

赵国栋,陈晖,邵建翔,等. *L*-精氨酸在实验室果蝇扩繁中的应用[J].中国实验动物学报, 2019,27(5):612-618.

Zhao GD,Chen H,Shao JX, et al. Application of *L*-arginine in laboratory *Drosophila melanogaster* propagation[J]. Acta Lab Anim Sci Sin,2019,27(5):612-618.

Doi:10.3969/j.issn.1005-4847.2019.05.010

L-精氨酸在实验室果蝇扩繁中的应用

赵国栋,陈晖,邵建翔,马晨,阿依先木·米吉提,
艾则孜·阿布都克依木,李晓斌*

(新疆农业大学 动物遗传育种与繁殖实验室,新疆 乌鲁木齐 830052)

【摘要】 目的 实验旨在研究在玉米琼脂培养基中添加 *L*-精氨酸,探究 *L*-精氨酸对果蝇化蛹时间、羽化时间、羽化率及雌雄比例的影响。**方法** 实验分为 2 组,分别为对照组和实验组,对照组为基础培养基,实验组在基础培养基加 1%的 *L*-精氨酸,每管中雌、雄 1:1 放入 7 对果蝇,每组 12 个重复,接种 72 h 后移除亲本,统计各组果蝇化蛹时间、羽化时间、羽化数及各组雌雄个数。**结果** 培养基中添加 1%的 *L*-精氨酸,白眼(*w¹¹¹⁸*)、残翅(*CyO*)和野生型黑腹果蝇的化蛹数、羽化数分别比对照组提高 313.64%、303.53% ($P < 0.01$),157.09%、182.76% ($P < 0.01$) 和 233.33%、239.03% ($P < 0.01$),添加 1%的 *L*-精氨酸后白眼和野生型果蝇的化蛹时间比对照组提前 2 d。**结论** 在本实验条件下,1%的 *L*-精氨酸可提高实验室果蝇繁殖力,可应用于实验室果蝇的扩繁。

【关键词】 精氨酸;实验室;果蝇;化蛹数;羽化数

【中图分类号】 Q95-33 **【文献标识码】** A **【文章编号】** 1005-4847(2019) 05-0612-07

Application of *L*-arginine in laboratory *Drosophila melanogaster* propagation

ZHAO Guodong, CHEN Hui, SHAO Jianxiang, MA Chen, Ayixianmu·MJT, Aizezi·ABDKYM, LI Xiaobin*

(Xinjiang Agricultural University, Laboratory of Animal Genetic Breeding & Reproduction, Urumqi 830052, Xinjiang, China)
Corresponding author: LI Xiaobin. E-mail: 172387243@qq.com

【Abstract】 Objective To explore the effect of *L*-arginine on pupation time, eclosion time, eclosion rate and male/female ratio in *Drosophila melanogaster*. **Methods** Two groups of fruit flies were included in this study, the control group received corn meal agar medium (basic medium) and the experimental group received 1% *L*-arginine added in the basal medium. Seven pairs of fruit flies were placed in each tube, female: male = 1:1, 12 replicates in each group, and the parent flies were removed after 72 h. The time of pupation, the time of feathering, the number of feathering, and the number of males and females in each group were counted. **Results** After the addition of 1% *L*-arginine in the basic medium, the numbers of pupation and feathering, and the feathering rate of the white eye (*w¹¹¹⁸*), residual wing (*CyO*) and wild type *Drosophila melanogaster* were increased by 313.64% and 303.53% ($P < 0.01$), 157.09% and 182.76% ($P < 0.01$), and 233.33% and 239.03% ($P < 0.01$), respectively. In the group with addition of 1% *L*-arginine, the pupation time of the both white eye and wild type flies was 2 days earlier than the control group. **Conclusions** Addition of 1% *L*-arginine in the basic medium, used under the conditions of this experiment, can increase the fertility of laboratory fruit flies and can be applied to the expansion of laboratory fruit flies.

[基金项目] 天池博士计划项目;大学生创新项目(DXSCX2019099)。
Funded by the Doctor Tianchi Program, and Undergraduate Innovation Project (DXSCX2019099)。
[作者简介] 赵国栋(1989—),男,博士研究生,研究方向:草食动物繁殖理论与技术。Email:616076990@qq.com
[通信作者] 李晓斌(1988—),男,博士,研究方向:草食动物营养代谢。Email:172387243@qq.com

[Keywords] *L*-arginine; laboratory; *Drosophila melanogaster*; pupation number; feathering number

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

果蝇属动物界,节肢动物门,六足亚门,昆虫纲,有翅亚纲,双翅目,环裂亚目,果蝇科。果蝇易于饲养、繁殖快、生活史短,作为理想的动物遗传学研究材料而著称。在本科动物遗传学果蝇的杂交实验中,需要大批量的处女蝇,因此,如何在短时间内扩繁大量的果蝇对顺利开展实验具有重要的意义。精氨酸是机体内代谢的必需氨基酸之一,也是合成蛋白质的重要组分,在哺乳动物中研究表明,精氨酸在胚胎发育、着床^[1-2]及减少胚胎死亡等方面具有显著作用^[3-4]。Bayliak 等^[5]和 Kraaijeveld 等^[6]研究结果显示,*L*-精氨酸可以促进果蝇的生长与繁殖。在实际教学中,果蝇繁殖大部分基于普通培养基自然繁殖,而通过改变培养基以提高果蝇繁殖力和缩短繁殖时间的研究鲜见。因此,基于精氨酸在提高繁殖力等方面的相关研究,本实验以白眼、残翅、野生型果蝇为研究对象,通过培养基中添加 *L*-精氨酸,探究 *L*-精氨酸对果蝇繁殖性能的影响。

1 材料与方法

1.1 材料

白眼(*w*¹¹¹⁸)、残翅(*CyO*)、野生型黑腹果蝇(由

新疆农业大学动物科学学院动物遗传育种与繁殖实验室提供);电热炉;2 cm × 20 cm 试管;棉花;纱布;石棉网;烧杯(200、100、5 mL 各一个);玻璃棒;称量纸;琼脂条;玉米面;酵母粉;苯甲酸;蔗糖;95%酒精;乙酸。

1.2 方法

1.2.1 培养基的配制

果蝇培养基主要成分见表 1。配制 100 mL 培养基方法:①对照组:用 100 mL 容量瓶取纯净水定溶后,分为 70 mL 和 30 mL 分两个烧杯装备用;实验组:称取 1 g *L*-精氨酸在 5 mL 烧杯内溶解,转入 100 mL 容量瓶内,用纯净水定溶至 100 mL,分为 70 mL 和 30 mL 分两个烧杯装备用。②将玉米粉 10 g、酵母粉 1.6 g 转入 100 mL 烧杯内加水 30 mL 溶解;③将苯甲酸 0.15 g 溶于 2 mL 95%酒精中备用。

称取琼脂条 1.5 g 加入 200 mL 烧杯内加①中 70 mL 水垫石棉网后加热煮沸溶解,待琼脂充分溶解后,加入蔗糖 8.5 g 充分溶解,依次加入上述②和③中的溶液,煮沸后加入 0.6 mL 丙酸,混匀后将培养基分装于 12 支试管内(22 mm × 200 mm),将试管倾斜冷凝做出斜面,冷却后用脱脂棉球擦干试管内壁水蒸气,用纱布棉塞封口备用。

表 1 玉米培养基的成分含量(100 mL)

Table 1 Composition of the corn meal agar medium (100 mL)

成分 Compositions	含量 Contents	作用 Functions
玉米粉 Corn meal /g	10	基本成份 Basic component
水 Water/mL	100	溶剂 Solvent
蔗糖 Sucrose/g	8.5	基本成分 Basic component
酵母粉 Yeast powder/g	1.6	菌种 Yeast species
琼脂条 Agar/g	1.5	固化剂 Curing agent
苯甲酸 Benzoic acid/g	0.15	防腐剂 Preservatives
95%乙醇 95% Ethanol/mL	2	有机溶剂 Organic solvent
乙酸 Acetic acid/mL	0.6	调味剂 Seasoning

1.2.2 实验设计

实验中分别用白眼、野生型和残翅三个品系的果蝇为研究对象,每个品系分别分为对照组和实验组,每组 12 管培养基,分别 1-12 编号后注明日期和品系。取 24 h 内羽化的果蝇,转入空管用乙醚棉塞麻醉后将雌雄分开,然后随机(雌:雄=1:1)取出 7 对移入培养基,每组 12 个重复,以转入亲本计为 0 h,在 23℃ 恒温培养箱中培养 72 h 后移除亲本。

1.3 统计学分析

观察培养基,待培养基中有 3 龄幼虫时,每天 12:00 观察一次,出现第一个蛹时,记为化蛹第 1 天,分别统计各管 F₁ 化蛹时间,按编号统计各管 F₁ 化蛹数,连续统计 10 d 结束。化蛹后每天 14:00 按编号统计 F₁ 羽化数,以出现第一只羽化果蝇计为羽化第 1 天,按编号将 F₁ 羽化的果蝇转至空管麻醉鉴别雌雄,连续统计 10 d 各管中 F₁ 雌、雄只数。实验结果均以平均数±标准差(Mean ± SD)表示。所得数据在 Excel 表格中整理后,采用 SPSS 19.0 软件进

行独立样本 *t* 检验分析。

2 结果

2.1 L-精氨酸对实验室白眼果蝇繁殖性能的影响

由表 2 可知,在培养基中添加 1%的 L-精氨酸

后,白眼果蝇的化蛹数、羽化数、雌蝇只数和雄蝇只数分别比对照组提高 313. 64%、303. 53%、266. 46% 和 356. 62% ($P < 0. 01$)。羽化率和雌雄比例实验组与对照组差异不显著 ($P > 0. 05$)。

表 2 L-精氨酸对实验室白眼果蝇繁殖性能的影响 (n=12)

Table 2 Effects of L-arginine on the reproductive performance of the white eye <i>Drosophila melanogaster</i> (n=12)						
组别 Groups	化蛹数(个) Number of pupae	羽化数(只) Number of eclosions	雌蝇(只) Number of female flies	雄蝇(只) Number of male flies	羽化率(%) Eclosion rate (%)	雌雄比例(%) Sex ratio (%)
对照组 Control group	11. 00 ± 8. 07 ^B	10. 75 ± 8. 31 ^B	6. 38 ± 5. 21 ^B	4. 38 ± 3. 38 ^B	95. 00 ± 14. 14	180. 56 ± 135. 23
实验组 Experimental group	45. 50 ± 31. 93 ^A	43. 38 ± 29. 62 ^A	23. 38 ± 17. 37 ^A	20. 00 ± 11. 83 ^A	96. 15 ± 4. 45	154. 42 ± 112. 00

注:同行数据肩标不同小写字母表示差异显著 ($P < 0. 05$),肩标相同小写字母或无字母标注表示差异不显著 ($P > 0. 05$);同行数据肩标不同大写字母表示差异极显著 ($P < 0. 01$),下同。
Note:In the same row, values with different lowercase superscripts mean significant difference ($P < 0. 05$), while with same lowercase or no letter superscripts mean no significant difference ($P > 0. 05$). Values with difference capital letter mean difference was extremely significant ($P < 0. 01$). The same as below.

2.1.1 L-精氨酸对实验室白眼果蝇化蛹数的影响

由图 1 可知,实验组果蝇化蛹时间比对照组提前 2 d,且第 10 天化蛹数比对照组高 313. 36%。实验组化蛹数目时间在 1 ~ 7 d 呈直线上升,在第 5 天化蛹数达到最大值。对照组化蛹时间主要集中在 3 ~ 8 d,第 6 天化蛹数达到最大值,化蛹数最大

值时实验组比对照组提高 342. 86%。
2.1.2 L-精氨酸对实验室白眼果蝇羽化数的影响
由图 2 可知,实验组果蝇羽化数在 1 ~ 4 d 呈直线上升,在第 4 天达到最大值;对照组在第 5 天达到最大值,在最大值时实验组比对照组提高 700%。

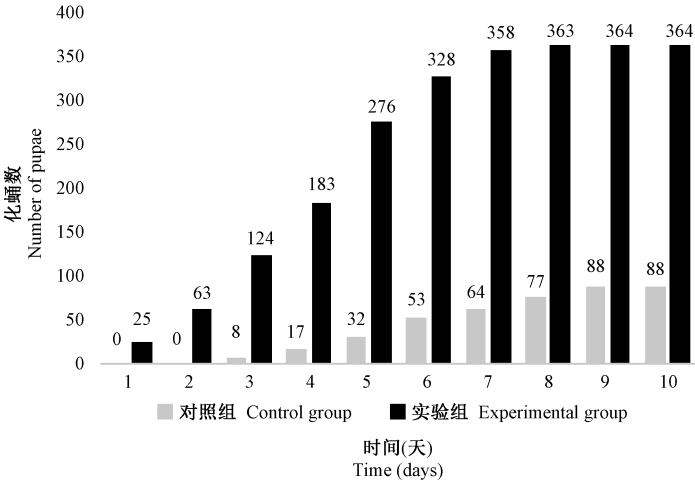


图 1 L-精氨酸对实验室白眼果蝇化蛹数的影响
Figure 1 Effect of L-arginine on the number of pupae of the white eye *Drosophila melanogaster*

2.2 L-精氨酸对实验室残翅果蝇繁殖性能的影响

由表 3 可知,实验组残翅果蝇化蛹数、羽化数、雌蝇只数和雄蝇只数分别比对照组提高 157. 09%、182. 76%、320%和 90. 38% ($P < 0. 01$),雌雄比例实

验组比对照组提高 113. 88% ($P < 0. 05$),羽化率实验组有所提高,但与对照组相比差异不显著 ($P > 0. 05$)。

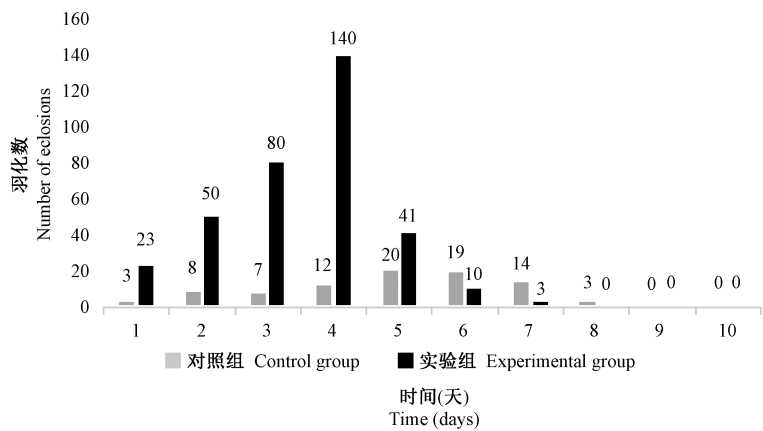


图 2 L-精氨酸对实验室白眼果蝇羽化数的影响

Figure 2 Effect of L-arginine on the number of eclosions of the white eye *Drosophila melanogaster*

表 3 L-精氨酸对实验室残翅果蝇繁殖性能的影响 (n=12)

Table 3 Effects of L-arginine on the reproductive performance of the residual wing (CyO) Drosophila melanogaster (n=12)					
组别 Groups	化蛹数(个) Number of pupae	羽化数(只) Number of eclosions	雄蝇(只) Number of male flies	羽化率(%) Eclosion rate (%)	雌雄比例(%) Female/male ratio (%)
对照组 Control group	24.75 ± 9.05 ^B	21.75 ± 9.25 ^B	13.00 ± 6.07 ^B	86.35 ± 12.75	75.19 ± 30.75 ^b
实验组 Experimental group	63.63 ± 8.82 ^A	61.50 ± 9.58 ^A	24.75 ± 7.19 ^A	96.56 ± 4.03	160.82 ± 56.30 ^a

2.2.1 L-精氨酸对实验室残翅果蝇化蛹数的影响

由图 3 可知,实验组与对照组同一天开始化蛹,对照组化蛹时间主要集中在 1 ~ 4 d,第 3 天达到最大化蛹值;实验组化蛹时间主要集中在 1 ~ 6 d,第 5

天达到最大化蛹值。最大化蛹值时实验组比对照组提高 175.71%。第 10 天实验组化蛹数比对照组提高 157.07%。

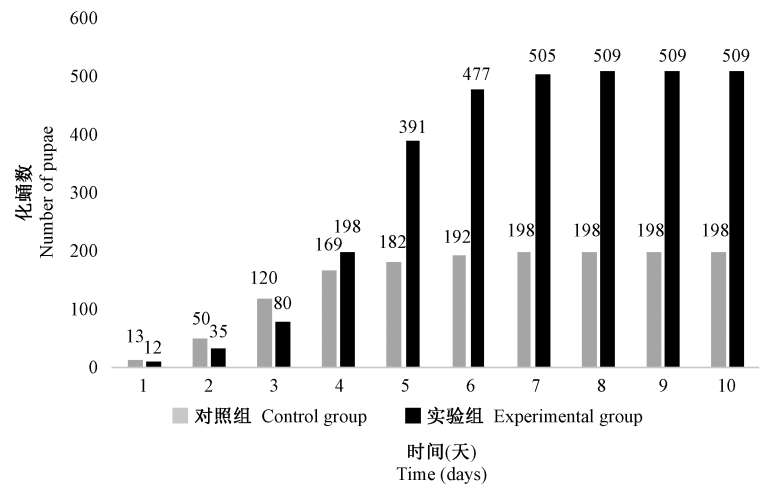


图 3 L-精氨酸对实验室残翅果蝇化蛹数的影响

Figure 3 Effect of L-arginine on the number of pupae of the residul wing (CyO) *Drosophila melanogaster*

2.2.2 L-精氨酸对实验室残翅果蝇羽化数的影响

由图 4 可知,实验组与对照组残翅果蝇同一时

间开始羽化,对照组在第 3 天达到羽化最大值,实验组在第 5 天达到羽化最大值,在羽化最大值时实验组比对照组提高 132.84%。

2.3 L-精氨酸对实验室野生型果蝇繁殖性能的影响

由表 3 可知,实验组野生型果蝇化蛹数、羽化数、雌蝇只数和雄蝇只数分别比对照组提高

233.33%、239.03%、263.24% 和 209.82% ($P < 0.01$),羽化率和雌雄比例实验组有所提高,但与对照组相比差异不显著($P > 0.05$)。

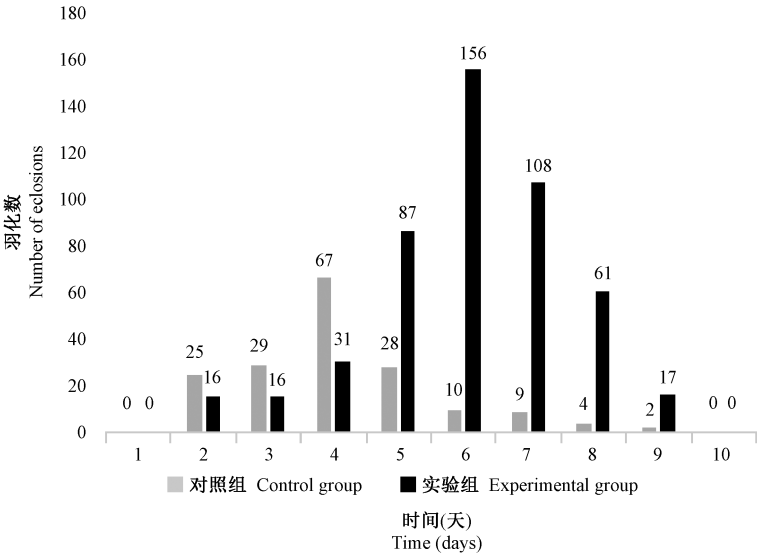


图 4 L-精氨酸对实验室残翅果蝇羽化数的影响

Figure 4 Effect of L-arginine on the number of eclosions of the residual wing (*CyO*) *Drosophila melanogaster*

表 4 L-精氨酸对实验室野生型果蝇繁殖性能的影响 (n = 12)

Table 4 Effects of L-arginine on the reproductive performance of the wild type <i>Drosophila melanogaster</i> (n = 12)						
组别 Groups	化蛹数(个) Number of pupae	羽化数(只) Number of eclosions	雌蝇(只) Number of female flies	雄蝇(只) Number of male flies	羽化率(%) Eclosion rate (%)	雌雄比例(%) Female/male ratio (%)
对照组 Control group	36.00 ± 13.55 ^B	33.33 ± 12.28 ^B	18.17 ± 8.84 ^B	15.17 ± 3.92 ^B	93.52 ± 5.06	131.70 ± 42.81
实验组 Experimental group	120.00 ± 9.27 ^A	113.00 ± 13.83 ^A	66.00 ± 10.92 ^A	47.00 ± 7.35 ^A	94.17 ± 8.80	143.64 ± 32.97

2.3.1 L-精氨酸对实验室野生型果蝇化蛹数的影响

由图 5 可知,野生型果蝇实验组化蛹时间比对照组提前 2 d,实验组化蛹时间主要集中在 1 ~ 6 d,

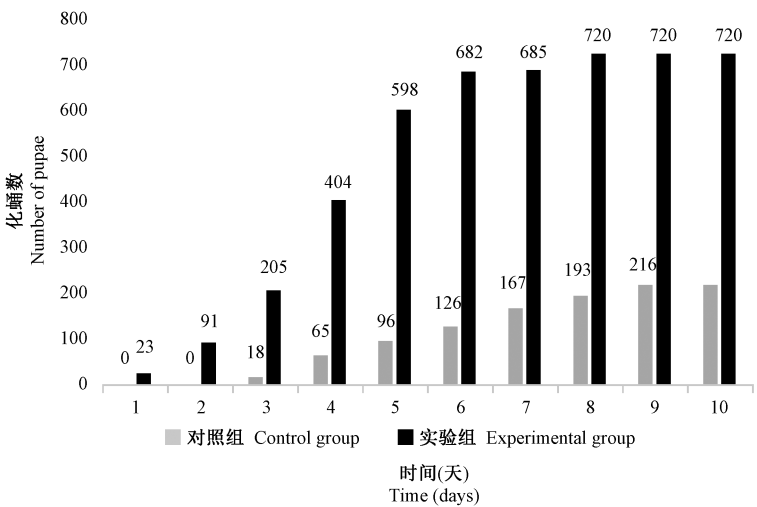


图 5 L-精氨酸对实验室野生型果蝇化蛹数的影响

Figure 5 Effect of L-arginine on the number of pupae of the wild type *Drosophila melanogaster*

在第 4 天化蛹数达到最大值 199 个;对照组化蛹时间主要集中在 3 ~ 8 d,在第 4 天化蛹数达到最大值 47 个,在化蛹数达到最大值时实验组比对照组提高 323. 40%,在第 10 天实验组化蛹数比对照组高 233. 33%。

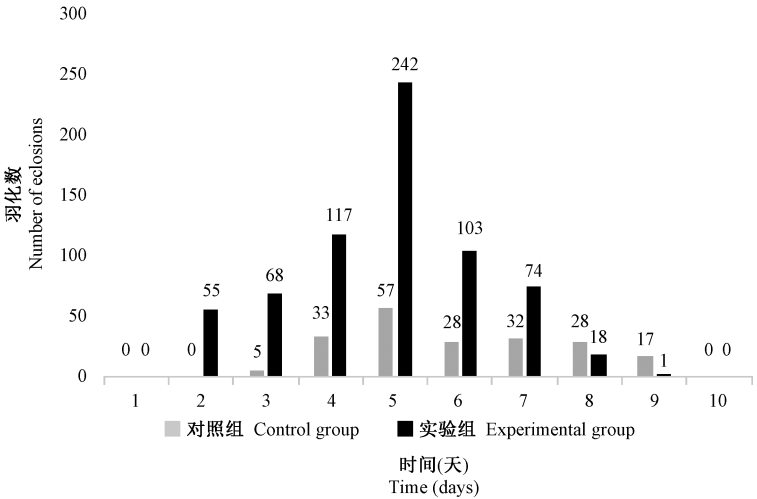


图 6 L-精氨酸对实验室野生型果蝇羽化数的影响
Figure 6 Effect of L-arginine on the number of eclosion of the wild type *Drosophila melanogaster*

综上所述培养基中添加 1% 的精氨酸均可提高果蝇的化蛹数、羽化数、雌雄只数,化蛹数和羽化数增加最明显的依次是白眼、野生型、残翅。各品系间羽化率均有所提高,其中羽化率最高的是残翅果蝇。培养基中添加 1% 的 L-精氨酸后白眼果蝇和野生型果蝇化蛹时间均比对照组提前 2 d。

3 讨论

精氨酸是机体必需氨基酸之一,具有较广泛的生物学作用,主要表现在提高生殖能力、预防疾病、提高免疫力、保健等^[7]。Bayliak 等^[5] 研究结果显示,低剂量的 L-精氨酸可促进果蝇的生长发育,对果蝇三龄幼虫无显著影响,高剂量的 L-精氨酸可抑制果蝇的羽化率,缩短果蝇的寿命,Kraaijeveld 等^[6] 在培养基中添加不同剂量 L-精氨酸,对果蝇的生存、发育和大小均无影响,但可提高果蝇的幼虫数和化蛹数。本实验中在实验室果蝇扩繁时,培养基中添加 1% 的 L-精氨酸,白眼、残翅、野生型果蝇化蛹数、羽化数、羽化率均有所提高,与 Kraaijeveld 等^[6] 研究结果基本一致。果蝇的化蛹数与体内血细胞数息息相关^[8],在培养基中添加 L-精氨酸,可提高果蝇幼虫的免疫应答和血细胞数^[9],说明果蝇幼虫血细胞数对果蝇的化蛹率至关重要^[10]。

昆虫的生长发育受环境信号和内分泌信号的

2. 3. 2 L-精氨酸对实验室野生型果蝇结蛹数的影响

由图 6 可知,实验组羽化时间比对照组提前 1 d,在第 4 天对照组和实验组羽化数达到最大值,实验组比对照组提高 324. 56%。

调节^[11],精氨酸在哺乳动物中可促进胰岛素、生长激素等多种激素的释放^[12]。研究表明保幼激素对昆虫的生殖发育有重要的影响,保幼激素的缺乏可引起昆虫成虫的滞育^[13-14],同时保幼激素参与昆虫卵母细胞的成熟^[15],激活插头转录因子 FOXO 的表达,促进卵黄原蛋白的合成,进而促进昆虫的繁殖力^[16]。在本实验中培养基中添加 L-精氨酸后,果蝇繁殖力提升的主要原因可能与 L-精氨酸对果蝇激素分泌的调节有关。

NO 是微生物中重要的活性分子物质^[17],培养基中添加 L-精氨酸后,果蝇幼虫血细胞产生大量的 NO^[6],可能会影响到果蝇幼虫肠道微生物变化。研究表明清除果蝇肠道细菌后,可引起果蝇的代谢失衡^[18],给无菌处理后的果蝇接种肠道优势菌群,可很快恢复果蝇幼虫的生长发育^[19],优势肠道细菌也可调节果蝇激素信号,促进果蝇的生长发育^[20]。Lee 等^[21] 研究表明,伯克霍尔德菌 (*Burkholderia*) 可通过 hexamerin- α 、hexamerin- β 和 vitellogenin-1 三种血淋巴蛋白调控点蜂缘蝽的产卵和生长发育。用生物碱 DNJ (1-脱氧野瓦霉素) 处理桑叶,发现家蚕 (*Bombyx mori*) GII- α (α -葡萄糖苷酶 II) 转录水平提高^[22]。同时基因水平的变化也会影响到昆虫的生长发育,研究表明斜纹夜蛾采食芥菜或其它含有黑芥子苷和芸苔苷植物时,中肠内 GSTepison1 表达量

显著上升,敲低 GST(谷胱甘肽硫转移酶)epison1 表达量可降低斜纹夜蛾采食量和延缓生长发育^[23]。本实验中添加 1% 的 L-精氨酸,果蝇化蛹数、羽化率均有所提高,但 L-精氨酸提高果蝇繁殖性能的机理有待研究。

在本实验条件下,培养基中添加 1% 的 L-精氨酸,可提高果蝇的化蛹数和羽化率,可用于实验室果蝇的扩繁。

参 考 文 献 (References)

- [1] Pelland AM, Corbett HE, Baltz JM. Amino acid transport mechanisms in mouse oocytes during growth and meiotic maturation [J]. Biol Reprod, 2009, 81(6): 1041-1054.
- [2] 刘通. L-精氨酸对猪孤雌激活胚胎及体细胞克隆胚胎发育的影响 [D]. 安徽农业大学, 2015.
Liu T. Effects of L-arginine supplementation on development of porcine parthenogenetic activated or somatic cloned embryos [D]. Anhui Agricultural University, 2015
- [3] 伍国耀. 怀孕母猪的精氨酸营养和繁殖性能 [J]. 饲料工业, 2012, 33(22): 46-54.
Wu GY. Arginine nutrition and reproductive performance of pregnant sows [J]. Feed Ind, 2012, 33(22): 46-54.
- [4] 李洁. 妊娠早期不同阶段饲粮添加精氨酸影响母猪繁殖性能的作用机理 [D]. 中国农业大学, 2015.
Li J. The mechanism of nutritional regulation of dietary arginine supplymentation during different phases of early pregnancy in sows on their reproductive performance [D]. China Agricultural University, 2015
- [5] Bayliak MM, Lylyk MP, Maniukh OV, et al. Dietary l-arginine accelerates pupation and promotes high protein levels but induces oxidative stress and reduces fecundity and life span in *Drosophila melanogaster* [J]. J Comp Physiol B, 2018, 188(1): 37-55.
- [6] Kraaijeveld AR, Elayes NP, Schuppe H, et al. L-Arginine enhances immunity to parasitoids in *Drosophila melanogaster* and increases NO production in lamellocytes [J]. Dev Comp Immunol, 2011, 35(8): 857-864.
- [7] Ma X, Wu G, Li D, et al. L-arginine modulates glucose and lipid metabolism in obesity and diabetes [J]. Curr Protein Pept Sci, 2017, 18(6): 599-608.
- [8] Thiel A, Hoffmeister TS. Decision-making dynamics in parasitoids of *Drosophila* [J]. Adv Parasitol, 2009, 70(9): 45-66.
- [9] Kraaijeveld AR, Limentani EC, Godfray HC. Trade-off between parasitoid resistance and competitive ability in *Drosophila melanogaster* [J]. Proc Biol Sci, 2001, 268(1464): 259-261.
- [10] Havard S, Eslin P, Prévost G, et al. Encapsulation ability: Are all *Drosophila* species equally armed? An investigation in the obscure group [J]. R Can J Zool, 2009, 87(7): 635-641.
- [11] Denlinger DL. Regulation of diapause [J]. Ann Rev Entomol, 2002, 47: 93-122.
- [12] 张林林, 秦枫, 潘孝青, 等. 精氨酸或 N-氨甲酰谷氨酸对母獭兔繁殖性能和断奶幼兔生长性能及抗氧化能力的影响 [J]. 畜牧与兽医, 2017, 49(4): 40-45.
Zhang LL, Qin F, Pan XQ, et al. Effects of N-carbamylglutamate or arginine on production performance of lactation doe and growth performance, antioxidant ability of weaning rabbit [J]. Anim Husb Vet Med, 2017, 49(4): 40-45.
- [13] Roy S, Saha TT, Zou Z, et al. Regulatory pathways controlling female insect reproduction [J]. Entomology, 2018, 63(1): 489-511.
- [14] Denlinger DL, Yocum GD, Rinehart JP. 10-Hormonal control of diapause. In: Insect Endocrinology [M]. Academic Press, 2012: 430-463.
- [15] Chen SL, Lin CP, Lu KH. cDNA isolation, expression, and hormonal regulation of yolk protein genes in the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae) [J]. J Insect Physiol, 2012, 58(6): 763-770.
- [16] Herman WS. Studies on the adult reproductive diapause of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* [J]. Biol Bull, 1981, 160(1): 89-106.
- [17] 侯方杰, 路新枝, 姜鹏, 等. 一氧化氮(NO)在微生物中的作用研究 [J]. 现代生物医学进展, 2010, 10(13): 2590-2592.
Hou F, Lu XZ, Jiang P, et al. The studies of nitric oxide effect on microorganism [J]. Prog modern Biomed, 2010, 10(13): 2590-2592.
- [18] Buchon N, Broderick NA, Chakrabarti S, et al. Invasive and indigenous microbiota impact intestinal stem cell activity through multiple pathways in *Drosophila* [J]. Gene Dev, 2009, 23(19): 2333-2344.
- [19] Storelli G, Defaye A, Erkosar B, et al. *Lactobacillus plantarum* promotes *drosophila* systemic growth by modulating hormonal signals through TOR-dependent nutrient sensing [J]. Cell Metab, 2011, 14(3): 403-414.
- [20] Cronin SJ, Nehme NT, Limmer S, et al. In vivo genome-wide RNAi screen identifies genes involved in intestinal pathogenic bacterial infection [J]. Science, 2009, 325(5938): 340-343.
- [21] Lee JB, Park KE, Lee SA, et al. Gut symbiotic bacteria stimulate insect growth and egg production by modulating hexamerin and vitellogenin gene expression [J]. Dev Comp Immunol, 2017, 69: 12-22.
- [22] 李晓童. 鳞翅目昆虫蔗糖特异性水解酶与非消化型 α -葡萄糖苷酶的适应性进化机制研究 [D]. 浙江大学, 2018.
Li XT. Adaptive evolution of sucrose specific hydrolase and non-digestive α -glucosidase in Lepidoptera [D]. Zhejiang University, 2018.
- [23] Zuo X, Xu Z, Zuo H, et al. Glutathione S-transferase SIGSTE1 in *Spodoptera litura* may be associated with feeding adaptation of host plants [J]. Insect Biochem Mol Biol, 2016, 70: 32-43.