

桑天牛成虫交配后血淋巴和生殖系统内可溶性总糖和蛋白质含量的变化

田 铃¹, 嵇保中^{1*}, 刘曙雯², 高 洁¹, 金 凤¹

(1. 南京林业大学, 南京 210037; 2. 南京市中山陵园管理局, 南京 210014)

摘要:以生理状况相似的未交配桑天牛 *Apriona germari* Hope 雌、雄成虫为供试昆虫, 观察、记录交配活动, 采集血淋巴, 解剖生殖系统并绘图, 用蒽酮比色法和福林-酚法检测交配前、后成虫血淋巴和生殖系统内可溶性总糖和蛋白质含量变化。结果表明: 交配后 1 h, 桑天牛雄虫血淋巴内的可溶性总糖含量增加 21.38%, 蛋白质含量降低 22.66%。雄虫生殖系统内的可溶性总糖和蛋白质含量都明显升高, 雄性附腺作为某些特异性蛋白质的合成场所其内的可溶性总糖和蛋白质含量分别降低 81.76% 和 63.76%, 雌虫血淋巴和卵巢内的可溶性总糖和蛋白质含量都升高。交配后, 雄虫发生陪伴行为最短历时为 4 h, 可能是其重要的生殖策略之一。

关键词:桑天牛; 交配行为; 总糖; 总蛋白质

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2008)01-0096-06

Effect of mating behavior on the total carbohydrate and protein content of *Apriona germari* Hope adults

TIAN Ling¹, JI Bao-Zhong^{1*}, LIU Shu-Wen², GAO Jie¹, JIN Feng¹ (1. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Management Office of Sun Yat-sen Mausoleum, Nanjing 210014, China)

Abstract: The mating behavior between the female and male of *Apriona germari* Hope with the similar physiological status was observed. The reproductive systems of both sexes, including male reproductive system, male accessory gland and ovary, were isolated and described. The contents of the total carbohydrate and protein in reproductive systems and the hemolymph from both virgin and mated male and female were also tested by anthrone colorimetry and Folin-phenol methods. The results showed that in males one hour after mating, the contents of the total carbohydrate and protein in the reproductive system both increased, the content of protein in the hemolymph decreased by 21.38%, and the contents of the total carbohydrate and protein decreased by 81.76% and 63.76%, respectively, in the male accessory glands which secreted some special proteins used as the mating factors. As for females, the total carbohydrate and protein in haemolymph and ovary both increased during the whole mating process. The company behavior of the male, which would be an important part of its reproductive strategies, would last over 4 h.

Key words: *Apriona germari*; mating behavior; total carbohydrate; total protein

由交配导致的雌虫行为和生理变化称为交配效应, 通常表现为对卵成熟和产出的促进以及雌虫再交配行为的抑制。交配效应的产生源于交配过程中的物质转移, 精液中包含的功能组分(交配因子)经交配输入后, 对雌虫生殖产生调节作用。引起交配效应的主要原因是由于精子和雄性附腺分泌物的输

入。夜蛾、蝶类及双翅目的部分类群, 来自雄虫的性抑制因子通过雌虫交配囊进入血淋巴, 经血淋巴输送至作用靶标; 卷蛾、毒蛾和蚕蛾等雄虫在交配过程中激发雌虫产生神经信号, 该信号通过腹神经索传递至咽下神经节, 抑制性信息素生物合成激活神经肽的释放, 进而抑制性信息素的合成(司胜利和杜

基金项目: 国家自然科学基金项目(30271086, 30471399); 江苏省高校自然科学基金项目(04KJB180053)

作者简介: 田铃, 女, 1980年2月生, 满族, 辽宁省鞍山市人, 博士研究生, 主要从事昆虫生理生化研究, E-mail: tianling80@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, Tel.: 025-85427185; E-mail: jbz9885@njfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2007-08-15; 接受日期 Accepted: 2007-10-22

家纬,1999)。目前已知交配因子多为肽类,主要来源于雄性附腺(金朝阳等,2001)。应用同位素示踪研究发现,每次受精有50%的物质来源于雄性附腺,50%来自贮精囊,刚完成交配的雌虫体内不仅有大量精子,而且有大量的附腺物质,包括附腺细胞、细胞碎片和线粒体。直翅目昆虫精液的主要成分为雄性附腺的分泌物,黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 雄性附腺内的蛋白质多达106种,功能涉及形成精液、保持精子活力及调节雌虫生殖等许多方面(王荫长,2001)。

此外,雄性附腺的分泌物还包括糖类、脂类和小部分的氨基酸,糖类是精子新陈代谢的底物,雌虫受精囊中糖类和脂类可能为精子的游动和代谢提供能量(何建平等,2006)。从泣黑背蝗 *Eyprepocnemis plorans* 受精囊内含物中提取的35 kD糖蛋白,在离体条件下可诱导精子鞭毛的改变,其糖基含有半乳糖和海藻糖,如果去掉糖基,则成为无活性的蛋白质(Giuffrida *et al.*,1996)。作为交配因子的雄性附腺蛋白有5种,功能涉及缩短雌虫寿命、刺激生殖道收缩和储存精液等(Heifetz *et al.*,2000),但附腺蛋白及糖类对精子的功能尚未完全搞清,交配前、后蛋白质含量在雄虫生殖器官、血淋巴内的变化,以及进入雌虫后在各个器官组织内分布情况也无研究报道。桑天牛 *Apriona germari* Hope 是重要的林木钻蛀类害虫,其生物学和防治技术的研究比较多,但生殖机制及交配因子尚未见研究报道。本实验以桑天牛为对象,研究天牛类成虫不同器官的可溶性总糖和蛋白质含量在交配前、后的转移情况,以期揭示天牛交配因子的作用机制及探索新的生物防治靶标位点提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

在南京市藤子村和南京林业大学校园内每天采集刚羽化的桑天牛成虫。室内26℃保湿条件下,30头雄虫于大型养虫笼内集中饲养,雌虫单头以水插两年生新鲜构树枝条饲养。选第4日获得的桑天牛成虫,根据“交配斑”的有无初步判断雌、雄成虫的交配情况:已交配的雌成虫鞘翅中上部绒毛磨损形成“交配斑”,已交配雄虫的“交配斑”位于中胸腹板及前、中足基节处(嵇保中等,1998)。同时,取雌虫新产的卵数枚,用保湿的灭菌培养皿于培养箱内(28℃下暗光)培养。卵经8~9日即可孵化,由此确

定雌虫已经交配。并以未交配的和生理状况相近的雌、雄虫为供试昆虫。

1.2 试剂及仪器

1.2.1 试剂: 蒽酮试剂:取密度为1.84的浓硫酸760 mL,加水稀释至1 000 mL,再溶入蒽酮2 g,用棕色瓶置暗中保存。福林-酚试剂:试剂甲(A)10 g 碳酸钠,2 g 氢氧化钠和0.25 g 酒石酸钠钾溶解于500 mL 蒸馏水中;(B)0.5 g $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 溶解于100 mL 蒸馏水中。每次使用前将(A)50份和(B)1份混合,即为试剂甲。试剂乙:在容积1.5 L的回流烧瓶中加入100 g 钨酸钠($\text{Na}_2\text{WO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$),25 g 钼酸钠($\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$)及700 mL 蒸馏水,再加50 mL 85%磷酸,100 mL 浓盐酸,充分混合,小火回流10 h。回流结束后,加入150 g 硫酸锂,50 mL 蒸馏水及数滴液体溴,开口继续沸腾15 min,驱除过量的溴。冷却后溶液稀释至1 L。滤液置于棕色试剂瓶中保存。牛血清白蛋白, Sigma 进口分装;葡萄糖及以上试剂均为分析纯。

1.2.2 仪器: PGX 智能光照培养箱,宁波莱福科技有限公司;UV-1201 紫外/可见分光光度计,北京瑞利分析仪器公司生产;TGL-16G-A 型台式高速冷冻离心机,上海安亭科学仪器厂;MDF-192 型超低温冰箱,日本三洋生产;LEICA MA6 体视显微镜,德国莱卡公司。

1.3 成虫交配行为观察

取未交配雌雄虫各10头,分别配对进行交配实验,观察和记录交配活动。

1.4 桑天牛内生殖器的解剖

取桑天牛雌、雄活成虫剪除翅和足后置于生理盐水(NaCl 6.8 g/L, CaCl_2 0.2 g/L, KCl 0.2 g/L, $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 0.2 g/L, NaHCO_3 0.15 g/L, 葡萄糖 7.7 g/L)中,在体视显微镜下解剖获得生殖系统,并在 LEICA 体视显微镜下拍照、绘图。

1.5 可溶性总糖与蛋白质含量的测定

1.5.1 样品的采集与制备: 取未交配和交配后1 h 的雌、雄虫以及高日龄(饲养30天)雄虫各3头(3个重复),冰浴条件下,采用后翅基部血翼取血法(嵇保中等,1998)取血淋巴于预冷的2 mL 离心管中,称量后加入一定体积的饱和苯基硫脲溶液,备用。在生理盐水中解剖获得桑天牛雌、雄生殖系统。用解剖针刺破精巢、输精管、贮精囊使其释放内容物,将内容物混合后作为待测样品。同样方法分别取大、小雄性附腺内容物混合以及雌虫卵巢管、侧输卵管内

容器混合,置于 -30°C 备用。测定前,同时取样,分别取 $60\sim 120\ \mu\text{L}$ 成虫的血淋巴和各器官内容物称重后加入双蒸水定容至 $2\ \text{mL}$ 。

1.5.2 可溶性总糖含量的测定:采用蒽酮法(董爱文等,2003)。取 $1\ \text{mL}$ 定容后的血淋巴,加入 $0.33\ \text{mol/L}$ 的 $\text{H}_2\text{SO}_4\ 0.4\ \text{mL}$ 混匀,再加入 $100\ \text{g/L}$ 钨酸钠溶液 $0.4\ \text{mL}$,摇匀后静置 $10\ \text{min}$, 4°C 下在高速冷冻离心机上 $6\ 000\ \text{r/min}$ 离心 $10\ \text{min}$ 除去沉淀,得无蛋白血清待用(丁晓帆等,2005)。制作葡萄糖标准曲线后,取 $1\ \text{mL}$ 血清和 $1\ \text{mL}$ 定容后的各个器官内容物,加入 $5\ \text{mL}$ 蒽酮试剂混匀,沸水浴中 $10\ \text{min}$,取出冷却至室温后用 UV-1201 型分光光度计在 $620\ \text{nm}$ 波长下检测可溶性总糖的含量。

1.5.3 蛋白质含量的测定:采用福林-酚法(陈长琨,1993)。建立牛血清白蛋白标准曲线,取 $1\ \text{mL}$ 定容后的血淋巴和各器官内容物,加 $5\ \text{mL}$ 试剂甲混合,室温(25°C)放置 $10\ \text{min}$,再加入 $0.5\ \text{mL}$ 试剂乙,立即涡旋混匀,静置 $30\ \text{min}$ 后,用 UV-1201 型分光光度计于 $655\ \text{nm}$ 处检测蛋白质的含量。

2 结果与分析

2.1 桑天牛成虫交配行为

桑天牛的交配活动包括求偶、交配和陪伴 3 个

部分。求偶一般是雄虫快速爬行追逐雌虫,并试图从后面爬至雌虫的背部,雌虫加快爬行试图躲避雄虫的追逐,雄虫以前足跗节抱住雌虫的胸部防止雌虫逃脱,雌虫则继续快速爬行,一般 $1\sim 2\ \text{min}$ 后(但也有少数求偶过程长达 $30\ \text{min}$ 的现象)雌虫在树枝上安静下来,雄虫求偶成功,准备交配。交配之前,雄虫前足抱住雌虫鞘翅基部,并用跗节的爪钩住雌虫后胸两侧,中足抱握雌虫的腹部,后足则抱住枝条以固定身体,雄虫腹末端弯曲并规律性的伸出外生殖器接触雌虫产卵器下部,接到信号的雌虫外生殖器不断开合,此过程一般为 $0.5\sim 1\ \text{min}$ 。交配过程中,有白色物质输入雌虫体内,历时 $3\sim 15\ \text{min}$ 不等。交配结束后,雄虫收回外生殖器,并用前足继续抱住雌虫胸部骑在雌虫背上或是雌、雄虫分开,雄虫留守雌虫附近,陪伴雌虫取食和产卵,一般陪伴 $4\ \text{h}$,长的可达十几个小时。在此期间,可发生重复交配。

2.2 桑天牛雌、雄成虫生殖系统解剖形态

桑天牛雄虫的生殖系统由精巢、大附腺、小附腺、输精管、贮精囊、射精管等组成(图 1),大附腺的平均长度为 $10\sim 12\ \text{cm}$;小附腺的平均长度在 $5\ \text{cm}$ 左右。雌虫的生殖系统由一对卵巢、一对侧输卵管、阴道、交配囊、受精囊、受精囊腺等组成。雌虫的卵巢管左、右各有 6 个着生在圆柱形卵管萼上。

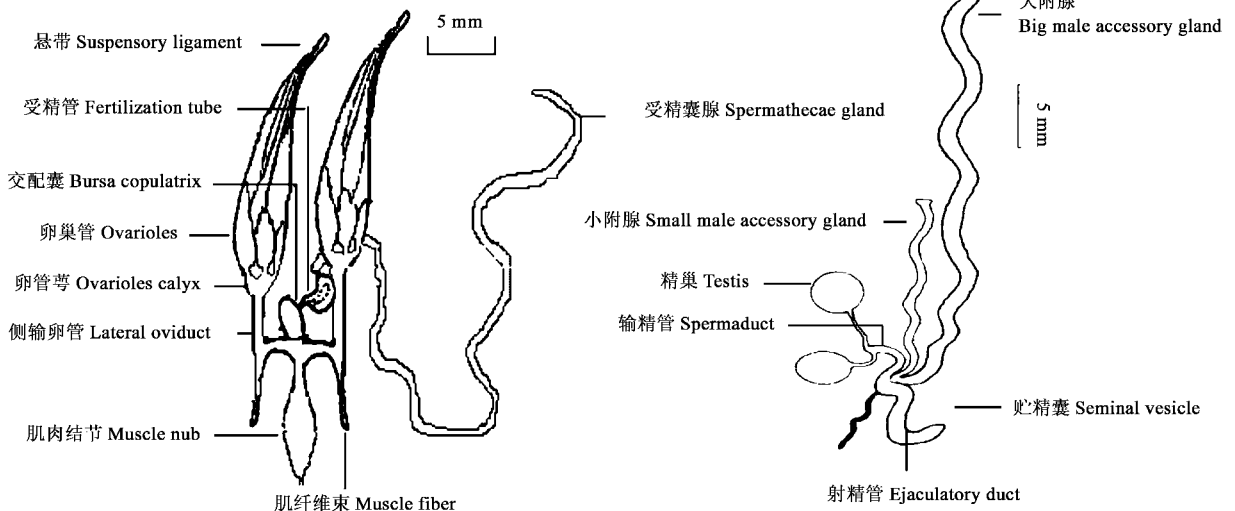


图 1 桑天牛成虫内生殖器

Fig. 1 Reproductive systems of *Apriona germari* adult

2.3 雄虫交配前后可溶性总糖和蛋白质含量的变化

由表 1 可见,交配后雄虫血淋巴内的可溶性总

糖的含量比交配前提高了 21.38% ,蛋白质含量较交配前降低了 22.66% 。雄虫生殖系统内的可溶性总糖和蛋白质,则较交配前分别增加了 2.25 倍和

0.22 倍,雄性附腺内的可溶性总糖和蛋白质的含量在交配后分别降低了 81.76% 和 63.76%。

高日龄雄虫取食量明显要低于刚羽化和中期的雄虫,其补充的营养和水分明明显低于后两者,作为能源物质的糖类含量在血淋巴内和生殖系统内的含量都比较高与交配后水平接近。在不交配的情况下生殖系统不开启特殊机制富集血淋巴内的蛋白质,故血淋巴内蛋白质的含量比较高而生殖系统内的蛋白质含量偏低;高日龄雄虫的附腺合成蛋白质的能力降低,其内的可溶性总糖和蛋白质含量较未交配的低得多,与交配后的雄性附腺含量水平接近(表 1)。

表 1 桑天牛雄虫交配前后可溶性总糖和蛋白质含量 (mg/mL) 的变化(平均值 \pm SE)

Table 1 Content (mg/mL) of total carbohydrate and protein of male tissues of *Apriona germari* adult (mean \pm SE)

组织和器官 Tissue and organs	总糖 Total carbohydrate	蛋白质 Total protein
血淋巴(交配前) Haemolymph before copulation	20.75 \pm 2.82	34.87 \pm 2.49
血淋巴(交配后) Haemolymph after copulation	25.18 \pm 1.16	26.97 \pm 0.92
血淋巴(高日龄) Haemolymph of old male	24.82 \pm 5.38	81.16 \pm 0.84
雄性附腺(交配前) Male accessory gland before copulation	17.51 \pm 3.39	44.33 \pm 0.64
雄性附腺(交配后) Male accessory gland after copulation	3.19 \pm 1.79	16.07 \pm 0.44
雄性附腺(高日龄) Accessory gland of old male	4.36 \pm 3.30	26.23 \pm 0.63
雄性生殖系统(交配前) Male reproductive system before copulation	2.03 \pm 4.85	51.09 \pm 0.82
雄性生殖系统(交配后) Male reproductive system after copulation	6.60 \pm 1.83	62.43 \pm 1.09
雄性生殖系统(高日龄) Reproductive system of old male	6.16 \pm 1.58	62.43 \pm 1.09

2.4 雌虫交配前后可溶性总糖和蛋白质的含量变化

交配后 1 h,桑天牛雌虫血淋巴总糖含量提高了 37.28%,蛋白质含量也有所增加;卵巢内的可溶性总糖和蛋白质含量都显著提高了 34.92% 和 36.98%(表 2)。

交配后桑天牛雌虫血淋巴内蛋白质含量增加了 1.72%,说明雄虫交配传递给雌虫的精液蛋白中有一部分是直接由雌虫的生殖道进入血淋巴而对靶标起作用。

表 2 桑天牛雌虫交配前后可溶性总糖和蛋白质含量(mg/mL)的变化(平均值 \pm SE)

Table 2 Content (mg/mL) of total carbohydrate and protein of female tissues of *Apriona germari* adult (mean \pm SE)

组织与器官 Tissue and organs	总糖 Total carbohydrate	蛋白质 Total protein
血淋巴(交配前) Haemolymph before copulation	25.62 \pm 2.16	41.56 \pm 2.15
血淋巴(交配后) Haemolymph after copulation	35.17 \pm 4.72	42.29 \pm 1.11
卵巢(交配前) Ovary before copulation	22.02 \pm 7.05	99.16 \pm 1.82
卵巢(交配后) Ovary after copulation	29.71 \pm 1.68	135.83 \pm 1.17

3 分析与讨论

3.1 桑天牛内生生殖器的特点

天牛类昆虫的内生殖系统解剖只有关于云斑天牛 *Batocera horsfieldi* 的报道(嵇保中等,1995),两者一般都由左、右两对精巢(经组织学观察统计两对精巢的概率为 98%)、两对附腺、输精管、贮精囊和射精管组成,但形态上有很多差异,如雄性附腺的开口位置以及各个部分在生殖系统中所占的比例不同:云斑天牛的雄性附腺与贮精囊都开口于射精管,而桑天牛的雄性附腺则与贮精囊中部开口于射精管,这种现象是否与不同种雄性附腺起源有关目前尚无报道;同时,外观上桑天牛的两根雄性附腺大小之分更显著于云斑天牛。解剖中发现桑天牛一侧雄性附腺平均重量为 0.02362 g,而云斑天牛的雄性附腺则只有 0.01790 g,桑天牛雄性附腺在内生殖系统所占的比例要明显大于云斑天牛,这与不同种类天牛雄性附腺的分泌功能具有种的特异性有关。桑天牛与云斑天牛的雌虫内生生殖器结构差别不大,卵巢管均着生在圆柱型的卵管萼上,只是前者的卵巢管为 6 个,而后者多达 10 个。

3.2 交配活动对桑天牛成虫可溶性总糖和蛋白质含量的影响

哺乳动物睾丸合成的蛋白进入附睾后被迅速吸收,其他一些附睾蛋白则来自精子释放或血液中成

分通过其他机制透过上皮细胞进入(刘芙君等, 2006)。交配后,果蝇雄性附腺蛋白使雌虫产卵明显增加,接受再交配的能力降低(Swanson 2003)。交配后的桑天牛,雄虫生殖系统内蛋白质的含量有所增加,血淋巴内的蛋白质含量明显降低,说明血淋巴内的部分蛋白质可以通过特殊机制进入生殖系统。交配后雄性附腺内的蛋白质和总糖含量都大幅度降低,证实桑天牛雄性附腺是某些蛋白合成的特异性场所,且合成的蛋白质大部分参与精液的形成传递给雌虫,并在短时间内不能迅速恢复到交配前的含量水平。

交配后,血淋巴内的可溶性总糖含量明显增加,是因为在交配前的求偶过程中,雄、雌虫活动都会加快,剧烈活动的器官会消耗大量的单糖等能源物质,脂肪体内的糖元在得到信号后迅速转化为单糖释放到血淋巴内以保证各个器官活动的需要。有研究发现,精子的活化与糖类含量有关,桑天牛在交配后,雌、雄生殖系统(除雄性附腺外)内的糖含量明显增加,而雄性附腺内的糖含量却明显降低,这可能与精子活化及交配后维持精子在雌虫生殖系统内的活力有关,但还需进一步的实验证明。交配后,桑天牛雄虫发生陪伴行为,历时远长于雌虫血淋巴内蛋白质含量升高所需要的时间(1 h)期间,雄虫会驱赶其他雄性竞争者,可使雄源再交配抑制因子发挥作用,保证其性状遗传给子代。这种“婚后”陪伴行为,可能是桑天牛重要的生殖策略之一(嵇保中等 2002)。

3.3 桑天牛交配因子作用机制

桑天牛雌虫成功交配后,在短期内会拒绝其他雄虫的求偶,即对雄虫的求偶进入不应期。即使少数雌虫与求偶的雄虫欲发生再交配,但其外生殖器开口明显小于未交配的雌虫。研究发现,雄性生殖腺产生的肽类交配抑制物分子量小,它们能穿过生殖道管壁进入血淋巴,然后被转运到作用位点神经系统,从而抑制雌虫的再次交配(Lung and Wolfner, 1999)。昆虫成功交配后,雌虫(双翅目例外)在一段时间内不再交配。这种不交配的状态是由雄性生殖腺分泌物引起的(穆兰芳和董双林, 2006)。实验中发现,交配后 1 h 精液中的部分蛋白质已经从雌虫的生殖道扩散至血淋巴,同时卵巢内的蛋白质含量明显增加,这说明雄性附腺蛋白在雌虫体内的作用方式有两种:一部分附腺蛋白(如抑制再交配的作用因子)先进入血淋巴,再运送到靶标位点;另一部分附腺蛋白保留在雌虫的生殖道内对生殖系统产生直接作用(Ram *et al.*, 2005)。

参考文献 (References)

- Chen CK, 1993. *Insect Physiological and Biochemical Experiment*. Beijing: China Agriculture Press. 26–29, 39–47. [陈长琨, 1993. 昆虫生理生化实验. 北京: 中国农业出版社. 26–29, 39–47]
- Ding XF, Lin MS, Liu LS, 2005. Effects of entomopathogenic nematodes on energetic contents in hemolymph of *Galleria mellonella*. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 28(3): 43–47. [丁晓帆, 林茂松, 刘亮山, 2005. 几种昆虫病原线虫对大蜡螟幼虫血淋巴及其能源物质含量的影响. 南京农业大学学报, 28(3): 43–47]
- Dong AW, Chen YB, Xiang Z, Peng JH, Zeng QJ, Shi LM, 2003. Content of carbohydrate in *Parthenocissus tricuspidata* Planch ripe fruits by anthrone method. *Chinese Wild Plant Resource*, 22(1): 47–50. [董爱文, 陈阳波, 向中, 彭均辉, 曾秋娟, 施立毛, 2003. 萹酮法测定爬山虎果中糖类的含量. 中国野生植物资源, 22(1): 47–50]
- Giuffrida A, Focarelli R, Lampariello R, Thole H, Rosati F, 1996. Purification and properties of a 35 kDa glycoprotein from spermathecal extract of *Eyprepocnemis plorans* (Insecta, Orthoptera) with axonemal cytoskeleton disassembly activity. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 26(4): 347–354.
- He JP, Xi GS, Lu J, Wei XH, 2006. Contents of the spermatheca of the grasshopper *Oedaleus infernalis* Saussure (Orthoptera: Acrididae). *Acta Entomol. Sin.*, 49(1): 38–44. [何建平, 奚耕思, 路健, 魏宪辉, 2006. 黄胫小车蝗受精囊内含物研究. 昆虫学报, 49(1): 38–44]
- Heifetz Y, Lung O, Frongillo JEA, Wolfner MF, 2000. The *Drosophila* seminal fluid protein Acp26Aa stimulates release of oocytes by the ovary. *Curr. Biol.*, 10: 99–102.
- Ji BZ, Qian FJ, Wang YC, 1998. Effects of diflubenzuron on haemolymph proteins of adult *Batocera horsfieldi* (Hope). *Journal of Nanjing Forestry University*, 22(3): 1–5. [嵇保中, 钱范俊, 王荫长, 1998. 灭幼脲对云斑天牛成虫血淋巴蛋白质的影响. 南京林业大学学报, 22(3): 1–5]
- Ji BZ, Qian FJ, 1995. A study on the reproductive system of *Batocera horsfieldi* (Hope). *Journal of Nanjing Forestry University*, 19(4): 14–20. [嵇保中, 钱范俊, 1995. 云斑天牛生殖系统的研究. 南京林业大学学报, 19(4): 14–20]
- Ji BZ, Wei Y, Huang ZY, 2002. Present situations and prospects of researches on adult's behavior of longicorn beetles. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 26(20): 79–83. [嵇保中, 魏勇, 黄振裕, 2002. 天牛成虫行为研究的现状与展望. 南京林业大学学报(自然科学版), 26(20): 79–83]
- Jin ZY, Ding ZB, Gong H, 2001. The physiological function and reproduction affecters of male accessory gland. *Chinese Science Bulletin*, 46(14): 1151–1155. [金朝阳, 丁兆兵, 龚和, 2001. 昆虫雄性附腺生理功能及其生殖因子研究进展. 科学通报, 46(14): 1151–1155]
- Liu FJ, Li JY, Wang HY, 2006. Epididymal proteins and sperm maturation. *Journal of International Pathology and Clinical Medicine*, 26(5): 457–460. [刘芙君, 李建远, 王海燕, 2006. 附睾分泌蛋白与精子成熟的研究进展. 国际病理科学与临床杂志, 26(5): 457–460]

- Lung O , Wolfner MF , 1999. *Drosophila* seminal fluid proteins enter the circulatory system of the mated female fly by crossing the posterior vaginal wall. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 29(12): 1 043 - 1 052.
- Mu LF , Dong SL , 2006. The function of male accessory gland secretions of insects. *Biotechnology Bulletin* , (21): 151 - 157. [穆兰芳 , 董双林 , 2006. 昆虫雄性生殖腺分泌物的功能. 生物技术通报 , (21): 151 - 157]
- Ram KR , Ji S , Wolfner MF , 2005. Fates and targets of male accessory gland proteins in mated female *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 35 : 1 059 - 1 071.
- Si SL , Du JW , 1999. Functions and molecular biology of insect mating factor. *Chinese Bulletin of Life Science* , 11(1): 41 - 44. [司胜利 , 杜家纬 , 1999. 昆虫交配因子及其分子基础. 生命科学 , 11(1): 41 - 44]
- Swanson WJ , 2003. Sex peptide and the sperm effect in *Drosophila melanogaster*. *PNAS* , 100(17): 9 643 - 9 644.
- Wang YC , 2001. *Insect Biochemistry*. Beijing : China Agriculture Press. 361 - 340. [王荫长 , 2001. 昆虫生物化学. 北京 : 中国农业出版社. 361 - 340]

(责任编辑 : 黄玲巧)