

属模巨齿蛉成虫若干夜间行为研究

袁靖泽¹, 王向积², 曹成全^{3*}, 王淑颖⁴ (1. 吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南吉首 416000; 2. 山东省青岛市城阳区农业农村局, 山东青岛 266109; 3. 乐山师范学院生命科学学院, 四川乐山 614004; 4. 山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271000)

摘要 描述了属模巨齿蛉(*Acanthacorydalis asiatica*)成虫的羽化、打斗、取食等行为。成虫羽化大都发生在夜间, 主要集中在18:00—24:00。成虫的夜间活动是间歇性的, 在6次活跃高峰中, 第4次最为活跃, 活跃比例高达46.32%。成虫的打斗主要发生在雄性之间, 分为决斗式和偷袭式。成虫主要用上下唇接触西瓜瓤、豆浆等带有甜味的食物, 取食偏好顺序为新鲜西瓜瓤>10%蜂蜜水>豆浆>剥皮的紫叶李树枝, 未发现取食紫叶李花花粉。

关键词 广翅目; 巨齿蛉; 夜间行为

中图分类号 Q958 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2022)03-0084-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.03.022



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Study on Some Behaviors of Adult *Acanthacorydalis asiatica* West-Wood, 1884 (Megaloptera: Corydalidae) at Night

YUAN Jing-ze¹, WANG Xiang-ji², CAO Cheng-quan³ et al (1. School of Biological Resources and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou, Hunan 416000; 2. Bureau of Agricultural and Rural Affairs in Chengyang District of Qingdao City, Qingdao, Shandong 266109; 3. College of Life Science, Leshan Normal University, Leshan, Sichuan 614004)

Abstract This paper reported the behaviors of adult *Acanthacorydalis asiatica* West-Wood, 1884, such as the emergence, fighting and feeding. The emergence of adults occurred at night, focusing from 18:00 to 24:00. The activities of adults at night were intermittent. Among 6 active peaks, the fourth was the most active, with the active ratio of 46.32%. Most of fighting mainly occurred between the males, and divided into two modes, namely duel and sneak attack. The adults mainly licked to the sweet food with labrum and labium such as watermelon pulp and soy milk, etc., and preferred to the food of fresh watermelon pulp, 10% honey water, soy milk, and peeled fresh branches of *Prunus cerasifera* in turn, without feeding the pollen of *P. cerasifera*.

Key words Megaloptera; *Acanthacorydalis asiatica*; Behaviors at night

广翅目(Megaloptera)分为齿蛉科(Corydalidae)和泥蛉科(Sialidae), 齿蛉科含有26属, 其中巨齿蛉属(*Acanthacorydalis*)是亚洲特有的一小属, 目前已知有8种^[1-2]。齿蛉科的巨齿蛉属(*Acanthacorydalis*)和大型齿蛉属(*Neoneuromus*)的幼虫统称为爬沙虫^[3], 是一类珍稀的药食两用昆虫, 在四川攀西地区等广大区域具有上百年的使用历史^[4], 治疗小儿夜尿、老人尿频等有奇效, 且具有其他药理作用^[5-6], 产业化价值极高。

近年来, 环境破坏与滥捕等原因使野外的爬沙虫数量骤减, 人工养殖爬沙虫刻不容缓。在爬沙虫的人工养殖过程中, 成虫是最关键的虫态。爬沙虫是一种昼伏夜出的昆虫, 研究其成虫的夜间行为不仅能丰富基础资料, 而且能促进产业化发展。

目前, 由于成虫和幼虫都是昼伏夜出, 且幼虫为水生习性等原因, 关于广翅目昆虫行为学的研究仅见一些零星的报道, 如一些种类成虫的交配行为^[7-8]以及某些种类幼虫的活动范围^[9]、游泳行为^[10]和打洞行为^[11]等。由于分布范围很窄、不易观察等原因, 目前巨齿蛉成虫的夜间行为学研究尚属空白。笔者对中国巨齿蛉属广布种属模巨齿蛉(*Acanthacorydalis asiatica* West-Wood, 1884)成虫的一系列行为进行了初步研究, 取得了一些成果。该文研究了属模巨齿蛉成虫夜间的羽化、打斗、取食、喷液等行为。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试虫源。将从四川省乐山市市中区青衣江旁采集的属模巨齿蛉老熟幼虫带回乐山师范学院昆虫资源研发基地, 按照相关专利技术进行羽化^[12]。

1.1.2 养殖器具。在乐山师范学院校园建一个长10.0 m、宽2.5 m、高3.0 m的纱网大棚, 通风、向阳、有流水、有绿植, 保持与野外相似的自然环境和足够的活动空间。

在养殖棚内安装有3台HIKVISION海康威视DS-2DC4120IY型摄像头(能昼夜录像, 且能保持录像内容60 d), 分别安置在不同位置 and 不同角度, 确保无录像死角。

1.2 研究方法

1.2.1 羽化行为的观察。临近羽化期间, 除了摄像头昼夜录像, 每晚19:00开始, 试验人员在养殖棚内巡视, 观察羽化情况。拍摄羽化过程, 记录羽化数据和时段等。最后, 结合监控录像和人为记录, 分析羽化规律。

1.2.2 活动规律以及夜间行为的观察。调取成虫期间的所有监控录像, 分析其夜间活动规律, 尤其是活动高峰等。结合监控录像, 试验人员在养殖棚内近距离用Fujifilm Finepix S2000HD型数码相机拍摄并记录成虫的打斗等行为。同时, 试验人员用灯诱方式在采集地附近观察成虫的各种夜间行为, 丰富和完善养殖棚内的观察结果。

1.2.3 取食行为的观察。在长20 cm、宽40 cm、高60 cm的纱网笼中放入属模巨齿蛉成虫雌、雄各5只, 并在纱网笼中间位置放入5个直径100 mm的培养皿, 分别放置新鲜西瓜瓤、10 mL 10%蜂蜜水、10 mL 现磨豆浆(黄豆100 g, 水

基金项目 校企合作科研项目(LHX190767, LHX191201)。

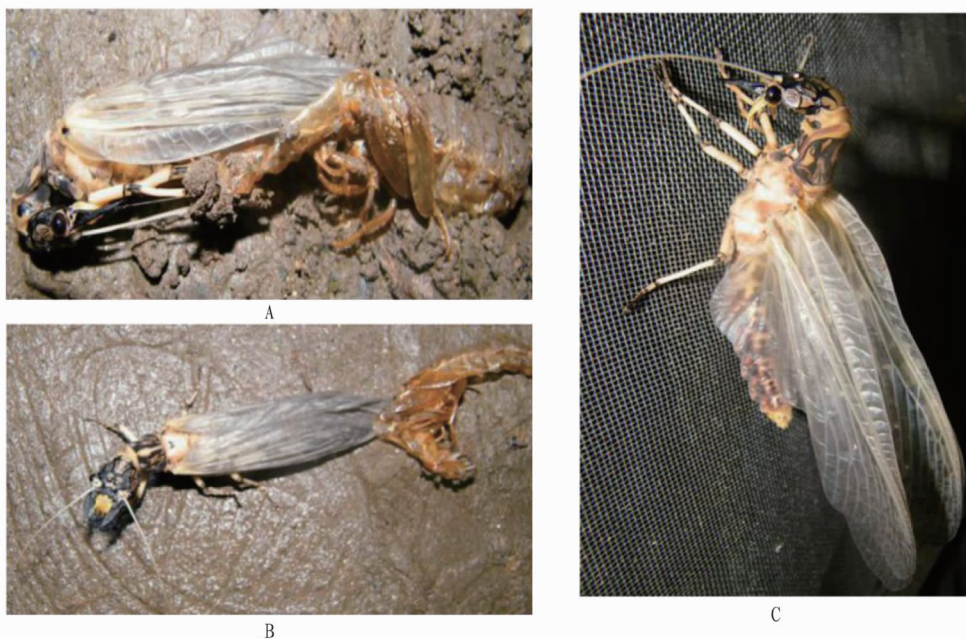
作者简介 袁靖泽(1995—), 男, 山西大同人, 硕士研究生, 研究方向: 爬沙虫人工养殖。*通信作者, 教授, 博士, 从事爬沙虫和萤火虫的人工繁育研究。

收稿日期 2020-11-09; 修回日期 2021-06-18

1 000 mL)、剥皮的紫叶李(*Prunus cerasifera*)树枝(铺满培养皿)、20 g 新鲜且带有花粉的紫叶李花(树枝与花朵均从属模巨齿蛉生境采集)。每天傍晚 17:00, 更换、补充新鲜食物。摄像头对准全部培养皿并进行昼夜录像, 持续观察 10 d。最后, 通过录像统计成虫每天取食 5 种食物的时间, 分析其对不同食物的偏好。

2 结果与分析

2.1 成虫的羽化行为 属模巨齿蛉的羽化行为基本发生在暗周期开始时, 羽化的主要时段为 20:00—24:00, 羽化过程持续 15 min 左右(图 1)。即将羽化时, 蛹从蛹室爬出, 将胸足固定在沙土上, 大约持续 3 min(图 2A)。随后, 头胸部的表皮从背面中部裂开, 成虫的头部先伸出, 之后前、中 2 对足伸出蛹壳, 进而拨开蛹壳开口, 使开口更大, 以便胸腹部也顺利蜕皮, 最终会将消化道和蛹壳一起蜕掉(图 2B), 此过程持续约 12 min。刚羽化的成虫体软、色淡, 腹部背面靠近头部的位置有蝴蝶结状的黑色斑点。



注:A. 正在羽化;B. 羽化完成;C. 羽化后静息

Note: A. Emerging; B. Finished emergence; C. Resting after emergence

图 2 属模巨齿蛉羽化

Fig. 2 Emergence of *A. asiatica* West-Wood, 1884

2.2 夜间活动的活跃周期性 属模巨齿蛉成虫的夜间活动具有间歇性和规律性。由图 3 可知, 成虫在夜间有 6 次活跃高峰, 22:40—23:00 出现第 1 次活跃高峰, 00:35—00:50 到达活跃最高峰, 活跃虫数比例高达 46.32%, 07:00—12:00 活跃虫数比例仅 2.58%, 这是一天中活跃比例最低的时间段。由图 4 可知, 成虫活动间隔时间越来越长, 最后一次活跃高峰前, 02:15—05:45 间隔时间长达 210 min。由图 5 可知, 成虫 22:40—23:00 出现第 1 个活跃高峰, 随后经过短暂的停歇迎来第 2 次活跃高峰, 00:35—00:50 达到第 4 次活跃高峰, 即活跃最高峰, 活跃数高达 37 只, 第 5 次活跃高峰活跃数开

初羽化的成虫翅膀很软, 会爬行到一个附着物上, 头部垂直弯曲, 身体拱起后保持静止, 开始充血硬翅(图 2C); 大约 30 min 后, 开始轻微振翅; 大约 2 h 后, 蝴蝶结状斑点完全消失, 体色变暗, 翅膀完全变硬, 可以自由飞翔, 羽化完全结束。

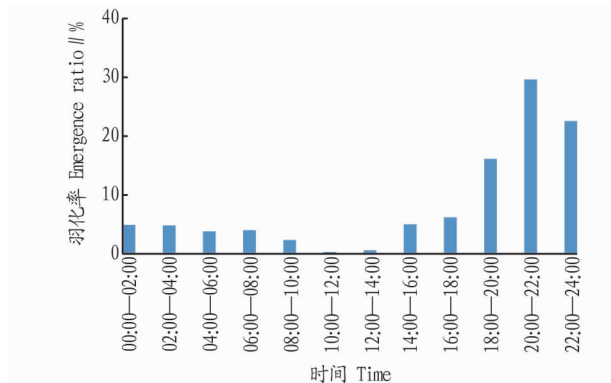


图 1 属模巨齿蛉的羽化节律

Fig. 1 Emergence rhythm of *A. asiatica* West-Wood, 1884

始递减。

2.3 打斗行为 属模巨齿蛉成虫的打斗大都发生在雄性之间(图 6), 雌性间很少发生打斗(图 7), 异性间鲜有打斗(图 8)。打斗行为分为 2 种模式: 一种为决斗式, 另一种为偷袭式。

2.3.1 决斗式。 2 只成虫相遇以后, 先用触角进行试探, 其中一只抬起前足将大颚扬起, 另一只也会保持这种姿势, 双方相距大约 1 cm, 二者可能会保持这种姿势不动, 持续约 10 s, 也可能没有对峙环节直接发起攻击。双方大颚相互咬住, 试图用力将对手掀翻, 一方实力较弱, 则会在强的一方攻

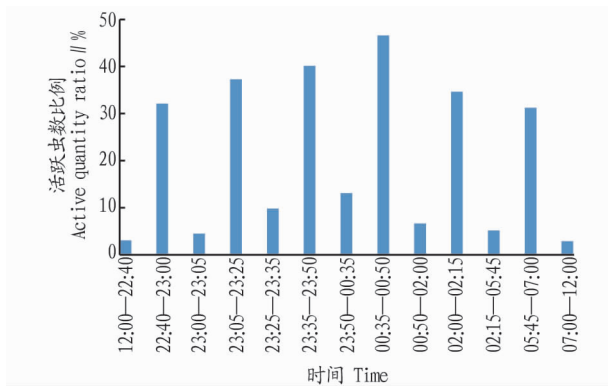


图3 属模巨齿蛉成虫夜间活动活跃高峰

Fig. 3 Activity peak of adult *A. asiatica* West-Wood, 1884 at night

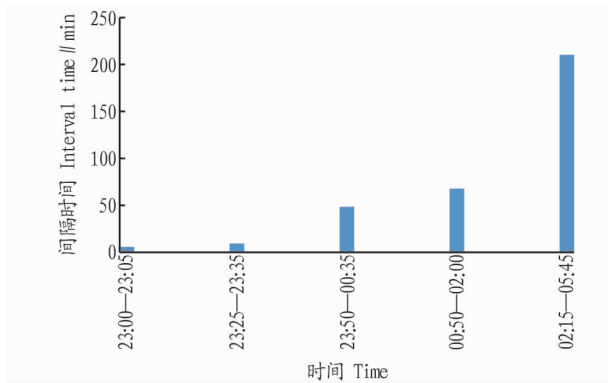


图4 属模巨齿蛉成虫夜间活动间隔时间

Fig. 4 The activity interval time of adult *A. asiatica* West-Wood, 1884 at night

击下不断后退,直到退出对方停歇位置 15 cm 左右,双方将停战。双方会在交手后退回原先的对峙位置,战斗以一方

走开结束,也可能会出现一方被掀翻的情况,在此情况下失败者会迅速离开,胜利者则会继续保持对峙姿势约 5 s 后离开。这种打斗模式一般出现在 2 只雄性正面相遇时。

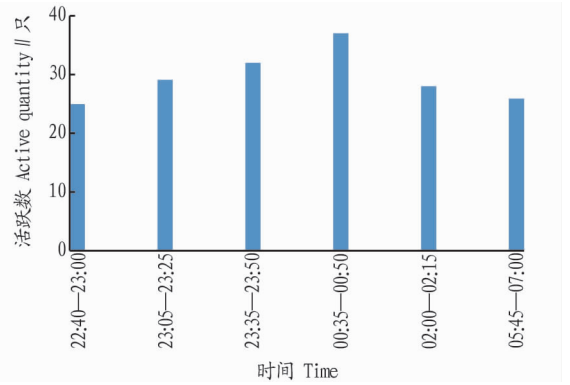


图5 属模巨齿蛉成虫 6 次活跃高峰的活跃数

Fig. 5 The active quantity of adult *A. asiatica* West-Wood, 1884 at 6 active peaks

2.3.2 偷袭式。进攻者会慢慢靠近被攻击者,然后迅速发起攻击。进攻者会直接用大颚咬被攻击者,被攻击者会迅速作出反应,回头用大颚抵抗,整个过程发生得很快,大约 5 s。作为被攻击者,一般不会反击成功,因为攻击者一般好斗且强壮。失败者会迅速离开,而胜利者会静止约 3 s 后离开。这种打斗模式一般发生在入侵领地时,防御者会伺机偷袭入侵者。同性之间与异性之间的打斗均有可能采取这种模式。

成虫的打斗行为基本发生在同性之间,原因大概有 2 种:争夺领地和争夺交配权。在求偶过程中,如果雌性反抗,雄性基本会放弃,不会进行打斗。2 种模式在打斗过程中均伴有振翅行为。



a



b



c



d

图6 属模巨齿蛉雄性成虫间的打斗行为

Fig. 6 Fighting behaviors between male adults of *A. asiatica* West-Wood, 1884

2.4 取食行为 成虫大多在夜间进食,接近食物后大颚合拢并用上下唇反复舔舐食物上的汁水,在舔舐过程中成虫不断更换舔舐位置,以此来寻找汁水更多的地方进行取食,每次取食持续 40~70 s。如图 9 所示,成虫对新鲜西瓜瓢产生

明显偏好,每日取食时间长达 17.45 min;其次,喜欢取食 10% 蜂蜜水,每日取食时间为 14.37 min;最不喜欢食用剥皮的紫叶李树枝,每日取食时间仅 1.31 min;试验过程中并未发现成虫取食紫叶李花花粉。



图 7 属模巨齿蛉成虫雌性间的打斗行为

Fig. 7 Fighting behaviors between female adults of *A. asiatica* West-Wood, 1884

图 8 属模巨齿蛉成虫异性间的打斗行为

Fig. 8 Fighting behaviors between female and male adults of *A. asiatica* West-Wood, 1884

A



B

注:A. 取食新鲜西瓜瓤;B. 取食豆浆

Note: A. Feeding fresh watermelon pulp; B. Feeding soy milk

图 10 属模巨齿蛉成虫的取食行为

Fig. 10 Feeding behavior of adult *A. asiatica* West-Wood, 1884

属模巨齿蛉成虫的打斗行为基本发生在同性之间,原因大概有 2 种:争夺领地和争夺交配权。大颚的主要作用是打斗和求偶,且大颚较大的雄性会在雄性之间交配竞争中占据优势^[13]。在求偶过程中,如果雌性反抗,雄性基本上会放弃,不会进行打斗,这就是异性之间打斗行为较少的原因。但是,雄性也会在少数情况下与雌性发生打斗,那是因为雄性在发育过程中大颚与精荚的大小呈负相关关系^[14],一些雄性在大颚发育上投入了更多的资源,因此拥有非常大的大颚,以打斗来迫使雌性与之交配。在观察中还发现,雌性之间偶尔也会发生打斗,原因可能是入侵领地导致的领土防御,具体原因还需要进一步研究。

Du Bois 等^[15]研究发现灰翅泥蛉的前胸有花粉,可以推断其有吸食花粉的习性;Kaiser^[16]研究发现该种雌虫在花上寻找食物;Azam 等^[17]研究发现北美的角泥蛉和圆端泥蛉也

属模巨齿蛉成虫的取食行为如图 10 所示。属模巨齿蛉成虫的取食偏好顺序为新鲜西瓜瓤>10%蜂蜜水>豆浆>剥皮的紫叶李树枝,未发现取食紫叶李花花粉。由此推测,属模巨齿蛉成虫可能更偏好水分大、糖分高的食物。

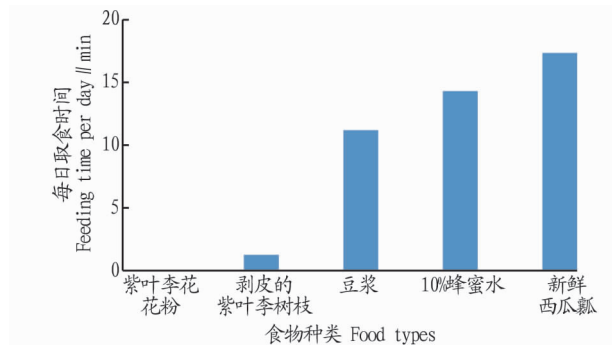


图 9 属模巨齿蛉成虫取食各种食物的时长

Fig. 9 The feeding time of adult *A. asiatica* West-Wood, 1884 to various kinds of food

3 结论与讨论

属模巨齿蛉在羽化时需要沙土或树枝来固定身体,否则就会出现成虫无法成功蜕皮,从而导致羽化失败的现象。初羽化时是其生活史中最脆弱的时期,对天敌和侵害的防御和逃避能力很低,而成虫需要一个附着物展翅,因此在养殖时要注意不惊扰初羽化成虫,且放置足够的附着物。

有类似的习性。关于属模巨齿蛉成虫的取食,该研究只做了初步筛选,没有深入探讨,所以无法得出全面、准确的结论,但该试验没有发现成虫取食紫叶李花花粉。今后可对野外和人工条件下的成虫消化道进行肠道转录组分析,鉴定取食的成分,进而完善成虫的取食行为研究。

参考文献

- [1] 刘星月. 中国广翅目系统分类研究(昆虫纲:脉翅总目)[D]. 北京:中国农业大学,2008.
- [2] 杨定,刘星月. 中国动物志:昆虫纲(第51卷)广翅目[M]. 北京:科学出版社,2010.
- [3] 曹成全. 中国爬沙虫资源的开发利用现状及物种问题[J]. 湖北农业科学,2014,53(21):5061-5064.
- [4] 曹成全,杨建,陈瑜,等. 四川省攀西地区爬沙虫民间使用情况调查报告[J]. 乐山师范学院学报,2019,34(12):29-35.
- [5] 石晏丞,任艳,刘海波,等. 爬沙虫主要营养成分分析及其抗利尿作用[J]. 食品工业科技,2019,40(5):87-92.

(下转第 91 页)

鱼类自身免疫系统的重要指标之一^[19]。酸性磷酸酶广泛分布在机体全身的各种细胞内,是一种在酸性条件下催化磷酸单酯水解生成无机磷酸的水解酶,也是机体重要的非特异性免疫酶^[20]。该试验中在低氧胁迫下黄条鲮肝脏中碱性磷酸酶和酸性磷酸酶活性均表现出先升高后降低的趋势,与胁迫前相比差异显著($P < 0.05$)。当水体中溶解氧含量较低时,鱼体作出应激反应,通过提高 AKP 和 ACP 的活性来加强自身的非特异性免疫力。同时,抗氧化酶将体内的自由基转换,以得到更多的氧气维持呼吸,而转化过程中产生的有毒、有害物质可以被 AKP 降解,因而 AKP 和 ACP 的活性有所升高。马粒雅等^[21]对中华乌塘鳢的研究结果与该试验结果相一致。这也与宋芹芹等^[22]对凡纳滨对虾低氧胁迫下免疫酶活性的研究结果相一致。

4 结论

该研究分析了黄条鲮在低氧胁迫条件下短期内鱼体肝脏和肌肉中抗氧化酶和磷酸酶的活性变化。结果显示,黄条鲮在低氧胁迫下鱼体肝脏和肌肉中抗氧化酶和磷酸酶活性均发生显著变化,鱼体为保护肝脏,降低总超氧化物歧化酶活性,使得肝脏组织受到一定程度的氧化损伤,而肌肉中总超氧化物歧化酶活性在一定程度上有所提升。肝脏中酸性磷酸酶和碱性磷酸酶的活性变化反映出鱼体的非特异性免疫受到一定程度的影响,但可以通过自身调节来适应外界环境。该试验结果为鱼类低氧胁迫生理学研究提供了基础资料,也为黄条鲮养殖业的健康发展提供理论依据。

参考文献

- [1] SUN J L, ZHAO L L, WU H, et al. Acute hypoxia changes the mode of glucose and lipid utilization in the liver of the largemouth bass (*Micropterus salmoides*) [J/OL]. Science of the total environment, 2020, 713 [2021-01-17]. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135157>.
- [2] 胡国宏, 孙广华, 朱世成, 等. 低溶氧量对怀头鲂呼吸代谢耗氧率的影响[J]. 动物学杂志, 2002, 37(2): 46-48.
- [3] 穆景利, 靳非, 赵化德, 等. 水体低氧的早期暴露对青鳉 (*Oryzias latipes*) 后期的生长、性别比和繁殖能力的影响[J]. 生态毒理学报, 2017, 12(2): 137-146.
- [4] DU S N N, MAHALINGAM S, BOROWIEC B G, et al. Mitochondrial physi-

ology and reactive oxygen species production are altered by hypoxia acclimation in killifish (*Fundulus heteroclitus*) [J]. The journal of experimental biology, 2016, 219(Pt 8): 1130-1138.

- [5] THURSTON R V, PHILLIPS G R, RUSSO R C, et al. Increased toxicity of ammonia to rainbow trout (*Salmo gairdneri*) resulting from reduced concentrations of dissolved oxygen [J]. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 1981, 38(8): 983-988.
- [6] 王巧宁, 颜天, 周名江. 近岸和河口低氧成因及其影响的研究进展[J]. 海洋环境科学, 2012, 31(5): 775-778.
- [7] 张倩, 黄进强, 权金强, 等. 急性低氧胁迫和复氧对鲫鱼氧化应激的影响[J]. 水产科学, 2020, 39(5): 649-656.
- [8] 王维政, 曾泽乾, 黄建盛, 等. 低氧胁迫对军曹鱼幼鱼抗氧化、免疫能力及能量代谢的影响[J]. 广东海洋大学学报, 2020, 40(5): 12-18.
- [9] 陈静怡, 王晓雯, 朱华, 等. 不同水温下低氧胁迫对西伯利亚鲟生理状态的影响[J]. 水产科技情报, 2018, 45(2): 70-76.
- [10] 常志成, 温海深, 张美昭, 等. 溶解氧水平对花鲈幼鱼氧化应激与能量利用的影响及生理机制[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2018, 48(7): 20-28.
- [11] 罗耀明, 李多慧, 高志鹰, 等. 黄条鲮养殖技术研究现状与展望[J]. 河北渔业, 2017(10): 51-55.
- [12] 王波, 孙丕喜, 董振芳. 黄尾鲮的生物学特性与养殖[J]. 渔业现代化, 2005(3): 18-20.
- [13] 马振华, 张殿昌. 黄尾鲮繁育理论与养殖技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2014.
- [14] 李晓美, 鲍秋月, 吴立新, 等. 还原型谷胱甘肽对大菱鲆生长及抗氧化能力的影响[J]. 水产科学, 2019, 38(3): 289-295.
- [15] 张克烽, 张子平, 陈芸, 等. 动物抗氧化系统中主要抗氧化酶基因的研究进展[J]. 动物学杂志, 2007, 42(2): 153-160.
- [16] 郭志雄, 曾泽乾, 黄建盛, 等. 急性低氧胁迫对大规模军曹鱼幼鱼肝脏氧化应激、能量利用及糖代谢的影响[J]. 广东海洋大学学报, 2020, 40(3): 134-140.
- [17] 王晓雯, 朱华, 胡红霞, 等. 低氧胁迫对西伯利亚鲟幼鱼生理状态的影响[J]. 水产科学, 2016, 35(5): 459-465.
- [18] MARTÍNEZ-ÁLVAREZ R M, MORALES A E, SANZ A. Antioxidant defenses in fish: Biotic and abiotic factors [J]. Reviews in fish biology and fisheries, 2005, 15(1/2): 75-88.
- [19] WAN X, BI J C, GAO X J, et al. Partial enteral nutrition preserves elements of gut barrier function, including innate immunity, intestinal alkaline phosphatase (IAP) level, and intestinal microbiota in mice [J]. Nutrients, 2015, 7(8): 6294-6312.
- [20] 白玉婷, 杨默言, 刘新勇, 等. 非特异性酯酶及酸性和碱性磷酸酶在奥尼罗非鱼消化道的分布[J]. 动物学杂志, 2020, 55(3): 387-392.
- [21] 马粒雅, 王闻, 迟雯丹, 等. 溶解氧变化对中华乌塘鳢酶活性的影响及其低氧耐受力研究[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(3): 91-94.
- [22] 宋芹芹, 李玉虎, 周海龙. 凡纳滨对虾应答低氧-复氧胁迫免疫相关酶活力的时空变化[J]. 热带生物学报, 2015, 6(4): 353-358.

(上接第 87 页)

- [6] 杨冬梅, 陶双伦, 何岚, 等. 爬沙虫提取液对果蝇繁殖力及寿命的影响[J]. 天然产物研究与开发, 2012, 24(3): 366-369.
- [7] HAYASHI F. Multiple mating and lifetime reproductive output in female dobsonflies that receive nuptial gifts [J]. Ecol Res, 1998, 13(3): 283-289.
- [8] PRITCHARD G, LEISCHNER T G. The life history and feeding habits of *Sialis cornuta* Ross in a series of abandoned beaver ponds (Insecta; Megaloptera) [J]. Can J Zool, 1973, 51(2): 121-131.
- [9] HAYASHI F, NAKANE M. Radio tracking and activity monitoring of the dobsonfly larva, *Protohermes grandis* (Megaloptera: Corydalidae) [J]. Oecologia, 1989, 78(4): 468-472.
- [10] 曹成全, 刘志伟, 陈申芝, 等. 普通齿蛉幼虫的游泳行为[J]. 昆虫学报, 2012, 55(1): 133-138.
- [11] 曹成全, 刘倩, 陈申芝, 等. 属模巨齿蛉末龄幼虫的打洞行为研究[J]. 环境昆虫学报, 2018, 40(1): 16-22.
- [12] 曹成全, 陈申芝, 童超, 等. 爬沙虫幼虫和蛹的室内规模化养殖方法:

CN201610155499.2 [P]. 2016-07-06.

- [13] CAO C Q, YU P, HAYASHI F. Allometry and morphological trait relationship in the sexually dimorphic Chinese dobsonfly, *Acanthacorydalidae asiatica* (Wood-Mason, 1884) (Megaloptera, Corydalidae) [J]. ZooKeys, 2019, 854: 119-129.
- [14] LIU X Y, HAYASHI F, LAVINE L C, et al. Is diversification in male reproductive traits driven by evolutionary trade-offs between weapons and nuptial gifts? [J]. Proc R Soc B, 2015, 282(1807): 1-9.
- [15] DU BOIS A M, GEIGY R. Beiträge zur Ökologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von *Sialis lutaria* L. (Studien am Sempachersee.) [J]. Revue suisse de zoologie, 1935, 42: 169-248.
- [16] KAISER E W. Studier over de danske *Sialis*-arter II (Megaloptera) Biologien hos *S. fuliginosa* Pict. og *S. nigripes* [J]. Ed Pict Flora Fauna, 1961, 67: 74-96.
- [17] AZAM K M, ANDERSON N H. Life history and habits of *Sialis rotunda* and *S. californica* in western Oregon [J]. Ann Entomol Soc Am, 1969, 62(3): 549-558.