مجله علوم دانشگاه تهران
جلد بیست و هشتم (۱۳۸۱) شماره ۲ (۲۱۴-۲۰۵)

نقش اندامهای پیوست دستگاه تناسلی در تخمگذاری پروانه مرکبات
***Papilio demoleus* L. (Lep.; Papilionidae)**

جلال جلالی سندی
گروه گیاهپزشکی دانشکده کشاورزی دانشگاه گیلان.رشت.ایران
(دریافت: ۷۹/۹/۱۲ ؛ پذیرش: ۸۱/۱/۳۱)

چکیده

در این بررسی با استفاده از روشهای جراحی نقش اندامهای پیوست دستگاه تناسلی در تولید مثل پروانه مرکبات Papilio demoleus مورد ارزیابی قرار گرفت. مجموعه کیسه ذخیره اسپرم (اسپرماتیکا+ غده اسپرماتیکا) و غده ضمیمه از مهمترین اندامهای تولید مثلی این حشره بشمار می روند. حذف یا پیوند این اندامها در پروانه های جفتگیری نموده و باکره نشان می دهد که کیسه ذخیره اسپرم تخمگذاری را بدلیل دارا بودن اسپرم فعال و متحرک در خود تنظیم میکند. بنابراین وجود اسپرم فعال نقش اساسی در تحریک تخمریزی را در این گونه برعهده دارد. در این میان بخش غده‌ای کیسه ذخیره اسپرم با تراوشات تغذیه ای فعالیت اسپرم را سبب می‌گردد. غدد ضمیمه نیز در این حشره یک نوع ماده چسبنده برای چسبانیدن تخمها بر سطوح ترشح می‌نماید و هیچگونه نقشی در تخمریزی ندارد.

واژه‌های کلیدی: *پروانه مرکبات، کیسه ذخیره اسپرم، غدد ضمیمه*

مقدمه

تاثیر جفتگیری روی حرکات و رفتار تخمریزی درحشرات متعددی مورد بررسی قرار گرفته است و در راسته‌های مختلف و در زمانهای متعدد نتایج متفاوتی اخذ گردیده است (Benz, 1969 ;. Hou and Chang, 1999 ; Klat, 1920 ; Mokia, 1941 ; Norris, 1932 ; Norris , 1933 ; Snook and so, 2000 ; Thibout, 1970 ; Truman and Riddiford, 1971)

گزارش شده است که افزایش تعداد تخمهای گذاشته شده پس از جفتگیری در سیرسیرک *Teleogryllus commodus* بخاطر تحریک مکانیکی اندامهای تناسلی حشرات ماده نبوده و توسط فاکتورهای شیمیایی کنترل می‌گردد(Loher and Edson, 1973). همچنین اظهار شده است که حذف کیسه ذخیره اسپرم از حشرات ماده جفتگیری نموده سیرسیرک *T.commodus* و یا مسدود نمودن مجرای آن مو جب عدم تاثیر جفتگیری بر حرکات و رفتار تخمریزی می‌گردد(Ai *et al.,* 1986). برخی از محققین براین باورند که اندام جفتگیری (bursa copulatrix) پس‌از فرایند جفتگیری یک نوع ماده محرک تخمگذاری ترشح می‌نماید (Riddiford& Ashenhurst, 1973; Sasaki& Riddifird, 1984; Truman& Riddiford, 1971).

فاکتور جفتگیری که موجب تحریک تخمریزی در سیر سیرک *(T.commodus)* می‌گردید از بیضه حشرات نر جداسازی و مشخص شد که این عامل محرک چیزی جز پروستاگلندینها (Prostaglandin)(PGs) نمی‌باشند که توسط گیرنده‌های حسی موجود در مجرای تناسلی حشرات ماده دریافت می‌شوند(Sugawara,1986) . پروستاگلندینها که از متابولیتهای ثانویه اسیدهای‌چرب غیراشباع چندگانه می‌باشند در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیک بصورت هورمونهای موضعی عمل می‌کنند. فعالیت بیوسنتز کننده این ترکیبات پس از انتقال اسپرماتوفور از حشرات نر به ماده به همرا مایع سمینال آغاز می‌شود و در حشرات ماده جفتگیری نکرده هیچ اثری از سنتز پروستاگلندینها وجود ندارد (Ganjian *et al*.,1981).

انتقال اسپرماتوفور موجب افزایش مقدار اسید آراشیدونیک که پیش‌ساز سنتز پروستاگلندین‌ها می‌باشد در اسپرماتیکای حشره ماده می‌شود. درگونه *(T.Commodus)* سیر سیرک، پروستاگلندین‌ها در اسپرماتیکای حشرات ماده زمانی شکل می‌گیرند که اسپرماتوفور یک کمپلکس آنزیم سنتز کننده پروستاگلندین‌ها و اسیدهای‌چرب غیراشباع پیش‌ساز آنها را انتقال می‌دهند(Stanley-Samuelson and Loher,1983). هنگامیکه اسپرماتیکا از حشرات ماده جفتگیری نموده *T.commodus* برداشته شود یا مجرای آن مسدود گردد تاثیر جفتگیری بر روند حرکات تخمریزی از بین می‌رود(Ai, *et al*, 1986).

همچنین در مگس *Derosophila* نشان داده‌شده است که انتقال پروتئین‌های غدد ضمیمه حشره نر نیز می‌تواند بعنوان عامل موثری درحرکات و رفتار جفتگیری و تخمریزی حشرات ماده باشد واین عامل محرک درگونه‌های مختلف جنس *Derosophila* نیز متفاوت است(Snook and So, 2000).

پروانه کرم ابریشم *Bombyx mori* نیز ازجمله بالپولکدارانی‌است که تحقیقات زیادی در خصوص تاثیر جفتگیری برروی تخمگذاری حشرات ماده درآن انجام شده‌است. گزارش شده است که روند افزایشی تخمریزی پس‌از جفتگیری درپروانه کرم ابریشم بعلت ورود اسپرماتوزوآ به حشره ماده است، زیرادر پروانه مذکور جفتگیری باعث افزایش تخمریزی می‌شود بطوریکه این پروانه‌ها بیش از ۹۰٪ تخمهای خودرا در روز اول پس از جفتگیری از خود خارج می‌نمایند. اما پروانه‌های ماده جفتگیری نکرده فقط ۱۰٪ تخمهای خود را در روز اول گذاشته و به تدریج طی ۵-۴ روزپس از ان تعداد تخمهای گذاشته افزایش پیدا می‌نماید(Omura,1939). این حالت به مشخصه‌های نسبت داده شدند که در مایع سمینال حشره نر وجود دارد (Yamoka and Hirao,1973). متعاقبا" نشان داده شد هنگامیکه PGE2 به حشرات ماده جفتگیری نکرده *B.mori* تزریق شود هیچگونه تغییری در بروز رفتارهای تخمریزی حشرات ماده ایجاد نمی‌شود(Yamauchi, *et al* ., 1997). و همان اسپرمهای فعال(Eupyrine) پس از ورود به ناحیه ویستیبلوم(Vestibulum) سبب تحریک تخمریزی می‌شود (Karube& kobayashi, 1999).

مواد و روشها

حشره *Papilio demoleus* در آزمایشگاه از تخمها و لاروهای جمع‌آوری شده ازباغهای مرکبات جنوب کشور روی برگهای تازه مرکبات در یک اطاقک کشت(BO D) با درجه حرارت ۱±۲۸ درجه سانتی گراد و با رطوبت نسبی۷۵٪ و ۱۶ ساعت روشنائی، ۸ ساعت تاریکی در محل آزمایشگاه حشره‌شناسی دانشکده‌کشاورزی دانشگاه‌گیلان بمدت۶ ماه پرورش داده شدند. حشرات بالغ پس ازخروج از جلد شفیرگی وگسترش کامل بال و خشک شدن آن آماده جفتگیری بودند. ماده‌های۱۲ ساعته که جفتگیری نموده بودند به وسیله اتر بیهوش و در یک پتری که درکف به قطر یک سانتیمتر موم گذاشته شده‌بود درمحیط سرم‌نمکی(۶) قرار داده شد و سپس درزیر یک دستگاه استریومیکروسکوپ جراحی‌ها انجام پذیرفت. بخش کوتیکول رویی شکم حشره دربند ششم(کیسه ذخیره اسپرم) و دربند هفتم(غدد پیوست) با یک بریدگی V مانندجدا و کیسه ذخیره اسپرم و غدد پیوست بایک سنجاق قلاب مانند بالا آورده و سپس

به کمک قیچی ظریف جدا شد و نهایتاً بوسیله پنس‌از بدن حشره خارج شد. بریدگی V شکل درجای خود قرارگرفت و جای برش با پنیسیلین و استرپتومایسین(۱:۱) جهت جلوگیری از عفونت تیمار شد. سپس بوسیله موم آب شده(دمای ذوب۳۸C) پانسمان شد. برای پیوند بافت از یک حشره به یک حشره دیگر از بافتهای یک حشره ماده جفتگیری شده استفاده گردید و سپس به ماده های۱۲ ساعته انتقال یافت. بدین منظور ابتدا بریدگی Vشکل درکوتیکول رویی شکم ایجاد وبافتها منتقل شدند و سپس محل برش بوسیله پنیسیلین و استرپتومایسین(۱:۱) تیمار و بوسیله موم آب شده پانسمان شد. برای مقایسه اعمال جراحی انجام شده از حشرات شاهد استفاده شد که به طریقه فوق جراحی شدند. اما اندامهای مورد نظر صرفا" به کمک سنجاق قلاب مانند بالا آورده شده ولی جدا نشد. مشاهدات تخمگذاری حشرات پس از گذشت ۱۲ ساعت انجام شد و نتایج به ثبت رسید اما از آنجائیکه حشرات مذکور دردامنه۱۰ تا ۱۲ روز درشرایط آزمایشگاهی زنده می‌مانند تنها۹ روز تخمگذاری درهر مورد ثبت گردید. بدلیل نا متعادل بودن طرح از روش GLM برای ارزیابی داده‌ها استفاده شد و سپس بطریق روش دانکن مقایسه میانگین‌ها بین گروهها انجام شد.

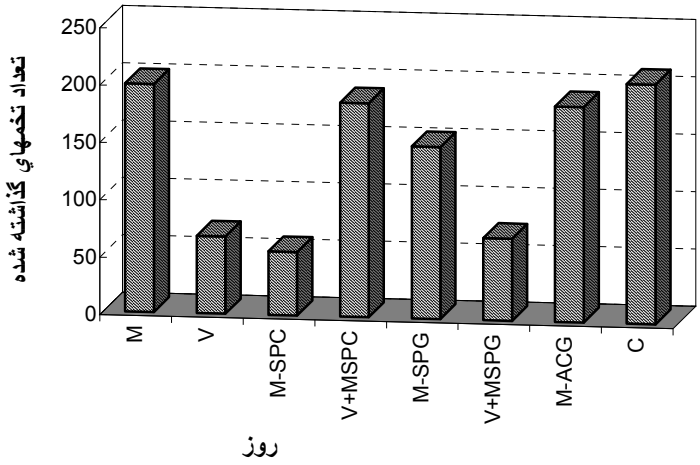
نتایج و بحث

حذف‌کامل‌کیسه ذخیره‌اسپرم ازماده‌های جفتگیری‌شده بصورت چشمگیری مقدار تخمهارا کاهش می‌دهد بطوریکه تعداد تخم تاحد حشرات جفتگیری ننموده تنزل‌می‌یابد. همچنین کاشت‌یا پیوندکیسه ذخیره‌اسپرم‌ازحشرات جفتگیری نموده به‌ماده‌های باکره باعث‌افزایش تعداد تخمهای گذاشته شده می‌شود(نمودار۱). آزمایشهای بعمل‌آمده درسیر سیرک *Teleogryllus commodus* نیز موید نتیجه فوق‌است(Ai, *et al*., 1986). ولی سایر محققین اعتقاد دارندکه اندام جفتگیری یک نوع ماده محرک برای تخمگذاری ترشح می‌نماید (Riddiford& Ashaenhurst, 1973; sasaki& Riddiford, 1984; Truman & Riddiford , 1971).

درآزمایش حاضرکاهش تخمگذاری بدنبال حذف‌کامل کیسه ذخیره اسپرم درحشرات جفتگیری نموده مشاهده می‌شود(۷/۳ ±۵۵/۳۳)درحالیکه حشره جفتگیری نموده است و اسپرماتوفور در داخل اندام جفتگیری وجود دارد. همچنین هنگامیکه کیسه ذخیره اسپرم به یک حشره باکره پیوند زده‌شود درحالیکه اندام جفتگیری پروانه اخیر فاقد اسپرماتوفور بوده‌است افزایش چشمگیری درمیزان تخمگذاری دیده می‌شود(۸/۴ ±۱۸۶/۶). بنابراین وجود اسپرماتوفور در اندام جفتگیری نمی‌تواند عامل مهمی دربروز تغییرات تخمریزی درپروانه *P.demoleus* باشد. لذا دو فرضیه قابل پیش‌بینی است، یکی وجود اسپرم درکیسه ذخیره اسپرم و دوم یک عامل

انتقال یافته از حشره نر که در طول جفتگیری دریافت شده و منتقل می گردد. این نقطه نظر توسط محققین متعددی در خصوص حشرات مورد بررسی آنها ارائه شده است (Giebultowicz *et al*., 1990 ; Klatt, 1920; Norris, 1932; Norris, 1933; Thibout, 1969; Thibout, 1974a; Thibout, 1974b; Thibout, 1976).

نیز در سال ۱۹۷۷ این عامل محرک تخمریزی را به مشخصه هایی نسبت می دهند که در مایع سمینال حشرات نر کرم ابریشم وجود دارد(Yamoka and Hirao, 1977). پروستاگلندین‌ها



M : ماده جفتگیری نموده
V: ماده با کره
M-SPC : حذف مجموعه کیسه ذخیره اسپرم
V+MSPC : پیوند مجموعه کیسه ذخیره اسپرم به ماده باکره
M-SPG : حذف غده کیسه ذخیره اسپرم از ماده جفتگیری نموده
V+MSPG: پیوند غده کیسه ذخیره اسپرم به ماده باکره
M-ACG: حذف غدد ضمیمه از ماده جفتگیری نموده
C : حشرات شاهد که مورد عمل جراحی قرار گرفته ولی اندامی خارج یا پیوند نشده

نمودار۱- مقایسه تعداد تخم گذاشته شده توسط حشرات ماده پروانه مرکبات *Papilio demoleus* پس از اعمال جراحی

بعنوان فاکتور جفتگیری معرفی شده‌اند که از بیضه حشرات نر سیرک جداسازی شده‌اند (Sugawara, ۱۹۸۶) این در حالیست که در پروانه Bombyx.mori نیز فقط پساز جفتگیری، پروستاگلندین‌ها در اندام جفتگیری حشره ماده قابل شناسایی است ولی در تحقیقی دیگر بیان شده است که پروستاگلندین‌ها عامل محرک نبوده (Yamauchi *et al*., 1977) و متعاقبا" به روشنی نشان داده شد که اسپرم فعال عامل محرک تخمریزی در پروانه B.mori می‌باشد. (Karube & Kobayashi, 1999).

هنگامیکه بافت غده‌ای کیسه ذخیره اسپرم بدون آسیب رسیدن به خود اسپرماتیکا خارج شود، از شمار تخم ها از روز هفتم کاسته می‌شود (جدول۱).

جدول۱- مقایسه تعداد تخم گذاشته شده توسط حشرات ماده پروانه مرکبات *Papilio demoleus* به تفکیک روز در تیمارهای مختلف

تیمار	تعداد	تعداد تخم گذاشته شده در هر روز (± SE)									مجموع
		اول	دوم	سوم	چهارم	پنجم	ششم	هفتم	هشتم	نهم	
M	۵	۲۶/۰۰ ±۵/۳۴	۲۱/۰۰ ±۵/۱۲	۲۳/۰۰ ±٤/۵	۱۵/۰۰ ±۲/٤۸	۲۳/۲۵ ±۲/۲۹	۲۸/٦۰ ±۳/۵۸	۲۲/۰۰ ±۲/٦٦	۲۷/۰۰ ±٤/۵٤	۱۵/٦۰ ±۲/۵۸	۱۹۸/۸۰ ±۱۵/۰٤
V	٦	-	۱۱/۵۰ ±۲/۰۰	۱٤/۵۰ ±۲/٤۸	۸/۵۰ ±۳/۳۱	۱۳/۳۳ ±۳/۲۰	۱۰/۸۳ ±۲/۰۷	٦/۰۰ ±۱/۷۱	۱/٦٦ ±۰/۹۱	۱/۰۰ ±۰/٦۸	٦۷/۳۳ ±۵/۷۰
M-SPC	٦	-	۹/٦٦ ±۲/۰۰	۱۲/۱٦ ±۳/۲٤	۹/٦٦ ±۲/۵۷	۸/٤۰ ±۳/۱۹	۷/۳۳ ±۱/٦٦	۳/۸۳ ±۰/٦۰	۳/۸۳ ±۱/۱٦	۱/۸۳ ±۱/۲۷	۵۵/۳۳ ±۷/۳۰
V+MSPC	۵	۲۳/۲۰ ±٤/۹۳	۲۰/۰۰ ±۲/۱۲	۲۲/۲۰ ±۳/۸۹	۱۳/۸۰ ±۳/٤۵	۲٤/٦۰ ±٤/٤	۲۷/٤۰ ±۳/۷۲	۲۱/۲۰ ±٤/۰۰	۲۵/۲۰ ±۳/۰۰	۱۳/۰۰ ±٤/٦۰	۱۸٦/٦۰ ±۸/٤
M-SPG	۷	۲۱/۱٤ ±٤/۲۳	۱٦/۱٤ ±۲/۳۷	۲۱/۸۵ ±۵/۰۰	۱٦/۰۰ ±۲/۷٤	۲٤/۲۸ ±۳/۹۱	۲٦/۸۳ ±٤/۳۳	۱۱/۷۱ ±۲/٤۷	۸/۵۰ ±۲/٦۰	۲/۷۱ ±۱/۰۱	۱۵۰/۰۰ ±٤/۸٦
V+MSPG	۷	۲۲/۷۱ ±۲/۵۷	۱۳/۱٤ ±۱/٤۵	۷/۷۱ ±۱/۱٤	٤/۲۸ ±۰/٦۸	۰/۲۸ ±۱/۵۲	٤/۰۰ ±۰/۸۱	٦/۲۸ ±۱/۱۰	٤/۷۱ ±۱/٤۹	۱/٤۳ ±۰/٦۱	۷۱/۵۷ ±۵/۳۰
M-ACG	۱۰	-	-	-	-	-	-	-	-	-	۱۸۷/۹۰ ±۱۸/۲۲
C	۱۰	-	-	-	-	-	-	-	-	-	۲۰۹/٦۰ ±۱٤/۰۰

M: ماده جفتگیری نموده
V: ماده با کره
M-SPC: حذف مجموعه کیسه ذخیره اسپرم
V+MSPC: پیوند مجموعه کیسه ذخیره اسپرم به ماده باکره
M-SPG: حذف غده کیسه ذخیره اسپرم از ماده جفتگیری نموده
V+MSPG: پیوند غده کیسه ذخیره اسپرم به ماده باکره
M-ACG: حذف غدد ضمیمه از ماده جفتگیری نموده
C: حشرات شاهد که مورد عمل جراحی قرار گرفته ولی اندامی خارج یا پیوند نشده

میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک نیستند تفاوت معنی داری دارند (P < ۰/۰۵)

کاشت یا پیوند بافت غده‌ای اسپرماتیکا بدون کیسه ذخیره اسپرم از حشرات جفتگیری نموده به ماده های باکره باعث تخمگذاری زود هنگامهمراه با افزایش تقریبی در تعداد تخم در روز اول می‌شود ولی با گذشت زمان، دریافت کننده به حد طبیعی تخمریزی خود یعنی به مقدار معمولی ماده‌های باکره برمی‌گردد. دلیل منطقی برای پدید آمدن چنین شرایط این است که غده اسپرماتیکا در این مورد به مقدار کافی مواد تر خود را به کیسه ذخیره اسپرم وارد نموده بود تا حشره بتواند مقدار تخمگذاری را بصورت طبیعی برای هفت روز حفظ نماید چرا

که در بسیاری از پروانه ها ثابت شده است که تغذیه اسپرم ها، زنده و فعـال نگـه داشـتن آنهـا بواسطه ترشحات غده مزبور انجام میگیـرد (Musgrave, 1937; Norris, 1932; Tschudi-Rain and Benz, 1990; Weidner, 1934). نتـایج مـذکور بـه لحـاظ نـا متعـادل بـودن بـا روش GLMارزیابی و سپس بطریق روش دانکن مقایسه میانگین بین گروهها انجام شـد و گروههـای بدست آمده اختلاف معنی داری در سطح ۵٪ را نشان می‌دهند.

بنابراین با توجه به موارد اخیر به نظر می‌رسد که در این گونه نیز صرفاً اسپرم‌های فعـال در تحریک تخمریزی دخالت داشته باشند. زیرا اگر عاملی جز اسپرمهای فعال وجود مـی داشـت، با حـذف غـده اسـپرماتیکا حـد تـراز معمـولی تخمگـذاری نبایـد بعـد از روز هفـتم کـاهش می‌یافتحذف غدد پیوست از ماده‌های جفتگیری نموده باعث می‌گردد که تخـم هـای گذاشـته شده به سطوح نچسبد ولی در مقدار کل تخم های حاصله تاثیری ندارد. دو نظریه برای فعالیت ترشحات غدد ضمیمه متصور است، نخست آنکه با ایجاد خواص چسبندگی سبب اتصـال تخـم ها به سطوح تماس شده که محین متعددی بر ان اتفاق نظر دارند و نتایج اخیر نیـز مویـد ایـن نظریه می باشـد (Berry, 1968; Callahan and Cascio, 1963; Davis, 1968; Hinton, 1981; Peterson, 1907; Tschudi-Rain and Benz, 1990).

نقش دیگری که برای این ترشحات در نظر گرفته می‌شود ایجـاد مـواد مغـذی بـرای تغذیـه اسپرمها در مجراهای تناسلی حشرات ماده تا قبل از رسیدن به کیسه ذخیره اسـپرم مـی‌باشـد، که نتایج این بررسی چنین چیزی را نشان نمی دهد. تخمهایی که توسط ماده های فاقد غـدد ضمیمه گذاشته مود براق بوده و برخلاف تخم های عادی کدر نمی‌شوند و ایـن بخـاطر فقـدان مواد چسبنده این اندامها بر روی تخم هاست که در تخم‌های عادی وجود ندارد

تشکر و قدردانی

نگارنده بدینوسیله مراتب تشکر و تقدیر خود را از ریاست محترم دانشـکده کشـاورزی دانشـگاه گیلان بدلیل در اختیار گذاشتن امکانات آزمایشگاه اعـلام مـی نمایـد. از اقـای مهنـدس فـرزاد کلانتر هرمزی به دلیل ارسال

نمونه‌های پروانه مرکبات از اهواز و از اقایـان مهنـدس کیـوان اعتبـاری و مهنـدس ناصـرانی بجهت مساعدتهای فنی تشکر می‌گردد.

References:

Ai, N., Komatsu, S., I., Kubo, and W., Loher, (1986) *Manipulation of prostaglandin mediated oviposition after mating in Teleogryllus commodus*. Internat. J. Invertebr. Reprod. Develop. **10,** 33-42.

Benz, G., (1969) *Influence of mating, insemination, and other factors on ogenesis andoviposition in the moth Zeiraphera diniana.* J. Insect Physiol., **15,**55-71.

Berry, S.J., (1968) *The fine structure of the colleterial glands of Hyalophora cecropia.* J. Morpho., **125,** 259-280.

Callahan, P.S. and Cascio, T., (1963) *Histology of the reproductive tracts and transmission of sperm in the corn earworm, Heliothis zea.* Ann. Entomol. Soc. Am., **56,** 535-56.

Davis, F.M., (1968*) Morphology of the reproductive systems of the Southwestern corn borer, Diatraea grandiosella*. Ann. Entomol. Soc. Am., **61,**1143-1147.

Ephrussi, B. and G.W., Beadle, (1935) *La transplantion des ovaires chez la Derosophila.* Bull. Fr. Belg., **69,** 492-505.

Ganjian, I, Loher, W. and I., kubo, (1981) *Determination of prostaglandin E2 in the cricket Teleogryllus commodus by reversed-phase high -performance liquid chromatography* . J. Chromatog. **216,** 380-384.

Giebultowicz, J.m., Raina, A.k. and Vebel, E.C., (1990) *Mated-like behaviour in senescent virgin females of Gypsy moth, Lymantria dispar*. J. lnsect Physiol., **36(7),**495-498.

Hinton, H.E., (1981) *Biology of Insect Egg* , vol. 1, pergmon Press, Oxford, pp. 473.

Hou, M. and C., Sheng, (1999) *Fecundity and longevity of Helicoverpa armigera (Lep., Noctuidae): effect of Multiple Mating.* ***J***. Econ. Entomol., **92(3),** 569-573.

Karube, F. and M., Kobayashi, (1999) *Presence of eupyrene spermatozoa in vestibulum accelerates oviposition in the silkworm moth*, Bombyx mori. J.Insect Physiol. **45,** 947-957

Klatt, B., (1920) *Beitrage zur Sexual physiologie des Schwammspinners.* Biol. Zenter., **40,** 539-580.

Loher, W. and K., Edson, (1973) *The effect of mating on egg production and release in the cricket Teleogryllus commodus.* Ent. Exp. & Appl. **16,** 483-490.

Mokia, G.G., (1941) *Contribution to the study of hormones in insects*. C.R. (Doklady) Acad. Sci. URSS, **30,** 371-373.

Musgrave, A.J., (1937) *Histology of the male and female reproductive organs oof Ephestia kuhniella.* Proc. Zool. Soc. London**, (B)107,** 337-64.

Norris, M.J., (1932) *Contributions towards the study of insect fertility I. The structure and operation of the reproductive organs of the genera Ephestia and Plodia*. Proc. Zool.Soc. London, **3,**595-611.

Norris, M.J., (1933) *Contributions towards the study of insect fertility II. Experiments on the factors influencing fertility in Ephestia kuhniella Z., (Lepidoptera: Phycitidae).* Proc. Zool. Soc. London, **4,** 903-34.

Omura, S., (1939) *The mechanism of oviposition in Bombyx mori.I. The stimulus inducing oviposition (in Japanese).* Journal of Sericul-ture Science of Japan **10,** 49–57.

Petersen,W., (1907) *Uber die spermatophoren der schmetterlinge*, Zeitschrift fur - wissenschaftliche zoologie, **88,** 117-30.

Riddiford, L,M. and Ashenhurst, J.B., (1973) *The switchover from virgin to mated behaviour in female ceropia moths: The role of the bursa copulatrix*. Biol. Bull., **144,** 162-17.

Sasaki, M.and Riddiford, L.M., (1984) *Regulation of reproductive behaviour and egg maturation in the tobbacco hawk moth, Manduca sexta***.** Physiol. Ent., 315-327.

Snook, R.R. and Y.K. So, (2000) *Associations between female remating behavior, oogenesis and oviposition in Derosophila melanogaster and D. pseudoobscura***.** J. Insect Physiol. **46,** 1489-1496.

Stanley-Samuelson, D.W. and Loher, W. (1983) *Arachidonic and other long-chain polyunsaturated fatty acids in spermatophores and spermaethecae of Teleogryllus commodus: significance in prostaglandin-mediated reproductive behavior*. J. Insect Phisiol. **29,**41-45.

Sugawara, T., (1986) *Oviposition behaviour of the cricket Teleogryllus commodus: the site of action of an oviposition-stimulating factor and the role of the nervous system.* J. Insect Physiol., **32(5),** 485-492.

Thibout, E., (1969) *De la variabilite des pouvoirs fecondants et fertilisants des males d, Acrolepia assectella, (Lepidoptera, Plutellidae).* C. R. Acad. Sci., Paris, **269,**42421-2423.

Thibout, E., (1974a) *Du role de la bourse copulatrice et la teigne du poireau, Acrolepia assectella zell.,(Lepidoptera, Plutellidae).* C.R. Acad. Sci., Paris, **278,** 2177-2180.

Thibout, E., (1974b) *Influences respectives de la plantehote et de la copulation sur la longevite, la ponte, la production ovarienne et la fertilite des femelles de, Acrolepia assectella Zell., (Lepidoptera, Plutellidae).* Ann. Zoll. Ecol. Anim., **6,** 81-96.

Thibout, E., (1976) *Conseqsequences de L, ablation de la spermatheque ou de la bourse copulatrice sur la reproduction de la teigne du poireau, Acrolepia assectella Zell., (Lepidoptera).* C.R. Acad. Sci., Paris, **282,** 2199-2202.

Thibout, E., (1979) *Stimulation of reproductive activity of females of Acrolepiopsis assectella,* (Lepidoptera; hyponomeutoidae) by the presence of eupyrene spermatozoa in the spermatheca. Ent. Exp. and Appl., **26,** 279-290.

Truman, J.W. and Riddiford, L.M., (1971) *Role of the corpora cardiaca in the behaviour of saturniid moths*. II. Oviposition. Biol. Bull., **140,** 8-14.

Tschudi-Rein, K. and Benz, G., (1990) *Mechanisms of sperm transfer in female Pieris brassicae*, (Lepidoptera: pieridae). Ann. Entomol. Soc. Am., **83,** 1158-1164.

Weidner, H., (1934) *Beitrage zur Morphologie und Physiologie des Geni*talapparaus derweiblichen (Lepidoptera). ***Z. Angew Ent.*** Berlin, XXI: 239-290.

Yamaoka, K. and T., Hirao, (1977) *Stimulation of virginal oviposition by male factor and its effect on spontaneous nervous activity in Bombyx mori*. J. Insect Physiol **23,** 57–63.

Yamauchi, M., Fugo, H. and SG. Dedos. (1997) *Prostaglandins do not release egg-laying behaviour in the silkmoth*, Bombyx mori. Zoological Science. **14(1),** 135-140.