



骆丹, 徐川峰, 殷立新, 等. 生态因素对蛾类昆虫交配与生殖的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (4): 963-973.

生态因素对蛾类昆虫交配与生殖的影响

骆丹¹, 徐川峰¹, 殷立新^{1,2}, 张诗语¹, 刘兴平^{1*}

(1. 江西农业大学林学院, 南昌 330045; 2. 江西省南昌市湾里区林业局, 南昌 330004)

摘要: 对于两性生殖的昆虫而言, 两性交配过程是产生后代及维持种群繁衍的必要环节。然而, 昆虫的生殖行为经常受到一系列的内部生理因素和外部生态因素的影响, 最终导致昆虫的生殖适合度产生差异。本文以蛾类昆虫为例, 通过检索国内外文献, 分析比较了气候因素 (温度、湿度和光照)、生物因素 (寄主植物、天敌和共生菌) 和农事活动等生态因素对这类昆虫交配行为和生殖适合度的影响。结果表明, 这些因子不但影响该类昆虫的交配行为 (包括求偶与交配高峰、交配成功率、交配次数和交配持续时间等), 还影响其生殖适合度 (如产卵前期、产卵期、产卵量、孵化率和寿命等)。这些研究为深入开展蛾类昆虫的生殖行为生态学研究提供理论基础, 同时为揭示蛾类昆虫的种群暴发机制以及该类害虫的科学防控提供线索。

关键词: 蛾类昆虫; 交配行为; 生殖适合度; 气候因素; 生物因素; 农事活动

中图分类号: Q968.1; S433.4

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2017) 04-0963-11

Effects of ecological factors on mating and reproduction in moths

LUO Dan¹, XU Chuan-Feng¹, YIN Li-Xing^{1,2}, ZHANG Shi-Yu¹, LIU Xing-Ping^{1*} (1. Forestry College of Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Forestry and Garden Bureau of Wanli District, Nanchang 330004, China)

Abstract: Mating is a fundamental process to produce progeny and maintain the population for insects of sexual reproduction. However, this behavior is influenced by a series of internal physiological factors and external ecological factors which ultimately affect the reproductive fitness of insects. In this paper, we analyzed the effects of ecological factors, including climatic conditions (temperature, humidity and light), biological factors (host plants, natural enemies and symbionts) and husbandry activities on mating behavior and reproductive fitness in moths by collecting a large number of domestic and foreign literatures. The results showed that these ecological factors affected not only the mating behavior (including the peak of courtship and mating, mating success, mating frequency and mating duration, etc.), but also the reproductive fitness (including pre-oviposition period, oviposition period, fecundity, fertility and longevity, etc.). These researches provided theoretical bases for further research on reproductive ecological behavior and some clues for revealing the mechanism of population outbreak and the scientific prevention of moth pests.

Key words: Moth; mating behavior; reproductive fitness; climatic conditions; biological factors; husbandry activities

基金项目: 国家自然科学基金 (31360092, 31000173); 江西农业大学研究生创新专项资金 (NDYC2016-S005)

作者简介: 骆丹, 女, 1993年生, 江苏镇江人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫行为生态学, E-mail: jxauluod@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: jxaulxp@163.com

收稿日期 Received: 2016-11-28; 接受日期 Accepted: 2017-01-27

对于两性生殖的昆虫而言,两性交配过程是产生后代及维持种群繁衍的必要环节(Thornhill and Alcock, 1983)。昆虫进入成虫期到达性成熟后,通过求偶、交配和产卵等行为过程完成后代的繁育。然而,这些行为过程经常受到一系列的内部生理因素和外部生态因素的影响(Matthews and Matthews, 2010; Callado-Galindo *et al.*, 2013)。大量的研究表明,内部生理因素,如成虫日龄和交配经历等,明显影响昆虫的生殖行为,进而影响其生殖适合度(Torres-Vila and Jennions, 2005; Jiao *et al.*, 2006; Callado-Galindo *et al.*, 2013)。张诗语等(2016a, 2016b)对国内外有关蛾类昆虫的研究性文献资料进行过 Meta 分析并得出了相同的结论。然而,尽管当前也有许多研究表明外部生态因素同样对昆虫的生殖行为产生明显的影响,但至今并未见有系统的归纳和总结。本文仍以蛾类昆虫为调查对象,通过检索大量的国内外文献,对气候、生物和农事活动等生态因子进行综述,探讨外部生态因素对蛾类昆虫交配行为与生殖适合度的影响,以期为深入开展蛾类昆虫的生殖行为生态学及揭示该类昆虫的种群暴发机制提供理论依据。

1 蛾类昆虫的繁殖策略

蛾类属典型的两性生殖的昆虫,其繁殖行为复杂多变,一般包括求偶、交配、产卵和抚幼等行为过程(Thomas, 2011)。在自然界中,雌、雄两性通常在繁殖季节来临时存在性间选择和性内竞争,这促使昆虫在长期的进化过程中选择不同的繁殖策略,从而获取最大的生殖利益(秦玉川, 2009)。综合当前的研究发现蛾类昆虫的繁殖策略通常有两种,即单配制和多配制(Safonkin, 2011)。其中,单配制蛾类昆虫往往一生只需交配一次或少数几次(平均低于 1.5 次)就能满足所有后代的繁育;而多配制蛾类一生则需交配多次才能使其生殖产量达到最大化(McNamara *et al.*, 2008; Safonkin, 2011)。然而,雌雄蛾类在生殖活动中获得自身和/或后代利益最大化的同时也需要付出生殖所带来的代价。对雄虫而言,交配本身需要消耗大量的能量从而导致寿命的缩短(Thornhill and Alcock, 1983);而对雌虫而言,交配行为除对其寿命的负作用外,还会造成生理上的各种损害(Hunter *et al.*, 1993)。因而,无论采

取哪种繁殖策略,蛾类昆虫需要权衡这种生殖上的利益与代价的关系并在行为上做出相应的调整。然而,蛾类昆虫的生殖行为却受到一系列外部生态因素的影响,其中主要包括气候、生物及农事活动等,导致其交配和生殖行为受到影响,进而影响其生殖适合度。

2 气候因子

环境因子是影响昆虫生长发育、生殖繁育和生命周期的最重要的生态因子之一。外界环境条件,特别是温、湿度与光照条件,能直接影响蛾类的交配成功率最终导致生殖上的差异(周睿琦等, 2013; 段小凤等, 2015)。

2.1 温度

昆虫属变温动物,其体温随环境温度的变化而变动,其生理过程也对环境温度高度敏感,因此温度是影响昆虫生长发育和繁殖的一个重要的因子(蒋丰泽等, 2015)。蛾类成虫期的活动都是在一定温度范围内进行的,过高或过低的温度将使其成虫期的行为受到一定的影响。

温度的变化影响蛾类成虫的行为。首先,温度影响蛾类成虫的羽化行为。如对草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 的研究证实,过高或过底的温度将导致成虫不羽化或羽化出大量的畸形个体(Simmons, 1993);在适宜的温度范围内,小菜蛾 *Plutella xylostella* 在较高温度下的羽化时间明显缩短(Guo and Qin, 2010)。其次,温度明显影响昆虫的求偶行为。如当环境温度升高时,雌性枣镰翅小卷蛾 *Ancylis sativa* 和二化螟 *Chilo suppressalis* 开始求偶的时间推迟,求偶持续时间缩短(韩桂彪等, 1999; 周睿琦等, 2013),可能的原因是高温抑制了雄虫精子的形成及生殖附腺的发育,也可能是高温导致雄虫对性信息素的接收能力下降的结果(周睿琦等, 2013)。再次,温度变化同样影响成虫的交配行为。如当环境温度降低时,枣粘虫 *Ancylis sativa* (韩桂彪等, 2000)、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (罗礼智等, 2003)、栎黄枯叶蛾 *Trabala vishnou gigantina* (刘永华等, 2016) 等蛾类的交配高峰提前;斜纹夜蛾 *S. litura* 在夜间温度低于 14℃ 时,成虫交配高峰也会提前(Zhou *et al.*, 2010)。苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 在低于 15℃ 或高于 27℃ 的温度条件下不发生交配行为(Blomefield and Giliomee, 2011),且低温还导致该

虫交配前期明显延长 (Saethre and Hofsvang, 2002)。然而, 在研究高温胁迫对小菜蛾交配行为影响时发现, 短时高温并不影响成虫的交配持续时间和交配成功率等 (Zhang *et al.*, 2013)。此外, 温度的变化也影响雌蛾性信息素的释放。如雌性棉铃虫 *Helicoverpa zea* 在高温或低温下均导致雌蛾性信息素释放量减少 (Raina, 2003)。如果将苹果蠹蛾成虫置于可自由选择温度条件下, 发现该虫在交配前趋于选择较低的温度, 而在交配后却趋于选择较高的温度下产卵, 这种差异可能反映了该虫对温度的一种适应, 未交配的成虫可能在低温下通过延长寿命而获得利益, 而选择较高温度产卵可能更有利于卵的快速发育 (Kührt *et al.*, 2006)。

温度变化同样影响蛾类昆虫的生殖适合度。第一, 温度影响蛾类的产卵前期和产卵期。通常表现为低温导致产卵前期和产卵期延长, 如桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* 对温度的表现即是如此 (杜艳丽等, 2012); 景军等 (2014) 对 9 种鳞翅目蛾类的研究也得到相同的结果。第二, 温度变化影响蛾类的产卵量。对多数蛾类的研究均表明产卵量具有随温度的升高呈先上升后下降的趋势, 即在一定的温度条件下产卵量达最大值, 过高或过低的温度均导致产卵量减少, 如烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Henneberry and Clayton, 1991)、苹果蠹蛾 (Blomefield and Giliomee, 2011)、桃蛀螟 (杜艳丽等, 2012) 和梨小食心虫 *Grapholita molesta* (Ferrer *et al.*, 2014) 等蛾类昆虫。高温导致产卵量下降的主要原因可能是由于高温抑制了卵的形成 (Henneberry and Clayton, 1991)。第三, 温度变化也影响卵的孵化率。其随温度的变化趋势基本上与产卵量一致, 即呈先上升后下降的趋势。对小菜蛾的研究发现, 短暂的极端高温 (40℃ 持续 3-5 h) 并不影响雌虫产卵量和寿命, 但可导致卵的孵化率明显下降 (Zhang *et al.*, 2013)。第四, 温度同样影响蛾类成虫的寿命。表现为在适宜温度范围内, 寿命与温度之间呈负相关性, 即寿命随温度的升高而缩短。这一影响的实例研究包括苹果蠹蛾 (Blomefield and Giliomee, 2011)、小菜蛾 (潘飞等, 2012) 和栎黄枯叶蛾 (刘永华等, 2016) 等蛾类。

2.2 湿度

环境湿度变化直接导致昆虫体内含水量的变化, 从而破坏虫体内的水分平衡, 进而对其个体

发育及种群动态等产生影响 (段小凤等, 2015)。湿度变化能影响蛾类昆虫的交配和繁殖。首先, 湿度影响蛾类昆虫的求偶行为, 如雌性欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 的求偶开始时间依赖于相对湿度, 在低湿度环境下只有少量的雌虫求偶, 而在较高的相对湿度下, 求偶比例明显增加, 且求偶开始时间提前 (Webster and Cardé, 1982; Royer and McNeil, 1991), 但是高湿环境并不利于该虫的雄虫进行配偶定位 (Royer and McNeil, 1993)。其次, 湿度影响蛾类的交配成功率, 例如梨星毛虫 *Illiberis pruni* (李冬梅等, 1996) 和桃小食心虫 *Carposina niponensis* (李爱华等, 2006) 等蛾类随着湿度的增加, 交配成功率显著上升。二化螟在 25℃ 时交配率随相对湿度的降低而下降; 高于 25℃ 时, 交配率随相对湿度的升高而显著增加 (Kanno and Sato, 1979)。第三, 湿度还影响蛾类的交配次数, 如对亚洲玉米螟 *O. furnacalis* 的研究表明, 在 16℃ - 32℃ 范围内均显示成虫的交配次数与湿度呈正相关 (文丽萍等, 1998)。

湿度的变化对成虫的生殖适合度也具有显著影响。如亚洲玉米螟在恒定的温度条件下, 单雌抱卵量、产卵量、产出卵率以及成虫寿命均与湿度呈正相关 (文丽萍等, 1998)。对石榴螟 *Ectomyelois ceratoniae* 的研究同样表明, 雌虫产卵量与幼虫饲养时的水分含量呈线性相关 (Nay and Perring, 2006)。然而, 在自然界中, 湿度往往与温度一起发生交互作用, 从而共同影响昆虫的繁殖力, 而且这种影响将比单一因子影响更大。如亚洲玉米螟的繁殖力在 20℃ - 28℃ 变温与 RH90% - 100% 的组合中最大, 在 32℃ 和 RH20% 的组合中最小 (文丽萍等, 1998); 对草地螟 *Loxostege sticticalis* 的研究发现, 如果温度是制约草地螟产卵的关键因子, 那么湿度则影响草地螟繁殖力的强弱 (王蕾, 2012)。

2.3 光照

光照条件如光周期、光照强度等作为影响昆虫生活节律的重要因子, 对昆虫的个体行为、生理代谢及生物大分子活性等生命活动的各个层次都具有显著影响 (段小凤等, 2015)。对于大部分蛾类来说, 光周期是影响其求偶与交配的一个重要的信号因子。多数蛾类的求偶和交配行为在暗期完成, 如竹笋基夜蛾 *Kumasia kumaso* (舒金平等, 2012) 和马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* (Zhou *et al.*, 2016) 等。也有些昆虫的交配只发生

在光期,如蜀柏毒蛾 *Parocneria orientalis* (张坤胜等,2012)和马铃薯块茎蛾 *Tuta absoluta* (Lee *et al.*,2014)等;而少数种类如甘薯天蛾 *Agrius convolvuli* 在全暗或全光照条件下不会发生交配行为,表明其交配行为需要暗期和光期的联合刺激(蒋智林等,2009)。光周期也影响蛾类的求偶时间和求偶比例。如舞毒蛾 *Lymantria dispar* 在全暗条件下的求偶时间短于长光照条件下的求偶时间,相比之下,在全光条件下雌虫持续求偶且无明显的节律(Webster and Yin,1997)。对美洲粘虫 *Pseudaletia unipuncta* 的研究表明,长光照比中间光照的求偶时间提前,求偶率明显提高(Delisle and McNeil,1987)。光周期还影响蛾类的交配时间、交配高峰和交配成功率等。如毛健夜蛾 *Brithys crini* (涂小云等,2013)和条纹小斑蛾 *Thyrassia penangae* (何海敏等,2015)等蛾类的交配起始时间和/或交配高峰随光期的延长而推后。当光期过长,枣粘虫和毛健夜蛾等蛾类的交配成功率明显下降(韩桂彪等,2000;涂小云等,2013)。甚至有的研究还表明,光周期影响雌蛾性信息素产量和雄虫的接受。如雄性小地老虎 *Agrotis ipsilon* 在短光照条件下对雌虫性信息素显示更强的反应率(Gemeno and Haynes,2001)。光周期的变化也能影响成虫的生殖产量。如毛健夜蛾在长光照条件下随着光期的延长雌虫产卵量逐渐减少(涂小云等,2013);二点委夜蛾 *Athetis lepigone* 在光照超过14 h时,成虫的产卵期、产卵量和寿命都显著提高(曹美琳,2013)。

近年来,随着全球城市化进程的加快,城市夜间灯光对蛾类昆虫的种群动态和生殖行为也有很大影响。已有的研究表明,人工夜间灯光明显增加了蛾类昆虫的物种丰富度(Langevelde *et al.*,2011)。夜间LED光源减少了雌性蛾类性信息素的分泌,以及信息素对雄虫的吸引,从而减少了交配率,扰乱了蛾类正常的生殖行为,同时,这种影响在不同颜色的光源间存在明显差异(Geffen *et al.*,2015)。

3 生物因子

3.1 寄主植物

在昆虫世界里,有近一半的种类以植物为食,这类昆虫称为植食性昆虫。对植食性昆虫而言,寄主植物可分为两类:即取食寄主与产卵寄主。

植食性昆虫主要从取食寄主中获得生长所需的营养物质,而在产卵寄主上繁衍后代(陆宴辉等,2008)。作为昆虫重要的食物来源和栖息场所,寄主植物对昆虫的交配与生殖具有重要影响。

在许多蛾类昆虫中,成虫期一般不取食,因此幼虫期食物的质和量对成虫的行为具有重要的影响。已有的研究表明,幼虫期所取食的寄主植物种类影响成虫的羽化行为。如对欧洲葡萄花翅小卷蛾 *Lobesia botrana* 的研究表明,幼虫取食6种葡萄品种后,成虫的羽化时间及羽化高峰存在明显差异(Thiéry *et al.*,2014)。寄主植物还会影响雌虫性信息素的变化,进而影响昆虫的求偶与交配,这一点已经在二化螟(Ueno *et al.*,2006)和草地贪夜蛾(Schöfl *et al.*,2009)等蛾类昆虫的研究中得到证实。在对葡萄花翅小卷蛾(Moreau *et al.*,2007)和豇豆荚螟 *Maruca vitrata* (温衍生等,2009)等蛾类昆虫的研究中还证实幼虫期取食不同的寄主植物种类或同一寄主植物的不同器官还影响成虫的交配成功率。幼虫期取食某一寄主植物的经历也能够影响成虫的配偶搜寻行为和配偶选择行为。对海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 的研究表明,幼虫取食某一寄主可以诱导雌虫在该寄主植物上交配和产卵(Anderson *et al.*,2013);对棉铃虫的研究也证实,棉花饲养的雌雄蛾明显偏爱相同寄主饲养的配偶,而对玉米和大豆饲养的配偶缺乏选择性(Li *et al.*,2005)。对蛾类昆虫的研究还表明,尽管多数蛾类在成虫期并不取食寄主植物,但寄主植物的存在对雌雄虫的交配非常有利,如棉斑实蛾 *Earias insulana* 在寄主植物存在时其交配成功率更高(Tamhankar,1995);在田间美洲棉铃虫只有在寄主植物存在时才会产生性信息素,存在这一现象可能是寄主植物的挥发性次生物质对昆虫性信息素的生物合成有刺激作用或起着增效或协同的作用,从而影响昆虫的交配及产卵行为(Raina *et al.*,1992)。

对于植食性昆虫而言,幼虫期寄主植物的质量是影响其生殖适合度的关键因素(Awmack and Leather,2002)。已有报道表明幼虫期取食不同的寄主植物或同一寄主植物的不同品系(种),甚至同一寄主植物的不同部位等均能够影响成虫的生殖适合度。如斜纹夜蛾(涂业苟等,2008)、棉铃虫(侯茂林和盛承发,2000)、葡萄花翅小卷蛾(Thiéry and Moreau,2005)、小菜蛾(Saeed *et al.*,2010)和美国白蛾 *Hyphantria cunea* (武海卫等,

2012) 等蛾类在幼虫期用不同的寄主植物饲养, 其雌虫产卵量、卵的孵化率和成虫寿命等生殖适合度参数存在明显差异。寄主植物影响产卵量的主要原因可能是由于雌虫在幼虫期消耗不适宜的寄主植物而导致其个体较小, 获得有限的卵发育所必需的营养成分而降低产卵量 (Carrière, 1992)。此外, 寄主植物的存在对成虫的生殖适合度也会造成影响。如当有寄主植物存在时, 棉斑实蛾的产卵量和孵化率会更高, 寿命也会更长 (Tamhankar, 1995)。正是因为幼虫期的食物来源影响成虫的生殖适合度, 许多昆虫在进入成虫生殖阶段, 成虫对其产卵寄主也具有明显的选择性行为, 如草地螟成虫在多种寄主植物同时存在时, 对苜蓿的选择性最强 (王蕾, 2012); 甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* (Rojas *et al.*, 2000) 和小菜蛾 (Silva and Furlong, 2012) 对十字花科寄主具有明显的产卵偏好。

3.2 天敌

3.2.1 天敌昆虫

直接的捕食或寄生被认为是天敌昆虫对害虫的主要作用方式。实际上天敌还可以通过捕食或寄生过程中产生的“威吓”等非直接致死效应或胁迫作用来影响害虫的生长发育和繁殖 (Kunert and Weisser, 2003)。李姣等 (2014) 就天敌昆虫对害虫的非直接致死效应进行了综述, 发现在蜻蜓目、同翅目和直翅目等昆虫中存在天敌昆虫对害虫的非直接致死效应, 而鳞翅目蛾类昆虫非直接致死效应的实例研究鲜有报道。研究表明, 被寄生性昆虫寄生后, 将导致直翅目成虫的交配率下降。如两种蟋蟀 *Gryllus integer* 和 *G. rubens* 被一种寄生蝇 *Ormia ochracea* 寄生后即表现出交配率显著下降的趋势 (Adamo *et al.*, 1995)。不仅如此, 天敌对猎物的间接效应也表现在对昆虫的繁殖造成不利影响。Adamo *et al.* (1995) 的研究表明, 被寄生后的蟋蟀产卵量要明显低于未被寄生的蟋蟀产卵量; 对蚜虫的研究表明, 当蚜虫长时间受到瓢虫的胁迫作用时, 其繁殖也会受到抑制 (李姣等, 2008)。此外, 天敌昆虫也能影响植食性昆虫的寄主选择行为。如在对灯蛾 *Platyrepia virginialis* 的研究中, 被寄生的灯蛾更可能选择毒芹而未被寄生的灯蛾更可能选择羽扇豆作为寄主 (Karban and English-Loeb, 1997)。

3.2.2 食虫动物

许多蛾类昆虫在繁殖期间的活动也容易使其

暴露并遭受蝙蝠等其它食虫动物的攻击, 因此昆虫往往在增加生殖成功与降低被捕食的风险之间存在某种权衡。在遭遇被捕食的风险时, 蛾类昆虫往往通过改变其交配行为的方式达到躲避敌害的目的。研究表明, 在人工模拟蝙蝠捕食风险的情况下, 美洲粘虫和欧洲玉米螟明显降低了其配偶搜寻行为; 在模拟蝙蝠的回声定位声音时, 雌蛾则停止释放性信息素, 雄蛾则中止逆风飞行 (Acharya and McNeil, 1998); 银纹夜蛾 *Autographa gamma* 在模拟捕食风险下, 雌雄蛾也同样会改变它们的交配行为 (Skals *et al.*, 2003)。雄性小蜡螟 *Achroia grisella* 在交配期间通常聚集在交配场并发出求偶声以吸引雌虫, 但这种求偶声也容易遭受蝙蝠的捕食。研究表明, 小蜡螟雄虫对雌虫的吸引随交配场的增大而上升, 但对蝙蝠的吸引并未上升, 因此小蜡螟主要通过增大交配场以获得提高吸引配偶的利益和降低被捕食的代价 (Alem *et al.*, 2011)。有些昆虫如灯蛾 *Utetheisa ornatrix*, 在交配过程中, 雄性个体可以将一种含吡咯里西啶生物碱的化学物质以精包形式转移给雌虫, 雌虫又将这一物质部分转移到卵中, 使自身和后代免受蜘蛛的猎杀 (González *et al.*, 1999)。

3.2.3 致病微生物

目前对昆虫致病微生物的研究日渐成熟并已取得一定成效, 如用含有 Bt 的转基因玉米和棉花来控制鳞翅目害虫已被广泛应用 (Polanczyk and Alves, 2005)。病原微生物的存在能够影响蛾类昆虫的交配行为。在细菌的研究方面, 利用含苏云金杆菌的溶液饲喂烟芽夜蛾, 发现其成虫寿命和生殖力明显下降 (Ali and Watson, 1982); BT 毒素对棉铃虫和甜菜夜蛾的交配具有负作用, 分别降低了雄虫的精子转移和雌虫对精子的接收能力 (Zhang *et al.*, 2013); Bt 杀虫晶体蛋白也明显降低了这两种昆虫的生殖适合度 (Omer *et al.*, 1997; Zhang *et al.*, 2013)。在真菌的研究方面, Kaur 等 (2011) 用 3 种不同浓度的白僵菌菌液处理斜纹夜蛾幼虫, 发现其孵化率均有不同程度的下降; 小菜蛾感染玫烟色棒束孢后导致其生殖力下降和寿命缩短 (Huang *et al.*, 2010)。然而, 对感染了绿僵菌的马铃薯块茎蛾进行研究, 发现其虽然有很高的死亡率, 但是并不影响成虫的产卵力和生殖力 (Pires *et al.*, 2009)。在对病毒的研究中发现, 将核型多角体病毒导入海灰翅夜蛾雄虫体内, 并与未感染病毒的雌虫交配, 发现其卵的

孵化率明显降低 (Santiago-Alvarez and Osuna, 1988); 但用感染了番茄花叶病毒的番茄植株饲养棉铃虫, 其成虫的生殖产量并未出现差异 (Lin *et al.*, 2008)。

3.3 共生菌

近年来, 昆虫体内共生菌的研究越来越受到国内外的重视。其中, *Wolbachia* 共生菌是目前研究较为广泛的一种革兰氏阴性细胞内共生菌, 并被认为是一种在节肢动物中广泛存在的且可遗传的共生菌, 它能够操控寄主的生殖, 造成寄主的各种生殖异常 (Sasaki and Ishikawa, 1999; Lewis *et al.*, 2011; Wittman and Fedorka, 2015)。研究表明, *Wolbachia* 能够影响昆虫的交配时间、交配速度和配偶选择等。通过对蛾类如印度谷螟 *Plodia interpunctella*, 粉斑螟 *Ephestia cautella* 和地中海粉螟 *E. kuehniella* 等昆虫的研究表明, *Wolbachia* 通常导致性比偏离, 孤雌生殖和细胞质不亲和性等生殖异常现象 (Sasaki and Ishikawa, 1999)。在地中海粉螟中, 感染了 *Wolbachia* 的雄虫交配次数不受影响, 但其在交配活动中转移很少的精子给雌虫, 从而导致卵的孵化率下降 (Lewis *et al.*, 2011)。在对黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 和拟果蝇 *D. simulans* 的研究中发现, 感染了 *Wolbachia* 的雄虫的交配率明显高于未受感染的雄虫交配率, 受感染的黑腹果蝇雌虫通常表现出产卵量下降 (Crespigny *et al.*, 2006)。在雄性配偶选择中, 雄虫更喜欢选择未受感染的雌虫作为配偶 (Wittman and Fedorka, 2015)。

4 农事活动

在生态系统中, 农事活动对昆虫的交配与生殖同样具有重要的影响。在研究鳞翅目蛾类昆虫的综合治理措施中发现, 化学杀虫剂可以明显降低苹果蠹蛾雄虫的活动及其与雌虫的交配率 (Knight and Flexner, 2007)。然而, 滥用化学杀虫剂能引起害虫产生抗药性而使其有效性降低, 迫使人们开始关注生物型药剂的作用。利用多杀菌素和阿维菌素 2 种生物制剂控制甘蓝夜蛾发现, 两种生物杀虫剂明显降低了雌虫的求偶活动, 性信息素产量下降, 产卵量和孵化率明显降低, 这类药剂可以作为该类害虫的综合治理策略之一 (Moustafa *et al.*, 2016)。近年来, 不育及交配干扰技术在鳞翅目害虫防治中得到更为广泛的应用,

这些技术对蛾类昆虫的交配行为与生殖适合度也有很大的影响。如使用射线处理地中海粉螟 (Ayvaz *et al.*, 2007) 和斜纹夜蛾 (Seth *et al.*, 2016) 后明显降低了成虫的交配成功率和卵的孵化率, 后代的发育时间也受到影响, 从而影响其下一代的种群数量; 通过交配干扰技术在印度谷螟中的应用, 发现雌虫交配明显减少, 后代数量急剧下降, 交配干扰技术可能成为未来鳞翅目害虫绿色防控的一种重要手段 (Burks *et al.*, 2011)。

5 展望

蛾类昆虫中有许多种类危害农林作物, 发生严重时会造成巨大的经济损失。对于两性生殖的蛾类昆虫而言, 不论其选择哪种交配策略, 能否顺利完成两性交配行为将成为影响该类昆虫种群繁衍的关键环节。在理论上, 每种蛾类昆虫只有生长在最合适的环境条件下摄食充足的最优的寄主植物才能保证成虫在数量和质量上的最大化。成虫也只有最合适的环境条件下才能保证其交配顺利完成, 使生殖产量达到最大。在生产实践中, 如何通过各种外部因素干扰其正常的生长发育以及中断这类昆虫的交配行为便成为控制其种群增长的重要手段。因而, 开展蛾类昆虫交配和生殖的研究, 一方面可以认识昆虫交配行为的多样性, 促进对昆虫潜在生物学规律的理解, 为揭示蛾类昆虫种群暴发的机制提供基础信息; 另一方面可以通过干扰害虫的交配行为来控制害虫种群增长, 为害虫的绿色防控提供新的技术手段。

有大量的研究表明, 气候因子、生物因子和农事活动等生态因素能够影响蛾类昆虫的交配行为及其生殖适合度。生产上可以使用性诱剂或交配干扰技术等使蛾类昆虫错开交配时间或降低交配次数, 从而降低交配率、减少单雌产卵量以达到控制种群数量的目的。害虫的大面积暴发离不开寄主植物, 而单一的种植方式往往给害虫的暴发提供有利条件。就林木而言, 纯林发生虫害的概率要远远大于混交林, 这是因为混交林对害虫能进行有效的物理或化学隔离。因此, 我们在营林时要注意树种的种植方式和搭配方式, 尽量营造混交林以减少害虫暴发的可能。通过环境因子 (温度、湿度和光照) 对昆虫交配行为和生殖适合度的研究, 我们可以在实际生产中根据当地的气候条件及时做好预防措施, 在害虫未大面积暴发

之前提早做好防治, 以降低虫口基数, 把经济损失降到最低。

由于多数蛾类昆虫具有在室内容易饲养, 只在幼虫期危害植物且成虫寿命短暂等特点, 众多学者以此为材料开展了大量的生物学、生态学以及综合治理等方面的研究。其中, 研究蛾类昆虫的生殖行为生态学目前已成为昆虫学的一个重要研究方向。尽管当前有许多研究揭示环境因子和各种生物因子等外部因素能够影响蛾类昆虫的交配行为和/或其生殖适合度, 但当前的研究所涉及的昆虫种类非常有限, 还有许多蛾类昆虫未开展过相关的研究。为了更好地评估外部生态因素对蛾类昆虫交配行为和生殖产量的影响, 今后还需要以更多的蛾类昆虫作为研究对象开展相应的研究, 以明确这些生态因素在蛾类昆虫生殖中的作用。从目前的研究现状分析, 对于影响昆虫交配行为和生殖适合度的外部因素的研究仍存在以下几个问题: 其一, 现有的文献仅仅开展了对特定昆虫生殖行为或生殖适合度的单方面研究, 使得我们无法精确掌握该虫的自然种群动态, 这也是昆虫的野外监测和预测预报存在误差的原因之一。其二, 目前有关气候因子(温度、湿度和光照)对昆虫生殖影响的研究有很多, 但针对温度、湿度和光照等的共同作用下对昆虫行为影响的研究极为缺乏。然而, 在实际生产中, 这些因素的作用并不是独立的, 单独研究其中的某个因素可能会使研究结果存在一定的差异且具有片面性。因此, 在进行害虫田间预测预报时, 如何综合考虑各种环境因子对蛾类昆虫交配活动的联合作用, 提高害虫田间种群发生测报的准确性, 还有待进一步开展研究(周睿琦等, 2013)。我们应该加强控制实验和模型预测方法的研究, 发展多因子模型等新型研究方法, 探讨气候因子对昆虫生殖行为的综合影响。其三, 目前对天敌昆虫的研究主要集中于天敌对靶标害虫种群密度控制的作用, 而天敌对鳞翅目昆虫非直接致死效应的研究非常缺乏, 致病微生物对蛾类昆虫交配和生殖行为影响的研究也有待加强深入。其四, 近年来, 共生菌与昆虫的互作关系已经成为当前研究的热点, 研究共生菌对昆虫交配和繁殖的影响并从这些影响中找到控制蛾类害虫种群变动的途径具有重要的意义。然而, 目前 *Wolbachia* 影响寄主生殖适合度的生理生化机制尚不明确, 未来寻找更多能够抑制昆虫种群动态的共生菌并加以利用将其投入

实际生产是今后研究的重要方向。

蛾类昆虫的生殖过程包括配偶定位、求偶和交配等, 完成这一过程需要依赖性信息素的通讯联系(Thomas, 2011)。目前, 人工合成的性信息素被广泛应用于蛾类害虫的综合治理中(Witzgall *et al.*, 2010)。探讨生物以及环境条件等生态因素对蛾类昆虫性信息素的合成和释放等是否有影响也是今后行为学研究的重点。另一方面, 雌雄昆虫在繁殖期内通常具有配偶选择的能力, 能选择最优配偶以获得最大的生殖利益, 并通过这一行为促使昆虫在形态和生理等方面得到进化(Andersson and Simmons, 2006)。开展生态因素对蛾类昆虫交配与生殖影响的更多研究将为进一步理解蛾类昆虫物种形成及其进化机制具有重要的意义(Matthews and Matthews, 2010)。

参考文献 (References)

- Acharya L, McNeil JN. Predation risk and mating behavior: The responses of moths to bat-like ultrasound [J]. *Behavioral Ecology*, 1998, 9 (6): 552 - 558.
- Adamo SA, Robert D, Hoy RR. Effects of a tachinid parasitoid, *Ormia ochracea*, on the behaviour and reproduction of its male and female field cricket hosts (*Gryllus* spp) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1995, 41 (3): 269 - 277.
- Alem S, Koselj K, Siemers BM, *et al.* Bat predation and the evolution of lek in acoustic moths [J]. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 2011, 65 (11): 2105 - 2116.
- Ali ASA, Watson TF. Effects of *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* on tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae) adult and egg stage [J]. *Journal of Economic Entomology*, 1982, 75 (4): 596 - 598.
- Anderson P, Sadek MM, Larsson M, *et al.* Larval host plant experience modulates both mate finding and oviposition choice in a moth [J]. *Animal Behaviour*, 2013, 85 (6): 1169 - 1175.
- Andersson M, Simmons LW. Sexual selection and mate choice [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21 (6): 296 - 302.
- Awmack CS, Leather SR. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47 (8): 17 - 44.
- Ayvaz A, Albayrak S, Tunçbilek Aş. Inherited sterility in Mediterranean flour moth *Ephesia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae): Effect of gamma radiation on insect fecundity, fertility and developmental period [J]. *Journal of Stored Products Research*, 2007, 43 (3): 234 - 239.
- Blomefield TL, Giliomee JH. Effect of temperature on the oviposition, longevity and mating of codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *African Entomology*, 2011, 19 (1): 42 - 60.
- Burks CS, McLaughlin JR, Miller JR, *et al.* Mating disruption for control of *Plodia interpunctella* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae)

- in dried beans [J]. *Journal of Stored Products Research*, 2011, 47 (3): 216 – 221.
- Callado – Galindo MM, Villa – Ayala P, Castrejón – Ayala F, et al. Effect of age, body weight and multiple mating on *Copitarsia colorata* (Lepidoptera: Noctuidae) reproductive potential and longevity [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2013, 26 (6): 860 – 872.
- Cao ML. Effect of Temperature and Photoperiod on Development and Reproduction of *Athetis lepigone* (Möschler) [D]. Baoding: Heibei Agricultural University, 2013. [曹美琳. 温度和光周期对二点委夜蛾实验种群生长发育及繁殖的影响 [D]. 保定: 河北农业大学, 2013]
- Carrière Y. Host plant exploitation within a population of a generalist herbivore, *Choristoneura rosaceana* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1992, 65 (1): 1 – 10.
- Crespigny FEC, Pitt TD, Wedell N. Increased male mating rate in *Drosophila* is associated with Wolbachia infection [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2006, 19 (6): 1964 – 1972.
- Delisle J, McNeil JN. The combined effect of photoperiod and temperature on the calling behaviour of the true army worm, *Pseudaletia unipuncta* [J]. *Physiological Entomology*, 1987, 12 (2): 157 – 164.
- Du YL, Gou HM, Sun SL, et al. Effects of temperature on the development and reproduction of the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2012, 55 (5): 561 – 569. [杜艳丽, 郭洪梅, 孙淑玲, 等. 温度对桃蛀螟生长发育和繁殖的影响 [J]. 昆虫学报, 2012, 55 (5): 561 – 569]
- Duan XF, Wang XQ, Li PW, et al. Research progress on the effects of several environmental factors on adaptability of insects [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31 (14): 79 – 82. [段小凤, 王晓庆, 李品武, 等. 几种环境因子对昆虫适应性影响的研究进展 [J]. 中国农学通报, 2015, 31 (14): 79 – 82]
- Ferrer A, Mazzi D, Dorn S. Stay cool, travel far: Cold – acclimated oriental fruit moth females have enhanced flight performance but lay fewer eggs [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2014, 151 (1): 11 – 18.
- Geffen KG, Eck E, Boer RA, et al. Artificial light at night inhibits mating in a Geometrid moth [J]. *Insect Conservation and Diversity*, 2015, 8 (3): 282 – 287.
- Gemeno C, Haynes KF. Impact of photoperiod on the sexual behavior of the black cutworm moth (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2001, 30 (2): 189 – 195.
- González A, Rossini C, Eisner M, et al. Sexually transmitted chemical defense in a moth (*Utetheisa ornatrix*) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1999, 96 (10): 5570 – 5574.
- Guo SF, Qin YC. Effects of temperature and humidity on emergence dynamics of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 103 (6): 2028 – 2033.
- Han GB, Du JW, Hu C, et al. Effects of environmental temperature and photoperiodic changes on calling behavior and sex pheromone release in *Ancylis sativa* Liu [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1999, 35 (2): 75 – 81. [韩桂彪, 杜家纬, 胡萃, 等. 环境温度和光周期对枣镰翅小卷蛾求偶活动及性信息素释放的影响 [J]. 林业科学, 1999, 35 (2): 75 – 81]
- Han GB, Du JW, Li J. Mating behavioral ecology of *Ancylis sativa* adult [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11 (1): 99 – 102. [韩桂彪, 杜家纬, 李捷. 枣粘虫交配行为生态学研究 [J]. 应用生态学报, 2000, 11 (1): 99 – 102]
- He HM, Xiao L, Fu S, et al. Effects of photoperiod and temperature on adult eclosion and mating rhythms of *Thyrassia penangae* (Lepidoptera: Zygaenidae) [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2015, 37 (6): 1011 – 1015. [何海敏, 肖亮, 傅舒, 等. 光周期和温度对条纹小斑蛾羽化和交配节律的影响 [J]. 江西农业大学学报, 2015, 37 (6): 1011 – 1015]
- Henneberry TJ, Clayton TE. Tobacco bud worm (Lepidoptera: Noctuidae): Temperature effects on mating, ovipositing, egg viability, and moth longevity [J]. *Journal of Economic Entomology*, 1991, 84 (4): 1242 – 1246.
- Hou ML, Sheng CF. Effects of adult feeding on reproduction of the cotton bollworm female moth [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20 (4): 601 – 605. [侯茂林, 盛承发. 成虫取食对棉铃虫雌蛾繁殖的影响 [J]. 生态学报, 2000, 20 (4): 601 – 605]
- Huang Z, Ali S, Ren SX, et al. Effect of *Isaria fumosoroseus* on mortality and fecundity of *Bemisia tabaci* and *Plutella xylostella* [J]. *Insect Science*, 2010, 17 (2): 140 – 148.
- Hunter FM, Peter M, Otronen M, et al. Why do females copulate repeatedly with one male [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8 (1): 21 – 26.
- Jiang FZ, Zheng LY, Guo JX, et al. Effects of temperature stress on insect fertility and its physiological and biochemical mechanisms [J]. *Journal of environmental Entomology*, 2015, 37 (3): 653 – 663. [蒋丰泽, 郑灵燕, 郭技星, 等. 温度对昆虫繁殖力的影响及其生理生化机制 [J]. 环境昆虫学报, 2015, 37 (3): 653 – 663]
- Jiang ZL, Wen LZ, Li YZ, et al. Mating behavior and its affecting factors of *Agrius convolvuli* (Lepidoptera: Sphingidae) [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28 (4): 688 – 691. [蒋智林, 文礼章, 李有志, 等. 甘薯天蛾的交配行为及其影响因素 [J]. 生态学杂志, 2009, 28 (4): 688 – 691]
- Jiao X, Xuan W, Sheng C. Effects of delayed mating and male mating history on longevity and reproductive performance of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (Walker) (Lep., Pyralidae) [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2006, 130 (2): 108 – 112.
- Jing J, Su C, Fang Y, et al. Effects of temperature on fecundity of nine lepidopteran species in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25 (3): 819 – 824. [景军, 苏超, 方燕, 等. 温度对浙江天童国家森林公园 9 种鳞翅目昆虫繁殖力的影响 [J]. 应用生态学报, 2014, 25 (3): 819 – 824]
- Kanno H, Sato A. Mating behavior of the rice borer moth, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Pyralidae). II. Effects of temperature and relative humidity on mating activity [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1979, 14 (4): 419 – 427.

- Karban R, English - Loeb G. Tachinid parasitoids affect host plant choice by caterpillars to increase caterpillar survival [J]. *Ecology*, 1997, 78 (2): 603 - 611.
- Kaur S, Kaur HP, Kaur K, et al. Effect of different concentrations of *Beauveria bassiana* on development and reproductive potential of *Spodoptera litura* (Fabricius) [J]. *Journal of Biopesticides*, 2011, 4 (2): 161 - 168.
- Knight AL, Flexner L. Disruption of mating in codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) by chlorantranilipole, an anthranilic diamide insecticide [J]. *Pest Management Science*, 2007, 63 (2): 180 - 189.
- Kührt U, Samietz J, Dorn S. Thermal response in adult codling moth [J]. *Physiological Entomology*, 2006, 31 (1): 80 - 88.
- Kunert G, Weisser WW. The interplay between density and trait-mediated effects in predator-prey interactions: A case study in aphid wing polymorphism [J]. *Oecologia*, 2003, 135 (2): 304 - 312.
- Langevelde F, Ettema JA, Donners M, et al. Effect of spectral composition of artificial light on the attraction of moths [J]. *Biological Conservation*, 2011, 144 (9): 2274 - 2281.
- Lee MS, Albajes R, Eizaguirre M. Mating behaviour of female *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae): Polyandry increases reproductive output [J]. *Journal of Pest Science*, 2014, 87 (3): 429 - 439.
- Lewis Z, Crespigny FEC, Sait SM, et al. Wolbachia infection lowers fertile sperm transfer in a moth [J]. *Biology Letters*, 2011, 7 (2): 187 - 189.
- Li AH, Sun RH, Zhang Y, et al. Influence of temperature and humidity on fecundity of peach fruit borer, *Carposina niponensis* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2006, 43 (6): 867 - 869. [李爱华, 孙瑞红, 张勇, 等. 温湿度对桃小食心虫成虫生殖力的影响 [J]. 昆虫知识, 2006, 43 (6): 867 - 869]
- Li DM, Li LC, Ren ZL, et al. Studies on sex pheromone of pear leaf borer, *Illiberis pruni* Dyar: Calling behavior [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 1996, 24 (3): 47 - 50. [李冬梅, 李连昌, 任自立, 等. 梨星毛虫性信息素研究: 求偶与交配行为的观察 [J]. 山西农业科学, 1996, 24 (3): 47 - 50]
- Li J. The Indirect Effect of Stress from *Propylaea japonica* Thunberg and *Lysiphlebia japonica* Ashmead on Development, Fecundity and Fitness of *Aphis gossypii* Glover [D]. Hunan: Hunan Agricultural University, 2008. [李皎. 龟纹瓢虫、蚜茧蜂对棉蚜生长发育、繁殖与适合度的间接影响 [D]. 湖南: 湖南农业大学, 2008]
- Li J, Jin CZ, Long DB, et al. Non-lethal effects of a natural enemy on herbivore insect population [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2014, 51 (4): 863 - 870. [李皎, 金晨钟, 龙大彬, 等. 天敌昆虫对害虫的非直接致死效应 [J]. 应用昆虫学报, 2014, 51 (4): 863 - 870]
- Liu YH, Yan XF, Wen DM, et al. Effects of temperature on the growth, development and reproduction of *Trabala vishnou gigantina* (Lepidoptera: Lasiocampidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 59 (3): 309 - 315. [刘永华, 阎雄飞, 温冬梅, 等. 温度对栎黄枯叶蛾生长发育及繁殖的影响 [J]. 昆虫学报, 2016, 59 (3): 309 - 315]
- Li Z, Li D, Xie B, et al. Effect of body size and larval experience on mate preference in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lep., Noctuidae) [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2005, 129 (9 - 10): 574 - 579.
- Lin L, Shen TC, Chen YH, et al. Responses of *Helicoverpa armigera* to tomato plants previously infected by ToMV or damaged by *H. armigera* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34 (3): 353 - 361.
- Lu YH, Zhang YH, Wu KM. Host - plant selection mechanisms and behavioral manipulation strategies of phytophagous insects [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (1): 5113 - 5122. [陆宴辉, 张永军, 吴孔明. 植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略 [J]. 生态学报, 2008, 28 (1): 5113 - 5122]
- Luo LZ, Cao WJ, Qian K, et al. Mating behavior and capacity of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2003, 46 (4): 494 - 499. [罗礼智, 曹卫菊, 钱坤, 等. 甜菜夜蛾交配行为和能力的研究 [J]. 昆虫学报, 2003, 46 (4): 494 - 499]
- Matthews RW, Matthews JR. *Insect Behavior* [M]. New York: Springer, 2010: 341 - 388.
- McNamara KB, Elgar MA, Jones TM. Causes and consequences of variation in female mating frequency in the almond moth, *Cadra cautella* [J]. *Behaviour*, 2008, 145 (6): 779 - 793.
- Moreau J, Thiéry D, Troussard JP, et al. Grape variety affects female but also male reproductive success in wild European grapevine moths [J]. *Ecological Entomology*, 2007, 32 (6): 747 - 753.
- Moustafa MAM, Kákai Á, Awad M. Sublethal effects of spinosad and emamectin benzoate on larval development and reproductive activities of the cabbage moth, *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Crop Protection*, 2016, 90: 197 - 204.
- Nay JE, Perring TM. Effect of fruit moisture content on mortality, development, and fitness of the carob moth (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2006, 35 (2): 237 - 244.
- Omer AD, Granett J, Dandekar AM, et al. Effects of transgenic petunia expressing *Bacillus thuringiensis* toxin on selected Lepidopteran pests [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 1997, 7 (3): 437 - 448.
- Pan F, He YR, Wang DS, et al. Research advances on effect of temperature on growth, development and reproduction of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2012, 34 (1): 104 - 109. [潘飞, 何余容, 王德森, 等. 温度对小菜蛾生长发育和繁殖影响的研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2012, 34 (1): 104 - 109]
- Pires LM, Marques EJ, Wanderley V, et al. Ultrastructure of *Tuta absoluta* parasitized eggs and the reproductive potential of females after parasitism by *Metarhizium anisopliae* [J]. *Micron*, 2009, 40 (2): 255 - 261.
- Polaczyk RA, Alves SB. Biological parameters of *Spodoptera frugiperda* (J. E. SMITH) (Lepidoptera: Noctuidae) assayed with *Bacillus thuringiensis* Berliner [J]. *Scientia Agricola*, 2005, 62 (5):

- 464–468.
- Qing YC. Introduction of Insect Behavior [M]. Beijing: Science Press, 2009. [秦玉川. 昆虫行为学导论 [M]. 北京: 科学出版社, 2009]
- Raina AK, Kingan TG, Mattoo AK. Chemical signals from host plant and behavior in a moth [J]. *Science*, 1992, 255 (5044): 592–594.
- Raina AK. Pheromone production in corn earworm: Effect of temperature and humidity [J]. *Southwestern Entomologist*, 2003, 28 (2): 115–120.
- Rojas JC, Wyatt TD, Birch MC. Flight and oviposition behavior toward different host plant species by the cabbage moth, *Mamestra brassicae* (L.) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2000, 13 (2): 247–255.
- Royer L, McNeil JN. Changes in calling behaviour and mating success in the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*), caused by relative humidity [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1991, 61 (2): 131–138.
- Royer L, McNeil JN. Effect of relative humidity conditions on responsiveness of European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) males to female sex pheromone in a wind tunnel [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19 (1): 61–69.
- Saeed R, Sayyed AH, Shad SA, et al. Effect of different host plants on the fitness of diamond-back moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *Crop Protection*, 2010, 29 (2): 178–182.
- Saethre MG, Hofsvang T. Effect of temperature on oviposition behavior, fecundity, and fertility in two northern European populations of the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2002, 31 (5): 804–815.
- Safonkin A. The monogamous reproductive strategy in Lepidoptera [J]. *Biology Bulletin*, 2011, 38 (4): 361–368.
- Santiago-Alvarez C, Osuna EV. Reduction of reproductive capacity of *Spodoptera littoralis* males by a Nuclear Polyhedrosis Virus (NPV) [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1988, 52 (1): 142–146.
- Sasaki T, Ishikawa H, Wolbachia Infections and cytoplasmic incompatibility in the almond moth and the mediterranean flour moth [J]. *Zoological Science*, 1999, 16 (5): 739–744.
- Schöfl G, Heckel DG, Groot AT. Time-shifted reproductive behaviours among fall armyworm (Noctuidae: *Spodoptera frugiperda*) host strains: Evidence for differing modes of inheritance [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2009, 22 (7): 1447–1459.
- Seth RK, Khan Z, Rao DK, et al. Flight activity and mating behavior of irradiated *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) males and their F1 progeny for use of inherited sterility in pest management approaches [J]. *Florida Entomologist*, 2016, 99 (1): 119–130.
- Shu JP, Teng Y, Zhang AL, et al. Calling and mating behaviors of bamboo shoot borer *Kumasia kumaso* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23 (12): 3421–3428. [舒金平, 腾莹, 张爱良, 等. 竹笋基夜蛾的求偶及交配行为 [J]. 应用生态学报, 2012, 23 (12): 3421–3428]
- Silva R, Furlong MJ. Diamondback moth oviposition: Effects of host plant and herbivory [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2012, 143 (3): 218–230.
- Simmons AM. Effects of constant and fluctuating temperatures and humidities on the survival of *Spodoptera frugiperda* pupae (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Florida Entomologist*, 1993, 76 (2): 333–340.
- Skals N, Plepys D, Löfstedt C. Foraging and mate-finding in the silver Y moth, *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae) under the risk of predation [J]. *Oikos*, 2003, 102 (2): 351–357.
- Tamhankar AJ. Host influence on mating behavior and spermatophore reception correlated with reproductive output and longevity of female *Earias insulana* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 1995, 8 (4): 499–512.
- Thiéry D, Monceau K, Moreau J. Different emergence phenology of European grapevine moth (*Lobesia botrana*, Lepidoptera: Tortricidae) on six varieties of grapes [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2014, 104 (3): 277–287.
- Thiéry D, Moreau J. Relative performance of European grapevine moth (*Lobesia botrana*) on grapes and other hosts [J]. *Oecologia*, 2005, 143 (4): 548–557.
- Thomas ML. Detection of female mating status using chemical signals and cues [J]. *Biological Reviews*, 2011, 86 (1): 1–13.
- Thornhill R, Alcock J. The Evolution of Insect Mating Systems [M]. Cambridge: Harvard University Press, 1983.
- Torres-Vila LM, Jennions MD. Male mating history and female fecundity in the Lepidoptera: Do male virgins make better partners [J]. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 2005, 57 (4): 318–326.
- Tu XY, Zeng LQ, Dong XH, et al. Effects of photoperiod on the mating and oviposition of *Brithys crini* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2013, 50 (5): 1238–1243. [涂小云, 曾令谦, 董晓会, 等. 光周期对毛健夜蛾交配和产卵的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2013, 50 (5): 1238–1243]
- Tu YG, Wu KM, Xue FS, et al. Influence of host plants on larval development, adult fecundity and flight ability of the common cutworm, *Spodoptera litura* [J]. *Cotton Science*, 2008, 20 (2): 105–109. [涂业苟, 吴孔明, 薛芳森, 等. 不同寄主植物对斜纹夜蛾生长发育、繁殖及飞行的影响 [J]. 棉花学报, 2008, 20 (2): 105–109]
- Ueno H, Furukawa S, Tsuchida K. Difference in the time of mating activity between host-associated populations of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (Walker) [J]. *Entomological Sciences*, 2006, 9 (3): 255–259.
- Wang L. The Selection of the Host Plants and Determination of the Biologically Active Substances in *Loxostege sticticalis* [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2012. [王蕾. 草地螟对寄主植物选择性及生物活性物质鉴定 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012]
- Webster RP, Cardé RT. Influence of relative humidity on calling behaviour of the female European corn borer moth (*Ostrinia nubilalis*) [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1982, 32 (2): 181–185.
- Webster RP, Yin CM. Effects of photoperiod and temperature on calling

- behaviour of the gypsy moth, *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) [J]. *The Canadian Entomologist*, 1997, 129 (5): 843 - 854.
- Wen LP, Wang ZY, Song YY, et al. Effects of different combinations of temperature and humidity on fecundity and longevity of the adult Asian corn borer [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1998, 41 (1): 70 - 76. [文丽萍, 王振营, 宋彦英, 等. 温、湿度对亚洲玉米螟成虫繁殖力及寿命的影响 [J]. 昆虫学报, 1998, 41 (1): 70 - 76]
- Wen YS, Luo DQ, Zhao DQ. Courtship and mating behaviors of the female and male moths of *Maruca vitrata* (Fabricius) and their influential factors [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2009, 30 (12): 1870 - 1875. [温衍生, 罗大全, 赵冬青. 豇豆荚螟雌雄蛾求偶交配行为及其影响因子研究 [J]. 热带作物学报, 2009, 30 (12): 1870 - 1875]
- Wittman T, Fedorka KM. Male mate choice for unparasitized females in *Drosophila melanogaster* [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2015, 28 (1): 37 - 43.
- Witzgall P, Kirsch PA. Sexpheromones and their impact on pest management [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2010, 36 (1): 80 - 100.
- Wu HW, Kang Z, Xin SL, et al. Effects of different food plants on the growth, development and reproduction of fall webworm, *Hyphantria cunea*, larvae [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2012, 49 (4): 963 - 968. [武海卫, 康智, 信善林, 等. 不同食料植物对美国白蛾生长发育和繁殖的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2012, 49 (4): 963 - 968]
- Zhang KS, Yang W, Deng ZB, et al. Reproduction behavior and circadian rhythm of sex pheromone production and release in *Parocneria orientalis* (Lepidoptera: Lymantriidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2012, 55 (1): 46 - 54. [张坤胜, 杨伟, 邓忠彬, 等. 蜀柏毒蛾生殖行为及性信息素产生与释放节律 [J]. 昆虫学报, 2012, 55 (1): 46 - 54]
- Zhang SY, Zeng JP, Wu XF, et al. A meta - analysis of the effect of delayed mating on female reproductive fitness in moths [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2016a, 38 (1): 113 - 123. [张诗语, 曾菊平, 吴先福, 等. 延迟交配对蛾类生殖适合度影响的 Meta 分析 [J]. 江西农业大学学报, 2016a, 38 (1): 113 - 123]
- Zhang SY, Li D, Zeng JP, et al. Effect of male mating history on female reproductive fitness in moths: A meta - analysis [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016b, 35 (2): 551 - 558. [张诗语, 李冬, 曾菊平, 等. 蛾类雄虫交配史对雌虫生殖适合度的影响: Meta 分析 [J]. 生态学杂志, 2016b, 35 (2): 551 - 558]
- Zhang W, Zhao F, Hoffmann AA. A single hot event that does not affect survival but decreases reproduction in the diamondback moth, *Plutella xylostella* [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (10): e75923.
- Zhang Y, Ma Y, Wan PJ, et al. *Bacillus thuringiensis* insecticidal crystal proteins affect lifespan and reproductive performance of *Helicoverpa armigera* and *Spodoptera exigua* adults [J]. *Entomological Society of America*, 2013, 106 (2): 614 - 621.
- Zhou KN, Zhang SY, Zeng JP, et al. Reproductive behavior of the masson pine caterpillar, *Dendrolimus punctatus* (Lepidoptera: Lasiocampidae) under laboratory conditions [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2016, 51 (2): 205 - 212.
- Zhou RQ, Feng L, Quan WL, et al. Mating behavior and its influencing factors in the striped stem borer, *Chilo suppressalis* (Walker) [J]. *Huazhong Insect Research*, 2013, 9: 33 - 40. [周睿琦, 冯莲, 全为礼, 等. 二化螟的交配行为及其影响因素 [J]. 华中昆虫研究, 2013, 9: 33 - 40]
- Zhou ZS, Chen ZP, Xu ZF. Relation between air temperatures and mating behavior of *Spodoptera litura* adults in nighttime in the tobacco field [J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2010, 21 (5): 2994 - 2996.