

白纹雏蝗卵胚胎发育阶段划分与滞育解除

马志宁^{1,3} 王颖¹ 张蓉¹ 朱猛蒙¹ 黄文广² 罗晓玲² 贾彦霞³ 魏淑花^{1*}

(1. 宁夏农林科学院植物保护研究所, 银川 750002; 2. 宁夏草原工作站, 银川 750011; 3. 宁夏大学农学院, 银川 750021)

摘要: 为明确白纹雏蝗 *Chorthippus albonemus* 卵胚胎发育情况和滞育解除条件, 将白纹雏蝗卵经 3℃ 和 8℃ 低温处理后, 观察其不同发育阶段的形态特征并分析其滞育解除条件。结果表明, 根据胚胎形态特征, 自发育期开始, 白纹雏蝗卵胚胎发育可划分为 12 个阶段, 其中, 胚胎发育 1~6 d 时处于发育期和原头期, 共 4 个阶段; 发育 7~12 d 时处于胚转期和显节期, 共 5 个阶段; 发育 13~16 d 时处于显节期和胚熟期, 共 3 个阶段。白纹雏蝗卵在自然条件下当年入冬后 11 月有 81.67% 的卵滞育, 翌年 3 月卵孵化率为 34.42%, 显著高于 11 月 (18.33%) 和 12 月 (18.67%) 的卵孵化率, 翌年 3 月的孵化期为 28 d, 显著低于 11 月 (86 d) 和 12 月 (50 d) 的孵化期 ($P < 0.05$)。在不同低温处理下, 3℃ 处理 30 d 后的卵孵化率为 32.64%, 显著高于 8℃ 处理 30 d (25.00%) 的孵化率 ($P < 0.05$); 低温 8℃ 处理 90 d 后的卵孵化率为 55 d, 孵化率最高为 70.83%, 显著高于低温 3℃ 处理 90 d (52.78%) 的卵孵化率 ($P < 0.05$)。说明白纹雏蝗卵滞育解除所需的最佳温度在不同时期存在差异, 卵经 1 个低温期后, 当环境温度达到发育起点温度 55 d 后可达孵化高发期。

关键词: 白纹雏蝗; 卵; 胚胎发育; 滞育; 滞育解除

Division of the embryonic developmental stages and diapause termination in the grasshopper *Chorthippus albonemus* eggs

Ma Zhining^{1,3} Wang Ying¹ Zhang Rong¹ Zhu Mengmeng¹ Huang Wenguang² Luo Xiaoling² Jia Yanxia³ Wei Shuhua^{1*}

(1. Institute of Plant Protection, Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Yinchuan 750002, Ningxia Hui Autonomous Region, China; 2. Grassland Workstation of Ningxia, Yinchuan 750011, Ningxia Hui Autonomous Region, China; 3. School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia Hui Autonomous Region, China)

Abstract: In order to clarify the embryonic development and the conditions for diapause termination of the eggs of grasshopper *Chorthippus albonemus*, the eggs were treated at 3℃ and 8℃ and their morphological characteristics were observed at different developmental stages and the conditions for diapause termination were analyzed. The results showed that the embryonic development of *C. albonemus* eggs could be divided into 12 stages from the beginning of the developmental period according to the morphological characteristics of embryos: Days 1–6 belonged to the developmental phase and primordial phase, including four stages; Days 7–12, the embryo transition stage and node stage, including five stages; Days 13–16, the stage of node development and embryo maturation, including three stages. Under natural conditions, 81.67% of *C. albonemus* eggs underwent diapause in November after the winter of the year, and the egg hatching rate in March of the following year was 34.42%, significantly higher than that in November (18.33%) and December (18.67%) of the year ($P < 0.05$). The incubation period lasted

基金项目: 国家自然科学基金(31760705), 农业高质量发展和生态保护科技创新示范课题(NGSB-2021-14-05), 宁夏农林科学院对外科技合作专项(DW-X-2021002)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: weishuhua666@163.com

收稿日期: 2022-02-22

for 28 days in March, significantly shorter than that in November (86 d) and December (50 d) ($P<0.05$). Under low temperatures, the hatching rate of eggs treated at 3℃ for 30 days was 32.64%, which was significantly higher than that of eggs treated at 8℃ for 30 days (25.00%). The incubation period of eggs treated at 8℃ for 90 days was 55 d, and the highest hatching rate was 70.83%, which was significantly higher than that of eggs treated at 3℃ for 90 days (52.78%). The results indicated that the optimal temperature for diapause termination of *C. albonemus* eggs was different at different stages, and the hatching peak was reached at 55 days when the environmental temperature of eggs reached the lower threshold for development after a low-temperature period.

Key words: *Chorthippus albonemus*; egg; embryo development; diapause; diapause termination

长期以来,由于受全球气候变暖等自然因素影响,加之工业化、农业产业化发展,开垦草原和过度放牧等不合理的利用模式严重破坏了草原,使其不断退化,生态持续恶化,使草地生态环境发生巨变,导致草原蝗虫连续大面积暴发为害,呈逐年加剧之势。白纹雏蝗 *Chorthippus albonemus* 作为宁夏回族自治区(简称宁夏)典型草原上的优势种,其1年有2个发生高峰期,对宁夏草原为害极大,2010—2011年在宁夏盐池、同心、固原和海原等地的典型草原区暴发,受灾草场面积达63.52万 hm^2 ,占草场总面积的26.03%(魏淑花等,2014),目前对白纹雏蝗卵胚胎发育及滞育解除条件研究较少,从而无法实现对其进行有效的监测预报和及时防控。

昆虫早在3.8亿年前就在地球上出现(Whalley & Jarzembowski, 1981)。随着自然环境的逐步变化,昆虫为适应环境出现了变态和滞育等特性,从而使得昆虫的种群增多,成为地球上最丰富的物种(钦俊德, 1985)。昆虫属于变温动物,其生命活动受自然环境条件的制约,正常生活会受到极端高温或低温的影响,会威胁到昆虫种群及个体的生命延续。漫长的进化会促使昆虫对环境条件不断适应,环境对昆虫种群和个体的选择最终形成了昆虫滞育的特性。目前白纹雏蝗1年发生几代未知,1年可能发生1次或2次至多次的生命周期,卵滞育则是形成这种现象的主要原因(Ingrisch, 1984)。Yamashita et al. (1981)表明昆虫在不利于其生长环境到来之前都会被诱导滞育,形成对不良环境自我保护的一种防御机制。诱导昆虫进入滞育的因素有光周期、温度等,这些因子影响昆虫胚胎发育和滞育(张俊杰等, 2018),其中蝗虫滞育最主要的因素为温度。刘世大和朱道弘(2005)研究表明中华稻蝗 *Oxya chinensis* 经低温处理10 d后其孵化率无明显影响,低温处理20 d孵化率仅为38%左右,消除大部分卵滞育需40 d以上。Ando(2008)研究报道,低温处理10 d有大多

数卵未消除滞育,如果低温处理时间不足,其滞育强度会恢复。而滞育的产生、维持及消除与环境因子之间的相互关系一直是研究的热点。

在昆虫胚胎发育过程中有长胚胎、中胚胎和短胚胎3种类型(刘世大和朱道弘, 2005)。其中蝗虫类昆虫的胚胎属短胚胎发育,在短胚胎昆虫中,囊胚期只决定胚胎前部的部分体节,大部分体节是随着胚胎伸长而逐渐形成的。目前对多数蝗虫胚胎发育过程都有详细的研究(钦俊德, 1958;何正波等, 2011)。其中,除了对蝗卵胚胎发育形态描述与阶段划分之外,还在胚胎发育过程中的生理生化物质、神经分化、基因表达和蛋白质合成调控等方面进行了相关研究(Wang & Kang, 2005; Qi et al., 2007)。如赵娜等(2021)研究表明西伯利亚蝗指名亚种 *Gomphocerus sibiricus sibiricus* 卵在发育过程中各发育阶段血蓝蛋白基因均有表达,并具有阶段特异性;韩海斌等(2021)对牧草优势寄生性天敌伞裙追寄蝇 *Exorista civilis* 滞育的相关蛋白进行研究,表明物质代谢在伞裙追寄蝇滞育过程中起着重要作用。目前,对白纹雏蝗的研究主要集中在生物学、生态学特性及不同处理下蝗虫体内抗逆物质的变化(魏淑花等, 2014; 2021)等方面,但对其胚胎发育及滞育解除研究目前尚未见报道,全球气候变暖加大了蝗虫发生期的不确定性,致使其预测预报难度加大。为解决这一问题,本研究对白纹雏蝗卵胚胎发育阶段进行观察划分,并经2种不同低温处理后明确其滞育特性和解除条件,以期找出越冬虫卵从产入土中至孵化期间变化的规律,从而为今后蝗虫防治提供参考依据。

1 材料及方法

1.1 材料

供试昆虫:将2020年7月在宁夏中卫市香山荒漠草原区采集的白纹雏蝗雌雄成虫,罩在宁夏农林科学院植物保护研究所盐池县大水坑镇东自然村核

心试验区(106.97° E, 37.40° N)大小为长1 m×宽1 m×高1.15 m的养虫笼中饲养,每笼内罩雌雄成虫各100头,交配后待雌成虫产卵后收集卵囊,装在盛有厚3 cm田间土壤的养虫盒内带回试验室备用。

试剂及仪器:Bouin氏固定液,武汉卡诺斯科技有限公司;其他试剂均为国产分析纯。三洋MLR-352H植物培养箱,日本Panasonic公司;Leica S8APO体式显微镜,德国徕卡显微系统有限公司。

1.2 方法

1.2.1 白纹雏蝗卵的胚胎发育观察

将从田间收集回的卵囊在低温3℃、相对湿度30%的培养箱处理60~70 d后,分别置于直径8 cm×高12 cm的养虫盒中,盒内盛2/3体积的田间土壤并拍实,每盒1粒卵囊,置于25℃、相对湿度30%的培养箱中培养,分别8:00和20:00时间段观察蝗卵的发育特征。

选取10~15粒健康饱满的卵粒,将卵粒分散洗净,放在滤纸上进行干燥。用70℃的Bouin氏固定液固定24 h,固定结束后使用70%的酒精清洗3次。在酒精中加入饱和碳酸锂水溶液有助于清除卵粒的黄化现象。将蝗卵置于10%次氯酸钠溶液中溶解卵的外壳,处理约2~5 min。待卵膜透明、卵内胚胎的位置和外形清晰显现,使用75%生理盐水清洗。将卵粒置于载玻片上,放在显微镜下进行解剖观察,拍摄胚胎正面观、背面观及其后足附肢,并观察记录胚胎在卵中的位置和发育特点,共观察64粒卵囊,观察期为30 d。

1.2.2 田间自然低温对白纹雏蝗卵滞育的消除

于2020年入冬后11月、12月和翌年1月、3月共4次分别从宁夏吴忠市孙家滩收集白纹雏蝗卵囊并放置装有厚3 cm田间土壤的养虫盒中,置于温度25℃、光周期L 14 h:D 10 h、相对湿度30%的培养箱内进行培养孵化,每日观察记录孵化情况,于每天8:00和20:00分别观察记录每盒中卵的孵化出土情况,统计其孵化期和孵化率。每盒1个卵囊,每处理5个卵囊。

1.2.3 低温对白纹雏蝗卵滞育的消除

将从盐池县大水坑镇东自然村核心区田间收集回的白纹雏蝗卵囊分别转移至发育起点温度以下8℃和3℃的培养箱进行低温处理,处理30、40、60、90和120 d后,转移至温度25℃、相对湿度30%、光周期L 14 h:D 10 h的培养箱继续培养,每天8:00和20:00分别观察记录每盒中白纹雏蝗卵的孵化出土情况,统计其孵化期和孵化率。每盒1粒卵囊,每处理5粒卵囊。

1.3 数据分析

试验数据采用DPS18.10软件进行统计分析,对相同低温处理不同时间的孵化期和孵化率进行单因素方差分析,采用Duncan氏新复极差法进行差异显著性检验;不同低温处理下孵化期和孵化率之间采用Mann-Whitney U Test进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 白纹雏蝗卵胚胎发育进程

白纹雏蝗卵囊大小约为5.0 mm×10.0 mm,在卵囊中有17~23粒卵,平均18粒卵,卵粒并列抱团;蝗卵外部呈现棕色,长椭圆形,长轴长3.83 mm,短轴长1.04 mm。通过观察胚胎各时期的形态、分节、在卵中的位置和附肢的变化等,根据每个时期不同的特征将白纹雏蝗胚胎发育划分为发育期、原头期、显节期、胚转期和胚熟期5个时期共12个阶段。

蝗卵发育第1~6天,大多数蝗卵处于发育期及原头期2个时期,共划分为4个阶段。

I阶段:自蝗卵转至25℃培养箱开始,发育第1天,经处理后解剖观察,只见由细胞形成的微小白粒;在卵的后端(卵的后端较尖)占据多数,此时胚胎正在形成之中(图1-A)。

II阶段:发育第2天至第3天上午,原头和原躯干已初步形成,前者丰满扁长,后者狭长,其长度近为前者的2倍且与前者形成近直角;此时胚胎背部靠近卵的表面,且延着蝗卵的表面进行延伸,并在胚胎周围观察到许多微小白粒(图1-B)。

III阶段:发育第3天下午至第4天下午,胚胎已清晰可见为原头、原颚、胸、腹4部分,整体细长,分节现象不明显。原头靠近卵的后端且已延伸至蝗卵一半的长度;胚胎中间部分向内轻微凹陷;胚胎继续会向卵前端(卵的前端钝圆)轻微移动,整体处于蝗卵的后端(图1-C)。

IV阶段:发育第5天早上至第6天早上,胚胎继续朝卵前端方向缓慢移动,上唇和触角初步显现;出现触角芽附肢、前足芽、中足芽和后足芽,胚胎出现较为明显的分节现象。原颚和胸部的附肢继续生长,腹部前端已逐步开始分节,此时胚胎外形细长(图1-D)。

蝗卵发育第7~12天时,多数蝗卵处于显节期及胚转期2个时期,共划分为5个阶段。

V阶段:发育第6天下午至第7天早上,触角、胸部、足的附肢继续生长,内凹明显;原颚的附肢遮蔽原口,分节明显(3节),胸部分节且附肢继续生长;后足附肢明前大于中足和前足,但未见明显分节;胸部

较长,腹部也已开始分节并显出分节(11节)(图1-E)。

VI阶段:发育第7天下午至第8天下午,各部分体节宽度增加,原头上唇底边内凹明显,上颚遮蔽大部分原口;胸部附肢继续生长,并且胚胎有向后端伸长的趋势;后足间距缩小,出现不明显的分节(图1-F)。

VII阶段:发育第9天早上至第10天早上,胚胎向卵后端移动,原头上唇底边内凹明显;上颚成块状,下颚出现颚须,上颚在原头逐步变大,复眼显于头部两侧;胸部分节明显,附肢继续生长;后足出现部分分节;此时形态发育已初步完整,准备开始胚转(图1-G)。

VIII阶段:发育第10天下午至第11天早上,胚转开始,上颚在原头上的地位明显扩大,复眼位于头部两侧,并伴有红色细条出现(图1-H)。

IX阶段:发育第11天下午至第12天,胚转完成,此时胚胎腹部近卵的后端,向卵前端继续移动伸长,复眼红色色素增加,在膜外也能清楚的看到;此时胚胎的

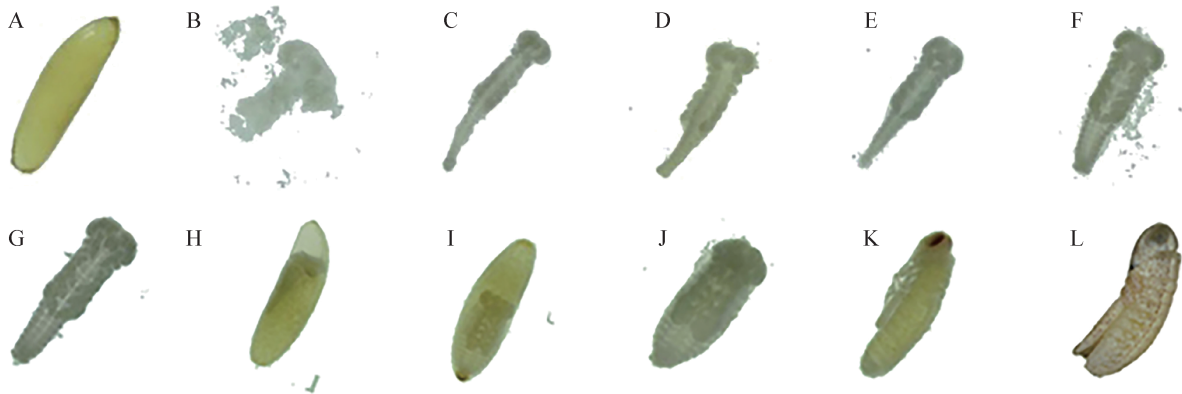
形态已发生了较大变化,胸部附肢继续生长(图1-I)。

蝗卵发育第13~16天时,蝗卵处于显节期及胚熟期2个时期,共划分为3个阶段。

X阶段:发育第13天,胚胎继续向卵前端移动,此时胚胎各形态已发育完成,下唇被上唇遮蔽,触角延长,胸部分节明显,附肢继续伸长,腹部颜色加深且出现尾须与生殖器(图1-J)。

XI阶段:发育第14天至第15天早上,胚胎已充满整个卵囊。卵中的卵黄消失,此时胚胎背合已完成,并形成分节较为明显的背板;复眼的棕色面积增加;上颚内侧变厚,下唇须延长;胸部各附肢生长完成,足末端的爪已形成;腹部各腹板、背板和侧板均可明显区分;胚胎整体颜色呈淡黄色(图1-K)。

XII阶段:发育第16天,胚胎已完全发育成熟,身体各部位表面的色素增加,颜色加深,等待孵化并蜕皮(图1-L)。



A~L 分别代表胚胎发育的 I~XII 个阶段。A~L represent I~XII stages of embryonic development, respectively.

图1 白纹雏蝗卵的胚胎发育阶段

Fig. 1 Embryonic developmental stages of *Chorthippus albonemus* eggs

2.2 田间自然低温条件下白纹雏蝗卵的孵化情况

将田间采集的白纹雏蝗卵囊直接放在温度 25℃ 下培养,统计不同采集时间的卵孵化期和孵化率,结果显示,4 个不同采集时间的蝗卵都有一定程度的孵化。入冬后 11 月至翌年 3 月卵的孵化期逐渐缩短,在 3 月的孵化期为 28 d,显著低于在 11 月(86 d)和 12 月(50 d)的孵化期($P < 0.05$;图 2-A)。白纹雏蝗卵在田间经历自然低温后,在 3 月的卵孵化率升至最高,达 34.42%,显著高于 11 月(18.33%)和 12 月(18.67%)的卵孵化率($P < 0.05$;图 2-B),说明白纹雏蝗卵存在滞育现象,11 月和 12 月的滞育率分别达到 81.67% 和 81.33%,在自然条件下滞育解除需要一定低温处理时间。

2.3 不同低温对白纹雏蝗卵滞育的消除

白纹雏蝗卵经低温 3℃ 处理 30 d 的孵化期最长

为 52 d,与低温 3℃ 处理 90 d 之间无显著差异,但显著高于其他 2 个处理的孵化期(图 3-A);低温 3℃ 处理 30~90 d 时卵孵化率逐渐上升,低温 3℃ 处理 90 d 时卵孵化率最高为 52.78%,与低温 3℃ 处理 60 d 的卵孵化率(44.13%)无显著差异,但显著高于 30 d(32.64%)与 40 d(33.15%)时的卵孵化率($P < 0.05$;图 3-B)。说明低温 3℃ 对白纹雏蝗卵的滞育具有消除作用,在处理 60~90 d 这段时间消除作用最明显。

白纹雏蝗卵经低温 8℃ 处理 60 d 的孵化期最短为 20 d,显著低于低温 8℃ 处理 30 d(53 d)、40 d(40 d)与 90 d(55 d)处理时的孵化期($P < 0.05$;图 3-A);低温 8℃ 处理 90 d 时卵孵化率最高为 70.83%,显著高于处理 30 d(25.00%)、40 d(34.72%)和 60 d(48.60%)的卵孵化率(图 3-B)。说明低温 8℃ 处理 60~90 d 对白纹雏蝗卵的滞育有明显消除作用。

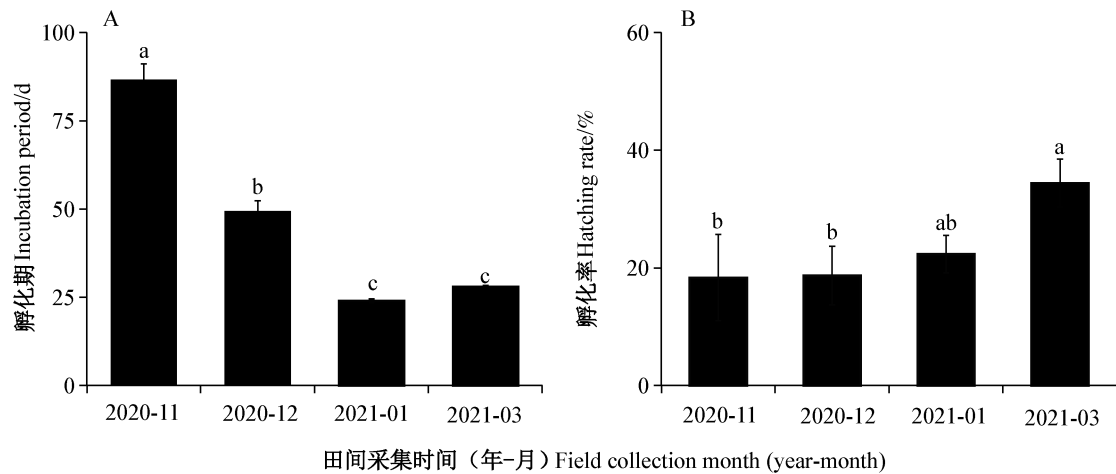


图2 田间自然产卵不同采集时间白纹雏蝗卵的孵化期(A)及孵化率(B)

Fig. 2 Incubation periods (A) and hatching rates (B) of *Chorthippus albonemus* eggs collected at different time points in the field
图中数据为平均数±标准误。不同小写字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验差异显著 ($P < 0.05$)。Data are means ± SE.
Different lowercase letters indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P < 0.05$).

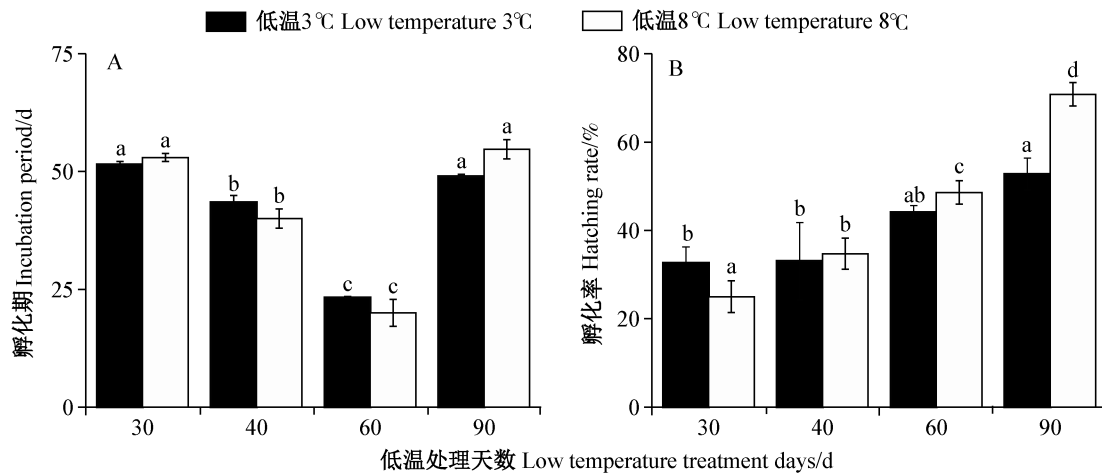


图3 低温不同处理天数白纹雏蝗卵的孵化期(A)及孵化率(B)

Fig. 3 Incubation periods (A) and hatching rates (B) of *Chorthippus albonemus* eggs treated at low temperature for different days
图中数据为平均数±标准误。不同小写字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验差异显著 ($P < 0.05$)。Data are mean ± SE.
Different lowercase letters indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P < 0.05$).

2.4 不同低温处理对白纹雏蝗卵滞育消除的影响

白纹雏蝗卵经3℃处理40、60 d的孵化率和孵化期与8℃处理间均无显著差异,低温3℃处理30 d时孵化期为52 d,与低温8℃处理30 d(53 d)无显著差异,低温3℃处理30 d的卵孵化率为32.64%,显著高于低温8℃处理30 d(25.00%)的卵孵化率(图4-A~B)。表明在白纹雏蝗卵孵化初期3℃低温处理更有利于其滞育的解除。

低温3℃处理90 d的孵化期为48 d,显著低于低温8℃处理90 d(55 d)的孵化期,但低温3℃处理90 d的卵孵化率52.78%,显著低于低温8℃处理90 d的卵孵化率70.83% ($P < 0.05$),表明低温8℃处理90 d更利于其滞育的解除(图4-A~B)。表明白纹雏蝗卵消除滞育的最佳温度不是恒定的,而是在滞育解除

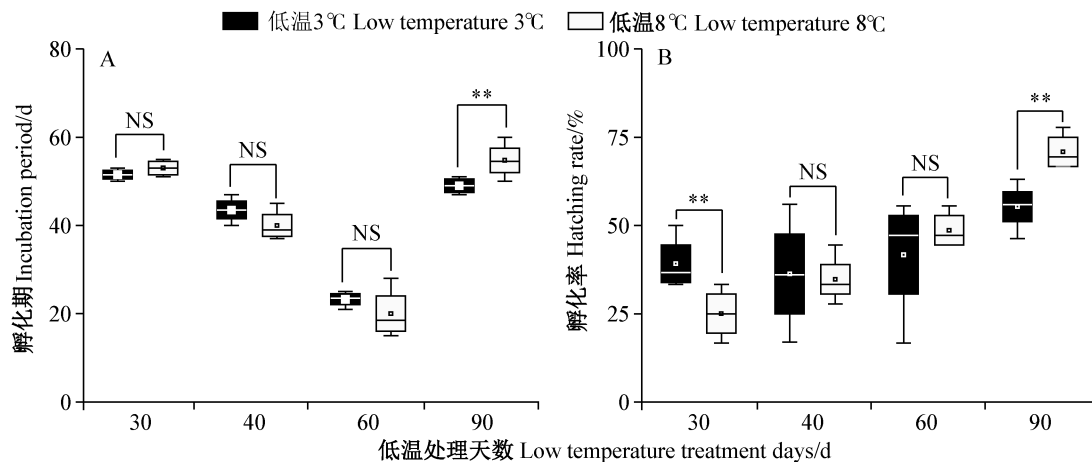
过程中逐渐变化的。

3 讨论

胚胎是动物整个发育历程的最早期,绝大多数器官和组织都是在该时期发育形成的。很多学者都致力于把动物胚胎作为模型研究动物早期胚胎发育过程,因此有关昆虫胚胎的研究也应运而生。就昆虫而言,其胚胎在卵内发育,位于卵黄膜里,形体小且脆弱,取样过程中很容易破坏胚胎的完整性。本研究在固定、去黄、溶解以及解剖胚胎过程中,参考陈伟等(2005)分离胚胎的方法,并结合其不足点做了改进。转入饱和碳酸锂溶液中能够有效减轻蝗卵因固定而出现黄化的现象,解剖时会避免颜色影响,使胚胎以外的残留物更容易清理,更便于后期观

察。崔双双和朱道弘(2011)报道了铁岭、长沙和儋州中华稻蝗种群卵滞育发生的胚胎发育阶段;任金龙等(2015)研究了意大利星利蝗 *Calliptamus italicus* 卵滞育发生的胚胎阶段;闫蒙云等(2018)报道了西伯利亚蝗卵滞育期的胚胎发育阶段。因蝗虫种类不同,其胚胎发育过程的划分阶段也不一致。本试验将白纹雏蝗卵在25℃恒温条件下培养,将其胚胎发育划分为发育期、原头期、胚转期、显节期和胚熟期5个时期,共12个阶段。因滞育导致同一时间蝗卵胚胎发育不整齐,试验结果将以蝗卵发育形态占

据多数作为某一阶段的划分依据,可为后续研究白纹雏蝗卵胚胎发育的持续时间和胚胎滞育发生阶段奠定基础。魏淑花等(2021)报道了白纹雏蝗1年有2个孵化高发期,不同高发期白纹雏蝗卵的胚胎滞育阶段是否存在差异及胚胎发育持续时间长短还需探索。明确白纹雏蝗卵的胚胎发育规律及卵滞育的相互关系,有利于增加对其滞育特性的理解,这不仅为阐明蝗卵的抗寒及滞育机制提供了科学依据,而且对提高白纹雏蝗的防治效率也具有重要意义。



图中上下边缘数据为最大值、最小值;箱子上下底为上下四分位数;箱子中间一条线为中位数;箱子内的点为异常值。
The upper and lower edges indicate the maximum and minimum values, respectively; the upper and lower quartiles of the box are the upper and lower quartiles; the middle line of the box is the median, and the points inside the box are outliers.

图4 不同低温处理白纹雏蝗卵的孵化期(A)和孵化率(B)

Fig. 4 Incubation periods (A) and hatching rates (B) of *Chorthippus albonemus* eggs treated at different low temperatures

**表示经 Mann-Whitney U Test 法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。 ** indicates significant difference at $P<0.05$ level by Mann-Whitney U Test.

昆虫进入滞育到滞育解除的过程,通常称为滞育发育(Mee, 1986),滞育总共分为诱导、维持和终止3个生理过程(Tauber et al., 1987)。许多昆虫滞育发育与温度有关,通常发育起点温度以下的低温有利于滞育发育的快速进行(Wang et al., 2010), Ando(2008)证实将飞蝗滞育卵经低温处理后能使卵滞育得到消除。本试验结果表明,低温8℃与3℃处理都能明显消除白纹雏蝗卵滞育,适温后能快速孵化。8℃处理90 d有70.83%卵的滞育基本得到消除,孵化期为55 d,低温3℃处理30 d时蝗卵孵化率为32.64%,显著高于低温8℃处理30 d时的卵孵化率为25%,2个温度下孵化期无显著差异,分别为52 d和53 d,表明低温处理30 d时3℃比8℃更能促进滞育解除。这与崔双双和朱道宏(2011)报道的汉川和长安中华稻蝗种群卵于发育起点温度以下的4℃保存1月左右可解除部分卵滞育的结论一致。

本研究结果还显示,在不同低温处理下消除滞育所需的时间不一样,也证实了Seiji(1992)所提出的昆虫滞育解除所需的最佳温度不是恒定的,而是在滞育解除过程中逐渐变化的结论。不同低温处理消除滞育所需时间参差不齐,可能是由于蝗卵在低温处理期间胚胎发育并未停止,而是在缓慢发育,从本试验对白纹雏蝗卵胚胎发育的研究来看,即使在同一温度处理下,滞育发育也在以不同的速率进行。胚胎滞育是由亲代所受光周期和环境温度决定的,滞育卵发育时间的长短取决于滞育发生的胚胎发育阶段,并且在不同蝗虫种群中差异很大。发生在温暖地区的蝗虫往往在胚胎发育的早期阶段滞育,在消除滞育后需要较长的孵化期;而发生在寒冷地区的蝗虫则在胚胎发育的晚期阶段滞育,消除滞育后短时间即可孵化(Dingle & Mousseau, 1994)。所以推测在蝗虫产卵入土之后,其卵的孵化受土壤环境因

子影响,包括土壤温湿度及土壤结构等因子,但作用机理后续还需进一步研究探索。

参 考 文 献 (References)

- Ando Y. 2008. Egg diapause and water absorption in the false melon beetle, *Atrachya menetriesi* Faldermann (Coleoptera: Chrysomelidae). *Applied Entomology & Zoology*, 7(3): 142–154
- Chen W, Chen WZ, Wu WJ, Zhang ZF. 2005. Embryonic development of *Fruhstorferiola tonkinensis* (Orthoptera: Catantopidae). *Journal of South China Agricultural University*, 26(4): 30–33 (in Chinese) [陈伟, 陈伟洲, 吴伟坚, 张振飞. 2005. 越北腹露蝗胚胎发育的研究. 华南农业大学学报, 26(4): 30–33]
- Cui SS, Zhu DH. 2011. Embryonic development and the stages of diapause incidence in the Chinese rice grasshopper, *Oxya chinensis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(4): 845–853 (in Chinese) [崔双双, 朱道弘. 2011. 中华稻蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段. 应用昆虫学报, 48(4): 845–853]
- Dingle H, Mousseau TA. 1994. Geographic variation in embryonic development time and stage of diapause in a grasshopper. *Oecologia*, 97(2): 179–185
- Han HB, Jiang S, Lin KJ, Xu LB, Zhang B, Liu CZ, Liu AP, Gao SJ. 2021. Proteomic analysis of diapause proteins in the dominant parasitoid tachinid fly *Exorista civilis*. *Journal of Plant Protection*, 48(6): 172–178 (in Chinese) [韩海斌, 姜珊, 林克剑, 徐林波, 张博, 刘长仲, 刘爱萍, 高书晶. 2021. 牧草优势寄生性天敌伞裙追寄蝇滞育相关蛋白分析. 植物保护学报, 48(6): 1359–1369]
- He ZB, Li YJ, Chen B. 2011. Segmentation process during embryogenesis in *Locusta migratoria manilensis* (Orthoptera, Acrididae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(1): 50–55 (in Chinese) [何正波, 李廷景, 陈斌. 2011. 东亚飞蝗胚胎体节的形成过程. 昆虫学报, 54(1): 50–55]
- Ingrisch S. 1984. The influence of environmental factors on dormancy and duration of egg development in *Metrioptera roeseli* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Oecologia*, 61(2): 254–258
- Liu SD, Zhu DH. 2005. Termination and reversibility of diapause in the egg of *Oxya chinensis*. *Journal of Central South Forestry University*, 25(2): 74–77 (in Chinese) [刘世大, 朱道弘. 2005. 中华稻蝗卵滞育的消除及滞育强度的可逆性. 中南林学院学报, 25(2): 74–77]
- Mee JE. 1986. Pattern formation in fragmented eggs of the short germ insect *Schistocerca gregaria*. *Roux's Archives of Developmental Biology the Official Organ of the Edbo*, 195(8): 506
- Qi XL, Wang XH, Xu HF, Kang L. 2007. Influence of soil moisture on egg cold hardiness in the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae). *Physiological Entomology*, 32(3): 219–224
- Qin JD. 1958. Studies on the locust egg, III: dehydration and desiccation tolerance of eggs of *Locusta migratoria manilensis*. (Orthoptera, Acrididae). *Acta Entomologica Sinica*, (3): 207–225 (in Chinese) [钦俊德. 1958. 蝗卵的研究. III: 东亚飞蝗卵的失水和耐干能力. 昆虫学报, (3): 207–225]
- Qin JD. 1985. The relationship between insects and plants. *Bulletin of Biology*, 20(10): 18–20 (in Chinese) [钦俊德. 1985. 昆虫与植物的关系. 生物学通报, 20(10): 18–20]
- Ren JL, Zhao L, Ge J. 2015. Embryonic development of diapausing eggs in *Calliptamus italicus* (L.) (Orthoptera: Catantopidae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(11): 1201–1212 (in Chinese) [任金龙, 赵莉, 葛婧. 2015. 意大利蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段. 昆虫学报, 58(11): 1201–1212]
- Seiji T. 1992. The significance of embryonic diapause in a Japanese strain of the migratory locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera, Acrididae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 60(3): 503–520
- Tauber M, Tauber CA, Masaki SO. 1987. Seasonal adaptation of insects. *Journal of Animal Ecology*, 56(1): 374–375
- Wang HS, Kang L. 2005. Effect of cooling rates on the cold hardiness and cryoprotectant profiles of locust eggs. *Cryobiology*, 51(2): 220–229
- Wang XH, Qi XL, Kang L. 2010. Geographic differences on accumulation of sugars and polyols in locust eggs in response to cold acclimation. *Journal of Insect Physiology*, 56(8): 966–970
- Wei SH, Wu XZ, Wang Y, Ma ZN, Gao LY, Huang WG, Zhang R. 2021. Cold resistance, high temperature tolerance and resistance mechanism of grasshopper *Chorthippus albonemus*. *Journal of Plant Protection*, 48(1): 172–178 (in Chinese) [魏淑花, 吴秀芝, 王颖, 马志宁, 高立原, 黄文广, 张蓉. 2021. 白纹雏蝗抗寒特性和高温耐受力及其机制. 植物保护学报, 48(1): 172–178]
- Wei SH, Zhang Y, Zhang R, Gao LY, Huang WG, Yu Z. 2014. Biological and ecological characteristics of *Chorthippus albonemus* Cheng et Tu (Orthoptera: Arcypteridae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1633–1640 (in Chinese) [魏淑花, 张宇, 张蓉, 高立原, 黄文广, 于钊. 2014. 白纹雏蝗生物学与生态学特性研究. 应用昆虫学报, 51(6): 1633–1640]
- Whalley P, Jarzembowski EA. 1981. A new assessment of *Rhyniella*, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland. *Nature*, 291(5813): 317–317
- Yamashita O, Yaginuma T, Hasegawa K. 1981. Hormonal and metabolic control of egg diapause of the silkworm, *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae). *Entomologia Generalis*, 7(3): 195–211
- Yan MY, He LZ, Wang H, Yu F, He L, Yuan L, Liao CM, Liu YP, Li ZW, Ji R, et al. 2018. Developmental characteristics of overwintering eggs and embryos of *Gomphocerus sibiricus*. *Pratacultural Science*, 35(8): 1985–1993 (in Chinese) [闫蒙云, 何立志, 王晗, 于非, 何岚, 袁亮, 廖成敏, 刘余平, 李占武, 季荣, 等. 2018. 西伯利亚蝗越冬卵的发育特征及胚胎发育规律. 草业科学, 35(8): 1985–1993]
- Zhang JJ, Zhang X, Du WM, Ruan CC, Zang LS, Ren BZ. 2018. Effects of inducing initial stage, temperature and period on diapause induction and diapause termination of *Trichogramma dendrolimi*. *Journal of Plant Protection*, 45(6): 172–178 (in Chinese) [张俊杰, 张雪, 杜文梅, 阮长春, 臧连生, 任炳忠. 2018. 诱导始期、温度和历期对松毛虫赤眼蜂滞育诱导及解除滞育的影响. 植物保护学报, 45(6): 1308–1313]
- Zhao N, Song Y, Hu HX, Yu F, Ji R, Ye XF. 2021. Expression and difference of *Hc1* and *Hc2* during development of *Gomphocerus sibiricus* eggs and their relationships with soil temperature. *Journal of Plant Protection*, 48(1): 165–171 (in Chinese) [赵娜, 宋余, 扈鸿霞, 于非, 季荣, 叶小芳. 2021. 西伯利亚蝗卵发育过程中血蓝蛋白基因 *Hc1*、*Hc2* 表达、差异及其与土壤温度的关系. 植物保护学报, 48(1): 165–171]

(责任编辑:王璇)