

寄生性膜翅目昆虫毒素的生态机制及应用前景

王小艺, 杨忠岐*

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林保护学重点实验室, 北京 100091)

摘要:膜翅目昆虫利用高效的毒素进行自身防卫、攻击猎物和调节寄主生长发育。从寄生性膜翅目昆虫毒素的产生、类别、组份、性质、毒素的生态功能以及毒素的作用机制等方面综述了寄生性膜翅目昆虫毒素的研究概况。膜翅目的泌毒器官起源于外胚层, 由生殖系统的附腺演化而来。毒液由成熟雌蜂的毒腺或酸腺所分泌, 并贮于毒囊中。昆虫毒素是成分复杂的混合物, 已知膜翅目昆虫毒素中含有烃类、醇类、醛类、酮类、羧酸类、酯类、内酯类、酶类等多种化合物。寄生性膜翅目昆虫的毒素在提高自身适应能力方面的作用是巨大的, 如通过麻痹寄主提高产卵成功的概率、通过抑制寄主的生长发育和免疫功能提高后代的存活率、通过干扰寄主的生理活动改善后代的营养需求等。体外寄生蜂毒素可造成寄主幼虫停止发育、永久性的麻痹甚至死亡, 这类毒素常为抑性的、广谱的, 一般作用于中枢神经系统或神经-肌肉连接点。而体内寄生蜂多为容性寄生, 其毒液中含有多种 DNA 病毒(PDV), PDV 通过抑制寄主免疫系统而巧妙地调节寄主的生理活动和发育, 影响寄主的正常变态, 大多数种类直到寄主结茧或做好蛹室时才将其杀死在安全的场所, 从而使寄生蜂后代能够顺利完成发育。容性寄生蜂毒素对 PDV 的功能具有显著的增效或协同作用, 而不会使寄主产生永久性麻痹。PDV 对寄生蜂本身是非致病性的, 与寄生蜂是一种分子水平上的共生或依生关系。寄生性膜翅目昆虫毒素显示了良好的应用前景, 特别是在开发人类医药和特异性生物杀虫剂方面。但分离和纯化毒液中各个活性成分是应用的前提, 也是生化和毒理研究的需要。

关键词:昆虫毒素; 生态机制; 膜翅目昆虫; 寄生蜂; 应用前景

文章编号: 1000-0933(2006)04-1251-10 中图分类号: Q965; Q968.1 文献标识码: A

Ecological mechanisms and prospects for utilization of toxins from parasitic hymenopteran

WANG Xiao-Yi, YANG Zhong-Qi* (The Key Laboratory of Forest Protection, State Forestry Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1251 ~ 1260.

Abstract: The parasitic wasps in the order Hymenoptera defend themselves, attack preys, and regulate hosts using toxins that are effective in small quantities. Advances in the research of parasitic hymenopteran toxins are summarized in terms of the production, categories, components, properties, ecological functions and mechanisms.

The glands that produce venom are derived from ectoderm tissue and evolved from the accessory glands of reproductive system. Venoms are excreted by the poison gland or acid gland of mature female wasps and stored in reservoir. The components of insect toxins are very complicated, and hymenopteran venoms contain alkanes, alcohols, aldehydes, ketones, organic acids, esters, lactones, proteins, polypeptides, enzymes, amines, and other compounds.

Toxins of parasitic hymenoptera play an important adaptive role. They can increase the probability of successful oviposition by

基金项目: 中国博士后科学基金资助项目(20040350135); 国家自然科学基金青年基金资助项目(30400343); 瑞典国际科学基金(D/3689-1)资助项目; 美国农业部林务局和动植物检疫局资助项目

收稿日期: 2005-03-24; **修订日期:** 2005-09-22

作者简介: 王小艺(1974~), 男, 湖南临澧人, 博士, 副研究员, 主要从事害虫生物防治研究. E-mail: xywang@forestry.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yangzq@forestry.ac.cn

Foundation item: The project was supported by China Postdoctoral Science Foundation (No. 20040350135); International Foundation for Science (No. D/3689-1, Sweden); National Natural Science Foundation of China (No. 30400343); and Project funded by US Department of Agriculture, Forest Service, and Animal & Plant Health Inspection Service (APHIS)

Received date: 2005-03-24; **Accepted date:** 2005-09-22

Biography: WANG Xiao-Yi, Ph.D., Associate professor, mainly engaged in biological control. E-mail: xywang@forestry.ac.cn

paralyzing the host, enhance offspring survival by inhibiting host development and immunoreaction, and improve the nutrition available for their progeny by disturbing the host physiological response. Venoms of the ectoparasitoids often lead to arrested development, permanent paralysis and even death of host. These toxins are usually broad-spectrum and act on the central nervous system or at the neuro-muscular junction. While most endoparasitoids are koinobionts, these parasitoids can regulate host physiology and development, but no longer paralyze the host permanently. And they usually kill host in the concealed but safe position after host cocooned or built its pupal cell. Venoms of koinobiont parasitoids can contain polydnaviruses (PDV) that regulate host growth and development by inhibiting the immune system and influencing host metamorphosis. Thus, the PDVs are commensal and mutualistic, but non-pathogenic, with parasitoids at molecular level.

Promising prospects for the utilization of insect toxins, especially as medicines or specific bioinsecticides, are discussed. Because insect toxins are mixtures of complex ingredients and are usually produced in small quantities, isolation and purifications of all the ingredients with bioactivity is needed for biochemical and toxicological research and for practical application.

Key words: Insect toxins; ecological mechanisms; hymenopteran; parasitoids; prospects for utilization

关于昆虫毒素方面的研究一直是国际上比较活跃的领域。毒素生态机制的揭示,不仅对深入了解物种协同进化过程具有重要的意义,而且在医药和毒理学方面有着良好的应用前景。昆虫的毒素属于利己素(allomones),其产生是种群进化的产物,其最基本的功能在于防卫、进攻和调节寄主。占动物界种类和种群数量最多、最大的昆虫,应该生产着种类最多的毒素。目前已知有很多种类的膜翅目、鳞翅目、半翅目、鞘翅目以及少数双翅目、直翅目、革翅目、脉翅目、毛翅目、蜚蠊目、等翅目昆虫能够产生毒素^[1,2]。然而,与昆虫的种类相比,已知的昆虫毒素实在太少,特别是对前社会昆虫(presocial insects)和非社会昆虫(nonsocial insects)或独居性昆虫(solitary insects)毒素的了解更少。Kawamoto 等^[3]和 Aplin 等^[4]专门对鳞翅目昆虫的毒素进行过研究。在膜翅目中以社会性昆虫如蜜蜂、蚂蚁、胡蜂的毒素研究相对较多,因为这类昆虫不论是通过野外采集还是室内饲养都较容易获得大量的试验材料。寄生蜂一般都属于独居性的膜翅目昆虫,本文主要阐述膜翅目寄生性昆虫的毒素。

1 毒素的产生

膜翅目针尾部各类群的产卵器发生特化,不再用于产卵,变成仅为注射毒液的一种器官,因此这些类群的毒腺常常十分发达。除针尾部(包括青蜂总科、胡蜂总科和蜜蜂总科)以外的所有细腰亚目各总科均具有这种产卵与注射毒素双重功能的产卵器。膜翅目细腰亚目昆虫的附腺发生特化,能够产生毒素,许多细腰亚目产卵前就将毒液注入到寄主体内,这类毒液能使寄主致残^[5]。有的毒素使寄主麻痹但不立即死亡,当寄生者的后代幼虫取食时,寄主还保持存活及新鲜状态。

毒腺是最能反映寄生蜂进化关系的形态特征之一^[6]。一般认为膜翅目的泌毒器官起源于外胚层,由生殖系统的附腺演化而来,末端与产卵器或螫针连接在一起。毒液是由成熟雌蜂的毒腺或酸腺所分泌,并贮于毒囊中^[7,8]。当然有些寄生蜂的低龄幼虫也能分泌毒素。这里首先要明确毒素(toxins)和毒液(venoms)的差别,毒素只是毒液中的一类主要内含物,昆虫分泌的毒液中,除了毒素之外,还含有多种其他物质,如茧蜂科和姬蜂科雌成虫毒液中还含有多分 DNA 病毒(polydnavirus, PDV)。一般未发育成熟的寄生蜂不产毒,如刚羽化的稻苞虫稀网姬小蜂 *Euplectrus kuwanae* 雌蜂毒囊很小,毒囊内也没有毒液。但发育很快,4 d 后毒囊明显长大,并贮有毒液^[9]。

2 毒素的类别、成份和性质

昆虫毒素是成分复杂的混合物。已知膜翅目昆虫毒素中含有烃类、醇类、醛类、酮类、羧酸类、酯类、内酯类、酶类等多种化合物^[2]。各国学者在研究蜜蜂毒素的化学组成方面做了大量工作,已知蜜蜂毒液中含有多种多肽、酶、生物胺和其他物质。其中蜂毒肽(melittin)是主要的活性成分物质^[10]。气-质联用分析结果表明,脊腹胡蜂 *Polybioides raphigastrea* 毒腺中的主要挥发物为烷烃、单链不饱和烃和醇。此外,还含有 7 种痕量的吡嗪、一种螺环物和一种芳香化合物^[11]。

现已从不同种类的寄生蜂毒液中分离出了多种蛋白质、多胺、腐胺、多巴胺、氨基酸以及其它有机酸类等^[12]。对曲斑甲腹茧蜂 *Chelonus* sp. near *curvimaculatus* 毒蛋白分析,发现其主要活性成分是一个相对分子质量为 3.3×10^4 的异构蛋白,分子结构由特有的连续的 12 个重复序列串联而成,每个重复序列含有 14 个残基^[13]。Leluk 等认为低分子量的蛋白质和多肽是蚂蚁、胡蜂、蜜蜂等社会性膜翅目昆虫毒素的典型特征,他们所测定的 6 种姬蜂毒液中则不含这类低分子量的蛋白质^[14]。但另一些研究则表明,无网长管蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 的毒素中含有一些小分子蛋白质^[15]。

古北瘤姬蜂 *Pimpla hypochondriaca* 毒液具有抗昆虫血细胞和干扰寄主免疫反应的作用。其毒液中含有一系列分子量在 4 ~ 22kDa 之间的蛋白质。这些蛋白质大多含有 6 个以上的半胱氨酸(cysteine)残基,其中很多蛋白质的序列是相似的^[16]。Parkinson 等从古北瘤姬蜂毒液中检测到 20 多种组份,分子量在 5 ~ 100kDa。对古北瘤姬蜂毒腺 cDNA 文库采用 5'-端序列分析,分离到一个编码含有信号肽的 25.3 kDa 蛋白质,其序列与丝氨酸蛋白酶相似^[17]。古北瘤姬蜂毒液中还含有丰富的酚氧化酶(phenoloxidase),现已从来源于毒腺的 cDNA 文库中分离出 3 个酚氧化酶基因^[18]。古北瘤姬蜂毒液中也含有抗菌活性和蛋白质水解活性物质,抗菌活性表现为对革兰氏阴性的大肠杆菌 *Escherichia coli* 和野油菜黄单孢菌 *Xanthomonas campestris* 有抗性,但对丁香假单孢菌 *Pseudomonas syringae* 和革兰氏阳性的蜡状芽孢杆菌 *Bacillus cereus* 和枯草芽孢杆菌 *B. subtilis* 无抗性。毒液中还检测到了肽链内切酶(Endopeptidase)和氨基肽酶(aminopeptidase)的活性^[19]。

内寄生性的缩基反颚茧蜂 *Asobara tabida* 毒液中存在着一种类似天冬氨酰氨基葡萄糖苷酶(aspartylglucosaminidase)的蛋白质。这是一种聚合体的构造,由大小为 30 kDa 和 18 kDa 亚基组成,该酶通常具有类似溶酶体酶(lysosomal enzyme)的活性,以一种前体分子的形式贮存于寄生蜂的毒囊内^[20]。Baker 等从麦茎蜂 *Cephus cinctus* 的 2 种寄生蜂——茎蜂茧蜂 *Bracon cephi* 和滑腹茧蜂 *Bracon lissogaster* 杜氏腺和毒液的复合物中鉴定出 5 类化学物质的同系物,主要包括:①饱和及不饱和乙酸酯类(如乙酸十八酯、乙酸十八烯酯等);②单链烃类的同系物($C_{23} \sim C_{35}$);③ $C_{19} \sim C_{31}$ 烷烃同系物,以 n-二十三烷为主要成分,其它少量为单链和二甲基支链烷烃^[21]。

3 毒素的生态功能

寄生性膜翅目昆虫的毒素在提高自身适应能力方面的作用是巨大的,如通过麻痹寄主提高产卵成功的概率、通过抑制寄主的生长发育和免疫功能提高后代幼虫的存活率、通过干扰寄主的生理活动改善后代的营养需求等。如一种啮小蜂 *Tetrastichus* sp. 的毒素有助于寄生蜂后代卵在寄主亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 蛹体内的存活^[22]。毒素在寄生蜂的种间竞争中也具有一定作用,有些寄生蜂的毒素能使其它种类寄生蜂的后代不能成功发育。如角胚跳小蜂 *Copidosomopsis tanytmemma* 在被麦蛾茧蜂 *Microbracon hebetor* 注入过毒素的地中海粉斑螟 *Anagasta kuhniella* 中不能存活^[23]。

3.1 外寄生者的毒素

外寄生性(ectoparasitism)的寄生蜂毒素常导致寄主昆虫发育停止、生命活动降低至极微弱状态、永久性的麻痹甚至死亡^[24,25]。绝大多数外寄生者为抑性寄生(idiobiont parasitism),其寄主常生活在隐蔽的保护性场所,如蛀干害虫幼虫,且寄主的营养足够其后代完成发育。抑性寄生者在寄生前先刺螫并杀死或永久麻痹寄主幼虫,然后才在其体上产卵,寄生蜂后代孵化后就在这个已失去防卫能力的寄主上取食,其后代绝不会因为寄主复苏而遭到驱赶或伤害。也有极少数外寄生种类是容性寄生者(koinobiont parasitoids),这类外寄生者的产卵位置是十分重要的,有些刺螫寄主使其暂时麻醉,以便它们能够准确地把卵产到寄主的一定部位,在这些部位产的卵不会被轻易蹭掉,如紧靠头部后方处、节间膜处等。

许多外寄生性种类的雌性在产卵之前刺螫寄主,将毒素注入寄主体内,这与产卵本身的活动是分开进行的。如果它们将寄主麻痹之后而没有能够产卵,这头被麻痹的寄主仍然能保持麻醉状态达数月之久才死亡^[26]。抑性内寄生者可通过多种途径来防止或限制寄主对其幼虫的排斥反应,包括雌性成蜂注射毒素使寄主麻痹^[27]。Fuhrer 等人证实,抑性内寄生的黑痣瘤姬蜂 *Pimpla turionellae* 幼虫通过其肛门分泌一种物质,可以

阻止寄主黑化的发生,并具有抗细菌和抗真菌的功能^[28]。这种化学物质明显是由两个极为增大的马氏管所分泌后而进入后肠的。

有些寄生蜂毒素的生理作用具有明显的寄主特异性。如蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum* 毒素能显著抑制其寄主血细胞的延展和包裹作用,并导致血细胞死亡。然而在同样条件下丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 毒素对其非自然寄主菜粉蝶 *Pieris rapae* 蛹血细胞无任何影响^[29]。不过也有结果迥异的研究实例,Rivers 等发现丽蝇蛹集金小蜂毒素除了对其寄主昆虫显示出高活性外,对非自然寄主昆虫粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 也表现出优异的注射毒力^[30]。注射红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* 的毒液和卵萼液对其寄主美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 和非典型寄主大蜡螟 *Galleria mellonella* 的生长发育有明显影响,但对另一种非典型寄主甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 影响很小^[31]。

东方蠹旋小蜂 *Eupelmus orientalis* 外寄生于寄主四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* 幼虫体表。小蜂成蜂的刺螫和初孵幼虫的叮咬均能使寄主幼虫产生永久性的麻痹和发育停止。这两个过程在寄生作用中相互补充,因注入毒素而麻痹的寄主幼虫仍然是活的,但静止不动,生命活动极微弱。寄生蜂成蜂和幼虫毒素的蛋白质电泳图显示二者存在着明显的不同,两种毒液中均存在磷脂酶(phospholipase),但不存在脂肪酶(lipase),透明质酸酶(hyaluronidase)仅存在于雌成蜂的毒液中,在幼虫毒液中不存在^[32]。事实上,磷脂酶和透明质酸酶是昆虫毒液中普遍存在的2种酶类。此外,有些昆虫毒液中还存在酸性磷酸酶、酯酶、脂酶、 α -葡萄糖苷酶、 β -半乳糖苷酶等^[2]。东方小蠹旋小蜂只有低龄幼虫可以通过叮咬注射毒素使寄主四纹豆象产生麻痹而提高自身的存活率,而高龄幼虫则不能分泌毒素麻痹寄主,在面临健康而未被叮刺的寄主幼虫时死亡率较高^[33]。这可能是寄生蜂幼虫行为上的改变而不是生理能力上的差异造成的。由此,也可见雌成蜂注入寄主体内的毒素仅对寄生蜂后代卵的存活有利,而对其随后的存活率和发育不大影响。

最近在研究蛀干害虫白蜡窄吉丁 *Agrilus planipennis* Fairmaire 幼虫体外的一种新的寄生蜂——白蜡吉丁柄腹茧蜂 *Spathius agrili* Yang 的生物学过程中,发现这种茧蜂寄生前先要用产卵管注射毒素将寄主幼虫麻痹,然后才产卵^[34,35]。很显然,茧蜂在寄主身上注射的毒素量是微量的,然而毒素的麻痹效果却十分惊人——既快速而且持久、保鲜,常常可以观察到在蛀道中寄生蜂化蛹后尚存的、未取食完的寄主组织仍保持新鲜状态。还有的寄主被注射毒素后未产上卵,但寄主却永久性地被麻痹而不能复苏了,失去了取食的能力,这种麻痹状态一直要保持1个月左右虫体才逐渐被杂菌感染而分解,而该茧蜂从卵期到幼虫寄生、老熟至化蛹仅需10d左右。这种茧蜂毒素的分离将极有利用前景。

3.2 内寄生蜂的毒素

大部分内寄生蜂(endoparasitoid)为容性寄生,容性寄生者多寄生暴露性生活且比较活跃的未老熟寄主幼虫,这类寄生者允许寄主在给它们产卵后继续发育一段时间,通常寄主幼虫完成生长发育,直到结茧或做好蛹室时才将其杀死在这些相对安全的场所^[5]。有人推测,容性寄生者是从抑性寄生者演化而来的,它们中有些不再使寄主永久性麻痹,而是巧妙地调节寄主的生理活动和发育^[36]。

许多内寄生蜂种类直到寄主建造好了安全的化蛹场所时才完成它们的幼虫发育^[37],它们也通过注射毒素使寄主幼虫在未老熟时提前做茧^[38,39]。许多容性内寄生种类虽只将产卵器刺入寄主体内一次,但有明显的证据显示,毒液可随着卵进入寄主体内^[40]。尽管容性寄生者的毒液对寄主最初的影响似乎微不足道,但后来的意义却很大^[36]。Shaw 在研究一种容性内寄生的茧蜂及一种容性外寄生的姬小蜂时观察到,它们注入的毒素能够相当明显地抑制寄主幼虫蜕皮时的皮层溶离^[41]。这可能是一种生态适应,以防止寄主蜕皮时将体外寄生的姬小蜂一起脱掉。Jones 等观察到一种“卵—幼虫”跨期寄生性的甲腹茧蜂 *Chelonus* sp. 在产卵之前就将一种毒素注入到寄主卵中,这种毒素后来可引起末龄之前的幼虫过早发生变态^[42]。Strand 等研究者指出,黑卵蜂属 *Telenomus* 的毒液中含有一种阻止寄主胚胎发育的抑制因子^[43]。有些作者认为,姬蜂总科中有的种类给寄主末龄幼虫的体内注射一种化学物质,能够阻止寄主的前胸腺产生蜕皮激素,从而防止了寄主化蛹^[44,45]。棉大卷螟甲腹茧蜂 *Chelonus inanitus* 的毒液单独作用对寄主棉夜蛾停止发育是十分有效的,卵萼液

在高剂量下也可以阻止寄主发育,但这二者的联合作用增效更为显著。分析表明,毒液和卵萼液中都含有大量分子量大小不同的多肽^[46]。

前已提及,有些寄生蜂的低龄幼虫也能分泌毒素,这类毒素的作用有多种,有的与成蜂毒素的功能一样,使寄主昆虫麻痹并防止腐烂而保持新鲜组织供取食。另一些是先孵化的幼虫通过分泌毒素抑制同种其他个体的发育而减少种内竞争。如产于烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 幼虫上的索诺齿唇姬蜂 *Camponotus sonorensis* 卵中当有 1 粒首先孵化后,其它卵就不能孵化^[47]。

4 毒素的作用机制

4.1 抑性寄生

抑性寄生者的毒素常引起寄主停止发育、永久性麻痹甚至死亡,因此,这类毒素一般作用于中枢神经系统或神经-肌肉连接点,且多为广谱性的^[8]。绿长背泥蜂 *Ampulex compressa* 能够将毒液直接注射到猎物蟑螂头部的神经中枢,利用神经毒素作用于猎物的神经-肌肉连接处,从而引起猎物长时间的麻痹^[48]。丽蝇蛹集金小蜂毒液能够诱导寄主产生细胞损伤,表现为通过激发磷脂酶 C 活性而引起胞内贮备 Ca^{2+} 的释放^[49]。外寄生性的东方蠹旋小蜂成蜂和初孵幼虫均能产生毒液使寄主四纹豆象幼虫永久性的麻痹,二者的毒液对寄主细胞代谢具有相似的影响,蛋白质合成被中断,但有证据显示寄主仍然存活。两种毒液中均存在磷脂酶,但透明质酸酶仅存在于雌蜂毒液中^[50]。

有研究表明,外寄生性的丽蝇蛹集金小蜂通过影响寄主血细胞而调节寄主水泡麻蝇 *Sarcophaga bullata* 的免疫反应。注入毒素与寄生作用对寄主血细胞的影响效果几乎是一样的,毒素注入 60 min 后参与循环的血细胞总数急剧下降,实际上仅为浆血细胞(plasmatocyte)数量减少而粒细胞(granular cell)并未减少,离体培养的寄主浆血细胞和粒细胞的延展能力 1 h 内完全丧失。在被寄生寄主中浆血细胞的减少是因为细胞凋亡,以及细胞延展受到抑制,分离的粗毒素在离体条件下也能起到阻碍血细胞粘结和延展的作用^[51]。因此,毒素对寄主免疫反应的破坏几乎是随着产卵行为的完成而立即发生的,且这种抑制将是永久性的。

4.2 容性寄生

容性寄生蜂在产卵时注入到寄主体内的毒液能够对寄主的生长发育起到调控作用,这在后来的许多研究中证实是因为其毒液中含有一种病毒,称为多分 DNA 病毒(PDV)。PDV 主要依生于姬蜂科和茧蜂科昆虫的输卵管萼液中,其基因组整合于寄生蜂的基因组内,在寄生者产卵时随同毒液一起被注入寄主体内。PDV 的生理功能是通过抑制寄主免疫系统调节寄主的生长发育,影响寄主的正常变态过程,如可引起寄主化蛹延迟^[52]、改善寄生蜂后代幼虫的营养供应^[53]等,而使寄生蜂后代能够顺利完成发育。注射过无网长管蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 毒液的寄主豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 在 48 h 后血淋巴中各种蛋白质(特别是分子量在 43 ~ 47 kDa)含量上升^[15]。绒茧蜂巨颅金小蜂 *Catolaccus grandis* 毒液显著影响寄主墨西哥棉铃象 *Anthonomus grandis* 血淋巴中自由氨基酸的浓度和比例^[54]。外寄生性的粘虫稀网姬小蜂 *Euplectrus separatae* 的毒液可提高寄主粘虫 *Pseudaletia separata* 血淋巴中脂肪的浓度,以更适于寄生蜂后代的营养需求^[55]。

黑头折脉茧蜂 *Cardiochiles nigriceps* 的卵萼液需要与其毒液共同才能起到抑制寄主烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 的幼虫的化蛹作用。所有注射了黑头折脉茧蜂卵萼液和毒液的寄主幼虫均不能化蛹,或处于幼虫-蛹的中间状态。但黑头折脉茧蜂的卵萼液与红足侧沟茧蜂或索诺齿唇姬蜂毒液混合注射并不能达到阻止寄主化蛹的效果,虽然这 3 种寄生蜂都能成功寄生烟芽夜蛾。化学分析结果表明,黑头折脉茧蜂毒液中的增效成分为一种分子量大小为 66kDa 的蛋白质^[52]。

因此,PDV 与寄生蜂是一种分子水平上的互利共生关系。Fleming 曾对 PDV 的研究进行过全面的综述^[56]。PDV 对寄生蜂本身是非致病性的,与寄生蜂往往是一种共生(commensal)或依生(mutualistic)的关系^[57]。毒素的作用可能仅是令寄主麻痹以便成功产卵,不过有研究证实毒素对 PDV 具有显著的增效作用^[58]。如毁侧沟茧蜂 *Microplitis demolitor* 的毒液虽不影响寄主发育,但对其输卵管萼液具有显著的增效作用^[59]。寄生不同寄主可能对毒素的要求不一样,而且与剂量的高低也大有关系。

事实上,确有大量的研究实例表明,很多容性寄生蜂的毒素能抑制寄主昆虫血细胞的免疫功能。如毛翅姬小蜂 *Eulophus pennicornis* 可调节寄主西红柿夜蛾 *Lacanobia oleracea* 幼虫血淋巴中蜕皮激素的水平而影响寄主生长发育进度^[60]。Marris 等的研究结果表明,被毛翅姬小蜂所寄生的西红柿夜蛾幼虫发育停止,不能蜕皮,这是寄生蜂毒素通过间接影响寄主前胸腺活性而破坏寄主蜕皮激素产生的结果^[61]。棉大卷螟甲腹茧蜂 *Chelonus inanitus* 的毒液和 PDV 通过影响寄主昆虫棉贪夜蛾 *Spodoptera littoralis* 的内分泌系统,抑制其前胸腺活性而导致寄主幼虫停止发育^[62]。Richards 等通过对毛翅姬小蜂与其寄主西红柿夜蛾的研究结果却显示,虽然被寄生的寄主幼虫血细胞明显受到了伤害和衰减,但毒素对寄主幼虫的血细胞无显著影响。西红柿夜蛾幼虫血淋巴中浆血细胞、粒血细胞、球状细胞、绛血细胞和前血细胞的数量各占 56%、30%、10%、2% 和 2%。毛翅姬小蜂寄生后 3d 的西红柿夜蛾循环血细胞数量增多,到第 8 天时则减少,且伴随着某类血细胞形态上的改变,第 9 天时可观察到细胞强烈受损。但是注入该寄生蜂毒液到西红柿夜蛾幼虫体内或用毒液体外处理寄主幼虫血细胞却观察不到这些变化^[63]。Richards 等进一步证实,寄主昆虫血细胞对外源物识别和噬菌作用的抑制不是由毒素引起的,而是寄生作用的直接结果^[64]。

粘虫绒茧蜂 *Apanteles kariyai* 输卵管毒液和毒素能明显破坏和抑制寄主粘虫的前胸腺活性^[65]。黑头折脉茧蜂 *C. nigriceps* 的毒素和输卵管毒液对寄主烟芽夜蛾的前胸腺活性也具有明显的抑制作用,导致蜕皮甾酮分泌的水平降低,从而阻止被寄生寄主幼虫化蛹^[66]。内寄生性的粘虫盘绒茧蜂 *Cotesia kariyai* 通过毒素和 PDV 调节寄主粘虫的生长发育和代谢效率^[53]。曲斑甲腹茧蜂在寄生寄主粉纹夜蛾卵时注入毒素,在寄生后寄主卵发育的前 2 d 毒素保持稳定,而在寄主卵孵化前的最后一天,毒素才在蛋白水解酶的作用下迅速降解,参与对寄主生长发育的调节^[67]。外寄生性的一种稀网姬小蜂 *Euplectrus* sp. near *plathypenae* 可以通过注入毒素调节寄主粘虫的生理状态,提高寄主血淋巴中脂肪和蛋白质的含量,以满足后代幼虫的营养需求^[68]。

5 昆虫毒素的应用前景

昆虫毒素对大型动物可造成疼痛和局部伤害,而这种作用对包括昆虫在内的小型动物则可能是致命的。与大多数动物源毒素一样,膜翅目昆虫的毒素也作用于神经系统。对独居性膜翅目的毒素研究比起社会性膜翅目昆虫毒素的研究要少得多,而抑性寄生者的毒素效率是极为神奇的,微小的剂量即可使个体较大的寄主幼虫产生永久性的麻痹甚至死亡,而且令人更为惊叹的是,被麻痹或死亡的寄主幼虫即使在常温下也可保存较长时间(10 多天至 1 个月)不腐烂,若能分离出这种毒素,其应用前景是十分广阔的。

容性寄生种类麻痹寄主一般为短时间的,但毒素作用的发挥十分迅速,刺螫后寄主立即被麻痹,数分钟至 30 min 后寄主复苏过来继续发育。而抑性寄生者则常常永久性地麻痹寄主,然而毒素作用发挥需要较长的时间,完全麻痹常需 10 min 到 2 d 不等^[8]。因为抑性寄生者的毒素能使寄主害虫永久性地失去取食能力,从防治的意义上来说,这种毒素一旦进入害虫体内,即可达到完全控制的效果,因此利用抑性寄生蜂的毒素在开发生物杀虫剂上将更具有实用价值。

5.1 在人类医疗上的应用

膜翅目昆虫毒素具有治疗人类某些疾病的作用,我国利用蜜蜂叮螫治疗风湿性关节炎已有百余年的历史,斑螫毒素被普遍应用于临床治疗癌症患者^[2]。昆虫毒素的活性成分主要是蛋白质,含有多种大小不同的多肽,酶类、生物胺(组胺、色胺、乙酰胆碱),还有一些其它化合物如醛类、苯醌类等。目前对于昆虫毒素的研究多集中于毒素在人类医学上的应用^[3,8],其中对蜜蜂毒素的研究又是最为详尽的^[69]。现已知蜂毒对多种人类疾病如风湿病、心血管病、哮喘病、关节炎、心律紊乱等具有一定的疗效^[10]。昆虫毒素中过敏组分的分离及其性质的研究是治疗昆虫毒素引起的人类过敏和中毒的前提基础。

5.2 开发生物杀虫剂

其实,膜翅目毒素还可望应用于特异性杀虫剂的开发上^[70]。前已述及,毒素的效率是如此之高,而且毒素显然对寄生蜂本身是无害的,因为寄生性天敌的后代幼虫可以毫无影响地取食注入了毒素的寄主而不会中毒。分离和纯化这些毒素的各个组分,可能发现可用于开发新型杀虫剂的先导化合物(leads)^[71]。与大多数

动物毒素的典型作用方式不同,包括社会性和独居性膜翅目毒素均表现为对猎物的麻痹,这表明膜翅目毒素对部分神经系统具有特殊作用。非社会性生活的蜂类蜂毒的研究结果显示含有多种影响突触传导的激动因子和拮抗因子,毒素的麻痹作用极为复杂,除了激动剂可以促进和提高拮抗因子的作用功能之外,还可能一种毒液中含有 2 种或多种作用方式不同但相互增效的化合物。这些化合物具有与农药复配开发高效增效剂的前景^[72]。

Parkinson 等曾检测到古北瘤姬蜂毒液中存在一种麻痹因子,进一步纯化后称之为 *pimplin*,分子量接近 22kDa。该成分对家蝇具有生物活性,40ng/头剂量腹腔注射处理下,所有参试的家蝇均死亡^[73]。Quistad 等曾测定过一些膜翅目毒素如蜜蜂毒素、黄蜂毒素、熊蜂毒素等对烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫的注射毒力,结果表明,蜜蜂毒素的活性最强,起作用的成分主要是多肽类、磷酸酯酶以及生物胺等物质^[74]。Rivers 等测定了丽蝇蛹集金小蜂毒液对其寄主水泡麻蝇 *Sarcophaga bullata* 和多种非自然寄主昆虫的生物活性,结果发现,毒素除了对其寄主昆虫显示出高活性外,对有些非自然寄主昆虫如粉纹夜蛾也表现出了优异的活性^[30]。外寄生性的丽蝇蛹集金小蜂毒液可使家蝇 *Musca domestica* 迅速致死,对伏蝇 *Phormia regina* 和水泡麻蝇、齿腹麻蝇 *S. sternodontus* 的生长具有抑制作用^[75]。表明这种毒素具有可作为高效生物杀虫剂开发应用的前景。

6 结语

寄生性膜翅目昆虫毒素生物化学方面的研究目前尚处于幼年阶段。在我国,作为昆虫学或生物化学的一个分支学科,对昆虫毒素的研究近乎空白,尤其是非社会性生活的膜翅目昆虫的毒素。其实,更多的毒素应该首先被昆虫学家所发现,因为昆虫学研究者接触各种昆虫的习性,熟悉寄生-被寄生、捕食-被捕食等现象。对于昆虫毒素研究的最大困难之一是毒素的收集方法问题,因为毒素的量极少,所以收集十分不易。最早采用的方法是机械刺激法,也称“挤奶法”,即用手捏住或用镊子夹住雌成蜂,收集其螫针末端的液滴,即为毒液。这种方法收集的毒液纯度高,但对于个体小的蜂不适用。另一种方法是电刺激法,让蜂接触到通电的金属线受刺激而产生刺螫行为和喷射毒液,这种方法的好处是收集毒液不会对蜂产生严重伤害,但该方法主要适用于社会性蜂类,尤其是蜜蜂毒液的收集。对于独居性的寄生蜂毒液,主要采用的是提取法,即通过匀浆整虫或雌蜂的产毒器官来提取毒素。此法虽然方便易行,但提取的毒素均易受到粪便或其他组织碎片的污染。而且,毒囊中的毒液是否与刺螫时喷射出来的毒液完全一致尚不得而知^[8]。

不过,对于毒素的认识不能仅限于个体或种群生物学的范畴,还应该向微观方向深入。大多数昆虫毒素都是复杂的混合物,而且毒素的组分含量通常是微量的,分离和纯化各个活性成分既是生化和毒理研究的需要,也是应用的前提。

References:

- [1] Habermehl G. Venomous animals and their venoms. New York: Springer Verlag, 1981.
- [2] Ke L D. Insect toxins and their biochemistry. In: Chen Y C and Yun S L eds. Research and Utilization of Toxins: Proceedings of Special Symposium of the Chinese Society of Biochemistry (4). Beijing: Science Press, 1988. 164 ~ 182.
- [3] Kawamoto F, Kumada N. Biology and venoms of Lepidoptera. In: Tu A T ed. Insect Poisons, Allergens, and Other Invertebrate Venoms: Handbooks of Natural Toxins (Vol 2). New York: Marcel Dekker, Inc., USA, 1984.
- [4] Aplin R T, Rothschild M. Poisonous alkaloids in the body tissues of the garden tiger moth (*Arctia caja* L.) and the cinnabar moth (*Tyria callimorpha jacobaeae* L.) (Lepidoptera). In: A de Vries and Kochva eds. Toxins of animal and plant origin (Vol 2). New York: Gordon and Breach, Science Publishers, Inc., USA, 1972.
- [5] Gauld I D and Bolton B eds. The Hymenoptera. Oxford University Press, 1988.
- [6] Chen X X, He J H, Shi Z H, et al. Review on the relationships between parasitoids and their insect hosts. In: Li D M ed. Chinese Entomology toward the 21st Century. Beijing: China Science & Technology Press, 2000. 242 ~ 246.
- [7] Pan J, Chen X X. A comparative ultrastructure of the venom apparatus from two species of parasitic wasps (Hymenoptera) of *Plutella xylostella* (Lepidoptera). Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 2003, 22(4): 298 ~ 303.
- [8] Piek T. Venoms of the Hymenoptera: Biochemical, Pharmacological and Behavioural Aspects. London: Academic Press, UK, 1986.

- [9] Uematsu H, Sakanoshita A. Effects of venom from an external parasitoid, *Euplectrus kuwanae* (Hymenoptera: Eulophidae) on larval ecdysis of *Argyrogramma albostrata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology and Zoology*, 1987, 22(2):139 ~ 144.
- [10] Fang Z, Yang Y L, Zhou B X. Research and utilization of bee toxins. In: Chen Y C and Yun S L eds. *Research and Utilization of Toxins; Proceedings of Special Symposium of the Chinese Society of Biochemistry* (4). Beijing: Science Press, 1988. 128 ~ 144.
- [11] Sledge M F, Dan F R, Fortunato A, *et al.* Venom induces alarm behaviour in the social wasp *Polybioides raphigastra* (Hymenoptera: Vespidae): an investigation of alarm behaviour, venom volatiles and sting autotomy. *Physiological Entomology*, 1999, 24:234 ~ 239.
- [12] Pan J, Yu H, Chen X X, *et al.* An outline of the study on venom of parasitic wasps. *Chinese Journal of Biological Control*, 2004,20(3):150 ~ 155.
- [13] Jones D, Sawicki G, Wozniak M. Sequence, structure, and expression of a wasp venom protein with a negatively charged signal peptide and a novel repeating internal structure. *Journal of Biological Chemistry*, 1992, 267: 14871 ~ 14878.
- [14] Leluk J, Schmidt J, Jones D. Comparative studies on the protein composition of hymenopteran venom reservoirs. *Toxicon Oxford*, 1989, 27(1): 105 ~ 114.
- [15] Digilio M C, Pennacchio F, Tremblay E. Host regulation effects of ovary fluid and venom of *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Physiology*, 1998,44:779 ~ 784.
- [16] Parkinson N M, Conyers C, Keen J, *et al.* Towards a comprehensive view of the primary structure of venom proteins from the parasitoid wasp *Pimpla hypochondriaca*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2004,34(6): 565 ~ 571.
- [17] Parkinson N, Richards E H, Conyers C, *et al.* Analysis of venom constituents from the parasitoid wasp *Pimpla hypochondriaca* and cloning of a cDNA encoding a venom protein. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2002,32(7):729 ~ 35.
- [18] Parkinson N, Smith I, Weaver R, *et al.* A new form of arthropod phenoloxidase is abundant in venom of the parasitoid wasp *Pimpla hypochondriaca*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2001,31(1):57 ~ 63.
- [19] Dani M P, Richards E H, Isaacs R E, *et al.* Antibacterial and proteolytic activity in venom from the endoparasitic wasp *Pimpla hypochondriaca* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Insect Physiology*, 2003, 49(10):945 ~ 954.
- [20] Moreau S J M, Cherqui A, Doury G, *et al.* Identification of an aspartylglucosaminidase-like protein in the venom of the parasitic wasp *Asobara tabida* (Hymenoptera: Braconidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2004, 34(5): 485 ~ 492.
- [21] Baker J, Howard R, Morrill W, *et al.* Acetate esters of saturated and unsaturated alcohols (C12-C20) are major components in Dufour glands of Bracon cephi and *Bracon lissogaster* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus* (Hymenoptera: Cephidae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 2005, 33(8): 757 ~ 769.
- [22] Ren D Q, Qiu H G, Mao H X, *et al.* Effect of venom from *Tetrastichus* sp. on the development of *Ostrinia furnacalis* host pupae. *Entomological Knowledge*, 2004,41(4):341 ~ 344.
- [23] Katzner T E, Cruz Y P. Survival of the polyembryonic parasitoid, *Copidosomopsis tanytmema* Caltagirone (Hymenoptera: Encyrtidae), in envenomized larvae of its host, *Anagasta kuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 1998,91(6):808 ~ 812.
- [24] Bocchino F J, Sullivan D J. Effects of venoms from two aphid hyperparasitoids, *Asaphes lucens* and *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist*, 1981,113:887 ~ 889.
- [25] Beard R L. Venoms of Braconidae. In: Bettini S ed. *Arthropod venoms*. Berlin: Springer Verlag, Germany, 1978. 773 ~ 800.
- [26] Askew R R. *Parasitic Insects*. London: Academic Press, UK, 1971. 316.
- [27] Vinson S B, Iwantsch G F. Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 1980, 25:397 ~ 419.
- [28] Fuhrer E, Willers D. The anal secretion of the endoparasitic larva *Pimpla turionellae*: sites of production and effects. *Journal of Insect Physiology*, 1986, 32:361 ~ 367.
- [29] Zhang Z, Ye G Y, Hu C. Effects of venom from two pteromalid wasps *Pteromalus puparum* and *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) on the spreading, viability and encapsulation capacity of *Pieris rapae* hemocytes. *Acta Entomologica Sinica*, 2004,47(5):551 ~ 561.
- [30] Rivers D B, Hink W F, Denlinger D L. Toxicity of the venom from *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) toward fly hosts, nontarget insects, different developmental stages, and cultured insect cells. *Toxicon Oxford*, 1993, 31(6): 755 ~ 765.
- [31] Gupta P, Ferkovich S M. Interaction of calyx fluid and venom from *Microplitis croceipes* (Braconidae) on developmental disruption of the natural host, *Helicoverpa zea*, and two atypical hosts, *Galleria mellonella* and *Spodoptera exigua*. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44(9):713 ~ 719.
- [32] Géraldine Doury, Yves Bigot, Georges Periquet. Physiological and Biochemical Analysis of Factors in the Female Venom Gland and Larval Salivary Secretions of the Ectoparasitoid Wasp *Eupelmus orientalis*. *Journal of Insect Physiology*, 1997, 43: 69 ~ 81.
- [33] Doury G, Rojas-Rousse D, Periquet G. Ability of *Eupelmus orientalis* ectoparasitoid larvae to develop on an unparalysed host in the absence of female stinging behaviour. *Journal of Insect Physiology*, 1995, 41:287 ~ 296.
- [34] Yang Z Q, Strazanac J S, Marsh P M, *et al.* First Recorded Parasitoid from China of *Agrilus planipennis*: A New Species of *Spathius* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 2005, 98(5): 636 ~ 642.
- [35] Yang Z Q, Wang X Y, Zhang Y N, *et al.* The biology of a new parasitic braconid, *Spathius agrili* Yang (Hymenoptera: Braconidae) in China. *Journal*

- of Environmental Entomology, (submitted).
- [36] Vinson S B, Iwantsch G F. Host regulation by insect parasitoids. *Quarterly Review of Biology*, 1980, 55:143 ~ 165.
- [37] Gauld I D. *An Introduction to the Ichneumonidae of Australin*. London: Academic Press, UK, 1984. 413.
- [38] Shaw M R. On(e) evolution of endoparasitism: the biology of some genera of Rogadinae (Braconidae). *Contributions of the American Entomological Institute*, 1983, 8:115 ~ 116.
- [39] Buhler A, Hanzlik T N, Hammock B D. Effects of parasitization of *Trichoplusia ni* by *Chelonus* sp. *Physiological Entomology*, 1985, 10:383 ~ 394.
- [40] van Veen J C. The biology of *Poecilostictus cothurnatus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) an endoparasite of *Bupalus piniarius* (Lepidoptera, Geometridae). *Annales Entomologici Fennici*, 1981, 47:77 ~ 93.
- [41] Shaw M R. Delayed inhibition of host development by the nonparalyzing venoms of parasitic wasps. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1981, 37:215 ~ 221.
- [42] Jones D, Jones G, Rudnicka M, et al. Pseudoparasitism of host *Trichoplusia ni* by *Chelonus* spp. as a new model system for parasite regulation of host physiology. *Journal of Insect Physiology*, 1986, 32:315 ~ 328.
- [43] Strand M R, Meola S M, Vinson S B. Correlating pathological symptoms in *Heliothis virescens* eggs with development of the parasitoid *Telenomus heliothidis*. *Journal of Insect Physiology*, 1986, 32:389 ~ 402.
- [44] Iwantsch G F, Smilowitz Z. Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* and *Trichoplusia ni*: prevention of host pupation at the endocrine level. *Journal of Insect Physiology*, 1975, 30:1151 ~ 1157.
- [45] Dover B A, Davies D H, Strand M R, et al. Ecdysteroid-titre reduction and developmental arrest of last-instar *Heliothis virescens* larvae by calyx fluid from the parasitoid *Campoletis sonorensis*. *Journal of Insect Physiology*, 1987, 33:333 ~ 338.
- [46] Sollera M, Lanzreina B. Polydnavirus and venom of the egg-larval parasitoid *Chelonus inanitus* (Braconidae) induce developmental arrest in the prepupa of its host *Spodoptera littoralis* (Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*, 1996, 42(5): 471 ~ 481.
- [47] Vinson S B, Hegazi E M. A possible mechanism for the physiological suppression of conspecific eggs and larvae following superparasitism by solitary endoparasitoids. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44(9):703 ~ 712.
- [48] Haspel G, Rosenberg L A, Libersat F. Direct injection of venom by a predatory wasp into cockroach brain. *Journal of Neurobiology*, 2003, 56(3):287 ~ 292.
- [49] Rivers D B, Crawley T, Bauser H. Localization of intracellular calcium release in cells injured by venom from the ectoparasitoid *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) and dependence of calcium mobilization on G-protein activation. *Journal of Insect Physiology*, 2005, 51(2):149 ~ 160.
- [50] Doury G, Bigot Y, Periquet G. Physiological and Biochemical Analysis of Factors in the Female Venom Gland and Larval Salivary Secretions of the Ectoparasitoid Wasp *Eupelmus orientalis*. *Journal of Insect Physiology*, 1997, 43(1): 69 ~ 81.
- [51] Rivers D B, Ruggiero L, Hayes M. The ectoparasitic wasp *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) differentially affects cells mediating the immune response of its flesh fly host, *Sarcophaga bullata* Parker (Diptera: Sarcophagidae). *Journal of Insect Physiology*, 2002, 48:1053 ~ 1064.
- [52] Tanaka T, Vinson S B. Interaction of venoms with the calyx fluids of three parasitoids, *Cardiochiles nigriceps*, *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae), and *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in effecting a delay in the pupation of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 1991, 84(1):87 ~ 92.
- [53] Nakamatsu Y, Gytoku Y, Tanaka T. The endoparasitoid *Cotesia kariyai* (CK) regulates the growth and metabolic efficiency of *Pseudaletia separata* larvae by venom and Ck polydnavirus. *Journal of Insect Physiology*, 2001, 47:573 ~ 584.
- [54] Morales-Ramos J A, Rojas M G, King E G. Venom of *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae) and its role in parasitoid development and host regulation. *Annals of the Entomological Society of America*, 1995, 88(6):800 ~ 808.
- [55] Nakamatsu Y, Tanaka T. Venom of *Euplectrus separatae* causes hyperlipidemia by lysis of host fat body cells. *Journal of Insect Physiology*, 2004, 50(4): 267 ~ 275.
- [56] Fleming J A G W. Polydnaviruses: mutualists and pathogens. *Annual Review of Entomology*, 1992, 37:401 ~ 425.
- [57] Renault S, Stasiak K, Federici B, et al. Commensal and mutualistic relationships of reoviruses with their parasitoid wasp hosts. *Journal of Insect Physiology*, 2005, 51(2): 137 ~ 148.
- [58] Soller M, Lanzrein B. Polydnavirus and venom of the egg-larval parasitoid *Chelonus inanitus* (Braconidae) induce developmental arrest in the prepupa of its host *Spodoptera littoralis* (Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*, 1996, 42(5): 471 ~ 481.
- [59] Strand M R, Dover B A. Developmental disruption of *Pseudoplusia includens* and *Heliothis virescens* larvae by the calyx fluid and venom of *Microplitis demolitor*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1991, 18(3): 131 ~ 145.
- [60] Weaver R J, Marris G C, Olieff S, et al. Role of ectoparasitoid venom in the regulation of haemolymph ecdysteroid titres in a host noctuid moth. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1997, 35(1-2): 169 ~ 178.
- [61] Marris G C, Weaver R J, Bell J, et al. Venom from the ectoparasitoid wasp *Eulophus pennicornis* disrupts host ecdysteroid production by regulating host

- prothoracic gland activity. *Physiological Entomology*, 2001, 26:229 ~ 238.
- [62] Christa G B, Rita P W, Veronika M, *et al*. Physiological and endocrine changes associated with polydnavirus/venom in the parasitoid-host system *Chelonus inanitus-Spodoptera littoralis*. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44(3-4): 305 ~ 321.
- [63] Richards E H, Edwards J P. Parasitization of *Lacanobia oleracea* (Lepidoptera: Noctuidae) by the ectoparasitic wasp, *Eulophus pennicornis*, effects of parasitization, venom and starvation on host haemocytes. *Journal of Insect Physiology*, 1999, 45:1073 ~ 1083.
- [64] Richards E H, Edwards J P. Parasitization of *Lacanobia oleracea* (Lepidoptera) by the ectoparasitic wasp, *Eulophus pennicornis*, suppresses haemocyte-mediated recognition of non-self and phagocytosis. *Journal of Insect Physiology*, 2000, 46:1 ~ 11.
- [65] Tanaka T. Calyx and venom fluids of *Apanteles kariyai* (Hymenoptera: Braconidae) as factors that prolong larval period of the host, *Pseudaletia separata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 1987, 80(4): 530 ~ 533.
- [66] Tanaka T, Vinson S B. Depression of prothoracic gland activity of *Heliothis virescens* by venom and calyx fluids from the parasitoid, *Cardiochiles nigriceps*. *Journal of Insect Physiology*, 1991, 37(2): 139 ~ 144.
- [67] Leluk J, Jones D. *Chelonus* sp. near *curvimaculatus* venom proteins: analysis of their potential role and processing during development of host *Trichoplusia ni*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1989, 10(1): 1 ~ 12.
- [68] Nakamatsu Y, Tanaka T. Venom of ectoparasitoid, *Euplectrus* sp. near *plathypenae* (Hymenoptera: Eulophidae) regulates the physiological state of *Pseudaletia separata* (Lepidoptera: Noctuidae) host as a food resource. *Journal of Insect Physiology*, 2003, 49(2): 149 ~ 159.
- [69] Cherubini E, Ari Y B, Ghos M, *et al*. Long-term potentiation of synaptic transmission in the hippocampus induced by a bee venom peptide. *Nature*, 1987, 328: 70 ~ 73.
- [70] Wang X Y, Yang Z Q. Venoms of Parasitic Hymenoptera. In: Proceedings of the 2nd National Symposium on the Bioinsecticides. Wuhan: 2004. 188 ~ 193.
- [71] Piek T and Sommeijer M J eds. Venoms of the Hymenoptera—a lead to new pesticides? In: Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society. Amsterdam: Nederlandse Entomologische Vereniging, Netherlands, 1991, 2: 62 ~ 67.
- [72] Piek T. Synergistic effects of agonists and antagonists in insect venoms—a natural way of insecticidal action. *Pesticides Science*, 1987, 19:317 ~ 322.
- [73] Parkinson N, Smith I, Audsley N, *et al*. Purification of pimplin, a paralytic heterodimeric polypeptide from venom of the parasitoid wasp *Pimpla hypochondriaca*, and cloning of the cDNA encoding one of the subunits. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2002, 32(12): 1769 ~ 1773.
- [74] Quistad G B, Skinner W S, Schooley D A. Venoms of social Hymenoptera - toxicity to the lepidopteran, *Manduca sexta*. *Insect Biochemistry*, 1988, 18(6): 511 ~ 514.
- [75] Rivers D B, Denlinger D L. Venom-induced alterations in fly lipid metabolism and its impact on larval development of the ectoparasitoid *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 1995, 66(2): 104 ~ 110.

参考文献:

- [1] 罗迪安译. G 哈贝尔梅尔著. 有毒动物和动物毒素. 北京: 科学出版社, 1981. 40 ~ 60.
- [2] 柯礼道. 昆虫毒素和毒素的生物化学. 见: 陈远聪, 袁士龙主编. 毒素的研究利用. 中国生物化学学会专题讨论会文集(4). 北京: 科学出版社, 1988. 164 ~ 182.
- [5] Gauld I D and Bolton B 编. 杨忠岐译. 膜翅目. 香港: 天则出版社, 1992.
- [6] 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. 见: 李典谟主编. 走向二十一世纪的中国昆虫学. 北京: 中国科技出版社, 2000. 242 ~ 246.
- [7] 潘健, 陈学新. 两种小菜蛾寄生蜂毒液器官超微结构的比较. *电子显微学报*, 2003, 22(4): 298 ~ 303.
- [10] 房柱, 杨毓麟, 周邦训. 蜜蜂毒的研究与利用. 见: 陈远聪, 袁士龙主编. 毒素的研究利用. 中国生物化学学会专题讨论会文集(4). 北京: 科学出版社, 1988. 128 ~ 144.
- [12] 潘健, 余虹, 陈学新, 等. 寄生蜂毒液的研究概况. *中国生物防治*, 2004, 20(3): 150 ~ 155.
- [22] 任丹青, 邱鸿贵, 茅洪新, 等. 啮小蜂毒液对寄主亚洲玉米螟蛹发育的影响. *昆虫知识*, 2004, 41(4): 341 ~ 344.
- [70] 王小艺, 杨忠岐. 寄生性膜翅目的毒素. 见: 第2届全国生物农药研讨会论文集. 武汉: 2004. 188 ~ 193.