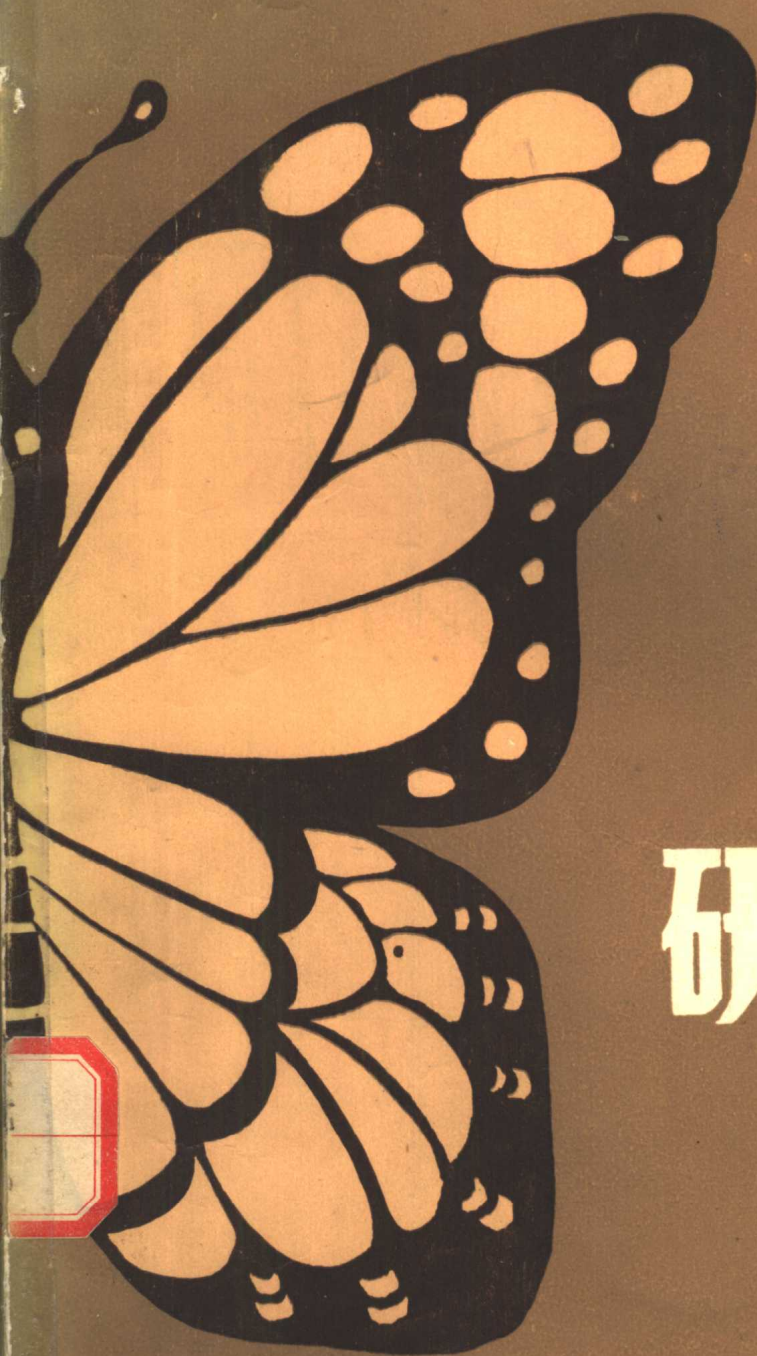
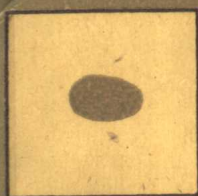




昆虫 生理学 研究进展

第二集

昆虫生理学研究进展

第二集

钦俊德 主编

科学出版社

1981

内 容 简 介

本书包括昆虫生理学和生物化学方面的论文十一篇：昆虫激素对昆虫行为、形态发生及滞育的作用(三篇)，昆虫的神经分泌和内脏器官控制，昆虫甾类化合物的代谢，色素和色彩变化，性别决定与分化的环境和生理控制，半翅目的唾液，昆虫的精细胞，昆虫蜕皮的化学控制，具有保幼激素活性的昆虫生长调节剂等。该集译自近几年的《昆虫学年评》、《昆虫生理学进展》、《比较生物化学和生理学》。这十一篇论文反映了近期内昆虫生理学和生物化学领域内的一些科研成果和进展趋势，对我国有关科研、生产有参考、借鉴之处。本书可供昆虫学工作者、农业科研人员和大专院校有关专业师生参考之用。

昆 虫 生 理 学 研 究 进 展

第 二 集

钦俊德 主编

责任编辑 彭小幸

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981 年 6 月第 一 版 开本：787×1092 1/16

1981 年 6 月第一次印刷 印张：16

印数：0001—3,570 字数：373,000

统一书号：13031·1535

本社书号：2107·13—7

定 价： 2.50 元

目 录

性别决定和分化的环境与生理控制·····	1
色素和色彩变化·····	14
昆虫激素对形态发生的作用·····	29
昆虫的神经分泌及内脏器官控制·····	45
昆虫甾类化合物代谢的进展·····	59
具有保幼激素活性的昆虫生长调节剂·····	72
幼虫滞育的激素调节·····	103
昆虫蜕皮的化学控制·····	119
半翅目的唾液·····	136
昆虫精细胞·····	169
影响昆虫行为的激素机制·····	218

性别决定和分化的环境与生理控制

Joseph Bergerard

目 次

一、遗传的决定和外界因子的影响·····	1	四、性别分化时激素的调节·····	5
二、外界因子对性别决定的影响：温度的作用·····	2	五、外界因子对性别分化的作用方式·····	6
三、寄生的影响·····	5	六、结论·····	7
		参考文献·····	7

在动物界,人们常能看到性别特征的出现受着遗传和后成因素的干预,其中以参与性别分化的激素最为重要^[5]。最近,Laugé^[93]曾评述昆虫的这种现象并与其他节肢动物及脊椎动物这方面已知的事实进行了比较。

一、遗传的决定和外界因子的影响

有关昆虫性别的遗传学决定的研究很多,例如有 White^[145]和 Kerr^[77]所写的综评,它有不同的方面,在多数情况下,性别决定是性染色体作用的结果,通常多数是雄性异型配子,但在有些类群如鳞翅目中,则是雌性异型配子。性别决定可有赖于分布于常染色体和异染色体之间的多重雄性因子和雌性因子的平衡^[19,20,51,54]。或者明显地由单个基因所决定^[49]。性别决定还可有赖于如在膜翅目由产雄单性生殖或如在蚧科,盾蚧科和暗蚧科中当分裂时,父系染色体的性染色质化(生理的单倍体)或缺失而引起的雄性单倍体^[21]。

外界因子通过使性染色体产生异常的分离或通过配子或合子的选择而影响性别决定^[55]。由遗传因子所引起的性比异常,特别在果蝇中研究过,性比异常可由基因^[33,60]或由感染引起^[421]。在蚊子方面,了解到由某些基因作用所引起的类似异常现象^[64]。温度可以大大改变这种异常现象的特性^[35,43]。同样,在高温饲养下可使细胞质因子缺失而改变果蝇的性比^[103]。没有遗传因子影响性比时,外界因子也能起干扰作用。在飞虱科 *Conomelus* 属^[126]其性比有季节性的变化,在果蝇^[61]和家蚕^[50]也曾发现母体的年龄对子代的性比有影响。

外界因子还能引起以后性染色体的异常分布。由于一些细胞在早期分裂中性染色体的缺失或在受精时有双倍化,可产生雌雄嵌体^[55]。在自然界观察到或在饲养中获得的无数雌雄嵌体的例子,这里不能都加以报道。在直翅目^[146]蚊虫和鳞翅目中,这种嵌体特别多。当然,除了有些情况在常染色体或性染色体上有遗传标志,因而可能引出臆测外,实际上,对于它们形成的机理是一无所知。然而,在竹节虫 *Carausius morosus*^[119,147]中,其胚胎的一些细胞,由于短阵高温的冲击引起X染色体缺失,却有规律地产生这样的雌雄嵌体。

在膜翅目,外界因子对性别决定的作用是十分复杂的。事实上,除上述的关系到减数

分裂和早分裂期中染色体的行为之外,应加上这样的事实,即所有产雄孤雌生殖的种类,雌虫可按自己所处的情况而决定所产的卵是否要受精,这一现象已在蜜蜂^[48,125]、跳蚱^[78]和寄生蜂^[37,45,136]中详细研究过。同样道理,在金小蜂 *Nasonia vitripennis* 当虫口密度高时,雌性百分率便下降^[154]。在寡节小蜂科,寡节小蜂 *Dahlbominus fuliginosus* 其性比受遗传因子或受升高温度的影响^[148]。但是,外界因子的作用能影响经常产雌孤雌生殖的种类出现部分的产雄孤雌生殖^[38,44]。这一作用在小茧蜂 *Habrobracon*^[58]、赤眼蜂^[17]和跳小蜂^[38,150,152],尤其是高温效应常引起出现许多雌雄嵌体和雄虫。同样,在蜜蜂,某些环境因子也许是由于刺激了产卵力,能使雌雄嵌体数目增加。

Hughes-Schrader^[73] 和 Brown^[21] 曾评述过蚱科昆虫性别决定的细胞学。在多数情况下,卵早期分裂时排除父系染色体所造成真正的或功能的单倍体,是这种性别决定的结果。卵黄的性质决定这种排除作用是否发生。雄性单倍体是盾蚱科的一个特征,在桑白蚱 *Pseudaulacaspis pentagona* 中,雌虫受孕前的年龄,能引起增加相当数目的雄性个体^[7,22]。当用马铃薯饲养这些昆虫时,这一现象似与寄主植物的年龄和营养价值有关^[135]。有人曾经提到,在某些非洲杂食性盾蚱中,其寄主植物的性质也有类似的作用^[23]。蜡蚱科柑桔介壳虫 *Planococcus citri* 其雄虫从父系来的染色体是性染色体^[24],如雌虫受孕前的年龄^[74,114]、温度^[74]和X射线^[114]等不同的因素,亦能影响子代的性比。Hausermann^[62] 指出在这种昆虫中存在着影响性比的基因,并把雌虫受孕前的年龄与卵巢管组织发育的程度联系起来。

在有孤雌生殖周期的蚜虫中,雄蚜具有 XO 的补充染色体,它们的发生是孤雌生殖卵形成时 X 染色体特异行为所造成的^[130]。雄蚜的发生和卵生雌蚜一样,决定于光周期和温度,而雌蚜必须经过受精^[13,96,102],短光周期配合低温,能促进雄蚜和卵生雌蚜的发育,从而产生两性生殖。蚜虫只有在干母之后几代才会诱使有性型的产生,这是由于需经过一个“间隔期的时标”的调节^[97],其效应的大小有赖于饲养的温度和第一代以后所经历的时间,而与代数无关。脑对光周期是直接感受的^[99]。在车前圆尾蚜 *Dysaphis plantaginea* 经过单一的短光照期(12小时)以后间于14和18天内,便足以诱导产生雄蚜^[14,15],Lees^[98]和 Bonnemaison^[15] 指出这里包括有激素的作用。

具有幼体生殖周期的瘿蚊科昆虫有类似的特点,雄虫因染色体补体的排除而决定性别^[145]。两性成虫的产生受诸如光周期、温度和氧压等外界因素作用的影响^[76]。

二、外界因子对性别决定的影响:温度的作用

外界因素影响的第二个机理是当分化时改变性别遗传表现的机理,其结果导致雌雄间体或甚至是遗传性别逆转的产生,这第二机理的作用使我们考虑到昆虫性别分化的生理学。

我们必须注意,在动物中寻找偶然发生或天然发现的雌雄嵌体和雌雄间体两种异常类型间的差别常常是困难的或甚至是不可能的,因此,在这里我们只叙述由实验控制所产生并能重复的少数例子。对性别染色质广泛地研究之后,将来也许可以解释某些自然界发生的情况^[47,105,142]。

最后,让我们看看昆虫的遗传雌雄间体在用果蝇^[20]和用鳞翅目舞毒蛾 *Lymantria*

dispar^[52] 和蓑蛾 *Solenobia triquetrella*^[133] 等昆虫作过许多研究之后所提供的资料,从这些研究得到的结论以后将与由实验调节性别分化所获得的结果进行比较。

在某些昆虫中只有温度,特别是高温对性别决定有强烈的影响。³⁾这一因子对发育的影响是多方面的,特别是对于胚胎的发育^[72],这里我们只叙述它对性别分化的效应。必须指出,一个经常发生的问题就是如果在整个发育期延长这种异常低或者异常高的温度的作用便会使被研究的昆虫死亡。

鳞翅目——不同作者 (Emeljanoff^[42], Golowinskaja^[56], Kosminsky^[81]) 使舞毒蛾 *Lymantria dispar* 的蛹经异常温度处理之后获得雌性成虫和雄性成虫。Seiler^[131] 以 34℃ 经 12 小时或以 4—6℃ 经 2—3 天的条件处理蓑蛾 *Solenobia triquetrella* 的卵,所得到的雄性化雌虫个体较饲养在室温条件下的为多。Mosbacher^[104] 最近研究了舞毒蛾的遗传的雌雄间体,当昆虫整个生活周期连续在 16°, 22° 和 27℃ 条件下饲养,再高温饲养后可获得雌性化个体。在分析了一个外部特征(触角瓣的长度)和两个内部特征(卵巢与卵巢管之间的连接和卵母细胞的数目和状态)后,作者的意见认为,温度改变了雌性化和雄性化基因之间的平衡。

竹节虫目和直翅目——竹节虫 *Carauius morosus*, 在实验室饲养,通常产生的是产雌孤雌生殖类型,但偶尔也会出现一些雄虫^[41,46],其精子发生的过程曾经研究^[117]。改变产卵雌虫的营养^[124]或 X 射线处理雌虫^[140,141]或最近甚至用高温(41℃)对开始发育的胚胎进行短暂刺激都能重复出现这一现象 (Wilbert^[147], Pijnachar^[119])。所有这些变异都用雌雄嵌体的情况来解释^[119]。

Bergerard^[8] 在竹节虫胚胎期用相当高的温度(30℃)处理较长时间,随后在它的正常饲养温度 23℃ 下继续饲养约 75 天,30℃ 温度下所培育的卵在头 25 天中出现的是完全雄性化的雌虫和明显为雄性的个体。在这一时期作不同间隔较短期的处理,发现胚胎发育第 7 天和第 21 天之间的时间是最敏感的时期^[9]。大家知道,在直翅目尽管最终显示一种性别,其胚胎往往是具有雌雄两性双原基的^[63,145]。在竹节虫,雌性胚胎开始发育时的雌性中胚层管的原基来源于 6, 7 和 8 节腹囊腔,尽管雄性管道原基系接雌性原基,但雌虫的坛状体位于第八节而雄虫的坛状体却远位于第十节^[8,10,32]。当在 23℃ 正常发育时,约在产卵后 37 天,特异的雄性部分便消失,这部分组织变得固缩起来^[8]。相反,在 30℃,这部分组织能和雌性原基竞争并继续发育。成虫期雄性管道发育的程度和雌性管道退化的程度取决于温度处理时间的长短。生殖腺和第二性征(个体大小和胸部的色素、表皮的光滑或粗糙)也有变化。但是,这最后一特征,即使是在幼虫期形成的轻微雌雄间体的个体上也有深刻的影响,而在孵化前分化的生殖腺,则只有在严重雄性化的雌雄间体才表现出雄性化^[8,10]。在有关的两性种类,短节棒竹节虫 *Clitumnus extradentatus* 中,生殖管和生殖腺原基同样要经过一个未分化的时期^[31]。

蜚蠊科昆虫的胚胎有类似的雌雄同体,东方小蠊 *Periplaneta orientalis* 两性中都有发生,而美洲大蠊 *Periplaneta americana* 则只发生于雌性。后一类蜚蠊在高温(36℃)饲养时,这种雌雄同体的个体延迟孵化^[71]。

蚊科——在不同的伊蚊种类,提高温度会诱导遗传上雄性的个体变为雌雄间体。在刺痛伊蚊 *Aedes stimulans*^[2,66], 莫雷伊蚊 *Aedes sierrensis*^[69], 普通伊蚊 *Aedes communis*^[27] 和其他种类^[25,26] 这种现象能引起完全的性别逆转。在埃及伊蚊雄性个体中, ix 基因的存

在可能引起性别逆转^[34]。在多数情况下,这一现象可决定该种类分布的南方界限。

在主要由 Horofall 和 Anderson 所进行的实验研究中,特别有关于刺痛伊蚊和埃及伊蚊 (*ix*) 的发育的。整个幼虫期应用的有效温度是接近最高致死的临界温度 (29℃)。然而,当 25℃ 时就已经看到了影响生殖腺的效应;在 26—27℃ 所有参与性别二型的部分都有所改变;在 28.4℃ 雄性便完全变为雌性^[2]。在变温的情况下,各种成虫器官芽在幼虫期不同的时间决定,它们的决定彼此是互不相干的,幼虫早期遇到高温会拖延决定的时间^[68]。

温度的提高还会影响胚胎发育的其他方面。雌虫器官形态的发生不受影响;但是,如在个体发育的第四、五天应用临界温度,便会全部或部分抑制雄性生殖管的发育;除生殖腺外,所有雄性系统的部分都受到影响。再者,早期发育中的高温能延长原基的可塑性^[4]。

正常两性和幼虫期雄性及变异雄性^[1]的性器官组织学的发育已被研究过^[70,123]。雄性个体在第九腹板有两对器官芽。就是说器官芽被中间的生殖板分开为两个侧面的部分^[70],它们代表内外生殖器的原基。Anderson^[1]发现在临界期前,两性有着发育相同的同源器官;临界期后,形态发生分歧便开始。在个体发育中,这一临界期的出现,雄性比雌性为早。提高温度后其可塑性可以维持一个时期,在此期间回复正常温度能恢复雄性的发育,但在此可塑时期之后,雄性便转变为雌性。高温饲养时,只有雄性才有的非同源器官在幼虫期出现而在蛹期发育时消失。只有雌性才有的非同源器官(中输卵管、受精囊和其他雌性部位的原基)高温饲养后会出现于基因型的雄性。这些原基和正常雌性的原基在同一时期出现并以同一方式发育^[1]。然而,Anderson^[1]没有观察到正常雄性个体第八腹板上的器官芽;Horsfall 和 Ronquillo^[70]观察到代表雌性器官原基的一对器官芽,在正常情况下它们在蛹期解体,但在雌雄间体中它们会发育。第八腹节的侧芽在提高温度后仍可保持,幼虫期如回复到低温,能发育为雄性第八节的生殖腺附器^[67],但在雌性幼虫,这些侧芽则不能保持发育为任何的器官^[123]。伊蚊的雄性幼虫和直翅目的雌雄间体胚胎或鳞翅目的雌雄间体幼虫一样^[132],有一从生殖腺伸展到第九节器官芽的稀薄细丝^[70],它的分枝触及第八节器官芽,那就是雌性器官的原基。

还必须注意的是伊蚊雄性幼虫中的卵巢原基是不同于睾丸原基的,它们由生殖腺原基的前帽和一个前细丝组成,这使人想起直翅目昆虫胚胎生殖腺的背团组织的演变^[71,112,113]。伊蚊的雄性幼虫也有尾须原基,但尾须只在雌性个体中发育,在雄性个体尾须是从不发育的。

这样,伊蚊的雄性幼虫象竹节虫的雌性胚胎一样,两性全部器官的原基在幼虫期出现晚。提高温度先可保持雌性原基,当引起雄性原基退化时才确定它们的命运。

果蝇的三倍体雌雄间体——Bridge^[18]发现果蝇 3A + 2X 个体的雌雄间性,并提出分布于常染色体和异染色体的雌雄两性因子遗传平衡的理论^[19,20,54]。饲养温度能影响性征的表现,提高温度较之低温饲养的个体易引起雌性化。

Lauge^[83,87-89]重新研究了温度的影响。实际上,受到影响的只是部分生殖附器(雄性附腺),而在 20° 和 27° 下发育相同的其他部分(生殖管,“内芽”,生殖腺)是不受影响的^[84]。曾经研究了雌雄间体发育时的形态学和组织学^[86,88]变温处理,在 20℃ 饲养然后以 27° 或 30℃ 处理 24 小时,再分析对温度发育敏感的情况。但我们必须区别出生殖腺原基和衍

生发育为生殖腺以外的全部附器的生殖器官芽。

来自生殖器官芽的器官(第一性征):

生殖器官芽只有一个,在 20℃,它出现于两性个体胚胎发育到第 22 小时和第 25 小时之间的时候^[85],在雌雄间体中也是同样^[92]。温度的处理使其分出两个器官组(I 组=雄性附腺和外生殖器;II 组=内芽和侧输卵管),它们对于温度的反应是不同的^[87,89,90]。在三龄幼虫期或蛹期温度处理无效,只有在器官芽决定之前,即在胚胎期和一、二龄幼虫期温度处理才会有效应。

然而,在胚胎期用较短的处理(6 小时),两个器官组(I 和 II)间的分化决定得十分早,而其后两组的反应形式又是十分不同的。

生殖腺:在生殖腺部分组织开始生长的幼虫早期,温度处理是无效的;但是,在卵的第一次核裂时处理,可获得完全雌性化的生殖腺。这说明生殖腺的决定是十分早熟的^[85]。我们必须注意到的是,第一性征的改变与生殖腺的性质毫无关系。

三、寄生的影响

早已知道,某些膜翅目昆虫(*Andrena*)被捻翅目昆虫寄生后会引起雌雄间性的发生^[118],但在同样条件下 *Polistes* 却不发生雌雄间性^[144]。Salt^[128,129] 发现另外两种膜翅目 *Odynerus* 与 *Sphex* 被寄生后也显示出雌雄间性特征;尽管机率不等,但这一作用似存在于两性。一些同翅目,被螫蜂科昆虫寄生的角蝉科昆虫也有类似的效应^[80],被寄生的雄性个体出现某些雌性的特征,特别是色素特征,外生殖器也萎缩。被捻翅目寄生的飞虱科昆虫其生殖腺缩小,具有生殖腺缩小而不改变性征的去雄寄生,同样出现于被双翅目昆虫寄生的个体^[101,127]。

被长角亚目寄生的许多双翅目昆虫的情况有不同。在摇蚊,已经证明,被长角亚目寄生会引起雌虫出现雄性的内部性征和外部性征^[122]。Rempel 推测这可能由于卵巢的消失所引起。这方面的工作继续到最近^[57,115,137,153]。有时被损害的雄虫出现雌性构造,有时被寄生的雌虫具有雄性的特征。螳科的几种昆虫被索虫寄生后,雄性个体会出现雌雄间性的形态^[28,29],但雌性个体向雄性改变的程度比较小。

必须注意到的是,常常在自然界看见的被侵害的昆虫和所研究过的大部分昆虫,其引起变化的部分实际只是第二性征或外部第一性征。因为,在发育时侵害的确切时间不清楚,因而解释微妙。然而,在某种情况下,寄生能影响昆虫性别的分化,这点却是肯定的。

四、性别分化时激素的调节

所有企图证明昆虫有性激素存在的早期实验都已失败。许多目昆虫的去势实验或结合异源生殖腺移植的去势实验,对性征的分化没有产生影响^[94]。最近,在乳草螳 *Oncopeltus fasciatus* 重新证实了这些结果^[75]。同样,在一些翅具有性二态现象的种类中,无论在全变态^[79]或非全变态昆虫^[100,134],寄主对移植物没有明显的作用。只有 Paul 的实验认为在古毒蛾 *Orgyia antiqua* (鳞翅目)的雄虫中有雄性化因素存在。然而,只有在植入雄性幼虫的雌性幼虫翅原基被切断后又再生时,才会发生转变。因而如 Sellier^[134] 所想的那样,可

能认为与其说是雄性接受者的翅原基再生,不如说是雌性移植者基础部分的再生。

然而, Naisse 最近证实,在萤火虫 *Lampyrus noctiluca*^[106, 107] 存在性别分化激素。这种昆虫的成虫有很明显的性二态现象,其雌性个体有额外的幼虫蜕皮现象,生殖腺至 4 龄期时还未分化,其睾丸有一中胚层的顶端组织,雌性则没有,这一组织在精子发生时即消失,将带有顶端组织的睾丸移植至雌性幼虫体内能使该幼虫的第一和第二性征完全雄性化。因此,雄性激素便来源于顶端组织。没有观察到有雌性激素^[108]。另外,在生长期,脑神经分泌细胞也有性别的差异,在雄虫,“小颗粒”的细胞从性分化蜕皮(第三次蜕皮)至成虫期是活动的,在雌虫,这一分泌过程发生较晚,同时也不那么显著。咽侧体在雄虫的蛹期和成虫期是不活动的,在雌虫这一时期的咽侧体却是活动的,这与保持雌虫的幼态特征可能有关。同样,蜕皮腺在雄性的蛹期便消失,但在雌性却一直保持至成虫期^[109]。

切除两侧的咽侧体和心侧体的雄性幼虫,第三次蜕皮后便发育成为雌性个体,但晚点切除或切除雌性幼虫的都没有作用^[110]。由于睾丸顶端组织的雄性激素的关系,幼虫 4 龄期(性分化期)的雄虫和雌虫联体会使雌性幼虫变为雄性。然而,4 龄幼虫期去势的雄虫与 4 龄幼虫期去脑和去咽侧体、心侧体的雌虫联体亦同样使雌虫的卵巢雄性化,这一效应是由雄性幼虫手术时尚未分化的神经内分泌细胞引起的。以切除和移植 4 龄期雄虫的脑-心侧体-咽侧体系统,用 5 龄期雌虫的神经内分泌复合体代替,会引起这种获得脑顶部细胞的卵巢雄性化^[111]。萤火虫和甲壳纲动物一样^[112],脑神经内分泌细胞的出现是为了控制雄性组织的形成,从而保证全部雄性性征的分化。

五、外界因子对性别分化的作用方式

萤火虫的情形在昆虫中几乎是独一无二的。在许多种类中,雄性生殖细胞是与中胚层细胞联结的。牛皮蝇 *Hypoderma bovis* 的顶部细胞和萤火虫的一样发达,而其生殖腺在幼虫第 2 龄期开始时尚未分化^[116]。相反,在果蝇,睾丸的顶部细胞很少,它们的组织成致密块,其生殖腺从胚胎末期便已分化^[89, 90]。昆虫不同形式的所谓顶部细胞不全都有如在双翅目或直翅目昆虫中那样的意义^[30, 36, 94]。另方面,在具有孤雌生殖周期的蚜虫,激素参与性别决定的说法,实际上只是假设。

可以理解,不同工作者试图以在一定条件下研究得到的果蝇器官芽决定或遗传型雌雄间性产生的结果和他们自己研究的结果相比较^[59]。象果蝇^[20]、舞毒蛾^[52]和蓑蛾^[132]改变雄性和雌性化基因之间的平衡,或主要象果蝇由于饰变基因的调节均可获得遗传型的雌雄间体。在前一种情况下,雌雄间体的发育是按照 Goldschmidt 提出的“时间规律”进行的^[53]。按照这一规律,从早于或迟于“转变点”出发,雌雄间体首先向某一性别方向开始发育,较迟发育便会转向相反的性别方向,这就使最迟分化的器官常常可能是个已改变但又不能完全改变的器官。这一理论完全符合于存在一个普通的因素,也许是其量会随时间而增加的、控制性别分化的激素。这个理论为 Bridges^[20] 所接受,而被 Seiler^[133] 反对,因为他在蓑蛾中未能证实有“转变点”存在,他主张雌雄间体是分化迟缓的雄性或雌性细胞的镶嵌体。果蝇的三倍体雌雄间体也是这样的情况^[94]。

在果蝇的不同种类中,已知许多的饰变基因是参与性别决定的。一般来说,饰变的一个基因只能使某一性别变为雌雄间体;只有 *dsx* 基因才使两性都能转变为雌雄间体^[65]。

Hadorn 及其同事用果蝇 3 龄期幼虫的器官芽,特别是生殖腺器官芽的移植和碎片移植的实验证明,在这一时期发育的这些器官芽是已经决定了面积的镶嵌体。然而,将这些器官芽多次连续移植至成虫能引起决定的反转^[59]。

关于外界因子的作用方式,其实我们已经分析,象我们已经知道的如关于温度的影响,一般是当原基最后确定时起作用的,例如果蝇的生殖腺芽^[89,90],幼虫期提高温度能改变的雄性伊蚊的所有的器官^[1],以及竹节虫胚胎期的生殖管^[8]。况且,温度对一头昆虫所有原基的效应并非只朝着一个方向(雄性化或雌性化)改变的^[91]。因此,有理由使人考虑到是直接的作用,即高温直接作用于每个原基的分化,而不是作用于假想的激素因子,对果蝇的 XX-XO 模式类型的研究表明,性别镶嵌体是有明显的遗传标志的,所以雄性和雌性部分是独立的,从而提出对激素概念的怀疑^[82]。

但是,在伊蚊的胚胎期^[4]或在果蝇的三倍体雌雄间体的生殖腺和器官芽形成时,某些作用很早就有效应^[89]。然而,因为在果蝇的雌雄间体中,这些作用仍在卵黄的核裂时就有效应,所以就很难说是激素的调节。同样,已经知道,将刺痛伊蚊遗传型雄性 2 龄期未分化的生殖腺移植至另一种类骚扰伊蚊的 2 龄期幼虫中,按寄主的饲养温度,它可分化为睾丸或卵巢而与寄主的性别无关^[3]。当然,这些事实还不能完全排除激素调节的可能性,但已使之对它怀疑。

在竹节虫,高温似直接作用于生殖管原基的分化,而不是作用于在胚胎末期分化的生殖腺,更非对在幼虫 4 龄期才出现的第二性征起作用。激素的调节仍然是可能的,但因对于轻微的雌雄间体它只能改变其第二性征,所以它的来源一定要从生殖腺或生殖管道以外的器官去找。

六、结 论

尽管对少数昆虫种类已经研究得很透彻,但我们在关于激素和遗传因子对昆虫性别分化作用方面的知识仍然是片断的。对于这些因子作用的严格界限和它们受外界条件影响的功能范围尚需要作更多的研究。关于寄生效应的情况也一样,现在这里所能叙述的只是假设。

对于性别决定,我们已知有些因素,特别是高温,可影响卵核分裂早期或减数分裂时染色体的行为。但这些异常现象的确实机理仍不清楚,而显然有赖于具有不同种属特征的性别遗传决定型。对于具有兼性产雄单性生殖的膜翅目昆虫,其影响卵受精的行为机理特别使人感兴趣。另方面,在蜥科昆虫,引起父系染色体有差异的排除的机理也是一样。

吴秋雁 译 钦俊德 校

原载 Annual Review of Entomology, 1972, Vol. 17, pp. 57—68

参 考 文 献

- [1] Anderson, J. F. 1967. Histopathology of intersexuality in mosquitoes. *J. Exp. Zool.* 165: 475—95
- [2] Anderson, J. F., Horsfall, W. R. 1961. Thermal stress and anomalous development of mosquitoes. I. Effect of constant temperature on dimorphism of adults of *Aedes stimulans*. *J. Exp. Zool.*

- [3] Anderson, J. F., Horsfall, W. R. 1965a. Dimorphic development of transplanted juvenile gonads of mosquitoes. *Science* 147: 624—25
- [4] Anderson, J. F., Horsfall, W. R. 1965b. Thermal stress and anomalous development of mosquitoes. V. Effect of temperature on embryogeny of *Aedes stimulans*. *J. Exp. Zool.* 158: 211—22
- [5] Bacci, G. 1965. *Sex determination*. Oxford: Pergamon 306 pp.
- [6] Baumert-Behrisch, A. 1960. Ein Einfluss des Strepsipteren-Parasitismus auf die Geschlechtorgane einer Homoptera. II. Abstufung der Reduktionserscheinungen und Diskussion der Wirkungsweise des Parasiten. *Zool. Beitr.* 6: 291—332
- [7] Bennett, F. D., Brown, S. W. 1958. Life history and sex determination in the discipline scale, *Pseudaulacaspis pentagona* (Targ.). *Can. Entomol.* 90: 317—25
- [8] Bergerard, J. 1961a. Intersexualité expérimentale chez *Carausius morosus* Br. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 95: 273—300
- [9] Bergerard, J. 1961b. Analyse de la période sensible à la température pour la différenciation sexuelle de *Carausius morosus*. *C. R. Acad. Sci.* 253: 2149—51
- [10] Bergerard, J. 1967. Parthenogenesis in the Phasmidae. *Endeavour* 21: 137—43
- [11] Bergerard, J. 1967. Ambisexualité et Intersexualité chez les Insectes. *Ann. Biol.* 6: 259—69
- [12] Berreur-Bonnerfant, J., Charniaux-Cotton, H. 1970. Sexualité des Crustacés supérieurs. *Ann. Biol.* 9: 427—39
- [13] Bonnemaison, L. 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. *Ann. Epiphyt.* 2:1—380
- [14] Bonnemaison, L. 1965a. Facteurs conditionnant l'apparition des mâles chez l'aphide *Dysaphis plantaginea* Pass. *C. R. Acad. Sci.* 260: 318—19
- [15] Bonnemaison, L. 1965b. Recherches sur la détermination de la production des sexupares ailés et des mâles de *Dysaphis plantaginea*. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 1:659—88.
- [16] Boulard, C. 1968. Différenciation et développement des gonades mâles et femelles chez les larves d'*Hypoderma bovis* et d'*Hypoderma lineatum*. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 4: 349—64.
- [17] Bowen, W. R., Stern, V. M. 1966. Effect of temperature on the production of males and sexual mosaics in an uniparental race of *Trichogramma semifumatum*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 59: 823—34
- [18] Bridges, C. B. 1921. Triploid intersexes in *Drosophila melanogaster*. *Science* 54: 252—54
- [19] Bridges, C. B. 1925. Sex in relation to chromosomes and genes. *Am. Nat.* 59: 127—37
- [20] Bridges, C. B. 1939. Cytological and genetical basis of sex. In *Sex and Internal Secretions*, ed. E. Allen, C. H. Danforth, E. A. Doisy, 2nd ed., 15—63. Baltimore: Williams & Wilkins
- [21] Brown, S. W. 1964. Automatic frequency response in the evolution of male haploidy and other coccid chromosome systems. *Genetics* 49: 797—817
- [22] Brown, S. W., Bennett, F. D. 1957. On sex determination in the diaspine scale *Pseudaulacaspis pentagona* (Targ.). *Genetics* 42: 510—23
- [23] Brown, S. W., DeLotto, G. 1959. Cytology and sex ratios of an African species of armored scale insect. *Am. Nat.* 369—79
- [24] Brown, S. W., Nelson-Rees, W. A. 1961. A radiation analysis of the lecanoid chromosome system. *Genetics* 46: 983—1007
- [25] Brust, R. A. 1966. Gynandromorphs and intersexes in mosquitoes. *Can. J. Zool.* 44: 911—21
- [26] Brust, R. A. 1968. Temperature-induced intersexes in *Aedes* mosquitoes. Comparative study of species from Manitoba. *Can. Entomol.* 100: 879—91
- [27] Brust, R. A., Horsfall, W. R. 1965. Thermal stress and anomalous development of mosquitoes. IV. *Aedes communis*. *Can. J. Zool.* 43: 17—53
- [28] Callot, J. 1959. Action d'un *Agamomermis* sur les caractères sexuels d'un Cératopogonidé. *Ann. Parasitol. hum. comp.* 34: 439—43
- [29] Callot, J., Kremer, M. 1963. Intersexués chez des *Culicoides*. *Ann. Parasitol. hum. comp.* 38: 113—20
- [30] Carson, H. L. A Comparative study of the apical cell of the insect testis. *J. Morphol.* 77: 141—61
- [31] Cavallin, M. 1969. Etude descriptive du développement et de la différenciation sexuelle chez les embryons des phasmes *Clitumnus extradentatus* Br. et *Carausius morosus* Br. *C. R. Acad. Sci.* 268: 189—91

- [32] Cavallin, M. 1970. Développement embryonnaire de l'appareil génital chez le phasme *Carausius morosus* Br. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 104: 343—66
- [33] Colaianne, J. J., Bell, A. E. 1970. Sonless, a sex ratio anomaly in *Drosophila melanogaster*, resulting from a gene cytoplasm interaction. *Genetics* 65: 619—25
- [34] Craig, G. B. 1965. Genetic control of thermally-induced sex reversal in *Aedes aegypti*. *Proc. Int. Congr. Entomol. 12th, London*, 263
- [35] Darlington, C. D., Dobzhansky, T. 1942. Temperature and "sex ratio" in *Drosophila pseudoobscura*, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 28: 45—48
- [36] Defossez, A. 1970. Organogenèse et différenciation de l'appareil génital durant la vie postembryonnaire des insectes Odonates. *Ann. Biol.* 9: 465—77
- [37] Dobzhansky, T. 1930. Genetical and environmental factors influencing the type of intersexes in *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* 64: 261—71
- [38] Doutt, R. L. 1959. The biology of parasitic Hymenoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 4: 161—82
- [39] Doutt, R. L., Smith, R. A. 1950. Males and intersexes in a normally thelytokous insect, *Tropidophryne melvillei* Compere. *Can. Entomol.* 82: 165—70
- [40] Drescher, W. 1965. Der Einfluss von Umweltbedingungen auf die Bildung von Gynandromorphen bei der Honigbiene *Apis mellifica* L. *Ins. Sociaux Paris* 12: 201—18
- [41] Eglin, W.; Grobe, D., Uehlinger, R. 1969. Beobachtungen an einer männlichen Stabheuschrecke von *Carausius morosus* Br. *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 42: 202—4
- [42] Emeljanoff, N. 1924. Intersexualität bei *Lymantria dispar* L. unter Einwirkung der Temperatur. *Biol. Zentralbl.* 44: 106—10
- [43] Erickson, J., Hanks, G. D. 1961. Time of temperature sensitivity of meiotic drive in *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* 95: 247—50
- [44] Flanders, S. E. 1945. The bisexuality of uniparental Hymenoptera, a function of the environment. *Am. Nat.* 79: 122—41
- [45] Flanders, S. E. 1965. On the sexuality and sex ratios of hymenopterous populations. *Am. Nat.* 99: 489—94
- [46] Foucher, G. 1917. Sur l'apparition du *Carausius morosus* mâle et sa longévité. *C. R. Acad. Sci.* 165: 511—13
- [47] Frizzi, G. 1948. L'eteropienosi comme indice di riconoscimento dei sessi in *Bombyx mori* L. *Ric. Sci.* 18: 119—23
- [48] Gerber, H. S., Klostermeyer, E. C. 1970. Sex control by bees: A voluntary act of egg fertilization during oviposition. *Science* 167: 82—84
- [49] Gilchrist, B. M., Haldane, J. B. 1949. Sex linkage and sex determination in a mosquito *Culex molestus*. *Hereditas* 33: 175—90
- [50] Golanski, K. 1968. Effect of the age of fertilized eggs of *Bombyx mori* on sex determination. *Folia Biol. Warsaw* 16: 191—98
- [51] Goldschmidt, R. B. 1926. The quantitative theory of sex. *Science* 64: 299—300
- [52] Goldschmidt, R. 1934. *Lymantria*. *Bibliogr. Genet.* 11: 1—186
- [53] Goldschmidt, R. 1938. The time law of intersexuality. *Genetica* 20: 1—50
- [54] Goldschmidt, R. B. 1955. *Theoretical genetics*. Berkeley and Los Angeles: Univ. California Press
- [55] Goldschmidt, R., Katsuki, K. 1931. Vierte Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyxmori* L. *Biol. Zentralbl.*, 51: 58—74
- [56] Golowinskaja, X. 1927. Ueber die Nachkommenschaft eines durch Temperatureinwirkung erhaltenen Intersexen. *Biol. Zentralbl.*, 47: 513—16
- [57] Götz, P. 1964. Der Einfluss unterschiedlicher Befallsbedingungen auf die merithogene Intersexualität von *Chironomus*. *Z. Parasitenk.* 24: 484—545
- [58] Greb, R. J. 1933. Effect of temperature on production of mosaics in *Habrobracon*. *Biol. Bull.* 65: 179—86
- [59] Hadorn, E. 1965. Problems of determination and transdetermination. *Brookhaven Symp. Biol.* 18: 148—61
- [60] Hanks, G. D. 1969. A deviant sex ratio in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 61: 595—606
- [61] Hannah, A. 1955. The effect of aging the maternal parent upon the sex ratio in *Drosophila melanogaster*. *Z. indakt. Abstamm. Vererbungsl.*, 86: 574—99
- [62] Hausermann, W. 1966. Untersuchungen zur Variabilität der Sex Ratio von *Planococcus citri* (Risso). *Rev. Suisse Zool.* 73: 55—111

- [63] Heymons, R. 1895. *Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung*. Jena: Fischer
- [64] Hickey, W. A., Craig, G. B., Jr. 1966. Genetic distortion of sex ratio in a mosquito. *Aedes aegypti*. *Genetics* 53: 1117—96
- [65] Hildreth, P. E. 1965. Doublesex, a recessive gene that transforms both males and females of *Drosophila* into intersexes. *Genetics* 51: 659—78
- [66] Horsfall, W. R., Anderson, J. F. 1961. Suppression of male characteristics of mosquitoes by thermal means. *Science* 133: 1830
- [67] Horsfall, W. R., Anderson, J. F. 1963. Thermally induced genital appendages on mosquitoes. *Science* 141: 1183—84
- [68] Horsfall, W. R., Anderson, J. F. 1964. Thermal stress and anomalous development of mosquitoes. II. Effect of alternating temperatures on dimorphism of adults of *Aedes stimulans*. *J. Exp. Zool.* 156: 61—90
- [69] Horsfall, W. R., Anderson, J. F., Brust, R. A. 1964. Thermal stress and anomalous development of mosquitoes. III. *Aedes sierrensis*. *Can. Entomol.* 96: 1369—72
- [70] Horsfall, W. R., Ronquillo, M. C. 1970. Genesis of the reproductive system of mosquitoes. II. Male of *Aedes stimulans* (Walker). *J. Morphol.* 131: 329—58
- [71] Houlet, A. 1962. Bipotentialité sexuelle de *Periplaneta americana* L. au cours de la deuxième partie du développement embryonnaire. Action d'une élévation de la température. *Dipl. Sup. Paris*
- [72] Howe, R. W. 1967. Temperature effects on embryonic development in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 12: 15—42
- [73] Hughes-Schrader, S. 1948. Cytology of coccids. *Advan. Genet.* 2: 127—203
- [74] James, H. C. 1938. The effect of humidity of the environment on sexratio from overaged ova of *Pseudococcus citri* Risso. *Proc. Roy. Entomol. Soc. London* 13: 73—79
- [75] Johansson, A. S. 1958. Relation of nutrition to endocrine reproductive functions in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas). *Nytt Mag. Zool.* 7: 3—132
- [76] Kaiser, P. 1970. Welche Bedingungen steuern den Generationswechsel der Gallmücke *Heteropeza*. *Zool. Jb. Abt. Allgem. Physiol. Tiere* 75: 17—40
- [77] Kerr, W. E. 1962. Genetics of sex determination. *Ann. Rev. Entomol.* 7: 157—76
- [78] Knerer, G., Plateaux-Quénu, C. 1967. Sur la production de mâles chez les Halictinae sociaux. *C. R. Acad. Sci.* 264: 1096—99
- [79] Kopec, S. 1922. Physiological self differentiation of the wing-germs grafted on caterpillars of the opposite sex. *J. Exp. Zool.* 36: 469—75
- [80] Kornhauser, S. I. 1919. The sexual characteristics of the membracid *Thelia bimaculata* (Fabr.) I. External changes induced by *Aphelopus theliae* (Gahan). *J. Morphol.* 32: 531—646
- [81] Kosminsky, P. 1927. Intersexualität in männlichen Kopulationapparat von *Lymantria dispar* L. unterm Einfluss der Temperatur. *Biol. Zentralbl.* 47: 323—26
- [82] Kroeger, H. 1959. The genetic control of genital morphology in *Drosophila*. A study of the external genitalia of sex mosaics. *Arch. Entwicklungsmech. Organismen.* 151: 301—22
- [83] Laugé G. 1962. Influence de la température d'élevage sur l'expression des caractères sexuels externes et internes des intersexués triploïdes de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.* 255: 1798—1800
- [84] Laugé, G. 1966. Etude comparative des effets d'un traitement thermique sur le développement des gonades et de divers caractères sexuels primaires chez les intersexués triploïdes de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 91: 661—86
- [85] Laugé, G. 1967. Conditions expérimentales de féminisation des gonades des intersexués triploïdes de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.* 265: 767—70
- [86] Laugé, G. 1968a. Morphologie comparée de la région génitale des intersexués triploïdes de *Drosophila melanogaster*. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 4: 481—99
- [87] Laugé, G. 1968b. *Recherches expérimentales sur la détermination et la différenciation des caractères morphologiques et histologiques des intersexués triploïdes de Drosophila melanogaster*. Thèse. Université Paris-Sud Orsay. 302 p.
- [88] Laugé, G. 1969a. Etude des gonades des intersexués triploïdes de *Drosophila melanogaster*. Description morphologique. Ontogenèse des structures histologiques. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 5: 253—314
- [89] Laugé, G. 1969b. *Recherches expérimentales sur la détermination et la différenciation des car-*

- actères morphologiques et histologiques des intersexués triploïdes de *Drosophila melanogaster*. I. Mise en évidence de phases de différenciation au cours du développement. *Ann. Embryol. Morphog.* 2: 245—70
- [90] Laugé, G. 1969c. Ibid. II. Mise en évidence de phases de détermination au cours du développement. *Ann. Embryol. Morphog.* 2: 273—99
- [91] Laugé, G. 1969d. Relation entre le facteur thermique et l'intersexualité chez les Insectes. Discussion des faits observés chez *Drosophila melanogaster*. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 94: 341—62
- [92] Laugé, G. 1969e. Origine et croissance du disque génital chez les intersexués triploïdes de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Soc. Biol.* 163: 1073—78
- [93] Laugé, G. 1970a. Relations entre le déterminisme génétique du sexe et le contrôle hormonal de sa différenciation chez les arthropodes. Comparaison avec les vertébrés. *Ann. Biol.* 9: 189—230
- [94] Laugé, G. 1970b. Problèmes posés par les insectes concernant la différenciation du sexe. *Bull. Soc. Zool. Fr.* In press
- [95] Lebedeff, G. A. 1939. A study of intersexuality in *Drosophila virilis*. *Genetics* 24: 553—86
- [96] Lees, A. D. 1959. The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton. I. The influence of these factors on apterous virginoparae and their progeny. *J. Ins. Physiol.* 3: 92—117
- [97] Lees, A. D. 1960. Ibid. II. The operation of the "interval timer" in young clones. *J. Ins. Physiol.* 4: 154—75
- [98] Lees, A. D. 1963. Ibid. Further properties of the maternal switching mechanism in apterous aphids. *J. Ins. Physiol.* 9: 153—64
- [99] Lees, A. D. 1964. The location of the photoperiodic receptors in the aphid *Megoura viciae* Buckton. *J. Exp. Biol.* 41: 119—34
- [100] Lefevre, J. C. 1969. *Recherches sur la morphogénèse et le polymorphisme alaire des Blattaria*. Thèse, Université de Rennes. 390 pp.
- [101] Lindberg, H. 1946. Die Biologie von *Pipunculus chlorionae* Frey und die Einwirkung von dessen Parasitismus auf *Chloriona* Arten. *Acta Zool. Fenn.* 45: 1—50
- [102] Mac Gilliway, M. E., Anderson, G. B. 1964. The effect of photoperiod and temperature on the production of gamic and agamic forms in *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *Can. J. Zool.* 42: 491—510
- [103] Magni, G. E. 1954. Thermic cure of cytoplasmic sex ratio in *Drosophila bifasciata*. *Caryologia Suppl.* 6: 213—16
- [104] Mosbacher, G. 1968. Ueber den Einfluss der Temperatur auf den Intersexualitätsgrad bei *Lymantria dispar* L. *Zool. Anz., Suppl.* 30: 509—21
- [105] Nagl, W. 1968. Sex chromatin bei einer Locustide. *Naturwissenschaften* 55: 138
- [106] Naisse, J. 1963. Détermination sexuelle chez *Lampyris noctiluca* L. *C. R. Acad. Sci.* 256: 799—800
- [107] Naisse, J. 1965. Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez les insectes. *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.* 54: 417—28
- [108] Naisse, J. 1966a. Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez l'insecte *Lampyris noctiluca*. I. Rôle androgène des testicules. *Arch. Biol.* 77: 139—201
- [109] Naisse, J. 1966b. Ibid. II. Phénomènes neurosécrétoires et endocrines au cours du développement postembryonnaire chez le mâle et la femelle. *Gen. Comp. Endocrinol.* 7: 85—104
- [110] Naisse, J. 1966c. Ibid. III. Influence des hormones de la pars intercerebralis. *Gen. Comp. Endocrinol.* 7: 105—10
- [111] Naisse, J. 1969. Rôle des neurohormones dans la différenciation sexuelle de *Lampyris noctiluca*. *J. Ins. Physiol.* 15: 877—92
- [112] Nelsen, O. E. 1931. Life cycle, sex differentiation and testis development in *Melanoplus differentialis*. *J. Morphol.* 51: 467—525
- [113] Nelsen, O. E. 1934. The segregation of germ cells in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *J. Morphol.* 55: 545—75
- [114] Nelson-Rees, W. A. 1960. A study of sex predetermination in the mealy bug *Planococcus citri* (Risso). *J. Exp. Zool.* 144: 111—37
- [115] Oliveira S. J. de, Lent, H. 1962. Preliminary notes on chironomid intersexuality induced by *Agamomermis*. *Rev. Brasil. Biol.* 22: 357—65
- [116] Paul, H. 1937. Transplantation und Regeneration des Flügel zur Untersuchung ihrer Formbildung bei einem Schmetterling mit Geschlechtsdimorphismus *Orgyia antiqua* L. *Arch. Entwic-*

klungsmech. Organismen 136: 64—111

- [117] Pehani, H. 1925. Die Geschlechtzelle der Phasmiden, zugleich ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Phasmiden. *Z. Wiss. Zool.* 125: 167—248
- [118] Perez, J. 1886. Des effets du parasitisme des Stylops sur les apiaires du genre *Andrena*. *Acta Soc. Linn. Bordeaux* 40: 21—60
- [119] Pijnacker, L. P. 1964. *The cytology, sex determination and parthenogenesis of Carausius morosus* Br Thesis, Univ. of Groningen
- [120] Pijnacker, L. P. 1966. The maturation divisions of the parthenogenetic stick insect *Carausius morosus* Br. *Chromosoma* 19: 99—112
- [121] Poulson, D. F., Sakaguchi, B. 1961. Nature of the "sex ratio" agent in *Drosophila*. *Science* 133: 1489—90
- [122] Rempel, J. G. 1940. Intersexuality in Chironomidae induced by nematode parasitism. *J. Exp. Zool.* 84: 261—89
- [123] Ronquillo, M. C., Horsfall, W. R. 1969. Genesis of the reproductive system of mosquitoes. I. Female of *Aedes stimulans* (Walker). *J. Morphol.* 129: 249—80
- [124] Rostand, J. 1924. Sur l'intersexualité chez les phasmides. *C. R. Soc. Biol.* 91: 448—49
- [125] Rothenbuhler, W. C. 1958. Genetics and breeding of the honey bee. *Ann. Rev. Entomol.* 3: 161—80
- [126] Rothschild, G. H. L. 1964a. The biology of *Conometus anceps* Germar. *Trans. Soc. Br. Entomol. Oxford* 16: 135—48
- [127] Rothschild, G. H. L. 1964b. The biology of *Pipunculus semifumosus* (Kowarz) a parasite of Delphacidae with observations of the effects of parasitism on the host. *Parasitology* 54: 763—69
- [128] Salt, G. 1927. The effects of stylopisation on aculeate Hymenoptera. *J. Exp. Zool.* 48: 223—332
- [129] Salt, G. 1931. A further study of the effects of stylopisation on wasps. *J. Exp. Zool.* 59: 133—66
- [130] Schwartz, H. 1932. Der Chromosomenzyklus von *Tetraneura ulmi* De Geer. *Z. Zellforsch.* 15: 645—86
- [131] Seiler, J. 1935. Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. III. Der Einfluss von Temperaturfaktoren auf das F₁ Resultat der *Solenobia triquetrella* Kreuzungen. *Rev. Suisse Zool.* 42: 437—45
- [132] Seiler, J. 1958. Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von *Solenobia triquetrella*; Deutung des Intersexualitäts Problems. *Arch. Entwicklungsmech. Organismen* 150: 199—372
- [133] Seiler, J. 1969. Intersexuality in *Solenobia triquetrella* F. R. and *Lymantria dispar* L. (Lepid.). Questions of determination *Monit. Zool. Ital.* NS 3: 185—212
- [134] Sellier, R. 1955. Recherches sur la morphogénèse et le polymorphisme alaire chez les Orthoptères Gryllidae. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 16: 595—739
- [135] Seugé, J. 1970. Influence des conditions d'élevage sur la détermination du sexe de *Pseudaulacaspis pentagona* (Targ.). *C. R. Acad. Sci.* 270: 1258—60
- [136] Shaumar, N. 1966. Anatomie du système nerveux et analyse des facteurs externes pouvant intervenir dans le déterminisme du sexe chez les Ichneumonidae Pimplinae. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 8: 391—493
- [137] Strelkov, A. 1964. Intersexes in Tendipedidae, arisen as a result of infection with Mermitidae. (In Russian). *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 158: 745—48
- [138] Sturtevant, A. H. 1921. Genetic studies on *Drosophila simulans*. III. Autosomal genes, general discussion. *Genetics* 6: 179—207
- [139] Sturtevant, A. H. 1945. A gene in *D. melanogaster* that transforms females into males. *Genetics* 30: 297—99
- [140] Toumanoff, K. 1928. Le gynandromorphisme chez *Dixippus (Carausius) morosus* Br. et Redt. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 62: 388—413
- [141] Toumanoff, K. 1929. Notes sur le gynandromorphisme chez *Carausius (Dixippus) morosus* Br. et Redt. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 53: 528—44
- [142] Traut, W., Mosbacher, G. C. 1968. Geschlechtsschromatin bei Lepidopteren. *Chromosoma* 25: 343—56
- [143] Wheeler, W. M. 1893. A contribution to insect embryology. *J. Morphol.* 8: 1—160

- [144] Wheeler, W. M. 1910. The effects of parasitic and other kinds of castration in insects. *J. Exp. Zool.* 8: 377—438
- [145] White, M. J. D. 1954. *Animal cytology and evolution*, 2nd ed. Cambridge Univ. Press
- [146] White, M. J. D. 1968. A gynandromorphic grasshopper produced by double fertilization. *Aust. J. Zool.* 16: 101—9
- [147] Wilbert, H. 1953. Normales und experimentell beeinflusstes Auftreten von Männchen und Gynandromorphen der Stabheuschrecke. *Zool. Jahrb. Zool. Physiol.* 64: 470—95
- [148] Wilkes, A. 1959. Effects of high temperature during postembryonic development on the sex ratio of an arrhenotokous insect *Dahlbominus fuliginosus* (Nees). *Can. J. Genet. Cytol.* 1: 102—9
- [149] Wilkes, A. 1964. Inherited male producing factor in an insect that produces its males from unfertilized eggs. *Science* 144: 305—7
- [150] Wilson, F. 1962. Sex determination and gynandromorph production in aberrant and normal strains of *Ooencyrtus submetallicus*. *Aust. J. Zool.* 10: 349—59
- [151] Wilson, F., Woolecock, L. T. 1960a. Environmental determination of sex in a parthenogenetic parasite. *Nature (London)* 186: 99—100
- [152] Wilson, F., Woolecock, L. T. 1960b. Temperature determination of sex in a parthenogenetic parasite, *Ooencyrtus submetallicus* (Howard). *Aust. J. Zool.* 8: 153—69
- [153] Wülker, W. 1961. Untersuchungen über die Intersexualität der Chironomiden nach Parametris-Infektion. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 25: 127—81
- [154] Wylie, H. G. 1965. Some factors that reduce the reproductive rate of *Nasonia vitripennis* (Walk.) at high adult populations densities. *Can. Entomol.* 97: 970—77
- [155] Zimmering, S., Sandler, L., Nicoletti, B. 1970. Mechanisms of meiotic drive. *Ann. Rev. Genet.* 4: 409—36