草蛉滞育的研究进展

王曼姿[1,2]，李玉艳[1*]，高 飞[1]，张礼生[1*]

（1. 中国农业科学院植物保护研究所/中美合作生物防治实验室，北京 100193；2. 吉林农业大学农学院，长春 130117）

摘要：草蛉是多种农林害虫的重要捕食性天敌昆虫，在生物防治中具有重要作用。滞育是昆虫应对不利环境条件时，生长发育停滞的一种生理状态，许多草蛉种类存在滞育现象。深入开展草蛉滞育的研究，不仅有助于明确其滞育特征和内在调控机制，也有助于提高草蛉的生物防治效果，促进草蛉的商业化生产和应用。本文归纳总结了 1910 年以来国内外草蛉科种类的滞育研究文献，介绍了目前已开展滞育研究的草蛉种类及其滞育特征，分析了影响草蛉滞育调控的环境因子，论述了草蛉滞育期间的形态和生理生化变化、分子机制及其滞育后发育生物学，并就滞育在草蛉规模化生产中的应用以及目前草蛉滞育研究中存在的问题进行了讨论，以期为深入草蛉滞育的基础理论研究和促进草蛉的规模化生产应用等提供参考依据。

关 键 词：草蛉；滞育；环境因子；生理变化；滞育后发育生物学

中图分类号：S476.2 **文献标识码：**A **文章编号：**1005-9261(2019)03-0474-13

Research Advances in Diapause of Green Lacewings (Neuroptera: Chrysopidae)

WANG Manzi[1,2], LI Yuyan[1*], GAO Fei[1], ZHANG Lisheng[1*]

(1. USDA-ARS Sino-American Biological Control Laboratory/Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. Faculty of Agronomy Jilin Agricultural University, Jilin 130117, China)

Abstract: The green lacewings are important predatory natural enemies of a variety of small, soft-bodied pests in agro-ecological systems and forests. Many species of green lacewings enter diapause in response to adverse environmental conditions. Diapause research of the green lacewings is essential for understanding characteristics and regulation mechanisms of diapause and for enhancing the biocontrol potential, thus promoting the commercial production and application of green lacewings. In this review, we summarized the literatures of diapause in the chrysopids since 1910, which included the diapause characteristics, environmental factors responsible for diapause regulation, the behavioral and physiological changes during diapause, the molecular mechanisms of diapause, and the biology of post-diapause development. The application of diapause in the mass rearing of chrysopids and research prospectives were discussed. This review serves to further the studies of diapause of chrysopids and to facilitate large-scale production and application of chrysopids in biological control.

Key words: chrysopids; diapause; environmental factors; physiological changes; post-diapause development

滞育是昆虫应对不利环境条件时的一种发育停滞现象，是内在的、中央调节的发育抑制，通常在环境条件仍有利于昆虫发育时即被诱导。它是昆虫在长期进化过程中形成的种的遗传特性。滞育可使昆虫的生活周期与适宜的季节性环境条件同步，帮助其抵御不利环境条件，保证个体存活和种群延续，是昆虫的一

收稿日期：2018-12-18

基金项目：国家自然科学基金（31601689，31572062）；国家重点研发计划（2017YFD0201000，2017YFE0104900）；中国博士后基金（2016M590162）

作者简介：王曼姿，硕士研究生，E-mail：wangmanzi0101@163.com；*通信作者，李玉艳，博士，助理研究员，E-mail：lyy129@126.com；张礼生，博士，研究员，E-mail：zhangleesheng@163.com。

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2019.03.006

种重要生活史对策[1-6]。开展昆虫滞育的研究，不仅可帮助了解昆虫的发育和消长规律，深入揭示昆虫种群调控机制，也可为无公害治理害虫、利用益虫提供科学理论依据。近年来，国内外学者围绕昆虫滞育开展了广泛而深入的研究，内容涉及滞育的生物学、生态学、生理生化、激素及分子调控机制等，这为我们深入研究昆虫滞育的理论和应用提供了丰富的参考资料。

草蛉隶属于脉翅目 Neuroptera 草蛉科 Chrysopidae，是自然界中一类常见的捕食性天敌昆虫，其分布广泛，种类繁多，全世界约有 6000 种，我国约有 1300 种[7-9]。草蛉的幼虫和大部分成虫均为肉食性，如大草蛉 *Chrysopa pallens* Rambur、丽草蛉 *Chrysopa formosa* Brauer 和叶色草蛉 *Chrysopa phyllochroma* Wesmael，其幼虫和成虫均捕食害虫；少数种类的成虫以植物的花蜜、花粉以及昆虫分泌的蜜露为食，如普通草蛉 *Chrysoperla carnea*（Stephens）、中华通草蛉 *Chrysoperla sinica*（Tjeder）等。草蛉的食性广且食量大，能捕食多种农林害虫，包括蚜虫、粉虱、介壳虫、蓟马、红蜘蛛及鳞翅目害虫的卵和低龄幼虫等，在农林害虫的生物防治中具有重要作用[10]。草蛉作为一类重要的捕食性天敌昆虫，在防控果蔬、花卉及大田作物害虫方面效果显著，已经受到许多国家的重视。早在 20 世纪 60 年代，美国就开始利用普通草蛉防治棉花夜蛾，苏联、英国、法国、加拿大、印度等国家也都有利用草蛉防治害虫的研究报道。我国利用草蛉防治害虫始于 20 世纪 70 年代，最初主要用于防治棉花上的棉铃虫等害虫，现在则主要利用草蛉防治果蔬、粮食以及温室内的蚜虫、粉虱、蓟马、叶螨及鳞翅目害虫等[11-17]。

自然条件下，草蛉可利用滞育来躲避季节性不利环境条件[18]，因此了解草蛉滞育的基本特征和内在调控机制，有助于明确草蛉的季节性生物学，并且可通过调控草蛉滞育，达到延长草蛉产品货架期、增加储备量、保障产品供给、提高防控作用效果等目标，从而提高草蛉的利用效率，对草蛉的大规模生产和应用具有重要意义。近年来，国内外已开展了草蛉的生物学、生态学、人工饲料、扩繁及应用等研究[7,10,19-23]，但对草蛉滞育的研究相对较少，只有少数种类开展了滞育的环境调控、生理特征、滞育后生物学等研究[7,24-28]。基于此，本文对草蛉滞育的研究进展进行了综述，介绍了当前国内外已开展滞育研究的草蛉种类及其滞育特征，分析了影响草蛉滞育调控的环境因子，总结了草蛉滞育期间的形态、生理生化变化及滞育后发育生物学，并对滞育在草蛉规模化生产中的应用以及目前草蛉滞育研究中存在的问题进行了讨论，以期为深入草蛉滞育的基础理论研究和促进草蛉的规模化生产应用等提供参考。

1　草蛉科的滞育种类及滞育特征

1.1　滞育种类

我们在整理 CAB Abstracts Database 收录的 1910 年以来文献的基础上，结合其他滞育研究文献，统计出已开展滞育研究的草蛉种类共 58 种，本文归纳了其中 29 种有较详细滞育特征描述的草蛉种类，另外 29 种参考 Canard 的记载[24]。本文统计的滞育草蛉种类分属草蛉科的 10 个属，其中草蛉属 *Chrysopa* 13 种、通草蛉属 *Chrysoperla* 5 种、Hypochrysa 属 1 种、*Kymachrysa* 属 1 种、*Nineta* 属 2 种、*Pseudomallada* 属 7 种。已报道滞育草蛉的种类、特征及其环境调控因子等详见表 1。

1.2　滞育特征

1.2.1　滞育虫态　滞育可发生在昆虫的任一虫态，包括胚胎（卵）滞育、幼虫滞育、蛹滞育及成虫滞育[6]。草蛉科种类的滞育多发生在幼虫、预蛹（蛹）和成虫阶段，胚胎滞育未见报道。幼虫滞育可见于多个属，如 *Dichochrysa* 属、*Pseudomallada* 属草蛉主要以 3 龄幼虫滞育，少数以 2 龄幼虫滞育，在 *Kymachrysa placita*、*Nineta pallida* 等其他属的草蛉中也存在幼虫滞育[27,47,49,52,54]。预蛹滞育主要集中在草蛉属，该属的大多数种类能以预蛹在茧内滞育，如丽草蛉、*Chrysopa dorsalis*、*Chrysopa abbreviata* 等，此外，预蛹滞育也可见于 *Chrysopidia*、*Cunctochrysa*、*Meleoma*、*Suarius* 等属的种类（表 1）。成虫滞育以通草蛉属最为常见，已报道的种类有普通草蛉、*Chrysoperla externa*、*Chrysoperla downesi* 等。有些种类还存在双滞育现象，即滞育可发生于同一种类的两个不同发育阶段，例如 *Nineta flava* 先以预蛹滞育，若雌成虫羽化后经历光周期 16L:8D 的长日照条件，会进入成虫滞育，时间长达 3 个多月[9,24]。*Hypochrysa elegans* 的预蛹期在夏季延长，可认为是第 1 次较短时间的滞育，越冬期间以蛹在茧内进行第 2 次滞育，直到第二年春天滞育解除[48]。

表 1 滞育草蛉的种类、特征及环境影响因子

Table 1 Species, characteristics and environmental factors responsible for diapause in Chrysopids

类别 Species	滞育特征 Diapause characteristics	参考文献 References
草蛉属 *Chrysopa*		
Chrysopa abbreviata (Curtis)	以预蛹滞育	[24]
Chrysopa commata (Kis &Újhelyi)	以预蛹滞育	[24]
Chrysopa dorsalis (Burmeister)	以预蛹滞育；20 ℃时临界光周期约为 17L∶7D。	[24], [25]
丽草蛉 *Chrysopa formosa* (Brauer)	兼性滞育，以预蛹滞育；3 龄幼虫为敏感虫态；长日照反应型；光周期决定滞育，温度起一定调节作用；临界光周期为 14.3L∶9.7D；低温处理一定时长解除滞育。	[26], [27]
Chrysopa hungarica (Klapálek)	以预蛹滞育。	[24]
Chrysopa nigricornis (Burmeister)	兼性滞育；以预蛹滞育；1～3 龄幼虫为敏感虫态；短光照诱导滞育，临界光周期在 12.5L∶11.5D～13 L∶11D；长日照解除滞育，光照 16 h 条件下滞育幼虫可在 40 d 后羽化为成虫。	[28]
Chrysopa nigricostata (Brauer)	以预蛹滞育。	[24]
Chrysopa oculata (Say)	临界光周期为 13L∶11D。	[19]
大草蛉 *Chrysopa pallens* (Rambur)	兼性滞育，以预蛹滞育；2 龄幼虫为敏感虫态；光周期是影响滞育的主要因子；在 20 ℃下，滞育诱导的临界光周期介于 13L∶11D～14L∶10D。	[29], [30]
Chrysopa perla (Linnaeus)	以预蛹滞育；3 龄初期幼虫为滞育诱导最敏感阶段；短日照诱导滞育，临界光周期介于 18L∶6D～19L∶5D；光周期对解除滞育无影响。	[31]
叶色草蛉 *Chrysopa phyllochroma* (Wesmael)	兼性滞育，以预蛹滞育；低温起主要的滞育诱导作用，在光周期 14L∶10D 或 15L∶9D 的短日照条件下，15～20 ℃的低温诱导的滞育率最高。	[32], [33]
Chrysopa viridana (Schneider)	以预蛹滞育。	[24]
Chrysopa Walkeri (McLachlan)	兼性滞育；以预蛹滞育；短日照诱导滞育；低温 0～6 ℃下处理 5 个月解除滞育。	[34]
通草蛉属 *Chrysoperla*		
普通草蛉 *Chrysoperla carnea* (Stephens)	兼性滞育；以成虫滞育；短日照诱导滞育。	[28], [35-37]
Chrysoperla downesi (Smith)	成虫滞育；光周期调控是主要因素，温度和其他环境因素是次要的；冬季光照周期短于 14L∶10D 时诱导成虫进入滞育，长日照（16L:8D）解除滞育；夏季长日照条件下饥饿诱导成虫进入滞育，提供食物时解除滞育；滞育发育率与整个冬季日照时间增加成正相关。	[38], [39]
Chrysoperla externa (Hagen)	以成虫滞育	[40]
Chrysoperla harrisii (Fitch)	以预蛹滞育；短光照诱导滞育，临界光周期介于光周期 13L∶11D～14L∶10D，温度的影响作用较小；长日照解除滞育。	[41], [42]
中华通草蛉 *Chrysoperla nipponensis* (Okamoto)	兼性滞育；成虫滞育；成虫期是滞育诱导最敏感阶段；短日照诱导滞育，22 ℃下临界光周期介于光周期 12.5L∶11.5D～13L∶11D 之间。	[43-46]
三阶草蛉属 *Chrysopidia*	大多数种类以预蛹滞育；短日照诱导滞育。	[9]
线草蛉属 *Cunctochrysa*	大多数种类以预蛹滞育；短日照诱导滞育。	[9]
叉草蛉属 *Dichochrysa*	主要以 3 龄幼虫滞育，少数以 2 龄幼虫滞育。	[47]
Hypochrysa 属		
Hypochrysa elegans (Burmeister)	在夏季以预蛹进行第 1 次滞育，时间较短；越冬期间以蛹在茧内进行第 2 次滞育，时间较长。	[48]
Kymachrysa 属		
Kymachrysa placita (Banks)	以 2 龄幼虫滞育；日照时长短于 14 h 诱导滞育。	[49]

续表 1

类别 Species	滞育特征 Diapause characteristics	参考文献 References
Meleoma 属	大多数种类以预蛹滞育；短日照诱导滞育。	[9]
尼草蛉属 *Nineta*		
Nineta flava (Scopoli)	以预蛹滞育；部分存在生殖滞育，长日照诱导生殖滞育，临界光周期约为 16L∶8D。	[50], [51]
Nineta pallida (Schneider)	兼性滞育；以 1 龄幼虫滞育；1 龄幼虫为滞育诱导最敏感阶段。	[52]
Pseudomallada 属		
Pseudomallada clathratus (Schneider)	2 龄幼虫为滞育诱导敏感阶段，以 3 龄幼虫滞育。	[53], [54]
Pseudomallada flavifrons (Brauer)	兼性滞育；以 3 龄幼虫滞育；短光照诱导滞育。	[55]
Pseudomallada macleodi (Adams & Garland)	以 3 龄幼虫滞育，2 龄幼虫为滞育诱导最敏感阶段；短日照诱导滞育，23.9 ℃下临界光周期介于 16L∶8D～14L∶0D。	[54]
Pseudomallada perfectus (Banks)	以 3 龄幼虫滞育，2 龄幼虫为滞育诱导最敏感阶段；短光照诱导滞育，23.9 ℃下临界光周期介于 16L∶8D～14L∶0D。	[54]
Pseudomallada picteti (McLachlan)	2 龄幼虫为滞育诱导敏感阶段，以 3 龄幼虫滞育。	[56]
Pseudomallada prasinus (Burmeister)	A 表型为兼性 3 龄幼虫越冬滞育，长日照反应型；B 表型为专性 2 龄幼虫滞育。	[27]
Pseudomallada sierra (Banks)	以 3 龄幼虫滞育，2 龄幼虫为滞育诱导最敏感阶段；短光照诱导滞育，23.9 ℃下临界光周期介于 16L∶8D～14L∶0D。	[54]
俗草蛉属 *Suarius*	大多数种类以预蛹滞育；短日照诱导滞育。	[9]

1.2.2　滞育诱导的敏感阶段　昆虫能够感受滞育诱导条件的阶段为滞育诱导的敏感阶段，这个阶段通常发生在滞育虫态的前一虫态或滞育虫态[57]。滞育敏感阶段对某一昆虫种类而言基本是不变的，但是滞育虫态和滞育敏感虫态的关系在不同种类的昆虫中存在很大差异。大多数情况下，以幼虫或蛹滞育的昆虫，感受环境诱导刺激的敏感虫态是滞育虫态前的发育阶段。如 *K. placita* 以 2 龄幼虫滞育，其敏感虫态为 1 龄幼虫[49]；*Pseudomallada* 属的多种草蛉都是以 3 龄幼虫滞育，感受短日照诱导最敏感的阶段是 2 龄幼虫，包括 *P. clathratus*、*P. flavifrons*、*P. macleodi*、*P. macleodi*、*P. perfectus*、*P. picteti* 及 *P. sierra* 等[47,54-56]。以预蛹滞育的丽草蛉和叶色草蛉，其敏感虫态为 3 龄幼虫[26,27]。有些以预蛹滞育的草蛉，如丽草蛉和大草蛉，若敏感虫态外的其他虫态也接受滞育诱导刺激，会显著促进滞育发生。大草蛉以预蛹滞育，只有当 2 龄幼虫经历 13L∶11D～14L∶10D 以及更短的光周期时才能进入滞育，但 1 龄和 3 龄幼虫也接受诱导刺激会显著提高滞育率[58]。另外一些以预蛹滞育的种类，如 *Chrysopa nigricostata*，全幼虫期均对滞育诱导刺激敏感[28]。以成虫滞育的草蛉，其敏感虫态通常为成虫前的某一个或几个发育阶段或者滞育发生的成虫期，如 *Chrysoperla downesi* 对光周期最敏感的阶段是 3 龄幼虫和预蛹[41]，中华通草蛉的滞育敏感虫态为成虫[59]。

1.2.3　滞育持续期　在自然条件下，昆虫从滞育开始到滞育解除的时间为滞育持续期。昆虫滞育期的长短在不同种类的昆虫中差异较大；同种不同个体、地理种群间差异也很大，短则几周，长则几个月甚至一年以上[6]。一般而言，以预蛹滞育的草蛉，其滞育持续期相对较长，可维持数月，有的甚至可长达 2 年，如丽草蛉、*Chrysopa perla* 以及 *N. flava* 等[19,60]。大草蛉滞育预蛹在 22 ℃、光周期 15L:9D 条件下，滞育持续期呈相对集中的不均匀变化，个体间的滞育持续期差异较大。滞育预蛹从第 50 d 开始逐渐解除滞育，第 70～90 d 为预蛹解除滞育的相对集中阶段，90 d 后滞育解除的频次较为分散且不连续，170 d 时所有存活预蛹均解除滞育[61]。丽草蛉在 20 ℃、光周期 8L:16D 条件下，预蛹可维持滞育 64～168 d，但在 26 ℃、光周期 16L∶8D 条件下，滞育仅可维持 38～93 d，能成功打破滞育的个体所占比例较低[26]。以幼虫滞育的种类，滞育维持期也较长，如 *P. flavifrons* 以 3 龄幼虫滞育，在 25 ℃时滞育期为 117 d，在 15 ℃时滞育可维持 188 d[55]。但是，以成虫滞育的种类，滞育持续期通常较短，普通草蛉的滞育成虫在 25 ℃、每日光照 16 h 条件下，滞育仅维持 20 d，当光照缩短为 10 h 时，滞育持续期可延长至 55 d[35,36]。

可见，草蛉的滞育持续期不仅因滞育虫态不同而异，环境条件如温度、光周期等也是影响其滞育期长短的重要因素。

在天敌昆虫的扩繁应用中，天敌产品的贮存是制约其大规模生产应用的技术瓶颈。利用天敌昆虫固有的滞育特性，恰好可以解决产品贮存问题，因此，天敌昆虫的滞育持续期跟产品货架期直接相关。若滞育持续期太长，则有可能无法及时打破滞育，造成供应短缺，降低防控效果；若滞育期太短，则无法长期大量贮存天敌产品，影响规模化生产，降低天敌产品的有效利用率。因此，了解天敌昆虫的滞育特征，明确其滞育期长短，对合理利用天敌昆虫滞育期调控产品货架期具有重要的现实意义。

2 环境因子对草蛉滞育发育的影响

2.1 光周期

光周期是指昼夜周期中光照期和暗期长短的交替变化，具有精确、有规律的季节性变化，是诱导大多数昆虫滞育的主要因子，也是昆虫预测环境变化的最可靠信息[62]。就大部分草蛉而言，光周期是诱导滞育的关键因子，在已研究存在滞育的草蛉种类中，光周期反应多数为长日照反应型，如丽草蛉、大草蛉、普通草蛉等[26,29,30,35,37,62]。长日照反应型昆虫一般在长日照下生长和发育，在秋季或初冬短日照下发生滞育[63]。如 *Chrysoperla downesi* 的生殖滞育主要由光周期控制，其冬季滞育率与日照时长直接相关，当日照时长低于临界光周期时以成虫滞育，光周期足够长时重新恢复发育[41]。*Chrysopa nigricornis* 在自然条件下，低温短日照促进滞育的诱导[64]。同样，普通草蛉也显著体现了长日照反应型的特征，日照逐渐缩短，滞育率明显上升[37]。

引起昆虫种群中 50%的个体进入滞育的光周期为临界光周期，这是光周期反应的一个重要特征。当日照长于或短于临界光周期时，滞育即可被诱导[1]。草蛉因种类不同，临界光周期存在明显不同。如中华通草蛉，在 22 ℃时临界光周期为 12.5L:11.5D～13L:11D[43]。大草蛉在 20 ℃条件下，临界光周期介于 13L:11D～14L:10D [24,29]。*Pseudomallada* 属的 *P. macleodi*、*P. perfectus*、*P. sierra* 在 23.9 ℃下临界光周期介于 14L:10D～16L:8D[54]。临界光周期也受到温度的显著影响，一般随温度升高，越冬滞育昆虫的临界光周期逐渐缩短。如，丽草蛉在 20 ℃的临界光周期为 14.3L:9.7D，但温度升高至 26 ℃时，临界光周期缩短为 12.9L:11.1D[26]。同样，大草蛉和中华通草蛉的临界光周期也随温度升高明显下降[46,59,65]。

同种昆虫的不同地理分布种群，其滞育的临界光周期也不同，并且随着地理纬度的升高，临界光周期有延长的趋势[1,66]。如，丽草蛉河北种群（39° N）的临界光周期在 20 ℃为 14.3 h[26]，而相同温度下俄罗斯种群（50° N）的临界日长延长了约 1 h[27]。20 ℃下，大草蛉日本种群（33.4° N）滞育诱导的临界日长在 13～14 h 之间，比俄罗斯两个地理种群（48° N，50° N）的临界日长分别短 2 和 4 h[38,67]。类似的，在 10L:14D～14L:10D 的光周期范围内，分布在智利和巴西的 *Ch. externa* 均有部分成虫能进入滞育，但洪都拉斯种群则无滞育现象[40]。

光周期不仅是影响草蛉滞育诱导的主要因子，也是调控滞育维持、解除的重要因素。一般短光照和低温有利于维持滞育，而长光照和高温则促进滞育的解除。草蛉因种类不同解除滞育所需的条件也不相同，就某些草蛉而言，光周期是其滞育解除的主要因子。例如长日照反应型草蛉 *Chrysopa oculata* 和 *C. nigricornis* 的滞育解除需要长光照处理，前者需要 3～4 个月的长日照，后者需要 4.5 个月的长日照才能解除滞育，但二者的滞育解除均对温度无特殊要求[19]。类似现象也可见于 *Ch. downesi*，短于 14 h 的光照诱导其进入滞育，而长日照（16L:8D）可使其解除滞育[38,41]。但是，也有部分草蛉如大草蛉、*C. perla* 等的滞育解除不取决于光周期，甚至光周期对大草蛉的滞育解除、滞育后发育等无显著影响[61,68]。

2.2 温度

温度对草蛉滞育的影响仅次于光周期，主要作为调节因子配合光周期、食料等影响滞育发育[39,42]。在丽草蛉及 *Ch. downesi* 的滞育诱导中，光周期是决定滞育的主要因子，而温度起一定调节作用，低温可显著促进短光照诱导的滞育[26,36,41]。类似地，*Chrysoperla harrisii* 滞育的主要诱导因素为短光照，温度的影响作用较小[39,42]。相反，在少部分草蛉种类中，温度是滞育诱导的主要因素，光周期的影响作用较小，如在叶色草蛉的滞育诱导中，低温起决定作用，15～20 ℃诱导的滞育率最高[32,33]。

温度不但在滞育诱导中发挥重要作用，对草蛉滞育的维持和解除也有显著影响。大草蛉滞育预蛹在 25 ℃下的滞育维持期显著短于 22 ℃，预蛹的存活率也显著提高，说明高温有利于大草蛉解除滞育，其滞育解除主要依赖于温度[61]。中等温度有利于丽草蛉的滞育维持，而高温则促进其滞育的快速解除。丽草蛉滞育预蛹能在较高温度（如 20 ℃和 26 ℃）下解除滞育，但滞育解除率较低；相反，5～10 ℃的低温可显著促进其滞育解除，低温处理超过 2 个月可使 80%以上的个体在短时间内解除滞育并羽化为成虫[26]。*C. perla* 在全黑暗、低于 15 ℃的持续低温条件下也可以解除滞育，其滞育个体的最佳储存温度是 4～6 ℃，但在冷藏 2 个月后，只有部分个体能重新恢复发育，且需要 4～5 个月才能完成滞育后发育[19]。

在自然条件下，温度并不是恒定不变的，而呈昼夜和季节的周期性变化，环境温度的周期性变化对昆虫滞育诱导、维持和解除的影响比较复杂。在一些草蛉种类中，温周期对滞育诱导的影响作用比恒定温度较弱[69]。如大草蛉和 *C. perla* 幼虫在连续黑暗、温期和低温期组成的温周期下饲养时，滞育预蛹的比例取决于温期和低温期的持续时间。大草蛉在 28～20 ℃的温周期中，温期和低温期的时间比为 12:12、14:10、15:9、18:6 时，滞育率分别为 90%、46%、54%、0，说明较长时间的低温期有利于提高滞育率。另一方面，低温期对 *C. perla* 在黑暗中的温周期反应影响很小。在连续光照下 *C. perla* 仅在低温期为 12 ℃或 6 ℃的温周期条件下发生滞育。类似地，以预蛹滞育的 *Ch. harrisii* 在振幅为 28～12 ℃的温度突变和逐渐变化两个温度循环模式下，温度突变相比逐渐变化对滞育的影响作用较强[42]。

2.3　食料

食料也是影响昆虫滞育的一个因素，昆虫食料的数量和质量常随季节变化而变化，食料的种类、丰富度、质量等对草蛉的滞育诱导、维持、解除及滞育后发育等都有显著影响[60,70]。在热带地区，因温度、光周期变化小，食料因子常起主要调控作用，但在温带地区，相比光周期和温度，食料却是昆虫滞育中影响作用较小的因子，只在少数种类的滞育调控中起主要作用[1,2]。

在一些草蛉种类中，食料在滞育的诱导和解除中具有重要作用。冬季滞育的 *Ch. downesi* 随着春季日照延长，由短日照维持的滞育终止，在捕食对象丰富后，*Ch. downesi* 经充分捕食才重新开始生殖；若捕食猎物较少，*Ch. downesi* 可进入夏滞育，即这种夏滞育主要由食料控制，食料的有无控制着滞育诱导和解除[38]。相同种类的不同地理种群对猎物的反应可能不同，如当猎物存在时可大大减少 *Ch. downesi* 蒙大拿种群的滞育发生率，并且使非滞育个体的产卵前期显著缩短，但猎物对美国东北部种群的影响较小[71]。目前在草蛉滞育的研究中，食料因素的研究较少，关于食料对其他种类草蛉滞育的影响有待进一步研究。

3　草蛉滞育的形态和生理生化变化

昆虫滞育的发生常伴随形态及行为改变、代谢下降、抗逆性提高、特定基因及蛋白表达等一系列生物学、生态学及生理生化等变化[1,2,72]。某些种类的草蛉滞育后体色会有明显变化，这种体色变化是对环境适应或种类特性的表现形式之一，常被称为多型现象[73]。如通草蛉属的种类在滞育过程中会暂时变成淡黄、淡红或褐色，但个体的颜色并不完全指示其滞育状态[74,75]。滞育的主要诱导因素是光周期和温度，所以在滞育诱导条件下，敏感虫态有不同的感受程度，影响虫体内分泌系统活动和代谢，调节体色的变化。目前关于滞育相关激素的研究较为广泛，多集中在滞育激素（DH）、蜕皮激素（ecdysone）和保幼激素（JH）这几种关键激素。已有研究证明中华通草蛉成虫的滞育与体内 JH 有直接关系[76]，并且昆虫体内 JH 量也影响昆虫色素的发生[77]。

体色变化在多种草蛉的不同发育状态中都有体现，如普通草蛉成虫在夏末和初秋进入滞育，它们的颜色从浅绿色变为淡黄色或红棕色。在以食物决定的夏滞育期间，*Chrysoperla mohave* 成虫呈现浅绿色或黄绿色，这与 *C. downesi* 在其整个光周期控制的秋冬滞育期间的深绿色形成鲜明对比[71]。中华通草蛉成虫开始进行滞育时，于腹部 1～3 腹节背板中央黄色纵带的两侧，出现较小的褐色滞育斑。随后滞育斑在体躯其他体节上出现，斑的颜色也逐渐发生变化，同时成虫体躯的颜色开始产生相应的变化[45]。Honek[78]研究了普通草蛉越冬成虫的体色由冬季黄色变为夏季绿色所需的时间，结果表明在 21 ℃时，将越冬成虫转移

到长日照条件下比转移到短日照条件下其体色变化所需的时间显著变短，且体色变化所需时间随日照时长增加而缩短。草蛉滞育期间体色的变化具有一定的生态学意义，滞育虫体随着环境的恶化，一方面为进入滞育做好生理上的准备，另一方面从外部形态上将体色与季节性环境的主色调相融合，形成保护色，对其安全越冬具有保护作用，因此滞育体色的变化是其生态对策的一个重要组成部分。稳定的体色特征可用于昆虫滞育状态判别，为研究昆虫滞育提供便利。

大多数昆虫在滞育准备期会大量取食，显著积累营养物质，如糖类、醇类、蛋白质及脂肪等，增加重量，并提高自身耐寒性，以抵御不利环境条件[1,79,80]。如 *N. pallida*、*P. flavifrons* 滞育幼虫重量显著增加，过冷却点明显下降[81]。*C. dorsalis* 以预蛹滞育时没有食物摄入，体重逐渐下降，并且滞育深度越深，茧的重量越低[25,82]。中华通草蛉的滞育成虫体内的蛋白质和糖原含量显著高于非滞育成虫，滞育过程中脂肪含量增加，自由水含量逐渐降低，耐寒性增强。并且滞育期间血淋巴中果糖、葡萄糖显著增加，但滞育成虫经过低温驯化后，其体内葡萄糖、果糖含量降低，说明果糖和葡萄糖在中华通草蛉滞育过程中起重要作用[83-86]。Sagné[34]研究了 *Chrysopa walkeri* 滞育期间碳水化合物（主要是糖原和海藻糖）的代谢，结果表明 *C. walkeri* 为糖原积累型，滞育期间糖原水平波动显著，但海藻糖水平逐渐降低。时爱菊[65]研究发现大草蛉滞育预蛹的过冷却点和结冰点显著低于非滞育个体各发育阶段的过冷却点和结冰点，说明滞育预蛹比非滞育预蛹的过冷却能力更强。其中大草蛉在滞育发育过程中，过冷却点、结冰点和含水量在滞育发育前期（1～3 个月）逐渐下降，在滞育发育后期（4～6 个月）逐渐升高，滞育预蛹体内含水量和过冷却点呈现出正相关，总脂肪含量与其过冷却点之间呈负相关，表明大草蛉在滞育期间通过调整过冷却点、含水量、体内脂肪含量等改变耐寒能力，提高自身抗逆性以应对环境变化。草蛉在滞育进程中的形态学、行为学及生理生化等变化，是昆虫应对外界环境变化的一种普遍适应策略，无论是改变体色、增加取食、提高营养物质含量还是增强耐寒能力，这些都有利于滞育个体在越冬过程中抵御不良环境条件，保证个体存活和种群维持。

4 草蛉滞育的分子机制研究

目前学者们已经利用分子生物学技术研究了许多昆虫的滞育调节机制，通过联合分析基因组、转录组、蛋白组及代谢组等信息，筛选出滞育相关的基因、蛋白及代谢物等，有针对性的对特定靶标基因、蛋白等开展功能验证研究及代谢调控通路分析，从而揭示昆虫滞育的关键调控机制[80,87-89]。在天敌昆虫中，已有七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* L.、烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* Ashmaed、翼蚜外茧蜂 *Praon volucre*、丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 等[90-95]开展了分子机制的深入研究。例如，齐晓阳等[91]利用测序技术分析了正常发育、滞育及滞育解除七星瓢虫的转录组，筛选出滞育关联基因 443 个，并就滞育关联基因参与的代谢通路及其生物学功能进行了预测分析，这为后期深入解析七星瓢虫滞育的分子调控机制提供了参考依据。韩艳华等[92]则应用 RNA 干扰技术重点研究了参与七星瓢虫脂代谢的脂肪酸合酶及酰基−CoAΔ11 去饱和酶在滞育中的功能，揭示了七星瓢虫滞育期间积累脂肪的内在调控机制。

在草蛉类群中，目前已开展分子研究的草蛉种类较少，报道较多的有大草蛉、中华通草蛉，其研究内容主要为化学感受基因筛选及功能鉴定[96,97]、卵黄原蛋白基因功能研究[98,99]，以及与营养和生殖相关的转录组分析[100]等。涉及草蛉滞育的分子机制研究极少，目前仅有中华通草蛉开展了滞育相关的转录组分析，刘力源[101]通过比较长短光周期下中华通草蛉成虫的转录组，筛选出了差异基因 493 条，这些差异基因主要参与遗传物质合成、糖脂代谢以及卵黄蛋白合成等，其研究结果为进一步研究草蛉滞育的分子调控机制提供了参考。总体而言，草蛉滞育的分子机制研究较为滞后，目前还处于起步阶段，关于草蛉滞育相关的基因、蛋白功能分析，激素调控及代谢机制等仍有待深入挖掘。

5 滞育后生物学变化

滞育可帮助昆虫躲避不利环境条件，有利于其个体发育和种群维持，但滞育也能显著影响昆虫滞育后的生长发育和繁殖。滞育后的生物学特性如性比、寿命、生殖力、产卵前期等受到多种因素的影响，包括

滞育前昆虫的个体大小、取食行为及发育速率等，滞育期间经历的环境条件、取食行为，滞育持续期长短以及滞育后的营养需求和环境条件等也可影响其滞育后发育[1,102,103]。

滞育持续期的长短对滞育后生物学特性有一定的影响，滞育持续时间较短会使大量的代谢储备转向滞育后的生长发育；长时间的滞育可能会引起代谢储备的大量消耗，影响滞育解除或解除后的重新生长发育，昆虫滞育维持和滞育后发育之间代谢储备物的分配呈负相关[1,2]。不同滞育持续期的大草蛉，其滞育成虫的产卵前期随滞育时间延长而缩短；随滞育持续时间延长，蛹期逐渐延长，蛹存活率逐渐降低；滞育持续时间对大草蛉雌、雄成虫寿命的影响不同：雌成虫寿命在 27.78～30.84 d，雄成虫寿命随滞育持续时间的延长呈先延长后缩短的趋势[104]。陈珍珍等[23]通过分析中华通草蛉滞育持续期的影响，发现滞育持续期对产卵前期和产卵量有显著影响，随滞育时间延长，产卵前期缩短，产卵量减少，说明不同滞育持续期对繁殖有一定影响。

光周期和温度是引起昆虫滞育诱导和解除的重要环境因子，对昆虫滞育后的生长发育、繁殖以及生命周期中的基本行为都会有很大影响[79,105]。研究发现，温度对滞育解除后的中华通草蛉成虫的产卵前期、产卵历期和雌雄虫寿命均有显著影响：随着温度升高，中华通草蛉解除滞育后的产卵前期、产卵历期、雌雄成虫寿命均缩短。光周期只对产卵量有显著性影响，说明光照长度会影响中华通草蛉卵粒的形成[23,46]。普通草蛉成虫在寒冷时能感知到光周期，低温短日照使产卵前期缩短，繁殖力明显提高，雌性产卵率、产卵量、产卵前期及产卵后期的时间差异显著[36,39]。部分草蛉滞育后存在生殖代价，通过分析光周期和温度对大草蛉滞育后生物学特性的影响，程丽媛等[104]发现在 22 ℃、光周期 15L:9D 和 9L:15D（滞育条件）条件下，与非滞育预蛹相比，滞育解除后的大草蛉表现出蛹期和产卵前期显著延长，雌雄成虫鲜重显著降低，雌雄成虫寿命缩短，单雌产卵量显著降低等一系列不利于种群繁育的生物学特征，表明大草蛉滞育存在生殖代价。因此，开展昆虫尤其是天敌昆虫的滞育后生物学评价研究具有重要的现实意义，通过评价经滞育贮藏后的天敌产品的寿命、繁殖力及防控效能等指标，可以筛选出较适宜的滞育贮存时长，也可以综合评估经滞育解除后的天敌昆虫的性状和质量，为提高天敌产品的防控效果提供参考。

6　滞育在草蛉生产中的应用

天敌昆虫产品的储存一直是天敌规模化生产应用中的技术瓶颈之一，而昆虫滞育的发生为长期贮存天敌产品提供了可利用阶段。通过诱导天敌昆虫进入滞育，将滞育个体贮存在适宜条件下维持其滞育状态，并在需要时转至滞育解除条件下打破其滞育，可实现延长天敌产品货架期，增加产品储备量，利于产品的长距离运输的目的，同时通过积累足量天敌昆虫进行大批量持续释放控害，也有助于提高天敌昆虫的防控作用效果。一般以成虫滞育的草蛉，其滞育深度较浅，可在短时间内解除滞育，调控滞育进程较容易，在生产应用上可利用性较强。例如普通草蛉和大草蛉的成虫在光周期短于 16L:8D 时可被诱导进入滞育，当转移到长光照 16L:8D 条件下后，成虫可在 12～20 d 后重新开始产卵。滞育的普通草蛉成虫在 5 ℃、短光照 10L:14D 条件下贮存 31 周（217 d）后存活率仍达 90%以上[106]，但若在释放前将正常发育的普通草蛉在 5 ℃、RH 70%～75%条件下储存，成虫只能储存 90 d[107]。可见，滞育显著延长了普通草蛉的产品货架期。以成虫滞育的中华通草蛉通过（0～15 ℃）低温处理 30 d 后，转移到 25 ℃、长日照（15L:9D）条件解除滞育，不同滞育日龄的草蛉解除滞育所需时长不等，但均较短。滞育日龄 30 d、50 d 的虫体解除滞育所需时长为 11～13 d；滞育日龄 80 d、100 d 的虫体解除滞育仅需 2～9 d[59]。相反，以幼虫、预蛹或蛹进行滞育的草蛉，其滞育深度较深，滞育维持期一般较长，可达数月甚至 1 年以上，这些草蛉解除滞育的条件要求较高，通常需要一段时间的低温处理才能打破滞育，重新恢复生长发育。如丽草蛉在低温和短光照条件下进入预蛹滞育，滞育个体能在低温 5～10 ℃下贮存长达 10 个月以上，将低温下贮存 60 d 以上的滞育个体转移至室温条件下后，经 14～20 d 后预蛹可发育至成虫羽化，滞育解除率能达 80%以上。但滞育个体在低温下贮存短于 60 d 时，转移至室温下继续发育至成虫所需的时间显著延长，平均需 40 d 左右[26]。相比滞育个体，正常发育的丽草蛉预蛹在低温 10 ℃下可贮存 30 d，存活率在 60%～80%之间。类似的现象也可见于大草蛉，将大草蛉滞育预蛹置于 5 ℃、全黑暗条件下贮存不同时长后，转至室温条

件解除滞育，随低温贮存时间延长（0～70 d），预蛹存活率逐渐降低，但仍可达 73%以上；滞育解除后化蛹所需时间显著缩短，化蛹时间也更加集中[104]。上述研究结果说明，低温有利于维持昆虫滞育，在低温条件下，滞育个体的贮存期被显著延长，经低温冷藏的昆虫其生命力和繁殖力等并未受显著影响。低温下贮存的普通草蛉滞育成虫比自然越冬的个体表现出更高的存活率和繁殖力，3～4 个月的贮存并不会显著降低其生物学特性[108,109]。*C. perla* 的滞育成虫经冷藏后也显示出较强的生殖能力，且雌成虫比雄虫更耐寒[110]。因此，实际应用中，可根据需求，结合不同种类草蛉的滞育特征，将滞育后的成虫或幼虫冷藏在适宜低温下，达到长期贮存产品、增加产品储备量的目的。若短期贮存草蛉产品，则可考虑将正常发育的草蛉置于低温下暂时储存。根据生产需求，有选择性的采用不同方法进行产品储存，即可降低生产和储存成本，保障天敌产品的供需平衡，也能提高天敌昆虫产品的利用效率和防控效果，更有助于充分发挥天敌昆虫的生物防治作用。

草蛉作为一类防效显著的天敌昆虫，在生物防治中具有重要的利用价值。因此，深入开展草蛉的滞育研究，明确其滞育种类和特征，掌握其滞育调控手段，解析滞育的生理波动规律和内在机理，不仅可以帮助阐明昆虫的滞育发育机理，实现草蛉发育进度的精准调控，显著延长产品货架期，还可以促进草蛉的规模化生产和应用，充分发挥草蛉在害虫生物防治中的作用。但目前国内外对草蛉滞育的研究尚不深入，涉及的种类较少，早期研究仅限于环境因子对滞育发育的影响、滞育后发育的生物学评价等，对滞育的生理生化特征、分子机制研究等研究较少。近年来，随着昆虫滞育研究的不断深入，加之分子生物学技术及多种组学方法的发展，草蛉滞育的代谢及分子机制、滞育关联基因及蛋白等的功能研究等有望成为研究重点。草蛉滞育研究的深入开展，将为草蛉的大规模饲养、储存和科学释放提供理论参考和技术支撑，推动天敌昆虫产品的产业化发展，对农林害虫的生物防控具有重要意义。

参 考 文 献

[1] Tauber M J, Tauber C A, Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects[M]. Oxford: Oxford University Press, 1986.

[2] Danks H V. Insect Dormancy: An Ecological Perspective[M]. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), 1987, 439.

[3] Kostál V. Eco-physiological phases of insect diapause[J]. Journal of Insect Physiology, 2006, 52(2): 113-127.

[4] Denlinger D L, Yocum G D, Rinehart J P. 10-Hormonal Control of Diapause[M]//Gilbert L I ed. Insect Endocrinology. Elsevier/Academic Press, 2012, 430-463.

[5] 张礼生, 曾凡荣. 滞育和休眠在昆虫饲养中的应用[M]//曾凡荣, 陈红印, 主编. 天敌昆虫饲养系统工程. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2009, 54-89.

[6] 李玉艳, 张礼生, 陈红印. 茧蜂滞育的研究进展[J]. 昆虫学报, 2010, 53(10): 1167-1178.

[7] McEwen P K, New T R, Whittington A E. Lacewings in the crop environment[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2010, 151(3): 661-661.

[8] 杨集昆. 草蛉的生活习性和常见种类[J]. 应用昆虫学报, 1974, 11(3): 38-43.

[9] 杨星科, 杨集昆, 李文柱. 中国动物志: 昆虫纲, 第三十九卷, 脉翅目, 草蛉科[M]. 北京:科学出版社, 2005, 1-398.

[10] 武鸿鹄. 温室环境因子对大草蛉和丽草蛉成虫扩散行为的影响研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2014.

[11] 蒋佩兰, 朱杏芬, 章志英. 南昌地区主要草蛉的习性及优势种利用研究初探[J]. 江西农业大学学报, 1993, 15(4): 467-470.

[12] Cranshaw W, Sclar D C, Cooper D. A review of 1994 pricing and marketing by suppliers of organisms for biological control of arthropods in the United States[J]. Biological Control Theory and Applications in Pest Management, 1996, 6(2): 291-296.

[13] Lenteren J C V, Roskam M M, Timmer R. Commercial mass production and pricing of organisms for biological control of pests in Europe[J]. Biological Control, 1997, 10(2): 143-149.

[14] Yang N W, Zang L S, Wang S, *et al*. Biological pest management by predators and parasitoids in the greenhouse vegetables in China[J]. Biological Control, 2014, 68(1): 92-102.

[15] 张礼生, 陈红印. 生物防治作用物研发与应用的进展[J]. 中国生物防治学报, 2014, 30(5): 581-586.

[16] 张帆, 李姝, 肖达, 等. 中国设施蔬菜害虫天敌昆虫应用研究进展[J]. 中国农业科学, 2015, 48(17): 3463-3476.

[17] 邵振芳, 尹文兵, 陈建华, 等. 草蛉在虫害生物防治中的应用研究进展[J]. 现代农业科技, 2016(3): 171-174.

[18] New T R. The biology of Chrysopidae and Hemerobiidae (Neuroptera), with reference to their usage as biocontrol agents: a review[J]. Ecological

Entomology, 1975, 127(2): 115-140.

[19] Canard M, Principi M M. Development of chrysopidae[M]//Canard M, Séméria Y, New T R, eds. Biology of Chrysopidae. The Hague: Dr. W. Junk, 1984, 294.

[20] Nordulund D A, Correa J A. Improvements in the production system for green lacewings: an adult feeding and oviposition unit and hot wire egg harvesting system[J]. Biological Control, 1995, 5(2): 179-188.

[21] 张帆, 王素琴, 罗晨, 等. 几种人工饲料及繁殖技术对大草蛉生长发育的影响[J]. 植物保护, 2004, 30(5): 36-40.

[22] 林美珍, 陈红印, 王树英, 等. 大草蛉幼虫人工饲料的研究[J]. 中国生物防治学报, 2007, 23(4): 316-321.

[23] 陈珍珍, 李明贵, 郭亚楠, 等. 光周期和温度对中华通草蛉不同越冬时期成虫滞育后生物学特性的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(8): 1610-1618.

[24] Canard M. Seasonal adaptations of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. European Journal of Entomology, 2005, 102(3): 317-324.

[25] Volkovich T A. Seasonal development of a lacewing, *Chrysopa dorsalis* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae) in the forest-steppe zone of Russia[J]. Entomologicheskoe Obozrenie, 2006, 85(3): 473-486.

[26] Li Y Y, Wang M Z, Gao F, *et al*. Exploiting diapause and cold tolerance to enhance the use of the green lacewing *Chrysopa formosa* Brauer in biological control[J]. Biological Control, 2018, 127(1): 116-126.

[27] Volkovich T A. Environmental control of seasonal cycles in green lacewings (Neuroptera, Chrysopidae) from the forest-Steppe Zone of Russia[J]. Acta Zoologica Fennica, 1998, 209: 263-275.

[28] Tauber M J, Tauber C A. Larval diapause in *Chrysopa nigricornis*: sensitive stages, critical photoperiod, and termination (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. Entomologia Experimentalis *et* Applicata, 1972, 15(1): 105-111.

[29] Nakahira K, Arakawa R. Effect of photoperiod on the development and diapause of the green lacewing *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. Entomological Science, 2005, 8(2): 133-135.

[30] Kharizanov A, Babrikova T. A study of some features of the biology of *Chrysopa septempunctata*[J]. Rastitelna Zashchita, 1976, 24(10): 26-30.

[31] Canard M. Diapause in *Chrysopa perla* (L) (Neuroptera Chrysopidae) induction and elimination in natural and experimental conditions[J]. Annales de Zoologie Ecologie Animale, 1976, 8(1): 10-19.

[32] Zelený J. Lace-wings (Neuroptera) in cultual steppe and the population dynamics in the species *Chrysopa carnea* Stephens and *Chrysopa phyllochroma* Wesmael[J]. Acta Entomological Bohemoslovaca, 1965, 62: 177-194.

[33] 牟吉元, 王念慈, 范永贵. 四种草蛉生活史和习性的研究[J]. 植物保护学报, 1980, 7(1): 1-8.

[34] Sagné J C. Glucidic variations in the lacewing *Chrysopa walkeri* during the prepupal diapause[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1986, 41(1): 101-103.

[35] Macleod E G. Experimental induction and elimination of adult diapause and autumnal coloration in *Chrysopa carnea* (Neuroptera)[J]. Journal of Insect Physiology, 1967, 13(9): 1343-1349.

[36] Tauber M J, Tauber C A. Quantitative response to daylength during diapause in insects[J]. Nature, 1973, 244(5414): 296-297.

[37] Hodek I. Role of environmental factors and endogenous mechanisms in the seasonality of reproduction in insects diapausing as adults[M]//Brown V K, Hodek I, eds. Diapause and Life Cycle Strategies in Insects. The Huge: Dr.W. Junk, 1983, 9-33.

[38] Tauber M J, Tauber C A. Nutritional and photoperiodic control of the seasonal reproductive cycle in *Chrysopa Mohave* (Neuroptera)[J]. Journal of Insect Physiology, 1973, 19(4): 729-736.

[39] Tauber C A, Tauber M J. Environmental control of univoltinism and its evolution in an insect species[J]. Canadian Journal of Zoology, 1976, 54(2): 260-265.

[40] Albuquerque G S, Tauber C A, Tauber M J. *Chrysoperla externa* (Neuroptera: Chrysopidae): life history and potential for biological control in central and south America[J]. Biological Control, 1994, 4(1): 8-13.

[41] Tauber M J, Tauber C A. Developmental requirements of the univoltine species *Chrysopa downesi*: photoperiodic stimuli and sensitive stages[J]. Journal of Insect Physiology, 1976, 22(2): 331-335.

[42] Volkovich T A, Sokolova I V. Thermoperiodic control of diapause in two green lacewing species (Neuroptera: Chrysopidae): a comparative effect of abrupt and gradual changes in temperature[J]. Ėntomologicheskoe Obozrenie, 2000, 79(4): 753-761.

[43] Xu Y Y, Mu J, Cui H, *et al*. Photoperiodic control of adult diapause in *chrysoperla sinica* (Tjeder) (Neuroptera:Chrysopodae)-I.cririca l photoperiod and sensitive stages of adult diapause induction[J]. Insect Science, 2004, 11(3): 191-198.

[44] 陈珍珍. 中华通草蛉对长、短光周期的响应研究[D]. 济南: 山东农业大学, 2014.

[45] 许永玉, 胡萃, 牟吉元, 等. 中华通草蛉成虫越冬体色变化与滞育的关系[J]. 生态学报, 2002, 22(8): 1275-1280.

[46] Chen Z Z, Liu L Y, Liu S Y, *et al*. Response of *Chrysoperla nipponensis* (Okamoto) (Neuroptera: Chrysopidae) under long and short photoperiods[J]. Journal of Insect Science, 2017, 17(2): 35.

[47] Principi M M, Castellari P L. Larval diapause in *Anisochrysa flavifrons* (Brauer) (Neuroptera Chrysopidae)[J]. Atti della Accademia delle scienze dell'Istituto di Bologna (Classe di scienze fisiche, 12), 1970, 7: 75-83.

[48] Grimal A, Canard M. Preliminary observations on the effect of photoperiod on the life cycle of the green lacewing *Hypochrysa elegans* (Burmeister) (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae: Nothochrysinae)[C]//Canard M, Aspöck H, Mansell M W, eds. Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology. Cairo, Egypt, 1994. Imprimerie Sacco, Toulouse, France, 1996, 119-127.

[49] Tauber C A, TeresaDeLeón, Lopezarroyo J I, *et al. Ceraeochrysa placita* (Neuroptera: Chrysopidae): generic characteristics of larvae, larval descriptions, and life cycle[J]. Annals of the Entomological Society of America, 1998, 91(5): 608-618.

[50] Canard M, Grimal A. Insect photoperiodism: various ways of regulating univoltinism in lacewings (Planipennia: Chrysopidae)[J]. Experientia, 1988, 44(6): 523-525.

[51] Canard M. Photoperiodic sensitivity in larvae of the chrysopid *Nineta flava*[J]. Entomologia Experimentalis *et* Applicata, 1983, 34(1): 111-118.

[52] Canard M. Effect of photoperiod on the first-instar development in the lacewing *Nineta pallida*[J]. Physiological Entomology, 2010, 15(2): 137-140.

[53] Principi M M, Sgobba D. Larval diapause in *Mallada clathratus* (Schneider) (Neuroptera, Chrysopidae)[J]. Bollettino dell'Istituto di Entomologia 'Guido Grandi' della Universita degli Studi di Bologna, 1994(48): 75-91.

[54] Tauber M J, Tauber C A. Phenological responses of *Pseudomallada* (Neuroptera: Chrysopidae): Comparative data from three Nearctic species and interspecific hybrids[J]. European Journal of Entomology, 2015, 112(1): 49-62.

[55] Principi M M, Sgobba D. Larval diapause in *Mallada* (= *Anisochrysa*) *flavifrons* (Brauer) (Neuroptera Chrysopidae): photoperiodic cycles responsible for induction and development of diapause, and reactivation and weight gain of the diapausing instar[J]. Bollettino dell'Istituto di Entomologia 'Guido Grandi' della Universita degli Studi di Bologna, 1987(41): 209-231.

[56] Canard M. Long rather than short diapause-promoting photoperiods induce strong diapause in green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. Acta Societatis Zoologicae Bohemicae, 2001, 65(3): 163-168.

[57] Denlinger D L. Why study diapause[J]. Entomological Research, 2008, 38(1): 1-9.

[58] 时爱菊, 徐洪富, 刘忠德, 等. 光周期对大草蛉(*Chrysopa pallens*)滞育及发育的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3854-3859.

[59] 许永玉. 中华通草蛉的滞育机制和应用研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2001.

[60] Canard M, Volkovich T A. Outlines of lacewing development[M]//McEwen P, New T R, Whittington A E, eds. Lacewings in the Crop Environment. Cambridge: Cambridge University Press, 2001, 130-153.

[61] 程丽媛. 替代猎物、光周期和温度对大草蛉滞育维持、滞育解除及发育的影响[D]. 济南: 山东农业大学, 2017.

[62] Beck S D. Effects of thermoperiod on photoperiodic determination of larval diapause in Ostrinianubilalis[J]. Journal of Insect Physiology, 1985, 31(1): 41-46.

[63] 李玉艳, 陈红印, 王孟卿, 等. 环境因子对寄生蜂滞育的影响[C]. 粮食安全与植保科技创新, 2009.

[64] Tauber M J, Tauber C A. Geographic variation in critical photoperiod and in diapause intensity of *Chrysopa carnea* (Neuroptera)[J]. Journal of Insect Physiology, 1972, 18(1): 25-29.

[65] 时爱菊. 大草蛉滞育特性的研究[D]. 济南: 山东农业大学, 2007.

[66] 巫国瑞译. 昆虫迁飞和滞育的进化[M]. 北京: 科学出版社, 1984.

[67] Orlova N A. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in *Chrysopa pallens* (Rambur) (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. Acta Zoologica Fennica, 1998, 209: 195-202.

[68] Canard M, Séméria Y, New T R. Biology of Chrysopidae[M]. Hague: Dr. W. Junk, 1984.

[69] Volkovich T A, Blumental N A. Photo-thermoperiodic responses in some species of lacewings (Neuroptera: Chrysopidae): their role in diapause

induction[J]. European Journal of Entomology, 1997, 94(4): 435-444.

[70] Masaki S. Summer diapause [J]. Annal Review of Entomology, 1980, 25: 1-25.

[71] Tauber M J, Tauber C A. Seasonal responses and their geographic variation in *Chrysopa downesi*: ecophysiological and evolutionary considerations[J]. Canadian Journal of Zoology, 1981, 59(3): 370-376.

[72] Tauber M J, Tauber C A. Inheritance of photoperiodic responses controlling diapause[J]. Bulletin of the Entomological Society of America, 1979, 25(2): 125-128.

[73] 杨秋生. 丝带凤蝶滞育与非滞育蛹及其成虫的形态学观察[J]. 昆虫学报, 2008, 51(4): 454-458.

[74] Duelli P, Johnson J B, Waldburger M, *et al*. A new look at adaptive body coloration and color change in “common green lacewings” of the genus Chrysoperla (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. Annals of the Entomological Society of America, 2014, 107(2): 382-388.

[75] Honek A. Relationship of colour changes and diapause in natural populations of *Chrysopa carnea* Steph (Neuroptera, Chyrsopidae)[J]. Acta Entomological Bohemoslovaca, 1973, 70(4): 254-258.

[76] 许永玉, 牟吉元, 胡萃. 激素对成虫滞育的调控机制[J]. 山东农业大学学报, 1998, 29: 17-22.

[77] 李丽英. 昆虫分析生物化学[M]. 北京: 科学出版社, 1984, 228-230.

[78] Honek A. Maintenance and termination of winter coloration in *Chrysopa carnea* (Neuroptera, Chrysopidae): relationships to the development of diapause[J]. Annales de Zoologie Ecologie Animale, 1976, 3(2): 114-120.

[79] Denlinger D L. Relationship between cold hardiness and diapause[M]//Lee Jr. R E, Denlinger D L, eds. Insects at Low Temperature. New York: Chapman & Hall, 1991, 174-198.

[80] King A M, Macrae T H. Insect heat shock proteins during stress and diapause[J]. Annual Review of Entomology, 2015, 60(1): 59-75.

[81] Principi M M, Memmi M, Sgobba D. Influence of temperature on the larval diapause of *Mallada flavifrons* (Brauer) (Neuroptera Chrysopidae)[J]. Bollettino dell'Istituto di Entomologia "Guido Grandi", Universita degli Studi Bologna, 1990, 44: 37-55.

[82] Canard M, Grimal A, Carvalho C F. Weight changes during preimaginal development in green lacewings (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae)[C]//Canard M, Aspöck H, Mansell M W, eds. Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology. Gairo, Egypt, 1996, 87-101.

[83] 郭海波. 中华通草蛉成虫越冬与滞育的生理生化机制[D]. 济南: 山东农业大学, 2006.

[84] 王伟, 张礼生, 陈红印, 等. 瓢虫滞育的研究进展[J]. 植物保护, 2011, 37(5): 27-33.

[85] 陈珍珍, 刘力源, 刘韶业, 等. 母代越冬经历对中华通草蛉子代发育与繁殖的影响[J]. 昆虫学报, 2017, 60(5): 553-561.

[86] 郅伦山, 李淑芳, 刘兴峰, 等. 中华通草蛉越冬成虫的耐寒性研究[J]. 山东农业科学, 2007(3): 67-68.

[87] Denlinger D L. Regulation of diapause[J]. Annual Review of Entomology, 2001, 47(1): 93-122.

[88] Willis J H. The Evolution and metamorphosis of arthropod proteomics and genomics[J]. Annual Review of Entomology, 2018, 63(1): 1-13.

[89] Hahn D A, Denlinger D L. Energetics of insect diapause[J]. Annual Review of Entomology, 2011, 56(1): 103-121.

[90] 蒋莎, 黄凤霞, 齐晓阳, 等. 滞育七星瓢虫抑制性消减杂交文库的构建及分析[J]. 中国生物防治学报, 2016, 32(1): 33-39.

[91] Qi X Y, Zhang L S, Han Y H, *et al*. De novo transcriptome sequencing and analysis of *Coccinella septempunctata* L. in non-diapause, diapause and diapause-terminated states to identify diapause-associated genes[J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 1086.

[92] 韩艳华, 刘梦姚, 高飞, 等. 滞育七星瓢虫酰基辅酶 AΔ11 去饱和酶基因的克隆及表达分析[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(5): 31-40.

[93] Zhang H Z, Li Y Y, An T, *et al*. Comparative transcriptome and iTRAQ proteome analyses reveal the mechanisms of diapause in *Aphidius gifuensis* Ashmead (Hymenoptera: Aphidiidae)[J]. Frontiers in Physiology, 2018, 9: 1697.

[94] Colinet H, Renault D, Charoy-Guevel B, *et al*. Metabolic and proteomic profiling of diapause in the aphid parasitoid *Praon volucre*[J]. PLoS ONE, 2012, 7(2): e32606.

[95] Li Y Y, Zhang L S, Chen H Y, *et al*. 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[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2015, 63: 34-46.

[96] Li Z Q, Zhang S, Ma Y, *et al*. First transcriptome and digital gene expression analysis in Neuroptera with an emphasis on chemoreception genes in *Chrysopa pallens* (Rambur)[J]. PLoS ONE, 2013, 8(6): e67151.

[97] Li Z Q, Zhang S, Cai X M, *et al*. Three odorant binding proteins may regulate the behavioural response of *Chrysopa pallens* to plant volatiles and the

aphid alarm pheromone (E)-β-farnesene[J]. Insect Molecular Biology, 2017, 26(3): 255-265.

[98] Zhang T T, Zhang G C, Zeng F F, *et al*. Insulin-like peptides regulate vitellogenesis and oviposition in the green lacewing, *Chrysopa septempunctata*[J]. Bulletin of Entomological Research, 2017, 107(2): 148-154.

[99] Liu C Y, Mao J J, Zeng F R. *Chrysopa septempunctata* (Neuroptera: Chrysopidae) Vitellogenin functions through effects on egg production and hatching[J]. Journal of Economic Entomology, 2015, 108(6): 2779.

[100] Han B F, Zhang S, Zeng F R, *et al*. Nutritional and reproductive signaling revealed by comparative gene expression analysis in *Chrysopa pallens* (Rambur) at different nutritional statuses[J]. PLoS ONE, 2017, 12(7): e0180373.

[101] 刘力源. 光周期调控下中华通草蛉滞育发生的基因表达谱分析及其对子代发育的影响[D]. 济南: 山东农业大学, 2017.

[102] 王小平, 薛芳森. 昆虫滞育后的生物学特性[J]. 应用昆虫学报, 2006, 43(1): 10-15.

[103] Danks H V. Insect adaptations to cold and changing environments[J]. Canadian Entomology, 2006, 138(1): 1-23.

[104] 程丽媛, 张艳, 陈珍珍, 等. 光周期和温度对大草蛉滞育解除及滞育后发育和繁殖的影响[J]. 昆虫学报, 2017, 60(3): 318-327.

[105] Beck S D. Insect Photoperiododism (2nd ed)[M]. New York: Academic Press, 1980, 288.

[106] Tauber M J, Tauber C A, Gardescu S. Prolonged storage of *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. Environmental Entomology, 1993, 22(4): 843-848.

[107] Kurbanov G G. Some data on mass laboratory rearing of the lacewings *Chrysopa carnea* Steph. and *Ch. septempunctata* Wesm[J]. Izvestiya Akademii Nauk AzerbaidzhanskoiSSR, Biologicheskikh Nauk, 1984(3): 31-39.

[108] Chang Y F, Tauber M J, Tauber C A. Reproduction and quality of F1, offspring in *Chrysoperla carnea*: differential influence of quiescence, artificially-induced diapause, and natural diapause[J]. Journal of Insect Physiology, 1996, 42(6): 521-528.

[109] Muntyan E M, Sekirov I A, Karelin V D, *et al*. Improving mass rearing of *Chrysopa carnea*[J]. Zashchita i Karantin Rastenii, 2012(6): 21-22.

[110] Canard M. The possibilites of long-term preservation of the cocoons of a predator of aphids *Chrysopa perla* (L) (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. Annales de Zoologie, Ecologie Animale, 1971, 3(3): 373-377.