

草地贪夜蛾抱对前配偶选择与 形态学性状的关系*

邢怀森** 余明辉 杨晓杰 张少华 赵 曼 郭线茹 原国辉 李为争***

(河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002)

摘 要 【目的】入侵害虫草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 已成为我国广泛分布的常发性迁飞害虫。抱对前配偶选择行为的研究将为该害虫不育技术的防治效果提供依据。【方法】设置 2 种操作性比环境 (2♀1♂, 1♀2♂) 研究草地贪夜蛾配偶选择与体重、体长、前翅长度和腹部宽度的关系。【结果】雄蛾显著偏好选择体长较短的雌蛾交尾 ($t=3.20, P=0.006\ 9$), 相反, 被雌蛾选择的雄蛾体重 ($t=1.49, P=0.150\ 0$)、前翅长度 ($t=0.59, P=0.557\ 7$)、体长 ($t=0.43, P=0.668\ 8$) 和腹部宽度 ($t=0.26, P=0.795\ 4$) 均无显著差异。选型交配的首要指标是腹部宽度 ($r=0.59, P=0.000\ 1$), 其次是体长 ($r=0.36, P=0.027\ 1$)。雄蛾存在着异速生长现象, 且该现象出现在体重与其他尺寸类参数之间的两两相关分析中 (体长与体重之间: $r=0.07, P=0.564\ 7$; 前翅长度与体重之间: $r=0.14, P=0.284\ 0$; 腹部宽度与体重之间: $r=0.10, P=0.437\ 9$)。【结论】草地贪夜蛾雄蛾偏好与体长较短的雌蛾交尾。选型交配的最重要形态学指标是腹部宽度。**关键词** 草地贪夜蛾; 配偶选择; 形态; 异速生长; 选型交配

Relationship between pre-copulatory mate choice and morphological traits in *Spodoptera frugiperda*

XING Huai-Sen** YU Ming-Hui YANG Xiao-Jie ZHANG Shao-Hua
ZHAO Man GUO Xian-Ru YUAN Guo-Hui LI Wei-Zheng***

(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract 【Objectives】To investigate pre-copulatory mate choice in the invasive fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, and thereby both answer some fundamental biological questions and improve the effectiveness of releasing sterile insects to control this widely distributed, migratory, insect pest. 【Methods】We investigated whether several morphological traits (body weight, body length, forewing length and abdominal width) are involved in pre-copulatory mate choice under two operational sex ratios; 2♀1♂ and 1♀2♂. 【Results】The body lengths of females that were preferred by males were significantly shorter than those of less preferred females ($t=3.20, P=0.006\ 9$). However, none of the four measured morphological traits differed significantly between preferred and and unpreferred males (body weight: $t=1.49, P=0.150\ 0$; forewing length: $t=0.59, P=0.557$; body length: $t=0.43, P=0.668$; abdominal width: $t=0.26, P=0.795$). The primary morphological trait influencing mate choice was abdominal width ($r=0.59, P=0.000\ 1$), and the next most important was body length ($r=0.36, P=0.027\ 1$). Males, but not females, exhibit allometric growth, which significantly affects the relationship between body weight and the other three morphological traits (body length vs body weight: $r=0.07, P=0.564$; forewing length vs body weight: $r=0.14, P=0.284$; abdominal width vs body weight: $r=0.10, P=0.437$). 【Conclusion】Adult male *S. frugiperda* prefer to mate with females that have a relatively short body. The most important morphological trait influencing mate choice is abdominal width.

Key words *Spodoptera frugiperda*; mate choice; morphology; allometric growth; assortative mating

*资助项目 Supported projects: 河南省草地贪夜蛾发生规律及防控技术研究与示范 (河南省重大科技专项 201300111500)

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

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: wei-zhengli@163.com

收稿日期 Received: 2022-06-01; 接受日期 Accepted: 2022-09-18

广义的蛾类配偶选择,由几个相继发生的过程所构成:(1)远距离依赖性信息素的求偶;(2)相对较近距离的抱对前配偶选择;(3)两性成虫在抱对过程中的接受或拒绝行为;(4)授精之后雌蛾体内发生的精子选择。与蛾类配偶选择有关的因子包括母代遗传基础、配偶体型、配偶龄期、处女性(Virginity)、成虫期或幼虫期的营养状况等(高超男等,2019)。蛾类配偶普遍存在着基于体型大小或者体重的选型交配(Assortative mating)现象,即两性生物个体之间基于表型的非随机性交尾现象(Phelan and Baker, 1986; Iyengar and Eisner, 1999; Xu and Wang, 2009; Zweerus *et al.*, 2021),某些雌蛾的再交尾概率也与自身体重及第2头雄性配偶的体重显著相关(Xu *et al.*, 2019; Xu and Wang, 2020)。某些雄蛾的配偶选择并不取决于身体总尺寸,而是取决于雌蛾腹部厚度或宽度,因为该指标一般与雌蛾怀卵量显著相关(Li *et al.*, 2005; Xu and Wang, 2010; Goubault and Burlaud, 2018)。雅星灯蛾 *Utetheisa ornatrix* 雌蛾对大型雄蛾的交尾偏好性通过父代雄蛾遗传,大体型雄蛾贡献精子产出的雌虫后代对大体型雄蛾的偏好性更强,说明这种交尾偏好性基因位于Z性染色体上(Iyengar *et al.*, 2002)。

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 原产于美洲热带和亚热带地区,2019年首次确证入侵我国云南省,目前已经成为我国乃至亚洲东部广泛分布的常发性迁飞害虫(陈辉等,2020)。张罗燕等(2022)研究了交配行为对草地贪夜蛾繁殖的影响,田太安等(2020)研究了不同颜色的光照环境对草地贪夜蛾求偶的影响,王雪扬等(2021)研究了草地贪夜蛾远距离求偶依赖的雌性信息素的生物合成途径。然而,目前在近距离发生的草地贪夜蛾抱对前的配偶选择行为尚无研究。害虫不育技术的防治效果,取决于这些不育雄蛾同野生雄蛾的交尾竞争力。因此,探明草地贪夜蛾的抱对前配偶选择行为,有助于为不育技术的应用提供科学依据。为此,本研究设置了1头雌蛾与2头雄蛾共置(1♀2♂)以及2头雌蛾和1头雄蛾共置(2♀1♂)2种操作性比

(Operational sex ratio)环境,初步研究了草地贪夜蛾雌蛾和雄蛾配偶选择与体重、体长、前翅长度和腹部宽度之间的关系。研究发现,草地贪夜蛾雄蛾显著偏好选择体长较短的雌蛾交尾,但雌蛾对不同表型的雄蛾没有显著的配偶选择性,形成交配虫对的两性成虫腹部宽度和体长之间分别显著相关,这些发现对于室内不育技术的改良有重要的意义。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

供试草地贪夜蛾于2020年采自河南省南阳市新野县玉米田,在室内用玉米苗和麦胚基人工饲料混合饲养至今。成虫羽化后以5:3的雌雄性比混合放置,饲喂5%蔗糖水,以聚乙烯塑料纸作为产卵基质。逐日检查并收集新产下的卵块,直接放在室内盆栽玉米叶片上,方便初孵幼虫取食。幼虫发育到3龄后,用人工饲料在平底玻璃管(高10 cm × 直径3 cm)里分管饲养至化蛹。人工饲料主要成分为麦麸、酵母粉和干酪素,另添加维生素C、维生素复合粉、山梨酸和琼脂粉等。人工气候箱环境条件为日温(28±2)℃,夜温(26±2)℃,相对湿度(50±10)%,光周期为16 L:8 D。

1.2 生物测定

被试昆虫从蛹期分出雌雄,分别放入相互隔离的不同人工气候箱中。每日8:00和17:00各检查一次羽化情况,当天羽化的成虫记为1日龄,逐头用记号笔在翅上标记,雌蛾和雄蛾分开放置。试验在晚上8:00进行,从隔离放置的3日龄成虫群体中,随机选取雌雄成虫,设置1♀2♂和2♀1♂两种操作性比处理。在万分之一电子天平上称量体重(Body weight, BW)后,按照上述操作性比放入长8 cm、直径10 cm的玻璃管中,内部不放置成虫饲料。玻璃罐口用普通医用纱布遮罩,整个装置遮黑处理。从20:30至11:00,每隔0.5 h观察一次交尾情况。一旦发现成虫抱对,等待自然交尾过程完成后,将择偶主体、被

选择的异性和未被选择的异性 3 头蛾隔离放置。次日用游标卡尺测量体长 (Body length, BL)、前翅长度 (Forewing length, FL) 和腹部宽度 (Abdominal width, AW)。操作性比为 2:1 的处理重复 14 次, 操作性别为 1:2 的处理重复 24 次。

1.3 统计分析

使用 SPSS 19.0 对数据进行方差分析, $P < 0.05$ 被认为差异显著。分为下述 3 个统计维度进行检验: (1) 被选择异性个体和未被选择的异性个体形态学有哪些差异? 针对上述 BW、BL、FL 和 AW 形态学指标, 每个指标在被选择和未被选择的对象之间用配对 t 检验比较。统计之前, 检验每个操作性比处理组数据对的差值是否符合正态分布, 本研究发现全部满足正态分布; (2) 抱对虫体的选型交配与哪种形态学指标相关? 首先按照上述操作性比处理组, 采用 Pearson 相关分析检验每个组内形成抱对的虫体各个形态学指标在两性成虫之间的相关性。然后, 合并两个操作性比处理组所有抱对的成虫数据, 进一步检验形成抱对的虫体各个形态学指标在两性成虫之间的整体相关性; (3) 草地贪夜蛾雌雄成虫是否存在异速生长 (Allometric growth) 现象? 异速生长现象是指生物个体在生长发育过程中, 身体各组织并非按比例生长发育

的现象。将所有被试昆虫分为雌蛾和雄蛾 (无论操作性别和被选择情况如何), 用 Pearson 相关分析检验每个性别内部 4 个形态学指标之间的两两相关性。

2 结果与分析

2.1 被选择的异性和未被选择的异性个体形态学指标之间的比较

分别在两种操作性比 (2♀1♂, 1♀2♂) 的择偶环境中, 研究雄蛾选择的雌蛾特征以及雌蛾选择的雄蛾特征, 并与未被选择的对象相应形态学指标 (BW、FL、BL、AW) 进行配对 t 检验比较, 结果如表 1 所示。在“2♀1♂”的择偶环境中, 体长是 4 个形态学指标中唯一在被选择的雌蛾和未被选择的雌蛾之间达到显著性差异的指标。其中, 被雄蛾选择的雌蛾体长 [(15.52 ± 0.29) mm] 极显著比未被选择的雌蛾 [(16.38 ± 0.15) mm] 短 ($t = 3.20$, $P = 0.0069$)。其他 3 个形态学指标在被选择的雌蛾和未被选择的雌蛾之间均无显著性差异 ($t_{BW} = 1.55$, $P = 0.1460$; $t_{FL} = 0.65$, $P = 0.5255$; $t_{AW} = 0.48$, $P = 0.6399$)。在“1♀2♂”的择偶环境中, 被选择的雄蛾和未被选择的雄蛾之间在 4 个形态学指标方面均无显著性差异 ($t_{BW} = 1.49$, $P = 0.1500$; $t_{FL} = 0.59$, $P = 0.5577$; $t_{BL} = 0.43$, $P = 0.6688$; $t_{AW} = 0.26$, $P = 0.7954$)。

表 1 形态学指标对草地贪夜蛾配偶偏好性的影响

Table 1 Effects of morphologic parameters on mate preference in *Spodoptera frugiperda* moths

两性成虫的特征 Characters of two sexes	形态学指标 Morphologic traits	被选择的个体 Selected	未被选择的个体 Non-selected	t 值 t -value	显著性 P
雌虫特征 Female characters	体重 (mg) BL (mg)	0.10±0.01	0.11±0.01	1.55	0.146 0
	前翅长度 (mm) FL (mm)	14.06±0.38	14.37±0.24	0.65	0.525 5
	体长 (mm) BL (mm)	15.52±0.29	16.38±0.15	3.20	0.006 9
	腹部宽度 (mm) AW (mm)	4.05±0.14	4.10±0.12	0.48	0.639 9
雄虫特征 Male characters	体重 (mg) BW (mg)	0.09±0.00	0.10±0.00	1.49	0.150 0
	前翅长度 (mm) FL (mm)	14.03±0.21	14.21±0.23	0.59	0.557 7
	体长 (mm) BL (mm)	16.92±0.20	17.02±0.19	0.43	0.668 8
	腹部宽度 (mm) AW (mm)	3.78±0.08	3.75±0.07	0.26	0.795 4

BW: Body weight; FL: Forewing length; BL: Body length; AW: Abdominal width. 下表同。The same below.

2.2 形成抱对的两性成虫形态学指标相关分析

为了探讨草地贪夜蛾两性成虫是否存在选型交配现象,分析了由被试成虫自由做出性选择并形成抱对的两性成虫形态学指标之间的相关性,结果如表 2。分析发现,在“2♀1♂”和“1♀2♂”两种操作性比交配环境中,相关分析的结果完全一致,即交配虫对的腹部宽度是唯一显著或极显著相关的形态学指标($r_{2♀1♂}=0.58$, $P=0.031\ 4$; $r_{1♀2♂}=0.69$, $P=0.000\ 2$),其他形态学指标之间均不相关。然而,将上述两种操作性比环境中形成的虫对合并分析,发现腹部宽度仍然达到了极显著相关水平($r_{\text{pooled}}=0.59$, $P=0.000\ 1$),但交配虫对中两性成虫的体长也达到

了显著相关性($r_{\text{pooled}}=0.36$, $P=0.027\ 1$)。

2.3 草地贪夜蛾每个性别异速生长现象分析

为了分析草地贪夜蛾每个性别的 4 个形态学指标两两之间是否相关,即是否存在异速生长的现象,将所有供试昆虫按照性别分为 2 组,分别计算每个性别内部 4 个形态学指标之间的两两相关系数,结果如表 3。分析可知,草地贪夜蛾雄蛾存在异速生长现象。其中,在相关性不显著的 3 个案例中,均涉及体重与其他指标之间的相关分析(BL vs. BW: $r=0.07$, $P=0.564\ 7$; BW vs. FL: $r=0.14$, $P=0.284\ 0$; BW vs. AW: $r=0.10$, $P=0.437\ 9$)。雄蛾的其他指标两两之间以及雌蛾的 4 个形态学指标两两之间均为极显著相关。

表 2 不同释放性比的交配环境下形成交配虫对的草地贪夜蛾雌虫和雄虫之间不同形态学指标的两两相关性分析

Table 2 Correlation analyses between morphologic parameters between copulated sexes of <i>Spodoptera frugiperda</i> moths under mating environments of different operational sex ratios					
择偶环境 Operational sex ratio	统计变量 Statistical variables	体重 BW	前翅长度 FL	体长 BL	腹部宽度 AW
2 头雌蛾与 1 头雄蛾 2♀1♂	相关系数 r	0.36	0.25	0.16	0.58
	显著性 P	0.205 9	0.390 9	0.593 7	0.031 4
1 头雌蛾与 2 头雄蛾 1♀2♂	相关系数 r	0.09	0.04	0.39	0.69
	显著性 P	0.676 9	0.850 1	0.059 4	0.000 2
合并 Pooled	相关系数 r	0.07	0.09	0.36	0.59
	显著性 P	0.672 8	0.590 5	0.027 1	0.000 1

表 3 草地贪夜蛾每个性别内部不同形态学指标的两两相关性分析

Table 3 Correlation analyses between morphologic parameters within each sex of <i>Spodoptera frugiperda</i> moths				
比较指标对 Parameters for comparison	雄蛾 Males		雌蛾 Females	
	相关系数 r	显著性 P	相关系数 r	显著性 P
体长 vs. 体重 BL vs. BW	0.07	0.564 7	0.73	<0.000 1
体重 vs. 前翅长度 BW vs. FL	0.14	0.284 0	0.54	<0.000 1
体重 vs. 腹部宽度 BW vs. AW	0.10	0.437 9	0.67	<0.000 1
体长 vs. 前翅长度 BL vs. FL	0.51	<0.000 1	0.50	0.000 1
前翅长度 vs. 腹部宽度 FL vs. AW	0.36	0.003 7	0.52	0.000 1
体长 vs. 腹部宽度 BL vs. AW	0.50	<0.000 1	0.66	<0.000 1

3 讨论

本研究发现,草地贪夜蛾雄蛾显著偏好与体

长较短的雌蛾交尾,与体重、腹部宽度(最有可能与怀卵量密切相关)没有显著关系。雌虫对不同表型(体重、体长、前翅长度或腹部宽度)的

雄虫没有配偶选择偏好性,故如果利用雄性不育技术防治草地贪夜蛾的话,对雄虫的饲养环境条件要求比较宽泛。这些发现对于室内不育技术的改良有重要的意义。

以前研究发现,蛾类选型交配主要依赖体重或体型大小,如烟草粉斑螟 *Ephestia elutella* (Phelan and Baker, 1986; Xu and Wang, 2009)、雅星灯蛾 (Iyengar and Eisner, 1999)、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Zweerus et al., 2021) 等。本研究结果发现,草地贪夜蛾两性成虫存在明显的选型交配现象。然而,其选型交配依赖的最重要形态学指标是交配虫对的腹部宽度,其次才是体型大小(本研究测量的体长)。我们推测草地贪夜蛾的腹部宽度在雌蛾中标志着怀卵量的多少,这种强相关性此前已经在棉铃虫中发现 (Li et al., 2005)。但是,在草地贪夜蛾中,腹部宽度也标志着两性成虫外生殖器的尺寸。草地贪夜蛾雄蛾不偏好腹部较宽的雌蛾,是因为尽管其代表着“质量高”的雌蛾,但两性成虫抱对过程中外生殖器如果不匹配,就不能成功地使雌蛾受精,体内怀卵量再多对雄蛾而言也没有显著的繁殖价值。Xu 和 Wang (2010) 在多配制地中海粉螟 *Ephestia kuehniella* 雄蛾和雌蛾的配偶选择研究中发现,雄蛾喜欢腹部厚度较大的雌蛾。本研究没有测试雄蛾阴茎长度指标,当初的考虑是测量过程本身可能会破坏随后的配偶选择行为测试对象。未来可以在草地贪夜蛾抱对过程完成之后附加这部分测试,以便与已有的研究进行横向比较。

草地贪夜蛾只有雄蛾存在异速生长现象,而且主要是雄蛾的体重与其他 3 个指标进行两两相关分析时,才会发现这种现象。推测这是由于 4 个指标中,体重是唯一重量性指标,而其他 3 个指标均为长度性指标。草地贪夜蛾两性之间异速生长现象差异的原因还不清楚。

雄蛾偏好选择体长较短的雌蛾交尾,从进化或者生理学的角度看似乎不合逻辑,因为本研究也发现雌蛾不存在异速生长现象,即体长较短的雌蛾体重较轻、前翅较短、腹部宽度较窄。事实上,这种“不适应”的配偶选择行为已经在许多

昆虫种类中发现。例如,体型较小的印度谷螟 *Plodia interpunctella* 雌蛾比体型较大的雌蛾交尾率更高 (Dougherty et al., 2020)。与处女雄蛾相比,粉斑螟 *Cadra cautella* 雌蛾与已经有交尾经历的雄蛾抱对率更高 (McNamara et al., 2012),类似的是海氏紫角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati* (满孝明等, 2020)。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 连续交尾的雄蛾总射精量减少,但是为交尾雌蛾输送的无核精子和有核精子总量却比输送给处女雌蛾的显著更多 (Teng and Zhang, 2009)。无论内部生理状态是否能达到使雌蛾成功受精的基本生理条件,地中海粉螟处女雄蛾和处女雌蛾均会做出毫无繁殖意义的交尾尝试 (Xu and Wang, 2020)。被罗伯茨绿僵菌 *Metarhizium robertsii* 感染的黄粉虫 *Tenebrio molitor* 两性成虫更喜欢与被感染的异性交尾。这种行为不仅对产卵量和卵活力都有负面影响,而且有助于真菌在黄粉虫种群中的流行传播 (Reyes-Ramírez et al., 2020)。这种“不适应”的配偶选择行为,是否能为性选择的个体或者种群带来其他方面的进化学利益尚不清楚。

最后,从统计检验的角度看,尽管许多人工测量的形态学指标与配偶选择是相关的,但不一定是配偶选择直接利用的信息。例如,雅星灯蛾雄蛾体重、血淋巴中防卫性吡咯烷生物碱总量及性腺中性信息素 1-羟基-吡咯里嗪-7-甲醛 (Hydroxydanaidal) 含量两两显著相关,但雌蛾评测雄性配偶的唯一指标是性信息素含量 (Iyengar et al., 2001)。番茄小食心虫 *Neoleucinodes elegantalis* 虽然存在依赖体重的选型交配现象,但体重并不是成虫直接评测的指标。主要原因是较重的雌蛾释放的性信息素配比对雄蛾的引诱力更强,而较重的雄蛾对性信息素的反应更灵敏 (Jaffe et al., 2007)。日出性双黄环鹿蛾 *Amata fortunei* 的雌性信息素在远距离发挥着首要的配偶选择功能,但视觉信息也在近距离配偶选择中发挥着补偿性功能 (Kondo et al., 2012)。本研究发现,草地贪夜蛾雄蛾在抱对前的配偶选择中,显著偏好选择体长较短的雌性配偶,雄蛾对该形态学指标的直接或间接评价方

式, 有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Chen H, Yang XL, Chen AD, Li YC, Wang DH, Liu J, Hu G, 2020. Immigration timing and origin of the first fall armyworms (*Spodoptera frugiperda*) detected in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(6): 1270–1278. [陈辉, 杨学礼, 谌爱东, 李永川, 王德海, 刘杰, 胡高, 2020. 我国最早发现为害草地贪夜蛾的入侵时间及其虫源分布. 应用昆虫学报, 57(6): 1270–1278.]
- Dougherty LR, Dewhurst AD, Lewis Z, 2020. Operational sex ratio does not influence the evolution of male mate choice in the Indian meal moth. *Journal of Ethology*, 38(1): 21–28.
- Gao CN, You XF, Li WZ, Sheng ZY, Yang XJ, Zhang SH, Yuan GH, 2019. Research on the behaviour of insect mate choice. *Insect Research in Central China*, 15(1): 8–17. [高超男, 游秀峰, 李为争, 盛子耀, 杨晓杰, 张少华, 原国辉, 2019. 昆虫配偶选择行为的研究. 华中昆虫研究, 15(1): 8–17.]
- Goubault M, Burlaud R, 2018. Do males choose their mates in the lekking moth *Achroia grisella*? Influence of female body mass and male reproductive status on male mate choice. *Insect Science*, 25(5): 861–868.
- Iyengar VK, Eisner T, 1999. Heritability of body mass, a sexually selected trait, in an arctiid moth (*Utetheisa ornatrix*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(16): 9169–9171.
- Iyengar VK, Reeve HK, Eisner T, 2002. Paternal inheritance of a female moth's mating preference. *Nature*, 419(6909): 830–832.
- Iyengar VK, Rossini CM, Eisner T, 2001. Precopulatory assessment of male quality in an arctiid moth (*Utetheisa ornatrix*): Hydroxydanaidal is the only criterion of choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(4): 283–288.
- Jaffe K, Mirás B, Cabrera A, 2007. Mate selection in the moth *Neoleucinodes elegantalis*: Evidence for a supernormal chemical stimulus in sexual attraction. *Animal Behaviour*, 73(4): 727–734.
- Kondo Y, Naka H, Tsuchida K, 2012. Pheromones and body coloration affect mate recognition in the Japanese nine-spotted moth *Amata fortunei* (Lepidoptera: Arctiidae). *Journal of Ethology*, 30(2): 301–308.
- Li Z, Li D, Xie B, Ji R, Cui J, 2005. Effect of body size and larval experience on mate preference in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lep., Noctuidae). *Journal of Applied Entomology*, 129(9/10): 574–579.
- 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 SR, 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.]
- McNamara KB, McKenzie JL, Elgar MA, Jones MT, 2012. A female preference for experienced males in the almond moth, *Cadra cautella*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(8): 1141–1147.
- Phelan PL, Baker TC, 1986. Male-size-related courtship success and intersexual selection in the tobacco moth, *Ephesia elutella*. *Experientia*, 42(11/12): 1291–1293.
- Reyes-Ramírez A, Sandoval-García IA, Rocha-Ortega M, Córdoba-Aguilar A, 2020. Mutual mate choice and its benefits for both sexes. *Scientific Reports*, 10(1): 1–8.
- Teng ZQ, Zhang QW, 2009. Determinants of male ejaculate investment in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*: Mating history, female body size and male age. *Physiological Entomology*, 34(4): 338–344.
- Tian TA, Liu JF, Yu XF, Dong XL, Li ZM, Yang MF, 2020. Effects of different light resources on the reproductive behavior of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Plant Protection*, 47(4): 822–830. [田太安, 刘健锋, 于晓飞, 董祥立, 李治模, 杨茂发, 2020. 不同光源对草地贪夜蛾生殖行为的影响. 植物保护学报, 47(4): 822–830.]
- Wang XY, Sun X, Ma SJ, Yuan CN, Yuan GC, Bian QH, Wang M, Zhong JC, 2021. Synthesis of the sex pheromones of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *Chinese Journal of Pesticide Science*, 23(4): 668–679. [王雪扬, 孙效, 马思捷, 原超楠, 袁谷城, 边庆花, 王敏, 钟江春, 2021. 草地贪夜蛾性信息素的合成. 农药学报, 23(4): 668–679.]
- Xu J, Chen Z, Gao B, Chen M, Fu DY, Chen P, Liu JH, 2019. Bodyweight-related polyandry in the tobacco cutworm moth *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Science*, 19(3): 1–4.
- Xu J, Wang Q, 2009. Male moths undertake both pre- and in-copulation mate choice based on female age and weight. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(6): 801–808.
- Xu J, Wang Q, 2010. Form and nature of precopulatory sexual selection in both sexes of a moth. *Naturwissenschaften*, 97(7): 617–625.
- Xu J, Wang Q, 2020. Body weight of the two sexes determines the occurrence of polyandry in a moth. *Animal Behaviour*, 159: 13–19.
- Zhang LY, Wang F, Wan XS, Xu J, Ye H, 2022. Reproductive behavior and circadian rhythms of *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Environmental Entomology*, 44(3): 509–522. [张罗燕, 汪分, 万小双, 徐进, 叶辉, 2022. 草地贪夜蛾生殖行为及其昼夜节律研究. 环境昆虫学报, 44(3): 509–522.]
- Zweerus NL, van Wijk M, Schal C, Groot AT, 2021. Experimental evidence for female mate choice in a noctuid moth. *Animal Behaviour*, 179: 1–13.