



滞育食蚜癭蚊主要生化物质变化规律研究^{*}

方美娟^{1**} 何晓庆¹ 刘冬¹ 宋凯¹ 张恒¹
赵颖¹ 李玉艳^{2***} 王玉波^{1***}

(1. 河北省农林科学院旱作农业研究所, 衡水 053000; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

摘要 【目的】研究食蚜癭蚊在滞育不同时期的主要生化物质变化规律, 有助于了解其代谢特点, 为深入研究其滞育生理机制提供参考。【方法】本研究测定并比较了食蚜癭蚊 *Aphidoletes aphidimyza* 非滞育个体以及滞育诱导期老熟幼虫、滞育维持期预蛹和滞育解除后成虫的鲜重、总蛋白质、总糖、糖原、海藻糖和甘油的含量。【结果】(1) 滞育诱导期老熟幼虫的鲜重和生化物质含量均显著高于非滞育个体。(2) 随着滞育预蛹发育, 海藻糖和甘油含量呈明显增高趋势, 滞育 60 d 预蛹海藻糖和甘油含量分别是非滞育预蛹的 1.80 倍和 1.73 倍。(3) 滞育解除后成虫的鲜重和海藻糖、甘油含量显著高于非滞育成虫, 而糖原含量低于非滞育成虫。(4) 随着滞育食蚜癭蚊发育, 总糖、糖原含量呈下降趋势, 总蛋白质含量由滞育诱导期至滞育维持期逐渐下降, 滞育解除后又升高, 而海藻糖和甘油含量呈现先升高后降低趋势。【结论】研究表明, 食蚜癭蚊在滞育期间积累海藻糖和甘油, 有助于提高抗逆性, 满足其滞育期间能量需求, 渡过不良环境。

关键词 食蚜癭蚊; 滞育; 生化物质

Changes in biochemical substances during the diapause of *Aphidoletes aphidimyza*

FANG Mei-Juan^{1**} HE Xiao-Qing¹ LIU Dong¹ SONG Kai¹ ZHANG Heng¹
ZHAO Ying¹ LI Yu-Yan^{2***} WANG Yu-Bo^{1***}

(1. Dryland Farming Institute, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Hengshui 053000, China;

2. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract [Objectives] To investigate changes in key biochemical substances during different stages of the diapause of *Aphidoletes aphidimyza* in order to better understand the metabolic characteristics of this species and physiological mechanism regulating diapause in insects in general. [Methods] The amount of key metabolites (total protein, total carbohydrates, glycogen, trehalose and glycerin) and fresh body weight, were measured in non-diapausing, diapausing and post-diapausing *A. aphidimyza* (diapause induced mature larvae, diapausing prepupae and post-diapause adults). [Results] (1) The fresh weight and amount of biochemical substances in diapause induced mature larvae were significantly higher than those in non-diapausing individuals. (2) Trehalose and glycerol significantly increased in diapausing prepupae; in 60 day-old diapausing prepupae these were 1.80 times and 1.73 times, respectively, the levels of these substances in non-diapausing prepupae. (3) The fresh weight, and trehalose and glycerin levels of post-diapause adults were significantly higher in those of non-diapausing adults, whereas the opposite was true for glycogen levels. (4) Total carbohydrate and glycogen levels gradually decreased with diapause stage, from diapause-induced mature larvae to post-diapause adults. Total protein content fluctuated, declining from diapause-induced mature larvae to the anaphase of diapausing prepupae, before rising in post-diapause adults. The opposite trend was observed for trehalose and glycerin. [Conclusion] These results indicate that diapausing prepupae

^{*}资助项目 Supported projects: 河北省农林科学院科技创新专项 (2022KJCXZX-HZS-6)

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

^{***}共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: lyy129@126.com; wybnky@126.com

收稿日期 Received: 2022-09-30; 接受日期 Accepted: 2023-05-08

accumulate trehalose and glycerin to meet the energy requirements of diapause, and to protect them from environmental stress.

Key words *Aphidoletes aphidimyza*; diapause; biochemical substances

滞育是昆虫和其他一些节肢动物对不良环境条件的一种适应性生理状态, 通常发生在特定的发育阶段(王方海和龚和, 1997; 王满囤和李周直, 2004; 李文香等, 2008), 受环境和遗传因素双重影响(吴孔明和郭予元, 1995; Han *et al.*, 2008; 刘丽等, 2018)。滞育一旦发生通常会持续一段时间, 并不会因为不利环境条件的解除而立即结束(Danks, 1987; 吴坤君, 2002; Košťál, 2006)。昆虫滞育是一个复杂的动态过程, 具有若干特定的生理和行为特征(徐卫华, 1999; 冯宇倩等, 2014)。明确滞育昆虫的相关特征, 可为进一步揭示昆虫滞育机制提供理论基础。

食蚜瘿蚊 *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) 属于双翅目 Diptera 瘿蚊科 Cecidomyiidae, 是蚜虫的重要捕食性天敌, 在自然条件下, 存在滞育越冬现象(Boulanger *et al.*, 2019)。食蚜瘿蚊以老熟幼虫结茧(Košťál and Havelka, 2000; Yamane *et al.*, 2012)进行滞育, 结茧幼虫也可称为预蛹(杨忠岐和王小艺, 2007; Boulanger *et al.*, 2019), 食蚜瘿蚊滞育解除后, 进行化蛹、羽化。研究表明, 影响食蚜瘿蚊滞育的主要因素为光周期和温度, 食蚜瘿蚊为长日照反应型昆虫, 其光照敏感期为结茧前整个幼虫阶段, 卵期不敏感, 当光周期和温度同时满足一定条件时即可进入滞育, 如日照时长 12.7 h、变温 16-20 °C 或者 16-25 °C 条件下, 食蚜瘿蚊可全部进入滞育(Yamane *et al.*, 2012)。目前, 关于食蚜瘿蚊滞育特性的研究主要集中于环境因子对其诱导滞育及其生物学的影响(Gilkeson and Hill, 1986a, 1986b; Miles and Bale, 1995; Košťál and Havelka, 2000, 2001; 王秀琴等, 2019), 而滞育生化机制尚不明确。故有必要对食蚜瘿蚊不同滞育时期生化物质变化进行探索。本文开展不同滞育时期食蚜瘿蚊体内总蛋白质、总糖、糖原、海藻糖和甘油的变化研究, 初步探析食蚜瘿蚊滞育个体生化特点, 解析滞育食蚜瘿蚊体内主要生化物质变化规律, 为全面深入揭示食蚜瘿蚊滞育机制提供

科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

供试昆虫: 玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* 和食蚜瘿蚊采自河北省衡水市, 在温度(25±1) °C、相对湿度 60%-80%、光周期 14L: 10D 的人工气候室中以大麦(连啤 9 号) *Hordeum vulgare* 为寄主植物饲养玉米蚜, 用玉米蚜连续饲养食蚜瘿蚊 10 代以上, 形成稳定种群。

1.2 试虫处理

1.2.1 供试虫体饲养 将大麦种子均匀撒播到育苗盘(50 cm×20 cm×12 cm)内, 放在 100 目罩笼内(75 cm×50 cm×50 cm), 定期浇水, 待麦苗长至 8-10 cm 接种玉米蚜, 接种密度 10-20 头/株, 接种 3-4 d 后所得载蚜麦苗备用。将羽化 24 h 内交配过的食蚜瘿蚊雌成虫 100-200 头放在罩笼内进行产卵。24 h 后, 将载有食蚜瘿蚊卵的麦苗分别移至非滞育条件(温度: 25 °C、光周期 14L: 10D、RH 60%-80%)和滞育条件[(温度 25 °C、光照 8L): (温度 10 °C、光照 16D)、RH 60%-80%]人工气候室中饲养(Forsberg, 1980)。本研究测定食蚜瘿蚊非滞育和滞育诱导老熟幼虫、滞育期预蛹、滞育解除后成虫 3 个虫态鲜重和主要生化物质。食蚜瘿蚊以预蛹在茧中滞育, 解除滞育后在茧内化蛹, 因蛹在茧内, 无法准确判定蛹期状态, 故本文没有对蛹期进行测定。

1.2.2 老熟幼虫 前期研究表明, 非滞育食蚜瘿蚊从卵期开始发育至第 6 至第 8 天时老熟幼虫停止取食, 滞育诱导的食蚜瘿蚊从卵期开始发育至第 11 至第 14 天时老熟幼虫停止取食。非滞育食蚜瘿蚊发育到第 6 天, 滞育诱导食蚜瘿蚊发育至第 11 天时, 将苗盘中含有老熟幼虫的大麦倒置于盛有清水的水盘上, 待老熟幼虫自行跳入水中, 24 h 后收集老熟幼虫, 将收集到的老熟幼虫装入烧杯(500 mL)中, 用吸管吸水冲洗, 反复

数次获得纯净的老熟幼虫并进行测定。

1.2.3 预蛹 将收集到的非滞育和滞育诱导的老熟幼虫分别放在圆形保鲜盒(500 mL)中贮存,具体方法参考方美娟等(2020)专利,底部用沙子保湿,铺上滤纸,用100目尼龙网和打孔盒盖(含4个直径0.5 mm透气孔)密封盒口。非滞育老熟幼虫收集后2-3 d结茧变为预蛹,本实验统一选取收集后第3天非滞育预蛹进行测定。前期研究表明,食蚜瘿蚊从卵期开始在上述1.2.1滞育条件下诱导可全部进入滞育。滞育诱导虫体结茧后第2天即为进入滞育,随即移到全黑暗恒温箱(4℃、RH 60%-80%)中贮存,选取滞育10、20、30和60 d的预蛹进行测定。

1.2.4 成虫 非滞育虫体选取羽化后24 h内食蚜瘿蚊雌成虫备用。滞育虫体先解除滞育,将滞育60天的食蚜瘿蚊转移到(温度25℃、光周期14L:10D、RH 60%-80%)恒温箱中解除滞育,挑取羽化后24 h内食蚜瘿蚊雌成虫备用。

1.3 鲜重测定

将上述1.2收集到的非滞育和滞育诱导3种虫态食蚜瘿蚊用电子天平(品牌:Sartorius,型号:CPA225D)称重。老熟幼虫用滤纸吸干表面水分后用小毛笔轻轻放在称量纸上称重;预蛹用小毛笔进行收集并称重;成虫测定时,为了防止其飞行而影响称重,将成虫装入昆虫管中放入4℃冰箱,5 min后拿出称取其鲜重。30头为一组,求得平均值计为单头重量,每个处理重复5次。

1.4 体内主要生化物质测定

取1.2非滞育和滞育诱导的3种虫态食蚜瘿蚊各30头称其重量,测定每毫克体重含有总蛋白质、总糖、糖原、海藻糖和甘油含量。

1.4.1 总蛋白质含量测定 食蚜瘿蚊总蛋白质含量采用蛋白测定试剂盒(南京建成生物工程研究所)测定,按照说明书步骤进行操作,用分光光度计(品牌型号:ThermoFisher Evolution 201)测定OD₅₉₅值,每个处理重复5次。

1.4.2 糖类测定 参考李玉艳(2011)和宋菁菁等(2017)方法对食蚜瘿蚊体内总糖、糖原及海藻糖含量进行测定。采用蒽酮法进行测定,加入

相应的缓冲液或提取液,按照所测定物质的试剂盒(苏州科铭生物技术有限公司)说明书步骤进行操作,记录吸光值,每个处理重复5次。

1.4.3 甘油测定 甘油测定参考刘倩等(2017)方法,取不同处理的食蚜瘿蚊,研磨后加蒸馏水离心制作上清液。每个玻璃试管中先加入甘油氧化剂进行氧化,再加入甘油显色剂,置于60℃水浴锅中加热15 min显色,流水冷却。测定其OD₄₂₀值,每个处理重复5次。

1.5 数据处理

用Excel 2007软件和SPSS 19.0软件进行数据统计分析。分析前,先用Shapiro-Wilk检验方法进行正态检验,经检验数据均符合正态分布($P>0.05$)。采用独立样本 T 检验法比较滞育诱导期老熟幼虫、滞育解除后成虫与非滞育食蚜瘿蚊之间的差异;不同发育阶段差异显著性分析采用单因素方差分析法,采用Duncan氏新复极差法进行多重比较。所有数据以平均数±标准差(mean±SD)表示。

2 结果与分析

2.1 鲜重比较

如图1所示,滞育诱导期食蚜瘿蚊老熟幼虫的鲜重为(18.12±1.27) mg/头,显著高于非滞育个体(12.92±1.16) mg/头($t=6.77$, $P<0.01$)。滞育解除后成虫的鲜重显著高于非滞育成虫[滞育解除:(7.10±0.21) mg/头;非滞育:(6.00±0.47) mg/头, $t=4.78$, $P<0.01$]。随滞育维持期延长,滞育预蛹的鲜重逐渐下降。

2.2 总蛋白质含量比较

滞育诱导老熟幼虫总蛋白质含量显著高于非滞育老熟幼虫[滞育诱导:(5.18±0.65) μg/mg;非滞育:(4.02±0.38) μg/mg, $t=3.46$, $P<0.01$]。解除滞育的成虫总蛋白质含量与非滞育成虫差异不显著[滞育解除:(4.85±0.53) μg/mg;非滞育:(4.19±1.19) μg/mg, $t=1.11$, $P>0.05$]。非滞育食蚜瘿蚊不同发育阶段总蛋白质含量差异不显著($F=0.10$, $P=0.91$)。滞育诱导期老熟幼虫和滞

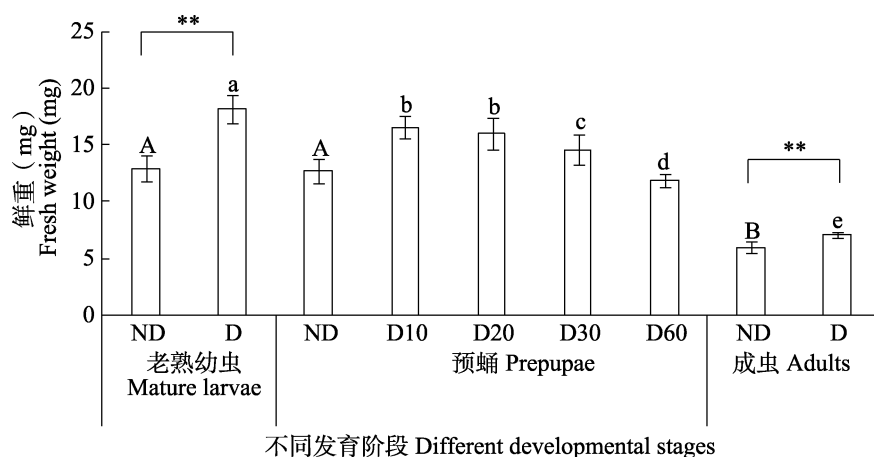


图 1 食蚜瘿蚊非滞育与滞育个体鲜重

Fig. 1 Fresh weight in nondiapause and diapause *Aphidoletes aphidimyza*

图中数值为平均值±标准差。“ND”和“D”分别表示非滞育和滞育个体。柱上标有大写字母不同表示不同发育阶段非滞育虫体之间的差异显著，不同小写字母不同表示滞育虫体之间的差异显著 ($P < 0.05$ ，显著性比较采用 One-way ANOVA，多重比较采用 Duncan 氏新复极差法)。滞育诱导期老熟幼虫和滞育解除后成虫滞育和非滞育个体之间比较采用独立样本 T 检验法，“*”和“**”分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。下图同。

Data in all figures are presented as mean±SD. “ND” and “D” mean nondiapause and diapause *Aphidoletes aphidimyza*, respectively. Different capital and lowercase letters above bars indicate significant differences of nondiapause and diapause individuals in different developmental stages, respectively ($P < 0.05$, One-way ANOVA followed with Duncan’s new multiple range test). * and ** mean significant differences at 0.05 and 0.01 level, respectively (Independent-samples T -test) between nondiapause and diapause individuals in diapause-induced mature larvae and diapause-terminated adults. The same below.

育 10 d 预蛹总蛋白质含量较高，滞育 60 d 预蛹总蛋白质含量下降，滞育解除后成虫的总蛋白质含量升高 ($F=10.09$, $P < 0.01$) (图 2)。

2.3 总糖含量比较

滞育诱导老熟幼虫总糖含量显著高于非滞育老熟幼虫[滞育诱导: (8.47 ± 0.98) $\mu\text{g}/\text{mg}$; 非滞育: (5.99 ± 0.46) $\mu\text{g}/\text{mg}$, $t=5.14$, $P < 0.01$]。解除

滞育后成虫的总糖含量与非滞育成虫差异不显著[滞育解除: (3.98 ± 0.63) $\mu\text{g}/\text{mg}$; 非滞育: (3.12 ± 0.98) $\mu\text{g}/\text{mg}$, $t=1.11$, $P > 0.05$]。非滞育食蚜瘿蚊老熟幼虫和预蛹总糖含量差异不显著，成虫含量下降 ($F=14.22$, $P < 0.01$)。滞育诱导期老熟幼虫和滞育 10 d 预蛹之间总糖含量差异不明显，随着滞育虫体发育，总糖含量下降明显 ($F=16.63$, $P < 0.01$) (图 3)。

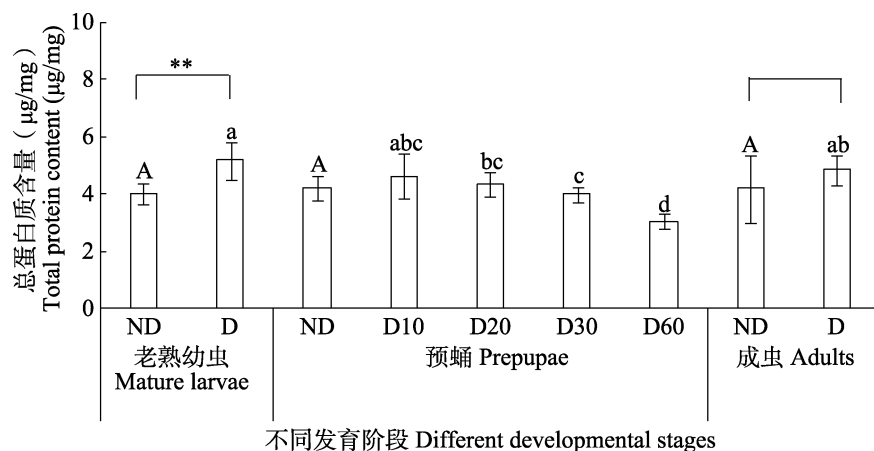


图 2 食蚜瘿蚊非滞育与滞育个体总蛋白质含量

Fig. 2 Total protein content in nondiapause and diapause *Aphidoletes aphidimyza*

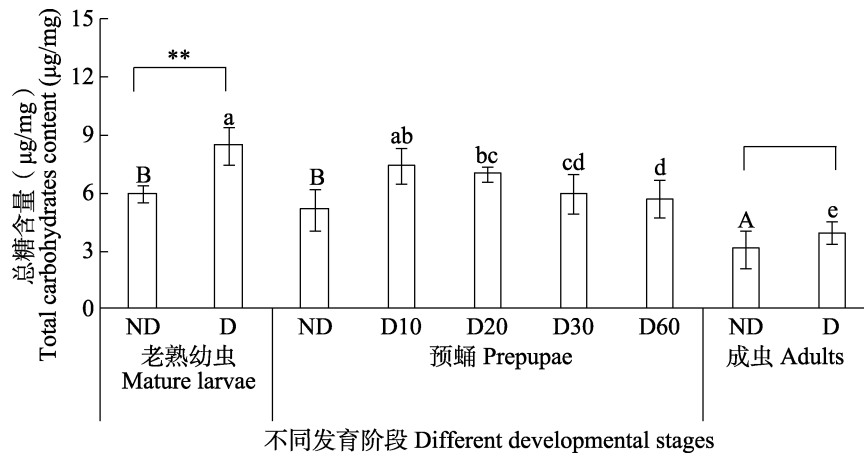


图 3 食蚜瘿蚊非滞育与滞育个体总糖含量

Fig. 3 Total carbohydrates content in nondiapause and diapause *Aphidoletes aphidimyza*

2.4 糖原含量比较

滞育诱导老熟幼虫糖原含量显著高于非滞育老熟幼虫[滞育诱导: $(4.45 \pm 0.14) \mu\text{g/mg}$; 非滞育: $(3.45 \pm 0.11) \mu\text{g/mg}$, $t=5.54$, $P<0.01$]。解除滞育后成虫糖原含量显著低于非滞育成虫[滞育解除: $(0.93 \pm 0.28) \mu\text{g/mg}$; 非滞育: $(1.81 \pm 0.60) \mu\text{g/mg}$, $t=2.99$, $P<0.05$]。非滞育食蚜瘿蚊在老熟幼虫和预蛹阶段糖原含量差异不明显, 成虫阶段含量下降 ($F=18.65$, $P<0.01$)。滞育诱导的食蚜瘿蚊在不同的发育阶段糖原含量呈明显下降趋势, 滞育诱导期糖原含量最高, 滞育解除后最低 ($F=72.50$, $P<0.01$) (图 4)。

2.5 海藻糖含量比较

滞育诱导老熟幼虫和成虫海藻糖含量显著

高于非滞育个体[老熟幼虫: 滞育诱导 $(1.77 \pm 0.50) \mu\text{g/mg}$; 非滞育 $(1.10 \pm 0.16) \mu\text{g/mg}$, $t=2.86$, $P<0.05$; 成虫: 滞育解除 $(2.67 \pm 0.34) \mu\text{g/mg}$; 非滞育 $(1.29 \pm 0.23) \mu\text{g/mg}$, $t=7.58$, $P<0.01$]。非滞育食蚜瘿蚊海藻糖含量呈现先升高后降低趋势 ($F=14.62$, $P<0.01$)。食蚜瘿蚊在滞育诱导期老熟幼虫和滞育 10 d 海藻糖差异不显著, 随着滞育发育, 海藻糖含量显著增高, 滞育 60 d 预蛹海藻糖含量最高, 是非滞育预蛹的 1.8 倍, 滞育解除后成虫含量降低 ($F=22.86$, $P<0.01$) (图 5)。

2.6 甘油含量比较

滞育诱导老熟幼虫和滞育解除后成虫甘油含量显著高于非滞育个体[老熟幼虫: 滞育诱导 $(4.00 \pm 0.15) \mu\text{g/mg}$, 非滞育 $(2.76 \pm 0.53) \mu\text{g/mg}$,

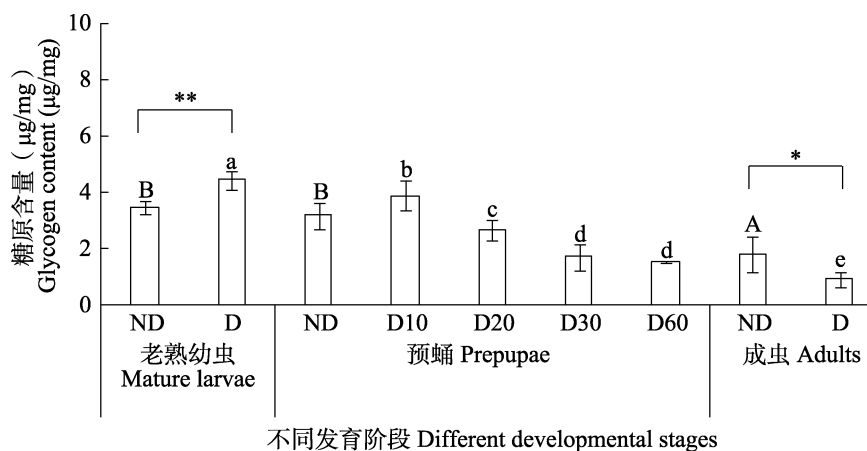


图 4 食蚜瘿蚊非滞育与滞育个体糖原含量

Fig. 4 Glycogen content in nondiapause and diapause *Aphidoletes aphidimyza*

$t=5.03$, $P<0.01$; 成虫: 滞育解除(3.14 ± 0.20) $\mu\text{g}/\text{mg}$, 非滞育(2.04 ± 0.29) $\mu\text{g}/\text{mg}$, $t=7.03$, $P<0.01$]。滞育预蛹甘油含量随着滞育时间延长逐渐增加 ($F=7.81$, $P<0.05$), 60 d 时达到 4.52 $\mu\text{g}/\text{mg}$, 是非滞育预蛹的 1.73 倍。非滞育食蚜瘿蚊在不

同的发育阶段甘油含量差异不显著 ($F=1.79$, $P=0.21$)。食蚜瘿蚊滞育诱导期甘油含量较低, 随着滞育发育, 滞育 60 d 时甘油含量显著增高, 是非滞育预蛹的 1.78 倍, 滞育解除后降低 ($F=7.88$, $P<0.01$) (图 6)。

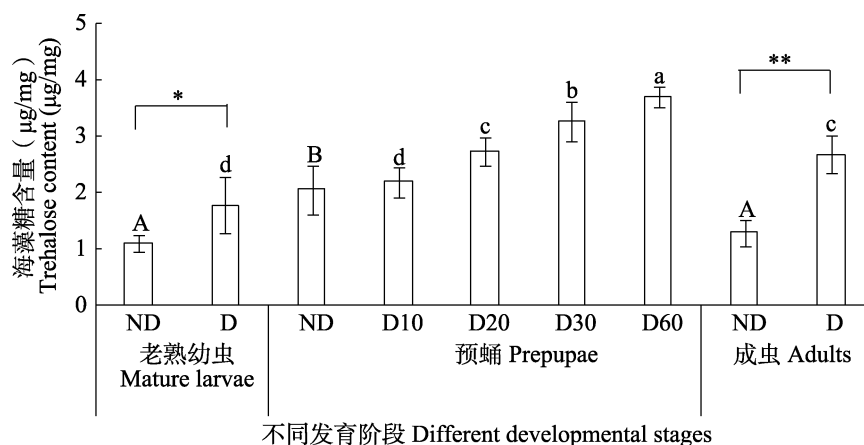


图 5 食蚜瘿蚊非滞育与滞育个体海藻糖含量

Fig. 5 Trehalose content in nondiapause and diapause *Aphidoletes aphidimyza*

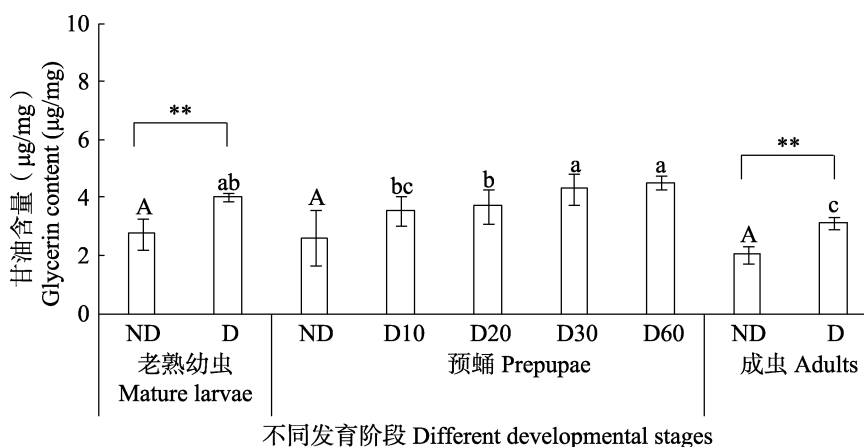


图 6 食蚜瘿蚊非滞育与滞育个体甘油含量

Fig. 6 Glycerin content in nondiapause and diapause *Aphidoletes aphidimyza*

3 讨论

许多昆虫在进入滞育诱导期和滞育初期积累蛋白质、糖类和甘油等生化物质, 以满足其在滞育期间的能量代谢和滞育解除后个体发育的需求 (Denlinger *et al.*, 2012; 任小云等, 2016)。体重是反映滞育昆虫营养物质积累的一个重要指标, 通常情况下, 滞育个体体重显著高于非滞育个体 (Gadenne *et al.*, 1997; Hahna and Denlinger,

2007), 例如粉茎螟 *Sesamia nonagrioides* 滞育蛹 (滞育: 202.8 mg/头, 非滞育: 168.1 mg/头) (Fantinou *et al.*, 1996), 丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 滞育 10 d 幼虫与非滞育幼虫差异显著 (李玉艳, 2015)。据文献报道, 一些昆虫滞育前幼虫体重与后期滞育率紧密相关。黄星天牛 *Psacothaea hilaris* 体重高于 690 mg 时, 100% 个体可进入滞育, 体重 600 mg 时, 50% 个体进入滞育, 低于 540 mg 时, 不能滞育 (Munyiri *et al.*, 2004)。蛋白质能提高滞育昆虫的耐低温能力

(Denlinger *et al.*, 2005), 通常昆虫会在进入滞育前和滞育初期进行积累。如小麦吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana* 幼虫滞育前蛋白质含量高于非滞育幼虫(成卫宁等, 2008), 丽草蛉 *Chrysopa formosa* 滞育 1 日龄预蛹(王曼姿等, 2020)、烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* 滞育蛹蛋白含量均高于非滞育个体(高玉红, 2005)。糖类为昆虫滞育期间重要产能物质, 并可以增强昆虫耐寒性(于彩虹等, 2008), 通常在滞育前期进行积累, 例如滞育二化螟 *Chilo suppressalis* 幼虫、烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 和东亚小花蝽 *Orius sauteri* 总糖含量均高于非滞育个体; 滞育烟蚜茧蜂糖原含量是非滞育个体含量的 1.44 倍(张拥军, 2007; 李玉艳, 2011; 吕兵等, 2020), 滞育东亚小花蝽和大斑芜菁 *Mylabris phalerate* 海藻糖含量高于非滞育个体(朱芬等, 2008; 吕兵等, 2020)。研究表明糖原可被转化代谢产生能量和低温保护分子(Zhai *et al.*, 2016), 海藻糖具有提高过冷却能力和保护细胞的功能(李玉艳, 2015)。甘油是一种防冻剂, 它的合成是越冬昆虫抵御环境(特别是低温)影响的一种机制(Baust, 1982)。例如大斑芜菁和麻蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 在滞育期间积累大量甘油, 其含量显著高于非滞育个体(Denlinger and Lee, 2010)。本研究表明, 食蚜瘿蚊滞育诱导期老熟幼虫鲜重、总蛋白质、总糖、糖原、海藻糖和甘油含量均显著高于非滞育老熟幼虫, 说明食蚜瘿蚊与多数昆虫一样, 在滞育前需储备大量的蛋白质、总糖、糖原、海藻糖和甘油等营养物质, 以满足滞育期间的营养和代谢需求, 并增强其耐低温能力。

在昆虫滞育期间, 体重、蛋白质、总糖和甘油含量呈规律性变化。体重随滞育时间延长而降低, 如玉米蛀茎害虫 *Busseola fusca* 和 *Chilo partellus* 滞育期间体重分别以每周 8.7 mg 和 4.6 mg 的速度降低(Rami, 1991)。七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 滞育成虫、大草蛉 *Chrysopa pallens* 和丽草蛉 *Chrysopa formosa* 滞育预蛹在滞育期间蛋白质含量逐渐降低(于令媛等, 2012; 任小云等, 2015; 王曼姿等, 2020)。总糖含量随滞育时间延长而呈下降趋势, 如灰飞虱

Laodelphax striatellus 滞育期间 3 龄若虫总糖含量最高, 4 龄若虫次之, 5 龄时降至最低(宋菁菁等, 2017)。甘油通常在昆虫滞育期间随发育的推进而逐渐升高, 解除滞育后降低, 例如滞育烟蚜茧蜂甘油含量由 4 龄中期 5.26 $\mu\text{g}/\text{mg}$ 显著升高至 4 龄末期的 6.45 $\mu\text{g}/\text{mg}$, 而解除滞育后蛹的甘油含量显著下降(李玉艳, 2011)。本研究表明, 食蚜瘿蚊随滞育诱导老熟幼虫、滞育预蛹和滞育解除后成虫发育, 总糖和糖原含量逐渐降低, 总蛋白质含量呈滞育诱导期积累、滞育维持后期下降、解除滞育后升高的变化趋势, 而甘油含量在滞育期间升高、解除滞育后成虫降低。由此推断, 甘油在昆虫滞育期间发挥低温保护作用, 从而提高昆虫耐寒性。

滞育昆虫糖分积累可分为两种类型: 一类为糖原积累型, 另一类为海藻糖积累型(Hayakawa and Chino, 1982)。中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 体内的海藻糖含量降低而糖原的含量升高, 属于糖原积累型(陈珍珍等, 2013)。与之相反, 菜粉蝶 *Pieris rapae* 和烟蚜茧蜂滞育期间累积海藻糖, 属于海藻糖积累型(孙德旭和陆明贤, 1989; 李玉艳, 2011)。本研究表明, 食蚜瘿蚊在滞育期间糖原含量逐渐降低, 而海藻糖含量逐渐升高。据此推测, 食蚜瘿蚊滞育可能属于海藻糖积累型。

参考文献 (References)

- Baust JG, 1982. Environmental triggers to cold hardening. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 73(4): 563–570.
- Boulanger FX, Jandricic S, Bolckmans K, Wckers FL, Pekas A, 2019. Optimizing aphid biocontrol with the predator *Aphidoletes aphidimyza*, based on biology and ecology. *Pest Management Science*, 75(6): 1479–1493.
- Cheng WN, Li YP, Li JJ, Li XL, Wu JX, Wang HL, 2008. Protein contents and electrophoresis patterns of the pre-diapause, diapause and post-diapause larvae in the wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* Gehin. *Acta Phytophylacica Sinica*, 35(2): 155–159. [成卫宁, 李怡萍, 李建军, 李修炼, 仵均祥, 王洪亮, 2008. 小麦吸浆虫滞育前后和滞育期蛋白质含量及其电泳分析. 植物保护学报, 35(2): 155–159.]
- Chen ZZ, Zhao N, Yin XC, Zhang F, Xu YY, 2013. Physiological and biochemical changes in naturally overwintering adults of *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae) during diapause

- termination under two different photoperiods. *Acta Entomologica Sinica*, 56(2): 120–130. [陈珍珍, 赵楠, 印象初, 张帆, 许永玉, 2013. 中华通草蛉自然越冬成虫在两种光周期下滞育解除过程中的生理生化变化. *昆虫学报*, 56(2): 120–130.]
- Danks HV, 1987. Insect dormancy: An ecological perspective. *Biological Survey of Canada*, 33(3): 114–122.
- Denlinger DL, Lee RE, 2010. *Low Temperature Biology of Insects*. Cambridge: Cambridge University Press. 390.
- Denlinger DL, Yocum GD, Rinehart JP, 2005. Hormonal control of diapause//Gilert LI, Iatrou K, Gli S (eds.). *Comprehensive Insect Molecular Science*. Amsterdam: Elsevier. 615–650.
- Denlinger DL, Yocum GD, Rinehart JP, 2012. Hormonal control of diapause//Gilbert L(ed.). *Insect endocrinology*. London: Elsevier. 430–463.
- Fang MJ, Wang YB, He XQ, Liu D, Song K, Pang JZ, Guo AQ, 2020. A method of obtaining pure pupae of *Aphidoletes aphidimyza*. China Invention Patent, 201810812283.8. [方美娟, 王玉波, 何晓庆, 刘冬, 宋凯, 庞建周, 郭安强, 2020. 一种获得食蚜瘿蚊纯蛹的方法. 国家发明专利, 201810812283.8.]
- Fantinou AA, Tsitsipis JA, Karandinos MG, 1996. Effects of short and long-day photoperiods on growth and development of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 25(6): 1337–1343.
- Feng YQ, Wang JL, Zong SX, 2014. Review of insects overwintering stages and cold- resistance strategies. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 30(9): 22–25. [冯宇倩, 王锦林, 宗世祥, 2014. 昆虫越冬虫态及耐寒策略概述. *中国农学通报*, 30(9): 22–25.]
- Forsberg A, 1980. Possibilities of using the diapause of *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Diptera: Cecidomyiidae) in its mass production. *Bulletin Srop*, 3(3): 35–39.
- Gadenne C, Dufour MC, Rossignol F, B é card JM, Couillaud F, 1997. Occurrence of non-stationary larval moults during diapause in the corn-stalk borer, *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*, 43(5): 425–431.
- Gao YY, 2005. Studies on the physiological and biochemical mechanism of diapause pupae of oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta*. Master dissertation. Zhengzhou: Henan Agricultural University. [高玉红, 2005. 烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* 越冬滞育蛹的生理生化特性研究. 硕士学位论文. 郑州: 河南农业大学.]
- Gilkeson LA, Hill SB, 1986a. Diapause prevention in *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) by low-intensity light. *Environmental Entomology*, 15(5): 1067–1069.
- Gilkeson LA, Hill SB, 1986b. Genetic selection for and evaluation of nondiapause lines of predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae). *Canadian Entomologist*, 118(9): 869–879.
- Hahna DA, Denlinger DL, 2007. Meeting the energetic demands of insect diapause: Nutrient storage and utilization. *Journal of Insect Physiology*, 53(8): 760–773.
- Han RD, Gan YL, Kong XH, Ge F, 2008. Physiological and endocrine differences between diapausing and non-diapausing larvae of the pine caterpillar *Dendrolimus tabulaeformis* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Zoological Studies*, 47(1): 96–102.
- 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.
- Košťál V, 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52(2): 113–127.
- Košťál V, Havelka J, 2000. Diapausing larvae of the midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) survive at subzero temperatures in a supercooled state but tolerate freezing if inoculated by external ice. *European Journal of Entomology*, 97(3): 433–436.
- Košťál V, Havelka J, 2001. Low-temperature storage and cold hardiness in two populations of the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza*, differing in diapause intensity. *Physiological Entomology*, 26(4): 320–328.
- Liu L, Li LL, Li C, Ouyang F, Yu Y, Zheng L, Ye BH, Men XY, Zhang SC, 2018. The super-cooling ability and biochemical substances of post-diapause *Osmia excavata* Alfken. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(6): 984–993. [刘丽, 李丽莉, 李超, 欧阳芳, 于毅, 郑礼, 叶宝华, 门兴元, 张思聪, 2018. 凹唇壁蜂滞育后阶段过冷却能力及生化物质动态变化. *应用昆虫学报*, 55(6): 984–993.]
- Liu Q, Chen H, Zhai YF, Lai SG, Gao HH, Yu Y, 2017. Effects of three kinds of fungi on physiological indexes of *Drosophila suzukii*. *Shandong Agricultural Science*, 49(5): 102–104, 107. [刘倩, 陈浩, 翟一凡, 来守国, 高欢欢, 于毅, 2017. 三种真菌对斑翅果蝇生理指标的影响. *山东农业科学*, 49(5): 102–104, 107.]
- Li WX, Li JC, Lu ZY, Liu XX, Zhang QW, 2008. Critical photoperiod and sensitive stage of diapause induction in *Microplitis mediator* (Haliday) (Hymenoptera : Braconidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(6): 635–639. [李文香, 李建成, 路子云, 刘小侠, 张青文, 2008. 中红侧沟茧蜂滞育临界光周期和敏感光照虫态的测定. *昆虫学报*, 51(6): 635–639.]
- 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. Doctoral 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.]
- L ü B, Sun M, Zhai YF, Zheng L, Chen H, 2020. Changes of cold tolerance and biochemical substances in diapause and post-diapause *Orius sauteri*. *Chinese Journal of Biological Control*,

- 36(6): 885–890. [吕兵, 孙猛, 翟一凡, 郑礼, 陈浩, 2020. 东亚小花蝽滞育前后耐寒能力及体内生化物质变化. 中国生物防治学报, 36(6): 885–890.]
- Miles JE, Bale JS, 1995. Analysis of chilling injury in the biological control agent *Aphidoletes aphidimyza*. *Cryobiology*, 32(5): 436–443.
- Munyiri FN, Shintani Y, Ishikawa Y, 2004. Evidence for the presence of a threshold weight for entering diapause in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris*. *Journal of Insect Physiology*, 50(4): 295–301.
- Rami K, 1991. Effect of diapause on development and reproduction of the stem borers *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 84(6): 1677–1680.
- Ren XY, Qi XY, An T, Han YH, Chen HY, Zhang LS, 2016. Research on the accumulation, transformation and regulation of nutrients in diapause insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(4): 685–695. [任小云, 齐晓阳, 安涛, 韩艳华, 陈红印, 张礼生, 2016. 滞育昆虫营养物质的积累、转化与调控. 应用昆虫学报, 53(4): 685–695.]
- 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.]
- Song JJ, Zhu WC, Lin KJ, Wang GR, 2017. The impact of diapause on physiological and biochemical characteristics of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *Journal of Plant Protection*, 44(2): 312–317. [宋菁菁, 朱文超, 林克剑, 王桂荣, 2017. 滞育对灰飞虱生理生化特性的影响. 植物保护学报, 44(2): 312–317.]
- Sun DX, Lu MX, 1989. Carbohydrate metabolism of the cabbage white butterfly (*Pieris rapae* L.) during diapause. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 20(3): 300–306. [孙德旭, 陆明贤, 1989. 菜粉蝶滞育期的糖类代谢. 沈阳农业大学学报, 20(3): 300–306.]
- Wang FH, Gong H, 1997. Advances of researches on diapause hormone. *Natural Enemies of Insects*, 19(2): 88–92. [王方海, 龚和, 1997. 滞育激素的研究进展. 昆虫天敌, 19(2): 88–92.]
- Wang MQ, Li ZZ, 2004. The research advance of insect diapause. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 28(1): 71–76. [王满囤, 李周直, 2004. 昆虫滞育的研究进展. 南京林业大学学报(自然科学版), 28(1): 71–76.]
- Wang MZ, Li YY, Gao F, Liu MY, Zhang HZ, Xu C, Zang LS, Zhang LS, 2020. Physiochemical changes in diapause prepupae of the green lacewing *Chrysopa formosa*. *Chinese Journal of Biological Control*, 36(1): 31–39. [王曼姿, 李玉艳, 高飞, 刘梦姚, 张洪志, 徐琨, 臧连生, 张礼生, 2020. 丽草蛉滞育预蛹的重要生化物质变化分析. 中国生物防治学报, 36(1): 31–39.]
- Wang XQ, Wang XY, Yu XF, Huang CY, Shen XY, Yang XC, Yang MF, 2019. Morphological ontogeny of *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(4): 832–839. [王秀琴, 王小彦, 于晓飞, 黄纯杨, 申修贤, 杨先才, 杨茂发, 2019. 食蚜瘿蚊全虫形态记述. 应用昆虫学报, 56(4): 832–839.]
- Wu KJ, 2002. A consideration about dormancy in relation to diapause in insects. *Entomological Knowledge*, 39(2): 154–160. [吴坤君, 2002. 关于昆虫休眠和滞育的关系之浅见. 昆虫知识, 39(2): 154–160.]
- Wu KM, Guo YY, 1995. Inducing factors of pupal diapause in *Helicoverpa armigera*. *Acta Phytophylacica Sinica*, 22(4): 331–336. [吴孔明, 郭予元, 1995. 棉铃虫滞育的诱导因素研究. 植物保护学报, 22(4): 331–336.]
- Xu WH, 1999. Advances in insect diapaus. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(1): 100–107. [徐卫华, 1999. 昆虫滞育的研究进展. 昆虫知识, 42(1): 100–107.]
- Yamane M, Yano E, Matsumoto Y, Yoshioka S, Kawai T, Toyonishi H, Nakamura T, 2012. Effect of photoperiod and temperature on the induction of diapause in a Japanese strain of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Applied Entomology and Zoology*, 47(1): 17–26.
- Yang ZQ, Wang XY, 2007. Notes on insect prepupa. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(6): 3. [杨忠岐, 王小艺, 2007. 谈谈昆虫的预蛹. 昆虫知识, 44(6): 3.]
- Yu CH, Lu D, Lin RH, Wang XJ, Jiang H, Zhao F, 2008. Trehalose—the blood sugar in insects. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(5): 832–837. [于彩虹, 卢丹, 林荣华, 王晓军, 姜辉, 赵飞, 2008. 海藻糖—昆虫的血糖. 昆虫知识, 45(5): 832–837.]
- Yu LY, Shi AJ, Zheng FQ, Lu H, Zhang F, Xu YY, 2012. Seasonal changes in the cold hardiness of *Chrysopa pallens* (Rambur) prepupa. *Scientia Agricultura Sinica*, 45(9): 1723–1730. [于令媛, 时爱菊, 郑方强, 卢虹, 张帆, 许永玉, 2012. 大草蛉预蛹耐寒性的季节性变化. 中国农业科学, 45(9): 1723–1730.]
- Zhai YF, Lin QC, Zhang JP, Zhang F, Zheng L, Yu Y, 2016. Adult reproductive diapause in *Drosophila suzukii* females. *Journal of Pest Science*, 89(3): 679–688.
- Zhang YJ, 2007. Studies on the cold hardiness and mechanism of over wintering larva of *Chilo Suppersalis* (Walker). Master dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [张拥军, 2007. 二化螟越冬幼虫耐寒性及其机理研究. 硕士学位论文, 武汉: 华中农业大学.]
- 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.]