

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2014.06.26

寄生蜂调控半翅目害虫粉虱和蚜虫生理机制的研究进展

王颖颖^{1,2}, 李 飞², 王 甦¹, 张 帆^{1*}

(1. 北京市农林科学院, 植物保护环境保护研究所, 北京 100097;

2. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095)

摘要: 半翅目粉虱和蚜虫是农业上两类最重要的害虫之一, 可为害多种农作物、蔬菜、经济作物等, 并在全球范围内对农业生产造成严重的经济损失。寄生蜂作为一类种类繁多、寄生率高且对环境无威胁的天敌昆虫, 在以生物防治为主的粉虱、蚜虫的绿色防控中发挥了极为重要的控害作用。近年来, 随着对寄生蜂研究的不断深入, 人们更加迫切了解寄生蜂对寄主的作用机制。目前, 对以果蝇为代表的模式物种以及鳞翅目昆虫及其寄生蜂的研究较为完善, 而对其他目害虫寄生蜂的调控机制认识较少。文章以半翅目害虫粉虱、蚜虫和其寄生蜂为研究对象, 从免疫系统、生长发育以及能量代谢 3 个方面对寄生蜂调控寄主的生理机制进行了综述, 以期对半翅目害虫的寄生蜂研究提供一定的建议和参考。

关键词: 寄生蜂; 粉虱; 蚜虫; 生理机制

中图分类号: Q968.1; S476

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2014) 06-1033-07

Review of recent studies of physiological mechanisms of parasitoid manipulation on whiteflies and aphids of Hemipteran

WANG Ying-Ying^{1,2}, LI Fei², WANG Su¹, ZHANG Fan^{1*} (1. Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China; 2. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The families of whitefly and aphid are identified as one of the most important agricultural pests of Hemiptera, which could attack various agricultural productions, vegetables and cash crops and cause severe economic losses in worldwide. As a kind of natural enemies which have great varieties, high parasitism rate and no threat to environment, parasitoids play an important role in biological control of whiteflies and aphids. With the rapid progress of research on parasitic wasps, the regulation mechanism of parasitic wasps need be understood more thoroughly. So far, the studies about parasitoids of *Drosophila* or other model species and lepidopteron are relative depth compared with other order's insects. Given this, we focus on whiteflies, aphids and their parasitoids. This paper presents a brief overview of the recently progress about the physiological mechanism of parasitoids in regulating hosts which contains the immune system, development and energy metabolism. The purpose is to reveal the current status of research, providing some suggestions for future research on the parasitoids of Hemiptera's pests.

Key words: parasitoid; whitefly; aphid; physiological mechanism

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目 (2013CB127600); 北京市农林科学院科技创新能力建设专项 (KJCX20140101); 北京市科技计划项目 (D141100000914000)

作者简介: 王颖颖, 女, 1989 年生, 汉族, 硕士, 研究方向为昆虫生理生化与分子生物学

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: zlf6131@263.net

半翅目昆虫大多数为植食性,可为害农作物、果树、蔬菜或林木等,对农林生产造成很大的危害。粉虱和蚜虫是其中两类为害最大的刺吸式口器昆虫,不仅吸食植物汁液、分泌蜜露影响光合作用,而且能够传播多种病毒(罗晨等,2000)。寄生蜂是膜翅目中特殊的种类,可有效寄生多种农业害虫且与环境相容,在害虫生物防治中的作用越来越受到人们的关注。

国内外对寄生蜂的研究最早开始于19世纪中期,最初集中在研究生物学特性上。直至1970年,Fisher & Ganesalingham (1970) 研究发现寄生蜂寄生能够影响寄主体内血淋巴的成分。自此,寄生蜂与寄主互作关系的研究引起了广泛关注。近年来,国内外对寄生蜂与寄主在形态上的协同进化、生物学特性上的相互适应、化学通讯及协同进化关系、生理上相互防御和调控的机理以及系统发育比较等方面的研究取得了很大进展(陈学新等,2000)。然而,随着现代分子生物学及第二代测序技术的迅速发展,更多研究开始从分子乃至大规模基因水平揭示寄生蜂与寄主之间相互防御及调控机理,旨在为提高寄生性天敌在生物防治中的应用和开发害虫防治新途径提供理论依据和方法指导。但迄今为止,关于寄生蜂与寄主间相互防御和调控机理的研究大部分是以膜翅目细腰亚目的姬蜂科 Ichneumonidae 和茧蜂科 Braconidae 及其鳞翅目和双翅目寄主昆虫为对象,而对其他科目的天敌、寄主昆虫研究则相对较少(朱家颖等,2008)。

不同种类的寄生蜂,因其寄生因子、产卵部位、寄生时期等的不同,导致其对寄主的调控机制也有所不同。开展多种寄生蜂对多种寄主昆虫的研究,不仅有助于明确寄生蜂的调控机制,而且可以具体研制用于防治不同害虫的生物或广谱杀虫剂。本文以半翅目粉虱、蚜虫和其寄生蜂为对象,对目前的研究现状加以概述。这对指导寄生蜂的人工饲养以及开发以寄生蜂毒液或其他寄生因子为主要成分的生物型杀虫剂具有重要的理论和实践价值,也为探索半翅目害虫寄生蜂的调控机制研究提供一定的建议和参考。

1 寄生蜂的种类

截至目前,世界范围内粉虱的寄生蜂种类至少已达74种。占比例最大的为蚜小蜂科

Aphelinidae,包括恩蚜小蜂属 *Encarsia* 47种,桠角蚜小蜂属 *Eretmocerus* 24种。此外,广腹小蜂科 Platygasteridae 埃寇细蜂属 *Amitus* 2种,姬小蜂科 Eulophidae 新姬小蜂属 *Neochrysocharis* 1种(王继红等,2011)。孟祥锋等(2006)报道的烟粉虱寄生蜂种类还包括跳小蜂科 Encyrtidae 棒小蜂属 *Signiphara* 2种,阔柄跳小蜂属 *Metaphycus* 1种。在这些寄生蜂中,研究较多的种类主要集中在恩蚜小蜂属和桠角蚜小蜂属。如丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* Gahan、浅黄恩蚜小蜂 *Encarsia sophia* Girault & Dodd、双斑恩蚜小蜂 *Encarsia bimaculata* Heraty 以及海氏桠角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati* Zolnerowich & Rose 和蒙氏桠角蚜小蜂 *Eretmocerus mundus* Mercet 等。目前,丽蚜小蜂已进入商业化生产(Gerling *et al.*, 2001),并取得了很好的成效。

蚜虫的寄生蜂分为初寄生蜂和重寄生蜂2类。其中初寄生蜂400多种,隶属2科,即蚜茧蜂科 Aphididae 和蚜小蜂科 Aphelinidae。重寄生蜂33种,隶属5科,分别是金小蜂科 Pteromalidae、跳小蜂科 Encyrtidae、姬小蜂科 Eulophidae、大痣细蜂科 Megaspilidae 和瘿蜂科 Cynipidae(柴正群等,2008)。蚜茧蜂科因其种类多且寄生率高,是消灭蚜虫的强大主力军。目前国内外在蚜茧蜂的研究方面已作了很多工作,其中也涉及对寄主生理机制的研究。

2 寄生蜂对寄主的调控机制

2.1 寄生蜂对寄主免疫系统的调控

与脊椎动物不同的是,无脊椎动物仅受先天免疫的保护而缺乏获得性免疫(Hoffmann, 2003)。昆虫利用这套独特的免疫系统来抵抗外来物质的入侵,这种防御机制一般由细胞免疫和体液免疫两大部分组成。寄生蜂若要成功寄生并在寄主体内完成发育过程,首先必须攻克寄主的免疫屏障。现已明确,昆虫依靠毒液(venom)、多分DNA病毒(polydnavirus, PDV)、卵巢蛋白(ovarian proteins, OP)、畸形细胞(teratocyte)、类病毒颗粒(virus like particle, VLP)、类病毒纤丝(virus like filament, VLF)及其分泌蛋白(teratocyte secretory proteins, TSP)等寄生因子抑制寄主的免疫反应(Asgari, 2006)。目前的研究结果表明PDV病毒仅存在于姬蜂、茧蜂科中,而

在粉虱类害虫的寄生蜂中尚未发现 (Furihata *et al.*, 2014)。虽然在一些恩蚜小蜂属的寄生蜂中观察到畸形细胞的存在, 但在丽蚜小蜂及浅黄恩蚜小蜂中并未发现, 也无其他属寄生蜂中是否存在的相关报道 (周国辉等, 2012)。相比之下, 毒液是存在于所有寄生蜂中一类重要的寄生因子。通常情况下, 寄生蜂毒液的作用方式有 2 种。外寄生蜂的毒液作用于神经系统, 目的是调控寄主的行为 (Libersat *et al.*, 2009)。如一些膜翅目寄生蜂毒液中的神经毒质, 能通过改变依赖电压的钠离子通道的细胞分裂素而影响寄主神经与肌肉突触传递烟碱的兴奋性 (潘健等, 2004)。内寄生蜂的毒液一般无麻痹作用, 通常与其他寄生因子协同作用。目前, 很多研究都致力于分析寄生蜂毒液的成分以便为生物源农药的开发提供依据。Nguye 等 (2013) 和 Colinet 等 (2014) 对蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 的毒液成分进行了分析, 证明其主要成分为 γ -谷氨酰转肽酶。Nguye 等 (2013) 除了发现蚜茧蜂毒液的主要成分为 γ -谷氨酰转肽酶外, 还在成熟蜂卵的表面发现了一种烯醇酶, 推测它们可能在调控寄主免疫反应的过程中起着重要作用。

2.1.1 细胞免疫

细胞免疫是昆虫免疫系统中的重要组成部分。生物体主要通过浆细胞 (plasmacyte)、粒细胞 (granulocytes) 和拟绦色细胞 (oencytoids) 等将外来异物进行吞噬 (phagocytosis)、集结 (nodulation) 和包囊 (encapsulation) (Hillyer *et al.*, 2002)。其中, 吞噬和集结作用主要针对的是单细胞或小型病原物, 而寄生蜂卵这种较大的异源物则主要通过包囊作用被窒息杀死。参与包囊作用的血细胞种类并不完全相同, 鳞翅目昆虫主要依靠粒细胞和浆细胞, 而果蝇则依靠叶状细胞 (lamellocyte) (Schmidt *et al.*, 2001; Vass *et al.*, 2001)。

通过长期的协同进化, 寄生蜂产生一套反防御策略来攻克寄主的免疫系统。它们利用寄生因子巧妙地改变寄主血细胞的数量和比例, 诱导细胞裂解和凋亡, 同时抑制血细胞的延展和粘附能力, 最终削弱包囊能力, 逃避攻击 (Stettler *et al.*, 1998)。研究表明, 来自匙胸瘦蜂 *Leptopilina boulardi* 毒液的一种 P4 蛋白可以改变果蝇 *Drosophila* 血细胞的数量和特性, 并能调控某种类似于 *collier* 基因的表达 (Crozatier *et al.*, 2004;

Labrosse *et al.*, 2005)。Schlenke 等 (2007) 还发现, 黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 被寄生后控制血细胞增殖的两种基因表达水平提高了。鳞翅目昆虫的相关研究也证实了寄生蜂对细胞免疫的调控作用。蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum* 的毒液可有效降低菜粉蝶 *Pieris rapae* 粒细胞和浆细胞的包囊能力 (张倩倩等, 2011)。微红盘绒茧蜂 *Cotesia rubecula* 毒液中的钙网蛋白 (calreticulin) 可抑制寄主血细胞的延展 (Zhang *et al.*, 2006)。然而, 相关研究目前在半翅目害虫粉虱和蚜虫中还鲜有报道。并不是每种寄主昆虫均对蜂卵具有包囊作用, 与寄主遗传距离越远, 种系差距越大的外来入侵物越容易被识别和包囊 (Lackie, 1988)。粉虱和蚜虫的血细胞是否都能包囊寄生蜂卵还有待进一步探讨。

2.1.2 体液免疫

除细胞免疫外, 体液免疫在保护生物体免受外源物侵染的过程中也发挥重要作用。常见的三种重要免疫因子是抗菌肽 (antimicrobial peptides, AMPs)、酚氧化酶 (phenoloxidase, PO) 和溶菌酶 (lysozyme)。当生物体受到细菌、真菌等病原微生物侵染或寄生蜂寄生时, 体内抗菌肽和溶菌酶会快速生成。如, 蒙氏紫角蚜小蜂幼虫穿刺进入烟粉虱体内后, 寄主 Knottin 基因转录水平显著提高以抵御寄生 (Mahadav *et al.*, 2008)。基因芯片技术显示, 果蝇被寄生后 *dome*、*hop*、*nec* 和 *TI* 等参与 Toll 通路和 JAK/STAT 通路的基因发生差异表达 (Wertheim *et al.*, 2005)。Toll 和 JAK/STAT 通路是昆虫体内常见的免疫信号通路, 由一系列信号因子关联组成, 除此之外还有 Imd 和 JNK 两种信号通路。昆虫的信号通路能诱导抗菌肽、防御素 (Defensin) 等效应因子产生, 但必须在特异性识别病原相关分子模式蛋白参与下才能被激活 (徐学清等, 2006)。由于每条通路内部都有不同的激活方式, 可独立运转, 通路之间也可相互协作, 因此, 要找到作用于昆虫免疫通路的靶标相当困难, 还需投入更多工作。

寄生蜂破坏寄主体液免疫过程一般通过抑制血淋巴黑化反应实现。黑化反应是一个复杂的级联反应, 有很多丝氨酸蛋白酶参与。酚氧化酶是该级联反应的最终产物, 可将酪氨酸、多巴和多巴胺等物质氧化成黑色素, 包裹并杀死蜂卵。寄生蜂可调节与黑化反应有关基因的转录水平。冯从经等 (2004) 将寄生蜂毒液注入到亚洲玉米螟

Ostrinia furnacalis Guenee 体内,发现寄主体内酚氧化酶活性被显著抑制。果蝇、云杉色卷蛾 *Choristoneura fumiferana* 被寄生后体内酚氧化酶基因的转录水平均发生差异表达 (Werthein *et al.*, 2005; Doucet *et al.*, 2008)。Mahadav 等 (2008) 将被蒙氏桨角蚜小蜂寄生后的烟粉虱进行转录组测序,发现寄主丝氨酸蛋白酶抑制剂 (Serpine) 基因被抑制表达,减少了黑化反应发生 (Mahadav *et al.*, 2008)。此外, Mahadav 等和 Oliver 等 (2003) 还发现寄生蜂寄生粉虱和蚜虫会导致寄主体内共生菌 (Symbiotic bacteria) 发生增殖,而寄生蜂的羽化率相对减少,表明共生菌可以增强寄主对寄生蜂的抵抗力。

2.2 寄生蜂对寄主生长发育的调控

为了更好地完成整个发育过程,寄生蜂会对寄主的发育进行调控。调控方式主要包括抑制寄主发育或促进寄主早熟变态。但无论是哪种方式,最终目的都是使寄生蜂和寄主保持同步发育。对于丽蚜小蜂来说,无论寄生哪个龄期的烟粉虱若虫,在寄主未蜕皮进入最大龄期之前,寄生蜂幼虫都不会发育到 3 龄 (Hu *et al.*, 2002)。Pennacchio 等 (1995) 用放射免疫测定法对豌豆长管蚜 *Acyrtosiphon pisum* Harris 高龄幼虫的蜕皮激素滴度进行测定,发现寄生组滴度明显升高,表明蚜茧蜂 *Aphidius ervi* Haliday 促进了寄主的早熟变态。钱明惠等 (2006) 利用反向高效液相色谱法 (RP-HPLC) 对被双斑恩蚜小蜂寄生后的烟粉虱体内保幼激素和 20-羟基蜕皮酮的滴度进行了测定,结果发现被寄生的烟粉虱高龄若虫保幼激素滴度显著提高,而 20-羟基蜕皮酮的滴度则显著下降。此外,天蛾绒茧蜂 *Apanteles congregates* Say 寄生烟草天蛾 *Manduca sexta* 后抑制了保幼激素酯酶活性,使得寄主血淋巴中保幼激素含量很高。上述研究说明这两种蜂抑制了寄主发育过程。除了对寄主的内分泌进行调控外,寄生蜂还会调节寄主体内营养物质含量。日本柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus japonicus* Ashmead 寄生黑豆蚜 *Aphis craccivora* Koch 后,寄主体内游离氨基酸总浓度升高,而血淋巴中蛋白质和海藻糖浓度则明显降低 (甘明等, 2003)。被烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* Ashmead 寄生的烟蚜 *Myzus persicae* Sulzer 体内总蛋白质浓度和可溶性糖浓度均低于对照,而甘油酯含量现增加后降低 (刘金文等, 2011)。豌豆长管蚜被蚜茧蜂寄生后体内血淋巴中甘油酯和蛋白质

含量显著高于正常组 (Pennacchio *et al.*, 1995)。此外,李敏等 (2013) 对烟粉虱 4 龄若虫的蛋白质含量进行检测,发现寄生组蛋白质含量在寄生后 24 h 和 72 h 显著低于对照。芳基贮存蛋白 (Arylphorin) 是昆虫变态过程中的储存蛋白。烟蚜夜蛾 *Heliothis virescens* 幼虫被藏红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* 寄生后芳基贮存蛋白转录水平显著降低,延缓发育 (Dong *et al.*, 1996)。以上研究表明寄生蜂通过改变寄主体内营养物质及激素水平,在保证自身营养需求的情况下对寄主的发育进度进行了调控。

2.3 寄生蜂对寄主能量代谢的调控

能量代谢是生物体获取能量、维持正常生命活动的途径。肌肉活动、环境温度等是影响能量代谢的常见因素,而各种环境胁迫也会促使生物体能量代谢速率发生变化。三羧酸循环是糖类、脂类、氨基酸的最终代谢通路,也是生物体获取能量的主要方式。研究结果表明,高温、低氧会抑制昆虫体内参与三羧酸循环的酶的活动或阻碍控制酶合成的基因表达 (An *et al.*, 2009; Ahn *et al.*, 2013)。七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 滞育过程中苹果酸脱氢酶和异柠檬酸脱氢酶基因分别出现上、下调表达,以保证低能量代谢 (刘遥, 2014)。一种茧蜂科寄生蜂 *Toxoneuron nigriceps* 在胚胎发育期间,寄主体内涉及三羧酸循环的氨基酸水平发生变化 (Consoli & Vinson, 2004)。Visser 等 (2010) 对 24 个寄生蜂物种进行了脂肪水平的检测,结果发现其中 18 种都缺乏脂肪合成能力,且被检测的大部分膜翅目寄生蜂均无法进行脂肪积累。目前尚未有报道证明粉虱、蚜虫的寄生蜂也缺少脂肪合成途径,但有研究表明,喂食蜂蜜水的丽蚜小蜂与未饲喂蜂蜜水的丽蚜小蜂相比,前者对温室白粉虱的寄生率、致死率以及产卵速度均显著高于后者 (王青等, 1992)。上述研究从一定程度上证明寄生蜂可调控寄主能量代谢,但目前该方面的报道并不多,还有待进一步地研究和证明。

3 展望

半翅目害虫个体小、繁殖快、种群数量大、寄主范围广且对化学药剂易产生抗性,对农作物、蔬菜、果树、花卉等都有很大的危害。寄生蜂作为天敌生物防治中的优势作用物,有着良好的应

用前景。截至现在,国内外对粉虱、蚜虫及其寄生蜂间互作机制的研究主要集中在生物学特性、化学通讯、系统发育及控害评价等方面 (Chen *et al.*, 2013; Pang *et al.*, 2011), 而对生理机制的研究相对较少, 涉及分子水平的研究更是十分稀缺。研究寄生蜂调控寄主的分子机制不仅可以进一步了解昆虫的生命活动本质, 而且能够拓展寄生蜂的应用领域, 从种群的田间释放到寄生因子的提取制药, 为农业生产服务。目前, 仅明确寄生蜂可调控粉虱、蚜虫的发育过程, 但对二者自身免疫防御策略以及寄生蜂对免疫的反调控机制认识尚不完善, 相关报道也有限。此外, 涉及能量代谢的研究多以昆虫缺氧、滞育为背景, 而鲜有研究寄生蜂对寄主能量代谢的影响。寄主昆虫被寄生后呼吸速率如何改变, 机体产能增强还是减弱, 这些方面都有待进一步探讨研究。

此前寄生蜂调控寄主的分子机制研究大多仅涉及单个或少数几个基因 (Williams *et al.*, 2006)。随着组学技术的进步, 人们开始更加关注寄生行为导致的大批量发生差异表达的基因和仅在寄生后出现表达或沉默的基因。近些年来, 大规模基因测序手段越来越多地被应用到对寄生蜂调控寄主分子机制的研究当中 (Etebari *et al.*, 2011; Tang *et al.*, 2014)。在3种金小蜂的基因组测序完成后, 寄生蜂和寄主相互作用的研究已经进入了功能基因组时代 (林哲等, 2013)。基因表达谱、功能基因组学和蛋白质组学等手段的利用将帮助人们更加全面、深入地了解寄生蜂调控寄主的分子机制, 对害虫进行广谱生物防治综合策略的制定提供重要的参考。

参考文献 (References)

Asgari S. Venom proteins from polydnavirus – producing endoparasitoidsh: Their role in host – parasite interactions [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2006, 61 (3): 146 – 156.

Assaf M, Dan G, Yuval G, *et al.* Parasitization by the wasp *Eretmocerus mundus* induces transcription of genes related to immune response and symbiotic bacteria proliferation in the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. *BMC Genomics*, 2008, 9: 342.

Ahn JE, Zhou X, Scot ED, *et al.* Insight into Hypoxia tolerance in cowpea bruchid: metabolic repression and heat shock protein regulation via Hypoxia – inducible factor 1 [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8: e57267.

BertanneV, Cecile LL, Frank JB, *et al.* Loss of lipid synthesis as an evolutionary consequence of a parasitic lifestyle [J]. *PNAS*, 2010, 107 (19): 8677 – 8682.

Chen XX, He JH, Shi ZH, *et al.* Research Overview of Interaction on Parasitoids and Their Host Insects. Chinese Entomology towards the 21st Century [M], 2000, 242 – 246. 陈学新, 何俊华, 施祖华, 等. 寄生蜂与寄主昆虫相互关系研究概述. 走向二十一世纪的中国昆虫学 [M], 2000, 242 – 246.

Chen TH, Li M, Wang JH, *et al.* Vulnerability window for laying male eggs and superparasitism in producing female offspring of *Encarsia sophia* on *Bemisia tabaci* B biotype [J]. *Biocontrol*, 2013, 58 (1): 27 – 36.

Chai ZQ, Liao QP, Zhu JQ, *et al.* Research situation on aphid hyperparasitoids [J]. *Tropical Agricultural Science & Technology*, 2008, 31 (3): 47 – 52. 柴正群, 廖启平, 朱建青, 等. 蚜虫重寄生蜂研究概况 [J]. 热带农业科技, 2008, 31 (3): 47 – 52.

Crozatier M, Ubeda JM, Vincent A, *et al.* Cellular immune response to parasitization in *Drosophila* requires the EBF orthologue collier [J]. *PLoS Biology*, 2004, 2 (8): 1107 – 1113.

Consoli FL, Vinson SB. Host regulation and the embryonic development of the endoparasitoid *Toxoneuron nigriceps* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology B – Biochemistry & Molecular Biology*, 2004, 137 (4): 463 – 473.

Doucet D, Beliveau C, Dowling A, *et al.* Prophenoeloxidases 1 and 2 from the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*: molecular cloning and assessment of transcriptional regulation by a polydnavirus [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2008, 67 (4): 188 – 201.

Dominique C, Caroline A, Emeline D, *et al.* Identification of the main venom protein components of *Aphidius ervi*, a parasitoid wasp of the aphid model *Acyrtosiphon pisum* [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 342.

Dong K, Zhang DQ, Dahlman DL. Down – regulation of juvenile hormone esterase and arylphorin production in *Heliothis virescens* larvae parasitized by *Microplitis croceipes* [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1996, 32 (2): 237 – 248.

Frederic L, Antonia D, Ram G. Manipulation of host behavior by parasitic insects and insect parasites [J]. *Annual Review of Entomology*, 2009, 54: 189 – 207.

Fisher RC, Ganesalingham VK. Changes in the composition of host haemolymph after attack by an insect parasitoid [J]. *Nature*, 1970, 227: 191 – 192.

Feng CJ, Qiu HG, Qiu ZL, *et al.* Effects of parasitism by *Macrocentrus cingulum* Brischke (Hymenoptera: Braconidae) on the activity of phenoloxidase in larvae of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* Guenee (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47 (3): 298 – 304. 冯从经, 邱鸿贵, 邱中良, 等. 腰带长体茧蜂寄生对亚洲玉米螟幼虫体内酚氧化酶活性的影响 [J]. 昆虫学报, 2004, 47 (3): 298 – 304.

Gan M, Miao XX, Ding DC. Biochemical and metabolic alterations in *Aphis craccivora* Koch parasitized by *Lysiphlebus japonicas* Ashmead [J]. *Acta Phytopylacica Sinica*, 2003, 30 (3): 255 – 260. 甘明, 苗雪霞, 丁德诚. 日本柄瘤蚜茧蜂的寄生对黑豆蚜生化代谢的影响 [J]. 植物保护学报, 2003, 30 (3): 255 –

260]

- Gerling D, Alomaro, Arno J. Biological control of *Bemisia tabaci* using predators and parasitoids [J]. *Crop Protection*, 2001, 20 (9): 779 – 799.
- Hoffmann JA. The immune response of *Drosophila* [J]. *Nature*, 2003, 426 (6962): 33 – 38.
- Hillyer JF, Christensen BM. Characterization of hemocytes from the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* [J]. *Histochemistry and Cell Biology*, 2002, 117 (5): 431 – 440.
- Hu JS, Gelman DB, Blackburn MB. Growth and development of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) in the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae): effect of host age [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2002, 49: 125 – 136.
- Kerry MO, Jacob AR, Nancy AM, et al. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps [J]. *PNAS*, 2003, 100 (4): 1803 – 1807.
- Kayvan E, Robin WP, David S, et al. Deep sequencing – based transcriptome analysis of *Plutella xylostella* larvae parasitized by *Diadegma semiclausum* [J]. *BMC Genomics*, 2011, 12: 446.
- Lackie AM. Haemocyte behavior [J]. *Advances in Insect Physiology*, 1988, 21: 85 – 178.
- Li M. Effect of Parasitization by *Encarsia sophia* Girault and Dodd on Enzyme Activities and Nutrient Contents of *Bemisia tabaci* Gennadius nymphs [D]. *Nanjing Agricultural University*, 2013, 1 – 45. [李敏. 浅黄恩蚜小蜂寄生对烟粉虱三种保护酶活性及营养物质含量的影响 [D]. 南京农业大学, 2013, 1 – 45]
- Liu Y. Research of Differentially Expressed of Diapause – related Proteins of *Coccinella septempunctata* female adult [D]. 2014, 1 – 79. [刘遥. 七星瓢虫雌成虫滞育相关蛋白差异表达的研究 [D]. 中国农业科学院, 2014, 1 – 79]
- Lin Z, Li JC, Lu ZY, et al. Immune aspects of interactions between parasitoid wasps and hosts [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2013, 50 (5): 1203 – 1210. [林哲, 李建成, 路子云, 等. 基于组学的寄生蜂与寄主免疫的相互作用 [J]. 应用昆虫学报, 2013, 50 (5): 1203 – 1210]
- Labrosse C, Stasiak K, Lesobre J, et al. A RhoGAP protein as a main immune suppressive factor in the *Leptopilina boulardi* (Hymenoptera, Figitidae) – *Drosophila melanogaster* interaction [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2005, 35 (2): 93 – 103.
- Liu JW, Yan XJ, Cong B. Regulation of *Aphidius gifuensis* teratocytes to physiological metabolism of Aphis [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27 (9): 368 – 371. [刘金文, 颜秀娟, 丛斌. 烟蚜茧蜂畸形细胞对寄主生理代谢的调控 [J]. 中国农学通报, 2011, 27 (9): 368 – 371]
- Luo C, Zhang ZL. Research overview of *Bemisia tabaci* (Gennadius) [J]. *Beijing Agricultural Sciences* (Suppl.), 2000: 4 – 13. [罗晨, 张芝利. 烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 研究概述 [J]. 北京农业科学, 2000 (增): 4 – 13.
- Michael BB, Dale BG, Hu JS. Co – Development of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae): a histological examination [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2002, 51: 13 – 26.
- Meng XF, He JH, Liu SS, et al. Parasitoids of *Bemisia tabaci* and their use as biological control agents [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2006, 22 (3): 174 – 179. [孟祥锋, 何俊华, 刘树生, 等. 烟粉虱的寄生蜂及其应用 [J]. 中国生物防治, 2006, 22 (3): 174 – 179]
- Nguyen TTA, Isabelle M, Conrad C, et al. Early presence of an enolase in the ovipositioninjecta of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* analyzed with chitosan beads as artificial hosts [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2013, 59 (1): 11 – 18.
- Nguyen TTA, Michaud D, Cloutier C. A proteomic analysis of the aphid *Macrosiphum euphorbiae* under heat and radiation stress [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, 39 (1): 20 – 30.
- Otto S, Uli T, Mike S. Innate immunity and its evasion and suppression by hymenopteran endoparasitoids [J]. *BioEssays*, 2001, 23 (4): 344 – 351.
- Pan J, Yu H, Chen XX, et al. An outline of the study on venom of parasitic wasps [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2004, 20 (3): 150 – 155. [潘健, 余虹, 陈学新, 等. 寄生蜂毒液的研究概况 [J]. 中国生物防治, 2004, 20 (3): 150 – 155]
- Pennacchio F, Digilio MC, Tremblay E. Biochemical and metabolic alterations in *Acyrtosiphon pisum* parasitized by *Aphidius ervi* [J]. *Insect Biochemistry and Physiology*, 1995, 30: 351 – 367.
- Qian MH, Ren SX, Hu QB. Effects of endoparasitism by *Encarsia bimaculata* on the titers of juvenile hormones and 20 – hydroxyecdysone in *Bemisia tabaci* nymphs [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2006, 49 (4): 568 – 573. [钱明惠, 任顺祥, 胡琼波. 双斑恩蚜小蜂寄生对烟粉虱体内保幼激素和 20 – 羟基蜕皮酮含量的影响 [J]. 昆虫学报, 2006, 49 (4): 568 – 573]
- Shunsuke, Kohjiro T, Masasuke R, et al. Immuno-evasive protein (IEP) – containing surface layer covering polydnavirus particles is essential for viral infection [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2014, 115: 26 – 32.
- Schlenke TA, Morales J, Govind S, et al. Contrasting infection strategies in generalist and specialist wasp parasitoids of *Drosophila melanogaster* [J]. *PLoS Pathogens*, 2007, 3 (10): 1486 – 1501.
- Shuting P, Wang L, Hou YH, et al. Interspecific interference competition between *Encarsia formosa* and *Encarsia Sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae) in parasitizing *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) on five tomato varieties [J]. *Insect Science*, 2011, 18 (1): 92 – 100.
- Stettler P, Trenczek T, Wyler T, et al. Overview of parasitism associated effects on host haemocytes in larval parasitoids and comparison with effects of the egg – larval parasitoid *Chelonus inanitus* on host *Spodoptera littoralis* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44 (9): 817 – 831.
- Tang BZ, Chen J, Hou YM, et al. Transcriptome immune analysis of the invasive beetle *Octodonta nipae* (Maulik) (Coleoptera: Chrysomelidae) parasitized by *Tetrastichus brontispae* Ferriere (Hymenoptera:

- Eulophidae] . *PLoS ONE*, 2014, 9: e91482.
- Vass E, Nappi AJ. Fruit fly immunity [J]. *BioEssays*, 2001, 51: 529 – 535.
- Wertheim B, Kraaijeveld AR, Schuster E, *et al.* Genome – wide gene expression in response to parasitoid attack in *Drosophila* [J]. *Genome Biology*, 2005, 6 (11): R94.
- Williams MJ, Wiklund ML, Wikman S *et al.* Rac1 signalling in the *Drosophila* larval cellular immune response [J]. *Journal of Cell Science*, 2006, 119 (10): 2015 – 2024.
- Wang Q, Wang LP, Yan YH. Enhancing host parasitization of *Encarsia formosa* [Hym: Aphelinidae] by feeding the adults with honey solution [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 1992, 8 (2): 64 – 67. [汪青, 王丽平, 严毓骅. 喂饲蜂蜜水对丽蚜小蜂成蜂产卵寄生能力的影响 [J]. *生物防治通报*, 1992, 8 (2): 64 – 67]
- Wang JH, Zhang F, Li YX. Diversity of species and reproductive mode of *bemisia tabaci* parasitoids [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2011, 27 (1): 115 – 123. [王继红, 张帆, 李元喜. 烟粉虱寄生蜂种类及繁殖方式多样性 [J]. *中国生物防治学报*, 2011, 27 (1): 115 – 123]
- Xu XQ, Lai R. Advances in studies of insect immunity signalling pathways [J]. *Life Science Research*, 2006, 10 (1): 7 – 11.
- 除学清, 赖仞. 昆虫先天性免疫信号通路研究进展 [J]. *生命科学研究*, 2006, 10 (1): 7 – 11]
- Zhou GH, Chen LN, Li WF. Brief discription of action mechanism of whiteflies and parasitoids of Aphelinidae [J]. *Technology and Industry*, 2012, 24 – 25. [周国辉, 陈玲娜, 李伟丰. 浅述粉虱类害虫与蚜小蜂科寄生蜂间的作用机理 [J]. *科技与产业*, 2012, 24 – 25]
- Zhang GM, Schmidt O, Asgari S. A calreticulin – like protein from endoparasitoid venom fluid is involved in host hemocyte inactivation [J]. *Developmental and Comparative Immunology*, 2006, 30 (9): 756 – 764.
- Zhang QQ, Wang F, Fang Q, *et al.* In vitro cellular responses of *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) hemocytes and the effects of *Pteromalus puparum* venom [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2011, 54 (11): 1264 – 1273. [张倩倩, 王飞, 方琦, 等. 菜粉蝶蛹血细胞体外细胞免疫反应及蜂蛹金小蜂毒液的影响 [J]. *昆虫学报*, 2011, 54 (11): 1264 – 1273]
- Zhu JY, Ye GY, Hu C. Advance in the studies on molecular mechanisms of parasitoid manipulation of host [J]. *Acta Phytopylacica Sinica*, 2008, 35 (6): 563 – 568. [朱家颖, 叶恭银, 胡萃. 寄生蜂调控寄主分子机制的研究进展 [J]. *植物保护学报*, 2008, 35 (6): 563 – 568]