

## 金小蜂基因组学研究前沿\*

叶恭银<sup>1\*\*</sup> 齐易香<sup>1</sup> 朱家颖<sup>1,2</sup> 方琦<sup>1</sup> 王磊<sup>1</sup>

(1. 农业部农业昆虫学重点实验室 浙江大学昆虫科学研究所 杭州 310029;

2. 西南林业大学林学院 昆明 650224)

**摘要** 金小蜂不仅是重要的昆虫天敌资源,还是理想的模式生物。2010年1月15日,3种金小蜂(丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis*、吉氏金小蜂 *N. giraulti* 和长角金小蜂 *N. longicornis*)的基因组在《科学》上发表。这一事件标志着金小蜂研究“后基因组时代”的开始。金小蜂基因组测序完成后,科学家们就利用生物信息学、比较基因组学、功能基因组学等方法,基于基因组平台,在进化遗传学、发育生物学、神经生物学、行为学等领域开展了系列研究,取得了重要进展,国际著名杂志《昆虫分子生物学》和《遗传》还以特刊的形式进行刊载。本文就金小蜂基因组学相关研究取得的进展予以扼要概述,并探讨其研究方向和发展前景。

**关键词** 金小蜂, 基因组学, 测序

## Advances in genomics research on *Nasonia*

YE Gong-Yin<sup>1\*\*</sup> QI Yi-Xiang<sup>1</sup> ZHU Jia-Ying<sup>1,2</sup> FANG Qi<sup>1</sup> WANG Lei<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Agricultural Entomology of Ministry of Agriculture, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University,

Hangzhou 310029, China; 2. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

**Abstract** *Nasonia* is not only an important insect natural enemy but also an ideal model organism. On Jan. 15, 2010, the genomes of *Nasonia vitripennis*, *N. giraulti*, and *N. longicornis* were published in the journal *Science*. For *Nasonia*, the “post-genomic era” started with this event. The sequencing of these *Nasonia* genomes opens new doors to study many aspects of *Nasonia*, including genetics, evolution, developmental biology, neurobiology and behavior using the tools of bioinformatics, comparative genomics, and functional genomics. Many articles have been prompted by the publication of the *Nasonia* genome sequence. Special issues of *Insect Molecular Biology* and *Heredity* contain most of the recent findings of the *Nasonia* Genome Project. Here, recent publications related to *Nasonia* genomics are reviewed briefly, and opportunities for research and future perspectives discussed.

**Key words** *Nasonia*, genomics, sequencing

金小蜂作为寄生蜂的典型类群之一,因具有容易饲养,世代周期短,易长久贮藏,独特的性别决定机制,染色体数目少,基因组大小仅有果蝇的1/4,便于遗传操作等优点,20世纪40年代就已成为理想的模式实验昆虫,被誉为是膜翅目昆虫的“实验用大鼠”(Whiting, 1967; Shuker *et al.*, 2003; Wurm and Keller, 2010)。继黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*、家蚕 *Bombyx mori*、意大利蜜蜂 *Apis mellifera*、赤拟谷盗

*Tribolium castaneum* 等重要模式昆虫全基因组测序计划完成之后,由美国罗彻斯特大学生物学系 Werren 教授和贝勒医学院人类基因组测序中心 Stephen Richards 领衔的3种金小蜂(丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis*、吉氏金小蜂 *N. giraulti* 和长角金小蜂 *N. longicornis*)基因组计划也已完成,研究成果于2010年1月15日发表在《科学》杂志上(The *Nasonia* Genome Working Group, 2010)。这一重大事件,标志着金小蜂研究“后基因组时

\* 资助项目: 国家杰出青年基金项目(31025021)、浙江省自然科学基金重点项目(Z3090191)、云南省应用基础研究一般项目(2010CD063)。

\*\* 通讯作者, E-mail: chu@zju.edu.cn

收稿日期: 2011-11-02, 接受日期: 2011-11-10

代”的开始。金小蜂基因组文章在《科学》发表不久后,一些科学家就从多个领域开展了系列有关金小蜂基因组学的研究,取得了可喜的成果,国际著名杂志《昆虫分子生物学》和《遗传》还分别以特刊的形式来进行刊载报道。本文简要介绍金小蜂基因组学研究方面所取得的重要进展。

## 1 基因组基本特征

丽蝇蛹集金小蜂基因组大小为 239.8 Mb, G + C 含量 33%, 约编码 10 734 个基因和 9 254 个蛋白。与目前基因组已测通的多种昆虫相比较, 各物种编码基因数差异不大, 但在基因组大小上存在较大差异, 丽蝇蛹集金小蜂的基因组大小与同目的意大利蜜蜂的基因组大小 (220 Mb) 相近 (薛建等, 2009)。该蜂所编码基因, 具有典型昆虫基因库的特征, 60% 的与人存在同源性, 18% 的为节肢动物专属基因, 2.4% 的似乎为膜翅目专属基因, 与意大利蜜蜂存在较高的相似性, 而在其它类群的昆虫中不存在这些基因或者相似性低, 另外 12% 的基因要么是金小蜂专属基因, 要么就是同源性不明确的基因。然而, 意大利蜜蜂基因组中缺乏转座元件, 但丽蝇蛹集金小蜂具有丰富的转座元件, 其多样性比目前认为转座元件最为丰富的家蚕还多 30%。此外, 丽蝇蛹集金小蜂基因组中还存在非常丰富的 DNA 重复序列, 其丰富度高于大部分节肢动物。在基因组重组率上, 丽蝇蛹集金小蜂比意大利蜜蜂的低, 在 1.4 ~ 1.5 cM/Mb 之间, 高重组率与低重组率区域之间的重组率可相差 100 倍。与模式生物果蝇不同, 丽蝇蛹集金小蜂有一个与脊椎动物相似的“DNA 甲基化工具包”, 存在 3 类胞嘧啶-5-甲基转移酶 (Dnmt, DNA cytosine - 5 - methyltransferase) 基因 (*Dnmt1*, *Dnmt2* 和 *Dnmt3*), 而黑腹果蝇中仅存在 *Dnmt2*。另外, 痘病毒 (Pox viruses), 内共生菌 *Wolbachia* 与金小蜂之间发生了侧向基因转移, 如 *Wolbachia* 的 PRANC 基因整合到了金小蜂的基因组中, 并在不同的生活史阶段表达。因吉氏金小蜂和长角金小蜂的基因组还未释放, 所以未能查询获得详细的基因组信息。但是, 吉氏金小蜂和长角金小蜂的基因组序列与丽蝇蛹集金小蜂相比, 核酸序列上分别有 62% 和 62.6% 相同, 蛋白编码区上分别有 84.7% 和 86.3% 相同。

## 2 重要的研究进展

金小蜂作为重要的遗传研究模式生物, 其基因组测序完成之后, 一些科学家就利用这些数据, 从进化遗传学水平对金小蜂遗传重组、神经传递、杂交不亲和、寄主选择等遗传机制进行了研究。例如, 通过利用从基因组数据中搜寻获得的微卫星标记引物, 构建遗传连锁图谱, 研究丽蝇蛹集金小蜂与吉氏金小蜂和长角金小蜂的遗传重组情况, 发现 3 种金小蜂间存在种间遗传重组, 且不同物种间进行杂交, 重组情况存在差异, 这一研究表明人们可利用金小蜂能进行种间杂交的特点深入研究这几种寄生蜂种间遗传性状的不同 (Beukeboom *et al.*, 2010)。Raychoudhury 等 (2010) 从基因组数据中获得丽蝇蛹集金小蜂、吉氏金小蜂和长角金小蜂的酪蛋白激酶、脂肪酶、葡萄糖磷酸异构酶等基因, 并基于它们扩增获得其另外一个姊妹种—奥奈达金小蜂 *N. oneida* 的这些基因, 最后构建进化树研究表明, 奥奈达金小蜂和吉氏金小蜂在进化上最近缘。从基因组中获得蝇蛹集金小蜂、吉氏金小蜂和长角金小蜂的氧化磷酸化 (*oxidative phosphorylation*, *OXPHOS*) 基因, 然后与其它昆虫 *OXPHOS* 基因进行进化分析研究发现, 在这 3 个寄生蜂之间, *OXPHOS* 基因部分氨基酸位点上发生了较大的正选择性替代, 这一研究从揭示正选择在金小蜂物种形成中起着重要作用 (Gibson *et al.*, 2010)。同样, 从丽蝇蛹集金小蜂基因组中鉴定获得 26 个半胱氨酸环配体门控离子通道 (*cys-loop ligand-gated ion channel*, *cysLGIC*) 家族基因, 通过与其它昆虫该基因对比研究发现, 丽蝇蛹集金小蜂的 *cysLGIC* 基因数量是已报道的昆虫里面最多的, 同时可变剪切和 RNA A-to-I 编辑作用有可能使丽蝇蛹集金小蜂 *cysLGIC* 基因表达的蛋白出现多样性 (Jones *et al.*, 2010)。另外, 从丽蝇蛹集金小蜂基因组中还鉴定出了 11 个血蓝蛋白相关基因, 其中 7 个编码昆虫贮藏蛋白 *hexamerins*, 3 个编码酚氧化酶 *prophenoloxidasases*, 1 个编码拟血蓝蛋白 *hexamerin pseudogene*, 通过比对, 这些蛋白表现出目间特异性。*Hexamerins* 的时空表达谱表明, *hexamerin* 除跟变态发育相关外, 还跟其它生理功能相关 (Cristino *et al.*, 2010)。众多研究表明, 许多物种的线粒体基因组在遗传过程中会和核基因组发生

重组,与意大利蜜蜂相似,金小蜂线粒体 DNA 也存在与核基因组重组的现象 (Viljakainen *et al.*, 2010)。寄生蜂对寄主的选择差异很大,丽蝇蛹集金小蜂寄主广泛、而吉氏金小蜂寄主单一,通过种间渗透杂交,找到了影响金小蜂寄主偏好性的主要基因座 locus,为 4 号染色体上 16 Mb 区域,命名为 bkbwg,这对于昆虫食性的研究以及寄生蜂和寄主的共同进化都有很重要的意义 (Desjardins, 2010)。从上述研究可以看出,正因为金小蜂基因组得以测通,人们可以很方便的从中获得基因来开展诸多有关遗传方面的研究。

寄生蜂作为单双倍型性别决定的生物,即雄性个体一般为未受精的单倍型卵发育,而雌性个体由受精的二倍型卵发育。因单双倍型是最易进行性比调节的性别决定方式,且寄生蜂内普遍存在如 *Wolbachia*、*Rickettsia*、*Spiroplasma* 等能对寄生蜂性别进行调控的共生菌,因而寄生蜂是研究生物性别决定机制的理想材料 (West *et al.*, 2003)。全面搜索丽蝇蛹集金小蜂基因组,鉴定出了 39 个与减数分裂相关的基因 (Schurko *et al.*, 2010)。通过与其他 10 种节肢动物对比研究还发现,减数分裂相关基因伴随节肢动物进化发生了频繁的缺失和重复。弄清参与寄生蜂性别调控共生菌的基因组序列,将有助于挖掘其内的功能基因,最终研究揭示其对性别的调控机制。Darby 等 (2010) 测通了丽蝇蛹集金小蜂杀雄菌 *Arsenophonus nasoniae* 的基因组,从中注释了 3 000 多个开放阅读框。此外, Kent 等 (2011) 对该蜂 *Wolbachia wVitB* 菌株基因组进行了测序,鉴定出了诸多与感染寄主有关的基因。这些研究为共生菌杀雄、感染寄主等机制的研究奠定了良好的基础。

金小蜂将来作为模式昆虫, RNAi 技术在该虫上使用效果也很明显。近几年来 RNAi 已经成为基因组研究的热点内容之一,为研究基因的功能提供了快速、高效的方法。丽蝇蛹集金小蜂基因组测序后更有利于 RNAi 的应用。根据序列分析,金小蜂基因组内确定了 52 个跟已知的 miRNAs 同源的 microRNAs (miRNAs), 9 个之前未知的 miRNAs 和另外 11 个膜翅目专属的 miRNAs (The *Nasonia* Genome Working Group, 2010)。对赤拟谷盗亲本进行 RNA 干扰实验,即对蛹或者幼虫注射 dsRNA 后,能够将 dsRNA 遗传给子代 (Bucher *et al.*, 2002),这样就可以研究目

标基因在昆虫不同发育阶段的作用,这种 RNA 干扰现象在丽蝇蛹集金小蜂中也是有效的 (Lynch and Desplan, 2006)。从丽蝇蛹集金小蜂基因组内筛选出了一个跟性别决定相关的基因 *Nasonia vitripennis transformer* (Nvtra), 利用 RNAi 技术研究丽蝇蛹集金小蜂的性别决定机制发现,金小蜂的性别是由母代输入到卵的 Nvtra mRNA 和母本印记 maternal imprinting 共同决定的 (Verhulst *et al.*, 2010)。这些结果都为 RNAi 在功能基因组中的分析提供了很好的基础。

寄生蜂作为一类重要的害虫生物防治作用物,研究表明它是依靠自身携带的毒液 (venom)、多分 DNA 病毒 (polydnavirus, PDV)、类病毒颗粒 (virus-like particle, VLP) 等免疫抑制因子来攻克寄主的免疫系统,使其后代在寄主血腔或体表正常发育,最终导致寄主昆虫死亡 (Beckage and Gelman, 2004; 朱家颖等, 2008; Asgari and Rivers, 2011)。由于这些免疫抑制因子具有特殊的生理功能,众多科学家一直致力于弄清这些免疫抑制因子的组分。然而,由于寄生蜂个体微小,所携带的免疫抑制因子含量更是微量,加之研究背景信息匮乏,至今有关寄生蜂免疫抑制因子组分的研究尚存在诸多空白。目前,仅 PDV 的研究取得了重大进展,近 10 种寄生蜂携带的 PDV 得到了全基因组测序 (Espagne *et al.*, 2004; Webb *et al.*, 2006; Lapointe *et al.*, 2007), 但一直以来仅有极少数的毒液蛋白得以鉴定 (Asgari and Rivers, 2011)。可喜的是,得益于丽蝇蛹集金小蜂基因组测序的完成,人们从该蜂毒液中鉴定出了 79 个潜在的毒液蛋白,这些蛋白大部分与其它昆虫毒液蛋白相似,16 个与来源于昆虫非毒液器官组织的蛋白相似,23 个为未知功能蛋白 (De Graaf *et al.*, 2010)。该寄生蜂成为目前毒液组分被研究得最透彻的寄生蜂。众多毒液蛋白的存在,证实了寄生蜂毒液为什么具有调控寄主生长发育、抑制寄主血淋巴黑化、抑制寄主血细胞延展和包囊等诸多生理功能。另外,比对分析丽蝇蛹集金小蜂、吉氏金小蜂和长角金小蜂编码的蛋白还发现,毒液蛋白在 3 个姊妹之间的进化速率远大于普通蛋白,这可在一定程度上阐释寄生蜂 - 寄主间的协同进化关系。

抗菌肽作为昆虫天然免疫的主要效应分子,以往的研究主要集中在鳞翅目和双翅目昆虫中,

膜翅目昆虫中主要是对蜜蜂进行了序列研究。全方位分析丽蝇蛹集金小蜂基因组,获得了 defensin、hymenoptaecin、abaecin 等诸多抗菌肽,并发现该蜂的抗菌肽数量远比同目的意大利蜜蜂和其它模式昆虫多(Tian *et al.*, 2010)。利用进化基因组学方法,从其基因组中还发现了 2 类与意大利蜜蜂不同类型的 defensin 基因,通过生物信息学结合实验验证还明确了这 2 类基因的功能结构域(Gao and Zhu, 2010)。这些研究以全新的研究思路从昆虫中发掘免疫基因资源,并通过新颖的方式来揭示它们的功能,为今后新免疫基因功能的研究提供了新思路。

除上述研究领域外,一些科学家还基于金小蜂基因组数据,在发育生物学、神经生物学、比较基因组学等方面开展了一些研究。在发育生物学方面, Keller 等(2010)从丽蝇蛹集金小蜂基因组中鉴定出 7 个与生长发育有关的 *paired-domain* (*Pax*) 基因,经与意大利蜜蜂 *Pax* 基因对比研究发现,该寄生蜂 *Pax* 基因的保守八肽(octapeptide)结构域比其它物种的更长。在神经生物学方面, Hauser 等(2010)利用蛋白组学手段,结合丽蝇蛹集金小蜂基因组信息,鉴定获得了 24 个神经肽。通过比较基因组学方法, Park 等(2011)全面研究揭示了金小蜂基因组的甲基化和进化情况,认为甲基化参与到性别决定、可变剪切、基因组进化等机制中。同时,通过对比分析丽蝇蛹集金小蜂和其它节肢动物的 tRNA 基因发现,昆虫 tRNA 的丰富程度会影响高丰度表达基因的密码子利用偏好(Behura *et al.*, 2010)。此外,研究还发现,丽蝇蛹集金小蜂与环境互动中起重要作用的谷胱甘肽 *S*-转移酶、细胞色素 P450、酯酶和化感受体家族基因在数量上明显比其它模式昆虫的多(Oakeshott *et al.*, 2010; Robertson *et al.*, 2010);与其它昆虫相比,金小蜂 rDNA 位点中具有丰富多样的 R1 和 R2 还原转座子,它们还具有高密度的微卫星位点和转座因子(Pannebakker *et al.*, 2010; Stage and Eickbush, 2010)。在营养代谢方面,不仅通过基因组分析揭示丽蝇蛹集金小蜂中缺乏某些合成少数氨基酸的基因,而且系统解析了丽蝇蛹集金小蜂 *hexamerin* 基因的结构、进化和表达谱(Cristino *et al.*, 2010)。

### 3 展望

虽然金小蜂基因组学的研究还处于起始阶段,但是它已经展现了丰富多彩的结果和诱人的前景。今后,人们将利用生物学信息学、功能基因组学、比较基因组学等方法,对金小蜂的物种形成和遗传进化、性别决定机制、发育生物学、行为学、功能基因定位克隆、毒液蛋白基因功能鉴定等领域开展研究,对于人们揭示诸多生物学现象、发掘和利用寄生蜂控害功能基因、促进人类健康等方面具有重大意义(朱家颖等, 2009)。如,由于金小蜂独特的性别决定机制,开展金小蜂基因组研究将可找到性别决定相关基因,揭示其功能,最终揭示性别决定的本质。尤其是丽蝇蛹集金小蜂及其姊妹物种基因组的测通,这为人们研究物种形成机制、临近物种基因组进化、物种间短时间内基因家族进化等提供了契机。与蜜蜂相比,金小蜂在遗传进化上在膜翅目中的位置比较特殊,处于蜜蜂和其他昆虫之间,可以通过比较基因组学的研究,从基因水平揭示蜜蜂的社会行为现象。也正因为金小蜂在基因组测通的昆虫中处于非常特殊的进化地位,随着对其比较基因组和功能基因组研究的发展,更多有关发育、神经、行为等相关因子及其和这些因子关联的信号通路关键因子的进化机制和功能将得以揭示。通过全基因组分析,目前已经发现金小蜂中存在如微卫星、SNP 等丰富的分子标记位点,这为今后构建精确的遗传连锁图谱奠定了基础,将极大地促进功能基因定位克隆的研究。金小蜂毒液蛋白的鉴定,为研究其生理功能奠定了基础,今后将有望从其中发掘一些有用的基因/蛋白用于控制害虫或是研发新药。可以相信,未来金小蜂极有可能成为像果蝇一样备受瞩目的模式研究生物。

### 参考文献(References)

- Asgari S, Rivers DB, 2011. Venom proteins from endoparasitoid wasps and their role in host-parasite interactions. *Annu. Rev. Entomol.*, 56:313—335.
- Beckage NE, Gelman DB, 2004. Wasp parasitoid disruption of host development: implications for new biologically based strategies for insect control. *Annu. Rev. Entomol.*, 49: 299—330.
- Behura SK, Stanke M, Desjardins CA, Werren JH, Severson

- DW, 2010. Comparative analysis of nuclear tRNA genes of *Nasonia vitripennis* and other arthropods, and relationships to codon usage bias. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):49—58.
- Beukeboom LW, Niehuis O, Pannebakker BA, Koevoets T, Gibson JD, Shuker DM, Van de Zande L, Gadau Jm, 2010. A comparison of recombination frequencies in intraspecific versus interspecific mapping populations of *Nasonia*. *Heredity*, 104:302—309.
- Bucher G, Scholten J, Klingler M, 2002. Parental RNAi in *Tribolium* (Coleoptera). *Curr. Biol.* 12(3):R85—R86.
- Cristino A, Nunes F, Barchuk A, Aguiar-Coelho V, Simes Z, Bitondi M, 2010. Organization, evolution and transcriptional profile of hexamerin genes of the parasitic wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):137—146.
- Darby AC, Choi JH, Wilkes T, Hughes MA, Werren JH, Hurst GD, Colbourne JK, 2010. Characteristics of the genome of *Arsenophonus nasoniae*, son-killer bacterium of the wasp *Nasonia*. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):75—89.
- De Graaf D, Aerts M, Brunain M, Desjardins C, Jacobs FJ, Werren JH, Devreese B, 2010. Insights into the venom composition of the ectoparasitoid wasp *Nasonia vitripennis* from bioinformatics and proteomic studies. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):11—26.
- Desjardins CA, Perfecti F, Bartos JD, Enders LS, Werren JH, 2010. The genetic basis of interspecies host preference differences in the model parasitoid *Nasonia*. *Heredity*, 104(3):270—277.
- Espagne E, Dupuy C, Huguet E, Cattolico L, Provost B, Martins N, Poirié M, Periquet G, Drezen JM, 2004. Genome sequence of a polydnavirus: insights into symbiotic virus evolution. *Science*, 306(5694):286—289.
- Gao B, Zhu S, 2010. Identification and characterization of the parasitic wasp *Nasonia* defensins: positive selection targeting the functional region? *Dev. Comp. Immunol.*, 34(6):659—668.
- Gibson JD, Niehuis O, Verrelli BC, Gadau J, 2010. Contrasting patterns of selective constraints in nuclear-encoded genes of the oxidative phosphorylation pathway in holometabolous insects and their possible role in hybrid breakdown in *Nasonia*. *Heredity*, 104(3):310—317.
- Hauser F, Neupert S, Williamson M, Predel R, Tanaka Y, Grimmelikhuijzen CJ, 2010. Genomics and peptidomics of neuropeptides and protein hormones present in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *J. Proteome Res.*, 9(10):5296—5310.
- Jones AK, Bera AN, Lees K, Sattelle DB, 2010. The cyst-loop ligand-gated ion channel gene superfamily of the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis*. *Heredity*, 104(3):247—259.
- Keller RG, Desplan C, Rosenberg MI, 2010. Identification and characterization of *Nasonia* Pax genes. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):109—120.
- Kent BN, Salichos L, Gibbons JG, Rokas A, Newton IL, Clark ME, Bordenstein SR, 2011. Complete bacteriophage transfer in a bacterial endosymbiont (*Wolbachia*) determined by targeted genome capture. *Genome Biol. Evol.*, 3:209—218.
- Lapointe R, Tanaka K, Barney WE, Whitfield JB, Banks JC, Béliveau C, Stoltz D, Webb BA, Cusson M, 2007. Genomic and morphological features of a banchine polydnavirus: comparison with bracoviruses and ichnoviruses. *J. Virol.*, 81(12):6491—6501.
- Lynch JA, Desplan C, 2006. A method for parental RNA interference in the wasp *Nasonia vitripennis*. *Nat. Protoc.*, 1(1):486—494.
- Oakeshott JG, Johnson RM, Berenbaum MR, Ranson H, Cristino AS, Claudianos C, 2010. Metabolic enzymes associated with xenobiotic and chemosensory responses in *Nasonia vitripennis*. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):147—163.
- Pannebakker BA, Niehuis O, Hedley A, Gadau J, Shuker DM, 2010. The distribution of microsatellites in the *Nasonia* parasitoid wasp genome. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):91—98.
- Park J, Peng Z, Zeng J, Elango N, Park T, Wheeler D, Werren JH, Yi SV, 2011. Comparative analyses of DNA methylation and sequence evolution using *Nasonia* genomes. *Mol. Biol. Evol.*, doi:10.1093/molbev/msr168
- Raychoudhury R, Desjardins CA, Buellesbach J, Loehlin DW, Grillenberger BK, Beukeboom L, Schmitt T, Werren JH, 2010. Behavioral and genetic characteristics of a new species of *Nasonia*. *Heredity*, 104(3):278—288.
- Robertson HM, Gadau J, Wanner KW, 2010. The insect chemoreceptor superfamily of the parasitoid jewel wasp *Nasonia vitripennis*. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):121—136.
- Schurko AM, Mazur DJ, Logsdon JM Jr, 2010. Inventory and phylogenomic distribution of meiotic genes in *Nasonia vitripennis* and among diverse arthropods. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1):165—180.
- Shuker D, Lynch J, Morais AP, 2003. Moving from model to

- non-model organisms? Lessons from *Nasonia* wasps. *BioEssays*, 25(12):1247—1248.
- Stage DE, Eickbush TH, 2010. Maintenance of multiple lineages of R1 and R2 retrotransposable elements in the ribosomal RNA gene loci of *Nasonia*. *Insect Mol. Biol.*, 19 (Suppl. 1):37—48.
- The *Nasonia* Genome Working Group, 2010. Functional and evolutionary insights from the genomes of three *Nasonia* species. *Science*, 327(5963):343—348.
- Tian C, Gao B, Fang Q, Ye G, Zhu S, 2010. Antimicrobial peptide-like genes in *Nasonia vitripennis*: a genomic perspective. *BMC Genomics*, 11:187.
- Verhulst EC, Beukeboom LW, Van de Zande L, 2010. Maternal control of haplodiploid sex determination in the wasp *Nasonia*. *Science*, 328:620.
- Viljakainen L, Oliveira DC, Werren JH, Behura SK, 2010. Transfers of mitochondrial DNA to the nuclear genome in the wasp *Nasonia vitripennis*. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 1): 27—35.
- Webb BA, Strand MR, Dickey SE, Beck MH, Hilgarth RS, Barney WE, Kadash K, Kroemer JA, Lindstrom KG, Rattanadechakul W, Shelby KS, Thoetkiattikul H, Turnbull MW, Witherell RA, 2006. Polydnavirus genomes reflect their dual roles as mutualists and pathogens. *Virology*, 347 (1):160—174.
- West SA, Shuker DM, Sheldon BC, 2003. Sex-ratio adjustment when relatives interact: a test of constraints on adaptation. *Evolution*, 59(6):1211—1228.
- Whiting AR, 1967. The biology of the parasitic wasp *Mormoniella vitripennis* [= *Nasonia brevicornis*] (Walker). *Quart. Rev. Biol.*, 42(3):333—406.
- Wurm Y, Keller L, 2010. Parasitoid wasps: From natural history to genomic studies. *Curr. Biol.*, 20(5):R243.
- 薛建, 程家安, 张传溪, 2009. 昆虫基因组及其大小. 昆虫学报, 52(8):901—906.
- 朱家颖, 叶恭银, 胡萃, 2009. 金小蜂 *Nasonia* 全基因组测序的意义分析. 动物学研究, 30(1):678—681.
- 朱家颖, 叶恭银, 胡萃. 2008. 寄生蜂毒液蛋白的研究进展. 植物保护学报, 35(3):270—278.