

DOI:10.12403/j.1001-1498.20230032

黄脊竹蝗胚胎发育与卵滞育发生阶段

王梅^{1,2}, 方曾红^{1,2}, 冯加德^{2,4}, 冯丹², 谢春华³,
文亦蒂^{1*}, 陈鹏^{2*}

(1. 云南农业大学, 云南昆明 650500; 2. 云南省林业和草原科学院, 云南昆明 650201; 3. 勐腊县林业和草原局, 云南勐腊 666399; 4. 昆明理工大学, 云南昆明 650000)

摘要: [目的] 探明黄脊竹蝗的胚胎发育特征、历期和卵滞育的发生阶段。[方法] 采用体式显微镜观察黄脊竹蝗不同发育阶段的胚胎形态和发育历期, 并对不同发育阶段蝗卵的含水量和胚胎长度、触角长度、头幅大小进行测定。[结果] 在 25 °C 恒温条件下, 黄脊竹蝗的胚胎发育分为 10 个阶段, 产卵后第 2—5 d 为第 I 阶段, 第 6—9 d 为第 II 阶段, 第 10—16 d 为第 III 阶段, 第 17—24 d 为第 IV 阶段, 第 25—32 d 为第 V 阶段, 第 33—75 d 为第 VI 阶段, 第 76—85 d 为第 VII 阶段, 第 86—92 d 为第 VIII 阶段, 第 93—100 d 为第 IX 阶段, 第 101—109 d 为第 X 阶段。胚胎发育可分为 4 个发育时期: 第 I 阶段和第 II 阶段为胚胎起始发育期, 第 III 阶段和第 IV 阶段为胚胎的快速发育期, 第 V—VII 阶段为缓慢发育期, 第 VIII—X 阶段为恢复发育期。产卵后第 45 d 之后卵粒进入滞育发育, 卵滞育发生在第 VI 阶段。[结论] 本研究明确了黄脊竹蝗胚胎发育历期及卵滞育发生的胚胎发育阶段, 为明晰黄脊竹蝗卵滞育机制提供了基础信息。

关键词: 黄脊竹蝗; 胚胎发育; 发育历期; 卵滞育

中图分类号: S763

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2024)01-0203-08

黄脊竹蝗 (*Ceracris kiangsu* Tsai) 隶属于直翅目 (Orthoptera) 蝗总科 (Acridoidea) 网翅蝗科 (Arcypteridae) 竹蝗属 (*Ceracris*)^[1], 主要分布于云南、四川、重庆、福建等地。近年来, 云南黄脊竹蝗灾害发生地主要集中在中老边境的州(市)县^[2]。黄脊竹蝗为不完全变态昆虫, 其发育时期分为卵、若虫和成虫。若虫喜食禾本科牧草, 成虫喜食芭蕉 (*Musa basjoo* Siebold & Zucc. ex Linum) 和竹类植物, 最为喜食芭蕉和毛竹 (*Phyllostachys pubescens* Mazel)。因具有食性广、迁飞能力强、产卵量大的特点, 黄脊竹蝗成为了危害性极大的林业害虫之一^[3-4]。

关于蝗虫系统的研究主要集中在东亚飞蝗

(*Locusta migratoria manilensis*)、沙漠蝗 (*Schistocerca gregaria*) 和中华稻蝗 (*Oxya chinensis*) 上。目前, 学者已经对它们的生物学特性、胚胎发育特性、卵滞育特性、神经分化、基因与蛋白质表达等都展开了相关的研究。而对黄脊竹蝗的研究则主要集中于生物学特性及防治技术^[5-7], 关于其蝗卵和胚胎发育方面的研究比较少, 仅对其胚胎发育阶段进行了划分^[8], 但对于各个胚胎发育阶段的历期和特征以及其胚胎卵滞育发生的阶段尚未明确。因此, 本研究对黄脊竹蝗胚胎发育特征及卵滞育特性进行了研究, 研究结果可为黄脊竹蝗卵滞育分子机制研究奠定基础, 同时有助于从其卵期发育寻找突破口, 探索有效防控新

收稿日期: 2023-01-28 修回日期: 2023-04-27

基金项目: 云南联合农业专项重点项目 (202101BD070001-030); 云南重大科技专项计划 (202102AE0900003); 云南省专家基层科研工作站 (勐腊县) 建设项目; 云南省林业和草原局项目“黄脊竹蝗研究与技术培训”“云南草原自然植被蝗总科调查及危险性分析”

* 通讯作者: 文亦蒂, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事草原生态与保护方面研究, E-mail: 1301814839@qq.com 陈鹏, 博士, 研究员, 博士生导师, 主要从事森林保护研究, Email: chenpengkunming@aliyun.com

途径。

1 材料与方法

1.1 供试虫源与供试植物

黄脊竹蝗 1 龄若虫于 2022 年 4 月采自西双版纳自治州勐腊县。采回的 1 龄若虫放入室内饲养以供后续实验观察。蝗卵为黄脊竹蝗室内饲养 1 代后所产的卵。饲养黄脊竹蝗所用的寄主植物分别为扁穗雀麦 (*Bromus cartharticus* Vahl.)、毛竹和芭蕉。扁穗雀麦种子购买于北京正大种业有限公司, 种植于云南省林业和草原科学院后山大棚内, 毛竹和芭蕉均为云南省林业和草原科学院森林保护研究所培育。

1.2 黄脊竹蝗室内饲养及卵块培养

黄脊竹蝗饲养: 将采回的 1 龄若虫放入 50 cm × 50 cm × 50 cm 的养虫笼内, 每笼饲养 20 只, 保持雌雄比例一致。将养虫笼放入温度为 25 ℃, 湿度为 60%~75%, LD 12:12 (在前期预实验中, 温度 25 ℃, 湿度 60%~75% 为黄脊竹蝗适宜的生活条件) 的恒温养虫室内饲养。饲养期间, 选用拔节期的扁穗雀麦、出笋后 20 d 的毛竹和长至 5 片真叶的芭蕉。3 种寄主植物均选取幼嫩叶片各 20 g 插入装满水的锥形瓶内, 等距离放入养虫笼内, 每日更换新鲜叶片, 供黄脊竹蝗取食。待黄脊竹蝗出现交尾时, 在笼子底部放入土层厚度为 8 cm, 粒度为 40 目的砂土, 以供黄脊竹蝗产卵。

卵块培养: 将当日产下的蝗卵放入装有灭菌沙土的一次性餐盒内, 并用灭菌沙土将卵块完全覆盖, 然后放入温度为 25 ℃, 湿度为 60%~75%, LD 12:12 (在前期预实验中发现, 温度 25 ℃ 湿度 60%~75% 为黄脊竹蝗适宜的产卵土壤温度) 的人工气候箱内培养。

1.3 黄脊竹蝗胚胎发育历期及形态特征

按照 1.2 的方法饲养黄脊竹蝗和培养卵块, 每隔 2 d 从不同卵块中取出 5 粒卵, 用 Bouin's 固定液 (苦味酸饱和液 (1.22%)75 mL、福尔马林 25 mL 和冰醋酸 5 mL) 固定 24 h, 再用 70% 酒精溶液清洗蝗卵 3 次后, 取出蝗卵置于 10% 的次氯酸钠溶液中处理 4 min, 待卵外壳变薄且透明后, 用 0.75% 盐水清洗 3 次。观察时, 首先在体式显微镜下对黄脊竹蝗卵粒形态进行拍照, 观察记录胚胎在卵中的位置、方向和发育特征。然后, 用解剖针解剖出胚胎, 并用 0.75% 盐水清洗残存的卵黄, 并

对胚胎正面、侧面和背面进行拍照。参照赵琴^[6]对于胚胎发育阶段及特征为参考, 观察记录黄脊竹蝗各个发育阶段的形态特征, 并记录各个发育阶段所需要的时间, 以统计出黄脊竹蝗胚胎发育历期。

1.4 黄脊竹蝗卵滞育发生的胚胎发育阶段

1.4.1 不同发育阶段胚胎长度、头幅大小及触角长度 按 1.2 的方法饲养黄脊竹蝗和培养卵块, 每隔 5 日从不同卵块取出 5 粒卵, 按照 1.4 中观察胚胎形态的方法, 在体式显微镜下测量 I-X 各个胚胎发育阶段中的胚胎长度 (头顶至腹部末端的直线距离)、头幅大小 (两复眼间的直线距离) 及触角长 (触角芽基至触角末端的距离)。每个阶段 3 次重复, 每个重复取 10 粒蝗卵进行测量。

1.4.2 不同发育阶段卵粒含水量测定 取出不同发育阶段的卵粒, 将表面的杂质处理干净并用无菌水润洗 3 次, 用吸水纸吸干水分后用电子天平称量其鲜质量, 以 10 粒卵为 1 组, 每组 6 个重复。然后放入 1.5 mL 离心管中, 根据赵琴^[6]等对蝗卵的处理方法, 在 95 ℃ 的数显鼓风干燥箱中烘烤 12 h, 待干燥箱内温度降到室温后, 取出卵粒并称其干质量, 并计算相对含水量。

含水量 = [(鲜质量 - 干质量) / 鲜质量] × 100%。

1.4.3 黄脊竹蝗第 V-VII 阶段胚胎发育时间 按 1.2 的方法饲养黄脊竹蝗和培养卵块, 产卵后将卵块置于 25 ℃ 的温度条件下, 5 d 后将卵块自卵块中剥离并混合, 于产卵后第 30、40、50、60 d 分别随机选取健康的卵粒 20 粒, 按 1.4 描述的方法对卵粒进行固定并解剖。观察其胚胎发育时间, 并统计各个时间内 V-VII 阶段胚胎所占比例。

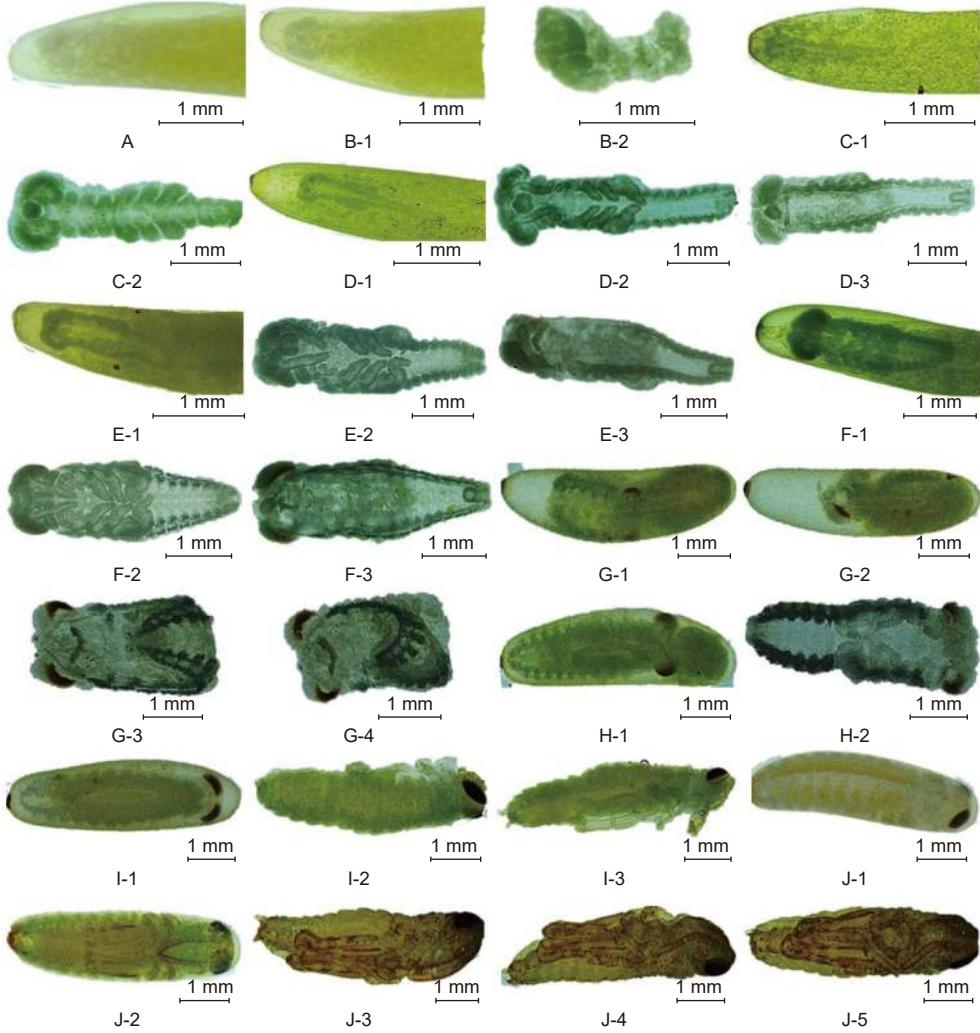
1.5 数据处理

利用 SPSS 统计软件 One-Way ANOVA 中 S-N-K 和 LSD 方法对数据进行方差和显著性分析, 制图利用 prism 9 和 Excel 软件。

2 结果与分析

2.1 黄脊竹蝗胚胎发育历期及形态特征

将刚产出的蝗卵放入 25 ℃ 的恒温条件下培养, 从第 2 天开始可观察到胚胎。根据胚胎的形态特征, 参照崔双双等对中华稻蝗 (*Oxya chinensis*)、陈伟等对越北腹露蝗 (*Fruhstorferiola tonkinensis*)、赵琴等对黄脊雷菟蝗 (*Rammeacris kiangsu*) 的胚胎发育阶段的



注: A 为第 I 阶段未解剖观; B-1 为第 II 阶段未解剖观, B-2 为第 II 阶段解剖观; C-1 为第 III 阶段未解剖观, C-2 为第 III 阶段解剖腹面观; D-1 为第 IV 阶段未解剖观, D-2 为第 IV 阶段解剖腹面观, D-3 为第 IV 阶段解剖背面对; E-1 为第 V 阶段未解剖观, E-2 为第 V 阶段解剖腹面观, E-3 为第 V 阶段解剖背面对; F-1 为第 VI 阶段未解剖观, F-2 为第 VI 阶段解剖腹面观, F-3 为第 VI 阶段解剖背面对; G-1 和 G-2 为第 VII 阶段未解剖观, G-3 为第 VII 阶段解剖腹面观, G-4 为第 VII 阶段解剖背面对; H-1 为第 VIII 阶段未解剖观, H-2 为第 VIII 阶段解剖腹面观; I-1 为第 IX 阶段未解剖观, I-2 为第 IX 阶段解剖腹面观, I-3 为第 IX 阶段解剖侧面观; J-1 和 J-2 为第 X 阶段未解剖观, J-3 为第 X 阶段解剖侧面观, J-4 为第 X 阶段解剖腹面观, J-5 为第 X 阶段解剖腹面观

Notes: A is the first stage without anatomical view; B-1 is the non-anatomical view of stage II, B-2 is the anatomical view of stage II. C-1 is the non-anatomical view of stage III, and C-2 is the anatomical ventral view of stage III. D-1 is the non-anatomical view of stage IV, D-2 is the ventral view of stage IV, and D-3 is the dorsal view of stage IV. E-1 is the non-anatomical view of stage V, E-2 is the ventral view of stage V, and E-3 is the dorsal view of stage V. F-1 is the non-anatomical view of stage VI, F-2 is the ventral view of stage VI, and F-3 is the dorsal view of stage VI. G-1 and G-2 are the non-anatomical view of stage VII, G-3 is the ventral view of stage VII, and G-4 is the dorsal view of stage VII. H-1 is the non-anatomical view in Stage VIII, H-2 is the anatomical ventral view in Stage VIII. I-1 is the undissected view of stage IX, I-2 is the dissected ventral view of Stage IX, and I-3 is the dissected lateral view of Stage IX. J-1 and J-2 are the undissected view of stage X, J-3 is the anatomically lateral view of stage X, J-4 is the anatomically lateral view of stage X, and J-5 is the anatomically ventral view of stage X

图 1 黄脊竹蝗的胚胎发育阶段

Fig. 1 The embryonic development stage of *Ceracris kiangsu* Tsai

划分方法^[9-11], 将黄脊竹蝗胚胎发育划分为 10 个阶段(图 1)。在体式显微镜下观察发现, 10 个阶段胚胎形态变化明显。

第 I 阶段: 发育第 2—5 d (取当日产下的卵放入 25 °C 恒温条件起开始计时, 下同), 此阶段是

胚胎发育的起始阶段, 胚盘、胚带、胚层和胚膜正在形成, 胚胎紧贴在卵孔端, 靠近腹面的卵黄表面, 解剖后取出多余的卵黄, 可以看见不规则的胚盘, 但分不清原头和原颞胸(图 1A)。

第 II 阶段: 发育第 6—9 d, 胚盘开始分化,

较第一阶段相比, 胚胎依旧靠近卵孔端, 但位置稍向下移, 未解剖时隐约可见胚胎轮廓 (图 1B-1)。解剖后可见原头复眼叶及原颚胸出现, 开始出现复眼轮廓, 此时, 胚胎的腹部刚形成, 只有模糊的细长躯干, 还未见其分节 (图 1B-2)。

第Ⅲ阶段: 发育第 10—16 d, 此时是胚胎生长发育最快的时期, 和前两个阶段相比, 胚胎变化明显, 未解剖时可见胚胎在卵粒中靠近卵孔处, 胚胎性状细长 (如图 1C-1); 解剖后可见原头、原胸及分化出的腹部, 原头上可见分化出的上唇及触角芽基, 复眼叶近圆形, 躯干部分进一步分化为原颚、胸和腹部。颚、胸部又各分为 3 节, 可见分化出的附肢, 腹部细长已分节, 但未出现腹部附肢 (如图 1C-2、C-3)。该阶段为胚胎发育的原足期。

第Ⅳ阶段: 发育第 17—24 d, 未解剖时可见胚胎向卵孔相反方移动, 较上一阶段相比已移动至卵黄中上部, 胚胎变长 (如图 1D-1); 解剖后可见上唇和触角继续生长增大, 触角开始分节, 胸部附肢继续生长, 后肢较前肢和中肢略长、略大, 腹部开始分节, 隐约可见腹部分为 10 节 (如图 1D-2、D-3)。该阶段为胚胎发育的多足期。

第Ⅴ阶段: 发育第 25—32 d, 如图 1E-1 未解剖时清晰可见触角、附肢等胚胎形态, 胚胎长度为卵长的 1/3 左右; 解剖后可见触角延长, 几乎延伸到胸部, 复眼位于头部两侧, 复眼背面出现色素, 原颚部的第 1 对附肢分化为上颚、下颚, 芽基分为 3 部分, 最外侧为下颚须, 中间为盔节, 最内侧为叶节, 下唇的左右芽基仍各分为 2 部分, 胸部的附肢指向后端, 较前一阶段相比, 腹部分节明显, 腹部末端第 10 腹节的末端中央部分出现原肛 (如图 1E-2、E-3)。

第Ⅵ阶段: 发育第 33—75 d, 如图 1F-1 未解剖时可见胚胎长度约为整个卵长的 1/2, 胚胎形态更清晰; 解剖后可见原头和原颚基本合在一起形成头部, 触角继续延长, 分节明显, 上唇介于两触角之间, 可分为唇基和上唇部分, 胸部附肢继续生长, 并且分节清晰, 除与身体相连的基节外, 可分为腿节、胫节和跗节。较前一阶段相比, 头部色素加深, 胚胎变宽 (如图 1F-2、F-3)。

第Ⅶ阶段: 发育第 76—85 d, 该阶段发生胚胎, 未解剖时可见胚胎在卵粒中反向移动, 胚胎下移至卵中部, 长度约占卵长的 2/3 (如图 1G-1);

与第Ⅵ阶段相比, 复眼、触角、上唇和附肢等变化明显, 复眼红色色素更加清晰, 触角伸长, 胸部附肢继续生长, 后足跗节隐约分为 3 节, 胚胎背面弯曲, 原头弯向卵中央, 胚胎完成旋转后, 原头由原来的卵孔方向转为卵孔的相反方向 (如图 1G-2、G-3)。

第Ⅷ阶段: 发育第 86—92 d, 胚转完成, 未解剖时可见胚胎继续向前端生长, 占全卵长度 4/5 以上, 卵黄大部分已被包入体内 (如图 1H-1); 解剖后可见复眼面积增大, 单眼已形成, 上颚内侧较厚, 下唇两芽基渐渐合并, 下唇须延长, 中唇舌已形成; 触角继续延长, 近末端数节较粗, 胸部附肢继续伸长, 腹部各节腹板和侧板已可分开, 背面逐渐向前端愈合 (如图 1H-2)。

第Ⅸ阶段: 发育第 93—100 d, 如图 1I-1, 未解剖时可见胚胎几乎占据整个卵粒, 胚胎体形完整; 解剖后可见复眼颜色更深, 触角分节明显, 上颚内侧的齿清晰可见, 下颚须和下唇须伸长并目分节, 胸部附肢的跗节各有 1 对跗垫, 前跗节已形成为一爪状, 后肢的腿节顶端已到达第 6 腹节, 腿节上的花纹隐约可见, 胫节边缘的刺已形成, 腹部各节腹板和侧片划分明显, 腹末的外生殖器及尾须清晰可见, 背面愈合完全 (如图 1I-2、I-3)。

第Ⅹ阶段: 如图 1J-1~J-5, 发育第 101—109 d, 未解剖时可见胚胎完全占据整个卵粒, 卵黄全部包入体内 (如图 1J-1); 解剖后可见胚胎发育成熟, 身体表面色素出现, 复眼变为黑色, 触角基节之间 3 个单眼明显, 上颚齿颜色变深, 孵化时变成黑色, 胸部附肢胫节边缘的刺颜色变深, 可见后足腿节上羽状纹, 后足的腿节顶端已到达第 8 腹节, 外生殖器明显可见, 近似于 1 龄蝗蝻 (如图 1J2~J-5)。

2.2 黄脊竹蝗卵滞育发生的胚胎发育阶段

2.2.1 不同发育阶段胚胎长度、头幅及触角的变化

如图 2 可知, 黄脊竹蝗不同阶段的胚胎长度不同, 第Ⅰ阶段为胚胎发育的起始阶段, 胚胎还未发育, 长度为 0 mm, 从第Ⅱ阶段开始, 胚胎开始发育, 长度为 1.18 ± 0.07 mm; 随后胚胎有一较为快速增长期, 第Ⅲ阶段时, 胚胎长度显著增加 ($p < 0.05$), 在体视显微镜下能清晰观察到胚胎, 此时胚胎长度为 3.86 ± 0.14 mm; 第Ⅳ阶段胚胎长度是所有时期中最长, 显著长于此前的胚胎长度

($p < 0.05$), 长度达 4.21 ± 0.50 mm; 第 V 阶段时, 胚胎发育较为成熟, 胚胎形态由刚开始的细长变粗变宽, 胚胎长度缩短为 3.98 ± 0.50 mm; 随后, 从第 VI—VIII 阶段, 胚胎长度介于 3.75 ± 0.42 mm ~ 3.95 ± 0.37 mm, 处于增长缓慢阶段, 各观察点的胚胎长度间无显著差异 ($p > 0.05$); 第 IX—X 阶段, 胚胎发育速度加快, 其中, 第 X 阶段时, 胚胎长度达到最大值, 为 6.94 ± 0.91 mm, 显著高于 VI—VIII 阶段。

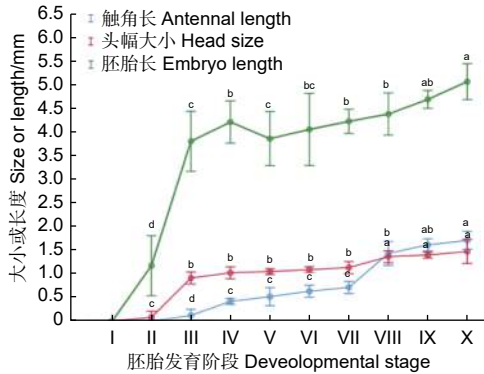


图 2 黄脊竹蝗各胚胎发育阶段触角、头幅及胚胎长度
Fig. 2 Antennae, head size and embryo length at various embryonic stages of *Ceracris kiangsu* Tsai

与胚胎长度相似, 第 I 阶段头幅长度为 0 mm, 且在第 I—II 阶段时发育慢, 头幅变化不明显 ($p > 0.05$), 其后快速增长; 到第 III 阶段时, 头幅长度显著增加 ($p < 0.05$), 达 0.92 ± 0.05 mm; 随后头幅增长缓慢, 第 III—VII 阶段胚胎头幅介于 0.92 ± 0.05 mm ~ 1.08 ± 0.22 mm, 各观察点的胚胎长度间无显著差异 ($p > 0.05$); 至第 VIII 阶段时, 头幅显著增长 ($p < 0.05$), 达到 1.48 ± 0.14 mm; 从 VIII—X 阶段, 胚胎头幅缓慢增长 ($p > 0.05$), 到第 X 阶段时头幅长度为 1.48 ± 0.25 mm。

触角发育比体长和头幅慢, 在胚胎的第 III 阶段才观察到触角, 第 III 阶段的触角芽基长度只有 0.13 ± 0.04 mm; 第 IV 阶段时, 增长迅速且与前几个阶段差异显著 ($p < 0.05$), 长度达到 0.43 ± 0.04 mm; 和头幅发育相似, 触角在第 IV—VII 阶段时发育缓慢, 各发育阶段间差异不显著 ($p > 0.05$), 触角长度介于 0.51 ± 0.06 mm ~ 0.65 ± 0.12 mm; 第 VIII 阶段时, 触角长度为 1.20 ± 0.35 mm, 显著长于 VII 阶段 ($p < 0.05$); 随后触角缓慢增长, 各观察点的胚胎长度间无显著差异 ($p > 0.05$)。第 VIII 阶段时—X 阶段, 触角缓慢无明显变化 ($p > 0.05$), 到第

X 阶段时触角长度为 1.55 ± 0.31 mm。与胚胎长度和头幅发育一致, 从 VIII—X 阶段, 胚胎头幅缓慢增长 ($p > 0.05$)。

2.2.2 不同发育阶卵粒含水量 陈伟等对越北腹露蝗的胚胎研究发现, 卵的含水量与胚胎生长发育有关^[12]。本研究对黄脊竹蝗不同发育阶段卵粒含水量进行了测定, 如图 3, 在 25 °C 的恒温条件下, 各发育阶段之间卵的含水量差异显著。第 I 阶段是卵粒的发育起始阶段, 此时卵含水量为整个时期中最低, 仅为 35%; 第 II 阶段较第 I 阶段相比其含水量缓慢增加 ($p < 0.05$); 到第 III 阶段含水量段迅速增加 ($p < 0.05$), 平均为 57.23%; 第 V—VII 阶段各阶段较前一阶段相比均无显著差异 ($p > 0.05$), 各发育阶段之间含水量缓慢增加, 维持在 65% 左右; 但到 VIII 阶段时, 含水量又会迅速上升, 达到 70.35%; 随着胚胎的稳定发育, 含水量缓慢上升 ($p > 0.05$), 在接近孵化时 (X 阶段), 卵的平均含水量为 72.52%。结合卵粒含水量结果可知, 蝗卵在第 III 阶段含水量急速增加, 第 V—VII 阶段含水量无明显增加, 从第 VIII 阶段开始含水量又会开始有所增加, 因此可以认为黄脊竹蝗卵在 25 °C 的恒温条件下, 第 V—VII 阶段是其胚胎发育的停滞期。

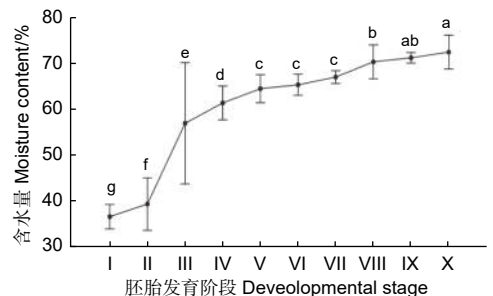


图 3 黄脊竹蝗各发育阶段卵粒含水量变化
Fig. 3 Changes of egg water content in different developmental stages of *Ceracris kiangsu* Tsai

2.2.3 黄脊竹蝗第 V-VII 阶段胚胎发育时间 黄脊竹蝗蝗卵为 100% 滞育。根据以上胚胎、触角、头幅及卵粒含水量的研究结果可知滞育发生在 V—VII 阶段。为明确滞育发生的具体阶段, 对 V—VII 阶段胚胎发育及发育时间进行了详细观察 (图 4)。根据各观测时间内 V—VII 阶段胚胎的比例可知: 产卵后第 25 d 第 V 阶段的胚胎所占比例明显大于第 VI 阶段; 第 35 d 时, 第 VI 阶段的胚胎占比已超第 V 阶段; 第 45—75 d 第 VI 阶段胚胎比例最大, 但各个观测时间点之间胚胎比例无明显变

化；第85 d时，第Ⅶ阶段的胚胎所占比例最大。黄脊竹蝗胚胎在产卵后第25 d，95% (N = 20, 下同) 都处于胚胎发育的第Ⅴ阶段，只有5%的胚胎进入了第Ⅵ阶段；产卵后第35 d时第Ⅴ阶段的胚胎下降至42%，大部分胚胎开始进入第Ⅵ阶段；产卵后第45 d，第Ⅴ阶段的胚胎明显下降，只有12%，87%的胚胎进入了第Ⅵ阶段；从第45—75 d，第Ⅴ阶段和第Ⅶ阶段的卵粒数量极少，87%以上的卵粒均停留在第Ⅵ阶段，且该段时间内第Ⅵ阶段的胚胎无明显变化；至第85 d时90%的胚胎进入了第Ⅶ阶段。

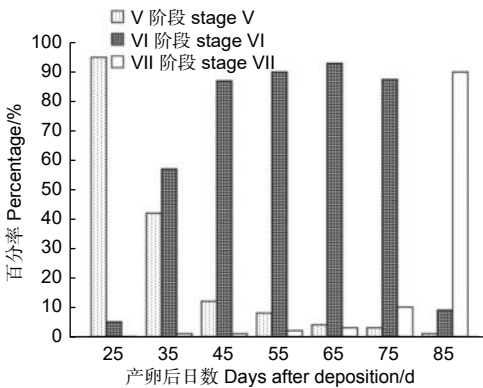


图4 黄脊竹蝗卵滞育发生的胚胎发育阶段

Fig. 4 The embryonic development stage of egg diapause in *Ceracris kiangsu* Tsai

根据以上结果可知，50%以上的卵粒第Ⅴ阶段仅出现在第25 d和第35 d，80%以上的卵粒第Ⅵ阶段仅出现在第85 d，而85%以上的卵粒第Ⅵ阶段在第35—75 d里均大量出现，表明在胚胎发育过程中，第Ⅵ阶段停留的时间最长，可以认为，在25℃恒温条件下黄脊竹蝗在产卵后的第35 d之后卵粒进入滞育发育，卵滞育发生在第Ⅵ阶段。

3 讨论

3.1 黄脊竹蝗胚胎发育历期及形态特征

昆虫的胚胎发育自卵裂、胚盘的形成，至胚胎的分节、附肢的形成，是一复杂的过程^[13-14]，可划分为若干阶段。蝗虫的种类不同，其胚胎发育阶段也存在差异。根据不同蝗虫胚胎形态特征，Salzen将东亚飞蝗的胚胎发育划分为13个阶段^[15]，Tvren将沙漠蝗的胚胎发育划分为16个阶段^[16]，闫梦云等将西伯利亚蝗胚胎发育划分为12个阶段^[17]，钦俊德等^[18]将亚洲飞蝗 (*Locusta migratoria*) 的胚

胎发育划分为10个阶段，陈伟等^[12]将越北腹露蝗 (*Fruhstorferiola tonkinensis*) 的胚胎发育分为10个阶段。对于黄脊竹蝗的胚胎发育阶段也已经有了明确的划分，赵琴和贺一原将黄脊竹蝗的胚胎发育划分为10个阶段^[8]。本研究中，观察到黄脊竹蝗的胚胎分为10个阶段，结果与赵琴等研究结果一致，可以认为黄脊竹蝗的胚胎发育阶段不受地理分布的影响。

蝗虫胚胎发育历期也因种类和生活环境不同而有所差异，亚洲飞蝗胚胎发育无滞育现象，30℃条件下，经13 d就能孵化^[18]。越北腹露蝗卵由于受到生理滞育的影响，孵化约需206 d，越冬期间的滞育期长达180 d^[19]。西伯利亚蝗胚胎发育历期较长，卵孵化需220 d，滞育期长达193 d^[17]。本研究中，黄脊竹蝗的发育历期与越北腹露蝗、西伯利亚蝗等的发育历期不一样，在25℃条件下，黄脊竹蝗胚胎发育历期为109 d，其中，滞育期为42 d，卵滞育解除后，出现胚转现象，胚胎开始恢复发育，这与大部分昆虫的胚胎发育一致。学者对昆虫胚转的相关研究表明，胚胎胚转主要与胚胎卵内营养物质的充分利用有关，同时可使胚胎在有限的卵内空间得以充分地发育^[19]。胚动包括从卵的腹面向背面向的反向移动和从卵的背面向腹面进行的顺向移动2种，一般来说，蜚蠊目、鞘翅目和等翅目等长胚带昆虫的胚动幅度小，而蜻蜓目、直翅目和半翅目等短胚带昆虫的胚动幅度较大^[20]。从黄脊竹蝗的胚胎发育过程来看其胚动属于反向移动，本研究中也观察到黄脊竹蝗的胚转完成后，卵黄大部分被包裹进胚胎内，这表明胚动有助于胚胎吸收卵内营养物质，确保胚胎正常发育。

3.2 黄脊竹蝗卵滞育发生的胚胎发育阶段

陈伟等对越北腹露蝗的胚胎研究发现，胚胎体长、头幅、触角的变化与胚胎生长发育有关，可将其作为观测胚胎发育快慢的指标^[12]。本研究根据胚胎体长、头幅、触角的变化规律，将黄脊竹蝗的发育分为4个阶段，分别为胚胎发育起始期、快速发育期、缓慢发育期和恢复发育期。第Ⅰ阶段和第Ⅱ阶段胚胎刚开始发育，体长、头幅和触角均无显著变化，故为胚胎发育起始期；第Ⅲ阶段和第Ⅳ阶段，体长和头幅迅速增长，触角也有了变化，此时为胚胎的快速发育期；第Ⅴ—Ⅶ阶段，各阶段之间体长、头幅、触角均发育缓慢，此时其卵粒应处于滞育状态，为缓慢发育期；从第Ⅷ阶段开始至Ⅹ阶

段结束,胚胎体长开始迅速变化,头幅和触角虽变化没有体长明显,但也在增加,且各发育阶段之间变化明显,为恢复发育期。对胚胎发育时期的划分,可为进一步研究黄脊竹蝗胚胎发育特征及卵滞育发生阶段提供参考。崔双双等对中华稻蝗卵滞育发生阶段的研究表明,卵粒的含水量是衡量胚胎发育速度的重要指标^[21]。参照崔双双等的方法,本研究对黄脊竹蝗卵粒含水量进行了测定,结果表明,蝗卵在第Ⅲ阶段有一快速吸水过程,而第Ⅴ—Ⅶ阶段含水量无明显的增加,从第Ⅷ阶段开始又会出现快速吸水过程,因此可以认为黄脊竹蝗卵在25℃的恒温条件下,第Ⅴ-Ⅶ阶段是其胚胎发育的停滞期。

滞育是昆虫为了躲避不良环境的生存策略,一般分为卵滞育、幼虫滞育、若虫滞育、成虫滞育^[22-23]。蛾类昆虫多为幼虫滞育^[9-10],七星瓢虫、象甲的滞育类型为成虫滞育^[11],蝗虫的滞育类型为卵滞育^[24-25]。以滞育卵越冬的昆虫,种类不同卵滞育发生的胚胎发育阶段亦存在差异,家蚕(*Bombyx mori*)卵的滞育发生在胚胎初期^[26]。对于蝗虫而言,卵滞育通常发生在胚胎发育的中后期,如飞蝗(*Locusta migratoria*)卵滞育发生在胚胎发育的中期^[18,27],中华稻蝗的卵滞育发生胚胎发育的后期^[23]。本研究中,结合卵的含水量变化、胚胎发育速度及各个胚胎阶段的发育历期,可以认为在25℃的恒温条件下,黄脊竹蝗的卵滞育并非完全停滞发育,而是发育相对缓慢的时期,在产卵后第45d进入卵滞育发育,卵滞育发生在第Ⅵ阶段,在胚胎发育的后期,这与中华稻蝗一致。本研究仅阐明了黄脊竹蝗卵滞育的发生阶段,对于卵滞育的控制机理仍需要进一步的深入研究。

4 结论

研究表明,室内饲养黄脊竹蝗所产的卵块,在25℃恒温条件下,胚胎发育共划分为10个阶段,各个发育阶段胚胎形态特征差异明显,胚胎发育历期为109d,其中滞育期42d,产卵后第35—75d为卵滞育期,滞育发生在第Ⅵ阶段。本研究结果为黄脊竹蝗卵滞育发生机制研究提供了数据支撑,也可为从卵期寻找突破口,探索有效防控黄脊竹蝗的新途径提供依据。

参考文献:

- [1] 郑哲民. 中国蝗虫的分类学研究[J]. 陕西师范大学学报(自然科学版), 2003 (S2): 46-58.
- [2] 杨学礼, 李红卫, 卓富彦, 等. 黄脊竹蝗在云南江城的发生与防控[J]. 中国植保导刊, 2022, 42 (6): 53-55.
- [3] 王永芬, 徐胜涛, 番华彩, 等. 黄脊竹蝗在香蕉和芭蕉上的取食特性分析[J]. 热带农业科学, 2021, 41 (7): 68-74.
- [4] 韩伟君, 胡彦, 马莉莉, 等. 2020年云南省黄脊竹蝗发生规律初探[J]. 中国植保导刊, 2022, 42 (1): 98-100.
- [5] 李红梅, 王珺雅, 卓富彦, 等. 黄脊竹蝗在中国的发生及防控技术[J]. 中国生物防治学报, 2022, 38 (2): 531-536.
- [6] 刘长远. 黄脊竹蝗的危害及综合防治探析[J]. 绿色科技, 2018, 32 (5): 117-118.
- [7] 沈彩霞. 5种农药低空喷雾防治黄脊竹蝗成虫效果分析[J]. 世界竹藤通讯, 2020, 18 (5): 25-31.
- [8] 赵琴, 贺一原. 黄脊雷莴蝗胚胎发育阶段的划分[J]. 湖南师范大学自然科学学报, 2012, 35 (5): 72-75.
- [9] 豆晓洁, 陈瑞雪, 吉海龙, 等. 亚洲型舞毒蛾越冬习性初步研究[J]. 林业科技, 2013, 4 (4): 42-48.
- [10] VAN DIS NATALIE E, E R J, S P A, et al. Transcriptional regulation underlying the temperature response of embryonic development rate in the winter moth.[J]. Molecular Ecology, 2022, 31(22): 67-72.
- [11] 孟佳, 王竹红, 黄建. 昆虫成虫滞育的研究进展[J]. 武夷科学, 2013, 29 (1): 6.
- [12] 陈伟, 陈伟洲, 吴伟坚, 等. 越北腹露蝗胚胎发育的研究[J]. 华南农业大学学报, 2005, 26 (4): 30-33.
- [13] MORGANA A, KOCH L M, FRANÇA M C C, et al. Temperature influence on the embryogenesis, survival and initial development of *Mugil liza* larvae[J]. Aquaculture Research, 2021, 52(8): 13-65.
- [14] STOJANOVIĆ D Z, VUJIĆ V D, LUČIĆ L R, et al. Life after the mother's hug: Late post-embryonic development of *Cryptops parisi* (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae)[J]. Arthropod Structure and Development, 2020, 57(C): 25-32.
- [15] SALZEN E A. The growth of the locust embryo[J]. J Embryol Exp Morphol, 1960, 8(2): 139-162.
- [16] TYRER N M. Quantitative estimation of the stage of embryonic development in the locust, *Schistocerca gregaria*[J]. Journal of Embryology & Experimental Morphology, 1970, 23(3): 705-711.
- [17] 闫蒙云, 何立志, 王晗, 等. 西伯利亚蝗越冬卵的发育特征及胚胎发育规律[J]. 草业科学, 2018, 35 (8): 1985-1993.
- [18] 钦俊德, 翟启慧, 沙棣云. 蝗卵的研究. I. 亚洲飞蝗蝗卵孵育期中胚胎形态变化的观察及野外蝗卵胚胎发育期的调查[J]. 昆虫学报, 1954, 17 (4): 383-398.
- [19] SLIFER E H. Insect development. IV. External morphology of grasshopper embryos of known age and with a known temperature history[J]. Journal of Morphology, 1932, 53(1): 1-21.

- [20] PANOV A A. Embryonic development of mushroom bodies in *Pterostichus niger* schall. (Coleoptera: Carabidae)[J]. *Biology Bulletin*, 2017, 44(5): 43-50.
- [21] 刘世大, 朱道弘. 中华稻蝗滞育的消除及滞育强度的可逆性[J]. 中南林学院学报, 2005, 11 (2): 74-77.
- [22] 康梦轶, 左彤彤, 张凯鹏, 等. 光周期和温度诱导昆虫滞育的研究进展[J]. 吉林林业科技, 2022, 9 (3): 51-59.
- [23] JING G, XI Z, SHAN Z, *et al.* Early molecular events during onset of diapause in silkworm eggs revealed by transcriptome analysis[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(17): 32-39.
- [24] 马志宁. 白纹雏蝗滞育特性及对环境因子响应研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2022.
- [25] 任金龙, 赵 莉, 葛 婧. 意大利蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段[J]. *昆虫学报*, 2015, 58 (11): 1201-1212.
- [26] HAJIME N. Early embryonic development of Bombyx.[J]. *Development Genes and Evolution*, 2021, 231(6): 432-439.
- [27] CHEN J, CUI D, ULLAH H, *et al.* Serpin7 controls egg diapause of migratory locust (*Locusta migratoria*) by regulating polyphenol oxidase.[J]. *FEBS Open Bio*, 2020, 10(5): 707-717.

Embryonic Development and Egg Diapause Stage of Bamboo Locust *Ceracris kiangsu* Tsai

WANG Mei^{1,2}, FANG Zeng-hong^{1,2}, FENG Jia-de^{2,4}, FENG Dan², XIE Chun-hua³,
WEN Yi-fu¹, CHEN Peng²

(1. Yunnan Agricultural University, Kunming 650500, Yunnan, China; 2. Yunnan Academy of Forestry and Grassland Sciences, Kunming 650201, Yunnan, China; 3. Mengla Forestry and Grassland Bureau, Mengla 666399, Yunnan, China; 4. Kunming University of Technology, Kunming, 650000, Yunnan, China)

Abstract: [Objective] To explore the characteristics and duration of the embryonic development of *Ceracris kiangsu* Tsai and the occurrence stage of its egg diapause. [Method] The embryo morphology and development period of *C. kiangsu* at different developmental stages were observed by stereomicroscope, and the water content of eggs, the full length, antennal length and head size of the embryo of *C. kiangsu* at different developmental stages of the eggs were measured. [Results] Under constant temperature of 25 °C, the embryonic development of *C. kiangsu* could be divided into 10 stages : stage I (2-5 d), stage II (6-9 d), stage III (10-16 d), stage IV (17-24 d), stage V (25-32 d), stage VI (33-75 d), stage VII (76-85 d), stage VIII (86-92 d), stage IX (93-100 d) and stage X (101-109 d). Embryonic development could be divided into four developmental stages: stage I and stage II were the initial development stage of embryos, stage III and stage IV were the rapid development stage of embryos, stage V-VII was the slow development stage, and stage VIII-X was the recovery development stage. After forty-five days of oviposition, eggs entered the diapause development, and egg diapause occurred at stage VI. [Conclusion] This study clarifies the embryonic development period and the embryonic development stage of egg diapause in *C. kiangsu*, and provides data support for clarifying the mechanism of the egg diapause of *C. kiangsu*.

Keywords: *Ceracris kiangsu* Tsai; embryonic development; developmental duration; egg diapause

(责任编辑: 崔 贝)