

中华稻蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段^{*}

崔双双¹ 朱道弘^{1,2,**}

(1. 中南林业科技大学昆虫行为与进化生态学实验室 长沙 410004;

2. 湖南第一师范学院动物学实验室 长沙 410205)

摘 要 为弄清中华稻蝗 *Oxya chinensis* (Thunberg) 卵滞育发生的胚胎发育阶段, 观察了其胚胎发育过程, 检测了中华稻蝗铁岭、济南、长沙及儋州种群产卵后卵粒含水量的变化规律和胚胎发育的停滞时期。根据胚胎形态, 自原头与原额胸折叠的胚胎发育阶段开始, 将中华稻蝗的胚胎发育过程划分为 11 个阶段。在 25℃ 的温度条件下, 4 个地理种群的卵粒均有一快速的吸水过程, 但完全滞育的铁岭和济南种群在产卵 12 d 后, 含水量即无明显的增加, 进入胚胎发育的停滞期。铁岭、长沙和儋州种群的卵滞育发生在胚胎发育的第Ⅶ阶段, 济南种群卵滞育发生在胚胎发育的第Ⅵ~Ⅶ阶段。中华稻蝗长沙种群为 1 年 2 代和 1 年 1 代混合发生, 10 月上旬至 11 月下旬为第 2 代成虫的产卵期。自然条件下, 长沙种群 10 月所产卵块发育至胚胎发育的第Ⅶ阶段, 以滞育状态的卵越冬; 但 11 月所产卵块越冬时胚胎尚未发育至滞育阶段, 以胚胎发育第Ⅱ~Ⅴ阶段的卵越冬, 越冬期间胚胎虽然发育缓慢, 但并未完全停滞。

关键词 卵滞育, 胚胎发育, 含水量, 中华稻蝗

Embryonic development and the stages of diapause incidence in the Chinese rice grasshopper, *Oxya chinensis*

CUI Shuang-Shuang¹ ZHU Dao-Hong^{1,2,**}

(1. Laboratory of Insect Behavior & Evolutionary Ecology, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China; 2. Laboratory of Zoology, Hunan First Normal University, Changsha 410205, China)

Abstract To understand the embryonic stage of diapause incidence, the embryonic development was observed, the changing regularity of egg water contents after deposited and the stagnation stages of embryonic development were examined in Tieling, Jinan, Changsha and Danzhou population of *Oxya chinensis* (Thunberg). According to the embryonic morphology, from the phase which protocephalon of embryo fold with the other parts, the process of embryonic development was divided into 11 stages. The eggs of 4 geographical populations had a process of rapid water absorption at 25℃. However, the water contents of eggs showed no significant increasing and embryonic development was slow in the Tieling and Jinan population after day 12 of egg deposited. The time of egg diapause incidence was in the 7th stage of embryonic development in the Tieling, Changsha and Danzhou populations, but was in stage 6 to stage 7 in the Jinan population. The Changsha population of *O. chinensis* shows a uni-bivoltine mixed life cycles, and adults of the second generation oviposited from early October to late November. In the field, the eggs laid in October developed to the 7th stage of embryonic development at 15 December and overwintered with diapause status, but the eggs laid in November did not finish the pre-diapause development, and overwintered as eggs with the 2th to 5th stage of embryonic development. The embryos developed slowly, but did not stop in the Changsha population of *O. chinensis* in the winter.

Key words egg diapause, embryonic development, water content, *Oxya chinensis*

中华稻蝗 *Oxya chinensis* (Thunberg) 在我国除青海、西藏、新疆、内蒙古未见报道外, 其他地区均

有分布, 近年来其危害逐步加重, 在一些地区已成为水稻的重要害虫(刘珍等, 1997; 李艳君, 2003;

* 资助项目: 科技部国际科技合作与交流项目(2009FDA32930)。

**通讯作者, E-mail: daohongzhuja@yahoo.com.cn

收稿日期: 2011-06-06, 接受日期: 2011-06-10

王华弟等 2007)。中华稻蝗在我国大部分地区 1 年发生 1 代,如辽宁(李艳君 2003)、山东(孙从法等,1994)、江苏(徐凤珍和李兰标 2007)、浙江(王华弟等 2007)等,海南 1 年发生 2 代以上,而长沙等地为 1 年 2 代和 1 年 1 代混合发生区域(赵琴等 2009;朱道弘等,2011)。中华稻蝗以卵越冬,无论南北越冬卵均出现滞育,卵滞育的发生受雌雄基因的共同作用,但滞育程度与滞育率高的亲本的关联性更大(谭荣鹤等 2008;赵琴等 2009)。其不同地理种群的卵滞育发生及滞育的调控机制存在着明显的地理变异,北方一化性种群为完全滞育,卵滞育与母代光周期及卵期的温度无关,所产卵全部进入滞育,完全由遗传控制;南方 1 年 2 代和 1 年 1 代混合发生的种群为部分滞育,滞育发生不受母代光周期的影响,但滞育率受卵期温度的调控,温度越高滞育率越低;低纬度地区的二化性种群为部分滞育,滞育受母代光周期和卵期温度的共同调控(赵琴等 2009)。中华稻蝗的卵滞育发育(diapause development)具有 2 个适温区,即低于发育起点温度的低温和高温(如 30℃),而秋季的适度高温则可以逆转滞育的解除,亦即其卵滞育强度存在着可逆性,而这种滞育强度的可逆性对于冬季前的滞育维持、防止秋季的不适时孵化起着重要的作用(Zhu *et al.* 2009)。

滞育是昆虫生活史的一种重要的季节适应特

征,可发生在卵期、幼虫期、蛹期和成虫期等各个虫态(Mousseau and Dingle, 1991)。卵滞育(或曰胚胎滞育)表现为胚胎发育的停滞,而这种停滞可发生在胚胎发育的不同阶段。但在同一物种中,其发育停滞往往发生在特定的胚胎发育阶段(王宗舜,1985)。本文通过中华稻蝗胚胎发育阶段的观察,不同阶段胚胎含水量的检测,弄清了其卵滞育发生的胚胎发育阶段。

1 材料与方法

1.1 实验昆虫及饲养方法

中华稻蝗的成虫和若虫分别于 2009 年 7—8 月采自辽宁铁岭、山东济南、湖南长沙和海南儋州(表 1)。采集的标本(各种群采集个体大于 100 只)置于养虫笼内(40 cm × 20 cm × 40 cm),于温度为(25 ± 1)℃、光周期为 L:D = 12:12 的人工气候室内(宁波江南仪器厂),以校内苗圃栽培的扁穗雀麦(*Bromus catharticus* Vahl.)饲养。扁穗雀麦的叶片插入盛水的广口瓶(100 mL),每 2 天更换 1 次。更换饲料时,收集成虫产在扁穗雀麦叶片之间的卵块。所获得的卵块按刘世大和朱道弘(2005)的方法,低温(8℃)处理 80 d 解除滞育后,于 25℃ 让其孵化,孵化若虫作为本研究的虫源。

表 1 中华稻蝗标本的采集地点

Table 1 Populations of *Oxya chinensis* sampled for the current study

采集地点 Collection sites	纬度(°N) Latitude (°N)	经度(°E) Longitude (°E)	采集时间 Collection date
辽宁铁岭 Tieling, Liaoning	42.5	124.1	2009-08-16
山东济南 Jinan, Shangdong	36.8	117.0	2009-08-12
湖南长沙 Changsha, Hunan	28.3	112.0	2009-07-09
海南儋州 Danzhou, Hainan	19.5	109.0	2009-07-24

1.2 中华稻蝗 4 个地理种群的卵滞育率

实验室饲养 1 代后,中华稻蝗 4 个地理种群的孵化若虫分别置于 25℃ 和光周期为 L:D = 12:12 的条件下饲养。成虫羽化后继续于相同条件下

集团饲养(30 ~ 40 对),更换饲料时收集所产卵块。获得的卵块按刘世大和朱道弘(2005)的方法分别置于直径为 9 cm 的培养皿(4 ~ 5 卵块/皿)内,于 25℃ 的温度条件下每 5 天检查 1 次卵粒的

孵化情况,调查中华稻蝗铁岭、济南、长沙及儋州种群的卵滞育率。卵滞育与否按刘世大和朱道弘(2005)和赵琴等(2009)的方法进行判断,即产卵后 50 d 内孵化的卵视为非滞育卵,50 d 之后仍未孵化的卵视为滞育卵。

1.3 中华稻蝗胚胎发育过程的观察

为了给判断中华稻蝗卵滞育发生的胚胎发育阶段提供依据,以滞育率低的儋州种群为材料,观察了其胚胎发育过程。卵块产下后保存于 25℃ 的人工气候室内,第 3 天开始,每 2 天分别自 5 卵块选取 20 粒卵,以沸腾的 Bouin 固定液[苦味酸饱和液(1.22%) 75 mL,福尔马林 25 mL,冰醋酸 5 mL]固定 24 h 后,用 50% 的酒精清洗 3 次,保存于 70% 酒精中。取固定后保存的卵粒于实体显微镜(Olympus, SZX7)下以解剖针仔细去除卵壳和多余细胞质,获取胚胎并拍照。参照王海川等(1996),对各发育阶段的胚胎形态进行了描述。

1.4 中华稻蝗 4 个地理种群卵粒含水量的检测

为检测中华稻蝗 4 个地理种群产卵后卵粒含水量的变化规律,于产卵当日将卵块置于 25℃ 的温度条件下,自产卵后 6 至 27 d 每隔 3 d 分别随机选取卵粒 30 粒,使用电子天平(Mettler-Toledo Group, Switzerland, 0.0001 g)称量其鲜重,尔后将卵粒置于 2 mL 的离心管内,用烘箱 60℃ 烘干 24 h,再以电子天平称量其干重,分别计算卵粒的含水量。

1.5 中华稻蝗 4 个地理种群卵滞育发生的胚胎发育阶段

产卵后将卵块置于 25℃ 的温度条件下,6 d 后将卵粒自卵块中剥离并混合,于产卵后第 15、30、40、50 天分别随机选取健康的铁岭和济南种群的卵粒各 20 粒;待部分滞育的长沙和儋州种群的非滞育卵孵化后,将卵粒自卵块中剥离并集中混合,于产卵后第 30、40、50 天选取长沙种群卵粒各 20 粒,产卵后第 30 天选取儋州种群卵粒 20 粒,按 1.3 描述的方法对卵粒进行固定并解剖。观察其胚胎发育阶段。

1.6 中华稻蝗长沙种群自然条件下越冬卵的胚胎发育

将 2010 年 9 月长沙市郊外采集的中华稻蝗成虫和若虫(约 100 只)置于养虫笼内,于室外自

然条件下以扁穗雀麦饲养,收集其所产卵块。将 10 月 6 日、22 日和 11 月 5 日、22 日获得的卵块(各 4~5 卵块)置于培养皿内,按朱道弘等(2011)的方法埋入苗圃的土壤中(深约 5 cm)。第 1 次取卵粒时,将卵粒自卵块中剥离并混合,于 12 月至翌年 3 月的每月 15 日分别取各时间段所产卵粒 10~20 粒,按 1.3 描述的方法对卵粒进行固定并解剖,观察长沙种群越冬卵越冬过程中的胚胎发育情况。

1.7 数据分析

本文数据采用 *t* 检验进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 中华稻蝗 4 个地理种群的卵滞育率

中华稻蝗 4 个地理种群成虫所产卵块置于 25℃ 的温度条件下,分别调查了其孵化率(图 1)。长沙和儋州种群的卵粒在产卵后 30 d 内大部分已孵化为若虫,孵化率分别为 82.1% ($N=240$) 和 96.5% ($N=260$),剩余的未孵化卵粒在其后的观察期内未见孵化。铁岭、济南种群卵粒在产卵后 50 d 内未见孵化,50 d 后有零星的若虫孵化,至产卵后 80 d,其孵化率亦仅为 15.2% ($N=105$) 和 13.0% ($N=108$)。

可见在 25℃ 的温度条件下,中华稻蝗铁岭和济南种群的卵滞育率为 100%,而长沙和儋州种群的卵滞育率低,儋州种群的滞育率仅为 35%。

2.2 中华稻蝗儋州种群的胚胎发育

以滞育率低的儋州种群为材料,于产卵后第 3 天开始每 2 天 1 次,观察了其胚胎发育过程。所观察的儋州种群除少量卵粒在 15 d 后仍处于胚动前的发育阶段(应为滞育卵粒)之外,各观察时点的卵粒发育均很整齐。根据胚胎形态特征,本文将中华稻蝗胚胎发育过程划分为 11 个阶段,并对发育阶段的胚胎形态进行了描述(图 2)。

第 I 阶段:产卵后 3 d 左右(25℃,下同)。胚胎位于胚孔端很小的区域内,原头与原颚胸折叠(图 2: A, B)。

第 II 阶段:产卵后 4 d 左右。原头与原颚胸平展,原头、复眼叶及原颚胸清晰可见,原头中央微凹,原颚胸与腹部之间无明显的分界(图 2: C, D)。

第 III 阶段:产卵后 6 d 左右。原颚胸与腹部之

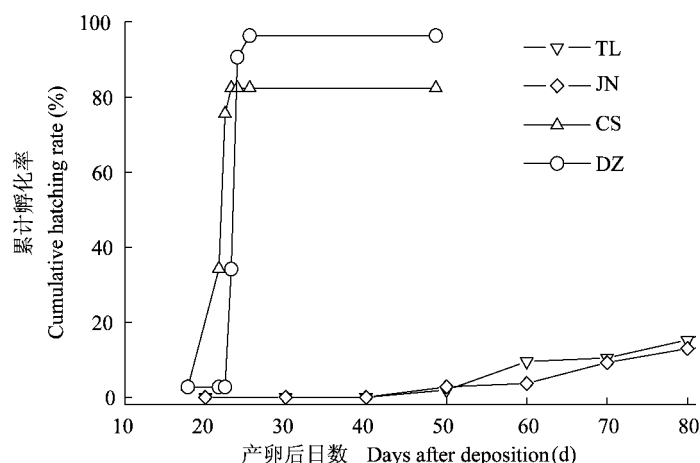


图1 中华稻蝗不同地理种群 25℃温度条件下的累积孵化率 (N = 105 ~ 260)

Fig. 1 The cumulative hatching rates of different geographical populations in *Oxya chinensis* at 25°C (N = 105 - 260)

TL: 铁岭种群 Tieling population; JN: 济南种群 Jinan population; CS: 长沙种群 Changsha population; DZ: 儋州种群 Danzhou population.

间出现分界,但各部分仍无明显的分节现象(图2: E, F)。

第IV阶段: 产卵后 8 d 左右。原头部出现上唇及触角芽基的分化,原颚胸两侧可见附肢。腹部逐渐延长,但腹部尚未出现附肢的分化。为胚胎发育的原足期(图2: G, H)。

第V阶段: 产卵后 10 d 左右。触角分为 2 节,上颚芽基呈块状,下颚芽基分为 3 部分,下唇芽基分为 2 部分。胸部附肢延长弯曲但未见分节。腹部各体节出现附肢 1 对。为胚胎发育的多足期(图2: I, J)。

第VI阶段: 产卵后 12 d 左右。触角分为 3 节,原颚部的各部分芽基延长并开始分节。胸部附肢出现明显的分节——除与体部相连的基节外,分化出腿节、胫节、附节。腹部附肢开始退化(图2: K, L)。

第VII阶段: 产卵后 14 d 左右。触角延长,复眼色素开始出现。胸部附肢分节更为清晰。腹部分节明显而附肢完全退化,胚胎长达卵粒长的 2/3 左右。为胚胎发育的寡足期(图2: M, N)。

第VIII阶段: 产卵后 15 d 左右,胚胎发生胚动。原头先弯向卵粒中间,至胚动结束时胚胎完成 180°的旋转,使原头位于卵孔的相反方向。此阶段上唇在原头上的占比增大,触角延长,复眼位于头部的两侧(图2: O, P)。

第IX阶段: 产卵后 18 d 左右。触角进一步伸

长,可分为 7 节,上唇分为唇基和上唇两部分,复眼颜色加深。胚胎背部开始愈合,胚胎长度无明显变化(图2: Q, R)。

第X阶段: 产卵后 21 d 左右。触角分为 11 节,复眼颜色更深,上颚齿清晰可见,下唇须和下颚须明显。腹末的外生殖器及尾须清晰可见。胚胎体色淡绿,背部已愈合,胚胎增长基本充满整个卵壳(图2: S)。

第XI阶段: 产出后 27 d 左右。触角 13 节,触角基部的 3 个单眼明显,上颚齿颜色变深。后足胫节刺已形成,可见后足股节上羽状纹,胸部各附肢末的爪及爪中垫明显。体翠绿色,胚胎发育已经完成,即将孵化(图2: T)。

2.3 中华稻蝗 4 个地理种群卵粒含水量的变化

卵粒的含水量是衡量胚胎发育速度的重要指标。为调查中华稻蝗 4 个地理种群胚胎发育进度的差异,检测了其产卵后卵粒含水量的变化情况(图3)。在 25℃ 的温度条件下 4 个地理种群的卵粒在产卵后均有一快速的吸水过程,至产卵后第 12 天,铁岭、济南、长沙和儋州种群卵粒的含水量分别达到了 $63.9\% \pm 0.8\%$ (平均 $\pm$ SD,下同)、 $67.0\% \pm 0.3\%$ 、 $67.5\% \pm 0.4\%$ 和 $65.7\% \pm 0.4\%$,显著高于产卵后第 6 天的含水量(t -test, $P < 0.01$)。其后,长沙和儋州种群卵粒的含水量继续升高,显然与其滞育率较低有关,非滞育的卵粒

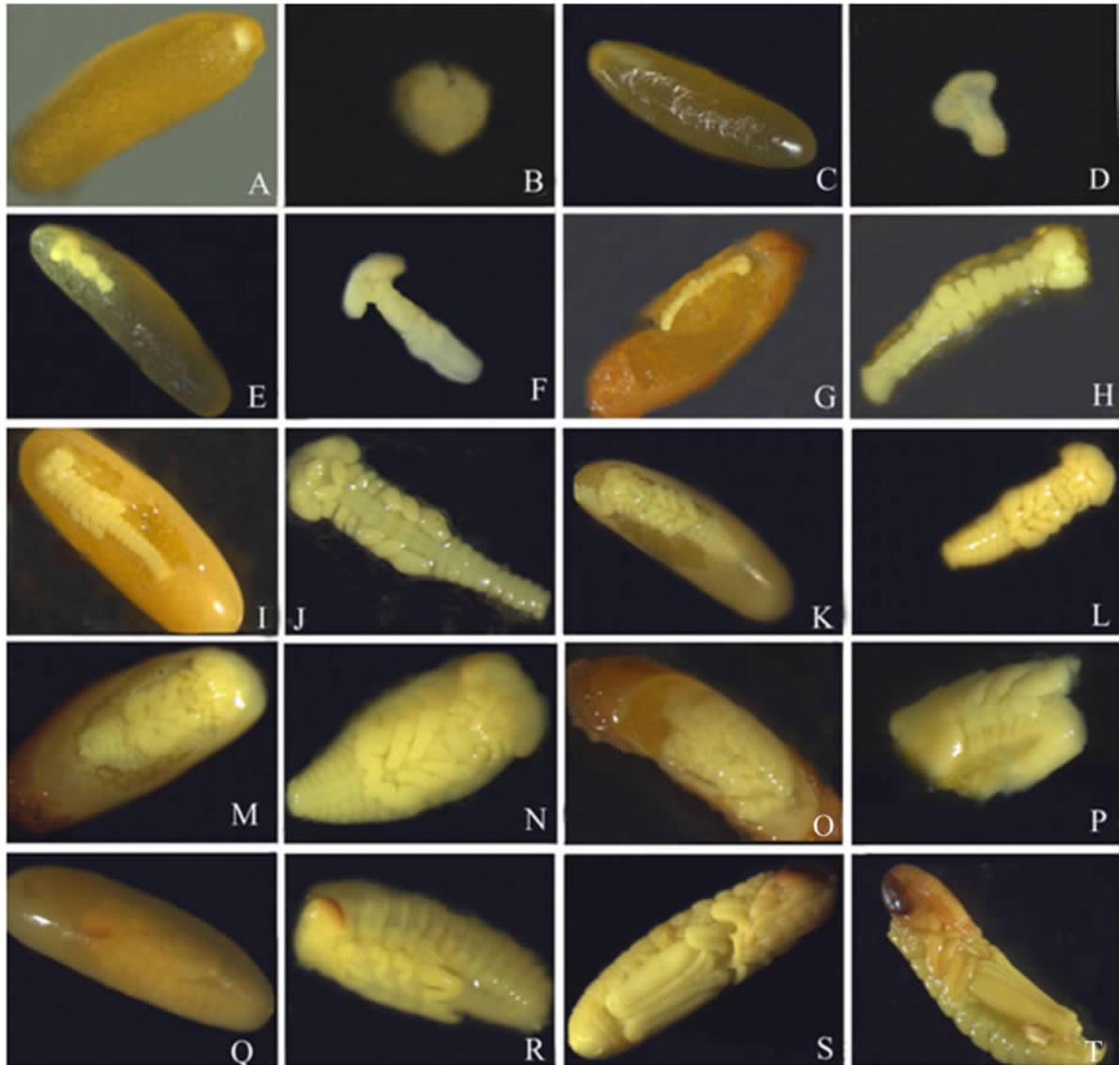


图 2 中华稻蝗的胚胎发育阶段

Fig. 2 The embryonic developmental stages of *Oxya chinensis*

第 I 阶段 Stage I: A, B; 第 II 阶段 Stage II: C, D; 第 III 阶段 Stage III: E, F; 第 IV 阶段 Stage IV: G, H; 第 V 阶段 Stage V: I, J; 第 VI 阶段 Stage VI: K, L; 第 VII 阶段 Stage VII: M, N; 第 VIII 阶段 Stage VIII: O, P; 第 IX 阶段 Stage IX: Q, R; 第 X 阶段 Stage X: S; 第 XI 阶段 Stage XI: T.

不断吸水, 胚胎发育持续进行, 至产卵后第 24 天含水量分别达 $76.0\% \pm 1.1\%$ 和 $75.7\% \pm 1.0\%$ 。然而, 完全滞育的铁岭和济南种群的卵粒在第 12 天之后含水量无明显的增加, 至产卵后第 24 天, 含水量亦仅为 $65.9\% \pm 0.6\%$ 和 $65.7\% \pm 0.3\%$, 与产卵后第 12 天的含水量无显著差异 (t -test, $P > 0.05$)。

因此, 可以认为中华稻蝗铁岭和济南种群的滞育卵在 25°C 的温度条件下, 于产卵后第 12 天左

右开始进入胚胎发育的停滞期。

2.4 中华稻蝗 4 个地理种群卵滞育发生的胚胎发育阶段

中华稻蝗铁岭和济南种群的卵均 100% 发生滞育(图 1), 产卵后将其卵块置于 25°C 保存, 15、30、40 及 50 d 后取卵粒进行固定并解剖, 观察其胚胎发育阶段。铁岭种群的卵粒在产卵后第 15 天均已进入胚胎发育的第 VII 阶段, 其后有一明显的发育停滞期, 产卵第 40 天后有少量卵粒进入胚胎发育的胚动

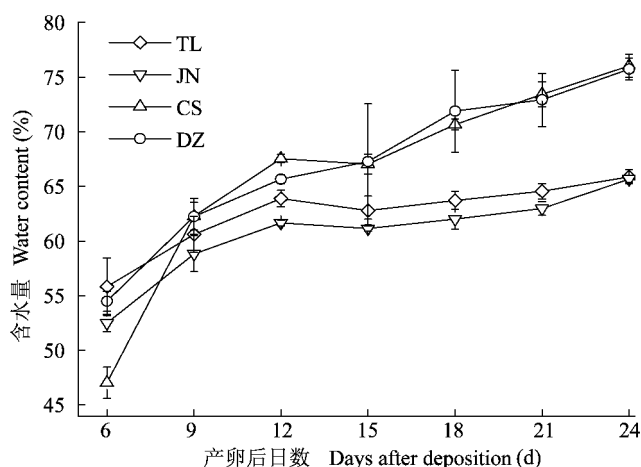


图3 中华稻蝗不同地理种群 25℃ 温度条件下卵含水量的变化 (N = 30)

Fig. 3 The changes of water content of eggs after deposition in different populations of *Oxya chinensis* at 25°C (N = 30 each)

(第Ⅷ) 及其后阶段, 但即使在产卵后第 50 天胚胎

发育第Ⅶ阶段的卵粒仍维持在 75% (N = 20) 以上 (图 4: A)。济南种群的卵粒在产卵后第 15 天均处于胚胎发育的第Ⅵ阶段, 产卵后第 30 天时 21.1% (N = 20) 的卵粒进入胚胎发育的第Ⅶ阶段, 78.9% 的卵粒仍处于第Ⅵ阶段。产卵后第 40 天, 92.3% (N = 20) 的卵粒处于胚胎发育第Ⅶ阶段。产卵后第 50 天, 部分卵粒逐渐进入胚胎发育的胚动(第Ⅷ)及其后阶段, 但胚胎发育第Ⅶ阶段的卵粒仍维持在 66.7% (N = 20) (图 4: B)。

长沙和儋州种群的非滞育卵在产卵后 30 d 内已孵化(图 1)。待非滞育卵孵化后, 对未孵化卵(滞育卵)进行固定并解剖, 观察其胚胎发育阶段。在 25℃ 的温度条件下, 长沙种群的未孵化卵产卵后第 30 天均处于胚胎发育的第Ⅶ阶段, 第 40 天后有少量卵粒进入胚胎发育的胚动(第Ⅷ)阶段, 但 94.4% 以上的卵粒的胚胎发育停滞在第Ⅶ阶段(图 4: C)。由于儋州种群滞育卵的比例低, 仅观察了产卵后第 30 天卵粒的胚胎发育阶段。与铁

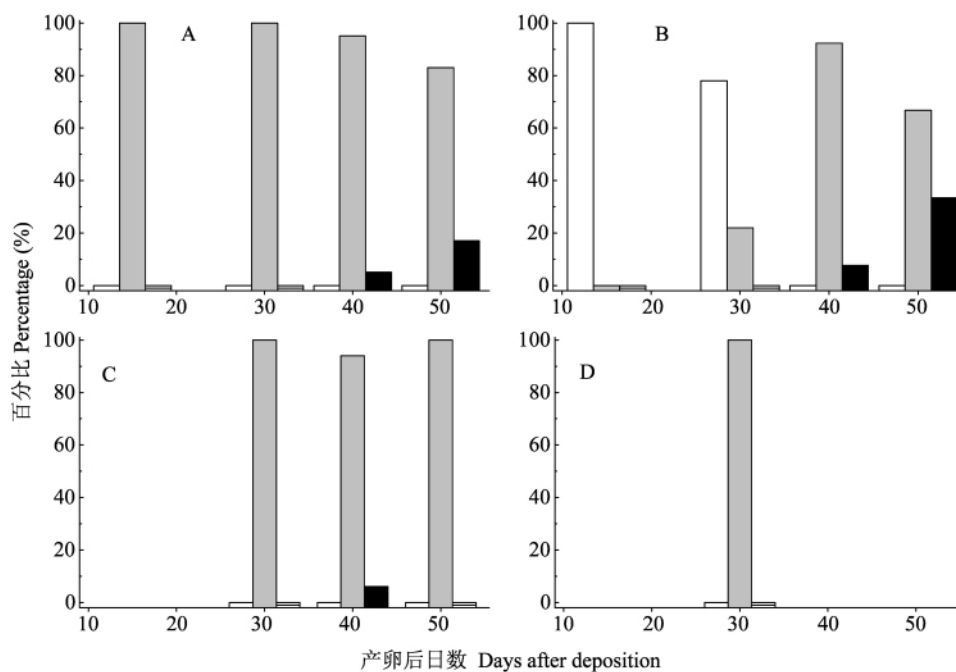


图4 中华稻蝗4地理种群卵滞育发生的胚胎发育阶段(N = 20)

Fig. 4 The embryonic developmental stage of diapause in different geographical populations of *Oxya chinensis* at 25°C (N = 20 each)

白色棒、灰色棒和黑色棒分别指胚胎发育第Ⅵ、Ⅶ或Ⅷ阶段。

White, gray and black bars indicate stage VI, VII or VIII respectively.

A: 铁岭种群 Tieling population; B: 济南种群 Jinan population; C: 长沙种群 Changsha population, D: 儋州种群 Danzhou population.

岭和长沙种群一样,产卵后 30 d 儋州种群的胚胎发育亦均处于第Ⅶ阶段(图 4: D)。

根据图 3, 4 的结果,可以认为中华稻蝗在 25℃ 的温度条件下,铁岭和济南种群在产卵第 12 天之后进入滞育发育,铁岭种群的卵滞育发生在胚胎发育的第Ⅶ阶段,济南种群发生在胚胎发育的第Ⅵ~Ⅶ阶段;长沙和儋州种群卵滞育低,滞育卵的发育停滞期为胚胎发育的第Ⅶ阶段。

2.5 中华稻蝗长沙种群自然条件下越冬卵的胚胎发育

为了调查中华稻蝗越冬卵自然条件下的发育情况,以所在地的长沙种群为材料,检测了其越冬卵在越冬期间的胚胎发育进度(表 2)。10 月 6 日所产卵置于室外自然条件下,于 12 月 15 日解剖时均处于胚胎发育的第Ⅶ阶段,然后处于发育停滞状态,直至翌年 3 月方开始继续发育,部分卵粒

进入胚胎发育的第Ⅷ阶段。10 月 22 日所产卵虽有部分卵粒在 12 月 15 日进入了胚胎发育的第Ⅷ阶段,但约 90% 卵粒处于胚胎发育的第Ⅶ阶段,且越冬期间胚胎发育基本处于停滞状态,与 10 月上旬的卵粒相似。11 月 5 日和 22 日所产卵块置于室外自然条件下,于 12 月 15 日进行解剖时卵粒处于胚胎发育的第Ⅱ或Ⅲ阶段,尽管发育缓慢,越冬期间胚胎发育并未完全停滞,至翌年 3 月 15 日发育至胚胎发育的第Ⅵ或Ⅴ阶段。

上述结果表明,中华稻蝗长沙种群越冬卵的胚胎发育并不整齐,多个胚胎发育阶段并存。产卵早的卵块(10 月)大多发育至胚胎发育的第Ⅶ阶段,以滞育状态的卵越冬,但产卵迟的卵块越冬时胚胎尚未发育至滞育(第Ⅶ)阶段,越冬期间胚胎虽然发育缓慢,但并未完全停滞。

表 2 中华稻蝗长沙种群自然条件下越冬卵的胚胎发育

Table 2 The embryonic development of overwintering eggs in Changsha population of *Oxya chinensis* under natural condition

观察日期 Date observed	10 月 6 日卵 Eggs deposited in 6 Oct.		10 月 22 日卵 Eggs deposited in 22 Oct.		11 月 5 日卵 Eggs deposited in 22 Nov.		11 月 22 日 Eggs deposited in 22 Nov.	
	发育阶段	比例(%)	发育阶段	比例(%)	发育阶段	比例(%)	发育阶段	比例(%)
	Stage	Percentage	Stage	Percentage	Stage	Percentage	Stage	Percentage
12 月 15 日 15 Dec.	Ⅶ	100 (20) [†]	Ⅶ	90.0 (18)	Ⅱ	8.3 (1)	Ⅱ	50.0 (10)
			Ⅷ	10.0 (2)	Ⅲ	91.7 (11)	Ⅲ	50.0 (10)
1 月 15 日 15 Jan.	Ⅶ	100 (20)	Ⅶ	85.0 (17)	Ⅳ	100 (11)	Ⅱ	26.7 (4)
			Ⅷ	15.0 (3)			Ⅲ	73.3 (11)
2 月 15 日 15 Feb.	Ⅶ	100 (20)	Ⅶ	88.9 (16)	Ⅴ	85.0 (17)	Ⅲ	35.0 (7)
			Ⅷ	11.1 (2)	Ⅵ	15.0 (3)	Ⅳ	65.0 (13)
3 月 15 日 15 Mar.	Ⅶ	72.7 (8)	— [§]	—	Ⅵ	100 (12)	Ⅴ	100 (10)
	Ⅷ	27.3 (3)						

[†] 括号内数字指样本数。Numbers in parentheses indicate sample sizes.

[§] 指未获得数据。§ means no data obtained.

3 讨论

昆虫的胚胎发育自卵裂、胚盘、胚带、胚层及胚膜的形成,至胚胎的分节、附肢的形成、体壁形成及背合等是一复杂的过程,可划分为若干阶段。即使仅从昆虫胚胎附肢的形成来划分就可粗分为原足期、多足期、寡足期 3 个阶段。Dingle 和 Mousseau(1994)将一种蝗虫 *Melaoplus sanguinipes*

的胚胎发育划分为 27 个阶段,Bodenhemer 和 Shulov (1951)将摩洛哥戟纹蝗 *Dociostaurus maroccanus* 的胚胎发育划分为 20 个阶段。王海川等(1996)以 10 月底和 11 月初采集的汉川、长安种群的越冬卵为材料,4℃ 保存约 1 月后转移至 15~30℃,每隔 4 d 观察其胚胎发育情况,将中华稻蝗的胚胎发育划分为 10 个阶段。虽然该文未论及中华稻蝗的卵滞育现象,但在陕西中华稻蝗应

是以滞育卵越冬。10 月底至 11 月初采集的汉川和长安种群卵块于发育起点温度以下的 4℃ 保存 1 月左右,可解除部分卵的滞育,但多数卵粒应仍处于滞育状态(赵琴等,2009;Zhu *et al.*, 2009)。因此,卵块转移至 25℃ 或 30℃ 后,由于滞育的影响,其胚胎虽可缓慢发育,但会存在发育不整齐的现象,或给胚胎发育的观察带来干扰。为了便于判断中华稻蝗滞育发生的胚胎发育阶段,本文以滞育率低的海南儋州种群为材料,观察了其胚胎发育过程。各观察时点的卵粒发育均很整齐,依据实体显微镜观察的胚胎形态,参照王海川等(1996)的描述,自原头与原颧胸折叠的胚胎发育阶段开始,将中华稻蝗的胚胎发育过程初步划分为 11 个阶段。

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,如飞蝗 *Locusta migratoria* 卵滞育发生在胚胎发育的中期(钦俊德等,1954),舞毒蛾 *Lymantria dispar* 的卵在幼虫孵化前进入滞育,滞育发生在胚胎发育的后期,而家蚕 *Bombyx mori* 卵的滞育发生在胚胎初期(王宗舜,1985)。中华稻蝗铁岭和济南种群所产卵均进入滞育。在 25℃ 的温度条件下,产卵后有一快速的吸水过程,但 12 d 后含水量无明显增加,胚胎发育进入相对停滞的阶段。根据对海南儋州种群胚胎发育过程的观察,此时应为胚胎发育的第 VI ~ VII 阶段。对铁岭种群产卵后不同日数的卵粒进行解剖,发现产卵后 15 至 30 d 的卵粒均为胚胎发育的第 VII 阶段,第 40 天后有少量卵粒进入胚胎发育的胚动(第 VIII)及其后阶段,但即使在产卵后第 50 天大部分卵粒仍处于胚胎发育的第 VII 阶段。可见铁岭种群卵滞育发生在胚胎发育的第 VII 阶段。第 40 天后有少量卵粒进入胚胎发育的第 VIII 及其后阶段,与图 1 的卵粒孵化结果相吻合。在 25℃ 的温度条件下,少量滞育强度较低的卵粒缓慢发育,于产卵 50 d 后断续地孵化。部分滞育的长沙和儋州种群,滞育卵的滞育发生胚胎发育阶段与铁岭种群相一致。济南种群在 25℃ 的温度条件下,产卵 12 d 之后含水量无明显增加,产卵后第 15 ~ 30 天卵粒主要处于胚胎发育的第 VI 阶段,产卵后第 40 ~ 50 天大部分卵粒处于胚胎发育第 VII 阶段。可以认为济南种群的卵滞育发生在胚胎发育的第 VI ~ VII 阶段。赵琴等(2009)的研究证实了中华稻蝗一化性种群的滞育强度与所处纬度呈负相关关系,

即纬度越低滞育强度越高。Zhu 等(2009)将与济南种群(36.8°N)纬度相近的济宁种群(35.4°N)的卵粒,于 25℃ 发育 30 d 后低温(8℃)处理 40 d,其卵滞育的解除率约达 60%。然而,低温处理后如 20℃ 处理 5 ~ 15 d,其滞育解除率则显著降低,且 20℃ 处理的时间越长其滞育解除率越低。因此,Zhu 等(2009)认为其卵滞育强度存在着可逆性。中华稻蝗在山东省 1 年发生 1 代,于 9 月中旬至 10 月初产卵(孙从法等,1994)。秋初正是济南地区温度波动较大的季节,一段时间的低温后又可能迎来温度较高的时段。济南种群较高的滞育强度、具可逆性的滞育特性,对于其冬季前的滞育维持及防止秋季的不适时孵化具有重要的进化意义。而这些特性或许与济南种群的卵滞育发生在胚胎发育的第 VI ~ VII 阶段有关,值得进一步探讨。

为了与实验室的结果相比较,本文亦调查了自然条件下中华稻蝗长沙种群卵粒在越冬期间的胚胎发育阶段。长沙种群为 1 年 2 代和 1 年 1 代混合发生,10 月上旬至 11 月下旬为第 2 代成虫的产卵期(赵琴等,2009;朱道弘等,2011)。10 月所产卵在自然条件下,于 12 月中旬大多发育至胚胎发育的第 VII 阶段。其后,至翌年 2 月中旬胚胎未进行进一步的发育,越冬期间胚胎发育停滞于第 VII 阶段。11 月所产卵块,由于发育时间短、自然环境温度低,至 12 月中旬胚胎仅发育至 II 或 III 阶段,越冬期间胚胎发育并未停滞,而是缓慢地发育,但直至翌年 3 月中旬胚胎发育也仅达第 V 或 VI 阶段。可见,自然条件下长沙种群的越冬卵既有处于滞育状态的胚胎发育第 VII 阶段的卵,也有胚胎发育第 VII 阶段之前的各发育阶段的卵粒。中华稻蝗在辽宁中部地区成虫于 8 月中旬至 9 月下旬产卵(李艳君,2003),在山东于 9 月中旬至 10 月初产卵(孙从法等,1994)。根据上述结果,可以推测中华稻蝗铁岭和济南种群越冬卵在越冬期间应处于滞育发生的胚胎发育阶段。虽然无海南种群越冬前成虫产卵时期的数据,可以认为其卵块在越冬期间的胚胎发育阶段应与长沙种群相似,即越冬卵存在多个胚胎发育阶段。

参考文献(References)

- Bodenheimer FS, Shulov A, 1951. Egg development and diapause in the Moroccan locust (*Docostaurus maroccanus*

- Thunb). *Bull. Res. Coun. Isr.* , 1: 59—75.
- Dingle H, Mousseau TA, 1994. Geographic variation in embryonic development time and stage of diapause in a grasshopper. *Oecologia* , 97(2): 179—185.
- 李艳君 2003. 中华稻蝗在辽宁中部地区的发生及防治. 垦殖与稻作 4: 29—30.
- 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.
- 刘珍, 高山松, 张连全, 姜海玉, 1997. 中华稻蝗生物学特性及防治研究. 昆虫知识 34 (4): 195—197.
- Mousseau TA, Dingle H, 1991. Maternal effects in insect life histories. *Annu. Rev. Entomol.* , 36: 511—534.
- 钦俊德, 翟启慧, 沙棧云, 1954. 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. 昆虫学报 4 (4): 383—398.
- 孙从法, 赵秀山, 王新娟, 崔雪梅, 蔡家彬, 1994. 稻蝗发生规律及防治技术. 山东农业科学, (2): 40.
- 谭荣鹤, 朱道弘, 阳艳萍, 2008. 中华稻蝗不同地理种群杂交子代的滞育率. 昆虫知识, 45 (3): 394—397.
- 王海川, 刘志斌, 许升全, 郑哲民, 1996. 中华稻蝗胚胎发育形态、卵发育起点温度及有效积温研究. 植物保护 22 (4): 3—5.
- 王华弟, 徐志宏, 冯志全, 徐福寿, 吴玉香, 2007. 中华稻蝗发生规律与防治技术研究. 中国农学通报 23 (8): 387—391.
- 王宗舜, 1985. 昆虫滞育与激素调节. 昆虫知识 22 (4): 181—183.
- 徐凤珍, 李兰标, 2007. 中华稻蝗生活史的研究. 安徽农业通报 13 (1): 158—159.
- 赵琴, 朱道弘, 阳艳萍, 谭荣鹤, 2009. 中华稻蝗五地理种群的卵滞育强度及生活史模式变异. 昆虫学报 52 (2): 183—189.
- Zhu DH, Yang YP, Liu ZW, 2009. Reversible change in embryonic diapause intensity by mild temperature in the Chinese rice grasshopper, *Oxya chinensis*. *Entomol. Exp. Appl.* , 133 (1): 1—8.
- 朱道弘, 张超, 谭荣鹤, 2011. 中华稻蝗长沙种群的生活史及其卵滞育的进化意义. 生态学报 31(15): (印刷中)