

马尾松毛虫高海拔种群发生对光周期的响应： 基于年龄-时期、两性生命表分析*

曾菊平^{1,2**} 欧阳芳² 王 勇³ 刘兴平¹

(1. 江西农业大学林学院 南昌 330045; 2. 中国科学院动物研究所 北京 100101;
3. 湖南省植保植检站 长沙 410005)

摘 要 马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* Walker 是南方林业重大害虫, 目前对其在高海拔区 (> 700 m) 的发生特点仍不清楚。本研究从湖南绥宁 (26.35°N, 110.09°E) 高海拔区采虫, 放在 5 个光周期处理下饲养, 以年龄-时期、两性生命表法计算种群参数, 揭示光周期对该种群发生的影响。结果显示: L:D = 15.5:8.5 (15.5 h) 和 L:D = 14.5:9.5 (14.5 h) 光周期处理组种群发生正常, 而 L:D = 11.5:12.5 (11.5 h)、L:D = 12.5:11.5 (12.5 h) 和 L:D = 13.5:10.5 (13.5 h) 光周期处理组未观察到成虫发生。15.5 h 组内禀增长率 (r) 为 0.057 d^{-1} , 净生殖力 (R_0) 为 55.73 粒, 单雌产卵力 (fecundity) 为 241.5 粒, 平均世代时间 T 为 71.05 d, 14.5 h 组 r 为 0.018 d^{-1} , R_0 为 6.29 粒, 显著低于 15.5 h 组。该种群在 14.5 h 光周期处理下表现出分散繁殖行为, 即出现两个繁殖期, 时差 1 个月左右。与 15.5 h 处理组相比, 14.5 h 处理组成虫寿命显著缩短。该研究表明: 马尾松毛虫高海拔种群对光周期变化响应强烈, 而湖南绥宁光周期在 7 月底就开始变短, 当地马尾松毛虫在这种光周期诱导下较早进入滞育发育, 因而种群年发生仅一代。

关键词 马尾松毛虫, 高海拔, 年龄-时期、两性生命表, 种群参数

Responses of a high altitude population of *Dendrolimus punctatus* to different photoperiods

ZENG Ju-Ping^{1,2**} OUYANG Fang² WANG Yong³ LIU Xing-Ping¹

(1. College of Forestry, Jiangxi Agriculture University, Nanchang 330045, China; 2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. Plant Protection and Quarantine Station, Hunan Province Agricultural Department, Changsha 410005, China)

Abstract *Dendrolimus punctatus* Walker is a key forest pest in South China, but its occurrence at high altitudes (> 700 m) is still unknown. We collected samples of *D. punctatus* at the high altitude site of Suining (26.35°N, 110.09°E). These samples were subjected to five successive photoperiods in the laboratory, with the aim of investigating the influence of photoperiod on population parameters, which were computed for different age-stages and by compiling two-sex life tables. The results show that entire captive population went into diapause at L:D = 15.5:8.5 (15.5 h) and L:D = 14.5:9.5 (14.5 h), but only partly at L:D = 11.5:12.5 (11.5 h), L:D = 12.5:11.5 (12.5 h) and L:D = 13.5:10.5 (13.5 h). Population parameters were calculated as 0.057 d^{-1} intrinsic rate of increase (r), net reproductive rate (R_0) of 55.73, fecundity of 241.5/female and 71.05 d mean generation time (T) at 15.5 h. r and R_0 were significantly higher than 0.018 d^{-1} and 6.29 at 14.5 h. Dispersive breeding behavior was observed at 14.5 h because reproduction peaked at two separate times, with the second time lagging almost one month. Adults at 14.5 h showed reduced longevity compared with those at 15.5 h. These results suggest that the response to photoperiod change is intensified in high altitude populations, and that *D. punctatus* is induced into early diapause by a decrease of photoperiod after the end of July in

* 资助项目: 中央财政项目 (STSN-04-04)。

** E-mail: zenjuping51666@163.com

收稿日期: 2012-12-04, 接受日期: 2013-03-20

Suining. It therefore possibly produces just one generation there annually.

Key words *Dendrolimus punctatus*, highland, age-stage, two-sex life table, population parameter

马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* Walker 是南方林业重大害虫,通常 3~5 年成灾一次,严重危害松林的健康生长、成材,各省每年因此经济损失几千万至数亿元,所以该虫一直是林业有害生物管理的重要防控对象(侯陶谦,1987;陈昌洁,1990;曾菊平等,2010)。马尾松毛虫属长日型昆虫(侯陶谦,1987;李兆麟和贾凤友,1991;Huang *et al.*, 2005),多在 5—7 月份发生危害,此时环境温度、光周期等对其发生有利。但是,马尾松毛虫种群发生具有地理变异性,如南方热带种群每年发生 4~5 代,北方种群仅发生 2 代;在长江流域低海拔区每年发生 2~3 代,而在高海拔区(>700 m)则仅发生 1 代(陈良昌等,1992)。昆虫生活史的地理变异性主要与各地特定的纬度、海拔、气候、光周期等有关(Danks,1987),是昆虫对特定环境适应进化的结果。通常,在同一纬度带,低温在高海拔区出现更早,这可能是阻止马尾松毛虫种群持续发生的重要原因。然而,大多昆虫都是以光周期变化来预判季节的变化趋势(Tauber *et al.*, 1986;Danks,1987),因此,我们推测:光周期也可能是导致高海拔区马尾松毛虫种群每年发生 1 代的重要因子。但目前大多数研究都是针对低海拔区的 2~3 代种群(李兆麟和贾凤友,1991;李兆麟等,1995;张真等,2002;Huang *et al.*, 2005;何忠等,2006),而有关马尾松毛虫高海拔种群的研究工作仍十分欠缺,亟待开展。

研究种群发生的生活史理论就是关于生命有机体的发育、繁殖、死亡等如何在自然选择压力下发生、发展的理论(Stearns,1992;Roff,1992),主要是通过建立生命表,出具种群增长参数,精细地研究生物个体的生活史。然而,诸如 Lotka(1907, 1922), Lewis(1942)和 Leslie(1945)矩阵传统生命表通常只考虑雌虫个体,且通常忽略个体间发育速率的差异,其分析结果难以如实反映种群的发生。例如,以年龄为 x 轴的存活曲线中,因是人为地假定各时期不相重叠,其时期距离便难以正确设置。而人为地将生殖数据前移或后移,也会显著影响种群的内在增长率(the intrinsic rate, r)(Chi and Yang, 2003)。Chi 和 Liu(1985)与 Chi(1988)也指出特定年龄生命表并不能正确描述昆

虫、螨类种群在各个时期出现的差异现象,但是年龄-时期、两性生命表法(age-stage, two-sex life table)则因为考虑了性别、个体发育速率差异,因而其分析结果更接近客观事实(Chi and Liu, 1985; Chi, 1988)。目前,该生命表法已较多地用于温度、饲料等对昆虫种群发生与种群最大增长潜力的影响等研究方面(Refaat *et al.*, 2005; Yang and Chi, 2006),但将此法用于光周期对昆虫种群发生的影响等研究报道仍然较少,可参考的实例不多。为此,本研究以年龄-时期、两性生命表法为基础,以马尾松毛虫高海拔种群为对象,通过分析比较相关种群参数,来研究不同光周期对高海拔种群的发生、发展(如最大增长潜力)的影响及其适应性。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫与饲养

从湖南绥宁县(26.35°N, 110.09°E, 6 月份)高海拔区(>700 m)马尾松林(*Pinus massoniana*)采回马尾松毛虫茧(1 代/年,陈良昌等,1992),放入室内恒温 28°C、光周期 L:D=15.5:8.5 条件下羽化,待交配后取当天新产卵块、混匀,随机将一卵粒放入玻璃指形管(直径 5 cm,长 20 cm)中,加入新鲜松针,塞上脱脂棉球,并放到 5 个光周期处理条件下饲养,即 L:D=15.5:8.5 (15.5 h)、L:D=14.5:9.5 (14.5 h)、L:D=13.5:10.5 (13.5 h)、L:D=12.5:11.5 (12.5 h)和 L:D=11.5:12.5 (11.5 h),饲养温度为恒温(28±1)°C,相对湿度为 80%左右(模拟绥宁 6—7 月份平均温、湿度)。

温度、光周期条件均在人工气候箱(哈尔滨东联电子公司,LRH-250-GS)内实现。该气候箱设有 8 根 30 W(800~1 000 lx)灯管,以微电脑程序实现 24 h 光/暗期控制。实验中,为了确保暗期时间,再以人为方式在各时刻点将各个处理组放入不透光的黑布袋中,以严格实现不同的光周期条件。

各个光周期处理用卵 72 粒或以上,每天 10:00 观察记录马尾松毛虫蜕皮、化蛹、死亡等现象,同时换上新鲜马尾松针。成虫羽化后,转入纱

笼中,让其交配产卵,记下每日产卵量与成虫存活状况,并移走新产的卵粒。当最后一个成虫(雄虫或雌虫)个体死亡后整个实验结束。

1.2 生命表与数据分析

参照 Chi 和 Liu(1985)及 Chi(1988)的方法用年龄-时期、两性生命表法计算相关数据。生命表参数的平均值与标准误差用 Jackknife 法(Sokal and Rohlf,1995)计算,计算的参数包括预成虫期、成虫预产卵期(即从成虫出现到成虫开始产卵这段时间长)、总预产卵期(即从新个体产生到该个体开始产卵这段时间长)、成虫寿命,种群参数包括单雌产卵力、内禀增长率(r)、净生殖力(R_0)、平均世代时间(T)和新生卵期望寿命。内禀增长率用 Iterative bisection 法(Goodman,1982)(年龄以 0 为起点)及 $\sum_{x=0}^{\infty} e^{-r(x+1)} l_x m_x = 1$ 计算获得。平均世代时间是指在稳定的年龄-时期分布阵中种群增加 R_0 (如 $e^{rT} = R_0$ 或 $\lambda^T = R_0$) 倍所需要时间,用公式 $T = (\ln R_0)/r$ 计算获得。为简化演算过程,以 Visual BASIC (version 6, service pack 6) 编写的计算机程序 TWSEX-MS Chart (<http://nhsbig.inhs.uiuc.edu.tw/www/chi.html> (Illinois Natural History Survey, Champaign, IL) 来完成运算(Chi, 2005)。实验数据用 t -test 和单因素方差(ANOVA)($P < 0.05$)法统计分析,多重比较用 Tukey Honest Significant Difference Test 法实现。

2 结果与分析

2.1 光周期对马尾松毛虫发育历期和成虫寿命的影响

光周期对马尾松毛虫的生长发育影响显著(表 1),光期越短,卵期越长($F = 185.126$; $df = 4, 539$; $P < 0.001$),幼虫发育历期越长。在 11.5 h 组,幼虫 1、2 龄历期最长($F = 17.606$; $df = 4, 246$; $P < 0.001$),为 12.3 d,且其 3 龄期($F = 4.722$; $df = 4, 227$; $P = 0.001$)、4 龄期($F = 18.235$; $df = 4, 208$; $P < 0.001$)和 5 龄期($F = 31.794$; $df = 4, 182$; $P < 0.001$)均显著延长(表 1)。15.5 h 组的 4、5 龄发育历期分别为 7.6 d 与 9.0 d,而 11.5 h 组则分别为 35.1 d 与 40.7 d(表 1)。

在 11.5、12.5 和 13.5 h 组均未观察到成虫,12.5、13.5 h 组只见到极少数化蛹个体(图 1)。14.5 h 组的幼虫期($t = 2.412$; $df = 84$; $P =$

0.022)、总预产卵期($t = -3.262$; $df = 26$; $P = 0.046$)较 15.5 h 组显著延长,其成虫寿命则显著缩短($t = -4.58$; $df = 68$; $P < 0.001$)(表 1)。14.5 h 组观察到两个成虫期或繁殖期,时间间隔 1 个月左右(图 1,图 2)。

2.2 光周期对马尾松毛虫种群参数的影响

产卵力、净生殖力、内禀增长率等种群参数在 11.5、12.5、13.5 h 组无法计算(表 2)。新生卵期望寿命在 11.5 h 组最长($F = 5.483$; $df = 4, 539$; $P < 0.001$),为 69.46 d。15.5 h 组的净生殖力、内禀增长率($t = -22.484$, $df = 130$, $P < 0.001$)及新生卵期望寿命均显著高于 14.5 h 组。例如,内禀增长率 15.5 h 组为 0.057 d^{-1} ,而 14.5 h 仅为 0.018 d^{-1} 。但单雌产卵力($t = -0.742$; $df = 26$; $P = 0.465$)、平均世代时间($t = 1.074$; $df = 238$; $P = 0.284$)在以上两组间差异不显著。

3 讨论

马尾松毛虫是我国南方林业重大害虫,分布区域广阔,跨越 14 个纬度(20°N 到 34°N)(侯陶谦,1987)。该虫是多化性昆虫,年生活史地理变异性显著。通常,随着纬度升高,其年发生代数减少。例如,海南种群几乎全年发生,年发生代数多至 5 代;广西、福建等地种群年发生 3~4 代,幼虫 9—10 月份进入越冬态;而位于分布北界的湖北、河南等地种群则年发生 2~3 代(以 2 代为主),幼虫 8 月份就进入越冬态(侯陶谦,1987)。各地的温度模式可能是导致其种群发生代数变异的主要原因。如马尾松毛虫分布区南端平均气温 10 月份仍处于 25°C 以上水平,而在分布区北端,8 月份后平均气温便快速下降到接近 22°C 水平。马尾松毛虫幼虫大量发生的环境温度为 $25 \sim 30^\circ\text{C}$ (何忠等,2006),室内恒温饲养的最适温度为 28°C (彭建文等,1964;李兆麟等,1995;何忠等,2006)。因而,马尾松毛虫南部种群发生期可延长到 10 月份甚至更后,而北方种群则在 8 月底就进入到越冬态,年发生次数相应减少。同样地,在长江流域地区,马尾松毛虫分布区可达海拔 1 000 m 左右,由于地势抬高,高海拔种群($>700 \text{ m}$)较低海拔种群($<400 \text{ m}$)更早经历低温(如 25°C 以下温度),因而发生期缩短,年发生代数减少。

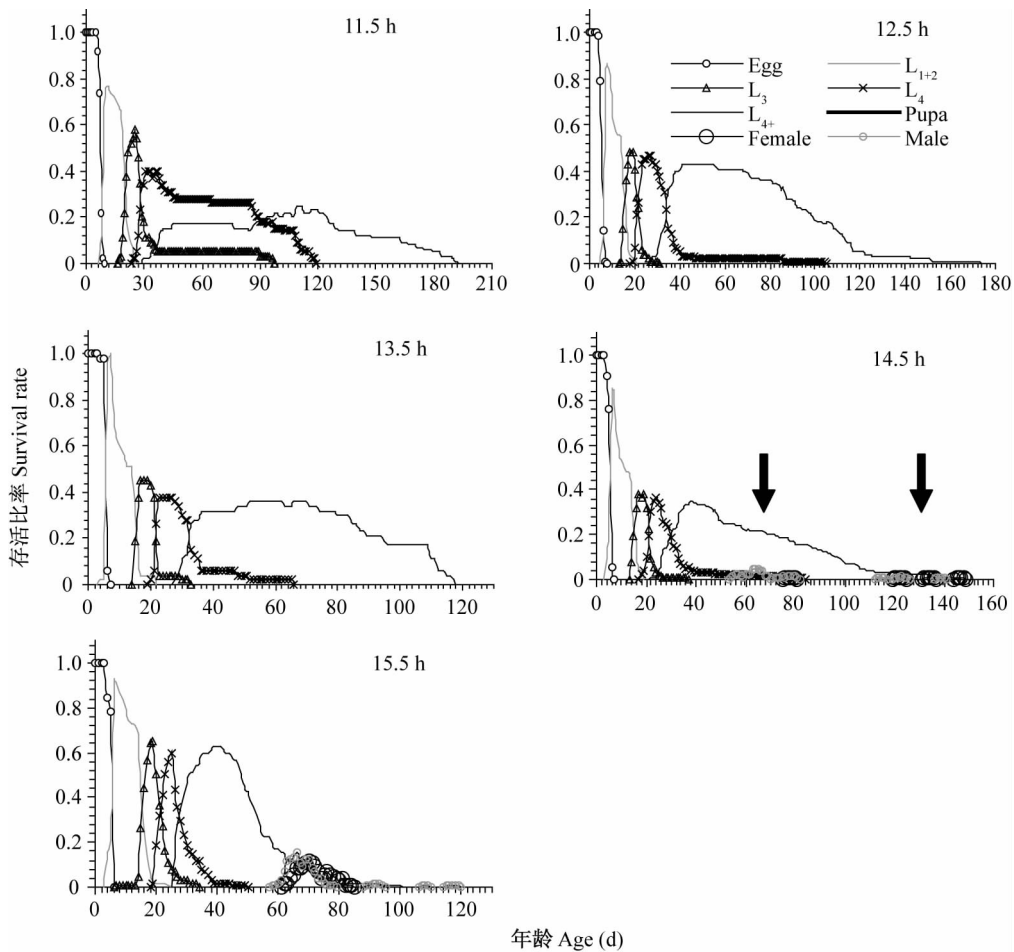


图 1 5 个光周期处理下马尾松毛虫的特定年龄-时期存活比率 (S_{ij})

Fig.1 Age-stage specific survival rate (S_{ij}) of *Dendrolimus punctatus* under five photoperiods

黑色箭头表示成虫期或繁殖期分散为两个时期。卵 egg; 幼虫 1-2 龄 L_{1+2} ; 3 龄 L_3 ; 4 龄 L_4 ;
4 龄后幼虫 L_{4+} ; 蛹 pupa); 雌虫 female; 雄虫 male.

The dispersive breeding behavior was occurred at 14.5 h (indicated by the two black arrows) ,and see Table 1 for the abbreviations in graphs.

表 2 5 个光周期处理下马尾松毛虫的种群参数(平均值 $\pm$ 标准误)

Table 2 Population parameters (means $\pm$ SE) of *Dendrolimus punctatus* under five photoperiods

光期 Photophase (h)	种群参数 Population parameter				
	单雌产卵力	净生殖力	平均世代时间	内禀增长率	新生卵期望
	Fecundity	R_0	T (d)	r (d^{-1})	寿命 e_{01}
11.5	—	—	—	—	69.46 $\pm$ 7.49a
12.5	—	—	—	—	51.22 $\pm$ 4.86ab
13.5	—	—	—	—	44.62 $\pm$ 6.27b
14.5	214.0 $\pm$ 26.8a	6.29 $\pm$ 3.19b	103.41 $\pm$ 26.34a	0.018 $\pm$ 0.007b	39.15 $\pm$ 3.49b
15.5	241.5 $\pm$ 14.4a	55.73 $\pm$ 10.54a	71.05 $\pm$ 0.92a	0.057 $\pm$ 0.003a	51.04 $\pm$ 2.99ab

注：同列数据后标有不同字母表示差异显著 (t -test 或 One-way ANOVA, Tukey's HSD 多重比较, $P < 0.05$)。

Values in the same column followed by different letters are significantly different at 0.05 level based on t -test or One-way ANOVA and Tukey's HSD multiple range test.

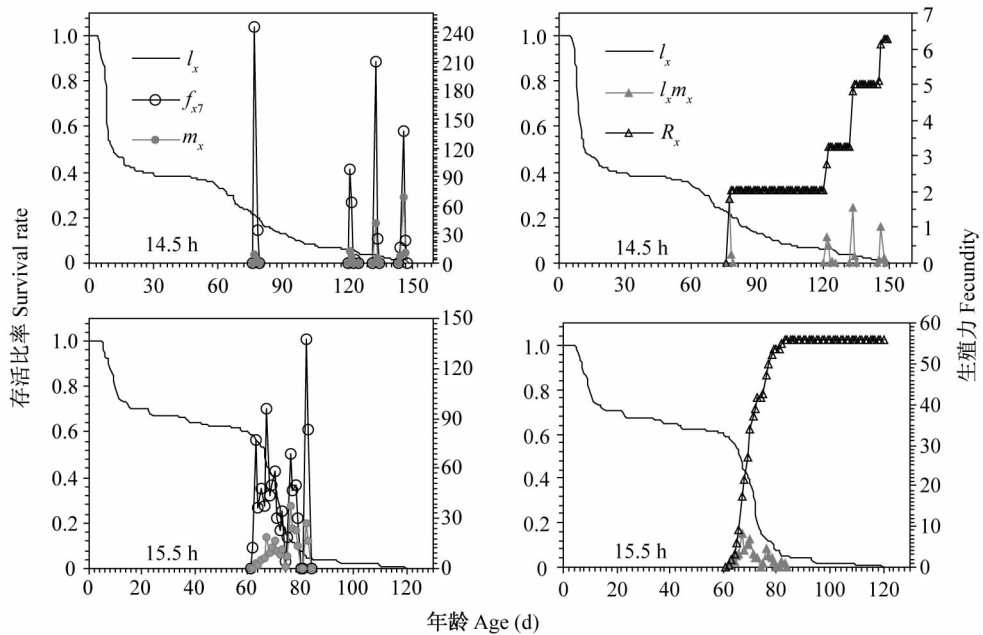


图2 不同光周期处理下马尾松毛虫的特定年龄-时期存活率(l_x)、雌虫产卵量(f_{x7})、雌虫生殖力($l_x m_x$)与总生殖力(R_x)

Fig. 2 Age-specific survival rate (l_x), female age-specific fecundity (f_{x7}), age-specific fecundity, age-specific maternity ($l_x m_x$) and the cumulative reproductive rate (R_x) of *Dendrolimus punctatus* under different photoperiods

通常,温度与光周期变化具有同步性,如日长延长伴随平均温度上升(如6—7月份),日长缩短则伴随平均温度下降(如8月份后)。但光周期变化更稳定,是大多数昆虫以此判定季节变化趋势的重要信号(Tauber *et al.*, 1986; Danks, 1987),如在光周期诱导下进入滞育发育(Tauber *et al.*, 1986; Danks, 1987; Saunders *et al.*, 2002),以度过不良季节(Tauber *et al.*, 1986)。马尾松毛虫是长日型昆虫,在短光周诱导下开始越冬滞育(李兆麟和贾凤友, 1991; Huang *et al.*, 2005),以安全度过寒冬。本研究也表明:马尾松毛虫在 14.5 h 与 15.5 h 组能正常发育,完成生活史,繁育后代;而在 11.5、12.5、13.5 h 组均未观察到成虫发生,大多数幼虫个体一直处于滞育状态,直至最后死亡(表 1,图 1)。但是,大多数昆虫的光周期滞育反应具有地理变异性(Danks, 1987; Bradshaw and Holzapfel, 2007),体现在临界光周期值(即诱导 50% 个体滞育的光周)的变化上(Tauber *et al.*, 1986; Danks, 1987; Saunders *et al.*, 2002)。马尾松毛虫的临界光周期值在 26.0°N 为 13.0 h,在 30°N 则延长到 13.5 h,约每 8 个纬度延长 1

h(贾凤友, 1993)。这种情况也出现在 *Wyeomyia smithii*(每 5.4 个纬度延长 1 h)(Bradshaw, 1976; Bradshaw and Lounibos, 1977)和 *Phyllonorycter ringoniella*(每 7 个纬度延长 1 h)(Ujiye, 1985)等。同样,昆虫的光周期反应也可能因海拔梯度的变化而产生变异性(Danks, 1987; Bradshaw and Holzapfel, 2007)。李兆麟等(1995)以长江流域中下游地带的马尾松毛虫为研究对象,在恒温 28℃ 下饲养,测定其临界光周期值为 13.5 h。但本实验在相似区域取样,同等条件下饲养,则发现近 100% 个体在 13.5 h 光周下滞育,而其临界光周期值则在 14.5 h 左右,导致这种差异的主要原因可能是二者取样的海拔梯度不同,前者在低海拔区(<400 m),后者则在高海拔区(>700 m)。

值得提及,实验观察到马尾松毛虫在 15.5 h 与 14.5 h 组的种群发生各有特点。前者成虫集中发生,只出现一个繁殖期;而后者成虫发生有两个高峰(图 1),出现两个分散的繁殖期(图 2),其时差 1 个月左右。而在自然条件下,马尾松毛虫种群在夏末或秋季出现种群分化现象(侯陶谦, 1987),即部分个体停止发育进入越冬状态,直到

次年开春后繁殖后代;其他个体则继续发育并很快生殖出下一代,从而导致 2、3 代分化现象(李兆麟和贾凤友,1991;张真等,2002)(长江流域)或 3、4 代分化现象(侯陶谦,1987)(福建、广西等地)的产生。以上两个繁殖期的时差近 7 个月左右(侯陶谦,1987)。这种分散繁殖行为在 *Malacosoma americanum* (Neal *et al.*, 1997) 及其他一些农业昆虫(Xue and Kallenborn, 1993) 均有发现。这是昆虫对多变的环境(如光周期变化)的一种适应性行为,昆虫将繁殖期分散到不同季节发生(包括可能的不利季节),可确保物种存活的可能性保持在最大水平(Xue and Kallenborn, 1993; Neal *et al.*, 1997)。但是,昆虫可能要为该行为付出代价。本研究结果显示,在种群水平上,14.5 h 组的平均世代时间延长、种群内禀增长率与净生殖力均下降等(表 2, 图 2),而在个体水平上则表现为成虫寿命下降(表 1)。

总的来说,高海拔区马尾松毛虫种群的光周期反应幅度更宽,在 14.5 h 或以下的光周期即出现强烈反应,种群此时要么出现分散繁殖行为,要么进入滞育发育状态,而其净生殖力、内禀增长率等种群参数在 15.5 h 长光周期条件达到最大。实验也观察到马尾松毛虫个体间的发育速率差异明显,平均世代时间较长(71 至 103 d),各虫期相互重叠的现象非常明显(如 14.5 h 处理组,图 1),因而用年龄-时期、两性生命表方法来分析马尾松毛虫的种群发生,并计算相关种群参数,更符合该害虫的发生特点与客观事实。

参考文献 (References)

- Bradshaw WE, 1976. Geography of photoperiodic response in diapausing mosquito. *Nature*, 262(5567):384–386.
- Bradshaw WE, Holzapfel CM, 2007. Evolution of animal photoperiodism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38:1–25.
- Bradshaw WE, Lounibos LP, 1977. Evolution of dormancy and its photoperiodic control in pitcher-plant mosquitoes. *Evolution*, 31(3):546–567.
- Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rate among individuals. *Environ. Entomol.*, 17(1):26–34.
- Chi H, 2005. Two sex-ms chart: a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. <http://140.120.197.173/Ecology/Download/TwoSex-MSChart.zip>.
- Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull. Instit. Zool. Acad. Sin.*, 24:225–240.
- Chi H, Yang TC, 2003. Two-sex life table and predation rate of *Propylaea japonica* Thunberg (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.*, 32(2):327–333.
- Danks HV, 1987. Insect dormancy: an ecological perspective. Biological Survey of Canada, Ottawa. 1–433.
- Goodman D, 1982. Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. *Amer. Naturalist*, 119(6):803–823.
- 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.
- Leslie PH, 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33(3):183–212.
- Lewis EG, 1942. On the generation and growth of a population. *Sankhya*, 6(1):93–96.
- Lotka AJ, 1907. Studies on the mode of growth of material aggregates. *Amer. J. Sci.*, 24(141):199–216.
- Lotka AJ, 1922. The stability of the normal age distribution. *PNAS*, 8(11):339–345.
- Neal JW, Chittams JL, Bentz J, 1997. Spring emergence by larvae of the eastern tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae): a hedge against high-risk conditions. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 90(5):596–603.
- Refaat MG, Adham FK, Chi H, 2005. Life table of *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Acta Oecol.*, 27(3):179–183.
- Roff DA, 1992. The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. New York: Chapman & Hall. 1–523.
- Saunders DS, Steel CGH, Vafopoulou X, Lewis RD, 2002. Insect Clocks. Elsevier Science, Amsterdam. 1–576.
- Sokal RR, Rohlf FJ, 1995. Biometry, 3rd edition. W. H. Freeman, New York. 1–887.
- Stearns SC, 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford Univ. Press. 1–262.
- Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, Oxford. 1–416.
- Ujiye T, 1985. Studies on the diapause of the apple leaf miner, *Phyllonorycter ringoniella* (Matsumura) (Lepidoptera: Gracil-lariidae) III. The geographical

- variation in the photoperiodic responses on the induction of diapause. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 29(3):198 – 202.
- Xue FS, Kallenborn HG, 1993. Dispersive breeding in agricultural pest insects and its adaptive significance. *J. Appl. Entomol.*, 116(1/5):170 – 177.
- Yang TC, Chi H, 2006. Life tables and Development of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) at different temperatures. *J. Econ. Entomol.*, 99(3):691 – 698.
- 曾菊平, 戈峰, 苏建伟, 何忠, 2010. 我国林业重大害虫松毛虫的灾害研究进展. *昆虫知识*, 47(3):451 – 459.
- 陈昌洁, 1990. 松毛虫综合管理. 北京:中国林业出版社. 1 – 401.
- 陈良昌, 罗梦龙, 朱伟, 朱庆良, 1992. 湖南马尾松毛虫一年一代发上区的初步调查. *森林病虫通讯*, (3):22 – 23.
- 何忠, 韩瑞东, 刘向辉, 戈峰, 2006. 环境温度对马尾松毛虫发育与存活的影响. *应用生态学报*, 17(3):483 – 488.
- 侯陶谦, 1987. 中国松毛虫. 北京:科学出版社. 1 – 311.
- 贾凤友, 1993. 不同地理种群松毛虫的光照周期反应. *林业科学研究*, 6(1):52 – 57.
- 李兆麟, 贾凤友, 1991. 松毛虫光照周期反应 IV. 二、三代分化的研究. *林业科学研究*, 4(4):409 – 413.
- 李兆麟, 贾凤友, 何忠, 侯无危, 1995. 温周对马尾松毛虫光照周期反应的影响. *林业科学研究*, 8(4):413 – 416.
- 彭建文, 孙华藻, 杨淑荃, 1964. 马尾松毛虫在不同温度下的试验观察. *昆虫知识*, 10(2):71 – 73.
- 张真, 李典谟, 查光济, 2002. 马尾松毛虫 2、3 代分化和干旱对种群时间动态的影响. *昆虫学报*, 4(4):471 – 476.