前沿与综述

昆虫变态发育类型与调控机制*

洪 芳** 宋 赫 安春菊*

（中国农业大学农学与生物技术学院，北京 100193）

摘 要 昆虫变态发育使得昆虫成为地球上种类最多、分布最广的动物种群。它特指末龄幼虫化蛹，或者蛹向成虫的转变过程。根据变态剧烈程度，可将昆虫变态发育简单分为增节变态、表变态、原变态、不完全变态及全变态 5 种类型。此外，昆虫变态发育是一个极其复杂的生物学过程，受到激素、基因、营养等多种因素的精密调控。本文简要介绍了昆虫变态发育的类型和分子调控机理方面的研究进展。

关键词 昆虫变态，变态类型，调控机制，激素

Introduction to insect metamorphosis

HONG Fang** SONG He AN Chun-Ju***

(College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract Metamorphosis has allowed insects to become the most diverse and widely distributed land organisms. Metamorphosis is the biological process through which insect larvae develop into pupae and pupae develop into adults. It is divided into five types on the basis of the degree of morphological change that takes place, these types are; anamorphosis, epimorphosis, prometamorphosis, and incomplete and complete metamorphosis. Metamorphosis in insects is a complicated process that is accurately regulated by various factors, such as hormones, genes and nutrients. This review provides a brief description of the types of insect metamorphosis and their molecular regulatory mechanisms.

Key words insect metamorphosis, metamorphosis type, regulation mechanism, hormone

昆虫是地球上种类最多的动物类群，现已发现并命名的昆虫有 100 万种以上，约占整个动物界已知种的 2/3。昆虫分布极为广泛，几乎遍布地球上的每个角落，有翅昆虫的出现更是将昆虫的足迹延伸到了空中。昆虫的这些特点与其多种多样的变态发育类型密切相关。昆虫的变态特性是长时间与自然环境协同进化的结果，最终演化出了我们现在所看见的绚丽多姿、精彩纷呈的昆虫世界。本文主要就昆虫变态发育的类型和调控机理做一简单介绍。

1 什么是昆虫变态？

昆虫的一生有长有短，少则一日，多则数年，但无一例外都要经历一个孵化、发育、死亡的过程。昆虫在其生命周期中的不同发育时期表现出不同的形态、结构、功能和生活习性的变化被称为变态（Metamorphosis）。需要注意的是昆虫的变态和另外一个生理现象——蜕皮（Ecdysis）不同。变态一般指末龄幼虫化蛹，或者蛹向成虫的转变过程（周树堂等，2012b）。而蜕皮特指昆虫幼虫或成虫阶段发生的脱皮现象，中间无虫态转变。变态发育对于昆虫来说，具有十分重要的意义。因为昆虫往往通过变态发育到成虫才获得飞翔和生殖的能力，从而使昆虫扩大了生活范围，增强了对环境的适应能力。对昆虫变态发育的研究，不仅有助于了解昆虫本身复杂的生理变

* 资助项目 Supported projects：“973”计划项目（2012CB114101）

**第一作者 First author，E-mail：hong@cau.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：anchunju@cau.edu.cn

收稿日期 Received：2015-08-28，接受日期 Accepted：2015-09-23

化过程，也有助于理解包括人在内的高等动物的器官发生和胚胎发育，因此一直是科学研究的前沿和热点。

2 昆虫变态类型

提到昆虫变态，人们最为熟知的就是毛毛虫化蛹之后破茧成蝶的现象。这只是变态发育类型中比较剧烈的一种，事实上千姿百态的昆虫界远不止这一种变态类型。根据变态的不同程度，可将昆虫变态分为增节变态（Anamorphosis）、表变态（Epimorphosis）、原变态（Prometamorphosis）、不完全变态（Incomplete metamorphosis）及全变态（Complete metamorphosis）5 种类型（陈世骧，1962；彩万志等，2011；周树堂等，2012b）。其中不完全变态又包括半变态（Hemimetamorphosis）、渐变态（Paurometamorphosis）和过渐变态（Hyperpaurometamorphosis）3 种类型。下面将对每一种变态类型的主要特点进行简单描述。

增节变态是最原始的昆虫变态类型，其主要特点是昆虫从幼期发育至成虫期的过程中只是腹部体节数逐渐增加，其余均保持不变（彩万志等，2011）。目前只在低等无翅的原尾目昆虫中观察到这种变态类型。中国原尾目昆虫是著名昆虫学家杨集昆先生于 1956 年在陕西省华山最先发现的，打破了“中国无原尾虫”的结论，震动了整个昆虫学界（周尧和杨集昆，1964）。

表变态的特点是从卵孵化出的幼虫与成虫形态基本相同，只是在生长发育过程中个体增大、性器官逐渐成熟，并且成虫期会继续蜕皮（杨红珍，2008）。因为整个变态发育过程中昆虫的生物学特性没有变化，所以有时又被称为无变态。无翅昆虫中除了原尾目昆虫外，弹尾目、双尾目、石蛃目、缨尾目昆虫都采用了这种变态方式（彩万志等，2011）。例如蛀食书籍字画的书虫（也称为衣鱼或蠹）一生可经历大约 8 次蜕皮，但是幼虫和成虫生活习性完全相同，一直躲在温湿黑暗的地方以书籍或丝绸为食。

原变态是有翅昆虫最原始的变态类型，仅见于素有“朝生暮死”之称的蜉蝣目昆虫。其主要特点是从幼虫转变为成虫需经过一个短暂的亚成虫阶段，亚成虫外形与成虫相似，已达到性成熟也具备了飞翔的能力，但是体色较浅，多呈静止状态。亚成虫再经过一次蜕皮就会变成成虫（杨红珍，2008）。

以上 3 种变态类型是较为少见的变态方式，而以下不全变态和全变态两种类型则是现存昆虫中较为普遍的变态方式（贾凤龙和张群玲，1999）。大体来说，不全变态昆虫的发育只经历卵、幼虫、成虫三个阶段，翅在幼体的体外发育；而全变态昆虫的一生则经历卵、幼虫、蛹、成虫四个阶段，翅在幼虫的体内发育。

不全变态又可细分为半变态、渐变态和过渐变态三个亚型。半变态昆虫的幼虫（常称为稚虫）水生，成虫陆生。稚虫与成虫在体型、取食器官、呼吸器官、运动器官等方面都有所不同，稚虫适于水中生活的一些构造在发育成成虫后就完全消失了（许再福，2009）。例如蜻蜓的稚虫（俗称水蚕）潜伏在溪池水库的泥底或残枝败叶下，靠腹部内的直肠鳃来呼吸。但到末龄稚虫时，就不能在水中呼吸了，且胸部出现明显的翅芽。最终胸部膨胀、腹部变细变为蜻蜓成虫，在陆地和水面上自由飞翔。渐变态昆虫的幼虫与成虫在形态和生活习性等方面都相似，但幼虫（常称为若虫）与成虫相比，翅发育不完全，生殖器官也不成熟。典型代表昆虫包括蝗虫、螳螂、蟑螂、蚜虫、蝉等（彩万志等，2011）。如图 1 所示，东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* 一生不同时期外观都比较相似。刚由卵孵化出的若虫还没有翅，能够跳跃，叫做“跳蝻”。然后逐渐长大，当受到外骨骼的限制不能再长大时，就蜕皮脱掉原来的外骨胳。这样蜕皮 5 次后，就变成了能飞的蝗虫成虫。整个过程中除了个体变大以外，若虫与成虫的形态结构和生活习性方面都基本相似。过渐变态的过程比渐变态更为复杂，其特点是幼虫（常称为若虫）与成虫均为陆生，形态相似，但末龄若虫变为成虫前要经历一个不食且基本不动的时期，有些类似全变态昆虫的蛹期，故有时又称为伪蛹（许再福，2009）。但是过渐变态只能被当作是不完全变态向全变态演化的过渡，并不能算作是全变态，因为过渐变态昆虫的

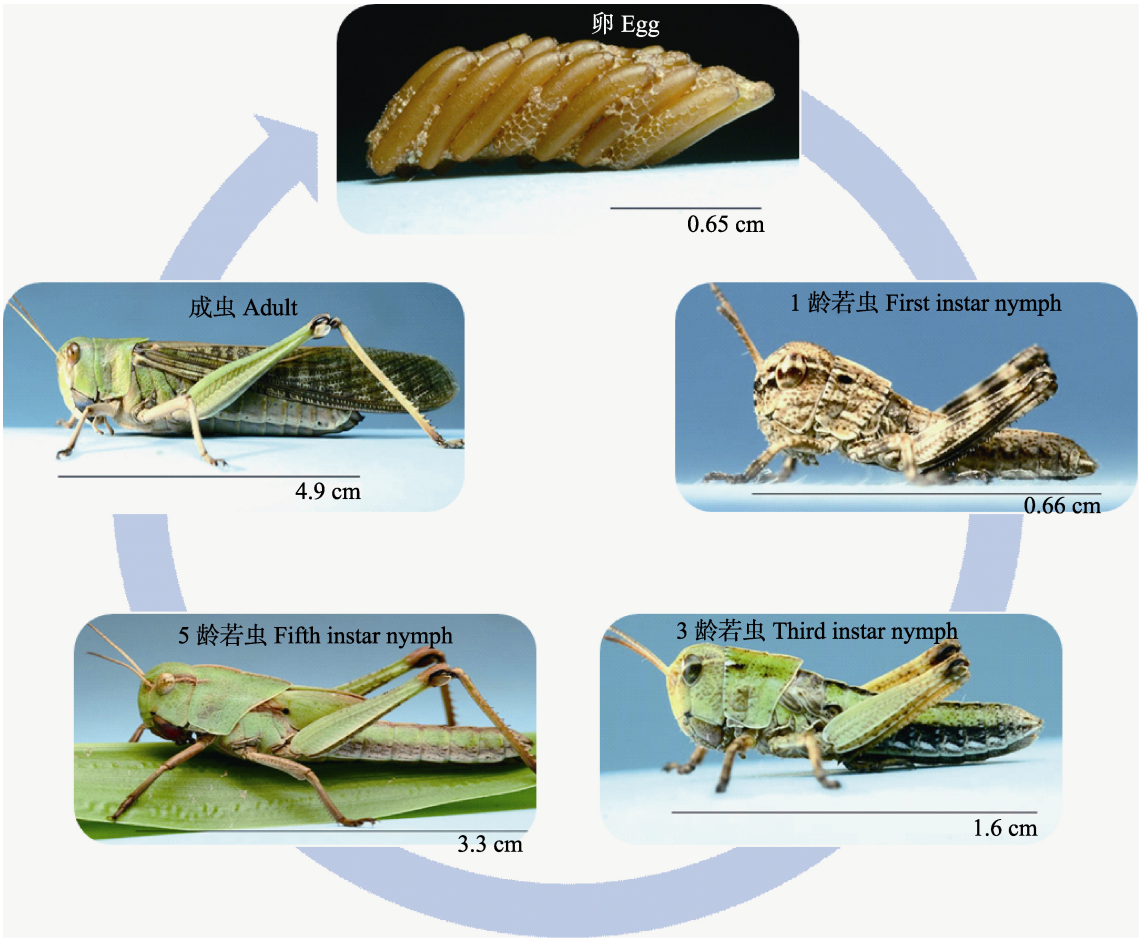

图 1　不完全变态昆虫的生活史简图（以东亚飞蝗为例，图片来自中国农业大学张龙教授）

Fig. 1　Sketch of life history of insects with incomplete metamorphosis (*Locusta migratoria manilensis* was taken for example. The photos were from Professor Zhang Long China Agriculture University)

若虫翅着生在体外，肉眼可见，而全变态昆虫的幼虫翅芽在体内发育，表面是看不见的。这一变态类型常见于蓟马、粉虱和雄性蚧壳虫等。

全变态类型是进化最完全的变态类型，也是人们最为熟悉的一种变态类型，85%以上的昆虫都是全变态昆虫（彩万志等，2011）。全变态昆虫的幼虫在外形、器官、习性等方面都与成虫有很大的差别，尤其是幼虫期无可见翅而成虫期有姿态曼妙的翅。全变态昆虫特有的蛹期是幼虫转变为有飞翔和交配能力的成虫的过渡虫态，虽然表面看起来静止不动，实则里面正进行着剧烈的变化，为即将羽化为成虫进行着各种组织器官的分化（许再福， 2009）。如图 2 所示，黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus*（俗称帝王蝶）从卵里孵化出来以后就大量取食植物并定期蜕皮。当成长到某一时期就会停止取食，转而寻找一个合适的地方吐丝并固定身体成为蛹。帝王蝶的蛹是头下尾上地悬掉着，附肢和翅紧贴在蛹体内部不能活动。但是蛹内其实正急剧地进行着幼虫组织解离和成虫组织发生，直至成虫发育成熟从蛹中羽化而出。待翅完全舒展开后，就变成美丽的蝴蝶，成为自然界中“会飞的花朵”了。此外，全变态类型中还有一个更为复杂特殊的类型——复变态，这类昆虫不仅幼虫和成虫之间存在明显差异，而且幼虫各龄期之间的生活方式和身体形态都不尽相同。可入药的芫菁是复变态类型的典型代表。芫菁仅幼虫就有 3 种截然不同的形式，幼龄初期为行动活泼的步甲型幼虫，四处搜寻蝗卵寄生；进入蝗卵后则变为行动迟缓的蛴螬型幼虫；然后又进入土中变为体壁坚硬的伪蛹型幼

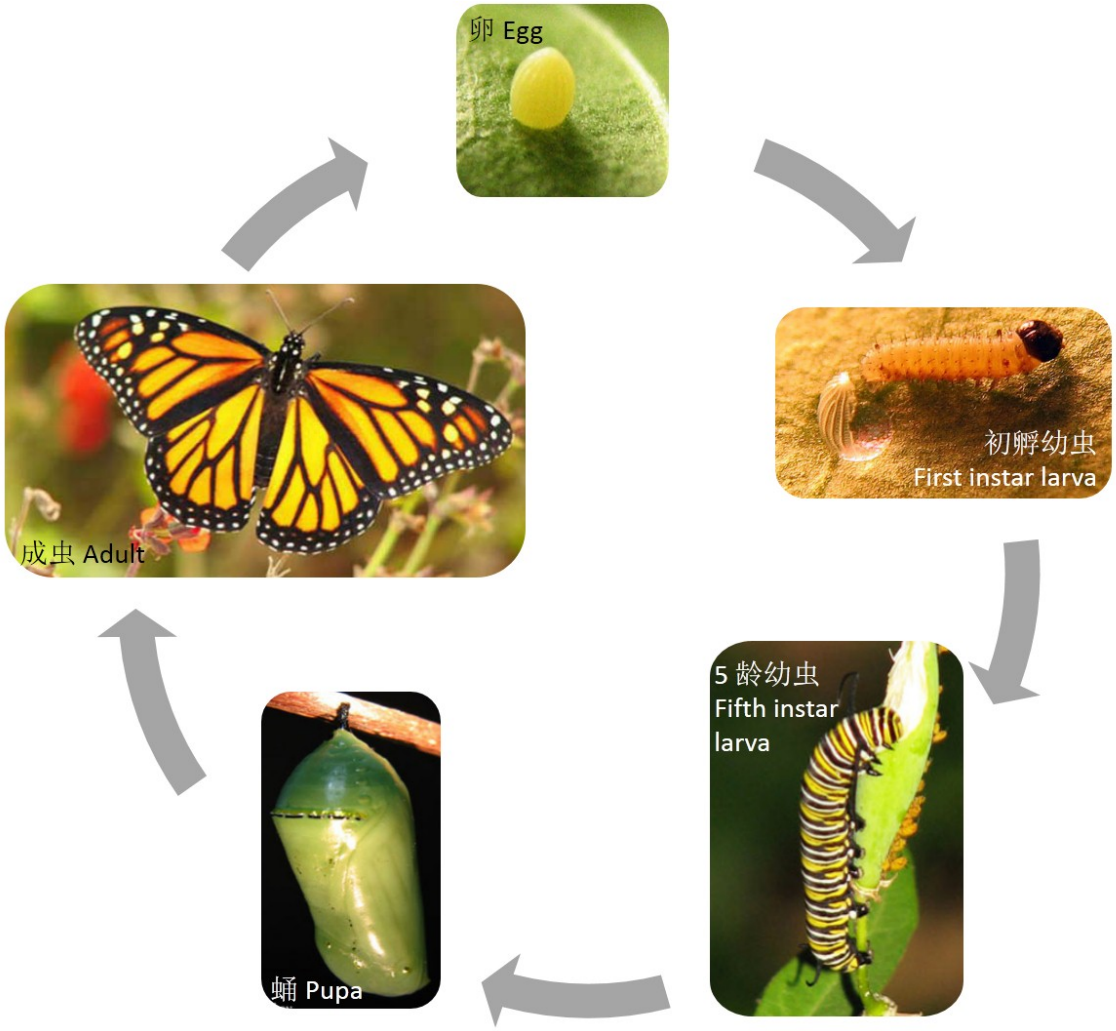

图 2　完全变态昆虫的生活史简图（以黑脉金斑蝶为例，图片来自弗罗里达大学的 **Andrei Sourakov** 博士）

Fig. 2　Sketch of life history of insects with complete metamorphosis (*Danaus plexippus* was taken for example. The photos were from Dr. Andrei Sourakov, Florida Museum of Natural History)

虫；最后化蛹并羽化为成虫（彩万志等，2011）。

以上只是针对昆虫每一种变态类型的主要特点作了简单的描述，其实昆虫世界家族庞大，种类繁多，具体到某一种变态类型，也会因为不同种昆虫而在细节上表现出区别，这也正是昆虫变态类型的复杂和迷人之处。

3　昆虫变态的分子水平调控机理

如上所述，昆虫的变态类型多种多样，但无一例外都经历着旧器官的消亡和新器官的重建，蕴含着非常复杂的生物学过程。人们在感叹其神奇的同时，也一直试图探索其中的奥妙。随着现代生物学的快速发展，昆虫变态发育的内部调控机理正逐渐被揭示。越来越多的证据表明，昆虫变态受到多种激素、基因、营养和能量等的共同调控。调控昆虫变态最主要的激素包括促前胸腺激素（Prothoracicotropic hormone，PTTH）、蜕皮激素（Ecdysone）和保幼激素（Juvenile hormone，JH）（Truman and Riddiford，1999；Dubrovsky, 2005；Jindra *et al.*，2013）。促前胸腺激素的主要作用是启动蜕皮激素的合成及分泌（李毅平和龚和，1998）；蜕皮激素诱导昆虫的蜕皮和变态（Truman and Riddiford，2002）；保幼激素则阻止蜕皮激素引起的变态，使幼虫蜕皮后仍维持幼虫状态（Truman and Riddiford，2007；Jindra *et al*，2013；）。保幼激素和蜕皮

激素作用于昆虫的许多生理过程，例如变态、生殖、食物消化等等（Wyatt and Davey，1996；Liu *et al.*，2009）。其中对于昆虫变态发育的调控，是由保幼激素和蜕皮激素相互协同完成的（赵小凡，2010；Jindra *et al.*，2013）。如图 3 所示，当昆虫体内保幼激素水平较高时，昆虫只会从上一个龄期的幼虫向下一个龄期的幼虫发育，而不会进入下一个虫态；只有体内保幼激素水平下降同时蜕皮激素水平增高的情况下，才会出现全变态昆虫的幼虫发育为蛹，或者不全变态昆虫的幼虫发育为成虫（Truman and Riddiford，1999）。

保幼激素和蜕皮激素的作用如此重要，在昆虫体内的含量轻微改变就能引起巨大的变化，所以它们的合成必然要受到精密的调节。保幼激素

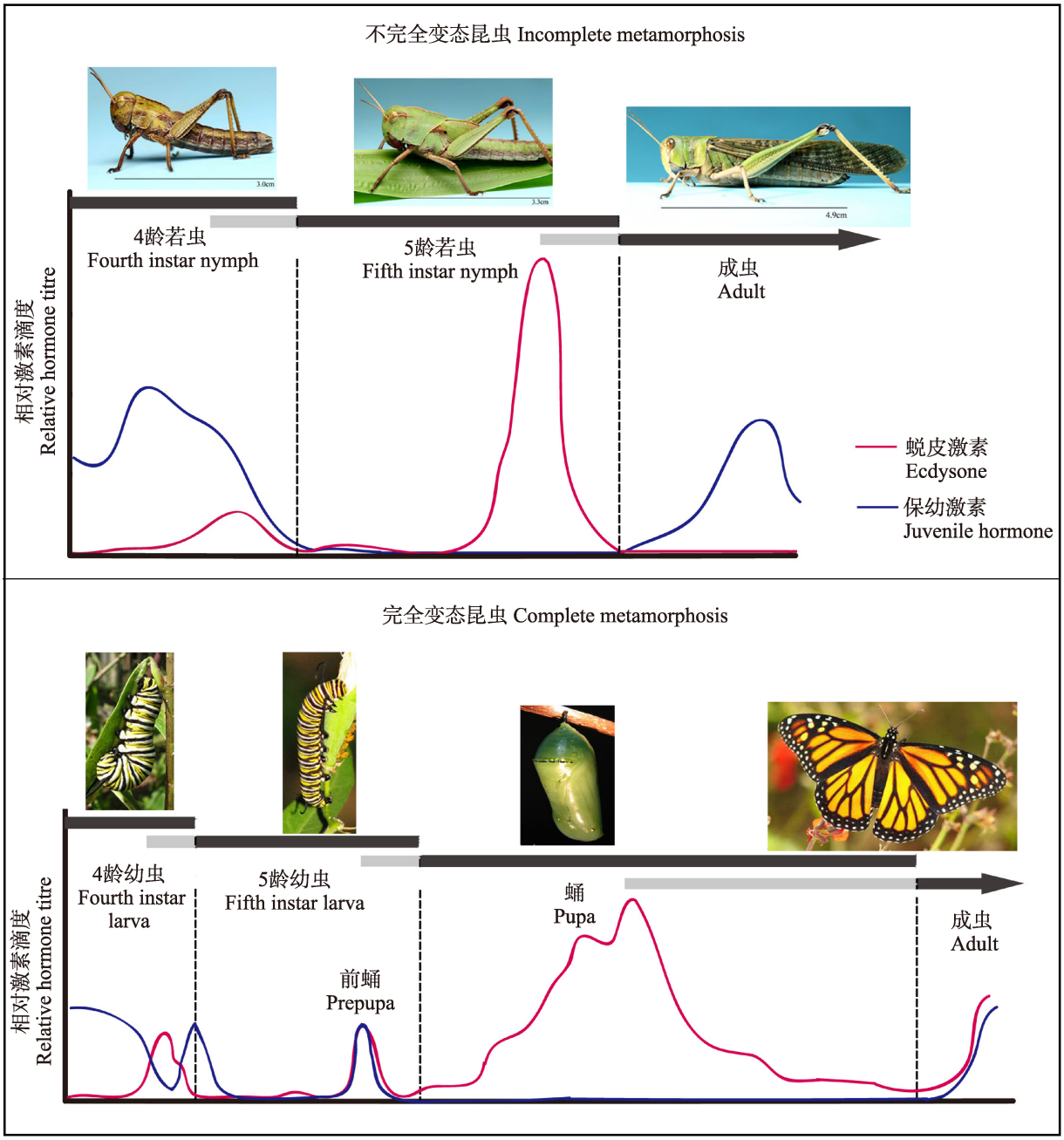

图 3　保幼激素和蜕皮激素在昆虫变态前后的滴度变化（引自 Truman and Riddiford，1999，并稍作改动）

Fig. 3　Titer change of juvenile hormone and ecdysone before and after insect metamorphosis (incited from Truman and Riddiford, 1999, with some changes)

在昆虫脑后的咽侧体中合成，再释放到血淋巴，然后通过其结合蛋白运输到靶组织发挥作用（Truman and Riddiford，2007）。而蜕皮激素受促前胸腺激素调控在昆虫前胸腺中合成，同样分泌到血淋巴中并经血液运送到各个靶组织（Gilbert *et al*，2002）。保幼激素和蜕皮激素到达靶组织后不能独自发挥作用，需要和各自特异的受体结合。这些位于细胞核内的受体携带着激素与应答基因上游的激素反应元件结合，从而启动或关闭靶标基因的表达。鉴定保幼激素和蜕皮激素的细胞核受体及功能是研究昆虫变态分子机制的重点之一。目前，蜕皮激素的受体被公认为是一个由非共价键连接起来的蜕皮激素受体（Ecdysone receptor，EcR）和超气门蛋白（Ultraspiracle，USP）组成的异源二聚体（EcR/USP）（Riddiford *et al*，2000；李康等，2011）。大量研究表明 Met（Methoprene-tolerant）是保幼激素的核受体，但是保幼激素是否还存在除 Met 以外的其它受体尚需进一步的研究证明（Wilson and Ashok，1998；Riddiford，2012）。保幼激素与 Met 蛋白结合后再与 Taiman 结合形成复合物，调控靶基因如 *Krüppel homolog 1*（*kr-h1*）的表达，进而引起下游基因如 *broad* 等基因的表达，而 *broad* 编码的蛋白是启动昆虫变态的关键转录因子（Zhou and Riddiford，2002）。这样，保幼激素和蜕皮激素通过各自特异的受体和信号通路调控着昆虫的变态发育。另一方面，它们也能通过一些共同的转录因子或激活因子等互作。例如，共激活因子 Taiman 与 Met 结合形成的异源二聚体是保幼激素的功能受体，同时 Taiman 也与 EcR/USP 结合构成蜕皮激素功能受体的复合体。最终根据昆虫体内保幼激素和蜕皮激素的综合滴度，决定昆虫是进行变态还是仅仅只是发生蜕皮现象（周树堂等，2012a）。

保幼激素和蜕皮激素相互协同作用，调控着昆虫一生从幼虫到成虫的变态发育。而仅就幼虫期的蜕皮活动本身而言，还受着羽化激素（Eclosion hormone，EH）和蜕皮触发激素（Ecdysis-triggering hormone，ETH）的调控。许可等（2001）在蜕皮前期，血淋巴中的蜕皮激素促进气门腺 Inka 细胞合成蜕皮触发激素，但同时也抑制蜕皮触发激素的分泌。只有血淋巴中的蜕皮激素滴度下降，脑神经分泌细胞产生的羽化激素开始促进蜕皮触发激素的分泌。因此，蜕皮激素对蜕皮触发激素具有双重调控作用。分泌出的蜕皮触发激素最终与神经细胞产生的蜕皮触发激素受体结合，产生一些可调节肌肉收缩的神经肽。这些神经肽再通过控制身体各部分的蠕动最终启动昆虫的蜕皮行为（郭恩恩等，2008）。蜕皮后期，鞣化激素（Bursicon）促进新生表皮的硬化和褐化，最终完成整个蜕皮过程。

此外，昆虫变态发育还受到 microRNA，营养和能量以及相关基因级联表达过程的调控（Lucas and Raikhel，2013；曾保娟和冯启理，2014）。无论是幼虫的蜕皮期还是幼虫-蛹或蛹-成虫的变态期，昆虫均暂时停止取食，不能从外界环境获得营养。所以昆虫必须动用体内的营养和能量来维持本身的生存，并实现变态过程中必须的形态结构变化和重建。因此，营养和能量供应也会调控昆虫的变态发育。但是，目前这方面的研究还较少，存在着许多未知的问题。

4 研究昆虫变态的意义及应用

昆虫能成为地球上种类最多、个体数量最大、生活方式最多样、生存策略最奇特的一大类生物，是多种原因共同作用的结果，而昆虫复杂多变的变态类型无疑也是一个重要原因。有翅昆虫的出现至少有 4 亿年以上的历史，无翅昆虫甚至更早，而人类出现不过 100 多万年，对昆虫变态及各类型进化的研究可为我们在系统演化等方面的研究提供很多材料和模型。其次，全变态昆虫的一生中，幼虫旧的组织器官需要退化消失，成虫新的组织器官需要重建形成，在该过程中什么信号引起了凋亡，又是什么因素触发了生长和分化？深入了解该过程涉及的分子机理可以为研究高等动物干细胞分化和组织器官的形成方面提供线索。另外，根据昆虫化蛹时“不吃少动”的特点，结合昆虫变态发育的调控机理，已经发展出一些控制害虫的新方法。例如，将蜕皮激素和保幼激素及其类似物作为生长调节剂

类杀虫剂来防治害虫。相较于传统杀虫剂而言，这种杀虫剂生物活性更高、选择性更强，对人畜更安全、残毒更小。

尽管目前对昆虫变态发育的类型和调控机制有了深入的研究，但是尚有很多问题缺乏定论。例如变态发育类型方面，原变态类、不全变态类与完全变态类昆虫之间是如何进化的？它们又分别起源哪种变态方式？这些都有待于进一步研究。此外，对调控昆虫变态发育分子机制的解读方面也存在很多谜团。例如，Met 是否的确是保幼激素的受体？如果是，是否存在其他的保幼激素受体？保幼激素与蜕皮激素在昆虫变态发育过程中是如何受到精确调节的？除了激素外，包括 microRNA 在内的其他因素又是如何与激素一起协同调节昆虫变态发育的过程？总之，对昆虫变态发育的研究，不仅具有重要的科学意义，还具有重要的应用意义。随着人类对其更深入的探索，更多关于昆虫变态发育的未知领域将会被认识，所获得的知识也将更好地为人类服务。

致谢：文中东亚飞蝗各虫态的图片由中国农业大学张龙教授无偿提供，黑脉金斑蝶生活史的图片由弗洛里达大学 Florida Museum of Natural History 的 Andrei Sourakov 博士友情提供。所有图片未经允许不可转载。感谢中山大学的徐卫华教授在文章写作和修改过程中提供的宝贵建议。

参考文献 (References)

Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, Liang GW, Song DL, 2011. General Entomology. Beijing: China Agricultural University Press. 225–236. [彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦, 2011. 普通昆虫学. 北京: 中国农业大学出版社. 225–236.]

Chen SX, 1962. Types of insect metamorphosis and a new system of insect classification. *Acta Entomologica Sinica*. 11(1): 1–15. [陈世骧, 1962. 昆虫的变态类型与分类体系. 昆虫学报. 11(1): 1–15.]

Dubrovsky EB, 2005. Hormonal cross talk in insect development. *Trends in Endocrinology & Metabolism*, 16(1): 6–11.

Gilbert LI, Rybczynski R, Warren JT, 2002. Control and biochemical nature of the ecdysteroidogenic pathway. *Annual Review of Entomology*, 47: 883–916.

Guo EE, Li S, Cao Y, 2008. The hormonal regulation network of insect molting. *Science of Sericulture*. 34(2): 370–374. [郭恩恩, 李胜, 曹阳, 2008. 昆虫蜕皮的激素调控网络. 蚕业科学, 34(2): 370–374.]

Jia FL, Zhang QL, 1999. Insect metamorphosis and evolution. *Entomological Knowledge,* 36 (6): 363–370. [贾凤龙, 张群玲, 1999. 昆虫的变态与进化. 昆虫知识, 36(6): 363–370.]

Jindra M, Palli SR, Riddiford LM, 2013. The juvenile hormone signaling pathway in insect development. *Annual review of entomology*, 58: 181–204.

Li K, Li S, Cao Y, 2011. Transcriptional regulation by 20-hydroxyecydsone and its nuclear receptor EcR-USP. *Acta Entomologica Sinica*, 54(8): 933–937. [李康, 李胜, 曹阳, 2011. 蜕皮激素与其受体 EcR-USP 的转录调控机制. 昆虫学报, 54(8): 933–937.]

Li YP, Gong H, 1998. Progress in insect prothoracico tropic hormone. *Chemistry Life.* 18(2): 30–33. [李毅平, 龚和, 1998. 昆虫促前胸腺激素研究进展. 生命的化学. 18(02): 30–33.]

Liu Y, Liu HH, Liu SM, Wang S, Jiang RJ, Li S, 2009. Hormonal and nutritional regulation of insect fat body development and function. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology,* 71(1): 16–30.

Lucas K, Raikhel AS, 2013. Insect microRNAs: biogenesis, expression profiling and biological functions. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(1): 24–38.

Riddiford LM, 2012. How does juvenile hormone control insect metamorphosis and reproduction? *General and Comparative Endocrinology*, 179(3): 477–484.

Riddiford LM, Cherbas P, Truman JW, 2000. Ecdysone receptors and their biological actions. *Vitamins & Hormones*, 60: 1–73.

Truman JW, Riddiford LM, 1999. The origins of insect metamorphosis. *Nature*, 401(6752): 447–452.

Truman JW, Riddiford LM, 2002. Endocrine insights into the evolution of metamorphosis in insects. *Annual Review of Entomology*, 47: 467–500.

Truman JW, Riddiford LM, 2007. The morphostatic actions of juvenile hormone. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 37(8): 761–770.

Wilson TG, Ashok M, 1998. Insecticide resistance resulting from an absence of target-site gene product. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(24): 14040–14044.

Wyatt GR, Davey KG, 1996. Cellular and molecular actions of juvenile hormone. II. Roles of juvenile hormone in adult insects. *Advances in Insect Physiology*, 26: 1.

Xu K, Tang M, Shen LH, Xu WH, 2001. Advances of physiology

and biochemistry in insect molting behavior. *Acta Entomologica Sinica*, 44(2): 244–251. [许可, 唐明, 沈璐辉, 徐卫华, 2001. 昆虫蜕皮行为的生理生化和分子生物学研究进展. 昆虫学报, 44(2): 244–251.]

Xu ZF, 2009. General Entomology. Beijing: Science Press. 176–181. [许再福, 2009. 普通昆虫学. 北京: 科学出版社. 176–181.]

Yang HZ, 2008. Insect Paradise. Beijing: China Forestry Publishing House. 6–7. [杨红珍, 2008. 昆虫乐园. 北京: 中国林业出版社. 6–7.]

Zeng BJ, Feng QL, 2014. Study of insect metamorphosis. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(2): 317–328. [曾保娟, 冯启理, 2014. 昆虫的变态发育研究. 应用昆虫学报, 51(2): 317–328.]

Zhao XF, 2010. Progress in insect molting hormone signaling transduction pathways. *Chinese Bulletin of Life Sciences,* 22(12): 1208–1214. [赵小凡, 2010. 昆虫蜕皮激素信号转导途径研究进展. 生命科学, 22(12): 1208–1214.]

Zhou ST, Guo W, Song JS, 2012. Molecular mechanisms of juvenile hormone action. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(5): 1087–1094. [周树堂, 郭伟, 宋佳晟, 2012a. 保幼激素的分子作用机制研究. 应用昆虫学报, 49(5): 1087–1094.]

Zhou ST, Guo W, Song JS, 2012. Hormonal and gene regulation of insect metamorphosis. *Bulletin of Biology,* 47(9): 1–6. [周树堂, 郭伟, 宋佳晟, 2012b. 昆虫变态的激素与基因调控. 生物学通报, 47(9): 1–6.]

Zhou XF, Riddiford LM, 2002. Broad specifies pupal development and mediates the 'status quo' action of juvenile hormone on the pupal-adult transformation in *Drosophila* and *Manduca*. *Development*, 129(9): 2259–2269.

Zhou Y, Yang JK, 1964. Studies on protura. *Acta Entomologica Sinica,* 13(2): 249–277. [周尧, 杨集昆, 1964. 原尾目昆虫的研究. 昆虫学报, 13(2): 249–277.]

****

封面介绍

枸杞木虱 *Poratrioza sinica* Yang *et* Li 若虫

枸杞木虱隶属于半翅目 Hemiptera 木虱科 Psyllidae，是危害枸杞的重要害虫，以成虫、若虫刺吸叶片组织，吸食汁液导致致叶片枯黄、树势衰弱、果实发育不良、品质下降。枸杞木虱初孵若虫黄色，背上具大型褐斑 2 对，具红色眼点，体缘具白缨毛。

（姜春燕　中国科学院动物研究所）