环境昆虫学报 2021，43（6）：1408－1416
Journal of Environmental Entomology

http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2021. 06. 08

王瑞珍，张杨，王晓丹，宋丽文，李宏，刘鑫荣，李兴鹏. 天敌昆虫耐冷藏力研究进展［J］. 环境昆虫学报，2021，43（6）：1408－1416.

天敌昆虫耐冷藏力研究进展

王瑞珍[1]，张 杨[2]，王晓丹[3]，宋丽文[2]，李 宏[2]，刘鑫荣[2]，李兴鹏[4*]
（1. 北京市植物园/北京市花卉园艺工程技术研究中心，北京 100093；2. 吉林省林业科学研究院，长春 130033；
3. 长春市绿园区农林水利管理服务站，长春 130062；4. 北华大学林学院，吉林 132013）

摘要：低温冷藏是延长天敌昆虫货架期的有效方法之一。昆虫的存活率、生殖力、田间寄生（捕食）力等是评估天敌昆虫耐冷藏力的重要指标。昆虫耐冷藏力受冷藏前、冷藏中和冷藏后的各种外源（非生物）因子和内源（生物）因子的影响。这些因子主要包括温度、湿度、光周期、氧浓度、冷藏持续时间、冷藏前的预处理、冷藏过程中的温度处理（混合低温）等外源因子和虫体能量物质的储备、繁殖方式、年龄/龄期、滞育（休眠）状态、营养等内源因子。本文对影响天敌昆虫耐冷藏性的内源因子和外源因子的种类以及产生这些影响的生理学机制等进行了综述，以期为天敌昆虫低温储藏技术研究和生产方案的制定提供依据。

关键词：天敌昆虫；耐冷藏力；外源因子；内源因子
中图分类号：Q965；S476 **文献标识码**：A **文章编号**：1674－0858（2021）06－1408－09

Research progress on cold storage tolerance of natural enemy insects

WANG Rui-Zhen[1], ZHANG Yang[2], WANG Xiao-Dan[3], SONG Li-Wen[2], LI Hong[2], LIU Xin-Rong[2], LI Xing-Peng[4*] （1. Beijing Botanical Garden/Beijing Flower and Horticultural Engineering Technology Research Center, Beijing 100093, China; 2. Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun 130033, China; 3. Luyuan District Agroforestry and Water Conservancy Management Service Station, Changchun 130062, China; 4. School of Forestry, Beihua University, Jilin 132013, China）

Abstract: Cold storage is considered to be one of the most effective means of prolonging the shelf life of natural enemy insects. The survival rate, fecundity, and field parasitic (predation) ability are important indexes to evaluate the cold storage tolerance of natural enemy insects. The cold storage tolerance of insects is affected by various factors before, during, and after cold storage. These factors mainly include exogenous (abiotic) factors such as temperature, humidity, photoperiod, oxygen concentration, duration of cold storage, pretreatment before cold storage, temperature treatment during cold storage (mixed low temperature), and endogenous (biological) factors such as energy storage, reproduction mode, age, diapause (dormancy), diet nutrition and so on. In this paper, the types of endogenous and exogenous factors affecting cold storage tolerance of natural enemy insects and the physiological mechanisms of these effects were reviewed. We expected to provide a basis for the research of low-temperature storage technology and production plan of natural enemy insects.

Key words: Natural enemy insects; cold storage tolerance; exogenous factors; endogenous factors

---

基金项目：中央财政林业科技推广示范项目（［2019］HZT09 号）；国家自然科学基金（31300552）；吉林省科技发展计划项目（20180201060NY）；长白山动物资源与生物多样性吉林省重点实验室
作者简介：王瑞珍，女，1986 年生，开封市人，博士，工程师，研究方向为农林害虫生物防治，E－mail：wangrz126@126. com
*通讯作者 Author for correspondence：李兴鹏，男，博士，教授，研究方向为生物防治，E－mail：lxpjsx@126. com
收稿日期 Received：2020－08－24；接受日期 Accepted：2020－12－14

低温冷藏是一种增加天敌昆虫保存期的有效方法，该方法的应用可为生物防治提供持续和大量天敌。低温冷藏有利于在害虫大爆发的关键时期及时释放天敌，从而达到有效防治害虫的目的（McDonald and Kok，1990；Venkatesan *et al.*，2000）。低温冷藏不仅有利于天敌昆虫的工厂化生产，其对实验昆虫种群的保存也起着至关重要的作用。此外，低温冷藏还可用于宠物饲料、鱼饵、法医鉴定指示昆虫饲养以及一些濒危昆虫物种的保护等（Leopold，2007）。一般情况下，低温冷藏是指为了减缓昆虫发育和代谢速率而将昆虫放置在0℃以上的亚致死低温环境以延长货架期的过程（Hance *et al.*，2007），而冷藏后昆虫存活率、生殖力以及活动力等是评价昆虫耐冷藏力的主要参数（Chen *et al.*，2011）。这些参数受冷藏前、冷藏中甚至冷藏后经历的一系列内源和外源因子的影响。因此，了解这些因子对昆虫耐冷藏力的影响对于天敌耐冷藏力的提高具有至关重要的作用。

1 外源因子对昆虫耐冷藏力的影响

影响昆虫耐冷藏力的外源因子主要有冷藏环境（温度、湿度、光周期、氧浓度）、冷藏持续时间、冷藏前的预处理、冷藏过程中的温度处理（混合低温）等。

1.1 冷藏环境对昆虫耐冷藏力的影响

大多数昆虫低温冷藏的适宜温度范围为0～15℃（van Lenteren and Tommasini，2002）。一般情况下，冷藏温度越低，死亡率越高（Lysyk，2004；Rundle *et al.*，2004；Lopez and Botto，2005；Pandey and Johnson，2005；Luczynski *et al.*，2007）。冷藏实验设计通常包括特殊的温度以及确定发育起点温度阈值（T_0）（Leopold，2007）。冷藏温度的选择应该在相对较低的代谢及发育速率和低温对昆虫冷害的平衡之间选择。如果冷藏温度过高，冷藏期间就会出现试虫羽化等现象（Pitcher *et al.*，2002）。在一些天敌昆虫种类中，温度阈值几乎都接近发育起点温度。Pandey 和 Johnson（2005）研究表明长索跳小蜂 *Anagyrus ananatis* 幼虫在温度为14.8℃条件下（发育起点温度为12.6℃）冷藏时间超过8周后其羽化率依然高达93.2%，与对照组（95.1%）相比差异不显著。但当温度为10.1℃时，两周内大部分幼虫死亡。*Leptomastix dactylopii*（一种跳小蜂）（T_0 = 13.2℃；Tingle and Copland，1988）在10℃冷藏5 d后全部死亡，但在15℃冷藏35 d后80%以上的个体依然存活（Krishnamoorthy，1989）。然而在其它一些种类中，在发育起点温度之下却会表现出较好的耐冷藏能力。例如桃赤蚜蚜茧蜂 *Aphidius matricariae*（T_0 = 4.5℃；Miller and Gerth，1994）能够在3.5℃条件下冷藏3周以上（Marwan and Tawfiq，2006），丽蚜小蜂 *Encarsia formosa*（T_0 = 12.7℃；Osborne，1982）在4.5℃条件下可存活28 d（Lopez and Botto，2005），金小蜂 *Muscidifurax raptor*（T_0 = 9.3℃；Lysyk，2000）能够在5℃条件下冷藏12周（Lysyk，2004）。这些研究表明，冷藏温度的选择在很大程度上决定于昆虫的耐冷藏力，因此在生产实践中应通过详细实验来确定具体种类的最佳耐冷藏温度范围。

湿度也是影响冷藏的重要因子之一。当昆虫体液活性高于周围环境水的活性时，虫体循环水开始向外蒸发，从而导致在长期冷藏的状态下，昆虫体液平衡遭到严重破坏，其体内水分的含量明显下降（Colinet *et al.*，2006a；Ismail *et al.*，2010）。目前只有少数研究调查了湿度对天敌昆虫冷藏效果的影响。Waggoner 等（1997）的研究表明当短翅蚜小蜂 *Aphelinus asychis* 暴露在较低的湿度时，其寿命显著降低。Lacey 等（1999）发现将丽蚜小蜂的蛹在相对湿度为30%的环境下冷藏，其成虫的羽化率要显著低于相对湿度为70%的环境。过低的湿度可能会进一步加剧低温对昆虫的不利影响，但湿度过高又会增加冷藏对象感染病菌的风险（Wilding，1973；Chen and Leopold，2007）。

光周期是反映昼夜和季节变化的唯一可靠指标，光周期通过触发昆虫生理及生化反应而增加其抗寒性。具体表现形式为滞育，但也有其他表现形式（Tauber *et al.*，1986；Hodkova and Hodek，2004）。许多昆虫种类都具有光周期诱导的抗寒性（Kim and Song，2000）。然而，光周期对非滞育期昆虫抗寒性的影响却鲜有报道。短翅蚜小蜂（雌性）在短日照（10 L∶14 D）的室温环境饲养后经5℃冷藏的效果要好于长日照（15 L∶9 D）（Tatsumi and Takada，2005）。将寄生于 *Listronotus oregonensis* 卵中的 *Anaphes* sp. 放置于短日照、低温（8 L∶16 D，13℃）的环境下，其耐寒力要比放置在长日照（16 L∶8 D，13℃）的环境中高（Hance and Boivin，1993）。另外，通过对丽蚜小蜂冷藏力

的研究表明，光周期可能还影响昆虫的生殖力（Ganteaume *et al.*，1995）。

除了温度、湿度以及光周期等气候因子外，氧气浓度以及某些化学因子也会对昆虫耐冷藏力产生一定影响。低氧的环境胁迫有助于非滞育的装饰短蚋 *Simulium ornatum* 卵的冷藏力提高（Goll *et al.*，1989）。与此相反，Leopold（2000）发现低氧环境对家蝇 *Musca domestica* 卵的冷藏能力的提高是无效的。另外，有研究表明化学胁迫能够显著影响昆虫的冷藏效果。将赤眼蜂 *Trichogramma cordubensis* 预蛹暴露于3℃、相同剂量的高效氯氟氰菊酯（lambda-cyhalothrin）环境中时，其羽化率只有15%，而对照的羽化率则达到80%以上（Garcia *et al.*，2009）。上述研究表明低温环境对昆虫的损伤与其它环境胁迫因素是相关联的，比如杀虫剂胁迫，这可能是由于昆虫在低温环境下其解毒酶活性较低，导致其死亡率增加。

1.2 低温暴露期及温度处理对昆虫耐冷藏力的影响

暴露期（低温冷藏时间）是另一个影响昆虫低温冷藏存活率的关键因子。Kostal 等（2006）认为暴露强度是暴露持续周期和温度的综合结果，也就是说当暴露期持续增加或者温度持续降低，其暴露强度也随之增加。当这种过程超过了一个冷伤害积累的临界值后对昆虫的伤害是不可逆转的，直至死亡。因此暴露期和温度的交互作用最终决定了昆虫的死亡率。大多数的冷藏试验结果显示，随着冷藏周期的增加，其冷藏对象的存活率也随之降低（Bayram *et al.*，2005；Colinet *et al.*，2006a；2006b；Ayvaz *et al.*，2008；Chen *et al.*，2008a；Colinet and Hance，2010）。由于冷伤害是一种积累效应，昆虫的存活率的降低同暴露时间存在一种线性、可预测或者复杂的非线性关系（Lysyk，2004）。

与植物耐冷藏力提高途径相似，冷藏前的温度梯度降低（驯化）可以在一定范围内有效提高昆虫低温冷藏力。按照低温驯化时间长短，可将昆虫的低温驯化分为长期冷驯化和快速冷驯化。长期驯化是昆虫表型可塑性的一种形式，通过长时间（几天到几周）在亚致死温度下预处理后可提高其耐冷藏力（Chown and Terblanche，2006；Anguilletta，2009）。这种温度驯化包括一系列生理、生物化学修饰（包括蛋白质、代谢物质、生物膜结构以及代谢速率的改变等）（Bowler，2005）。预冷藏、预处理或者预冷冻等都属于驯化的范畴。在天敌生产中，一般情况下驯化都会提高试虫的耐冷藏力（Pandey and Johnson，2005；Marwan and Tawfiq，2006；Luczynski *et al.*，2007）。但驯化也可能对耐冷藏力具有负面影响。例如，将 *Thripobius javae* 蛹在10℃下驯化10 d后，其羽化时间要比未驯化的长2倍（Bernardo *et al.*，2008）。在这个研究中，驯化的积极作用被昆虫发育历期的延长抵消，因为在驯化期，个体发育正处于对低温最敏感的时期（Anguilletta，2009）。快速冷驯化是指将昆虫在亚致死低温中暴露几分钟至几个小时以提高其耐冷藏力的过程（李兴鹏等，2012），是昆虫表型可塑性的另外一种途径。目前已被证明存在于大多数昆虫中（Hoffmann *et al.*，2003；Chown and Nicolson，2004）。例如低温快速冷驯化处理显著提升烟蚜茧蜂 *Aphidius rhopalosiphi* 冷藏后的存活率（Levie *et al.*，2005）。尽管快速冷驯化和长期冷驯化涉及不同的生理过程，但最终都会导致积极的效果（Shintani and Ishikawa，2007）。快速冷驯化能够提高冷休克（急性应激）和长时间低温暴露（慢性应激）后的存活率（Lee and Denlinger，2010），因此可应用于天敌昆虫的冷藏及运输。

与持续低温暴露相比，波动的温度变化可以显著影响部分昆虫冷藏后的存活率（Renault *et al.*，2004；Lee，2010）。将蚜茧蜂 *Asaphes vulgaris* Walker 的蛹定期在合适温度下短期暴露会显著提高其存活率（Colinet *et al.*，2006b）。除了对昆虫存活率的积极影响，变温驯化对蚜茧蜂繁殖能力和活动能力（生物防治成功的重要特征因子）的维持方面都具有积极作用（Colinet and Hance，2009），这可能是因为温度的波动变化可给予其自身生理修复的机会（Lalouette *et al.*，2007），提高其逆境下的生存能力。

2 内源因子对昆虫耐冷藏力的影响

影响昆虫耐冷藏力的内源因子主要有体能的储备、繁殖方式、年龄/龄期、滞育（休眠）状态、营养等。

2.1 体能的储备对昆虫耐冷藏力的影响

在冷藏过程中，个体代谢主要依靠虫体在发育过程中能量的储备（Renault *et al.*，2003），因此冷藏效果可能是由冷伤害和可消耗能量二者共

同作用的结果（Colinet *et al.*，2006a）。昆虫的体重（身体大小）和脂质的储备之间为正相关性，即较大的个体能够积累较多的脂肪（Rivero and West，2002；Colinet *et al.*，2007a，2007b）。而冷藏能力同虫体大小的正相关性也已经被证明（Liu *et al.*，2007）。在冷藏过程中，体重较大的昆虫其脂肪含量也较高，昆虫个体的冷藏能力也更高（Colinet *et al.*，2007b）。研究表明不同寄主种类、年龄以及饲养环境能够在很大程度上影响天敌昆虫冷藏前体内能量的储备继而影响其耐冷藏力（Cloutier *et al.*，2000）。

2.2　生殖方式及龄期对昆虫耐冷藏力的影响

生殖方式的差异也会导致昆虫耐冷藏力的不同。同一分布区的不同环境压力可以诱导一些寄生性天敌出现两性生殖和孤雌生殖。不同的生殖策略同生活史特性具有相关性，例如寿命、发育历期、生殖力等（Barke *et al.*，2005；Pelosse *et al.*，2007）。不同生殖型之间耐寒（耐热）能力不同。例如赤眼蜂的产雌个体要比产雄个体具有更高的耐冷藏力（Wang and Smith，1996）。

同种昆虫，不同虫态，其耐冷藏力显著不同（Bowler and Terblanche，2008）。例如双翅目果蝇 *Drosophila melanogaster* 的卵耐冷藏力要显著高于成虫（Bowler and Terblanche，2008），而另一些膜翅目种类如 *Cotesia marginiventris*，*Telenomus busseolae*，*Leptomastix dactylopii* 等成虫的耐冷藏力要高于未成熟虫态（Krishnamoorthy，1989；Riddick，2001；Bayram *et al.*，2005）。同一虫态在不同发育阶段的耐冷藏力也存在差异（Bowler and Terblanche，2008）。在一些种类中龄期较小的蛹要比龄期较大的蛹具有更高的耐冷藏力（Levie *et al.*，2005）。而另一些种类则是龄期较大的蛹的耐冷藏力较龄期较小的好（Bueno and Van Cleave，1997；Venkatesan *et al.*，2000）。另外也有研究表明，中间龄级蛹的耐冷藏力高于初龄蛹和老龄蛹（Chen *et al.*，2005；Luczynski *et al.*，2007）。

2.3　滞育（休眠）状态对昆虫耐冷藏力的影响

大量研究表明滞育或者休眠是影响昆虫耐冷藏力最主要的内源因子。在自然界，昆虫通过滞育和休眠两种形式响应季节和温度的改变（Tauber *et al.*，1986；Hodkova and Hodek，2004）。目前大多数昆虫的滞育诱导机制还不清楚，其滞育的诱导和解除还不能人为控制（Polgár and Hardie，2000；Colinet *et al.*，2010）。尽管目前对于冷胁迫和滞育之间相关性还不清楚（Hodkova and Hodek，2004），然而，基于少数研究表明滞育中的昆虫在低温胁迫后其耐寒能力有所提高。丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 非滞育的幼虫相比于滞育幼虫更易受到低温的伤害（Rivers *et al.*，2000）。烟蚜茧蜂滞育个体具有较高的低温存活率（Langer and Hance，2000）。滞育状态的赤眼蜂在低温胁迫下未发现死亡，而非滞育个体在冷胁迫过程中死亡率增加（Ventura *et al.*，2002）。同样，烟蚜茧蜂的滞育个体在冷胁迫过程中的死亡率要低于非滞育个体（Tatsumi and Takada，2005）。这种差异在休眠和非休眠昆虫个体中同样存在。

2.4　营养源对昆虫耐冷藏力的影响

营养源是影响昆虫冷藏力的一个非常重要但又容易被忽略的因子，特别是对一些用人工饲料（替代寄主）饲养的天敌昆虫，在环境等外源因子受控的情况下，饲料的品质直接决定了天敌发育、生殖以及耐冷藏力等参数。研究表明选择合适的发育阶段、冷藏温度和饲料配比能够有效提高天敌昆虫冷藏效果（Coudron *et al.*，2007）。例如，有研究报道饲料的营养品质在很大程度上影响了斑腹刺益蝽 *Podisus maculiventris* 冷藏后的存活率和繁殖能力（Thorpe and Aldrich，2004）。而合适的饲料和预冷藏处理也可提高普通草蛉 *Chrysoperla carnea* 的存活率和繁殖能力（Chang *et al.*，1995）。丽蝇蛹集金小蜂寄生了体内含有更多的抗冻保护剂（甘油，丙氨酸）的滞育的红尾肉蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 蛹后其冷藏能力显著提高（Rivers *et al.*，2000）。用含有蜂蜜或蔗糖的饲料饲喂 *Cotesia marginiventris* 成虫会显著提高其冷藏能力（Uçkan and Ergin，2003）。用人工饲料饲养的斑腹刺益蝽成虫冷藏后的产卵量和卵的孵化率均显著高于天然饲料（Coudron *et al.*，2009），这可能是由于人工饲料蛋白质含量较高而脂类物质含量较低导致（Coudron *et al.*，2007）。

3　昆虫耐冷藏力的生理学机制

昆虫在低温下的冷害累积会导致各种生理功能障碍（Chown and Terblanche，2006））。由于低温冷藏过程中昆虫停止取食，造成能量储备耗竭（Renault *et al.*，2003；Colinet *et al.*，2006a）。冷藏实际上是冷胁迫和饥饿两者共同作用的结果。生物体从环境中获取并转化能量资源，以维持它们

的体内平衡并繁衍后代（Brown *et al.*, 1993）。因此，对于那些不能从头合成脂质的昆虫种类来说其体内能量储备的消耗，尤其是脂肪，在低温胁迫期间可被期望转化为用来维持生存或者繁殖的资本（Renault *et al.*, 2003；Colinet *et al.*, 2006a；Visser and Ellers, 2008；Visser *et al.*, 2010）。低温胁迫的影响可能不会被立即观测到（如死亡率等不受影响），但这种影响可能会被传递到另一阶段，即对发育或者生殖力或者两者都产生消极影响（Chown and Nicolson, 2004）。有些寄生蜂幼体冷藏后能够完全发育，但其寿命会大幅缩短，因为缺乏脂肪积累，即意味着体内资源分配受到限制（Visser and Ellers, 2008；Visser *et al.*, 2010）。而生存和生殖之间的权衡会严重影响脂肪的消耗。*Aphidius colemani* 成虫虫体脂肪储备随着冷藏时间的延长而线性下降，同时，其寿命也呈线性下降（Colinet *et al.*, 2006a），*Aphidius ervi* 在冷藏期间，寿命的降低同磷脂的消耗也存在相关性（Ismail *et al.*, 2010）。成虫在羽化过程中需要消耗大量能量来完成肌肉收缩（Yocum *et al.*, 1994），但冷害诱导了肌肉功能障碍（Kelty *et al.*, 1996），使神经肌肉功能发生紊乱（Yocum *et al.*, 1994；Kelty *et al.*, 1996），再加上缺乏能量，导致了一些种类昆虫在冷藏后不能成功羽化或活动能力降低（Kostal *et al.*, 2006）。

有研究报道冷藏对昆虫生殖力产生负面影响是由于低温导致雌性个体卵母细胞的成熟率降低或者卵巢管的畸形而最终导致不育（Hanna, 1935）。一些种类的昆虫雌性个体与冷藏后的雄性交配后，只产生雄性个体（即不育的卵），这可能是因为冷胁迫导致了精子的发育或者生殖器官受到损害从而使雄性生殖力丧失（Levie *et al.*, 2005；Pandey and Johnson, 2005）。Lacoume 等（2007）的研究也表明冷休克影响了 *Dinarmus basalis* 精子的生产，继而导致了精子生产和精囊补充的延迟。

对天敌昆虫来讲，搜寻（识别）寄主的能力是评价冷藏效果的一个非常重要的指标，但目前很少有针对冷藏对昆虫搜寻（捕食或寄生）寄主能力影响的研究。仅有的几项研究结果表明冷藏可能降低了昆虫气味识别蛋白的表达而影响了其对寄主的搜寻能力（Hérard *et al.*, 1988）。

昆虫在经受低温胁迫后可通过调节虫体自由水与结合水的比率（马延龙等, 2009）、游离脂肪酸与结合脂肪酸比例（强承魁等, 2008）、氨基酸代谢水平（韩瑞东等, 2005）、小分子碳水化合物、多羟基化合物（海藻糖、糖原）以及脂类含量等影响其冷藏能力（Liu *et al.*, 2007；Johannes *et al.*, 2007；Li *et al.*, 2019）。由于取食不同营养组成的饲料后，虫体内与抗寒性相关的糖原、脂类以及甘油等积累程度和种类以及细胞膜构建物质等势必存在差异，而这些物质只有在外部环境（比如温度）发生大的变化时，其功能才能被激活，帮助昆虫度过不良环境（Cui *et al.*, 2017）。研究表明使用不同营养成分人工饲料继代饲养的蠋蝽 *Arma chinensis* 成虫冷藏后虫体内小分子碳水化合物、脂肪酸、甘油以及多种酶等存在显著差异（Li *et al.*, 2019）。这可能是饲料营养组成的差异影响了蠋蝽在冷藏过程中细胞膜的构建物质的组成、虫体抗寒物质以及跟生殖相关物质的合成和代谢速率，继而导致了蠋蝽耐冷藏力的差异。另外，已被广泛证实对植物耐冷藏力具有重要作用的某些金属阳离子（Monroy and Dhindsa, 1995），在昆虫冷藏过程中对昆虫体内某些抗冻蛋白酶的激活等也同样具有积极作用。南极蚊 *Belgica antarctica* 接受低温胁迫时钙离子作为重要的第二信使调节细胞凋亡率，而且这种调节是不受大脑或神经控制的（Teets *et al.*, 2008）。这可能是昆虫在经受低温时可通过钙调素依赖蛋白激酶激活某种细胞凋亡调控基因表达来抑制细胞凋亡（Yano *et al.*, 1998）。

4 小结

综上所述，冷藏环境、冷藏周期、预处理、营养以及昆虫自身所处的发育阶段、体内能量物质的储备等多种内源因子和外源因子共同决定了其耐冷藏力。了解影响天敌昆虫耐冷藏力因子的多样性对于天敌昆虫冷藏实验方案的设计以及天敌昆虫生产和应用具有重要作用。

除了羽化、寿命、生殖力和性比等显著指示特征外，其它一些在生物防治中比较重要的特征也受到冷藏的影响，比如扩散能力、觅食行为和交配行为或代际效应也是昆虫冷藏后质量评价的重要参数。总之，天敌在野外的行为是衡量冷藏技术是否成功的依据，但目前的研究很少考虑天敌冷藏后在野外应用过程中的行为特征，因此未来应加强冷藏对天敌昆虫行为生物学及遗传特性的影响等方面的研究。

参考文献（References）

Angilletta MJ. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis [M]. Oxford: Oxford University Press, 2009: 289 – 289.

Ayvaz A, Karasu E, Karabörklü S, *et al*. Effects of cold storage, rearing temperature, parasitoid age and irradiation on the performance of *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. *Journal of Stored Products Research*, 2008, 44 (3): 232 – 240.

Barke J, Leach IM, Beukeboom LW. Fitness of arrhenotokous and thelytokous *Venturia canescens* [J]. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting*, 2005, 16: 27 – 35.

Bayram A, Ozcan H, Kornosor S. Effect of cold storage on the performance of *Telenomus busseolae* Gahan (Hymenoptera: Scelionidae): An egg parasitoid of *Sesamia nonagrioides* (Lefebvre) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Biological Control*, 2005, 35 (1): 68 – 77.

Bernardo U, Iodice L, Sasso R, *et al*. Effects of cold storage on *Thripobius javae* (= *Thripobius Semiluteus*) (Hymenoptera: Eulophidae) [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2008, 18 (9): 921 – 933.

Bowler K, Terblanche JS. Insect thermal tolerance: What is the role of ontogeny, ageing and senescence? [J]. *Biological Reviews*, 2008, 83 (3): 339 – 355.

Bowler K. Acclimation, heat shock and hardening [J]. *Journal of Thermal Biology*, 2005, 30 (2): 125 – 130.

Brown JH, Marquet PA, Taper ML. Evolution of body size: Consequences of an energetic definition of fitness [J]. *American Naturalist*, 1993, 142 (4): 573 – 584.

Bueno R, Van Cleave HW. The effect of cold storage on the emergence of *Aphelinus perpallidus* (Hymenoptera: Aphelinidae): A parasitoid of *Monellia caryella* (Homoptera: Aphididae) [J]. *Southwestern Entomologist*, 1997, 22 (1): 39 – 51.

Chang YF, Tauber MJ, Tauber CA. Storage of mass – produced predator *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae): Influence of photoperiod, temperature and diet [J]. *Environmental Entomology*, 1995, 24 (5): 1365 – 1374.

Chen HL, Opit GP, Sheng P, *et al*. Maternal and progeny quality of *Habrobracon hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae) after cold storage [J]. *Biological Control*, 2011, 58 (3): 255 – 261.

Chen MH, Han ZJ, Wang R. A preliminary study on effects of cold storage on pupae of *Aphidius gifuensus* Ashmead [J]. *Plant Protection*, 2005, 31 (2): 41 – 43. [陈茂华, 韩召军, 王瑞. 烟蚜茧蜂蛹期耐冷藏性研究 [J]. 植物保护, 2005, 31 (2): 41 – 43]

Chen WL, Leopold RA, Harris MO. Cold storage effects on maternal and progeny quality of *Gonatocerus ashmeadi* Girault (Hymenoptera: Mymaridae) [J]. *Biological Control*, 2008, 46 (2): 122 – 132.

Chen WL, Leopold RA. Progeny quality of *Gonatocerus ashmeadi* (Hymenoptera: Mymaridae) reared on stored eggs of *Homalodisca coagulate* (Hemiptera: Cicadellidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2007, 100 (3): 685 – 694.

Chown SL, Nicolson SW. Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns [M]. Oxford: Oxford University Press, 2004: 14 – 49.

Chown SL, Terblanche JS. Physiological diversity in insects: Ecological and evolutionary contexts [J]. *Advances in Insect Physiology*, 2006, 33 (33): 50 – 152.

Cloutier C, Duperron J, Tertuliano M, *et al*. Host instar, body size and fitness in the koinobiotic parasitoid *Aphidius nigripes* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2000, 97 (1): 29 – 40.

Colinet H, Boivin G, Hance T. Manipulation of parasitoid size using the temperature – size rule: Fitness consequences [J]. *Oecologia*, 2007, 152 (3): 425 – 433.

Colinet H, Hance T, Vernon P. Water relations, fat reserves, survival, and longevity of a cold – exposed parasitic wasp *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiinae) [J]. *Environmental Entomology*, 2006, 35 (2): 228 – 236.

Colinet H, Hance T. Interspecific variation in the response to low temperature storage in different aphid parasitoids [J]. *Annals of Applied Biology*, 2010, 156 (1): 147 – 156.

Colinet H, Hance TH. Male reproductive potential of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiinae) exposed to constant or fluctuating thermal regimes [J]. *Environmental Entomology*, 2009, 38 (1): 242 – 249.

Colinet H, Renault D, Hance T, *et al*. The impact of fluctuating thermal regimes on the survival of a cold – exposed parasitic wasp, *Aphidius colemani* [J]. *Physiological Entomology*, 2006, 31 (3): 234 – 240.

Colinet H, Vernon P, Hance T. Does thermal – related plasticity in size and fat reserves influence supercooling abilities and cold – tolerance in *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiinae) mummies? [J]. *Journal of Thermal Biology*, 2007, 32 (8): 374 – 382.

Coudron TA, Ellersieck MR, Shelby KS. Influence of diet on long – term cold storage of the predator *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) [J]. *Biological Control*, 2007, 42 (2): 186 – 195.

Coudron TA, Shelby KS, Ellersieck MR, *et al*. Developmental response of *Euplectrus comstockii* to ascorbic acid in the diet of the larval host, *Heliothis virescens* [J]. *BioControl*, 2009, 54 (2): 175 – 182.

Cui HH, Gu SH, Zhu XQ, *et al*. Odorant – binding and chemosensory proteins identified in the antennal transcriptome of *Adelphocoris suturalis* Jakovlev [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 2017, 24: 139 – 145.

de Bach. The effect of low storage temperature on reproduction in certain parasitic Hymenoptera [J]. *Pan-Pacific Entomologist*, 1943, 19: 112 – 119.

Ganteaume A, Tabone E, Poinsot-Balaguer N. *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) biotic potentialities variation after black pupae cold storage: I. Rate of hatching variation [J]. *Journal of Applied Entomology*, 1995, 119 (4): 419 – 422.

Garcia PV, Pereira N, Oliveira LM. Side-effects of organic and synthetic pesticides on cold-stored diapausing prepupae of *Trichogramma cordubensis* [J]. *BioControl*, 2009, 54 (3): 451 – 458.

Goll PH, Duncan J, Brown N. Long-term storage of eggs of *Simulium ornatum* [J]. *Medical and Veterinary Entomology*, 1989, 3 (1): 67–75.

Han RD, Sun XG, Xu YY, *et al.* The biochemical mechanism of cold-hardiness in overwintering larva of *Dendrolimus spectabilis* Butler (Lepidoptera: Lasiocampidae) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (6): 1352–1356. [韩瑞东，孙绪艮，许永玉，等. 赤松毛虫越冬幼虫生化物质变化与抗寒性的关系 [J]. 生态学报, 2005, 25 (6): 1352–1356]

Hance T, Boivin G. Effect of parasitism by *Anaphes* sp. (Hymenoptera: Mymaridae) on the cold-hardiness of *Listronotus oregonensis* (Coleoptera: Curculionidae) eggs [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1993, 71 (4): 759–764.

Hance T, van Baaren J, Vernon P, *et al.* Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective [J]. *Annual Review of Entomology*, 2007, 52 (52): 107–126.

Hanna AD. Fertility and tolerance of low temperature in *Euchalcidia carybori* Hanna (Hymenoptera: Chalcidinae) [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 1935, 26 (3): 315–322.

Hérard F, Keller MA, Lewis WJ, *et al.* Beneficial arthropod behaviour mediated by airborne semiochemicals: III. Influence of age and experience on flight chamber responses of *Microplitis demolitor* Wilkinson [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, 14: 1583–1596.

Hodkova M, Hodek I. Photoperiod, diapause and cold – hardiness [J]. *European Journal of Entomology*, 2004, 101 (3): 445–458.

Hoffmann AA, Sorensen JG, Loeschcke V. Adaptation of Drosophila to temperature extremes: Bringing together quantitative and molecular approaches [J]. *Journal of Thermal Biology*, 2003, 28 (3): 175–216.

Ismail M, Vernon P, Hance T, *et al.* Physiological costs of cold exposure on the parasitoid *Aphidius ervi*, without selection pressure and under constant or fluctuating temperatures [J]. *BioControl*, 2010, 55 (6): 729–740.

Johannes O, Anders M, Jesper G, *et al.* Metabolomic profiling of rapid cold hardening and cold shock in *Drosophila melanogaster* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53 (12): 1218–1232.

Kelty JD, Killian KA, Lee JRE. Cold shock and rapid cold – hardening of pharate adult flesh flies (*Sarcophaga crassipalpis*): Effects on behaviour and neuromuscular function following eclosion [J]. *Physiological Entomology*, 1996, 21 (4): 283–288.

Kim Y, Song W. Effect of thermoperiod and photoperiod on cold tolerance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2000, 29 (5): 868–873.

Kostal V, Yanagimoto M, Bastl J. Chilling – injury and disturbance of ion homeostasis in the coxal muscle of the tropical cockroach (*Nauphoeta cinerea*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular and Integrative Physiology*, 2006, 143 (2): 171–179.

Krishnamoorthy A. Effect of cold – storage on the emergence and survival of the adult exotic parasitoid, *Leptomastix dactylopii* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) [J]. *Entomon.*, 1989, 14: 313–318.

Lacey LA, Millar L, Kirk AA, *et al.* Effect of storage temperature and duration on survival of eggs and nymphs of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) and pupae of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1999, 92 (3): 430–434.

Lacoume S, Bressac C, Chevrier C. Sperm production and mating potential of males after a cold shock on pupae of the parasitoid wasp *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53 (10): 1008–1015.

Lalouette L, Kostal V, Colinet H, *et al.* Cold exposure and associated metabolic changes in adult tropical beetles exposed to fluctuating thermal regimes [J]. *Febs Journal*, 2007, 274 (7): 1759–1767.

Langer A, Hance T. Overwintering strategies and cold hardiness of two aphid parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2000, 46 (5): 671–676.

Lee JRE. A primer on insect cold – tolerance. In: Denlinger DL, Lee JRE, eds. Low Temperature Biology of Insects [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 3–34.

Leopold RA. Colony maintenance and mass – rearing: Using cold storage technology for extending the shelf – life of insects. In: Vreysen MJB, Robinson AS, Hendrichs J, eds. Area – Wide Control of Insect Pests [C]. Dordrecht: Springer Press, 2007: 149–162.

Leopold RA. Short – term cold storage of house fly (Diptera: Muscidae) embryos: Survival and quality of subsequent stages [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2000, 93 (4): 884–889.

Levie A, Vernon P, Hance T. Consequences of acclimation on survival and reproductive capacities of cold – stored mummies of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Aphidiinae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2005, 98 (3): 704–708.

Li XP, Song LW, Coudron TA, *et al.* Effects of two natural diets on the response of the predator *Arma chinensis* (Hemiptera: Pentatomidae: Asopinae) to cold storage [J]. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2019, 17 (6): 15329–15347.

Li XP, Song LW, Zhang HH, *et al.* Responses of *Arma chinensis* cold tolerance to rapid cold hardening and underlying physiological mechanisms [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23 (3): 791–797. [李兴鹏，宋丽文，张宏浩，等. 蠋蝽抗寒性对快速冷驯化的响应及其生理机制 [J]. 应用生态学报, 2012, 23 (3): 791–797]

Liu Z, Gong P, Wu K, *et al.* Effects of larval host plants on over – wintering preparedness and survival of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) Consequences of acclimation on survival and reproductive capacities of cold – stored mummies of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Aphidiinae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53 (10): 1016–1026.

Lopez SN, Botto E. Effect of cold storage on some biological parameters of *Eretmocerus corni* and *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) [J]. *Biological Control*, 2005, 33 (2): 123–130.

Luczynski A, Nyrop JP, Shi A. Influence of cold storage on pupal development and mortality during storage and on post – storage performance of *Encarsia formosa* and *Eretmocerus eremicus*

(Hymenoptera: Aphelinidae) [J]. *Biological Control*, 2007, 40 (1): 107 – 117.

Lysyk TJ. Effects of cold storage on development and survival of three species of parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae) of house fly, *Musca domestica* L. [J]. *Environmental Entomology*, 2004, 33 (4): 823 – 831.

Lysyk TJ. Relationships between temperature and life history parameters of *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2000, 29 (3): 596 – 605.

Ma YL, Hou F, Ma J. Seasonal changes in cold tolerance of desert beetle *Anatolica polita borealis* (Coleoptera: Tenebrionidae) and their physiological mechanisms [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2009, 52 (4): 372 – 379. [马延龙, 候凤, 马纪. 荒漠昆虫光滑鳖甲的耐冷藏力季节变化及其生理机制 [J]. 昆虫学报, 2009, 52 (4): 372 – 379]

McDonald RC, Kok LT. Post refrigeration viability of *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae) prepupae within host chrysalids [J]. *Journal of Entomological Science*, 1990, 25 (3): 409 – 413.

Miller JC, Gerth WJ. Temperature – dependent development of *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Aphidiidae), as a parasitoid of the Russian wheat aphid [J]. *Environmental Entomology*, 1994, 23 (5): 1304 – 1307.

Monroy AF, Dhindsa RS. Low – temperature signal transduction: Induction of cold acclimation – specific genes of alfalfa by calcium at 25℃ [J]. *Plant Cell*, 1995, 7: 321 – 331

Osborne LS. Temperature – dependent development of greenhouse white fly and its parasite, *Encarsia Formosa* [J]. *Environmental Entomology*, 1982, 11 (2): 483 – 485.

Pandey RR, Johnson MW. Effects of cool storage on*Anagyrus ananatis* Gahan (Hymenoptera: Encyrtidae) [J]. *Biological Control*, 2005, 35 (1): 9 – 16.

Pelosse P, Bernstein C, Desouhant E. Differential energy allocation as an adaptation to different habitats in the parasitic wasp *Venturia canescens* [J]. *Evolutionary Ecology*, 2007, 21 (5): 669 – 685.

Pitcher SA, Hoffmann MP, Gardner J, *et al.* Cold storage of *Trichogramma ostriniae* reared on *Sitotroga cerealella* eggs [J]. *BioControl*, 2002, 47 (5): 525 – 535.

Polgár LA, Hardie J. Diapause induction in aphid parasitoids [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2000, 97 (1): 21 – 27.

Qiang CK, Du YZ, Yu LY, *et al.* Dynamic changes of cold – resistant substances of overwintering *Chilo suppressalis* (Walker) larvae [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19 (3): 599 – 605. [强承魁, 杜予州, 于玲雅, 等. 水稻二化螟越冬幼虫耐冷藏力物质的动态变化 [J]. 应用生态学报, 2008, 19 (3): 599 – 605]

Renault D, Hance T, Vannier G, *et al.* Is body size an influential parameter in determining the duration of survival at low temperatures in *Alphitobius diaperinus* Panzer (Coleoptera: Tenebrionidae) [J] *Journal of Zoology*, 2003, 259 (4): 381 – 388.

Renault D, Nedved O, Hervant F, *et al.* The importance of fluctuating thermal regimes for repairing chill injuries in the tropical beetle *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae) during exposure to low temperature [J]. *Physiological Entomology*, 2004, 29 (2): 139 – 145.

Riddick EW. Effect of cold storage on emergence, longevity, fertility, and survival of *Cotesia marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Journal of Entomological Science*, 2001, 36 (4): 366 – 379.

Rivero A, West SA. The physiological costs of being small in a parasitic wasp [J]. *Evolutionary Ecology Research*, 2002, 4 (3): 407 – 420.

Rivers DB, Lee JRE, Denlinger DL. 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.

Rundle BJ, Thomson LJ, Hoffmann AA. Effects of cold storage on field and laboratory performance of *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and the response of three *Trichogramma* spp. (*T. carverae*, *T. brassicae*, *and T. funiculatum*) to cold [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2004, 97 (2): 213 – 221.

Shintani Y, Ishikawa Y. Relationship between rapid cold – hardening and cold acclimation in the eggs of the yellow – spotted longicorn beetle, *Psacothea hilaris* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53 (10): 1055 – 1062.

Tatsumi E, Takada H. Effects of photoperiod and temperature on adult oligopause of *Aphelinus asychis* and larval diapause of *A. albipodus* (Hymenoptera: Aphelinidae) [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2005, 40 (3): 447 – 456.

Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects [M]. New York: Oxford University Press, 1986: 67 – 151.

Teets NM, Elnitsky MA, Benoit JB, *et al.* Rapid cold-hardening in larvae of the Antarctic midge *Belgica antarctica*: Cellular cold-sensing and a role for calcium [J]. *American Journal of Physiology-regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 2008, 294 (2): 1938 – 1946.

Thorpe KW, Aldrich JR. Conditions for short-term storage offield-collected spined soldier bug, *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae), adults prior to augmentative release [J]. *Journal of Entomological Science*, 2004, 39 (4): 483 – 489

Uçkan F, Ergin E. Temperature and food source effects on adult longevity of *Apanteles galleriae* Wilkinson (Hymenoptera: Braconidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2003, 32 (3): 441 – 446.

van Lenteren JC, Tommasini MG. Mass production, storage, shipment and quality control of natural enemies. In: Albajes R, Lodovica GM, van Lenteren JC, Elad Y, eds. Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops. Developments in Plant Pathology [C]. Dordrecht: Springer Press, 1999: 276 – 294.

Venkatesan T, Singh SP, Jalali SK. Effect of cold storage on cocoons of *Goniozus nephantidis* Muesebeck (Hymenoptera: Bethylidae) stored for varying periods at different temperature regimes [J]. *Journal of Entomological Research*, 2000, 24 (1): 43 – 47.

Ventura GP, Wajnberg E, Pizzol J, *et al.* Diapause in the egg parasitoid

Trichogramma cordubensis: Role of temperature [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2002, 48 (3): 349 – 355.

Visser B, Ellers J. Lack of lipogenesis in parasitoids: A review of physiological mechanisms and evolutionary implications [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2008, 54 (9): 1315 – 1322.

Visser B, Le LC, den Blanken FJ, *et al.* Loss of lipid synthesis as an evolutionary consequence of a parasitic lifestyle [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107 (19): 8677 – 8682.

Waggoner M, Bernal J, Gonzalez D. Effect of short – term cold storage on mummy – stage survival in two parasites of the Russian wheat aphid [J]. *Southwestern Entomologist*, 1997, 22 (1): 73 – 77.

Wang Z, Smith SM. Phenotypic differences between thelytokous and arrhenotokous*Trichogramma minutum* from *Zeiraphera canadensis* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1996, 78 (3): 315 – 323.

Wilding N. The survival of *Entomophthora* spp. in mummified aphids at different temperatures and humidities [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1973, 21 (3): 309 – 311.

Yano S, Tokumitsu H, Sodeling TR. Calcium promotes cell survival through CaM – K kinase activation of the protein kinase – B pathway [J]. *Nature*, 1998, 396: 584 – 587.

Yocum GD, Zdárek J, Joplin KH, *et al.* Alteration of the eclosion rhythm and eclosion behavior in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*, by low and high temperature stress [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1994, 40 (1): 13 – 21.