

昆虫体型及性体型二型性的地理变异

匡先钜^{1,2}, 戈峰^{2,*}, 薛芳森^{1,*}

(1. 江西农业大学昆虫研究所, 南昌 330045; 2. 中国科学院动物研究所, 农业害虫鼠综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 体型是昆虫基本的形态特性, 它会影响到昆虫几乎所有的生理和生活史特性。同种昆虫不同地理种群在体型上常表现出明显的渐变, 导致这些渐变的环境因素包括温度、湿度、光照、寄主植物、种群密度等, 并且多种环境因素也会对昆虫种群内个体体型产生影响。雌雄个体的体型存在差异, 称性体型二型性。性体型二型性也显示了地理差异。这些差异形成的途径已经得到详细的分析, 其形成机制导致多个假说的提出, 这些假说又在多种昆虫中得到验证。本文从同一种昆虫不同种群间、同一种群内、雌雄虫个体间 3 个水平, 对种内昆虫体型变异的方式, 影响昆虫种群间体型变异和种群内昆虫体型的变异的环境因素, 以及昆虫性体型二型性及其地理变异的现象等方面的研究进行了综述, 并对未来的相关研究提供了建议。

关键词: 昆虫; 体型; 性体型二型性; 环境因素; 地理变异

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2015)03-0351-10

Geographical variation in body size and sexual size dimorphism in insects

KUANG Xian-Ju^{1,2}, GE Feng^{2,*}, XUE Fang-Sen^{1,*} (1. Institute of Entomology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Body size, a fundamental morphological trait in insects, affects virtually all physiological and life-history traits of an insect. Body size always shows a significant gradient change among different geographic populations of the same insect species. Many environmental factors including temperature, humidity, photoperiod, host plant, and population density contribute to this gradient change and also affect insect body size within a population. Males and females differ in their body size, a phenomenon called sexual size dimorphism (SSD). There is also geographical variation in SSD. The ways those differences formed have been comprehensively analyzed, and the formation mechanisms of these variations caused the formulation of many hypotheses, which had been proved in many insect species. In this article, we summarized the ways insect body size varies among different geographic populations, the environmental factors affecting insect body size among different geographic populations and within one population, the phenomenon of sexual size dimorphism and the geographic variation of sexual size dimorphism, the ways sexual size dimorphism forms, the ultimate cause of sexual size dimorphism, the environmental factors of geographic variation of sexual size dimorphism from the three levels of inter-population, intra-population and individuals of different sex. Suggestions for future related research were also given.

Key words: Insect; body size; sexual size dimorphism; environmental factors; geographic variation

体型是昆虫最明显的特征之一, 包括卵的大小、卵重, 成虫体长、翅长、体重等, 与其他生物学特性紧密相关, 会影响昆虫的竞争、迁飞能力、寿命、后代的体型、数量等几乎所有的其他生物学特性 (Peters,

1983; Honek, 1993)。在昆虫种群中, 个体体型的变异非常普遍, 种群内成熟个体的体型通常表现出一定的差异。不同地理种群之间昆虫的体型存在明显的变异。昆虫雌雄个体之间体型存在差异的现象

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (31030012); 国家科技支撑计划课题 (2012BAD19B05); 公益性行业 (农业) 科研专项经费项目 (201303019)

作者简介: 匡先钜, 男, 1986 年 11 月生, 江西泰和人, 硕士, 从事昆虫生物学研究, E-mail: kxjxxau@163.com

* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: gef@ioz.ac.cn; xue_fangsen@hotmail.com

收稿日期 Received: 2014-07-13; 接受日期 Accepted: 2014-09-11

被称为性体型二型性现象。性体型二型性也存在明显的地理变异。昆虫种群之间和种群内体型变异的现象以及性体型二型性地理变异的现象有很多解释,这些解释包括发育过程中的环境因素和长期进化过程中的遗传因素,包括气候的差异,资源的质量和效用,被捕食者的大小,社会因素比如种群密度和竞争,配偶选择和种群间发育速率的变异等 (Berven and Gill, 1983; Peters, 1983; Atkinson, 1994; Sandland and Minchella, 2004)。

瑞士科学家 Blanckenhorn, 美国科学家 Stillwell 和英国科学家 Peter 等从温度、湿度、降雨、寄主植物和种群密度等多种环境因素方面对粪蝇 *Scathophaga stercoraria* 和 *Sepsis cynipsea* (Blanckenhorn and Hellriegel, 2002; Blanckenhorn and Llaurens, 2005)、水黽 *Aquarius remigis* (Blanckenhorn et al., 1995; Blanckenhorn and Fairbairn, 1995)、食豆甲虫 *Stator limbatus* (Stillwell et al., 2007; Stewell and Fox, 2009)、四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* (Stillwell and Fox, 2007) 等多种昆虫体型及性体型二型性的地理变异的影响都有大量研究和总结。国内昆虫体型及性体型二型性的研究仅见大头金蝇 *Chrysomya megacephala* 和丝光绿蝇 *Lucilia sericata* (王江峰等, 2002), 黑豆蚜 *Aphis fabae* (李献辉和李保平, 2006)、亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (涂小云等, 2011) 以及大猿叶虫 *Colaphellus bowringi* (匡先钜等, 2012) 等。本文从昆虫种内不同种群间、同一种群内和雌雄虫之间 3 个水平对昆虫种内体型变异的方式、种群间昆虫体型变异和种群内昆虫体型的变异的影响因素,昆虫性体型二型性及其地理变异的现象,性体型二型性形成的途径及其机制等方面的国内外研究进行了介绍,并对未来的研究提出了一些建议。

1 昆虫体型的地理变异

动物体型随纬度和海拔或两者共同作用的渐变在多个研究中有报道 (Masaki, 1967; Landman et al., 1989; Mousseau and Roff, 1989; Roff and Mousseau 2005; Berner and Blanckenhorn et al., 2006; Bidau and Martí, 2007)。其中体型随纬度/海拔增加而增大被称为贝格曼法则 (Bergmann's rule) (Bergmann, 1847), 体型随纬度/海拔增加而减小被称为反贝格曼法则 (converse Bergmann's rule) (Ray, 1960)。

1.1 贝格曼法则和反贝格曼法则

1847 年,德国科学家贝格曼 (Bergmann) 首次在恒温动物中发现一个体型随纬度增加而增大的规则,称为贝格曼法则 (Bergmann, 1847)。解释为大型动物有更大的表面积与体积的比率,在寒冷的地区更有利于热量的保持。然而,当贝格曼法则出现大约一百年以后,这个法则在变温动物中被发现 (Ray, 1960)。如大不列颠群岛上和北欧的 65 种蚂蚁种群的体型随纬度增加而增大 (Cushman et al., 1993)。北美东部,蚁蛉 *Myrmeleon immaculatus* 的体型从南到北呈现上升趋势 (Arnett and Nicholas, 1999)。在美洲土地上的非洲来源的蜜蜂体型随纬度的增高而增大 (Sheppard and Smith, 2000) 等。

然而越来越多的证据证明很多无脊椎动物的体型表现为反贝格曼法则,在更高纬度和更高海拔时体型更小 (Masaki, 1967; Blanckenhorn and Hellriegel, 2002)。如水黽 *A. remigis* 更高纬度的加拿大魁北克 (46°N) 种群个体显著大于美国纽约 (43°N) 及新泽西州 (41°N) 种群个体,并产更小的卵 (Blanckenhorn and Fairbairn, 1995)。亚洲玉米螟 *O. furnacalis* 雌雄蛹重都随纬度增大而减小 (涂小云等, 2011)。大猿叶虫 *C. bowringi* 江西龙南 (24°N)、江西修水 (29°N)、山东泰安 (36°N) 和哈尔滨 (45°N) 4 个地理种群的体重随纬度的升高而明显降低等 (匡先钜等, 2012)。

关于动物随纬度地理变异的原因及其内在的机制,引起了动物生态学家和遗传学家们的广泛关注 and 强烈的兴趣。Blanckenhorn 和 Demont (2004) 列出了 11 个目的 46 种昆虫的体型随纬度变化的情况,发现其中 37% 符合贝格曼法则,然而其中 63% 出现反贝格曼法则。

1.2 不同地理种群间昆虫体型变异的影响因素

自从贝格曼法则的提出以来,动物体型的地理变异现象受到了广泛的关注。由于不同地理种群动物所在地环境条件存在差异,一系列的环境因子被认为是导致动物体型变异的原因。这些环境因素包括温度、湿度、寄主植物、季节性气候等。

1.2.1 温度: 由于温度总是随纬度协变的,温度通常被假定为动物体型随纬度渐变的选择因素。不同纬度昆虫体型与该种类昆虫活动时期的环境温度存在明显的相关性,为正相关或者负相关 (Sheppard and Smith, 2000; Stillwell et al., 2007)。如在美洲,温度被认为是非洲来源的蜜蜂的高纬度种群比低纬度种群体型更大的主要的原因 (Sheppard and

Smith, 2000)。关于动物的纬度渐变, 贝格曼认为在恒温动物中, 大的动物比小动物有更小的体表面积-体积比, 导致动物在较低温的环境中能够更好地避免热量损失 (Bergmann, 1847) 而形成了恒温动物的贝格曼渐变。然而, 越来越多的学者认为, 变温动物可以利用高于体温的环境温度进行新陈代谢, 也可以迅速地适应周围的低温环境, 并不需要保持自身的热量。因此高纬度变温动物体型增大不能由增大表面积-体积比来减少热量损失来解释。此外, 体表面积-体积比这一假说也无法解释昆虫体型的反贝格曼法则变异。

1.2.2 湿度: 除温度以外, 湿度(降雨和湿气)通常与温度一样随纬度变化而变化; 热带地区具有大的降雨量和湿度, 两者都随纬度增加而降低。Telonis-Scott 等(2006)研究表明, 湿度可以比温度与动物种内体型变异更高度相关, 暗示了湿度可能是一个比温度更重要的体型选择因素。由于大的体型降低了表面积-体积比, 并且增加了绝对水分的含量, 任何湿度的渐变都可能导致干燥胁迫形成选择体型的变异 (Le Lagadec *et al.*, 1998)。在果蝇种类中, 包括黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 和拟果蝇 *D. simulans* 的体型和干燥胁迫都随纬度增加而增加 (Hoffmann and Harshman, 1999), 并且在自然种群中是共变关系 (Van Herrewege and David, 1997)。干燥胁迫的选择也与体型增大有关 (Telonis-Scott *et al.*, 2006), 并且大的体型随低湿度转变为高湿度而迅速进化 (Kennington *et al.*, 2003)。这些结果暗示了湿度的渐变可以形成昆虫体型随纬度的渐变。

1.2.3 光周期: 光周期不仅可以作为重要的季节信号来调节昆虫的生长发育 (Malaquias *et al.*, 2009), 而且不同地理纬度的光周期同温度, 湿度一样存在明显的变异。然而, 光周期是否作为一个直接导致昆虫体型地理变异的影响因素或者作为一个其他因素作用于体型地理变异的调节? 它们之间的作用方式如何? 有什么内在机制? 这些问题还很少有人关注, 值得进一步研究。

1.2.4 寄主植物: 首先, 与寄主植物种子大小有关。由于很多植物种类的种子表现出纬度的变异, 由于激烈的竞争居住在里面的昆虫可能会受到影响, Stillwell 等(2007)发现食豆甲虫 *S. limbatu*s 的体型与种子的大小显著相关, 表明寄主大小限制了该虫生长。寄主大小可以通过对单个个体资源需求的限制(比如个体在小的种子中不可以长得很大)或通过幼虫竞争强度的变异影响体型, 暗示了在一

些不连续的寄主中生长发育的昆虫, 如拟寄生昆虫和食豆甲虫中, 生长发育期间种子大小是成虫体型的一个重要选择因素 (Mackauer and Chau, 2001)。

另外, 与寄主植物的防御机制有关。处于不同纬度的植物抵抗寒冷、虫害的能力有着明显的区别。植物抗性的改变可以导致当地相应的食草昆虫的表型发生改变。植物拥有的对食草动物的抗性可以作为食草动物生理机能、生活史、行为以及形态学的一个强烈的选择因素。植物组织的一系列化学防御和物理防御比如绒毛, 或叶片的硬度可以影响昆虫生物学特性的进化 (Levin, 1973; Bernays, 1991)。其中一个与叶片硬度相关的特性是卵的大小, 特别是初孵幼虫的大小。比如, 松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa* 卵的大小的地理变异与寄主植物的松针的硬度正相关 (Zovi *et al.*, 2008); 直纹弄蝶 *Parnara guttata* 卵的大小能对寄主植物叶片的硬度作出反应 (Mizumoto and Nakasuji, 2007)。美洲蓝凤蝶 *Battus philenor* 的幼虫和成虫大小与寄主植物是否有绒毛存在明显的相关性 (Fordyce *et al.*, 2010)。

1.2.5 种群密度: 种群密度对昆虫种群的影响很复杂, 自然界的种群处于一个变化的并且相互作用的环境中, 密度本身对种群的影响必须通过高度复杂的技术区分开与种群密度增长一致的直接与间接影响来分析。

当密度变化, 幼虫期从一种表型转变为另一种表型时, 密度依赖的阶段多型性即会出现。在蝗科 (Acrididae) 昆虫中, 这个现象非常普遍。Jannot 等 (2009) 证明了钝蝗 *Romalea microptera* 有一个随经度变化的体型渐变现象, 西部的种群个体小于东部种群个体。他们认为这个经度的渐变是由依赖于密度的逐步形成的。利用 2×3 (2 个种群 $\times$ 3 个密度) 实验设计方案, 测量了种群、密度、种群 $\times$ 密度相互作用对 5 个幼虫期及成虫期生活史特性 (翅长、质量、累计发育时间和生长速率等) 及存活率的影响。结果表明, 密度对生活史和死亡率的效应与种群对生活史和死亡率的效应是相互独立的。高密度导致大的体型及高的死亡率; 西部种群比东部种群有更小成虫体型, 更短的成虫期及高的存活率。

1.2.6 季节性气候: 一些研究指出, 季节性气候即一年中温度、湿度、降雨的变化, 可以比温度更好地解释纬度的渐变, 因为在季节性环境中较大的个体在环境条件的不适宜时期有较强的抗饥饿能力 (物质储藏增加的结果) (Cushman *et al.*, 1993; Arnett and Nicholas, 1999), 说明季节性气候也是决定昆虫

体型大小的重要因素。如四纹豆象 *C. maculatus* 的不同种群的体型大小与季节性气候显著相关 (Stillwell and Fox, 2007)。

1.3 种群内昆虫体型的影响因素

不同种群昆虫体型是对当地不同的环境因子适应的结果,了解昆虫单个种群在实验室不同的环境条件体型的变化情况,有助于人们对昆虫体型地理变异过程中的各种环境因子作用方式的有更深入的认识。一系列的实验证明,在发育过程中,任何一个环境因子变化都可能导致昆虫的体型的变化,这些环境因素包括温度、湿度、光照、食物、密度等 (Davidowitz *et al.*, 2004)。

1.3.1 温度: 关于温度影响的研究在近几十年受到了广泛的关注,在温生物学的某些方面已经取得了出色的进展。昆虫体内的各项生理生化过程都受周围环境的影响,随温度升高,昆虫的生长时间缩短而生长速率增大,成虫的最终体型也受影响。随着温度的变化,昆虫的体型变化有很多种方式。如绿头苍蝇 *Lucilia cuprina* 的蛹重在 15~30℃ 之间随温度升高而减小;而 *Chrysomya albiceps* 的体重随温度升高到 25℃ 而后突然下降。*L. cuprina* 的最大体重出现在 15℃,而 *C. albiceps* 的最大体重出现在 20℃ (Gomes *et al.*, 2009)。小黑瓢虫 *Delphastus catalinae* 成虫在 22℃ 时体重最重,30℃ 次之,26℃ 时最轻 (Legaspi *et al.*, 2008)。

然而,Atkinson (1994) 展示了 109 个变温动物的研究中多于 80% 的表现出体型随着温度下降而增加的规则,被称为温度-体型规则 (temperature-size rule) (Walters and Hassall, 2006; Kingsolver *et al.*, 2007)。多个研究在细胞水平上对温度-体型规则的形成进行了解释,包括在高温胁迫下由于氧的限制细胞的生长效率必须降低 (Pörtner, 2002);不同温度下细胞生长速率相对不同 (Van der Have and de Jong, 1996);小的细胞更能适应更高的温度,大的细胞更适应更低的温度 (Kozłowski *et al.*, 2004) 等。Blanckenhorn 和 Llaurens (2005) 发现,黄粪蝇 *S. stercoraria* 的眼睛和翅膀随温度降低增大,并呈线性关系。其中眼睛的增大 2/3 是细胞数量增加的贡献,1/3 是细胞大小的贡献。翅膀增大 3/4 是细胞数量增加的贡献,1/4 是细胞大小的贡献。指出温度对细胞大小和数量的影响可以清楚地解释温度对个体体型大小的影响,提出昆虫体型的减小可以由高于和低于物种最适存活温度极限来解释 (Blanckenhorn and Llaurens, 2005)。这些结果暗示

了温度-体型规律可能是适应的结果。

1.3.2 光照: 昆虫体型大小通常与季节性增长时期同步,与生长时期的光照有关联。小花蝽 *Podisus nigripinus* 饲养在 28℃ 和 15 h 光照时体型最大,光期大于或小于 15 h 体型都减小 (Malaquias *et al.*, 2009)。马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 在短光照下发育的蛹大于在长光照下发育的蛹 (Dolezal *et al.*, 2007)。相同翅长的小型蚊子 *Anopheles quardrimaculatus* 的体重在短光照下比在长光照下要重,但在相同翅长的大型蚊子 *A. quardrimaculatus* 中,长光照下个体的体重高于短光照下个体 (Lanciani, 1992)。绿头苍蝇 *Chrysomya megacephala* 的研究表明,光周期对绿头苍蝇的体重没有明显的影响 (Gomes *et al.*, 2006)。

1.3.3 食物: 食物的营养成分会影响昆虫体型的大小,如由于混交林的中油松叶的粗脂肪、全糖含量减少,C/N 比值下降。取食针阔混交林叶的松毛虫 *Dendrolimus*,体型小于取食纯松林的松毛虫 (周章义, 1994)。食物限制通常也导致小的体型,如德国小蠊 *Blattella germanica* 成虫的体型由于食物限制而发育成更小的体型 (Young *et al.*, 1999)。食物的湿度也会影响体型大小,在黄粉虫 *Tenebrio molitor* 幼虫允许的饲料含水量的范围,随着饲料含水量的增加,黄粉虫幼虫的体重也随着增加,说明水分对黄粉虫幼虫的生长发育具有较大的影响 (吴福中, 2007)。

1.3.4 密度: 昆虫对拥挤有的反应方式各式各样,通常以行为的迅速变化决定最终的形态和其他反应。它们体型大小的分级是短期和长期效应的一个普遍的现象,不仅由密度而且由所经历的时间和母代阶段历史决定。蜕皮时期被认为是形态差异形成的重要时期,由于它们的外骨骼要持续在每一个龄期和整个成虫期,只在蜕皮期间发生形态的明显改变,并且之后不久,表皮就硬化。虽然由种群密度引起的内部器官和新陈代谢的变化独立于体壁限制,不局限于蜕皮时期,但短暂的内部和外部反应的差异具有重要的意义。实验室内的研究表明,密度依赖的多型性是真实存在的,然而,在实验室内的种群体型对密度的反应不同于野外所观察到的体型对密度的反应。实验室观察到的种群的基因差异有助于了解野外种群体型及生活史的差异 (Applebaum and Heifetz, 1999)。如在实验室条件下,黄粉虫 *T. molitor* 幼虫在低密度的环境中生长缓慢,高密度同样制约黄粉虫幼虫的生长发育 (吴福中, 2007)。王

娟等(2008)观察了甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 在 5 种幼虫密度下(1, 5, 10, 20, 30 头/瓶)幼虫发育和蛹重等情况,发现 1 头/瓶的蛹最重,显著高于其他密度的,其余随幼虫密度增加而下降。

1.4 贝格曼法则与反贝格曼法则的相关机理

Blanckenhorn 和 Demont (2004) 从昆虫个体水平上对贝格曼法则和反贝格曼法则这两种完全相反的渐变规律的出现的原因做出了解释。他们认为由于在高纬度的生长季节长度更短,因而动物进化出更快的生长速率作为补偿,过度的补偿导致贝格曼法则,补偿不足导致反贝格曼法则,形成了一个统一体的两个极端,两者的出现并不矛盾。这一理论能否解释所有昆虫体型渐变的原因有待进一步证明(Blanckenhorn and Demont, 2004)。

2 昆虫性体型二型性及其地理变异

雌雄动物很少具有相同的体型,这种雌雄体型上的差异被称为性体型二型性(sexual size dimorphism)(Blanckenhorn *et al.*, 2007)。一般在大型哺乳动物中雄性个体要更大(Fairbairn, 1997)。而在昆虫中,雌性个体通常要大于雄性个体(Stillwell *et al.*, 2010)。

雌雄体型的差异水平通常被表示为性体型二型性指数(sexual size dimorphism index)。不同地理种群昆虫雄虫和雌虫的体型变异程度通常不一样(Stillwell *et al.*, 2010),性体型二型性指数也表现出一定的差异。1950 年任希(Rensch)首先提出一个雄虫的体型异速生长的规律被称为任希法则(Rensch's rule)。描述为在雌性更大的动物中,性二型性随雌雄体型的增大而减小,或在雄性动物更大的动物中,性二型性随雌雄体型的增大而增大。大多数昆虫中,雌虫大于雄虫,如果随着昆虫体型增大,性体型二型性指数减小,就符合任希法则(Rensch, 1950)。如大猿叶虫 *C. bowringi* 体重、亚洲玉米螟 *O. furnacalis* 蛹重都是雌虫大于雄虫,体型随着纬度升高而减小,性二型性也随之减小(涂小云等, 2010; 匡先钜等, 2012)。

然而后来的研究发现,与之相反的异速生长的趋势即雌虫的体型的异速生长也存在,被称为反任希法则(converse Rensch's rule)。如食豆甲虫 *S. limbatus* 雌虫体型大于雄虫,在低纬度体型更小,性体型二型性却更大(Stillwell *et al.*, 2007)。

在蝗虫 *Melanoplus sanguinipes* 和 *M. devastator*

(Roff and Mousseau, 2005), *Omocestus viridulus* (Berner and Blanckenhorn, 2006), *Dichroplis vittatus* (Bidau and Martí, 2007), 蟋蟀 *Teleogryllus emma* (Masaki, 1967), *Allonemobius fasciatus* (Mousseau and Roff, 1989), 以及螽斯 *Ephippiger terrestris* (Landman *et al.*, 1989)中都发现不同地理种群的性体型二型性存在差异。

2.1 性体型二型性形成的途径

从昆虫个体水平看,雌雄实现体型差异的途径只有 3 个:雌雄卵的大小差异、生长速率差异和生长时间差异(Tammaru *et al.*, 2010; Stillwell and Davidowitz, 2010)。

对鳞翅目一些种类的研究发现,雌雄幼虫在多个龄期表现出发育时间或发育速率的差异(Esperk *et al.*, 2007);并对其中一个种类的卵进行了测量,没有发现性二型现象,结果暗示了性二型性的产生是由于雌雄虫发育成熟所需龄期的不一致或雌雄幼虫在多个龄期的发育时间或发育速率不一致造成的。

在很多昆虫中,雄虫所需生长发育时间比雌虫要短,包括多种粉蝶科(Pieridae)和眼蝶科(Satyridae)蝴蝶(Wicklund and Fagerström, 1977; Wicklund and Forsberg, 1991)、蝗虫 *O. viridulus* (Berner and Blanckenhorn, 2006)和蟋蟀 *Decticus verrucivorus* (Wedell, 1992), *Requena verticalis* (Simmons *et al.*, 1994)。Blanckenhorn 等(2007)对 7 个组的 155 种昆虫的数据研究发现,也有一些种类昆虫中雄虫生长速率更慢,如双翅目中两种苍蝇雄虫发育需更长时间,却发育成比雌虫更小的体型,性二型性与发育时间之间只有一个弱的正相关,因此认为性二型性的形成中发育速率的不一致比发育时间不一致更重要。然而,Stillwell 和 Davidowitz (2010)测量了烟草天蛾 *Manduca sexta* 最后一个龄期发育时的生长速率和发育时间时发现,雌虫的生长速率显著高于雄虫,发育时间也显著长于雄虫,说明生长速率和发育时间在性体型二型性形成过程中都起作用,雌雄幼虫生长发育期间的生理过程差异是性体型二型性形成的根本机制。

2.2 性体型二型性及其变异形成的根本机制

动物性体型二型性差异的形成机制导致大量假说的提出(Andersson, 1994; Abouheif and Fairbairn, 1997; Fairbairn, 1997; Blanckenhorn *et al.*, 2006)。Dale 等(2007)把性体型二型性变异的形成机制归纳为进化限制、自然选择和性选择 3 个大类(Dale *et*

al., 2007)。

2.2.1 进化限制: 进化限制 (evolutionary constraints, Fairbairn, 1997) 指出, 性体型二型性是由于雌雄对于相同的选择压力有不同的反应。假如雌雄中某个性别有更多的可加遗传变量的基因, 将对选择有更强烈的反应, 可以造成性体型二型性的差异 (Leutenegger and Cheverud, 1982)。David 等 (1994, 2005) 利用单雌系 (全同胞系) 调查技术研究了黑腹果蝇 *D. melanogaster* 的自然种群基因变异和基因-环境互作, 显示了体型相关的特性是高度遗传的, SSD 是一个可塑的特性, 并且雌性和雄性体型显著正相关 (David et al., 1994, 2005)。Karan 等 (1999) 发现, 黑腹果蝇 *D. melanogaster* 雌性与雄性的基因相关性是平均接近 0.8 的, 因此, 他们认为在黑腹果蝇 *D. melanogaster* 中, $2/3 (R^2 = 0.64)$ 的基因表达的体型是相等的, 换句话说, 36% 的基因可能只在一个性别中表达。这种雌雄基因上的差异给 SSD 的进化留下了相当大的空间。然而这一观点也存在很大争议, Reeve 和 Fairbairn (1996) 利用黑腹果蝇 *D. melanogaster* 的一个半同胞系设计, 找到了一个雌雄基因之间更高的相关性 ($r = 0.93$)。而在其他一些物种中, 如烟草天蛾 *M. sexta*, 雌雄控制生长和发育的基因是完全相同的 (Stillwell and Davidowitz, 2010)。

2.2.2 自然选择: 两性间的资源竞争或繁殖力选择也可以增大性体型二型性 (Fairbairn, 1997)。比如, 如果体型增大是由于种间竞争的降低, 那么大的种类可能有更大程度的性体型二型性。目前两性间的竞争这个假说还没有足够的证据, 仍然需要更多的试验对它进行进一步的测试 (Stillwell et al., 2010)。如果对于繁殖力的自然选择直接作用于雌性体型, 那么大的种类将有更小的性二型性 (反任希法则), 因为雄虫相对雌虫有更小的进化反应 (Head, 1995; Fairbairn, 1997)。如黑腹果蝇 *D. melanogaster* 大的雌虫有更多的产卵量 (Boulétreau-Merle et al., 1982), 并且可能在不利的环境条件下更容易生存。

2.2.3 性选择理论: 性选择假说预测直接的性选择对一个性别的有更大的作用, 而对另外一个性别有更小的作用 (Andersson, 1994; Abouheif and Fairbairn, 1997; Fairbairn, 1997)。如果雄虫面临更强烈的选择压力, 那么异速生长的趋势将符合任希法则 (不管是大的还是小的体型被选择)。相反, 如果雌虫经历更强的性选择, 将产生与之相反的异

速生长趋势。Lehmann 和 Lehmann (2008) 发现, 在食物充足的条件下, 蟋蟀 *Poecilimon thessalicus* 的雌虫优先与较大体重的雄虫交配, 并且这些雄虫制造出更重的精子包囊, 雄性蟋蟀在交配过程中运输大量物质给雌性, 这些物质可以是雄虫体重的 30%, 暗示了性选择在这个物种的性体型二型性变异中有极大的影响。然而 Blanckenhorn 等 (1995) 发现在资源有限的情况下, 一种水龟 *A. remigis* 小的雄虫由于需要更少的食物, 可以花更少的时间觅食, 而有更多的时间用来交配, 更容易交配成功, 产生小的雄虫后代 (Blanckenhorn et al., 1995)。

2.3 性体型二型性的环境影响因子

任何一个影响体型的环境因子都可能对昆虫性体型二型性产生影响, 包括温度、湿度、寄主植物等。

2.3.1 温度: 同一地理种群的四纹豆象 *C. maculatus*, 性体型二型性的差异在低温下差异最小, 这个差异是温度对雌雄虫生长速率的影响而不是发育时间的影响造成的。此外, 性比 (雄/雌) 在低温下也最低, 说明温度是通过影响雄虫相对雌虫的非随机死亡率来改变性二型性的 (Stillwell and Fox, 2007)。Stillwell 和 Fox (2009) 进一步在 24℃, 30℃ 和 36℃ 3 个温度下测试了亚利桑那州 6 个不同纬度地理种群食豆甲虫 *S. limbatu* 种群间的遗传变异和体型变异的表型可塑性和其他特性的相对贡献, 发现不同种群对温度变化的变异程度不一样。

2.3.2 湿度: 湿度常和温度一样随纬度发生相应的变化, 热带地区常伴有高降雨和湿度, 随纬度的增加降雨量和湿度相应减少。因此, 湿度可能在决定种内体型变异中发挥了比温度更重要的作用。食豆甲虫 *S. limbatu* 的体型和性体型二型性存在纬度变异, 其体型在低纬度最小但二态性更大, 测量该地区温度, 湿度的数据等与体型及性二型性的变化关系发现, 湿度是该虫活动最频繁的季节里唯一与性二型性变异相关的环境因子 (Stillwell et al., 2007)。

2.3.3 寄主: Gianoli 等 (2006) 分别用两种旋花科植物 *Convolvulus bonariensis* 和 *C. chilensis* 喂养一种豆象科甲虫 *Megacerus eulophus* 的幼虫, 测量了它们的成虫体型及其存活率, 发现用 *C. chilensis* 饲养时雌虫与雄虫的体型比显著大于取食 *C. bonariensis* 的雌虫与雄虫的体型比。指出取食 *C. chilensis* 种群的大雌虫体型可能是在紧张的生态环境中寻觅寄主植物时对高存活率的选择的结果。然而, 在四纹豆象 *C. maculatus* 中, 性二型性的变化主要受温度的影响而与寄主食物无关 (Stillwell and Fox, 2007)。

3 结语与展望

关于昆虫不同地理种群体型渐变的原因, 目前还存在很大的争议。温度被认为是很多昆虫体型纬度变异最重要的选择因素, 因为温度对昆虫个体生长发育速率有显著影响, 温度还可能间接作用于昆虫体内共生菌影响昆虫体型(李献辉和李保平, 2006), 然而, 湿度通常与温度一样也随经纬度产生渐变, 并且湿度会对很多昆虫如非洲角甲虫、果蝇等生长发育和体型变异产生影响(Le Lagadec *et al.*, 1998; Telonis-Scott *et al.*, 2006); Telonis-Scott 等(2006)研究表明, 湿度和温度的结合通常比温度或湿度单个因子可以更好地预测果蝇的体型, 表明湿度也是昆虫不同地理种群体型渐变的重要因素。此外, 寄主种子的大小(Stillwell *et al.*, 2007), 寄主植物的防御机制差异(Fordyce *et al.*, 2010), 种群密度差异(Jannot *et al.*, 2009)也被证明是昆虫体型变异的重要因素。Cushman 等人发现季节性气候的差异比温度的差异可以更好地解释不同地理种群昆虫体型随纬度的渐变(Cushman *et al.*, 1993; Arnett and Nicholas, 1999)。并且, 其他因素如寄主的变异、营养、光照、土壤条件(Herrmann *et al.*, 2010), 或者病原菌的差异或地理差异本身都可能导致体型地理变异, 这些因素对体型变异趋势以及作用的方式都有待进一步研究。

昆虫种类表现出一个强烈的种内和种间的变异, 是性二型性研究的理想材料。自 1871 年达尔文对性二型性产生的根本机制进行了讨论以来, 性二型性的研究已经取得了很大的进展。性体型二型性的地理变异的途径和机制的多个假说在多种昆虫中得到测试(Andersson, 1994; Abouheif and Fairbairn, 1997; Fairbairn, 1997; Blanckenhorn *et al.*, 2006), 不同昆虫性二型性的变异可能与昆虫的生活史特性密切相关, 不同种昆虫性体型二型性的变异机制可能是不一样的。因此, 在昆虫个体水平, 大量对单个模式物种的性二型性进化途径的研究对性二型性变异假说的测试将更有帮助。在环境因素方面, 任何导致雌雄虫代谢水平、生长发育响应差异的环境因子的变化都可以影响雌雄虫的最终体型, 最终导致成虫性体型二型性指数的改变。此外, 完整的性特异性的体型的适应代价和利益, 比如死亡率(或捕食、竞争)和生殖成功的综合研究也值得我们更进一步的研究。

参考文献 (References)

- Abouheif E, Fairbairn DJ, 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *Am. Nat.*, 149: 540–562.
- Andersson M, 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Applebaum SW, Heifetz Y, 1999. Density-dependent physiological phase in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 44: 317–341.
- Arnett AE, Nicholas JG, 1999. Geographic variation in life-history traits of the ant lion, *Myrmeleon immaculatus*: evolutionary implications of Bergmann's rule. *Evolution*, 53: 1180–1188.
- Atkinson D, 1994. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? *Adv. Ecol. Res.*, 25: 1–58.
- Bergmann C, 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gött. Stud.*, 1: 595–708.
- Bernays EA, 1991. Evolution of insect morphology in relation to plants. *Philos. T. Roy. Soc. B*, 333: 257–264.
- Berner D, Blanckenhorn WU, 2006. Grasshopper ontogeny in relation to time constraints: adaptive divergence and stasis. *J. Anim. Ecol.*, 75: 130–139.
- Berven KA, Gill DE, 1983. Interpreting geographic variation in life history traits. *American Zoologist*, 23: 85–97.
- Bidau CJ, Martí DA, 2007. *Dichroplus vittatus* (Orthoptera: Acrididae) follows the converse to Bergmann's rule although male morphological variability increases with latitude. *Bull. Entomol. Res.*, 97: 69–79.
- Blanckenhorn WU, Demont M, 2004. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integr. Comp. Biol.*, 44: 413–424.
- Blanckenhorn WU, Dixon AFG, Fairbairn DJ, Foellmer MW, Gibert P, van der Linde K, Meier R, Nylin S, Pitnick S, Schoff C, Signorelli M, Teder T, Wiklund C, 2007. Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *Am. Nat.*, 169: 245–257.
- Blanckenhorn WU, Fairbairn DJ, 1995. Life history adaptation along a latitudinal cline in water striders *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae). *J. Evol. Biol.*, 8: 21–41.
- Blanckenhorn WU, Hellriegel B, 2002. Against Bergmann's rule: fly sperm size increases with temperature. *Ecol. Lett.*, 5: 7–10.
- Blanckenhorn WU, Llaurens V, 2005. Effects of temperature on cell size and number in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*. *J. Therm. Biol.*, 30: 213–219.
- Blanckenhorn WU, Preziosi RF, Fairbairn DJ, 1995. Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism – to eat or to mate? *Evol. Ecol.*, 9: 369–381.
- Blanckenhorn WU, Stillwell RC, Young KA, Fox CW, Ashton KG, 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution*, 60: 2004–2011.
- Boulétreau-Merle J, Allemand R, Cohet Y, David JR, 1982. Reproductive strategy in *Drosophila melanogaster*: significance of a genetic divergence between temperate and tropical populations.

- Oecologia*, 53: 323–329.
- Cushman JH, Lawton JH, Manly BFJ, 1993. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia*, 95: 30–37.
- Dale J, Dunn PO, Figuerola J, Lislevand T, Székely T, Whittingham LA, 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proc. R. Soc. B*, 274: 2971–2979.
- David JR, Gibert P, Legout H, Pétavy G, Capi P, Moreteau B, 2005. Isofemale lines in *Drosophila*: an empirical approach to quantitative trait analysis in natural populations. *Heredity*, 94(1): 3–12.
- David JR, Moreteau B, Gautier JP, Pétavy G, Stockel J, Imasheva A, 1994. Reaction norms of size characters in relation to growth temperature in *Drosophila melanogaster*: an isofemale-lines analysis. *Genet. Sel. Evol.*, 26: 229–251.
- Davidowitz G, D'Amico LJ, Nijhout HF, 2004. The effects of environmental variation on a mechanism that controls insect body size. *Evol. Ecol. Res.*, 6: 49–62.
- Dolezal P, Habustová O, Sehnal F, 2007. Effects of photoperiod and temperature on the rate of larval development, food conversion efficiency, and imaginal diapause in *Leptinotarsa decemlineata*. *J. Insect Physiol.*, 53: 849–857.
- Esperk T, Tammaru T, Nylin S, Teder T, 2007. Achieving high sexual size dimorphism in insects: females add instars. *Ecol. Entomol.*, 32: 243–256.
- Fairbairn DJ, 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28: 659–687.
- Fordyce JA, Dimarco RD, Blankenship BA, Nice CC, 2010. Host plant trichomes and the advantage of being big: progeny size variation of the pipevine swallowtail. *Ecol. Entomol.*, 35: 104–107.
- Gianoli E, Suárez LH, Gonzáles WL, González-Teuber M, Acuña-Rodríguez IS, 2006. Host-associated variation in sexual size dimorphism and fitness effects of adult feeding in a bruchid beetle. *Entomol. Exp. Appl.*, 122(3): 233–237.
- Gomes L, Gomes G, Oliveira HG, Sanches MR, Von Zuben CJ, 2006. Influence of photoperiod on body weight and depth of burrowing in larvae of *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera, Calliphoridae) and implications for forensic entomology. *Rev. Bras. Entomol.*, 50(1): 76–79.
- Gomes L, Gomes G, Von Zuben CJ, 2009. The influence of temperature on the behavior of burrowing in larvae of the blowflies, *Chrysomya albiceps* and *Lucilia cuprina*, under controlled conditions. *J. Insect Sci.*, 9: 14.
- Head G, 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (class Araneae). *Evolution*, 49: 776–781.
- Herrmann DL, Ko AE, Bhatt S, Jannot JE, Juliano SA, 2010. Geographic variation in size and oviposition depths of *Romalea microptera* (Orthoptera: Acrididae) is associated with different soil conditions. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 103(2): 227–235.
- Hoffmann AA, Harshman LG, 1999. Desiccation and starvation resistance in *Drosophila*: patterns of variation at the species, population and intrapopulation levels. *Heredity*, 83: 637–643.
- Honek A, 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects a general relationship. *Oikos*, 66: 483–492.
- Jannot JE, Alexander EK., Dustin LH, Laura S, Emily B, Olcay A, Steven AJ, 2009. Density-dependent polyphenism and geographic variation in size among two populations of lubber grasshoppers (*Romalea microptera*). *Ecol. Entomol.*, 34(5): 644–651.
- Karan D, Morin JP, Gravot E, Moreteau B, David JR, 1999. Body size reaction norms in *Drosophila melanogaster*: temporal stability and genetic architecture in a natural population. *Genet. Sel. Evol.*, 31: 491–508.
- Kennington WJ, Killeen JR, Goldstein DB, Partridge L, 2003. Rapid laboratory evolution of adult wing area in *Drosophila melanogaster* in response to humidity. *Evolution*, 57: 932–936.
- Kingsolver JG, Massie KR, Ragland GJ, Smith MH, 2007. Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature-size rule. *J. Evol. Biol.*, 20: 892–900.
- Kozłowski J, Czaroleski M, Danko M, 2004. Can optimal resource allocation models explain why ectotherms grow larger in the cold? *Int. Comp. Biol.*, 44: 480–493.
- Kuang XJ, Xu J, Xia QW, Xiao HJ, Xue FS, 2012. Geographical variation in sexual size dimorphism and body weight of the cabbage beetle *Colaphellus bowringi*. *Sciencepaper Online*. Available at: <http://www.paper.edu.cn/html/releasepaper/2012/08/148/>.
- [匡先钜, 徐婧, 夏勤雯, 肖海军, 薛芳森, 2012. 大猿叶虫成虫体重的地理变异及性二型性. 中国科技论文在线. <http://www.paper.edu.cn/html/releasepaper/2012/08/148/>]
- Lanciani CA, 1992. Photoperiod and the relationship between wing length and body weight in *Anopheles quadrimaculatus*. *J. Am. Mosq. Control Assoc.*, 8: 297–300.
- Landman W, Oudman L, Duijm M, 1989. Allozygic and morphological variation in *Ephippiger terrestris* (Yersin, 1854) (Insecta, Orthoptera, Tettigoniodea). *Tijdschr. Entomol.*, 132: 183–198.
- Le Lagadeec MD, Chown SL, Scholtz CH, 1998. Desiccation resistance and water balance in southern African keratin beetles (Coleoptera, Trogidae): the influence of body size and habitat. *J. Comp. Physiol. B*, 168: 112–122.
- Legaspi J, Legaspi BC, Simmons AM, Soumare M, 2008. Life table analysis for immatures and female adults of the predatory beetle, *Delphastus catalinae*, feeding on whiteflies under three constant temperatures. *J. Insect Sci.*, 8: 07.
- Lehmann GU, Lehmann AW, 2008. Variation in body size among populations of the bushcricket *Poecilimon thessalicus* (Orthoptera: Phaneropteridae): an ecological adaptation? *J. Orthopt. Res.*, 17(1): 231–242.
- Leutenegger W, Cheverud J, 1982. Correlates of sexual dimorphism in primates: ecological and size variables. *Int. J. Primatol.*, 3: 387–402.
- Levin DA, 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.*, 48: 3–15.
- Li XH, Li BP, 2006. Effect of temperature on the abundance of

- mycetocytesin *Aphis fabae* Scopoli (Aphididae, Homoptera) and body size of their hosts. *Acta Entomol. Sin.*, 49(3): 428–432. [李献辉, 李保平, 2006. 温度对黑豆蚜体内共生菌胞数量及宿主主体型大小的影响. 昆虫学报, 49(3): 428–432]
- Mackauer M, Chau A, 2001. Adaptive self superparasitism in a solitary parasitoid wasp: the influence of clutch size on offspring size. *Funct. Ecol.*, 15: 335–343.
- Malaquias JB, Ramalho FS, Fernandes FS, Souza JVS, Azeredo TL, 2009. Effects of photoperiod on the development and growth of *Podisus nigrispinus*, a predator of cotton leafworm *Azeredo Phytoparasitica*. *Phytoparasitica*, 37(3): 241–248.
- Masaki S, 1967. Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution*, 21: 725–741.
- Mizumoto M, Nakasuji F, 2007. Egg size manipulation in the migrant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae), in response to different host plants. *Popul. Ecol.*, 49: 135–140.
- Mousseau TA, Roff DA, 1989. Adaptation to seasonality in a cricket: patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. *Evolution*, 43: 1483–1496.
- Peters RH, 1983. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pörtner HO, 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 132: 739–761.
- Ray C, 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *J. Morphol.*, 106: 85–108.
- Reeve JP, Fairbairn DJ, 1996. Sexual size dimorphism as a correlated response to selection on body size: an empirical test of the quantitative genetic model. *Evolution*, 50: 1927–1938.
- Rensch B, 1950. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonn. Zoolog. Beitr.*, 1: 58–69.
- Roff DA, Mousseau TA, 2005. The evolution of the phenotypic covariance matrix: evidence for selection and drift in *Melanoplus*. *J. Evolution Biol.*, 18: 1104–1114.
- Sandland GJ, Minchella DJ, 2004. Life-history plasticity in hosts (*Lymnaea elodes*) exposed to differing resources and parasitism. *Can. J. Zool.*, 82: 1672–1677.
- Sheppard WS, Smith DR, 2000. Identification of African-derived honey bees in the Americas: A survey of methods. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 93: 159–176.
- Simmons LW, Llorenz T, Schinzig M, Hosken D, Craig M, 1994. Sperm competition selects for male mate choice and protandry in the bushcricket *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Anim. Behav.*, 47: 117–122.
- Stillwell RC, Blanckenhorn WU, Teder T, Davidowitz G, Fox CW, 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annu. Rev. Entomol.*, 55: 227–245.
- Stillwell RC, Davidowitz G, 2010. A developmental perspective on the evolution of sexual size dimorphism of a moth. *Proc. Biol. Sci.*, 277(1690): 2069–2074.
- Stillwell RC, Fox CW, 2007. Environmental effects on sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Oecologia*, 153: 273–280.
- Stillwell RC, Fox CW, 2009. Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Oikos*, 118(5): 703–712.
- Stillwell RC, Morse GE, Fox CW, 2007. Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Am. Nat.*, 170: 358–369.
- Tammaru T, Esperk T, Ivanov V, Teder T, 2010. Proximate sources of sexual size dimorphism in insects: locating constraints on larval growth schedules. *Evol. Ecol.*, 24: 161–175.
- Telonis-Scott M, Guthridge KM, Hoffmann AA, 2006. A new set of laboratory-selected *Drosophila melanogaster* lines for the analysis of desiccation resistance: response to selection, physiology and correlated responses. *J. Exp. Biol.*, 209: 1837–1847.
- Tu XY, Xia QW, Chen C, Chen YS, Kuang XJ, Xue FS, 2011. Geographic variation in body weight and size of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomol. Sin.*, 54(2): 143–148. [涂小云, 夏勤雯, 陈超, 陈元生, 匡先钊, 薛芳森, 2011. 亚洲玉米螟体重和体型的地理变异. 昆虫学报, 54(2): 143–148]
- Van der Have TM, de Jong G, 1996. Adult size in ectotherms: temperature effects on growth and differentiation. *J. Theor. Biol.*, 183: 329–340.
- Van Herreweghe J, David JR, 1997. Starvation and desiccation tolerances in *Drosophila*: comparison of species from different climatic origins. *Ecoscience*, 4: 51–157.
- Walters RJ, Hassall M, 2006. The temperature-size rule in ectotherms: may a general explanation exist after all? *Am. Nat.*, 167: 510–523.
- Wang J, Jiang XF, Wu DL, Luo LZ, 2008. Effect of larval rearing density on development and fecundity of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomol. Sin.*, 51(8): 889–894. [王娟, 江幸福, 吴德龙, 罗礼智, 2008. 幼虫密度对甜菜夜蛾生长发育与繁殖的影响. 昆虫学报, 51(8): 889–894]
- Wang JF, Hu C, Chen YC, Min JX, Li JT, 2002. Effect of temperature over the body length change of *Chrysomya megacephala* (Fabricius). *Acta Parasitologica et Medica Entomologica Sinica*, 9(2): 100–105. [王江峰, 胡萃, 陈玉川, 闵建雄, 李俊涛, 2002. 温度对大头金蝇 *Chrysomya megacephala* (Fabricius) 幼虫体长变化的影响. 寄生虫与医学昆虫学报, 9(2): 100–105]
- Wedell N, 1992. Protandry and mate assessment in the wart biter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 31: 301–308.
- Wicklund C, Forsberg J, 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos*, 60: 373–381.
- Wicklund C, Fragerstrom T, 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia*, 31: 153–158.

Wu FZ, 2007. Studies on Optimization of Rearing Condition and Chitin Content of *Tenebrio molitor* larvae. MSc Thesis, Anhui Agricultural University, Hefei. [吴福中, 2007. 黄粉虫幼虫饲养条件的优化和几丁质含量的研究. 合肥: 安徽农业大学硕士学位论文]

Young HP, Bachmann JAS, Schal C, 1999. Food intake in *Blattella germanica* (L.) nymphs affects hydrocarbon synthesis and its allocation in adults between epicuticle and reproduction. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 41: 214 – 224.

Zhou ZY, 1994. Nutritional effect of mixed broadleaved and coniferous forest on inhibiting *Dendrolimus* population growth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 6(1): 51 – 55. [周章义, 1994. 针阔混交林抑制松毛虫种群增长的营养效应. *应用生态学报*, 6(1): 51 – 55]

Zovi D, Stastny M, Battisti A, Larsson S, 2008. Ecological costs on local adaptation of an insect herbivore imposed by host plants and enemies. *Ecology*, 89: 1388 – 1398.

(责任编辑: 袁德成)