



滞育昆虫营养物质的积累、转化与调控^{*}

任小云^{**} 齐晓阳 安 涛 韩艳华 陈红印 张礼生^{***}

(中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘 要 滞育是昆虫度过不良环境的一种生存适应策略, 营养物质的利用、积累和转化影响昆虫的滞育。滞育期间, 昆虫体内发生一系列生理生化变化, 包括脂类、碳水化合物和氨基酸等内源营养物质呈特异性地积累或转化, 保障了滞育个体在逆境中存活及滞育解除后发育的能量需求。外源营养物质对昆虫滞育的影响较复杂, 其种类、丰度、质量能通过“食料-寄主-天敌”营养关系进行传递, 影响昆虫体内营养物质的积累和转化, 改变昆虫的耐寒性、滞育率等, 制约昆虫的滞育深度、滞育存活率。滞育昆虫营养物质积累、利用机制复杂多样, 胰岛素信号通路-叉头转录因子以及激脂激素的调控效应在滞育诱导及营养物质转化中起到了关键的调控作用, 但滞育的系统性调控仍需进一步深入研究。

关键词 昆虫, 滞育, 内源营养物质, 外源营养物质, 调控

Research on the accumulation, transformation and regulation of nutrients in diapause insects

REN Xiao-Yun^{**} QI Xiao-Yang AN Tao HAN Yan-Hua

CHEN Hong-Yin ZHANG Li-Sheng^{***}

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests/Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract Diapause in insects is a strategy to survive severe environmental conditions. The utilization, accumulation and transformation of nutrients can affect diapause. During diapause, a series of physiological and biochemical changes happen *in vivo*, including the accumulation and verification of endogenous nutrients, such as lipids, carbohydrates, and amino acids, which both provide the energy required for insects to survive harsh environmental conditions and enable post-diapause development. Exogenous nutrients also have comprehensive effects on diapause. The abundance, quality and kinds of exogenous nutrients can be transferred via a “Food-Host-Natural enemy” tritrophic system, influencing the accumulation and transformation of endogenous nutrients, the cold hardiness of diapausing insects, the diapause rate, and other variables. The mechanisms underlying nutrient regulation in diapausing insects are complicated, and include the insulin signaling pathway-forkhead transfer factor and adipokinetic hormones which play important roles in nutrient regulation. Understanding the function of these mechanisms requires further research.

Key words insect, diapause, endogenous nutrients, exogenous nutrients, regulation

昆虫滞育是一个缓慢发育的过程, 可分为滞育诱导、滞育准备、滞育起始、滞育保持、滞育终止以及滞育后发育等一系列连续进程(Košťál,

2006), 伴随着体内相关物质的积累或转化。昆虫通过提前贮存营养物质和降低代谢这两种方式保证滞育期间的能量需求和滞育解除后生长

^{*}资助项目 Supported projects 国家自然科学基金项目(31572062) ;948 重点项目(2011-G4) ;公益性行业(农业)科研专项(201103002)

^{**}第一作者 First author, E-mail: renxiaoyunyouxiang@163.com

^{***}通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhangleisheng@163.com

收稿日期 Received: 2016-02-16, 接受日期 Accepted: 2016-04-11

发育所需的能量来源(Hahn and Denlinger ,2007 , 2011)。若未能储存足够的营养物质,在滞育阶段将出现昆虫个体死亡、滞育提前解除、滞育期取食补充能量物质等现象,这在滞育类群中普遍存在。

滞育个体一般不取食或很少取食,通过调控营养物质的合理分配,保障了滞育昆虫存活,度过较长的滞育期。少量取食或不取食的滞育七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 可维持滞育状态达 114 d (王伟, 2012), 意大利蝗 *Calliptamus italicus* 的滞育时长可达 200 多天(任金龙等, 2015)。究其原因,一方面,昆虫在滞育期间抑制代谢速率和呼吸速率,减少营养物质的消耗,如苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella* (Ragland *et al.* , 2009, 2011); 另一方面,通过调控营养物质之间的转化,提高抗逆境胁迫能力,提升滞育存活率,如滞育库蚊 *Culex pipiens* 滞育期间发生显著的糖脂转化,维系个体的能量需求(Zhou and Miesfeld , 2009)。马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* ,在滞育期间不取食,但在滞育前期则大量取食,并呈现代谢速率高、特定基因的表达等特点(Yocum *et al.* , 2011); 滞育的桃小食心虫 *Carpocapsa sasakii* 幼虫在土壤中越冬,次年一月中旬解除滞育后,其体内的脂肪、葡萄糖、甘露醇等生化物质参数发生显著改变(Zhang *et al.* , 2015)。

外源营养物质作为温光周期反应的辅因子,会不同程度地影响昆虫滞育诱导,如影响滞育率、耐寒性等(张礼生等, 2014)。最新研究发现,外源营养物质对滞育昆虫的耐寒性影响可以通过“食料-寄主-天敌”三级营养关系传递(Li *et al.* , 2014 ; 李玉艳, 2015)。近年来,通过转录水平、表达水平的生测标记物,利用转录组学、代谢组学、蛋白质组学技术等,对滞育昆虫的营养物质积累、转化及调控研究,取得了显著的进展。本文对此进行汇总分析,期望能促进昆虫滞育营养物质调控及其机理研究。

1 内源营养物质

滞育昆虫通常会在滞育前期积累大量的营

养物质,主要包括脂类、碳水化合物和氨基酸等(丁惠梅等, 2011)。一般而言,储存的脂类物质是滞育昆虫应对能量匮乏时期的主要营养物质(Hahn and Denlinger , 2007 ; Arrese and Soulages , 2010 ; 郭婷婷等, 2013 ; 李丹等, 2014 ; 刘遥, 2014 ; Ren *et al.* , 2015), 为生命活动提供营养来源和水分,与糖、醇等物质相互转化。滞育期间昆虫储存的碳水化合物有糖原、海藻糖、甘油、山梨醇等物质,一方面为滞育期间昆虫提供能量、维持滞育期间的代谢,另一方面作为冷冻保护物质,保证滞育昆虫在低温下的存活,如烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 在低温短光照下进入滞育,滞育个体海藻糖含量是非滞育个体的 1.53~1.87 倍,山梨醇含量是滞育初期的 1.2 倍(李玉艳, 2011 ; 李玉艳等, 2013)。昆虫在滞育期间对氨基酸的储存主要表现为增加体内游离氨基酸含量和积累特定的蛋白质,如西南玉米螟 *Diatraea grandiosella* 、苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (Brown and Chippendale , 1978 ; Brown , 1980)等在滞育起始阶段积累特定蛋白质,滞育解除后,这些特定蛋白质逐渐消失。

昆虫体内营养物质的含量随滞育时间的延长而变化(Li *et al.* , 2002 ; 仵均祥等, 2004 ; 朱芬等, 2008 ; 丁惠梅等, 2011 ; 李玉艳, 2011), 如烟蚜茧蜂体内的甘油、海藻糖含量在整个滞育期间呈倒“U”型变化,而糖原含量呈线性下降变化(李玉艳, 2011)。此外,滞育昆虫不同部位储存的营养物质种类有所差异,如大斑芜菁 *Mylabris phalerata* 滞育幼虫血淋巴中积累的小分子多元醇主要是甘油、山梨醇,而在脂肪体中主要积累的小分子多元醇为甘油、甘露醇(朱芬等, 2008)。

1.1 脂类

滞育昆虫储存的脂类物质主要有三酰甘油、脂肪酸、磷脂、类固醇等,常在滞育开始前积累,随着滞育深入和滞育期间的代谢需求,转化为其它物质,保证昆虫在滞育期间的存活。昆虫通过调节体内游离脂肪酸、结合脂肪酸、饱和脂肪酸、不饱和脂肪酸等的含量和种类应对滞育期间的

低温、食物匮乏等逆境。

脂肪体是脂类物质合成和储藏的主要场所。七星瓢虫滞育成虫腹部大量富集脂肪体,总脂肪含量达到 $(173.66 \pm 19.01) \mu\text{g}/\text{mg}$,是正常发育个体的 2.18 倍(任小云等, 2015);多异瓢虫 *Hippodamia variegata* 滞育成虫腹部亦大量富集脂肪体(吴根虎, 2013)。麻蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 滞育蛹油酸含量增加,增强了低温下生物膜的流动性(Michaud and Denlinger, 2006);马铃薯甲虫在滞育期间不取食,但是当成虫羽化后,立即在脂肪体中积累大量的脂肪,保证了滞育期间的能量来源(de Kort, 1990; Voss and Ferro, 1992; Hahn and Denlinger, 2007)。

三酰甘油可从食物中获得,也可由碳水化合物或氨基酸等前体物质经三羧酸循环的中间产物获得(Canavoso et al., 2001; Hahn and Denlinger, 2007)。在滞育昆虫中,三酰甘油含量一般较为稳定,是昆虫营养物质的主要贮存形式,如欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 滞育幼虫脂肪体中,三酰甘油含量占脂肪体内物质的 90%(Vukašinović et al., 2013);中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator*、麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana* 在滞育期间三酰甘油含量显著高于非滞育个体,且波动不显著,滞育解除后含量显著降低(李文香等, 2010; 李丹等, 2014);鳞翅目昆虫 *Arimania comaroffi* 在滞育期间其脂肪含量呈倒“U”型变化,即脂肪含量随滞育深度的增加而增加,当达到最大值时,脂肪含量逐渐降低,但对于该昆虫滞育个体而言,三酰甘油含量变化差异不显著(Bemani et al., 2012)。滞育还可以引起三酰甘油中脂肪酸组成成分的变化(Vukašinović et al., 2015),欧洲玉米螟滞育个体贮存的三酰甘油的组分中,多不饱和脂肪酸含量增加,如棕榈油酸、油酸等,而棕榈酸和亚油酸含量减少(Vukašinović et al., 2015),一方面可以提高三酰甘油的流动性,另一方面增强滞育昆虫的抗逆性。

三酰甘油只能以液态的脂滴在胞内转运,与脂肪酸相比转运受限,而三酰甘油作为长期贮存的营养物质比脂肪酸更稳定。脂肪酸的含量和种类随环境、滞育等因素的变化而变化(Khani et al.,

2007; Sushchik et al., 2013; Vukašinović et al., 2013)。因此,在滞育昆虫体内增加不饱和脂肪酸的含量和种类,更有利于脂类物质的转运(Hahn and Denlinger, 2011)。在滞育期间,脂肪酸除作为昆虫储存的营养物质外,还作为低温下的抗冻保护剂,保证生物膜的正常功能(Michaud and Denlinger, 2006; Vukašinović et al., 2015)。滞育昆虫体内不饱和脂肪酸比例较高,如苹果蠹蛾滞育蛹不饱和脂肪酸(Unsaturated fatty acids, UFA)与饱和脂肪酸(Saturated fatty acids, SFA)含量比(UFA/SFA)为 2.63,而在非滞育蛹中 UFA/SFA 为 1.72(Khani et al., 2007);滞育蛹亚油酸(C18:2)含量(25.8%)高于非滞育个体(16.1%),而非滞育个体中棕榈酸(C16:0)含量(33.4%)高于滞育个体(24.7%)(Khani et al., 2007)。此外,滞育会诱导生物膜脂的重新构建。滞育麻蝇蛹生物膜中的油酸(18:1n-9)比非滞育个体增加了 15%,而棕榈酸和亚油酸均有所降低(Michaud and Denlinger, 2006)。滞育欧洲玉米螟的膜磷脂组成发生变化,棕榈油酸含量增加,由棕榈酸转化而来;油酸由亚油酸转化而来,其含量增加(Vukašinović et al., 2015);且生物膜中的反式油酸含量增加。生物膜中不饱和脂肪酸含量的增加有助于保证滞育逆境下生物膜的流动性和生物体内环境的稳定性。

1.2 碳水化合物

昆虫在滞育期间储存的碳水化合物主要有糖类和多元醇,如糖原、海藻糖、葡萄糖、果糖、甘油、山梨醇、甘露醇等。

1.2.1 糖类 相对于脂类物质而言,糖原是滞育昆虫更重要的营养来源,如一种斑蛾 *Zygaena trzyolii* 滞育期间脂肪含量有轻微的波动,而糖原含量降低显著(Wipking et al., 1995),且糖原与其他营养物质之间存在相互转化。研究发现,鞭角华扁叶蜂 *Chinolyda flagellicornis*、柞蚕 *Antheraea pernyi* 蛹等在滞育期间,糖原和海藻糖的含量变化趋势呈明显的“镜像关系”,二者之间存在相互转变(陆明贤等, 1992; 王满囤和李周直, 2002)。一种双翅目蝇类昆虫 *Eurosta*

solidaginis 滞育幼虫在早秋积累糖原, 随着温度的变化, 糖原逐渐转化为甘油、山梨醇等冷冻保护剂, 提高低温下昆虫的存活能力, 当低温结束后, 部分低温保护物质重新转化为糖原 (Storey and Storey, 1986)。海藻糖是昆虫的血糖, 是昆虫糖分转运的主要形式 (王荫长, 2001), 同时作为越冬昆虫的抗冻保护物质存在 (秦加敏等, 2015)。作为昆虫的血糖, 海藻糖含量维持在一个相对稳定的水平而不随温度的变化而变化; 但是作为抗冻保护剂, 昆虫体内海藻糖含量会随着温度的变化而变化。因此, 海藻糖并不被认为是营养物质的直接贮存形式。甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 冬滞育蛹经过低温驯化, 体内海藻糖含量显著增加, 耐寒性增强, 说明甘蓝夜蛾蛹在冬季通过增加体内海藻糖含量增强耐寒性 (Goto et al., 2001a)。

目前对滞育昆虫的糖醇积累主要分为两种类型: 糖原积累型和海藻糖积累型 (Hayakawa and Chino, 1982), 因昆虫种类而异。随着滞育不断深入, 滞育中红侧沟茧蜂体内糖原先增加, 之后维持在一个较高的水平不再上升; 而海藻糖则呈逐渐增加趋势, 直至滞育结束, 海藻糖含量略有下降, 表明糖原在滞育过程中起主导作用, 故滞育中红侧沟茧蜂属于糖原积累型 (李文香等, 2010)。除此之外, 地中海灯蛾 *Cymbalophora pudica* (Košťál et al., 1998)、七星瓢虫在滞育期间均积累大量糖原, 均属于糖原积累型 (任小云等, 2015)。烟蚜茧蜂在滞育期间, 体内海藻糖含量随滞育深度的增加而增加, 当滞育解除时, 海藻糖含量逐渐降低; 而糖原含量在整个滞育期间呈下降趋势, 表明烟蚜茧蜂的滞育属于海藻糖积累型 (李玉艳, 2011)。大斑芜菁、麦红吸浆虫、柞蚕蛹的滞育均属于海藻糖积累型 (陆明贤等, 1992; 仵均祥等, 2004; 朱芬等, 2008)。除糖原积累和海藻糖积累型外, 有研究发现柑橘凤蝶 *Papilio xuthus* 有另一种糖醇积累模式: 滞育期间, 糖原和海藻糖含量变化趋势一致, 且二者之间存在微弱的相互转化 (易传辉等, 2009)。

目前滞育昆虫糖类研究集中在糖原、海藻糖、总糖的变化, 部分研究针对葡萄糖、果糖等

小分子糖, 如棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 在滞育前期积累大量的葡萄糖、果糖, 可能为合成其他冷冻保护剂提供原料 (Lee, 2007; Zhang et al., 2013)。中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 滞育期间, 血淋巴中果糖、葡萄糖增加显著, 但滞育成虫经过低温驯化后, 其体内葡萄糖、果糖含量降低, 说明果糖和葡萄糖对中华通草蛉成虫滞育起作用 (郭海波, 2006)。甘蓝夜蛾冬滞育蛹在滞育后期, 体内葡萄糖含量随驯化温度的降低而升高, 说明葡萄糖与昆虫的耐寒性相关 (Goto et al., 2001a)。

1.2.2 醇类 小分子多元醇通常被认为是判断昆虫耐寒性提高的重要指标之一。在滞育昆虫中, 小分子多元醇的积累可以结合体内的自由水, 提高血淋巴、细胞等的溶质浓度, 降低过冷却点、保证生物体内环境的稳定性。

甘油的代谢重排随滞育不同阶段、驯化温度、驯化时间及寄主状态的变化而变化: 二化螟 *Chilo suppressalis* 深度滞育幼虫在 15 驯化 15 d 积累少量甘油, 相同条件下驯化 60 d 甘油积累量为 155.5 mg; 将上述驯化后的幼虫转移至 0℃, 发现经 15 驯化 15 d 后的幼虫积累的甘油量与经 15 驯化 60 d 后积累的甘油量相当 (Li et al., 2002)。在对亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 滞育和滞育解除个体的研究中发现, 滞育蛹甘油含量显著低于滞育解除个体甘油含量, 说明低温和滞育解除对甘油的增加起到积极作用, 且有氧条件有助于甘油的积累 (Goto et al., 2001b)。这可能是因为甘油的合成是耗能反应, 需要氧气促进 ATP 的合成, 因此滞育解除时昆虫呼吸速率增强, 进而促进了甘油的合成 (Goto et al., 2001b)。对于部分昆虫在滞育期间积累甘油, 可能是因为较高温度下大量合成甘油, 保证了滞育期间对甘油的需求 (Goto et al., 2001b), 如越冬 *Eurosta solidaginis* 在 15℃ 大量合成甘油, 当温度降至 0~5℃ 时, 甘油合成达到顶峰 (Storey et al., 1981)。寄主的状态也会影响昆虫体内甘油含量, 如取食滞育麻蝇蛹的丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 体内甘油含量比取食非滞育麻蝇蛹的个体甘油含量高, 且前者可在 0℃ 以下

存活时间是后者的 4~9 倍 (Rivers *et al.*, 2000)。

山梨醇、肌醇、甘露醇在不同滞育昆虫中的含量变化不同。滞育大斑芜菁血淋巴中的山梨醇含量随着滞育时间的延长呈增加趋势,而血淋巴中的甘露醇含量在整个滞育期间无明显变化(朱芬等, 2008)。对越冬期的桃小食心虫的研究发现,山梨醇在整个滞育期间并不是一直都可以检测到,仅在几个温度处理下可以检测到,如 15 45 d 和 5 15 d,推测可以凭借山梨醇的出现和消失情况定性评价桃小食心虫的滞育深度(丁惠梅, 2011)。滞育昆虫体内多元醇的含量变化随温度的降低而增加,表现出多元醇分子的抗冻保护作用。滞育鳞翅目螟蛾科昆虫 *A. comaroffi* 体内的山梨醇和肌醇含量随温度的降低而增加,在温度达到最低的 1 月份,山梨醇和肌醇的含量达到最大值;此后,山梨醇和肌醇的含量随温度的升高而降低 (Bemani *et al.*, 2012)。

1.3 氨基酸

在滞育期间,昆虫血淋巴中游离氨基酸浓度较高,一方面它们可以作为代谢的中间产物,用于滞育期间和滞育解除后昆虫的合成代谢与分解代谢,如活性蛋白的折叠、滞育后恢复发育等 (Morgan and Chippendale, 1983; Hahn and Denlinger, 2011; Denlinger *et al.*, 2012); 另一方面还可以调节昆虫血淋巴渗透压提高昆虫抗寒性。滞育昆虫一般通过积累特殊的贮藏蛋白储存氨基酸,这些蛋白在昆虫进入滞育前开始积累,在滞育期间持续合成,滞育解除时迅速消失 (Hahn and Denlinger, 2007, 2011),因而被称为滞育关联蛋白 (Diapause associated protein, DAP)。对滞育昆虫氨基酸研究较多的主要有丙氨酸、脯氨酸、丝氨酸等,它们的浓度受滞育状态、氧气、温度等影响 (Rivers *et al.*, 2000; Goto *et al.*, 2001b)。

脯氨酸与昆虫耐寒性相关 (Teets and Denlinger, 2013),在逆境下,脯氨酸分子可以插入生物膜磷脂分子中,缓解不利环境对生物膜造成的压力,保证其流动性 (Košťál *et al.*, 2011)。对果蝇 *Drosophila melanogaster* 较长时间的低温

驯化研究表明,果蝇脯氨酸含量随驯化温度的降低而升高,对果蝇耐寒性的提高有促进作用 (Košťál *et al.*, 2011)。脯氨酸可以干扰滞育昆虫体内代谢物质的积累:向滞育麻蝇饲料中添加脯氨酸,可以引发以麻蝇为寄主的滞育丽蝇蛹集金小蜂体内代谢物质发生改变,降低丽蝇蛹集金小蜂体内的产能反应,对增强丽蝇蛹集金小蜂耐寒性有促进作用 (Li *et al.*, 2014, 2015)。

丙氨酸和丝氨酸对滞育昆虫耐寒性的作用目前尚不清楚,但是丙氨酸和丝氨酸在滞育期间一般保持较高的浓度,并受滞育状态、温度等因素的影响。如将滞育亚洲玉米螟置于低温、有氧条件下,滞育螟虫体内丙氨酸含量达到最高值;但是如果在无氧条件下,无论昆虫所处的温度和滞育状态如何,昆虫体内丙氨酸均维持在一个较高的浓度 (Goto *et al.*, 2001b)。但是对于寄生滞育麻蝇蛹的丽蝇蛹集金小蜂而言,其体内丙氨酸含量较寄生非滞育麻蝇蛹的丽蝇蛹集金小蜂体内丙氨酸含量高,且前者耐寒性显著高于后者 (Rivers *et al.*, 2000); 滞育及低温驯化均能引起美国白蛾 *Hyphantria cunea* 体内丙氨酸的积累,而不积累糖类和多元醇,进一步说明丙氨酸对增强滞育昆虫的耐寒性起作用 (Li *et al.*, 2001)。滞育对部分昆虫血淋巴中色氨酸的影响较大,如亚洲玉米螟、欧洲玉米螟、二化螟等,滞育个体中的色氨酸含量显著增加,主要用于尿酸和嘌呤等体内化合物的合成 (Morgan and Chippendale, 1983; Goto *et al.*, 2001b)。

2 外源营养物质对昆虫滞育的影响

外源营养物质对昆虫滞育的影响非常复杂,可以从质量和数量两个方面影响滞育 (王伟等, 2011),如其丰度、质量、种类等可以影响昆虫对光周期的反应、昆虫进入滞育的比例、子代滞育率、滞育昆虫体内营养物质的积累、滞育昆虫的耐寒性等 (王小平等, 2004; Robich and Denlinger, 2005)。研究表明,分别取食玉米雌穗、嫩棉铃和半人工饲料食料的玉米螟幼虫对滞育诱导光反应敏感程度不同,反应敏感性表现为

取食半人工饲料的幼虫 > 取食玉米雌穗的幼虫 > 取食嫩棉铃的幼虫 (戴志一等, 2000)。取食衰老小白菜叶片的小猿叶甲 *Phaedon brassicae* 比取食幼期小白菜叶片的个体滞育率高 (王小平等, 2009)。对大猿叶虫 *Colaphellus bowringii* 食料与光周期组合的试验中发现, 食料的滞育诱导作用依赖于光周期, 取食不同食料的大猿叶虫滞育率随光周期时长的延长而升高, 随着光周期时长缩短而显著降低 (于洪春等, 2011)。丽蝇蛹集金小蜂以麻蝇 *Sarcophaga barbata* 为寄主时, 可在 8~11 h 短日照下产生较高比例的滞育幼虫; 当以红头丽蝇 *Calliphora vicina* 或新陆原伏蝇 *Protophormia terraenovae* 蛹为寄主时, 产生的子代幼虫比例较低 (Saunders *et al.*, 1970; 李玉艳等, 2010)。库蚊雌成虫在滞育期间不再以血液为食, 转而取食糖类物质 (Robich and Denlinger, 2005), 为滞育期间补充储存脂肪物质, 提高滞育期间的存活能力 (Robich and Denlinger, 2005)。对于将进入滞育的棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* 而言, 取食高脂肪含量的棉铃比取食低脂肪含量的叶片, 更能增加滞育棉红铃虫体内脂肪含量 (Clark and Chadbourne, 1962), 增加其耐寒性。

最新研究表明, 外源营养物质对滞育的影响可通过“食料-寄主-天敌”三级营养关系传递。向麻蝇饲料中人工添加丙氨酸、脯氨酸和甘油可以提高滞育麻蝇体内低温保护剂的浓度, 如甘油、海藻糖、山梨醇、肌醇等; 对上述以麻蝇为寄主的丽蝇蛹集金小蜂耐寒性、代谢产物进行研究, 发现丽蝇蛹集金小蜂滞育期间的耐寒性提高、代谢组学发生了显著变化 (Li *et al.*, 2014, 2015; 李玉艳, 2015)。

3 滞育昆虫营养物质积累、应用调控机制

昆虫滞育营养物质的积累与应用机制研究复杂多样, 研究进展较为缓慢。目前以胰岛素信号通路 (Insulin signal pathway) 的研究较为深入。胰岛素信号通路在滞育秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis*

elegans (Dauer) 和滞育果蝇中的研究比较深入。对胰岛素信号通路中的相关基因如 *daf-2* (胰岛素受体基因) 或 *age-1* (编码胰岛素信号级联放大中的 PI3 激酶催化受体) 的突变研究发现, 可以适当减弱胰岛素信号通路的表达, 使线虫的寿命延长 1~2 倍 (Mcelwee *et al.*, 2006; Fielenbach and Antebi, 2008), 并伴随体内糖、脂代谢途径的改变 (Mcelwee *et al.*, 2006)。叉头转录因子 (Fork-head transcription factor, FOXO) 位于胰岛素信号通路的下游, 与胰岛素呈现出“拮抗效应”, 对滞育昆虫营养物质的积累起重要作用。应用 RNA 干扰 (RNA interference, RNAi) 技术沉默非滞育库蚊的胰岛素受体基因的表达, 库蚊卵泡发育停止, 进入与滞育相似的状态; 当沉默滞育个体 FOXO 的表达时发现, 库蚊寿命缩短, 且不能积累滞育所需的充足的脂肪 (Sim and Denlinger, 2008); 在滞育七星瓢虫中, FOXO 表达显著上调, 促进了滞育期间的脂类物质的积累 (Qi *et al.*, 2015)。此外, 胰岛素信号通路的表达可能受到保幼激素和蜕皮激素调控 (Hahn and Denlinger, 2011)。进一步研究发现, 在滞育秀丽隐杆线虫中 TGF- β (Transforming growth factor beta-1, TGF- β) 信号通路中相关基因的表达对胰岛素信号通路造成影响, 二者相互影响, 进而影响秀丽隐杆线虫的寿命、滞育、代谢等 (Narasimhan *et al.*, 2011; Tissenbaum, 2015)。

在动员贮存脂类、碳水化合物、氨基酸等物质及维持生物体内营养平衡的过程中, 激脂激素 (Adipokinetic hormones, AKHs) 扮演了重要的角色 (Hahn and Denlinger, 2007, 2011)。其主要作用机制为, AKH 与脂肪体中 AKH 受体结合, AKH 受体引起富能物质的释放, 如脂类、碳水化合物等 (Van der Horst, 2003; Arrese and Soulages, 2010; Caers *et al.*, 2015)。AMPK (AMP-activated protein kinase, AMPK) 被描述为代谢反应的主调控因子。在生物体中, 缺乏糖分、缺氧等胁迫条件均可活化 AMPK, 通过活化下游一系列蛋白进而抑制 ATP 代谢相关途径 (糖原、脂肪酸、胆固醇等物质的合成) 并促进 ATP 合成相关途径 (糖代谢、脂肪酸氧化等)。

(Mantovani and Roy, 2011)。在滞育昆虫和滞育秀丽隐杆线虫的研究中发现, AMPK 表达上调, 促进了脂类物质的动员与氧化, 同时抑制合成代谢, 延长昆虫寿命、保证昆虫在低温环境下的存活 (Narbonne and Roy, 2008; Rider *et al.*, 2011)。因而推测 AMPK 在昆虫滞育营养物质的调控中起作用。TOR (Target of rapamycin signaling, TOR) 依赖于 cGMP 的蛋白激酶 (cGMP-dependent protein kinase, PKG) 神经肽 (Neuropeptide F, NPF) 等与昆虫的取食、营养物质积累、生长、繁殖等相关, 但在滞育昆虫中仍需进一步研究 (Hahn and Denlinger, 2011)。

4 总结

滞育昆虫对营养物质的积累贮存与转化利用, 是其对逆境胁迫的代谢适应。在昆虫滞育期间, 营养物质的转化利用尽管复杂多样, 但均为最小化、最高效地利用体内的营养物质, 降低代谢速率, 通过营养物质的积累和不同物质之间的转化, 提高滞育期间的抗逆性, 保证滞育期间昆虫的存活和滞育后期发育。由于不同种类的昆虫滞育特征不一, 其营养物质的积累、变化模式不同, 因此对昆虫滞育营养积累、转化及调控规律研究, 不宜仅凭体内生化物质的变化判断, 而需开展系统性探索。

外源营养物质对滞育的影响复杂。此前, 大量研究集中于外源营养物质对昆虫滞育的温光周期反应、滞育率影响等, 最新的研究发现, 外源营养物质可通过“食料-寄主-天敌”营养关系传递其对昆虫滞育、抗寒性的反馈效应。因此, 在研究外源营养物质对昆虫滞育的影响时, 可沿食物链拓展或与生态环境相联系, 或有更具价值的科学发现。

滞育昆虫营养物质调控机理研究方兴未艾, 但深入研究存在诸多困难, 一是相关的分子基础研究薄弱, 大量的信号通路、代谢过程尚不明确; 二是昆虫个体小且不适于基因注射、RNAi 等操作, 生物学功能验证较难展开; 三是昆虫个体间差异很大, 滞育类型复杂, 滞育特征多样化, 调

控机制因昆虫而异, 故此, 目前滞育昆虫营养物质积累机制研究尚有不少瓶颈, 主要围绕胰岛素信号通路进行, 对其他调控通路尚缺乏系统深入研究。随着研究水平的发展和大量基础性科学发展, 滞育昆虫的营养物质积累、转化和调控研究会不断深入, 必将促进昆虫滞育的理论发现和成果应用。

参考文献 (References)

- Arrese EL, Soulages JL, 2010. Insect fat body: energy, metabolism, and regulation. *Annual Review of Entomology*, 55: 207–225.
- Bemani M, Izadi H, Mahdian K, Khani A, Amin SM, 2012. Study on the physiology of diapause, cold hardiness and supercooling point of overwintering pupae of the pistachio fruit hull borer, *Arimania comaroffi*. *Journal of Insect Physiology*, 58(7): 897–902.
- Brown JJ. 1980. Haemolymph protein reserves of diapause and nondiapausing codling moth larvae, *Cydia pomonella* (L) (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Insect Physiology*, 26(7): 487–491.
- Brown JJ, Chippendale GM, 1978. Juvenile hormone and a protein associated with the larval diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 8(5): 359–367.
- Caers J, Janssen T, Van Rompay L, Broeckx V, Van Den Abbeele J, Gäde G, Schoofs L, Beets I, 2015. Characterization and pharmacological analysis of two adipokinetic hormone receptor variants of the tsetse fly, *Glossina morsitans morsitans*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 70(1): 73–84.
- Canavoso LAE, Jouni ZE, Karnas KJ, Pennington JE, Wells MA, 2001. Fat metabolism in insects. *Annual Review of Nutrition*, 21: 23–46.
- Clark EW, Chadbourne DS, 1962. A comparative study of the weight, and lipid and water content of the pink bollworm. *Annals of the Entomological Society of America*, 55(2): 225–228.
- Dai ZY, Qin QL, Yang YZ, Huang DL, 2000. The effects of some factors on the diapause induction of Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*). *Acta Ecologica Sinica*, 20(4): 620–623. [戴志一, 秦启联, 杨益众, 黄东林, 2000. 亚洲玉米螟滞育诱导外源性因子研究. 生态学报, 20(4): 620–623.]
- de Kort CAD, 1990. Mini-review Thirty-five years of diapause research with the Colorado potato beetle. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 56(1): 1–13.
- Denlinger DL, Yocum GD, Rinehart JP, 2012. Hormonal Control of Diapause // Gilbert L (ed.). *Insect Endocrinology*. Pittsburgh:

- Academic Press. 430–463.
- Ding HM, 2011. Study on dynamic changes of biochemical indices of the peachfruit moth (*Carposina sasakii* Matsumura) during diapause period. Master dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [丁惠梅, 2011. 桃小食心虫滞育期间生化指标含量的动态变化. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Ding HM, Ma G, Wu SA, Zhao F, Ma CS, 2011. A literature review on changes of small molecules of diapause insects during overwintering period. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(4): 1060–1070. [丁惠梅, 马罡, 武三安, 赵飞, 马春森, 2011. 滞育昆虫小分子含量变化研究进展. 应用昆虫学报, 48(4): 1060–1070.]
- Fielenbach N, Antebi A, 2008. *C. elegans* dauer formation and the molecular basis of plasticity. *Genes & Development*, 22(16): 2149–2165.
- Goto M, Li Y, Kayaba S, Outani S, Koichi S, 2001a. Cold hardiness in summer and winter diapause and post-diapause pupae of the cabbage armyworm, *Mamestra brassicae* L. under temperature acclimation. *Journal of Insect Physiology*, 47(7): 709–714.
- Goto M, Sekine Y, Outa H, Hujikura M, Koichi S, 2001b. Relationships between cold hardiness and diapause, and between glycerol and free amino acid contents in overwintering larvae of the oriental corn borer, *Ostrinia furnacalis*. *Journal of Insect Physiology*, 47(2): 157–165.
- Guo HB, 2006. Physiological and biochemical mechanism of adult overwintering and diapause of *Chrysoperla sinica* (Tjeder). Master dissertation. Taian: Shandong Agricultural University. [郭海波, 2006. 中华通草蛉成虫越冬与滞育的生理生化机制. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学.]
- Guo TT, Ling F, Zhang SY, Yu Y, Li LL, Xu YY, 2013. The super-cooling ability and biochemical substances in diapausing and non-diapausing larvae of *Grapholitha molesta* (Busck) (Lepidoptera: Tortricidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1514–1518. [郭婷婷, 凌飞, 张顺益, 于毅, 李丽莉, 许永玉, 2013. 梨小食心虫滞育与非滞育幼虫过冷能力与体内主要生化物质含量. 应用昆虫学报, 50(6): 1514–1518.]
- Hahn DA, Denlinger DL, 2007. Meeting the energetic demands of insect diapause: Nutrient storage and utilization. *Journal of Insect Physiology*, 53(8): 760–773.
- Hahn DA, Denlinger DL, 2011. Energetics of insect diapause. *Annual Review of Entomology*, 56: 103–121.
- Hayakawa Y, Chino H, 1982. Phosphofructokinase as a possible key enzyme regulating glycerol or trehalose accumulation in diapausing insects. *Insect Biochemistry*, 12(6): 639–642.
- Khani A, Moharramipour S, Barzegar M, Hossein N, 2007. Comparison of fatty acid composition in total lipid of diapause and non-diapause larvae of *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Insect Science*, 14(2): 125–131.
- Košťál V, 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52(2): 113–127.
- Košťál V, Korbelová J, Rozsypal J, Zahradníčková H, Cimlová J, Tomčala A, Šimek P, 2011. Long-term cold acclimation extends survival time at 0°C and modifies the metabolomic profiles of the larvae of the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *PLoS ONE*, 6(9): e25025.
- Košťál V, Sula J, Šimek P, 1998. Physiology of drought tolerance and cold hardiness of the Mediterranean tiger moth *Cymbalophora pudica* during summer diapause. *Journal of Insect Physiology*, 44(2): 165–173.
- Lee R, 2007. Rapid cold-hardening: Ecological significance and underlying mechanisms. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A Molecular & Integrative Physiology*, 146(4): S149.
- Li D, Long ZR, Wang Y, Wu JX, Xu Y, Cheng WN, 2014. Changes of total lipid and triglyceride contents in pre-diapause, diapause and post-diapause larvae and pupae of *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(5): 509–514. [李丹, 龙治任, 王越, 仵均祥, 许烨, 成卫宁, 2014. 麦红吸浆虫滞育发生和解除过程中总脂和甘油三酯含量变化. 昆虫学报, 57(5): 509–514.]
- Li WX, Guo HJ, Guo J, Yan HY, Lu ZY, Li JC, Liu XX, Zhang QW, 2010. Regular pattern of physiological and biochemical index change of *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) during diapause developing. *Journal of Hebei North University (Natural Science Edition)*, 26(2): 51–54. [李文香, 郭会婧, 郭江, 闫海燕, 路子云, 李建成, 刘小霞, 张青文, 2010. 中红侧沟茧蜂滞育生理生化指标变化规律研究. 河北北方学院学报(自然科学版), 26(2): 51–54.]
- Li YP, Goto M, Ding L, Tsumuki H, 2002. Diapause development and acclimation regulating enzymes associated with glycerol synthesis in the Shonai ecotype of the rice stem borer larva, *Chilo suppressalis* walker. *Journal of Insect Physiology*, 48(3): 303–310.
- Li YP, Goto M, Ito S, Sato Y, Sasaki K, Goto N, 2001. Physiology of diapause and cold hardiness in the overwintering pupae of the fall webworm *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. *Journal of Insect Physiology*, 47(10): 1181–1187.
- Li YY, 2011. Temperature and photoperiodic response of diapause induction and diapause physiology in *Aphidius gifuensis* Ashmead. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [李玉艳, 2011. 烟蚜茧蜂滞育诱导的温光周期反应及滞育生理研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]

- Li YY, 2015. Effects of diapause and nutritional transfer on cold tolerance of *Nasonia vitripennis* and its molecular mechanism. Doctor dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [李玉艳, 2015. 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. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Li YY, Zhang LS, Chen HY, 2010. Effect of biotic factors on diapause of parasitic wasps. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(4): 638–645. [李玉艳, 张礼生, 陈红印, 2010. 生物因子对寄生蜂滞育的影响. 昆虫知识, 47(4): 638–645.]
- Li YY, Zhang LS, Chen HY, Košťál V, Simek P, Moos M, Denlinger DL, 2015. 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. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, (63): 34–46.
- Li YY, Zhang LS, Chen HY, Wang W, Zhang J, 2013. Temperature and photoperiodic response of diapause induction in *Aphidius gifuensis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(3): 718–726. [李玉艳, 张礼生, 陈红印, 王伟, 张洁, 2013. 烟蚜茧蜂滞育诱导的温光周期反应. 应用昆虫学报, 50(3): 718–726.]
- Li YY, Zhang LS, Zhang QR, Chen HY, Denlinger DL, 2014. Host diapause status and host diets augmented with cryoprotectants enhance cold hardiness in the parasitoid *Nasonia vitripennis*. *Journal of Insect Physiology*, 70: 8–14.
- Liu Y, 2014. Studies on differential expression of diapause related proteins in the female ladybird, *Coccinella septempunctata* L. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [刘遥, 2014. 七星瓢虫雌成虫滞育相关蛋白差异表达的研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Lu MX, Yang CS, Teng XY, Zhang YC, Xu QM, 1992. Temperature and photoperiod effects of carbohydrate content dynamics in fat body and haemolymph of *Antheraea pernyi*. *Acta Entomologica Sinica*, 35(1): 1–7. [陆明贤, 杨长松, 滕秀银, 张义成, 徐启茂, 1992. 柞蚕蛹脂肪体和血淋巴中糖类含量动态的温度和光周期效应. 昆虫学报, 35(1): 1–7.]
- Mantovani J, Roy R, 2011. Re-evaluating the general(ized) roles of AMPK in cellular metabolism. *Febs Letters*, 585(7): 967–972.
- McElwee JJ, Schuster E, Blanc E, Thornton J, Gems D, 2006. Diapause-associated metabolic traits reiterated in long-lived daf-2 mutants in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Mechanisms of Ageing & Development*, 127(5): 458–472.
- Michaud MR, Denlinger DL, 2006. Oleic acid is elevated in cell membranes during rapid cold-hardening and pupal diapause in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *Journal of Insect Physiology*, 52(10): 1073–1082.
- Morgan TD, Chippendale GM, 1983. Free amino acids of the haemolymph of the southwestern corn borer and the European corn borer in relation to their diapause. *Journal of Insect Physiology*, 10(29): 735–740.
- Narasimhan SD, Kelvin Y, Ankita B, Eun-Soo K, Srivatsan P, Heidi AT, 2011. PDP-1 links the TGF- β and IIS pathways to regulate longevity, development, and metabolism. *PLoS Genetics*, 7(4): e1001377.
- Narbonne P, Roy R, 2008. *Caenorhabditis elegans* dauers need LKB1/AMPK to ration lipid reserves and ensure long-term survival. *Nature*, 457(7226): 210–214.
- Qi JM, Luo SD, He SY, Wu J, 2015. Researching in characters and functions of trehalose and trehalase in insects. *Journal of Environmental Entomology*, 37(1): 163–169. [秦加敏, 罗术东, 和绍禹, 吴杰, 2015. 昆虫海藻糖与海藻糖酶的特性及功能研究. 环境昆虫学报, 37(1): 163–169.]
- Qi XY, Zhang LS, Han YH, Ren XY, Huang J, Chen HY, 2015. De novo transcriptome sequencing and analysis of *Coccinella septempunctata* L. in non-diapause, diapause and diapause-terminated states to identify diapause-associated genes. *BMC Genomics*, 16(1): 1–16.
- Ragland GJ, Egan SP, Feder JL, Berlocher SH, Hahn DA, 2011. Developmental trajectories of gene expression reveal candidates for diapause termination: a key life-history transition in the apple maggot fly *Rhagoletis pomonella*. *Journal of Experimental Biology*, 214(23): 3948–3960.
- Ragland GJ, Fuller J, Feder JL, Hahn DA, 2009. Biphasic metabolic rate trajectory of pupal diapause termination and post-diapause development in a tephritid fly. *Journal of Insect Physiology*, 55(4): 344–350.
- Ren JL, Zhang L, Ge J, 2015. Embryonic development of diapausing eggs in *Calliptamus italicus* (L.) (Orthoptera: Catantopidae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(11): 1201–1212. [任金龙, 赵莉, 葛婧, 2015. 意大利蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段. 昆虫学报, 58(11): 1201–1212.]
- Ren XY, Zhang LS, Han YH, Liu Y, Li YY, Chen HY, 2015. Proteomic research on diapause-related proteins in the female ladybird, *Coccinella septempunctata* L. *Bulletin of Entomological Research*, 106(2): 168–174.
- Ren XY, Zhang LS, Qi XY, An T, Han YH, Chen HY, 2015. Metabolic adaption and evaluation of cold hardiness on diapausing ladybird, *Coccinella septempunctata* L. *Journal of Environmental Entomology*, 37(6): 1195–1202. [任小云, 张礼生, 齐晓阳, 安涛, 韩艳华, 陈红印, 2015. 滞育七星瓢虫的代谢适应与抗寒性评价. 环境昆虫学报, 37(6): 1195–1202.]

- Rider MH, Hussain N, Dilworth SM, Storey JM, Storey KB, 2011. AMP-activated protein kinase and metabolic regulation in cold-hardy insects. *Journal of Insect Physiology*, 57(11): 1453–1462.
- Rivers DB, Lee RE, Denlinger DL, 2000. Cold hardiness of the fly pupal parasitoid *Nasonia vitripennis* is enhanced by its host *Sarcophaga crassipalpis*. *Journal of Insect Physiology*, 46(1): 99–106.
- Robich RM, Denlinger DL, 2005. Diapause in the mosquito *Culex pipiens* evokes a metabolic switch from blood feeding to sugar gluttony. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(44): 15912–15917.
- Saunders DS, Sutton D, Jarvis RA, 1970. The effect of host species on diapause induction in *Nasonia vitripennis*. *Journal of Insect Physiology*, 16(3): 405–416.
- Sim C, Denlinger DL, 2008. Insulin signaling and FOXO regulate the overwintering diapause of the mosquito *Culex pipiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(18): 6777–6781.
- Storey KB, Storey JM, 1991. Biochemistry of cryoprotectants // Lee R (ed.). *Insects at Low Temperature*. New York: Chapman & Hall Press. 64–93.
- Storey KB, Baust JG, Storey JM, 1981. Intermediary metabolism during low temperature acclimation in the overwintering gall fly larva, *Eurosta solidaginis*. *Journal of Comparative Physiology B*, 144(2): 183–190.
- Storey JM, Storey KB, 1986. Winter survival of the gall fly larva, *Eurosta solidaginis*: Profiles of fuel reserves and cryoprotectants in a natural population. *Journal of Insect Physiology*, 32(6): 549–556.
- Sushchik NN, Yurchenko YA, Gladyshev MI, Belevich OE, Kalachova GS, Kolmakova AA, 2013. Comparison of fatty acid contents and composition in major lipid classes of larvae and adults of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from a steppe region. *Insect Science*, 20(5): 585–600.
- Teets NM, Denlinger DL, 2013. Surviving in a frozen desert: environmental stress physiology of terrestrial Antarctic arthropods. *Journal of Experimental Biology*, 217(1): 84–93.
- Tissenbaum HA, 2015. Using *C. elegans* for aging research. *Invertebrate Reproduction & Development*, 59(Sup1.): 59–63.
- Van der Horst DJ, 2003. Insect adipokinetic hormones: release and integration of flight energy metabolism. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 136(2): 217–226.
- Voss RH, Ferro DN, 1992. Population dynamics of the Colorado Potato beetle (Coleoptera :Chrysomelidae) in Western Massachusetts. *American Potato Journal*, 69(8): 473–482.
- Vukašinović EL, Pond DW, Worland MR, Kojić D, Purać J, Blagojević DP, Grubor-Lajšić G, 2013. Diapause induces changes in the composition and biophysical properties of lipids in larvae of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 165(4): 219–225.
- Vukašinović EL, Pond DW, Worland MR, Kojić D, Purać J, Popović ŽD, Grubor-Lajšić G, 2015. Diapause induces remodeling of the fatty acid composition of membrane and storage lipids in overwintering larvae of *Ostrinia nubilalis*, Hubn. (Lepidoptera: Crambidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 184: 36–43.
- Wang MQ, Li ZZ, 2002. The carbohydrate levels of the fat body and haemolymph in prepupa of sawfly *Chinolyda flagellicornis*. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 26(2): 21–23. [王满圀, 李周直, 2002. 鞭角华扁叶蜂预蛹脂肪体和血淋巴中糖类含量动态. 南京林业大学学报(自然科学版), 26(2): 21–23.]
- Wang W, 2012. Effects temperature and photoperiod on regulation of diapause and post-diapause biology in *Coccinella septempunctata*. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [王伟, 2012. 七星瓢虫滞育调控的温光周期效应及滞育后生物学研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Wang W, Zhang LS, Chen HY, Li YY, Zhang J, 2011. Research progress in diapause of the lady beetles. *Plant Protection*, 37(5): 27–33. [王伟, 张礼生, 陈红印, 李玉艳, 张洁, 2011. 瓢虫滞育的研究进展. 植物保护, 37(5): 27–33.]
- Wang XP, Xue FS, Hua A, You LS, 2004. Influences of food on insect diapause and post-diapause development. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 26(1): 10–16. [王小平, 薛芳森, 华爱, 游兰韶, 2004. 食料因子对昆虫滞育及滞育后发育的影响. 江西农业大学学报, 26(1): 10–16.]
- Wang XP, Zhou XM, Lei CL, 2009. Adaptation to aging and absence of host-plant in the brassica leaf beetle, *Phaedon brassicae*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(3): 403–407. [王小平, 周兴苗, 雷朝亮, 2009. 小猿叶甲对寄主植物衰老和缺乏的适应. 昆虫知识, 46(3): 403–407.]
- Wang YC, 2001. *Insect Biochemistry*. Beijing: Agricultural Press of China. 30–38. [王荫长, 2001. 昆虫生物化学. 北京: 中国农业出版社. 30–38.]
- Wipking W, Vtebahn M, Neumann D, 1995. Oxygen consumption, water, lipid and glycogen content of early and late diapause and non-diapause larvae of the burnet moth *Zygaena trypoli*. *Journal of Insect Physiology*, 41(1): 47–56.
- Wu GH, 2013. Studies on effects of temperature and photoperiod on diapause regulation in *Hippodamia variegata* (Goeze). Master

- dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [吴根虎, 2013. 多异瓢虫滞育调控的温光周期效应研究. 硕士学位论文论文. 南京: 南京农业大学.]
- Wu JX, Yuan F, Su L, 2004. Change of carbohydrate contents in larvae of the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) during mature and diapause stage. *Acta Entomologica Sinica*, 47(2): 178–183. [仵均祥, 袁锋, 苏丽, 2004. 麦红吸浆虫幼虫滞育期间糖类物质变化. 昆虫学报, 47(2): 178–183.]
- Yi CH, Chen XM, Shi JY, Zhou CL, 2009. Change of carbohydrate and fat contents in pupae of *Papilio xuthus* L. during diapause stage. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 22(4): 1142–1145. [易传辉, 陈晓鸣, 史军义, 周成理, 2009. 柑橘凤蝶滞育期间糖类物质和脂肪含量变化. 西南农业学报, 22(4): 1142–1145.]
- Yocum GD, Buckner JS, Fatland CL, 2011. A comparison of internal and external lipids of nondiapausing and diapause initiation phase adult Colorado potato beetles, *Leptinotarsa decemlineata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 159(3): 163–170.
- Yu HC, Wang L, Deng JJ, Xue FS, Zhang Y, 2011. Effects of different foods on diapause induction in three geographic populations of *Colaphellus bowringii*. *Plant Protection*, 37(4): 63–67. [于洪春, 王蕾, 邓佳佳, 薛芳森, 张原, 2011. 食料对大猿叶虫不同地理种群滞育诱导的影响. 植物保护, 37(4): 63–67.]
- Zhang B, Peng Y, Zhao X, Hoffmann AA, Li R, Ma C, 2015. Emergence of the overwintering generation of peach fruit moth (*Carposina sasakii*) depends on diapause and spring soil temperatures. *Journal of Insect Physiology*, 86: 32–39.
- Zhang LS, Chen HY, Li BP, 2014. Mass-rearing and Utilization of Insect Enemies. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press. 63–71. [张礼生, 陈红印, 李保平, 2014. 天敌昆虫的扩繁与应用. 北京: 中国农业科学技术出版社. 63–71.]
- Zhang Q, Lu YX, Xu WH, 2013. Proteomic and metabolomic profiles of larval hemolymph associated with diapause in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *BMC Genomics*, 14(1): 1–13.
- Zhou G, Miesfeld RL, 2009. Energy metabolism during diapause in *Culex pipiens* mosquitoes. *Journal of Insect Physiology*, 55(1): 40–46.
- Zhu F, Li H, Wang Y, Wang XP, Zhou XM, Huang W, Lei CL, 2008. Change of trehalose, glycogen and polyol contents of the diapausing larvae of *Mylabris phalerata* (Pallas) (Coleoptera: Meloidae) at different diapausing stages. *Acta Entomologica Sinica*, 51(1): 9–13. [朱芬, 李红, 王永, 王小平, 周兴苗, 黄文, 雷朝亮, 2008. 大斑芜菁滞育幼虫在滞育不同阶段体内糖类和醇类含量的变化. 昆虫学报, 51(1): 9–13.]