

蚊科昆虫滞育的研究进展*

吴传剑, 郝友进, 陈斌

(重庆师范大学 生命科学学院 昆虫与分子生物学研究所, 重庆 401331)

摘要:滞育是蚊科(Culicidae)昆虫渡过不利环境的一种重要的适应性策略,同步了个体发育,保证了种群繁衍并对虫媒传染病的病原体有重要的保护作用,影响虫媒传染病的传播周期。对蚊科昆虫滞育的敏感虫龄、关键光周期、滞育虫龄、环境因素、滞育不同时期的生理生化特征以及激素对滞育的调控机理等方面进行了综述。相关研究表明不同种类蚊科昆虫对滞育的响应机制有明显差异,并且激素的作用机理尚不清楚。目前,激素与钟基因等对滞育的调控机制已成为研究的重点和难点,阐明这些因素在滞育中的作用将有助于推动蚊科昆虫滞育进一步研究。

关键词:蚊科昆虫;滞育;光周期;温度;调控

中图分类号:Q968.1

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2015)06-0035-07

滞育(Diapause)是一种特殊的休眠方式,受到光周期、温度等环境因子诱导,是昆虫发育停滞的一种生理状态。滞育是由激素调控体内一系列生理、生化代谢的过程,具有相对稳定的遗传特性,不因环境条件的恢复而结束^[1]。

蚊科(Culicidae)昆虫通过叮咬方式传播疟疾、流行性乙型脑炎、黄热病、登革热等疾病,给人类健康带来严重危害。蚊科昆虫可通过滞育渡过不良的环境条件,调节蚊科昆虫的生长发育和繁殖的时间,从而适应季节性变化,并使种群发育整齐,保证种与个体的繁衍^[2]。同时,滞育作为一种重要的越冬或越夏的机制对虫媒传染病的宿主及病原体起到很好的保护作用^[3]。本文围绕蚊科昆虫滞育的敏感虫龄、滞育虫龄、影响因素、不同滞育时期的特点、滞育调控等方面对当前相关研究成果进行归纳总结,旨在为蚊科昆虫的滞育、生态学研究及虫媒传染病的研究、预防和控制提供一定的参考依据。

1 敏感虫龄与滞育虫龄

根据滞育特性,昆虫滞育可分为专性滞育(Obligatory diapause)和兼性滞育(Facultative diapause)^[2]。大部分蚊科昆虫属于兼性滞育,滞育的诱导是在特定龄期接受环境信号的刺激,生理机能改变以适应环境变化的生理过程。少部分蚊科昆虫属于专性滞育,滞育诱导与终止独立于环境因子,一般发生于高纬度地区且稳定遗传。另外,根据进入滞育虫态的不同,可分为卵、幼虫、蛹和成虫滞育^[4]。

研究表明蚊科昆虫主要有卵、幼虫、成虫等3个阶段对环境有感受性,但不同种类的蚊科昆虫具有不同的敏感时期。卵滞育的敏感时期主要集中在母代雌性成虫,例如白纹伊蚊(*Aedes albopictus*)成虫受短日照影响可诱导卵滞育^[5]。幼虫滞育的敏感时期集中在当代幼虫期,如短日照可诱导北美瓶草蚊(*Wyeomyia smithii*)一龄和三龄幼虫进入滞育状态^[6]。大部分成虫滞育的敏感龄期主要发生在幼虫期,尖音库蚊(*Cluex pipiens*)的二龄幼虫到羽化后受短日照与低温诱导成虫进入滞育状态^[7]。少部分种类发生在蛹或羽化初期,*Culex restuans*从蛹期到羽化初期6~8 d内对短日照和低温敏感^[8]。

蚊科昆虫的滞育虫龄主要发生卵、幼虫、成虫等3个时期。卵滞育(又称胚胎滞育)可以发生在胚胎发育的

* 收稿日期:2015-02-19 修回日期:2015-04-01 网络出版时间:2015-9-28 12:01

资助项目:“两江学者”计划专项经费;美国国立卫生研究院 NIH 项目(No. 1R01AI095184);联合国 IAEA 项目(No. 18268/R0);国家自然科学基金(No. 31372265)

作者简介:吴传剑,男,研究方向为昆虫分子生物学,E-mail:635027156@qq.com;通信作者:陈斌,教授,E-mail:bin.chen@cqu.edu.cn

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.n.20150928.1201.006.html>

任何时期,但主要是在卵的蜕裂期。幼虫滞育主要发生在四龄幼虫期,而成虫滞育虫龄主要集中在羽化初期^[9]。目前,已知卵滞育的蚊科昆虫有 55 种^[10],主要分布于骚扰蚊属(*Ochlerotatus*)、鳞蚊属(*Psorophora*)和伊蚊属(*Aedes*)^[11]。幼虫滞育的蚊科昆虫有 16 种^[10],主要分布于按蚊属(*Anopheles*)、骚扰蚊属、迈毛蚊属(*Culiseta*)、曼蚊属(*Mansonia*)、直角蚊属(*Orthopodomys*)、土蚊属(*Topomyia*)、翠蚊属(*Tripteroides*)、阿蚊属(*Armigeres*)、瓶草蚊属(*Wyeomyia*)和巨蚊属(*Toxorhynchites*)^[11]。蚊科昆虫进行成虫滞育的有 30 余种^[10],包括按蚊属、迈毛蚊属和库蚊属(*Culex*)^[11]。

2 影响滞育的主要因素

在长期进化过程中,蚊科昆虫对外界环境条件的不断适应,逐渐形成了多种生存对策。自然界的环境因子如光周期、温度、湿度、密度、食物等对蚊科昆虫滞育的诱导与终止有一定的影响。研究表明,光周期和温度是影响滞育的主要环境因子^[2]。同时,这两个因子互相作用和影响,但主要表现为光周期对温度的影响。

2.1 光周期的影响

在自然界中,光周期是最有规律、最可靠的环境因子。目前已知有 500 多种昆虫的滞育与光周期有关^[12]。

2.1.1 滞育诱导 光周期对不同蚊种滞育的诱导效果有明显差异。研究表明,美国 *Ochlerotatus dorsalis* 种群在 5~20 °C 和 10 h 的光照条件下,可进入卵滞育;在 27 °C 和 13~14 h 的光照下,滞育卵则可恢复发育^[13]。在 22 °C 和 12 h 光照:12 h 黑暗的光照条件下,美国尖音库蚊亚种(*Culex pipiens pipiens*)种群的卵巢停止发育(卵泡长度约为 0.054 mm),则进入成蚊滞育;在相同温度条件,13 h 光照:11 h 黑暗的光周期可诱导卵泡正常发育^[14]。在 22 °C 和 8 h 光照:16 h 黑暗的条件下,*Culex tarsalis* 的卵巢停止发育,脂肪体明显增大^[15]。研究还发现不同光周期对同一种蚊科昆虫的滞育率的影响有显著差异。在 21 °C 条件下,北美瓶草蚊的一龄幼虫接受 12~16 h 的光照处理后,三龄幼虫进入滞育状态的比例由 100%降低到 0%^[8]。尖音库蚊蛹及羽化初期的成虫在 18 °C 下,接受 11.75~16 h 光照处理,其卵巢进入滞育期的比例由 93.3%减为 0%^[16]。另外,在适宜的温度范围内,随着光照处理时间的增加,不同蚊科昆虫的滞育率会明显降低。

2.1.2 滞育解除 研究表明长日照能促进伊蚊属蚊科昆虫卵滞育的解除^[17-18]。在 17~20 °C 的条件下,长日照可解除波士顿与汉堡港地区库蚊和尖音库蚊的滞育状态^[16]。*Culex tarsalis* 在 15 h 光照:9 h 黑暗和 25 °C 的条件下处理 7 d 后,可解除滞育^[19]。因此,长日照与高温协同作用会显著影响蚊科昆虫滞育的解除。

2.1.3 临界光周期 有 50%的个体进入滞育状态的光照时间称为临界光周期(Critical photoperiod, CPP),是光周期反应的重要特征之一。研究发现同一种蚊科昆虫的不同地理种群的 CPP 有不同程度的差异。例如,在美国加州与华盛顿地区,*Anopheles freeborni* 的临界光周期分别为 9~10 h 和 11~12 h^[20]。此外,研究发现 CPP 与纬度和海拔之间也有密切的关系。在北纬 30°~40°范围内,纬度每增加 4.2°,美国 *Aedes triseriatus* 种群的临界光周期会增加 1 h。而分布于北纬 28°~33°范围内,蚊科昆虫的光周期反应明显减弱或消失^[21]。在美国东部,纬度每增加 5.5°或海拔增加 775 m,则北美瓶草蚊种群的 CPP 会增加 1 h^[22]。以上研究结果表明蚊科昆虫的 CPP 会随着纬度和海拔增加而增加。CPP 随着纬度和海拔的改变而改变是一种强烈的生物地理趋势。随着北半球的纬度增加,适合个体生长的季节周期逐渐减少,进入滞育的时间会更早, CPP 也会相应增加。目前,有研究报道蚊科昆虫的 CPP 快速演化在蚊科昆虫的入侵能力和应对全球的气候变化方面发挥了重要作用^[22],但具体的分子机制还未清楚。

2.2 温度对滞育的影响

温度变化对滞育的影响也非常明显。研究表明低温对大部分蚊科昆虫滞育的诱导与解除有重要的影响;而高温则主要对滞育的解除有明显促进作用。低温本身不能完全诱导蚊科昆虫进入滞育状态,但结合光周期可以明显提高滞育率。在低温诱导下 *Aedes atropalpus*^[23]、*Aedes sollicitans*^[24]、*Aedes taeniorhynchus*^[25] 和尖音库蚊^[16]等蚊科昆虫的光周期反应会显著增强。其中主要原因是低温延长正常发育时期的同时,个体会接受更多的短光照处理,从而提高了滞育率。此外,寒冷对蚊科昆虫滞育的解除也有促进作用。寒冷刺激为伊蚊属虫卵滞育解除的共同因子^[9]。秋末和初春时期的低温增强了光周期的敏感性,二者相互作用促进了巨蚊属蚊虫 *Toxorhynchites rutilus* 幼虫的滞育解除^[26]。因此,低温不但可以诱导滞育,也可促进滞育的终止。

高温与长日照结合会解除越冬蚊科昆虫的滞育状态。如尖音库蚊^[16]、*Culex tarsalis*^[27]和 *Culiseta inornata*^[28]在 20~25 °C 条件下,15~24 h 的光照处理能解除滞育。Pumpuni 等人^[29]报道白纹伊蚊在 21 °C 或 25~27 °C 时对光周期反应敏感;当温度超过 29 °C 时,光周期的诱导效果则受到显著抑制。这说明高温可以抑制或抵消光周期的诱导作用。

2.3 其他影响因子

食物、营养、密度及传代代数等对蚊科昆虫的滞育也产生一定的影响。在食物缺乏的情况下,*Aedes triseriatus* 则会进入滞育状态^[30]。若减少母代幼虫期的营养,可明显提高 *Aedes atropalpus*^[31] 子代卵的滞育率。如果增加加拿大安大略湖地区的尖音库蚊亚种种群四龄幼虫的密度,雌成虫的滞育率会显著提高^[32]。另外,*Culiseta melanura* 繁殖 400 代后,则没有幼虫进入滞育状态^[11];同样的,*Culex tarsalis* 经过 200 代后,滞育特性明显减弱^[33]。

3 滞育时期的生理特征

根据滞育的过程,可分为滞育前期、滞育期、滞育后期等 3 个时期。

滞育前期主要是昆虫对光周期和温度等的应答、个体发育迟缓和物质积累。滞育前期比正常发育的时间较长,发育的延迟使滞育个体能储存更多能量和获得更大体积。墨西哥湾北美瓶草蚊种群的滞育时期发生在第四龄幼虫,但诱导阶段在三龄幼虫期;该时期幼虫的发育速度比非滞育个体延缓,推测南方种群第三龄幼虫的发育延迟衍生了北方种群第三龄幼虫进入滞育的前期^[26]。研究发现尖音库蚊滞育个体羽化一周的总脂肪含量比非滞育个体高出两倍^[34]。白纹伊蚊滞育卵的体积较大并含有较高的脂肪,这是因为在滞育前期,脂肪合成相关基因高量表达以及脂肪代谢基因低量表达的结果^[35]。滞育前期个体的行为也会发生相应改变。例如尖音库蚊即将进入滞育的雌成虫明显缺乏吸血活动^[36];此外还会选择相对温暖(0~10 °C)、较暗(2~5.2 lux)和湿润(相对湿度高于 60%)的环境条件越冬^[37]。在短日照条件下,*Aedes mariaae* 的成虫产卵地点的选择也会发生改变^[38]。

滞育期的主要特征是代谢活动降低和抗逆性(主要是耐寒与耐旱)普遍增强。对尖音库蚊成蚊而言,较低脂肪利用率是代谢抑制的间接指标;滞育个体耐旱性和耐寒性明显强于非滞育个体,研究人员推测这与表皮成分的改变和较高海藻糖浓度有关^[39]。研究发现白纹伊蚊滞育卵的耐旱性的增强与前期卵壳的改变、脂肪的合成有关,但具体耐寒的机制尚不清楚^[40]。北美瓶草蚊滞育幼虫的耐寒性明显高于非滞育的个体,但耐寒性的生理差异机制还未见报道^[41]。滞育的后期是昆虫对滞育解除环境信号做出反应的阶段。如尖音库蚊卵巢逐渐恢复发育^[42]。通过能量代谢的改变可间接反映滞育期动态发育过程。在分子水平上,尖音库蚊在滞育期的前期脂肪酸合成和积累的基因上调表达, β -氧化基因下调表达;在滞育期的后期,参与脂肪酸合成和积累的基因下调表达, β -氧化的基因上调表达。这从根本上反映了脂类在蚊科昆虫滞育期的储存和使用^[43]。

滞育后期个体仍然是静止状态,滞育代谢相关基因仍然处于低表达状态。光周期和低温仍然是该时期发育的主要环境因素。昆虫在低温条件下保持静止的发育状态,有利于昆虫发育与季节变化的同步化。越冬蚊科昆虫可以随时恢复发育,但冬末春初低温使个体保持静止状态,温度达到一定阈值后,整个种群可以同步发育。在热带地区的旱季,因为干旱昆虫发育处于静止状态,而雨季到来时则同步了整个种群的发育^[9]。昆虫的能量储存会影响进入或终止滞育的决策;同时也影响滞育后期发育的适合度^[44]。滞育后期,个体体内剩余能量的水平会直接影响后期发育和生殖,从而影响种群的延续。如尖音库蚊雌性成虫滞育结束后,体内剩余脂质的水平决定了产卵行为^[45]。

4 滞育的调控

滞育是由外界环境因子与内部激素共同调控下完成的,但目前有关滞育的调控机理仍然不是很清楚。

光周期对蚊科昆虫滞育的诱导及终止发挥了决定性的作用,但昆虫对昼夜节律的感知和外界的光刺激是如何转化为滞育信号的问题尚未解决。推测钟基因参与调节昼夜节律;也可能参与光周期现象(对日照规律性变化的反应,如 CPP);也有可能在这两个时间系统中差异表达^[9]。在埃及伊蚊(*Aedes aegypti*)^[46]、冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)^[47]和 *Culex quinquefasciatus*^[48] 中 *period*, *timeless*, *clock*, *cycle*, *cryptochrome* 等钟基因

均参与昼夜节律的调控。通过克隆与测序分析白纹伊蚊中的 *period* 和 *timeless* 钟基因参与昼夜节律,还可以作为该物种不同种群地理分布的分子标记^[49]。钟基因参与蚊科昆虫光周期现象的报道还较少。处于不同纬度的北美瓶草蚊种群中的 *timeless* 的表达有明显的纬度差异性,并对光周期反应和温带环境下的季节性适应进化潜力有一定的影响^[50]。北美瓶草蚊的 *timeless* 虽然不属于控制 CPP 数量性状的基因(Quantitative trait locus, QTL),但与关键光周期 QTL 的基因相互存在上位现象^[9]。许多研究表明钟基因参与生物钟的调控,并介导了滞育等季节性活动;而滞育和钟基因相互影响的机制仍需进一步的研究。

胰岛素信号通路在昆虫中广泛存在,通过胰岛素样蛋白(Insulin-like/related peptides, ILPs)与胰岛素受体(Insulin receptor, IR)结合,启动胰岛素信号通路(Insulin signaling pathway, ISP)^[51]。该通路主要参与对新陈代谢、生长等生理过程的调节。研究表明 ISP 参与了秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans* dauer 的形成^[52]。其中叉头转录因子(FOX)是多种滞育特征(如寿命、抗压能力、脂肪脂的积累等)潜在的调节因子^[53]。ILP 家族在昆虫中的分布较多,现已知在埃及伊蚊中有 8 种,家蚕(*Bombyx mori*)有 30 余种。ILP 是胰岛素信号通路的重要组成部分,ILP 与单一的受体结合后发挥信号调节作用。蚊科昆虫中不是所有的 ILP 均能参与滞育调控。例如尖音库蚊体内含有 ILP1、ILP2、ILP5 等 3 个成员,但仅有 ILP1 参与滞育的调控^[51]。有研究表明长日照诱导尖音库蚊体内 ILP-1 与 IR 结合,调控保幼激素(Juvenile hormone, JH)的合成,对 FOX 未表达,呈现出没有脂肪的积累,卵巢正常发育;短日照的诱导则呈现相反调控模式^[53]。干扰尖音库蚊未滞育雌蚊科昆虫的 IR,它的卵巢也停止发育;即将滞育的雌蚊中 ILP1 表达量比雄性低,且敲除 ILP1,未滞育雌蚊卵巢停止发育^[54]。这些研究表明,ISP 通路可引发 FOX 转录因子差异表达,导致滞育个体与非滞育个体在摄食行为、能量物质储存、生理代谢等活动不同。

激素是调控昆虫滞育的重要内在因子,在滞育的发生和解除过程中有起到关键性作用。激素对滞育调控是一个复杂的网路系统,由上游激素先刺激作用于腺体,促使腺体合成并分泌下游激素,而下游激素与受体结合后将调控信息进行传递;同时下游激素还可反馈调节上游激素的表达从而调控滞育过程^[55]。昆虫种类与滞育虫态的不同,具体发挥作用的激素及其调控机理也不尽相同。研究证明昆虫的蜕皮、变态发育和繁殖过程主要由蜕皮激素调控。蜕皮激素的主要活性成分是 20-羟基蜕皮酮(20-hydroxyecdysone, 20E)。雌果蝇在滞育期体内的蜕皮激素滴度较低,滞育解除期间蜕皮激素滴度开始增加并达到较高的水平。通过比较分析滞育与非滞育雌果蝇体内的基因表达情况,发现与蜕皮激素活性相关基因如 *ultraspiracle (USP)*、*Broad complex*、*Hsp70*、*Hsp83* 等的表达存在显著差异^[56],该结果表明蜕皮激素参与了果蝇成虫滞育的调控。同时,Denlinger 等人^[9]认为蜕皮激素滴度的降低也是引起幼虫滞育主要因素之一,但其中机理尚未明确。Poelchau 等人^[57]比较分析了白纹伊蚊滞育与非滞育卵母细胞的基因表达情况,发现蜕皮激素信号通路中的基因表达存在差异,推测蜕皮激素信号可能参与了蚊科昆虫的卵滞育的调控过程。另外,保幼激素也参与了某些昆虫的滞育调节。尖音库蚊非滞育雌性成虫咽侧体在刚羽化时合成的 JH 会促进卵巢发育,吸血产卵。将进入滞育的个体咽侧体被抑制,卵泡不发育、不吸血;外源性施加 JH 处理滞育个体,卵泡恢复了发育^[58]。通常认为咽侧体及 JH 是尖音库蚊和其它成虫滞育调控组织和激素,同时蜕皮激素对成虫滞育,推测在蚊科昆虫的成虫滞育中保幼激素与蜕皮激素协同作用,而具体的分子机制还需要更进一步的开展研究。

5 结语

目前,蚊科昆虫滞育的研究主要集中在发育生物学观察、环境因子对滞育各个时期的影响等方面;但是环境信号如何影响滞育及激素参与调控的机理等尚不清楚。因此,激素与钟基因等因素对滞育的调控机制已成为研究的重点,也是该领域内的研究难点。阐明这些因素在滞育中的作用将为深入蚊科昆虫滞育机理研究起到重要推动作用。

参考文献:

- [1] Danks H V. Insect dormancy: an ecological perspective[M]. 1987. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Artropods),
- [2] Tauber M J, Tauber C A. Seasonal adaptations of insects

- [M]. London:Oxford University Press,1986.
- [3] Black Iv W C, Moore C G. Population biology as a tool for studying vector-borne diseases[J]. The biology of disease vectors,1996:393-416.
- [4] Mansingh A. Physiological classification of dormancies in insects[J]. The Canadian Entomologist,1971,103(7):983-1009.
- [5] Lounibos L P, Escher R L, Nishimura N. Retention and adaptiveness of photoperiodic egg diapause in Florida populations of invasive *Aedes albopictus*[J]. Journal of the American Mosquito Control Association,2011,27(4):433.
- [6] Bradshaw W E, Lounibos L P. Photoperiodic control of development in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*[J]. Canadian Journal of Zoology,1972,50(6):713-719.
- [7] Robich R M, Denlinger D L. Diapause in the mosquito *Culex pipiens* evokes a metabolic switch from blood feeding to sugar gluttony[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2005, 102(44):15912-15917.
- [8] Eldridge B F, Johnson M D, Bailey C L. Comparative studies of two North American mosquito species, *Culex restuans* and *Culex salinarius*: response to temperature and photoperiod in the laboratory[J]. Mosquito News, 1973, 36: 506-513.
- [9] Denlinger D L, Armbruster P A. Mosquito diapause[J]. Annual Review of Entomology,2014,59:73-93.
- [10] Gutsevich A V, Monchadskii A S, Stackelberg A A. Fauna of the USSR. Diptera. vol. 3, issue 4. mosquitoes of the Family Culicidae[M]. [S. l.]:IPST,1970.
- [11] Vinogradova E B. Diapause in aquatic insects, with emphasis on mosquitoes[M]//Alekseev V R, De Stasio B, Gilbert J J. Diapause in aquatic invertebrates theory and human use. Netherlands:Springer,2007:83-113.
- [12] Saunders D S. Insect photoperiodism-the clock and the counter:a review[J]. Physiological Entomology, 1981, 6(1):99-116.
- [13] Mulligan F S. Direct induction of embryonic diapause in colonized *Aedes dorsalis*[J]. Annals of the Entomological Society of America,1980,73(5):589-592.
- [14] Eldridge B F. The effect of temperature and photoperiod on blood-feeding and ovarian development in mosquitoes of the *Culex pipiens* complex[J]. The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene,1968,17(1):133-140.
- [15] Harwood R F, Halfhill E. The effect of photoperiod on fat body and ovarian development of *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae)[J]. Annals of the Entomological Society of America,1964,57(5):596-600.
- [16] Spielman A, Wong J. Environmental control of ovarian diapause in *Culex pipiens*[J]. Annals of the Entomological Society of America,1973,66(4):905-907.
- [17] Horsfall W R, Ler H. Eggs of floodwater mosquitoes VI-II. Effect of serial temperatures on conditioning of eggs of *Aedes stimulans* Walker (Diptera: Culicidae)[J]. Annals of the Entomological Society of America, 1961, 54(5): 664-666.
- [18] Horsfall W R, Trpiš M. Eggs of floodwater mosquitoes. X. Conditioning and hatching of winterized eggs of *Aedes sticticus* (Diptera: Culicidae)[J]. Annals of the Entomological Society of America,1967,60(5):1021-1025.
- [19] Mitchell C J. Diapause termination, gonoactivity, and differentiation of host-seeking behavior from blood-feeding behavior in hibernating *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae)[J]. Journal of Medical Entomology, 1981, 18(5): 386-394.
- [20] Depner K R, Harwood R F. Photoperiodic responses of two latitudinally diverse groups of *Anopheles freeborni* (Diptera: Culicidae)[J]. Annals of the Entomological Society of America,1966,59(1):7-11.
- [21] Shroyer D A, Craig G B. Egg diapause in *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae): geographic variation in photoperiodic response and factors influencing diapause termination[J]. Journal of medical entomology,1983,20(6):601-607.
- [22] Bradshaw W E. Geography of photoperiodic response in diapausing mosquito[J]. Nature,1976,262:384-386.
- [23] Anderson J F. Influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae) [J]. Entomologia experimentalis et Applicata,1968,11(3):321-330.
- [24] Parker B M. Photoperiod-induced diapause in a North Carolina strain of *Aedes sollicitans*: photosensitivity of fully formed and developing embryos[J]. Journal of the American Mosquito Control Association,1988,4(1):57-63.
- [25] Parker B M. Effects of Photoperiod on the induction of embryonic diapause in *Aedes taeniorhynchus* (Diptera: Culicidae)[J]. Journal of Medical Entomology, 1985, 22(4):392-397.
- [26] Bradshaw W E, Holzapfel C M. Interaction between photoperiod, temperature, and chilling in dormant larvae of the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus* Coq[J]. The Biological Bulletin,1977,152(2):147-158.
- [27] Mitchell C J. Diapause termination, gonoactivity, and differentiation of host-seeking behavior from blood-feeding behavior in hibernating *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae)

- [J]. *Journal of Medical Entomology*, 1981, 18(5): 386-394.
- [28] Hudson J E. Follicle development, blood feeding, digestion and egg maturation in diapausing mosquitoes, *Culiseta inornata* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1979, 25(2): 136-145.
- [29] Pumpuni C B, Knepler J, Craig Jr G B. Influence of temperature and larval nutrition on the diapause inducing photoperiod of *Aedes albopictus* [J]. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 1992, 8(3): 223-227.
- [30] Clay M E, Venard C E. Larval diapause in the mosquito *Aedes triseriatus*: Effects of diet and temperature on photoperiodic induction [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1972, 18(8): 1441-1446.
- [31] Beach R. The required day number and timely induction of diapause in geographic strains of the mosquito *Aedes atropalpus* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1978, 24(5): 449-455.
- [32] Madder D J, Surgeoner G A, Helson B V. Number of generations, egg production, and developmental time of *Culex pipiens* and *Culex restuans* (Diptera: Culicidae) in Southern Ontario [J]. *Journal of Medical Entomology*, 1983, 20(3): 275-287.
- [33] 薛瑞德. 蚊科昆虫的滞育[J]. *昆虫知识*, 1990, 27(5): 312-315.
- Xue R D. Mosquito diapause [J]. *Entomological Knowledge*, 1990, 27(5): 312-315.
- [34] Kim M, Robich R M, Rinehart J P, et al. Upregulation of two actin genes and redistribution of actin during diapause and cold stress in the northern house mosquito, *Culex pipiens* [J]. *Journal of insect physiology*, 2006, 52(11): 1226-1233.
- [35] Reynolds J A, Poelchau M F, Rahman Z, et al. Transcript profiling reveals mechanisms for lipid conservation during diapause in the mosquito, *Aedes albopictus* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2012, 58(7): 966-973.
- [36] Bowen M F. Patterns of sugar feeding in diapausing and nondiapausing *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) females [J]. *Journal of Medical Entomology*, 1992, 29(5): 843-849.
- [37] Vinogradova E B. *Culex pipiens pipiens* mosquitoes: taxonomy, distribution, ecology, physiology, genetics, applied importance and control [M]. Sofia: Pensoft Publishers, 2000.
- [38] Coluzzi M, Di Deco M, Gironi A. The influence of photoperiod on the selection of oviposition sites in *Aedes mariae* (Diptera: Culicidae) [J]. *Parassitologia*, 1975, 17: 121-130.
- [39] Benoit J B, Denlinger D L. Suppression of water loss during adult diapause in the northern house mosquito, *Culex pipiens* [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2007, 210(2): 217-226.
- [40] Hanson S M, Craig G B. *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) eggs: field survivorship during Northern Indiana winters [J]. *Journal of medical entomology*, 1995, 32(5): 599-604.
- [41] Ragland G J, Kingsolver J G. Evolution of thermotolerance in seasonal environments: the effects of annual temperature variation and life-history timing in *Wyeomyia smithii* [J]. *Evolution*, 2008, 62(6): 1345-1357.
- [42] Readio J, Chen M H, Meola R. Juvenile hormone biosynthesis in diapausing and nondiapausing *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) [J]. *Med Entomol*, 1999, 36(3): 355-360.
- [43] Sim C, Denlinger D L. Transcription profiling and regulation of fat metabolism genes in diapausing adults of the mosquito *Culex pipiens* [J]. *Physiological Genomics*, 2009, 39(3): 202-209.
- [44] Hahn D A, Denlinger D L. Meeting the energetic demands of insect diapause: nutrient storage and utilization [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53(8): 760-773.
- [45] Zhou G, Miesfeld R L. Energy metabolism during diapause in *Culex pipiens* mosquitoes [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2009, 55(1): 40-46.
- [46] Ptitsyn A A, Reyes-Solis G, Saavedra-Rodriguez K, et al. Rhythms and synchronization patterns in gene expression in the *Aedes aegypti* mosquito [J]. *BMC Genomics*, 2011, 12(1): 153.
- [47] Das S, Dimopoulos G. Molecular analysis of photic inhibition of blood-feeding in *Anopheles gambiae* [J]. *BMC Physiology*, 2008, 8(1): 23.
- [48] Gentile C, Rivas G B S, Meireles-Filho A C A, et al. Circadian expression of clock genes in two mosquito disease vectors: *cry2* is different [J]. *Journal of Biological Rhythms*, 2009, 24(6): 444-451.
- [49] Summa K, Urbanski J M, Zhao X, et al. Cloning and sequence analysis of the circadian clock genes *period* and *timeless* in *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) [J]. *Journal of Medical Entomology*, 2012, 46(3): 777-782.
- [50] Mathias D, Jacky L, Bradshaw W E, et al. Geographic and developmental variation in expression of the circadian rhythm gene, *timeless*, in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2005, 51(6): 661-667.
- [51] Hahn D A, Denlinger D L. Energetics of insect diapause [J]. *Annual Review of Entomology*, 2011, 56: 103-121.

- [52] Kenyon C, Chang J, Gensch E, et al. A *C. legans* mutant that lives twice as long as wild type[J]. *Nature*, 1993, 366 (6454): 461-464.
- [53] Sim C, Denlinger D L. Insulin signaling and FOXO regulate the overwintering diapause of the mosquito *Culex pipiens*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(18): 6777-6781.
- [54] Sim C, Denlinger D L. A shut-down in expression of an insulin-like peptide, ILP-1, halts ovarian maturation during the overwintering diapause of the mosquito *Culex pipiens* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2009, 18(3): 325-332.
- [55] Denlinger D L. Regulation of diapause[J]. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47(1): 93-122.
- [56] 杨栋梁, 郝婧, 王彦男, 等. 昆虫成虫蜕皮激素研究进展 [J]. *生命科学*, 2014, 26(8): 874-881.
- Yang D L, Hao J, Wang Y N, et al. Research progress of ecdysone in adult insects[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2014, 26(8): 874-881.
- [57] Poelchau M F, Reynolds J A, Denlinger D L, et al. A *de novo* transcriptome of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*, to identify candidate transcripts for diapause preparation[J]. *BMC Genomics*, 2011, 12(1): 619.
- [58] Spielman A. Effect of synthetic juvenile hormone on ovarian diapause of *Culex pipiens* mosquitoes[J]. *Journal of Medical Entomology*, 1974, 11(2): 223-225.

Animal Sciences

The Research Progress of Mosquito Diapause

WU Chuanjian, HAO Youjin, CHEN Bin

(Institute of Insect and Molecular Biology, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

Abstract: Diapause is an important adaptive strategy that enables mosquitoes to survive from unfavorable conditions, which synchronizes the individual development, and ensures the reproduction of Population. It also plays a crucial role in the protection of insect-borne pathogens and affects disease transmission cycles. In this review, the sensitive phase, crucial photoperiod, diapausing phase, environmental factors, physiological and biochemical changes during diapause, the possible regulation mechanism of hormone is summarized. Researches demonstrate that the diapause responding mechanisms are different between mosquito species, and the possible mechanism for the hormonal regulation is unclear. Currently, hormones and clock gene regulation mechanisms of diapause has become emphasis and difficulties of insect diapause studies. Clarifying the role of these factors in diapause will promote the further study of mosquito diapause.

Key words: mosquito; diapause; photoperiod; temperature; regulation

(责任编辑 方 兴)