



莫文艳, 王凤英, 王国霞, 胡俊茹, 黄燕华. 黑水虻卵胚胎发育过程及在生产上的应用 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (3): 701–706.

黑水虻卵胚胎发育过程及在生产上的应用

莫文艳^{1,2,3*}, 王凤英^{4*}, 王国霞^{1,2,3}, 胡俊茹^{1,2,3}, 黄燕华^{1,2,3**}

(1. 广东省农业科学院动物科学研究所, 广州 510640; 2. 农业农村部华南动物营养与饲料重点实验室, 广州 510640;
3. 广东省畜禽育种与营养研究重点实验室, 广州 510640; 4. 广州安芮洁环保科技有限公司, 广州 510450)

摘要: 黑水虻作为近年来广受关注的资源昆虫, 其规模化应用的基础理论研究成为热点。本文对其胚胎发育过程进行研究, 利用显微镜对资源昆虫黑水虻卵孵化发育过程进行观察并拍照, 对胚胎各个时期的发育时间和形态进行记录。试验发现, 在 32℃ 下, 黑水虻卵的发育历期为 51 h。黑水虻的胚胎发育经过卵裂期、胚盘胚带形成期、原肠形成期、胚体分节期、体壁形成期、器官形成期 6 个典型时期。试验对孵化过程中的 15 个具体发育时期的特征和发育时间进行记录, 形成了一套虫卵镜检技术应用于实际生产。在生产上, 通过镜检技术对每一批次待孵化虫卵进行镜检观察, 可初步判定该批次待孵化虫卵所处的发育阶段和死亡率, 预估虫卵孵化时间和孵化率, 为规模化稳定培育黑水虻苗种提供理论依据。

关键词: 黑水虻; 资源昆虫; 虫卵; 胚胎发育; 镜检观察; 生产应用

中图分类号: Q965; S89

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 03-701-06

Study on the embryogenesis of black soldier fly (*Hermetia illucens* L.) and its application in production

MO Wen-Yan^{1,2,3*}, WANG Feng-Ying^{4*}, WANG Guo-Xia^{1,2,3}, HU Jun-Ru^{1,2,3}, HUANG Yan-Hua^{1,2,3**} (1. Institute of Animal Science, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China; 2. Key Laboratory of Animal Nutrition and Feed Science in South China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510640, China; 3. Guangdong Key Laboratory of Animal Breeding and Nutrition, Guangzhou 510640, China; 4. Guangzhou Outreach Environmental Technologies Co. LTD., Guangzhou 510450, China)

Abstract: As a resource insect that has received much attention in recent years, black soldier fly has become a hot topic in its basic theoretical research. This study was conducted to evaluate the embryogenesis of black soldier fly (*Hermetia illucens* L.). The hatching process, development time and morphology of the black soldier fly eggs were recorded by a microscope. Results indicated that the embryogenesis of black soldier fly eggs experienced 51 h at 32℃. The embryogenesis including 6 typical phases: Cleavage stage, blastoderm embryo formation stage, primitive intestinal formation stage, embryo body segmentation stage, integument formation stage and organ formation stage. The characterization and development time of the 15 embryonic development stages were recorded, forming a set of microscopic inspection techniques for eggs production. The microscopic examination technique can initially determine

基金项目: 广东省农业科学院学科团队建设项目 (201614TD); 广东省农业科学院院长基金 (201910)

* 作者简介: 莫文艳, 女, 硕士, 主要研究方向为昆虫资源利用, E-mail: wenyanmo@163.com; 王凤英, 女, 硕士, 主要研究方向为资源昆虫生态学, E-mail: 15574954640@163.com

** 通讯作者 Author for correspondence: 黄燕华, 博士, 研究员, 主要研究方向为资源昆虫应用, E-mail: huangyh111@126.com

收稿日期 Received: 2019-04-01; 接受日期 Accepted: 2019-05-17

the development stage and mortality of the eggs, and estimate the incubation time and hatching rate. Moreover, results can provide guidance for the study of storage conditions of eggs, and provide a theoretical basis for the large-scale stable cultivation of black soldier fly eggs.

Key words: Black soldier fly; resource insects; eggs; embryogenesis; microscopic examination; production application

黑水虻 *Hermetia illucens* L. 是双翅目 *Diptera* 水虻科 *Stratiomyidae* 扁角水虻属 *Hermetia* 昆虫, 又名亮斑扁角水虻, 幼虫在自然界以动物粪便、腐烂的有机物, 如腐肉、瓜果蔬菜和植物性垃圾为食, 将这些废弃物转化为自身生物量, 生产高价值的蛋白质饲料, 具有广阔前景 (喻国辉等, 2014; 胡俊茹等, 2018)。因其具有繁殖能力强、生长速度快、转化效率高等特点, 已成为当前极具开发潜力的资源昆虫 (柴志强等, 2012; 徐齐云等, 2014; 易昌金等, 2018)。目前, 对黑水虻幼虫和成虫的生物学特性已有一些研究 (常向前等, 2017; Tomberlin *et al.*, 2002; Diener *et al.*, 2009), 但有关其虫卵胚胎发育的研究还未见报道。姬越等对黑水虻人工饲养的适宜温度进行研究, 结果表明, 黑水虻卵最佳孵化温度为 32℃, 在此温度下具有最高的孵化率和最短的孵化期 (姬越等, 2017)。本研究在 32℃ 下观察黑水虻卵的胚胎发育, 记录各时期的主要特征, 结合虫卵发育的积温法则, 死亡虫卵的特征, 可以判断虫卵胚胎发育阶段, 预估虫卵孵化时间和孵化率, 丰富了黑水虻发育学和昆虫生产学的研究内容, 同时理论结合实际, 为黑水虻卵的人工孵化技术研究提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 黑水虻卵胚胎发育过程观察

黑水虻卵取自广州飞禧特生物科技有限公司中试基地成虫棚。幼虫取食餐厨垃圾, 饲养温度为 $30 \pm 2^\circ\text{C}$ 。成虫的饲养温度为 $30 \pm 3^\circ\text{C}$, 相对湿度为 50% ~ 90%, 自然光照, 白天光照强度为 2 000 ~ 20 000 Lux。待成虫交配产卵, 采集集卵板上的初产卵块置于培养皿内, 在光周期 L:D = 14:10, 温度为 32℃, 湿度为 80% 的人工气候箱中 (宁波赛福实验仪器有限公司, PRX-350B) 进行培养。每隔 0.5 h 取出孵化中的胚胎, 用显微镜放大 50 倍 (10 倍目镜, 5 倍物镜) 观察 (卡尔蔡司光学 (中国) 有限公司, AxioScopeA1) 胚胎发

育情况, 利用 AxioVision 软件拍照, 拍照完毕放回气候箱继续培养。

1.2 黑水虻卵胚胎发育研究在生产上的应用

黑水虻卵聚产, 称量 0.0100 g 初产虫卵, 用酒精泡散后计数, 得出单克初产虫卵的粒数为 40 000 ~ 42 000 粒, 采用 1 g 卵 41 000 个卵粒进行后续计算。每一批次虫卵待孵化前, 随机取样 3 份, 在分析天平上称取 0.0100 ± 0.0050 g 虫卵置于载玻片中央, 用不锈钢小勺将卵块轻轻推散, 用生物显微镜 (广州博冠光电科技股份有限公司, 605F02) 观察记录虫卵发育阶段、虫卵发育整齐度、计算虫卵死亡率后将玻片置于温度为 32℃, 湿度为 80% 的气候箱内孵化, 虫卵孵化完毕后, 数出未孵化的卵数计算孵化率。

$$\text{孵化率}(\%) = (100 - \text{未孵卵数}) / 100 \times 100$$

2 结果与分析

2.1 黑水虻卵胚胎发育过程

黑水虻卵呈长椭圆形, 长径 $955.15 \pm 24.75 \mu\text{m}$, 短径 $216.90 \pm 6.22 \mu\text{m}$ 。刚产出的卵呈乳白色, 随着胚胎发育的进行逐渐变为黄色。在 32℃ 环境中, 借鉴王进忠等对黏虫胚胎发育各阶段的划分方法和描述 (王进忠等, 1997), 将黑水虻胚胎发育分为卵裂期、胚盘胚带形成期、原肠形成期、胚体分节期、体壁形成期、器官形成期 6 个连续时期, 历时 51 h 完成整个胚胎发育过程。详细胚胎发育时序见表 1, 此发育时序表有助于判断黑水虻存活率以及预测孵化时间。

2.1.1 卵裂期 (图版 A)

黑水虻虫卵的合子核经有丝分裂, 形成许多卵裂核, 细胞质包裹卵裂核形成合胞体, 显微镜下可观察到胚胎中部有大量卵黄颗粒。

2.1.2 胚盘胚带形成期 (图版 B, C, D, E)

胚胎发育 4 h, 卵裂期形成的活质体在卵周质层排列成多核体层, 包围内部卵黄, 显微镜内观察到四周有空隙的虫卵形态。胚盘形成后 (图 B), 卵内腹部胚盘细胞分裂加速, 背部形成

表 1 黑水虻卵胚胎发育时序
Table 1 The embryonic development sequence of black soldier fly

发育时间 Time (h : min)	胚胎发育时期 Developmental stage	特征 Characteristics	图版 Plate
00 : 30	受精卵 Fertilized egg	乳白色, 呈长椭圆形	
02 : 00	卵裂 Cleavage	卵内表面可见大量卵黄球, 卵内中部卵黄可见。合核分裂, 分裂出的细胞核被细胞质包围形成活质体, 活质体向卵周质移动	A
04 : 00	胚盘形成 Placentation	活质体在卵周质层排列成多核体层, 包围内部卵黄, 外面包裹胚膜, 胚膜薄, 卵呈现四周空腔的形态	B
06 : 30	胚带形成 Germ band formation	胚盘腹部加厚形成胚带, 同时胚盘背部内陷形成初级背器	C
08 : 30 – 15 : 30	胚动 Blastokinesis	胚体上升期: 胚带尾端向卵内部缩回, 胚体变短, 而后胚带头端向卵内部移动, 胚带腹面观呈“瓶”状。胚体下降期: 胚带头端回到腹部后胚带拉长, 胚带尾端慢慢向原来位置缩回	D – G
11 : 30	原肠形成初期 Early gastrula	胚带头端背面内陷, 形成原沟	F
15 : 30	原肠形成 Gastrula formation	原肠沟两侧不断向胚体中部扩展, 形成不封闭的原肠, 同时将胚带分成外胚层和中胚层	G
16 : 30 – 28 : 30	胚体分节 Embryo segmentation	胚体形成原头、原躯, 外胚层上出现缢陷; 随着发育进展, 缢陷加深, 头、胸、腹分节明显	H – I
30 : 30 – 35 : 00	体壁背合 Dorsal closure	胚带腹面的外胚层逐渐向上包围卵黄直至闭合, 羊膜和浆膜集中到胚体背面, 形成羊浆囊。同期眼点出现, 眼点颜色由淡红色逐渐发育至红色	I
35 : 00	神经系统形成 Nervous system formation	胸部胸神经结明显	J
37 : 30	头部发育完成 Head development completed	形成明显上颚, 此时眼点呈红色	K
40 : 30	循环系统形成 Circulation system formation	背血管明显, 3 h 后可观察到明显心跳现象	L
44 : 30	主气管明显 Obvious main airway observed	黑色主气管明显	M – N
48 : 00	幼虫 Larva	卵块半透明, 可见幼虫	O
51 : 00	孵化 Incubation	幼虫爬出卵壳	P

向初级背器 (图 C)。胚胎发育 5 h , 形成胚带, 而后下部胚盘内陷形成胚外膜 (图 D)。胚带形成后, 胚胎逐渐向卵内部陷入, 至胚胎发育的 8.5 h , 形成“瓶”状的胚带 (图 E), 以后瓶上方端发育为胚胎的头部, 下端发育为胚胎的腹部。

2.1.3 原肠形成期 (图版 F , G)

胚胎发育的 11.5 h , 出现原肠沟, 原肠沟两侧不断向胚体中部扩展, 历经 2 h , 形成不封闭的原肠。原肠形成后, 胚体分为两个胚层。贴近胚体腹部的胚层较薄, 为单层细胞即外胚层, 将来

发育成表皮及其衍生物、神经系统、消化道两端等, 远离腹部胚层较厚, 为细胞群即中胚层, 将来发育为真皮、肌肉、性腺组织等。

2.1.4 胚体分节期 (图版 H , I)

胚体发育 16.5 h , 分化出明显的原头、原躯, 外胚层的胚带上出现很多横沟。同时期, 胚体前端分节内陷形成口道, 胚体后端内陷形成肛道。

2.1.5 体壁形成期 (图版 I , J , K)

胚体发育 30 h 时, 出现淡红色眼点, 同时体壁背合开始, 胚体后端的外胚层从两侧向上包围

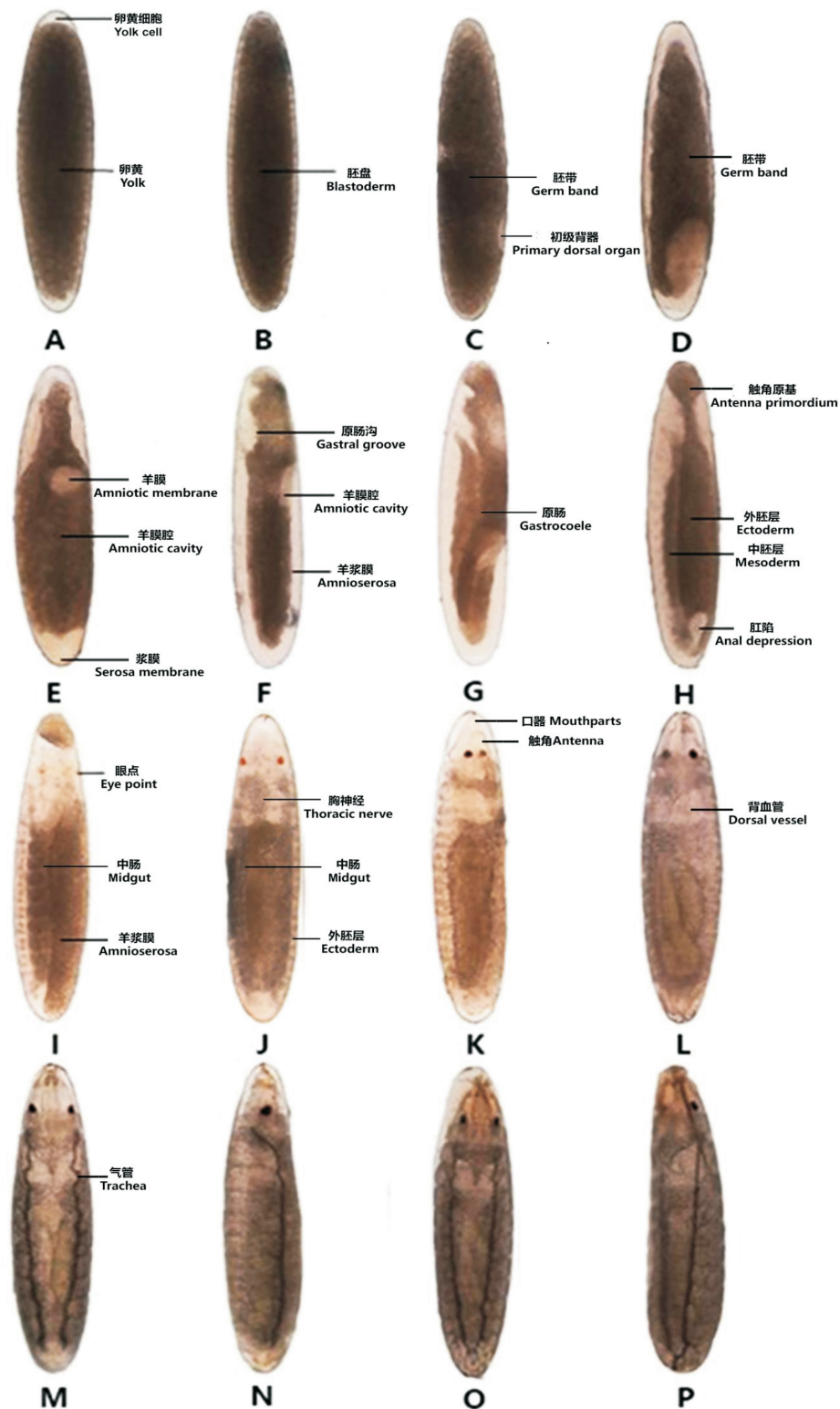


图1 黑水虻卵胚胎发育过程

Fig. 1 The embryonic developmental process of black soldier fly

注: 卵裂期, A; 胚盘胚带形成期, B、C、D、E; 原肠形成期, F、G; 胚体分节期, H、I; 体壁形成期, J、K; 器官形成期, K、L、M、N、O、P. Note: Cleavage stage, A; blastoderm embryo formation stage, B, C, D, E; primitive intestinal formation stage, F, G; embryo body segmentation stage, H, I; integument formation stage, J, K; organ formation stage, K, L, M, N, O, P.

卵中部的卵黄, 历经 5 h, 在背面汇合。

2.1.6 器官形成期 (L, M, N)

消化道发育: 胚胎发育 28.5 h 时, 胚体末端的外胚层内陷形成肛陷, 体壁背合过程中, 位于原肠两端的内胚层细胞相向发育, 形成最终中肠, 体壁背合完成后, 无法再继续观察消化道的发育情况。神经系统发育: 胚体发育 35 h, 神经系统发育完成, 胸部胸神经块明显。循环系统发育: 胚体发育 40.5 h, 循环系统形成, 背血管明显, 43.5 h 时, 可观察到心脏跳动。呼吸系统发育: 产卵后 44.5 h, 气管形成, 黑色主气管明显。

2.2 黑水虻卵胚胎发育在生产上的应用

通过镜检技术对每一批次待孵化虫卵进行镜检观察, 初步判定该批次待孵化虫卵所处的发育阶段、发育整齐度和虫卵死亡率。发育阶段异常、发育整齐度差或死亡率高于生产要求则进行相应的处理, 避免后期孵化过程中造成人力和物力的大量浪费。从虫卵胚胎发育图制定以来, 笔者所在项目组每天对虫卵进行镜检, 下表 2 为 2018 年每月的虫卵镜检情况 (均值)。基地在每天 18:00 采收虫卵, 采收的虫卵保存温度为 20 ~ 30℃, 湿度为 60% ~ 80% 的房间内, 早上 8:00 镜检虫卵。

表 2 黑水虻卵镜检数据记录
Table 2 The microscopic examination data of black soldier fly

月份 Month	发育阶段 Developmental stage	发育整齐度 Developmental uniformity	死亡虫卵占比 (%) Death egg rate	孵化率 (%) Egg hatching rate
1 月 January	B - D	较整齐 More neat	8.62 ± 2.11	85.97 ± 3.33
2 月 February	B - D	较整齐 More neat	9.38 ± 3.14	82.35 ± 4.42
3 月 March	C - D	整齐 Neat	6.45 ± 3.36	87.48 ± 5.88
4 月 April	D - E	整齐 Neat	5.02 ± 2.32	88.55 ± 3.61
5 月 May	D - E	整齐 Neat	3.14 ± 0.99	92.62 ± 1.47
6 月 June	D - E	较整齐 More neat	3.03 ± 0.82	93.14 ± 1.16
7 月 July	E - F	较整齐 More neat	2.56 ± 0.70	93.85 ± 0.99
7 月 August	E - F	较整齐 More neat	2.67 ± 0.62	93.89 ± 1.01
9 月 September	E - G	整齐 Neat	2.3 ± 0.76	93.21 ± 1.29
10 月 October	E - F	整齐 Neat	3.19 ± 0.96	92.89 ± 1.25
11 月 November	D - E	整齐 Neat	4.52 ± 2.08	90.41 ± 3.49
12 月 December	D - E	整齐 Neat	5.07 ± 1.46	89.04 ± 2.44

3 结论与讨论

对于胚胎发育的研究, 研究者们通常用固定液将待研究卵固定、经过一系列的处理去掉卵壳后再进行胚胎发育的观察 (Tomberlin *et al.*, 2002; 李冰杨等, 2008; 寇利轩, 2016)。黑水虻虫卵个体小、卵壳薄、且发育历期较短, 各发育阶段典型特征明显, 因此本实验对虫卵未进行任何处理, 在其自然孵化的条件下进行观察, 步骤简单、操作简便, 更加切合生产中的实际应用。

黑水虻幼虫属于无足型幼虫, 在胚胎发育过程中, 未观察到明显胸腹部附肢形成的特征, 随着胚体的发育, 在产卵后的 37.5 h, 咀嚼式口器以及触角发育完成。许多昆虫在胚胎发育过程中, 胚体为更好的吸收卵黄营养, 会发生胚体反转现

象 (赵欣平等, 1990; 张群玲等, 1998; 崔双双等, 2011)。黑水虻的胚动无反转现象, 只是在胚体上升期时, 贴近腹面的胚带尾端向卵内部缩回, 胚体变短, 而后胚带头端向卵内部移动, 在胚体下降期时, 胚带头端又回到腹部, 而后胚带拉长, 胚带尾端慢慢向原来位置缩回。

在对黑水虻卵镜检的过程中, 针对出现的异常情况进行分析, 寻找原因, 可以丰富黑水虻卵孵化机制的研究。对虫卵发育进行持续观察, 发现正常幼虫出壳前尾部会分泌一种疑似具有溶解卵壳功能的液体, 幼虫通过蠕动身体把部分液体挤到头顶, 利用口器持续顶头顶卵壳, 直到出现裂缝, 幼虫从卵壳中爬出。实际生产中通过镜检发现存在胚胎已发育完全、幼虫在蠕动但未能破壳的现象, 可能是因为胚胎发育过程中受到某种应激而导致其破壳不成功, 可能是分泌的液体不

够,也可能是自身的力量不够,具体原因还需进一步研究。

在实际生产镜检中发现,成虫繁育的温湿度以及虫卵采收后的保存温湿度,对黑水虻卵的发育阶段以及死亡虫卵占比具有影响。笔者所在项目组 2018 年 10 月份改进了成虫繁育室的温湿控制系统之后,各月份虫卵死亡占比明显低于 2018 年 1 月和 2 月,虫卵孵化率明显高于 2018 年 1 月、2 月,这可能是因为 1 月、2 月成虫交配过程中温度偏低会加大未受精卵比率。2018 年 10 月前采收的虫卵保存在室温中,10 月后采收的虫卵保存在 28~30℃(空调加温),湿度为 60%~80%(加湿器加湿)的房内,可以看出恒温环境中保存的虫卵发育更加整齐,这可能是因为每批虫卵的产卵间隔偏长(产卵时间 12:00–18:00,约 6 h),先产的虫卵发育快,环境温度偏低时,单批卵的发育阶段被慢慢拉开,镜检到的发育阶段为 B–D,30℃保存时,镜检的发育阶段为 D–E,相对整齐。6 月、7 月、8 月发育整齐度较差可能是因为产卵间隔期更长所致(产卵时间 9:00–18:00,约 9 h)。

黑水虻虫卵胚胎发育特征明显,使用生物显微镜即可对其发育过程进行观察,所需仪器设备成本低廉,一般的生产企业均有能力购买和应用。虫卵胚胎发育是黑水虻养殖环节中的的第一步也是极为重要的一步,虫卵孵化率、初孵幼虫的活力等参数直接影响后续所有生产流程。后续需继续对黑水虻虫卵的孵化机制进行更深一步的研究。

参考文献 (References)

- Cui SS, Zhu DH. Embryonic development and the stages of diapause incidence in the Chinese rice grasshopper, *Oxya chinensis* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (4): 845–853. [崔双双, 朱道弘. 中华稻蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段 [J]. 应用昆虫学报, 2011, 48 (4): 845–853]
- Chang XQ, Lv L, Zhang S. The effects of artificial light and temperature on the mating and oviposition of the black soldier fly (*Hermetia illucens*) during winter [J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2017, 56 (22): 4304–4306. [常向前, 吕亮, 张舒. 人工光照及温度对冬季黑水虻生殖行为的影响 [J]. 湖北农业科学, 2017, 56 (22): 4304–4306]
- Chai ZQ, Wang FB, Guo MF, et al. Research of Stratiomyidae and its utilization [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2012, 10: 182–185. [柴志强, 王付彬, 郭明昉, 等. 水虻科昆虫及其资源化利用研究 [J]. 广东农业科学, 2012, 10: 182–185]
- Diener S, Zurbüttig C, Tockner K. Conversion of organic material by black soldier fly larvae: Establishing optimal feeding rates [J]. *Waste Management & Research the Journal of the International Solid Wastes & Public Cleansing Association Iswa*, 2009, 27 (6): 603–610.
- Hu JR, Wang GX, Mo WY, et al. Effects of fish meal replacement by black soldier fly (*Hermetia illucens* L.) larvae meal on growth performance, body composition, plasma biochemical indexes and tissue structure of juvenile *Lateolabrax japonicus* [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2018, 30 (2): 613–623. [胡俊茹, 王国霞, 莫文艳, 等. 黑水虻幼虫粉替代鱼粉对鲈鱼幼鱼生长性能、体组成、血浆生化指标和组织结构的影响 [J]. 动物营养学报, 2018, 30 (2): 613–623]
- Ji Y, Ren DZ, Ye MQ, et al. Studies on optimum temperature for rearing black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (2): 390–395. [姬越, 任德珠, 叶明强, 等. 亮斑扁角水虻人工饲养条件下适宜温度的研究 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (2): 390–395]
- Kou LX. Embryonic Development of the Larval Appendages and their Homology between Mecoptera and Lepidoptera [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2016. [寇利轩. 长翅目和鳞翅目幼虫附肢的胚胎发育及其同源性关系研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016]
- Li BY, Na J, Liu Y. Embryonic development of *Gryllus bimaculatus* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2008, 45 (3): 441–444. [李冰杨, 那杰, 刘岩. 双斑蟋的胚胎发育 [J]. 昆虫知识, 2008, 45 (3): 441–444]
- Tomberlin JK, Sheppard DC. Factors influencing mating and oviposition of black soldier flies (Diptera: Stratiomyidae) in a colony [J]. *Journal of Entomological Science*, 2002, 37 (4): 345–352.
- Wang JZ, Ding JY, Wang ZS. The embryonic development of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1997, 40 (3): 276–282. [王进忠, 丁建云, 王宗舜. 粘虫胚胎发育 [J]. 昆虫学报, 1997, 40 (3): 276–282]
- Xu QY, Long JC, Ye MQ, et al. Development rate and food conversion efficiency of black soldier fly, *Hermetia illucens* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2014, 36 (4): 561–564. [徐齐云, 龙镜池, 叶明强, 等. 黑水虻幼虫的发育速率及食物转化率研究 [J]. 环境昆虫学报, 2014, 36 (4): 561–564]
- Yi CJ, Hu JR, Hu Y, et al. Apparent nutrients digestibility of *Hermetia illucens* larvae meal for *Litopenaeus vannamei* [J]. *Feed Industry*, 2018, 39 (4): 21–26. [易昌金, 胡俊茹, 胡毅, 等. 凡纳滨对虾对黑水虻幼虫粉营养物质的表观消化率 [J]. 饲料工业, 2018, 39 (4): 21–26]
- Yu GH, Li YP, Yang YH, et al. Effects of the artificial diet with low water content on the growth and development of the black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (8): 943–950. [喻国辉, 李一平, 杨玉环, 等. 低含水量饲料对黑水虻生长发育的影响 [J]. 昆虫学报, 2014, 57 (8): 943–950]
- Zhang QL, Jia FL, Li CY, et al. Embryonic development of *Spodoptera litura* [J]. *Entomological Journal of East China*, 1998, 7 (1): 51–54. [张群玲, 贾凤龙, 利翠英, 等. 斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 的胚胎发育 [J]. 生物安全学报, 1998, 7 (1): 51–54]
- Zhao XP, Wu CB. The embryonic development of *Ericerus pela* Chavannes [J]. *Journal of Sichuan University (Natural Science Edition)*, 1990, 2: 222–231. [赵欣平, 吴次彬. 白蜡虫胚胎发育的研究 [J]. 四川大学学报 (自然科学版), 1990, 2: 222–231]