

粘虫产卵前期的遗传特征

江幸福, 罗礼智*, 胡 毅

(中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094)

摘要:从田间采集的粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 种群在室内相同条件下饲养时, 其后代雌蛾的产卵前期有较程度的分化, 最短的为 3d, 最长的达 8d。通过亲子回归法(雌性子代和亲本产卵前期的回归分析)估算的粘虫蛾产卵前期遗传力值为 0.2899, 表明粘虫产卵前期受遗传因素的影响较小。对单雌系的双向选择所产生的选择响应表明, 在一定的选择压力下, 选择有利于产卵前期长的个体, 即产卵前期长的个体进化速度要比短的个体快, 但连续选择的响应较低。进一步通过家系间交互杂交来研究雌蛾产卵前期的遗传基础表明, 产卵前期在很大程度上受雄性亲本的影响, 即可能受 X-性染色体上的基因调控。

关键词:粘虫; 产卵前期; 遗传力; 迁飞

Genetic characteristics of pre-oviposition period in the oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker)

JIANG Xing-Fu, LUO Li-Zhi, HU Yi (Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Science, Beijing 100094, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 68~72.

Abstract: The oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker) is a long distance migratory insect. It is well known that occurrence of this insect migratory behavior is regulated by many environmental and physiological factors such as rearing temperature, larval density, photoperiod, matting status, oviposition and hormone, while little is known affected by genetics. Since migration in insects usually occurs prereproductively and so the pre-oviposition period, determines the number of nights over which females of migrants can express their migratory potential. Pre-oviposition period ranged from 3 to 8 days in the female offsprings from insects collected in the field of Zhengzhou, He'nan Province, China on the same rearing conditions in the laboratory means it has a substantial genetic component which affect the female reproduction. The narrow sense heritability of pre-oviposition period was estimated by regression of mean offsprings on parents was 0.2899, demonstrating that genetic factors play a lesser role in the control of pre-oviposition period in *M. separata*. The flowing results of bi-selection experiments were consistent with those expected when a polygenic character is subjected to directional selection, the response of selection deduced from bi-selection in isofemale lines demonstrate that it is beneficial to the long pre-oviposition period female under the pressure of selection frequency though it is not obvious with the continuous generation selection. Further the results of reciprocal cross between isofemale lines indicate that pre-oviposition period is strongly influenced by genes located on the X chromosome, inherited from the male parent.

Key words: *Mythimna separata* (Walker); pre-oviposition period; heritability; migration

文章编号: 1000-0933(2005)01-0068-05 中图分类号: Q346 文献标识码: A

昆虫迁飞行为是在长期自然选择压力下形成的一种行为对策, 即是一种适应性特征。通过自然选择形成的迁飞行为与生活史结构间关系存在大量的变异, 这也是昆虫为了适应不同的栖息地环境而形成的遗传多样性^[1~3]。由于环境条件长期的差异以

基金项目: 国家“973”项目部分研究内容(G2000016206)

收稿日期: 2003-10-24; **修订日期:** 2004-06-15

作者简介: 江幸福(1970~), 男, 安徽怀宁人, 博士, 助理研究员。主要从事昆虫迁飞行为的生理、生态及遗传调控机制研究。

* 通讯作者: Author for correspondence. E-mail: lzluo@ippcaas.cn

Foundation item: the National “973” Project of China(No. G2000016206)

Received date: 2003-10-24; **Accepted date:** 2004-06-15

Biography: JIANG Xing-Fu (1970~), Ph. D., Research assistant, mainly engaged in mechanisms of ecological and physical and genetic regulation in insect migratory behaviors and pest integrated management.

及生物长期的适应,在种群间或种群内均存在一定差异的种下类群。迁飞昆虫种群内也有不同的种下类群,如其分化的迁飞型、居留型。迁飞型分化不仅表现在飞行器官、飞行能力、飞行能源物质和激素等方面差异^[4~6],而且也表现在生殖行为,特别是成虫产卵前期。由于大多数迁飞昆虫迁飞行为的发生是在成虫幼嫩期,即成虫羽化到首次产卵前,成虫产卵后飞行能力即开始下降,因此迁飞昆虫一般有较长的产卵前期,产卵前期对昆虫飞行能力的表达有显著的影响,成虫产卵前期延长使得生殖延迟是迁飞型典型的特征。在许多迁飞昆虫中,这种特征的形成已经被证明是由环境因素所引起的,而对其遗传影响的研究较少,目前仅在有限的几种昆虫中被证明遗传对生殖也有影响。如用亲子回归方法估计了迁飞的大马利筋长蜡 *Oncopeltus fasciatus*^[7]、棉红蜡 *Dysdercas fasciatus*^[8]、棉铃虫 *Heliothis amigera*^[9]、斜纹夜蛾 *Autographa gamma*^[10]和白背飞虱 *Sogatella furcifera*^[11]产卵前期的遗传力分别为 0.25、0.3~0.4、0.12~0.58、0.24~0.66 和 0.2421。表明这些昆虫亲子代相似性很小,遗传力较低,很大程度上是受环境因素的影响。对非洲粘虫 *Spodoptera exempta* 产卵前期遗传的研究结果表明,不同地理种群间的成虫产卵前期差异显著,说明有遗传因素作用于成虫产卵前期,产卵前期遗传力为 0.12~0.43。进一步通过选择和杂交、自交试验表明,非洲粘虫产卵前期在家系间表现为明显分离,产卵前期很有可能为 X-染色体性连锁^[12]。

关于粘虫迁飞行为的发生与调控机制,已经明确了环境因素(温度、密度和光周期等)、生理(交配、能源)以及激素(保幼激素)的调控机制^[13~17],但在遗传调控方面,国内尚未有文献报道。尽管 Han E N 等对其求偶前期的遗传力进行了初步估算,但对产卵前期的遗传力及其双向选择响应均未进行综合评价^[18]。通过对粘虫雌蛾的产卵前期的变异、遗传力及选择产生的响应研究其遗传特征并对其遗传基础进行初步探讨。

1 材料与方法

1.1 虫源及饲养方法

虫源采集来自河南省郑州市越冬代成虫经室内繁殖的粘虫蛾。幼虫用新鲜玉米苗群体饲养,饲养密度约为 150 头/箱(73cm×34cm×34cm),温度 23±1℃,湿度 70%~85%RH,光周期为 L12:D12。成虫羽化后配对饲养,并饲喂 5%蜂蜜水。

1.2 产卵前期的变异及遗传力

通过在同一实验环境条件下对河南郑州粘虫种群饲养,观察其产卵前期的变异程度。产卵前期的狭义遗传力估算采用亲子回归法,首先以亲本度量值和后代平均值的形式取得数据,然后由这种成对数据的乘积计算协方差。即以亲本值作为自变量(X轴),后代平均值作为依变量(Y轴),两组数据作一回归分析,斜线的斜率(回归系数)即为遗传力数值(h^2)^[19]。由于不清楚雄蛾的遗传背景是否会对后代雌蛾的产卵前期有影响,在测定产卵前期的遗传力时,分两批进行,第 1 批用 15 只雌蛾随机地与不同来源的雄蛾(即所有雄蛾来自多对亲本)进行配对。为了降低雄性亲本对后代雌蛾产卵前期的影响作用,第 2 批用 10 只雌蛾与来自同一家系的雄蛾(即所有雄蛾来自同一对亲本)配对。然后对其子代的雌蛾产卵前期进行记录,子代雌蛾均是与本家系羽化的雄蛾配对的,并用 SPASS 统计软件对子代雌蛾与亲本雌蛾产卵前期进行了回归分析。

1.3 产卵前期的双向选择响应

通过上述实验建立产卵前期分别为 3 日和 8 日的两个单雌系。由于不清楚是否有遗传因素影响雄蛾的生殖,每个雌蛾均与其同胞的雄蛾进行交配,从这些交配中,对短和长的产卵前期进行连续 5 代的自交选择。记录每一代雌蛾产卵前期,测定每一代的选择响应(R)及现实遗传力(h^2)。选择所带来的群体平均值的改变叫作选择响应,它是中选亲本的后代与选择前亲本世代的群体平均表型值之差。所施加的选择量是中选亲本的平均优越性,称为选择差(S)。选择差是中选亲本的个体平均表型值距群体平均值的离差,而群体平均值是选择前亲本世代内所有个体的平均表型值。由于亲子代的相似性,选择响应(R)是选择差与遗传力的作用,因此 $R=h^2S$, $h^2=R/S$ (通常被认为现实遗传力)。

1.4 交互杂交

杂交设计如下:早产卵者(产卵前期为 4d)雌蛾(40 只)分为两组,20 只与晚产卵者(产卵前期为 7d)雄蛾配对,20 只与同胞雄蛾配对。晚产卵者(40 只)分为两组,部分与早产卵雄蛾配对,部分与同胞雄蛾配对。对这些杂交交配成功的后代雌蛾的产卵前期进行记录。

2 结果分析

2.1 产卵前期的遗传变异

在同一实验条件饲养下,粘虫种群雌蛾产卵前期有较大幅度的分化(图 1)。通过随机交配的 30 对交配成功的粘虫蛾产卵前期的观察表明,成虫产卵最快的是羽化后 3d,而最长的为 8d,众数为 6d。而交配不成功的产卵前期更长。由于实验室环境对所有虫子都是相同的,因此,这种差异应该是遗传因子作用的结果。

2.2 遗传力

当家系间雄蛾来源不同时,15 个家系后代雌蛾的产卵前期差异显著($P<0.05$)。对后代雌蛾产卵前期的平均值与亲本值回归分析表明(图 2),回归方程为 $Y=3.8526+0.2899X$ 。经 F 测验表明回归关系在 $P=0.05$ 水平上显著($F=4.97, P<0.05$)。

这说明本试验中对样本亲子代产卵前期的直线回归的拟合能较好地反映粘虫种群亲子代产卵前期的直线回归关系,遗传力值为 0.2899,表明粘虫种群亲子代雌蛾产卵前期的遗传影响较小,环境因素是影响其产卵前期的主要因素。而雄蛾来源相同时,通过后代雌蛾产卵前期平均值与亲本值回归分析表明,回归方程为 $Y = 4.2620 + 0.2510X$ 。经 F 测验表明回归关系 $P = 0.05$ 水平上不显著($F = 2.787, P > 0.05$),即遗传力值与 0 值无显著差异。这表明亲本雄蛾遗传背景对雌蛾产卵前期的遗传有显著的影响。

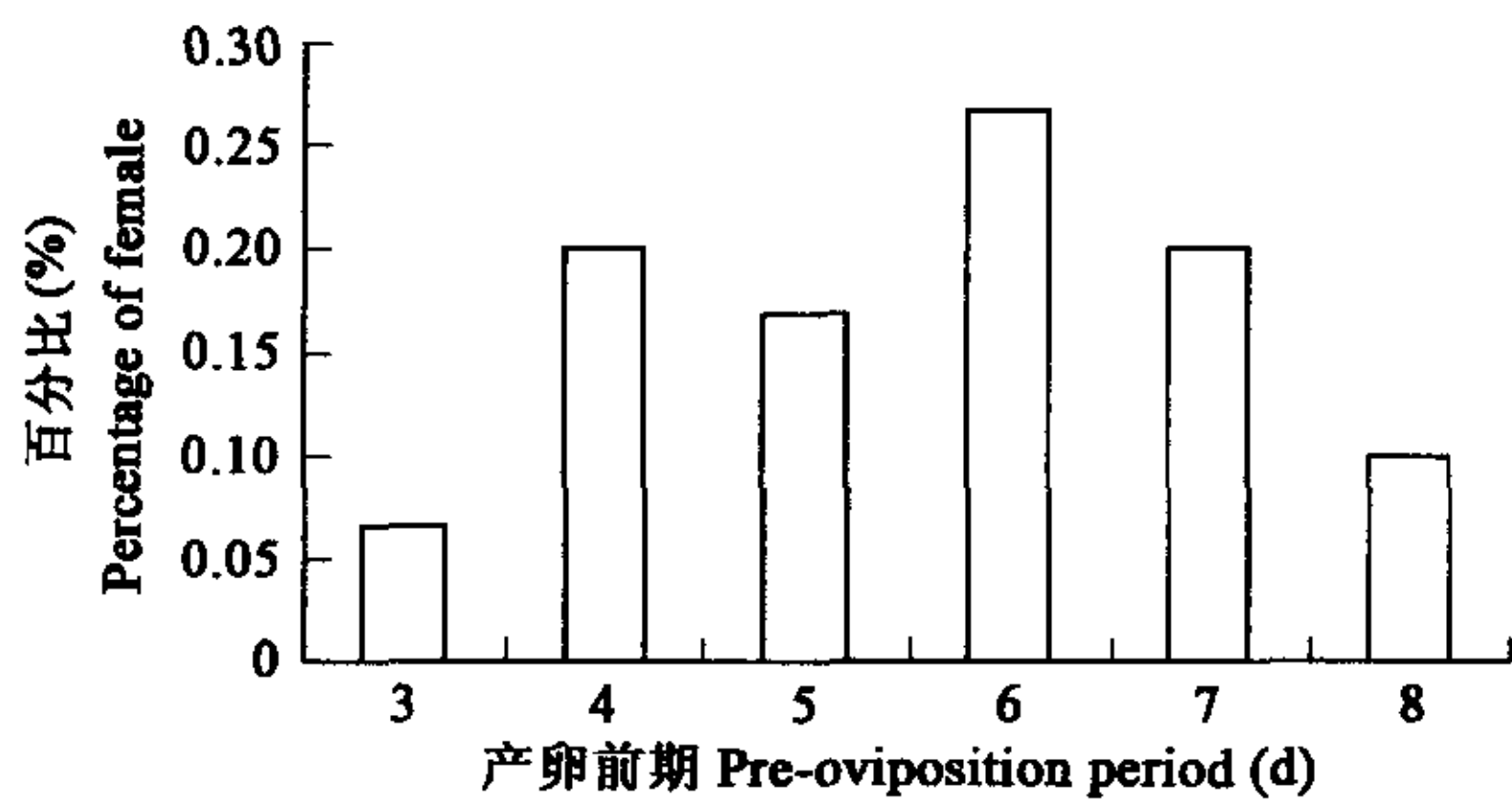


图 1 河南郑州粘虫种群产卵前期的变异($n=30$)

Fig. 1 Variations in pre-oviposition period of field population of *Mythimna separata* in Zhengzhou, He'nan Province

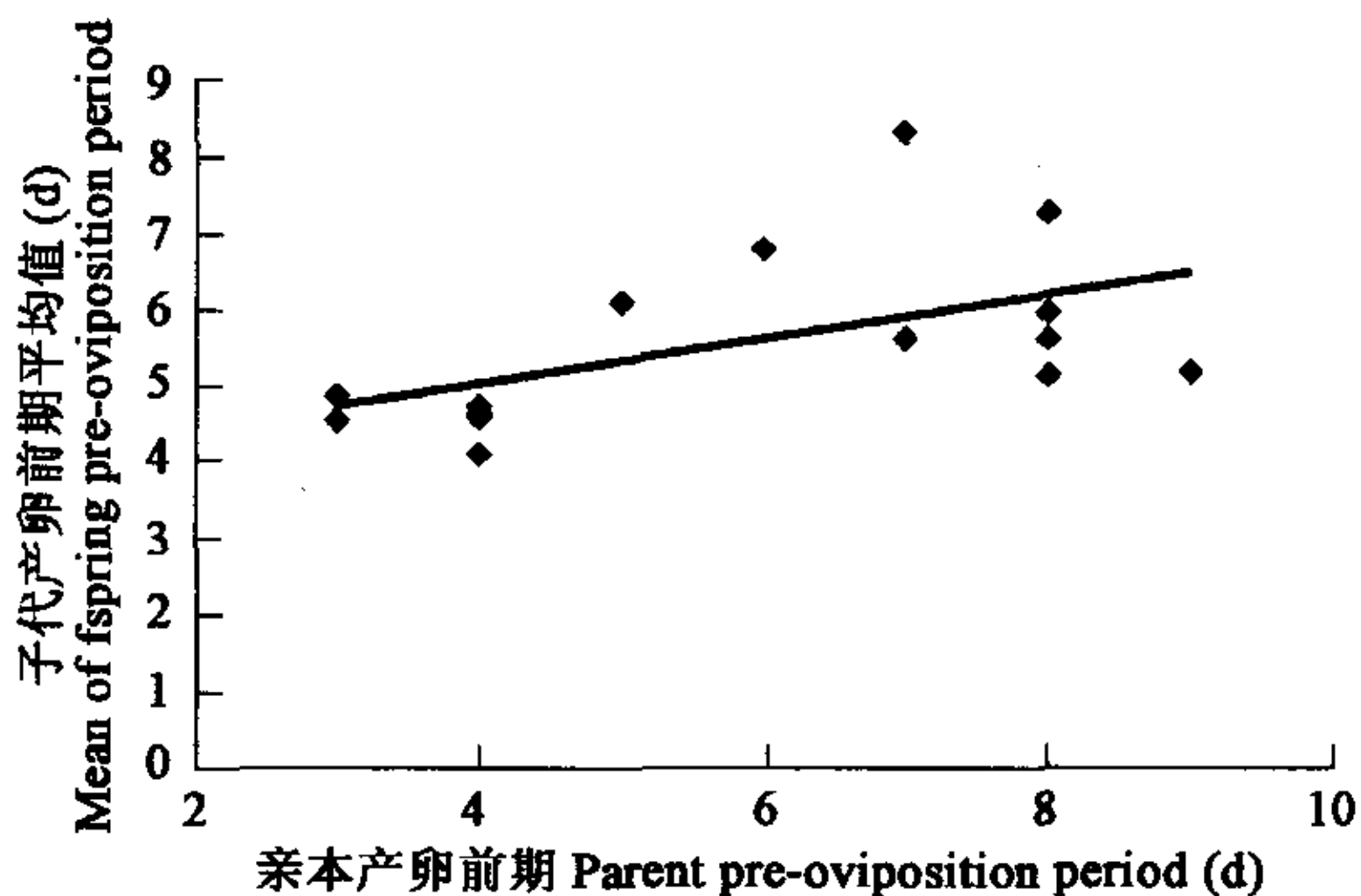


图 2 粘虫种群产卵前期的遗传力($n=15$)

Fig. 2 Heritability of pre-oviposition period in *Mythimna separata*

2.3 自交双向选择响应

将产卵前期分别为 3d 和 8d 的雌蛾与同胞雄蛾进行配对,形成下向和上向两个双向选择家系,选择频率在 10%左右,并分别对其子代雌蛾的产卵前期进行记录和选择,选择出来的亲本雌蛾继续与各自家系的同胞雄蛾进行自交、选择。连续自交 5 代,计算每代的选择差、选择响应和现实遗传力。结果表明(表 1),从亲本中选择 1 代时,无论是上向选择还是下向选择,其选择响应均很高,尤以上向选择最为显著,表明在一定的选择压力下,选择有利于产卵前期长的个体。但随后几代的自交选择,选择响应不是很明显,现实遗传力也较低。如第 2 代双向选择、第 3 代上向选择、第 4 代下向选择的现实遗传力均与 0 值均无显著差异。尽管如此,经过 5 代自交选择后,粘虫产卵前期分化仍较明显。

表 1 粘虫种群产卵前期双向选择的结果

Table 1 Response of bi-selection of pre-oviposition period (POP) in female <i>Mythimna separata</i>						
选择 Selection	代次 Generation	子代产卵前期(d) Offspring POP	选择差 <i>S</i>	选择响应 <i>R</i>	现实遗传力 $h^2 = R/S$	样本数 Sample
上向 Upward	1	7.27±1.71 a	2.37	1.64	0.692	15
	2	5.68±1.38 bc	0.73	-1.59	-2.18	19
	3	5.17±1.24 c	3.32	-0.51	-0.154	24
	4	5.60±0.88 bc	1.83	0.43	0.077	20
	5	6.13±0.92 b	2.40	0.53	0.221	15
下向 Downward	1	4.53±1.23 a	-2.63	-1.10	0.417	15
	2	4.87±0.74 a	-1.53	0.34	-0.22	15
	3	4.64±0.49 a	-0.87	-0.23	0.264	22
	4	4.71±0.47 a	-0.64	0.07	-0.109	14
	5	4.60±0.51 a	-0.71	-0.11	0.155	15

表中平均数项为平均数±标准差,其后有不同字母的表示经 Duncan 多重比较后差异显著($P < 0.05$) The data are presented as Mean±SD; Means in the same column followed by different letters are significantly different by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$)

2.4 交互杂交

遗传力结果表明,亲代产卵前期对子代有显著的影响,这种影响很大可能是由于亲本雄蛾的影响,为了验证这一结果,进一步通过交互杂交试验来阐明。对上述选择试验中第 4 代中选择出亲本产卵前期分别为 4d 和 7d 的雌蛾,此时亲本的产卵前期在上下代选择之间已趋于稳定,并分别对早产卵亲本与晚产卵亲本的自交以及交互杂交试验表明(图 3),早产卵亲本(4d)自交,其后代雌蛾产卵前期均小于或等于 5d,平均值为 4.60±0.51(图 3a)。而晚产卵者亲本(7d)自交的后代产卵前期均大于或等于 5d,平均值为 6.13±0.92,两者间差异达显著水平(图 3b, $P < 0.05$)。而在早产卵雌蛾与晚产卵雄蛾之间的杂交后代的产卵前期为 5.89±0.88(图 3c),类似于自交(晚产卵雄蛾与晚产卵雌蛾)后代的雌蛾产卵前期,且与其产卵前期差异不显著($P >$

0.05)。而与自交(早产卵雌蛾与早产卵雄蛾)后代的雌蛾产卵前期差异显著($P < 0.05$)。杂交(晚产卵雌蛾与早产卵雄蛾)后代的雌蛾产卵前期显著缩短(图 3 d)。尽管在这种情况下,其产卵前期仍然长于自交(早产卵雌蛾与早产卵雄蛾)后代的,但差异不明显($P > 0.05$)。这些结果进一步表明,粘虫产卵前期受到遗传因子的影响,而雄性亲本的遗传背景对后代雌蛾的产卵前期有着决定性的作用。由于在鳞翅目中,雌虫的性染色体是杂合型(XY),而雄虫为纯合子(XX),雌虫的 X 性染色体来自它的雄性亲本。因此推测粘虫雌蛾产卵前期是受多基因控制并为 X-性连锁。

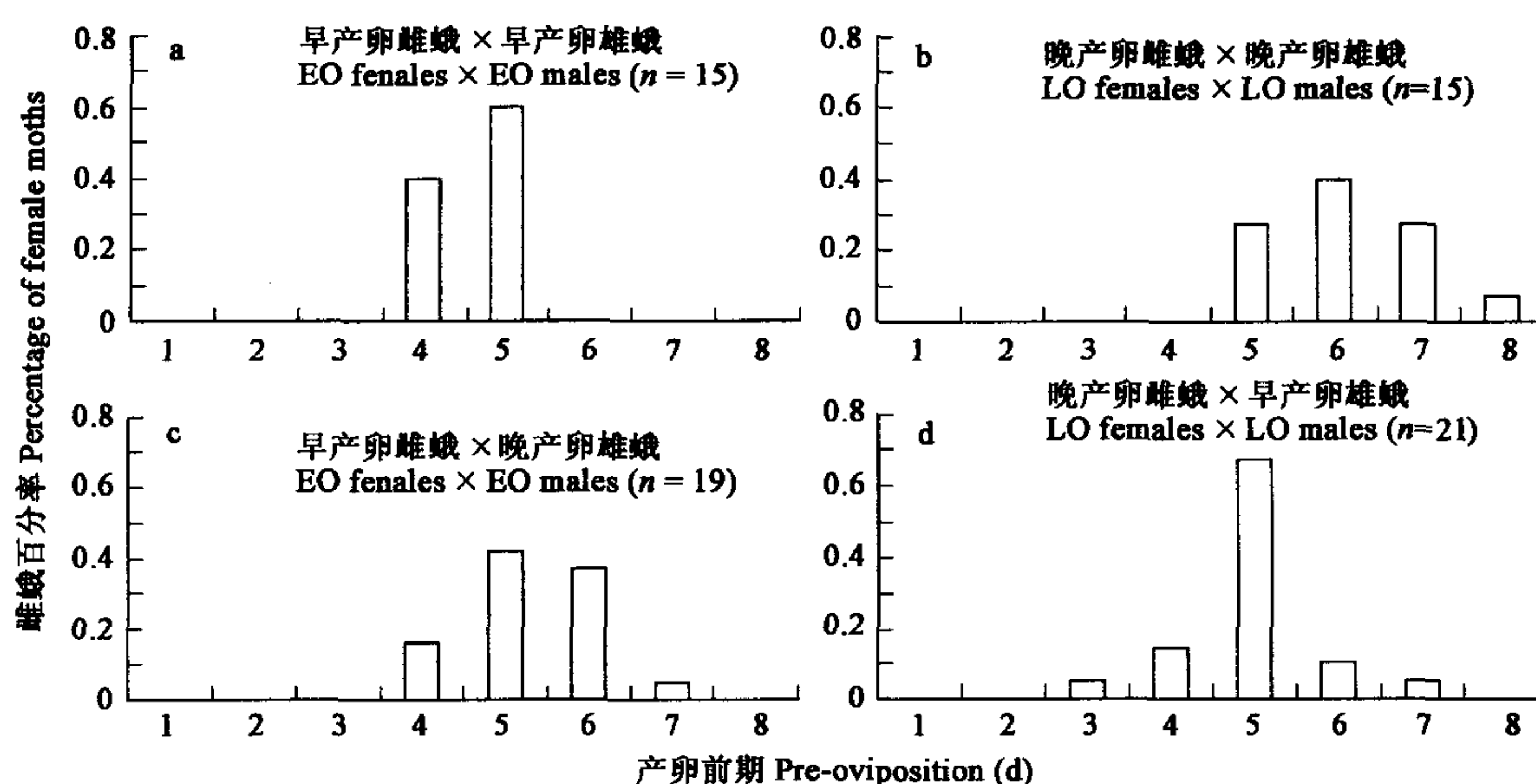


图 3 粘虫早产卵与晚产卵家系自交与杂交后代雌蛾的产卵前期分布

Fig. 3 Distributions period of pre-oviposition period of the female offspring of intraline and reciprocal crosses between isofemale lines of *Mythimna separata* selected for early (EO) and late oviposition (LO)

3 讨论

尽管粘虫是从田间自然种群中随机取样所得,但雌蛾产卵前期仍存在较大程度的分化,其中极端值的个体比例较小,而中间值的个体比例较高。这种情况增强了粘虫对环境变化的弹性。即当环境适宜在本地生殖时,大部分个体会留在本地生殖,而当环境不适宜于本地生殖时,大部分个体便会迁飞。产卵前期的长短不仅对昆虫迁飞能力的表达有显著的影响,同时也是迁飞型分化的主要依据。已有研究表明,粘虫的产卵前期显著受到环境、生理因素的影响^[13~17],那么其是否也受到遗传因素的影响?遗传因素在迁飞型分化中占居多大的作用?实验室同一环境条件下饲养的粘虫蛾产卵前期有较大的分化,双向选择试验也表明对产卵前期的选择具有较高的选择响应,尽管遗传力的数值不高。这些结果均说明,粘虫产卵前期确实存在可遗传的成分。进一步通过自交和杂交研究产卵前期的遗传基础表明,雄性亲本的遗传背景对后代雌性的产卵前期有着决定性的作用,粘虫产卵前期很大程度上是受 X-性染色体上的基因所调控。遗传力的测定结果也与此相符,当雄性亲本遗传背景相同时,子代雌性产卵前期的平均值与雌性亲本产卵前期之间并无明显相关,这与非洲粘虫 *Spodoptera exempta* 产卵前期以及粘虫求偶前期的遗传机制相似^[12,18]。因此,遗传因素对粘虫产卵行为有一定的影响作用,但成虫产卵前期受遗传影响的程度较低,主要受环境因素的影响,环境因素在粘虫迁飞行为的发生及调控中占有重要地位,这也表明了粘虫迁飞行为的生活史策略,即尽管有遗传作用于成虫产卵前期,但面对不可预测的生境及气候的变化,粘虫能灵活调整产卵时间,视不同环境条件,因此增加了其生活史弹性。

对粘虫产卵前期的选择结果表明,选择具有很强的响应,且其种群中也确实存在产卵前期的连续变异。由于产卵前期的长短反应了成虫迁飞势能的大小,因此,不难想象,每年粘虫在我国东部地区南北往返迁飞模式中,会在不同纬度的地区形成不同的遗传品系,这些遗传品系的产卵前期很有可能存在显著差异,而不符合的基因型就会被遗传因素所淘汰,春季迁飞距离远的遗传品系,其成虫生殖滞育程度可能增强,产卵前期趋向延长,反之亦然,因此在迁飞的不同纬度上,很少有不具备向南回迁的个体存在。也就是说,从遗传角度出发,粘虫迁飞过程中很少会出现迁飞个体的损失,即“Pied piper”效应。当然,粘虫迁飞的实际情况远比理论复杂,其每年在我国东部第 3 次迁飞(第 1 次回迁)的直接证据仍较缺乏。

References:

- [1] Southwood T R E. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.*, 1977, **46**: 337~465.
- [2] Dingle H. Function of migration in the seasonal synchronization of insects. *Ent. Exp. Appl.*, 1982, **31**: 36~48.
- [3] Wilson K, Lessells C M. Evolution of clutch size in insects I. A review of static optimality models. *Journal of Evolutionary Biology*,

1994, 7: 339~363.

- [4] Walters KFA, Dixon AFG. Migratory urge and reproductive investment in aphids; variation within clones. *Oecologia* (Berl), 1983, **58**: 70~75.
- [5] Zera A. Difference in survivorship, development rate and fecundity between the long winged and wingless morphs of the waterstrider, *limnopus canaliculatus*. *Evolution*, 1984, **38**:1023~1032.
- [6] McNeil J N, Miller D, Laforge M, *et al.* The biosynthesis of juvenile hormone, its degradation and titres female of true armyworm; a comparison of migratory and non-migratory populations. *Physiol. Entomol.*, 2000, **25**: 103~111.
- [7] Dingle H, Leslie J F, Palmer J O. Behavior genetics of flexible life histories in milkweed bugs (*Oncopeltus fasciatus*). In: Heutzel M D ed., *Evolutionary Genetics of Invertebrate Behavior*. Plenum Press, N. Y., 1986.
- [8] Derr J A. The nature of variation in life history characters of *Dysdercus bimaculatus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae), a colonizing species. *Evolution*, 1980, **34**:548~557.
- [9] Colvin J, Gatehouse A G. Migration and genetic regulation of the pre-reproductive period in the cotton bollworm moth, *Heliothis armigera*. *Heredity*, 1993, **70**: 407~412.
- [10] Hill J K, Gatehouse A G. Genetic control of the pre-reproductive period in *Autographa gamma* (L.) (Silver Y moth) (Lepidoptera: Noctuidae). *Heredity*, 1992, **69**: 458~464.
- [11] Zhang J X, Gu Z Y, Luo W H, *et al.* Studies on reproduction of *Sogatella furcifera* (Horvath). *Insect knowledge*, 1990, **27**(5): 257~259.
- [12] Wilson K, Gatehouse A G. Migration and genetics of pre-reproductive period in the moth *Spodoptera exempta* (African armyworm). *Heredity*, 1992, **69**: 255~262.
- [13] Jiang X F, Luo L Z, Hu Y. Influences of rearing temperature on the flight and reproductive capacity of adult Oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(2): 288~292.
- [14] Luo L Z, Li G B, Cao Y Z, *et al.* The influence of larval rearing density on flight capacity and fecundity of adult oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 1995, **38**(1): 38~45.
- [15] Luo L Z, Li G B, Hu Y. Relationship between flight capacity and oviposition of oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 1995, **38**(3): 284~289.
- [16] Luo L Z, Li K B, Jiang X F, *et al.* Regulation of flight capacity and contents of energy substances by methoprene in the moths of Oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Entomologica Sinica*, 2000, **8**(1): 63~72.
- [17] Cao Y Z, Li G B, Hu Y. Effect of photoperiod on reproduction and flight of oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(4): 402~406.
- [18] Han E N, Gatehouse A G. Genetics of precaling period in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) and implications for migration. *Evolution*, 1991, **45**(6): 1502~1510.
- [19] Falconer D S. *Introduction to Quantitative Genetics*. 2nd ed. Longman, London, 1981.

参考文献:

- [11] 张建新, 顾忠盈, 罗卫华, 等. 白背飞虱生殖行为的研究. 昆虫知识, 1990, **27**(5): 257~259.
- [13] 江幸福, 罗礼智, 胡毅. 饲养温度对粘虫蛾飞行与生殖能力的影响. 生态学报, 2000, **20**(2): 288~299.
- [14] 罗礼智, 李光博, 曹雅忠, 等. 粘虫幼虫密度对成虫飞行与繁殖的影响. 昆虫学报, 1995, **38**(1): 38~45.
- [15] 罗礼智, 李光博, 胡毅. 粘虫飞行与产卵的关系. 昆虫学报, 1995, **38**(3): 284~289.
- [17] 曹雅忠, 李光博, 胡毅. 光周期对粘虫生殖与飞翔影响的初步研究. 生态学报, 1997, **17**(4): 402~406.