

# 三叶虫萤的交配与产卵行为\*

陈申芝<sup>1\*\*</sup> 曹成全<sup>2\*\*\*</sup> 童超<sup>2</sup> 徐丹阳<sup>2</sup> 杨梦冰<sup>3</sup> 叶超<sup>4</sup>

(1. 乐山师范学院继续教育学院, 乐山 614004; 2. 乐山师范学院生命科学学院, 乐山 614004;

3. 北京科技大学化学与生物工程学院, 北京 100083; 4. 四川师范大学生命科学学院, 成都 610000)

**摘要** 【目的】研究三叶虫萤 *Emeia pseudosauteri* 成虫的交配与产卵行为, 丰富三叶虫萤的生物学研究, 推动三叶虫萤的人工繁育。【方法】采用室内试验与野外观察相结合、仪器拍摄和人工观察相结合的方法研究三叶虫萤的交配与产卵行为。【结果】本文先描述了三叶虫萤成虫交配前雄雄相遇、雌雌相遇、雌雄相遇分别会发生的情况, 然后较为详细地描述了交配的过程。交配姿势有上下体位(或称“∟”型)和尾对尾体位(或称“—”型), 后者由前者转换而来。雌雄成虫可以多次交配, 雄虫有交配干扰和假交配现象。成虫 24 h 内均有交配现象, 交配高峰出现在 20:00-22:00 (交配率 20.8%) 和 12:00-14:00 (交配率 15.1%)。雌虫多数喜将卵产在潮湿的苔藓上, 卵常聚集成一丛或成簇排列。雌虫可多次产卵, 但初次产卵数量最多(高达 67.82%), 随后产卵量则随产卵次数增加而减少。雌雄虫多次交配后单只雌虫的第一次产卵量[(45±5)粒]多于单次交配后单只雌虫第一次产卵量[(20±4)粒]。雌虫的产卵次数和产卵量与其体重相关, 体重越重则其产卵次数和产卵量越多。【结论】三叶虫萤的交配产卵行为与以往报道的萤火虫交配产卵行为很多相似之处, 但也有一些特殊行为或规律。

**关键词** 萤火虫; 三叶虫萤; 交配; 产卵

## Mating and oviposition of *Emeia pseudosauteri* (Coleoptera: Lampyridae)

CHEN Shen-Zhi<sup>1\*\*</sup> CAO Cheng-Quan<sup>2\*\*\*</sup> TONG Chao<sup>2</sup>  
XU Dan-Yang<sup>2</sup> YANG Meng-Bing<sup>3</sup> YE Chao<sup>4</sup>

(1. College of Extended Education, Leshan Normal University, Leshan 614004, China; 2. College of Life Science, Leshan Normal University, Leshan 614004, China; 3. University of Science and Technology Beijing, School of Chemistry and Biological Engineering, Haidian 100083, China; 4. College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610000, China)

**Abstract** [Objectives] To describe the mating and oviposition behavior of *Emeia pseudosauteri* in order to further understanding of its biology and promote the artificial breeding of this species. [Methods] The mating and oviposition of *E. pseudosauteri* were studied in laboratory experiments and observed in the field. [Results] Male-male, female-female and male-male encounters before mating were documented and the mating process is described in detail. Mating positions were of the upper and lower position (or “∟” type) and the tail-to-tail position (or “—” type), the latter being derived from the former. Male and female adults could mate multiple times, with mating disruption and false mating common among males. The peaks of mating activity were from 20:00-22:00 with a mating rate of 20.8%, and from 12:00-14:00 with a mating rate of 15.1%. Females tended to lay eggs on wet moss, often clustered in bundles or lines. Females could lay repeatedly, but most eggs (up to 67.82%) were laid in the first egg mass produced, with successively fewer eggs being laid in subsequent egg masses. The number of eggs laid by a single female after multiple matings (up to 45) was higher than that after a single mating (up to 20 eggs). The quantity of eggs laid and the number of oviposition bouts were related to female weight, heavier females produced

\*资助项目 Supported projects: 都江堰精华灌区康养产业功能区萤火虫养殖技术服务(校地合作项目, 项目编号: lhx191201); 基于提高人工繁育效率的萤火虫防病液体饲料的研究(四川省教育厅一般项目, 项目编号: 17ZB0195)

\*\*第一作者 First author, E-mail: 1052326932@qq.com

\*\*\*通讯作者 Corresponding author, E-mail: chqcao1314@163.com

收稿日期 Received: 2019-05-09; 接受日期 Accepted: 2019-11-13

more egg masses and more eggs in each egg mass. **[Conclusion]** The mating and oviposition behavior of *E. pseudosauteri* has some species-specific characteristics but is otherwise similar to the behavior of other fireflies.

**Key words** firefly; *Emeia pseudosauteri*; mating; oviposition

三叶虫萤 *Emeia pseudosauteri* 是近年在四川省乐山市峨眉山发现的萤火虫新种, 在四川乐山等地广泛分布, 且是乐山地区的萤火虫优势物种之一 (Fu *et al.*, 2012)。因三叶虫萤成虫羽化时间早, 已成为一种非常理想的人工繁育和产业化萤火虫物种 (陈申芝等, 2014)。

由于是新种, 三叶虫萤的基础生物学研究较为薄弱。中国学者相继对三叶虫萤的幼虫显微结构、幼虫和成虫的形态描述 (Fu *et al.*, 2012; 陈申芝等, 2018)、三叶虫萤生殖系统的解剖和精包传输过程 (季现莹, 2014)、不同环境和介质对三叶虫萤卵孵化的影响 (卢聪聪等, 2017)、三叶虫萤的发生情况、生境分析与夜间活动规律 (陈申芝等, 2014; 童超等, 2018) 等进行了研究和报道。

交配和产卵行为是昆虫选择最佳配偶以及繁殖后代必不可少的重要环节之一, 这方面的研究可为昆虫的繁殖行为以及昆虫进化、性别选择和精子竞争甚至近缘种交配机制提供合理的解释 (孟玲和李保平, 2006; 任荔荔等, 2008; 匡先钜等, 2010), 也可以为资源昆虫的规模化人工繁殖奠定基础。由于三叶虫萤成虫多为夜晚活动, 迄今尚未见对其交配和产卵行为的研究。本文较为详细地报道了三叶虫萤成虫的交配及产卵行为。

## 1 材料与方法

本试验以室内研究为主, 兼顾野外观察, 两者结合得出结论。

### 1.1 试虫养殖

三叶虫萤成虫均由乐山师范学院昆虫资源研发基地 (29°33' N; 103°44', 海拔: 500 m) 人工养殖获得。基地模拟野外环境, 温度为 (25±2) °C, 相对湿度为 85%±5%, 光周期 L:D=14:10。

三叶虫萤成虫置于 45 cm×30 cm×20 cm 的敞口塑料养殖盒中, 敞口用 200 目的纱网封住。养殖盒底部铺满 5 cm 厚的松土, 上覆一层鲜苔藓, 并放入吸有低浓度 (0.25 mg/mL) 蔗糖溶液的棉球 (湿润度 85%-90%), 浸有蔗糖溶液的棉球为成虫提供充足食物, 每天喷洒适量水保持湿度。

### 1.2 试验仪器

数码相机 (佳能 100D) 用来拍照; 红外线摄像头 (海康威视 DS-7908N-E4) 以昼夜连续录像记录交配和产卵行为; 高清显微镜 (LY-WN 超清显微系统, 成都励扬精密机电有限公司) 对卵拍照。

### 1.3 研究方法

**1.3.1 三叶虫萤交配行为的研究** 选择初羽化健康的三叶虫萤成虫, 鉴别雌雄后分成 3 组, 即 1 雌 1 雄、1 雌 2 雄和 2 雌 1 雄, 每组 3 个重复, 共计 9 组, 分别置于上述养殖器具中, 室内饲养环境设置与 1.1 相同。通过安装的红外线摄像头昼夜观察并录像, 记录三叶虫萤成虫交配行为的全过程、交配干扰现象和雄虫的行为, 统计交配日节律。试验过程连续观察 10 d。试验过程中, 若存在多次交配则记录交配次数; 若中途雄虫死亡, 补充同日龄雄虫, 直至雌虫死亡。野外研究以现场观察为主, 记录交配及交配干扰行为, 用数码相机拍照。

**1.3.2 三叶虫萤产卵行为的研究** 在室内, 观察三叶虫萤的产卵行为并统计其产卵量。将 1.3.1 交配后的雌虫分别放于上述 1.1 相同室内环境设置养殖器具中, 分别标记单次交配与多次交配的雌虫, 重复 3 次, 连续观察 10 d, 记录雌虫的产卵量, 并减去前一天虫卵数量; 另外, 选择初羽化健康的成虫 5 对, 放入上述 1.1 相同室内环境设置养殖器具中观察成虫的产卵行为。同时采用红外线摄像头记录成虫全天的产卵行为, 并分别

统计雌虫每天的产卵总量和产卵期。实验重复 3 次, 连续观察 10 d,

1.3.3 数据分析 实验所得数据采用 Microsoft Office Excel 2010 进行绘图, 应用 DPS 统计软件对数据进行分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 三叶虫萤交配行为

成虫交配行为按时间顺序可分为 3 个阶段: 交配前、交配和交配后。

交配前行为主要是指相遇行为, 包括 3 种情况 (图 1)。

1) 雄雄相遇: 雄雄相遇后, 两者都会改变各自运动方向, 相互避让, 极少数会打斗或对峙一段时间后避让; 但也偶有雄雄相遇后爬背或抱

对行为, 但均未发生交配; 若雄虫与正在交配的雄虫相遇, 则会干扰正在交配的雄虫, 前者会爬上后者的背部。

2) 雌雌相遇: 绝大多数雌雌相遇会改变各自运动方向, 相互避让, 无抱对和爬背行为; 若未交配雌虫与正在交配的雌虫相遇, 则前者会选择避让。

3) 雌雄相遇: 若雌虫有交配意向, 雄虫会主动追逐雌虫, 弯曲腹部, 雌虫不反抗, 雄虫顺利完成爬背、抱对和交配等行为; 若雌虫无交配意向, 则各自离去, 或雄虫强行交配, 雌虫反抗, 无法完成交配。

雄虫交配前会通过左右摆动触须寻找合适的雌虫进行交配, 在雄虫找到雌虫后, 先从雌虫的尾部爬上雌虫的背部, 同时不停上下振动、左右摆动触须及上下运动前足爱抚雌虫与雌虫

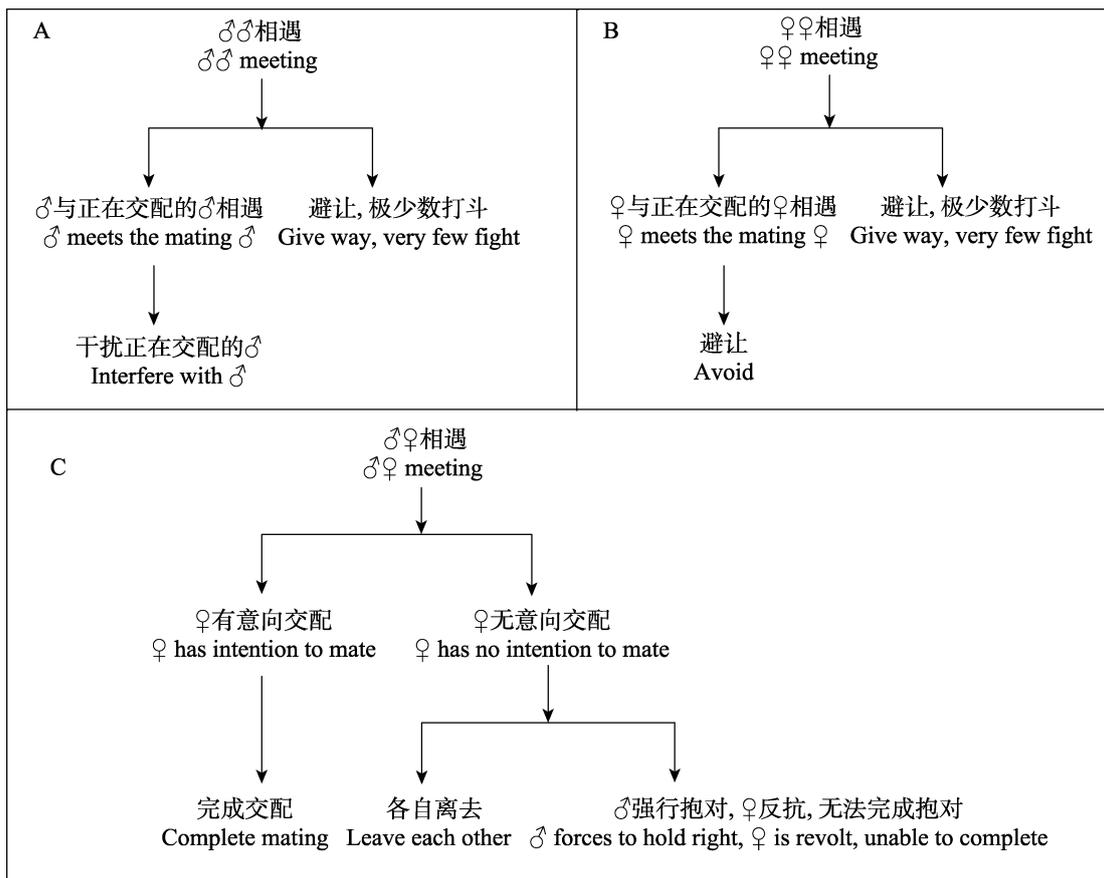


图 1 三叶虫萤交配前行为  
Fig. 1 Pre-mating behavior of *Emeia pseudosauteri*

A. ♂♂相遇; B. ♀♀相遇; C. ♂♀相遇。  
A. ♂♂ meeting; B. ♀♀ meeting; C. ♂♀ meeting.

交流, 在找到合适位置后雄虫将腹部弯曲, 伸出生殖器缓慢插入雌虫生殖器中。此过程中雌虫通常会安静等待雄虫完成交配活动, 但也有无交配意向的雌虫挣脱雄虫交配的情况, 此过程 1-3 min。

雄虫在雌虫背部抓牢后, 雄虫腹部下弯, 伸出阳具插入雌虫生殖腔即开始交配。当雄虫将生殖器插入雌虫生殖器后, 雄虫前后运动腹部带动生殖器在雌性生殖器内找到合适的位置, 上下左右摆动触角并用前足拍打安抚雌虫。交配时雄虫会主动地与雌虫进行触角间的交流, 交流频率由慢到快, 雄虫的触角运动大多呈∞形, 雌虫则多为触角偏向上下运动。雌虫在被雄虫插入交配后, 一开始会左右摆动前足, 雄虫安抚后停止摆动前足, 此过程(6.25±3.25) min; 之后是一段稳定的交配, 此过程(4.85±3.15) h; 在交配结

束前, 雌虫有时会不停走动, 雄虫会随着雌虫运动然后雌雄虫分开, 或雄虫直接离开雌虫。交配过程中, 雌虫或原地不动(大约占 40%), 或背负雄虫到处走动(大约占 60%), 休息时也不分开, 此期间外界的干扰对其交配影响不大。三叶虫萤交配持续时间最长达 8.15 h, 最短仅为 3 min。

三叶虫萤交配姿势主要有两种: 雄虫爬到雌虫背部呈上下体位(或称“∟”型), 或雄虫与雌虫尾对尾体位(或称“—”型)(图 2)。交配时, 雄虫先爬上雌虫背部呈上下体位, 过一段时间后, 部分交配中的三叶虫萤, 其雄虫会从上下体位的“∟”型交配体位转换为尾对尾的“—”型交配体位, 即三叶虫萤的“—”型交配体位由“∟”型交配体位转化而来, 是一个前后过程, 另外在室内试验与野外观察中“∟”型交配体位因其移动灵活而较为常见。

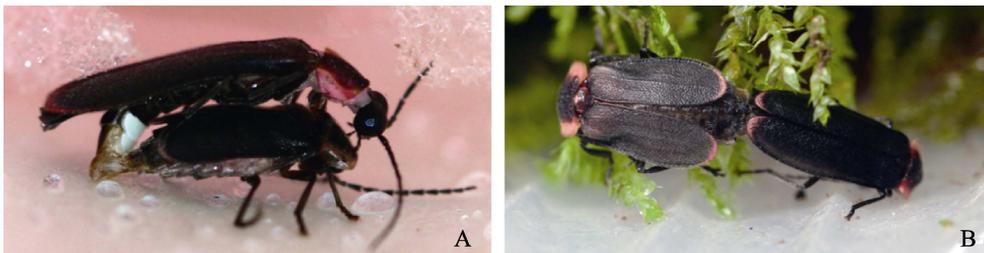


图 2 三叶虫萤成虫的交配姿势

Fig. 2 Mating postures of *Emeia pseudosauteri*

A. 上下体位; B. 尾对尾体位。

A. Upper and lower mating posture; B. Tail-to-tail mating posture.

在室内试验和野外观察过程中发现三叶虫萤存在交配干扰现象: 在一对雌雄虫交配过程中, 另外一只雄虫试图与交配中的雌虫进行交配(图 3)。欲干扰交配的雄虫爬在正交配的雌虫背部, 先拨动一侧触角 1-8 s, 后拨动另一侧触角 1-8 s, 这样重复 2-5 次, 然后休息 12-30 s, 再次重复上面的拨动, 休息过程中欲干扰交配的雄虫偶尔也会动一下触角。每次拨动触角后, 触角会先前聚一下, 再后翻形成近平行角度, 逐步对雌虫进行干扰。此外, 干扰的雄虫在干扰交配的过程中会移动身体, 由原来平铺在雌虫上转为向其右侧垂直, 再恢复到原位, 此过程持续约 21 s, 同时会将生殖器伸向雌性生殖器附近, 在

移动过程中, 触角拨动频率明显加快, 对雌虫的干扰加大。整个干扰过程中, 交配中的雌雄虫几



图 3 三叶虫萤的交配干扰

Fig. 3 Mating disturbing of *Emeia pseudosauteri*

乎不动, 雌虫偶尔动一下触角。

三叶虫萤中存在多次交配的现象, 即雌/雄成虫均可与交配后的雄/雌成虫再次交配。通过对 10 对三叶虫萤 3 d 内交配情况的观察发现, 三叶虫萤 3 d 内每头雄虫平均交配次数为 5.8 次, 最多的达 11 次; 雌虫平均交配次数为 5.8 次, 最少交配 2 次, 最多交配 10 次。由此可见, 雌雄虫均可多次交配, 且不同个体间多次交配的次数也存在较大差异。另外, 研究还发现, 雄虫会更加倾向于与有交配经验的雌虫交配。

三叶虫萤交配时会出现假交配现象, 主要出现在雄性成虫中, 即雄成虫会爬上另一雄成虫背部, 并弯曲腹部做交配姿势, 在保持姿势 15-20 s 后, 前者发现不能与后者进行交配后, 会从后者背部离开, 找寻雌性成虫进行交配。

室内试验期间不同时间段三叶虫萤交配对数占全部交配对数的百分比如图 4 所示。结果表明三叶虫萤成虫 24 h 内均有交配现象, 且交配节律表现为驼峰型, 交配最高峰出现在 20:00-22:00, 达到 20.8%。第 2 次高峰出现在 12:00-14:00 之间, 交配率 15.1%; 00:00-04:00 和 16:00-18:00 交配率较低。

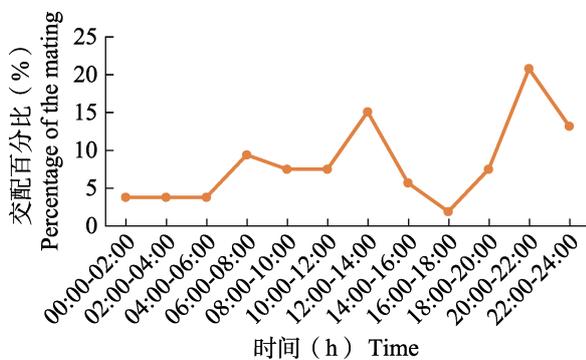


图 4 三叶虫萤交配日节律  
Fig. 4 Daily mating rhythm of *Emeia pseudosauteri*

三叶虫萤交配结束后, 雄成虫抽出阳具, 随后大多数雄虫会离开, 但也会偶有雄虫停留在雌虫背部, 也有雌虫先离开, 或雌雄虫一起离开后各自爬走。

## 2.2 三叶虫萤产卵行为

三叶虫萤雌虫产卵前会先寻找适宜产卵的

地方(多数为潮湿的苔藓, 非常少数为土壤缝隙中或有个别卵产于低矮植物下的乱石边缘), 之后, 在茎叶多且足够用于遮蔽卵的地方产卵。

产卵时, 雌虫尾部伸长呈弯曲状(图 5), 将尾部置于苔藓丛中或泥土上, 连续单头产下颗粒状的卵。在室内条件下卵多数为散产, 但在野外, 卵常聚集成一丛或成簇排列(图 6)。产卵时多数雌虫不会到处走动。



图 5 三叶虫萤雌虫产卵行为  
Fig. 5 Oviposition behavior of female *Emeia pseudosauteri*



图 6 三叶虫萤的卵  
Fig. 6 Eggs of *Emeia pseudosauteri*

雌虫可多次产卵, 但初次产卵即第一次产卵时数量最多, 后期产卵数量则随产卵的次数增加而减少。雌雄虫多次交配后单只雌虫的初次产卵量[ $(45 \pm 5)$  粒]多于单次交配后单只雌虫的初次产卵量[ $(20 \pm 4)$  粒]。同时发现, 雌虫的产卵次数和产卵量与其体重相关, 体重越重则其产卵次数和产卵量越多。另外, 野外观察和室内研究结合发现, 野外雌成虫产卵倾向于密集产卵, 而实验室内雌成虫则产卵较为分散。

在试验期间,雌虫 7 d 中均有产卵行为,每天产卵总量如图 7 所示。第 1 天产卵时产卵量最高,占总产卵量的 67.82%,之后,产卵量随雌虫产卵次数的增加而减少,总体趋势与其个体趋势保持一致,另有些雌成虫第 1 次产卵后无再产卵现象。

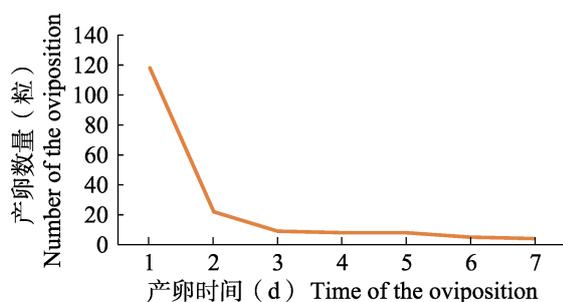


图 7 三叶虫萤产卵节律

Fig. 7 Oviposition rhythm of *Emeia pseudosauteri*

### 3 结论与讨论

鞘翅目昆虫交配与产卵行为的研究表明,多数鞘翅目昆虫一生能多次交配,且雌雄个体交配次数差异较大。产卵期长短和产卵量大小取决于雌虫个体体重或寿命长短,且雌成虫有较强的生殖能力(杨桦等, 2011; 何海敏等, 2015; 李永福等, 2015)。交配前雌性总是选择适合度最佳的雄性作为配偶,而适合度的重要外在表现即求偶行为。若求偶行为过于简单,则不能充分显示雄性的适合度,雌性也就无法判断和选择雄性(蒋志刚, 2004; 董平轩等, 2009)。

三叶虫萤雌雄成虫均有多次交配现象,雌萤体重越重则其产卵次数和产卵量越多,这与中国的胸窗萤 *Pyrocoelia pectoralis* 和北美萤火虫 *P. collustrans* 类似(Hayshi and Suzuki, 2003; 王余勇等, 2007)。而且,三叶虫萤雌虫的产卵量随着交配次数的增加而不断增加,这与胸窗萤 *P. pectoralis* 等萤火虫的情况类似(方立, 2012)。三叶虫萤雌虫产卵达到高峰期之后产卵量有稳定下降的趋势,有学者认为这种繁殖能力的变化趋势是新陈代谢能力下降的一种表现(Mack *et al.*, 2003; Srivastava and Omarkar, 2004; Perry and Roitberg, 2005),也有可能是成虫只饮糖

液,体内储存营养在第 1 次产卵后就大量消耗,且三叶虫萤成虫仅存活 7 d 左右,要尽快将卵产出,所以第 1 次(或仅 1 次)产卵数较多,而后减少(或不产)。

雌虫一生多次交配多次产卵的现象,曾有物质受益假说、基因受益假说等解释其适应机制(孟玲和李保平, 2006)。三叶虫萤雌雄成虫可以多次交配、雌虫可以多次产卵的机制还有待进一步研究。室内的三叶虫萤雌虫也可以再次交配,这个结果与季现莹(2014)的研究不一致。可能是野外雌成虫产卵倾向于密集产卵,而实验室内雌成虫产卵较为分散,因此,三叶虫萤偏好产卵环境等问题还有待进一步研究。另外,由于之前已有的研究(Fu *et al.*, 2012; 季现莹, 2014),本文未涉及三叶虫萤求偶、交配期间的闪光和精包传输等行为,也没有详细统计研究交配次数对繁殖力的影响。

### 参考文献 (References)

- Chen SZ, Cao CQ, Xian LM, Zhao YL, Li YL, 2014. Habitat analysis and night activity regularity of *Emeia pseudosauteri* at Lvxin Park in Leshan City. *Journal of Leshan Normal University*, 12: 47–50. [陈申芝, 曹成全, 鲜黎明, 赵玉玲, 李燕玲, 2014. 乐山市绿心公园三叶虫萤生境分析与夜间活动规律. *乐山师范学院学报*, 12: 47–50.]
- Chen SZ, Lu CC, Cao CQ, Tong C, Ye C, 2018. The morphology description of the every instar of larval *Emeia pseudosauteri*. *Sichuan Journal of Zoology*, 37(3): 298–304. [陈申芝, 卢聪聪, 曹成全, 童超, 叶超, 2018. 三叶虫萤各龄期幼虫形态描述. *四川动物*, 37(3): 298–304.]
- Dong PX, Hou QB, Liang XC, 2009. Firefly (Coleoptera: Lampyridae) glowing behavior and bioluminescence origin. *Sichuan Journal of Zoology*, 28(2): 309–312. [董平轩, 侯清柏, 梁醒财, 2009. 萤火虫的发光行为及其功能起源. *四川动物*, 28(2): 309–312.]
- Fang L, 2012. Predation, development and reproduction of the terrestrial firefly *Pyrocoelia pectoralis* (Coleoptera: Lampyridae). Master's dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [方立, 2012. 胸窗萤的捕食、发育及生殖研究. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Fu XH, Ballantyne L, Lambkin C, 2012. *Emeia* gen. nov., a new genus of Luciolinae fireflies from China (Coleoptera: Lampyridae) with an unusual trilobite-like larva, and a redescription of the

- genus *Curtos* Motschulsky. *Zootaxa*, 3403: 1–53.
- Hayshi F, Suzuki H, 2003. Fireflies with or without prespermatophores: Evolutionary origins and life-history consequences. *Entomological Science*, 6(1): 3–10.
- He HM, Xiao L, Fu S, Xue FS, 2015. Observations on the life history, mating and fecundity of *Platycorynus parryi* Baly. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(1): 193–199. [何海敏, 肖亮, 傅淑, 薛芳森, 2015. 绿缘扁角叶甲生活史、交配及繁殖的观察. 应用昆虫学报, 52(1): 193–199.]
- Ji XY, 2014. The reproductive physiology study of several fireflies. Master dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [季现莹, 2014. 几种萤火虫生殖生理研究. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Jiang ZG, 2004. Animal Behavior Principles and Species Conservation Methods. Beijing: Science Press. 126–138. [蒋志刚, 2004. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社. 126–138.]
- Kuang XJ, Liu XP, Xu J, Xiao HJ, Xue FS, 2010. Mating behavior of *Colaphellus bowringi*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(4): 704–743. [匡先钜, 刘兴平, 徐婧, 肖海军, 薛芳森, 2010. 大猿叶虫交配行为的观察. 昆虫知识, 47(4): 704–743.]
- Li YF, Dong DB, Guo KK, Deng CH, Wang HX, 2015. Mating, incision and oviposition of *Saperda papulnea*. *Forest Pest and Disease*, 34(3): 27–29. [李永福, 董德北, 郭康康, 邓彩萍, 王海香, 2015. 青杨天牛成虫交配刻槽产卵习性初步研究. 中国森林病虫, 34(3): 27–29.]
- Lu CC, Tong C, Cao CQ, Chen SZ, Li XM, Liu P, 2017. Effect of different environment and material on the hatching of the eggs of *Emeia pseudosauteri*. *Biotic Resource*, 39(5): 386–388. [卢聪聪, 童超, 曹成全, 陈申芝, 李晓梅, 刘飘, 2017. 不同环境和介质对三叶虫萤卵孵化的影响. 生物资源, 39(5): 386–388.]
- Meng L, Li BP, 2006. Mating and oviposition behaviors of exotic leafbeetle *Ophraella communa*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43(6): 806–809. [孟玲, 李保平, 2006. 豚草条纹萤叶甲的交配和产卵行为. 昆虫知识, 43(6): 806–809.]
- Mack PD, Priest NK, Promislow DEL, 2003. Female age and sperm competition: Last-male precedence declines as female age increases. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1511): 159–165.
- Perry JC, Roitberg BD, 2005. Ladybird mothers mitigate offspring starvation risk by laying tropic eggs. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 58(6): 578–586.
- Ren LL, Qi LY, Luo ZX, Zhou SD, Dai HG, 2008. Mating behavior of the oriental fruitfly *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae). *Entomological Journal of East China*, 17(2): 132–135. [任荔荔, 祁力言, 罗智心, 周曙东, 戴华国, 2008. 桔小实蝇交配行为观察. 华东昆虫学报, 17(2): 132–135.]
- Srivastava S, Omkar, 2004. Age-specific mating and reproductive senescence in the seven-spotted ladybird, *Coccinellidae septempunctata*. *Journal of Applied Entomology*, 128(6): 452–458.
- Tong C, Cao CQ, Liu FQ, Chen SZ, Chen ZW, Liu HY, 2018. A large number of *Emeia pseudosauteri* found in Lvxin Park, Leshan City, Sichuan Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 37(6): 708–709. [童超, 曹成全, 刘方庆, 陈申芝, 陈郑伟, 刘红瑛, 2018. 四川省乐山市绿心公园发现大量连片三叶虫萤. 四川动物, 37(6): 708–709.]
- Wang YY, Zheng XL, Fu XH, Lei CL, 2007. Reproductive behavior of the terrestrial firefly, *Pyrocoelia pectoralis*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(3): 415–419. [王余勇, 郑霞林, 付新华, 雷朝亮, 2007. 胸窗萤的生殖习性. 昆虫知识, 44(3): 415–419.]
- Yang H, Yang W, Yang MF, Yang CP, Pan WQ, Feng B, 2011. Mating and oviposition behavior of *Batocera horsfieldi*. *Scientia Sinicae*, 47(6): 88–92. [杨桦, 杨伟, 杨茂发, 杨春平, 潘武全, 冯波, 2011. 云斑天牛的交配产卵行为. 林业科学, 47(6): 88–92.]