

昆虫精子竞争及其避免机制

滕兆乾 张青文

(中国农业大学 农学与生物技术学院, 北京 100094)

摘要 精子竞争是指来自 2 个或 2 个以上雄性个体的精子为争夺对卵的授精权而展开的竞争。精子竞争是雄性相互竞争的最终形式,是行为生态学与进化生物学的热点。阐述了精子竞争的概念,综述了精子层化、精子失能、精子移除和精子冲洗 4 种昆虫精子竞争的机制以及雄性在形态、生理和行为上 3 类避免精子竞争的机制,详细讨论了交配次序、交配雄性数量、交配间隔以及隐秘雌性选择 4 个影响父权偏向的因素。笔者认为围绕精子竞争研究应尽快开展如下工作:开展精液成分的鉴定以及对精子竞争的影响作用研究,开展精子的形态、行为、生理和功能的研究,以及开展精子、雌性生殖道与卵的交互作用关系、父权偏向的精确机制等研究。

关键词 昆虫;精子竞争;一雌多雄制;多次交配;避免机制;隐秘雌性选择

中图分类号 Q 95

文章编号 1007-4333(2006)06-0007-06

文献标识码 A

Sperm competition and its avoidance mechanisms in insects

Teng Zhaoqian, Zhang Qingwen

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract Sperm competition, competition between the sperm from two or more males for the fertilization of a given set of ova, is a process of sexual selection and the final mode of males' competition. Sperm competition is currently a research focus in behavioral ecology and evolutionary ecology. Four mechanisms of sperm competition (sperm stratification, sperm incapacitation, sperm removal and sperm flushing), four impact factors on paternity (mating order, number of mated males, mating intervals and cryptic female choice) and three kinds of male's adaptation mechanisms of sperm competition (morphological adaptations, physiological adaptations and behavioral adaptations) are reviewed. Future possible fruitful researches should be done to identify the components of sperm fluid and their effects on sperm competition, examine the morphology, ethology, physiology and functions of the sperm, understand the interactive relationships among the sperm, the female's reproductive duct and the eggs and explore the precise mechanisms of paternity preference.

Key words insect; sperm competition; polyandry; multiple mating; avoidance mechanisms; cryptic female choice

一雌多雄制(polyandry)是动物界普遍存在的现象^[1]。分子亲权鉴定证明,越来越多的动物类群表现出中等或很高程度的多雄交配^[2],甚至包括一些以前被认定为单配制的物种^[3]。绝大多数昆虫的婚配制度都是一雌多雄制^[4],一雌多雄制导致了竞争的产生。竞争既可以体现在个体水平,也可以体现在细胞水平。个体水平上的竞争是指雄性间为获得交配权而展开的抢夺(scrambles)或争斗(contests),而细胞水平上的竞争则体现为雌性储精器官

中来自不同雄性个体的精子为获得卵子的授精权而展开的竞争。精子竞争是性选择的一个过程,是雄性间相互竞争的最终形式。

自达尔文创立进化论以来,个体竞争一直是行为学和进化生物学的主要研究内容,相关的理论和假说也十分丰富和完善,然而,精子竞争的概念却是 Parker 于 1970 年提出来的^[4],是相对新兴的研究领域,是行为生态学与进化生物学领域的研究热点。昆虫精子竞争研究不但是精子竞争领域的研究先

收稿日期:2006-09-14

基金项目:国家重点基础研究项目(2006 CB102006)

作者简介:滕兆乾,博士后,主要从事昆虫婚配制度的进化及精子竞争研究,E-mail:zhaoqian.teng@163.com;张青文,教授,博士生导师,通讯作者,主要从事植物抗虫性及害虫综合治理研究,E-mail:zhangqingwen@263.net

导,也是精子竞争理论的主要来源,有关昆虫精子竞争的研究文献近几十年来一直呈指数增长。

本文旨在回顾近几十年国内外昆虫精子竞争研究发展动态,并展望未来该领域中的研究方向,以期进行更广泛的研究。

1 精子竞争的概念及其进化和生态学意义

Darwin 提出性选择(sexual selection)理论,指出性选择是自然选择的子集(subset),是繁殖上的差别(differences in reproduction),这种差别起因于个体间影响竞争争夺配偶和授精权的特征的变异^[5]。随后,Parker 于 1970 年提出了精子竞争理论,进一步发展了性选择理论^[4]。精子竞争是性选择的 1 个子集,指的是来自 2 个或 2 个以上雄性个体的精子为争夺对卵的授精权而展开的竞争^[4]。精子竞争有 2 个前提:1) 雌性多次交配;2) 雌性贮存不同雄性的精子。Parker 认为精子竞争对雄性有 2 个选择压力:一是导致能优先占有雌性贮存精液器官的特征出现,二是产生防止以后被优势占有的特征^[4]。近年来,相关研究数量激增^[6-7]。昆虫中最常见的精子竞争格局是,最后 1 个与雌性交配的雄性拥有对大多数卵的授精权,即具有最后雄性精子优势^[8]。然而,最后交配雄性所授精的卵的比率却存在着广泛的种内变异^[9-13]。在决定最后雄性精子优势的变异方面,雌性个体可能起着非常重要的作用^[14-15]。

精子竞争作为性选择的形式,深刻影响着物种进化的速率和方向,具有重要的进化和生态学意义。自然选择宠爱提高个体存活力的特征,而性选择宠爱提高个体繁殖成功的性状^[5]。精子竞争作为雄性间竞争的最终形式,极大地促进了许多雄性形态特征(如复杂的交配器)、生理特征(如具有生物活性的精液成分)以及行为特性(如保卫配偶)的产生或改变^[8]。同样,精子竞争也促使雌性发展一些诸如选择优质配偶或优质配偶精子的形态、生理以及行为上的特征和机制,以提高后代的数量和质量^[16]。

对昆虫精子竞争的深入研究,不但有助于全面系统地了解昆虫婚配制度演化、性行为机制、性器官形态结构成形与进化、社群种群或物种的遗传结构变异等一系列遗传与进化的理论和实际问题^[17],而且在害虫控制以及益虫保护利用等方面也具有重要的实践价值。当前我国防治害虫的方法主要采用农药、转基因作物以及运用性信息素干扰防治等手段^[18];然而,随着害虫抗药性的增强以及抗转基因

植物的品系的出现,发展对环境无害的不育技术势在必行^[18],而不育技术的成功实施则应建立在对害虫交配行为以及精子竞争机制的充分了解之上,否则很可能造成防治的失败或效果不佳。另外,对于害虫精液中影响精子竞争的活性成分的揭示,无疑会为害虫的综合防治开辟新的有效途径。

2 精子竞争的机制

研究认为,精子竞争机制主要包括精子层化、精子失能、精子移除和精子冲洗,其具体的机制如下。

2.1 精子层化

精子层化是指不同雄性的精子成层布局在雌性的储精器官中的现象。在这种情况下,最后交配的雄性由于覆盖早先交配的雄性精子,因而雌性产卵时最后交配雄性的精子在受精时先排出储精器官,并造成“最后雄性授精优势”。精子层化可能是精子再分布(reposition)的直接后果^[15],或者是交配次序(mating order)的被动结果^[9]。

2.2 精子失能

精子失能是指交配雄性通过其精子形态上的适应或精液生理上的适应而杀死或抑制雌性储精器官内先前存储的精子的现象^[19]。精子失能需要有交配前释放而短命的失能作用物(incapacitation agent)参与,并且这种失能作用物具有识别自身精子的能力^[8]。第 2 个交配雄果蝇既可以物理性地替代来自第 1 个交配雄虫的精子,也可以不必移除第 1 个交配雄性的精子而使它们失能^[20]。然而,对第 1 个雄虫精子的替代只有在第 2 个交配雄虫传输精子的时候发生,第 1 个雄虫精子的失能则只需要第 2 个雄虫的精液参与即可。精子失能仅在 2 次交配间隔超过 7 天的情况下才发生。精子失能可能是导致果蝇最后雄性授精优势的重要原因^[20]。

2.3 精子移除

精子移除是雄性生殖器的形态学适应,是指雌性借助生殖器的特殊构造将雌性储精器官中先前存储的精子移除^[21]。雄蟋蟀(*Trujalia hibinonis*)在交配时用阴茎从雌性贮精器官直接排出,并取食被排出的精液,这样不但提高了自身的父权偏向,而且得到了营养补充^[22]。机械性的精子移除在几种蜻蜓中也得到了很好的证实^[10,21]。

2.4 精子冲洗

精子冲洗是交配雄性利用精苞(精液)移除雌性储精器官中存储精子的方式。当前一雄性的让精液

充满雌性的储精器官时,那么随后进入储精器官的精苞(精液)可冲洗而排除先前存储的精子,导致不同雄性的精子很难交迭,精子竞争风险很小^[8]。例如,一种蟋蟀(*T. hibinonis*)从弯曲阴茎的先端喷射强力的精液,能挤压出先前交配雄虫的精子^[23]。

3 影响父权的因素

根据已有的研究,影响父权的因素主要包括交配次序、交配雄性数量、交配间隔以及雌性的隐秘选择等。

3.1 交配次序

不同雄性的精子在雌性的储精器官中是混合的,则父权偏向那些更优质的个体,与交配次序无关;如果再交配会导致精子在储精器官中的位置变换,交配次序将影响精子竞争格局。在昆虫中,大多数配后性选择的研究仅涉及 2 个雄性,并且第 2 个交配雄性在精子竞争中占优势的现象很普遍,因而一般认为最后交配雄性授精优势存在于大多数昆虫中^[7]。

3.2 交配雄性数量

通常的精子竞争实验仅涉及 2 个雄性,而对自然种群精子竞争结果的估计也是依据人为设计的 2 雄交配方式进行推论的。实际上,参与精子竞争的雄性数量要远远多于 2 个。Zeh 等发现^[24],当雌拟蝎同 3 只雄蝎交配时,精子竞争格局就不是通常认为的最后精子优势,而是呈现出较大的波动性。

3.3 交配间隔

对黄粉虫(*Tenebrio molitor*)的研究表明,当交配间隔短时(< 5 min),与 2 或 3 个雄虫交配,精子竞争都表现最后雄性精子优势。当交配间隔长时,第 3 个交配雄虫比第 1 或第 2 个雄虫拥有显著多的后代,但第 2 个交配雄虫与第 1 个交配雄虫两者间后代数并没有显著差异;然而,当雌虫与更多的雄虫交配并且储精囊中已充满精子时,最后交配雄性常常获得少于 50% 的后代,平均获得 16% 的后代,精子竞争的格局并不呈现最后雄性精子优势^[25]。

3.4 隐秘雌性选择

在决定精子优势平均水平变异方面,雌性隐秘选择可能起着非常重要的作用。Villavas 是最早研究雌性对父权偏向的影响的学者,他剪断控制甲虫(*Anthonomus grandis*)储精囊肌肉的神经,结果使精子的取代从 65% 下降到 21%^[26]。Walker 和 Simmons 随后也研究了雌性对精子竞争的影

响^[27-28]。Møller 认为被迫不能与有优质基因的雄性交配的雌性往往通过多次交配来校正它们的选择^[29]。配后父权偏向机制同有错误倾向的配前配偶选择相比,似乎能提供更精确的雌雄基因型匹配(genotype matching)。因而一雌多雄制导致基因流的更快速地限定,并最终导致生殖隔离;一雌多雄制造就了比单配制雌性的配偶选择(mate choice)更强烈的依据基因型的选型交配;而选型授精(assortative fertilization)的进化意义类似于选型交配的进化意义^[30]。

4 雄性避免精子竞争的机制

从理论上来说,当雌性进行多雄交配时,性选择偏爱的雄性特征将是那些能降低自己精子与先前精子交迭的可能性以及降低与之交配雌性再交配的可能性的特征。Simmons 归纳出 3 类雄性避免精子竞争的机制^[8]。

4.1 形态上的适应机制

雄性避免或降低精子竞争风险形态上的适应机制主要包括体内授精(internal fertilization),形成复杂的生殖器(complex genitalia),移除异己精子和精子换位(sperm removal and repositioning)等^[8]。Parker 认为体内授精最有可能是由精子竞争而导致的性选择的结果,因为雄性通过体内授精可以将精子传输到离卵子更近的位置,从而减低了精子竞争的风险和强度^[4]。另外,相对于把精子排泄到个体周围环境里的情况,体内授精则极大地减少了精子的浪费现象。精子竞争作为一种选择的压力对雄性生殖器的影响在蜻蜓目昆虫(odonates)中得到了很好地体现,雄蜻蜓的阴茎不与生殖器的主体关联,而是第 2 交配器官的一部分,其与雄性移除雌性先前储存的精子相适应^[21]。复杂的生殖器可以使交配雄性刺激雌性的生殖道释放已经存储的精子,并用自己的精子稀释或冲洗走先前的精子^[9]。

4.2 生理上的适应机制

雄性在生理上的适应机制重要体现在发展交配栓(mating plugs),产生有特殊生理活性的精液成分(seminal products)等^[8]。蝇类和蝗虫的精苞在雌性生殖道内起着交配栓的作用,一些雄蚊在交配的前期传输自由活动的精子,随后则传输一些硬质的物质,相当于“交配栓”^[8]。交配栓的作用是延缓或减少雌性的再交配,以避免精子竞争,因而交配栓是性选择的结果。交配栓只是在相对较短的时间内起到

阻塞作用,如果阻塞时间过长则雌性不能产下受精卵,因而对两性都是不利的。如飞蝗精苞只在雌性的一个产卵周期内起到阻塞作用,雌蝗在产卵前将精苞管排出体外,产卵后再行交配^[31]。

雄性的精液成分已经被确认显著影响雌性的繁殖生理和行为^[32]。昆虫精液成分对雌性繁殖的影响目前至少已在直翅目(Orthoptera)、蟑螂目(Blattodea)、半翅目(Hemiptera)、长翅目(Mecoptera)、双翅目(Diptera)、鞘翅目(Coleoptera)和鳞翅目(Lepidoptera)的许多种类中得到证实。目前,对果蝇精液成分和功能的研究较为详尽,通常精液成分的作用包括延长雌性的不应期、促进卵子的形成和发育、增加产卵、增加精子的存储量、促进精子传输、降低雌性寿命、提高精子竞争能力等^[33]。

理论预测指出当精子竞争风险增大时,选择倾向于增加精液量^[34];因而,精子竞争风险高的物种其睾丸相对较大^[35~38]。在种内,雄虫能根据感知的精子竞争风险而增加精子数量^[39~43];然而,有模型预测认为种内精子竞争强度的增加将导致精子数量的减少^[44],但缺乏实验检验。Schaus等提出的假说认为:历史上种群密度高的物种,精子竞争的风险和强度高、波动小,对兼性精子分配的选择或许是不严格的;相反在密度低的种群,精子竞争的风险和强度常随着局部多度(local abundance)发生波动。因而,从自然选择角度来说,发展依据精子竞争风险和强度而调整精子分配能力对雄性而言是有利的^[45]。

4.3 行为上的适应机制

雄性对精子竞争适应的行为机制包括:选择配偶、保卫配偶(mate guarding)等^[8]。理论上,当雌性在交配后表现出轻微的再交配倾向、交配和产卵间的时间间隔短暂、寻找配偶的效率很高或者最后交配雄性在精子竞争中占优势的情况下,选择将倾向于雄性保卫配偶的适应^[8]。对不同分类单元昆虫的实验研究证实了这一理论预测,并且保卫配偶行为对有效性比以及精子竞争风险和强度非常敏感^[8]。

5 国内研究进展

国内对精子竞争的研究起步晚、研究者少,且多限于对精子竞争格局和繁殖投资的研究上。朱道弘利用近缘种的种间交配技术,对小翅稻蝗的精子竞争格局、交配后抱对行为的适应意义进行了研究^[46]。结果表明,小翅稻蝗的 P_2 值(最后交配雄虫

子代的比例)达(94.3 ± 5.3)%,其精子竞争格局为最后交配雄虫优势,长时间的交配后抱对行为是为了阻止雌虫与不同雄虫个体的再交配,保护精子免被置换^[46]。长有德首次利用微卫星技术对多雄交配下的精子竞争格局以及交配间隔对精子竞争的影响进行了研究,结果表明:在每个产卵周期只有1个雄虫交配时,飞蝗精子竞争格局为最后交配雄性优势;在每个产卵周期有2个以上的雄虫交配时,精子竞争的格局取决于相邻雄虫交配间隔的长短,交配间隔长于2日的,精子竞争格局为后交配雄虫授精优势,否则先交配雄虫授精优势^[47]。此项研究澄清了过去30年来有关飞蝗精子竞争格局的争论。

滕兆乾研究了亲缘关系对飞蝗适合度和精子竞争的影响。结果表明:飞蝗存在近交衰退(inbreeding depression)现象,雌蝗与来自同一家族的2只近亲雄蝗各交配1次后,卵的孵化率显著下降^[48];然而,当雌蝗与1只来自同一家族的近亲雄蝗和1只来自另一个家族的远亲雄蝗各交配1次时,不论交配次序如何,雌蝗所产卵的孵化率都接近于同2只远亲雄蝗各交配1次的雌蝗,从而说明一雌多雄可以显著提高近、远亲混合交配雌蝗的卵孵化率^[48]。亲子鉴定结果表明,父权在4个交配处理中都是最后交配雄性优势,而不是倾向于远亲雄虫授精^[48]。因此,混合交配处理卵孵化率的提升并不是由于雌性运用配后机制避免近亲精子授精造成的;雄蝗精液中的营养成分或者精液中的某些未知活性因子可能在促进卵的孵化方面发挥了作用^[48]。

在考查了短翅鸣螽雌雄交配经历对雄性繁殖投资影响发现^[49]:雌雄交配经历对精包及其精护、精荚鲜重没有影响,而精子数目在雄性第2次交配过程中比第1次显著降低;雄性在与已交配雌虫配对时,没有显著提高繁殖投资,不支持精子竞争假说。

由此看来,当前国内对精子竞争的研究缺乏对精子竞争机制、雌雄对精子竞争适应机制、精子竞争理论与一雌多雄制的进化等深层次问题的探讨,与国外的差距十分明显。

6 结论与展望

尽管国内外已经有大量的精子竞争方面的研究,并且提出了各种各样的假说,然而绝大多数研究都是以选取某些较为直观的形态或生理指标进行的,缺乏分子遗传标记为手段的亲子鉴定环节,因而不能从根本上令人信服地解释目前所提出的大量假

说,而微卫星等新一代分子遗传标记技术将对这一相对全新的研究领域带来革命性变化^[50]。更为重要的是,当前的精子竞争更多的是一个广义的概念,如果结合体外精子的保存、分离以及体外授精等技术的运用,那么无疑会大大加速该领域的研究进程。

展望未来,以下几方面的工作将是十分有意义并且充满挑战性的:

1) 精液成分的鉴定及其对精子竞争的影响作用有待深入研究。对精液成分的构成与功能的充分掌握,不但会大大提高人类对婚配制度演化、物种进化、精子竞争机理等的理解,而且极有可能通过改造精液成分等方式实现对有害昆虫种群的有效调控。

2) 精子的形态、行为学、生理学和功能,以及精子、雌性生殖道与卵的交互作用关系。这方面的研究成果,将有助于回答雌性的隐秘选择、精子竞争的生理学机制等目前尚未解决的问题。

3) 父权偏向的精确机制。非随机授精虽然已经在一些物种中得到了证实,但是,这种父权偏向的机制是隐秘的雌性选择还是精子竞争的结果一直争论激烈,主要原因是目前很难开展区分二者的实验。从雌性的角度来讲,多次交配的遗传利益并不取决于父权偏向的精确机制。雌性对精子的选择、精子竞争、对后代的不同投资以及不同的败育率都能导致多雄交配的雌性比单雄交配的雌性产出的后代在与多配制雌性的交配时会更成功^[51-52]。

参 考 文 献

- [1] 刘晓明,李明,魏辅文. 雌性动物多次交配行为的机制及进化[J]. 兽类学报, 2002, 22(2): 136-143
- [2] Birkhead T R, Møller A P. Sperm competition and sexual selection[M]. San Diego: Academic Press, 1998: 1-846
- [3] Petrie M, Doums C, Møller A P. The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95: 9390-9395
- [4] Parker G A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects[J]. Biological Reviews, 1970, 45: 525-567
- [5] Darwin C. On the Origin of Species[M]. London: John Murray, 1859: 80-120
- [6] Thornhill R, Alcock J. The Evolution of Insect Mating Systems [M]. Cambridge, Massachusetts: University Press, 1983: 1-523
- [7] Smith R L ed. Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems [M]. New York: Academic Press, 1984: 1-687
- [8] Simmons L W. Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001: 1-434
- [9] Schlager G. Sperm precedence in the fertilization of eggs in *Tribolium castaneum* [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1960, 53: 557-560
- [10] Siva-Jothy M T, Tsubaki T. Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae) 1. Alternative mate-securing tactics and sperm precedence [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1989, 24: 39-45
- [11] Lewis S M, Austad S M. Sources of intraspecific variation in sperm precedence in red flour beetles [J]. American Naturalist, 1990, 135: 351-359
- [12] Hardy K. Development of human blastocysts *in vitro* [C] Bavister B. Preimplantation Embryo Development. New York: Spinger-Verlag, 1993: 184-199
- [13] Eady P E. Intraspecific variation in sperm precedence in the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus* [J]. Ecological Entomology, 1994, 19: 11-16
- [14] Wilson N, Tubman S C, Eady P E, et al. Female genotype affects male success in sperm competition [J]. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 1997, 264: 1491-1495
- [15] Waage J K. Sperm competition and the evolution of odonate mating systems [C] Smith R L. Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. New York: Academic Press, 1984: 251-290
- [16] Andersson M. Sexual selection [M]. New Jersey: Princeton University Press, 1994: 24-30
- [17] Uh á E, Rivera A C. Male damselflies detected female mating status: importance for postcopulatory sexual selection [J]. Animal Behaviour, 2005, 69: 797-804
- [18] 郭予元. 棉铃虫的研究 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 143-165
- [19] Silberglied R E, Shepherd J G, Dickinson J L. Eunuuchs: the role of apyrene sperm in Lepidoptera [J]. The American Naturalist, 1984, 123: 255-265
- [20] Price C S C, Dyer K A, Coyne J A. Sperm competition between *Drosophila* males involves both displacement and incapacitation [J]. Nature, 1999, 400: 449-452
- [21] Waage J K. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer [J]. Science, 1979, 203: 916-918
- [22] Ono T, Hayakawa F, Matsuura Y, et al. Reproductive biology and function of multiple mating in the mating system of a tree cricket, *Trujalia hibinonis* (Orthoptera: Podocritinae) [J]. Journal of Insect Behavior, 1995, 8: 813-824
- [23] Ono T, Siva-Jothy M T, Kato A. Removal and subsequent ingestion of rivals' semen during copulation in a tree cricket [J]. Physiological Entomology, 1989, 14:

- 195~202
- [24] Zeh J A, Zeh D W. Last male sperm precedence breaks down when females mate with three males[J]. Proceedings of the Royal Society of London: Series B, 1994, 257: 287~292
- [25] Drnevich J M. Number of mating males and mating interval affect last-male sperm precedence in *Tenebrio molitor* L[J]. Animal Behaviour, 2003, 66: 349~357
- [26] Villavaso E J. Functions of the spermathecal muscle of the boll weevil, *Anthonomus grandis*[J]. Journal of Insect Physiology, 1975, 21: 1275~1278
- [27] Walker W F. Sperm utilization strategies in nonsocial insects[J]. The American Naturalist, 1980, 115: 780~799
- [28] Simmons L W. Sperm competition as a mechanism of female choice in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1987, 21: 197~202
- [29] Møller A P. Frequency of female copulation with multiple mates and sexual selection[J]. The American Naturalist, 1992, 139: 1089~1101
- [30] Markow T A. Assortative fertilization in *Drosophila*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94: 7756~7760
- [31] Parker G A, Smith J L. Sperm competition and the evolution of the precopulatory passive phase behaviour in *Locusta migratoria migratorioides*[J]. Journal of Entomology: Series A, 1975, 49: 155~177
- [32] Gillott C. Male accessory gland secretions: modulators of female reproductive physiology and behavior[J]. Annual Review of Entomology, 2003, 48: 163~184
- [33] Chapman T, Davies S. Functions and analysis of the seminal fluid proteins of male *Drosophila melanogaster* fruit flies[J]. Peptides, 2004, 25: 1477~1490
- [34] Parker G A, Simmons L W, Kirk H. Analyzing sperm competition data: Simple models for predicting mechanisms[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1990, 27: 55~65
- [35] Harcourt A H, Harvey P H, Larson S G, et al. Testis weight, body weight and breeding system in primates [J]. Nature, 1981, 293: 55~57
- [36] Gnsberg J R, Rubenstein D I. Sperm competition and variation in zebra mating behavior[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1990, 26: 427~434
- [37] Møller A P. Sperm competition, sperm depletion, paternal care, and relative testis size in birds[J]. The American Naturalist, 1991, 137: 882~906
- [38] Gage M J G. Associations between body size, sperm competition, testis size and sperm sizes across butterflies [J]. Proceedings of the Royal Society of London: Series B, 1994, 258: 247~254
- [39] Gage M J G. Risk of sperm competition directly affects ejaculate size in the Mediterranean fruit fly[J]. Animal behaviour, 1991, 42: 1036~1037
- [40] Gage M J G, Baker R R. Ejaculate size varies with socio-sexual situation in an insect[J]. Ecological Entomology, 1991, 16: 331~337
- [41] Simmons L W, Craig M, Llorens T, et al. Bushcricket spermatophores vary in accord with sperm competition and parental investment theory[J]. Proceedings of the Royal Society of London: Series B, 1993, 251: 183~186
- [42] Cook P A, Gage M J G. Effects of risks of sperm competition on the numbers of eupyrene and apyrene sperm ejaculated by the male moth *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1995, 36: 261~268
- [43] Gage A R, Barnard C J. Male crickets increase sperm number in relation to competition and female size[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1996, 38: 349~353
- [44] Parker G A, Ball M, Stockley P, et al. Sperm competition games: individual assessment of sperm competition intensity by group spawners [J]. Proceedings of the Royal Society of London: Series B, 1996, 263: 1291~1297
- [45] Schaus J M, Sakaluk S K. Ejaculate expenditures of male crickets in response to varying risk and intensity of sperm competition: not all species play games[J]. Behavioral Ecology, 2001, 12: 740~745
- [46] 朱道弘. 小翅稻蝗的精子竞争及交配行为的适应意义[J]. 生态学报, 2004, 24(1): 84~88
- [47] 长有德. 一雌多雄交配制度的进化: 最适交配频次与精子竞争格局的研究[D]. 北京: 中国科学院动物研究所, 2004
- [48] 滕兆乾. 飞蝗雄性繁殖投资与雌性多雄交配利益的研究[D]. 北京: 中国科学院动物研究所, 2005
- [49] 高勇, 康乐. 交配状态对雄性短翅鸣螽 (*Gampsocleis gratiosa*) 交配投资的影响[J]. 中国科学 C 辑(生命科学), 2006, 36(2): 180~183
- [50] 长有德, 康乐. 昆虫在多次交配与精子竞争格局中的雌雄对策[J]. 昆虫学报, 2002, 45(6): 833~839
- [51] Jennions M D, Petrie M. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits[J]. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2000, 75: 21~64
- [52] Simmons L W. The evolution of polyandry: sperm competition, sperm selection, and offspring viability. Annual Review of Ecology and Systematics [J], 2005, 36: 125~146