

• 研究报告 •

# 中国瓢虫体型的地理分异及其与环境因子的关系

毕孟杰<sup>1\*</sup> 沈梦伟<sup>2\*</sup> 周可新<sup>3</sup> 毛岭峰<sup>4</sup> 陈圣宾<sup>3\*\*</sup> 彭培好<sup>2\*\*</sup>

1 (成都理工大学地球科学学院, 成都 610059)

2 (成都理工大学旅游与城乡规划学院, 成都 610059)

3 (环境保护部南京环境科学研究所, 南京 210042)

4 (Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada T6G 2H1)

**摘要:** 生物体的外在形态(个体大小及异速生长)不仅是分类学的重要依据,也是影响生物与环境相互作用的重要功能性状。昆虫体型的地理分异及其机制是昆虫生物地理学的重要基础。本文基于中国省级行政区的瓢虫体型、分布和环境因子数据,运用相关和回归分析,探索了中国瓢虫体型(体长、体宽与长宽比)的纬度地带性及其与环境因子的关系。为了确定营养级对瓢虫体型特征的影响,我们对全部瓢虫、植食性瓢虫和捕食性瓢虫分别进行分析。研究结果表明:(1)瓢虫的体型大小具有显著的纬度地带性,即纬度越高,瓢虫的体长或体宽越大,符合贝格曼法则。与温度相关的环境因子是导致瓢虫体型大小地理分异的主要环境因素,因为瓢虫以成虫越冬,体型越大则能量储存越多,冬眠期间的耐饥力越强;(2)由于食性和食物空间分布的差异,在各个纬度上,植食性瓢虫体型总是大于捕食性瓢虫;捕食性瓢虫的长宽比与纬度呈显著正相关,即纬度越高,瓢虫体型越狭长;而植食性瓢虫的长宽比与纬度没有显著的相关性;捕食性瓢虫的长宽比与年降水量呈显著负相关,因为年降水量降低导致植被的斑块化增加,引起捕食对象分布更为分散,从而要求瓢虫具有更强的飞行能力,即更大的长宽比。综上所述,在省级尺度上,温度和降水分别主要影响瓢虫的大小和长宽比,其效应随营养级(食性)的变化而变化。

**关键词:** 瓢虫, 体型, 环境因子, 体长, 体宽, 长宽比

## Geographical variance of ladybird morphology and environmental correlates in China

Mengjie Bi<sup>1\*</sup>, Mengwei Shen<sup>2\*</sup>, Kexin Zhou<sup>3</sup>, Lingfeng Mao<sup>4</sup>, Shengbin Chen<sup>3\*\*</sup>, Peihao Peng<sup>2\*\*</sup>

1 College of Earth Sciences, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059

2 College of Tourism and Urban-Rural Planning, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059

3 Nanjing Institute of Environment Sciences, Ministry of Environmental Protection, Nanjing 210042

4 Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada T6G 2H1

**Abstract:** The extent shape of organisms (body size and the allometry of specific parts) is not only the base for taxonomy, but also the key functional traits for understanding the interaction between organisms and environmental conditions. The geographical variance of body size, allometry, and the underlying mechanisms are fundamental for insect biogeography, but have not been fully documented. In this paper, we compiled data on body size (body length and body width), aspect ratio (body length/body width), and distribution of ladybirds in 28 provinces in China. Meanwhile, we obtained environmental variables representing temperature and precipitation from freely available data. To explore the spatial variance and environmental correlates of body size and aspect ratio in different species groups with various trophic positions, correlation and regression analyses were performed separately on herbivorous and predaceous ladybirds. Our results show that there is evident latitudinal gradient for body size of ladybirds, i.e., body length or width increases with increasing latitude. This is consistent with Bergmann's rule. Temperature-related variables are the main drivers of geographic variance of body size, because ladybirds usually overwinter as adults, and those with larger

收稿日期: 2015-08-04; 接受日期: 2015-09-15

基金项目: 国家科技支撑计划(2012BAC01B08)和国家环境保护公益性行业科研专项(201409055)

\*共同第一作者 Equally contributed to this paper

\*\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: chainpin@126.com, peihaop@163.com

body size have more fat and therefore are more resistant to starvation in winter. Herbivorous ladybirds are always larger than predaceous ladybirds in terms of body length and width along the latitudinal gradients. This is due to discrepancies in food and nitrogen concentrations, with predaceous ladybirds having higher nitrogen concentrations than herbivorous ladybirds. Aspect ratio increases significantly with latitude for predaceous ladybirds, but not for herbivorous ladybirds. This may be explained by the high spatial dispersion of prey for predaceous ladybirds, which are further influenced by their own host plants. The most important environmental variables controlling geographic variance in aspect ratio of predaceous ladybirds are precipitation-related, but not temperature-related variables. This is because decreasing precipitation will lead to increasing patchiness of vegetation and subsequently prey for predaceous ladybirds. Increasing aspect ratio and accordingly flying ability is an adaptive response under these conditions. We concluded that, at the provincial scale in China, temperature-related and precipitation-related variables are the main determinant factors for body size and aspect ratio of herbivorous and predaceous ladybirds, respectively; and their magnitude of effects on body shape depends on the trophic positions.

**Key words:** ladybirds, body size, environmental factor, body length, body width, aspect ratio

生物体的外在形态不仅是分类学的重要依据,也是影响生物与环境相互作用的重要功能性状(Chown & Gaston, 2010)。形态功能性状不仅包括体重、体长、体积等表示个体大小的指标,也包括生物体各个组织或器官之间的异速生长关系(Barbault, 1988; Azevedo *et al.*, 1998)。深入理解种内或种间形态功能性状在地理尺度上的分异特征及其与生物和非生物因子的关系,是理解物种地理分布和预测气候变化对生物多样性影响的重要基础(Chown & Gaston, 2010; Gardner *et al.*, 2011; Comont *et al.*, 2012; 匡先矩等, 2015)。

体型大小是生物体最重要的特征之一,几乎影响生物体的各个方面,如繁殖力、代谢速率、巢穴大小和地理分布范围等(Peters, 1983; Blanckenhorn & Demont, 2004; Brown *et al.*, 2004; Chown & Gaston, 2010)。目前最为广泛接受的关于动物个体大小的空间格局的理论是贝格曼法则(Bergmann's rule),它认为动物的体型常随纬度(或海拔)升高而变大(Bergmann, 1847; Shelomi, 2012; 匡先矩等, 2015)。但是这一法则最初是针对鸟类和哺乳类等温血动物提出的,并未对冷血动物体型大小随纬度的变化趋势作出预测(Blackburn *et al.*, 1999)。对哺乳动物而言,其机理解释是个体越大则表面积与体积的比例越小,有助于在寒冷气候下保持体温而得以存活。已有研究表明,有些昆虫类群个体大小随纬度升高而增加,符合贝格曼法则;但同时也有很多相反的案例,符合反贝格曼法则(Park, 1949; Blanckenhorn & Demont, 2004; Shelomi, 2012)。反贝格曼

法则认为随着纬度的升高,生长季缩短,动物的发育时间相应减少,因而生物体型有变短变小的趋势(Park, 1949; Masakis, 1967; Nylin & Svård, 1991; Mousseau, 1997)。贝格曼法则的主要解释机理集中在温度,特别是冬季低温对生物体形态的影响;对昆虫而言,高纬度地区动物个体增大主要是受低温的制约;而反贝格曼法则主要从生长季长短的角度解释,认为个体变小是一种适应性变化;对昆虫而言,一般个体较大、发育时间较长的物种,更符合反贝格曼法则,而个体较小、发育时间较短的物种,更符合贝格曼法则(Blanckenhorn & Demont, 2004)。也就是说,世代时间与生长季的相对长短可能共同决定了其体型大小随纬度的变化是符合贝格曼法则还是反贝格曼法则。

生物体的形状,或各器官的相对生长关系也与随纬度或海拔变化的气候因子具有一定的关系。如艾伦法则(Allen's rule)认为,在恒温动物中,同种的个体或近缘的异种之间,生活在寒冷地区的,其耳、吻、首、肢、翼和尾等突出的部分具有缩短的适应性倾向(Allen, 1877)。对于可飞行的昆虫而言,与飞行能力(如持续时间、飞行速度和能量效率)相关的功能性状可能也存在一定的地理分异,但却很少受到关注(Vandewoestijne & Van Dyck, 2011)。昆虫一般体型较小,无法产生足够的代谢热量调节体温,因此翅膀振动频率随外界温度线性增加(Blanckenhorn & Demont, 2004)。由于升力与翅膀振动频率的平方呈线性正相关,温度降低,则升力随之降低(Azevedo *et al.*, 1998)。昆虫的飞行也受自身

体型特征,如体重、翅膀面积、翅膀载荷(体重与翅膀面积的比例)和展弦比(翅膀长度与宽度的比例)的影响(Hoffmann & Shirriffs, 2002)。因此,昆虫可能需要通过提高展弦比和降低翅膀载荷弥补低温下翅膀振动频率降低对飞行的不利影响(Azevedo *et al.*, 1998; Blanckenhorn & Demont, 2004; Vandevoestijne & Van Dyck, 2011)。

瓢虫是隶属于鞘翅目瓢虫科昆虫的通称,多数为瓢形,虫体周缘近于卵圆形,鞘翅肩角部分呈半球形拱起。但在瓢虫科内体型还有各种变异,主要有3个类型:瓢型、突肩型、长足型。瓢虫的大小有明显的差异,在小艳瓢虫亚科和小毛瓢虫亚科中,大部分种类体长为1.5–4.0 mm,但也有体长为0.8–1.5 mm的微小种类;在瓢虫亚科和食植瓢虫亚科中,有体长超过10 mm的大型种,其中突肩瓢虫族中的个别种类体长甚至可达17 mm (庞虹等, 2004)。

我们采用体长和体宽作为个体大小的度量(Rogers *et al.*, 1976; Gruner, 2003),以长宽比代表展弦比,基于中国瓢虫体型和省级行政区分布数据,探讨瓢虫种间平均体型特征的地理分异特征及其与环境因子的关系。根据前文综述,我们提出以下假设:(1)瓢虫个体大小随纬度增加,符合伯格曼法则,且主要影响因素为温度;(2)瓢虫展弦比会随纬度增加而增加以弥补低温下翅膀振动频率的下降;(3)植食性和捕食性瓢虫体型特征与纬度及环境因子的关系可能有所不同。

## 1 材料与方法

### 1.1 瓢虫体型数据

瓢虫地理分布以及体长和体宽数据主要来自《中国瓢虫物种多样性及其利用》(庞虹等, 2004)和《中国瓢虫原色图鉴》(任顺祥等, 2009),以其他区域性瓢虫区系和分类学文献为补充。由于直辖市和特别行政区面积较小,我们将其合并到临近的省份,即北京和天津合并到河北省,上海合并到浙江省,重庆合并到四川省,香港和澳门合并到广东省。本文的基本分析单元为合并后的28个省份。

利用3个指标度量瓢虫体型特征:体长( $L$ , mm)、体宽( $W$ , mm)和长宽比( $L/W$ )。我们根据各省瓢虫分布和形态数据计算上述3个指标的几何平均值,以降低极值的影响(Quinn & Keough, 2002)。体长和体宽不仅是个体大小的度量(Rogers *et al.*,

1976; Gruner, 2003),同时也在很大程度上分别决定了翅膀的长度和宽度,因此可将长宽比视为展弦比的粗略度量。

为了对比不同食性瓢虫亚科体型的地理格局及其与环境因素相关性的差异,我们还分别计算了各省植食性瓢虫和捕食性瓢虫的上述3个指标。其中植食性瓢虫仅包括了植食性瓢虫亚科,而捕食性瓢虫包括了小艳瓢虫亚科、小毛瓢虫亚科、刻眼瓢虫亚科、隐胫瓢虫亚科、盔唇瓢虫亚科、显盾瓢虫亚科、红瓢虫亚科和四节瓢虫亚科(庞虹, 2001)。瓢虫亚科的食菌瓢虫族以真菌为食,但种类较少,未进行单独研究。全部瓢虫不仅包括上述的植食性和捕食性瓢虫的不同亚科,还包括瓢虫亚科。

### 1.2 环境因子数据

为了探究各省瓢虫体型特征的地理分异与环境因子的关系,本文选择了6个环境因子,分别为年均温(mean annual temperature, TEM)、最冷月均温(mean temperature of the coldest month, TEMmin)、年降雨量(annual precipitation, PRE)、湿润指数(moisture index, MI; 即AET/PET, 其中AET和PET分别为实际蒸散量和潜在蒸散量)、年温度变化范围(annual temperature range, TEMvar; 即最热月和最冷月均温的差值)和年降水量变化范围(annual precipitation range, PREvar, 即降水量最多和最少月的差值)。其中TEM和TEMmin代表温度,PRE和MI代表水分,TEMvar和PREvar分别代表温度与降水的季节性。由于初步分析显示瓢虫个体的平均大小未如反伯格曼法则预测的那样随纬度升高而下降,所以我们没有考虑与生长季长度相关的因子。另外,由于各省面积(AREA)差异较大,因此将面积也纳入到统计分析中,以消除其可能的影响。

温度和降水等气候因子来自New等(1999),AET和PET来自Ahn和Tateishi (1994)。数据提取是利用ArcGIS 9.3将中国矢量地图切割成3,844个0.5°的像元,提取每个像元中心点经纬度以及每个中心点的环境数据。各省内各像元环境因子的均值代表其平均环境条件(Qian, 2013)。

### 1.3 统计分析

采用Spearman相关性系数检验自变量之间的相关性,采用基于普通最小二乘法(ordinary least squares, OLS)的一元线性回归模型检验各环境因子对瓢虫体型指标的解释能力。

环境因子之间若具有强烈的共线性(附录1),可能导致回归模型的过度拟合(Dormann *et al.*, 2013)。因此,基于各个环境因子对瓢虫体型指标的解释能力(附录2),我们去除了Spearman相关系数大于0.75的1对环境因子中生态意义较弱(即解释力较低)的1个(Zhang *et al.*, 2012; Dormann *et al.*, 2013)。根据这一标准,对于体长和体宽,全部瓢虫选择的因子是TEM和MI,植食性瓢虫选择的是MI、TEMvar和PREvar,捕食性瓢虫选择的是TEMmin和MI;对于长宽比,所有类群选择的均为PRE。

然后,我们根据Akaike信息量准则(Akaike Information Criterion, AIC),为各个瓢虫体型指标筛选出最优模型(AIC值最小)及其所包含的自变量(Quinn & Keough, 2002)。AIC指数在模型的精确性和复杂性之间作出权衡,可以通过其值大小从一系列备选模型中筛选出最优模型(Quinn & Keough, 2002)。除上述环境因子本身外,我们在模型筛选过程中还考虑了二次方、交互作用和面积因子(AREA)。由于面积与一些因子具有显著的相关性,可能影响体型与环境因子关系的分析,为了去除其影响,我们将AREA作为所有模型筛选的必选自变量。由于地理分布数据本身的空间自相关可能会增加统计过程中犯I型错误的可能性(Diniz-Filho *et al.*, 2003),我们采用Dutilleul (1993)提出的方法,重新估计自由度和显著性。本文的主要统计分析在Spatial Analysis in Macroecology (SAM, Rangel *et al.*, 2010)中完成。

## 2 结果

### 2.1 各省瓢虫多样性分布

不同省份瓢虫属和种的丰富度差异较大。基于我们所采用的数据,无论全部瓢虫,还是植食性瓢虫和捕食性瓢虫,属和种丰富度最低的省份均为青海和宁夏,而最高的则是台湾和云南。全部瓢虫属和种丰富度的各省平均值分别为35.0属和100.8种,捕食性瓢虫种类远多于植食性瓢虫,各省平均值分别为13.1属和45.9种以及3.7属和13.7种(附录3)。

### 2.2 瓢虫体型的空间格局

在28个省份中,全部瓢虫平均体长为 $4.76 \pm 0.52$  mm,小于植食性瓢虫( $7.2 \pm 0.70$  mm),略大于捕食性瓢虫( $4.48 \pm 0.56$  mm)。平均体宽也呈现类似的格局,即植食性瓢虫体宽最大( $5.62 \pm 0.55$  mm),

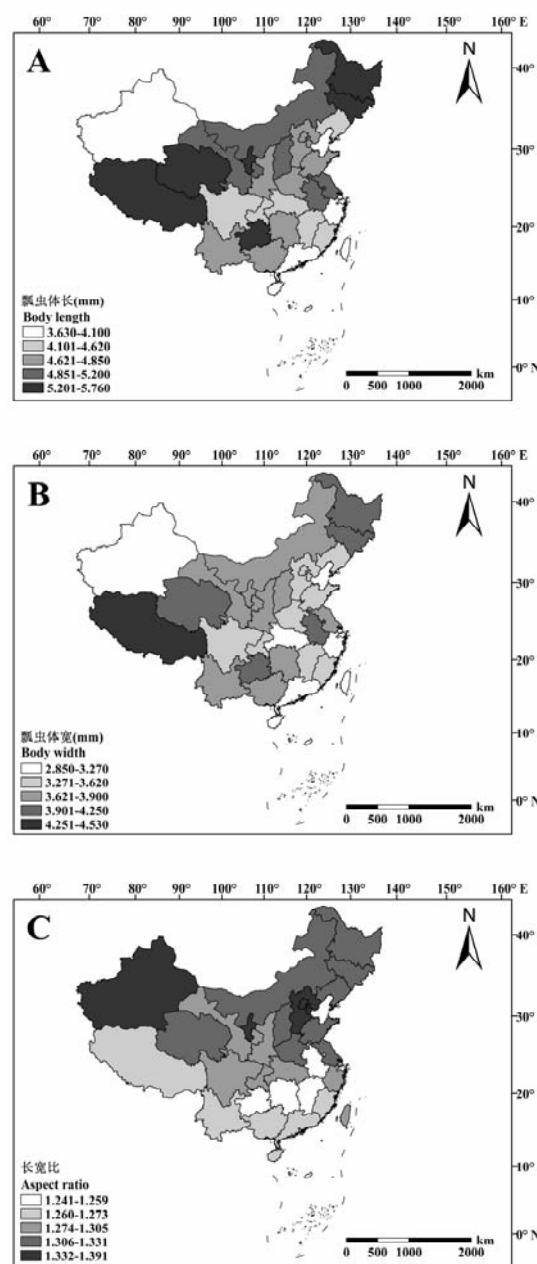


图1 中国全部瓢虫体长(A)、体宽(B)和长宽比(C)的省级分布格局

Fig. 1 Spatial patterns of body length (A), body width (B) and aspect ratio (C) of all ladybirds at the provincial level

而全部瓢虫( $3.66 \pm 0.41$  mm)与捕食性瓢虫( $3.45 \pm 0.41$  mm)间没有明显差异。各类瓢虫长宽比没有显著差异(全部瓢虫 $1.30 \pm 0.04$  mm; 植食性瓢虫 $1.28 \pm 0.06$  mm; 捕食性瓢虫 $1.30 \pm 0.04$  mm)。

对全部瓢虫而言,北方省份瓢虫体长和长宽比均较大,而南方省份一般较小,但体宽没有明显的空间特征(图1),即体长和长宽比与纬度呈显著正相

关, 而体宽与纬度的相关性不显著(图2A, B, C)。植食性和捕食性瓢虫的体长与体宽均与纬度呈显著正相关(图2D, E), 而长宽比与纬度的关系明显具有

类群依赖性: 即植食性瓢虫长宽比与纬度没有显著关系, 而捕食性瓢虫长宽比与纬度呈显著正相关(图2F)。

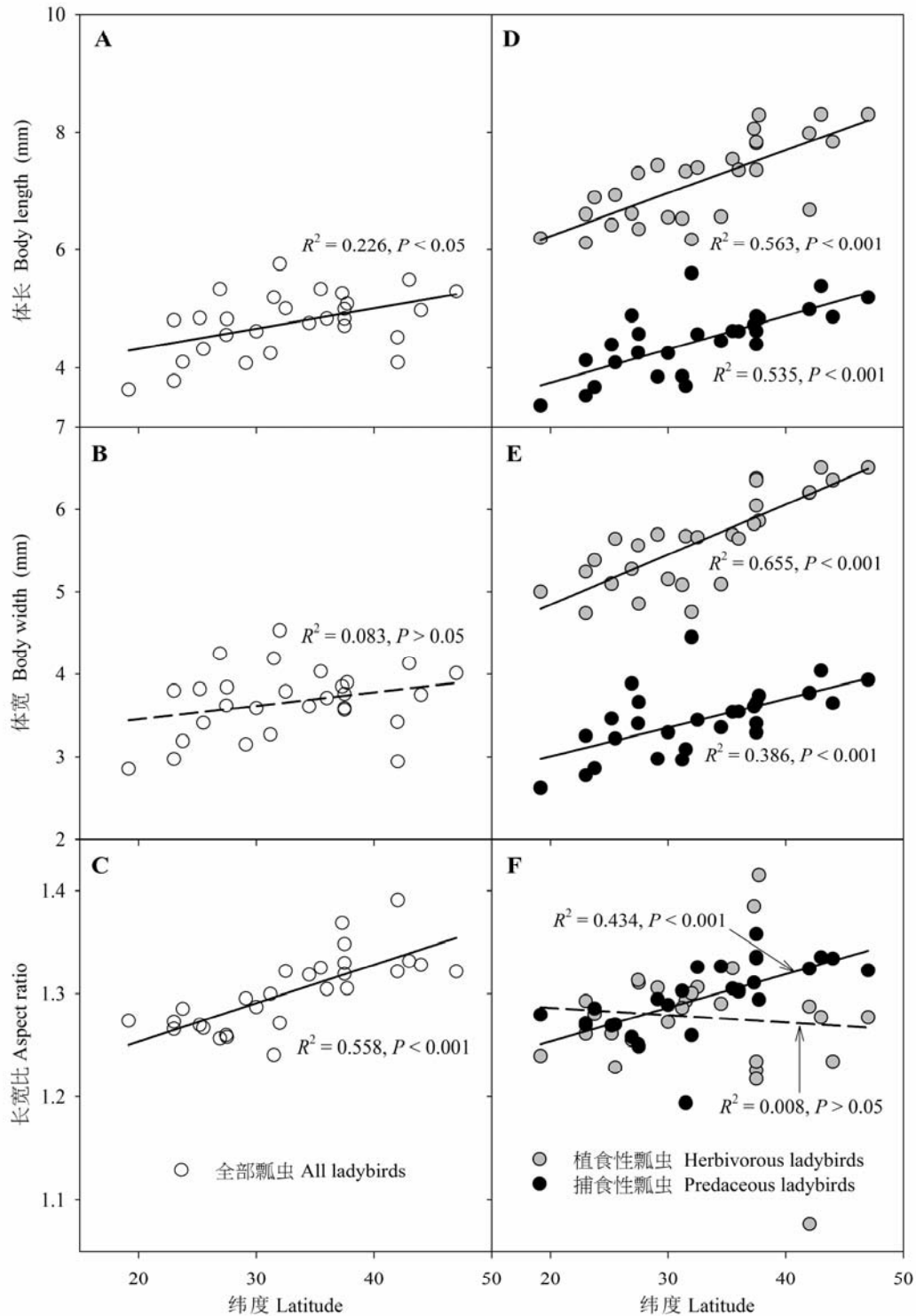


图2 不同类群瓢虫体长(A, D)、体宽(B, E)和长宽比(C, F)随纬度的变化趋势  
Fig. 2 Latitudinal trends of body length (A, D), body width (B, E) and aspect ratio (C, F) of ladybirds

表1 基于Akaike信息量准则(AIC)筛选出的瓢虫体型最优模型  
Table 1 The best models selected for ladybird shape based on Akaike Information Criterion (AIC)

因变量 Response variables	预测因子 Predictors	校正 $R^2$ Adjusted $R^2$	$P$
全部瓢虫 All ladybirds			
体长 Body length	TEM ( <b>-0.923</b> ), MI (+0.346), AREA (-0.049)	0.462	0.011
体宽 Body width	TEM ( <b>-0.795</b> ), MI ( <b>+0.488</b> ), AREA (+0.069)	0.341	0.009
长宽比 Aspect ratio	PRE ( <b>-0.972</b> ), AREA ( <b>-0.382</b> )	0.609	0.011
植食性瓢虫 Herbivorous ladybirds			
体长 Body length	TEMvar ( <b>+0.874</b> ), AREA ( <b>-0.324</b> )	0.645	0.005
体宽 Body width	TEMvar ( <b>+0.847</b> ), MI (-0.237), AREA ( <b>-0.310</b> )	0.711	0.003
长宽比 Aspect ratio	PRE (-0.192), AREA (+0.364)	0.046	0.173
捕食性瓢虫 Predaceous ladybirds			
体长 Body length	TEMmin ( <b>-0.756</b> ), AREA (+0.119)	0.682	0.005
体宽 Body width	TEMmin ( <b>-0.623</b> ), AREA (+0.216)	0.582	0.006
长宽比 Aspect ratio	PRE ( <b>-0.818</b> ), AREA (+0.401)	0.395	0.058

括号内为标准回归系数，其中统计上显著的以粗体表示。  
Standardized regression coefficients were placed in the brackets, and the statistically significant ones are written in bold.

2.3 体型指标与环境因子的关系

对全部瓢虫而言，由TEM、MI和AREA组成的模型能够分别解释其体长和体宽空间分异的46.2%和34.1%。植食性瓢虫体长和体宽的最优模型分别包括TEMvar和AREA以及TEMvar、MI和AREA，分别能够解释其空间分异的64.5%和71.1%。捕食性瓢虫体长和体宽的最优模型均由TEMmin和AREA组成，分别解释其空间分异的68.2%和58.2%。各类瓢虫长宽比的最优模型只包括PRE和AREA，对全部瓢虫长宽比的解释力最强(60.9%)，其次是捕食性瓢虫(39.5%)，而对植食性瓢虫长宽比的解释力极低(4.6%) (表1)。

3 讨论

迄今为止，脊椎动物体型大小的地理分异及其机制研究较为充分(Chown & Gaston, 2010)。虽然昆虫的多样性远高于脊椎动物，但很多类群体型特征随纬度的变化符合贝格曼法则还是反贝格曼法则仍然不明确，更遑论其可能的生理、进化和环境制约机制(Mousseau, 1997; Blanckenhorn & Demont, 2004; Chown & Gaston, 2010)。因此，整合多源数据，对不同的昆虫类群在各个尺度上检验其体型分异格局及其与环境因子的关系，是非常必要的(匡先矩等, 2015)。

Shelomi (2012)总结了66例利用昆虫种间形态

数据检验贝格曼法则的结果，发现18例支持贝格曼法则，12例支持反贝格曼法则，多半(36例)缺乏体型大小的纬度地带性，且鞘翅目昆虫出现反贝格曼法则的可能性更高。本文分析结果显示，虽然瓢虫科从属于鞘翅目，但除全部瓢虫的体宽外，植食性和捕食性瓢虫的体长和体宽均存在显著的纬度地带性，即从低纬度到高纬度瓢虫的体长和体宽随之增大，这一结果符合贝格曼法则。我们推测是因为我国南方(低纬度)地区温度较高，瓢虫的新陈代谢速度较快，生殖器官发育快，成熟早，生命周期短，因而体型偏小。而北方(高纬度)地区气候寒冷，影响了体内酶的活性，新陈代谢慢，生命周期长，体内营养物质积累多，因而体型偏大。

对各个类群而言，影响其体长和体宽的最重要环境因子均与温度相关，支持基于温度的机理解释，即高纬度地区瓢虫个体增大是低温制约的结果。首先，年均温和最冷月均温都随着纬度的升高而降低，且均与温度季节性呈负相关，更大的个体对于寒冷地区的动物保持体温更有利。随着动物体型的增大，相对体表面积变小，散失的热量变少，有利于瓢虫保持体温从而安全越冬。其次，随着纬度的增加，瓢虫要获得同样的食物，需要付出更多的能量，如增加取食距离、延长取食时间，其营养生长的时间相应延长，导致个体较大(Yom-Tov & Geffen, 2006)。更重要的是，昆虫的脂肪含量与个体

大小显著正相关,更多的脂肪积累有利于昆虫越冬。昆虫在低温暴露期间,基本依靠脂肪产生维持新陈代谢的能量(Renault *et al.*, 2003)。耐饥力假说认为,体型越大,则能量储存越多,耐饥力随之增强(Arnett & Gotelli, 2003)。而瓢虫以成虫越冬,增加能量储存以提高耐饥力这一机制尤为重要(赵静等, 2010)。

在各个纬度上,植食性瓢虫均比捕食性瓢虫更大,表现在体长和体宽均大;虽然在各个纬度上长宽比没有显著差异,但捕食性瓢虫的长宽比随纬度升高显著增大,而植食性瓢虫不然。我们推测其原因可能在于其营养级、取食方式和环境因子的制约。由于食性不同,捕食性昆虫体内的氮含量高于植食性昆虫(Fagan *et al.*, 2002; Martinson *et al.*, 2008),植食性昆虫需要通过增加取食或减缓生长发育以获取足够的营养元素,从而导致体型增大。

捕食性瓢虫的长宽比具有显著的空间分异,即随纬度升高而增加,但植食性瓢虫则不然。这表明全部瓢虫长宽比的纬度地带性主要是由物种比例较高的捕食性瓢虫导致的;同时也说明,飞行能力对于捕食性瓢虫而言更是一个适应性状,因为其食物的空间分布可能更为分散。植食性瓢虫(食植瓢虫亚科)主要取食茄科、葫芦科、菊科、豆科、禾本科等广泛分布的植物(庞虹, 2001);而捕食性瓢虫的取食对象包括蚜虫、介壳虫、粉虱和叶螨等,且不同亚科瓢虫具有一定的专食对象(王兴民等, 2014)。捕食对象,如蚜虫类也有很高的寄主植物特异性,很多种类只寄生在一种或几种寄主植物上(黄晓磊和乔格侠, 2006)。捕食性瓢虫食物的分布不仅受制于捕食对象本身的分布,而且还受捕食对象寄主植物分布的影响,因此其食物的分布更为分散。

以往研究认为,展弦比随纬度增加主要是弥补低温对昆虫翅膀振动频率降低的影响(Azevedo *et al.*, 1998; Blanckenhorn & Demont, 2004; Vandevoestijne & Van Dyck, 2011)。但我们的研究表明,作为展弦比的粗略度量,长宽比主要受年降水量的影响。年降水量降低导致植被斑块化程度增加,使得捕食性瓢虫的食物分布更为分散。因此长宽比随年降水量降低而增加是一种适应性变化,可以提高其飞行能力和捕食能力。捕食性瓢虫的活动和取食行为与植食性瓢虫差异较大,可能需要更强的飞行能力,因此,捕食性瓢虫的长宽比具有纬度地带

性,且与年降水量显著相关。另外,我们的结果表明,气候变化(特别是温度升高)不仅对动物体型大小有影响(Sheridan & Bickford, 2011),还可能影响其形状,而且这些影响具有一定的类群依赖性。

由于数据的缺乏,我们只能依靠有限的体型和分布数据,在较粗的空间尺度上(省级行政区)分析瓢虫体型的地理分异及其与环境因子的关系。因此,本文结果的可靠性仍然需要在不同尺度(如群落)、生境以及种内进行检验。近年发展迅速的公众科学项目有可能为瓢虫及其他昆虫类群的生物地理学研究提供诸如数据收集与分析方面的支持(张健等, 2013)。

## 参考文献

- Ahn CH, Tateishi R (1994) Development of a global 30-minute grid potential evapotranspiration data set. *Photogrammetry and Remote Sensing*, **33**, 12–21.
- Allen JA (1877) The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*, **1**, 108–140.
- Arnett AE, Gotelli NJ (2003) Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. *Ecological Entomology*, **28**, 645–650.
- Azevedo RBR, James AC, McCabe J, Partridge L (1998) Latitudinal variation of wing: thorax size ratio and wing-aspect ratio in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **52**, 1353–1362.
- Barbault R (1988) Body size, ecological constraints, and the evolution of life-history strategies. *Evolutionary Biology*, **22**, 261–286.
- Bergmann C (1847) Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, **3**, 595–708.
- Blackburn TM, Gaston KJ, Loder N (1999) Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, **5**, 165–174.
- Blanckenhorn WU, Demont M (2004) Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 413–424.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Chown SL, Gaston KJ (2010) Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, **85**, 139–169.
- Comont RF, Roy HE, Lewis OT, Harrington R, Shortall CR, Purse BV (2012) Using biological traits to explain ladybird distribution patterns. *Journal of Biogeography*, **39**, 1772–1781.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Hawkins BA (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global*

- Ecology and Biogeography*, **12**, 53–64.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münke-müller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, **36**, 27–46.
- Dutilleul P (1993) Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics*, **49**, 305–314.
- Fagan WF, Siemann E, Mitter C, Denno RF, Huberty AF, Woods HA, Elser JJ (2002) Nitrogen in insects: implications for trophic complexity and species diversification. *The American Naturalist*, **160**, 784–802.
- Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R (2011) Declining body size: a third universal response to warming. *Trends in Ecology and Evolution*, **52**, 285–291.
- Gruner DS (2003) Regressions of length and width to predict arthropod biomass in the Hawaiian Islands. *Pacific Science*, **57**, 325–336.
- Hoffmann AA, Shirriffs J (2002) Geographic variation for wing shape in *Drosophila serrata*. *Evolution*, **56**, 1068–1073.
- Huang XL (黄晓磊), Qiao GX (乔格侠) (2006) Research status and trends in aphidology. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), **49**, 1017–1026. (in Chinese with English abstract)
- Kuang XJ (匡先矩), Ge F (戈峰), Xue FS (薛芳森) (2015) Geographic variation in body size and sexual dimorphism in insects. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), **58**, 351–360. (in Chinese with English abstract)
- Martinson HM, Schneider K, Gilbert J, Hines JE, Hambäck PA, Fagan WF (2008) Detritivory: stoichiometry of a neglected trophic level. *Ecological Research*, **23**, 487–491.
- Masakis S (1967) Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution*, **21**, 725–741.
- Mousseau TA (1997) Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, **51**, 630–632.
- New M, Hulme M, Jones P (1999) Representing twentieth-century space-time climate variability. Part I. Development of a 1961–90 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate*, **12**, 829–856.
- Nylin S, Svård L (1991) Latitudinal patterns in the size of European butterflies. *Ecography*, **14**, 192–202.
- Pang H (庞虹) (2001) Current situation of the systematics of Coccinellidae. *Entomological Knowledge* (昆虫知识), **39**, 17–22. (in Chinese with English abstract)
- Pang H (庞虹), Ren SX (任顺祥), Zeng T (曾涛), Pang XF (庞雄飞) (2004) *Biodiversity and Their Utilization of Coccinellidae in China* (中国瓢虫物种多样性及其利用). Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese)
- Park O (1949) Application of the converse Bergmann principle to the carabid beetle, *Dicaelus purpuratus*. *Physiological Zoology*, **22**, 359–372.
- Peters R (1983) Nuclear envelope permeability measured by fluorescence microphotolysis of single liver cell nuclei. *Journal of Biological Chemistry*, **258**, 11427–11429.
- Qian H (2013) Environmental determinants of woody plant diversity at a regional scale in China. *PLoS ONE*, **8**, e75832.
- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2010) SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*, **33**, 46–50.
- Ren SX (任顺祥), Wang XM (王兴民), Pang H (庞虹), Peng ZQ (彭正强), Zeng T (曾涛) (2009) *Colored Pictorial Handbook of Ladybird Beetles* (中国瓢虫原色图鉴). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Renault D, Hance T, Vannier G, Vernon P (2003) Is body size an influential parameter in determining the duration of survival at low temperatures in *Alphitobius diaperinus* Panzer (Coleoptera: Tenebrionidae)? *Journal of Zoology*, **259**, 381–388.
- Rogers LE, Hinds WT, Buschbom RL (1976) A general weight vs. length relationship for insects. *Annals of the Entomological Society of America*, **69**, 387–389.
- Shelomi M (2012) Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *The American Naturalist*, **180**, 511–519.
- Sheridan JA, Bickford D (2011) Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, **1**, 401–406.
- Vandewoestijne S, Van Dyck H (2011) Flight morphology along a latitudinal gradient in a butterfly: Do geographic clines differ between agricultural and woodland landscapes? *Ecography*, **34**, 876–886.
- Wang XM (王兴民), Chen XS (陈晓胜), Qiu BL (邱宝利), Ren SX (任顺祥) (2014) Methods and technologies for collecting, surveying and sampling predatory ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chinese Journal of Applied Entomology* (应用昆虫学报), **51**, 1362–1366. (in Chinese with English abstract)
- Yom-Tov Y, Geffen E (2006) Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, **148**, 213–218.
- Zhang J (张健), Chen SB (陈圣宾), Chen B (陈彬), Du YJ (杜彦君), Huang XL (黄晓磊), Pan XB (潘旭斌), Zhang Q (张强) (2013) Citizen science: integrating scientific research, ecological conservation and public participation. *Biodiversity Science* (生物多样性), **21**, 738–749. (in Chinese with English abstract)
- Zhang MG, Zhou ZK, Chen WY, Slik JWF, Cannon CH, Raes N (2012) Using species distribution modeling to improve conservation and land use planning of Yunnan, China. *Biological Conservation*, **153**, 257–264.
- Zhao J (赵静), Cui NN (崔宁宁), Zhang F (张帆), Yin XC (印



象初), Xu YY (许永玉) (2010) Effects of body size and fat content on cold tolerance in adults of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Acta Entomologica*

*Sinica* (昆虫学报), **52**, 1213–1219. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 黄晓磊 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 环境因子之间的Spearman相关系数

Appendix 1 Spearman correlation coefficients between environmental variables

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2015-076-1.pdf>

### 附录2 各个环境因子对瓢虫体长、体宽和长宽比的解释力

Appendix 2 The explanatory power of each environmental variable for body length, body width and aspect ratio

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2015-076-2.pdf>

### 附录3 具有体型数据的瓢虫属、种丰富度在各省的分布概况

Appendix 3 The numbers of ladybird genera and species in each China's province

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2015-076-3.pdf>

附录1 7个环境因子之间的Spearman相关系数  
Appendix 1 Spearman correlation coefficients between environmental variables

变量 Variables	面积 AREA	年均温 TEM	最冷月均温 TEMmin	年降雨量 PRE	湿润指数 MI	年温度变化范围 TEMvar
年均温 TEM	-0.533**					
最冷月均温 TEMmin	-0.488*	0.977***				
年降雨量 PRE	-0.536**	0.928***	0.919***			
湿润指数 MI	-0.414*	0.706*	0.651	0.825**		
年温度变化范围 TEMvar	0.209	-0.758*	-0.857**	-0.786*	-0.475	
年降水量变化范围 PREvar	-0.532**	0.835**	0.822**	0.907***	0.667**	-0.667**

采用Dutilleul (1993)的方法去除空间自相关后检验相关性的显著性。The *P* values were calculated after accounting for spatial autocorrelation using Dutilleul's (1993) method.

\* *P* < 0.05; \*\* *P* < 0.01; \*\*\* *P* < 0.001。

年均温(mean annual temperature, TEM)、最冷月均温(mean temperature of the coldest month, TEMmin)、年降雨量(annual precipitation, PRE)、湿润指数(moisture index, MI; 即年实际蒸发量AET/年潜在蒸发量PET)、年温度变化范围(annual temperature range, TEMvar; 即最热月和最冷月均温的差值)和年降水量变化范围(annual precipitation range, PREvar, 即降水量最多和最少月的差值)。其中TEM和TEMmin代表温度, PRE和MI代表水分, TEMvar和PREvar分别代表温度与降水的季节性。

附录2 各个环境因子对瓢虫体长、体宽和长宽比的解释能力  
Appendix 2 The explanatory power of each environmental variable for body length, body width and aspect ratio

	面积 AREA	年均温 TEM	最冷月均温 TEMmin	年降雨量 PRE	湿润指数 MI	年温度变化范围 TEMvar	年降水量变化范围 PREvar
体长 Body length							
全部瓢虫 All ladybirds	0.144	0.432*	0.382*	0.354	0.062	0.198	0.251
植食性瓢虫 Herbivorous ladybird	0.000	0.300	0.462*	0.321	0.077	0.567*	0.214
捕食性瓢虫 Predaceous ladybird	0.331*	0.666***	0.685**	0.586*	0.238	0.453*	0.404*
体宽 Body width							
全部瓢虫 All ladybirds	0.112	0.263	0.204	0.172	0.007	0.079	0.118
植食性瓢虫 Herbivorous ladybird	0.018	0.277	0.486**	0.361	0.130	0.662*	0.211
捕食性瓢虫 Predaceous ladybird	0.351*	0.594**	0.568**	0.470*	0.185	0.328	0.351
长宽比 Aspect ratio							
全部瓢虫 All ladybirds	0.053	0.326	0.435*	0.535*	0.472*	0.425*	0.427*
植食性瓢虫 Herbivorous ladybird	0.059	0.005	0.000	0.019	0.001	0.008	0.002
捕食性瓢虫 Predaceous ladybird	0.013	0.190	0.298	0.320	0.154	0.352	0.139

采用Dutilleul (1993)的方法去除空间自相关后检验显著性。The *P* values were calculated after accounting for spatial autocorrelation using Dutilleul (1993)'s method. \* *P* < 0.05; \*\* *P* < 0.01。

附录3 具有体型数据的瓢虫属、种丰富度在各省的分布概况  
Appendix 3 The numbers of ladybird genera and species in each of China's province

省份 Province	植食性瓢虫 Herbivorous ladybirds					捕食性瓢虫 Predaceous ladybirds					全部瓢虫 All ladybirds				
	属数(A)	种数(B)	体长(C)	体宽(D)	长宽比(E)	属数(A)	种数(B)	体长(C)	体宽(D)	长宽比(E)	属数(A)	种数(B)	体长(C)	体宽(D)	长宽比(E)
安徽 Anhui	4	8	7.33	5.67	1.29	7	12	3.69	3.09	1.19	21	32	5.20	4.19	1.24
福建 Fujian	4	13	6.93	5.64	1.23	22	116	4.09	3.22	1.27	49	184	4.32	3.41	1.27
甘肃 Gansu	3	8	8.29	5.86	1.41	12	32	4.84	3.74	1.29	36	88	5.09	3.90	1.31
广东 Guangdong	5	20	6.12	4.74	1.29	25	131	3.52	2.77	1.27	53	202	3.78	2.97	1.27
广西 Guangxi	6	39	6.61	5.24	1.26	18	65	4.13	3.25	1.27	45	153	4.81	3.80	1.27
贵州 Guizhou	5	28	6.62	5.27	1.26	14	49	4.89	3.88	1.26	40	126	5.34	4.25	1.26
海南 Hainan	4	14	6.20	5.00	1.24	26	102	3.35	2.62	1.28	48	154	3.63	2.85	1.27
河北 Hebei	3	6	7.81	6.37	1.23	10	32	4.62	3.41	1.36	30	79	4.84	3.59	1.35
黑龙江 Heilongjiang	2	2	8.30	6.50	1.28	7	12	5.20	3.93	1.32	25	42	5.30	4.01	1.32
河南 Henan	4	9	6.56	5.09	1.29	13	38	4.45	3.36	1.33	34	82	4.76	3.61	1.32
湖北 Hubei	4	12	6.53	5.08	1.29	15	54	3.86	2.96	1.30	35	93	4.25	3.27	1.30
湖南 Hunan	4	9	6.36	4.85	1.31	11	29	4.58	3.66	1.25	32	72	4.83	3.84	1.26
江苏 Jiangsu	3	8	7.39	5.66	1.31	7	21	4.57	3.45	1.33	24	52	5.01	3.79	1.32
江西 Jiangxi	3	6	7.30	5.56	1.31	10	24	4.26	3.40	1.25	28	57	4.56	3.62	1.26
吉林 Jilin	2	2	8.30	6.50	1.28	5	11	5.39	4.04	1.34	24	40	5.50	4.13	1.33
辽宁 Liaoning	3	3	7.98	6.20	1.29	8	15	4.99	3.77	1.32	25	38	4.52	3.42	1.32
内蒙古 Neimonggu	2	3	7.84	6.35	1.23	8	22	4.87	3.65	1.33	28	68	4.98	3.75	1.33
宁夏 Ningxia	1	1	8.06	5.82	1.39	4	7	4.73	3.61	1.31	17	28	5.27	3.85	1.37
青海 Qinghai	1	1	7.54	5.69	1.32	3	5	4.62	3.54	1.31	15	24	5.34	4.03	1.33
陕西 Shaanxi	4	9	7.36	5.64	1.30	17	45	4.62	3.55	1.30	42	118	4.84	3.71	1.30
山东 Shandong	4	6	7.36	6.04	1.22	10	25	4.40	3.29	1.34	29	61	4.71	3.57	1.32
山西 Shanxi	2	3	7.84	6.35	1.23	10	22	4.88	3.65	1.33	30	58	5.00	3.76	1.33
四川 Sichuan	7	31	6.56	5.15	1.27	20	82	4.25	3.30	1.29	55	195	4.62	3.59	1.29
台湾 Taiwan	5	50	6.89	5.38	1.28	32	125	3.67	2.86	1.29	61	246	4.10	3.19	1.29
新疆 Xinjiang	2	2	6.68	6.20	1.08	8	17	5.00	3.77	1.32	24	56	4.09	2.94	1.39
西藏 Xizang	7	25	6.18	4.75	1.30	8	15	5.61	4.45	1.26	39	103	5.76	4.53	1.27
云南 Yunnan	7	59	6.43	5.09	1.26	24	127	4.39	3.46	1.27	60	286	4.85	3.82	1.27
浙江 Zhejiang	3	6	7.43	5.69	1.31	13	50	3.85	2.97	1.29	31	85	4.08	3.15	1.30
平均值 Mean value	3.7	13.7	7.2	5.62	1.28	13.1	45.9	4.48	3.45	1.30	35.0	100.8	4.76	3.66	1.30

A: 属数; B: 种数; C: 体长; D: 体宽; E: 长宽比  
A, No. of genus; B, No. of species; C, Body length (mm); D, Body width (mm); E, Aspect ratio