



李幸, 陈珊, 周琼. 雪峰虫草寄主巨疔蝙蝠蛾的生殖行为节律 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (5): 1273 - 1279.

雪峰虫草寄主巨疔蝙蝠蛾的生殖行为节律

李 幸, 陈 珊, 周 琼*

(湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081)

摘要: 巨疔蝙蝠蛾 *Endoclita davidi* Poujade 是雪峰虫草菌 *Ophiocordyceps xuefengensis* 的重要寄主昆虫, 对其生殖生物学的研究, 可以为该虫的规模化人工饲养与雪峰虫草的培育提供依据。采用人工饲养结合室内红外摄影, 研究分析巨疔蝙蝠蛾的求偶、交尾和产卵行为节律。巨疔蝙蝠蛾在羽化当天的暗期即可求偶、交尾和产卵。求偶行为通常在进入暗期的 5 min 内开始, 并主要发生在进入暗期的 15 min 内 ($P < 0.05$); 随后的交尾行为主要发生在进入暗期的 10 ~ 25 min 内; 产卵行为也主要发生在暗期。巨疔蝙蝠蛾有多次交尾和产卵的习性, 其中, 2 日龄的求偶率、交尾率及日产卵量均最大, 分别达 87.33%、61.09% 和 979 粒/雌, 且随日龄增加而逐渐降低。卵散产, 总产卵量平均达 4 250 粒/雌。提示巨疔蝙蝠蛾羽化时即已性成熟, 其生殖行为均发生在暗期, 进入暗期可能是触发其生殖行为的重要影响因素。

关键词: 巨疔蝙蝠蛾; 求偶; 交配; 产卵; 节律性

中图分类号: Q965; S89

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 05-1273-07

Reproductive behavior rhythm of *Endoclita davidi* (Lepidoptera: Hepialidae), an host insect of *Ophiocordyceps xuefengensis*

LI Xing, CHEN Shan, ZHOU Qiong* (College of Life Science, Hunan Normal University, Changsha 410081, China)

Abstract: *Endoclita davidi* Poujade is an important host insect of *Ophiocordyceps xuefengensis*. The study on the reproductive biology of *E. davidi* can provides the basis for large-scale artificial breeding of this insect and cultivation of the *O. xuefengensis*. The methods of artificial breeding and infrared photography indoor were used to study and analyze the behavior rhythm of calling, mating and oviposition of *E. davidi*. The calling, mating and oviposition behavior occur in the dark period of the day when *E. davidi* emergence. The calling behavior usually begins within 5 min after entering the dark period and mainly occurs within 15 min after it was dark ($P < 0.05$). The mating behavior of *E. davidi* mainly occurs within 10 ~ 25 min of the dark period. *E. davidi* had the habits of multiple mating and spawning. The peak of the calling rate, copulation rate and eggs laying amount of this moth occurred in the 2-day-old, and they reach 87.33%, 61.09% and 979 eggs/female, respectively, and decreased gradually with age. The eggs were scattered and the total eggs amount reached an average of 4 250 / female. Hint: *E. davidi* is sexually mature when it emergence, their reproductive behaviors occur in the dark period, entering dark period may be an important factor in trigger reproductive behavior of *E. davidi*.

Key words: *Endoclita davidi*; calling; mating; oviposition; rhythmicity

基金项目: 国家自然科学基金 (31672094); 湖南省科技厅科技重大专项 (2014FJ1007)

作者简介: 李幸, 女, 1996 年生, 河南南阳人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫行为与化学生态学, E-mail: Lxing10039590@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 周琼, 博士, 教授, 研究方向为昆虫行为与化学生态学, E-mail: zhoujoan@hunnu.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-06-30; 接受日期 Accepted: 2020-09-30

昆虫作为动物界的最大类群, 生殖行为对其种群繁衍起着至关重要的作用, 生殖行为主要包括异性间的求偶、交配以及产卵等。地球因严格的公转和自转产生了准确的季节交换和昼夜更替, 一些非生物因素(例如温、湿度光照等)随之表现出周期性变化, 自然生物的行为与生理形成了周期性节律特征, 形成生物钟(Pittendrigh, 1993; Takahishi, 1995; Saunders *et al.*, 2002)。豆野螟 *Maruca vitrata* (Lu *et al.*, 2008)、二化螟 *Chilo suppressalis* (Kanno, 1981)、蜀柏毒蛾 *Parocneria orientalis* Chao (张坤胜等, 2012)、玫瑰色卷蛾 *Choristoneura rosaceana* (Delisle, 1995) 和榆木蠹蛾 *Holcocerus vicarius* (杨美红等, 2010) 等蛾类昆虫的生殖行为均表现出明显的节律性。研究昆虫的生殖行为及其节律, 有利于掌握该虫的生物学特性及种群活动规律, 为益虫的利用和害虫的防治提供重要理论依据。

巨疔蝙蝠蛾 *Endoclita davidi* Poujade 隶属于鳞翅目 Lepidoptera 蝙蝠蛾科 Hepialoidea, 是一种蛀干性昆虫(朱弘复等, 2004), 其幼虫被雪峰虫草菌 *Ophiocordyceps xuefengensis* 寄生感病后形成名贵中药材雪峰虫草(李纲等, 2017; 陈珊等, 2017)。通过分子生物学和真菌分类学的鉴定, 证实雪峰虫草和冬虫夏草的亲缘关系很近(Wen *et al.*, 2013)。目前有关虫草寄主昆虫蝙蝠蛾的生殖行为鲜有报道(胡德具, 2015; 黄雪峰等, 2019)。本研究在前期工作的基础上, 系统研究了巨疔蝙蝠蛾的生殖行为及其节律, 以期为进一步揭示蝙蝠蛾的生殖行为机制, 以及规模化人工饲养巨疔蝙蝠蛾和培育雪峰虫草提供依据。

1 材料与方 法

1.1 供试虫源和饲养条件

1.1.1 供试虫源:

分别于 2015 年 6 月 - 9 月和 2016 年 7 月 - 9 月自湖南省邵阳市洞口县(27°5'N/110°30'E, 海拔 300 ~ 600 m) 采集巨疔蝙蝠蛾幼虫, 带回实验室进行室内饲养。

1.1.2 饲养条件:

幼虫用高 8.5 cm、直径 6 cm 的组培瓶里, 用人工饲料(周琼等, 2017) 单头饲养至化蛹。人工气候箱(RXZ-280D-LED) 温度 19 ~ 22℃, 相对湿度 80% ± 2%、无光照。羽化后按性别和日龄

(从羽化到第一个光周期结束为一日龄, 以此类推) 分装, 选取展翅正常的健康雌、雄蛾供试。

1.2 研究方法

分别于 2015 年和 2016 年的 9 月至 10 月在实验室条件下(温度 25℃ ± 1℃, 相对湿度 60% ± 5%) 进行。将羽化当天的成虫按雌、雄蛾各 1 头或 1 雌 2 雄合笼(30 cm × 30 cm × 30 cm 的尼龙网笼, 40 目) 饲养观察, 合笼前雌蛾全部为处女蛾。共观察 23 笼, 其中 10 笼为 1 雌 1 雄、13 笼为 1 雌 2 雄, 观察记录其求偶行为。

1.2.1 巨疔蝙蝠蛾的求偶和交尾行为的日节律研究方法

野外调查和预实验观察发现, 巨疔蝙蝠蛾成虫仅晚上活动, 而白天不活动。因此, 夜间采用红外摄像机(莱彩 HD-A210) 记录其行为。通过预实验, 确定拍摄时间在每日的 19:00 - 次日凌晨 03:00。记录每对雌、雄蛾求偶、交尾始末的时间及次数, 雌雄蛾腹部末端相接记为交尾。

1.2.2 巨疔蝙蝠蛾求偶率和交尾率随日龄的变化规律

与 1.2.1 相同, 记录笼中求偶雄蛾数量, 并计算各日龄求偶雄蛾的百分率。雄蛾求偶行为以雄蛾的后足气味刷舒展开为标准。某日龄雄蛾求偶率(%) = (当日龄求偶雄蛾数/当日龄雄蛾总数) × 100。

1.2.3 巨疔蝙蝠蛾的产卵行为

与 1.2.1 同时进行。每个养虫笼下的白色瓷盘铺有潮湿滤纸, 以收集雌蛾产下的卵。记录卵量, 直至雌蛾死亡。

1.2.4 产卵的日节律性

同上, 每天分 4 个时间段(8:00 - 12:00、12:00 - 18:00、18:00 - 23:00、23:00 - 次日 8:00) 收集虫卵。

1.3 数据分析

采用 SPSS 19.0 统计软件, 对所获得的数据进行单因素方差分析和邓肯氏新复极差多重比较, 分析各组数据间的差异显著性水平。

2 结果与分析

2.1 巨疔蝙蝠蛾求偶和交尾行为节律

巨疔蝙蝠蛾的求偶行为仅发生在暗期, 雄蛾振翅、并展开气味刷, 一旦雌、雄蛾腹部末端相接触, 即可进行交尾。交尾结束后, 雄蛾爬离, 雌

蛾开始产卵。雌蛾不交尾也可产卵。

2.1.1 巨疔蝙蝠蛾的求偶和交尾行为的日节律

晚上室内一关灯进入黑暗环境, 巨疔蝙蝠蛾即很快由静息状态进入求偶前期的活动状态, 时间间隔≤5 min。求偶和交尾行为主要发生在进入暗期的 40 min 内 (图 1), 可以看出, 求偶行为发生的频次最高是在进入暗期的 5~10 min 内 (包括求偶过程中雌、雄蛾的多次掉落)。交尾行为主要发生在进入暗期的 10~25 min。

视频的观察分析发现, 雌蛾可以多次交尾, 但大多数 (约 70.00%) 每晚只交尾一次 (图 2-A), 而且巨疔蝙蝠蛾的交尾时间短暂, 一般 1 s 到 71 s 不等, 平均交尾时长为 10.11 s。其中, 交尾时长 1~5 s 的占 73.34% (图 2-B)。一晚有多次交尾时, 交尾间隔时间在 1~36 s 不等, 平均约 13.64 s, 仅观察到一例是雌雄蛾均掉落重新爬上笼顶再求偶交尾, 间隔时长达 420 s。

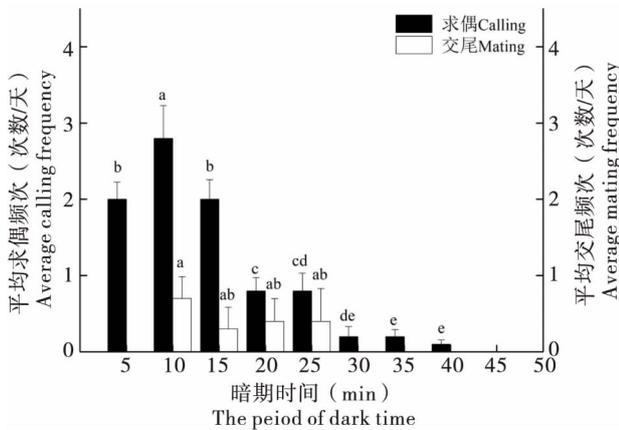


图 1 暗期不同时段巨疔蝙蝠蛾的求偶和交尾行为频次
Fig. 1 Average frequency of calling and mating behavior of *Endoclita davidi* in different periods of dark period

注: 相同颜色柱子上小写字母不同表示经 Duncan's 新复极差多重比较, 在 0.05 水平差异显著 $n = 26$ ($P < 0.05$)。Note: Columns of the same color with different lowercase letters above indicated Duncan's new multiple range multiple comparisons significant differences at the 0.05 level $n = 26$ ($P < 0.05$).

2.1.2 巨疔蝙蝠蛾求偶率和交尾率随日龄的变化规律

求偶行为随日龄的变化规律见图 3。可以看出, 1 日龄雄性巨疔蝙蝠蛾一进入暗期即表现求偶行为, 且日求偶率在 2~3 日龄达到高峰, 2 日龄求偶率可达 87.33%, 随后求偶率随日龄的增加逐渐降低, 7 日龄后的雄蛾极少见求偶行为, 在所研究

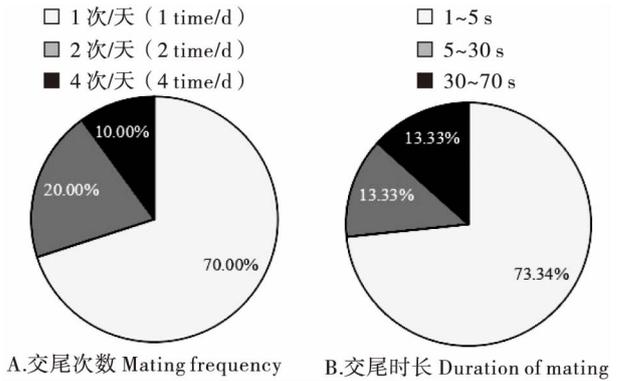


图 2 巨疔蝙蝠蛾不同交尾次数和时长所占比例
Fig. 2 Proportion of mating frequency and duration of *Endoclita davidi*

的 36 头雄蛾中, 仅观察到 1 头在 8 日龄仍有求偶行为, 但并未与雌蛾交尾。

交尾行为随日龄的变化规律: 在养虫笼内, 巨疔蝙蝠蛾的成虫羽化当日 (1 日龄) 即可交尾, 但交尾率较低, 仅为 25.82%, 2 日龄雌虫的交尾率达到最大值, 为 61.09%, 此后交尾率会逐渐降低 (图 3), 6 日龄之后的雌虫未观察到交尾行为, 交尾平均值为 39.41%。

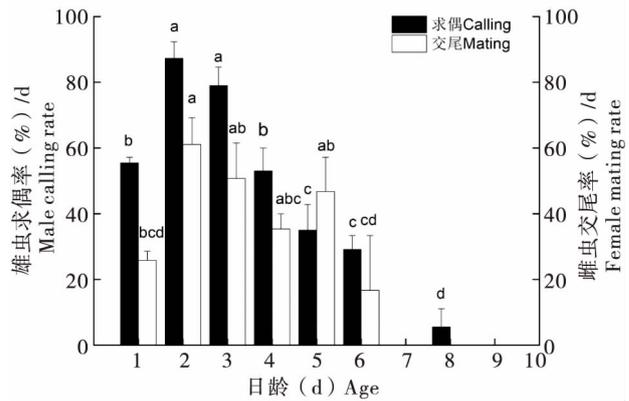


图 3 不同日龄巨疔蝙蝠蛾的求偶率和交尾率
Fig. 3 Calling rate and mating rate of *Endoclita davidi* at different ages

注: 相同颜色柱子上小写字母不同表示经 Duncan's 新复极差多重比较, 在 0.05 水平差异显著 $n = 36$ ($P < 0.05$)。Note: Columns of the same color with different lowercase letters above indicated Duncan's new multiple range multiple comparisons significant differences at the 0.05 level $n = 36$ ($P < 0.05$).

2.2 巨疔蝙蝠蛾的产卵行为及其节律

2.2.1 巨疔蝙蝠蛾的产卵行为

巨疔蝙蝠蛾雌虫刚羽化时即可排卵。据室内观

察，成虫产卵分数次进行，产卵呈喷射状，卵粒散落，无黏着性。产卵时，雌虫攀附在笼内，双翅静止或轻微的振动，腹部末端产卵孔有节奏的收缩和舒张，将卵一粒粒连续喷射出来，产出的卵渐渐聚集成小丘状（图4）。雌蛾在一处产卵较多时，就会攀爬或飞到另一处继续产卵。



图4 正在产卵的雌性巨疖蝙蝠蛾

Fig. 4 Laying eggs of female *Endoclitia davidi*

巨疖蝙蝠蛾的繁殖力强，平均产卵量约为4250粒/雌，最少约2500粒/雌，最高可达到约10000粒/雌。对其中16头雌蛾日产卵量的统计结果见图5，可以看出产卵量在羽化第二天（2日龄）时达到高峰979粒，随后逐日递减。巨疖蝙蝠蛾的产卵行为通常持续到雌虫死亡，大多雌蛾死后腹内仍有少量遗腹卵。

2.2.2 产卵的日节律性

巨疖蝙蝠蛾单次产卵上百粒，一天内可多次产卵，表现出明显的日节律性。每天分4个时间段

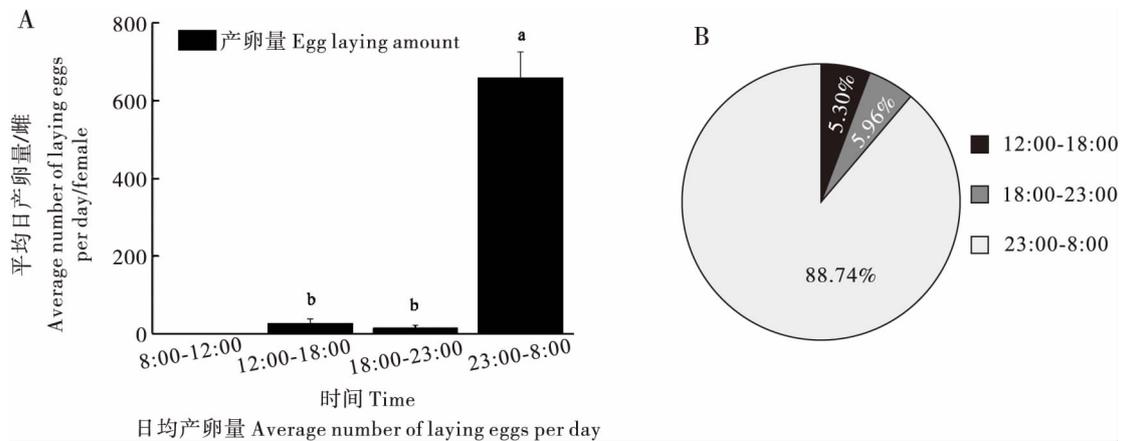


图6 巨疖蝙蝠蛾的产卵行为日节律

Fig. 6 Circadian rhythms of the ovipositing behavior of *Endoclitia davidi*

注：柱形图上方小写字母不同表示经Duncan's新复极差多重比较，在0.05水平差异显著n=151 (P<0.05)。A，日均产卵量；B，不同时段产卵频率。Note: Different lowercase letters at the top of the bar chart indicated Duncan's new multiple range multiple comparisons significant differences at the 0.05 level n=151 (P<0.05). A, Average amount of laying eggs per day; B, Ovipositing frequency in different periods.

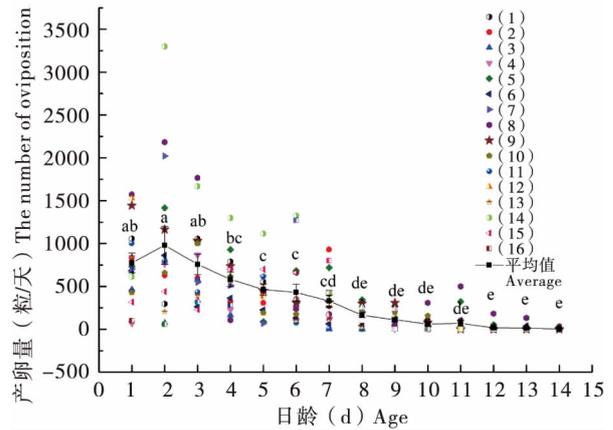


图5 巨疖蝙蝠蛾日产卵量随日龄的变化情况

Fig. 5 Daily spawning capacity of female *Endoclitia davidi* with ages. Note: Different lowercase letters at the top of the line chart indicated Duncan's new multiple range multiple comparisons significant differences at the 0.05 level n=16 (P<0.05). The icon on the right of the figure represented the female serial number recorded.

连续对其产卵量进行统计，发现巨疖蝙蝠蛾产卵时间主要发生在夜间23:00到翌日上午8:00，卵量与其他时间段相比差异显著 (P<0.05) (图6-A)，上午时间和午后偶见产卵；其中19头雌虫共计连续统计到151次产卵，其中有134次发生在22:00-次日8:00时，占总产卵频次的88.74% (图6-B)。

3 结论与讨论

昆虫求偶和交配行为的发生主要由内在生理因素决定, 但不同种类昆虫长期在不同的环境下, 求偶和交配的时间、高峰存在差异, 这也是同域物种产生生殖隔离的一个重要机制 (Jennions and Petrie, 1997; Gavrillets, 2000)。昆虫的求偶是一种自发行为, 表现为两性之间的相互吸引, 是昆虫完成交配行为的必要环节, 对昆虫繁衍不息起着举足轻重的作用。鳞翅目昆虫的求偶交配都有一定的时辰节律, 仅出现在某一特定时段 (张坤胜等, 2012), 如松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa* 求偶高峰期在暗期的 6.4 h (Zhang and Paiva, 1998)、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* Hübner 求偶高峰期在暗期的 6.5 h (董双林和杜家纬, 2002)、印度谷螟 *Plodia interpunctella* 高峰期在暗期 2 h (Nordlund and Eugene, 1974)、豆野螟求偶高峰期在暗期的 5 h (陆鹏飞等, 2007)。本研究发现, 自然网室环境下, 巨疖蝙蝠蛾通常傍晚开始求偶、交配活动, 18:30–19:00 为活动高峰期; 同时, 室内研究发现, 22:00–23:00 熄灯后 5 min 内即可以观察到巨疖蝙蝠蛾开始求偶活动, 而有灯光则一直不动, 说明黑暗条件可能是触发该虫求偶、交尾行为的重要诱发因素。昆虫性行为的日节律受内源性的昼夜节律调节 (Giebultowicz, 2000), 随着对昆虫昼夜节律机制的深入研究发现, *Cry* 基因可构建新型的昆虫生物钟机制 (Yuan *et al.*, 2007), 昼夜节律时钟基因可在神经系统外的其他组织中表达, 意味着昼夜节律时钟不是传统上认为的由一个中枢主时钟实现的 (Giebultowicz, 1999), 昼夜节律是生物体对环境周期的适应, 所经历的环境条件对其行为周期性起着至关重要作用 (Castrovill and Carde, 1979)。

Yang *et al.* (2020) 研究认为夜行性昆虫在黄昏或夜间活动, 视觉受光线限制, 远距离上利用嗅觉分辨寄主植物, 在短距离上比起颜色主要依靠亮度进行觅食和产卵 (Yang *et al.*, 2020)。不同蛾类交配高峰的时间有差异, 笋秀夜蛾 *Apamea apameoides* 交配高峰发生在暗间 4.5~6 h (叶碧欢等, 2014); 榆木蠹蛾交尾高峰出现在 23:00 左右, 光期未见交尾 (杨美红等, 2010); 豆野螟交尾高峰期在暗期 5 h (Lu *et al.*, 2008); 毛健夜蛾 *Brithys crini* 具有两个交配高峰, 分别在晚上

19:00–20:00 和凌晨 00:00–01:00 (涂小云等, 2012), 而巨疖蝙蝠蛾的交配行为高峰发生进入暗期的 10~25 min 内。蛾类昆虫的求偶交配只在暗期进行, 与一天中其他时间活跃的生物区分开, 能有效避免天敌的危害, 增加种群的存活率 (薛羿等, 2017)。本研究观察到巨疖蝙蝠蛾的交尾时长平均约 10.11 s, 这与胡德具 (2015) 报道的疖蝙蝠蛾 *Phassus nodus* Chu 交配时间短暂相一致, 但与贡嘎蝠蛾 *Hepialus gonggaensis* 交尾时长平均 42 min (黄天福等, 1992)、蒲氏钩蝠蛾 *Thitarodes pui* 交尾时长平均 150 min (刘昕等, 2017) 相距较远。周祖琳 (1989) 的研究发现麦蛾 *Sitotroga cerealella* 交配时长一般 150 min, 需要达到 30 min 以上时精包才能进入雌蛾体内; 并认为, 雌蛾体内的精包数是麦蛾类是否成功授精的标志, 也是交配几次的判断依据。本研究主要观察分析了巨疖蝙蝠蛾的生殖行为节律, 但在这数十秒的交尾时间里巨疖蝙蝠蛾是否成功授精尚不清楚, 相关工作尚有待进一步的研究明确。另外, 巨疖蝙蝠蛾求偶过程中, 常出现雄虫或雌雄均掉落的现象, 以及求偶成功率低 (39.41%), 很可能是限制巨疖蝙蝠蛾种群繁衍的重要因素之一。

蛾类的求偶和交尾行为受日龄的影响 (Delisle, 1995), 与其性成熟程度有关。巨疖蝙蝠蛾在羽化当天就有求偶和交尾行为, 2 日龄的求偶率和交尾率最高。榆木蠹蛾 (杨美红等, 2010)、蜀柏毒蛾 (张坤胜等, 2012)、杂食卷叶蛾 *Platynota stultana* (Webster and Carde, 1982), 羽化当天即可交尾, 雌蛾在 2 日龄时性信息素含量最高, 均表现出 2 日龄雌蛾交尾率最高。交尾成功率的高低依赖于性信息素的释放及对信息素的感受, 两者能否协调一致 (陆鹏飞等, 2007)。

不同日龄的巨疖蝙蝠蛾产卵量明显不同, 羽化当天即可产卵, 2 日龄产卵量最高。在一天中的不同时段, 以夜间 11 点至次日 8 点的产卵量最多, 表现为多次产卵、以及单次产卵量多等特点, 这与疖蝙蝠蛾 (胡德具, 2015) 的产卵行为极相似。巨疖蝙蝠蛾一般 2~3 年一代, 其中, 幼虫期约一年半 (未发表数据), 长时间的取食生活, 使幼虫体内积蓄充足的营养物质, 保证了成虫羽化前生殖器官的发育成熟, 羽化时即可进行生殖行为, 繁殖后代。雌虫产卵量大, 平均约为 4 250 粒/雌, 最高可达到约 10 000 粒/雌, 相比于其它成虫期需要饲喂补充营养的蛾类, 如榆木蠹蛾雌蛾最高产

卵量 720 粒/雌 (杨美红等, 2010), 蜀柏毒蛾雌蛾最高产卵量 402 粒/雌 (张坤胜等, 2012), 亚洲型舞毒蛾 *Lymantria dispar asiatica* 雌蛾最高产卵量 357 粒/雌 (薛羿等, 2017), 巨疔蝙蝠蛾繁殖力强大。巨疔蝙蝠蛾羽化第二天产卵量最大, 可能是一种自我保护和适应策略, 因为其整个成虫期不摄食, 在羽化早期体内蓄积能量充足, 能尽量多产卵以充分繁殖后代。最后死亡的雌蛾体内通常还有遗腹卵, 说明其生命后期可能已无足够的能量供其产出所有的卵。同时, 该虫仅在暗期繁殖行为 (包括求偶、交尾、产卵) 时活动, 完成后又进入悬挂的静息状态, 这样可以减少能量的消耗, 以保证有足够的能量完成其强大繁殖能力的产卵行为。巨疔蝙蝠蛾的卵散产, 与雌蛾内生系统缺少粘液腺器官 (未发表数据) 密切相关, 这与玉龙蝠蛾 *Hepialus yulongensis* Liang (赵万源等, 1989) 相似。巨疔蝙蝠蛾的繁殖能力强, 整个成虫期少活动、不取食, 卵散产和经常更换产卵位置等, 既可以减少成虫被天敌发现, 又可以有效防止所产的卵被天敌一次性捕食或寄生, 提高后代的存活率, 这些因素很可能是蝙蝠蛾科作为鳞翅目昆虫最原始的类群, 能适应环境生存繁衍至今的重要原因。

巨疔蝙蝠蛾生殖行为发生在暗期, 黑暗条件可能是其进入生殖行为的诱因, 羽化当天晚上即可进行求偶、交尾和产卵, 交尾时间短暂。在第二天其求偶率、交尾率、产卵量达到最高, 之后随着日龄的增加而逐渐降低。巨疔蝙蝠蛾产卵量大的特点可为人工规模化饲养巨疔蝙蝠蛾及培育雪峰虫草提供有利条件。

致谢: 承蒙 2014 级硕士生李纲参与部分研究, 在此表示衷心的感谢!

参考文献 (References)

- Castrovill PJ, Carde RT. Environmental regulation of female calling and male pheromone response periodicities in the codling moth (*Laspeyresia pomonella*) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1979, 25 (8): 659–667.
- Chen S, Zhou Q, Li G. DNA barcoding of various developmental stages of *Endoclyta davidi* (Lepidoptera: Hepialidae) based on mtDNA *COI* gene sequence [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2017, 60 (6): 681–690. [陈珊, 周琼, 李纲. 巨疔蝙蝠蛾不同虫态的 *COI* 基因条形码识别 [J]. *昆虫学报*, 2017, 60 (6): 681–690]
- Delisle J. Effect of male and female age on the mating success of the obliquebanded leafroller *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae) under different ecological conditions [J]. *Journal of Insect Behavior*, 1995, 8 (6): 781–799.
- Dong SL, Du JW. Effects of mating experience and temperature on sex pheromone production of beet armyworm, *Spodoptera exigua* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13 (12): 1633–1636. [董双林, 杜家纬. 交配和温度对甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 雌蛾性信息素产生的影响 [J]. *应用生态学报*, 2002, 13 (12): 1633–1636]
- Gavrilets S. Rapid evolution of reproductive barriers driven by sexual conflict [J]. *Nature*, 2000, 403 (6772): 886–889.
- Giebultowicz JM. Insect circadian clocks: Is it all in their heads? [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1999, 45 (9): 791–800.
- Giebultowicz JM. Molecular mechanism and cellular distribution of insect circadian clocks [J]. *Annual Review of Entomology*, 2000, 45 (1): 769–793.
- Hu JD. Study on the occurrence and control of *Phassus nodus* Chu et wang on *Cedrela sinensis* tree [J]. *Ningbo Agricultural Science and Technology*, 2015, 1: 7–11. [胡德具. 疔蝙蝠蛾在香椿树上的发生危害及防治研究 [J]. *宁波农业科技*, 2015, 1: 7–11]
- Huang TF, Fu SQ, Luo QM. Bionomics of *Hepialus gonggaensis* from kanding [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1992, 35 (2): 250–253. [黄天福, 傅善全, 罗庆明. 康定贡嘎蝠蛾的生物学特性 [J]. *昆虫学报*, 1992, 35 (2): 250–253]
- Huang XF, Wang ZZ, Fang Y, et al. Effect of environmental factors on the reproductive behavior of ghost moth adults [J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2019, 4: 32–37. [黄雪峰, 王忠郑, 方毅, 等. 环境因子对蝙蝠蛾成虫生殖行为的影响 [J]. *福建农业科技*, 2019, 4: 32–37]
- Jennions MD, Petrie M. Variation in mate choice and mating preferences: A review of causes and consequences [J]. *Biological Reviews*, 1997, 72 (2): 283–327.
- Kanno H. Mating behaviour of the rice stem borer moth, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Pyralidae): V. Critical illumination intensity for female calling and male sexual response under various temperatures [J]. *Applied Entomology & Zoology*, 1981, 16 (3): 179–185.
- Li G, Zhou Q, Chen S. SEM observation of antennal sensilla of adult *Endoclyta davidi*, one host of *Ophiocordyceps xuefengensis* [J]. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 2017, 36 (1): 63–70. [李纲, 周琼, 陈珊. 雪峰虫草寄主巨疔蝙蝠蛾成虫触角感器扫描电镜观察 [J]. *电子显微学报*, 2017, 36 (1): 63–70]
- Liu PF, Qiao HL, Wang XP, et al. Effect of male and female adult age on the mating success and male EAG response to sex pheromones of the legume pod borer, *Maruca vitrata* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2007, 44 (5): 665–670. [陆鹏飞, 乔海莉, 王小平, 等. 豆野螟成虫日龄对交尾的影响及雄蛾对性信息素的触角电位反应 [J]. *昆虫知识*, 2007, 44 (5): 665–670]
- Liu X, Zhang GR. Study on the Sustainable Development of *Ophiocordyceps sinensis* Resources [M]. Beijing: Science Press, 2017: 14–16. [刘昕, 张古忍. 冬虫夏草资源可持续发展研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2017: 14–16]

- Lu PF, Qiao HL, Lei CL. Daily rhythms of mating and of the stimulatory activity of the female pheromone release on male antennae in the legume pod borer, *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Entomologia Generalis*, 2008, 31 (1): 49–62.
- Nordlund DA, Eugene BU. The calling behavior of female *Plodia interpunctella* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) under two light regimes [J]. *Environmental Entomology*, 1974, 3 (5): 793–796.
- Pittendrigh CS. Temporal organization: Reflection of a darwinian clock – watcher [J]. *Annual Review of Physiology*, 1993, 55: 17–54.
- Saunders DS, Steel CGH, Vafopoulou X, et al. Insect Clocks (Third Edition) [M]. Amsterdam: Elsevier Science, 2002: 7–57.
- Takahashi JS. Molecular neurobiology and genetics of circadian rhythms in mammals [J]. *Annual Review of Neuroscience*, 1995, 18 (1): 531–553.
- Tu XY, Chen YS, Chen J, et al. Effects of different LED light sources on the behavior of *Brithys crini* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2012, 55 (10): 1185–1192. [涂小云, 陈元生, 陈娟, 等. 不同波段 LED 光源对毛健夜蛾行为的影响 [J]. 昆虫学报, 2012, 55 (10): 1185–1192]
- Webster RP, Carde RT. Relationships among pheromone titre, calling and age in the omnivorous leafroller moth (*Platynota stultana*) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1982, 28: 925–933.
- Wen TC, Zhu RC, Kang JC. *Ophiocordyceps xuefengensis* sp. nov. from larvae of *Phassus nodus* (Hepialidae) in Hunan Province, southern China [J]. *Phytotaxa*, 2013, 123 (1): 41–50.
- Xue Y, Jiang D, Jiang H, et al. Circadian rhythm of emergence and reproduction of the asian gypsy moth (*Lymantria dispar asiatica*, AGM) [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2017, 45 (5): 111–116. [薛羿, 姜焱, 姜虹, 等. 亚洲型舞毒蛾的羽化和生殖行为节律 [J]. 东北林业大学学报, 2017, 45 (5): 111–116]
- Yang MH, Zhang JT, Liu JL, et al. Reproductive behavior and circadian rhythm of sex pheromone production and release of *Holcocerus vicarius* (Walker) (Lepidoptera: Cossidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2010, 53 (11): 1273–1280. [杨美红, 张金桐, 刘金龙, 等. 榆木蠹蛾生殖行为及性信息素产生与释放节律 [J]. 昆虫学报, 2010, 53 (11): 1273–1280]
- Yang XF, Li MY, Fan F, et al. Brightness mediates oviposition in crepuscular moth, *Grapholita molesta* [J]. *Journal of Pest Science*, 2020, 93: 1311–1319.
- Ye BH, Zhang YB, Teng Y, et al. Courtship and mating behavior of bamboo shoot borer, *Apamea apameoides* (Draudt) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33 (8): 2136–2141. [叶碧欢, 张亚波, 滕莹, 等. 笋秀夜蛾的求偶及交配行为 [J]. 生态学杂志, 2014, 33 (8): 2136–2141]
- Yuan Q, Metterville D, Briscoe AD, et al. Insect cryptochromes: Gene duplication and loss define diverse ways to construct insect circadian clocks [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2007, 24 (4): 948–955.
- Zhang KS, Yang W, Zhuo ZH, 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, 卓志航, 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 QH, Paiva MR. Female calling behavior and male response to the sex pheromone in *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) [J]. *Journal of Applied Entomology*, 1998, 122 (1–5): 353–360.
- Zhao WY, Yang DR, Sheng FR, et al. Observation on the reproduction of the “Insect herb” moth *Hepialus yulongensis* Liang [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1989, 32 (3): 382–384. [赵万源, 杨大荣, 沈发荣, 等. 玉龙蝠蛾生殖的观察 [J]. 昆虫学报, 1989, 32 (3): 382–384]
- Zhou Q, Li G, Chen S, et al. A method for raising ghost moth in captivity and its larval feed formula: 201710886817.7 [P]. 2017–09–27. [周琼, 李纲, 陈珊, 等. 一种蝙蝠蛾的人工饲养方法及其幼虫饲料配方: 201710886817.7 [P]. 2017–09–27]
- Zhou ZL. How is the spermatophore formed in insects? [J]. *Science*, 1987, 3 (12): 301–302. [周祖琳. 昆虫的精包是怎样形成的 [J]. 科学, 1987, 3 (12): 301–302]
- Zhou ZL. Spermatophore formation and release during copulation in the angoumois grain moth, *Sitotroga cerealella* (Olivier) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1989, 32 (4): 501–502. [周祖琳. 麦蛾交配过程中精包的形成 [J]. 昆虫学报, 1989, 32 (4): 501–502]
- Zhu HF, Wang LY, Han HX. Fauna Sinica: Insecta vol. 38: Hepialidae and Epiplemididae [M]. Beijing: Science Press, 2004: 4–52, 81. [朱弘复, 王林瑶, 韩红香. 中国动物志: 昆虫纲第三十八卷鳞翅目蝙蝠蛾科蛱蝶科 [M]. 北京: 科学出版社, 2004: 4–52, 81]