

低温贮藏对丽蚜小蜂生长发育和扩散的影响

赵静¹, 王蕾³, 张帆², 曹慧^{1*}, 王甦^{2*}

(1. 潍坊学院生物与农业工程学院/山东省生物化学与分子生物学高校重点实验室, 潍坊 261061; 2. 北京市农林科学院植物保护环境保护研究所, 北京 100089; 3. 山东省寿光蔬菜产业集团有限公司, 寿光 262700)

摘要: 丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 作为烟粉虱 *Bemisia tabaci* 和温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 的重要寄生性天敌, 目前已实现了规模化繁育, 广泛应用于设施蔬菜粉虱类害虫的防控。该寄生蜂在大面积释放前往往要进行数量储备, 因此低温贮藏是实现其规模化生产和应用的重要环节。本文在明确丽蚜小蜂蛹期最适贮藏发育阶段的基础上, 研究了不同低温贮藏方式对丽蚜小蜂生长发育和适合度的影响, 并在温室条件下明确了低温贮藏对其扩散和寄生的影响。结果表明, 丽蚜小蜂的蛹在 4 °C 和 8 °C 下低温贮藏仍可继续发育, 解剖低温贮藏后未羽化的丽蚜小蜂发现其死亡主要发生在蛹的发育初期和后期, 蛹的发育中期死亡比例最低; 贮藏前经历适度的低温诱导 (12 °C/7 d) 可以显著提高丽蚜小蜂的羽化率、寄生量和成虫寿命 ($P < 0.05$); 温室条件下未经低温贮藏的丽蚜小蜂主要在 1~4 m 范围内扩散, 而低温贮藏后羽化的丽蚜小蜂主要在 1~2 m 范围内扩散; 适度的低温诱导 (12 °C/7 d) 同样可以明显提高丽蚜小蜂在温室条件下的寄生率 ($P < 0.05$)。研究结果对于更好地发挥丽蚜小蜂在生物防治中的控害作用具有重要的应用意义。

关键词: 丽蚜小蜂; 低温贮藏; 低温诱导; 适合度; 扩散

中图分类号: S476.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9261(2019)04-0497-07

Effect of Cold Storage on Development and Dispersal of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae)

ZHAO Jing¹, WANG Lei³, ZHANG Fan², CAO Hui^{1*}, WANG Su^{2*}

(1. Key Laboratory of Biology and Molecular Biology in University of Shandong/College of Biological and Agricultural Engineering, Weifang University, Weifang 261061, China; 2. Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Science, Beijing 100097, China; 3. Shandong Shouguang Vegetable Industry Group Co., Ltd, Shouguang 262700, China)

Abstract: *Encarsia Formosa*, which has been identified as an effective parasitic wasp of both *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum*, has currently been mass produced for control of whiteflies on a wide range of greenhouse vegetable crops. The parasitic wasp usually needs to be stored before augmentative releases, and thus cold storage has been proved to be an important process for mass production and release of parasitoids. In the present study, we exposed pupae of *E. formosa* to different cold storage regimes, and determined the influence of cold storage on pupal development and several fitness-related traits. We also examined the dispersal ability and parasitic rates on post-storage in the greenhouse. The results showed that *E. formosa* pupae developed during cold storage at both 8 °C and 4 °C. The middle stage pupae appeared to suffer lower mortality compared to the early or late stage pupae. The three fitness parameters (eclosion, parasitism and adult longevity) of *E. formosa* was obviously improved ($P < 0.05$) when the pupae were exposed to a cold acclimation (12 °C for 7 days). The parasitic

收稿日期: 2019-01-31

基金项目: 山东省重大科技创新工程 (2018CXGC0206); 国家重点研发计划 (2017YFGH000664)

作者简介: 赵静, 博士, 副教授, E-mail: zhj6769@126.com; *通信作者, 曹慧, 博士, 教授, E-mail: hui5232@163.com; 王甦, 博士, 副研究员, E-mail: anthocoridae@163.com。

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2019.04.010

wasps that experienced non-cold storage dispersed mainly within a distance of 1—4 m from the released point while those underwent cold storage dispersed mainly within a distance of 1—2 m. The parasitism rate in the greenhouse was also obviously improved ($P < 0.05$) when the pupae were exposed to cold acclimation (12 °C for 7 days). These results are significant for the biological control using *E. formosa*.

Key words: *Encarsia formosa*; cold storage; cold acclimation; fitness; dispersal

近年来, 随着我国农业的绿色发展, 以天敌昆虫释放为主的生物防治技术在害虫综合治理 (IPM) 中发挥着越来越重要的作用^[1]。天敌昆虫在大面积释放前往往要进行数量储备, 因此低温贮藏是实现其规模化生产和应用的重要环节^[2]。研究表明低温可以诱导和延缓昆虫的发育, 因此在低温下贮藏天敌昆虫不仅有利于延长其贮藏时间, 为生物防治提供稳定、充足的种群数量, 而且还可以根据害虫的发生为害进行贮藏期调控, 继而实现田间同步释放^[3]。寄生蜂是生物防治领域中研究历史长、应用范围广的类群之一。据报道, 在 20 世纪 30 年代就已经开展了寄生蜂低温贮藏的相关研究^[4]。低温在诱导寄生蜂贮藏时间延长的同时, 也会对其适合度产生一定程度的不利影响^[5]; 有时冷伤害效应不会立即出现, 可能会传递到下一个发育阶段或者后代, 对寄生蜂的存活、发育或生殖产生不利影响^[2]。

丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 属膜翅目 Hymenoptera 蚜小蜂科 Aphelinidae 恩蚜小蜂属 *Encarsia*, 是粉虱类害虫烟粉虱 *Bemisia tabaci* 和温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 的重要寄生性天敌^[1,6,7]。目前该寄生蜂已实现了规模化繁育, 广泛应用于设施蔬菜粉虱类害虫的防控^[8]。目前, 低温贮藏对丽蚜小蜂适合度影响的研究主要集中在羽化率、寿命、生殖力和寄生率等方面^[9-12], 对其扩散行为的影响较少; 而且已有研究中对丽蚜小蜂的贮藏一般是在恒定低温下进行的。有研究表明, 用变温替代恒定低温贮藏对寄生蜂存活率、存活时间都存在积极影响^[13-16]。

本文在明确丽蚜小蜂蛹期最适贮藏发育阶段的基础上, 研究了不同低温贮藏方式对丽蚜小蜂生长发育和适合度的影响, 并在温室条件下明确了低温贮藏对其扩散和寄生的影响。基于本研究可以探讨丽蚜小蜂一种理想的低温贮藏方式, 并进一步完善低温贮藏后其品质评价体系, 为丽蚜小蜂规模化生产和应用提供技术参数, 更好的发挥其在害虫生物防治中的作用。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

丽蚜小蜂在养虫室内用 3~4 龄温室白粉虱若虫进行继代繁育, 温室白粉虱饲养在番茄 (齐达利, 瑞士先正达种子公司) 植株上。饲养条件为温度 (26±1) °C, 相对湿度 60%~70%, 光周期 16L:8D。

1.2 低温贮藏对丽蚜小蜂蛹发育的影响

参照 Luczynski 等^[17]将丽蚜小蜂蛹的发育分为 6 个阶段, (1) Pre-pupae: 预蛹期, 形成了蛹的体型, 但未出现器官分化, 有排泄物; (2) Clear eye: 出现了清晰的眼, 胸部和腹部形成, 但是没有颜色; (3) Orange eye: 眼呈黄色, 腹部和胸部分节; (4) Bright red eye: 眼呈鲜红色, 胸部部分变黑; (5) Dark red eye: 眼呈深红色, 胸部变黑, 翅形成; (6) Pharate adult: 成虫羽化前期。

在饲养条件下, 从温室白粉虱若虫被寄生开始变黑至成虫羽化需要 6~7 d, 将开始变黑的蛹 (1 日龄) 分别在 4 °C、8 °C 下贮藏 7、14、21 d 取出, 在体视显微镜 (Leica M205 A) 下解剖确定蛹的发育阶段。低温贮藏期间处于黑暗条件下, 相对湿度 60%~70%, 每处理分别用 60 头丽蚜小蜂蛹, 重复 3 次。

将丽蚜小蜂 1~6 日龄的蛹分别在 4 °C、8 °C 下贮藏 7、14、21 d, 低温处理结束后置于养虫室条件下羽化, 在体视显微镜下解剖未羽化的丽蚜小蜂蛹, 确定其死亡的发育阶段。

1.3 不同低温贮藏方式对丽蚜小蜂羽化、寄生和寿命的影响

将 3~4 日龄丽蚜小蜂的蛹进行不同方式的低温贮藏: 在 12 °C 下低温诱导 7 d, 然后置于 8 °C 下 7、14 d; 直接置于 8 °C 下 7、14、21 d; 未经低温贮藏的丽蚜小蜂黑蛹作为对照。每处理 100 头黑蛹, 重复 3 次。低温处理结束后将丽蚜小蜂的蛹移入饲养条件下记录成虫羽化数量, 随机取出 24 h 内羽化的雌虫各 10 头, 分别用微虫笼夹在带有温室白粉虱若虫的番茄植株叶片上, 每天更换带有 3~4 龄温室白粉虱若虫

的番茄植株叶片，直至成虫死亡。继续观察更换的番茄植株上被寄生的温室白粉虱若虫，直至出现黑蛹，计算其寄生量、寿命，每处理重复3次。

1.4 不同低温贮藏方式对丽蚜小蜂扩散和寄生的影响

将3~4日龄丽蚜小蜂的蛹进行不同方式的低温贮藏：在12℃下低温诱导7d，然后置于8℃下7d；直接置于8℃下14d；未经低温贮藏的丽蚜小蜂作为对照，每处理重复3次。低温处理结束后将丽蚜小蜂的蛹移入饲养条件下羽化，将羽化的成虫用于温室条件下的扩散试验，具体方法参照赵静等^[18]。在1200m²（12m×100m）温室中用防虫网（100目）隔成3个150m²（10m×15m）的网室进行试验，网室中心作为丽蚜小蜂释放点，距释放点1、2、4、6和8m处（网室对角线方向）分别放置20、70和120cm3种株高的番茄各1株，每株番茄中下部叶片约有80头3~4龄温室白粉虱若虫。在释放点一次性释放不同低温处理24h内羽化的丽蚜小蜂成虫约1000头。释放时在装有成虫的试管上套上黑纸筒，促使成虫尽快飞出试管。释放后每隔1h调查1次，分别检查记录不同距离番茄植株上的丽蚜小蜂成虫数量。供试番茄苗在丽蚜小蜂释放后2和4d各更换1次，将换下的番茄植株分别编号，5d后检查温室白粉虱若虫被寄生情况。

1.5 数据统计与分析

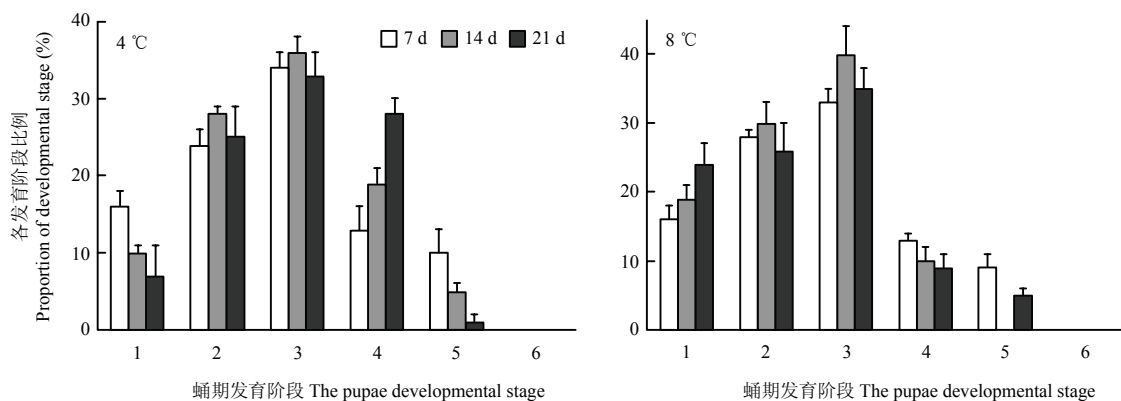
利用统计软件SPSS 20.0 for Windows对试验数据进行统计分析，获得平均值和标准误，不同处理间的差异显著性进行方差分析（ANOVA）和Duncan氏多重比较（ $P<0.05$ ）。

2 结果与分析

2.1 低温贮藏对丽蚜小蜂蛹发育的影响

低温下丽蚜小蜂的蛹仍可以继续发育，在4℃和8℃下贮藏7、14、21d，丽蚜小蜂的蛹发育至第3阶段的比例最大（图1），明显高于其他发育阶段（ $P<0.05$ ）。

将1~6日龄丽蚜小蜂蛹分别在4℃、8℃下贮藏7、14、21d后解剖未羽化的丽蚜小蜂，蛹的发育中期（3~4日龄）死亡发生比例最低，明显低于其他发育阶段（ $P<0.05$ ）；其次是发育初期，死亡比例最大的发生在蛹的发育后期（图2）。由此可见，在丽蚜小蜂蛹的发育中期进行低温贮藏效果较好。



注：图中横坐标1~6表示丽蚜小蜂蛹的发育阶段，同图2。

Note: The digitals 1—6 of horizontal coordinate in the present figure show the developmental stages of *E. formosa* pupae. The same is as Fig. 2.

图1 丽蚜小蜂蛹（1日龄）在4℃和8℃下贮藏7、14、21d各发育阶段比例

Fig. 1 Proportion of developmental stages of *E. formosa* pupae following storage at 4 and 8 °C for 7, 14 and 21 days

2.2 不同低温贮藏方式对丽蚜小蜂羽化、寄生和寿命的影响

经双因素方差分析表明不同低温贮藏方式和贮藏时间对丽蚜小蜂羽化、寄生和成虫寿命均存在显著影响（ $P<0.05$ ）。在12℃下诱导7d再置于8℃下低温暴露，丽蚜小蜂羽化率、寄生量和成虫寿命比一直暴露在8℃下均显著提高（ $P<0.05$ ），尤其是经历长时间（21d）的低温暴露（图3）。由此可见，贮藏前经历适度的低温诱导可以提高丽蚜小蜂的羽化率、寄生量和成虫寿命。

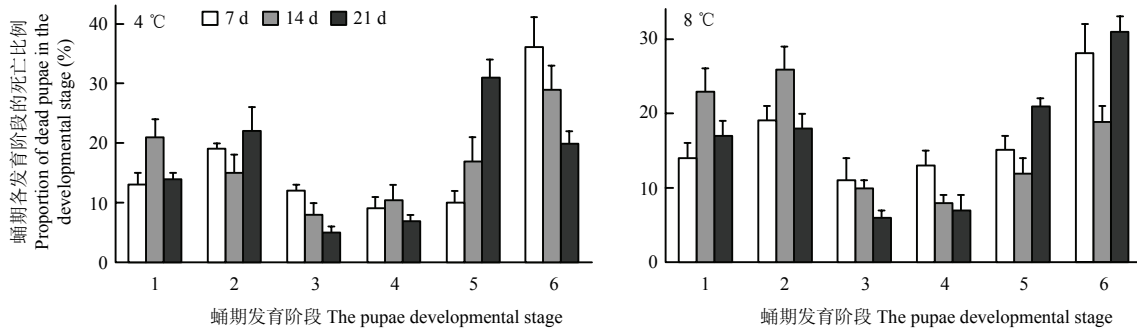
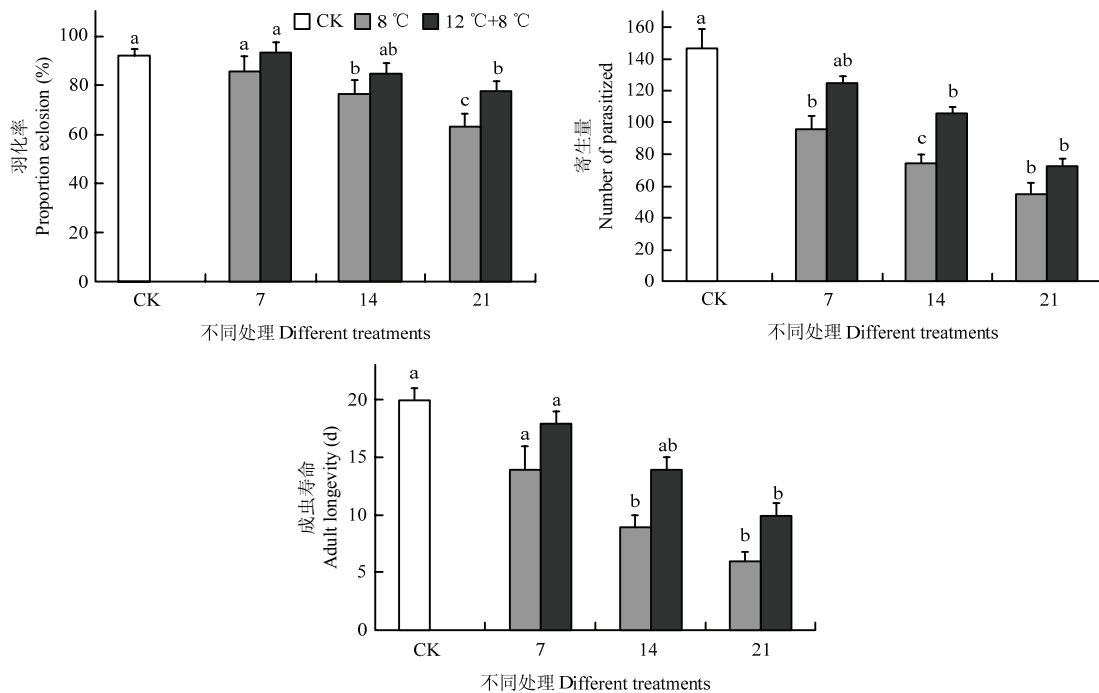


图2 丽蚜小蜂蛹(1~6日龄)在4 °C和8 °C下贮藏7、14、21 d各发育阶段的死亡比例

Fig. 2 Proportion of developmental stages of *E. formosa* pupae failed to eclosion following storage at 4 and 8 °C for 7, 14 and 21 days



注: 图中数据均为平均值±标准误, 不同色系柱上不同小写字母表示在0.05水平下差异显著。

Note: The data in the figure are mean±SE. The different letters above different colour bars indicate significant difference at 0.05 level.

图3 低温贮藏对丽蚜小蜂羽化、寄生和寿命的影响

Fig. 3 The effects of cold storage on eclosion, fecundity and longevity in *E. formosa*

2.3 不同低温贮藏方式对丽蚜小蜂温室条件下扩散和寄生的影响

低温贮藏和未经低温贮藏的丽蚜小蜂寄生率均随着扩散距离和释放时间的增加而降低, 未经低温贮藏的丽蚜小蜂主要在1~4 m范围内扩散, 部分个体可以扩散至6~8 m; 经历低温贮藏的丽蚜小蜂主要在1~2 m范围内扩散, 距释放点4~8 m处, 其寄生率显著下降($P<0.05$), 但是在12 °C下诱导7 d再置于8 °C下7 d, 丽蚜小蜂寄生率比一直暴露在8 °C下均明显提高($P<0.05$) (表1)。

3 讨论

长期低温贮藏导致的致死或者亚致死效应对寄主和寄生蜂都会产生显著影响^[5], 随着贮藏温度的降低和时间的延长寄生蜂羽化率降低、生殖力下降、寿命缩短^[2]。低温下, 虫体长期处于饥饿状态会消耗大量能量, 与其他昆虫一样, 低温贮藏中寄生蜂能量的消耗是以其生存或者生殖为代价的^[19], 因此要在生存和生殖之间维持能量平衡^[20], 脂肪含量对维持这种平衡有着非常重要的作用^[21], 尤其是寄生蜂不能合成脂肪^[22]。

表 1 低温贮藏对丽蚜小蜂温室条件下扩散和寄生的影响

Table 1 The effects of cold storage on the dispersal distance and parasitic rate in the greenhouse of *E. formosa*

扩散距离 Dispersal distance (m)	寄生率 Parasitic rate (%)					
	释放后 2 d 2 nd day after release			释放后 4 d 4 th day after release		
	CK	8 °C	12 °C+8 °C	CK	8 °C	12 °C+8 °C
1	91.7±3.3 Aa	81.5±5.1 Ab	87.6±4.5 Aa	48.3±6.7 Aa	36.1±3.3 Ab	40.8±4.5 Aa
2	84.6±5.4 Aa	70.9±6.3 Ab	80.7±3.2 Aa	37.3±5.5 Aa	22.9±1.5 Bb	26.7±2.4 Bb
4	42.9±6.5 Ba	28.7±2.9 Bc	30.1±3.6 Bb	20.8±6.2 Ba	9.8±2.2 Ba	13.2±2.9 Ba
6	25.8±8.0 Ba	12.6±3.0 Bb	19.9±3.1 Ba	8.3±4.7 Ba	0	0
8	17.1±5.1 Ba	0	6.8±2.0 Bb	14.2±3.7 Ba	0	5.1±1.7 Bb

注: 表中数据均为平均值±标准误。相同处理下同列内标记有不同大写字母表示在 0.05 水平下差异显著; 不同处理同一释放后时间同行内标记不同小写字母表示在 0.05 水平下差异显著。

Note: The data in the present table are mean±SE. At the same treatment, the data in the same rank followed with different uppercase letters mean significant differences at 0.05 level; at different treatment and the same release days, the data in the same row followed with different lowercase letters mean significant differences at 0.05 level.

为减缓生长发育和降低新陈代谢速率, 天敌昆虫的贮藏温度一般控制在 0 °C 以上、发育起点温度以下的范围内^[23]。丽蚜小蜂发育起点温度为 13 °C^[24], 本研究发现丽蚜小蜂的蛹在低于发育起点温度甚至在 4 °C 下仍可继续发育, 但是未发现有成虫羽化 (图 1), 这可能是由于昆虫不同发育阶段所需的有效积温不同^[25], 成虫羽化可能比其他发育阶段需要更高的温度。寄生蜂低温贮藏时, 选择合适的发育阶段是非常重要的。一般情况下, 蛹期通常被认为是最适合短期贮藏的发育阶段^[26], 因为这个时期是不能活动的, 在寄主体内可以免受干燥, 且不易受到损害。虽然蛹期不能活动, 但是这个阶段的新陈代谢活跃。蛹期是幼虫经历组织解体重新发育到成虫的一个阶段, 在这个特殊的阶段, 低温耐受性可能会发生较大变化。寄生蜂同龄期的不同发育阶段低温耐受性也会存在显著的不同^[27]。在蛹的发育初期进行贮藏会消耗大量能量来完成发育, 这会影响成虫的羽化和寿命; 但是也有研究表明寄生蜂在蛹的发育后期比发育后期更适合低温贮藏^[28], 或者蛹的发育中期比初期和后期更适合贮藏^[17]。本研究在低温贮藏后解剖未羽化的丽蚜小蜂发现死亡主要发生在蛹的发育初期和后期, 蛹的发育中期死亡比例发生最低 (图 2), 这可能是丽蚜小蜂蛹的发育中期低温耐受性较强。低温贮藏期间大量的能量消耗不能使寄生蜂继续完成发育或者羽化^[15], 据报道, 寄生蜂在羽化过程中需要消耗能量来强化肌肉收缩, 而低温暴露中的能量消耗致使肌肉功能发生障碍而不能成功羽化^[29,30]。

此外, 大量研究表明随着低温贮藏时间的延长, 寄生蜂的寄生率降低, 低温贮藏后寄生蜂在田间的寄生能力同样也呈现降低趋势^[31], 这与本研究结果一致。低温暴露导致神经肌肉机能发生障碍从而显著影响昆虫的运动能力^[29,30], 使运动不协调^[32]。Luczynski 等^[17]研究表明丽蚜小蜂和浆角蚜小蜂 *Eretmocerus eremicus* 的飞行能力随着贮藏时间的延长而降低; 赤眼蜂 *Trichogramma evanescens* 的蛹低温贮藏后成虫的活动能力和飞行速度降低^[33]。本研究发现低温贮藏后丽蚜小蜂在温室条件下的扩散距离明显降低 (表 1), 而在寄生蜂寻找寄主过程中, 扩散能力是影响控害效果的重要因素。脂肪和糖原可以为昆虫的飞行扩散提供能量, 低温贮藏中的能量消耗是其扩散能力降低的一个重要原因。研究发现, 给寄生蜂补充糖分可以提高其田间寄生率及对靶标害虫的生物防治效能^[34]。

适度的低温诱导不仅可以提高丽蚜小蜂实验室条件下的羽化率、寄生量和寿命 (图 3), 还可以不同程度的提高其温室条件下的扩散和寄生率 (表 1), 这可能是由于蛹期经历较温和的低温诱导 (12 °C) 增强了其低温抵抗能力或者减少了冷伤害积累。Colinet 等^[13]研究发现蚜茧蜂 *Aphidius colemani* 寄生的僵蚜在 4 °C 下贮藏时定期转移到 20 °C 下间断 2 h, 比一直暴露在 4 °C 下其羽化率显著提高, 而且变温贮藏还能提高其生殖力和飞行扩散能力, 这可能是周期性的高温间断有利于低温伤害修复^[14]。此外, 还研究发现用变温替代恒定低温贮藏对另外几种蚜茧蜂 *A. ervi*、*Praon volucre*、*Ephedrus cerasicola*、*A. matricariae*^[15]和 *A. gifuensis* 的存活都存在积极影响^[16]。但是, 低温诱导的消极影响同样存在。如蚜茧蜂 *A. colemani* 寄生的

僵蚜在 10 °C 诱导 2 d 后反而比未经低温诱导的羽化率低^[35]。*Thripobius javae* 蛹在 10 °C 诱导 10 d, 羽化时间比未经低温诱导的延长 2 倍^[36]。

低温贮藏中影响寄生蜂低温耐受性的因素很多, 如一系列的生物因素(营养、能量贮存、年龄/龄期等)和非生物因素(温度、低温贮藏时间、低温诱导、湿度等), 明确这些因素的影响作用对于其成功的低温贮藏是非常重要的^[2]。在实际低温贮藏应用中, 往往根据昆虫的发育起点温度来选择合适的温度区间^[23]。此外, 贮藏温度的选择还应考虑在代谢速率、生长发育和低温伤害累积之间保持相对平衡。如果温度过高, 贮藏期间就会有大量成虫羽化^[37]。寄生蜂低温耐受性很大程度上是随贮藏温度的变化而改变的, 因此需要结合其自身的生物学特性进行系统的试验来确定合适的贮藏温度和方式。评价一种贮藏方法最终还是取决于田间实际应用效果, 但是通过调查田间实际效果来评价寄生蜂低温贮藏后品质的研究较少。随着生物防治的需求和快速发展, 适合的低温贮藏方法(长期或短期)会降低以天敌昆虫应用为主的生物防治成本, 使应用更加简单、经济^[2]。

参 考 文 献

- [1] 张帆, 李姝, 肖达, 等. 我国设施蔬菜害虫的天敌昆虫应用研究进展[J]. 中国农业科学, 2015, 48(17): 3463-3476.
- [2] Colinet H, Boivin G. Insect parasitoids cold storage: A comprehensive review of factors of variability and consequences[J]. Biological Control, 2011, 58(2): 83-95.
- [3] Venkatesan T, Singh S P, Jalali S K. Effect of cold storage on cocoons of *Goniozus nephantidis* Muesebeck (Hymenoptera: Bethyilidae) stored for varying periods at different temperature regimes[J]. Journal of Entomological Research, 2000, 24(1): 43-47.
- [4] King C B R. Cold storage effect on *Trichogramma* and on eggs of *Ephestia kuehniella*[J]. Tea Quarterly, 1934, 1: 19-27.
- [5] 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: 107-126.
- [6] Hoddle M S, van Driesche R G, Sanderson J P. Biology and use of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa*[J]. Annual Review of Entomology, 1998, 43: 645-669.
- [7] Liu T X, Stansly P A, Gerling D. Whitefly parasitoids: distribution, life history, bionomics and utilization[J]. Annual Review of Entomology, 2015, 60: 273-292.
- [8] 尹园园, 陈浩, 翟一凡, 等. 丽蚜小蜂的繁育与应用研究进展[J]. 山东农业科学, 2018, 50(1): 158-163.
- [9] 刘建军, 田毓起. 丽蚜小蜂的低温贮存[J]. 生物防治通报, 1987, 3(1): 4-6.
- [10] 陈倩, 肖利锋, 朱国仁, 等. 低温贮存被寄生的烟粉虱伪蛹对丽蚜小蜂种群品质的影响[J]. 中国生物防治, 2004, 20(2): 107-109.
- [11] Lopez S N, 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.
- [12] 何笙, 陈卉, 韩振芹, 等. 温度及低温贮存天数对丽蚜小蜂成虫羽化率的影响[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(9): 3905-3906.
- [13] 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.
- [14] Colinet H, Hance T. Male reproductive potential of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiinae) exposed to constant or fluctuating thermal regimes[J]. Environmental Entomology, 2009, 38(1): 242-249.
- [15] 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.
- [16] 唐文颖, 张燕, 郑方强, 等. 变温对烟蚜茧蜂低温贮藏存活特性的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(3): 493-499.
- [17] Luczynski A, Nyrop J P, 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.
- [18] 赵静, 李媛媛, 王蕾, 等. 温室条件下丽蚜小蜂的扩散行为[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(6): 813-817.
- [19] 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, 2006b, 35(2): 228-236.
- [20] Colinet H, Boivin G, Hance T. Manipulation of parasitoid size using the temperature-size rule: fitness consequences[J]. Oecologia, 2007, 152(3):

425-433.

- [21] Ellers J, van Alphen J J M. Life history evolution in *Asobara tabida*: plasticity in allocation of fat reserves to survival and reproduction[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 1997, 10(5): 771-785.
- [22] Visser B, Le Lann C, den Blanken F J, *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.
- [23] Leopold R A. Colony maintenance and mass-rearing: using cold storage technology for extending the shelf-life of insects[M]//Vreysen M J B, Robinson A S, Hendrichs J, Eds. *Area-Wide Control of Insect Pests*. Amsterdam: Springer, 2007, 149-162.
- [24] Osborne L S. Temperature-dependent development of greenhouse whitefly and its parasite, *Encarsia formosa*[J]. *Environmental Entomology*, 1982, 11(2): 483-485.
- [25] Sehnael F. Effects of cold on morphogenesis[M]//Lee R E, Denlinger D L, Eds. *Insects at Low Temperatures*. New York and London: Chapman and Hall, 1991, 149-171.
- [26] van Lenteren J, Tommasini M. Mass production, storage, shipment and quality control of natural enemies[M]//Albajes R, Gullino M L, van Lenteren J C, *et al.* Eds. *Mass Production, Storage, Shipment and Quality Control of Natural Enemies, Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops*. Amsterdam: Springer, 2002, 276-294.
- [27] Foerster L A, Doetzer A K, de Castro L C F. Emergence, longevity and fecundity of *Trissolcus basalidis* and *Telenomus podisi* after cold storage in the pupal stage[J]. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 2004, 39(9): 841-845.
- [28] Levie A, Vernon P, Hance T. Consequences of acclimation on survival and reproductive capacities of cold-stored mummies of *Aphidius rhopalosiphii* (Hymenoptera: Aphidiinae)[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2005, 98(3): 704-708.
- [29] Yocum G D, Zdárek J, Joplin K H, *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.
- [30] Kely J D, Killian K A, Lee R E. 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.
- [31] Rundle B J, Thomson L J, Hoffmann A A. Effects of cold storage on field and laboratory performance of *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and the response of three *Trichogramma* spp. (*T. carverae*, *T. nr. brassicae*, and *T. funiculatum*) to cold[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2004, 97(2): 213-221.
- [32] Košťál 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.
- [33] 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.
- [34] 刘贻聪, 张友军, 吴青君, 等. 丽蚜小蜂糖转运蛋白基因克隆及其诱导表达[J]. *中国生物防治学报*, 2018, 34(2): 247-253.
- [35] Hofsvang T, Hagvar E B. Cold storage tolerance and supercooling points of mummies of *Ephedrus cerasicola* Ståry and *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae)[J]. *Norwegian Journal of Entomology*, 1977, 24(1): 1-6.
- [36] Bernardo U, Iodice L, Sasso R, *et al.* Effects of cold storage on *Thripobius javae* (= *T. Semiluteus*) (Hymenoptera: Eulophidae)[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2008, 18(9): 921-933.
- [37] Pitcher S A, Hoffmann M P, Gardner J, *et al.* Cold storage of *Trichogramma ostrinae* reared on *Sitotroga cerealella* eggs[J]. *BioControl*, 2002, 47(5): 525-535.