

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2014.01.005

瓜实蝇卵巢的发育阶段及分级

欧阳倩, 莫如江, 吴伟坚*

华南农业大学昆虫生态研究室, 广东 广州 510642

摘要:【背景】瓜实蝇是热带和亚热带地区最重要的经济害虫之一。本研究拟对卵巢发育进行分级, 以判断田间捕获的瓜实蝇是否达到性成熟。【方法】室内饲养瓜实蝇成虫, 对开始羽化至羽化后 80 d 的不同日龄成虫卵巢进行解剖, 并记录了卵巢长度、卵巢宽度、卵巢指数(卵巢长度×卵巢宽度)和所含卵粒数。【结果】将瓜实蝇卵巢发育过程分为 4 期 6 个级别, 分别为卵黄发生前期(I 级和 II 级)、卵黄发生期(III 级和 IV 级)、抱卵期(V 级)、经产期(VI 级)。随着卵巢的发育, I~V 级卵巢长度和宽度迅速增长, 卵巢发育成熟开始产卵以后, VI 级卵巢长度和宽度逐渐减小。I 级和 II 级卵巢长度与宽度大致相等, 以后各期卵巢长度均大于宽度。III 级和 IV 级可见清晰的卵室, 卵母细胞迅速增长, 卵黄逐渐沉积。V 级可见清晰的卵粒, 整个卵巢呈圆柱状。VI 级开始排出卵子, 所含卵粒数显著少于 V 级; 虽然此级卵巢长度大于 IV 级, 但卵巢宽度、卵巢指数与 IV 级基本一致; VI 级卵巢可见黄体, 可结合黄体判定卵巢所处发育级别。【结论与意义】本研究对评估粘虫板捕获的瓜实蝇雌虫生理日龄结构有潜在应用价值。

关键词:瓜实蝇; 卵巢解剖; 卵巢发育; 卵巢分级

Classification of ovarian stages of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae)

Qian OUYANG, Ru-jiang MO, Wei-jian WU*

Laboratory of Insect Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China

Abstract:【Background】In order to design monitoring methods and possible control strategies, reliable methods are needed for assessing sexual maturity in field-caught *Bactrocera* species. The aim of this study was to provide such a tool for females of the melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett), an economically important pest in most of the tropical and sub-tropical areas of the world.【Method】Ovary length and width, the ovarian index (length width), and egg load of laboratory-reared *B. cucurbitae* females were recorded daily from eclosion up to 80 days of age.【Result】The ovarian development could be classified into four stages and six grades according to ovarian morphological characteristics: previtellogenesis (stages I and II), vitellogenesis (stages III and IV), gravid (stage V), parous (stage VI). As the ovaries were developing, their length and width increased rapidly between stage I and stage V, but tended to decrease at stage VI because of ovulation. The ovaries had approximately equal length and width during the pre-vitellogenesis (stages I and II), after which ovaries were longer than wide. Egg chambers became visible during the vitellogenesis phase, during which the volume of oocytes increased rapidly and yolk started to accumulate. Mature oocytes became visible during stage V, when the whole ovaries were cylindrical in shape. As ovulation was initiated, the egg load of parous females was significantly lower than that of gravid females. Despite the ovary length at stage IV being greater than at stage VI, both ovary width and the ovarian index were similar in these two stages. As the yellow follicular relias could be seen in stage VI, stage IV and stage VI could be distinguished by ovarian length combined with follicular relias.【Conclusion and significance】The potential applications of this technique to evaluate the physiological age structure of *B. cucurbitae* females captured in color sticky traps are discussed.

Key words: *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett); ovarian dissection; ovarian development; ovarian classification

瓜实蝇 *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) 又名“瓜蛆”, 属于双翅目 Diptera 实蝇科 Tephritidae, 是瓜果类蔬菜上较为重要的一种害虫。瓜实蝇起源

于印度, 广泛分布于东南亚各国、夏威夷和所罗门群岛(Dhillon et al., 2005; Hu et al., 2008), 我国主要发生在广东、广西、福建、湖南、云南、贵州、四川、

收稿日期(Received): 2013-12-22 接受日期(Accepted): 2014-01-30

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201103026-4); 广东省科技计划项目(2012A020602034)

作者简介: 欧阳倩, 女, 硕士研究生。研究方向: 昆虫生态学

* 通讯作者(Author for correspondence), E-mail: weijwu@scau.edu.cn

香港、台湾等地(梁广勤等,1989;张全胜,2002)。瓜实蝇寄主范围广,多达100多种,主要危害葫芦科植物,如南瓜 *Cucurbita pepo* (Duch)、苦瓜 *Momordica charantia* (L.)、黄瓜 *Cucumis sativus* (L.)、丝瓜 *Luffa cylindrica* (Roemer)、甜瓜 *Cucumis melo* (L.)等(陈海东等,1995; Nishida & Bess, 1950)。危害率可达50%以上(陈群航等,2005;张全胜,2002),造成严重经济损失。

瓜实蝇雌虫以产卵管刺入幼瓜表皮内产卵,幼虫孵化后即钻进瓜内蛀食,老熟后钻出烂瓜,入土化蛹。这些为害习性造成了该虫产卵动态研究的困难。研究瓜实蝇卵巢的发育,一方面可以查清该虫的产卵历期,为分析该虫在田间世代重叠的原因和年发生世代提供依据;另一方面可以通过分析环境因子对该虫生殖方面的影响,为综合治理工作提供新的思路。另外,系统解剖卵巢并确定其发育程度是昆虫种群动态预测预报的重要方法之一(张孝羲等,1979)。

目前,有关双翅目实蝇科昆虫卵巢发育已有一定报道,如油橄榄实蝇 *Dacus oleae* (Gmelin) (Fletcher et al., 1978)、东澳番茄实蝇 *Bactrocera cuminata* (Hering) (Raghu et al., 2003)、加勒比按实蝇 *Anastrepha suspensa* (Loew) (Kendra et al., 2006) 和橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Chou et al., 2012)等。但有关瓜实蝇卵巢发育方面的研究很少,Khan et al. (2007)研究了苦棟叶尘及苦棟复合物配方对瓜实蝇卵巢发育的影响,但该文并未研究瓜实蝇卵巢发育的整个动态过程,亦未对其卵巢发育程度进行分级。本文通过解剖瓜实蝇卵巢,详细观察瓜实蝇雌性内生殖系统结构及卵巢的发育形态,提出瓜实蝇卵巢发育的分级标准,为瓜实蝇生殖生理学方面的研究提供理论基础,并为该虫的预测预报提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

瓜实蝇由广西大学提供。在温度27℃、相对湿度75%~80%、光周期14L:10D的条件下饲养,幼虫、成虫分别喂以南瓜、人工饲料(酵母粉:蔗糖=3:1)。待幼虫长为老熟幼虫后,放入铺有60%~70%湿度的砂土杯中化蛹,待羽化后分雌、雄饲养。

1.2 卵巢解剖方法

将瓜实蝇雌成虫置于70%酒精内5~10 min,在体视镜(ZESSIS)下于磷酸盐缓冲生理盐水(pH=7 PBS)中解剖卵巢。先用解剖针将虫固定于内置黑色KT板的培养皿中,左手用镊子夹紧产卵器,右手用解剖针在腹部前端横向剖开成“T”形,拉开体壁,再用昆虫针切断连接卵巢的气管等,将卵巢拉出腹外。

将取出的卵巢置于中性红水溶液(Gryaznov, 1995)染色10~20 s。用目镜测微尺分别测量卵巢长、宽值,计算卵巢指数(卵巢指数=卵巢长度×卵巢宽度)(Kendra et al., 2005; Landolt & Davis-Hernandez, 1993)。用体视镜观察卵巢形态并拍照,统计卵粒数,同时记载卵巢发育级数。每日定时解剖10头雌虫卵巢,连续观察30 d,然后隔4 d观察1次,接着每10 d解剖1次,共观察80 d。

1.3 数据分析

采用SPSS 10.0软件对数据进行统计分析。采用独立样本t检验分析卵粒数之间的差异显著性,卵巢长度、卵巢宽度和卵巢指数均经过 $\log(x+1)$ 转换后进行方差分析,多重比较采用Duncan's新复极差法。

2 结果与分析

2.1 雌性生殖器的形态特征

瓜实蝇的雌性生殖系统由1对卵巢(ovary)、2根侧输卵管(lateral oviduct)、1根中输卵管(median oviduct)、2个受精囊(spermatheca)、附腺(accessory gland)组成。卵巢左右各1个,由多条卵巢小管(ovarioles)构成。卵巢前端有悬韧带附着于中胸背膈,用于固定卵巢的位置,后端连接侧输卵管。侧输卵管前端与卵巢管连接处,有一个膨大成囊状的卵巢萼(calyx),可以暂时储存卵。中输卵管是由2条侧输卵管延伸到消化道下方汇合成为一条较粗的管道,连接产卵器。中输卵管顶端延伸出2个接受和贮藏精子的受精囊和2条管状附腺。瓜实蝇产卵后,卵巢末端可以观察到黄色的卵泡遗迹——黄体(corpus luteum)(图1)。

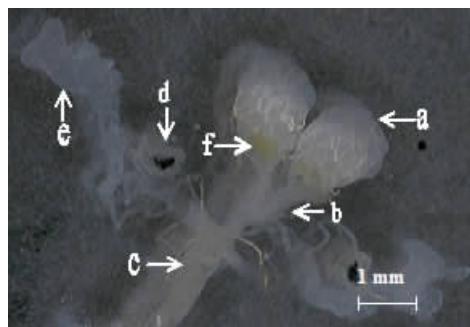


图 1 瓜实蝇雌性生殖系统

Fig. 1 The reproductive system of a mature (stage 6) female *B. cucurbitae*

- a. 卵巢; b. 侧输卵管; c. 中输卵管; d. 受精囊; e. 附腺; f. 黄体。
a. Ovary; b. Lateral oviduct; c. Median oviduct; d. Spermatheca;
e. Accessory gland; f. Corpus luteum.

2.2 卵巢发育分级

根据 Fletcher *et al.* (1978) 的分级方法将瓜实蝇卵巢发育程度分为 6 个级别。I 级: 卵巢小管纤细, 卵母细胞小, 未凸出(图 2A); II 级: 卵母细胞逐渐进入生长区, 形成一系列由小而大的卵室(图 2B); III 级: 卵室中的卵母细胞开始沉积卵黄, 体积不断增大, 呈椭圆形(图 2C); IV 级: 卵黄体积占到卵母细胞一半以上(图 2D); V 级: 抱卵期, 卵粒清晰可见, 呈香蕉形(图 2E), 排列整齐, 形成一个类似圆柱形的卵巢, 随着卵壳的形成, 卵泡细胞和滋养细胞退化(图 2F); VI 级: 经产期, 卵子产出后, 卵泡细胞萎缩形成黄体, 积累于卵巢萼与侧输卵管中(图 2G)。



图 2 瓜实蝇雌成虫卵巢发育过程形态的变化

Fig. 2 Ovarian stages in females of the fruit fly *B. cucurbitae*

- A、B. I 级、II 级(卵黄发生前期); C、D. III 级、IV 级(卵黄发生期); E. IV 级向 V 级过渡; F. V 级(抱卵期); G. VI 级(经产期)。
A, B. Stage I and II (pre-vitellogenesis); C, D. Stage III and IV (vitellogenesis); E. Interim period between stage IV and stage V;
F. Stage V (gravid); G. Stage VI (parous).

由表 1 可知, 卵黄发生前期(I 级和 II 级), 卵巢长度与宽度大致相等, 但 II 级卵巢长度和宽度显著大于 I 级。卵黄发生期(III 级和 IV 级), 卵巢长度和宽度迅速增长, 且 IV 级卵巢长度和宽度显著大于卵黄发生前期和 III 级; 卵巢长度增长快于卵巢宽度, IV 级卵巢长度和宽度分别为 (1.69 ± 0.130) 和 (1.35 ± 0.120) mm; 卵巢体积显著增大。抱卵期(V 级) 卵巢长度和宽度均达到最大值, 分别为 (2.18 ± 0.040) 和 (1.50 ± 0.031) mm。经产期(VI 级) 开始产卵, 卵巢内卵粒数迅速减少至 (10.80 ± 3.450) 粒, 显著小于 V 级卵粒数 [(31.60 ± 1.579) 粒]; 卵巢长度和宽度逐渐减小, 分别为 (1.85 ± 0.080) 和 (1.20 ± 0.066) mm; 卵巢宽度和卵巢指数与 IV 级基本一致。

2.3 卵巢发育历期

瓜实蝇个体之间的卵巢发育程度差别较大, 各级别卵巢的持续时间重叠。如表 1 所示, I 级卵巢持续时间较长, 羽化后 1~8 d 均为 I 级卵巢, 最长可以持续至羽化后 35 d; II 级卵巢最早出现在羽化后第 9 天, 最长可以持续至羽化后 30 d; III 级卵巢最早出现在羽化后第 12 天, 最长可持续至羽化后 70 d; IV 级卵巢最早出现在羽化后第 16 天; V 级卵巢最早出现在羽化后第 19 天, 此时平均每雌含卵粒数增加为 3.3 粒, 平均卵巢长度、卵巢宽度和卵巢指数均开始增大(图 3); VI 级卵巢最早出现在羽化后第 40 天, 平均每雌含卵粒数开始减少(图 3)。IV 级、V 级、VI 级卵巢最长均持续至羽化后 80 d。其中, I 级卵巢数量最多, 占解剖总量的 59%, IV 级卵巢数量最少, 仅占解剖总量的 1%。

表1 瓜实蝇卵巢发育各阶段重要形态参数、实际日龄和含卵粒数

Table 1 Ovarian characters, chronological age range and egg load at each developmental stage of *B. cucurbitae*

卵巢发育阶段 Ovarian stage	分级 Classification	样本含量 <i>n</i>	日龄 Age (d)	卵粒数 Egg load	形态参数 Morphological parameters [*]		
					长度 Length (mm)	宽度 Width (mm)	卵巢指数 Index (mm ²) ^{**}
卵黄发生前期 Pre-vitellogenesis	I	213	1 ~ 35	0	0.48 ± 0.004a	0.41 ± 0.003a	0.20 ± 0.003a
卵黄发生期 Vitellogenesis	II	43	9 ~ 30	0	0.68 ± 0.010b	0.63 ± 0.010b	0.43 ± 0.011b
抱卵期 Gravid	III	36	12 ~ 70	0	1.02 ± 0.030c	0.88 ± 0.020c	0.90 ± 0.039c
经产期 Parous	IV	4	16 ~ 80	0	1.69 ± 0.130d	1.35 ± 0.120d	2.30 ± 0.300d
	V	45	19 ~ 80	31.60 ± 1.579a	2.18 ± 0.040e	1.50 ± 0.031e	3.29 ± 0.100e
	VI	19	40 ~ 80	10.80 ± 3.450b	1.85 ± 0.080f	1.20 ± 0.066d	2.30 ± 0.202d

* 数据为平均值 ± 标准误; 同列数据后附相同字母者表示无显著差异 ($P > 0.05$, Duncan's 多重比较)。** 数据经过 $\log(x+1)$ 转换后进行统计分析, 表中显示数据为未经转换的平均值。

* Values are mean ± SE of morphometric parameters between each oogenesis stage. Same letters within columns indicate no significant difference ($P > 0.05$, Duncan's mean separation test). ** Data were $\log(x+1)$ transformed prior to analysis; non-transformed means are shown.

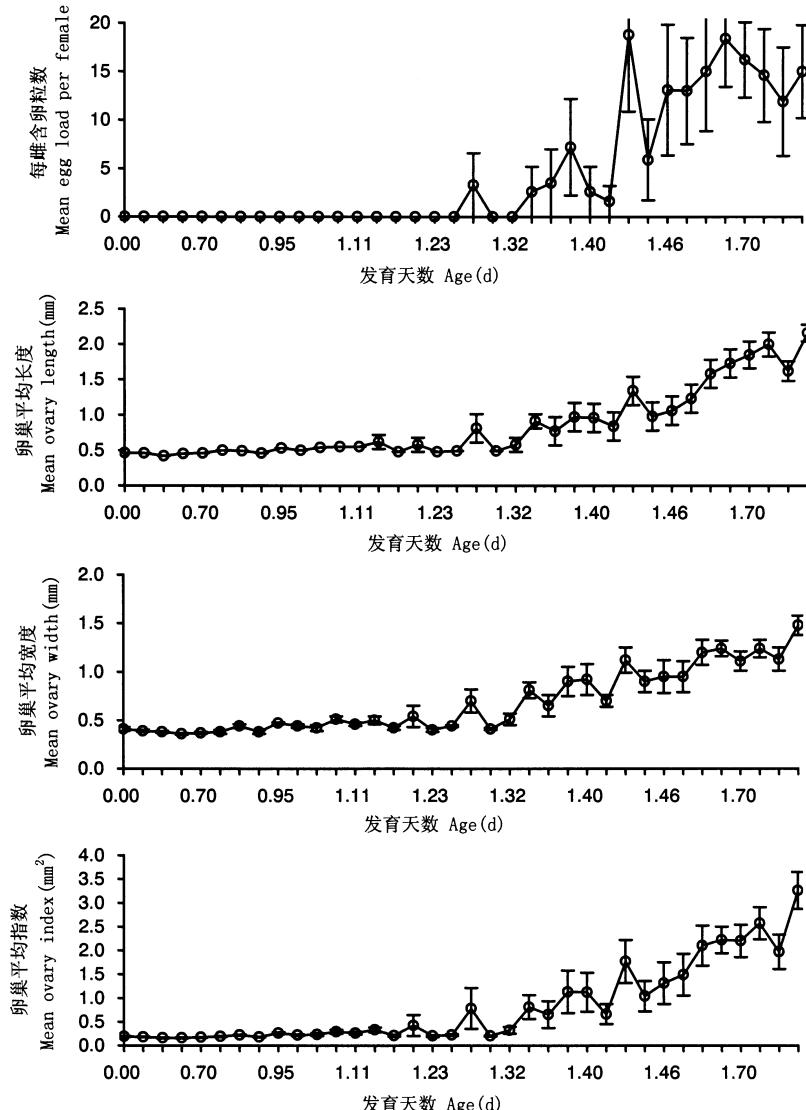


图3 瓜实蝇羽化后 80 d 卵粒数和卵巢形态参数动态

Fig. 3 Egg load and ovary characteristics (means and standard errors) of laboratory-reared female *B. cucurbitae* from adult eclosion to 80 days of age
横坐标为发育天数的对数值。

Note that the horizontal axes have logarithmic scale.

3 讨论

本文研究了瓜实蝇卵巢发育的分级标准。根据瓜实蝇不同发育时期卵巢小管的形态和卵黄沉积情况可将卵巢发育程度分为 4 期 6 个级别, 分别为卵黄发生前期(Ⅰ级、Ⅱ级)、卵黄发生期(Ⅲ级、Ⅳ级)、抱卵期(Ⅴ级)、经产期(Ⅵ级)。这与东澳番茄实蝇(Raghu *et al.*, 2003)、加勒比按实蝇(Kendra *et al.*, 2006) 和橘小实蝇(Chou *et al.*, 2012) 卵巢发育程度的分级标准相一致。Fletcher *et al.* (1978) 将油橄榄实蝇卵巢发育程度划分为 4 期 10 个级别。笔者认为, 在生产实践中, 过于细致的分级会增加工作量, 降低工作效率, 采用 4 期 6 个级别的划分方法即可。

本研究所采用的 4 个形态参数中, 卵巢长度、宽度与卵巢指数均能较好地判定瓜实蝇卵巢处于发生前期或是发生期, 而 Chou *et al.* (2012) 对橘小实蝇卵巢发育的研究认为卵巢长度为最有效依据。卵黄发生期由滋养细胞的出现至卵粒开始形成, 此时大量卵黄沉积于卵母细胞, 以至卵巢形态发生巨大变化。卵母细胞的变化与卵巢指数的结合使用可以准确判定未产卵的瓜实蝇卵巢发育级别, 这与 Kendra *et al.* (2006) 的报道一致。瓜实蝇 I ~ V 级卵巢长度、宽度和卵巢指数均显著增长。VI 级卵巢长度大于 IV 级, 但卵巢宽度、卵巢指数与 IV 级基本一致, 因此在实际工作中针对个体仅采用卵巢长度来确定瓜实蝇卵巢发育级别的准确度不高。很多双翅目昆虫产卵后, 卵巢中可见黄体, 如加勒比按实蝇(Kendra *et al.*, 2006)、橘小实蝇(Chou *et al.*, 2012), 但油橄榄实蝇(Fletcher *et al.*, 1978) 中未见。本研究中, VI 级卵巢亦可见黄体, 黄体在瓜实蝇卵巢萼中呈块状(图 2G)。因此, 可以结合黄体判定卵巢所处级别, 卵巢长度和黄体是鉴定瓜实蝇卵巢处于经产期(Ⅵ级)的 2 个关键依据。

瓜实蝇卵巢属于卵母细胞发育不同步、分批产卵的类型。卵巢小管内卵粒成熟后, 卵母细胞即开始发育, 尽管相邻的卵巢小管中的卵母细胞处于其他级别。油橄榄实蝇、加勒比按实蝇、东澳番茄实蝇、橘小实蝇性成熟后, 均有相似的生殖现象(Fletcher *et al.*, 1978; Kendra *et al.*, 2006; Raghu *et al.*, 2003; Vargas & Carey, 1990; Vargas *et al.*, 1984)。卵母细胞的迅速发育导致各个卵巢管卵巢发育不同步。

卵巢中成熟卵母细胞的出现被认为是雌虫性成熟的决定因素(Aluja *et al.*, 2001; Nation, 1972)。本研究中, 瓜实蝇成熟卵母细胞最早出现于羽化后第 19 天, 雌虫全部性成熟则需 80 d。而前人研究结果表明, 室内饲养的瓜实蝇成虫羽化后 6 ~ 11 d(肖枢等, 2001)、9 ~ 11 d(袁盛勇等, 2005)、17 ~ 10 d(马锞等, 2010) 即达到性成熟; 室外瓜实蝇成虫羽化后 4 ~ 6 d(王穿才, 2009)、12 ~ 25 d(张全胜, 2009) 达到性成熟。瓜实蝇性成熟时间的不同可能与其卵巢发育受飞行行为、营养条件、温度等因素的影响(刘向东等, 2003; 刘永华等, 2006a、2006b) 有关。

瓜实蝇的卵常产于幼瓜表皮内, 这给田间查卵带来了较大的困难。在田间预测预报中, 可以通过解剖颜色粘板诱获的雌虫(薛皇娃和吴伟坚, 2013), 判定卵巢管发育级别。在生产实践中可参照瓜实蝇卵巢发育状况, 结合当地、当时的温度、湿度和光照等因素对瓜实蝇产卵期进行预测预报。

参考文献

- 陈海东, 梁广勤, 杨平均. 1995. 瓜实蝇、桔小实蝇、南瓜实蝇在广州地区的种群动态. 植物保护学报, 22 (4): 348 - 354.
- 陈群航, 陈仁, 聂德毅, 王坤泉. 2005. 瓜实蝇发生危害及诱捕技术. 植物保护, 31 (6): 63 - 65.
- 梁广勤, 章土美, 徐伟. 1989. 我国南方部分地区实蝇记述及 2 种中国新记录. 江西农业大学学报, 11 (3): 14 - 20.
- 刘向东, 翟保平, 张孝羲, 熊风. 2003. 棉蚜飞行行为与卵巢发育的关系. 昆虫知识, 40 (1): 39 - 42.
- 刘永华, 阎雄飞, 叶恭银, 李鲜花. 2006a. 不同食料对野蚕黑卵蜂卵巢发育和卵子发生的影响. 华东昆虫学报, 15 (2): 112 - 115.
- 刘永华, 叶恭银, 李鲜花. 2006b. 温度对野蚕黑卵蜂卵巢发育和卵子发生的影响. 昆虫天敌, 28 (6): 126 - 131.
- 马锞, 张瑞萍, 陈耀华, 罗诗, 曾鑫年. 2010. 瓜实蝇的生物学特性及综合防治研究概况. 广东农业科学, (8): 131 - 132.
- 王穿才. 2009. 瓜实蝇生物学习性、发生规律及防治技术. 中国蔬菜, (1): 40 - 41.
- 肖枢, 蒋小龙, 张朝良, 应雪松, 杨雁雄. 2001. 瑞丽桔小实蝇、瓜实蝇生物学特性的观察. 植物检疫, 15 (6): 332 - 336.
- 薛皇娃, 吴伟坚. 2013. 瓜实蝇对虚拟波长下不同颜色趋性的研究. 昆虫学报, 56 (2): 161 - 166.

- 袁盛勇, 孔琼, 李正跃, 肖春, 陈斌, 张德刚. 2005. 瓜实蝇生物学特性研究. 西北农业学报, 14(3): 38–40, 62.
- 张全胜. 2002. 瓜实蝇生物学特性观察及其防治建议. 植保技术与推广, 22(3): 14.
- 张全胜. 2009. 瓜实蝇的发生为害习性观察及其防治实践. 中国植保导刊, 29(1): 24–25.
- 张孝羲, 陆自强, 耿继国. 1979. 稻纵卷叶螟雌蛾解剖在测报上的应用. 昆虫知识, 16(3): 97–99.
- Aluja M, Diaz-Fleisher F, Papaj D R, Lagunes G and Sivinski J. 2001. Effects of age, diet, female density, and the host resource on egg load in *Anastrepha ludens* and *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, 47: 975–988.
- Chou M Y, Mau R F L, Jang E B, Vargas R I and Pinero J C. 2012. Morphological features of the ovaries during oogenesis of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis*, in relation to the physiological state. *Journal of Insect Science*, 12: 1–12.
- Dhillon M K, Singh R, Naresh J S and Sharma H C. 2005. The melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae*: a review of its biology and management. *Journal of Insect Science*, 5: 1536–2442.
- Fletcher B S, Pappas S and Kapatos E. 1978. Changes in the ovaries of olive flies (*Dacus oleae* [Gmelin]) during the summer and their relationship to temperature, humidity and fruit availability. *Ecological Entomology*, 3: 99–107.
- Gryaznov A I. 1995. Age-grading in blackflies (Diptera, Simuliidae) by ovariolar morphology. *Bulletin of Entomological Research*, 85: 339–344.
- Hu J, Zhang J L, Nardi F and Zhang R J. 2008. Population genetic structure of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae), from China and Southeast Asia. *Genetica*, 134: 319–324.
- Kendra P E, Montgomery W S, Epsky N D and Heath R R. 2006. Assessment of female reproductive status in *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, 89: 144–151.
- Kendra P E, Montgomery W S, Mateo D M, Puche H, Epsky N D and Heath R R. 2005. Effect of age on EAG response and attraction of female *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) to ammonia and carbon dioxide. *Environmental Entomology*, 34: 584–590.
- Khan M, Hossain A M and Islam S M. 2007. Effects of neem leaf dust and a commercial formulation of a neem compound on the longevity, fecundity and ovarian development of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) and the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae). *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 10: 3656–3661.
- Landolt P J and Davis-Hernandez K M. 1993. Temporal patterns of feeding by Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae) on sucrose and hydrolyzed yeast. *Annals of the Entomological Society of America*, 86: 749–755.
- Nation J L. 1972. Courtship behavior and evidence for a sex attractant in the male Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Annals of the Entomological Society of America*, 65: 1364–1367.
- Nishida T and Bess H A. 1950. Applied ecology in melon fly control. *Journal of Economic Entomology*, 43: 877–883.
- Raghu S, Halcoop P and Drew R A I. 2003. Apodeme and ovarian development as predictors of physiological status in *Bactrocera cacuminata* (Hering) (Diptera: Tephritidae). *Australian Journal of Entomology*, 42: 281–286.
- Vargas R I and Carey J R. 1990. Comparative survival and demographic statistics for wild oriental fruit fly, Mediterranean fruit fly, and melon fly (Diptera Tephritidae) on papaya. *Journal of Entomology*, 83: 1344–1349.
- Vargas R I, Miyashita D and Nishida T. 1984. Life history and demographic parameters of three laboratory-reared tephritids (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 77: 651–656.

(责任编辑:杨郁霞)

