

# 不同虫态短额负蝗过冷却点和结冰点的测定\*

李文博<sup>1\*\*</sup> Muhammad·Naeem<sup>1</sup> 罗昌新<sup>1</sup> 崔娟<sup>2</sup> 王青松<sup>3</sup> 陈欢欢<sup>1\*\*\*</sup>

(1. 曲靖师范学院生物资源与食品工程学院, 曲靖 655011; 2. 吉林农业科技学院农学院, 吉林 132101; 3. 西南大学柑桔研究所, 重庆 400712)

**摘要** 【目的】本研究旨在明确短额负蝗 *Atractomorpha sinensis* 不同虫态的耐寒能力, 为预测曲靖地区该害虫田间越冬情况及翌年发生动态提供理论依据。【方法】过冷却点测定仪测定短额负蝗各虫态(虫龄)过冷却点和体液结冰点。【结果】短额负蝗卵的过冷却点和结冰点最低, 分别为 -18.60 和 -9.13 °C, 5龄若虫冷却点和雌性成虫结冰点最高, 分别为 -11.50 和 -6.97 °C。同一虫态不同个体过冷却点和结冰点的变异均符合正态分布。雄成虫的过冷却点和结冰点分别为 -13.00 和 -7.88 °C, 低于雌成虫的 -12.03 和 -6.97 °C。【结论】短额负蝗卵的过冷却点最低, 5龄若虫过冷却点最高。研究结果为揭示短额负蝗越冬机理和预测潜在分布区提供了理论依据。

**关键词** 短额负蝗; 过冷却点; 结冰点; 耐寒性

## Determination of the supercooling and freezing points of different developmental stages of *Atractomorpha sinensis* (Orthoptera: Pyrgomorphidae)

LI Wen-Bo<sup>1\*\*</sup> Muhammad·Naeem<sup>1</sup> LUO Chang-Xin<sup>1</sup>  
CUI Juan<sup>2</sup> WANG Qing-Song<sup>3</sup> CHEN Huan-Huan<sup>1\*\*\*</sup>

(1. College of Biological Resource and Food Engineering, Qujing Normal University, Qujing 655011, China;

2. College of Agriculture, Jilin Agricultural Science and Technology College, Jilin 132101, China;

3. Citrus Research Institute of Southwest University, Chongqing 400712, China)

**Abstract** [Aim] The purpose of this study was to clarify the cold tolerance of different insect states of *Atractomorpha sinensis*, and to provide a theoretical basis for predicting the overwintering situation of the pest in the field and the occurrence dynamics in the next year in Qujing area. [Methods] The supercooling point tester was used to determine the stages (instars) of *A. sinensis*. [Results] The supercooling and freezing points of eggs were the lowest, -18.60 and -9.13 °C, respectively. The supercooling point of 5th instar nymphs, and the freezing point of adult females, were the highest; -11.50 and -6.97 °C, respectively. Variation in the supercooling and freezing points of individuals in the same stage of development was normally distributed. The supercooling and freezing point of adult males were -13.00 and -7.88 °C, respectively, lower than those of adult females, which were 12.03 and -6.97 °C, respectively. [Conclusion] The supercooling point of *A. sinensis* eggs was the lowest among the developmental stages examined, whereas that of 5th instar nymphs was the highest. These results provide basic data on the overwintering mechanism of *A. sinensis*, and predict areas where this species could either be found or establish.

**Key words** *Atractomorpha sinensis*; supercooling point; freezing point; cold hardiness

\*资助项目 Supported projects: 云南省科技厅基础研究专项-青年项目 (202301AU070005); 云南省地方本科高校基础研究联合专项资金项目-面上项目 (202301BA070001-076); 曲靖师范学院校级创新团队支持计划资助

\*\*第一作者 First author, E-mail: 619162463@qq.com

\*\*\*通讯作者 Corresponding author, E-mail: chhuanhuan@163.com

收稿日期 Received: 2024-06-06; 接受日期 Accepted: 2024-07-09

短额负蝗 *Atractomorpha sinensis* 是亚洲和北美洲大部分国家的经济作物田中常见的食叶类害虫, 广布于中国、老挝、印度、越南、缅甸、印度尼西亚等国(夏凯龄, 1994; Li *et al.*, 2020)。在中国华北平原、长江中下游平原、关中平原、四川平原以及云贵高原的农耕区皆有短额负蝗分布记录(史树森, 2013; 李文博等, 2023)。该害虫食性广, 寄主植物种类多达百余种, 主要危害大豆、棉花、白菜、豇豆、油菜、甘薯、花生、苜蓿、番茄和甜菜等, 严重时可将寄主叶片食光, 给农林牧业经济带来严重损失(李文博等, 2020, 2024)。由于短额负蝗的广泛分布以及其对多种经济作物的危害, 有必要加强对其在不同环境条件下的基础生物学研究, 为短额负蝗的综合防控提供理论基础。

温度作为昆虫种群生存与发展的重要前提, 对其发育历期、存活率、繁殖力以及地理分布等均有影响(李文博等, 2021)。高(低)温耐受能力决定种群越冬策略和区域分布(Li *et al.*, 2021; 魏淑花等, 2021)。冬季, 许多昆虫越冬虫态都面临低温胁迫带来的生理障碍(Song *et al.*, 2021; 耿书宝等, 2022)。当冬季来临之际, 栖息于北半球温带的昆虫将体液控制于 0 °C 以下, 保持体液不结冰的越冬策略(田斌, 2017; 李文博等, 2024)。以往昆虫耐寒性研究中, 昆虫通过体内抗寒物质抵御低温环境的(生物学)生理现象称之为过冷却现象, 而过冷却点(Supercooling point)和体液冰点(Freezing point)是评价害(益)虫适应低温环境的重要生理学参数, 多数不耐冻害昆虫经长时(短时)暴露于超过其自身过冷却点(临界温度)下, 会导致其休克或死亡(Khabir *et al.*, 2023)。国内外研究者已陆续对黄脊竹蝗 *Ceracris kiangsu*、长额负蝗 *Atractomorpha lata*、中华稻蝗 *Oxya chinensis*、西藏飞蝗 *Locusta migratoria tibetensis*、红腿蝗 *Melanoplus femurrubrum* 和意大利蝗 *Calliptamus italicus* 等广布种蝗虫的过冷却点及耐寒性开展了研究(刘延超等, 2017; 李虎群等, 2008; Branson, 2020; 宋余等, 2022; Zhao and Zhu, 2023)。有关短额负蝗的研究报道多集中于生物

学特性观察、发育起点温度与有效积温、线粒体基因组测序以及室内环境温度的适应性试验等方面(韩凤英, 1999; 李虎群等, 2008; 毛莺, 2021; 李文博等, 2023), 尚未见有研究探讨短额负蝗的耐寒能力。当前, 云南各地州农林牧有关部门缺乏负蝗类群田间发生动态的预测预报, 加之近年地区气候干旱, 极端天气异常, 蝗害频发。基于此, 本研究在室内测定不同虫态短额负蝗的过冷却点和结冰点, 以期为本地区短额负蝗的越冬存活及翌年田间种群发生动态预测或预警提供科学理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试虫源

虫源采自曲靖市设施蔬菜大棚(25°13'21.68"N, 103°48'10.11"E, 海拔 1 970 m), 置于室内昆虫饲养笼(高 50 cm, 直径 50 cm)内饲养(雌、雄虫比例 1:1), 饲喂嫩番茄叶片。试验开始前, 室内虫源饲养至少 3 代, 笼内虫口平均密度为 150-200 头·笼<sup>-1</sup>。饲养光周期 16L:8D, 温度(24±1)°C, 相对湿度 70%±5%。

### 1.2 仪器与设备

DW-FL270 超低温冰箱(中科美菱低温科技股份有限公司), SUN-V 型过冷却点测定仪(北京鹏程电子科技有限公司)。

### 1.3 方法

从实验种群中随机选取个体发育一致的短额负蝗卵、1-5 龄若虫、3 日龄雄性成虫和雌性成虫(刚刚达到性成熟), 各选择 40-50 头进行测定。参照耿书宝等(2022)方法, 利用昆虫过冷却点测定仪测定短额负蝗各虫态的过冷却点和结冰点。正式测定前将短额负蝗分为两类, 第 1 类是卵和低龄(1-3 龄)若虫, 第 2 类是老龄(4-5 龄)若虫和雌、雄性成虫。用小毛笔分别选取第 1 类中的卵粒和低龄若虫, 将试虫(卵粒 40 粒, 若虫 40 头)放入 0.5 mL 离心管管底, 热敏电阻感温探头与其充分接触, 用脱脂棉裹紧探头顶端。第 2 类虫体相对较大, 将单头试虫置于

10 mL 离心管管底, 探头接触方式与第 1 类一致。处理完后分批置于超低温冰箱, 调节冰箱温度以 1/min 的速率由室温 (24±1) °C 开始下降到最低温度 - 40 °C。测定以 10 个卵粒和 10 个试虫 (若虫、成虫) 样本为一组, 至少重复 4 次。

1.4 数据分析

运用 SPSS 18.0 统计软件单因素方差分析 (One-way ANOVA) 结合 Tukey 氏检验法比较各虫态 (虫龄) 试虫样本的过冷却点和结冰点差异显著性。利用 Kolmogorov-Smirnov 检验法检验其是否符合正态分布, 运用 Origin 2019 绘制频次分布图。

2 结果与分析

2.1 短额负蝗不同虫态的过冷却点比较

短额负蝗不同虫态的过冷却点如表 1 所示。

不同发育阶段短额负蝗的过冷却点存在显著差异 ( $df = 135.285, F = 98.063, P < 0.05$ )。其中, 卵的过冷却点显著低于其它虫态 ( $P < 0.05$ ), 雌、雄性成虫的过冷却点差异显著 ( $P < 0.05$ )。短额负蝗卵的过冷却点最低, 说明卵的耐寒性最强。而 5 龄若虫的过冷却点最高, 耐寒性最弱。雌虫过冷却点略低于雄虫, 雄虫的耐寒能力强于雌虫。

2.2 短额负蝗不同虫态的结冰点比较

短额负蝗不同虫态的结冰点如表 2 所示。不同发育阶段短额负蝗的过冷却点存在显著差异 ( $df = 13.738, F = 21.339, P < 0.05$ )。卵的结冰点最低, 雌、雄性成虫的结冰点差异显著 ( $P < 0.05$ )。结果表明, 短额负蝗卵的结冰点最低, 说明卵的耐寒性最强, 低龄若虫发育至老龄若虫, 其结冰点呈升高趋势, 表明其耐寒能力逐渐下降。雌性成虫的结冰点最高, 耐寒性最弱。雌虫结冰点低于雄虫, 雄虫的耐寒能力强于雌虫。

表 1 不同虫态短额负蝗的过冷却点  
Table 1 Supercooling points of *Atractomorpha sinensis* at different stages

| 发育阶段<br>Developmental stage     | 样本数 (头)<br>Sample number (ind.) | 过冷却点 (°C) Supercooling point (°C) |                    |                      |
|---------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|--------------------|----------------------|
|                                 |                                 | 最大值<br>Maximum value              | 平均值±标准误<br>Mean±SE | 最小值<br>Minimum value |
| 卵 Egg                           | 42                              | - 10.00                           | - 18.60±0.87 e     | - 25.03              |
| 1 龄若虫 1st instar nymph          | 41                              | - 11.00                           | - 15.58±0.44 d     | - 19.52              |
| 2 龄若虫 2nd instar nymph          | 40                              | - 10.00                           | - 14.57±0.48 c     | - 18.90              |
| 3 龄若虫 3rd instar nymph          | 40                              | - 10.69                           | - 13.58±0.31 b     | - 16.90              |
| 4 龄若虫 4th instar nymph          | 45                              | - 8.99                            | - 13.72±0.31 bc    | - 15.94              |
| 5 龄若虫 5th instar nymph          | 45                              | - 7.90                            | - 11.50±0.30 a     | - 14.57              |
| 3 日龄雌性成虫 3-day-old female adult | 46                              | - 7.81                            | - 12.03±0.52 a     | - 16.08              |
| 3 日龄雄性成虫 3-day-old male adult   | 43                              | - 8.00                            | - 13.00±0.45 b     | - 17.66              |

同列数据后标有不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ , Turkey's 多重比较)。表 2 同。  
Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level by Tukey's multiple range test. The same for Table 2.

2.3 短额负蝗不同虫态的过冷却点的频次分布

短额负蝗不同虫态的过冷却点频次均符合正态分布, 且不同个体间过冷却点存在不同程度变异 ( $P < 0.05$ ) (图 1: A-H)。其中, 卵的过冷却点分布范围最宽, 为 - 25.03 - - 10.00 °C; 3 龄若虫的过冷却点分布范围最窄, 为 - 16.90-

- 10.69 °C。过冷却点分布宽度由小到大依次为 3 龄若虫 (温度差为 6.21 °C) < 5 龄若虫 (温度差为 6.67 °C) < 4 龄若虫 (温度差为 6.95 °C) < 雌性成虫 (温度差为 8.27 °C) < 1 龄若虫 (温度差为 8.52 °C) < 2 龄若虫 (温度差为 8.90 °C) < 雄性成虫 (温度差为 9.66 °C) < 卵 (温度差为 15.03 °C)。其中, 卵对环境低温浮动适应性最

强, 幅度宽度较大, 频次分布区间多集中于 - 24.00- - 18.00 ℃; 雌性成虫对环境低温上下浮动的适 应能力最弱, 幅度宽度较小, 频次分布多集中在 - 14.00- - 12.00 ℃。

表 2 不同虫态短额负蝗的结冰点  
Table 2 Freezing points of *Atractomorpha sinensis* at different stages

| 发育阶段<br>Developmental stage     | 样本数 (头)<br>Sample number (ind.) | 结冰点 (°C) Freezing point (°C) |                    |                      |
|---------------------------------|---------------------------------|------------------------------|--------------------|----------------------|
|                                 |                                 | 最大值<br>Maximum value         | 平均值±标准误<br>Mean±SE | 最小值<br>Minimum value |
| 卵 Egg                           | 42                              | - 5.04                       | - 9.13±0.45 d      | - 14.76              |
| 1 龄若虫 1st instar nymph          | 41                              | - 5.14                       | - 8.85±0.45 d      | - 15.34              |
| 2 龄若虫 2nd instar nymph          | 40                              | - 4.14                       | - 8.57±0.50 cd     | - 12.92              |
| 3 龄若虫 3rd instar nymph          | 40                              | - 5.89                       | - 8.07±0.25 bc     | - 10.88              |
| 4 龄若虫 4th instar nymph          | 45                              | - 2.79                       | - 8.12±0.41 bc     | - 11.99              |
| 5 龄若虫 5th instar nymph          | 45                              | - 2.66                       | - 7.83±0.49 b      | - 12.45              |
| 3 日龄雌性成虫 3-day-old female adult | 46                              | - 1.11                       | - 6.97±0.53 a      | - 13.94              |
| 3 日龄雄性成虫 3-day-old male adult   | 43                              | - 2.23                       | - 7.88±0.48 b      | - 14.49              |

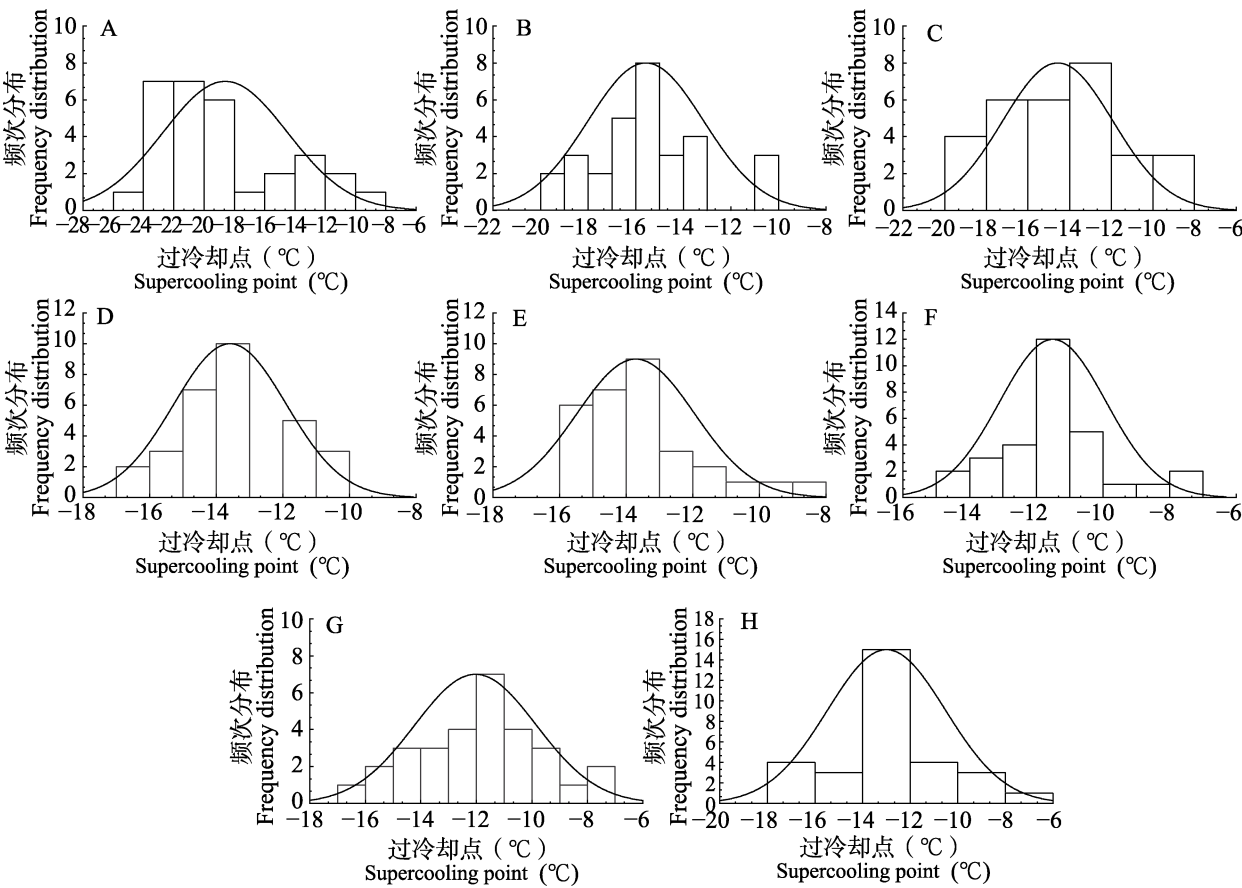


图 1 短额负蝗不同虫态过冷却点的频次分布  
Fig. 1 Distribution pattern of supercooling points of *Atractomorpha sinensis* at different stages  
A. 卵; B. 1 龄若虫; C. 2 龄若虫; D. 3 龄若虫; E. 4 龄若虫; F. 5 龄若虫; G. 3 日龄雌性成虫; H. 3 日龄雄性成虫。  
A. Egg; B. 1st instar nymph; C. 2nd instar nymph; D. 3rd instar nymph; E. 4th instar nymph;  
F. 5th instar nymph; G. 3-day-old female adult; H. 3-day-old male adult.

## 2.4 短额负蝗不同虫态的结冰点的频次分布

短额负蝗不同虫态的结冰点频次均符合正态分布, 且不同个体间结冰点存在不同程度变异 ( $P < 0.05$ ), 分布范围存在一定宽度 (图 2: A-H)。雌性成虫的结冰点分布范围最宽, 为  $-13.94 \sim -1.11$  °C; 3 龄若虫的结冰点分布范围最窄, 为  $-10.88 \sim -5.89$  °C。结冰点分布宽度由小到大依次为 3 龄若虫 (温度差为  $4.99$  °C) < 2 龄若虫 (温度差为  $8.78$  °C) < 4 龄若虫 (温度

差为  $9.20$  °C) < 卵 (温度差为  $9.72$  °C) < 5 龄若虫 (温度差为  $9.79$  °C) < 1 龄若虫 (温度差为  $10.20$  °C) < 雄性成虫 (温度差为  $12.26$  °C) < 雌性成虫 (温度差为  $12.83$  °C)。其中, 3 龄若虫对环境低温浮动适应性最强, 幅度宽度较大, 频次分布区间多集中于  $-10.00 \sim -6.00$  °C; 雄性成虫对环境低温上下浮动的适应能力最弱, 幅度宽度较小, 频次分布多集中在  $-8.00 \sim -7.00$  °C。

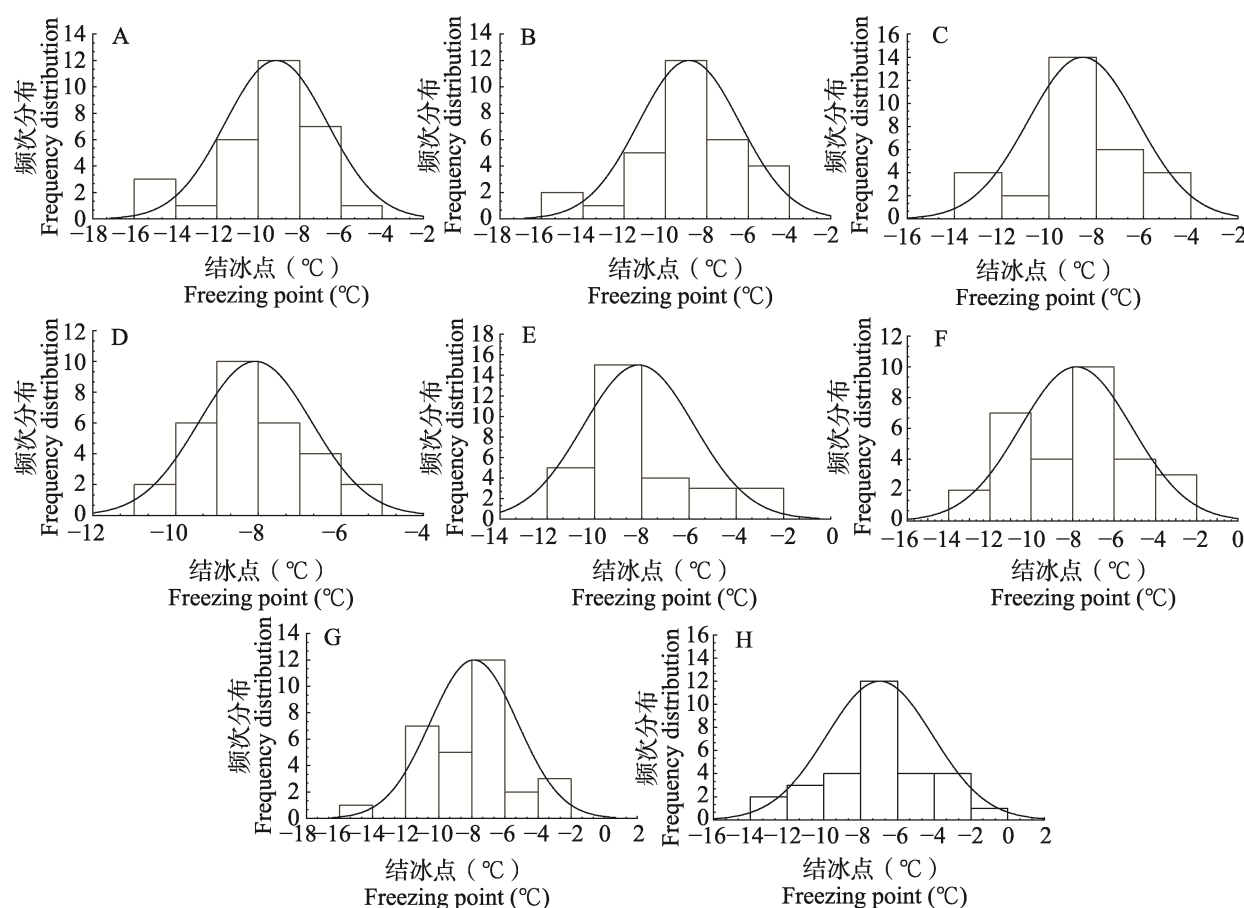


图 2 短额负蝗不同虫态结冰点的频次分布

Fig. 2 Distribution pattern of freezing points of *Atractomorpha sinensis* at different stages

A. 卵; B. 1 龄若虫; C. 2 龄若虫; D. 3 龄若虫; E. 4 龄若虫; F. 5 龄若虫; G. 3 日龄雌性成虫; H. 3 日龄雄性成虫。  
A. Egg; B. 1st instar nymph; C. 2nd instar nymph; D. 3rd instar nymph; E. 4th instar nymph;  
F. 5th instar nymph; G. 3-day-old female adult; H. 3-day-old male adult.

## 3 结论与讨论

昆虫是地球上已知种类最多的动物类群, 几乎在所有生态系统中扮演着重要角色, 包括干旱的沙漠、热带森林以及极地寒冷气候区 (Overgaard

and Macmillan, 2017)。Asahina (1970) 研究发现, 过冷却点和体液结冰点是昆虫种群所能忍受的极限低温, 直观反映出昆虫越冬能力, 二者对昆虫的地域分布起决定性作用 (Li et al., 2021; 耿书宝等, 2022)。温带地区越冬期较长, 昆虫

的过冷却点和体液结冰点越低, 耐寒能力就越强, 种群的存活几率越高 (Hiisaar *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2021)。昆虫通过贮藏和调节体内自由水、脂质、糖类等物质提高自身耐寒性, 顺利度过寒冬逆境 (李爽, 2016)。例如, 西伯利亚蝗 *Aeropus sibiricus* 越冬卵, 经 10 °C 至 -10 °C 温度梯度 (5 °C 间隔) 低温驯化处理, 其耐寒能力显著提高, 卵体内自由水含量随驯化温度的下降而减少 (额尔敦苏布道, 2023)。本研究测定结果表明, 在最适温度 (24 °C) 饲养下, 短额负蝗卵的过冷却点最低, 耐寒性最强。随着龄期的增高, 过冷却点逐渐升高, 耐寒性逐渐降低。

昆虫越冬虫态的耐寒能力往往强于其它虫态, 短额负蝗以卵于深土中越冬 (李虎群等, 2008; 崔双双和贺一原, 2011)。本研究结果与李庆等 (2007, 2008) 对西藏飞蝗 *Locusta migratoria tibetensis* 生物学和耐寒性报道类似, 西藏飞蝗卵的发育起点温度和过冷却点均低于其它虫态, 分别为 14.60 和 -22.02 °C, 说明卵对低温的适应能力更强。曲靖虽然地处低纬度地区, 但是其高海拔的特点, 冬季 (11 月至次年 2 月) 温差非常大, 平均温度为 2.0 °C, 极端最低温度为 -16.60 °C (源于中国气象数据网 <http://data.cma.cn/>), 表明短额负蝗的卵能在当地自然条件下顺利越冬与其卵的耐寒能力和当地土壤温度有直接关系。我国温带地区昆虫的抗寒能力和越冬土壤温度 (地温) 常呈规律性变化, 即冬季低温环境下, 其抗寒能力呈正相关, 翌年春季又随着气温回升, 其抗寒能力呈负相关 (马延龙等, 2009)。意大利蝗越冬卵的过冷却点随着冬季候平均地温的降低而降低, 推测是由低温驯化所致 (任金龙等, 2015)。短额负蝗卵的抗寒能力和候平均地温的变化趋势是否与上述情况一致, 后续有待证实。

蝗虫成虫发育阶段个体间的耐寒性的差异与体内自身自由水、甘露醇、五碳多元醇、山梨醇、果糖、海藻糖、葡萄糖以及氨基酸等耐寒小分子物质含量 (比例) 呈正 (负) 相关 (额尔敦苏布道, 2023)。例如魏淑花等 (2021) 研究白纹雏蝗 *Glyptobothrus albonemus* 发现雌成虫自由

水与结合水的比值明显低于雄成虫, 而不饱和脂肪酸含量则相反, 推断雌成虫抗逆性更强。短额负蝗雌、雄成虫耐寒能力间的差异能否从这一方面得到解释, 有待进一步研究。本研究结果还发现短额负蝗各虫态不同样本过冷却点 (结冰点) 之间存在一定的变异宽度, 但两种参数均符合正态分布 (图 1, 图 2), 说明同一虫态不同个体间的耐寒性存在差异。这种差异性也反映出当害虫遭受寒潮时, 通过“优胜劣汰”, 最大程度地保留种群中耐寒性强的个体。

直翅目蝗虫在自然界长期进化过程中逐步形成以卵的越冬方式抵御严寒冬季。很多学者认为蝗虫卵的过冷却点平均值能达到 -30 °C 以下, 例如室温条件下的小翅雏蝗 *Chorthippus fallax* 卵粒过冷却点可达 -32 °C, 滞育后可能更低 (Hao and Kang, 2004)。有关短额负蝗越冬卵是否以滞育状态越冬以及卵粒抗冻小分子物质的含量变化有待后续研究。此外, 低温驯化也能激发蝗虫应对低温的生理对策, 使其过冷却能力提高 (Andersen *et al.*, 2017)。本研究仅测定室内饲养实验种群的耐寒性, 未经历室外逐渐降温的低温环境, 研究结果低估短额负蝗实际越冬能力。因此, 除测定恒温条件下实验种群的过冷却点外, 还需设定不同低温梯度, 测定低温驯化后的过冷却点, 还要调查不同越冬场所实际越冬虫情和越冬存活率等。

## 参考文献 (References)

- Asahina E, 1970. Frost resistance in insects. *Advances in Insect Physiology*, 6(2): 1–49.
- Andersen MK, Folkersen R, MacMillan HA, Overgaard J, 2017. Cold acclimation improves chill tolerance in the migratory locust through preservation of ion balance and membrane potential. *Journal of Experimental Biology*, 220(3): 487–496.
- Branson DH, 2020. Influence of cold temperature and exposure time on egg overwintering survival in the white-whiskered grasshopper (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Orthoptera Research*, 29(1): 63–65.
- Cui SS, He YY, 2011. Insect cold hardiness and the influencing factors. *Life Science Research*, 15(3): 273–276. [崔双双, 贺一原, 2011. 昆虫的耐寒性及其影响因素. 生命科学研究, 15(3):

- 273–276.]
- ErdunSubu sermon, 2023. A study on the morphological characteristics and cold tolerance of *Gomphocerus sibiricus* eggs. 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.]
- Geng SB, Hou HL, Hong F, Jin YL, Yin J, Pan PL, 2022. Determination of the supercooling point and freezing point of tea silvery geometrid *Scopula subpunctaria* at different stages. *Journal of Plant Protection*, 2022, 49(4): 1180–1186. [耿书宝, 侯贺丽, 洪枫, 金银利, 尹健, 潘鹏亮, 2022. 不同虫态茶银尺蠖过冷却点和结冰点的测定. 植物保护学报, 49(4): 1180–1186.]
- 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.
- Han FY, 1999. The threshold of development and accumulating day-degrees to complete development for the egg of *Atractomorpha sinensis* I. Bol. under natural temperature. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 22(4): 380–382. [韩凤英, 1999. 短额负蝗卵发育起点温度和有效积温的研究. 山西大学学报(自然科学版), 22(4): 380–382.]
- Hiisaar K, Kaart T, Williams IH, Luik A, Metspalu L, Ploomi A, Kruus E, Jõgar K, Mänd M, 2018. Dynamics of supercooling ability and cold tolerance of the alder beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 47(4): 1024–1029.
- 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.
- 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 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 S, 2016. Differences in heat tolerance and physio-biochemical mechanisms between female and male *Calliptamus italicus* adults (Orthoptera: Acrididae). Master dissertation. Urumqi: Xinjiang Normal University. [李爽, 2016. 雌雄意大利蝗耐高温差异及其生理生化响应对策研究. 硕士学位论文. 乌鲁木齐: 新疆师范大学.]
- Li Q, Feng CH, Zhang M, Jiang F, Yang G, Luo LM, 2007. The biological characteristics of *Locusta migratoria tibetensis*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(2): 210–213. [李庆, 封传红, 张敏, 蒋凡, 杨刚, 罗林明, 2007. 西藏飞蝗的生物学特性. 昆虫知识, 44(2): 210–213.]
- Li Q, Wang SZ, Feng CH, Zhang M, Jiang F, Yang G, Luo LM, 2008. The physiological and biochemical indexes of the cold-hardiness of *Locusta migratoria tibetensis* Chen. *Acta Ecologica Sinica*, 28(3): 1314–1320. [李庆, 王思忠, 封传红, 张敏, 蒋凡, 杨刚, 罗林明, 2008. 西藏飞蝗(*Locusta migratoria tibetensis* Chen)耐寒性理化指标. 生态学报, 28(3): 1314–1320.]
- Li WB, Gao Y, Cui J, Shi SS, 2020. Effects of temperature on the development and fecundity of *Atractomorpha sinensis* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Journal of Economic Entomology*, 113(5): 2530–2539.
- Li WB, Chen HH, Xia Y, Wu X, Tian XY, Li XC, Shi SS, 2023. Effects of temperature on development and fecundity of *Atractomorpha sinensis* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Soybean Science*, 42(5): 613–620. [李文博, 陈欢欢, 夏烨, 吴雪, 田鑫月, 李新畅, 史树森, 2023. 温度对短额负蝗生长发育与繁殖力的影响. 大豆科学, 42(5): 613–620.]
- Li WB, Gao Y, Cui J, Shi SS, 2020. Effects of temperature on growth and population trend of *Atractomorpha sinensis* (I. Bolivar). *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 42(1): 127–133. [李文博, 高宇, 崔娟, 史树森, 2020. 温度对短额负蝗生长发育及种群趋势的影响. 中国油料作物学报, 42(1): 127–133.]
- Li WB, Gao Y, Cui J, Tang JW, Shi SS, 2021. Adaptability of different geographical populations of *Atractomorpha sinensis* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) to environmental temperature. *Acta Entomologica Sinica*, 64(8): 956–966. [李文博, 高宇, 崔娟, 唐佳威, 史树森, 2021. 不同地理种群短额负蝗对环境温度的适应性. 昆虫学报, 64(8): 956–966.]
- Li WB, Haider Bashir Nawaz, Wang ZJ, Tang JW, Yang S, Chen HH, Tian RL, 2024. Study on supercooling capacity and low-temperature survival rate in *Atractomorpha burri*. *Journal of Northern Agriculture*, 52(3): 108–113. [李文博, Haider Bashir Nawaz, 王自杰, 唐佳威, 杨爽, 陈欢欢, 田睿林, 2024. 纺梭负蝗过冷却能力和低温存活率研究. 北方农业学报, 52(3): 108–113.]
- Ma YL, Hou F, Ma J, 2009. Seasonal changes in cold tolerance of desert beetle *Anatolica polita borealis* (Coleoptera: Tenebrionidae) and their physiological mechanisms. *Acta Entomologica Sinica*, 52(4): 372–379. [马延龙, 侯凤, 马纪, 2009. 荒漠昆虫光滑鳖甲的耐寒性季节变化及其生理机制. 昆虫学报, 52(4): 372–379.]

- Mao Y, 2021. Genome size and repeat sequence analysis of Chinese sword horned locust and short fronted locust. Master dissertation. Xian: Shaanxi Normal University. [毛莺, 2021. 中华剑角蝗与短额负蝗基因组大小和重复序列分析. 硕士学位论文. 西安: 陕西师范大学.]
- Overgaard J, MacMillan HA, 2017. The integrative physiology of insect chill tolerance. *Annual Review of Physiology*, 79: 187–208.
- Ren JL, Zhao L, Ge J, 2015. Embryonic development of diapausing eggs in *Calliptamus italicus* (L.) (Orthoptera: Catantopidae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(11): 1201–1212. [任金龙, 赵莉, 葛婧, 2015. 意大利蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段. 昆虫学报, 58(11): 1201–1212.]
- Shi SS, 2013. Principles and Techniques of Soybean Pest Comprehensive Prevention and Control. Changchun: Jilin Publishing Group Co., Ltd. 145. [史树森, 2013. 大豆害虫综合防控理论与技术. 长春: 吉林出版集团有限责任公司. 145.]
- 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.
- 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.]
- Tian B, 2017. Cold tolerance and ecological adaptation mechanism of seabuckthorn wood moth larvae. Master dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [田斌, 2017. 沙棘木蠹蛾幼虫的耐寒性及生态适应机制. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Wei SH, Wu XZ, Wang Y, Ma ZN, Gao LY, Huang WG, Zhang R, 2021. Cold resistance, high temperature tolerance and resistance mechanism of grasshopper *Chorthippus albonemus*. *Journal of Plant Protection*, 48(1): 172–178. [魏淑花, 吴秀芝, 王颖, 马志宁, 高立原, 黄文广, 张蓉, 2021. 白纹雏蝗抗寒特性和高温耐受力及其机制. 植物保护学报, 48(1): 172–178.]
- Xia KL, 1994. Fauna Sinica, Insecta, Vol. 4. Orthoptera: Acridoidae: Pamphagidae, Chrotogonidae, Pyrgomorphidae. Beijing: Science Press. 291–292. [夏凯龄, 1994. 中国动物志, 昆虫纲, 第4卷. 直翅目, 蝗总科, 癞蝗科, 瘤锥蝗科, 锥头蝗科. 北京: 科学出版社. 291–292.]
- Zhao Q, Zhu DH, 2023. Effects of rapid cold-hardening and cold acclimation on egg survival and cryoprotectant contents in *Ceracris kiansu* (Orthoptera: Arcypteridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 116(6): 404–411.