

昆虫滞育反应的种内差异

杨慧中, 肖亮, 薛芳森*

(江西农业大学 昆虫研究所, 江西 南昌 330045)

摘要: 昆虫滞育反应的种内差异包括品系差异和个体差异。品系差异是昆虫适应不同环境条件的结果, 主要随纬度的变化而变化。通常随着纬度的升高, 冬季滞育的滞育率也升高, 诱导其滞育的临界光周期也随之延长。个体差异表现在进入滞育趋势、滞育强度和滞育后发育的性别差异。

关键词: 昆虫; 滞育; 地域差异; 性别差异

中图分类号: Q965

文献标志码: A

文章编号: 2095-3704 (2012) 02-0117-09

Intraspecific Differences of Diapause in Insects

YANG Hui-zhong, XIAO Liang, XUE Fang-sen*

Abstract: Intraspecific differences of diapause include strain differences and individual differences. Strain differences always are caused by adaptation to different local conditions; it mainly depends on varying latitude. In general, as latitude increases, the incidence of winter and the critical photoperiod increase. Individual differences may be sexual differences in the occurrence of diapause, diapause intensity and the rate of post-diapause development.

Key words: Insect; diapause; regional differences; sexual differences

滞育是昆虫避开不利的环境条件而中止生长发育的一种适应, 也是昆虫生活周期与季节变化保持一致的一种基本对策, 主要由遗传因子和环境因子共同调控, 有物种特异性^[1-2]。即使在一个物种内, 滞育的程度或强度以及引起滞育的原因都十分频繁的变化着。种内差异可以分为两种类型。第一, 品系差异。品系也就是空间分离的一个物种的各个种群, 不同之处通常被称为地理或地域变化, 这种差异推测是来自地域差异对蛰伏选择的作用。例如, 乌凤蝶 *Papilio polyxenes*, 纽约品系有光周期诱导的滞育, 而哥斯达黎加品系没有^[3-4]。第二, 同一品系的个体之间有很大差异。雌性和雄性的滞育常常不同, 在同一性别内的个体滞育也广泛的变化着, 且

基因的差异也被考虑进去。下面就昆虫滞育反应的种内差异的两种类型的研究情况报道如下。

1 品系差异

品系差异与地理位置有关, 尤其是与纬度相关^[5-6]。因为气候随地域的变化而变化, 尤其是随纬度的变化而变化。选择滞育有关的环境条件主要随纬度变化, 较小程度上随经纬度变化, 在更高的纬度和海拔, 那里季节结束时的温度变化更接近生命的极限, 并且持续时间也更短暂。不同的选择压力及其相互作用产生昆虫滞育反应的品系差异, 但不能用滞育反应的简单生态群来解释。几乎滞育反应的任何部分都会随地理位置的变化而变化, 包括滞育

收稿日期: 2012-06-01

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31060243)

作者简介: 杨慧中, 女, 江西玉山人, 在读硕士, 主要从事昆虫生理生化研究工作。* 通信作者: 薛芳森, 教授, E-mail: xue_fangsen@hotmail.com

的感觉前阶段,敏感和反应阶段,滞育强度,滞育的诱导和完成的强度和时间的。而且,与滞育有关的生理特征可能会表现局部的不同。实验室选择也会带来个别的滞育特性的改变。

1.1 滞育发生和世代的地域差异

有的昆虫的温带种群可以滞育,但热带种群不会滞育。例如,棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella*^[7],其印度品系不滞育;在自然条件下,普通草蛉 *Chrysoperla carnea*^[8-9],南方种群表现出持续的活跃,并无冬季滞育;马铃薯叶甲 *Leptinotarsa decemlineata* 温带种群表现出明显的滞育,然而来自 26 °N 的种群则没有滞育,在日本野葛上采集的紅葉螨 *Tetranychus pueraricola* 的 33 个品系在 15 °C、18 °C、20 °C 短日照(光:暗;10:14)条件下,除了最南部的一个品系不进入滞育外,其他 32 个品系都进入滞育^[10]。有的昆虫北方种群专性滞育,而南方种群是兼性滞育,有光周期反应,例如花蝽 *Anthocoris nemorum*^[11]。欧洲粉蝶 *Pieris brassicae* 在比利牛斯山(欧洲西南部最大山脉)西南部的种群出现夏季滞育,而其东北部的种群只有冬季滞育^[12]。

然而,热带或南方种群表现出相当低水平的滞育,并非根本没有滞育的能力:滞育在热带昆虫中是非常广泛的^[13]。滞育在一定的光周期条件下可以诱导,温带种群的滞育诱导与其南部地区的滞育诱导并不常常一样。例如马利筋长蝽 *Oncopeltus fasciatus*^[14],在热带种群中,在短光照的条件下,只有小部分个体表现出滞育;印度谷斑螟 *Plodia interpunctella*^[15] 的热带种群滞育率很低;印度品系的茧蜂科昆虫 *Apanteles melanoscelus* 的非常少的一部分个体(光期为 12h 的条件下)进入滞育;小部分来自美国亚利桑那州的 *Heliothis virescens* 的个体进入滞育;棉铃虫 *Helicoverpa armigera*。目前,已发现很多种昆虫的滞育都有从北到南降低的趋势,例如,豆长刺萤叶甲 *Atrachya menetriesi*^[16]、欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis*^[17-18]、棉红铃虫^[19]、菜粉蝶 *Pieris rapae*^[20]、大猿叶虫 *Colaphellus bowringi* Baly^[21]。这种差异是由于临界光周期的地区性差异,或者是下面提到的控制滞育的其他方面的因素导致的。

尽管如此,地域差异对于滞育的发生并不是简

单的与纬度相关,受气候的影响。例如,Smirnoff 和 McLeod 报道了短叶松锯角叶蜂 *Neodiprion swainei* 的北方种群滞育率反而降低。

地域差异以及生长季节温度的差异,使得不同地理种群一年可发生的代数不同。欧洲玉米螟在加拿大一年一或两代^[22],其他地方一年可以有三或更多代^[23]。大猿叶虫在我国的哈尔滨一年只发生一代^[21],在江西则一年可以发生 4 代^[24]。

有的昆虫在很广的地域都进入滞育,也可以在不同的季节进入滞育,甚至反应到不同的暗示。有些种群甚至在一个地区越冬,在另一个地区夏眠,滞育反应被不同地区截然相反的光周期信号的所诱导。例如七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 在不同的地区由相反的光周期信号诱导滞育,北部种群的冬季滞育是由短光照诱导的,而南部种群的夏季滞育是由长光照诱导的^[25];天蚕蛾 *Saturnia pyri* 不在过低或过高的温度只在中间的温度发生滞育。

1.2 敏感和滞育阶段的地域差异

很多种类对诱导滞育的因素敏感阶段不同。例如红头丽蝇 *Calliphora vicina* 在成虫期敏感,其不同品系的区别在于幼虫期是否也敏感;蓝凤蝶 *P. protenor* 的两个亚种有不同的幼虫敏感期^[26]。温带亚种 *P.p.demetrius* 只在最后两龄幼虫期对光敏感,亚热带亚种 *P.p.liukiensis* 则对整个幼虫期都敏感。

三列伊蚊 *Aedes triseriatus* 南方品系以胚胎滞育的滞育率低,大多数个体以幼虫越冬,但更北方的大多数个体以胚胎进入滞育^[27-28]。冰冻的干燥的胚胎期的卵一般是这种属的越冬阶段,可能在事实上南方种群以幼虫代替卵越冬反映了南方没有相对北方那么严酷的冬天。在北方春天也有表现为以幼虫滞育,这和无法预料的当时的天气有关。在越冬阶段南方和北方种群同样相似的差异还出现在东乡伊蚊 *A.togoi* 中。

有的昆虫发生滞育的阶段不同,北美瓶草蚊 *Wyeomyia smithii* 北方种群和高海拔种群以三龄幼虫滞育,而南方种群则以幼虫四龄滞育;田蟋 *Gryllus campestris* 山地品系幼虫在 8 龄发生滞育而平原品系在 9 龄发生滞育^[29]。草地蟋蟀 *Pteronemobius taprobanensis* 的温带型以卵越冬,亚热带型以若虫越冬^[30]。

1.3 滞育诱导的地域差异

1.3.1 光周期 光周期大多随纬度逐渐变化, 滞育的光周期反应因此也会是逐渐变化。不同纬度种群之间临界光周期的差异引起很大的注意, 大多数昆虫临界光周期随纬度北移而延长, 例如, 束拟针蟋 *Pteronemobius fascipes*^[31~32]、横带红长蝽 *Lygaeus equestris*^[33]、美洲芹凤蝶 *P.zelicaon*^[34]、凤蝶金小蜂 *Pteromalus puparum*^[35]等。Sims^[36]指出这个原理只适用于那些只有一个滞育阶段的物种。少数分布广泛的昆虫在部分范围内临界光周期几乎没有什么不同^[37]。因此地域反应依赖于物种的生物学特性, 尤其是种群分散程度和相互交配的程度。

Danilevsky^[5]报道过, 对于很多昆虫每 5° 的纬度变化临界光周期变化 1 小时, 这种关系对于海拔高度也同样适用^[38]。在二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 中, 3° 纬度变化可导致临界光周期变化 1 小时^[39]; 在丝带凤蝶 *Sericinus montelus* 中, 6.67° 纬度变化导致临界光周期变化 1 小时^[40], 在金纹小潜细蛾 *Phyllonorycter ringoniella* 中, 7° 纬度变化导致临界光周期变化 1 小时^[41]。昆虫的不同阶段可能有不同的反应。例如, 对于伊蚊 *A. triserriatus* 的卵, 4.2° 的纬度变化临界光周期增加一小时^[42], 而在它的幼虫期, 20° 的纬度变化才有一小时的临界光周期变化^[34]。不同的物种, 或不同种群, 或相同种类的不同阶段, 临界光周期随纬度变化的反应都可能不同。

有几个种类, 来自相同或相似纬度不同地点的种群有不同的临界光周期, 例如, 来自 43°N 的二斑叶螨的两个不同地点的种群有不同的临界光周期^[5, 43], 47°N 的欧洲新松叶蜂 *Neodiprion sertifer*^[44]、菜粉蝶^[45]也显示了相似的结果。

光周期反应的差异还表现在其他方面, 巨蚊 *Toxorhynchites rutilus* 30°N 和 40°N 的两个品系有相同的临界光周期, 而起点日长, 也就是第一个个体进入滞育的日长不同^[46]。这种差异以及光周期温度相互作用反应的差异, 意味着种群之间虽然有相同的临界光周期, 它们的适应性是不同的。

1.3.2 温度-光周期相互作用 温度与光周期相互作用方面, 诱导滞育的有效温度以一个复杂的方法随地理位置而变化^[5]。在上述的光周期例子中, 温度或多或少都有影响。在甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 南方品系中, 由长日照诱导的夏季滞育起点温度比较低^[47]; 而最北方种群根本没有夏季滞

育。大猿叶虫在 ≤20 °C 时, 江西种群和哈尔滨种群在任一光周期下均进入滞育; 而在温度高于 20°C 时, 江西种群对光周期敏感^[46], 哈尔滨种群则没有光周期反应^[21]。

1.3.3 温度 同一昆虫的不同地域的种群, 对滞育诱导的温度要求也有不同。来自意大利, 伊朗和加利福尼亚的扁平三叉蚜茧蜂 *Trioxys complanatus*, 诱导冬季滞育的起点温度, 以意大利品系为最低^[49]。

澳大利亚澳洲黑蟋蟀 *Teleogryllus commodus* 只有北方种群发生滞育, 并且其有高温抑制冬季滞育的趋势^[50~51]。赤铜绿金龟 *Anomala cuprea* 和红铜绿金龟 *A. rufocuprea* 中, 低温 (例如 10°C) 可以抑制滞育, 不同的地理品系对低温的要求不同, 可能是因为敏感阶段对低温的持续时间不同, 北方种群低温对其滞育抑制的影响更小^[52]。

1.3.4 其他因素 捕食 (食物) 作为滞育诱导的一个因素, 也有地域差异。泣通草蛉 *Chrysoperla plorabunda* 的莫哈维族品系, 栖息地夏天干燥炎热, 在这个时候进入滞育, 部分是由捕食缺乏诱导的^[53]。

1.4 滞育过程中的地域差异

1.4.1 滞育强度 各品系滞育强度不同, 解释为在给定条件下滞育的持续时间不同。滞育反应的诱导的强度取决于本地的条件, 马铃薯叶甲滞育持续很久的特性在新的气候条件的地区会改变, 但是在 3~5 年中会保持稳定。滞育强度的改变通常被认为比上述例子更缓慢, 因此它可以表明此品系的地理起源。红头丽蝇 *Calliphora vicina*^[54]、棉红铃虫^[55]、八字地老虎 *Xestia c-nigrum*^[56]、落叶松叶蜂 *Pristiphora erichsonii*^[57]、丝带凤蝶 *Sericinus montelus* Gray^[40]、东亚飞蝗 *Locusta migratoria*^[58] 等很多昆虫的滞育强度都有地域差异。大多冬季长日照昆虫北方种群比南方种群有更长的滞育持续期, 如果蝇 *Calliphora vicina* 在 65°N 为 70 天, 在 44°N 则减至 30 天^[59]。伊蚊 *A. geniculatus* 的幼虫滞育强度与性别有关的差异也是变异的地理性。并且, 高山种群比沿海种群有更长的滞育持续期, 如樱桃绕实蝇 *Rhagoletis cerasi*^[60]。

在夏眠的物种中, 来自更炎热的夏季地区的种群的夏季滞育强度更强。相似的, 来自更寒冷的冬

季地区的种群冬季滞育强度更强,并且与更高纬度的种群相比,滞育解除的时间更长。其他种类的昆虫和节肢动物也有相似的报告。然而,滞育强度不是简单与纬度相关:伊蚊 *A. triseriatus* 在中纬度地区滞育强度最强^[41]。

1.4.2 滞育发育的因素 滞育发育因素方面的地域差异比滞育诱导因素少。尽管如此,在滞育发育的调控方面,光周期(当其为有效因素时)有相似的纬度趋势和相似的与海拔高度的关系。例如,伊蚊 *A. triseriatus* 滞育维持的临界光周期增加1小时相当于纬度增加2.34°或高度增加595米^[56]。不是所有温度控制滞育发育的昆虫都表现出纬度趋势^[62],但很多实证在滞育发育最快的温度或所需的持续时间有地域差异(例如豆芎菁 *Epicauta segmenta*^[63])。在极端的例子中,不需要正常的条件,温带种群的西南玉米秆草螟 *Diatraea grandiosella* 低温促进其滞育的发育,而墨西哥种群则不要求低温,光周期对其滞育发育的影响也不同。红斑翅蝗 *Oedipoda miniata* 滞育发育的临界光周期没有任何差异的情况下,高温对于夏眠的延长作用在滞育诱导中有地理差异。

1.5 其他地域差异

在给定的条件下,很多昆虫来自不同地区的品系之间在自然条件下(或在实验室)春季出现的时间不同(例如落叶松红腹叶蜂 *Pristiphora erichsonii*^[57]),这在某种程度上也反映了滞育强度、滞育发育的变异,以及滞育后发育和非滞育发育的不同。例如刻克罗普斯蚕蛾 *Hyalophora cecropia* 美国伊利诺伊州的乌尔班纳(40°N)的品系成虫出现的最晚,而这个地区南方和北方的品系都出现的更早。这反映了在其他地区缩短了刻克罗普斯蚕蛾的滞育后出现的时间,因为北方太寒冷,而南方太温暖导致不能获得足够营养的食物。

生长速度的差异可能影响紧接的滞育或滞育后的出现。二化螟 *Chilo suppressalis* 中部种群幼虫生长最快,南北部的慢一些^[64]。另有几种昆虫滞育后发育的速度随地理位置变化^[65-66]。在许多种群中,生长速度不仅被调节阀例如温度控制,而且也被环境因素控制着,不同地区种群对这些因素的反应也不同。

地理差异还发生在几个与滞育相关的特性上。

东亚飞蝗滞育卵,北方种群有更强的抗寒力^[67]。步甲测量日长的系统也存在地理差异^[68]。

2 个体差异

属于一个种群的个体几乎在任何特性上都有变化,包括与滞育和其他季节性相关的特点。某些昆虫的个体在滞育强度或临界光周期方面甚至在滞育过程中都有很大不同。

通常把这些变化分为三类:连续的正态分布的变化,即涉及到一个平均值的变化;不均匀变化,经常带有长尾巴式的分散(有时不连续);双型或多型反应。第一种类型可以典型的光周期反应曲线为例,通常是S型,符合累积的正态分布,是平滑的精细的分布。昆虫的出现多呈现不均匀型变化,一些个体比其他个体晚很多。变化呈多型的种群可以被分为结构不同、对诱导因素反应不同、出现时间不同的小组。

2.1 不同性别个体的差异

2.1.1 进入滞育趋势的性别差异 某些昆虫雄性不滞育,在整个不利的季节都有性能力,例如山毛榉跳象 *Rhynchaenus fagi*^[69],而这时雌性卵巢不发育。

大多昆虫雄性也进入滞育,但两性进入滞育趋势不同。叉叶绿蝇 *Lucilia Caesar*^[70]、球家蝇 *Musca autumnalis*^[71-72]、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (夏季蛹滞育)^[73]和其他一些种类,雄性进入滞育要比雌性作更多准备。同样的趋势在温带种群的食肉蝇中被发现,热带种群则没有这种趋势。红尾肉蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 进入滞育的个体主要是雄性,这反映了滞育的能量消耗。越冬的雌性比直接发育的雌性繁殖力显著下降。结果说明,和失去繁殖能力的风险相比,雌性越冬的风险相对大于雄性,因为直接发育的使其直接暴露在深秋非常不利于繁殖的环境中^[74]。尖音库蚊 *Culex pipiens* 需吸血才能产卵的雌虫有滞育能力然而不需吸血的雌虫则没有。食肉蝇 *S. similes* 雌性的临界光周期要短于雄性,并且雌性滞育率也低于雄性^[75]。

对于滞育个体雌雄相比的不同,可能的原因还没有在大多数其他种群中找到,他们可能因发育速率、习性或者滞育类型的不同而不同。

膜翅目的越冬世代及其他世代的性比的不同引起了关注,这些差异可以追溯到筑巢生物学和对季

节的反应的不同,也包括一个世代只有一部分群体进入滞育。在一些种群中,春季的性比雄性占主导地位,因为在亲代生命里卵子沉积的更快的主要是雌性,后面孵化成幼虫的卵主要是雄性,在最后一个世代进入滞育。

在其他节肢动物种群中,雌性比雄性更可能进入滞育。如网状矩头壁虱 *Dermacentor reticulatus*、美洲蓝凤蝶、伊蚊 *A. geniculatus*。叶蜂 *Neodiprion pini* 在光期为 16 小时的条件下(接近临界光周期),雌性进入滞育比雄性多。相似的反应在西南玉米秆草螟也有发现。在大多数完全社会性的昆虫中,只有雌性有滞育能力。

有些性别差异被不同的诱导因子所控制。某些步甲雄性的滞育和雌性不同,不是被光周期所控制的。步甲 *Pterostichus nigrita* 雄性在短日照下成熟,而雌性需要短-长-短日照交替。谷物叶甲 *Oulema melanopus* 在相同的诱导条件下雌性进入滞育比雄性提早一天^[76]。墨西哥豆瓢虫 *Epilachna varivestis* 雌性滞育敏感期比雄性短一天^[77]。

2.1.2 滞育发育和滞育强度的性别差异 在滞育过程中,维持成熟的卵子比维持精子所需的能量更大。或许是雄性进入滞育要求新陈代谢的改变比雌性的更小,雄性的滞育在大多数昆虫中没有雌性那么强烈,例如君主斑蝶 *Danaus plexippus*^[78], 以及以伊蚊 *A. triseriatus*^[36]、伊蚊 *A. geniculatus*^[79]、蚱 *Tetrix undulata*^[80]、豆芫菁^[63]。

Meinke 和 Slosser(1985)报道过一种茧蜂 *Bracon mellitor* 滞育发育所需光周期的性别差异:雌性需要一个明显较长的临界光周期^[81]。在持续一年以预蛹延长滞育的壁蜂 *Osmia montana* 中,雌性比雄性多。

2.1.3 滞育后发育的性别差异 滞育结束后,出现或活动的开始依赖于滞育后发育的不同。出现时间的性别差异很普遍,大多是雄性先出现。这通常被归属于滞育后发育或非滞育发育的不同的速率与温度相关。例如伊蚊 *A. triseriatus* 雄性卵先孵化,幼虫生长快^[82-83]。也有相反情况,舞毒蛾 *Lymantria dispar* 正常越冬卵雌性比雄性早孵化^[84]。

2.2 多型现象

很多种类在完成滞育时有多种变化,可以群体分为两个或更多时间型。

有的昆虫,在一个季度内的出现呈双峰型。金星椴叶蛾大蚕蛾 *Hyalophora cecropia*, 较早出现的成虫群体出现在五月的最后两周,较迟的晚 3~4 周^[85-88]。普罗大蚕蛾 *Callosamia promethea* 也可能存在这种双峰型趋势^[89-90]。

很多昆虫滞育期不止一个季度,可以分散在一年的两个季度出现,甚至可以分几年或十几年出现。大猿叶虫(江西种群)1998年越冬的成虫有 78.7% 在第二年的春季或秋季出土繁殖,第三年为 12.8%,第四年为 6.5%,第五年为 2.0%^[91]。吉蜂叶蜂 *Gilpinia heroyniae* 第一年一半幼虫化蛹;四年后还有 18%化蛹;六年后只有 0.04%化蛹^[92]。例如,以二龄幼虫进入冬季滞育的棉珠蚧 *Neomargarodes gossipii* Yang 分散在其后八年的六月份出现、繁殖,比例分别是 20.9%、13.9%、17.4%、16.9%、7.0%、9.9%、7.6%和 8.4%^[93]。

参考文献:

- [1] Tauber M J, Tauber C A, Masaki S. Seasonal adaptations of insect[M]. New York and Oxford: Oxford University Press, 1986: 135-151.
- [2] Danks H V. Insect dormancy: an ecological perspective[J]. Biological Survey of Canada, Ottawa, 1987: 114-122.
- [3] Blau W S. Life history variation in the black swallowtail butterfly[J]. Oecologia, 1981, 48(1): 116-122.
- [4] Blau W S. Latitudinal variation in the life histories of insects occupying disturbed habitats: a case study[A]. In Dingle H, Denno R F (eds), Insect life history patterns: habitat and geographic variation[C]. New York, Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag, 1981: 75-95
- [5] Danilevsky A S. Photoperiodism and seasonal development of insects[M]. Landon: Oliver and Boyd, 1965: 283.
- [6] Masaki S. Geographic variation of diapause in insects[J]. Bull Fac Agric Hirosaki Univ, 1961, 7: 66-98.
- [7] Raina A K, Bell R A. A nondiapausing strain of pink bollworm from southern India[J]. Ann Ent Soc Am, 1974, 67(4): 685-686.
- [8] Alrouechdi K, Canard M. Mise en evidence d'un biotype sans diapause photopériodique dans une population méditerranéenne de *Chrysoperla carnea* (Stephens)

- (Insectes, Neuroptera)[D]. Paris, r. Séanc. Acad Sci, 1979, 289(6): 553-555.
- [9] Bowden J. Photoperiod, dormancy and the end of flight activity in *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae)[J]. Bull Ent Res, 1979, 69(2): 317-330.
- [10] Suwa, Akiyuki; Gotoh, Tetsuo. Geographic variation in diapause induction and mode of diapause inheritance in *Tetranychus pueraricola*[J]. J Appl Ent, 2006, 130: 329-335.
- [11] Parker N J B. The investigation of reproductive diapause in two British populations of *Anthocoris nemorum* (Hemiptera: Anthocoridae)[J]. Entomol (A), 1975, 49(2): 173-178.
- [12] Spieth, Hubert R.; Pörschmann, Ulrich; Teiwes, Carola. The occurrence of summer diapause in the large white butterfly *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae): A geographical perspective[J]. Eur J Ent, 2011, 108: 377-384.
- [13] Denlinger D L. Dormancy in tropical insects[J]. Ann Rev Ent, 1986, 31: 239-264.
- [14] Dingle H, Alden B M, Blakley N R, et al. Variation in photoperiodic response within and among species of milkweed bugs (*Oncopeltus*)[J]. Evolution, 1980, 34(2): 356-370.
- [15] Bell C H. Observations on the intensity of diapause and cold tolerance in larvae from twelve populations and two reciprocal crosses of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*. Physiol[J]. Ent, 1982, 7(4): 371-377.
- [16] Ando Y. Geographic variation in the incidence of non-diapause eggs of the false melon beetle, *Atrachya menetriesi* Faldermann (Coleoptera: Chrysomelidae)[J]. Appl. Ent. Zool, 1979, 14(2): 193-202.
- [17] Chiang H C, Keaster A J, Reed G L. Differences in ecological responses of three biotypes of *Ostrinia nubilalis* from the north central United States[J]. Ann Ent Soc Am, 1968, 61(1): 140-146.
- [18] Takeda M, Skopik S D. Geographic variation in the circadian system controlling photoperiodism in *Ostrinia nubilalis*[J]. J Comp Phy A, 1985, 156(5): 653-658.
- [19] Ankersmit G W, Adkisson P L. Photoperiodic responses of certain geographical strains of *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera)[J]. J Insect Phy, 1967, 13(4): 553-564.
- [20] Lees E, Archer D M. Diapause in various populations of *Pieris rapae* from different parts of the British Isles[J]. J Res Lepid, 1980, 19(2): 96-100.
- [21] Xi-Ting Lai, Dong Yang, Shao-Hui Wu, et al. Diapause incidence of progeny in relation to parental geographic origin, host plant and rearing density in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*[J]. Ent Exp Appl, 2008, 129: 117-123
- [22] Foott W H, McLeod D G R. European corn borer[J]. Ont. Min. Agric. Food. 1981. 81-053.
- [23] Showers W B, Reed G L, Brindley T A. An adaptation of the European corn borer in the Gulf South[J]. Ann ent Soc Am, 1971, 64(6): 1369-1375.
- [24] 薛芳森, 李爱青, 朱杏芬, 等. 大猿叶虫生活史的研究[J]. 昆虫学报, 2002, 45: 494-498
- [25] Hodek I, Okuda T, Hodkova M. Reverse photoperiodic responses in two subspecies of *Coccinella septempunctata*[J]. Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere, 1984, 111(4): 439-448.
- [26] Ichinosé T, Negishi H. Pupal diapause in some Japanese papilionid butterflies. II The difference in the induction of diapause between the two subspecies of *Papilio protenor* Cramer[J]. Kontyu, 1979, 47(2): 89-98.
- [27] Holzapfel C M, Bradshaw W E. Geography of larval dormancy in the tree-hole mosquito, *Aedes triseriatus* (Say)[J]. Can J Zool, 1981, 59: 1014-1021.
- [28] Kappus R D, Venard C E. The effects of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Aedes triseriatus* (Say)[J]. J Inset Physiol, 13: 1007-19.
- [29] Ismail S, Fuzeau-Braesch S. Caractères biologiques de la diapause chez *Gryllus campestris* (Orthoptère): comparaison de populations d'origines géographiques différentes[J]. C. r. hebdomadaire Séanc Acad Sci, Paris(D), 1972, 275(21): 2407-2409.
- [30] 丁格 H. 昆虫迁飞和滞育的进化[M] // 巫国瑞, 译. 北京: 科学出版社, 1984.
- [31] Kidokoro T, Masaki S. Photoperiodic response in relation to variable voltinism in the ground cricket, *Pteronemobius*

- fascipes* Walker (Orthoptera: Gryllidae). Jap J Ecol, 1978, 28(4): 291-298.
- [32] Masaki S. Climatic adaptation and photoperiodic response in the band-legged ground cricket[J]. Evolution, 1973, 26(4): 587-600.
- [33] Solbreck C, Sillén-Tullberg B. Control of diapause in a “monovoltine” insect, *Lygaeus equestris* (Heteroptera)[J]. Oikos, 1981, 36(1): 68-74.
- [34] Sims S R. Diapause dynamics and host plant suitability of *Papilio zelicaon* (Lepidoptera: Papilionidae)[J]. Am. midl. Nat, 1980, 103(2): 375-384.
- [35] Mustafayeva T M. The photoperiodic adaptations of geographical populations of the parasitic chalcid *Pteromalus puparum* L. (Hymenoptera, Chalcidoidea)[J]. Ent Obozr, 1974, 53(4): 721-725.
- [36] Sims S R. Larval diapause in the eastern tree-hole mosquito, *Aedes triseriatus*: latitudinal variation in induction and intensity[J]. Ann ent Soc Am, 1982, 75(2): 195-200.
- [37] Arapova L I, Zaslavsky V A. Photoperiodic reactions of two populations of the Colorado beetle *Leptinotarsa decemlineata*[J]. Zool Zh, 1980, 59(7): 1033-1039.
- [38] Beck S D. Insect photoperiodism[M]. Second edn. New York: Academic Press, 1980: 387.
- [39] Bondarenko N V, Kuan H Y. The peculiarities of the appearance of diapause in different geographical populations of the spider mite[J]. Dokl Akad Nauk SSSR, 1958, 119(6): 1247-1250.
- [40] Wang XP, Yang QS, Dalin, Peter, et al. Geographic variation in photoperiodic diapause induction and diapause intensity in *Sericinus montelus* (Lepidoptera: Papilionidae)[J]. Insect Science, 2012, 19: 295-302.
- [41] Ujiye T. 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[J]. Jap J appl Ent Zool, 1985, 29(3): 198-202.
- [42] Shroyer D A. Seasonal aspects of egg hatching in *Aedes triseriatus* (Say): sex ratio distortion and diapause[D]. Notre Dame: Ph. D. thesis. Univ. Notre Dame, 1979.
- [43] Geyspits K F. The effect of the rearing conditions of preceding generations on the photoperiodic reaction of geographic forms of the cotton spider mite (*Tetranychus urticae* Koch). Trudy Petergof[J]. Boil Inst, 1960, 18: 169-177.
- [44] Sullivan C R, Wallace D R. Variations in the photoperiodic response of *Neodiprion sertifer*[J]. Can J Zool, 1968, 46(5): 1082-1083.
- [45] Danilevsky A S, Kuznetsova I A. The intraspecific adaptations of insects to the climatic zonation[A]. In Danilevsky A S (Ed.), photoperiodic adaptations in Insects and Acari[C]. Leningrad, Leningrad Univ Press, 1968: 5-51.
- [46] Trimble R M, Smith S M. Geographic variation in the effects of temperature and photoperiod on dormancy induction, development time, and predation in the tree-hole mosquito, *Toxorhynchits rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae)[J]. Can J Zool, 1979, 57(8): 1612-1618.
- [47] Masaki S, Sakai T. Summer diapause in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* Linné (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Jap J appl Ent Zool, 1965, 9(3): 191-205.
- [48] 王小平, 薛芳森, 戈峰, 等. 光周期和温度对大猿叶虫滞育后成虫生物学特性的影响[J]. 昆虫学报, 2005, 48(2): 285-289.
- [49] Flint M L. Climatic ecotypes in *Trioxys complanatus*, a parasite of the spotted alfalfa aphid[J]. Envir. Ent, 1980, 9(5): 501-507.
- [50] Hogan T W. Some diapause characteristics and interfertility of three geographic populations of *Teleogryllus commodus* (Walk) (Orthoptera: Gryllidae)[J]. Aust J Zool, 1965, 13(3): 455-459.
- [51] Hogan T W. Physiological differences between races of *Teleogryllus commodus* (Walk) (Orthoptera: Gryllidae) related to a proposed genetic approach to control[J]. Aust J Zool, 1966, 14(2): 245-251.
- [52] Fujiyama S. The larval diapause of three scarabaeid beetles and its function in their life cycles[A]. In Brown V K, Hodek I (eds), Diapause and life cycle strategies in insects [C]. Junk, The Hague: Series Entomologica, 1983: 55-66.
- [53] Tauber M J, Tauber C A. Nutritional and photoperiodic

- control of the seasonal reproductive cycle in *Chrysopa mohave* (Neuroptera)[J]. J Insect Phy, 1973, 19(4): 729-736.
- [54] Vinogradova Y B. Intraspecific variation in the reactions controlling larval diapause in *Calliphora vicina* R. D. (Diptera, Calliphoridae)[J]. Ent Obozr, 1975, 54(4): 720-735.
- [55] Watson T F, Crowder L A, Langston D T. Geographical variation of diapause termination of the pink bollworm[J]. Envir Ent, 1974, 3(6): 933-934.
- [56] Oku T. Larval diapause in the spotted cutworm, *Xestia c-nigrum* Linné (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Appl Ent Zool, 1984, 19(4): 483-490.
- [57] Heron R J. Differences in post diapause development among geographically distinct populations of the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Hymenoptera: Tenthredinidae) [J]. Can Ent, 1972, 104(8): 1307-1312.
- [58] TANAKA S, ZHU DH. Geographic variation in embryonic diapause, cold-hardiness and life cycles in the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) in China[J]. Entomological Science, 2008, 11: 327-339.
- [59] Saunders D S. Geographical strains and selection for the diapause trait in *Calliphora vicina*[M]. Insects timing circadian Rhythmicity to Seasonality. Amsterdam: Elsevier, 2001: 113-121.
- [60] Papanastasiou S A, Nestel D, Diamantidis, A D, et al. Physiological and biological patterns of a highland and a coastal population of the European cherry fruit fly during diapause[J]. J Insect Phy, 2011, 57: 83-93.
- [61] Holzapfel C M, Bradshaw W E. Geography of larval dormancy in the tree-hole mosquito, *Aedes triseriatus* (Say)[J]. Can J Zool, 1981, 59(6): 1014-1021.
- [62] Collier R H, Finch S. Effects of intensity and duration of low temperatures in regulating diapause development of the cabbage root fly (*Delia radicum*)[J]. Entomologia exp appl, 1983, 34(2): 193-200.
- [63] Selander R B, Weddle R C. The ontogeny of blister beetles (Coleoptera, Meloidae). III Diapause termination in coarctate larvae of *Epicauta segmenta*[J]. Ann ent Soc Am, 1972, 65(1): 1-17.
- [64] Kishino K. Ecological studies on the local characteristics of seasonal development in the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker. II Local characteristics of diapause and development[J]. Jap J appl Ent Zool, 1970, 14(1): 1-11.
- [65] Baker C R B, Miller G W. Effect of temperature on postdiapause development of four geographical populations of the European cherry fruit fly (*Rhagoletis cerasi*)[J]. Entomologia exp Appl, 1978, 23(1): 1-13.
- [66] Nechols J R, Tauber M J, Helgesen R G. Environmental control of diapause and postdiapause development in *Tetrastichus julis* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasite of the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae)[J]. Can Ent, 1980, 112(12): 1277-1284.
- [67] Jing X H, Kang L. Geographical variation in egg cold hardiness: a study on the adaptation strategies of the migratory locust *Locusta migratoria* L.[J]. Ecological Entomology, 2003, 28: 151-158.
- [68] Thiele H U. Intraspecific differences in photoperiodism and measurement of day length in *Pterostichus nigrita* Paykull (Coleoptera: Carabidae)[A]. In den Boer P J, Thiele H U, Weber F(eds). On the evolution of behaviour in Carabid beetles[C]. Misc Pap Landb Hoogeschool Wageningen: Agricultural University of Wageningen, 1979, 18: 53-62.
- [69] Bale J S. The occurrence of an adult reproductive diapause in the univoltine life cycle of the beech leaf mining weevil, *Rhynchaenus fagi* L.[J]. Int J Invertebr Reprod, 1979, 1(1): 57-66.
- [70] Ring R A. Variations in the photoperiodic reaction controlling diapause induction in *Lucilia caesar* L. (Diptera: Calliphoridae)[J]. Can J Zool, 1971, 49(2): 137-142.
- [71] Caldwell E T N, Wright R E. Induction and termination of diapause in the facefly, *Musca autumnalis* (Diptera: Muscidae), in the laboratory[J]. Can Ent, 1978, 110(6): 617-622.
- [72] Hayes D K, Redfern R E, Schmidtman E T. Diapause in the face fly *Musca autumnalis*[J]. Chronobiologia, 1983, 10(2): 133.
- [73] Butler G D, Wilson L T, Henneberry T J. *Heliiothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): initiation of summer

- diapause[J]. *J econ Ent*, 1985, 78(2):320-324.
- [74] Denlinger DL . Basis for a skewed sex ratio in diapause-destined flesh flies[J]. *Evolution*, 1981, 35: 1247-1248.
- [75] TAGAYA J, NUMATA H, GOTO, at al. Sexual difference in the photoperiodic induction of pupal diapause in the flesh fly *Sarcophaga similes*[J]. *Entomological Science*, 2010, 13: 311-319.
- [76] Wellso S G, Hoxie R P. Diapause and nondiapause behavior of the cereal leaf beetle[J]. *Entomologia exp appl*, 1981, 30(2): 19-25.
- [77] Taylor F. Estimating the ends of the sensitive period for photoperiodically induced diapause in arthropods[J]. *J theor Biol*, 1985, 117(3): 459-464.
- [78] Herman W S. Studies on the adult reproductive diapause of the monarch butterfly, *Danaus plexippus*[J]. *Biol. Bull. mar. boil. Lab., Woods Hole*, 1981, 160(1): 89-106.
- [79] Sims S R, Munstermann L E. Egg and larval diapause in two populations of *Aedes geniculatus* (Diptera: Culicidae)[J]. *J med Ent*, 1983, 20(3): 263-271.
- [80] Poras M. La diapause larvaire de *Tetrix undulata* (Sowerby, 1806) (Orthoptera, Tetrigoidea)[J]. *Can J Zool*, 1981, 59(3): 422-427.
- [81] Meinke L J, Slosser J E. *Bracon mellitor* Say (Hymenoptera: Braconidae) diapause in the Texas rolling plains[J]. *Ann ent Soc Am*, 1985, 78(3): 376-380.
- [82] Scholl P J, DeFoliart G R. The influence of seasonal sex ratio on the number of annual generations of *Aedes triseriatus*[J]. *Ann ent Soc Am*, 1978, 71(5): 677-679.
- [83] Sinsko M J, Craig G B, Jr. Dynamics of an isolated population of *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae). I. Population size[J]. *J med Ent*, 1979, 15(2): 89-98.
- [84] Knop N F, Hoy M A, Montgomery M E. Altered hatch sequence of males and females from unchilled eggs of a “non-diapause” gypsy moth strain (Lepidoptera: Lymantriidae)[J]. *J N Y ent Soc*, 1982, 90(2): 82-86.
- [85] Sternburg J G, Waldbauer G P. Bimodal emergence of adult cecropia moths under natural conditions[J]. *Ann ent Soc Am*, 1969, 62(6): 1422-1429.
- [86] Sternburg J G, Waldbauer G P. Phenological adaptations in diapause termination by *Cecropia* from different latitudes[J]. *Entomologia exp appl*, 1978,23(1): 48-54.
- [87] Waldbauer G P. Phenological adaptation and the polymodal emergence patterns of insects[A]. in Dingle (Ed.). *Evolution of insect migration and diapause*[C]. New York. Springer-Verlag. 1978: 127-144
- [88] Waldbauer G P, Sternburg J G. The bimodal termination of diapause in the laboratory by *Hyalophora cecropia*[J]. *Entomologia exp appl*, 1979, 23(2): 121-130.
- [89] Sternburg J G, Waldbauer G P. Diapause and emergence patterns in univoltine and bivoltine populations of *Promethia* (Lepidoptera: Saturniidae)[J]. *Great Lakes Ent*, 1984, 17(3): 155-161.
- [90] Waldbauer G P, Sternburg J G. Adult emergence in two univoltine *Callosamia promethean* populations: preponderance of the early emerging morph in the north and of the late emerging morph in the south (Lepidoptera: Saturniidae)[J]. *Great Lakes Ent*, 1985, 18(4): 139-142.
- [91] 薛芳森, 李爱青, 朱杏芬, 等. 大猿叶虫生活史的研究[J]. *昆虫学报*, 2002, 45: 494-498.
- [92] Prebble M L. The diapause and related phenomena in *Gilpinia polytomum* (Hartig), I - V[J]. *Can J Res (D)*, 1941, 19(10): 295-322, 323-346; (11): 350-362; (12): 417-436,437-454.
- [93] Wang Linyao. Observations on the diapause period of larvae of *Neomargarodes gossipii* Yang[J]. *Entomological Knowledge*, 1990, 27: 92.