

黑化粘虫的形态特征及其遗传模式

刘红兵, 罗礼智*

(中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094)

摘要: 本文首次研究报道了黑化粘虫 *Mythimna separata* 的形态特征及其遗传模式。所获的结果表明, 黑化型与正常型粘虫的外部形态特征差异主要表现在成虫期。与正常型粘虫相比, 黑化粘虫的成虫体色几乎全部变黑, 正常型成虫所具有的黑色特征在黑化粘虫中已完全看不见, 其他的颜色特征也由于黑化而产生了变异。卵、幼虫和蛹的颜色与正常型的没有明显的区别, 只是黑化型的蛹在将羽化时的体色比正常型的深。黑化粘虫的遗传遵循孟德尔的隐性遗传规律, 由位于常染色体上的单基因控制。这些结果表明, 黑化型与正常型粘虫虽然仍属于同一个种, 但黑化粘虫已经演变成了不同的基因型。最后, 对黑化粘虫产生的原因及其在进化上的适应意义进行了讨论。

关键词: 粘虫; 黑化; 形态特征; 遗传模式

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2004)03-0287-06

Morphological characteristics and inheritance of the melanic form of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae)

LIU Hong-Bing, LUO Li-Zhi* (Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract: The morphological characteristics and inheritance of the melanic form of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) that discovered in Beijing, China, was firstly reported in this article. Male and female adults of the melanic form were almost completely darkened in comparison with those of the typical form when they were reared under the same environmental conditions (temperature of $23 \pm 1^\circ\text{C}$ and photoperiod of L14:D10). In the immature stages, the morphology of the melanic form was not basically different from that of the typical form. Larvae and pupae in the melanic form at the mass rearing condition and near emergence, however, were blacker in color than those of the normal form under the same environmental conditions. Genetic experiments showed that the inheritance of the melanic characteristics followed a Mendalian law, with the melanic allele recessive to the normal allele. Single pair of genes from the same chromosome regulated the melanic characteristics. These results indicated that the melanic form was the mutant of the typical form, and both the melanic and typical form of the oriental armyworm still belonged to the same species although the melanic form had already become a new genotype. The significances of this finding to understanding the evolution of the oriental armyworm were discussed.

Key words: *Mythimna separata*; melanism; morphological characteristics; inheritance

黑化是昆虫在适应环境变异(特别是环境污染)的过程中基因发生突变而形成的新基因型, 一般表现在成虫期。在欧洲和北美很多地区的研究表明, 黑化昆虫个体的出现频率通常与工业发达或工业污染的程度有关(Kettlewell, 1961; Steward, 1977; Grant *et al.*, 1995; Majerus, 1998; Cook, 2000)。因此, 昆虫黑化又称为“工业黑化(industrial melanism)”

(Kettlewell, 1961)。桦尺蠖 *Biston betularia* 是第一例报道的工业黑化种类。自 1848 年在英国出现以来至 1898 年的 50 年间, 桦尺蠖的黑化个体已遍及欧洲大陆的西北部。可见, 黑化昆虫的蔓延、扩散十分迅速。另外, 随着环境污染的日益加重, 昆虫黑化的种类和数量也日趋增多, 英国具有黑化现象的蛾类已有 200 多种(Kettlewell, 1973), 鞘翅目、啮虫目、同

基金项目: 国家“973”攀登项目(G200016206)

作者简介: 刘红兵, 男, 1973 年出生, 硕士, 研究实习员, 主要从事昆虫生理学和生态学的研究

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

收稿日期 Received: 2003-11-06; 接受日期 Accepted: 2004-03-10

翅目以及蛛形纲的一些种类也已经出现不同程度的黑化(Heliövaara and Väisänen, 1993)。除工业污染外,其它地理环境因素如海拔高度、环境湿度等也可使昆虫黑化(Kettlewell, 1961; Mikkola, 1980; Brakefield, 1987)。由于昆虫黑化以后的生理行为及生存对策都会发生很大改变(Kettlewell, 1961; Majerus, 1998),并可能影响到其自然种群的动态和发生为害规律,因此,研究昆虫的黑化现象无论是对于了解环境质量的变异,还是对于了解昆虫对环境的适应机制以及昆虫种群动态规律的变异都具有十分重要的理论和实践意义。

粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 是我国及其他亚洲国家的重大迁飞害虫。由于粘虫发生为害的面广,造成的经济损失严重,因此,其发生为害规律及其相关的生物学和生态学特性已经得到了较为广泛、深入和系统的研究(Sharma and Davies, 1983; 林昌善, 1990)。但是,粘虫蛾的黑化现象至今在国内外尚未有报道。与此相关的研究仅局限于高密度条件下产生的幼虫黑化现象(Iwao, 1962; 罗礼智等, 1993, 1995)。然而,幼虫的黑化并不会改变成虫的形态特征,也不会导致成虫黑化,而当密度条件改变时,幼虫的黑化现象就会消失(罗礼智等, 1993, 1995)。为了阐明黑化粘虫产生的原因及其在进化上的适应意义,并为最终阐明粘虫的发生为害规律提供更多的科学依据,我们就黑化粘虫的形态特征,生长发育特性,飞行与生殖能力,对主要环境因素的适应能力,以及遗传规律等开展了一些研究。这里报道的是黑化粘虫的形态特征和遗传规律等方面的研究结果。

1 材料与方法

1.1 实验虫源

1.1.1 型的划分: 根据对桦尺蠖及其它黑化昆虫的研究结果及划分标准(Kettlewell, 1963; Majerus, 1998),将黑化粘虫蛾称为黑化型(melanic form),而将田间普遍发生,人们经常看见的非黑化粘虫称为正常型(typical form)。从我们已经获得的结果来看,这种划分与国际上关于黑化昆虫的命名标准基本一致,并且较为准确地反映了这二型粘虫的基本特征。

1.1.2 虫源: 正常型粘虫是2000年4月在河南省郑州市(北纬 34°42'、东经 113°36')郊区捕获的迁入成虫,经室内饲养数代后取虫卵作为试验材料。黑化(型)粘虫的祖先为1996年4月在江苏省赣榆县

城郊区田间(北纬 34°50'、东经 119°68')捕获的正常型迁入成虫。在室内正常饲养条件($23 \pm 1^\circ\text{C}$, 光周期 L12 : D12)下繁殖二代后,开始出现黑化粘虫蛾,比例为 10% ~ 15% 左右。另外,我们在当年7月之前提供给中国科学院动物研究所关雪晨研究员的粘虫卵中,也出现了黑化成虫。因此,黑化粘虫蛾的祖先为正常型粘虫是没有疑问的,只是正常型突变为黑化型的原因并不清楚。黑化粘虫蛾被发现之后,在同样的实验条件下隔离饲养至今,取虫卵为实验虫源。

1.2 试验条件和方法

1.2.1 实验条件: 正常型与黑化型粘虫均在 L14 : D10 的光周期和 $23 \pm 1^\circ\text{C}$ 的条件下饲养。幼虫以高为 30 cm 左右的玉米苗饲喂,所用的容器为长指形管(2.5 cm × 10 cm)。成虫羽化后配对置于塑料罩(10 cm × 20 cm)中用 5% 蜂蜜水饲喂,并置入谷草杆供成虫产卵。

1.2.2 形态特征比较: 在实验的过程中,分别将黑化与正常型粘虫的成虫、蛹、幼虫和卵的形态特征进行比较,以寻找其形态特征特别是体色方面的差异。成虫形态特征描述以《中国经济昆虫志》(朱弘复和陈一心等, 1964)粘虫描述中所使用的名词与术语为依据。除了对活体成虫进行观察以外,还将成虫制成标本进行比较和反复验证,以求描述准确。

1.2.3 遗传模式的确定: 黑化粘虫的遗传规律由单头配对实验来确定。即将黑化型与正常型雌雄亲本相互杂交。再将 F_1 代的卵饲养至成虫,观察记录 F_1 代的表现型。然后将各杂交组合的 F_1 代成虫进行自交,取 F_2 代的虫卵饲养至成虫。分别统计正常型与黑化型成虫数量及比例,并推断调控黑化性状的基因位置及其遗传方式。在此基础上,进一步比较 F_2 代出现的性状分离比的实际数与理论推断数之间的差异程度,并计算实际比例与理论比例的符合程度或适合度(戴君惕和王身立, 1989)。同时,通过 F_1 代分别与隐性(黑化型)和显性亲本(正常型)进行回交来验证上述判断。

2 结果与分析

2.1 形态特征比较

2.1.1 成虫: 无论是雌蛾还是雄蛾,黑化型与正常型成虫体型大小都相近。但由于黑化型成虫覆盖着一层浓黑色的鳞片或绒毛(黑化),故使整个虫体的

外观为黑褐色,并使黑化型成虫明显地不同于正常型成虫(图1)。黑化成虫的头部均呈黑褐色,触角除了基部为灰白色(与正常型相同)外,其他部分已完全黑化。正常型成虫翅膀上所具有的黑色或白色特征在黑化型成虫中已经很难辨认(图1),如前翅内线黑褐色小点,中室内角的白点,白点两侧的小黑点,翅尖的黑纹,外缘的7个小黑点等等;或者是由于黑化而改变了颜色或变得模糊,如前翅中室内的环状纹和肾状纹微泛红褐色,缘线已变为灰白色,而不是黄褐色。后翅基部呈灰黑色,由内向外黑色逐渐加深。这与正常型成虫也有较明显的差异(图1)。腹部和足也与其它部分一样,正常型成虫所具有的黑色特征(如腹节两侧的小黑点),由于黑化,均不能看见(图1、表1)。为了便于比较,将它们的主要区别特征归纳于表1。

2.1.2 卵、幼虫和蛹:黑化粘虫的卵与正常型的在外部形态上没有明显的差异。在单头饲养条件下,黑化型与正常型粘虫的幼虫体色均较浅,斑纹也相同,但黑化型老熟幼虫的体形比正常型的略大;在群体饲养下,黑化型与正常型的幼虫大小相似,但黑化型幼虫的体色较深、较黑(图片略)。



图1 正常型(上)与黑化型(下)粘虫蛾(♂)的比较
Fig. 1 The morphological differences between the typical (upper) and melanistic (lower) forms of *Mythimna separata* moth (♂)

表1 黑化型与正常型粘虫蛾外部器官颜色的比较

Table 1 Variations in color of external structures between melanistic and typical forms of adult <i>Mythimna separata</i>		
虫体结构 External structure	正常型 Typical form	黑化型 Melanistic form
体色 Body color	淡黄褐色	灰黑色
触角 Antennae	黄褐色	黑褐色(基部黄褐色)
下唇须 Labipalpi	褐黄色	深黑色
前翅 Forewings		
内线黑褐色小点	有	无
中室内环状纹和肾形纹	呈淡黄褐色	微泛红褐色
中室内角的白点	有	无
白点两侧的小黑点	有	无
端线	有7个小黑点	无小点
外线	为不连续的小黑点	分辨不出黑点
缘线	淡黄色	灰黑色
后翅 Hind wings		
正面	淡灰褐色,向外方渐带棕色	灰黑色,向外方渐变为黑色
反面	灰白褐色	灰褐色
腹部 Abdomen	黄褐色,腹节两侧各有一个小黑点	黑褐色,腹节两侧无小黑点
足 Legs	黄褐色,节间有黑点	黑褐色,无黑点

黑化粘虫的蛹与正常型的一样,在刚化蛹时为乳黄色,以后渐变为黄褐乃至红褐色。但到了将羽化的时候,由于成虫的形态特征将要出现,故黑化型粘虫的蛹明显比正常型的蛹色要黑(图2)。

2.2 遗传特征

在相同的环境条件下,黑化型与正常型成虫交配(正常型♀×黑化型♂;黑化型♀×正常型♂)所产生的F₁代成虫全部为正常型(表2)。但在F₁代

自交所产生的 F_2 代个体中,黑色性状已出现按比例的分 离,预测值与实测值的结果也基本一致,四次重 复实验的结果较为一致(表 2),表明 F_1 和 F_2 代的基 因表现型不受亲本性别组合方式的影响,父本或母 本的体色性状在 F_2 代中才产生分离。将 F_1 代雌雄 成虫分别与正常型亲本回交后, DF_1 代均为正常型。 而 F_1 代与黑化型亲本回交后, RF_1 代均为黑化型(表 2)。这些结果表明,黑化型成虫为隐性亲本,而正常 型成虫为显性亲本。



图 2 粘虫黑化型(左)与正常型(右)蛹的体色差异
Fig. 2 Differences in pupa color between the melanic (left) and typical (right) forms of *Mythimna separata*

表 2 黑化粘虫黑化性状的遗传模式

Table 2 Heredity of melanic characters and χ^2 test of dominant-recessive segregations in the melanic form of adult *Mythimna separata*

杂交方式 Type of hybridization	子代表现型 Phenotypes		子代分离比 Segregation ratio of F generation	χ^2
	正常型 Typical form	黑化型 Melanic form		
亲代正常型♀ × 黑化型♂ T♀ × M♂	256	0	1 : 0	
亲代正常型♂ × 黑化型♀ T♂ × M♀	186	0	1 : 0	
F_1 代自交 ($F_1♀ \times F_1♂$)	117	40	2.9 : 1	
重复 1 Replicate 1	43	13	3.3 : 1	
重复 2 Replicate 2	131	43	3.1 : 1	
重复 3 Replicate 3	60	21	2.9 : 1	
预期数 Expected variable	117.8	39.3		
重复 1 Replicate 1	42.0	14.0		
重复 2 Replicate 2	130.5	43.5		
重复 3 Replicate 3	60.8	20.3		
适合度 Fitness*	0.0048	0.0143		$\chi^2 = 0.0191, 0.8 < P < 0.9$
重复 1 Replicate 1	0.0238	0.0714		$\chi^2 = 0.0952, 0.7 < P < 0.8$
重复 2 Replicate 2	0.0019	0.0057		$\chi^2 = 0.0076, 0.9 < P < 0.95$
重复 3 Replicate 3	0.0093	0.0278		$\chi^2 = 0.0371, 0.9 < P < 0.95$
$F_1♀ \times$ 正常型亲本♂(回交) Backcross with T	348	0	1 : 0	
$F_1♀ \times$ 黑化型亲本♂(回交) Backcross with M	147	139	1 : 1	

T: 正常型 Typical form; M: 黑化型 Melanic form.

* 适合度 = $\frac{(\text{实测数} - \text{预期数})^2}{\text{预期数}}$ Fitness = $(\text{observed variable} - \text{expected variable})^2 / \text{expected variable}$.

根据表 2 的结果,假设粘虫正常型基因为 TT, 黑化型基因为 tt,正常型与黑化型杂交后 F_1 和 F_2 代 的基因型见图 3。

这些结果(图 3)表明,当粘虫的基因型为 TT 或 Tt 时均表现为正常型成虫,只有当基因型为 tt 时才 表现为黑化型成虫,所以 F_1 代全部为正常型。说明 正常型体色对于黑化型体色为显性。 F_2 代的正常型 与黑化型成虫个体数接近 3:1 的分离比(表 2); RF_1 表现型的比例接近 1:1, DF_1 表现型比例为 1:0。

这些分离比表明,粘虫的黑化性状由位于常染

色体上的隐性单基因控制,遵循单基因隐性遗传规 律。即只有基因型为隐性纯合体的个体才是黑化 型,而且正常体色基因对应黑化基因为完全显性,二 者是一对相对性状,遗传方式符合孟德尔分离规律。

为了进一步验证控制黑化性状与正常体色的 显、隐性关系,我们按 3:1 的比率求出预期正常型、 黑化型成虫数,并作卡方(χ^2)测验。所获的结果表 明:4 组杂交遗传实验得出的实际数与理论数的符 合概率在 70% ~ 95% 之间,概率值 P 大多介于 80% ~ 90% 之间,而且 RF_1 表型比接近 1:1, DF_1 表型比为 1

:0 (表 2), 表明粘虫体色确由一对显隐性基因控制。

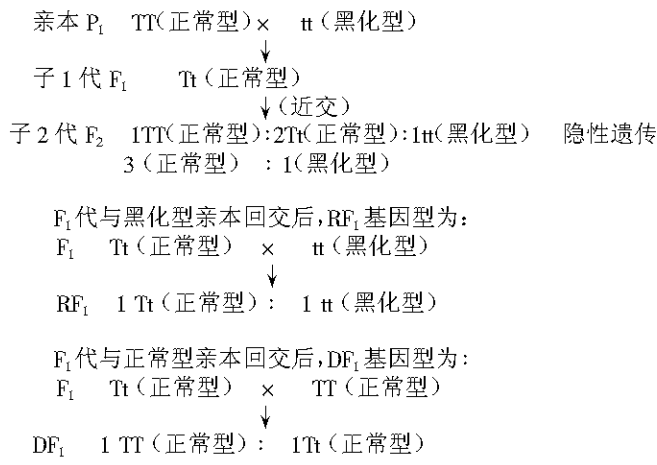


图 3 黑化型粘虫产生的遗传学途径

Fig. 3 The inheritance pathways for the melanic form of *Mythimna separata*

3 讨论

在相同的环境(饲养)条件下,黑化型与正常型粘虫的卵、幼虫和蛹的体色都没有明显的差别,主要区别出现在成虫期,黑化成虫已几乎完全黑化,正常型成虫具有的一些较为明显的黑色特征,如腹节两侧的黑点、翅面上散布的黑点、黑纹等已无法辨认。黑化型的蛹末期体色比正常型的黑是由于成虫特征的显现,才表现出差异。在桦尺蠖等绝大多数鳞翅类昆虫中,黑化型与正常型个体在卵、幼虫及蛹期的体色并没有明显的差异,只是到了成虫期才表现出明显的差异(Kettlewell, 1961, 1973)。但是,一种枯叶蛾 *Lasiocampa quercus* (L.)的黑化幼虫通常会产生黑化成虫(Heliövaara and Väisänen, 1993)。值得一提的是,在粘虫等某些夜蛾种类中,虽然幼虫存在着一种依赖于幼虫密度的黑化现象(Iwao, 1962; 罗礼智等, 1993, 1995),但黑化幼虫却不能产生黑化成虫。与此相反,黑化成虫的黑化性状是稳定的,并可作为遗传性状代代相传。这样,虽然黑化粘虫的体色较正常型的黑,但二者仍可以交配并产生正常的后代。因此,黑化型与正常型粘虫依然属于同一个物种,黑化型是正常型粘虫的基因发生突变以后形成的新基因型。

遗传实验的结果表明,黑化粘虫蛾的黑化性状遵循孟德尔的隐性遗传规律,黑化基因位于常染色体上,与正常型基因为一对等位基因,但对应于正常型体色基因为隐性。显然,这个研究结果与大多数

黑化个体的遗传模式并不一致(Kettlewell, 1961; Majerus, 1998)。目前所知的大部分鳞翅目昆虫(如桦尺蠖等)的黑化是由单基因控制的显性遗传,而且遵循孟德尔遗传规律(Majerus, 1998)。由于黑化粘虫蛾遵循着隐性遗传方式,可以推断黑化粘虫蛾在自然状况下出现的频率可能很低。这是因为隐性突变体只有为隐性纯合体时才会呈现黑化。此外,粘虫是季节性迁飞害虫,每年南北往返迁飞,造成基因交流非常频繁,因而在自然界中黑化个体很难与黑化个体进行交配。而且,黑化基因又会被显性的正常体色基因所稀释。那么,这样会不会使隐性的黑化基因消失呢? 答案是否定的。这是因为自然选择虽然会使群体中隐性纯合体逐渐减少,隐性基因数目降低,但由于突变与选择都在起作用,使得新的隐性基因又会逐渐溶入到杂合体中,弥补丧失的基因数,从而会维持群体内黑化基因的比例达到某一平衡点。同时,根据 Hardy-Weinberg 的遗传平衡定律(孔繁玲和韩立新, 1993),在一个可随机交配的群体内,就一个位点的一对等位基因而言,虽然显性基因可以掩盖隐性基因的作用,但是群体内各基因型比例在经过一代随机交配后就会达到新的平衡,所以,粘虫的黑化基因不会消失。

虽然本文确定了黑化粘虫是正常型粘虫的基因发生突变后形成的新基因型,但对于黑化粘虫产生的原因还不能确定。这是因为工业污染物 SO₂ 虽然已经确定为一些种类如桦尺蠖黑化的主要原因(Kettlewell, 1961; Steward, 1977; Grant *et al.*, 1995; Majerus, 1998; Cook, 2000),但是应用这些污染物处

理桦尺蠖并不能直接诱导黑化成虫的产生。另外,一些生活在高海拔地区或者是多雨地区以及背景色较黑的蝶、蛾类,为了较好地吸收或释放能量,也会产生黑化(Majerus, 1998)。很明显,这种黑化与工业污染无关。因此,昆虫黑化的原因十分复杂。至于粘虫,自 1992 年以来我们几乎每年 3~4 月间都在江苏赣榆采集粘虫蛾带回室内饲养繁殖,饲养条件多年来也没有明显的变化,但仅有 1996 年采集的粘虫在室内产生了黑化。因此,黑化粘虫产生的确切原因尚需进行大量艰苦、系统的探索。

需要指出的是,黑化昆虫除了体色变黑以外,黑化个体(种群)的行为及生理特征等都产生了较大的变异(Kettlewell, 1961; Majerus, 1998)。就粘虫而言,室内的研究结果已经表明,黑化粘虫不仅在体色上产生了变异,而且在行为和生理特征方面(如生长发育、取食、存活、交配和产卵能力,生活史对策以及对环境的适应能力等)都发生了较大的变异(作者,待发表)。其中黑化粘虫在取食、生长、发育和产卵方面的表现与取食了环境污染物的正常型粘虫十分相似(吴坤君等, 1991; 龚佩瑜等, 1991)。因此,粘虫黑化的生物学及生态学意义是十分深刻的。只有系统地研究黑化粘虫生物学特性及其在田间发生情况和分布规律才有可能最终解答黑化粘虫产生的原因及其在进化上的适应意义。

致谢 中国农业科学院植物保护研究所赵廷昌博士在遗传学实验的设计和数据分析过程中提出过宝贵的建议和意见,特此致谢。

参考文献 (References)

- Brakefield PM, 1987. Industrial melanism: Do we have the answers? *Trends in Ecology and Evolution*, 2: 117–122.
- Cook LM, 2000. Changing views on melanic moths. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 431–441.
- Dai JT, Wang SL, 1989. The Means of Hereditary Analysis. Changsha: Hunan Science and Technology Press. 7–44. [戴君惕, 王身立编著, 1989. 遗传分析方法. 长沙: 湖南科技出版社. 7–44]
- Grant B, Owen DF, Clark CA, 1995. Decline of melanic moths. *Nature*, 373: 565.
- Gong PY, Li XZ, Wu KJ, Shu JM, Cao HF, 1991. Effects of atmospheric fluoride pollution on the growth and reproduction of armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Ecol. Sin.*, 11(3): 219–224. [龚佩瑜, 李秀珍, 吴坤君, 舒俭民, 曹洪法, 1991. 大气氟污染对粘虫生长和繁殖的影响. *生态学报*, 11(3): 219–224]
- Heliövaara K, Väisänen R, 1993. *Insect and Pollution*. Boca Raton: CRC Press. 253–261.
- Iwao S, 1962. Studies on the phase variation and related phenomena in some lepidopterous insects. *Mem. Col. Agric. Kyoto Univ.*, 84: 1–80.
- Kettlewell HBD, 1961. The phenomenon of industrial melanism. *Annu. Rev. Entomol.*, 6: 245–262.
- Kong FL, Han LX eds, 1993. *Population Genetics*. Beijing: Beijing Agricultural University Press. 23–41. [孔繁玲, 韩立新编译, 1993. 群体遗传学导论. 北京: 北京农业大学出版社. 23–41]
- Lin CS, 1990. *The Physiology and Ecology of the Oriental Armyworm*. Beijing: Beijing University Press. 16–331. [林昌善 主编, 1990. 粘虫生理生态学. 北京: 北京大学出版社. 16–331]
- Luo LZ, Li GB, Hu Y, 1993. Effects of larval rearing density on some biological characteristics in oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Agricultural Science*, 1: 239–244. [罗礼智, 李光博, 胡毅, 1993. 粘虫幼虫密度对其生长、发育及变型的影响. *农业科学集刊*, 1: 239–244]
- Luo LZ, Li GB, Cao YZ, Hu Y, 1995. The influence of larval rearing density on adult flight capacity and fecundity in oriental armyworm *Mythimna separata*. *Acta Entomol. Sin.*, 38, 38–45. [罗礼智, 李光博, 曹雅忠, 胡毅, 1995. 粘虫幼虫密度对成虫飞行与生殖的影响. *昆虫学报*, 38(1): 38–45]
- Majerus MEN, 1998. *Melanism: Evolution in Action*. Oxford: Oxford University Press. 1–212.
- Mikkola K, 1980. Origin and genetics of industrial melanism of *Oligia strigilis* (L.) in Finland (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomol. Scand.*, 11: 1–8.
- Sharma HS, Davies JC, 1983. The oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker), distribution, biology and control: a literature review. Center for Oversea Pest Research Miscellaneous Report, No. 59.
- Steward RC, 1977. Industrial and non-industrial melanism in the peppered moth, *Biston betularia* (L.). *Ecol. Entomol.*, 2: 232–243.
- Wu KJ, Gong PY, Li XZ, Shu JM, Cao HF, 1991. Secondary effects of SO₂ pollution—enhanced armyworm growth. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 11(4): 451–457. [吴坤君, 龚佩瑜, 李秀珍, 舒俭民, 曹洪法, 1991. SO₂污染的次生作用——促进粘虫的生长. *环境科学学报*, 11(4): 451–457]
- Zhu HF, Chen YX *et al.*, 1964. *Economic Insect Fauna of China*. Fasc. 3, Lepidoptera: Noctuidae (I). Beijing: Science Press. 69 pp. [朱弘复, 陈一心等, 1964. 中国经济昆虫志, 第三册, 鳞翅目, 夜蛾科 (一). 北京: 科学出版社. 69 页]

(责任编辑: 袁德成)