

虎斑蝶实验种群生物学特征研究*

陈 祯^{1,2**} 曹 永² 周元清³ 周成理^{2***} 陈晓鸣² 石 雷²

(1. 玉溪师范学院资源环境学院, 玉溪 653100; 2. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 昆明 650000;

3. 玉溪师范学院污染控制与生态修复研究中心, 玉溪 653100)

摘 要 【目的】记述了云南元江虎斑蝶 *Danaus genutia* (Cramer) 种群的全虫期形态特征、幼期发育历期、在云南昆明温室中的代生活史和生殖力、寄主范围、成虫及幼虫的行为习性, 为该高观赏价值蝶种的规模化养殖提供依据。【方法】通过在气候箱内单虫饲养观察个体发育史, 建立温室实验种群收集种群生活史资料, 结合实验种群和野生个体观察了解幼虫和成虫习性; 根据成虫对多种植物的同时选择产卵、成虫对单种植物的顺序选择产卵及幼虫取食和发育情况判定幼虫寄主植物。【结果】在 25℃ 恒温条件下, 虎斑蝶从卵到成虫羽化历时 22~27 d; 在温室自然变温条件下 (16.5~36.4℃), 雌成虫从卵发育至产卵需 35~40 d; 成虫雌雄性比为 1:1.26, 单雌平均产卵量为 64.84 粒; 虎斑蝶元江种群的唯一确认寄主为鹅绒藤属的两种植物, 青羊参 *Cynanchum otophyllum* 和峨眉牛皮消 *C. giraldii*。【结论】虎斑蝶元江种群中存在明显的体表色斑多态性, 这种警戒色多态性可能是地理种群间基因交流的结果, 也可能是种群内的稳定多态性, 有待进一步研究; 除了萝藦科鹅绒藤属的 2 种植物, 其他多种被文献报道为虎斑蝶寄主的植物被证明非元江虎斑蝶种群的寄主植物。

关键词 虎斑蝶, 幼期形态, 寄主范围, 习性, 警戒色多态性

Biological characteristics of an experimental population of the common tiger butterfly, *Danaus genutia* (Lepidoptera: Nymphalidae)

CHEN Zhen^{1,2**} CAO Yong² ZHOU Yuan-Qing³ ZHOU Cheng-Li^{2***}
CHEN Xiao-Ming² SHI Lei²

(1. College of Resource and Environment, Yuxi Normal University, Yuxi 653100, China; 2. Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650000, China; 3. College of Resources and Environment, Yuxi Normal University, Yuxi 653100, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the morphological characteristics, developmental duration, generation time, fecundity, and behavioral features, of immature stages and adults of *Danaus genutia* (Cramer), collected from Yuanjiang county, Yunnan province. Some potential host plants reported in the literature were also investigated. 【Methods】Life-cycle stages and duration of each stage were observed by rearing eggs, larvae and pupae individually in a climatic chamber. An experimental green-house population was founded to collect life history data. The behavior of larvae and adults were observed in both the green house and the field. Simultaneous choice, and sequential no-choice, experiments to determine adult oviposition and larval food preferences were conducted to identify likely host plants. 【Results】At 25℃, the period from egg to adult eclosion was 22-27 days, whereas that from egg to oviposition was 35-40 days. The sex ratio of the experimental population was 1:1.26 and the average fecundity was 64.84 eggs per female. Two plant species in the genus *Cynanchum* (Asclepiadaceae); *Cynanchum otophyllum* and *C. giraldii*, were confirmed to be host plants of local *Danaus genutia* populations. 【Conclusion】There are obvious morphological differences among the larvae of different geographic populations of *D. genutia*, polymorphism in larval color and pattern, and local host-plant specificity. Two species of

*资助项目 Supported projects: 林业公益性行业科研专项经费项目 (201504305); 中国林业科学研究院资源昆虫研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (8-001)

**第一作者 First author, E-mail: cz@yxnu.net

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: buttzhou@163.com

收稿日期 Received: 2016-12-21, 接受日期 Accepted: 2017-01-13

Cynanchum were confirmed to be host plants of the local *D. genutia* population but there was no evidence that the other nine previously reported host plants are, in fact, host plants of this species.

Key words the common tiger butterfly, immature stage, host plant, behavioral characteristics, aposematic colour polymorphism

在世界各地, 栖息地破坏和大量使用化学杀虫剂造成野生蝴蝶种群急剧下降 (Bonebrake *et al.*, 2010)。在我国, 大量野生蝴蝶遭到采摘, 用以满足国内迅猛发展的蝴蝶生态观赏、蝴蝶放飞及工艺品制作等行业对蝴蝶日益增加的需求, 近年来已成为野生蝴蝶种群续存的另一大威胁。开展人工养殖是满足国内蝴蝶观赏和工艺品市场对蝴蝶原料需求的首要途径, 可逐渐减少直至最终停止对野外蝴蝶的捕捉。此外, 释放人工繁育个体也是恢复濒危野生种群的有效手段之一 (Crone *et al.*, 2007)。

虎斑蝶 *Danaus genutia* Cramer, 又名粗脉棕斑蝶、黑脉棕斑蝶、拟阿檀蝶、虎纹青斑蝶和青红条红斑蝶等, 蛱蝶科 Nymphalidae 斑蝶亚科 Danainae 斑蝶属 *Danaus*。国内分布于我国河南、四川、云南、西藏、江西、浙江、福建、广东、广西、台湾和海南等地, 国外分布于中南半岛、西太平洋诸岛和澳大利亚 (周尧, 1998)。成虫体型中大型, 访花, 翅膀正面色彩鲜艳, 飞行缓慢, 姿态优美, 是生态观赏、喜庆放飞和工艺制作三用的优良蝶种, 对经济和园林植物无危害记录。该种蝴蝶在国内蝴蝶观赏园及庆典蝴蝶放飞中被广泛和大量利用, 但其主要生物学特征, 在国内尚未见有报道。在国外, Atluri 等 (2010) 报道了印度 Visakhapatnam 地区虎斑蝶的幼期形态、幼期发育历期及幼虫取食寄主植物 *Pergularia daemia* 后的生长发育情况, Meyer (1995) 简略描述了澳大利亚虎斑蝶 *D. genutia alexis* 的 1 龄、5 龄幼虫及蛹的形态、幼虫期和蛹期在自然条件下的发育历期, 并首次确认其在澳洲的寄主植物为萝藦科 Asclepiadaceae 的 *Sarcostemma esculentum*。Bhuyan 等 (1999) 研究了虎斑蝶成虫对 4 种蜜源植物的选择性。已有记载的虎斑蝶寄主植物包括萝藦科牛奶菜属 *Marsdenia*、娃儿藤属 *Tylophora*、鹅绒藤属 (牛

皮消属) *Cynanchum*、匙羹藤属 *Gymnema*、大花藤属 *Raphistemma*、马利筋属 *Asclepias*、牛角瓜属 *Calotropis*、萝藦属 *Metaplexis*、天星藤属 *Graphistemma*、夜来香属 *Telosma*、*Sarcostemma* 和 *Pergularia* 等属中的许多植物, 以及夹竹桃科的 *Pergularia daemia* 等 (Meyer, 1995; Igarashi and Fukuda, 2000; Robinson *et al.*, 2001; 陈晓鸣等, 2008; Atluri *et al.*, 2010)。为了开展虎斑蝶的规模化人工繁育及元江野生虎斑蝶种群保育, 本文作者于 2009 年至 2015 年间, 对元江虎斑蝶的主要生物生态学特征进行了较为系统的持续研究。本文报道其幼期形态、寄主范围、幼虫和成虫主要习性等。

1 材料与方法

1.1 观察地点

主要观察地点位于云南省昆明市中国林业科学研究院资源昆虫研究所。该所院内建有一个长宽高各约 24.5 m、12 m 和 7 m 的阳光板温室。温室内的大部分区域用于栽植蝴蝶寄主植物和蜜源植物, 在温室一侧的树荫下, 以尼龙防虫网搭建有一个长宽高各约 8.0 m、4.0 m 和 3.5 m 的小网室用于虎斑蝶成虫产卵 (后称“产卵网室”)。

1.2 实验材料

2008—2009 年, 分别自云南玉溪市、西双版纳傣族自治州、楚雄彝族自治州及四川峨眉山等地采集萝藦科青羊参 *Cynanchum otophyllum*、峨眉牛皮消 *Cynanchum giraldii*、牛角瓜 *Calotropis gigantea*、马利筋 *Asclepias curassavica*、云南娃儿藤 *Tylophora yunnanensis*、萝藦 *Metaplexis japonica*、夜来香 *Telosma cordata*、南山藤 *Dregea volubilis* 和古钩藤 *Cryptolepis buchananii*, 夹竹桃科夹竹桃 *Nerium indicum* 和同心结 *Parsonia laevigata* 等植物的种子或枝条, 育苗成活后栽植

于温室大棚内。

2009 年 5 月 12 日—28 日, 自云南元江县采集野生虎斑蝶雌雄成虫, 释放于产卵网室内, 提供开花期的盆栽马利筋 *Asclepias curassavica* 和马缨丹 *Lantana camara* 供成虫访花, 并辅以 10% 的槐花蜂糖 (云南白塔蜂业有限公司) 水溶液喂养成虫, 提供青羊参盆栽植株接卵。

1.3 个体发育史观察

2009 年 7 月, 采集同一天内新产的卵 100 粒, 单粒放置于有盖塑料杯 (59 cm × 43 cm × 42.5 cm, 杯盖上有直径约 1 mm 的小穿孔) 内, 置宾得 (Binder) KBWF720 可编程植物生长箱内保育。培养箱温度设置为 (25 ± 0.5) °C, 湿度设置为 70% ± 1.5%, 光周期设定为 L : D=16 : 8。幼虫孵化后采摘适熟青羊参枝叶单虫饲养。幼虫 1~3 龄期每 2 日更换食料, 4~5 龄期每天更换食料。老熟幼虫化蛹在食料枝干或杯盖下方, 蛹在养虫杯内羽化。每日 9:00 和 21:00 两次观察记载卵孵化、幼虫脱皮和成虫羽化情况。收集保存 1~4 龄期头壳各 30 个, 干燥保存新羽化雌雄成虫。在 Leica MZ16A 实体显微镜下测量 50 粒卵的直径和高度, 测量 1~4 龄幼虫脱落头壳的宽度。以电子数显卡尺 (桂林广陆数字测控股份有限公司) 测量各龄幼虫的龄初体长、龄末体长、5 龄期头壳宽度及成虫前翅长度。

1.4 温室实验种群生活史参数观测

2010 年 7 月 21 日至 7 月 24 日, 从产卵网室内采集新产卵共 500 粒, 分为 10 组, 在温室内变温条件下置直径约 4.5 cm、高度约 8.2 cm 的塑料瓶内保育, 每瓶 50 粒。记载每日孵化幼虫数, 检查卵未孵化的原因。幼虫孵化后在长宽高各约 17.5 cm、12.0 cm 和 10.0 cm 的塑料保鲜盒内, 以 10 头/盒密度、人工采集青羊参叶片群体饲养, 老熟幼虫在饲养盒内化蛹。每日检查幼虫存活数、龄期分布和化蛹数, 检查幼虫和蛹的死亡原因。待蛹壳硬化后将新化蛹收集起来, 集中到简易网箱内保育。记载逐日羽化数, 检查未羽化原因。成虫羽化后以油性记号笔编号标记,

释放到产卵网室内喂养。记载成虫交配日期、开始产卵日期、结束产卵日期及雌成虫死亡日期, 统计每日产卵量。以 i100-ETH 温湿度记录仪 (玉环智拓仪器科技有限公司) 记录温室内的温湿度变化。

1.5 寄主范围试验

1.5.1 多种植物同时选择产卵试验 2010 年 5 月 12—17 日, 将青羊参、峨眉牛皮消、牛角瓜、马利筋、云南娃儿藤、萝藦、夜来香、南山藤、古钩藤、夹竹桃和同心结 11 种植物的盆栽植株各 3 株, 分别放置在产卵网室的中央和边缘, 每列植株中每种植物各 1 株, 观察 3 个产卵日内雌成虫的选择产卵情况。在温度设置为 25°C (相对湿度 70% 和 L : D=16 : 8) 的宾得植物生长箱内, 在长宽高各约 17.5 cm、12.0 cm 和 10.0 cm 的塑料保鲜盒内, 以 10 头/盒密度、分别采摘 11 种植物的枝叶群体饲养初孵幼虫各 60 头, 以幼虫成活率和蛹体长度作为寄主优劣的指标。

1.5.2 单种植物顺序产卵试验 2010 年 9 月 10 日—10 月 15 日, 分别将上述 11 种植物的盆栽植株放入产卵网室内, 每次试验放入 1 种植物, 分别在产卵网室的中央和两侧中部各放置 1 株, 记录雌成虫在 2 个产卵日中在供试植物上的产卵情况。幼虫取食试验方法同 1.5.1。

1.6 幼虫和成虫习性观察

观察培养箱内饲养和实验大棚内寄主植株上放养幼虫的行为习性; 不同天气条件下, 在产卵网室内及云南元江县澧江镇野外生境中观察成虫停息、飞行、取食、求偶和产卵等行为特征。

2 结果与分析

2.1 个体发育史

2.1.1 各虫期形态

卵 子弹形, 顶端较为平坦。初产时乳白色、有光泽 (图 1 : A)。卵壳柔嫩易破, 表面有纵向脊纹。直径 0.72~0.86 mm, 平均 (0.79 ± 0.03) mm ($n = 50$), 高 1.04~1.33 mm, 平均 (1.16 ± 0.06) mm ($n = 50$)。在胚胎发育中期, 卵上侧面

出现少量灰色小斑点,这些斑点逐渐增多、扩大,至临近孵化时,卵上侧面变为深灰色。未受精的卵颜色不发生变化,渐渐干瘪而死。

幼虫 5 龄。初孵化时头部黑色,疏生黑色细毛;胸腹部灰白色至无色,半透明状,疏生黑色细毛(图 1:B)。取食卵壳后虫体迅速伸长,食叶后胸腹部变青绿色(图 1:C)。龄中体表渐变为绿褐色或黄褐色,胸腹部背面和侧面有灰白色和浅黄色斑纹,及灰白色环纹,疏生毛瘤,每个毛瘤上生 1 根黑褐色刚毛(图 1:D)。2T、2A 和 8A(T:胸节;A:腹节,下同)亚背线各有 1 对微小的紫色锥形突起,2T~8A 近中部外背区有 1 浅黄色椭圆形斑(有时在 2A 和 8A 上退化)。各体节背区和亚背区在两侧气门线之间有灰白色横带纹或斑点列,但各斑点的形状和位置在个体间存在很大变化,常见的斑纹分布为:各节间褶上有白色环纹,下端达气门线上缘;2T~8A 前缘和后缘背线上有 1 椭圆形或不规则的浅青灰色或乳白色斑,在前缘斑外侧亚背线上和气门上缘各有 1 椭圆形或短条形的白斑,这两个斑常相接,在 8A 上多退化;在背线后缘斑外侧背侧线上,有 1 条形斑,在其下方,足上线上,有 1 形状不规则的白色斑,在各腹节上尤为显著。在该列色斑的上方,常与后缘背侧斑及节间褶白色纹下端相接。在足上线白色斑之间,靠近各体节前部,有 1 黄色单齿或双齿状的浅黄色斑。9A~10A 背面和侧面大部白色,臀板黑色。前胸背板乳白色,内背区 1 黑褐色斑,上生 2 毛瘤。1T 气门圆形,浅褐色。胸足黑色,基膜下端外侧有时有 1 白色斑。臀板三角形,黑褐色。各腹气门圆形,浅褐色,8A 气门较大。腹足外侧紫褐色,基膜下端外侧有时见 1 白色环状纹。龄末体表变为紫褐色,头壳向前下方突出,第一胸节膨胀。龄初体长 (2.67 ± 0.33) mm ($n = 30$),龄末体长 (4.24 ± 0.27) mm ($n = 30$)。头壳近半球形,宽 (0.53 ± 0.01) mm ($n = 30$)。

2 龄幼虫头部及胸腹部黑色或黑褐色,具醒目的黄色和白色斑纹,2T、2A 及 8A 中部背侧的瘤突伸长为深褐色至黑色肉刺,以 2T 上的最长,8A 上的最粗大(图 1:E)。颅侧区黑色,

每侧有 2 条平行的灰白色弧线,上方弧线自颅中沟外侧(通常远离冠缝)向侧下伸至颊区下缘;另一条自蜕裂线分枝点上方紧靠冠缝发出,向头部外侧和侧下延伸至颊区第 4 单眼前、触角的上方。胸腹部斑纹的分布与 1 龄末期相似,但 2T~8A 近中部外背区的浅黄色椭圆形斑转变为亮黄色。两侧背区和亚背区气门线之间,有灰白色横条纹、不相连的白色线段或斑点,斑纹的形状和位置多变化,常见的有:2T~8A 各节背线前端有椭圆形或方形灰白色斑,背线后端常有 1 较小的、与节间褶白色环相接的白色斑点,在背线前后白色斑的背侧各有 1 个条形白色斑,在 8A 上常只在气门上方有 1 个。在 2A~7A 气门线上方,紧靠气门的后上方,各有 1 短条形或方形白色斑。在这列白斑与背侧白斑之间,还有 1 列较小的白色斑点,通常在各体节的前缘背侧白斑下。从前胸到 9A,紧靠气门线下方,有 1 列浅黄色斑,在 1T~7A 上是 2 个,分别位于体节的前后缘,在腹部各节的后缘常呈“√”形,在前缘呈齿状,各斑下缘常为白色。在 8A 和 9A 上常只有 1 个。1A~9A 腹侧线前端各 1 灰白色斑,各胸足、腹足基膜外侧有 1 白色斑点。前胸背面和侧面白色,前胸盾白色斑与气门下线黄色斑的上端相接,后缘背线旁 1 黑色或黑褐色短条斑。前胸气门近圆形,周围黑色。胸足黑色,基膜紫褐色。臀板三角形,黑色或紫褐色,无臀栉。腹气门近圆形或椭圆形,黑色。腹足基节外侧有 1 黑色弧线纹。龄末体表和肉刺转变为褐色。头壳宽 (0.83 ± 0.03) mm ($n = 30$),龄初体长 (5.06 ± 0.59) mm ($n = 30$),龄末体长 (7.36 ± 0.70) mm ($n = 30$)。

3 龄幼虫体表斑纹与 2 龄期相似,主要区别在于:头顶弧线紧靠颅中沟发出,加上第 2 弧线,在头部出现 2 个半环纹(图 1:F)。角基膜浅黄色,触角黑褐色。胸腹部背面和侧面黑色,腹面紫黑色;2T、2A 和 8A 背侧锥突伸长为 1 对黑色或紫黑色肉刺,以 2T 上的最长。1A~9A 腹侧线前端各 1 灰白色斑,各胸足、腹足基膜外侧有 1 白色斑点。龄初体长 (7.72 ± 0.57) mm ($n = 30$),龄末体长 (9.84 ± 0.74) mm ($n = 30$),头

壳宽 (1.27 ± 0.05) mm ($n = 30$)。

4 龄体表特征与 3 龄期相似 (图 1 : G)。龄初体长 (10.98 ± 0.81) mm ($n = 30$), 龄末体长 (15.85 ± 3.04) mm ($n = 30$), 头壳宽约 (2.01 ± 0.07) mm ($n = 30$)。

5 龄体表底色及斑纹图式与 4 龄相似 (图 1 : H, I)。2T 肉刺端部微弯, 平均 (8.82 ± 0.70) mm ($n = 30$), 停息时常匍匐伸向头前方; 2T 和 2A 刺基部红色, 8A 刺基部暗红色, 端部黑色, 2T 和 2A 刺有时在上部一处或多处有残缺, 容易断

裂。前胸气门椭圆形, 黑色; 腹面翻缩腺乳白色, 可喷出绿色液体。胸足黑色, 腹气门椭圆形、黑色。龄初体长 (18.54 ± 0.51) mm ($n = 30$), 龄末体长 (32.15 ± 2.65) mm ($n = 30$), 头壳宽 (2.98 ± 0.15) mm ($n = 30$)。老熟幼虫色调变浅。临近化蛹前虫体显著缩短, 中后胸膨胀, 侧区两齿状斑半透明状; 背侧肉刺基部变暗橙色。进入前蛹期后水浸状、半透明 (图 1 : J)。

在实验幼虫中, 有少数个体呈现不同程度白化、黑化和褐化特征 (图 1 : K~M)。白化型个





图 1 虎斑蝶不同发育期形态图

Fig. 1 Morphological characteristics of different development stage of *Danaus genutia*

A. 初产卵 A newly-oviposited egg ; B. 初孵 1 龄幼虫 A newly-hatched 1st instar larva ; C. 初食卵壳和叶片后的 1 龄幼虫 The 1st instar larva newly-fed egg-shell and host plant ; D. 孵化后第 2 天的 1 龄幼虫 The 1st instar larva of 2 days post hatch ; E. 2 龄幼虫 The 2nd instar larva ; F. 3 龄幼虫 The 3rd instar larva ; G. 4 龄幼虫 The 4th instar larva ; H. 普通型 5 龄幼虫背部形态 The dorsal morphological characteristics of 5th instar larva ; I. 普通型 5 龄幼虫侧部形态 The lateral morphological characteristics of 5th instar larva ; J. 进入前蛹期的老熟幼虫 A stretched larva ; K. 白化型 5 龄幼虫 The 5th instar larva of white type ; L. 黑化型 5 龄幼虫 The 5th instar larva of melanism type ; M. 褐化型 5 龄幼虫 The 5th instar larva of browning type ; N. 绿色型蛹侧腹形态 The lateral morphological characteristics of green colored pupa ; O. 绿色型蛹正腹形态 The dorsal morphological characteristics of green colored pupa ; P. 紫色型蛹侧腹形态 The lateral morphological characteristics of purple colored pupa ; Q. 紫色型蛹正腹形态 The dorsal morphological characteristics of purple colored pupa ; R. 雌成虫正面照 A front of female adult of *Danaus genutia* ; S. 雌成虫反面照 A reverse side of female adult of *Danaus genutia* ; T. 雄成虫正面照 A front of male adult of *Danaus genutia* ; U. 雄成虫反面照 A reverse side of male adult of *Danaus genutia* ; V. 越冬成虫夜间群集习性 The clustering habit of over-wintering adults of *Danaus genutia*.

体背面(包括肉刺)白色, 仅见背中线两侧的绿色斑; 黑化型个体则背区白色斑纹退化或消失, 外背区椭圆形黄色斑较小, 亚背区纯黑, 下亚背区无白色斑点。初步观察表明, 这些体表特征差异明显的幼虫均能正常化蛹和羽化, 且不同类型幼虫化的蛹及羽化出的成虫, 亦无显著的形态异常。

随着龄期的增加, 幼虫的体长和头壳宽均呈指数增长, 幼虫龄末体长与龄期的回归方程为 $y = 2.5766e^{0.4819x}$, $R^2 = 0.9813$ (图 2); 幼虫头壳宽度与龄期的回归方程为 $y = 0.3465e^{0.4338x}$, $R^2 = 0.9995$ (图 3)。拟合效果均十分理想, 相关性极显著。

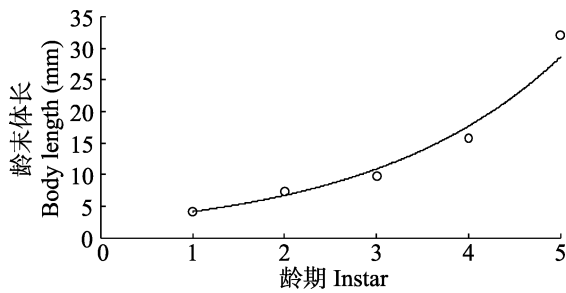


图 2 虎斑蝶幼虫龄末体长与龄期的回归曲线

Fig. 2 Regression curve of different instar of *Danaus genutia* larvae corresponding body length

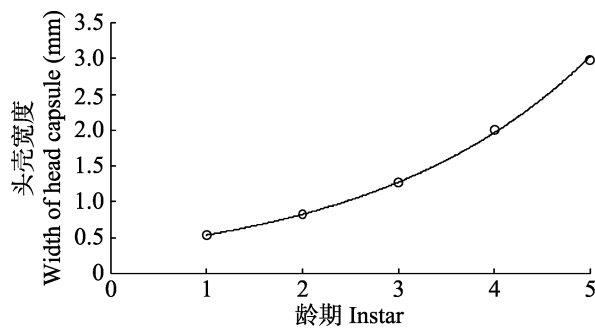


图 3 虎斑蝶幼虫各龄头壳宽度与龄期的回归曲线

Fig. 3 Regression curve of different instar of *Danaus genutia* larvae corresponding width of head capsule

蛹 悬蛹, 蛹体近圆柱形, 长 (20.01 ± 0.99) mm ($n = 30$), 胸宽 (7.46 ± 0.50) mm ($n = 30$), 腹宽 (10.41 ± 0.49) mm ($n = 30$), 高 (9.97 ± 0.41) mm ($n = 30$), 体表光滑。中胸背面隆起, 1A 背面深度凹陷; 腹部膨大, 3A 背面隆起呈脊

状, 后端急剧缩小。蛹各体节均不能活动。具绿色与紫色两型, 在植物叶片下化蛹时多为绿色型, 而在开阔明亮杂物下化蛹时多为紫色型。绿色型体表黄绿色, 除金色斑点和臀棘附近黑斑外, 并无杂色 (图 1: N, O); 紫色型淡紫色, 半透明状、有光泽 (图 1: P, Q)。

初化时蛹壳半透明。两复眼前方各有 1 暗黄色突点, 中胸翅函基部黄色; 2T~2A 内背区各有 1 黄色斑, 呈三角形、四边形或不规则, 3A~8A 背侧各有 1 暗黄色长椭圆形斑, 4A~9A 气门线下各有 1 淡黄色短条形斑, 3A 背面隆线后缘乳白色, 前缘基部青色, 上端黑色。蛹壳完全硬化后, 绿色型蛹的体表变为浅绿色, 腹面翅函和胸部背面均不再透明。复眼前方、中胸背侧前翅基部及中胸背面的暗黄色斑点转变为亮黄色。在复眼斑的后方约 1 mm 处, 部分个体有 1 很小的金色斑, 其他个体中退化。中胸腹面靠近前翅前缘中部有 1 金色斑点; 3A 背面, 在两侧气门下线之间, 沿隆起脊线有 1~4 个小点突为一组构成一彩色带纹, 带纹后缘银色, 前上缘黑色, 基部体表浅青色。9A 腹中线两侧各有 1 黑色斑, 不与第 10A 腹面的“v”形黑纹相接, 后者与黑色臀棘的黑色基部相连。

发育后期, 蛹腹面翅函处首先变软, 翅函外半部乳白色。成虫中足爪首先变黑, 在外颞叶端内侧和前足爪部位也出现黑色纹, 此时翅函整体为乳黄色, 蛹壳斑纹和颜色没有任何显著变化。稍后, 中足和前足部位变为浅黄褐色, 成虫胸部和 1A 背面渐变浅褐色。然后, 在腹面前翅函后上方出现 1 大型褐色斑, 但此时触角和外颞叶并未发生显著变化。临近羽化, 蛹体变黑褐色, 内部成虫与蛹壳渐渐分离, 蛹壳透明, 翅函上的白色斑纹和翅脉清晰可见。

成虫 翅正面棕褐色, 沿翅脉两侧密布黑色鳞, 使翅脉显得粗大 (图 1: R~U)。前翅前缘、顶区、外缘及后缘黑色, 亚顶区并列有 5 个大型白色斑, 外缘和亚外缘还有若干小白点, 数量在个体间存在差异; 后翅外缘和亚缘区黑化, 有白点 2 列。雄蝶在后翅中室下方 Cu_2 脉中部有 1 个

耳状性标。虫体头部黑色，触角棒状、黑色；胸部黑色，腹面密布白色斑点；腹部细长、棕色。雌成虫前翅长 (42.64 ± 1.56) mm ($n = 30$)，雄成虫前翅长 (45.03 ± 2.05) mm ($n = 30$)；元江野外雌成虫前翅长 (43.17 ± 2.14) mm ($n = 30$)，雄成虫前翅长 (43.62 ± 3.07) mm ($n = 30$)，雌雄成虫前翅长度差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.1.2 幼期发育历期 在 25°C 恒温条件下，虎斑蝶卵发育历期 4~6 d，平均 (4.25 ± 0.53) d

($n = 100$)；1 龄历期 2~5 d，平均 (2.38 ± 0.73) d ($n = 79$)；2 龄历期 1~3 d，平均 (1.74 ± 0.54) d ($n = 68$)，3 龄历期 1~3 d，平均 (2.07 ± 0.41) d ($n = 59$)，4 龄历期 1~3 d，平均 (2.00 ± 0.62) d ($n = 53$)；5 龄历期 2~5 d，平均 (3.70 ± 0.71) d ($n = 50$)；幼虫全期历时 10~14 d (含前蛹期 1 d)，平均 (11.83 ± 0.88) d ($n = 50$)；蛹历期 7~10 d，平均 (8.33 ± 0.79) d ($n = 46$)。从卵到成虫羽化历时 22~27 d，平均 (24.17 ± 1.34) d ($n = 43$) (表 1)。

表 1 虎斑蝶幼期各虫态在 25°C 恒温条件下的发育历期

Table 1 Developmental durations of immature stages for *Danaus genutia* at 25°C

发育历期 Developmental durations (d)									
卵 Egg	幼虫 Larvae						蛹 Pupa	卵到成虫 Egg to adult eclosion	
	1 龄 1st instar	2 龄 2nd instar	3 龄 3rd instar	4 龄 4th instar	5 龄 5th instar	幼虫历期 Whole larval stage			
范围 Range	4-6	2-5	1-3	1-3	1-3	2-5	10-14	7-10	22-27
Mean±SD	4.25±0.53 (100)	2.38±0.73 (79)	1.74±0.54 (68)	2.07±0.41 (59)	2.00±0.62 (53)	3.70±0.71 (50)	11.83±0.88 (50)	8.33±0.79 (46)	24.17±1.34 (43)

括号内数字为成活个体数，供试虫卵 100 粒。

Numbers in parentheses indicate numbers of individuals surviving in each stage, with 100 eggs for the experiment.

2.2 温室实验种群参数

在温室自然变温 (温度范围: $16.5 \sim 36.4^{\circ}\text{C}$ ，平均温度: $(22.4 \pm 3.1)^{\circ}\text{C}$ ；湿度范围: $44.2\% \sim 88.3\%\text{RH}$ ，平均湿度: $77.3\% \pm 5.7\%\text{RH}$) 条件下，卵孵化率 74.36%，1~3 龄幼虫成活率 64.43%，4~5 龄幼虫成活率 82.05%，蛹成活率 91.86%。雌成虫从卵发育至产卵需 35~40 d，其中卵期 5~6 d，幼虫期 19~23 d，蛹期 15~18 d，产卵前期 10~14 d，雌成虫寿命 29~40 d。羽化雌成虫 80 头，其中正常个体 71 头；羽化雄成虫数 101 头，其中正常个体 89 头。成虫雌雄性比为 1:1.26。雌成虫开始产卵日期为 8 月 18 日，产卵结束日期为 9 月 16 日，产卵期持续 30 d。总产卵量 5 187 粒，单雌平均产卵量为 64.84 粒/雌。卵死亡原因主要是未受精，其次是胚胎在发育中死亡；幼虫的死亡原因主要是疾病；蛹死亡常是由蛹壳充分硬化前受到机械挤压，致使蛹变形，进而死亡或羽化出畸形成虫。

2.3 寄主范围

在多种植物同时选择产卵试验中，在 3 个产卵日内，产卵网室内雌成虫总共产下 632 粒卵，其中 289 粒产于青羊参上，338 粒产于峨眉牛皮消上，另在云南娃儿藤产下 2 粒、马利筋上产下 3 粒。牛角瓜、萝藦、夜来香、南山藤、古钩藤、夹竹桃和同心结 7 种植物上均无卵 (表 2)。

幼虫取食青羊参和峨眉牛皮消均能完成生长发育，但不取食其余 9 种植物 (表 2)。以青羊参饲养幼虫，1~3 龄期存活率为 73.33%，4~5 龄期存活率为 88.64%；以峨眉牛皮消为幼虫食料时，1~3 龄期及 4~5 龄期存活率分别为 66.67% 和 82.50%。取食两种植物的幼虫发育成的蛹在体长上无显著差异 ($P > 0.05$)。

在单种植物顺序产卵试验中，在 2 个产卵日中，雌成虫在青羊参上产下 126 粒卵，在峨眉牛皮消上产下 88 粒卵，在云南娃儿藤、马利筋、牛角瓜、萝藦、夜来香、南山藤、古钩藤、夹竹

表 2 虎斑蝶雌成虫产卵及幼虫取食对不同植物的选择性（多种植物同时选择产卵试验，2010 年 5 月 12—17 日）
Table 2 Host selection of *Danaus genutia* adult oviposition and larva feeding
(the multiple plants simultaneous choice experiment)

	产卵量（粒） Number of eggs laid	幼虫成活率 Larva survival (%)		蛹体平均长度 Mean length of pupae (mm)
		1~3 龄 1st-3rd instar	4~5 龄 4th-5th instar	
青羊参 <i>C. otophyllum</i>	289	73.33 (44)	88.64 (39)	18.91 ± 0.92 (39)
峨眉牛皮消 <i>C. giraldii</i>	338	66.67 (40)	82.50 (33)	19.01 ± 0.94 (33)
马利筋 <i>A. curassavica</i>	3	0	—	—
云南娃儿藤 <i>T. yunnanensis</i>	2	0	—	—
牛角瓜 <i>C. gigantea</i>	0	0	—	—
萝藦 <i>M. japonica</i>	0	0	—	—
夜来香 <i>T. cordata</i>	0	0	—	—
南山藤 <i>D. volubilis</i>	0	0	—	—
古钩藤 <i>C. buchananii</i>	0	0	—	—
夹竹桃 <i>N. indicum</i>	0	0	—	—
同心结 <i>P. laevigata</i>	0	0	—	—

括号内数字为成活个体数，各种植物的供试幼虫数均为 60 头初孵化幼虫。表 3 同。
Numbers in parentheses indicate numbers of individuals surviving in each stage, with 60 initial hatchlings for each plant. The same as Table 3.

桃和同心结 9 种植物上均无卵（表 3）。幼虫取食青羊参和峨眉牛皮消均能完成生长发育，但不取食其余 9 种植物（表 3）。以青羊参饲养幼虫，1~3 龄期存活率为 68.33%，4~5 龄期存活率为 78.05%；以峨眉牛皮消为幼虫食料时，1~3 龄期及 4~5 龄期存活率分别为 75.00%和 86.67%。取食两种植物的幼虫发育成的蛹在体长上无显著差异（ $P>0.05$ ）。

表 3 虎斑蝶雌成虫产卵及幼虫取食对不同植物的选择性（单种植物顺序产卵试验，2010 年 9 月 10 日—10 月 15 日）
Table 3 Host selection of *Danaus genutia* adult oviposition and larva feeding (the sequential no choice experiment)

	产卵量（粒） Number of eggs laid	幼虫成活率 Larva survival (%)		蛹体平均长度 Mean length of pupae (mm)
		1~3 龄 1st-3rd instar	4~5 龄 4th-5th instar	
青羊参 <i>C. otophyllum</i>	126	68.33 (41)	78.05 (32)	18.81 ± 0.93 (32)
峨眉牛皮消 <i>C. giraldii</i>	88	75.00 (45)	86.67 (39)	18.49 ± 0.92 (39)
马利筋 <i>A. curassavica</i>	0	0	—	—
云南娃儿藤 <i>T. yunnanensis</i>	0	0	—	—
牛角瓜 <i>C. gigantea</i>	0	0	—	—
萝藦 <i>M. japonica</i>	0	0	—	—
夜来香 <i>T. cordata</i>	0	0	—	—
南山藤 <i>D. volubilis</i>	0	0	—	—
古钩藤 <i>C. buchananii</i>	0	0	—	—
夹竹桃 <i>N. indicum</i>	0	0	—	—
同心结 <i>P. laevigata</i>	0	0	—	—

2.4 主要习性

2.4.1 幼虫取食和化蛹 初孵化幼虫大多取食卵壳, 仅余下卵壳底面与寄主叶片接触的部分。1~2 龄幼虫常仅取食叶肉, 余下叶脉, 3~5 龄幼虫则将叶肉叶脉一起取食。在食料缺乏或虫口密度较大时, 幼虫常咬食尚未充分硬化的新化蛹壳, 但幼虫之间并不会相残。

在寄主植株上, 各龄幼虫均停息在叶片的下方。在气候箱内单虫饲养中, 幼虫有时也离开叶片而停息到养虫杯壁上或杯盖下方。1~5 龄幼虫均具假死习性, 尤以 5 龄期最为明显, 遭到惊扰后即蜷缩为首尾相连的环状。在野外及温室内半自然条件下, 老熟幼虫一般化蛹在寄主叶片下方, 偶尔也转移至临近杂物下方化蛹, 但化蛹场所一般都较为开阔明亮、不算很隐蔽。当幼虫在寄主植株上套袋放养时, 若袋内剩余叶片充足, 老熟幼虫也主要化蛹在叶片下方。否则, 若袋内叶片稀少或完全被食尽, 幼虫则主要化蛹在放养袋顶部下方。在养虫杯或养虫盒内饲养时, 幼虫主要化蛹在养虫容器盖下方, 偶尔也在食料枝干下化蛹。

2.4.2 成虫活动 成虫羽化发生时间与气温密切相关, 在晴天多集中在 10:00—12:00 时段, 而飞行、取食、求偶交配和产卵等活动均在白天晴朗天气下进行, 阴天活动减少, 雨天停止活动。在 25℃条件下, 新羽化成虫在羽化 1 h 后即具备飞行能力, 但若无外部惊扰, 仍会继续停息较长时间。

成虫羽化当天一般不取食, 羽化后第 2 天开始取食。取食开始时, 成虫常将翅微微合拢, 然后慢慢张开, 最后静止下来。在秋季晴天, 取食高峰期集中在 9:00—12:00 和 13:00—16:00 两个时段。马缨丹和 Mali 筋是元江野外成虫最常访的蜜源植物。

在野外, 雄成虫的求偶行为属于“巡游型”, 即雄蝶四处飞行寻找雌蝶。若所遇雌蝶有交配意愿, 雌蝶便会飞到附近相对隐蔽的树枝上停息下来。交配前, 雄蝶腹部末端弯曲、伸出至雌蝶腹部末端, 交配时雌蝶的两侧翅合拢, 被夹在雄蝶

合拢的翅中间, 雌雄成虫头部朝相反方向一字排列, 一般为雌蝶倒挂在雄蝶下面。当受到惊扰时, 雄蝶可“牵引”雌蝶飞离。交配持续时间最长可达 4 h (总共观察到 4 次交配行为, 经历时间分别为 130、210、221、224 min)。雌雄成虫均可进行多次交配。

雌成虫一般在交配次日即开始产卵, 也有部分个体会等到交配后第 2 天才开始产卵。雌蝶将卵分散产在寄主植物成熟叶片背面, 偶尔也会有卵被产在茎秆或叶柄上, 或老叶、黄叶上, 但很少产在未成熟叶上。雌蝶产卵前似乎是依靠视觉对寄主植物进行初步识别, 然后接近、以前足接触叶片。产卵时, 雌蝶用前足抓附在叶片边缘, 弯曲腹部, 将卵产于嫩叶或老叶背面, 产下 1 粒卵需 2~5 s。雌蝶产卵是间歇性的, 一天内可产卵 1 至 5 轮。在一轮产卵过程中雌蝶可产下 5~11 粒卵, 但通常只产下 1 粒后即飞离原产卵叶片, 重新寻找产卵场所。产卵高峰期集中在 11:00—12:00 和 13:00—15:00 两个时段。

天气晴朗时, 成虫展开翅膀, 静伏在阳光照射到的植物叶片上、网室顶部或侧面“日光浴”, 尤其当经历了连续数天的阴雨天转晴后。在产卵网室内, 部分成虫会沿着网室四边及顶部飞行, 不时撞击网壁, 或在纱网上急切爬行, 试图逃离网室。这些试图外逃的成虫常趋集于网室顶部朝向太阳的角落。新采集的野外成虫外逃趋向尤为明显, 但是随着对网室内环境的逐渐适应, 外逃趋向会有所减弱。

在元江野外, 虎斑蝶以成虫越冬。越冬成虫在冬季晴朗天气仍然频繁访花, 但停止繁殖活动。夜间则选择背风的山谷林内群集停息 (图 1: V)。

3 讨论

3.1 虎斑蝶幼虫的体表色斑多态性

在实验条件下及元江野外, 绝大多数虎斑蝶幼虫的体表黑色、具醒目的黄色和白色斑纹, 尤以 3~5 龄期明显。这种斑纹图式常被认为是一种警戒色, 可令有误食经验的捕食者产生持久记忆

并在此后对类似猎物产生回避反应 (Endler and Mappes, 2004)。警戒色常与有机体的毒、刺等防卫机能有关 (Skelhorn and Rowe, 2006)。如同其他多数斑蝶科种类, 虎斑蝶幼虫以萝藦科植物为寄主, 幼虫可能从其食料植物中摄取并积累了强心苷类和/或吡咯里西啶类生物碱, 从而令某些捕食者在取食后中毒或感到不适 (Trigo, 2000)。

印度 Visakhapatnam 虎斑蝶种群的幼虫体表白色, 具有黄色斑纹 (Atluri *et al.*, 2010), 与元江种群中的绝大多数个体差异极大, 但类似元江种群中的白化型个体。Meyer (1995) 从西澳大利亚 Kununurra 野外采集到虎斑蝶卵和幼虫, 在近自然条件下饲养观察。他注意到了末龄幼虫体表斑纹和颜色的高度多态性, 最常见的两种体色是白色和红褐色型, 而黑色型较少。元江虎斑蝶种群与其他两个种群至少在幼虫形态上已经产生巨大分化。这种地理种群间的形态差异可能与遗传漂变、建立者效应有关, 也可能是适应当地气候、寄主植物或不同天敌类群捕食压力的结果 (Endler and Mappes, 2004)。

在实验及野外幼虫中, 均有部分个体呈现不同程度白化、黑化和褐化特征。尽管色斑可塑性在鳞翅目幼虫中较为常见, 已知环境温度、光照、食料及虫口密度等因素都可能影响蝴蝶幼虫的体色, 且体表黑化常与低温环境中增加热量吸收有关 (Davis *et al.*, 2005; Simpson *et al.*, 2011)。但饲养在同一气候箱内、取食同批次食料叶片的幼虫中均有黑化、白化和褐化型个体出现。因而, 虎斑蝶幼虫间的某些色斑差异很可能是一种遗传多态性, 而非环境诱发的可塑性。

一般认为, 动物体表色斑之间及体表色斑与周围环境之间的对比度越高, 警戒色的效果越好 (Endler and Mappes, 2004)。至少在人眼看来, 黄色、白色与黑色背景的结合显然较白化型或褐化型个体具有更高的对比度。而且与隐匿色需要匹配异质性生境中的微环境不同, 一般认为在警戒色猎物中, 捕食者的视觉选择应造成警戒色的单态化, 如此更有利于捕食者的记忆和回避, 而异型个体更容易遭到捕食者误食 (Noonan and

Comeault, 2009)。对于元江虎斑蝶种群中明显存在的幼虫色斑多态性, 我们认为或可从两个途径给予解释: 1) 当地种群中混杂有外地种群的迁入个体; 2) 本地种群内的平衡多态性。

首先, 虎斑蝶成虫寿命较长, 或可进行长距离迁移。云南元江是一个虎斑蝶的大规模越冬地, 一些冬季越冬集群可达万头以上。越冬种群中可能包括北方 (云南高原中部和东北部、以致四川盆地) 的少量个体。印度东部种群的部分个体可能向东、向北扩散, 进入云南中部和北部, 进而在当地停留下来。

另一方面, 种群内幼虫体表色斑的平衡多态性, 可能是不同捕食者视觉选择的结果 (Vignieri *et al.*, 2010)。在元江, 虎斑蝶的主要寄主植物广泛分布在林下、林缘及废弃农田周边。当地蝴蝶幼虫的捕食者种类众多, 主要有螳螂、胡蜂、蜘蛛和鸟类等。不同捕食者种类及同种内捕食者个体间的觅食生境、视觉机能、学习能力、记忆能力、捕食行为及应对猎物防卫的能力 (包括免疫能力) 可能存在很大差异。在某些视觉环境中、对某些捕食者来说是显著的色斑, 在另一种环境中或对另一些捕食者则未必也是; 对于某些捕食者意味着警告的色斑, 对于其他种类未必如此 (Endler and Mappes, 2004)。已知某些捕食者可以破解猎物的防卫或对猎物的有毒物质不敏感。如螳螂 *Tenodera sinensis* 掏出君主斑蝶 *Danaus plexippus* 幼虫内脏, 仅取食其无毒的躯干 (Rafter *et al.*, 2013)。此种情形下, 猎物再一味追求警告就不再明智, 还不如适度隐蔽一点好, 鲜艳的颜色可能反而容易招来这类捕食者, 或者被无经验的捕食者误食。一种观点认为, 警戒色的防卫效果也应该是密度依赖的 (Sword, 1999)。元江虎斑蝶种群年际间变化极大, 在野生种群数量极低的时候, 鲜艳的警戒色未必有利, 更容易发现和误食。因此, 不太显眼的个体在此时可能更为有利。

因此, 决定于视觉环境、捕食者群落构成及猎物种群密度, 元江虎斑蝶的幼虫警戒色多态性是具有其生态意义而可以维系的。然而, 究竟是哪一种机制在起主导作用, 是一个值得进一步探

讨的课题。与伪装动物的隐匿色多态性相比,目前对于警戒色多态性的研究并不多见。当然,除了前述两种主要机制,也不排除其他可能的机制存在。在人眼中的差异,在捕食者眼中可能是相似的,即幼虫的色斑多态性是选择中性的(Lindstedt *et al.*, 2011)。毕竟,绝大多数鸟类和昆虫捕食者具有紫外视觉机能。有趣的是,尽管元江虎斑蝶在幼虫期表现出高度的色斑多态性,蛹期也有二型,然而成虫却并未表现出明显的色斑、大小多态性。相关基因似乎仅在幼虫期表达。

3.2 元江虎斑蝶种群的寄主范围

优良寄主植物培育是开展蝴蝶人工繁育的重要基础条件及野生种群保护的重点考虑因素之一。现有文献记载的虎斑蝶寄主植物包括萝藦科牛奶菜属、娃儿藤属、鹅绒藤属(牛皮消属)、匙羹藤属、大花藤属、马利筋属、牛角瓜属、萝藦属、天星藤属、夜来香属等多属中的许多植物,以及夹竹桃科的部分种类(Meyer, 1995; Igarashi and Fukuda, 2000; Robinson *et al.*, 2001; 陈晓鸣等, 2008; Atluri *et al.*, 2010)。虎斑蝶幼虫不喜活动,常将一株植株叶片取食殆尽方转移植物。因此,亲代雌成虫的产卵选择对于后代幼虫的成活具有极大的影响。结合成虫选择产卵和幼虫取食实验结果分析,可以判断萝藦科牛皮消属的种类是当地虎斑蝶的确认寄主植物,而其余记载植物均非元江虎斑蝶种群的幼虫寄主植物。虽然昆虫的季节性寄主利用并不少见(Danks, 2007),但本研究中的选择产卵分别在春季和秋季各开展了一次。因此,本实验中除牛皮消以外的其他植物被野生虎斑蝶季节性地利用的可能性很小。观察结果支持最佳产卵选择理论,即雌成虫会产卵在最有利于后代发育和成活的寄主植物种类和植株上(Bossart, 2003)。但在多植物同时选择试验中也发现,雌成虫在马利筋和云南娃儿藤上产下极少卵,尽管幼虫不能取食这两种植物。这种“错产”卵行为或许与网室内雌成虫密度过大有关系。另一方面,也暗示着这两种植物与牛皮消具有视觉或嗅觉上的某些相似性。这

种“错误”的产卵行为有时也可造成寄主转换(Thompson and Pellmyr, 1991)。

地理种群间利用不同的寄主植物,在蝶类中并不少见。有时,即便两种或多种寄主植物同时分布在两个地区,同种蝴蝶的地理种群也可能利用各不相同的寄主(Singer and McBride, 2010)。不同地理种群间的寄主差异可能是寄主种类的区域分布差异造成的(新的分布区没有原先的寄主植物,昆虫种群在扩张过程中不得不更换寄主),也可能是当地综合选择压力的结果(Carroll, 2008)。寄主植物转换可影响到幼虫及成虫的诸多生活史特征,如卵的大小、幼虫龄期、形态、行为等,从而提高种群在当地特定气候条件、捕食或竞争压力下的适合度。同种植物在不同地区间存在物候期、次生代谢物质或其他性状的变化,从而不再是适宜寄主或与同类其他植物相比不再具有营养优势(Nygren *et al.*, 2006)。

当然,除了牛皮消属,不排除在云南元江尚有其他当地虎斑蝶寄主种类,有待进一步发现。

致谢:西南林业大学保护生物学学院 2010 届蒋创同学参与了部分实验观察,大理市乐虫花园农场黄新涌提供部分野外幼虫资料,昆明中林观赏昆虫科技开发有限公司赵灿繁协助采集实验虎斑蝶种源,在此一并致谢!

参考文献 (References)

- Atluri JB, Rayalu MB, Deepika DS, 2010. Life history and larval performance of the common tiger butterfly, *Danaus genutia* Cramer (Lepidoptera: Rhopalocera: Danaidae). *The Bioscan*, 5(3): 511–515.
- Bhuyan M, Katak D, Deka M, Bhattacharyya PR, 1999. Nectar host plant selection and floral probing by the India butterfly *Danaus genutia* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 38(1): 79–84.
- Bonebrake TC, Ponisio LC, Boggs CL, Ehrlich PR, 2010. More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation*, 143(8): 1831–1841.
- Bossart JL, 2003. Covariance of preference and performance on normal and novel hosts in a locally monophagous and locally polyphagous butterfly population. *Oecologia*, 135(3): 477–486.

- Carroll SP, 2008. Facing change: forms and foundations of contemporary adaptation to biotic invasions. *Molecular Ecology*, 17(1): 361–372.
- Chen XM, Zhou CL, Shi JY, Shi L, Yi CH, 2008. Ornamental Butterflies in China. Beijing: China Forestry Publishing House Press. 207–209. [陈晓鸣, 周成理, 史军义, 石雷, 易传辉, 2008. 中国观赏蝴蝶. 北京: 中国林业出版社. 207–209.]
- Crone EE, Pickering D, Schultz CB, 2007. Can captive rearing promote recovery of endangered butterflies? An assessment in the face of uncertainty. *Biological Conservation*, 139(1/2): 103–112.
- Danks HV, 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. *The Canadian Entomologist*, 139(1): 1–44.
- Davis AK, Farrey BD, Altizer S, 2005. Variation in thermally induced melanism in monarch butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) from three North American populations. *Journal of Thermal Biology*, 30(5): 410–421.
- Endler JA, Mappes J, 2004. Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. *The American Naturalist*, 163(4): 532–547.
- Igarashi S, Fukuda H, 2000. The Life Histories of Asian Butterflies. Vol. 2. Tokyo: Tokai University Press. 244–245.
- Lindstedt C, Eager H, Ihalainen E, Kahilainen A, Stevens M, Mappes J, 2011. Direction and strength of selection by predators for the color of the aposematic wood tiger moth. *Behavioral Ecology*, 22(3): 580–587.
- Meyer CE, 1995. Notes on the life history of *Danaus genutia alexis* (Waterhouse and Lyell) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Australian Entomologist*, 22(4): 137–139.
- Noonan BP, Comeault AA, 2009. The role of predator selection on polymorphic aposematic poison frogs. *Biology Letters*, 5(1): 51–54.
- Nygren GH, Nylin S, Stefanescu C, 2006. Genetics of host plant use and life history in the comma butterfly across Europe: varying modes of inheritance as a potential reproductive barrier. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(6): 1882–1893.
- Rafter JL, Agrawal AA, Preisser EL, 2013. Chinese mantids gut toxic monarch caterpillars: avoidance of prey defence? *Ecological Entomology*, 38(1): 76–82.
- Robinson GS, Ackery PR, Kitching IJ, Beccaloni GW, Hernández LM, 2001. Hostplants of the moth and butterfly caterpillars of the Oriental Region. Lond: The Natural History Museum.
- Simpson SJ, Sword GA, Lo N, 2011. Polyphenism in insects. *Current Biology*, 21(18): 738–749.
- Singer MC, McBride CS, 2010. Multitrait, host-associated divergence among sets of butterfly populations: implications for reproductive isolation and ecological speciation. *Evolution*, 64(4): 921–933.
- Skelhorn J, Rowe C, 2006. Prey palatability influences predator learning and memory. *Animal Behavior*, 71(5): 1111–1118.
- Sword GA, 1999. Density-dependent warning coloration. *Nature*, 397(6716): 217–217.
- Thompson JN, Pellmyr O, 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 36(1): 65–89.
- Trigo JR, 2000. The chemistry of antipredator defense by secondary compounds in neotropical Lepidoptera: facts, perspectives and caveats. *Journal of Brazilian Chemical Society*, 6(11): 551–561.
- Vignieri SN, Larson JG, Hoekstra HE, 2010. The selective advantage of crypsis in mice. *Evolution*, 64(7): 2153–2158.
- Chou I, 1998. Monographia Rhopalocerorum Sinensium (revised edition). Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 382–383. [周尧, 1998. 中国蝶类志(修订版). 郑州: 河南科学技术出版社. 382–383.]