

大刀锹甲 *Dorcus hopei* 的雄性三型现象及其在配偶竞争中的优势分析*

汪冰星^{1**} 王亚楠² 张 锋^{3***} 万 霞^{1***}

(1. 安徽大学资源与环境工程学院生态系, 合肥 230601; 2. 中国科学院动物研究所, 北京 100101;

3. 云南财经大学统计与数学学院, 昆明 650221)

摘 要 【目的】大刀锹甲 *Dorcus hopei* 雄性的上颚和鞘翅长度存在显著的种内差异, 本文旨在量化分析这些种内差异属于雄性三型, 进一步通过实验研究它们在配偶竞争中的优势, 为探索种内三型的共存机制提供参考。【方法】测量 90 只雄性成虫的上颚和鞘翅长度, 通过高斯混合模型和基于 AIC 准则优选模型, 识别出雄性三型; 在此基础上, 设计雄性的配偶竞争实验, 借助红外相机记录不同表型组合的雄性接近雌性的时间长度和行为, 用各型雄性占有雌性的时间长度来分析它们在配偶竞争中的相对优势。【结果】不连续的三分段模型对雄性成虫的上颚和鞘翅长度拟合最好 (AIC 最小), 这说明大刀锹甲的雄性可分为三个表型: α 型具有发达的上颚和鞘翅, 长度分别 14.70–18.84 cm 和 22.14–25.86 cm; γ 型的明显短小, 长度分别为 4.88–8.99 cm 和 15.42–19.40 cm; β 型的则居于 α 型和 γ 型之间, 长度分别为 11.67–15.99 cm 和 19.24–23.77 cm。配偶竞争实验表明, 在二型雄性组合实验中, α 型接近雌性的时间显著长于 β 型 ($P=0.007$) 和 γ 型 ($P=0.003$), β 型接近雌性的时间显著长于 γ 型 ($P=0.015$)。有趣的是, 在三型组合实验中, 当 γ 型与另外两型雄性共存时, 其接近雌性的时间最长, 这说明 γ 型虽然是弱势竞争者, 但可能因为其他两型的强烈竞争而间接获利。【结论】大刀锹甲雄性存在明显的三型, 且不同表型在配偶竞争的相对优势有强弱之分 (α 型 > β 型 > γ 型), 但竞争弱的 γ 型可能是通过利用强者之间的竞争而获得机会。**关键词** 锹甲科; 大刀锹甲; 雄性三型; 配偶竞争

Male trimorphism in *Dorcus hopei*: Evaluating the superiority of different morphs in mate competition

WANG Bing-Xing^{1**} WANG Ya-Nan² ZHANG Feng^{3***} WAN Xia^{1***}

(1. School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China;

2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

3. School of Statistics and Mathematics, Yunnan University of Finance and Economics, Kunming 650221, China)

Abstract 【Objectives】To investigate whether the stag beetle *Dorcus hopei* coexists male trimorphism due to their remarkable variation in mandible and elytra length, and if so, to determine the relative success of each morph in mate competition. 【Methods】90 male specimens were classified into three putative morphs on the basis of mandible and elytra length. Male mating behavior was then filmed using an infrared camera and the relative competitive advantage of each morph assessed by measuring how long each took to approach female. 【Results】 α -type males have well-developed mandibles (14.70–18.84 cm long) and elytra (22.14–25.86 cm long), whereas γ -type males have rudimentary mandibles (4.88–8.99 cm long) and elytra (15.42–19.40 cm long), and β -type males are intermediate in mandible (11.67–15.99 cm) and elytra (19.24–23.77 cm) length. α males spent more time in close proximity to females than β and γ males, and β males spent more time in close proximity to females than γ males. When γ males coexisted with other two male morphs, they

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目 (31872276, 31070548)

**第一作者 First author, E-mail: 2409839997@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: fzhang188@163.com; wanxia@ahu.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-11-08; 接受日期 Accepted: 2022-07-25

always took more time to approach females. The observations implied the males at a disadvantage might benefit indirectly from the strong competition between two advantaged males.. **[Conclusion]** Our results suggested that the males of *D. hopei* are trimorphic, with three distinct male morphs simultaneously present in the population. Morphs could be ranked in terms of competitive superiority as follows: $\alpha > \beta > \gamma$. We speculated that γ males as the less strong type would gain opportunities by drawing on the competition between two competitive morphs.. Further studies will be needed to understand the mating behavior and tactics among three male morphs. This is the first report of male trimorphism in the Chinese stag beetle. Our findings provide insights into the understanding and knowledge of multiple phenotypes coexisting within the same species.

Key words Lucanidae; *Dorcus hopei*; male trimorphism; mating competition

雄性多型现象在自然界中普遍存在,尤其在昆虫中更为显著,如锹甲的上颚和蜣螂的角,这些特征常在竞争中被作为武器(宋红军等,2009)。在自然界中常见的是雄性二型(Male dimorphism),这种现象与雄性获取配偶时采取的替代生殖策略(Alternative reproductive tactic)有关。雄性二型通常为一种大的或好斗的雄性(Major male)和一种小的或干扰的雄性(Minor male),前者具有较强的攻击性,在竞争中占主导优势,而后者往往避免与对手打斗或偶尔打斗,趁机或偷偷的与雌性交配(Siva-Jothy, 1987; Emlen, 1997; Moczek and Emlen, 2000; Okada and Miyatake, 2004, 2007; Okada and Hasegawa, 2005; Inoue and Hasegawa, 2013; Goyens *et al.*, 2015; Chen *et al.*, 2020)。大多数的雄性二型是非遗传型的,如牛头嗡蜣螂 *Onthophagus taurus*(Emlen, 1997; Moczek and Emlen, 2000)。也有少数遗传型的雄性二型,如日本河豆娘 *Mnais costalis*(Tsubaki, 2003)、凯利贝慈鲷 *Lamprologus callipterus*(Wirtz Ocana *et al.*, 2014)。

也有一些物种雄性的外部形态特别是用于资源竞争中的“武器装备(Weapons)”呈现出较为少见的雄性三型(Male trimorphism),这意味着同一物种内雄性多态进化和维持机制可能更加复杂。较早报道的可遗传型的雄性三型如海绵等足虫 *Paracerceis sculpta*(Shuster and Wade, 1991)和侧斑鬣蜥 *Uta stansburiana*(Sinervo and Lively, 1996)。有关侧斑鬣蜥的雄性三型及替代生殖策略的研究表明,该种雄性因喉部颜色不同呈橙色型、蓝色型和黄色型,橙色型雄性具极强攻击性,能保卫较大领地,获得更多与雌性的交配机会,采用“支配(Ultradominant)”策略;

蓝色型雄性攻击性较弱,仅保卫较小的领地以获得与雌性交配,采用“守卫(Mate-guarding)”策略;黄色型雄性不守护领地,而在其他两型雄性的领地上与雌性偷偷交配,采用“潜行(Sneaker)”策略。这3种生殖策略被认为符合“博弈论”中“石头-剪刀-布”模型,维持了种内的稳定(Sinervo and Lively, 1996)。最近在流苏鹬 *Philomachus pugnax*(Küepper *et al.*, 2016)中也发现了此现象。这也是目前较为认可的遗传型雄性三型共存的维持机制。

在动物界中还存在一些非遗传型的雄性三型。一些甲虫的雄性外部形态常因上颚、鞘翅、头部其他部位的特化等呈现出过渡状态的多个表型。如美洲蜣螂 *Oxysternon conspicillatum*的头角、角象甲 *Parisoschoenus expositus*的腹突、库奥锹甲 *Odontolabis cuvera*的上颚以及直颚刀锹甲 *Dorcus rectus*的上颚等。但量化分析发现这些物种的雄性在2个形态阈值下呈现了三型,即共存有 α 型、 β 型和 γ 型雄性。(Rowland and Emlen, 2009; Iguchi, 2013)。在其他物种如惠灵顿树沙螽 *Hemideina crassidens*(Kelly and Adams, 2010)和盲蛛 *Pantopsalis cheliferoides*(Painting *et al.*, 2015)中也有发现。Matsumoto and Knell(2017)的研究还发现在雄性上颚相当发达的奥锹甲属 *Odontolabis*中,不仅有些种内存在非遗传型的雄性三型(如上述的库奥锹甲 *O. cuvera*, 索梅里奥锹甲指名亚种 *O. sommeri sommeri*)和雄性二型(如西奥锹甲 *O. siva*, 扁齿奥锹甲 *O. platynota*),甚至2个种(索梅里奥锹甲婆罗洲亚种 *O. sommeri lowei*, 布鲁克奥锹甲 *O. brookeana*)内还具有雄性四型(Male tetramorphism)。目前,有关非遗传型雄性三型

维持机制的研究较少。Rowland 等 (2017) 结合“石头-剪刀-布”(RPS)模型和数量遗传学的环境阈值(ET)模型来模拟由环境诱导并由两个阈值表达产生的雄性三型,认为种内的多个表型可能是在外部条件与基因完全介导之间的潜在进化。总体而言,目前动物界中这种非遗传雄性三型现象的报道仍较少,有关其在种内的维持机制也需要更多探索。

大刀锹甲 *Dorcus hopei* 雄性在上颚、头部和鞘翅等外部形态上呈现了显著的多型现象。经典形态学研究中,常根据雄性的体长、上颚、鞘翅等差异把它们分为大颚型、中颚型和小颚型。大颚型的上颚发达,端部向内弯曲,约是头长的 2 倍,上颚内侧缘、近端部处有 1 个长而粗大的三角形内齿(图 1: A);中颚型的上颚稍短,不到

头长的 1 倍,上颚内侧的齿显著为短,呈略宽扁的三角形(图 1: B);小颚型雄性的上颚很短,不超过头长,上颚的内侧很小或仅见微弱的齿痕,鞘翅上的纵线非常发达(图 1: C),雌性的外部形态上与小颚型雄性很相似(图 1: D)。在野外,大刀锹甲成虫以 6-7 月活动频繁,雄性间常为争夺雌性或食物(如树汁渗溢处、腐烂的果实)等展开激烈争斗,是开展表型多样性共存、性选择行为及替代生殖对策研究的良好对象。本研究通过对大刀锹甲成虫外部形态的量化分析,来确定其雄性多变的外部形态中是否存在雄性三型,并以雄性接近雌性的时间为量度,比较各表型雄性在配偶竞争中的相对优势。本研究结果对于理解锹甲表型的演化、促进理解生态系统中种内表型多样性的共存关系具有一定的科学意义。

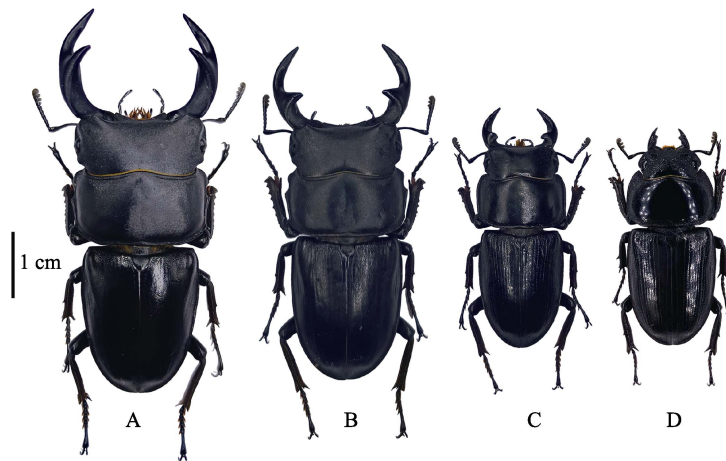


图 1 大刀锹甲成虫外部形态与雄性三型现象

Fig. 1 Habitus and male trimorphism of *Dorcus hopei*

A. 大颚型雄性, α 型; B. 中颚型雄性, β 型; C. 小颚型雄性, γ 型; D. 雌性. 比例尺=1 cm.

A. large male, α -type; B. medium-sized male, β -type; C. small male, γ -type; D. female. Scale bar= 1 cm.

1 材料与方法

1.1 供试虫源及饲养

实验所用的大刀锹甲于 2020 年 6 月采于安徽省淮南八公山的森林中。共采集到大刀锹甲大型、中型和小颚型雄虫各 30 头,雌虫 14 头,用于形态测量和配偶竞争行为的观察。将采集的大刀锹甲带回实验室后,单独置于预先铺有湿木屑的塑料盒(24.0 cm×13.5 cm×9.0 cm)中,每个

盒子放入一个甲虫果冻,每 3 d 更换一次果冻。饲养温度控制在 22-28 °C 之间。

1.2 形态指标测量

用数字游标卡尺测量 90 头雄虫的左上颚长度和体长(左鞘翅长度),并精确到 0.1 mm。

1.3 行为观察实验

配偶竞争行为观察实验均在 23 cm×23 cm×13 cm 的透明盒子中进行,盒子的一角被 13 cm×

11 cm 的铁网隔开, 隔开的拐角处用于放雌性, 另一边则放雄性。每天在 19:00-22:00 内用红外相机进行行为录像, 实验时提前半小时将雄性放入观察盒中以适应环境, 每次试验观察时间为 30 min。首先, 观察 2 个不同顎型雄性之间对配偶的竞争: 从 30 头 α 型雄性、30 头 β 型雄性和 30 头 γ 型雄性中随机抽取 2 头雄性构成 $\alpha\beta$ 、 $\alpha\gamma$ 和 $\beta\gamma$ 组合, 将每个雄性组合放入盒子中无雌性的一边, 靠近网格 2 cm 之内被定义为接近雌性; 然后, 用红外相机记录各个组中每只雄性在 30 min 内接近雌性的时间; 观察 3 个不同顎型雄性对配偶的竞争: 在 $\alpha\beta$ 组合中再添加一个 α 型、 β 型或 γ 型雄性即 $\alpha\beta(\alpha)$ 、 $\alpha\beta(\beta)$ 、 $\alpha\beta(\gamma)$ 3 组, 观察并记录这 3 组中原先的 α 型和 β 型雄性接近雌性的时间, 在 $\alpha\gamma$ 和 $\beta\gamma$ 2 个组合中也同样加入一头 α 型、 β 型或 γ 型雄性, 同样记录加入第 3 头雄性后每个组中原先的 2 只雄性接近雌性的时间。每组实验观察至少重复 3 次。

1.4 数据处理与分析

1.4.1 形态测量分析 首先用高斯混合模型检验了大刀锹甲雄性上颚长度与体长之比的分布的正态性。为了进一步区分雄性三型, 采用 Matsumoto and Knell (2017) 的方法, 用 6 种不同类型的回归模型分析了雄性上颚长度和体长之间的关系, 通过计算每个模型的 AIC 值来选择最佳模型 (AIC 越低, 模型越好)。6 种回归模型分别是简单的线性模型、逻辑斯蒂曲线模型、具有一个断点的不连续分段线性模型 (即不连续的两条不同斜率的直线)、具有两个断点的不连续分段线性模型 (即不连续的三条不同斜率的直线)、具有一个断点的连续分段线性模型 (即连续的两条不同斜率的折线) 和具有两个断点的连续分段线性模型 (即连续的三条不同斜率的折线)。如果不连续的三分段模型对雄性上颚长度和体长拟合最佳, 则说明雄性三型在统计学上是显著的。进一步采用主成分分析方法检验了大刀锹甲的雄性三型。具体地, 用 R 语

言中的 flexmix 软件包进行回归分析, 用 dplyr 软件包进行了主成分分析, 用 vegan 软件包计算了主成分 PC1 和 PC2 的值, 通过 ggplot2 包绘制了图形。

1.4.2 配偶竞争行为分析 通过将 12 组雄性锹甲接近雌性的时间作为评判标准。在 $\alpha\beta$ 、 $\alpha\gamma$ 和 $\beta\gamma$ 两两雄性竞争中, 大小顎型的雄性接近雌性的时间差距较大, 顎型较大的雄性接近雌性的时间会更长; 当加入第 3 头雄性时, 则原先两雄性之间接近雌性时间的差距变小或较小顎型接近雌性的时间会更长。对所记录的每组不同顎型雄性接近雌性的时间进行独立样本 T 检验, 以确定在配偶竞争时不同顎型雄性在接近雌性的时间上是否存在显著性差异。

2 结果与分析

2.1 雄性三型的确定

大刀锹甲上颚长度和鞘翅长度 (体长) 之比的分布呈现出 3 个峰, 表明雄性可能存在 3 种形态 (图 2 : A)。不连续的三分段模型对雄性成虫的上颚和鞘翅长度拟合最好 (AIC 最小), 这说明大刀锹甲的雄性明显分为 3 个表型 (图 2 : B)。大刀锹甲形态测量数据的相对偏差分析中产生了第一和第二主成分的图, 在图中 β 型雄性主要与 α 型聚类, γ 型雄性是从 α 型和 β 型雄性中单独分开聚类 (图 2 : C)。

2.2 雄性间的竞争

用红外相机观察并记录了 12 组雄性组合中各个雄性接近雌性的时间 (图 3 : A-I)。研究结果显示: 在成对雄性对配偶的竞争中, 较大顎型的雄性更占优势。在成对雄性中加入第 3 只任意雄性对配偶的竞争: 在 α vs β 中加入 α 型、 β 型或 γ 型雄性时, 使得原先的 α 型和 β 型雄性间的竞争差异不显著; 在 β vs γ 和 α vs γ 中加入 α 型或 β 型雄性时, γ 型雄性总是占优势 ($P < 0.05$); 在 β vs γ 和 α vs γ 中加入 γ 型雄性时, 原先两雄性间的竞争差异不显著。

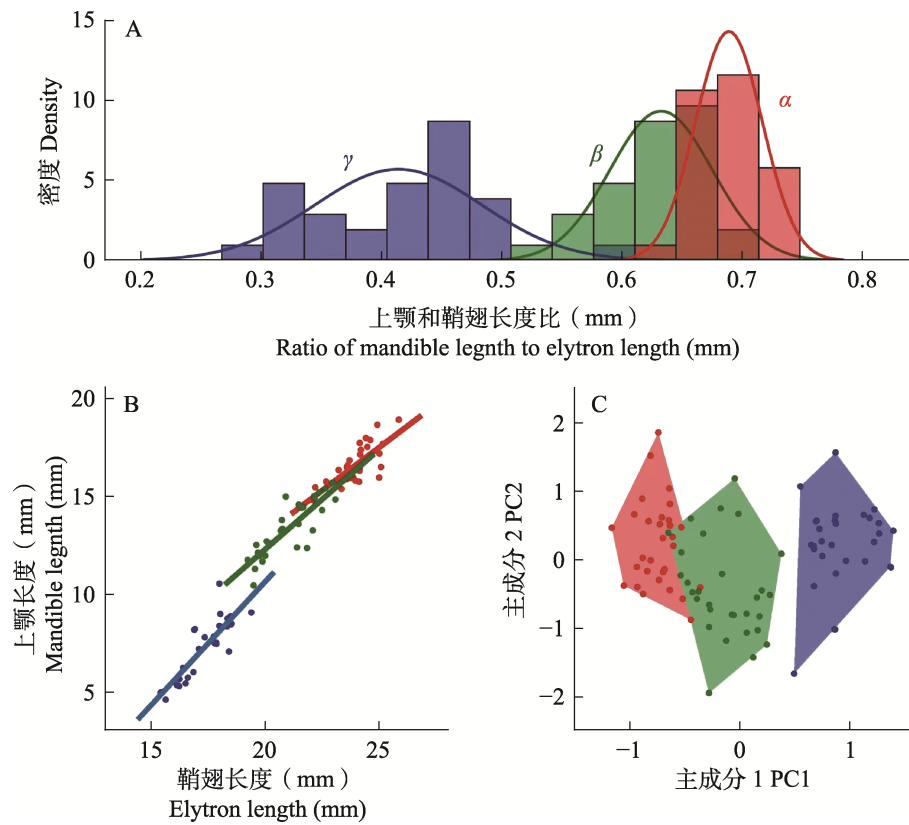


图 2 大刀锹甲雄性的上颚和鞘翅长度测量与分析

Fig. 2 Measurement and analysis on the male mandible and elytra length of *Dorcus hopei*

A. 混合模型拟合的雄性的上颚长度与鞘翅长度之比的频率分布直方图；B. 大刀锹甲雄性的对数上颚长度和对数鞘翅长度（代表体型）之间的异速生长关系的散点图；C. 相对变形分析的主成分分析图。

A. Frequency distribution histogram of the ratio of mandible length to elytra length in males fitted by mixed model; B. Scatterplots of allometric relationships between logarithmic mandible length and elytra length (representing body shape) in males; C. Principal component analysis diagram of relative deformation analysis.

3 讨论

有关甲虫雄性二态性常用多项式函数来检测，甲虫二态以上的雄性多型检测更适于采用拟合模型的方法（Eberhard *et al.*, 2000; Hongo, 2003; Tomkins *et al.*, 2005; Harvey and Gange, 2006）。采用基于 AIC 准则的拟合模型研究大刀锹甲雄性的上颚长度和体长之间的关系，结果显示，所测雄性个体的最佳拟合是具有两个断点的不连续模型，雄性间呈现出 3 种形态分布，即大刀锹甲具有雄性三型现象，种内共存有 α 型、 β 型和 γ 型雄性。这与经典形态学研究中划分的大、中、小颚型雄性具有一致性（图 2：A-C）本研究结果可为探索种内不同表型的共存机制提供一定参考。

在雄性配偶竞争的实验中，两个不同表型雄性竞争的结果表明，竞争的优势由高到低依次为 α 型 > β 型 > γ 型。当在 2 个不同表型雄性中加入第 3 头雄性后， α 型竞争的优势最大， γ 型总是在其它两个表型雄性竞争时占优势。由于 γ 型雄性与雌性在外部形态上很相似，推测在此过程中 γ 型雄性可能采用了拟雌（Female-mimicry tactic）策略。

目前，关于雄性多型共存机制的行为学研究主要涉及脊椎动物，有关无脊椎动物包括甲虫的研究相对较少（Gross, 1996; Brockmann and Taborsky, 2008）。早期有关锹甲的行为学观察中发现，同一种内存在的雄性二型现象即大型雄性和小型雄性（不仅外部形态有差异，且各具不同的求偶行为（Mathieu, 1969）。通常大型雄性

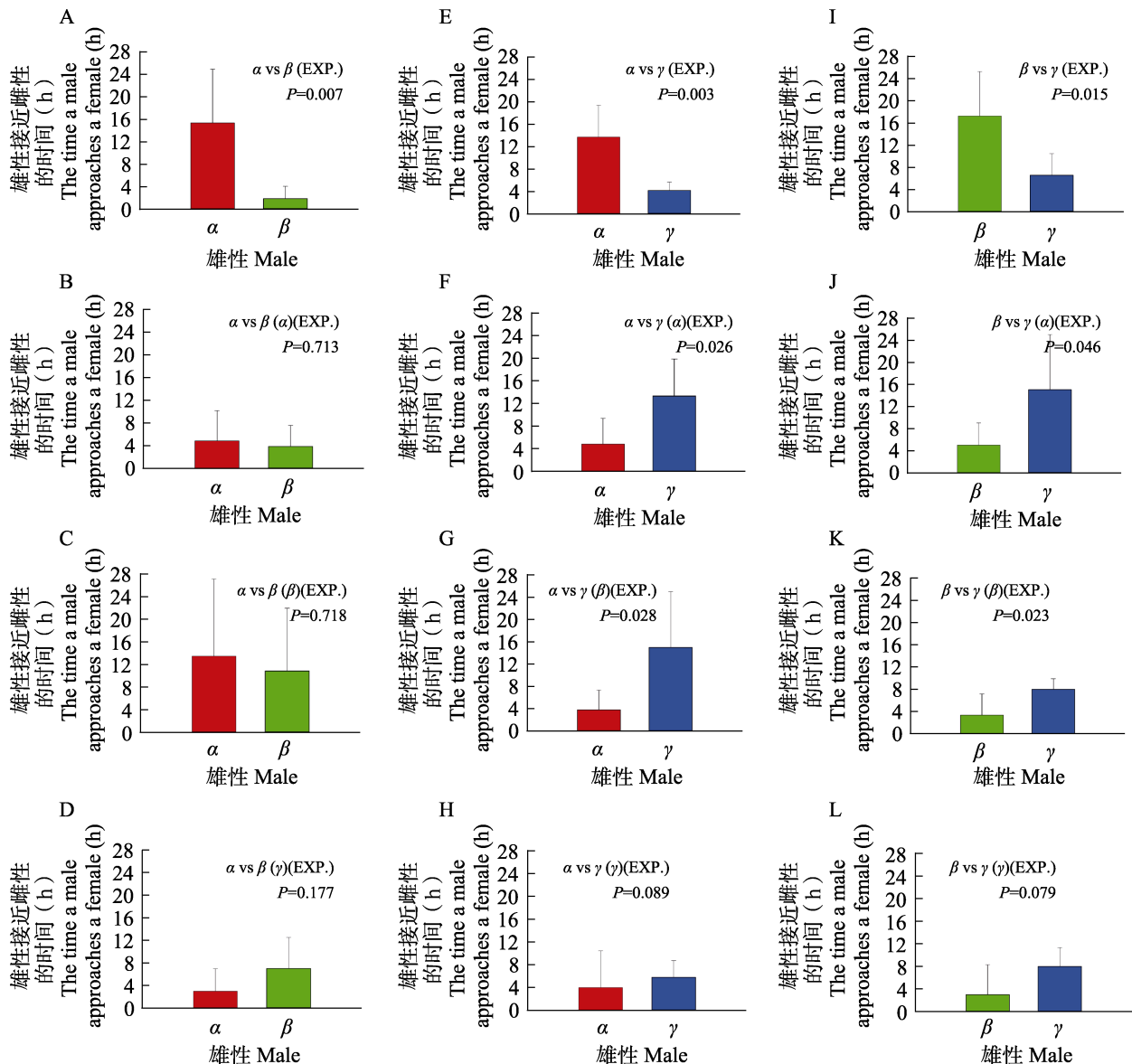


图3 大刀锹甲雄性三型在配偶竞争中的显著性分析

Fig. 3 Analysis on the significance of male trimorphism in mating competition of *Dorcus hopei*

A, E, I. 两雄性竞争配偶时间的显著性分析; B, C, D, F, G, H, J, K, L. 在 A、E 和 I 三组的基础上加入第 3 只任意表型雄性后, 原有两型雄性竞争配偶时间的显著性分析。

A, E, I. Significance analysis of mating competition time between two males with different mandible types;

B, C, D, F, G, H, J, K, L. Significance analysis of mating competition time between the two-type males after randomly adding the third male on the basis of the groups of A, E and I.

拥有发达的上颚, 往往为了争夺食物和配偶而与其他雄性发生打斗; 小型雄性上颚较小, 在竞争资源时则避免打斗而采取其他行为策略, 如试图偷偷地与雌性交配 (Eberhard, 1982; Goldsmith, 1987; Rasmussen, 1994; Iguchi, 2001; Harvey and Gange, 2006)。但目前, 有关非遗传型雄性多型 (二型、三型甚至四型) 的维持机制及生殖

策略还需要更多可量化分析的或野外种群的研究数据。具体到雄性三型, 目前推测其可能与遗传型的雄性三型类似, 即博弈论模型下存在三种生殖策略: α 型雄性采用争斗策略, β 型雄性采用守卫策略, γ 型雄性采用拟雌策略 (Rowland and Elmen, 2009; Rowland *et al.*, 2017)。

本研究的行为学观察显示, 当 2 种表型雄性

共存时, α 型雄性在接近雌性的过程中占据了明显的优势, β 型次之, γ 型最弱, 较为符合上述的推测。同时, 当 3 种表型的雄性同时共存竞争时, 反倒是 γ 型雄性表现出最大的相对优势即与雌性接近的时间最长。这说明 γ 型可能是机会主义者, 利用其他两型强烈的竞争间隙获利。 γ 型在外部形态上不占优势, 如缺少粗壮的体型、发达的上颚、锐利的小齿等, 这些特征与雌性高度相似, 所以 γ 型也可能是一种拟雌策略, α 型、 β 型雄性视其为雌性, 减弱了与它们的竞争。

实际上, 雄性甲虫的上颚发育不仅受遗传基因控制, 还与外部条件尤其是营养条件高度相关。已有的研究表明: 牛头喻蜣螂幼期的营养状况影响着雄性的体长, 且存在与其雄性表型相关的体长阈值 (Moczek and Emlen, 2000)。在美他力佛环锹甲 *Cyclommatus metallifer* 的繁育过程中, 幼虫期的营养对其上颚长度和形状的发育非常重要。不仅如此, 通过基因家族和保幼激素的共同作用对于调控甲虫上颚等第二性征发育中是至关重要的 (Gotoh *et al.*, 2011, 2014)。上述研究也表明非遗传雄性三型并非源自外界条件的影响, 更多的是在特定遗传因素与环境条件或因子共同影响或作用下特定性状的表达程度。因此, 生态或进化基因组学也将是揭示甲虫雄性三型维持机制及生殖对策的一个必要途径。而 Rowland 等 (2017) 提出的“RPS+ET”的模型及其验证也为未来的探索提供了很好的借鉴。

参考文献 (References)

- Brockmann HJ, Taborsky M, 2008. Alternative reproductive tactics and the evolution of alternative allocation phenotypes // Oliveira RF, Taborsky M, Brockmann HJ (eds.). *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*. Cambridge: Cambridge University Press. 25–51.
- Chen ZY, Hsu Y, Lin CP, 2020. Allometry and fighting behaviour of a dimorphic stag beetle *Cyclommatus mnischei* (Coleoptera: Lucanidae). *Insects*, 11(2): 81.
- Eberhard WG, 1982. Beetle horn dimorphism: Making the best of a bad lot. *American Naturalist*, 119(3): 420–426.
- Eberhard WG, Garcia JM, Lobo J, 2000. Size-specific defensive structures in a horned weevil confirm a classic battle plan: Avoid fights with larger opponents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1448): 1129–1134.
- Emlen DJ, 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 41(5): 335–341.
- Goldsmith SK, 1987. The mating system and alternative reproductive behaviors of *Dendrobias mandibularis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20(2): 111–115.
- Gotoh H, Cornette R, Koshikawa S, Okada Y, Lavine LC, Emlen DJ, Miura T, 2011. Juvenile hormone regulates extreme mandible growth in male stag beetles. *PLoS ONE*, 6(6): e21139.
- Gotoh H, Miyakawa H, Ishikawa A, Ishikawa Y, Sugime Y, Emlen DJ, Lavine LC, Miura T, 2014. Developmental link between sex and nutrition; doublesex regulates sex-specific mandible growth via juvenile hormone signaling in stag beetles. *PLoS Genetics*, 10(1): e1004098.
- Goyens J, Dirckx J, Aerts P, 2015. Stag beetle battle behavior and its associated anatomical adaptations. *Journal of Insect Behavior*, 28(3): 227–244.
- Gross MR, 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(2): 92–98.
- Harvey DJ, Gange AC, 2006. Size variation and mating success in the stag beetle, *Lucanus cervus*. *Physiological Entomology*, 31(3): 218–226.
- Hongo Y, 2003. Appraising behaviour during male-male interaction in the Japanese horned beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis* (Kono). *Behavior*, 140(4): 501–517.
- Iguchi Y, 2001. Differences in the frequency of fights between minor and major males in the horned beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomological Review of Japan*, 56(1): 11–14.
- Iguchi Y, 2013. Male mandible trimorphism in the stag beetle *Dorcus rectus* (Coleoptera: Lucanidae). *European Journal of Entomology*, 110(1): 159–163.
- Inoue A, Hasegawa E, 2013. Effect of morph types, body size and prior residence on food-site holding by males of the male-dimorphic stag beetle *Prosopocoilus inclinatus* (Coleoptera: Lucanidae). *Journal of Ethology*, 31(1): 55–60.
- Kelly CD, Adams DC, 2010. Sexual selection, ontogenetic acceleration, and hypermorphosis generates male trimorphism in wellington tree weta. *Evolutionary Biology*, 37(4): 200–209.
- Küepper C, Stocks M, Risse JE, dos Remedios N, Farrell LL, McRae SB, Morgan TC, Karlionova N, Pinchuk P, Verkuil YI,

- Kitaysky AS, Wingfield JC, Piersma T, Zeng K, Slate J, Blaxter M, Lank DB, Burke T, 2016. A supergene determines highly divergent male reproductive morphs in the ruff. *Nature Genetics*, 48(1): 79–83.
- Mathieu JM, 1969. Mating behavior of five species of Lucanidae (Coleoptera: Insecta). *Canadian Entomologist*, 101(10): 1054–1062.
- Matsumoto K, Knell RJ, 2017. Diverse and complex male polymorphisms in *Odontolabis* stag beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Scientific Reports*, 7(1): 16733.
- Moczek AP, Emlen DJ, 2000. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: Do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? *Animal Behavior*, 59(2): 459–466.
- Okada Y, Hasegawa E, 2005. Size-dependent precopulatory as mate-securing tactic in the Japanese stag beetle, *Prosopocoilus inclinatus* (Coleoptera: Lucanidae). *Journal of Ethology*, 23(2): 99–102.
- Okada K, Miyatake T, 2004. Sexual dimorphism in mandibles and male aggressive behavior in the presence and absence of females in the beetle *Librodor japonicus* (Coleoptera: Nitidulidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 97(6): 1342–1346.
- Okada K, Miyatake T, 2007. Ownership-dependent mating tactics of minor males of the beetle *Librodor japonicus* (Nitidulidae) with intra-sexual dimorphism of mandibles. *Journal of Ethology*, 25(3): 255–261.
- Painting CJ, Probert AF, Townsend DJ, Holwell GI, 2015. Multiple exaggerated weapon morphs: A novel form of male polymorphism in harvestmen. *Scientific Reports*, 5(1): 16368.
- Rasmussen JL, 1994. The influence of horn and body size on the reproductive behavior of the horned rainbow scarab beetle *Phanaeus difformis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Behavior*, 7(1): 67–82.
- Rowland JM, Emlen DJ, 2009. Two thresholds, three male forms result in facultative male trimorphism in beetles. *Science*, 323(5915): 773–776.
- Rowland JM, Qualls CR, Buzatto BA, 2017. A model for conditional male trimorphisms. *Journal of Theoretical Biology*, 419: 184–192.
- Shuster SM, Wade MJ, 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature*, 350(6319): 608–610.
- Sinervo B, Lively CM, 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380(6571): 240–243.
- Siva-Jothy MT, 1987. Mate securing tactics and the cost of fighting in the Japanese horned beetle, *Allomyrina dichotoma* L. (Scarabaeidae). *Journal of Ethology*, 5(2): 165–172.
- Song HJ, Liu T, Liu WL, Shen JM, Wang XQ, 2009. Study and prospect of insects polymorphism. *Journd of Shanxi Agricultural Sciences*, 37(12): 71–74. [宋红军, 刘婷, 刘晚兰, 申俊苗, 王小青, 2009. 昆虫多型现象研究及展望. 山西农业科学, 37(12): 71–74.]
- Tomkins JL, Kotiaho JS, LeBas NR, 2005. Matters of scale: Positive allometry and the evolution of male dimorphisms. *The American Naturalist*, 165(3): 389–402.
- Tsubaki Y, 2003. The genetic polymorphism linked to mate-securing strategies in the male damselfly *Mnais costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Population Ecology*, 45(3): 263–266.
- Wirtz Ocana S, Meidl P, Bonfils D, Taborsky M, 2014. Y-linked Mendelian inheritance of giant and dwarf male morphs in shell brooding cichlids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1794): 2014–2253.