昆虫母体效应基因功能研究进展*

杨 梅** 何静怡 林 佳 王方海***

（中山大学生命科学学院昆虫学研究所，有害生物控制与资源利用国家重点实验室，广州 510275）

摘 要 本文主要综述了昆虫母体效应基因对后代生长发育的影响。目前发现昆虫母体效应基因可以诱导胚胎前后极性和背腹极性的形成、调节卵滞育、增强免疫力、影响后代型性分化和发育历期等。随着CRISPR等新技术的不断发展和应用，将会拓展母体效应基因功能研究的范围和深度，这将有助于开发新的技术去改善经济昆虫的性状和控制农业害虫的危害。

关键词 母体效应基因；胚胎前后极性；胚胎背腹极性；卵滞育；免疫力；生长发育

Progress in research on the functions of insect maternal effect genes

YANG Mei** HE Jing-Yi LIN Jia WANG Fang-Hai***

(State Key Laboratory for Biocontrol and Institute of Entomology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract This paper reviews the effects of maternal effect genes on the growth and development of insects. Insect maternal effect genes are known to induce the formation of anteroposterior and dorsiventral polarity in embryos, regulate the diapause of eggs, enhance immunity and influence the differentiation and developmental period of progeny. The continuous development and application of CRISPR and other new technologies will expand the scope and depth of research on maternal effect gene functions, which in turn will help develop new technologies to both improve the positive traits of beneficial insects and control agricultural pests.

Key words maternal effect gene; anteroposterior polarity in embryos; dorsiventral polarity in embryo; egg diapause; immunity; growth and development

昆虫母体效应基因是指这些基因在昆虫母体内表达，然后将表达产物（mRNA或蛋白质），输送到卵内，起着调控或影响胚胎的早期发育和后期的生长发育过程及成虫表型等各种作用（王方海和金立培，2017）。早期通过对果蝇的研究发现：若将带有突变基因的母本与带有野生基因的父本交配，得到的子代个体依然是突变型，从而证实了母体效应基因的存在。进一步研究发现母体效应基因对胚胎早期发育非常重要，可调控胚胎前后和背腹极性的分化（彩万志等，2011）。近几年随着测序技术的飞跃发展（Li *et al.*，2019）和RNAi技术的改进和普及（Kunte *et al.*，2020），发现母体效应基因除了对胚胎的早期发育具有重要的调控作用外，还能影响和调控滞育发生的频率与程度、增强对外源物入侵（特别是微生物感染）的抗性，同时对后代型性的发生、发育时间、生长速率和生存状况等均具有一定的调控作用（Hao *et al.*, 2019；Preston *et al.*，2019）。本文主要综述昆虫母体效应基因的功能研究进展。

1 诱导胚胎前后极性的形成

果蝇胚胎前后极性的分化，早在卵子发生时就决定了。在卵巢管内，卵母细胞的一端与多倍体滋养细胞相邻接并从这些细胞获得母体效应基因表达的蛋白质、mRNA及核糖体等产物，卵

*资助项目 Supported projects：广东省自然科学基金资助项目（2019A1515010091）

**第一作者 First author，E-mail：2472779640@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：lsswfh@mail.sysu.edu.cn

收稿日期 Received：2020-02-05；接受日期 Accepted：2020-04-05

母细胞的这一端将分化为前端，最终发育为胚胎的头部；对应的一端聚集有极细胞质（Pole plasm），与原始生殖细胞的产生密切相关，将会发育成胚胎的后端（王方海和金立培，2017）。

决定前后轴的母体效应基因在滋养细胞和滤泡细胞中活性很强，其产物常以 mRNA 形式经胞质桥通道输入到卵内，待受精后将会翻译成蛋白质。这种由母体效应基因合成的蛋白质，构成成形素梯度，在整个卵空间再被细分成不同发育定域的亚空间过程中发挥着重要作用。现已发现多种母体效应基因与果蝇前后极性的形成有关，按照分布区域可将这些基因分为 3 块区域：前部区主要有 *bicoid*、*exuperantia*、*swallow* 共 3 个基因；后部区则有 *nanos*、*tudor*、*oskar*、*vasa*、*valois*、*pumilio*、*caudal*、 *staufen*、*cappuccino*、*spire* 共 10 个基因；尾部区有 *torso*、*trunk*、*fs*(1)*Nasrat*、*fs*(1)*polehole* 共 4 个基因（王方海和金立培，2017）。

以 *bicoid* 为代表的前部区基因中，*bicoid* mRNA 在由 *swallow* 和 *exuperantia* 基因编码产物组成的细胞骨架帮助下，定位在卵的前极，使卵前端成为组织中心。受精后数分钟内该 mRNA 被翻译为 BICOID 蛋白，在卵的前端其浓度最高，沿纵轴方向扩散，并进入合胞体的细胞核内，形成由高到低的位置信息梯度，这种浓度梯度一直稳定的维持到细胞囊胚层的形成。*bicoid* 基因表达的产物浓度决定了胚胎前极发育结构的位置，也就是说，胚胎前极部分的细胞发育类型是由这些细胞所处位置附近的 BICOID 蛋白浓度决定的。BICOID 浓度梯度一旦遭到破坏，将会发生腹部结构长到胸部位置上，或者幼虫只有头部和胸部，没有腹部。如 *bicoid* 发生突变，在突变纯合体雌蝇的卵子中没有 BICOID 梯度分布，则幼虫无头和胸，顶节出现一个反向的尾，即双尾（王方海和金立培，2017）。BICOID 为转录因子，具螺旋-转角-螺旋结构域（Helix-turn-belix domain），能与相应靶基因的启动子区域结合，以此调控下游合子基因的表达。如 BICOID 蛋白的浓度只有超过某一临界值时，*hunchback* 基因才能启动高效转录，并诱发众多基因表达或抑制的级联反应，最终导致胚胎前极部分结构的形成（Janody *et al.*，2000）。尽管 *bicoid* 在黑腹果蝇胚胎发育过程中对前极分化起着重要作用，但 *bicoid* 基因在进化过程中出现较晚，只有高等的果蝇才有，而许多昆虫没有类似 *bicoid* 的同源基因（Schroder，2003；McGregor，2006；赵杨等，2010）。在没有 *bicoid* 的昆虫中，*orthodenticle* 替代了 *bicoid* 的部分功能，在 *bicoid* 突变的黑腹果蝇中，高浓度的合子基因 *hunchback* 产物能够指导部分胸部体节的形成，但不能指导头部体节的形成，表明 *hunchback* 也有部分 *bicoid* 的功能（Schroder，2003；赵杨等，2010）。

以 *nanos* 和 *caudal* 为代表的后部区基因，依赖于一个庞大基因组的表达。这些基因中的任何一个发生突变均会导致胚胎缺少完整的腹部结构，但拥有正常的头部和胸部（陈誉华, 2018）。母体效应基因 *nanos* 和 *caudal* 的 mRNA 位于卵的后极，若将后极的细胞质移至前极，则会产生一个第二镜像的腹部。NANOS 蛋白从卵的后端向前部扩散，形成一个与 BICOID 梯度反向的梯度。然而与 BICOID 不同，NANOS 不是转录因子，不能直接调节下游相关的间隙基因表达，而是通过与合子基因 *hunchback* 的 mRNA 及核糖体形成复合物而抑制其翻译。结果，BICOID 于胚前激活 *hunchback* 的转录，NANOS 于胚后抑制其 mRNA 的翻译，致使 *hunchback* 表达的蛋白由前而后亦呈梯度分布。*hunchback* 基因编码的是一种转录阻遏因子，为前极结构形成所必需，但它的缺失则为后极结构发育所必需（何正波等，2009）。母体的 *hunchback* mRNA 均匀的分布于整个卵内，受精后，其分子布局以 2 种形式被改变：BICOID 蛋白浓度梯度在前极区域激活 *hunchback* mRNA 的大量合成；而 NANOS 蛋白则阻止 *hunchback* mRNA 在后极区域的翻译，并不断降解消失。从而形成前极一半区域存在较高水平的 *hunchback* mRNA，而后极一半区域 *hunchback* mRNA 消失。*hunchback* 蛋白对腹部发育所必须的 *knirps* 和 *giant* 基因的表达有抑制作用。只有当 NANOS 抑制了母体 *hunchback* mRNA 在后部的表达，*knirps* 和 *giant* 才能转录

而使腹部正常发育（陈誉华，2018）。

胚胎后极系统的发育需要更多基因的参与。与前极系统相似，*nanos* 基因也是在护士细胞中转录的，然后从护士细胞通过胞质桥进入卵母细胞，并定位于卵母细胞的后极和翻译成蛋白质。NANOS 蛋白沿着前后极轴由后向前形成浓度梯度。NANOS 定位及表达至少需要 8 个基因产物的协同作用。其中 *spire* 和 *cappu* 两个基因的功能是将 STAUFEN 蛋白固定在卵细胞的后极端点处；STAUFEN 蛋白依次固定 *oskar*-mRNA；然后才能固定 VASA 蛋白在相应的位置，VASA 蛋白是一种 RNA 结合蛋白，其上下游的具体靶物质还不是很清楚（王方海和金立培，2017）。

在后极途径中，以 *tudor* 为分支点，形成两条不同的分支途径：一支的成形素为 *nanos* 基因产物，控制腹部的发育，因此 NANOS 被称为后极决定因子；另一支为一未知蛋白，控制性器官的发育。除了 *nanos* 和 *pumilio* 两个基因是腹部发育专用的（Lehmann and Nusslein-Volhard，1991）以外，其余所有的后极系统的基因，都是两个分支途径所必须的。

以 *torso* 为代表的端部区基因，主要负责细胞两端的非体节的特殊结构（如头部的顶节和尾部的尾节）的发育。*torso* 编码一种胞外信号分子受体，是一种跨膜蛋白，由母体 RNA 在受精之后翻译出来，这种受体遍及整个胚胎的所有细胞表面上，但由于其配体的区域性合成，因此仅在胚胎的两个端点被激活。TORSO 蛋白具有酪氨酸激酶活性，能够启动特定基因 mRNA 区域性表达的级联反应，并由此介导胚胎顶节和尾节的形成（陈誉华，2018）。

在斑点木蝶 *Pararge aegeria* 中，发现类似的调控前后极形成的相关母体效应基因，但这些基因的 mRNA 在卵内定位式样不同于果蝇，预示不同昆虫这些基因对早期胚胎发生的调控是不一样的（Carter *et al.*，2015）。事实上，在乳草长蝽 *Oncopeltus fasciatus* 中鉴定到的诱导前后极性形成的母体效应基因与果蝇也并不完全一致，同样说明不同昆虫早期胚胎发生的调控是有所不同样的（Ewen-Campen *et al.*，2011）。

2 诱导胚胎背-腹极性的形成

果蝇胚胎背腹极性的分化和形成主要涉及到 *dorsal* 等 12 个母体效应基因。DORSAL 蛋白为转录因子，是一种形态发生素，或称成形素（Morphogen），能激活下游依赖于该成形素浓度梯度的合子基因，从而将背腹轴划分为不同合子基因表达的不连续区间。*dorsal* 基因的 mRNA 于受精后很快翻译为蛋白产物，并与 CACTUS 蛋白结合成复合物，以无活性的形式散布于合胞体内。研究表明，DORSAL 蛋白浓度梯度的形成与 TOLL 受体蛋白信号通路有关。TOLL 受体的配体是母体 *spatzle* 基因编码蛋白的裂解片断。该蛋白在胚胎发育早期被释放后定位于卵周隙中，与 TOLL 受体蛋白结合并使之活化。TOLL 激活后可激发一系列细胞内信号传导，其中涉及到信号传导途径中其它多个母体效应基因产物的作用，最终使与 Dorsal 蛋白结合的 CACTUS 蛋白降解，DORSAL 蛋白得以释放。由于只有合胞体腹侧的细胞具有 DORSAL 蛋白受体，故 DORSAL 蛋白只能被结合进入腹侧的细胞核内，激活腹部结构发育基因 *twist* 和 *snail* 的表达，同时阻遏背部结构发育基因 *decapentaplegic* 和 *zenknullt* 的表达，但在背部一侧 DORSAL 仍留在胞质中呈无活性状态，从而导致果蝇背-腹轴的形成（陈誉华，2018）。

3 调节卵滞育

在长光照（16 L：8 D）下饲养东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 所产非滞育卵的雌蝗虫中，一种节律基因 *takeout* mRNA 的表达量明显高于短光照（10 L：14 D）下饲养所产滞育卵的雌蝗虫，达到 1.66 倍（Jarwar *et al.*，2019）。当用 RNAi 降低短光照下饲养的雌蝗虫 *takeout* 基因的表达量，以达到降低其所产卵中的 *takeout* mRNA 量，与对照相比，卵滞育率明显提高。这表明 *takeout* 基因具有抑制东亚飞蝗在短光照条件下诱导滞育卵产生的作用（Jarwar *et al.*，2019）。通过蛋白质谱分析，与非滞育卵相比，发现母体基因表达的蛋白质在滞育卵中有 24 个蛋白上调和 151

个蛋白下调，他们可能通过激素生物合成，寿命调节通路和过氧化物酶体通路调节卵的滞育（Cui *et al.*，2019）。通过卵巢和脂肪体的转录组分析，长光照条件下饲养的蝗虫与短光照条件下饲养的蝗虫相比，共发现 71 个差异表达基因涉及到与滞育诱导密切关联的 FOXO 信号通路，在短光照条件下，RNAi 干涉母体蝗虫视黄酸诱导蛋白基因 *rai1*，卵滞育率明显增加；而干涉 *foxo* 基因，卵滞育率则明显下降（Hao *et al.*，2019）。在家蚕 *Bombyx mori* 中，对滞育诱导条件下和非滞育诱导条件下形成的卵巢进行转录组测序，发现在滞育诱导条件下，有 183 个基因表达上调，106 个基因表达下调，表明这些基因表达产物在滞育卵和非滞育卵中也将会有明显差异，从而导致滞育和非滞育的发生（Chen *et al.*，2017）。

4　增强免疫力

通常母体经历了病原物感染的应急条件后，可以通过改变输送到卵中的母体效应基因表达产物的量和种类，从而改变后代发育过程中的免疫相关基因表达，提高他们的免疫反应能力（Dubuffet *et al.*，2015；Trauer-Kizilelma and Hilker，2015；Milutinovi´c *et al.*，2016；Rosengaus，*et al.*，2017）。在黄粉虫 *Tenebrio molitor* 中，当雌成虫接触过革兰氏阳性菌，或者革兰氏阴性菌，甚至真菌，其所产的卵中都具有仅仅抗革兰氏阳性菌的活性成分，并已鉴定出一种来自防卫素（Defensin）家族的抗菌蛋白 tenecin 1，而这种抗菌蛋白只专一作用于革兰氏阳性菌（Dubuffet *et al.*，2015）。在烟草天蛾 *Manduca sexta* 中，雌成虫经过免疫原刺激后，可以合成相应的抗性蛋白，传输到卵中，增强其免疫力，对其起到一定的保护作用，但多数免疫相关基因表达并未上调，如受到赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* 的寄生，检测发现 *PGRP-1*（Peptidoglycan recognition protein 1）、*dorsal*、*gloverin*、*pro-PSP* (Plasmatocyte-spreading peptide) 和 *pro-PO*（Prophenoloxidase）等免疫相关基因明显上调，与对照相比，*dorsal* 转录水平上调了 4 倍，而 *gloverin* 则上调了 17 倍（Trauer-Kizilelma and Hilker，2015）。如果用不致病的大肠杆菌 *Escherichia coli* 或可致病的嗜虫沙雷氏菌 *Serratia entomophila* 添加在饲料中一起喂养烟草天蛾幼虫，在其长大交配产生的下一代中检测发现免疫相关基因如 *gloverin* 和 *lysozyme 1* 的表达明显增高（Gegner *et al.*，2019）。

5　影响后代型性分化

在一种蚁类中 *Pogonomyrmex rugosus*，发现母体经历不同的环境因子后可改变卵中母体效应基因表达的产物量，从而导致产生的型性不一样。如蚁王或工蚁，其中卵黄蛋白起着关键性的作用（Libbrecht *et al.*，2013）。在一种蜂类中 *Asobara tabida*，母源提供的非性别特异的 *transformer* mRNA，对后代的性别决定具有一定作用（Geuverink *et al.*，2018）。在褐飞虱中 *Nilaparvata lugens*，发现母体表达的进入卵中的 *Tra-2* RNA 与性别分化和翅型分化有关，在雌成虫中通过 RNAi，下调 *Tra-2* 的表达，所产卵发育成的雌性个体均为长翅型，表明 Tra-2 在胚胎期影响褐飞虱的翅多型性，此外发现对若虫发育期也有一定的影响（Zhou *et al.*，2017）。在蜜蜂中发现卵的大小会影响孵化后的蜂王形态和生理，这也就预示着母体效应基因表达的产物在卵中不一样，会影响胚胎及后期的型性特点（Wei *et al.*，2019）。

6　影响后代生长发育

如果母体受到环境营养等压力因素的影响，可以改变母体来源的卵中物质含量，从而影响后代的生长发育。如在蜜蜂 *Apis mellifera* 中，蜂王经过低温处理后，所产卵的孵化率降低，延缓幼虫发育，发育至成虫后，触须击打行为降低，钉刺持续时间增加，甚至还影响部分免疫基因的表达（Preston *et al.*，2019）。在纸巢蜂 *Polistes fuscatus* 中，也已证实母体受到环境、营养等因素的影响，可以影响后代基因的转录活性和发育结果（Jandt *et al.*，2017）。同样在果蝇中也已证实营养等因素可以改变母体来源的卵中物质含量及基因的表观遗传修饰，从而影响后代的寿命

和生殖力（Xia and Belle，2016；Vaiserman *et al.*，2017）。

7 展望

从已有研究发现，早期工作主要是以果蝇为主，借助大量的突变体阐明了昆虫母体效应基因在胚胎前后和背腹极性分化和建立中的作用。近期研究则扩展到蜜蜂、家蚕等经济昆虫和蝗虫、稻飞虱等害虫上，主要借助蛋白组、基因组和RNAi 等技术阐述母体（主要通过母体效应基因表达的产物）对后代的滞育、免疫、型性和生长发育等产生的调控和影响，但具体的调控网络和详细的分子机理仍不是很清楚，有待进一步探索。随着基因定点编辑技术 CRISPR 的不断完善和改进（Klompe *et al.*，2019），目前在多种昆虫中已建立起相应的 CRISPR 操作系统和平台（Klompe *et al.*，2019；Abdullah *et al.*，2020），这将有助于更多母体效应基因功能的鉴定和相关调控网络的研究，其研究成果将有助于开发出新的方法或技术去促进经济昆虫性状改善和产量的提高，对害虫来讲，则有可能开发出新的防控措施。

参考文献 (References)

Abdullah ABM, Lee DW, Jung J, Kim Y, 2020. Deletion mutant of sPLA2 using CRISPR/Cas9 exhibits immunosuppression, developmental retardation, and failure of oocyte development in legume pod borer, *Maruca vitrata*. *Developmental & Comparative Immunology*, 103: 1–15.

Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, Liang GW, Song DL, 2011. General Entomology. China Agricultural University Press. 221–223. [彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦. 普通昆虫学. 北京: 中国农业大学出版社. 221–223.]

Carter JM, Gibbs M, Breuker CJ, 2015. Divergent RNA localisation patterns of maternal genes regulating embryonic patterning in the butterfly *Pararge aegeria*. *PLoS ONE*, 10(12): e0144471.

Chen YH, 2018. Medical Cell Biology (6th Edtion). Beijing: People's Medical Publishing House. 323–355. [陈誉华, 2018. 医学细胞生物学(第 6 版). 北京: 人民卫生出版社. 323–355.]

Chen YR, Jiang T, Zhu J, Xie YC, Tan ZC, Chen YH, Tang SM, Hao BF, Wang SP, Huang JS, Shen XJ, 2017. Transcriptome sequencing reveals potential mechanisms of diapause preparation in bivoltine silkworm *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae). *Comparative Biochemistry and Physiology-Part D*, 24: 68–78.

Cui DN, Tu XB, Hao K, Aftab R, Chen J, Mark M, Zhang ZH, 2019. Dentification of diapause-associated proteins in migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acridoidea) by label-free quantification analysis. J*ournal of Integrative Agriculture*, 18(11): 2579–2588.

Dubuffet A, Zanchi C, Boutet G, Moreau J, Teixeira M, Moret Y, 2015. Trans-generational immune priming protects the eggs only against gram-positive bacteria in the mealworm beetle. *PLoS Pathogens*, 11(100): 1–18.

Ewen-Campen B, Shaner N, Panfilio KA, Suzuki Y, Roth S, Extavour CG, 2011. The maternal and early embryonic transcriptome of the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus*. *BMC Genomics*, 12(61): 1–22.

Gegner J, Baudach A, Mukherjee K, Halitschke R, Vogel H, Vilcinskas A, 2019. Epigenetic mechanisms are involved in sex-specific trans-generational immune priming in the lepidopteran model host *Manduca sexta*. *Frontiers in Physiology*, 10(137): 1–13.

Geuverink E, Verhulst EC, van Leussen M, van de Zande L, Beukeboom LW, 2018. Maternal provision of non-sex-specific transformer messenger RNA in sex determination of the wasp *Asobara tabida*. *Insect Molecular Biology*, 27(1): 99–109.

Hao K, Jarwar AR, Ullah H, Tu XB, Nong XQ, Zhang ZH, 2019. Transcriptome sequencing reveals potential mechanisms of the maternal effect on egg diapause induction of *Locusta migratoria*. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(1974): 1–19.

He ZB, Chen B, Cao YQ, Cai ZH, Feng GZ, Li TJ, Xia YX, 2009. The *hunchback* gene of *Oriental migratory* locust expressed in situ during egg formation and embryonic development. *Science in China* (*Series C: Life Sciences*), 39(6): 559–566. [何正波, 陈斌, 曹月青, 蔡志华, 冯国忠, 李廷景, 夏玉先, 2009. 东亚飞蝗 *hunchback* 基因在卵子形成和胚胎发育过程中的原位表达. 中国科学(C 辑: 生命科学), 39(6): 559–566.]

Jandt JM, Suryanarayanan S, Hermanson JC, Jeanne RL, Toth AL, 2017. Maternal and nourishment factors interact to influence offspring developmental trajectories in social wasps. *Proc. R. Soc. B*, 284: 1–9.

Janody F, Reischl J, Dostatni N, 2000. Persistence of Hunchback in the terminal region of the *Drosophila blastoderm* embryo impairs anterior development. *Development*, 127(8): 1573–1582.

Jarwar AR, Hao K, Bitume EV, Ullah H, Cui DN, Nong XQ, Wang GJ, Tu XB, Zhang ZH, 2019. Comparative transcriptomic analysis reveals molecular profiles of central nervous system in

maternal diapause induction of *Locusta migratoria*. *G3*: *Genes/Genomes/Genetics*, 9(10): 3287–3296.

Klompe SE, Vo PLH, Halpin-Healy TS, Sternberg SH, 2019. Transposon-encoded CRISPR-Cas systems direct RNA-guided DNA integration. *Nature*, 571(7764): 219–225.

Kunte N, McGraw E, Bell S, Held D, Avila LA, 2020. Prospects, challenges and current status of RNAi through insect feeding. *Pest Management Science*, 76(1): 26–41.

Lehmann R, Nüsslein-Volhard C, 1991. The maternal gene *nanos* has a central role in posterior pattern formation of the *Drosophila* embryo. *Development*, 112(3): 679–691.

Li F, Zhao XZ, Li MZ, He K, 2019. Insect genomes: Progress and challenges. *Insect Molecular Biology*, 28(6): 739–758.

Libbrecht R, Corona M, Wende F, Azevedo DO, Serrao JE, Keller L, 2013. Interplay between insulin signaling, juvenile hormone, and vitellogenin regulates maternal effects on polyphenism in ants. *PNAS*, 110(27): 11050–11055.

McGregor AP, 2006. Wasps, beetles and the beginning of the ends. *Bioessays*, 28(7): 683–686.

Milutinovi´c B, Peuß R, Ferro K, Kurtz J, 2016. Immune priming in arthropods: An update focusing on the red flour beetle. *Zoology*, 119(4): 254–261.

Preston SR, Palmer JH, Harrison JW, Carr HM, Rittschof CC, 2019. The impacts of maternal stress on worker phenotypes in the honeybee. *Apidologie*, 50(5): 704–719.

Rosengaus RB, Hays N, Biro C, Kemos J, Zaman M, Murray J, Gezahegn B, Smith W, 2017. Pathogen-induced maternal effects result in enhanced immune responsiveness across generations. *Ecol. Evol*., 7(9): 2925–2935.

Schroder R, 2003. The genes *orthodenticle* and *hunchback* substitute for *bicoid* in the beetle *Tribolium*. *Nature*, 422 (6932): 621–625.

Trauer-Kizilelma U, Hilker M, 2015. Insect parents improve the anti-parasitic and anti-bacterial defence of their offspring by priming the expression of immune-relevant genes. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 64: 91–99.

Vaiserman AV, Koliada AK, Jirtle RL, 2017. Non-genomic transmission of longevity between generations: Potential mechanisms and evidence across species. *Epigenetics & Chromatin*, 10: 38 1–12.

Wang FH, Jin LP, 2017. Developmental Biology. Beijing: Science Press. 66–80. [王方海, 金立培, 2017. 发育生物学. 北京: 科学出版社. 66–80.]

Wei H, He XJ, Liao CH, Wu XB, Jiang WJ, Zhang B, Zhou LB, Zhang LZ, Barron AB, Zeng ZJ, 2019. A maternal effect on queen production in honeybees. *Current Biology*, 29(13): 2208–2213.

Xia B, Belle SD, 2016. Transgenerational programming of longevity and reproduction by post-eclosion dietary manipulation in Drosophila. *Aging*, 8(5): 1115–1134.

Zhao Y, He ZB, Chen B, Si FL, 2010. Advances on orthodenticle genes in insects. *Journal of Applied and Environmental Biology*, 16(2): 289–293. [赵杨, 何正波, 陈斌, 司风玲, 2010. 昆虫 orthodenticle 基因研究进展. 应用与环境生物学报, 16(2): 289–293.]

Zhou JC, Lei C, Shi JK, Xu N, Xue WH, Zhang MQ, Ren ZW, Zhang HH, Zhang CX, 2017. Tra-2 mediates cross-talk between sex determination and wing polyphenism in female *Nilaparvata lugens*. *Genetics*, 207(3): 1067–1078.