枸杞红瘿蚊的交尾行为及其影响因素*

孙浩月[1, 2**] 张雨晴[1] 张 凡[1] 雷捷惟[1, 2] 马 妹[2]
徐常青[1] 刘 赛[1] 乔海莉[1***] 陆鹏飞[2***]

（1. 中国医学科学院，北京协和医学院，药用植物研究所，北京 100193；
2. 北京林业大学省部共建森林培育与森林保护教育部重点实验室，北京 100083）

摘 要 【**目的**】 枸杞红瘿蚊 *Gephyraulus lycantha* Jiao & Kolesik 是枸杞生产中重发、频发的害虫，明确枸杞红瘿蚊成虫交尾行为及其相关的影响因素，为利用性信息素防控枸杞红瘿蚊提供理论基础。【**方法**】在室内条件下，观察枸杞红瘿蚊成虫的交尾行为、交尾节律和多次交尾现象，并统计分析不同时龄及寄主植物对其交尾次数和交尾时长的影响。【**结果**】 枸杞红瘿蚊羽化后即可发生求偶和交尾，交尾行为包括避让、打斗和交尾 3 种，且雌雄成虫都具有搜寻和识别配偶的行为。成虫交尾具有明显的时辰动态节律，多集中于光期，在光期 2 h（8：00）达到交尾高峰。枸杞红瘿蚊成虫的平均交尾时长为（32.49±1.67）s，大多集中在 10.0-50.0 s 时间段内。枸杞红瘿蚊雌雄成虫都存在多次交尾现象，雄虫更为明显。雄虫时龄变化对雌雄成虫的交尾次数影响较大，随着雄虫时龄的增加，交尾次数降低，而当雌雄成虫时龄同时变化时会对其交尾时长产生显著影响（P<0.05)。寄主植物对枸杞红瘿蚊成虫交尾行为无显著影响。【**结论**】 本研究揭示了枸杞红瘿蚊成虫交尾的行为特征、动态节律，明确了成虫时龄是影响其交尾的主要因素，从理论上证实了利用性信息素防治枸杞红瘿蚊的可行性和有效性。

关键词 枸杞红瘿蚊；交尾行为；影响因素；时龄；寄主植物

Factors influencing the mating behavior of *Gephyraulus lycantha* (Diptera: Cecidomyiidae)

SUN Hao-Yue[1, 2**] ZHANG Yu-Qing[1] ZHANG Fan[1] LEI Jie-Wei[1, 2] MA Mei[2]
XU Chang-Qing[1] LIU Sai[1] QIAO Hai-Li[1***] LU Peng-Fei[2***]

(1. Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Beijing 100193, China; 2. Key Laboratory for Silviculture and Conservation of the Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract **[Objectives]** To determine the factors that affect the mating behavior of the gall midge, *Gephyraulus lycantha* Jiao & Kolesik, a frequent and recurrent pest of *Lycium barbarum*, in order to provide information to develop techniques controlling of this pest with sex pheromones. **[Methods]** The mating behavior of *G. lycantha* was studied under laboratory conditions and the effects of age and host plant species on mating frequency and duration were statistically analyzed. [**Results**] Adults generally begin courtship and mate immediately after emerging. Mating behavior has three aspects avoidance, fighting and mating. Both males and females search for, and identify, mates. Copulation has an obvious dynamic, hourly rhythm, which is mainly concentrated in the light phase of the photoperiod, peaking at 2 h (8:00) in the light phase. The average mating duration of adults was (32.49±1.67) s, with most in the range of 10.0-50.0 s. Multiple copulation occurred in both male and female adults, but was more common in males. The frequency of mating by both sexes significantly decreased with age. Host plant species had no significant effect on mating behavior. **[Conclusion]** Age is the main factor affecting mating in *G.*

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（81774015）；国家重点研发计划（2022YFC3501502）；中国医学科学院医学与健康科技创新工程项目(CIMFS 2021-I2M-1-031)

**第一作者 First author，E-mail：haoyuesun2022@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：qhl193314@sina.com；lpengfei224@126.com

收稿日期 Received：2022-10-05；接受日期 Accepted：2022-11-14

lycantha. These results indicate that it should be both feasible and effective to use sex pheromones to control this pest.

Key words　*Gephyraulus lycantha*; mating behavior; influencing factors; age; host plants

枸杞红瘿蚊 *Gephyraulus lycantha* Jiao & Kolesik，又名枸杞花桥瘿蚊，隶属于双翅目 Diptera 瘿蚊科 Cecidomyiidae 桥瘿蚊属 *Gephyraulus*（Jiao *et al.*，2020），是为害宁夏枸杞 *Lycium barbarum*（以下简称枸杞）的重要成灾性害虫之一。该虫以成虫产卵于枸杞幼嫩花蕾内，孵化后的幼虫啃食子房，使花蕾畸形膨大，形成“灯笼状”虫瘿，受害的花蕾不能正常开花结果，危害率即为产量损失率，因其发生隐蔽，难以防治，生产上称之为“枸杞癌症”（吴福帧等，1982；刘赛等，2020）。自 1970 年在宁夏野生枸杞上发现枸杞红瘿蚊以来（刘美珍等，1987），1972 年在青海暴发，1985 年在宁夏暴发，至今其发生区域和为害面积正逐年增加，已蔓延至宁夏、青海、甘肃、内蒙古、新疆等各大枸杞产区（徐常青等，2014）。在宁夏地区，枸杞红瘿蚊通常每年发生 6 个世代，严重发生时可导致 60%以上的产量损失，甚至绝收，已成为枸杞产业发展的制约因素（张凡等，2020）。

目前，针对枸杞红瘿蚊的防治普遍依赖于化学农药，常规化学农药防治不仅治标不治本，而且极易造成农药残留超标，严重影响药材枸杞子的临床用药安全。因此，寻求安全有效的枸杞红瘿蚊防控方法显得尤为重要。

基于昆虫性信息素的生物防治方法，因其具有安全、高效、简单、专一性等优点，已成功应用于许多农林害虫的监测和防控（郑丽霞等，2018；徐汉虹等，2020）。该方法的精准与成功应用建立在对目标害虫成虫交尾行为和交尾能力等生殖行为特征充分明确和认识的基础上（梁玲等，2019）。多数昆虫性成熟时，会向异性个体传达交尾欲望，并采用求偶的方式进行种内信息交流和识别，从而与同种配偶完成种群繁衍（赵新成和王琛柱，2006）。已有研究报道，植食性瘿蚊部分种类的性信息素已被提取、鉴定与合成，并用于害虫监测，但直接用于田间防治的种类较少（Suckling *et al.*, 2007; Hall *et al.*, 2012; Jorgensen，2019；张凡等，2020）。例如，黑森瘿蚊 *Mayetiola destructor* 最早被证实其雌虫在田间具有吸引雄虫的特性（Foster *et al.*，1991；李红军等，2008）。甘蓝瘿蚊 *Contarinia nasturtii*（Albertsson，2008）、菊花瘿蚊 *Rhopalomyia longicauda*（刘亚佳等，2008）、鞍瘿蚊 *Haplodiplosis marginata*（Censier *et al.*，2014）、麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana*（Gries *et al.*，2000）等种类的性信息素也已通过分离和鉴定，并在田间对雄虫具有较好的引诱作用。

目前国内外关于枸杞红瘿蚊的研究主要集中在其形态特征、发生规律以及农药防治措施等方面（李建领等，2017；Jiao *et al.*，2020），而针对与其性信息素相关的成虫交尾行为和交尾能力等方面的研究尚属空白。因此，本文对枸杞红瘿蚊成虫的交尾行为、交尾时长、交尾能力、交尾节律以及影响交尾的因素等方面进行了研究，以期为利用性信息素监控枸杞红瘿蚊提供理论基础。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

枸杞红瘿蚊的虫瘿采自宁夏回族自治区中宁县枸杞种植基地（37°48′N，105°71′E），带回室内放入直径 8 cm、高 10 cm 的玻璃器皿中，皿底铺设 5 cm 厚沙土供老熟幼虫入土化蛹，在人工气候箱（PRX-450D，宁波赛福实验仪器有限公司）中饲养至成虫羽化，饲养条件设置为温度（25 ± 2）℃，相对温度 25% ± 5%，光周期 16 L∶8 D。

1.2　供试植物

试验所用宁夏枸杞植株采自中国医学科学院药用植物研究所枸杞种植园（40°04′N，116°28′E），品种为宁杞 1 号，树龄 3 年。试验期间枸杞种植园内未施用任何化学农药。参考张

凡等（2020）采集带有幼嫩花蕾（鉴别特征为现蕾 1-3 d，长 1.5-3.5 mm）且长势均一的健康枸杞枝条，枝条长约 20 cm，每 3 根枝条为一组，将同组枝条插在浸满纯净水的花泥中（长 × 宽 × 高=5 cm×5 cm×8 cm），置于玻璃容器内（直径 15 cm，高 20 cm）。设置 4 个处理，处理 1（空白对照）：仅有花泥，不插枸杞枝条的空白对照；处理 2（仅幼蕾枝条）：仅保留幼嫩花蕾，摘除枝条上的叶片、成熟花蕾、盛开花、果等；处理 3（无幼蕾枝条）：仅摘除枝条上的幼嫩花蕾；处理 4（完整枝条）：保持完整的枸杞枝条，不做任何摘除处理。

1.3 枸杞红瘿蚊成虫的交尾行为及其时辰节律观察

所有实验均选择初羽化未交尾的枸杞红瘿蚊成虫，在温度为（25 ± 2）℃，相对湿度为 25% ± 5%，光周期为 16 L：8 D 的条件下进行。光期为 6:00-22:00，暗期为 22:00-次日 6:00。

1.3.1 交尾行为特征、交尾时长及时辰节律观察 将初羽化未交尾的枸杞红瘿蚊雌雄成虫各 100 头置于透明容器中（直径 15 cm，高 20 cm），进行 24 h 不间断观察，以 1 h 为一个时间段，记录枸杞红瘿蚊成虫的交尾行为、交尾对数和交尾持续的有效时长。连续观察 2 d，直至供试成虫全部死亡为止，试验重复 3 次。

1.3.2 多次交尾行为观察 将初羽化未交尾的枸杞红瘿蚊成虫按雌雄比 1：50（待测雌虫 1 头，配对雄虫 50 头）和 50：1（配对雌虫 50 头，待测雄虫 1 头）分别饲养于 2 个透明玻璃容器中，容器同 1.3.1。进行全天 24 h 持续观察，分别记录 2 个容器中待测成虫的交尾次数。试验期间及时清理死亡的配对成虫，并补充初羽化未交尾的成虫，保持容器中的配对成虫数量为 50 头。试验持续至待测成虫死亡结束，重复 10 次。

1.4 枸杞红瘿蚊成虫交尾的影响因素

1.4.1 时龄对成虫交尾的影响 根据刘赛等（2020）的研究结果，枸杞红瘿蚊成虫多集中在光期交尾，且已交尾的雌成虫和雄成虫平均寿命分别为 41.8 h 和 38.3 h，本研究中将刚羽化的枸杞红瘿蚊成虫寿命（0 - 36 h）以 6 h 为间隔，分成 7 个时间段，在温度为（25 ± 2）℃，相对湿度为 25% ± 5%，光周期 16 L：8 D 的条件下，从光期开始持续观察 6 h，记录枸杞红瘿蚊不同时龄成虫对其交尾行为的影响。

将羽化 0、6、12、18、24、30 和 36 h 的未交尾雌雄成虫分别置于透明容器中，容器同 1.3.1。试验设置 3 个处理：（1）初羽化未交尾的雄虫与不同时龄的雌虫配对；（2）初羽化未交尾的雌虫与不同时龄的雄虫配对；（3）相同时龄的雌雄成虫配对。观察记录成虫的交尾情况。每个处理雌雄成虫均为 50 头，各重复 3 次。

1.4.2 寄主植物对成虫交尾的影响 在 1.2 所述 4 种寄主植物处理的容器中，放入初羽化未交尾的枸杞红瘿蚊雌雄成虫各 50 头，用保鲜膜将容器顶端密封，并用昆虫针扎孔洞保证透气。于光期开始，每隔 20 min 观察一次成虫求偶、交尾情况，记录交尾对数、每对成虫交尾的持续时长。试验重复 6 次，每次持续观察 6 h。

1.5 数据处理与分析

所有数据均采用 SPSS 21 软件进行统计分析。采用单因素方差分析（One-way ANOVA）统计枸杞红瘿蚊成虫交尾时辰节律及不同时龄、不同寄主植物处理下的交尾次数和交尾持续时长。采用正态分布分析正常状态下枸杞红瘿蚊成虫交尾持续时间。

2 结果与分析

2.1 枸杞红瘿蚊的交尾行为特征

枸杞红瘿蚊成虫羽化后，不需要补充营养，即可开始求偶和交尾。交尾行为包括避让、打斗和交尾 3 种，且雌雄成虫都具有搜寻和识别配偶的行为（图 1，图 2）。

初羽化的枸杞红瘿蚊成虫身体柔弱，翅未展开，爬行散开后，停息展翅，随后稍作静伏即爬离或飞向四周，开始寻找合适的场所和配偶进行求偶与交尾。当雌虫遇到适合场所时，便静止不

动，随后扭动腹部，使其腹部略微抬起，慢慢向外伸出产卵器，并略微向上弯曲，开始求偶（图 1：A）。此时，雌虫向雄虫发出求偶信号，等待雄虫前来与之交尾，整个求偶过程中雌虫保持不动，产卵器偶有伸缩。在枸杞红瘿蚊雌雄成虫搜寻和识别配偶的过程中，其触角会小幅度地左右摆动，当遇到同性、异性时，触角摆动幅度加大，并表现出不同的识别行为（图 2）。

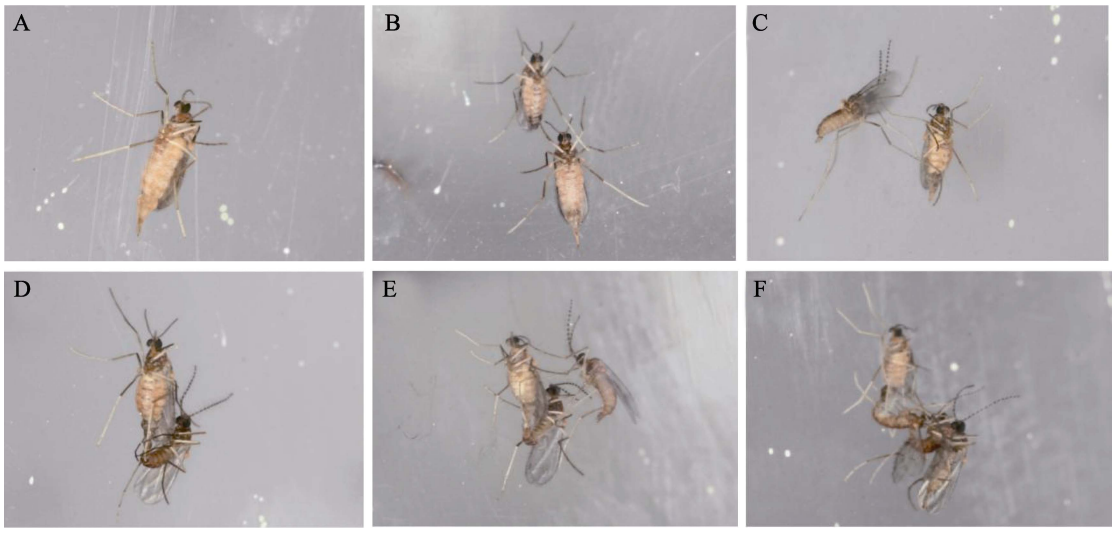

图 1　枸杞红瘿蚊成虫的求偶与交尾行为

Fig. 1　Calling and mating behaviors of *Gephyraulus lycantha*

A. 雌虫求偶；B. 雌虫与雌虫相遇；C. 雄虫被求偶雌虫吸引；D. 雌雄交尾；E. 雄虫与交尾的雄虫争夺配偶；F. 多头雄虫争夺配偶。

A. Female courtship; B. Female encounter female; C. Male attracted by female; D. Mating of male and female; E. Male fight male for one mate; F. Multiple males compete for one mate.

2.1.1　雄雄相遇时的交尾行为　有 2 种情况（图 2：A）：（1）如有身体接触，双方便会快速摆动触角，对峙并发生打斗行为。打斗时，中足与后足稳定发力，前足进攻，并不断振翅，试图用前足攻击对方，直至弱者逃离。偶有打斗时，一雄虫爬上另一雄虫背部，试图用口器触碰其身体，并弯曲腹部进行攻击，随后两雄虫分开，各自远离；（2）少数情况下两雄虫会相互避让，但均未发生交尾。

2.1.2　雌雌相遇时的交尾行为　如有身体或触角接触，会相互轻触彼此后，立刻避让离开，未见抱对、交尾、对峙和打斗行为（图 1：B）。一旦雌虫找到合适场所静伏，并伸出产卵器后，便静止不动，此后雌虫之间很少相遇（图 2：B）。

2.1.3　雌雄相遇时的交尾行为　有以下几种情况（图 2：C）：雄虫在寻找配偶的过程中，不断振翅飞行，较雌虫更为活跃。一旦发现雌虫，便快速扇动双翅，急速向雌虫飞去（图 1：C）。（1）如果雄虫无交尾意愿，则用触角轻碰雌虫身体后，离开；（2）如雄虫有交尾意愿，则围绕雌虫不断振翅、摆动触角，并用触角碰触、拍打雌虫，找准机会迅速爬到雌虫背部试图交尾。此时，少数雌虫会反抗、爬动或躲避雄虫，试图将雄虫从背部甩掉，掉下的雄虫会继续爬向雌虫背部并强行抱对进行交尾，而多次尝试不成功的雄虫，则会离开。大多数雌虫会静止不动，配合雄虫的交尾行为（图 1：D）。交尾时，雄虫翅与身体平行，用前足与中足抱住雌虫胸腹部，后足落地以固定身体，与雌虫身体略成 45° 角，曲腹伸出外生殖器，插入雌虫生殖腔，进行交尾。当输精完成后，雄虫缩回外生殖器，但身体仍保持交配之势，静止片刻后，雌雄分开。雌虫将产卵器收回至产卵管内。

2.1.4　雌虫遇到正在交尾的成虫　如有身体或触角接触，雌虫会轻触正在交尾的成虫后，立刻避让离开（图 2：D）。

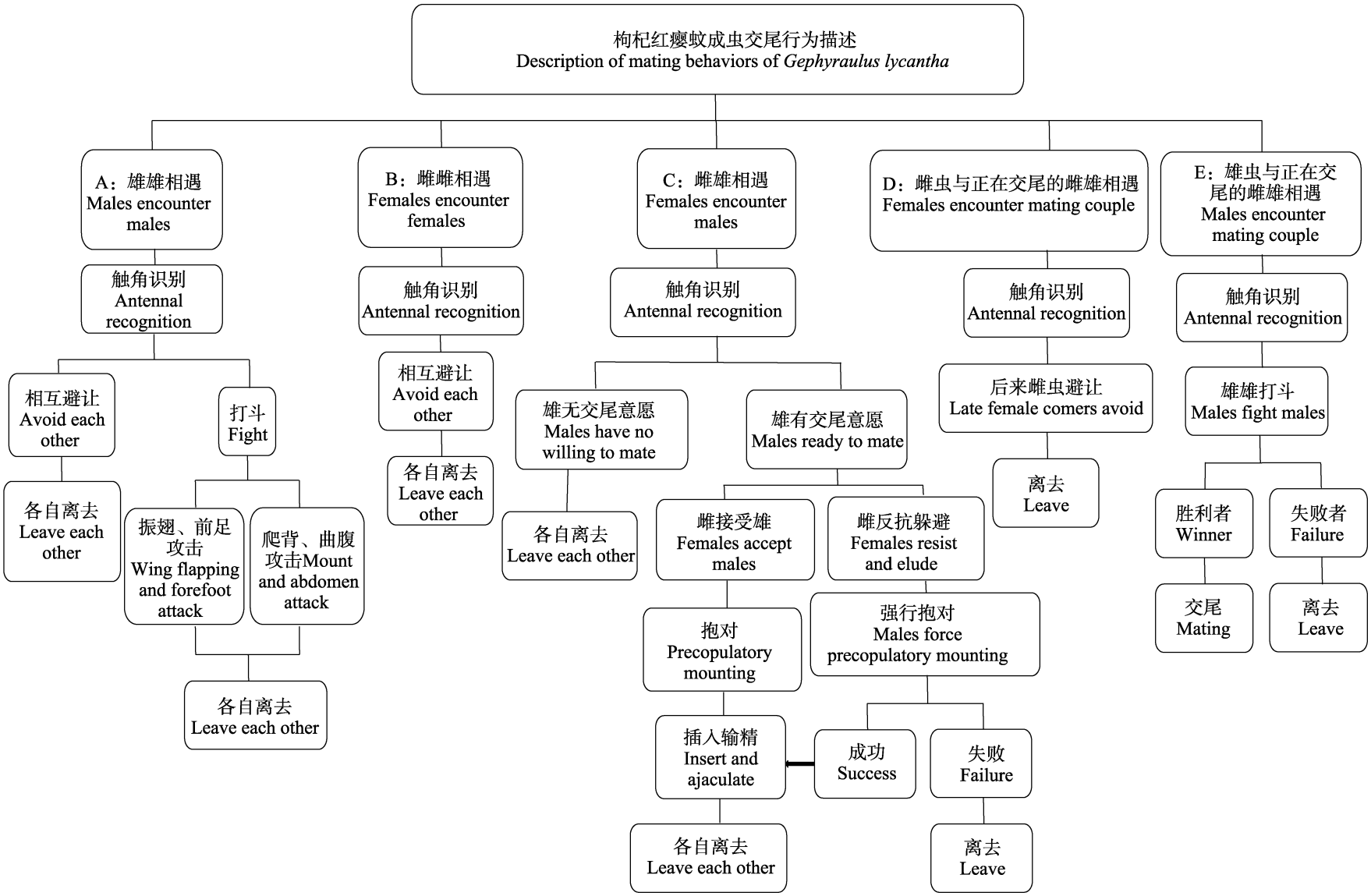

图 2　枸杞红瘿蚊成虫的交尾行为描述

Fig. 2　Description of mating behaviors of *Gephyraulus lycantha*

2.1.5　雄虫遇到正在交尾的成虫　正在交尾的雄虫与后来的雄虫均会表现出很强的攻击性，用触角互相触碰，正在交尾的雄虫仍抱紧雌虫与之继续保持交尾之势。后来的雄虫用触角和前足攻击正在交尾的雄虫，试图爬到正在交尾的雄虫背上将其赶走，同时，后来的雄虫开始曲腹，预寻找合适机会与雌虫抱对进行交尾（图 2：D）。大多数情况，正在交尾的雄虫能把后来的雄虫赶走，继续交尾（图 1：E）。少数情况，后来的雄虫能将正在交尾的雌雄成虫驱散，或者把正在交尾的雄虫赶走后，与雌虫开始交尾。另外，当多头雄虫同时遇到正在交尾的成虫时，雄虫之间会发生强烈的打斗和争夺配偶现象，胜者会与雌虫继续交尾或开始交尾，败者逃离，继续寻找新的配偶（图 1：F）。

2.2　枸杞红瘿蚊的交尾时长及交尾节律

2.2.1　枸杞红瘿蚊的持续交尾时长　从枸杞红瘿蚊每次交尾的持续时间来看，有效的交尾时长存在不同（图 3）。观察 100 对枸杞红瘿蚊雌雄成虫的交尾行为，共记录其有效交尾时长 329 个。其中，最长的交尾时长为 283.0 s，最短交尾时长仅为 4.0 s，枸杞红瘿蚊的平均交尾时长为（32.49 ± 1.67）s，且大多集中在 10.0-50.0 s。

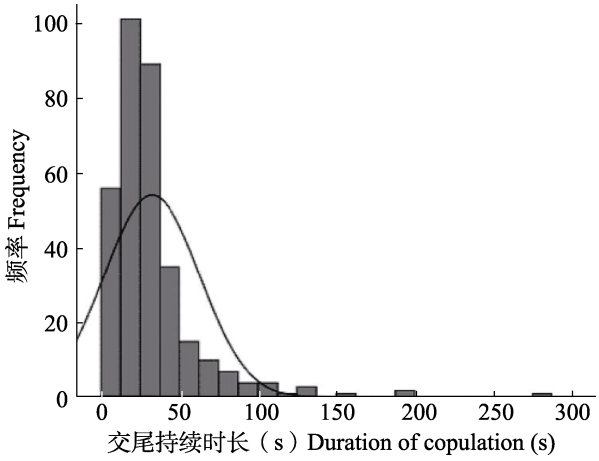

图 3　枸杞红瘿蚊交尾持续时长

Fig. 3　The duration of copulation of *Gephyraulus lycantha*

2.2.2　枸杞红瘿蚊的交尾时辰节律　对枸杞红瘿蚊的整个成虫期进行观察发现，其交尾行为全天可见，并呈现出明显的时辰动态节律（图 4）。但在光期下，枸杞红瘿蚊的交尾时辰波动及交尾次数显著高于暗期，该段时间内成虫交尾的次数占整日总交尾次数的 77%。一日内，枸杞红瘿蚊在进入暗期后的 6 h 内（23：00-5：00）交尾行为发生的频率很低，其交尾百分比基本维持在 5%以下。暗期结束前 2 h（5：00-7：00），枸杞红瘿蚊逐渐开始活跃，其交尾百分比也呈上升趋

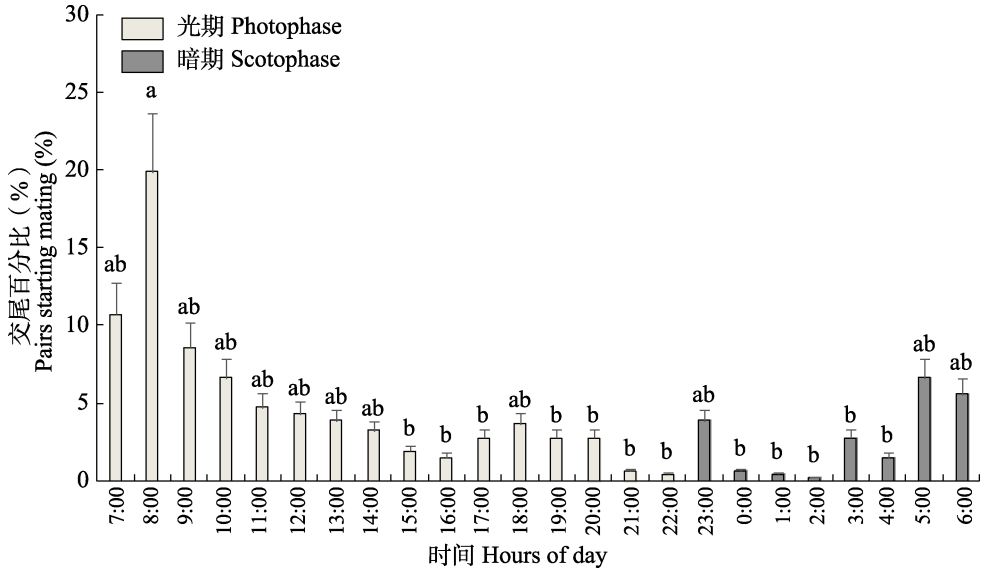

图 4　枸杞红瘿蚊成虫交尾的时辰节律

Fig. 4　Circadian rhythm of mating of *Gephyraulus lycantha* adults in the laboratory

势。当光期开始后，枸杞红瘿蚊的交尾频率持续上升，并在光期 2 h（8：00）达到交尾高峰，其交尾百分比显著高于其他时段（P<0.05）。随后，枸杞红瘿蚊的交尾百分比迅速下降，并于进入光期后 9-10 h（15：00-16：00）降至最低值，而后其交尾百分比又略有上升，但始终保持在 5% 以下。

2.2.3 枸杞红瘿蚊的多次交尾行为 从枸杞红瘿蚊的一生交尾次数来看，雌雄成虫均存在多次交尾现象（图 5）。雄虫的多次交尾现象非常常见，1 头雄虫一生平均可交尾（9.60 ± 3.84）次，最少交尾次数为 4 次，最多可达 16 次。其中，一生能交尾 10 次或 12 次的雄虫占总交尾次数的比例最高，为 20%；其余雄虫发生 4 次或以上交尾，占比均为 10%。雌虫在大多数情况下只交尾 1 次，交尾次数占总交尾次数的 80%；但存在交尾后再次交尾的现象，交尾次数最多不超过 3 次，其占比仅为 10%。单头雌虫一生平均可交尾（1.30 ± 0.67）次。

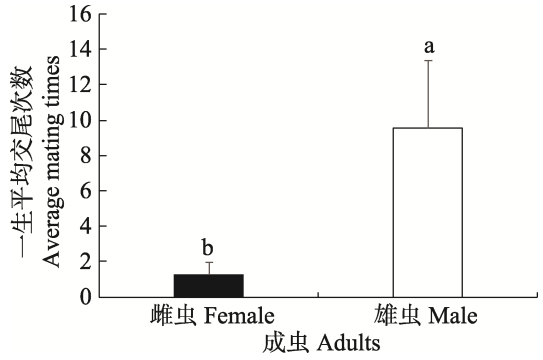

图 5 枸杞红瘿蚊成虫的交尾次数

Fig. 5 Mating times of *Gephyraulus lycantha* adults

2.3 枸杞红瘿蚊交尾的影响因素

2.3.1 成虫时龄对枸杞红瘿蚊交尾的影响 枸杞红瘿蚊雌雄成虫均能进行多次交尾，但其时龄能显著影响成虫的交尾次数和交尾时长（图 6）。

不同时龄的雌虫与初羽化的雄虫配对后，交尾次数随着雌虫时龄的增加而下降（图 6：A）。其中，0、6、12 h 时龄雌虫的平均交尾次数显著高于其他时龄（P<0.05），尤以 0 h 时龄雌虫的交尾次数最高，可达（26.67 ± 2.67）次；从 18 h 开始，雌虫与雄虫的交尾次数开始逐渐减少，当雌虫到达 30 h 时龄时，其与雄虫的交尾次数达到最低。随着雌虫时龄的增加，其与雄虫交尾持续的时间随着交尾经历的增加呈逐渐延长之势（图 6：B）。在雌虫时龄到达 24 h 时，其与雄虫的交尾持续时长达最高，为（61.81 ± 4.00） s；之后，随着雌虫时龄增加，雌雄成虫的交尾持续时长开始略微下降，但仍保持在 50 s 以上，且不同时龄雌虫与雄虫的交尾持续时长之间没有显著差异性（P=0.094）。

不同时龄的雄虫与初羽化的雌虫配对后，雄虫与雌虫的交尾次数随雄虫时龄的增加呈下降趋势（图 6：C）。其中，0 h 时龄的雄虫与雌虫交尾次数最高，平均可达（24.33 ± 1.86）次；从雄虫时龄到达 30 h 开始，其与雌虫的平均交尾次数显著低于其他时龄（P<0.05），且达到最低值，仅为（6.33 ± 0.33）次。而随着雄虫时龄的增加，其与雌虫交尾持续的时间随着交尾经历的增加呈动态变化，但总体趋势逐渐延长（图 6：D）。

相同时龄的雌、雄虫配对后，随着成虫时龄的增加，其交尾次数呈下降趋势（图 6：E）。其中，0 h 时龄成虫的平均交尾次数最高，达（25.67 ± 1.86）次；当成虫时龄到达 36 h 时，其交尾次数最低，仅为（10.50 ± 0.50）次。而雌雄成虫的交尾持续时长在其 0 h 时龄时为最短；随着成虫时龄的增加，其交尾持续时长呈上升且动态变化（图 6：F），当雌、雄成虫到达 18 h 时龄时，其交尾持续时长达最高值，并显著高于其他时龄成虫的交尾时长（P<0.05）。

由上可知，枸杞红瘿蚊成虫无论是同一性别时龄增加，还是两性时龄均增加，其平均交尾次数均呈逐渐减少之势，而其交尾持续时长则会逐渐增加。其中，雄虫时龄变化对雌雄成虫的交尾次数影响较大，而当雌雄成虫时龄同时变化时会对其交尾持续时长产生显著影响。

2.3.2 寄主植物对枸杞红瘿蚊交尾的影响 枸杞红瘿蚊雌雄成虫在 4 种处理寄主植物存在时，其交尾次数（P=0.61）和交尾持续时长（P=0.92）之间无显著差异（表 1）。其中，在无任何植物

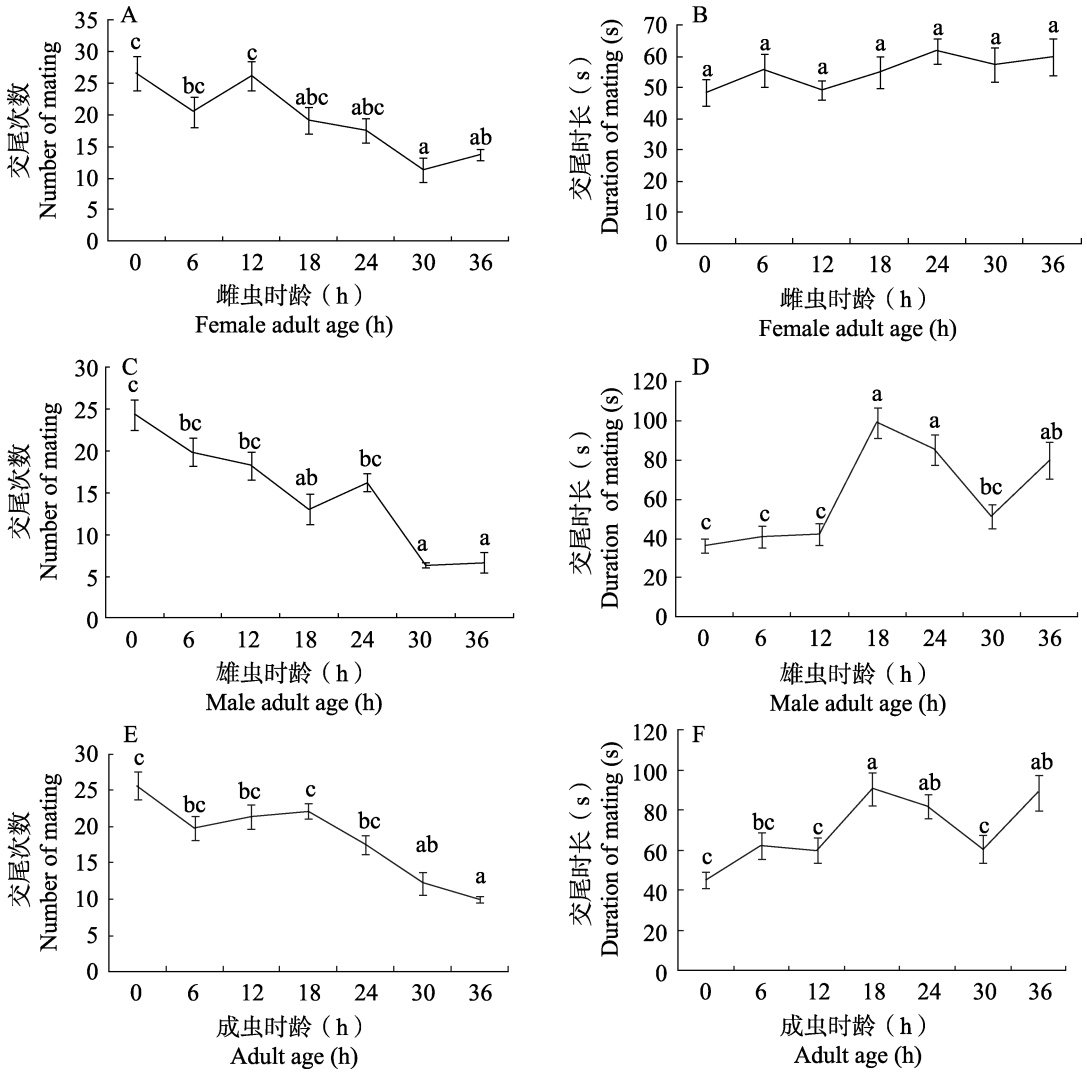

图 6　枸杞红瘿蚊成虫时龄对其交尾的影响

Fig. 6　Effect of age on the mating of *Gephyraulus lycantha* adults

A. 不同时龄雌虫的交尾次数；B. 不同时龄雌虫的交尾持续时长；C. 不同时龄雄虫的交尾次数；D. 不同时龄雄虫的交尾持续时长；E. 不同时龄成虫的总交尾次数；F. 不同时龄成虫总的交尾持续时长。

A. Mating times of females at different ages; B. Duration of mating in females of different ages; C. Mating times of males at different ages; D. Duration of mating in females of different ages; E. Total mating times of adults at different ages; F. Total duration of mating in adults of different ages.

表 1　不同寄主植物处理对枸杞红瘿蚊交尾的影响（平均值±标准误）

Table 1　Effects of different host plant treatments on copulation of *Gephyraulus lycantha* (mean±SE)

分组 Groups	空白对照 Blank control	仅幼蕾枝条 Only young bud branches	无幼蕾枝条 No young bud branches	完整枝条 Complete branches	显著性（*P*） Significance
交尾次数 Number of mating	16.50±6.76	8.50±2.40	10.83±3.05	12.67±3.65	0.61
交尾时长（s） Duration of mating (s)	35.34±7.22	31.27±6.34	31.41±6.34	34.89±5.20	0.92

不同处理条件下交尾差异不显著（$P>0.05$）。

No significant different in copulation under different treatment conditions ($P>0.05$).

存在的空白对照处理中，枸杞红瘿蚊的交尾次数和交尾持续时长最高，分别为（16.50 ± 6.76）次和（35.34 ± 7.22）s；其次是在保持完整枸杞枝条和无幼蕾枝条处理中；在仅保留幼蕾枝条的处理中，雌雄成虫的平均交尾次数和交尾持续时长最低，仅为（8.50 ± 2.40）次和（31.27 ± 6.34）s。

3 结论与讨论

室内观察发现，枸杞红瘿蚊雌虫羽化后遇到合适场所时，会伸出腹部末端的产卵器和性腺体，进行有规律的抽动，表现出性兴奋特征，召唤和吸引雄虫前来交尾。当雌雄成虫相遇时，二者经近距离接触和刺激，雄虫会主动与雌虫抱对进行交尾。当只有雌虫存在，或者雌虫与雌虫相遇时，雌虫仅表现为伸出产卵器进行求偶或二者互相避让的行为。而当雄虫与雄虫相遇时，二者大多会打斗，各自远离，无交尾行为。由此可见，枸杞红瘿蚊的生殖方式为两性生殖，不存在单性生殖的现象。这一特性与菊花瘿蚊 *Rhopalomyia longicauda*、柳瘿蚊 *Rhabdophaga saliciperda*、刺槐叶瘿蚊 *Obolodiplosis rohiniae* 等众多植食性瘿蚊的研究结果一致（刘亚佳等，2008；吉志新等，2011；田虎和杨亚龙，2019）。

一般认为昆虫的交尾时长是其性选择的一个重要特征，会影响成虫的繁殖行为，对昆虫的适应性有着重要意义（满孝明等，2020）。雄虫可以在交尾过程中通过延长交尾时间来增加生殖力，达到占有雌虫、降低其再次交配几率的目的（朱道弘，2004）。但是对于本身寿命极短的昆虫来说，增加交配时长反而会因生命力不足而使雌雄双方付出更高的交配代价，例如消耗能量、交配机械损伤、增加被捕食风险等（Jones and Aihara-Sasaki，2001；范立鹏等，2015；张锦坤等，2020）。枸杞红瘿蚊成虫寿命极短，仅为 1- 2 d（刘赛等，2020），而其平均交尾时长为（32.49 ± 1.67）s，且大多集中在 10.0-50.0 s。这与刺槐叶瘿蚊 *Obolodiplosis rohiniae*、异迟眼蕈蚊 *Bradysia impatiens* 等交尾时长为 3-4 min 的双翅目昆虫相比，时间较短（吉志新等，2011；谷山林和王小燕，2019；苟玉萍等，2021），可能是综合生殖效率以及交配代价产生的进化选择结果，同时其交配时间的长短还可能与雄性精包大小和射精量的多少有关（长有德和康乐，2002；张清泉等，2009）。

昆虫的生殖行为具有一定的昼夜节律性，不同种类昆虫在经过长期协同进化后，其求偶交配的时间会有较大差异，这是昆虫适应环境的结果同时也是生殖隔离的一个重要机制（Gavrilets，2000）。在实验室条件下，枸杞红瘿蚊的交尾行为表现出明显的昼夜节律，在早上 7:00-10:00 交尾比较集中，而桑瘿蚊 *Contarinia* sp.多在傍晚交尾（徐韶和周卫阳，2017），山核桃瘿蚊 *Contarinia* sp.多集中在下午交尾（张晶，2016）。3 种瘿蚊交尾节律的差异保证了各自之间的生殖隔离，体现了种间差异。同样的现象还出现在其他昆虫类型中，例如鳞翅目昆虫亚洲型舞毒蛾 *Lymantria dispar asiatica* 求偶及交尾行为的时间节律与不同种的松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa*、杨小舟蛾 *Micromelalopha troglodyta*、蜀柏毒蛾 *Parocneria orienta* 均不同（薛羿等，2017）。本研究结果显示，枸杞红瘿蚊成虫交尾行为全天可见，但在光期的交尾率显著高于暗期，可能是光照强度影响了成虫的交配活跃度。周海泳等（2020）研究发现黑水虻 *Hermetia illucens* 在白天光照强度与其交配活跃度显著相关，当光照强度低于一定值时，繁殖活跃度降低，甚至没有进行交配。

昆虫繁衍后代采用的典型交配策略是多次交配。因昆虫的种类不同，参与多次交配的成虫性别也不同，甘薯天蛾 *Agrius convolvuli*、小地老虎 *Agrotis ipsilon* 等雌虫可以与雄虫多次交配（沈顺章等，2017），雌性多次交配，可以保证更高的交配质量（Baker *et al.*，2001）。斑翅果蝇 *Drosophila suzukii*、二化螟 *Chilo suppressalis* 等雄虫参与多次交配（刘冰等，2017；冯波等，2020），雄性是竞争性别，其交配配偶越多，产生后代的机会越大，数量也越多，从而获得更高的适应性（王甦等，2014；高琼华，2016）。同时还存在部分昆虫雌雄虫均存在多次交配的习性（沈顺章等，2020）。枸杞红瘿蚊雌雄成虫均

存在多次交尾的现象，但雄虫的更为明显，其一生平均可交尾 10 次，且雄虫的交尾次数对其繁殖力没有显著影响。雄虫多次交尾的习性，让利用性信息素诱杀雄虫以达到控制种群数量的作用减弱。田间剩余的雄虫可以通过多次交尾，与大量的雌虫完成交尾产卵的过程（刘兴平等，2008），据此推测雄虫多次交尾现象是目前枸杞红瘿蚊田间防治难度大的一个重要因素，具体原因还需要进一步验证。

成虫龄期是影响昆虫交尾行为的重要因素之一（崔志浩等，2022；罗丽林等，2022）。本研究结果显示，随着成虫时龄的增加，枸杞红瘿蚊成虫的交尾次数降低，其繁殖能力减弱。这与很多种类昆虫成虫的龄期对其成活从交配行为的影响结果一致，究其原因可能是因为随着龄期的增加，昆虫体内的精原细胞耗尽导致交配能力降低（黄复生和况明书，1989；闫喜中等，2014；梁玲等，2019）。由于枸杞红瘿蚊的最佳交尾时间集中在羽化后 0-6 h，因此在防治中可以利用这一特点，通过性信息素对雄虫搜寻雌虫的行为进行迷向干扰，错过雌雄成虫的最佳交尾时龄，以减少交尾次数，从而降低产卵数量，达到控制枸杞红瘿蚊后代种群数量的目的。

参考文献 (References)

Albertsson J, 2008. Responses of the swede midge, *Contarinia nasturtii*, to volatile compounds from *Arabidopsis thaliana* and *Brassica oleracea* var. *botrytis*. Doctoral dissertation. Swedish: Swedish University of Agricultural Sciences.

Baker RH, Ashwell R, Richards TA, Fowler K, Chapman T, Pomiankowski A, 2001. Effects of multiple mating and male eye span on female reproductive output in the stalk-eyed fly, *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Behavioral Ecology*, 12(6): 732–739.

Chang YD, Kang L, 2002. Strategies used by male and female insects in multiple mating behavior and sperm competition. *Acta Entomologica Sinica*, 45(6): 833–839. [长有德, 康乐, 2002. 昆虫在多次交配与精子竞争格局中的雌雄对策. 昆虫学报, 45(6): 833–839.]

Censier F, Fischer CY, Chavalle S, Heuskin S, Fauconnier M, Bodson B, De Proft M, Lognay GC, Laurent P, 2014. Identification of 1-methyloctyl butanoate as the major sex pheromone component from females of the saddle gall midge, *Haplodiplosis marginata* (Diptera: Cecidomyiidae). *Chemoecology*, 24(6): 243–251.

Cui ZH, Chen L, Xie GL, Wang WK, 2022. The mating behavior of *Protaetia brevitarsis* (Lewis) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 59(4): 907–916. [崔志浩, 陈立, 谢广林, 王文凯, 2022. 白星花金龟交配行为观察. 应用昆虫学报, 59(4): 907–916.]

Fan LP, Huang FQ, Wang HB, Li GH, Kong XB, Zhang SF, Zhang Z, 2015. Reproductive behavior of *Micromelalopha sieversi* (Lepidoptera: Notodontidae). *Scientia Silvae Sinicae*, 51(8): 6–66. [范立鹏, 黄范全, 王鸿斌, 李国宏, 孔祥波, 张苏芳, 张真, 2015. 杨小舟蛾（鳞翅目：舟蛾科）的生殖行为. 林业科学, 51(8): 60–66.]

Feng B, Liu TW, Lu MH, Zhong L, Guo R, Liu WC, Guo QS, 2020. Multiple mating of *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and its effect on the oviposition of female moths. *Acta Entomologica Sinica*, 63(6): 759–768. [冯波, 刘天伟, 陆明红, 钟玲, 郭荣, 刘万才, 郭前爽, 杜永均, 2020. 二化螟的多次交配及其对雌蛾产卵量的影响. 昆虫学报, 63(6): 759–768.]

Foster SP, Harris MO, Millar JG, 1991. Identification of the sex pheromone of the Hessian fly, *Mayetiola destructor* (Say). *Naturwissenschaften*, 78(3): 130–131.

Gao QH, 2016. Mating behaviors of the swordtail cricket *Laupala cerasina* otte and the hangingfly *Bittacus planus* cheng. Doctoral dissertation. Yangling: Northwest A&F University. [高琼华, 2016. 樱红剑尾蟋与扁蚊蝎蛉交配行为研究. 博士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]

Gavrilets S, 2000. Rapid evolution of reproductive barriers driven by sexual conflict. *Nature: International Weekly Journal of Science*, 403(6772): 886–889.

Gou YP, Mao L, Liu CZ, Zhang KX, Li CC, Zhang QY, Zhang YL, 2021. Bio-ecological characteristics and control strategies of *Bradysia impatiens*. *Pratacultural Science*, 38(4): 654–663. [苟玉萍, 毛亮, 刘长仲, 张克信, 李春春, 张强艳, 张艳蕾, 2021. 异迟眼蕈蚊生物生态学特征及防治策略. 草业科学, 38(4): 654–663.]

Gries R, Gries G, Khaskin G, King S, Olfert O, Kaminski LA, Lamb R, Bennett R, 2000. Sex pheromone of orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana*. *Naturwissenschaften*, 87(10): 450–454.

Gu SL, Wang XY, 2019. Comprehensive prevention and control of *Contarinia* sp. *Modernizing Agriculture*, 2019(11): 11–12. [谷山林, 王小燕, 2019. 浅析桑瘿蚊的综合防控. 现代化农业, 2019(11): 11–12.]

Hall DR, Amarawardana L, Cross JV, Francke W, Boddum T, Hillbur Y, 2012. The chemical ecology of *Cecidomyiid midges* (Diptera: Cecidomyiidae). *Journal of Chemical Ecology*, 38(1): 2–22.

Huang FS, Kuang MS, 1989. Observations of the male mating activity and the effect of age and mating on morphollogy of the male reproductive system of *Anopheles dirus*. *Acta Entomologica Sinica*, 32(4): 7. [黄复生, 况明书, 1989. 大劣按蚊雄蚊的交配能力和日龄及交配次数对其生殖系统形态学影响的观察. 昆虫学报, 32(4): 7.]

Ji ZX, Wen XL, Lu CK, Gao SH, Zhao CM, Yu JY, Zhao JZ, 2011. Adult behaviors and sex attraction of *Obolodiplosis rohiniae*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(4): 956–962. [吉志新, 温晓蕾, 路常宽, 高素红, 赵春明, 余金咏, 赵景忠, 2011. 刺槐叶瘿蚊成虫行为学特征及性诱效果的研究. 应用昆虫学报, 48(4): 956–962.]

Jiao KL, Zhou XY, Qiao HL, Wang H, Chen J, Liu BM, Bu WJ, Kolesik P, 2020. A new species of gall midge (Diptera: Cecidomyiidae) damaging flower buds of goji berry *Lycium barbarum* (Solanaceae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 23(4): 930–934.

Jones VP, Aihara-Sasaki M, 2001. Demographic analysis of delayed mating in mating disruption: A case study with *Cryptophelbia illepida* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Economic Entomology*, 94(4): 785–792.

Jorgensen A, 2019. Examining the biology and monitoring tools of *Sitodiplosis mosellana* in the peace river region, Alberta. Doctoral dissertation. Edmonton: University of Alberta.

Li HJ, He XK, Zeng AJ, Jiang SR, Cao S, 2008. Research advance on sex pheromone of gall midge (Diptera: Cecidomyiidae). *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 23(S1): 278–281. [李红军, 何雄奎, 曾爱军, 江树人, 曹姗, 2008. 瘿蚊性信息素的研究进展. 华北农学报, 23(增刊): 278–281.]

Li JL, Liu S, Xu CQ, Zhu X, Qiao LQ, Qiao HL, Guo K, Xu R, Qiao LQ, Chen J, 2017. Population dynamics and control strategies of major pests of wolflberry, *Lycium barbarum*. *Modern Chinese Medicine*, 19(11): 1599–1604. [李建领, 刘赛, 徐常青, 朱秀, 乔海莉, 郭昆, 徐荣, 乔鲁芹, 陈君, 2017. 宁夏枸杞主要害虫发生规律与防治策略. 中国现代中药, 19(11): 1599–1604.]

Liang L, Zhang S, Han HL, Xu BY, Zhang YJ, 2019. Effects of male age on its mating ability and female reproduction in *Bradysia odoriphaga*. *Journal of Environmental Entomology*, 41(3): 657–663. [梁玲, 张森, 韩昊霖, 徐宝云, 张友军, 2019. 韭菜迟眼蕈蚊雄虫日龄对其交配能力和雌虫生殖力的影响. 环境昆虫学报, 41(3): 657–663.]

Liu B, Li MY, Xiong Y, Liu SN, Hu CH, Xiao C, Tang GW, 2017. Mating behavior of *Trichopria drosophilae* and the effect of male mating frequency on the production of female offspring. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(5): 749–754. [刘冰, 李明玥, 熊焰, 刘树楠, 胡纯华, 肖春, 唐国文, 2017. 一种斑翅果蝇寄生蜂的交配行为观察及雄虫交配次数对繁殖的影响. 应用昆虫学报, 54(5): 749–754.]

Liu MZ, Zhao YH, Zhang ZS, 1987. Preliminary report on the study of *Jaapiella* sp. *Ningxia Agriculture and Forestry Science and Technology*, 1987(4): 25–28. [刘美珍, 赵怡红, 张宗山, 1987. 枸杞瘿蚊研究初报. 宁夏农林科技, 1987(4): 25–28.]

Liu S, Lei JW, Chen J, Xu CQ, Lu PF, Qiao HL, 2020. Biological characteristics and occurrence patterns of the gall midge *Jaapiella* sp. in Zhongning County, Ningxia Hui Autonomous Region. *Journal of Plant Protection*, 47(2): 446–454. [刘赛, 雷捷惟, 陈君, 徐常青, 陆鹏飞, 乔海莉, 2020. 宁夏回族自治区中宁县枸杞红瘿蚊生物学特性及发生规律. 植物保护学报, 47(2): 446–454.]

Liu XP, Peng JH, He HM, Xiao HJ, Xue FS, 2008. The effect of multiple mating on mitness in insects. *Acta Agrieulturae Universitatis Jiangxiensis*, 30(4): 592–600. [刘兴平, 彭接辉, 何海敏, 肖海军, 薛芳森, 2008. 多次交配对昆虫适应性的影响. 江西农业大学学报, 30(4): 592–600.]

Liu YJ, He XK, Liu QR, Liu X, Wu WL, 2008. Evidence and collection of female sex pheromone from chrysanthemum gall midge *Rhopalomyia longicauda*. *Journal of China Agricultural University*, 13(4): 46–50. [刘亚佳, 何雄奎, 刘庆然, 刘旭, 吴文良, 2008. 菊花瘿蚊雌蚊释放性信息素的确定和提取. 中国农业大学学报, 13(4): 46–50.]

Luo LL, Li CC, Long LY, Huang ZX, Wang XH, Yang GM, Yi TC, Luo XD, Liu M, Jiang WN, 2022. Sexual selection in the greater wax moth *Galleria mellonella*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 59(1): 84–92. [罗丽林, 李从春, 龙立炎, 黄振兴, 王兴红, 杨广明, 乙天慈, 罗雪丹, 刘曼, 姜文娜, 2022. 大蜡螟的性选择行为. 应用昆虫学报, 59(1): 84–92.]

Man XM, Khanzada SR, Zhang GF, Liu WX, Wan FH, Yang NW, 2020. Multiple mating behavior in *Eretmocerus hayati* and its reproductive benefits. *Chinese Journal of Biological Control*, 36(6): 874–879. [满孝明, Khanzada Shagufta Rani, 张桂芬, 刘万学, 万方浩, 杨念婉, 2020. 海氏桨角蚜小蜂的多次交配行为及繁殖效益. 中国生物防治学报, 36(6): 874–879.]

Shen SZ, Niu LM, Fu YG, Chen JY, Zhu JH, Zhang FP, 2020. Studies on the mating behavior and reproductive system of female *Coccophagus japonicus* Compere. *Journal of Environmental Entomology*, 42(4): 985–990. [沈顺章, 牛黎明, 符悦冠, 陈俊谕, 朱俊洪, 张方平, 2020. 日本食蚧蚜小蜂的交配行为及雌蜂生殖系统观察. 环境昆虫学报, 42(4): 985–990.]

Shen SZ, Zhang FP, Fu YG, Li L, Zhu JH, 2017. Factors affecting mating in *Coccophagus japonicus* Compere. *Journal of Environmental Entomology*, 39(5): 1135–1141. [沈顺章, 张方平, 符悦冠, 李磊, 朱俊洪, 2017. 日本食蚧蚜小蜂的交配影响因子研究. 环境昆虫学报, 39(5): 1135–1141.]

Suckling DM, Walker JTS, Shaw PW, Manning LA, Lo P, Wallis R, Bell V, Sandanayaka WRM, Hall DR, Cross JV, El-Sayed AM, 2007. Trapping *Dasinuera mali* (Diptera: Cecidomyiidae) in apples. *Journal of Economic Entomology*, 100(3): 745−751.

Tian H, Yang YL, 2019. Biological characteristics and control test of *Rhabdophaga saliciperda*. *XianDai NongCun KeJi*, 2019(9): 54. [田虎, 杨亚龙, 2019. 柳瘿蚊生物学特性及防治试验. 现代农村科技, 2019(9): 54.]

Wang S, Guo XJ, Zhang JM, Zhang F, 2014. Copulatory behavior of predacious ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) under different illuminative conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 34(24): 7428–7435. [王甦, 郭晓军, 张君明, 张帆, 2014. 异色瓢虫不同光环境下的交配行为. 生态学报, 34(24): 7428–7435.]

Wu FZ, Gao ZN, Guo YY, 1982. Atlas of Agricultural Insects in Ningxia. Yinchuan: Ningxia People's Publishing House. 56–57. [吴福帧, 高兆宁, 郭予元, 1982. 宁夏农业昆虫图志. 银川: 宁夏人民出版社. 56–57.]

Xu CQ, Liu S, Xu R, Chen J, Qiao HL, Jin HY, Lin C, Guo K, Cheng HZ, 2014. Investigation of production status in major wolfberry producing areas of China and some suggestions. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 39(11): 1979–1984. [徐常青, 刘赛, 徐荣, 陈君, 乔海莉, 金红宇, 林晨, 郭昆, 程惠珍, 2014. 我国枸杞主产区生产现状调研及建议. 中国中药杂志, 39(11): 1979–1984.]

Xu HH, Wang JL, Wei JQ, Zhu J, Lin F, 2020. Insect population genetic regulation and reproductive characteristic interference and their prospects on controlling *Spodoptera frugiperda*. *Journal of South China Agricultural University*, 41(1): 1–8. [徐汉虹, 王佳丽, 韦加奇, 朱剑, 林菲, 2020. 昆虫种群遗传调控和生殖特性干扰及其在草地贪夜蛾防控中的应用前景. 华南农业大学学报, 41(1): 1–8.]

Xu S, Zhou WY, 2017. Occurrence regularity and comprehensive control technology of *Contarinia* sp. *Jiangsu Sericul Ture*, 39(3): 36–38. [徐韶, 周卫阳, 2017. 桑瘿蚊的发生规律及综合防治技术. 江苏蚕业, 39(3): 36–38.]

Xue Y, Jiang D, Jiang H, Yang LN, Yan SC, 2017. Circadian rhythm of emergence and reproduction of the Asian gypsy moth (*Lymantria dispar asiatica*, AGM). *Journal of Northeast Forestry University*, 45(5): 111–116. [薛羿, 姜敬, 姜虹, 杨丽娜, 严善春, 2017. 亚洲型舞毒蛾的羽化和生殖行为节律. 东北林业大学学报, 45(5): 111–116.]

Yan XZ, Sun XJ, Deng CP, Hao C, 2014. Effects of age and temperature on the mating behaviors of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 42(8): 829–831. [闫喜中, 孙学俊, 邓彩萍, 郝赤, 2014. 日龄和温度对小菜蛾交配行为的影响. 山西农业科学, 42(8): 829–831.]

Zhang F, Xu CQ, Chen J, Ma M, Lu PF, Liu S, Li JL, Qiao HL, 2020. Electrophysiological and behavioral responses of gall midge, *Jaapiella* sp. to volatiles of host plant *Lycium barbarum*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31(7): 2299–2306. [张凡, 徐常青, 陈君, 马妹, 陆鹏飞, 刘赛, 李建领, 乔海莉, 2020. 枸杞红瘿蚊对寄主植物挥发物的电生理和行为反应. 应用生态学报, 31(7): 2299–2306.]

Zhang J, 2016. The study of molecular identification and occurrence of *Contarinia* sp. Doctoral dissertation. Hefei: Anhui Agricultural University. [张晶, 2016. 山核桃瘿蚊的分子鉴定和发生规律的研究. 博士学位论文. 合肥: 安徽农业大学.]

Zhang JK, Hu KY, Zhang GX, Fan LH, Feng Y, Wang C, Wen XJ, Ma T, 2020. Observation of emergence rhythm and reproductive behavior of *Cricula variabilis*: A insect pest of *Machilus chinensis*. *Forest Research*, 33(6): 23–31. [张锦坤, 胡可炎, 张国祥, 范凌华, 冯莹, 王偲, 温秀军, 马涛, 2020. 中华润楠食叶新害虫：异斑酷大蚕蛾羽化节律与生殖行为观察. 林业科学研究, 33(6): 23–31.]

Zhang QQ, Zhang XL, Lu W, Tang JP, Liu J, 2009. Advance in research of insect mating behavior and bonitation in China. *Guangxi Agricultural Sciences*, 40(2): 164–168. [张清泉, 张雪丽, 陆温, 唐金萍, 刘剑, 2009. 昆虫交配行为、繁殖适度和性信息素在国内的研究进展. 广西农业科学, 40(2): 164–168.]

Zhao XC, Wang CZ, 2006. Inheritance and evolution of the sex pheromone communication system of lepidopterous moths. *Acta Entomologica Sinica*, 49(2): 323–332. [赵新成, 王琛柱, 2006. 蛾类昆虫性信息素通讯系统的遗传与进化. 昆虫学报, 49(2): 323–332.]

Zheng LX, Wu LH, Yu L, Wu WJ, Wei HY, 2018. Advances in the research and application prospects of insect parapheromones. *Journal of Plant Protection*, 45(6): 1185–1193. [郑丽霞, 吴兰花, 余玲, 吴伟坚, 魏洪义, 2018. 昆虫类信息素研究进展及应用前景. 植物保护学报, 45(6): 1185–1193.]

Zhou HY, Ruan MJ, Li CJ, Chen BY, Li HL, Li CP, Zhu JF, Zhang Y, Hu WF, 2020. Effects of light rhythm and intensity on behavior and reproductive ability of adult black soldier fly. *Guangdong Feed*, 29(8): 26–30. [周海泳, 阮明君, 李楚君, 陈柏宇, 李浩伦, 李昌鹏, 朱剑锋, 张芸, 胡文锋, 2020. 光照节律及强度对黑水虻成虫行为及繁殖能力的影响. 广东饲料, 29(8): 26–30.]

Zhu DH, 2004. Sperm competition and adaptive significance of prolonged post-copulatory mounting in *Oxya yezoensis* (Orthoptera: Catantopidae). *Acta Ecologica Sinica*, 24(1): 84–88. [朱道弘, 2004. 小翅稻蝗的精子竞争及交配行为的适应意义. 生态学报, 24(1): 84–88.]