

文章编号: 1000-5692(2007)04-0504-07

## 蝴蝶滞育研究进展

易传辉, 陈晓鸣, 史军义, 周成理

(中国林业科学研究院 资源昆虫研究所, 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室, 云南 昆明 650224)

**摘要:** 介绍了近年来蝴蝶滞育虫态、光敏感时期、光周期和温度等环境因素对滞育的影响、滞育期间的形态结构和生理生化变化、滞育的神经内分泌调控和分子生物学等方面的研究概况。指出, 目前蝴蝶滞育研究主要集中在外界环境对滞育的影响上, 在生理生化和内分泌机制等方面的研究相对薄弱, 而在分子生物学方面的研究报道极少。滞育的生理生化机制、神经内分泌调控、分子机制和滞育应用研究, 将成为今后蝴蝶滞育研究的热点; 一些观赏价值较高的蝴蝶将成为今后研究的重点。充足稳定的实验蝴蝶难以获得, 是目前研究蝴蝶滞育的一个难点。蝴蝶养殖业的发展将有利于推动蝴蝶滞育研究。参 63

**关键词:** 昆虫学; 蝴蝶; 滞育; 综述; 光周期; 温度; 生理生化

**中图分类号:** Q965; S433.4      **文献标志码:** A

Danks<sup>[1]</sup>在总结前人的论述后, 认为滞育是昆虫机体从直接发育进程中转入一种深层次新陈代谢路线中断的发育暂停阶段, 它不仅由直接的环境因素所控制, 事实上滞育发生在不利因素到来之前。滞育可以发生在昆虫生命活动中的任何一个阶段, 其意义是使昆虫顺利渡过不良环境, 维持种群和个体的生存, 保持种群发育一致, 保证种的繁衍。滞育是昆虫长期适应不良自然环境而获得的一种生存本能<sup>[2]</sup>。

### 1 蝴蝶的滞育虫态和光敏感时期

#### 1.1 蝴蝶的滞育虫态

蝴蝶的滞育虫态有卵、幼虫、蛹和成虫, 但绝大多数以幼虫和蛹滞育<sup>[1]</sup>。卵滞育在绢蝶属 *Parnassius* 中常见, 如阿波罗绢蝶 *Parnassius apollo*, 红珠绢蝶 *P. bremeri*, 冰清绢蝶 *P. glacialis* 等; 以幼虫滞育的如福布绢蝶 *P. phoebus*, 西藏绢蝶 *P. delphius*, 苎麻珍蝶 *Acræa issoria*, 部分苎麻赤蛱蝶 *A. indica* 也以龄幼虫滞育越冬; 但绝大多数凤蝶以蛹滞育越冬, 如美凤蝶 *Papilio memnon*, 多姿麝凤蝶 *Byasa polyeuctes* 和台湾宽尾凤蝶 *Aeghana maraho* 等, 而以成虫滞育越冬的多见于蛱蝶, 如枯叶蛱蝶 *Kallima inachus* 等<sup>[3-6]</sup>。Scott<sup>[7]</sup>和Saunders<sup>[8]</sup>的调查也支持了上述结论。Scott 对北美 290 种蝴蝶的滞育虫态进行调查时发现, 以卵滞育越冬的占 13%, 以幼虫滞育越冬的占 58%, 以蛹滞育越冬的占 24%, 而以成虫滞育越冬的仅占 5%, 幼虫和蛹占滞育越冬虫态的 82%。Saunders 的调查结论与 Scott 相近, 110 种鳞翅目昆虫中, 以幼虫和蛹滞育越冬的达到 93%, 以卵和成虫滞育的仅占 7%。

收稿日期: 2006-11-10; 修回日期: 2007-03-28

基金项目: 国家林业局引进国际先进农业科学技术计划(“948”计划)资助项目(200-54-59)

作者简介: 易传辉, 博士研究生, 从事观赏昆虫培育与利用研究。E-mail: ychuanh@public.km.yn.cn. 通信作者:

陈晓鸣, 研究员, 博士生导师, 从事资源昆虫学和昆虫生物技术研究。E-mail: xuchen@vip.km169.net.

## 1.2 蝴蝶的光敏感时期

大多数蝴蝶对光周期的敏感时期为滞育前的1~2龄。如以幼虫滞育的北美副王线蛱蝶 *Limenitis archippus* 和青石豆粉蝶 *Colias alexandra*, 它们都以3龄幼虫滞育, 光敏感时期为滞育前的2龄幼虫<sup>[9, 10]</sup>; 以蛹滞育的欧洲粉蝶 *Pieris brassicae* 和菜粉蝶 *P. rapae* 是在进入滞育蛹的倒数第2龄幼虫<sup>[11]</sup>; 但黄水金等<sup>[12]</sup>的研究则认为, 菜粉蝶对光周期反应的敏感时期为2~4龄幼虫, 以3龄幼虫的感应性最强, 这可能与不同地理种群有关; 黑纹粉蝶 *Pieris melete* 则为3龄末期和4龄初期幼虫<sup>[13]</sup>。大多数以成虫滞育的蝴蝶光敏感期在成虫羽化后的几天内, 如黄钩蛱蝶 *Polygonia c-auream*<sup>[14]</sup>。笔者对枯叶蛱蝶的研究时发现其光敏感期在羽化初期。

## 2 环境因素对蝴蝶滞育的影响

### 2.1 光周期对滞育的影响

2.1.1 光周期对滞育诱导作用 光周期是诱导昆虫进入滞育的主要因素之一<sup>[1]</sup>。不同种类蝴蝶具有不同的光周期反应。如黑纹粉蝶夏季滞育和冬季滞育分别被较长日照和短日照诱导, 而非滞育发育仅出现在一段较短的中性光照范围<sup>[13]</sup>。菜粉蝶在长日照条件下无滞育个体产生, 短日照条件诱导滞育, 其滞育率随光周期的延长而降低, 如在每日13~15 h光照条件下不发生滞育, 而在每日8~11 h的光照条件下, 滞育率达81.08%~100%<sup>[15]</sup>。

同种蝴蝶的不同地理种群和不同亚种具有不同的光周期反应。如蓝凤蝶 *Papilio protenor* 的2个亚种 *P. protenor liukiensis* 和 *P. protenor demetrius* 具有不同的敏感时期。前者在最后2龄对光周期敏感, 而后者整个幼虫期都对光周期敏感<sup>[16]</sup>; 美凤蝶的不同地理种群的临界光周期存在差异, 如20℃时在日本海角城的临界光周期为12.50 h, 在鹿儿岛、和歌山和静冈县的种群为13.00 h, 而在神奈川则为13.25 h<sup>[1, 18]</sup>。作者对美凤蝶峨眉种群的研究发现, 20℃时, 其临界光周期为13.18 h, 这可能与不同地理种群适应当地的生态环境有关。

同时, 对日照的质和量, 如光照的变化(恒定或是波动)和波长等, 很多蝴蝶的反应也存在差异。Claret<sup>[1]</sup>在研究欧洲粉蝶时发现, 有效诱导其滞育的波长为400~560 nm, 大于560 nm无诱导效应。君主斑蝶 *Danaus plexippus* 在工人饲养的条件下, 减少日照长度并同时在变温的条件下, 比饲养于长日照或短日照的恒温条件下更容易进入滞育<sup>[19]</sup>。

2.1.2 光周期对滞育发育的影响 光周期对蝴蝶的滞育发育有重要影响。有的蝴蝶对日照长度敏感, 如日本虎凤蝶 *Luehdorfia japonica* 的滞育蛹在短日照条件下发育加速<sup>[20]</sup>。长光照条件下麝凤蝶 *Byasa alcinous* 越冬滞育蛹的发育历期要比短光照条件下短, 在长光照(LD13:11)22℃和30℃时, 分别短2.1和2.3 d<sup>[21]</sup>。而有的种类对光周期的变化或暗期的光照更为敏感。Spieth<sup>[22]</sup>在研究了西班牙南部的欧洲粉蝶时指出, 在恒定的夏季条件下(日照为15 h), 夏季滞育平均18~19周, 在恒定的秋季条件下(日照长度为14 h)夏季滞育仅持续7周, 如光照从15 h逐渐变为14 h, 3~5周可以解除滞育。

有的种类还对光照的质量或数量作用反应。Voigt<sup>[23]</sup>的研究表明, 对荨麻蛱蝶 *Aglais urticae* 成虫滞育的诱导作用可以被1万 lx光照所抵消。

### 2.2 温度对滞育的影响

2.2.1 温度对滞育的诱导作用 除光周期外, 温度也是影响昆虫进入滞育的另一重要因素。蝴蝶往往同时对光周期和温度做出反应, 温度能加强或削弱光周期的诱导作用, 仅少数种类只对温度敏感。低温通常加强短日照的诱导作用, 对一些温带地区昆虫, 这些效果通常在暗夜伴随着低温的情况下最为明显<sup>[24]</sup>。如低温诱导北美黄斑凤蝶 *Battus philenor* 的蛹进入冬滞育<sup>[25]</sup>。在每日光照10 h的条件下, 低温可促进菜粉蝶的蛹进入滞育<sup>[11]</sup>。

2.2.2 温度对滞育发育的影响 Lees<sup>[26]</sup>认为0~12℃的低温有利于绝大多数温带昆虫滞育的发育, 低温影响滞育的发育速率和滞育强度。如乌苏里虎凤蝶 *Luehdorfia puziloi inexpecta* 蛹的夏滞育在秋季低温时解除, 而羽化成虫的冬滞育在接近0℃的冬温条件下结束<sup>[27]</sup>。薛芳森等<sup>[28]</sup>认为, 温度对黑纹粉蝶滞育的维持和终止具有重要作用。低温加速滞育的发育或终止, 并能减少个体在滞育发育时间上的差异。日本虎凤蝶的夏滞育在长日照条件下可被低温终止<sup>[29]</sup>。温带地区的大多数昆虫, 一段时间的

低温有利于滞育的发育,当春季气温回升时发育重新开始,这段时间的低温通常为8~12周或有的更长<sup>[1]</sup>。Sims<sup>[30]</sup>对大茴香燕凤蝶 *Papilio zelicaon* 不同地理种群滞育强度的地理变化研究表明,在高海拔地区,在气温越低地方滞育的昆虫,其滞育强度越强,并且滞育延续的时间越长。

高温对滞育发育的影响主要表现为对短日照诱导作用的抑制,加速冬滞育的发育和解除,而有利于夏滞育的维持。如高温在一定程度上抑制短日照对黑纹粉蝶冬季滞育的诱导作用<sup>[28]</sup>,同时有利于维持其夏滞育。黑纹粉蝶的夏滞育解除 18.0℃时最快,22.0℃次之,26.5℃最慢<sup>[31]</sup>。高温则对菜粉蝶滞育也有抑制作用,如在17.0℃条件下,其滞育率达100%,在20.0℃和23.0℃条件下,滞育率分别为51.72%和43.75%,而在26.0℃时不进入滞育<sup>[15]</sup>。欧洲粉蝶在23.0℃和25.0℃的条件下,短日照(LD13:11)诱导100%的个体进入滞育,但在28.0℃时,滞育率仅为60.00%<sup>[32]</sup>;其滞育的起点温度是18.0℃,高于该温度时滞育受抑制<sup>[33]</sup>。陈兴永等<sup>[34]</sup>对玉带凤蝶 *Papilio polytes* 越冬滞育蛹的羽化时间进行研究表明,越冬蛹加温(28.0℃左右)可促其提前完成羽化,羽化时间可提前2/3。

但有的种类对温度的高低不敏感,而对变温敏感。如对君主斑蝶 *Danaus plexippus* 的研究发现,恒温不利于滞育的发育,相反温度波动越大,温度越低,越有利于其滞育的发育<sup>[19]</sup>。

2.2.3 寄主对蝴蝶滞育的影响 寄主植物种类和叶片成熟程度对蝴蝶滞育的影响。温带地区蝴蝶的滞育虫态与寄主植物有关,在吃高大多年生木本植物时,卵和蛹比幼虫更容易进入滞育<sup>[24]</sup>。不同种类和不同成熟程度的寄主植物,以及寄主植物体内组分变化都对滞育的诱导产生一定影响<sup>[35]</sup>。如大茴香燕凤蝶饲以不同寄主植物叶片,临界光周期出现微小移动<sup>[30]</sup>。而菜粉蝶在取食甘蓝 *Brassica oleracea*, 萝卜 *Raphanus sativus* 和小白菜 *Brassica rapa* 叶时,滞育率存在一定差异(在10%以内),但对蛹质量影响较大<sup>[15]</sup>。君主斑蝶饲以生长期为8~9个月的马利筋 *Asclepias curassavica* 老叶,比喂盆栽生长期为1个月的嫩叶更易诱导进入滞育,但寄主的年龄对滞育没有影响<sup>[19]</sup>。

活体寄生真菌对具有相同寄主的植食性昆虫具有不良影响,但目前对这种影响知之甚少。Laine<sup>[36]</sup>的研究为这方面的工作提供了一定的借鉴。指出真菌 *Podosphaera plantaginis* 寄生在车前草 *Plantago lanceolata* 对庆网蛱蝶 *Melitae cinxia* 种群动态和滞育的影响,发现只取食感病叶的蝴蝶幼虫发育缓慢,身体较小,无法进入越冬滞育,在秋天死亡率高。

2.2.4 纬度对蝴蝶滞育的影响 同一种昆虫的不同地理种群对光周期的反应不尽相同,并有遗传特性。这主要是由于不同地理种群所处地理环境存在差异,尤其是在纬度不同地区适应不同光周期变化的结果,由光周期差异所导致<sup>[35,37]</sup>,其表现往往在进入和解除滞育的时间、临界日照长度和滞育的强度上。如对蓝凤蝶、大茴香燕凤蝶和欧洲粉蝶等的研究表明,同种蝴蝶不同地理种群的临界周期随地区不同而变化,通常随着纬度的增加临界光照长度相应增加<sup>[16,30,38]</sup>。欧洲粉蝶的敏感光周期在北纬60°,52°和50°时的不同种群反应类似,但与北纬43°种群存在差异明显<sup>[39]</sup>。美凤蝶和香芹黑凤蝶 *Pieris polyxenes* 不同地理种群也有类似的变化。20.0℃时,美凤蝶在北纬28°23'的日本海角城蛹滞育的临界光周期为12.5h,在北纬31°36'温带的鹿儿岛、北纬34°11'的和歌山、北纬34°54'的Mino和35°02'的静冈县为13.00h;而在北纬35°16'的神奈川为13.25h。并在Mino地区的种群中观察到随栖息地纬度的增加,一群个体的滞育加深。同时发现美凤蝶从日本西部进入中部地区在生理及光周期反应方面有明显的变化<sup>[17,18]</sup>。Blau<sup>[40,41]</sup>也发现香芹黑凤蝶的不同地理种群具有不同的滞育反应,其在纽约的光周期可诱导其滞育,而在Costa Rican却不能诱导进入滞育。

2.2.5 其他因素对蝴蝶滞育的影响 天敌、湿度和体质量等因子不是影响大多数蝴蝶滞育的主要因素,仅对某些种类滞育诱导和解除起重要作用。Spieth<sup>[42]</sup>在研究欧洲粉蝶滞育与其寄生蜂的关系时指出,欧洲粉蝶通过夏滞育成功地逃避了寄生蜂的寄生而得以生存。但这仅是一种巧合,还是在进化过程中形成通过滞育逃避天敌的一种策略,有待进一步证实。Canzano<sup>[43]</sup>对澳大利亚昆士兰州的2种热带斑蝶即柯氏紫斑蝶 *Euploea core* 和双标紫斑蝶 *E. Sylvester* 滞育的终止作了研究。研究发现湿度对2种蝴蝶的滞育有重要作用,在热带潮湿的季节下约60%的个体终止滞育,而在干旱季节下则只有40%的个体终止滞育,100%的个体仅在饲以蜂蜜的湿润条件下终止滞育。同时发现紫斑蝶属 *Euploea* 蝴蝶迅速解除滞育。解除常发生在雨后,上升的湿度和长日照是滞育解除的诱导因子。

Pieloor<sup>[44]</sup>在研究澳大利亚干旱和湿润地区的幻紫斑蝶 *Hypolimnas bolina* 滞育发生的机制时发现,其滞育与温度和其发育过程中的光周期无关,雌性进入滞育仅取决于发育过程中幼虫的体质量,当蛹

在 0.72 g 以下时不滞育, 大于 0.72 g 时有 72% 个体进入滞育。雄性冬季不进入滞育, 其精子 365 d 内均有活性, 其与光周期和质量均无关。

### 3 滞育的形态结构和生理生化变化

#### 3.1 滞育的形态结构变化

滞育期间, 蝴蝶的表皮、体色等形态结构发生了很大变化, 在这方面的研究报道不多。仅见伊迪丝斑蝶 *Euphydryas editha* 滞育幼虫表皮变厚<sup>[7]</sup>, 2 种黛眼蝶 *Lethe eurydice* 和 *L. appalachia* 在幼虫滞育期间体色从黄绿色变为稻草黄色的报道<sup>[43]</sup>。有学者对柑橘凤蝶 *Papilio xuthus* 和蜘蛛蝶 *Araschnia levana* 滞育蛹颜色的控制进行了研究。柑橘凤蝶有绿、橘和橙褐色 3 种, 利用结扎技术, 发现其头部称之为橙色蛹诱导因子(OPIF)的内分泌物参与了滞育蛹的颜色控制<sup>[46]</sup>; 蜘蛛蝶滞育和滞育后的颜色结构由光周期和温度所控制<sup>[47]</sup>。

#### 3.2 生理生化变化

在生理方面主要对生殖系统、个体大小和蛹质量进行了研究。生殖系统的变化主要表现为卵巢发育的不成熟, 卵巢小管中含有畸形卵<sup>[37]</sup>, 精母细胞发育恶化、死亡<sup>[48]</sup>, 精子的发生被延迟<sup>[49]</sup>等。在体质量和蛹的大小方面, 滞育蛹与非滞育蛹存在差异。如柑橘凤蝶的滞育蛹要比夏季非滞育蛹小<sup>[50]</sup>, 香芹黑凤蝶滞育蛹要比非滞育蛹小 8%<sup>[40]</sup>, 而欧洲粉蝶的滞育蛹要比非滞育蛹重 7%<sup>[45]</sup>。

在生化方面主要研究集中在脂肪含量、酶和激素等方面。滞育虫态脂肪含量要比非滞育虫态高, 这可能与脂肪作为能量储备有关。Alonsome 等<sup>[51]</sup>研究了君主斑蝶越冬代的脂肪利用与其他 3 个生化特征, 发现与访花类群相比, 生殖滞育的群集越冬种群有很高的脂肪体含量。笔者在对柑橘凤蝶、美凤蝶和枯叶蛱蝶的研究时也发现, 其滞育期间比非滞育期间相同虫态的脂肪含量要高。除脂肪外, 在滞育期间, 酶和激素的种类、滴度和活性发生了明显变化, 并出现一些特异性酶, 这些变化往往与一些特定的生化反应有关。Eprintsev 等<sup>[52]</sup>对金凤蝶 *Papilio machon* 滞育蛹的研究时发现了异柠檬酸裂解酶和苹果酸合成酶, 它们是乙醛酸循环的关键酶, 而乙醛酸循环往往被认为只在植物中存在, 它是植物体内脂肪酸氧化合成糖的途径。动物和人类细胞中没有乙醛酸体, 无法将脂肪酸转变为糖。滞育期间激素的变化在昆虫滞育中研究较多, 在蝴蝶滞育研究中也广泛关注, 但主要集中在对滞育成虫保幼激素的研究。保幼激素的缺乏导致成虫滞育, 同时影响其他生命特征。Kopper 等<sup>[53]</sup>对一种斑豹蛱蝶 *Speyeria idalia* 雌成虫的研究表明, 保幼激素的缺乏导致其成虫滞育。卵细胞的发育与 3 种保幼激素(JI, JII 和 JIII)的快速上升一致。研究还发现起决定作用是 JII, 其他 2 种保幼激素的作用相对较小。William<sup>[54]</sup>等对保幼激素对君主斑蝶寿命的影响进行了研究。研究表明, 迁飞越冬成虫用保幼激素处理(JHI)可以缩短其寿命, 而通过手术摘除夏代成虫的咽侧体后, 成虫 100% 寿命延长。

### 4 蝴蝶滞育的神经内分泌调控和分子生物学

不同虫态滞育的昆虫, 神经内分泌调控机制不同。卵滞育昆虫, 滞育主要受滞育激素(DH)调节, 同时胚胎期的神经内分泌系统也参与了调节作用。DH 首先在家蚕 *Bombyx mori* 中发现, 由咽下神经节所分泌, 目前已被分离纯化, 一级结构为 24 个氨基酸组成的多肽, 并被成功克隆。它主要通过影响碳水化合物和蛋白质等的代谢而影响滞育<sup>[55, 56]</sup>。目前, DH 基因在其他昆虫中也被发现, 但其诱导滞育的功能并没得到证实。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 中 DH-PBANcDNA 被成功克隆, 它能有效地打破蛹的滞育和促进蛹的发育, 而不是诱导滞育<sup>[57]</sup>。幼虫和蛹滞育被认为是脑-前胸腺轴心的关闭所致。大脑不能分泌促前胸腺素(PTTH), 不能促进前胸腺的分泌或前胸腺在受到冷刺激前对 PTTH 缺乏反应, 从而导致滞育<sup>[58]</sup>。同时幼虫滞育受保幼激素(JH)的调节。但有的昆虫蛹滞育并非由于 PTTH 的缺乏所致, 如棉铃虫, 其滞育是由于低温抑制了蜕皮激素(MH)的产生所致<sup>[59]</sup>。目前, 家蚕 PTTH 的一级结构已被测定, 它由 224 个氨基酸组成的前体水解而释放, 其水解的 p2 K 和 p6 K 肽段与合成 JH 有关<sup>[60]</sup>。成虫滞育是一种生殖滞育, 滞育期间生殖系统发育受抑制或不发育, 主要由于 JH 的缺乏所致, 滞育成虫咽侧体较小, 无活性, 合成 JH 的速度极低, 同时脑也参与了滞育的调节<sup>[55, 58, 61]</sup>。

目前对蝴蝶滞育的神经内分泌调控方面的研究报道较少, 主要集中在 JH 对成虫滞育的调节上。

见报道的有 JH 对斑豹蛱蝶和君主斑蝶滞育的调节<sup>[46, 53, 62, 63]</sup>等。蝴蝶滞育的分子机制未见报道。

## 5 建议与讨论

目前, 在蝴蝶滞育方面研究报道较多, 涉及光温等外界环境条件对滞育的影响, 体色、体质量等形态结构, 生殖系统、脂肪含量、酶和激素等生理生化变化。外界环境条件对蝴蝶滞育的影响研究较为全面、系统, 研究所涉及到的种类也较多, 而在生理生化和内分泌调控等方面的研究则相对较少, 也缺乏系统性, 尚未见有关蝴蝶滞育的分子机制和应用研究。

蝴蝶是一种重要的观赏昆虫, 目前市场需求量十分巨大, 对蝴蝶标本的需求也有增无减。随着旅游业的发展, 各种类型的蝴蝶观光园、蝴蝶馆和蝴蝶放飞产业在各地迅速发展, 特别是活体蝴蝶观光园, 在各地如雨后春笋般蓬勃发展。在这种形势的带动下, 对蝴蝶的需求急剧增加。但由于很多关键技术如蝴蝶滞育的人工调控等没能很好地解决, 蝴蝶产品特别是活体蝴蝶的供应呈现严格的季节性, 严重地制约了蝴蝶产业的发展, 蝴蝶自然滞育的存在已成为活体蝴蝶观光产业发展的重大瓶颈。蝴蝶滞育的人工调控已成为当前蝴蝶产业发展需要解决的首要任务。

因此, 加强蝴蝶滞育应用方面的研究, 已成为不可回避的紧迫工作。应用研究的任何进展, 都将有利于促进蝴蝶产业健康、快速发展, 同时也有利于野生蝴蝶资源和生物多样性的保护。由于充足稳定的实验蝴蝶难以获得, 是目前蝴蝶滞育研究中的一个难点问题。因此, 蝴蝶产业的发展也必将进一步推动蝴蝶滞育研究。生理生化变化是蝴蝶滞育的内在因素, 内分泌调控和分子机制是理解蝴蝶滞育的钥匙, 因此, 蝴蝶滞育的生理生化机制、神经内分泌调控、分子机制和滞育应用研究, 将成为今后蝴蝶滞育研究的热点; 同时, 一些观赏价值较高的蝴蝶将成为今后研究的重点。

## 参考文献:

- [1] DANKS H V. *Insect Dormancy; an Ecological Perspective* [M]. Ottawa: Biological Survey of Canada, 1987: 1-439.
- [2] TAUBER M J, TAUBER C A. *Seasonal Adaptations of Insects* [M]. London: Oxford University Press, 1986: 1-411.
- [3] 武春生. 中国动物志: 昆虫纲第 25 卷 鳞翅目凤蝶科 [M]. 北京: 科学出版社, 2001: 1-367.
- [4] 云南省生态经济学会, 云南省森林病虫害防治检疫站, 中国科学院昆明动物研究所. 云南蝴蝶 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1995: 1-152.
- [5] 周成理, 史军义, 易传辉, 等. 枯叶蛱蝶的生物学特性 [J]. 四川动物, 2005, 24 (4): 445-450.
- [6] 薛芳森, 朱杏芬. 苎麻赤蛱蝶滞育和化性的地理变异 [J]. 江西农业大学学报, 1994, 16 (3): 270-274.
- [7] SCOTT J A. Hibernation diapause of North American Papilionoidea and Hesperioidea [J]. *J Res Lepid*, 1981, 18 (3): 171-200.
- [8] SAUNDERS D S. *Insect Clocks* [M]. 2nd. Oxford: Pergamon Press, 1982: 1-409.
- [9] CLARK S H, PLATT A P. Influence of photoperiod on development and larval diapause in Viceroy butterfly, *Limnitis archippus* [J]. *Insect Physiol*, 1969, 15 (10): 1951-1957.
- [10] HAYES J L. Diapause and diapause dynamics of *Colias alexandra* (Lepidoptera: Pieridae) [J]. *Oecologia*, 1982, 53 (3): 317-322.
- [11] BARKER R J. Inhibition of diapause in *Pieris rapae* L. by brief supplementary photophases [J]. *Experientia*, 1963, 19 (4): 185-191.
- [12] 黄水金, 秦厚国, 黄荣华. 光周期和温度对菜粉蝶滞育的影响 [J]. 江西农业学报, 2002, 14 (2): 29-32.
- [13] 薛芳森, 朱杏芬, 魏洪义, 等. 光周期和温度对黑纹粉蝶滞育诱导的影响 [J]. 江西植保, 1996, 19 (1): 5-11.
- [14] ENDO K. Relation between ovarian maturation and activity of the corpora allata in seasonal forms of the butterfly, *Polygonia caerulea* L. [J]. *Devel Growth Differ*, 1970, 11 (4): 297-304.
- [15] 黄水金, 黄荣华, 李伟红. 菜粉蝶滞育的诱导因素研究 [J]. 江西农业学报, 2001, 13 (2): 45-47.
- [16] ICHINOSE 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.
- [17] YOSHIO M, ISHII M. Geographical variation of pupal diapause in the great Mormon butterfly *Papilio memnon* L. (Lepidoptera: Papilionidae), in western Japan [J]. *Appl Ent Zool*, 1998, 33 (2): 281-288.
- [18] YOSHIO M, ISHII M. Photoperiod effects on pupal development in two tropical *Papilio* butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) [J]. *Trans Lipid Soc Jpn*, 2004, 55 (4): 275-279.

- [19] GOEHRIN L K, OBERHAUSER S. Effects of photoperiod, temperature, and host plant age on induction of reproductive diapause and development time in *Danaus plexippus* [J]. *Ecol Entomol*, 2002, **27**: 674–685.
- [20] ISHII M, HIDAKA T. Influence of photoperiod on the adult differentiation in the pupae of the univoltine papilionid *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: papilionidae) [J]. *Appl Ent Zool*, 1979, **14** (2): 173–184.
- [21] 吕龙石, 金大勇, 朴锦. 温度和光周期对麝凤蝶生长发育的影响 [J]. *昆虫知识*, 2004, **41** (6): 572–574.
- [22] SPIETH H R. Estivation and hibernation of *Pieris brassicae* (L.) in southern Spain; Synchronization of two complex behavioral patterns [J]. *Popul Ecol*, 2002, **44** (3): 273–280.
- [23] VOIGT W. Zur induction und termination der reproduktiven Diapause des Kleinen Fuchses, *Aglais urticae* L. (Lepidoptera, Nymphalidae) [J]. *Zool Jb Abt Syst Ökol Geogr Tiere*, 1985, **112** (3): 277–298.
- [24] HAYIS D K. A study of the relationships of diapause phenomena and other life history characters in temperate butterflies [J]. *Am Nat*, 1982, **120** (2): 160–170.
- [25] SIMS S R, SHAPIRO A M. Pupal diapause in *Battus philenor* (Lepidoptera: Papilionidae) [J]. *Am Ent Soc Am*, 1983, **76** (3): 407–412.
- [26] LEES A D. The physiology of diapause in arthropods [J]. *Cambridge Monogr Exp Biol*, 1955: 141–151.
- [27] TAUBER C A, TAUBER M J. Seasonal responses and their geographic variation in *Chrysopa downesi*: ecophysiological and evolutionary considerations [J]. *Can J Zool*, 1981, **59** (3): 370–376.
- [28] 薛芳森, 魏洪义, 朱杏芬. 温度对黑纹粉蝶滞育维持和终止的影响 [J]. *江西植保*, 1996, **19** (1): 15–20.
- [29] ISHII M, HIDAKA T. Characteristics of pupal diapause in the univoltine papilionid *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: Papilionidae) and its terminating factor [J]. *Appl Ent Zool*, 1982, **18** (4): 456–463.
- [30] SIMS S R. Diapause dynamics and host plant suitability of *Papilio zelicaon* (Lepidoptera: Papilionidae) [J]. *Am Midl Nat*, 1980, **103** (2): 375–384.
- [31] 薛芳森, 李爱青, 朱杏芬. 温度在昆虫滞育期间的作用 [J]. *江西农业大学学报*, 2001, **23** (1): 62–67.
- [32] PAPIEWSKA C A. Differences in the rate of larval development, head capsule width and diapause induction in populations of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera, Pieridae) reared at different temperatures and photoperiods [J]. *Acta Phytopathologica Entomol Hungarica*, 1997, **32** (3): 349–345.
- [33] BECK S D. Insect thermoperiodism [J]. *A Rev Ent*, 1983, **28**: 91–108.
- [34] 陈兴永, 陈海东, 温瑞珍. 玉带凤蝶羽化时间的控制 [J]. *昆虫知识*, 2003, **40** (3): 268–269.
- [35] 侯月利, 花蕾. 昆虫滞育诱导的因素 [J]. *陕西林业科技*, 2003 (3): 62–67.
- [36] LAINE A L. A powdery mildew infection on a shared host plant affects the dynamics of the Glanville fritillary butterfly populations [J]. *Oikos*, 2004, **107** (2): 329–337.
- [37] 刘柱东, 吴坤君, 龚佩瑜. 昆虫夏滞育的调控及其遗传基础 [J]. *昆虫知识*, 2002, **39** (4): 261–264.
- [38] SPIETH H R. Die Anpassung des Entwicklungszyklus an unterschiedlich lange Vegetationsperioden beim Wanderfalter *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera: Pieridae) [J]. *Zool Jb Abt Syst Ökol Geogr Tiere*, 1985, **112** (1): 35–69.
- [39] DANILEVAKY A S (DANILEVSKII). *Photoperiodism and Seasonal Development of Insects* [M]. London: Oliver and Boyd, 1965: 1–283.
- [40] BLAU W S. Life history variation in the black swallowtail butterfly [J]. *Oecologia*, 1981, **48** (1): 116–122.
- [41] BLAU W S. Latitudinal variation in the life histories of insects occupying disturbed habitats: a case study [M] // DENNO R F, DINGLE H. *Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation*. New York: Springer-Verlag, 1981: 1–225.
- [42] SPIETH H R, SCHWARZER E. Aestivation in *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae): Implications for parasitism [J]. *Eur J Entomol*, 2001, **98** (2): 171–176.
- [43] CANZANO A A, JONES R F, SEYMOUR J E. Diapause termination in two species of tropical butterfly, *Euploea core* (Cramer) and *Euploea Sylvester* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) [J]. *Aust J Entomol*, 2003, **42** (4): 352–356.
- [44] MICHAEL J P, JAMIE E S. Factors affecting adult diapause initiation in the tropical butterfly *Hypolimnas bolina* L. (Lepidoptera: Nymphalidae) [J]. *Aust J Entomol*, 2001, **40** (4): 376–379.
- [45] CLARET J. Modifications physiologiques provoquées par la photopériode pendant la pré-diapause chez *Pieris brassicae* (Lepidoptera) [J]. *Annls Endocr*, 1968, **27** (3): 311–320.
- [46] YAMANAKA A, IMAI H, ADACHI M, et al. Hormone control of the orange coloration of diapause pupae in the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae) [J]. *Zool Soc Jpn*, 2004, **21**: 1 049–1 055.
- [47] REINHARDT R. Modifizierung der photoperiodisch bedingten Saisonformen von *Araschnia lexana* L. durch Temperaturveränderungen [J]. *Limnologica*, 1971, **2** (8): 53–57.

- [ 48] KUBO-IRIE M, OHTA K, MEGURO T, *et al.* Morphological evidence that spermatogenic cells undergo apoptosis within test of diapausing swallowtail pupa (*Atrophaneura alcinous*) [ J ]. *J Exp Zool*, 1999, **283**: 194—201.
- [ 49] NUMATA H, HIDAKA T. Development of male sex cells in the swallowtail, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae) in relation to pupal diapause [ J ]. *Appl Ent Zool*, 1980, **15** (2): 151—158.
- [ 50] TANAKA K, TSUBAKI Y. Seasonal dimorphism, growth and food consumption in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* [ J ]. *Kontyu*, 1984, **52** (3): 390—398.
- [ 51] ALONSOME A, MONTESINOSPATIN E, ROWER L P, *et al.* Use of lipid reserves by monarch butterflies overwintering in Mexico—implications for conservation [ J ]. *Ecol App*, 1997, **7** (3): 934—947.
- [ 52] EPRINTSEV A, SHEHVCHENKO T, YU M, *et al.* Purification and properties of Isocitrate Lyase from pupas of butterfly *Papilio machon* L. [ J ]. *Biochemistry*, 2004, **69** (4): 376—380.
- [ 53] KOPPER B J, SHU S, CHARLTON R E, *et al.* Evidence for reproductive diapause in the fritillary *Speyeria idalia* (Lepidoptera: Nymphalidae) [ J ]. *Ann Entomol Soc Am*, 2001, **94** (3): 427—432.
- [ 54] WILLIAM S H, ARC T. Juvenile hormone regulation of longevity in the migratory monarch butterfly [ J ]. *R Soc*, 2001, **268**: 2 509—2 514.
- [ 55] 王满?, 李周直. 昆虫滞育的研究进展 [ J ]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2004, **28** (1): 71—76.
- [ 56] 徐卫华, 佐藤行洋, 山下兴亚. 家蚕滞育激素基因的克隆 [ J ]. 遗传学报, 1995, **22** (3): 178—184.
- [ 57] 徐卫华. 近3年来国内昆虫生理生化与分子生物学重要研究进展评述 [ J ]. 昆虫学报, 2006, **49** (2): 315—322.
- [ 58] DAVID L. Degulation of diapause [ J ]. *Ann Rev Entomol*, 2002, **47**: 93—122.
- [ 59] 王忠婵, 王方海. 昆虫蛹滞育的神经内分泌调控 [ J ]. 生物学通报, 2006, **41** (6): 6—8.
- [ 60] 李毅平, 龚和. 昆虫促前胸腺激素研究进展 [ J ]. 生命的化学, 1998, **18** (2): 28—31.
- [ 61] 王忠婵, 王方海. 成虫滞育的主要特点及神经内分泌调控 [ J ]. 生物学通报, 2006, **23** (4): 12—14.
- [ 62] LESSMAN C A, ROLLINS L, HERMAN W S. Effects of juvenile hormones I, II and III on reproductive tract growth in male and female monarch butterflies [ J ]. *Comp Biochem Physiol* (A), 1982, **71** (1): 141—144.
- [ 63] WILLIAM S H. Studies on the adult reproductive diapause of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* [ J ]. *Biol Bull*, **160**(1): 89—106.

## Research advance in butterfly diapause

YI Chuan-hui, CHEN Xiao-ming, SHI Jun-yi, ZHOU Cheng-li

(Key Laboratory of Resource Insect Breeding and Utilization of State Forestry Administration, The Research Institute of Resource Insects, The Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China)

**Abstract:** Diapause is a kind of strategy of butterfly to live through the adverse conditions, and it is all instinct of butterfly coming into being in the progress of the evolvement. The recently related researches are reviewed, including the diapause stage, the sensitive stage, the effect of daylength and other environmental factors on diapause, and structural, physiological and biochemical changes in the duration of diapause. The researches mainly focus on the effects of environment on diapause, but less on physiological, biochemical and neurohormonal mechanisms, and nearly few on molecular mechanisms. These not-in-depth areas will be hot, and some high value butterfly species will be paid more attention. One of the difficulties of the study in diapause is how to get enough butterfly species. So, the breeding technology on butterflies should be improved, and promote the research of diapause. [Ch, 63 ref.]

**Key words:** entomology; butterfly; diapause; review; photoperiod; temperature; physiology and biochemistry