

冷驯化对异色瓢虫后代生长发育及适合度的影响

赵 静^{1,2}, 陈珍珍¹, 郑方强¹, 张 帆^{3,*}, 印象初¹, 许永玉^{1,*}

(1. 山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018; 2. 潍坊科技学院植物病虫害研究所, 山东寿光 262700;

3. 北京市农林科学院植物保护环境保护研究所, 北京 100089)

摘要: 为明确冷驯化处理对异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 后代生长发育及适合度的影响, 本研究通过两性生命表的制作, 在室内条件下调查了冷处理后其后代发育历期、成虫产卵前期、寿命和生殖力以及后代生命表参数。结果表明: 冷驯化使异色瓢虫后代卵的发育历期延长, 幼虫(1–4龄)和蛹的发育历期则缩短; 随着冷驯化时间的延长, 后代体长和体重增量均减小。且完成发育的后代成虫产卵前期延长, 寿命缩短, 生殖力下降。后代生命表参数内禀增长率(r)、周限增长率(λ)、净生殖率(R_0)和年龄特征存活率(l_x)均降低, 但是后代雌虫所占比例却升高。此外, 冷驯化类型对异色瓢虫后代生长发育的影响也不相同。经相同时间(5 d)的低温诱导, 变温诱导的后代成虫寿命比恒定低温诱导的长, 但是生殖力却低; 变温诱导的后代生命表参数(r , λ 和 R_0)均小于恒定低温诱导的, 但是 l_x 却高于恒定低温诱导的。结果说明, 异色瓢虫亲代经历冷驯化, 这种对低温的可塑性反应会延伸到下一代, 而且还能够影响后代的适合度, 这对其在低温下的存活和繁殖具有重要的意义。

关键词: 异色瓢虫; 冷驯化; 母代效应; 适合度; 生命表参数; 两性生命表

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2012)07-0810-06

Effects of cold acclimation on developmental characteristics and fitness of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) offsprings

ZHAO Jing^{1,2}, CHEN Zhen-Zhen¹, ZHENG Fang-Qiang¹, ZHANG Fan^{3,*}, YIN Xiang-Chu¹, XU Yong-Yu^{1,*} (1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2. Institute of Plant Diseases and Pests, Weifang University of Science & Technology, Shouguang, Shandong 262700, China; 3. Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100089, China)

Abstract: In order to clarify the effects of cold acclimation on development and fitness of *Harmonia axyridis* (Pallas) offsprings, based on age-stage, two-sex life tables, we investigated the developmental duration, pre-oviposition period, fecundity, adult life span and population parameters of the offsprings from parental populations with cold acclimation in the laboratory condition. The results showed that for offsprings, the egg developmental period increased while the larval (1–4 instar) and pupal durations were shortened. Variation of body length and body weight gain decreased with the duration of cold acclimation prolonged. Cold acclimation of parents could significantly delayed pre-oviposition period of the offsprings, lowered fecundity, and shortened adult life span. For population parameters of offsprings from the acclimated parental generation, the intrinsic rate of increase (r), the finite rate of increase (λ), the net reproduction rate (R_0) and the age-specific survival rate (l_x) significantly decreased whereas the proportion of females increased. In addition, the type of cold acclimation had a dramatic impact on growth and development of offsprings, with longer longevity and higher l_x for offsprings from the acclimated parental generation at the fluctuating temperature than at the constant temperature 5°C, but lower fecundity and population parameters (r , λ and R_0). The results suggest that plastic responses to chilling are not only realized within the parental generation but also extend across generations, which is very important for *H. axyridis* to survive and reproduce at low temperature.

Key words: *Harmonia axyridis*; cold acclimation; maternal effects; fitness; life table parameters; two-sex life table

基金项目: 国家重点基础研究发展规划(“973”计划)项目(2006CB102005); 山东省利用全球环境基金赠款科研项目(TF090802)

作者简介: 赵静, 女, 1983年生, 山东肥城人, 博士, 讲师, 研究方向为害虫生物防治, E-mail: zhjlovely@163.com

* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: xuyy@sdau.edu.cn; zf6131@263.net

收稿日期 Received: 2012-03-02; 接受日期 Accepted: 2012-06-25

昆虫在低温胁迫前经历一定的冷驯化过程能够增强其耐寒能力 (Fields *et al.*, 1998; Jing and Kang, 2003; Wang *et al.*, 2006), 这种现象具有明显的生态适应和进化意义 (王宪辉等, 2003; 陈兵和康乐, 2005; 王艳敏等, 2010)。自然界中这种驯化过程也是昆虫的越冬策略之一 (Goto *et al.*, 1998)。对于冷驯化现象, 其诱导条件、生理生化机制及其生态适应意义等在许多昆虫中都有了比较详细的论述。

目前对昆虫冷驯化反应的研究也大多集中在这些方面。研究发现昆虫亲代经历冷驯化后, 这种可塑性反应可能会延伸到下一代, 并影响后代的适合度 (Magiafoglou and Hoffmann, 2003), 但是对这方面的认识还比较浅显。其中对模式生物黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的研究较多。

异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas) 属鞘翅目 (Coleoptera) 瓢虫科 (Coccinellidae), 对蚜虫、叶螨、介壳虫等重要害虫具有很强的捕食能力, 是一种重要的生防天敌 (Koch, 2003; 王甦等, 2007)。自然界中, 异色瓢虫以成虫滞育越冬, 冬季低温造成成虫大量死亡, 影响着春季其在田间的分布、种群数量和发生动态。适度的冷驯化可以提高异色瓢虫成虫的低温抵抗力 (赵静等, 2008, 2010), 然而, 冷驯化诱导耐寒性的增加是否影响了其后代的生殖或发育, 目前还不清楚。为明确冷驯化处理对异色瓢虫后代生长发育及适合度的影响, 本研究通过两性生命表的制作, 在室内对其后代发育历期、成虫产卵前期、寿命和生殖力以及后代生命表参数等进行了研究, 以期阐明冷驯化、耐寒性和生殖代价三者间的关系, 这不仅丰富了昆虫冷驯化与耐寒性的研究体系, 为理解昆虫低温适应性机制提供证据, 还可以为异色瓢虫人工低温贮存和田间释放技术提供理论依据和数据支持, 对充分发挥其在害虫生物防治中的作用具有重要的实践意义。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

异色瓢虫于 2008 年 5 月采集自山东省泰安市郊区桃园内 (36°15'N, 116°59'E), 采回后挑选健康成虫引入到人工气候室内定殖饲养。具体定殖饲养规格流程如下: 将成虫置入养虫笼 [金属框架 + 尼龙网 (120 目), 35 cm × 40 cm × 50 cm, 25 头/笼] 内集中饲养, 笼内放置有足量豆蚜 *Aphis curviness* Koch 的蚕豆苗, 且每 48 h 更换一次。待雌

雄成虫交配产卵后, 取出带有卵块的蚕豆叶片移入洁净的玻璃培养皿 (D = 9.0 cm) 中, 孵化后转移至另一养虫笼内继续饲养豆蚜至成虫。饲养期间为降低幼虫自残行为的发生, 每 48 h 更换一次蚕豆苗以提供充足的蚜虫。新羽化成虫在养虫笼内单独饲养 (25 头/笼)。人工气候室设置环境条件参数分别为温度 25 ± 1℃, 相对湿度 65% ± 5%, 光周期 16L:8D。室内瓢虫种群均饲养 2 代以上用于试验。

1.2 异色瓢虫的冷驯化和生命表实验

1.2.1 冷驯化处理: 将同一时间羽化的成虫单头饲养至性成熟 (未交配), 挑选健康雌雄成虫分别进行以下两种低温诱导, 每处理 20 头 (♀:♂ = 1:1) 成虫, 重复 3 次。饲养在 25℃ 下未进行冷驯化处理的作为对照。恒定低温诱导: 在 5℃ 下诱导 3 d 和 5 d; 变温诱导: 由 10℃ → 5℃ → 0℃, 每 8 h 降温 5℃, 24 h 循环一次, 诱导 3 d 和 5 d。

1.2.2 冷驯化种群的生长发育和繁殖实验: 低温诱导结束随机将成虫进行雌雄配对, 然后转移至饲养条件下 (温度 25 ± 1℃, 相对湿度 65% ± 5%, 光周期 16L:8D) 在马灯罩内饲养至交配产卵, 将所产的新鲜卵块分别移入洁净培养皿 (D = 5 cm) 中, 皿口覆盖封口膜, 并用解剖针扎取若干通气口。将卵块转移至人工气候内, 每天 8:00, 15:00 和 22:00 观察 3 次, 记录孵化卵的数量, 统计卵的发育历期和孵化数。待卵孵化, 挑取大小一致的初孵幼虫 100 头用毛笔轻触至指形玻璃管 (7 cm × 2 cm) 内单头饲养 (饲喂豆蚜), 每 24 h 更新食物一次。每天 8:00 和 16:00 观察幼虫的发育情况并记录龄期及各龄期的死亡数。待幼虫化蛹, 记录蛹期及成虫羽化数。成虫羽化后雌雄配对饲养在马灯罩内 (饲喂豆蚜), 用纱布封口, 每罐内放置 1 对。待成虫产卵后每天定时检查记录产卵量至成虫死亡, 统计雌虫产卵前期、产卵历期、逐日产卵量、总产卵量和寿命。此外, 在异色瓢虫发育过程中测量幼虫每一龄期的体长 (解剖镜下测量, 单位: mm) 及体重 (电子天平测量, 单位: mg)。并计算幼虫各龄期体重及体长增量。

1.2.3 两性生命表的制作和分析: 将记录的异色瓢虫各龄期的发育时间、存活数、寿命、产卵数等数据, 用 Excel 依照 Chi 和 Liu (1985) 所发表的两性年龄-龄期生命表和 Chi (1988) 的多行矩阵法生命表分析法, 将种群结构以两性年龄-龄期生长矩阵、发育速率矩阵、繁殖矩阵、存活率矩阵、死亡分布矩阵和稳定日龄分布矩阵表示, 并计算种群净生殖

率(R_0)、内禀增长率(r)、周限增长率(λ)、年龄特征存活率(l_x)等种群参数。

种群参数采用两性年龄-龄期生命表方法分析软件进行。该软件采用 Windows 操作系统的 Visual Basic 编程,由台湾中兴大学昆虫学系主任齐心教授提供。净生殖率(R_0)、种群内禀增长率(r)和周限增长率(λ)等种群参数的计算公式如下:

$$\text{世代净生殖率 } R_0 = \sum l_x m_x; \text{ 种群内禀增长率 } r = \sum e^{-r(x+1)} l_x m_x; \text{ 周限增长率 } \lambda = \exp(r)$$

其中 l_x 为达到 x 年龄时的存活率, m_x 为年龄为 x 的雌虫平均生殖量。

1.3 数据处理

利用统计软件 SPSS16.0 for Windows 对所得数

据进行统计分析,获得平均值和标准误。对不同处理间的差异进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)和 Tukey 氏 HSD 多重比较。

2 结果与分析

2.1 冷驯化对后代发育历期的影响

如表 1 所示,异色瓢虫亲代经历冷驯化后,后代卵的发育历期延长,幼虫(1-4 龄)和蛹的发育历期则缩短。方差分析表明在恒定低温 5℃ 下诱导 5 d (C5℃/5 d) 对 1 龄幼虫的发育历期有显著的影响($F = 4.230$, $df = 4$, $P < 0.01$),但是不论经恒定低温还是变温诱导对其后代其他发育阶段(卵期、2-3 龄和蛹期)发育历期的影响并不明显。

表 1 冷驯化对异色瓢虫后代发育历期的影响

Table 1 Developmental duration of different stages of *Harmonia axyridis* offsprings from the cold-acclimated parental generation

冷驯化处理 Cold acclimation	发育历期 Development duration (d)					
	卵 Egg	1 龄幼虫 1st instar larva	2 龄幼虫 2nd instar larva	3 龄幼虫 3rd instar larva	4 龄幼虫 4th instar larva	蛹 Pupa
对照 CK	2.67 ± 0.09 a	2.39 ± 0.07 a	1.93 ± 0.09 a	2.10 ± 0.13 a	5.45 ± 0.14 a	3.71 ± 0.11 a
C5℃/3 d	2.81 ± 0.11 a	2.16 ± 0.07 ab	1.74 ± 0.08 a	1.97 ± 0.09 a	5.27 ± 0.10 a	3.57 ± 0.08 a
C5℃/5 d	3.02 ± 0.09 a	1.96 ± 0.08 b	1.67 ± 0.09 a	1.83 ± 0.12 a	5.13 ± 0.09 a	3.37 ± 0.09 a
F5℃/3 d	2.74 ± 0.09 a	2.24 ± 0.07 ab	1.90 ± 0.10 a	2.08 ± 0.11 a	5.39 ± 0.15 a	3.63 ± 0.12 a
F5℃/5 d	2.86 ± 0.10 a	2.11 ± 0.09 ab	1.82 ± 0.10 a	1.98 ± 0.11 a	5.21 ± 0.10 a	3.50 ± 0.11 a

C5℃/3 d 和 C5℃/5 d 分别表示在恒定低温 5℃ 下诱导 3 d 和 5 d; F5℃/3 d 和 F5℃/5 d 分别表示经变温诱导 3 d 和 5 d, 对照为未经冷驯化处理。各数据均为平均值 ± 标准误, 同列数据后标记不同小写字母表示在 0.05 水平下具有显著差异。下同。C5℃/3 d and C5℃/5 d mean acclimation at the constant temperature 5℃ for 3 d and 5 d, respectively; F5℃/3 d and F5℃/5 d mean acclimation at the fluctuating temperature for 3 d and 5 d, respectively; CK means not subjected to cold acclimation. The data in the table are mean ± SE, and those in the same column followed with different letters mean significant differences at the 0.05 level detected by One-Way ANOVA (Tukey's HSD multiple range test). The same below.

2.2 冷驯化对后代体长和体重增量的影响

异色瓢虫亲代经历冷驯化后,随着诱导时间的延长,后代幼虫体长增量减小,其中经变温诱导 5 d (F5℃/5 d) 对 2 龄和 3 龄幼虫有显著的影响($F = 2.915$, $df = 4$, $P < 0.05$; $F = 3.120$, $df = 4$, $P < 0.05$),但是对 1 龄和 4 龄幼虫体长增量的影响并不明显(表 2); 同样,后代幼虫和蛹的体重增量也减小,其中对 1 龄幼虫体重增量的影响并不明显,而对 2-4 龄幼虫($F = 3.449$, $df = 4$, $P < 0.05$; $F = 6.321$, $df = 4$, $P < 0.01$; $F = 2.963$, $df = 4$, $P < 0.05$)和蛹($F = 25.221$, $df = 4$, $P < 0.01$)的体重增量有明显的影响(表 3)。

2.3 冷驯化对后代成虫产卵前期、寿命及生殖力的影响

由表 4 可以看出:异色瓢虫亲代经历冷驯化后,随着诱导时间的延长,完成发育的后代雌虫产卵前期延长(C5℃/3 d < F5℃/3 d < F5℃/5 d < C5℃/5 d),生殖力下降(C5℃/3 d > F5℃/3 d > C5℃/5 d > F5℃/5 d),寿命缩短(F5℃/3 d > C5℃/3 d > F5℃/5 d > C5℃/5 d)。方差分析表明冷驯化处理对后代雌虫产卵前期($F = 13.243$, $df = 4$, $P < 0.01$)、生殖力($F = 7.879$, $df = 4$, $P < 0.01$)和寿命($F = 22.494$, $df = 4$, $P < 0.01$)均有显著的影响。而且经相同时间的诱导,恒定低温诱导的后代成虫寿命要小于变温诱导的,但是生殖力却高于变温诱导的。

表 2 冷驯化对异色瓢虫后代幼虫体长增量的影响

Table 2 Body length variation of each developmental stage of larva in *Harmonia axyridis* offsprings from the cold-acclimated parental generation

冷驯化处理 Cold acclimation	体长净增量 Net increase of body length (mm)			
	1 龄幼虫	2 龄幼虫	3 龄幼虫	4 龄幼虫
	1st instar larva	2nd instar larva	3rd instar larva	4th instar larva
对照 CK	1.74 ± 0.04 a	3.03 ± 0.07 a	2.24 ± 0.19 a	2.94 ± 0.31 a
C5℃/3 d	1.69 ± 0.03 a	2.88 ± 0.10 ab	1.99 ± 0.11 ab	2.52 ± 0.16 a
C5℃/5 d	1.68 ± 0.03 a	2.71 ± 0.10 ab	1.64 ± 0.19 ab	2.28 ± 0.17 a
F5℃/3 d	1.73 ± 0.03 a	2.90 ± 0.09 ab	2.10 ± 0.17 ab	2.76 ± 0.09 a
F5℃/5 d	1.65 ± 0.03 a	2.66 ± 0.10 b	1.58 ± 0.12 b	2.39 ± 0.09 a

表 3 冷驯化对异色瓢虫后代体重增量的影响

Table 3 Body weight gain of different developmental stages of *Harmonia axyridis* offsprings from the cold-acclimated parental generation

冷驯化处理 Cold acclimation	体重净增量 Net body weight gain (mg)				
	1 龄幼虫	2 龄幼虫	3 龄幼虫	4 龄幼虫	蛹
	1st instar larva	2nd instar larva	3rd instar larva	4th instar larva	Pupa
对照 CK	0.68 ± 0.10 a	2.42 ± 0.16 a	6.89 ± 0.43 a	23.87 ± 1.07 a	33.49 ± 0.73 a
C5℃/3 d	0.69 ± 0.05 a	2.19 ± 0.09 ab	6.23 ± 0.30 a	22.38 ± 1.10 ab	25.18 ± 0.97 bc
C5℃/5 d	0.58 ± 0.05 a	1.98 ± 0.08 ab	5.40 ± 0.42 ab	18.08 ± 1.08 b	18.73 ± 1.11 d
F5℃/3 d	0.67 ± 0.10 a	2.31 ± 0.07 ab	6.28 ± 0.28 a	21.40 ± 0.89 ab	28.89 ± 1.12 b
F5℃/5 d	0.64 ± 0.07 a	1.88 ± 0.12 b	4.65 ± 0.31 b	19.42 ± 1.40 ab	21.56 ± 0.95 cd

表 4 冷驯化后异色瓢虫后代成虫的产卵前期、寿命及生殖力

Table 4 Pre-oviposition period, longevity and fecundity of *Harmonia axyridis* adult offsprings from the cold-acclimated parental generation

冷驯化处理 Cold acclimation	产卵前期 (d)	每雌产卵量	成虫寿命 (d)
	Pre-oviposition period	Number of eggs laid per female	Adult longevity
对照 CK	11.1 ± 0.5 c	986.8 ± 84.4 a	57.7 ± 2.3 a
C5℃/3 d	13.2 ± 0.4 b	774.4 ± 87.2 ab	45.6 ± 2.0 b
C5℃/5 d	15.8 ± 0.7 a	532.4 ± 78.4 bc	32.3 ± 1.8 c
F5℃/3 d	13.5 ± 0.4 b	694.0 ± 64.4 abc	51.2 ± 1.7 b
F5℃/5 d	15.2 ± 0.6 a	409.3 ± 60.7 c	37.6 ± 2.7 c

表 5 冷驯化后异色瓢虫后代生命表参数

Table 5 Population parameters of *Harmonia axyridis* offsprings from the cold-acclimated parental generation

冷驯化处理 Cold acclimation	生命表参数 Life table parameters		
	内禀增长率	周限增长率	净生殖力(后代/个体)
	Intrinsic rate of increase	Finite rate of increase	Net reproduction rate
	r	λ	R_0
对照 CK	0.1484	1.1600	382.65
C5℃/3 d	0.1454	1.1565	276.57
C5℃/5 d	0.1280	1.1366	159.72
F5℃/3 d	0.1379	1.1423	277.62
F5℃/5 d	0.1234	1.1313	115.85

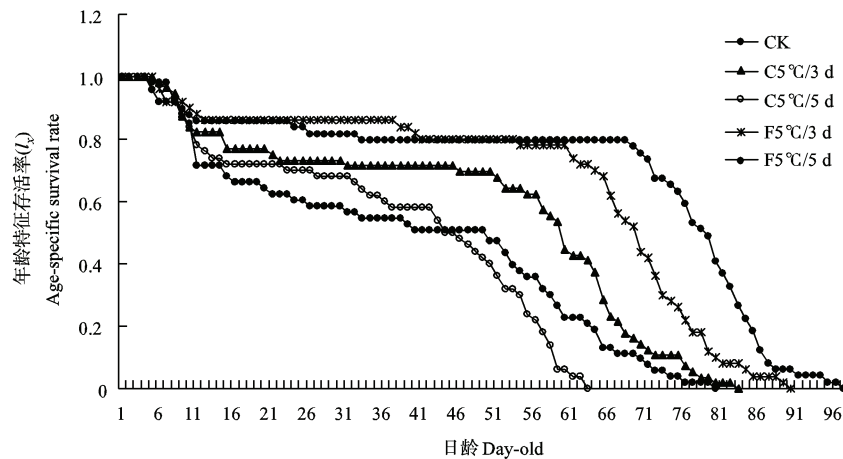


图 1 异色瓢虫亲代经历冷驯化其后代种群的年龄特征存活率

Fig. 1 The age-specific survival rate (l_x) of *Harmonia axyridis* offsprings from the acclimated parental generation

2.4 冷驯化对后代种群参数的影响

异色瓢虫亲代经历冷驯化后, 后代生命表参数内禀增长率(r)、周限增长率(λ)、净生殖力(R_0) (表 5) 和年龄特征存活率(l_x) (图 1) 均降低, 而后代雌虫所占比例却升高(图 2)。且经相同时间的低温诱导, 变温诱导的后代生命表参数(r , λ 和 R_0) 均小于恒定低温诱导的, 但是 l_x 却高于恒定低温诱导的。

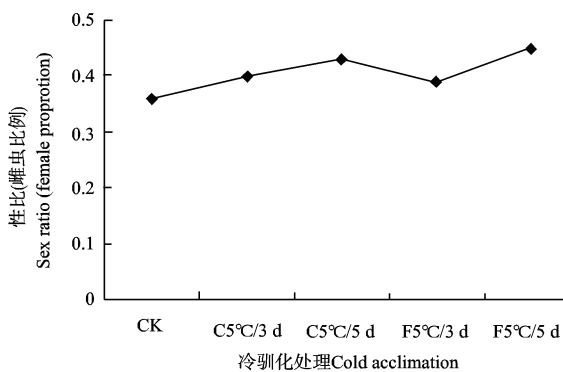


图 2 异色瓢虫亲代经历冷驯化其后代种群的雌虫比例

Fig. 2 Proportion of females of *Harmonia axyridis* offsprings from parents subjected to cold acclimation

3 讨论

适度的冷驯化可以提高异色瓢虫成虫的低温抵抗力(赵静等, 2008, 2010), 但是冷驯化在诱导昆虫耐寒能力增加的同时不可避免地对生长发育或者适合度的其他方面产生影响。本研究表明异色瓢虫亲代经历冷驯化后, 后代卵的发育历期延长, 幼虫(1-4 龄)和蛹的发育历期则缩短。然而, 除对 1 龄幼虫的发育历期有显著的影响外, 对其他发育阶

段(卵期、2-3 龄和蛹期)的影响并不明显。Rako 和 Hoffmann (2006) 研究发现冷驯化对黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 后代发育历期和个体大小均没有明显影响。但是, 随着冷驯化时间的延长, 异色瓢虫后代体长及体重增量均减小。Watson 和 Hoffmann (1996) 研究表明冷驯化使黑腹果蝇后代卵的孵化率及幼虫存活率降低。这与本研究结果一致, 冷驯化导致异色瓢虫后代种群年龄特征存活率(l_x)降低。

本研究表明冷驯化使异色瓢虫后代雌虫产卵前期延长, 生殖力下降, 成虫寿命缩短; 后代生命表参数内禀增长率(r)、周限增长率(λ)、净生殖率(R_0) 均降低。因此, 冷驯化诱导异色瓢虫耐寒性的增加是以其生殖损害为代价的。这种现象同样发生在其他种类的昆虫中, 家蝇 *Musca domestica* 的蛹经过冷驯化后, 羽化后的成虫寿命缩短 (Coulson and Bale, 1992)。非滞育状态的捕食螨 *Euseius finlaandicus* 在缓慢降温过程后, 总生殖能力降低, 后代的存活率也比对照要低 (Broufas and Koveos, 2001)。此外, 冷驯化类型对后代生长发育的影响也不相同, 而且经相同时间的低温诱导, 变温诱导的后代成虫寿命比恒定低温诱导的长, 但是生殖力却低; 变温诱导的后代生命表参数(r , λ 和 R_0) 均小于恒定低温诱导的, 但是 l_x 却高于恒定低温诱导的。这可能是由于变温诱导过程中所消耗的能量比恒定低温诱导的要高, 这与 Marshall 和 Sinclair (2009) 的研究结果一致。

在很多种类的昆虫中, 驯化不仅仅是单一的生理上的调整, 而是一种综合的反应 (Hazel, 1995)。目前, 已研究发现冷驯化涉及复杂的膜重构过程

(Michaud and Denlinger, 2006; Kayukawa *et al.*, 2007)、酶系统的适应性改变(赵静等, 2010)以及一些基因的表达(抗冻蛋白基因和热激蛋白 Hsp70 基因)(Hoffmann *et al.*, 2003)。冷驯化诱导昆虫耐寒性增加是一种复杂的生理生化过程, 这一过程中昆虫体内发生的一系列生理变化是需要消耗大量物质和能量的, 因此对昆虫来说要付出相当的在生殖或发育方面的代价(陈兵和康乐, 2005)。冷驯化对昆虫来说收益和代价兼有, 在增强耐寒能力的同时, 对生殖力在某种程度上又会造成不利影响。冷驯化、耐寒性和适合度方面的代价三者关系的进化历程和意义有待深入研究, 如何使这种关系达到最优化, 这是非常重要的。而且自然界中昆虫所经历的是一个循环的波动温度, 模拟自然界温周期驯化对其有着重要的意义。

参 考 文 献 (References)

- Broufas GD, Koveos DS, 2001. Rapid cold hardening in the predatory mite *Euseius (Amblyseius) finlaandicus* (Acari: Phytoseiidae). *Journal of Insect Physiology*, 47: 699–708.
- Chen B, Kang L, 2005. Insect population differentiation in response to environmental thermal stress. *Progress in Natural Science*, 15(3): 265–271. [陈冰, 康乐, 2005. 昆虫对环境温度胁迫的适应与种群分化. 自然科学进展, 15(3): 265–271]
- Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environmental Entomology*, 17(1): 26–34.
- Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bulletin Institute of Zoology Academia Sinica*, 24: 225–240.
- Coulson SC, Bale JS, 1992. Effect of rapid cold hardening on reproduction and survival of offspring in the housefly *Musca domestica*. *Journal of Insect Physiology*, 38(6): 421–424.
- Fields PG, Fleurat-Lessard F, Lavenseau L, Febvay G, Peypelut L, Bonnot G, 1998. The effect of cold acclimation and deacclimation on cold tolerance, trehalose and free amino acid levels in *Sitophilus granarius* and *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera). *Journal of Insect Physiology*, 44: 955–965.
- Goto M, Fuji M, Suzuki K, Sakai M, 1998. Factors affecting carbohydrate and free amino acid content in overwintering larvae of *Enosima leucotaeniella*. *Journal of Insect Physiology*, 44: 87–94.
- Hazel JR, 1995. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? *Annual Review of Physiology*, 57: 32–36.
- Hoffmann AA, Sørensen JG, Loeschke V, 2003. Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *Journal of Thermal Biology*, 28: 175–216.
- Jing XH, Kang L, 2003. Geographical variation in egg cold hardiness: a study on the adaptation strategies of the migratory locust *Locusta migratoria* L. *Ecological Entomology*, 28: 151–158.
- Kayukawa T, Chen B, Hoshizaki S, Ishikawa Y, 2007. Upregulation of a desaturase is associated with the enhancement of cold hardiness in the onion maggot, *Delia antiqua*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 37(11): 1160–1167.
- Koch RL, 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science*, 3: 1–16.
- Magiafoglou A, Hoffmann AA, 2003. Cross-generation effects due to cold exposure in *Drosophila serrata*. *Functional Ecology*, 17: 664–672.
- Marshall KE, Sinclair BJ, 2009. Repeated stress exposure results in a survival-reproduction trade-off in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of Royal Society B*, 277: 963–969.
- Michaud MR, Denlinger DL, 2006. Oleic acid is elevated in cell membranes during rapid cold-hardening and pupal diapause in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *Journal of Insect Physiology*, 52: 1073–1082.
- Rako L, Hoffmann A, 2006. Complexity of the cold acclimation in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 52: 94–104.
- Wang HS, Zhou CS, Guo W, Kang L, 2006. Thermoperiodic acclimations enhance cold hardiness of the eggs of the migratory locust. *Cryobiology*, 53: 206–217.
- Wang S, Zhang RZ, Zhang F, 2007. Research progress on biology and ecology of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18(9): 2117–2126. [王甦, 张润志, 张帆, 2007. 异色瓢虫生物生态学研究进展. 应用生态学报, 18(9): 2117–2126]
- Wang XH, Qi XL, Kang L, 2003. Rapid cold hardening in insect and its ecological adaptation. *Progress in Natural Science*, 13(11): 1128–1133. [王宪辉, 齐宪磊, 康乐, 2003. 昆虫的快速冷驯化现象及其生态适应意义. 自然科学进展, 13(11): 1128–1133]
- Wang YM, Wu JX, Wan FH, 2010. Response of insects to extreme high and low temperature stresses. *Journal of Environmental Entomology*, 32(2): 250–255. [王艳敏, 仵均祥, 万方浩, 2010. 昆虫对极端高低温胁迫的响应研究. 环境昆虫学报, 32(2): 250–255]
- Watson MJO, Hoffmann AA, 1996. Acclimation, cross-generation effects, and the response to selection for increased cold resistance in *Drosophila*. *Evolution*, 50: 1182–1192.
- Zhao J, Chen ZZ, Qu JJ, Zhang F, Yin XC, Xu YY, 2010. Responses of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) adults to cold acclimation and the related changes of activities of several enzymes in their bodies. *Acta Entomologica Sinica*, 53(2): 147–153. [赵静, 陈珍珍, 曲建军, 张帆, 印象初, 许永玉, 2010. 异色瓢虫成虫冷驯化反应及体内几种酶活力的相关变化. 昆虫学报, 53(2): 147–153]
- 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]

(责任编辑: 武晓颖)