红铃虫日龄及交配经历对雌蛾求偶行为与寿命的影响*

许 冬[1**] 丛胜波[1] 李文静[1] 王 玲[1] 杨妮娜[1] 肖留斌[2] 万 鹏[1***]

（1. 湖北省农业科学院植保土肥研究所，农业部华中作物有害生物综合治理重点实验室，农作物重大病虫草害防控湖北省重点实验室，武汉 430064；2. 江苏省农业科学院植物保护研究所，南京 210014）

摘 要 **【目的】**昆虫求偶交配行为与性信息素合成释放存在协调一致性，通过对棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* (Saunders)生殖行为的研究，可以为探索红铃虫性信息素合成释放规律及利用性信息素监测防治红铃虫奠定基础。**【方法】** 本试验在室内条件下，研究了日龄、交配史等因素对红铃虫雌蛾求偶、交配行为规律的影响。**【结果】** 红铃虫雌蛾的求偶、交配行为均发生在黑暗条件下。雌蛾求偶行为在黑暗处理5 h后开始，7-9 h达到最高峰。雌蛾交配行为开始于暗期6.5 h后，8-9 h达到高峰。雌蛾的求偶百分率、求偶次数、开始求偶时间、求偶高峰持续时间受成虫日龄影响显著。其中，处女蛾 1-13 日龄的求偶率最高，4-15 日龄的求偶次数最多、求偶高峰持续时间最长，其开始求偶出现的时间随日龄增加有逐渐提前的现象。红铃虫雌蛾交配率在羽化后第1天最高，之后随日龄逐渐呈下降趋势。相比处女蛾，有一次交配经历和多次交配经历的雌蛾平均寿命相对较低，但处理间差异不显著。有交配经历雌蛾的求偶率及求偶持续时间基本都低于处女雌蛾。**【结论】** 红铃虫求偶、交配行为的变化规律与成虫日龄密切相关，两者间具有一定时间上的协调性。红铃虫雌蛾寿命与交配行为呈显著的负相关性（相关系数 r= − 0.350，P=0.000<0.01）。交配经历对红铃虫雌蛾后续的求偶率、求偶持续时间均有一定影响。

关键词 红铃虫；求偶；交配；日龄

Effects of age and mating time on the courtship behavior and longevity of adult female *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae)

XU Dong[1**] CONG Sheng-Bo[1] LI Wen-Jing[1] WANG Ling[1]
YANG Ni-Na[1] XIAO Liu-Bin[2] WAN Peng[1***]

(1. Institute of Plant Protection and Soil Science, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Central China, Ministry of Agriculture, Hubei Key Laboratory of Crop Disease, Insect Pests and Weeds Control, Wuhan 430064, China; 2. Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract **[Objectives]** To investigate the reproductive behavior of *Pectinophora gassypiella* in order to establish a basis for using sex pheromones to monitor and control this pest. **[Methods]** The effects of age and mating history on the courtship and mating behavior of *P. gossypiella* females were studied in a laboratory. **[Results]** The courtship and mating behavior of *P. gossypiella* could only be observed in the scotophase. Females commenced calling 5 h after dark, reaching a peak in the 7^{th}-9^{th} hour of the scotophase. Mating mostly occurred 6.5 h after dark, reaching a peak during the 8^{th} and the 9^{th} hour of the scotophase. Age was closely related to the percentage of time spent calling and mating, number of calling bouts, time of first calling, and calling duration. The percentage of time calling reached a maximum at 1-13 days of age. The mean number of

*资助项目 Supported projects：国家棉花产业技术体系（CARS-15-18）；湖北省农业科技创新项目资助（2016-620-003-03-03）

**第一作者 First author，E-mail：ztb799@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：wanpenghb@126.com

收稿日期 Received：2019-08-19；接受日期 Accepted：2019-12-18

calling bouts, and calling duration during the peak period, remained at a high level from day 4 to day 15 and the time of first calling advanced with age. The mating peak occurred on the day of emergence, after which the mating frequency of females decreased with age. Compared to virgin females, the average longevity of mated females and those that had mated multiple times was relatively low, but this difference was not significant. The courtship rate and courtship duration of mated females were lower than those of virgin females. **[Conclusion]** The courtship and mating behavior of *P. gossypiella* was closely related to female age. There was a significant negative correlation between mating and longevity in females ($r=-0.350$, $P=0.000<0.01$). Mating also affected the percentage of time spent calling and calling duration.

Key words *Pectinophora gossypiella*; courtship; mating; age

求偶和交配是两性昆虫整个生活史中最重要的环节。大多数雌性昆虫在性成熟时会向异性表示交配的欲望，并利用求偶的特定行为方式进行种内信息交流、识别，并寻找同种配偶完成种群繁衍，借此与同域近缘种形成生殖隔离（赵新成和王琛柱，2006；项兰斌等，2016）。在长期的进化过程中，不同蛾类昆虫形成了形式多样的求偶及交配行为。昆虫的求偶方式丰富且具有特异性，利用其特异的求偶行为特征，如性信息素成分、发光昆虫闪光的持续时间和间隔时间等，可用于区分和鉴别外表相似的种群及寻找亲缘关系相近的种群，同时，也可根据某些害虫的求偶行为在农业生产上定向减少害虫的繁殖（王丽平等，2014；张雪，2016；李晓龙等，2019）。目前，已有学者分别对樟巢螟 *Orthaga olivacea*、豆荚螟 *Maruca testulalis*、蚧灰蝶 *Spalgis epius*、小菜蛾 *Plutella xyllostella*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 等多种昆虫的求偶、交配行为进行了研究报道（王焱等，2009；温衍生等，2009；Dinesh and Venkatesha，2013；闫喜中等，2014；闫硕等，2014）。大量的研究结果表明，昆虫求偶、交配行为受其生理因素及环境生态等因子影响（陈晓霞等，2009；Nguyen and Amano，2010）。

红铃虫 *Pectinophom gossypiella*（Saunders）是一种世界性棉花害虫，在我国除新疆外的各棉区均有分布（Wu *et al.*，2013）。目前，有关红铃虫求偶、交配规律的研究已有少量报道，但大都局限于对红铃虫羽化初期求偶及交配习性的探索，对红铃虫整个成虫羽化期生殖行为及交配后的生理行为影响还未见相关报道（李文谷等，1982；Wu *et al.*，2013）。本研究对红铃虫雌蛾整个成虫期的求偶、交配行为进行观察，探讨了单次交配和多次交配对红铃虫雌蛾求偶规律、寿命的影响，为深入认识红铃虫生物学习性、并利用这些结果开展田间种群数量监测及制定合适的防控措施提供技术支撑。

1　材料与方法

1.1　试验昆虫及其饲养

2016 年 6 月下旬，棉田红铃虫幼虫采自湖北省潜江地区（30°20′55″ N，112°55′58″ E），带回实验室内（温度（27±1）℃、相对湿度 50%，自然光照）用人工饲料连续饲养多代，期间不接触任何农药。选取红铃虫试验用蛹，进行雌雄鉴别，单头称重后置于已编号的指形玻璃管（高 10 cm，直径 2 cm）中，将其放在温度（26±1）℃、相对湿度（60%±10%）、光照强度>1 000 1x、光周期 14L∶10D 的暗室内。每天暗期开始前 2 h，挑拣同日羽化的成虫归类饲养。成虫用棉球供以 8%的蜂蜜水，备用。

1.2　试验内容与方法

1.2.1　红铃虫雌蛾求偶行为观察　暗期开始前，将单头 1 日龄（羽化 24 h 以内）未交配的红铃虫雌蛾移入圆柱形玻璃缸中（直径 15 cm、高 40 cm），缸内放置 10%蜂蜜水，用玻璃培养皿封口。编号后置于与 1.1 设置条件相同的暗室内。参照舒金平等（2012）方法，暗期内每隔 0.5 h 观察 1 次，记录雌蛾求偶情况。每组处理 7 头试虫，3 次重复。连续观察直至雌蛾全部死亡，逐日计算每个时间段的雌虫求偶百分率及平均求偶起始时间、平均求偶终止时间和平均求偶持续

时间。观察时采用弱红光光源，避免干扰雌蛾的求偶行为。以雌虫震翅，尾端腺体伸出为判断求偶的标准（李文谷等，1982）。

1.2.2 红铃虫雌蛾交配行为观察 连续交配行为观察：选取 1 对 1 日龄未交配的红铃虫雌、雄蛾，处理同 1.2.1。从处理第一个暗期开始，每隔 0.5 h 观察 1 次，按编号记录每组处理成蛾的交配及求偶情况。每组 10 对试虫，重复 3 次。连续观察直至雌蛾全部死亡，逐日计算每个时间段的雌虫交配百分率、平均交配持续时间及求偶次数、平均求偶持续时间。判断红铃虫交配的标准为雄蛾和雌蛾尾部交合，且成 180°（何超等，2016）。

单次交配后行为观察：处理方法基本同上。暗期内如观察到红铃虫成蛾有交配行为，次日及时取出雄蛾，继续观察雌蛾单次交配后的求偶行为，直至死亡。每组 10 对试虫，重复 3 次。

1.3 数据处理

试验数据用 SPSS16.0 软件进行统计分析。采用 One-way ANOVA 对不同日龄的红铃虫雌蛾求偶和交配的次数、开始时间、高峰期以及持续时间的差异进行分析比较。如差异显著，进一步用 Tukey 测验比较不同处理间的差异。

2 结果与分析

2.1 红铃虫雌蛾求偶与交配时辰节律

对红铃虫雌蛾整个成虫期进行观察发现，其求偶行为仅发生在黑暗条件下，并呈现出明显的动态规律（图 1）。红铃虫雌蛾在暗期 0-5 h 基本

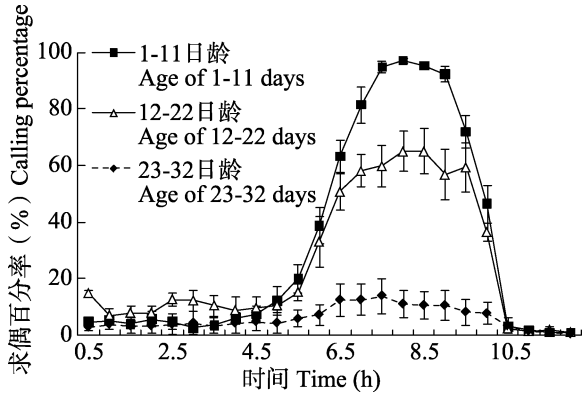

图 1 红铃虫雌蛾求偶的时辰节律

Fig. 1 Circadian rhythms of calling behavior of *Pectinophora gossypiella* females

上无明显的求偶行为，其求偶兴奋度总体趋于平缓；暗期 5 h 后，雌蛾求偶活跃度逐渐上升，在暗期 7-9 h 达到求偶最高峰；暗期结束前 1 h，求偶率迅速下降，雌蛾开始趋于平静。从整个成虫羽化期来看，羽化前期（1-11 d）和羽化中期（12-22 d）的红铃虫雌蛾呈现出明显的时辰求偶高峰，而羽化后期（23-32 d）暗期下的求偶率随时辰变化波动较小（图 1）。另外，红铃虫雌蛾求偶行为受光照影响明显，当光期开始后，其求偶行为立即停止。

观察还发现红铃虫雌蛾的交配行为也仅仅发生在黑暗条件下，并呈现出明显的时辰节律（图 2）。红铃虫雌蛾在暗期处理 6 h 前基本无交配行为，之后其求偶率开始上升，并在暗期 7.5-9.5 h 达到交配高峰期。从图 2 中可以发现，其交配行为主要集中在羽化前期（1-6 d），且红铃虫交配行为随时辰的变化规律受日龄影响较小。红铃虫雌蛾有多次交配现象，交配次数为 2-13 次。

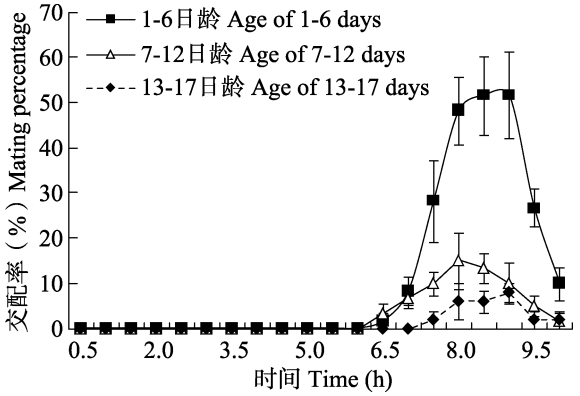

图 2 红铃虫雌蛾交配的时辰节律的影响

Fig. 2 Circadian rhythms of mating behavior of *Pectinophora gossypiella* females with different age

2.2 日龄对红铃虫求偶、交配行为的影响

红铃虫雌蛾整个成虫期内的求偶行为不仅受暗化时间影响，还与日龄紧密相关。从图 3（A）中可以发现，雌性成虫在 1-13 d 的求偶活跃度很高，但随着日龄进一步增加，其求偶百分率会出

现明显的降低趋势（$F_{29,\ 600}$=22.00，P<0.001）。另外，红铃虫雌蛾求偶次数会随日龄呈先升后降的趋势（$F_{29,\ 600}$=13.66，P<0.001）。从图 3（B）中可以发现，日龄对红铃虫雌蛾求偶持续时间的影响趋势和求偶次数一样，其变化呈先升后降趋势（$F_{29,\ 600}$=12.61，P<0.001），而开始求偶时间和求偶高峰时间随日龄的增加有逐渐提前的现象，且在羽化后期变化波动较大。

利用统计分析软件 SPSS 分别对红铃虫雌蛾求偶百分率、求偶次数、求偶开始时间、求偶持续时间及求偶高峰时间与成虫日龄之间进行直线拟合及曲线拟合。从表 1 中可以发现，除求偶开始时间呈直线拟合外，其它均为曲线拟合（F<0.01）。

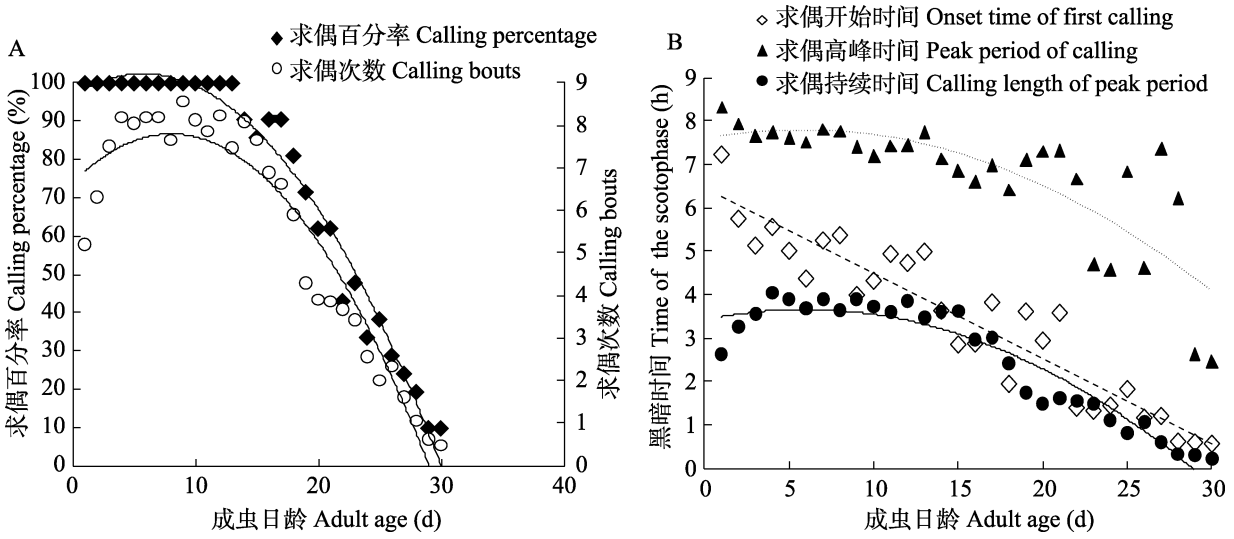

图 3　红铃虫雌成虫求偶行为随日龄的变化趋势

Fig. 3　The trend of calling behavior of *Pectinophora gossypiella* females with age

A. 不同日龄红铃虫的求偶百分率和求偶次数；B. 不同日龄红铃虫的求偶开始时间、求偶高峰时间和持续时间。

A. Calling rate and calling bouts of the female *Pectinophora gossypiella* at different days; B. Onset time of first calling, peak period of calling and calling length of peak period of the female *Pectinophora gossypiella* at different days.

表 1　红铃虫成虫日龄对其求偶行为的拟合曲线

Table 1　Fitting curve of mating behavior for adult age of *Pectinophora gossypiella*

自变量（x） Independent variable	因变量（y） Dependent variable	拟合曲线 Fitting curve	R^2	F 值 F-value	显著性 Significance
成虫日龄 Adult age	求偶百分率 Calling percent	y= - 0.174x^2+1.995x+96.674	0.977	565.823	<0.000 1
	求偶次数 Calling bouts	y= - 0.018x^2+0.285x+6.652	0.926	168.259	<0.000 1
	求偶开始时间 Onset time of first calling	y= - 0.197x+6.455	0.885	214.963	<0.000 1
	求偶高峰时间 Calling peak time	y= - 0.006x^2+0.073x+7.572	0.634	23.404	<0.000 1
	求偶持续时间 Calling duration time	y= - 0.007x^2+0.083x+3.416	0.916	146.989	<0.000 1

红铃虫雌蛾交配规律随日龄的变化趋势见图 4。结果表明，日龄对成虫的交配节律有明显的影响。其中，红铃虫雌蛾羽化后第 1 天的交配率最高，为 100%，之后交配率随日龄增加逐渐下降，至第 9 天，仅有 20%的个体存在交配行为。红铃虫雌蛾交配持续时间随日龄的变化趋势和

交配率基本一致。这可能与不同日龄雌蛾的活力有关。

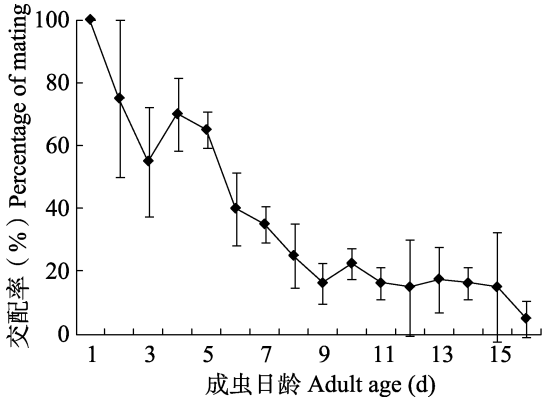

图 4　不同日龄红铃虫雌蛾交配规律

Fig. 4　Diel rhythms of mating behavior of *Pectinophora gossypiell*a females with different age

2.3　交配对红铃虫雌蛾寿命的影响

对红铃虫处女雌蛾及有交配行为雌蛾的寿命进行统计发现，红铃虫雌蛾寿命最长可达 32 d。利用统计软件 SPSS 16 对交配行为和雌蛾寿命进行相关性分析，结果显示红铃虫雌蛾寿命与交配行为呈显著的负相关性（相关系数 r= - 0.350，P<0.01）（表 2）。红铃虫处女雌蛾、有一次交配经历雌蛾和多次交配经历雌蛾的平均寿命依次递减，但处理间差异不显著。

2.4　交配行为对求偶行为的影响

通过分析处女雌蛾和有交配行为的雌蛾 1-9 日龄的求偶行为，发现交配行为及交配次数对雌蛾求偶率、求偶持续时间均有一定的影响（图 5）。其中，有交配行为的 1 日龄雌蛾求偶率显著低于处女雌蛾，有多次交配行为雌蛾在处理 3-4 日的求偶率显著低于处女雌蛾（图 5：A）。

表 2　交配对红铃虫雌蛾寿命影响

Table 2　Lifespan of female adults of *Pectinophora gossypiell*a under different treatments

处理 Treatment	观察虫数 Number of adults bserved	最长寿命（d） Maximum life span	平均寿命（d） Mean life
处女蛾 Virgin	21	32	23.3±1.1a
交配一次 Mating only once	10	27	19.8±2.4a
交配多次 Multiple Mating	10	25	19.4±1.3a

表中数据为平均值±标准误，同列数据后标有不同小写字母表示差异显著（P<0.05）。

Data in the table are mean±SE, and followed by different small letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level.

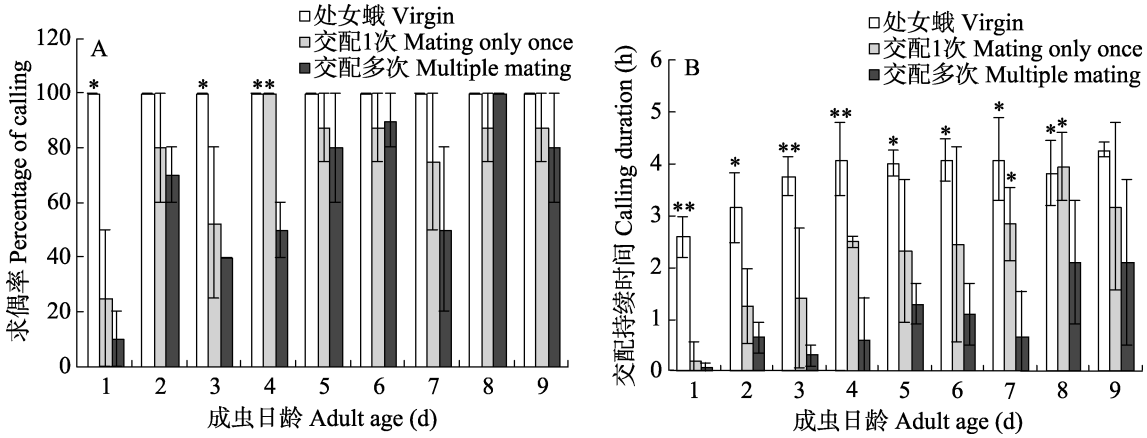

图 5　交配对红铃虫雌蛾求偶行为的影响

Fig. 5　Effect of mating on calling behavior of *Pectinophora gossypiell*a females with different age

* 代表差异显著（P<0.05），** 代表差异极显著（P<0.01）。

* stands for significant difference (P<0.05), ** stands for extremely significant difference (P<0.01).

红铃虫雌蛾求偶持续时间受交配行为的影响显著（P<0.05）（图 5：B）。1-5 日龄处女雌蛾的求偶持续时间显著高于同日龄有交配行为的雌蛾（P<0.05）；在 6-9 日龄，处女雌蛾和有一次交配行为的雌蛾的求偶持续时间差异不显著，但都显著长于有多次交配行为的雌蛾处理。

3　讨论

昆虫的生殖行为具有一定昼夜节律性，其发生受其内在的生理因素决定，也受一些外界因子调节控制（Hou and Sheng，2000；舒金平等，2012）。不同种类昆虫在经过长期的协同进化后，其求偶交配出现的时间会存在较大差异，这是昆虫对环境产生的适应性，也是生殖隔离的一个重要机制（Gavrilets，2000；Sobel *et al.*，2010）。本研究对红铃虫雌蛾求偶、交配行为的研究结果表明，其求偶和交配行为只发生在暗期，并受日龄显著影响。红铃虫处女雌蛾在羽化当天即达到求偶高峰期，但其求偶次数及求偶持续时间在羽化 3-4 d 才达到高峰期。这可能与不同日龄红铃虫雌蛾的卵巢大小及卵黄沉积情况等卵巢发育程度有关（张万娜等，2013）。另外，红铃虫处女雌蛾暗期内开始求偶、交配的时间随日龄增加有逐渐提前的现象。这和豇豆荚螟 *Maruca vitrata*、笋秀夜蛾 *Apamea apameoides* 等鳞翅目昆虫的生殖策略十分相似（温衍生等，2009；杨美红等，2010；叶碧欢等，2014）。有研究显示，高龄处女雌虫可通过提前求偶时间、增加求偶次数等策略来提高与幼龄处女蛾的竞争能力，提高其成功交配的可能性（Hou and Sheng，2000）。

大多鳞翅目昆虫生殖行为的研究结果表明，雌性成虫羽化、求偶交配与性信息素合成释放的时辰节律密切关联，二者之间具有协同一致性（荆小院等，2010；张坤胜等，2012）。有些昆虫只有在其雌蛾体内性信息素达到一定浓度后，才可以启动其求偶行为，如六星黑点豹蠹蛾 *Zeuzera leuconolum* Bulter 雌虫性信息素分泌量随黑暗时间的延长逐渐上升，并在暗处理 5 h 后达到最大，之后其雌蛾才进入求偶高峰期（暗期 5.68 h）（刘金龙等，2013）。本文的结果显示，红铃虫雌蛾求偶高峰期出现在暗期 7-9 h，交配高峰期则出现在暗期 8-9 h 左右（李文谷等，1982）。表明红铃虫雌蛾性信息素最大合成量可能在暗期 7 h 时左右，性信息素释放高峰值则可能在暗期 8 h 左右。但红铃虫性行为和性信息素合成释放之间是否也存在这种特殊的规律还有待进一步研究。另外，从图 4 和图 5 中可以发现，红铃虫雌蛾成虫交配行为主要集中在 1-5 日龄，且交配后暗期内的求偶频率和交配率强度会有所下降。这说明和大多蛾类昆虫一样，红铃虫雌蛾交配后，其腺体内的性信息素产生在一段时间内可能会受到一定程度的抑制（司胜利等，2000）。有研究结果表明，交配后雄蛾会将性附腺等肽类化合物输送给雌蛾，从而抑制了雌蛾性信息素的产生（张坤胜等，2012）。红铃虫雌蛾的交配经历可能会对下次求偶行为起到一定的主导作用，这种行为的发生可保证同种其它雌蛾个体的成功交配（黄衍章等，2018）。

昆虫的交配经历还会对雌蛾寿命产生一定的影响（肖红和李金钢，2010）。本研究结果显示，红铃虫属于多次交配昆虫，且有交配行为的红铃虫雌蛾寿命要稍短于处女雌蛾。这与多数昆虫随着交配次数的增加，雌虫寿命缩短的结论基本一致（Arnqvist and Nilsson，2000）。但是，多次交配对雌虫寿命的影响极为复杂，涉及交配行为的物理损伤和精液附带的其它物质影响等方面（王保新等，2011；Dinesh and Venkatesha，2013）。下一步我们还将针对红铃虫卵巢发育、性信息素滴度与暗期处理时间、日龄及性活动间的同步关系及分子调控机制作进一步研究。

参考文献 (References)

Arnqvist G, Nilsson T, 2000. The evolution of polyandry: Multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, 60(2): 145–164.

Chen XX, Yan HY, Wei W, Qiao WN, Wei GS, 2009. Effect of spectral sensitivity and intensity response on the phototaxis of *Propylea japonica* (Thunberg). *Acta Ecologica Sinica*, 29(5):

2350–2355. [陈晓霞, 闫海燕, 魏玮, 乔玮娜, 魏国树, 2009. 光谱和光强度对龟纹瓢虫成虫趋光行为的影响. 生态学报, 29(5): 2350–2355.]

Dinesh AS, Venkatesha MG, 2013. Analysis of the territorial, courtship and coupling behavior of the hemipterophagous butterfly, *Spalgis epius* (Westwood) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Insect Behavior*, 26(2): 149–164.

Gavrllets S, 2000. Rapid evolution of reproductive barriers driven by sexual conflict. *Nature*, 403: 886–889.

He C, Shen DR, Yin LH, Li XL, Yuan SY, Tian XJ, 2016. Circadian rhythmic behavior of *Assara inouei*. *Plant Protection*, 42(3): 137–140. [何超, 沈登荣, 尹立红, 李锡良, 袁盛勇, 田学军, 2016. 井上蛀果斑螟昼夜行为节律研究.植物保护, 42(3): 137–140.]

Hou ML, Sheng CF, 2000. Calling behaviour of adult female *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) of overwintering generation and effects of mating. *Journal of Applied Entomology*, 124 (2): 71–75.

Huang YZ, Dai AQ, Liu YY, Jiang XC, Tang QF, 2018. Effects of mating condition on mating behavior and offspring sex allocation in *Habrobracon hebetor*. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 37(1): 52–57. [黄衍章, 代安琪, 刘玉莹, 蒋兴川, 唐庆峰, 2018. 麦蛾茧蜂种蜂婚配条件对交配行为及子代性别分化的影响. 华中农业大学学报, 37(1): 52–57.]

Jing XY, Zhang JT, Luo YQ, Liu PH, Zong SX, Liu JL, Yang MH, 2010. Circadian rhythms of sexual behavior and pheromone titers of *Holcocerus arenicola* (Lepidoptera: Cossidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(3): 307–313. [荆小院, 张金桐, 骆有庆, 柳培华, 宗世祥, 刘金龙, 杨美红, 2010. 沙柳木蠹蛾性行为及其性信息素滴度的动态节律. 昆虫学报, 53(3): 307–313.]

Li XL, Jia YH, Dou YP, Liu XL, Wang CL, Li F, 2019. Control effects of a sex pheromone wire on the oriental fruit moth in mix orchards. *Plant Protection*, 45(1): 212–215. [李晓龙, 贾永华, 窦云萍, 刘晓丽, 王春良, 李锋, 2019. 性信息素迷向丝对不同果树梨小食心虫的防控效果. 植物保护, 45(1): 212–215.]

Li WG, Guo WZ, Wu ZN, Lu ZF, 1982. The calling behaviour of *Pectinophora gassypiella*. *Entomological Knowledge*, 19(5): 20–22. [李文谷, 郭为众, 吴载宁, 陆志芬, 1982. 红铃虫雌蛾求偶行为的观察. 昆虫知识, 19(5): 20–22.]

Liu JL, Jing XY, Yang MH, Zong SX, Luo YQ, Fan LH, Liu HX, Zhang JT, 2013. Circadian rhythm of calling behavior and sexual pheromone production and release of the female *Zeuzera leuconotum* Butler (Lepidoptera: Cossidae). *Acta Ecologica Sinica*, 33(4): 1126–1133. [刘金龙, 荆小院, 杨美红, 宗世祥, 骆有庆, 范丽华, 刘红霞, 张金桐, 2013. 六星黑点豹蠹蛾求偶行为与性信息素产生和释放的时辰节律. 生态学报, 33(4): 1126–1133.]

Nguyen TTP, Amano H, 2010. Temperature at immature and adult stages differentially affects mating duration and egg production of *Neoseiulus californicus* females mated once (Acari: Phytoseiidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 13(1): 65–68.

Shu JP, Teng Y, Zhang AL, Zhang YB, Deng S, Wang HJ, 2012. Calling and mating behaviors of bamboo shoot borer *Kumasia kumaso*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23(12): 3421–3428. [舒金平, 滕莹, 张爱良, 张亚波, 邓顺, 王浩杰, 2012. 竹笋基夜蛾的求偶及交配行为. 应用生态学报, 23(12): 3421–3428.]

Si SL, Xu SF, Du JW, 2000. Pheromonostatic activity of male accessory gland factors in female *Helicoverpa assulta*. *Acta Entomologica Sinica*, 43(2): 120–126. [司胜利, 许少甫, 杜家纬, 2000. 烟夜蛾雄蛾性附腺因子对雌蛾性信息素合成的抑制作用. 昆虫学报, 43(2): 120–126.]

Sobel JM, Chen GF, Watt LR, Schemske DW, 2010. The biology of speciation. *Evolution*, 64: 295–315.

Wang BX, Yang H, Lin S, Yang W, Yang CP, 2011. Effects of mating times on quantitative depletion of spermatozoa and fecundity in *Batocera horsfieldi* females (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Environmental Entomology*, 33(1): 36–40. [王保新, 杨桦, 林森, 杨伟, 杨春平, 2011. 交配次数对云斑天牛雌虫精子消耗量及产卵量的影响. 环境昆虫学报, 33(1): 36–40.]

Wang LP, Ji BZ, Liu SW, Cao DD, Zhao ZP, Xu ZX, 2014. The species, secretion and perception mechanism of sex pheromone in Pyraloidea. *Journal of Environmental Entomology*, 36(4): 585–596. [王丽平, 嵇保中, 刘曙雯, 曹丹丹, 赵正萍, 许忠祥, 2014. 螟蛾总科昆虫性信息素的种类、分泌及感受机制研究. 环境昆虫学报, 36(4): 585–596.]

Wang Y, Wang GP, Mu LF, Dong SL, 2009. Calling and mating behaviors of adult *Orthaga achatina* (Lepidoptera: Pyralidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(11): 2768–2772. [王焱, 王桂平, 穆兰芳, 董双林, 2009. 樟巢螟成虫的求偶及交配行为. 应用生态学报, 20(11): 2768–2772.]

Wen YS, Luo DQ, Yue DX, 2009. Courtship and mating behaviors of the female and male moths of *Maruca vitrata* (Fabricius) and their influential factors. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 30(12): 1870–1875. [温衍生, 罗大全, 赵冬香, 2009. 豇豆荚螟雌雄蛾求偶交配行为及其影响因子研究. 热带作物学报, 30(12): 1870–1875.]

Wu HH, Huang MS, Wan P, Wyckhuys KAG, Wu KM, 2013. Emergence, mating and oviposition behavior of the Chinese

population in pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Journal of Integrative Agriculture*, 4(4): 653–662.

Xiang LB, Xie GL, Wang WK, 2016. Application of insect courtship behaviors in classification and identification. *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 883–887. [项兰斌, 谢广林, 王文凯, 2016. 昆虫求偶行为在分类学上的应用. 环境昆虫学报, 38(5): 883–887.]

Xiao H, Li JG, 2010. Effect of multiple matings on longevity and fitness of female *Harmonia axyridis*. *Sichuan Journal of Zoology*, 29(6): 960–962. [肖红, 李金钢, 2010. 多次交配对异色瓢虫雌虫寿命及适合度的影响. 四川动物, 29(6): 960–962.]

Yan S, Li HT, Zhu WL, Zhu JL, Zhang QW, Liu XX, 2014. Effects of light intensity on the sexual behavior of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(9): 1045–1050. [闫硕, 李慧婷, 朱威龙, 朱家林, 张青文, 刘小侠, 2014. 光强度对棉铃虫交配行为的影响. 昆虫学报, 57(9): 1045–1050.]

Yan XZ, Sun XJ, Deng CP, He 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.]

Yang MH, Zhang JT, Liu JL, Jing XY, Luo YQ, Zong SX, Cao CJ, Li YH, 2010. Reproductive behavior and circadian rhythm of sex pheromone production and release of *Holcocerus vicarius* (Walker) (Lepidoptera: Cossidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(11): 1273–1280. [杨美红, 张金桐, 刘金龙, 荆小院, 骆有庆, 宗世祥, 曹川健, 李月华, 2010. 榆木蠹蛾生殖行为及性信息素产生与释放节律. 昆虫学报, 53(11): 1273–1280.]

Ye BH, Zhang YB, Teng Y, Wang HJ, Shu JP, 2014. Courtship and mating behavior of bamboo shoot borer, *Apamea apameoides* (Draudt) (Lepidoptera: Noctuidae). *Chinses Journal of Ecology*, 33(8): 2136–2141. [叶碧欢, 张亚波, 滕莹, 王浩杰, 舒金平, 2014. 笋秀夜蛾的求偶及交配行为. 生态学杂志, 33(8): 2136–2141.]

Zhang KS, Yang W, Zhuo ZH, Deng ZB, Yang CP, Yang H, Zhou JH, Xiao YB, Jia YZ, 2012. Reproduction behavior and circadian rhythm of sex pheromone production and release in *Parocneria orienta* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(1): 46–54. [张坤胜, 杨伟, 卓志航, 邓忠彬, 杨春平, 杨桦, 周建华, 肖银波, 贾玉珍, 2012. 蜀柏毒蛾生殖行为及性信息素产生与释放节律. 昆虫学报, 55(1): 46–54.]

Zhang WN, Xiao HJ, Liang GM, Guo YY, 2013. Observation on ovarian morphology and oogenesis in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 56(4): 358–364. [张万娜, 肖海军, 梁革梅, 郭予元, 2013. 棉铃虫卵巢形态与卵子发生过程观察, 昆虫学报, 56(4): 358–364.]

Zhang X, 2016. Research on the divergence of acoustic signals and organs of some tettigonioidea species. Doctoral dissertation. Changchun: Northeast normal university. [张雪, 2016. 螽斯总科鸣虫部分种类鸣声及发声器结构的趋异性研究. 博士学位论文. 长春: 东北师范大学.]

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.]