

# 昆虫黑化现象

江幸福, 罗礼智

(中国农业部植物保护研究所 植物病虫害生物学国家重点实验室 北京 100094)

**摘要:** 昆虫黑化是自然界中普遍存在的一种多型现象, 也成为揭示物种在自然界中进化与适应的经典范例。昆虫黑化形成的原因与类别多种多样, 黑化的遗传调控和分子基础也各不相同。本文根据国外黑化昆虫研究取得的主要进展, 结合我国东方粘虫 *Mythimna separata* 种群中发生的黑化现象, 对昆虫黑化的形成原因、类别、遗传调控、生物学变异以及黑化的分子基础等方面研究现状进行了概述, 并对该领域的未来研究热点进行探讨。

**关键词:** 昆虫; 黑化; 遗传调控; 生物学变异; 分子基础

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2007)11-1173-08

## Melanism in insects: a review

JIANG Xing-Fu, LUO Li-Zhi (State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

**Abstract:** Insect melanism is one of the common polymorphism in nature, and has become classical study system for species evolution and adaptability. The causes, controls and biology of insect melanism are significantly different among different insects. Integrating the main research progress in alien melanic insects and the melanic oriental armyworm, this paper reviewed the causes, classifications, genetic controls, biological variations and molecular basis of melanism in insects. Finally, the future hot topics in this research field were suggested.

**Key words:** Insect; melanism; genetic control; biological variation; molecular basis

地球上任何一种生物都不同程度地受自然环境的影响与选择, 自然选择的结果形成了生物与环境相适应的现象。由于地球上不同生态系统的异质性和可变性, 生活在不同环境中的各种生物经过长期的自然选择与进化, 形成了普遍存在的生物多样性。其中生物体色的变异即是自然界中最为明显的生物多样性的有力证据, 同时, 也支持了自然选择是促进和维持生物体变异的重要理论。黑化即是生物体色发生变异最为显著和普遍的现象, 广泛存在于各种哺乳动物和无脊椎动物中。自 Edleston(1864)首次报道在英国 Manchester 发现的桦尺蠖 *Biston betularia* 黑化个体以来, 昆虫的黑化现象越来越受到各国生物学家和生态学家的重视。以桦尺蠖为模式昆虫, 有关昆虫黑化的形成原因、分类、遗传调控以及黑化个体生物学特性变异与适应性等研究也取得

了显著的进展, 同时, 桦尺蠖的黑化现象也成为揭示物种在自然界中进化与适应的经典范例(Majerus, 1998)。近年来, 围绕昆虫黑化的黑色素形成系统, 有关黑色素形成过程中各种关键酶及其基因表达的分子基础研究也越来越受到重视。

本文根据国外黑化昆虫研究取得的主要进展, 结合我国东方粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 种群中发生的成虫黑化现象(刘红兵等, 2004; 江幸福, 2004), 对昆虫黑化的形成原因、类别、遗传调控、生物学变异以及黑化的分子基础等方面研究现状做一综述, 并对黑化昆虫的未来研究热点进行探讨。

## 1 黑化的定义

物种黑化的定义是随着研究的深入不断发展

基金项目: 国家自然科学基金项目(30500330); 北京市自然科学基金项目(6072023); 国家科技攻关计划资助项目(2005BA529A03, 2005BA529A04)

作者简介: 江幸福, 男, 1970年生, 安徽怀宁人, 博士, 副研究员, 研究方向为昆虫迁飞行为的生理、生态及遗传调控机制和害虫综合治理, E-mail: xjiang@ippcaas.cn

收稿日期 Received: 2007-04-23; 接受日期 Accepted: 2007-08-28

的。Kettlewell 将黑化定义为“由于表皮内某些聚合酪氨酸类物质转化而形成黑色素类物质的增多,使得物种内某些种群或种群内某些个体的体色要比正常型黑”(Kettlewell, 1973)。这个定义从生理学角度阐明了物种黑化的形成机制,对于人们了解黑化形成的本质有重要意义。但这个定义过于严格,某些物种的黑化并不包含在该定义的范围,如单型黑化(monomorphic melanism)由于没有“正常型”对照就不属于这个范围(Majerus, 1998)。因此, Majerus (1998) 将黑化简单地定义为“某个物种内某些个体的体色较黑或完全黑化”。这个定义抛弃了 Kettlewell 定义中黑色素形成的生理机制,因为当时大多数昆虫黑化的生理过程并没有进行过研究。Tru(2003) 将黑化定义为“表皮呈现大部分或完全变黑的变异个体或群体现象,这种现象可认为是种群内多型现象或近似种内的固定变异”。实际上,物种可存在不同发育阶段和不同程度的黑化,以及可遗传与不可遗传的黑化等。如美洲虎凤蝶 *Papilio glaucus* 黑化个体中翅的颜色(灰-黑色)随着发育阶段的不同而差异(Koch *et al.*, 1998)。东方粘虫种群中既有幼虫随着密度的变化而发生黑化(罗礼智等, 1995),也有成虫体表发生可遗传的完全黑化(刘红兵等 2004)。前者是在多种昆虫普遍存在的密度依赖型黑化(Hagen *et al.*, 2003, 2006),主要是受环境因素的影响,遗传力较小或不可遗传(Pumlee and Wilson 2006),后者是由基因调控可遗传的黑化变异。

## 2 昆虫黑化现象

昆虫黑化是动物中黑化最为明显的现象,最早报道昆虫的黑化现象要追溯到 19 世纪下半叶(Edleston, 1864)。Tut(1891)在《英国鳞翅目昆虫的黑化与褐化》一书中记载多种鳞翅目昆虫发生黑化,并认为湿度是影响黑化型产生及分布的重要因素,但并未将昆虫黑化与工业化相联系。自 1848 年在英国首次出现黑化型桦尺蠖以来,之后短短的 50 年中,其黑化个体已遍及欧洲大陆的西北部,并认为黑化桦尺蠖的大量出现是与欧洲工业革命相联系的。同时,昆虫发生黑化的种类也迅速增多,范围已涉及到鳞翅目、鞘翅目、同翅目以及膜翅目的一些种类。鳞翅目昆虫黑化最为普遍,包括蛾类和蝶类,蛾类中主要有虎蛾( *Agaristidae* )、灯蛾( *Arctiidae* )、斑蛾( *Zygaenidae* )、蝙蝠蛾( *Hepialidae* )、尺蛾( *Geome-*

*tridae* )、毒蛾( *Lymantriidae* )及夜蛾( *Noctuidae* )等科的昆虫。蝶类中主要有凤蝶( *Papilionidae* )、粉蝶( *Pieridae* )和蛱蝶( *Nymphalidae* )等科的昆虫(Majerus, 1998)。据不完全统计,英国目前有记录的黑化蛾类已达 200 多种(Kettlewell, 1973)。其他昆虫也有黑化种类出现,如膜翅目胡蜂科黄蜂 *Dolichovespula media*(Bruge, 1992)、鞘翅目瓢虫科二星瓢虫 *Adalia bipunctata* 和十六星瓢虫 *Micraspis 16-punctata*(Majerus, 1991)、同翅目沫蝉科牧场沫蝉 *Philaenus spumarius*(Berry and Willmer, 1986)等。

由于昆虫体色发生黑化后,其行为、生理特征以及生活史等生物学习性也随之发生变异,并形成较为稳定的种群遗传特征,且大多数变异均与自然选择和种群进化密切相关,有害昆虫往往会发生对农作物致害性的变异从而导致害虫暴发成灾。因此,有关黑化昆虫产生的原因、调控机制、种群遗传特征以及生物学习性变异等均成为生物变异的研究热点之一。

## 3 昆虫黑化的产生原因及类别

昆虫黑化产生原因是多种多样的,如在寒冷的环境中增加运动量,以利于引诱异性、交配产卵、避免被天敌捕食以及不易暴露和充当警戒色等。另外,组成黑色素的物质比颜色本身更有利于昆虫生存,如增强抗病性、抗寄生性、抗磨损性等抗伤害能力,并且有些组成黑色素的分子物质还是昆虫生理、生化代谢过程中的辅助物质。

### 3.1 昆虫黑化的生理机制

**3.1.1 热效应:**昆虫热效应黑化通常发生在高海拔或高纬度地区,主要原因是由于黑色体表能较快地吸收和散发热量,以快速调节体温从而适应环境。这种现象常发生在一些蝶类、蛾类和瓢虫等昆虫中。在英国,黑山夜蛾 *Psodos coracina*(Esper)和网山夜蛾 *Semiothisa carbonaria*(Clerck)即是高海拔黑化的典型例子(Kettlewell, 1973)。牧场沫蝉的黑化频率与不同海拔间也存在显著相关(Berry and Willmer, 1986)。

**3.1.2 抗伤害或伤害过敏性:**在大多数昆虫中,黑色素是以色素颗粒的形式存在于表皮细胞中,有利于昆虫表皮固化,经常产生于受损伤的表皮周围。这种抗伤害或伤害过敏性黑化不仅发生在一些成虫黑化的昆虫中,而且在幼虫密度依赖型黑化的昆虫中更为明显。在地中海粉螟 *Ephestia kuhniella*

(Zeller)种群中,黑化个体具有较强的抑制寄生蜂产卵和其幼虫生长发育能力(Verhoog *et al.*, 1996)。这表明昆虫黑化可能对机体免疫起到重要的保护作用,这种可能性在天蚕 *Antheraea pernyi* 黑化成虫中得到证实(Gershenzon, 1994)。研究表明,天蚕黑化个体相对于正常型个体,具有较强的抗核多角体病毒(NPV)的功能,尽管这种抗病性是否是因为黑化个体本身特性还是黑化基因的影响还不清楚。在密度依赖型黑化昆虫中,这种抗伤害性现象普遍发生。如海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 的黑化幼虫与正常型相比,具有显著的抗白僵菌特性(Wilson *et al.*, 2001);非洲粘虫 *Spodoptera exempta* 黑化幼虫对核多角体病毒的抗性是正常型的4倍(Reeson *et al.*, 1998);东方粘虫黑化幼虫对核多角体病毒和昆虫病原真菌的抗性分别是正常型的2倍和5倍(Mitsui and Kunimi, 1988; Kunimi and Yamada, 1990)。黑化黄粉虫 *Tenebrio molitor* 对病原真菌的抗性是正常型的3倍(Barnes and Siva-Jothy, 2000)。

**3.1.3 抗磨损性:**这种现象存在于大部分甲虫中,如大多数生活在沙漠地区的甲虫均发生黑化,这似乎与热效应黑化的观点相矛盾,并引起了“黑化甲虫矛盾论”(Black beetle paradox)(Hamilton, 1973)。对这种现象的解释是沙漠中这些甲虫会产生难闻的气味,而黑色正是起到向天敌告戒的作用(Rettenmeyer, 1970)。然而,这种现象的第2种可能性即是甲虫外骨骼表面的黑色素颗粒起到了抗沙子磨损的作用。实际上,昆虫黑色素能够增强表皮结构的强度已在多种昆虫中普遍存在(Chapman, 1982)。

**3.1.4 警戒色:**尽管黑化作为警戒色在鳞翅目昆虫中并不是普遍发生,但确实是在一些中存在。在多种情况下,这种警戒色大多是因为基因突变形成,其发生频率很低。这种现象在斑蛾和灯蛾科昆虫中较为常见,这些昆虫中的大部分种类具有毒性且对捕食的天敌(鸟类)来说口味是不好的。在五星灯蛾 *Zygaena trifolii* 和六星灯蛾 *Zygaena filipendulae* 中,正常型前翅通常是蓝黑色,斑点红色,后翅红色,而黑化型的翅膀红色部分均被黑色取代,从而起到警戒作用。但这种黑化型通常是单基因控制的隐性遗传或不完全显性遗传,发生频率非常低。同样的现象也发生在甘蓝褐灯蛾 *Arctia caja* 和猩红灯蛾 *Panaxia dominula* 中(Majerus, 1998)。

### 3.2 鳞翅目昆虫的黑化

关于鳞翅目昆虫黑化产生的原因,19世纪就引

起了许多昆虫学家的注意,对于黑化产生的原因也有多种观点给予解释,如:幼虫取食环境污染的食物而发生黑化(Cooke, 1877);种植植物(幼虫食物)的土壤变化引起成虫黑化(Prest, 1877);茂密的森林遮光而引起成虫黑化(Tutt, 1891);自然选择有利于黑化种群的生存(Cockerell, 1887)等。昆虫黑化是烟熏和其它化学污染物引起的还是自然选择引起的,这两种观点曾有着激烈的争论。鳞翅目昆虫的黑化通常被划分为工业黑化(industrial melanism)、非工业黑化(non-industrial melanism)和警戒色黑化(melanism in warningly coloured species)3类(Kettlewell, 1973; Majerus, 1998)。

**3.2.1 工业黑化:**工业黑化通常是指分布、发生于工业较为发达地区的正常型昆虫浅色个体,长期受到大气、水、工业废弃物等污染作用,通过遗传物质(基因)变异,种群内的部分或少数成虫外部形态(体色)发生部分或完全黑化的现象。在鳞翅目昆虫中,工业黑化个体主要表现在成虫的翅和其它部位,其基本特征是:(1)黑化型个体的产生与消失通常与工业污染的程度密切相关;(2)黑化型个体发生、扩展迅速,生命力增强,在大多数种类中都没有中间型出现;(3)除极少数种类外,黑化在遗传上遵循孟德尔遗传规律(Kettlewell, 1973)。根据昆虫黑化发生的原因,Majerus(1998)又把鳞翅目昆虫工业黑化进一步分为3个亚类:(1)完全工业黑化:这类黑化只发生于欧洲工业革命后,由于工业化环境的影响使得同一种昆虫的黑化型比例逐渐增多。英国桦尺蠖的黑化即是完全工业黑化最为典型的例子(Ford, 1940);(2)部分工业黑化:这类黑化出现在欧洲工业革命之前,但在工业革命时发生量达到最多。如荒尺蛾 *Ematurga atomaria* 的黑化;(3)多源性工业黑化:这类黑化是在工业化环境的影响下,物种对逐渐变黑的土壤颜色进行选择的结果,如一种蛾类 *Chloroclysta citrata* 的黑化(Majerus, 1998)。

**3.2.2 非工业黑化:**非工业黑化是指与工业污染无关的各种昆虫黑化现象,其产生的历史较长。根据黑化进化的原因和生态适应性可将非工业黑化划分为8个亚类:(1)热效应黑化:黑色体表能迅速吸收和散发热量,以调节体温适应环境,多发生于一些蛾类和蝶类的黑化(Brakefield, 1987);(2)田园或背景选择黑化:不同表现型的昆虫有选择不同栖息背景和小生境的能力,如小眼夜蛾 *Panolis flammea* 黑化个体喜欢选择带叶的树梢上,而正常型则喜在树干上(Majerus, 1982a);(3)北纬黑化:黑化主要发生于

高纬度地区,昆虫为了更快的逃离捕食者的攻击,其黑化体表有利于体温的快速上升而“活跃”,如歌梦尼夜蛾 *Orthosia gothica* 的黑化(Kettlewell, 1973)。(4)西部海岸黑化:欧洲一些物种沿着西海岸呈现一定比例的黑化,但在内陆则逐渐消失,如一种夜蛾 *Hadena perplexa* 的黑化(Majerus 1998)。(5)多雨性黑化:黑化在降雨量多的森林地区普遍发生(Hudson, 1928)。(6)与耐火树种相关的黑化:在英国就有关于昆虫黑化频率与火灾发生相关的记载(Majerus, 1981)。(7)残存黑化:黑化仅仅发生在不易被污染的远古森林和栖息地,已有上万年的历史(Kettlewell, 1973)。(8)躲避搜索黑化:黑化是较为常见的,成虫黑化以后相对于正常型易于隐藏而不易被天敌(鸟类)捕食(Kettlewell, 1973)。

**3.2.3 警戒色黑化** 这类黑化通常是将黑化作为信号物质,向天敌或同种其它个体发出的一种信息。根据其信息的作用与目的,警戒色黑化又可分为隐性黑化、拟态黑化和性别选择黑化 3 个亚类(Majerus, 1998)。

## 4 昆虫黑化的遗传基础

昆虫黑化的遗传调控是多种多样的,不同种类的昆虫黑化性状遗传机制不同,揭示昆虫黑化的遗传学基础,对于明确黑化的原因及其在进化上的作用有重要的意义。

### 4.1 孟德尔式遗传

**4.1.1 单基因差别遗传** 单基因差别遗传是由一对等位基因控制或起主要作用的遗传方式,等位基因基本上按孟德尔规律进行传递,所以这种遗传方式也称为孟德尔式遗传。在猩红灯蛾中,正常型和黑化型体色的遗传呈单基因不完全显性遗传。模式种 *dominula* 表型与变种 *bimacula* 体色差异是由一对等位基因调控的(Cockayne, 1928), *dominula* 纯合子( $m^d m^d$ )黑色前翅上具 8 个白点和 2 个黄点,后翅红色且轻微黑化,而 *bimacula* 纯合子( $m^b m^b$ )前翅只有 1 个白点和 1 个黄点,后翅黑化明显加深,其杂合子( $m^d m^b$ )翅膀颜色表现为中间型。遗传交配实验结果表明,当 *dominula* 纯合子( $m^d m^d$ )自交时,后代表现为 *dominula*;同理,当 *bimacula* 纯合子( $m^b m^b$ )自交时,后代仅表现为 *bimacula*;然而,当 *dominula* 与 *bimacula* 杂交时,所有后代均表现为中间型,当这些中间型杂交时,后代表现型出现分离比例为 1 (*dominula*): $\chi$  (*medionigra*):1 (*bimacula*)。

许多种昆虫的黑化是由单基因控制,以杂合子的性状与两种纯合子性状区别开来,仅仅在鳞翅目昆虫中就有多个例子,如对桦剑纹夜蛾 *Acrionicta alni* 的研究表明,其黑化是由同一位点上一对等位基因调控,黑化型遗传也呈不完全显性(Majerus, 1982b)。小眼夜蛾也表现出类似的现象(Majerus, 1982a)。对东方粘虫黑化的遗传方式研究表明,成虫体色是受常染色体上一对等位基因控制,符合孟德尔式完全隐性遗传规律(刘红兵, 2002)。

**4.1.2 复等位基因** 复等位基因是指在一个基因位点上有两个以上等位基因,复等位基因的遗传方式遵循孟德尔规律。灰斑霜尺蠖 *Apocheima pilosaria* 有 3 种表现型:非黑化的正常型、完全黑化型和中间型。黑化型与正常型遗传是单对基因遗传,黑化基因是显性,而中间型遗传是由同一基因位点上第 3 个等位基因调控,这个基因对于正常型是显性,而对于黑化型是隐性(Lees, 1974)。

**4.1.3 基因互作** 上位作用,两对独立遗传基因共同对一对性状发生作用,其中一对基因对另一对基因的表现有遮盖作用。起遮盖作用的基因如果是显性基因,称为上位显性基因,这种基因互作称为显性上位作用。其中一对隐性基因对另一对基因起上位作用,称为隐性上位作用。一种尺蠖 *Peribatodes rhomboidaria* 黑化的遗传表现为基因互作,其体色表现为黑化、正常和黄灰 3 种表现型,这 3 种表现型是由不同位点上的 2 对等位基因调控,黑化型与黄灰型杂交 F1 代自交 F2 代的 3 种表现型比例接近于 12:3:1,这个比例与黑化等位基因上位于黄灰等位基因的结果基本相符(Williams, 1931)。

**4.1.4 致死基因** 致死基因指可导致胚胎和出生后幼体死亡的基因。显性致死突变基因导致杂合体的死亡,隐性致死突变基因导致纯合体的死亡。致死基因虽对个体是有害的。但对种群可能是有利的。它可使致死基因的传递中断。一种灰桦蛾 *Aethalura punctulata* 黑化等位基因是隐性,且纯合子是完全致死的(Majerus, 1998)。

### 4.2 非孟德尔式遗传

**4.2.1 连锁遗传** 杂交试验中,原来为同一亲本所具有的两个性状在 F2 中不符合独立分配规律,而有连在一起遗传的倾向。一种啮虫 *Mesopocus unipunctatus* 表现为工业黑化,一个基因位点调控胸部颜色,另一个位点调控腹部颜色,每个基因位点均有两个等位基因,分别调控黑化和非黑化,且黑化相对于非黑化是显性。这两个基因位点是紧密连锁

的(Popescu *et al.*, 1978),其重组率为 25%。这表明,头胸部黑化与腹部黑化的杂合体自交时,会产生一定比例的重组型。另外一个复杂的黑化连锁遗传出现在一种枯叶蛾 *Lasiocampa quercus* 上,其幼虫黑化是由单基因控制,且相对于正常型为隐性,这种幼虫黑化是与成虫黑化连锁的(Kettlewell, 1973)。在北美洲的虎凤蝶种群中,雌虫的野生型是黄色,而黑化型为黑色。黑化型是由 Y-连锁的单基因调控(Scriber *et al.*, 1996),因此,黑化的雌蝶产下的下一代雌蝶通常为黑化型。

**4.2.2 限性遗传** 限性遗传是指在雌雄某一方表现型上显示出来的遗传。在绿豹蛱蝶 *Argynnis paphia* 种群中,雄性呈橙棕色,雌性有两种表现型,一种与雄性类似,只是颜色稍暗,另一种表现为黑化型,且受常染色体上单对显性等位基因调控,但这种显性基因在雄性种群中受到抑制(Magnus, 1958)。

#### 4.3 连续变异和多基因遗传

一些昆虫的黑化表现为连续变异和多基因遗传,如双斑壁蛾 *Archanara geminipuncta* 成虫颜色表现为灰白色到黑色的连续变异,但这种性状既不是完全由环境因素导致,也不是简单的孟德尔式遗传。大量的自然选择试验表明,这种黑化性状的遗传是由多基因调控的数量遗传(Majerus, 1998)。这种现象也出现在一种蜘蛛 *Puyohyphantes phrygianus* 的黑化遗传中。遗传力估算结果表明,黑化遗传力为 0.43,表明遗传因素对其黑化的贡献率接近于 1/2(Gunnarsson, 1987)。

#### 4.4 行为遗传

昆虫黑化的遗传不仅体现在体色的遗传,而且涉及到与黑化相关的一些行为特征的遗传。例如,在许多鳞翅目昆虫黑化现象中,黑化经常是与一些行为紧密联系在一起,如优先选择适宜的背景色栖息地休息,优先选择适宜小生境(生态位)生长繁衍。在瓢虫中,交配优先与维持黑化的多型现象紧密联系,尽管研究这种行为的遗传较为困难,但在二星瓢虫中明确了黑化的雄虫具有交配优先的特征,且这种行为的遗传是由单基因显性遗传(O'Donald and Majerus, 1985)。

#### 4.5 环境变异

尽管许多昆虫黑化是由于基因调控的结果,但也不乏受到各种环境因素的影响,特别是所处的环境温度和栖息地周围背景色,在某些种类的昆虫中,环境因素起到主要的作用,而在另一些种类中,环境因素起到修饰遗传基因作用。研究环境因素影响鳞

翅目昆虫的黑化已有一百多年的历史了,Poulton (1892)研究了栖息地周围环境对鳞翅目幼虫黑化的影响作用,如:桦尺蠖与另一种尺蠖 *Opisthograptis luteolata* 幼虫取食绿叶时,其体色呈绿色。幼虫取食棕色树梢时体色为棕色,且棕色的程度取决于幼虫栖息的树梢黑化程度。这种现象在多种昆虫中被发现。同样的现象也出现一些鳞翅目昆虫的蛹中,黄凤蝶 *Papilio machaon* 蛹的颜色有绿色到棕色各种形式,当年羽化的蛹通常是绿色,而越冬蛹主要是棕色。在其它一些凤蝶种类中,湿润季节中形成的蛹通常是绿色,而干燥季节中形成的主要是棕色(Majerus, 1998)。这种现象从拟态的角度很好解释,但要明确其形成的机制也很困难。还有一些昆虫黑化是环境因素与遗传因子相互作用的结果,这种由遗传调控的黑化是需要的一定的环境信号激发的。

## 5 黑化昆虫的生物学变异

黑化基因不仅控制昆虫体色,而且还会导致其行为、生理特征、生活史等变化,如生长发育、取食、存活、交配和产卵能力的变异等。黑化个体的幼虫和成虫生命力通常比正常型强,生长发育和交配行为也有显著差异。如桦尺蠖幼虫取食被工业污染后植物叶片时,黑化型个体的存活率显著提高,这表明,黑化型与正常型相比,对有毒物质的抵抗能力增强(Kettlewell, 1961)。还有一些研究也表明,桦尺蠖黑化型种群的适合度要比正常型高(Creed *et al.*, 1980)。交配实验表明,桦尺蠖正常型与黑化型雌蛾对正常型雄蛾的吸引力及交配能力有显著差异,并且这种差异主要取决于所处的环境温度条件。如在寒冷的夜晚正常型雄蛾易于吸引正常型雌蛾交配,而在温暖夜晚却易于吸引黑化型雌蛾交配,且易于存活,产卵量增多,具有更高的适合度(Kettlewell, 1961)。猩红灯蛾 *Panaxia dominula* 的正常型与黑化型交配时,交配率明显降低(Sheppard, 1952)。二星瓢虫雌虫无论是否黑化,均趋向选择黑化的雄虫进行交配,且这种行为受基因控制(Jong *et al.*, 1998)。一种蛴螬 *Colias nastes* 的黑化个体“活动性”明显加强,且飞行距离显著增长(Roland, 2006)另外,在多基因调控的昆虫黑化种类中,不同基因型的黑化型与正常型在飞行能力以及适合度等均有显著的变异(Verhoog *et al.*, 1998)。对东方粘虫黑化型与正常型的生存对策与适应能力的研究结果也表明,黑化粘

虫生活史对策、幼虫行为、成虫飞行与生殖以及对环境条件适应能力均产生明显变异,黑化粘虫的生长发育明显加快,存活率提高,蛹重增加,成虫产卵前期显著缩短,产卵量显著增加,种群增长指数和相对适合度也明显提高,但成虫的飞行能力却显著降低,黑化型分化与其迁飞型分化密切相关,很有可能是滞留型进化所致(刘红兵等,2002)。

## 6 昆虫黑化的分子基础

除极少数脊椎动物外,在大多数种群中黑化现象的分子遗传学基础还不清楚。在鸟类和哺乳动物中,主要是由于肾上腺皮质激素-1受体基因(*MC1R*)发生了突变,引起受体蛋白中氨基酸发生取代作用,导致黑素细胞合成黑色素而发生黑化现象,这种现象普遍发生在一些老鼠和猫上(Majerus, 2003; Hoekstra and Nachman, 2003)。由于昆虫的细胞和色素沉着的基本原理与脊椎动物有很大的差别,昆虫的黑化不能简单等同于脊椎动物的黑化。

随着分子生物学技术的发展,国外对昆虫黑化的研究越来越深入,特别是在黑化形成的生理机制和分子基础方面,取得了重要进展。目前,有关昆虫黑化的分子本质主要是围绕昆虫黑色素形成的生理代谢过程中的关键酶及编码这些酶的基因研究。果蝇 *Drosophila melanogaster* 是研究得较为清楚的昆虫之一,基本阐明了果蝇黑色素形成路径中大部分酶促反应过程:酪氨酸经由 *Pale* 基因编码的酪氨酸羟化酶(TH)和多巴脱羧酶(DDC)催化下形成多巴和多巴胺,二者在表皮细胞分化时,经酚氧化酶体系(PO)及协作因子加工后形成黑色素(Walter *et al.*, 1996)。果蝇黑色素合成中所需酶的编码基因包括黄体基因(*yellow*)、*ddc*、*tan* 和黑檀体基因(*ebony*)等,其中 *yellow*、*tan* 和 *ebony* 基因突变可导致体色的变异(Wittkopp *et al.*, 2002)。

在直翅目昆虫中,飞蝗的体色具有多型现象,散居型和群居型在形态特征、生理机能、行为及体色等方面存在明显差异。保幼激素已被证实能诱导飞蝗散居型绿色的出现。近年来,从飞蝗心侧体成功地分离了一种神经肽-黑化诱导激素([His<sup>7</sup>]corazonin),并用白化型进行检测,证实了其对飞蝗体色黑化作用的活性(朱道弘和阳明苏,2004)。

尽管鳞翅目昆虫的黑化基因频率的消长有较为翔实的观察数据,但很少涉及到分子调控机制。虎凤蝶黑化型黑色素形成过程中一种关键酶 N-β 丙氨

酰多巴胺合成酶(BAS)的活性受到了抑制,而在正常型中,多巴胺在 N-β 丙氨酰多巴胺合成酶的催化下生成 N-β 丙氨酰多巴胺,再生成黄色素复合物,从而产生黄色体色(Koch *et al.*, 2000)。另外,虎凤蝶另一种关键酶多巴脱羧酶(DDC)的活性以及编码该酶的基因 mRNA 表达也具有时空特异性(Koch *et al.*, 1998)。对东方粘虫幼虫黑化的研究表明,幼虫背纵线有黑色和白色两种表型,黑色素形成的关键酶多巴脱羧酶和酪氨酸羟化酶(TH)的活性及编码该酶的基因 mRNA 表达均具有特异性。进一步的研究还表明,这两种关键酶是受生长抑制肽(growth-blocking peptide, GBP)所调控。因此,黑化的分子基础也就迈向了 GBP 神经肽的功能研究(Ninomiya and Hayakawa, 2007)。

## 7 结语和展望

我国昆虫种类多,遗传多样性丰富,但对昆虫黑化研究较为薄弱,对黑化昆虫发生的种类及其在田间发生程度和频率缺乏系统调查。近年来越来越多的昆虫学家注意到一些主要迁飞害虫如东方粘虫、棉铃虫 *Helicoverpa amigera* 以及甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 的黑化现象,并对其黑化与致害性变异表现出浓厚的兴趣。特别是对东方粘虫黑化的研究,在明确黑化型生物学变异与生态适应性关系的基础上,应用 AFLP 技术,根据多态性 DNA 指纹图谱明确了东方粘虫黑化型与正常型遗传距离较大,分化程度较高,是正常型演变成了不同基因型。并结合东方粘虫黑化型近等基因系(NILs)的建立,筛选出了黑化东方粘虫的特异性 DNA 标记,并成功地将 AFLP 标记转化为 SCAR 标记(江幸福,2004)。这些结果的获得不仅对鉴定东方粘虫的遗传变异、评估自然种群中黑化基因发生突变的频率、从质量性状上作为鉴定东方粘虫迁飞或滞留型有力的分子手段以及明确基因突变与致害性变异的关系有重要的作用,而且为最终克隆东方粘虫黑化基因、了解基因功能奠定了坚实基础。

综上所述,昆虫黑化的形成原因、遗传学机制、生态适应性以及分子基础等是复杂的,我国今后对昆虫黑化的研究应主要体现在以下几个方面:(1)系统调查我国发生黑化的昆虫种类及其野外发生频率;(2)昆虫黑化基因频率的消长与生态系统(生物和非生物环境因素)之间的关系,特别是与大气质量之间的关系;(3)昆虫黑化的抗逆性、致害性变异研

研究(4)黑化个体的生物学变异及其遗传与进化研究(5)黑化个体的黑色素代谢途径及分子遗传机制研究(6)昆虫黑化基因的克隆与功能分析等。随着对昆虫黑化研究范围的扩大和研究程度的加深,围绕黑色素形成过程中的关键酶的分子生物学以及黑化基因的发掘无疑会从本质上揭示昆虫黑化的形成本质,昆虫黑化的各种影响因素以及在生物进化适应中的功能作用将会越来越清楚,并将会有力地促进进化、遗传、环境、行为、种群动态和生物多样性保护等学科的发展。

### 参 考 文 献 (References)

- Barnes AI, Siva-Jothy MT, 2000. Density-dependent prophylaxis in the mealworm beetle *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae): cuticular melanization is an indicator of investment in immunity. *Proc. Roy. Soc. Lond. Series B, Biol. Sci.*, 267: 177–182.
- Berry RJ, Willmer PG, 1986. Temperature and the color polymorphism of *Philaenus spumarius* (Homoptera: Aphrophoridae). *Ecol. Entomol.*, 11: 251–260.
- Brakefield PM, 1987. Industrial melanism: do we have the answers? *Trends Ecol. Evol.*, 2: 117–122.
- Brugé H, 1992. A rare melanic form of *Dolichovespula media* Retzius 1783 (Hymenoptera: Vespidae). *Bull. Ann. Soc. R. Entomol. Belg.*, 128: 16–18.
- Chapman RE, 1982. *The Insects: Structure and Function*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Cockayne EA, 1928. Variation in *Callimorpha dominula* L. *Entomol. Rec. J. Var.*, 40: 153–160.
- Cockerell TDA, 1887. On melanism. *Entomologist*, 20: 58–59.
- Cooke N, 1877. Melanism in Lepidoptera. *Entomologist*, 10: 151–153.
- Creed ER, Lees DR, Bulmer MG, 1980. Pre-adult viability difference of melanic *Biston betularia* (L.) (Lepidoptera). *Biol. J. Linn. Soc.*, 13: 251–262.
- Edleston RS, 1864. First cabonaria melanic of moth *Biston betularia*. *Entomologist*, 2: 150.
- Ford EB, 1940. Polymorphism and taxonomy. In: Huxley JS ed. *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford. 493–513.
- Gershenson SM, 1994. A melanistic form of the oak silkworm *Antheraea pernyi* (Lepidoptera: Attacidae). *Vestn. Zool.*, 6: 46–51.
- Gunnarsson B, 1987. Melanism in the spider *Pityohyphantes phrygianus*: the genetics and the occurrence of different colour phenotype in a natural population. *Heredity*, 59: 55–61.
- Hagen S, Ims RA, Yoccoz NG, 2003. Density-dependent melanism in sub-arctic populations of winter moth larvae (*Operopthera brumata*). *Ecol. Entomol.*, 28: 659–665.
- Hagen S, Sörlbraten O, Ims RA, Yoccoz NG, 2006. Density-dependent melanism in winter moth larvae (Lepidoptera: Geometridae): A countermeasure against parasitoids? *Environ. Entomol.*, 35(5): 1249–1253.
- Hamilton WJ III, 1973. *Life's Color Code*. McGraw-Hill, Newyork.
- Hoekstra HE, Nachman MW, 2003. Different genes underlie adaptive melanism in different populations of rock pocket mice. *Mol. Ecol.*, 12: 1185–1194.
- Hudson GV, 1928. *The Butterflies and Moths of New Zealand*. Wellington.
- Jiang XF, 2004. *The physiological and genetic characteristics of migratory behavior and genetic diversity, as determined by AFLP in the oriental armyworm, Mythimna separata* (Walker). Beijing: Ph. D. Dissertation, Chinese Academy of Agricultural Sciences. [江幸福, 2004. 粘虫迁飞行的生理、遗传特征以及遗传多样性的 AFLP 分析. 北京: 中国农业科学院博士学位论文]
- Jong PD, Brakefield P, Geerincx B, 1998. The effect of female mating history on sperm precedence in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera, Coccinellidae). *Behav. Ecol.*, 9: 559–565.
- Kettlewell HBD, 1961. The phenomenon of industrial melanism in the Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 6: 245–62.
- Kettlewell HBD, 1973. *The Evolution of Melanism*. Oxford: Clarendon Press.
- Koch PB, Behnecke B, French-Constant RH, 2000. The molecular basis of melanism and mimicry in a swallowtail butterflies. *Curr. Biol.*, 10: 591–594.
- Koch PB, Keys DN, Rocheleau T, Aronstein K, Blackburn M, Carroll SB, French-Constant RH, 1998. Regulation of dopa decarboxylase expression during color pattern formation in wild-type and melanic tiger swallowtail butterflies. *Development*, 125: 2303–2313.
- Kunimi Y, Yamada E, 1990. Relationship of larval phase and susceptibility of the armyworm, *Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera, Noctuidae) to a nuclear polyhedrosis-virus and a granulosis-virus. *Appl. Entomol. Zool.*, 25: 289–297.
- Lees DR, 1974. Genetic control of the melanic forms of the moth *Phigalia pilosaria* (pedaria). *Heredity*, 33: 145–150.
- Liu HB, 2002. *The Morphological Characteristics, and Variations in Life History Strategy and Adaptive Capacity in the Melanic Form of Oriental Armyworm, Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). Beijing: MSc thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences. [刘红兵, 2002. 黑化粘虫的形态特征及其生存对策和适应能力的变异. 北京: 中国农科院硕士学位论文]
- Liu HB, Luo LZ, HuY, 2004. Morphological characteristics and inheritance of the melanic form of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) *Acta Entomol. Sin.*, 47(3): 287–292. [刘红兵, 罗礼智, 胡毅, 2004. 黑化粘虫的形态变异及遗传模式. 昆虫学报 47(3): 287–292]
- Luo LZ, Li GB, Cao YZ, Hu Y, 1995. The influence of larval rearing density on flight and reproductive capacity of adult oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomol. Sin.*, 38(1): 38–45. [罗礼智, 李光博, 曹雅忠, 胡毅, 1995. 粘虫幼虫密度对成虫飞行与生殖的影响. 昆虫学报 38(1): 38–45]
- Magnus DBE, 1958. Experimental analysis of the Fritillary butterfly *Argynnis paphia* L. (Nymphalidae). In: *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology*, 2. 405–408.
- Majerus MEN, 1981. The inheritance and maintenance of the melanic form nigrescens of *Pachycnemis hippocastanaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Ecol. Entomol.*, 6: 417–422.

- Majerus MEN, 1982a. Genetic control of two melanic forms of *Panolis flammea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Heredity*, 49: 171–177.
- Majerus MEN, 1982b. The inheritance of two melanic forms of the alder moth (*Acrionicta alni* L.). *Entomol. Mon. Mag.*, 118: 207–209.
- Majerus MEN, 1991. A rare melanic form of the 16 spot ladybird (*Micraspis 16-punctata* Linn.). *Entomol. Mon. Mag.*, 127: 176.
- Majerus MEN, 1998. *Melanism: Evolution in Action*. Oxford: Oxford University Press. 98–99.
- Majerus MEN, Mundy NI, 2003. Mammalian melanism: natural selection in black and white. *Trends Genet.*, 19(11): 585–588.
- Mitsui J, Kunimi Y, 1988. Effect of larval phase on susceptibility of the armyworm, *Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) to an entomogeneous deuteromycete, *Nomuraea rileyi*. *Jap. J. Appl. Entomol. Zool.*, 32: 129–134.
- Ninomiya Y, Hayakawa Y, 2007. Insect cytokine, growth-blocking peptide, is a primary regulator of melanin-synthesis enzymes in armyworm larval cuticle. *FEBS Journal*, 274: 1768–1777.
- O'Donald P, Majerus MEN, 1985. Sexual selection and the evolution of preferential mating in ladybirds. I. Selection for high and low lines of female preference. *Heredity*, 55: 401–412.
- Popescu C, Broadhead E, Shorrocks B, 1978. Industrial melanism in *Mesopsocus unipunctatus* (M.) in northern England. *Heredity*, 42: 133–142.
- Poulton EB, 1892. Further experiments upon the colour relation between certain lepidopterous larvae, pupae, cocoons and imagines, and their surroundings. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 1892: 293–487.
- Prest W, 1877. On melanism and variation in Lepidoptera. *Entomologist*, 10: 129–131.
- Pumlee K, Wilson K, 2006. Melanism in a larval Lepidoptera: repeatability and heritability of a dynamic trait. *Ecol. Entomol.*, 31: 196–205.
- Reeson AF, Wilson K, Gunn A, Hails RS, Goulson D, 1998. Baculovirus resistance in the noctuid *Spodoptera exempta* is phenotypically plastic and responds to population density. *Proc. Roy. Soc. Lond. Series B, Biol. Sci.*, 265: 1787–1791.
- Rettenmeyer CW, 1970. Insect mimicry. *Annu. Rev. Entomol.*, 15: 43–74.
- Roland J, 2006. Effects of melanism of alpine *Colias nastes* butterflies (Lepidoptera: Pieridae) on activity and predation. *Can. Entomol.*, 138: 52–58.
- Scriber JM, Hagen RH, Lederhouse RC, 1996. Genetics of mimicry in the tiger swallowtail butterflies, *Papilio glaucus* and *P. canadensis* (Lepidoptera: Papilionidae). *Evolution*, 50: 222–236.
- Sheppard PM, 1952. A note on non-random mating in the moth *Panaxia dominula*. *Heredity*, 6: 239–241.
- True JR, 2003. Insect melanism: the molecules matter. *Trends Ecol. Evol.*, 18(12): 640–647.
- Tutt JW, 1891. *Melanism and Melanochroism in British Lepidoptera*. Swan Sonnenschein, London.
- Verhoog MD, Breuker CA, Brakefield PM, 1998. The influence of genes for melanism on the activity of the flour moth, *Ephesia kuehniella*. *Anim. Behav.*, 56: 683–688.
- Verhoog MD, van Boven A, Brakefield PM, 1996. Melanic moths and the ability to encapsulate parasitoid eggs and larvae. *Proc. Sect. Exp. Appl. Entomol. Neth. Entomol. Soc. (N.E.V.)*, 7: 127–133.
- Walter MF, Zeineh LL, Black BC, McIvor WE, Wright TR, Biessmann H, 1996. Catecholamine metabolism and *in vitro* induction of premature cuticle melanization in wild type and pigmentation mutants of *Drosophila melanogaster*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 31: 219–233.
- Williams HB, 1931. Ten years in North East Survey. *Entomol. Rec. J. Var.*, 43: 42–49.
- Wilson K, Cotter SC, Reeson AF, Pell JK, 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecol. Lett.*, 4: 637–649.
- Wittkopp PJ, True JR, Carroll SB, 2002. Reciprocal functions of the *Drosophila* Yellow and Ebony proteins in the development and evolution of pigment patterns. *Development*, 129: 1849–1858.
- Zhu DH, Yang BS, 2004. Endocrine mechanism controlling phase polymorphism and body-color polymorphism in *Locusta migratoria*. *Zoological Research*, 25(5): 460–464. [朱道弘, 阳柏苏, 2004. 飞蝗变型及体色多型的内分泌控制机理. *动物学研究*, 25(5): 460–464]

(责任编辑 袁德成)