

亚洲玉米螟南昌种群滞育的解除*

何海敏^{1**} 陈前武² 杨慧中¹ 夏勤雯¹ 薛芳森^{1***}

(1. 江西农业大学昆虫研究所, 南昌 330045; 2. 江西永修县植保站, 永修 330300)

摘 要 【目的】为了探明滞育诱导期和滞育期间的光周期和温度如何影响亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 滞育的强度。【方法】采用不同条件下诱导的亚洲玉米螟滞育幼虫转到不同条件下解除滞育的方法, 测试了亚洲玉米螟南昌种群滞育幼虫滞育解除的光周期反应、滞育诱导期和滞育期间的光周期和温度对滞育持续时间的影响及田间越冬幼虫滞育解除的时间进程。【结果】滞育解除是由光周期控制的, 临界日长为 14.5 h。在 25 和 28 ℃, 光周期 13L : 11D 诱导的滞育个体的滞育强度显著弱于 11L : 13D 和 12L : 12D。滞育幼虫在长光周期 15L : 9D 和 22, 25 和 28 ℃ 解除滞育, 显示了其滞育持续时间随温度的升高显著缩短, 从 22 ℃ 下的 72 d 降到 28 ℃ 下的 34 d。5 ℃ 的低温处理没有缩短滞育持续时间, 但低温处理同步了滞育个体的化蛹时间。越冬幼虫不同时期从自然条件下转入恒温 25 ℃, 长光周期 15L : 9D 和短光周期 12L : 12D 的条件下解除滞育, 显示了越冬幼虫滞育初期对光周期仍然敏感, 但这种光敏感性在 1 月份后丧失。3 年的田间观察揭示了 50% 滞育幼虫的化蛹时间出现在 4 月末至 5 月上旬, 50% 羽化时间出现在 5 月中旬。【结论】亚洲玉米螟滞育幼虫的滞育强度受到滞育诱导期和滞育期间的光周期和温度的显著影响。

关键词 亚洲玉米螟, 滞育强度, 光周期, 温度

Termination of diapause in the Nanchang population of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera:Pyralidae)

HE Hai-Min^{1**} CHEN Qian-Wu² YANG Hui-Zhong¹ XIA Qin-Wen¹ XUE Fang-Sen^{1***}

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

2. Plant Protection Station of Yongxiu County, Yongxiu 330300, China)

Abstract [Objectives] To understand how diapause-inducing, or diapause-terminating, photoperiod and temperature influence the diapause intensity of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*. [Methods] Photoperiodic responses of diapause termination, the effect of diapause-inducing, or diapause-terminating, photoperiod and temperature on diapause termination, and the time course of diapause in overwintering *O. furnacalis* larvae under natural conditions, were investigated by transferring larvae in which diapause had been induced under different conditions to different diapause terminating conditions. [Results] Photoperiodic response curves for diapause termination showed that diapause termination was photoperiodically controlled with a critical day length of about 14.5 h. A rearing photoperiod of 13L : 11D evoked weaker intensity of diapause than did 11L : 13D and 12L : 12D at 25 and 28 ℃. When diapausing larvae were placed under 12L : 12D at 25 ℃ to 15L : 9D at 22, 25 and 28 ℃, the duration of diapause was significantly shortened with increasing temperature from 72 days at 22 ℃ to 34 days at 28 ℃. Chilling at 5 ℃ did not shorten the duration of diapause but synchronized pupation within the population. Transferring naturally overwintering larvae at different times to a short photoperiod of 12L : 12D, or a long photoperiod of 15L : 9D, at 25 ℃, indicated that larvae showed significant photoperiodic sensitivity during the early phase of diapause but that this declined until no photoperiodic sensitivity was detected after January. Field observations over 3 years revealed that 50% of pupae and adults of overwintering larvae occurred between the end of April and early and mid-May,

*资助项目 Supported projects : 国家自然科学基金 (31260430)

**第一作者 First author, E-mail : hehaimin1984@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail : xue_fangsen@hotmail.com

收稿日期 Received : 2017-05-08, 接受日期 Accepted : 2017-09-03

respectively. [Conclusion] Diapause intensity of the Asian corn borer can be significantly affected by both diapause-inducing, and diapause-terminating, photoperiods and temperatures.

Key words *Ostrinia furnacalis*, diapause intensity, photoperiod, temperature

滞育过程包括滞育的诱导、维持、解除和滞育后发育等生理阶段,这些阶段强烈受到外界环境条件的影响 (Tauber *et al.*, 1986)。滞育解除快慢通常用滞育持续时间来比较。滞育持续时间是由特定环境下的滞育强度或发育速率决定。滞育持续时间是指昆虫进入滞育后到发育重新获得所经历的时间。例如,以老熟幼虫越冬的种类,滞育持续时间是指老熟幼虫进入滞育后到化蛹出现需求的时间 (Beck, 1989)。研究已表明,滞育强度主要受到光周期和温度的影响,这种影响不仅出现在滞育期间,还出现在滞育诱导期间 (Tauber *et al.*, 1986; Hodek, 1996; 赖锡婷等, 2008)。滞育诱导期和滞育期间经历的光周期和温度对昆虫继后滞育持续时间的影响已在一些昆虫中有报道。如以蛹越冬和越夏的双色泉蝇 *Pegomyia bicolor* 和黑纹粉蝶 *Pieris melete* (Xue *et al.*, 2001; Xiao *et al.*, 2006; 2008), 以蛹越冬的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Chen *et al.*, 2013, 2014), 以 4 龄幼虫越冬和以预蛹越夏的环带锦斑蛾 *Pseudopidorus fasciata* (Hua *et al.*, 2005; Wu *et al.*, 2006), 以老熟幼虫越冬的二化螟 *Chilo suppressalis* (Xiao *et al.*, 2010) 和欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (McLeod and Beck, 1963), 以 3-4 龄若虫越冬的灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Wang *et al.*, 2014), 以成虫越冬的豆蓆 *Riptortus clavatus* (Nakamura and Numata, 2000)。目前,绝大多数昆虫滞育解除的试验是在实验室恒定的光温条件下测试的,缺乏田间研究。因此,在自然变化的光温条件下昆虫滞育解除的进程仍不清楚。将实验室研究和田间系统调查结合起来的滞育解除的研究仅在少数昆虫中进行过 (McLeod and Beck, 1963; Xiao *et al.*, 2010)。系统调查昆虫在室内恒温 and 自然变温条件下滞育解除的特点,在理论上有助于深入了解滞育发育的机制,在实践上能为有益昆虫的利用

和有害昆虫防治提供思路。

亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 是玉米上的重要害虫,广泛分布于我国玉米种植区,各地均以老熟幼虫滞育越冬。该虫显示了光周期诱导的兼性滞育,温度发挥的作用很小。光周期控制的亚洲玉米螟滞育诱导已有许多报道,研究结果表明,该虫滞育的诱导主要由光周期决定 (杜正文和蔡蔚琦, 1964; 弓惠芬等, 1984; Yang *et al.*, 2014); 雄性在滞育诱导中的作用大于雌性 (Xia *et al.*, 2012; Huang *et al.*, 2013; Fu *et al.*, 2015)。然而,有关亚洲玉米螟滞育解除的报道很少 (沈荣武等, 1988; Yang *et al.*, 2014)。本研究在实验室和田间较系统开展了亚洲玉米螟南昌种群滞育解除的试验,试图阐明滞育诱导期和滞育期的光周期和温度对滞育解除的作用,为准确预测该虫越冬后的发生时间提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫:试验虫源为江西南昌郊区(28.8°N, 115.9°E)种群。由于越冬幼虫滞育强度的个体差异及继后各代幼虫发育历期的个体差异,导致了该虫在南昌地区年发生世代数的差异,越冬后最早羽化的少数个体能繁殖 5 代,最迟羽化的个体仅繁殖 3 代,大多数个体能繁殖 4 代。在田间,8 月下旬初孵化的幼虫就有少数个体发育到末龄后进入滞育,8 月下旬末孵化的幼虫的滞育率达到 50%,9 月上旬初及以后孵化的幼虫全部进入滞育 (杨慧中等, 2014)。试验虫源于 2011-2014 每年 5 月中旬或 8 月中旬用扫虫网在玉米地捕捉雌虫。捕获的成虫放入带有 10%糖水棉花球的保鲜袋中供其交配和产卵,每天收集卵块。卵块直接用于试验或在实验室繁殖 1 代后用于试验。卵块完全变黑时转入装有人工饲料 (乔利等, 2008)

的圆形塑料盒(直径 12 cm, 高 15 cm)中孵化, 然后转入不同短日照(滞育诱导的日长)和温度的光照培养箱(LRH-250-G 型)中或秋季短日照的自然条件下培育, 直到老熟幼虫被诱导进入滞育并停止取食。滞育幼虫单个转移到两端塞有棉花的塑料圆柱管内, 圆柱管插入泡沫板小孔管中, 泡沫板放在带浅水的托盘里(傅淑等, 2015), 供以下试验用。

1.2 方法

1.2.1 滞育解除的光周期反应 将在短光周期 12L:12D, 25℃ 下诱导的 45 日龄滞育幼虫(此日龄的滞育幼虫已停止取食, 刚进入滞育状态)置于 25℃ 下和不同光周期(11L:13D, 12L:12D, 13L:11D, 14L:10D, 15L:9D, 16L:8D), 观察解除滞育情况(Fu *et al.*, 2015)。滞育解除以化蛹率计算, 化蛹率=化蛹数/(化蛹数+幼虫数)×100%。根据在 25℃ 下滞育幼虫的化蛹进程, 在长光周期下滞育幼虫全部化蛹需要 90 d 左右, 因此, 各光周期下化蛹率是指 90 d 内化蛹的个体数。滞育解除的判断以化蛹为标准(Beck, 1989), 即从幼虫蜕变成蛹。滞育解除的临界光周期定义为在滞育解除的光周期反应中, 诱导 50%滞育个体化蛹的光周期(Beck, 1989; Li *et al.*, 2003)。

1.2.2 滞育诱导的光周期对滞育强度的影响 将在短光周期(11L:13D, 12L:12D, 13L:11D)配合 22, 25 和 28℃ 下诱导的滞育幼虫(均为 45 日龄)分别置于长光周期(15L:9D)及原来的温度下解除滞育。滞育幼虫开始化蛹时每天记载化蛹数, 直至所有的幼虫化蛹。

1.2.3 滞育期间的温度对滞育解除的影响 将在短光周期 12L:12D 和 25℃ 下诱导的滞育幼虫(45 日龄)置于长光周期(15L:9D)和 22, 25 和 28℃ 下解除滞育。滞育幼虫开始化蛹时每天记载化蛹数, 直至所有的幼虫化蛹。

1.2.4 滞育期间低温处理对滞育强度的影响 为了探明冬季低温对滞育强度的影响, 将在短光周期 12L:12D 和 25℃ 下诱导的滞育幼虫(45 日龄)置于黑暗的 5℃ 冰箱处理 0, 30, 60 和

90 d 后, 转至光周期 15L:9D 和 25℃ 温度下进行滞育解除。滞育幼虫开始化蛹时每天记载化蛹数, 直至所有的幼虫化蛹。

1.2.5 自然条件下滞育解除的观察 将 9 月中旬孵化的幼虫于室外自然条件饲养, 这批幼虫发育到 10 月底则以老熟幼虫全部进入滞育, 滞育幼虫维持在自然条件下。于 2012 至 2014 连续 3 年观察了室外越冬幼虫春后化蛹和羽化的时间进程。此外, 我们从 12 月 20 至第 2 年 3 月 21 日, 每隔 20 d(3 月 21 日后隔 10 d)将一批滞育个体转入实验室 25℃, 12L:12D 和 15L:9D 条件下测试滞育的解除进程。

1.3 数据分析

试验数据采用 SPSS 17.0 软件进行分析, 不同光周期、不同温度和不同处理时间滞育持续时间的差异比较采用 One-way ANOVA 和 Tukey's HSD test; 2 个光周期期间滞育持续时间的比较采用独立样本 *t*-检验。

2 结果与分析

2.1 滞育解除的光周期反应

图 1 显示了亚洲玉米螟滞育幼虫滞育解除的光周期反应。在短光周期 11L:13D, 12L:12D 和 13L:11D 下化蛹率分别为 9.0%, 8.0% 和 3.0%, 而在长光周期 15L:9D 和 16L:8D 下化蛹率却为 86.1%和 87.0%, 导致 50%滞育幼虫化蛹的临界光周期约为 14.5 h。

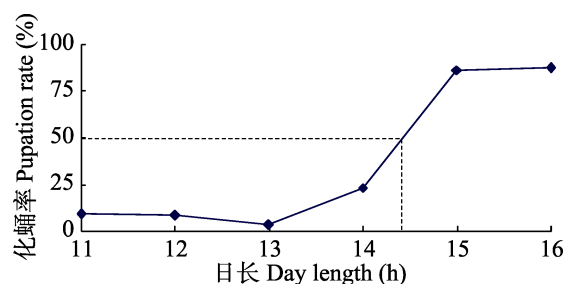


图 1 亚洲玉米螟在 25℃ 条件下的滞育解除光周期反应曲线

Fig. 1 Photoperiodic response curve for diapause termination in *Ostrinia furnacalis* at 25℃

每点观察样本数为 30-68 头。N = 30-68 for each point.

2.2 滞育诱导的光周期对滞育强度的影响

从图 2 可以看出,滞育诱导的光周期能否对继后的滞育强度产生影响与滞育解除的温度有关。当滞育解除温度为 22℃ 时,不同短光周期诱导的滞育个体化蛹所需求的时间没有显著差异,但在 25 和 28℃, 13L:11D 诱导的滞育个体的滞育强度最弱,其平均化蛹所需求的时间显著短于 11L:13D 和 12L:12D (25℃: $F_{2,169}=10.925$, $P=0.000$; 28℃: $F_{2,215}=11.669$, $P=0.000$)。

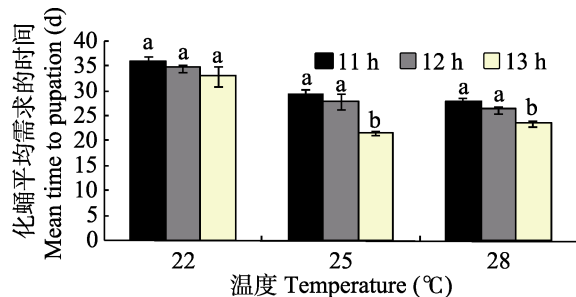


图 2 亚洲玉米螟在光周期 15L:9D, 22, 25 和 28℃ 下的滞育持续时间

Fig. 2 Duration of diapause in *Ostrinia furnacalis* under the photoperiod of 15L:9D at 22, 25 and 28

每个处理观察样本数为 20-91 头。图中数据为平均值 ± 标准误, 柱上标有不同字母表示经 One-way ANOVA 和 Tukey's HSD test 检测在 $P<0.05$ 水平差异显著。下图同。

$N=20-91$ for each treatment. Data are mean±SE. Histograms with different letters indicate significant difference at $P<0.05$ level by One-way ANOVA and Tukey's HSD test. The same below.

2.3 滞育期间的温度对滞育解除的影响

图 3 显示了滞育期间经历的温度对幼虫继后的滞育解除有显著影响,平均化蛹所需求的时间随温度的升高显著缩短 ($F_{2,294}=148.236$, $P=0.000$),从 22℃ 下的 72 d 降到 28℃ 下的 34 d。

2.4 滞育期间低温处理对滞育解除的影响

图 4 显示了滞育幼虫在 5℃ 低温下处理 0, 30, 60 和 90 d 后转至室内 25℃, 长光周期 15L:9D 解除滞育的累计化蛹率。从图 4 可以看出,滞育幼虫的滞育持续时间 (50%累计化蛹率) 随着低温处理的延长而显著延长 ($F_{3,206}=203.239$, $P=0.001$)。然而,随着低温处理延长,化蛹持

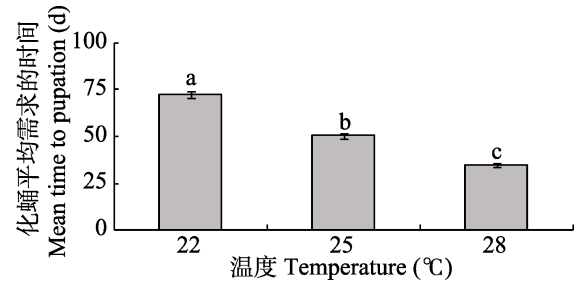


图 3 亚洲玉米螟在不同温度下配合光周期 15L:9D 条件下的滞育持续时间

Fig. 3 Duration of diapause under 15L:9D at different temperatures in *Ostrinia furnacalis*

个处理的观察样本数为 90-104。
 $N=90-104$ for each treatment.

续时间趋于缩短,没有经历低温处理的化蛹持续时间为 78 d, 30 d 低温处理为 50 d, 60 d 低温处理为 41 d, 90 d 低温处理为 35 d。

2.5 自然条件下滞育解除的观察

从表 1 可以看出,当越冬幼虫在自然条件下不同时期转到室内 25℃, 短光周期 12L:12D 和长光周期 15L:9D 解除滞育时,两者的平均化蛹所需求的时间均随着转移日期的推迟逐渐缩短,分别从 76 d 降到 19.1 d (12L:12D), 58.1 d 降到 18.6 d, 12 月 20 日至 3 月 21 日转入的越冬幼虫,其平均化蛹所需求的时间随着转移日期的推迟显著缩短 ($P<0.05$),这也表明越冬幼虫随着冬季时间的进程其滞育强度逐渐减弱。但需提及的是,3 月 21 日转到 25℃, 15L:9D 和 12L:12D 下的平均化蛹所需求的时间与 4 月 1 日转的没有显著差异,表明越冬幼虫在 3 月 21 日已基本解除了滞育,处在滞育后的发育阶段。

从表 1 还可以看出,12 月 20 日转到短光周期的滞育幼虫,其平均化蛹所需求的时间 (76 d) 显著长于长光周期 (58.1 d) ($P<0.05$),表明越冬幼虫在冬初仍然保持了对光周期的敏感性。然而,1 月 10 日至 4 月 1 日,平均化蛹所需求的时间在这两个光周期期间没有显著差异,表明越冬幼虫在此阶段对光周期的敏感性已丧失。

图 5 是 2012-2014 年越冬幼虫在自然条件下越冬后的化蛹进程。从图 5 可以看出,50%个体化蛹的日期:2012 年在 5 月 9 日,2013 年在

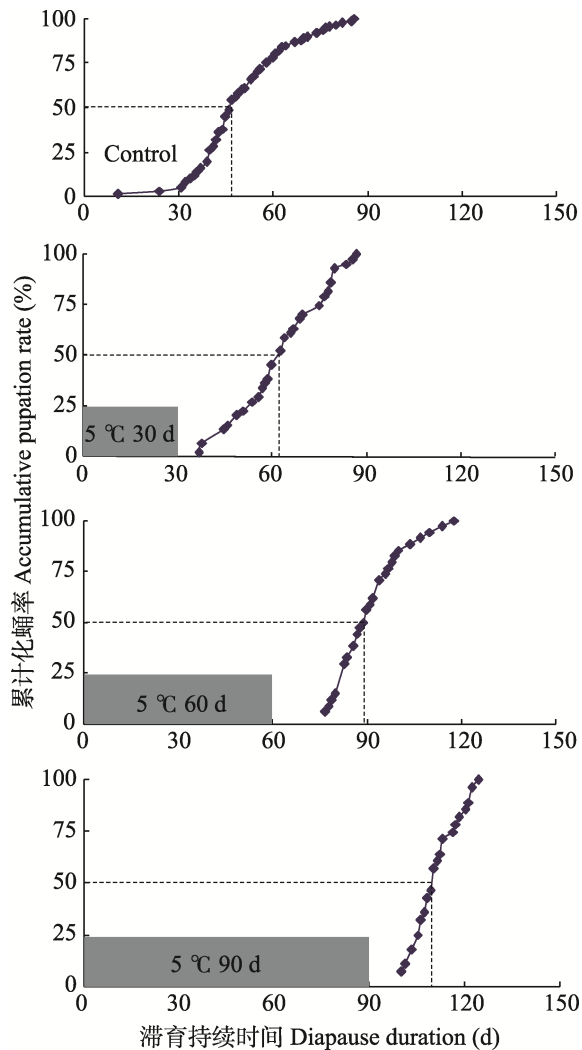


图4 低温处理对亚洲玉米螟滞育持续时间的影响

Fig. 4 Effects of chilling durations on diapause termination in *Ostrinia furnacalis*

滞育幼虫分别在 5 °C，全暗的条件下处理 0，30，60 和 90 d 后转入 25 °C，15L:9D 的条件下解除滞育，滞育幼虫在光周期 12L:12D，25 °C 下诱导（每个处理的样本量为 $N = 28-44$ ）。

Diapause larvae were transferred to 5 °C for 0, 30, 60 and 90 days, and subsequently transferred to 25 °C under the photoperiod of 15L:9D to terminate diapause.

Diapause was induced by 12L:12D, 25 °C ($N = 28-44$ for each treatment).

5 月 2 日，2014 年 4 月 30 日；50% 个体羽化的日期：2012 年在 5 月 17 日，2013 年在 5 月 14 日，2014 年 5 月 13 日。50% 个体化蛹的日期 2012 年比 2013 和 2014 年分别推迟了 7 d 和 9 d，这是因为 3 月的平均气温 2012 年比 2013 和 2014

年分别低 2.8 °C 和 2.4 °C。然而，50% 个体羽化的日期 2012 年比 2013 和 2014 年分别推迟了 3 d 和 4 d，这是因为 50% 个体蛹期所经历的日平均气温 2012 年比 2013 和 2014 年分别高出 1.6 °C 和 2 °C，因此缩短了羽化期的差异。

3 讨论

本研究首次报道了亚洲玉米螟南昌种群滞育解除的临界光周期接近 14.5 h，比相同温度下滞育诱导的临界光周期 13.5 h (Yang *et al.*, 2014) 延长了 1 h，表明了短光周期诱导了滞育而长光周期解除了滞育。那么长光周期解除滞育的机制在该虫生活史中有何意义？我们多年的田间观察表明，亚洲玉米螟在南昌郊区 8 月下旬初孵化的少量幼虫就被诱导进入滞育，8 月下旬末孵化的幼虫有 50% 个体被诱导进入滞育，9 月上旬初孵化的幼虫全部为滞育个体。因此，大多数越冬幼虫是在秋季较高的温度下（ > 25 °C）被诱导进入滞育（杨慧中等，2014；Yang *et al.*, 2014）。很显然，长光周期解除滞育的机制确保了在秋季高温下诱导的滞育个体维持在滞育状态中，避免了秋后不适时的发育。在光周期诱导的昆虫滞育中，仅有少数研究比较了滞育诱导和滞育解除的临界光周期，结果均显示了滞育解除的临界光周期长于滞育诱导的临界光周期，例如，盲蝽 *Lygus hesperus* (Beards & Strong, 1966)，红蝽 *Pyrhrocoris apterus* (Saunders, 1983)，大菜粉蝶 *Pieris brassicae* (Brunnarius & Dumortier, 1984)，西南玉米螟 *Diatraea grandiosella* (Takeda, 1985)，欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Skopik & Takeda, 1986) 和环带锦斑蛾 *Pseudopidorus fasciata* (Li *et al.*, 2003)。

本研究发现在亚洲玉米螟中，滞育诱导的光周期是否对继后的滞育强度产生影响与滞育解除的温度有关（图 2）。在 22 °C 低温下，不同短光周期诱导的滞育强度没有差异，但在 25 °C 和 28 °C 较高温度下，较长的短光周期 13L:11D 诱导的滞育强度显著弱于短光周期 11L:13D 和 12L:12D。在棉铃虫中也发现相似的结果，在

表 1 亚洲玉米螟自然条件下越冬幼虫在不同时间转入室内 25 ℃ 短光周期 15L : 9D 和 12L : 12D 下的平均滞育持续时间

Table 1 Diapause duration of overwintering larvae of *Ostrinia furnacalis* transferred from natural conditions on different dates to diapause-terminating conditions of 12L : 12D or 15L : 9D photoperiod and 25

转入时间 (月-日) Transfer date (month-day)	化蛹平均需求时间 The mean time to pupation (d)		t-test		
	12L : 12D	15L : 9D	t	d.f.	P
12-20	76.0 ± 2.5 (25) a	58.1 ± 2.7 (26) a	4.92	49	<0.05
1-10	59.4 ± 1.3 (82) b	56.7 ± 1.5 (62) a	1.39	142	0.17
1-30	46.1 ± 1.4 (60) c	43.4 ± 1.1 (84) b	1.49	142	0.14
2-19	36.5 ± 1.7 (62) d	33.0 ± 1.4 (59) c	2.75	119	0.08
3-11	26.9 ± 0.8 (57) e	24.7 ± 0.9 (67) d	1.83	122	0.07
3-21	21.2 ± 0.9 (74) f	20.3 ± 0.8 (72) e	0.77	144	0.44
4-1	19.1 ± 0.8 (80) f	18.6 ± 0.8 (97) e	0.43	175	0.67
ANOVA	$F_{6,433} = 251.7, P = 0.00$		$F_{6,460} = 168.9, P = 0.00$		

表中数据为平均值±SE；括号中的数为观察样本数。同一时间光周期期间滞育持续时间的差异用 t-test 比较。同一列数据后不同小写字母表示差异显著 (Tukey's HSD test; $P < 0.05$)。

Data in the table are mean±SE, and those in parenthesis are the number of observed samples. The t-test compares means within transfer date, between photoperiods. Data within a column followed by different letters are significantly different (Tukey's HSD test; $P < 0.05$).

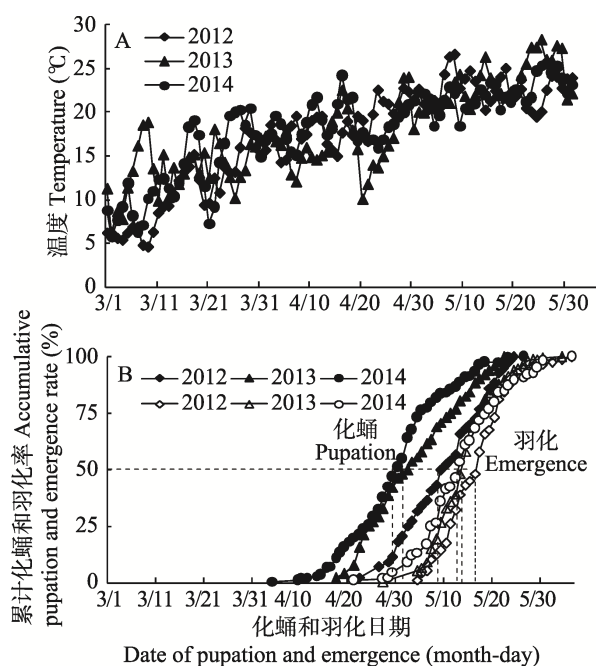


图 5 2012-2014 年日平均温度 (A) 及亚洲玉米螟越冬代幼虫在自然条件下的化蛹和羽化日期 (B)

Fig. 5 Daily mean temperatures from March to May in 2012-2014 (A) and date of pupation and emergence of overwintering larvae in *Ostrinia furnacalis* under natural conditions (B)

2012, 2013 和 2014 年观察总数分别为 140, 572 和 208 头。
The number of observed individuals are 140, 572 and 208 in 2012, 2013 and 2014, respectively.

25 ℃ 下, 11L : 13D 短光周期诱导的滞育强度明显高于 12L : 12D 和 13L : 11D 短光周期 (Chen *et al.*, 2014)。这一结果提示了不同的饲养条件会导致滞育强度的差异。因此, 如果要测试滞育诱导的光周期是否对继后的滞育强度有影响, 设计的滞育解除的温度范围应该较宽。越来越多的证据表明, 在许多越冬滞育的昆虫中冬季寒冷不是越冬滞育完成的必备条件 (Hodek and Hodková, 1988; 薛芳森等, 2001; Hodek, 2002), 相反, 在中性温度甚至在高温下滞育解除更快, 如: 桑盾蚧 *Pseudaulacaspis pentagona* (Takeda, 2006), 捕食螨 *Euseius finlandicus* (Broufas, 2006), 丝带凤蝶 *Sericanus montelus* (Wang *et al.*, 2009), 二化螟 (Xiao *et al.*, 2010), 棉铃虫 (Chen *et al.*, 2014) 和萝卜根蝇 *Delia floralis* (Johansen and Meadow, 2014)。我们的研究进一步揭示了亚洲玉米螟越冬幼虫不经历冬季的低温也能解除滞育, 且滞育解除的速率随温度升高显著加快 (图 4)。当然冬季低温是重要的, 首先低温减缓了越冬幼虫滞育的发育并保存了越冬幼虫越冬期间的代谢储备物, 从而维持了昆虫的抗寒能力; 其次低温也阻止了滞育解除后形态发生的开

动,调节了越冬幼虫滞育强度的个体差异,使那些早期解除滞育的个体经历了一段“等候”过程,达到与迟解除滞育个体同时开动滞育后的发育,从而导致了越冬幼虫滞育解除后相对集中化蛹(图4)。如未经5℃低温处理的滞育幼虫,其化蛹持续时间长达80 d,而经90 d低温处理的滞育幼虫,其化蛹的持续时间仅为23 d。

将自然条件下诱导的滞育幼虫不同时期从自然条件下转入恒温25℃,长光周期15L:9D和短光周期12L:12D的条件下解除滞育(表1),我们揭示了越冬幼虫在越冬期间滞育解除的时间进程。(1)在冬初(1月份前)越冬幼虫仍保持了对光周期的敏感性,表现出越冬幼虫在短光周期下需求的平均化蛹时间显著长于长光周期。(2)1月份后越冬幼虫已丧失了光周期的敏感性,表现出需求的平均化蛹时间在长光周期和短光周期期间已没有显著差异。类似的结果在果实卷叶蛾 *Adoxophyes orana* 和二化螟中也有报道(Milonas and Savopoulou-Soultan, 2004; Xiao *et al.*, 2010)。(3)越冬幼虫滞育强度随着冬季时间进程逐渐减弱,表现出这两种光周期下需求的平均化蛹时间均随着转移日期的推迟逐渐缩短,提示了在冬季低温的条件下,幼虫滞育的发育一直在进行,越冬幼虫在冬季经历的低温时间应该作为滞育持续时间的一部分。(4)越冬幼虫在3月21日已解除了滞育,进入了滞育后的发育阶段,因为3月21日和4月1日转至长光周期和短光周期需求的平均化蛹时间没有显著差异。此时越冬幼虫没有化蛹是因为田间温度还不足于高到完成滞育后的发育。

基于连续3年田间越冬幼虫春后化蛹时间进程的观察,50%越冬幼虫的化蛹时间出现在4月末至5月上旬,羽化时间出现在5月中旬。在南昌地区,玉米的种植时间一般在4月初开始。因此,亚洲玉米螟繁殖时间与其寄主的生长季节完全同步。这一研究结果为预测亚洲玉米螟越冬代幼虫在该地区春后的化蛹和羽化时间提供了准确的信息,有助于该虫第一代幼虫的防治。

参考文献 (References)

- Beards CV, Strong FE, 1966. Photoperiod in relation to diapause in *Lygus hesperus* Knight. *Hilgardia*, 37(10): 345–362.
- Beck SD, 1989. Factors influencing the intensity of larval diapause in *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Insect Physiology*, 35(2): 75–79.
- Broufas G, Pappas M, Koveos D, 2006. Effect of cold exposure and photoperiod on diapause termination of the predatory mite *Euseius finlandicus* (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology*, 35(5): 1216–1221.
- Brunnarius J, Dumortier B, 1984. Existence of a light-sensitive phase in the photoperiodic termination of diapause in *Pieris brassicae* L. (Insecta: Lepidoptera) and comparison with diapause induction. *Journal of Comparative Physiology A*, 155(2): 161–169.
- Chen YS, Chen C, He HM, Xia QW, Xue FS, 2013. Geographic variation in diapause induction and termination of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*, 59(9): 855–862.
- Chen C, Xia QW, Fu S, Wu XF, Xue FS, 2014. Effect of photoperiod and temperature on the intensity of pupal diapause in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, 104(1): 12–18.
- Du ZW, Cai WQ, 1964. A preliminary report on photoperiodic response of corn borer in Jiangsu. *Acta Entomologica Sinica*, 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.]
- Fu S, He HM, Xiao HJ, Xiao L, Xue FS, 2015. A new device adapted to observe the termination of larval diapause in Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 37(3): 446–449. [傅淑, 何海敏, 肖海军, 肖亮, 薛芳森, 2015. 一种适宜亚洲玉米螟幼虫滞育解除的新型装置. 江西农业大学学报, 37(3): 446–449.]
- Fu S, Chen C, Xiao L, He HM, Xue FS, 2015. Inheritance of diapause in crosses between the northernmost and the southernmost strains of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. *PLoS ONE* 10(2): e0118186. doi:10.1371/journal.pone.0118186.
- Gong HF, Chen P, Wang R, Lian ML, Xia ZH, Yan Y, 1984. The influence of photoperiod and temperature on the diapause of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Acta Entomologica Sinica*, 27(1): 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(1): 280–286.]
- Hodek T, 1996. Diapause development, diapause termination and the end of diapause. *European Journal of Entomology*, 93(3): 475–487.
- Hodek I, 2002. Controversial aspects of diapause development. *European Journal of Entomology*, 99(2): 163–174.
- Hodek I, Hodková M, 1988. Multiple role of temperature during insect diapause: a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*,

- 49(2): 153–165.
- Hua A, Yang D, Wu SH, Xue FS, 2005. Photoperiodic control of diapause in *Pseudopidorus fasciata* (Lepidoptera: Zygaenidae) based on a qualitative time measurement. *Journal of Insect Physiology*, 51(11): 1261–1267.
- Huang LL, Chen C, Xiao L, Xia QW, Hu LT, Xue FS, 2013. Geographical variation and inheritance of the photoperiodic response controlling larval diapause in two distinct voltine ecotypes of the Asian cornborer *Ostrinia furnacalis*. *Physiological Entomology*, 38(2): 126–132.
- Johansen TJ, Meadow R, 2014. Diapause development in early and late emerging phenotypes of *Delia floralis*. *Insect Science*, 21(1): 103–113.
- Lai XT, Xiao HJ, Xue FS, 2008. Influencing factors of diapause duration in insects and its influence on post-diapause biology. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(2): 182–188. [赖锡婷, 肖海军, 薛芳森, 2008. 昆虫滞育持续时间的影响因子及其对滞育后生物学的影响. *昆虫知识*, 45(2): 182–188.]
- Li AQ, Xue FS, Hua A, Tang JJ, 2003. Photoperiodic clock of diapause termination in *Pseudopidorus fasciata* (Lepidoptera: Zygaenidae). *European Journal of Entomology*, 100(2): 287–293.
- McLeod DGR, Beck SD, 1963. Photoperiodic termination of diapause in an insect. *Biological Bulletin*, 124(1): 84–96.
- Milonas PG, Savopoulou-Soultan M, 2004. Diapause termination in overwintering larvae of a Greek strain of *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 33(3): 513–519.
- Nakamura K, Numata H, 2000. Photoperiodic control of the intensity of diapause and diapause development in the bean bug, *Riptortus clavatus* (Heteroptera: Alydidae). *European Journal of Entomology*, 97(1): 19–23.
- Qiao L, Zheng JW, Cheng WN, Li YP, 2008. Impact of 4 different artificial fodders on life span of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Journal of Northwest A & F University*, 36(5): 109–112. [乔利, 郑坚武, 成卫宁, 李怡萍, 2008. 不同饲料配方对亚洲玉米螟生长发育和繁殖的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 36(5): 109–112.]
- Shen RW, Xue FS, Zhu XF, 1988. Studies on voltinism and the date of diapause incidence in the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* in the field. *Jiangxi Plant Protection*, (1): 18–19. [沈荣武, 薛芳森, 朱杏芬, 1988. 玉米螟化性及田间滞育发生的研究. *江西植保*, (1): 18–19.]
- Skopik SD, Takeda M, 1987. Diapause induction and termination: North-south strain differences in *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Biological Rhythms*, 2(1): 13–22.
- Takeda M, 1985. An “hourglass-like” feature in photoperiodic time measurement in *Diatraea grandiosella* (Pyralidae). *Journal of Insect Physiology*, 31(5): 397–406.
- Takeda M, 2006. Effect of temperature on the maintenance and termination of diapause in overwintering females of *Pseudaulacaspis pentagona* (Hemiptera: Diaspididae). *Applied Entomology and Zoology*, 41(3): 429–434.
- Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford: Oxford University Press. 111–160.
- Wu SH, Yang D, Lai XT, Xue FS, 2006. Induction and termination of prepupal summer diapause in *Pseudopidorus fasciata* (Lepidoptera: Zygaenidae). *Journal of Insect Physiology*, 52(11): 1095–1104.
- Wang XP, Yang QS, Zhou XM, Xu S, Lei CL, 2009. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction and termination in the swallowtail, *Sericanus montelus*. *Physiological Entomology*, 34(2): 158–162.
- Wang LF, Lin K, Chen C, Fu S, Xue FS, 2014. Diapause induction and termination in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae). *PLoS ONE*, 9(9): e107030. doi:10.1371/journal.pone.0107030.
- Xia QW, Chen C, Tu XY, Yang HZ, Xue FS, 2012. Inheritance of photoperiodic induction of larval diapause in the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. *Physiological Entomology*, 37(2): 185–191.
- Xiao HJ, Yang D, Xue FS, 2006. Effects of photoperiod on the duration of summer and winter diapause in the cabbage butterfly, *Pieris melete* (Lepidoptera: Pieridae). *European Journal of Entomology*, 103(3): 537–540.
- Xiao HJ, He HM, Li F, Xue FS, 2008. Influence of pre-diapause temperature on intensity of summer and winter diapause in the cabbage butterfly *Pieris metele* (Lepidoptera: Pieridae). *European Journal of Entomology*, 105(4): 607–611.
- Xiao HJ, Mou FC, Zhu XF, Xue FS, 2010. Diapause induction, maintenance and termination in the rice stem borer *Chilo suppressalis* (Walker). *Journal of Insect Physiology*, 56(11): 1558–1564.
- Xue FS, Zhu XF, Shao ZY, 2001. Control of summer and winter diapause in the leaf-mining fly *Pegomyia bicolor* (Diptera: Antomyiidae). *Journal of Applied Entomology*, 125(4): 181–187.
- Xue FS, Li AQ, Zhu XF, 2001. The role of temperature during insect diapause. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 23(1): 62–67. [薛芳森, 李爱青, 朱杏芬, 2001. 温度在昆虫滞育期间的作用. *江西农业大学学报*, 23(1): 62–67.]
- Yang HZ, Xia QW, He HM, Chen C, Xue FS, 2014. Photoperiodism of diapause induction and diapause termination in *Ostrinia furnacalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 153(1): 34–46.
- Yang HZ, Tu XY, Xia QW, Xue FS, 2014. Biology of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 36(1): 91–96. [杨慧中, 涂小云, 夏勤雯, 薛芳森, 2014. 亚洲玉米螟生物学特性的研究. *江西农业大学学报*, 36(1): 91–96.]