

# 盲蝽交配行为研究进展

李彬, 张赛, 王晨蕊, 王桂荣\*, 刘杨\*

(中国农业科学院植物保护研究所/植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

**摘要:** 交配对昆虫的繁衍至关重要, 决定了昆虫种群的发展趋势。半翅目盲蝽科昆虫具有繁殖快, 产卵量大, 世代重叠严重等特点, 使其容易暴发难以防控, 严重影响了农业的生产和发展。本文针对盲蝽的交配行为进行综述, 系统阐明了盲蝽科不同物种间交配特征、交配高峰、交配节律以及交配次数的差异, 并对盲蝽科昆虫存在的多次交配行为和交配后抑制现象及机理进行了简要介绍, 论述了抑性欲素对盲蝽科昆虫交配后行为的调控。通过以上论述, 为针对盲蝽交配行为开发新型交配干扰剂并用于盲蝽的综合防治提供理论依据。

**关键词:** 盲蝽; 交配行为; 多次交配; 交配抑制; 抑性欲素

中图分类号: Q966 文献标识码: A 文章编号: 1005-9261(2020)05-0637-09

## Research Progress in the Mating Behavior of Mirid Bugs

LI Bin, ZHANG Sai, WANG Chenrui, WANG Guirong\*, LIU Yang\*

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests/Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

**Abstract:** Mating behavior is crucial to reproduction of insects and determines the development trend of insect populations. Mirid bugs are characterized by such physiological characteristics as short generation time, high fecundity, and severely overlapping generation, which renders frequent outbreak and control difficulty, and seriously affects agricultural production and development. The current review focused on the mating behaviors of several mirid bug species, including the mating characteristics of mating peaks, mating rhythm and mating times. Furthermore, the review briefed on the multiple mating behavior and post mating inhibition in mirid bugs, and the key role of antiaphrodisiacs in mediating the post-mating behavior. The review and discussion will provide a theoretical basis for the development of novel interference agents targeting on the mating behavior and contribute to IPM of mirid bugs.

**Key words:** mirid bugs; mating behavior; multiple mating; mating inhibition; antiaphrodisiacs

盲蝽科是昆虫纲半翅目中最大的科, 全世界已报道的盲蝽约有 760 个属 4100 余种。我国已报道约有 170 多个属 500 余种, 包括多种重要的农业害虫, 如绿盲蝽 *Apolygus lucorum*、苜蓿盲蝽 *Adelphocoris lineolatus*、牧草盲蝽 *Adelphocoris pratensis*、三点盲蝽 *Adelphocoris faciatis* 和中黑盲蝽 *Adelphocoris suturalis* 等。国外报道的主要有美国的豆荚草盲蝽 *Lygus hesperus*、美国牧草盲蝽 *Lygus lineolaris*、和长毛草盲蝽 *Lygus rugulipennis* 等和澳大利亚的绿淡盲蝽 *Creontiades dilutus*、褐淡盲蝽 *Creontiades pacificus* 和苹果微刺盲蝽 *Campylomma livida* 等<sup>[1-3]</sup>。盲蝽科多数为杂食性昆虫, 寄主植物达 200 余种, 包括棉花、玉米、葡萄、蔬菜等作物, 对农业生产造成了严重的危害。

收稿日期: 2020-07-15

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0200400); 国家自然科学基金 (31672095)

作者简介: 李彬, 硕士研究生, E-mail: 939022173@qq.com; \*通信作者, 王桂荣, 博士, 研究员, E-mail: wangguirong@caas.cn; 刘杨, 博士, 研究员, E-mail: yangliu@ippecaas.cn。

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2020.05.008

自1997年转Bt基因抗虫棉在我国商业化种植以来,棉田主要鳞翅目害虫棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 等得到了有效防治,使得人们对使用化学农药防治害虫的依赖性有所减弱。转基因作物的种植加强了田间天敌的自然控害作用,如瓢虫、草蛉类数量的增加有效控制了棉蚜种群的增长<sup>[4]</sup>,但同时也导致天敌控制作用较差的次要害虫如绿盲蝽上升为主要害虫<sup>[5]</sup>。绿盲蝽种群的暴发还波及其他寄主作物,近年来其对各类果树、茶树等经济作物的为害十分严重。虽然近些年人们致力于利用生态调控和生物防治等手段对绿盲蝽进行防治,但由于绿盲蝽具有隐蔽性强、寄主交替行为和高迁移性等独特的生物学特性,以上防治措施并没有达到理想的效果<sup>[6]</sup>。目前我国对绿盲蝽的防控还主要依赖化学农药,如何绿色防治绿盲蝽仍然是我国农业生产面临的难题。

自然界中昆虫主要存在有性生殖和孤雌生殖两大类生殖方式。孤雌生殖是昆虫常见的特殊生殖方式,对昆虫的广泛分布起着重要作用。在遇到恶劣的环境条件而造成种群大量死亡时,孤雌生殖的昆虫也更容易保留其种群。许多害虫种群的迅速传播、增长和孤雌生殖有密切联系<sup>[7,8]</sup>。虽然如此,但有性生殖仍然是昆虫主要的生殖方式。相对于孤雌生殖,有性生殖能促使基因广泛组合,有利于增加基因多样性,增强后代适应自然选择的能力。另外,有性生殖还能促进基因突变在种群中的传播,消除基因的有害突变对生存的影响<sup>[9,10]</sup>。

交配行为是昆虫繁衍后代、延续种群的重要环节。昆虫之所以能在自然界中拥有如此庞大的种群和数量,究其原因,除了昆虫具有个体小、食物范围广和适应能力强等因素以外,更重要的是昆虫具有强大的繁殖能力。对昆虫交配行为进行研究,了解昆虫交配的过程、特点和节律以及外界生物因素和环境因素对昆虫交配的影响,有助于通过干扰昆虫的交配活动来达到控制害虫种群数量的目的,从而为农林业害虫的绿色防治提供理论依据,具有一定的经济、生态和社会效益。

## 1 盲蝽的交配过程

### 1.1 昆虫交配过程

交配是有性生殖昆虫繁衍后代的必经阶段,直接决定着后代的种群数量,对昆虫种群的扩增和延续具有重要意义。一般来说,昆虫的交配过程可分为4个阶段。(1)配偶的定位和识别:此过程是通过昆虫灵敏的嗅觉系统识别环境中的性信息素分子来实现,多数昆虫的性信息素是由雌虫分泌并释放,引诱远距离的雄虫前来交配。此外,一些种类昆虫的雄虫也能释放性信息素,仅占雌性释放性信息素昆虫种类的10%<sup>[11]</sup>。不同昆虫种群,配偶的定位和识别方式也不相同。例如,冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 雄虫通过响应雌虫的振翅声来定位雌虫<sup>[12]</sup>。(2)求偶:昆虫求偶的方式多种多样,大多数昆虫的求偶行为具有物种特异性,例如,中华蜜蜂 *Apis cerana* 雄虫以跳舞的形式在空中画圆或以短距离飞行的方式吸引雌虫。求偶行为的种特异性是昆虫长期进化的结果,其过程非常精细<sup>[13]</sup>。(3)交配:雄虫将生殖器官插入雌虫的生殖道以进行内部受精是最常见的交配方式。另外,大多数昆虫的交配过程是静止的,但一些蝇类和蜻蜓目昆虫的交配则是在飞行过程中发生<sup>[14,15]</sup>。(4)交配后行为:昆虫交配结束后,会出现一些特殊的行为。例如螳螂雄虫交配后会被雌虫吃掉。还有一些昆虫在交配后会进入交配不应期,黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 在完成交配后,由于雌虫体内存在雄虫的生殖腺分泌物而导致交配后一段时间内不再接受其他雄虫。随着分泌物被排出或降解,雌虫又逐渐恢复再次交配的能力<sup>[16]</sup>。

### 1.2 不同盲蝽的交配过程

与多数昆虫类似,盲蝽在交配前通过性信息素来识别和定位配偶。昆虫性信息素又称为昆虫性外激素,是指由性成熟的雌性或雄性个体分泌用于同种两性昆虫之间交流性信息的微量化学物质,可引起配偶相应的生理和行为反应<sup>[17]</sup>。盲蝽科昆虫性信息素的研究起步较晚,到目前为止大约仅有30年<sup>[18]</sup>。目前已有多种盲蝽的性信息素组分得到了分离与鉴定。研究发现分布于美洲和亚洲的多种盲蝽的性信息素组分基本相同,但比例存在较大差异<sup>[19]</sup>(表1)。性信息素是由特定的腺体分泌产生,不同种类的昆虫释放性信息素的腺体的形态和分布部位也不相同。对于盲蝽科昆虫,不同种的性信息素分泌部位有较大差异,美国牧草盲蝽、豆荚草盲蝽、显角微刺盲蝽 *Campylomma verbasci*、*Phytocoris californicus*

和 *Phytocoris relativus* 的性信息素分泌部位为后胸臭腺<sup>[20-23]</sup>, 原丽盲蝽 *Lygocoris pabulinus* 的性信息素释放部位在足分泌腺<sup>[24]</sup>。苏建伟等<sup>[25]</sup>通过对绿盲蝽雌虫浸提物的分析推测绿盲蝽性信息素的分泌部位是胸部的腺体。

目前, 盲蝽科少数昆虫的交配过程已经明确, 不同种盲蝽具有不同的交配特征。研究发现, 美国牧草盲蝽在交配时, 雄虫从雌虫前方缓缓靠近, 用其触角触碰雌虫, 当雄虫接近雌虫的右侧后, 雄虫紧接着用其腹部猛刺或接触雌虫的腹部, 如果雌虫接受交配, 便会缓慢地提起腹部, 将产卵器放下, 露出生殖器的开口<sup>[26]</sup>。原丽盲蝽的求偶行为包括雌、雄虫触角的接触和雄虫腹部的振动。豆莢草盲蝽在交配前, 雄虫首先慢慢地向雌虫靠近, 并用触角轻轻地触碰雌虫, 如果雌虫接受交配, 雄虫便会微提腹部, 将其左后足放到雌虫的半鞘翅上, 接着将身体旋转 45°, 位于雌虫右侧。在交配过程中, 雌、雄虫的位置固定不变, 除非受到干扰, 一般都很少移动, 也不取食。交配完成时, 豆莢草盲蝽雄虫通常会用其右侧后足敲击雌虫的腹部末端来中断交配<sup>[26]</sup>。中黑盲蝽在交配前, 雌虫以后足摩擦腹部的方式来吸引雄虫。雄虫对雌虫准确定位后, 会从后侧面接近雌虫, 期间偶尔振翅, 并用前足抱住雌虫, 用其腹部频繁触碰雌虫腹部, 试图与之交配。此时雌虫会试图逃逸摆脱雄虫, 如果未能逃脱, 雌虫则放弃挣扎准备交配。交配发生时, 雌虫腹部在雄虫腹部上方, 腹部末端相连, 虫体朝不同方向呈 45~90°角<sup>[27]</sup>。薇甘菊颈盲蝽 *Pachypeltis micranthus* 发生交配之前, 雌虫触角向前伸展, 静止在叶片上, 不取食也不活动。雄虫则聚集在雌虫附近, 来回爬动。雄虫在爬行过程中偶尔用触角触碰雌虫, 此时雌虫会立即躲避并与该雄虫保持一定距离。雌虫通过与不同雄虫的触角进行接触, 从中选择一个最佳配偶进行交配。交配发生时, 雌虫在雄虫上方, 腹部末端相连, 虫体之间呈 130~180°角<sup>[28]</sup>。通常情况下, 矮小长脊盲蝽 *Macrolophus pygmaeus* 雌虫不易接受雄虫的交配, 因为大多数雌虫会躲避雄虫的求偶, 雌、雄虫需要经过多次接触之后才决定交配。当雄虫遇到雌虫时, 雄

表 1 已鉴定的盲蝽科昆虫性信息素组分

Table 1 The pheromone components identified in Miridae species

盲蝽科昆虫 Miridae species	性信息素组分 Pheromone components	参考文献 Reference
苜蓿盲蝽 <i>Adelphocoris lineolatus</i>	Hexyl butyrate (HB), (E)-2-hexenyl butyrate (E2HB), (E)-4-oxo-2-hexenal (4-OHE)	[31]
中黑盲蝽 <i>Adelphocoris suturalis</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[31]
绿盲蝽 <i>Apolygus lucorum</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[19,31]
斯氏后丽盲蝽 <i>Apolygus spinolae</i>	HB, E2HB, 4-OHE, (E)-2-octenyl butyrate (E2OB)	[19]
<i>Creontiades dilutes</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[32]
显角微刺盲蝽 <i>Campylomma verbasci</i>	Hexyl hexanoate (HH), (E)-2-hexenyl hexanoate (E2HH)	[20]
<i>Liocoris tripustulatus</i>	Butyl butyrate (BB), HB, (E)-2-butenyl butyrate (E2BB)	[33]
原丽盲蝽 <i>Lygocoris pabulinus</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[33,34]
灰豆草盲蝽 <i>Lygus elisus</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[35]
三点盲蝽 <i>Adelphocoris fasciaticollis</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[31]
西部牧草盲蝽 <i>Lygus hesperus</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[35]
美国牧草盲蝽 <i>Lygus lineolaris</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[35]
牧草盲蝽 <i>Lygus pratensis</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[33,34]
长毛草盲蝽 <i>Lygus rugulipennis</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[33,36]
<i>Orthops campestris</i>	HB, E2HB, 4-OHE	[19]
<i>Phytocoris brevisculus</i>	Hexyl acetate (HA), (E)-2-octenyl acetate (E2OA)	[37]
<i>Phytocoris californicus</i>	HA, E2OA	[21]
<i>Phytocoris calli</i>	HA, (E)-2-hexenyl acetate (E2HA), Octyl acetate (OA), E2OA	[38]
<i>Phytocoris difficilis</i>	HA, E2HA, E2OA	[37]
<i>Stenotus rubroviyatus</i>	E2HB, 4-OHE	[19]
泛泰盲蝽 <i>Taylorilygus apicalis</i>	HB, E2HB, 4-OHE, E2OB	[19]

虫会加速爬行,积极求偶。在交配过程中,雌、雄虫尾部相连,虫体朝不同方向呈 $180^\circ$ 角。烟盲蝽 *Nesidiocoris tenuis* 和矮小长脊盲蝽恰恰相反,烟盲蝽雌虫很容易接受雄虫的求偶,甚至可以和先前没有任何接触的雄虫完成交配。雌、雄虫相遇完全是随机的,一旦它们相遇,便开始交配。在交配过程中,烟盲蝽与矮小长脊盲蝽类似,虫体尾部相连朝不同方向呈 $180^\circ$ 角。交配开始后,雌、雄虫保持静止,偶尔雌虫会拖着雄虫行走,甚至取食<sup>[29]</sup>。*Ozophora baranowskii* 和 *Ozophora maculata* 两者具有类似的交配特征。当两个雌虫相遇时,它们会立即避开;当两个雄虫相遇时,偶尔一头雄虫会爬上另一头雄虫的背部,并用生殖器去触碰,但几秒后便会分开。当雌、雄虫相遇时,雄虫除一条后足外将其余所有的足都搭在雌虫的胸部和翅膀上,并不断用触角和足拍打雌虫的头部、胸部和翅膀,然后爬下来将生殖器与雌虫的产卵器结合。交配时,两虫虫尾相连,虫体朝相反方向呈 $180^\circ$ 角<sup>[30]</sup>。

## 2 盲蝽交配行为的特征

### 2.1 盲蝽的交配节律

大量研究资料表明,昼夜节律对昆虫交配行为有一定程度的影响。自然界中不同种类的昆虫都有其独特的交配节律,这样不仅可以降低种群间对相同食物和空间等资源的竞争,还可以保证种群内部交配活动的规律性,这种交配节律可以受到外界环境因子的调控<sup>[39]</sup>。盲蝽也具有一定的交配节律。大部分盲蝽的交配活动在光期进行,但在暗期也有发生。例如,灰豆草盲蝽 *Lygus elisus* 在光期和暗期都可以发生交配。烟盲蝽没有最优的交配时间,在白天和晚上都能观察到交配现象。矮小长脊盲蝽具有黄昏交配的习性,且在黄昏交配率最高<sup>[29]</sup>。薇甘菊颈盲蝽普遍在下午交配,且在 15:30~18:30 之间交配率最高,有时在上午也能观测到交配行为,但数量较少<sup>[28]</sup>。中黑盲蝽的交配行为发生在晚上,交配高峰期为 23:00~24:00<sup>[27]</sup>。

### 2.2 盲蝽的交配持续时间

昆虫的交配持续时间是衡量昆虫交配能力的重要指标。交配持续时间越长也就意味着雄虫有足够的时间将大量的精子和营养物质转移到雌虫体内,使雌虫更充分受精,繁殖更多后代。盲蝽的交配持续时间会受到光照、温湿度等环境因素的影响,也与雌雄外生殖器刺棘类骨化附器的发达程度以及与之相应交尾个体的锁合程度有关。不同种类盲蝽的交配持续时间不同。研究表明,不同盲蝽的交配持续时间从几分钟到几小时不等。中黑盲蝽的交配持续时间很短,平均只有 30 s<sup>[27]</sup>。豆荚草盲蝽的交配持续时间约为 90 s<sup>[26]</sup>。原丽盲蝽的交配持续时间仅有 2 min<sup>[40]</sup>。薇甘菊颈盲蝽的交配时间持续大约  $(343.1 \pm 95.4)$  s<sup>[28]</sup>,矮小长脊盲蝽的交配持续时间平均只有  $(4.1 \pm 0.2)$  min<sup>[29]</sup>。*O. baranowskii* 和 *O. maculata* 的交配持续时间都很长,*O. baranowskii* 大约持续  $(65 \pm 9)$  min,而 *O. maculata* 的交配时长约是 *O. baranowskii* 的 2 倍,约  $(118 \pm 13)$  min<sup>[30]</sup>。烟盲蝽的交配持续时间很长,能达到 3 h 以上<sup>[29]</sup>。在某些情况下,盲蝽科昆虫交配时,只要受到轻微的干扰就会导致雌、雄虫交配的终止。但豆荚草盲蝽即使交配时受到干扰,也会迅速恢复并控制交配继续进行<sup>[26]</sup>。

### 2.3 成虫龄期对盲蝽交配的影响

成虫龄期决定着盲蝽在发生交配前是否性成熟,所以成虫龄期对盲蝽交配有很大影响。例如,中黑盲蝽雌、雄虫均在 4 日龄开始发生交配,在 13 日龄达到交配高峰 100%,表明其雌、雄虫在羽化后 13 日龄已完全性成熟<sup>[27]</sup>。原丽盲蝽雌虫在羽化后 2.5 日龄开始出现交配,超过 30%的雄虫和雌虫在 4.5 日龄开始交配。在 10.5 日龄,雌虫的交配数量已达到 73%<sup>[40]</sup>。

## 3 盲蝽的多次交配现象

### 3.1 盲蝽的交配次数

在繁殖季节,昆虫通过多种交配模式来繁殖后代。为了繁衍出优质的后代,几乎所有昆虫都有适合自己的繁殖策略。目前,昆虫主要存在 3 种典型的交配模式,分别为一雄一雌制、一雄多雌制或一雌多雄制和多雌多雄制<sup>[41]</sup>。理论上讲,昆虫雌虫经过一次或少数几次交配就足以保证其所有卵子受精,但也有一些昆虫存在多次交配的现象,这种现象广泛存在于鞘翅目、膜翅目、鳞翅目、直翅目、双翅目、长翅目、广翅目和蚤目等昆虫类群中<sup>[42]</sup>。多次交配是昆虫繁衍后代的一种常见交配策略,在给雌、雄虫带来诸多益处

的同时,也会带来一定的代价。例如,雌虫经多次交配可获得充足的精子,产生更多后代,但同时也增加了雌虫在交配过程中被捕食的风险,雄虫则会导致不同程度的精子竞争<sup>[43,44]</sup>。

在盲蝽科中,多个物种可发生多次交配行为。例如,豆荚草盲蝽一次交配就能满足雌虫产生足够可育的卵,实际上雌虫一生最多可交配3次,雄虫最多可交配7次<sup>[26]</sup>。在原丽盲蝽中,单次交配不足以确保雌虫所有卵受精,其在连续几天内可发生多次交配,有的雌虫会在连续4 d内交配3次<sup>[40]</sup>。烟盲蝽非常容易和雄虫交配,在其一生中交配不止发生一次<sup>[29]</sup>。

### 3.2 盲蝽的交配抑制现象

研究显示,雌虫对同种雄虫的性吸引力会随雌虫的发育状态和所受到的外部刺激发生变化。一般来说,年轻和未交配的昆虫因其较大的生殖潜力而在配偶选择过程中更具吸引力。例如,年轻的雌虫有较高的产卵量,而初次交配的雄虫能提供较大的精包。但多数雌虫在交配后会暂时或永久地失去这种吸引力<sup>[45]</sup>。

盲蝽中也存在类似现象,雌虫交配后会失去对其他雄虫的性吸引力,从而一段时间内不再与其他雄虫交配。在豆荚草盲蝽中,近期交配的雌虫在短期内对雄虫的吸引力显著低于未交配雌虫。交配前,雄虫会接近雌虫并不断用触角触碰雌虫腹部末的后尖端,如果雄虫在初步评估后对雌虫感兴趣,雄虫便会移动到雌虫身边摇晃身体开始求偶。相反,如果雄虫初步评估的结果是最近交配过的雌虫,那么通常情况下雄虫会迅速躲开<sup>[46,47]</sup>。

### 3.3 盲蝽交配抑制现象的机理

在果蝇和一些鳞翅目昆虫中,多数雌虫交配后会失去对雄虫的性吸引力。研究表明,造成雌虫交配后性吸引力降低的机制有三种:第一种是由于内源性效应,即交配后雌虫性信息素的释放量降低<sup>[48-52]</sup>,或交配后诱导产生了某种驱避信息素<sup>[53,54]</sup>。其次,在一些昆虫中,雄虫在求偶或交配过程中会分泌性信息素拮抗剂,这些拮抗剂可掩盖雌虫的气味,并标记雌虫和其周围区域有雄虫存在,表明该雌虫处于被保护或不接受求偶的状态<sup>[55]</sup>。第3种机制是雄虫在交配过程中向雌虫体内传递了抑性欲素,抑性欲素的功能不是操纵或掩盖雌虫释放的性信息素,而是直接向其他雄虫传递该雌虫交配状态的信号,以保护配偶的形式来降低雌虫的性吸引力。目前已有许多昆虫被证明利用此机制降低雌虫交配后产卵期间的性吸引力<sup>[56-61]</sup>(表2)。通常,抑性欲素是由一种或几种对雄虫具有趋避作用的化合物组成<sup>[62-64]</sup>。这些抑性欲素会在几天或几周内从雌虫体内排出或降解,此时雌虫又能重新吸引新的配偶。发生交配的雌、雄虫和雌虫潜在的追求者都不同程度地受益于抑性欲素的存在,交配后的雄虫受益于精子竞争风险降低;潜在的雌虫追求者也可以避免精子竞争,同时还降低了追求不易接受交配的雌虫相关的能量成本和被捕食的风险<sup>[45]</sup>;雌虫则通过减少雄虫的骚扰获益,否则可能对其寿命、产卵和被捕食等方面产生负面影响<sup>[65-68]</sup>。

研究显示,Brent和Byers<sup>[69]</sup>在豆荚草盲蝽中成功鉴定出一种抑性欲素。豆荚草盲蝽雌虫的交配模式属于一妻多夫制,雌虫在一生中需多次交配以确保稳定的精子供应从而维持较高的产卵率<sup>[47,70,71]</sup>。MA是一种在交配过程中转移的挥发性化合物,它源于雄虫的附属腺体,并在交配期间与精子等其他成分一起转移到雌虫中,再逐渐从雌虫的阴道毛孔释放,然后作用于其他潜在的配偶,起到抑制交配的作用<sup>[69]</sup>。研究表明,豆荚草盲蝽雌虫交配后4~5 d内对其他雄虫仍然没有性吸引力,在此期间虽然它们的再次交配率很低,但产卵率非常高<sup>[72]</sup>。MA对交配后雌虫再次交配的抑制效果并不是永久的,当MA含量逐渐降低或被降解时,雌虫又会释放出抗抑性欲素香叶基香叶酰乙酸酯(Geranylgeranyl acetate, GGA)和香叶基香叶醇(Geranylgeraniol, GGOH),向潜在追求者传递可以再次交配的信号,从而更好地调控自己的交配时期<sup>[73]</sup>。

## 4 展望

近年来,性信息素在昆虫交配过程中的关键作用及其在害虫防治中的应用前景一直是研究者们关注的热点,缺乏关于昆虫交配干扰相关的研究报道。虽然目前在盲蝽科中已经鉴别出几种抑性欲素,但关于抑性欲素的识别及作用机制知之甚少,在防治中的应用也很少,因此随着越来越多的关于盲蝽嗅觉相关蛋白的发掘与功能鉴定,可基于盲蝽对抑性欲素的嗅觉识别机制开展盲蝽的防治工作。对盲蝽交配行为和交配后抑制现象及机制进行研究,一方面有利于了解盲蝽的交配特征和节律,探究影响昆虫交配的自身因素和外界环境因素,干扰昆虫的交配过程,是直接减少后代种群数量和密度的一种最有效的方法。另一方面也

表2 已知的昆虫抑性欲素  
Table 2 The identified antiaphrodisiac in insects

种类 Species		抑性欲素成分 Anti-aphrodisiac components	参考文献 Reference
鳞翅目 Lepidoptera	大菜粉蝶 <i>Pieris brassicae</i>	Benzyl cyanide	[74]
	暗脉菜粉蝶 <i>Pieris napi</i>	Methyl salicylate	[59]
	菜粉蝶 <i>Pieris rapae</i>	Methyl salicylate, indole	[74]
	<i>Heliconius erato</i>	$\beta$ -ocimene, dihydrofarnesenic acid	[56]
	<i>Heliconius melpomene</i>	$\beta$ -ocimene	[60]
半翅目 Hemiptera	豆莢草盲蝽 <i>Lygus hesperus</i>	Myristyl acetate	[69]
	美洲牧草盲蝽 <i>Lygus lineolaris</i>	Myristyl acetate	[69]
	灰豆草盲蝽 <i>Lygus elisus</i>	Myristyl acetate	[69]
双翅目 Diptera	<i>Drosophila melanogaster</i>	7-Tricosener	[75]
		Cis-vaccenyl acetate	[76]
		CH5O3	[61]
	<i>Drosophila arizonae</i>	Triacylglycerides, acetyldienyl acetates	[77]
	<i>Drosophila mojavensis</i>	Triacylglycerides, acetyldienyl acetates	[77]
	<i>Drosophila navojoa</i>	Triacylglycerides, acetyldienyl acetates	[77]
	<i>Glossina morsitans</i>	Polymethyl alkenes (19,23-dimethyl tritriacont-1-ene)	[78]
膜翅目 Hymenoptera	<i>Lasioglossum zephyrum</i>	Unknown	[57,79]
	<i>Lasioglossum malachurum</i>	Hexadecyl, octadecenoate	[79]
	<i>Bombus terrestris</i>	Linoleic acid	[80,81]
	<i>Solenopsis invicta</i>	Linoleic acid	[82]
	<i>Osmia rufa</i>	(Z)-7-Ethyl hexadecenoate	[79]

为开发与环境相容的新农药和农药作用新靶标奠定理论基础, 为害虫低污染治理提供新的途径, 具有较好的经济和生态价值。

### 参 考 文 献

- [1] 刘仰青, 吴孔明, 薛芳森. 盲蝽象抗药性治理的研究进展[J]. 华东昆虫学报, 2007, 16(2): 141-148.
- [2] Fitt G P, Mares C L, Llewellyn D J. Field evaluation and potential ecological impact of transgenic cottons (*Gossypium hirsutum*) in Australia[J]. Biocontrol Science and Technology, 1994, 4(4): 535-548.
- [3] Bodnaruk K P. Daily activity patterns of adult *Creontiades dilutes* and *Campylomma liebknechti* (Hemiptera: Miridae) in early-flowering cotton[J]. Australian Journal of Entomology, 1992, 31(4): 331-332.
- [4] Lu Y H, Wu K M, Jiang Y Y, et al. Widespread adoption of Bt cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services[J]. Nature, 2012, 487(7407): 362-365.
- [5] Lu Y H, Wu K M, Jiang Y Y, et al. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with widescale adoption of Bt cotton in China[J]. Science, 2010, 328(5982): 1151-1154.
- [6] Lu Y H, Wu K M. Mirid bugs in China: pest status and management strategies[J]. Outlooks on Pest Management, 2011, 22(6): 248-252.
- [7] 彩万志. 孤雌生殖及其在进化上的意义[J]. 昆虫知识, 1989, 26(6): 364-367.
- [8] 王成业. 昆虫孤雌生殖起源的遗传机制和进化意义[J]. 动物学研究, 2011, 32(6): 689-695.
- [9] Pálsson S, Pamilo P. The effects of deleterious mutations on linked, neutral variation in small populations[J]. Genetics, 1999, 153(1): 475-483.
- [10] Poon A, Otto S P. Compensating for our load of mutations: Freezing the meltdown of small populations[J]. Evolution, 2000, 54(5): 1467-1479.
- [11] 王荫长. 昆虫生物化学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001, 448-480.
- [12] Su M P, Andrés M, Boyd-Gibbins N, et al. Sex and species specific hearing mechanisms in mosquito flagellar ears[J]. Nature communication, 2018, 9:

- 3911.
- [13] 刘若楠, 颜忠诚. 昆虫求偶行为方式及生物学意义[J]. 生物学通报, 2008, 43(9): 6-8.
- [14] Ragland S S, Sohal R S. Mating behavior, physical activity and aging in the housefly, *Musca domestica*[J]. Experimental Gerontology, 1973, 8(3): 135-145.
- [15] 辛泽华. 蜻蜓的交配[J]. 生物学教学, 1996, 9: 42.
- [16] Laturney M, Billeter J C. *Drosophila melanogaster* females restore their attractiveness after mating by removing male anti-aphrodisiac pheromones[J]. Nature Communications, 2016, 7(1): 12322.
- [17] 杜家纬. 昆虫性信息素及其应用[M]. 北京: 中国林业出版社, 1998, 156-157.
- [18] 张涛, 杨代斌, 李永红, 等. 盲蝽科害虫性信息素研究进展[C]. 中国植物保护学会学术年会, 2008, 163-167.
- [19] Yang C Y, Kim S J, Kim J, et al. Sex pheromones and reproductive isolation in five mirid species [J]. PLoS ONE, 2015, 10(5): e0127051.
- [20] Smith R F, Pierce H D, Borden J H. Sex pheromone of the mullein bug, *Campyloma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae)[J]. Journal of Chemical Ecology, 1991, 17(7): 1437-1447.
- [21] Millar J G, Rice R E. Sex pheromone of the plant bug *Phytocoris californicus* (Heteroptera: Miridae) [J]. Journal of Economic Entomology, 1998, 91(1): 132-137.
- [22] Millar J G, Rice R E, Wang Q. Sex pheromone of the mirid bug *Phytocoris relativus* (Heteroptera: Miridae)[J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23(7): 1743-1754.
- [23] Gueldner R C, Parrott W L. Volatile constituents of the tarnished plant bug[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 1978, 8(5): 389-391.
- [24] 吴伟坚, 高泽正, 梁广文. 盲蝽科昆虫性信息素研究概况[J]. 应用昆虫学报, 2004, 41(4): 299-301.
- [25] 苏建伟, 陈展册, 张广珠, 等. 绿盲蝽雌虫的浸提物分析[J]. 昆虫知识, 2010, 47(6): 1113-1117.
- [26] Wheeler A G. Biology of the plant bugs (Hemiptera: Miridae): pests, predators, opportunists[M]. Ithaca and London: Cornell University Press, 2001, 105-135.
- [27] 罗静, 张志林, 陈龙佳, 等. 中黑盲蝽羽化节律及交配行为初步研究[J]. 应用昆虫学报, 2012, 49(3): 596-600.
- [28] 泽桑梓, 王海帆, 季梅, 等. 薇甘菊颈盲蝽基础生物学特性[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(12): 64-69.
- [29] Franco K, Jauset A, Castane C. Monogamy and polygamy in two species of mirid bugs: A functional-based approach[J]. Journal of Insect Physiology, 2011, 57(2): 307-315.
- [30] Rodriguez S, Rafael L. Male and female mating behavior in two *Ozophora* bugs (Heteroptera: Lygaeidae)[J]. Journal of the Kansas Entomological Society, 1999, 72(2): 137-148.
- [31] 张涛. 绿盲蝽(*Apolygus luscorum*)性信息素的提取鉴定及应用研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.
- [32] Lowor S T, Socorro A P D, Gregg P C. Sex pheromones of the green mirid, *Creontiades dilutus* (Hemiptera: Miridae)[J]. International Journal of Agricultural Research, 2009, 4(4): 137-145.
- [33] Fountain M T, Jastad G, Hall D, et al. Further studies on sex pheromones of female *Lygus* and related bugs: development of effective lures and investigation of species-specificity[J]. Journal of Chemical Ecology, 2014, 40(1): 71-83.
- [34] Drijfhout F P, Van Beek T A, Visser J, et al. On-line thermal desorption-gas chromatography of intact insects for pheromone analysis[J]. Journal of Chemical Ecology, 2000, 26(6): 1383-1392.
- [35] Byers J A, Fefer D, Levizada A, et al. Sex pheromone component ratios and mating isolation among three *Lygus* plant bug species of North America[J]. Naturwissenschaften, 2013, 100(12): 1115-1123.
- [36] Innocenzi P J, Hall D, Cross J V, et al. Attraction of male European tarnished plant bug, *Lygus rugulipennis* to components of the female sex pheromone in the field[J]. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(6): 1401-1413.
- [37] Zhang Q, Aldrich J R. Pheromones of milkweed bugs (Heteroptera: Lygaeidae) attract wayward plant bugs: *Phytocoris* mirid sex pheromone[J]. Journal of Chemical Ecology, 2003, 29(8): 1835-1851.
- [38] Zhang Q, Aldrich J R. Sex pheromone of the plant bug, *Phytocoris calli* knight[J]. Journal of Chemical Ecology, 2008, 34(6): 719-724.
- [39] Hanks L M. Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles[J]. Annual Review of Entomology, 1999, 44(1): 483-505.
- [40] Groot A T, Wal E V D, Schuurman A, et al. Copulation behavior of *Lygocoris pabulinus* under laboratory conditions[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1998, 88(3): 219-228.

- [41] John S. The evolution of insect mating systems[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1984, 59(3): 362-363.
- [42] 刘兴平, 彭接辉, 何海敏, 等. 多次交配对昆虫适应性的影响[J]. *江西农业大学学报*, 2008, 30(4): 592-600.
- [43] Arnqvist G, Nilsson T. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects[J]. *Animal Behaviour*, 2000, 60(2): 145-164.
- [44] Sakurai T. Variation in time to sperm depletion and oviposition patterns in females of *Riptortus clavatus* (Heteroptera: Alydidae)[J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1998, 91(5): 737-740.
- [45] Gillott C. Male accessory gland secretions: Modulators of female reproductive physiology and behavior[J]. *Annual Review of Entomology*, 2003, 48: 163-184.
- [46] Strong F E, Sheldahl J A, Hughes P R, *et al.* Reproductive biology of *Lygus hesperus* Knight: Laboratory studies on *lygus* reproduction[J]. *Analytical Biochemistry*, 1970, 40(4): 133-147.
- [47] Brent C S. Reproduction of the western tarnished plant bug, *Lygus hesperus*, in relation to age, gonadal activity and mating status[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56(1): 28-34.
- [48] Kingan T G, Thomas-Laemont P A, Raina A K. Male accessory gland factors elicit change from 'virgin' to 'mated' behavior in the female corn earworm moth *Helicoverpa zea*[J]. *Journal of Experimental Biology*, 1993, 183(1): 61-76.
- [49] Ayasse M, Engels W, Lubke G, *et al.* Mating expenditures reduced via female sex pheromone modulation in the primitively eusocial halictine bee, *Lasioglossum malachurum* (Hymenoptera: Halictidae)[J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1999, 45(2): 95-106.
- [50] Eliyahu D, Nagalakshmi V, Applebaum S W, *et al.* Inhibition of pheromone biosynthesis in *Helicoverpa armigera* by pheromonostatic peptides[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2003, 49(6): 569-574.
- [51] Fukuyama M, Adati T, Higuchi H, *et al.* Attractiveness of females to males in the rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy): effect of mating status and age of females[J]. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 2007, 51(2): 135-137.
- [52] Oku K, Yasuda T. Effects of age and mating on female sex attractant pheromone levels in the sorghum plant bug, *Stenotus rubrovittatus* (Matsumura)[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2010, 36(5): 548-552.
- [53] Fuyama Y, Ueyama M. Ovulation and the suppression of mating in *Drosophila melanogaster* females: behavioral basis[J]. *Behavior Genetics*, 1997, 27(5): 483-488.
- [54] Schiestl F P, Ayasse M. Post-mating odor in females of the solitary bee, *Andrena nigroaenea* (Apoidea, Andrenidae), inhibits male mating behavior[J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2000, 48(4): 303-307.
- [55] Zhang Q H, Aldrich J R. Male-produced anti-sex pheromone in a plant bug[J]. *Naturwissenschaften*, 2003, 90(11): 505-508.
- [56] Gilbert L E. Postmating female odor in *Heliconius* butterflies: a male-contributed antiaphrodisiac[J]. *Science*, 1976, 193(4251): 419-420.
- [57] Kukuk P. Evidence for an antiaphrodisiac in the sweat bee *Lasioglossum* (*Dialictus*) *zephyrum*[J]. *Science*, 1985, 227(4687): 656-657.
- [58] Tompkins L, Hall J C. The different effects on courtship of volatile compounds from mated and virgin *Drosophila* females[J]. *Journal of Insect Physiology*, 1981, 27(1): 17-21.
- [59] Andersson J, Borg-Karlson A K, Wiklund C. Sexual cooperation and conflict in butterflies: a male transferred anti-aphrodisiac reduces harassment of recently mated females[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2000, 267(1450): 1271-1275.
- [60] Schulz S, Estrada C, Yildizhan S, *et al.* An antiaphrodisiac in *Heliconius melpomene* butterflies[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(1): 82-93.
- [61] Yew J Y, Dreisewerd K, Luftmann H, *et al.* A new male sex pheromone and novel cuticular cues for chemical communication in *Drosophila*[J]. *Current Biology*, 2009, 19(15): 1245-1254.
- [62] Zawistowski S, Richmond R C. Inhibition of courtship and mating of *Drosophila Melanogaster* by the male produced lipid, cis-vaccenyl acetate[J]. *Journal of Insect Physiology*, 1986, 32(3): 189-192.
- [63] Krueger S, Moritz G, Lindemann P, *et al.* Male pheromones influence the mating behavior of *Echinothrips americanus*[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2016, 42(4): 294-299.
- [64] Malouines C. Counter-perfume: using pheromones to prevent female remating[J]. *Biological Reviews*, 2016, 92(3): 1570-1581.
- [65] Forsberg J, Wiklund C. Mating in the afternoon: Time-saving in courtship and remating by females of a polyandrous butterfly *Pieris napi* L[J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1989, 25(5): 349-356.
- [66] Magnhagen C. Predation risk as a cost of reproduction[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1991, 6(6): 183-186.
- [67] Cook S E, Vernon J G, Bateson M, *et al.* Mate choice in the polymorphic African swallowtail butterfly, *Papilio dardanus*: male-like females may avoid



- sexual harassment[J]. *Animal Behaviour*, 1994, 47(2): 389-397.
- [68] Den Hollander M, Gwynne D T. Female fitness consequences of male harassment and copulation in seed beetles, *Callosobruchus maculatus*[J]. *Animal Behaviour*, 2009, 78(5): 1061-1070.
- [69] Brent C S, Byers J A. Female attractiveness modulated by a male-derived antiaphrodisiac pheromone in a plant bug[J]. *Animal Behaviour*, 2011, 82(5): 937-943.
- [70] Brent C S, Spurgeon D W. Diapause response of laboratory reared and native *Lygus hesperus* Knight (Hemiptera: Miridae)[J]. *Environmental Entomology*, 2011, 40(2): 455-461.
- [71] Brent C S, Fasnacht M P, Judd T M. Post-mating enhancement of fecundity in female *Lygus Hesperus*[J]. *Physiological Entomology*, 2011, 36(2): 141-148.
- [72] Brent C S. Reproductive refractoriness in the western tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae)[J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2010, 102(2): 300-306.
- [73] Brent C S, Byers J A, Levi-zada A. An insect anti-antiaphrodisiac[J]. *Elife*, 2017, 6: e24063.
- [74] Andersson J, Borgkarlson A, Wiklund C, *et al.* Antiaphrodisiacs in pierid butterflies: a theme with variation![J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29(6): 1489-1499.
- [75] Scott D B. Sexual mimicry regulates the attractiveness of mated *Drosophila melanogaster* females[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1986, 83(21): 8429-8433.
- [76] Ejima A, Smith B P, Lucas C, *et al.* Generalization of courtship learning in *Drosophila* is mediated by cis-vaccenyl acetate[J]. *Current Biology*, 2007, 17(7): 599-605.
- [77] Chin J S, Ellis S R, Pham H T, *et al.* Sex-specific triacylglycerides are widely conserved in *Drosophila* and mediate mating behavior[J]. *Elife*, 2014, 3: e01751.
- [78] Carlson D A, Schlein Y. Unusual polymethyl alkenes in tsetse flies acting as abstinon in *Glossina morsitans*[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, 17(2): 267-284.
- [79] Ayasse M, Paxton R J, Tengo J, *et al.* Mating behavior and chemical communication in the order *Hymenoptera*[J]. *Annual Review of Entomology*, 2001, 46: 31-78.
- [80] Baer B, Morgan E D, Schmidhempel P, *et al.* A nonspecific fatty acid within the Bumblebee mating plug prevents females from remating[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(7): 3926-3928.
- [81] Baer B, Boomsma J J. Male reproductive investment and queen mating-frequency in fungus-growing ants[J]. *Behavioral Ecology*, 2004, 15(3): 426-432.
- [82] Mikheyev A S. Evidence for mating plugs in the fire ant *Solenopsis invicta*[J]. *Insectes Sociaux*, 2003, 50(4): 401-402.