

绿豆象雄虫延迟交配对雌虫繁殖及精巢的影响*

余慧萍** 武晓龙 李春峡 李卓丽 洪黄熙 张李香***

(黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 哈尔滨 150080)

摘要 【目的】为了探索绿豆象 *Callosobruchus chinensis* (Linnaeus) 雄虫延迟交配对种群的影响。【方法】将羽化 1、2、3、4、5 和 6 d 未交配的绿豆象雄虫与羽化 1 d 未交配的雌虫配对, 观测并分析绿豆象雄虫延迟交配对其种群及雄虫生殖系统发育的影响。【结果】雄虫交配日龄的延迟, 可降低雌成虫的产卵量, 缩短雌成虫的产卵期, 延长雌雄成虫寿命; 与正常交配组相比, 延迟雄虫交配组种群的净增值率 R_0 、内禀增长率 r_m 和周限增长率 λ 的值均较低。雄虫延迟交配后生殖系统的发育显示为中期和末期, 且随着雄虫延迟交配天数的增加, 其生殖器官的萎缩程度加剧, 当雄虫延迟交配 4-5 d 时, 雄虫生殖器官的萎缩松散程度明显。【结论】绿豆象雄虫延迟交配可降低雌虫的繁殖能力, 且延迟交配后雄虫的生殖器官萎缩程度与延迟交配的日龄相关。

关键词 绿豆象; 延迟交配; 生殖力; 精巢; 发育分级

Delayed mating impacts on the reproductive performance and development of the male testis in *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera:Bruchidae)

YU Hui-Ping** WU Xiao-Long LI Chun-Xia LI Zhuo-Li
HONG Huang-Xi ZHANG Li-Xiang***

(College of Advanced Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080, China)

Abstract 【Objectives】To explore the effects of delayed mating on *Callosobruchus chinensis*. 【Methods】Unmated males aged 1, 2, 3, 4, 5 and 6 d were paired with 1-day-old unmated females under laboratory conditions and the effects of delayed mating on the intrinsic rate of increase and male testis development were measured. 【Results】Delaying the mating of males reduced female fecundity, shortened the oviposition period but increased adults longevity. The net population growth rate (R_0), innate rate of increase (r_m) and finite rate of increase (λ) of the delayed mating groups were all lower than those of the control group. Delaying mating also affected the development of the male reproductive system. The degeneration of male reproductive organs increased with the number of days mating was delayed. When mating was delayed for 4 d to 5 d, the degree of degeneration of the male reproductive system was more evident. 【Conclusion】Delaying the mating of male *C. chinensis* reduced the reproductive capacity of females. The degree of degeneration of the male reproductive organs increased with the number of days by which mating was delayed.

Key words *Callosobruchus chinensis* (Linnaeus); delayed mating; fecundity; testis; grading of testis development

*资助项目 Supported projects: 黑龙江大学 2020 年研究生创新科研资金项目 (YJSCX2020-217HLJU)

**第一作者 First author, E-mail: yuhuipyyz@yeah.net

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhanglixiang@hlju.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-10-28; 接受日期 Accepted: 2022-04-23

绿豆象属鞘翅目 Coleoptera, 豆象科 Bruchidae, 瘤背豆象属 *Callosobruchus*, 原产于东南亚, 是一种世界性分布的仓储害虫, 其幼虫可危害多种豆类, 但在绿豆上的卵孵化率、世代存活率和种群内禀增长率最高, 与其他豆类相比存在差异 (刘昌燕等, 2015)。各种豆类被绿豆象危害的被害率高达 43%-69%, 种子质量会降低 30%-50%, 产量损失约 30%-55%, 且被蛀蚀过的豆类种子营养价值受损, 商品价格大幅降低, 若绿豆象在粮仓内发生再次感染, 则将导致整个粮仓受损, 经济损失相当严重 (Gujar and Yadav, 1978; Kashiwaba *et al.*, 2003; Bishwo *et al.*, 2015), 更严重的是危害后产生的有害物质, 严重制约了绿豆食品的安全加工生产, 同时也威胁着人类的身体健康。现今在控制储粮害虫中最常见的方法是利用化学杀虫剂, 由此带来的一系列环境问题、食品安全问题和人身健康问题等愈来愈受重视。因此, 探索和开发新的防治途径来控制绿豆象的危害迫在眉睫。绿豆象雌雄成虫在羽化后即可进行交配繁衍后代 (陆惠生, 1990), 本文选择延迟不同日龄的绿豆象雄虫与 1 日龄雌虫交配, 测定其对雌虫产卵特性、成虫寿命、子代羽化率及子代性比影响, 观测绿豆象雄虫生殖系统的发育及变化, 以期为推广应用性信息素“迷向法”防控绿豆象提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 供试虫源及饲养条件

绿豆象由黑龙江大学现代农业与生态环境学院昆虫学实验室提供, 饲养于温度为 $(28.0 \pm 0.5)^\circ\text{C}$, 湿度为 $70\% \pm 5\%$, 24 h 无光的条件下, 待羽化后, 选择 1 日龄绿豆象成虫供试。

1.2 试验仪器和材料

人工气候箱 (BIC-250, 上海博迅医疗生物仪器股份有限公司)。

体视显微镜 (XTS-20, 北京泰克仪器有限公司; OLYMPUS SZX16, 日本奥林巴斯株式会社)。

1.3 试验方法

1.3.1 绿豆象雄虫延迟交配试验

将初羽化的

绿豆象成虫放入有绿豆的 250 mL 锥形瓶中, 待成虫产卵后一周将成虫移除, 并将锥形瓶置于人工气候箱中培养。培养 20 d 后, 选择表皮逐渐变薄并透明的单颗绿豆 (内含单只成虫) 放入指行管 ($16\text{ mm} \times 65\text{ mm}$) 内, 用棉塞封口, 每天观察和记录绿豆象成虫的羽化情况。羽化第 1 天的成虫为 1 日龄 (1 d), 第 2 天为 2 日龄 (2 d), 以此类推。将 1、2、3、4、5 和 6 d 的未交配雄虫分别与未交配 1 日龄雌虫配对。1 日龄雄虫与 1 日龄雌虫配对组视为正常交配组; 2、3、4、5 和 6 日龄雄虫与 1 日龄雌虫配对分别视为延迟 1、2、3、4 和 5 d 交配组。配对后的绿豆象单对引入放有 15 粒绿豆的指形管内, 用棉塞封口, 置于气候箱内培养。每处理配对培养 30 组, 每天定期观察及更换寄主, 直至雌虫自然死亡, 记录雌虫的逐日产卵量, 雌雄虫寿命, 统计子代成虫羽化数量和性比。

1.3.2 雄虫生殖系统结构观察 取 1.3.1 中羽化的绿豆象成虫进行试验。每处理组各配对培养 60 组。不同处理组每天分别解剖 10 组雄虫, 共解剖 6 d。先剪去绿豆象雄成虫的足和翅, 将其体躯浸入 PBS 缓冲液 ($\text{pH} = 7.4$) 中约 4 h。后置于载玻片上, 在体视显微镜下用解剖针将虫体的腹部和尾部分离, 然后用解剖针轻轻剥离尾部表皮, 同时滴入生理盐水进行冲洗, 直至整个生殖系统显露为止。在体视显微镜下观察并拍照。

1.4 数据分析

试验数据采用 Excel 整理, 利用软件 SPSS 26.0 进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)。采用 LSD 多重比较法 (Least significant difference) 进行显著性分析, 显著性水平为 0.05。回归分析采用线性回归法 (Di *et al.*, 2020)。

生命表参数计算方法: 种群净增殖率 $R_0 = \sum l_x m_x$; 世代平均周期 $T = \sum l_x m_x x / \sum l_x m_x$; 内禀增长率 $r_m = (\ln R_0) / T$; 周限增长率 $\lambda = e^{r_m}$ 。式中, l_x 表示雌成虫个体在 x 期间得以成活的概率, m_x 表示 x 期间平均每雌产雌数。

2 结果与分析

2.1 雄虫延迟交配对雌虫繁殖的影响

雄虫延迟交配对雌虫的产卵量。正常交配组雌虫的产卵量显著高于延迟交配处理组雌虫的产卵量 ($P < 0.05$), 且随着雄虫延迟交配天数的增加, 雌虫的产卵量呈下降趋势, 尤其是当雄虫延迟 4 d 和 5 d 时, 处理组雌虫的产卵量下降明显, 分别为正常交配组雌虫产卵量的 42.2% 和 41.2% (表 1)。雄虫延迟交配天数与雌虫产卵量间的线性回归方程为 $y = -7.486x + 75.600$ ($R = 0.628$), 表明随着绿豆象雄虫交配日龄的延迟, 雌虫的产卵量逐渐减少。

正常交配组雌虫的产卵期与雄虫延迟交配组雌虫的产卵期存在差异, 随着雄虫交配延迟天数的增加, 雌虫的产卵历期出现缩短的趋势 (表 1)。绿豆象雄虫延迟交配延长了绿豆象雌雄虫的寿命 ($P < 0.05$) (表 1)。雄虫延迟交配 3 d 的处理组, 其子代羽化率显著高于其他处理组, 平均为 0.73; 雄虫延迟交配 5 d 时, 其子代羽化率最低, 平均为 0.47。雄虫延迟交配 1 d 时, 子代的雌雄比最高为 1.82; 当雄虫延迟交配 4 d 时, 子

代的雌雄性比最低为 0.75 (表 1)。

2.2 绿豆象雄虫延迟交配实验种群生命表

不同交配日龄的绿豆象雄虫与雌虫交配后, 雌虫生殖力生命表参数值如表 2 所示。正常交配处理组, 绿豆象的繁殖力最高, 其种群净增值率 R_0 (42.822) 最大; 雄虫延迟交配 3 d 的处理组的种群净增值率 R_0 为 29.008, 雄虫延迟 1、2、4 和 5 d 的交配处理组, 其种群的净增值率依次降低, R_0 分别为 25.811、23.328、15.745 和 17.861。绿豆象的平均世代周期 T 在雄虫延迟 5 d 交配的处理组中最短 ($T = 22.672$), 雄虫延迟 3 d 交配的处理组中, 其平均世代周期最长 ($T = 30.793$)。雄虫延迟 1-5 d 交配的处理组中, 种群数量均处于上升趋势 (内禀增长率 $r_m > 0$)。正常交配组内的种群内禀增长率 r_m 最高 (0.134), 雄虫延迟 1 d 和 2 d 交配的处理组的种群内禀增长率 r_m 最低 (0.107)。周限增长率 λ 在雄虫正常交配处理组内最高 (1.144), 雄虫延迟 1 d 和 2 d 交配的处理组最低 (1.113)。6 个处理组中的种群加倍时间 t 在正常交配处理组最短 (5.169), 雄虫延迟 1 d 交配处理组最高 (6.490), 随后种群加倍时间 t 随雄虫交配日龄的增加而逐渐降低。分析表 2 数据可知, 雄虫

表 1 绿豆象雄虫延迟交配对雌虫繁殖的影响
Table 1 Effects of delayed mating of male on the reproduction of *Callosobruchus chinensis* females

雄虫延迟天数 (d) Delayed days of males (d)	产卵量 (粒/雌) Number of eggs laid per female (granules/female)	产卵期 (d) Oviposition period (d)	寿命 (d) Longevity (d)		子代羽化率 (%) Emergence rate of offspring (%)	雌雄比 (♀:♂) Female male ration (female : male)
			雌虫 Female	雄虫 Male		
0 (正常) (1♀:1♂)	79.30 ± 8.45a	6.00 ± 0.52a	7.10 ± 0.48b	7.60 ± 0.45b	0.68 ± 0.04ab	1.29 ± 0.15ab
1 (1♀:2♂)	48.50 ± 4.84bc	5.10 ± 0.35ab	9.20 ± 0.33a	10.10 ± 0.38a	0.62 ± 0.05ab	1.82 ± 0.60a
2 (1♀:3♂)	43.20 ± 2.46bc	4.60 ± 0.27b	8.20 ± 0.29ab	9.90 ± 0.23a	0.62 ± 0.06ab	1.61 ± 0.34ab
3 (1♀:4♂)	59.20 ± 4.05b	5.50 ± 0.17ab	8.90 ± 0.48a	10.70 ± 0.30a	0.73 ± 0.05a	1.04 ± 0.15ab
4 (1♀:5♂)	33.50 ± 5.46c	3.10 ± 0.46c	8.80 ± 0.53a	9.70 ± 0.30a	0.65 ± 0.11ab	0.75 ± 0.15b
5 (1♀:6♂)	32.70 ± 6.80c	3.30 ± 0.52c	8.40 ± 0.79ab	10.20 ± 0.47a	0.47 ± 0.12b	1.01 ± 0.33ab

表中数据为平均值±标准差; 同列数据后标有不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$, LSD 多重比较法)。
Data are mean± SE, and followed by different small letters within a column indicate significant differences ($P < 0.05$, LSD test).

表 2 绿豆象雄虫延迟交配的生殖力生命表参数值

Table 2 Mortality table parameters of delayed mating of *Callosobruchus chinensis* males

参数 Parameters	雄虫延迟天数 (d) Delayed days of males (d)					
	0 (正常 normal)	1	2	3	4	5
净增值率 R_0 Net reproductive rate	42.822	25.811	23.328	29.008	15.745	17.861
平均世代周期 T Mean generation time	28.021	30.440	29.473	30.793	23.193	22.672
内禀增长率 r_m Intrinsic rate of increase	0.134	0.107	0.107	0.109	0.119	0.127
周限增长率 λ Finite rate of increase	1.144	1.113	1.113	1.116	1.126	1.136
种群加倍时间 t Doubling time	5.169	6.490	6.484	6.336	5.829	5.453

延迟处理组的种群净增值率、内禀增长率和周限增长率均低于正常交配处理组, 因此, 雄虫延迟交配可降低绿豆象的种群数量。

2.3 绿豆象雄虫精巢发育分级

绿豆象雄虫生殖系统随着日龄的发育形态

如图 1 所示。通过对雄虫 1-10 日龄生殖系统解剖及精巢的发育特征分析, 将雄性精巢的发育分为一级 (初期)、二级 (中期) 和三级 (末期) 3 个等级。绿豆象雄虫精巢发育第一级 (1-2 日龄), 精巢整体透明, 贮精囊中没有或者刚开始呈现乳白色 (图 1: 1 d), 附腺中出现少量的白色分泌物

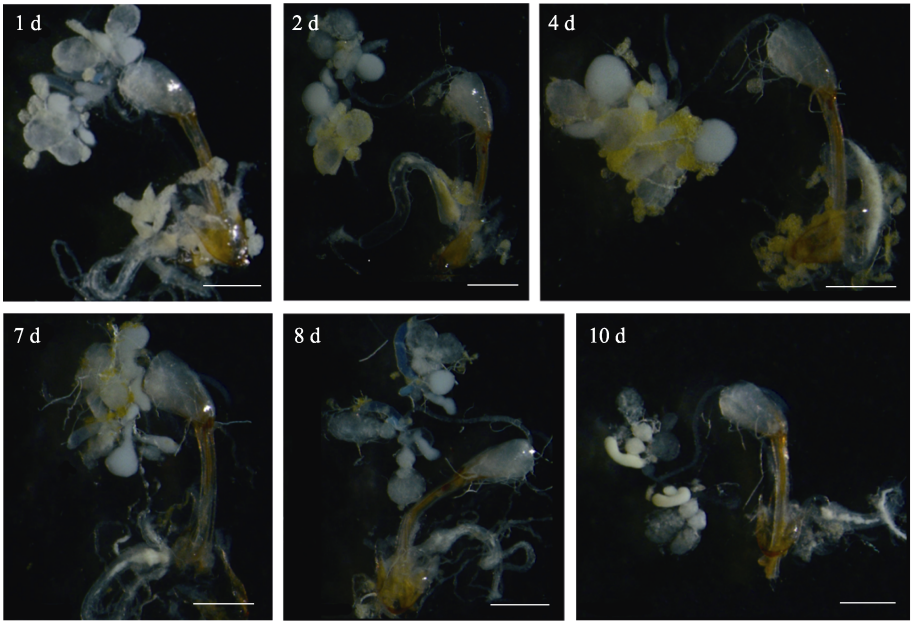


图 1 不同日龄绿豆象雄虫的生殖系统

Fig. 1 Reproductive system of *Callosobruchus chinensis* at different ages

1 d: 1 日龄雄虫; 2 d: 2 日龄雄虫; 4 d: 4 日龄雄虫; 7 d: 7 日龄雄虫;
8 d: 8 日龄雄虫; 10 d: 10 日龄雄虫。放大倍率: 2×; 比例尺 = 500 μm。下图同。

1 d: 1-day-old male; 2 d: 2-day-old male; 4 d: 4-day-old male;
7 d: 7-day-old male; 8 d: 8-day-old male; 10 d: 10-day-old male. Magnification: 2×;
Scale bar = 500 μm. The same below.

(图 1: 2 d); 绿豆象雄虫精巢发育第二级(3-4 日龄), 各生殖器官发育饱满而有光泽, 颜色变深, 精巢管伸长, 呈乳白色, 贮精囊膨大, 附腺中积累大量的白色分泌物(图 1: 4 d); 绿豆象雄虫精巢发育第三级(5-10 日龄), 各生殖器官变得萎焉松散, 输精管韧性变低易断(图 1: 7 d), 贮精囊颜色变淡(图 1: 8 d), 附腺中的内含物减少且萎缩(图 1: 10 d)。

2.4 延迟交配对雄虫生殖系统发育的影响

绿豆象雄虫不同日龄延迟交配后第 1-6 天的生殖系统发育特征如图 2 所示。雄虫正常交配组(图 2: A)交配第 1-2 天的雄虫生殖系统发育完整, 整个精巢呈半透明(图 2: A-a), 附腺中含物较少(图 2: A-b), 此时精巢发育的等级

处于第一级(初期); 交配第 3-4 天的雄虫生殖系统, 附腺中乳白色内含物增多(图 2: A-c), 精巢发育饱满有光泽(图 2: A-d), 此时雄虫精巢发育的等级处于第二级(中期); 交配第 5-6 天的雄虫生殖系统, 精巢开始萎缩(图 2: A-e), 附腺中乳白色内含物开始减少(图 2: A-f), 此时雄虫精巢发育的等级处于第三级(末期)。雄虫延迟 1、2、3、4 和 5 d 的交配处理组, 其生殖系统在交配后第 1-6 天的发育分别如图 2 (B-F) 所示。分析图 2 可知: 雄虫延迟交配处理组中其生殖系统随着雄虫交配延迟日龄的增加, 其精巢发育多表现为中后期, 延迟交配日龄愈高, 生殖系统愈萎焉; 且交配后随天数递增, 雄虫精巢的萎缩程度逐渐加剧, 各生殖器官的连接变得松散易断裂。

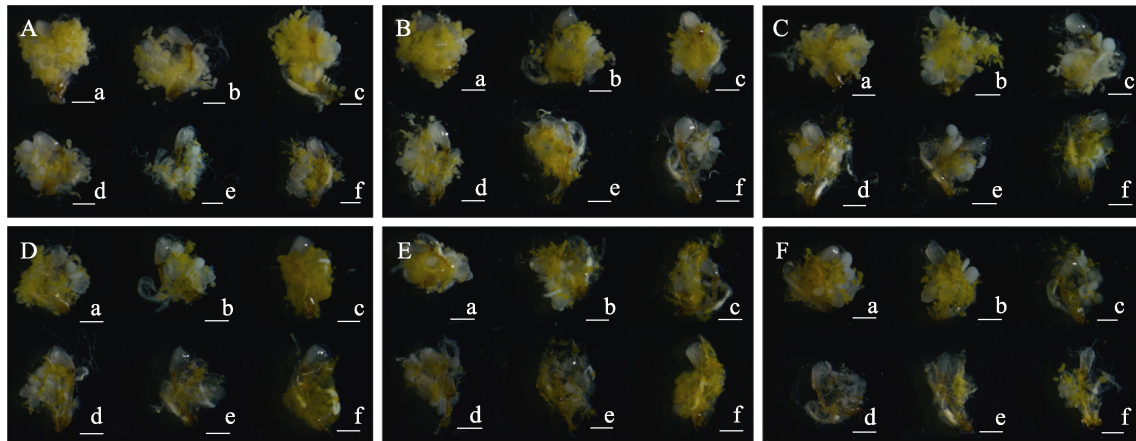


图 2 延迟交配 1-6 d 雄虫生殖系统发育图

Fig. 2 Development of reproductive system of male in delayed mating 1 to 6 days after mating

A. 雄虫正常交配组; B-F. 分别为延迟 1、2、3、4 和 5 d 交配组。

a-f: 雄虫交配第 1 天、第 2 天、第 3 天、第 4 天、第 5 天和第 6 天的生殖系统发育图。

A. The normal mating group of males; B-F. The delayed 1, 2, 3, 4 and 5 d mating groups, respectively. a-f: Development of reproductive system of male on the 1st, 2nd, 3rd, 4th, 5th and 6th days of mating, respectively.

3 讨论

交配和产卵是决定下一代种群增长的两个基本因素, 并受到昆虫两性生理学时间变化的影响 (Ahmad *et al.*, 2004)。在本研究中, 选择 1 日龄绿豆象雌虫与延迟不同日龄的雄虫交配, 分析了雌虫的生殖力、寿命、子代羽化率、性比和

生命表参数值和雄虫生殖系统的发育变化。结果表明, 1 日龄绿豆象雄虫和 1 日龄雌虫正常交配时绿豆象雌虫的繁殖力最高, 其种群净增值率 R_0 、内禀增长率 r_m 和周限增长率 λ 都最高; 绿豆象雄虫延迟 1-5 d 交配的雌虫繁殖力、种群净增值率 R_0 、内禀增长率 r_m 和周限增长率 λ 均降低。这表明雄虫延迟交配可影响雌虫的产卵量,

且其种群的净增值率 R_0 、内禀增长率 r_m 和周限增长率 λ 均降低。因此, 延迟绿豆象雄虫交配日龄可有效控制其种群数量的发展。雄虫延迟交配在其它昆虫中也有类似的影响, 如梨小食心虫 *Grapholita molesta* (Fraser and Trimble, 2001) 和新西兰卷叶蛾 *Cnephasia jactatana* (Jimenez-Perez and Wang, 2003)。关于雄虫延迟交配与雌虫产卵量关系的观点, 有的学者认为雄虫的延迟交配可能会减少其转移精子的数量, 由此导致雌虫的产卵量下降 (Kawazu *et al.*, 2014a), 也有学者认为是精细胞的不良发育阻碍了精子的运动, 导致雄虫受精前无法授精或产生更多未受精卵 (Torres-Vila *et al.*, 2002; Walker and Allen, 2011; Kawazu *et al.*, 2014b)。但导致绿豆象雄虫延迟交配后其种群数量降低的生理原因还需进一步探究。

本研究结果表明, 随着雄虫延迟交配天数的增加, 雌雄虫的寿命延长。关于延迟交配后成虫寿命的延长被广泛认为是与生殖输出相关的能量消耗减少所致 (Stockel, 1973; Proshold, 1996; Song *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2017), 或者是由于营养物质的再吸收导致的 (Wenninger and Averill, 2006)。本试验中, 雄虫延迟交配后其寿命增加的现象或许与延迟交配雄虫的输精管韧性变低, 附腺中内含物减少相关, 这点还需进一步试验验证。

绿豆象雌虫在羽化交配后即具有产卵能力, 随着雄虫延迟交配天数的增加, 雌虫的产卵量呈现下降趋势, 延迟交配组的种群净增值率 R_0 、内禀增长率 r_m 和周限增长率 λ 降低, 雄虫生殖系统发育提前进入末期 (各生殖器官变得萎焉松散, 输精管韧性变低易断, 附腺中的内含物减少且透明化), 表明干扰绿豆象雌雄虫的交配可起到抑制其种群增长的效果, 降低绿豆象对经济豆类的为害。鉴于绿豆象的产卵历期较短, 且在成虫羽化 1-4 d 的产卵能力较高, 因此建议在生产实践中, 应着重选择在成虫产卵盛期干扰其正常交配, 才能取得很好的防治效果。然而, 绿豆象是一类仓内外均可繁殖为害的有害生物, 尤其是

仓内为害更加严重, 种群发育存在严重的世代重叠现象, 这就需要在实际实仓管理工作中做好绿豆象种群世代发育的监测工作, 一旦到达成虫羽化的高峰期, 及时用性“迷向法”防治, 抑制后代的种群密度, 降低绿豆象对经济豆类的为害。

参考文献 (References)

- Ahmad P, Omkar, Richmond AS, 2004. The influence of age on reproductive performance of the predatory ladybird beetle, *Propylea dissecta*. *J. Insect Sci.*, 4(1): 22–29.
- Bishwo PM, Hyun JK, Chung GP, Young NY, Yeong HL, In HP, Hang WK, Soon DB, 2015. Interactive effects of temperature and relative humidity on oviposition and development of *Callosobruchus chinensis* (L.) on azuki bean. *J. Stored Prod. Res.*, 63: 47–50.
- Di XY, Liu JF, Wu CX, Yan B, Yu XF, Yang MF, 2020. Delayed mating with multiple partners decreases indexes of mating in female and male *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 49(4): 1–7.
- Fraser HW, Trimble RM, 2001. Effect of delayed mating on reproductive biology of the oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Can. Ent.*, 133(2): 219–227.
- Gujar GT, Yadav TD, 1978. Feeding of *Callosobruchus maculatus* (Fab.) and *Callosobruchus chinensis* (L.) in gram. *Indian J. Ent.*, 40(2): 108–112.
- Jimenez-Perez A, Wang Q, 2003. Effect of mating delay on the reproductive performance of *Cnephasia jactatana* (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Econ. Ent.*, 96(3): 592–598.
- Kashiwaba K, Tomooka N, Kaga A, Han OK, Vanghan DA, 2003. Characterization of resistance to three bruchid species (*Callosobruchus* spp., Coleoptera, Bruchidae) in cultivated rice bean (*Vigna umbellata*). *J. Econ. Ent.*, 96(1): 207–213.
- Kawazu K, Shintani Y, Tatsuki S, 2014a. Effect of increased male and female age at mating on the reproductive performance of *Cnaphalocrocis medinalis* (Crambidae: Lepidoptera). *J. Econ. Ent.*, 107(4): 1434–1439.
- Kawazu K, Shintani Y, Tatsuki S, 2014b. Effect of multiple mating on the reproductive performance of the rice leafroller moth, *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Appl. Ent. Zool.*, 49(4): 519–524.
- Liu CY, Li L, Chen HW, Liu LJ, Wan ZH, Jiao CH, 2015. Study on the legume varieties on the growth of *Callosobruchus chinensis*

- L. (Coleoptera: Bruchidae). *Hubei. Agri. Sci.*, 54(22): 5610–5612, 5617. [刘昌燕, 李莉, 陈宏伟, 刘良军, 万正煌, 焦春海, 2015. 绿豆象在不同豆类上的生长发育研究. 湖北农业科学, 54(22): 5610–5612, 5617.]
- Lu HS, 1990. Observation of biological characteristics of *Callosobruchus chinensis* L. (Coleoptera: Bruchidae). *Guangxi. Agri. Sci.*, 1990(2): 36–38. [陆惠生, 1990. 绿豆象生物学特性观察. 广西农业科学, 1990(2): 36–38.]
- Proshold FI, 1996. Reproductive capacity of laboratory-reared gypsy moths (Lepidoptera: Lymantriidae): Effect of age of female at time of mating. *J. Econ. Ent.*, 89(2): 337–342.
- Song W, Liu L, Li P, Sun H, Qin Y, 2014. Analysis of the mating and reproductive traits of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *J. Insect Sci.*, 14(1): 267–267.
- Stockel J, 1973. Fonctionnement de l'appareil reproducteur de la femelle de *Sitotroga cerealella* (Lep.: Gelechiidae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 9: 627–645.
- Torres-Vila LM, Rodríguez-Molina MC, Stockel J, 2002. Delayed mating reduces reproductive output of female European grapevine moth, *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Bull. Ent. Res.*, 92(3): 241–249.
- Walker PW, Allen GR, 2011. Delayed mating and reproduction in the autumn gum moth *Mnesampela privata*. *Agricultural and Forest Entomology*, 13(4): 341–347.
- Wenninger EJ, Averill AL, 2006. Effects of delayed mating on reproductive output of female oriental beetle *Anomala orientalis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Agricultural and Forest Entomology*, 8(3): 221–231.
- Yang YQ, Zhang LZ, Zhang YZ, Zhang LW, Long YH, 2017. Delayed mating impacts on the reproductive performance of *Ectropis obliqua* (Lepidoptera: Geometridae). *J. Ent. Sci.*, 52(1): 52–59.