

## 基础知识

## 昆虫的雌雄二型现象\*

王孟卿<sup>1,2</sup> 杨定<sup>1,2\*\*</sup>

(1. 中国农业大学昆虫学系 北京 100094; 2. 首都师范大学昆虫演化与环境变迁重点实验室 北京 100037)

**Sexual dimorphism in insects.** WANG Meng-Qing<sup>1,2</sup>, YANG Ding<sup>1,2\*\*</sup> (1. Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100094, China; 2. Key Laboratory of Insect Evolution & Environmental Changes, Capital Normal University, Beijing 100037, China)

**Abstract** The taxonomic groups, ecological factors, and evolution of sexual dimorphism in insects are summarized. The relationship between sexual dimorphism and sexual selection is briefly discussed. Special attention has been paid to Dolichopodidae.

**Key words** insects, sexual dimorphism, evolution, sexual selection, Dolichopodidae

**摘要** 对发生雌雄二型现象的昆虫类群、生态因子及进化进行了概括总结,还特别介绍了长足虻科昆虫雌雄二型的相关方面;并简要讨论了雌雄二型与性选择的关系。

**关键词** 昆虫,雌雄二型现象,性选择,进化,长足虻科

同种昆虫的雌、雄个体除生殖器官的结构差异外,在大小、颜色、结构等方面也常有明显差异,这种现象叫昆虫的雌雄二型现象(sexual dimorphism)。如竹节虫的有些种类雌雄差别很大,其大小、体壁外长物,甚至颜色均有很大差别,有的甚至误将两性个体放到不同的科、属中。一些昆虫的雌性个体显著大于雄性个体,短额负蝗 *Attractomorpha sinensis* Bolivar 雌性个体的体长是雄性个体的 2 倍多,蟹后的体积可能是工蟹等的数百甚至上千倍,而部分锹甲的雌性则明显小于雄性<sup>[1,2]</sup>。雌、雄两性颜色明显不同的现象在蝶类中较为常见,丝带凤蝶 *Seicinus montela* Gray 雌虫的前翅以黑褐色为底色,而雄虫前翅的基色为白色。食毛目的一些类群雌虫触角为丝状,而雄虫的触角特化为攫握式;一些犀金龟雄虫的头部和胸部有巨大突起,而雌虫个体则无相应的突起;足丝蚁、介壳虫、蓑蛾<sup>[1]</sup>、捻翅虫的两性个体差别更大,雄性大部分有翅而雌性无翅。

昆虫的雌雄二型现象是长期进化过程中性选择的结果。了解和掌握昆虫的雌雄二型现象

有助于在实践中快速、正确地识别雌、雄个体,还可以避免分类工作中将某些同种的雌、雄个体误定为不同的种。雌雄二型现象在昆虫纲中时常发生,但是国内相关报道比较零散,本文试就昆虫的雌雄二型现象加以综述。

## 1 雌雄二型的发生类群和发生部位

## 1.1 具有雌雄二型现象的昆虫类群

具有雌雄二型现象的昆虫至少有 23 个目<sup>[1-43]</sup>,其中蜚蠊目、直翅目、同翅目、半翅目、鞘翅目、双翅目、鳞翅目等的种类报道较多。有翅亚纲不完全变态和完全变态类的昆虫中多有发生雌雄二型现象的种类,尤其以完全变态类较为普遍。但必须指出的是并非这些类群中所有种类都有雌雄二型现象,并且在不同类群中雌雄二型现象的表现程度不同,Emlen 曾指出蜣螂这种现象<sup>[4]</sup>。

\* 国家自然科学基金项目(No.30225009,30499341,30430100)。

\*\* 通讯作者,yangding@cau.edu.cn 或 dyangcau@yahoo.com.cn

收稿日期:2004-10-10,修回日期:2004-12-13

### 1.2 雌雄二型现象的发生部位

**1.2.1 头部器官:**头部器官中,复眼、触角、口器及其附属结构是最常出现雌雄二型的部位<sup>[5-10]</sup>。几乎所有的啮虫雄性的复眼大而雌性的复眼小,该特征是区别雌雄的主要特征之一。雄蚊的触角成环毛状,除柄节和梗节外,鞭节部分亚节具一圈细毛;雌蚊触角一般为线状。一些象甲的雌性的喙明显长于雄性的。毛翅目昆虫中,下颚须的节数在有些科中雌、雄个体间差异明显。Faucheux 发现欧向日葵同斑螟 *Homoeosoma nebulella* Hübner 触角上的感受器存在明显的雌雄二型现象<sup>[6]</sup>:雄性鞭节聚集的栅栏状感受器明显多于雌性的,锥形感受器则恰恰相反。Prakash 等也曾报道雄性长须蜚蠊 *Supella longipalpa* Fabricius 下唇须和下颚须上的化感器和味感器明显多于雌性<sup>[7]</sup>。内部器官有时也有雌雄二型现象,根据 Adalberto 等的报道,库蠓 *Culicoides variipennis* (Coquillett) 雌虫的唾腺明显比雄虫的复杂得多(图 1,2)<sup>[9]</sup>。

**1.2.2 胸部器官:**关于昆虫翅及足的雌雄二型现象得报道最多<sup>[10-16,40-41]</sup>。

隐翅甲 *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *diffornis* Smetana 的种本名已经体现雌雄二型现象的特征,其雌性和雄性的前胸背板明显不同<sup>[11]</sup>。Kuhar 等发现叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte 存在色斑型不同的雌雄二型<sup>[12]</sup>。雄虫前翅中域黑色,边缘和端部黄色,而雌虫前翅以黄色为底,上有 3 个黑色纵带。在对蜻蜓化石及现生蜻蜓的研究过程中,可以根据后翅三角室的有无来判断相应的个体是雄性还是雌性。蜉蝣的前足显示出性别差异。玉带凤蝶 *Papilio polytes* L. 雄性后翅上有一列玉带似的白斑,而雌性后翅上的白斑不成一列而且常有红斑。Ábrahám 等曾报道蝶角蛉 *Ptyngidniscus albardanus albardanus* (McLachlan) 的雄性翅暗褐色,而雌虫的翅无色透明,端部具黑斑<sup>[13]</sup>。Minet 报道大蚕蛾雌虫前足第 4 附节末端有一对齿状结构,而雄虫没有<sup>[14]</sup>。

Saigusa 等也曾经记述过舞虻和长足虻的雌雄二型现象<sup>[16]</sup>。作者在研究过程中也发现

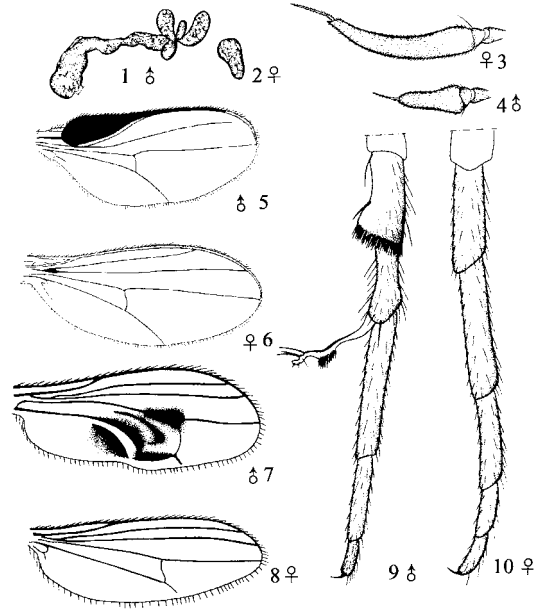


图 1~10 几种长足虻的雌雄二型部位

1,2. 库蠓 *Culicoides* sp. 成虫的唾腺 3,4. 锥长足虻 *Rhaphium* sp. 的触角 5,6. 脉砥长足虻 *Teuchophorus* sp. 的前翅 7,8. 长喙长足虻 *Conchopus poseidonius* Takagi 的前翅 9,10. 短跗长足虻 *Chaetogonopteron* sp. 的后足附节 (1, 2. 仿 Adalberto 等 5,6. 仿 Grootaert 等 3,4,7-10. 原图)

不少长足虻成虫体现明显的雌雄二型现象,主要体现在触角第 3 节、翅及足的雌雄不同形态上,在这些部位上,雄虫往往具有特化的结构。锥长足虻亚科的不少种类(如锥长足虻属 *Rhaphium*)雄性的触角明显长于雌性的(图 3,4)。脉砥长足虻属 *Teuchophorus* 雄性前翅的前缘脉明显加粗膨大,颜色加深,而雌性的相应部位则一般不表现这些特征(图 5,6);长喙长足虻 *Conchopus poseidonius* Takagi 雄虫翅的横脉 *mcu* 周围出现明显的黑斑块(图 7,8)。一些短跗长足虻 *Chaetogonopteron* 雄性个体后足第 2 附节缩短,而且末端伸出形态各异的浅色附肢,而雌性都不具备这些特征(图 9,10)。一些金长足虻 *Chrysosoma* spp. 和异长足虻 *Diaphorus* spp. 等的雄虫也有类似的特化现象:比如足的某一部分宽大、扁平或多毛等。因此,一般情况下雌虫最好不要指定为正模。

**1.2.3 腹部结构:**由于腹部的基本结构相对比较一致,该部位雌雄二型现象的记载较少,但是

关于其附属结构雌雄二型现象的文献较多。Brossut 等报道点刻隐尾蠊 *Cryptocercus punctulatus* Scudder 的雌雄的背腺位置、大小、形态明显不同<sup>[17]</sup>。雌虫的背腺位于腹部第 7 背板的前边缘膜质区,二裂片状,平时由第 6 背板的后缘所覆盖。雄虫的该腺体位于腹部第 8 背板的前边缘,较小,月牙形,平时盖在第 7 背板延伸部分下。

## 2 与雌雄二型相关的生物学习性

昆虫的雌雄二型现象最初指的成虫期虫体结构形态的不同表现,但是随着大家对昆虫世界认识的加深,发现它常常伴随着一些行为或习性的差异,例如蝉等的雄虫能发出响亮的声音,而雌虫没有这种能力。因此,现在人们所说的昆虫雌雄二型现象通常也涵盖其相应的生物学习性的不同。

众所周知,雄蚊只取食花蜜而雌蚊吸血。Adalberto 等在显微镜下观察发现一种库蠊 *Culicoides vanipennis* (Coquillett) 雄虫的每一个唾腺都只有一个简单的梨形体构成,并且在羽化 3 d 后就开始萎缩;而雌虫的唾腺大而复杂,每个腺体都由 1 个主腺和 4 个附腺构成,并且雌虫的唾腺在羽化后继续增长,在需要的时候分泌一种具有抗凝血作用的物质,确实为吸血提供了方便<sup>[9]</sup>。Cumming 也报道雌雄食性明显不同的蚤蝇 *Termitophilomyia zimbabwensis* 和 *Mesopathusa modesta* 的成虫具有不同的口器<sup>[18]</sup>。

Allan 等认为一种黑纹虻 *Tabanus nigrovittatus* 复眼的雌雄二型现象与二者的最敏感光波有关<sup>[19]</sup>,雌虫的敏感光谱较宽,对绿光最敏感(光谱中的紫色到绿色区域)。而雄虫的敏感光谱较窄,最敏感的光波集中于蓝光。

海生型摇蚊 *Pontomyia* sp. 主要分布于西太平洋。雌虫的翅和 3 对足退化而成为蠕虫状,雄虫的翅亦退化但仍能够沿水面滑行<sup>[20]</sup>。Gullan 等曾比较全面的报道介壳虫的雌雄二型现象<sup>[21]</sup>:它不仅体现在虫体结构上,也体现在寿命、取食习性等方面,同时雌、雄还经历不同的发育过程,雌虫一生只经过卵、若虫、成虫的

渐变态过程,雄虫则经过卵、若虫、(前蛹)、伪蛹、成虫的类似于全变态的过程。Eggenberger 等曾证明一种叶甲 *Gastrophysa viridula* 的防御性分泌物中组分的雌雄二型现象<sup>[22]</sup>。

## 3 雌雄二型现象与性选择

关于雌雄二型现象的起源问题,达尔文和华莱士都认为是选择压力在起作用。Ward 曾经讨论昆虫的性选择、自然选择和表现在体长雌雄二型的关系<sup>[23]</sup>。Santos 等也指出在自然选择与性选择之间,由于交配成功率的变化,前者表现为变化的结果而后者是选择过程的体现<sup>[24]</sup>。

### 3.1 性选择的主要表达方式

性选择的表达方式主要包括同种雄性个体间为争取交配权而争斗(性别内的选择)和雌性从可选择的范围中挑选最中意的雄性(性别间的选择)。就雌雄二型现象而言,变异使性选择成为可能,遗传使相应特征在后代中得以巩固,但是性选择已不再是原始的生存斗争。因此在这一竞争中的优胜者应该是在争斗中取胜的雄性个体,或者是对雌性更有吸引力的雄性个体。这方面的例子很多:Fairbairn 等就报道具有雌雄二型现象的大尾螭 *Aquarius renigis* (Say) 雄虫前足粗大,在交配过程中用于抓住及控制雌性,前股节颤动发出高频的波信号用于异性识别,并向处于生殖期的同种其他雄性个体发出警戒信号<sup>[25]</sup>。

### 3.2 雌雄二型现象在交配中的作用

如前所述,就外部特征而言,雌雄二型现象表现在雄性身上的相应结构部位总是表现为一定程度的特化或者复杂化,有作者推测这种现象应该与相应部位在交配过程中的作用相关。在一些无瓣蝇类和雄性个体离眼式的类群中,交配经常与求偶或诱惑性活动相联系。就象果蝇科、长足虻科昆虫一样,雄性通过用一定的姿态或者展示相应的形状来实现<sup>[26]</sup>。Lefebvre 等也曾经指出一些雄性昆虫发达的下颚、触角或其他与触角类似的结构在征服异性的争斗中,可能作为一个标志或武器<sup>[27]</sup>。

### 3.3 昆虫的性选择与雌雄二型现象

Shine 讨论了性选择和雌雄二型现象之间的关系。他指出对大多数昆虫而言,雌性比雄性体格大,但是对一些雄性之间常有武力争斗的类群而言,情况却相反。这一方面体现了雄性之间的争夺,另一方面可能是因为小个体的雌性比较容易被俘获<sup>[28]</sup>。Crean 等认为一种扁蝇 *Coelopa ursinea* 的性选择是雌虫拒绝反应的副反应<sup>[29]</sup>。性别选择的类群中,雄性的交配机会(或成功繁殖的可能性)会因为雌雄二型的程度不同而变化:少数具有最大的装饰物及武器的个体大的雄性常常获得最多的交配机会,在这种情况下,中等个体产生和使用等量的装饰物及武器的能量支出相对于其虫体来说过重,往往收获很小。

Fairbairn 等认为大尾蜻 *Aquarius remigis* (Say) 的雌雄二型现象多归因于性选择。但是,性选择对于塑造和保持雌雄二型所起作用的大小仍有待讨论。不管是理论的还是经验的研究已经表明雌雄二型是自然选择、性选择与基因、个体发育、系统发育等等综合作用的结果<sup>[31]</sup>。

### 4 促成雌雄二型现象的生态因子

昆虫纲中雌雄二型现象非常广泛,然而它的出现与存在必然有其原因。如果说性选择是雌雄二型现象的内因的话,那外因就是生态因子<sup>[32-37]</sup>。

Slatkin 曾经指出:雌、雄个体由于不同的能量需求,不同的社会角色或者繁殖下一代过程中的不同职责,要求不同的微生境和最适条件<sup>[34]</sup>。McLean 在讨论过大尾蜻 *Aquarius remigis* (Say) 的雌雄二型现象时提到<sup>[35]</sup>:雌性比起雄性有额外的能量支出(生殖),她们需要更多的捕食猎物,雌雄二型现象体现为雌性大于雄性,所捕食到的猎物也一般多于雄性。有时生境也促成雌雄二型,Roff 曾报道一种甲虫 *Aglyptinus dimorphicus* 的洞穴种群都是短翅型的,而丛林种群则长翅型和短翅型共存<sup>[36]</sup>。

Mackauer 报道了部分胡蜂雌雄二型主要表

现在个体的大小上,在不同的种或科中表现程度不同。同时其表现程度与寄主的质量有关:如果寄主长势良好,能提供足够的营养,胡蜂的雌雄二型现象明显;相反,最终表现为雌雄二型现象弱化<sup>[37]</sup>。

## 5 雌雄二型现象的进化

### 5.1 选择压与协同进化

达尔文 1874 年曾经指出:自然选择在雌、雄个体在繁殖过程中起到明显不同的作用,选择压力在雌、雄个体上的体现不同。在雄性身上通常发生为交配权而进行的竞争,两性交配的优先选择导致雌雄二型现象,以适应自然选择。但是当自然选择的压力较小,又没有性选择压力的时候,雌雄二型现象相关的基因变化将带给双方最适合的表现型。

Fairbairn 等曾经研究水尾的雌雄二型现象和雌雄异速生长的进化。在雄性个体较雌性大的类群中,雌雄二型现象随着体长的增加而更显著;而在雌性个体大于雄性的类群中,雌雄二型现象随着体长的增加而减弱。这种异速增长的趋势表明:雄性体长的进化趋异度大于雌性体长的进化趋异度<sup>[31]</sup>。

### 5.2 基因的控制

Erickson 曾认为雌雄二型现象的出现是由于关键时期性腺的基因表达,但是关于关键期的具体时段还不甚明确<sup>[38]</sup>。Roff 曾研究昆虫翅的雌雄二型现象的进化,他认为翅的出现可能由单个基因座,2 个等位基因系统或多基因系统控制<sup>[36]</sup>。他通过对 22 个种的生活史特征进行分析表明:短翅型个体繁殖力强,并且比长翅型个体提早繁殖。不管在雌性还是雄性中,飞行系统和生殖系统是相互联系的。在有翅型的个体中,能量分配给生殖和翅肌的维持,而翅肌在羽化时时通常没有充分发育。在短翅型个体中,这些能量在羽化时立即全部供应到生殖器官的发育上。因为,在繁殖和维持翅肌上的能量消耗可能远远大于产生翅。然而要真正飞起来还要等到翅充分发育后,也即使说,要飞起来前需要的能量投入包括翅的产生和翅肌的充分

发育。由于翅的发育比飞行肌的发育时间早,有些群体中所有的个体都有翅,但是由于飞行肌的发育程度不同而呈现多型现象。Roff 等曾认为不同形态的进化基于两性各自不同形态的适应性和雌雄之间的基因关系<sup>[39]</sup>。一般情况下:一种形态是具有翅并且能飞,另一种是有翅但翅不具有飞行功能。对雌虫而言,长翅型与繁殖之间有一定的平衡关系,但是有关雄性的这方面的资料很少。

Lande 曾经指出对雌雄异体的生物来说,雌雄二型现象并不能独立进化,它很大程度上取决于基因在两性特征上的相互作用,雌性(或雄性)的选择往往引起雄性(或雌性)的相关反应<sup>[44]</sup>。但是当自然选择的压力较小,又没有性选择压力的时候,雌雄二型现象有关的基因变化将带给双方最适合的表现型。在雌雄二型现象表达的过程中如果有基因变化的话,两性之间的选择效应并不会阻止他们各自表达最适宜的表现型。

致谢 承蒙比利时皇家博物馆的 P. Grootaert 博士惠赠资料。中国农业大学昆虫学系彩万志教授、王心丽副教授、刘志琦副教授等讨论有关问题,谨此铭谢。

#### 参 考 文 献

- 1 彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦. 普通昆虫学. 北京: 中国农业大学出版社, 2001. 203 ~ 204, 317, 362.
- 2 Tatsuta H., Akimoto S. *Can. J. Zool.*, 1998, **76**: 1 450 ~ 1 455.
- 3 Allsopp P. G. *J. Aust. Entomol. Soc.*, 1990, **29**: 261 ~ 266.
- 4 Emlen D. J. *Evolution*, 1996, **50** (3): 1 219 ~ 1 230.
- 5 Meyer-Rochow V. B., Reid, W. A. *Appl. Entomol. Zool.*, 1994, **29** (3): 439 ~ 442.
- 6 Fauchaux M. J. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 1991, **20** (6): 291 ~ 307.
- 7 Prakash S., Mendki M. J., Rao K. M., Singh K., Singh R. N. *Entomol. J. Insect Morphol. Embryol.*, 1995, **24** (1): 13 ~ 34.
- 8 Okada K., Mori M., Shimazaki K., Chuman T. *Appl. Entomol. Zool.*, 1992, **27** (2): 269 ~ 276.
- 9 Adalberto A. Perez de L., Lloyd J. E., Tabachnick W. J. *J. Med. Ent.*, 1994, **31**(6): 898 ~ 902.
- 10 Henderson G., Rao K. S. *Sociobiology*, 1993, **21**(3): 341 ~ 345.
- 11 Smetana A. *Zool. Stud.*, 1998, **37**(2): 154 ~ 158.
- 12 Kuhar T. P., Youngman R. R. *Environ. Entomol.*, 1995, **24** (6): 1 408 ~ 1 413.
- 13 Ábrahám L., Mészáros Z. *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.*, 2002, **37**(4): 385 ~ 405.
- 14 Minet J. *Ent. Scand.*, 1994, **25** (1): 63 ~ 88.
- 15 Shanbhag S. R., Singh K., Singh R. N. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 1992, **21** (4): 311 ~ 322.
- 16 Saigusa T., Yang D. *Stud. Dipt.*, 2002, **9**: 519 ~ 543.
- 17 Brossut R., Nalepa C. A., Bonnard O. *J. Chem. Ecol.*, 1991, **17** (5): 823 ~ 831.
- 18 Cumming M. S. *J. Zool.*, 1996, **239** (4): 675 ~ 690.
- 19 Allan S. A., Stoffolano J. G., Bennett R. R. *Can. J. Zool.*, 1991, **69**: 369 ~ 374.
- 20 <http://www2.nsysu.edu.tw/MBIO/abstract/93-4.htm>
- 21 Gullan P. J., Kosztarab M. *Annu. Rev. Entomol.*, 1997, **42**: 23 ~ 50.
- 22 Eggenberger F., Heilporn S., Daloz D., Pasteels J. M. *Experientia*, 1994, **50**: 766 ~ 770.
- 23 Ward P. I. *Am. Nat.*, 1988, **131**: 348 ~ 359.
- 24 Santos M., Ruiz A., Barbadilla J. E. *Heredity*, 1988, **61**: 255 ~ 262.
- 25 Fairbairn D. J., Preziosi R. F. *Evolution*, 1996, **50** (4): 1 549 ~ 1 559.
- 26 Downs J. A. *Annu. Rev. Entomol.*, 1969, **14**: 271 ~ 298.
- 27 Lefebvre F., Limousin M., Caubet Y. *Can. J. Zool.*, 2000, **78** (11): 1 987 ~ 1 993.
- 28 Shine R. *Copeia*, 1979, (2): 297 ~ 306.
- 29 Crean C. S., Gilburn A. S. *Anim. Behav.*, 1998, **56**: 1 405 ~ 1 410.
- 30 Simmons L. W. *Anim. Behav.*, 1988, **36**: 372 ~ 379.
- 31 Fairbairn D. J., Preziosi R. F. *Am. Nat.*, 1994, **144**: 101 ~ 118.
- 32 Mousseau T. A., Roff D. A. *Heredity*, 1987, **59**: 181 ~ 197.
- 33 Stoks R. *Ecol. Entomol.*, 2001, **26**: 188 ~ 197.
- 34 Slatkin M. *Evolution*, 1984, **38** (3): 622 ~ 630.
- 35 McLean E. B. *Can. J. Zool.*, 1990, **68** (12): 2 688 ~ 2 691.
- 36 Roff D. A. *Evolution*, 1986, **40** (5): 1 009 ~ 1 020.
- 37 Mackauer M. *Oikos*, 1996, **76**: 265 ~ 272.
- 38 Erickson R. P. *Bio-Essays*, 1997, **19** (11): 1 027 ~ 1 032.
- 39 Roff D. A., Fairbairn D. J. *Evolution*, 1993, **47** (5): 1 572 ~ 1 584.
- 40 True J. R., Liu J. J., Stam L. F. *Evolution*, 1997, **51** (3): 816 ~ 832.
- 41 Kasuya E. *Zool. Sci.*, 1995, **12** (4): 485 ~ 489.
- 42 McAlpine D. K. *Syst. Entomol.*, 1991, **16**: 29 ~ 84.
- 43 Oygur S., Wolfe G. W. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1991, **207**: 97.
- 44 Lande R. *Evolution*, 1980, **34** (2): 292 ~ 305.