

营养因素影响蜜蜂级型分化的研究进展

郑素梅, 罗娟, 高玉人, 万萍* (江西科技师范大学生命科学学院, 江西南昌 330013)

摘要 从营养元素方面综述蜜蜂级型分化的研究进展, 介绍蜂王浆中 10-HDA、Royalactin、蜂粮中相关 MicroRNA 对蜜蜂级型分化的影响, 并展望今后蜜蜂级型分化分子机制的研究方向。

关键词 蜜蜂; 级型分化; MicroRNA

中图分类号 S89 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)05-0025-03

Advances in Research on the Effects of Nutritional Factors in the Caste Differentiation of Honey Bee

ZHENG Su-mei, LUO Juan, GAO Yu-ren et al (School of Life Sciences, Jiangxi Science and Technology Normal University, Nanchang, Jiangxi 330013)

Abstract The research progress of caste differentiation of honey bee was reviewed from the aspects of nutritional factors, the effects of 10-HDA and Royalactin in royal jelly and related MicroRNA in bee bread on caste differentiation of honey bee were introduced. The research direction of caste differentiation mechanism of honey bee was also prospected.

Key words Honey bee; Caste differentiation; MicroRNA

典型的蜂群是由蜂王、工蜂和雄蜂 2 种性别 3 种类型的蜜蜂群体组成, 其中雌性蜜蜂分化出蜂王和工蜂 2 种级型^[1]。蜂王的个体比较大, 性器官发育完全, 专门负责产卵生殖, 繁衍后代; 工蜂个体比较小, 是生殖器发育不完全的雌蜂, 专门负责建筑巢室、采集食料、哺育幼虫、清理巢室以及调节巢湿等^[2-3]。蜜蜂是一种经济昆虫, 同时作为社会生物学的模式生物, 是一种高度真社会性昆虫, 生殖劳动分工在社会性昆虫当中存在着极重要的进化意义, 而其基础是级型分化。

级型分化是指在社会性昆虫群体中, 相同性别的个体在形态结构、生理状态和行为方式上存在显著差异的现象。级型分化对于蜜蜂生物学的研究有着举足轻重的意义, 具体是指雌性蜜蜂幼虫分化成生殖个体和非生殖个体——既可发育成为可育的蜂王个体, 也可发育成为不可育的工蜂个体的现象。蜜蜂级型分化的关键时期是 3~5 日龄, 1~3 日龄所有的幼虫喂养蜂王浆, 大于 4 日龄雌性幼虫喂养由花粉和蜂蜜调制的蜂粮, 发育成为工蜂, 只有蜂王房里的幼虫始终喂养蜂王浆发育完全成为蜂王^[4]。蜂王和工蜂两者都是由受精卵发育而来的雌性蜜蜂, 具有相同遗传物质的蜜蜂幼虫在表型上存在巨大差异的关键环境决定因素在于差异性饲喂^[5]。喂养蜂王浆的幼虫发育成蜂王, 喂养蜂粮的幼虫发育成工蜂。

雌性蜜蜂级型分化现象是最典型的表现遗传现象之一。近年来, 关于蜜蜂级型分化的研究已经取得了诸多重要进展^[6-7]。长期以来, 就营养对蜜蜂级型分化的研究主要集中在蜂王浆这一块, 但近期也有关于蜂粮对蜜蜂级型分化的影响研究。笔者综合前人研究, 主要从蜂王浆和蜂粮这两个营养因素方面, 综述营养差异对雌性蜜蜂幼虫级型分化产生的影响(图 1)。

基金项目 江西省教育厅科学技术研究项目青年项目(GJJ150802)。
作者简介 郑素梅(1994—), 女, 福建莆田人, 硕士研究生, 研究方向: 分子遗传学。*通讯作者, 讲师, 博士, 从事遗传学研究。
收稿日期 2017-12-13

1 蜂王浆中相关物质的促进作用

蜂王浆的成分相对比较复杂, 包括水、蛋白质、脂肪酸、游离氨基酸、糖类、维生素和矿物质等, 它是蜜蜂巢中培育幼虫的青年工蜂咽下腺和上颚腺分泌的乳浆状物质, 其中蛋白质和糖类是蜂王浆的主要成分^[8-9], 普遍认为是蜂王浆刺激蜜蜂幼虫分化成蜂王。

1.1 10-HDA 是蜜蜂级型分化的主要活性因子 2011 年, Spannhoff 等^[10]在《EMBO》杂志在线发表一项研究成果, 研究表明蜜蜂幼虫发育成为蜂王这一表观遗传现象可部分归因于蜂王浆比蜂粮含有更高的组蛋白脱乙酰酶抑制剂(HDACi)活性。10-羟基-2-癸烯酸(10-hydroxy-2-decanoic acid, 10-HDA, 王浆酸)是蜂王浆的主要成分之一, 具有组蛋白去乙酰化酶抑制剂(HDACi)活性。10-HDA 能够抑制组蛋白去乙酰化酶(HDACs)的活性, 从而使组蛋白乙酰化水平增加。组蛋白尾部氨基酸残基的乙酰化能松弛染色质结构, 增加转录因子对靶基因的可访问性^[11]。因此, 组蛋白乙酰化水平的增加通常与基因表达的激活相联系。HDACi 能够诱导细胞周期素依赖的蛋白激酶抑制因子 p21, p21 蛋白的主要功能是阻滞细胞的生长^[12-14]。在蜜蜂幼虫的发育过程中, 10-HDA 可能通过增加 p21 基因的表达量, 抑制细胞生长, 从而影响蜜蜂的生长发育。

此外, DNA 甲基化水平与蜜蜂级型分化息息相关, 相关研究表明, DNMT3(DNA 甲基转移酶)表达沉默, 能够使蜜蜂幼虫的发育方向从工蜂转向蜂王^[15-16]。应用荧光定量 RT-PCR 技术分析发现 3 日龄幼虫 DNMT3 基因表达水平与组蛋白去乙酰化酶 4 基因(HDAC4)的表达谱极为相似, 都会随着 10-HDA 浓度的增加先显著降低后又显著升高, 组蛋白去乙酰化酶 4(HDAC4)的活性对 DNMT3 基因的表达有重要的影响, 继而调控蜜蜂幼虫的级型分化。

1.2 Royalactin 是蜜蜂级型分化的重要调控因子 蜂王浆的研究是蜂学领域的一个热点, 人们发现蜂王浆诸多生物学功能都是由主要王浆蛋白(major royal jelly proteins, MRJPs)产生的。MRJPs 是一个比较大的蛋白家族, 迄今为止已经有

9 个家族成员被发现,分别命名为 MRJP1、MRJP2、MRJP3、MRJP4、MRJP5s、MRJP6、MRJP7、MRJP8 和 MRJP9,含量最高的 MRJP1 (57 kDa 蛋白) 占水溶性蛋白的 48%^[17]。目前,有

报道证明,蜂王浆中的 Royalactin 蛋白(也称为 MRJP1)是西方蜜蜂级型分化的关键因子,而蜂粮中 Royalactin 蛋白含量相对较低。

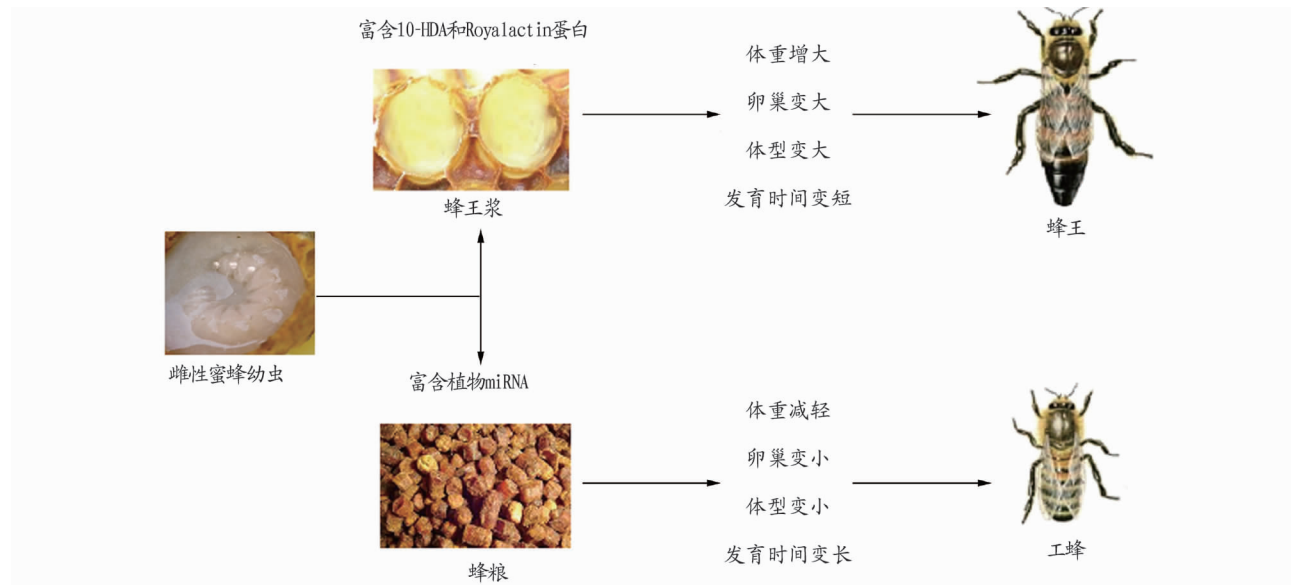


图1 营养因素对蜜蜂级型分化的影响

Fig. 1 Influence of nutritional factors on caste differentiation of honey bee

Kamakura^[18]在新鲜的蜂王浆中发现了一种被称为 Royalactin (MRJP1) 的蛋白质,这种蛋白质能够促进生长激素的分泌,进而调控一系列基因的表达,使幼虫出现体型变大、卵巢发达等蜂王的特征,但是它不稳定,在保存过程中会降解。Kamakura 进行了试验比对,分别喂养蜜蜂幼虫新鲜的蜂王浆以及存放 30 d 的蜂王浆,研究发现只有喂养新鲜蜂王浆的蜜蜂幼虫最后分化成为蜂王。然而,在贮存 30 d 的蜂王浆中加入 Royalactin 后,发现其能够诱导蜜蜂幼虫分化成为蜂王。进一步研究发现,Royalactin 可以通过脂肪体中的表皮生长因子受体(Egfr)激活 P70 S6 激酶,这种激酶对幼虫体型变大有重要作用,能够增加细胞分裂素活化蛋白激酶的活性,提高卵巢管发育必需的保幼激素水平,促进蜜蜂幼虫卵巢的发育,该激素在幼虫发育期间的第五日龄决定幼虫向着蜂王方向发育。Royalactin 通过脂肪体中的 Egfr 信号通路激活 MAPK,引起蜕皮激素水平的上升,从而缩短蜜蜂幼虫发育的时间,保幼激素和蜕皮激素两者共同协作并调控蜜蜂幼虫的级型分化。

2 蜂粮中相关 MicoRNA 的调控作用

MicroRNA(miRNA)的长度为 20~24 个核苷酸,是一类内生的非编码单链 RNA 分子,在动植物中参与转录后基因表达调控,能通过抑制 mRNA 翻译或者降解 mRNA 在转录后水平对基因表达产生负调控作用;在特定情况下,还可能进行翻译激活从而正向调控基因的表达^[19]。miRNA 是表观遗传学主要研究方向之一。从理论上来说,蜜蜂作为一种高度社会化的昆虫,其复杂的社会行为随着基因表达的改变而受到调控,miRNA 很有可能参与其中。

蜂粮是以花粉为原料,添加蜜蜂的分泌物并经蜜蜂调制加工,经微生物发酵而成。蜂王浆是青年工蜂食用花粉之后

分泌的乳白色或者淡黄色的乳状物,是其咽头腺的分泌物,其中蛋白质和糖类是蜂王浆的主要成分。研究蜂王浆、蜂粮、花粉以及蜂蜜中的成分,发现蜂王浆里 99.9% 的 miRNA 都是动物源的。在蜂粮和花粉中发现了大量植物源的 miRNA。Behura 等^[20]用荧光定量 PCR 的方法对 20 个 miRNA 在幼龄哺育蜂和老龄采集蜂大脑中的表达差异进行了比较。发现其中 miRNA-124、miRNA-14、miRNA-276、miRNA-13b、let-7 和 miRNA-13a 在幼龄哺育蜂的大脑中高度表达;miRNA-12、miRNA-9、miRNA-219、miRNA-210、miRNA-263、miRNA-92 和 miRNA-283 在老龄采集蜂的大脑中高度表达。该研究说明,蜜蜂基于日龄发生行为的改变中可能有 miRNA 的参与。有相关研究发现食物中的 miRNA 能够被吸收,而且吸收以后能够被送到相关的组织和器官中去,跨界调控动物的基因,产生生物学作用^[21-24]。

2.1 相关植物 miRNA 对蜜蜂级型分化的影响 蜂粮和蜂王浆有一个最大的区别,即前者存在大量的植物 miRNA。研究发现在蜂粮和花粉中可以利用 qRT-PCR 检测到 16 种有代表性的植物 miRNA (mir156a、mir157a、mir158a、mir160a、mir162a、mir166a、mir166g、Sly-miR167a、mir168a、mir172a、miR172c、mir390a、mir397a、mir403、miR824 和 mir845a),但在蜂王浆和蜂蜜中无法检测到。

雌性蜜蜂幼虫终身食用蜂王浆变成蜂王。然而,Zhu 等^[25]在蜂王浆中添加天然含量的人工合成的 16 种有代表性的植物 miRNA,与对照组相比,发现添加植物 miRNA 组别中的蜜蜂幼虫的表型更加倾向于工蜂,发育缓慢,体型变小、不育。将食物中的植物 miRNA 剔除之后再喂养,发现幼虫趋向蜂王生长。该研究说明蜂粮中存在的植物 miRNA 或许通过抑制蜜蜂幼虫发育以及级型分化的信号通路,继而抑制了

蜜蜂幼虫的卵巢、体重以及整体发育,从而分化成为工蜂。这一结果在果蝇身上也得到了验证。

2.2 相关植物 miRNA 在蜜蜂级型分化信号通路中的调控作用 参与蜜蜂级型分化的信号通路有胰岛素信号通路(IIS)、MAPK 和 S6K 信号通路、蛋白激酶 TOR 信号通路等。TOR 是真核生物中高度保守的一种大分子的 Ser/Thr 激酶,是免疫抑制剂雷帕霉素在体内的靶物质,能对营养以及生长因子等因素的变化做出应答反应,在细胞生长增殖过程中发挥中枢作用^[26]。已有研究证明蜜蜂 TOR (*Apis mellifera* TOR, *amTOR*) 在幼虫级型分化中具有促进作用;*amTOR* 活性升高与蜜蜂幼虫发育成蜂王息息相关,而降低 *amTOR* 活性将决定着蜜蜂幼虫朝着工蜂的方向发展^[27-28]。

2017 年 Zhu 等^[25]通过 RNAhybrid 和 miRanda 算法预测共有 96 个蜜蜂基因作为 16 种有代表性植物 miRNA 的靶基因。预测的 96 个基因中,大多数都只是一种植物 miRNA 的靶基因,而少数基因是 2~3 个 miRNAs 的共同靶基因。荧光素酶报告基因测定试验表明 miR162a 特异性作用于 *amTOR* 并介导该基因的转录后抑制。

为了确定 miR162a 能单独影响 *amTOR* 的表达,利用合成的 miR162a 或对照 RNA 喂养蜜蜂幼虫。与喂养对照 RNA 的蜜蜂幼虫相比,喂养 miR162a 食料的蜜蜂 miR162a 摄入量显著增加以及 *amTOR* mRNA 水平降低。同样,在喂养花粉总 RNA 或 miRNAs (含 16 种代表性 miRNA) 的蜜蜂中, *amTOR* mRNA 水平被下调。与对任何测试形态特征无影响的对照 RNA 不同,在食物中加入 miR162a 的蜜蜂幼虫羽化后体重显著减轻,体型以及卵巢变小,更加趋近于工蜂的表型^[25]。

3 小结

蜜蜂是一种经济昆虫,全球蜂群产生蜂产品的经济效益不可估量,蜜蜂授粉所引发的经济效应以及生态效应更是一个庞大的数字。蜜蜂幼虫级型分化一向是蜜蜂生物学的研究热点,对于雌性蜜蜂级型分化的研究,不仅可以有效地丰富蜜蜂的生物学理论,而且对于加快蜂群的繁殖,迅速培育强群打下非常坚实的基础,为广大养蜂群体以及养蜂业贡献有效的力量。蜂王和工蜂都是由受精卵发育而来的,两者具有相同的遗传物质,但是在形态结构、行为和生理特征上存在明显的差异,诸多研究表明这种差异主要是幼虫时期的营养组分所造成的。研究蜜蜂幼虫的主要食物来源——蜂王浆和蜂粮中各种活性组分的生物学功能对于解开工蜂和蜂王级型分化的谜团是一个非常关键的因素。但是,到目前为止,对于蜜蜂幼虫食物中对级型分化起作用的相关组分的识别尚未终结,依然存在着未知领域,仍然需要进行深入研究。因此,蜜蜂对于表观遗传学的研究具有非常高的模型价值。对于影响蜜蜂级型分化的主要活性物质,研究人员做了大量工作,目前已发现蜂王浆中存在大量的 10-HAD 和 Royalactin 蛋白,其在蜜蜂级型分化中起关键作用^[29]。近来的研究发现蜂粮中植物源的 miRNA 含量同样也对工蜂的分化起着非常重要的作用。随着新生物技术的发展以及新领域的开拓,影响蜜蜂幼虫级型分化的活性物质和相关调控机制的研

究逐渐丰富,可为哺乳动物表观遗传学的研究提供更多理论基础。

参考文献

- [1] SEELEY T D. The honey bee colony as a superorganism[J]. American scientist, 1989, 77(6): 546-553.
- [2] HARTFELDER K, ENGELS W. Social insect polymorphism; Hormonal regulation of plasticity in development and reproduction in the honeybee[J]. Current topics in developmental biology, 1998, 40: 45-77.
- [3] PAGE R E JR, PENG C Y S. Aging and development in social insects with emphasis on the honey bee, *Apis mellifera* L. [J]. Experimental gerontology, 2001, 36(4): 695-711.
- [4] 黄少康, 陈盛禄. 蜜蜂蜂王与工蜂级型分化研究进展[J]. 昆虫知识, 2002, 39(3): 176-181.
- [5] SHUEL R W, DIXON S E. The early establishment of dimorphism in the female honeybee, *Apis mellifera* L. [J]. Insectes sociaux, 1960, 7(3): 265-282.
- [6] BARCHUK A R, CRISTINO A S, KUCHARSKI R, et al. Molecular determinants of caste differentiation in the highly eusocial honeybee *Apis mellifera* [J]. BMC Developmental Biology, 2007, 7(1): 1-19.
- [7] SHI Y Y, WU X B, HUANG Z Y, et al. Epigenetic modification of gene expression in honey bees by heterospecific gland secretions [J]. PLoS One, 2012, 7(8): 1-7.
- [8] LENSKEY Y, RAKOVER Y. Separate protein body compartments of the worker honeybee (*Apis mellifera* L.) [J]. Comparative biochemistry and physiology part B: Comparative biochemistry, 1983, 75(4): 607-615.
- [9] KNECHT D, KAATZ H H. Patterns of larval food production by hypopharyngeal glands in adult worker honey bees [J]. Apidologie, 1990, 21(5): 457-468.
- [10] SPANNHOFF A, KIM Y K, RAYNAL N J M, et al. Histone deacetylase inhibitor activity in royal jelly might facilitate caste switching in bees [J]. EMBO Reports, 2011, 12(3): 238-243.
- [11] SHAHBAZIAN M D, GRUNSTEIN M. Functions of site-specific histone acetylation and deacetylation [J]. Annual review of biochemistry, 2007, 76: 75-100.
- [12] ARCHER S Y, MENG S F, SHEI A, et al. p21WAF1 is required for butyrate-mediated growth inhibition of human colon cancer cells [J]. Proceedings of the national academy of sciences, 1998, 95(12): 6791-6796.
- [13] RICHON V M, SANDHOFF T W, RIFKIND R A, et al. Histone deacetylase inhibitor selectively induces p21WAF1 expression and gene-associated histone acetylation [J]. Proceedings of the national academy of sciences, 2000, 97(18): 10014-10019.
- [14] GUI C Y, NGO L, XU W S, et al. Histone deacetylase (HDAC) inhibitor activation of p21WAF1 involves changes in promoter-associated proteins, including HDAC1 [J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 2004, 101(5): 1241-1246.
- [15] KUCHARSKI R, MALESZKA J, FORET S, et al. Nutritional control of reproductive status in honeybees via DNA methylation [J]. Science, 2008, 319(5871): 1827-1830.
- [16] SHI Y Y, ZENG Z J, WU X B, et al. Influence of injecting Dnmt3 siRNA on the development of females of the Italian honeybee, *Apis mellifera ligustica* [J]. Acta entomologica sinica, 2011, 54(3): 272-278.
- [17] SCHMITZOVÁ J, KLAUDINY J, ALBERT S, et al. A family of major royal jelly proteins of the honeybee *Apis mellifera* L. [J]. Cellular and molecular life sciences, 1998, 54(9): 1020-1030.
- [18] KAMAKURA M. Royalactin induces queen differentiation in honeybees [J]. Nature, 2011, 473(7348): 478-483.
- [19] VASUDEVAN S, TONG Y, STEITZ J A. Switching from repression to activation: microRNAs can up-regulate translation [J]. Science, 2007, 318(5858): 1931-1934.
- [20] BEHURA S K, WHITFIELD C W. Correlated expression patterns of microRNA genes with age-dependent behavioural changes in honeybee [J]. Insect molecular biology, 2010, 19(4): 431-439.
- [21] ZHANG L, HOU D X, CHEN X, et al. Exogenous plant MIR168a specifically targets mammalian LDLRAP1: Evidence of cross-kingdom regulation by microRNA [J]. Cell research, 2012, 22(1): 107-126.
- [22] LIANG G F, ZHU Y L, SUN B, et al. Assessing the survival of exogenous plant microRNA in mice [J]. Food science & nutrition, 2014, 2(4): 380-388.

计分析表明,春季限水灌溉条件下,穗数是实现杂交小麦稳产丰产的最主要贡献因素,而穗粒数和粒重的增加将有助于春季控制灌溉条件下杂交小麦产量水平的进一步提升。

表 3 不同灌溉处理产量水平比较

Table 3 Comparison of yield under different irrigation treatments

地点 Site	品 种 Variety	籽粒产量 Grain yield kg/hm ²			
		W ₀	W ₁	W ₂	平均 Average
新疆和田 Hetian, Xinjiang	京麦 6 号	2 287.5	5 931.0	7 075.5	5 098.0
	京麦 7 号	4 783.5	5 997.0	6 496.5	5 759.0
	京冬 12 号	1 786.5	5 214.0	5 428.5	4 143.0
新疆伊犁 Yili, Xinjiang	京冬 17 号	2 998.5	5 355.0	5 926.5	4 760.0
	轮选 987	3 355.5	4 284.0	5 782.5	4 474.0
	京麦 6 号	7 575.0	8 290.5	8 862.0	8 242.5
北京顺义 Shunyi, Beijing	京麦 7 号	6 861.0	8 133.0	8 433.0	7 809.0
	京冬 12 号	6 432.0	9 579.0	10 062.0	8 691.0
	京冬 17 号	5 574.0	7 146.0	9 004.5	7 241.5
平均 Average	轮选 987	5 289.0	9 375.0	9 609.0	8 091.0
	京麦 6 号	5 385.0	6 798.0	6 057.0	6 080.0
	京麦 7 号	5 920.5	6 355.5	6 348.0	6 208.0
	京冬 12 号	5 473.5	6 478.5	6 567.0	6 173.0
	京冬 17 号	4 567.5	6 061.5	6 112.5	5 580.5
	轮选 987	4 689.0	6 645.0	6 682.5	6 005.5
	杂交小麦	5 469.0	6 918.0	7 212.0	6 533.0
	常规小麦	4 270.5	6 643.5	7 189.5	6 034.5

表 4 限水灌溉条件下杂交小麦产量构成要素间相关分析
Table 4 The correlation analysis of yield components and yield of hybrid wheat under water saving condition

指标 Index	籽粒产量 Grain yield	穗数 Spike number	穗粒数 Grain number per spike	千粒重 1 000- grain weight
籽粒产量 Grain yield				
穗数 Spike number	0.883 **			
穗粒数 Grain number per spike	0.190	-0.031		
千粒重 1 000-grain weight	0.105	-0.272	0.167	

注: ** 表示在 0.01 水平上极显著相关
Note: ** indicates a significant correlation at 0.01 level

3 讨论与结论

关于常规小麦节水栽培已经有大量研究^[1-4],现普遍采用高密度、大群体的种植方式实现节水高产,播种密度往往超过 500 × 10⁴ 株/hm²,甚至达 750 × 10⁴ 株/hm²。常规小麦节水栽培强调春季以控为主,如果措施应用不当、时机把握

不准,高密度种植往往造成群体过大,带来群体质量恶化、后期倒伏等问题,产量各构成要素之间难以实现协调平衡。该试验表明,杂交小麦在较常规小麦种植密度减少近 50% 的情况下,通过个体分蘖成穗优势的充分发挥,仍然可以达到节水栽培适宜的群体指标,且个体质量进一步优化,群体结构更加合理,这可大大减少倒伏风险。对杂交小麦节水抗旱优势形成的机理进行研究将有助于进一步理解和挖掘小麦杂种优势,加速杂交小麦的生产应用。

该试验结果显示,在春季不灌水(W₀)、灌 1 次水(W₁)和灌 2 次水(W₂)这 3 种节水灌溉方式下,杂交小麦均较常规小麦表现出突出的节水抗旱优势,多点试验平均增产幅度达 8.3%,整体稳产性、丰产性优于常规小麦,这与前人研究结果^[8-9]一致。从群体结构建构成来看,京麦 6 号、京麦 7 号等杂交小麦品种具有典型的高分蘖力、高分蘖成穗率的特点,这使得其在较低的种植密度条件下仍然能够获得理想的群体结构,进而实现节水高产。从产量构成方面来看,京麦 6 号、京麦 7 号等类型的杂交小麦品种产量主要贡献来自于穗数,这也是其能够实现节水高产的核心和基础。因此,为充分发挥杂交小麦节水抗旱的优势,可适当降低播种密度^[9]。

该试验研究表明,春季限水灌溉条件下,对杂交小麦产量形成的贡献以穗数最为突出,而穗粒数和千粒重的贡献则相对较小,穗数是实现杂交小麦稳产丰产的主要贡献因素。由于降低了播种密度,杂交小麦群体结构趋于优化,穗分化条件有所改善,易形成大穗大粒。基于杂交小麦高分蘖力的突出优势,针对改善结实、提高粒重的关键技术研究将有助于杂交小麦节水栽培条件下产量水平的进一步提升。

参考文献

[1] 李建民,周殿玺,王璞,等. 冬小麦水肥高效利用栽培技术原理[M]. 北京:中国农业大学出版社,2001.

[2] 王志敏,王璞,李绪厚,等. 冬小麦节水省肥高产简化栽培理论与技术[J]. 中国农业科技导报,2006,8(5):38-44.

[3] 陈素英,张喜英,胡春胜,等. 河北平原高产粮田综合节水模式研究[J]. 中国生态农业学报,2004,12(1):148-151.

[4] 张胜全,方保停,张英华,等. 冬小麦节水栽培三种灌溉模式的水氮利用与产量形成[J]. 作物学报,2009,35(11):2045-2054.

[5] 李振桥,王世来. 杂交小麦“试杂 4 号”在海兴轻盐碱地试种成功[J]. 河北师范大学学报(自然科学版),1989(3):12-15.

[6] 李慧敏,赵明辉,张玉兰,等. 小麦杂交种衡杂 102 丰产性节水性鉴定及分析[J]. 种子,2012,31(12):59-61.

[7] 张永丽,肖凯,李雁鸣. 灌水次数对杂种小麦冀矮 1/C6-38 旗叶光合特性和产量的影响[J]. 作物学报,2006,32(3):410-414.

[8] 张艳敏,李晋生,黄瑞恒,等. 杂种小麦分蘖发生、成穗及农艺因子效应[J]. 华北农学报,1998,13(1):30-35.

[9] 张艳敏,李晋生,黄瑞恒,等. 杂种小麦的生长优势与超高产栽培研究[J]. 河北农业科学,1994(3):5-6,19.

[26] 黄楠,张思,潘霞,等. miRNA 靶向 mTOR 相关信号通路对肿瘤的影响[J]. 生命的化学,2016,36(1):88-96.

[27] PATEL A, FONDRK M K, KAFTANOGLU O, et al. The making of a queen; TOR pathway is a key player in diphenic caste development[J]. PLoS One, 2007, 2(6):509.

[28] MUTTI N S, DOLEZAL A G, WOLSCHIN F, et al. IRS and TOR nutrient-signaling pathways act via juvenile hormone to influence honey bee caste fate[J]. Journal of experimental biology, 2011, 214(23):3977-3984.

[29] 陈璇,胡福良. 雌性蜜蜂级型决定的分子机制[J]. 蜜蜂杂志, 2011, 31(4):1-7.

(上接第 27 页)

[23] MLOTSHWA S, PRUSS G J, MACARTHUR J L, et al. A novel chemopreventive strategy based on therapeutic microRNAs produced in plants[J]. Cell research, 2015, 25(4):521-524.

[24] YANG J, FARMER L M, AGYEKUM A A A, et al. Detection of an abundant plant-based small RNA in healthy consumers[J]. PLoS One, 2015, 10(9):1-14.

[25] ZHU K G, LIU M H, FU Z, et al. Plant microRNAs in larval food regulate honeybee caste development[J]. PLoS Genetics, 2017, 13(8):1006946.