

大豆食心虫越冬种群解除滞育规律研究*

任振涛** 赵海盟 周宜君 薛堃***

(民族地区生态环境国家民委重点实验室(中央民族大学), 北京 100081)

摘要 【目的】为明确大豆食心虫 *Leguminivora glycinivorella* 越冬种群解除滞育的变化规律。【方法】在实验室条件下, 模拟大豆食心虫冬季滞育环境(温度: 4 °C, 相对湿度: 80%, L:D=0:24)和夏季解除滞育环境(温度: (26±1) °C, 相对湿度: 80%, L:D=16:8), 观察并分析不同滞育持续时间大豆食心虫解除滞育后的存活、化蛹、羽化和被寄生等影响种群动态的参数。【结果】不同滞育持续时间大豆食心虫的滞育强度无显著差异, 解除滞育的平均时长为 82 d; 大豆食心虫滞育持续时间越长, 活力越差, 其中滞育 168–224 d 为大豆食心虫活力迅速下降的转折期, 化蛹率由 21.9% 下降至 1.9%, 中位存活时间由 77 d 下降至 35 d; 不同滞育持续时间大豆食心虫的平均羽化时间为 89 d, 晚于其寄生天敌的 60 d, 二者解除滞育表现出一定的同步性。【结论】大豆食心虫滞育幼虫在低温环境中会长期保持滞育, 而在适宜环境中则维持一段滞育后能恢复发育并化蛹。这些特性将有利于预测大豆食心虫田间发生规律。

关键词 大豆食心虫; 滞育; 种群参数; 寄生天敌

Research on diapause termination in an overwintering population of *Leguminivora glycinivorella* (Lepidoptera: Olethreutidae)

REN Zhen-Tao** ZHAO Hai-Meng ZHOU Yi-Jun XUE Kun***

(Key Laboratory of Ecology and Environment in Minority Areas (Minzu University of China),
National Ethnic Affairs Commission, Beijing 100081, China)

Abstract [Objectives] To investigate the population dynamics of the soybean pod borer (SPB) *Leguminivora glycinivorella* after diapause termination. [Methods] Diapause (4 °C, RH80%, L:D=0:24) and diapause termination [(26±1) °C, RH80%, L:D=16:8] conditions were simulated in a laboratory and the effects of different diapause durations on the survival, pupation, eclosion and parasitism rate, were investigated. [Results] Different diapause durations had no significant effect on the diapause intensity of SPBs; the average duration of diapause termination was 82 d. However, the longer the diapause duration, the less active SPBs became; 168 to 224 d of diapause was the duration required to produce a rapid decline in activity. Diapausing for this length of time caused the pupation rate to decrease from 21.9% to 1.9%, and the median survival time to decrease from 77 d to 35 d. The average emergence time of SPBs was 89 d compared to 60 d for their parasites, which indicates a degree of synchronization in diapause termination between parasites and host. [Conclusion] At lower temperatures, SPB larvae can remain in diapause for a long time but under more suitable conditions larvae will develop and pupate after a shorter diapause period. These findings are helpful for predicting the frequency of occurrence of the SPB.

Key words soybean pod borer; diapause; population parameter; parasitic enemies

大豆食心虫 *Leguminivora glycinivorella* 属鳞翅目 Lepidoptera 小卷蛾科 (Olethreutidae), 是我国大豆 *Glycine max* 的主要害虫之一。大豆食

心虫以幼虫蛀荚为害, 豆粒虫食率常年保持在 10%–20%, 严重时可达 30%–40%, 造成大豆品质下降和产量降低(赵晓丽, 2004; 王克勤等,

*资助项目 Supported projects: 民族地区生态环境国家民委重点实验室(中央民族大学)自主课题资助(KLEEMA202102)

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

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: xuekun@muc.edu.cn

收稿日期 Received: 2022-05-01; 接受日期 Accepted: 2022-07-13

2006)。近年来随着大豆种植面积的扩大,重茬和迎茬面积的增加,大豆食心虫的危害也逐年加重(胡代花,2012)。大豆食心虫在全国范围内均为一年发生一代,于7月下旬至8月上旬在土表化蛹,8月上旬至中旬羽化为成虫;成虫交尾后将卵产在嫩荚表面,幼虫孵化后蛀荚为害20-30 d,老熟幼虫9月脱荚入土,结茧越冬(胡亚军等,2007;李建仁,2020)。老熟幼虫进入土中结茧后进入滞育状态,在不适宜环境条件期间不改变其外观形态,不进行器官发育和组织分化,以低代谢速率来维系生理过程(刘丹竹,2017)。研究表明大豆食心虫滞育幼虫对寒冷的耐受力较强(过冷却点低至-14.37~-24.62℃),而对土壤湿度较敏感(土壤含水量低于7.5%或高于30.0%均对结茧率有显著影响)(秦昊东等,2015;徐伟等,2018)。大豆食心虫滞育期长达10个月以上,能否安全越冬直接影响来年虫源基数及为害程度(宋鹏翔,2014;程媛等,2016)。因此,研究大豆食心虫滞育解除对于预测田间发生规律和控制害虫种群暴发具有重要意义。

大豆食心虫的滞育由光周期和温度诱导。研究表明,日光照时间14-15 h以下大豆食心虫幼虫全部滞育,而在光照16 h以上则不发生滞育;已滞育的大豆食心虫需要经过冬季低温才能打破滞育(杜俊岭和赵晓丽,1992,1993;李新畅,2020);不同光周期对大豆食心虫滞育解除无显著影响,光照0、10、15和16 h条件下大豆食心虫均可解除滞育正常羽化(筒井和本間健平,1988;Yoshimura *et al.*, 2021)。8月下旬采集的大豆食心虫滞育幼虫在不同温度(0-25℃)处理30 d后转移到正常环境下均可解除滞育,在温度23-25℃下处理的滞育幼虫,滞育更容易解除(程媛,2017;李东坡,2018)。大豆食心虫幼虫由非滞育进入滞育状态过程中,通过调节自身生理代谢使其体内总糖、海藻糖、糖原、脂质等生化物质含量显著升高,水分含量显著降低,部分保护酶活性显著增强,进而显著提高其过冷能力以有效应对低温等不利环境条件的来临(程媛等,2016;李新畅等,2019)。但目前对大豆食心虫解除滞育后的活力状况、解除滞育率

和解除滞育时间等的研究较少。

研究不同滞育持续时间对大豆食心虫自然越冬幼虫解除滞育的影响,有助于预测大豆食心虫的滞育后发育进度、春季出蛰期和冬后存活的有效种群数量,为进一步探索大豆食心虫滞育机制和综合防治研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

2019年9月下旬,于哈尔滨市农业科学院附近大豆田(45°32'N; 126°57'E)采集大豆食心虫脱荚老熟幼虫约2000头,并单头装入1.5 mL的尖底离心管中(离心管盖用针扎孔使其透气),置于培养箱(温度:14℃,湿度:80%,光周期L:D=0:24)中模拟秋末土壤表层环境处理14 d后,筛选出已结茧的滞育幼虫。滞育幼虫置于4℃冰箱(温度:4℃,湿度:80%,L:D=0:24)中保存备用。

1.2 试验设计

将温度4℃,相对湿度为80%,光周期L:D=0:24环境中保存28、56、84、112、140、168、196、224、252、280和308 d的大豆食心虫滞育幼虫放入温度为(26±1)℃,相对湿度为80%,光周期L:D=16:8的人工气候箱中进行滞育解除,共设置11个处理,分别记为S28、S56、S84、S112、S140、S168、S196、S224、S252、S280和S308,以一直置于4℃冰箱中的滞育幼虫为对照(CK)。每个处理或对照105头幼虫,分为3个重复(35头×3)。

大豆食心虫老熟幼虫在1.5 mL离心管底部结茧,透过离心管和茧膜可以直接观察到虫体情况。每周观察并记录大豆食心虫幼虫的死亡数、化蛹数、羽化数及其寄生天敌的羽化数,直至完全羽化或死亡。试验过程中,离心管内的幼虫若变黑、皱缩、发霉或溃烂则视为死亡;若观察到棕色完整的蛹则视为正常化蛹。

1.3 数据分析

采用SPSS和Excel软件进行数据处理、分

析和做图。通过 Duncan’s 新复极差法检验分析处理间差异性。中位存活时间用半数致死时间 (Median lethal time, LT₅₀) 来表示。

2 结果与分析

2.1 滞育持续时间对大豆食心虫解除滞育的影响

本研究以化蛹作为大豆食心虫解除滞育的判断标准。不同滞育持续时间对大豆食心虫解除滞育后的影响见表 1。试验表明, 不同滞育持续时间的大豆食心虫解除滞育后的化蛹时间无明显变化, 平均开始化蛹时间为 (71.82±10.71) d, 50%化蛹时间为 (81.90±11.69) d, 结束化蛹时间为 (96.11±20.37) d, 4 ℃处理时间长短对大豆食心虫的解除滞育时长或滞育强度无显著影

响 (表 1)。其化蛹持续期呈逐渐缩短的趋势, 滞育 4 周的大豆食心虫解除滞育后的化蛹持续期最长, 为 60.69 d; 滞育 44 周的大豆食心虫解除滞育后的化蛹持续期最短, 为 7 d。表明随着滞育时间的增加, 大豆食心虫化蛹时期有逐渐集中的趋势。

如表 1 和图 1 所示, 不同滞育持续时间的大豆食心虫解除滞育后的化蛹率呈波动下降的趋势: 置于加温环境后, 4 ℃保存 28、56 和 84 d 的大豆食心虫滞育幼虫的化蛹率由 35.24%下降至 8.57%, 4 ℃保存 112、140 和 168 d 的大豆食心虫滞育幼虫由 12.38%上升至 21.90%, 4 ℃保存 196、224、252、280 和 308 d 的大豆食心虫滞育幼虫化蛹率下降至较低水平波动 (1.9%-5.7%)。其中 4 ℃保存 84 d 的大豆食心虫滞育幼

表 1 不同滞育持续时间对大豆食心虫解除滞育的影响
Table 1 Effects of different diapause duration on diapause termination of the soybean pod borer, *Leguminivora glycinivorella*

编号 No.	保存时 间 (d) Storage time (d)	保存环境 Condition of storage	加温日期 (月-日) Date of warm-up (month- day)		化蛹时间 (d) Pupation time (d)				化蛹率 (%) Pupation rate (%)
			加温环境 Condition of warm-up		开始化蛹 Start pupation	50%化蛹 50% Pupation	结束化蛹 Finish pupation	化蛹持续期 Pupation duration	
S28	28		11-5		77.00±12.11 a	95.69±4.06a	130.69±14.56a	60.69±4.06a	35.24%±17.22%a
S56	56		12-3		65.31±4.06a	81.69±4.06a	105.00±12.11a	46.69±10.71a	31.43%±8.57%a
S84	84		12-31		59.50±4.97a	77.00±9.87a	116.69±17.64a	56.00±9.87a	8.57%±4.95%b
S112	112		1-28		70.00±18.55a	84.00±12.11a	105.00±18.55a	42.00±7.00a	12.38%±9.18%b
S140	140	4 ℃,	2-25	(26±1) ℃,	81.69±4.06a	98.00±7.00a	107.31±14.56a	32.69±10.71a	15.24%±7.19%b
S168	168	RH80%, L : D=	3-25	RH80%, L : D=	72.31±10.71a	86.31±8.05a	98.00±7.00a	32.69±17.64a	21.90%±14.66%a
S196	196	0 : 24	4-22	16 : 8	60.69±10.71a	72.31±8.05a	84.00±18.55a	30.31±24.57ab	5.71%±2.86%bc
S224	224		5-27		91.00±29.68a	91.00±29.68a	91.00±29.68a	7.00±0.00b	1.90%±1.65%c
S252	252		6-24		56.00±0.00b	56.00±0.00b	56.00±0.00b	7.00±0.00b	1.90%±1.65%c
S280	280		7-15		79.31±14.56a	81.69±16.17a	86.31±21.42a	14.00±12.11b	3.81%±1.65%bc
S308	308		8-13		77.00±9.87a	77.00±9.87a	77.00±9.87a	7.00±0.00b	1.90%±1.65%c

同列不同小写字母表示差异显著 (P<0.05, Duncan’s 新复极差法检验)。S28、S56、S84、S112、S140、S168、S196、S224、S252、S280 和 S308 分别表示 4 ℃保存 28、56、84、112、140、168、196、224、252、280 和 308 d 的大豆食心虫滞育幼虫, 图 2 同。

Data with different lowercase letters in the same column indicate significant differences at 0.05 level by Duncan’s multiple range test. S28, S56, S84, S112, S140, S168, S196, S224, S252, S280 and S308 indicate diapause larvae of soybean pod borer preserved at 4℃ for 28, 56, 84, 112, 140, 168, 196, 224, 252, 280 and 308 days, respectively. The same for Fig. 2.

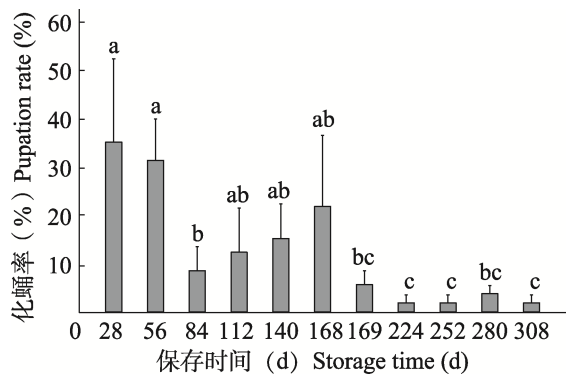


图 1 不同滞育时间对大豆食心虫化蛹率的影响

Fig. 1 Effects of different diapause durations on pupation rate of the soybean pod borer, *Leguminivora glycinivorella*

柱上标有不同小写字母表示差异显著达 ($P < 0.05$, Duncan's 新复极差法检验)。下图同。

The different lowercase letters above bars indicate significant differences at 0.05 level by Duncan's multiple range test. The same below.

虫 (S84, 对应加温处理时间为 12 月 31 日) 化蛹率明显降低; 4 °C 保存 168 d 的大豆食心虫滞育幼虫 (S168, 对应加温处理时间为 3 月 25 日) 化蛹率明显升高。4 °C 保存 196-308 d 的大豆食心虫滞育幼虫解除滞育后化蛹率低, 可能与滞育后期虫活力降低有关。

2.2 滞育持续时间对大豆食心虫活力的影响

将大豆食心虫越冬滞育幼虫在 4 °C 保存不同时间后置于处理环境 ((26 ± 1) °C, RH80%, L:D=16:8) 中, 模拟在低温环境中不同滞育持续时间的幼虫在加温环境中解除滞育后的发育条件。结果表明, 4 °C 保存时间越长, 大豆食心虫越冬幼虫在处理环境中的 LT_{50} 越短。其中 4 °C 保存 28-168 d 的幼虫在加温处理环境中的 LT_{50} 较长 (77-93 d), 4 °C 保存 196 d 之后解除滞育的幼虫 LT_{50} 骤降 (16-51 d)。这表明 4 °C 保存 168 d 内的大豆食心虫越冬滞育幼虫在解除滞育后的活力较高, 保存超过 196 d 之后活力迅速降低 (图 2: A)。

大豆食心虫解除滞育后的存活由接近 II 型存活曲线过度到典型的 III 型存活曲线。在 4 °C 保存时间越长, 大豆食心虫越冬幼虫在处理环境中的存活率越低。始终在 4 °C 保存的大豆食心虫滞育幼虫 (CK) 在前 224 d 内的存活率较高 (>90%), 252 d 之后存活率由 80% 迅速下降至 8% (图 2: B)。这表明 4 °C 保存 224 d 内的大豆食心虫越冬滞育幼虫仍保持较高的活力, 保存超过 252 d 之后活力迅速下降。

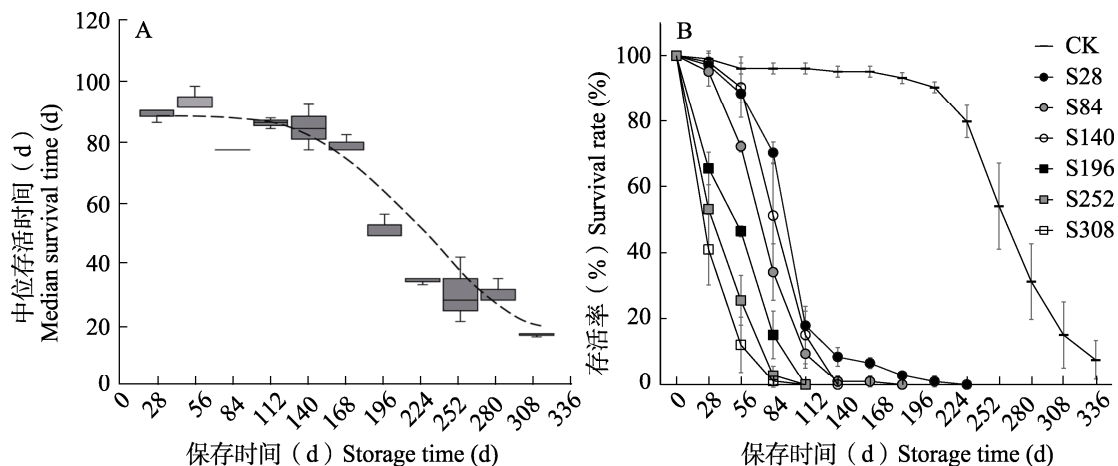


图 2 不同滞育时间对大豆食心虫存活的影响

Fig. 2 Effects of different diapause durations on survival parameters of the soybean pod borer

A. 不同滞育时间的大豆食心虫越冬幼虫在加温环境中的中位存活时间;

B. 不同滞育时间的大豆食心虫越冬幼虫在加温环境中的存活率。

A. The median survival time of overwintering soybean pod borer larvae with different diapause durations in the warm-up environment conditions; B. The survival rate of overwintering soybean pod borer larvae with different diapause durations in the warm-up environment conditions.

大豆食心虫越冬幼虫滞育持续时间越长, 大豆食心虫活力越低; 4 °C 滞育 168-224 d 为大豆食心虫活力迅速下降的转折期。

2.3 大豆食心虫及其寄生天敌解除滞育的同步性

大豆食心虫越冬幼虫(哈尔滨种群)的寄生天敌为豆食心虫愈腹茧蜂 *Phanerotoma garpholithae*、红铃虫甲腹茧蜂 *Chelonu spectinophorae* 和中华齿腿姬蜂 *Pristomerus chinensis*。随着大豆食心虫在 4 °C 保存时间的增加, 其体内寄生蜂羽化率呈现逐渐降低的趋势(图 3)。4 °C 保存 28 d 的大豆食心虫体内的寄生蜂羽化率最高, 为 $6.67\% \pm 3.56\%$, 其中豆食心虫愈腹茧蜂、红铃虫甲腹茧蜂和中华齿腿姬蜂羽化率分别为 $4.76\% \pm 2.69\%$ 、 $0.95\% \pm 1.35\%$ 和 $0.95\% \pm 1.35\%$ 。

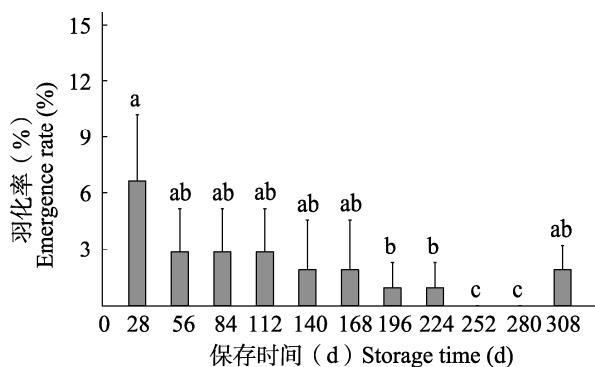


图 3 不同滞育时间对大豆食心虫体内寄生蜂羽化率的影响

Fig. 3 Effects of different diapause durations on emergence rate of parasitic wasps in the soybean pod borer, *Leguminivora glycinivorella*

大豆食心虫越冬幼虫及其体内寄生天敌解除滞育后的羽化动态见图 4。大豆食心虫及其寄生天敌在加温条件处理下均需要一定的时间才能解除滞育开始羽化, 羽化率随滞育持续时间的增加表现出逐渐减少的趋势。不同滞育时间的大豆食心虫解除滞育后的平均开始羽化时间为 (78.82 ± 10.71) d, 50%羽化时间为 (88.90 ± 11.69) d, 结束羽化时间为 (103.11 ± 20.37) d; 其寄生天敌的平均开始羽化时间为 (50.54 ± 12.53) d, 50%羽化时间为 (60.27 ± 17.71) d, 结束羽化时间为 (75.46 ± 27.30) d, 均明显小于大豆食心虫 ($P < 0.05$)。大豆食心虫的羽化节律晚于其寄生

天敌, 二者解除滞育具有一定的同步性。

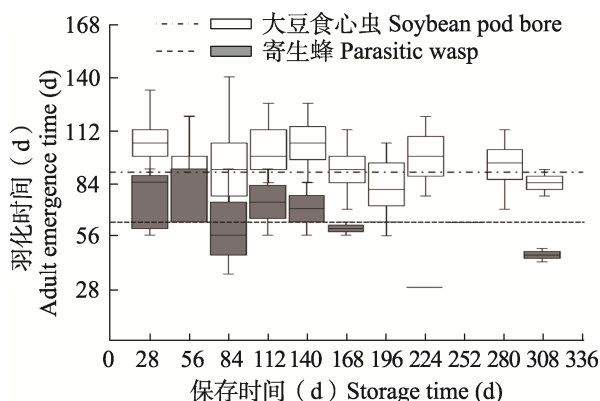


图 4 不同滞育时间的大豆食心虫越冬幼虫及其体内寄生蜂解除滞育后的羽化动态

Fig. 4 Eclosion dynamics after diapause termination of overwintering larvae of the soybean pod borers with different diapause durations and their parasitic wasps

虚线表示平均羽化时间。

The dotted line showed the average eclosion time.

3 讨论和结论

不同种类、不同生活方式的昆虫, 为了适应季节变化而独立地进化了多次滞育 (Masaki, 1996)。例如二化性甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 在春季繁殖一代, 夏季以蛹进入夏滞育, 秋季繁殖一代, 冬季以蛹进入冬滞育; 其中夏滞育由长光照和高温诱导, 冬滞育由短光照和低温诱导; 相比于夏滞育蛹, 冬滞育蛹耐寒性和体内海藻糖含量均较高 (Goto et al., 2001)。而大豆食心虫为单次滞育, 滞育持续时间较长。结合杜俊岭和赵晓丽 (1992) 的研究结果及本研究实地调查发现, 大豆食心虫在我国由北到南 (黑龙江-河北-河南-安徽-广西) 均为一年一代, 成虫南方比北方发生晚 1-2 周, 老熟幼虫最晚至 10 月中下旬全部入土滞育, 滞育期约为 10 个月。研究表明, 大豆食心虫幼虫期发育起点温度为 4.71 °C (史树森等, 2014)。我国南北气候差异巨大, 由南到北气温分别于 1-4 月达到大豆食心虫幼虫的起点发育温度, 而大豆食心虫发生时期相近, 说明大豆食心虫滞育调控具有一定的复杂性。Yoshimura 等 (2021) 提出大豆食心虫两段滞育假说, 即 9 月至次年 1 月为冬滞育阶段, 冬滞育强度在 1 月

份减弱,无光周期响应;1月之后逐渐转为夏滞育阶段,夏季滞育随着光周期由长到短的变化而终止。大豆食心虫滞育幼虫在1月的生物和生理变化为该假说提供了支持。例如,研究表明大豆食心虫幼虫在1月滞育强度较低,表现出解除滞育后羽化率降低(Yoshimura *et al.*, 2021)。本研究结果与之相似,滞育84 d的大豆食心虫幼虫滞育强度相对较低(表1),该时期幼虫解除滞育后化蛹率同样较低(图1)。因此,1-2月野外大豆食心虫(滞育84-112 d)可能处于冬滞育到夏滞育的转换期(冬滞育强度逐渐减弱,夏滞育强度逐渐增强),体内代谢物变化等因素可能对该时期大豆食心虫解除滞育后的羽化率产生影响。例如,过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)是昆虫体内重要的防御系统保护酶,大豆食心虫滞育幼虫可通过调节相应保护酶活力来降低机体损伤以适应低温环境(李新畅等, 2019)。研究发现,大豆食心虫滞育期间,体内POD、CAT和SOD活力呈降低-升高-降低的波动下降趋势,滞育90 d活力值较低(李新畅, 2020)。还有研究发现,1-2月份大豆食心虫体内山梨酸脱氢酶和海藻糖酶活力上升(李东坡, 2018)。其中山梨酸脱氢酶和海藻糖酶在昆虫解除滞育过程中促进分解山梨酸和海藻糖等抗冻物质并释放能量(王洪亮等, 2006)。由此可见,大豆食心虫滞育幼虫在1-2月份可能通过调节体内代谢酶活力,下调抗冻保护物质,为进入夏滞育做准备。本研究表明加温和长光照(温度26℃,光照16 h)处理可以诱导大豆食心虫解除滞育。野外大豆食心虫在越冬期间是由土壤深层至土表逐次向上移动,于6月下旬至7月中旬上移至1-2 cm处重新结夏茧后化蛹羽化(陈继光和宋显东, 2000)。自然状态下大豆食心虫老熟幼虫一般在3-8 cm土层越冬(徐伟等, 2018)。假设大豆食心虫在3-8 cm深度的土层中难以感知光照,那么温度升高可能是促使大豆食心虫向土壤表层移动并重新结茧的主要因素,但大豆食心虫在土表1-2 cm结茧之后光照是否诱导其解除滞育继续发育还需要进一步验证。基于上述研究结果,对大豆食心虫

连续两段滞育(冬滞育转夏滞育)假说可进行如下补充:9月至次年1月为冬滞育,冬滞育由短光照诱导;1-2月为滞育转化期,体内代谢物发生变化,耐寒机制减弱,冬滞育向夏滞育转化,由自身调控;3-6月为夏滞育,夏滞育解除由温度和光照诱导;7-8月解除滞育开始化蛹;不同地理种群滞育机制可能有所差异,北方大豆食心虫冬滞育较强,南方大豆食心虫夏滞育较强。

滞育是影响昆虫生长发育过程中的重要环节,研究滞育期间种群的生物学参数变化,能为害虫监测预警提供依据。本研究表明,滞育168-224 d(对应时间为3-5月)为大豆食心虫活力迅速下降的转折期。研究表明,3月上旬和4月上旬的平均气温是大豆食心虫发生量的主导因子之一,气温越低,当年大豆食心虫发生越轻(田正仁等, 1990)。5-6月气温低(两月平均气温累计值低于112℃)时大豆食心虫成虫发生量低(佚名, 1973)。5月下旬平均气温和5月上旬降水量是影响大豆食心虫复苏的主要因子,5月下旬平均气温越低,5月上旬降水量越多,大豆食心虫危害越低(冯雪菲等, 2015)。因此,3-5月气候变化是影响越冬大豆食心虫解除滞育的关键时期,春季低温或寒潮可能推迟大豆食心虫解除滞育时间,使其活力和存活率降低,进而抑制大豆食心虫发生。

本研究初步明确了大豆食心虫越冬种群解除滞育的规律:1)不同滞育持续时间的大豆食心虫的滞育强度无显著差异;2)大豆食心虫解除滞育率随滞育持续时间的增加呈波动下降的趋势;3)大豆食心虫滞育持续时间越长,活力越差;其中滞育168-224 d为大豆食心虫活力迅速下降的转折期;4)大豆食心虫的羽化时间晚于其寄生天敌,二者解除滞育表现出一定的同步性。上述研究结果为科学分析大豆食心虫种群动态,准确预测其田间发生规律提供了理论依据。

参考文献 (References)

- Anonymous, 1973. Study on the occurrence law and control of soybean fruit borer. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 1973(7): 28-30. [佚名, 1973. 大豆食心虫发生规律及其防治研究. 农业科技通讯, 1973(7): 28-30.]

- Chen JG, Song XD, 2000. Study on a new forecast method for soybean moth. *Plant Protection Technology and Extension*, 20(3): 3–4. [陈继光, 宋显东, 2000. 大豆食心虫新测报方法的研究. 植保技术与推广, 20(3): 3–4.]
- Cheng Y, 2017. The study of effect of different ecological factors on the biochemical substances of soybean pod borer *Leguminivora glycinivorella* (Matsumura) larvae in diapause. Master dissertation. Harbin: Northeast Agricultural University. [程媛, 2017. 不同生态因子对大豆食心虫滞育幼虫生化物质影响研究. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学.]
- Cheng YP, Han LL, Zhao KJ, Xu XZ, Li DP, Zhang XX, 2016. Effect of host plants and temperature on the accumulation of carbohydrates and lipid in the soybean pod borer, *Leguminivora glycinivorella* (Mats.) Obraztsov. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(4): 716–722. [程媛, 韩岚岚, 赵奎军, 徐馨竹, 李东坡, 张旭霞, 2016. 寄主植物与温度对大豆食心虫滞育期间糖类和脂质含量的影响. 应用昆虫学报, 53(4): 716–722.]
- Du JL, Zhao XL, 1992. Effect of light on diapause of soybean moth. *Heilongjiang Agricultural Science*, 1992(2): 48–50. [杜俊岭, 赵晓丽, 1992. 光照对大豆食心虫滞育的影响. 黑龙江农业科学, 1992(2): 48–50.]
- Du JL, Zhao XL, 1993. Preliminary study on the effect of light on diapause of soybean moth. *Plant Protection*, 19(1): 17–18. [杜俊岭, 赵晓丽, 1993. 光照对大豆食心虫滞育影响的初步研究. 植物保护, 19(1): 17–18.]
- Feng XF, Zhang FR, Zhang SJ, Wu D, Feng XJ, 2015. Study on the relationship between the occurrence of soybean moth and meteorological conditions in northeast Liaoning province. *Modern Agricultural Science Technology*, 2015(1): 239–240. [冯雪菲, 张富荣, 张淑杰, 吴丹, 冯雪君, 2015. 辽宁东北部大豆食心虫的发生与气象条件关系研究. 现代农业科技, 2015(1): 239–240.]
- Goto MP, Li Y, Kayaba S, Outani S, Suzuki K, 2001. Cold hardiness in summer and winter diapause and post-diapause pupae of the cabbage armyworm, *Mamestra brassicae* L. under temperature acclimation. *Journal of Insect Physiology*, 47(7): 709–714.
- Hitoshi T, Kenpei H, 1988. Factors related to the termination of diapause in larvae of the soybean pod borer, *Leguminivora glycinivorella* Matsumura (Lepidoptera: Tortricidae), obtained from Tokachi district, Hokkaido. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 32(1): 87–88. [筒井, 本間健平, 1988. 北海道十勝産マメシクイガ越冬幼虫の休眠消去条件. 日本応用動物昆虫学会誌, 32(1): 87–88.]
- Hu DH, 2012. Chemical synthesis and field application of the sex attractant of soybean pod borer *Leguminivora glycinivorella*. Doctor dissertation. Yangling: Northwest A&F University. [胡代花, 2012. 大豆食心虫 *Leguminivora glycinivorella* 性引诱剂的化学合成及田间应用研究. 博士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- Hu YJ, Zhao B, Xu JB, Yang SL, 2007. Occurrence and control measures of *Leguminivora glycinivorella* in northeast China. *Agricultural Science-technology and Information*, 2007(8): 25–26. [胡亚军, 赵滨, 徐金彪, 杨树龙, 2007. 东北地区大豆食心虫发生规律及防治措施. 农业科技与信息, 2007(8): 25–26.]
- Li DP, 2018. Effects of temperature on the expression of metabolic enzymes and stored protein gene of soybean pod borer in diapause. Master dissertation. Harbin: Northeast Agricultural University. [李东坡, 2018. 温度对滞育期大豆食心虫体内代谢酶及储存蛋白基因表达的影响. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学.]
- Li JR, 2020. Harm and control measures of *Leguminivora glycinivorella*. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 26(8): 73–74. [李建仁, 2020. 大豆食心虫危害及防治措施. 安徽农学通报, 26(8): 73–74.]
- Li XC, 2020. Study on the diapause induction and low temperature environment adaptation mechanism of *Leguminivora glycinivorella* (Mats). Master dissertation. Changchun: Jilin Agricultural University. [李新畅, 2020. 大豆食心虫滞育诱导及其对低温环境适应机理研究. 硕士学位论文. 长春: 吉林农业大学.]
- Li XC, Cui J, Tang JW, Xia TT, Xu W, Shi SS, 2019. Comparison of the supercooling capacity and contents of main biochemical substances between the diapausing and non-diapausing larvae of *Leguminivora glycinivorella* (Lepidoptera: Olethreutidae). *Acta Entomologica Sinica*, 62(9): 1009–1016. [李新畅, 崔娟, 唐佳威, 夏婷婷, 徐伟, 史树森, 2019. 大豆食心虫滞育与非滞育幼虫过冷却能力及其体内主要生化物质含量比较. 昆虫学报, 62(9): 1009–1016.]
- Liu DZ, 2017. The research of *Leguminivora glycinivorella* (Mats) larvae overwintering environmental adaptation. Master dissertation. Changchun: Jilin Agricultural University. [刘丹竹, 2017. 大豆食心虫越冬幼虫环境适应性研究. 硕士学位论文. 长春: 吉林农业大学.]
- Masaki S, 1996. Geographical variation of life cycle in crickets

- (Ensifera: Grylloidea). *European Journal of Entomology*, 93(3): 281–302.
- Qin HD, Gao Y, Xu W, Cui J, Shi SS, 2015. Effect of soil humidity on overwintering behavior of soybean pod borer (*Leguminivora glycinivorella*) larvae. *Soybean Science*, 34(6): 1024–1028. [秦昊东, 高宇, 徐伟, 崔娟, 史树森, 2015. 土壤湿度对大豆食心虫幼虫越冬行为的影响. 大豆科学, 34(6): 1024–1028.]
- Shi SS, Cui J, Xu W, Wu TT, Qi LZ, Li WY, Song PX, Zhang M, 2014. Effects of temperature on growth of *Leguminivora glycinivorella* eggs and larva. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 36(2): 250–255. [史树森, 崔娟, 徐伟, 武婷婷, 齐灵子, 李维宇, 宋鹏翔, 张萌, 2014. 温度对大豆食心虫卵和幼虫生长发育的影响. 中国油料作物学报, 36(2): 250–255.]
- Song PX, 2014. Study on the population differentiation of *Leguminivora glycinivorella* Matsumura and the adaption of larvae to low temperature. Master dissertation. Changchun: Jilin Agricultural University. [宋鹏翔, 2014. 大豆食心虫地理种群分化及其越冬幼虫对低温环境适应性研究. 硕士学位论文. 长春: 吉林农业大学.]
- Tian ZR, Zhao SY, Hu CX, 1990. Study on occurrence predication of soybean pod borer. *Plant Protection*, 16(5): 19–20. [田正仁, 赵淑艳, 胡忱孝, 1990. 大豆食心虫发生期与发生量预报研究. 植物保护, 16(5): 19–20.]
- Wang HL, Wu JX, Wang BL, 2006. Changes of trehalase and sorbitol dehydrogenase activity in the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) during mature and diapause stage. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 34(8): 139–142. [王洪亮, 仵均祥, 王丙丽, 2006. 麦红吸浆虫滞育期间海藻糖酶和山梨醇脱氢酶活性的变化. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 34(8): 139–142.]
- Wang KQ, Li XM, Liu CL, Liu XL, 2006. Pod borer [*Leguminivora glycinivorella*(mats)] resistance to soybean cultivars in Heilongjiang. *Soybean Science*, 25(2): 153–157. [王克勤, 李新民, 刘春来, 刘兴龙, 2006. 黑龙江省大豆品种对大豆食心虫抗性评价. 大豆科学, 25(2): 153–157.]
- Xu W, Qin HD, Gao Y, Bi R, Cui J, Shi SS, 2018. Analysis of supercooling point and low-molecular weight compounds in overwintering soybean pod borer *Leguminivora glycinivorella* larvae. *Journal of Plant Protection*, 45(4): 697–704. [徐伟, 秦昊东, 高宇, 毕锐, 崔娟, 史树森, 2018. 大豆食心虫越冬幼虫过冷却点及其体内小分子内含物分析. 植物保护学报, 45(4): 697–704.]
- Yoshimura H, Tabuchi K, Uesugi R, Takahashi A, 2021. Effect of photoperiod on winter and summer diapause of the soybean pod borer *Leguminivora glycinivorella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(1): 246–253.
- Zhao XL, 2004. Methods for controlling soybean moth (*Leguminivora glycinivorella*). *Soybean Science*, 23(1): 77–80. [赵晓丽, 2004. 防治大豆食心虫方法的研究. 大豆科学, 23(1): 77–80.]