



龚建福, 李玲玲, 刘文, 王小平. 昆虫体色多型的分子调控机制 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (1): 52–59.

昆虫体色多型的分子调控机制

龚建福, 李玲玲, 刘 文, 王小平*

(华中农业大学植物科学技术学院, 昆虫资源利用与害虫可持续治理湖北省重点实验室, 武汉 430070)

摘要: 体色多型普遍存在于各昆虫类群, 体色多型不仅是生物多样性的体现, 而且多样的着色模式对于昆虫本身具有重要的生物学意义。研究体色多型对探讨昆虫遗传多态性、适应机制及生物进化等具有重要的意义。本文主要从昆虫体色多型的分子调控机制进行综述, 以期为今后探讨昆虫多态性、适应机制及生物进化提供参考。

关键词: 昆虫; 体色多型; 分子调控

中图分类号: Q963; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674–0858 (2022) 01–0052–08

Molecular regulation mechanism of insect body color polymorphism

GONG Jiang-Fu, LI Ling-Ling, LIU Wen, WANG Xiao-Ping* (Hubei Key Laboratory of Insect Resources Utilization and Pest Sustainable Management, College of Plant Science & Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: Body color polymorphism is common in various insect groups. Polychromatic body color is not only a manifestation of biodiversity, but also diverse coloring patterns have important biological significance for insects themselves. The study of body color polymorphism is of great significance to the exploration of insect genetic polymorphism, adaptive mechanism and biological evolution. This article mainly reviews the molecular regulation mechanism of insect body color polymorphism, hoping to provide references for future research on insect polymorphism, adaptive mechanism and biological evolution.

Key words: Insect; body color polymorphism; molecular regulation

多型现象 (polymorphism) 是指同种昆虫在同一性别的个体中出现不同类型的分化现象, 包含了遗传多型性和非遗传多型性 (宋红军等, 2009)。这种现象在昆虫中普遍存在, 如蚜虫 *Aphidoidea*、飞虱 *Delphacidae* 的翅多型 (Xu *et al.*, 2017; Hammelman *et al.*, 2020), 蚂蚁、蜜蜂的社会性多型 (Feinerman and Traniello, 2016; Barchuk *et al.*, 2018), 蝗虫、蝴蝶的体色多型 (Ayali, 2019; Bhardwaj *et al.*, 2020)。体色多型是多型现象中的一种, 在很多昆虫中都被观察到, 包含鞘翅目、膜翅目、直翅目、鳞翅目等, 其大致可划

分为隐蔽色型 (homochromy)、绿色—褐色多型 (green-brown polymorphism)、密度关联体色多型 (density-dependent body color polymorphism) 3 种类型。例如, 桃蚜 *Myzus persicae* 和豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 存在绿色型和红色型 (Moran and Jarvik, 2010; 何应琴等, 2017), 黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* 和一些果蝇 *Drosophila* 存在深色型和浅色型 (霍科科和郑哲民, 2003; Ravi *et al.*, 2011)。东方粘虫 *Mythimna separata*、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 等夜蛾科幼虫, 体色表现出不同程度的密度依赖性黑化现象 (Tojo, 1991; Zhang

基金项目: 国家重点研发计划支持项目 (2019YFD1002100); 湖北省自然科学基金创新群体 (2019CFA017)

作者简介: 龚建福, 男, 江西上饶人, 硕士研究生, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: gojianfu@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 王小平, 男, 博士, 教授, 研究方向为昆虫发育调控机制, E-mail: xpwang@mail.hzau.edu.cn

收稿日期 Received: 2020–10–15; 接受日期 Accepted: 2020–12–23

et al., 2020)。体色多型不仅是生物多样性的表现, 而且对昆虫本身的生长发育具有非常重要的生物学意义。

体色变化是一种普遍存在的且高度多样化的现象, 对于适应环境变化、抵抗疾病、逃避天敌的捕食具有重要的意义 (Ahnesjö and Forsman, 2006)。有些昆虫的免疫与体表颜色息息相关, 如海翅灰夜蛾 *Spodoptera littoralis* 和非洲粘虫 *Spodoptera exempta*, 为了抵御高密度下寄生物或病原物侵入与传播风险的增加而将更多的资源投入到免疫以获得较强的防御能力 (Wilson *et al.*, 2001)。昆虫是变温动物, 其生长、发育和繁殖与温度有密切的关系, 而昆虫可以通过改变体色来吸收热量调节体温, 进而引起生理代谢和生殖特性的改变从而提高繁殖力 (Cotter *et al.*, 2004; Armitage and Siva-Jothy, 2005)。深色昆虫的体温变化速度比浅色昆虫快, 所以深色昆虫比后者更利于吸收更多的热量, 所以深色昆虫常出现在高纬度、高海拔寒冷地区 (True, 2003; Xing *et al.*, 2018)。动物体表颜色以及图案对其寻找配偶和吸引异性起着非常重要的作用 (Cuthill *et al.*, 2017), 有研究表明, 种群性选择的多样化会使种群更容易形成生殖隔离, 所以体色多型也被看作发生地理变异、性二型、生殖隔离和物种形成的中间过渡阶段 (Gray and McKinnon, 2007)。不同体色昆虫由于在寄主选择、取食行为、资源利用、生理代谢等方面出现分化, 导致了其种群遗传结构的不同和生殖上的隔离 (Hebert *et al.*, 2004), 故昆虫体色分化还有利于新物种的形成。因此, 昆虫体色多型现象受到国内外昆虫学家的广泛关注, 多位学者从不同角度对昆虫体色多型调控机制的进展进行了综述。程茂高等 (2005) 阐述了昆虫体色分化机理的 3 个不同观点, 重点介绍了体色分化的遗传学研究进展; Bond (2007) 对昆虫体色多型的进化进行了综述; 樊永胜和朱道弘 (2009) 对昆虫体色多型的类型、环境调控、内分泌控制机理及遗传等进行了概述。基于分子生物学和基因组测序技术的快速发展, 使我们对昆虫体色多型的潜在分子机制有了更深入的研究。鉴于此, 本文着重从昆虫体色多型的分子调控机制进行总结, 以期最终阐明昆虫体色多型现象的形成机制提供思路。

1 昆虫体色多型的诱导因素

影响昆虫体色表现型的因素多而复杂, 一些受遗传因素控制, 如早期一些学者通过杂交来验证体色遗传规律, 发现豌豆蚜、马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 等蚜虫的体色由一对或多对等位基因控制, 红色为显性性状 (Takada, 1981; Caillaud and Losey, 2010; Tsuchida, 2016); 而另一类受环境因素调控, 如寄主、温度、湿度、光照和密度等因素, 对昆虫色型分化都有着不同程度的影响。桃蚜因寄主不同划分为“烟草型”和“非烟草型”, 烟草型体色为红色, 而非烟草型大多为绿色 (Takada and Tamura, 1987; 何应琴等, 2017)。一些夜蛾科幼虫的体色多型与寄主有一定程度的关联, 食物中的叶绿素含量会影响斜纹夜蛾幼虫的体色分化 (彭云鹏等, 2015); 取食同种寄主的不同部位对昆虫体色分化也有影响, 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 幼虫着色受到取食植物部位的影响 (Yamasaki *et al.*, 2009)。温度、湿度及食物颜色对棉铃虫、斜纹夜蛾幼虫体色分化具有影响, 不同的温、湿度下的幼虫表现不同程度的黑化 (彭云鹏, 2015)。光照强度对昆虫体色分化也有调控作用, 在光照条件下, 透目大蚕蛾 *Rhodinia fugax* 幼虫体背为绿色, 而在黑暗条件下变黄 (Saito, 2001)。温度、湿度和光照强度这些因素引起的色型特异性分化与昆虫对湿热生境的适应相关 (Khasa *et al.*, 2013)。除此之外, 密度是导致许多昆虫体色多型的重要因素, 如密度依赖性黑化, 广泛存在于直翅目、鳞翅目等种类中。蝗虫的体色变化令人关注, 因为其特色型分化与其密度以及行为同时发生变化, 当独居的蝗虫形成群居时, 个体的颜色会从绿色变为黑色型 (Tanaka, 2004; Wang and Kang, 2014)。一些鳞翅目夜蛾科幼虫也具有依赖密度的色型分化现象, 如斜纹夜蛾、东方粘虫、甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 等, 饲养密度越大, 其幼虫体色黑化越严重, 深色型幼虫比例越大 (Tojo, 1991; 简富明和杨雨环, 1994; Goulson, 1994)。

2 体色多型调节的感受器

研究表明视觉、嗅觉和触觉等刺激参与了昆虫体色多型的调节。眼是昆虫重要的感觉器官,

前人猜测甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 出现黑化个体的原因可能是幼虫取食后排出的粪便未及时清理, 以及被蚕食的食料使虫体处于一个较为复杂的小环境, 从而产生黑化现象 (朱亮, 2011); 豆娘 *Coenagrion armatum*、青凤蝶 *Graphium sarpedon nipponum* 的幼虫表现出惊人的体色变化, 研究发现其体色多型的产生与其所在环境的背景颜色有关, 且青凤蝶幼虫体色是由来自后向的射点光和来自底部的光之间的光照差决定的, 这一过程是由视觉刺激引起的 (Hiraga, 2005; Johansson and Nilsson-Örtman, 2013)。沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的密度依赖性黑化被认为是视觉信号起主要作用, 当一头单独饲养的若虫看见另一个杯子里的其它蝗虫时, 仅视觉刺激就诱发了黑色模式, 除此之外, 通过播放蝗虫的视频也可以有效地诱发单头蝗虫的黑色模式 (Tanaka and Nishide, 2012; Tanaka *et al.*, 2016)。此外, 蝗虫头部以及表皮分布着许多气味结合蛋白, 研究发现东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 表现出显著的密度依赖性嗅觉可塑性, 随着相变的发生, 独居型和群居蝗的嗅觉偏好可以迅速改变 (Wang *et al.*, 2015); 沙漠蝗也可以通过嗅觉刺激来触发黑色图案 (Lester *et al.*, 2005)。除视觉、嗅觉刺激外, 触觉刺激对昆虫体色多型的调控同样起着非常重要的作用。柑橘凤蝶 *Papilio xuthus* 的蛹具有 3 种色型, 绿色、深棕色和中间色米色, 研究发现期末龄幼虫接收到来自其接触表面的粗糙程度这一触觉信号导致了蛹的着色不同 (Yoda *et al.*, 2020)。在对沙漠蝗的型变触发开关的研究中发现, 通过摩擦其后腿或触角就可以触发型变的产生, 这一过程是触觉刺激起着关键的作用, 而视觉和嗅觉刺激不是主要的信号 (Simpson *et al.*, 2001; Cullen *et al.*, 2010)。

3 昆虫体色多型的分子调控机制

3.1 色素合成代谢调控网络

黑色素是组成昆虫体色最主要的色素之一, 黑色素合成代谢通路是昆虫中最为广泛存在也备受关注的色素合成代谢通路。在黑色素生物合成中, 首先来自食物中获得的酪氨酸被 *TH* 基因编码的酪氨酸羟化酶 (tyrosine hydroxylase, TH) 羟基化转化为多巴 (L-3, 4-dihydroxyphenylalanine, DOPA), 然后再通过 *Ddc* 基因编码的多巴脱羧酶

(dopa decarboxylase, DDC) 将多巴羧化为多巴胺 (dopamine) (True, 2003)。多巴胺可在昆虫体内通过 4 种代谢途径形成黑色素: 第一, 在 Yellow 蛋白和酚氧化酶 (phenol oxidases, PO) 的共同催化下将多巴胺转化为深黑色黑色素 (dark black melanin); 第二, 只在酚氧化酶催化下产生棕褐色黑色素 (brown melanin); 第三, 多巴胺在 *ebony* 基因编码的 N-β 丙酰多巴胺合成酶 (NBAD synthetase) 的催化下与 β-丙氨酸 (β-alanine) 反应生成 N-β 丙酰多巴胺 (N-β-alanyl dopamine, NBAD), 之后通过酚氧化酶的催化转化为浅黄色黑色素 (NBAD 骨质) (Wittkopp *et al.*, 2003a); 同时, 在 *tan* 基因编码的 N-β 丙酰多巴胺水解酶 (NBAD hydrolase) 的催化下也可实现 N-β 丙酰多巴胺向多巴胺的转化, 且在色素沉着过程中 NBAD 向多巴胺转化的代谢是必不可少的过程 (True *et al.*, 2005); 第四, 多巴胺在 *DATs* 基因编码的多巴胺乙酰转移酶 (dopamineacetyl-transferases) 的催化下转化为 N-乙酰多巴胺 (N-acetyl dopamine, NADA), 随后通过酚氧化酶的作用转化为无色透明的 NADA (Dai *et al.*, 2010)。*TH*、*Ddc*、*ebony*、*tan* 等黑色素合成相关基因在昆虫体色形起着非常重要的作用, 这些黑色素可沉积在昆虫表皮形成多样色彩与不同图案花纹 (Bi *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2019; Mun *et al.*, 2020)。

虽然我们已对昆虫黑色素代谢路径有了较为深入的认识, 但是对昆虫体色多型的现象, 仅用黑色素合成结构基因仍难以解释。目前许多学者通过以果蝇 *Drosophila* 为材料, 发现了在体色模式中存在一些调控基因的参与。*tan*、*ebony*、*yellow* 基因控制果蝇体表色素沉着, 与果蝇体色分化密切相关, 这些基因与其表达调控的转录因子 *bric-a-brac* (*bab*)、*Abdominal-B* (*Abd-B*)、*Doublesex* (*dsx*)、*Distal-less* (*Dll*) 和 *Engrailed* (*en*) 相互作用共同影响果蝇的色素沉着 (Wittkopp *et al.*, 2003a; Wittkopp *et al.*, 2003b; Arnoult *et al.*, 2013)。研究发现转录因子 *En* 下调 *yellow* 表达抑制果蝇翅斑的形成, 而 *Dll* 和 *Abd-B* 上调 *yellow* 表达并分别促进果蝇翅斑和雄性后部体节的黑色素沉着; *dsx* 表现为雄性 *dsxM* 和雌性 *dsxF* 分别抑制和促进 *bab* 的表达, 从而控制果蝇腹部性二态着色 (Arnoult *et al.*, 2013; Hughes *et al.*, 2020); 与转录因子类似, 果蝇 Wnt 信号通路基因 *Wnt1* (*Wingless*, *wg*) 作为 *yellow* 基因潜在的调控子调

控果蝇翅斑的色素沉着 (Williams *et al.*, 2008)。前人对蝴蝶翅膀着色多态的研究中也发现了一些转录因子的调控作用, 翅膀颜色在早期眼点生成期间受 *spalt* 与 *Dll* 两种转录因子的作用, *spalt* 在眼点形成中具有正调节作用, 而 *Dll* 在眼点发育中发挥抑制作用 (Zhang and Reed, 2016)。此外, 还发现 *Abd-B*、*ebony* 和 *frizzled* 3 种基因可控制翅膀图案表型 (Li *et al.*, 2015)。

除黑色素外, 类胡萝卜素也是组成动物体色的重要色素之一。大多数节肢动物缺乏编码类胡萝卜素生物合成的基因, 因此无法自己合成类胡萝卜素。近期研究发现豌豆蚜中存在类胡萝卜素生物合成相关, 这些基因是通过真菌的水平基因转移 (HGT) 获得的 (Moran and Jarvik, 2010)。体内的 3 种类胡萝卜素合酶/环化酶基因 (*CscA*、*CscB* 和 *CscC*) 和 4 个类胡萝卜素去饱和酶基因 (*CdeA*、*CdeB*、*CdeC* 和 *CdeD*) 控制着各种类胡萝卜素的生产, 并最终形成蚜虫的体色多型 (Moran and Jarvik, 2010; Ding *et al.*, 2020)。在动物体内大部分天然类胡萝卜素是以蛋白质结合物的形式存在。已有研究证明 β 类胡萝卜素结合蛋白 (β -carotene-binding protein, β CBP) 参与调控蝗虫体色变型, 且 β CBP 仅与 β -胡萝卜素结合形成红色颜料复合物才发挥调控作用, 形成群居型蝗虫体表的黑色图案, 此研究发现了动物利用三原色配色原理来达到体色分化的目的, 这种体色转变的进化机制也可能存在于在其它昆虫和动物中 (Yang *et al.*, 2019)。

3.2 内分泌调控

大多数昆虫 (表皮或上皮) 的色素沉着是受内分泌和神经内分泌因素控制的, 许多研究表明, 这些因素的来源和性质因物种而异。内分泌控制体色多型机理在飞蝗和沙漠蝗上研究最早, 也最为深入。保幼激素 (JH) 在调节昆虫体色多型上扮演着重要的角色, *YPT* 黄色蛋白基因引起的散居型飞蝗的黄色和绿色, JH 及其类似物能增加 *YPT* 的表达从而诱导群居型个体的体色转化为绿色和黄色 (Sugahara and Tanaka, 2018)。*clawless*、*abdominal-A* 和 *abdominal-B* 3 个控制柑橘凤蝶幼虫体表图案的基因受 JH 调控, 高滴度的 JH 诱导相关基因的表达, 形成柑橘凤蝶幼虫模仿模式 (Jin *et al.*, 2019)。JH 可以抑制黑色素合成中相关基因的表达, 如 *Yellow-y* 和 *Laccase 2*, 以此调节昆虫外骨骼结构和特定的颜色分布, 而且 JH 还可响应

外界环境温度 (Futahashi and Fujiwara, 2008; Sapin *et al.*, 2020)。除保幼激素外, 研究发现蜕皮激素 (ecdysterone, 20E) 也会影响昆虫表皮的色素沉积。在偏瞳蔽眼蝶 *Bicyclus anynana* 的翅眼点的研究中发现 20E 起着重要作用, 仅是 20E 信号就足以改变眼点的大小 (Monteiro *et al.*, 2015)。这些形成眼点的中央细胞表达大量的 20E 受体 (EcR), 与 20E 形成活跃的 20E-EcR 复合体, 这些复合体与下游基因相互作用, 使这些中心细胞分裂, 并产生一个更大的中心细胞群并最终形成更大的眼点 (Bhardwaj *et al.*, 2017; Bhardwaj *et al.*, 2020)。在对柑橘凤蝶幼虫体色形成的研究中发现 20E 会影响黑色素合成基因的表达, 高滴度的 20E 会促进 *yellow* 的表达, 而 *TH*、*Ddc* 和 *tan* 的表达被抑制 (Futahashi and Fujiwara, 2007)。

在蝗虫中, 色素沉着和颜色多态性受多种神经内分泌因素控制。最初从沙漠蝗的心侧体中提取出来一种诱导神经激素 ([His7] corazonin, DCIN), 发现能诱导群居型白化突变体和独居型沙漠蝗的若虫产生黑色素沉着, 后来发现 [Arg7]-corazonin 与 [His7]-corazonin 具有相同活性 (Yerushalmi *et al.*, 2002; Tanaka, 2004), 且 [His7]-corazonin 与 JH 共同调节体色, 其分泌量及分泌时期控制昆虫各种体色的出现 (Predel *et al.*, 2007; Tanaka *et al.*, 2016; Sugahara and Tanaka, 2018)。在夜蛾幼虫中, 表皮色素沉着受焦磷酸激酶/信息素生物合成激活神经肽 (PK/PBAN) 家族的调节。首次在东方粘虫幼虫中证明了这一神经肽家族参与控制幼虫表皮黑色素沉积, 后来将这种能引发幼虫黑化的激素称为黑色素和红色着色激素 (MRCH) (Ogura and Saito, 1972)。PK/PBAN 肽家族中的许多其它肽也能诱导蛾类幼虫的黑化, 所有这些肽的 C 端序列都为 Phe-XXX-Pro-Arg-Leu-NH₂ (X = Ser, Gly, Thr, Val) (Rafaeli and Jurenka, 2003; Altstein, 2004)。这些神经肽通过激活 PBAN 受体 (PBAN-R) 以及随后的 Ca²⁺ 流入, 随后激活 cAMP 或直接激活下游激酶来发挥其功能 (Predel *et al.*, 2007; Zheng *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2018)。最近, 已鉴定出几种 PBAN-R, 它们均来自成年雌蛾的信息素腺体, 但证据表明 PK/PBAN-Rs 也可以在昆虫幼虫中表达, 除了介导刺激幼虫表皮黑化的功能外, 还可以影响进食、发育、以及交配行为相关功能 (Hariton-Shalev

et al., 2013; Shalev and Altstein, 2015)。

除了 PK/PBAN 肽家族外, 还发现一种细胞因子 - 生长阻断肽 (growth blocking peptide, GBP) 可以调节东方粘虫幼虫体表的色素沉积。生长阻断肽是在鳞翅目昆虫中发现的 25 个氨基酸的昆虫细胞因子, 具有多种生物学活性, 例如幼虫生长调节、麻痹诱导、细胞增殖和免疫细胞刺激 (Zhang *et al.*, 2020)。其信号传导途径是由激活的 PLC (phospholipase-C) 产生的 IP₃ (inositol triphosphate) 启动信号级联, 最终触发 Ca²⁺ 从细胞外液流入细胞质, 导致细胞质内 Ca²⁺ 浓度的升高而增强了 *TH* 和 *DDC* 基因的表达, 从而影响了其体色的多态 (Ninomiya *et al.*, 2008), 且生长阻滞肽 (GBP) 可以通过响应种群密度的变化来调控的东方粘虫的表皮黑化 (Zhang *et al.*, 2020)。

4 展望

体色是动物最明显也是最重要的表型之一, 体表不同的着色模式还具有寻求配偶、调节体温、免疫、抵抗紫外线等重要的生理功能 (Ahnesjö and Forsman, 2006), 在探讨昆虫多态性、适应机制及生物进化等问题中, 昆虫体色多型可以提供非常好的研究模型 (李进步等, 2014)。现有研究表明, 昆虫体色多型是受基因与环境互作而表现出的复杂表型现象, 影响昆虫体色多型的环境因素主要有温度、寄主植物、密度等 (Wang and Kang, 2014; 彭云鹏等, 2015; 彭云鹏, 2015); 体色多型调节的感受器主要有复眼、体表感觉毛以及气味受体 (Wang *et al.*, 2015; Tanaka *et al.*, 2016; Yoda *et al.*, 2020)。目前, 对昆虫体色分化的分子调控机制理解主要集中在以果蝇为代表的色素合成代谢通路研究、以柑橘凤蝶为代表的激素调控研究、以东方粘虫为代表的神经肽调控研究、以蝗虫为代表的密度依赖性体色分化研究 (Wang and Kang, 2014; Jin *et al.*, 2019; Hughes *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2020)。然而, 许多昆虫存在体色多型现象, 对于与农林业生产密切相关昆虫是否具有与模式昆虫相似的体色多型分子调控机制, 还存在一定的争议 (樊永胜和朱道弘, 2009; 李进步等, 2014; Wang and Kang, 2014)。此外, 昆虫体色多型调控还有很多工作值得深入研究。例如, 组成昆虫体表的色素种类非常丰富, 但色型分化研究多是围绕黑色素以及类胡萝卜素

合成代谢调控展开, 其它色素调控网络是否参与这一过程尚不清楚。昆虫体色分化的分子调控研究大多数集中在内分泌控制、色素合成这些下游调控网络上, 对于更上游的调控网络, 特别是那些响应外界环境变化的基因研究甚少, 如在密度依赖性色型分化研究中, 哪些上游基因响应密度变化仍待明确。因此, 有必要从分子生物学、发育生物学、生态学等角度开展跨学科研究, 借助快速发展的基因组学和分子生物学技术, 来阐明复杂的昆虫体色多型分子调控机制。

参考文献 (References)

- Ahnesjö J, Forsman A. Differential habitat selection by pygmy grasshopper color morphs: Interactive effects of temperature and predator avoidance [J]. *Evolutionary Ecology*, 2006, 20 (3): 235 - 257.
- Altstein M. Role of neuropeptides in sex pheromone production in moths [J]. *Peptides*, 2004, 25 (9): 1491 - 1501.
- Armitage SAO, Siva-Jothy MT. Immune function responds to selection for cuticular colour in *Tenebrio molitor* [J]. *Heredity*, 2005, 94 (6): 650 - 656.
- Arnould L, Su KFY, Manoel D, *et al.* Emergence and diversification of fly pigmentation through evolution of a gene regulatory module [J]. *Science*, 2013, 339 (6126): 1423 - 1426.
- Ayali A. The puzzle of locust density-dependent phase polyphenism [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2019, 35: 41 - 47.
- Barchuk AR, Dos Santos GD, Caneschi R, *et al.* The ontogenetic saga of a social brain [J]. *Apidologie*, 2018, 49 (1): 32 - 48.
- Bhardwaj S, Jolander LSH, Wenk MR, *et al.* Origin of the mechanism of phenotypic plasticity in satyrid butterfly eyespots [J]. *eLife*, 2020, 9: e49544.
- Bhardwaj S, Prudic KL, Bear A, *et al.* Sex differences in 20-hydroxyecdysone hormone levels control sexual dimorphism in *Bicyclus anynana* wing patterns [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2017, 35 (2): 465 - 472.
- Bi H, Xu J, He L, *et al.* CRISPR/Cas9-mediated ebony knockout results in puparium melanism in *Spodoptera litura* [J]. *Insect Science*, 2019, 26 (6): 1011 - 1019.
- Biessmann H. Molecular analysis of the yellow gene (Y) region of *Drosophila-melanogaster* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1985, 82 (21): 7369 - 7373.
- Bond AB. The evolution of color polymorphism: Crypticity, searching images, and apostatic selection [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2007, 38 (1): 489 - 514.
- Caillaud MC, Losey JE. Genetics of color polymorphism in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* [J]. *Journal of Insect Science*, 2010, 10: 95.
- Cheng MG, Qiao QM, Yuan GH. Progress of the research on body-color diversity in insects [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2005,

- 42 (5): 502–505. [程茂高, 乔卿梅, 原国辉. 昆虫体色分化研究进展 [J]. 昆虫知识, 2005, 42 (5): 502–505]
- Cotter SC, Hails RS, Cory JS, *et al.* Density-dependent prophylaxis and condition-dependent immune function in Lepidopteran larvae: A multivariate approach [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73 (2): 283–293.
- Cullen DA, Sword GA, Dodgson T, *et al.* Behavioural phase change in the Australian plague locust, *Chortioetes terminifera*, is triggered by tactile stimulation of the antennae [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56 (8): 937–942.
- Cuthill IC, Allen WL, Arbuckle K, *et al.* The biology of color [J]. *Science*, 2017, 357 (6350): ean0221.
- Dai FY, Qiao L, Tong XL, *et al.* Mutations of an arylalkylamine-N-acetyltransferase, Bm-iAANAT are responsible for silkworm melanism mutant [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2010, 285 (25): 19553–19560.
- Ding BY, Niu J, Shang F, *et al.* Parental silencing of a horizontally transferred carotenoid desaturase gene causes a reduction of red pigment and fitness in the pea aphid [J]. *Pest Management Science*, 2020, 76 (7): 2423–2433.
- Fan YS, Zhu DH. Body-color polymorphism and regulatory mechanism of insects [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2009, 29 (1): 84–88. [樊永胜, 朱道弘. 昆虫体色多型及其调控机理 [J]. 中南林业科技大学学报, 2009, 29 (1): 84–88]
- Feinerman O, Traniello JFA. Social complexity, diet, and brain evolution: Modeling the effects of colony size, worker size, brain size, and foraging behavior on colony fitness in ants [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2016, 70 (7): 1063–1074.
- Futahashi R, Fujiwara H. Regulation of 20-hydroxyecdysone on the larval pigmentation and the expression of melanin synthesis enzymes and yellow gene of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2007, 37 (8): 855–864.
- Futahashi R, Fujiwara H. Juvenile hormone regulates butterfly larval pattern switches [J]. *Science*, 2008, 319 (5866): 1061.
- Gray SM, Mckinnon JS. Linking color polymorphism maintenance and speciation [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22 (2): 71–79.
- Goulson D. Determination of larval melanization in the moth, *Mamestra brassicae*, and the role of melanin in thermoregulation [J]. *Heredity*, 1994, 73 (5): 471–479.
- Hammelman RE, Heusinkveld CL, Hung ET, *et al.* Extreme developmental instability associated with wing plasticity in pea aphids [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, 287 (1937): 20201349.
- Hariton-Shalev A, Shalev M, Adir N, *et al.* Structural and functional differences between pheromonotropic and melanotropic PK/PBAN receptors [J]. *Biochimica et Biophysica Acta-General Subjects*, 2013, 1830 (11): 5036–5048.
- Hebert PDN, Penton EH, Burns JM, *et al.* Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101 (41): 14812–14817.
- He YQ, Zeng XY, Cheng Q, *et al.* EPG analysis of feeding behavior of green peach aphid *Myzus persicae* biotypes with different body colors [J]. *Acta Aphytophylacica Sinica*, 2017, 44 (2): 298–304. [何应琴, 曾贤义, 程浅, 等. 不同体色生物型烟蚜的取食特性分析 [J]. 植物保护学报, 2017, 44 (2): 298–304]
- Hughes JT, Williams ME, Johnson R, *et al.* Gene regulatory network homoplasy underlies recurrent sexually dimorphic fruit fly pigmentation [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2020, 8: 80.
- Huo KK, Zhen ZM. Variation of body color in *Episyrphus balteatus* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2003, 40 (6): 529–534. [霍科科, 郑哲民. 黑带食蚜蝇体色变异的研究 [J]. 昆虫知识, 2003, 40 (6): 529–534]
- Jian FM, Yang Y. The relationship between the occurrence of the dark type of armyworm and population density [J]. *Entomological Knowledge*, 1994, 31 (5): 275–276. [简富明, 杨雨环. 粘虫深色型发生与种群密度的关系 [J]. 昆虫知识, 1994, 31 (5): 275–276]
- Jin H, Seki T, Yamaguchi J, *et al.* Prepattern of *Papilio xuthus* caterpillar camouflage is controlled by three homeobox genes: *Clawless*, *abdominal-A*, and *Abdominal-B* [J]. *Science Advances*, 2019, 5 (7): eaav7569.
- Johansson F, Nilsson-Örtman V. Predation and the relative importance of larval colour polymorphisms and colour polyphenism in a damselfly [J]. *Evolutionary Ecology*, 2013, 27 (3): 579–591.
- Khasa E, Badhwar P, Bhan V. Seasonal changes in humidity level in the tropics impact body color polymorphism and water balance in *Drosophila jambulina* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2013, 56 (12): 1367–1380. [Khasa E, Badhwar P, Bhan V. 热带地区相对湿度的季节性变化影响果蝇 *Drosophila jambulina* 体色多型性和水分平衡 (英文) [J]. 昆虫学报, 2013, 56 (12): 1367–1380]
- Lester RL, Grach C, Pener MP, *et al.* Stimuli inducing gregarious colouration and behaviour in nymphs of *Schistocerca gregaria* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2005, 51 (7): 737–747.
- Li JB, Fang LP, Meng L, *et al.* Body color polymorphism and its ecological and evolutionary function in aphids [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33 (5): 1404–1412. [李进步, 方丽平, 孟玲, 等. 蚜虫体色多态性及生态进化功能 [J]. 生态学杂志, 2014, 33 (5): 1404–1412]
- Li X, Fan D, Zhang W, Liu G, *et al.* Outbred genome sequencing and CRISPR/Cas9 gene editing in butterflies [J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 8212.
- Massey JH, Wittkopp PJ. The genetic basis of pigmentation differences within and between *Drosophila* species [J]. *Current Topics in Developmental Biology*, 2016, 119: 27–61.
- Monteiro A, Tong X, Bear A, *et al.* Differential expression of ecdysone receptor leads to variation in phenotypic plasticity across serial homologs [J]. *PLoS Genetics*, 2015, 11 (9): e1005529.

- Moran NA, Jarvik T. Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids [J]. *Science*, 2010, 328 (5978): 624–627.
- Ninomiya Y, Kurakake K, Oda Y, *et al.* Insect cytokine growth-blocking peptide signaling cascades regulate two separate groups of target genes [J]. *FEBS Journal*, 2008, 275 (5): 894–902.
- Mun S, Noh MY, Kramer KJ, *et al.* Gene functions in adult cuticle pigmentation of the yellow mealworm, *Tenebrio molitor* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2020, 117: 103291.
- Ogura N, Saito T. Hormonal function controlling pigmentation of the integument in the common armyworm larva, *Leucania separata* Walker [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1972, 7 (4): 239–242.
- Predel R, Neupert S, Russell WK, *et al.* Corazonin in insects [J]. *Peptides*, 2007, 28 (1): 3–10.
- Peng YP. Research on Influence of Temperature, Humidity and Food Color on Body Color of Lepidopodoteran Noctuidae Larvae [D]. Changsha: Hunan Agricultural University Master Thesis, 2015. [彭云鹏. 温湿度和食物颜色对鳞翅目夜蛾类幼虫体色的综合影响规律研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学硕士论文, 2015]
- Peng YP, Wen LZ, Yi Q, *et al.* Quantitative analysis of body color change of *Prodenia litura* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae in relation to food color using computer vision technology [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2015, 58 (5): 559–568. [彭云鹏, 文礼章, 易倩, 等. 利用计算机视觉技术量化解析食物颜色与斜纹夜蛾幼虫体色变化的关系 [J]. 昆虫学报, 2015, 58 (5): 559–568]
- Rafaeli A, Jurenka RA. PBAN regulation of pheromone biosynthesis in female moths. In: Blomquist G, Vogt R, eds. *Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology* [C]. Columbia: Academic Press, 2003: 107–136.
- Ravi P, Seema R, Chanderkala L, *et al.* Adaptive changes in the plasticity of body melanisation in generalist, cold and warm adapted *Drosophila* species [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2011, 54 (10): 1155–1164. [Ravi P, Seema R, Chanderkala L, 等. 不同气候适应类型果蝇体色黑化可塑性的适应性变化 (英文) [J]. 昆虫学报, 2011, 54 (10): 1155–1164]
- Saito H. Blue biliprotein as an effective factor for cryptic colouration in *Rhodinia fugax* larvae [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2001, 47 (2): 205–212.
- Sapin GD, Tomoda K, Tanaka S, *et al.* Involvement of the transcription factor *E75* in adult cuticular formation in the red flour beetle *Tribolium castaneum* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2020, 126: 103450.
- Shalev AH, Altstein M. Pheromonotropic and melanotropic PK/PBAN receptors: Differential ligand-receptor interactions [J]. *Peptides*, 2015, 63: 81–89.
- Simpson SJ, Despland E, Hagele BF, *et al.* Gregarious behavior in desert locusts is evoked by touching their back legs [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98 (7): 3895–3897.
- Song HJ, Liu T, Liu WL, *et al.* Study and prospect of insects polymorphism [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2009, 37 (12): 71–74. [宋红军, 刘婷, 刘晚兰, 等. 昆虫多型现象研究及展望 [J]. 山西农业科学, 2009, 37 (12): 71–74]
- Sugahara R, Tanaka S. Environmental and hormonal control of body color polyphenism in late-instar desert locust nymphs: Role of the yellow protein [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2018, 93: 27–36.
- Takada H, Tamura M. Occurrence of tobacco-specific forms of *Myzus persicae* (Homoptera, Aphididae) [J]. *Kontyû*, 1987, 55 (4): 573–586.
- Tanaka S, Kenichi H, Nishide Y, *et al.* The mechanism controlling phenotypic plasticity of body color in the desert locust: Some recent progress [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2016, 17: 10–15.
- Tanaka S, Nishide Y. Do desert locust hoppers develop gregarious characteristics by watching a video? [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2012, 58 (8): 1060–1071.
- Tanaka S, Saeki S, Nishide Y, *et al.* Body-color and behavioral responses by the mid-instar nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) to crowding and visual stimuli [J]. *Entomological Science*, 2016, 19 (4): 391–400.
- Tanaka S. Hormonal control of body-color polyphenism in the American grasshopper, *Schistocerca americana*: A function of [His (7)] – corazonin [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2004, 97 (2): 302–309.
- Tojo S. Variation in phase polymorphism in the common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1991, 26 (4): 571–578.
- True JR. Insect melanism: The molecules matter [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18 (12): 640–647.
- True JR, Yeh SD, Hovemann BT, *et al.* *Drosophila tan* encodes a novel hydrolase required in pigmentation and vision [J]. *PLoS Genetics*, 2005, 1 (5): 551–562.
- Tsuchida T. Molecular basis and ecological relevance of aphid body colors [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2016, 17: 74–80.
- Wang X, Kang L. Molecular mechanisms of phase change in locusts [J]. *Annual Review of Entomology*, 2014, 59: 225–244.
- Wang Z, Yang P, Chen D, *et al.* Identification and functional analysis of olfactory receptor family reveal unusual characteristics of the olfactory system in the migratory locust [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2015, 72 (22): 4429–4443.
- Westeberhard MJ. Phenotypic plasticity and the origins of diversity [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1989, 20: 249–278.
- Williams TM, Selegue JE, Werner T, *et al.* The regulation and evolution of a genetic switch controlling sexually dimorphic traits in *Drosophila* [J]. *Cell*, 2008, 134 (4): 610–623.
- Wilson K, Cotter SC, Reeson AF, *et al.* Melanism and disease resistance in insects [J]. *Ecology Letters*, 2001, 4 (6): 637–649.
- Wittkopp PJ, Carroll SB, Kopp A. Evolution in black and white: Genetic control of pigment patterns in *Drosophila* [J]. *Trends in Genetics*, 2003a, 19 (9): 495–504.

- Wittkopp PJ , Stewart EE , Arnold LL , *et al.* Intraspecific polymorphism to interspecific divergence: Genetics of pigmentation in *Drosophila* [J]. *Science* , 2009 , 326 (5952) : 540 – 544.
- Wittkopp PJ , Williams BL , Selegue JE , *et al.* *Drosophila* pigmentation evolution: Divergent genotypes underlying convergent phenotypes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , 2003b , 100 (4) : 1808 – 1813.
- Xing S , Bonebrake TC , Ashton LA , *et al.* Colors of night: Climate–morphology relationships of geometrid moths along spatial gradients in southwestern China [J]. *Oecologia* , 2018 , 188 (2) : 537 – 546.
- Xu HJ , Zhang CX. Insulin receptors and wing dimorphism in rice planthoppers [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* , 2017 , 372 (1713) : 20150489.
- Yamasaki A , Shimizu K , Fujisaki K. Effect of Host plant part on larval body-color polymorphism in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America* , 2009 , 102 (1) : 76 – 84.
- Yang ML , Wang YL , Liu Q , *et al.* A β -carotene-binding protein carrying a red pigment regulates body-color transition between green and black in locusts [J]. *eLife* , 2019 , 8 : e41362.
- Yerushalmi Y , Bhargava K , Gilon C , *et al.* Structure-activity relations of the dark-colour-inducing neurohormone of locusts [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* , 2002 , 32 (8) : 909 – 917.
- Yoda S , Otaguro E , Nobuta M , *et al.* Molecular mechanisms underlying pupal protective color switch in *Papilio polytes* butterflies [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution* , 2020 , 8 : 51.
- Zhang L , Reed RD. Genome editing in butterflies reveals that spalt promotes and *Distal-less* represses eyespot colour patterns [J]. *Nature Communications* , 2016 , 7 : 11769.
- Zhang YC , He J , Zhang YX , *et al.* Insect cytokine growth-blocking peptide may regulate density-dependent phase trait of cuticular melanization in the larval armyworm , *Mythimna separate* [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology* , 2020 , 23 (2) : 498 – 503.
- Zhang Y , Li H , Du J , *et al.* Three melanin pathway genes , *TH* , *yellow* , and *aaNAT* , regulate pigmentation in the twin-spotted assassin bug , *Platyeris biguttatus* (Linnaeus) [J]. *International Journal of Molecular Sciences* , 2019 , 20 (11) : 2728.
- Zhao W , Li L , Zhang Y , *et al.* Calcineurin is required for male sex pheromone biosynthesis and female acceptance [J]. *Insect Molecular Biology* , 2018 , 27 (3) : 373 – 382.
- Zheng L , Lytle C , Njauw CN , *et al.* Cloning and characterization of the pheromone biosynthesis activating neuropeptide receptor gene in *Spodoptera littoralis* larvae [J]. *Gene* , 2007 , 393 (1 – 2) : 20 – 30.
- Zhu L. Research on Capabilities of High Temperature Resistance and Cold Tolerance of Immature Instars in Changsha and Some Laws of the Body Color Change of Beet Armyworm [D]. Changsha: Hunan Agricultural University Master Thesis , 2011. [朱亮. 长沙地区甜菜夜蛾幼期虫态耐低温和耐高温能力及其体色变化若干规律的研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学硕士论文 , 2011]