

昆虫在多次交配与精子竞争格局中的雌雄对策

长有德, 康 乐*

(中国科学院动物研究所, 农业虫害综合治理国家重点实验室, 北京 100080)

摘要: 绝大多数昆虫雌性一生中不但与不同雄性交配许多次, 而且在其特殊器官中还可长期贮藏雄性精子, 因此来自不同雄性的精子在与雌性卵子受精时发生激烈的精子竞争。本文综述了昆虫在多次交配与精子竞争格局中的雌雄对策。雌性对策表现在对自身与配偶身体质量状况的正确评估、精子竞争风险预测、精子异型及延长交配时程和配后保护等, 雌性对策则表现在对雄性质量状况的正确评估、对精液的主动操纵及精子偏向性等, 从而很好地适因多次交配和精子竞争而带来的强烈自然选择和性选择压力。

关键词: 昆虫; 多次交配; 精子竞争; 雌雄对策

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296 (2002) 06-0833-07

Strategies used by male and female insects in multiple mating behavior and sperm competition

CHANG You-De, KANG Le* (State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080 China)

Abstract: Females of many insect species mate repeatedly during their lifetime and have the ability to store sperm from different mating males in sperm storage organs. As a result, sperm from different males compete to fertilize one female's eggs. Males display strategies for assessing female maternal quality, predicting future sperm competition risk, sperm heteromorphism and prolonged mating behavior. Females display strategies for assessing male paternal quality and the active manipulation of ejaculates to give precedence to different male sperm. These strategies reflect the influence of both natural and sexual selection.

Key words: insect; multiple mating; sperm competition; strategy

多次交配行为 (multiple mating behavior) 广泛存在于昆虫 (Parker, 1970; Choe, 1995; Imhof *et al.*, 1998)、鸟类 (Birkhead *et al.*, 1999)、甚至哺乳类 (Gomendio and Roldan, 1991), 而精子竞争 (sperm competition) 则是在多次交配基础上发生的。由于雌性特别是昆虫在其特殊贮精器官中能较长时间地贮藏雄性精子, 因而, 在雌性卵子受精时, 来自不同雄性的精子与其成功受精而展开竞争 (Parker, 1970)。精子竞争是雄性竞争的最后形式, 在雌性选择中也有着十分重要的作用, 是一种微妙而有力的性选择方式, 因而一开始便引起生物学家的广泛注意。昆虫具有显著的多次交配行为, 特别是工程化饲养和雄性不育技术为该类群多次交配行为与精子竞争的深入研究提供了有效手段, 从而成

为此领域研究的焦点。那么, 在多次交配和精子竞争格局中, 雌雄采取何种对策以成功应对因多次交配而带来的激烈精子竞争压力, 进而提高自身的适合度, 实现最大存活值, 对此, 目前已提出了许多假说 (图 1)。本文结合自己的研究工作, 以昆虫为重点, 对此领域研究进展作一系统综述。

1 多次交配与精子竞争格局中的雄性对策

在多次交配格局中, 雄性面临一系列决策, 如评估自身与配偶身体质量状况、预测未来的精子竞争强度与风险、再次交配雌性的质量优劣等, 进而加以自我调控, 决策适宜的有效投资。

基金项目: 中国科学院知识创新工程项目 (KSCX 2-1-02-02)

作者简介: 长有德, 男, 1974 年生, 博士研究生, 研究方向为分子生态学与进化, E-mail: changyd@panda.ioz.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: lkang@panda.ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2001-11-12; 接受日期 Accepted: 2002-07-15

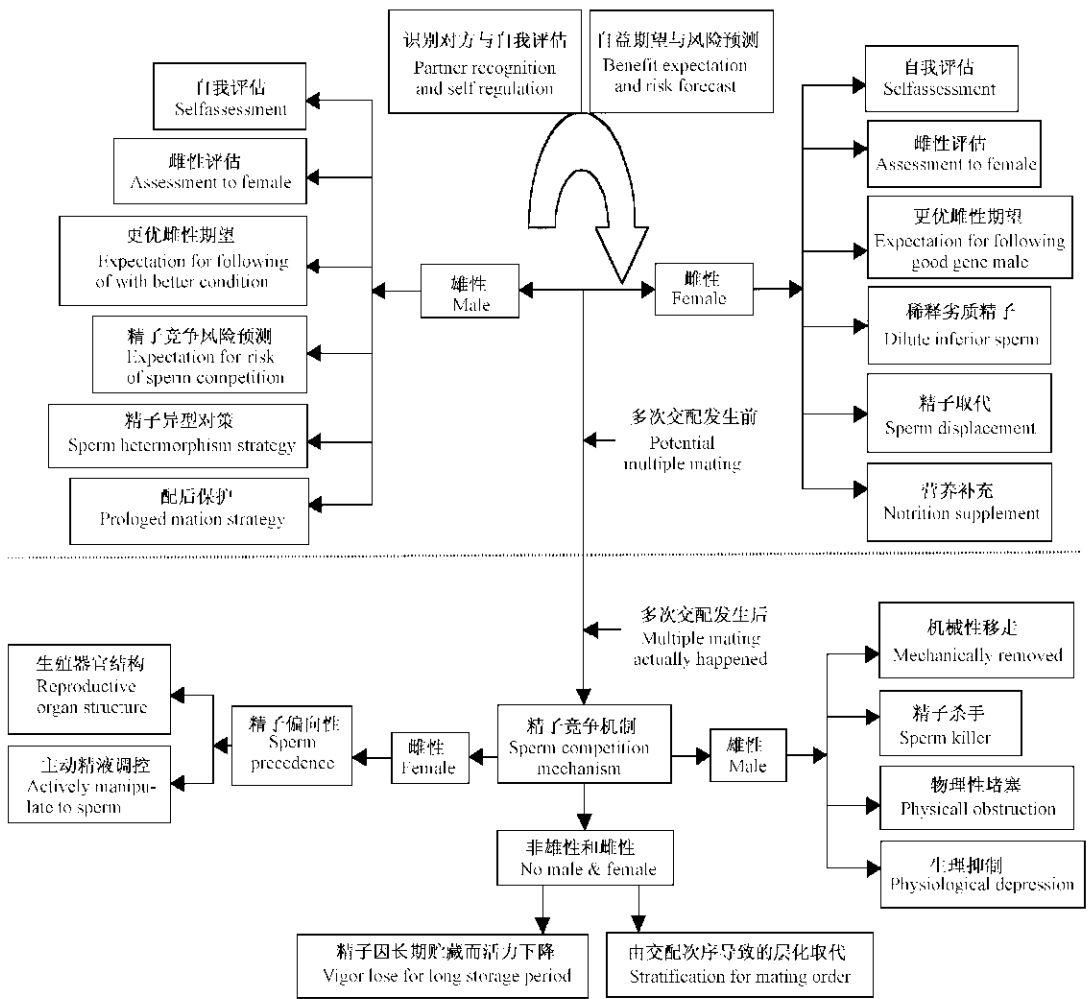


图 1 昆虫雌雄在多次交配与精子竞争中的雌雄对策

Fig.1 Male and female strategies of insect in multiple mating behavior and sperm competition

1.1 自身质量状况的评估

自身质量状况的合理评估可能是雄性在多次交配格局中进行交配投资决策的第一步, 因为这一方面确保此次交配的成功性和有效性, 另一方面还要保存适度精力, 进行与更优雌性的再次交配。果蝇 *Drosophila melerkothana* 大型雄性与雌性交配时, 速度较小型雄性快, 精子与卵子的成功受精率亦较小型雄性高 (Hedge and Krishma, 1999)。一种蝶类的处男雄性与雌性交配时, 不随雌性的交配状况而调节其在交配中的精子传输量, 不同的是, 具有交配经历的雄性与已交配的雌性交配时, 可提供比与处女雌性交配时更多的精子, 从而提高自身精子的丰富度, 强化与前期贮藏精子的竞争优势 (Wedell and Cook, 1999)。有关雄性自身质量状况评估的研究大多数是以雄性体重、翅型、年龄、交配经历及营养状况优劣等较为直观且易于对比的形态或生理指标进行的, 但这些指标是否能在真实意义上反映

雄性质量状况的优劣并不十分清楚。因此, 选择具有遗传差异的不同雄性品系研究在多次交配和精子竞争中雄性自身质量状况的评估策略是十分必要的 (Clark and Begun, 1998)。

1.2 对雌性质量状况的评估与精子竞争风险预测

在多次交配格局中, 雄性一方面面临着激烈的精子竞争压力, 另一方面还期望与其它更优雌性进行再次交配, 在此两难境地下, 雄性在交配时必须做出对当前交配雌性身体质量状况的正确评估。有关雄性在交配时对雌性质量状况的评估与精子竞争强度与风险预测的研究, 大多是以设置雌性不同交配经历 (Wedell, 1992; Cook and Gage, 1995)、体重、年龄 (Cook and Gage, 1995; Gage and Barnard, 1996) 和人为引入潜在的雄性竞争强度 (Gage, 1991; Gage and Baker, 1991) 和精子竞争风险 (Snook, 1998) 等试验进行的。树蝨 *Requene verticallis* 雄性与已交配但仍具有更多交配机会的老龄雌

性交配时，可提高精包中的精子数（Simmons *et al.*, 1993），并根据交配间隔调节精包不同成分比例（Simmons, 1995）。印度谷斑螟 *Plodia interpunctella* 雄性与已交配雌性交配时，可传输比与处女雌性交配时更多的精子（Cook and Gage, 1995）。拟谷盗（flour beetles）和地中海果蝇 *Ceratitis capitata* 在存在雄性竞争时，可提高单次精液中的精子数量（Gage, 1991; Gage and Baker, 1991）。可见，雄性在多次交配格局中，是以一定的方式评估雌性的身体质量状况，预测未来的精子竞争强度，从而调节交配时的精液传输特征，以应对潜在的精子竞争风险（Gage and Barnard, 1996）。但目前有关雄性对雌性质量状况的评估与精子竞争风险预测的内在机制尚不清楚。

1.3 精子异型

有些昆虫的雄性，其精液含有两种或多种类型精子，这一现象称为精子异型（sperm heteromorphism）（Silberglied *et al.*, 1984; Snook, 1998）。如鳞翅目昆虫有非受精性小型无核精子和受精性大型有核精子（Silberglied *et al.*, 1984），果蝇（*Drosophila obscura*）有头尾长度不同的两型成熟精子（Beatty and Sidhu, 1970; Snook, 1997, 1998），两者均有核，DNA 组成相同，并能运动，短型精子在雄性的单次精液中至少占 50%（Snook *et al.*, 1994; Snook, 1995; Bressac and Hauschteck-Jungen, 1996），受精卵内直接的精子测定表明，仅有长型精子参与与卵子的受精（Snook *et al.*, 1994; Snook, 1997; Snook and Karr, 1998）。

雄性根据雄性竞争强度（Gage, 1991; Simmons *et al.*, 1993; Gage and Barnard, 1996）、精子竞争风险（Snook, 1998）、雌性的交配状况（Wedell, 1992）与年龄（Cook and Gage, 1995; Gage and Barnard, 1996），调节交配时自身精液中异型精子的组成与比例。果蝇 *Drosophila obscura* 雄性可根据精子竞争风险，调节交配持续时程与精液中精子的传输量，进而调节长短精子的比例。鳞翅目雄性与已交配雌性交配时，可传输更多的受精性精子，而与生殖力更强的年轻雌性交配时，则传输更多的非受精性精子，以延缓雌性与其它雄性再次交配的进程，从而相对延长雌性对自身精子利用的时间（Cook and Gage, 1995）。

“营养补充”（nutrition supplement）（Cook and Gage, 1995; Snook and Markow, 1996）和“廉价填充者”（cheap filler）（Silberglied *et al.*, 1984; Cook

and Gage, 1995; Snook and Karr, 1998）等假说用来解释精子异型在多次交配与精子竞争中的功能与作用。“营养补充”假说认为，非受精性精子起营养补充作用，但在鳞翅目昆虫及果蝇中都没有得到证实（Cook and Gage, 1995; Snook and Markow, 1996）。“廉价填充者”假说则认为非受精性精子可能廉价填充雌性生殖道，延迟雌性的再次交配行为，或取代和补充前期贮藏精子（Silberglied *et al.*, 1984; Cook and Gage, 1995; Snook, 1998）。

有关精子异型的进化意义目前尚不十分清楚。果蝇中的某一类群已知种类均为精子两型，而其它类群均为精子单型，这为研究精子异型的进化意义提供了理想材料（Beatty and Sidhu, 1970; Joly and Lachaise, 1994; Snook, 1997）。部分研究认为，精子异型更能反映物种的系统演化，而不是简单的功能性适应（Brooks and McLennan, 1991; Harvey and Pagel, 1991）。最近，系统发育的自动回归分析表明，长型精子长度的种间变异明显与系统发育相关，而短型精子长度的种间变异则与系统发育无关，说明两类精子承受着不同的选择压力（Snook, 1997），前者在受精适应中得以进化，而后者不承受这一选择压力，但可能适应某些目前尚不可知的选择压力（Snook, 1997; Snook and Karr, 1998）。

1.4 延长交配时程与配后保护行为

多数昆虫种类的雄性交配射精完成后，仍以交配或抱对状态延长交配时程（prolonged mating behavior），这一行为实际上是一种配后保护行为（post copulatory guarding behavior）。交配时程在不同昆虫中变化很大，从蚊虫的仅几秒钟到蝶类的数天不等（Harries and Todd, 1980），少数种类在个体间也存在很大差异，如某种蜻类的不同个体从 10 分钟到 11 天不等（Carroll, 1991），并随雄性年龄的增高而加长（Ofluya, 1995）。交配中雌雄双方谁主动控制交配时程目前尚有争论。蝶类中由雄性控制，雄性在第二次交配时，持续时程明显加长（Kaitala and Wiklund, 1995），这可能与雄性精包的产生有关，第二次交配时产生的精包常小于首次交配精包（Svard and Wiklund, 1988）。

“阻止雌性再次交配”、“增加精子传输量”和“雄性通过延长交配时程评估雌性身体质量状况”等假说用于解释昆虫的延长交配时程行为（Alcock, 1994）。“阻止雌性再次交配”假说认为，雄性通过延长交配时程，可有效阻止雌性与其它雄性再次交配，从而防止或减弱自身精子与竞争者精子

的竞争,这一假说已在蜻蜓和豆娘中得到了很好的证实 (Michels, 1992)。君主斑蝶 *Danaus plexippus* 的雌性常在傍晚传输雄性精包,次日早上产卵,雄性在雌性传输自身精包之前,仍保持交配状态长达好几小时,从而有效地阻止与其它雄性再次交配,显著提高自身精子的受精率 (Svard and Wiklund, 1988)。“增加精子传输量”假说认为,延长交配时程与精液调控和精子传输有关。雄性提供给雌性的可食性婚礼礼物直接决定交配持续时程,大型礼物常伴随着更长的交配时程,传输的精子数量亦更多,自身精子的成功受精率亦更高 (Thornhill, 1976)。“评估雌性身体质量状况”假说则认为,雄性通过延长交配时程,获取有关雌性的交配状况、体重或年龄等一系列相关信息,并加以整合后决策自身的适宜投资,如雄性与较重处女雌性的交配时程比明显与较轻处女雌性长 (Wedell, 1992)。

2 多次交配与精子竞争格局中的雌性对策

雌性在多次交配格局中也面临与雄性相同的一系列抉择,如选择最适雄性进行交配、评估自身与配偶的身体质量状况、预测当前配偶的精子竞争能力及再次交配雄性的质量优劣等,从而决策和调控自身的交配投资,提高自身适合度,实现最大存活值。

2.1 对雄性身体质量状况的评估与精液操纵

雌性对配偶的选择有两种模型,一是相对模型,亦称最优模型,认为在选择过程中雌性要么返回与以前碰到的较优雄性交配,要么与下次遇到的质量超出前一雄性的雄性交配;二是绝对模型 (absolute model),也称阈值模型 (threshold model),认为雌性自身具有一种内在的固有标准,对所遇雄性做出评估,超出此标准就与之交配,否则就加以拒绝。雌性除了被动地适应雄性的精子竞争对策外,一定程度上还可主动操纵雄性精液,参与卵子与精子的选择性受精 (Scott and Eggert, 1996)。从阴暗和光亮处分别收集的果蝇卵,两者孵化后体内所含的葡萄糖变位酶频率不同,雌性在多次交配中根据雄性不同的葡萄糖变位酶来选择不同雄性的精子 (Tregena, 2000)。交配中精包外挂的螽斯类群,雌性根据从雄性获得的婚礼礼物的多少决定是否移走精包,在精子传输完成前,移走小型雄性精包的时间明显早于大型雄性精包。由于精包外挂,可直

接观察,亦可人为控制,是研究雌性精液操纵行为的理想材料。但是,大多数昆虫种类,雌性的精液操纵可能在发生在体内,对其深入研究尚有一定难度。精液操纵是昆虫在多次交配与精子竞争中雌性选择的重要方面,但其在性选择中的生态与进化意义尚不清楚。

2.2 精子偏向性

绝大多数昆虫雌性在卵子受精之前先贮存精子,而且,在多次交配格局中,由于某种机制的存在,卵子与来自不同雄性精子的受精机率并不相等,从而直接导致雌性对不同雄性精子的偏向性 (sperm precedence)。雌性对雄性精子的偏向性有最先雄性偏向性 (first male sperm preference)、最后雄性偏向性 (last male sperm preference) 和无偏向性 (no male sperm preference)。发生最先雄性偏向性时,卵子与最先交配雄性精子受精的比例显著偏高,而与后来交配的雄性精子受精的比例则异常偏低或根本不受精 (EI Agoze *et al.*, 1995)。最后雄性精子偏向性则相反,卵子与最后交配雄性精子受精的比例很高,而与以前交配雄性精子受精的比例异常偏低或根本不受精 (Lewis and Jutkiewicz, 1998; Kaster and Jakob, 1997)。膜翅目昆虫 *Diadromus pulchellus* 最先交配雄性的精子使雌性所有的卵子受精 (EI Agoze *et al.*, 1995),而球象鼻虫 *Anthonomus grandis* 最后交配雄性的精子则使卵子受精的比例高达 90%,果蝇 *Drosophila* 达 85%。在无精子偏向性的情况下,卵子与精子受精的机率与雄性交配先后次序无关。Gwynne (1984) 对 37 种昆虫的精子偏向性作了统计,发现 27 种为最后偏向性,7 种为最先偏向性,仅 3 种呈现无偏向性,可见,昆虫中大多数种类呈现最后雄性精子偏向性,而且其雄性常伴有显著的配后保护行为。

“雌性生殖道形态结构决定” (Kaster and Jakob, 1997; Curach and Sunnucks, 1999)、“贮藏引起精子活性降低或消失” (Lopez-Leon *et al.*, 1993; Reinhardt *et al.*, 1999)、“精子取代” (Siva-Jothy and Subaki, 1989; Cordero and Miller, 1992; Birkhead *et al.*, 1999) 等假说用来解释雌性精子偏向性发生的生理与行为机理。有些昆虫雌性具有成对生殖道,可分别贮藏来自不同雄性的精子,当与两个雄性交配时无精子偏向性 (Curach and Sunnucks, 1999),但是,如果在较短时间内连续与两个以上雄性交配时,雌性精子偏向性可能趋于复杂。在系统发育上具有显著差异且贮精器官的结构亦有明显

不同的两类蜘蛛，生殖器官复杂类群的贮精器官有分叉管道，来自不同雄性的精子可独立进入分支管道，3科中6种为最先雄性偏向性，但仅一种却呈现最后雄性偏向性，这至于是什么原因引起的，目前尚不清楚。精子取代是精子竞争的主要方式，包括层化取代和机械性移走取代。层化取代就是后来交配雄性的精子覆盖早前交配的雄性精子，因此受精时表现出后进先出的格局（last in first out）。机械性移走取代则是雌雄单独或相互配合从雌性贮精器官机械性移走前期贮藏精子（Birkhead and Hunter, 1990）。蟋蟀 *Trujalia hibinonis* 雄性用阴茎从雌性贮精器官直接移走并取食前期贮藏精液，提高自身精子的受精率，并得以营养补充。机械性移走取代亦在蜻蜓中得到很好的证实（Wage, 1979; Siva-Jathy and Subaki, 1989），而层化取代假说目前尚缺乏有力证据。部分蜻蜓的雄性用阴茎机械性移走雌性生殖道内贮藏的精子（Siva-Jathy and Subaki, 1989; Cordero and Miller, 1992）。腐肉果蝇 *Dryomyza anilis* 雄性用抱握器触摸雌性外生殖器，并用前足按压雌性腹部，使雌性加以反应而排出贮藏的精液，活性精子的同位素标记表明，排出的大多是前期贮藏的精子，最后雄性精子使卵子受精的比例明显依赖于雄性对雌性的触摸次数。球象鼻虫 *Anthonomus grandis* 最后交配雄性能使前期贮藏的精子溢出，贮精囊肌肉在精子贮藏填入中并不是必需的，但却控制精子的释放，从而间接控制与卵子的受精。此外，最近对家禽的研究发现，精子运动能力决定精子竞争的最终格局（Birkhead *et al.*, 1999）。此外，还提出了生理抑制（physiological depression）、机械阻塞（physical obstructure）、精子竞争引起的精子受损及精子杀手（Sliberglied *et al.*, 1984）等假说，但这些假说尚缺乏充分的试验证据。这些研究从不同角度对上述假说提供了部分证据，同时也显示，雌性的精子偏向性发生机理是十分复杂的，不同物种的雌性可能采取不同的方式，而且同一物种在不同条件下也可采取不同或兼用多种方式，以成功应对由多次交配所带来的激烈的精子竞争压力与风险，同时还借助特殊行为进行辅助调控。因此，针对特定物种，从多角度多层次进行深入系统研究是极其必要的。可喜的是，用活性精子的同位素标记、同工酶（Yuval and Fritz, 1994）、DNA 指纹图谱，特别是微卫星分子标记（Frank *et al.*, 1999; Schmid-Hempel *et al.*, 2000; Imhof *et al.*, 1998）进行的亲子鉴定技术，为雌性的精子

偏向性及其发生机理的深入研究提供了得力手段。

Parker 等（1990, 1993, 1997）相继提出了一系列模拟和预测多次交配格局中精子竞争的数学模型。线性模型是精子竞争的数量优势模型（lottery-based model），可用于预测在多次交配格局中雄性的精子传输特征。取代模型是交配顺序优势模型，预测在多次交配格局中与交配顺序有关的精子混合与取代强度。昆虫自然种群的多次交配频率与精子竞争强度是不可知的，而且随种群密度、性比及环境因子等而变化，利用微卫星新一代分子标记可直接研究自然种群的多次交配频率，并结合数学模型模拟和预测自然种群的精子竞争强度，从而监控自然种群的遗传结构动态（Foitzik *et al.*, 1997; Herbert and Mouser, 1998; Lawrence and Clark, 1998; Harshman and Clark, 1998; Lopez-Leon *et al.*, 1995）。

2.3 雌性多次交配的内在动力

雌性为什么进行多次交配是一个十分有趣而又存在广泛争论的问题。“选择‘优质基因’雄性”（Lesna and Sabelis, 1999）、“补充和取代前期贮藏精子”（Lopez-Leon *et al.*, 1993）和多次交配中得以“补充营养”等假说常用来解释有关雌性多次交配的内在动力。“选择‘优质基因’雄性”理论认为，有些雄性具有比其它个体更为优质的基因，但矛盾的是，这种选择应该导致劣质雄性的最终消失，这可能是通过选择与变异间的平衡得以维持的（Lesna and Sabelis, 1999）。蝗虫 *Eyprepocnemis plorans* 雌性通过多次交配来补充前期贮藏精子（replenishment of sperm reserves），保证新鲜精子与卵子的适时受精（Lopez-Leon *et al.*, 1993）。但有关草地维蝗 *Chorthippus parallelus* 的研究却得出相反结论，雌性多次交配并不是为了获取新鲜精子（Reinhardt *et al.*, 1999）。缺翅目昆虫 *Zorotypus barberi* 雌性与同一雄性交配多次时，产卵量比交配一次或两次时多，因而认为雌性与同一雄性多次交配时，是为了获得更多的精子，但与不同雄性多次交配时，可能是为了稀释劣质雄性的精子（Choe, 1995）。鳞翅目昆虫 *Plodia interpunctella* 雌性的生殖力和寿命并没有因多次交配中得到精子以外的营养补充而得以提高（Cook, 1999）。

3 结语与展望

昆虫在多次交配与精子竞争格局中的雌雄对策

复杂多样,不同物种可能采取不同的方式,同一物种亦可能同时存在多种方式。但是,此领域的研究通常通过两种方式进行:间接方式,即行为观察和亲代格局相结合,或利用数学模型从理论上加以验证;直接方式,即用雄性精子的同位素活体标记及分子标记技术进行亲子鉴定。间接方法有助于提出各种假说,而直接方法可对假说加以试验验证,但最理想的策略应该是室内与野外、直接与间接相结合,选定某些特定物种加以深入系统研究。

多次交配行为与精子竞争在昆虫中广泛存在,是一种微妙而有力的性选择和自然选择方式,此领域的深入系统研究有助于全面系统地了解昆虫的交配体制演化、性行为机制、性器官形态结构成形与进化、物种、种群或社群的遗传结构动态等一系列理论和实际问题。精子竞争的数学模型、活体精子的同位素标记、DNA 指纹,特别是微卫星新一代分子标记为手段的亲子鉴定技术,不但为多次交配行为与精子竞争机制理论的深入研究提供了得力手段,而且为成功模拟和预测自然种群的多次交配频率与精子竞争强度提供了更加有效的途径。

但具有挑战性的是,目前有关多次交配与精子竞争中雌雄对策的绝大数研究都是以选取某些较为直观的形态或生理指标进行的,缺乏分子遗传标记为手段的亲子鉴定环节,因而不能从根本上令人信服地解释目前所提出的大量假说,而微卫星等新一代分子遗传标记技术将对这一相对全新的研究领域带来革命性变化。

参 考 文 献 (References)

- Alcock J, 1994. Postinseminational associations between males and females in insects: the mate guarding hypothesis. *Ann. Rev. Entomol.*, 19: 1–21.
- Beatty R A, Sidhu N S, 1970. Polymegaly of spermatophore length and its genetic control in *Drosophila* species. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 71: 14–28.
- Birkhead T R, Hunter F M, 1990. Mechanism of sperm competition. *Trends Ecol. Evol.*, 5: 48–52.
- Birkhead T R, Martinez J G, Burke T, Froman D P, 1999. Sperm mobility determines the outcome of sperm competition in the domestic fowl. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 1 759–1 764.
- Birkhead T R, Moller A P, Sutherland W J, 1993. Why do females make it so difficult for males to fertilize their eggs? *J. Theor. Biol.*, 161: 51–60.
- Bressac C, Hauschteck-Jungen E, 1996. *Drosophila subobscura* females preferentially select long sperm for storage and use. *J. Insect Physiol.*, 42: 323–328.
- Brooks D R, McLennan D H, 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. Chicago: University of Chicago Press. 1–434.
- Carroll S P, 1991. The adaptive significance of mate guarding in the soapberry bug, *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae). *J. Insect Behav.*, 4: 509–530.
- Choe J C, 1995. Courtship feeding and repeated mating in *Zorotypus barberi* (Insecta: Zoraptera). *Anim. Behav.*, 49 (6): 1 511–1 520.
- Clark A G, Begun D J, 1998. Female genotypes affect sperm displacement in *Drosophila*. *Genetics*, 149 (3): 1 487–1 493.
- Cook P A, 1999. Sperm numbers and female fertility in the moth *Plodia interpunctella* (Huebner) (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Insect Behav.*, 12 (6): 767–780.
- Cook P A, Gage M J G, 1995. Effects of risk of sperm competition on the numbers of eupyrene and apyrene sperm ejaculated by the moth *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 36: 261–268.
- Cordero A, Miller P L, 1992. Sperm transfer, displacement and precedence in *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30: 261–267.
- Curach N, Sunnuck P, 1999. Molecular anatomy an onychophoran: compartmentalized sperm storage and heterogeneous paternity. *Mol. Ecol.*, 8 (9): 1 375–1 385.
- El Agoze M, Poirie M, Periguet G, 1995. Precedence of the first male sperm in successive matings in the Hymenoptera *Diadromus pulchellus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 75 (3): 251–255.
- Foitzik G, Haberl M, Gadan J, Heinza J, 1997. Mating frequency of *Leptothorax nylanderi* ant queens determined by microsatellite analysis. *Insects Sociaux*, 44 (3): 219–227.
- Franck P, Coussy H, Conte Y L, Solignac M, Garnery L, Cornuet J–M, 1999. Microsatellite analysis of sperm admixture in honeybee insect. *Mol. Ecol.*, 8 (3): 419–421.
- Gage A R, Bamard C J, 1996. Male crickets increase sperm number in relation to competition and female size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 38: 349–353.
- Gage M J G, 1991 Risk of sperm competition directly affects ejaculate size in the Mediterranean fruit fly. *Anim. Behav.*, 42: 1 036–1 037.
- Gage M J G, Baker R R, 1991. Ejaculate size varies with sociosexual situation in an insect. *Ecol. Entomol.*, 16: 331–337.
- Gomendio M, Roldan E R S, 1993. Mechanism of sperm competition: linking physiology and behavioral ecology. *TREE*, 8 (3): 95–100.
- Gomendio M, Roldan E R, 1991. Sperm competition influences sperm size in mammals. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 243 (1308): 181–185.
- Gwynne D T, 1984. Male mating effort, confidence of paternity and insect sperm competition. In: Smith R L ed. *Sperm Competition and Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press, London. 117–149.
- Harries V E, Todd J W, 1980. Temporal and numerical patterns of behavior in the southern green stink bug, *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *Entomol. Exp. Appl.*, 27: 105–116.
- Harshman L G, Clark A G, 1998. Inference of sperm competition from broods of field-caught *Drosophila*. *Evolution*, 52 (5): 1 334–1 347.
- Harvey P H, Pagel M D, 1991. *The Comparative Method in Evolutionary*

- Biology. New York: Oxford University Press. 1 – 239.
- Hegde S N, Krishna M S, 1999. Body size and fitness characters in *Drosophila melerkathiana*. *Curr. Sci.*, 77 (1): 178 – 179.
- Herbert J M, Mouser R L, 1998. Microsatellite DNA markers reveal details of social structure in forest ants. *Mol. Ecol.*, 7 (3): 299 – 306.
- Imhof M, Harr B, Brem G, Schlotterer C, 1998. Multiple mating in wild *Drosophila melanogaster* revisited by microsatellite analysis. *Mol. Ecol.*, 7 (7): 915 – 917.
- Joly D, Lachaise D, 1994. Polymorphism in the sperm heteromorphic species of the *Drosophila obscura* group. *J. Insect Physiol.*, 40: 933 – 938.
- Kaitala A, Wiklund C, 1995. Female mate choice and mating costs in the polyandrous butterfly *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *J. Insect Behav.*, 8: 355 – 362.
- Kaster J L, Jakob E M, 1997. Last sperm priority in a haplogyne spider (Araneae: Pholeidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 90 (2): 254 – 259.
- Lesna L, Sabellis M W, 1999. Die-dependent female choice for males with “good-gene” in a soil predatory mite. *Nature*, 401: 581 – 584.
- Lewis S M, Jutkiewicz E, 1998. Sperm precedence and sperm storage in multiple mated red flower beetles. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 43 (6): 365 – 369.
- Lopez-Leon M D, Cabrero J, Pardo M C, Viseras E, Camacho J P M, 1993. Paternity displacement in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Heredity*, 71 (5): 539 – 545.
- Lopez-Leon M D, Pardo M C, Cabrero J, Camacho J P M, 1995. Evidence for multiple paternity in two natural population of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*. *Heredity*, 123 (1): 89 – 90.
- Michiels N K, 1992. Consequences and adaptive significance of variation in copulation duration in the dragonfly sympetrum dance. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 429 – 435.
- Ofuya T I, 1995. Multiple mating and its consequence in males of *Callso-bruchus maculatus* (F.). *J. Stored Prod. Res.*, 31 (1): 71 – 75.
- Olsson M, Shine R, Madsen T, Gullberg A, Tegelstrom H, 1996. Sperm selection by females. *Nature*, 383: 585.
- Parker G A, Ball M A, Stockley P, Gage M J, 1997. Sperm competition games: a prospective analysis of risk assessment. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264 (1389): 1 798 – 1 802.
- Parker G A, 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.*, 45: 525 – 567.
- Parker G A, 1993. Sperm competition games: sperm size and sperm number under adult control. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 253: 245 – 254.
- Parker G A, Simmons L W, Hirk H, 1990. Analysis sperm competition data: simple models for predicting mechanism. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 55 – 65.
- Reinhardt K, Koehler G, Schumacher J, 1999. Female of the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Zett.) do not remate for fresh sperm. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266 (1 432): 2 003 – 2 009.
- Reinhold K, Von Helversen D, 1997. Sperm number, spermatophore weight and remating in the bushcricket. *Poecilimon veluchianus*. *Ethology*, 103 (1): 12 – 18.
- Schmid-Hempel R, Schmid-Hempel P, 2000. Female mating frequencies in *Bombus* spp. from Central Europe. *Insectes Sociaux*, 36 – 41.
- Scott K S, Eggert A-K, 1996. Female control of sperm transfer and intraspecific variation in sperm preference: antecedence to the evolution of a courtship food gift. *Evolution*, 50 (2): 694 – 703.
- Silberglied R E, Shepherd J G, Dickinson J L, 1984. Eunuchs: the role of apyrene sperm in Lepidoptera? *America Naturalist*, 123: 255 – 265.
- Simmons L M, 1995. Male bushcrickets tailor spermatophores in relation to their remating interval. *Funct. Ecol.*, 9 (6): 881 – 886.
- Simmons L W, Stock P, Jackson R L, Parker P A, 1996. Sperm competition or sperm selection: no evidence for female influence over paternity in yellow dung flies *Scatophaga stercoraria*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 38: 199 – 206.
- Simmons L W, Craig M I, Lorens T, Schinzig M, Hosken D, 1993. Bushcricket spermatophores vary in accord with sperm competition and parental investment theory. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 251: 183 – 186.
- Siva-Jathy M T, Subaki Y, 1989. Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa* Selys (Odonata: Calopteryidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18: 325 – 330.
- Snook R R, Markow T Y A, Karr T L, 1994. Functional nonequivalence of sperm in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 91: 11 225 – 11 229.
- Snook R R, 1997. Is the production of multiple sperm types adaptive? *Evolution*, 51: 797 – 808.
- Snook R R, 1998. The risk of sperm competition and evolution of sperm heteromorphism. *Anim. Behav.*, 56: 1 497 – 1 507.
- Snook R R, Markow T A, 1996. Possible role of nonfertilizing sperm as a nutrient source for female *Drosophila pseudoobscura* (Diptera: Drosophilidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 72: 121 – 129.
- Snook R R, Karr T L, 1998. Only long sperm are fertilization-competent in six sperm-heteromorphic *Drosophila* species. *Curr. Biol.*, 8: 291 – 294.
- Svard L, Wiklund C, 1988. Prolonged mating in the monarch butterfly *Danaus plexippus* and nightfall as a cue for sperm transfer. *Oikos*, 51: 351 – 354.
- Thornhill R, 1976. Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bitacus apicalis* (Insecta: Mecoptera). *American Naturalist*, 110: 529 – 548.
- Tregenza T, 2000. Evolutionarily dynamic sperm. *TREE*, 15 (3): 85 – 86.
- Wedell N, 1992. Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 31: 301 – 308.
- Wedell N, Cook P A, 1999. Butterflies tailor their ejaculate in response to sperm competition. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266 (1423): 1 033 – 1 039.
- Yuval B, Fritz G N, 1994. Multiple mating in female mosquitoes: evidence from a field population of anopholes free borni (Diptera: Culicidae). *Bull. Entomol. Res.*, 84 (1): 137 – 140.