

蝗虫多型现象的神经内分泌调控

王方海, 刘永平, 张琼秀, 陈惠卿, 李广宏*

(中山大学昆虫学研究所, 生物防治国家重点实验室, 广州 510275)

摘要: 蝗虫有两种型, 即散居型和群居型。蝗灾通常由群居型蝗虫所引发。多年来人们试图找到控制蝗虫由散居型向群居型转变的关键因子, 以期控制蝗虫危害。该文主要从神经内分泌的角度概述了蝗虫多型性的生理机制, 重点介绍了保幼激素、蜕皮激素和脑神经肽[His7]-corazonin 在蝗虫多型性中的主要作用和机制。

关键词: 蝗虫多型性; 散居型; 群居型; 保幼激素; 蜕皮激素; 脑神经肽

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2004)05-0652-07

Neuroendocrine mechanisms regulating locust phase polymorphism

WANG Fang-Hai, LIU Yong-Ping, ZHANG Qiong-Xiu, CHEN Hui-Qing, LI Guang-Hong* (Institute of Entomology & State Key Laboratory for Biocontrol, Guangzhou 510275, China)

Abstract: There are two phases for locusts, solitary and gregarious. The plague of locusts is usually led by the gregarious locusts. Many studies have been devoted to find the key factor regulating phase transformation in order to control the plague of locusts in recent years. This paper summarizes the physiological mechanism of locust phase polymorphisms from the aspect of neuroendocrine and reviews the main effects and mechanisms of juvenile hormones, ecdysteroids and [His7]-corazonin on locust phase polymorphism in detail.

Key words: Locust phase polymorphism; solitary phase; gregarious phase; juvenile hormones; ecdysteroids; [His7]-corazonin

蝗虫是世界性害虫, 除南极外, 各大洲均有发生, 常年受侵害面积达 4 680 万平方公里(康乐和陈永林, 1992; 陈永林, 2000)。近几年, 由于气候变化和人类对自然资源的不适当的开发利用, 造成生态条件与环境严重破坏, 大大加重了蝗灾的发生频率和危害程度(黄辉和朱恩林, 2001; 郝树广等, 2002)。蝗虫是一类具有多型现象的昆虫, 具有两种主要型: 一种为散居型(solitary phase), 该型蝗虫体色较淡, 独居生活, 一般不造成危害; 另一种为群居型(gregarious phase), 该型蝗虫体色较深, 营群居生活, 常对农作物造成严重危害(郭郭等, 1991)。多年来人们对蝗虫多型性的特点和调控机制展开了大量的研究, 试图探明控制蝗虫由散居型向群居型转变的关键因子, 以便找到一种阻止蝗虫由散居型向群居型转变的手段或方法, 以达到控制蝗灾的目的。关于蝗虫多型现象的起因和调控机理虽已有多篇综述(郭郭等, 1991; Pener, 1991), 但近几年又取得了不

少新的研究进展, 特别在神经内分泌系统与蝗虫多型性的关系方面进行了大量的研究。因此, 本文作者拟从神经内分泌系统的角度阐明内分泌激素在蝗虫多型性中的作用与特点。

1 咽侧体和保幼激素

保幼激素(juvenile hormone, JH)是由咽侧体分泌的一种萜烯类化合物, 分为 JH0、JH I、JH II、JH III、4-methyl-JH I、JH III-bisepoxide 和 Methyl farnesoate 7 种(徐豫松和徐俊良, 2001)。其中已证明 JH0、I、II 仅在鳞翅目昆虫中发生, 蝗虫体内主要是 JH III(Pener, 1991)。保幼激素主要使昆虫保持幼态, 维持蜕皮腺体的作用, 同时还具有促进生殖细胞的成熟等许多功能。

1.1 散居型的咽侧体较群居型的大

Staal (1961) 研究发现: 散居型飞蝗 *Locusta*

基金项目: 国家自然科学基金项目(39870475, 30370964); 教育部留学回国人员启动基金项目; 广东省自然科学基金项目

作者简介: 王方海, 男, 1965 年 10 月生, 博士, 副教授, 主要从事昆虫生理学和生物防治研究, E-mail: lsswf@zsu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: ls56@zsu.edu.cn

收稿日期 Received: 2003-12-08; 接受日期 Accepted: 2004-04-14

migratoria 的咽侧体较群居型的大,湿度和密度对飞蝗咽侧体的体积也有一定影响。较高湿度可使散居型飞蝗咽侧体体积明显增加,但湿度对群居型飞蝗的咽侧体体积影响很小。将高密度下饲养的蝗蛹从 3 龄后期单独饲养,其发育至 5 龄期间的咽侧体的体积要比一直维持在高密度条件下饲养的大,表明在前一个龄期(如 4 龄)所经受的密度上的差异可以影响后面龄期(如 5 龄)的腺体的体积。

测定沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 最后 2 龄的雌蛹及雌成虫的咽侧体体积后,同样发现,散居型蝗虫的腺体体积要比群居型的大。遗憾的是,在此项研究中作者只比较了羽化后前 8 天成虫咽侧体的体积,而对成虫后期的咽侧体体积未作任何报道,因此,很难断定群居型和散居型蝗虫中腺体最大的体积以及腺体体积的增长率在成虫中是否真的存在差异(Injeyan and Tobe, 1981; Dale and Tobe, 1986)。

1.2 咽侧体的保幼激素生物合成活性存有差异

Joly 等(1977)采用大蜡螟 *Galleria mellonella* 生物分析法研究发现散居型飞蝗 4 龄和 5 龄蛹血淋巴中保幼激素滴度比群居型的高,并且散居型飞蝗成虫羽化后体内保幼激素滴度随日龄增高的程度比群居型快得多。利用 GC-MS 等方法,Botens 等(1997)研究发现:在蝗蛹任一龄期的中段,散居型飞蝗体内血淋巴中保幼激素滴度均明显高于群居型。一般情况下,刚羽化的飞蝗雌成虫体内血淋巴中保幼激素的滴度较低,散居型和群居型间无明显差异;但羽化 4 天后散居型体内保幼激素的滴度明显升高,其保幼激素的增加量约比群居型雌虫高出 2 倍(Dale and Tobe, 1986)。

Injeyan 和 Tobe (1981)通过体外放射化学分析法,同样证明了在沙漠蝗最后两龄的雌蛹中散居型咽侧体中保幼激素生物合成的活性比群居型高。但在沙漠蝗成虫中,群居型雌虫血淋巴中保幼激素滴度却通常比散居型高,不过,含量动态变化模式却很相似:即第 10 天较高(散居型 80 ± 17 pmol/mL,群居型 171 ± 34 pmol/mL),第 20~25 天下降到较低水平(散居型 $10 \sim 20$ pmol/mL,群居型 $20 \sim 30$ pmol/mL),第 25 天后则又开始升高,至第 30 天时达到峰值(散居型 60 pmol/mL,群居型 85 pmol/mL)。而在散居型雄虫中,羽化第 10 天的保幼激素滴度很低(2.4 pmol/mL),以后逐渐增加至第 30 天时到达最高值(150 pmol/mL);在群居型雄虫中,第 10 天的保幼激素滴度也较低(7.04 pmol/mL),至第 15 天时升高到 233 ± 29 pmol/mL,在第 20 天时又下降到较低的水

平,然后到第 25 天再次升高。此外还发现在第一次生殖营养循环期间,保幼激素滴度、咽侧体体积和卵母细胞生长间有明显的相关性,但在第二次生殖营养循环期间,这种相关性却不明显(Tawfik *et al.*, 2000)。

取 3、5、8 日龄的群居型飞蝗雌虫的咽侧体进行体外培养,若在培养液中加入钙离子载体 A23187,则可明显增加保幼激素生物合成的活性和释放量。A23187 对散居型的腺体也有相似的作用,但在统计学上增加不显著(Dale and Tobe, 1988)。这些结果再次显示群居型和散居型成虫在咽侧体活性上存在一定差异。

1.3 外源保幼激素可诱导某些散居型特征

Nijhout 和 Wheeler(1982)提出用过量的保幼激素可以诱导散居型形成。保幼激素确实可诱导一定的散居型特征,最好的例证就是诱导散居型所特有的绿色(Pener, 1991)。近来的相关研究也证明保幼激素和保幼激素类似物(JHA)具有诱导绿色的作用(Dom *et al.*, 1997; Tanaka, 2000b; Tanaka, 2001),甚至在飞蝗的一种白化品系中亦发现了类似作用(Hasegawa and Tanaka, 1994)。

除诱导绿色的作用外,Schneider 等(1995)发现 JHⅢ和 JHA 可以加速卵母细胞的成熟,在群居型沙漠蝗雌成虫中 JHA 甚至还可以增加产卵量。在蝗虫中产卵量的增加是一种散居型特点,但在沙漠蝗中却是例外。这些研究者还发现 JHⅢ和 JHA 也有抑制脂肪体发育和激脂反应,而这些均为“散居化”的特性。

另外,通过研究 JH 和 JHA 对飞蝗和沙漠蝗行为型特点的影响,Wiesel 等(1996)认为这类化合物均可降低聚集行为并有促进种群中其他蝗虫形成散居型的特点。继后,Applebaum 和 Avisar (1997)用 JHA 处理拥挤饲养的蝗蛹,发现这种效果只是短期行为,难以长久维持。如果使用早熟素(precocene)进行精确定时的咽侧体的化学摘除,可导致绿色散居型飞蝗的绿色消失(Pener *et al.*, 1992)。

尽管外源 JH 或 JHA 可诱导散居型蝗虫的许多特征,但也发现 JHA 可促进群居型飞蝗雄成虫的黄色形成,并且还显示心侧体也可能对黄色的形成产生促进作用(Tanaka, 2001)。同样, JHA 在正常或摘除咽侧体的群居型沙漠蝗雄成虫中也有促进黄色形成的作用(Islam, 1995)。而这种黄色的形成是群居型特点之一。

总之,大量研究充分肯定了保幼激素确实影响

蝗虫的某些型性特点,但也表明它并不是诱导散居型形成的最初生理因子。目前普遍认为,存在于散居型和群居型蝗虫间咽侧体活性和保幼激素滴度的差异,可能构成蝗虫对密度反应的另一生理型性特点。同时,这种差异也可能导致某些型性特点的部分变化。因此咽侧体活性和保幼激素滴度的差异可能不是蝗虫型性转换反应的主要生理机制,而只是某些中间环节(Pener and Yerushalmi, 1998)。

2 前胸腺和蜕皮激素

蜕皮激素为多羟基化的固醇类,其功能是促进所有节肢动物的正常蜕皮。在植物中虽也广泛分布蜕皮激素类物质,但具体功能仍然不清楚。昆虫体内含有几类生物活性明显不同的类固醇蜕皮素类物质,其主要合成和分泌器官是前胸腺和卵巢。除了诱导蜕皮外,它们对成虫生殖及胚胎发育也起作用。正由于蜕皮激素具有多种生理功效,从而促使人们探讨其在蝗虫型性转变过程中的作用(王方海, 2000)。

2.1 前胸腺的形态比较

早期的研究发现,在幼期沙漠蝗成虫中,散居型蝗虫的前胸腺比群居型大(Ellis and Carlisle, 1961)。同时也发现,通常情况下,散居型飞蝗和沙漠蝗成虫的前胸腺持续存在,而群居型成虫的前胸腺则很快消失。但进一步研究发现,成虫期蝗虫的前胸腺的存在与否同环境因子密切相关,如群居型飞蝗在长光照(16L:8D)下前胸腺消失,但短光照(12L:12D)下却持续存在(Fain-Maurel and Cassier, 1969);绿色散居型飞蝗的前胸腺在高湿度条件下持续存在,而非绿色散居型飞蝗的前胸腺在干燥环境下则消失(Cassier and Fain-Maurel, 1969)。然而这种在成虫中持续存在的前胸腺并不分泌蜕皮素或仅仅分泌微量的蜕皮素(Roussel, 1993; Tawfik *et al.*, 1996),因此这些在成虫中继续存在的前胸腺的生理功能还有待进一步研究,有可能它们分泌蜕皮素外还能分泌一些其他未知的激素,从而对型性的变化产生一定影响(Charlet *et al.*, 1988)。

2.2 前胸腺的移植和外源蜕皮激素的处理

摘除沙漠蝗若虫的前胸腺可使散居型蝗虫向群居型转变(Carlisle and Ellis, 1963),若将植源性的蜕皮激素注射进群居型蝗蛹体内可使其部分个体转变成散居型(El-Ibrashy *et al.*, 1976)。给群居型飞蝗若虫注射前胸腺提取物可降低蝗蛹的迁移行为

(Carlisle and Ellis, 1963),且前胸腺移植也可降低沙漠蝗成虫的飞行能力(Michel, 1972)。所有这些报道都显示前胸腺具有一定的散居化作用,故认为前胸腺或其分泌的蜕皮激素在蝗虫型性转变中起了一定作用。而后来 Wilson 和 Morgan (1978)得出的蜕皮激素在蝗虫多型性的调控中不起任何作用的结论,则是其实验过程过于简单所致。

2.3 蜕皮激素的定性和定量分析

近来随着分析技术的发展,通过定量和定性方法详细比较了散居型和群居型沙漠蝗不同发育阶段体内蜕皮激素含量和组分的变化,结果发现:(1)在4龄或5龄蝗蛹中,蜕皮激素均以20-羟基蜕皮素为主,且含量上差别不大,但有2种微量组分在含量上存在明显差异(Tawfik *et al.*, 1996);(2)成虫中,散居型蝗虫血淋巴中蜕皮激素峰值高于群居型,但群居型蝗虫卵巢中蜕皮激素最大含量却比散居型高出4倍多(Tawfik *et al.*, 1997);(3)散居型蝗虫所产的卵在整个胚胎发育过程中,其蜕皮激素含量(第1天,14 ng/卵;第12天,42 ng/卵;新孵幼虫,10 ng/卵)均明显低于群居型蝗虫所产的卵(第1天,85 ng/卵;第12天,389 ng/卵;新孵幼虫,207 ng/卵)(Tawfik *et al.*, 1999b)。这些实验结果重新肯定了蜕皮激素在蝗虫多型性中的调控作用,但具体调控机制尚待进一步研究。

由于在整个胚胎发育过程中散居型蝗虫所产的卵内蜕皮激素含量都明显低于群居型蝗虫所产的卵,因此作者利用人工合成的蜕皮激素类似物 RH-2485 和具有抗蜕皮激素活性的化合物 KK-42 处理蝗虫卵,来观察孵化后蝗蛹的型性特点。实验中发现蝗卵在发育过程中不断从外界吸水膨大,而卵壳受到轻微损伤后就不能正常孵化,故难以采用注射技术往卵内注射 RH-2485 或 KK-42;采用卵壳表面处理方式后,由于这些化合物不能很好地穿透卵壳,以致实验结果不太理想,目前正在寻找新的方法进行有关实验(Wang and Sehna, 2001, 2002)。

3 神经分泌细胞、心侧体和神经激素

咽侧体的活性受脑神经分泌细胞分泌的神经激素的调节(Tobe and Stay, 1985)。在蝗虫中,脑对咽侧体的主要作用是通过分泌促咽侧体激素(allatotropin)对咽侧体起激活作用(Gadot and Applebaum, 1986; Gadot *et al.*, 1987);此外,进一步的神经激活以及来自脑所分泌的某些抑制因子对蝗虫

咽侧体活性也起某种调节作用(Baehr *et al.*, 1986)。而前胸腺的活性也是由脑分泌的促前胸腺激素所调控(Bollenbacher and Granger, 1985)。Reichhart 和 Charlet (1986) 已经证实飞蝗的脑-心侧体提取物可促进体外培养的前胸腺合成和分泌蜕皮素。神经激素在控制咽侧体和前胸腺活性中起着主要作用, 因此在蝗虫型性转变中, 脑或脑-心侧体也起着重要作用。尽管这些神经激素对型性的作用可能是间接的, 但它们对型性转变的作用是显而易见的。

3.1 神经分泌细胞

Highnam 和 Haskell (1964) 通过研究沙漠蝗和飞蝗的散居型和群居型雌成虫脑间部神经分泌细胞(the pars intercerebralis neurosecretory cells, PI-NSC) 和心侧体的神经分泌物对卵母细胞发育的影响, 发现导致卵母细胞成熟减慢的实验条件会导致神经分泌物在 PI-NSC 和心侧体中的积累, 从而加快卵母细胞成熟, 并促进 PI-NSC 和心侧体中神经分泌物质的释放。但是相互间没有显示明显的因果关系, 也未明确神经分泌物对型性的作用。

近来采用差异显示逆转录-聚合酶链反应技术(differential display reverse transcriptase polymerase chain reaction, DDRT-PCR) 和半定量 RT-PCR 方法比较了沙漠蝗散居型和群居型成虫脑的基因在表达水平的差异, 共计使用了 26 条引物, 产生了 8 条差异带, 其中散居型和群居型各有 1 条典型带。用半定量 RT-PCR 进一步分析, 在散居型蝗脑中散居型特殊基因表达水平比群居型高 2 倍; 而在群居型蝗脑中群居型特殊基因表达水平比散居型中高 4 倍。序列分析显示散居型特殊基因是一种新基因, 而群居型特殊基因则属于已知基因 SPARC(secreted protein, acidic, rich in cysteine) 蛋白家族, SPARC 为一类位于细胞外、与基质有关的、且与 Ca^{2+} 结合的糖蛋白(Rahman *et al.*, 2003)。这个实验从分子水平上进一步表明脑神经分泌细胞的活性在散居型和群居型蝗虫间确实存在一定差异。

3.2 心侧体

由于心侧体中储存有大量来自脑神经分泌细胞所分泌的多种神经肽(Schoofs *et al.*, 1997; Veelaert *et al.*, 1998), 采用高效液相色谱和质谱仪对拥挤和分离条件下饲养的沙漠蝗的心侧体和血淋巴中的神经肽组分进行分析, 结果发现 2 种饲养条件下, 肽的数量和含量均存在一定差异, 但尚需进一步研究神经肽的类型及其它们在蝗虫多型性中的作用(Clynen *et al.*, 2002)。

目前已经证实, 心侧体中的一种神经肽(neuroparsin A) 的含量在群居型飞蝗成虫中比散居型高。心侧体中的另一种神经肽(the ovary maturing parsin, Lom-OMP) 的相对含量与性成熟有关, 在成熟的散居型蝗虫和未成熟的群居型蝗虫中 Lom-OMP 的含量几乎相等, 但完全成熟后, 群居型蝗虫中的含量则明显高于散居型(Ayali *et al.*, 1996a)。这类激素与型性相关的生理机制尚不清楚。此外, 在散居型飞蝗中, 心侧体中脂肪动员激素(adipokinetic hormone, AKH) 的前体关联肽(adipokinetic hormone precursor related peptides, APRP) 的含量比群居型高(Ayali *et al.*, 1996a)。在羽化后 12~19 天, 散居型雄虫心侧体中 AKH-I 和 AKH-II 的含量也比群居型高, 但羽化 25~30 天的雄成虫中这种型性依赖型差异则不显著(Ayali *et al.*, 1996b)。其原因可能是: 由于群居型蝗虫活动能力强, 尤其在迁飞时需要从心侧体中大量释放出 AKH, 以动用体内储存的脂肪, 以达到快速且持续不断地提供能量的目的, 故其心侧体中剩余的 APRP 和 AKH 的含量相对较低; 相反, 散居型蝗虫活动能力较弱, 需要的能量较少, 一般只需从心侧体中释放出少量的 AKH 即能维持活动的需要, 故心侧体中 AKH 及其前体 APRP 储存的量相对较高。

3.3 神经激素

与蝗虫型性有关的神经激素目前研究最多的是黑色诱导神经激素(dark colour-inducing neurohormone, DCIN)。该激素由 11 个氨基酸组成, 分子量为 1 369 D, 氨基酸排列为 pGlu-Thr-Phe-Gln-Tyr-Ser-His-Gly-Trp-Thr-Asn-amide(Tawfik *et al.*, 1999a), 正式命名为[His7]-corazonin。它极其类似 1989 年从美洲大蠊 *Periplaneta americana* 心侧体中分离出的一种肽, 只是后者在位置 7 上是精氨酸(Arg)而不是组氨酸(His)(Veenstra, 1989)。后来又发现这种激素在多种昆虫中均存在, 如家蚕 *Bombyx mori*, 马德拉蜚蠊 *Leucophaea maderae*, 美洲大蠊, 美洲蚱蜢 *Schistocerca americana*, 沙漠蝗, 地中海蟋蟀 *Gryllus bimaculatus* 等(Veenstra, 1991; Predel *et al.*, 1994; Hua *et al.*, 2000; Tanaka, 2001; Baggeman *et al.*, 2001)。目前该激素的基因在果蝇(Veenstra, 1994) 和蜡螟(Hansen *et al.*, 2001) 中已被发现和定位。

[His7]-corazonin 具有使蝗虫体壁明显变黑的效果, 而体色变黑是群居型蝗虫的特征之一(Tanaka, 2001)。[His7]-corazonin 从脑神经分泌细胞分泌出

后,暂时储存在心侧体中,在适当的条件或刺激下才释放出来。因此,将正常蝗蝻的心侧体或脑移植进因缺乏[His7]-corazonin而产生的群居型蝗蝻的白化突变体中可诱导黑化现象(Baggesman *et al.*, 2001)。一般而言,前胸腺的移植可诱导轻微的黑化现象;围咽神经节的移植基本无效;而咽侧体的移植仅诱导绿色。其他昆虫种类的脑和心侧体的移植也可诱导黑化(Tanaka, 1993),地中海蟋蟀的心侧体移植或心侧体抽提物油溶液注射,比飞蝗正常品系的心侧体移植或心侧体抽提物注射甚至更有效果(Tanaka, 1996)。有意思的是,移植田间采集的飞蝗正常品系的绿色散居型蝗蝻的心侧体也有效果,显示其心侧体中也应该存在[His7]-corazonin,但该激素在这种蝗蝻中可能未从腺体中释放出来或未被激活(Tanaka, 1993)。Tanaka 和 Pener(1994)利用上述特殊的白化品系建立起该激素的生物测定方法,并从正常品系的心侧体中提取出高纯度的[His7]-corazonin,向刚进入4龄的白化突变体蝗蝻中一次或多次注射该激素的油溶液可诱导出黑色(dark homochrome),而在该龄期的后期多次注射可在下一龄期诱导出黑色和群居型颜色。

红斑翅蝗 *Oedipoda miniata* 展示出很强的单色,它既不是棕绿色,也不是某种型性蝗虫所具有的特 定颜色。将合成的[His7]-corazonin 注射进该虫的4龄蝗蝻中,可诱导产生黑化现象,故[His7]-corazonin 或类似的肽是控制该蝗虫单色现象的内生激素(Yerushalmi *et al.*, 2000, 2001; Yerushalmi and Pener, 2001)。现已证明飞蝗血淋巴中的[His7]-corazonin 和保幼激素的动态变化在控制蝗虫体色多型性方面起着非常重要的作用(Tanaka, 2000a, 2000b)。

除了在体色方面外,在沙漠蝗中[His7]-corazonin 还参与形态测量学上型性变化的调控,而不参与行为型性变化的调控。如散居型4龄蝗蝻注射1 nmol [His7]-corazonin 三次,羽化后,其形态测定值(如F/C的比率)即向拥挤饲养和重新群居蝗虫所具有的典型值方向转变(Hoste *et al.*, 2002a, 2002b; Tanaka *et al.*, 2002)。Bernays(1980)指出在拥挤条件下饲养的飞蝗幼虫中,其心侧体内存在一种可降低运动活性的因子。这种因子可促进散居型蝗虫的静止行为(不迁移,具低级的飞行行为);相反,如缺乏这种因子则促进更主动的聚集性行为,但这种假说有待深入研究。

其他神经激素,如羽化激素(eclosion hormone, EH)、利尿激素(diuretic hormone, DH)与抗利尿激素

(antidiuretic hormone, ADH)、促前胸腺素(prothoracicotropic hormone, PTTH)、促咽侧体激素(allatotropin, AT)和咽侧体静止激素(allatostatin, AS)等,在群居型蝗虫中有大量的研究报道,但在散居型蝗虫中则很少见,因此难以比较两种型性间存在的差异,也就难以确定它们在蝗虫多型性中的作用,有待今后进一步加以研究(Pener and Yerushalmi, 1998; 查笑君等, 2002)。

参考文献 (References)

- Applebaum SW, Avisar EB, 1997. Juvenile hormone and locust phase. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 35: 375–391.
- Ayali A, Pener MP, Girardie J, 1996a. Comparative study of neuropeptides from the corpora cardiaca of solitary and gregarious *Locusta*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 31: 439–450.
- Ayali A, Pener MP, Sowa SM, Keeley LL, 1996b. Adipokinetic hormone content of the corpora cardiaca in gregarious and solitary migratory locusts. *Physiol. Entomol.*, 21: 167–172.
- Baehr JC, Canuelle JP, Poras M, 1986. The activity of denervated corpora allata in a diapausing strain of *Locusta migratoria*: *in vivo* and *in vitro* studies. *Int. J. Invertebr. Reprod. Dev.*, 10: 143–150.
- Baggesman G, Clynen E, Mazibur R, Veelaert D, Breuer M, De Loof A, Tanaka S, Schoofs L, 2001. Mass spectrometric evidence for the deficiency in the dark-color-inducing hormone, [His(7)]-corazonin in an albino strain of *Locusta migratoria* as well as for its presence in solitary *Schistocerca gregaria*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 47: 150–160.
- Bernays EA, 1980. The post-pandrial rest in *Locusta migratoria* nymphs and its hormonal regulation. *J. Insect Physiol.*, 26: 119–123.
- Bollenbacher WA, Granger NA, 1985. Endocrinology of the prothoracicotropic hormone. In: Kerkut GA, Gilbert LI eds. *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Oxford: Pergamon Press. 7: 109–151.
- Botens FW, Rembold H, Dom A, 1997. Phase-related juvenile hormone determinations in field catches and laboratory strains of different *Locusta migratoria* subspecies. In: Kawashima S, Kikuyama S eds. *Advances in Comparative Endocrinology*. Bologna: Monduzzi Editore S.p.A. 197–203.
- Carlisle DB, Ellis PE, 1963. Prothoracic gland and gregarious behaviour in locusts. *Nature*, 200: 603–604.
- Cassier P, Fain-Maurel MA, 1969. Etude infrastructurale des glandes de mue de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). III. Sur la persistance ou la degeneration des glandes ventrales chez les imagoes solitaires. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 110: 203–224.
- Charlet M, Roussel JP, Rinternecht E, Berchtold JP, Costet MF, 1988. Developmental and morphogenetic alterations in larvae of *Locusta migratoria* reared on plant diet with a selectively modified sterol profile. *J. Insect Physiol.*, 34: 787–796.
- Chen YL, 2000. The control and ecological management of locusts and grasshoppers recurrence. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*,

- 5: 341–345. [陈永林, 2000. 蝗虫再猖獗的控制与生态学治理. 中国科学院院刊, 5: 341–345]
- Clynen E, Stubbe D, De Loof A, Schoofs A, 2002. Peptide differential display: a novel approach for phase transition in locusts. *Compar. Biochem. Physiol.* (B), 132: 107–115.
- Dale JF, Tobe SS, 1986. Biosynthesis and titre of juvenile hormone during the first gonotrophic cycle in isolated and crowded *Locusta migratoria* females. *J. Insect Physiol.*, 32: 763–769.
- Dale JF, Tobe SS, 1988. Differences in the stimulation by calcium ionophore of juvenile hormone III release from corpora allata of solitary and gregarious *Locusta migratoria*. *Experientia*, 44: 240–242.
- Dom A, Schneider M, Botens FFW, Holtmann M, Petzak I, 1997. Field application of the juvenile hormone analogue fenoxycarb against hopper bands of *Locusta migratoria capito* in Madagascar. In: Krall S, Peveling R, Ba Diallo D eds. *New Strategies in Locust Control*. Basel: Birkha User Verlag. 143–150.
- El-Ibrashy MT, Abdel-Hamid M, Al-Refai A, 1976. Ecdysones and plant growth regulators induce solitary characters and induce fertility in the desert locust. *Ent. Exp. Appl.*, 19: 214–220.
- Ellis PE, Carlisle DB, 1961. The prothoracic gland and colour change in locusts. *Nature*, 190: 368–369.
- Fain-Maurel MA, Cassier P, 1969. Etude infrastructurale des glandes de mue de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). II. Analyse morphologique des etapes de la degeneration chez les imagoes gregaires. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 110: 91–126.
- Gadot M, Applebaum SW, 1986. Farnesic acid and allatotropin in relation to locust allatal maturation. *Mol. Cell. Endocr.*, 48: 69–76.
- Gadot M, Rafaeli A, Applebaum SW, 1987. Partial purification and characterization of locust allatotropin I. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 4: 213–223.
- Guo F, Chen YL, Lu BL, 1991. The Biology of the Migratory Locusts in China. Shandong: Shandong Science and Technology Press. 356–374. [郭郭, 陈永林, 卢宝廉, 1991. 中国飞蝗生物学. 山东: 山东科学技术出版社. 356–374]
- Hansen IA, Sehna F, Meyer SR, Scheller K, 2001. Corazonin gene expression in the waxmoth *Galleria mellonella*. *Insect Molecular Biology*, 10(4): 341–346.
- Hao SG, Qin QL, Wang ZJ, Kang L, Li HC, Chen YL, Li DM, 2002. Management strategies and control techniques for locust and grasshopper plagues around the world: status and perspectives. *Acta Entomol. Sin.*, 45(4): 531–537. [郝树广, 秦启联, 王正军, 康乐, 李鸿昌, 陈永林, 李典谟, 2002. 国际蝗虫灾害的防治策略和技术: 现状与展望. 昆虫学报, 45(4): 531–537]
- Hasegawa E, Tanaka S, 1994. Genetic control of albinism and the role of juvenile hormone in pigmentation in *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae). *Japanese Journal of Entomology*, 62: 315–324.
- Highnam KC, Haskell PT, 1964. The endocrine systems of isolated and crowded *Locusta* and *Schistocerca* in relation to oocyte growth, and the effects of flying upon maturation. *J. Insect Physiol.*, 10: 849–864.
- Hoste B, Simpson SJ, Tanaka S, De Loof A, Breuer M, 2002a. A comparison of phase-related shifts in behavior and morphometrics of an albino strain, deficient in [His7]-corazonin, and a normally colored *Locusta migratoria* strain. *J. Insect Physiol.*, 48: 791–801.
- Hoste B, Simpson SJ, Tanaka S, Zhu DH, De Loof A, Breuer M, 2002b. Effects of [His7]-corazonin on the phase state of isolated-reared (solitary) desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 48: 981–990.
- Hua YJ, Ishibashi J, Saito H, Tawfik AI, Sakakibara M, Tanaka Y, Derua R, Waelkens E, Baggerman G, De Loof A, Schoofs L, Tanaka S, 2000. Identification of [Arg7] corazonin in the silkworm, *Bombyx mori* and the cricket, *Gryllus bimaculatus*, as a factor inducing dark color in an albino strain of the locust, *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.*, 46: 853–859.
- Huang H, Zhu EL, 2001. Population dynamic and control of locusts and grasshoppers in China. *China Nature*, 5: 29–30. [黄辉, 朱恩林, 2001. 我国蝗虫发生防治动态. 大自然, 5: 29–30]
- Injeyan HS, Tobe SS, 1981. Phase polymorphism in *Schistocerca gregaria*: assessment of juvenile hormone synthesis in relation to vitellogenesis. *J. Insect Physiol.*, 27: 203–210.
- Islam MS, 1995. Endocrine manipulations in crowd-reared desert locust *Schistocerca gregaria*. I. Effects of juvenile hormone analogues on morphology and reproductive parameters. *Pakistan Journal of Zoology*, 27: 301–310.
- Joly L, Hoffmann J, Joly P, 1977. Controle humoral de la differentiation phasaire chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.) (Orthopteres). *Acrida*, 6: 33–42.
- Kang L, Chen YL, 1992. An approach on the strategies of locusts and grasshoppers disasters reduction. *Disasters Reduction in China*, 2(1): 50–53. [康乐, 陈永林, 1992. 关于蝗虫灾害减灾对策的探讨. 中国减灾, 2(1): 50–53]
- Michel R, 1972. Etude experimentale de l'influence des glandes prothoraciques sur l'activite de vol du criquet pelerin *Schistocerca gregaria*. *Gen. Comp. Endocr.*, 19: 96–101.
- Nijhout HF, Wheeler DE, 1982. Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphism. *Q. Rev. Biol.*, 57: 109–133.
- Pener MP, 1991. Locust phase polymorphism and its endocrine relations. *Adv. Insect Physiol.*, 23: 1–79.
- Pener MP, Ayali A, Ben-Ami E, 1992. Juvenile hormone is not a major factor in locust phase changes. In: Mauchamp B, Couillaud F, Baehr JC eds. *Insect Juvenile Hormone Research*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique. 125–134.
- Pener MP, Yerushalmi Y, 1998. Mini review: the physiology of locust phase polymorphism: an update. *J. Insect Physiol.*, 44: 365–377.
- Predel R, Agricola H, Lide D, Wollweber L, Veenstra JA, Penzlin H, 1994. The insect neuropeptide corazonin: Physiological and immunocytochemical studies in Blattariae. *Zoology*, 98(1): 35–49.
- Rahman MM, Vandingenen A, Begum M, Breuer M, De Loof A, Huybrechts R, 2003. Search for phase specific genes in the brain of desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) by differential display polymerase chain reaction. *Compar. Biochem. Physiol.* (A), 135: 221–228.
- Reichhart JM, Charlet M, 1986. Ecdysiotropic activity in brains and corpora cardiaca of larvae and adults of *Locusta migratoria*: *in vitro* assays. *Int. J. Invertebr. Reprod. Dev.*, 10: 17–25.

- Roussel JP, 1993. Modification des taux d'ecdystéroïdes selon la phase chez *Locusta migratoria* L. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 118: 367–373.
- Schneider M, Wiesel G, Dorn A, 1995. Effects of JH III and JH analogues on phase-related growth, egg maturation and lipid metabolism in *Schistocerca gregaria* females. *J. Insect Physiol.*, 41: 23–31.
- Schoofs L, Veelaert D, De Loof A, 1997. Peptides in locusts, *Locusta migratoria* and *Schistocerca gregaria*. *Peptides*, 18: 145–156.
- Staal GB, 1961. Studies on the physiology of phase induction in *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. *Publikatie Fonds Landbouw Export Bureau*, 40: 1–125.
- Tanaka S, 1993. Hormonal deficiency causing albinism in *Locusta migratoria*. *Zoological Science*, 10: 467–471.
- Tanaka S, 1996. A cricket (*Gryllus bimaculatus*) neuropeptide induces dark colour in the locust, *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.*, 42: 287–294.
- Tanaka S, 2000a. The role of [His7]-corazonin in the control of bodycolor polymorphism in *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae). *J. Insect Physiol.*, 46: 1169–1176.
- Tanaka S, 2000b. Hormonal control of body-color polymorphism in *Locusta migratoria*, interaction between [His7]-corazonin and juvenile hormone. *J. Insect Physiol.*, 46: 1535–1544.
- Tanaka S, 2001. Endocrine mechanisms controlling body-color polymorphism in locusts. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 47: 139–149.
- Tanaka S, Pener MP, 1994. A neuropeptide controlling the dark pigmentation in color polymorphism of the migratory locust, *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.*, 40: 997–1005.
- Tanaka S, Zhu DH, Hoste B, Breuer M, 2002. The dark-color inducing neuropeptide, [His7]-corazonin, causes a shift in morphometric characteristics towards the gregarious phase in isolated-reared (solitary) *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.*, 48: 1065–1074.
- Tawfik AI, Li W, Vedrova A, Sehna F, Obeng-Ofori D, 1997. Haemolymph ecdysteroids and the prothoracic glands in the solitary and gregarious adults of *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 43: 485–493.
- Tawfik AI, Mat'kova A, Sehna F, 1996. Haemolymph ecdysteroids in the solitary and gregarious larvae of *Schistocerca gregaria*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 31: 427–438.
- Tawfik AI, Tanaka S, De Loof A, Schoofs L, Baggerman G, Waelkens E, Derua R, Milner Y, Yerushalmi Y, Pener P, 1999a. Identification of the gregarization-associated dark-pigmentotropin in locusts through an albino mutant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96(12): 7083–7087.
- Tawfik AI, Treiblmaier K, Hassanali A, Osir EO, 2000. Time-course haemolymph juvenile hormone titres in solitary and gregarious adults of *Schistocerca gregaria*, and their relation to pheromone emission, CA volumetric changes and oocyte growth. *J. Insect Physiol.*, 46: 1143–1150.
- Tawfik AI, Vedrova A, Sehna F, 1999b. Ecdysteroids during ovarian development and embryogenesis in solitary and gregarious *Schistocerca gregaria*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 41: 134–143.
- Tobe SS, Stay B, 1985. Structure and regulation of the corpus allatum. *Adv. Insect Physiol.*, 18: 305–432.
- Veelaert D, Schoofs L, De Loof A, 1998. Peptidergic control of the corpus cardiacum corpora allata complex of locusts. *Internat. Rev. Cytol.*, 182: 249–302.
- Veenstra JA, 1989. Isolation and structure of corazonin, a cardioactive peptide from the American cockroach. *FEBS Letters*, 250(2): 231–234.
- Veenstra JA, 1991. Presence of corazonin in three insect species, and isolation and identification of [His7]-corazonin from *Schistocerca americana*. *Peptides*, 12(6): 1285–1289.
- Veenstra JA, 1994. Isolation and structure of the *Drosophila* corazonin gene. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 204(1): 292–296.
- Wang FH, 2000. Ecdysteroids and locust phase polymorphism. In: Li DM ed. *China Entomology to 21 Century*. Beijing: China Science and Technology Press. 176–177. [王方海, 2000. 蜕皮激素与蝗虫多型性. 见: 李典谟主编. 走向 21 世纪的中国昆虫学. 北京: 中国科学技术出版社. 176–177]
- Wang FH, Sehna F, 2001. Effects of the imidazole derivative kk-42 on the females and the embryos of *Schistocerca gregaria*. *Entomol. Sci.*, 4(4): 387–392.
- Wang FH, Sehna F, 2002. Ecdysteroid agonist RH-2485 injected into *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) females accelerates oviposition and enhances ecdysteroid content in the eggs. *Appl. Entomol. Zool.*, 37(3): 409–414.
- Wiesel G, Tappermann S, Dorn A, 1996. Effects of juvenile hormone and juvenile hormone analogues on the phase behaviour of *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.*, 42(4): 385–395.
- Wilson ID, Morgan ED, 1978. Variations in ecdysteroid levels in 5th instar larvae of *Schistocerca gregaria* in gregarious and solitary phases. *J. Insect Physiol.*, 24: 751–756.
- Xu YS, Xu JL, 2001. New advance on insect juvenile hormone. *Zhongguo Canye*, 22(1): 56–57. [徐豫松, 徐俊良, 2001. 昆虫保幼激素研究新进展. 中国蚕业, 22(1): 56–57]
- Yerushalmi Y, Livshits L, Pener MP, 2000. The dark-color-inducing neurohormone of locusts in relation to an albino mutant of *Schistocerca gregaria*. *Physiol. Entomol.*, 25(2): 127–132.
- Yerushalmi Y, Pener MP, 2001. The response of a homochrome grasshopper, *Oedipoda miniata*, to the dark-colour-inducing neurohormone (DCIN) of locusts. *J. Insect Physiol.*, 47: 593–597.
- Yerushalmi Y, Tauber E, Pener MP, 2001. Phase polymorphism in *Locusta migratoria*: the relative effects of geographical strains and albinism on morphometrics. *Physiol. Entomol.*, 26: 95–105.
- Zha XJ, Cheng LS, Huang JS, 2002. Advances in neuropeptides research and prospect on their application. *Journal of South China University of Tropical Agriculture*, 8(2): 17–21. [查笑君, 程立生, 黄俊生, 2002. 昆虫神经肽的研究进展及其应用展望. 华南热带农业大学学报, 8(2): 17–21]