不同温度梯度及频率的冻融对冬型中国梨木虱存活的影响

赵龙龙[1,2]， 刘朝红[1]， 胡增丽[1]， 张未仲[1]， 马瑞燕[3]

（1. 山西农业大学果树研究所，晋中 030815；2. 山西大学生命科学院，太原 030006；
3. 山西农业大学植物保护学院，晋中 030801）

摘要 为明确冻融对冬型中国梨木虱存活的影响，本研究在测定冬型中国梨木虱过冷却点及－20℃低温下的存活情况的基础上设计了4组冻融梯度（－20℃/2℃、－20℃/5℃、－20℃/10℃、－20℃/20℃），3组频段（1、2、3 h），以探索迅速冻融对冬型中国梨木虱存活的影响。结果表明：冬型梨木虱的过冷却点主要分布在－14℃～－12℃；－20℃条件下其致死中时 LT_{50} 为6.9 h；冬型梨木虱经历6次1 h间断冻融处理后其死亡率显著低于3次、2次处理和持续低温处理；冬型梨木虱在－20℃/10℃、－20℃/20℃的温度梯度处理下死亡率显著低于－20℃/2℃、－20℃/5℃处理。本研究结果表明，迅速冻融间断时间越短、频率越高，越利于冬型梨木虱存活；冻融温度梯度越大，其存活率越高。该研究结果有助于了解冬型梨木虱适应极端及突变温度的能力，对预测其越冬存活、种群数量监测及防控具有理论指导意义。

关键词 冻融； 中国梨木虱； 耐寒性； 过冷却点； 频率

中图分类号： S 436.612 **文献标识码**： A **DOI**： 10.16688/j.zwbh.2020272

Effects of freezing and thawing in different frequency and temperature gradients on the survival of winterform pear psylla

ZHAO Longlong[1,2]， LIU Zhaohong[1]， HU Zengli[1]， ZHANG Weizhong[1]， MA Ruiyan[3]

（1. *Shanxi Academy of Agricultural Sciences Pomology Institute*, *Shanxi Agricultural University*, *Jinzhong* 030815, *China*;
2. *College of Life Science and Technology*, *Shanxi University*, *Taiyuan* 030006, *China*;
3. *College of Plant Protection*, *Shanxi Agricultural University*, *Jinzhong* 030801, *China*）

Abstract In order to investigate the effects of freezing and thawing on the survival of winterform pear psylla, based on the determination of the supercooling point (SCP) and mortalities at －20℃, four freezing-thawing gradients (－20℃/2℃, －20℃/5℃, －20℃/10℃, －20℃/20℃) and three frequencies (1, 2, 3 h) were designed to explore the effects of rapid freezing-thawing on the survival of winterform pear psylla. The results showed that the supercooling points of winterform pear psylla were mainly distributed from －14℃ to －12℃; the median lethal time (LT_{50}) of pear psylla was 6.9 h at －20℃; the mortalities of winterform pear psylla after rapid freezing-thawing treatments for six times at a 1 h interval were significantly lower than for three or two times followed by continuous low-temperature treatment; the mortalities under the temperature gradients of －20℃/10℃ and －20℃/20℃ were significantly lower than that under －20℃/2℃ and －20℃/5℃. It indicted that the shorter of the interval for rapid freezing and thawing plus higher frequency would benefit the survival of winterform pear psylla, and the greater the difference in the gradient of freezing-thawing temperature, the higher the survival rate. The results of this study are helpful for understanding the ability of winterform pear psylla to adapt to the extreme conditions and sudden temperature changing, and can provide a theoretical guidance for predicting its survival, monitoring, and control of pear psylla.

Key words freezing-thawing; *Psylla chinensis*; cold tolerance; supercooling point; frequency

中国梨木虱 *Psylla chinensis* 又名中国梨喀木 虱，属半翅目木虱科，广布于我国各大梨树产区，对

收稿日期： 2020－05－28 **修订日期**： 2020－09－30
基金项目： 山西省重点研发计划（201903D211001-1）；山西省农业科学院农业科技创新研究课题（YCX2018D2BH4，YCX2018302）
* **联系方式** E-mail：xiaoxiaolong007@outlook.com

梨树生产影响明显，是目前梨树虫害管理中的主控对象[1]。调查发现，中国梨木虱随季节会呈现明显的两型变化，分别为冬型和夏型，夏型梨木虱主要发生于梨树生长期，冬型只有唯一虫态成虫，主要发生于梨树休眠期，为中国梨木虱的越冬虫态[2]。翌年，随着环境气温升高，梨树树液流动时，冬型梨木虱逐渐解除滞育，卵巢开始发育，随后出蛰交配，所产卵孵化后则发育成第一代夏型梨木虱。

自然条件下，非生物和生物因子共同决定了昆虫的存活情况等。中国梨木虱越冬过程中，梨园其他生物因素（天敌）少见发生，决定冬型梨木虱存活并能影响到其种群数量的主要为非生物环境因素——低温，冬型梨木虱对低温的耐受性也反映出其生存适应能力的高低。在已有关于昆虫耐低温的研究中，通常引入过冷却点来描述昆虫的耐寒性[3]，另根据昆虫对低温的耐受特点将其耐寒性划分为耐结冰型和避免结冰型等[4]。中国梨木虱不同于地表土层以下越冬的昆虫，有土层或者雪被的保护，越冬点的微环境温度相对恒定[5]，其主要选择在梨树皮裂缝、枯枝落叶等部位进行越冬，多暴露于外，受外界环境、太阳辐射、温度突变等影响明显，其越冬的微环境温度多处于较大的变幅当中，既有昼夜规律性的周期变化，也有极端天气影响的无规律突变。在全球气候变化的影响下，近几十年我国冬季温度均有所增加，降雪相对减少，突然增温和降温等极端天气事件频发[6]。在这些变化的影响下，冬型梨木虱越冬点的微环境可能在短时间内发生剧烈的温度变化，即露于地表外越冬的冬型梨木虱可能会经历反复的冻融过程。

研究表明，鞘翅目皮甲科 Perimylopidae 昆虫 *Hydromedion sparsutum* 的幼虫经周期性冻融后，耐寒能力降低，死亡率升高[7]；但黄腿食蚜蝇 *Syrphus ribesii* 经过周期性冻融后，一些虫体的耐寒性明显提高[8]；白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea* 反复冻融对过冷却点等无明显影响[9]。而关于冬型中国梨木虱经历迅速冻融后的存活情况尚未见报道，鉴于此，本试验通过在测试梨木虱的过冷却点及低温下不同时长死亡情况的基础上，设置不同温度梯度及频率的冻融循环，来研究冬型中国梨木虱的存活情况，旨在揭示冬型中国梨木虱适应逆境及突变温度的能力，为预测中国梨木虱及指导防控提供理论借鉴。

1 材料与方法

1.1 试验种群

试验所用冬型中国梨木虱（后文简称冬型梨木虱）野生种群采自山西省晋中市太谷区山西省农业科学院果树研究所梨树试验基地。梨树品种为山西省农业科学院果树研究所培育的‘玉露香梨’，树龄≥15年，树形高光开心形。试虫获取方式为用小型软毛笔刷取树皮裂缝或树干捆绑瓦楞纸缝隙中的冬型梨木虱带回实验室并移入冷藏柜中（5℃）保存供试，冷藏柜提前放置有梨树盆栽小苗（休眠期），测试用虫在冷藏柜保存时间不超过 5 d。试验时，选取体型大小一致，无残肢，发育健康的冬型梨木虱作为试虫。

1.2 试验方法

1.2.1 越冬场所与环境温度采集

采用轻松连 UBIBOT-WS1 智能温湿光度采集仪（大连云动力科技有限公司）收集冬型梨木虱越冬场所及环境温度数据。采集时将外接测温探头插入越冬场所树皮裂缝中收集越冬场所温度，另一端悬挂于树干外收集环境温度。

1.2.2 冬型中国梨木虱过冷却点测定

使用 SUN-Ⅱ型智能昆虫过冷却点测定仪（北京鹏程电子科技有限公司）测定冬型梨木虱过冷却点。采集过冷却点前，用牙签尖蘸取微量胶水，分别点在冬型梨木虱的头部和腹部末端，将梨木虱的腹部紧贴热敏探头，轻压使头部和腹部末端与热敏探头连接以固定。将接有虫体的热敏探头放入离心管中，置于－30℃低温冰箱中。过冷却点测定仪每 0.5 s 采集一次温度。虫体体温的变化经采集器端收集并传输到计算机自动输出，从虫体温度的变化数据中读出梨木虱的过冷却点。从 2019 年 10 月至 2020 年 3 月，每月 15 日左右，从田间采集 1 次冬型梨木虱进行测定，每次测定不少于 150 头。

1.2.3 冬型中国梨木虱低温存活能力的测定

冬型梨木虱在低温条件下的存活情况测试：根据冬型梨木虱过冷却点温度和前期试验结果，本试验设置的低温条件为－20℃，时长设置为 1、2、3、6、12 h，测定其死亡率变化。每组处理 12 个重复，每重复 15～20 头冬型梨木虱。

1.2.4 冬型中国梨木虱在不同温度冻融梯度及频次下存活情况

设置低温为－20℃，相对高温段融化温度为 2、5、10、20℃，缓冲温度为 0℃。共设 4 个温度梯度，分别为：－20℃/2℃，－20℃/5℃，－20℃/10℃和－20℃/20℃。每个温度梯度分别设 3 种时间间断，1、2、3 h，每个温度梯度和时间组合处理下冬型梨木虱经历的低温－20℃总时长为 6 h。以温度梯度－20℃/2℃和 1 h 间断为例，将试虫先置于 2℃处理

1 h,取出置于缓冲温度 0℃处理 5 min 后,转入低温−20℃条件下 1 h,再转入缓冲温度 0℃处理 5 min,再次转入 2℃条件处理 1 h,如此循环,使低温−20℃累计处理总时长达到 6 h 则完成处理。−20℃/2℃温度梯度和 2 h 间断等处理方法类同前者,相同点是所有不同温度梯度和时间间断处理中,在低温−20℃下处理的累积时间均为 6 h,不同者是温度梯度和变化频次有别。对照处理为−20℃持续 6 h。

1.3　数据统计与分析

使用 Microsoft Excel 2016 对调查数据进行整理、统计,通过 IBM SPSS 21.0 分析软件进行相关分析。对冬型梨木虱在−20℃不同时长处理下的死亡率差异情况进行单因素方差分析,采用 Duncan 氏新复极差法进行多重比较,其他处理类似。参照农药致死中时的计算方法,将剂量变量替换为时间变量以计算本试验低温条件下冬型梨木虱半致死时间 LT_{50}。

2　结果与分析

2.1　冬型梨木虱越冬场所温度变化特点

冬型梨木虱越冬场所主要以老翘皮、树皮裂缝为主,12 月下旬至 1 月下旬间树皮裂缝和外界环境温度测量结果表明,树干周围环境温度最低为−14℃,越冬场所温度和环境温度变化规律基本一致。经计算,日出后,越冬场所温度开始高于环境温度,在中午达到最高,比环境温度高出约 6℃,日落后,环境温度逐渐高于越冬场所温度(图 1)。

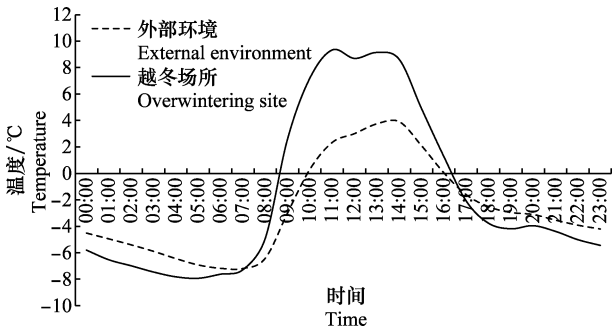


图 1　冬型梨木虱越冬场所温度和外部环境日均温随时间变化特点

Fig. 1　Dynamics of daily mean temperature of the overwintering sites of winterform pear psylla and external environment

2.2　冬型梨木虱过冷却点分布情况

对冬型梨木虱过冷却点测定表明,其过冷却点主要分布在−14℃～−12℃左右,最低为−21.40℃,最高为−5.43℃,过冷却点≥−20℃占 91.6%(图 2)。

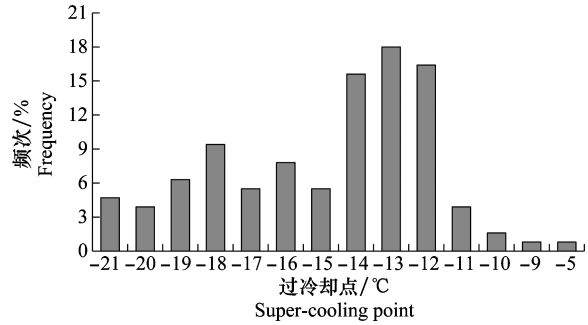


图 2　冬型梨木虱过冷却点分布

Fig. 2　Distribution of super-cooling points of winterform pear psylla

2.3　冬型梨木虱在−20℃不同处理时段下的死亡情况

在−20℃条件下,冬型梨木虱的死亡率随时间延长呈增长趋势,在 3 h 内,其死亡率均低于 20%,各处理之间无显著差异,处理 6 h 后其死亡率达到 50%,12 h 后其死亡率接近 90%,除 1、2、3 h 处理外,其他各处理间差异显著($F_{4,56}=69.01$, $P=0$)。在−20℃条件下,其致死中时 LT_{50} 为 6.9 h,其上限和下限分别为 5.01 h 和 12.21 h(图 3)。

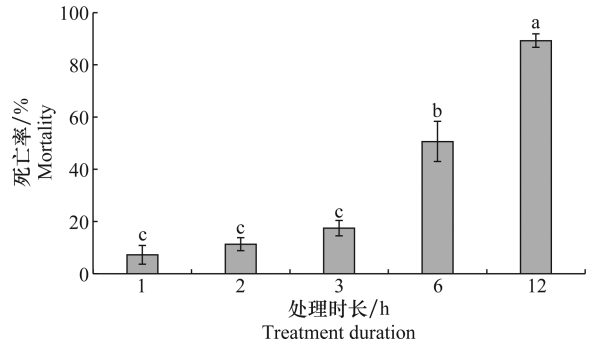


图 3　−20℃不同处理时长处理下冬型梨木虱的死亡率

Fig. 3　Mortalities of winterform pear psylla under −20℃ with different treatment durations

2.4　不同冻融梯度及频次下冬型梨木虱的存活情况

冬型梨木虱在不同温度梯度和频段处理下,其死亡情况变化如图 4 所示。当温度梯度为−20℃/2℃和−20℃/5℃,其死亡率随着冻融时间的变长而提高,在以 1 h 时间间断即频繁切换冻融的情况下,其死亡率明显低于其他时间间断(2、3 h)和−20℃持续 6 h,处理(2℃:$F_{3,46}=13.53$, $P=0$;5℃:$F_{3,45}=4.34$, $P=0$)。当温度梯度为−20℃/10℃时,在不同时间间断处理下,其死亡率和持续低温处理后无显著差异($F_{3,44}=0.48$, $P=0.70$);当温

度梯度为－20℃/20℃时，冬型梨木虱死亡率明显低于对照组（－20℃ 6 h持续低温处理），随处理间断时长的增加，其死亡率略有提高，但无显著差异（$F_{3,41}=2.76$，$P=0.05$）。如图5所示以处理时间间断为参考，在1 h间断处理条件下，除10℃处理外，其死亡率均显著低于－20℃6 h持续低温处理（$F_{4,53}=3.73$，$P=0.01$）；在2 h和3 h较长间断处理下，其死亡率随融化温度的升高而降低（2 h：$F_{4,56}=1.59$，$P=0.19$；3 h：$F_{4,57}=7.89$，$P=0$）。表明冬型中国梨木虱经冻融转化的时间越短，频率越高，越利于生存；处理温度梯度大，有利于冬型梨木虱存活。

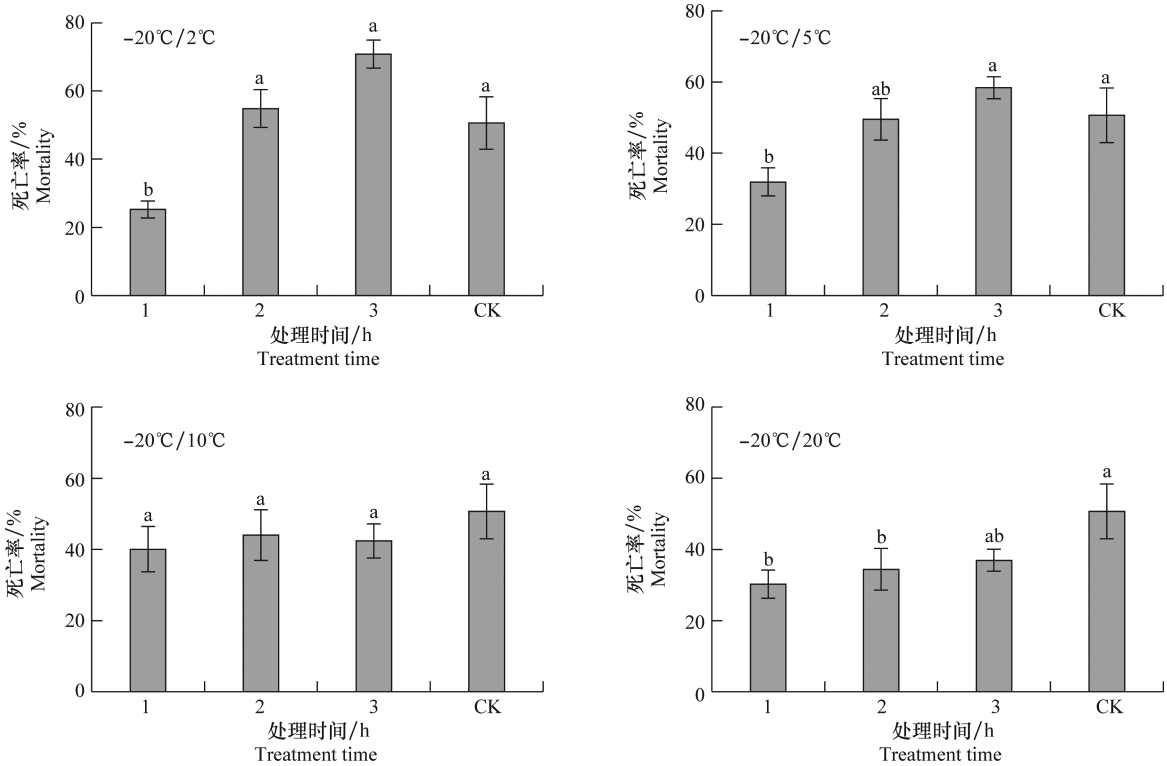


图4 冬型梨木虱在不同冻融频率下的死亡情况

Fig. 4 Mortalities of winterform pear psylla under different freezing-thawing frequencies

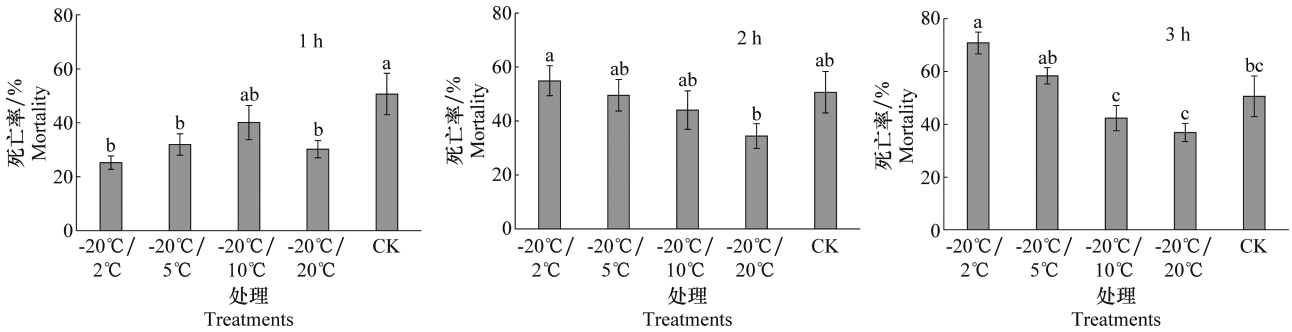


图5 冬型梨木虱在不同冻融温度梯度下的死亡情况

Fig. 5 Mortalities of winterform pear psylla under different temperature gradients

3 讨论

中国梨木虱属微小型昆虫，体表面积比相对较小，易受环境、温度等变化的影响。在中国梨木虱的年生活史中，当外界环境不利生存时，中国梨木虱则由夏型转变成冬型进行越冬。除体色、体型等差异外[10]，冬型梨木虱在生理代谢、能源物质储备等方面也有别于夏型梨木虱[11]。研究表明，昆虫对低温的耐受性通常受时间和低温程度共同作用[12]。本研究测试得到冬型梨木虱的过冷却点主要分布在－12℃～－14℃区间，过冷却点＜－20℃的个体仅占8.4%。不同于冷敏感型昆虫，处理温度未达到过冷却点时便出现较高死亡率[13]，与此不同的是，冬型梨木虱在－20℃条件下，1 h内其死亡率仅为

7.2%,前期预试验也表明,冬型梨木虱在-17℃ 18 h 内,其死亡率低于 20%。说明冬型梨木虱是一种抗寒能力相对较强的昆虫,短时间内的冷冻状态对其存活影响相对较小。

对越冬点环境温度监测表明,冬型梨木虱越冬场所温度处于持续变化中,当环境温度开始降低时,越冬场所的温度和外界相比较只是相对延时;当有太阳辐射时,越冬场所的温度增幅明显高于环境温度,对外界环境变化起到一定的缓冲作用,但未形成如雪被或土层等相对稳定的保温效果。监测点自然条件下最低温度记录为-19.6℃,1 月-2 月 ≤-14℃有 7 d 左右,即在监测点冬型梨木虱会经历自然的冻融过程。本研究选择了-20℃条件下,低于绝大多数冬型梨木虱的过冷却点值,即在此温度条件下绝大多数个体为冷冻状态,随着处理时间的延长,这种冷伤害逐渐积累,死亡率增加[14]。如在冬型梨木虱冷却状态中给予间隔 1 h 的融化温度 2、5、10、20℃后,虽然冬型梨木虱都累计经历了-20℃ 6 h 的低温处理,但其死亡率明显下降,显著小于-20℃ 6 h 的持续低温处理,表明冬型梨木虱可耐受短时的反复冻融且有利于其恢复机能。随着冻融间断时间的延长和冻融频次的降低,除 10℃、20℃外这种反复冻融对冬型梨木虱存活的助益作用则降低,其死亡率甚至高于对照持续低温处理。冬型梨木虱这种提高虫体存活率的方式类同于昆虫迅速冷驯化过程,在置于致死低温前,给予适当的低温预冷处理后,可降低昆虫的死亡率[15]。以本研究为例,冬型梨木虱置于-20℃处理前,给予适当低温预冷处理后,其死亡率和对照相比较均有下降,其中 2℃和 1 h 时长的前期预冷处理有利于提高冬型梨木虱的低温存活能力,但和传统冷驯化处理不同的是本研究在预冷过程中采用的是频段变温处理,昆虫在此过程中会经历多次冷驯化过程[16];也不同于传统低温变温处理研究,其所设置的最低温度多高于过冷却点[17]。

试验观察表明,冬型梨木虱在 2℃、5℃多处于非活动状态,在此融化温度条件下,随处理间隔时长的增加,其死亡率呈递增趋势。但当融化温度达到冬型梨木虱可活动和高于梨木虱发育的温度时(10、20℃),相同处理条件下,其死亡率则降低。说明融化温度越高可能有利于冬型梨木虱自身修复并恢复机能,在此温度条件下,冻融频率对死亡率的影响则相对较小。相似的研究也表明,在低温处理苜蓿切叶蜂 *Megachile rotundata*[18]、黄腿食蚜蝇[8]、红尾肉蝇 *Sarcophaga crassipalpis*[19]过程中,如给予间断性的高温(发育温度)可明显提高其成活率[8,21-22]。另在田间监测过程中也发现,当冬季中午温度升高后,冬型梨木虱会爬出越冬点,转入树梢等温暖区域进行活动[20],可能是自然条件下冬型梨木虱进行修复或恢复机能的一种行为反应。

中国梨木虱广布于我国南北,报道最北端为黑龙江[21],最低气温可达到-21℃或更低,对中国梨木虱的生存起到决定性作用。中国梨木虱越冬过程中气温均处于频繁变化过程中,在这种变温条件下,一方面冬型梨木虱经历相对温和的冷驯化过程以提高其抗寒性,另一方面变温可降低低温带来的冷伤害作用。本研究所设置的变温梯度和转化频率在自然条件下较少发生,但也从侧面反映出了冬型梨木虱对恶劣环境及应对突变温度的能力。在当前全球气候变化的格局下,随着冬季温度的升高,对冬型梨木虱的存活将越有利;在极端天气事件增多的背景下[6],探索这种温度陡变等天气活动对害虫的影响,对于了解害虫适应能力和预测其变化具有一定理的论指导意义。

参考文献

[1] 赵龙龙,王劲恒,胡增丽,等. 基于文献计量学的梨树害虫演替特点分析[J]. 中国果树, 2019(1): 68-72.

[2] 赵龙龙,张未仲,胡增丽,等. 山西省太谷县梨木虱发生规律的调查[J]. 落叶果树, 2019, 51(6): 46-48.

[3] 欧阳芳,戈峰. 昆虫抗冻耐寒能力的测定与分析方法[J]. 应用昆虫学报,2014,51(6):1646-1652.

[4] BALE J S. Insect cold hardiness: A matter of life and death [J]. European Journal of Entomology, 1996,93(3):369-382.

[5] BALE J S, HAYWARD S A L. Insect overwintering in a climate change [J]. Journal of Experimental Biology, 2010, 213(6):980-994.

[6] 沈永平,王国亚. 第一工作组第五次评估报告对全球气候变化认知的最新科学要点[J]. 冰川冻土,2013,35(5):1068-1076.

[7] BALE J S, WORLAND M R, BLOCK W. Effects of summer frost exposures on the cold tolerance strategy of a sub-Antarctic beetle [J]. Journal of Insect Physiology, 2001, 47(10): 1161-1167.

[8] BROWN C L, BALE J S, WALTERS K F A. Freezing induces a loss of freeze tolerance in an overwintering insect [J]. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 2004, 271(1547):1507-1511.

[9] 孙守慧,许哲,王亚斌,等. 降温速率和反复冻融对白蛾周氏啮

小蜂过冷却点测定的影响[J]. 沈阳农业大学学报，2011，42(1)：50－53.
[10] 赵龙龙，张未仲，胡增丽，等. 冬型中国梨木虱在梨树不同部位的产卵特点[J]. 植物保护，2019，45(4)：201－204.
[11] GE Yang，ZHANG Liu，QIN Zifang. et al. Different predation capacities and mechanisms of *Harmonia axyridis* (Coleoptera：Coccinellidae) on two morphotypes of pear psylla *Cacopsylla chinensis* (Hemiptera：Psyllidae) [J/OL]. PLoS ONE，2019，14(4)：e0215834. DOI：10.1371/journal.pone.0215834.
[12] SALT W R. Principles of insect cold-hardiness [J]. Annual Review of Entomology，1961，6(1)：55－74.
[13] ZHAO Longlong，JIA Dong，YUAN Xiaoshuai，et al. Cold hardiness of the biological control agent，*Agasicles hygrophila*，and implications for its potential distribution [J]. Biological Control，2015，87：1－5.
[14] 景晓红，康乐. 昆虫耐寒性研究[J]. 生态学报，2002，22(12)：2202－2207.
[15] 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.
[16] 王宪辉，齐宪磊，康乐. 昆虫的快速冷驯化现象及其生态适应意义[J]. 自然科学进展，2003，13(11)：1128－1133.
[17] 万婕，阎伟，刘丽，等. 变温与持续低温冷暴露对红棕象甲成虫耐寒性的影响[J]. 植物保护，2015，41(4)：146－150.
[18] YOCUM G D，RINEHART J P，KEMP W P. Duration and frequency of a high temperature pulse affect survival of emergence-ready *Megachile rotundata* (Hymenoptera：Megachilidae) during low-temperature incubation [J]. Journal of Economic Entomology，2012，105(1)：14－19.
[19] CHEN Chengping，DENLINGER D L. Reduction of cold injury in flies using an intermittent pulse of high temperature [J]. Cryobiology，1992，29(1)：138－143.
[20] 丁排红. 梨木虱的发生规律及防治技术[J]. 山西果树，2019(6)：93－94.
[21] 张武杰. 黑龙江省中国梨木虱发生规律及防治技术[J]. 中国林副特产，2006(6)：46－47.

（责任编辑：杨明丽）

（上接106页）

[8] 柴连琴，苗迎春，王乐. 20-羟基蜕皮酮对棉铃虫免疫系统的影响[J]. 四川动物，2015，34(5)：739－747.
[9] 李光博，王恆祥，胡文绣. 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收试验[J]. 植物保护学报，1964(2)：101－110.
[10] 江幸福，张蕾，程云霞，等. 我国粘虫研究现状及发展趋势[J]. 应用昆虫学报，2014，51(4)：881－889.
[11] 张蕾，刘悦秋，程云霞，等. 黏虫黑化引起的免疫致灾新机制的思考[J]. 植物保护，2017，43(3)：8－12.
[12] 罗礼智，徐海忠，李光博. 粘虫幼虫密度对幼虫食物利用率的影响[J]. 昆虫学报，1995，38(4)：428－435.
[13] 罗礼智，李光博，曹雅忠，等. 粘虫幼虫密度对成虫飞行与生殖的影响[J]. 昆虫学报，1995，38(1)：38－45.
[14] 郭栋. 群居型与散居型粘虫免疫反应差异、神经调节及对飞行的影响[D]北京：中国农业科学院，2017.
[15] 吕伟祥，江幸福，张蕾，等. 一日龄粘虫不同时长吊飞对生殖及寿命的影响[J]. 应用昆虫学报，2014，51(4)：914－921.
[16] MEISTER M，RICHARDS G. Ecdysone and insect immunity：the maturation of the inducibility of the diptericin gene in *Drosophila* larvae [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology，1996，26(2)：155－160.
[17] LANOT R，ZACHARY D，HOLDER F，et al. Postembryonic hematopoiesis in *Drosophila* [J]. Developmental Biology，2001，230(2)：243－257.
[18] ZHANG Z，PALLI S R. Identification of a cis-regulatory element required for 20-hydroxyecdysone enhancement of antimicrobial peptide gene expression in *Drosophila melanogaster* [J]. Insect Molecular Biology，2009，18(5)：595－605.
[19] SUN Wei，SHEN Yihong，ZHOU Liangxiao，et al. Ecdysone titer determined by 3DE-3β-reductase enhances the immune response in the silkworm [J]. The Journal of Immunology，2016，196(4)：1646－1654.
[20] FLATT T，HEYLAND A，RUS F，et al. Hormonal regulation of the humoral innate immune response in *Drosophila melanogaster* [J]. Journal of Experimental Biology，2008，211(16)：2712－2724.
[21] RUS F，FLATT T，TONG Mei，et al. Ecdysone triggered PGRP-LC expression controls *Drosophila* innate immunity [J]. The EMBO Journal，2013，32(11)：1626－1638.
[22] 时超美. 昆虫酚氧化酶原活化及其在免疫中的作用[J]. 昆虫知识，2000(5)：310－314.
[23] AHMED A，MARTÍN D，MANETTI A G，et al. Genomic structure and ecdysone regulation of the prophenoloxidase 1 gene in the malaria vector *Anopheles gambiae* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America，1999，96(26)：14795－14800.
[24] GLINSKI Z，JAROSZ J. Mechanical and biochemical defences of honey bees [J]. Taylor & Francis，2015，76(3)：110－118.
[25] 卢亚萍，潘宏涛. Aegis溶菌酶的抑菌作用及抑菌机理初步研究[J]. 饲料与畜牧，2007(12)：15－17.
[26] WANG J L，CHEN L，TANG L，et al. 20-hydroxyecdysone transcriptionally regulates humoral immunity in the fat body of *Helicoverpa armigera* [J]. Insect Molecular Biology，2014，23(6)：842－856.
[27] HAN Pengfei，HAN Jiao，FAN Jiqiao，et al. 20-hydroxyecdysone activates PGRP-SA mediated immune response in *Locusta migratoria* [J]. Developmental and Comparative Immunology，2017，72：128－139.

（责任编辑：杨明丽）