

# 番茄潜叶蛾行为学及其产卵节律研究\*

刘思源<sup>1\*\*</sup> 王海旭<sup>1</sup> 王新谱<sup>1\*\*\*</sup> 白明<sup>2</sup>

(1. 宁夏大学农学院, 银川 750021; 2. 中国科学院动物研究所动物多样性保护与有害动物防控全国重点实验室, 北京 100101)

**摘要** 【目的】明确番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 幼虫、成虫行为特性, 锁定绿色防控关键期, 为番茄潜叶蛾的科学研究筑牢基础性建设的同时, 也为后续制定番茄潜叶蛾的综合防治策略提供新思路 and 理论基础。【方法】通过在实验室内饲养番茄潜叶蛾种群, 对其卵孵化、幼虫潜叶、化蛹等行为特性及单叶片低虫口密度对其幼虫生长发育的影响进行研究; 对成虫的交配和产卵偏好、节律进行研究观察。【结果】番茄潜叶蛾幼虫平均孵化历时 5 min, 不取食卵壳; 孵化后就近在叶片叶脉处进行潜叶; 当受到环境胁迫时会选择适宜的叶片再潜叶; 平均叶面积损失量为 2.86 cm<sup>2</sup>/虫; 在种群低密度下, 幼虫不同种群密度发育的成虫产卵量 ( $P<0.05$ ) 及雌成虫寿命具有显著差异 ( $P<0.05$ ); 成虫具有多次交配现象; 雌成虫产卵喜在植株下部的叶片叶背, 平均产卵周期为 15 d, 2-3 日龄为产卵高峰, 羽化后 30-36 h 产卵量最多。【结论】番茄潜叶蛾无取食卵壳行为, 平均危害叶面积 2.86 cm<sup>2</sup>/头, 虫口密度 < 8 头/叶时, 不影响其生长发育、雌成虫产卵量及成虫寿命; 雌成虫平均产卵周期为 15 d, 龄产卵高峰为 2-3 日。

**关键词** 番茄潜叶蛾; 行为学; 产卵节律; 种内竞争

## The behavior and oviposition rhythm of *Tuta absoluta*

LIU Si-Yuan<sup>1\*\*</sup> WANG Hai-Xu<sup>1</sup> WANG Xin-Pu<sup>1\*\*\*</sup> BAI Ming<sup>2</sup>

(1. School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. State Key Laboratory of Animal Biodiversity Conservation and Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

**Abstract** [Aim] To clarify the behavioral characteristics of the larvae and adults of *Tuta absoluta*, and provide new insights for developing integrated management strategies to control this pest. [Methods] A laboratory-reared population of *T. absoluta* was used to study larval behavioral traits such as hatching, leaf-mining, and pupation, as well as the effects of low population density on larval growth and development. In addition, adult mating, oviposition preferences and behavioral rhythms, were observed. [Results] The average hatching process of *T. absoluta* larvae lasted 5 min, with no subsequent consumption of eggshells by larvae observed. After hatching, larvae immediately began leaf-mining near the leaf veins. Under environmental stress, larvae relocated to suitable leaves to resume mining. The average leaf area loss was 2.86 cm<sup>2</sup> per larva. Under low population density conditions, significant differences were observed in adult fecundity ( $P < 0.05$ ) and female adult longevity ( $P < 0.05$ ) following larval development at varying population densities. Adults exhibited multiple mating behaviors. Female adults preferred ovipositing on the abaxial side of leaves in the lower parts of the plant. The average oviposition period was 15 d, with peak egg-laying occurring at 2-3 d of age. The highest oviposition rate was observed 30-36 h after eclosion. [Conclusion] *T. absoluta* larvae do not consume their eggshell after hatching, and damage an average leaf area of 2.86 cm<sup>2</sup> per larva. Larval densities < 8 individuals per leaf do not affect larval development, female fecundity, or adult longevity. Female adults have an average oviposition period of 15 days, with the peak of egg-laying occurring on the 2nd to 3rd day.

**Key words** *Tuta absoluta*; behavioral science; spawning rhythm; intraspecific competition

\*资助项目 Supported project: 宁夏重点研发计划重点项目 (2023BCF01045)

\*\*第一作者 First author, E-mail: 18634172115@163.com

\*\*\*通讯作者 Corresponding author, E-mail: wangxinpu@nxu.edu.cn

收稿日期 Received: 2025-08-01; 接受日期 Accepted: 2026-01-12

番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta*, 又名番茄麦蛾, 属鳞翅目 *Lepidoptera* 麦蛾科 *Gelechiidae* 茄麦蛾属 *Tuta*, 是一种世界性检疫性害虫 (Desneux *et al.*, 2010, 2022; Han *et al.*, 2024)。该虫主要危害番茄、马铃薯、茄子、甜椒和人参果等茄科作物, 尤其嗜食番茄 (Karadjova *et al.*, 2013; Abbes *et al.*, 2016; Bawin *et al.*, 2016; Campos *et al.*, 2017; CABI, 2025)。成虫喜欢在番茄的冠层活动, 偏好在幼嫩叶片上产卵 (海永强和刘媛, 2022)。2017年8月首次在我国新疆伊犁发现, 目前我国已扩散超过20个省(直辖市、自治区) (Wang *et al.*, 2024b)。其主要以幼虫进行为害, 钻蛀潜食叶片, 被取食叶片形成半透明、形状各异的潜道或潜斑, 导致叶片皱缩、干枯, 仅残留绿色叶脉, 严重影响寄主植物的光合作用。此外, 幼虫还可蛀食花蕾或果实造成花蕾脱落或果实畸形、停止生长, 从而造成大幅减产, 严重影响番茄产量, 制约我国番茄产业的健康发展 (Biondi *et al.*, 2018; 张桂芬等, 2018; Araujo and Ribeiro, 2022)。

昆虫行为是适应其生活环境的一切活动方式, 目前对其研究主要集中在繁殖行为、取食行为及行为基础研究等 (邵凌云等, 2024)。研究昆虫行为既有理论价值, 又有实践价值 (秦玉川, 2009)。在理论方面, 根据昆虫行为, 与仿生学等学科构成交叉学科研究热点, 如 Phan 和 Park (2020) 依据犀牛甲虫 *Allomyrina dichotoma* 后翅撞击后能使其恢复飞行平衡的特点, 设计出一种新型甲虫微型飞行机器人。在实践方面, 根据昆虫的日活动节律确定采样调查时间和方式 (王海旭等, 2024); 根据昆虫趋性, 研发出了诱虫灯、色板等诱杀手段 (李靖等, 2025); 根据昆虫生殖行为, 筛选出了抗性品种、性诱剂等防治手段 (Williams *et al.*, 2025); 根据昆虫的飞行行为, 确定了其扩散危害范围及来源地 (Wang *et al.*, 2024a)。

昆虫的产卵行为是其种群繁衍、延续和维持种群规模的重要环节, 会随着昼夜循环变化形成一种周期性节律反应 (Tataroglu and Emery, 2015)。昆虫的产卵节律是由自身生物源调控,

通过感知外界的环境条件变化, 对自身位相进行调整, 从而适应外界的环境变化和周期变化, 与之保持一致 (Yoshii *et al.*, 2009; 陶卉和徐世清, 2015; Rivas *et al.*, 2018; Lorber *et al.*, 2022)。明确害虫的产卵节律, 可为其科学防控提供思路与指导。如袁雪琴等 (2023) 通过对枸杞实蝇 *Neoceratitis asiatica* 的产卵节律研究, 明确了防控该虫的关键期。杨小凡等 (2025) 依据梨小食心虫 *Grapholita molesta* 的产卵节律变化, 明确了该虫产卵行为的内源性控制, 为研发成虫产卵行为调控提供了新思路。

目前, 关于番茄潜叶蛾在我国生境下的基础性研究相对较少, 加之番茄潜叶蛾的危害特性和国家“绿色防控”政策的倡导及实施, 物理防治和生物防治将在番茄潜叶蛾的综合防治中发挥重要作用。然而, 番茄潜叶蛾幼虫具有潜入叶片内部取食叶肉的为害特点, 对绿色防控措施造成极大困扰, 难以实现高效防治。因此, 成虫寻找合适叶片进行产卵的时间及番茄潜叶蛾卵期的防治将会是绿色防控的关键时期。基于此, 本文通过对番茄潜叶蛾行为学进行研究观察, 旨在探明番茄潜叶蛾行为特性, 为我国对番茄潜叶蛾的科学研究筑牢基础性建设的同时, 明确成虫的产卵节律, 锁定绿色防控关键期, 为后续制定番茄潜叶蛾的综合防治策略提供新思路 and 理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试虫源

初始虫源采自宁夏回族自治区银川市西夏区军马场番茄大棚, 在实验室人工气候箱 (BIC-300, 上海博讯) 内饲养扩繁室内种群。幼虫用新鲜番茄叶片饲养至化蛹, 成虫羽化后用5%的蜂蜜水蘸湿棉球饲喂。取室内扩繁番茄潜叶蛾种群第3代卵、幼虫和成虫, 置于人工气候箱中培养。饲养条件: 温度 (25±1) °C, 相对湿度 60%±5%, 光周期 16 L : 8 D。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 幼虫行为学观察研究 幼虫孵化、潜叶及

化蛹行为: 自番茄潜叶蛾室内扩繁种群中取当天产出的卵 20 粒, 用细毛笔将卵挑至准备好的新鲜叶片上, 1 叶 1 卵, 放置到饲养盒中, 盒上做好标记 (试验名称、时间、虫态), 处理好后将饲养盒置于人工气候培养箱中培养。每日对叶片进行补水, 以保持叶片状态。5 d 后将带有卵的叶片处理转移至体视显微镜 (明美 MZ62, 广州市明美光电技术有限公司) 下进行全天观察并记录幼虫孵化时间、是否取食卵壳、潜叶行为等。待其完成潜叶后, 放回培养箱中继续培养, 每日观察, 定期补充新鲜叶片并记录。

叶片被害面积及幼虫种群密度竞争影响: 在番茄露地种植区和大棚内, 随机抽取 50 株被危害的植株, 每株选取 5 片叶片, 调查每片被害叶上的幼虫数量并将仅有 1 头虫为害取食的叶片采摘带回实验室, 利用 LeafArea-2022-07-25 软件计算损失叶面积 (Masatoshi, 2015)。在室内, 将 4 株番茄植株每株留下规格 (15 cm×4 cm) 相近的 1 片叶片, 其余叶片剪掉; 将处理好后的番茄植株放置到室内番茄潜叶蛾饲养种群中, 使番茄潜叶蛾在植株叶片上产卵, 12 h 后取出。每株植株叶片分别留 4、8、10、12 粒卵, 其余卵用毛笔取下另存; 待留在叶片上的卵孵化 2、4、6、8 头幼虫后, 将多余未孵化的卵用毛笔取出。观察不同虫口密度对番茄潜叶蛾幼虫生长发育的影响, 以 1 头虫/叶作为对照。

**1.2.2 成虫行为学观察研究** 将羽化后的番茄潜叶蛾放置到昆虫饲养笼中, 内置盆栽番茄植株及浸有蜂蜜水的脱脂棉球, 观察其日常飞行活动及栖息动态。

交配行为观察: 在番茄潜叶蛾室内饲养种群中挑选 5 对羽化 1 日龄未交配的成虫 (雌虫和雄虫各 5 头), 放置到昆虫饲养盒中使其自由交配, 每 2 h 观察 1 次, 5 次重复。

产卵选择行为观察: 将 1 株健康的番茄植株放置到昆虫饲养箱中, 并在番茄潜叶蛾室内饲养种群中挑选 1 对羽化 1 日龄未交配的成虫 (雌虫和雄虫各 1 头), 也将其放置到昆虫饲养箱中使其完成交配, 每 1 h 观察 1 次, 观察并记录产卵时间、数量及在植株的位置。记录后用毛笔将卵

取出另存。5 次重复。

产卵节律研究观察: 将羽化的 1 日龄番茄潜叶蛾成虫进行配对, 置于饲养盒中饲养, 内置新鲜番茄叶片供其产卵, 每盒饲养 1 对成虫, 以 5% 蜂蜜水饲养, 30 组处理。每日更换新鲜叶片, 并记录产卵周期及产卵量, 直至雌虫死亡。根据所得番茄潜叶蛾产卵周期, 确定其产卵高峰期, 并选取 15 对成虫对其产卵高峰期内产卵节律进行研究观察, 每 6 h 观察一次, 并更换新鲜叶片、记录产卵量。上述试验均在人工气候箱内进行。

### 1.3 数据分析

选用 LeafArea-2022-07-25、Origin 2021 和 Excel 2016 软件进行数据记录、整理及统计分析。利用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较不同处理间差异是否显著。

## 2 结果与分析

### 2.1 番茄潜叶蛾幼虫行为学研究观察

番茄潜叶蛾幼虫自卵壳中开始孵化开始, 平均历时 5 min 左右完全爬出卵壳, 且爬出卵壳后无取食卵壳等幼虫补充营养行为, 卵壳逐渐失水皱缩、干瘪 (图 1: A); 幼虫爬出卵壳后便开始借助吐丝进行短距离爬行至叶背或叶片卷曲阴影处进行潜叶, 潜叶部位以靠近叶脉处为主; 潜叶时其以咀嚼式口器咬破叶片表皮, 伤口微小, 潜入叶片中并开始取食叶肉; 幼虫会将叶片取食成不规则透明片状, 叶片被取食部分仅剩上下表皮, 其整个生长发育期均在叶内完成, 如蜕皮、排泄等 (图 1: B)。当所蛀食叶片不再能满足取食条件或生长发育时, 幼虫会爬出虫道, 重新选择附近新鲜叶片再次潜叶。据测算, 平均每只幼虫对叶面积造成的损失量为  $2.86 \text{ cm}^2$ , 即番茄潜叶蛾单头幼虫期正常生长发育所需取食  $2.86 \text{ cm}^2$  的叶片面积。老熟幼虫在化蛹前, 则会主动咬开叶片表皮, 钻出叶片, 吐丝降落至土表, 钻入表层土壤中结茧化蛹; 少部分幼虫则爬至叶片卷曲阴影里进行化蛹; 幼虫化蛹时会吐丝将虫体遮盖 (图 1: C)。



图 1 番茄潜叶蛾卵壳 (A)、叶内取食 (B) 及蛹 (C)

Fig. 1 The egg shell (A), leaf feeding (B) and pupa (C) of *Tuta absoluta* after hatching

2.2 幼虫种群密度竞争观察

不同种群密度竞争对幼虫生长发育影响如表 1 所示。当竞争密度为 2、4、6 头/叶时，幼虫均可完成正常生长发育，顺利化蛹、羽化。当密度达到 8 头/叶时，只有 7 头幼虫完成生长发育，化蛹率 87.5%。在自然调查中，具有叶片竞争的密度以 2 头/叶居多，多头幼虫共同竞争同

一叶片的情况极少。不同竞争密度下的幼虫发育成虫后，雌雄虫均可进行交配、产卵等。不同竞争密度下幼虫发育的成虫产卵量与不存在竞争的单头单叶下幼虫发育成虫的产卵量相比，单叶虫口密度  $\geq 4$  头时，平均产卵量会略微下降，降幅为 3%-10%。不同虫口密度间的产卵量 (图 2: A) 和雌成虫寿命 (图 2: B) 具有显著性差异 ( $P < 0.05$ )。

表 1 不同密度下番茄潜叶蛾幼虫孵化、钻蛀、化蛹及羽化量  
Table 1 Quantity of hatching, burrowing, pupation and emergence of *Tuta absoluta* larvae at different densities

卵量 (粒) Number of eggs (grain)	平均孵化量 (头) Mean hatchling number (ind.)	平均钻蛀量 (头) Mean number of entry holes (ind.)	平均化蛹量 (头) Mean pupation number (ind.)	平均羽化量 (头) Mean emergence number (ind.)	平均产卵量 (粒/头) Mean fecundity (grain/ind.)
1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	105.80
2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	112.38
4.00	4.00	4.00	4.00	4.00	102.20
6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	94.82
8.00	8.00	7.20	7.20	7.20	97.28

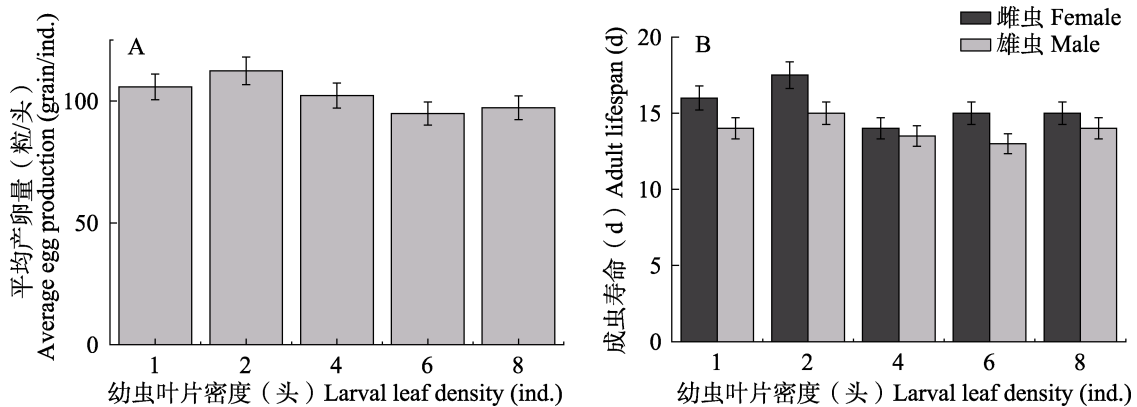


图 2 不同密度种群竞争对幼虫发育成虫后产卵量 (A) 及寿命 (B) 的影响

Fig. 2 Effects of population competition with different densities on the spawning capacity (A) and lifespan (B) of *Tuta absoluta* larvae after emergence

### 2.3 成虫行为学研究观察

成虫昼伏夜出, 白天一般静止栖息在植物叶片间的背阴处蛰伏, 多在叶背。17:00-20:00 开始频繁活跃, 飞行高度位于番茄植株上部。雌雄成虫均具有多次交尾的现象, 且每次交尾平均历时 3 h。雌成虫在完成交尾后, 便会寻找合适

的场所进行产卵, 当天交配, 当天即可产卵。人为将番茄植株依据高度平均分为上、中、下三部分, 番茄潜叶蛾雌成虫主要将卵产在植株下部, 其次为植株中部, 植株上部的产卵量最少; 卵除被产在番茄叶片上以外, 还有少部分被产在植株茎干上; 产在叶片上的卵大部分集中在叶片背面, 小部分被产在叶片正面(表 2)。

表 2 番茄潜叶蛾成虫产卵分布  
Table 2 Oviposition distribution of adult *Tuta absoluta*

产卵量指标 Egg production index	产卵部位 Oviposition site						
	植株上部 Upper part of the plant	植株中部 Middle part of the plant	植株下部 Lower part of the plant	植株茎秆 Plant stem	植株叶片 Plant leave	叶片正面 Front of the leaf	叶片背面 Leaf back
平均产卵量(粒/头) Average egg production (grain/ind.)	12.33	23.33	34.34	17.00	53.00	19.00	34.00
平均产卵量占比(%) Proportion of average egg production (%)	17.62	33.33	49.05	24.29	75.71	35.85	64.15

### 2.4 番茄潜叶蛾产卵节律

番茄潜叶蛾雌成虫产卵周期节律如图 3(A, B) 所示。在整个成虫产卵周期内, 其产卵量表现出先上升后逐渐下降的总体趋势, 整体上呈现为非正态分布( $P=0.003$ )。成虫在完成交尾后的 24 h 内就可开始产卵, 平均单雌产卵高峰日龄为 2-3 日龄, 平均单雌产卵量为(63.60±3.18)和(50.00±2.50)粒; 之后随雌成虫日龄的增加, 产卵量逐渐下降, 直至死亡。雌成虫 1-6 日龄为

其产卵盛期, 且期间产卵量的趋势起伏较大, 7 日龄之后的产卵幅度趋势则较为平缓。1-6 日龄累计产卵 208 粒/头, 占比产卵期总产卵量的 79.08%; 2 日龄产卵量占比总产卵量的 24.15%, 占比 1-6 日龄产卵量的 30.58%。

番茄潜叶蛾日产卵高峰期节律试验结果表明, 成虫产卵并无明显固定的集中产卵时段, 整体上呈现非正态分布( $P=0.007$ )。雌成虫在交尾 6 h 之后开始进入产卵期, 6-24 h 伴有零星产卵, 24 h 后产卵量开始逐渐增加, 36 h 达到第一个产

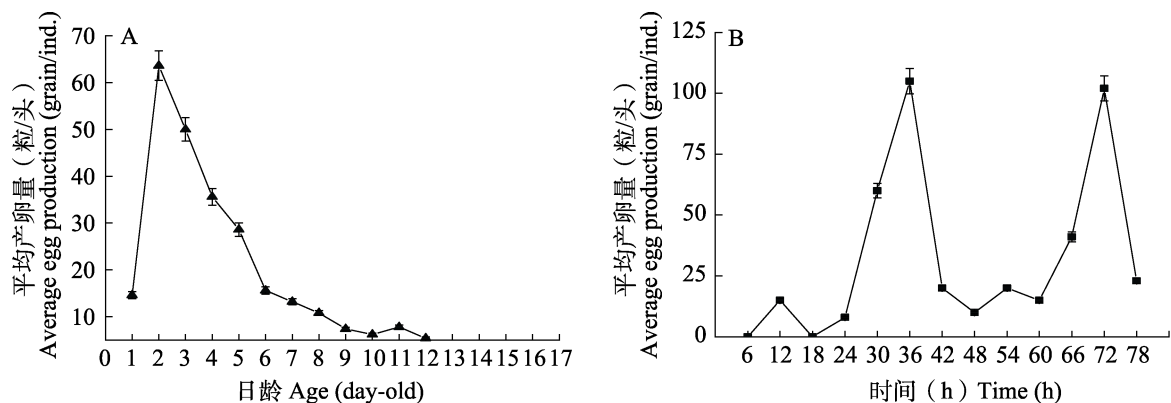


图 3 番茄潜叶蛾产卵节律  
Fig. 3 Oviposition rhythm of the *Tuta absoluta*

A. 产卵周期节律; B. 产卵日节律。A. Oviposition cycle rhythm; B. Oviposition day rhythm.

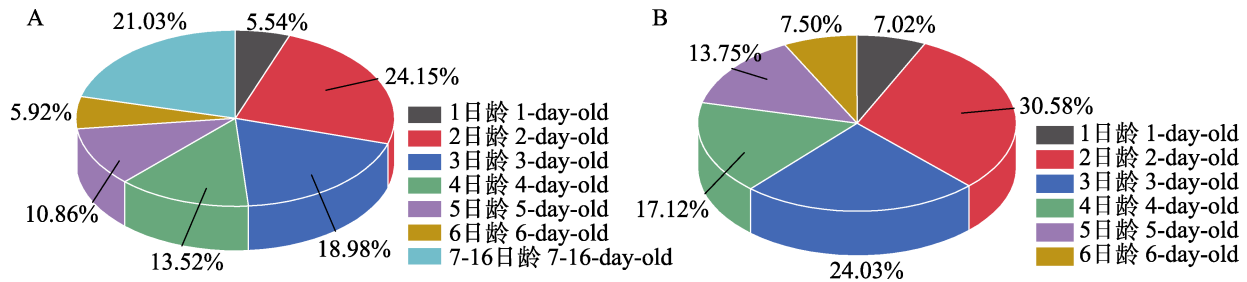


图4 不同日龄产卵量占比分布

Fig. 4 Distribution of egg-laying proportion at different ages

A. 成虫产卵周期产卵量占比分布; B. 1-6日龄产卵量占比分布。

A. Distribution of egg-laying proportion during the adult oviposition cycle;

B. Distribution of egg-laying proportion from 1-6-day-old.

卵高峰, 产卵量为 (105.00±5.25) 粒/头; 之后产卵量骤降, 42-60 h 时段内产卵趋势较为平缓, 60 h 后产卵量又开始逐渐上升, 72 h 达到第2个产卵高峰, 产卵量为 (102.00±5.10) 粒/头。

### 3 讨论

本文通过在实验室内饲养番茄潜叶蛾种群, 观察并记录其幼虫及成虫的行为, 明确了其特性。番茄潜叶蛾幼虫孵化后, 不会取食卵壳, 孵化平均历时 5 min; 幼虫孵化后即会就近选择靠近叶脉处的部位进行潜叶; 当寄主叶片不再适宜幼虫生长发育时, 幼虫会主动钻出叶片, 就近选择适宜的叶片再潜叶; 每头幼虫完成幼虫期生长发育平均需蛀食 2.86 cm<sup>2</sup> 的叶片; 雌雄成虫均具有多次交配现象; 雌虫产卵按部位分, 喜在叶片, 以叶背为主; 按位置分, 则主要集中在植株下部; 番茄潜叶蛾产卵周期平均历时 15 d, 2-3 日龄为产卵高峰, 羽化后 30-36 h 产卵量最多。

昆虫行为学是研究昆虫行为类型、模式及其产生机制的重要一环。昆虫行为是适应其生活环境的一切活动方式, 包括昆虫的取食行为、生殖行为、通讯行为、飞行行为等。本文通过对番茄潜叶蛾幼虫觅食、化蛹和成虫生殖行为观察, 明确其部分行为学特性。国外已有研究表明番茄潜叶蛾雌成虫可以进行多次交配 (Lee *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2021), 本研究所得结果与之相符。昆虫种内密度竞争通常在虫口密度较高时, 才会对种群产生一定的负效应。害虫种内竞争的产生

一般是由于食物短缺、个体体型差异较大、种群密度过高等因素引起的 (Omkar *et al.*, 2006; Pervez *et al.*, 2006)。如同龄幼虫组成的美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 种群, 其自相残杀率低于不同龄期混合种群, 且低龄幼虫多为被残杀对象 (Kakimoto *et al.*, 2003)。本研究以种群密度作为切入点, 对番茄潜叶蛾幼虫加以食物胁迫, 其幼虫间并未发生种内竞争, 推测番茄潜叶蛾可能具有一种种群生存策略, 幼虫可感知到其他幼虫钻蛀部位, 且在其他幼虫钻蛀部位为中心的一定范围内不再钻蛀; 或本研究密度设定值不足以使番茄潜叶蛾种群产生种内竞争, 当种群密度 > 8 头/叶或可取食的叶面积 < 2.86 cm<sup>2</sup>/头时, 幼虫面临食物胁迫时才会出现多头竞争的情况。此外, 环境因子也可能会加剧种内竞争的概率 (高桂珍等, 2012)。因此, 番茄潜叶蛾的种内竞争发生条件及影响因子有待进一步研究。

此外, 本文还通过对番茄潜叶蛾雌成虫产卵周期节律进行研究观察, 确定了成虫 1-6 日龄为其产卵盛期, 其中以 2-3 日龄产卵最盛, 其中又以羽化后 30-36 和 66-72 h 两个时段产卵量最高。丁家盛等 (2025) 在云南番茄大棚内对 3 日龄番茄潜叶蛾成虫产卵日节律进行研究观察发现 18:00-24:00 时产卵量最高, 与本研究结果一致。Desneux 等 (2010) 研究发现在晨昏时番茄潜叶蛾成虫更为活跃, 而昆虫产卵节律的内源调控主要受外界环境因子影响, 因此环境因子是否对番茄潜叶蛾产卵节律具有调控作用有待进一步系统研究。

本研究明确了番茄潜叶蛾幼虫及成虫的行为特性, 为今后番茄潜叶蛾的行为调控等研究提供了基础行为学理论基础。同时明确了番茄潜叶蛾的产卵节律, 锁定了番茄潜叶蛾绿色防控的关键时期, 即成虫产卵高峰期, 羽化 30-36 和 66-72 h, 通过对成虫和卵进行防治, 降低种群密度。环境因子对昆虫产卵节律具有重要影响, 其主要影响因子及作用机制有待进一步系统研究。

## 参考文献 (References)

- Abbes K, Harbi A, Elimem M, Hafsi A, Chermiti B, 2016. Bioassay of three solanaceous weeds as alternative hosts for the invasive tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) and insights on their carryover potential. *African Entomology*, 24(2): 334–342.
- Araujo SM, Ribeiro CM, 2022. *Phthorimaea absoluta* (tomato leafminer). CABI Compendium. Wallingford: CABI International.
- Bawin T, Dujeu D, De Backer L, Francis F, Verheggen FJ, 2016. Ability of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) to develop on alternative host plant species. *Canadian Entomologist*, 148(4): 434–442.
- Biondi A, Guedes RNC, Wan FH, Desneux N, 2018. Ecology, worldwide spread, and management of the invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*: Past, present, and future. *Annual Review of Entomology*, 63: 239–258.
- Campos MR, Biondi A, Adiga A, Guedes RNC, Desneux N, 2017. From the Western Palaearctic region to beyond: *Tuta absoluta* 10 years after invading Europe. *Journal of Pest Science*, 90(3): 787–796.
- CABI, 2025. Invasive species compendium, *Tuta absoluta* (tomato leafminer) datasheet. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/49260>.
- Desneux N, Han P, Mansour R, Arnó J, Brévault T, Campos MR, Chailleeux A, Guedes RNC, Karimi J, Konan KAJ, Lavoit AV, Luna MG, Perez-Hedo M, Urbaneja A, Verheggen FJ, Zappala L, Abbes K, Ali A, Bayra Y, Cantor F, Cuthbertson AGS, De Vis R, Erlér F, Firake DM, Haddi K, Hajjar MJ, Ismoilov K, Jaworski CC, Kenis M, Liu HT, Madadi H, Martin T, Mazih A, Messelink GJ, Mohaamed SA, Nofemela RS, Oke A, Ramos C, Ricupero M, Roditakis E, Shashank PR, Wan FH, Wang MH, Wang S, Zhang YB, Biondi A, 2022. Integrated pest management of *Tuta absoluta*: Practical implementations across different world regions. *Journal of Pest Science*, 95(1): 17–39.
- Desneux N, Wajnberg E, Wyckhuys KAG, Burgio G, Arpaia S, Narváez-Vasquez CA, González-Cabrera J, Catalán Ruescas D, Tabone E, Frandon J, Pizzol J, Poncet C, Cabello T, Urbaneja A, 2010. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: Ecology, geographic expansion and prospects for biological control. *Journal of Pest Science*, 83(3): 197–215.
- Ding JS, Li XM, Yue YB, Yin X, Li YH, 2025. Learning observation of adult tomato leaf miner moth. *China Plant Protection*, 45(4): 49–53. [丁家盛, 李学梅, 岳元保, 银馨, 李亚红, 2025. 番茄潜叶蛾成虫生物学学习性观察. 中国植保导刊, 45(4): 49–53.]
- Gao GZ, Zhang JG, Lv ZZ, 2012. Effects of different temperatures and density on the survival and reproduction of *Aphis gossypii* on cotton plants. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(4): 598–899. [高桂珍, 张江国, 吕昭智, 2012. 不同的高温模式对不同密度棉蚜存活和繁殖的影响. 应用昆虫学报, 49(4): 895–899.]
- Hai YQ, Liu Y, 2022. Morphological and biological characteristics of tomato leaf miners. *China Plant Protection*, 42(8): 24–28. [海永强, 刘媛, 2022. 番茄潜叶蛾的形态特征和生物学习性. 中国植保导刊, 42(8): 24–28.]
- Han P, Zhang YB, Arno J, Mansour R, 2024. Research toward enhancing integrated management of *Tuta absoluta*, an ongoing invasive threat in Afro-Eurasia. *Entomologia Generalis*, 44(2): 263–267.
- Phan HV, Park HC, 2020. Mechanisms of collision recovery in flying beetles and flapping-wing robots. *Science*, 370(6521): 1214–1219.
- Kakimoto T, Fujisaki K, Miyatake T, 2003. Egg laying preference, larval dispersion, and cannibalism in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96(6): 793–798.
- Karadjova O, Ilieva Z, Krumov V, Petrova E, Ventsislavov V, 2013. *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae): Potential for entry, establishment and spread in Bulgaria. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 19(3): 563–571.
- Lee MS, Albajes R, Eizaguirre M, 2014. Mating behavior of female *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae): Polyandry increases reproductive output. *Journal of Pest Science*, 87(3): 429–439.
- Li J, Xiao YS, Li HG, Shi ZH, Zhang ZR, Zhu Y, Wang YS, Ma FY, Tan L, 2025. Effects of light source and host eggs on the selection and evaluation of *Telenomus remus*. *Chinese Journal of Biological Control*, 41(5): 1008–1017. [李靖, 肖艳松, 李宏光, 史子涵, 张忠睿, 朱英, 王玉生, 马凤英, 谭琳, 2025. 利用光源和寄主卵趋性对夜蛾黑卵蜂的质量筛选和评价. 中国生物防治学报, 41(5): 1008–1017.]
- Lorber C, Leleux S, Stanewsky R, Lamaze A, 2022. Light triggers a network switch between circadian morning and evening

- oscillators controlling behaviour during daily temperature cycles. *PLoS Genetics*, 18(11): e1010487.
- Masatoshi K, 2015. LeafArea: An R package for rapid digital image analysis of leaf area. *Ecological Research*, 30(5): 1073–1077.
- Omkar, Gupta AK, Pervez A, 2006. Attack, escape and predation rates of the larvae of two aphidophagous ladybirds during conspecific and heterospecific interactions. *Biocontrol Science and Technology*, 16(3): 295–305.
- Pervez A, Gupta AK, Omkar, 2006. Larval cannibalism in aphidophagous ladybirds: Influencing factors, benefits and costs. *Biological Control*, 38(3): 307–313.
- Qin YC, 2009. Introduction to insect behavior. Beijing: Science Press. 144–156. [秦玉川, 2009. 昆虫行为学导论. 北京: 科学出版社. 144–156.]
- Rivas GBS, Teles-de-Freitas R, Pavan MG, Lima JBP, Peixoto AA, Bruno RV, 2018. Effects of light and temperature on daily activity and clock gene expression in two mosquito disease vectors. *Journal of Biological Rhythms*, 33(3): 272–288.
- Shao LY, Yu FQ, Li ZQ, 2024. Research on control strategies of grey planthoppers based on insect behavior. *Northern Rice*, 54(3): 51–54. [邵凌云, 于凤泉, 李志强, 2024. 基于昆虫行为学的灰飞虱防治策略研究. 北方水稻, 54(3): 51–54.]
- Tataroglu O, Emery P, 2015. The molecular ticks of the *Drosophila* circadian clock. *Current Opinion in Insect Science*, 7: 51–57.
- Tao H, Xu SQ, 2015. Research progress on the timing mechanism of circadian rhythm in Lepidoptera insects. *Life Science*, 27(11): 1355–1363. [陶卉, 徐世清, 2015. 鳞翅目昆虫昼夜节律的授时机制研究进展. 生命科学, 27(11): 1355–1363.]
- Wang HX, Yuan L, Ding JX, Xue Y, Liu SY, Gu X, Wang XP, 2024. Spatial distribution patterns of *Tuta absoluta* eggs and larvae in greenhouses and open fields and sampling techniques for monitoring their abundance. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 61(4): 731–740. [王海旭, 袁玲, 丁嘉欣, 薛育, 刘思源, 顾欣, 王新谱, 2024. 番茄潜叶蛾卵和幼虫在温室大棚及露地的空间分布型及抽样技术. 应用昆虫学报, 61(4): 731–740.]
- Wang HX, Li N, Wang XP, Bai M, 2024a. Determination of the flight capacity of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Journal of Entomological Science*, 60(3): 362–373.
- Wang MH, Ismoilov K, Li H, Zhang X, Lu ZZ, Feng LK, Dai HJ, Zheng P, Biondi A, Desneux N, Han P, 2021. Polygyny of *Tuta absoluta* may affect sex pheromone-based control techniques. *Entomologia Generalis*, 41(4): 357–367.
- Wang MH, Ismoilov K, Liu WX, Bai M, Bai XS, Chen B, Chen HL, Chen HS, Dong YC, Fang K, Gui FR, Huang GH, Jiang CM, Jiang HB, Li XW, Luo C, Luo C, Lu ZZ, Lu YB, Ma DY, Pu DQ, Qu YY, Sang W, Song LM, Sun X, Sun YX, Wan B, Wang XP, Yang WJ, Yang XQ, Yao FL, Ye ZP, Zhang LY, Zhang XM, Zhang Y, Zhao CC, Zhou Q, Zhou WW, Zhu WY, Rodriguez-Saona C, Biondi A, Jaworski CC, Zhang YB, Desneux N, Han P, 2024b. *Tuta absoluta* management in China: Progress and prospects. *Entomologia Generalis*, 44(2): 269–278.
- Williams LL, Halloran TS, Baker DP, Etzler FE, Lawrence LL, Millar JG, 2025. Discovery and field evaluation of sex pheromone components for the click beetle *Melanotus verberans* (LeConte) (Coleoptera: Elateridae). *Journal of Chemical Ecology*, 51(1): 24.
- Yang XF, Ma AH, Zhu J, Niu YP, Ran HF, Lu ZY, Li JC, 2025. Effects of light-dark cycle and light intensity on the circadian rhythm in oviposition of adult *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae). *Acta Entomologica Sinica*, 68(2): 194–202. [杨小凡, 马爱红, 朱洁, 牛一平, 冉红凡, 路子云, 李建成, 2025. 光暗周期和光照强度对梨小食心虫成虫产卵昼夜节律的影响. 昆虫学报, 68(2): 194–202.]
- Yoshii T, Vanin S, Costa R, Helfrich-Förster C, 2009. Synergic entrainment of *Drosophila*'s circadian clock by light and temperature. *Journal of Biological Rhythms*, 24(6): 452–464.
- Yuan XQ, Qiao HL, Yin ZH, Li Y, Liu S, Wei HS, Xu CQ, 2023. Ovarian development and oviposition rhythm of *Neoceratitis asiatica*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 60(5): 1458–1466. [袁雪琴, 乔海莉, 尹祝华, 李尧, 刘赛, 魏红爽, 徐常青, 2023. 枸杞实蝇卵巢发育与产卵节律研究. 应用昆虫学报, 60(5): 1458–1466.]
- Zhang GF, Liu WX, Wan FH, Xian XQ, Zhang YB, Guo JY, 2018. Bioecology, damage and management of the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), a worldwide quarantine pest. *Journal of Biosafety*, 27(3): 155–163. [张桂芬, 刘万学, 万方浩, 冼晓青, 张毅波, 郭建洋, 2018. 世界毁灭性检疫害虫番茄潜叶蛾的生物生态学及危害与控制. 生物安全学报, 27(3): 155–163.]