



低温处理对草地贪夜蛾生存力的影响

张宇¹, 迟海鹏¹, 张苹², 常学飞¹, 董兆克¹, 曹贺贺¹,
吴仁杰³, 吕昭智^{1,2*}

(1. 青岛农业大学植物医学学院, 山东青岛 266109; 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 3. 青岛大
黄埠果蔬专业合作社, 山东青岛 266700)

摘要: 为明确草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 的耐寒能力, 本研究测定了不同低温条件下(恒温 and 波动低温)草地贪夜蛾幼虫和蛹的存活情况, 为预测该害虫的越冬分布区提供科学依据。恒温试验以 3 龄和 5 龄幼虫为研究对象, 在 0℃、-2℃、-5℃、-10℃低温下进行短期低温胁迫, 分别统计处理 0.5、1、2、3、6、12、24 和 36 h 时的死亡率; 同时选取 4 日龄蛹为研究对象, 在 6℃和 10℃条件下处理 3 d 和 5 d, 观测蛹的羽化率。波动低温试验在 6℃、10℃的基础温度上, 设置±2℃、±4℃和±6℃的昼夜温差, 对 5 龄幼虫和 4 日龄蛹分别进行 0、5、10、15、20、25 和 30 d 胁迫处理, 统计幼虫死亡率、化蛹率和蛹的羽化率。结果显示, 在短期低温胁迫下, 随处理温度的降低和时间的延长, 幼虫和蛹的死亡率逐渐上升。在 36 h 后, 0℃条件下的幼虫可全部存活, 而-5℃、-10℃条件下的幼虫全部死亡。蛹在恒定 6℃和 10℃处理下可正常羽化, 但随低温时间的延长, 其羽化率降低。在长期波动低温条件下, 5 龄幼虫在 10℃波动低温条件下可存活 30 d, 死亡率为 21.0%~57.0%; 在 6℃波动低温条件下, 幼虫存活天数为 21 d, 而蛹在波动低温处理下均无法正常羽化。综合表明, 草地贪夜蛾种群可在 6℃~10℃范围内以 5 龄幼虫和蛹越冬, 但在低于 6℃的区域无法存活。本文结果为草地贪夜蛾的分布扩散趋势预测及防控策略提供了科学依据。

关键词: 草地贪夜蛾; 低温胁迫; 生存力; 越冬界限

中图分类号: Q965

文献标识码: A

Effect of low temperature exposure on the survival of *Spodoptera frugiperda*

ZHANG Yu¹, CHI Hai-Peng¹, ZHANG Ping², CHANG Xue-Fei¹, DONG Zhao-Ke¹, CAO He-He¹,
WU Ren-Jie³, LU Zhao-Zhi^{1,2*} (1. College of Plant Health and Medicine, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, Shandong Province, China; 2. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 3. Qingdao Dahuangbu Fruit and Vegetable Professional Cooperative, Qingdao 266700, Shandong Province, China)

Abstract: We determine cold tolerance of *Spodoptera frugiperda* (Fall Armyworm) by assessing the survival of larvae and pupae under different low-temperature regimes. Our aim was to better predict the overwintering distribution of this pest. The test adopts the method of combining

基金项目: 山东省青岛科技部丝绸之路沿线重大入侵生物监测预警与生物防治 (DL2021025001L)

作者简介: 张宇, 女, 硕士研究生, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: zy08132022@163.com

*通讯作者 Author for correspondence: 吕昭智, 男, 博士, 教授, 研究方向为昆虫生态与害虫防治, E-mail: zhaozhi@qau.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-12-02; 修回日期 Revision received: 2025-02-17; 接受日期 Accepted: 2025-02-17

constant temperature and variable temperature. Constant lower temperature experiments were conducted to understand the mortality of larvae firstly. The 3th and 5th instar larvae of *S. frugiperda* were exposed at 0°C, -2°C, -5°C, and -10°C for durations of 0.5, 1, 2, 3, 6, 12, 24, and 36 hours, corresponding (called short-term low-temperature experiment). Moreover, the emergence rate and mortality were observed after pupae with 4 days-age exposed at 6°C and 10°C for 3 and 5 days. Another fluctuating temperature experiment was carried out for test the cold tolerance of 5th instar larvae and 4-day-old pupae. Daily temperature was controlled at 6°C and 10°C with diurnal temperature fluctuation of $\pm 2^{\circ}\text{C}$, $\pm 4^{\circ}\text{C}$, and $\pm 6^{\circ}\text{C}$. Mortality, pupation and emergence were recorded in different days (from 0 to 30 days, interval 5 days). Under short-term low-temperature exposure, mortality of larvae and pupae increased with the decreasing temperature and duration of exposure. After 36 hours, larvae survived at 0°C but all died at -5°C and -10°C. Pupae could emerge normally under constant temperatures of 6°C and 10°C, but the emergence rate decreased with duration of low-temperature exposure. Under long-term fluctuating low-temperature conditions, 5th instar larvae survived for 30 days at 10°C with a mortality rate ranging from 21% to 57%. At 6°C, larvae survived for 21 days, but pupae failed to emerge under any fluctuating temperature treatment. The study showed that under short-term (36 hours) exposure at 0°C, the larvae of *S. frugiperda* were not affected. When the fluctuating temperature was 6°C, larvae could survive for a longer period. Temperature fluctuations impose greater risk stressing on survival of insect pests. It is suggested that *S. frugiperda* populations may overwinter as 5th instar larvae in natural environments within the 6°C to 10°C range, but will not survive in regions with temperatures below 6°C. The results of this study provide a scientific basis for predicting the distribution and diffusion trend of *S. frugiperda* and the prevention and control strategies.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; low temperature stress; survivability; overwintering boundaries

低温一般抑制昆虫的生长发育, 影响其发生、扩散、种群动态和分布界限 (Sean *et al.*, 2015)。为了避免低温环境的伤害, 昆虫常以休眠、滞育和迁飞的策略来适应低温胁迫 (崔瑞媛, 2022; 唐广耀, 2023)。热带或者亚热带迁飞性昆虫的扩散和分布变化对低温环境变化更敏感。例如黏虫 *Mythimna separate* 在冬季从高纬度地区迁飞至低纬度地区, 春天再迁回北方栖息地 (江幸福等, 2014); 在我国东部地区, 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 1 代和 2 代成虫在偏南风的影响下北迁至非越冬区的中温带, 随后 3 代和 4 代于 8 月中旬后回迁至热带或者亚热带地区 (吴孔明和郭予元, 2007)。

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 属鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae, 起源于美洲的亚热带和热带地区, 是一种重要的农业跨境入侵害虫 (Todd and Robert, 1998; Goergen *et al.*, 2016; Harrison *et al.*, 2019; 孙旭军等, 2021), 它具有广泛的寄主范围、强大的繁殖力和快速的迁飞扩散能力, 给防治带来很大困难 (郭井菲, 2018; Zhou, 2021)。草地贪夜

蛾于 2016 年入侵到非洲 (Li *et al.*, 2020), 2019 年首次在我国发现 (姜玉英等, 2019), 并迅速扩散。2020 年在我国定殖 (齐国君等, 2020), 主要发生在云南、广东、海南、四川、广西、福建等地区。近年来, 其分布范围已扩展至黄淮、华北乃至东北和西北地区, 虫害蔓延扩散范围大, 在玉米等农作物上的发生面积超过 10 hm², 严重威胁我国的粮食安全和生态安全 (杨普云等, 2019; 姜玉英等, 2021; 陆耀辉和杨兰艳, 2023)。

草地贪夜蛾是一种季节性迁飞昆虫, 缺乏滞育现象, 且对低温敏感, 在中国北方大部分地区不能顺利过冬 (陈辉等, 2020)。在低温环境下, 该害虫的生长发育受到显著不利影响, 如发育历期出现显著延长现象, 经 13℃低温胁迫后, 3 龄及随后各龄发育历期整体呈延长趋势 (汪洁等, 2022)。低温环境下草地贪夜蛾生长发育的不同与其不同虫龄期的耐寒能力有关。张智等 (2019) 发现, 草地贪夜蛾卵的过冷却点和结冰点最低, 其次为蛹和成虫, 幼虫随着龄期的增长过冷却点逐渐升高; 谢殿杰等 (2020) 测定了在不同温度下草地贪夜蛾的过冷却点和体液冰点发现, 16℃低温条件下各龄期过冷却点显著低于其他温度; 这种抗寒性的不同, 可能与不同虫龄或生长发育阶段草地贪夜蛾体内代谢物有关, 如海藻糖、甘油三酯、甘油和脂肪对其抗寒性具有重要的影响 (丁蝶, 2022)。

目前关于温度对草地贪夜蛾影响的研究多集中于高温条件下, 然而 0℃以下低温和长期波动低温对草地贪夜蛾生长发育的具体影响尚不明确。有研究表明, 草地贪夜蛾具有一定的耐低温能力, 但连续 10 d 左右的 10℃以下环境可使其幼虫全部死亡 (谢明惠等, 2020), 连续 35 d 7℃的低温环境可使其幼虫、蛹、成虫全部死亡 (常向前等, 2022)。同时前人研究表明, 1 月 10℃等温线为草地贪夜蛾的周年繁殖线, 6℃等温线为其越冬的北界温度线 (姜玉英等, 2019, 2021), 但未得到证实。基于此, 本文从 0℃以下短期低温胁迫和越冬区界限范围内长期波动低温角度入手, 研究幼虫和蛹的生存力及相关的生物学特性, 旨在明确低温对草地贪夜蛾生长发育的影响, 对其越冬区域进行评估, 为该虫的潜在地理分布提供理论基础, 为我国草地贪夜蛾的进一步防控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试虫源

试验所用的草地贪夜蛾, 由中国农业科学院烟草研究所提供, 是实验室连续饲养多代、长期保留的稳定种群。室内饲养温度为 27℃±1℃、相对湿度为 70%±5%。1~3 龄幼虫采用新鲜的玉米叶 (郑单 958) 饲养于养虫笼 (40 cm×30 cm×45 cm) 中, 3 龄以上幼虫用人工饲料放在经次氯酸钠溶液 (15%) 浸泡和 75%酒精消毒的六孔板中单头饲养。人工饲料配方参照梁革梅、姜兴印等人的方法 (梁革梅等, 1999; 姜兴印等, 2000)。饲养时在六孔板中放入 1 cm³ 的人工饲料, 并在六孔板盖子附一层吸水纸, 以吸收饲料中多余的水分, 降低饲养环境的湿度。

挑选种群中体型大小一致的部分 3 龄和 5 龄幼虫作为供试幼虫, 其余幼虫待孵化为蛹后,

选择体型大小一致的 4 日龄蛹作为供试蛹备用。

1.2 试验方法

1.2.1 幼虫短期低温胁迫

通过分析 1 月平均温度为 6°C 和 10°C 主要地区（无锡、宁波、九江、岳阳、桂林、温州、大理、西昌）的气象数据（www.tianqi.com，2011-2022 年）可知，处于该越冬温度范围的区域每日平均温度最低限在 -10~0°C 之间（图 1），本试验以 0°C 为低温胁迫的起点温度，设置幼虫低温胁迫梯度分别为 -10°C、-5°C、-2°C、0°C。试验在控温冰箱中进行。

选择 3、5 龄幼虫分别放入事先设计好温度梯度的人工气候箱（0°C）及冰箱中（-2°C、-5°C、-10°C）。人工气候箱设置为光周期 L : D=16 h : 8 h，温度 27°C ± 1°C，相对湿度 70% ± 5%，光照强度 15 000 lx。在各温度梯度下分别胁迫 0.5、1、2、3、6、12、24、36 h，随后取出置于 27°C 的室温下 24 h，用毛笔轻触幼虫，以能协调爬行作为存活标准，统计幼虫的死亡数量，计算幼虫死亡率。各胁迫时间重复处理 4 组，25 头/组。

1.2.2 蛹短期低温胁迫

本试验以 6°C、10°C 为起点温度，探究 6°C~10°C 之间草地贪夜蛾蛹的生存力。设置 4 日龄蛹的恒定低温胁迫梯度分别为 6°C、10°C，对照为 27°C。试验均在人工气候箱中进行。

选择耐低温能力较强的 4 日龄蛹恒定低温胁迫试验。将供试 4 日龄蛹放置在设好温度 2°C、6°C、10°C、27°C 的人工气候箱中，分别处理 1、3、5 d，随后取出放置于 27°C 的室温下 24 h，每天记录羽化情况，对存活的蛹进行羽化高峰和羽化时间进行统计分析。每温度 8 组重复，40 头/组。

1.2.3 波动低温胁迫

本试验以 6、10°C 为胁迫的基础温度，通过分析 1 月平均温度为 6°C 和 10°C 主要地区（无锡、宁波、九江、岳阳、桂林、温州、大理、西昌）的气象数据（www.tianqi.com，2011-2022 年）可知，处于该越冬温度范围的区域昼夜温差多为 4~12°C（图 1），因此分别设置昼夜 ±2°C、±4°C、±6°C 温差的处理作为波动低温处理梯度，具体温度设计见表 1。

选择耐低温能力较强的 5 龄幼虫和 4 日龄蛹用于长期波动低温胁迫试验。将供试 5 龄幼虫和 4 日龄蛹放置在设定好温度梯度（表 1）的人工气候箱中，分别处理 0、5、10、15、20、25、30 d，随后取出置于 27°C 的人工气候箱中，记录幼虫的死亡率，并统计处理 30 d 后蛹的化蛹率及羽化率。各胁迫时间重复处理 4 组，25 头/组。

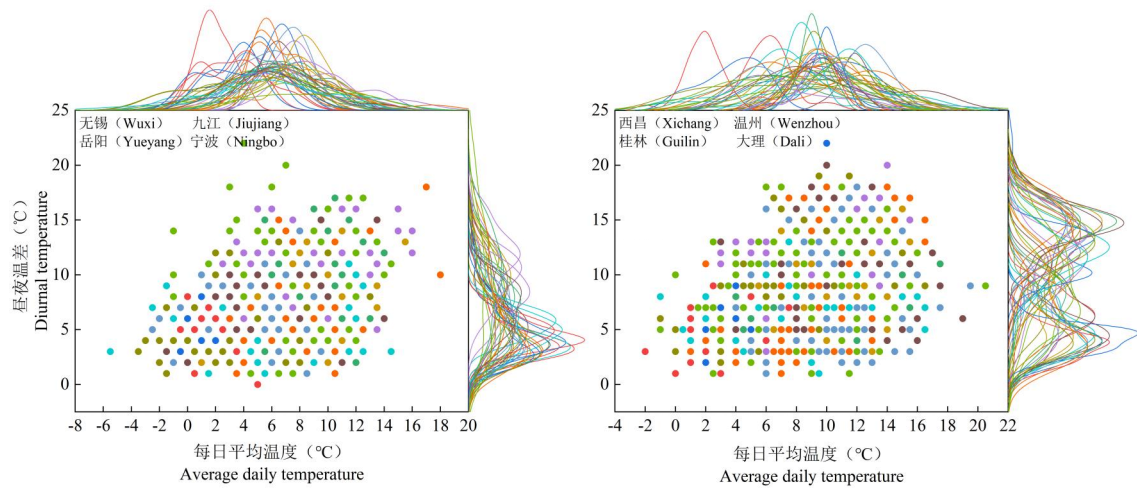


图 1 2011-2021 年 1 月平均气温为 10、6℃下地区昼夜温差（数据来源于 www.tianqi.com）

Fig. 1 The average temperature in January 2011-2021 is the diurnal temperature difference at 10°C and 6°C
(Data from www.tianqi.com)

表 1 波动温度梯度设计

Table 1 Temperature gradient design

平均温度 (°C) Average temperature	昼夜温差 (°C) Diurnal temperature	白天温度 (°C) Daytime temperature	夜晚温度 (°C) Temperature at night
6	±2	8	4
	±4	10	2
	±6	12	0
10	±2	12	8
	±4	14	6
	±6	16	4

1.3 数据分析

采用 SPSS 13.0 统计软件，对短期低温胁迫下 3 龄、5 龄幼虫的死亡率和恒定低温下蛹的化蛹率进行双因素（Two-way ANOVA）方差分析，因子为温度梯度和处理时间，因变量为死亡率和羽化率。对长期波动低温胁迫下 5 龄幼虫的死亡率、蛹的化蛹率和羽化率采用单因素（One-way ANOVA）方差分析，处理时间为固定因素，因变量分别为死亡率、化蛹率和羽化率。结果用平均值±标准误（Mean ± Se）表示。多重比较采用 LSD 分析法。图形绘制均在 Origin 2022 完成。

2 结果与分析

2.1 短期低温对幼虫死亡率分析

草地贪夜蛾 3 龄、5 龄幼虫的死亡率随处理温度的降低和胁迫时间的延长呈增加趋势，不同低温和胁迫时间对死亡率具有显著交互影响（3 龄： $F=36.11$ ， $df=21$ ， $P<0.05$ ；5 龄： $F=26.77$ ， $df=21$ ， $P<0.05$ ）。0℃处理下 3 龄、5 龄幼虫在 36 h 死亡率为 31.0%和 32.0%，-2℃下，至 36 h 后，3 龄幼虫死亡率达到 87.5%，5 龄死亡率达到 100.0%；-5℃处理 6 h 后，死亡率均超过 60.0%，至 24 h 死亡率达到 100.0%；-10℃处理 3 h 后，3 龄幼虫死亡率上升为

88.0%，5 龄幼虫死亡率达到 51.0%，至 6 h 后，3 龄死亡率达 100.0%，12 h 后，5 龄死亡率达到 100.0%（图 2-A、B）。这表明在 0℃下幼虫可以正常生长发育进行化蛹，但在低于-2℃的短期（36 h）低温胁迫下无法成功越冬。除此之外结果显示在 0℃、-5℃、-10℃，5 龄幼虫更耐低温。

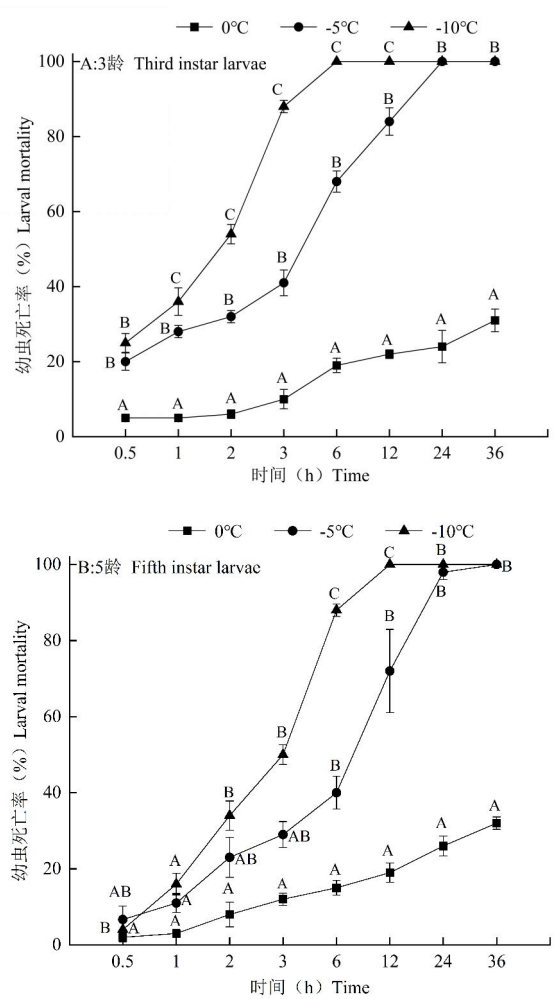


图2 不同温度胁迫下 3 龄幼虫 (A) 和 5 龄幼虫 (B) 死亡率

Fig. 2 Mortality of larvae under stable lower temperature (A) third instar larvae; (B) fifth instar larvae

注：大写字母表示在相同时间处理下不同温度间幼虫死亡率的显著性差异，小写字母表示相同温度下不同时间幼虫死亡率的显著性差异。图 A 为 3 龄幼虫死亡率；图 B 为 5 龄幼虫死亡率。

Note: The uppercase letters represented the difference of larval mortality among temperatures under the same time treatment; the lowercase letters represented the difference of larval mortality among times under the same temperature. Figure A shows the mortality rate of 3th instar larvae; Figure B shows the mortality rate of 5th instar larvae.

2.2 短期低温胁迫蛹的羽化率分析

不同温度和时间对草地贪夜蛾的羽化率具有显著的交互影响 ($F=2.812$, $df=4$, $P<0.05$)。

6℃、10℃条件下，蛹的羽化率显著低于 27℃的羽化率，且随胁迫时间的增加，羽化率逐渐降低。在 6℃、10℃下胁迫 5 d，蛹的羽化率分别为 63.4%和 71.3%，成活率较高，证明在 6℃~10℃条件下，蛹可以正常存活（图 3）。

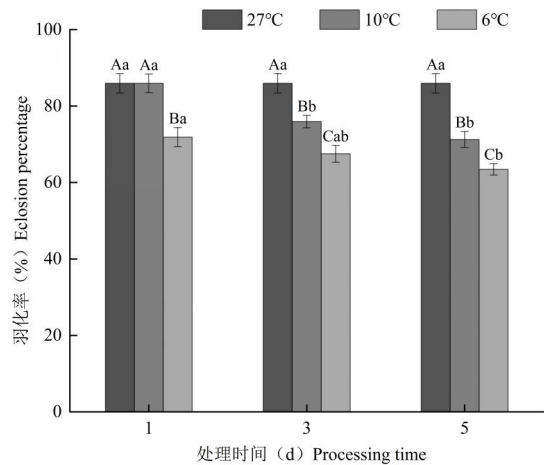


图 3 低温胁迫下草地贪夜蛾蛹的羽化率

Fig. 3 Eclosion percentage of pupa of *Spodoptera frugiperda* under low temperature stress

注：大写字母表示相同时间处理下不同温度间蛹的羽化率，小写字母表示相同温度下不同时间处理间蛹的羽化率。Note: The uppercase letters represented the difference of eclosion percentage among temperatures under the same time treatment; the lowercase letters represented the difference of eclosion percentage among times under the same temperature.

2.3 短期低温胁迫对蛹羽化时间的影响

随着低温胁迫的降低和胁迫时间的延长，蛹羽化和羽化高峰时间逐渐延后（图 4）。草地贪夜蛾在 6~10℃的恒定低温胁迫下可以正常生长发育，但发生期和高峰期具有延后性，开始羽化的时间推迟约 2-4 d 左右，羽化高峰期推迟约 2~5 d。27℃处理下，第 7 天蛹开始羽化，第 10 天达到羽化高峰，羽化率为 85.9%。但随着低温的胁迫，温度越低羽化率越低，发生期和高峰期出现推迟。同一低温下，随着低温胁迫时间的增加，发生期和高峰期也同样延迟。10℃低温处理下，蛹在第 7-9 天开始羽化，羽化高峰在第 11-13 天，羽化率由高到低依次为 85.9%（1 d）>75.6%（3 d）>71.6%（5 d）；6℃低温处理下，羽化时间在第 10~11 天，羽化高峰在第 13~14 天，羽化率由高到低依次为 67.5%（3 d）>66.6%（1 d）>62.5%（5 d）；2℃低温处理下，羽化时间在第 10~11 天，羽化高峰在第 14~15 天，羽化率由高到低依次为 47.8%（1 d）>30.9%（3 d）>0 %（5 d）。

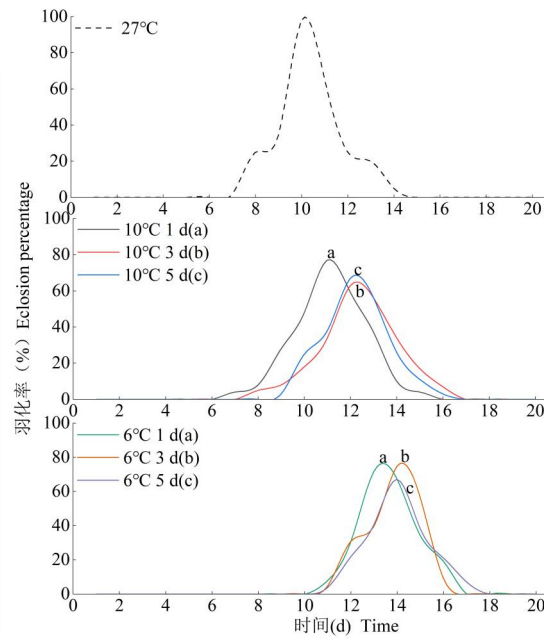


图4 低温胁迫草地贪夜蛾蛹的羽化过程

Fig. 4 Eclosion percentage of *Spodoptera frugiperda* with pupae exposed under lower temperature

2.4 波动温度下5龄幼虫死亡率分析

在10°C条件下,幼虫死亡率在不同昼夜温差间差异显著(5 d: $F=14.60$, $df=3$, $P<0.05$; 10 d: $F=23.87$, $df=3$, $P<0.05$; 15 d: $F=32.79$, $df=3$, $P<0.05$; 20 d: $F=41.67$, $df=3$, $P<0.05$; 25 d: $F=38.96$, $df=3$, $P<0.05$; 30 d: $F=33.91$, $df=3$, $P<0.05$)。随着低温胁迫时间的增加,其死亡率显著增高(图5-A)。不同昼夜温差间死亡率由高到低依次为: $\pm 6^{\circ}\text{C} > \pm 4^{\circ}\text{C} > \pm 2^{\circ}\text{C} > \pm 0^{\circ}\text{C}$ 。在昼夜温差为 $\pm 6^{\circ}\text{C}$ 条件下胁迫30 d时,幼虫死亡率为57.0%,说明草地贪夜蛾5龄幼虫在10°C各昼夜温差下能以较高的存活率度过1个月。

在6°C条件下,不同昼夜温差间幼虫死亡率差异显著(5 d: $F=14.79$, $df=3$, $P<0.05$; 10 d: $F=8.09$, $df=3$, $P<0.05$; 15 d: $F=27.56$, $df=3$, $P<0.05$; 20 d: $F=31.33$, $df=3$, $P<0.05$; 25 d: $F=52.36$, $df=3$, $P<0.05$; 30 d: $F=94.02$, $df=3$, $P<0.05$)。随着处理时间的增加死亡率显著增高(图5-B)。在各昼夜温差胁迫处理时间为10~15 d,死亡率迅速上升。其中 $6^{\circ}\text{C} \pm 6^{\circ}\text{C}$ 波动温度处理下,死亡率达到100.0%所用时间最短,为13 d。在6°C恒温处理下30 d,死亡率为57.0%。相比10°C的相同昼夜温差,6°C下各昼夜温差处理不适宜草地贪夜蛾幼虫的存活及越冬。

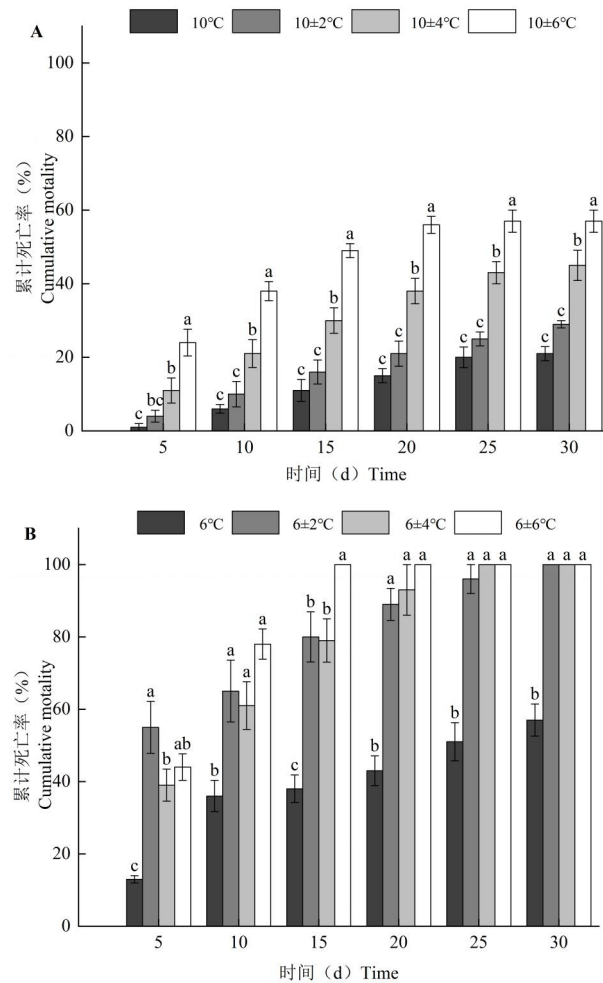


图 5 5 龄幼虫在不同昼夜温差处理下的死亡率

Fig. 5 Cumulative mortality of 5th instar larvae of *Spodoptera frugiperda* under daily fluctuation temperature

注：A，10°C及昼夜温差；B，6°C及昼夜温差。Note: A, 10°C and the temperature difference between day and night; B, 6°C and the temperature difference between day and night

2.5 波动温度胁迫 30 d 的化蛹率和羽化率分析

草地贪夜蛾化蛹率和羽化率（图 6）在不同昼夜温差间差异显著（化蛹率： $F=49.49$ ， $df=7$ ， $P<0.05$ ；羽化率： $F=30.74$ ， $df=7$ ， $P<0.05$ ）。幼虫化蛹率和蛹的羽化率随温差的增大和温度的降低而降低，但在 6°C 条件下，昼夜温差为±2°C、±4°C、±6°C 时，低温胁迫 30 d 后，草地贪夜蛾均不能正常化蛹和羽化。

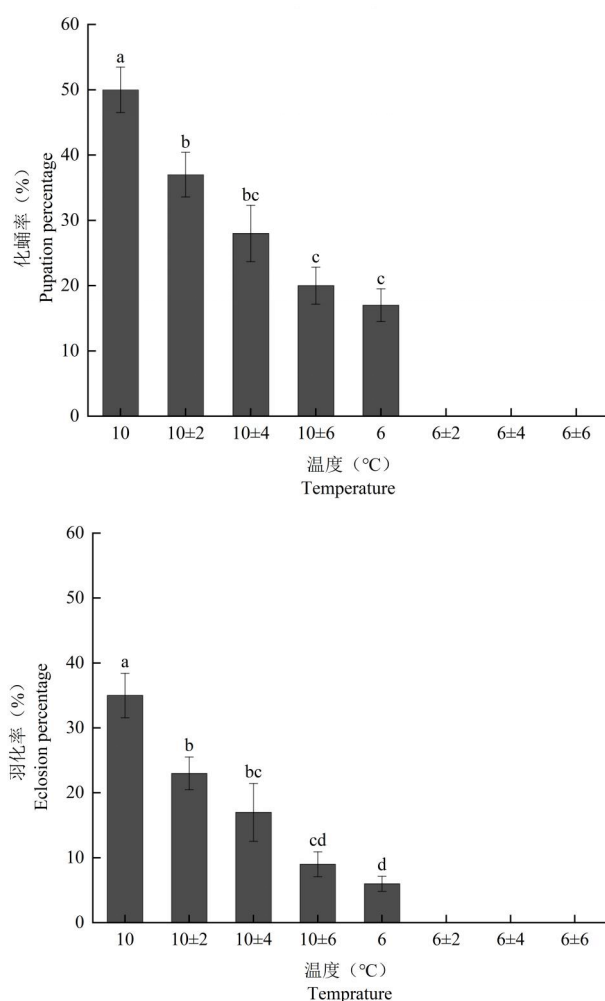


图 6 不同昼夜温差处理下草地贪夜蛾化蛹率和羽化率

Fig.6 The Pupation percentage and eclosion percentage of *Spodoptera frugiperda* under different daily fluctuation temperature

3 结论与讨论

低温强度和胁迫时间直接影响草地贪夜蛾幼虫的生存和蛹的羽化。我们的数据表明：在 0°C 的短期（36 h）低温胁迫下，草地贪夜蛾幼虫能够存活，并且 5 龄幼虫比 3 龄幼虫存活时间更长。然而，当温度低于 -2°C 时，幼虫则全部死亡，说明 0°C 是幼虫在低温条件下的生存下限。草地贪夜蛾在 0°C 以上的持续低温环境中时，虽然蛹在 6°C 和 10°C 低温下能够完成羽化，但羽化的时间和羽化高峰期出现了明显的延迟，约推迟 2~4 d，羽化高峰期推迟约 2~5 d。此外，当昼夜温差较大时，草地贪夜蛾的幼虫存活率、化蛹率和羽化率显著降低。在 6°C 低温条件下，幼虫无法存活，这一温度是限制幼虫种群越冬的界限。

草地贪夜蛾有一定的耐低温能力，但低温胁迫的强度和暴露时间对其生长发育、存活和繁殖产生显著影响，且不同虫态的耐低温能力有所不同。张同强等人（2021）表明，在低温下胁迫 2 h 后，草地贪夜蛾各虫态的死亡率随温度的降低快速上升，同一虫态的致死时间顺序为 5°C > 0°C > -5°C > -10°C，耐低温能力从强到弱依次为蛹 > 5 龄幼虫 > 其他龄期幼虫。这一结果与本研究一致，即在短时（36 h）的胁迫下，各龄期幼虫在 0°C 下超过 80% 可存活，

低于-2℃时, 3龄幼虫比5龄幼虫最先死亡, 5龄幼虫表现出更强的耐低温能力。另外, 低温条件和胁迫时间也显著影响蛹的羽化。张红梅等人(2020)发现, 草地贪夜蛾蛹在低温4℃下保存5~20 d, 其羽化率和产卵量明显降低, 且保存的时间越长, 羽化率越低, 甚至不羽化。与此相似, 本研究也表明, 低温显著降低蛹的羽化率, 延长羽化时间并推迟羽化高峰期。在6℃和10℃条件下, 虽然60%以上的蛹能够羽化, 但羽化时间和高峰期延迟了2~5 d。研究表明, 蛹的最低适生温度为>16℃, 随着温度的降低和暴露时间的增加, 羽化率降低, 发育历期延长; 在10~19℃低温下处理2~4 d, 发育历期延长2~5 d(杨艺炜等, 2022)。本研究对蛹的胁迫温度更低, 蛹的羽化延迟时间与10~19℃低温处理下的延迟时间一致, 说明蛹对低温的耐冻能力较强, 其对低温的响应较稳定, 这种耐冻的能力可能与蛹体内累积的营养物质及抗低温的热激蛋白基因 *Hsp70* 基因有关(田彩红等, 2024)。

在自然条件下, 环境温度波动较大, 昼夜温差存在一定变幅。研究显示, 相比于恒定温度, 波动温度对昆虫的生长发育有更显著的影响(张沁园等, 2024)。例如埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 幼虫在波动温度下的生长发育比在恒定低温下差, 并且发育历期延长(Economos *et al.*, 1986)。本研究的模拟试验中, 昼夜温差较大, 最低温为0℃, 最高温为12℃, 这些波动抑制了草地贪夜蛾的生长发育, 导致幼虫存活率, 化蛹率和羽化率显著下降。这与万鹏等人(2023)的研究结果一致, 即当温度变化幅度较小时, 对草地贪夜蛾的生长发育和繁殖影响较小, 但当温差较大时, 则会对其种群生存产生显著不利影响。在小菜蛾 *Plutella xylostella* 的研究中也有类似结果, 温差为2~6℃时对其生活史性状的影响与恒温(25℃)相似, 但当温差达到10℃和12℃时会产生显著的负面影响, 导致存活率、化蛹率和羽化率降低(邢鲲等, 2015)。在本研究中, 10℃的昼夜温差下幼虫能够存活超过1个月, 而在6℃的昼夜温差下, 幼虫仅可以存活13 d。这表明, 在有波动温度的环境中, 6℃低温下的种群无法完成越冬, 而10℃低温环境下的种群则完全可以存活并完成生活史。这与Yang(2020)和齐国君等人(2020)提出的草地贪夜蛾越冬区的范围结果一致。

通过稳定低温和波动低温, 本研究发现, 5龄幼虫和蛹可能是草地贪夜蛾在温带与亚热带交界处最有可能越冬的虫态。然而, 由于本研究是在实验室环境条件下完成, 除了温度变化外, 其他环境因子的影响仍待进一步研究(万鹏等, 2023)。例如He等人(2021)研究表明, 环境湿度对草地贪夜蛾的生长发育和繁殖有影响; 孟令贺等(2022)指出不同光周期会影响其生长发育和繁殖。因此, 受多种因素的相互影响, 本研究在实验室内控制的稳定条件下得出的草地贪夜蛾的耐寒生存能力与田间种群会存在一定差异(谢殿杰等, 2019), 此外, 本研究供试昆虫来源于实验室内长期饲养繁殖的多代种群, 其耐寒性可能不如野外种群, 仍需进行田间验证。

值得注意的是, 本研究发现低温处理导致草地贪夜蛾蛹的羽化时间和高峰期延迟(图4), 因此, 当田间出现极端天气或较大温差变化时, 尤其是在早春时期的倒春寒发生地区, 应特别关注害虫物候的变化, 提早防控。更为重要的是, 目前我国的草地贪夜蛾大多数为“玉米

型”(张磊等, 2019), 而我国为世界第二大玉米生产国, 热带和亚热带地区的玉米可为该虫的周年发生提供充足的食物来源, 向北高纬度和高海拔地区可为该虫发生提供季节性的食物来源(吴秋琳等, 2019)。因此在全球气候变暖的背景下, 一些高纬度地区冬季温度的上升及温差的变化可能会增加该虫的扩散风险。因此, 未来应提前预测该虫可能在高纬度高海拔地区的入侵风险和扩散趋势, 并开展精准的防控工作。

参考文献 (References)

- Chang XQ, LV L, Wan P, *et al.* A preliminary study on the overwintering of *Spodoptera frugiperda* in Hubei Province [J]. *Plant Protection*, 2022, 48 (1): 116-120, 139. [常向前, 吕亮, 万鹏, 等. 草地贪夜蛾在湖北的越冬研究初探 [J]. 植物保护, 2022, 48 (1): 116-120, 139]
- Chen H, Wu MF, Liu J, *et al.* Migratory routes and occurrence divisions of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in China [J]. *Journal of Plant Protection*, 2020, 47 (4): 747-757. [陈辉, 武明飞, 刘杰, 等. 我国草地贪夜蛾迁飞路径及其发生区划 [J]. 植物保护学报, 2020, 47 (4): 747-757]
- Cui RY. Physiological Response of *Plutella xylostella* to Short-term Cold Stress Under Low Temperature Adaptation [D]. Shaanxi: Yan'an University, 2022. [崔瑞媛. 低温适应下小菜蛾对短期冷胁迫的生理响应[D]. 陕西: 延安大学, 2022]
- Ding D. Study on Adaptability of *Spodoptera frugiperda* to Different Corn Varieties and Cold Resistance [D]. Jiangsu: Yangzhou University, 2022. [丁蝶. 草地贪夜蛾对不同玉米品种的适应性及抗寒性研究 [D]. 江苏: 扬州大学, 2022]
- Economos AC, Lints FA. Developmental temperature and life span in *Drosophila melanogaster*. II. Oscillating temperature [J]. *Gerontology*, 1986, 32 (1): 28-36.
- Wang J, Mu YL, Yang C, *et al.* Effects of high and low temperature stress on development and cold tolerance of *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2022, 41 (4): 18-25. [汪洁, 母银林, 杨灿, 等. 高、低温胁迫对草地贪夜蛾生长发育及抗寒性的影响 [J]. 山地农业生物学报, 2022, 41 (4): 18-25]
- Goergen G, Kumar PL, Sankung SB, *et al.* First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a New Alien Invasive Pest in West and Central Africa [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11 (10): e0165632.
- Guo JF, Zhao JZ, He KL, *et al.* Potential invasion of the crop-devastating insect pest fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to China [J]. *Plant Protection*, 2018, 44 (6): 1-10. [郭井菲, 赵建周, 何康来, 等. 警惕危险性害虫草地贪夜蛾入侵中国 [J]. 植物保护, 2018, 44 (6): 1-10]
- Harrison RD, Thierfelder C, Baudron F, *et al.* Agro-ecological options for fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* JE Smith) management: Providing low-cost, smallholder friendly solutions to an invasive pest [J]. *J. Environ. Manage.*, 2019, 243: 318-330.
- He LM, Zhao SY, Ali A, *et al.* Ambient humidity affects development, survival, and reproduction of the invasive fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), in China[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2021, 114 (3): 1145-1158.
- Jiang XF, Jiang YY, Zhang L, *et al.* Investigation and monitoring of overwintering and migrant populations, and the larval occurrence of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2014, 51 (4): 1114-1119. [江幸福, 姜玉英, 张蕾, 等. 粘虫越冬迁飞与危害的调查及监测技术 [J]. 应用昆虫学报, 2014, 51 (4): 1114-1119]
- Jiang XY, Wang KY, Yi MQ. Overview of artificial feed for *Helicoverpa armigera* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2000, 3: 183-185. [姜兴印, 王开运, 仪美芹. 棉铃虫人工饲料概述 [J]. 昆虫知识, 2000, 3: 183-185]
- Jiang YY, Liu J, Wu QL, *et al.* Investigation on winter breeding and overwintering areas of *Spodoptera frugiperda* in China [J]. *Plant Protection*, 2021, 47 (1): 212-217. [姜玉英, 刘杰, 吴秋琳, 等. 我国草地贪夜蛾冬繁区和越冬区调查 [J]. 植物保护, 2021, 47 (1): 212-217]
- Jiang YY, Liu J, Xie MC, *et al.* Observation on law of diffusion damage of *Spodoptera frugiperda* in China in 2019 [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (6): 10-19. [姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 等. 2019年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测 [J]. 植物保护, 2019, 45 (6): 10-19]
- Li XJ, Wu MF, Ma J, *et al.* Prediction of migratory routes of the invasive fall armyworm in eastern China using a trajectory analytical approach [J]. *Pest Manag. Sci.*, 2020, 76 (2): 454-463.
- Liang MG, Tan WJ, Guo YY. Improvement of the technique of captive *Helicoverpa armigera* [J]. *Plant Protection*, 1999, 2: 16-18. [梁革梅, 谭维嘉, 郭予元. 人工饲养棉铃虫技术的改进 [J]. 植物保护, 1999, 2: 16-18]
- LU YH, Yang LY. Research on the prevention and control strategy of *Spodoptera frugiperda* in China [J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2023, 2: 135-138. [陆耀辉, 杨兰艳. 我国草地贪夜蛾防控策略研究 [J]. 农业科技通讯, 2023, 2: 135-138]
- Meng LH, Jiang XF, Li P, *et al.* Comparison of bisexual life tables of *Spodoptera frugiperda* in different photoperiods [J]. *Plant Protection*, 2022, 48 (3): 63-73. [孟令贺, 江幸福, 李平, 等. 不同光周期下草地贪夜蛾两性生命表的比较 [J]. 植物保护, 2022,

48 (3): 63-73]

- Qi GJ, Huang DC, Wang L, *et al.* The occurrence characteristic in winter and year-round breeding region of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) in Guangdong Province [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42 (3): 573-582. [齐国君, 黄德超, 王磊, 等. 广东省草地贪夜蛾冬季发生特征及周年繁殖区域研究 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (3): 573-582]
- Qi GJ, Su XN, Zhang YP, *et al.* Research progress in monitoring and early warning, prevention and control of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47 (12): 109-121. [齐国君, 苏湘宁, 章玉苹, 等. 草地贪夜蛾监测预警与防控研究进展 [J]. 广东农业科学, 2020, 47 (12): 109-121]
- Sean DS, Rachel AS, James CB, *et al.* Conserved and narrow temperature limits in alpine insects: Thermal tolerance and supercooling points of the ice-crawlers, *Grylloblatta* (Insecta: Grylloblattodea: Grylloblattidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2015, 78 (7): 55-61.
- Sun XJ, Zhang GY, Liu Y, *et al.* Tracking themigration path and source areas of the fall armyworm in Henan [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2021, 58 (3): 579-591. [孙旭军, 张国彦, 刘一, 等. 河南省草地贪夜蛾迁入路径及虫源地分析 [J]. 应用昆虫学报, 2021, 58 (3): 579-591]
- Tang GY. Study on the Influence of Major Meteorological Factors during Adult Migratory Flight on the Occurrence Extent of First Generation of *Mythimna separata* (Walker) [D]. Henan: Henan Agricultural University, 2023. [唐广耀. 迁飞期主要气象因子对一代黏虫发生程度影响研究 [D]. 河南: 河南农业大学, 2023]
- Tian CH, Zhang JY, Dang Q, *et al.* Cold recognition temperature and response of *Hsp70* and *Hsp90* genes under low temperature stress in *Spodoptera frugiperda* [J]. *Journal of Tropical Biology*, 2024, 15 (6): 664-671. [田彩红, 张俊逸, 党菁, 等. 草地贪夜蛾的冷识别温度及低温胁迫下 *Hsp70* 和 *Hsp90* 基因响应 [J]. 热带生物学报, 2024, 15 (6): 664-671]
- Todd EL, Poole RW. Keys and illustrations for the armyworm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenee from the Western Hemisphere [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1998, 73 (6): 722-738.
- Wan P, Lu BK, Lu H, *et al.* Comparison of the life table of *Spodoptera frugiperda* populations kept under either a constant indoor, or a variable outdoor, temperature [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2023, 60 (4): 1141-1147. [万鹏, 吕宝乾, 卢辉, 等. 在室内恒温 and 室外变温下的草地贪夜蛾种群生命表比较 [J]. 应用昆虫学报, 2023, 60 (4): 1141-1147]
- Wan P. Effect of Simulated Rainfall and Temperature Change on *Spodoptera frugiperda* [D]. Hainan: Hainan University, 2023. [万鹏. 模拟降雨和温度变化对草地贪夜蛾种群的影响 [D]. 海南: 海南大学, 2023]
- Wu KM, Guo YY. Geotype differentiation and regional migratory regularity of *Helicoverpa armigera* in China [J]. *Plant Protection*, 2007, 33 (5): 6-11. [吴孔明, 郭予元. 棉铃虫种群的地理型分化和区域性迁飞规律 [J]. 植物保护, 2007, 33 (5): 6-11]
- Wu QL, Jiang YY, Hu G, *et al.* Analysis on spring and summer migration routes of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) from tropical and southern subtropical zones of China [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (3): 1-9. [吴秋琳, 姜玉英, 胡高, 等. 中国热带和亚热带地区草地贪夜蛾春夏两季迁飞轨迹的分析 [J]. 植物保护, 2019, 45 (3): 1-9]
- Xie DJ, Zhang L, Cheng YX, *et al.* Age-stage two-sex life table for laboratory populations of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* at different temperatures [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (6): 20-27. [谢殿杰, 张蕾, 程云霞, 等. 不同温度下草地贪夜蛾年龄-阶段实验种群两性生命表的构建 [J]. 植物保护, 2019, 45 (6): 20-27]
- Xie DJ, Zhang L, Cheng YX, *et al.* Effects of different feeding temperature on the supercooling points and freezing points of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (2): 62-71. [谢殿杰, 张蕾, 程云霞, 等. 不同饲养温度对草地贪夜蛾过冷却点和体液冰点的影响 [J]. 植物保护, 2020, 46 (2): 62-71]
- Xie MH, Zhong YZ, Chen HL, *et al.* Potential overwintering ability of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) in Anhui Province [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (3): 236-241. [谢明惠, 钟永志, 陈浩梁, 等. 草地贪夜蛾在安徽地区越冬能力初探 [J]. 植物保护, 2020, 46 (3): 236-241]
- Xing K, Zhao F, Han JC, *et al.* Effects of temperature fluctuation on life history traits of different developmental stages of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2015, 58 (2): 160-168. [邢鲲, 赵飞, 韩巨才, 等. 昼夜变温幅度对小菜蛾不同发育阶段生活史性状的影响 [J]. 昆虫学报, 2015, 58 (2): 160-168]
- Yang PY, Zhu XM, Guo JF, *et al.* Strategy and advice for managing the fall armyworm in China [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (4): 1-6. [杨普云, 朱晓明, 郭井菲, 等. 我国草地贪夜蛾的防控对策与建议 [J]. 植物保护, 2019, 45 (4): 1-6]
- Yang XM, Song YF, Sun XX, *et al.* Population occurrence of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), in the winter season of China [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2020, 19: 2-12.
- Yang YW, Yuan DZ, Xie FZ, *et al.* Impact of short-term low or high temperature on pupa and adult survival, development and fecundity of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2022, 48 (5): 246-250. [杨艺炜, 袁冬贞, 谢飞舟, 等. 短期低、高温对草地贪夜蛾蛹和成虫的影响 [J]. 植物保护, 2022, 48 (5): 246-250]

- Zhang HM, Yin YQ, Zhao XQ, *et al.* The growth and development characteristics of *Spodoptera frugiperda* under different temperature conditions [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42 (1): 52-59. [张红梅, 尹艳琼, 赵雪晴, 等. 草地贪夜蛾在不同温度条件下的生长发育特性 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (1): 52-59]
- Zhang L, Jin MH, Zhang DD, *et al.* Molecular identification of invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Yunnan Province [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (2): 19-24, 56. [张磊, 靳明辉, 张丹丹, 等. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定 [J]. 植物保护, 2019, 45 (2): 19-24, 56]
- Zhang QY, Liu XX, Chen J, *et al.* Effect of variable temperature and rapid cold hardening on growth and development of *Trichopria drosophilae* [J/OL]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2024, 1-12. [张沁园, 刘旭祥, 陈俊, 等. 变温和冷驯化对果蝇锤角细蜂生长发育的影响 [J/OL]. 中国生物防治学报, 2024, 1-12]
- Zhang TQ, Zhang L, Cheng YX, *et al.* Study on the cold resistance of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2021, 47 (1): 176-181. [张同强, 张蕾, 程云霞, 等. 草地贪夜蛾耐低温能力研究 [J]. 植物保护, 2021, 47 (1): 176-181]
- Zhang Z, Zheng Q, Zhang YH, *et al.* Cold hardiness of laboratory populations of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (6): 43-49, 69. [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, 69]
- Zhou Y, Wu QL, Zhang HW, *et al.* Spread of invasivemigratory pest *Spodoptera frugiperda* and management practices throughout China [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20 (3): 637-645.