

光周期对小菜蛾羽化节律的影响*

田厚军^{1**} 徐瑞斌^{1,2**} 陈 勇¹ 陈艺欣¹
林 硕¹ 余 芸¹ 杨 广^{1,2***}

(1. 福建省农业科学院植物保护研究所, 福建省作物有害生物监测与治理重点实验室,
农业部福州作物有害生物科学观测试验站, 国家农业生物安全中心华东分中心, 福州 350013;

2. 福建农林大学闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福建农林大学植物保护学院, 福州 350002)

摘 要 【目的】本研究旨在探究光周期对小菜蛾 *Plutella xylostella* (Linn.)羽化节律的调控作用, 为小菜蛾的季节性种群动态预测提供理论基础。【方法】在自然光周期和逆转光周期条件下, 观察小菜蛾每日的羽化情况。【结果】在自然光周期和逆转光周期条件下, 小菜蛾蛹在 24 h 均可以羽化。正常光周期下, 羽化行为表现为近似抛物线形昼夜节律, 雌成虫通常在黑暗阶段羽化 (18:00-6:00), 而雄成虫大多在光照阶段羽化 (6:00-18:00)。在逆转光周期下, 小菜蛾蛹的羽化无明显规律。在正常光周期下, 雌成虫的羽化频率在光期和暗期没有显著差异, 但是, 相比于暗期, 雄成虫在光期羽化率较高; 在逆转光周期后, 雌成虫在暗期 (6:00-18:00) 的羽化数量比光期 (18:00-6:00) 高, 雄成虫暗期的羽化数量比光期低。【结论】光周期逆转后小菜蛾雌成虫和雄成虫的羽化节律明显改变, 这将有助于阐明害虫光周期变化与生物钟之间的关系。

关键词 小菜蛾; 光周期; 羽化节律; 生物钟

Effect of photoperiod on the timing of eclosion in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae)

TIAN Hou-Jun^{1**} XU Rui-Bin^{1,2**} CHEN Yong¹ CHEN Yi-Xin¹
LIN Shuo¹ YU Yun¹ YANG Guang^{1,2***}

(1. Institute of Plant Protection, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fujian Key Laboratory for Monitoring and Integrated Management of Crop Pests, Fuzhou Scientific Observing, Experimental Station of Crop Pests of Ministry of Agriculture and China Agricultural Biosecurity Science Center East China Sub-Center, Fuzhou 350013, China;

2. State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, Fujian Agriculture and Forestry University, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the effect of photoperiod on the timing of eclosion in the diamondback moth (DBM), *Plutella xylostella* (Linn.). 【Methods】Daily eclosion activity was recorded under natural and reversed photoperiod conditions to investigate the temporal frequency of eclosion. 【Results】Adults emerged throughout the day. Eclosion had an approximately parabolic circadian rhythm; females emerged mainly during the dark phase (18:00-6:00), whereas males emerged mostly during the light phase (6:00-18:00). Reversing the photophase and scotophase disrupted the approximately parabolic eclosion rhythm resulting in no obvious pattern. No significant differences were observed in the frequency of female eclosion between the photophase and scotophase in the control group but a higher rate of male eclosion was found in the photophase than in the scotophase. After the photoperiod was reversed, more females emerged during the scotophase (06:00-18:00) than during the photophase (18:00-06:00), but fewer males emerged during the scotophase than during the photophase. 【Conclusion】Reversing the photoperiod changed the timing of eclosion of male and female DBM. These results

*资助项目 Supported projects: 福建省自然科学基金 (2016J01140, 2018J01044)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: tianhoujunbest@163.com; xuruibin413@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: yxg@iae.fjau.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-12-01; 接受日期 Accepted: 2021-04-30

help illustrate the relationship between photoperiod and the circadian clock in an insect pest.

Key words *Plutella xylostella*; photoperiod; eclosion rhythm; internal clock

光周期和温度是调节昆虫羽化节律的两个环境因子,昆虫的行为,如羽化、交配、产卵、孵化、取食活动等都会受到光周期的控制(童彦, 2012)。温度和光周期对羽化模式的综合影响比单因子影响可能更为复杂(Watari, 2002; Myers, 2003; Watari and Tanaka, 2010; Miyazaki *et al.*, 2011)。近年来,研究表明光周期是调节羽化节律的主要授时因子(Saunders, 1970; Gillanders and Saunders, 1992; Qiu and Hardin, 1996; 方梅等, 2018; 孙晓婷等, 2019; 王怡等, 2019)。羽化节律的自然周期是 24 h,但是不同昆虫的羽化节律不同。如花绒寄甲 *Dastarcus helophoroides* 在自然光和弱光条件下的羽化节律明显不同(魏建荣等, 2008)。

小菜蛾 *Plutella xylostella* 是一种危害十字花科蔬菜的世界性害虫,已对多种杀虫剂产生严重抗药性(Talekar and Shelton, 1993; Wei *et al.*, 2010; You *et al.*, 2013)。据估计,每年防治小菜蛾的成本以及小菜蛾对蔬菜造成的损失超过 40-50 亿美元(Furlong *et al.*, 2013)。当前,研究人员在昆虫杀虫剂抗性生长发育机制以及与种群繁殖密切相关的环境调节因子方面的开展了大量的研究工作(高雪等, 2016; Liu *et al.*, 2018; Tian *et al.*, 2018; Zhu *et al.*, 2018; Sayani *et al.*, 2019),而光周期对昆虫羽化节律的影响机制也成为当前研究的热点(Miyazaki *et al.*, 2011; Bloch *et al.*, 2013; Saunders, 2013; Groot, 2014)。

羽化是大多数昆虫进行完全变态中的一个关键的生物学过程,了解羽化节律是害虫防治的关键(陈琳等, 2014)。研究发现蛾类昆虫羽化多数发生在夜间(黑暗期),尤其是在黄昏到午夜之间(涂小云和陈元生, 2013),但是有关小菜蛾羽化节律的研究却鲜有报道。因此,本研究通过观察自然光周期和逆转光周期下小菜蛾的羽化节律,以期明确影响小菜蛾迁飞、羽化、交配、产卵等行为的关键光周期时段,并为开发综合防控小菜蛾的新措施特提供新思路。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

小菜蛾蛹采自中国福建省福州市新店镇的蔬菜地(北纬 26°07'30.74", 东经 119°18'23.98", 海拔 6.3 m),带回室内置于温度为(25±1)℃,相对湿度为 70%±5%,光周期为 16L:8D 的人工气候箱中。为消除光周期时间调整和光周期循环周期对试验造成的影响,本试验中的小菜蛾蛹取自实验室原始饲养种群,然后在相对湿度为 70%±5%,光周期为 L(6:00-18:00):D(18:00-6:00)=12:12 的条件下培养 39 个循环(约 3 个世代),即得到正常光周期小菜蛾种群,随后收集蛹进行后续试验;逆转光周期试验的小菜蛾取自正常光周期培养下的小菜蛾种群,然后在相对湿度为 70%±5%,L(18:00-6:00):D(6:00-18:00)=12:12 下培养 39 个光周期循环,收集蛹并进行实验。

1.2 羽化行为的观察

小菜蛾羽化后置于预先放置萝卜幼苗的养虫笼内,笼内同时添加 10% 蜂蜜水供成虫补充营养。卵孵化后,小菜蛾幼虫饲喂萝卜苗叶片,待幼虫化蛹后单独转移至透明的一端开口的玻璃指形管(长度为 9 cm,直径为 1 cm)中,开口端用棉花塞住,置于多功能人工气候室中(长度为 3 m,宽度为 3 m,高度为 2 m),每 1 h 观察成虫的羽化情况,并统计雌雄性别比例。

采用录像机(浙江大华科技有限公司, DH/DVR5204A/-AF-DVR-11-A/4-4)和监控摄像头(深圳威亿合利科技有限公司, SOV)全天记录小菜蛾的羽化情况,直至所有蛹羽化为成虫。正常光周期设置 06:00-18:00 的光照阶段和 18:00-06:00 的黑暗阶段,逆转光周期则设置 06:00-18:00 的黑暗阶段和 18:00-06:00 的光照阶段。在逆转光周期条件下,黑暗阶段使用遮光窗帘保证测试房间处于黑暗状态。正常光周期和逆

转光周期每个实验处理各重复 3 次 (表 1)。(25±1)℃, 相对湿度 70%±5%。整个试验过程试验条件设置为: 光照强度 1 000 lx, 温度在多功能人工气候室中进行。

表 1 小菜蛾羽化数量的试验设计
Table 1 Experimental design of eclosion amounts

性别 Sex	正常光周期 Normal photoperiod			总量 Total	逆转光周期 Reverse photoperiod			总量 Total
	重复 1 Repetition 1	重复 2 Repetition 2	重复 3 Repetition 3		重复 1 Repetition 1	重复 2 Repetition 2	重复 3 Repetition 3	
雌蛾 Female	80	80	75	235	110	110	106	326
雄蛾 Male	80	80	72	232	110	110	110	330

1.3 数据分析

所有数据用平均值±标准误表示。采用 SPSS 22.0 (SPSS, Inc., Chicago, IL) 软件进行单因素方差分析 (One way ANOVA), Tukey 多重比较检验其显著性差异 ($P<0.05$)。小菜蛾雌蛹、雄蛹在光期和暗期的羽化数量间的差异性分析采用独立样本 t -检验进行评估。

2 结果与分析

2.1 正常光周期下小菜蛾种群的羽化节律

正常光周期下, 不同时间小菜蛾羽化数量差

异显著 ($F=2.912$, $df=23$, $P=0.001$) (图 1)。在整个观察期内, 小菜蛾羽化率为 83.25%, 雌蛾和雄蛾的性别比是 0.99 : 1。羽化行为主要发生在光照阶段 6:00-12:00, 达到羽化总数的 44.14%。羽化高峰期在 6:00-7:00 和 10:00-12:00, 羽化数达到总羽化数的 34.73% (图 1)。

正常光周期下, 不同时间点雌蛹的羽化数量差异显著 ($F=2.137$, $df=23$, $P=0.0141$) (图 2: A)。雌蛹的羽化时间段主要为 6:00-7:00, 达到总羽化数量的 22.18%。雌蛹的羽化高峰在 6:00, 达到总羽化数的 8.79% (图 2: A)。雄蛹在不同时间节点的羽化数量存在显著差异 ($F=4.228$,

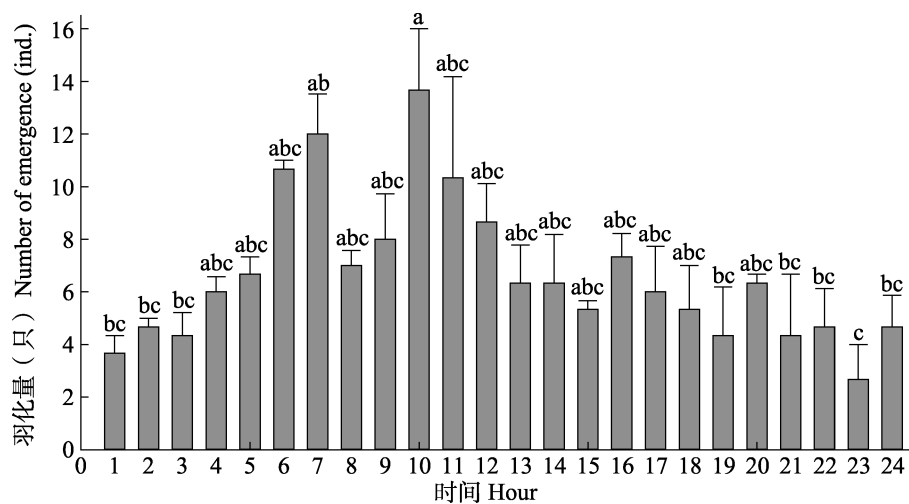


图 1 正常光周期下小菜蛾的羽化节律

Fig. 1 The normal eclosion rhythm of diamondback moth

数据为平均值±标准误, 柱上标有不同小写字母表示不同时间点羽化量之间差异显著 (Tukey, $P<0.05$)。

图中 0-24 代表 1 d 之中不同的时刻 0:00-24:00。图 2 同。

Data are mean ± SE, histograms with different lowercase letters indicate significant differences among treatment groups in different time points (Tukey, $P<0.05$).

0-24 represents different times of the day from 0:00 to 24:00. The same as Fig. 2.

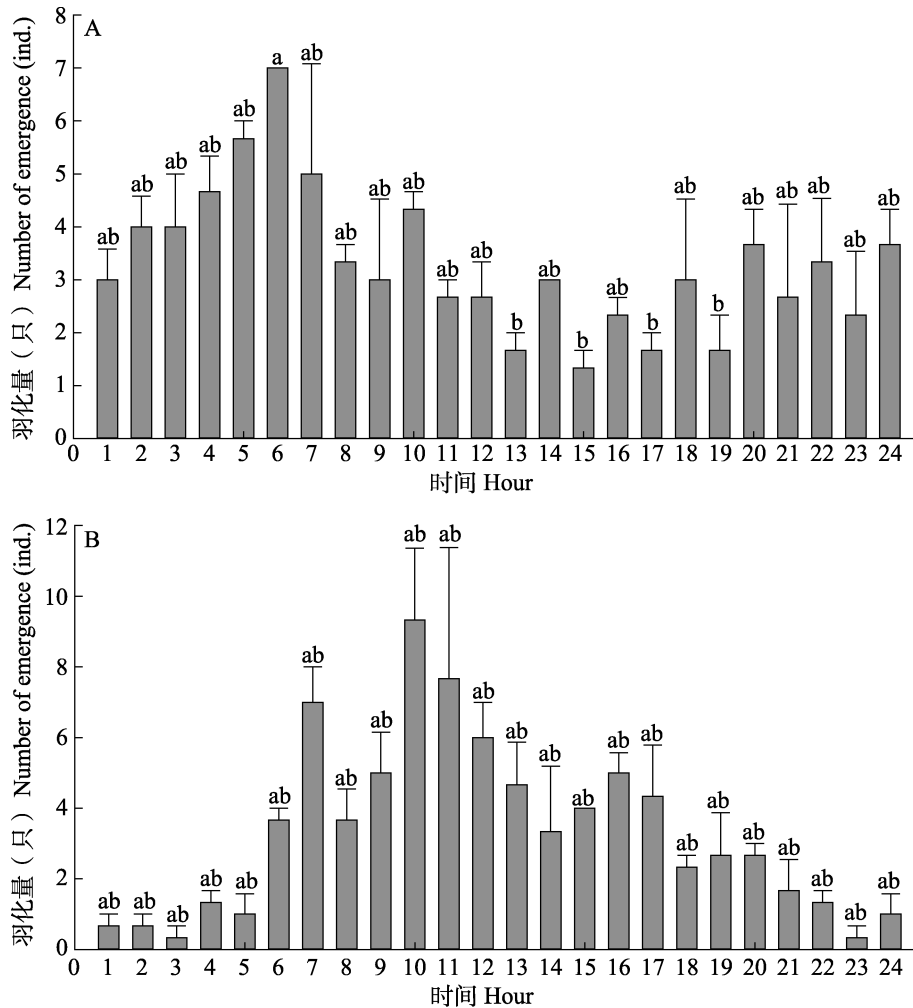


图2 正常光周期下小菜蛾雌蛾 (A) 和雄蛾 (B) 的羽化节律
Fig. 2 The eclosion rhythm of diamondback moth females (A) and males (B)

$df=23$, $P=0.0001$)。雄蛾在光期时间段内 (6:00-18:00) 集中羽化, 达到总羽化数的 75.31%。羽化高峰在 10:00, 在这个时间点羽化的雄蛾达到总羽化数的 11.72% (图 2: B)。

在光期, 雄蛾的羽化数量显著多于雌蛾 ($t=-5.055$, $df=1,4$, $P=0.007$) (图 3: A); 在暗期, 雌蛾的羽化数量显著多于雄蛾 ($t=3.468$; $df=1,4$; $P=0.026$) (图 3: B)。在暗期, 雌蛾的羽化数量多于光期, 但并未达到显著差异 ($t=-0.554$; $df=1,4$; $P=0.609$) (图 3: C), 而雄蛾在光期的羽化数量显著多于暗期的羽化数量 ($t=7.86$; $df=1,4$; $P=0.001$) (图 3: D)。

2.2 逆转光周期下小菜蛾种群的羽化节律

逆转光周期后, 小菜蛾全天都有羽化行为,

且羽化行为规律不明显, 不同时间小菜蛾羽化数量无显著差异 ($F=1.252$, $df=23$, $P=0.2505$) (图 4)。全天的羽化率为 83.23%, 雌性成虫与雄性成虫的比例为 0.98:1。在光照阶段 (18:00-6:00), 小菜蛾羽化数量达到总羽化数量的比例为 49.08%, 黑暗阶段 (6:00-18:00) 的羽化数量达到总羽化数量的比例为 50.92% (图 4)。光周期逆转后, 小菜蛾的羽化节律由近似抛物线形变为不明显的羽化节律。

逆转光周期后, 雌蛾不同时间节点的羽化数量存在显著差异 ($F=2.095$, $df=23$, $P=0.0163$) (图 5: A)。小菜蛾雌蛾的羽化行为集中在 7:00-19:00, 羽化数量达到总羽化数量的 73.33%。与正常光周期对照组相比, 小菜蛾的羽化高峰期从 5:00-7:00 变成了 12:00-14:00, 在这个阶段的

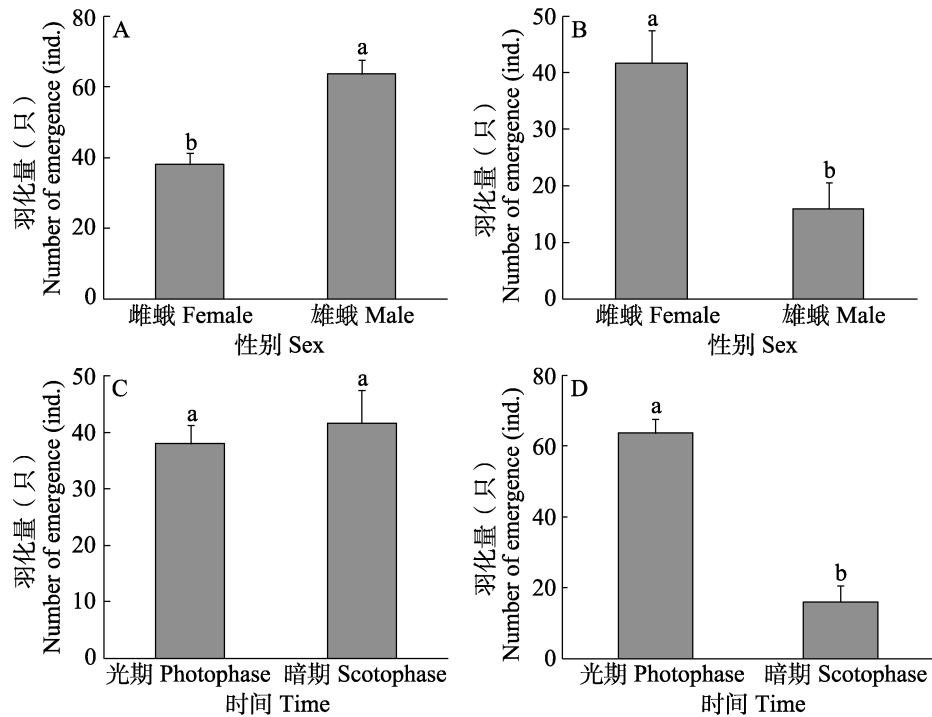


图 3 小菜蛾雌蛾与雄蛾在光期和暗期羽化量的比较

Fig. 3 The comparison of eclosion amounts between diamondback moth females and males in photophase than scotophase

A. 光期; B. 暗期; C. 雌蛾; D. 雄蛾。

A. Photophase; B. Scotophase; C. Female diamondback moth; D. Male diamondback moth.

数据为平均值±标准误, 柱上标有不同小写字母表示不同处理的小菜蛾雌蛾和雄蛾的羽化量差异显著 (独立样本 t -测验, $P<0.05$)。

Data are mean $\pm$ SE, histograms with different lowercase letters indicate significant differences between diamondback moth males and females in photophase and scotophase (Independent samples t -test, $P<0.05$).

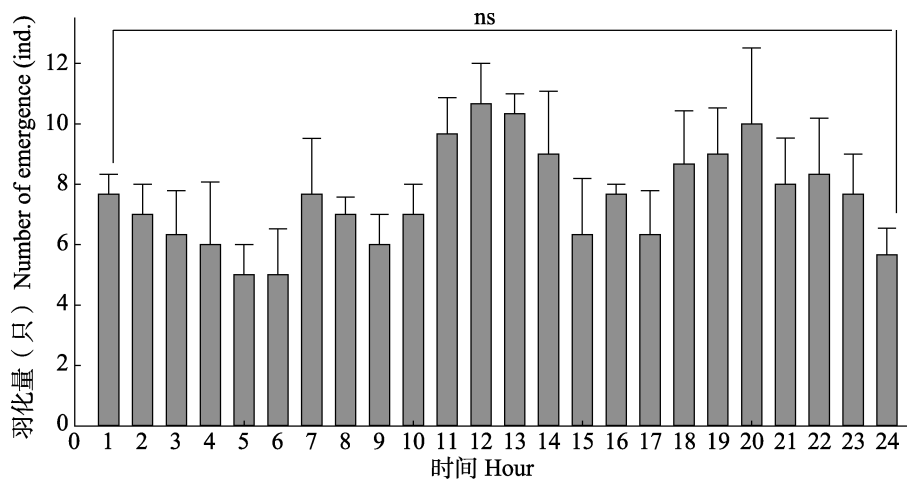


图 4 光周期逆转对小菜蛾羽化节律的影响

Fig. 4 Effect of reverse photoperiod on the eclosion rhythm of diamondback moth

数据为平均值±标准误, ns 表示不同时间点小菜蛾羽化量之间无差异显著 (Tukey, $P<0.05$)。

图中 0-24 代表一天之中不同的时刻 0:00-24:00。图 5 同。

Data are mean $\pm$ SE, ns indicates no significant differences among treatment groups in different time points (Tukey, $P<0.05$).

0-24 represents different times of the day from 0:00 to 24:00. The same as Fig. 5.

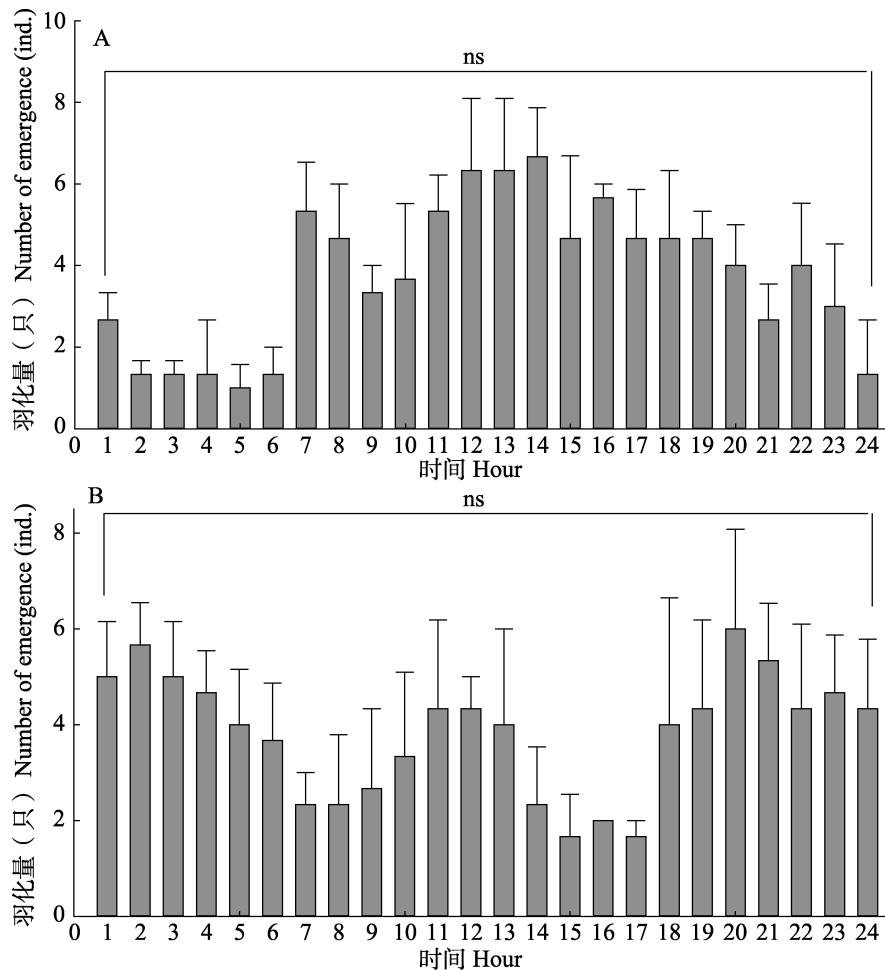


图 5 逆转光周期下对小菜蛾雌蛾 (A) 和雄蛾 (B) 羽化节律的影响

Fig. 5 Effect of reverse photoperiod on the eclosion rhythm of diamondback moth female (A) and male (B)

羽化数达到总羽化数量的 21.48% (图 5: A)。

在逆转光周期的条件下,不同时间节点雄蛹羽化数量无显著差异 ($F=0.793$, $df=23$, $P=0.7228$) (图 5: B)。与正常光周期比较,不同时间点小菜蛾雄蛹的羽化数量发生了变化,雄蛹的羽化主要发生在光照阶段 20:00-3:00,在这个阶段的羽化数量达到总羽化量的 43.84%。羽化高峰期从正常光周期的 10:00-11:00 变为 20:00-21:00 和 1:00-3:00,这两个阶段的羽化率分别 12.32% 和 17.03% (图 5: B)。

正常光周期下,雌蛹在光期的羽化数量比暗期少 (图 3: C),且无显著差异。光周期逆转后,雌蛹在暗期的羽化量较光期大幅增加 (图 6: C),未达到显著差异 ($t=1.627$, $df=1,4$, $P=0.179$);光周期逆转后,雄蛹在暗期的羽化量比光期的羽化量少,但也未达到显著差异 ($t=-1.464$, $df=1,4$,

$P=0.217$) (图 6: D)。与正常光周期下雄蛹在光期的羽化量相比,却显著减少 (图 3: D)。总的来说,小菜蛾雌蛹和雄蛹的羽化量随着光周期的逆转其羽化行为发生了变化。

3 讨论

通过观察正常光周期下小菜蛾的羽化行为,发现在 24 h 时间段内呈正态分布,在此周期内其羽化率差异明显,羽化高峰期出现在 6:00-7:00 和 10:00-12:00。这与黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的羽化行为部分相似,其行为受从黑暗到黎明的光敏期调节,在早晨的几个小时内羽化行为较为频繁 (Allemand, 1976)。与此同时,通过观察发现小菜蛾雌蛹、雄蛹在羽化时间上存在差异,雌蛹暗期的羽化率比雄蛹光期的羽化率低,雌蛹的羽化高峰期在 6:00-7:00,而雄蛹

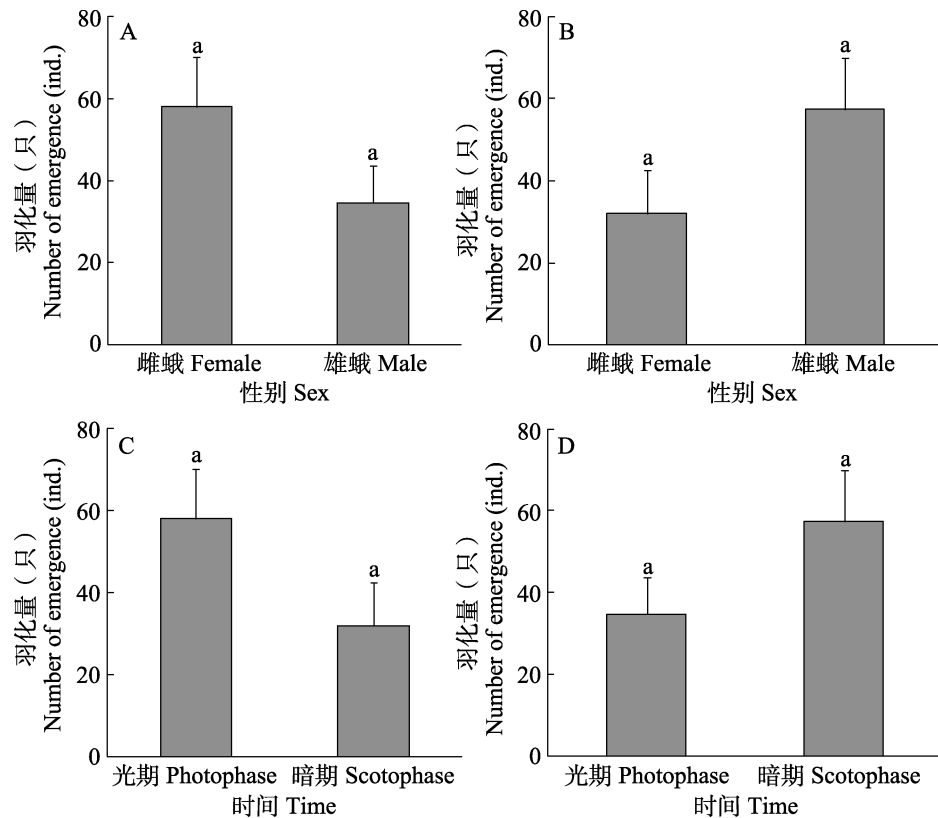


图 6 逆转光周期对小菜蛾雌蛾和雄蛾在光期和暗期羽化量的影响

Fig. 6 Effect of reverse photoperiod on the eclosion amounts between females and males in photophase and scotophase

A. 暗期; B. 光期; C. 雌蛾; D. 雄蛾。

A. Scotophase; B. Photophase; C. Female diamondback moth; D. Male diamondback moth.

数据为平均值±标准误, 柱上标有不同小写字母表示逆转光周期后小菜蛾雌蛾和雄蛾在

光期和暗期的羽化量差异显著 (独立样本 t -测验, $P<0.05$)。

Data are mean $\pm$ SE, histograms with different lowercase letters indicate significant differences between diamondback moth males and females in photophase and scotophase (Independent samples t -test, $P<0.05$).

的羽化高峰期在 7:00-12:00。这一结果与前人 (Ma *et al.*, 1982; Shimizu and Matsui, 1983) 的部分研究结果一致。本研究通过观察 24 h 小菜蛾雌蛹雄蛹的羽化行为, 发现雌蛾比雄蛾先羽化, 但有关昆虫性别分化与羽化节律行为关系的研究报道很少 (童彦, 2012)。整体上来说, 光周期对小菜蛾的羽化节律产生了很大的影响, 光周期逆转后其羽化节律也会随之发生改变, 但差异程度与昆虫性别和光/暗期长短有关 (钟春兰等, 2021); 而对葱蝇 *Delia antiqua* 的研究表明, 非滞育蛹和滞育蛹在光周期下羽化时间的差异就是由 tau 蛋白的差异表达造成的 (Watari, 2002); 昆虫的行为节律生受物钟基因的影响,

生物钟基因的表达受环境因子的影响 (比如光周期和温度) (Kyriacou *et al.*, 2008; 刘孝明等, 2016); 这些结果也间接证实了光周期的改变可能导致了小菜蛾羽化相关基因转录水平发生变化, 从而影响小菜蛾的羽化行为 (周媛, 2018)。光周期逆转条件下, 雌性小菜蛾更偏好于在黑暗阶段羽化, 羽化行为发生在 6:00-18:00, 而雄性小菜蛾的羽化则主要发生在光照阶段的 18:00-6:00。这说明小菜蛾的羽化行为并非主要由内源性生物钟控制的, 会受到外界光周期的调节, 这一结果与前人 (Williams and Adkisson, 1964; Hua *et al.*, 2005; Xiao *et al.*, 2008) 的研究结果是一致的。

在正常光周期下,雌蛾在暗期阶段羽化,而多数雄蛾在光期阶段羽化;在光周期逆转条件下,多数雌蛾在暗期阶段羽化,雄蛾在光期阶段羽化,光周期逆转前后小菜蛾羽化行为表现出截然相反的现象,这反映了光周期在决定小菜蛾羽化节律方面起着重要的控制作用。有研究报道,光周期反应系统中存在光周期计数器,它可以将光周期循环中的光周期信息累积和储存起来,当其存贮的信息总量达到某个阈值时,诸如滞育和非滞育、有性和无性等诱导行为便会随之发生(Xu *et al.*, 2003);光周期节律振荡也会影响昆虫对短夜(夏季)和长夜(秋季)的区分(Saunders, 2013),但是光周期节律振荡对昆虫行为的影响机制目前尚不清楚,后续将对其内在机理进行更加深入的研究。昆虫的行为不仅受到光周期和温度的调节,田间杀虫剂抗性水平的变化也是影响昆虫电生理行为的一个重要因素(Tian *et al.*, 2018)。目前尚不清楚昆虫抗性水平与其它外部环境因素(如光周期、温度等)在调节昆虫行为中是否存在交互作用,揭示其内在联系也是我们后续研究的一个重要目标。

本研究发现在逆转光周期下,小菜蛾蛹的羽化节律变为无明显规律;雌蛹、雄蛹的羽化量和羽化率较正常光周期下也发生了较大的变化。研究结果有助于理解昆虫的种群繁殖策略,从而可以及时有效的启动防治措施,为小菜蛾种群的预测预报和基于行为调控的防治工作提供科学依据和理论指导。

参考文献 (References)

- Allemand R, 1976. Les rythmes de vitellogenese et d'ovulation en photoperiode LD 12: 12 de *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 22(7): 1031–1035.
- Bloch G, Hazan E, Rafaeli A, 2013. Circadian rhythms and endocrine functions in adult insects. *Journal of Insect Physiology*, 59(1): 56–69.
- Chen L, Wang GL, Wei HY, 2014. Circadian rhythm of emergence and reproduction of *Micromelalopha troglodyta* (Lepidoptera: Notodontidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25(8): 2425–2430. [陈琳, 王广利, 魏洪义, 2014. 杨小舟蛾的羽化和生殖行为节律. 应用生态学报, 25(8): 2425–2430.]
- Fang M, Xie JK, Zhu M, Wang M, Tu XY, 2018. Effects of photoperiod and LED light on the behavior of *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) adults. *Acta Entomologica Sinica*, 61(11): 1295–1299. [方梅, 谢建坤, 朱敏, 王敏, 涂小云, 2018. 光周期和LED光源对茄二十八星瓢虫成虫行为的影响. 昆虫学报, 61(11): 1295–1299.]
- Furlong MJ, Wright DJ, Dosdall LM, 2013. Diamondback moth ecology and management: Problems, progress, and prospects. *Annual Review of Entomology*, 58: 517–541.
- Gao X, Yang JQ, Xu BY, Yang FS, Wu QJ, 2016. Insecticide resistance in diamondback moth populations in Beijing and Hebei. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(2): 279–284. [高雪, 杨家强, 徐宝云, 杨峰山, 吴青君, 2016. 北京和河北地区小菜蛾的抗药性动态. 应用昆虫学报, 53(2): 279–284.]
- Gillanders SW, Saunders DS, 1992. A coupled pacemakerslave model for the insect photoperiodic clock: Interpretation of ovarian diapause data in *Drosophila melanogaster*. *Biological Cybernetics*, 67(5): 451–459.
- Groot AT, 2014. Circadian rhythms of sexual activities in moths: A review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2(43): 1–21.
- 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.
- Kyriacou CP, Peixoto AA, Sandrelli F, Costa R, Tauber E, 2008. Clines in clock genes: Fine-tuning circadian rhythms to the environment. *Trends in Genetics*, 24(3): 124–132.
- Liu XM, Zhang SD, Mamuti S, Zou C, Li Z, Zhang QW, Liu XX, 2016. The effect of photoperiod and temperature on the diurnal expression of the circadian clock gene *cwo* in larvae of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(5): 942–952. [刘孝明, 张松斗, 马木提·赛丽蔓, 邹驰, 李贞, 张青文, 刘小侠, 2016. 光周期和温度对生物钟基因 *cwo* 在棉铃虫幼虫节律表达的影响. 应用昆虫学报, 53(5): 942–952.]
- Liu YP, Liu Y, Jiang XC, Wang GR, 2018. Cloning and functional characterization of three new pheromone receptors from the diamondback moth, *Plutella xyostella*. *Journal of Insect Physiology*, 108: 14–22.
- Ma M, Schnee ME, Grunewald HJ, 1982. Circadian rhythm of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) adult eclosion. *Annals of the Entomological Society of America*, 75(4): 411–417.
- Miyazaki Y, Goto SG, Tanaka K, Saito O, Watari Y, 2011. Thermoperiodic regulation of the circadian eclosion rhythm in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *Journal of Insect Physiology*, 57(9): 1249–1258.
- Myers EM, 2003. The circadian control of eclosion. *Chronobiology International*, 20(5): 775–794.
- Qiu J, Hardin PE, 1996. Developmental state and the circadian clock interact to influence the timing of eclosion in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Biological Rhythms*, 11(1): 75–86.
- Saunders DS, 1970. Circadian clock in insect photoperiodism.

- Science*, 168(3931): 601–603.
- Saunders DS, 2013. Insect photoperiodism: Measuring the night. *Journal of Insect Physiology*, 59(1): 1–10.
- Sayani Z, Mikani A, Mosallanejad H, 2019. Biochemical resistance mechanisms to fenvalerate in *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology*, 112(3): 1372–1377.
- Shimizu I, Matsui K, 1983. Photoreceptions in the eclosion of the silkworm, *Bombyx mori*. *Photochemistry and Photobiology*, 37(4): 409–413.
- Sun XT, Xu RB, Ge SS, Fu XW, Zhao XC, Wu KM, 2019. Effects of photoperiod on the eclosion, reproduction and flight performance of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Environmental Entomology*, 41(5): 1045–1056. [孙晓婷, 徐瑞斌, 葛世帅, 付晓伟, 赵新成, 吴孔明, 2019. 光周期对棉铃虫羽化、生殖和飞行的影响. 环境昆虫学报, 41(5): 1045–1056.]
- Talekar NS, Shelton AM, 1993. Biology, ecology, and management of the diamondback moth. *Annual Review of Entomology*, 38: 275–301.
- Tian HJ, Lin S, Chen Y, Chen YX, Zhao JW, Gu XJ, Wei H, 2018. Electroantennogram responses to plant volatiles associated with fenvalerate resistance in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology*, 111(3): 1354–1360.
- Tong Y, 2012. Effect of photoperiod and temperature on eclosion and mating in *Hyphantria cunea*. Master dissertation. Nanchang: Jiangxi Agricultural University. [童彦, 2012. 温度和光周期对美国白蛾羽化和交配影响. 硕士学位论文. 南昌: 江西农业大学.]
- Tu XY, Chen YS, 2013. Circadian behavioral rhythms in moths. *Biological Disaster Science*, 36(1): 18–21. [涂小云, 陈元生, 2013. 蛾类昆虫行为节律. 生物灾害科学, 36(1): 18–21.]
- Wang Y, Kong WN, Guo YF, Chai XH, Li J, Ma RY, 2019. Effect of pupal exposure to different photoperiods on emergence, mating and reproduction of *Grapholita molesta* (Lepidoptera, Tortricidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(2): 307–315. [王怡, 孔维娜, 郭永福, 柴晓晗, 李捷, 马瑞燕, 2019. 不同光周期处理蛹对梨小食心虫羽化及交配繁殖的影响. 应用昆虫学报, 56(2): 307–315.]
- Watari Y, Tanaka K, 2010. Interacting effect of thermoperiod and photoperiod on the eclosion rhythm in the onion fly, *Delia antiqua* supports the two-oscillator model. *Journal of Insect Physiology*, 56(9): 1192–1197.
- Watari Y, 2002. Comparison of the circadian eclosion rhythm between nondiapaue and diapaue pupae in the onion fly, *Delia antiqua*. *Journal of Insect Physiology*, 48(1): 83–89.
- Wei H, Wang J, Li HS, Dai HG, Gu XJ, 2010. Sub-lethal effects of fenvalerate on the development, fecundity, and juvenile hormone esterase activity of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Agricultural Sciences in China*, 9(11): 1612–1622.
- Wei JR, Yang ZQ, Tang H, Ma JH, Du JW, 2008. Behavior of a cerambycid parasitoid beetle (*Dastarcus helophoroides*). *Scientia Silvae Sinicae*, 44(7): 50–55. [魏建荣, 杨忠岐, 唐桦, 马建海, 杜家纬, 2008. 花绒寄甲成虫的行为观察. 林业科学, 44(7): 50–55.]
- Williams CM, Adkisson PL, 1964. Physiology of insect diapause. XIV. An endocrine mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silkworm, *Antheraea pernyi*. *Biological Bulletin*, 127(3): 511–525.
- Xiao HJ, Li F, Wei XT, Xue FS, 2008. A comparison of photoperiodic control of diapause between aestivation and hibernation in the cabbage butterfly *Pieris melete*. *Journal of Insect Physiology*, 54(5): 755–764.
- Xu FS, Hua A, Zhu XF, 2003. Photoperiodic counter in insects and mites. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 25(6): 883–889. [薛芳森, 华爱, 朱杏芬, 2003. 昆虫和螨类的光周期计数器. 江西农业大学学报, 25(6): 883–889.]
- You MS, Yue Z, He WY, Yang XH, Yang G, Xie M, Zhan DL, Baxter SW, Vasseur L, Gurr GM, Douglas CJ, Bai JL, Wang P, Cui K, Huang SG, Li XC, Zhou Q, Wu ZY, Chen QL, Liu CH, Wang B, Li XJ, Xu XF, Lu CX, Hu M, Davey JW, Smith SM, Chen MS, Xia XF, Tang WQ, Ke FS, Zheng DD, Hu YL, Song FQ, You YC, Ma XL, Peng L, Zheng YK, Liang Y, Chen YQ, Yu LY, Zhang YN, Liu YY, Li GQ, Fang L, Li JX, Zhou X, Lu YD, Gou CY, Wang JY, Wang J, Yang HM, Wang J, 2013. A heterozygous moth genome provides insights into herbivory and detoxification. *Nature Genetics*, 45(2): 220–225.
- Zhong CL, Chen SH, Zhou XM, Weng RY, Xiao GQ, Zheng HH, Tu XY, 2021. Effects of 5 h LED light of different wavelengths in scotophase on the growth, development and reproduction of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 63(12): 1490–1496. [钟春兰, 陈苏泓, 周小妹, 翁如玉, 肖国权, 郑欢欢, 涂小云, 2021. 暗期 5 h 不同波长 LED 光照对斜纹夜蛾生长发育及繁殖的影响. 昆虫学报, 63(12): 1490–1496.]
- Zhou Y, 2018. Molecular response to photoperiodic signal in diapause induction of *Chilo suppressalis*. Master dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [周媛, 2018. 二化螟滞育诱导期对光周期信号的分子响应研究. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Zhu LH, Li ZY, Xu BY, Zhang SF, Zalucki MP, Wu QJ, Yin XH, 2018. Population dynamics of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) in northern China: The effect of migration, cropping patterns and climate. *Pest Management Science*, 74(8): 1845–1853.