

取食不同食物的草地贪夜蛾的过冷却点和结冰点

张 悅^{1#}, 邓晓悦^{1#}, 张雪艳¹, 蒋春先^{1*}, 黄 川¹,
陈昊楠¹, 李 庆¹, 封传红², 马 利²

(1. 四川农业大学农学院, 成都 611130; 2. 四川省农业农村厅植物保护站, 成都 610041)

摘要 为探明草地贪夜蛾的抗寒能力及取食不同寄主植物对其抗寒能力的影响, 本试验对取食人工饲料及小麦、玉米和高粱等三种不同寄主植物的草地贪夜蛾部分虫态的过冷却点和结冰点进行了测定。试验结果表明: 人工饲料饲养的草地贪夜蛾不同虫态间过冷却点和结冰点存在显著差异, 其中蛹的过冷却点和结冰点最低, 分别为(-16.71 ± 0.26)℃和(-5.04 ± 0.21)℃, 显著低于其他虫态; 3~6龄幼虫的过冷却点和结冰点随龄期增大而升高。取食3种不同寄主植物的草地贪夜蛾蛹的过冷却点和结冰点显著低于幼虫和成虫。在不同寄主植物之间, 取食玉米的草地贪夜蛾蛹的过冷却点最低。除取食高粱的4龄幼虫外, 取食3种寄主植物的幼虫的过冷却点均随龄期增大而升高。取食3种寄主植物的雌成虫过冷却点无显著差异, 但取食高粱的雄成虫过冷却点显著低于取食小麦的。

关键词 草地贪夜蛾; 过冷却点; 结冰点; 寄主植物

中图分类号: S 435.132 文献标识码: A DOI: 10.16688/j.zwbh.2019608

Supercooling and freezing points of *Spodoptera frugiperda* feeding on different foods

ZHANG Yue^{1#}, DENG Xiaoyue^{1#}, ZHANG Xueyan¹, JIANG Chunxian^{1*}, HUANG Chuan¹, CHEN Haonan¹, LI Qing¹, FENG Chuanhong², MA Li²

(1. College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2. Plant Protection Station of Sichuan Provincial Department of Agriculture and Rural Affairs, Chengdu 610041, China)

Abstract In order to understand the cold resistance of *Spodoptera frugiperda* and the effects of different host plants on their cold resistance, the supercooling point and the freezing point of *S. frugiperda* fed on artificial diet and three different host plants including wheat, corn and sorghum were measured. The results showed that the supercooling points and the freezing points of *S. frugiperda* at different developmental stages were significantly different when fed on artificial diet, and the pupa possessed the lowest supercooling point and freezing point, which were (-16.71 ± 0.26)℃ and (-5.04 ± 0.21)℃, respectively. The supercooling point and freezing point of larva increased with the instars. The pupa also showed the lowest supercooling point and freezing point compared to other developmental stages when reared on three different host plants. Among different hosts, the pupa developed on corn showed the lowest supercooling point. The supercooling point of larvae feeding the three hosts increased with the instars except the 4th instar on sorghum. The supercooling points of the female adult developed on three hosts showed no significant difference, but the male adult developed on sorghum had a significantly lower supercooling point than that on wheat.

Key words *Spodoptera frugiperda*; supercooling point; freezing point; host plant

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 属鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae, 是一种原产于美洲热带和亚热带地区的重大迁飞性害虫^[1-3]。草地贪夜蛾具多食性和暴食性, 喜食禾本科, 可为害玉米、小麦、高粱、水稻在内的 353 种植

物, 已在多个国家造成了严重的经济损失^[4-5]。2019 年 1 月草地贪夜蛾首次入侵我国云南, 截至 9 月 17 日已入侵我国 25 个省区, 为害面积高达 16.4 万 hm²^[6]。草地贪夜蛾是否能在我国越冬、定殖以及是否成为我国常发性害虫是我国未来植物保护工作的重点。

收稿日期: 2019-11-07 修订日期: 2019-11-14

基金项目: 四川省科技厅四川省重点研发项目(2019YFN0180)

* 通信作者 E-mail: chunxianjiang@126.com

为并列第一作者

昆虫耐寒性是指昆虫个体长期或短期暴露在低温下,通过生理生化调节自身抗寒性物质,从而应对恶劣气候的能力^[7-8]。昆虫耐寒性影响昆虫越冬存活、地理分布等。昆虫的过冷却点和结冰点常被作为衡量昆虫抗寒性强弱的一项重要指标^[9-10]。昆虫的耐寒性主要与昆虫遗传性状有关,生理状态和所处外界环境也会影响昆虫的耐寒性^[11]。郑霞林等^[12]研究结果表明,寄主植物对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 3 龄幼虫的抗寒性有显著影响,且寄主植物和温度的交互作用会影响其过冷却能力。王鹏等^[13]研究表明不同寄主植物上采集的桃小食心虫 *Carposina nipponensis* Walsingham 越冬幼虫过冷却点和体内抗寒性物质等存在差异。任璐等^[14]发现取食不同寄主的橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* (Hendel) 过冷却点有显著差异,寄主和发育龄期对耐寒性存在明显交互作用。

草地贪夜蛾今年首次入侵我国,但关于其在我国是否能越冬、越冬场所及越冬虫态等均还未知。我国草地贪夜蛾入侵种群的耐寒性仅见张智等测定了室内种群过冷却点和结冰点^[15]。本文测定了人工饲料饲养的草地贪夜蛾以及取食 3 种不同寄主的草地贪夜蛾幼虫的部分虫态、蛹和成虫的过冷却点和结冰点,以期明确草地贪夜蛾耐寒性,为进一步研究草地贪夜蛾的越冬区域、适生性分布、预测预报和防治等提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

草地贪夜蛾幼虫于 2019 年 6 月采自四川省泸州市叙永县玉米地,在室内以人工饲料^[16-17]在温度为(28±1)℃、湿度为 70%±5%、光周期为 L//D=10 h//14 h 的条件下饲养,成虫饲喂 10% 蜂蜜水。

1.2 供试寄主

供试 3 种寄主植物分别为小麦、玉米、高粱。在四川农业大学农业昆虫与害虫防治实验室恒温培养箱中培育成幼苗供试。

1.3 试验方法

分别用人工饲料和小麦、玉米、高粱饲养两代后取不同虫态的草地贪夜蛾进行过冷却点和结冰点测试。参照段云等^[18]、赵琦等^[19]的测定方法,采用智能昆虫过冷却点测定仪(JK3000-8)及配套软件测定过冷却点和结冰点。测定时将待测虫体放置在离心管内,将热敏探头导线塞进离心管,用少量棉花固

定,使热敏探头紧贴虫体,置于低温冰箱中,经与计算机相连的过冷却点测定仪记录。测定时通过热敏电阻跟踪记录虫体的温度变化,待测虫体体温下降至某一点时突然回升,此点就是待测虫体的过冷却点。当待测虫体体温升至另一点时,体温出现下降的趋势,此点为待测虫体的结冰点。分别测定人工饲料、小麦、玉米和高粱饲养的 3~6 龄幼虫、蛹(3 日龄)及雌、雄成虫(1 日龄),每处理测定 30 头。

1.4 数据处理

采用 IBM SPSS Statistics 22.0 统计软件中的单因素方差分析(one-way ANOVA),用 Duncan 氏新复极差法对过冷却点和结冰点进行方差分析和多重比较,设显著水平为 $\alpha=0.05$,采用单样本 Kolmogorov-Smirnov 法对不同虫态过冷却点和结冰点进行频次分布统计。

2 结果与分析

2.1 取食人工饲料的草地贪夜蛾不同虫态的过冷却点和结冰点

采用人工饲料饲养的草地贪夜蛾不同虫态的过冷却点和结冰点测定结果见表 1。各虫态中蛹过冷却点最低,为(-16.71 ± 0.26)℃,显著低于其他虫态。成虫过冷却点显著低于 5、6 龄幼虫,与 4 龄幼虫过冷却点无显著差异;雌成虫过冷却点略低于雄成虫,二者无显著差异。幼虫各龄期过冷却点存在显著差异,随龄期增大而升高。与过冷却点相似,蛹的结冰点最低,显著低于其他虫态。成虫结冰点显著低于幼虫,但雌雄成虫之间无显著差异。幼虫期结冰点随龄期增大而升高,3 龄幼虫结冰点最低,6 龄幼虫结冰点最高。

从图 1、2 可知,草地贪夜蛾不同发育时期过冷却点和结冰点分布范围及频次存在差异。已测得的草地贪夜蛾各虫态过冷却点均服从正态分布($P>0.05$),结冰点除 5 龄幼虫、6 龄幼虫、雌成虫之外($P<0.01$),均服从正态分布。过冷却点分布范围最广的是雄成虫($-15.70\text{ }^{\circ}\text{C} \sim -5.20\text{ }^{\circ}\text{C}$);分布最集中的是 6 龄幼虫($-9.30\text{ }^{\circ}\text{C} \sim -5.40\text{ }^{\circ}\text{C}$),过冷却点集中在 $-8.00\text{ }^{\circ}\text{C} \sim -7.00\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之间,占总数的 40.0%。结冰点分布范围最广的是雌成虫($-7.40\text{ }^{\circ}\text{C} \sim -1.30\text{ }^{\circ}\text{C}$);分布最集中的是 6 龄幼虫($-5.00\text{ }^{\circ}\text{C} \sim -0.40\text{ }^{\circ}\text{C}$),结冰点集中在 $-1.00\text{ }^{\circ}\text{C} \sim 0.00\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之间,占总数的 53.33%。

表 1 取食人工饲料的草地贪夜蛾不同虫态的过冷却点和结冰点¹⁾Table 1 Supercooling points and freezing point at different stage of *Spodoptera frugiperda*

虫态 Insect stage	过冷却点/℃ Supercooling point			结冰点/℃ Freezing point		
	最高值 Maximum	最低值 Minimum	平均值 Mean±SE	最高值 Maximum	最低值 Minimum	平均值 Mean±SE
3 龄幼虫 3rd instar	-9.70	-14.20	(-12.16±0.21)d	-1.30	-6.20	(-3.13±0.24)c
4 龄幼虫 4th instar	-8.60	-13.00	(-11.15±0.22)c	-0.80	-5.90	(-2.43±0.21)b
5 龄幼虫 5th instar	-7.10	-12.00	(-9.86±0.24)b	-0.80	-4.20	(-2.11±0.21)b
6 龄幼虫 6th instar	-5.40	-9.30	(-7.35±0.21)a	-0.40	-5.00	(-1.24±0.17)a
蛹 Pupa	-13.70	-18.60	(-16.71±0.26)e	-3.30	-7.90	(-5.04±0.21)e
雌成虫 Female adult	-6.60	-15.40	(-11.88±0.49)cd	-1.30	-7.40	(-4.04±0.26)d
雄成虫 Male adult	-5.20	-15.70	(-11.21±0.44)c	-1.70	-6.90	(-4.31±0.24)d

1) 同列数据后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Different letters in the same column indicate significant difference at the 0.05 level.

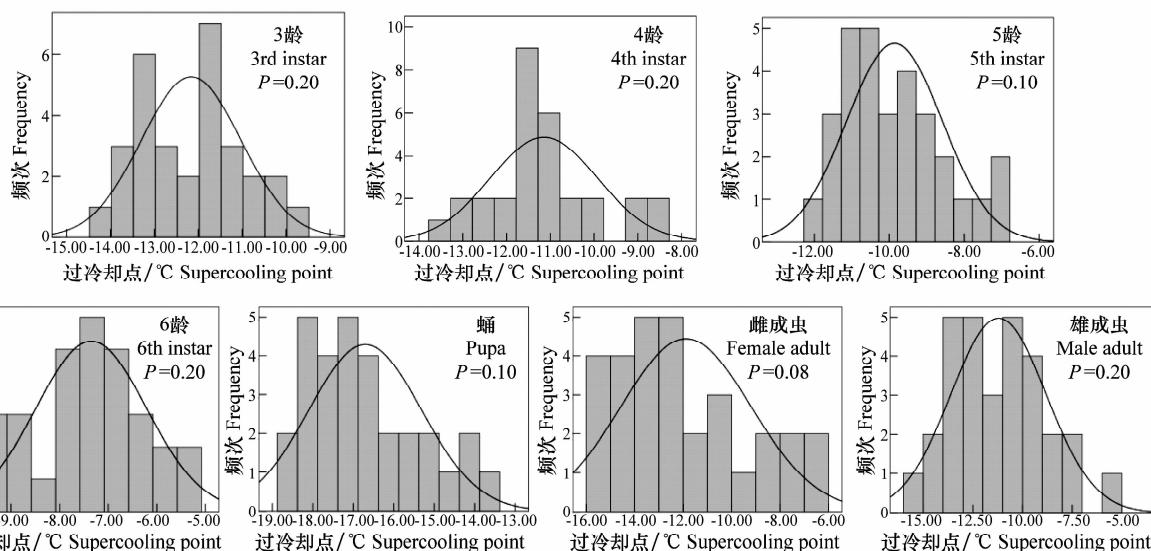


图 1 草地贪夜蛾部分虫态个体过冷却点频次分布

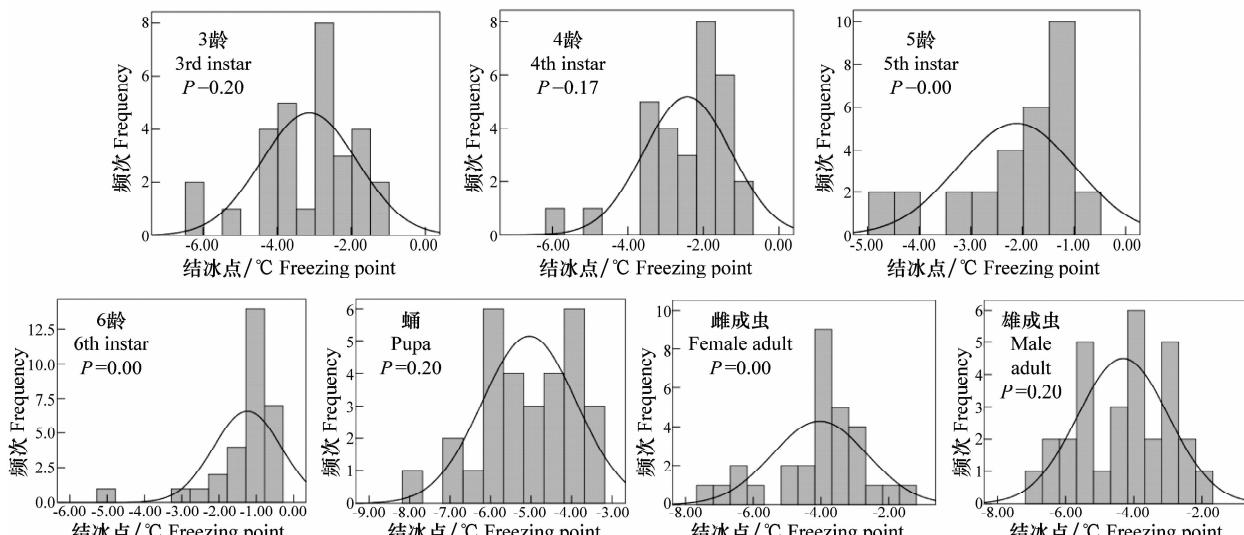
Fig. 1 Frequency distribution of supercooling points of *Spodoptera frugiperda* at different stages

图 2 草地贪夜蛾部分虫态个体结冰点频次分布

Fig. 2 Frequency distribution of freezing points of *Spodoptera frugiperda* at different stages

2.2 取食不同寄主的草地贪夜蛾的过冷却点和结冰点

小麦、玉米、高粱等3种寄主饲养的草地贪夜蛾部分虫态的过冷却点和结冰点测定结果见图3~4。与取食人工饲料的草地贪夜蛾相似,取食不同寄主植物的草地贪夜蛾均表现为蛹的过冷却点和结冰点最低,6龄幼虫过冷却点和结冰点最高。

2.2.1 取食不同寄主的草地贪夜蛾幼虫部分龄期的过冷却点和结冰点

由图3、4可知,取食小麦和玉米的3~6龄幼虫过冷却点均随幼虫龄期增大而升高,而取食高粱的幼虫各龄期间4龄幼虫的过冷却点最低。3龄幼虫过冷却点和结冰点在3种寄主间无显著差异。4龄幼虫的过冷却点和结冰点取食高粱的显著低于取食小麦的,但与取食玉米的无显著差异。5龄和6龄幼虫的过冷却点取食玉米的最低,且显著低于取食小麦的。5龄幼虫的结冰点在3种寄主间无显著差异。6龄幼虫的结冰点取食玉米的显著低于取食小麦和高粱的。

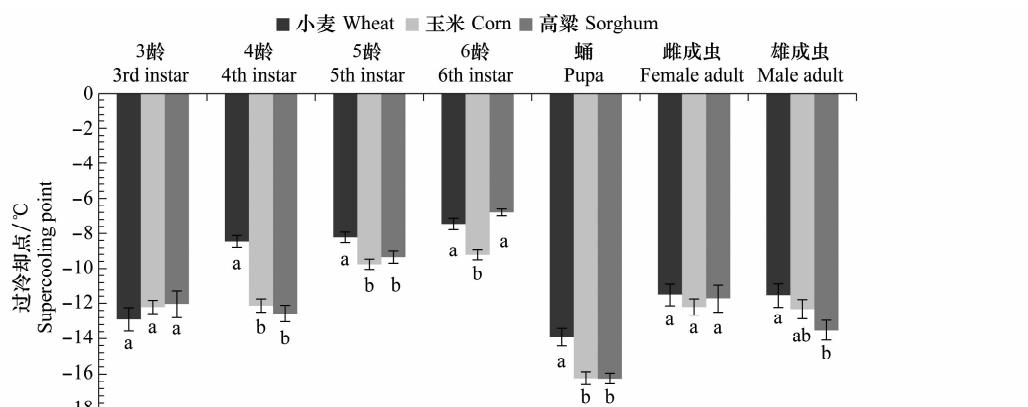


图3 取食不同寄主的草地贪夜蛾各虫态过冷却点

Fig. 3 Supercooling points of *Spodoptera frugiperda* at different stages fed on different hosts

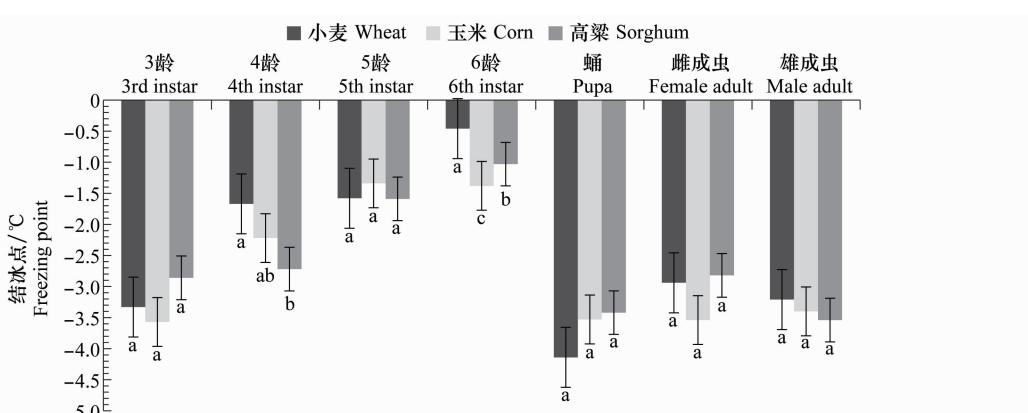


图4 取食不同寄主的草地贪夜蛾各虫态结冰点

Fig. 4 Freezing points of *Spodoptera frugiperda* at different stages fed on different hosts

2.2.2 取食不同寄主的草地贪夜蛾蛹的过冷却点和结冰点

由图3、4可知,3种寄主间,取食高粱的幼虫发育得到的蛹过冷却点最低,为(-16.24 ± 0.29)℃,显著低于取食小麦的(-13.91 ± 0.51)℃,但与取食玉米的(-16.22 ± 0.35)℃无显著差异。蛹的结冰点以取食小麦的幼虫发育成的蛹最低,为(-4.14 ± 0.37)℃;取食高粱的最高,为(-3.42 ± 0.20)℃,但取食3种寄主发育成的蛹结冰点无显著差异。

2.2.3 取食不同寄主的草地贪夜蛾成虫的过冷却点和结冰点

由图3、4可知,取食玉米发育成的雌成虫过冷却点和结冰点最低,分别为(-12.21 ± 0.45)℃和(-3.54 ± 0.31)℃,但与其他寄主组之间无显著差异。就雄成虫而言,取食高粱发育成的雄成虫过冷却点和结冰点最低,分别为(-13.52 ± 0.57)℃和(-3.54 ± 0.43)℃,其中过冷却点显著低于小麦组雄成虫(-11.55 ± 0.68)℃,但取食3种寄主植物发育成的雄成虫结冰点无显著差异。

3 结论与讨论

在长期的进化过程中,昆虫会形成其固定的越冬虫态,夜蛾科的许多昆虫,如甜菜夜蛾^[20-21]、黏虫 *Mythimna separata* (Walker)^[18] 等多以蛹越冬,二点委夜蛾 *Athetis lepigone* (Möschler) 以老熟幼虫越冬^[22]、苦豆夜蛾 *Apopestes spectrum* (Esper) 以成虫越冬^[23],也存在以多种虫态越冬的,如双委夜蛾 *Athetis dissimilis* (Hampson) 以蛹或老熟幼虫越冬^[24]。张智等^[15]测定了草地贪夜蛾卵到成虫不同虫态的过冷却点,其试验结果表明蛹的过冷却点为(-17.23 ± 0.27)℃,比本试验测得的蛹的过冷却点(-16.71 ± 0.26)℃低。由于不同温度条件会影响昆虫的过冷却点和结冰点,张智等设置的饲养温度为(24±1)℃,而本试验饲养温度为(28±1)℃,过冷却点和结冰点差异可能与饲养温度有关。由于本试验测得的草地贪夜蛾各虫态中,蛹的过冷却点最低,推测草地贪夜蛾主要以蛹越冬,且本试验测得草地贪夜蛾蛹的过冷却点低于黏虫^[18]、甜菜夜蛾^[21]、劳氏黏虫 *Mythimna loreyi* (Duponchel)^[25] 等,推测其越冬北界比上述几种夜蛾科昆虫偏北。另外,张智等^[15]的试验结果表明草地贪夜蛾卵的过冷却点和结冰点最低,分别为(-25.45 ± 0.25)℃和(-24.70 ± 0.25)℃,显著低于其他虫态,且本试验中草地贪夜蛾3龄幼虫和成虫的过冷却点也达到了-10℃以下,这一结果表明卵、低龄幼虫和成虫对于低温也具有较强的耐受力,所以从理论上不排除草地贪夜蛾可以以多种虫态越冬的可能,但要明确草地贪夜蛾的越冬虫态,还需对其卵、幼虫和蛹在自然环境下的越冬存活率进行调查研究。

本试验前期采用水稻饲养草地贪夜蛾并已测得部分虫态过冷却点和结冰点的数据,3龄幼虫过冷却点和结冰点分别为(-14.17 ± 0.32)℃和(-4.78 ± 0.51)℃,4龄幼虫过冷却点和结冰点分别为(-13.89 ± 0.34)℃和(-3.41 ± 0.32)℃,5龄幼虫过冷却点和结冰点分别为(-9.03 ± 0.61)℃和(-1.74 ± 0.22)℃。但由于水稻饲养的草地贪夜蛾死亡率高,多数不能完成其生活史,所以未获得6龄、蛹和成虫数据,推测不能完成其生活史的原因可能与入侵我国的草地贪夜蛾多数为玉米型有

关^[20]。不同的寄主植物营养成分含量不同,昆虫在取食不同的寄主植物后,会对其体内的抗寒物质产生影响,导致其抗寒性发生变化^[26-28],本试验表明取食不同的寄主植物对草地贪夜蛾过冷却能力有影响,想要探明不同的寄主植物究竟对草地贪夜蛾产生了怎样的影响,还需再对其取食不同寄主植物的个体体内的抗寒物质进行测定。昆虫抗寒能力也受低温驯化的影响^[29],岳雷^[30]、薛冬等^[31]研究表明,经过低温驯化,昆虫过冷却点和抗寒性会发生改变,本试验为恒温条件下测定的结果,因此,要探明寄主植物对草地贪夜蛾耐寒性的影响,还需在变温条件下进行进一步研究,同时还需测定不同低温下草地贪夜蛾的存活率以及调查在不同寄主植物种植区的越冬存活率等。

参考文献

- [1] KEBEDE M. Out-break, distribution and management of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) in Africa: The status and prospects [J]. Academy of Agriculture Journal, 2018, 3(10): 551-568.
- [2] 吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明, 等. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析[J]. 植物保护, 2019, 45(2): 1-6.
- [3] SPARKS A N. A review of the biology of the fall armyworm [J]. Florida Entomologist, 1979, 62(2): 82-87.
- [4] MONTEZANO D G, SPECHT A, SOSA-GOMEZ D R, et al. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. African Entomology, 2018, 26(2): 286-300.
- [5] FAO. Integrated management of the fall armyworm on maize A guide for farmer field schools in Africa [R]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2018.
- [6] 赵猛, 杨建国, 王振营, 等. 山东发现草地贪夜蛾为害马铃薯 [J]. 植物保护, 2019, 45(6): 84-86.
- [7] 孔维娜, 王怡, 郭永福, 等. 梨小食心虫过冷却点及结冰点测定 [J]. 植物保护, 2019, 45(3): 102-105.
- [8] 景晓红, 康乐. 昆虫耐寒性研究[J]. 生态学报, 2002(12): 2202-2207.
- [9] 黄聪, 李再园, 王福莲, 等. 柑桔大实蝇老熟幼虫和蛹过冷却点和结冰点的测定[J]. 环境昆虫学报, 2014, 36(1): 17-21.
- [10] 侯柏华, 张润杰. 桔小实蝇不同发育阶段过冷却点的测定[J]. 昆虫学报, 2007(6): 638-643.
- [11] 程文杰, 全为礼, 郑霞林, 等. 寄主植物对昆虫抗寒力的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2010, 32(4): 532-537.
- [12] 郑霞林, 全为礼, 程文杰, 等. 寄主植物对甜菜夜蛾三龄幼虫抗寒力的影响[J]. 应用昆虫学报, 2012, 49(6): 1461-1467.

- [13] 王鹏,于毅,许永玉,等.寄主植物对桃小食心虫越冬幼虫耐寒性物质的影响[J].应用生态学报,2014,25(5):1513-1517.
- [14] 任璐,陆永跃,曾玲,等.寄主对桔小实蝇耐寒性的影响[J].昆虫学报,2006(3):447-453.
- [15] 张智,郑乔,张云慧,等.草地贪夜蛾室内种群抗寒能力测定[J].植物保护,2019,45(6):43-49.
- [16] 王世英,朱启绽,谭煜婷,等.草地贪夜蛾室内人工饲料群体饲养技术[J].环境昆虫学报,2019,41(4):742-747.
- [17] 吕飞,刘玉升,张秀波,等.鳞翅目昆虫人工饲料的研究现状[J].华东昆虫学报,2007(2):149-155.
- [18] 段云,巩中军,李慧玲,等.黏虫幼虫和蛹过冷却点及结冰点的测定[J].植物保护,2016,42(4):147-150.
- [19] 赵琦,张云慧,韩二宾,等.旋幽夜蛾各虫态的过冷却点测定[J].植物保护,2011,37(2):63-66.
- [20] 韩兰芝,翟保平,张孝羲,等.甜菜夜蛾的抗寒力研究[J].植物保护学报,2005,32(2):169-173.
- [21] 江幸福,罗礼智,李克斌,等.甜菜夜蛾抗寒与越冬能力研究[J].生态学报,2001(10):1575-1582.
- [22] 马继芳,王玉强,李立涛,等.二点委夜蛾过冷却点测定及越冬虫态分析[J].河北农业科学,2011,15(9):1-3.
- [23] 章士美,章志英.夜蛾科昆虫的越冬虫态及其场所[J].江西农
业大学学报,1986(S3):34-37.
- [24] 郭婷婷,于志浩,门兴元,等.双委夜蛾不同虫态耐寒性及体内生化物质含量变化[J].昆虫学报,2016,59(12):1291-1297.
- [25] 秦建洋,兰建军,张蕾,等.劳氏黏虫幼虫和蛹过冷却点及结冰点的测定[J].中国植保导刊,2018,38(8):33-38.
- [26] 杨燕涛.寄主对棉铃虫(*Helicoverpa armigera* Hübner)越冬蛹抗寒能力的影响[J].武夷科学,2002,18:43-45.
- [27] LIU Zhudong, GONG Peiyu, HECKELD G, et al. Effects of larval host plants on over-wintering physiological dynamics and survival of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Journal of Insect Physiology, 2008, 55(1): 1-9.
- [28] HUNTER M D, MCNEIL J N. Host-plant quality influences diapauses and voltnism in a polyphagous insect herbivore [J]. Ecology, 1997, 78: 977-986.
- [29] 王宪辉,齐宪磊,康乐.昆虫的快速冷驯化现象及其生态适应性意义[J].自然科学进展,2003,13(11):1128-1133.
- [30] 岳雷,郭建英,周忠实,等.冷驯化对昆虫耐寒性及其适合度的影响[J].中国生物防治学报,2013,29(2):286-293.
- [31] 薛冬,陈丹,范秀娟,等.烟草潜叶蛾的过冷却点测定[J].环境昆虫学报,2014,36(5):860-864.

(责任编辑:田 喆)

(上接 61 页)

- [15] GUPTA G, AGARWAL U, KAUR H, et al. Aphicidal effects of terpenoids present in *Citrus limon* on *Macrosiphum roseiformis* and two generalist insect predators [J]. Journal of Asia-Pacific Entomology, 2017, 20(4): 1087-1095.
- [16] DAVIES I. A study of the effect of diet on the life-span of *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera, Pteromalidae) [J]. Journal of Gerontology, 1975, 30(3): 294-298.
- [17] 张青云,张桂筠,张文忠,等.丽蝇蛹集金小蜂幼期冷藏的实验研究[J].医学动物防制,1990(4):31-34.
- [18] 张忠,史卫峰,叶恭银,等.丽蝇蛹集金小蜂的寄生习性研究[J].中国媒介生物学及控制杂志,2008(6):507-509.
- [19] STOREY K, STOREY J. Molecular biology of freezing tolerance [J]. Comprehensive Physiology, 2013, 3(3): 1283-1308.
- [20] KOSTÁL V, KORBELOVÁ J, POUPARDIN R, et al. Arginine and proline applied as food additives stimulate high freeze tolerance in larvae of *Drosophila melanogaster* [J]. The Journal of Experimental Biology, 2016, 219(15): 2358-2367.
- [21] KOSTAL V, SIMEK P, ZAHRADNICKOVA H, et al. Conversion of the chill susceptible fruit fly larva (*Drosophila melanogaster*) to a freeze tolerant organism [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2012, 109(9): 3270-3274.
- [22] KOSTAL V, ZAHRADNICKOVA H, SIMEK P. Hyperproline-mimic larvae of the drosophilid fly, *Chymomyza costata*, survive cryopreservation in liquid nitrogen [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2011, 108(32): 13041-13046.
- [23] ARAKAWA T, TIMASHEFF S N. Preferential interactions of proteins with solvent components in aqueous amino acid solutions [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1983, 224(1): 169-177.
- [24] CROWE J H, CROWE L M, CHAPMAN D. Preservation of membranes in anhydrobiotic organisms: the role of trehalose [J]. Science, 1984, 223(4637): 701-703.
- [25] TOXOPEUS J, SINCLAIR B J. Mechanisms underlying insect freeze tolerance [J]. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2018, 93(4): 1891-1914.
- [26] RIVERS D B, LEE R E, DENLINGER D L. Cold hardiness of the fly pupal parasitoid *Nasonia vitripennis* is enhanced by its host *Sarcophaga crassipalpis* [J]. Journal of Insect Physiology, 2000, 46(1): 99-106.

(责任编辑:田 喆)