章鱼胺和酪胺及其受体拮抗剂对普通大蓟马子代性比的影响*

陈钰晴** 任英凯 叶子龙 刘袁媛 邹游兴 但建国***

（海南大学植物保护学院，热带农林生物灾害绿色防控教育部重点实验室，海口 570228）

摘 要 **【目的】** 明确章鱼胺和酪胺对普通大蓟马 *Megalurothrips usitatus* 子代性比的影响。**【方法】** 在（26±1）℃、相对湿度 60%±5%、光周期 L：D = 14：10 条件下，采用营养液饲喂法，以 10%蔗糖液（对照）和含有 20 mmol·L^{-1}章鱼胺、20 mmol·L^{-1}酪胺、1 mmol·L^{-1}酚妥拉明、1 mmol·L^{-1}米安色林和 1 mmol·L^{-1}育亨宾的 10%蔗糖液分别饲喂已交配 1 日龄雌虫 48 h 后，再用嫩豇豆豆荚单头饲养 10 d。观察雌虫每天所产子代的若虫数量、成虫的性别与数量，计算子代的雄性比、日性比和存活率。**【结果】** 仅酚妥拉明处理的雄性比（0.47）显著高于对照（0.34），其日性比的大幅提高出现于产卵第 3-5 天和第 9 天。章鱼胺和酚妥拉明处理显著降低雌性子代成虫和子代成虫的数量，而育亨宾处理仅导致雌性子代成虫数显著减少。各处理对雄性子代成虫数和子代存活率都没有显著影响。**【结论】** 酚妥拉明能通过抑制雌性子代的产生，来提高普通大蓟马的子代雄性比。

关键词 普通大蓟马；性比；豇豆；生物胺；拮抗剂

The role of octopamine, tyramine, and three antagonists on the offspring sex ratio of *Megalurothrips usitatus* (Bagrall) (Thysanoptera: Thripidae)

CHEN Yu-Qing** REN Ying-Kai YE Zi-Long LIU Yuan-Yuan
ZOU You-Xing DAN Jian-Guo***

(School of Plant Protection, Hainan University, Key Laboratory of Green Prevention and Control of Tropical Plant Diseases and Pests (Hainan University), Ministry of Education, Haikou 570228, China)

Abstract **[Objectives]** To determine the effects of octopamine and tyramine on the offspring sex ratio of the bean flower thrip, *Megalurothrips usitatus* (Bagnall), an economically important pest of legumes. **[Methods]** Under conditions of (26 ± 1) ℃, 60% ± 5% RH and a photoperiod of 14：10D, 1-day-old mated, adult females were fed for 48 h on either a 10% sucrose solution (control), or a 10% sucrose solution plus either 20 mmol·L^{-1} octopamine, 20 mmol·L^{-1} tyramine, 1 mmol·L^{-1} phentolamine, 1 mmol·L^{-1} mianserin, or 1 mmol·L^{-1} yohimbine, which was confined between two layers of stretched parafilm, then reared individually for 10 d on a section of young cowpea (*Vigna unguiculata*) bean pod in a glass tube. Bean pod sections were replaced daily. Replaced bean pod sections were placed into a new glass tube until offspring emerged, after which the numbers of nymphs, and their sex were recorded. Sex ratio (defined as proportion of males) and offspring survival (%) were calculated. **[Results]** Only the phentolamine treatment group had a significantly higher adult offspring sex ratio (0.47) than that of the control group (0.34). Offspring sex ratios in this treatment group were significantly higher than those of the control on the 4th, 5th day and 9th day of oviposition. Both the octopamine and phentolamine treatment groups had significantly fewer adult female offspring, as well as fewer adult offspring overall. The production of female offspring was inhibited by yohimbine.

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金项目（31760515）

**第一作者 First author，E-mail：493570137@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：danwolke@foxmail.com

收稿日期 Received：2023-02-27；接受日期 Accepted：2023-05-11

None of the treatments affected the number of male offspring or the offspring survival rate. **[Conclusion]** Phentolamine inhibits the production of female offspring by mated female bean flower thrips, and thereby increases sex ratio of their offspring.

Key words *Megalurothrips usitatus*; sex ratio; cowpea; biogenic amines; antagonists

章鱼胺和酪胺是昆虫体内的两种重要生物胺，作为神经递质、神经调质或神经激素，参与了包括昆虫生殖在内的诸多行为和生理过程的调控（Neckameyer and Leal，2017；熊佳新等，2019；Finetti *et al.*，2021；White *et al.*，2021）。章鱼胺和酪胺通过与相应的受体结合来发挥其功能。这些受体可分为 5 类：α-肾上腺素样章鱼胺受体（α-adrenergic-like octopamine receptors，OctαR）、β-肾上腺素样章鱼胺受体（β-adrenergic-like octopamine receptors，OctβR）、Ⅰ型酪胺受体（tyramine type 1 receptors，Tyr1-R）、Ⅱ型酪胺受体（tyramine type 2 receptors，Tyr2-R）和Ⅲ型酪胺受体（tyramine type 3 receptors，Tyr3-R）。其中，OctαR 有 2 个亚类，即 Octα1R 和 Octα2R；OctβR 包含 Octβ1R、Octβ2R、Octβ3R 和 Octβ4R4 个亚类（Hana and Lange，2017；Finetti *et al.*，2021；Zhu *et al.*，2022）。OctαR、OctβR 和 Tyr1-R 3 类受体在雌虫生殖系统有分布，对昆虫的排卵和受精起重要的调节作用（Avila *et al.*，2012；El-Kholy *et al.*，2015；Li *et al.*，2015；Hana and Lange，2017；Wu *et al.*，2017；White *et al.*，2021；Deshpande *et al.*，2022）。生物胺受体已有各种类型的拮抗剂。例如，酚妥拉明（Phentolamine）和米安色林（Mianserin）同为章鱼胺受体的拮抗剂，前者可影响 OctαR 受体和 OctβR 受体，后者对 OctβR 受体的拮抗性极强，对多种昆虫 Octβ2R 受体的效果尤为明显。作为酪胺受体拮抗剂，育亨宾（Yohimbine）对 Tyr1-R 受体具有最强的拮抗活性。这些拮抗剂常常用于昆虫生物胺受体药理学特性研究中（Ohta and Ozoe，2014；Hana and Lange，2017；Blenau *et al.*，2022；Zhu *et al.*，2022）。

普通大蓟马 *Megalurothrips usitatus*（Bagnall）是豆科作物上的一种植食性蓟马，主要为害生长点、花器和嫩荚等（张念台，1987；邱海燕等，2014；谭珂等，2015a，2015b；Tang *et al.*，2015）。近年来，该虫已成为海南豇豆 *Vigna unguiculata* (L.) Walp.上最难对付的害虫，其发生与危害严重影响豇豆的产量和品质（邱海燕等，2014；罗亚丽等，2020）。跟大多数植食性蓟马一样，普通大蓟马的繁殖采用两性生殖和产雄孤雌生殖（Arrhenotoky）（张念台，1987；罗亚丽等，2020），属典型的单倍-二倍体繁殖模式（Haplodiploidy），即受精卵发育成二倍体雌虫，未受精卵发育成单倍体雄虫（Moritz，1997；Krueger *et al.*，2016）。蓟马雌虫受精囊（Spermatheca）肌肉的活动控制着受精囊内精子的释放，由此改变其子代性比（Dallai *et al.*，1996；Krueger *et al.*，2016）。蓟马性比受多种生物因子和非生物因子的影响（Bondy and Hunter，2019；罗亚丽等，2020；Wan *et al.*，2020；杨鹤鸣等，2022；Katlav *et al.*，2022）。但是，蓟马受精囊肌肉收缩与松弛的调控机理仍为未解之谜，也不清楚蓟马的排卵和受精是否与章鱼胺或酪胺有关联。为此，本研究拟采用饲喂法，评价章鱼胺和酪胺及其 3 种拮抗剂对普通大蓟马子代性比的影响，其结果将有助于进一步了解普通大蓟马的繁殖生物学特性。

1 材料与方法

1.1 供试植物

豇豆（品种：纯丰长豇豆）种植于网室大棚内，按常规方法进行栽培管理。挑选健康的幼嫩豆荚作为普通大蓟马的食物。

1.2 供试虫源

在海南大学海甸校区教学实验基地豇豆种植区，采集豇豆花内的普通大蓟马成虫，在（26±1）℃、相对湿度 60%±5%、光周期 L∶D=14∶10 条件下，用豇豆荚进行饲养。子代化蛹后，将蛹单头饲养于玻璃试管（12 mm×100 mm）

内。成虫羽化后，配对饲养 24 h，挑选已交配雌虫作为试虫。

1.3　供试试剂

试验所需试剂包括 98%章鱼胺和 98%酪胺（Sigma 公司）；98%酚妥拉明、98%米安色林和 99%育亨宾（Aladdin 公司）；99.9%蔗糖（广州化学试剂厂）。

1.4　试验方法

本研究采用营养液饲喂法处理试虫（Barron *et al.*，2007；Nielsen *et al.*，2010）。试验设 6 个处理：10%蔗糖液（对照）和含有 20 mmol·L^{-1} 章鱼胺、20 mmol·L^{-1} 酪胺、1 mmol·L^{-1} 酚妥拉明、1 mmol·L^{-1} 米安色林和 1 mmol·L^{-1} 育亨宾的 10%蔗糖液。将已交配 24 h 的雌虫转移至 Pet 方瓶（30 mL）中，每瓶 4-6 头。方瓶瓶壁有 1 个透气孔（10 mm× 10 mm），并用 0.043 mm 尼龙网封孔。用双层 Parafilm 封口膜将瓶口封住，膜间含 1.0 mL 营养液。48 h 后，再将雌虫转移到试管（12 mm× 100 mm）中，单头饲养 10 d，以嫩豇豆豆荚供雌虫取食和产卵。每处理重复数为 19-31。每 24 h 更换一次豆荚。将更换出来的旧豆荚移至新的试管中继续饲养，适时补充嫩豆荚，直至子代羽化为成虫。雌虫及其子代的饲养条件均设定为（26± 1）℃、相对湿度 60%±5%、光周期 L：D = 14：10。观察和记录若虫的数量、成虫的性别与数量，计算子代性比（即雄虫所占比例）、日性比和子代存活率。由于普通大蓟马的卵产于豆荚内，无损查卵非常困难，故用 1 龄若虫的数量替代，计算其子代存活率，即成虫占 1 龄若虫的百分比（Tang *et al.*，2015）。

1.5　数据分析

利用 Excel 2010 进行试验数据处理和绘图。利用 SPSS 19.0 软件进行试验数据的统计分析。性比和存活率数据经反正弦转换后，对各处理与对照进行 *t* 检验（$P < 0.05$）。

2　结果与分析

2.1　子代性比和日性比

用章鱼胺、酪胺、酚妥拉明、米安色林和育亨宾处理 48 h 后，已交配普通大蓟马雌虫 10 d 内所产子代的雄性比见图 1。酚妥拉明处理的雄性比（0.47）显著高于对照（0.34）（$P<0.05$），其他处理与对照之间均没有显著差异（$P>0.05$）。

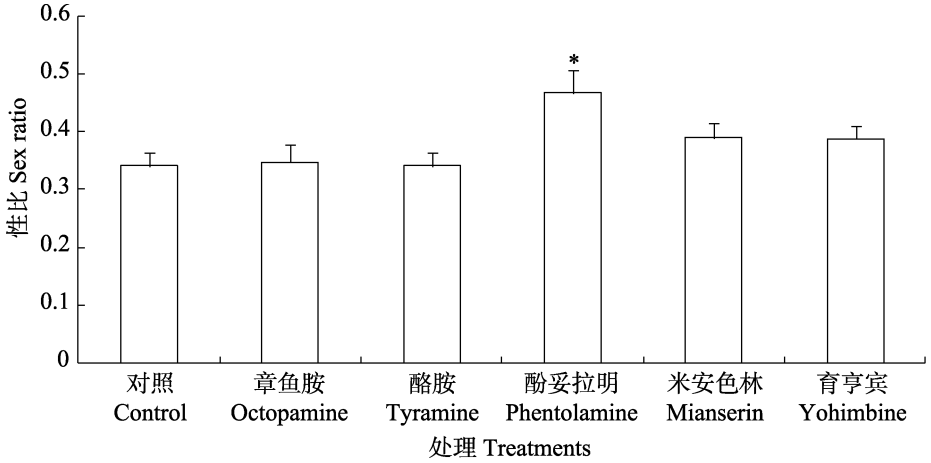


图 1　不同处理条件下已交配普通大蓟马雌虫所产子代的雄性比

Fig. 1　Sex ratios of offspring adults from the eggs produced by the mated females of *Megalurothrips usitatus* under different treatments

图中数据为平均值 ± 标准误。柱上标有*时，表示该处理与对照之间的差异在 $P < 0.05$ 水平上达到显著性（*t* 检验）。下图同。

Data are mean±SE. Histograms with an asterisk indicate significant differences between the treatment and control at 0.05 level by *t*-test. The same below.

章鱼胺和酪胺对已交配普通大蓟马雌虫所产子代日性比的影响见图 2（A）。除了章鱼胺处理在产卵第 7 天的雄性比（0.42）显著大于对照（0.29）（P<0.05）外，章鱼胺处理在其余时间的日性比和酪胺处理每天的日性比与对照之间的差异都没有达到显著水平。

经酚妥拉明、米安色林和育亨宾 3 种拮抗剂处理后，普通大蓟马的子代日性比动态见图 2（B）。在雌虫产卵的第 3、4、5 和 9 天，酚妥拉明处理的日性比分别为 0.56、0.49、0.52 和 0.52，均显著大于对照（P < 0.05）。除了米安色林处理在产卵第 8 天的日性比（0.38）和育亨宾处理在产卵第 9 天的日性比（0.40）显著大于对照（P<0.05）外，这两个处理在其余 9 d 的日性比与对照均没有显著差异（P>0.05）。

2.2 子代成虫数量

章鱼胺、酪胺、酚妥拉明、米安色林和育亨宾 5 个处理的雄性子代成虫数量介于 23.68-35.07 头/雌，与对照（29.97 头/雌）之间差异均不显著（P>0.05）（图 3）。章鱼胺、酚妥拉明和育亨宾处理的雌性子代成虫数分别为 44.84、

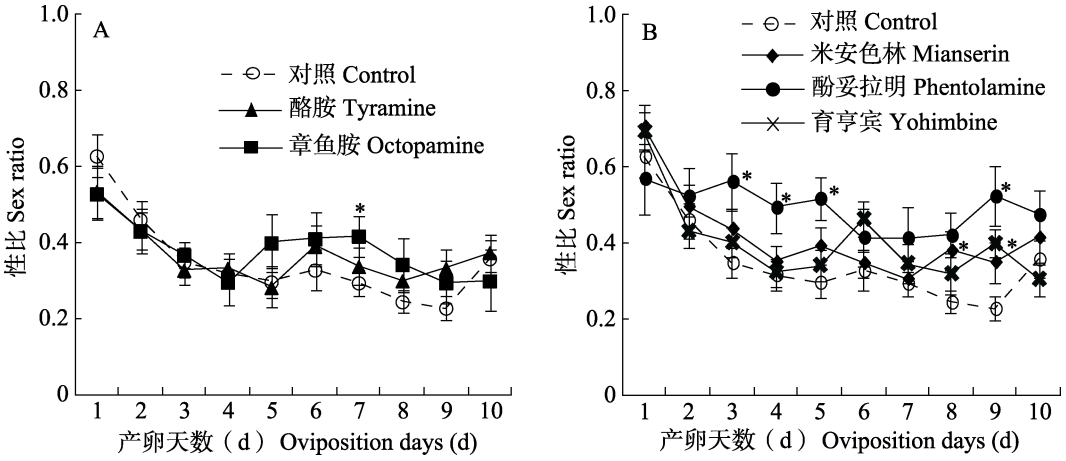


图 2 不同处理条件下已交配普通大蓟马雌虫所产子代的日性比

Fig. 2 Daily sex ratios of offspring adults from the eggs produced by the mated females of *Megalurothrips usitatus* under different treatments

A. 章鱼胺和酪胺; B. 拮抗剂。

A. Octopamine and tyramine; B. Antagonists.

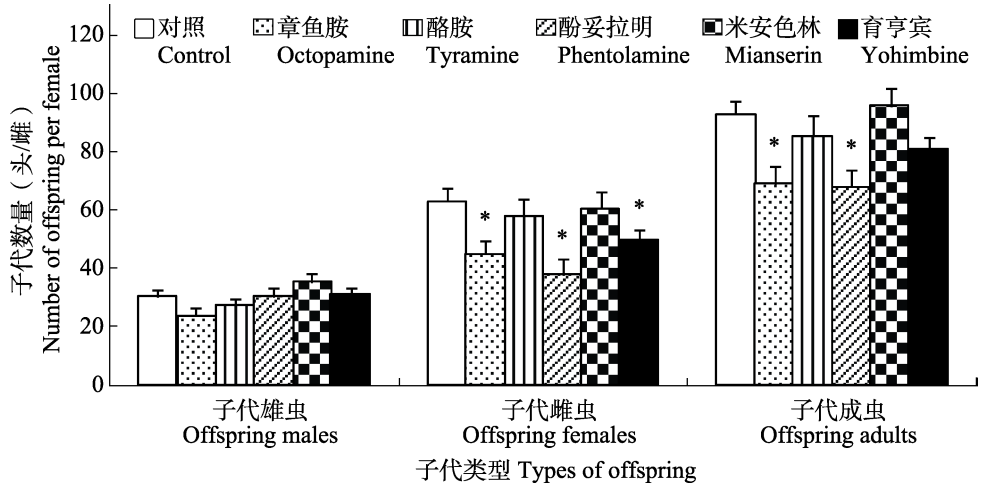


图 3 不同处理条件下已交配普通大蓟马雌虫所产子代的成虫数量

Fig. 3 The numbers of offspring adults from the eggs produced by the mated females of *Megalurothrips usitatus* under different treatments

37.67 和 49.71 头/雌，均显著小于对照（62.55 头/雌）（P<0.05），而酪胺和米安色林处理的雌性子代成虫数与对照没有显著差异（P>0.05）。对子代成虫数有显著影响的处理是章鱼胺（68.53 头/雌）和酚妥拉明（67.71 头/雌）（P<0.05），比对照（92.52 头/雌）大约减少 26%。

2.3　子代存活率

用章鱼胺、酪胺、酚妥拉明、米安色林和育亨宾饲喂已交配普通大蓟马雌虫后，10 d 内所产子代的存活率介于 91.06%-96.47%，与对照（94.58%）都没有显著差异（P>0.05）。

3　结论与讨论

目前，有关章鱼胺和酪胺对昆虫排卵和受精的影响的报道多来自于黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen、飞蝗 *Locusta migratoria*、美洲大蠊 *Periplaneta americana* (L.)、小菜蛾 *Plutella xylostella* 等双倍二倍体（Diplodiploidy）昆虫（Normark，2003；White *et al.*，2021；Deshpande *et al.*，2022）。本研究首次评价了章鱼胺、酪胺和 3 种受体拮抗剂对 1 种单倍-二倍体蓟马性别分配的影响。研究结果表明，饲喂酚妥拉明 48 h 能显著提高已交配普通大蓟马雌虫 10 d 内所产子代的雄性比，其中第 3、4、5 和 9 天的日性比显著大于对照（P<0.05）。但是，其他处理对子代雄性比均没有显著影响（P>0.05）。

酚妥拉明和米安色林处理对普通大蓟马的繁殖与性别分配展现出了不一样的效果。酚妥拉明对该虫子代性比的促进作用归功于雌性子代数锐减（图 2）。由于子代存活率不受酚妥拉明的影响，可以认为，普通大蓟马雌虫的排卵过程和精子释放过程同时被酚妥拉明抑制。与之相反，米安色林对雌性或雄性子代成虫数以及子代性比均无影响。酚妥拉明是一种作用于 OctαR 受体和 OctβR 受体的拮抗剂，而米安色林为 OctβR 受体拮抗剂（Ohta and Ozoe，2014；Hana and Lange，2017；Blenau *et al.*，2022；Zhu *et al.*，2022），据此推测，普通大蓟马雌虫很可能通过 OctαR 受体来调控子代性比。酚妥拉明对排卵和精子释放的影响也在其他昆虫得到证实。例如，酚妥拉明能有效抑制飞蝗受精囊的收缩，可消除章鱼胺的促进作用（Clark and Lange，2003；da Silva and Lange，2008）；酚妥拉明和米安色林均能抑制小菜蛾的产卵（Li *et al.*，2020）。排卵和精子释放过程的同步性也出现于飞蝗雌虫，因为章鱼胺一方面能促进飞蝗受精囊肌肉的收缩，另一方面对输卵管肌肉的收缩起抑制作用（Clark and Lange，2003；White *et al.*，2021）。但是，黑腹果蝇呈现出了不一样的情形，OAMB 受体（即 Octα1R 受体）和 Octβ2R 在输卵管、纳精囊和受精囊组织中都有较高的表达量（Li *et al.*，2015），OAMB 和 Octβ2R 受体分别调控输卵管的松弛和收缩（Deshpande *et al.*，2022）。因此，未来有必要对普通大蓟马雌虫生殖系统章鱼胺受体的分布和药理学特性展开进一步的研究。

章鱼胺能促使普通大蓟马的雌性子代数和子代成虫数显著减少，但未能改变子代性比的大小。这可能跟本试验中章鱼胺的饲喂浓度较高有关。通常低浓度章鱼胺提高昆虫产卵量；章鱼胺浓度处于中间水平时，产卵量不受影响（Abdoun *et al.*，1995；Liu *et al.*，2022），但章鱼胺浓度较高时，产卵数量显著减少（Abdoun *et al.*，1995）。Bamji 和 Orchard（1995）曾发现章鱼胺能影响美洲大蠊输卵管的收缩，并呈现出双相剂量-反应（Biphasic dose-response），即低剂量章鱼胺刺激收缩；高剂量则抑制其收缩。章鱼胺的这种剂量-效应决定了章鱼胺对昆虫繁殖力的影响视昆虫种类而定（White *et al.*，2021），有的促进产卵（Yamane，2013；Li *et al.*，2020），有的则抑制产卵（Fuchs *et al.*，2014；Brent *et al.*，2016；Wu *et al.*，2017）。

酪胺及其拮抗剂育亨宾对普通大蓟马子代的性比、成虫数和存活率都没有影响，但育亨宾能显著降低雌性子代成虫数。可见，育亨宾也能同时抑制普通大蓟马雌虫的排卵过程和精子释放过程，然而，这种抑制作用未能改变普通大蓟马子代性比。育亨宾对 Tyr1-R 受体具有极强的拮抗活性（Ohta and Ozoe，2014；Hana and Lange，

2017），所以，Tyr1-R 受体可能部分参与了普通大蓟马的产雌活动。这与其他昆虫的研究结果并不完全一致。黑腹果蝇和飞蝗雌虫体内精子释放过程需要酪胺和章鱼胺的协同作用。同时缺乏酪胺和章鱼胺时，黑腹果蝇纳精囊和受精囊内精子的释放均被抑制（Avila *et al.*，2012）。酪胺对飞蝗受精囊内精子释放可起辅助作用，且通过章鱼胺受体发挥其功能（da Silva and Lange；2008）。Li 等（2020）曾发现注射育亨宾不会改变小菜蛾的产卵量。

有趣的是，用章鱼胺、酪胺、酚妥拉明、米安色林和育亨宾饲喂普通大蓟马后，雄性子代成虫的数量都没有显著的变化。这些雄性子代的产生与章鱼胺受体和酪胺受体没有太大的关系。普通大蓟马雌虫体内可能有其他的受体或途径，让排卵过程和精子释放过程不同步，即排卵正常，而精子的释放被抑制。这方面的研究值得关注。

综上所述，酚妥拉明可通过抑制雌性子代的产生来提高已交配普通大蓟马雌虫的子代性比，意味着在该虫的排卵和精子释放过程中，肾上腺素样章鱼胺受体可能起重要的作用。

参考文献 (References)

Abdoun K, Messnier-Sabin M, Baudry-Partiaglou N, Nicolas P, Cohen P, 1995. Separation of oviposition-stimulating peptides and myotropic factors from head extracts of *Galleria mellonella* L.: Comparative effects of myotropic and non-myotropicfactors on egg laying. *Journal of Comparative Physiology B*, 165(2): 102–109.

Avila FW, Bloch Qazi MC, Rubinstein CD, Wolfner MF, 2012. A requirement for the neuromodulators octopamine and tyramine in *Drosophila melanogaster* female sperm storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(12): 4562–4567.

Bamji SX, Orchard I, 1995. Pharmacological profile of octopamine and 5HT receptors on the lateral oviducts of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 28(1): 49–62.

Barron AB, Maleszka J, Vander Meer RK, Robinson GE, Maleszka R, 2007. Comparing injection, feeding and topical application methods for treatment of honeybees with octopamine. *Journal of Insect Physiology*, 53(2): 187–194.

Blenau W, Bremer AS, Schwietz Y, Friedrich D, Ragionieri L, Predel R, Balfanz S, Baumann A, 2022. PaOctβ2R: Identification and functional characterization of an octopamine receptor activating adenylyl cyclase activity in the American cockroach *Periplaneta americana*. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(3): 1677.

Bondy EC, Hunter MS, 2019. Sex ratios in the haplodiploid herbivores, Aleyrodidae and Thysanoptera: A review and tools for study//Jurenka R (ed.). Advances in Insect Physiology. Vol.56. Cambridge: Academic Press Inc. 251–281.

Brent CS, Miyasaki K, Vuong C, Miranda B, Steele B, Brent KG, Nath R, 2016. Regulatory roles of biogenic amines and juvenile hormone in the reproductive behavior of the western tarnished plant bug (*Lygus hesperus*). *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 186(2): 169–179.

Chang NT, 1987. The damage and control of thrips (Insecta: Thysanoptera) on root crops, pulses, and other grain crops. *Chinese Journal of Entomology, Special Publication*, 1987(1): 55−72. [张念台, 1987. 蓟马为害杂粮之习性及其防治. 中华昆虫特刊, 1987(1): 55−72.]

Clark J, Lange AB, 2003. Octopamine modulates spermathecal muscle contractions in *Locusta migratoria*. *Journal of Comparative Physiology A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 189(2): 105–114.

da Silva R, Lange AB, 2008. Tyramine as a possible neurotransmitter/ neuromodulator at the spermatheca of the African migratory locust, *Locusta migratoria*. *Journal of Insect Physiology*, 54(8): 1306–1313.

Dallai R, Del Bene G, Lupetti P, 1996. Fine structure of spermatheca and accessory gland of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 25(3): 317–330.

Deshpande SA, Rohrbach EW, Asuncion JD, Harrigan J, Eamani A, Schlingmann EH, Suto DJ, Lee PT, Schweizer FE, Bellen HJ, Krantz DE, 2022. Regulation of *Drosophila* oviduct muscle contractility by octopamine. *IScience*, 25(8): 104697.

El-Kholy S, Stephano F, Li Y, Bhandari A, Fink C, Roeder T, 2015. Expression analysis of octopamine and tyramine receptors in *Drosophila*. *Cell and Tissue Research*, 361(3): 669–684.

Finetti L, Roeder T, Calò G, Bernacchia G, 2021. The insect type 1 tyramine receptors: From structure to behavior. *Insects*, 12(4): 315.

Fuchs S, Rende E, Crisanti A, Nolan T, 2014. Disruption of aminergic signalling reveals novel compounds with distinct inhibitory effects on mosquito reproduction, locomotor function and survival. *Scientific Reports*, 4: 5526.

Hana S, Lange AB, 2017. Cloning and functional characterization of Octβ2-receptor and Tyr1-receptor in the Chagas disease vector, *Rhodnius prolixus*. *Frontiers in Physiology*, 8: 744.

Katlav A, Nguyen DT, Morrow JL, Spooner-Hart RN, Riegler M,

2022. Endosymbionts moderate constrained sex allocation in a haplodiploid thrips species in a temperature-sensitive way. *Heredity*, 128(3): 169–177.

Krueger S, Mound LA, Moritz GB, 2016. Offspring sex ratio and development are determined by copulation activity in *Echinothrips americanus* MORGAN 1913 (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Applied Entomology*, 140(6): 462−473.

Li F, Li K, Wu LJ, Fan YL, Liu TX, 2020. Role of biogenic amines in oviposition by the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. *Frontiers in Physiology*, 11: 475.

Li Y, Fink C, El-Kholy S, Roeder T, 2015. The octopamine receptor octβ2R is essential for ovulation and fertilization in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 88(3): 168–178.

Liu DD, Zhang XX, Fang CQ, Nyamwasa I, Cao YZ, Yin J, Zhang S, Feng HL, Li KB, 2022. Octopamine modulates insect mating and oviposition. *Journal of Chemical Ecology*, 48(7/8): 628–640.

Luo YL, Shi D, Qiao XY, Dan JG, 2020. Sublethal effect of insecticides on reproduction of *Megalurothrips usitatus* (Bagrall) (Thysanoptera: Thripidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(2): 427–433. [罗亚丽, 施丹, 乔雪莹, 但建国, 2020. 杀虫剂亚致死浓度对普通大蓟马繁殖的影响. 应用昆虫学报, 57(2): 427–433.]

Moritz G, 1997. Structure, growth and development//Lewis T(ed.). Thrips as Crop Pests. Wallingford: CAB International. 15–63.

Neckameyer WS, Leal SM, 2017. Diverse functions of insect biogenic amines as neurotransmitters, neuromodulators, and neurohormones// Pfaff DW, Joëls M (eds.). Hormones, Brain and Behavior (Third Edition). Oxford: Adademic Press. 367–401.

Nielsen MC, Teulon DAJ, Chapman RB, Butler RC, Drayton GM, Philipsen H, 2010.Comparison of life history parameters of two *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) strains in New Zealand.*Environmental Entomology*, 39(2): 303– 311.

Normark BB, 2003. The evolution of alternative genetic systems in insects. *Annual Review of Entomology*, 48: 397–423.

Ohta H, Ozoe Y, 2014. Molecular signalling, pharmacology, and physiology of octopamine and tyramine receptors as potential insect pest control targets//Cohen E (ed.). Advances in Insect Physiology: Target Receptors in the Control of Insect Pests, Part II. New York: Academic Press. 73–166.

Qiu HY, Liu K, Li P, Fu BL, Tang LD, Zhang ML, 2014.Biological characteristics of the bean flower thrips, *Megalurothrips usitatus* (Bagnall) (Thripidae: Thysanoptera). *Chinese Journal of Tropical Crops*, 35(12): 2437–2441. [邱海燕, 刘奎, 李鹏, 付步礼, 唐良德, 张曼丽, 2014. 豆大蓟马的生物学特性研究. 热带作物学报, 35(12): 2437–2441.]

Tan K, Chen X, Li MJ, Ge WL, Dan JG, 2015a. Life tables for experimental populations of *Megalurothrips usitatus* (Bagnall) on three leguminous crops. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 36(5): 956–960. [谭珂, 陈鑫, 李曼娟, 葛文龙, 但建国, 2015a. 普通大蓟马在 3 种豆类作物上的实验种群生命表研究. 热带作物学报, 36(5): 956–960.]

Tan K, Li MJ, Chen X, Ge WL, Dan JG, 2015b. Preliminary studieson oviposition preference of bean flower thrips, *Megalurothrips usitatus* (Bagnall). *Chinese Journal of Tropical Crops*, 36(3): 587–590. [谭珂, 李曼娟, 陈鑫, 葛文龙, 但建国, 2015b. 普通大蓟马产卵选择性初探. 热带作物学报, 36(3): 587–590.]

Tang LD, Yan KL, Fu BL, Wu JH, Liu K, Lu YY, 2015. The life table parameters of *Megalurothrips usitatus* (Thysanoptera: Thripidae) on four leguminous crops. *Florida Entomologist*, 98(2): 620– 625.

Wan Y, Hussain S, Merchant A, Xu B, Xie W, Wang S, Zhang Y, Zhou X, Wu Q, 2020. Tomato spotted wilt orthotospovirus influences the reproduction of its insect vector, western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, to facilitate transmission. *Pest Management Science*, 76(7): 2406–2414.

White MA, Chen DS, Wolfner MF, 2021. She's got nerve: Roles of octopamine in insect female reproduction. *Journal of Neurogenetics*, 35(3): 132–153.

Wu SF, Jv XM, Li J, Xu GJ, Cai XY, Gao CF, 2017. Pharmacological characterisation and functional roles for egg-laying of a β-adrenergic-like octopamine receptor in the brown planthopper *Nilaparvatalugens*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 87: 55–64.

Xiong JX, Jiang HJ, Ji BZ, Liu SW, Wang Y, 2019. Modulatory effects of octopamine on the sexual pheromone perception, reproductive behaviors and liberation of sperms and eggs in insects. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 31(6): 609–619. [熊佳新, 姜宏健, 嵇保中, 刘曙雯, 王怡, 2019. 章鱼胺对昆虫性信息素感受、生殖行为和精卵排放的调控. 生命科学, 31(6): 609–619.]

Yamane T, 2013. Effects of the biogenic amines on female oviposition behavior in the rice leaf bug *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) (Heteroptera: Miridae). *Entomological News*, 123(2): 161–167.

Yang HM, Ye ZL, Huang HX, Zou YX, Zhou SH, Dan JG, 2022. Offspring sex ratio response to odors from conspecific adults in *Megalurothrips usitatus* (Bagrall) (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Tropical Biology*, 13(3): 628−633. [杨鹤鸣, 叶子龙, 黄慧秀, 邹游兴, 周世豪, 但建国, 2022. 普通大蓟马子代性比对同种成虫气味的响应. 热带生物学报, 13(3): 628−633.]

Zhu H, Liu Z, Ma H, Zheng W, Liu J, Zhou Y, Man Y, Zhou X, Zeng A, 2022. Pharmacological properties and function of the PxOctβ3 octopamine receptor in *Plutella xylostella* (L.). *Insects*, 13(8): 735.