



# Caractérisation biologique de la race de la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) à deux générations présente dans le Bassin lémanique

J. O. DERRON, G. GOY et S. BREITENMOSE, Agroscope Changins-Wädenswil ACW, CP 1012, 1260 Nyon

@ E-mail: [jacques.derron@acw.admin.ch](mailto:jacques.derron@acw.admin.ch)  
Tél. (+41) 22 36 34 444.

## Résumé

La pyrale du maïs est connue pour comporter des races locales, caractérisées par leur voltinisme et par la composition des phéromones émises par les femelles. En Suisse, jusqu'en 2000, seule la race phéromonale de type Z et univoltine est présente au nord des Alpes. A partir de 2002, la forme bivoltine de la race Z est détectée dans le Bassin lémanique. Cette race se distingue de sa sœur univoltine par la durée de la postdiapause et par la photopériode critique induisant la diapause. La durée de la postdiapause à 20 °C est de 15,6 j pour la race bivoltine et de 33,0 j pour la race univoltine. A 20 °C, la photopériode critique est de 15,8 h pour la race bivoltine. Plus de 90% des larves de la race univoltine entrent en diapause à cette température, quelle que soit la photopériode. La proportion des deux races varie d'une année à l'autre en fonction des conditions climatiques, ce qui rend la gestion de la lutte contre ce ravageur particulièrement difficile.

## Introduction

L'origine exacte de la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) est incertaine. Son aire de répartition naturelle recouvre le continent européen ainsi que le sud-ouest de l'Asie. Introduite accidentellement aux USA au début du XX<sup>e</sup> siècle, l'espèce est devenue le ravageur le plus important du maïs de l'hémisphère Nord. La pyrale du maïs se distingue par une grande plasticité, autant pour son voltinisme\*, la communication sexuelle que pour le choix des plantes hôtes. Cette particularité a suscité d'innombrables travaux et publications. En 1975, Showers *et al.* décrivent trois races\* (écotypes) de la pyrale du maïs sur la base du voltinisme: une race univoltine au Québec et dans le Minnesota, une race bivoltine dans les Etats du centre des USA et une race multivoltine dans les Etats du sud. McLeod (1976), McLeod *et al.* (1979) puis Eckenrode *et al.* (1983) montrent que le voltinisme n'est pas

\*Les mots munis d'un astérisque sont définis dans l'encadré «Lexique».



Fig. 1. Piège à phéromones de type «nasse» (modèle Coretrap, Isagro), utilisé depuis 2005 pour l'étude du vol de la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*). Les pièges sont placés dans la végétation en bordure des parcelles de maïs. L'ouverture du piège doit se trouver légèrement sous le niveau de la végétation.

qu'une question de latitude, et que les races uni- et bivoltine peuvent cohabiter dans une même région. Au même moment, Kochansky *et al.* (1975) démontrent l'existence de deux races de pyrale, qui se distinguent par la composition des phéromones émises par les femelles et perçues par les mâles: l'une contient l'isomère *cis*- (E) et l'autre l'isomère *trans*- (Z) du tétradécényl acétate comme composante dominante. En 1985, Roelofs *et al.* décrivent trois populations de pyrales du maïs dans l'Etat de New York, qui se différencient par le voltinisme et les phéromones (race Z univoltine, race Z bivoltine et race E multivoltine). La race Z se rencontre essentiellement sur le maïs, tandis que la race E possède un spectre de plantes hôtes beaucoup plus large, le houblon (*Humulus lupulus*) et l'armoise (*Artemisia vulgaris*) étant probablement ses premières plantes hôtes en Europe (Pelozuelo *et al.*, 2004).

Cette dernière race est toutefois dominante dans le maïs en Italie du Nord. En Suisse, on rencontre les races E et Z bivoltines au sud des Alpes et, jusqu'à une date récente, la race Z univoltine au nord des Alpes (Buechi *et al.*, 1982; Rauscher *et al.*, 1991). L'apparition de la race Z bivoltine au nord des Alpes fait l'objet de cet article.

## Lexique

**Diapause:** arrêt ou ralentissement temporaire du métabolisme qui intervient à un stade génétiquement défini (5<sup>e</sup> stade larvaire chez la pyrale du maïs) chez les insectes. Ce mécanisme peut être considéré comme une adaptation vitale, permettant à de nombreuses espèces de survivre dans des conditions hostiles (l'hiver dans les régions tempérées) et de rester en synchronie avec le développement de leurs plantes hôtes. La diapause n'est pas une réaction aux conditions défavorables mais bien une anticipation, déterminée génétiquement, en réponse à des stimuli environnementaux (principalement la photopériode et la température). Le processus de la diapause est généralement subdivisé en trois phases (Kostál, 2006): l'induction, la diapause proprement dite (arrêt du métabolisme) et la **postdiapause** définie dans ce travail comme l'intervalle (à une température donnée) entre la sortie du froid des larves du 5<sup>e</sup> stade (150 jours à 4 °C) et 50% de pupaison.

**Photopériode:** durée quotidienne à laquelle un organisme est exposé à la lumière (artificielle ou naturelle); ce terme désigne aussi l'alternance de présence et d'absence de lumière. Le **photopériodisme** est la réponse physiologique d'un organisme à la photopériode. La durée du jour considérée comme biologiquement efficace pour influencer le photopériodisme est d'environ 0,8 heure (soleil à 4 degrés au-dessous de l'horizon) plus longue que la durée astronomique du jour (soleil à l'horizon) sous notre latitude (Keulen H. van *et al.*, 1982). La **photopériode critique** (PhC) est la photopériode qui induit 50% des larves, du 5<sup>e</sup> stade dans le cas de la pyrale du maïs, à entrer en diapause. Cette durée peut être influencée par la température.

**Race:** groupe d'individus se distinguant d'autres groupes de la même espèce par un ensemble de caractères biologiques qui se transmettent génétiquement. Le flux de gènes entre ces groupes est généralement restreint par une forme d'isolement reproductif qui peut être géographique, écologique, éthologique ou temporel. Dans le cas de la pyrale du maïs où les races peuvent cohabiter (populations **sympatriques**), cet isolement se réalise soit par le choix de la plante hôte, soit par la communication phéromonale entre les mâles et les femelles, soit par le voltinisme (l'accouplement entre les individus des races uni- et bivoltine survient à des moments différents dans l'année).

**Voltinisme:** il indique le nombre de générations qui peuvent se produire durant une année. Ce nombre est susceptible de varier au sein de la même espèce. On parle d'espèce (ou de race) univoltine lorsqu'il n'y a qu'une génération par année, bivoltine lorsqu'il y en a deux et multivoltine s'il y en a plus que deux. Le voltinisme chez la pyrale du maïs est déterminé génétiquement (Itken, 2002; Coates *et al.*, 2004).

## Matériel et méthodes

Les essais en laboratoire ont été réalisés de 1982 à 1984 pour la race univoltine (larves provenant des cantons de Genève et du Jura) et de 2004 à 2007 pour la race bivoltine (larves provenant de La Côte dans le Bassin lémanique). Bien que plus de vingt ans séparent les deux séries d'expérimentations, celles-ci ont été conduites dans les mêmes installations techniques pour ce qui concerne la température et la photopériode\*. Les larves de la race univoltine ont été élevées sur un milieu nutritif standard à base de farine de maïs, celles de la race bivoltine sur le milieu artificiel Heliiothis premix (Stonefly Industries Inc., USA).

Le tunnel de vol utilisé pour la détermination de la race phéromonale est une enceinte fermée de 185 × 65 × 65 cm. Le système est parcouru par un flux d'air (19,0 ± 0,5 °C; 70% Hr; 0,32 m/sec) transportant le signal chimique depuis sa source (une femelle, une capsule de phéromones de synthèse) jusqu'au récepteur (un mâle). Deux types de pièges ont été utilisés pour le suivi du vol: un piège lumineux muni d'une ampoule Philips HPL 80 W installé sur le domaine de Changins et des pièges sexuels de type «nasse» (Coretrap, Isagro) appâtés avec des phéromones (isomère Z, Bioprox). Ces derniers pièges sont installés dans la végétation en bordure des parcelles de maïs, là où ont lieu les accouplements (fig.1).

Les températures sont mesurées à deux mètres au-dessus du sol (station météorologique de Changins du réseau MétéoSuisse). La somme des températures efficaces (degrés-jours; dj) est cumulée depuis le 1<sup>er</sup> janvier sur la base des minima et des maxima journaliers selon la formule Somme = [(Tmin + Tmax) / 2] – seuil. Le seuil de développement est fixé à 10 °C pour tous les stades des deux races.

## Résultats et discussion

Le cycle de la pyrale du maïs au nord des Alpes comporte, au moins jusqu'en 2000, une seule génération par année. La pupaison des larves hivernantes se déroule en juin et les premiers papillons apparaissent vers la fin du mois. La majeure partie du vol et la ponte ont lieu en juillet. Le développement des larves s'étale de juillet à fin août. A partir de septembre, les larves du dernier stade sont en diapause\* jusqu'au printemps suivant.

Les premières anomalies dans le cycle de la pyrale sont observées en 2002 dans la région lémanique (fig. 2). Lors d'un contrôle réalisé dans une parcelle de Perroy en juillet 2002, de nombreuses pupes sont trouvées à l'intérieur des tiges de maïs (J. Frandon, BIOTOP, comm. pers.). Le même phénomène se répète au même endroit en 2003 (P. Bassetti, SWISSMAIS, comm. pers.). En 2004, des jeunes plantes de maïs présentant les symptômes caractéristiques (feuilles perforées) d'attaque précoce par les larves sont observées pour la première fois dans la région (fig. 3). Le suivi de la pupaison dans un tas de



Fig. 2. Zone où la présence de la race bivoltine de la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) a été confirmée entre 2002 et 2008 (image DigitalGlobe 2008, Google™).



Fig. 3. La présence de la race bivoltine se manifeste par des perforations symétriques caractéristiques des feuilles des jeunes plantes de maïs, provoquées par le passage des larves de la 1<sup>re</sup> génération dès la mi-juin dans les feuilles encore enroulées.

chaumes à St-Prex en 2003 et 2004 confirme ces observations. Les premiers papillons émergent le 2 juin en 2003 et le 7 juin en 2004. Cette précocité ne pouvant être attribuée à des conditions particulières de température, des larves sont prélevées pour mettre en route un élevage destiné à l'étude détaillée, en conditions contrôlées, de cette population de pyrales. La détermination de la **race phéromonale** s'est faite dans un tunnel de vol. Les résultats (tabl.1) montrent clairement qu'il s'agit de la race réagissant à l'isomère Z de la phéromone. Il n'y a pas de différence notable de **vitesse de développement** entre les races uni- et bivoltine. La durée des différents stades peut être considérée comme égale (tabl. 2). Seuls la

**Tableau 1. Test de la réaction des mâles aux phéromones dans un tunnel de vol.** Une réaction est considérée comme positive lorsqu'un mâle entre en contact avec la source en moins de 5 minutes. La pyrale présente dans le Bassin lémanique appartient à la race phéromonale Z (isomère *trans*- du tétradécényl acétate).

Source	Nombre de mâles testés	Réponses positives	% réponses positives
Femelle vierge	15	6	40,0
Diffuseur ( <i>Bioprox</i> ) Isomère Z	39	24	61,5
Diffuseur ( <i>Isagro</i> ) Isomère E	39	0	0,0

**Tableau 2. Durée moyenne de développement des œufs, des larves et des pupes en jours à 20 °C.** Les deux races ont sensiblement la même vitesse de développement.

Œufs (ooplaques)	Larves	Pupes
N = 30	N = 546	N = 225
6,9 ± 0,22	31,3 ± 3,78	17,9 ± 1,92

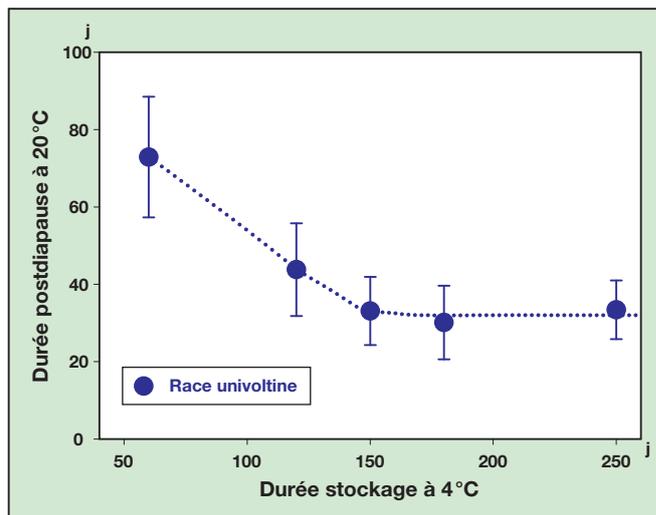


Fig. 4. Les larves en diapause ont besoin d'un passage au froid (4 °C) avant de pouvoir reprendre leur développement. La durée nécessaire est estimée à 150 jours pour la race univoltine.

détermination précise des seuils de développement de chaque stade de chaque race et un élevage en parallèle pourraient apporter d'éventuelles nuances à cette appréciation. Un **passage au froid**, pendant 150 jours à 4 °C, est nécessaire pour rompre complètement la diapause de la race univoltine (fig. 4). Cette durée, qui n'a pas été déterminée pour la race bivoltine, a été appliquée pour les deux races dans les essais. La durée de la **postdiapause\*** à 20 °C, qui va de la reprise du développement après la sortie du froid jusqu'à 50% de pupaison, est de 33,0 jours pour la race univoltine et de 15,6 jours pour la race bivoltine (fig. 5). La différence de 17,4 jours est statistiquement assurée (test de t,  $p < 0,001$ ).

Le rôle déterminant de la **photopériode** et de la **température** sur l'**induction de la diapause** chez la pyrale du maïs a été décrit par Beck et Hanek (1960). Les conditions d'induction de la diapause opèrent sur les larves des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> stades et, à partir du 5<sup>e</sup> stade, l'induction est irréversible (Beck et Hanec, 1960; Ellsworth *et al.*, 1989). Les deux races présentes dans le Bassin lémanique diffèrent considérablement dans leur

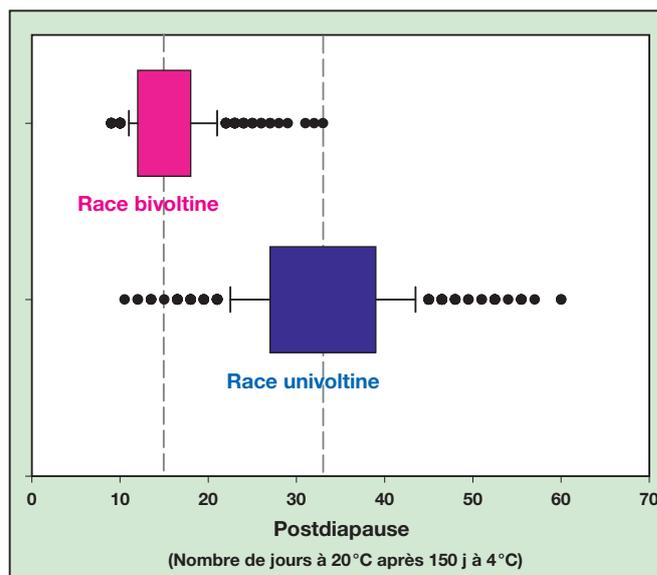


Fig. 5. Après 150 jours au froid (4 °C), la durée de la postdiapause, à 20 °C, se monte à 33 jours pour la race univoltine et à 16 jours pour la race bivoltine (le graphique représente la médiane, entourée des percentiles 25-75, 10-90 et des valeurs extérieures).

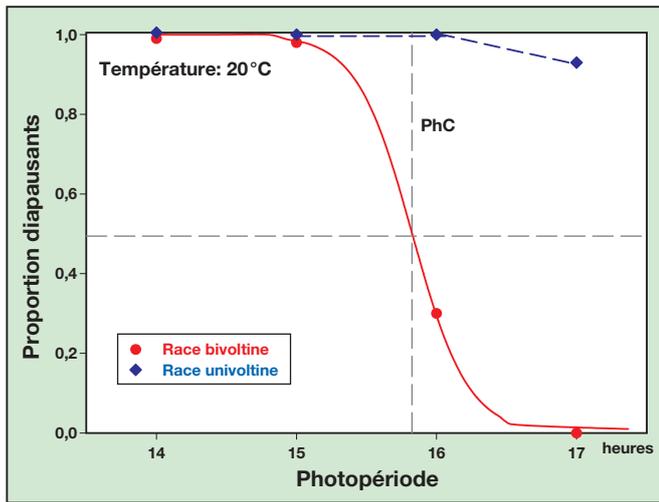


Fig. 6. Effet de la photopériode sur l'induction de la diapause, à 20°C. La photopériode critique (PhC) s'élève à 15 h 48' pour la race bivoltine. A cette température, le taux de larves de la race univoltine entrant en diapause dépasse 90%, quelle que soit la photopériode.

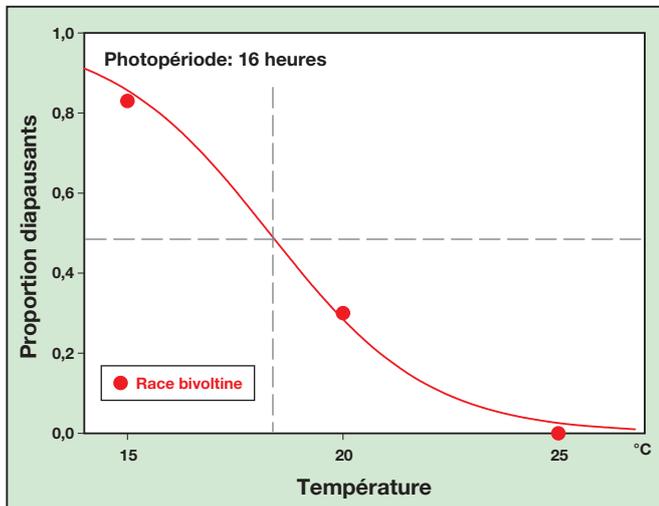


Fig. 7. La température qui règne au moment de l'induction de la diapause par la photopériode joue un rôle important. Si le taux de larves diapausantes à 16 h de photopériode atteint 50% à 18°C, il tombe à 0% à 25°C.

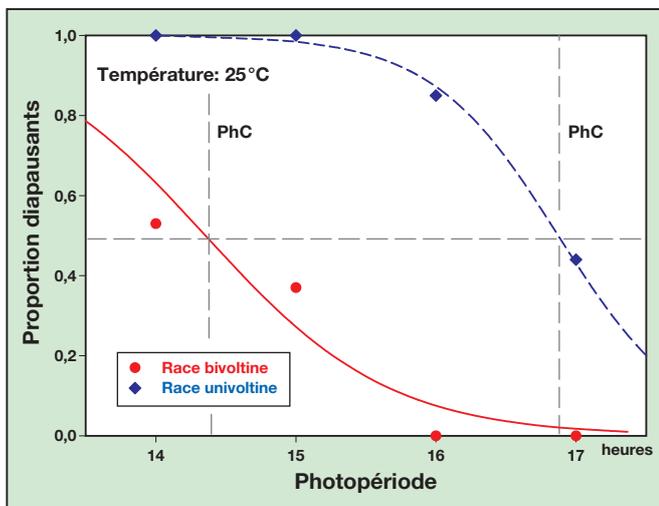


Fig. 8. Effet de la photopériode sur l'induction de la diapause, à 25°C. La photopériode critique (PhC) s'élève à 14 h 24' pour la race bivoltine et à 16 h 54' pour la race univoltine.

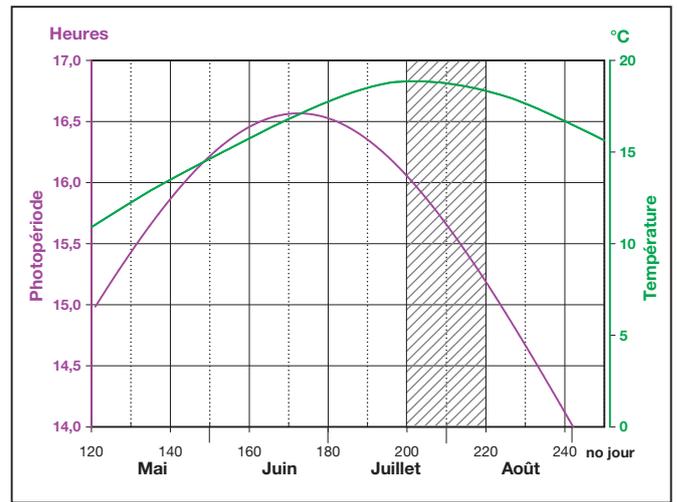


Fig. 9. Evolution de la photopériode et de la température moyenne à Changins de mai à août, avec la période critique pour l'induction de la diapause de la race bivoltine.

réaction à la photopériode (fig. 6). A une température de 20°C, plus de 90% des larves de la race univoltine entrent en diapause, quelle que soit la photopériode. Par contre, à cette même température, la race bivoltine avec une photopériode critique (PhC) de 15,8 h réagit très nettement. Cette photopériode correspond à la longueur du jour de la fin du mois de juillet et est en parfaite concordance avec les observations faites sur le terrain. La température ambiante, au moment de la photopériode critique (fig. 7), a un impact direct sur le taux d'induction de la diapause: entre 15 et 25°C, chaque degré affecte le taux d'induction de la diapause d'environ 8%. A 25°C, les photopériodes critiques sont respectivement de 14,4 h pour la race bivoltine et de 16,9 h pour la race univoltine (fig. 8). La race univoltine peut donc, dans certaines conditions, engendrer une deuxième génération. Toutefois, ces conditions de laboratoire ne sont jamais remplies à l'extérieur dans le Bassin lémanique (fig. 9).

Compte tenu des observations faites sur le terrain et des résultats obtenus en laboratoire, la situation dans le Bassin lémanique peut être décrite de la manière suivante (fig. 10):

- les races uni- et bivoltine cohabitent dans une proportion inconnue qui peut varier d'une année à l'autre;
- la totalité du développement des larves de la race univoltine se déroule dans des conditions induisant la diapause;
- la race bivoltine a une diapause facultative. Les larves qui atteignent le 5<sup>e</sup> stade avant la fin du mois de juillet donnent lieu à une deuxième génération, les autres entrent en diapause.

Cette situation est confirmée par le suivi du vol de la pyrale du maïs dans différents pièges. Un modèle peut aider à comprendre et à interpréter les observations (fig. 11). Les trois vols (1<sup>er</sup> vol de la race bivoltine, vol de la race univoltine, 2<sup>e</sup> vol de la race bivoltine) sont simulés à partir de leur moyenne et de leur variance, en admettant qu'il y a 75% de papillons de la race univoltine et 25% de la race bivoltine. Le cumul des captures des trois vols donne une courbe qui devrait représenter l'allure des courbes obtenues dans les pièges. D'une part, le vol de 2007 au piège lumineux de Changins (fig. 12) montre nettement le changement de situation intervenu après 2000. D'autre part, la différence d'allure des courbes de vol, obtenues dans un piège à phéromones installé à Gland en 2007 et 2008 (fig. 13), suggère une augmentation de la proportion de la race bivoltine.

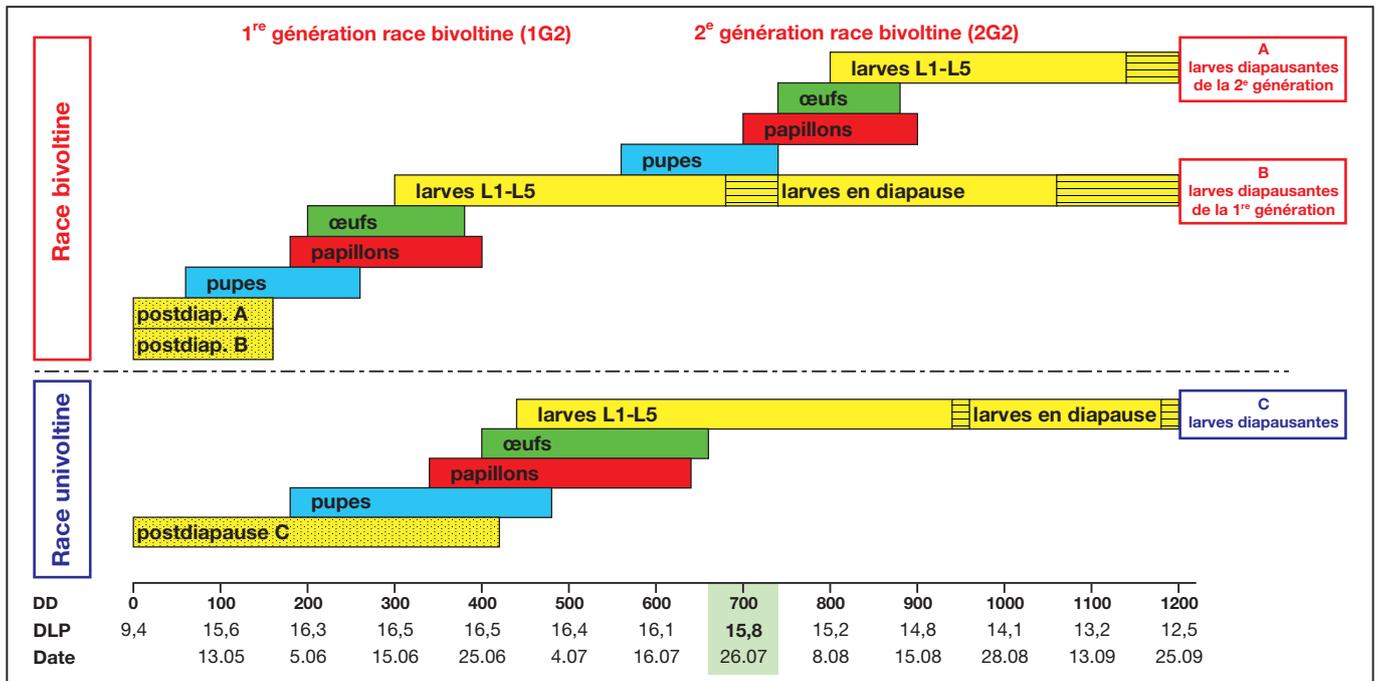


Fig. 10. Synthèse de la situation observée dans la région du Bassin lémanique en 2008. La somme des températures (DD) en degrés-jours, la photopériode (DLP) en heures et la date sont les moyennes de 2000 à 2008 pour Changins.

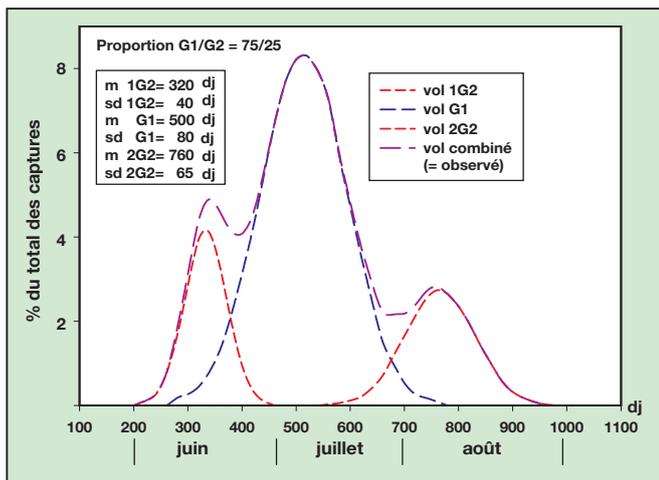


Fig. 11. Modèle du vol observé dans les pièges (m: moyenne; sd: écart-type; 1G2: 1<sup>er</sup> vol de la race bivoltine; G1: vol de la race univoltine; 2G2: 2<sup>e</sup> vol de la race bivoltine). L'allure de la courbe globale est influencée par la proportion des deux races.

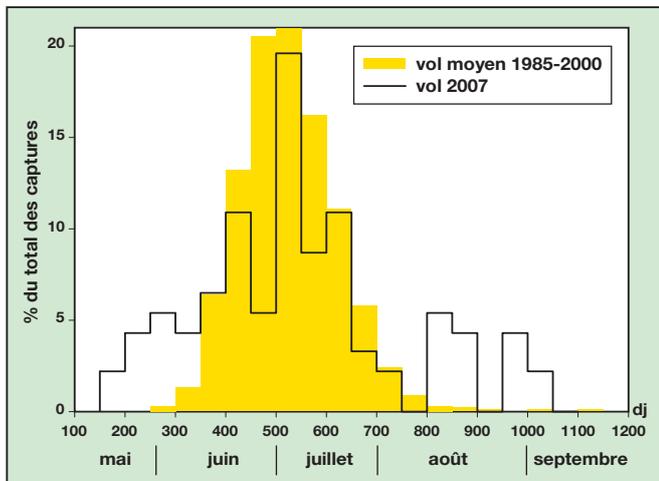


Fig. 12. Le vol de la pyrale du maïs a été suivi à Changins à l'aide d'un piège lumineux de 1985 à 2000, puis de 2005 à 2008. En comparaison avec le vol moyen (1985-2000), le vol de 2007 est caractérisé par la présence de la race bivoltine.

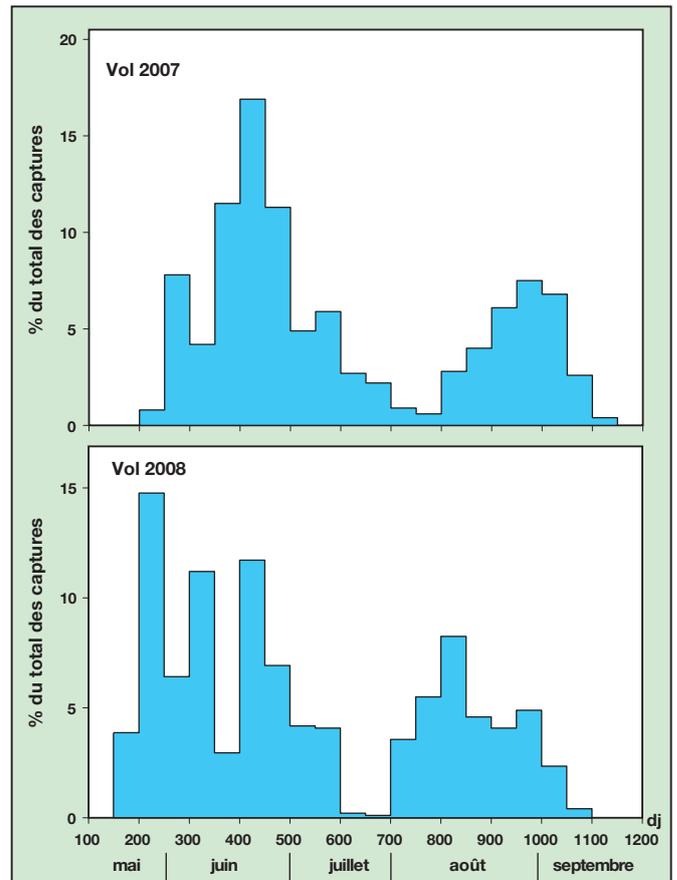


Fig. 13. Vol observé dans un piège à phéromones, installé à Gland. La différence d'allure des courbes de vol entre 2007 et 2008 peut être interprétée comme un changement de proportion entre les deux races, au profit de la race bivoltine.

## Conclusions

- La présence d'une race de pyrale du maïs à deux générations, mélangée à la race à une génération, est confirmée depuis 2002 dans le Bassin lémanique. Les circonstances de cette apparition n'ont pour l'heure pas été éclaircies. D'un point de vue pratique, le mélange des deux races rend le choix d'une stratégie de lutte particulièrement complexe (Derron et Goy, 2006).
- La race bivoltine se différencie fondamentalement de la race univoltine par:
  - une durée de postdiapause nettement plus courte qui lui permet d'émerger un mois plus tôt en début de saison.
  - une photopériode critique à 20 °C qui lui permet de faire une deuxième génération dans certaines conditions.
- Les sommes de température nécessaires jusqu'à fin octobre pour assurer la survie de la race bivoltine dans le Bassin lémanique sont en moyenne juste atteintes. Toutefois, la diapause facultative d'une partie des larves de la première génération garantit le maintien de la race, même si une fraction des larves de la deuxième génération n'arrive pas à compléter leur développement.
- L'apparition d'un deuxième pic de vol de la pyrale du maïs en août-septembre est également signalée depuis 2006 en Allemagne, dans les Länder du Bade-Wurtemberg (Albert *et al.*, 2008) et en Saxe (Pölitz *et al.*, 2007). Si le changement de climat ne peut pas être mis directement en cause, le phénomène montre qu'un léger changement peut provoquer des modifications radicales du cycle biologique d'un ravageur. L'évolution de certaines méthodes culturales, comme les semis de maïs après une culture d'orge, peut également avoir une influence en allongeant la période de disponibilité de la plante hôte.
- Considérant que la valeur sélective (*fitness*) pour un génotype (race) donné est maximale lorsque la totalité de la saison favorable est utilisée pour le développement et la reproduction (Roff, 1980), un léger réchauffement donnerait un avantage certain à la race bivoltine. Une poursuite de la cohabitation des deux races et une expansion de la race bivoltine sont donc prévisibles.

## Bibliographie

- Albert R., Maier G. & Dannemann K., 2008. Maiszünslerbekämpfung-Bekämpfung und neue Entwicklungen beim *Trichogramma brassicae*-Einsatz. *Gesunde Pflanzen* **60**, 41-54.
- Beck S. D. & Hanec W., 1960. Diapause in the European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HÜBN.). *J. Insect Physiol.* **4**, 304-318.
- Buechi R., Priesner E. & Brunetti R., 1982. Das sympatrische Vorkommen von zwei Pheromonstämmen des Maiszünslers, *Ostrinia nubilalis* Hbn., in der Südschweiz. *Bull. Soc. Ent. Suisse* **55**, 33-53.
- Coates B. S., Sumerford D. V. & Hellmich R. L., 2004. Geographic and voltinism differentiation among North American *Ostrinia nubilalis* (European corn borer) mitochondrial cytochrome c oxidase haplotypes. *Journal of Insect Science* **4**, 35 (disponible sur <http://insectscience.org>).
- Derron J. O. & Goy G., 2006. Prédiction des lâchers de trichogrammes dans la lutte biologique contre la pyrale du maïs. *Revue suisse Agric.* **38**, 237-240.
- Eckenrode C. J., Robbins P. S. & Andaloro J. T., 1983. Variation in flight patterns of European corn borer (*Lepidoptera: Pyralidae*) in New York. *Environ. Entomol.* **12**, 393-396.
- Ellsworth P. C., Umeozor O. C., Kennedy G. G., Bradley J. R. & van Duyn J. W., 1989. Population consequences of diapause in a model system: the European corn borer. *Entomol. exp. appl.* **53**, 45-55.
- Itken C., 2002. Genetic characterization of differences between two distinct voltine populations of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (*Lepidoptera: Crambidae*). PhD dissertation. University of Nebraska, 110 p.
- Keulen H. van, Penning de Vries F. W. & Drees E. M., 1982. A summary model for crop growth, 87-97. In: Penning de Vries F.W. & Laar H. H van (eds). Simulation of plant growth and crop production. Simulation Monographs. Pudoc, Wageningen, 1982, 308 p.
- Kochansky J., Cardé R. T., Liebherr J. & Roelofs W. L., 1975. Sex pheromone of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (*Lepidoptera: Pyralidae*), in New York. *J. Chem. Ecol.* **1**, 225-231.

## Summary

### Biological characterisation of the bivoltine race of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) in the Lake Geneva region

The European corn borer can be subdivided into various local races differing in voltinism and in composition of pheromones emitted by females. In Switzerland, at the north side of the Alps, only the univoltine race with pheromones of Z type used to be detected until the year 2000. Since then, a bivoltine race with the same pheromone composition has been found regularly in the region of Lake Geneva. These two races can be distinguished by the duration of postdiapause development until pupation and by the critical photoperiod inducing diapause. Postdiapause development time at 20 °C is 15.6 days for the bivoltine race and 33.0 days for the univoltine race. The critical photoperiod at 20 °C is 15.8 hours for the bivoltine race. For the univoltine race the fraction of larvae entering diapause is > 90% under the same temperature conditions, no matter the photoperiod. The relative proportion of the two races varies from year to year as a function of climatic conditions, which makes the management of pest control measures particularly difficult.

**Key words:** *Ostrinia nubilalis*, race, voltinism, postdiapause, critical photoperiod.

## Zusammenfassung

### Biologische Charakterisierung der bivoltinen Rasse des Maiszünslers (*Ostrinia nubilalis*) aus dem Genferseebecken

Der Maiszünsler tritt in unterschiedlichen lokalen Rassen auf, die sich im Voltinismus und der Zusammensetzung der vom Weibchen abgegebenen Pheromone unterscheiden. In der Schweiz im Gebiet nördlich der Alpen kam bis ins Jahr 2000 nur die univoltine Rasse des Pheromontyps Z vor. Ab 2002 wurde in der Region des Genfersees eine bivoltine Form des gleichen Pheromontyps festgestellt. Diese Rasse unterscheidet sich von der ursprünglichen Form aufgrund ihrer Entwicklungszeit nach der Winterruhe (Postdiapause) und der kritischen Photoperiode, welche bei den Larven die Diapause induziert. Die Dauer der Postdiapause bis zur Verpuppung beträgt bei der bivoltinen Rasse 15,6 Tage bei 20 °C, bei der univoltinen Rasse 33,0 Tage. Die kritische Photoperiode beträgt bei der bivoltinen Rasse 15,8 Stunden bei 20 °C. Bei der univoltinen Rasse beträgt der Anteil der Larven, welche unter diesen Temperaturbedingungen in die Diapause eintritt, über 90% und zwar unabhängig von der Photoperiode. Der relative Anteil der zwei Rassen schwankt über die Jahre in Abhängigkeit der klimatischen Bedingungen, was die Bekämpfung dieses Mais-Schädlings im besonderen Masse erschwert.

- Kostál V., 2006. Eco-physiological phase of insect diapause. *J. Insect Physiol.* **52**, 113-127.
- McLeod D. G., 1976. Geographical variation of diapause termination in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (*Lepidoptera: Pyralidae*), in Southwestern Ontario. *Can. Ent.* **108**, 1403-1408.
- McLeod D. G., Ritchot C. & Nagai T., 1979. Occurrence of a two generation strain of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (*Lepidoptera: Pyralidae*) in Quebec. *Can. Ent.* **111**, 233-236.
- Pelozuelo L., Malosse C., Genestier G., Guenego H. & Frerot B., 2004. Host-plant specialization in pheromon strains of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* in France. *J. Chem. Ecol.* **30**, 335-352.
- Pölitz B., Schnee H. & Kühne A., 2007. Zur Befallsituation des Maiszünslers in Sachsen, zum erstmaligen Auftreten einer zweiten Generation und über natürliche Gegenspieler. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* **59**, 264-266.
- Rauscher S., Arn H. & Bigler F., 1991. Die Verbreitung der Pheromonrassen des Maiszünslers *Ostrinia nubilalis* Hübner (*Lepidoptera: Pyralidae*) in der Schweiz und angrenzenden Gebieten Süddeutschlands. *Landwirtschaft Schweiz* **4**, 93-99.
- Roelofs W.L., Du J.-W., Tang X.-H., Robbins P. S. & Eckenrode, C. J., 1985. Three European Corn Borer populations in New York based on sex pheromones and voltinism. *J. Chem. Ecol.* **11**, 829-836.
- Roff D., 1980. Optimizing development time in a seasonal environment: the «ups and downs» of clinal variation. *Oecologia (Berl.)* **45**, 202-208.
- Showers W. B., Chiang H. C., Keaster A. J., Hill R. E., Reed G. L., Sparks A. N. & Musick G. J., 1975. Ecotypes of the European corn borer in North America. *Environ. Entomol.* **4**, 753-760.