制为: (1) 脯氨酸可能与海藻糖结合, 减少蛋白质的部分变性, 防止暴露在热胁迫下及在冷冻前或冰冻脱水期间的幼虫细胞膜的融合; (2) 在氨基化合物中, 精氨酸和脯氨酸形成超分子聚合物的能力异常, 它们可能结合部分未折叠的蛋白质, 并抑制其在冻干状态下的聚集。

#### 3.3 滞育的分子调控机制

目前, 昆虫滞育的分子调控一直是滞育研究领域的重点和热点, 随着多种组学技术、RNA 干

扰技术以及基因编辑技术 (如 CRISPR/Cas9) 等在金小蜂中的成功应用 (The *Nasonia* Genome Working, 2010; Rago *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2017), 金小蜂滞育的激素调控、分子调控机制等也得到深入研究, 研究人员从基因、蛋白、代谢、细胞水平上分别阐释了与滞育相关的代谢物、激素、蛋白及基因的功能和作用机制等, 这为全面理解滞育的分子机理提供了参考。Paolucci 等人通过对丽蝇蛹集金小蜂进行 QTL 分析, 发现 1 号和 5 号染色体上的染色体基因组区域与光周期诱导滞育相关, 并证实光周期在金小蜂的滞育中有重要影响 (Paolucci *et al.*, 2016)。在对生物钟基因 (*per*) 的研究中发现, RNA 干扰 *per* 基因会破坏金小蜂对光周期的感应从而使雌性在低温条件下产下滞育后代 (Mukai and Goto, 2016)。

DNA 甲基化是一种不改变 DNA 碱基基本结构的化学修饰, 在 DNA 甲基化转移酶的催化下形成甲基胞嘧啶。DNA 甲基化参与基因的表达调控, 可影响到生物体许多重要的生理生化过程。丽蝇蛹集金小蜂含有 3 类 DNA 甲基化转移酶, 分别是 3 种 Dnmt 1、1 种 Dnmt 2 和 1 种 Dnmt 3 (Glastad *et al.*, 2011; 陈玮等, 2015)。最新研究表明, 通过干扰 *Dnmt1a* 基因阻断 DNA 甲基化可使金小蜂在长光照下产生滞育后代, 虽然 DNA 甲基化在丽蝇蛹集金小蜂中的功能和进化已有研究 (Wang *et al.*, 2013), 但这是 DNA 甲基化在昆虫光周期定时作用中的首次报道 (Pegoraro *et al.*, 2016)。

利用鸟枪法对丽蝇蛹集金小蜂进行蛋白质组分析, 发现该蜂的滞育不仅受到蛋白质 (热休克蛋白和贮藏蛋白等) 合成和降解的影响, 而且很大程度上依赖于其他生理生化途径 (Wolschin and Gadau, 2009)。对丽蝇蛹集金小蜂代谢组的研究结果表明, 滞育和非滞育金小蜂的代谢图谱表现出明显的不同, 38 条代谢途径中有 22 条因为金小蜂的滞育发生显著改变, 其中, 氨基酸代谢、三羧酸循环、糖酵解/糖异生途径、丙酮酸代谢、戊糖磷酸途径以及脂类代谢途径等在滞育个体中显著富集, 并且随着滞育深度增加, 代谢图谱呈动态变化 (Li *et al.*, 2015)。

在细胞水平上, 滞育和非滞育的丽蝇蛹集金小蜂也具有显著差异。分别在正常发育条件 (L:D = 16:8、20.0℃) 和滞育诱导条件 (L:D = 12:12、20.0℃) 下饲养获得正常发育金小蜂和滞育金小蜂, 在第 10 天时, 金小蜂非滞育幼虫化蛹而

滞育幼虫保持在末龄幼虫状态, 此时滞育和非滞育幼虫的细胞分裂周期 G0 / G1 期、S 期和 G2 / M 期细胞比例显著不同 (Shimizu *et al.*, 2016)。早在 1958 和 1965 年就有科学家推论, 金小蜂的滞育与大脑中枢神经系统的调控有关 (Schneiderman and Horwitz, 1958; Saunders, 1965), Shimizu 等 (2016) 的研究首次发现丽蝇蛹集金小蜂进入滞育后, 中枢神经系统细胞周期的 S 部分消失, 并且大约 80% 和 20% 的细胞分别在停滞在细胞周期的 G0 / G1 期和 G2 期, 进一步对基因调控进行研究分析发现滞育幼虫的细胞周期调节基因和管家基因均下调, 这也对应了细胞分裂周期在滞育和非滞育幼虫中的不同变化, 揭示了细胞周期停滞的分子机制。

## 4 小结

丽蝇蛹集金小蜂作为一种模式昆虫, 在研究昆虫发育、行为、遗传进化及共生菌等领域具有重要作用。同时金小蜂作为一类防治蝇类害虫效果显著的天敌昆虫, 在生物防治中也具有重要的利用价值。目前, 丽蝇蛹集金小蜂的遗传进化、系统发育学等已有深入研究, 但对其滞育的研究尚不深入。因此, 继续开展金小蜂滞育的系统研究, 利用多组学联合分析方法、CRISPR/Cas9 技术等, 从组学水平上综合研究金小蜂的滞育机理, 解析滞育关联基因和蛋白的功能, 分析滞育关键代谢物的作用, 阐明滞育的信号转导通路、激素调控及分子调控机制等, 对揭示昆虫的滞育机理, 明确昆虫对环境的适应机制具有重要的理论意义。此外, 金小蜂滞育研究的深入开展, 也将为寄生蜂的大规模饲养、储存和应用等提供参考, 提高寄生蜂在生物防治中的应用效果。

## 参考文献 (References)

- Bordenstein SR, Werren JH. Do *Wolbachia* influence fecundity in *Nasonia vitripennis*? [J]. *Heredity*, 2000, 84 (1): 54–62.
- Brandstetter B, Ruther J. An insect with a delta-12 desaturase, the jewel wasp *Nasonia vitripennis*, benefits from nutritional supply with linoleic acid [J]. *Naturwissenschaften*, 2016, 103 (5): 40.
- Chen W, Xue X, Chen N, *et al.* Review of research on insect DNA methylation [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (5): 1082–1093. 陈玮, 徐雪娇, 陈楠菁, 等. 昆虫 DNA 甲基化的研究进展 [J]. *应用昆虫学报*, 2015, 52 (5): 1082–1093

- Clay K, Klyachko O, Grindle N, *et al.* Microbial communities and interactions in the lone star tick, *Amblyomma americanum* [J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17 ( 19 ): 4371 – 4381.
- Cong L, Ran FA, Cox D, *et al.* Multiplex genome engineering using CRISPR/Cas Systems [J]. *Science*, 2013, 339 ( 6121 ): 819 – 823.
- Cook N, Green J, Shuker DM *et al.* Exposure to the neonicotinoid imidacloprid disrupts sex allocation cue use during superparasitism in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* [J]. *Ecological Entomology*, 2016, 41 ( 6 ): 693 – 697.
- Dale C, Beeton M, Harbison C, *et al.* Isolation, pure culture, and characterization of “*Candidatus* Arsenophonus arthropodicus,” an intracellular secondary endosymbiont from the hippoboscids louse fly *Pseudolynchia canariensis* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72 ( 4 ): 2997 – 3004.
- De Graaf DC, Aerts M, Brunain M, *et al.* Insights into the venom composition of the ectoparasitoid wasp *Nasonia vitripennis* from bioinformatic and proteomic studies [J]. *Insect Molecular Biology*, 2010, 19 ( s1 ): 11 – 26.
- Deloof A, Vanloon J, Vanderroost C. Influence of ecdysterone, precocene and compounds with juvenile hormone activity on induction, termination and maintenance of diapause in the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis* [J]. *Physiological Entomology*, 1979, 4 ( 4 ): 319 – 328.
- Denlinger DL. Why study diapause? [J]. *Entomological Research*, 2010, 38 ( 1 ): 1 – 9.
- Dong H, Ye G, Dong S, *et al.* Effect of copper stress on the development and reproduction of *Nasonia vitripennis* [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2008, 20 ( 2 ): 79 – 83. 董卉, 叶恭银, 董胜张, 等.  $\text{Cu}^{2+}$  胁迫对丽蝇蛹集金小蜂生长发育与繁殖的影响 [J]. *浙江农业学报*, 2008, 20 ( 2 ): 79 – 83]
- Glastad KM, Hunt BG, Yi SV, *et al.* DNA methylation in insects: On the brink of the epigenomic era [J]. *Insect Molecular Biology*, 2011, 20 ( 5 ): 553 – 565.
- Grimmelikhuijzen CJP, Cazzamali G, Williamson M, *et al.* The promise of insect genomics [J]. *Pest Management Science*, 2007, 63 ( 5 ): 413 – 416.
- Hahn DA, Denlinger DL. Energetics of Insect Diapause [J]. *Annual Review of Entomology*, 2011, 56 ( 1 ): 103 – 121.
- Hand SC, Denlinger DL, Podrabsky JE, *et al.* Mechanisms of animal diapause: Recent developments from nematodes, crustaceans, insects, and fish [J]. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2016, 310 ( 11 ): R1193 – 1211.
- He Z, Liu J, Chen Y, *et al.* Effects of different treatment methods of housefly pupae for the reproduction of *Pachycrepoideus vindemniae* Rondani [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 3: 795 – 800. 贺张, 刘继兵, 陈永玲, 等. 不同方法处理的家蝇蛹对蝇蛹集金小蜂繁殖的影响 [J]. *应用生态学报*, 2013, 3: 795 – 800]
- Hodek I. Controversial aspects of diapause development [J]. *European Journal of Entomology*, 2013, 99 ( 2 ): 163 – 173.
- Hypsa V, Dale C. In vitro culture and phylogenetic analysis of “*Candidatus* Arsenophonus triatominarum”, an intracellular bacterium from the triatomine bug, *Triatoma infestans* [J]. *International journal of Systematic Bacteriology*, 1997, 47 ( 4 ): 1140 – 1144.
- Jiang XF, Huang SH, Luo LZ, *et al.* Diapause termination, post – diapause development and reproduction in the beet webworm, *Loxostege sticticalis* ( Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56 ( 9 ): 1325 – 1331.
- Košťál V. Eco – physiological phases of insect diapause [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2006, 52 ( 2 ): 113 – 127.
- Košťál V, Korbellová J, Poupardin R, *et al.* Arginine and proline applied as food additives stimulate high freeze tolerance in larvae of *Drosophila melanogaster* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2016, 219 ( 15 ): 2358 – 2367.
- Li G, Qiu S, Ye B, *et al.* Influence of removing *Wolbachia* on the reproductive fitness and adult longevity of *Nasonia vitripennis* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2015, 58 ( 9 ): 966 – 972. 李培光, 邱仕祺, 叶保华, 等. 去除 *Wolbachia* 对丽蝇蛹集金小蜂繁殖适合度和成蜂寿命的影响 [J]. *昆虫学报*, 2015, 58 ( 9 ): 966 – 972]
- Li J, Wang N, Liu Y, *et al.* Proteomics of *Nasonia vitripennis* and the effects of native *Wolbachia* infection on *N. vitripennis* [J]. *PeerJ*, 2018, 6 ( 7 ): e4905.
- Li M, Au LYC, Douglass D, *et al.* Generation of heritable germline mutations in the jewel wasp *Nasonia vitripennis* using CRISPR/Cas9 [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 ( 1 ): 901.
- Liu W, Yang P, Chen X, *et al.* Molecular detection of symbiotic bacteria *Arsenophonus* from *Ericerus pela* Chavannes [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52 ( 8 ): 1002 – 1010. 刘巍巍, 杨璞, 陈晓鸣, 等. 白蜡虫体内杀细菌属 (*Arsenophonus*) 共生菌的分子检测 [J]. *微生物学报*, 2012, 52 ( 8 ): 1002 – 1010]
- Li Y, Floate KD, Fields PG, *et al.* Review of treatment methods to remove *Wolbachia* bacteria from arthropods [J]. *Symbiosis*, 2014a, 62 ( 1 ): 1 – 15.
- Li Y, Wang M, Gao F, *et al.* Exploiting diapause and cold tolerance to enhance the use of the green lacewing *Chrysopa formosa* for biological control [J]. *Biological Control*, 2018, 127: 116 – 126.
- Li Y, Zhang L, Chen H. Research advances in diapause inbraconids [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2010, 53 ( 10 ): 1167 – 1178. 李玉艳, 张礼生, 陈红印. 茧蜂滞育的研究进展 [J]. *昆虫学报*, 2010, 53 ( 10 ): 1167 – 1178]
- Li Y, Zhang L, Chen H, *et al.* Shifts in metabolomic profiles of the parasitoid *Nasonia vitripennis* associated with elevated cold tolerance induced by the parasitoid’s diapause, host diapause and host diet augmented with proline [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2015, 63: 34 – 46.
- Li Y, Zhang L, Zhang Q, *et al.* Host diapause status and host diets augmented with cryoprotectants enhance cold hardiness in the parasitoid *Nasonia vitripennis* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2014b, 70: 8 – 14.
- Li YY. Effects of Diapause and Nutritional Transfer on Cold Tolerance of

- Nasonia vitripennis* and its Molecular Mechanism. Doctoral dissertation [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2015. 李玉艳. 滞育诱导和营养传递对丽蝇蛹集金小蜂耐寒性的影响及其分子机制 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2015]
- Lynch JA, Desplan C. A method for parental RNA interference in the wasp *Nasonia vitripennis* [J]. *Nature Protocols*, 2006, 1: 486.
- Mansingh A. Physiological classification of dormancies in insects [J]. *Canadian Entomologist*, 1971, 103 (7): 983–1009.
- Morey AC, Hutchison WD, Venette RC *et al.* Cold Hardiness of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) pupae [J]. *Environmental Entomology*, 2012, 41 (1): 172–179.
- Mukai A, Goto SG. The clock gene period is essential for the photoperiodic response in the jewel wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2016, 51 (2): 185–194.
- Paolucci S, Salis L, Vermeulen CJ, *et al.* QTL analysis of the photoperiodic response and clinal distribution of period alleles in *Nasonia vitripennis* [J]. *Molecular Ecology*, 2016, 25 (19): 4805–4817.
- Paolucci S, van Dzl, Beukeboom LW. Adaptive latitudinal cline of photoperiodic diapause induction in the parasitoid *Nasonia vitripennis* in Europe [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2013, 26 (4): 705–718.
- Pegoraro M, Bafna A, Davies NJ, *et al.* DNA methylation changes induced by long and short photoperiods in *Nasonia* [J]. *Genome Research*, 2016, 26 (2): 203–210.
- Peng L, He W, Xia X, *et al.* Prospects for the management of insect pests in the genomic era [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (1): 1–22. 彭露, 何玮毅, 夏晓峰, 等. 基因组学时代害虫治理的研究进展及前景 [J]. *应用昆虫学报*, 2015, 52 (1): 1–22]
- Pennacchio F, Strand MR. Evolution of developmental strategies in parasitic hymenoptera [J]. *Annual Review of Entomology*, 2006, 51 (1): 233–258.
- Posledovich D, Toftgaard T, Wiklund C, *et al.* Latitudinal variation in diapause duration and post-winter development in two pierid butterflies in relation to phenological specialization [J]. *Oecologia*, 2015, 177 (1): 181–190.
- Qian C, Fang Q, Wang L, *et al.* Functional studies of pacifastin proteinase inhibitor genes, *npp-1* and *npp-2*, in *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2013, 56 (8): 841–853. 钱岑, 方琦, 王磊, 等. 丽蝇蛹集金小蜂 Pacifastin 蛋白酶抑制剂基因 *npp-1* 和 *npp-2* 的功能研究 [J]. *昆虫学报*, 2013, 56 (8): 841–853]
- Qi S. Influence of *Wolbachia* and Fly Pupae on the Fitness of the Parasitoid Wasp *Nasonia vitripennis* [D]. Shandong: Shandong Agricultural University, 2015. 邱仕祺. *Wolbachia* 和蝇蛹数量对蝇蛹集金小蜂适合度的影响 [D]. 山东: 山东农业大学, 2015]
- Rago A, Gilbert DG, Choi JH, *et al.* OGS2: Genome re-annotation of the jewel wasp *Nasonia vitripennis* [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17:
- 678.
- Rahimi – Kaldeh S, Ashouri A, Bandani A, *et al.* The effect of *Wolbachia* on diapause, fecundity, and clock gene expression in *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. *Development Genes and Evolution*, 2017, 227 (6): 401–410.
- Ren Q, Wang R, Shen C, *et al.* Effect of adult cold storage on the longevity and reproductive capacity of female *Nasonia vitripennis* [J]. *China J. Vector Biol. & Control*, 2011, 22 (1): 16–18. 任倩, 王瑞松, 沈忱, 等. 成虫期冷藏对丽蝇蛹集金小蜂雌蜂寿命和繁殖的影响 [J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2011, 22 (1): 16–18]
- Ren X, Qi X, An T, *et al.* Research on the accumulation, transformation and regulation of nutrients in diapause insects [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2016, 53 (4): 685–695. 任小云, 齐晓阳, 安涛, 等. 滞育昆虫营养物质的积累、转化与调控 [J]. *应用昆虫学报*, 2016, 53 (4): 685–695]
- Reynolds J. Epigenetic influences on diapause [J]. *Advances in Insect Physiology*, 2017, 53: 115–144.
- Riska B, Rutledge JJ, Atchley WR. Covariance between direct and maternal genetic effects in mice, with a model of persistent environmental influences [J]. *Genetical Research*, 1985, 45 (3): 287–297.
- Ruther J, Matschke M, Garbe LA, *et al.* Quantity matters: Male sex pheromone signals mate quality in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis* [J]. *Proc Biol Sci*, 2009, 276 (1671): 3303–3310.
- Saunders DS. Larval diapause of maternal origin: Induction of diapause in *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1965, 42 (3): 495–508.
- Saunders DS, Sutton D, Jarvis RA. The effect of host species on diapause induction in *Nasonia vitripennis* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1970, 16 (3): 405–416.
- Schneiderman HA, Horwitz J. The induction and termination of facultative diapause in the chalcid wasps *Mormoniella vitripennis* (Walker) and *Tritoneptis klugii* (Ratzeburg) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1958, 35 (3): 520–551.
- Shimizu Y, Mukai A, Goto SG. Cell cycle arrest in the jewel wasp *Nasonia vitripennis* in larval diapause [J]. *J. Insect Physiol.*, 2016.
- Sim AD, Wheeler D. The venom gland transcriptome of the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis* highlights the importance of novel genes in venom function [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17: 571.
- Skinner SW. Son – Killer: A third extrachromosomal factor affecting the sex ratio in the parasitoid wasp, *Nasonia* (= *Mormoniella*) *vitripennis* [J]. *Genetics*, 1985, 109 (4): 745–759.
- Tauber CA, Tauber MJ. Genetic variation in all – or – none life – history traits of the lacewing *Chrysoperla carnea* [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1986, 64 (7): 1542–1544.
- The *Nasonia* Genome Working G. Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species [J]. *Science (New York, N. Y.)*, 2010, 327 (5963): 343–348.
- Wang X, Wheeler D, Avery A, *et al.* Function and evolution of DNA methylation in *Nasonia vitripennis* [J]. *PLoS Genetics*, 2013,



- 9 (10): e1003872.
- Werren JH. *Nasonia*: An ideal organism for research & teaching [J]. *Department of Biology, University of Rochester*, 2000.
- Werren JH, Loehlin DW. The parasitoid wasp *Nasonia*: An emerging model system with haploid male genetics [J]. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2009, 2009 (10): pdb.emo134.
- Werren JH, Loehlin DW, Giebel JD. Larval RNAi in *Nasonia* (Parasitoid wasp) [J]. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2009, 10: pdb.prot5311.
- Werren JH, Richards S, Desjardins CA, et al. Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species [J]. *Science*, 2010: 327.
- Whiting AR. The biology of the parasitic wasp *Mormoniella vitripennis* [= *Nasonia brevicornis*] (Walker) [J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1967, 42 (3): 333–406.
- Wolschin F, Gadau J. Deciphering proteomic signatures of early diapause in *Nasonia* [J]. *PLoS ONE*, 2009, 4 (7): e6394.
- Xu WH. Advances in insect diapause [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2008, 54 (4): 512–517. 徐卫华. 昆虫滞育研究进展 [J]. *昆虫知识*, 2008, 54 (4): 512–517]
- Yang M, Tao J, Chai M, et al. Development of genome editing and gene regulation using CRISPR system [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2018, 26 (2): 183–193. 杨明辉, 陶景丽, 柴孟龙, 等. 基于 CRISPR 系统基因编辑与基因调控技术的发展 [J]. *农业生物技术学报*, 2018, 26 (2): 183–193]
- Ye G, Qi Y, Zhu J, et al. Advances in genomics research on *Nasonia* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (6): 1553–1558. 叶恭银, 齐易香, 朱家颖, 等. 金小蜂基因组学研究前沿 [J]. *应用昆虫学报*, 2011, 48 (6): 1553–1558]
- Yoder JA, Rivers DB, Denlinger DL. Water relationships in the ectoparasitoid *Nasonia vitripennis* during larval diapause [J]. *Physiological Entomology*, 1994, 19 (4): 373–378.
- Zamore PD, Tuschl T, Sharp PA, et al. RNAi: Double-stranded RNA directs the ATP-dependent cleavage of mRNA at 21 to 23 nucleotide intervals [J]. *Cell*, 2000, 101 (1): 25–33.
- Zhang LS, Chen HY, Wang MQ, et al. Research prospects in diapause of parasitoid wasp [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2014, 30 (2): 149–164. 张礼生, 陈红印, 王孟卿, 等. 寄生蜂的滞育研究进展 [J]. *中国生物防治学报*, 2014, 30 (2): 149–164]
- Zhang Z, Shi W, Ye G, et al. Study on the parasitic of *Nasonia vitripennis* [J]. *China J. Vector Bio. & Control*, 2008, 19 (6): 507–509. 张忠, 史卫峰, 叶恭银, 等. 丽蝇蛹集金小蜂的寄生习性研究 [J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2008, 19 (6): 507–509]
- Zhang Z, Song G, Yu G, et al. Impact evaluation of frozen storage of *Lucilia sericata* pupa on the development and prolificacy of descendants of *Nasonia vitripennis* [J]. *China J. Vector Bio. & Control*, 2010, 21 (1): 30–32. 张忠, 宋光乐, 于广福, 等. 冷冻丝光绿蝇蛹对丽蝇蛹集金小蜂后代发育和繁殖能力的影响 [J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2010, 21 (1): 30–32]
- Zhao Z, Zhao C, Lin L, et al. Advances in research on insect symbiotic bacteria [J]. *Agriculture of Jilin*, 2018, 3: 108–110. 赵志宏, 赵晨晨, 梁林. 昆虫内共生菌研究进展 [J]. *吉林农业*, 2018, 3: 108–110]