

不同发育阶段短期低温对 小菜蛾生存和繁殖的影响*

崔瑞媛** 马珈淇 金 波 徐昊天 李 婷 胡珺华
贾 丽 闫 夏 李伯辽*** 徐世才***

(延安大学生命科学学院, 陕西省区域生物资源保育与利用工程技术研究中心, 延安 716000)

摘 要 【目的】本研究通过不同低温时长和低温所处发育阶段对小菜蛾 *Plutella xylostella* 生存和繁殖能力的影响, 为冬季蔬菜大棚中小菜蛾的发生及防治提供理论参考。【方法】在相对湿度为 55%±10%, 12L:12D 的光周期条件下, 观察小菜蛾 4 龄幼虫、蛹和成虫分别经低温 (8 °C) 处理 24、48 和 96 h 后幼虫的化蛹率、成虫的羽化率、成虫寿命、产卵前期、产卵期及产卵量等指标, 以温度为 (26±1) °C 的处理为对照组。【结果】8 °C 处理不同时长对小菜蛾幼虫化蛹率的影响差异不显著 ($\chi^2 = 1.58$, $P = 0.664$), 但低温所处的不同发育阶段 ($\chi^2 = 202.52$, $P < 0.001$ 和低温处理时长 ($\chi^2 = 141.83$, $P < 0.001$) 显著影响成虫的羽化率; 4 龄幼虫低温处理后的羽化率均高于蛹期低温处理的 (4 龄幼虫低温: 87.40%; 蛹期低温: 66.97%)。成虫寿命受低温处理时长 ($\chi^2 = 39.3$, $P < 0.001$) 和低温所处发育阶段 ($\chi^2 = 43.0$, $P < 0.001$) 影响。一定范围内, 4 龄幼虫低温处理时长对雌雄成虫寿命无显著影响 (雌虫: $\chi^2 = 41.86$, $df = 3$, $P = 0.330$; 雄虫: $\chi^2 = 4.55$, $df = 3$, $P = 0.210$), 而蛹期 (雌虫: $\chi^2 = 41.86$, $df = 3$, $P < 0.001$; 雄虫: $\chi^2 = 14.30$, $df = 3$, $P < 0.001$) 和成虫期雄虫寿命 ($\chi^2 = 19.32$, $df = 3$, $P < 0.001$) 随低温处理时长的延长而逐渐延长; 雌成虫寿命普遍长于雄成虫寿命 (未成熟阶段低温: $\chi^2 = -3.88$, $P < 0.001$; 成熟阶段低温: $\chi^2 = -5.72$, $P < 0.001$); 产卵前期随低温处理时长的延长而延长 (未成熟期处理: $\chi^2 = 14.40$, $df = 3$, $P = 0.002$; 成熟期处理: $\chi^2 = 60.04$, $df = 2$, $P < 0.001$)。单雌产卵量除蛹期 8 °C 处理 96 h (40.9 粒/雌) 外, 其余处理与对照组 (87.3 粒/雌) 相比无显著性降低。【结论】不同低温处理时长对蛹的生存和繁殖的影响比对 4 龄幼虫的影响更为明显, 且随低温处理时长的延长, 对小菜蛾的生存和繁殖的抑制程度加深。

关键词 蔬菜害虫; 短期低温; 发育阶段; 生存曲线; 生殖参数

Effects of exposing differential developmental stages to short-term cold on the survival and reproduction of *Plutella xylostella*

CUI Rui-Yuan** MA Jia-Qi JIN Bo XU Hao-Tian LI Ting HU Jun-Hua
JIA Li YAN Xia LI Bo-Liao*** XU Shi-Cai***

(College of Life Science, Yan'an University; Shaanxi Engineering and Technological Research Center for Conservation and Utilization of Regional Biological Resources, Yan'an 716000, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the effects of exposing different developmental stages of *Plutella xylostella* to different durations of low temperature on the survival and reproductive capacity of this species, thereby providing a reference for predicting and preventing the occurrence of this pest in greenhouses in winter. 【Methods】The pupation rate, eclosion rate, adult lifespan, adult pre-oviposition period, oviposition period, and fecundity per female of *P. xylostella* were recorded

*资助项目 Supported projects: 延安大学博士科研启动项目 (YDBK2019-47); 延安市高层次人才专项 (延财办 2019-24); 国家自然科学基金项目 (31860506); 延安大学研究生教育创新计划项目 (YCX2020075); 2021 年延安大学创新创业训练计划项目 (D2020091)

**第一作者 First author, E-mail: 1094049855@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: liboliao@yau.edu.cn; shicaixu@163.com

收稿日期 Received: 2021-10-11; 接受日期 Accepted: 2022-01-08

under laboratory conditions of $55\% \pm 10\%$ relative humidity and a 12L : 12D light cycle. Fourth instar larvae, pupae and adults were exposed to $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ for 24, 48 and 96 h. A control group was kept at $(26 \pm 1)^{\circ}\text{C}$. **[Results]** Irrespective of the duration, cold exposure did not significantly change the pupation rate of *P. xylostella* ($\chi^2 = 1.58$, $P = 0.664$). However, development stage ($\chi^2 = 202.52$, $P < 0.001$) and the duration of cold treatment ($\chi^2 = 141.83$, $P < 0.001$) significantly affected the emergence rate. The effect of cold exposure on the emergence rate was higher for 4th instar larvae than for pupae (4th larval instar: 0.874 0; pupal stage: 0.669 7). Adult lifespan was affected by both the duration of cold exposure ($\chi^2 = 39.3$, $P < 0.001$) and developmental stage ($\chi^2 = 141.83$, $P < 0.001$). Within a certain range, the duration 4th instar larvae were exposed to cold had no significant effect on the life span of male and female adults (females: $\chi^2 = 41.86$, $df = 3$, $P = 0.330$; males: $\chi^2 = 4.55$, $df = 3$, $P = 0.210$), whereas the effect of cold exposure on the life span of both sexes was increased by the duration of cold exposure during the pupal stage (females: $\chi^2 = 41.86$, $df = 3$, $P < 0.001$; males: $\chi^2 = 14.30$, $df = 3$, $P < 0.001$). The longevity of adult males was also increased by increasing the duration of cold exposure ($\chi^2 = 19.32$, $df = 3$, $P < 0.001$). Male adults generally lived longer than female adults (immature stage: $\chi^2 = -3.88$, $P < 0.001$; adult stage: $\chi^2 = -5.72$, $P < 0.001$). The adult pre-oviposition period was prolonged by increasing the duration of cold exposure (immature stage: $\chi^2 = 14.40$, $df = 3$, $P = 0.002$; adult stage: $\chi^2 = 60.04$, $df = 2$, $P < 0.001$). With the exception of pupae exposed to cold for 96 h (40.9 eggs/female), the average female fecundity in other treatment groups did not significantly decrease compared to the control group (87.3 eggs/female). **[Conclusion]** Exposing the pupae of *P. xylostella* to $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ had a greater impact on subsequent survival and oviposition than exposing fourth larval instar. The reduction in survival and reproduction increased with the duration of exposure to low temperature.

Key words vegetable pest; short-term cold stress; developmental stage; survival curves; reproductive parameters

小菜蛾 *Plutella xylostella* 属鳞翅目 (Lepidoptera) 菜蛾科 (Plutellidae), 又名两头尖、吊丝虫, 是危害白菜 *Brassica pekinensis*、甘蓝 *Brassica oleracea*、上海青 *Brassica chinensis* 等常见十字花科蔬菜的优势种害虫。小菜蛾终生不滞育, 一年可发生数代, 且在全国各地发生代数存在差异。在我国的北方黑龙江, 小菜蛾一年可发生 3-4 代 (林继东等, 2010), 山西省屯留县一年可发生 5-6 代, 主要以春季和秋季为害较为严重, 其中秋季甚于春季 (郝建成和牛金红, 2012)。南方的江西南昌一年发生代数可达到 14 代, 且世代重叠明显 (魏云飞, 2010); 四川内江, 一年发生 11-14 代, 且随处可见各发育阶段虫态 (王治明, 2011)。目前, 小菜蛾的危害已经对十字花科蔬菜的质量和产量造成了严重的影响 (林继东等, 2010)。

在自然界与昆虫的关系最为密切的环境因子中, 温度是一个重要的影响因子 (蒋丰泽等, 2015)。昆虫在受到低温环境影响时活动能力减弱, 但一些害虫具有一定耐寒能力, 能够在非极端的低温下持续危害作物 (Sinclair *et al.*, 2015; Kenna *et al.*, 2021)。例如: 草地贪夜蛾

Spodoptera frugiperda 在环境温度不低于 $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时, 仍可对玉米进行危害 (谢明惠等, 2020); 茶淡黄刺蛾 *Darna trima* 在高于 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时能顺利越冬 (张汉鹄, 2004)。但不同物种对温度的敏感性存在差异, 研究表明, $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ 是小菜蛾卵和蛹完成发育的最低温度, 幼虫在 $4-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ 仍可以完成发育 (陈非洲和刘树生, 2003), 这说明小菜蛾对 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上低温仍有较强的适应能力。

延安位于陕西北部, 地属黄土丘陵沟壑区的河谷区域, 气候类型为温带半湿润易旱气候。该地地形地貌特征复杂, 土地可利用资源有限 (蔡怀恩等, 2015), 加之昼夜温差大, 冬季气候寒冷, 降水量主要集中在 7-9 月, 导致冬季种植蔬菜的选择存在较大局限。随着设施农业兴起, 十字花科蔬菜因具有种类丰富、生长周期短及容易种植等特点, 已成为陕北地区日常蔬菜生产的重要组成部分。但随着大棚种植面积的不断扩大, 在某种程度上刺激了蔬菜害虫种群扩大。苗鑫等 (2018) 的研究表明, 小菜蛾在延安市自然条件下不能越冬, 但在平均温度为 $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的冬季大棚内仍可以存活, 甚至越冬后继续危害 (柯礼道和方菊莲, 1979; 陆自强和陈丽芳, 1986)。前人

(Iltis *et al.*, 2020; Sales *et al.*, 2021) 研究表明, 不同发育阶段的温度胁迫和非适宜温度处理时长对不同昆虫的生存及繁殖产生不同影响。因此, 本研究设置不同的低温处理时长, 研究对小菜蛾生存和繁殖影响, 为准确预测小菜蛾在当地冬季大棚内的发生情况及冬季小菜蛾的最佳防治时期提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试虫采集与饲养

小菜蛾幼虫采自陕西省延安市宝塔区正大宏园林绿化有限公司试验基地十字花科蔬菜大棚内(109°26' E, 36°38' N), 将幼虫带回实验室, 饲养于温度为(26±1)℃, 相对湿度为55%±10%, 光期: 暗期=12L: 12D的人工气候箱内(型号BIC-300, 上海博讯实业有限公司医疗设备厂), 采用人工饲料饲养5代后作为供试虫源(金丰良等, 2014)。将产卵纸置于养虫盒中, 待卵孵化移至预先放有饲料的养虫盒内, 直至幼虫发育到试验虫态的前一龄期, 单头饲养于玻璃试管(直径d=15 mm, 长度h=10 cm), 并用棉花封口延缓饲料干燥; 待幼虫化蛹后将饲料倒出, 以保持试管内部干燥; 待成虫羽化后, 挑选雌雄成虫各1头置于塑料杯(14 mL)中, 杯壁扎孔后用保鲜膜覆盖杯口, 10%蜂蜜水喂养, 杯内悬挂3 cm×4 cm长方形的摩擦塑料纸以收集虫卵。

1.2 低温处理设置

参考本地冬季蔬菜大棚内温度, 本研究设置低温处理温度为8℃, 分别对4龄幼虫、蛹和成虫进行低温处理24、48和96 h, 自进入响应发育阶段算起。低温胁迫结束后立即放回(26±1)℃的人工气候箱内继续饲养, 直至成虫羽化。对照组为(26±1)℃持续饲养。

1.3 未成熟期存活参数的测定

将发育一致的3龄幼虫单头放入玻璃试管中, 用棉花封口, 置于人工气候箱内饲养至4龄, 饲养温度为(26±1)℃。共设置3个重复, 每

个重复分别挑选100、120和100头4龄幼虫置于温度为(8±1)℃的人工气候箱中低温处理24、48和96 h后, 再次放回饲养温度为(26±1)℃的人工气候箱中直至化蛹, 计算化蛹情况; 取上述发育一致的蛹直至羽化为成虫, 记录其羽化情况。随机挑选300头4龄幼虫置于温度为(26±1)℃的作为对照组。试验期间, 每24 h观察并记录处理组和对照组试虫的存活及发育情况, 并统计幼虫的化蛹率和羽化率。蛹羽化率的测定与4龄幼虫处理方法类似: 将发育一致的4龄幼虫单头放入玻璃试管中在(26±1)℃下饲养至蛹, 将装有初化蛹的试管放入(8±1)℃的人工气候箱中分别处理24、48和96 h, 处理后放回饲养温度为(26±1)℃的气候箱至其羽化, 测定低温处理蛹的羽化率。各组用于计算羽化率的供试初始4龄幼虫虫量为: 对照组, 283头; 4龄低温24 h, 278头; 4龄低温48 h, 283头; 4龄低温96 h, 291头; 蛹期低温24 h, 312头; 蛹期低温48 h, 300头; 蛹期低温96 h, 306头。

1.4 成虫期存活参数及生殖参数测定

将羽化后的雌雄成虫按照1:1配对后置于一次性塑料杯中, 光周期、相对湿度及饲喂方式同1.1的描述。成虫配对当天放入(8±1)℃的人工气候箱分别处理24、48和96 h。试验期间, 每隔24 h补充蜂蜜水, 并更换产卵纸, 记录成虫产卵量及存活虫量, 直至雌、雄成虫全部死亡, 每个处理35对成虫。产卵期从成虫配对的第1天开始到成虫全部死亡为止, 产卵前期从成虫配对日开始到开始产卵当天结束。

1.5 数据处理

所有数据分析在R 3.6.3中进行。使用广义线性模型(Generalized linear model, GLM)分析各因素及其交互作用对生物学参数的影响。化蛹率和羽化率使用 χ^2 检验(函数*chisq.test*)。使用函数*shapiro.test*进行正态性检验, 使用函数*levene.test*进行方差齐性检验。仅当正态性和方差齐性同时满足时使用参数检验, 其余情况使用非参数检验。两组数据的比较使用独立样本t-检验(函数*t.test*)或wilcoxon秩和检验(函数

wilcox.test); 同一因素多组数据比较使用单因素方差分析(函数 *anova*)及 Tukey's 多重比较(函数 *TukeyHSD*), 或 *kruskal-wallice* 秩和检验(函数 *kruskal*)及 *kruskal-wallice* 多重比较(函数 *kruskalmc*); 生存趋势分析使用 R 包 *survival*。

2 结果与分析

2.1 未成熟期短期低温对小菜蛾化蛹率和羽化率的影响

二项分布的广义线性模型 (GLM-binomial error) 表明, 一定范围内, 不同低温处理时长对

化蛹率无显著影响($\chi^2 = 1.58, P = 0.664$) (表 1)。不同低温处理时长 ($\chi^2 = 141.83, P < 0.001$) 和低温处理所处不同发育阶段 ($\chi^2 = 202.52, P < 0.001$) 均对小菜蛾的羽化率产生显著影响 (图 1)。卡方多重比较结果表明, 4 龄幼虫经低温处理 96 h 后的羽化率 (81.10%) 显著低于对照组 (89.04%) 和低温处理 24 h 的 (93.52%); 羽化率随着蛹期低温处理时长的延长而显著降低 ($\chi^2 = 189.84, P < 0.001$), 对照组及蛹期低温处理 24、48 和 96 h 的羽化率分别为 89.09%、80.97%、57.33%和 41.83%。相同低温处理时长下, 蛹期经低温处理的羽化率均显著低于 4 龄幼

表 1 低温处理时长和处理阶段对小菜蛾生存和繁殖影响的模型汇总
Table 1 Model summaries for the influence of cold treat durations and treat developmental stages on the survival and reproduction of diamond moth

参数 Parameters	因子 Factors	卡方 χ^2	P 值 P-value
化蛹率 (%) Pupation rate (%)	处理时长 Duration	1.58	0.660
羽化率 (%) Eclosion rate (%)	发育阶段 Life stages	129.57	<0.001
	处理时长+发育阶段 Duration + Life stages	2.82	0.240
成虫寿命 (不成熟阶段低温) (d) Adult longevity (cold in immature stages) (d)	发育阶段 Life stages	0.06	0.950
	性别 Sex	- 3.88	<0.001
	处理时长 Duration	2.85	<0.001
	性别+处理时长 Sex + Duration	- 0.10	0.320
	性别+发育阶段 Sex + Stage	0.76	0.450
	处理时长+发育阶段 Duration + Stage	- 3.45	<0.001
	性别+处理时长+发育阶段 Sex + Duration + Stage	0.76	0.450
成虫寿命 (成熟阶段低温) Adult longevity (cold in the mature stage) (d)	性别 Sex	- 5.72	<0.001
	处理时长 Duration	- 4.45	< 0.001
	性别+处理时长 Sex + Duration	1.94	0.050
产卵前期 (d) Adult pre-oviposition period (d)	处理时长 Duration	2.02	0.570
	发育阶段 Stage	18.94	<0.001
	处理时长+发育阶段 Duration + Life stages	19.45	0.003
产卵期 (d) Oviposition period (d)	处理时长 Duration	3.55	0.310
	发育阶段 Stage	24.50	<0.001
	处理时长+发育阶段 Duration + Life stages	31.96	<0.001
	处理时长 Duration	17.22	0.001
平均产卵量 (粒/雌) Mean fecundity (number of eggs laid per female)	发育阶段 Stage	2.02	0.570
	处理时长+发育阶段 Duration + Life stages	52.79	<0.001

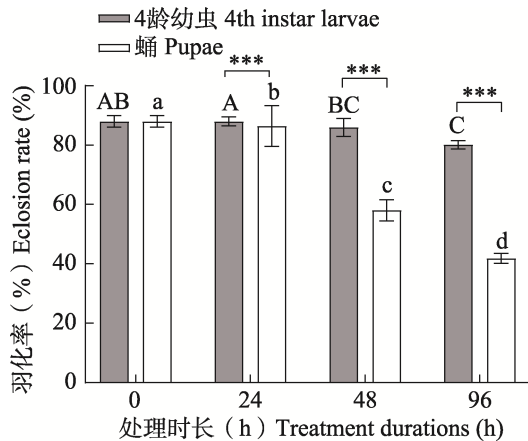


图1 不同发育阶段低温处理时长对小菜蛾的羽化率的影响

Fig. 1 The influence of cold duration in different developmental stages on the emergence rate of *Plutella xylostella*

柱上标有不同大写字母表示4龄幼虫经低温处理不同时长成虫的羽化率在0.05水平差异显著, 标有不同小写字母表示蛹期经低温处理不同时长成虫的羽化率在0.05水平差异显著; ***表示相同低温处理时长不同发育阶段成虫的羽化率差异极显著 ($P < 0.001$)。

Histograms with different capital letters indicates that the eclosion rate of adults when the 4th instar larvae experienced low temperature treatments for different durations are significantly different at 0.05 level, while with different lowercase letters indicate that the eclosion rate of the adults when pupae experienced low temperature treatments for different durations are significantly different at 0.05 level. *** means that the emergence rate of adults experienced low temperature treatment for same duration in different developmental stages are extremely significant ($P < 0.001$)

虫经低温处理的 (24 h: $\chi^2 = 19.22$, $P < 0.001$; 48 h: $\chi^2 = 58.04$, $P < 0.001$; 96 h: $\chi^2 = 95.17$, $P < 0.001$)。

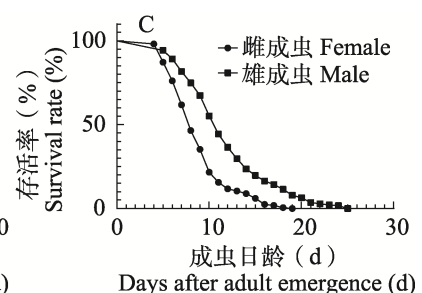
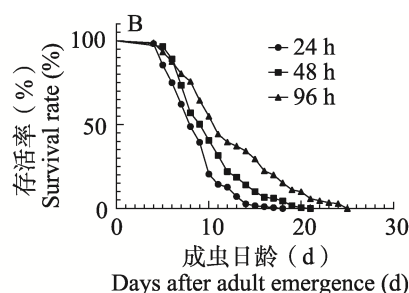
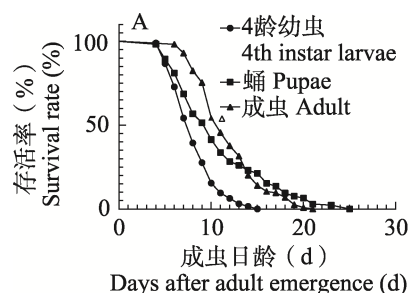


图2 小菜蛾成虫生存曲线

Fig. 2 Survival curve of adults of *Plutella xylostella*

A. 低温处理不同发育阶段; B. 低温处理不同时长; C. 不同性别。

A. Cold treatments in different developmental stages; B. Cold treatments lasting for different durations; C. Difference sexes.

2.2 低温处理对小菜蛾成虫生存的影响

利用 R 包 *Survival* 进行生存分析, 结果如图 2 所示。低温处理时长 ($\chi^2 = 39.3$, $P < 0.001$)、低温处理所处的不同发育阶段 ($\chi^2 = 43.0$, $P < 0.001$) 和性别 ($\chi^2 = 43.9$, $P < 0.001$) 均极显著影响成虫寿命。在低温处理的不同发育阶段, 在成虫产卵 5-15 d 时, 成虫期进行低温处理的存活能力显著高于其他阶段低温处理个体, 但随着低温处理时长延长, 存活率呈现出陡然下降的趋势; 蛹期经低温处理后的成虫存活情况呈现出相对平缓的下降趋势, 同时存在少数成虫寿命较长的情况, 最长可达到 25 d; 4 龄幼虫经低温处理对成虫寿命影响较为显著, 成虫的寿命集中在 5-15 d (图 2: A)。横向比较对照组和处理组 (24、48 和 96 h), 各发育阶段低温处理 48 h 和 96 h 的成虫寿命生存曲线下下降较为缓慢 (图 2: B)。雌虫经历低温处理后生存曲线下下降较雄虫更为剧烈 (图 2: C)。

2.3 低温处理对小菜蛾成虫寿命的影响

经 Kruskal-Wallis 秩和检验, 结果表明 4 龄幼虫经低温处理不同时长对雌成虫寿命无显著影响 ($\chi^2 = 3.41$, $df = 3$, $P = 0.330$) (图 3: A); 蛹期经低温处理不同时长对雌成虫寿命影响极显著 ($\chi^2 = 41.86$, $df = 3$, $P < 0.001$), 且蛹期经低温处理 48 h 和 96 h 的雌成虫寿命均显著长于对照组。低温处理 24 h 时, 雌虫寿命与低温所处未成熟期发育阶段无显著关系 ($W = 610.00$,

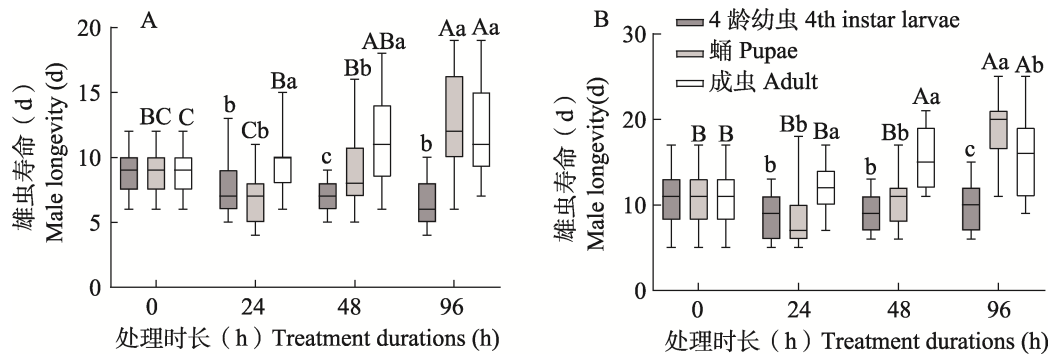


图3 不同低温处理时长下成虫寿命
Fig. 3 Longevity of adults for different durations of cold treatments

A. 雌虫寿命; B. 雄虫寿命。

柱上标有不同大写字母表示相同发育阶段、经不同低温处理时长条件的成虫寿命在 0.05 水平差异显著, 标有不同小写字母表示不同发育阶段、经低温处理相同时长条件的成虫寿命在 0.05 水平差异显著。

A. Female longevity; B. Male longevity.

Histograms with different uppercase letters indicate significant differences in adult longevity when experienced cold treatments for different durations in the same developmental stage at 0.05 level, while histograms with different lowercase letters indicate significant differences in adult longevity when experienced cold treatments in different developmental stages for same duration at 0.05 level.

$P = 0.280$); 蛹期经低温处理 48 h ($W = 328.50$, $P = 0.008$) 和 96 h ($W = 55.50$, $P < 0.001$) 的雌成虫寿命均极显著长于 4 龄幼虫经低温处理 48 h 和 96 h。

Kruskal-Wallis 秩和检验结果表明, 4 龄幼虫低温处理时长对雄成虫寿命无显著影响 ($\chi^2 = 4.55$, $df = 3$, $P = 0.210$) (图 3: B); 蛹期低温处理时长对雄成虫寿命产生极显著影响 ($\chi^2 = 14.30$, $df = 3$, $P < 0.001$); Kruskal-Wallis 多重比较分析结果表明, 蛹期经低温处理 96 h 后小菜蛾雄成虫寿命显著低于蛹期经低温处理 24 h ($P < 0.001$) 和 48 h ($P < 0.001$)。Wilcoxon 秩和检验分析表明, 8 °C 低温处理 24 h ($W = 603.5$, $P = 0.923$) 和 48 h ($W = 445.5$, $P = 0.072$) 时, 蛹期经低温处理与 4 龄幼虫经低温处理的雄成虫寿命无显著差异; 低温处理 96 h 时, 蛹期经低温处理的雄成虫寿命极显著长于 4 龄幼虫经低温处理雄成虫寿命 ($W = 238.0$, $P < 0.001$)。

2.4 低温处理对小菜蛾成虫生殖的影响

2.4.1 低温处理对小菜蛾成虫产卵前期和产卵期的影响

随着低温处理时长的延长, 同一发育阶段产卵前期和产卵期均逐渐延长 (表 2)。

低温处理时长为 96 h 的不同发育阶段其产卵前期均显著长于对照和其他处理时长。在相同低温处理时长的比较中, 成虫处理组显著长于其他发育阶段处理组。相同发育阶段处理时长并未显著影响成虫的产卵期。但在相同处理时长不同发育阶段的比较中, 除蛹低温处理 24 h 外, 蛹期及成虫期其他处理时长均与 4 龄幼虫相同处理时长的产卵期有显著差异。

对成虫进行低温处理会直接影响产卵前期, 故本研究将未成熟期与成熟期的成虫产卵前期分开统计分析。Kruskal-Wallis 秩和检验结果表明, 未成熟期小菜蛾成虫产卵前期仅受到低温处理时长的显著影响 ($\chi^2 = 14.40$, $df = 3$, $P = 0.002$), 具体表现为处理 96 h 的产卵前期显著长于 24 h ($W = 778.50$, $P = 0.030$) 和 48 h ($W = 785.00$, $P = 0.003$)。8 °C 的低温处理 ($\chi^2 = 0.71$, $df = 1$, $P = 0.400$) 以及处理试虫所处的发育阶段 (仅包括 4 龄幼虫期和蛹期) ($\chi^2 = 0.89$, $df = 2$, $P = 0.640$) 对产卵前期并无显著性影响, 成熟期处理组中, 不同胁迫时长对成虫产卵前期呈现极显著性影响 ($\chi^2 = 60.04$, $df = 2$, $P < 0.001$)。

Kruskal-Wallis 秩和检验结果表明, 8 °C 对小菜蛾成虫产卵期的影响与对照组相比无显著性差异 ($\chi^2 = 0.99$, $df = 1$, $P = 0.320$); 产卵期

表 2 低温处理不同时长及低温处理不同发育阶段下的生殖参数
Table 2 Reproductive parameters of different durations of low temperature treatment and different developmental stages of low temperature treatment

发育阶段 Developmental stages	低温处理 时间 (h) Low temperature treatment time (h)	配对数 Number of tested moths	产卵雌数(头) Number of female eggs (ind.)	产卵前期 (d) Pre-oviposition period of adult (d)	产卵期 (d) Oviposition period (d)	产卵量 (粒/雌) Fecundity (egg/female)
				平均值 ± 标准差 Mean±SD	平均值 ± 标准差 Mean±SD	平均值 ± 标准差 Mean±SD
对照 CK	—	28	24	1.04±1.07A	4.75±2.11A	87.25±46.18A
4 龄幼虫 4th instar larvae	24	31	23	0.68±1.33Aa	4.21±2.28Ab	67.13±44.31Aa
	48	29	22	0.52±0.92Aa	4.50±1.34Ab	88.95±33.15Aa
	96	31	27	1.47±0.74Aa	4.74±2.22Ab	94.19±43.48Aa
蛹 Pupae	24	30	30	0.33±0.70Ab	4.60±1.08Ab	111.40±37.46Ab
	48	30	30	0.23±0.62Ab	5.60±2.11Aa	106.70±26.75Aa
	96	33	20	3.00±2.90Bb	5.25±3.42Aa	40.90±36.28Bb
成虫 Adult	24	31	29	1.79±1.09AB	6.00±2.23Aa	97.86±54.82Aab
	48	28	27	2.07±0.26B	6.93±3.10Aa	99.00±50.75Aa
	96	32	31	4.74±0.90C	5.74±2.78Aa	81.19±29.49Aa

同列数字后标有不同大写字母表示相同发育阶段低温处理不同时长在 0.05 水平上差异显著, 同列数字后标有不同小写字母表示低温处理相同时长时不同发育阶段在 0.05 水平上差异显著。
Data followed by different uppercase letters in the same column indicate significant differences for different cold treatment durations in the same developmental stages at 0.05 level, while followed by different lowercase letters indicate significant differences in different developmental stages for same cold treatment durations.

同样不受低温处理时长的影响($\chi^2 = 4.35$, $df = 3$, $P = 0.230$), 但不同处理阶段下的成虫产卵期之间存在显著性差异 ($\chi^2 = 18.17$, $df = 3$, $P < 0.001$), 具体表现为: 成虫期的处理结果长于 4 龄幼虫期, 并表现出极显著性差异 ($W = 1\,973.00$, $P < 0.001$)。

2.4.2 低温处理对小菜蛾成虫产卵量的影响
单因素方差分析结果表明, 4 龄幼虫阶段和成虫阶段处理时长对于单雌产卵量无显著影响 (4 龄幼虫: $F = 1.84$, $df = 3$, $P = 0.146$; 成虫期: $F = 0.63$, $df = 3$, $P = 0.643$), 蛹期低温处理时长对单雌产卵量有极显著影响 ($F = 16.64$, $df = 3$, $P < 0.001$), 处理 96 h 单雌产卵量极显著低于其它处理。8 °C 处理 48 h, 低温所处发育阶段对单雌产卵量产生无显著影响 ($F = 1.25$, $df = 3$, $P = 0.297$); 处理 24 h 和处理 48 h, 低温所处发育阶段对单雌产卵量均产生极显著影响 (24 h: $F = 4.07$, $df = 3$, $P = 0.893$; 96 h: $F = 7.77$, $df = 3$, $P < 0.001$); 蛹期 8 °C 处理 96 h 单雌产卵量极显

著低于对照、幼虫期和成虫期 8 °C 处理 96 h。

3 讨论

昆虫为变温动物, 其生长发育受到温度、湿度及光照条件等非生物环境因素的调控, 温度对虫体本身造成深远的影响 (Flores-Mejia *et al.*, 2014)。在昆虫的正常发育温度范围内, 当环境温度降低时, 发育历期随之延长, 而温度升高则会使昆虫的发育历期缩短 (Bale *et al.*, 2002)。研究表明, 在 15-35 °C 的不同温度处理草地贪夜蛾, 其发育历期存在显著性差异, 且随温度的降低世代周期延长 (何莉梅等, 2019)。广聚萤叶甲 *Ophraella communa* 经短期低温处理也出现发育历期发生改变 (罗敏等, 2011); 经低温胁迫, 沙葱萤叶甲 *Galeruca daurica* 1 龄和 2 龄幼虫的发育历期以及幼虫总发育历期出现延长的趋势 (李浩等, 2015)。

低温不仅会影响昆虫的生长发育, 而且会影响其化蛹率、羽化率及寿命等生存指标。本研究

结果表明,小菜蛾 4 龄幼虫经 8 °C 低温短期胁迫后,化蛹率不受低温处理时长的影响;而小菜蛾蛹期经低温短期处理后,显著影响其羽化率,且低温处理相同的时长,蛹期经低温处理的羽化率显著低于 4 龄幼虫低温处理的羽化率(图 1)。这与前人(黄禹禹等, 2021)有关南亚果实蝇 *Bactrocera tau* 幼虫、蛹以及成虫的存活率均会受到低温影响的结果一致。柳熹男等(2015)将小菜蛾蛹和成虫放置于 4 °C 低温贮藏 5-25 d 不等,羽化率从 82.5% 降至 24.8%; 4 °C 和 6 °C 处理 70 d 后的小菜蛾蛹全部死亡,其对应的成虫产卵量相较于 16 °C 也显著降低(陈非洲和刘树生, 2004)。

昆虫经低温处理后,不同发育阶段下昆虫的抗逆性也存在差异。不同发育阶段沙葱萤叶甲经过 0 °C 处理 2 d 后,1 龄及 2 龄幼虫后期死亡率显著高于 3 龄幼虫和蛹处理组(李浩等, 2015)。江幸福等(2001)研究 -10、-5、0 和 5 °C 的低温胁迫后的甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 不同发育阶段的耐低温能力,结果表明耐低温能力由弱到强的顺序为卵>成虫>幼虫和蛹。另有研究表明,小菜蛾的各个虫态中,成虫的耐寒性最强,低龄幼虫的耐寒性最差(Saito *et al.*, 1998; Gu, 2009),但通过测定小菜蛾不同发育阶段的过冷却点表明,蛹期耐寒性最强,是越冬的主要阶段(熊立钢等, 2010; 苗鑫等, 2018)。本研究结果表明,4 龄幼虫经低温短时处理后的羽化率显著高于蛹期,这一结果与苗鑫(2018)及熊立钢等(2010)的研究结果存在一定差异,推测可能与低温胁迫的程度和处理时长等条件有关。本研究中,4 龄幼虫和蛹经过 8 °C 短期低温处理后均在室温条件下恢复,且与蛹相比,4 龄幼虫在室温条件下恢复时间长,降低了低温胁迫对小菜蛾造成的伤害。因此,4 龄幼虫经低温处理后的羽化率较高。

极端温度会降低昆虫生存能力,且越偏离生存的最适温度,对生存能力的影响越大(Zhang *et al.*, 2015)。桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* 在处理温度为 19-23 °C 下,成虫寿命呈现出延长的趋势,在 27-31 °C 时则逐渐缩短,23 °C 时寿

命最长为 11.68 d(杜艳丽等, 2012); 经受 19 °C 低温处理下的褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 成虫,其短翅型雌成虫相较于 34 °C 时的寿命显著延长(石保坤等, 2014)。而本研究中,4 龄幼虫、蛹以及成虫阶段经低温处理后,小菜蛾成虫寿命表现出随处理时间延长而延长。对幼虫而言这可能由两个因素引起:一是在非致死温度的环境条件下,成虫寿命与胁迫程度相关,非极端非适宜低温会减缓昆虫的发育速度,延长取食时间,导致其在幼虫阶段储存相对较多的能量,进而影响成虫的寿命;二是因为繁殖的适宜温区往往比生存适宜温区狭窄,低温对繁殖的影响大于对生殖的影响,对成虫低温处理组而言,繁殖受到抑制,幼虫阶段积累的能量更多用于生存,加上低温处理期代谢减弱,这使得成虫寿命出现延长(Nylin and Gotthard, 1998; Marshall and Sinclair, 2015)。在大多数昆虫的发育阶段中,以蛹作为越冬形态的种类占比较大。研究结果表明,小菜蛾耐寒能力由弱到强为低龄幼虫<老龄幼虫<蛹和成虫,蛹的耐寒能力显著高于其他发育阶段(Gu, 2009; 苗鑫等, 2018)。但在本研究中成虫的耐寒性显著高于蛹期和 4 龄幼虫期,比较低温处理的不同阶段,除蛹经低温处理 96 h 之外,成虫平均寿命均为成虫期低温处理>蛹期低温处理>4 龄幼虫低温处理。同时,蛹期低温处理对于存活参数的影响更大,这可能与试验中饲养条件的差异有关。与相同温度下蛹经低温处理组相比,幼虫取食时,可钻入人工饲料块中,从而有效抵御低温的影响,这可能引起了相同低温处理时长下蛹经过低温处理后的羽化率的降低。本研究发现 8 °C 的短期低温处理后,雄虫寿命大于雌虫,但在其他相似的研究中,低温处理南亚果实蝇(黄禹禹等, 2021)、褐飞虱(施辰子等, 2010)、金纹细蛾 *Lithocolletis ringoniella*(曹春玲等, 2013)以及黄斑长翅卷叶蛾 *Acleris fimbriana*(刘永华等, 2019)后的雌成虫寿命长于雄成虫寿命;孙贝贝等(2013)在 10 °C 和 15 °C 下处理羽化后 2-3 d 的稻纵卷叶螟,其雄虫寿命长于雌虫寿命,但差异并不显著;而寄生在杨桃上的桔小实蝇卵在 15 °C 处理下,雄成虫寿命显著长于雌成虫(林

进添等, 2014), 且未经低温处理时雄成虫寿命仍旧长于雌成虫。这可能与物种本身的生理差异性有关, 包括体内代谢酶、保护酶的活性, 能源物质存储等因素。

昆虫的产卵期和产卵前期可以间接反映对昆虫生殖系统的影响。通过对试验种群产卵前期的调查, 可以有效推断种群增长速率(Torres-Vila *et al.*, 2002)。同时, 产卵前期的长短可能会影响成虫能量分配, 由于鳞翅目昆虫成虫期取食甚少, 成虫羽化后所具有的能量基本固定, 产卵前期越长, 成虫维持生存和运动本身消耗的物质和能量相对增多, 用于繁殖的物质和能量就会减少, 从而引起产卵量以及卵的质量下降。大多数昆虫的成虫产卵期和产卵前期均会随着温度的升高或降低呈现出缩短或延长的趋势, 诸如草地螟 *Loxostege sticticalis*(罗礼智和李光博, 1993)、美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae*(王音等, 2000) 以及桃蛀螟(杜艳雨等, 2012) 等, 但也有少数昆虫的成虫产卵前期变动与温度并非呈现线性关系, 如: 南亚果实蝇却在高低温处理下显示随着偏离最适温度越远, 其产卵前期则逐渐延长(黄禹禹等, 2021)。本研究只比较了短期低温下小菜蛾 4 龄幼虫处理组和蛹处理组的产卵前期, 排除低温环境对雌成虫产卵前期直接的影响, 发现 4 龄幼虫处理组产卵前期和产卵期均显著短于蛹组和成虫组相同处理时长的成虫, 同时处理时间延长却对产卵前期和产卵期影响不大(表 2), 因此推测短期的低温胁迫会影响雌成虫的卵巢发育, 进而影响产卵前期和产卵期, 且这个效果存在一定的滞后现象。

生物的繁殖力与环境温度密切相关, 温度过高或者过低均会影响生物种群的繁衍(赵敏等, 2019; 刘安然, 2020)。低温条件下短翅褐飞虱雌成虫产卵量低于正常生长温度的 58%(石保坤等, 2014)。小菜蛾的繁殖力与温度呈抛物线的相关性, 即温度过高或者过低均会影响小菜蛾繁殖能力(但建国等, 1995)。柳熹男等(2015) 将小菜蛾蛹和成虫放置于 4 °C 低温贮藏 5-25 d 不等, 产卵量从 5 d 的 64.9 枚/雌到 20 d 下降为 0 枚/雌。前人(但建国等, 1995; 陈非洲和刘树

生, 2004; 柳熹男等, 2015) 研究中大多数是恒温长期温度胁迫, 而本研究采用的是短期低温处理, 故与恒温处理存在一定的差异。低温对昆虫生殖能力差异的影响从能量的角度进行分析, 大部分昆虫在遭遇极端低温环境时, 会通过能量分配, 将大部分能量运用到种群繁殖中, 从而会导致寿命的缩短(Papaj, 2000)。不同物种在面对低温时所采取的策略不同, 成虫耐寒性差的昆虫会在低温来临之前将大部分能量用于种群繁殖, 增大种群数量, 相反成虫耐寒性较强的物种会在度过低温之后再行种群繁衍。

本研究中, 8 °C 的短期低温会在一定程度上降低小菜蛾蛹的羽化率, 延长成虫寿命、产卵前期和产卵期, 但对产卵量影响较小。同时, 对小菜蛾不同发育阶段进行低温处理, 4 龄幼虫经低温处理后的羽化率高于蛹期低温处理。延安冬季十字花科蔬菜大棚棚内平均温度高于 8 °C, 小菜蛾虽然生存和繁殖受到一定程度抑制, 但大部分能够完成整个世代周期, 可以在大棚内顺利越冬, 且越冬形态多样。棚内零上低温条件下, 不同发育阶段短时低温对小菜蛾生理生化物质和保护酶系造成怎样的影响还有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JE, 2002. Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1): 1-16.
- Cao CL, Li X, Wu SR, Zhang JY, Guo CN, Tian T, 2013. Effects of low temperature on the overwintering pupae and pupal postnatal development of *Phyllonorycter ringoniella* (Lepidoptera: Gracilariidae). *Journal of Plant Protection*, 40(5): 392-398. [曹春玲, 李鑫, 吴素蓉, 张金钰, 郭长宁, 田甜, 2013. 低温对金纹细蛾越冬蛹及蛹后发育的影响. 植物保护学报, 40(5): 392-398.]
- Chen FZ, Liu SS, 2004. Effects of low and subzero temperature on a *Plutella xylostella* laboratory population. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15(1): 99-102. [陈非洲, 刘树生, 2004. 低温对小菜蛾试验种群的影响. 应用生态学报, 15(1): 99-102.]
- Cai HE, Zhang JW, Qin GP, 2015. Simple discuss on topography and engineering geology zoning in loess hilly gully region of Yan'an. *China Civil Engineering Journal*, 48(S2): 386-390. [蔡怀恩, 张继文, 秦广平, 2015. 浅谈延安黄土丘陵沟壑区地形

- 地貌及工程地质分区. 土木工程学报, 48(S2): 386–390.]
- Chen FZ, Liu SS, 2003. Development rate of *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) under constant and variable temperatures. *Acta Ecologica Sinica*, 23(4): 688–694. [陈非洲, 刘树生, 2003. 恒温 and 变温对小菜蛾发育速率的影响. 生态学报, 23(4): 688–694.]
- Dan JG, Liang GW, Pang XF, 1995. Study on experimental population of *Plutella xylostella* under different temperature conditions. *Journal of South China Agricultural University*, 16(3): 11–16. [但建国, 梁广文, 庞雄飞, 1995. 不同温度条件下小菜蛾实验种群的研究. 华南农业大学学报, 16(3): 11–16.]
- Du YL, Guo HM, Sun SL, Zhang MZ, Zhang AH, Wang JB, Qin L, 2012. Effects of temperature on the development and reproduction of the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(5): 561–569. [杜艳丽, 郭洪梅, 孙淑玲, 张民照, 张爱环, 王金宝, 秦岭, 2012. 温度对桃蛀螟生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 55(5): 561–569.]
- Flores-Mejia S, Fournier V, Cloutier C, 2014. Temperature responses of a plant-insect system using a food-web performance approach. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 153(2): 142–155.
- Gu H, 2009. Cold tolerance and overwintering of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) in southeastern Australia. *Environmental Entomology*, 38(3): 524–529.
- Hao JC, Niu JH, 2012. Occurrence regularity and integrated control techniques of diamondback moth (*Plutella xylostella*) in cabbage fields. *Agricultural Technology & Equipment*, 2012(2): 34–35. [郝建成, 牛金红, 2012. 甘蓝田小菜蛾发生规律与综合防治技术. 农业技术与装备, 2012(2): 34–35.]
- He LM, Ge SS, Chen YC, Wu QL, Jiang YY, Wu KM, 2019. The developmental threshold temperature, effective accumulated temperature and prediction model of developmental duration of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Plant Protection*, 45(5): 18–26. [何莉梅, 葛世帅, 陈玉超, 吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明, 2019. 草地贪夜蛾的发育起点温度、有效积温和发育历期预测模型. 植物保护, 45(5): 18–26.]
- Huang YY, Gu PX, Peng XQ, Chen GH, Qi GJ, Zhang XM, Tao M, 2021. Effects of short-term high and low temperature on the development and reproduction of *Bactrocera tau* (Walker). *Plant Protection*, 47(1): 135–142. [黄禹禹, 顾祥鹏, 彭孝琴, 陈国华, 齐国君, 张晓明, 陶玫, 2021. 短时高低温胁迫对南亚实蝇生长发育及繁殖的影响. 植物保护, 47(1): 135–142.]
- Illis C, Moreau J, Pecharová K, Thiéry D, Louâpre P, 2020. Reproductive performance of the european grapevine moth *Lobesia botrana* (tortricidae) is adversely affected by warming scenario. *Journal of Pest Science*, 93(2): 679–689.
- Jiang FZ, Zheng LY, Guo JX, Zhang GR, 2015. Effects of temperature stress on insect fertility and its physiological and biochemical mechanisms. *Journal of Environmental Entomology*, 37(3): 653–663. [蒋丰泽, 郑灵燕, 郭技星, 张古忍, 2015. 温度对昆虫繁殖力的影响及其生理生化机制. 环境昆虫学报, 37(3): 653–663.]
- Jiang XF, Luo LZ, Li KB, Zhao TC, Hu Y, 2001. A study on the cold hardiness of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Acta Ecologica Sinica*, 21(10): 1575–1582. [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.]
- Jin FL, Wang S, Xu XX, 2014. A pure artificial diet and its preparation method for the diamond moth *Plutella xylostella*. China, Patent for invention, CN103478486A. 2014-01-01. [金丰良, 王爽, 许小霞, 2014. 一种小菜蛾幼虫纯人工饲料及其制备方法. 中国, 发明专利, CN103478486A. 2014-01-01.]
- Ke LD, Fang JL, 1979. Biological studies on *Plutella xylostella*: Life history, generation number and temperature relationship. *Acta Entomologica Sinica*, 22(3): 310–319. [柯礼道, 方菊莲, 1979. 小菜蛾生物学的研究: 生活史、世代数及温度关系. 昆虫学报, 22(3): 310–319.]
- Kenna D, Pawar S, Gill RJ, 2021. Thermal flight performance reveals impact of warming on bumblebee foraging potential. *Functional Ecology*, 35(11): 2508–2522.
- Li H, Zhou XR, Pang BP, Zhang ZR, Chang J, Shan YM, 2015. Effects of low temperature stress on the supercooling capacity and development of *Galeruca daurica* Joannis larvae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(2): 434–439. [李浩, 周晓榕, 庞保平, 张卓然, 常静, 单艳敏, 2015. 低温胁迫对沙葱萤叶甲幼虫过冷能力及生长发育的影响. 应用昆虫学报, 52(2): 434–439.]
- Lin JD, Zhang QS, Yu ZM, 2010. Occurrence regularity and integrated control techniques of *Plutella xylostella*. *Modern Agriculture Research*, 2010(11): 31. [林继东, 张全生, 于振民, 2010. 小菜蛾发生规律及综合防治技术. 农村实用科技信息, 2010(11): 31.]
- Lin JT, Liang GW, Lu YY, Zeng L, 2014. Effect of hosts and temperature on biological parameters of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) adult. *Journal of Environmental Entomology*, 36(1): 2–11. [林进添, 梁广文, 陆永跃, 曾玲, 2014. 温度和寄主植物对桔小实蝇成虫主要生物学参数的影响. 环境昆虫学报, 36(1): 2–11.]
- Liu AR, 2020. Effect of temperature on insect fecundity and mechanism. *Jiangxi Agriculture*, 2020(6): 105, 107. [刘安然, 2020. 温度对昆虫繁殖力的影响及其机制初探. 江西农业, 2020 (6): 105, 107.]
- Luo LZ, Li GB, 1993. Effects of temperature on oviposition and longevity of *Loxostege sticticalis* adults. *Acta Entomologica Sinica*, 36(4): 459–464. [罗礼智, 李光博, 1993. 温度对草地螟成虫产卵和寿命的影响. 昆虫学报, 36(4): 459–464.]
- Luo M, Guo JY, Zhou ZS, Wan FH, Gao BD, 2011. Effects of short-term low temperature stress on the development and fecundity of *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(1): 76–82. [罗敏, 郭建英, 周忠实, 万方浩, 高必达, 2011. 短时低温胁迫对广

- 聚萤叶甲发育和生殖的影响. 昆虫学报, 54(1): 76–82.]
- Liu XN, Zhang XF, Yan XZ, Wu LJ, Sun XJ, Hao C, 2015. Effects of low temperature on diamondback moth feeding. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 43(2): 189–191. [柳熹男, 张晓飞, 闫喜中, 吴兰军, 孙学俊, 郝赤, 2015. 不同冷藏条件对小菜蛾室内饲养的影响. 山西农业科学, 43(2): 189–191.]
- Liu YH, Liu J, Yan XF, He Y, 2019. Effects of temperature on the growth, development and reproduction of *Acleris fimbriana* Thunberg (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Forest and Environment*, 39(4): 444–448. [刘永华, 刘娟, 阎雄飞, 贺英, 2019. 温度对黄斑长翅卷叶蛾生长发育及繁殖的影响. 森林与环境学报, 39(4): 444–448.]
- Lu ZQ, Chen LF, 1986. Studies on *Plutella xylostella* in Yangzhou. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 1986(2): 21–23. [陆自强, 陈丽芳, 1986. 扬州地区小菜蛾的研究. 江苏农业科学, 1986(2): 21–23.]
- Marshall KE, Sinclair BJ, 2015. The relative importance of number, duration and intensity of cold stress events in determining survival and energetics of an overwintering insect. *Functional Ecology*, 29(3): 357–366.
- Miao X, Xu SC, Chen YJ, Wu WL, Fan PY, 2018. Study on the cold hardiness and overwintering ability of *Plutella xylostella* in Yan'an area. *Vegetables*, 2018(1): 6–10. [苗鑫, 徐世才, 车银娟, 吴文乐, 范培月, 2018. 延安地区小菜蛾抗寒与越冬能力初探. 蔬菜, 2018(1): 6–10.]
- Nylin S, Gotthard K, 1998. Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, 43: 63–83.
- Papaj DR, 2000. Ovarian dynamics and host use. *Annual Review of Entomology*, 45: 423–448.
- Saito O, Mizushima S, Okuyama SS, Hanada T, Torikura H, Hachiya K, Sato K, 1998. Biology of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) in Hokkaido [Japan]. *Research Bulletin of the Hokkaido National Agricultural Experiment Station (Japan)*, 1998(167): 69–110.
- Sales K, Vasudeva R, Gage MJG, 2021. Fertility and mortality impacts of thermal stress from experimental heatwaves on different life stages and their recovery in a model insect. *Royal Society Open Science*, 8(3): 1–17.
- Shi BS, Hu CX, Huang JL, Hou ML, 2014. Modeling the influence of temperature on development, survival and oviposition of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Acta Ecologica Sinica*, 34(20): 5868–5874. [石保坤, 胡朝兴, 黄建利, 侯茂林, 2014. 温度对褐飞虱发育、存活和产卵影响的关系模型. 生态学报, 34(20): 5868–5874.]
- Shi CZ, Wang HR, Ge LQ, Wu JC, Guo YR, 2010. Effect of low temperature on development and fecundity of *Nilaparvata lugens* (Stal). *Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)*, 28(3): 292–295, 304. [施辰子, 王海荣, 戈林泉, 吴进才, 郭玉人, 2010. 低温对褐飞虱发育、生殖的影响. 上海交通大学学报(农业科学版), 28(3): 292–295, 304.]
- Sinclair BJ, Alvarado LEC, Ferguson LV, 2015. An invitation to measure insect cold tolerance: Methods, approaches, and workflow. *Journal of Thermal Biology*, 53: 180–197.
- Sun BB, Zhang L, Jiang XF, Luo LZ, 2013. Effects of temperature on reproduction in the rice leaf roller. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(3): 622–628. [孙贝贝, 张蕾, 江幸福, 罗礼智, 2013. 成虫期温度对稻纵卷叶螟生殖特性的影响. 应用昆虫学报, 50(3): 622–628.]
- Torres-Vila LM, Rodríguez-Molina MC, Stockel J, 2002. Delayed mating reduces reproductive output of female European grapevine moth, *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Bulletin of Entomological Research*, 92(3): 241–249.
- Wei YF, 2010. Occurrence characteristics and control strategies of *Plutella xylostella*. *Contemporary Horticulture*, 2010(11): 39. [魏云飞, 2010. 小菜蛾的发生特点与防治对策. 现代园艺, 2010(11): 39.]
- Wang Y, Lei ZR, Wen JZ, Huang H, 2000. Effects of temperature on development, feeding, oviposition and life span of *Liriomyza sativae*. *Journal of Plant Protection*, 27(3): 210–214. [王音, 雷仲仁, 问锦曾, 黄虹, 2000. 温度对美洲斑潜蝇发育、取食、产卵和寿命的影响. 植物保护学报, 27(3): 210–214.]
- Wang ZM, 2011. Occurrence characteristics and comprehensive prevention and control measures of *Plutella xylostella* in Neijiang city. *China Plant Protection*, 31(8): 32–34. [王治明, 2011. 内江市小菜蛾发生特点及其综合防控措施. 中国植保导刊, 31(8): 32–34.]
- Xiong LG, Wu QJ, Wang SL, Xu BY, Zhu GR, Zhang YJ, 2010. Biological characteristic of overwintering in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Plant Protection*, 36(2): 90–93. [熊立钢, 吴青君, 王少丽, 徐宝云, 朱国仁, 张友军, 2010. 小菜蛾越冬生物学特性研究. 植物保护, 36(2): 90–93.]
- Xie MH, Zhong YZ, Chen HL, Lin LL, Zhang GL, Xu LN, Wang ZY, Zhang JP, Zhang F, Su WH, 2020. Potential overwintering ability of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) in Anhui province. *Plant Protection*, 46(3): 236–241. [谢明惠, 钟永志, 陈浩梁, 林璐璐, 张光玲, 徐丽娜, 王振营, 张金平, 张峰, 苏卫华, 2020. 草地贪夜蛾在安徽地区越冬能力初探. 植物保护, 46(3): 236–241.]
- Zhang HH, 2004. Fauna of tea fulgora and the major species in China. *Journal of Tea Science*, 24(4): 240–242. [张汉鹄, 2004. 我国茶树蜡蝉区系及其主要种类. 茶叶科学, 24(4): 240–242.]
- Zhang W, Rudolf VHW, Ma CS, 2015. Stage-specific heat effects: Timing and duration of heat waves alter demographic rates of a global insect pest. *Oecologia*, 179(4): 947–957.
- Zhao M, Ji HH, He Z, Sun L, Feng Y, 2019. Affecting factors of survival and fecundity of *Blaps rhynchoptera* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Environmental Entomology*, 41(1): 173–180. [赵敏, 冀焕红, 何钊, 孙龙, 冯颖, 2019. 喙尾蝼甲成虫存活及产卵量的影响因子. 环境昆虫学报, 41(1): 173–180.]