

酪蝇的羽化节律和交配行为*

崔 霄^{1**} 李志鹏¹ 戚敬威¹
胡纯华² 董智森¹ 唐国文^{1***}

(1. 云南农业大学, 植物保护学院, 昆明 650201; 2. 云南农业大学, 职业与继续教育学院, 昆明 650201)

摘 要 【目的】为了明确酪蝇 *Piophilidae casei* 的羽化节律和交配行为, 为深入研究酪蝇的性信息素打下基础。【方法】在室内条件[温度 (27 ± 1) , 光周期 L : D = 14 : 10]下观察了酪蝇的羽化节律和交配行为。【结果】结果表明, 化蛹后第 8 天成虫羽化最多, 羽化高峰期出现在由暗期进入光期的前后, 雄虫略早于雌虫羽化。观察结果表明, 当雄虫接近蛹壳时会表现出“触摸”、“经过”、“扑”、“抱握”等动作, 而雌虫仅有“触摸”、“抱握”的动作。当遇到同性成虫或者已交配雌虫时, 雄虫会“追逐”对方, 当接触到对方时雄虫会表现出“抱握”、“触摸”动作以进行识别, 被识别雄虫会“翘起腹部末端”使对方离开, 已交配雌虫则猛烈“摆动身体”使对方离开。当遇到处女雌虫时, 雄虫跳跃到雌虫背上迅速进行交配。雌虫羽化后 1 min 即可交配, 雄虫羽化后 30 min 可交配, 交配平均持续时间 10 min。雄虫间会有交配竞争行为发生, 后来者会跳跃到先来者背上, 向下弯曲腹部试图越过先来者与雌虫交配。【结论】酪蝇的羽化高峰出现在进入光期前后。成虫对蛹壳有显著趋性, 雄虫主动追逐识别异性, 较雌虫表现出更强烈的交配欲望。
关键词 酪蝇, 羽化节律, 交配行为

Timing of emergence and mating of *Piophilidae casei* (Diptera: Piophilidae)

CUI Xiao^{1**} LI Zhi-Peng¹ QI Jing-Wei¹ HU Chun-Hua²
DONG Zhi-Sen¹ TANG Guo-Wen^{1***}

(1. Plant Protection College, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;

2. College of Continuing Education and Vocational Education, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract [Objectives] To determine the timing of emergence and mating of *Piophilidae casei* (Diptera: Piophilidae), and thereby provide a reference for further research on the sex pheromones of this species. [Methods] The emergence and mating behavior of *P. casei* were investigated under laboratory conditions [(27 ± 1)°C, L : D = 14 : 10]. [Results] The peak of adult emergence occurred in the 8th day of the pupal stage, and peaked before and after the scotophase to the photophase, with females emerging slightly later than males. The behavior of males and females, differed; males engaged in touching, passing, rushing and clasping, whereas females only engaged in touching and clasping. When males encountered other males or mated females, they would chase both of them, and identify them by clasping and touching. Males attempted to displace other males by lifting the end of their abdomen whereas mated females attempted to displace additional males by swinging their body vigorously. When males encountered virgin females, they quickly jumped onto the female's back to mate; females could mate just 1 min after emergence but male could not mate until 30 min after emergence. Mating duration was mainly about 10 min. There was competition between males to mate, males encountering a mating pair would jump on their rivals back and bend down its abdomen while trying to reach over it to mate with the female. [Conclusion] Emergence peaked from before, and

*资助项目 Supported projects : 国家自然科学基金项目 (31360526)

**第一作者 First author , E-mail : 964123187@qq.com

***通讯作者 Corresponding author , E-mail : guowen03@163.com

收稿日期 Received : 2016-02-26 , 接受日期 Accepted : 2016-05-23

after, the scotophase to the photophase. *P. casei* adults were significantly attracted to new puparia, males recognized and pursued females, and the mating urge of males was much stronger than females.

Key words *Piophilina casei*, emergence rhythm, mating behavior

昆虫行为学是研究昆虫在受到外界刺激因素(如物理或化学因素)后所表现出的行为反应(杜家纬, 1988)。通过研究昆虫行为, 可以明确外界刺激因素是如何影响昆虫行为、而昆虫又是如何感知各种刺激因素的。昆虫交配行为是指在交配过程中两性成虫发生的相互作用、相互反应的行为表现, 是进一步深入研究昆虫信息素的基础。

对于大多数两性昆虫种类而言, 当进入交配期后, 通常是雌虫在特定的时间释放雌性信息素以引诱雄性, 而当雄性感知到雌性信息素后则可由一定距离外趋向并定位雌虫所在, 之后开始两性交配过程。可见, 明确了昆虫的交配行为, 就可以确定在两性生殖过程中哪种性别是信息素释放者, 哪种性别是接受者。这是研究昆虫信息素的基础。

酪蝇 *Piophilina casei* 是一种世界性分布的种类, 通常以腐烂的动物尸体、奶酪以及火腿等腌制品为食。调查结果表明, 当火腿进入发酵期后酪蝇的为害最为严重。为害火腿时, 雌虫常将卵产于火腿表面凹陷处, 幼虫孵化后钻入火腿内部为害, 导致火腿腐烂、发臭, 失去商品价值(黄艾祥等, 2002)。由于酪蝇的这一危害特性, 使用常规防治方法对其进行防控非常困难。因此, 鉴定该虫的性信息素并将其应用于防治将是防控该虫的重要手段。

研究结果发现, 酪蝇两性成虫羽化后即可交配(张婷婷等, 2011)。但是, 在交配过程中两性成虫是如何相互作用、相互识别的行为机制并不清楚。这种现状不利于进一步研究该虫的性信息素及其应用。

同时, 在酪蝇中也存在着一种十分奇特的现象, 即雄虫会受到蛹壳的吸引并且会做出试图交配的动作(张荣强等, 1992)。那么, 雄虫的这种行为与两性交配行为是否有关呢? 弄清楚这些问题将有助于深入研究酪蝇的性信息素。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

虫源: 酪蝇采自云南宣威火腿加工厂, 幼虫用腌制的猪肉饲养。室内环境条件为, 温度: (27 ± 1) , 相对湿度 50%~70%, 光周期 L:D=14:10。

1.2 成虫羽化节律观察

将 120 头同日龄蛹置于同一培养皿($\phi = 10$ cm)中, 之后将培养皿放置于养虫笼(20 cm × 20 cm × 20 cm)中。从第 6 天开始, 每 2 h 观察成虫羽化时间, 记录成虫数量及性别。连续观察 4 d, 重复 4 次。

1.3 成虫对蛹壳的反应

在进入羽化高峰期时, 取一羽化后 4 h 内的蛹壳置于玻璃瓶($\phi = 1.5$ cm, $h = 4$ cm)中, 观察 1 日龄成虫 30 min 内对蛹壳的反应。主要观察成虫对蛹壳表现出的“抱握”、“触摸”、“追逐”、“振翅”等动作行为。重复 20 次。

采用上述方法, 分别观察成虫对自身蛹壳、同性蛹壳、异性蛹壳的反应。

1.4 成虫交配行为

1.4.1 雄虫对同性和已交配雌虫的识别 在指形管($\phi = 1$ cm, $h = 10$ cm)内置 2 头 1 日龄雄虫, 观察 10 min 内两者的行为反应。主要观察雄虫对对方表现出的“抱握”、“触摸”、“追逐”、“振翅”等动作行为。重复 20 次。

采用上述方法, 观察雄虫和已交配雌虫两者的反应。

1.4.2 成虫羽化后开始交配时间 在进入羽化高峰期时, 取一刚羽化的成虫与 1 日龄异性成虫配对, 观察并记录交配开始的时间。雌、雄各重复 20 次。

1.4.3 成虫的交配行为观测 指形管内置 1 对 1 日龄成虫, 观察其交配行为过程。主要观察雄虫对雌虫的“抱握”、“触摸”, 两性“交尾”、“分离”等动作行为。重复 20 次。

1.4.4 雄虫间的交配竞争 在指形管($\phi=1\text{ cm}$, $h=10\text{ cm}$)内放入 1 头 1 日龄的雌虫和 2 头 1 日龄的雄虫。主要观察雄虫的行为: “追逐”、“振翅”、“触摸”、“抱握”。重复 20 次。

2 结果与分析

2.1 酪蝇的羽化节律

酪蝇成虫可全天羽化, 光期羽化量较多, 第 3 天(化蛹的第 8 天)羽化数量最多。雄虫羽化高峰出现在 D1-10~L2-2(第 1 天暗期的第 9 小时、第 10 小时到第 2 天光期的前 2 h)和 D2-8(第 2 d 暗期的第 7 小时、第 8 小时); 雌虫的羽化高峰出现在 L2-2(第 2 天光期的前 2 h)和 L3-2(第 3 天光期的前 2 h), 雌虫羽化高峰期比雄虫晚出现 2~4 h(图 1)。雌雄比 0.81: 1。

2.2 成虫对蛹壳的反应

成虫一般有 4 种动作, 一是“触摸”(Touching), 用足和口器(口器较少用到)去接触; 二是“经过”(Passing), 从蛹壳上路过但并无迟疑、停留; 三是“扑”(Rushing), 一般是在距蛹壳 5 mm 左右时稍有停顿, 然后扑向蛹壳; 四是“抱握”(Clasping), 雄虫抱住蛹壳,

做出试图交尾的动作。

2.2.1 成虫对自身蛹壳的反应 17.5%初羽化雄虫对自身蛹壳做出“扑”和“抱握”的动作, 5%仅做出“触摸”的动作, 2.5%做出“扑”和“触摸”的动作, 每种动作发生次数极少。其中雄虫“扑”动作发生之前有时会翅展 45° , 翅轻微扇动慢慢接近蛹壳; 由于蛹壳无法固定, 雄虫进行“抱握”动作时有时会翻倒, 背朝下, 还会足抱着蛹壳转动或搓动清洁足和身体。

12.5%初羽化雌虫对蛹壳做出“触摸”的动作, 5%雌虫趴在蛹壳上后翻倒, 背朝下, 足抱着蛹壳转动, 每种动作发生次数极少。观察过程中发现, 刚羽化雌虫有较长一段时间是保持产卵器伸出状态的。雌虫从蛹壳中钻出时, 产卵器只伸出一节, 过一段时间产卵器完全伸出, 腹部形状也变得细长, 再经过一段时间产卵器收回部分, 最后再经过一段时间腹部形状慢慢恢复正常并完全收回产卵器。S1 阶段(产卵器未完全伸出状态)持续时间为 $(8.32 \pm 0.55)\text{ min}$; S2 阶段(产卵器完全伸出状态)持续时间为 $(22.59 \pm 1.48)\text{ min}$; S3 阶段(产卵器部分收回)持续时间为 $(34.08 \pm 1.93)\text{ min}$ (图 2)。

2.2.2 成虫对其他同性蛹壳的反应 雄虫对其他雄虫的蛹壳部分表现出上述 4 种动作。“抱握”的动作时间很短, 1~14 s。雌虫对同性蛹壳部分表现出 2 种动作, “触摸”和“经过”且动作次数显著少于雄虫“触摸”和“经过”的次数。“触摸”的动作大多很短。

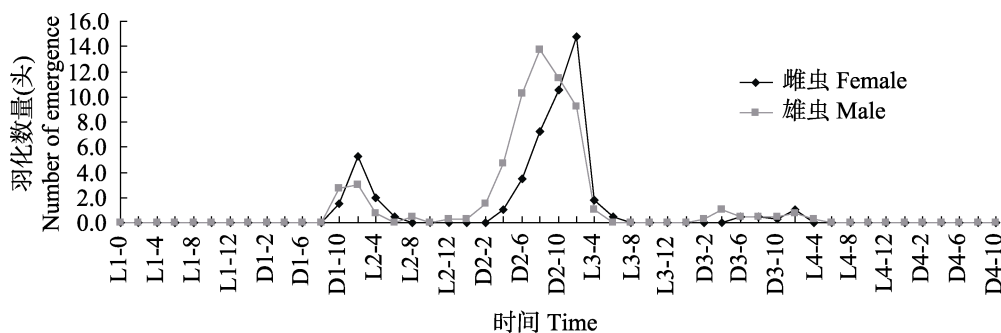


图 1 酪蝇的羽化节律

Fig. 1 Emergence rhythm of *Piophilidae casei*

L、D 分别表示光期、暗期, La-b 表示第 a 天进入光期后的第 b 小时。

D and L represents the light and dark periods respectively, La-b represents after entering the light period of the first b hours in the first a day.

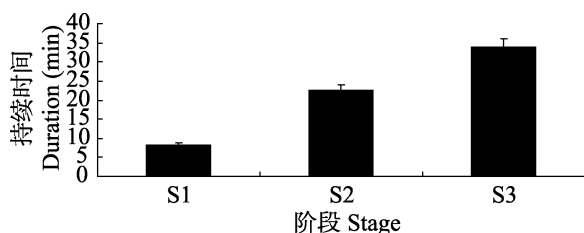


图2 刚羽化雌虫的产卵器伸出状态

Fig. 2 The state of newly emerged females' extruded ovipositors at each stage

S1 为产卵器未完全伸出; S2 为产卵器完全伸出;
S3 为产卵器部分收回。

Stage 1 means ovipositor extruded partly; stage 2 means ovipositor extruded fully; stage 3 means ovipositor withdrew partly.

2.2.3 成虫对异性蛹壳的反应 雌雄虫反应同 2.2.2, 其中“触摸”的动作次数显著少于雄虫“触摸”次数。但雌虫对同性蛹壳的反应中“触摸”的动作最长 12 s (表 1)。

表 1 酩蝇成虫对蛹壳的反应次数

Table 1 The response frequency of adults to new puparium

成虫性别 Gender of adults	蛹壳性别 Gender of puparium	单头虫动作平均次数 Average of moving by single adult			
		触摸 Touching	经过 Passing	扑 Rushing	抱握 Claspings
♂	♂	12.2±2.1a	9.9±3.2a	8.6±3.1a	1.3±0.5a
♀	♀	2.6±0.6b	3.1±0.8b	0b	0 b
♂	♀	10.6±1.6a	3.4±0.8b	4.3±1.3ab	1.3±0.3a
♀	♂	0.8±0.3b	3.1±0.6b	0b	0b

同列数据后标有不同字母表示经 SPSS (19.0) 单因素方差分析及 Duncan's 多重比较试验处理间差异性显著性 ($P < 0.05$)。

Data followed by the different letters indicate significantly different by an analysis of variance (ANOVA) and a Duncan's multiple range test at the level of 0.05 (SPSS 19.0).

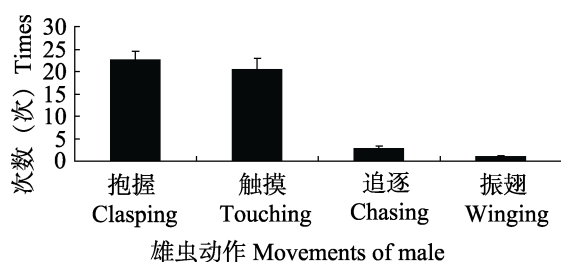


图3 雄虫对同性的识别行为

Fig. 3 The recognition between male *Piophilidae* to another male

2.3.2 雄虫对已交配雌虫的识别 当雄虫与雌虫相距约 5 mm 时发现雌虫, 雌虫展开双翅或一

2.3 成虫的交配行为

2.3.1 雄虫对同性的识别 两雄虫相距约 5 mm 时, 一头雄虫发现另一头并扑向对方, 另一头会有躲避动作。上面的雄虫用足抓住下面的并调整身体方向和下面的雄虫身体一致, 翅展约 45° 角, 腹部向下弯曲试图交配。下面的雄虫将腹部向上翘起, 上面的雄虫即离开。过程约 1~3 s 即结束。雄虫对雄虫的识别部分表现出如下 4 种动作, 一是“抱握”(Claspings), 一头抱住另一头试图交配, 下面的雄虫翘起腹部, 每头平均发生 (22.5 ± 2.1) 次; 二是“触摸”(Touching), 雄虫间主动的触摸, 平均 (20.4 ± 2.6) 次; 三是“追逐”(Chasing), 一头雄虫追逐另一头, 但中途放弃, 平均 (2.7 ± 0.6) 次; 四是“振翅”(Winging), 一头雄虫遇到另一头时会轻微扇动翅, 但这种行为非常少, 平均 (0.9 ± 0.2) 次 (图 3)。

边翅轻微扇动, 雄虫掉头离开或稍稍停顿就扑向雌虫, 翅展约 45° 角, 抱住雌虫试图交配, 雌虫腹部向身下弯曲, 猛烈摇动身体, 后足和中足着地或仅后足着地, 前足向后伸, 似在拍打推拒雄虫。时间可持续 1~30 s, 有时雄虫仅仅足触碰到雌虫即离开。雄虫对已交配雌虫的识别部分表现出 4 种动作, 同雄虫对同性的识别, “抱握”平均 (24.5 ± 2.3) 次, “触摸”平均 (14.3 ± 1.3) 次, “追逐”平均 (5.3 ± 0.8) 次, “振翅”平均 (0.9 ± 0.2) 次 (图 4)。

2.3.3 成虫羽化后开始交配时间 刚羽化的雄

虫会跳到雌虫背上,腹部向下弯试图交配,多次不成功,就趴在雌虫背上,隔一阵会再次尝试,直到成功。刚羽化的雌虫多数会先腹部向下弯,拒绝交配;少数雌虫无拒绝交配的动作,但翘起腹部伸出产卵器后需尝试较长时间才能腹部末端相连开始交配。雌虫羽化后的交配时间与雄虫有明显差异,雌虫平均(0.93 ± 0.12) min 即可交配,雄虫平均需要(26.98 ± 2.10) min 才能交配(图 5)。

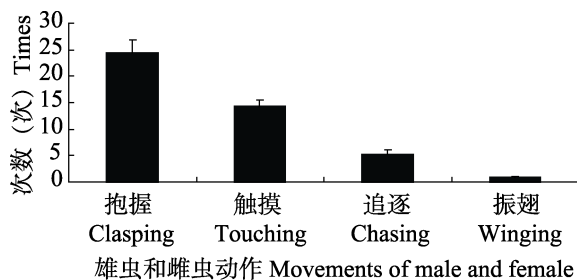


图 4 雄虫对已交配雌虫的识别
Fig. 4 Recognition between single male *Piophilha casei* to mated female

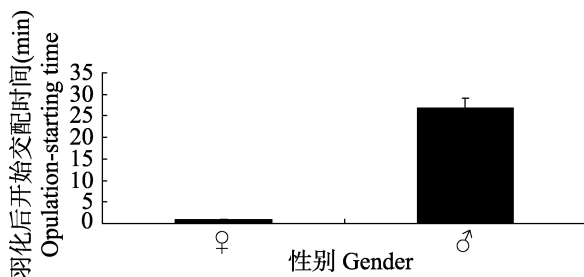


图 5 酪蝇羽化后开始交配时间
Fig. 5 Different mating time between male and female *Piophilha casei* after emergence

2.3.4 成虫的交配行为 雄虫大约在距雌虫 5 mm 处发现雌虫,有时会有稍稍停顿,个别有轻微扇动翅的行为,之后直接扑到雌虫背上,调整身体方向和雌虫相同,足紧抱住雌虫背部和腹部,双翅约呈 45°角,腹部稍向上翘起,腹部末端向下弯曲。期间大多雌虫无躲避反抗行为。雌虫会主动翘起腹部并伸出生殖器与雄虫交配。以上称“准备交配”阶段,平均持续时间(0.22 ± 0.02) min。交配过程中雌虫翅呈接近 90°角,雄虫翅正常覆在背上。之后雄虫无动作,雌虫驮着雄虫慢慢走动或静止不动。以上称“交尾”阶段,平均持续时间(9.40 ± 0.62) min。交配即将结束时雄虫会

向上撑起身体 (Push-up),雌雄虫都会用后足抚摸自己的腹部及与雌虫的连接处 (Female touching, male touching),分离后雌雄虫继续分别抚摸自己的腹部,收起生殖器(图 6)。以上称“分离”阶段,平均持续时间(0.32 ± 0.04) min。在 20 次重复中仅有 2 对酪蝇在交配过程中,雌虫有拒绝交配行为,持续时间分别是 1.33 min 和 12.88 min。当雄虫跳到雌虫背上后,雌虫腹部向身下弯曲,猛烈摇动身体,后足和中足着地或仅后足着地,似在拍打推拒雄虫。雄虫紧抱雌虫,向下弯曲腹部,试图与雌虫交配,直至雌虫不再反抗,主动翘起腹部伸出生殖器与雄虫交配。

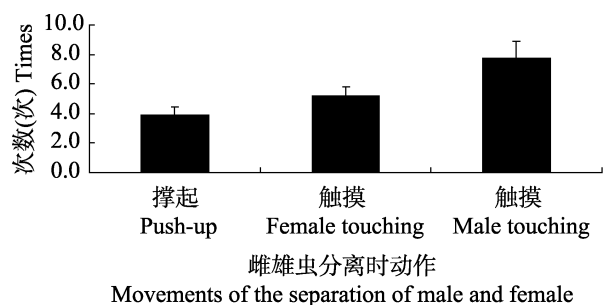


图 6 雌雄虫分离时行为
Fig. 6 Movements of male and female when they try to separate after mating

2.3.5 雄虫间的交配竞争 在两头雄虫发现雌虫之前,二者并无争斗行为,只有相互的识别,当其中一头发现雌虫后,扑到雌虫背上与之交配。将先接触到雌虫的这头雄虫定为 A,另一头为 B。在 A 于雌虫交配的过程中,当 B 发现它们就会扑到 A 的背上,翅展约 45°角,腹部向下弯曲,试图越过 A 与雌虫交配。有时 B 发现它们后,仅用足触碰雌虫或 A 之后立刻离开。若 A 与雌虫处于“准备交配”的阶段,有时 A 会向 B 翘起腹部,若 A 与雌虫处于“交尾”阶段, A 与雌虫无反应, B 尝试一段时间即放弃。A 与雌虫交配完成之后 A 与 B 也无争斗行为。在 20 次重复中,仅有一次 B 在 A 与雌虫“准备交配”的过程中争夺成功。交配竞争中有 3 种动作,一是“争夺”(Scramble),即 B 试图与雌虫交配,平均每头虫发生(7.4 ± 1.4)次;二是“触摸”(Touching),即 B 触摸的雌虫或 A 之后离开,平均(4.3 ± 1.5)次;三是“振翅”(Winging),

B 发现 A 和雌虫后,轻微扇动翅,平均(0.3 ± 0.2)次(图 7)。

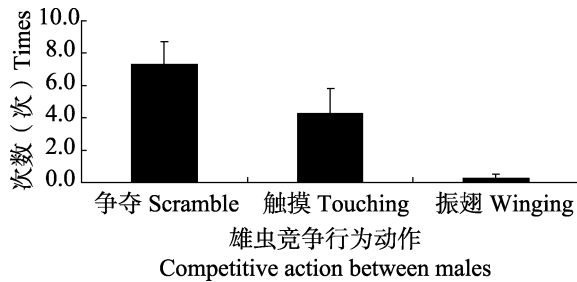


图 7 雄虫间的交配竞争

Fig. 7 Mating competition between males

3 讨论与结论

酪蝇羽化节律观测结果显示,酪蝇雌、雄虫羽化高峰期出现在化蛹后第 8 天暗期进入光期前后。张婷婷等(2011)对成虫交配的昼夜节律的研究发现,交配主要发生在 10:00—12:00,为成虫大量羽化后,与本试验结果基本相符。

对成虫对蛹壳反应的观测结果显示,雄虫对蛹壳有较强烈的趋向性,具体表现有“触摸”、“经过”、“扑”、“抱握”4 种动作。雄虫对同性与异性蛹壳在“触摸”的动作上无显著差异,但对同性蛹壳“经过”的动作显著高于对异性蛹壳的“过”的动作。雌虫无“扑”、“抱握”动作,且对同性异性蛹壳的“触摸”、“经过”动作次数无显著差异。雌虫的动作种类少于雄虫,且动作次数也显著少于雄虫。雄虫对蛹壳的兴趣,首先是出于蛹壳的形态(在酪蝇饲养过程中发现,雄虫对其他雄虫的尸体也存在“扑”的动作),其次是蛹壳的信息素导致了雄虫在“扑”上蛹壳后对其的探究,即“触摸”和“抱握”的动作。目前仅凭“经过”动作上的差异无法判断雄虫是否能分辨出雌、雄蛹壳。

酪蝇成虫羽化后不久即可交配,在酪蝇的整个交配行为中,雄虫主动寻找追逐配偶。刚羽化雌虫有较长一段时间保持产卵器伸出状态,这种行为的目的是尚不明确,由于雌虫刚羽化不久即可交配,推测伸出的产卵器上有某些物质可以吸引

雄虫前来交配。交配行为中,观测结果显示都是雄虫主动去识别其他成虫性别和雌虫是否交配过,识别的过程都非常短,对雄虫的识别约进行 1~3 s,对已交配雌虫的识别可持续 1~30 s。“触摸”和“抱握”是主要的识别动作。被识别雄虫腹部向上翘起,上面的雄虫随即离开;被识别的已交配雌虫腹部向下弯曲并猛烈摇动身体,前足向后伸拍打雄虫。被识别成虫仅靠身体语言或在身体语言的同时释放信息素使雄虫离开尚不明确。两性识别过程中雄虫的行为与雄虫对蛹壳的行为反应极其相似,可见雄虫是把蛹壳当做成虫来进行识别的,雄虫对蛹壳的反应次数显著多于雌虫,体现了雄虫较强烈的交配欲望。

酪蝇交配前,几乎没有求偶行为,只有个别雄虫会有轻微扇动翅的行为,绝大多数是直接扑到雌虫背上进行交配,这和另一种酪蝇 *Protopiophila litigata* 相似,不同的是 *P. litigata* 扑到雌虫背上后会按摩雌虫腹部直到交尾(Bonduriansky and Brooks, 1998)。橘小实蝇也有较高比例的雄虫缺乏求偶行为(Shelly and Kaneshiro, 1991),而果蝇的求偶行为有一套固定的程序,包括接近、试探、振翅等步骤(苗雪霞和黄勇平, 2008)。成虫交配过程分“准备交配”、“交尾”、“分离”3 个阶段,整个过程平均持续时间接近 10 min。这个持续时间在双翅目昆虫中属于较短的,例如柑橘大实蝇 *Bactrocera minax* 交配持续时间为 1~3 h(尤克西等, 2012),橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 2~3 h(任荔荔等, 2008),家蝇 *Musca domestica* >1 h(张淑媛等, 1989)。这些差异可能是由于生态因子的变化,如时间或者环境温度的选择,在这里这些因子可能是捕食风险或生理机能(Bonduriansky and Brooks, 1998; Wicker-Thomas, 2007)。在观察中发现雌虫有拒绝交配行为,雌虫动作与已交配雌虫拒绝交配时动作相同,不同的是已交配雌虫发生拒绝交配动作后雄虫会离开,而未交配雌虫的拒绝不起作用,雄虫会抱紧雌虫尝试和它交配直到雌虫伸出生殖器与之交尾。求偶行为过于简单,则无法体现雄性的适合度,雌性也就无法选择雄性(蒋志刚, 2004);实蝇科雌虫拒绝交配

的比例很高,橘小实蝇有时会在由于挣扎使翅边缘破损(任荔荔等,2008)。未交配的酪蝇雌虫少有拒绝交配行为,可能是出于如上原因。

参考文献 (References)

- Bonduriansky R, Brooks RJ, 1998. Copulation and oviposition behaviour of *Protopiophila litigata* (Diptera: Piophilidae). *The Canadian Entomologist*, 130(4): 399–405.
- Du JW, 1988. Insect Pheromone and Its Application. Beijing: China Forestry Publishing House. 3–8. [杜家纬, 1988. 昆虫信息素及其应用. 北京:中国林业出版社. 3–8.]
- Huang AX, Lu SF, Ge CR, 2002. Main pest and its control in Yunnan ham processing and storaging. *Storage and Process*, 2(6): 21–22. [黄艾祥, 卢邵芬, 葛长荣, 2002. 火腿加工贮藏过程中主要虫害及其防治. 保鲜与加工, 2(6): 21–22.]
- Jiang ZG, 2004. Principles of Animal Behavior and Conservation of Species. Beijing: Science Press. 126–138. [蒋志刚, 2004. 动物行为原理与物种保护方法. 北京:科学出版社. 126–138.]
- Miao XX, Huang YP, 2008. Factors affecting *Drosophila* courtship behavior and its molecular basis. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(1): 5–14. [苗雪霞, 黄勇平, 2008. 果蝇求偶行为的影响因素及其分子基础. 昆虫知识, 45(1): 5–14.]
- Ren LL, Qi LY, Luo ZX, Zhou SD, Dai HG, 2008. Mating behavior of the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae). *Entomological Journal of East China*, 17(2): 132–135. [任荔荔, 祁力言, 罗智心, 周曙东, 戴华国, 2008. 橘小实蝇交配行为观察. 华东昆虫学报, 17(2): 132–135.]
- Shelly TE, Kaneshiro KY, 1991. Lek behavior of the oriental fruit fly, *Dacus dorsalis*, in Hawaii (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Behavior*, 4(2): 235–241.
- Wicker-Thomas C, 2007. Pheromonal communication involved in courtship behavior in Diptera. *Journal of Insect Physiology*, 53(11): 1089–1100.
- You KX, Zhou Q, Jing Q, 2012. Feeding, mating and oviposition behaviours of the adults of *Bactrocera minax* Enderlein. *Journal of Natural Science of Human Normal University*, 35(5): 68–71. [尤克西, 周琼, 荆奇, 2012. 柑橘大实蝇成虫的取食, 交配和产卵行为. 湖南师范大学自然科学学报, 35(5): 68–71.]
- Zhang RQ, Cheng JQ, Li HJ, 1992. The study on the biology of cheese skipper *Piophila casei* (L.). *Journal of Southwest Agricultural University*, 14(3): 26–27. [张荣强, 程惊秋, 李洪军, 1992. 酪蝇 (*Piophila casei* L.) 的生物学特性研究. 西南农业大学学报, 14(3): 26–27.]
- Zhang SY, Liu YS, Yang XM, 1989. Observation on ecology of housefly *Musca domestica* in laboratory. *Chinese Journal of Vector Biology and Control*, (5): 68–71. [张淑媛, 刘玉书, 杨梅新, 1989. 实验室内家蝇的生态学观察. 中国媒介生物学及控制杂志, (5): 68–71.]
- Zhang TT, Ge CR, Li SH, Wang K, Guan Y, Dou TS, Xiao C, 2011. Mating behavior and capacity of cheese skipper *Piophila casei*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(3): 634–638. [张婷婷, 葛长荣, 李思函, 王凯, 管云, 窦体寿, 肖春, 2011. 酪蝇交配行为和能力. 应用昆虫学报, 48(3): 634–638.]