

中国昆虫染色体研究现状与展望

张礼生, 张青文*, 蔡青年, 徐 静, 周明□

(中国农业大学昆虫学系, 北京 100094)

摘要: 简要叙述了中国昆虫染色体研究的现状, 包括研究涉及的昆虫类群、核型分析结果、研究方法和手段、染色体有丝分裂、减数分裂、染色体形态变异、结构变异和数量变异等。我国学者对昆虫染色体研究从 20 世纪 30 年代开始, 迄今已对蜉蝣目、蜚蠊目、直翅目、半翅目、同翅目、鞘翅目、鳞翅目、双翅目、蚤目和膜翅目等 10 目 481 种昆虫的核型进行了研究, 主要集中在蝗虫、蟋蟀类、蚜虫、蚕类、果蝇、摇蚊及实蝇等。在染色体行为方面的研究主要有: 蚕类和果蝇等有丝分裂; 蜚蠊类、蝗虫、蟋蟀类和蚕类的减数分裂及性别决定机制; 部分昆虫的联会复合体分析。染色体结构变异的研究主要集中在果蝇和蚊类昆虫的唾腺染色体; 果蝇的 B 染色体; 蚕类和蚊类昆虫染色体的缺失、易位和倒位等变异; 蚕蛾类的数量变异。研究结果多应用于昆虫系统分类和进化的探讨, 揭示昆虫遗传与变异规律。通过与国外研究成果对比, 提出昆虫染色体研究的必要性, 并对我国未来昆虫染色体研究进行了展望。

关键词: 昆虫; 染色体; 核型; 行为; 变异; 中国

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296 (2003) 06-0773-10

Insect chromosome research in China: Status and perspectives

ZHANG Li-Sheng, ZHANG Qing-Wen*, CAI Qing-Nian, XU Jing, ZHOU Ming-Zang (Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: This paper gives a review of the present status and perspectives of insect chromosome research in China, including: insect groups studied, results of karyotype analysis, technique and methods adopted, chromosome mitotic and meiotic division, and chromosome modality aberrance, structure aberrance and quantity aberrance. Chinese scholars had begun the study on insect chromosome since 1930s. The karyotypes of 481 species insects belong to 10 orders have been studied by now in China, mainly concentrated on such groups as locusts, grasshoppers, stinkbugs, aphids, mosquitoes, flies and silkworms. Researches in chromosome behavior included: the mitosis of silkworms and fruit flies; the meiosis and the sexual determination mechanism of Blattaria, locusts, grasshoppers, stinkbugs and silkworms; and the synaptonemal complexes of Blattaria and silkworms. Research on chromosome structure variation focused on: salivary gland chromosomes of fruit flies and mosquitoes; B chromosomes of the fruit flies; the chromosome deficiency, repetition, inversion and translocation of silkworms and mosquitoes; and the chromosome quantity variation of the silkworms and moths. Moreover, these results were mainly used to explore insect systematics and evolution, regulation of insect heredity and variation, and so on. Through comparing domestic and international research results, necessities in this research field in China were proposed, and a perspective was given.

Key words: insect; chromosome; karyotype; behavior; aberrance; China

染色体是生物遗传物质的载体。在生物类群中, 染色体结构特征具有相对恒定性, 对不同类群染色体数目、组型等指标进行分析研究可揭示各类群染色体结构差异, 反映出生物的遗传多样性及系统演化路线。

昆虫染色体的研究, 包括分析染色体核型、有丝分裂、减数分裂、特殊染色体、染色体结构与数量变异等, 可以丰富昆虫遗传学的理论内涵与知识体系, 揭示昆虫的种类演替、种间进化、种内进化的客观规律, 为昆虫分类系统建立、近缘种区分乃

作者简介: 张礼生, 男, 1973 年 2 月生, 博士研究生, E-mail: zhangleisheng@sohu.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: zhangqingwen@263.net

收稿日期 Received: 2002-12-29; 接受日期 Accepted: 2003-09-30

至种下分类提供新方法和技术,并指导害虫的遗传防治,也为探明昆虫抗药性形成的机理提供新的途径。

我国昆虫染色体研究始于 20 世纪 30 年代,近年来对经济、卫生、农林意义重大的昆虫不断有研究报道,本文对我国昆虫染色体研究的历史和现状做一综述。

1 我国昆虫染色体核型研究

截止 2002 年底,中国昆虫染色体研究涉及的昆虫种类共计 10 目 481 种,包括蜉蝣目、蜚蠊目、直翅目、半翅目、同翅目、鳞翅目、双翅目、蚤目、鞘翅目及膜翅目。

1.1 蜉蝣目 Ephemeroptera

有关蜉蝣目昆虫染色体研究的文献不多见,孙红英等(1998)以蜉蝣稚虫为材料进行了染色体制备方法的探讨,但文献未介绍研究蜉蝣的种类和染色体观察结果。

1.2 蜚蠊目 Blattaria

至 1989 年为止,全世界已进行过核型分析的蜚蠊有 62 属 106 种之多,我国仅有 6 种,1990 年以来我国仍未见报道。本目昆虫雌虫染色体单倍体数目为 $n = 8 \sim 40$,其中发生频率最高的数目为 $n = 19$,同属不同种间甚至种内染色体数都存在较大差异。澳洲大蠊 *Periplaneta australasiae* (F.)、凹缘大蠊 *P. emarginata* Karny、美洲大蠊 *P. americana* (L.) 和褐斑大蠊 *P. brunnea* Burmeister $2n \text{ ♂} = 27$ 、 $2n \text{ ♀} = 28$,德国蜚蠊 *Blattella germanica* (L.) 则为 $2n \text{ ♂} = 23$ 、 $2n \text{ ♀} = 24$ 。中华地鳖 *Eupolyphaga sinensis* Walker 产自成都的为 $2n \text{ ♂} = 25$,而产自昆明的则 $2n \text{ ♂} = 35$,具有十分明显的差异,甚至被怀疑为不同的种。蜚蠊目昆虫性染色体为 XO 型,即雄性具有 1 条 X 染色体,雌性具有 2 条 X 染色体。

1.3 直翅目 Orthoptera

1930 年李汝琪就报道了巨大螞斯 *Callimenus onos* Pallas 的体细胞染色体数目,此后刘祖洞等对部分种类的染色体数目、形态、额外染色体、不等价染色体等方面进行了研究。1980 年之后,郑哲民、马恩波、欧晓红、乔格侠和常岩林等学者开始较系统地对本目昆虫进行细胞分类学研究,探讨了核型、C-带带型的基本特点以及不同类群的细胞分类学关系。本目昆虫研究的广度在我国昆虫染色体

研究中处于领先地位,丰富了我国直翅目昆虫特别是蝗总科染色体研究的知识体系。

截止 2002 年,有 254 种(亚种)蝗、蟋蟀、蚱蜢、螞斯的染色体得到研究,其中仅蝗总科就有 247 种(亚种)。一般认为蝗虫、螞斯和蟋蟀均属 XO 型性别决定机制。现已查明:癞蝗科 Pamphigidae、锥头蝗科 Pyrgomorphidae、瘤锥蝗科 Chrotogonidea 的染色体数目 $2n \text{ ♂} = 19$,全为端(近端)着丝粒染色体;斑腿蝗科 Catantopidae 染色体数目 $2n \text{ ♂} = 23$,少数 $2n \text{ ♂} = 21$,具近端着丝粒;斑翅蝗科 Oedipodidae 染色体数目 $2n \text{ ♂} = 23$,具近端着丝粒;网翅蝗科 Arcypteridae 染色体数目 $2n \text{ ♂} = 17$ 、23、19、21,具近端着丝粒、中部或亚中部着丝粒;槌角蝗科 Gomphoceridae 染色体数目 $2n \text{ ♂} = 17$ 、23,具近端、中部或亚中部着丝粒;剑角蝗科 Acrididae 染色体数目为 $2n \text{ ♂} = 17$ 、23,具近端着丝粒;可见蝗总科昆虫染色体数目相当稳定。螞斯科 Tettigoniidae 昆虫核型有较大的变化, $2n \text{ ♂} = 33$ 、31、29、27、25、23 不等。其中较大的几个亚科如露螞亚科 Phaneropterinae 的核型变化较大,染色体数从 $2n \text{ ♂} = 33$ 到 $2n \text{ ♂} = 16$ 不等,常岩林等(1996, 2002)研究了纺织娘 *Mecopoda elongate* (L.)、齿尾鼓鸣螞 *Bulbistridulous dentatus* Chang et Zheng 等螞斯科昆虫的核型也证实了这一点。

1.4 半翅目 Hemiptera

半翅目昆虫染色体为散漫着丝粒型,其数目从 $2n = 4$ 至 80 不等,但种、属内基本较为稳定。我国半翅目昆虫染色体的研究从上世纪 90 年代始,近年成果较多,至少有 26 种蝽类昆虫染色体得到研究。张虎芳和郑乐怡(1998, 2002)研究了褐真蝽 *Pentatoma armandi* Fallow、辉蝽 *Carbula obtusangula* Reuter 和驮蝽 *Brachycerocoris camelus* Costa 等 25 种蝽类昆虫核型特征并应用在物种鉴定和系统进化分析中。王义平等(2003)报道了山地原花蝽 *Anthocoris montanus* Zheng 的单倍染色体组成。上述我国研究的蝽类昆虫染色体为 $2n = 14$,属 X-Y 性别决定机制。

1.5 同翅目 Homoptera

截至 2002 年底,我国共对 54 种同翅目昆虫的染色体进行了研究,其中 52 种为蚜虫。陈晓社和张广学(1985a, 1985b)研究的结果表明,蚜虫类染色体相对稳定,少数类群存在较大的变化。如 *Dysaphis* 属所有种类 $n = 6$,无一例外。蚜属 *Aphis* 所研究的 48 种除了柳蚜 *Aphis gatinosa* Gnelin $n = 3$

外, 其余均 $n = 4$ 。瘤蚜属 *Myzus* 除金针瘤蚜 *M. hemetocallis* Takahashi $n = 4$ 外, 其余 $n = 6$, 表现了高度的属内稳定性。然而也有的属表现出属内的高度特异性, 如不同寄主植物上烟蚜的染色体组型存在 $2n = 12$ 、13、11、 $3n = 18$ 等较多变化; 此外膨管蚜属 *Amohorophora* 的染色体数为 $n = 3 \sim 18$ 不等, 即使取食相同的寄主植物也有大的变化。蚜虫类也存在种内染色体数目不等的现象。如玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) 就有 $2n = 8$ 、9、10、11 几种情况, 但以 $2n = 8$ 、10 最为常见。

傅琴仙(1985)报道了温带臭虫 *Cimex lectularis* L. 的核型。田润刚和袁锋(1995)报道了尖三刺角蝉 *Bulbistridulous acuticornis* Funkhouser 的核型, 其雌雄个体均含 10 条染色体, 符合角蝉科 Membracidae 最为独特的核型特征。

1.6 鞘翅目 Coleoptera

鞘翅目染色体研究在我国极少, 目前仅有 2 种甲虫核型得到了研究, 这与鞘翅目作为昆虫纲第一大目的地位极不相称, 本目昆虫染色体研究还有大量的空白。杨致远等(1989)研究显示米象 *Sitophilus oryzae* (L.) 和玉米象 *S. zeamais* Motschulsky 染色体数目都是 $2n = 22$, 其第 2 条非同源染色体具有显著差异, 二者杂交后代染色体数目也是 $2n = 22$, 但染色体形态与双亲存在着较大的差别。

1.7 鳞翅目 Lepidoptera

虽然鳞翅目是昆虫纲中的第二大类, 但到目前为止已知染色体数目的鳞翅目昆虫只有 1 700 种, 只占其所有种类的少部分, 报道较少的原因之一是鳞翅目昆虫染色体体积较小, 而数目较多, 给研究带来一些困难。本目昆虫染色体研究在国外较为深入, 并已有专著问世。我国施立明、常平安、宋方洲、王运湘、孟启智等学者先后观察研究了 13 种鳞翅目昆虫的核型及其它细胞遗传学特征, 但大量的研究主要集中在蚕类, 包括家蚕 *Bombyx mori* L.、野桑蚕 *B. mandarina* Moore、天蚕 *Antheraea yamamai* L. 及蓖麻蚕 *Philosamia cynthia* Ricini 等。

一般认为鳞翅目昆虫染色体数目多为 $n = 31$, 性染色体为 XO 或 ZW 型。研究中也发现虫草蝠蛾 *Hepialus zhayuensis* Chu et Wang $n = 28$, 栗灰螟 *Chilo infuscatellus* Snellen $n = 28$, 桑螟 *Rondotia menciana* Moore $n = 22$, 性染色体为 XO 型。至于家蚕的性染色体还有一定争议, 但普遍认为 ZW 型性决定机制, 即雄性为 27AA + ZZ, 雌性为 27AA + ZW。草原毛虫属 *Gynaephora* 的染色体较为特殊, 刘振魁等

(1998)对门源草原毛虫 *G. menyuanensis* Chou et Yan、曲麻草原毛虫 *G. gumalaiensis* Chou et Yan 和青海草原毛虫 *G. ginghamensis* Chou et Ying 的研究显示其染色体数目从 9 ~ 107 不等。

1.8 双翅目 Diptera

国内外对双翅目染色体研究较多, 这也是我国昆虫染色体研究除直翅目外另一个成果较多的类群, 至 2002 年止, 我国共有 109 种双翅目昆虫染色体核型得到了观察。究其原因, 一方面由于本目昆虫染色体数目少 ($2n = 6$, 8 或 12) 且稳定, 易于观察分析; 另一方面是该目昆虫具有特殊的多线染色体, 对其染色体的研究因此格外受重视, 在细胞遗传、系统分类、基因定位与克隆、基因结构研究等领域都得到了广泛的开展。

全球对蚊类作过核型分析的已有 103 种, 我国有 58 种。多年来, 李汝琪、叶炳辉、许漱璧、瞿逢伊等多位学者对摇蚊、按蚊、伊蚊、库蚊、幽蚊和阿蚊等进行了染色体研究, 除幽蚊 $2n = 8$ 之外, 摇蚊、库蚊、按蚊、伊蚊和阿蚊的染色体均为 $2n = 6$, 具有高度的一致性。蚊虫类染色体均为 XY 型。

蚋类已做过细胞学研究的约 150 多种, 多集中于多线染色体的研究。张春林和陈汉彬(2000)对黄毛纺蚋 *Simulium aureohirtum* Brunetii、华丽短蚋 *S. ornate* Meigen 等 5 种蚋类昆虫研究显示, 蚋类染色体数目为 $2n = 6$, 具中央着丝粒或亚中部着丝粒。

果蝇类的染色体数目多为 $2n = 6$ 或 8, 但在果蝇的自然种群内却广泛地存在着地理分布的核型变异。如凌发瑶(1984a, 1984b)在对云南、贵州的 24 种果蝇染色体作了研究后指出, 其中有包括 *Drosophila bifasciata* Moriwaki et Kitagawa 在内的 6 种果蝇存在明显的地理分布品系间核型差异。

此外研究较多的一个类群是实蝇, 这类昆虫多属危险性有害生物, 在植物检疫中备受重视, 梁广勤等(1994)先后研究了桔小实蝇 *Dacus dorsalis* Hendel、芒果实蝇 *D. occipitalis* (Bezzi) 等 11 种实蝇类核型特征, 其染色体数目大多为 $2n = 12$ 。

有关我国其他蝇类染色体研究, 刘国章和何麟(1989)等学者先后报道了 11 种其它蝇类的染色体数目, 如蚤蝇 *Megaselia scalaris* L. $2n = 6$, 水稻稻秆潜蝇 *Chlorops oryzae* Matsumura $2n = 8$, 尾蛆蝇 *Eristalis tenax* (L.), 紫绿蝇 *Lucilia porphyryna* Walker 和丝光绿蝇 *Lucilia sericata* Meigen 等 $2n = 12$ 。

1.9 蚤目 Siphonaptera

蚤类染色体研究国内外都较少,我国已有 4 种蚤的核型被研究。曹丽萍和何麟(1994)的研究结果显示,印度客蚤 *Xenopsylla cheopis* Rothschild、秃病蚤蒙冀亚种 *Nosopsyllus laeviceps kuzenkosi* Jagubians 染色体数目均为 $2n=18$ 、猫栉首蚤指名亚种 *Ctenocephalides felis felis* Bouthe 染色体数目 $2n=12$ 、人蚤 *Pulex irritans* L. 染色体数目有多态现象,数目从 $2n=8\sim12$ 不等,以上各种均属 XY 型性别决定机制。

1.10 膜翅目 Hymenoptera

我国本目中研究较多的昆虫是蜜蜂类和蚁类,共有 13 种,其中台湾 9 种。汪霞等(1988)、蒙小平和刘先蜀(1988)对东方蜜蜂 *Apis cerana* Fabricius、西方蜜蜂 *A. mellifera* L. 染色体核型分析显示其数目为 $2n=32$ 。此外一种松毛虫赤眼蜂的核型也得到了观察。蚁类染色体除 Hung 等(彩万志,1992)报道了我国台湾 9 种蚂蚁的核型(单倍体从 $8\sim18$ 不等)外,大陆部分则为空白。

2 染色体研究的方法与手段

2.1 试材及制片技术

我国学者采用的昆虫染色体研究方法较多,因试虫不同的类群、不同的发育阶段、不同的组织采用了不同的研究方法和制片技术,主要有以下几类。

2.1.1 以昆虫的生殖细胞(包括性腺细胞)为试材:利用这种方法已研究过的昆虫有蜉蝣、蜚蠊、蝗虫、螽斯、蛾、象甲、果蝇和赤眼蜂类。蝗虫类用成虫(精巢)、蜚蠊类用 3~4 龄若虫(精巢或者卵巢)、蛾类以 5 龄幼虫(睾丸或卵巢)、象甲类用精巢、果蝇类和赤眼蜂类先经离体培养处理后染色压片,也可采用冰冻揭片法制片。

2.1.2 以胚胎制片:该方法见于蚜虫类的染色体制片。挤出 3~4 龄有翅或无翅若虫胚胎,经固定后即行染色观察。

2.1.3 以幼虫脑神经节为材料制片:该方法已应用于蚊虫、果蝇、赤眼蜂、蚤类等的染色体研究。把蚊虫、果蝇、赤眼蜂的 3 龄或 4 龄幼虫在解剖液中取出脑神经节,置于秋水仙素中离体培养,吸去培养液即可进行染色、压片;对蚤类昆虫则稍加改进,经低渗处理、卡诺氏固定液固定、染色、压片。

2.1.4 以唾腺为材料:该方法特别适于双翅目昆虫。一般将 3~4 龄幼虫置于有解剖液的玻片上,取出唾腺,固定、染色、压片。

2.2 染色体分带技术

2.2.1 染色体分带技术种类:自 20 世纪 60 年代末 Q 带技术得到应用以来,不但已相继建立了许多常规的分带技术,如 A 带、C 带、D 带、G 带、N 带、R 带、T 带、银染以及一些经过特殊处理的混合带,如 SCD + R 带、SCD + G 带、BrdU 带等;而且就某一带型来说,还可以采用不同的方法获得,如 G 带可以通过酸处理、碱处理、蛋白酶消化、蛋白变性、EDTA 处理及氧化处理等分别获得。近年来,染色体分带研究又有了新的进展,如用限制性内切酶分带。为进一步研究染色体结果和基因定位等提供了新的手段。

2.2.2 染色体分带技术在昆虫学方面的应用:尽管染色体分带技术手段较多,但在我国昆虫染色体研究中,因 C 带核型较其他带型具有制片方法简单,重复性高,一般借助光学显微镜就可观察的特点,故利用 C 带技术分析核型特征较为普遍。银染——联会复合体的研究也有一些报道,该技术适用于昆虫减数分裂和粗线期染色体结构研究。其他带型在昆虫学研究中也见报道,如 G 带在蜚蠊目、直翅目、双翅目的核型分析中就被成功应用。但总体上,我国昆虫染色体分带技术的充分利用,并进一步深入分析细胞遗传学规律与国外相比还有差距,部分领域还有待深入。

2.3 染色体特征分析方法

我国学者大多采用常规光学显微摄影的方法进行染色体分析,此外也有利用扫描电镜和透射电镜分析染色体核型、联会复合体结构、染色体轴结构、易位、倒位、多线染色体、B 染色体、遗传变异行为及规律的报道,并开始利用专业分析软件来处理数据,达到精确分析昆虫染色体核型和细胞遗传学特征的效果。

3 我国昆虫染色体行为研究

3.1 有丝分裂

昆虫通过有丝分裂,保证遗传物质在细胞世代间的传递,实现细胞的分化、组织发生,保证个体的正常生长和发育。国内对昆虫有丝分裂行为研究的报道并不多,主要集中于蚤类和果蝇类。对有丝分裂时期的观察也集中在早、中期分裂相。

沈以红和向仲怀(1997)对家蚕早期胚胎细胞有丝分裂早中期染色体的核型、相对长度等进行的分析显示,家蚕有丝分裂早中期染色体中有异型染色体存在,Z染色体是核型中最长的,通常具有亚端和亚中部次缢痕,W染色体很短,约相当于Z染色体的1/3长。常平安等(2001)研究了蓖麻蚕的有丝分裂,此外柳天蚕的有丝分裂也已被观察。

凌发瑶和林苏(1990)等对三黄果蝇 *D. trilineata* Kimura、近黄果蝇 *D. paralutea* L. 有丝分裂中期染色体的观察,发现与国外报道有明显差异:有1对微小染色体的存在,并对此做了进一步的分析,认为这是地理分布品系间的区别,或者由染色体融合、易位等原因导致。此外,许漱璧等(1990)分析了我国米赛按蚊 *Anopheles messeae* Falleroni 有丝分裂染色体和种内多态现象。

3.2 减数分裂

3.2.1 减数分裂与性别决定机制:减数分裂保证了有性生殖生物的子代体内染色体数目稳定,对物种的保持、延续和变异及进化具有极其重要的意义。昆虫的减数分裂也是如此,但其性别决定机制较其他生物复杂,包括有XY型(即雄性个体染色体是XY型,雌性为XX型)、XO型(即雌性的性染色体是XX型,而雄性只有一条X染色体,无Y染色体)、ZW型(雄性的性染色体是XX型,而雌性是XY或XO型)、单倍-二倍型(单倍体个体为雄性,二倍体个体为雌性)等。

我国学者探讨和描述昆虫减数分裂主要时期分裂相的同时,也分析验证了部分昆虫的性别决定机制。陈晓光 and 何麟(1989)对澳洲大蠊、美洲大蠊、德国蜚蠊等减数分裂的研究,比较了各分裂时期的基本特征,对此前 Sharma(1956)、Rajasekara-setty(1963)对蜚蠊减数分裂各时期描述作出了补充,同时进一步支持了 White(1951)主张的XO型性别决定机制。尽管对直翅目昆虫进行减数分裂分析的研究不是很多,但蝗虫XO型性别决定机制被多次验证。张虎芳、郑乐怡结合对蝽科昆虫染色体的核型分析,观察了驮蝽、滴蝽 *Dybowskyia reticulata*(Dallas)、红玉蝽 *Hoplistderia pulchra* Yang 等多种蝽类昆虫的减数分裂过程,验证了蝽科昆虫属XY性别决定机制,并进一步证明了在半翅目昆虫的性染色体进化中碎片化过程起着重要的作用。对鳞翅目昆虫减数分裂研究相对较多,宋方洲、代方银和王运湘等学者对家蚕、野蚕、蓖麻蚕、栗蚕的减数分裂、性连锁以及性别决定机制均有报道。通过减

数分裂的分析,比较了家蚕和野蚕间有较密切的亲缘关系,验证了家蚕雌完全连锁现象。但野蚕的性型仅依据其与家蚕的亲缘关系推测为ZZ-ZW型,还没有得到实验遗传学的证据。

3.2.2 染色体联会复合体:细胞在进行减数分裂过程中有一同源染色体的联会配对过程,即形成联会复合体(synaptonemal complex,简称为SC),这是减数分裂和有丝分裂最显著的区别之一,研究SC的结构、变异等对深入探讨昆虫遗传学具有重要意义。

冯蜀举和施立明(1986)对德国蜚蠊精母细胞联会复合体的研究显示,SC形成始于偶线期,成熟于粗线期,消失于双线期,减数分裂SC组型和有丝分裂染色体组型基本一致,在减数分裂前期,X染色体自身折叠形成典型的“发夹”状结构。王宗舜等(1981)对家蚕精母细胞粗线期结合丝复合体进行了研究,也证实了SC形成时期的一致性。马昆和施立明(1988)利用表面铺张硝酸银染色技术制备标本,从亚显微水平对雌性家蚕SC行为及组型进行观察和分析,并绘制了家蚕SC组型模式图。王运湘和施立明(1990)、宋方洲等(1998)等对家蚕W+P普斑限性和Wze虎斑限性品系雌的SC进行亚显微观察分析,未发现W+P品系有异形ZW;但在Wze品系中发现ZW呈现明显的末端不对称性。

4 我国昆虫染色体变异研究

4.1 形态变异

4.1.1 多线染色体:多线染色体是同源染色体重复分裂而复制产物不分离形成的特殊染色体。多存在于双翅目昆虫的幼虫唾腺、前肠、中肠和马氏管的细胞中。因双翅目昆虫染色体大而明显且取材容易,故研究较多。

近年来,我国学者对按蚊、摇蚊、果蝇等昆虫的多线染色体研究较多。叶炳辉、徐秀芬、李本文、廖建吾等对不同地理种群的中华按蚊 *Anopheles sinensis* Wiedemann 幼虫唾腺染色体、广西微小按蚊 *An. minimus* guangxi Theobald 卵巢营养细胞多线染色体、巴拉巴按蚊 *An. balabacensis* Baisas 海南株的唾腺染色体、嗜人按蚊 *An. anthropophagus* Xu and Feng 唾腺染色体等按蚊进行观察,较详细地描述了染色体的特征,绘出染色体模式图,并对种群间差异进行了比较,显示按蚊唾腺染色体在种群间存

在差异,还纠正了前人对性染色体的错误认识。此外廖建吾等对中国赫坎按蚊种团的6种按蚊进行了杂交试验及唾腺染色体联会的观察,结果表明:中华按蚊和长浮按蚊 *An. changfu* Mossen, 嗜人按蚊 *An. anthropophagus* Xu and Feng 和大窄按蚊 *An. tidaeus* Farmon 之间不存在生殖隔离,小宽按蚊 *An. minewode* Rech. 和四川的八代按蚊 *An. octogene* Jenn. 不存在生殖隔离,验证了种间生殖不隔离的特殊现象。此外,吴鹤龄和李汝祺(1985)、毛连菊等(2000)先后报道了15种摇蚊幼虫唾腺多线染色体的组织化学分析、形态结构、模式图。许漱壁等(1989, 1990)结合多态性臂内倒位的研究,对米赛按蚊多线染色体做出了较细致的报道。

4.1.2 B染色体: B染色体是一种不遵循孟德尔遗传规律的超数染色体,约15%的物种含有B染色体,迄今报道昆虫含B染色体的有200多种。过去认为B染色体在遗传上作用不大,不影响生物的表型,而近年来对其功能有了新的认识。凌发瑶等(1992, 1997)已对银额果蝇 *D. albomicans* Duda 的B染色体进行研究,探讨了其对繁殖的影响,明确了昆明群体B染色体的数目和频率与生活力的关系,阐述了海南岛种群B染色体系统的适应性等内容,他们认为银额果蝇B染色体在其生长发育中具有双重调节功能,证实了B染色体对净繁殖量有显著的影响。

4.1.3 环状染色体: 环状染色体在一些原核生物中是染色体的正常特征,真核生物中它的产生是染色体结构变异的结果。目前国外有在果蝇中观察到环状染色体的报道,而国内未见有关环状染色体的文献记录。

4.1.4 等臂染色体: 等臂染色体实际上是一种ABC•CBA型的反向重复,是由于着丝粒错分裂和在下一个中期由其端着丝粒节段复制产生,只要这些节段的染色体在有丝分裂后期不分开并移向同一细胞极便可形成。果蝇的并连X染色体即为此类型。我国昆虫染色体研究中专门研究等臂染色体的文献未见。

4.2 结构变异

尽管染色体结构是相对稳定的,但在自然或人为条件下可发生变异。染色体结构变异也包括功能、传递行为的变异,在细胞遗传学中备受重视。我国昆虫染色体结构变异的研究方面,家蚕染色体缺失的细胞学证明已有报道,蓖麻蚕、栗蚕 *Dictpyopoea japonica* Moore (易位)、 $^{60}\text{Co}\gamma$ 射线辐照柑橘

大实蝇 *Tetradacus citri* Chen 引起染色体缺失、易位、倒位等结构变化情况也已有观察记录。孟智启等(1995, 2000)对家蚕染色体研究首次揭示了中间缺失染色体在减数分裂偶线期和粗线期的形态特征,即典型的缺失圈结构,为家蚕染色体缺失提供了细胞学证明。宋方洲等(1996, 1998)也发现家蚕细长蚕第1号染色体上有缺失环或瘤状突起,并推断其为 *Lan* 基因的位点。徐安英等(1994)探讨了家蚕性连锁致死突变位点与ZW+sch染色体易位片段的联系;孙延昌等(1997)分析了中华按蚊唾腺染色体3R上的倒位;许漱壁等(1989, 1990)分析了米赛按蚊多态性臂内倒位,并探讨了结构变异对物种遗传的影响。

4.3 数量变异

细胞中包含一定数量的染色体是物种的重要特征,每一物种的染色体数目是恒定的,一旦发生数量变异同样将导致遗传性状的变化。我国昆虫染色体数量变异的研究目前集中于对鳞翅目昆虫的观察分析,此外结合害虫辐射不育处理而进行的染色体数量变异研究也较多见。诱发多倍体的方法是微波处理和辐射处理,洪靖君等(2001)在微波处理蚕蛹后代中发现了三倍体($2n = 3x = 84$)和混倍体($2n = 2x = 56$, $2n = 3x = 84$),在处理卵的后代中发现了四倍体($2n = 4x = 112$)和混倍体($2n = 2x = 56$, $2n = 2x = 112$)。

5 展望

经历几十年发展的我国昆虫染色体研究,取得了一批重大的成果,填补了较多的研究空白。如今我国直翅目蝗总科的细胞分类学初步形成了体系,随着对半翅目、同翅目、双翅目等昆虫染色体核型研究的开展,染色体分析已成为分析系统关系的一个新手段。核型作为明确的考察依据已应用于物种鉴别,双翅目卫生害虫和鳞翅目重要经济昆虫的染色体行为、变异的分析,同时也为科学控制与治理害虫,改良益虫提供了参考。

然而,我们也必须看到,我国昆虫染色体的研究,整体水平同国际差距仍然较大,研究规模也不符合我国昆虫种类繁多、分布广泛的现状,同害虫治理的实际需求还存在一定的差距。从研究深入的层次看,国内学者研究多是昆虫的基本核型特征即染色体数目,对昆虫染色体的其他特征,如结构、行为、变异、应用等等涉及极少。从研究昆虫的种

类看, 仅涉及 481 种 (不含国外学者研究但在我国有分布的种类以及我国学者发表于国际刊物上的中国昆虫种类) 昆虫, 且主要集中在蝗虫类 (247 种)、蚊蝇类 (109 种) 和蚜虫类 (52 种), 而鞘翅目仅有 2 种、鳞翅目仅有 13 种昆虫染色体得到了研究, 与我国昆虫分布现实极不相称。从研究昆虫的经济意义看, 除蝗虫、重要的卫生害虫外, 我国发生的其他重要农业昆虫、经济昆虫尚未涉及。

同国外先进的昆虫染色体研究成果相比, 我们不但在研究数量上有较大的差距, 在研究方法和手段方面, 国外先进的染色体分带技术 (多种分带方法如前所述)、显微成像技术 (电子显微镜的广泛应用)、染色体结构分析技术 (数字化分析、三维分析、衍射分析、标记分析等), 我们应用得还不是很多; 在理论探索和突破方面, 不同种类昆虫的性别决定机制 (如对介壳虫性别决定机制的分析, 国外深入研究的成果就有 White (1973) 的 XX-XO 系统, Hartl 和 Brown (1970) 的雄性单倍体系统, Hughes-Scherader 和 Monahan (1966) 的雌雄同体系统, Brown (1977) 的 2N-2N 系统, Comstockiella 系统, Leanoid 系统, Phillips (1965) 的 2NAr 系统, Brown (1965) 的 Diaspidid 系统, White (1978) 的单体性生殖系统, Pesson-Canard-Nur 的产两性孤雌生殖, Nur (1963) 的 Agonoid 系统等 11 个性别决定机制)、联合复合体 (构造、功能和交换)、姊妹染色单体的交换、染色体配对的可能途径、纺锤丝的调控、有丝分裂和减数分裂的机制、染色体形态变异、易位、倒位、缺失、重复变异等的细胞学证据和遗传效应等都需要进一步研究; 在应用方面, 昆虫染色体分类研究、系统关系、进化、辐射遗传不育等等我们也存在一定的差距。

做为细胞水平的研究重点, 昆虫的染色体研究, 是从群体、个体、细胞、分子水平探讨昆虫学理论与应用的重要环节, 是深入研究昆虫生命规律、改良益虫、控制害虫的必要前提。在理论探讨方面, 对昆虫染色体进行研究, 可以丰富遗传学、分子遗传学、昆虫遗传学的理论内涵与知识体系, 揭示昆虫的种类演替、种间进化、种内进化的客观规律, 为昆虫分类系统建立、近缘种区分乃至种下分类提供新方法和技术; 在实际应用中, 可以指导害虫的遗传防治, 为探明昆虫抗药性形成的机理提供新的解决途径, 也为明确、改造与昆虫生命活动、发生、危害等密切相关的基因研究奠定基础。故此对昆虫染色体研究应该引起我国学者的重视,

加大研究力度, 拓宽研究领域, 提高研究水平。

我们认为, 无论是研究方向还是涉及领域, 对昆虫染色体的研究都有大量工作亟待开展。考虑到目前的实际, 研究重点应首先选择重要农业昆虫、经济昆虫、模式昆虫, 研究的层次不妨循序渐进, 从了解昆虫的核型特征入手, 进而探讨昆虫染色体的结构、行为、变异等内容, 从细胞水平来揭示昆虫生命规律, 做为连接个体与分子研究的桥梁, 我国昆虫染色体研究一定会有光明灿烂的前景。

参 考 文 献 (References)

(因篇幅所限, 文献目录有省略)

- Cai W Z, 1992. Recent advances in the chromosome studies of ants. *Entomological Knowledge*, 29 (2): 126-129. [彩万志, 1992. 蚂蚁染色体研究进展. 昆虫知识, 29 (2): 126-129]
- Cai W Z, 1994. Some basic problems in the cytotaxonomy of insects with special reference to methods for chromosome phylogenetic reconstruction. *Entomotaxonomia*, 16 (1): 4-14. [彩万志, 1994. 昆虫细胞分类学的基本问题及染色体系统发育的重建方法. 昆虫分类学报, 16 (1): 4-14]
- Gao L P, He L, 1994. Studies of the chromosome karyotypes and C-banding patterns in four species of fleas. *Hereditas*, 16 (4): 19-23. [曹丽萍, 何麟, 1994. 四种蚤染色体组型及 C 分带研究. 遗传, 16 (4): 19-23]
- Chang P A, Song F Z, Liu M X, Zhan S F, 2001. Studies on mitotic chromosome of eri silkworm. *Journal of Southwest Agriculture University*, 23 (4): 371-373. [常平安, 宋方洲, 刘明萱, 占世丰, 2001. 蓖麻蚕有丝分裂染色体的研究. 西南农业大学学报, 23 (4): 371-373]
- Chang Y L, Lian Z M, 1996. Present situation of chromosome study on Tettigoniidae (Orthoptera). *Entomological Knowledge*, 33 (5): 310-313. [常岩林, 廉振民, 1996. 螽斯科昆虫染色体研究现状. 昆虫知识, 33 (5): 310-313]
- Chen F S, 1998. The chromosome multicellularity and compose of *Bombyx mori* L. *Zhongguo Canye*, (3): 11-12. [陈复生, 1998. 家蚕倍数性及其染色体组成的解析. 中国蚕业, (3): 11-12]
- Chen X G, He L, 1989. The status of cockroach chromosome. *Entomological Knowledge*, 26 (4): 254-255. [陈晓光, 何麟, 1989. 蜚蠊的染色体研究进展. 昆虫知识, 26 (4): 254-255]
- Chen X S, Zhang G X, 1985a. The karyotypes of fifty-one species of aphides (Homoptera, Aphioidea) in Beijing area. *Acta Zool. Sin.*, 31 (1): 12-19. [陈晓社, 张广学, 1985a. 北京地区 51 种蚜虫的染色体组型. 动物学报, 31 (1): 12-19]
- Chen X S, Zhang G X, 1985b. Comparison and analysis on the chromosome C-banding patterns of *Lipaphis erysimi* Kaltendbach and *Aphis craccivora* Koch. *Acta Entomologica Sinica*, 28 (3): 271-273. [陈晓社, 张广学, 1985b. 萝卜蚜和豆蚜染色体 C-带型比较与分析. 昆虫学报, 28 (3): 271-273]
- Chen X X, Lu W, He J H, Ma Y, 2000. The karyotypic features of parasitic wasps and their utilization in taxonomy. *Acta Zootaxonomica Sinica*,

- 25 (3): 285–290. [陈学新, 陆伟, 何俊华, 马云, 2000. 寄生蜂核型特征及其在分类上的应用. 动物分类学报, 25 (3): 285–290]
- Feng S J, Shi L M, 1986. Synaptonemal complex karyotyping and abnormality of SC induced by radiation in spermatocytes of German cockroach (*Blattella germanica*). *Acta Genetica Sinica*, 13 (5): 377–382. [冯蜀举, 施立明, 1986. 德国蜚蠊精母细胞联会复合体 (SCs) 组型及辐射诱发的 SCs 畸变. 遗传学报, 13 (5): 377–382]
- He L P, Ling F Y, Zheng X Z, 2000. The effect of B chromosome on the reproduction of *Drosophila albomicans*. *Acta Genetica Sinica*, 27 (2): 114–120. [何利萍, 凌发瑶, 郑向忠, 2000. 银额果蝇 (*Drosophila albomicans*) B 染色体对繁殖的影响. 遗传学报, 27 (2): 114–120]
- Hong J J, Zhan Y L, Chen F S, 2001. Induction of polyploid silkworm *Bombyx mori* L. and examination on chromosome. *J. Anhui Agri. Univ.*, 28 (1): 66–69. [洪靖君, 詹永乐, 陈复生, 2001. 家蚕多倍体发生与染色体观察分析. 安徽农业大学学报, 28 (1): 66–69]
- Lan M Y, Zhao Y G, 1992. Preparation of mitotic chromosome and G, C banding from *Anopheles sinensis* cell culture. *Prevention and Cure of Medical Animals*, 8 (2): 68–71. [蓝明扬, 赵郁光, 1992. 细胞培养法制备中华按蚊有丝分裂染色体及其 G、C 分带. 医学动物防制, 8 (2): 68–71]
- Li B W, Liu D, Xie C S, Ye B H, Lu H L, 1988. Identification of the short arm of the sex chromosome of the polytene chromosomes of the salivary gland of *Anopheles sinensis*. *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*, 6 (2): 118–136. [李本文, 刘多, 谢长松, 叶炳辉, 卢惠霖, 1988. 中华按蚊唾液腺多线染色体中性染色体短臂的进一步确认. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 6 (2): 118–136]
- Li H M, Xu Y K, 1998. Studies on C-bands of the *Bombyx* chromosome under scanning electron microscope (SCM). *Journal of Shantou University (Natural Science)*, 13 (1): 36–40. [李红梅, 徐元康, 1998. 家蚕染色体的 C-带带型及其扫描电镜的初步研究. 汕头大学学报 (自然科学版), 13 (1): 36–40]
- Liang G Q, Yang G H, Liang F, Lin S, Xu W, 1994. Identification of the larvae of *Bactrocera* (Diptera: Tephritidae) using chromosome and isozyme electrophoresis. *Plant Quarantine*, 8 (1): 4–9. [梁广勤, 杨国海, 梁帆, 林双, 徐伟, 1994. 利用染色体和同工酶技术鉴定寡鬃实蝇幼虫. 植物检疫, 8 (1): 4–9]
- Liang G Q, Zheng Z M, 1994. Summary on the studies of Acridoidea taxonomy in China. *Entomological Knowledge*, 31 (2): 119–121. [梁铭球, 郑哲民, 1994. 中国蝗总科昆虫分类研究综述. 昆虫知识, 31 (2): 119–121]
- Ling F Y, 1984a. Compare of chromosome karyotype of flies. *Zoological Research*, 5 (1): 24. [凌发瑶, 1984a. 蝇类染色体的比较研究. 动物学研究, 5 (1): 24]
- Ling F Y, 1984b. Studies on the karyotypes of 7 species of flies. *Zoological Research*, 5 (3): 51–60. [凌发瑶, 1984b. 七种蝇的染色体核型研究. 动物学研究, 5 (3): 51–60]
- Ling F Y, Lin S, 1990. The mitotic chromosome of two species of *Drosophila*: *D. tritutea* and *D. paralutea*. *Zoological Research*, 11 (2): 145–146. [凌发瑶, 林苏, 1990. 三黄果蝇 (*Drosophila tritutea*)、近黄果蝇 (*D. paralutea*) 的有丝分裂中期染色体. 动物学研究, 11 (2): 145–146]
- Ling F Y, Shi L M, 1992. The study of B chromosome in *Drosophila albomicans* 2. the relation between B chromosomes and the vitality of Kunming population. *Zoological Research*, 13 (3): 271–275. [凌发瑶, 施立明, 1992. 银额果蝇的 B 染色体研究 2. 昆明群体的生活力和 B 染色体的关系. 动物学研究, 13 (3): 271–275]
- Ling F Y, Wang W, 1997. A new karyotype of *Drosophila albomicans*. *Acta Genetica Sinica*, 24 (6): 496–500. [凌发瑶, 王文, 1997. 银额果蝇自然群体分化过程中的细胞遗传学. 遗传学报, 24 (6): 496–500]
- Liu G Z, He L, 1989. General study on parasite and disease intermedium insect chromosome of China. *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*, 7 (2): 128–132. [刘国章, 何麟, 1989. 我国人体寄生虫及病媒昆虫染色体研究概况. 中国寄生虫及寄生虫病杂志, 7 (2): 128–132]
- Liu Z K, Yan L, Huo K K, Mei J R, 1998. The survey of chromosomes on three species of grassland caterpillars in Qinghai. *Entomological Knowledge*, 35 (2): 101. [刘振魁, 严林, 霍科科, 梅洁人, 1998. 青海三种草原毛虫染色体的观察. 昆虫知识, 35 (2): 101]
- Ma E B, Guo Y P, 1995. The cytotaxonomy of *Pseudoxya* and its relative genera. *Acta Entomologica Sinica*, 38 (1): 54–60. [马恩波, 郭亚平, 1995. 伪稻蝗属及其近缘属的细胞分类学. 昆虫学报, 38 (1): 54–60]
- Ma E B, Ou X H, Qiao G X, 2000. The chromosome study on Acridoidea (Orthoptera) and the systematic comparison among families. *Entomotaxonomia*, 22 (1): 6–9. [马恩波, 欧晓红, 乔格侠, 2000. 蝗总科染色体研究及科级综合比较 (直翅目). 昆虫分类学报, 22 (1): 6–9]
- Ma E B, Zheng Z M, 1993. The NOR localization of 10 genera of Catantopidae and its significance in cytotaxonomy. *Zoological Research*, 14 (3): 271–276. [马恩波, 郑哲民, 1993. 斑腿蝗科十属 NOR 定位及其细胞分类学意义. 动物学研究, 14 (3): 271–276]
- Ma K, Shi L M, 1988. Synaptonemal complex karyotyping of silkworm (*Bombyx mori*). *Acta Genetica Sinica*, 15 (5): 355–361. [马昆, 施立明, 1988. 家蚕联会复合体组型分析. 遗传学报, 15 (5): 355–361]
- Mao L J, Yang S W, Xie Z H, 2000. Comparison study on salivary gland and chromosome of Chironomidae larvae. *Journal of Fishery Sciences of China*, 7 (2): 22–27. [毛连菊, 杨少闻, 谢祚浑, 2000. 摇蚊幼虫唾液腺及其染色体的比较研究. 中国水产科学, 7 (2): 22–27]
- Men Z M, Han J L, 1993. The situation of cytogenetic study and its application in animal husbandry. *J. Gansu Agri. Univ.*, 28 (4): 317–322. [门正明, 韩建林, 1993. 动物细胞遗传学研究现状及其应用. 甘肃农业大学学报, 28 (4): 317–322]
- Meng X P, Liu X S, 1988. Study on technology of chromosome banding of *Apis mellifera*. *Zhongguo Yangfeng*, (2): 7. [蒙小平, 刘先蜀, 1988. 西方蜜蜂染色体分带技术的初步研究. 中国养蜂, (2): 7]

- Meng Z Q, Yutaka B, Doira H, 1995. The cytological evidence of chromosome detection in silkworm. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 7 (4): 320–322. [孟智启, Yutaka B, Doira H, 1995. 家蚕染色体缺失的细胞学证明. 浙江农业学报, 7 (4): 320–322]
- Meng Z Q, Xu J L, 2000. Studies on the chromosome structure and its variation of China mulberry wild silkworm. *Canye Kexue*, 26 (1): 5–9. [孟智启, 徐俊良, 2000. 中国野蚕染色体结构及其变异的研究. 蚕业科学, 26 (1): 5–9]
- Niu X H, Xing J, 2002. Preparation of meiosis integrate synaptonemal complex specimen with improved silver-staining technique. *Laboratory Research and Exploration*, 21 (3): 154–157. [牛新华, 邢娟, 2002. 减数分裂联合复合体整体制片的银染技术. 实验室研究与探索, 21 (3): 154–157]
- Niu Y, Zheng Z M, 1994. Taxonomic studies on chromosomes of some grasshoppers species of the genus *Ceracris*. In: Lian Z M ed. *Entomology Research*. Xi'an: Shaanxi Normal University Press. 136–141. [牛瑶, 郑哲民, 1994. 竹蝗属部分种类的染色体分类研究 (直翅目: 蝗总科). 见: 廉振民. 昆虫学研究. 西安: 陕西师范大学出版社. 136–141]
- Ou X H, Zheng Z M, 1994. A general situation on Acridoidea cytotaxonomy in China. In: Lian Z M ed. *Entomology Research*. Xi'an: Shaanxi Normal University Press. 216–227. [欧晓红, 郑哲民, 1994. 中国蝗总科昆虫细胞分类学研究概况. 见: 廉振民. 昆虫学研究. 西安: 陕西师范大学出版社. 216–227]
- Qiao G X, Zheng Z M, 1994. Taxonomic studies on chromosome of some grasshoppers of genus *Euchorthippus* Tarb. (Acrypteridae, Acridoidea, Orthoptera). In: Lian Z M ed. *Entomology Research*. Xi'an: Shaanxi Normal University Press. 118–124. [乔格侠, 郑哲民, 1994. 异爪蝗属部分种类染色体分类研究. 见: 廉振民. 昆虫学研究. 西安: 陕西师范大学出版社. 118–124]
- Qu F Y, 1999. The fifty years of mosquito research of China. *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*, 17 (5): 264–266. [瞿逢伊, 1999. 我国蚊类研究五十年. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 17 (5): 264–266]
- Shen Y H, Xiang Z H, 1997. Studies on the chromosome in mitosis of silkworm. *Bombyx mori* L. *Canye Kexue*, 23 (1): 42–46. [沈以红, 向仲怀, 1997. 家蚕有丝分裂染色体研究. 蚕业科学, 23 (1): 42–46]
- Shi L M, 1984. Review and perspectives of chromosome band technology. *Zoological Research*, 5: 1–12. [施立明, 1984. 染色体分带技术的回顾与展望. 动物学研究, 5: 1–12]
- Shi Y M, Ye Y Y, 1990. Observation on polytene chromosome of the ovarian nurse cell of *Anopheles minimus* from Guangxi. *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*, 8 (2): 117–120. [石裕明, 叶奕英, 1990. 广西微小按蚊卵巢营养细胞多线染色体的观察. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 8 (2): 117–120]
- Song F Z, Xiang Z H, Liu S L, 1996. Studies on sex chromosome of the silkworms, *Philosamia cynthia ricini* and *Dietyoploca japonica*. *Canye Kexue*, 22 (3): 170–174. [宋方洲, 向仲怀, 刘绍兰, 1996. 蓖麻蚕和栗蚕的性染色体研究. 蚕业科学, 22 (3): 170–174]
- Song F Z, Cao P, Dai F Y, 1998. Studies on chromosome of translocative zebra (ZW. Ze) strain in the *Bombyx mori*. *Canye Kexue*, 24 (4): 221–225. [宋方洲, 曹平, 代方银, 1998. 家蚕虎斑易位系 (ZW. Ze) 染色体的研究. 蚕业科学, 24 (4): 221–225]
- Song F Z, Chang P A, Liu Y Q, 2001. Studies on the stained G-band chromosomes of mulberry wild silkworm (*Bombyx mandarina* Moore) in China. *Canye Kexue*, 27 (1): 6–10. [宋方洲, 常平安, 刘运强, 2001. 中国野桑蚕 Giemsa 淡染性染色体研究. 蚕业科学, 27 (1): 6–10]
- Sun H Y, Zhang X R, Su C R, Xie X Y, Wang J, Gao F, 1998. Method of chromosome preparation in mayfly (Ephemeroptera). *Chinese Journal of Zoology*, 32 (2): 30–31. [孙红英, 张锡然, 苏翠荣, 谢小燕, 王进, 高峰, 1998. 蜉蝣目昆虫染色体制备方法探讨. 动物学杂志, 32 (2): 30–31]
- Sun Y C, Deng S J, Gong M Q, 1997. Application of chromosomal technology on medicine insect research. *Chinese Journal of Vector Biology and Control*, 8 (1): 71–72. [孙延昌, 邓守俭, 公茂庆, 1997. 染色体技术在医学昆虫研究中的应用. 中国媒介生物学及控制杂志, 8 (1): 71–72]
- Tian R G, Yuan F, 1995. Karyotype and sexual dimorphism in *Tricentrus acuticornis* Funkhouser (Homoptera: Membracidae). *Entomotaxonomia*, 17 (3): 197–200. [田润刚, 袁锋, 1995. 尖三刺角蟬的核型与性二型现象. 昆虫分类学报, 17 (3): 197–200]
- Wang X, Wang Z P, Wang K, 1988. Study on chromosome karyotype of *Apis cerana* Fab. *Zhongguo Yangfeng*, (2): 2–4. [汪霞, 王志平, 王科, 1988. 东方蜜蜂 (*Apis cerana* Fab.) 染色体核型研究. 中国养蜂, (2): 2–4]
- Wang Y P, Bu W J, Zhang H F, 2003. On the karyotype of *Anthocoris montanus* Zheng (Heteroptera, Anthocoridae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 28 (1): 126–129. [王义平, 卜文俊, 张虎芳, 2003. 山地原花蝽核型研究 (半翅目, 花蝽科). 动物分类学报, 28 (1): 126–129]
- Wang Y X, Shi L M, 1990. Synaptonemal complex analysis of W+P normal and Wze zebra strains of silkworm (*Bombyx mori*). *Acta Genetica Sinica*, 17 (5): 349–353. [王运湘, 施立明, 1990. W+P 普斑限性与 Wze 虎斑限性品系家蚕的联合复合体分析. 遗传学报, 17 (5): 349–353]
- Wang Z S, Zhong X C, Guo F, 1981. A study on the synaptonemal complex in the spermatocyte of silkworm. *Acta Genetica Sinica*, 8 (1): 36–41. [王宗舜, 钟香臣, 郭鄂, 1981. 家蚕精母细胞结合丝复合体的研究. 遗传学报, 8 (1): 36–41]
- Wen X J, 2000. A study of the karyotypes of three species of aedine mosquitoes presented in China (Diptera: Culicidae). *Journal of Guiyang Medicinal College*, 25 (3): 224–225. [温小军, 2000. 中国3种伊蚊的核型分析. 贵阳医学院学报, 25 (3): 224–225]
- Wu H L, Li R Q, 1985. An observation of the polytene chromosome in salivary gland cell of *Chironomus* sp. II. The reversible changes of the chromosome I and II from larval to adult stage. *Acta Genetica Sinica*, 12 (2): 132–136. [吴鹤龄, 李汝祺, 1985. 摇蚊唾腺多线染色体的研究 II. 第 I 和第 II 染色体在幼虫到成虫期间的可逆性变化. 遗传学报, 12 (2): 132–136]
- Xu A Y, Fang Y, Huang J T, 1994. Study on the relation between locate of break and chromosome transposal segment. *Canye Kexue*, 20 (2): 120

- 121. [徐安英, 方媛, 黄君霆, 1994. 家蚕性连锁致死突变位点与 ZW + sch 染色体易位片段关系的研究. 蚕业科学, 20 (2): 120-121]
- Xu S B, Qu F Y, 1991. Chromosomal studies of thirteen anopheline mosquitoes in China. *Acad. J. Sec. Mil. Med. Univ.*, 12 (3): 235-239. [许漱壁, 瞿逢伊, 1991. 我国 13 种按蚊的染色体研究. 第二军医大学学报, 12 (3): 235-239]
- Xu S B, Tan J X, Xue J M, Sun J X, 1989. Studies on anopheles mieldichromosome of Xinjiang. *Acad. J. Sec. Mil. Med. Univ.*, 10 (4): 336-339. [许漱壁, 谭璟先, 薛景珉, 孙建新, 1989. 新疆米赛按蚊多线染色体及多态性臂内倒位的研究. 第二军医大学学报, 10 (4): 336-339]
- Xu S B, Tan J X, Xue J M, Sun J X, 1990. Studies on misaen anopheles chromosome of China. *Acad. J. Sec. Mil. Med. Univ.*, 11 (1): 36-38. [许漱壁, 谭璟先, 薛景珉, 孙建新, 1990. 我国米赛按蚊有丝分裂染色体和种内多态现象的研究. 第二军医大学学报, 11 (1): 36-38]
- Xue Z Z, Yuan F, 1992. Advances in the taxonomy of aphids (Homoptera: Aphidoidea). *Entomotaxonomia*, 14 (2): 153-158. [薛增召, 袁锋, 1992. 世界蚜虫分类研究进展. 昆虫分类学报, 14 (2): 153-158]
- Yang W, Liu H X, 1991. Studies on the salivary gland chromosomes of *Anopheles liangshanensis*. *Academic Journal of Kunming Medical College*, 12 (1): 30-33. [杨文, 刘恒孝, 1991. 凉山按蚊唾腺染色体研究. 昆明医学院学报, 12 (1): 30-33]
- Yang Z Y, Huang P, Wu G X, 1989. Observation on the karyotypes of *Sitophilus oryzae* and *Sitophilus zeamais* and their hybrid offsprings. *Acta Entomologica Sinica*, 32 (4): 406-409. [杨志远, 黄培, 吴国雄, 1989. 米象、玉米象及其杂交后代染色体的观察研究. 昆虫学报, 32 (4): 406-409]
- Ye B H, Huang P, Jiang W B, 1981. The salivary gland chromosome of *Anopheles sinensis*. *Acta Genetica Sinica*, 8 (1): 42-49. [叶炳辉, 黄品, 蒋文斌, 1981. 中华按蚊唾腺染色体的研究. 遗传学报, 8 (1): 42-49]
- Ye B H, Xu N, 1979. The production technology of mosquito chromosome. *Hereditas*, 1 (4): 29-30. [叶炳辉, 徐南, 1979. 蚊虫染色体的制片方法. 遗传, 1 (4): 29-30]
- You P, Zheng Z M, 1997. A general situation on cytotaxonomy and karyotypes of evolution of Grylloidea. *Entomological Knowledge*, 34 (2): 106-109. [尤平, 郑哲民, 1997. 蟋蟀总科 (Grylloidea) 的细胞分类研究概况及核型演化. 昆虫知识, 34 (2): 106-109]
- Yu H M, Liu G Z, 1993. A general situation on mosquitioral chromosome in China. *Prevention and Cure of Medical Animals*, 9 (3): 160-163. [余红梅, 刘国章, 1993. 我国媒介蚊虫染色体研究概况. 医学动物防制, 9 (3): 160-163]
- Yu T R, Miao J W, 1980. Observation on diptere-induced translocation in *Culex pipiens pallens* Coq. *Contr. Shanghai Inst. Entomol.*, 1: 99-103. [俞天荣, 缪建吾, 1980. 敌百虫诱发淡色库蚊染色体易位的观察. 昆虫学研究集刊, 第一集: 99-103]
- Zhang C L, Chen H B, 2000. A study of karyotypes of 5 species blackflies from Guizhou Province (Diptera: Simuliidae). *Acta Parasitologica et Medica Entomologica Sinica*, 7 (1): 55-59. [张春林, 陈汉彬, 2000. 贵州 5 种常见蚋的核型研究. 寄生虫与医学昆虫学报, 7 (1): 55-59]
- Zhang G X, Qiao G X, 1994. A general situation on *Aphis* cytotaxonomy. In: Lian Z M ed. *Entomology Research*. Xi'an: Shaanxi Normal University Press. 201-207. [张广学, 乔格侠, 1994. 蚜虫细胞分类学研究概况. 见: 廉振民. 昆虫学研究. 西安: 陕西师范大学出版社. 201-207]
- Zhang H F, Zheng L Y, 1998. Advances in the Hemiptera chromosome. *Entomological Knowledge*, 35 (4): 243-246. [张虎芳, 郑乐怡, 1998. 半翅目昆虫染色体研究进展. 昆虫知识, 35 (4): 243-246]
- Zhang H F, Zheng L Y, 2002. Study on the karyotypes of three species of genus *Carbula* (Heteroptera: Pentatomidae). *Entomologia Sinica*, 9 (2): 59-67.
- Zhang Q W, 2000. *Entomological Genetics*. Beijing: Science Press. 299. [张青文, 2000. 昆虫遗传学. 北京: 科学出版社. 299]
- Zhang W, Kang W, Li Y Y, 1995. The effect of ^{60}Co γ -Gamma irradiation on the chromosome of Chinese citrus fly. *Acta Agri. Nucleatae Sin.*, 9 (4): 203-206. [张维, 康文, 李元英, 1995. ^{60}Co γ 射线辐射对柑桔大实蝇 (*Dacus citri*) 染色体影响的研究. 核农学报, 9 (4): 203-206]
- Zhao J, He M Y, Hao S, 1990. Spiral structure and chromosome core in meiotic chromosomes of grasshopper *Angaracris rhodapa*. *Acta Biologiae Experimentalis Sinica*, 23 (3): 261-271. [赵建, 何孟元, 郝水, 1990. 红翅皱膝蝗减数分裂染色体的螺旋与轴结构. 实验生物学报, 23 (3): 261-271]
- Zhao J, He M Y, Hao S, 1992. Formation of chromosome cores and synaptonemal complexes in meiotic chromosomes of *Angaracris rhodapa*. *Acta Genetica Sinica*, 19 (1): 34-37. [赵建, 何孟元, 郝水, 1992. 红翅皱膝蝗减数分裂染色体轴的形成与联会复合体. 遗传学报, 19 (1): 34-37]
- Zhu H K, Zheng J Z, Miao J W, 1981. Analysis on karyotypes of six species of mosquitoes in China. *Contr. Shanghai Inst. Entomol.*, 2: 81-87. [朱兹侃, 郑建中, 缪建吾, 1981. 中国六种蚊虫的核型分析. 昆虫学研究集刊, 第二集: 81-87]