

中国蝗虫学研究 60 年

康 乐^{1,2*} 魏丽亚¹

(1. 河北大学生命科学学院, 保定 071002; 2. 中国科学院动物研究所, 北京 100101)

摘要: 蝗虫灾害是人类历史上三大自然灾害之一,对农牧业、环境和经济构成严重威胁。我国是世界上遭受蝗灾最严重的国家之一,有关蝗虫学的研究有较长的历史。60年前,通过政治结合,我国控制了大规模的飞蝗 *Locusta migratoria* 蝗灾发生,取得了举世瞩目的成就。60年过去了,中国蝗虫学研究发生了翻天覆地的变化。该文主要综述了最近60年中国蝗虫学研究的发现与创新,展示蝗虫分类学、生态学、生殖与发育生物学、分子生物学、基因组学研究以及蝗虫控制技术等多个方面的成就。这些研究成果是世界昆虫学研究的重要组成部分。特别是近30年,我国科学家深入揭示蝗虫两型转变的遗传和表观遗传机制,在国际上产生了重要影响。飞蝗的综合生物学研究积累使飞蝗成为继果蝇之后又一个昆虫模式系统。更重要的是,我国科学家开发的真菌生物农药和群聚信息素可以作为重要的防治手段用于蝗灾的治理。

关键词: 蝗灾; 型变; 信息素; 生态适应; 调控机制

Progress of acridology in China over the last 60 years

Kang Le^{1,2*} Wei Liya¹

(1. College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, Hebei Province, China; 2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Locust plague is one of the three natural disasters in human history, seriously threatening to safety of agriculture, animal husbandry, environment, and social economy. China is the country where the high frequencies of locust plagues occur in the world. On the other hands, China has long-historical researches on locusts and grasshoppers from ancient to modern times. Sixty years ago, Chinese people successfully suppressed the large-scale outbreaks of locust plagues in China through the reform of locust breeding areas and integrated management, making remarkable achievements. Sixty years on, the researches of acridology in China have changed dramatically. This paper mainly summarizes the research achievements and progresses of acridology in China over the last 60 years, including taxonomy, ecology, phase biology, developmental and reproductive biology, molecular biology, genomics, methodology, and control technology. These studies become important parts and highlights of world-wide entomology. In particular, researches on the genetic and epigenetic mechanism underlying the regulation of locust phase change from Chinese scientists over the past 30 years have been considered the cutting-edge studies in entomology and phenotypic plasticity. The migratory locusts due to the accumulation of integrative biology from Chinese scientists have become another insect model system after fruit fly. More importantly, the developments of fungal-pesticides and discovery of aggregation pheromone by Chinese scientists as powerful methods are able to serve the locust and grasshopper management.

Key words: locusts plague; phase change; pheromone; ecological adaptation; regulation mechanism

基金项目: 国家自然科学基金基础科学中心项目(32088102)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: lkang@ioz.ac.cn

收稿日期: 2022-02-20

1 中国蝗虫学研究历史的回顾

蝗虫广泛分布于南极洲以外的各大洲,全世界记录有1万余种。能够对牧草和农作物造成为害的蝗虫有500多种,约50种被认为是主要害虫。最为著名和最危险的蝗虫种类是飞蝗 *Locusta migratoria* 和沙漠蝗 *Schistocerca gregaria*。我国的蝗虫种类有1 000余种,其中约60余种对农、林、牧业造成为害(陈永林,2019)。飞蝗和沙漠蝗不仅是世界上最具危险性的害虫,同时也是昆虫形态学、生理学、生态学、行为学和神经学的模式研究昆虫。2020年联合国粮农组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)发布的报告显示,一场大范围的沙漠蝗灾席卷了西非、东非、西亚以及南亚的20多个国家,其中非洲之角灾情最重,受灾面积达26万多 hm^2 ,是25年来最严重的沙漠蝗灾,仅1 km^2 的蝗群就可容纳8 000万只成年蝗虫,1 d的食物消耗量相当于3.5万人,直接威胁到该地区1 190万人的粮食供应。

飞蝗是世界上分布更广泛的一种蝗虫,分布范围几乎覆盖旧世界大陆、太平洋和印度洋岛屿。在我国历史上飞蝗灾曾与旱灾、水灾并称为三大自然灾害。从公元前707年到1935年的2 600多年中,我国明确记载的蝗灾就有800多次,平均每2~3年就有一次区域性大灾,而5~7年就会有一次席卷大半个中国的大范围蝗灾(马世骏,1956)。

中国现代蝗虫学的研究始于民国时期,吴福楨、李凤荪、尤其伟和邹钟麟等都对飞蝗进行过初步研究(刘举鹏,2017)。新中国成立以后,解决蝗灾问题曾是我国的重点任务,周恩来总理亲自出任国家治蝗总指挥。1952年著名生态学家马世骏教授回国后第1个科研任务就是解决2 000多年遗留下的蝗灾问题(马世骏,1965;陈永林,2019)。在马世骏教授领导下,中国科学院联合相关研究单位在我国飞蝗主要分布区如洪泽湖、微山湖、黄海沿海、黄河沿岸等处建立野外定位实验站,采用实地考察、定点观察、室内试验和数据分析等方法不仅揭示了飞蝗种群动态,明确了蝗区次生型的演变规律和机制,而且揭示水灾、旱灾相间发生是飞蝗暴发的主因。马世骏教授及其同事们根据生态系统结构与功能相互适应的原则提出了“改治结合、根除蝗灾”的综合治理策略和措施。在马世骏教授和同事们的不懈努力,终于在20世纪70年代初将我国的蝗灾降低到最低程度(康乐等,2011;戈峰和欧阳志云,2015)。这项

工作主要是在20世纪60年代前完成的,被称为我国害虫综合治理的典范(兰仲雄和马世骏,1981; Zhang et al., 2019)。该研究成果于1978年荣获中国科学院和中国科学大会重大成果奖,1982年荣获国家自然科学基金二等奖(戈峰和欧阳志云,2015)。

在过去的60多年来,虽然飞蝗蝗灾在我国局部地区仍有发生,但并没有形成大规模聚集迁飞为害。但是,飞蝗的境外迁飞入侵时有发生。草原蝗虫在内蒙古自治区和新疆维吾尔自治区等草原区需要长期防控。蝗虫作为重要的初级消费者在生态系统中的作用和功能是非常重要的。同时,随着全球气候的变化,人类对土地和资源的过度利用也造成局部地区草原、稻田和竹林蝗虫种群的大暴发。在最近60年中,中国蝗虫学研究主要集中在分类学、生态学、分子生物学、生态基因组学和控制研究等方面。最重要的是,这些研究在世界蝗虫学研究中占有极其重要的地位,产生了重要的国际影响,在许多方面引领了国际蝗虫学研究的方向。特别是最近30年来,中国蝗虫学研究的主要成果多发表在国际学术期刊,国内许多科技和应用推广工作者并不完全了解其全貌。因此,本文重点介绍我国近60年来蝗虫学研究的重要进展。

2 蝗虫分类学研究

中国蝗虫分类学的研究是中国昆虫分类学研究中最突出的工作之一。1958年,夏凯龄教授在《中国蝗虫分类概要》一书中记述了中国蝗虫6亚科91属211种,这部专著奠定了我国蝗虫分类学的重要基础(夏凯龄,1958)。在最近60年中,我国先后涌现出印象初、郑哲民、陈永林、刘举鹏和李鸿昌等一大批蝗虫分类学家。在夏凯龄教授主持下,经过几十年的努力,《中国动物志·蝗总科》正式出版,该书记载我国共有蝗总科8科253属1 053种(郑哲民,2003)。在此前后,还出版了诸多蝗虫分类的地方性专著,发表了许多新种、新属以及以属为单位的订正研究等(刘举鹏,2017)。印象初教授还总结修订了世界范围的蝗虫名录(Yin et al., 1996)。所有这些研究使我国的蝗虫分类研究在世界上占有了一席之地(刘举鹏,2017)。

3 草原蝗虫生态学研究

我国草原蝗虫种类有200余种,其中约30种严重为害牧草和农作物。2000年以来,我国草原蝗虫年均均为害面积1 000万 hm^2 ,对农牧业造成的直接经

济损失超过16亿元(洪军等,2014)。蝗虫作为草原生态系统中最重要的初级消费者,可以转化10%~15%左右植物固定的太阳能(Rodell, 1977; 康乐, 2005)。我国草原面积约占国土总面积的43%左右,是我国最大的陆地生态系统(Kang et al., 2007)。在漫长的协同进化过程中,蝗虫群落与草原生态系统两者之间相互影响、适应和调节,进而在生境和物候上达到高度一致。在草原生态系统中,多种蝗虫共存构成了蝗虫种间相互作用——最重要的生态学关系。我国草原蝗虫生态学研究起步较晚,20世纪70年代以前主要集中在蝗虫的分类学和地理分布研究(陈永林,2019),如邱式邦教授对几种草原蝗虫的生物学进行初步研究,但关于草原蝗虫的系统研究极少。

从20世纪70年代末起,中国科学院研究团队在内蒙古草原生态系统定位站重点研究了草原蝗虫群落能量、行为生态学和化学生态学等关键问题,阐明草原蝗虫在生态系统中的功能、作用和地位,揭示草原生态系统中蝗虫的规律,特别是人为活动对草原生态系统多样性影响的扰动生态学问题。他们研究了草原蝗虫的生活史和滞育特征(Hao & Kang, 2004a, b, c; Zhao et al., 2005)、化学和行为生态学(Chen & Kang, 2000; Chen et al., 2003; 2004)、化学元素特征(陈永林等, 1986)、栖境选择(康乐等, 1989)、食性选择(李鸿昌等, 1983; Kang & Chen, 1994)、口器结构与食性(李鸿昌, 1981; Kang et al., 1999)以及生态位分化和对放牧活动的响应等(康乐和陈永林, 1992; 1994; Kang & Chen, 1994)。在此基础上,提出草原蝗虫生态系统控制以及草原保持与资源持续利用的理论和途径(Kang, 1994; 康乐, 1995; Kang & Chen, 1995; Kang & Zhang, 1996)。康乐等将上述研究成果作为综述文章应邀在 *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 上发表(Kang et al., 2007)。其中,特别重要的是发现了蝗灾发生与草原过度放牧的关系,提出应加强草原管理,防止草原退化,从而达到草原蝗虫生态治理的目的(Kang & Chen, 1995)。草原蝗虫生态学研究分别在1997年和1999年获得中国科学院自然科学一等奖和国家自然科学三等奖(康乐, 1998)。随后,放牧生态学研究进一步瞄准到优势种亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 的生理和行为反应,研究结果发现亚洲小车蝗更喜食羊取食后的牧草,因为家畜取食导致植物中氮含量下降,这样有利于蝗虫的生长发育(Cease et al., 2012)。近些年来,草

原蝗虫的研究进一步拓展到全球变化生物学方面,环境温度升高使蝗虫发育明显提前,但是同步增加降水会消除增温的效果,有滞育特性的蝗虫能够延缓增温对其的影响(Guo et al., 2009)。夜间增温对蝗虫发育的影响明显强于日间增温(Wu TJ et al., 2012),干旱与高温的组合对蝗虫最不利(Wu et al., 2021)。非滞育种狭翅雏蝗 *Chorthippus dubius* 不同地理种群对增温的响应不同,暖温地区的种群对增温不敏感,而寒温地区的种群对增温敏感,究其原因可能是不同种群的有效积温存在差异(Hao et al., 2021)。

4 蝗虫综合生物学与暴发成灾机制研究

4.1 飞蝗型变的分子机理研究

蝗虫之所以能成灾是因为蝗虫可以从低密度的散居型转变为高密度的群居型。蝗虫散居型和群居型之间的转变是蝗灾暴发的重要生物学基础,这一直是国际昆虫学界高度关注的重大科学问题。康乐团队从21世纪初开始研究飞蝗两型间基因表达的差异(Kang et al., 2004),进而利用鉴定的基因开发了寡核苷酸芯片,开启了蝗虫型变基因表达调控与表观遗传调控的分子机理研究。如Wang et al. (2007)研究结果显示飞蝗两型间热休克蛋白成员差异明显,群居型飞蝗的表达水平更高。随后,该团队又鉴定了飞蝗两型间microRNA(Wei et al., 2009; Wang Y et al., 2015)、代谢组(Wu R et al., 2012)、长链非编码RNA(long non-coding RNA, lncRNA)(Li et al., 2020)、DNA甲基化(Hou et al., 2020)和组蛋白修饰(Guo et al., 2016)等的差异和调控机制,将蝗虫型变发展到表观遗传水平。Wei et al. (2009)通过高通量测序的方法在飞蝗中首次发现大量small RNA参与调控了飞蝗型变,从microRNA角度阐述了蝗虫型变的表观调控机制。Yang PC et al. (2019)通过综合分析飞蝗型变相关的大量转录组数据集和基因组,鉴定了20个与型变相关的核心转录因子(transcription factor, TF),通过RNA干扰(RNA interference, RNAi) *Hr4*, *Hr46* 和 *grh* 三个代表性TF基因确定其在飞蝗型变过程中的行为可塑性调控作用。Wang & Kang (2014)研究结果表明型变过程涉及到多基因多水平的复杂调控网络,最终导致散居型与群居型飞蝗在行为、迁飞、体色、生殖、发育、防御和取食等方面都存在显著的表型差异。这些研究成果不仅为蝗虫型变的调控机制研究开辟了新途径,还为开发绿色环境友好型蝗虫生物杀虫剂提供了丰富的药物靶标。

Guo et al. (2011)通过气味选择试验与行为旷场试验发现,两类嗅觉相关的化学气味感受基因 *CSP* (chemosensory protein)和 *takeout1* 在飞蝗两型的吸引和排斥行为相互转变中发挥着重要作用。保幼激素在调高 *takeout1* 基因表达的同时,可以调低 *CSP* 基因表达,进而抑制飞蝗群聚发生(Guo W et al., 2020)。*CSP* 和 *takeout1* 基因通过调节嗅觉敏感性启动群聚发生,证明蝗虫型变首先启动的是嗅觉,这项研究不仅为控制蝗虫行为提供了靶标,也为蝗虫型变的基因机制研究提供了范例(Simpson et al., 2011)。Ma et al. (2011)研究发现,多巴胺在群居型信号通路中显著上调,并运用RNAi手段证明参与多巴胺合成和突触传递的基因 *pale*、*henna* 以及 *vat1* 是飞蝗行为变化的关键基因,并且明确了多巴胺调控飞蝗群聚行为和体色维持的中枢神经分子机制。随后 Yang et al. (2014)通过筛选发现 miRNA-133 在飞蝗脑中转录后水平上负向调控多巴胺通路中的2个关键基因 *henna* 与 *pale*,进而证明 miRNA 参与飞蝗型变过程中转录后调控的行为可塑性。多巴胺受体1 (dopamine binds receptor 1, Dop1) 和多巴胺受体2 (dopamine binds receptor 2, Dop2) 作为不同的信号通路分别调控飞蝗群居型和散居型的行为反应(Guo et al., 2015)。Guo XJ et al. (2018)进一步研究发现,多巴胺通路关键基因不仅受 miRNA 的转录后调控,而且可以参与 miRNA 对靶基因的调控,进而形成精细调控环路;Dop1 负调控 miR-9a 表达,进而解除 miR-9a 对靶基因腺苷酸环化酶2 (adenylate cyclase 2, AC2) 负调控,最终诱导飞蝗的嗅觉吸引行为。该研究揭示了 Dop1-miR-9a-AC2 调控飞蝗嗅觉行为的分子机制,这种编码基因与非编码 RNA 共同参与的“负负得正”调控环路是生物体高效且精细调控其行为来适应环境变化的重要模式。另外,在近期研究中, Li et al. (2020)通过比较 lncRNA 和 mRNA 在蝗虫型变过程中的表达模式发现, lncRNA 在型变的早期阶段反应更快,扩展了其在动物行为方面的调节功能。多巴胺通路上的 *henna* 基因中存在 lncRNA PAHAL,它通过募集富含丝氨酸/精氨酸的剪接因子2 (serine/arginine-rich splicing factor 2, SRSF2) 正向调节将苯丙氨酸转化为多巴胺的重要基因苯丙氨酸羟化酶 (phenylalanine hydroxylase, PAH) 表达 (Zhang et al., 2020)。同时, lncRNA PAHAL 中插入的 Gypsy 转座因子通过核滞留来调节 PAH 转录 (Zhang et al., 2022)。因此,这些分子调控机制填补了多巴胺信号通路与非编码 RNA 相互

调控的研究,为多巴胺信号通路的调控机制研究提供了新思路。最近 Chen et al. (2021)进一步发现,多巴胺的磺基化能够增强多巴胺的活性,进而促进蝗虫的群聚,而且在线虫和小鼠中也有类似作用。在其他生物胺类中,五羟色胺加强了飞蝗散居行为,与沙漠蝗中的作用明显不同 (Guo et al., 2013);章鱼胺和酪氨酸作为通路分别调控蝗虫群、散行为的改变 (Ma et al., 2015)。康乐团队2015年以前完成的飞蝗两型转变的分子调控机制研究获得2017年度国家自然科学基金二等奖。

2015年,康乐团队全面系统地鉴定了飞蝗基因组中的神经肽基因,其共有62个编码神经肽前体基因,其中15个在群散两型飞蝗神经系统中存在显著差异表达 (Hou et al., 2015)。Hou et al. (2017)通过进一步分析筛选出2个差异表达的神经肽F (neuropeptide F, NPF),即 NPF1a 及 NPF2, NPF1a 及 NPF2 通过各自的受体 NPFR 及 NPYR 分别在抑制磷酸化水平和转录水平上调节一氧化氮合成酶 (nitric oxide synthetase, NOS) 活性及 NO 含量,最终实现型变中运动活性的动态调控。这项研究揭示了神经肽调控飞蝗行为型变的“双保险”机制,也为神经调质分子间互作机理研究提供了新思路。近期 Hou et al. (2019) 研究报道了昆虫中 NOS 基因的转录调控机制,揭示 NPF2/PKA/CREB-B/NOS 这一信号通路对飞蝗运动可塑性的精确调控,为理解 NO 含量响应环境变化的分子基础及行为可塑性发生机制提供了重要线索。

飞蝗产卵量随着种群密度的不同而有显著差异,散居蝗虫的产卵量高于群居蝗虫,卵大小受 *Syntaxin 1A* 的调控 (Chen QQ et al., 2015)。群居型卵母细胞的卵吸收率比散居卵母细胞高15%,这是由于 miRNA-34 通过负向调控 *Activin β* 在散居飞蝗终端卵母细胞中表达来降低卵吸收率,进而造成群散两型飞蝗的产卵量差异 (Zhao et al., 2021)。蝗群发育一致性是蝗虫聚集、迁飞以及性成熟的基础,是它们适应周围环境变化的一种策略,为蝗虫种群增长预测提供启示。我国科学家研究发现群居型飞蝗卵发育速率比散居型更整齐, He et al. (2016) 通过鉴定发现在群居型卵巢和卵中 miR-276 均表现高表达,并正向调控 *brm* 基因表达量,进而促进后代卵发育的一致性。亲代型的特征可以通过热休克蛋白表达模式传递到后代卵中,进而控制卵型相关的性状 (Chen B et al., 2015)。生殖系统中 piRNA (piwi-interactiing RNA) 介导的内含子移除机制调节了飞

蝗响应密度变化的后代数量变异的生殖策略,并且这种现象在果蝇和小鼠中都存在(He et al., 2022)。

蝗灾发生是上亿头蝗虫聚集的结果,蝗群本身需具备群体防御机制才能维持庞大的群体。聚集蝗群最直观的群体防御机制是警戒色,即群居型飞蝗黑色背板和棕色腹面的体色向捕食者发出警告信号,而散居型飞蝗的体色则更接近周围植物的颜色,即均一的绿色,形成一种天然保护色。Yang ML et al. (2019)研究发现 β 胡萝卜素结合蛋白与 β 胡萝卜素结合形成红色素,从而协调蝗虫从绿色的散居型变成黑色的群居型,种群密度是绿色和黑色转变的刺激因素,蝗虫通过物理学三原色调配获得群聚警戒色来躲避天敌捕食。

2012年, Wu R et al. (2012)建立高效液相色谱-质谱(high performance liquid chromatography-mass spectrography, HPLC-MS)和气相色谱-质谱(gas chromatography-mass spectrography, GC-MS)联用的代谢组学方法,采用该方法鉴定了飞蝗两型间319个特征标记小分子代谢物,通过代谢组图谱鉴定出乙酰肉碱作为内源信号分子影响神经系统或脂类代谢,揭示脂类代谢是型变过程中最关键的代谢调控类别。蝗虫成群的长距离迁飞是造成蝗灾暴发的主要原因,飞行对它们的生存和繁殖具有重要意义。能量代谢的高效利用是维持群居型蝗虫长距离迁飞的基础。酯动员激素相关神经肽(adipokinetic hormone/corazonin-related peptide, ACP)参与酯类的氧化和利用,进而调节飞蝗的长距离飞行(Hou et al., 2021)。Du et al. (2022)通过飞行行为结合代谢组合转录组分析发现,蝗虫生长时期的种群密度决定它们成虫期的飞行特征,在高种群密度下,“长跑型”的飞行特征有利于群居型飞蝗进行长时间和长距离飞行,维持巨大的迁飞群以寻找充足的食物和适宜的产卵地,零散的散居型飞蝗的“短跑型”飞行特征则有利于飞蝗寻找配偶和快速躲避天敌捕食,因为其要留居当地繁殖,没有迁飞需求。当种群密度增加时,飞蝗可以改变飞行特征来适应迁飞需要。该研究利用行为学和多组学数据的联合分析证实群散飞蝗飞行能力差异是由飞行肌能量代谢供应和稳定的氧化压力平衡决定的假说,而非传统认为的能量存储差异,为飞蝗的多型性研究提供了一个新视角(Harrison, 2022)。

4.2 飞蝗信息素的研究

20世纪70年代,科学家们才逐步认识到群聚信息素可能是蝗虫聚集的最关键因素。经过50多年

几代科学家的不断努力,几种化合物被认为可能是蝗虫的群聚信息素,这些信息素被命名为蝗醇和蝗酚等。但是,这些化合物中没有一个是符合群聚信息素的所有标准,尤其没有野外种群验证的证据。康乐团队鉴定了飞蝗142个嗅觉受体基因(olfactory receptor, OR)和32个亲离子受体(ion-loving receptor, IR)基因,二者在飞蝗中的占比不同于其他昆虫。同时发现飞蝗嗅觉系统并不遵守动物界中“一个嗅觉受体对应一个神经纤维球”的普遍规律,由此提出了飞蝗“嗅觉神经纤维球簇化”的新假说,此特征表明蝗虫是研究嗅觉进化非常好的模型(Wang ZF et al., 2015)。另外, Guo W et al. (2018)又鉴定了飞蝗所有气味结合蛋白及其进化关系。在鉴定的35种气味挥发物中,群居型和散居型飞蝗之间有差异的化合物有7种,只有4-乙烯基苯甲醚(4-vinyl anisole, 4VA)和苯乙腈(phenylacetonitrile, PAN)是群居型蝗虫特异释放的(Wei et al., 2017)。这些结果为开展飞蝗信息素的研究奠定了坚实基础。

2020年,康乐团队发现并确定4VA是飞蝗群聚信息素(Guo XJ et al., 2020)。同时,从蝗虫的上百个嗅觉受体中筛选出4VA的特异性受体——在锥形感器中的嗅觉受体OR35,通过基因编辑技术CRISPR/Cas9敲除OR35后,飞蝗突变体的触角与锥形感器神经电生理反应显著降低,突变体也表现出对4VA的响应行为和吸引力丧失。Guo XJ et al. (2020)通过野外草地双选和诱捕试验证明在户外和野外4VA对实验室和自然种群均有很强的吸引力,不受自然环境中蝗虫背景密度的影响。该研究首次从化学分析、行为验证、神经电生理记录、嗅觉受体鉴定、基因敲除和野外验证等多个层面对飞蝗群聚信息素进行了全面的鉴定和验证,确定4VA是飞蝗群聚信息素,将化学生态学的研究提高到一个新阶段。该研究不仅揭示了蝗虫群聚的奥秘,而且使蝗虫灾害的绿色防控和可持续防控成为可能。一方面,利用人工合成的信息素可以在田间长期监测蝗虫种群动态,为预测预报服务,还可以利用人工合成的信息素设计诱集带诱捕蝗虫,并在诱集带集中使用化学农药或生物制剂将其消灭;另一方面,根据4VA的结构设计拮抗剂,在野外施放可以阻止蝗虫的聚集;另外,将OR35突变体长期释放到野外可能会建立不能群聚的蝗虫种群,从而达到可持续控制蝗虫的目的。在经历50年的漫长探索后,科学家们第1次真正确认了飞蝗的群聚信息素(Vosshall, 2020),这是中国科学家为国际昆虫学和蝗虫防治做

出的巨大贡献,同时也为沙漠蝗蝗灾的研究和治理提供了重要参考。

蝗虫释放的另一种关键化合物是苯乙腈(PAN),过去一直认为这种化合物是沙漠蝗和飞蝗的群聚激素。康乐团队发现PAN是群居型飞蝗群体释放的特异警戒化合物和毒物前体,确定PAN作为嗅觉警告信号来提示群居飞蝗含有潜在的剧毒物质氢氰酸,而不是过去国际上认为的群聚激素(Wei et al., 2019)。该研究在国际上首次报道了动物巧妙的化学防御策略,利用同一种化合物既警告捕食者,当受到攻击时又能转化为剧毒化合物,有效抵御捕食者。飞蝗在自然界中利用这种群体防御机制来应对多种天敌和捕食者,这可能也是飞蝗成灾的一个重要原因。同时,这项研究首次在动物中鉴定了PAN合成的限速酶CYP305M2,这个关键酶失活造成飞蝗不能产生PAN。因此,PAN合成的限速酶将可能成为防治蝗虫的重要靶点。

4.3 飞蝗发育和生殖生物学研究

光周期和温度是影响蝗卵发育的两大重要环境因子。Wang et al.(2021)通过无创、快速、实时3D光学相干断层扫描(optical coherence tomography, OCT)成像技术对蝗虫整个胚胎发育过程进行监测,结果显示22℃和短光周期8 L:16 D处理下卵滞育率可达90.7%,在温度13℃处理20 d能有效终止卵滞育。该研究为诱导和终止蝗虫卵滞育提供了准确的光周期和温度阈值,在蝗虫预测和蝗灾控制方面具有潜在的应用价值。蝗卵的生物学是今后需加强研究的领域,特别是气管发育与氧气的传输。蝗虫没有携带氧的血红蛋白,在胚胎发育早期,飞蝗血蓝蛋白发挥着携氧功能,当胚胎发育中、后期,由于器官的发生,血蓝蛋白的功能转化为调节胚胎分化和器官的形成(Chen et al., 2017a)。

保幼激素作为最重要的昆虫内分泌激素,通过其受体Met调控飞蝗的性成熟过程(Guo et al., 2014; 2019; Wu et al., 2016; 2018)。雌蝗虫体内保幼激素既可以通过经典的Met/Kr-h1信号通路启动下游基因表达,促进脂肪体发育,也可以促进卵子的形成(Song et al., 2013; 2014),也可以通过Met直接启动细胞周期基因*Mcm4*、*Mcm7*、*Cdc6*、*Cdk6*以及*E2f1*转录表达,促进脂肪体多倍化,进而产生大量性成熟所必须的卵黄原蛋白,为性成熟提供物质和能量保证(Guo et al., 2014; Wu et al., 2016; 2018; Ren et al., 2020)。同时,脂肪体也会产生大量蛋白酶抑制剂,保护卵黄原蛋白从脂肪体安全转运至卵

巢(Guo et al., 2019)。保幼激素通过包括G蛋白偶联受体(G-protein-coupled receptors, GPCR)、磷脂酶C(phospholipase C, PLC)和蛋白激酶C iota(protein kinase C iota, PKCi)在内的信号通路诱导卵黄原蛋白受体(vitellogenin receptor, VgR)磷酸化,进而调控受体介导的内吞作用以及VgR从卵母细胞内向膜上迁移(Jing et al., 2021)。另外,蝗虫蜕皮受保幼激素信号调控,该途径被miRNA let-7和miR-278共同负调控(Song et al., 2018)。Song et al.(2019)分析了雌性飞蝗羽化后0~6 d脂肪体miRNA的表达模式,发现保幼激素通过抑制包含miR-2、miR-13a、miR-13b和miR-71的miRNA簇表达来维持靶基因*Notch*转录,促进卵黄生成、卵巢发育以及卵成熟。

蝗虫整个生命周期经历5次蜕皮,几丁质合成酶(chitin synthetase, CHS)和几丁质酶(chitinase, CHT)是几丁质介导的蜕皮过程中的关键因子(Zhang et al., 2010; Zhu et al., 2016)。小RNA组测序结果显示,体壁表达的miR-71和miR-263在转录后水平负调控蜕皮关键基因*CHS1*和*CHT10*,在蜕皮过程精细调控几丁质的形成,使蝗虫蜕皮成功(Yang et al., 2016)。该研究揭示了2种miRNA在几丁质生物合成和降解中的重要调节作用,为认识蝗虫蜕皮过程的潜在分子机制提供了思路。同时,几丁质代谢是开发安全有效昆虫抗蜕皮杀虫剂的重要靶标(Zhu et al., 2016)。这些转录后调控的miRNA有可能成为蝗灾治理的突破口。

飞蝗作为一种多雄交配的生物,其精子之间竞争是必然的。飞蝗存在着避免近亲繁殖衰退的机制,即远亲雄成虫精液中遗传物质能明显改进近亲繁殖后代的生活力(Teng & Kang, 2007)。虽然其中的分子机制尚不清楚,但这是一个非常需要解决的科学问题。在雄成虫中,一种特化的脂肪体紧密地环绕在精小管周围,可以促进精小管中精细胞的分化以及精子尾部的生长,这种特化脂肪体被剥离后,死精率大幅增加并且精子数量大幅减少(Ren et al., 2019)。

4.4 飞蝗基因组与适应性研究

2014年初我国科学家成功破译并向全球公开了飞蝗的全基因组序列图谱(Wang et al., 2014),它是当时世界上测定完成的最大动物基因组。飞蝗具有约6.5 Gb的庞大基因组,是人类基因组的2倍多,是果蝇基因组的30倍左右。这项研究不仅阐释了飞蝗食性、长距离迁飞和大规模聚群等重要生物学的基因组基础,还为揭示蝗灾暴发机制以及开发可

持续性治理策略和新控制方法提供了基因组信息。飞蝗超大的基因组使得它的基因调控十分复杂。目前,对昆虫核心启动子的认识只停留在基因组较小的昆虫物种上,该研究以具有大型基因组的飞蝗为研究系统,在全基因组水平上解析其转录起始位点的图谱。远程核心启动子转录是飞蝗基因组特有的,这导致飞蝗 mRNA 5' 非翻译区外显子长度受到更严格的限制,并且飞蝗远程核心启动子转录活性非常广泛(Liu et al., 2021),同时通过进一步对 7 个不同大小的节肢动物基因组的比较,进一步阐明基因组的扩张是产生远程转录启动的关键因素。

基于飞蝗全线粒体基因组测序, Ma et al. (2012) 研究发现飞蝗起源于非洲, 30 多万年前从非洲开始迁移到世界其他地方, 世界范围内的飞蝗分子谱系主要分为南方种群与北方种群, 它们分别是非洲飞蝗 *L. m. migratorioides* 和飞蝗 *L. m. migratoria* 两个亚种, 其他 8 个亚种地位都得不到分子证据的支持, 该研究为深入理解飞蝗的种群生物学和暴发成灾机制奠定了重要的遗传学基础, 飞蝗 2 个亚种地位的厘清被国际直翅类名录确认和接受。

飞蝗能很好地适应青藏高原海拔 4 000 m 的环境。通过对西藏和平原的飞蝗种群进行低氧适应研究发现, 一些特异基因参与低氧的适应(Zhao et al., 2012a)。高原飞蝗种群通过增强细胞色素 C 氧化酶活性和三羧酸循环的关键酶 PDHE1 来维持其在低氧条件下的有氧呼吸能力(Zhao et al., 2012b; 2013; Zhang et al., 2013)。Ding et al. (2018) 首次在蝗虫中利用全基因组重测序手段进行遗传分析, 结果显示在蝗虫高原种群中自然选择位点是 *PTPNI* 基因, 该基因编码磷酸酶 PTP1B, 其通过对胰岛素受体去磷酸化来抑制胰岛素通路, 进而导致个体能保持相对稳定的胰岛素通路活性, 保持正常糖代谢水平, 从而使其适应高原缺氧状态, 该研究揭示了昆虫对高原低氧代谢适应的一种特殊机制。

从南到北, 飞蝗种群的抗寒性逐步增强, 发生代数逐渐减少(Jing & Kang, 2003; Wang & Kang, 2005a), 抗寒性与季节(Jing & Kang, 2004)、卵的含水量(Qi et al., 2007)、抗寒物质的积累(Wang et al., 2006)、降温速率(Wang et al., 2006)、冷驯化与抗冻蛋白(Wang & Kang, 2003; 2005b)以及低氧应激(Cui et al., 2014)等密切相关。飞蝗的抗寒性具有明显的母系遗传效应(Wang et al., 2012)。Chen et al. (2017b) 研究发现飞蝗基因组中 *Lm1* 转座子介导的热休克蛋白 90 (heat shock protein 90, Hsp90) 发生

突变并以杂合子形式在种群中维持, 促进飞蝗对环境温度的适应和发生代数的控制。上述这些研究均从基因组水平揭示了蝗虫种群暴发的生态适应机制, 为种群生物学和暴发成灾机制奠定了重要的遗传学基础。

飞蝗具有大型基因组特点, 可能与转座子元件大规模扩张导致飞蝗基因组的“肥胖化”和基因结构的“松散化”有关, 进而引起超长内含子的出现和大量转座子元件相关的 piRNA 表达。Wang HM et al. (2022) 研究发现 *Piwi1* 基因对于控制飞蝗取食量、合成代谢及体重维持起关键作用, 而神经肽 NPF1 是 *Piwi1* 的下游主效靶标基因, 其调控模式依赖参与的 piRNA, 具有超长内含子的基因依赖分支点采用外显子定义模式进行 RNA 加工, 细胞核内 piRNA 靶向 NPF1 转录前体 RNA 中的分支点, 避免发夹结构的形成, 进行正向表达来增强 NPF1 剪切效率, 进而控制飞蝗的取食。该研究不仅发现了生殖系统外 piRNA 的生物学功能, 而且提出了一种大型基因组特有的分子机制——piRNA 正向促进 RNA 剪切。

4.5 研究方法的发展与创新

科学研究的发展离不开研究方法和技术的进步。我国科学家在世界上独立发展了 6.8 Gb 超大基因组飞蝗的组装技术(Wang et al., 2014)。基于蝗虫大基因组特征, 发展出 mRNA 5' 端帽子结构的捕获识别技术, 包括广泛的转座子外显子化以及超远程转录启动现象(Jiang et al., 2019; Liu et al., 2021)。利用生物信息学的方法预测和鉴定生物体的 piRNA(Zhang et al., 2011)。在昆虫中率先使用 CRISPR/Cas9 技术完成嗅觉共受体(olfactory coreceptor, Orco)敲除, 并获得嗅觉缺失体株系(Li et al., 2016)以及可能的脱靶效应(Chen et al., 2018)。率先在蝗虫上将 RNAi 技术用于验证基因功能(Guo et al., 2011; Ma et al., 2011), 随后证明 RNAi 通过喂食不起干扰作用的原因以及 SID1 在蝗虫 RNAi 中不起作用(Luo et al., 2012; 2013)。使用昆虫的蜕皮进行 CRISPR/Cas9 突变体的无损鉴定(Wang XX et al., 2022)。在飞蝗行为测定上, 设计了嗅觉反应旷场(Guo XJ et al., 2020)和强迫跳跃测定装置(Zhou et al., 2020)。在表型观察上, 发展了 OCT 技术, 利用该技术对昆虫胚胎和内部器官进行实时三维重构, 进而鉴定其表型变异(Su et al., 2020)。另外, 关于飞蝗用于帕金森疾病、麻醉、衰老和过敏模型的研究也取得了一定的进展(Guo et al., 2021; Wang Y et al., 2022)。

5 蝗虫控制技术研究

尽管在蝗虫防治实践中经常使用真菌杀虫剂替代化学杀虫剂以达到控制害虫、保护环境的目的,但是真菌杀虫剂的防治效果并不稳定,这可能是由于形成蝗灾的群居型飞蝗对真菌病原物有更高的抗性。在感染绿僵菌后,群居型飞蝗以预先高表达模式识别蛋白GNBPs和PGRP-SA,封阻病原菌的模式分子,屏蔽病原菌与体液接触,并降低免疫系统的过度激活,表明密度依赖的预先免疫能加强抵抗感染(Wang et al., 2013)。在细胞和体液免疫方面,群居型蝗虫更倾向于增强其耐受性,而散居型飞蝗是通过吞噬作用来抵抗真菌的感染(Wang YD et al., 2022)。这些发现对于提升蝗灾防治中真菌杀虫剂的效果和改进生物防治技术具有重要指导意义。在广谱性绿僵菌 *Metarhizium robertsii* 中删除单胺氧化酶(monoamine oxidase, Mao)基因后,其体内色胺的含量高于野生型广谱性绿僵菌,显著提高杀虫效率,使野生型广谱绿僵菌感染飞蝗的半致死时间 LT_{50} 从7.33 d缩短到5.92 d(Tong et al., 2020)。反之,将甘油酸-3-激酶(glycerate-3-kinase, GLYK)基因引入到专性蝗绿僵菌 *M. acridum* 后,增强了其对热应激的抵抗力,诱导了模式识别蛋白、丝氨酸蛋白酶和细胞色素氧化酶(cytochrome P450, CYP45)等基因在蝗虫中的高表达,同时降低了抗菌肽的表达和酚氧化酶的活性,最终导致专性蝗绿僵菌感染飞蝗的半致死时间 LT_{50} 从7.0 d缩短到了5.6 d(Tong et al., 2021)。以上重组广谱性和专性蝗绿僵菌的基因改造,不影响寄主范围,对环境和人类无害,生物安全性好,为设计新型真菌杀虫剂提供了一种新思路,有望在控制蝗灾方面发挥作用。另外,微孢子虫能够在飞蝗肠道中抑制产生群聚信息素相关细菌的生长以及降低神经递质血清素的含量,进而导致飞蝗由群居型向散居型转变(Shi et al., 2014)。

根据多年来我国在农业区和草原地区的蝗灾防治实践,基于综合治理原则,采取植物保护、生物保护、资源保护、环境保护相结合的生态学治理对策,建立了以生物防治为主、生态调控为辅的可持续防控技术体系(陈永林, 2019)。大力开发新型高效绿色的生物农药,采用飞机、无人机或大型机械等新型高效的施药技术,结合天敌防控与生态调控等措施,实现对蝗虫的可持续治理以及草原生态系统绿色可持续发展(徐超民等, 2021)。另外,进一步完善蝗虫中长期预测预警技术。张知彬研究组发现飞蝗蝗灾

发生程度与温度呈负相关关系(Tian et al., 2011),这为长期预测提供了重要的历史背景。2000年以来我国将蝗虫野外人工调查与昆虫雷达、地理信息系统(geographic information system, GIS)、地球定位系统(global positioning system, GPS)和遥感系统(remote sensing, RS)(简称“3S”)技术结合,对蝗虫种群动态变化进行实时预警监测(Zhang et al., 2019; 王佳宇等, 2021)。今后继续利用“3S”技术、无人机监测技术、蝗虫AI智能识别技术等现代信息技术,建立多层次、全方位的天-空-地一体化的蝗虫智能监测体系与蝗虫发生数据库管理系统,实现长、中和短期实时监测预警,形成蝗虫灾害指标体系,保证蝗灾发生时采取科学的治理策略,做到及时高效。

6 结论与展望

通过对我国蝗虫近60年的研究回顾,得出以下结论:

(1)近60年来我国对蝗虫的研究是非常广泛和全面的,不仅研究的蝗虫物种广泛,而且对特定蝗虫(如飞蝗)从分类学、生态地理、生态学、生理学到生殖和发育生物学、分子生物学、基因组学和表型可塑性的分子调控等方面均涉及。

(2)在飞蝗型变的分子调控和表观遗传调控等研究领域处于世界领先水平,在许多方面起到了引领的作用。不论是把飞蝗作为害虫还是模式昆虫(果蝇除外)对待,我国科学家对其研究的深度和广度都超越了其他昆虫研究系统。经过我国科学家的长期研究,飞蝗已经成为继果蝇等模式昆虫之后重要的昆虫模式系统。

(3)与60年前的中国蝗虫学研究相比较,近60年的研究,特别是近30年的研究,最大的特点是应用现代生物学研究手段,与国际接轨、与国际同行合作、与国际同行竞争,为世界昆虫学做出了重大贡献,对世界昆虫学产生了巨大影响,让全世界都了解中国蝗虫学研究的水平和进展,真正做到了用国际语言讲述中国蝗虫学的发现和创新。

(4)进一步加深对蝗虫生物学和蝗灾的认识,攻克蝗虫暴发成灾机制这一世界性难题,是非常有挑战性的问题。蝗虫两型转变的不同水平调控层面与不同生物学特性的信号转导调控机制既存在共同点,也有其独特性,对其他害虫研究和防治有重要的借鉴和启发。我国科学家开发的真菌生物农药和群聚信息素拮抗剂,结合化学防治不仅用于控制我国

蝗灾,也可以用于非洲和“一带一路”相关国家沙漠蝗灾害治理,对其他群聚型害虫的控制也有指导作用。

参 考 文 献 (References)

- Cease AJ, Elser JJ, Ford CF, Hao SG, Kang L, Harrison JF. 2012. Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content. *Science*, 335(6067): 467–469
- Chen B, Li SQ, Ren Q, Tong XW, Zhang X, Kang L. 2015. Paternal epigenetic effects of population density on locust phase-related characteristics associated with heat-shock protein expression. *Molecular Ecology*, 24(4): 851–862
- Chen B, Ma R, Ding D, Wei L, Kang L. 2017a. Aerobic respiration by haemocyanin in the embryo of the migratory locust. *Insect Molecular Biology*, 26(4): 461–468
- Chen B, Tong XW, Zhang X, Gui WY, Ai GM, Huang LH, Ding D, Zhang JX, Kang L. 2021. Sulfation modification of dopamine in brain regulates aggregative behavior of animals. *National Science Review*, nwab163
- Chen B, Zhang B, Xu LL, Li Q, Jiang F, Yang PC, Xu YN, Kang L. 2017b. Transposable element-mediated balancing selection at Hsp90 underlies embryo developmental variation. *Molecular Biology and Evolution*, 34(5): 1127–1139
- Chen DF, Tang JX, Li BB, Hou L, Wang XH, Kang L. 2018. CRISPR/Cas9-mediated genome editing induces exon skipping by complete or stochastic altering splicing in the migratory locust. *BMC Biotechnology*, 18(1): 60
- Chen HH, Kang L. 2000. Olfactory responses of two species of grasshoppers to plant odours. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95(2): 129–134
- Chen HH, Zhao YX, Kang L. 2003. Antennal sensilla of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in relation to food preferences and habits. *Journal of Biosciences*, 28(6): 743–752
- Chen HH, Zhao YX, Kang L. 2004. Comparison of the olfactory sensitivity of two sympatric steppe grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) to plant volatile compounds. *Science in China Series C: Life Sciences*, 47(2): 115–123
- Chen QQ, He J, Ma C, Yu D, Kang L. 2015. Syntaxin 1A modulates the sexual maturity rate and progeny egg size related to phase changes in locusts. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 56: 1–8
- Chen YL. 2019. Research on locusts and grasshoppers in China. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, pp. 1–239 (in Chinese) [陈永林. 2019. 中国蝗虫研究. 武汉: 湖北科学技术出版社, pp. 1–239]
- Chen YL, Li HC, Zhang HL, Ye YX, Ren LK. 1986. Preliminary studies on the inorganic chemical characteristics of main acridoids and their feeding plants in Nei Mongol steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 6(3): 217–228 (in Chinese) [陈永林, 李鸿昌, 章慧麟, 叶韵娴, 任连奎. 1986. 内蒙古草原主要蝗虫及其嗜食植物的无机化学元素特征初步研究. 生态学报, 6(3): 217–228]
- Cui F, Wang HS, Zhang HY, Kang L. 2014. Anoxic stress and rapid cold hardening enhance cold tolerance of the migratory locust. *Cryobiology*, 69(2): 243–248
- Ding D, Liu G, Hou L, Gui W, Chen B, Kang L. 2018. Genetic variation in PTPN1 contributes to metabolic adaptation to high-altitude hypoxia in Tibetan migratory locusts. *Nature Communications*, 9: 4991
- Du BZ, Ding D, Ma C, Guo W, Kang L. 2022. Locust density shapes energy metabolism and oxidative stress resulting in divergence of flight traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(1): e2115753118
- Ge F, Ouyang ZY. 2015. Integrity, coordination, circulation and self generation: Shijun Ma's academic thought and contribution. *Acta Ecologica Sinica*, 35(24): 7926–7930 (in Chinese) [戈峰, 欧阳志云. 2015. 整体、协调、循环、自生: 马世骏学术思想和贡献. 生态学报, 35(24): 7926–7930]
- Guo K, Hao SG, Sun OJ, Kang L. 2009. Differential responses to warming and increased precipitation among three contrasting grasshopper species. *Global Change Biology*, 15(10): 2539–2548
- Guo SY, Jiang F, Yang PC, Liu Q, Wang XH, Kang L. 2016. Characteristics and expression patterns of histone-modifying enzyme systems in the migratory locust. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 76: 18–28
- Guo SY, Yang PC, Liang B, Zhou F, Hou L, Kang L, Wang XH. 2021. Aging features of the migratory locust at physiological and transcriptional levels. *BMC Genomics*, 22(1): 257
- Guo W, Ren DN, Zhao LF, Jiang F, Song J, Wang XH, Kang L. 2018. Identification of odorant-binding proteins (OBPs) and functional analysis of phase-related OBPs in the migratory locust. *Frontiers in Physiology*, 9: 984
- Guo W, Song J, Yang PC, Chen XY, Chen DF, Ren DN, Kang L, Wang XH. 2020. Juvenile hormone suppresses aggregation behavior through influencing antennal gene expression in locusts. *PLoS Genetics*, 16(4): e1008762
- Guo W, Wang XH, Ma ZY, Xue L, Han JY, Yu D, Kang L. 2011. CSP and takeout genes modulate the switch between attraction and repulsion during behavioral phase change in the migratory locust. *PLoS Genetics*, 7(2): e1001291
- Guo W, Wu Z, Yang L, Cai Z, Zhao L, Zhou S. 2019. Juvenile hormone-dependent Kazal-type serine protease inhibitor Greglin safeguards insect vitellogenesis and egg production. *FASEB Journal*, 33(1): 917–927
- Guo W, Wu ZX, Song JS, Jiang F, Wang ZM, Deng S, Walker VK, Zhou ST. 2014. Juvenile hormone-receptor complex acts on mcm4 and mcm7 to promote polyploidy and vitellogenesis in the migratory locust. *PLoS Genetics*, 10(10): e1004702
- Guo XJ, Ma ZY, Du BZ, Li T, Li WD, Xu LL, He J, Kang L. 2018. Dop1 enhances conspecific olfactory attraction by inhibiting miR-9a maturation in locusts. *Nature Communications*, 9: 1193
- Guo XJ, Ma ZY, Kang L. 2013. Serotonin enhances solitariness in phase transition of the migratory locust. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 7: 129
- Guo XJ, Ma ZY, Kang L. 2015. Two dopamine receptors play different

- roles in phase change of the migratory locust. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 9: 80
- Guo XJ, Yu QQ, Chen DF, Wei JN, Yang PC, Yu J, Wang XH, Kang L. 2020. 4-vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. *Nature*, 584(7822): 584–588
- Hao SG, Kang L. 2004a. Effects of temperature on the post-diapause embryonic development and the hatching time in three grasshopper species (Orth., Acrididae). *Journal of Applied Entomology*, 128(2): 95–101
- Hao SG, Kang L. 2004b. Postdiapause development and hatching rate of three grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) in Inner Mongolia. *Environmental Entomology*, 33(6): 1528–1534
- Hao SG, Kang L. 2004c. Supercooling capacity and cold hardiness of the eggs of the grasshopper *Chorthippus fallax* (Orthoptera: Acrididae). *European Journal of Entomology*, 101(2): 231–236
- Hao SG, Liu CX, Ma C, Guo W, Kang L. 2021. Embryonic development of grasshopper populations along latitudinal gradients reveal differential thermoaccumulation for adaptation to climate warming. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 736456
- Harrison JF. 2022. Gregarious locusts down-regulate muscular catabolic capacities yet fly far. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(5): e2122086119
- He J, Chen QQ, Wei YY, Jiang F, Yang ML, Hao SG, Guo XJ, Chen DH, Kang L. 2016. MicroRNA-276 promotes egg-hatching synchrony by up-regulating brm in locusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(3): 584–589
- He J, Zhu YN, Wang BC, Yang PC, Guo W, Liang B, Jiang F, Wang HM, Wei YY, Kang L. 2022. The piRNA-guided intron removal from pre-mRNAs regulates density-dependent reproductive strategy. *Cell Reports*, DOI: 10.1016/j.celrep.2022.110593
- Hong J, Du GL, Wang GJ. 2014. The occurring and control situation of grasshopper in the grassland of China. *Acta Agrestia Sinica*, 22(5): 929–934 (in Chinese) [洪军, 杜桂林, 王广君. 2014. 我国草原蝗虫发生与防治现状分析. *草地学报*, 22(5): 929–934]
- Hou L, Guo SY, Wang YY, Nie X, Yang PC, Ding D, Li BB, Kang L, Wang XH. 2021. Neuropeptide ACP facilitates lipid oxidation and utilization during long-term flight in locusts. *eLife*, 10: e65279
- Hou L, Jiang F, Yang PC, Wang XH, Kang L. 2015. Molecular characterization and expression profiles of neuropeptide precursors in the migratory locust. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 63: 63–71
- Hou L, Li BB, Ding D, Kang L, Wang XH. 2019. CREB-B acts as a key mediator of NPF/NO pathway involved in phase-related locomotor plasticity in locusts. *PLoS Genetics*, 15(5): e1008176
- Hou L, Wang XS, Yang PC, Li BB, Lin Z, Kang L, Wang XH. 2020. DNA methyltransferase 3 participates in behavioral phase change in the migratory locust. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 121: 103374
- Hou L, Yang PC, Jiang F, Liu Q, Wang XH, Kang L. 2017. The neuro-peptide F/nitric oxide pathway is essential for shaping locomotor plasticity underlying locust phase transition. *eLife*, 6: e22526
- Jiang F, Zhang J, Liu Q, Liu X, Wang HM, He J, Kang L. 2019. Long-read direct RNA sequencing by 5'-Cap capturing reveals the impact of Piwi on the widespread exonization of transposable elements in locusts. *RNA Biology*, 16(7): 950–959
- Jing XH, Kang L. 2003. Geographical variation in egg cold hardiness: a study on the adaptation strategies of the migratory locust *Locusta migratoria* L. *Ecological Entomology*, 28(2): 151–158
- Jing XH, Kang L. 2004. Seasonal changes in the cold tolerance of eggs of the migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae). *Environmental Entomology*, 33(2): 113–118
- Jing YP, Wen XP, Li LJ, Zhang SJ, Zhang C, Zhou ST. 2021. The vitellogenin receptor functionality of the migratory locust depends on its phosphorylation by juvenile hormone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(37): e2106908118
- Kang L. 1994. Influence of livestock grazing on grasshopper (Orthoptera: Acrididae) diversity in the Inner Mongolian steppes. *Biodiversity Science*, 2(S1): 9–17
- Kang L. 1995. Grasshopper-plant interactions under different grazing intensities in Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 15(1): 1–11 (in Chinese) [康乐. 1995. 放牧干扰下的蝗虫—植物相互作用关系. *生态学报*, 15(1): 1–11]
- Kang L. 1998. Reaearch on the ecology of grassland locusts. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 13(3): 204–206 (in Chinese) [康乐. 1998. 草原蝗虫生态学研究. *中国科学院院刊*, 13(3): 204–206]
- Kang L. 2005. Understanding locusts and locust plague. *Man and Biosphere*, (3): 1 (in Chinese) [康乐. 2005. 认识蝗虫与蝗灾. *人与生物圈*, (3): 1]
- Kang L, Chen XY, Zhou Y, Liu BW, Zheng W, Li RQ, Wang J, Yu J. 2004. The analysis of large-scale gene expression correlated to the phase changes of the migratory locust. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(51): 17611–17615
- Kang L, Chen YL. 1992. Temporal and spatial heterogeneity of grassland grasshoppers. //Inner Mongolia Grassland Ecosystem Positioning Station, Chinese Academy of Sciences. *Research on grassland ecosystem: 4th*. Beijing: Science Press, pp. 109–123 (in Chinese) [康乐, 陈永林. 1992. 草原蝗虫的时空异质性. //中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. *草原生态系统研究: 第4集*. 北京: 科学出版社, pp. 109–123]
- Kang L, Chen YL. 1994. Multidimensional analysis of resource utilization in assemblages of rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Insect Science*, 1(3): 264–282
- Kang L, Chen YL. 1994. Trophic niche of grasshoppers within steppe ecosystem in Inner Mongolia. *Acta Entomologica Sinica*, 37(2): 178–189 (in Chinese) [康乐, 陈永林. 1994. 草原蝗虫营养生态位的研究. *昆虫学报*, 37(2): 178–189]
- Kang L, Chen YL. 1995. Dynamics of grasshopper communities under different grazing intensities in Inner Mongolian steppes. *Insect*

- Science, 2(3): 265–281
- Kang L, Gan YL, Li SW. 1999. The structural adaptation of mandibles and food specificity in grasshoppers on Inner Mongolian grasslands. *Journal of Orthoptera Research*, (8): 257–269
- Kang L, Han XG, Zhang ZB, Sun OJ. 2007. Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 362(1482): 997–1008
- Kang L, Li HC, Chen YL. 1989. Studies on the relationships between distribution of orthopterans and vegetation types in the Xilin River Basin district, Inner Mongolia Autonomous Region. *Acta Phytocologica Sinica*, 13(4): 341–349 (in Chinese) [康乐, 李鸿昌, 陈永林. 1989. 内蒙古锡林河流域直翅目昆虫生态分布规律与植被类型关系的研究. *植物生态学与地植物学学报*, 13(4): 341–349]
- Kang L, Li M, Ge F. 2011. Shijun Ma: advance bravely, creative spirit, meet the challenge. *Acta Ecologica Sinica*, 31(7): 1761–1762 (in Chinese) [康乐, 李明, 戈峰. 2011. 马世骏: 勇往直前 锐意创新 应对挑战. *生态学报*, 31(7): 1761–1762]
- Kang L, Zhang MZ. 1996. Grasshopper species-area relationship on ungrazed and overgrazed grasslands. *Biodiversity Science*, 4(S1): 15–22
- Lan ZX, Ma SJ. 1981. System ecological basis of “combining reconstruction with control” on eradicating locust calamity. *Acta Ecologica Sinica*, 1(1): 30–36 (in Chinese) [兰仲雄, 马世骏. 1981. 政治结合根除蝗害的系统生态学基础. *生态学报*, 1(1): 30–36]
- Li HC. 1981. Feeding habit selection and influencing factors of dominant locusts in typical grassland of Ximeng, Inner Mongolia. // Inner Mongolia Grassland Ecosystem Positioning Station, Chinese Academy of Sciences. *Research on Grassland Ecosystem: 1st*. Beijing: Science Press, pp. 93–102 (in Chinese) [李鸿昌. 1981. 内蒙古锡盟典型草原优势蝗虫的食性选择及其影响因素. //中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. *草原生态系统研究: 第1集*. 北京: 科学出版社, pp. 93–102]
- Li HC, Xi RH, Chen YL. 1983. Studies on the feeding behaviour of acridoids in the typical steppe subzone of the Nei Mongol autonomous region 1: characteristics of food selection within the artificial cages. *Acta Ecologica Sinica*, 3(3): 214–228 (in Chinese) [李鸿昌, 席瑞华, 陈永林. 1983. 内蒙古典型草原蝗虫食性的研究 1: 罩笼供食下的取食特性. *生态学报*, 3(3): 214–228]
- Li T, Chen B, Yang PC, Wang DP, Du BZ, Kang L. 2020. Long non-coding RNA derived from lncRNA-mRNA co-expression networks modulates the locust phase change. *Genomics, Proteomics & Bioinformatics*, 18(6): 664–678
- Li Y, Zhang J, Chen DF, Yang PC, Jiang F, Wang XH, Kang L. 2016. CRISPR/Cas9 in locusts: successful establishment of an olfactory deficiency line by targeting the mutagenesis of an odorant receptor co-receptor (Orco). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 79: 27–35
- Liu JP. 2017. History of acridology in China. Kunming: Yunnan Education Publishing House (in Chinese) [刘举鹏. 2017. 中国蝗虫学史. 昆明: 云南教育出版社]
- Liu Q, Jiang F, Zhang J, Li X, Kang L. 2021. Transcription initiation of distant core promoters in a large-sized genome of an insect. *BMC Biology*, 19(1): 62
- Luo Y, Wang XH, Yu D, Kang L. 2012. The SID-1 double-stranded RNA transporter is not required for systemic RNAi in the migratory locust. *RNA Biology*, 9(5): 663–671
- Luo Y, Wang X, Wang X, Yu D, Chen B, Kang L. 2013. Differential responses of migratory locusts to systemic RNA interference via double-stranded RNA injection and feeding. *Insect Molecular Biology*, 22(5): 574–583
- Ma C, Yang PC, Jiang F, Chapuis MP, Shali YS, Sword GA, Kang L. 2012. Mitochondrial genomes reveal the global phylogeography and dispersal routes of the migratory locust. *Molecular Ecology*, 21(17): 4344–4358
- Ma SJ. 1956. Eradicate the plague of locusts. *Chinese Science Bulletin*, 7(2): 52–56 (in Chinese) [马世骏. 1956. 根除飞蝗灾害. *科学通报*, 7(2): 52–56]
- Ma SJ. 1965. The stage of eradicating locusts. *Chinese Science Bulletin*, 16(12): 1072–1077 (in Chinese) [马世骏. 1965. 根除蝗害的阶段. *科学通报*, 16(12): 1072–1077]
- Ma ZY, Guo W, Guo XJ, Wang XH, Kang L. 2011. Modulation of behavioral phase changes of the migratory locust by the catecholamine metabolic pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(10): 3882–3887
- Ma ZY, Guo XJ, Lei H, Li T, Hao SG, Kang L. 2015. Octopamine and tyramine respectively regulate attractive and repulsive behavior in locust phase changes. *Scientific Reports*, 5: 8036
- 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
- Ren DN, Guo W, Yang PC, Song J, He J, Zhao LF, Kang L. 2019. Structural and functional differentiation of a fat body-like tissue adhering to testis follicles facilitates spermatogenesis in locusts. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 113: 103207
- Ren DN, Song J, Ni M, Kang L, Guo W. 2020. Regulatory mechanisms of cell polyploidy in insects. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 8: 361
- Rodell CF. 1977. A grasshopper model for a grassland ecosystem. *Ecology*, 58(2): 227–245
- Shi WP, Guo Y, Xu C, Tan SQ, Miao J, Feng YJ, Zhao H, St Leger RJ, Fang WG. 2014. Unveiling the mechanism by which microsporidian parasites prevent locust swarm behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(4): 1343–1348
- Simpson SJ, Sword GA, Lo N. 2011. Polyphenism in insects. *Current Biology*, 21(18): R738–R749
- Song JS, Guo W, Jiang F, Kang L, Zhou ST. 2013. Argonaute 1 is indispensable for juvenile hormone mediated oogenesis in the migratory locust, *Locusta migratoria*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(9): 879–887

- Song JS, Li WW, Zhao HH, Gao LL, Fan YN, Zhou ST. 2018. The microRNAs let-7 and miR-278 regulate insect metamorphosis and oogenesis by targeting the juvenile hormone early-response gene *Krüppel-homolog 1*. *Development*, 145(24): dev.170670
- Song JS, Li WW, Zhao HH, Zhou ST. 2019. Clustered miR-2, miR-13a, miR-13b and miR-71 coordinately target Notch gene to regulate oogenesis of the migratory locust *Locusta migratoria*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 106: 39–46
- Song JS, Wu ZX, Wang ZM, Deng S, Zhou ST. 2014. Krüppel-homolog 1 mediates juvenile hormone action to promote vitellogenesis and oocyte maturation in the migratory locust. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 52: 94–101
- Su Y, Wei LY, Tan H, Li J, Li WP, Fu L, Wang TX, Kang L, Yao XS. 2020. Optical coherence tomography as a noninvasive 3D real time imaging tool for the rapid evaluation of phenotypic variations in insect embryonic development. *Journal of Biophotonics*, 13(2): e201960047
- Teng ZQ, Kang L. 2007. Egg-hatching benefits gained by polyandrous female locusts are not due to the fertilization advantage of non-sibling males. *Evolution*, 61(2): 470–476
- Tian HD, Stige LC, Cazelles B, Kausrud KL, Svarverud R, Stenseth NC, Zhang ZB. 2011. Reconstruction of a 1, 910-y-long locust series reveals consistent associations with climate fluctuations in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(35): 14521–14526
- Tong XW, Wang YD, Li J, Hu S, Yang PC, Kang L. 2021. Transformation of glycerate kinase (GLYK) into *Metarhizium acridum* increases virulence to locust. *Pest Management Science*, 77(3): 1465–1475
- Tong XW, Wang YD, Yang PC, Wang CS, Kang L. 2020. Tryptamine accumulation caused by deletion of MrMao-1 in *Metarhizium genome* significantly enhances insecticidal virulence. *PLoS Genetics*, 16(4): e1008675
- Vosshall LB. 2020. Catching plague locusts with their own scent. *Nature*, 584(7822): 528–530
- Wang HM, Jiang F, Liu X, Liu Q, Fu YY, Li R, Hou L, Zhang J, He J, Kang L. 2022. Piwi/piRNAs control food intake by promoting neuropeptide F expression in locusts. *EMBO Reports*: e50851
- Wang HS, Ma ZY, Cui F, Wang XH, Guo W, Lin Z, Yang PC, Kang L. 2012. Parental phase status affects the cold hardiness of progeny eggs in locusts. *Functional Ecology*, 26(2): 379–389
- Wang HS, Wang XH, Zhou CS, Huang LH, Zhang SF, Guo W, Kang L. 2007. cDNA cloning of heat shock proteins and their expression in the two phases of the migratory locust. *Insect Molecular Biology*, 16(2): 207–219
- Wang HS, Zhou CS, Guo W, Kang L. 2006. Thermoperiodic acclimations enhance cold hardiness of the eggs of the migratory locust. *Cryobiology*, 53(2): 206–217
- Wang JY, Du BB, Gao SJ, Menggenqiqige, Wang N, Lin KJ. 2021. Research progresses in grassland locust monitoring and early warning technology. *Journal of Plant Protection*, 48(1): 65–72 (in Chinese) [王佳宇, 杜波波, 高书晶, 孟根其其格, 王宁, 林克剑]. 2021. 草原蝗虫监测预警技术的研究进展. *植物保护学报*, 48(1): 65–72]
- Wang X, Fang X, Yang P, Jiang X, Jiang F, Zhao D, Li B, Cui F, Wei J, Ma C, et al. 2014. The locust genome provides insight into swarm formation and long-distance flight. *Nature Communications*, 5: 2957
- Wang XH, Kang L. 2003. Rapid cold hardening in young hoppers of the migratory locust *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae). *CryoLetters*, 24(5): 331–340
- Wang XH, Kang L. 2005a. Differences in egg thermotolerance between tropical and temperate populations of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Physiology*, 51(11): 1277–1285
- Wang HS, Kang L. 2005b. Effect of cooling rates on the cold hardiness and cryoprotectant profiles of locust eggs. *Cryobiology*, 51(2): 220–229
- Wang XH, Kang L. 2014. Molecular mechanisms of phase change in locusts. *Annual Review of Entomology*, 59: 225–244
- Wang XX, Fan JL, Zhou M, Gao G, Wei LY, Kang L. 2021. Interactive effect of photoperiod and temperature on the induction and termination of embryonic diapause in the migratory locust. *Pest Management Science*, 77(6): 2854–2862
- Wang XX, Li J, Wang TX, Yang YN, Zhang HK, Zhou M, Kang L, Wei LY. 2022. A novel non-invasive identification of genome editing mutants from insect exuviae. *Insect Science*, 29(1): 21–32
- Wang Y, Jiang F, Wang H, Song T, Wei Y, Yang M, Zhang J, Kang L. 2015. Evidence for the expression of abundant microRNAs in the locust genome. *Scientific Reports*, 5: 13608
- Wang Y, Zhang Y, Lou HF, Wang CS, Ni M, Yu D, Zhang L, Kang L. 2022. Hexamerin-2 protein of locust as a novel allergen in occupational allergy. *Journal of Asthma and Allergy*, 15: 145–155
- Wang YD, Tong XW, Yuan SL, Yang PC, Li L, Zhao Y, Kang L. 2022. Variation of TNF modulates cellular immunity of gregarious and solitary locusts against fungal pathogen *Metarhizium anisopliae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(6): e2120835119
- Wang YD, Yang PC, Cui F, Kang L. 2013. Altered immunity in crowded locust reduced fungal (*Metarhizium anisopliae*) pathogenesis. *PLoS Pathogens*, 9(1): e1003102
- Wang ZF, Yang PC, Chen DF, Jiang F, Li Y, Wang XH, Kang L. 2015. Identification and functional analysis of olfactory receptor family reveal unusual characteristics of the olfactory system in the migratory locust. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 72(22): 4429–4443
- Wei JN, Shao WB, Cao MM, Ge J, Yang PC, Chen L, Wang XH, Kang L. 2019. Phenylacetonitrile in locusts facilitates an antipredator defense by acting as an olfactory aposematic signal and cyanide precursor. *Science Advances*, 5(1): eaav5495
- Wei JN, Shao WB, Wang XH, Ge J, Chen XY, Yu D, Kang L. 2017. Composition and emission dynamics of migratory locust volatiles in response to changes in developmental stages and population density. *Insect Science*, 24(1): 60–72

- Wei YY, Chen S, Yang PC, Ma ZY, Kang L. 2009. Characterization and comparative profiling of the small RNA transcriptomes in two phases of locust. *Genome Biology*, 10(1): R6
- Wu R, Wu ZM, Wang XH, Yang PC, Yu D, Zhao CX, Xu GW, Kang L. 2012. Metabolomic analysis reveals that carnitines are key regulatory metabolites in phase transition of the locusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(9): 3259–3263
- Wu TJ, Hao SG, Kang L. 2021. Effects of soil temperature and moisture on the development and survival of grasshopper eggs in Inner Mongolian grasslands. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 727911
- Wu TJ, Hao SG, Sun OJ, Kang L. 2012. Specificity responses of grasshoppers in temperate grasslands to diel asymmetric warming. *PLoS ONE*, 7(7): e41764
- Wu ZX, Guo W, Xie YT, Zhou ST. 2016. Juvenile hormone activates the transcription of cell-division-cycle 6 (Cdc6) for polyploidy-dependent insect vitellogenesis and oogenesis. *Journal of Biological Chemistry*, 291(10): 5418–5427
- Wu ZX, Guo W, Yang LB, He QJ, Zhou ST. 2018. Juvenile hormone promotes locust fat body cell polyploidization and vitellogenesis by activating the transcription of Cdk6 and E2f1. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 102: 1–10
- Xia KL. 1958. Taxonomic summary of Acridae in China. Beijing: Science Press (in Chinese) [夏凯龄. 1958. 中国蝗科分类概要. 北京: 科学出版社]
- Xu CM, Wang JT, Li S, Liu LL, Yao GM, Wei J, Wang KF, Wang WC, Tu XB, Zhang ZH. 2021. Research progresses in control technology of locust pests. *Journal of Plant Protection*, 48(1): 73–83 (in Chinese) [徐超民, 王加亭, 李霜, 刘路路, 姚贵敏, 伟军, 王坤芳, 王文成, 涂雄兵, 张泽华. 2021. 蝗虫综合防控技术研究进展. 植物保护学报, 48(1): 73–83]
- Yang ML, Wang YL, Jiang F, Song TQ, Wang HM, Liu Q, Zhang J, Zhang JZ, Kang L. 2016. miR-71 and miR-263 jointly regulate target genes chitin synthase and chitinase to control locust molting. *PLoS Genetics*, 12(8): e1006257
- Yang ML, Wang YL, Liu Q, Liu ZK, Jiang F, Wang HM, Guo XJ, Zhang JZ, Kang L. 2019. A β -carotene-binding protein carrying a red pigment regulates body-color transition between green and black in locusts. *eLife*, 8: e41362
- Yang ML, Wei YY, Jiang F, Wang YL, Guo XJ, He J, Kang L. 2014. MicroRNA-133 inhibits behavioral aggregation by controlling dopamine synthesis in locusts. *PLoS Genetics*, 10(2): e1004206
- Yang PC, Hou L, Wang XH, Kang L. 2019. Core transcriptional signatures of phase change in the migratory locust. *Protein & Cell*, 10(12): 883–901
- Yin XC, Shi JP, Yin Z. 1996. A synonymic catalogue of grasshoppers and their allies of the world. Beijing: China Forestry Publishing House
- Zhang JZ, Liu XJ, Zhang JQ, Li DQ, Sun Y, Guo YP, Ma EB, Zhu KY. 2010. Silencing of two alternative splicing-derived mRNA variants of chitin synthase 1 gene by RNAi is lethal to the oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* (Meyen). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 40(11): 824–833
- Zhang L, Lecoq M, Latchininsky A, Hunter D. 2019. Locust and grasshopper management. *Annual Review of Entomology*, 64: 15–34
- Zhang X, Xu YN, Chen B, Kang L. 2020. Long noncoding RNA PAHAL modulates locust behavioural plasticity through the feedback regulation of dopamine biosynthesis. *PLoS Genetics*, 16(4): e1008771
- Zhang X, Zhu YN, Chen B, Kang L. 2022. A Gypsy element contributes to the nuclear retention and transcriptional regulation of the resident lncRNA in locusts. *RNA Biology*, 19(1): 206–220
- Zhang Y, Wang XH, Kang L. 2011. A k-mer scheme to predict piRNAs and characterize locust piRNAs. *Bioinformatics*, 27(6): 771–776
- Zhang ZY, Chen B, Zhao DJ, Kang L. 2013. Functional modulation of mitochondrial cytochrome c oxidase underlies adaptation to high-altitude hypoxia in a Tibetan migratory locust. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756): 20122758
- Zhao DJ, Guo K, Kang L. 2012a. Identification of condition-specific reference genes from microarray data for locusts exposed to hypobaric hypoxia. *FEBS Open Bio*, 2: 235–240
- Zhao DJ, Zhang ZY, Cease A, Harrison J, Kang L. 2013. Efficient utilization of aerobic metabolism helps Tibetan locusts conquer hypoxia. *BMC Genomics*, 14: 631
- Zhao DJ, Zhang ZY, Harrison J, Kang L. 2012b. Genome-wide analysis of transcriptional changes in the thoracic muscle of the migratory locust, *Locusta migratoria*, exposed to hypobaric hypoxia. *Journal of Insect Physiology*, 58(11): 1424–1431
- Zhao LF, Guo W, Jiang F, He J, Liu HR, Song J, Yu D, Kang L. 2021. Phase-related differences in egg production of the migratory locust regulated by differential oosorption through microRNA-34 targeting activin β . *PLoS Genetics*, 17(1): e1009174
- Zhao YX, Hao SG, Kang L. 2005. Variations in the embryonic stages of overwintering eggs of eight grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) in Inner Mongolian grasslands. *Zoological Studies*, 44(4): 536–542
- Zheng ZM. 2003. A taxonomic study of grasshoppers from China. *Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition)*, 31(S2): 46–58 (in Chinese) [郑哲民. 2003. 中国蝗虫的分类学研究. 陕西师范大学学报(自然科学版), 31(S2): 46–58]
- Zhou F, Kang L, Wang XH. 2020. Jump detector: an automated monitoring equipment for the locomotion of jumping insects. *Insect Science*, 27(3): 613–624
- Zhu KY, Merzendorfer H, Zhang WQ, Zhang JZ, Muthukrishnan S. 2016. Biosynthesis, turnover, and functions of chitin in insects. *Annual Review of Entomology*, 61: 177–196

(责任编辑:张俊芳)