

光周期和温度对亚洲玉米螟滞育诱导的影响

郭建青, 张洪刚, 王振营, 何康来*

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

摘要: 亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée) 属兼性滞育昆虫, 其滞育特性与种群利用适生境的最大化和季节性活动密切相关。解析季节性因素如光周期和温度对其滞育的诱导作用可为预测种群发生动态提供科学依据。本实验在 HPS-500 型和 HPG-320H 型自动控制环境气候箱中, 测定了 RH 80% 下温度 20℃, 27℃ 和 30℃ 与 11 个光周期组合对吉林农安(NA)、河北衡水(HS)、广东惠州(HZ)和海南海口(HK)等 4 个地理种群的滞育诱导作用。结果表明: 光周期、温度及其交互作用均对亚洲玉米螟滞育诱导具有重要影响, 其中光周期在滞育诱导中起主导作用。在 20℃ 条件下, 其光周期反应曲线属典型的长日照反应型, 临界光周期随种群分布的地理纬度降低而缩短, 4 个地理种群 NA, HS, HZ 和 HK 的临界日昼长依次为 14 h 3 min, 13 h 59 min, 13 h 32 min 和 13 h 7 min, 最有效的滞育诱导光周期是日昼长 12 h。另一方面, 随种群分布纬度升高, 其对光周期诱导滞育的敏感性降低。温度为 27℃ 时, 其光周期反应曲线为短日照-长日照反应型, 各种群有两个临界光周期, 临界日昼长依次为 12 h 50 min 和 13 h 32 min, 11 h 35 min 和 13 h 8 min, 12 h 58 min 和 13 h 1 min, 以及 11 h 50 min 和 12 h 26 min, 且最有效的滞育诱导光周期范围的滞育率明显低于 20℃。一定温度范围内(20℃ ~ 27℃), 随温度升高, 临界光周期缩短; 温度达到 30℃ 时则滞育显著被抑制, 滞育率仅为 4.3% 或更低。这些结果说明温度对亚洲玉米螟滞育的光周期诱导具有很强的补偿作用。因此, 在自然界亚洲玉米螟的滞育属具有温度补偿作用的长日照反应型昆虫, 临界光周期随地理纬度北移而增长; 种群滞育的短日照-长日照反应型特性可能是产生局部世代种群的重要内因。

关键词: 亚洲玉米螟; 地理种群; 滞育; 光周期; 温度; 滞育诱导

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2013)09-0996-08

Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae)

GUO Jian-Qing, ZHANG Hong-Gang, WANG Zhen-Ying, HE Kang-Lai* (State Key Laboratory for Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: The Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée), exhibits a facultative diapause. Its diapause characteristics play a pivotal role not only in allowing its populations to use the most favorable climatic conditions to the greatest extent, but also in regulating its seasonal population dynamics. The objective of this study is to understand the effects of seasonal cues such as photoperiod and temperature on diapause induction in *O. furnacalis*, which will provide the scientific evidence for forecasting population dynamics. Effects of photoperiod and temperature on larval diapause were examined under 80% relative humidity and combinations of temperatures 20℃, 27℃ and 30℃ with 11 photoperiods in the environmental chambers (HPS-500 and HPG-320H) with four geographic populations, *i. e.*, Nong'an population (NA) of Jilin Province, Hengshui population (HS) of Hebei Province, Huizhou population (HZ) of Guangdong Province, and Haikou population (HK) of Hainan Province. The results indicated that photoperiod played a key role in diapause induction. Short-day caused larval diapause at 20℃, and the photoperiod response under a series of diel patterns showed that it was a typical long-day insect. The critical day-lengths were 14 h 3 min, 13 h 59 min, 13 h 32 min, and 13 h 7 min for NA, HS, HZ, and HK populations, respectively, which were declined from the north towards the south. The day-length of 12 h induced the highest diapause rate. The sensitivity of larvae in response to the photoperiod for induction of diapause declined with the increase of latitude. However, the photoperiod curve showed that

基金项目: 国家“973”计划项目(2010CB951503)

作者简介: 郭建青, 女, 1987 年生, 河北张北县人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生理与分子生物学, E-mail: gjq558@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: klhe@ippcaas.cn

收稿日期 Received: 2013-03-19; 接受日期 Accepted: 2013-05-08

it was a short-day and long-day insect at 27°C. There were two critical day-lengths for NA, HS, HZ, and HK populations, *i. e.*, 12 h 50 min and 13 h 32 min, 11 h 35 min and 13 h 8 min, 12 h 58 min and 13 h 1 min, and 11 h 50 min and 12 h 26 min, respectively. The highest diapause rate for each population was significantly lower at 27°C than that at 20°C. The critical day-length would be shortened when the temperature increased from 20 to 27°C. However, the diapause rate was less than 4.3% at 30°C, suggesting that the diapause was almost inhibited completely. These results demonstrated the compensatory effect of temperature on diapause induction by photoperiod in *O. furnacalis*. In conclusion, *O. furnacalis* has a temperature-dependent type I photoperiod diapause response in the nature; the critical day-length of the population increases with its geographical location toward the north; and the population diapause response is also characterized as a short day-long day insect, which may play a key role in the presence of multi-populations with diverse ecotypes of voltinism in one geographic location.

Key words: *Ostrinia furnacalis*; geographical population; diapause; photoperiod; temperature; diapause induction

亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée) 属于兼性滞育昆虫。一般认为, 该虫除热带、亚热带地区可常年发生外, 在其他地区以滞育的老熟幼虫越冬(周大荣等, 1995)。滞育是调节该虫种群动态和发生代数的主要因素之一, 其不同地区进入滞育的时间各异, 即使是同一地区, 不同年份间也有差别。如在东北平原 1 代区一般以第 1 代老熟幼虫滞育越冬, 但个别年份则发生在第 2 代, 而 2 代地区常有一化型种群(鲁新等, 1995)。北京自然种群第 1~3 代滞育率分别为 41.7%, 89.1% 和 100% (金瑞华和张家娴, 1983), 可周年繁殖的海南也发现有幼虫滞育越冬。国外对于亚洲玉米螟的姊妹近缘种欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) 的研究表明, 影响其滞育的主要因素有光周期、温度等, 但诱导不同地理种群滞育反应的主要因素和作用程度差异甚大(Beck and Apple, 1961; Showers *et al.*, 1975; Takeda and Skopik, 1985; Ikten *et al.*, 2011)。关于亚洲玉米螟国内主要研究了其适生温度下的诱导光周期及敏感虫态等(杜正文和蔡蔚琦, 1964; 弓惠芬等, 1984; 王建斌等, 1995; 戴志一等, 2000; 鲁新和周大荣, 2000)。为了明确滞育对不同地区亚洲玉米螟种群动态的调节作用, 本研究以吉林农安、河北衡水、广东惠州和海南海口 4 地亚洲玉米螟为材料, 测定和分析了光周期与温度的联合作用对其种群滞育诱导的特性及地理变异。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

本实验所用供试昆虫亚洲玉米螟 4 个地理种群分别采集于田间的越冬滞育幼虫, 在北京室外过

冬, 翌年 3 月置温度 $28 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 80%, 光周期 16L:8D 条件下饲养至成虫产卵。继续用亚洲玉米螟半人工饲料“新 7 号配方”及饲养技术(周大荣等, 1980)继代饲养繁殖 2~3 代, 建立稳定的室内饲养种群, 饲养条件与越冬虫相同。

1.2 光周期对亚洲玉米螟滞育的诱导

光周期诱导亚洲玉米螟幼虫滞育试验在 HPS-500 型(Heraeus 公司生产)和 HPG-320H 型(哈尔滨东联公司生产)人工培养箱中进行。分别测试了 RH 80% 下, 20°C 和 27°C 与 11 个光周期组合, 即 0L:24D, 2L:22D, 6L:18D, L:13D, 12L:12D, 13L:11D, 13.5L:10.5D, 14L:10D, 16L:8D, 20L:4D 和 24L:0D, 对亚洲玉米螟幼虫滞育的诱导作用。在直径约 20 cm、高 15 cm 的养虫盒中放入人工饲料约 150 g, 接入亚洲玉米螟初孵幼虫约 500 头, 每个种群接两盒, 放于以上不同光周期的人工培养箱中进行饲养, 每天在光期调查幼虫发育进度, 当发现有成虫羽化或饲养至 45 d, 此时还没有化蛹的幼虫即判断为滞育幼虫。记录化蛹和羽化蛾数量及滞育幼虫数, 并计算滞育率。试验各处理测试虫数为 223~611 头幼虫(表 2)。

1.3 温度对亚洲玉米螟滞育诱导的影响

在前述光周期诱导滞育试验的基础上, 分别在 12L:12D 和 13L:11D 两个光周期下比较 20°C, 27°C 和 30°C 3 个温度条件对亚洲玉米螟幼虫滞育诱导的影响, 除光、温条件外, 其他条件及方法同 1.2 节。

1.4 数据统计分析

临界光周期采取作图法求取近似值。在 20°C 条件下, 不同地理种群滞育诱导的临界光周期与其所处地理纬度之间的关系进行相关和回归分析。所有统计分析采用 SPSS 软件处理。

表 1 实验用亚洲玉米螟地理种群信息

Table 1 Data of the geographic populations of *Ostrinia furnacalis* used in the experiment

地理种群 Geographic population	采集地点 Collecting locality	纬度 Latitude	经度 Longitude	寄主植物 Host plant	采集时间 Collecting date
NA	吉林农安 Nong'an, Jilin Province	44° N	125° E	大田玉米 Field corn	2007. 10
HS	河北衡水 Hengshui, Hebei Province	38° N	116° E	大田玉米 Field corn	2007. 10
HZ	广东惠州 Huizhou, Guangdong Province	23° N	114° E	甜玉米 Sweet corn	2007. 12
HK	海南海口 Haikou, Hainan Province	18° N	110° E	甜玉米 Sweet corn	2007. 12

表 2 不同温度和光周期组合下诱导亚洲玉米螟幼虫滞育试验的测试虫数

Table 2 Numbers of *Ostrinia furnacalis* larvae tested in the experiments of diapause induction under combinations of different temperatures and photoperiods

地理种群 Geographic population	各光周期下测试幼虫数(头) Number of larvae tested under each photoperiod										
	0L:24D	2L:22D	6L:18D	11L:13D	12L:12D	13L:11D	13.5L:10.5D	14L:10D	16L:8D	20L:4D	24L:0D
20℃											
NA	448	239	411	322	379	367	415	359	428	464	283
HS	295	303	402	413	431	289	437	341	345	547	399
HZ	446	253	324	416	432	274	401	343	337	383	365
HK	286	259	395	345	437	392	401	333	223	485	493
27℃											
NA	444	354	444	308	241	363	370	424	356	278	326
HS	345	325	339	304	303	294	298	450	412	467	437
HZ	414	436	391	422	401	328	382	409	353	360	378
HK	432	583	424	260	254	357	393	561	515	319	324
30℃											
NA	—	—	—	—	235	334	—	—	—	—	—
HS	—	—	—	—	272	327	—	—	—	—	—
HZ	—	—	—	—	283	341	—	—	—	—	—
HK	—	—	—	—	366	611	—	—	—	—	—

2 结果与分析

2.1 光周期对亚洲玉米螟滞育的影响

不同光周期诱导亚洲玉米螟幼虫的滞育率显著不同。在 20℃ 条件下,短光照(2 ~12 h)诱导大部分幼虫进入滞育(63.7%~100.0%)(图 1),各种群基本是在日 12 h 光照时的滞育诱导率最高,为 90.6%~100.0%。在日 12 ~14 h 光照时,亚洲玉米螟幼虫滞育率随光照时间增长呈直线陡降,当光照达 16 h 时,4 个地理种群的滞育率下降至 1.2%

以下。以诱导 50% 个体进入滞育的光照长度为临界光周期,则 NA, HS, HZ 和 HK 4 个地理种群在 20℃ 条件下的临界光周期分别约为 14 h 3 min, 13 h 59 min, 13 h 32 min 和 13 h 7 min。

与 20℃ 相比,幼虫在 27℃ 的滞育率显著较低,且诱导大部分幼虫进入滞育的日光照长度在 12 ~13 h 之间(图 2),全黑暗条件下幼虫全部发育,可见诱导亚洲玉米螟进入滞育需要一定光照长度,且一定范围内,光照时间越短,滞育率越低。日光照长度 2 ~11 h 幼虫滞育率 <23.0%,而 >14 h 的长光照下,幼虫滞育率 <14.6%。从光周期反应曲线

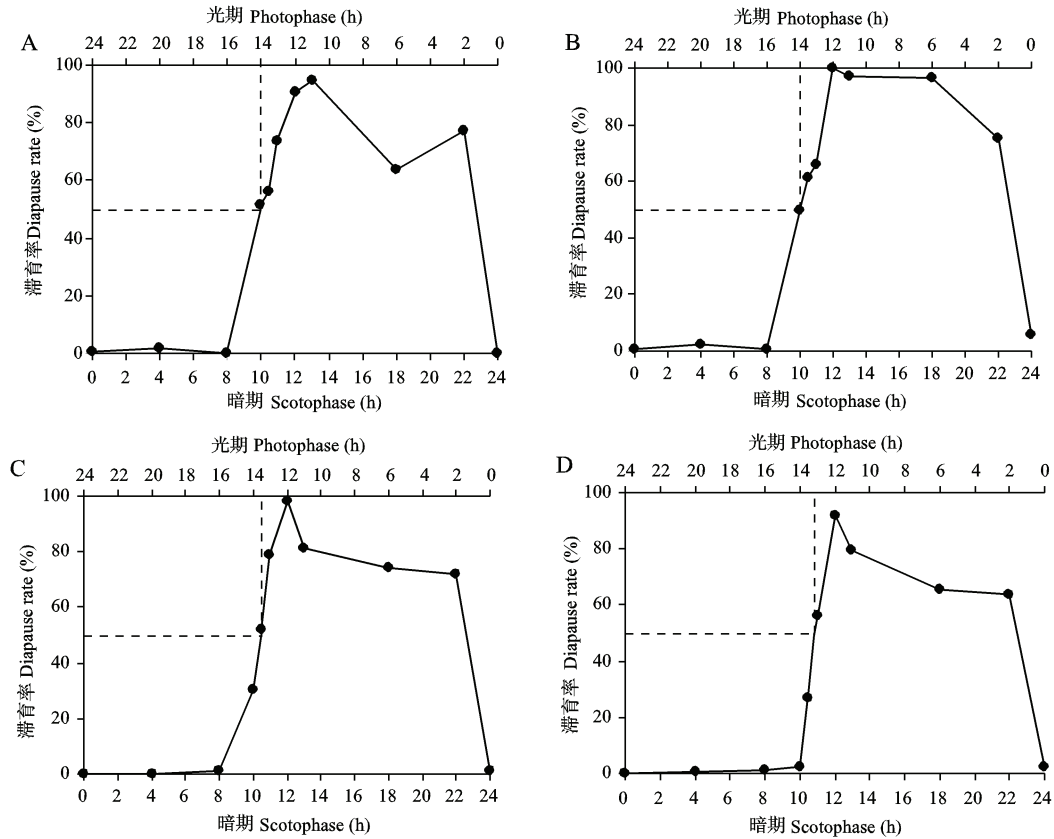


图1 20℃下不同光周期诱导亚洲玉米螟4个地理种群的滞育率

Fig. 1 Photoperiodic diapause response of four geographical populations of *Ostrinia furnacalis* at 20℃
A: NA; B: HS; C: HZ; D: HK.

可知，在 27℃ 该虫有两个临界光周期，即由长光照向中间光照转变的临界光周期，NA，HS，HZ 和 HK 4 个地理种群分别为 13 h 32 min，13 h 8 min，13 h 1 min 和 12 h 26 min，及由短光照向中间光照转变而诱导滞育的临界光周期，依次分别为 12 h 50 min，11 h 35 min，12 h 58 min 和 11 h 50 min。

2.2 光周期滞育诱导的地理性分化

虽然在 20℃，日光照 12~14 h 范围内，亚洲玉米螟 4 个地理种群的滞育率随日光照时间增长均呈直线陡降趋势，然而各地理种群滞育率随光周期变化曲线的斜率(即滞育率变化速率)有明显差异(图 1)。坡度越大说明对光周期越敏感。即在日光照时长有一个很小变化的情况下，就能引起滞育率的较大变化。NA，HS，HZ 和 HK 4 个种群的滞育率与日光照时长直线回归的斜率分别为 -20.6057，-24.9086，-33.9771 和 -44.8571，随种群地理分布纬度下降，其直线坡度增加。由此可知，在 20℃ 条件下，高纬度地理种群对光周期反应的敏感性下降。

在 20℃ 条件下，诱导亚洲玉米螟种群滞育的临

界光周期与其分布的地理纬度间具有显著的线性相关关系(图 3)($F = 27.751$; $df = 3$; $P = 0.034$)。由此可知，在温度为 20℃ 时，地理纬度每升高约 29.3 度，亚洲玉米螟滞育诱导的滞育临界光周期增加 1 h。在 27℃ 条件下：相关不显著($F = 8.715$; $df = 3$; $P = 0.098$)。此外，在 27℃ 下各地理种群的临界光周期均低于 20℃，即一定温度范围内，随温度升高，临界光周期缩短。

2.3 温度对亚洲玉米螟滞育的影响

同一光周期不同温度条件下饲养亚洲玉米螟幼虫，其滞育率有明显差异，随着温度的升高，滞育率下降，当温度达到 30℃ 时，日光照长度 12 h 和 13 h 的滞育率分别 1.4%~4.3% 和 0.6%~1.5%，光周期诱导滞育基本被抑制(图 4)。由此可知，随温度升高，不同光周期对亚洲玉米螟滞育诱导发生的最大影响呈下降趋势，高温能抑制滞育发生。

3 讨论

在温带地区，多数昆虫的滞育通常是由光周期

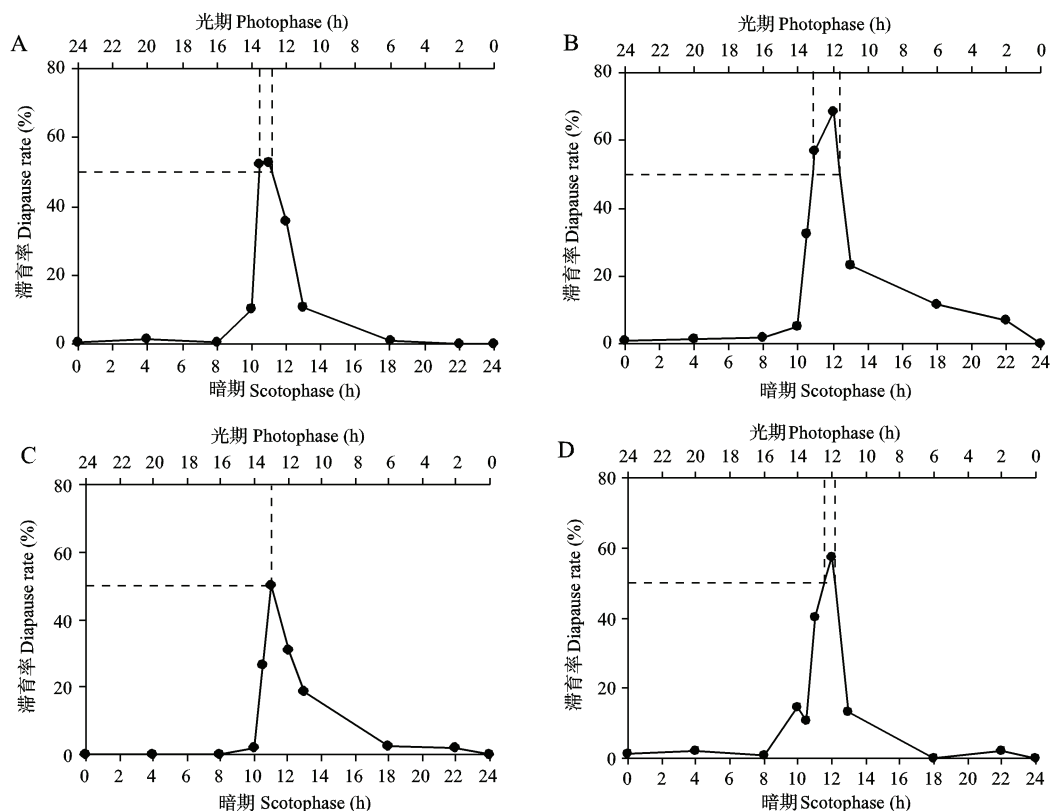


图2 27℃下不同光周期诱导亚洲玉米螟4个地理种群的滞育率

Fig. 2 Photoperiodic diapause response of four geographical populations of *Ostrinia furnacalis* at 27°C

A: NA; B: HS; C: HZ; D: HK.

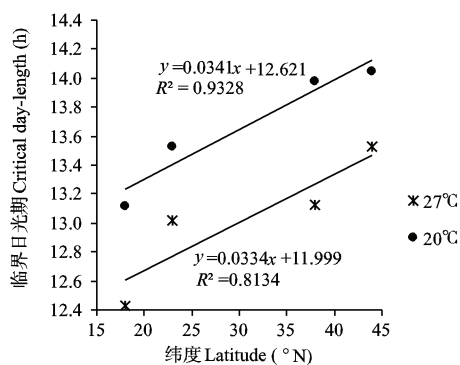


图3 亚洲玉米螟滞育诱导临界光周期与纬度间关系

Fig. 3 Linear relationship between the critical photoperiods and latitudes of four geographic populations of *Ostrinia furnacalis*

诱导 (Saunders, 2002)。一般情况下, 昆虫对系列光周期诱导的滞育反应主要分为4种类型, 即I型——长日照反应型 (短日照诱导滞育发生); II型——短日照反应型 (长日照诱导滞育发生); III型——短日照-长日照反应型 (滞育仅出现在介于短日照和长日照之间的一段光周期范围内, 其他日长均诱导发育); IV型——中间性日照反应型 (在中间性的光照条件下发育, 在较短和较长光照下滞育)

(Beck, 1980)。许多二化或多化性鳞翅目昆虫为长日照反应型 (Dickson, 1949; 李超和谢宝瑜, 1981; Roditakis and Karandinos, 2001; Wei *et al.*, 2001; Huang *et al.*, 2005)。据报道, 在25℃条件下山西沁水 (弓惠芬等, 1984) 和江苏南京 (杜正文和蔡蔚琦, 1964) 玉米螟属长日照反应型。本研究结果表明, 在20℃条件下吉林农安、河北衡水、广东惠州和海南海口4个亚洲玉米螟地理种群的光周期反应曲线为长日照反应型。

不同地理纬度间光周期的差异是恒定的, 因此认为昆虫滞育诱导的光周期变化与其所处地理纬度具有一致性。不同地理分布的同种昆虫的临界光周期差异是广布种群滞育反应地理变异的重要特性之一。据报道, 许多昆虫滞育诱导的临界光周期常随着地理纬度的升高而延长。一般来说, 如果将海拔高度的影响考虑在内, 许多具有单一滞育虫态的昆虫随地理分布的纬度每升高或降低5°, 其临界光周期将相应增加或减少约1 h (Danilevskii, 1965; Beck, 1980; Sims, 1982)。另一些研究则在不同种昆虫中进一步精确了这一估值关系, 如丝带凤蝶 *Sericanus montelus*、金纹小潜细蛾 *Phyllonorycter*

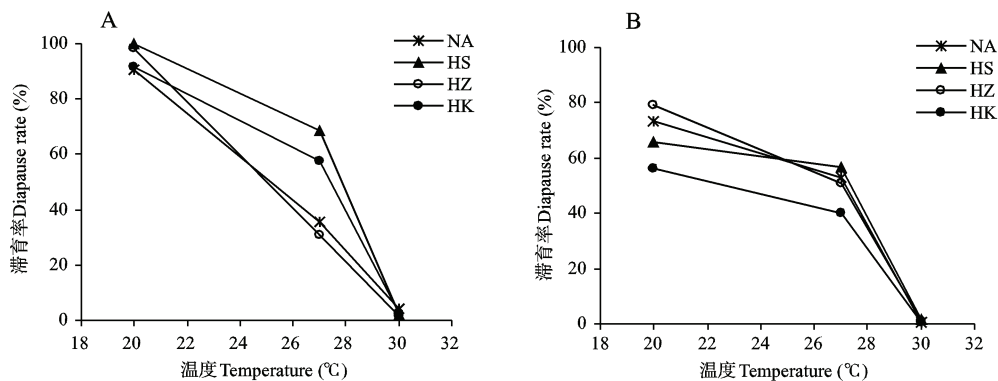


图4 温度对光周期诱导亚洲玉米螟滞育的影响

Fig. 4 Effects of temperature on photoperiodic diapause responses of *Ostrinia furnacalis*

A: 12L:12D; B: 13L:11D.

ringoniella、塞拉伊蚊 *Aedes sierrensis*、瓶草蚊 *Wyeomyia smithii* 等的临界光周期每增加或减少1 h, 其纬度差分别为 6.7°, 7.0°, 4.8° 和 5.4° (Bradshaw and Lounibos, 1977; Jordan and Bradshaw 1978; Ujiye, 1985; Wang *et al.*, 2012)。这种一致性估计在某些同种昆虫的不同滞育虫态有较大差异, 如三线伊蚊 *Aedes triseriatus* 的卵滞育诱导临界光周期增加或减少 1 h 的纬度差异为 4.2°, 而其幼虫滞育诱导临界光周期增加或减少 1 h 的纬度差异约 20° (Sims, 1982; Shroyer and Craig, 1983)。已报道的亚洲玉米螟不同地理种群滞育诱导的临界光周期亦不相同, 如公主岭 1 化型种群 (41°31' N, 海拔 200 m) 在 26°C 的临界光周期为 14 h 53 min (鲁新和周大荣, 2000); 在 25°C 饲养山西沁水 (35°~36° N, 海拔 600 m 左右) 种群为 14 h 30 min (弓惠芬等, 1984), 南京种群 (32°04' N, 海拔 9 m) 为 13 h 30 min (杜正文和蔡蔚琦, 1964), 贵阳花溪 (26°25' N, 海拔 1 500 m 左右) 种群为 13 h 18 min (熊继文和蒙黔英, 1984), 即呈现随纬度降低而缩短。本研究表明, 温度为 20°C 时, 诱导亚洲玉米螟滞育的临界光周期每增加 1 h, 地理纬度升高约 28.6°。这说明, 亚洲玉米螟滞育诱导的临界光周期不仅随地理纬度北移而增长, 其增加幅度受温度及海拔的影响显著。

有报道认为昆虫对光周期的反应不但存在光周期钟 (测量昼夜循环中夜长是否超过临界暗长), 而且存在一个光周期计数器 (薛芳森等, 2003), 昆虫需要积累一定数量的长夜或短夜循环的光周期信息而产生滞育反应。昆虫积累长夜或短夜循环因种各异, 如甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* L. 只积累长夜 (Goryshin and Tyshchenko, 1973), 蛱蝶 *Panopa*

vulgaris 则积累短夜 (Sauer, 1984), 黑豌豆蚜 *Aphis fabae* 既能积累长夜又能积累短夜 (Vaz Nunes and Hardie, 1999)。此外, 由于极短包括全暗和极长包括全光照光周期超出自然生态范围, 对昆虫滞育的影响往往明显不同于短日照和长日照, 如长日照反应型昆虫松毛虫 *Dendrolimus punctatus* (Walker) 和桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* (Guenée) 在极短光照或全暗条件下滞育率显著下降 (Huang *et al.*, 2005; Xu *et al.*, 2012)。本研究显示, “0 h” 光照即全暗时, 亚洲玉米螟的滞育率接近于 0。极端光长或暗长下的非寻常光周期反应现象可能反映了昆虫在去自然环境选择压力下的生活状态。

虽然光周期是昆虫滞育的主要环境诱导因子, 但在温度或不同地理纬度气候条件等的强烈影响下却可能发生变异 (Sauders, 2002)。一些昆虫滞育的光周期诱导具有温度敏感性, 临界光周期与温度相关, 如当饲养温度从 20°C 提高到 23°C, 欧洲向日葵螟 *Homoeosoma electellum* 的临界光周期缩短 1.5 h (Chippendale and Kikukawa, 1983); 饲养温度每增加 4°C, 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和草地螟 *Loxostege sticticalis* 的临界光周期缩短 1 h (吴孔明和郭予元, 1995; 蒋明星等, 1999; 黄少虹等, 2009)。更普遍的是滞育的光周期诱导具有温度补偿性, 其临界光周期对温度不敏感, 通常高温特别是暗期高温抑制长日照反应型昆虫的滞育发生 (Thurston, 1976), 低温特别是暗期低温促进滞育发生 (Beck, 1962); 相反, 低温抑制短日照反应型昆虫的滞育发生, 高温则促进 (Kamm, 1977; Nisimura *et al.*, 2002)。另有一些昆虫, 其光周期反应曲线类型随温度的不同而异。如巨座玉米螟 *Diatraea grandiosella* Dyar 墨西哥种群 (19°N) 饲养

在 20℃ 下的光周期反应曲线为长日照反应型,而在 23℃ 和 25℃ 为短日照-长日照反应型,且 25℃ 的滞育率显著低于 23℃,在 30℃ 下则仅有极少数个体发生滞育(Kikukawa and Chippendale, 1983); 欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) 饲养在 18.3℃ (65°F) 下的光周期反应曲线为长日照反应型(Mutchmor and Beckel, 1959), 30℃ 则为短日照-长日照反应型(Beck, 1962); 棉铃虫和桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* 在 20℃ 和 25℃ 下饲养的光周期反应曲线为长日照反应型,在 30℃ 下则滞育完全被抑制(李超和谢宝瑜, 1981; Xu *et al.*, 2012)。本研究结果显示,亚洲玉米螟在 27℃ 条件下饲养,其光周期反应曲线为短日照-长日照反应型,而在 30℃ 滞育显著被抑制。

一般认为,亚洲玉米螟在自然界仍然属于长日照型昆虫,特别是在温带地区,其繁殖活动出现在夏季和初秋,之后秋季由长而短的光周期及温度越来越低的节律变化将诱导其进入滞育越冬。由于不同纬度、海拔地区的光周期和温度的联合作用,以及各地理种群的滞育反应各异的特性,内外因素综合作用的结果常使亚洲玉米螟出现不同化型种群,即局部世代。如北京第 1 代(初夏季)和第 2 代(盛夏)有 41.7% 和 89.1% 的个体进入滞育(金瑞华和张家娴, 1983); 在吉林公主岭存在一化型和二化型种群,且一化型种群发生期晚,繁殖力强,危害重(鲁新等, 1995; 鲁新和周大荣, 1999a, 1999b)。因此,较高温度(27℃)下的短日照-长日照反应型可能是诱导北方局部世代种群的重要内因之一。

参考文献 (References)

- Beck SD, 1962. Photoperiodic induction of diapause in an insect. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 122(1): 1–12.
- Beck SD, 1980. *Insect Photoperiodism*. 2nd ed. Academic Press Inc., New York.
- Beck SD, Apple JW, 1961. Effects of temperature and photoperiod on voltinism of geographical ecotypes of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis*. *J. Econ. Entomol.*, 54(3): 550–558.
- Bradshq WE, Lounibos LP, 1977. Evolution of dormancy and its photoperiodic control in pitcher-plant mosquitoes. *Evolution*, 31(3): 546–567.
- Chippendale GM, Kikuawa S, 1983. Effect of daylength and temperature on the larvae diapause of the sunflower moth, *Homoeosoma electellum*. *J. Insect Physiol.*, 29(8): 643–649.
- Dai ZY, Qin QL, Yang YZ, Huang DL, 2000. The effects of some factors on the diapause induction of Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*). *Acta Ecol. Sin.*, 20(4): 620–623. [戴志一, 秦启联, 杨益众, 黄东林, 2000. 亚洲玉米螟滞育诱导外源性因子研究. *生态学报*, 20(4): 620–623]
- Danilevskii AS, 1965. *Photoperiodism and Seasonal Development of Insects*. Oliver and Boyd, London. 283 pp.
- Dickson RC, 1949. Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 42(4): 511–537.
- Du ZW, Cai WQ, 1964. A preliminary report on the photoperiodic response of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) in Jiangsu. *Acta Entomol. Sin.*, 13(1): 129–132. [杜正文, 蔡蔚琦, 1964. 玉米螟在江苏光周期的反应初报. *昆虫学报*, 13(1): 129–132]
- Gong HF, Chen P, Wang R, Lian ML, Xia ZH, Yan Y, 1984. The influence on diapause incidence of photoperiod and temperature of *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Acta Entomol. Sin.*, 27(3): 280–286. [弓惠芬, 陈霏, 王瑞, 连梅力, 夏志红, 阎毅, 1984. 光周期和温度对亚洲玉米螟滞育形成的影响. *昆虫学报*, 27(3): 280–286]
- Goryshin NI, Tyshchenko GF, 1973. Accumulation of photoperiodic information during diapause induction in the cabbage moth, *Barathra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomol. Oboz.*, 52(2): 249–255.
- Huang LL, Xue FS, Wang GH, Han RD, Ge F, 2005. Photoperiodic response of diapause induction in the pine caterpillar *Dendrolimus punctatus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 117(2): 127–133.
- Huang SH, Jiang XF, Luo LZ, 2009. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in the beet webworm *Loxostege sticticalis* Linnaeus (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomol. Sin.*, 52(3): 274–280. [黄少虹, 江幸福, 罗礼智, 2009. 光周期和温度对草地螟滞育诱导的影响. *昆虫学报*, 52(3): 274–280]
- Ikten C, Skoda SR, Hunt TE, Molina-Ochoa J, Foster JE, 2011. Genetic variation and inheritance of diapause induction in two distinct voltine populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hubner) (Lepidoptera: Crambidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 104(3): 567–575.
- Jiang MX, Xie LQ, Zhang XX, 1999. Characteristics of diapause induction of cotton bollworm. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 10(1): 60–62. [蒋明星, 谢立群, 张孝羲, 1999. 棉铃虫的滞育诱导特性. *应用生态学报*, 10(1): 60–62]
- Jin RH, Zhang JX, 1983. A preliminary study on the diapause ratios of different generations of the natural population of Asian corn borer in Beijing. *Acta Agriculturae Universitatis Pekinensis*, (1): 107–108. [金瑞华, 张家娴, 1983. 北京地区玉米螟自然种群各代滞育率的初步研究. *北京农业大学学报*, (1): 107–108]
- Jordan RG, Bradshaw WE, 1978. Geographic variation in the photoperiodic response of the western tree-hole mosquito, *Aedes sierrensis*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 71(4): 487–490.
- Kamm JA, 1977. Seasonal reproduction and parasitism of a leaf miner *Phytomyza nigra*. *Environ. Entomol.*, 6(4): 592–594.
- Kikukawa S, Chippendale GM, 1983. Seasonal adaptations of populations of the southwestern corn boerer, *Diatraea grandiosella*, from tropical and temperate regions. *J. Insect Physiol.*, 29(7): 561–567.

- Li C, Xie BY, 1981. Combinational role of photoperiod and temperature on diapause in populations of *Helicoverpa armigera*. *Entomol. Knowl.*, 18(2): 58–61. [李超, 谢宝瑜, 1981. 光周期与温度的联合作用对棉铃虫种群滞育的影响. 昆虫知识, 18(2): 58–61]
- Lu X, Li JP, Wang YS, 1995. Preliminary study on voltinism types of *Ostrinia furnacalis* (ACB). *J. Maize Sci.*, 3(1): 75–78. [鲁新, 李建平, 王蕴生, 1995. 亚洲玉米螟化性类型的初步研究. 玉米科学, 3(1): 75–78]
- Lu X, Zhou DR, 1999a. On the relationship between voltinism and development duration of Asian corn borer in Jilin Province. *Acta Phytophyl. Sin.*, 26(1): 1–6. [鲁新, 周大荣, 1999a. 吉林省亚洲玉米螟化性类型与发育历期的关系. 植物保护学报, 26(1): 1–6]
- Lu X, Zhou DR, 1999b. The relationship between reproductive ability and voltinism of Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Entomol. Knowl.*, 36(2): 74–77. [鲁新, 周大荣, 1999b. 亚洲玉米螟化性与繁殖力的关系. 昆虫知识, 36(2): 74–77]
- Lu X, Zhou DR, 2000. On the photoperiodic reactions in different voltinism ecotypes of Asian corn borer. *Acta Phytophyl. Sin.*, 27(1): 12–16. [鲁新, 周大荣, 2000. 亚洲玉米螟不同化性类型的光周期反应. 植物保护学报, 27(1): 12–16]
- Mutchmor JA, Beckel WE, 1959. Some factors affecting diapause in the European corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Pyralidae). *Can. J. Zool.*, 37(2): 161–168.
- Nisimura T, Kon M, Numata H, 2002. Bimodal life cycle of the burying beetle *Nicrophorus quadripunctatus* in relation to its summer reproduction diapause. *Ecol. Entomol.*, 27(2): 220–228.
- Roditakis NE, Karandinos MG, 2001. Effects of photoperiod and temperature on pupal diapause induction of grape berry moth *Lobesia botrana*. *Physiol. Entomol.*, 26(4): 329–340.
- Sauer KP, 1984. The evolution of reproductive strategies as an adaptation to fluctuating environments. In: Engels W, Clark W eds. *Advances in Invertebrate Reproduction 3: Proceedings of the 3rd International Symposium of the International Society of Invertebrate Reproduction (ISIR)*, Tübingen, Federal Republic of Germany, 22–27 August 1983. Elsevier Science Publishers, Amsterdam. 317–326.
- Saunders DS, 2002. *Insect Clocks*. 3rd ed. Elsevier Science, Amsterdam.
- Showers WB, Chiang HC, Keaster AJ, Hill RE, Read GL, Sparks AN, Musick GJ, 1975. Ecotypes of the European corn borer in North America. *Environ. Entomol.*, 4(5): 753–760.
- Shroyer DA, Craig GB, 1983. Egg diapause in *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae): geographic variation in photoperiodic response and factors influencing diapause termination. *J. Med. Ent.*, 20(6): 601–607.
- Sims SR, 1982. Larval diapause in the eastern tree-hole mosquito, *Aedes triseriatus*: latitudinal variation in induction and intensity. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 75(2): 195–200.
- Takeda M, Skopik SD, 1985. Geographic variation in the circadian system controlling photoperiodism in *Ostrinia nubilalis*. *J. Comp. Physiol. A*, 156: 653–658.
- Thurston R, 1976. Diapause inhibition in *Manduca sexta* and *Apanteles congregatus* by high scotophase temperatures. *Environ. Entomol.*, 5(4): 626–627.
- Ujiye T, 1985. Studies on the diapause of the apple leaf miner, *Phyllonorycter ringoniella* (Matsumura) (Lepidoptera: Gracillariidae). III. The geographical variation in the photoperiodic responses on the induction of diapause. *Jap. J. Appl. Ent. Zool.*, 29(3): 198–202.
- Vaz Nunes M, Hardie J, 1999. The effect of temperature on the photoperiodic counters for female morph and sex determination in two clones of the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Physiol. Entomol.*, 24(4): 339–345.
- Wang JB, Fan YL, Zhao ZW, Liu RL, Wang XS, Li XL, 1995. Effects of thermoperiod on inducing diapause in the *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Shanxi Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 18(4): 436–440. [王建斌, 樊永亮, 赵章武, 刘瑞林, 王新省, 李晓玲, 1995. 温度周期对诱发亚洲玉米螟滞育的影响. 山西大学学报(自然科学版), 18(4): 436–440]
- Wang XP, Yang QS, Dalin P, Zhou XM, Luo ZW, Lei CL, 2012. Geographic variation in photoperiodic diapause induction and diapause intensity in *Sericanus montelus* (Lepidoptera: Papilionidae). *Insect Science*, 19: 295–302.
- Wei XT, Xue FS, Li AQ, 2001. Photoperiodic clock of diapause induction in *Pseudopidorus fasciata* (Lepidoptera: Zygaenidae). *J. Insect Physiol.*, 47(12): 1367–1375.
- Wu KM, Guo YY, 1995. Inducing factors of pupal diapause in *Helicoverpa armigera*. *Acta Phytophyl. Sin.*, 22(4): 331–336. [吴孔明, 郭予元, 1995. 棉铃虫滞育的诱导因素研究. 植物保护学报, 22(4): 331–336]
- Xiong JW, Meng QY, 1984. Preliminary study on the diapause and break of diapause of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) Guiyang population. *J. Guizhou Agri. Coll.*, (2): 50–59. [熊继文, 蒙黔英, 1984. 亚洲玉米螟贵阳种群的滞育及其解除的初步研究. 贵州农学院学报, (2): 50–59]
- Xu LR, Ni XZ, Wang ZY, He KL, 2012. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Insect Science*, 19: 1–8.
- Xue FS, Hua A, Zhu XF, 2003. Photoperiodic counter in insects and mites. *Acta Agric. Univ. Jiangxiensis*, 25(6): 883–889. [薛芳森, 华爱, 朱杏芬, 2003. 昆虫和螨类的光周期计数器. 江西农业大学学报, 25(6): 883–889]
- Zhou DR, He KL, Wang ZY, Ye ZH, Wen LP, Gao YX, Song YY, 1995. Asian Corn Borer and Its Integrated Management. Golden Shield Press, Beijing. [周大荣, 何康来, 王振营, 叶志华, 文丽萍, 高云霞, 宋彦英, 1995. 亚洲玉米螟综合防治技术. 北京: 金盾出版社]
- Zhou DR, Wang YY, Liu BL, Ju ZL, 1980. Studies on the mass rearing of corn borer: I. Development of a satisfactory artificial diet for larval growth. *Acta Phytophyl. Sin.*, 7(2): 113–122. [周大荣, 王玉英, 刘宝兰, 剧正理, 1980. 玉米螟人工大量繁殖研究: I. 一种半人工饲料及其改进. 植物保护学报, 7(2): 113–122]