

昆虫体色二态性的研究进展

毕洪论, 任行, 蒋春冉, 连杰涵, 周树堂*

(河南大学生命科学学院, 棉花生物育种与综合利用全国重点实验室, 河南开封 475004)

摘要: 昆虫中普遍存在性二态性, 主要包括体型、体色、行为等方面的差异, 而雌雄体色差异是其典型特征, 一般雄性体色相对于雌性更鲜艳, 这种现象的产生可能与环境对性别的选择效应或性别间的种内竞争有关, 在昆虫求偶、躲避天敌、适应环境中具有重要的生物学意义。昆虫体色二态性的遗传调控机制及生理因素一直备受关注。了解体色二态性分子机制的形成, 有助于深入探究两性的交配行为及种群进化过程。研究表明, 性别决定基因 *Doublesex* (*Dsx*) 和内分泌激素均参与昆虫性二态性的调控过程, 但影响体色形成的靶标基因及两者协同调控体色形成的分子机制尚不清楚。本文综述了性别决定信号通路和内分泌激素对昆虫性二态性的影响, 以及两者之间的协同关系, 和典型的体色二态性昆虫研究进展, 以期为进一步理解昆虫体色二态性的形成机制研究提供参考。

关键词: 昆虫; 体色; 性二态性; 性别决定; 内分泌激素调控

中图分类号: Q964

文献标识码: A

Research progress on the dimorphism of insect body color

BI Hong-Lun, REN Hang, JIANG Chun-Ran, LIAN Jie-Han, ZHOU Shu-Tang* (State Key Laboratory of Cotton Bio-breeding and Integrated Utilization, School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, Henan Province, China)

Abstract: Sexual dimorphism is commonly present in insects, mainly including differences in body size, color, behavior, and other aspects. The difference in body color between males and females is a typical feature, and generally males have brighter body colors compared to females. This phenomenon may be related to the environmental selection effect on gender or intra species competition between genders. It has important biological significance in insect mating, avoiding natural enemies, and adapting to the environment. The genetic regulation mechanism and physiological factors of color dimorphism in insects have always been of great concern. Understanding the formation of molecular mechanisms of sexual dimorphism helps to delve deeper into the mating behavior and population evolution process of both sexes. Research has

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目 (32202314)

作者简介: 毕洪论, 男, 1990年生, 讲师, 研究方向为昆虫基因编辑与害虫生物学防治, E-mail: honglunbi@henu.edu.cn

*通讯作者 Author for correspondence: 周树堂, 男, 教授, 研究方向为昆虫生理生化与分子生物学, E-mail: szhou@henu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-03-25; 接受日期 Accepted: 2024-05-11

shown that the sex determination gene *Doublesex* (*Dsx*) and endocrine hormones are both involved in the regulation of insect sexual dimorphism, but the target genes that affect body color formation and the molecular mechanisms by which the two synergistically regulate body color formation are still unclear. This article reviews the effects of sex determination signaling pathways and endocrine hormones on insect sex dimorphism, as well as the synergistic relationship between the two, as well as the research progress on typical body color dimorphism in insects, in order to provide reference for further understanding the formation mechanism of insect body color sex dimorphism.

Key words: Insect; body color; sexual dimorphism; sex determination; endocrine hormonal regulation

性二态性 (Sexual dimorphism) 是指同一物种中雄性和雌性之间的特征差异, 性别特异性的特征促进了物种多样性的形成, 而性选择 (Sexual selection) 是指一种对性状的选择, 可以增加个体的繁殖成功率, 被认为是自然选择的一个子集, 它特别倾向于与交配有关的特征, 性选择进一步促进了性二态特征的差异变化 (Tsuji *et al.*, 2020)。早期关于昆虫性二态性的研究主要集中在探究雌雄之间的差异, 以及产生该现象的生物学意义。目前国内外围绕性别决定分子机制, 在昆虫性二态性形成和调控机制方面开展了大量研究, 取得了重要进展 (Hopkins *et al.*, 2021)。已有文献报道, 性二态性不仅受性别决定基因 *Doublesex* (*Dsx*) 的调控, 同时内分泌激素也发挥重要作用。保幼激素 (Juvenile hormone, JH) 和蜕皮激素 (20-hydroxyecdysone, 20E) 是重要的内分泌激素, 不仅调控着昆虫的生殖和发育, 也与其性二态性有着密切的联系 (Bellés *et al.*, 2005; Prakash *et al.*, 2016; Bhardwaj *et al.*, 2018)。近十几年来, 随着高通量测序、基因编辑等技术的发展, 并借助转录组和蛋白质组分析方法, 已鉴定出一些与性二态性有关的基因, 如 *Transformer* (*Tra*)、*Dsx*、*Fruitless* (*Fru*) 等, 但其具体的分子机制以及性别决定基因和内分泌激素的互作机制仍缺乏深入研究。因此, 本文将从性别决定信号通路和内分泌激素对昆虫性二态性的影响, 以及两者之间的协同关系, 和典型的体色二态性昆虫研究进展等方面进行综述, 旨在为人们深入了解昆虫性二态性的产生机制和遗传基础提供参考。

1 生物的性二态现象

动物性二态性是指在不同的选择压力下, 雌性和雄性独立地进化出一些增强生存和繁殖能力的性状, 从而导致了不同性状的性二态性 (Pei *et al.*, 2021)。主要指两性个体在体型大

小、体色、行为等方面存在显著的差异，其中性二态性主要分为三个等级：初级的、次级的和生态学的性特征。初级的性特征包括直接与有性生殖相关的解剖学和生理学特征；次级的性特征（第二性征）指的是提高动物成功繁殖率的形态和行为的修饰；生态学特征是两性之间占有不同的生活栖息地（Temeles *et al.*, 2000）。性二态性被认为是动物与环境协同进化和自身繁衍进化的重要结果，可增加物种对环境的适应能力和增强物种的繁殖力。

昆虫作为动物界种群最大、适应能力最强的生物类群，存在各种各样的性二态性现象，其中主要包括 4 个方面：首先是体型大小，几乎所有昆虫的雄性和雌性都有不同的体型，这种现象被称为性别体型差异（Sexual Size Dimorphism, SSD）（Stillwell *et al.*, 2010）。其次是翅的有无，如扶桑绵粉蚧雌雄两性异形生活史，在二龄晚期之前，雄性和雌性粉蚧有相似的外表，之后，雄性经历完全的蜕变，化蛹并羽化成有翅成虫，而雌虫则经历不完全变态，直接羽化为成虫（Li *et al.*, 2020）。在体态形状上也存在明显的性二态性现象，可表现在触角类型、复眼间的距离，如金色细赤锹形甲虫 *Cyclommatus metallifer*，在性选择过程中导致雄性具有巨大的上腭或者夸张的角结构（Kijimoto *et al.*, 2012）。最后是体色方面，一般雄性体色较为鲜艳，其中体色的性二态性在自然界中比较常见，如翠袖锯眼蝶 *Elymnias hypermnestra*，可根据地区压力的变化，形成一个独特的“拟态开关”基因，使雌雄进化出不同颜色的翅（Ruttenberg *et al.*, 2021）、以及猩红小蜻蜓 *Nannophya pygmaea*、珠宝翅豆娘 *Calopteryx japonica* 成熟过程中雄性会显著改变它们的颜色，导致明显的性二态性（Svensson *et al.*, 2007; Stavenga *et al.*, 2012）。虽然已经有很多文献报道体色二态性现象，但人们对体色性别差异性的形成和调控机制还知之甚少。

2 性别决定基因参与昆虫性二态性的调控

性别决定机制的探讨一直是生命科学研究中最热门和最具有吸引力的领域之一。对两性生物而言，性别与分化是个体正常发育和自上而下不可缺少的一环。性别是指生物界同种个体之间普遍存在的一种形态和生理上差异的现象。随着性别分化，为了更好地研究性别这一生物学特征，性别决定、性别决定方式以及性别决定系统等方面也被提出，而性别决定基因作为一个重要因素参与昆虫的性二态性调控（刘佳等，2011）。

2.1 昆虫性别决定级联通路

昆虫性二态性是自然界普遍现象，但控制性别决定的机制在不同的生物群体中有很大的不同，它们重复且独立地进化，并且潜在的分子途径在进化过程中可以迅速改变。即使在形态、组织学和细胞生物学水平上性腺发育不可区分但密切相关的生物类群中，涉及性别决定和性

腺分化的分子和调控机制也可能有很大不同 (Herpin *et al.*, 2015)。

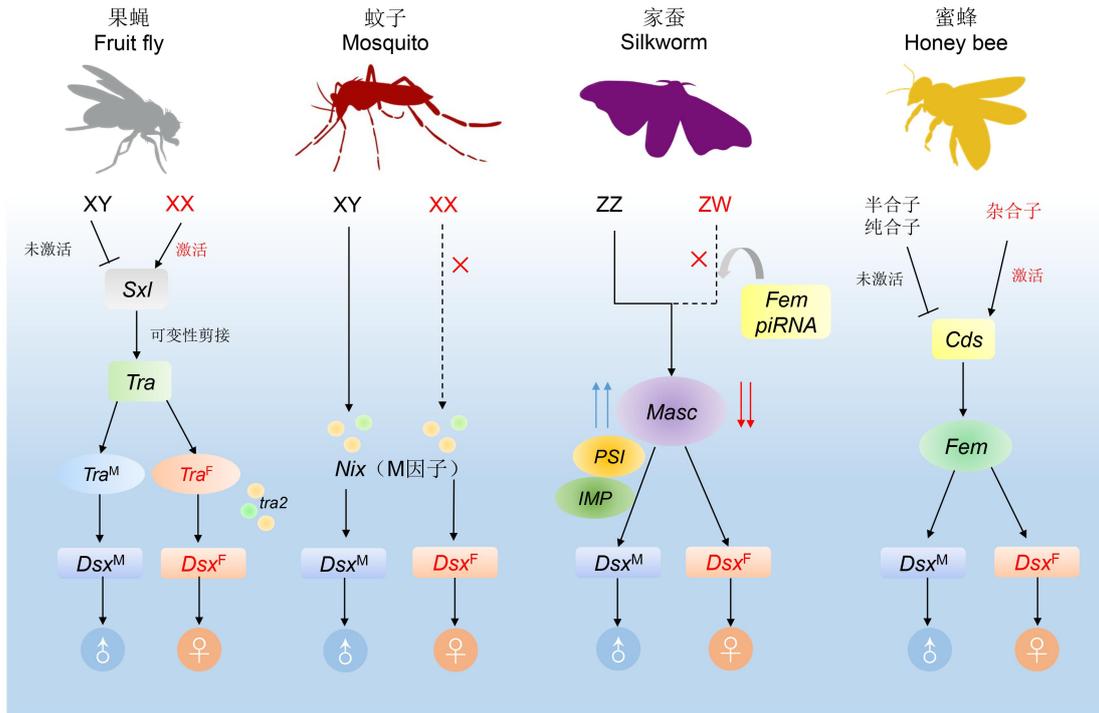


图 1 主要模式昆虫性别决定级联分子机制

Fig. 1 Sex determination cascaded molecular mechanisms of main model insects

2.1.1 果蝇性别决定级联通路

在研究性别决定级联通路的发展历程中,许多研究表明其下游调控往往比上游顶部的触发机制更为稳定,但是下游通路的具体组成部分和与其之间的调控关系尚不清楚,果蝇作为昆虫研究领域的模式物种发挥着巨大作用。在果蝇性别决定的研究中,性染色 X 数量与常染色体 A 的比值控制着性别决定通路。当 $X:A \geq 1$ 时,个体发育为雌性,当 $X:A \leq 0.5$ 时,个体发育为雄性,当 $0.5 < X:A < 1$ 时,个体则发育成中间型;其中 *Sex-lethal* (*Sxl*) 基因作为上游基因接收这一信号,并由 XX 染色体激活控制着雌性性别决定通路 (Chau *et al.*, 2012)。X 染色体连锁基因 (X-linked signal elements, XSEs),包括 *sisterlessA* (*sisA*)、*scute* (*sc/sisB*)、*unpaired 1* (*upd1/sisC*) 和 *runt*,促进了 *Sxl* Pe 启动子的表达,继而开启 *Sxl* 的自我调控剪切,形成了雌性特异的 SXL 蛋白 (Bridges *et al.*, 1916; Bell *et al.*, 1991);在雄性果蝇中,由于 *Sxl* 无法激活导致雄性特征的出现 (Zhang *et al.*, 2014);而 *Tra* 作为 *Sxl* 的下游靶基因存在着雌雄特异性的可变剪接,进而产生功能 TRA 蛋白,并控制着下游 *Dsx* 基因的表达 (Verhulst *et al.*, 2010);TRA 和 TRA2 蛋白通过对 *Dsx* mRNA 的雌性外显子特异性剪接,诱导表达雌性特异的 DSX^F,其与雄性特异的 DSX^M 分别调控雌雄果蝇的性二态性特征 (Berkseth *et al.*, 2013)。

2.1.2 家蚕性别决定级联通路

家蚕 *Bombyx mori* 作为鳞翅目昆虫的典型代表，同时也是一种重要的经济类昆虫，其性别是由 ZZ/ZW 决定的，ZW 发育为雌性，ZZ 发育为雄性。在早期的研究中，已在家蚕中鉴别出一个雌性决定因子 piRNA (*Fem*)，受其上游 W 染色体的调控 (Kiuchi *et al.*, 2014)。已有研究报道，在昆虫体细胞中的 piRNA 是通过“乒乓”循环途径产生：首先细胞通过转录形成 piRNA 前体序列 (pre-piRNA)，pre-piRNA 与细胞器 Yb (Yb body) 结合，在 Zuc (Zucchini) 及其辅助因子 (Mino、Vret、Gasz 等) 作用下形成中间体，并产生 piRNA 次级结构，随后 Piwi 蛋白与 piRNA 结合，Zuc 蛋白对 Piwi-piRNA 序列复合体进行剪切，形成成熟的 Piwi-piRNA 复合物，继而进入细胞核发挥基因沉默作用 (Czech & Hannon *et al.*, 2016; Izumi *et al.*, 2020)。Fem 基因产生的 Piwi-piRNA 沉默复合体与雌性 X 染色体上的雄性化因子基因 *Masculinizer* (*Masc*) 的 9 号外显子序列结合，抑制 MASC 蛋白的表达，进而抑制雄性特征出现，但由于 piRNA 通路在体内是如何发挥作用还未完全鉴定出来，因此 Fem 在分子水平上还需进一步探究 (Kiuchi *et al.*, 2014)。已有研究报道，在家蚕中一个被称为 *Gtsfl* 的 piRNA 通路保守成分参与了雌性性别决定 (Chen *et al.*, 2020)。近年来，已鉴定出由 *PSI*、*Znf-2* 和 *Gtsfl* 等编码的性别决定因子，初步建立了家蚕性别决定级联通路 (Gopinath *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2020)，并分离了 *dsx* (*Bmdsx*)、*Tra-2* 和 *Intersix* (*Ix*) 等基因 (Ohbayashi *et al.*, 2001; Kaneko *et al.*, 2006)，但它们之间的联系与相互作用尚不清楚，需进一步研究。

2.1.3 其他昆虫性别级联通路

在其他昆虫中，一些性别决定通路的鉴定也相继被报道。Beye 等 (2003) 通过图位克隆和基因功能研究分析发现，鉴定了蜜蜂互补性别决定基因 (*complementary sex determination*, *csd*)，它作为主要的性别决定信号，通过该等位基因的组成来决定性别发育，即在合子基因组中只有一个等位基因或是一个互补性别决定因子 (*csd*) 的两个不同等位基因。杂合子产生 CSD 活性蛋白启动雌性发育，而半合子或纯合子导致非活性 CSD 蛋白启动雄性发育，通过 *csd* 位点的同源性来决定雌雄性的发育，并且他们还发现在 *csd* 的 c 端与果蝇性别决定途径中的下游调控因子 *Tra* 具有一定的相似性。后来，又有研究发现在其蜜蜂性别决定通路中 *feminizer* (*fem*) 作为 *csd* 的下游基因，调控着 *Dsx* 的可变性剪切 (Beye *et al.*, 2004)，但其中的具体调控因子还需进一步研究。Hall 等 (2015) 研究发现了埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 中一个雄性位点基因 *Nix*，并作为雄性决定因子 (M 因子) 发挥作用，与此同时，*Nix* 基因与 *Tra-2* 在序列上有一定的相似性，在级联通路中调控下游基因 *Fru* 与 *Dsx*，最终产生性二态性特征。

到目前为止,许多研究在不断地对性别决定机制进行补充,同时也证明了性别决定基因对性二态性发育的重要性,近年来,作为底层性别决定基因 *Dsx* 对雌雄特征的调控成为了研究热点。尽管 *Dsx* 存在于大多数昆虫物种中,但它在性别决定和随后的发育过程中的作用机制尚不清楚。

2.2 *Dsx* 调控性二态性分子机制

性别决定信号通路在性二态性分子调控机制中发挥着重要作用。已有研究表明,昆虫性别决定信号通路关键基因 *Dsx* 存在雌雄差异的可变剪切形式,是调控性二态性的关键因素。性别决定级联通路的底层基因 *Dsx* 在雌雄中存在两种不同的剪接方式,分别产生了 DSX^F 和 DSX^M 两种不同的蛋白 (Marín *et al.*, 1998; Han *et al.*, 2022)。由于这两种蛋白在羧基端有两个不同的二聚化结构,所以对相同的下游基因可产生不同的作用 (Erdman *et al.*, 1996)。*Dsx* 利用细胞的自主性转录调控功能,赋予了细胞性别特异性分化的能力,表达或抑制在雌雄中同一个下游基因,使得个体出现性二态特征 (Tanaka *et al.*, 2011)。

性梳 (Sex Comb) 是果蝇典型的性二态性表型,着生在雄果蝇的第一对前足的第一跗节上,并且其上存在许多的化学感受器,雄性在与雌性交配时用于感受雌性进行选择,促进雌雄的交配行为 (Fan *et al.*, 2013)。Rice 等 (2019) 通过利用 UAS/GAL4 遗传操作系统确定调控 *Dsx* 时空表达的转录调控序列,同时也是性梳发育的基础;他们还表明,一种特殊的增强子控制着性别特异性化学感觉器官的发育,*Dsx* 增强子的进化变化可将其表达扩展到新组织中,从而赋予性二态性发育所依据的性别身份。许多昆虫也会利用性信息素进行相互交流并确定合适的交配对象,在果蝇中,信息素的合成也存在明显的性二态性,雌性中的长链表皮碳氢化合物是其特有的,也是黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 雄性求偶行为的有效信息素,而去饱和酶 DESAT-F 则在长链表皮碳氢化合物的合成中发挥重要作用; Shirangi 等 (2009) 揭示了果蝇雌性特有的 DSX^F 蛋白直接调控 *desatF* 的表达,并且确定 DSX^F 在该基因上的结合位点,为 *Dsx* 基因调控性二态性提供了有力证据。

蝴蝶的拟态是其性二态性特征的重要代表,其调控的关键因素在于蝴蝶有较多的 *dsx* 转录本,并调控蝴蝶翅的发育 (Kunte *et al.*, 2014)。在玉带凤蝶 *Papilio polytes* 中, *mimicry supergene dsx-H* 等位基因通过调控作用激活 Wnt 家族中 *Wnt1* 和 *Wnt6* 等拟态基因,并抑制 Hox 基因家族中 *Abd-A* 等非拟态基因,调控蝴蝶翅颜色的发育 (Iijima *et al.*, 2019)。

Dsx 靶标基因和调节作用的变化可能代表了性二态性状多样化的主要调控方式,*Dsx* 作用的细胞自主性,结合细胞类型和发育阶段特异性转录因子对其下游靶标的共同调节,为昆虫性别特异性特征的发展提供了高水平的模块化调控机制 (Luo *et al.*, 2015)。虽然在模式

生物果蝇中，性二态性现象的分子机制有一些重要进展，但在其他昆虫尤其是农业害虫中，物种特异的性二态性现象的分子机制还缺乏详细且深入的研究。

3 内分泌激素调控昆虫性二态性

性二态性不仅受性别决定因子 *Dsx* 的调控，同时内分泌激素也发挥重要作用。内分泌激素是由昆虫内分泌腺产生的具有调节昆虫生长发育的物质，散布于昆虫体内，并通过血液运送至各个部位，主要包括脑激素（brainhormone）、蜕皮激素（molting hormone）和保幼激素（juvenile hormone）3类。在昆虫中，调控昆虫发育、变态与生殖最为重要的内分泌激素主要包括保幼激素和蜕皮激素，其中，保幼激素是昆虫通过甲羟戊酸途径在咽侧体合成的一类倍半萜烯激素，由变构的直链类环氧甲基酯组成，神经肽促咽侧体素（allatotropins）和抑咽侧体素（allatostatins）分别促进和抑制咽侧体中保幼激素的合成（Bellés *et al.*, 2005）。蜕皮激素是在昆虫幼虫或若虫期，由脑神经细胞分泌出脑激素，作用于前胸腺而分泌的激素，蜕皮激素水平的峰值触发了幼体的蜕皮过程，而在最后的幼虫阶段，保幼激素水平的大幅下降，启动了半变态虫最终蜕皮至成虫的过程，或启动了全变态昆虫进入蛹期（Van *et al.*, 2022）。

3.1 保幼激素调控昆虫性二态性

昆虫保幼激素是由咽侧体合成并分泌到血淋巴中的活性物质（徐豫松等，2001）。近些年来，对保幼激素及其类似物的研究中发现，保幼激素具有多种生理调节功能，其主要功能是保持幼虫的形态发育，促进生殖腺的发育成熟，包括成虫生殖过程中的卵黄生成和卵成熟（Jing *et al.*, 2021）。近些年，随着对保幼激素更深入的研究，保幼激素对昆虫性二态性也有一定的调控作用，如德国小蠊 *Blattella germanica* 作为最常见的世界性卫生害虫，其具有强大的繁殖力，而性成熟的雌虫会合成接触性信息素（Contact Sex Pheromone, CSP），刺激雄虫求偶并诱导两性交配，Chen 等（2022）研究发现了调控接触信息素 CSP 合成的关键基因 *CYP4PCI*，与此同时保幼激素在雌虫体内循环产生，不仅调节和协调卵巢的生殖成熟，还促进了 *CYP4PCI* 的表达，以此维持雌性特有的性吸引力。另外，保幼激素也被鉴定出在调控雄性甲虫巨大的上颚起到一定的作用，使其作为同类雄性竞争的武器（Ito *et al.*, 2013; Gotoh *et al.*, 2014）。Tanaka 等（2016）研究发现保幼激素对蝗虫体色也有一定的调控作用，使群居雄性蝗虫在性成熟后表现出不同于雌性的黄色体表，在交配竞争中发挥一定的作用。

3.2 蜕皮激素调控昆虫性二态性

蜕皮激素是对昆虫蜕皮过程进行调节的激素，在昆虫生长的过程中，脑激素进入到前胸腺，促使其合成并释放出蜕皮激素前体，然后释放到体液中，与体液里的蛋白质进行结合，

并随着体液的流动作用到各个组织发挥作用，引发昆虫蜕皮或变态（杨栋梁等，2014）。近年来，已有许多研究报道蜕皮激素在不同昆虫中发挥作用，大部分的研究都定位在蜕皮激素对昆虫蜕皮方面的调控作用，但也有一些研究发现，蜕皮激素不仅仅调控昆虫蜕皮，在其他方面也发挥一定的作用，如蜕皮激素调控雌性果蝇的交配前行为（Ganter *et al.*, 2012）和雄性果蝇的求偶行为（Ganter *et al.*, 2011），Bhardwaj 等（2018）研究发现蝴蝶可利用性别特异性的蜕皮激素滴度差异来产生翅眼点的性二态性。通过以上研究证明了内分泌激素在昆虫的性二态性调控中发挥重要作用，调控着昆虫的发育与行为（Elekovich *et al.*, 2000），但其中具体的分子机制以及性别决定基因和内分泌激素的互作机制仍缺乏深入研究。

4 *Dsx* 与内分泌信号通路协同调控昆虫性二态性的分子机制

昆虫通过对转录和剪接的细胞自主控制，在单个细胞的水平上定义了性别认同。然而，非细胞自主的系统性激素分泌调控作用，越来越多地被认为对某些性二态性状的发展和维持至关重要（Prakash *et al.*, 2016）。保幼激素和蜕皮激素是调控昆虫发育、变态与生殖最为重要的激素之一，内分泌激素在性二态性特征的发育中起作用，但目前还不清楚大多数昆虫的激素滴度本身是否是指导性二态性状发育的不对称因素及其具体的分子机制。

4.1 *Dsx* 和蜕皮激素协同调控蝴蝶性二态性

激素滴度的性别差异是调控性二态性的机制之一，目前，这一机制的唯一确凿证据来自丛林斜眼褐蝶 *Bicyclus anynana* 的性别特异季节性翅图案（Bhardwaj *et al.*, 2018）。同许多蝴蝶物种一样，这种蝴蝶靠挥舞双翅炫耀翅上闪亮的“眼状斑点”向异性求爱。出生于湿润季节的雄蝶通过挥动翅膀让斑点闪闪发光来求偶，但出生于干燥季节的雌蝶翅膀上的斑点会更亮，转而成为主动求爱者；当气温干燥时雌性翅膀上斑纹反射出的紫外线会增加，而较气温湿润时雄性反射的紫外线则会增加，形成更“引蝶注目”的眼状斑点；研究人员还发现，出生于干燥季节的雌蝶求偶表现活跃，交配的次数增加，雌蝶通过交配获得了雄蝶的精液及其中的各种营养物质（Prudic *et al.*, 2011）。在发育早期，两性的早季变体在相似数量的背侧眼点细胞中表达蜕皮激素受体（EcR），蜕皮激素的滴度在雌雄之间产生差异，进而导致眼点细胞分裂率的差异，雌性体内的蜕皮激素滴度会导致其超过结合阈值，从而导致细胞增殖和眼斑生长；而雄性中较低的蜕皮激素滴度未能超过结合阈值，使得细胞无法增殖，最终导致眼点大小的性别差异（Bhardwaj *et al.*, 2018）。进而表明了一种潜在的机制是 *DsxM* 和/或 *DsxF* 对蜕皮激素生物合成途径中的酶存在直接或间接调节，但产生激素滴度差异的原因尚不清楚，*Dsx* 和蜕皮激素之间是如何联系在一起的，它们的分子机制还需进一步探究。

4.2 *Dsx* 和保幼激素协同调控甲虫雌雄二态性

自然界中绝大多数的甲虫类都具有非常明显的性二态性,即雄性具有夸张的角或者巨大的上腭等结构,该性二态性特征是由性选择所导致的,巨大的角作为和同类雄性竞争的武器,在斗争或交配期间产生优势地位 (Kijimoto *et al.*, 2012)。日本独角仙雄性特异性的角是受 *Dsx* 控制的,研究人员通过基因干扰等方法下调了 *Dsx* 表达,雄性的角会变得 (2014) 较小或者雌性出现类似雄性角的结构 (Ito *et al.*, 2013)。在金色细赤锹形甲虫中, Gotoh 等发现雄性巨大的上腭受到 *Dsx* 的控制,在雄性中, Dsx^M (*CmDsxA* 和 *CmDsxB*) 可提高 JH 的敏感性,进而造成雄性上腭增大,而在雌性中, Dsx^F (*CmDsxC* 和 *CmDsxD*) 通过降低上腭细胞中 JH 的敏感性来抑制上腭的发育。上述研究表明, DSX 蛋白可改变不同发育组织对相同激素的敏感性,如胰岛素,保幼激素和蜕皮激素等,从而使不同性别,不同组织表现出典型的性二态性 (Lavine *et al.*, 2019)。*Dsx* 与 JH 互动,协同调控甲虫上腭性二态性特征,为解析昆虫体色二态性调控的分子机制提供思路。

5 昆虫体色二态性的分子机制

昆虫的着色机制是昆虫生物进化过程中的重要环节,不仅影响昆虫与环境的相互作用,也影响昆虫的行为和免疫 (Wittkopp *et al.*, 2002; Hubbard *et al.*, 2010)。在昆虫中,体表呈现出不同颜色是其体壁中色素所影响的。昆虫所具有的多种多样色彩,使得昆虫在野外具有隐蔽、警戒、吸引异性和防止天敌捕食等作用 (Ahnesjoe *et al.*, 2006; Badejo *et al.*, 2020)。昆虫体壁中的色素有很多,最常见的色素是黑色素 (melanins)、类胡萝卜素 (carotenoids) 和类黄酮 (flavonoid) 等 (Bi *et al.*, 2019)。昆虫的黑色素大部分存在于外表皮的鞣化蛋白中,包括真黑素 (吡啶黑色素) 和儿茶酚的衍生物或聚合物 (Popadić *et al.*, 2021)。黑色素的形成往往与表皮的黑化与硬化同时发生,其前体物酪氨酸去胺和脱碳,产生多巴,形成吡啶环,由吡啶醌结合成黑色素单体,最后聚合成为真黑素 (Wittkopp *et al.*, 2009)。类胡萝卜素包括 β -胡萝卜素、叶黄素和虾青素,通常与蛋白质结合,进而产生红色、黄色和橘黄色。类黄酮主要包括黄酮和花色素苷,黄酮可使昆虫表皮呈现黄色,而花色素苷使其呈现出紫红色 (孙明霞等, 2020)。这些色素使得昆虫体表具有不同的颜色,在一些昆虫中,随着其生长发育,体表也展现出性二态性,近些年的报道中,果蝇作为模式生物研究的较为深入,而蜻蜓和蝗虫也作为典型的体色二态性昆虫被研究。

5.1 果蝇体色二态性研究进展

果蝇作为模式生物,在其体色二态性方面也被研究的较为深入,目前研究更多的是调节

果蝇体色的分子机制探索，与果蝇体表色素（如黑色素）相关的基因也被发现，并与其表达调控的转录因子共同发挥用来对果蝇体色进行调节，Williams 等（2008）发现黑腹果蝇雄性特异性腹部色素沉着，在雌性中，ABD-B 和 DSX^F 激活 Bricabrac (bab) 的表达，而在雄性中，DSX^M 直接抑制 bab，从而导致色素沉着。

5.2 蜻蜓体色二态性研究进展

蜻蜓是色彩鲜艳的大眼昆虫，表现出显著的性二态性、颜色过渡和颜色多态性。而与大多数昆虫不同，许多蜻蜓在成虫期会改变颜色，未成熟的雄性通常看起来像雌性，并且在成熟过程中会显著改变它们的颜色，导致明显的性二态性，雌雄体色性二态性对蜻蜓的性选择、求偶识别和成功交配都具有重要作用 (Futahashi *et al.*, 2016)。在猩红小蜻蜓中，体色二态性非常鲜明，成熟的雄性呈红色，而成熟的雌性呈黑色，身体和翅的颜色构成了蜻蜓求偶识别的基本线索 (Svensson *et al.*, 2007)。已在珠宝翅豆娘中报道了性别特异性和阶段特异性彩虹颜色变化的分子机制，未成熟雄性的翅膀是浅棕色的，在性成熟时变成带有金属脉的蓝色，而成熟雌性的翅仍然是浅棕色，这些颜色差异归因于成熟雄性的翅脉中存在多层结构以及翼膜中黑色素浓度高 (Stavenga *et al.*, 2012)。蜻蜓体色二态性的研究为解析雄虫性成熟体色特异性变换的重要作用提供借鉴和参考。

5.3 群居飞蝗体色二态性研究进展

蝗虫是典型的群散居两型性昆虫，表现出极端的密度依赖阶段多型性现象，并能在特定情况下形成密集的迁徙群体，蝗灾暴发主要原因是高密度群居蝗虫的群体形成和迁移 (Guo *et al.*, 2020)；蝗虫的型变是一个连续的、累积的、容易可逆的过程，涉及一系列的行为和生理特征，以响应种群密度的变化，被认为是一种理想的表型可塑性模型系统 (Wang *et al.*, 2014)，蝗虫的体色二态性主要是在群居蝗虫种群中发生 (Tanaka *et al.*, 2016)。在沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 雄性成虫第 10 天左右，其表皮角质层表现为亮黄色，与达到完全性成熟的时间相吻合 (De *et al.*, 2010)。已有的文献报道， β -胡萝卜素是导致变黄的色素，它以相似的浓度储存在雌雄的内部器官组织中，还发现表皮变黄的变化不是由于总类胡萝卜素含量的增加，而是由于储存的 β -胡萝卜素向表皮重新分布 (Sugahara *et al.*, 2018)。胡萝卜素的沉积需要蛋白质载体，即“黄色蛋白质”(Yellow protein, YP)，这是一种非典型的角质层蛋白质，其序列已得到了鉴定 (Sas *et al.*, 2007)，属于保幼激素结合蛋白(JH binding Protein) 家族，与 takeout 蛋白具有同源性 (Sugahara *et al.*, 2020)。Cullen 等研究发现群居雄性蝗虫变黄是一种性内警告信号，它与信息素苯乙腈 (PAN) 形成多模态信号，以防止交配时其他雄性的错误性骚扰 (Cullen *et al.*, 2022)。此外，在野外沙漠蝗行为观察中发现，变黄的雄

性会聚群形成领地区域，在傍晚或黄昏吸引成熟的雌性进行交配，该行为方式有利于避免未成熟的雌性遭到雄性的骚扰，具有重要的生态学意义 (Maeno *et al.*, 2021)。在沙漠蝗的研究中，变黄是群居雄性的独特表型，在散居和雌性中则无这种现象，保幼激素可诱导雄性体色变黄，但诱导雄性变黄的体色靶标基因及其蝗虫求偶交配和生殖产卵的功能，以及雄性变黄的分子机制缺乏深入研究。

6 结语和展望

昆虫是动物界种类最多的生物类群，其强大的适应能力和多样的求偶交配行为是昆虫种群数量庞大的基础。研究表明，体色作为两性昆虫重要的调控特征，在昆虫求偶、躲避天敌、适应环境中发挥重要作用，雌雄体色二态性是昆虫颜色变化多态性的一种，在昆虫性选择、求偶和交配产卵以及适应环境方面发挥重要作用。昆虫体色二态性的调控一直是昆虫变态发育研究的热点，而现有的部分研究证明，性别决定通路中的一些基因（如 *Tra*、*Dsx*、*Fru*）参与昆虫体色二态性的调控，此外，昆虫内分泌激素，主要包括保幼激素、蜕皮激素也同样直接或间接调控昆虫体色性二态性，性别决定通路和内分泌激素之间的协同调控在近几年也成为了研究热点，尽管如此，人们对控制昆虫体表性二态性的形成机制理解仍不完善，还有许多工作需要深入研究，例如：（1）不同物种的性别决定通路有一定的差异，现阶段的研究仅仅在一些模式生物中比较深入，在其他物种中体色二态性与性别决定通路之间的联系还需进一步探索，是否还有其他新的分子机制影响昆虫体色二态性尚不清楚。目前发现的一些性别决定基因是否能够调控其他昆虫体色二态性还有待探究。（2）已有研究证明内分泌激素与性别决定基因能够协同调控昆虫性二态性，但其之间的具体调控关系还是未知，以及对昆虫体色二态性的研究相对较少，性别决定通路中的下游调控基因与内分泌激素、体色合成相关基因三者之间的调控关系还有待探索。随着基因组学和高通量测序技术的快速发展，越来越多的昆虫基因组、转录组测序工作顺利完成，为探究昆虫体色二态性的分子机制发挥了巨大作用，随着研究的深入，调控昆虫体色二态性的分子机制必将迎来更大的突破，为昆虫生物学和进化以及害虫防治分子机理提供理论基础。

参考文献 (References)

- Ahnesjoe 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.
- Badejo O, Skaldina O, Gilev A, *et al.* Benefits of insect colours: a review from social insect studies [J]. *Oecologia*, 2020, 194 (1-2): 27-40.

- Bell LR, Horabin JJ, Schedl P, *et al.* Positive autoregulation of *Sex-lethal* by alternative splicing maintains the female determined state in *Drosophila* [J]. *Cell*, 1991, 65: 229-239.
- Bellés X, Martín D, Piulachs MD. The mevalonate pathway and the synthesis of juvenile hormone in insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 2005, 50: 181-199.
- Berkseth M, Ikegami K, Arur S, *et al.* TRA-1 ChIP-seq reveals regulators of sexual differentiation and multilevel feedback in nematode sex determination [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110 (40): 16033-16038.
- Beye M, Hasselmann M, Fondrk MK, *et al.* The gene *csd* is the primary signal for sexual development in the honeybee and encodes an SR-type protein [J]. *Cell*, 2003, 114 (4): 419-29.
- Beye M. The dice of fate: The *csd* gene and how its allelic composition regulates sexual development in the honey bee, *Apis mellifera* [J]. *Bioessays*, 2004, 26 (10): 1131-1139.
- 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*, 2018, 35 (2): 465-472.
- Bi HL, 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.
- Bridges CB. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity [J]. *Genetics*, 1916, 1: 1-52.
- Chau J, Kulnane LS, Salz HK. Sex-lethal enables germline stem cell differentiation by down-regulating Nanos protein levels during *Drosophila* oogenesis [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109 (24): 9465-9470.
- Chen K, Yu Y, Yang DH, *et al.* *Gtsf1* is essential for proper female sex determination and transposon silencing in the silkworm, *Bombyx mori* [J]. *PLoS Genetics*, 2020, 16 (11): e1009194.
- Chen N, Liu YJ, Fan YL, *et al.* A single gene integrates sex and hormone regulators into sexual attractiveness [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6 (8): 1180-1190.
- Cullen DA, Sword GA, Rosenthal GG, *et al.* Sexual repurposing of juvenile aposematism in locusts [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119 (34): e2200759119.
- Czech B, Hannon GJ. One loop to rule them all: the ping-pong cycle and piRNA-guided silencing [J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 2016, 41 (4): 324-337.
- De Loof A, Huybrechts J, Geens M, *et al.* Sexual differentiation in adult insects: Male-specific cuticular yellowing in *Schistocerca gregaria* as a model for reevaluating some current (neuro)endocrine concepts [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56 (8): 919-925.

- Elekovich MM, E Robinson G. Organizational and activational effects of hormones on insect behavior [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2000, 46 (12): 1509-1515.
- Erdman SE, Chen HJ, Burtis KC. Functional and genetic characterization of the oligomerization and DNA binding properties of the *Drosophila doublesex* proteins [J]. *Genetics*, 1996, 144 (4): 1639-1652.
- Fan P, Manoli DS, Ahmed OM, *et al.* Genetic and neural mechanisms that inhibit *Drosophila* from mating with other species [J]. *Cell*, 2013, 154 (1): 89-102.
- Futahashi R. Color vision and color formation in dragonflies [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2016, 17: 32-39
- Ganter GK, Desilets JB, Davis-Knowlton JA, *et al.* *Drosophila* female precopulatory behavior is modulated by ecdysteroids [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2012, 58 (3): 413-419.
- Ganter GK, Panaitiu AE, Desilets JB, *et al.* *Drosophila* male courtship behavior is modulated by ecdysteroids [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2011, 57 (9): 1179-1184.
- Gopinath G, Arunkumar KP, Mita K, *et al.* Role of *Bmznf-2*, a *Bombyx mori* CCCH zinc finger gene, in masculinisation and differential splicing of *Bmtra-2* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2016, 75: 32-44.
- Gotoh H, Miyakawa H, Ishikawa A, *et al.* Developmental link between sex and nutrition; *doublesex* regulates sex-specific mandible growth via juvenile hormone signaling in stag beetles [J]. *PLoS Genetics*, 2014, 10 (1): e1004098.
- Guo XJ, Yu Q, Chen D, *et al.* 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts [J]. *Nature*, 2020, 584 (7822): 584-588.
- Hall AB, Basu S, Jiang X, *et al.* Sex determination: A male-determining factor in the mosquito *Aedes aegypti* [J]. *Science*, 2015, 348 (6240): 1268-70
- Han C, Peng Q, Sun M, *et al.* The *doublesex* gene regulates dimorphic sexual and aggressive behaviors in *Drosophila* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119 (37): e2201513119.
- Herpin A, Schartl M. Plasticity of gene-regulatory networks controlling sex determination: of masters, slaves, usual suspects, newcomers, and usurpaters [J]. *EMBO Reports*, 2015, 16 (10): 1260-1274.
- Hopkins BR, Kopp A. Evolution of sexual development and sexual dimorphism in insects [J]. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2021, 69: 129-139.
- Hubbard JK, Uy JA, Hauber ME, *et al.* Vertebrate pigmentation: from underlying genes to adaptive function [J]. *Trends in Genetics*, 2010, 26 (5): 231-239.
- Iijima T, Yoda S, Fujiwara H. The mimetic wing pattern of *Papilio polytes* butterflies is regulated by a *doublesex*-orchestrated gene network [J]. *Communications Biology*, 2019, 2: 257.
- Ito Y, Harigai A, Nakata M, *et al.* The role of *doublesex* in the evolution of exaggerated horns in the Japanese rhinoceros beetle [J]. *EMBO Reports*, 2013, 14 (6): 561-567.

- Izumi N, Shoji K, Suzuki Y, *et al.* *Zucchini* consensus motifs determine the mechanism of pre-piRNA production [J]. *Nature*, 2020, 578 (7794): 311-316.
- Jing YP, Wen XP, Li LJ, *et al.* The vitellogenin receptor functionality of the migratory locust depends on its phosphorylation by juvenile hormone [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118 (37): e2106908118.
- Kaneko Y, Takaki K, Iwami M, *et al.* Developmental profile of annexin IX and its possible role in programmed cell death of the *Bombyx mori* anterior silk gland [J]. *Zoological Science*, 2006, 23 (6): 533-542.
- Kijimoto T, Moczek AP, Andrews J. Diversification of *doublesex* function underlies morph-, sex-, and species-specific development of beetle horns [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109 (50): 20526-20531.
- Kiuchi T, Koga H, Kawamoto M, *et al.* A single female-specific piRNA is the primary determiner of sex in the silkworm [J]. *Nature*, 2014, 509 (7502): 633-636.
- Kunte K, Zhang W, Tenger-Trolander A, *et al.* *doublesex* is a mimicry supergene [J]. *Nature*, 2014, 507 (7491): 229-232.
- Lavine MD, Gotoh H, Hayes A, *et al.* The insulin signaling substrate chico and the ecdysone response element broad both regulate growth of the head horns in the Asian Rhinoceros Beetle, *Trypoxylus dichotomus* [J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2019, 59 (5): 1338-1345.
- Li M, Tong H, Wang S, *et al.* A chromosome-level genome assembly provides new insights into paternal genome elimination in the cotton mealybug *Phenacoccus solenopsis* [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2020, 20 (6): 1733-1747.
- Liu J, Li XY, Zhang YH. Sex determination-related genes in Amphibian [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2011, 46 (6): 134-140. [刘佳, 李忻怡, 张育辉. 两栖动物性别决定相关基因的研究进展 [J]. *动物学杂志*, 2011, 46 (6): 134-140]
- Luo SD, Baker BS. Constraints on the evolution of a *doublesex* target gene arising from *doublesex*'s pleiotropic deployment [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112 (8): 852-861.
- Maeno KO, Piou C, Ould Ely S, *et al.* Density-dependent mating behaviors reduce male mating harassment in locusts [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118 (42): e2104673118
- Marín I, Baker BS. The evolutionary dynamics of sex determination [J]. *Science*, 1998, 281 (5385): 1990-1994.
- Ohbayashi F, Suzuki MG, Mita K, *et al.* A homologue of the *Drosophila doublesex* gene is transcribed into sex-specific mRNA isoforms in the silkworm, *Bombyx mori* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B, Biochemistry & Molecular Biology*, 2001, 128 (1): 145-58
- Pei XJ, Fan YL, Bai Y, *et al.* Modulation of fatty acid elongation in cockroaches sustains sexually dimorphic hydrocarbons and female attractiveness [J]. *PLoS Biology*, 2021, 19 (7): e3001330
- Popadić A, Tsitlakidou D. Regional patterning and regulation of melanin pigmentation in insects [J]. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2021, 69: 163-170.

- Prakash A, Monteiro A. Molecular mechanisms of secondary sexual trait development in insects [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2016, 17: 40-48.
- Prudic KL, Jeon C, Cao H, *et al.* Developmental plasticity in sexual roles of butterfly species drives mutual sexual ornamentation [J]. *Science*, 2011, 331 (6013): 73-75.
- Rice GR, Barmina O, Luecke D, *et al.* Modular tissue-specific regulation of *doublesex* underpins sexually dimorphic development in *Drosophila* [J]. *Development*, 2019, 146 (14): dev178285.
- Ruttenberg DM, VanKuren NW, Nallu S, *et al.* The evolution and genetics of sexually dimorphic 'dual' mimicry in the butterfly *Elymnias hypermnestra* [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2021, 288 (1942): 20202192.
- Sas F, Begum M, Vandersmissen T, *et al.* Development of a real-time PCR assay for measurement of yellow protein mRNA transcription in the desert locust *Schistocerca gregaria*: A basis for isolation of a peptidergic regulatory factor [J]. *Peptides*, 2007, 28 (1): 38-43.
- Shirangi TR, Dufour HD, Williams TM, *et al.* Rapid evolution of sex pheromone-producing enzyme expression in *Drosophila* [J]. *PLoS Biology*, 2009, 7 (8): e1000168.
- Stavenga DG, Leertouwer HL, Hariyama T, *et al.* Sexual dichromatism of the damselfly *Calopteryx japonica* caused by a melanin-chitin multilayer in the male wing veins [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (11): e49743.
- Stillwell RC, Blanckenhorn WU, Teder T, *et al.* Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution [J]. *Annual Review of Entomology*, 2010, 55: 227-245.
- 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.
- Sugahara R, Tsuchiya W, Yamazaki T, *et al.* Recombinant yellow protein of the takeout family and albino-related takeout protein specifically bind to lutein in the desert locust [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2020, 522 (4): 876-880.
- Sun MX, Yin HW, Wang JX, *et al.* Progress in research on insect pigments [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2020, 57 (2): 298-309. [孙明霞, 殷海玮, 王京霞, 等. 昆虫色素研究进展 [J]. *应用昆虫学报*, 2020, 57 (2): 298-309]
- Svensson EI, Karlsson K, Friberg M, *et al.* Gender differences in species recognition and the evolution of asymmetric sexual isolation [J]. *Current Biology*, 2007, 17 (22): 1943-1947.
- Tanaka K, Barmina O, Sanders LE, *et al.* Evolution of sex-specific traits through changes in HOX-dependent *doublesex* expression [J]. *PLoS Biology*, 2011, 9 (8): e1001131.
- Tanaka S, Harano KI, 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.
- Temeles EJ, Pan IL, Brennan JL, *et al.* Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird [J]. *Science*, 2000, 289 (5478): 441-443.

- Tsuji K, Fukami T. Sexual dimorphism and species diversity: From clades to sites [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, 35 (2): 105-114.
- Van Lommel J, Lenaerts C, Delgouffe C, *et al.* Knockdown of ecdysone receptor in male desert locusts affects relative weight of accessory glands and mating behavior [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2022, 138: 104368.
- Verhulst EC, van de Zande L, Beukeboom LW. Insect sex determination: It all evolves around transformer [J]. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2010, 20 (4): 376-383.
- Wang XH, Kang L. Molecular mechanisms of phase change in locusts [J]. *Annual Review of Entomology*, 2014, 59: 225-244.
- 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.
- Wittkopp PJ, Beldade P. Development and evolution of insect pigmentation: Genetic mechanisms and the potential consequences of pleiotropy [J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2009, 20 (1): 65-71.
- Wittkopp PJ, Vaccaro K, Carroll SB. Evolution of *yellow* gene regulation and pigmentation in *Drosophila* [J]. *Current Biology*, 2002, 12 (18): 1547-1556.
- Xu J, Chen SQ, Zeng BS, *et al.* *Bombyx mori* *P-element Somatic Inhibitor (BmPSI)* is a key auxiliary factor for silkworm male sex determination [J]. *PLoS Genetics*, 2017, 13 (1): e1006576.
- Xu YS, Xu JL. New progress in research on insect juvenile hormone [J]. *China Sericulture*, 2001, 22 (1): 2. [徐豫松, 徐俊良. 昆虫保幼激素研究新进展 [J]. 中国蚕业, 2001, 22 (1): 2]
- Yang DL, Hao J, Wang YN, *et al.* Research progress of ecdysone in adult insects [J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2014, 26 (8): 8. [杨栋梁, 郝婧, 王彦男, 等. 昆虫成虫蜕皮激素研究进展 [J]. 生命科学, 2014, 26 (8): 8]
- Zhang Z, Klein J, Nei M. Evolution of the *sex-lethal* gene in insects and origin of the sex-determination system in *Drosophila* [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2014, 78 (1): 50-65.