

大蜡螟的性选择行为*

罗丽林^{1**} 李从春² 龙立炎³ 黄振兴¹ 王兴红¹ 杨广明¹
乙天慈⁴ 罗雪丹⁴ 刘 曼^{1***} 姜文娜²

(1. 贵州省生物研究所, 贵阳 550009; 2. 广饶县职业中等专业学校, 广饶 257335;
3. 台江县农业农村局, 台江 556300; 4. 贵州大学昆虫研究所, 贵阳 550025)

摘 要 【目的】针对大蜡螟 *Galleria mellonella* L. 的性选择行为进行系统观察分析, 为大蜡螟性信息素全组分的结构鉴定及利用信息素行为调控技术防控该虫提供依据。【方法】分别对不同体重、不同日龄和不同交配经历的大蜡螟成虫进行标记, 在红光灯下观察并记录大蜡螟雌雄虫的性选择行为。【结果】在 (26±0.5) °C、相对湿度 60%、全黑暗条件下, 无论雌虫还是雄虫, 均倾向于选择与之体重相接近的异性个体进行交配。雌雄成虫均偏向于选择 3 日龄的异性个体进行交配; 雌虫对不同日龄雄虫的选择率大小顺序为 3 日龄> 5 日龄> 1 日龄, 而雄虫对不同日龄雌虫的选择率大小顺序为 3 日龄> 1 日龄> 5 日龄。交配经历影响大蜡螟的性选择行为, 雌虫优先选择已交配的雄虫进行交配, 选择率为 74.6%; 雄虫也优先选择已交配的雌虫进行交配, 选择率为 79.4%。【结论】雌雄虫体重、日龄和交配经历能不同程度的影响大蜡螟的性选择行为, 这为进一步研究雌雄交配信号奠定基础。

关键词 大蜡螟; 性选择; 体重; 日龄; 交配经历

Sexual selection in the greater wax moth *Galleria mellonella* L.

LUO Li-Lin^{1**} LI Cong-Chun² LONG Li-Yan³ HUANG Zhen-Xing¹ WANG Xing-Hong¹
YANG Guang-Ming¹ YI Tian-Ci⁴ LUO Xue-Dan⁴ LIU Man^{1***} JIANG Wen-Na²

(1. Guizhou Institute of Biology, Guiyang 550009, China; 2. Guangrao Vocational School of Secondary Technical Education, Guangrao 257335, China; 3. Taijiang County Agricultural and Rural Bureau, Taijiang 556300, China;
4. Institute of Entomology of Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract 【Objectives】To identify factors influencing sexual selection in the greater wax moth *Galleria mellonella* L.. 【Methods】The mate preferences of weighed and individually marked *G. mellonella* adults was observed and recorded under red light lamps during the scotophase at a temperature of (26 ± 0.5) °C and a relative humidity of 60%. 【Results】Both adult females and males tended to choose mates that were similar in weight. Furthermore, both sexes preferred to choose mates that were three-days-old. Female preferences for males of different ages could be ranked as follows: three-days old > five-days old > one-day old, whereas male preferences for females of different ages were: three-days old > one-day old > five-days old. Mating experience affected mate choice with 74.6% of females preferentially mating with sexually experienced males and 79.4% of males preferentially mating with sexually experienced females. 【Conclusion】Weight, age, and mating experience all affect mate choice in *G. mellonella*. These results enhance our understanding of the role of sex pheromones in *G. mellonella* and provide a foundation for identifying these compounds and using them to control this pest.

Key words *Galleria mellonella*; sexual selection; body weight; age; mating experiences

*资助项目 Supported projects: 贵州省科技支撑计划项目 (黔科合支撑[2019]2292 号); 贵州省农业攻关项目 (黔科合 NY[2013]3040 号); 贵州省生物研究所科技计划项目 (黔生所字[2021]09 号)

**第一作者 First author, E-mail: luolilin09@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: freemyslf516@hotmail.com

收稿日期 Received: 2021-01-12; 接受日期 Accepted: 2021-07-15

性选择 (Sexual selection) 是昆虫为了种群繁衍及获得优质后代而产生的有针对性交配选择行为, 是产生雌雄二型现象的重要原因, 也是雄虫信息素驱动的结果 (Bressac and Hauschteck-jungen, 1996)。对昆虫性选择行为开展系统研究, 是实现人为控制昆虫交配和繁殖的重要手段, 这不仅在天敌昆虫保护利用方面发挥重要作用, 也为有害生物防控另辟蹊径。例如, 农林生产上常用的害虫性引诱技术 (魏志洪和潘法明, 1986)、迷向技术 (王付平等, 2019)、雄性不育技术 (季清娥等, 2007) 等都与性选择行为紧密相关。目前, 昆虫性选择生殖行为研究以及与之相关的昆虫性信息素结构鉴定、应用研究一直都是基础理论研究和生产应用研究的热点。特别是针对鳞翅目中重要的农业害虫方面的研究更为突出, 这主要包括螟蛾科稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* (姚士桐等, 2011)、黄野螟 *Heortia vitessoides* (周亚奎等, 2019)、豆野螟 *Maruca vitrata* (陆鹏飞等, 2007)、竹织叶野螟 *Algedonia coclesalis* (刘曼等, 2014)、二化螟 *Chilo suppressalis* (张雷昌, 2019)、夜蛾科甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (董双林和杜家伟, 2002)、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (曾昭华等, 2016)、木蠹蛾科沙柳木蠹蛾 *Holcocerus arenicola* (Jing *et al.*, 2010)、舟蛾科杨小舟蛾 *Micromelalopha sieversi* (范立鹏等, 2015) 等。

大蜡螟 *Galleria mellonella* L. 属于鳞翅目 Lepidoptera 螟蛾科 Pyralidae 蜡螟亚科 Galleriinae 蜡螟属 *Galleria*, 又名巢虫、绵虫、隧道虫。这是一种对蜜蜂具有毁灭性危害的世界性大害虫, 具有很强的繁殖力和适应力 (徐祖荫等, 1982; 杨爽等, 2016a)。目前, 关于大蜡螟的研究多集中在生理生化及分子水平上 (Svensson *et al.*, 2014; 杨爽等, 2016b; Lou *et al.*, 2020), 且更多的被用作模式昆虫研究昆虫生理学 (Kwadha *et al.*, 2019; 杨爽等, 2019)、生物学 (Kwadha *et al.*, 2017)、行为学 (Lizana *et al.*, 2020) 及作为试验昆虫用于昆虫病原微生物 (Chen *et al.*, 2018)、病原线虫 (丁晓帆等, 2005)、抗菌免疫机制 (Pérez-Reytor and García, 2018; Cutuli *et al.*, 2019; Malmquist *et al.*, 2019) 等方面研

究。另外, 关于大蜡螟防治方面的研究也有诸多报道, 包括利用苏云金芽孢杆菌 (申继忠和钱传范, 1994)、昆虫病原线虫 (韩冰等, 2006) 和寄生蜂 (Mohan and Shameer, 2003) 防治大蜡螟的生物防治方法, 巢脾的高温和低温处理 (Charriere and Imdorf, 1999)、 γ 射线处理 (Milcheva, 2005) 的物理防治方法, 利用生物源药剂 (Zaitoun, 2007; 罗丽林等, 2020) 和药物熏蒸 (胡福良和李英华, 2000) 的化学防治方法。但由于该虫在蜂箱内隐蔽性危害, 导致现有方法防治效果不佳, 且利用 γ 射线等超声波来防治成本太高, 亦会影响蜜蜂的生长发育, 生产上难以大规模推广应用, 因此亟需开发高效、绿色的防治新技术。

应用昆虫性信息素中断或干扰害虫的性行为过程是控制害虫的重要手段, 因其具有高效、无毒、无污染、不伤害天敌昆虫, 且对于防治隐匿危害的害虫具有明显的优势, 被称为“第3代绿色农药” (马涛等, 2013)。尽管大蜡螟雌雄蛾的性信息素成分已逐渐被鉴定 (Roller *et al.*, 1968; Leyrer and Monroe, 1973; Svensson *et al.*, 2014; 刘位芬等, 2018), 但始终未被应用到生产实践中。为了加快性信息素引诱剂的研发与应用, 应当深入了解该虫的性选择行为特征, 而目前未见关于大蜡螟性选择等行为学方面的研究报告。鉴于此, 本实验从体重、日龄和交配经历三个方面来探究大蜡螟的性选择行为, 旨在为大蜡螟性信息素全组分鉴定及开发利用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

大蜡螟采集于贵州省息烽县温泉镇中蜂养殖场, 在实验室续代饲养 (>10 代) 后建立稳定的实验种群。大蜡螟幼虫饲养于养虫罐中 (90 mm×180 mm), 待幼虫化蛹后, 将所有蛹取出单头放入塑料培养皿 ($\phi=9$ cm) 中, 确保用于实验的大蜡螟成虫均未交配, 培养皿内放入湿棉球保湿。成虫羽化当日为 0 日龄, 次日为 1 日龄, 龄期以此类推。

1.2 试验条件和仪器

实验所用的大蜡螟均饲养于人工气候箱中, 人工气候箱设置为温度 (35 ± 0.5) $^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 (RH) 60%, 全黑暗环境。性选择行为的观察在人工气候室中进行, 人工气候室温度为 (26 ± 0.5) $^{\circ}\text{C}$, 其余实验环境与人工气候箱设置条件相同, 大蜡螟行为观察记录均在红光灯光下完成。

仪器: 电子天平 (FA1004N), 上海菁海仪器有限公司; RQZ-380C 智能人工气候箱, 温度波动范围 ± 1 $^{\circ}\text{C}$, 杭州琦胜电子科技有限公司生产。

1.3 方法

1.3.1 成虫体重对大蜡螟性选择行为的影响
取羽化后未交配的大蜡螟成虫放入塑料培养皿中, 置于电子天平上称重。供试的雌蛾、雄蛾体重设置为重和轻 2 种, 雄蛾轻体重范围为 82-121 mg, 重体重范围为 152-185 mg; 雌蛾轻体重范围为 117-160 mg, 重体重范围为 182-261 mg。

雄蛾体重对雌蛾性选择行为的影响: 用细毛笔蘸取蓝色和黄色荧光染料分别标记雄虫重体重和轻体重, 然后随机选取 0 日龄的重体重 (或轻体重) 雌蛾个体作为供试虫, 按照 1 头雌蛾+1 头重体重雄蛾+1 头轻体重雄蛾配对, 配对后置于养虫罐中, 将其集中放置在人工气候室中并在微弱红光下观察其选择交配行为, 如正常交配, 记录其初次选择重体重雄蛾 (或轻体重雄蛾) 交配的百分数、交配持续时间。交配时间在 60 min 以上者视为成功交配。试验重复 20 次。

雌蛾体重对雄蛾性选择的影响: 用细毛笔蘸取蓝色和黄色荧光染料分别标记雌虫重体重和轻体重, 然后随机选取 0 日龄的重体重 (或轻体重) 雄蛾个体作为供试虫, 按照 1 头雄蛾+1 头重体重雌蛾+1 头轻体重雌蛾配对, 具体操作与雄蛾体重对雌蛾性选择行为方法相同。

1.3.2 成虫日龄对大蜡螟性选择行为的影响
雄蛾日龄对雌蛾性选择行为的影响: 选取羽化后 1、3 和 5 d 的处女雄蛾[体重: (171.1 ± 3.5) mg] 各 1 头, 与 1 头 0 日龄处女雌蛾[体重: (195.5 ± 2.3) mg] 配对。羽化后 1、3 和 5 d 的雄成虫分别

用红色、黄色和蓝色荧光染料标记。实验处理方式和性选择行为观察记录同 1.3.1。每个处理重复 20 次。

雌蛾日龄对雄蛾性选择的影响: 选取羽化后 1、3 和 5 d 的处女雌蛾[体重: (195.5 ± 2.3) mg] 各 1 头, 与 1 头 0 日龄处女雄蛾[体重: (171.1 ± 3.5) mg] 配对, 具体操作与雄蛾日龄对雌蛾性选择行为方法相同。

1.3.3 交配经历对大蜡螟性选择行为的影响
取 0 日龄处女雌蛾、雄蛾各 1 头配对, 待其交配结束后将雌雄虫分开备用。

雄蛾交配经历对雌蛾性选择行为的影响: 取交配 1 次后的雄虫[体重: (175.3 ± 1.5) mg, 用蓝色染料标记]和另一头同日龄的处女雄蛾[体重: (173.4 ± 3.3) mg, 用红色染料标记]为一组, 然后放入 1 头 0 日龄处女雌蛾[体重: (198.1 ± 4.2) mg], 观察处女雌蛾对交配 (或未交配) 雄蛾的性选择行为, 试验处理方式和观察记录方法同 1.3.1。试验重复 20 次。

雌蛾交配经历对雄蛾性选择行为的影响: 取交配 1 次后的雌虫[体重: (191.3 ± 1.5) mg, 用蓝色染料标记]和另一头同日龄的处女雌蛾[体重: (193.4 ± 3.5) mg, 用红色染料标记]为一组, 然后放入 1 头 0 日龄处女雄蛾[体重: (173.5 ± 3.3) mg], 具体操作方法与雄蛾交配经历对雌蛾性选择行为的影响相同。

1.4 数据处理方法

采用 SPSS 21.0 对试验数据进行统计分析, 用 t -检验对两性间的选择进行差异显著性分析, 用单因素方差分析 (ANOVA) 中的最小显著差法 (Least significant difference, LSD) 对雌雄蛾的体重及选择不同日龄的交配持续时间进行差异显著性分析。文中所有图均利用 OriginPro 8.5 制作。

2 结果与分析

2.1 成虫体重对大蜡螟性选择行为的影响

2.1.1 雄虫体重对雌虫性选择的影响 雄虫体重对雌虫性选择影响的结果如图 1 所示, 重体重

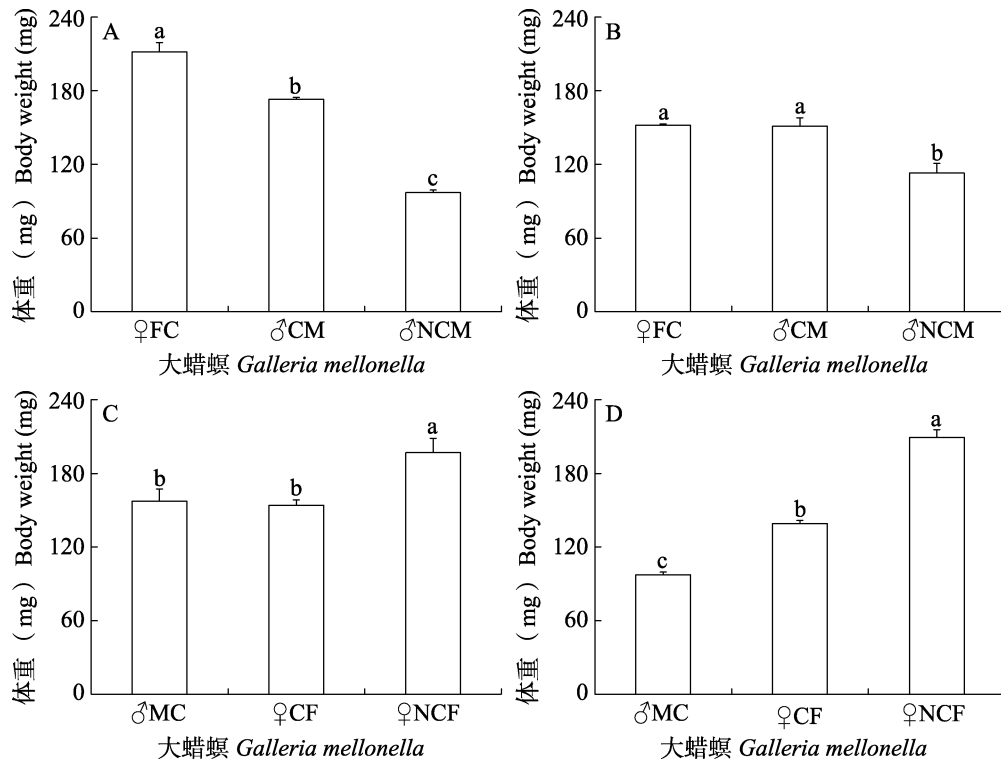


图 1 雌雄虫体重对大蜡螟性选择的影响

Fig. 1 The effect of male and female body weight on sexual selection of *Galleria mellonella*

A. 较重的雌虫作为选择者; B. 较轻的雌虫作为选择者; C. 较重的雄虫作为选择者; D. 较轻的雄虫作为选择者。

♀FC: 雌性选择者; ♂CM: 被选择雄虫; ♂NCM: 未被选择雄虫; ♂MC: 雄性选择者; ♀CF: 被选择雌虫;

♀NCF: 未被选择雌虫。柱上标有不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

A. The heavier female as chooser; B. The lighter female as chooser; C. The heavier male as chooser; D. The lighter male as chooser. ♀FC: Female chooser; ♂CM: Chosen male; ♂NCM: Non-chosen male; ♂MC: Male chooser; ♀CF: Chosen female; ♀NCF: Non-chosen female. Histograms with different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

雌虫 (选择者) 与被选择雄虫和未被选择雄虫的体重均存在显著差异 ($P < 0.01$), 但重体重雌虫与被选择雄虫的体重更接近 (图 1: A); 轻体重雌虫 (选择者) 与被选择雄虫的体重无显著差异 ($P > 0.05$), 但与未被选择雄虫的体重存在显著差异 ($P < 0.01$) (图 1: B)。这一结果表明, 大蜡螟雌虫倾向于选择与之体重接近的雄虫交配。

2.1.2 雌虫体重对雄虫性选择的影响 雌虫体重对雄虫性选择影响的实验结果表明, 重体重雄虫 (选择者) 与被选择雌虫的体重也无显著差异 ($P > 0.05$), 但与未被选择雌虫的体重存在显著差异 ($P < 0.01$) (图 1: C); 而轻体重雄虫 (选择者) 与被选择和未被选择雌虫的体重均存在显著差异 ($P < 0.01$), 但与被选择雌虫的体重差异较小 (图 1: D)。这表明大蜡螟雄虫倾向于选择与之体重接近的雌虫进行交配。

2.2 成虫日龄对大蜡螟性选择行为的影响

成虫不同日龄对大蜡螟雌雄虫性选择行为有明显的影 响, 且各日龄雌雄成虫均有被选择交配的机会 (表 1)。雌雄虫均倾向于选择 3 日龄的异性个体进行交配, 雌成虫对 3 日龄雄成虫的选择率为 65.1%, 雄成虫对 3 日龄雌成虫的选择率为 65.9%。雌虫对不同日龄异性的选择率大小顺序为: 3 日龄 > 5 日龄 > 1 日龄; 雄成虫对不同日龄异性个体的选择率大小顺序为: 3 日龄 > 1 日龄 > 5 日龄。雌雄虫选择各日龄异性的交配持续时间差异不显著 (雌性: $P = 0.365$; 雄性: $P = 0.982$)。

2.3 交配经历对大蜡螟性选择行为的影响

雌雄成虫均可选择未交配或已交配的异性

个体进行交配,且喜好性相同,均倾向选择有交配经历的异性。雌成虫对已交配雄成虫的选择率为 74.6%,雄成虫对已交配雌成虫的选择率为

79.4% (表 2)。雌雄虫选择不同交配状态异性的交配持续时间差异不显著 (雌性: $P=0.724$; 雄性: $P=0.739$)。

表 1 成虫日龄对大蜡螟性选择行为的影响

Table 1 The effect of adult age on sexual selection of *Galleria mellonella*

性别 Sex	初次选择交配百分数 (%) Percentage of first mating (%)			交配持续时间 (min) Mating duration (min)			F	P
	1 日龄	3 日龄	5 日龄	1 日龄	3 日龄	5 日龄		
	1-day old	3-days old	5-days old	1-day old	3-days old	5-days old		
雌性 (♀) Female	9.5±4.8	65.1±4.2	24.6±4.0	216.0±11.0	253.9±9.1	248.6±18.2	1.070	0.365
雄性 (♂) Male	19.8±4.4	65.9±8.7	15.1±0.8	254.5±27.3	255.1±7.3	251.0±14.0	0.019	0.982

表中交配时间数据为平均值±标准误。表 2, 表 3 同。

Data for mating duration are mean ± SE. The same as Fig.2 and Fig. 3.

表 2 交配经历对大蜡螟性选择行为的影响

Table 2 The effects of copulation experiences on sexual selection of *Galleria mellonella*

性别 Sex	初次选择交配百分数 (%) Percentage of first mating (%)		交配持续时间 (min) Mating duration (min)		T	P
	交配 Mating	未交配 Non-mating	交配 Mating	未交配 Non-mating		
	交配 Mating	未交配 Non-mating	交配 Mating	未交配 Non-mating		
雌性 (♀) Female	74.6±13.0	25.4±13.0	263.4±9.3	257.0±16.2	0.345	0.724
雄性 (♂) Male	79.4±6.3	20.6±6.3	248.9±6.8	254.3±16.2	- 0.338	0.739

3 讨论

昆虫性选择包括生殖器官以及其它形态结构、生理特征和行为习惯等许多性状的综合选择,其中体重是性选择的一个重要因素 (黄玲燕等, 2015)。体型较大、触角长及腿部健壮的雄性昆虫会在性选择中占据有利地位 (Jiménez-Pérez and Wang, 2004; Willemart *et al.*, 2009)。例如,体型较大的斜纹夜蛾雄虫被雌虫选择的机会更大,体型较小的雄虫甚至都不能获得体型较小雌虫的选择 (曾昭华等, 2016); 白斑星天牛 *Anoplophora malasiaca* 和黄斑星天牛 *Psacotha hilaris* 的大体型雄虫和小体型雄虫同时存在时,雌虫会拒绝小体型雄虫而选择与大体型雄虫交配 (Fukaya, 2004); 美洲沙漠蝗 *Schistocerca americana* 雌虫常与个头大、体重大的雄虫交配 (Kosal and Niedzlek-Feaver, 1997); 沫蝉 *Cercopis sanguinolenta* 雌性优先选择与个体较大、灵活性较强的雄性个体交配 (Biedermann, 2002)。本

研究结果表明大蜡螟雌雄虫均偏向选择与其体重较为接近的异性个体,这与叶甲 *Trirhabda canadensis* 的性选择倾向相同,可能是因为体重接近的两性生殖器匹配度更高 (Brown, 1993),亦或是因为雌虫本身个体较大,选择与体型大的雄虫交配能获得更多的生殖利益和更优质的基因;而雄虫个体较小,若选择与体型较大的雌虫交配,将会消耗更多的能量而降低生殖潜力 (Hunt *et al.*, 2005)。

交配经历也是性选择的影响因素之一,大蜡螟雌雄虫均偏向于选择有交配经历的异性。雌虫偏爱选择有交配经历的异性作配偶这一现象与鳞翅目昆虫美丽灯蛾 *Utetheisa ornatrix* (Ivengar, 2009)、欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Schlaepfer and Mcneil, 2000; Milonas *et al.*, 2011)、粉斑螟 *Cadra cautella* (McNamara *et al.*, 2012)、马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* (张诗语, 2017)、斜纹夜蛾 (曾昭华等, 2016) 等雌虫的性选择相同;而新泽西卷蛾 *Cnephasia jactatana* (Jiménez-

Pérez and Wang, 2004)、亚洲玉米螟 *O. furnacalis* (许竞文, 2020) 和地中海斑螟 *Ephestia kuehniella* (Xu and Wang, 2009) 雌虫在性选择时会避免与有交配经历的雄虫交配。此外, 还有一些蛾类昆虫如暗脉菜粉蝶 *Pieris napi* 并未显示雌虫能区分雄虫的交配经历 (Kaitala and Wiklund, 1994)。雌虫倾向选择有交配经历的雄虫可能有以下几种原因: 第一, 有交配经历的雄虫在配偶选择中竞争能力强于未交配雄虫, 能更快地定位并与雌虫发生交配 (Schlaepfer *et al.*, 2000); 第二, 有交配经历的雄虫获得更大的生殖成功反映了雌虫更偏爱这类雄虫的表型特征 (McNamara *et al.*, 2012); 第三, 有交配经历的雄虫精巢体积更大, 精巢体积与雄性交配能力的相关性在多种昆虫中也得到证实, 精巢体积大的雄性个体的交配能力显著大于精巢体积小的雄性个体 (Hosken and Ward, 2001; Katvala *et al.*, 2008; 冯波等, 2019, 2020)。大蜡螟雄性也偏向选择有交配经历的配偶的适应性意义还需进一步证实。

雌蛾的性选择行为与其日龄密切相关, 雌蛾往往能把成虫日龄作为区分雄虫质量好坏的可靠信号, 通过权衡交配所获得的利益与付出的代价, 选择特定日龄的配偶进行交配 (Jiménez-Pérez and Wang, 2004)。目前已报道了麻田豆杆野螟 *O. scapularis* 偏爱选择老龄配偶进行交配繁殖 (Win *et al.*, 2013); 而新泽西卷蛾 (Jiménez-Pérez and Wang, 2004)、地中海斑螟 (Xu and Wang, 2009) 和欧洲玉米螟 (Milonas and Andow, 2010) 等蛾类喜欢选择幼龄的配偶进行交配以获得更大的生殖成功; 马尾松毛虫雌虫在对不同日龄的配偶选择中偏爱选择幼龄 (0 d) 和中龄 (2 d) (张诗语, 2017)。大蜡螟雄虫多选择与 3 日龄雌虫交配, 这可能与不同日龄雌虫所释放信息素的含量相关 (Oku and Yasuda, 2010)。关于不同日龄雌虫释放性信息素的差异在许多鳞翅目昆虫中都有报道, 如榆木蠹蛾 *Holcocerus vicarius* 和蜀柏毒蛾 *Parocneria orientalis* 羽化当天的雌蛾体内性信息素含量较低, 第 2 天最高, 以后逐日下降 (杨美红等, 2010; 张坤胜等, 2012), 烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* 1 日龄处女雌蛾的性信息素 (Z9-16: Ald) 滴度最高 (Kamimura and

Tatsuke, 1993); 此外, 许多鳞翅目昆虫的羽化、交尾及性信息素产生与释放均存在节律上的一致性, 如豆野螟在 3 日龄具有最强的交尾行为, 雄蛾对 3 日龄处女雌蛾的性腺提取物的反应也最为强烈 (陆鹏飞等, 2007); 又如, 荔枝蒂蛀蛾 *Conopomorpha sinensis* 成虫求偶交尾高峰期为 3 日龄, 求偶交尾高峰期为 22:00-01:00, 而雄蛾对 3 日龄处女雌蛾 22:30-00:30 性腺粗提物的 EAG 反应也最强 (张辉等, 2014)。但大蜡螟的性选择行为与性信息素的释放节律是否存在一致性仍需要进一步验证, 大蜡螟在性选择过程中存在的化学信息联系、调控其性选择行为的化学生态机制和内部生理调控机理也需要进行深入研究, 从而为大蜡螟等害虫行为调控技术的开发与应用提供新的思路。

参考文献 (References)

- Biedermann R, 2002. Mating success in the spittlebug *Cercopis sanguinolenta* (Scopoli, 1763) (Homoptera: Cercopidae): The role of body size and mobility. *Japan Ethological Society*, 20(1): 13–18.
- Bressac C, Hauschtedt-jungen E, 1996. *Drosophila subobscura* female preferentially select long sperm for storage and use. *Insect Physiol.*, 42(4): 323–328.
- Brown WD, 1993. The cause of size-assortative mating in the leaf beetle *Trirhabda canadensis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(3): 151–157.
- Charriere JD, Imdorf A, 1999. Protection of honey combs from wax moth damage. *American Bee Journal*, 139(8): 627–630.
- Chen AH, Wang YL, Shao Y, Chen SL, Wu YH, Chen HW, 2018. Genes involved in *Beauveria bassiana* infection to *Galleria mellonella*. *Archives of Microbiology*, 200(4): 541–552.
- Cutuli MA, Petronio GP, Vergalito F, Magnifico I, Pietrangeli L, Venditti N, Marco RD, 2019. *Galleria mellonella* as a consolidated in vivo model hosts: New developments in antibacterial strategies and novel drug testing. *Virulence*, 10(1): 527–541.
- Ding XF, Lin MS, Liu LS, 2005. Effects of entomopathogenic nematodes on energetic contents in hemolymph of *Galleria mellonella*. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 28(3): 43–47. [丁晓帆, 林茂松, 刘亮山, 2005. 几种昆虫病原线虫对大蜡螟幼虫血淋巴及其能源物质含量的影响. 南京农业大学学报, 28(3): 43–47.]
- Dong SL, Du JW, 2002. Effects of mating experience and temperature on sex pheromone production of beet armyworm,

- Spodoptera exigua*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13(12): 1633–1636. [董双林, 杜家纬, 2002. 交配和温度对甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 雌蛾性信息素产生的影响. 应用生态学报, 13(12): 1633–1636.]
- Fan LP, Huang FQ, Wang HB, Li GH, Kong XB, Zhang SF, Zhang Z, 2015. Reproductive behavior of *Micromelalopha sieversi* (Lepidoptera: Notodontidae). *Scientia Silvae Sinicae*, 51(8): 60–66. [范立鹏, 黄范全, 王鸿斌, 李国宏, 孔祥波, 张苏芳, 张真, 2015. 杨小舟蛾 (鳞翅目: 舟蛾科) 的生殖行为. 林业科学, 51(8): 60–66.]
- Feng B, Guo QS, Yao XM, Li D, Cheng JJ, Chen QH, Du YJ, 2019. Association between the mating activity and testicular volume of male moths of *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 62(7): 849–856. [冯波, 郭前爽, 姚晓明, 李迪, 程建军, 陈庆华, 杜永均, 2019. 二化螟雄蛾交配行为与精巢大小的关系. 昆虫学报, 62(7): 849–856.]
- Feng B, Zhang WM, Zhang D, Qu LL, Meng W, Wang W, Wang HJ, Du YJ, 2020. The relationship between the mating rate and frequency of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and its age, sex ratio and testicular volume. *Acta Entomologica Sinica*, 63(1): 54–62. [冯波, 张万民, 张丹, 屈丽莉, 孟威, 王巍, 王浩杰, 杜永均, 2020. 亚洲玉米螟交配率和交配次数与其日龄、性比和精巢大小的关系. 昆虫学报, 63(1): 54–62.]
- Fukaya M, 2004. Effects of male body size on mating activity and female mate refusal in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris* (Pascos) (Coleoptera: Cerambycidae): Are small males inferior in mating. *Applied Entomology and Zoology*, 39(4): 603–609.
- Han B, Cong B, Liu YC, Fu HB, 2006. Effect of the entomopathogenic nematode strains on carboxylesterase activity of *Galleria mellonella*. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 34(7): 1393–1396. [韩冰, 从斌, 刘亚臣, 付海滨, 2006. 不同品系昆虫病原线虫对大蜡螟羧酸酯酶活性的影响. 安徽农业科学, 34(7): 1393–1396.]
- Hosken DJ, Ward PI, 2001. Experimental evidence for testis size evolution via sperm competition. *Ecology Letters*, 4(1): 10–13.
- Hu FL, Li YH, 2000. The biological and control methods on *Galleria mellonella* L. *Apicultural Science and Technology*, (1): 4–6. [胡福良, 李英华, 2000. 大蜡螟的生物学特性和防治方法. 养蜂科技, (1): 4–6.]
- Huang LY, Lu Q, Yu JF, Xu J, Chen P, Ye H, 2015. Sexual selection in insects. *Biological Disaster Science*, 38(3): 77–85. [黄玲燕, 陆沁, 余金凤, 徐进, 陈鹏, 叶辉, 2015. 昆虫的性选择. 生物灾害科学, 38(2): 77–85.]
- Hunt J, Brooks R, Jennions MD, 2005. Female mate choice as a condition-dependent life-history trait. *The American Naturalist*, 166(1): 79–92.
- Ivengar VK, 2009. Experience counts: Females favor multiply mated males over chemically endowed virgins in a moth (*Utetheisa ornatrix*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(6): 847–855.
- Ji QE, Hou WR, Chen JH, 2007. Development of a genetic sexing strain and the sterile male technique of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Acta Entomologica Sinica*, 50(10): 31–37. [季清娥, 侯伟荣, 陈家骅, 2007. 橘小实蝇遗传性别品系的建立及雄性不育技术. 昆虫学报, 50(10): 31–37.]
- Jiménez-Pérez A, Wang Q, 2004. Sexual selection in *Cnephasia jactatana* (Lepidoptera: Tortricidae) in relation to age, virginity, and body size. *Annals of the Entomological Society of America*, 97(4): 819–824.
- Jing XY, Zhang JT, Luo YQ, Liu PH, Zong SX, Liu JL, Yang MH, 2010. Circadian rhythms of sexual behavior and pheromone titers of *Holcocerus arenicola* (Lepidoptera: Cossidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(3): 307–313.
- Kaitala A, Wiklund C, 1994. Female mate choice and mating costs in the polyandrous butterfly *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *Journal of Insect Behavior*, 8(3): 355–363.
- Kamimura M, Tatsuke S, 1993. Diel rhythms of calling behavior and pheromone production of oriental tobacco budworm moth. *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Chemical Ecology*, 19(12): 2953–2963.
- Katvala M, Ronn JL, Arnqvist G, 2008. Correlated evolution between male ejaculate allocation and female remating behaviour in seed beetles (Bruchidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 21(2): 471–479.
- Kosal M, Niedzlek-Feaver, 1997. Female preferences for large, heavy mates in *Schistocerca americana* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Behavior*, 10(5): 711–725.
- Kwadha CA, Mutunga JM, Irungu J, Ongamo G, Ndegwa P, Raina S, Fombong AT, 2019. Decanal as a major component of larval aggregation pheromone of the greater wax moth, *Galleria mellonella*. *Journal of Applied Entomology*, 143: 417–429.
- Kwadha CA, Ong'amo GO, Ndegwa PN, Raina SK, Ayuka TF, 2017. The biology and control of the greater wax moth, *Galleria mellonella*. *Insects*, 8(2): 1–17.
- Leyrer RL, Monroe RE, 1973. Isolation and identification of the scent of the moth, *Galleria mellonella*, and a reevaluation of its sex pheromone. *Journal of Insect Physiology*, 19(11): 2267–2271.
- Liu M, Yang MF, Xu SY, Yao SL, 2014. Calling behavior of adult *Algedonia coclesalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and the ultrastructure of the sex pheromone-producing glands in its female adults. *Acta Entomologica Sinica*, 57(8): 879–888. [刘曼, 杨茂发, 徐思远, 姚松林, 2014. 竹织叶野螟成虫求偶行为及其雌蛾性信息素分泌腺超微结构. 昆虫学报, 57(8): 879–888.]

- Liu WF, Liang C, Miao CH, Yang S, 2018. Analysis and identification of male pheromone components of *Galleria mellonella* by headspace solid phase microextraction/gas chromatography-mass spectrometry. *Journal of Jiangsu Agricultural Science*, 46(4): 87–89. [刘位芬, 梁铖, 苗春辉, 杨爽, 2018. 顶空固相微萃取/GC-MS 分析鉴定大蜡螟雄性信息素成分. 江苏农业科学, 46(4): 87–89.]
- Lizana P, Machuca J, Larama G, Quiroz A, Mutis A, Venthur H, 2020. Mating-based regulation and ligand binding of an odorant-binding protein support the inverse sexual communication of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Insect Molecular Biology*, 29(3): 1–15.
- Lou Y, Ekaterina P, Yang SS, Lu BY, Liu BF, Ren NQ, Corvini PFX, Xing DF, 2020. Biodegradation of polyethylene and polystyrene by greater wax moth larvae (*Galleria mellonella* L.) and the effect of co-diet supplementation on the core gut microbiome. *Environmental Science and Technology*, 54(5): 2821–2831.
- Lu PF, Qiao HL, Wang XP, Zhou XM, Wang XQ, Lei CL, 2007. Adult behavior and circadian rhythm of sex pheromone production and release of the legume pod borer, *Maruca vitrata* (Fabricius) (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 50(4): 335–342. [陆鹏飞, 乔海莉, 王小平, 周兴苗, 汪细桥, 雷朝亮, 2007. 豆野螟成虫行为学特征及性信息素产生与释放节律. 昆虫学报, 50(4): 335–342.]
- Luo LL, Yang GM, Wang XH, Huang ZX, Liu M, Xu ZY, 2020. Toxicity determination of kang-kuan against the different stage larvae of *Galleria mellonella*. *Apiculture of China*, (4): 65–68. [罗丽林, 杨广明, 王兴红, 黄振兴, 刘曼, 徐祖荫, 2020. 康宽对大蜡螟不同龄期幼虫的毒力测定. 中国蜂业, (4): 65–68.]
- Ma T, Zhang M, Zhu XJ, Yang XC, Li YZ, Wen XJ, 2013. Active components and structural features of insect sex pheromones in Pyraloidea. *Chinese Journal of Ecology*, 32(12): 3378–3384. [马涛, 张蒙, 朱雪姣, 杨兴翠, 李奕震, 温秀军, 2013. 螟蛾总科昆虫性信息素活性组分及结构特征. 生态学杂志, 32(12): 3378–3384.]
- Malmquist JA, Rogan MR, McGillivray SM, 2019. *Galleria mellonella* as an infection model for *Bacillus anthracis* Sterne. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 9: 1–9.
- McNamara KB, Mc Kenzie JL, Elgar MA, Jones TM, 2012. A female preference for experienced males in the almond moth, *Cadra cautella*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(8): 1141–1147.
- Milcheva R, 2005. Radiobiological studies on the greater wax moth, *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera: Pyralidae). II. Radiation induced sterility. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 11(4): 423–430.
- Milonas PG, Andow DA, 2010. Virgin male age and mating success in *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Animal Behaviour*, 79(2): 509–514.
- Milonas PG, Farrell SL, Andow DA, 2011. Experienced males have higher mating success than virgin males despite fitness costs to females. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(6): 1249–1256.
- Mohan C, Shameer KS, 2003. *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera: Galleridae) as a new host for *Goniozus nephantidis* Mues. (Hymenoptera: Bethyridae). *Entomology*, 28(2): 169–172.
- Oku K, Yasuda T, 2010. Effects of age and mating on female sex attractant pheromone levels in the Sorghum plant bug, *Stenotus rubrovittatus* (Matsumura). *Journal of Chemical Ecology*, 36(5): 548–552.
- Pérez-Reytor D, García K, 2018. *Galleria mellonella*: A model of infection to discern novel mechanisms of pathogenesis of non-toxigenic vibrio parahaemolyticus strains. *Virulence*, 9(1): 22–24.
- Roller H, Biemann K, Bjerkb JS, 1968. Sex pheromones of pyralid moths-I. Isolation and identification of the sex-attractant of *Galleria mellonella* (L.) (greater wax moth). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 65(3): 208–213.
- Schlaepfer MA, Mcneil JN, 2000. Are virgin male Lepidopterans more successful in mate acquisition than previously mated individuals? A study of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Canadian Journal of Zoology*, 78(11): 2045–2050.
- Shen JZ, Qian CF, 1994. Effects of sub lethal dosage of *Bacillus thuringiensis* ssp. *galleriae* on SOD and POX activities in *Galleria mellonella* larvae. *Chinese Journal of Biological Control*, (3): 23–27. [申继忠, 钱传范, 1994. 亚致死剂量苏云金杆菌蜡螟亚种对大蜡螟幼虫 SOD 和 POX 活性的影响. 生物防治通报, (3): 23–27.]
- Svensson GP, Gündüz EA, Sjöberg N, Hedenström E, Lassance JM, Wang HL, Löfstedt C, Anderbrant O, 2014. Identification, synthesis, and behavioral activity of 5,11-Dimethylpentacosane, a novel sex pheromone component of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (L.). *Journal of Chemical Ecology*, 40(4): 387–395.
- Wang FP, Zhang L, Li YH, Cui ZJ, Luo Y, Su YL, 2019. Advances on research and application on mating disruption of *Grapholitha molesta*. *China Fruits*, 2019(5): 12–15. [王付平, 张丽, 李拥虎, 崔章静, 罗尧, 苏延乐, 2019. 梨小食心虫迷向技术研究及应用进展. 中国果树, 2019(5): 12–15.]
- Wei ZH, Pan F M, 1986. Trapping effect of sex attractant for the black cutworm, *Agrotis ipsilon* rottemberg. *Acta Phytophylacica Sinica*, 13(3): 201–204. [魏志洪, 潘法明, 1986. 小地老虎性引诱剂的诱蛾效果研究. 植物保护学报, 13(3): 201–204.]

- Willemart RH, Osses F, Chelini MC, Macías-Ordóñez R, Machado G, 2009. Sexually dimorphic legs in a Neotropical harvestman (Arachnida, Opiliones): Ornament or weapon? *Behavioural Processes*, 80(1): 51–59.
- Win A T, Kojima W, Ishikawa Y, 2013. Age-related male reproductive investment in courtship display and nuptial gifts in a moth, *Ostrinia scapulalis*. *Ethology*, 119(4): 325–334.
- Xu J, Wang Q, 2009. Male moths undertake both pre-and in-copulation mate choice based on female age and weight. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(6): 801–808.
- Xu JW, 2020. Mating behavior and internal reproductive system of the *Ostrinia furnacalis*. Shenyang: Shenyang Agricultural University. [许竞文, 2020. 日龄和交配状态对亚洲玉米螟雌蛾生殖适合度与雄蛾内生生殖系统特征的影响. 硕士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学.]
- Xu ZY, Zhu TX, Song JZ, 1982. *Galleria mellonella* and control research. *Apiculture of China*, (5): 24–27. [徐祖荫, 朱同兴, 宋景昭, 1982. 大蜡螟及其防治研究. 中国养蜂, (5): 24–27.]
- Yang MH, Zhang JT, Liu JL, Jing XY, Luo YQ, Zong SX, Cao CJ, Li YH, 2010. Reproduction behavior and circadian rhythm of sex pheromone production and release in *Holcocerus vicarius* (Walker) (Lepidoptera: Cossidae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(11): 1273–1280. [杨美红, 张金桐, 刘金龙, 荆小院, 骆有庆, 宗世祥, 曹川健, 李月华, 2010. 榆木蠹蛾生殖行为及性信息素产生与释放节律. 昆虫学报, 53(11): 1273–1280.]
- Yang S, Zhang XW, Song WF, Miao CH, Zhao HT, Jiang YS, 2016a. Review of the biological and control methods on *Galleria mellonella* L. *Apiculture of China*, 67(3): 30–34. [杨爽, 张学文, 宋文菲, 苗春辉, 赵慧婷, 姜玉锁, 2016a. 大蜡螟生物学特性及其防治研究概述. 中国蜂业, 67(3): 30–34.]
- Yang S, Zhao HT, Song WF, Meng J, Yang SS, Du YL, Pan JF, Wang SJ, Jiang YS, 2016b. Gene cloning and sequence analysis of (greater wax moth) the odorant receptor gene *Gmel/Orco* in *Galleria mellonella* L. *Journal of Environmental Entomology*, 38(4): 798–804. [杨爽, 赵慧婷, 宋文菲, 孟皎, 杨姗姗, 杜亚丽, 潘建芳, 王树杰, 姜玉锁, 2016b. 大蜡螟气味受体基因 *Gmel/Orco* 的克隆与序列分析. 环境昆虫学报, 38(4): 798–804.]
- Yang S, Zhao HT, Xu K, Guo LN, Du YL, Li XY, Su WT, Feng YJ, Long DL, Jiang YS, 2019. Analysis of the antennal transcriptome and olfaction-related genes of the greater wax moth *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(6): 1279–1291. [杨爽, 赵慧婷, 徐凯, 郭丽娜, 杜亚丽, 李新宇, 苏文婷, 冯宇佳, 龙登隆, 姜玉锁, 2019. 大蜡螟触角转录组及嗅觉相关基因分析. 应用昆虫学报, 56(6): 1279–1291.]
- Yao ST, Wu JX, Zheng YL, Zhou JH, Lu ZJ, Hu JJ, Du YJ, 2011. Application of sex pheromone of the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) in monitoring its population. *Acta Entomologica Sinica*, 54(4): 490–494. [姚士桐, 吴降星, 郑永利, 周金浩, 陆志杰, 胡加君, 杜永均, 2011. 稻纵卷叶螟性信息素在其种群监测上的应用. 昆虫学报, 54(4): 490–494.]
- Zaitoun ST, 2007. The effect of different mediterranean plant extracts on the development of the great wax moth *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera: Pyralidae) and their toxicity to worker honeybees *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) under laboratory conditions. *Journal of Food Agriculture & Environment*, 5(2): 289–294.
- Zeng ZH, Yang MF, Wu CX, 2016. Sexual selection in *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(5): 1084–1090. [曾昭华, 杨茂发, 武承旭, 2016. 斜纹夜蛾的性选择行为. 应用昆虫学报, 53(5): 1084–1090.]
- Zhang H, Chen XQ, Jiang SH, 2014. Eclosion, mating habits and sex pheromone release rhythm of *Conopomorpha sinensis* Bradley. *Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed.)*, 42(10): 40–42. [张辉, 陈晓琴, 江世宏, 2014. 荔枝蛀蒂虫成虫羽化和交尾习性及其性信息素释放节律的研究. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 42(10): 40–42.]
- Zhang KS, Yang W, Zhuo ZH, Deng ZB, Yang CP, Yang H, Zhou JH, Xiao YB, Jia Z, 2012. Reproduction behavior and circadian rhythm of sex pheromone production and release in *Parocneria orientalis* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(1): 46–54. [张坤胜, 杨伟, 卓志航, 邓志彬, 杨春平, 杨桦, 周建华, 肖银波, 贾玉珍, 2012. 蜀柏毒蛾生殖行为及性信息素产生与释放节律. 昆虫学报, 55(1): 46–54.]
- Zhang LC, 2019. Study on luring effect of different sex pheromones on *Chilo suppressalis*. *Modern Agricultural Science and Technology*, (2): 74, 78. [张雷昌, 2019. 不同性信息素对二化螟的诱捕效果研究. 现代农业科技, (2): 74, 78.]
- Zhang SY, 2017. Mate preference and reproductive fitness in pine caterpillar, *Dendrolimus punctatus* Walker (Lepidoptera: Lasiocampidae): effect of adult age, body size and mating history. Nanchang: Jiangxi Agricultural University. [张诗语, 2017. 马尾松毛虫配偶选择和生殖适度的研究-成虫日龄、交配经历和大小的影响. 硕士学位论文. 南昌: 江西农业大学.]
- Zhou YK, Qiao HL, Lu LL, Chen J, 2019. Adult emergence and sex pheromone release rhythm of *Heortia vitessoides*. *China Plant Protection*, 39(10): 27–31. [周亚奎, 乔海莉, 卢丽兰, 陈君, 2019. 黄野螟成虫羽化和性信息素释放节律研究. 中国植保导刊, 39(10): 27–31.]