

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2016.02.2

## 瓢虫性选择行为及进化机制研究

谢佳沁<sup>1,2</sup>, 庞虹<sup>1\*</sup>

(1. 中山大学生命科学学院, 广州 510275; 2. 根特大学生物工程学院, 根特 9000)

**摘要:** 昆虫性选择行为一直是行为生物学家和进化生物学家所关注的热点。早期对瓢虫性选择行为研究主要集中在非随机性交配模式, 随着研究的深入, 近些年对瓢虫性选择行为研究取得了许多新成果, 包括多次交配的行为机制、性选择的识别机制、精子传送及竞争等。为全面地了解瓢虫性选择行为研究现状, 本文总结了瓢虫非随机性交配模式, 综述了近十余年对瓢虫性行为及进化的研究成果, 同时对瓢虫性选择行为未来的研究方向进行了展望。

**关键词:** 瓢虫; 性选择; 多次交配; 精子竞争; 性进化

中图分类号: Q968.1; S476

文献标志码: A

文章编号: 1674-0858 (2016) 02-0228-10

## Research of sexual behaviour and evolutionary mechanism of ladybird beetles ( Coleoptera: Coccinellidae)

XIE Jia-Qin<sup>1,2</sup>, PANG Hong<sup>1\*</sup> (1. Sun Yat-sen University, School of Life Sciences, Guangzhou 510275, China; 2. Ghent University, Faculty of Bioscience Engineering, Ghent 9000)

**Abstract:** Sexual behaviour of insects is always an intriguing topic to behavioural and evolutionary biologists. The early studies to sexual behaviour of ladybird beetles were mostly focusing on non-random mating patterns. Recently there have been gained many novel achievements in sexual behaviour of ladybird beetles, including the mechanism of multiple mating, recognition in sexual selection, sperm transfer etc. To better understand the progress of sexual behaviour of ladybird beetles, this paper summarizes the non-random mating patterns and the achievements of the sexual behaviour and evolution of ladybird beetles within recent ten years, and finally gives future perspectives.

**Key words:** Ladybird beetles; sexual selection; multiple mating; sperm competition; sexual evolution

世界范围内, 目前被发现的瓢虫种类已超过 6000 种, 其中大多数为捕食性, 在中国已被发现的瓢虫种类有 720 余种 (Ipert, 1999; 任顺祥等, 2009)。不同种类瓢虫的地理分布、取食习性、形态特征差异较大, 根据食性的不同, 可以将其分为: 植食性瓢虫, 食菌性瓢虫和捕食性瓢虫 (虞国跃和林文祥, 2011)。

瓢虫间的形态学特征差异较大, 其个体大小、鞘翅颜色及色斑类型变化较多, 有时同一种瓢虫

的鞘翅颜色及色斑变化也比较大, 如较常见的异色瓢虫 *Harmonia axyridis*、二星瓢虫 *Adalia bipunctata*、六斑月瓢虫 *Cheilomenes sexmaculata* 和龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* 等 (Majerus *et al.*, 1982; 庞虹, 1990; 曾涛和庞虹, 2000; 王甦 *et al.*, 2007)。部分瓢虫的鞘翅颜色呈现出多态性, 这种表型的多态性与性选择之间的关系已受到较多的关注 (Kearns *et al.*, 1992; O' Donald & Majerus, 1992; Hirai *et al.*, 2006)。为阐明表型多

基金项目: 国家重点基础发展计划 (973) 项目 (2013CB127600); 国家自然科学基金项目 (31171899, 31572052); 国家留学基金委项目 (201406380051)

作者简介: 谢佳沁, 男, 博士研究生, 研究方向为昆虫行为生态学与害虫防治

\* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: Lsshpan@mail.sysu.edu.cn

收稿日期 Received: 2106-03-11; 接受日期 Accepted: 2016-03-20

态性与性选择之间的关系, 研究者探讨了以下几个问题: 为什么同一种的瓢虫鞘翅颜色和色斑表现出多态性? 是自然选的结果还是性选择的结果? 通过大量的野外观察以及室内实验, 发现瓢虫的非随机交配模式对表型多态性有着重要的作用, 同时研究发现非随机性交配可能由基因导致 (O' donald & Majerus, 1985; 1992), 然而基因导致的非随机性选择假说并没有得到一致的认可 (Tomlinson *et al.*, 1990; Kearns *et al.*, 1992)。

近些年, 对瓢虫性选择行为深入研究后发现, 具有交配优势性的表型并非一直表现出优势性, 它们可能随着季节的变化而发生改变 (Osawa & Nishida, 1992; Wang *et al.*, 2009)。不同的交配模式 (多次或者单次交配) 能够影响自身繁殖力和后代的适合度 (Mishra, 2005; Haddrill *et al.*, 2008; Xie *et al.*, 2014; Colares *et al.*, 2015), 同时瓢虫自身经历的营养环境条件也可能影响其性选择行为 (Perry *et al.*, 2009; Xie *et al.*, 2015)。基于瓢虫性选择行为已获得的研究成果, 本文将从以下六个方面进行综述: 一是瓢虫的交配体系及面临潜在的交配对象时, 它们所表现出的交配偏好性; 二是瓢虫多次交配的行为机制; 三是性选择过程中的识别机制; 四是不同的交配对象与适合度的关系; 五是精子传送与利用模式; 六是瓢虫性选择、环境与进化的相互关系。

## 1 交配体系及选择偏好性

不同种类昆虫的交配体系不尽相同, 大多数瓢虫表现出一种“混交模式”, 即雌性或者雄性个体可与相近或者亲缘关系较远的异性进行多次交配 (Haddrill *et al.*, 2007; Haddrill *et al.*, 2008) (表 1)。对雄性而言, 与不同雌性交配之后可以产生更丰富的后代, 实现交配利益最大化; 而对于雌性而言, 与不同的雄性交配之后可以获得物质或者基因上的利益 (不同类型的精子), 提高自身的繁殖力和后代的多样性 (Hodek & Ceryngier, 2000; Ahmad, 2005; Chaudhary & Mishra, 2015)。然而, 自然界中瓢虫的交配行为并非随机发生, 在交配的时候它们倾向选择某种特定表型的对象, 并影响自身和 (或者) 后代的适合度 (O' Donald & Majerus, 1992; Tomlinson *et al.*, 1995; Ueno *et al.*, 1998)。瓢虫的交配过程主要分为六个步骤: 靠近、观察、检查、接触、交尾和完成交配

(Hemptinne *et al.*, 1998), 其促使性选择行为的完成来源于视觉、嗅觉、触觉等刺激因素, 同时也受到周围环境的影响。

瓢虫非随机交配模式普遍存在, 一些研究表明, 这种非随机性交配行为可能由基因介导 (O' Donald & Majerus, 1992; Tomlinson *et al.*, 1995)。对异色瓢虫 *H. axyridis*、二星瓢虫 *A. pipunctata* 的性选择行为研究发现, 雌雄会对黑底型表现出一定的交配偏好性, 然而对黑底型的选择偏好性会随着时间的变化而发生改变 (Brakefield, 1984; O' donald & Majerus, 1985)。异色瓢虫主要分为黑底和非黑底两种表型, 这两种表型的个体在不同季节中所占的频率有所差异 (Osawa & Nishida, 1992; Ueno *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2009)。异色瓢虫野外种群观察发现, 一段时间里黑化表型为该种群中的主要类群, 但随着时间的推移, 从春天到夏天, 非黑底型所占的频率逐渐增加 (Osawa & Nishida, 1992)。为什么种群中两种表型的频率会发生变化? 研究认为非黑底型在春末夏初的时候是交配优势表型, 他们将获得更多的交配机会, 这种优势表型能够大量积累, 到夏天时非黑底型所占有的频率就会增加 (Osawa & Nishida, 1992)。实验室的交配选择实验也发现, 在春天无论黑化或者非黑化的雌性都偏好与非黑化的雄性个体进行交配, 但到秋天的时候, 黑化个体的交配成功率逐渐增加 (Osawa & Nishida, 1992; Hodek & Ceryngier, 2000)。中国北方异色瓢虫种群的野外观察发现, 秋天时非黑底型和黑底型个体在种群中的比例甚至达到 5:1, 而在春天两种表型在种群中的频率变为 1:1, 这种随季节变化的表型频率与雌雄的交配选择有关, 可能不同季节中的交配优势表型发生了变化 (Wang *et al.*, 2009)。

黑底和非黑底表型对太阳光的吸收和反射能力不一样, 同一光照强度下, 黑底表型相对于非黑底表型而言可获得更多的能量 (Brakefield & Willmer, 1985; Stewart & Dixon, 1989)。从秋天到冬天的演变过程中, 周围环境的温度逐渐降低、光照时间逐渐变短, 这时候黑底表型可以获得更多的能量, 具有较高的性活动力, 表现为一种优势交配表型 (Brakefield & Willmer, 1985); 相反, 夏天温度较高、光照时间较长, 非黑底表型的吸热能力较弱, 从而表现为一种优势交配表型 (Stewart & Dixon, 1989; Ueno *et al.*, 1998)。特定的时期里雌雄个体都倾向与优势表型进行交配,

而劣势表型获得的交配机会较少,导致不同表型在种群中的频率随着季节的变化而发生改变 (Stewart & Dixon, 1989)。瓢虫鞘翅颜色是影响其性选择行为的重要因素之一,同时身体的大小也能够影响雌性个体的交配选择性 (Xie *et al.*, 2015)。异色瓢虫和二星瓢虫对黑底或者非黑底表型的交配偏好并不固定 (Brakefield, 1984; Wang *et al.*, 2009),当黑底型为优势表型时,只有较大的非黑底型个体才能获得交配机会 (Ueno *et al.*, 1998)。

瓢虫交配行为导致表型多态性变化主要包括两种假说,一是鞘翅颜色的多态性是由一个位点上的一对等位基因控制,交配偏好性可能导致表型的多态性变化;二是鞘翅多态性由不同位点的

多个基因控制,随机性交配不能实现表型多态性,而是其他因素 (O' donald & Majerus, 1985; 1992)。人为控制二星瓢虫交配选择性 (偏好性组,不断选择与黑底型交配的雌虫;非偏好性组,不断选择与非黑底型交配的雌虫)并通过不断地重复筛选后,第九代偏好性组中雌性对黑底型选择的比例从 20% 增加到 65%,而非偏好性组中的雌性几乎没有表现出对黑底型的偏好 (O' donald & Majerus, 1985)。瓢虫的性选择能够影响表型的多态性,野外的重复观察发现,种群中黑底型为主要表型时,该地区的个体对黑底型也表现出较高的偏好性 (Haddrill *et al.*, 2013; Awad *et al.*, 2015)。

表 1 不同种类瓢虫性选择行为研究

Table 1 Research of sexual behaviour of different ladybird beetle species

瓢虫种类 Ladybird beetle species	性行为 Sexual behaviour	参考文献 References
毛斑长足瓢虫 <i>Hippodamia convergens</i>	多次交配行为 Multiple mating	Bayoumy & Midhaud, 2014
二星瓢虫 <i>Adalia bipunctata</i>	非随机交配及多次交配行为 Non-random mating & Multiple mating	O' Donald & Majerus, 1985, 1992; Haddrill <i>et al.</i> , 2007
孟氏隐唇瓢虫 <i>Cryptolaemus montrouzieri</i>	交配选择及多次交配行为 Mating choice & Multiple mating	Jayanthi <i>et al.</i> , 2013; Xie <i>et al.</i> , 2014, 2015
异色瓢虫 <i>Harmonia axyridis</i>	非随机交配及多次交配行为 Non-random mating & Multiple mating	Grill <i>et al.</i> , 1997; Wang <i>et al.</i> , 2009; 肖红 & 李金钢, 2010; Awad <i>et al.</i> , 2015
西南龟瓢虫 <i>Propylea dissecta</i>	交配选择行为 Mating choice	Mishra & Omkar, 2014
七星瓢虫 <i>Coccinella septempunctata</i>	交配选择及多次交配行为 Mating choice & Multiple mating	Srivastava & Omkar, 2005; Omkar & Mishra, 2005
六斑月瓢虫 <i>Cheilomenes sexmaculata</i>	交配选择及多次交配行为 Mating choice & Multiple mating	Omkar & Mishra, 2005; Omkar <i>et al.</i> , 2006
赤星瓢虫 <i>Coelophora saucia</i>	交配选择行为 Mating choice	Omkar <i>et al.</i> , 2006
狭臂瓢虫 <i>Coccinella transversalis</i>	多次交配行为 Multiple mating	Michaud <i>et al.</i> , 2013
斑点瓢虫 <i>Coleomegilla maculata</i>	交配选择行为 Mating choice	Harmon <i>et al.</i> , 2008
马铃薯瓢虫 <i>Henosepilachna vigintioctomaculata</i>	交配选择行为 Mating choice	Matsubayashi & Katakura, 2007
马铃薯瓢虫 <i>Henosepilachna pustulosa</i>	交配选择行为 Mating choice	Matsubayashi & Katakura, 2007
弯叶毛瓢虫 <i>Nephus regularis</i>	多次交配行为 Mating choice	Rawat & Modi, 1969

## 2 多次交配的行为机制

雌雄一次或者少量几次的成功交配就可以满足雌性卵子的受精成功率,但对瓢虫野外种群的观察以及室内实验发现,雌性个体普遍存在多次交配行为 (Seo *et al.*, 2008; 胡阳等, 2010)。交配过程中,雌性个体会面临一些潜在的代价,包括能量的消耗 (对雄性的选择及负担雄性的身体)、被天敌捕食的风险 (交配时雌性会将自己的身体暴露,容易被其捕食者发现)、时间损失 (交配过程是一个耗时的过程,交配持续时间几分钟到几小时,甚至持续数天) (Mishra, 2005; Sahu, 2012; Perry & Crystal, 2013)。同时多次交配时雌性还可能遭受物理伤害,例如交配过程中雄性生殖器对雌性的损伤,雄性精液中含有有害的物质或感染病原菌等,进而影响雌性的繁殖力和寿命 (Penn & Potts, 1998; Webberley *et al.*, 2002)。相比较而言,雄性通过多次交配可以更多地传递自身的遗传信息,实现交配利益最大化。但弯叶毛瓢虫 *Nephus regularis* 未交配的成虫比有过交配行为的成虫具有更长的寿命,表明成虫将为性行为付出直接的代价 (Rawat & Modi, 1969); 二星瓢虫雄性交配后的寿命也明显短于没有过交配行为的个体,但连续交配之后雄性所付出的代价越来越小 (Perry & Crystal, 2013)。已发现的瓢虫种类中,大多数瓢虫的性选择行为表现出一妻多夫和一夫多妻的交配模式,目前主要有物质利益和基因利益两种假说来解释为什么雌性可能面临高昂的交配代价时还进行多次交配。

首先多次交配可以获得物质上的利益,雌性通过多次交配可以获得足够的精子,确保所有卵子受精的同时,还可以获得一些优秀的精子 (Kamala Jayanthi *et al.*, 2013; Bayoumy & Michaud, 2014)。瓢虫精液中一般含有精子和非精子成分的精液,雌雄交配的时候,雄性精液中所含的营养物质可以补充雌性所需的部分能量 (Perry & Rowe, 2010)。二星瓢虫在交配的时候,雄性将精囊传递给雌性,精囊含有许多营养物质,可以通过这些营养物质补充雌性能量的损失 (Perry *et al.*, 2009)。孟氏隐唇瓢虫雌虫无论与相同还是不同的雄性 5 次交配后,雌性的产卵量比只交配 1 次的要高,但其卵孵化率和后代适合度并没有表现出差异 (Xie *et al.*, 2014), 二星瓢虫的多次交

配也没有影响其孵化率 (Perry & Rowe, 2008b)。孟氏隐唇瓢虫的印度种群也发现 3 次交配比 1 次或者 2 次交配的雌虫产卵量高,然而随着时间的推移,3 次交配每日产卵减少的速率要比 1 次或者 2 次交配的雌性要快 (Kamala Jayanthi *et al.*, 2013)。与此比较,二星瓢虫非重复的多次交配可以提高后代的产卵量和孵化率,而重复的多次交配并没有提高后代产卵量和孵化率 (Hadrill *et al.*, 2007)。3 种食蚜瓢虫,七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、六斑月瓢虫 *Cheilomenes sexmaculata* 和西南龟瓢虫 *Propylea dissecta* 多次交配也可以提高自身生殖力,但龟纹瓢虫和六斑月瓢虫的寿命随着交配次数的增加而缩短,表现出一种代偿关系 (Mishra, 2005)。相比较而言,七星瓢虫的寿命没有因交配次数的增加而缩短,这可能与吸收的雄性精囊有关,精囊中的营养物质弥补了部分损失 (Mishra, 2005)。异色瓢虫雌虫也可以通过多次交配提高雌性的产卵量和孵化率,但与单次交配的雌虫相比较,将缩短成虫的寿命,雌性交配的次数越多其寿命就越短 (肖红和李金钢, 2010)。

其次多次交配也可带来基因上的利益,通过多次交配雌性可以获得更丰富的精子,与不同类型的精子受精后促进后代的多样性,有利于对气候环境变化的适应 (LaDage *et al.*, 2008)。面对多种类型的精子,通过选择优秀的精子,以维持后代的优势性。另外多次交配可以提高精子兼容性,因为一些雄性的精子与该雌性不能兼容,从而降低卵子的受精率; 增加交配次数,特别是与不同雄性个体的交配次数可以提高精子选择机会,获得更高的繁殖收益 (Omkar & Mishra, 2010)。已经发现二星瓢虫通过多次交配可以提高后代的适合度,异色瓢虫通过多次交配可以提高卵的孵化率,其雌性交配 7 次后 (与交配 1、7 和 14 次) 的产卵有最高的孵化率,说明多次交配的雌性可能获得一些基因利益 (肖红和李金钢, 2010)。但其他瓢虫的多次交配并没有提高孵化率或者后代适合度,这可能与雌性的生殖结构和精子利用模式有关 (Kaufmann, 1996; Xie *et al.*, 2014)。

## 3 性选择中的识别机制

面临多个潜在的交配对象时,雌雄瓢虫是通过怎样的机制选择特定的个体,并表现出的选择

偏好性, 这一问题日渐受到关注。研究表明视觉信号是重要的影响因素之一, 雌性通过评估身体大小来判断潜在交配对象的身体质量, 对异色瓢虫性选择行为研究发现, 雌性与非黑底型雄性交配时, 他们更喜欢与身体较大的进行交配 (Ueno *et al.*, 1998)。身体大小可以反应个体身体质量状况, 通常大的个体身体质量状况比小的个体身体质量状况好, 在交配过程中它们比其他潜在的竞争者具有更高的竞争优势。另外个体活动力也能够影响雌雄的交配选择, 活动力高的个体可以主动寻找交配对象, 也具有更高的异性吸引力 (Brakefield & Willmer, 1985)。

同时发现瓢虫鞘翅上的表皮碳氢化合物在性选择行为中有着重要的意义 (Hemptinne *et al.*, 1996; Hemptinne *et al.*, 1998)。为什么瓢虫选择与异性交配, 而避免与同性交配? 他们是通过怎样的方式来辨别区分? 这可能与表皮碳氢化合物的组成有关。对二星瓢虫的研究发现, 雄性不会与活着的雄性发生交配行为, 但是它们会对没有活动力 (死亡) 的同性也表现出交配行为, 另外当一个“假瓢虫”的鞘翅上加上雄性或者雌性的鞘翅时, 其交配发生的频率没有表现出差异性, 然而用氯仿脱洗后的鞘翅不能刺激雄性的交配行为 (Hemptinne *et al.*, 1998)。分析发现该瓢虫的鞘翅上富含 7-、9-甲基二十三烷等碳氢化合物, 这种表皮碳氢化合物对刺激瓢虫的性行为有着重要的作用。进一步研究发现二星瓢虫雄虫与雌性的鞘翅接触之后才会表现出交配行为, 说明该化合物是一种接触性信息素, 需要接触后才能刺激性行为的发生 (Hemotinne *et al.*, 1996)。信息素可能在蛹期就已经产生并刺激雄性的性行为, 瓢虫 *Leptothea galbula* 雌雄蛹期就可以产生一种信息素, 雄性用触须和触角接触蛹后会选择在一个蛹周围等待直到该雌虫羽化, 以此获得交配机会 (Richards, 1980)。

瓢虫鞘翅的颜色也可能是一种化学防御信号, 异色瓢虫鞘翅浅色区域富含更多的生物碱, 这种物质被认为是一种抵御交配和驱离捕食者的信息素, 非黑底型异色瓢虫鞘翅中含有较多的生物碱导致非黑底型的异性吸引力没有黑底型高 (Bezzerrides *et al.*, 2007)。另外, 还发现异色瓢虫雌性可以产生一种特有的挥发性信息素, 可以吸引一定距离内的雄性, 而这种化合物只对雌性没有吸引力。进一步分析该化合物后, 发现

B-caryophyllene 是这种挥发性信息素最主要的成分, 占到总量的 80% 到 86%, 另外还富含 B-element, methyl-eugenol, a-humulene 和 a-bulnesene (Fassotte *et al.*, 2014)。

## 4 交配对象与适合度关系

不同交配模式或者不同的交配对象会影响雌性的繁殖力和 (或者) 后代的适合度, 雌性与优秀的雄性个体交配之后, 会表现出较高的繁殖力, 其后代的发育时间较快、成活率较高 (Bayoumy & Michaud, 2014; Mishra, 2014; Xie *et al.*, 2015)。交配时候的年龄对雌雄的交配成功率和繁殖力也有较大的影响, 羽化 10 d 后七星瓢虫雌雄的交配发生率为 100%, 而 40-50 日龄时的交配发生率降低, 20 到 30 日龄的雄性与 20 日龄的雌性的交配持续时间最长、繁殖力和卵孵化最高, 然而不同日龄雌雄交配后, 其产卵前期和产卵持续时间并没有表现出差异性 (Srivastava, 2004)。瓢虫 *Anegleis cardoni* 的交配持续时间较短 (14 min 左右), 并表现出可变性, 它们与有过交配行为的雄性进行交配时的持续时间较长, 而与没有过交配行为雄性交配持续时间较短, 其繁殖力也表现出差异性 (Sahu & Kumar, 2013)。六斑月瓢虫雌性 10 日龄与 60 日龄雄性的交配持续时间较长、繁殖力较高, 当雄虫 10 日龄, 雌虫 40 日龄的时, 它们的繁殖力最高, 而其他不同日龄组合的交配持续时间和繁殖力相对较低 (Singh & Singh, 2006)。研究也发现较长的交配时间会产生较高的繁殖力和较长的繁殖期, 但其内在机制还不清楚 (Singh & Pervez, 2006; Singh & Singh, 2006)。

六斑月瓢虫、赤星瓢虫 *Coelophora saucia* 的交配时间越长其繁殖力和生育力都增加, 同时产卵前期缩短 (Singh & Pervez, 2006)。然而交配持续时间小于 10 s 时, 虽然雌虫能够产卵, 但其所产的卵不能孵化, 可能交配的时间太短导致没有足量精子的传送, 六斑月瓢虫和赤星瓢虫交配过程中直接传送精子, 而不是通过精囊的形式传送, 1 min 以上的交配持续时间对其产卵很重要 (Singh & Pervez, 2006)。七星瓢虫、狭臂瓢虫 *Coccinella transversalis* 雄性的交配历史会影响雌性的生育力和后代的发育, 只有 1 次交配经历的雄性比有过 5 次交配经历的雄虫所产生的后代成活率要高, 同时发育更快 (Michaud *et al.*, 2013)。西南龟瓢虫

*Propylea dissecta* 的性选择行为将影响后代的成活率, 研究发现黑色表型比浅色的表型具有更高的交配倾向性, 同时黑色表型的雌性也具有更高的繁殖力, 它们所产生的后代成活率也更高、发育更快 (Mishra, 2014)。

## 5 精子传送与利用

雄性瓢虫与雌性瓢虫交配的时候, 有的直接传输精子, 而部分瓢虫种类通过精囊的形式进行传输, 雌性能够通过吸收精囊来补充部分营养物质。吸收精囊后可以影响自身的繁殖力和自身的寿命, 然而对二星瓢虫精子传送模式研究后发现雄性的精囊既非营养物质用于补充能量, 但也不是有害物质影响雌性的繁殖力或者寿命 (Perry & Rowe, 2010)。进一步研究发现二星瓢虫雄性精囊可能是一种信号物质, 用以刺激雌性繁殖, 也可以阻止雌性与其他雄性的再次交配, 以保证自身精子的竞争优势 (Perry & Rowe, 2008a)。一般而言, 精液的输送量受到自身身体质量的影响, 较强壮的雄性个体在交配的时候可以传送更多的精液, 较大的二星瓢虫雄虫交配时会输送更多的精液, 然而比较后发现精液中所含精子的数量相对较小个体精液中所含精子的数量少 (Perry & Rowe, 2010)。为了提高自身精子的竞争优势, 较小雄性传送了更多的精子, 但也有可能产生精子所需要的代价比较小。

在交配过程中, 雄性瓢虫通常会晃动自己的身体, 这样的晃动可以有效地传送精子 (Obata, 1987)。如果交配时雄性身体的晃动行为被阻碍, 雌性会产生未受精卵, 而如果晃动行为没有被阻碍, 雌虫很少产生未受精卵, 说明身体晃动在交配过程中有助于雄性完成射精活动 (Obata, 1987; Obata & Hidaka, 1987)。异色瓢虫的研究表明射精行为主要受到神经系统的调剂, 如果雄性交配时身体没有晃动的过程, 即使两性的生殖器连接也不能完成精子的传送 (Obata, 1987; Hodek & Ceryngier, 2000)。

雌性与多只雄性个体交配后, 体内将含有多只雄性个体的精子, 面对这种情况, 雌性呈现出交配后选择行为, 对精子进行选择利用, 同时精子本身也会表现出一种竞争行为 (Arnaud *et al.*, 2003)。精子的移动速度以及精子类型会影响与卵子结合的成功率, 雌性也可以通过自身的特殊的

结构混合并置换潜在的精子, 选择较高质量的精子, 表现为雌性选择和精子竞争的双向模式 (De Jong *et al.*, 1998)。部分种类瓢虫对精子的利用模式表现出优先性, 主要包括最先精子优势, 即雌性利用最先交配雄性的精子; 最后精子优势, 即雌性利用最后交配雄性的精子; 以及随机模型, 雌性利用精子表现为随机性, 不受最先或者最后交配雄性精子的影响。二星瓢虫精子利用模式为最后精子优先, 雌性与 2 头不同的雄性个体交配之后, 他们优先利用第 2 头雄性的精子 (De Jong *et al.*, 1993)。然而实验室和野外的观察实验比较发现, 二星瓢虫每一簇卵平均来自于 4 个不同雄性的精子, 雌雄对交配后精子的利用作用较小 (Haddrill *et al.*, 2008)。另外, 捷克地区的异色瓢虫对雄性精子的利用模式表现出季节性变化, 在春天某种特定表型精子的利用率最高, 到秋天时这种精子利用率会降低 (Awad *et al.*, 2015)。

对孟氏隐唇瓢虫生殖结构进行解剖后发现, 雌性的生殖系统包含两个几丁质结构和一个大的肌肉块, 这种特化结构在传送和混合精子时非常有效, 而其他瓢虫种类中没有对该结构的相关报道 (Kaufmann, 1996; Hodek & Ceryngier, 2000)。交配时这个肌肉块将精子泵入精囊, 精囊占据着整个雌性阴道, 并被输精管包围, 精囊进入阴道并完成一次授精大约需要 30 min (Kaufmann, 1996)。在受精前, 雌性体内的精子将被混合, 其孟氏隐唇瓢虫对精子的利用没有表现出优先性, 因此精子的利用优先性和精子竞争模式可能还与雌性的生殖器结构有一定的关系。

## 6 环境、性选择与进化

影响瓢虫性选择行为的因素较多, 包括环境、种群结构和个体表型等, 其性选择可能受到一种或多种因素的影响。二星瓢虫面临变化的环境条件时, 其性选择模式会发生一定的变化。食物条件匮乏时, 较小的雄性个体比较大的雄性个体具有更高的交配成功率, 因为这样的环境条件下较小的雄性所需的能量较少, 它们将拥有更多的时间进行交配, 而较大的雄性则需要更多的食物补充营养, 因而交配的时间有所减少 (Yasuda & Dixon, 2002)。进一步研究发现二星瓢虫雌性经历一段时间饥饿后, 其拒绝交配的频率比饱食的雌性更高, 同时拒绝再次交配的愿望更加的强烈

(Perry & Rowe, 2008a)。雌雄交配行为是一种能量消耗的过程, 交配过程中雄性提供的“彩礼”并不能完全地代偿能量损失, 但饥饿后的雌性倾向与较大个体的雄性进行交配 (Perry *et al.*, 2009)。

马铃薯瓢虫 *Henosepilachna vigintioctomaculata* 和 *Henosepilachna pustulosa* 是两个相近种, 研究发现马铃薯瓢虫 *H. vigintioctomaculata* 雄性交配时候更加偏好同种的雌性瓢虫而不是异种的雌性瓢虫, 而马铃薯瓢虫 *H. pustulosa* 的雄性个体并没有表现出对同种或者异种的交配偏好性, 同时马铃薯瓢虫 *H. vigintioctomaculata* 雌性进行交配时比马铃薯瓢虫 *H. pustulosa* 雌性具有更高的挑剔性 (Matsubayashi & Katakura, 2007)。*H. vigintioctomaculata* 雄性的交配选择以及雌性对异性的挑剔性导致了这两个相近种的行为隔离, 从而产生两种不同的性选择模式。混群中隔离出来的斑点瓢虫 *Coleomegilla maculate* 雌雄个体会表现出更高的交配愿望, 雄性单独隔离后的交配次数比混合群中的雄性多26次, 说明该瓢虫所处的环境条件 (如种群密度和结构) 会影响了它们的性选择行为 (Harmon *et al.*, 2008)。隔离可以有效地提高雌雄个体的交配频率, 其两种状态下交配所获得的利益也有所差异, 隔离后提高了它们交配模式多样性, 同时避免近亲交配, 实现多次交配的基因利益 (Matsubayashi & Katakura, 2007; Harmon *et al.*, 2008)。

异色瓢虫和孟氏隐唇瓢虫面临不同的环境条件时, 通过可塑性发育实现个体表型的差异性变化, 能够更好地适应新的环境条件以及可能面对的选择压力 (Grill *et al.*, 1997; Xie *et al.*, 2015)。性选择行为可以对特定表型进行选择从而改变不同表型的交配频率, 使优势表型的个体数量得到积累。不同的环境条件也将直接影响瓢虫的性选择行为, 如异色瓢虫面临不同的环境条件时交配优势表型可能发生变化, 其获得的交配机会也将发生改变, 从而促进性选择 (Seo *et al.*, 2008)。具有交配优先权的表型通过性选择的方式积累优势表型, 但因环境条件的变化, 优势表型的种类也可能发生变化, 从而不同表型在种群中的频率也可能随环境和季节的变化而发生改变 (Roulin & Bize, 2007)。另外寄生菌是昆虫性行为过程中传播疾病的媒介, 它们也可以影响寄主交配体系的进化, 然而二星瓢虫雌雄的性选择行为并没有因为寄生菌的感染而发生变化 (Webberley *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 2015)。

性选择通过对特定优势表型的不断选择, 促进种群中该表型的积累, 非优势表型将被逐渐被淘汰。然而优势表型因为周围环境条件的变化而可能变成劣势表型, 如异色瓢虫和二星瓢虫, 因此促进瓢虫性进化将面临来自于环境和性选择的双重压力。

## 7 展望

瓢虫表型的多态性与交配选择的关系是瓢虫性选择行为主要的研究方向之一, 并取得了一定的成果。但大部分研究成果是基于室内观察或比较, 其雌雄个体面临的环境条件比较稳定, 相遇频率较高。在自然条件下, 雌雄个体将面临复杂多变的气候环境条件, 它们的性选择行为如何变化, 还有待更多的验证和研究。随着生物学技术的发展, 为继续研究瓢虫自然条件下的性选择行为提供了很好的技术支持, 可以更高效地获得野外的实验数据并进行准确分析。

异色瓢虫和二星瓢虫在不同的季节它们的不同表型频率表现出变化趋势, 如春季黑底型为优势表型, 但到了秋天非黑底型变成了优势表型 (O'donald & Majerus, 1985; Osawa & Nishida, 1992; Wang *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2013; Noriyuki & Osawa, 2015)。有假设认为鞘翅黑色素的丰富度对太阳光吸收和反射有差异, 导致不同表型个体的活动力不同, 对异性的吸引力不一样, 从而引起黑底或者非黑底型瓢虫对异性的性选择行为发生改变 (Brakefield & Willmer, 1985; Stewart & Dixon, 1989)。但也有研究发现瓢虫鞘翅上的碳氢化合物和一些挥发性信息素可以吸引异性或者产生排斥作用, 导致交配选择的差异性 (Hemptinne *et al.*, 1998; Bezzerides *et al.*, 2007; Fassotte *et al.*, 2014)。因此, 环境、表型和性选择行为之间的关系有待更深入的研究。

面临多个的交配对象时, 雌雄通常表现出不一样的交配偏好性, 而这种偏好性的驱动力是什么? 是什么信号引起瓢虫对特定表型的选择? 视觉或者嗅觉在性选择行为中的作用是什么? 是一种协同还是独立的作用等问题都有待更深入的研究。目前对瓢虫性选择行为的研究主要集中在10余种, 只占有所有种类瓢虫的很小一部分, 其他种类瓢虫的性选择行为如何, 是否与已经研究过的种类表现出相似性? 有待更多的研究和补充。

瓢虫精子的优先利用模式表现出了一定的差异性, 而目前只对孟氏隐唇瓢虫的生殖器进行了较完整地解剖比较, 是否生殖器结构会影响精子利用模式, 是如何影响精子的利用? 希望在以后的工作中能够进行更多的探索。

其它昆虫研究发现雄虫在传送精子时, 会因为环境条件或者雌性的交配历史而进行调整, 例如与有个多次交配经历的雌性进行交配时, 交配持续时间较长、传输的精子较多, 但在瓢虫性选择行为的研究中还缺少这样的报道, 对瓢虫进行相关的研究将有利于解释瓢虫性选择行为及精子利用机制。

### 参考文献 (References)

- Ahmad P. Mating behavior of an aphidophagous ladybird beetle, *Propylea dissecta* (Mulsant) [J]. *Insect Science*, 2005, 12: 37-44.
- Arnaud L, Spinneux Y, Haubruge E. Preliminary observations of sperm storage in *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): Sperm size and number [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2003, 38: 301-304.
- Awad M, Laugier GJ, Loiseau A *et al.* Unbalanced polyandry in wild-caught ladybirds *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2015, 50: 427-434.
- Bayoumy MH, Michaud J. Female fertility in *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) is maximized by polyandry, but reduced by continued male presence [J]. *European Journal of Entomology*, 2014, 111: 513.
- Bezzerides AL, McGraw KJ, Parker RS, *et al.* Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis* [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2007, 61: 1401-1408.
- Brakefield PM. Selection along clines in the ladybird *Adalia bipunctata* in the Netherlands: A general mating advantage to melanics and its consequences [J]. *Heredity*, 1984, 53: 37-49.
- Brakefield PM, Willmer P. The basis of thermal melanism in the ladybird *Adalia bipunctata*: Differences in reflectance and thermal properties between the morphs [J]. *Heredity*, 1985, 54: 9-14.
- Chaudhary DD, Mishra G. Prolonged matings in a ladybird, *Menochilus sexmaculatus*: A mate guarding mechanism [J]. *Journal of Asia - Pacific Entomology*, 1985, 18: 453-458.
- Colares F, Michaud J, Torres JB *et al.* Polyandry and male mating history affect the reproductive performance of *Eriopsis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2015, 108: 736-742.
- De Jong PW, Brakefield PM, Geerinck BP. The effect of female mating history on sperm precedence in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Behavioral Ecology*, 1998, 9: 559-565.
- De Jong PW, Verhoog MD, Brakefield PM. Sperm competition and melanin polymorphism in the 2-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Heredity*, 1993, 70: 172-178.
- Fassotte B, Fischer C, Durieux D, *et al.* First evidence of a volatile sex pheromone in lady beetles [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9: e115011.
- Grill CP, Moore AJ, Brodie III ED. The genetics of phenotypic plasticity in a colonizing population of the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* [J]. *Heredity*, 1997, 78: 261-269.
- Haddrill PR, Majerus ME, Shuker DM. Variation in male and female mating behaviour among different populations of the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *European Journal of Entomology*, 2013, 110: 87.
- Haddrill PR, Shuker DM, Amos W, *et al.* Female multiple mating in wild and laboratory populations of the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* [J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17: 3189-3197.
- Haddrill PR, Shuker DM, Mayes S, *et al.* Temporal effects of multiple mating on components of fitness in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *European Journal of Entomology*, 2007, 104: 393.
- Harmon JP, Hayden A, Andow D. Absence makes the heart grow fonder: Isolation enhances the frequency of mating in *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2008, 21: 495-504.
- Hemphill JL, Lognay G, Dixon A. Mate recognition in the two-spot ladybird beetle, *Adalia bipunctata*: Role of chemical and behavioural cues [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44: 1163-1171.
- Hemphill JL, Dixon A, Lognay G. Searching behaviour and mate recognition by males of the two-spot ladybird beetle, *Adalia bipunctata* [J]. *Ecological Entomology*, 1996, 21: 165-170.
- Hirai Y, Kobayashi H, Koizumi T, *et al.* Field cage experiments on host fidelity in a pair of sympatric phytophagous ladybird beetles [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2006, 118: 129-135.
- Hodek I, Ceryngier P. Sexual activity in Coccinellidae (Coleoptera): A review [J]. *European Journal of Entomology*, 2000, 97: 449-456.
- Hu Y, Yang H, Li ZY, *et al.* Strategies and benefits of multiple mating in insects [J]. *Journal of Applied Insect*, 2010, 47: 16-23. [胡阳, 杨洪, 李志宇, 等. 昆虫多次交配的策略和利益 [J]. 应用昆虫学报, 2010, 47: 16-23]
- Iperti G. Biodiversity of predaceous coccinellidae in relation to bioindication and economic importance [J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1999, 74: 323-342.
- Jones SL, Pastok D, Hurst GD. No evidence that presence of sexually transmitted infection selects for reduced mating rate in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* [J]. *Peer Journal*, 2015, 3: e1148.
- Kamala Jayanthi PD, Sangeetha P, Verghese A. Influence of polyandry on clutch size of the predatory coccinellid, *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Florida Entomologist*, 2013, 96: 1073-1076.
- Kaufmann T. Dynamics of sperm transfer, mixing, and fertilization in *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae) in Kenya



- [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1996, 89: 238 – 242.
- Kearns P, Tomlinson I, Veltman C, et al. Non-random mating in *Adalia bipunctata* (the two-spot ladybird). II. Further tests for female mating preference [J]. *Heredity*, 1992, 68: 385 – 389.
- LaDage LD, Gutzke WH, Simmons RA, et al. Multiple mating increases fecundity, fertility and relative clutch mass in the female leopard gecko (*Eublepharis macularius*) [J]. *Ethology*, 2008, 114: 512 – 520.
- Majerus M, O' Donald P, Weir J. Evidence for preferential mating in *Adalia bipunctata* [J]. *Heredity*, 1982, 49: 37 – 49.
- Matsubayashi KW, Katakura H. Unilateral mate choice causes bilateral behavioral isolation between two closely related phytophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae: Epilachninae) [J]. *Ethology*, 2007, 113: 686 – 691.
- Michaud J, Bista M, Mishra G, et al. Sexual activity diminishes male virility in two Coccinella species: Consequences for female fertility and progeny development [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2013, 103: 570 – 577.
- Mishra G. Mating in aphidophagous ladybirds: Costs and benefits [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2005, 129: 432 – 436.
- Mishra G. Phenotype-dependent mate choice in *Propylea dissecta* and its fitness consequences [J]. *Journal of Ethology*, 2014, 32: 165 – 172.
- Noriyuki S, Osawa N. Geographic variation of color polymorphism in two sibling ladybird species, *Harmonia yedoensis* and *H. axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Entomological Science*, 2015, 18: 502 – 508.
- O' donald P, Majerus M. Sexual selection and the evolution of preferential mating in ladybirds. I. Selection for high and low lines of female preference [J]. *Heredity*, 1985, 55: 401 – 412.
- O' Donald P, Majerus M. Non-random mating in *Adalia bipunctata* (the two-spot ladybird) III. New evidence of genetic preference [J]. *Heredity*, 1992, 69: 521 – 521.
- Obata S. Mating behavior and sperm transfer in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Applied entomology and zoology*, 1987, 22: 434 – 442.
- Obata S, Hidaka T. Ejection and ingestion of the spermatophore by the female ladybird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *The Canadian Entomologist*, 1987, 119: 603 – 604.
- Omkar SS, Mishra G. Multiple matings affect the reproductive performance of the aphidophagous ladybird beetle, *Coelophora saucia* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *European Journal of Entomology*, 2010, 107: 177 – 182.
- Osawa N, Nishida T. Seasonal variation in elytral colour polymorphism in *Harmonia axyridis* (the ladybird beetle): The role of non-random mating [J]. *Heredity*, 1992, 69: 297 – 307.
- Pang H. Variation of colour pattern in *Menochilus sexmaculatus* (Fabricius) [J]. *Natural Enemies of Insects*, 1990, 12 (2): 82 – 84. [庞虹. 六斑月瓢虫的色斑变异 [J]. 昆虫天敌, 1990, 12 (2): 82 – 84]
- Penn D, Potts WK. Chemical signals and parasite-mediated sexual selection [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1998, 13: 391 – 396.
- Perry JC, Rowe L. Ingested spermatophores accelerate reproduction and increase mating resistance but are not a source of sexual conflict [J]. *Animal Behaviour*, 2008a, 76: 993 – 1000.
- Perry JC, Crystal TT. Extreme costs of mating for male two-spot ladybird beetles [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8: e81934.
- Perry JC, Rowe L. Neither mating rate nor spermatophore feeding influences longevity in a ladybird beetle [J]. *Ethology*, 2008b, 114: 504 – 511.
- Perry JC, Rowe L. Condition-dependent ejaculate size and composition in a ladybird beetle [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2010: rspb20100810.
- Perry JC, Sharpe DM, Rowe L. Condition-dependent female remating resistance generates sexual selection on male size in a ladybird beetle [J]. *Animal Behaviour*, 2009, 77: 743 – 748.
- Rawat R, Modi B. Studies on *Nephus regularis* (Coleoptera: Coccinellidae) as a predator of the striped mealybug in Madhya Pradesh (India) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1969, 62: 953 – 956.
- Ren SX, Wang XM, Pang H, et al. Coloured Pictorial Handbook of Ladybird Beetles in China [M]. Beijing: Beijing Science Press, 2009. [任顺祥, 王兴民, 庞虹, 等. 中国瓢虫原色图鉴 [M]. 北京: 北京科学出版社, 2009]
- Richards AM. Sexual selection, guarding and sexual conflict in a species of Coccinellidae (Coleoptera) [J]. *Australian Journal of Entomology*, 1980, 19: 26 – 26.
- Roulin A, Bize P. Sexual selection in genetic colour-polymorphic species: A review of experimental studies and perspectives [J]. *Journal of Ethology*, 2007, 25: 99 – 105.
- Sahu J. Costs and benefits of reproduction in predaceous ladybird: Effect of multiple matings on reproduction and offspring development [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2012, 15: 219 – 224.
- Sahu J, Kumar G. Age specific mating incidence and reproductive behavior of the ladybird beetle, *Anegleis cardoni* (Weise) (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2013, 16: 263 – 268.
- Seo M, Kim G, Youn Y. Differences in biological and behavioural characteristics of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) according to colour patterns of elytra [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2008, 132: 239 – 247.
- Singh K, Pervez A. Influence of mating duration on fecundity and fertility in two aphidophagous ladybirds [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2006, 130: 103 – 107.
- Singh SK, Singh K. Effect of age on reproductive attributes of an aphidophagous ladybird, *Cheilomenes sexmaculata* [J]. *Insect Science*, 2006, 13: 301 – 308.
- Srivastava S. Age specific mating and reproductive senescence in the seven spotted ladybird, *Coccinella septempunctata* [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2004, 128: 452 – 458.
- Stewart L, Dixon A. Why big species of ladybird beetles are not

- melanic? [J]. *Functional Ecology*, 1989: 165 – 171.
- Tomlinson I, Kearns P, Veltman C. Nonrandom mating in the two-spot ladybird (*Adalia bipunctata*): The influence of weight on mating success [J]. *Behavior genetics*, 1995, 25: 467 – 474.
- Tomlinson I, O' Donald P, Veitmant C. Non-random mating in the two-spot ladybird (*Adalia bipunctata*) I. : A reassessment of the evidence [J]. *Heredity*, 1990, 65: 229 – 240.
- Ueno H, Sato Y, Tsuchida K. Colour-associated mating success in a polymorphic ladybird beetle, *Harmonia axyridis* [J]. *Functional Ecology*, 1998, 12: 757 – 761.
- Wang S, Michaud J, Zhang RZ, et al. Seasonal cycles of assortative mating and reproductive behaviour in polymorphic populations of *Harmonia axyridis* in China [J]. *Ecological Entomology*, 2009, 34: 483 – 494.
- Wang S, Michaud J, Tan XL, et al. Melanism in a Chinese population of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): A criterion for male investment with pleiotropic effects on behavior and fertility [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2013, 26: 679 – 689.
- Wang S, Zhang RZ, Zhang F. Progress of biological ecology of *Harmonia axyridis* [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 18: 2117 – 2126. [王甦, 张润志, 张帆. 异色瓢虫生物生态学研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2007, 18: 2117 – 2126]
- Webberley KM, Hurst GD, Buszko J, et al. Lack of parasite-mediated sexual selection in a ladybird/sexually transmitted disease system [J]. *Animal Behaviour*, 2002, 63: 131 – 141.
- Xiao H, Li JG. Effects of multiple maing on longevity and fitness in *Harmonia axyridis* [J]. *Sichan Animal*, 2010, 29: 960 – 962. [肖红, 李金钢. 多次交配对异色瓢虫雌虫寿命及适合度的影响 [J]. *四川动物*, 2010, 29: 960 – 962]
- Xie JQ, Zhang YH, Wu HS, et al. Effects of mating patterns on reproductive performance and offspring fitness in *Cryptolaemus montrouzieri* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2014, 153: 20 – 23.
- Xie JQ, De Clercq P, Zhang YH, et al. Nutrition-dependent phenotypes affect sexual selection in a ladybird [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 13111.
- Yasuda H, Dixon AF. Sexual size dimorphism in the two spot ladybird beetle *Adalia bipunctata*: Developmental mechanism and its consequences for mating [J]. *Ecological Entomology*, 2002, 27: 493 – 498.
- Yu GY, Lin WX. The Coccinellidae of Taiwan [M]. Chemistry Industrial Press, 2011. [虞国跃, 林文祥. 台湾瓢虫图鉴 [M]. 化学工业出版社, 2011]
- Zeng T, Pang H. Checklist of aphidophagous ladybird beetles of China [J]. *Natural Enemies of Insects*, 2000, 22 (2): 59 – 67. [曾涛, 庞虹. 中国食蚜瓢虫名录 [J]. *昆虫天敌*, 2000, 22 (2): 59 – 67]