

**Reproducerea și comportamentul feromonal
la *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera: Pyralidae)
în condiții de laborator**

2. Comportamentul de curtare

Gheorghe STAN & Alexandru CRISAN

Summary

Reproduction and pheromonal behaviour for *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera: Noctuidae) in laboratory conditions. 2. Courtship behaviour.

Courtship behaviour, behavioural steps and stimulus involved in female calling, female locating and courtship by male, were studied in European corn borer (*Ostrinia nubilalis* HBN.) virgin adult moths, in laboratory conditions (temperature: $24 \pm 1^\circ\text{C}$; RH $> 60\%$; photoperiod: 16:8 hours, light:dark). Direct observation method with stenography were used for the study of behaviour in scotophase (light intensity was between 0.4-1 lux). The studies were made for 1-3 days adults, in cylindrical glass tubes, containers or special cages (one and two pairs per cage). 10% glucose or honey solution, as feeding source, was put in every cage.

A number of 9 behavioural steps were well-defined as part of courtship sequence (Fig. 1). The first 4 behavioural steps belong with the female locating phase, and following 5 steps belong with the courtship phase. The male courtship behaviour in *Ostrinia nubilalis* is characterised by ascendent and descendent transitions. The successive ascendent transitions were predominant (was confirmed the male response depended on the immediate preceding behaviour, being a necessary condition for communication) and the both type of transitions characterised the courtship phase. This behaviour has an adaptative value for to secure the courtship resumption and the increase of chances for successful courtships and copulation. The courtship was more efficient, and the number of copulating pairs was greater in the variant with 2 pairs of adult moths per cage. The response index (rate of transition) for every behavioural step evidenced the greatest values (0.88 and 0.66) at the level of the 4th behavioural step. This element is in relation with female seeking and antennal searching, the two behaviours very important for close approach and courtship. For *O. nubilalis*, this behaviour is associated with reduced flight capacity in the field and the specificity of biotopes.

Flow diagram of calling and courtship (Fig. 2) showed that the number of male behavioural steps are greater than female's but, in the other hand, the female has an active role in courtship. This role is evidenced by:
 a) the greater number of male behavioural steps that it influenced; b) the

response index for copulation (0.44 and 0.14) was determined by the female acceptance posture (though the value of response index at the level of the 9th male behavioural step was 0.97 and 0.42 - Fig. 2).

In communication between sexes, the olfactory, tactile and visual stimulus, were involved. Olfactory stimulus (female sex pheromone and male courtship pheromone) contributed at the individuals approach and courtship, and tactile stimulus had a decisive role for the female acceptance posture and successful courtships.

The courtship behaviour in *O. nubilalis* was comparatively analysed with other Lepidoptera courtship patterns.

Comportamentul de chemare (eliberarea feromonului sexual) este secvența primară care declanșează răspunsul comportamental al sexului opus, în cadrul reproducerei, la speciile de lepidoptere cu comportament nocturn. S-a dovedit că periodicitatea ratei de emisie este corelată cu periodicitatea de chemare, fapt care indică o strânsă coordonare ale aspectelor biochimice și comportamentale ale eliberării feromonului (HAYNES et al. 1983). Perceperea de către mascul, a feromonului sexual eliberat de femelă, declanșează la acesta modificări comportamentale și fizioleice complexe, iar perioada dintre momentul perceperei feromonului și acuplare constituie secvența de curtare (courtship, la pariade, Balz). Între fazele și elementele (etape, pași) chemării și curtării există o interacțiune și condiționare reciprocă, intensitatea și frecvența acestora contribuind la realizarea acuplărilor reușite cu valoare adaptativă pentru specie (THIBOUT 1972; BAKER & CARDE 1979; ELLIS & BRIMACOMBE 1980; CASTROVILLO & CARDE 1980; HAYNES & BIRCH 1984; ONO 1985).

O clasificare frecvent folosită, consideră că secvența de curtare este constituită din două faze: comportamentul la distanță (intervalul dintre momentul perceperei feromonului și sosirea lângă femelă) și comportamentul de apropiere, lângă sursă (curtarea propriu-zisă) (CARDE 1979). Deși o realitate evidentă în natură, în literatura de specialitate există mai multe puncte de vedere cu privire la acceptarea unei anumite clasificări. Luând în considerare rezultatele cercetărilor reprezentative în domeniu, am acceptat punctul de vedere (STAN 1988b, 1991) după care comportamentul de reproducere la lepidoptere prezintă 4 secvențe: chemarea, curtarea, acuplarea și ovipozitarea (la puține specii de insecte există și un comportament de post-ovipozitare sau comportament de îngrijire a pontei sau a progeniturii). Alți autori au considerat reproducerea ca fiind constituită din 3 faze: curtare, acuplare și ovipozitare (TOMESCU 1983). De altfel se poate spune că există încă 3 aspecte neclarificate, privind comportamentul de reproducere: 1) definirea unităților constitutive; 2) terminologia de clasificare; 3) concepția de abordare unitară a comportamentului.

Frecvent, pentru unitățile constitutive ale comportamentului de reproducere se folosesc cel mai frecvent, noțiunea de secvență. La rândul ei, aceasta este constituită din faze, iar fazele din elemente (etape, pași). În acest caz și în terminologia folosită de diferiți autori se consideră curtarea ca: secvența comportamentului de curtare (CIBRIAN-TOVAR & MITCHELL 1991), o secvență de pași comportamentali (SHOREY 1974; KHASIMUDDIN 1978), secvență de etape (BAKER & CARDE 1979), secvență comportamentală a precopulării (ONO 1985), secvență de elemente (evenimente) comportamentale (RUTOWSKI 1978).

Pentru specii de noctuide am considerat ca fiind cea mai reprezentativă clasificarea curtării în: faza de localizare a femelei și faza curtării propriu-zise (STAN 1988b). Acceptarea acestei clasificări a avut în vedere o abordare unitară, luând în considerare și

modelul comportamental al fluturilor de zi (WIKLUND 1977; RUTOWSKI et al. 1988) unde se consideră că imperechere este rezultatul a două secvențe comportamentale: localizarea partenerului (prin trei metode: observare, căutare, feromoni sexuali) și comportamentul de curtare. Pe de altă parte, chiar și la lepidoptere cu comportament nocturn, unii autori delimită o fază de localizare a femelei (SHOREY 1974; ONO 1985). Localizarea partenerului este acceptată simplist și în condițiile cercetărilor delaborator în cuști, pe spațiu restrâns, din momentul în care masculul staționează în spatele femelei în chemare și până ce începe să miște antenele și să vibreze aripile (SILBERGLIED 1977; HAYNES & BIRCH 1984). Mai mult, se consideră că în timp ce la fluturii de zi localizarea femeii se face în cadrul unui comportament de cercetare din mers, la cei nocturni aceasta se realizează prin aterizare lângă femelă și deplasarea prin mers spre ea (ONO 1985). La alte specii, chiar dacă denumirea nu este aceasta, comportamental faza există (SHOREY 1974; COLWELL et al. 1978). Alții autori definesc în cadrul secvenței de curtare alte faze, cum ar fi: activarea, orientarea, curtare (HENDRIKSE, 1986). Pe de altă parte, în multe studii este abordată imperecherea iar în cadrul ei există: faza paradei nupțiale (apropiere, recunoaștere și acceptare) și faza de copulare (GUILLAUMIN 1977); chemarea, reacția masculului, apropierea și copularea (HIRAI 1977); curtarea și acoplarea (SUZUKI et al. 1977; ZAGATTI 1981). Astfel, deși sunt două secvențe bine constituite, prin particularități comportamentale și fizioleice, copularea este privită ca o finalizare a curtării reușite.

In lucrare sunt analizate secvențele comportamentale de curtare și acoplare precum și interrelațiile comportamentale ale masculului și femelei în cadrul chemării și curtării, la *Ostrinia nubilalis*, în condiții de laborator. Date preliminare privind comportamentul de chemare au fost publicate anterior (CRISAN & STAN 1994).

Material și metodă

Materialul biologic folosit în experiențe a provenit din creșterea speciei în laborator, pe dietă artificială (G 1-9). Alte detalii privind condițiile de creștere au fost prezentate anterior (CRISAN & STAN 1994).

Ca metodă de studiu s-a folosit observarea directă cu stenografierea elementelor comportamentale, pe perechi de adulți, pe durata scotofazei, folosind o sursă de lumină roșie care nu a influențat comportamentul. Rezultatele obținute au provenit din prelucrarea a două serii de experiențe: o pereche (Fig. 1) și două perechi (Fig. 2) de adulți per vas, luând în considerare doar datele provenite de la adulți virgini (prima scotofază de după formarea perechilor). S-au estimat valorile medii pentru adulți de 1-3 zile. Condițiile de experimentare au fost: temperatură, $24 \pm 1^{\circ}\text{C}$; fotoperioada, 16:8 ore lumină:întuneric; intensitatea luminii în scotofază - 0,4-1 lux; umiditatea relativă - >60%.

Detalii privind cuantificarea răspunsului în comportamentul de chemare și curtare, sunt prezentate în cadrul figurilor din text.

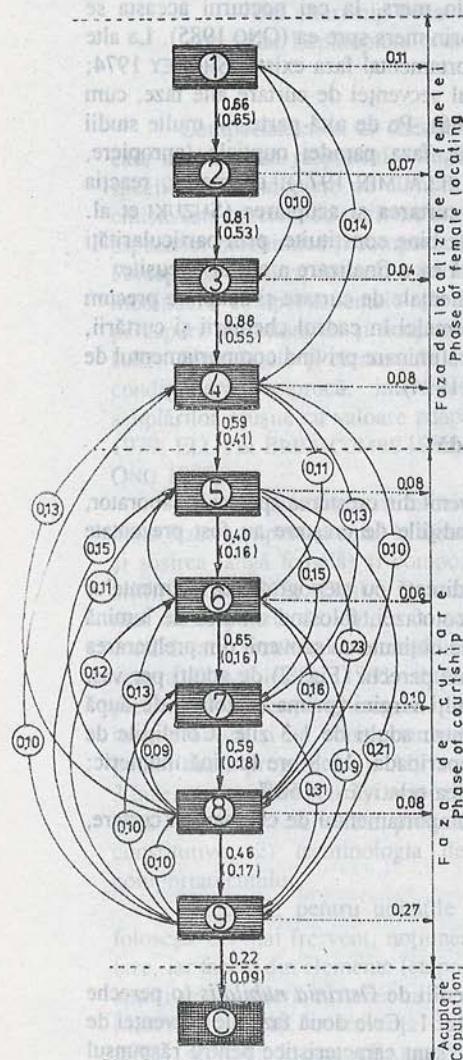
Rezultate

1. Comportamentul de curtare.

Modelul comportamentului de curtare la masculii de *Ostrinia nubilalis* (o pereche per vas), în condiții de laborator, este prezentat în Fig. 1. Cele două faze ale secvenței de curtare (localizarea femelei și curtarea propriu-zisă), sunt caracteristice pentru răspunsul masculilor la feromonul sexual, chiar și în vasele și cuștile de experimentare, similar cu derularea comportamentului la alte specii cu activitate nocturnă (STAN 1988b, 1991).

Ostrinia nubilalis

♂



- Steps** stare staționară; ridicarea antenelor, îndrepriate oblic-anterior
mișcare de rotere a antenelor.
- 1 stationary position; antennae raised, brought slightly forward rotation of antennae.
 - 2 stare staționară de agitație; aripi în "Δ", îndepărțate ușor de abdomen, rotirea antenelor; bățăi ale aripilor în reprise; steady state agitation; wings in "Δ", distant from abdomen rotation of antennae; fanning wings in short bursts.
 - 3 displasări și zboruri scurte; fluturarea aripilor în reprise largi; movements (walking and flight) on short distance; wing fluttering and fanning in wide bursts.
 - 4 mers - zbor; aterizare în apropierea ♀; vibrarea aripilor, în poziție orizontală-semiverticală; "căutarea femelei"; walking-flight; landing, approach; wings fanning, in horizontal semivertical position; female seeking; antennal searching.
 - 5 apropiere de femelă în limita a 2-3 cm; vibrarea aripilor în plan vertical; stare clară de excitație (observarea ♀); close approach; wings fanning in vertical position; obvious steady excitation (behaviour indicated female observation).
 - 6 atingerea femelei (aripi și abdomen) cu antenele; ♀ touching (wings and abdomen) with antennae.
 - 7 mișcare activă în jurul femelei; vibrarea aripilor; abdomen "întins" și ridicat; active movements around female; wings fluttering; abdomen extended and raised.
 - 8 abdomen puternic curbat în sus și înainte; etalarea formațiunilor producătoare de feromoni de curătare; abdomen obviously curved dorsally ("up and forward"); hairpencils exposed (displayed).
 - 9 poziție latero-posterioră; atingerea aripilor și abdomenului ♀; clasper extins, curbare abdomen; încercări de acuplare; latero-posterior position; abdomen and wings touched with antennae; clasper extended, abdomen lateral curved; copulation attempts; acuplare (poziție spate-spate); copulation (end-to-end position).

Fig. 1.

Faza de localizare este constituită la această specie din 4 elemente (pași) comportamentale caracteristice. Includerea elementului 4, comparativ cu datele de la *Mamestra brassicae*, *Xestia c-nigrum* și *Eilema complana* (STAN 1988b), se bazează pe observarea unei "variante" specifice și dominante de căutare a sursei (după momentul aterizării sau sosirii în apropierea femelei), printr-un comportament pregnant de atingere, cu antenele, a substratului pe traseul unde femela a atins substratul sau și-a tărât ovipozitorul pe aceste, în deplasările dintr-un loc în altul (la acest nivel și valorile indicelui de răspuns au fost cele mai mari). Cele două comportamente caracteristice: căutarea femelei (female seeking) și cercetarea cu antenele (antennal searching) sunt foarte importante pentru apropierea celor două sexe și realizarea unor curări reușite. Pe de altă parte, elementul comportamental 5 (prin vibrarea aripilor în plan vertical, fapt care marchează o evidentă stare de excitație, ca urmare a apropierii de femelă și probabil chiar și a sesizării ei prin stimuli vizuali), este reprezentativ ca un prim element comportamental al fazei de curăre propriu-zisă (care are loc, logic, din momentul în care cele două sexe sunt unul lângă celălalt). La alte specii, delimitarea dintre cele două faze a fost aleasă arbitrar, fiind marcată de aterizarea masculului în apropierea femelei (HAYNES & BIRCH 1984).

Elementele comportamentale ale curării propriu-zise sunt caracteristice și altor specii

Fig. 1. Reprezentarea schematică secvenței comportamentului de curăre și tranzițiile observate, la masculii de *Ostrinia nubilalis*, în condiții de laborator (o perche adultă per vas de împerechere sau tub de sticlă; N = 128 perechi; adulți de 1-3 zile). Săgețile drepte și mai îngroșate indică tranzițiile comportamentale succesive iar săgețile curbe marchează celelalte tranziții, ascendent (↑) și descendente (↓). Săgețile punctate și numerele zecimale corespunzătoare indică masculii fără răspuns, cu comportament întrerupt pe parcurs, staționari sau care au zburat neorientat, la nivelul fiecărui element comportamental. Numerele zecimale de la nivelul tranzițiilor ascendentă successive, precum și cele din cercuri, indică valoarea indicelui de răspuns (raportul de tranziție) între două elemente comportamentale alăturate ($R_1 = S_{n+1}/S_n$; S_n = numărul de masculi care au răspuns în cadrul unui element comportamental; S_{n+1} = numărul de masculi care au răspuns în cadrul elementului comportamental precedent). Numerele zecimale din paranteze arată raportul dintre S_{n+1}/N (N = numărul total de masculi în experiment). În figură sunt marcate numai tranzițiile ascendentă și descendente reprezentative (în acest caz, cele care au avut valoarea lui $R_1 > 0,1$).

Fig. 1. Flow diagram of the courtship behaviour sequence and transitions observed in *Ostrinia nubilalis* males, in laboratory conditions (one pair/cylindrical glass tubes, container or cage; N = 128 pairs; adults of 1-3 days). Solid straight arrows show successive behavioural transitions and curved arrows show ascendent (↑) and descendant (↓) transitions. Dotted arrows and corresponding decimal numbers indicate males without response, interrupted behaviour, remained stationary or flew away, for every behavioural steps. Normal decimal numbers, for successive transitions, and decimal numbers in circles, represent the value of the response index - R_1 (rate of transition) between two adjacent behavioural steps ($R_1 = S_{n+1}/S_n$; S_{n+1} = the number of males that responded per one step; S_n = the number of males with response in the precedent step). Decimal numbers in brackets show the rate between S_{n+1}/N (N = total number of males in experiment). In the figure, only ascendent and descendant transitions with the value of $R_1 > 0,1$, are represented.

de lepidoptere, dominate de atingerea, de către mascul, cu antenele, a abdomenului și aripilor femelei, etalarea formațiunilor producătoare de feromon de curtare, curbarea abdomenului și încercările de acuplare.

Un fenomen caracteristic al comportamentului de curtare, au fost *tranzitiiile* (trecerile) *ascendente* (pe calea logică de creștere progresivă a stării de excitație) și *descendente* (cu reîntoarcere la elemente anterioare și reluarea comportamentului). În ambele faze sunt net dominante *tranzitiiile ascendente succesive* (Fig. 1), fenomen posibil corelat la această specie, cu implicarea feromonului sexual și a altor stimuli, cu creșterea progresivă a stării de excitație. Este confirmat astfel modelul comportamental de la alte specii de lepidoptere după care un răspuns corect al masculului la nivelul unui element comportamental este marcat de eficiența comportamentului în elementul anterior, condiție necesară pentru realizarea unor curtări reușite. De la nivelul elementului comportamental a crescut și numărul tranzitieiilor peste mai multe elemente comportamentale. Tranzitiiile descendente au fost caracteristice curtării propriu-zise, iar existența capacitatei de reluare a comportamentului, are valoare adaptativă pentru specie, determinând o creștere a curtărilor reușite cu şanse mai mari de finalizare în acuplare.

Privită simplist, secvența următoare (acuplarea), are ca punct de inițiere momentul în care masculul prinde cu clasperul, ovipozitorul femelei. Se realizează apoi postura "spate-spate", liniștirea, culcare aripii și antenelor. Din acest moment au loc profunde modificări fiziologice legate de transferul spermatoforilor și modificări comportamentale și fiziologice momentane sau ulterioare la nivelul organismului femel. Modelul secvenței la *O. nubilalis* nu diferă de cel al altor lepidoptere (particularități legate de împerechere fiind prezентate în lucrarea următoare). În ceea ce privește desfășurarea comportamentului de curtare, finalizat prin acuplare, la cele două serii de experiențe, valorile indicelui de răspuns au fost diferite (0,22 și 0,44; cifrele reprezintă 9% și respectiv 14% din numărul total de perechi experimentate).

2. Relația mascul - femelă în comportamentul de curtare și chemare.

Pentru o a doua serie de observații (două perechi de adulți/vaz), modelul obținut este prezentat în Fig. 2. Pentru ambele sexe am inclus primele 2 elemente comune, aparent necaracteristice secvențelor de chemare și curtare, implicate însă în maturizarea sexuală. De data aceasta, pentru mascul, am încadrat comportamentul masculului în 6 elemente cheie (excitație-orientare; deplasare; apropiere-atingere; curbarea abdomenului; extinderea clasperului; încercări de acuplare), în timp ce comportamentul femelei este caracterizat doar de 3 elemente (chemare, acceptare, refuz-zbor). Pentru cele 6 elemente comportamentale ale răspunsului masculului, în Fig. 2 s-a marcat alăturat și echivalența cu notarea elementelor în Fig. 1.

Inițierea comportamentului are loc în mod diferit la cele două sexe: după activitatea de zbor neorientată și hrănire femelele se liniștesc în timp ce masculii trec (progresiv sau inițial printr-o ușcară și aparentă încetinire a activității locomotoare) la intensificarea mersului și zborului, paralel cu trecerea spre un comportament locomotor orientat. Feromonul sexual emis de femelele în chemare influențează comportamentul masculului atât la nivelul zborului orientat cât și următoarele trei elemente (echivalent cu primele 6 elemente comportamentale din Fig. 1). Un fenomen însă este evident: întreaga activitate comportamentală a masculului în secvența de curtare este marcată de un comportament de zbor dominant, comparativ cu femela. Evidențierea la masculi a unui comportament caracteristic de răspuns la feromonul sexual (pe baza observațiilor făcute numai la masculi) cu o perioadă care se suprapune peste perioada de chemare și perioada de curtare, la perechile de adulți, evidențiază o coordonare endogenă a comportamentului masculilor.

Acet fenomen are o deosebită valoare adaptativă pentru specie, masculii fiind deja pregătiți pentru reproducere în momentul în care femelele intră în chemare. Inducerea și accentuarea stării excitație la masculi, determină zborul spre femelă și căutarea (descoperirea) acesteia. La acest nivel intervine gradientul de concentrație al feromonului sexual (atât cel eliberat în aer, cât, se pare, mai ales al feromonului cu care s-a marcat substratul). La limita a 2-3 cm, comportamentul masculului indică clar intervenția stimulilor vizuali pentru o localizare precisă. În acest moment, majoritatea femeilor cu comportament evident de chemare și de marcarea substratului, au fost caracterizate de un "comportament de aşteptare" (CRISAN & STAN 1994). Apoi, dintre acestea s-a înregistrat și numărul cel mai mare cu postură de acceptare, ca rezultat al acțiunii stimulilor tactili în urma contactului dintre antenele masculului și partea posterioară a abdomenului și aripilor femelei. În realitate, postura de acceptare este rezultatul unei combinații de stimuluri tactili și a celor olfactivi ca rezultat al acțiunii feromonului de curtare eliberat de mascul. Modelul comportamental de răspuns al masculilor a prezentat un grad accentuat de variabilitate, corelat cu vîrstă și condițiile de experimentare și considerăm că și postura de acceptare a influențat (prin stimuli vizuali și tactili) ultimele trei elemente comportamentale ale masculului.

Observarea schemei din Fig. 2 sugerează evident rolul activ al femelei în derularea comportamentului de curtare. Fenomenul a fost descris anterior (CRISAN & STAN 1994), evidențiat prin: modalități de curbare a abdomenului, marcarea substratului, postura de aşteptare, acceptare, reluarea chemării. La acestea mai adăugăm că prin feromonul său sexual la nivelul primelor 6 elemente comportamentale ale masculului, femela coordonează activitatea acestuia. Pe de altă parte, procentul de acoplare a fost dependent de numărul de femele cu comportament de acceptare. Cuantificarea răspunsului a prezentat deosebiri la cele două sexe. În timp ce la mascul indicele de răspuns în tranziția ascendentă succesivă s-a menținut o valoare constant ridicată, la femelă a existat o variabilitate mai mare, comportament influențat probabil și de prezența și activitatea masculului. Aspectul cel mai interesant însă a fost observat la nivelul acoplării. Valoarea indicelui de răspuns a fost mai mare (dublă) în cazul observațiilor făcute la două perechi de adulți per vas, iar numărul de acoplări a fost dependent de comportamentul favorabil al femeilor.

Discuții

Modelul de comportament în cadrul secvenței de curtare la *Ostrinia nubilalis* se incadrează în tiparul caracteristic și altor specii din familia Pyralidae (BRADY & SMITHWICK 1968; FATZINGER & ASHER 1971; KANNO 1981) precum și alte specii de lepidoptere cu comportament nocturn (THIBOUT 1972; BARRER & HILL 1977; COLWELL et al. 1978; BAKER & CARDE 1979; ELLIS & BRIMACOMBE 1980; HAYNES & BIRCH 1984; ONO 1985).

În ceea ce privește numărul elementelor comportamentale, cel puțin pe baza cercetărilor făcute la Noctuidae unde s-a constatat că pe linie evolutivă are loc o reducere până la dispariție a formăjuniilor producătoare de feromoni de curtare (afrodisiac) la mascul (BIRCH 1972a, 1972b) cât și o aparentă reducere a elementelor comportamentale la nivelul fazei de curtare (STAN 1988b), pe linie evolutivă la lepidoptere (ex. Yponomeutidae - Tortricidae - Pyralidae - Pterophoridae - Nymphalidae - Geometridae - Lymantridae - Arctiidae - Noctuidae), aceasta ar coincide și cu o aparentă reducere a numărului de elemente și rămân reprezentative doar cele cu semnificație deosebită pentru specie. Faptul că reducerea are loc la nivelul fazei căutării propriu-zise în timp ce elementele fazei de localizare rămân constante, justifică acceptarea celor două faze în cadrul secvenței, aspect

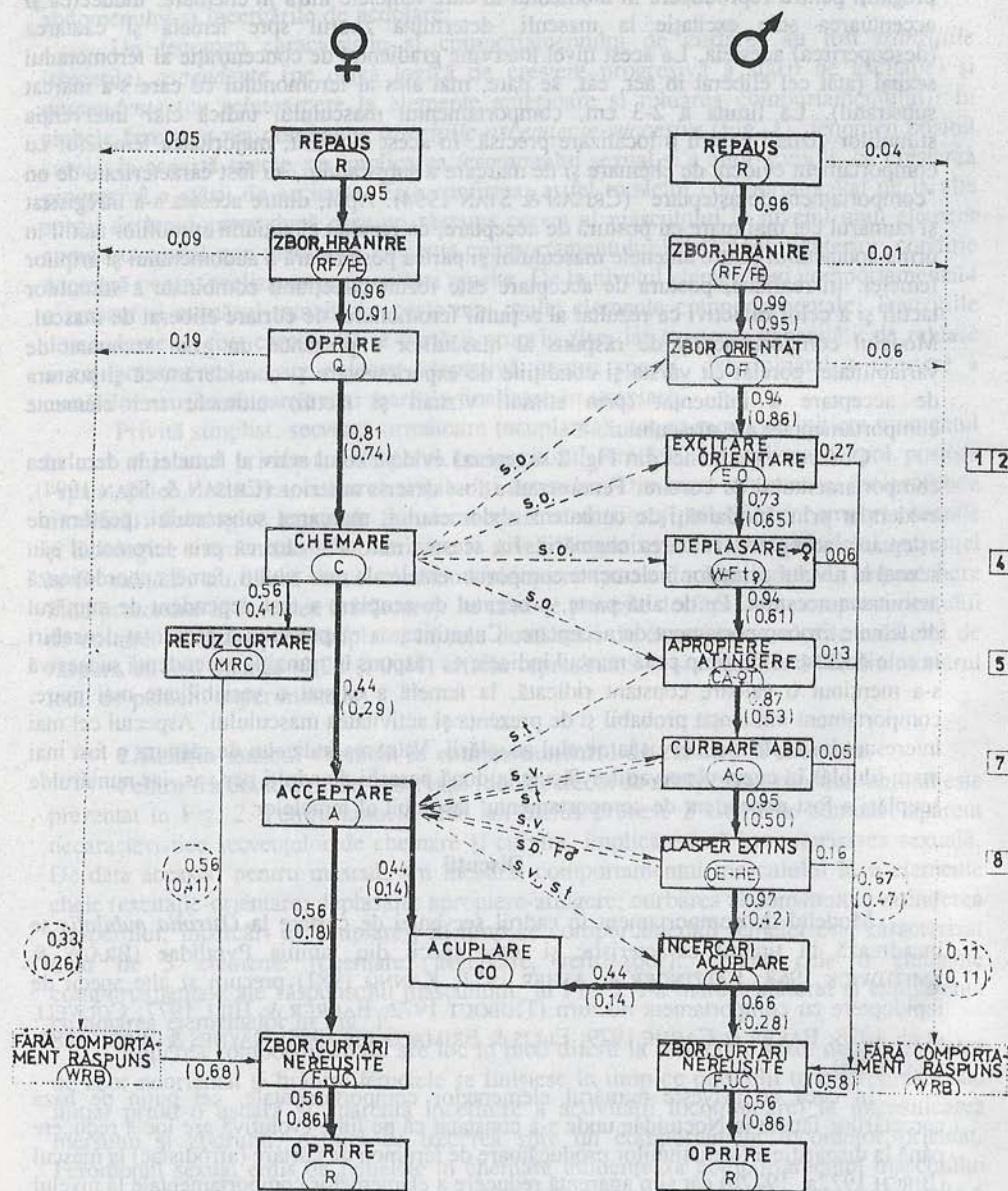


Fig. 2

susținut și la alte specii (HAYNES & BIRCH 1984). Un studiu sintetic al modelului comportamentului de curtare la diferite specii din cadrul diferitelor familii enumerate mai sus arată că în realitate numărul elementelor comportamentale este variabil: 5 elemente la *Yponomeuta* sp. (HENDRIKSE 1978), 5 elemente la *Trichoplusia ni* (SHOREY 1964), 6 elemente la *Laspeyresia pomonella* (CASTROVILLO & CARDE 1979), 7 elemente la *Dioryctria abietella* (FATZINGER & ASHER 1971), 7 elemente la diferite Noctuidae (SILBERGLIED 1977), 8 elemente la *Pthorimaea operculella* (ONO 1985), 8 elemente la *Spodoptera littoralis* (ELLIS & BRIMAVCOMBE 1980), 9 elemente la *Platyptilia carduidactyla* (HAYNES & BIRCH 1984), 10 elemente la *Spodoptera exempta* (KHASIMUDDIN 1978). Între aceste elemente comportamentale, unele sunt comune (ridicarea antenelor, vibrarea aripilor, zbor-aterizare, mers spre femelă, contacte tactile cu femela, curbarea abdomenului, extinderea clasperului, încercări de acuplare) iar altele diferențiale, cum ar fi: etalarea formațiunilor producătoare de feromon de curtare (în cazul speciilor care au aceste formațiuni), secvența frontală de la *Epeorus* sp. (BARRER & HILL 1977), poziția masculului față de femelă: fre
paralelă (SHOREY 1964; AGEE 1969; 1977).

Fig. 2. Reprezentarea schematică a modelului comportamentalui de chemare al femelelor și comportamentului de curiere al masculului, la *Ostrinia nubilalis*, în condiții de laborator (două perechi/tub cilindric de sticlă, container sau cușcă; N = 148 perechi; adulți de 1-3 zile). → - indică tranzițiile comportamentale ascendentе; ----- → - arată numărul de masculi și femele fără nici un comportament caracteristic de răspuns; → - indică numărul de masculi și femele cu comportament de răspuns întrerupt, la nivelul unui anumit element comportamental; - - → marchează stimulii care influențează comportamentul celor două sexe (s.o. - stimuli olfactivi; t.s. - stimuli tactili; v.s. - stimuli vizuali; s.o. F♂ - stimuli olfactivi care constă din feromonul de curtare eliberat de formațiunile caracteristice de peri secretori de la capătul abdomenului masculului). Numerele zecimale au aceeași semnificație ca în Fig. 1. Elementele caracteristice ale comportamentului masculului în curtare sunt reprezentate într-un alt mod. Numerele (1-9) din patratele de pe margine reprezintă echivalența cu notarea elementelor comportamentale din Fig. 1.

Fig. 2. Flow diagram for *Ostrinia nubilalis* female and male behavioural activities in calling and courtship, in laboratory conditions (two pairs per cylindrical glass tubes, container or cage; N = 148 pairs; 1-3 days). → - indicate successive behavioural ascendent transitions; ----- → - show the number of males and females without neither behaviour; → - indicate the number of males and females with interrupted response behaviour; - - → - represent stimulus that influenced the behaviour (s.o. - olfactory stimulus; t.s. - tactile stimulus; v.s. - visual stimulus; s.o. F♂ - olfactory stimulus from male hairpencils = courtship pheromone). Decimal numbers indicate the same signification as in Fig. 1. The male courtship behaviour was well-defined in another way. Numerals (1-9) in the square, represent behavioural steps as in Fig. 1.

R - resting (sitting, motionless); RF/FE - random flight/feeding; Q - quiescence; C - calling; MRC - mate refusal posture; A - acceptance posture; WRB - without response behaviour; F - flight; UC - unsuccessful courtships; OF - orientated flight; EO - excitation, orientation; W-F $\ddot{\tau}$ - walking-flight towards female; CA- $\ddot{\tau}$ T - close approach (through walking or landing) - female abdomen and wings touched with antennae; AC - abdomen curved dorsally; OE-HE - ovipositor extended - hairpencils exposed (displayed); CA - copulatory attempts; CO - copulation (end-to-end position).

COLWELL et al. 1978; HAYNES & BIRCH 1984), postura masculului în față femelei (BAKER & CARDE 1979), direcția de apropiere față de femelă, etc. Există, pe de altă parte, o mare flexibilitate a comportamentului de curtare în sensul că, la unele specii, realizarea curtărilor reușite nu a urmat întotdeauna un același mod și tipar de derulare, în cadrul aceleiași specii. La toate acestea se mai adaugă simultane aspecte dependente de subiectivismul cercetătorului.

Faza de localizare a femelei cuprinde 3-4 elemente comportamentale caracteristice: ridicarea și mișcarea antenelor; vibrarea aripilor; mers/zbor-aterizare în apropierea femelei; mers de căutare a femelei. Fiecare dintre aceste elemente mai include la rândul lui și alte manifestări comportamentale cum sunt: rotirea antenelor, balansarea, stare de excitație cu mișcări de rotire pe loc, poziția caracteristică a aripilor, ridicarea corpului "pe picioare", bătăi ale aripilor care semnifică diferite nivele de excitare (vibrare, fluturare, bătăi în reprize, scuturare). În partea introductivă am prezentat și alte aspecte referitoare la faza de localizare, mai caracteristică pentru fluturii de zi unde există un comportament de localizare al partenerului și care se realizează prin cele trei modalități (pândire, căutare-cercetare, feromoni) (WIKLUND 1977) și la fluturii nocturni și crepusculari există un comportament echivalent (comportament de orientare la distanță) (CARDE 1979) dar care, în condițiile cercetărilor din laborator, în vase de experiență, este mai corect denumit comportament de localizare. În trecerea de la comportamentul de răspuns la distanță și cel de apropiere (curtarea propriu-zisă) se realizează și o transformare a zborului activ în zbor de cercetare (planare), după care are loc aterizarea. La *O. nubilalis*, ca la majoritatea speciilor, aterizarea are loc la o oarecare distanță de femelă, în diferite poziții (COLWELL et al. 1978; BAKER & CARDE 1979; HENDRIKSE 1986) sau dominant în partea posterioară (SHOREY 1964; FATZINGER & ASHER 1971; HIRAI 1977) iar apropierea este caracterizată prin mers cu fluturare a aripilor. Comparativ cu alte specii (HAYNES & BIRCH 1984), pentru *O. nubilalis* am inclus în fază de localizare și elementul 4, individualizat prin vibrarea aripilor în poziție orizontală-semiverticală și contactul dintre antenele masculului și substratul atins de ovipozitorul femelei (comportament distinct la această specie). De altfel, fenomenul a fost evidențiat și la alte specii (lepidoptere, himenoptere), cum sunt: *Yponomeuta padellus* (HENDRIKSE 1986), *Heliothis zea* (AGEE 1969), respectiv, *Ascogaster reticulatus* (KAMANO et al. 1989).

Elementele comportamentale care au caracterizat fază de curtare la *O. nubilalis* (5-9) au fost similare cu cele descrise la alte specii de lepidoptere. În comportamentul de apropiere prin mers, probabil, paralel cu creșterea stării de excitație corelat cu gradientul de concentrație al feromonului s-a înregistrat un model de vibrare al aripilor în plan vertical. La acest nivel sunt implicați și stimulii vizuali sau chiar de altă natură (auditivi).

Văzul este foarte important în derularea comportamentului de curtare la fluturii de zi (GUILLAUMIN 1977) dar cercetările au evidențiat că văzul este folosit suplimentar și la fluturii de noapte. Astfel, la *Heliothis zea* (CARPENTER & SPARKS 1982) cu creșterea distanței (de la 2 la 24 cm) între cele două sexe, procentul de răspuns pozitiv a scăzut (de la 100% la 50%). La o altă specie (*Pectinophora gossypiella*), dacă în locul femelei s-a folosit un model, masculul s-a oprit iar mișcările copulatorii au fost mult mai reduse (în absența femelei dar cu modele tridimensionale, mișcările copulatorii s-au intensificat) (COLWELL et al. 1978). Implicarea stimulilor vizuali în derularea comportamentului s-a evidențiat și prin comportamentul femelelor care, la apropierea unui mascul, au curbat abdomenul spre acesta iar dacă s-a îndepărtat, femela l-a urmărit (SWIER et al. 1976). Răspunsul de împerechere a crescut și în cazul în care la stimul olfactiv s-au adăugat și stimuli vizuali, la unele himenoptere (KAMANO et al. 1989).

Un element comportamental extrem de important este cel referitor la implicarea

stimulilor tactili în curtare. Masculii de *O. nubilalis* au atins cu antenele partea posterioară a abdomenului și aripile femelei. Numai acest comportament s-a finalizat prin curtări reușite. Fenomenul este caracteristic pentru toate speciile studiate (și nu numai lepidoptere). Se pare că cei mai importanți sunt stimulii tactili (mecanici) care provin de la solzi (ONO 1979a, 1981). În mod normal există o acțiune combinată a feromonului femeii, stimulilor tactili, feromonului mascul (de curtare) și văzului (CASTROVILLO & CARDE 1980). La acest nivel, stimulii tactili au rol dominant în trecerea de la postura de chemare la postura de acceptare (COLWELL et al. 1978).

Postura de acceptare se exteriorizează printr-un comportament caracterizat prin: aplecarea capului; abdomen rigid, ridicat și curbat în jos; ridicarea aripilor și încetarea vibrărilor; descoperirea și expunerea genitaliilor; retragerea parțială ovipozitorului și glandei feromonale; ocazional, mers și rotiri (THIBOUT 1972; BARRER & HILL 1977; SILBERGLIED 1977; COLWELL et al. 1978; HAYNES & BIRCH 1984). La unele fluturi de zi (ex. *Colias philodice*) postura de acceptare s-a caracterizat prin stare staționară și curbarea abdomenului (RUTOWSKI 1980). Se pare că la majoritatea speciilor postura de acceptare este adoptată în urma implicării stimulilor tactili. La *Pectinophora gossypiella*, sau la *Platiptyla carduidactyla* (HAYNES & BIRCH 1984) postura de acceptare a fost luată ca urmare a contactului tactil dintre antenele masculului și corpul femeiei dar fără a se înregistra o anume mișcare caracteristica corpului femeiei, în timp ce la alte specii, atingerea a determinat o întoarcere a femeiei cu 180° (COLWELL et al. 1978). Uneori contactul dintre mascul și femelă, care să determine postura de acceptare, implică un specific aparte: la *Epeorus cautella* s-a înregistrat "postura frontală" (BARRER & HILL 1977), la *Dioryctria abietella* s-a remarcat atingerea palpilor antenari (FATZINGER & ASHER 1971). Contactele cu antenele sunt de multiple feluri, cu variabilitate accentuată atât interspecifică cât și intraspecifică. Există specii la care predomină contactele antenare (ZAGATTI 1981), contacte dintre antene și abdomen sau și aripi (HIRAI 1977) sau contacte dintre antene și diferite părți ale corpului (aripi, abdomen, cap, antene) (HENDRIKSE 1986). Cel mai caracteristic fenomen este acela că antenele fac primul contact heterosexual iar masculul se apropi din diferite părți și nu din una anume. S-au remarcat și contacte aparte: cu picioarele (FATZINGER & ASHER 1971) sau cu aripile și picioarele ca la specia *Eurema lisa* (Pieridae) (RUTOWSKI 1978). La unele specii, postura de acceptare a fost obținută printr-un simplu contact tactil, atingând femela, fie cu o pensulă (BAKER & CARDE 1979), fie chiar cu mâna (SWIER et al. 1976). La *Epeorus cautella*, în absență masculului, femela a trecut din postura de chemare în cea de acceptare, la acțiunea unui jet de aer. Răspunsul a fost mai evident dacă aerul a avut și substanțele volatile ale feromonului de curtare mascul. Tot la această specie, un fenomen și mai interesant a constat în obținerea posturii de acceptare la o simplă mișcare a borcanului, deci la o stimulare mecanică nespecifică (BARRER & HILL 1978). La *Grapholita molesta*, postura de acceptare a fost rezultatul eliberării feromonului mascul de curtare, fenomen evidențiat și la alte specii (BAKER & CARDE 1979). Se pare însă că este dificil de a separa stimulii implicați, astfel că cea mai corectă accepție este aceea care consideră că postura de acceptare, la femelele cu coporatament nocturn, este rezultatul acțiunii combinate a stimulilor olfactivi - vizuali - tactili - stimuli de altă natură (eventual gustativi, auditivi), în funcție de specii variind și gradul lor de implicare (BARRER & HILL 1977; BAKER & CARDE 1979). La *O. nubilalis*, curtări reușite, finalizate prin împerecheri, s-au înregistrat numai în cazul prezenței stimulilor tactili rezultați în urma contactului dintre antenele masculului și partea posterioară a abdomenului și aripilor femeiei. După modelul comportamental înregistrat prin observare directă, pe lângă rolul dominant al feromonului sexual femeii în apropierea celor două sexe, sugerăm și rolul stimulilor vizuali în comportamentul de apropiere

(evidențiat mai ales prin urmărirea femelei de către mascul). Un semnal de acceptare a curtării a fost semnalat ca unic la fluturi diurni (*Leptidea sinapis*), fără acest semnal masculului nefiind insistență în curtare iar împerecherea nu are loc (WIKLUND 1977).

Opusul posturii de acceptare este postura de refuz a curtării (sau împerecherii) și este caracterizată prin: atitudine nereceptivă (aripi care acoperă abdomenul); evitarea masculului prin mers, zbor de îndepărțare, rotiri; fluturare și vibrare puternică a aripilor; zbor pe distanțe mari; postură "ridicat pe picioare" (BARRER & HILL 1977; COLWELL et al. 1978; HENDRIKSE 1986). Acest model, marcat de variabilitate individuală, a caracterizat și comportamentul la *O. nubilalis*. Pentru femelele împerecheteate, s-a constatat că postura de refuz este datorată prezenței spermatozoidelor în bursa copulatoare (RUTOWSKI 1978).

Am amintit deja că feromonul de curtare, eliberat de către mascul, are un rol important în comportamentul de curtare, la multe specii de lepidoptere, atât fluturi nocturni cât și diurni. La *O. nubilalis*, modelul comportamental sugerează existența acestor mediatori chimici, extrem de pronunțat fiind comportamentul de etalare. Aceste substanțe sunt produse de formațiuni constituite din solzi modificăți, denumite caracteristic (hairpencils, scent brushes, brush organs, corema) și sunt localizate pe aripi, abdomen și picioare. Pe baza multor cercetări efectuate se disting trei aspecte:

- feromonii de curtare sunt esențiali la multe specii (BIRCH 1972a, 1972b; GRANT & BRADY 1975; BAKER & CARDE 1979).
- Mai mult, dacă s-a administrat compusul chimic specific în hrana larvelor s-a remarcat o intensificare a comportamentului la adulți (LOEFSTEDT et al. 1989);

- feromonii de curtare nu joacă rol esențial în derularea comportamentului dar pot avea rol în derularea curtării și ușurarea împerecherii (ONO 1985);

- etalarea formațiunilor și eliberarea feromonilor de curtare nu este necesară (THIBOUT 1972; GOTHLIF & SHOREY 1976; HIRAI 1977; ONO 1979).

La specia *Eldana saccharina*, unde masculul emite feromon sexual și atrage femela, acesta are atât un atracțion sexual de la distanță cât și un afrodisiac, în felul acesta considerându-se că afrodisiacele au avut rol primativ de a atrage sexual opus de la distanță (ZAGATTI 1981).

La fluturii de zi masculii au rol activ și sunt atrași vizual de femelă (SILBERGLIED 1977) și trebuie să cucerească femela, fizic și cu ajutorul afrodisiacelor. În realitate, în derularea comportamentului de curtare, există o interacțiune dintre mascul și femelă: femelele sunt atrasă prin stimulii vizuali de către masculii care zboară dar și olfactiv (rol dublu: atracțion și afrodisiac) de către masculi sedentari, iar masculii sunt atrași olfactiv prin stimuli olfactivi de către femelele sedentare. La *Colias philodice*, femela răspunde masculului printr-o postură staționară și extinde abdomenul, ventral între aripi, fapt ce confirmă existența unui semnal chimic la masculi (RUTOWSKI 1980).

Cercetări diverse făcute la specii de lepidoptere au sugerat roluri multiple ale feromonilor de curtare, cu ar fi: izolare reproductivă; repellent pentru alți masculi; influență asupra tendinței de a accepta sexul opus; atragerea femelei; afrodisiac; oprirea femelei; oprirea emisiei de feromon; inducerea chemării la femele (aut. cit în ONO 1979).

Un alt comportament caracteristic în curtare, este cel referitor la mișcările copulatorii (încercările de acoplare). La *O. nubilalis*, acest comportament s-a caracterizat prin curbarea abdomenului masculului spre abdomenul femelei, dintr-o poziție lateral-posterioră, extinderea clasperului și încercări de prindere a vârfului abdomenului femelei. În general s-au obținut acoplări reușite în condițiile în care la femele a existat o postură de acceptare. Comportamentul a fost similar cu cel al altor specii de lepidoptere și s-a caracterizat prin mișcări copulatorii heterosexuale dar și homosexuale. Mai mult, au existat masculi excitați care, înainte de a executa mișcări copulatorii, au etalat formațiunile abdominale de peri odoriferi și numai în prezența masculilor. Un fenomen similar a fost

descriși la alte specii (PALANISWAMY et al. 1979).

Relația dintre mascul și femelă, la *O. nubilalis*, în cadrul comportamentului de curtare și chemare este ilustrată în Fig. 2. Se remarcă dominanța elementelor comportamentale ale masculului dar femela este aceea care are rol activ în derularea curtării, prin comportamentul ei caracteristic de chemare și numărul mai mare de elemente comportamentale ale masculului, pe care le influențează. Cercetări făcute la diferite specii de lepidoptere, prezintă câteva tipuri interesante de modele comportamentale. La unele specii (ex. *Acrolepia assectella*) există o "schemă în zig-zag" în relația chemare - curtare (THIBOUT 1972). La *Laspeyresia pomonella*, sevența femelei a avut o variabilitate mult mai mare decât a masculului (CASTROVILLO & CARDE 1980). Un alt model de interacțiune este cel prezentat pentru *Spodoptera litoralis* (ELLIS & BRIMACOMBE 1980). Pentru fluturii de zi (ex. *Eurema lisa*, Pieridae) modelul complex al relațiilor dintre mascul și femelă. În curtare, în care sunt implicate 9 elemente comportamentale de bază, se derulează pe o perioadă doar de 3,7 secunde (RUTOWSKI 1978). Majoritatea tipurilor de interrelații sunt similare cu cel sugerat în acest studiu (HAYNES & BIRCH 1984; ONO 1985).

Referitor la rolul activ al femelei despre care am amintit în cazul speciei *O. nubilalis*, cercetările arată că acesta este realizat prin: postura de chemare, postura de acceptare, postura de refuz și prin reacție fiziolitică internă (neexteriorizată) (SILBERGLIED 1977). În funcție de specie, există o variabilitate accentuată manifestare a comportamentului femelei în curtare, astfel că definirea noțiunii de - activ - este relativă. De exemplu, la *Phlogophora meticulosa*, femela este liniștită (aparent), la *Agrotis ipsilon*, curbează abdomenul, la *Spodoptera litoralis*, curbează abdomenul și ridică aripile (ELLIS & BRIMACOMBE 1980).

In ceea ce privește tranzițiile ascendențe și descendențe în curtare, există de asemenea variabilitate comportamentală. Dacă tranzițiile ascendențe (succesive sau peste mai multe etape) caracterizează logica firească de derulare a comportamentului de curtare și se pare că ele caracterizează majoritatea speciilor, o variabilitate mai mare există în ceea ce privește tranzițiile descendențe. Si ele sunt caracteristice multor specii de lepidoptere (COLWELL et al. 1978; BAKER & CARDE 1979; ELLIS & BRIMACOMBE 1980) sau altor grupe de insecte (KAMANO et al. 1989). S-au evidențiat și cazuri particulare: la Tortricidae, în tranziția ascendentă există doar treceri succesive și nu există tranziție descendentă (CASTROVILLO & CARDE 1980).

BIBLIOGRAFIE

- AGEE, H.R. 1969. Mating behavior of bollworm moths. Ann. Entomol. Soc. Amer., 62 (5): 1120-1122.
- BARRER, P.M., HILL, R.J. 1977. Some aspects of the courtship behaviour of *Ephesia cautella* (WALKER) (Lepidoptera: Phycitidae). J. Aust. Ent. Soc., 16: 301-312.
- BARRER, P.M., HILL, R.J. 1978. The acceptance response of *Ephesia cautella* (WALKER) (Pepidoptera; Phycitidae) female, obtained in the absence of courting males. Experientia, 34: 343-344.
- BAKER, T.C., CARDE, R.T. 1979. Courtship behavior of the Oriental fruit moth (*Grapholita molesta*). Experimental analysis and consideration of the role of sexual selection in the evolution of courtship pheromones in the Lepidoptera. Ann. Entomol. Soc. Amer., 72 (1): 173-188.
- M.C. 1972a. Male abdominal brush-organs in British noctuid moths and their value as a taxonomic character (I). Entomologist, 105 (1311): 185-205.

- BIRCH, M.C. 1972b. Male abdominal brush-organs in British noctuid moths and their value as a taxonomic character. *Entomologist*, **105** (1312): 233-244.
- BRADY, U.E., SMITHWICH, E.B. 1968. Production and release of sex attractant by the female Indian meal moth *Plodia interpunctella*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **61**: 1260-1265.
- CARDE, R.T., 1979. Behavioral responses of moths to phemale-produced pheromones and the utilisation of attractant-baited traps for population monitoring. In: RABB, R.L., KENNEDY, G.G. (Eds). *Movement of Highly Mobile Insects: Concepts and Methodology in Research*. North Carolina State Univ., Raleigh.
- CARPENTER, J.E., SPARKS, A.N. 1982. Effects of vision on mating behavior of the male corn earworm. *J. Econ. Entomol.*, **75** (2): 248-250.
- CASTROVILLO, R.T., CARDE, R.T. 1979. Environmental regulation of male calling and male pheromone response periodicities in the codling moth (*Laspeyresia pomonella* L.). *J. Insect Physiol.*, **25**: 659-667.
- CASTROVILLO, P.J., CARDE, R.T. 1980. Male codling moth (*Laspeyresia pomonella*) orientation to visual cues in the presence of pheromone and sequences of courtship behaviors. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **73** (1): 100-105.
- CIBRIAN-TOVAR, J., MITCHELL, E.R. 1991. Courtship behaviour of *Heliothis subflexa* (GN.) (Lepidoptera: Noctuidae) and associated backcross insects obtained from hybridization with *H. virescens* (F.). *Environ. Entomol.*, **20** (2): 419-426.
- COLWELL, A.E., SHOREY, H.H., GASTON, L.K., van VORKIS KEY, S.E. 1978. Short-range precopulatory behavior of females of *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Behav. Biol.*, **22**: 323-335.
- CRISAN, AL., STAN, GH. 1994. Reproducerea și comportamentul feromonal la *Ostrinia nubilalis* HBN. (Lepidoptera: Pyralidae) în condiții de laborator. I. Comportamentul de chemare al femelei. *Bul. inf. Soc. lepid. rom.*, **5** (3-4): 245-255.
- ELLIS, P.E., BRIMACOMBE, L.C. 1980. The mating behaviour of the Egyptian cotton leafworm moth *Spodoptera littoralis* (BOISD.). *Anim. Behav.*, **28**: 1239-1248.
- FATZINGER, C.W., ASHER, W.C. 1971. Mating evidence for a sex pheromone of *Dioryctria abietella* (Lepidoptera: Pyralidae, Phycitinae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **64** (3): 612-620.
- GOTHILF, S., SHOREY, H.H. 1976. Sex pheromone of Lepidoptera. Examination of role of male scent brushes in courtship behaviour of *Trichoplusia ni*. *Environ. Entomol.*, **5**: 115-119.
- GRANT, G.G., BRADY, U.E. 1975. Courtship behavior of phictid moths. I. Comparison of *Plodia interpunctella* and *Cadra cautella* and role of male scent glands. *Can. J. Zool.*, **53**: 813-826.
- GUILLAUMIN, M. 1977. Roles respectifs de la vision et de la communication chimique (phéromones sexuelles) dans le comportement reproducteur et l'isolement spécifique chez les lépidoptères. *Ann. Biol.*, **16** (1-2): 77-90.
- HIRAI, K. 1977. Observations on the function of male scent brushes and mating behaviour in *Leucania separata* W. and *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae). *Appl. Entomol. Zool.*, **12** (3): 347-351.
- HAYNES, K.F., BIRCH, M.C. 1984. Mate-locating and courtship behaviors of the articoke plume moth *Platyptilia carduidactyla* (Lepidoptera: Pterophoridae). *Environ. Entomol.*, **13**: 399-408.
- HAYNES, K.F., GASTON, L.K., MISTRAL POPE, M., BAKER, T.C. 1983. Rate and periodicity of pheromone release from individual female artichoke plume moths *Platyptilia carduidactyla* (Lepidoptera: Pterophoridae). *Environ. Entomol.*, **12** (5): 1597-1600.

- HENDRIKSE, A. 1978. Facteurs influencing the courtship behaviour of *Yponomeuta vigintipunctatus* (RETZ.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). Neth. J. Zool., 28 (2): 139-149.
- HENDRIKSE, A. 1986. The courtship behaviour of *Yponomeuta padellus*. Entomol. Exp. Appl., 42: 45-55.
- KANNO, H. 1981. Mating behavior of the rice stem borer moth, *Chilo suppressalis* WALKER (Lepidoptera: Pyralidae). VI. Effects of photoperiod on the diel rhythms of mating behaviors. Appl. Ent. Zool., 16 (4): 406-411.
- KAMANO, Y., SHIMIZU, K., KAINOH, Y., TATSUKI, Y. 1989. Mating behavior of *Ascogaster reticulatus* WATANABE (Hymenoptera: Braconidae) an egg-larvar parasitoid of the smaller tea tortrix *Adoxophyes* sp. (Lepidoptera: Tortricidae). II. Behavioral sequence on a role of sex pheromone. Appl. Ent. Zool., 24(4): 406-411.
- KHASIMUDDIN, S. 1978. Courtship and mating behaviour of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (WALKER) (Lepidoptera: Noctuidae). Bul. Ent. Res., 68: 195-202.
- LOFSTEDT, C., VICKERS, N.J., ROELOFS, W.L., BAKER, T.C. 1989. Diet related courtship success in the oriental fruit moth *Grapholitha molesta* (Tortricidae). Oikos, 55: 402-408.
- ONO, T. 1979 a. Copulatory behaviour of the potato tuber moth, *Pthorimaea operculella*. Physiol. Entomol., 4: 371-376.
- ONO, T. 1981. Factors releasing the copulation attempt in three species of Phycitidae (Lepidoptera). Appl. Ent. Zool., 16 (1): 24-28.
- ONO, T. 1985. Male approach to the female and the role of two pheromone components in the potato tuber moth, *Pthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). Appl. Ent. Zool., 20 (1): 34-42.
- ONO, T. 1985 b. Search behavior of pheromone-sustained potato tuber moth males (Lepidoptera: Gelechiidae). J. Ethol., 3 (1-4): 1985 ???
- PALANISWAMY, P., SEABROOK, W.D., ROSS, R.J. 1979. Precopulatory behavior of males and perception of a potential male pheromone in spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. Ann. Entomol. Soc. Amer., 72: 544-551.
- RUTOWSKI, R.L. 1978. The courtship behaviour of the small sulphur butterfly *Eurema lisa* (Lepidoptera: Pieridae). Anim. Behav., 26: 892-903.
- RUTOWSKI, R.L. 1980. Male scent-producing structures in *Colias* butterflies. Function, localization and adaptive features. J. Chem. Ecol., 6 (1): 13-26.
- RUTOWSKI, R.L., GILCHRIST, G.W., TERKANIAN, B. 1988. Male mate-locating behavior in *Euphydryas chalcedona* (Lepidoptera: Nymphalidae) related to pupation site preferences. J. Insect Behav., 1 (3): 277-289.
- SHOREY, H.H. 1964. Sex pheromone of noctuid moth. II. Behavior of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) with special reference to the role of sex pheromone. Ann. Entomol. Soc. Amer., 57: 371-377.
- SHOREY, H.H. 1974. Environmental and physiological control of insect sex pheromone behavior. Pp. 62-80. In: BIRCH, M.C. (Ed). Pheromones. Elsevier, New York.
- SILBERGLIED, R.E. 1977. Communication in the Lepidoptera. Pp. 362-402. In: SEBEOK, T.A. (Ed). How Animals Communicate. Indiana Univ. Press, Bloomington & London.
- STAN, GH. 1988 b. Comparative studies on reproductive behaviour in Arctiidae and Noctuidae moth species (Lepidoptera). II. Male behaviour in female locating, courtship and copulation. Vol: "A IV-a Conf nat. Entomol.", 29-31 Mai 1986", 361-

- STAN, GH. 1991. Biologia reproducerei, comportamentul de reproducere și feromonii sexuali la specii de lepidoptere dăunătoare. I. Studiu comportamentului feromonal în condiții de laborator și câmp la *Mamestra brassicae* L. și *Xestia c-nigrum* L. (Lepidoptera: Noctuidae). Bul. inf. Soc. lepid. rom., Suppl. 1: 87-131.
- SUZUKI, Y., NAKANISHI, A., SHIMA, H., YATA, O., SAIGUSA, T. 1977. Mating behaviour of four Japanese species of the genus *Pieris* (Lepidoptera: Pieridae). Kontyu, 45 (2): 300-313.
- SWIER, S.R., RINGS, R.W., MUSICK, G.J. 1976. Reproductive behavior of the black cutworm *Agrotis ipsilon*. Ann. Entomol. Soc. Amer., 69 (3): 546-550.
- THIBOUT, E. 1972. Glandes exocrines males et femelles intervenant dans le comportement de pariade d'*Acrolepia assectella* (Lepidoptera: Plutellidae). Ann. Soc. Ent. Fr., 8 (2): 475-480.
- THIBOUT, E. 1972 a. Etude du comportement de pariade d'*Acrolepia assectella* ZELL. (Lepidoptera: Plutellidae). Rev. Comp. Animal., 6 (3): 157-164.
- TOMESCU, N. 1983. Biologia sistemului feromonal la insecte. Pp. 74-146. In: GHIZDAVU, I., TOMESCU, N., OPREAN, I. Feromonii insectelor, pesticide din a III-a generație. Ed. Dacia, Cluj-Napoca.
- WIKLUND, C. 1977. Courtship behaviour in relation to female monogamy in *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). Oikos, 29: 275-283.
- ZAGATTI, P. 1981. Comportement sexuel de la pyrale de la canne sucre *Eldana sacharina* (WLK.) lié à deux phéromones émises par le male. Behaviour, 78 (1-2): 81-98.

GH. STAN

Institutul de Cercetări biologice
Col. Entomol. exp.
Republicii 48
RO-3400 CLUJ-NAPOCA

AL. CRISAN

Facultatea de Biologie
Catedra de Zoologie
Clinicilor 5-7
RO-3400 CLUJ-NAPOCA