

昆虫延长滞育的研究^{*}

陈元生^{1,2} 夏勤雯¹ 陈超¹ 薛芳森^{**}

(1. 江西农业大学昆虫研究所 南昌 330045; 2. 上饶职业技术学院 上饶 334109)

摘 要 持续时间达 1 年以上的滞育,称为延长滞育,延长滞育的诱导、维持、解除均不同于简单滞育(滞育期短于 1 年)。本论文系统阐述了昆虫延长滞育的类型、滞育诱导及解除的环境因子、延长滞育物候学和生物学特性,延长滞育的遗传学及延长滞育的生态学意义。延长滞育是昆虫生活史的重要组成部分,是一种普遍现象。

关键词 昆虫,延长滞育,滞育持续期,生物学,遗传变异,物候学

Prolonged diapause in insect

CHEN Yuan-Sheng^{1,2} XIA Qin-Wen¹ CHEN Chao¹ XUE Fang-Sen^{1**}

(1. Institute of Entomology, Jiangxi Agriculture University, Nanchang 330045, China;

2. Shangrao Vocational and Technical College Shangrao 334109, China)

Abstract Diapause that lasts more than one year is called prolonged diapause. The induction, maintenance and termination of prolonged diapause is different from that of simple diapause (diapause lasting less than a year). This paper describes the types of prolonged diapause, environmental factors influencing its induction and termination, its phenological and biological characteristics, and its ecological significance. Prolonged diapause is a common phenomenon that is an important part of insect life histories.

Key words insect, prolonged diapause, diapause duration, biology, genetic variation, phenology

昆虫的滞育(diapause)是由遗传和环境共同作用导致的一种生长发育或繁殖中止的现象,是许多昆虫战胜不利时期的一种生活史对策,滞育使昆虫的发育阶段与最有利于昆虫取食和繁殖的时机相一致;滞育还使昆虫能够分散在不同时期繁殖,极大地增强了昆虫在自然界的生存能力(Tauber *et al.*, 1986; Danks, 1987; Roff, 1992; Xue and Kallenborn, 1993)。对于生活在季节性环境中的许多昆虫,滞育可能只涉及在某一可预见的季节停止增长(例如冬季或夏季),滞育持续时间在 1 年以内,这种类型的滞育被描述为简单滞育。而对于栖息在更多难以预料的环境中的昆虫,滞育延长至 1 年或更长时间,即所谓的延长滞育(prolonged diapause)(Tauber *et al.*, 1986; Xue and Kallenborn, 1993; Turgeon *et al.*, 1994)。延长滞育是昆虫季节性适应的一种变异,这种变异在昆虫(特别是植食性昆虫及其天敌)中很普遍,它一

般发生于难以预测的变化的环境和生境中(Waldbauer, 1978; Ushatinskaya, 1984; Danks, 1987; Hanski, 1988)。研究显示,延长滞育是昆虫种群动态发生变化的一种“赌注式”策略,即在面对不可预知的灾难时提供的一种保障,它可以分散在 2~3 年或更长时间内羽化。不同种类的昆虫、同种昆虫的不同地理种群,甚至同一种群的不同个体,往往具有不同的延长滞育特性(Powell, 1974)。延长滞育能确保种群在不可预知的不利环境中存活下来。在北极、高山地区、沙漠、季节性干旱等地的昆虫普遍存在延长滞育,因为满足其取食的植物生长期极短或温度变化极大。延长滞育的昆虫绝大多数是植食性的,且多为单食性或严格的寡食性的,其食物资源具有一定的时间限制。延长滞育是以花、果实、种子为食的昆虫的一个特性,这些食物年度间丰盛度变化较大。具有多年生活史的寄主上的寄生昆虫也能进行延长

^{*} 资助项目:国家自然科学基金(30760034)。

^{**} 通讯作者, E-mail: fangsen@nc.jx.cn

收稿日期:2010-06-09,接受日期:2010-07-23

滞育。捕食性、杂食性昆虫较少具有延长滞育特性 (Volkovich 2006)。

昆虫的延长滞育是一种普遍现象,并非异常和例外,具有重要的生物学和生态学适应性意义 (Powell 1986)。目前国外此方面的研究较多,但国内此方面研究极少。了解昆虫的延长滞育特性,有利于全面掌握昆虫的进化和种群动态,有利于全面控制昆虫害虫,在昆虫生活史研究中应充分考虑到延长滞育 (Hanski, 1988; Philippi and Seger, 1989; Menu and Debouzie, 1993)。

1 延长滞育的持续时间

Danks (1987) 报道了 150 种昆虫具有延长滞育特性,鳞翅目 10 个总科共 90 种昆虫具有延长滞育现象。不同昆虫种类、同种昆虫不同个体间,延长滞育持续时间不同 (Higaki 2005)。延长滞育持续时间一般为 2~4 年,在一些昆虫种类中,延长滞育可持续 10 年以上 (Barnes, 1952; Powell, 1989)。已知报道的最长的昆虫滞育是一种生活于沙漠的丝兰蛾 *Prodoxus y-inversus* (Riley), 其滞育的时间可达 30 年之久 (Powell 2001)。

Barnes 研究小麦吸浆虫时发现,麦黄吸浆虫 *Cantarinia tritici* Kirby 幼虫在土壤中需 3 年后羽化,而麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana* Géhin 具有高度延长滞育的特点 (Barnes, 1952; 胡木林和张克斌, 1995), 滞育期延长 2~3 年是很常见的现象,据报道最长的幼虫在土壤中需 12 年后才能发育到成虫羽化。这多年 1 代的习性导致其大田种群数量波动。6 种落叶松球果花蝇 *Strobilomyia* spp. 的滞育可持续数年,甚至可达 7 年,但多数为 2~3 年 (赵铁良等, 2002)。蛛绵蚧 *Neomargarodes gossypii* 的滞育期最长可达 8 年之久 (王林瑶, 1990)。

图 1 为 Danks (1987) 整理报道的 149 种昆虫延长滞育的最长持续时间频率分布。绝大多数种类的延长滞育可持续 2~3 年,少数种类可达 10 年以上。

昆虫可以以任何虫态进入滞育,但也有明显的分类偏差。例如,卵的延长滞育在直翅目和鞘翅目(竹节虫)昆虫中相当普遍,在叶蜂中普遍以预蛹延长滞育,而鳞翅目多以蛹或预蛹延长滞育,鞘翅目多以成虫延长滞育 (Ushatinskaya, 1984; Powell, 1986)。

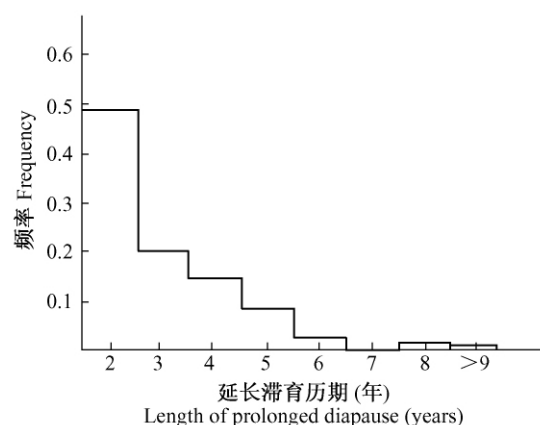


图 1 149 种昆虫的延长滞育最长历期的频率分布 (引用于 Danks, 1987)

Fig. 1 Frequency distribution of the maximum length of prolonged diapause in 149 species of insects (Data from Danks, 1987)

2 延长滞育的类型

2.1 非密度制约型与密度制约型延长滞育

依据滞育诱导是否受种群密度调控,可将延长滞育分为两种类型 (Hanski, 1988)。密度制约型延长滞育,其滞育诱导受种群大小或密度的影响。具有高度竞争性的种群是很好的密度制约型滞育的例子;非密度制约型延长滞育,其滞育诱导不受种群大小或密度的影响,即使其种群动态是受密度制约,其滞育诱导也可以不受密度制约。

2.1.1 非密度制约型延长滞育 依据昆虫栖息的微环境和大生境,可区分出 3 个类别的延长滞育的昆虫物种 (表 1) (Hanski, 1988)。许多例子来自于苔原、北极圈和干旱地区,这些地区的年度间时空变化比温带地区要大,这将导致其延长滞育频率比平均值更高。在牛肝菌科蘑菇中繁育的泉蝇属 *Egomya* 昆虫,在芬兰南部,只有 1 个种记录有延长滞育 (Hackman, 1976),而在芬兰北部的拉普兰,泉蝇属的所有 7 个种都存在延长滞育,出现这种差异的可能原因是北部地区的蘑菇产量年度间变化要比南部变化更大。

另一类群是生活在球果、水果、坚果、五倍子(瘿)、蘑菇和寄主个体中的昆虫,这些微生境具有更高的时空变化,因而延长滞育更频繁,特别是球果内昆虫具有特别频繁的延长滞育。

表 1 中最大的类群是草食性昆虫。许多已知的延长滞育例子的两个类群是叶蜂(特别是松叶蜂 *Diprionidae*)和蝶类(如粉蝶 *Pieridae*)。前者包括许多众所周知的爆发性昆虫种类。在蝶类中有大量的已知延长滞育的事例,反映出人们对其生态相对较了解(Hanski,1988)。

2.1.2 密度制约型延长滞育 密度制约型延长滞育似乎是一种罕见现象。原因可能是,这种延长滞育类型不是一种对目前自然界多数时空变化的适应性反应。一些森林昆虫,例如松叶蜂 *Diprion pini* 是密度制约型延长滞育的很好例子(Hanski,1988)。

食叶昆虫叶蜂的食物资源是丰富的且年度间变化很小。相反,由于偶尔的种群暴发,许多叶蜂种群数量变化(波动)很大(Hanski,1987),紧跟着

暴发高峰之后,种群数量将降至最大密度的 1% 甚至更少。中欧松树重大害虫松叶蜂 *Gilpinia polytoma* 就是一个很好的例子,在暴发期该虫变成为一化性的,而暴发结束后其绝大多数茧转入延长滞育(Eichhorn,1982)。Eichhorn(1982)认为,由于日益频繁的延长滞育,种群增长率的下降是有助于结束种群暴发,或者,不管什么原因,种群的下降可能是延长滞育的原因。生存,而不是生殖,是一个下降种群的溢价,而延长滞育是实现生存(保种)的最好方式,因为延长滞育期的个体不会受到那些在暴发结束时常发挥重要作用的许多因素(如食物短缺、疾病、卵和幼虫捕食者、寄生)的影响。有迹象表明,落叶树的树叶质量下降和微生境的改变能诱导叶蜂的延长滞育(Kolomiets *et al.*,1979)。

表 1 不同栖息地(微生境和大生境)具有延长滞育的昆虫物种数

Table 1 Insect species of prolonged diapause in different habitats (micro- and macrohabitats)

生境 Habitats	延长滞育数量 Number of prolonged diapause		
	种 Species	属 Genera	科 Families
苔原、冻土、北极、干旱环境 Tundra, arctic, arid environments	15	11	8
球果、水果、坚果、寄主个体、瘿、蘑菇 Cones, fruits, nuts, host individuals, galls, mushrooms	54	39	21
叶、花、草本植物 Leaves, flowers, vegetation	73	49	26
混合生境 Mixed	13	10	7

注:数据来源于 Danks(1987)。Data from Danks (1987)。

松叶蜂的寄生昆虫(即寄生天敌)的延长滞育也能解释这种现象:寄主种群的下降必然引起寄生昆虫种群的下降,在显著下降期间,拟寄生个体所能做的是最好保持在延长滞育中。在此,重要的因素是变化的资源水平而不是寄生昆虫密度制约。

叶蜂的延长滞育是由于不稳定的种群动态,一些自然天敌昆虫也是如此(Hanski,1987)。当延长滞育是由于不稳定的种群动态而不是由于生境的变化,那这种延长滞育通常就是密度制约型延长滞育,密度制约型延长滞育比非密度制约型延长滞育更能允许其个体去开发利用更有利的生育机会。另一方面,密度制约型延长滞育能降低种群波动。

2.2 多物种相互作用的延长滞育

以上的延长滞育一般只涉及一个种群,不存在种间竞争或寄生与被寄生现象,是单个种群的延长滞育,而事实上,在同一栖息微生境中还存在多种昆虫相互作用的现象,即存在种间竞争、寄主与寄生昆虫等多物种间相互作用的延长滞育(Hanski,1988)。

2.2.1 种间竞争的延长滞育 Annala(1981)研究认为,挪威云杉球果害虫至少具有 4 个竞争性的种,是种间竞争延长滞育的很好的例子,这 4 种昆虫都具有延长滞育行为,但存在明显的数量差异(图 2)。云杉球果卷蛾 *Laspeyresia strobilella* 和云杉球果花蝇 *Hylemyia anthracina* 绝大多数个体都是一个冬天过后羽化,不进入延长滞育(图 2: A, B);而 2 种种子害虫,云杉种子瘿蚊 *Plemeliella abietina* 和云杉种子大痣小蜂 *Megastigmus*

strobilobius 延长滞育多数持续 2~4 年(图 2: C, D)。

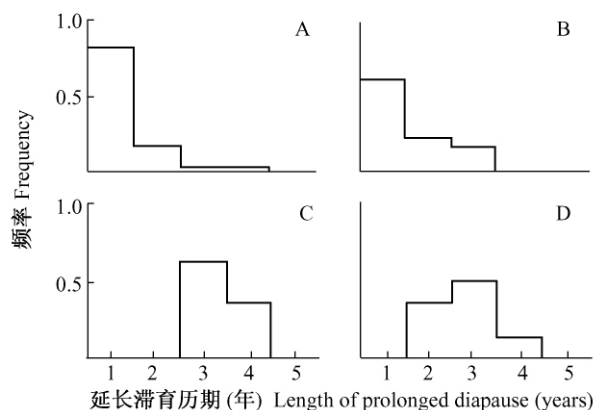


图 2 生活在挪威云杉球果(A、B)和种子(C、D)的 4 种害虫延长滞育历期的频率分布

Fig. 2 Distribution of diapause length in four species of insects breeding in the cones (A and B) and seeds (C and D) of the Norway spruce

A: *Laspeyresia strobilella* (2 780); B: *Hylemyia anthracina* (443); C: *Plemeliella abietina* (610); D: *Megastigmus strobilobius* (1 441). (Number of individuals reared in brackets) (Data from Annila, 1981).

挪威云杉球果产量年度间变化很大,但存在着明显的 3 年周期性变化。球果产量的时序变化的两个组成部分的相对大小决定着延长滞育类型:当正常、随机成分强于循环成分时,有利于以上述 2 种球果害虫为代表的滞育类型,即仅少数个体进入相对短期的延长滞育;而当周期性循环明显时,有利于个体通过生活周期延长来推迟羽化,正如上述的 2 种种子害虫延长滞育持续 2~4 年(Hanski, 1988)。

但是,这 4 种害虫都经历了相同的球果产量变化,为什么会表现出不同的延长滞育类型?可能的解释是:其一,在种子和球果昆虫中竞争往往是很剧烈的,这必然将限制共存物种的数量(Mattson, 1986),当昆虫种群数量远大于球果数量时,几乎全部球果和球果害虫都面临死亡;其次,如果种群被迫采用如图 2 所示的 2 种延长滞育类型中的一种,最佳的滞育方式取决于其他昆虫正进行的滞育方式,如果 2 种昆虫有不同的滞育方式,共存就比较容易。短期滞育的种类有利于在球果产量低的年份躲避种间竞争;而长期滞育的

种类能充分利用球果产量高峰年份相对丰富的资源。诚然,一个多态性物种,无论时序变化如何,均可以使用所有的资源。不同延长滞育类型显然有助于这 4 种昆虫在同一资源上的共存(Hanski, 1988)。

2.2.2 寄主昆虫与寄生昆虫之间的延长滞育

寄生性昆虫在自然界是相当丰富的(大约有 25% 的昆虫是寄生昆虫),是害虫生物防治的重要虫源,但具有多样化的生物学(Corley and Capurro, 2000)。在未知数量的寄主与拟寄生系统中存在一个复杂的延长滞育情况,延长滞育对寄主与寄生昆虫之间的影响存在 3 种模式:(a)寄生昆虫的延长滞育受寄主的生理调控,两者同步进入延长滞育(Valera *et al.*, 2006),如云杉树蜂 *Sirex noctilio* 与其寄生昆虫黑色枝附癭蜂 *Ibalia leucospoides*; (b)寄生昆虫干扰寄主的发育、防止寄主进入延长滞育;(c)寄主的延长滞育不受寄生昆虫攻击的影响,或寄生的延长滞育发生在寄生昆虫攻击之前(Corley *et al.*, 2004)。

Annala(1981)研究了芬兰的挪威云杉球果昆虫及其寄生昆虫。在这些昆虫中延长滞育是很普遍的,这显然是由于年度间可获得性资源变化很大。其各自的寄生昆虫也同样具有延长滞育特性;而且他们的羽化与寄主是很同步的。云杉种子癭蚊的寄生昆虫即使在不同的年份已完成发育也倾向于与其寄主同步羽化,这表明,癭蚊和其寄生昆虫的羽化至少受到相同外因诱导的部分调控。另一例子,如果寄生昆虫在其早期发育期不杀死寄主,那它就会紧跟其寄主的滞育模式(无论是简单滞育还是延长滞育),如,姬蜂 *Lamachus eques* 和寄蝇 *Drino gilva*,及其寄主松黄叶蜂 *Neodiprion sertifer* (Martinek, 1985)。

一个有趣的例子是,云杉球果花蝇的寄生昆虫平均延长滞育历期比其寄主花蝇的延长滞育更长,松黄叶蜂 *N. sertifer* 和其寄生昆虫 *Pheolophus basizonus* 也有类似的现象(Kolomiets *et al.*, 1979)。是否寄生昆虫比其寄主有更长的滞育是一种普遍现象,是否这是一种适应性?有待进一步研究。

3 延长滞育的物候学

昆虫的延长滞育主要受基因控制,但其表达却受到环境诱因如温度(Nelson, 1962; Dean and

Hartley, 1977; Higaki and Ando, 1999; Higaki and Ando, 2000)、湿度(Ingrisch, 1986)、光周期与温度的相互作用(Geyspits, 1965)、食料及寄生昆虫的攻击等影响(Higaki, 2005)。

3.1 气候因子在昆虫延长滞育诱导中的作用

与简单滞育相似,昆虫延长滞育的诱导同样受到多个因子(如温度、光周期、湿度等)影响,但气候因子对延长滞育诱导的作用有时也不同于简单滞育。如松黄叶蜂 *N. sertifer* 幼虫饲养在 21℃、长光照下则其预蛹进入正常的简单滞育,在 21℃、短光照下则无滞育,但如果幼虫在光周期小于 16 h 和土壤温度低于 10℃ 下饲养将诱导一小部分预蛹进入正常的或更短的滞育,大部分预蛹则进入延长滞育,延长滞育将导致成虫在 160 ~ 800 d 内羽化并出现 3 个明显的羽化时期(200 d、400 d、740 d),并打破该种群正常的一化性生活史(Sullivan and Wallace, 1967)。

光周期对昆虫简单滞育的诱导往往起着重要作用,许多重要农林害虫的滞育是由光周期控制的。但光周期在昆虫延长滞育诱导中的作用似乎不太重要。如草蛉 *Chrysopa dorsalis* Burmeister 在滞育诱导期间,延长滞育的表达与光周期无关,但高温(28℃)可增加其延长滞育率。高温和低湿的相互作用,是最重要的延长滞育的环境因素,而光周期显然在诱导延长滞育中不起重要作用(如,在 24℃ 下,长日照与短日照的预蛹延长滞育率几乎相同)(Volkovich, 2006)。同样,光周期对黄杉球果蛾 *Barbara colfaxiana* (Kearfott) 的延长滞育也没有直接影响(Hedlin *et al.*, 1982)。这是否是一种普遍现象,有待于进一步研究。

一些昆虫的延长滞育率受湿度、土壤质地和气体含量(CO₂和O₂)的调节。欧洲栗象 *Curculio elephas* Gyllenhal 滞育持续时间可能主要与 10—12 月的土壤湿度和土壤空气含量有关(Menu and Debouzie, 1993)。马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* Say 延长滞育的表达强烈地受到环境条件的影响,特别是湿度的影响(Tauber and Tauber, 2002)。

3.2 食料因子对昆虫延长滞育诱导的影响

一些植食性昆虫,特别是单食性或严格的寡食性的昆虫,对食料资源的依赖性很强,如果其食料资源年度间波动很大,那么食料就可能成为其

延长滞育调控的主要因子。延长滞育是以花、果实、种子为食的昆虫的一个特性,这些食物年度间丰度变化较大。生活在针叶树种子和球果中的昆虫延长滞育是很常见的,这毫无疑问是因为许多针叶树的球果产量在年度间存在剧烈的时空变化(波动)。

落叶松球果结实量是影响球果花蝇延长滞育的重要因子,球果产量高时,受花蝇危害率较低,第 2 年花蝇的延长滞育率则高;球果产量低时,受花蝇危害率较高,第 2 年花蝇的延长滞育率则低(赵铁良等, 2002)。在幼虫发育阶段球果的化学成分也影响一些害虫的延长滞育,这些化学成分也许为球果内幼虫提供了未来(来年)球果结实量的迹象暗示,或许简单地诱发延长滞育(胡木林和张克斌, 1995)。

Bulmer 的模型预测,利用多变化资源的种类比利用恒定资源的种类具有更高的延长滞育发生率(Bulmer, 1984)。Annala(1982)比较了分别生活在西伯利亚冷杉(*Abies sibirica*)和黄杉(*Pseudotsuga menziesii*)种子内的胶冷杉种小蜂 *Megastigmus specularis* 和黄杉籽长尾小蜂 *M. spermatrophus*。西伯利亚冷杉每年都有丰富或适中的球果产量,因此其种子捕食者 *M. specularis* 冬季过后通常都能羽化,没有延长滞育的。相反,黄杉每年每树的球果产量却变化很大(从零到几千不等),其种子捕食者 *M. spermatrophus* 通常延长滞育持续 3 ~ 5 年。在昆虫中延长滞育是一个明显的适应性。许多昆虫具有强的选择压力,能预测次年球果产量大小(Annala, 1981; Hedlin *et al.*, 1982; Hanski, 1988)。

对寄主植物产生影响的天气因子也可通过对昆虫营养的影响而影响昆虫延长滞育的诱导。黄杉球果蛾幼虫取食期间不同的树及其不同的腋芽原基可能影响昆虫延长滞育的诱导。延长滞育的云杉球果卷蛾 *L. strobilella* 体重比其简单滞育的重很多(Bakke, 1971),这也说明昆虫的营养对延长滞育的诱导有影响(Hedlin *et al.*, 1982)。

3.3 作物轮作对昆虫延长滞育的影响

一些害虫通过选择提高延长滞育率来抵抗作物轮作(Krysan *et al.*, 1986; Levine *et al.*, 1992)。如,北方玉米根虫 *Diabrotica barberi* Smith & Lawrence 是美国中西部非轮作区玉米的重要害

虫,由于其幼虫不能在大豆、紫花苜蓿、小麦等根部存活,作物轮作是防治该虫的有效方法。该虫的延长滞育率与当地玉米轮作率呈显著正相关。如,伊利诺斯州是采用有规律的一年轮作制度(一年玉米一年大豆),所以该虫在该州滞育1~4个冬季后的孵化率分别为50.6%、41.2%、8.0%、0.3%,即延长滞育持续时间多为2个冬天,而南达科他州却采用无规律的轮作制度,多采用1、2年轮作制度(即隔1年或2年种玉米),也有部分3年轮作的,因此该虫滞育1~4个冬季后的孵化率分别为48.9%、20.6%、20.9%、9.6%,即简单滞育率与伊利诺斯州相似(均为50%左右),延长滞育持续时间变化较大,多为2~3个冬季且其孵化率相近,3~4个冬季后孵化率达30.5%,而伊利诺斯州却只有8.3%。另外,玉米连年种植的一些地区却没有发现该虫延长滞育的现象。这些说明,北方玉米根虫的延长滞育持续时间与各地的耕作制度密切相关,轮作是其延长滞育的重要选择压力(Levine *et al.*, 1992)。美国科罗拉多州马铃薯甲虫 *L. decemlineata* 也有类似现象,延长滞育的发生可能影响害虫防控措施的效果,特别是对作物轮作的影响更大(Krysan *et al.*, 1986; Biever and Chauvin, 1990)。

3.4 寄生昆虫的攻击对寄主昆虫延长滞育的影响

通常瘿蚊种群承受着寄生昆虫攻击的选择压力和资源数量的波动,这些威胁可能造成该昆虫种群的灭亡。因此,个体进入延长滞育似乎在预防某些种群灭绝上起着至关重要的作用。食物短缺和缺乏合适的产卵场所是导致瘿蚊 *Dasineura rachiphaga* 和小竹瘿蚊 *Hasegawaia sasacola* 选择延长滞育的主要因素(Sunose, 1978)。相反,寄生昆虫的攻击是造成红楠瑞香瘿蚊 *Daphnephila machilicola*、伪安瘿蚊 *Pseudasphondylia neolitsea* 等瘿蚊死亡的重要因素,因此滞育是其避开攻击的一种策略。瘿蚊 *Asteralobia sasakii* 在全缘冬青上的延长滞育也是如此(Tabuchi and Amano, 2003)。

3.5 环境因子对昆虫延长滞育解除的影响

影响延长滞育解除的因素包括温度、湿度、光周期、食料和寄主诱导等。延长滞育的生理机制不清楚。然而,研究表明,一段时期的低温能使许多温带地区的昆虫完成滞育发育(Danks, 1987),

对延长滞育的解除也起着有效作用,但不同种类的昆虫对寒冷的敏感性不同。

据报道,以卵滞育的竹节虫 *Didymuria violescens* (Readshow and Bedford, 1971)、伊蠹 *Eobiana japonica* (Higaki, 2000)以及以蛹滞育的暗脉菜粉蝶 *Pieris napi* (Shapiro, 1979)延长滞育的解除所需的低温变异很大,特别长时间(1年以上)的寒冷能增加这些昆虫的延长滞育解除的百分率。另一方面,延长暴露在低温中的时间并不能提高苹果实蝇 *Rhagoletis pomonella* 蛹的滞育解除(Neilson, 1962)和距蠹 *Ephippiger ephippiger* 卵的滞育解除(Dean and Hartley, 1977)。低温可终止板栗象甲 *Curculio sikkimensis* 的延长滞育,但低温寒冷并不是板栗象甲幼虫延长滞育解除所必需的,在5℃下540 d也不能使幼虫解除滞育,20℃下需1 000 d以上才能使滞育幼虫全部恢复活动。以5℃ 20 d与20℃ 240 d为一周期,至少需要2~3个这样的周期幼虫的延长滞育才能100%解除。这表明,寒冷与温暖反复交替出现比持续寒冷(即使两种寒冷总天数相同)能更有效地促进延长滞育的解除。伊蠹 *E. japonica* 也具有类似的现象(Higaki and Ando, 2000)。在恒定高温的滞育强度分布以及对长时间寒冷的敏感性方面,这2种昆虫延长滞育的表现不同,但它们对周期性循环温度处理的反应是相似的。说明,低温与高温的周期性循环是这2种昆虫延长滞育解除的相当可靠的温度诱因(Higaki, 2005)。

低温诱导对长角象甲 *Exechesops leucopis* Jordan 解除滞育也是绝对必要的,因为在人工饲养时如果没有寒冷处理就没有成虫羽化。如果寒冷对打破滞育和启动羽化是必须的,那就可依据冬季寒冷程度预计成虫的羽化(Matsuo, 2006)。

另一个影响延长滞育解除的重要因子是湿度(水分)(Ushatinskaya, 1984)。Powell(1974)报道,生活在沙漠边陲和干旱地区滞育持续33个月的新北区草蛾 *Ethmia semilugens* 在人工浇水后仅40 d就可羽化,因此认为,零星降雨可能可终止其滞育(Hanski, 1988)。在印度干旱地区,高粱蔗蝗 *Hieroglyphus nigrorepletus* 胚胎滞育一般持续10~11个月,一部分卵滞育持续23个月,少数达3~4年,但所有的幼虫孵化时间都与季风雨的开始一致(Ushatinskaya, 1984)。类似的,湿度也是影响美国科罗拉多州马铃薯甲虫 *L. decemlineata* 滞育解

除的关键因素 (Biever and Chauvin, 1990)。昆虫如何对暗示未来环境条件的诱因作出反应从而调整其延长滞育历期, 这方面的工作研究很少。

4 延长滞育的生物学

延长滞育的个体将承受一定的代价, 包括新陈代谢能源损失、额外的死亡和生殖机会的丢失等。虽然在滞育期新陈代谢能源损失率很低, 但逐渐累加的新陈代谢能源损失却不断增加, 当滞育持续时间较长时, 这势必会影响其适应性 (Danks, 1987)。

4.1 延长滞育个体的体重与体型

在一些昆虫种类中, 体型更大的个体滞育期更长 (Bakke, 1971; Powell, 1989; Danforth, 1999)。Menu 和 Desouhant (2002) 指出个体能源对延长滞育是很重要的。体型小的个体通常储备更少的代谢能源, 但却比大个体有相对更高的代谢率 (Peters, 1983)。滞育持续时间越长, 体型小的个体能源下降越明显 (Matsuo, 2006)。长角象甲 *E. leucopis* 以未龄幼虫在野茉莉种子内滞育, 通过对实验室半自然条件下成虫羽化模式的 5 年观察发现该虫滞育历期为 1~4 个冬季。滞育 1 个冬季 (即简单滞育) 后羽化的成虫比滞育 2 个冬季以上 (即延长滞育) 羽化的成虫体型更小; 体型越小的个体在延长滞育后其体型将变得更小, 因此, 体型小的个体在较长滞育中处于劣势, 表明该象甲可依据其体型大小而改变其滞育历期, 体型小的个体倾向于更早时间终止滞育 (Matsuo, 2006)。以成虫越冬的大猿叶虫 *Colaphellus bowringi*, 滞育期 21 个月的个体的体重显著大于滞育期 5、11 和 17 个月的个体 (Wei et al., 2010)。据报道, 云杉球果卷蛾 *Laspeyresia strobilella*、丝兰蛾 *Prodoxus yinversus*、黄杉小卷蛾 *Barbara colfaxiana*、沙漠蜜蜂 *Perduta portalis*、欧洲栗象 *C. elephas* 也具有类似的情况, 延长滞育的个体体重比其简单滞育的重些 (Bakke, 1971; Powell, 1989; Sahota and Ibaraki, 1991; Danforth, 1999; Menu and Desouhant, 2002)。

一些昆虫简单滞育和延长滞育的个体通常在外表上、初始体重上的差异很细微, 然而经过一个滞育季节后, 延长滞育却要比简单滞育的体重损失小, 如, 草蛉 *Chrysopa dorsalis* 不同滞育持续时间的预蛹的茧的初始重量差异不大, 然而在滞育持

续 1 年内, 由于脱水和呼吸损失, 延长滞育的预蛹的体重损失要比简单滞育的损失小些 (分别损失其初始体重的 3.1%、4.2%)。相似的情况也出现在 *Chrysopa regalis* 中 (Volkovich, 2006)。

4.2 昆虫延长滞育的形态差别

一些昆虫延长滞育历期不同, 其形态、体色上也存在一定的差别, 如, 珠绵蚧 *Neomargardes gossypii*, 从珠形体外表观察, 滞育期 1~2 年的, 其珠形体棕褐色; 滞育期 2 年以上的, 其珠形体黑褐色; 滞育 3~5 年的, 其珠形体外面包一层白色腊质; 滞育 5 年以上的, 其珠形体外包两层白色腊质; 珠形体外包两层腊质且其表面有铜绿色锈斑的滞育期最长, 可达 8 年之久 (王林瑶, 1990)。

4.3 昆虫延长滞育的性别差异

大多数昆虫的雌雄性进入延长滞育的比例是相似的, 但昆虫滞育后性比的变化却很少被注意, 其实昆虫延长滞育后的发育存在性别差异的现象是很普遍, 通常是雄虫先羽化, 雌虫后羽化, 雌虫多于雄虫 (王小平和薛芳森, 2006)。Soula 和 Menu (2003) 曾报道, 在欧洲栗象 *C. elephas* 中, 延长滞育的幼虫 1 年和 2 年后羽化的个体, 均存在一定的性别偏好, 雌虫多于雄虫, 且雄虫比雌虫更早羽化。在纽约北部, 马铃薯甲虫 *L. decemlineata* 延长滞育率平均 2.3% (0~7.2%), 延长滞育羽化的雌雄虫比为 97:64 (Tauber and Tauber, 2002)。

黄杉种子大瘿小蜂 *M. spermatrophus* 由延长滞育世代羽化出来的后代雌雄性比明显地高于非延长滞育世代羽化出来的后代, 而且孤雌生殖的雌虫仅产生非滞育型的雄蜂, 与其母蜂是否经过延长滞育期无关, 进而表明受精对于诱发雄蜂延长滞育是必须的 (Rappaport and Jenkins, 1993)。

延长滞育的长角象甲在眼部突出程度上存在性别差异 (眼柄长度影响雄虫对性内选择的适应性), 滞育持续期影响着眼柄长度: 滞育延长 1 年, 体型较大的雄虫的眼柄长度几乎保持不变, 而体型较小雄虫的眼柄则大大缩短。所有雌虫的眼柄都会依滞育期长短而相应缩短, 个体差异不大 (Matsuo, 2006)。

4.4 延长滞育雌虫生殖力变化

昆虫延长滞育后其生殖力和成虫寿命一般有所下降。比如, 松柏锯角叶蜂 *Neodiprion swainei*、短叶松锯角叶蜂 *N. sertifer* 延长滞育后它们的繁殖

力或成虫寿命均下降 (Geyspits, 1965; Menu and Debouzie, 1993)。红尾肉蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 蛹的延长滞育导致其存活率下降及滞育后雌虫产卵量下降 (Matsuo, 2006)。

但在一些昆虫中,滞育持续期对滞育后雌虫的生殖力没有影响或影响很小,例如,以幼虫延长滞育的欧洲栗象 *C. elephas* 1 年和 2 年后羽化的个体,雌虫的产卵量是相似的 (Menu and Desouhant, 2002)。马铃薯甲虫 *L. decemlineata*、松叶蜂 *G. polytoma*、沙漠蜜蜂 *Perdita portalis*、麦红吸浆虫 *S. mosellana* 中也存在类似影响。麦红吸浆虫延长滞育 1~2 年的虫体仍有较大的生殖潜能 (胡木林和张克斌, 1995)。延长滞育的概率可能与高的幼虫体重相关联,充足的代谢储备确保了延长滞育后昆虫仍具有高的生殖力 (Menu and Desouhant, 2002)。

在以成虫越冬的大猿叶虫 *C. bowringi* 中,延长滞育的成虫 (21 个月) 体型明显更大,因此其滞育后的产卵量显著高于滞育期较短的个体 (5、11、17 个月) (Wei *et al.*, 2010)。

5 延长滞育的遗传性

昆虫种类繁多,不同种昆虫具有不同的延长滞育特性,同种昆虫的不同地理种群也有不同的延长滞育特性。如,在西欧,55% 的球果害虫、所有在种子内发育的害虫均可进入延长滞育期,延长滞育在危害 2 年生活期球果的害虫中百分比高于危害 3 年生活期球果的害虫 (孙江华和方三阳, 1996)。这种现象,目前还未得到解释。即使同一种害虫,进入延长滞育的比例也因地而异。是否存在一种简单滞育所没有的专门控制延长滞育的机制? 目前尚不清楚。

一个重要的问题是:由谁来控制延长滞育,是个体自身 (当代) (环境因子) 还是其母本 (父代) (遗传因子)? Danks (1987) 认为,两种机制都可能存在,且父代及其子代都能对滞育起决定作用。对于非密度制约型滞育,假设父代控制滞育,则所有繁育的雌虫应当产生相同的延长滞育和非延长滞育子代的混合群,这种混合群在特定的环境中具有最高的适应性。一个可能的复杂因素是,在一个真正的种群中所有的个体不可能经历相同的环境。相反,对于密度制约型滞育,无论由谁控制滞育,不同的雌虫可能产生不同的延长滞育和非

延长滞育子代的混合群,种群中延长滞育和非延长滞育子代的比例预示着演变成这样一个价值,所有繁育的雌虫 (父代控制滞育) 或所有其子代 (子代控制滞育) 有相同的适应性。雌虫之间其延长滞育子代比例存在差异表明是密度依赖型滞育,如果没有这种差异则可能是非密度依赖型滞育也可能是密度依赖型滞育 (Hanski, 1988)。

延长滞育并不是由基因单独控制的,一些昆虫的父代与子代之间的滞育就不存在相关性。如,黄杉球果蛾 *B. colfaxiana* 种群显然是由许多对环境条件不同反应产生的不同滞育潜力的个体组成的,父代的滞育习性对子代延长滞育没有直接影响。这种由环境条件引起的个体间滞育潜力的变异,在其它延长滞育昆虫中也是如此,这也是遗传异质性的表现 (Powell, 1974; Hedlin *et al.*, 1982)。

延长滞育发生的种内遗传变异和时序变异的机制,不是很清楚。已发现具有延长滞育的明显种内变异的有叶蜂 (Eichhorn, 1977)、瘿蚊 (Sunose, 1978)、鳞翅类昆虫等。松叶蜂 *G. polytoma* 的一化性和二化性种群比多化性种群具有明显更高的延长滞育率。美洲芹凤蝶 *Papilio zelicaon* Lucas 延长滞育至少 2 年。取食伞形科植物 (当归等) 的一化性种群,比取食引种茴香 *Foeniculum vulgare* 的多化性种群,具有更高的延长滞育率 (Sims, 1983)。在美国西部一些易干旱的天然栖息地野生茄属寄主植物上,马铃薯甲虫 *L. decemlineata* 延长滞育率高达 22% (Hsiao, 1978; Biever and Chauvin, 1990),在这样的栖息地,延长滞育是有利的。相反,在东欧栽培马铃薯上,其延长滞育相对较低 (<1%),在美国东北部,其延长滞育也较低 ($\approx 2\%$)。这说明,马铃薯甲虫 *L. decemlineata* 在延长滞育上存在遗传变异,即通过改变延长滞育率来应对环境条件的变化 (Tauber and Tauber, 2002)。

6 延长滞育的生态意义

6.1 延长滞育与迁移扩散

迁飞和滞育是昆虫对不利环境条件反应的两种相反的选择 (Southwood, 1977)。延长滞育频率与迁移扩散率呈负相关。滞育与迁移扩散以交替的方式逃避不利的环境,延长滞育通常被认为是迁移扩散的替换性策略 (Venable and Lawlor,

1980; Bulmer, 1984; Klinkhamer *et al.*, 1987; Hanski, 1988)。很明显,如果环境条件的波动与当地种群同步,则将选择有利的延长滞育而不是迁移扩散(Gadgil, 1971; Ellner and Shmida, 1981)。Ellner 和 Shmida (1981) 曾指出,如果竞争趋向于在同科间发生,如果滞育是由父代控制,即使没有密度波动,竞争也可促进延长滞育。通过子代的分散羽化,父代降低其子代间的竞争,从而增加其适应性。对于昆虫,迁移扩散很有可能比延长滞育能更有效地降低近亲间的竞争(Hamilton and May, 1977)。

6.2 延长滞育对种群动态的影响

当羽化不受现时环境条件限制时,大多数昆虫延长滞育倾向于降低种群大小的变化。在不利于繁殖的季节,延长滞育可缓冲种群大小的急剧下降。例如,生活在拉普兰牛肝菌中的食真菌性昆虫泉蝇 *Pegomya* spp., 种之间的延长滞育频率变化极大(4% ~ 68%), 高频率延长滞育的昆虫种类比低频率延长滞育的种类具有更高丰度。大多数泉蝇发生的地理位置北界限是拉普兰。延长滞育通常对边缘种群的生存具有重要作用,边缘种群可能经历更多的其难适应的环境时空变化(Waldbauer, 1978)。研究显示,斑点飞蛾 *Zygaena trifolii* 的德国种群普通具有延长滞育特性,但其西班牙种群却无此特性。德国种群是其发生北界限,发生在小型和孤立的栖息地(Waldbauer, 1978; Hanski, 1988)。

当波动完全是由种群动态引起时,延长滞育也能增加种群的稳定性。延长滞育使寄主与寄生昆虫相互作用的稳定性明显提高(Ringel *et al.*, 1998)或稍有提高(Corley *et al.*, 2004)。

6.3 延长滞育对生物入侵速率的影响

延长滞育对生物入侵速度的影响目前尚不十分清楚。延长滞育是否有利于提高入侵能力,是与环境的随机性水平有很大关系的。在环境随机性足够高(波动性大)时,低延长滞育率(10% ~ 20%)(1 ~ 2年后羽化)比简单滞育具有更高的入侵速率,即延长滞育通过增加种群随机增长率来提高入侵能力。然而,在环境随机性水平低时,延长滞育却并不能有助于入侵(Mahdjoub and Menu, 2008)。

种群内部分个体的延长滞育在入侵生物增殖

阶段是有利的,因为延长滞育能提高种群的几何增长率、降低在随机环境中的灭绝风险(“赌注式”策略)(Walker, 1986; Philippi and Seger, 1989; Menu, 1993; Menu and Debouzie, 1993; Menu *et al.*, 2000)。然而在入侵生物扩展蔓延阶段其作用却并不明显。一个“赌注式”基因型(滞育历期的变异)可能失去繁育和空间迁移的机会。此外,如果迁飞能力与滞育持续时间之间存在权衡利弊(即两者只能择其一),延长滞育就可能付出代价、降低入侵速率。Mahdjoub 和 Menu(2008)认为,在恒定的环境中,延长滞育将大大降低入侵速率(例如,如果种群中有一半的个体进入延长滞育,则入侵速率降低 65%),其代价是较高的。随延长滞育率增加,入侵速率将降低;在随机性较低的波动环境中,延长滞育并不能使入侵速率最大化。在这种环境中,正如在恒定环境中一样,就延长滞育率而言入侵速率是下降的。相反,一个低延长滞育率(10% ~ 20%)的多样化“赌注式”策略,如果环境随机性(波动性)足够高,能使入侵速率最大化。因此,如果环境随机性较高,延长滞育则有利于提高其入侵能力。但并不是延长滞育本身提高了入侵能力,而是由于延长滞育提高了种群在随机环境中的平均增长率,而高的种群增长率促进了入侵(Mahdjoub and Menu, 2008)。

7 结 语

滞育是昆虫的一种普遍现象,而且一种昆虫的滞育往往呈现多态现象。如大猿叶虫 *C. bowringi* 滞育就存在明显的多态现象,包括越冬滞育、越夏滞育、冬-春-夏滞育、夏-秋-冬滞育、延长滞育、二次滞育和非滞育成虫产卵后滞育,使滞育群体的组成更为复杂(薛芳森等, 2002; 王小平等, 2005)。以成虫滞育的马铃薯甲虫 *L. decemlineata* 和以幼虫滞育的斑点蛾 *Zygaena* sp.、麦红吸浆虫 *S. mosellana* 也存在滞育多态现象(薛芳森等, 2002),有利于其适应多样化的、变化不定的环境,保持物种的稳定。简单滞育与延长滞育的成虫均在一年之中相同的某一特定时间羽化,且与寄主同步发生(Menu, 1993)。为什么会存在这些现象,延长滞育的诱导、解除因子是否与其他滞育形式相同? 昆虫通过何种机制解除其延长数年的滞育? 对控制延长滞育的诱导、维持、解除的生理机制研究极少。是否存在一种简单滞育所没

有的专门控制延长滞育的机制? 这些都有待于深入研究,值得昆虫学家关注。

参考文献 (References)

- Annala E, 1981. Fluctuations in cone and seed insect populations in Norway spruce. (In Finnish with English summary.) *Commun. Inst. Forest Fennica*, 101: 1—32.
- Annala E, 1982. Diapause and population fluctuations in *Megastigmus specularis* Walley and *Megastigmus spermatrophus* Wachtl (Hymenoptera: Torymidae). *Ann. Entomol. Fenn.*, 48: 33—36.
- Bakke A, 1971. Distribution of prolonged diapausing larvae in populations of *Laspeyresia strobilella* L. (Lep. Tortricidae) from spruce cones. *Norsk. ent. Tidsskr.*, 18: 89—93.
- Barnes HF, 1952. Studies of fluctuations in insect populations. XII. Further evidence of prolonged larval life in the wheat-blossom midges. *Ann. Appl. Biol.*, 39: 370—373.
- Biever KD, Chauvin RL, 1990. Prolonged dormancy in a Pacific Northwest population of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Can. Entomol.*, 122: 175—177.
- Bulmer MG, 1984. Delayed germination of seeds: Cohen's model revisited. *Theor. Popul. Biol.*, 26: 367—377.
- Corley JC, Capurro AF, 2000. The persistence of simple host-parasitoid systems with prolonged diapause. *Ecologia Austral.*, 10: 37—45.
- Corley JC, Capurro AF, Bernstein C, 2004. Prolonged diapause and the stability of host-parasitoid interactions. *Theor. Pop. Biol.*, 65(2): 193—203.
- Danforth BN, 1999. Emergence dynamics and bet hedging in a desert bee *Perdita portalis*. *Proce. Royal Soc. London B*, 266: 1985—1994.
- Danks HV, 1987. Insect Dormancy: an Ecological Perspective. Biological Survey of Canada No. 1, Ottawa.
- Dean RL, Hartley JC, 1977. Egg diapause in Ephippiger (Orthoptera: Tettigoniidae). I. The incidence, variable duration, and elimination of the initial diapause. *J. Exp. Biol.*, 66: 173—183.
- Eichhorn O, 1977. Studies on the autecology of the common pine sawfly *Diprion pini* (L.). I. Strain-specific differences in emergence and diapause. *Z. Angew. Entomol.*, 82: 395—414.
- Eichhorn O, 1982. Untersuchungen zur Ökologie der gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* (L.) (Hym., Diprionidae). VII. Populationsdynamische Faktoren. *Zeitschr. Angew. Entomol.*, 94: 271—300.
- Ellner S, Shmida A, 1981. Why are adaptations for longrange seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia*, 51: 133—144.
- Gadgil M, 1971. Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology*, 52: 253—261.
- Geyspits KF, 1965. Photoperiodic and temperature reactions affecting the seasonal development of the pine moths *Dendrolinus pini* L. and *D. sibiricus* Tschew. (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Entomol. Rev.*, 44: 316—325.
- Hackman W, 1976. The biology of Anthomyiid flies feeding as larvae in fungi (Diptera). *Notulae Entomol.*, 56: 129—134.
- Hamilton WD, May RM, 1977. Dispersal in stable habitats. *Nature*, 269: 578—581.
- Hanski I, 1987. Pine sawfly population dynamics: patterns, processes, problems. *Oikos*, 50: 327—335.
- Hanski I, 1988. Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observations. *Ann. Zool. Fenn.*, 25: 37—53.
- Hedlin AF, Miller GE, Ruth DS, 1982. Induction of prolonged diapause in *Barbara colfaxiana* (Lepidoptera: Olethreutidae): correlations with cone crops and weather. *Can. Entomol.*, 114: 465—471.
- Higaki M, 2005. Effect of temperature on the termination of prolonged larval diapause in the chestnut weevil *Curculio sikkimensis* (Coleoptera: Curculionidae). *J. Insect Physiol.*, 51: 1352—1358.
- Higaki M, Ando Y, 1999. Seasonal and altitudinal adaptations in three katydid species: ecological significance of initial diapause. *Entomol. Sci.*, 2: 1—11.
- Higaki M, Ando Y, 2000. Effect of temperature on the termination of prolonged initial diapause in *Eobiana japonica* (Bolivar) (Orthoptera: Tettigoniidae). *Entomol. Sci.*, 3: 219—226.
- Hsiao TH, 1978. Host plant adaptations among geographic populations of the Colorado potato beetle. *Entomol. Exp. Appl.*, 24: 437—447.
- 胡木林, 张克斌, 1995. 麦红吸浆虫滞育习性研究. 昆虫知识, 32(1): 13—16.
- Ingrisch S, 1986. The pluriennial life cycles of the European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera). 3. The effect of drought and the variable duration of the initial diapause. *Oecologia*, 70: 624—630.
- Klinkhamer PGL, De Jong TJ, Jong TJ, Metz JAJ, Val J, 1987. Life history tactics of annual organisms: the joint effects of dispersal and delayed germination. *Theor. Popul.*

- Biol.* , 32: 127—156.
- Kolomiets NG , Stadnitskii GV , Vorontzov AI , 1979. The European Pine Sawfly. Amer. Publ. Co. , Pvt. Ltd. , New Delhi. 12—46.
- Krysan JL , Foster DE , Branson TF , 1986. Two years before hatch: rootworms adapt to crop rotation. *Bull. Ent. Soc. Am.* , 32: 250—253.
- Levine E , Oloumi Sadeghi H , Fisher JR , 1992. Discovery of multiyear diapause in Illinois and South Dakota northern corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) eggs and incidence of the prolonged diapause trait in Illinois. *J. Econ. Entomol.* , 85(1): 262—267.
- Mahdjoub T , Menu F , 2008. Prolonged diapause: A trait increasing invasion speed? *J. Theor. Biol.* , 251 (2) : 317—330.
- Martinek V , 1985. Egg and larval parasites of the European pine sawfly *Neodiprion sertifer* (GEOFF.) in Bohemia. Ceskoslovenska Akademie Ved , Praha. 1—123.
- Matsuo Y , 2006. Cost of prolonged diapause and its relationship to body size in a seed predator. *Funct. Ecol.* , 20(2): 300—306.
- Mattson WJ , 1986. Competition for food between two principal cone insects of red pine , *Pinus resinosa*. *Environ. Entomol.* , 15: 88—92.
- Menu F , 1993. Strategies of emergence in the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* , 96: 383—390.
- Menu F , Debouzie D , 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects: example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* , 93: 367—373.
- Menu F , Desouhant E , 2002. Bet-hedging for variability in life cycle duration: bigger and later-emerging chest nut weevil shave in ereased probability of prolonged diapause. *Oeeologia* , 132: 167—174.
- Menu F , Roebuck JP , Viala M , 2000. Bet-hedging diapause strategies in stochastic environments. *Amer. Nat.* , 155: 724—734.
- Neilson WTA , 1962. Effects of temperature on development of overwintering pupae of the apple maggot , *Rhagoletis pomonella* (Walsh). *Can. Entomol.* , 94: 924—928.
- Peters RH , 1983. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press , Cambridge , UK. 1—55.
- Philippi T , Seger J , 1989. Hedging ones evolutionary bets , revisited. *Trend. Ecol. Evol.* , 4: 41—44.
- Powell JA , 1974. Occurrence of prolonged diapause in ethmiid moths. *Pan-Pacific Entomol.* , 50: 220—225.
- Powell JA , 1986. Records of prolonged diapause in Lepidoptera. *J. Res. Lepid.* , 25(2): 83—109.
- Powell JA , 1989. Synchronized , mass-emergences of a yucca moth , *Prodoxus yinversus* (Lepidoptera: Prodoxidae) , after 16 and 17 years in diapause. *Oecologia* , 81: 490—493.
- Powell JA , 2001. Longest insect dormancy: Yucca moth larvae (Lepidoptera: Prodoxidae) metamorphose after 20 , 25 and 30 years in diapause. *Ann. Entomol. Soc. Am.* , 94 (5) : 677—680.
- Rappaport N , Jenkins MJ , Roques A. 1993. Estimating effect of *Mekastigmus supermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) on Douglas-fir seed production : new paradigm. *J. Econ. Entomol.* , 86: 845—849.
- Readshow JL , Bedford GO , 1971. Development of the egg of the stick insect *Didymuria violescens* with particular reference to diapause. *Aust. J. Zool.* , 19: 141—158.
- Ringel MS , Rees M , Godfray HCJ , 1998. The evolution of diapause in a coupled host—parasitoid system. *J. Theor. Biol.* , 194: 195—204.
- Roff DA , 1992. The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis. Chapman & Hall , New York. 1—336.
- Sahota TS , Ibaraki A , 1991. 1- and 2-year dormancy of the Douglas-fir cone moth , *Barbara colfaxiana* KFT (Lepidoptera: Olethreutidae) : possible relation to individual weights. *Can. Entomol.* , 123: 1153—1155.
- Shapiro AM , 1979. The phenology of *Pieris napi microstriata* (Lepidoptera: Pieridae) during and after the 1975—77 California drought , and its evolutionary significance. *Psyche* , 86: 1—10.
- Sims SR , 1983. Prolonged diapause and pupal survival of *Papilio zelicaon* Lucas (Lepidoptera: Papilionidae). *J. Lep. Soc.* , 37(1): 29—37.
- Soula B , Menu F , 2003. Variability in diapause duration in the chestnut weevil: mixed ESS , genetic polymorphism or bet-hedging. *Oikos* , 100: 574—580.
- Southwood TRE , 1977. Habitat , the templet for ecological strategies. *J. Anim. Ecol.* , 46: 337—365.
- Sullivan CR , Wallace DR , 1967. Interaction of temperature and photoperiod in the induction of prolonged diapause in *Neodiprion sertifer*. *Can. Entomol.* , 99: 834—850.
- 孙江华 ,方三阳 , 1996. 世界针叶树球果种实害虫研究进展. *世界林业研究* , (2) : 23—32.
- Sunose T , 1978. Studies on extended diapause in *Hasegawaia sasacola* Monzen (Diptera , Cecidomyiidae) and its parasites. *Kontyû* , 46: 400—415.
- Tabuchi K , Amano H , 2003. Polymodal emergence pattern and parasitoid composition of *Asteralobia sasakii* (Monzen)

- (Diptera: Cecidomyiidae) on *Ilex crenata* and *I. Integra* (Aquifoliaceae). *Appl. Entomol. Zool.*, 38 (4): 493—500.
- Tauber M J, Tauber C A, Masaki I, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, Oxford. 1—327.
- Tauber MJ, Tauber CA, 2002. Prolonged dormancy in *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae): A ten-year field study with implications for crop rotation. *Environ. Entomol.*, 31(3): 499—504.
- Turgeon JJ, Roques A, Groot P, 1994. Insect fauna of coniferous seed cones: diversity, host plant interactions and management. *Annu. Rev. Entomol.*, 39: 179—212.
- Ushatinskaya RSA, 1984. Critical review of the superdiapause in insects. *Ann. Zool.*, 21: 3—30.
- Valera F, Casas CA, Calero TMA, 2006. Prolonged diapause in the ectoparasite *Carnus hemapterus* (Diptera: Cyclorrhapha, Acalyptratae) -how frequent is it in parasites? *Parasitology*, 133: 179—186.
- Venable DL, Lawlor L, 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia*, 46: 272—282.
- Volkovich TA, 2006. Seasonal development of the lacewing *chrysopa dorsalis burmeister* (Neuroptera: Chrysopidae) in the forest-steppe zone of russia. *Entomol. Rev.*, 86 (7): 741—750.
- Waldbauer GP, 1978. Phenological adaptation and the polymodal emergence patterns of insects// Dingle H (ed.). *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer, New York. 127—144.
- Walker TJ, 1986. Stochastic polyphenism: coping with uncertainty. *Fla. Entomol.*, 69: 46—62.
- 王林瑶, 1990. 珠绵蚧幼虫滞育期的观察. *昆虫知识*, 27 (2): 92.
- 王小平, 薛芳森, 华爱, 游兰韶, 2005. 大猿叶虫二次滞育和非滞育成虫产卵后滞育诱导的研究. *江西农业大学学报*, 27(4): 562—566.
- 王小平, 薛芳森, 2006. 昆虫滞育后的生物学特性. *昆虫知识*, 43(1): 10—15.
- Wei XT, Zhou YC, Xiao HJ, Wang XP, Bao ZM, Xue FS, 2010. Relationship between the natural duration of diapause and post-diapause reproduction in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Eur. J. Entomol.*, 107(3): 337—340.
- Xue FS, Kallenborn HG, 1993. Dispersive breeding in agricultural pest insects and its adaptive significance. *J. Appl. Entomol.*, 116: 170—177.
- 薛芳森, 李爱青, 朱杏芬, 桂爱礼, 蒋佩兰, 刘晓芬, 2002. 大猿叶虫生活史的研究. *昆虫学报*, 45(4): 494—498.
- 赵铁良, 孙江华, 严善春, 袁德成, 2002. 落叶松球果花蝇种团生物学特性与危害特点的补充. *中国森林病虫*, 21 (3): 6—8.