

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2016.06.28

# 环境因素和个体差异对雌虫产卵量的影响

匡先钜<sup>1,2</sup>, 戈峰<sup>1\*</sup>, 薛芳森<sup>2\*</sup>

(1. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101; 2. 江西农业大学昆虫研究所, 南昌 330045)

**摘要:** 昆虫的产卵是昆虫生物学最重要的内容之一, 雌虫产卵量的多少受多种环境因素和雌虫个体因素的影响。本文从环境因素和个体因素两方面综述了影响雌虫产卵量的因素, 包括温度、湿度、光照、温室气体、食物、密度、音乐、个体体型、交配、滞育等, 分析了各因素影响产卵量的原因及其规律, 并提出了未来的研究发展方向。不仅丰富了昆虫繁殖生物学的内容, 也为田间害虫和室内养殖昆虫管理过程中的数量预测以及种群调控提供了科学依据。

**关键词:** 昆虫; 产卵; 环境因素; 个体差异

中图分类号: Q986.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2016) 06-1275-07

## Influence of environment factors and individual differences to female fecundity in insect

KUANG Xian-Ju<sup>1,2</sup>, GE Feng<sup>1\*</sup>, XUE Fang-Sen<sup>2\*</sup> (1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China; 2. Institute of Entomology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

**Abstract:** Fecundity is one of the most important characters in insect, female fecundity of insect are influence by many environment factors and differences in female individuals. In this paper, we summarized the influence factors of female insect fecundity include environment factors and individual differences, including temperature, humidity, greenhouse gases, photoperiod, food, density, music, individual body size, mating behavior and diapauses. Reasons as well as rules of those factors influence female insect fecundity were analyzed, suggestions for future research are provided. Our work not only can enrich the contents of insect reproduction biology, but also could proved scientific basis for the number predict and population regulate in the management of field pest insect and indoor raring insect.

**Key words:** Insect; fecundity; environment factors; individual differences

昆虫的产卵是昆虫生物学的重要内容, 产卵行为的节律 (涂小云和陈元生, 2013)、卵黄蛋白的研究 (梁慧芳等, 2015)、卵的大小与其他生物学特性之间的关系 (Yoshimura, 2003)、以及雌虫产卵量的影响因素等研究一直以来都是昆虫生物学的热点问题, 引起了昆虫学家们的持续关注。雌虫的产卵量, 除决定于昆虫雌虫个体外, 还受

外界环境条件的影响, 不仅目科间存在较大差异, 在种内各个体间也往往相差十分悬殊 (章士美和薛芳森, 1986)。尽管国内外有大量各类气象因素以及个体差异对昆虫产卵影响的相关研究, 但还没有专门从环境因素和个体因素方面对昆虫产卵影响进行总结的综述。本文从环境因素和昆虫个体因素两方面详细的综述了各因素对昆虫雌虫产

基金项目: 国家自然科学基金 (31572059); 国家科技支撑计划 (2012BAD19B05); 公益性行业 (农业) 科研专项经费项目 (201303019)

作者简介: 匡先钜, 男, 1986年生, 江西泰和人, 硕士, 主要从事昆虫生物学特性研究, E-mail: kxjxau@163.com

\* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: gef@ioz.ac.cn; xue\_fangsen@hotmail.com

收稿日期 Received: 2016-01-28; 接受日期 Accepted: 2016-04-14

卵量的影响原因以及影响方式,一方面丰富了昆虫生物学的内容,另一方面也为田间害虫和昆虫室内繁殖以及产卵相关研究的实验设计提供参考依据。

## 1 环境因素

### 1.1 温度

由于昆虫是变温动物,它们的生命活动(包括生长、发育、繁殖和活动等)过程中所需要的能源,主要来自太阳的辐射热,因此温度是昆虫进行积极的生命活动最重要的因素之一,也是气象要素中对昆虫影响最为显著的因子。在昆虫各项生命活动中,生长和繁殖受温度的影响最为显著。在一定温度范围内,随着温度的升高,变温动物新陈代谢的速率加快,各项生命活动的速率也会加快,完成一个生命周期的时间也会相应的缩短,总的产卵量不会受到影响。然而,当环境温度低于或高于这个温度时,不利于动物的生长繁殖。动物的各项生命活动会受到抑制,导致动物活力下降,生长更缓慢,繁殖力会下降。不同种类的昆虫对温度的耐受范围不一样,得到最大产卵量的温度不同,产卵量对温度变化的响应方式也有差异。如不同的恒温(15℃, 20℃, 25℃, 30℃, 35℃和40℃)下,马德拉粉蚧 *Phenacoccus madeirensis* 在20℃时产卵量最大,低于或高于20℃,产卵量都降低(Chong *et al.*, 2003)。瓢虫 *Chilocorus nigritus* 在温度20℃, 22℃, 24℃, 26℃, 28℃和30℃恒温下,24℃和26℃产卵量最高,20℃产卵量最低,然而,它们之间没有显著差异(Ponsonby and Copland, 1998)。不同温度(20℃、25℃和28℃)对大猿叶虫 *Colaphellus bozoringi* 非滞育成虫繁殖有很大的影响,每雌平均日产卵量在28℃最大(51.24 ± 2.90)粒,显著高于25℃(39.57 ± 2.86)粒和20℃(31.53 ± 2.02)粒,但由于28℃下的产卵持续时间明显短,导致了总产卵量在这3种温度间没有显著差异(徐婧等, 2010)。一种捕食性盲蝽 *Deraeocoris brevis* 在4个恒温21.7℃、24.0℃、30.1℃和32.0℃条件下,日产卵量在32℃最高,而总产卵量却是21.7℃时最高(Kim and Riedl, 2005)。

### 1.2 湿度

一些水生昆虫适应了相对湿度较高的环境,一旦离开高的相对湿度的环境就无法生存和产卵,

如在室内温度26℃ ± 1℃,光照16:8(L:D)时,在12%、33%、55%、75%和94%等5个相对湿度条件下,弓弧叉草蛉 *Dichochrysa prasina* 成虫在相对湿度12%–75%范围内寿命均短于2个星期,并且雌虫产卵量为0,而在相对湿度94%条件下,其寿命明显延长,并且平均每雌产卵201粒(Pappas *et al.*, 2008),表明高的相对湿度条件是弓弧叉草蛉存活和繁殖的必要条件。此外,相对湿度也可以通过和温度相互作用,对埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 产卵量产生重要影响。在相对湿度保持在80%和60%时,随着温度的升高,埃及伊蚊产卵量均降低。相对湿度为80%时,温度从25℃升高到30℃或35℃时,产卵量均显著降低。而当相对湿度保持在更低水平60%时,只有温度从25℃升高到35℃时产卵量才显著降低,温度升高到30℃时,产卵量虽然降低,但是没有显著差异(Costa *et al.*, 2010)。

### 1.3 光照

光周期是昆虫接收季节更替信息的重要手段,对昆虫的滞育、迁飞、产卵等生物学特性有重要的影响,乳草蝽 *Oncopeltus fasciatus* 在长光照16L:8D时为居留型,正常产卵,而光照时间缩短为12L:12D时,羽化后45 d仍不发育而发生迁飞(张孝羲, 1995)。光周期8L:16D, 10L:14D, 12L:12D, 14L:10D和16L:8D条件下,草蛉 *Chrysoperla externa* 的产卵量随光周期的增长而减少。在短光照8L:16D条件下该草蛉产卵量为每雌778.3粒,而当光周期增加到16L:8D时,该虫每雌产卵为233.0粒(Macedo *et al.*, 2003)。大猿叶虫在长光照(16L:8D)条件下的滞育率接近100%,滞育成虫不产卵,而在短光照时间(12L:12D)的条件下发育产卵(Xue *et al.*, 2002)。

### 1.4 温室气体

近百年来,由于人类活动的影响,大气中的CO<sub>2</sub>浓度一直处于上升的状态,并且在未来很长时间内还会持续升高。升高的CO<sub>2</sub>会直接影响植物体内的C/N比,以及植物对植食性昆虫的防御能力(戈峰等, 2010)。由于口器不同,昆虫对CO<sub>2</sub>浓度升高的响应存在差异。在CO<sub>2</sub>浓度升高的条件下,咀嚼式口器昆虫为了获得足够的氮素营养而增加取食,繁殖和生存力会有下降的趋势,然而亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 单雌产卵量和净增值率(R<sub>0</sub>)在大气高CO<sub>2</sub>浓度下有增加趋势(赵磊等, 2015)。刺吸式口器昆虫对CO<sub>2</sub>浓度升高的响应存

在种间特异性 (species - specific), 如取食芸苔 *Brassica oleracea* 的甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 产卵量明显下降, 而取食相同食物的桃蚜 *Myzus persicae* 产卵量上升。并且同一种昆虫取食不同寄主, 对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应也有差异。如取食芸苔的桃蚜产卵量上升, 而取食菜豆 *Senecio vulgaris* 的桃蚜产卵量没有受到影响 (Benzemer *et al.*, 1999)。

此外, 其他温室气体如大气中的 O<sub>3</sub>、土壤中的 CH<sub>4</sub> 等由于气候变化其浓度也被证明一直处于上升中, 昆虫雌虫的产卵是否会对大气中的 O<sub>3</sub> 浓度升高做出响应, 生活在土壤中的昆虫雌虫的产卵是否会对土壤中的 CH<sub>4</sub> 等温室气体浓度升高做出响应以及响应方式如何都值得进一步研究。

## 1.5 食物

食物的成分中包括其中的营养成分和有害物质成分是影响昆虫的生殖力的最重要因素之一。

### 1.5.1 营养成分

营养成分包括蛋白质、碳水化合物, 脂肪、无机盐和和维生素, 对不同昆虫的繁殖有着不同的意义 (Awmack and Leather, 2002)。

七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 产卵需要多种营养成分, 但蛋白质是卵黄蛋白形成的最重要的物质 (龚和, 1980)。精氨酸、异亮氨酸、苏氨酸、色氨酸、缬氨酸、亮氨酸、赖氨酸、苯丙氨酸、组氨酸和甲硫氨酸等 10 种氨基酸被证明为埃及伊蚊产卵所必需, 当缺乏后二者时, 开始几天尚可产卵少数, 以后就不能产卵 (Lea *et al.*, 1956)。

糖类对昆虫生殖的作用因种而异, 糖可以抑制或促进某些蚊类产卵, 骚扰伊蚊 *A. vexans* 不给予碳水化合物, 每次大约产卵 49 粒, 在整个生殖营养周期中允许摄取葡萄糖者仅产卵 22 粒, 糖对产卵的抑制作用也反映在不能产卵雌蚊所占的比例上; 相反, 喂鸡血前给糖的雌性盐泽伊蚊 *Ae. sollicitans* 孕卵数及产卵数均明显高于喂血前未食糖者, 这是由于食糖雌蚊产卵后比饥饿雌蚊有更多的能量储存 (糖元及甘油三酯), 这意味着延长了蚊虫的寿命, 间接地提高了生殖力 (Lea *et al.*, 1956)。并且, 不同糖类对促进昆虫产卵的作用方式不一样, 如取食蔗糖、蚜虫、果糖和麦芽糖的七星瓢虫的体重增加率、产卵率、总产卵量和产卵前期都有不同, 蔗糖具有促进摄食及产卵的作用 (傅贻玲, 1982)。然而, 也有多个学者证明包括埃及伊蚊在内的多种蚊类及其它几种昆

虫在生殖过程中, 糖并不是必需的, 如台湾缺刻蠓 *Forcipomyia taiwana* 及李拭库蠓 *Culicoides culicoidesriethi* 吸血后毋需再摄取碳水化合物即可产卵 (裘明华和荣云龙, 1979)。

此外, 在卵的生成过程中, 其他成分如水分、激素、维生素及无机盐的摄入也非常重要, 如七星瓢虫对含水量高的食物利用率高, 故产卵率亦较高, 平均产卵前期也较短 (傅贻玲, 1982)。不接近水的弓弧叉草蛉 *D. prasina* 在相对湿度为 12% - 75% 产卵量为 0, 在相对湿度为 95% 时才会产卵, 但是产卵量仍显著低于接近水的草蛉 (Pappas *et al.*, 2008), 也可能跟水的摄入有关。人工饲料中的酵母可以提供多种维生素, 向其中加入植物油和保幼激素类似物 ZR512 时能促进七星瓢虫生殖活动等 (陈志辉, 1984)。

### 1.5.2 有害成分

植物中抵抗植食性昆虫的化学成分, 包括含氮成分 (比如生物碱和非蛋白氨基酸)、生氰糖苷和芥子油苷、萜类化合物 (如萜烯和强心甙) 和酚醛树脂 (包括单宁酸和木质素)。一些自卫的代谢物是有毒的 (如氰苷类是氰化氢的前体), 而另外一些则含有拒食素和/或具有防护功能 (大多数萜类)。植物的防御性物质可以直接导致植食性昆虫的产卵量降低 (Deng *et al.*, 2008), 或通过影响取食量 (Nisbet *et al.*, 1994)、导致死亡 (Pavela *et al.*, 2004) 等途径间接降低昆虫的产卵量。

## 1.6 密度

种群密度对体型、产卵量等生物参数的影响很复杂, 拥挤可以直接导致昆虫个体的生理反应, 也可能引起昆虫个体间生存空间及配偶的竞争, 并且密度与其他环境因素对昆虫生物学特性的影响存在交互作用 (Applebaum and Heifetz, 1999)。密度对生物参数的影响有两种, 可以是一个单尾反应 (Drosophila type of Watt), 即随着个体数量的增大, 影响增大, 产卵量降低, 如象甲 *Hypera postica* (Lecato and Pienkowski, 1972)、草螽 *Melanoplus sanguinipes* (Smith, 1970); 或一个双尾反应 (Allee type of Watt) (Watt, 1960), 即在一个合适的密度范围内, 影响更小, 但是, 在低于或高于这个最佳密度时, 有更大的影响, 如家蝇 *Musca domestica* L. (Osborn *et al.*, 1970)。这个双尾影响暗示了昆虫有一个被称为过低密度和过高密度的生物参数, 也显示了这类昆虫有一个适宜

生长的密度范围。当昆虫的密度在这一密度范围之内, 体型、产卵量等变化不大, 而当密度高于或低于这一范围时, 体型或产卵量下降, 也可能二者都下降 (Watt, 1960)。

### 1.7 音乐

大多数昆虫都具有听觉器官, 并且通过声音与其他昆虫交流, 感受周围的环境, 甚至对音乐作出反应。在室内条件下, 分别于每天 8:00 和 15:00, 开始播放轻音乐或重金属音乐 30、60 和 90 min, 以不播放音乐为对照, 测定梨小食心虫 *Grapholitha molesta* 幼虫发育历期、存活率、蛹质量、成虫寿命、生殖力等指标, 研究了音乐对梨小食心虫生长发育和繁殖的影响。发现除预蛹期和蛹期的存活率与对照无显著差异 ( $P > 0.05$ ) 及轻音乐 30 min 处理的成虫寿命和生殖力低于对照组外, 其他音乐处理试虫的幼虫发育历期极显著缩短 ( $P < 0.01$ ), 幼虫存活率、蛹质量和成虫生殖力均极显著提高 ( $P < 0.01$ )。这个结果表明一定的音乐处理对梨小食心虫的生长发育和繁殖有显著的促进作用, 可以作为梨小食心虫饲养的辅助手段 (王艳蓉等, 2010)。

## 2 个体差异

昆虫个体或种群的内在影响因子包括雌虫的体型、雌雄虫数量的比例、交配、滞育等, 均为雌虫产卵量的决定因子。

### 2.1 个体体型

Honek (1993) 研究了鞘翅目、双翅目、蜉蝣目、半翅目、同翅目、膜翅目、鳞翅目和毛翅目中 57 个昆虫种类以及 11 种蚜虫种群的体型变化与潜在繁殖力的关系, 结果发现, 大多数昆虫种类的繁殖力随体重的增加而增大, 只有很少的例外。在鞘翅目、双翅目、膜翅目和直翅目的 10 种昆虫中, 产卵管的数量也随体重的增加而增大。繁殖力/体重的斜率接近 1, 暗示了雌虫的体重是限制昆虫繁殖力的首要因素。如 4 种石蝇 *Megarcys signata*、*Kogotus modestus* (Peckarsky and Cowan, 1991)、*Sweltsa* sp.、*Isoperla aizwana* (Yoshimura, 2003), 七星瓢虫的产卵量与体型显著相关 (Kajita and Evans, 2010), 而另外一种石蝇 *Stavsolus japonicus* (Yoshimura, 2003) 的产卵量与体型没有显著相关性。

### 2.2 交配

#### 2.2.1 是否交配

在自然界中如果雌雄虫比例不当, 若雄虫的数量远远小于雌虫, 可能导致雌虫不能交配成功。白腹皮蠹 *Dermestes maculatus* 大部分雄虫在自然竞争的环境中一生中交配次数不会超过 8 次, 在不存在竞争的情况下, 也不会与所有的雌虫交配 (Jones *et al.*, 2006)。未经交配的雌虫可能不产卵或产卵量比经过交配的雌虫产卵量更低。如未交配的捕食螨 *Phytoseiulus persimilis* 总产卵量为 0 (Rasmy and Hussein, 1996), 未交配的速生薄口雌螨 *Histiostoma feroniarum* 产卵量低于交配一次和交配多次的雌螨 (Marcin, 2005)。

#### 2.2.2 交配次数

亲代交配投资的提高能导致后代产量的增加, 这在大量的文献中有报道。Markow 等 (1990) 研究黑腹果蝇 *Drosophila mojavensis* 的多次交配行为表明, 雌虫可以与多个雄虫交配由此获得雄虫的营养物质, 之后连续 10 d 内产卵量显著高于单次交配的雌虫。松褐天牛 *Monochamus alternatus* 多次交配后受精囊内的精子数量长期保持在 12 万个左右, 雌虫产卵量比单次交配多 53.566 粒 (杨洪等, 2006)。张诗语等 (2015) 采用 Meta 分析法对搜集到的 24 篇文献中来自 8 科 25 种蛾类进行分析, 比较两种不同交配策略的雌蛾多次交配与其适应性参数之间的关系, 结果表明, 多次交配行为明显增加了雌蛾的产卵量和卵的孵化率。此外, 海草蝇 *Coelopa frigida* (Dunn *et al.*, 2005)、马利筋叶甲 *Chrysochus cobaltinus* (Schwartz and Peterson, 2006) 等昆虫的多次交配行为也明显增加了雌虫的产卵量。

然而, 也有一些昆虫的多次交配行为没有明显地影响到雌虫的产卵量, 如灯蛾 *Utetheisa ornatrix* (Bezzerides *et al.*, 2008)、小长蜡 *Nysius huttoni* (Wang and Davis, 2006) 等。而小菜蛾 *Plutella xylostella* (Wang *et al.*, 2005)、蜉蝣 *Histiostoma feroniarum* (Liana, 2005) 的多次交配现象也并没有增加雌虫的适应性, 雌虫的产卵量随交配次数的增加反而减少。

#### 2.2.3 交配模式

许多昆虫种类的雌虫一生中多个雄虫交配或与同一个雄虫多次交配, 有许多假说解释为什么雌虫与多个雄虫交配。比如, 雌虫通常从雄虫那里获得物质利益, 可以提高产卵量并且增强后

代的适应性 (Liu *et al.*, 2010)。一妻多夫也提供了一些显著增强雌虫一生繁殖成功的基因利益。然而只有很少的研究调查了为什么雌虫与同一个雄虫多次交配。多次交配的利益可以分为 3 类: 物质精子利益, 非物质精子利益和非精子物质利益。在自然条件下的昆虫种类中, 由于每对交配的昆虫缺少长期的联结, 多次交配的昆虫通常表现为与多个雄虫交配, 然而, 并没有研究证明, 一妻多夫的交配制度优于一夫一妻的交配制度, 如比较一妻一夫与一妻多夫的大猿叶虫雌虫的适应性, 发现两者之间的产卵量没有显著差异 (Liu *et al.*, 2010), 同样的情况也出现在灯蛾 *Utetheisa ornatrix* (Bezzerides *et al.*, 2008)、白腹皮蠹 *Dermestes maculatus* 中 (McNamara *et al.*, 2008)。并且, 一种甲虫 *Phoracantha semipunctata* 与多个雄虫多次交配却比与一只雄虫连续交配的产卵量显著降低 (Bybee *et al.*, 2005)。

### 2.3 滞育及滞育持续时间

滞育能使昆虫在恶劣的气候或环境条件下存活, 对昆虫的适应进化有重要意义, 但滞育存在着一定的代价, 并且会影响到昆虫的生殖力, 在很多情况下, 这种影响是负的, 如麻蝇 *Sarcophaga bullata* 非滞育雌虫产卵约 40 粒, 在室内滞育 100 d 的雌虫产卵 18 粒。然而并不是在所有的昆虫中都是如此 (Tauber *et al.*, 1986), 少数昆虫中, 滞育对雌虫生殖力没有影响或影响很小, 如滞育 (9 个月) 和非滞育马铃薯甲虫 *Labidomera decemlineata* 间产卵量没有区别 (Peferoen *et al.*, 1981)。此外, 还有一些昆虫, 经历滞育的个体比直接发育的个体生殖力更旺盛。如 4 种鼈蟾 *Gerris buenoi*、*G. comatus*、*G. pingreensis* 和 *Limnoporus dissortis*, 不滞育的成虫比经历滞育的成虫生殖力低 (Spence, 1989)。经历滞育的大猿叶虫长的滞育持续时间 (9, 16, 22, 29, 34 个月) 与高的生殖力相关联, 经历约 22 个月滞育的雌虫生殖力最高, 然后稍微降低或不降低 (Wang *et al.*, 2006), 并且在同一个季节中经历更长滞育持续时间的生殖力要更高 (匡先钜等, 2009)。

## 3 结语及展望

自然条件下, 由于不同昆虫生活在不同的生存环境, 导致影响雌虫产卵量的决定性因素不同, 但对于某种特定的昆虫, 若昆虫种内成虫虫口数

量一定, 影响成虫期间产卵量的各个因素包括环境因素和个体因素的规律得到详细的研究, 不仅可以准确预测该虫下一代的发生量, 而且在一定条件下还可以通过人为改变环境条件, 抑制害虫产卵, 从而控制下一代害虫发生。室内养殖的昆虫, 如饲用昆虫黄粉虫 *Tenebrio molitor*、天敌昆虫寄生蜂 *Encarsia formosa* 和 *Aphytis chrysomphali*、花绒寄甲 *Dastarcus helophoroides*, 以及多种实验昆虫如大猿叶虫 (Xue *et al.*, 2002)、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、玉米螟 *Ostrinia nubilalis*、烟粉虱 *Bemisia tabaci* 等的室内养殖, 可以控制最佳的环境条件, 使得这些益虫和实验昆虫能够在室内大量繁殖。

从产卵生物学理论角度看, 尽管昆虫产卵对多种 (适宜) 环境因素的响应原因以及规律得到详细的研究, 然而在 (极端) 环境胁迫条件下, 昆虫的产卵会如何响应, 是否会打破正常的规律仍是个谜 (Ponsonby and Copland, 1998)。昆虫雌虫的产卵量不仅受在雌虫成虫阶段环境对雌虫产卵量产生的直接影响, 而且在幼虫、蛹等各个发育阶段的环境因素也能影响雌虫的生长发育, 从而间接影响雌成虫的产卵量。并且, 昆虫产卵量的环境因素及个体影响因素还可能会有对下一代及多代的产卵量产生效应。从分子水平上看, 雌虫体内的产卵激素、卵黄蛋白受体等基因对这些环境因素如何响应等都需要大量的研究工作对这些问题进行解答 (梁慧芳等, 2015)。此外, 气候变化导致的除大气中的 CO<sub>2</sub> 以外, 大气中的 O<sub>3</sub>, 土壤中的 CH<sub>4</sub> 等温室气体浓度也被证明一直处于上升状态, 昆虫雌虫是否会对 O<sub>3</sub> 浓度升高产生响应, 生活在土壤中的雌虫的产卵是否会对 CH<sub>4</sub> 等温室气体浓度升高做出响应以及响应方式如何, 都值得进一步研究。

### 参考文献 (References)

- Applebaum S, Heifetz Y. Density-dependent physiological phase in insects [J]. *Ann. Rev. Entomol.*, 1999, 44: 317-341.
- Awmack CS, Leather SR. Host-plant quality and fecundity in herbivorous insects [J]. *Annu. Rev. Entomol.*, 2002, 47: 817-844.
- Bezzerides AL, Iyengar K, Eisner T. Female promiscuity does not lead to increased fertility or fecundity in an arctiid moth (*Utetheisa ornatrix*) [J]. *J. Insect Behav.*, 2008, 21: 213-221.
- Benzemer TM, Knight KJ, Newington JG, *et al.* How general are aphid responses to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> [J]. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 1999, 92 (5): 724-730.

- Bybee LF, Millar JG, Paine TD, *et al.* Effects of single vs. multiple mates: Monogamy results in increased fecundity for the beetle *Phoracantha semipunctata* [J]. *J. Insect Behav.*, 2005, 18: 513–527.
- Chen ZH, Qin JD, Fan XM, *et al.* Effects of adding lipids and juvenoid into the artificial diet on the feeding and reproduction of *Coccinella septempunctata* L. [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1984, 27 (2): 136–146. [陈志辉, 钦俊德, 范学民, 等. 人工饲料中添加脂类和昆虫保幼激素类似物对七星瓢虫取食和生殖的影响 [J]. 昆虫学报, 1984, 27 (2): 136–146]
- Chong JH, Oetteing RD, Iersel MWV. Temperature effects on the development, survival, and reproduction of the madeira mealybug, *Phenacoccus madeirensis* Green (Hemiptera: Pseudococcidae), on chrysanthemum [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 2003, 96 (4): 539–543.
- Costa EAPDA, Santos EMDM, Correia JC, *et al.* Impact of small variations in temperature and humidity on thereproductive activity and survival of *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) [J]. *Rev. Bras. Entomol.*, 2010, 54 (3): 488–493.
- Deng LL, Xu MQ, Cao H, *et al.* Ecotoxicological effects of buprofezin on fecundity, growth, development and predation of the wolf spider, *Pirata piratoides* (Schenkel) [J]. *Arch. Environ. Con. Tox.*, 2008, 55: 652–658.
- Dunn DW, Sumner JP, Goulson D. The benefits of multiple mating to female seaweed flies, *Coelopa frigida* (Diptera: Coelpidae) [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2005, 58: 128–135.
- Fu YL, Chen ZH. Influences of different components of artificial diets on the reproduction of the lady beetle *Coccinella septempunctata* L. [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1982, 27 (3): 268–274. [傅贻玲, 陈志辉. 人工饲料某些成分对七星瓢虫产卵的影响 [J]. 昆虫学报, 1982, 27 (3): 268–274]
- Ge F, Chen FJ, Wu G, *et al.* Responses of Insect to the Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> Concentration [M]. Science Press, 2010. [戈峰, 陈法军, 吴刚, 等. 昆虫对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应 [M]. 科学出版社. 2010]
- Gong H, Zhai QH, Wei DY, *et al.* On the vitellogenesis of the *Coccinella septempunctata* L.: The occurrence of vitellogenin as influenced by artificial diet [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1980, 3: 253–260. [龚和, 翟启慧, 魏定义, 等. 七星瓢虫的卵黄发生: 卵黄原蛋白的发生和取食代饲料的影响 [J]. 昆虫学报, 1980, 3: 253–260]
- Honek A. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship [J]. *Oikos*, 1993, 66: 483–492.
- Jones TM, Mcnamara KB, Colvin PGR, *et al.* Mating frequency, fecundity and fertilization success in the hide beetle, *Dermestes maculatus* [J]. *J. Insect Behav.*, 2006, 19 (3): 357–371.
- Kajita Y, Evans EW. Relationships of body size, fecundity, and invasion success among predatory lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) inhabiting alfalfa fields [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 2010, 103 (5): 750–756.
- Kim DS, Riedl H. Effect of temperature on development and fecundity of the predaceous plant bug *Deraeocoris brevis* reared on *Ephestia kuehniella* eggs [J]. *BioControl*, 2005, 50: 881–897.
- Kuang XJ, He BD, Xue FS. A comparison of longevity and fertility between the post – diapause adults with different emerge time in spring in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* [J]. *Jiangxi Plant Protection*, 2009, 32 (3): 99–102. [匡先钜, 何宝娣, 薛芳森. 春季不同出土时间大猿叶虫寿命和生殖力的比较 [J]. 江西植保, 2009, 32 (3): 99–102]
- Lea AO, Dimond JB, DeLong DM. Role of diet in egg development by mosquitoes (*Aedes aegypti*) [J]. *Science*, 1956, 123: 890–891.
- Lecato GLIII, Pienkowski RL. Fecundity, egg fertility, duration of oviposition, and longevity of *Alfalfa weevils* from eight matings and storage conditions [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1972, 65: 319–23.
- Liana M. First copulation increases longevity and fecundity of *Histiostoma feroniarum* (Acari: Astigmata: Acaridida) females [J]. *Exp. Appl. Acarol.*, 2005, 35: 173–181.
- Liang HF, Zeng FR, Mao JJ. Gene cloning, sequence analysis and expression studies of vitellogenin gene in *Geocoris pallidipennis* [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2015, 31 (10): 149–156. [梁慧芳, 曾凡荣, 毛建军. 大眼长蝽卵黄原蛋白基因克隆、序列分析及表达研究 [J]. 生物技术通报, 2015, 31 (10): 149–156]
- Liu XP, He HM, Kuang XJ, *et al.* A comparison of female fitness between monogamy and polyandry in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* [J]. *Anim. Behav.*, 2010, 79: 1391–1395.
- Macedo LPM, Souza B, Carvalho CF, *et al.* Influence of the photoperiod on development and reproduction of *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae) [J]. *Neotrop. Entomol.*, 2003, 32 (1): 91–96.
- Marcin L. First copulation increases longevity and fecundity of *Histiostoma feroniarum* (Acari: Astigmata: Acaridida) females [J]. *Exp. Appl. Acarol.*, 2005, 35: 173–181.
- Markow TA, Gallagher PD, Krebs RA. Ejaculate derived nutritional contribution and female reproductive success in *Drosophila mojavensis* [J]. *Funct. Ecol.*, 1990, 4: 67–73.
- Mcnamara KB, Brown RL, Elgar MA, *et al.* Paternity costs from polyandry compensated by increased fecundity in the hide beetle [J]. *Behav. Ecol.*, 2008, 19: 433–440.
- Nisbet AJ, Woodford JAT, Strang RHC. The effects of azadirachtin treated diets on the feeding behaviour and fecundity of the peach – potato aphid, *Myzus persicae* [J]. *Entomol. Exp. Appl.*, 1994, 71: 65–72.
- Osborn AW, Shipp E, Rodger JC. Housefly fecundity in relation to density [J]. *J. Econ. Entomol.*, 1970, 63: 1020–1021.
- Pappas ML, Broufas GD, Koveos DS. Effect of relative humidity on development, survival and reproduction of the predatory lacewing *Dichochrysa prasina* (Neuroptera: Chrysopidae) [J]. *Biol. Control*, 2008, 46: 234–241.
- Pavela R, Barnet M, Kocourek F. Effect of azadirachtin applied systemically through roots of plants on the mortality [J]. *Phytoparasitica*, 2004, 32 (3): 286–294.
- Peckarsky BL, Cowan CA. Consequences of larval intraspecific

- competition to stonefly growth and fecundity [J]. *Oecologia*, 1991, 88: 277–288.
- Peferoen M, Huybrechts R, De Loof A. Longevity and fecundity in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* [J]. *Entomol. Exp. Appl.*, 1981, 29: 321–329.
- Ponsonby DJ, Copland MJW. Environmental influences on fecundity, egg viability and egg cannibalism in the scale insect predator, *Chilocorus nigritus* [J]. *BioControl*, 1998, 43: 39–52.
- Qiu MH, Rong YL. Study on the life history of *Forcipomyia* (*Lasiohelea*) *taiwana* (Shiraki) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1979, 22 (4): 437–442. [裘明华, 荣云龙. 台湾铁螯生活史研究 (双翅目: 螯科) [J]. 昆虫学报, 1979, 22 (4): 437–442]
- Rasmy AH, Hussein HE. Effect of mating on egg production in two species of predatory mites, *Agistemus exertus* Gonzalez and *Phytoseiulus persimilis* Athias Henriot [J]. *Anz. Schadlingskd. Pfl.*, 1996, 69: 88–89.
- Schwartz SK, Peterson MA. Strong material benefits and no longevity costs of multiple mating in an extremely polyandrous leaf beetle, *Chrysocbus cobaltinus* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Behav. Ecol.*, 2006, 17: 1004–1010.
- Smith DS. Crowding in grasshoppers. I. Effect of crowding within one generation on *Melanoplus sanguinipes* [J]. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1970, 63: 1775–1776.
- Spence JR. The habitat template and life history strategies of pond skaters (Heteroptera: Gerridae): Reproductive potential, phenology, and wing dimorphism [J]. *Can. J. Zool.*, 1989, 67: 2432–2447.
- Tauber CA, Tauber MJ, Masaki S. Seasonal Adaptations of Insect [M]. New York and Oxford: Oxford University Press, 1986, 135–151.
- Tu XY, Chen YS. Circadian behavioral rhythms in moths [J]. *Biological Disaster Science*, 2013, 36 (1): 18–21. [涂小云, 陈元生. 蛾类昆虫的行为节律 [J]. 生物灾害科学, 2013, 36 (1): 18–21]
- Wang Q, Davis LK. Females remate for sperm replenishment in a seed bug: Evidence from offspring viability [J]. *J. Insect Behav.*, 2006, 19: 337–346.
- Wang XP, Fang YL, Zhang ZN. Effect of male and female multiple mating on the fecundity, fertility, and longevity of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) [J]. *J. Appl. Entomol.*, 2005, 129: 39–42.
- Wang XP, Xue FS, Hua A, et al. Effects of diapause duration on future reproduction in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*: Positive or negative? [J]. *Physiol. Entomol.*, 2006, 31: 190–196.
- Wang YR, Cheng WN, Li YP, et al. Effects of music on the development and reproduction of *Grapholita molesta* (Busck) [J]. *Journal of Northwest A & F University (Nature Science Edition)*, 2010, 38 (12): 167–178. [王艳蓉, 成卫宁, 李怡萍等. 音乐对梨小食心虫生长发育和繁殖的影响 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2010, 38 (12): 167–178]
- Watt KEF. The effect of population density on fecundity in insects [J]. *Can. Entomol.*, 1960, 92: 674–95.
- Xue FS, Spieth HR, Li AQ, et al. The role of photoperiod and temperature in determination of summer and winter diapause in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *J. Insect Physiol.*, 2002, 48: 279–286.
- Xv J, Kuang XJ, Xiao HM, et al. Effect of temperature on reproduction and diapause of adults in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2010, 47 (4): 710–714. [徐婧, 匡先钜, 肖花美等. 温度对大猿叶虫成虫繁殖和繁殖后滞育的影响 [J]. 昆虫知识, 2010, 47 (4): 710–714]
- Yang H, Wang JJ, Zhao ZM, et al. Effects of multiple mating on quantitative depletion of spermatozoa, fecundity and hatchability in *Monochamus alternatus* [J]. *Zoological Research*, 2006, 27 (3): 286–290. [杨洪, 王进军, 赵志模等. 多次交配对松褐天牛精子数量消耗、产卵量和孵化率的影响 [J]. 动物学研究, 2006, 27 (3): 286–290]
- Yoshimura M. Relations of intraspecific variations in fecundity, clutch size, and oviposition frequency to the body size in three species of stoneflies, *Sweltsa* sp., *Isoperla aizuwana*, and *Stavrosolus japonicus* [J]. *Limnology*, 2003, 4: 109–112.
- Zhao L, Yang QF, Xie HC, et al. Direct effects of the elevated atmospheric carbon dioxide levels on the growth, development and reproduction of *Ostrinia furnacalis* (Guenée) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35 (3): 885–891. [赵磊, 杨群芳, 解海翠, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对亚洲玉米螟生长发育及繁殖的影响 [J]. 生态学报, 2015, 35 (3): 885–891]
- Zhang SM, Xue FS. The egg production of insect [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 1986, 3: 14–19. [章士美, 薛芳森. 昆虫的产卵量 [J]. 江西农业大学学报, 1986, 3: 14–19]
- Zhang SY, Zeng JP, Wu XF, et al. The effect of multiple mating on female reproductive fitness in moths: A meta-analysis [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2015, 37 (6): 1272–1279. [张诗语, 曾菊平, 吴先福, 等. 多次交配对雌性蛾类生殖适应性影响的 Meta 分析 [J]. 环境昆虫学报, 2015, 37 (6): 1272–1279]
- Zhang XY. *Insect Ecology and Pest Prediction* (3<sup>rd</sup> edition) [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2002: 44. [张孝羲. 昆虫生态及预测预报 (第三版) [M]. 北京: 中国农业出版社, 2002: 44]