寄生蜂基因组研究进展

叶昕海[1*] 魏正国[1] 朱佳晨[1] 杨 义[2] 梅 洋[3] 诸葛君昊[1]
陈瑶瑶[1] 张 楠[1]

（1. 浙江农林大学现代农学院，杭州 311300；2. 湘湖实验室，杭州 311215；
3. 吉林农业大学植物保护学院，长春 130118）

摘要：寄生蜂是一类具有寄生习性的膜翅目昆虫，物种多样。部分寄生蜂种类可以作为天敌来防控农林植物上的害虫，部分寄生蜂种类可以作为模式昆虫来研究生物演化、寄生物−寄主互作和生物防治等领域的基础性问题。近年来，随着组学技术的飞速发展，寄生蜂基因组研究得到了快速发展。该文全面综述了寄生蜂基因组的测序进展和数据现状，总结了寄生蜂基因组的结构特征，并围绕系统发育、环境适应与寄生特性相关基因、比较基因组学、群体基因组学及组学数据库资源方面重点探讨了基因组数据在推动寄生蜂多样性演化和寄生适应性机制研究中的重要贡献。此外，该文还对寄生蜂基因组学的未来发展方向进行了展望，以期通过多组学数据整合与功能基因组学研究，深入解析寄生蜂关键生物学性状背后的分子机制与演化模式，为揭示其生物防治机制并为害虫防治效能提升提供依据。

关键词：寄生蜂；基因组；高通量测序；基因组演化；寄生适应性；寄生因子

Research advances in parasitoid wasp genomics

Ye Xinhai[1*] Wei Zhengguo[1] Zhu Jiachen[1] Yang Yi[2] Mei Yang[3] Zhuge Junhao[1]
Chen Yaoyao[1] Zhang Nan[1]

（1. College of Advanced Agriculture Sciences, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang Province, China;
2. Xianghu Laboratory, Hangzhou 311215, Zhejiang Province, China; 3. College of Plant Protection,
Jilin Agricultural University, Changchun 130118, Jilin Province, China）

Abstract: Parasitoid wasps are a diverse group of hymenopteran insects characterized by parasitic lifestyles. Some species serve as natural enemies for the biological control of agricultural and forestry pests, whereas others serve as model organisms for investigating fundamental questions in evolutionary biology, host-parasite interactions, and biological pest control. In recent years, the rapid development of omics technologies has greatly accelerated genomic research on parasitoid wasps. This review provides a comprehensive summary of progress in genome sequencing and current data resources of parasitoid wasps, and outlines the structural features of parasitoid wasp genomes. It further highlights the significant contributions of genomic data to studies on diversity evolution and parasitism adaptation, focusing on phylogenetics, genes related to environmental adaptation and parasitic traits, comparative genomics, population genomics and omics database resources. Furthermore, future research directions in parasitoid wasp genomics are discussed. By integrating multi-omics data with functional genomics, deeper insights into the molecular mechanisms and evolutionary patterns underlying key biological traits of

基金项目：国家自然科学基金项目（32472631，32202376）

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：yexinhai@zafu.edu.cn

收稿日期：2025-07-07

parasitoid wasps can be achieved, providing a scientific basis for comprehending their biological control mechanisms and improving pest-control efficiency.

Key words: parasitoid wasp; genome; high-throughput sequencing; genome evolution; parasitoid adaptation; parasitic factor

寄生蜂是膜翅目昆虫中具有拟寄生习性的一大类群，在12个总科中的五十多科中广泛分布，已描述的物种数量约占地球生物种类的10%（Quicke，1997；Burke & Sharanowski，2024）。不同于蜜蜂、蚂蚁、胡蜂等膜翅目昆虫，寄生蜂展现出独特的生殖策略——雌成蜂将卵产于寄主节肢动物的体内、体表或附近，幼虫孵化后取食寄主并致其死亡，最终发育为成虫。为适应不同寄主和环境，寄生蜂演化出多种寄生策略，例如抑性寄生蜂的寄生会导致寄主发育停滞或直接死亡，而容性寄生蜂不直接杀死寄主，其通过调控寄主生理、发育和行为等方式来保证其后代生存（Pennacchio & Strand，2006）。寄生蜂对寄主的精准操控依赖毒液、多分DNA病毒（polydnavirus，PDV）和畸形细胞等复杂的寄生因子体系，而这些寄生因子随寄生蜂的演化不断调整以适应新寄主（严智超等，2017；叶恭银和方琦，2020）。寄生蜂的物种多样性、寄生策略和寄生因子的丰富性，使其成为研究物种演化和寄生互作的理想模型。此外，部分寄生蜂是农林作物上重大害虫或重要卫生害虫的天敌，因此常被用于防治农林作物上主要害虫，如利用多种赤眼蜂防治螟虫类害虫，利用平腹小蜂*Anastatus* spp.防治荔枝蝽*Tessaratoma papillosa*，利用肿腿蜂*Scleroderma guani*防治天牛，利用啮小蜂*Tetrastichus brontispae*防治椰心叶甲*Brontispa longissima*等，该措施不仅能有效控制害虫的数量，而且能降低化学农药使用量，从而保护生态环境（时敏等，2020）。

基因组测序技术的飞速发展和广泛应用正在重塑昆虫学研究格局。以PacBio HiFi、Nanopore等技术为代表的高通量、长读长测序，不仅降低了基因组测序的成本，而且提升了基因组测序的质量，这也极大地促进了寄生蜂基因组数据的积累和相关研究（Ye et al.，2024）。为加深对寄生蜂适应性和多样化的理解，本研究从测序进展与数据现状、基因组特征、系统发育、环境适应与寄生特性相关基因等方面综述寄生蜂基因组的研究进展，同时探讨比较基因组学和群体基因组学的前沿成果，并介绍寄生蜂组学数据的数据库资源，以期为优化生物防治策略提供科学依据。

1 寄生蜂基因组测序进展与数据现状

1.1 寄生蜂基因组测序进展

2004年，从事寄生蜂研究的8位科学家向美国国立卫生研究院提交了《寄生蜂基因组测序白皮书》（https://www. genome. gov/Pages/Research/Sequencing/SeqProposals/NasoniaSeq.pdf）并提出对模式寄生蜂丽蝇蛹集金小蜂*Nasonia vitripennis*以及其近缘种吉氏金小蜂*N. giraulti*和长角丽金小蜂*N.longicornis*的全基因组测序计划，这正式拉开了寄生蜂基因组测序的序幕（Werren et al.，2004）。2007年，第1版丽蝇蛹集金小蜂基因组（版本号为Nvit_1.0）问世，这是首个发布的寄生蜂基因组。2010年，关于丽蝇蛹集金小蜂及其近缘种的基因组比较分析研究在*Science*上发表，该文首次系统描述了寄生蜂基因组的特征，为其他寄生蜂基因组测序研究的顺利开展提供了参考（Werren et al.，2010）。此后10年是高质量寄生蜂基因组测序策略不断完善并走向成熟的10年。这10年间，随着高通量组学测序在昆虫学研究中的逐渐普及和测序技术的更新迭代，共有50种寄生蜂被测序，包括在寄生蜂基础研究和生物防治方面颇为重要的物种。如阿里山潜蝇茧蜂*Fopius arisanus*（Geib et al.，2017）、毁侧沟茧蜂*Microplitis demolitor*（Burke et al.，2018）、腰带长体茧蜂*Macrocentrus cingulum*（Yin et al.，2018）、短管赤眼蜂*Trichogramma pretiosum*（Lindsey et al.，2018）和蝶蛹金小蜂*Pteromalus puparum*（Ye et al.，2020a）等。值得注意的是，PacBio测序、Oxford Nanopore测序等长读长测序技术极大地提升了寄生蜂基因组组装的连续性和完整性。例如，2019年公布的基于PacBio和纳米孔测序获得的新版本丽蝇蛹集金小蜂基因组（版本号为Nvit_psr_1）的Scaffold N50为7.20 Mb，较基于二代测序的基因组版本（Nvit_2.1）的提升了10倍（709 Kb）（Dalla et al.，2020）。此外，染色体构象捕获技术（high-throughput chromosome conformation capture，Hi-C）也被逐渐应用于高质量寄生蜂基因组的辅助组装，其基于染色质相互作用信息将基因组组装获得的Contig或Scaffold进一步挂载至染色体上，进而实现寄生蜂基

因组的染色体组装。随着长读长基因组测序技术与基于Hi-C的染色体挂载方法的结合使用，蝶蛹金小蜂、烟蚜茧蜂*Aphidius gifuensis*等寄生蜂的染色体水平基因组于2020年后逐渐问世，为后续5年高质量寄生蜂基因组的快速积累提供了重要的测序技术支持（Ye et al.，2020a；Li et al.，2021）（图1）。

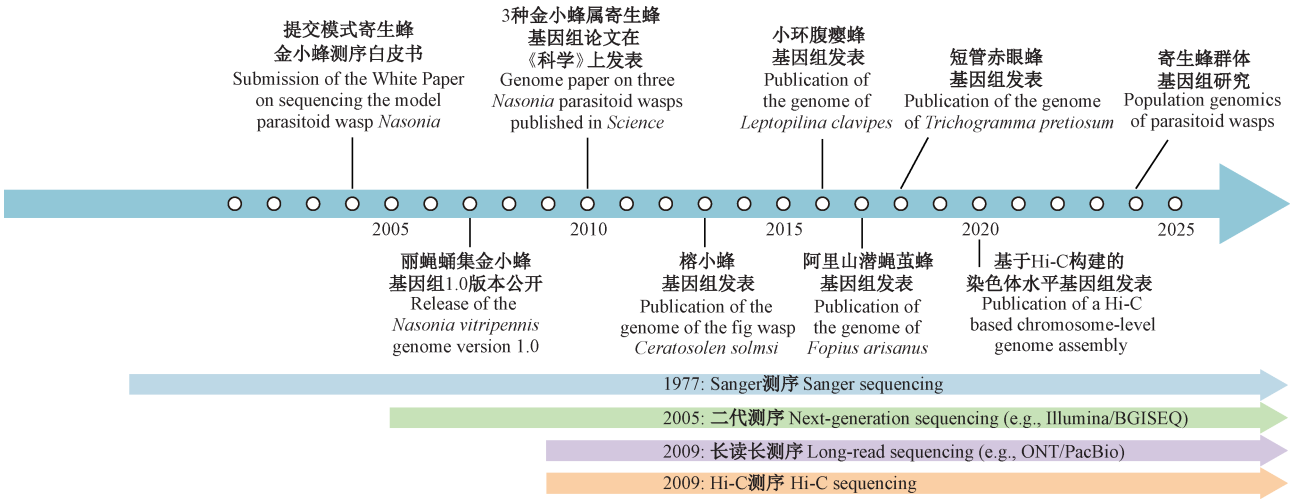

图1　寄生蜂基因组测序发展历程

Fig. 1　Developmental history of genome sequencing in parasitoid wasp

1.2　寄生蜂基因组测序数据现状

截至2025年4月底，已完成测序并上传至美国国家生物技术信息中心（National Center for Biotechnology Information，NCBI）数据库和中国国家基因组科学数据中心（National Genomics Data Center，NGDC）数据库的寄生蜂有296种（基因组组装版本共340个），其中超过97%的物种属于细腰亚目寄生部类群。考虑到总科或科数据统计的完整性及对寄生蜂演化研究的重要性，本研究统计数据包括部分与寄生类群亲缘关系密切但已演化出非寄生习性的物种，如榕小蜂、瘿蜂等。在这些被测序的物种中，有139个物种的基因组测序采取了长读长测序技术，有101个物种的基因组已被组装至染色体水平。在寄生部下属10个总科中，测序物种数最多的是姬蜂总科，有111个物种，其次是小蜂总科、广腹细蜂总科、瘿蜂总科、锤角细蜂总科和旗腹蜂总科，分别有82、54、35、2和1个物种；此外，分盾细蜂总科、细蜂总科、冠蜂总科和钩腹蜂总科目前仍有未被测序的物种（图2）。上述结果表明，虽然目前寄生蜂基因组数据量已有一定规模，但其分布呈现显著的不均衡性，即寄生蜂基因组数据主要集中在物种数量较多的姬蜂总科和小蜂总科上，而其他一些物种数量较少或研究、利用价值尚未明确的类群，其基因组测序工作则明显滞后，缺乏相关数据，如分盾细蜂总科、钩腹蜂总科和冠蜂总科等。Branstetter et al.（2018）和Ye et al.（2024）分别在2018年和2024年提出进行有组织的寄生蜂基因组测序的倡议，目标是通过开展大规模基因组测序，构建涵盖科级别的寄生蜂基因组数据集，借此推动对寄生蜂多样性演化历程以及对寄生适应性相关基因组基础的深入理解。然而，时至今日寄生蜂基因组的大规模测序计划仍面临诸多严峻挑战：一方面，某些稀少物种的取样工作难度较大；另一方面，国际合作和相关研究经费相对缺乏。

2　寄生蜂基因组特征

2.1　基因组大小

整体而言，在昆虫中寄生蜂基因组属中等大小（平均数为408 Mb，中位数为284 Mb），但存在部分极端情况。在已被测序的寄生蜂物种中，基因组较大的物种主要集中在瘿蜂总科瘿蜂科中，该类蜂已演化出造瘿习性，其中基因组最大的物种为葡萄形纽瘿蜂*Neuroterus quercusbaccarum*，基因组大小达到2.6 Gb。目前已知基因组最小的寄生蜂为广腹细蜂总科缘腹细蜂科的*Scelio* sp.，其基因组大小仅为40.7 Mb。寄生蜂基因组大小与其转座子含量呈显著正相关，且不同类群寄生蜂基因组的扩张由不同类型的转座子介导。例如，日本平腹小蜂*Anastatus japonicus*的基因组扩增与近期暴发的长末端重复反转座子有关（Ye et al.，2022a），而黄腿双距螯蜂*Gonatopus flavifemur*基因组的扩增则与DNA转座子的扩增有关（Yang et al.，2021）。Xu et al.

(2021)对拥有较小基因组(129 Mb)的夜蛾黑卵蜂*Telenomus remus*进行研究,发现其基因组缺失了部分在膜翅目昆虫中普遍保守存在的转座子家族,且基因内含子长度较短,表明寄生蜂基因组的缩小可能与转座子的消除和内含子缩短有关。

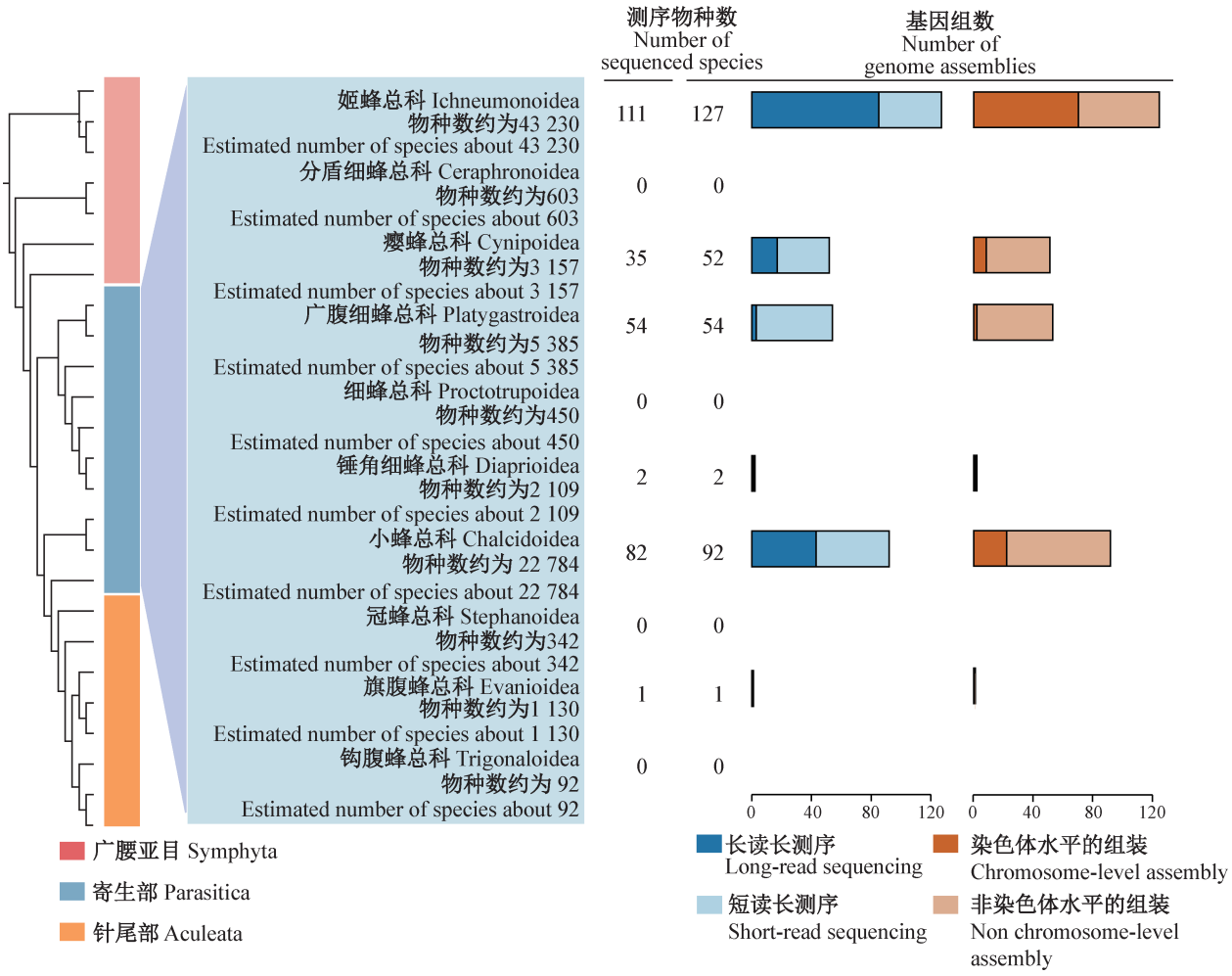

图2 寄生蜂系统发育树及各总科基因组数据现状

Fig. 2 Phylogenetic tree of parasitoid wasps and current genome data status across superfamilies

2.2 鸟嘌呤-胞嘧啶含量

寄生蜂基因组的鸟嘌呤(guanine,G)-胞嘧啶(cytosine,C)含量平均值为35.5%,但一些寄生蜂物种展现出独特的低GC含量特性(低于27%),其中以蚜茧蜂科和环腹瘿蜂科的物种尤为突出。Dennis et al.(2020)对豆柄瘤蚜茧蜂*Lysiphlebus fabarum*和阿尔蚜茧蜂*Aphidius ervi*两种低GC含量的寄生蜂进行深入研究后发现,低GC含量可能与基因组减小、密码子使用偏好以及DNA甲基化缺失有关。

2.3 蛋白编码基因数量

通过对已公开基因注释的基因组进行统计发现,寄生蜂基因组通常编码约10 000~30 000个蛋白编码基因,其中绝大多数物种的编码基因数量集中在12 000~25 000之间,这与大部分其他昆虫所编码基因数量无明显差异。此外,编码基因数量很大程度上受基因组注释流程及组学数据质量的影响,因此在分析基因数量变化时需格外谨慎。尽管寄生蜂在基因组的基因总数上较其他昆虫差异并不显著,但从基因组演化分析的角度来看,寄生蜂较其他非寄生性的膜翅目昆虫(例如蜜蜂、蚂蚁、叶蜂等)展现出更快的基因获得与丢失速率、功能结构域重排速率以及氨基酸替换速率。这些特征体现了寄生蜂基因组中蛋白编码基因在各个层面的快速演化特性,这可能与寄生蜂的多样性演化及其寄主适应性密切相关(叶昕海,2021;He et al.,2025)。

2.4 染色体数目、重排及端粒序列

Gokhman（2009）通过对超过24个科的400种寄生蜂的核型进行系统研究发现，这些昆虫的染色体数目介于3~23之间。随着长读长测序和Hi-C测序技术的广泛应用，目前已有101种寄生蜂的基因组被组装至染色体水平，其中染色体数目最多的是两种姬蜂科物种线聚蛛姬蜂 *Tromatobia lineatoria* 和激闭臀姬蜂 *Clistopyga incitator*，其染色体数目均为21；而染色体数目最少的为蚜小蜂科的海氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati*，其染色体数目仅为4（图3）。这些染色体水平的基因组组装数据为染色体演化的系统研究提供了关键支撑。目前，尽管一些学者通过对个别基因组的共线性分析发现寄生蜂染色体间频繁的重排事件（Li et al.，2021；叶昕海，2021），但至今尚缺乏针对寄生蜂染色体演化的系统性研究。因此，暂时无法全面了解寄生蜂基因组演化过程中染色体变异的具体历程以及这些变异对物种适应性演化的潜在影响。此外，测序技术的进步也极大地推动了对基因组中复杂区域的解析，如端粒、着丝粒等富含高度重复序列的区域。例如，在周氏啮小蜂 *Chouioia cunea* 的基因组测序中，Wang et al.（2023）借助牛津纳米孔（Oxford nanopore technology，ONT）测序超长读长的优势，解析出了6条染色体的12个端粒区域。Zhou et al.（2022）通过对膜翅目昆虫端粒重复序列基序（telomeric repeat motif，TRM）的比较分析发现，蜜蜂、蚂蚁、叶蜂等物种具有与大多数节肢动物一致的保守TRM序列（TTAGG）；然而，在寄生蜂类群中TRM序列显示出较大的变异，即在姬蜂总科和瘿蜂总科中出现了独立的TRM丢失事件，而在小蜂总科中则演化出了独特的8 bp TRM（TTATTGGG）以及两种9 bp TRM序列（TTACTTGGG和TTATTGGGG），上述研究结果揭示了寄生蜂类群在端粒序列演化上的独特性。

3 基因组数据在推动寄生蜂多样性演化和寄生适应性机制研究中的重要贡献

3.1 寄生蜂系统发育

传统的寄生蜂分类主要依赖于形态学特征，但由于趋同进化、形态可塑性以及特征差异小等因素，基于形态学的分类系统面临诸多挑战。近年来，基因组、转录组等组学数据的不断积累为寄生蜂分类学研究和系统发育重建提供了强有力的分子证据，显著提高了分类和系统发育重建的准确性和可靠性，进一步促进了寄生蜂分类系统学的发展。

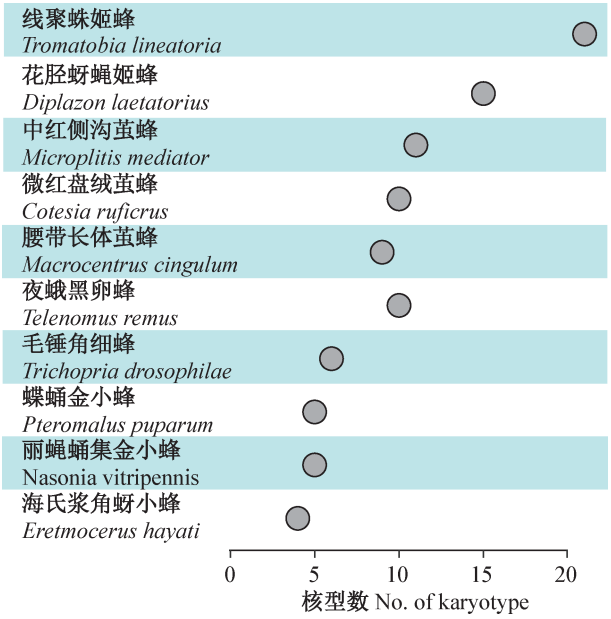

图3 寄生蜂核型数比较

Fig. 3 Comparison of karyotype numbers among parasitoid wasps

线粒体基因组作为最早被测序的基因组类型，是寄生蜂系统发育基因组学研究的基础之一。早期研究多集中于单一物种的线粒体基因组测序，而随着数据积累，研究者逐渐开始利用线粒体数据集解决科或亚科级阶元间的系统发育关系（Tang et al.，2019；Zheng et al.，2022；Jasso-Martínez et al.，2022；Zhu et al.，2023）。然而线粒体数据集有时会产生与核基因矛盾的结果，这可能是高水平的替代饱和度、腺嘌呤（adenine，A）-胸腺嘧啶（thymine，T）含量高、核-线粒体DNA片段等多种因素作用的结果（Bensasson et al.，2001；Cameron，2014）。千种昆虫转录组进化项目（1 000 insect transcriptome evolution，1KITE）的启动标志着膜翅目系统发育研究进入新阶段，也促进了对寄生蜂系统发育的研究。Peters et al.（2017）从基因组和转录组数据组获得了3 256个蛋白编码基因，并基于此重建了膜翅目54科173种的系统发育关系和分化时间，其中真广腰亚目构成单系群，所有寄生性膜翅目亦构成单系群，且钩腹总科为针尾部的姐妹群，这改变了对寄生蜂高阶分类关系的认知，为建立更准确的分类系统奠定了基础。随后，一些研究基于转录组测序对重要寄生蜂类群如小蜂总科等进行了深入研究，进一步完善了各类群的系统发育框架（Peters et al.，2018；Zhang JX et al.，2020）。然而，由于转录组学研究需要使用新鲜样本，因此采样通常被限制在常见或易于获得

的物种范围内。

最近，结合多种分子证据的系统学研究逐渐被广泛应用。Chen et al.（2021）基于多位点数据和转录组对广腹细蜂总科进行了广泛修订，将其划分为7个现存科。Hearn et al.（2024）首次基于基因组和转录组组装的蛋白质编码序列重建了瘿蜂科的系统发育关系，证实了瘿蜂科并非单系群，并将其重新划分为3个科。此外，超保守元件（ultra-conserved element, UCE）作为一种高效的简化基因组测序方法，近年来在膜翅目及寄生蜂的系统学研究中发挥了关键作用。基于UCE的寄生蜂研究呈指数增长趋势，其中Blaimer et al.（2023）的研究最全面，其基于3个不同的数据集（分别包括447、765和1 118个UCE位点）研究了涵盖94个现生科771个物种的系统发育关系，该研究得出的高级阶元间系统发育关系与之前基于形态学和分子数据的研究结果相似，可作为后续研究的可靠参考框架。基于这些基因组学证据，寄生蜂内部重要类群的分类系统也得到了修订。例如Cruaud et al.（2024）基于UCE数据重建的小蜂总科系统发育关系，将现有科的总数从原来的约27个增加到50个，显著提高了该类群分类系统的准确性。上述研究成果表明基因组学方法正在为寄生蜂分类学提供更精准的科学依据。未来，随着测序技术成熟和成本降低，多组学数据整合将为寄生蜂系统发育研究提供更强的信号和更高的分辨率，进而解决寄生蜂早期分化争议、寄生蜂各科系统发育位置等长期存在的争议节点（Zhang et al.，2025）。

3.2 环境适应与寄生特性相关基因

3.2.1 寄生蜂环境适应性相关基因

寄生蜂基因组数据为全面而系统地鉴定和研究与环境适应性相关的基因奠定了基础。与环境适应相关的基因主要包括化学感受基因、解毒代谢基因、温度响应基因等。这些基因在寄生蜂寄主定位、抵御有毒物质和恶劣气候等方面发挥着重要作用，是寄生蜂基因组分析长期以来关注的对象。

代表性的化学感受相关基因包括气味受体（olfactory receptor，OR）、味觉受体（gustatory receptor，GR）、离子型受体（ionotropic receptor，IR）、气味结合蛋白（odorant-binding protein，OBP）、化学感受蛋白（chemosensory protein，CSP）等。基因家族注释结果显示，在寄生蜂演化历程中这些基因家族成员的数量变化显著。以OR基因家族为例，集聚盘绒茧蜂 *Cotesia congregata* 基因组拥有高达243个OR基因（Gauthier et al.，2021），而在日本平腹小蜂和稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 基因组中分别有104个和88个OR基因（Ye et al.，2022a；Ma et al.，2022）。与之形成鲜明对比的是，在长期与榕树共生并帮助榕树授粉的榕小蜂 *Ceratosolen solmsi* 基因组中仅发现有46个OR基因，这种现象很可能与其专性共生的特殊生活史有关（Xiao et al.，2013）。在关于盘绒茧蜂属寄生蜂的基因家族演化研究中，Gauthier et al.（2021）通过系统发育分析发现集盘绒茧蜂特异的OR基因存在复制现象，这些基因复制直接导致在基因组上形成了6个包括10~19个基因不等的OR基因簇，这些基因很可能与集盘绒茧蜂识别植物或寄主昆虫释放的挥发物密切相关。类似地，在平腹小蜂属 *Anastatus* 物种以及长尾潜蝇茧蜂 *Diachasmimorpha longicaudata* 中也观察到了物种特异的OR基因存在复制现象，这表明OR基因在寄生蜂演化过程中普遍经历了频繁的复制与丢失演化（Ye et al.，2022；Wulff et al.，2024）。

总的来说，高质量基因组数据为寄生蜂化学感受相关基因的鉴定提供了重要的数据基础，然而现有研究大多集中于基因鉴定、序列分析以及基因家族的演化过程等方面，关于这些化学感受基因的具体功能及其作用机制的深入研究相对匮乏，仅有少量相关研究成果发表。例如，Shan et al.（2023）通过组学分析与基因功能验证发现，红中侧沟茧蜂 *Microplitis mediator* 雌成虫的偏向表达气味受体MmedOR49可特异性识别其寄主黄地老虎 *Agrotis segetum* 的主要性信息素成分顺式-5-癸烯基乙酸酯，从而协助寄生蜂精确定位寄主的栖息地。此外，Zhu et al.（2024）在红松梢斑螟啮小蜂 *Baryscapus dioryctriae* 基因组分析中发现了OBP基因家族的大规模复制和串联重复现象，进一步的转录组分析发现了在产卵器组织特异高表达的 *OBP45* 基因，试验结果证实OBP45蛋白能与其寄主冷杉梢斑螟 *Dioryctria abietella* 产生的挥发性化合物结合。Pang et al.（2024）在果蝇蛹期寄生蜂毛锤角细蜂 *Trichopria drosophilae* 基因组中鉴定出一系列在产卵器具高表达或特异性表达的化学感受基因，如OR、GR和CSP基因，这些基因参与了寄生蜂对已被寄生卵的感知过程，从而帮助其避免种间竞争。

解毒代谢相关基因家族主要包括细胞色素P450（cytochrome P450，P450）、ATP结合盒（ATP-binding cassette，ABC）转运蛋白、尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶（UDP-glucuronosyltransferase，UGT）、谷胱甘肽转移酶（glutathione *S*-transferases，GST）等，

这些基因家族在昆虫应对环境中植物次生代谢物、化学杀虫剂等各种有毒物质方面具有关键作用。在寄生蜂演化过程中解毒代谢相关基因家族变化迅速，表现为频繁的扩增与收缩现象，这导致不同寄生蜂物种中这些基因家族的基因数量差异显著。例如，蝶蛹金小蜂基因组包括117个P450基因（Ye et al.，2020a），而烟蚜茧蜂与腰带长体茧蜂基因组则分别仅有59个和41个P450基因（Yin et al.，2018；Li et al.，2021）。同时，解毒代谢基因如P450常常呈现出物种特异性扩增，并且通常具有染色体成簇分布的特点（尹传林等，2019）。例如，蝶蛹金小蜂的P450基因特异性扩增主要集中在CYP3和CYP4家族，而CYP2和Mito家族的基因数量则与其他蜂类相当；这些P450基因全部分布在蝶蛹金小蜂的5条染色体上，形成了12个基因簇，每个基因簇至少由3个基因串联组成，在12个基因簇中有6个CYP6基因簇，表明该基因在蝶蛹金小蜂中的重要作用（Ye et al.，2020a）。在基于组学数据的基因家族鉴定中，一些学者进一步探讨了寄生蜂解毒代谢基因在农药胁迫下的表达变化与功能。例如，Gao et al.（2023）研究了氟吡呋喃酮处理后棉蚜刺茧蜂*Binodoxys communis*的基因表达变化，发现差异表达基因在解毒代谢通路中富集，并且经农药处理后多个P450和GST基因显著上调，表明这些基因可能参与代谢农药的过程。在硫辛硫磷、氯氰菊酯和氯虫腈处理后斑痣悬茧蜂*Meteorus pulchricornis*体内多个P450基因的表达量表现出不同程度的上调，基因干扰试验进一步证实*CYP369B3*对寄生蜂的农药耐受性有一定作用（Xing et al.，2021）。

环境温度变化严重影响昆虫行为与生殖等生理过程。随着全球变暖，昆虫环境温度适应性研究越来越重要。在寄生蜂基因组研究中，热休克蛋白（heat shock protein，HSP）基因等温度响应基因备受关注。例如，在蝶蛹金小蜂中共鉴定到46个HSP基因，其中6个HSP基因在高温处理下显著上调，分别为3个α晶状体球蛋白B（*αB*-crystallin，CRYAB）基因、2个*HSP70*基因和1个*HSP90*基因；其中高温胁迫下成虫体内*PpCRYAB-1*和*PpCRYAB-2*表达上调36倍，表明其与高温响应相关（Lao et al.，2023）。Xiong et al.（2024）通过基于转录组数据构建的蝶蛹金小蜂热应激反应基因调控网络发现，Xap5热休克调节因子（Xap5 heat shock regulator，XHSR）基因是核心基因，干扰*XHSR*基因会直接诱导HSP基因响应，并显著缩短寄生蜂成虫寿命。此外，Guo et al.（2024）在谷象金小蜂*Anisopteromalus calandrae*低温适应转录组中鉴定出4个关键低温响应转录因子，同时低温胁迫后HSP基因、P450基因、钙连蛋白基因上调。Zhang X et al.（2020）通过转录组分析明确了松毛虫赤眼蜂*Trichogramma dendrolimi*滞育与非滞育样品中差异表达基因，其中鉴定出锌指蛋白、Homeobox蛋白及叉头框蛋白等转录因子参与滞育调控。

综上所述，寄生蜂基因组数据为研究其环境适应相关基因提供了丰富的资源，但目前的研究主要集中在基因家族注释及演化、表达量分析等方面，关于这些基因在寄生蜂适应环境中的具体功能和作用机制仍显不足。未来研究需要进一步推进这些基因的功能验证和机制探索，这将有助于全面揭示寄生蜂在寄主定位识别、对农药等有毒物质的耐受与解毒机制、对极端温度适应等方面的关键信息，为天敌寄生蜂的绿色利用和工厂高效繁殖提供科学依据。

3.2.2 寄生蜂寄生因子相关基因

寄生因子是有助于寄生蜂成功寄生的物质总称，主要包括毒液蛋白、PDV、畸形细胞、类病毒颗粒、幼虫唾液蛋白等（叶恭银和方琦，2020）。这些寄生因子能有效抑制寄主免疫反应，调控寄主基因表达，从而为寄生蜂后代营造出适宜的生长环境。寄生因子的种类与寄生蜂的寄生习性和寄主范围密切相关，并随着寄生蜂的演化不断改变。近年来，基因组、转录组和蛋白质组等多组学数据在挖掘寄生因子相关基因方面发挥了重要作用。

毒液蛋白作为寄生蜂的一种保守的寄生因子，由毒液基因编码，并在寄生蜂的毒腺组织中表达。早期对毒液蛋白的鉴定主要依赖于蛋白质分离和毒腺cDNA文库筛选等方法，但这些方法通量较低，难以全面揭示寄生蜂毒液蛋白的组成。随着多组学技术的发展，基于参考基因组，寄生蜂毒腺转录组和毒液蛋白质组结合的方法极大地促进了毒液蛋白组分的全面鉴定与深入研究（杨义，2022）。截至目前，多组学方法已鉴定出超过30种寄生蜂的毒液蛋白组分（Ye et al.，2024）。例如，近期Kamiyama et al.（2025）利用毒腺转录组和蛋白质组联合的分析方法，在果蝇幼虫寄生蜂日本开臂反颚茧蜂*Asobara japonica*中鉴定到两个含有DUF4803结构域的毒液蛋白，这两个毒液蛋白可直接诱导寄主果蝇成虫盘的细胞凋亡和自噬，促进器官降解，进而抑制寄主发育。此外，多组学技术的应用也加深了对毒液蛋白

复杂性和多样性的理解。例如，Ye et al.（2023）采用三代全长转录组（PacBio isoform sequencing，Iso-Seq）、加帽端mRNA测序（cap analysis of gene expression and deep sequencing，CAGE-Seq）、多聚腺苷化位点测序（polyadenylation site sequencing，PAS-Seq）及二代链特异性转录组等多组学测序方法，从蝶蛹金小蜂基因组中鉴定了179个毒液基因，其中138个毒液基因在毒腺中以2~24种异构体的形式表达，这展现了异构体在毒液基因中的普遍性。此外，Ye et al.（2023）研究还发现毒液丝氨酸蛋白酶基因*Serpin1*等8个毒液基因通过表达异构体产生多样化的毒液蛋白序列，这可能进一步丰富了毒液蛋白的功能，表明毒液基因mRNA转录的复杂性和蛋白质的多样性，为寄生蜂毒液基因的精准鉴定提供了重要参考。毒液基因数据的不断积累，为后续毒液的比较研究提供了丰富的基因资源。Yang et al.（2024）和Ye et al.（2024）通过比较多项毒液组分发现，寄生蜂的毒液蛋白在物种间差异显著，即使在近缘物种或同一物种的不同品系之间也存在较大差异，这可能与适应新寄主以及与寄主的“军备竞赛”有关。例如，杨义（2022）对21个寄生蜂的2 027个毒液基因进行同源基因家族聚类分析，发现两个物种所共有的毒液基因家族仅为51.3%，没有毒液基因家族在所有寄生蜂中均存在。Martinson et al.（2017）和Ye et al.（2022a）通过比较金小蜂和平腹小蜂的毒液组分发现，在不超过300万年的分化时间内，在这两个类群的寄生蜂中40%以上的毒液组分发生分化。在基因组比较分析的基础上，Ye et al.（2024）通过基因演化分析揭示寄生蜂毒液基因的起源方式具有多样性，如基因复制后的新功能化、基因选配、基因水平转移和可变异构体等。Martinson et al.（2017）和Ye et al.（2022a）研究结果显示寄生蜂毒液基因的起源主要依赖于基因选配，即通过改变基因的表达模式，使原本不具有毒液功能的基因被招募并转化为毒液基因，从而实现毒液基因的快速演化。

部分寄生蜂的基因组中整合着内源性病毒序列，其中PDV最具代表性，它们存在于姬蜂科和茧蜂科的部分物种中，分为姬蜂病毒属*Ichnovirus*和茧蜂病毒属*Bracovirus*两个家族。成熟的PDV粒子在寄生蜂体内完成组装，包含多个大小不一的环状双链DNA分子，并在寄生蜂寄生时随卵一起被注射到寄主体内（Strand & Burke，2014；2015；Drezen et al.，2022）。由于这些病毒序列已被整合到寄生蜂基因组中，高质量基因组的解析使人们全面认识和了解了这些病毒序列的功能（Burke et al.，2021；Santos et al.，2022）。目前，20多种PDV的序列特征及其在寄生蜂基因组内的分布特征已被解析（Leobold et al.，2018；Mao et al.，2022；2023；Ye et al.，2024）。例如，在集聚盘绒茧蜂基因组中，共鉴定到102个类裸病毒基因，这些基因全部散布在寄生蜂的10条染色体上，且大多在基因组上串联排布形成基因组簇，主要参与病毒粒子的组装（Gauthier et al.，2021）；前病毒片段分布在3条染色体上，包含249个毒力基因，这些前病毒片段形成的环形DNA被组装到茧蜂病毒属病毒粒子中，前病毒片段内的毒力基因参与对寄主的调控，最终确保寄生成功（Gauthier et al.，2021）。Legeai et al.（2020）通过对夜蛾镶颚姬蜂*Hyposoter didymator*和黑唇齿唇姬蜂*Campoletis sonorensis*基因组研究发现，姬蜂病毒属病毒的前病毒片段在基因组上的分布更分散，与病毒复制、组装的基因大多成簇排列在6个基因组区域，这种分布模式与茧蜂病毒属病毒的前病毒片段的集中分布以及病毒复制相关基因的广泛分散形成了鲜明对比，从而凸显了姬蜂病毒属和茧蜂病毒属病毒在序列组织和演化路径上的显著差异。此外，对PDV序列信息的解析也推动了对其中基因功能的研究。例如，通过深入研究PDV的基因组序列已经识别并验证了多个调控寄主免疫和发育的关键基因和微小RNA（microRNA），这对于揭示寄生蜂与寄主之间复杂的相互作用机制以及寄生蜂如何成功实现寄生具有重要意义（Wang et al.，2018；Gu et al.，2025；Wu et al.，2025）。除PDV之外，也有其他内源性病毒序列被整合到寄生蜂基因组中，如Burke et al.（2018）在阿里山潜蝇茧蜂基因组测序中发现了一种内源性病毒，该内源性病毒的内源化进程与PDV不同，其在蜂卵巢中产生的类病毒粒子不包含双链DNA分子，其具体功能以及是否参与寄生过程至今仍不清楚。以上研究揭示了寄生蜂基因组中内源性病毒的多样性和复杂性。

在姬蜂总科、广腹细蜂总科和小蜂总科中，一些具有内寄生习性的寄生蜂幼虫的浆膜层细胞会在胚胎发育过程中解离并扩散至寄主体内，形成一类特殊的细胞——畸形细胞（Strand，2014）。这些细胞具有显著的蛋白质合成与分泌能力，是重要的寄生因子，能调控寄主的免疫、代谢和发育等生理过程。通过对畸形细胞的转录组测序，已经鉴定出一系列参与调控寄主生理功能的基因，并解析了相关的作

用机制。例如，多种丝氨酸蛋白酶抑制剂（serine protease inhibitor，serpin）基因在菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia vestalis* 畸形细胞中表达，*serpin* 基因具有调控寄主免疫反应和糖脂代谢的多重功能（Gu et al.，2021；Wu et al.，2023）。同样地，胰蛋白酶在毛锤角细蜂畸形细胞中表达，从而帮助其消化寄主组织（Pang et al.，2024）。近年来，Shi et al.（2022）研究发现寄生蜂幼虫的唾液蛋白是一类新型寄生因子，其具有调控寄主体液免疫、细胞免疫以及抗菌等多种功能。随着毒液蛋白的鉴定技术发展，越来越多的寄生蜂幼虫的唾液蛋白组被鉴定出来（Pang et al.，2023）。

综上所述，以基因组为参考，结合转录组、蛋白质组等多组学的联合分析，为寄生蜂寄生因子相关基因的精准鉴定及其多样性演化研究提供了丰富的数据，为这些基因的功能与作用机制的深入探究提供了有力支撑，为理解寄生蜂的寄生机理和适应性演化提供了依据。

3.3 比较基因组学

比较基因组学通过比较不同物种或个体的多个基因组中各层次的遗传信息，如DNA位点及氨基酸位点变异、基因获得与丢失、基因家族扩增与收缩、染色体重排、结构变异、表观遗传学及表达量层面的变异等，揭示与某些复杂性状和生物过程相关的基因及通路，从而有助于深入理解这些性状的基因组遗传基础。目前，在寄生蜂组学研究中，比较基因组被用于识别一些寄生蜂基因组的共性特征及多个与寄生蜂复杂性状相关的基因，这为解析寄生蜂多样性和寄生适应性演化的基因组机制提供了关键依据。

3.3.1 寄生习性起源

通过比较寄生蜂基因组与其他非寄生性膜翅目昆虫的基因组，可以揭示寄生蜂基因组的一些共性特征，从而加深对寄生习性起源以及寄生蜂多样性演化遗传基础的理解。例如，Oeyen et al.（2020）通过比较基因组分析发现，与更原始的植食性叶蜂相比，红腹尾蜂 *Orussus abietinus* 基因组和其他寄生蜂基因组均缺失了一个视觉感受基因 *Rh7*，这表明 *Rh7* 基因在尾蜂与细腰亚目寄生蜂的共同祖先中已经丢失。此外，Oeyen et al.（2020）还发现贮藏蛋白Hex70c的起源以及Hex110蛋白中谷氨酰胺含量的增加可能与寄生习性的演化起源有关。He et al.（2025）通过对131种膜翅目昆虫进行大规模比较基因组分析发现，寄生蜂基因组较非寄生性膜翅目昆虫表现出更快的基因家族演化速率和更高的代谢通路变异率；还发现了一些在寄生蜂中特异性扩增或丢失的基因家族，如金属蛋白酶基因家族在寄生蜂中的成员数量显著多于在其他非寄生性昆虫中，最多的寄生蜂物种包含16个金属蛋白酶基因家族成员，而在非寄生昆虫中该家族成员最多不超过5个；此外该基因家族在寄生蜂中大规模扩增的同时这些基因在毒腺组织中特异性高表达，表明其可能参与毒液功能。

3.3.2 基因丢失

通过比较基因组分析发现一些寄生蜂基因发生了丢失，这反映了在长期寄生生活中基因组的适应性演化。例如，两个编码精氨酸生物合成途径中关键酶精氨基琥珀酸合成酶和精氨酸琥珀酸裂解酶的基因在二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis*、毁侧沟茧蜂的基因组中缺失，导致精氨酸生物合成通路中断，表明这两种寄生蜂从基因组层面丧失了合成精氨酸的能力（Ye et al.，2022b）。后续的寄生蜂体外培养试验证明，二化螟盘绒茧蜂在缺失精氨酸的培养基中无法存活，证明精氨酸为该寄生蜂必需的氨基酸；二化螟盘绒茧蜂的寄主二化螟 *Chilo suppressalis* 基因组具有完整的精氨酸合成途径，且寄生蜂寄生可诱导寄主氨基酸代谢途径的表达变化，增加血淋巴中游离氨基酸含量，从而满足寄生蜂幼虫发育的营养需求（Ye et al.，2022b）。此外，Zhao et al.（2025）通过大规模的比较基因组分析发现，在23种营内寄生生活的寄生蜂基因组中完全缺失了与卵黄发生相关的关键基因——卵黄原蛋白（vitellogenin，Vg）基因，与这些寄生蜂普遍表现出的卵黄丢失或不明显的现象高度相关；系统发育分析表明，*Vg* 基因的缺失在姬蜂总科、小蜂总科等多个类群中独立发生了至少5次，属于多次独立重复演化事件。Zhao et al.（2025）研究还发现，在这些丢失 *Vg* 基因的寄生蜂基因组中通常用于识别Vg蛋白并将其运输到卵巢的受体基因 *VgR* 也不同程度地发生基因丢失、选择压力放松及蛋白三维结构变异等变化，这些基因组变异直接导致这类寄生蜂在胚胎发育期间对寄主体内营养的依赖程度显著增加，充分体现了寄生蜂适应内寄生生活的基因组演化特征。

3.3.3 体型演化

为成功适应新环境和寄主，从而促进物种的快速多样化，体型小型化是寄生蜂进化的重要趋势之一。Xu et al.（2021）通过比较分析发现，在小型寄生蜂短管赤眼蜂和夜蛾黑卵蜂的基因组中，25%以上的单拷贝蛋白表现出较高的氨基酸替换速率，其中

38种蛋白在这两种小型寄生蜂基因组中特异性加速演化，这些蛋白主要与调控昆虫细胞生长和器官大小的Hippo信号通路、Hedgehog信号通路和Ras信号通路相关。寄生蜂体型变化的系统发育分析表明，体型缩小在进化过程中多次独立出现，尤其在小蜂总科和广腹细蜂总科中较常见（Xu et al.，2021），推测短管赤眼蜂和夜蛾黑卵蜂中特异加速变化的蛋白很可能是基因组平行演化的结果，这体现了关键基因在不同类群中反复被利用，从而推动寄生蜂关键表型的演化（Xu et al.，2021）。

3.3.4 无性繁殖对基因组演化的影响

受沃尔巴克氏菌 *Wolbachia* 等共生微生物的影响，寄生蜂一些种群中出现了无性生殖的现象，即孤雌产雌。长期与这些微生物共生可能进一步导致一些有性生殖相关的性状丢失，如雌成蜂拒绝交配、交配后不产生受精卵等。通过比较生殖方式明显不同的物种或种群的基因组可以揭示从有性生殖向无性生殖转变对基因组的影响，进而明确无性生殖个体特殊性状或行为的遗传基础。例如，Kraaijeveld et al.（2016）对棒足小环腹瘿蜂 *Leptopilina clavipes* 两种生殖品系的全基因组序列进行比较分析发现，与有性生殖品系相比，无性生殖品系中有16个基因携带潜在有害突变，其中15个基因为雄性生殖系统特异性表达，1个基因在雌成蜂受精囊中高表达，推测这些突变可能与其性状退化有关。同样，Ma et al.（2021）在日本开臂反颚茧蜂中鉴定出15个可能与其性状退化有关的基因。然而Lindsey et al.（2018）在短管赤眼蜂有性和无性品系中并未发现明显的基因组退化特征，仅观察到无性品系的重复序列含量较低。上述研究表明，无性生殖对不同寄生蜂物种基因组的影响存在明显差异，这反映了寄生蜂在生殖方式演化过程中的多样性。

此外，比较基因组还被广泛用于寄生蜂组学研究中，用于揭示基因组大小的演化规律以及寄生蜂打斗行为的遗传机制等（Yang et al.，2021；Ye et al.，2022a；Liu et al.，2024）。总之，比较基因组学在寄生蜂研究领域显示出了巨大的应用潜力。

3.4 群体基因组学

群体基因组学研究着重于探究同一物种不同种群在基因组层面的变异，通过分析种群结构、自然选择、适应性演化和遗传漂变等关键因素来阐明种群分化历史、地理分布模式以及与特殊性状相关的基因和位点。尽管目前众多寄生蜂物种已获得高质量参考基因组的测序与组装，但由于样本采集、测序技术以及试验材料获取等多方面原因，针对特定寄生蜂种群的全基因组重测序研究仍较少，致使群体基因组学在寄生蜂领域的应用相对有限。在现有研究中，烟蚜茧蜂群体基因组学研究最具代表性。例如，Li et al.（2024）对来源于野生、大规模养殖以及长期田间释放的542头烟蚜茧蜂进行了全基因组重测序，发现大规模养殖及田间释放烟蚜茧蜂种群虽然可能对野生烟蚜茧蜂种群的遗传多样性产生负面影响，但自然选择的强大作用能有效维持野生烟蚜茧蜂种群的遗传多样性水平。除烟蚜茧蜂外，其他寄生蜂种群基因组学研究主要集中在模式生物丽蝇蛹集金小蜂。例如，Pannebakker et al.（2020）和Xia（2020）将种群基因组数据与全基因组关联分析相结合，成功鉴定了与丽蝇蛹集金小蜂性别分配及翅形特征相关的遗传位点，进一步拓展了对与相关性状产生有关的遗传机制的认识。

3.5 组学数据库资源

目前，寄生蜂组学数据分散存储于各类数据库中，其数据层次、数量及质量参差不齐。NCBI数据库最全面，包含各类寄生蜂的组学数据，同时也是国际科学引文索引（Science Citation Index，SCI）指定的数据共享平台，因此数据更新迅速，数据类型齐全；但其主要作为收集全部生物数据的数据库，难以对包括寄生蜂组学数据在内的具体数据进行有效质量控制；加之数据提交者往往仅提交原始组学数据，缺乏各类基因注释信息，导致数据不能直接利用。与之相对应的是NGDC数据库，尽管已获得部分SCI的认可，但其成立时间较短，数据库部分功能尚不完善，数据规模有限，仅包含少量寄生蜂组学数据，因此其在寄生蜂组学研究方面的可用性待提升。

除上述综合性数据库外，InsectBase 2.0作为昆虫学领域最大的组学数据库之一，目前收录的昆虫物种总数超过2 000种。该数据库收录的寄生蜂基因组数据已超过300个，并提供蛋白质编码基因以及各类非编码RNA的功能注释与完整注释信息，数据层次完整，质量较高，且更新及时，可作为寄生蜂组学研究的重要数据来源（Mei et al.，2022）。而i5k Workspace虽然是最早构建的昆虫组学数据平台之一，但其后期缺乏更新维护（Poelchau et al.，2018）。膜翅目基因组数据库包含116种膜翅目昆虫，涵盖部分寄生蜂物种的高质量组学数据，并提供相应的分析工具，因此可作为InsectBase 2.0的有效补充资源（Walsh et al.，2022）。此外，还有一些聚焦寄生蜂

物种的小型数据库，如欧洲农业生态系统节肢动物生物信息学平台的子数据库ParWaspDB以及浙江大学开发的WaspBase数据库，但目前均已停止更新和维护（Chen et al.，2018）。另外，寄生蜂毒液蛋白及唾液蛋白的数据库iVenomDB和iSalivaomicDB均已构建，这为寄生蜂毒液和唾液相关研究提供了重要基因资源（Chen et al.，2023；Zhang et al.，2024）。

4 展望

近年来，随着组学测序技术的快速发展和广泛应用，基因组学研究已渗透到寄生蜂生物学的各个领域，极大地推动了该领域的发展。在地球生物基因组计划、达尔文生命之树计划、5 000种昆虫测序计划等大型基因组计划及其他有组织的测序项目推动下，大量高质量的寄生蜂基因组数据迅速产生，并呈现逐年增长的趋势（Ye et al.，2024；2025）。尽管寄生蜂基因组数据的整体数量已初具规模，但在具体的分类单元层面、基因组数据的覆盖度方面均存在明显的不均衡现象（Ye et al.，2024），具体表现为绝大多数的测序工作集中于姬蜂总科和小蜂总科的物种，而对于细蜂总科、旗腹蜂总科、钩腹蜂总科等其他总科的关注则相对较少。这种不均衡的测序分布不仅限制了对寄生蜂系统发育关系的全面理解，也在一定程度上影响了寄生蜂比较基因组学研究的全面性，究其原因可能是这些寄生蜂类群在农业等领域的影响较低，研究热度不足，潜在经济效益不明显，进而导致相关研究资助经费缺乏。此外，尽管目前寄生蜂基因组测序的样品准备和测序策略等技术流程已基本成熟，但对于体型极小且样品难以获取的寄生蜂物种，其基因组测序工作仍面临挑战。目前，利用PacBio和ONT测序技术以及全基因组扩增等方法，虽能实现微量DNA的高质量基因组测序与组装，但这些流程可能存在物种偏好性、基因扩增偏倚与污染等风险（Adams et al.，2020；Ye et al.，2020b；Jia et al.，2023）。尤其是寄生蜂领域，仅有1例成功案例，远不及果蝇等模式生物的研究深入（Ye et al.，2020b）。因此，该技术在寄生蜂中的应用仍处于初级阶段，未来需重点优化流程，扩大物种覆盖范围，以推动其在寄生蜂基因组学研究中的稳定应用。

寄生蜂基因组数据的积累为系统发掘重要功能基因提供了数据基础。目前，CRISPR Cas9等基因编辑技术在寄生蜂中的应用仍处于初步阶段，仅用于少数寄生蜂物种中（Li et al.，2017；Bai et al.，2024），这导致大多数研究仍集中于对单一或一类基因的鉴定、序列特征分析、系统发育分析以及表达模式研究，而部分寄生蜂功能基因组学的研究体系不完善，关于功能机制的深入解析相对有限（Ye et al.，2024；2025）。因此，亟需建立完善的寄生蜂功能基因组学研究体系，包括基因干扰及基因编辑技术等。

此外，当前的寄生蜂基因组研究主要集中在基因组数据的挖掘与比较分析方面，仅有少量研究涉及精细的比较转录组学分析，而将其他组学数据与基因组数据进行联合研究的尝试相对较少。今后，可以高质量基因组数据为基础，积极整合转录组学、表观基因组学、单细胞组学、蛋白质组学以及微生物组学等多层面、多维度的数据资源，通过开展多层次、多维度的联合研究充分发挥组学大数据分析的优势，从而更全面、深入地揭示寄生蜂复杂生命活动及多样性演化的内在机制。

参 考 文 献（References）

Adams M, McBroome J, Maurer N, Pepper-Tunick E, Saremi NF, Green RE, Vollmers C, Corbett-Detig RB. 2020. One fly-one genome: chromosome-scale genome assembly of a single outbred *Drosophila melanogaster*. Nucleic Acids Research, 48(13): e75

Bai X, Yu KL, Xiong SJ, Chen J, Yang Y, Ye XH, Yao HW, Wang F, Fang Q, Song QS, et al. 2024. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of the white gene in an ectoparasitic wasp, *Habrobracon hebetor*. Pest Management Science, 80(3): 1219−1227

Bensasson D, Zhang DX, Hartl DL, Hewitt GM. 2001. Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses. Trends in Ecology & Evolution, 16(6): 314−321

Blaimer BB, Santos BF, Cruaud A, Gates MW, Kula RR, Mikó I, Rasplus JY, Smith DR, Talamas EJ, Brady SG, et al. 2023. Key innovations and the diversification of Hymenoptera. Nature Communications, 14: 1212

Branstetter MG, Childers AK, Cox-Foster D, Hopper KR, Kapheim KM, Toth AL, Worley KC. 2018. Genomes of the Hymenoptera. Current Opinion in Insect Science, 25: 65−75

Burke GR, Hines HM, Sharanowski BJ. 2021. The presence of ancient core genes reveals endogenization from diverse viral ancestors in parasitoid wasps. Genome Biology and Evolution, 13(7): evab105

Burke GR, Sharanowski BJ. 2024. Parasitoid wasps. Current Biology, 34(10): R483−R488

Burke GR, Simmonds TJ, Sharanowski BJ, Geib SM. 2018. Rapid viral symbiogenesis *via* changes in parasitoid wasp genome architecture. Molecular Biology and Evolution, 35(10): 2463−2474

Burke GR, Walden KKO, Whitfield JB, Robertson HM, Strand MR. 2018. Whole genome sequence of the parasitoid wasp *Microplitis*

demolitor that harbors an endogenous virus mutualist. G3, 8(9): 2875−2880

Cameron SL. 2014. Insect mitochondrial genomics: implications for evolution and phylogeny. Annual Review of Entomology, 59: 95−117

Chen HY, Lahey Z, Talamas EJ, Valerio AA, Popovici OA, Musetti L, Klompen H, Polaszek A, Masner L, Austin AD, et al. 2021. An integrated phylogenetic reassessment of the parasitoid superfamily Platygastroidea (Hymenoptera: Proctotrupomorpha) results in a revised familial classification. Systematic Entomology, 46(4): 1088−1113

Chen LF, Lang K, Bi SD, Luo JP, Liu FL, Ye XH, Xu JD, He K, Li F, Ye GY, et al. 2018. WaspBase: a genomic resource for the interactions among parasitic wasps, insect hosts and plants. Database, 2018: bay081

Chen LF, Lang K, Zhang B, Shi JM, Ye XH, Stanley DW, Fang Q, Ye GY. 2023. iVenomDB: a manually curated database for insect venom proteins. Insect Science, 30(1): 264−266

Cruaud A, Rasplus JY, Zhang JX, Burks R, Delvare G, Fusu L, Gumovsky A, Huber JT, Janšta P, Mitroiu MD, et al. 2024. The Chalcidoidea bush of life: evolutionary history of a massive radiation of minute wasps. Cladistics, 40(1): 34−63

Dalla Benetta E, Antoshechkin I, Yang T, Nguyen HQM, Ferree PM, Akbari OS. 2020. Genome elimination mediated by gene expression from a selfish chromosome. Science Advances, 6(14): eaaz9808

Dennis AB, Ballesteros GI, Robin S, Schrader L, Bast J, Berghöfer J, Beukeboom LW, Belghazi M, Bretaudeau A, Buellesbach J, et al. 2020. Functional insights from the GC-poor genomes of two aphid parasitoids, *Aphidius ervi* and *Lysiphlebus fabarum*. BMC Genomics, 21(1): 376

Drezen JM, Bézier A, Burke GR, Strand MR. 2022. Bracoviruses, ichnoviruses, and virus-like particles from parasitoid wasps retain many features of their virus ancestors. Current Opinion in Insect Science, 49: 93−100

Gao XK, Zhao LK, Zhu XZ, Wang L, Zhang KX, Li DY, Ji JC, Niu L, Luo JY, Cui JJ. 2023. Exposure to flupyradifurone affect health of biocontrol parasitoid *Binodoxys communis* (Hymenoptera: Braconidae) *via* disrupting detoxification metabolism and lipid synthesis. Ecotoxicology and Environmental Safety, 255: 114785

Gauthier J, Boulain H, van Vugt JJFA, Baudry L, Persyn E, Aury JM, Noel B, Bretaudeau A, Legeai F, Warris S, et al. 2021. Chromosomal scale assembly of parasitic wasp genome reveals symbiotic virus colonization. Communications Biology, 4: 104

Geib SM, Liang GH, Murphy TD, Sim SB. 2017. Whole genome sequencing of the braconid parasitoid wasp *Fopius arisanus*, an important biocontrol agent of pest tephritid fruit flies. G3, 7(8): 2407−2411

Gokhman VE. 2009. Karyotypes of parasitic Hymenoptera. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 183

Gu LC, Guo MJ, Wang PZ, Zhao JC, Wu ZW, Wang ZH, Zhang SJ, Yang X, Ma RF, Wang LZ, et al. 2025. Symbiotic bracovirus of a parasite modulate host ecdysis process. Cellular and Molecular Life Sciences, 82(1): 183

Gu QJ, Wu ZW, Zhou YN, Wang ZZ, Huang JH, Shi M, Chen XX. 2021. A serpin (CvT-serpin15) of teratocytes contributes to microbial-resistance in *Plutella xylostella* during *Cotesia vestalis* parasitism. Pest Management Science, 77(10): 4730−4740

Guo YF, Lü JH, Bai CQ, Guo C, Song JZ, Xi JQ. 2024. Transcriptomic analysis of cold stress-response in *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae). Journal of Stored Products Research, 106: 102303

He C, Yang Y, Zhao XX, Li JJ, Cai YT, Peng LJ, Liu YY, Xiong SJ, Mei Y, Yan ZC, et al. 2025. Large-scale genome analyses provide insights into Hymenoptera evolution. Molecular Biology and Evolution, 42(10): msaf221

Hearn J, Gobbo E, Nieves-Aldrey JL, Branca A, Nicholls JA, Koutsovoulos G, Lartillot N, Stone GN, Ronquist F. 2024. Phylogenomic analysis of protein-coding genes resolves complex gall wasp relationships. Systematic Entomology, 49(1): 110−137

Jasso-Martínez JM, Quicke DLJ, Belokobylskij SA, Santos BF, Fernández-Triana JL, Kula RR, Zaldívar-Riverón A. 2022. Mitochondrial phylogenomics and mitogenome organization in the parasitoid wasp family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). BMC Ecology and Evolution, 22(1): 46

Jia HX, Tan SJ, Cai YG, Guo YY, Shen JY, Zhang YQ, Ma HJ, Zhang QZ, Chen JF, Qiao GX, et al. 2024. Low-input PacBio sequencing generates high-quality individual fly genomes and characterizes mutational processes. Nature Communications, 15: 5644

Kamiyama T, Shimada-Niwa Y, Mori H, Tani N, Takemata-Kawabata H, Fujii M, Takasu A, Katayama M, Kuwabara T, Seike K, et al. 2025. Parasitoid wasp venoms degrade *Drosophila* imaginal discs for successful parasitism. Science Advances, 11(5): eadq8771

Kraaijeveld K, Anvar SY, Frank J, Schmitz A, Bast J, Wilbrandt J, Petersen M, Ziesmann T, Niehuis O, de Knijff P, et al. 2016. Decay of sexual trait genes in an asexual parasitoid wasp. Genome Biology and Evolution, 8(12): 3685−3695

Lao SX, Xiong SJ, Fang Q, Ye GY. 2023. Identification and functional analysis of *α*B-crystallins in *Pteromalus puparum*. Frontiers in Physiology, 14: 1214835

Legeai F, Santos BF, Robin S, Bretaudeau A, Dikow RB, Lemaitre C, Jouan V, Ravallec M, Drezen JM, Tagu D, et al. 2020. Genomic architecture of endogenous ichnoviruses reveals distinct evolutionary pathways leading to virus domestication in parasitic wasps. BMC Biology, 18(1): 89

Leobold M, Bézier A, Pichon A, Herniou EA, Volkoff AN, Drezen JM. 2018. The domestication of a large DNA virus by the wasp *Venturia canescens* involves targeted genome reduction through pseudogenization. Genome Biology and Evolution, 10(7): 1745−1764

Li BY, Du ZY, Tian L, Zhang LM, Huang ZH, Wei SJ, Song F, Cai

WZ, Yu YB, Yang HL, et al. 2021. Chromosome-level genome assembly of the aphid parasitoid *Aphidius gifuensis* using Oxford nanopore sequencing and Hi-C technology. Molecular Ecology Resources, 21(3): 941−954

Li BY, Duan YG, Du ZY, Wang X, Liu SL, Feng ZB, Tian L, Song F, Yang HL, Cai WZ, et al. 2024. Natural selection and genetic diversity maintenance in a parasitic wasp during continuous biological control application. Nature Communications, 15: 1379

Li M, Au LYC, Douglah D, Chong A, White BJ, Ferree PM, Akbari OS. 2017. Generation of heritable germline mutations in the jewel wasp *Nasonia vitripennis* using CRISPR/Cas9. Scientific Reports, 7: 901

Lindsey ARI, Kelkar YD, Wu X, Sun D, Martinson EO, Yan ZC, Rugman-Jones PF, Hughes DST, Murali SC, Qu JX, et al. 2018. Comparative genomics of the miniature wasp and pest control agent *Trichogramma pretiosum*. BMC Biology, 16(1): 54

Liu PC, Wang ZY, Qi M, Hu HY. 2024. The chromosome-level genome provides insights into the evolution and adaptation of extreme aggression. Molecular Biology and Evolution, 41(9): msae195

Ma WJ, Pannebakker BA, Li X, Geuverink E, Anvar SY, Veltsos P, Schwander T, van de Zande L, Beukeboom LW. 2021. A single QTL with large effect is associated with female functional virginity in an asexual parasitoid wasp. Molecular Ecology, 30(9): 1979−1992

Ma Y, Guo ZX, Wang LY, Wang BY, Huang TF, Tang BJ, Zhang GR, Zhou Q. 2022. The genome of the rice planthopper egg parasitoid wasps *Anagrus nilaparvatae* casts light on the chemo- and mechanosensation in parasitism. BMC Genomics, 23(1): 541

Mao M, Simmonds TJ, Stouthamer CM, Kehoe TM, Geib SM, Burke GR. 2023. A chromosome scale assembly of the parasitoid wasp *Venturia canescens* provides insight into the process of virus domestication. G3, 13(10): jkad137

Mao M, Strand MR, Burke GR. 2022. The complete genome of *Chelonus insularis* reveals dynamic arrangement of genome components in parasitoid wasps that produce bracoviruses. Journal of Virology, 96(5): e01573−21

Martinson EO, Mrinalini, Kelkar YD, Chang CH, Werren JH. 2017. The evolution of venom by co-option of single-copy genes. Current Biology, 27(13): 2007−2013

Mei Y, Jing D, Tang SY, Chen X, Chen H, Duanmu HN, Cong YY, Chen MY, Ye XH, Zhou H, et al. 2022. InsectBase 2.0: a comprehensive gene resource for insects. Nucleic Acids Research, 50(D1): D1040−D1045

Oeyen JP, Baa-Puyoulet P, Benoit JB, Beukeboom LW, Bornberg-Bauer E, Buttstedt A, Calevro F, Cash EI, Chao H, Charles H, et al. 2020. Sawfly genomes reveal evolutionary acquisitions that fostered the mega-radiation of parasitoid and eusocial Hymenoptera. Genome Biology and Evolution, 12(7): 1099−1188

Pang L, Dong Z, Liu ZG, Feng T, Shi WQ, Lu YQ, Sheng YF, Chen JN, Guan XY, Chen XX, et al. 2023. Larval secretions of parasitoid wasps are new effectors that impair host immune defences. Crop Health, 1(1): 11

Pang L, Fang GQ, Liu ZG, Dong Z, Chen JN, Feng T, Zhang QC, Sheng YF, Lu YQ, Wang Y, et al. 2024. Coordinated molecular and ecological adaptations underlie a highly successful parasitoid. eLife, 13: RP94748

Pannebakker BA, Cook N, van den Heuvel J, van de Zande L, Shuker DM. 2020. Genomics of sex allocation in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis*. BMC Genomics, 21(1): 499

Pennacchio F, Strand MR. 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. Annual Review of Entomology, 51: 233−258

Peters RS, Krogmann L, Mayer C, Donath A, Gunkel S, Meusemann K, Kozlov A, Podsiadlowski L, Petersen M, Lanfear R, et al. 2017. Evolutionary history of the Hymenoptera. Current Biology, 27(7): 1013−1018

Peters RS, Niehuis O, Gunkel S, Bläser M, Mayer C, Podsiadlowski L, Kozlov A, Donath A, van Noort S, Liu SL, et al. 2018. Transcriptome sequence-based phylogeny of chalcidoid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea) reveals a history of rapid radiations, convergence, and evolutionary success. Molecular Phylogenetics and Evolution, 120: 286−296

Poelchau MF, Chen MM, Lin YY, Childers CP. 2018. Navigating the i5k Workspace@NAL: a resource for arthropod genomes. Methods in Molecular Biology, 1757: 557−577

Quicke DLJ. 1997. Parasitic wasps. London: Chapman & Hall, pp. 488

Santos BF, Klopfstein S, Whitfield JB, Sharanowski BJ. 2022. Many evolutionary roads led to virus domestication in ichneumonoid parasitoid wasps. Current Opinion in Insect Science, 50: 100861

Shan S, Song X, Khashaveh A, Wang SN, Lu ZY, Hussain Dhiloo K, Li RJ, Zhang YJ. 2023. A female-biased odorant receptor tuned to the lepidopteran sex pheromone in parasitoid *Microplitis mediator* guiding habitat of host insects. Journal of Advanced Research, 43: 1−12

Shi JM, Jin HX, Wang F, Stanley DW, Wang H, Fang Q, Ye GY. 2022. The larval saliva of an endoparasitic wasp, *Pteromalus puparum*, suppresses host immunity. Journal of Insect Physiology, 141: 104425

Shi M, Tang P, Wang ZZ, Huang JH, Chen XX. 2020. Review of research on parasitoids and their use in biological control in China. Chinese Journal of Applied Entomology, 57(3): 491−548 (in Chinese) [时敏, 唐璞, 王知知, 黄健华, 陈学新. 2020. 中国寄生蜂研究及其在害虫生物防治中的应用. 应用昆虫学报, 57(3): 491−548]

Strand MR. 2014. Teratocytes and their functions in parasitoids. Current Opinion in Insect Science, 6: 68−73

Strand MR, Burke GR. 2014. Polydnaviruses: nature's genetic engineers. Annual Review of Virology, 1(1): 333−354

Strand MR, Burke GR. 2015. Polydnaviruses: from discovery to cur-

rent insights. Virology, 479/480: 393−402

Tang P, Zhu JC, Zheng BY, Wei SJ, Sharkey M, Chen XX, Vogler AP. 2019. Mitochondrial phylogenomics of the Hymenoptera. Molecular Phylogenetics and Evolution, 131: 8−18

Walsh AT, Triant DA, Le Tourneau JJ, Shamimuzzaman M, Elsik CG. 2022. Hymenoptera genome database: new genomes and annotation datasets for improved go enrichment and orthologue analyses. Nucleic Acids Research, 50(D1): 1032−1039

Wang ZQ, Ma XZ, Zhu JC, Zheng BY, Yuan RZ, Lu ZH, Shu XH, Fang Y, Tian SJ, Qu QY, et al. 2023. Chromosome-level genome assembly of *Chouioia cunea* Yang, the parasitic wasp of the fall webworm. Scientific Data, 10: 485

Wang ZZ, Ye XQ, Shi M, Li F, Wang ZH, Zhou YN, Gu QJ, Wu XT, Yin CL, Guo DH, et al. 2018. Parasitic insect-derived miRNAs modulate host development. Nature Communications, 9: 2205

Werren JH, Gadau J, Beukeboom L, Desplan C, Lynch J, Rivers R, Richards S, van de Zande L. 2004. Proposal to sequence the *Nasonia* genome. https://www. genome. gov/Pages/Research/Sequencing/SeqProposals/NasoniaSeq.pdf

Werren JH, Richards S, Desjardins CA, Niehuis O, Gadau J, Colbourne JK, Werren JH, Richards S, Desjardins CA, Niehuis O, et al. 2010. Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species. Science, 327(5963): 343−348

Wu ZW, Wu XT, Wang ZZ, Ye XQ, Pang L, Wang YP, Zhou YN, Chen T, Zhou SC, Wang ZH, et al. 2025. A symbiotic gene stimulates aggressive behavior favoring the survival of parasitized caterpillars. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 122(18): e2422935122

Wu ZW, Yuan RZ, Gu QJ, Wu XT, Gu LC, Ye XQ, Zhou YN, Huang JH, Wang ZZ, Chen XX. 2023. Parasitoid serpins evolve novel functions to manipulate host homeostasis. Molecular Biology and Evolution, 40(12): msad269

Wulff JP, Traverso LM, Latorre-Estivalis JM, Segura DF, Lanzavecchia SB. 2024. Identification of candidate genes associated with host-seeking behavior in the parasitoid wasp *Diachasmimorpha longicaudata*. BMC Genomics, 25(1): 147

Xia SW. 2020. Exploring the potential of genetic improvement of insects: a case study using the haplodiploid parasitoid wasp *Nasonia vitripennis*. PhD thesis. Wageningen: Wageningen University and Research

Xiao JH, Yue Z, Jia LY, Yang XH, Niu LH, Wang Z, Zhang P, Sun BF, He SM, Li Z, et al. 2013. Obligate mutualism within a host drives the extreme specialization of a fig wasp genome. Genome Biology, 14(12): R141

Xing XR, Yan MW, Pang HL, Wu FA, Wang J, Sheng S. 2021. Cytochrome P450s are essential for insecticide tolerance in the endoparasitoid wasp *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae). Insects, 12(7): 651

Xiong SJ, Yu KL, Lin HW, Ye XH, Xiao S, Yang Y, Stanley DW, Song QS, Fang Q, Ye GY. 2024. Regulatory network in heat stress response in parasitoid wasp focusing on *Xap5* heat stress regulator. iScience, 27(1): 108622

Xu HX, Ye XH, Yang YJ, Yang Y, Sun YH, Mei Y, Xiong SJ, He K, Xu L, Fang Q, et al. 2021. Comparative genomics sheds light on the convergent evolution of miniaturized wasps. Molecular Biology and Evolution, 38(12): 5539−5554

Yan ZC, Ye XH, Wang BB, Fang Q, Ye GY. 2017. Research advances on composition, function and evolution of venom proteins in parasitoid wasps. Chinese Journal of Biological Control, 33(1): 1−10 (in Chinese) [严智超, 叶昕海, 王蓓蓓, 方琦, 叶恭银. 2017. 寄生蜂毒液蛋白组成、功能及进化的研究进展. 中国生物防治学报, 33(1): 1−10]

Yang Y. 2022. Comparative genomics of four parasitoid wasps and their body size miniaturization and venom evolution. PhD thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [杨义. 2022. 四种寄生蜂基因组的比较分析及其体形小型化与毒液进化分析. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]

Yang Y, Xiao S, Zhao XX, Sun YH, Fang Q, Fan LJ, Ye GY, Ye XH. 2024. Host and venom evolution in parasitoid wasps: does independently adapting to the same host shape the evolution of the venom gland transcriptome? BMC Biology, 22(1): 174

Yang Y, Ye XH, Dang C, Cao YS, Hong R, Sun YH, Xiao S, Mei Y, Xu L, Fang Q, et al. 2021. Genome of the pincer wasp *Gonatopus flavifemur* reveals unique venom evolution and a dual adaptation to parasitism and predation. BMC Biology, 19(1): 145

Ye XH. 2021. Comparative genomics of parasitoid wasps and parasitism-associated genomics features. PhD thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [叶昕海. 2021. 寄生蜂比较基因组及寄生适应性的基因组特性分析. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]

Ye GY, Fang Q. 2020. Interactions between parasitoid wasps and their host pest immunity and development: discussion of research hotspots and major scientific issues. Bulletin of National Natural Science Foundation of China, 34(4): 447−455 (in Chinese) [叶恭银, 方琦. 2020. 寄生蜂与作物害虫免疫及发育互作: 研究热点与主要科学问题探讨. 中国科学基金, 34(4): 447−455]

Ye XH, He C, Yang Y, Sun YH, Xiong SJ, Chan KC, Si YX, Xiao S, Zhao XX, Lin HW, et al. 2023. Comprehensive isoform-level analysis reveals the contribution of alternative isoforms to venom evolution and repertoire diversity. Genome Research, 33(9): 1554−1567

Ye XH, Xiong SJ, Teng ZW, Yang Y, Wang JL, Yu KL, Wu HZ, Mei Y, Xue C, Yan ZC, et al. 2022b. Genome of the parasitoid wasp *Cotesia chilonis* sheds light on amino acid resource exploitation. BMC Biology, 20(1): 118

Ye XH, Yan ZC, Yang Y, Xiao S, Chen LF, Wang JL, Wang F, Xiong SJ, Mei Y, Wang F, et al. 2020a. A chromosome-level genome assembly of the parasitoid wasp *Pteromalus puparum*. Molecular Ecology Resources, 20(5): 1384−1402

Ye XH, Yang Y, Fang Q, Ye GY. 2025. Genomics of insect natural

enemies in agroecosystems. Current Opinion in Insect Science, 68: 101298

Ye XH, Yang Y, Tian ZY, Xu L, Yu KL, Xiao S, Yin CL, Xiong SJ, Fang Q, He C, et al. 2020b. A high-quality *de novo* genome assembly from a single parasitoid wasp. bioRxiv, 200725

Ye XH, Yang Y, Zhao C, Xiao S, Sun YH, He C, Xiong SJ, Zhao XX, Zhang B, Lin HW, et al. 2022a. Genomic signatures associated with maintenance of genome stability and venom turnover in two parasitoid wasps. Nature Communications, 13: 6417

Ye XH, Yang Y, Zhao XX, Fang Q, Ye GY. 2024. The state of parasitoid wasp genomics. Trends in Parasitology, 40(10): 914−929

Yin CL, Li MZ, Hu J, Lang K, Chen QM, Liu JD, Guo DH, He K, Dong YP, Luo JP, et al. 2018. The genomic features of parasitism, polyembryony and immune evasion in the endoparasitic wasp *Macrocentrus cingulum*. BMC Genomics, 19(1): 420

Yin CL, Ye XH, Chen MY, Mei Y, Xiao HM, Li F. 2019. Evolution analysis of cytochrome P450 gene family in parasitoid wasps. Chinese Journal of Biological Control, 35(3): 335−342 (in Chinese) [尹传林, 叶昕海, 陈梦瑶, 梅洋, 肖花美, 李飞. 2019. 寄生蜂细胞色素P450基因家族进化分析. 中国生物防治学报, 35(3): 335−342]

Zhang B, Chen LF, Xiao S, Dang C, Wang F, Fang Q, Ye XH, Stanley DW, Ye GY. 2024. iSalivaomicDB: a comprehensive saliva omics database for insects. Insect Science, 31(6): 1998−2001

Zhang JX, Lindsey ARI, Peters RS, Heraty JM, Hopper KR, Werren JH, Martinson EO, Woolley JB, Yoder MJ, Krogmann L. 2020. Conflicting signal in transcriptomic markers leads to a poorly resolved backbone phylogeny of chalcidoid wasps. Systematic Entomology, 45(4): 783−802

Zhang X, Du WM, Zhang JJ, Zou Z, Ruan CC. 2020. High-throughput profiling of diapause regulated genes from *Trichogramma dendrolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). BMC Genomics, 21(1): 864

Zhang YM, Bossert S, Spasojevic T. 2025. Evolving perspectives in Hymenoptera systematics: bridging fossils and genomes across time. Systematic Entomology, 50(1): 1−31

Zhao XX, Liu YY, Yuan B, Cao ZC, Yang Y, He C, Chan KC, Xiao S, Lin HW, Fang Q, et al. 2025. Genomic signatures associated with the evolutionary loss of egg yolk in parasitoid wasps. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 122(16): e2422292122

Zheng BY, Han YY, Yuan RZ, Liu JX, van Achterberg C, Tang P, Chen XX. 2022. Comparative mitochondrial genomics of 104 Darwin wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) and its implication for phylogeny. Insects, 13(2): 124

Zhou YH, Wang Y, Xiong X, Appel AG, Zhang C, Wang X. 2022. Profiles of telomeric repeats in insecta reveal diverse forms of telomeric motifs in hymenopterans. Life Science Alliance, 5(7): e202101163

Zhu JC, Xiao H, Tang P, Li XF, Li XK, Zhu CD, Wu Q, Xiao JH, van Achterberg C, Huang DW, et al. 2023. Evolutionary timescale of chalcidoid wasps inferred from over one hundred mitochondrial genomes. Zoological Research, 44(3): 467−482

Zhu XY, Yang Y, Li QY, Li J, Du L, Zhou YH, Jin HB, Song LW, Chen Q, Ren BZ. 2024. An expanded odorant-binding protein mediates host cue detection in the parasitic wasp *Baryscapus dioryctriae* basis of the chromosome-level genome assembly analysis. BMC Biology, 22(1): 196

（责任编辑：张俊芳）