低温驯化对西伯利亚蝗滞育卵过冷却点和自由水及糖原含量变化的影响*

都仁其其格[1**] 额尔敦苏布道[1] 田睿林[1***] 李文博[2] 李 松[1] 侯占铭[1]

（1. 内蒙古师范大学生命科学与技术学院，内蒙古自治区高等学校蒙古高原生物多样性保护与可持续利用重点实验室，呼和浩特 010022；2. 曲靖师范学院生物资源与食品工程学院，曲靖 655011）

摘 要 **【目的】** 西伯利亚蝗 *Aeropus sibiricus* 是高山草原牧草的重要害虫，一年繁殖一代，以卵在土壤中越冬，越冬经历高寒地区的低温，卵的耐低温能力直接影响越冬率。本研究旨在明确西伯利亚蝗卵越冬期间的耐低温特征，为进一步揭示其高寒适应能力和分布特点及发生量预测预报提供基础资料。**【方法】** 对越冬期滞育卵进行不同低温（10、5、0、 - 5、 - 10 ℃）驯化 7 d，以 25 ℃的滞育卵为对照组，测定不同低温驯化后滞育卵的过冷却点（Supercooling point, SCP）、自由水含量、糖原含量。**【结果】** 低温驯化对西伯利亚蝗滞育卵的 SCP 有显著影响，随驯化温度的下降 SCP 降低（P<0.05）；滞育卵自由水含量随驯化温度的下降而减少（P<0.05）；滞育卵糖原含量随着驯化温度的下降，呈先减少后上升再减少的趋势（P<0.05）。**【结论】** 西伯利亚蝗滞育卵随驯化温度的下降，其 SCP 显著降低，自由水含量和糖原含量显著减少，在越冬期通过降低 SCP 和减少自由水含量的策略抵御冬季低温，并调整体内糖原含量增强卵的耐低温能力。

关键词 西伯利亚蝗；滞育卵；低温驯化；过冷却点

The effects of low temperature acclimation on the change in supercooling point, free water, and glycogen content, of diapausing eggs of *Aeropus sibiricus* (Orthoptera: Gomphoceridae)

DURENQIQIGE[1**] EERDUN Subudao[1] TIAN Rui-Lin[1***] LI Wen-Bo[2] LI Song[1] HOU Zhan-Ming[1]

(1. Key Laboratory of Biodiversity Conservation and Sustainable Utilization of Mongolian Plateau for College and University of Inner Mongolia Autonomous Region, College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Hohhot 010022, China; 2. College of Biological Resource and Food Engineering, Qujing Normal University, Qujing 655011, China)

Abstract **[Aim]** To investigate the low temperature tolerance characteristics of overwintering *Aeropus sibiricus* eggs to reveal their adaptability to alpine regions, distribution characteristics and provide basic data for predicting the occurrence of this pest. **[Methods]** Diapause eggs were exposed to different temperatures (10, 5, 0, - 5 and - 10 ℃) for 7 d with diapausing eggs at 25 ℃ serving as the control group. The supercooling point (SCP), free water content and glycogen content of eggs in the treatment and control groups were then measured and compared. **[Results]** The SCP, free water and glycogen content of eggs were all significantly lower at lower temperatures (P<0.05). Glycogen content first decreased during the early stage of temperature acclimation, increased during the middle stage, then decreased again in the late stage. **[Conclusion]** Lower temperatures significantly decrease the SCP, free water content and glycogen content, of diapausing eggs of *A. sibiricus*. The strategy of reducing SCP, free water and glycogen, content is used during the overwintering period, to resist winter low temperatures.

Key words *Aeropus sibiricus*; diapaus eggs; low temperature acclimation; supercooling point

*资助项目 Supported project：内蒙古自然科学基金项目（2025LHMS03058）

**第一作者 First author，E-mail：1606239399@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：tianrl@imnu.edu.cn

收稿日期 Received：2024-09-18；接受日期 Accepted：2024-11-28

西伯利亚蝗 *Aeropus sibiricus* 隶属直翅目 Orthoptera，槌角蝗科 Gomphoceridae，大足蝗属 *Aeropus*，在我国主要分布在内蒙古、新疆、甘肃、黑龙江、吉林等北方省（直辖市、自治区），国外分布于欧洲南部和中部以及俄罗斯西伯利亚和蒙古国等区域（Uvarov，1931；印象初等，1995；Eerdun *et al.*，2023），是蒙古高原和周边地区高原-亚高原常见土蝗，也是高山草原牧草重要害虫之一（赵娜等，2021；Eerdun *et al.*，2023）。西伯利亚蝗一年发生一代，以卵越冬（李娟等，2014；额尔敦苏布道，2023），卵的抗低温能力直接影响越冬率（Song *et al.*，2021；额尔敦苏布道，2023）。

适应温度变化是昆虫重要的生存策略之一，决定着种群分布区域（郭娜等，2020；曹春婧等，2021）。高纬度地区的昆虫，面临冬季低温的生理障碍（耿书宝等，2022），能否越冬主要取决于越冬期虫态的抗低温能力（Song *et al.*，2021）。蝗虫抗低温方面已对黄脊竹蝗 *Ceracris kiangsu*、长额负蝗 *Atractomorpha lata*、中华稻蝗 *Oxya chinensis*、西藏飞蝗 *Locusta migratoria tibetensis* 和意大利蝗 *Calliptamus italicus* 等分布较广物种开展了过冷却点和耐寒性的研究（李虎群等，2008；刘延超等，2017；宋余等，2022；赵倩，2023）。目前对西伯利亚蝗的研究主要在高温胁迫下的代谢特点（李娟等，2014；李爽等，2016；钱雪等，2016）和卵发育特征及胚胎发育规律（何立志等，2017；闫蒙云等，2018；赵娜等，2021）等方面，耐寒性方面的报道仅见于不同发育阶段的耐寒性特点和比较转录组分析（Song *et al.*，2021；赵娜等，2022），对滞育期卵的耐寒性特点研究较少。

西伯利亚蝗以卵在土壤中越冬，在内蒙古大青山 3 月底至 4 月初越冬卵陆续孵化出土，经 4 个龄期若虫，6 月中下旬开始出现成虫，7 月中旬进入产卵盛期，卵期长达 9 个月左右（额尔敦苏布道，2023）。西伯利亚蝗卵胚胎发育经 12 个阶段，刚产下卵在约 1 个月时间内为发育期，此阶段胚胎发育包括第 1 至第 7 阶段；之后为第 8 阶段的滞育期，长达 7 个月左右；第 9 至第 12 阶段为滞育解除后的发育和孵化期（闫蒙云等，2018）。胚胎发育第 8 阶段的滞育期是西伯利亚蝗卵的越冬期。

昆虫的过冷却点（Supercooling point，SCP）和自由水含量等是研究和评价其耐寒性与环境温度适应性的重要参数（李浩等，2014；Li *et al.*，2021；Khabir *et al.*，2023）。目前学界已对西伯利亚蝗卵发育规律等进行了广泛深入的研究，而越冬阶段耐低温规律还需进行系统的研究，为深入了解西伯利亚蝗越冬期滞育卵的耐低温特征，本研究对越冬期滞育的卵进行不同低温驯化的基础上测定了过冷却点、自由水含量以及糖原含量，以期为西伯利亚蝗适应高寒地区越冬的生理生态机制提供基础资料。

1　材料与方法

1.1　供试蝗卵

2023 年 6 月下旬在内蒙古呼和浩特市大青山小井沟高山草原（41°6′2.3″ N，111°51′1.7″ E，海拔 1 800 m）采集西伯利亚蝗成虫，带回实验室置于养虫箱（35 cm×35 cm×35 cm），用禾本科羊草饲养。养虫箱底部放置含水量 20%、厚度 10 cm 的产卵土壤。根据闫蒙云等（2018）滞育卵的胚胎发育研究方法，将蝗卵埋入土壤（含水量 20%）5 cm 深，置于温度 25 ℃，光周期 12L∶12D 的气候箱（博讯，BXG-250），30 d 后获得滞育卵用于实验。

1.2　滞育卵的不同低温驯化

参照呼和浩特市大青山秋冬季气温（源于中国气象数据网 http://data.cma.cn/和中国天气网 https://www.weather.com.cn/），低温驯化处理设置 10、5、0、 - 5 和 - 10 ℃ 5 个温度，每个温度驯化滞育卵 7 d（低温生化培养箱：上海三腾，BIR-80D）后分别测定过冷却点、自由水含量和糖原含量，以 25 ℃的滞育卵为对照组。

1.3　过冷却点测定

采用热电偶方法（萨初如拉，2021）测定各低温驯化卵过冷却点。打开卵鞘将单个卵粒与温

度记录仪（拓普瑞，TP-9000）温感探头充分接触后用脱脂棉固定放入 0.5 mL 微量离心管底部，置于医用低温保存箱（海尔，DW-40L92），记录 SCP。每个温度处理测定 10 粒卵。

1.4 自由水和糖原含量测定

卵的自由水含量是通过冷冻干燥机（德国 Christ，ALPHA1-2LD）进行 24 h 低温干燥后根据鲜重和干重量进行计算，10 粒卵为一个样品，重复 3 次。

糖原含量的测定，参考 Izumi 等（2005）的方法，用浓度为 80%的乙醇溶液获得沉淀，沉淀中加入 10%的三氯乙酸（Trichloro acetic acid，TCA）溶液进行离心（上海卢湘仪，TDZ4-WS 离心机）获得的上清液用于糖原含量的测定，使用苯酚法通过 490 nm 波长分光光度计（上海菁华，UV-1800）进行含量测定，标准曲线用葡萄糖标准品制作。每个样品使用 10 粒卵，重复 3 次。

1.5 数据分析

用 SPSS 18.0 统计软件采用单因素方差分析（One-way ANOVA）并结合 Tukey's 法比较不同处理组之间差异显著性，利用 Graphpad prism 9.5.0 制图软件做图。

2 结果与分析

2.1 不同低温驯化滞育卵的过冷却点

在 10、5、0、 - 5 和 - 10 ℃驯化滞育卵的 SCP 分别为（ - 26.60±0.79）、（ - 27.44±1.36）、（ - 26.81±0.65）、（ - 27.93±1.30）和（ - 27.92±1.02）℃，与对照组 25 ℃的（ - 26.41±1.0）℃相比均表现出有所下降（图 1：A），其中 - 5 和 - 10 ℃驯化卵的 SCP 显著下降（$F_{5.54}$ = 3.667, P < 0.05）。随着驯化温度的下降，西伯利亚蝗滞育卵 SCP 呈下降趋势，相关性系数为 R^2=0.709 3, P=0.035 4，相关性系数大于 0.5，显示滞育卵 SCP 与处理温度存在正相关（图 1：B），表明西伯利亚蝗滞育卵应对低温环境时，采取降低 SCP 来抵御冬季低温环境。

2.2 不同低温驯化滞育卵的自由水含量

为明确西伯利亚蝗滞育卵在不同低温条件的自由水含量的变化，分别测定了不同温度驯化处理滞育卵的自由水含量。对照组滞育卵 25 ℃的自由水含量为 55.72%±0.98%，在 10、5、0、 - 5 和 - 10 ℃驯化处理的自由水含量分别为 53.76%±0.80%、55.15%±1.34%、53.88%±0.97%、52.98%±1.00%和 52.68%±1.32%（图 2：A）。在 0、 - 5 和 - 10 ℃滞育卵驯化的自由水含量显著

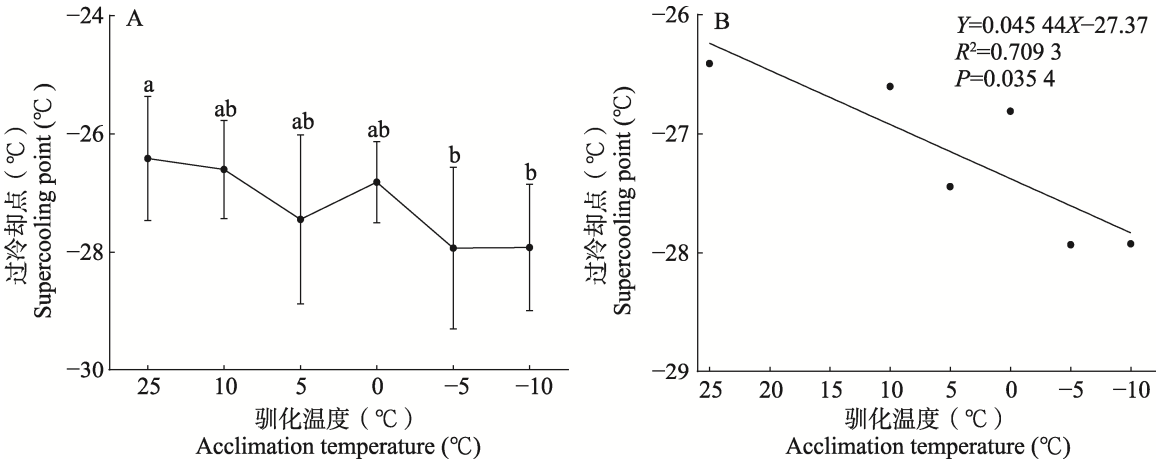

图 1 不同低温驯化后滞育卵的过冷却点（SCP）（A）和驯化温度与过冷却点的相关性分析（B）

Fig. 1 Supercooling point (SCP) of diapause eggs after acclimation at different low temperatures (A) and correlation analysis of acclimation temperature with SCP (B)

图中数据为平均值±标准误，不同字母表示差异显著（P<0.05, Tukey's 检验）。下图同。

Data in the figure are mean±SE. Different letters indicate significant difference (P<0.05, Tukey's test). The same below.

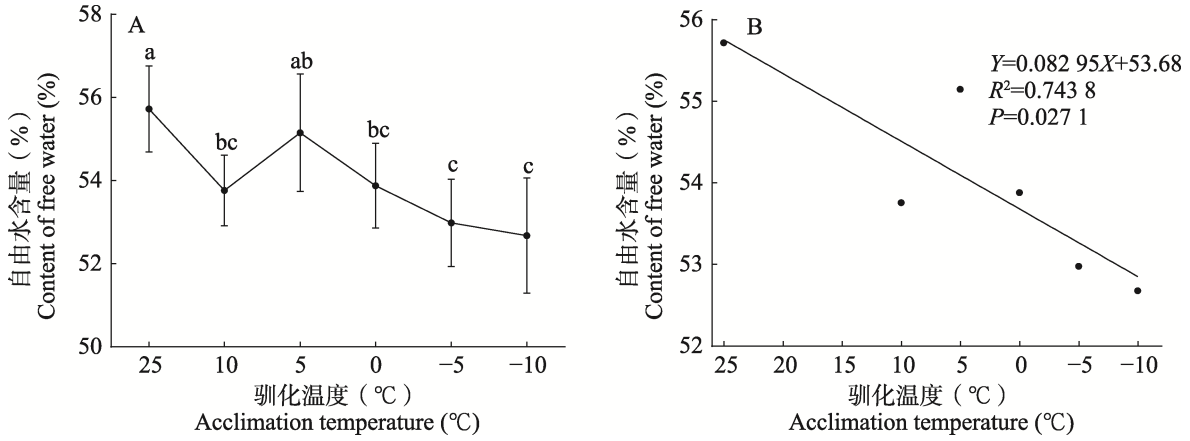

图 2　不同低温驯化后滞育卵的自由水含量（A）和驯化温度与自由水含量相关性分析（B）

Fig. 2　Free water content of diapause eggs after acclimation at different low temperatures (A) and correlation analysis between acclimation temperature and free water content (B)

少于对照组（$F_{5,54}$=10.91，P<0.05）。驯化温度与自由水含量相关性分析结果表明，相关性系数为 R^2 = 0.743 8，P = 0.027 1，呈正相关，温度降低时滞育卵自由水含量减少（图 2：B）。

2.3　不同低温驯化滞育卵的糖原含量

在 10、5、0、 - 5 和 - 10 ℃等低温驯化后，滞育卵的糖原含量分别为（0.040±0.006）、（0.081±0.003）、（0.090±0.002）、（0.108±0.010）和（0.087±0.022）μg/mg，对照组 25 ℃的为（0.078±0.018）μg/mg（图 3）。其中在 10 ℃驯化的滞育卵糖原含量显著减少（$F_{5,12}$=6.702，P<0.05），对照组温度至最低驯化温度，糖原含量呈先减少后上升再减少的趋势。

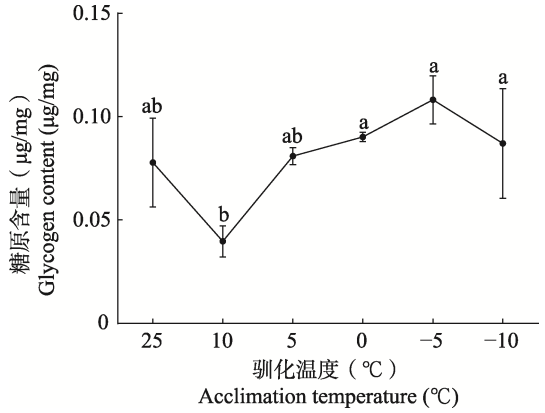

图 3　不同低温驯化后滞育卵的糖原含量变化

Fig. 3　Changes of glycogen content of diapause eggs after acclimation at different low temperatures

3　结论与讨论

大足蝗属是直翅目槌角蝗科中建立较早的一个属。在 20 世纪 30 年代，英国学者 Uvarov 明确了大足蝗属和槌角蝗属 *Gomphocerus* 的区别，同时记录了大足蝗属 3 个物种，其中 *Aeropus sibiricus* 物种包括了 6 个亚种，分别为分布于西西伯利亚的 *A. sibiricus sibiricus*，分布于希腊的 *A. sibiricus graecus*，分布于西班牙中部的 *A. sibiricus hispanicus*，分布于西班牙北部的 *A. sibiricus pyrenaicus*，分布于瑞士的 *A. sibiricus helveticus*，分布于高加索西部（Western Caucasus）的 *A. sibiricus caucasicus*，这些物种均分布于海拔 1 500 m 以上的高山草原（Uvarov，1931）。后来上述 6 个亚种被统一记录为西伯利亚蝗（印象初和夏凯龄，2003）。但是，也有一些学者将本属的物种记入槌角蝗属（印象初等，1995），不使用大足蝗属。目前，大部分学者沿用 Uvarov 的系统，将槌角蝗属和大足蝗属作为槌角蝗科并列的属（印象初和夏凯龄，2003）。现在大足蝗属共记载有 4 个物种，都分布在高海拔地区（Eerdun *et al.*，2023），特别是西伯利亚蝗是蒙古高原及其周边地区高山、亚高山草原和林间草地重要的优势种，是本地区高原-亚高原指示种（何立志等，2017；Song *et al.*，2021）。因此研究西伯利亚蝗越冬期间的耐低温特征是了解本物种分布特点的重要内容，也是预测预报发生量的基础。

西伯利亚蝗以滞育期卵越冬，因此滞育卵的SCP越低对越冬有利。本研究结果显示，随着驯化温度的下降，滞育卵的SCP由（ - 26.41±1.0 ）℃下降到了（ - 27.92±1.02 ）℃，其中在 - 5 和 - 10 ℃驯化的 SCP 显著下降（图 1：A），表明低温驯化对西伯利亚蝗滞育卵的 SCP 有显著影响，驯化温度的下降使其 SCP 下降从而提高耐低温能力。本研究中西伯利亚蝗滞育卵经过低温驯化后 SCP 随驯化温度降低而下降趋势，与小翅雏蝗 *Chorthippus fallax*，意大利蝗 *Calliptamus italicus*，红褐斑腿蝗 *Catantops pinguis* 和宽翅曲背蝗 *Pararcyplera microptera meridionalis* 的结果一致（Hao and Kang, 2004; 王世贵和古丽米热，2006；李娜等，2014；任金龙等，2021）。在 0 ℃驯化的滞育卵 SCP 与对照组相比没有显著差异，这可能是西伯利亚蝗滞育卵在 0 ℃以下的低温改变 SCP，或驯化时间未能达到改变 SCP 的要求，如亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 卵在 0 ℃处理 60 d 后 SCP 显著降低（李娜, 2014）。通过驯化温度与 SCP 关系的相关性分析，西伯利亚蝗滞育卵 SCP 与驯化温度存在正相关（图 1：B）。以上结果表明西伯利亚蝗滞育卵在越冬期间应对温度下降采取降低 SCP 的策略，提高过冷却能力抵御冬季低温。

昆虫体内自由水含量变化是冬季耐低温的重要因素（Tarusikirwa *et al.*，2021）。水椰八角铁甲 *Octodonta nipae*，异色瓢虫 *Harmonia axyridis*，斑须蝽 *Dolycoris baccarum* 等在越冬期体内自由水含量都有所减少（赵静等，2008；华瑞香等，2014；萨初如拉，2021）。本研究中西伯利亚蝗滞育卵随驯化温度的下降其自由水含量从 55.72%±0.98%减少到 52.68%±1.32%，表明低温驯化对滞育卵自由水含量有一定的影响，自由水含量和驯化低温间存在正相关关系（图 2）。西伯利亚蝗滞育卵应对逐渐下降的温度时其自由水含量有减少的趋势。滞育卵自由水含量的减少有助于提高卵内液体浓度，对降低 SCP 有利（李娜等，2014）。

昆虫在自然条件下，越冬前经历一个温度逐步下降的过程，而且在漫长的越冬期间需要一定的能量来维持生命。本研究中西伯利亚蝗滞育卵的糖原含量经过低温驯化后出现先减少后上升再减少的趋势，与椰心叶甲 *Brontispa longissima* 的糖原含量在低温驯化后出现的变化趋势相似（张徐等，2013）。卵的发育是一个独立系统，在温度相对适宜时糖原含量减少可能是新陈代谢相对活跃，将糖原分解为小分子的糖和多元醇等有关（Fraga *et al.*，2013）。随着驯化温度的下降，滞育卵糖原含量上升的可能原因是随着卵内自由水含量降低，提高了糖原浓度（Zhao *et al.*，2019）。在相对较低的低温 - 10 ℃时可能小分子多元醇等冷冻保护剂含量上升导致糖原的含量减少（Pei *et al.*，2020）。

西伯利亚蝗分布于高纬度的高海拔环境，滞育卵经低温驯化后出现 SCP 下降、自由水含量减少、糖原含量先减少后上升再减少，表明随着越冬期环境温度的下降，滞育卵通过对自由水和糖原含量的调整，进一步降低 SCP，提高过冷却能力，增强抗低温能力，提高越冬存活率。西伯利亚蝗滞育卵随环境温度下降表现出的增强过冷却能力和改变自由水和糖原等的含量，为其适应高寒环境提供生理保障。本研究不同低温驯化的时间相同，而且测定集中在 SCP、自由水和糖原含量，为进一步揭示西伯利亚蝗滞育卵的抗低温机理，还需观察不同驯化时间对 SCP 变化的影响，同时有关糖原含量以及相关的海藻糖等小分子糖和多元醇等的变化有待进一步深入研究。

为研究西伯利亚蝗适应高原越冬的耐低温特征，本文对滞育卵进行了低温驯化，结果发现低温驯化后 SCP 和自由水及糖原含量发生变化，随着驯化温度的下降抗低温能力增强。西伯利亚蝗卵的成功越冬与其卵的滞育维持和在此过程中耐低温能力有直接关系，滞育诱导和维持受多种代谢和信号通路的参与及调控，因此为深入了解西伯利亚蝗卵的越冬机制，在掌握营养物质代谢特点的基础上，需开展组学检测和测序，分析主要信号通路的特点和调控机制。

参考文献 (References)

Cao CJ, He JL, Wang ZJ, Wei SH, 2021. Insect community diversity of *Cerasus humilis* orchards in different regions of Ningxia. *Journal of Zhejiang A&F University*, 38(6): 1253–1260. [曹春婧,

何建龙, 王占军, 魏淑花, 2021. 宁夏不同区域欧李园昆虫群落多样性. 浙江农林大学学报, 38(6): 1253–1260.]

Eerdun S, 2023. Study on morphological characteristics and cold tolerance of eggs of *Aeropus sibiricus*. Master dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Normal University. [额尔敦苏布道, 2023. 西伯利亚蝗形态特征和卵的耐寒性研究. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古师范大学.]

Eerdun S, Si H, Tian RL, Mei H, Badumu C, Hu R, 2023. Systematic comparison of two species of genus *Aeropus* Gistel (Orthoptera: Gomphoceridae) from Mongolian Plateau. *Pakistan Journal of Zoology*, 56(1): 201–205.

Geng SB, Hou HL, Zhang J, Qiao L, Jin YL, Yin J, Wang GJ, 2022. Effects of temperature on longevity and fecundity of *Scopula subpunctaria*. *Plant Protection*, 48(3): 118–125. [耿书宝, 侯贺丽, 张洁, 乔利, 金银利, 尹健, 王国君, 2022. 温度对茶银尺蠖成虫寿命和产卵量的影响. 植物保护, 48(3): 118–125.]

Guo N, Gao SJ, Wang N, Han HB, Xu LB, Dong RW, Na R, Na B, 2020. Effects of temperature on the activities of respiratory metabolism-related and antioxidant enzymes in adults of *Oedaleus asiaticus* (Orthoptera: Acridoidea). *Acta Entomologica Sinica*, 63(11): 1358–1365. [郭娜, 高书晶, 王宁, 韩海斌, 徐林波, 董瑞文, 娜仁满都呼, 娜布其亚, 2020. 温度对亚洲小车蝗成虫体内呼吸代谢相关酶和抗氧化酶活性的影响. 昆虫学报, 63(11): 1358–1365.]

Hao SG, Kang L, 2004. Supercooling capacity and cold hardiness of the eggs of the grasshopper *Chorthippus fallax* (Orthoptera: Acrididae). *European Journal of Entomology*, 101(2): 231–236.

He LZ, Liu YP, Yan MY, Liu Q, Li ZW, Ji R, Ye XF, 2017. The respiratory metabolism of overwintering *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acrididae) eggs. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(1): 92–99. [何立志, 刘余平, 闫蒙云, 刘琼, 李占武, 季荣, 叶小芳, 2017. 西伯利亚蝗越冬卵的呼吸代谢规律研究. 应用昆虫学报, 54(1): 92–99.]

Hua RX, Hou YM, Shi ZH, 2014. Changes in the contents of physiologically active substances in *Octodonta nipae* (Coleoptera: Chrysomelidae) after low temperature acclimation. *Acta Entomologica Sinica*, 57(3): 265–273. [华瑞香, 侯有明, 石章红, 2014. 低温驯化后水椰八角铁甲生理活性物质含量的变化. 昆虫学报, 57(3): 265–273.]

Izumi Y, Anniwaer K, Yoshida H, Sonoda S, Fujisaki K, Tsumuki H, 2005. Comparison of cold hardiness and sugar content between diapausing and nondiapausing pupae of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Physiological Entomology*, 30(1): 36–41.

Khabir M, Izadi H, Mahdian K, 2023. The supercooling point depression is the leading cold tolerance strategy for the variegated ladybug, *Hippodamia variegata* (Goezel). *Frontiers in Physiology*, 14: 1323701.

Fraga A, Ribeiro L, Lobato M, Santos V, Silva JR, Gomes H, da Cunha Moraes JL, de Souza Menezes J, de Oliveira CJL, Campos E, da Fonseca RN, 2013. Glycogen and glucose metabolism are essential for early embryonic development of the red flour beetle *Tribolium castaneum*. *PLoS ONE*, 8(6): e65125.

Li CC, Pei JH, Li JL, Liu XB, Ren LL, Luo YQ, 2021. Overwintering larval cold tolerance of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae): Geographic variation in northeast China. *Insects*, 12(2): 116.

Li H, Zhou XR, Pang BP, Chang J, 2014. Supercooling capacity and cold hardiness of *Galeruca daurica* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(2): 212–217. [李浩, 周晓榕, 庞保平, 常静, 2014. 沙葱萤叶甲的过冷却能力与抗寒性. 昆虫学报, 57(2): 212–217.]

Li HQ, Zhang YG, Zhang SM, Zhu EL, Zhang XL, Xie LN, Wang SL, Zhang ZB, 2008. A preliminary observation on the biological characteristics of *Shirakiacris shirakii* and *Atractomorpha sinensis* in Baiyang Lake. *China Plant Protection*, 28(12): 10–14. [李虎群, 张艳刚, 张书敏, 朱恩林, 张小龙, 解丽娜, 王顺良, 张振波, 2008. 白洋淀地区长翅素木蝗、短额负蝗生物学特性初步饲养观察. 中国植保导刊, 28(12): 10–14.]

Li J, Li S, Wang DM, Ji R, 2014. Changes in the contents of stress resistant substances in *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acridoidae) under high temperature stress. *Acta Entomologica Sinica*, 57(10): 1155–1161 [李娟, 李爽, 王冬梅, 季荣, 2014. 高温胁迫下西伯利亚蝗体内抗逆物质含量变化. 昆虫学报, 57(10): 1155–1161.]

Li N, 2014. Cold hardiness and its mechanism of the egg of three grasshopper species in Inner Mongolia grasslands. Master dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University. [李娜, 2014. 内蒙古 3 种草原蝗虫卵的抗寒性及其机理. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学.]

Li N, Zhou XR, Pang BP, 2014. Relationship between supercooling capacity and low molecular sugars and polyols, and amino acids in eggs of *Oedaleus asiaticus*. *Scientia Agricultura Sinica*, 47(24): 4830–4839. [李娜, 周晓榕, 庞保平, 2014. 亚洲小车蝗卵过冷却能力与小分子糖醇及氨基酸的关系. 中国农业科学, 47(24): 4830–4839.]

Li S, Cai MT, Ma WY, Ji R, 2016. Difference in heat tolerance and enzyme activity between *Calliptamus italicus* (Orthopera: Acrididae) and *Gomphocerus sibiricus* (Orthopera: Acrididae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(5): 1077–1083. [李爽, 蔡梦婷, 马婉颖, 季荣, 2016. 意大利蝗和西伯利亚蝗高温耐受能力及酶活性比较研究. 应用昆虫学报, 53(5): 1077–1083.]

Liu YC, Li YJ, Gao Y, Shi SS, 2017. Determination of supercooling point and freezing point of overwintering eggs of two grasshoppers. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 33(23):

95–99. [刘延超, 李颖姣, 高宇, 史树森, 2017. 两种蝗虫越冬卵过冷却点和结冰点的测定. 中国农学通报, 33(23): 95–99.]

Pei JH, Li CC, Ren LL, Zong SX, 2020. Factors influencing cold hardiness during overwintering of *Streltzoviella insularis* (Lepidoptera: Cossidae). *Journal of Economic Entomology*, 113(3): 1254–1261.

Qian X, Dou J, Wang DM, Li S, Jashenko R, Ji R, 2016. Stigma structure and response of respiratory metabolism of *Gomphocerus sibiricus* to high temperature stress. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(4): 837–842. [钱雪, 窦洁, 王冬梅, 李爽, Roman Jashenko, 季荣, 2016. 西伯利亚蝗气门结构及呼吸代谢对高温胁迫的响应. 应用昆虫学报, 53(4): 837–842.]

Ren JL, Zhao L, Ge J, Tu XB, 2021. Seasonal variation in cold hardiness and water content of *Calliptamus italicus* eggs. *Journal of Plant Protection*, 48(1): 179–186. [任金龙, 赵莉, 葛婧, 涂雄兵, 2021. 意大利蝗卵的抗寒能力和含水量的季节变化. 植物保护学报, 48(1): 179–186.]

Sa CRL, 2021. Studies on cold hardiness of *Dolycoris baccarum* (L.) (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) and its mechanisms. Master dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Normal University. [萨初如拉, 2021. 斑须蝽耐寒性及其机理的研究. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古师范大学.]

Song Y, Huang WW, Zhao N, Jiang SH, Hu HX, Ding GC, Ji R, Ye XF, 2022. Cold-resistant substances in overwintering eggs of *Calliptamus italicus* (Orthoptera: Catantopidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 38(1): 63–72. [宋余, 黄伟伟, 赵娜, 蒋思涵, 扈鸿霞, 丁国婵, 季荣, 叶小芳, 2022. 意大利蝗越冬卵抗寒物质分析. 中国生物防治学报, 38(1): 63–72.]

Song Y, Huang WW, Zhou Y, Li ZW, Ji R, Ye XF, 2021. Physiological characteristics and cold tolerance of overwintering eggs in *Gomphocerus sibiricus* L. (Orthoptera: Acrididae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 108(4): e21846.

Tarusikirwa VL, Mutamiswa R, Chidawanyika F, Nyamukondiwa C, 2021. Cold hardiness of the South American tomato pinworm *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae): Both larvae and adults are chill-susceptible. *Pest Management Science*, 77(1): 184–193.

Uvarov BP, 1931. A preliminary revision of the genus *Aeropus* Gistel (*Gomphocerus* auct. partim) (Acrid.). *Eos Madrid*, 7(1): 85–94.

Wang SG, Ablikim·Gulmire, 2006. Cold tolerance and its seasonal variation of *Catantops pinguis* Stal. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17(6): 1133–1136. [王世贵, 古丽米热·阿布克里木, 2006. 红褐斑腿蝗的耐寒能力及其季节性变化. 应用生态学报, 17(6): 1133–1136.]

Yan MY, He LZ, Wang H, Yu F, He L, Yuan L, Liao CM, Liu YP, Li ZW, Ji R, Ye XF, 2018. Developmental characteristics of overwintering eggs and embryos of *Gomphocerus sibiricus*. *Pratacultural Science*, 35(8): 1985–1993. [闫蒙云, 何立志, 王晗, 于非, 何岚, 袁亮, 廖成敏, 刘余平, 李占武, 季荣, 叶小芳, 2018. 西伯利亚蝗越冬卵的发育特征及胚胎发育规律. 草业科学, 35(8): 1985–1993.]

Yin XC, Xia KL, 2003. Fauna Sinica: Insecta, Vol.32, Orthoptera: Acridoidea: Gomphoceridae and Acrididae. Beijing: Science Press. 5–20. [印象初, 夏凯龄, 2003. 中国动物志: 昆虫纲, 第 32 卷, 直翅目, 蝗总科, 槌角蝗科, 剑角蝗科. 北京: 科学出版社. 5–20.]

Yin XC, Shi JP, Yin Z, 1995. A Synonymic Catalogue of Grasshoppers and Their Allies of the World. Beijing: Forestry Publishing House. 46–49. [印象初, 施鉴屏, 印展, 1995. 世界蝗虫及其近缘种类分布目录. 北京: 中国林业出版社. 46–49.]

Zhang X, Lü BQ, Jin QA, Wen HB, Peng ZQ, 2013. Effect of low temperature on the content of cold-tolerant substances in the adult of *Brontispa longissimi* (Gestro). *Chinese Journal of Tropical Crops*, 34(5): 942–946. [张徐, 吕宝乾, 金启安, 温海波, 彭正强, 2013. 低温对椰心叶甲成虫体内几种抗寒物质含量的影响. 热带作物学报, 34(5): 942–946.]

Zhao CC, Yue L, Wang Y, Guo JY, Zhou ZS, Wan FH, 2019. Relationship between copulation and cold hardiness in *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Integrative Agriculture*, 18(4): 900–906.

Zhao J, Yu LY, Li M, Zheng FQ, Zhang F, Xu YY, 2008. Seasonal variation in cold tolerance of the multicolored ladybeetle, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) adults. *Acta Entomologica Sinica*, 51(12): 1271–1278. [赵静, 于令媛, 李敏, 郑方强, 张帆, 许永玉, 2008. 异色瓢虫成虫耐寒能力的季节性变化. 昆虫学报, 51(12): 1271–1278.]

Zhao N, Lü XF, Hu HX, Song Y, Jiang SH, Ji R, Ye XF, 2022. Comparative transcriptome analysis and screening of diapause-associated genes during the egg development of *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acrididae). *Acta Entomolgica Sinica*, 65(9): 1075–1089. [赵娜, 吕雪峰, 扈鸿霞, 宋余, 蒋思涵, 季荣, 叶小芳, 2022. 西伯利亚蝗卵发育过程的比较转录组分析及滞育关联基因筛选. 昆虫学报, 65(9): 1075–1089.]

Zhao N, Song Y, Hu HX, Yu F, Ji R, Ye XF, 2021. Expression and difference of Hc1 and Hc2 during development of *Gomphocerus sibiricus* eggs and their relationships with soil temperature. *Journal of Plant Protection*, 48(1): 165–171. [赵娜, 宋余, 扈鸿霞, 于非, 季荣, 叶小芳, 2021. 西伯利亚蝗卵发育过程中血蓝蛋白基因 Hc1、Hc2 表达、差异及其与土壤温度的关系. 植物保护学报, 48(1): 165–171.]

Zhao Q, 2023. Effect of cold acclimation on the cold hardiness and cold resistant substances of overeintering eggs in *Ceracris kiangsu* Tsai. Master dissertation. Changsha: Central South University of Forestry and Technology. [赵倩, 2023. 冷驯化对黄脊竹蝗越冬卵耐寒性及耐寒物质的影响. 硕士学位论文. 长沙: 中南林业科技大学.]