

寄主植物对甜菜夜蛾三龄幼虫抗寒力的影响^{*}

郑霞林 全为礼 程文杰 雷朝亮 王小平^{**}

(华中农业大学植物科学技术学院 湖北省昆虫资源利用与害虫可持续治理重点实验室 武汉 430070)

摘 要 寄主植物是影响昆虫抗寒性的主要因子之一。研究了不同温度下甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 3 龄幼虫取食小白菜、甘蓝、葱和菠菜后,对过冷却能力和体内冷冻保护剂的影响。结果表明,寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫的过冷却能力有显著性影响,其中以取食甘蓝的幼虫过冷却点最低。温度和寄主植物对其过冷却点、结冰点和虫体含水量有明显的交互作用。寄主植物对其体内的海藻糖含量有显著性影响,而对甘油和糖原含量没有显著性影响。温度和寄主植物仅对海藻糖含量有显著的交互作用。随着温度的升高,取食不同寄主的幼虫体内海藻糖和糖原含量的变化趋势完全相反,认为海藻糖是由糖原转化而来。研究结果提示冬季合适的寄主植物有利于甜菜夜蛾低龄幼虫越冬。

关键词 甜菜夜蛾, 寄主植物, 抗寒性, 过冷却能力, 冷冻保护剂

Effect of host plants on cold-hardiness of 3rd instar larvae of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*

ZHENG Xia-Lin QUAN Wei-Li CHENG Wen-Jie LEI Chao-Liang WANG Xiao-Ping^{**}

(College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Hubei Insect Resource Utilization and Sustainable Pest Management Key Laboratory, Wuhan 430070, China)

Abstract Host plant selection is one of the important factors affecting the cold-hardiness of insects. Supercooling capacity and cryoprotectant effects of feeding on pakchoi, cabbage, shallot and spinach under different temperature conditions were studied in 3rd instar larvae of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). The results indicated that the host plant significantly influences supercooling capacity, with 3rd instar larvae fed on cabbage having the lowest supercooling point. Supercooling point, freezing point and body water content were significantly affected by the interaction between host plant and temperature. Although glycerol and glycogen content showed little variation between the experimental groups, trehalose content was significantly affected by both host plant species and the interaction between host plants and temperature. Trehalose and glycogen levels in 3rd instar larvae fed on different host plants displayed opposite trends with increasing temperature, and we consider that the trehalose was increased by conversion from glycogen. Our results suggest that appropriate host plant selection can improve overwintering ability of young *S. exigua* larvae.

Key words *Spodoptera exigua*, host plant, cold hardiness, supercooling capacity, cryoprotectants

植物和昆虫是陆生生物群落中最为重要的组成部分,现已知地球上 50% 的昆虫为植食性昆虫 (Schoonhoven *et al.*, 1997)。寄主植物可为幼虫提供其生长发育和繁殖所需的营养物质和栖息环境,而成虫则可帮助其传粉,它们之间相互依赖,缺一不可 (Law *et al.*, 2001)。

越冬是昆虫生活史中一个重要的环节,影响昆虫越冬的因素较多 (Leather *et al.*, 1993),寄主植物就是其中之一 (程文杰等, 2010)。众所周知,寄主植物对昆虫生长发育和繁殖有较大影响 (Awmack and Leather, 2002),但植食性昆虫取食不同寄主植物对其越冬种群影响的研究报道较

^{*} 资助项目:公益性行业(农业)科研专项经费项目(200803007)。

^{**}通讯作者, E-mail: xpwang@mail.hzau.edu.cn

收稿日期:2011-12-23,接受日期:2012-04-26

少, 仅见红翅叶甲 *Chrysomela lapponica* (Zvereva, 2002)、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Liu *et al.*, 2007, 2009; Ouyang *et al.*, 2011)、铁杉尺蠖 *Lambdina fiscellaria* (Rochefort *et al.*, 2011)、二化螟 *Chilo suppressalis* (Hou *et al.*, 2009) 和天幕毛虫 *Malacosoma disstria* (Trudeau *et al.*, 2010), 而了解寄主对昆虫抗寒性的影响是弄清越冬种群分布、基数和波动的基础, 也是对其进行预测预报、种植制度改革和害虫综合治理的前提和关键。

甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) (鳞翅目 Lepidoptera: 夜蛾科 Noctuidae) 是一种植食性昆虫, 寄主达 170 多种 (罗礼智等, 2000)。甜菜夜蛾属于避冻型昆虫 (Kim and Kim, 1997), 能在温带地区越冬 (Zheng *et al.*, 2011a, 2012), 现已明确低温 (Kim and Kim, 1997; Kim and Song, 2000a; 江幸福等, 2001; Zheng *et al.*, 2011b)、温周期和光周期 (Kim and Song, 2000b)、快速低温驯化 (Song *et al.*, 1997)、蛹室 (Zheng *et al.*, 2011c) 和土壤含水量 (郑霞林等, 2011) 均影响其抗寒性, 其原因可能与虫体内碳水化合物等能量物质代谢 (Kim and Song, 2000a) 及甘油等冷冻保护剂 (Kim and Song, 2000b) 有关。然而, 甜菜夜蛾作为一种植食性昆虫, 目前还不清楚寄主植物对其抗寒性的影响。值得一提的是, 2009 年 1 月 12 日, 笔者在武汉市青菱乡进行甜菜夜蛾越冬调查时于菠菜田发现了 22 头 3 龄幼虫, 且菠菜心叶有明显被取食的痕迹。那么, 甜菜夜蛾 3 龄幼虫取食的寄主植物是否影响其抗寒性呢? 鉴于此, 我们假设寄主植物影响甜菜夜蛾 3 龄幼虫的抗寒性, 且从以下 2 个方面进行了相关研究: (1) 不同寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫过冷却能力的影响; (2) 不同寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫冷冻保护剂的影响, 为弄清甜菜夜蛾越冬种群动态及预测预报提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试虫源及寄主植物

1.1.1 供试虫源 2010 年 6—7 月于武汉市东西湖慈惠农场 (114°06'E, 30°59'N) 的花椰菜 (*Brassica oleracea* var. *botrytis*) 上采集甜菜夜蛾幼虫, 带回室内于温度 (26 ± 1) °C, 相对湿度 60% ~ 80% 和光周期 L:D = 16:8 条件下用人工饲料饲养 3 代, 以减少自然条件下寄主对其的影响。

1.1.2 寄主植物 选取我国冬季栽培且为甜菜

夜蛾幼虫寄主植物中具代表性的十字花科 (小白菜 *Brassica rapa* var. *chinensis* 和甘蓝 *Brassica oleracea* var. *capitata*)、百合科 (葱 *Allium fistulosum*) 和藜科 (菠菜 *Spinacia oleracea*) 植物作为实验材料。

1.2 实验方法

1.2.1 寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫过冷却点、结冰点和含水量的影响 将卵块分别置于提供 4 种不同寄主植物叶片的塑料盒 (R = 15.0 cm, H = 7.5 cm) 中, 再将塑料盒分别放置在 20、23 和 26 °C 的恒温箱 (SPX2501C, 上海博迅实业有限公司) 中, 相对湿度 60% ~ 80%, 光周期 L:D = 12:12, 每天更换新鲜寄主植物, 饲养至 3 龄 (Kim and Song, 2000b) 时作为测定各项指标的对象。测定过冷却点之前, 先将选取的幼虫编号并称其鲜重, 然后利用昆虫过冷却点测量系统 (江苏森意经济发展有限公司) 测定并记录其过冷却点和结冰点。最后将其放置在 80 °C 烘箱中烘 12 h, 称其干重, 记录并计算虫体含水量。

1.2.2 寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫甘油、海藻糖和糖原的影响 将 3 龄幼虫用液氮速冻, 测定甘油 (Wu and Yuan, 2004)、海藻糖 (作均样等, 2004) 和糖原 (Liu *et al.*, 2007) 含量。

1.3 数据分析

采用 SPSS 软件 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, U. S. A.) 对甜菜夜蛾 3 龄幼虫的过冷却点、结冰点、虫体含水量 (%)、甘油、海藻糖和糖原进行方差分析 (ANOVA), 平均数进行 LSD 多重比较, 显著水平 $P = 0.05$ 。

2 结果及分析

2.1 寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫过冷却点、结冰点和虫体含水量的影响

在 20 °C ($F = 9.656$, $df = 3, 124$, $P = 0.000$)、23 °C ($F = 12.293$, $df = 3, 128$, $P = 0.000$) 和 26 °C ($F = 10.376$, $df = 3, 129$, $P = 0.000$) 条件下, 寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫过冷却点均有显著性影响 (图 1)。同时, 各温度下 3 龄幼虫过冷却点也存在相同趋势, 即以取食甘蓝的幼虫过冷却点最低, 分别为 (−9.68 ± 0.77) °C (20 °C)、(−9.31 ± 1.00) °C (23 °C) 和 (−7.06 ± 0.56) °C (26 °C), 并与小白菜、葱和菠菜间存在显著性差异。

在 20℃ ($F = 3.05$, $df = 3, 124$, $P = 0.031$)、23℃ ($F = 5.405$, $df = 3, 128$, $P = 0.002$) 和 26℃ ($F = 11.229$, $df = 3, 129$, $P = 0.000$) 条件下, 寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫结冰点有显著性影响, 但没有明显的变化趋势(图 1)。

在 20℃ ($F = 21.438$, $df = 3, 130$, $P = 0.000$) 和 26℃ ($F = 14.164$, $df = 3, 131$, $P = 0.000$) 条件下, 寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫虫体含水量有显著性影响, 但不存在明显的变化趋势(图 2)。而在 23℃ 条件下, 寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫虫体含水量没有显著性影响 ($F = 1.996$, $df = 3, 133$, $P = 0.118$)。

通过分析温度、寄主植物和温度 × 寄主植物对甜菜夜蛾过冷却点、结冰点和虫体含水量的影响, 结果发现温度和寄主植物间存在交互作用, 且对过冷却点 ($F = 11.331$, $df = 6$, $P = 0.000$)、结冰点 ($F = 5.969$, $df = 6$, $P = 0.000$) 和虫体含水量 ($F = 5.291$, $df = 6$, $P = 0.000$) 有显著性影响。

2.2 寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫甘油、海藻糖和糖原的影响

不同温度条件下, 幼虫取食同种寄主植物后,

其体内甘油和海藻糖含量与温度呈负相关, 而糖原含量与温度呈正相关。例如, 以小白菜为寄主植物时, 20、23 和 26℃ 条件下幼虫体内的甘油含量从 (77.30 ± 25.17) $\mu\text{g}/\text{mg}$ 降至 (0.08 ± 0.03) $\mu\text{g}/\text{mg}$ (鲜重, 下同), 海藻糖含量从 (1.19 ± 0.20) $\mu\text{g}/\text{mg}$ 降至 (0.32 ± 0.14) $\mu\text{g}/\text{mg}$, 而糖原含量从 (30.66 ± 4.25) $\mu\text{g}/\text{mg}$ 上升至 (72.67 ± 3.39) $\mu\text{g}/\text{mg}$ 。幼虫取食甘蓝、葱和菠菜均存在相同的趋势(表 1)。

总体来看, 3 龄幼虫体内甘油含量仅受温度 ($F = 3.540$, $df = 2$, $P = 0.045$) 的影响, 而寄主植物 ($F = 1.996$, $df = 3$, $P = 0.141$) 及其和温度的交互作用 ($F = 1.005$, $df = 6$, $P = 0.445$) 对其无显著性影响; 海藻糖含量均受温度 ($F = 15.640$, $df = 2$, $P = 0.000$)、寄主 ($F = 3.973$, $df = 3$, $P = 0.020$) 及其交互作用 ($F = 2.926$, $df = 6$, $P = 0.028$) 的影响。温度 ($F = 3.039$, $df = 2$, $P = 0.067$)、寄主 ($F = 0.698$, $df = 3$, $P = 0.562$) 及其交互作用 ($F = 0.141$, $df = 6$, $P = 0.989$) 对糖原含量均没有显著性影响。

表 1 不同温度下寄主植物对甜菜夜蛾 3 龄幼虫甘油、海藻糖和糖原含量的影响

Table 1 Effects of host plants under different temperature conditions on the level of glycerol, trehalose and glycogen of 3rd instar larvae in *Spodoptera exigua*

寄主植物 Host plants	温度 (℃) Temperature	甘油 ($\mu\text{g}/\text{mg}$) Glycerol	海藻糖 ($\mu\text{g}/\text{mg}$) Trehalose	糖原 ($\mu\text{g}/\text{mg}$) Glycogen
小白菜 Pakchoi	20	$77.30 \pm 25.17\text{a}$	$1.19 \pm 0.20\text{a}$	$30.66 \pm 4.25\text{a}$
	23	$62.91 \pm 44.32\text{a}$	$1.01 \pm 0.23\text{b}$	$53.51 \pm 2.37\text{ab}$
	26	$0.08 \pm 0.03\text{c}$	$0.32 \pm 0.14\text{c}$	$72.67 \pm 3.39\text{b}$
甘蓝 Cabbage	20	$87.18 \pm 69.87\text{a}$	$1.28 \pm 0.46\text{a}$	$61.75 \pm 10.07\text{a}$
	23	$5.34 \pm 3.37\text{b}$	$0.72 \pm 0.15\text{b}$	$77.34 \pm 5.74\text{ab}$
	26	$0.09 \pm 0.03\text{b}$	$0.65 \pm 0.22\text{c}$	$86.87 \pm 12.69\text{b}$
葱 Shallot	20	$14.15 \pm 5.15\text{a}$	$1.79 \pm 0.28\text{a}$	$58.39 \pm 19.53\text{a}$
	23	$2.98 \pm 0.37\text{b}$	$0.10 \pm 0.08\text{b}$	$66.82 \pm 4.70\text{a}$
	26	$2.28 \pm 0.33\text{b}$	$0.05 \pm 0.02\text{b}$	$74.37 \pm 9.05\text{b}$
菠菜 Spinach	20	$12.11 \pm 2.49\text{a}$	$0.52 \pm 0.15\text{a}$	$53.34 \pm 15.64\text{a}$
	23	$1.22 \pm 0.66\text{b}$	$0.20 \pm 0.09\text{b}$	$71.02 \pm 6.57\text{ab}$
	26	$0.41 \pm 0.16\text{b}$	$0.08 \pm 0.05\text{c}$	$87.16 \pm 8.76\text{b}$

注: 同列数据后标有不同字母表示差异显著, 每个处理的样本量为 5 ~ 10。

Data are mean $\pm$ SE, and followed by different letters in the same column indicate significantly different at 0.05 level by LSD test ($n = 5 - 10$ for each treatment).

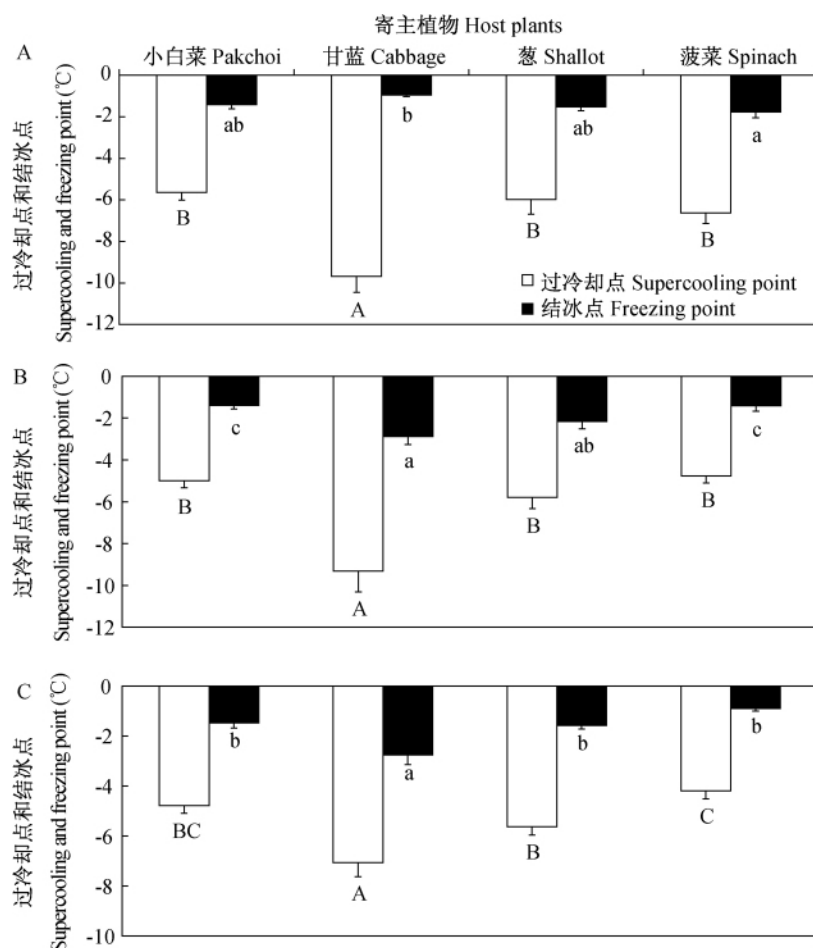


图1 不同温度下寄主植物对甜菜夜蛾3龄幼虫过冷却点和结冰点的影响(A:20℃;B:23℃;C:26℃)

Fig. 1 Effects of host plants under different temperature conditions on supercooling point and freezing point of 3rd instar larvae in *Spodoptera exigua* (A: 20℃; B: 23℃; C: 26℃)

大写字母表示过冷却点,小写字母表示结冰点,不同字母表示差异显著。每个处理的样本量为28~33头。

Values (mean ± SE) followed by different letters (uppercase letters for supercooling point and lowercase letters for freezing point) indicate significantly different 0.05 level by LSD test at $n = 28 - 33$ for each treatment.

3 讨论

寄主植物是影响昆虫抗寒性的环境因子之一,主要影响越冬虫态的发育进度、过冷却点、抗寒物质的积累、抗冻蛋白、虫体含水量及冰核等(程文杰等,2010)。事实上,弄清寄主植物与昆虫抗寒性间的关系也是害虫综合治理中的一个重要方面,而目前这方面工作的研究才刚刚起步。本研究结果表明,不同寄主植物对甜菜夜蛾过冷却能力和冷冻保护剂(海藻糖)均有显著性影响,支持本文假设。

过冷却点是评价昆虫抗寒性的一个重要指标,且受寄主植物的影响(程文杰等,2010),本研

究发现寄主影响甜菜夜蛾3龄幼虫过冷却能力(图1),这与鳞翅目其它昆虫的研究结果相一致,如棉铃虫(Liu *et al.*, 2007, 2009; Ouyang *et al.*, 2011)和铁杉尺蠖(Rochefort *et al.*, 2011)。我们推测其原因可能是寄主植物影响虫体含水量所致(Zvereva, 2002)。此外,寄主和温度的交互作用对甜菜夜蛾3龄幼虫过冷却能力也有显著影响。事实上,自然条件下通常也是多种环境因子共同作用于昆虫抗寒性。因此,我们认为冬季甜菜夜蛾低龄幼虫取食合适的寄主有利于降低过冷却能力,增强其抗寒性。

昆虫体内的抗冻低分子物质是保证其顺利越冬的关键。昆虫体内常见的抗冻低分子物质主要

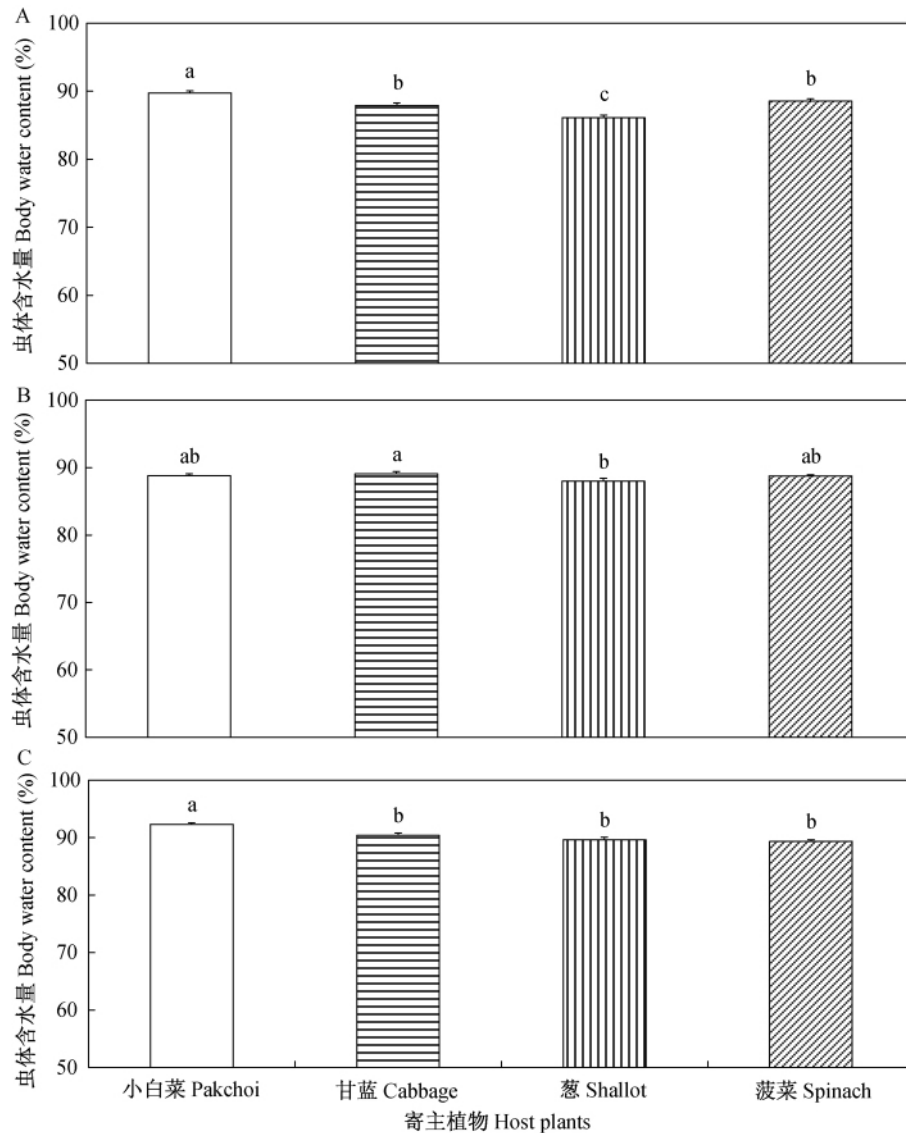


图2 不同温度下寄主植物对甜菜夜蛾3龄幼虫虫体含水量的影响(A:20°C;B:23°C;C:26°C)

Fig.2 Effects of host plants under different temperature conditions on body water content of 3rd instar larvae in *Spodoptera exigua* (A: 20°C; B: 23°C; C: 26°C)

不同字母表示差异显著, 每个处理的样本量为28~33头。

Values (mean ± SE) followed by different letters indicate significantly different at 0.05 level by LSD test $n = 28 - 33$ for each treatment.

包括甘油、多元醇(如山梨醇、甘露醇、苏糖醇和赤藻糖醇等)和糖类(如海藻糖和葡萄糖等)(Denlinger and Lee, 2010)。甘油被认为是大多数昆虫体内主要的能量物质,且可通过低温诱导产生,如二化螟在5°C条件下,能诱导产生甘油(Ishiguro *et al.*, 2007)。然而低温诱导对甜菜夜蛾幼虫体内甘油含量并没有显著性影响(Kim and Song, 2000b)。本研究结果也显示寄主、温度以及寄主和温度的交互作用对甘油含量没有显著性的

影响,支持了Kim and Song (2000b)的观点。说明甘油不是甜菜夜蛾低龄幼虫体内的主要冷冻保护剂。

海藻糖是昆虫体内的主要血糖,也是一种重要的冷冻保护剂,且可通过低温诱导产生。本研究中寄主、温度以及寄主和温度的交互作用对海藻糖含量均有显著性影响(表1),这与Overgaard等(2007)的研究结果一致。同时,本研究结果还显示甜菜夜蛾3龄幼虫体内的冷冻保护剂可能就

是由糖原转化而来,因为糖原是甜菜夜蛾幼虫的主要能量物质(Kim and Song,2000a),当取食同一寄主植物的条件下,海藻糖含量随着温度的升高而降低,而糖原含量的变化趋势完全相反。事实上,冷冻保护剂由糖原转化而来在昆虫中已有报道,如大豆食心虫 *Leguminivora glycinivorella* (Shimada *et al.*,1984)。说明海藻糖是甜菜夜蛾低龄幼虫体内的主要冷冻保护剂。

综上所述,认为冬季甜菜夜蛾低龄幼虫取食合适的寄主(如甘蓝)有利于降低其过冷却能力,诱导冷冻保护剂的产生,以增强其抗寒性和成功越冬的几率。当然,本文仅讨论寄主植物对其抗寒性的影响。事实上,影响甜菜夜蛾越冬的因素很多,包括季节性和昼夜温度的变化、湿度、微环境和天敌等单因子以及多因素间的交互作用。因此,甜菜夜蛾幼虫田间的实际越冬情况仍有待进一步调查。

参考文献(References)

- Awmack CS, Leather SR, 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 47: 817—844.
- Denlinger DL, Lee RE Jr, 2010. *Low Temperature Biology of Insects*. Cambridge University Press, New York. 1—390.
- Hou ML, Lin W, Han YQ, 2009. Seasonal changes in supercooling points and glycerol content in overwintering larvae of theasiatic rice borer from rice and water-oat plants. *Environ. Entomol.*, 38 (4):1182—1188.
- Ishiguro S, Li YP, Nakano K, Tsumuki H, Goto M, 2007. Seasonal changes in glycerol content and cold hardiness in two ecotypes of the rice stem borer, *Chilo suppressalis*, exposed to the environment in the Shonai district, Japan. *J. Insect Physiol.*, 53 (4):392—397.
- Kim Y, Kim N, 1997. Cold hardiness in *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 26 (5): 1117—1123.
- Kim Y, Song W, 2000a. Indirect chilling injury of *Spodoptera exigua* in response to long-term exposure to sublethal low temperature. *J. Asia-Pacific Entomol.*, 3 (1):49—53.
- Kim Y, Song W, 2000b. Effect of thermoperiod and photoperiod on cold tolerance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 29 (5): 868—873.
- Law R, Bronstein JL, Ferrière R, 2001. On mutualists and exploiters: plant-insect coevolution in pollinating seed-parasite systems. *J. Theor. Biol.*, 212 (3):373—389.
- Leather SR, Walters KFA, Bale JS, 1993. *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 5—24.
- Liu ZD, Gong PY, Heckel DG, Wei W, Sun JH, Li DM, 2009. Effects of larval host plants on overwintering dynamics of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 55 (1):1—7.
- Liu ZD, Gong PY, Wu KJ, Wei W, Sun JH, Li DM, 2007. Effects of larval host plants on overwintering preparedness and survival of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 53 (10):1016—1026.
- Ouyang F, Liu ZD, Yin J, Wang CZ, Ge F, 2011. Effects of transgenic Bt cotton on overwintering characteristics and survival of *Helicoverpa armigera*. *J. Insect Physiol.*, 57 (1):153—160.
- Overgaard J, Malmendal A, Sørensen JG, Bundy JG, Loeschcke V, Nielsen NC, Holmstrup M, 2007. Metabolomic profiling of rapid cold hardening and cold shock in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, 53 (12):1218—1232.
- Rocheft S, Berthiaume R, Hébert C, Charest M, Baucé E, 2011. Effect of temperature and host tree on cold hardiness of hemlock looper eggs along a latitudinal gradient. *J. Insect Physiol.*, 57 (6):751—759.
- Schoonhoven LM, Van Loon JJA, Dicke M, 1997. *Insect-Plant Biology*. Oxford University Press, Chapman & Hall, London. 421.
- Shimada K, Sakagami SF, Honma K, Tsutsui H, 1984. Seasonal changes of glycogen/trehalose contents, supercooling points and survival rate in mature larvae of the overwintering soybean pod borer *Leguminivora glycinivorella*. *J. Insect Physiol.*, 30 (5):369—373.
- Song WR, Kim Y, Cho JR, Kim HS, Lee JO, 1997. Physiological factors affecting rapid cold hardening of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *Korean J. Appl. Entomol.*, 36 (3):249—255.
- Trudeau M, Mauffette Y, Rocheft S, Han E, Baucé E, 2010. Impact of host tree on forest tent caterpillar performance and off spring overwintering mortality. *Environ. Entomol.*, 39 (2):498—504.
- Wu JX, Yuan F, 2004. Changes of glycerol content in diapause larvae of the orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) in various seasons. *Entomol. Sinica*, 11 (1):27—35.

- Zheng XL, Cheng WJ, Wang XP, Lei CL, 2011b. Enhancement of supercooling capacity and survival by cold acclimation, rapid cold and heat hardening in *Spodoptera exigua*. *Cryobiology*, 63 (3):164—169.
- Zheng XL, Cong XP, Wang XP, Lei CL, 2011a. A review of geographic distribution, overwintering and migration in *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Entomol. Res. Soc.*, 13 (3):39—48.
- Zheng XL, Cong XP, Wang XP, Lei CL, 2011c. Pupation behaviour, depth, and site of *Spodoptera exigua*. *B. Insectol.*, 64 (2):209—214.
- Zheng XL, Wang P, Cheng WJ, Wang XP, Lei CL, 2012. Projecting over-wintering regions of beet armyworm, *Spodoptera exigua* in China, using CLIMEX model. *J. Insect Sci.*, 12: Article 13.
- Zvereva EL, 2002. Effects of host plant quality on overwintering success of the leaf beetle *Chrysomela lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Eur. J. Entomol.*, 99 (2):189—195.
- 程文杰, 全为礼, 郑霞林, 雷朝亮, 王小平, 2010. 寄主植物对昆虫抗寒力的影响. *环境昆虫学报*, 32 (4):532—537.
- 江幸福, 罗礼智, 李克斌, 赵廷昌, 胡毅, 2001. 甜菜夜蛾抗寒与越冬能力研究. *生态学报*, 21 (10):1575—1582.
- 罗礼智, 曹雅忠, 江幸福, 2000. 甜菜夜蛾发生危害特点及其趋势分析. *植物保护*, 26 (3):37—39.
- 作均祥, 袁锋, 苏丽, 2004. 麦红吸浆虫幼虫滞育期间糖类物质变化. *昆虫学报*, 47 (2):178—183.
- 郑霞林, 王攀, 丛晓平, 雷朝亮, 王小平, 2011. 土壤含水量及蛹室对甜菜夜蛾蛹越冬的影响. *应用昆虫学报*, 48 (1):126—131.