

DOI: 10.5846/stxb201407211481

文乐雷, 王彦聪, 梁宏合, 江庆生, 陈建, 刘凤想, 焦晓国. 三突伊氏蛛雌蛛不同交配史对雄蛛交配行为的影响. 生态学报, 2016, 36(5): - .

Wen L L, Wang Y C, Liang H H, Jiang Q S, Chen J, Liu F X, Jiao X G. Effects of female mating history on male mating behavior in the crab spider *Ebrechtella tricuspidata*. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(5): - .

三突伊氏蛛雌蛛不同交配史对雄蛛交配行为的影响

文乐雷¹, 王彦聪¹, 梁宏合², 江庆生³, 陈建¹, 刘凤想¹, 焦晓国^{1,*}

1 行为生态与进化研究中心, 湖北生物资源绿色转化协同创新中心, 湖北大学生命科学学院, 武汉 430062

2 广西壮族自治区亚热带作物研究所, 南宁 530002

3 湖北荆州农业科学院, 荆州 434000

摘要:近年来越来越多研究表明, 雄性产生精子(精液)也需付出代价。在多次交配的动物中, 雄性为获得最大生殖潜力, 必须依据配偶的质量策略性地调整每次交配的生殖投入。雄性策略性的生殖投入主要体现在两个方面, 一是精子竞争(sperm competition), 二是柯立芝效应(Coolidge effect)。目前精子竞争研究主要集中于昆虫类群, 而柯立芝效应研究集中于高等脊椎动物, 同时验证结果也时常与假说不一致。我们以多次交配的三突伊氏蛛为材料, 以雄蛛交配行为为指标, 首次在蜘蛛类群中探讨和验证雄性精子竞争强度假说和柯立芝效应。我们设定 3 个交配组合: 2 只雄蛛依次与 1 只雌蛛各交配 1 次(A 组)、2 只雄蛛依次与 2 只雌蛛各交配 1 次(B 组)和 1 只雄蛛与 1 只雌蛛交配 2 次(C 组), 分析比较 3 个交配组合的三突伊氏蛛第 1 次交配和第 2 次交配在交配潜伏期、交配持续时间和交配回合数方面的差异, 比较三突伊氏蛛雌蛛不同交配史对雄蛛交配行为的影响, 以此验证雄性精子竞争强度假说和柯立芝效应。研究结果表明 A 和 B 组的三突伊氏蛛第 2 次交配的交配潜伏期和交配持续时间显著长于第 1 次交配。同时, C 组的三突伊氏蛛第 1 次交配的交配潜伏期和交配持续时间与第 2 次交配都没有显著差异。同时, A、B 和 C 组的三突伊氏蛛第 1 次交配的交配回合数与第 2 次交配都没有显著差异。可见, 我们的研究结果支持精子竞争强度假说, 而不支持柯立芝效应。

关键词:三突伊氏蛛; 多次交配; 交配持续时间; 精子竞争; 柯立芝效应

Effects of female mating history on male mating behavior in the crab spider *Ebrechtella tricuspidata*

WEN Lelei¹, WANG Yancong¹, LIANG Honghe², JIANG Qingsheng³, CHEN Jian¹, LIU Fengxiang¹, JIAO Xiaoguo^{1,*}

1 Center for Behavioral Ecology & Evolution, Hubei Collaborative Innovation Center for Green Transformation of Bio-Resources, College of Life Sciences, Hubei University, Wuhan 430062, China

2 Subtropical Crops Research Institute of Guangxi Zhuang Autonomous Region, Nanning 530002, China

3 Jingzhou Academy of Agricultural Sciences, Jingzhou 434000, China

Abstract: Sperm (ejaculate) production is known to be costly to males across diverse taxa. Consequently, depending on mate quality, mated males are predicted to strategically allocate their ejaculate so as to maximize their reproductive success. Such male strategies include sperm competition and the Coolidge effect. Sperm competition is widely explored in a wide range of insect taxa, whereas studies on the Coolidge effect have mainly focused on vertebrates. Nevertheless, the results are often inconsistent with the predictions. In the present study, our aim was to test the hypotheses of sperm competition intensity and Coolidge effect by analyzing the effects of female mating history (in the crab spider *Ebrechtella tricuspidata*)

基金项目: 国家自然科学基金(30800121)

收稿日期: 2014-07-21; 网络出版日期: 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiaoxg@hubu.edu.cn

on male mating behavior. By manipulating mating histories of both females and males, we designed three mating groups: Group A (2 virgin males copulated with 1 virgin female 1 time in sequence), Group B (1 virgin male and 1 previously mated-once male copulated with 1 female 1 time in sequence), and Group C (1 male copulated with 1 female 2 times). We compared the differences in male courtship latency, mating duration, and mating bouts between the first and second mating across the 3 mating groups. The mating latency and mating duration of the second mating were significantly longer than those of the first mating in groups A and B. In contrast, there was no significant difference in mating latency and mating duration between the first and second mating in Group C. Furthermore, there was no significant difference in the mating bouts between the first and second mating across the 3 mating groups. Our results suggest that male *E. tricuspidata* may be able to detect female mating history and strategically allocate their reproductive investment in terms of mating latency and mating duration. When a male “believed” that the female had mated previously with a rival, this male prolonged his mating duration (reproductive investment). When a male repeatedly mated with the same female, the male did not significantly shorten his mating duration in the second mating relative to the first one, as predicted by the hypothesis of the Coolidge effect. Taken together, our data support the model of sperm competition intensity, but contradict the Coolidge effect. To our knowledge, this is the first study to test sperm competition and the Coolidge effect in spiders.

Key Words: *Ebrechtella tricuspidata*; multiple mating; mating duration; sperm competition; Coolidge effect

性选择 (sexual selection) 是动物进化的强大动力^[1-2]。动物性选择分为性内选择 (intra-sexual selection) 和性间选择 (inter-sexual selection)^[3]。性内选择是雄性之间为了争夺配偶而进行的竞争, 通常导致格斗武器的多样化和复杂化^[3]。性间选择就是雌性对雄性的选择^[3]。根据 Trivers 的理论, 雌性在生殖上的投资通常大于雄性; “殷勤”的雄性尝试尽可能与多个雌性交配以提高自己的生殖成功率, 而“挑剔”的雌性只能依靠加速产卵和产仔来提高生殖成功率^[4]。对雄性动物而言, 雌性只是它们相互竞争的稀缺资源, 从而驱使雄性个体为争夺稀缺雌性而展开激烈竞争^[2-3]。对雌性动物而言, 那些具有极为张扬、极为异样饰装 (ornaments) 的雄性个体容易受到雌性的“青睐”, 从而获得交配的机会^[3]。因为雄性动物这些多样化饰装可能是反映雄性个体质量优劣的可靠信号^[2], 雌性可以选择与具有最为张扬饰装的雄性个体交配, 从而获得最大的生殖利益, 包括直接和/或间接利益^[2-3]。

对多次交配的动物而言, 除了上述交配前的性选择 (precopulatory sexual selection) 外^[1-4], 交配后性选择 (postcopulatory sexual selection) 同样起作用^[5-7]。交配后的性选择分为雌性的隐秘选择 (cryptic female choice)^[8] 和雄性的精子竞争 (sperm competition)^[5-7]。雌性的隐秘选择即与多个雄性交配过的雌性, 选择与具有某一特殊偏好性状雄性的精子优先受精^[8]。近年来越来越多研究表明, 雄性精子 (精液) 的产生也需付出代价^[7]。雄性为获得最大生殖潜力, 必须依据配偶的质量策略性地调整每次交配的生殖投入^[5-7]。雄性策略性的生殖投入首先主要体现在精子竞争方面^[5-7]。雄性精子竞争又可以进一步分为精子竞争风险 (risk of sperm competition) 模型和精子竞争强度 (intensity of sperm competition) 模型^[7,9-10]。前者指当雄性感知到雌性与其它雄性即将交配的概率越高时, 雄性精液量 (精子) 投入相应越高^[7,9-10]。后者指当雄性与雌性在交配过程中感知到雌性已与其它雄性交配过时, 通常第二个雄性精液投入最大, 后续雄性精液投入量随着雌性先前交配次数的增加而逐渐降低^[7,9-10]。同时, 柯立芝效应 (Coolidge effect) 也是雄性策略性生殖投入的另一具体表现^[11-14]。当 1 雄性与 1 雌性重复交配时, 雄性交配欲望或生殖投入随着交配次数的增加而逐渐降低; 如果提供另一新的雌性, 雄性交配欲望或生殖投入又会增加^[11-12]。相较于雄性精子竞争研究在昆虫中的广泛开展^[5-7], 柯立芝效应的研究甚少。并且相关研究主要集中于高等脊椎动物^[11-12], 其他动物类群的相关研究有待深入和加强^[13-14]。目前, 雄性策略性生殖投入测定指标主要有精液的质量、精子数量和交配持续时间^[9,10]。

三突伊氏蛛 *Ebrechtella tricuspidata*, 曾用名三突花蛛 *Misumenops tricuspidatus*, 该蛛在全国广为分布^[15]。

三突伊氏蛛雌蛛和雄蛛均可与同一个体或不同个体蜘蛛进行多次交配^[16]。当三突伊氏蛛雄蛛成熟后,雄蛛用第一对步足探寻雌蛛释放的丝搜寻定位雌蛛。当雄蛛找到雌蛛后,用前两对步足触碰雌蛛的背部,以试探雌蛛的交配意愿。如果雌蛛主动远离雄蛛,雄蛛会继续追逐雌蛛并反复试探;如果雌蛛攻击雄蛛,雄蛛会放弃试探并与雌蛛保持距离。如果雌蛛在雄蛛试探时保持不动并抬起腹部,则表示雌蛛有交配意愿,雄蛛爬至雌蛛的腹部腹面,身体方向与雌蛛保持一致,将一对触肢器轮流插入雌蛛生殖厣直到主动与雌蛛分离,然后雄蛛又再次与雌蛛交配。因此三突伊氏蛛的交配行为是不连续的,完整交配 1 次包含多个交配回合。根据三突伊氏蛛的交配预实验结果,在三突伊氏蛛的完整 1 次交配过程中,随着交配回合数的增加,交配回合间的时间间隔逐渐增长,最终雄蛛不再与雌蛛交配。当交配回合间的间隔时间超过 30 min 时,绝大多数雄蛛不再与雌蛛交配。因此我们设定雄蛛与雌蛛交配后分离时间超过 30 min 为完整交配 1 次结束信号。

本文以具有多次交配习性的三突伊氏蛛为材料,以雄蛛交配潜伏期、交配持续时间和交配回合数等交配行为参数为指标,首次在蜘蛛类群中探讨和验证雄性精子竞争强度假说和柯立芝效应。

1 材料与方法

1.1 实验材料

三突伊氏蛛亚成蛛于 2013 年 3 月采集于湖北省武汉市东湖梅园。亚成蛛采回后带回实验室放入玻璃试管(长 10 cm, 直径 2 cm)单头饲养,试管底部用一块蘸水的海绵保湿,管口用脱脂棉塞住,防止蜘蛛逃逸,置于实验室培养箱内(28°C, 70%—90%RH, 光周期为 14L:10D)饲养。每周用黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 成虫饲喂 2 次,每次提供 15—20 头。每隔 12 h(9:00 时和 21:00 时)观察记录三突伊氏蛛蜕皮及成熟情况,成熟后备用。雄蛛成熟后,触肢器膨大,并且头胸甲背部在光照下有明显反光,而成熟的雌蛛生殖厣中央在光照下有一明显亮点。

实验前 12 h 禁止喂食。三突伊氏蛛的交配行为实验在倒置玻璃试管(长 10 cm, 直径 3 cm)中进行,管口垫有滤纸,管壁内侧贴有滤纸条(长 8 cm, 宽 3 cm)供三突伊氏蛛攀爬。实验结束后把玻璃试管清洗并消毒,以备下次使用。

1.2 实验方法

实验分为三个交配组合,即两雄一雌、两雄两雌和一雄一雌组合。

两雄一雌交配组合(A 组):每天上午进行交配实验,交配前随机选择蜕皮成熟后 5—7 天未交配的三突伊氏蛛雌蛛,放入管壁内侧贴有滤纸条的倒置玻璃试管中适应 30 min。然后随机选取成熟未交配的三突伊氏蛛雄蛛,轻轻引入倒置玻璃试管中。从引入雄蛛开始用索尼摄像机持续拍摄 90 min,记录雌雄蛛的交配行为。拍摄时,若雄蛛 30 min 内没有交配,或雄蛛与雌蛛交配 1 次后时间超过 30 min,我们认为雄蛛不再交配,则停止拍摄。随后及时把雄蛛取走,让交配后的雌蛛在倒置玻璃试管中继续适应 24 h。在第一只雄蛛交配结束 24 h 后,随机选取另一只未交配的雄蛛轻轻引入倒置玻璃试管中进行雌蛛的二次交配。同样采用索尼摄像机拍摄 90 min,记录雌雄蛛的第二次交配行为。

两雄两雌交叉交配组合(B 组):第一次交配过程同两雄一雌交配组合的第一次交配,结束 24 h 后,随机选取与其它雌蛛交配过的雄蛛进行二次交配,即同一雌蛛依次与两只不同雄蛛交配一次。

一雄一雌重复交配组合(C 组):第一次交配过程同两雄一雌交配组合的第一次交配,雌蛛第一次交配结束 24 h 后,选取与该雌蛛交配过的雄蛛再次进行交配,即同一雌蛛与同一雄蛛交配两次。

通过索尼摄像机拍摄三突伊氏蛛求偶和交配行为,观察和记录 90 min 内三突伊氏蛛雌雄蛛性互作过程中交配潜伏期、交配持续时间和雌雄蛛交配回合数等行为参数。交配潜伏期定义为雄蛛从引入试管开始到触肢器第一次插入雌蛛生殖厣的时间。交配持续时间定义为一次完整交配过程中雄蛛触肢器插入雌蛛生殖厣的总时间。雌雄蛛交配回合数定义为一次完整交配过程中雄蛛爬上雌蛛腹部的总次数。每一交配组合,如果第二次交配失败,则该数据剔除,不参与统计。

1.3 数据分析

采用独立样本 t 测验 (SPSS 16 统计软件) 分别检验不同交配组合的三突伊氏蛛雄蛛第一次和第二次交配的潜伏期、交配持续时间和交配回合数差异。数据统一采用 Mean + SE 显示。

2 结果与分析

在不同交配组合中,三突伊氏蛛雄蛛的交配潜伏期比较见图 1。在二雄一雌交配组合中,第二只雄蛛的交配潜伏期显著高于第一只雄蛛的交配潜伏期 ($t = -2.251$, $df = 38$, $P = 0.037$)。在二雄二雌交叉组合中,三突伊氏蛛的第二次交配潜伏期也显著高于第一次交配潜伏期 ($t = -2.193$, $df = 45$, $P = 0.037$)。相反,在一雄一雌重复交配组合中,雄蛛与雌蛛的第一和第二次交配的交配潜伏期没有显著差异 ($t = -1.007$, $df = 33$, $P = 0.321$)。

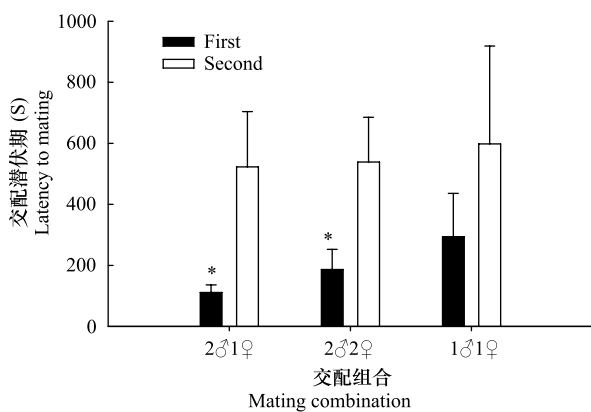


图 1 三突伊氏蛛不同交配组合第一次和第二次交配的交配潜伏期 (Mean + SE) 比较 (星号示差异显著)

Fig. 1 The difference in mating latency between the first and second mating among different mating groups in *Ebrechtella tricuspidata* (Asterisks indicate statistically significant difference between the first and the second mating)

由图 2 可知,在二雄一雌交配组合中,三突伊氏蛛第一次交配持续时间极显著低于第二次交配持续时间 ($t = -4.396$, $df = 38$, $P < 0.001$)。在二雄二雌交叉组合中,三突伊氏蛛的第一次交配持续时间也显著低于第二次交配持续时间 ($t = -2.701$, $df = 45$, $P = 0.012$)。但在在一雄一雌重复交配组合中,三突伊氏蛛的第一次交配和第二次交配的交配持续时间没有显著差异 ($t = -1.188$, $df = 33$, $P = 0.244$)。

在不同交配组合中,三突伊氏蛛雄蛛的交配回合数比较见图 3。在 3 种不同交配组合中,三突伊氏蛛的第一次交配和第二次交配的交配回合数都没有显著差异 (二雄一雌交配组合: $t = -0.350$, $df = 38$, $P = 0.728$; 二雄二雌交叉交配组合: $t = -1.743$, $df = 45$, $P = 0.088$; 一雄一雌重复交配组合: $t = -0.873$, $df = 33$, $P = 0.389$)。

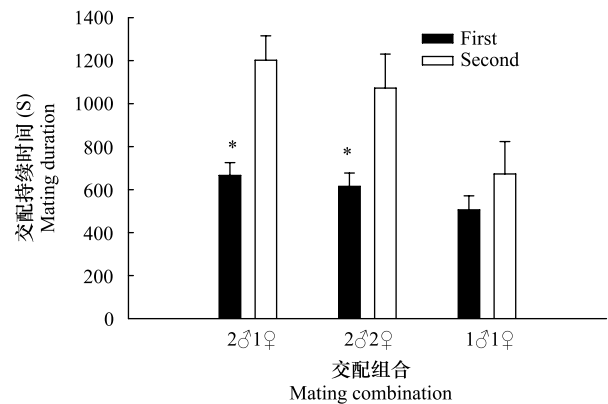


图 2 三突伊氏蛛不同交配组合第一次和第二次交配的交配持续时间 (Mean + SE) 比较 (星号示差异显著)

Fig. 2 The difference in mating duration between the first and second mating among different mating groups in *Ebrechtella tricuspidata* (Asterisks indicate statistically significant difference between the first and the second mating)

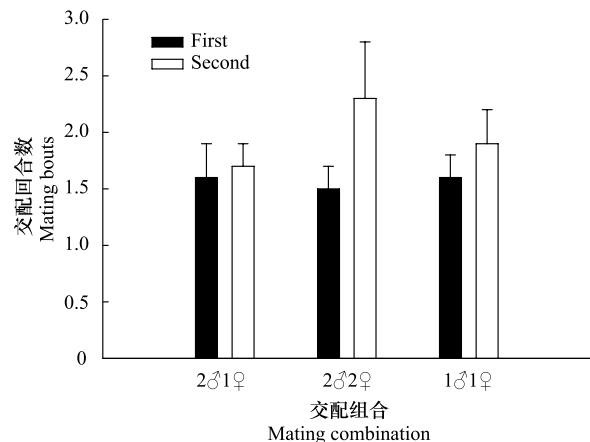


图 3 三突伊氏蛛不同交配组合第一次和第二次交配的交配回合数 (Mean + SE) 比较

Fig. 3 The difference in mating bouts between the first and second mating among different mating groups in *Ebrechtella tricuspidata*

3 讨论

自然界大多数雌性动物一生可进行多次交配,但通常一次交配雄性提供的精子量足够使雌性体内的卵全部受精^[17-18]。同时,雌性进行多次交配也需付出代价,如消耗能量、增加被天敌捕食的风险、缩短用于取食和产卵的时间、感染疾病和交配过程中的物理性伤害^[19]。雌性一生为何进行多次交配一直是进化生物学中一个悬而未决的问题^[18]。目前有学者认为雌性进行多次交配可以获得直接物质利益或间接遗传利益,并且可以预见当这些利益大于上述交配代价时,雌性多次交配行为才能保持^[17-18]。对多次交配的雌性动物而言,多个雄性注入到同一雌性体内的精子就会为获得与卵受精的机会而展开竞争^[9-10]。该竞争可以促使雄性动物产生形态、生理和行为上的适应性进化^[20]。

无论是在两雄一雌还是两雄两雌交配组合中,第二次交配的潜伏期显著长于第一次交配的潜伏期。该原因可能有二,一是雌蛛交配后其性接受行为下降,导致第二次交配需要更长的交配潜伏期。我们在实验过程中也发现,交配一次后的雌蛛拒绝雄蛛的频率要明显高于没有交配过的雌蛛。其次,雌蛛也可能通过延长交配潜伏期来辨别当前的雄蛛是否就是先前与之交配过的雄蛛。根据雌性多次交配的间接遗传利益假说,雌性选择与不同的雄性交配可以保证后代有较高的遗传多样性^[18,21]。如果该假说在三突伊氏蛛中成立,那么重复交配组合的第二次交配潜伏期显著长于第一次交配的潜伏期,但我们结果发现重复交配组合的第二次交配潜伏期和第一次交配的潜伏期没有显著差异,因此我们可以排除该可能性。

在三突伊氏蛛二雄二雌交叉组合中,三突伊氏蛛的第二次交配持续时间也显著长于第一次交配持续时间。该原因可能有三,一是该组合的三突伊氏蛛雄蛛第一次交配后体内的精子可能已经不足,导致雌蛛第二次交配持续时间显著延长。结合我们的两雄一雌交配组合,第二只雄性在交配前未与其它雌性交配,但较之第一只雄蛛的交配持续时间,第二只雄性交配持续时间也显著延长,因此我们可以排除该可能性。其次,延长交配时间可能是雄性为避免雌性与其它竞争对手交配而产生的适应性行为。第三,雄性为避免精子竞争而产生的策略性生殖投资行为。无论是在两雄一雌还是两雄两雌交配组合,第二次交配的雄蛛都面临其它雄蛛的精子竞争,雄蛛预期会相应调整自己的生殖投资行为,以使自己的利益最大化。

根据精子竞争强度模型,多个雄性与同一雌性交配,第二个雄性的生殖投入最大,表现在精液注入量最大、精子注入最多或交配持续时间最长^[9,10]。以后随着交配雄性数量的增加,后续交配的雄性生殖投入越来越低^[9,10]。我们的研究发现,无论是两雄一雌还是两雄两雌交配组合中,第二只雄性的交配持续时间显著长于第一只雄性的交配持续时间。可见我们当前的结果支持精子竞争强度模型。近年来,有研究者发现精子竞争结果可能受精子优先模式的影响^[10,20]。多个雄性与一个雌性交配,到底哪个雄性的精子拥有的父权最大?目前有三种模式,一是第一个雄性的精子优先受精(first-male precedence);二是混合式受精(mixed precedence),取决于雄性注入精子的相对量;三是最后一只雄性精子优先受精(last-male precedence)^[22]。三突伊氏蛛的受精模式需要进一步研究。

根据柯立芝效应,当同一雄性与同一雌性重复交配时,雄性会逐渐降低自己的交配欲望并相应降低自己的生殖投入^[11-14]。在甲虫 *Nicrophorus vespilloides* 中,当同一雄虫与同一雌虫配对时,随重复交配次数的增加,雄虫交配潜伏期逐渐增加^[14]。当一只雄性三突伊氏蛛与一只雌性重复交配时,雄性第二次交配的潜伏期预期应显著长于第一次交配的潜伏期,同时,第二次交配的持续时间和交配回合数预期都要显著低于第一次。但我们发现三突伊氏蛛第二次交配的潜伏期、交配持续时间和交配回合数较之第一次交配都没有显著差异,因此我们的结果不支持柯立芝效应。

尽管两雄一雌与两雄两雌交配组合第二次交配持续时间显著长于第一次,但它们在交配回合数上没有显著差异。因为三突伊氏蛛的交配行为不连续,完整交配1次包含多个交配回合。虽然交配回合数上没有显著差异,但可能第二次交配的单个回合的平均交配时间高于第一次交配的单个回合数的平均交配时间,从而导致第二次交配的持续时间显著长于第一次交配。

参考文献 (References):

- [1] Darwin C. The Descent of Man and Selection in Relation To Sex. London: John Murray, 1871.
- [2] Andersson M. Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1994.
- [3] Andersson M, Simmons L W. Sexual selection and mate choice. Trends in Ecology and Evolution, 2006, 21(6): 296-302.
- [4] Trivers R L. Parental investment and sexual selection // Campbell B ed. Sexual Selection and the Descent of Man. Chicago: Aldine, 1972.
- [5] Parker G A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biological Reviews, 1970, 45(4): 525-567.
- [6] Parker G A. Sperm competition games; raffles and roles. Proceedings of the Royal Society of London: Biological Science, 1990, 242(1304): 120-126.
- [7] Wedell N, Gage M J G, Parker G A. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. Trends in Ecology and Evolution, 2002, 17(7): 313-320.
- [8] Eberhard W G. Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1996.
- [9] Parker G A, Pizzari T. Sperm competition and ejaculate economics. Biological Reviews, 2010, 85(4): 897-934.
- [10] Kelly C D, Jennions M D. Sexual selection and sperm quantity: meta-analyses of strategic ejaculation. Biological Reviews, 2011, 86(4): 863-884.
- [11] Wilson J R, Kuehn R E, Beach F A. Modification in the sexual behavior of male rats produced by changing the stimulus female. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1963, 56(3): 636-644.
- [12] Dewsbury D A, Donald A. Effects of novelty of copulatory behavior: the Coolidge effect and related phenomena. Psychological Bulletin, 1981, 89(3): 464-482.
- [13] Koene J M, Ter Maat A. Coolidge effect in pond snails: male motivation in a simultaneous hermaphrodite. BMC Evolutionary Biology, 2007, 7: 212-212.
- [14] Steiger S, Franz R, Eggert A, Müller J K. The Coolidge effect, individual recognition and selection for distinctive cuticular signatures in a burying beetle. Proceedings of Royal Society of London: Biological Science, 2008, 275(1645): 1831-1838.
- [15] 赵敬钊. 中国棉田蜘蛛. 武汉: 武汉出版社, 1993: 362-370.
- [16] 赵敬钊, 刘凤想, 陈文华. 三突花蛛的生活史及其对棉虫控制的初步研究. 动物学报, 1980, 26(3): 255-261.
- [17] Power D J, Holman L. Polyandrous females found fitter populations. Journal of Evolutionary Biology, 2014, 27(9): 1948-1955.
- [18] Jennions M D, Petrie M. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. Biological Reviews, 2000, 75(1): 21-64.
- [19] Daly M. The cost of mating. The American Naturalist, 1978, 112(986): 771-774.
- [20] Simmons L W. Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001.
- [21] Xu J, Wang Q. A polyandrous female moth discriminates against previous mates to gain genetic diversity. Animal Behaviour, 2009, 78(6): 1309-1315.
- [22] Thornhill R, Alcock J. The Evolution of Insect Mating Systems. Cambridge: Harvard University Press, 1983.