

光週期及溫度對欒樹圓尾蚜 (*Periphyllus koelreuteriae*) (同翅目：毛蚜科) 產越夏型母蚜之影響

林怡君 劉玉章 郭美華* 國立中興大學昆蟲學系 台中市 402 國光路 250 號

摘要

本試驗結果顯示欒樹圓尾蚜於 10L: 14D 及 12L: 12D 固定光週期下若只轉換溫度，並不能誘發其產生越夏型若蚜。但在 10~25°C 各固定溫度下，光週期由 10L: 14D 轉換為 12L: 12D 接近於春夏交際之光照時間時，即可誘發其產越夏型若蚜，且隨轉換後天數之增加親代產越夏型若蚜之比率而下降，亦隨連續 3 代飼育之代數而下降。各溫度下均以 20°C 時所產越夏型之比率為最高，其中以第 1 代之第 1 天達 26.27% 為最高，其次為 15°C 時第 1 代第 1 天之 12.07%；第 2 代母蚜亦以 20°C 時第 1 天可產 18.33% 越夏型子代為最多，15°C 時也有 10.89% 之比率，唯至第 5 天即不再產生越夏型子代；第 3 代母蚜則僅在 20°C 時第 1 天有 2.44% 比率之越夏型子代產生。產越夏型之母蚜比率以 20°C 時第 1 代之 53.33% 及第 2 代之 40.00% 為最高，且隨溫度升高或降低而比率漸減，至第 3 代時僅在 20°C 下有 3.33% 比率之產越夏型母蚜產生。在各定溫下產越夏型之母蚜之繁殖率均較產正常型之母蚜為低；產越夏型之母蚜壽命均較產正常型之母蚜壽命為短。每隻產越夏型母蚜所產子代中越夏型所佔之比率各世代皆以 20°C 時為最高，其中第 1 代有 34.15%；第 2 代有 25.82%；第 3 代有 20%。產越夏型母蚜之壽命以 15°C 之 8.00 至 8.09 天為最長，25°C 時之 4.00 至 5.00 天為最短。

關鍵詞：欒樹圓尾蚜、越夏型、光週期、溫度

前言

昆蟲於季節交替時因氣候、食物及天敵等因子之改變，會出現不同的發育及行為，產生特定的生活環以適應生存 (Vaz Nunes, 1998; Christiansen-Wenigere and Hardie, 1999;

Ishihara, 2000)。臺灣位於熱帶與亞熱帶交界地區，多態毛蚜屬 (*Periphullus*) 之欒樹圓尾蚜 (*Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi))，於臺灣在其寄主植物臺灣欒樹 (*Koelreuteria formosana* Hayata) 上以有性世代產卵越冬，並於春夏季交接時產越夏型

*論文聯繫人
e-mail: mhkuo@dragon.nchu.edu.tw

(aestivating forms)一齡若蚜滯育，此蚜蟲生活環屬不轉換寄主之完全生活環，生活史中具卵、幹母(fundatrix)、越夏型(aestivating form)、孤雌胎生雌蚜(viviparous female)、卵生雌蚜(oviparous female)及雄蚜等多態型，為長期演化中對自然環境的一種適應(Liu *et al.*, 1999a)。有關蚜蟲生殖策略中產生有性型之機制，已有許多學者提出相關報導 (Hille Ris Lambers, 1966; Zaslavski and Kats, 1988; MacKay *et al.*, 1989; Moran, 1992; Gao *et al.*, 1999)，但對型態上之適應產生越夏型若蚜之機制為何？至目前尚無具定論之相關研究報導。

昆蟲如何感應季節變化而決定滯育(diapause)或產生季節多態型？就外因方面，許多學者提出光週期為最重要的調節因子(Masaki, 1980; Beck, 1985; Dixon, 1985; Mittler and Gorder, 1991; Numata and Shiga, 1995; Yoshida and Kimura, 1995; Gao *et al.*, 1999)，亦有學者認為溫度才是季節轉換的指標 (Moran *et al.*, 1993)。然而自然環境下溫度與光週期常同時配合出現，因此亦有學者提出為溫度與光週期交互影響的結果 (Tsitsipis and Mittler, 1976; Lees, 1986, 1987; Via, 1992; Vaz Nunes and Hardie, 2000)。因此，本試驗嘗試探討光週期對欖樹圓尾蚜誘發越夏型產生之可能性，乃以接近臺灣地區自然環境之光週期，並參考Liu *et al.* (1999a)之田間調查結果，設定接近冬季之10L: 14D及越夏型若蚜出現之春夏季交接時之12L: 12D，配合不同溫度條件進行試驗，希望能找出誘發欖樹圓尾蚜產生越夏型若蚜之環境條件。

材料與方法

一、固定光週期下轉換不同溫度對母蚜產越夏型若蚜之影響

於5、10及15°C三種不同定溫、二種固定光週期10L: 14D與12L: 12D、濕度75~85% RH之定溫箱中，以臺灣欖樹複葉置於培養皿中單隻飼育欖樹圓尾蚜，並連續飼育3代，至第4代無翅母蚜甫羽化之際，轉換不同溫度，並再進行下列連續4代試驗。於光週期條件不變之定溫箱中，5°C分別轉換為10、15、20及25°C，10°C轉換為15、20及25°C，15°C轉換為20及25°C，每一處理各作30重覆，記錄二種固定光週期下各轉換溫度每日產越夏型若蚜數。每日移去新生若蚜，直至成蚜死亡為止。每代挑取一隻無翅母蚜共30隻，單隻連續飼育3代至不再產生越夏型若蚜為止。

二、固定溫度下轉換光週期對母蚜產越夏型若蚜之影響

於5、10、15、20及25°C五種不同定溫及光週期10L: 14D、濕度75~85%RH之定溫箱中，以臺灣欖樹複葉置於培養皿中單隻飼育欖樹圓尾蚜，每一處理各作30重覆。並連續飼育3代，至第4代無翅母蚜甫羽化之際，將光週期轉換為12L: 12D，並再進行連續3代試驗。記錄每日產越夏型若蚜數，並每日移去新生若蚜，直至成蚜死亡為止。另每代挑取一隻無翅母蚜共30隻，於轉換光週期之各定溫下單隻連續飼育3代至不再產生越夏型若蚜為止。

三、不同定溫下產越夏型母蚜及產正常型母蚜繁殖率及壽命之比較

依材料與方法二之條件飼育欖樹圓尾蚜，每一處理各作30重覆。同時記錄產越夏型之母蚜及產正常型之母蚜每日產若蚜數，並

每日移去新生若蚜，直至成蚜死亡為止。以 SAS Proc *t*-test 比較相同溫度下兩者母蚜之繁殖率及壽命有無顯著差異(SAS, 1982)。

四、產生越夏型子代之比率

於溫度 5~25°C 五種不同定溫及光照 10L: 14D，濕度 75~85% RH 之定溫箱中，以臺灣欖樹複葉單隻飼育欖樹圓尾蚜，處理情形材料與方法二之步驟，連續飼育 3 代，至第 4 代無翅母蚜甫羽化之際，再將光週期轉換為 12L: 12D，於溫度不變之各定溫下，記錄每日產越夏型若蚜及正常型若蚜之比率，並每日移去新生若蚜，直至成蚜死亡為止。另每代挑取一隻無翅母蚜共 30 隻，單隻連續飼育 3 代至不再產生越夏型若蚜為止。

五、產越夏型之母蚜比率、母蚜壽命及子代中越夏型若蚜所佔之比率

依材料與方法三之試驗步驟與方法，同時記錄產越夏型子代之母蚜數、母蚜壽命及每隻母蚜所產越夏型若蚜之比率。並將試驗所得之資料，以 SAS 之 Proc GLM 進行不同溫度及不同代數間之 two-way ANOVA 分析，有顯著差異時再以 Tukey 的 HSD 法 (Tukey's honest significant difference) 分析，比較不同條件下，母蚜之壽命及每隻母蚜所產越夏型若蚜之比率之差異 (SAS, 1982)。

結 果

一、固定光週期下轉換不同溫度對母蚜產越夏型若蚜之影響

光週期不變連續飼育 3 代後，於第 4 代無翅母蚜甫羽化之際再轉換不同溫度，在二種固定光週期 10L: 14D 及 12L: 12D 下由低溫轉換至較高溫，分別是 5°C 轉換至 10、15、20

及 25°C，10°C 轉換至 15、20 及 25°C，15°C 轉換至 20 及 25°C，共試驗 18 組，在轉換溫度之處理下連續飼育 3 代中，只轉換環境溫度，欖樹圓尾蚜並沒有產生越夏型若蚜。

二、固定溫度下轉換光週期對母蚜產越夏型若蚜之影響

由表一可知，於各不同定溫下，溫度不變，將光週期 10L: 14D 轉換為 12L: 12D，連續飼育結果，於低溫 5°C 時連續飼育 3 代，欖樹圓尾蚜均無越夏型若蚜產生；但於 10°C 時轉換光週期之第 1 代有產生越夏型若蚜，連續飼育至第 2 及 3 代並無越夏型若蚜產生；15 及 25°C 時則於轉換光週期後之第 1 及 2 代有產生越夏型若蚜，但至第 3 代時則無越夏型若蚜產生；20°C 時轉換光週期後連續飼育第 1~3 代均能產生越夏型若蚜。

三、不同定溫下產越夏型之母蚜及產正常型之母蚜繁殖率及壽命之比較

產越夏型母蚜及產正常型母蚜於不同定溫下之繁殖率比較可由表二結果得知，二者於相同定溫下之比較皆有顯著差異，且產正常型母蚜之繁殖率明顯較產越夏型母蚜為高。於 10 至 25°C 時，產越夏型之母蚜之平均子代數分別為每隻母蚜可產 3.33、8.27、17.13 及 7.20 隻子代數，產正常型之母蚜之平均子代數每隻母蚜可產 18.62、37.86、39.56 及 33.73 隻子代數。由表二之壽命比較可看出產越夏型之母蚜壽命於不同定溫下平均都不超過十天(4.60~8.09 天)，而產正常型之母蚜平均壽命均較產越夏型之母蚜長，且相同定溫下之二者之比較均有顯著差異。

四、產生越夏型子代之比率

圖一為不同溫度下光週期由 10L: 14D 轉

表一 不同定溫下轉換光週期欖樹圓尾蚜每隻母蚜所產子代中越夏型若蚜所佔比率及母蚜壽命

Table 1. Percentage of aestivating form of offspring produced per female and female longevity of *Periphyllus koelreuteriae* under photoperiod which changed from 10L: 14D to 12L: 12D at various constant temperatures

Generation	Temp. (°C)	Percent of aestivating form of offspring / offspring per female mean (SD)		Longevity (day) mean (SD)	
1st	10°C	19.33b	(1.15)*	5.33bc	(1.15)
	15°C	28.01ab	(4.73)	8.09a	(1.04)
	20°C	34.15a	(11.99)	7.18ab	(1.87)
	25°C	20.10b	(8.47)	4.60c	(2.07)
2nd	10°C	0		0	
	15°C	17.15a	(5.04)	8.00a	(0.93)
	20°C	25.82a	(12.96)	6.29ab	(1.54)
	25°C	12.50a	(--)	4.00b	(--)
3rd	10°C	0		0	
	15°C	0		0	
	20°C	20.00	(--)	5.00	(--)
	25°C	0		0	

* Means within a column followed by the same letter do not significantly differ at the 5% confidence level according to Tukey's honest significant difference test.

--: None.

換為 12L: 12D，增長光照時間誘發越夏型子代產生之比率。各定溫下產生越夏型子代之比率則隨轉換光週期後日數(5 天內)增加而遞減，均至第 5 天降至為零。不同定溫下轉換光週期後之第 1 代以 20°C 時產生越夏型子代之比率最高，其第 1 天產生比率達 26.27% 為最高，第 2 天也有 12.97%；15°C 時次之，其越夏型之比率以第 1 天為最高(12.07%)；25 及 10°C 時第 1 天產生之比率均在 5% 以下，且於 10°C 時至第 3 天即不再產生越夏型子代。

光週期轉換後之第 2 代母蚜產越夏型若蚜之比率亦以 20°C 時為最高，其第 1 天可產越夏型子代達 18.33% 為最高，15°C 時則第 1 天達 10.89% 次之，後隨日數之增加而遞減，至第 5 天時不再有越夏型子代產生。25°C 時僅於第 1 天產生 2% 之越夏型子代，而 10°C 時則 5 天內均無越夏型子代產生。

轉換光週期後之第 3 代母蚜僅在 20°C 時

第 1 天有 2.44% 比率之越夏型子代產生，其他定溫下轉換光週期後第 3 代均無越夏型子代產生。

五、產越夏型之母蚜比率、母蚜壽命及子代中越夏型若蚜所佔之比率

不同定溫下光週期由 10L: 14D 轉換為 12L: 12D 後，增長光照時間連續 3 代時欖樹圓尾蚜產生越夏型之母蚜皆以 20°C 時比率最高(圖二)。20°C 時第 1 代產越夏型母蚜比率高達 53.33%，第 2 代達 40.00%，第 3 代時僅有 3.33%，皆以 20°C 為中心點，隨溫度升高或降低而產越夏型母蚜之比率漸行減低。

溫度及世代數對每隻母蚜所產子代中越夏型若蚜比率及母蚜壽命之影響，經 two-way ANOVA 分析結果為不同溫度 ($F = 5.49$, $P = 0.0023$) 及不同世代數 ($F = 6.26$, $P = 0.0036$) 間，每隻母蚜所產子代中越夏型若蚜

表二 不同定溫下欖樹圓尾蚜產越夏型母蚜及產正常型母蚜繁殖率及壽命之比較

Table 2. Comparison of fecundity and longevity of females that produced the aestivating form of offspring and females that produced the normal form of offspring of *Periphyllus koelreuteriae* at various constant temperatures

Temp. (°C)	Fecundity (offspring/♀)				Longevity (day)				
	<i>n</i>	Producing the aestivating form mean (SD)	♀	Producing the normal form mean (SD)	<i>n</i>	Producing the aestivating form mean (SD)	♀	Producing the normal form mean (SD)	
10	3	3.33b*		13	18.62a	3	5.33b	13	31.0a
		(2.08)			(6.29)		(1.15)		(12.74)
15	11	8.27b		22	37.86a	11	8.09b	22	32.41a
		(6.10)			(12.30)		(1.04)		(10.42)
20	16	17.13b		18	39.56a	16	7.18b	18	17.22a
		(4.24)			(16.12)		(1.87)		(4.32)
25	5	7.20b		22	33.73a	5	4.60b	22	9.82a
		(3.77)			(12.21)		(2.07)		(4.07)

* Means of fecundity and longevity within a column for each temperature followed by the same letter do not significantly differ at the 5% level by *t*-test.

比率有顯著差異，產越夏型若蚜之母蚜壽命於不同溫度間亦具顯著差異($F = 10.41$, $P = 0.0001$)，但不同代數間則差異不顯著($F = 1.64$, $P = 0.2035$)，因此溫度及世代數對每隻母蚜所產子代中越夏型若蚜比率及母蚜壽命之影響結果見表一。

由表一可知，於不同溫度下，光週期由 10L: 14D 增長為 12L: 12D 處理下，第 1、2 代時以 20°C 時每隻母蚜產生之越夏型若蚜之比率較高，但與 15°C 間並不具顯著性差異，每隻母蚜產生之越夏型若蚜之比率分別為，15°C 時之 28.01 及 17.15%，20°C 時之 34.15 及 25.82%，而 25°C 時為 20.10 及 12.50%，與 20°C 不具顯著差異，但第 1 代時與 15°C 具顯著差異。第 3 代母蚜僅於 20°C 時有 20% 之產越夏型比率，其他溫度下則均無越夏型子代產生。產越夏型之母蚜壽命 15 及 20°C 時無顯著差異，但與 10 及 25°C 間具顯著差異，10°C 時之壽命為 5.33 天，15°C 時之壽命為 8.00 至 8.09 天，20°C 時為 6.29 至 7.18 天，25°C 時之壽命為 4.00 至 4.60 天。

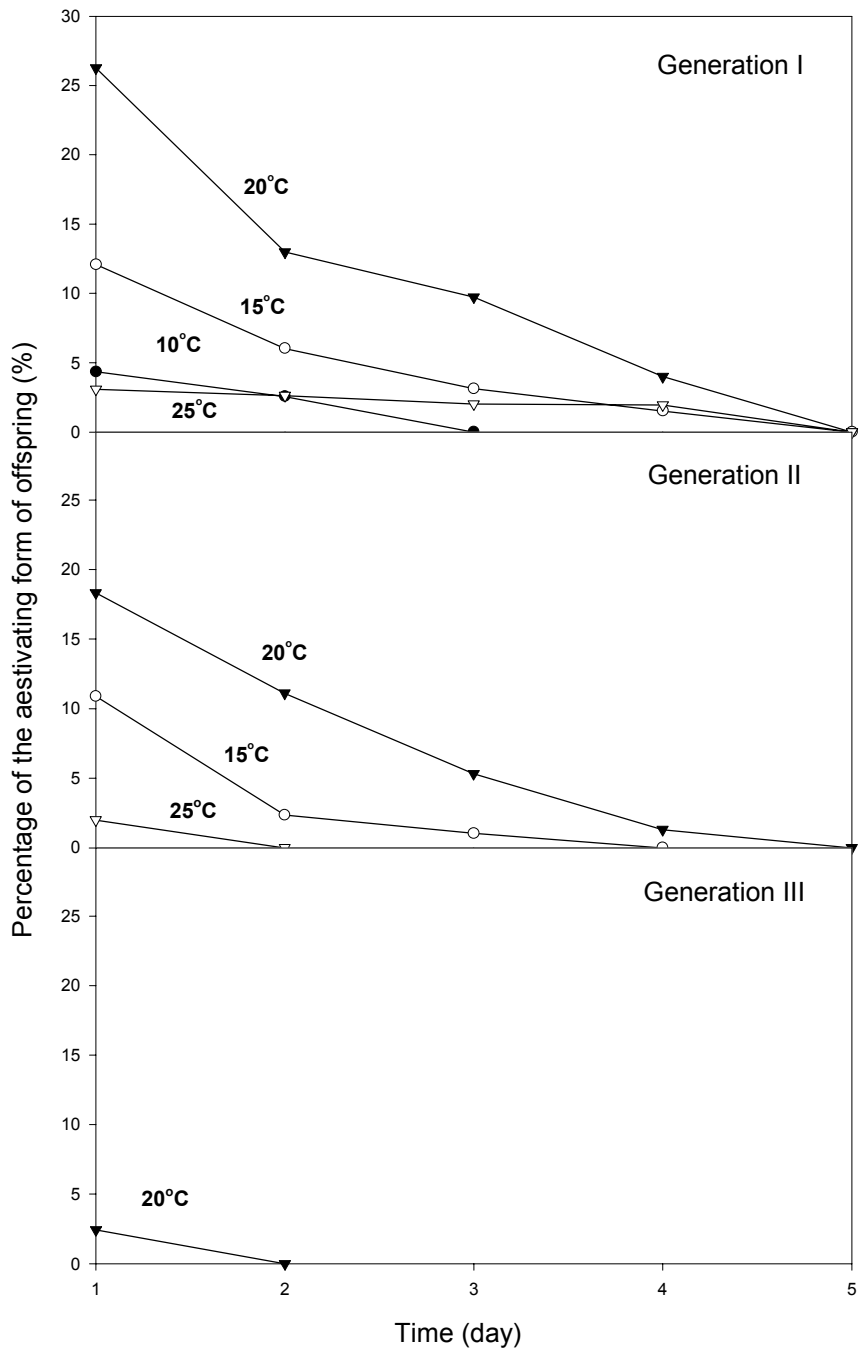
討 論

一、光週期及溫度對母蚜產越夏型若蚜之影響

本試驗以不改變光週期，於第四代無翅母蚜甫羽化之際只轉換環境溫度，並無法誘發欖樹圓尾蚜產生越夏型若蚜。顯示無翅母蚜甫羽化之際，僅改變溫度，欖樹圓尾蚜可能無法感應季節變化而在型態上產生越夏型若蚜。據 Kawada (1987) 之報導，多態毛蚜屬之蚜蟲於歐洲、北美及遠東等地區均會產生越夏型若蚜，這些地區緯度懸殊，氣溫差異，因此，越夏型若蚜產生之因子應與光週期有關。

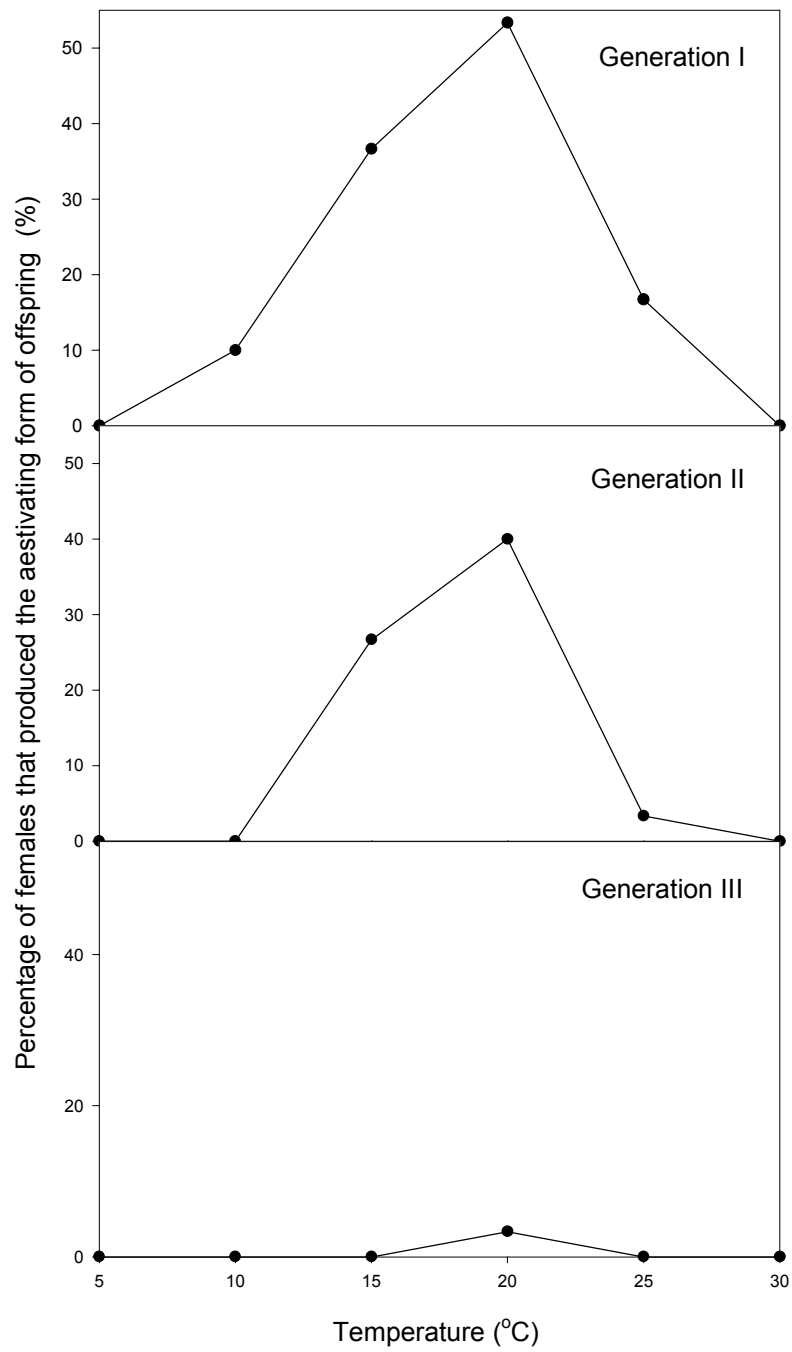
本試驗轉換光週期後，於第一代 10 至 25°C 皆能誘發產生越夏型若蚜，由此可知越夏型若蚜產生之因子應與光週期有關，此與 Kawada (1987) 之報導相吻合。

學者提出多種昆蟲之夏天滯育(summer diapauses)均由光週期所控制(Masaki, 1980; Numata and Shiga, 1995)。Beck (1985) 亦報導光週期可控制蚜蟲的多態型。本試驗於各



圖一 不同溫度下轉換光週期樂樹圓尾蚜產生越冬型子代之比率。

Fig. 1. Percentage of the aestivating form of offspring of *Periphyllus koelreuteriae* produced under photoperiods which changed from 10L: 14D to 12L: 12D at various constant temperatures.



圖二 於不同定溫下欒樹圓尾蚜轉換光週期產越冬型之母蚜比率

Fig. 2. Percentage of females that produced the aestivating form of offspring of *Periphyllus koelreuteriae* under photoperiods which changed from 10L: 14D to 12L: 12D at various constant temperatures.

定溫下轉換光週期，增長其光照時間，欒樹圓尾蚜於 10°C 時之第 1 代、15°C 時之第 1 及 2 代、20°C 時之第 1~3 代以及 25°C 時之第 1 及 2 代均會產生越夏型若蚜。顯示光週期為誘發欒樹圓尾蚜型態上產生越夏型若蚜之因子。

溫度可影響昆蟲對光週期的反應，光照與溫度間具相關之臨界效應(critical effect)，非自然情況下持續的光週期配合溫度處理，則光照之效應會逐漸消失 (Masaki, 1980; Kawada, 1987)。本試驗於 5°C 溫度下轉換光週期後，雖連續飼育三代，欒樹圓尾蚜均無越夏型若蚜產生，可能因過低的低溫會抑制光週期作用的效果，此與學者報導溫度對光週期影響之結果相符 (Masaki, 1980; Kawada, 1987; Lees, 1987; Vaz Nunes *et al.*, 1996)。

二、產越夏型之母蚜及產正常型之母蚜繁殖率及壽命之比較

由試驗發現，同一隻欒樹圓尾蚜母蚜能產生正常型及越夏型二型若蚜，並無專產越夏型之母蚜，且結果顯示欒樹圓尾蚜因產越夏型若蚜而明顯降低繁殖率；又由產越夏型之母蚜及產正常型之母蚜壽命試驗結果，不論在任何溫度下產越夏型之母蚜壽命均較不產越夏型之母蚜壽命為短。因越夏型若蚜形態特殊，頭部前緣、中後胸及腹部邊緣具葉狀體(lamellate)，以增加散熱面積，骨化背板並覆有一層厚且透明之蠟層 (Dixon, 1985; Liu *et al.*, 1999a)，因此推斷對產越夏型母蚜而言可能要消耗較多的能量，以供產生越夏型若蚜特殊型態之用，而導致壽命縮短。

三、產生越夏型子代之比率

由試驗得知，轉換光週期後第 1 代產生越夏型子代之比率在各試驗溫度下均高於第 2

代，而第 3 代則僅有在 20°C 時有越夏型子代產生。每一代於開始產若蚜的第 1 天所產生越夏型子代之比率無論在任何溫度下均最高，其比率均隨母蚜日數增加而遞減(見圖一)。顯示欒樹圓尾蚜於轉換光週期增長日照刺激之初期(甫羽化之無翅母蚜)反應最強烈，後隨時間經過(胚胎發育至若蚜成長期)而反應漸趨微弱，唯仍可持續至第 3 代之初期。Vaz Nunes and Hardie (1993) 報導昆蟲對光週期之感應，自胚胎發育至若蚜成長期乃至成蚜均為感受期(sensitive period)，各期感受強度因種類而異 (Veerman, 1977; Bradley and Saunders, 1985; Shimada, 1985)。

由試驗結果顯示，20°C 時產生越夏型子代之比率不論任何代數及天數均較其他溫度之處理組者為高，顯示光週期之轉換配合在 20°C 溫度下較能發揮對欒樹圓尾蚜產生越夏型子代刺激之效果，此與 Liu *et al.* (1999a) 田間調查之結果相吻合。Lees 於 1986 年提出自然環境中光週期與溫度是相互作用的，許多有滯育期的昆蟲除了光週期因素之外，通常也表現出對溫度的同步敏感度。試驗所得越夏型子代之比率以 20°C 時為最高，符合 Liu *et al.* (1999a) 之田間調查結果，欒樹圓尾蚜於春夏交接(3 月)之際，溫度升高至 20°C，能同時產生正常型及越夏型二型蚜蟲，顯示出欒樹圓尾蚜在夏天來臨前，即產生越夏型預備抵抗即將到來的酷熱，可知產生越夏型為其適應夏季生存之一種策略，而學者亦指出昆蟲夏眠或越夏通常於真正炎熱之盛夏來臨之前即發生 (Masaki, 1980; Kida *et al.*, 1997)。

四、產越夏型之母蚜比率、母蚜壽命及子代中越夏型若蚜所佔之比率

緯度不同光週期也不同，昆蟲對光週期的反應為一種受制於自然的選汰壓力

(Mousseau and Roff, 1989; Ishihara, 2000)。由試驗結果，於 20°C 時之第 1 代，欒樹圓尾蚜產越夏型之母蚜比率為 53.33%，第 1 天產越夏型子代之比率為 26.27%，顯示母蚜感應光週期有超過 50% 以上均會產生反應，但其產生正常型子代之比率仍高於越夏型子代，符合野外正常型終年存在之事實，並為對季節的適應而產出部份越夏型子代之生殖策略 (Liu *et al.*, 1999a)。

轉換光週期可誘發欒樹圓尾蚜產生越夏型若蚜，經分析於不同溫度及不同代數間產生越夏型若蚜之比率均有顯著差異(溫度 $P = 0.0023$ ；代數 $P = 0.0036$)，與學者所提溫度會影響光週期所產生之效應相印證 (Tsitsipis and Mittler, 1976; Lees, 1986, 1987; Via, 1992; Vaz Nunes and Hardie, 2000)。

欒樹圓尾蚜其生活環雖為不轉換寄主植物之完全生活環(holocycle)，即循環式孤雌生殖(cyclical parthenogenesis)，其中孤雌生殖仍為其短期內建立大量族群之生殖策略，此生殖策略與桃蚜 (*Myzus persicae*) (Blackman, 1971) 及稻麥蚜 (*Rhopalosiphum padi*) (Simon *et al.*, 1991) 及大多數蚜蟲具相同結果。於 15~25°C，欒樹圓尾蚜各型蚜生殖初期其生殖力較高，具快速且高度之生殖潛能，可在短期內迅速建立其龐大族群，而於低溫 5~10°C 時，生殖率雖低，但生殖期相對延長，亦為一種族群存活策略，此種現象亦見於其它種類不完全生活環(anholocycle)蚜蟲，即整年行完全的孤雌生殖(full parthenogenesis) (DeLoach, 1974; Summers *et al.*, 1984; Kuo, 1992; Selhorst *et al.*, 1995)。

上述結果顯示不同型態之族群對溫度的適應情形不同，由此推論欒樹圓尾蚜採取混合多種型態來適應不同環境之策略。雖然以有性

型產卵越冬策略渡過冬天，但同時產生孤雌生殖之孤雌胎生型，卵於春天孵化後，幹母可於春季大量繁殖建立族群。除孤雌胎生型外，春夏交接之際會產生越夏型若蚜，延遲其生長以渡過夏天，與 Liu *et al.* (1999a) 所作之野外調查結果相互對映。因此欒樹圓尾蚜與寄主欒樹間，依季節不同及對環境因素之綜合作用，而產生多種形態及不同生殖策略與之相對呼應，此與 Dixon (1976) 認為蚜蟲於季節變化時是以寄主植物新芽出現及落葉作為其辨識季節開始與結束之標幟，而產生有性個體及產下卵，與寄主植物具緊密地同律發生趨勢雷同。Campbell *et al.* (1999) 認為生活史的特性代表生物於有限時間、能量及資源間相互衝突的需求分配，這些分配常包括現今及未來的生殖上。生物以不同方式在子代間分配資源，顯然的欒樹圓尾蚜亦是如此。

引用文獻

- Blackman, R. L.** 1971. Variation in the photoperiodic response within natural populations of *Myzus persicae* (Sulz.). Bull. Entomol. Res. 60: 533-546.
- Beck, S. D.** 1985. Effects of thermo-period on photoperiodic determination of larval diapause in *Ostrinia nubilalis*. J. Insect Physiol. 31: 41-46.
- Bradley, H. K., and D. S. Saunders.** 1985. The selection for early and late pupariation in the flesh-fly, *Sarcophaga argyrostoma*, and its effect on the incidence of pupal diapause. Physiol. Entomol. 10: 371-382.
- Campbell, N. A., J. B. Reece, and L. G.**

- Mitchell.** 1999. Biology. 5th ed. Addison- Wesley Longman Publishing Company, 1175 pp.
- Christiansen-Wenigere, P., and J. Hardie.** 1999. Environmental and physiological factors for diapause induction and termination in the aphid parasitoid, *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *J. Insect Physiol.* 45: 357-364.
- DeLoach, C. J.** 1974. Rate of increase of populations of cabbage, green peach, and turnip aphids at constant temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 67: 332-340.
- Dixon, A.F.G.** 1976. Timing of egg hatch and viability of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoidis* (Schr.), at bud burst on sycamore *Acer pseudoplatanus* L. *J. Anim. Ecol.* 45: 593-603.
- Dixon, A.F.G.** 1985. Aphid ecology. Blackie & Son, Chapman and Hall, New York, 157 pp.
- Gao, N., M. Schantz, R. G. Foster, and J. Hardie.** 1999. The putative brain photoperiodic in the vetch aphid, *Megoura viciae*. *J. Insect Physiol.* 45: 1011-1019.
- Hille Ris Lambers, D.** 1966. Polymorphism in Aphididae. *Annu. Rev. Entomol.* 11: 47-78.
- Ishihara, M.** 2000. Effect of variation in photoperiodic response on diapause induction and developmental time in the willow leaf beetle, *Plagioderma versicolora*. *Entomol. Exp. Appl.* 96: 27-32.
- Kawada, K.** 1987. Polymorphism and morph determination. pp.255-318. *In:* A. k. Minks, and P. Harrewijn, eds. World crop pests 2A: Aphids: their biology, natural enemies and control. Vol. A. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.
- Kida, Y., H. Numata, and H. Fujii.** 1997. Summer diapause in females of *Minois dryas* (Lepidoptera: Satyridae). *Environ. Entomol.* 26: 201-206.
- Kuo, M. H.** 1992. Population parameters of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), reared on radish and potato at various constant temperatures. *Plant Prot. Bull.* 34: 180-191 (in Chinese).
- Lees, A. D.** 1986. Some effects of temperature on the hour glass photoperiod timer in the aphid *Megoura viciae*. *J. Insect Physiol.* 32: 79-89.
- Lees, A. D.** 1987. The behaviour and coupling of the photoreceptor and hour-glass photoperiod timer at low temperature in the aphid *Megoura viciae*. *J. Insect Physiol.* 33: 885-891.
- Liu, Y. C., Y. C. Lin, and M. H. Kuo.** 1999a. The holocyclic life cycle and the morphological characters of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) in Taiwan. *Plant Prot. Bull.* 41: 227-240 (in Chinese).

- Liu, Y. C., Y. C. Lin, and M. H. Kuo.** 1999b. Effect of temperature on development and reproduction by normal form and aestivating form of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi). *Plant Prot. Bull.* 41: 241-253 (in Chinese).
- MacKay, P. A., R. J. Lamb, and M. A. Hughes.** 1989. Sexual and fundatrix-like morphs in asexual Australian population of the pea aphid (Homoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 18: 111-117.
- Masaki, S.** 1980. Summer diapause. *Annu. Rev. Entomol.* 25: 1-25.
- Mittler, T., and N.K.N. Gorder.** 1991. Variation between clones of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) in the photoperiodic induction of sexual morphs. *Environ. Entomol.* 20: 433-440.
- Moran, N. A.** 1992. The evolution of aphid life cycles. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 321-348.
- Moran, N., J. Seminoff, and L. Johnstone.** 1993. Induction of winged sexuparae in root-inhabiting colonies of the aphid *Pemphigus betae*. *Physiol. Entomol.* 18: 296-302.
- Mousseau, T. A., and A. A. Roff.** 1989. Adaptation to seasonality in a cricket: patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. *Evolution* 43: 1483-1496.
- Numata, H., and S. Shiga.** 1995. Induction of adult diapause by photoperiod and temperature in *Protophormia terrae-novae* (Diptera: Calliphoridae) in Japan. *Environ. Entomol.* 24: 1633-1636.
- SAS Institue.** 1982. SAS user's guide: statistics. SAS Institute, Cary, NC.
- Selhorst, T., B. Kleinhenz, and C. Sengonca.** 1995. Modelling the effect of temperature on the longevity of the grain aphid, *Sitobion avenae* (F.) (Hom., Aphididae). *Ecol. Model.* 80: 197-203.
- Shimada, K.** 1985. Reduction in the critical number of short days for pupal diapause in *Papilio machanon*, with precocious metamorphosis. *J. Insect Physiol.* 31: 683-688.
- Simon, J.-C., R. L. Blackman, and J.-F. Le Gallic.** 1991. Local variability in the life cycle of the bird cherry-oat *Rhopalosiphum padi* (L.) in western France. *Bull. Entomol. Res.* 81: 315-322.
- Summers, C. G., R. L. Coviello, and A. P. Gutierrez.** 1984. Influence of constant temperature on the development and reproduction of *Acyrtosiphon kondoi* (Homoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 13: 236-242.
- Tsitsipis, J. A., and T. E. Mittler.** 1976. Influence of temperature on the production of parthenogenetic and sexual females by *Aphis fabae* under short-day conditions. *Entomol. Exp. Appl.* 19: 179-188.
- Vaz Nunes, M.** 1998. A double circadian

- oscillator model for quantitative photoperiodic time measurement in insects and mites. *J. Theor. Biol.* 194: 299-311.
- Vaz Nunes, M., and J. Hardie.** 1993. A model for the photoperiodic counter in the *Megoura viciae*. *J. Insect Physiol.* 39: 173-182.
- Vaz Nunes, M., and J. Hardie.** 2000. The effect of temperature on the photoperiodic 'clock' and 'counter' of a Scottish clone of the vetch aphid, *Megoura viciae*. *J. Insect Physiol.* 46: 727-733.
- Vaz Nunes, M., S. Young, and J. Hardie.** 1996. Laboratory-simulated naturally-decreasing day lengths, twilight and aphid photoperiodism. *Physiol. Entomol.* 21: 231-241.
- Veerman, A.** 1977. Aspects of the induction of diapause in a laboratory strain of the mite *Tetranychus urticae*. *J. Insect Physiol.* 23: 703-711.
- Via, S.** 1992. Inducing the sexual forms and hatching the eggs of pea aphids. *Entomol. Exp. Appl.* 65: 119-127.
- Yoshida, T., and M. T. Kimura.** 1995. The photoperiodic clock in *Chymomyza costata*. *J. Insect Physiol.* 41: 217-222.
- Zaslavski, V. A., and T. S. Kats.** 1988. Photoperiodic determination of sex in *Megoura viciae* (Homoptera: Aphididae). *Entomol. Rev.* 67: 32-40.
- 收件日期：2002年6月24日
接受日期：2002年9月17日

Effect of Photoperiod and Temperature on the Production of Aestivating Females of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) (Homoptera: Chaitophoridae)

Yi-Chun Lin, Yu-Chang Liu and Mei-Hwa Kuo*

Department of Entomology, National Chung-Hsing University, 250 Kuokung Rd., Taichung 402, Taiwan, R.O.C.

ABSTRACT

Our data indicate that under constant photoperiods of 10L: 14D and 12L: 12D, changing the temperature alone could not induce *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) to produce the aestivating form of offspring. However, a shift in the photoperiod of from 10L: 14D to 12L: 12D, simulating day-length conditions in the beginning of summer at temperatures of between 10 and 25 °C, could induce the production of aestivating offspring. The percentage of the aestivating form of offspring produced decreased with the days and the generations after the photoperiod was shifted. The highest percentage always appeared at 20 °C with 26.27% and 18.33% on the first day of the first and the second generations, respectively; however, no aestivating form was produced on the fifth day of either of these two generations. For the third generation, 2.44% of the aestivating form was produced only at 20 °C on the first day. The highest percentages of females that produced the aestivating form were at 20 °C, i.e., 53.33% and 40.00%, respectively, for the first and second generations. However, the percentage was reduced at temperatures lower or higher than 20 °C; only 3.33% females of the third generation produced the aestivating form. Comparisons of fecundity and longevity of females that produced the aestivating form of offspring and females that produced the normal form of offspring at various constant temperatures revealed significant differences. The fecundity and longevity of females that produced aestivating offspring were lower than those of females that produced normal offspring. The percentage of the aestivating form of offspring produced by each female was the highest at 20 °C in all generations, with 34.15% in the first generation and significant differences among different temperature treatments, and 25.82% for the second generation but no significant differences among temperature treatments. At 20 °C, 20% of the aestivating form of offspring were produced by each female in the third generation. The longest longevities of females which produced the aestivating form were 8.09 and 8.00 days in the first and second generations, respectively, at 15 °C, and the shortest were 4.60 and 4.00 days for the first and second generations, respectively, at 25 °C. The longevity of third generation females was 5.00 days at 20 °C.

Key words: *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi), aestivating form, photoperiod, temperature