



三叶斑潜蝇对冷驯化的响应及不同种群耐寒性差异

张起恺¹, 邢振龙², 吴圣勇¹, 徐瑞瑞¹, 雷仲仁¹✉

¹ 中国农业科学院植物保护研究所植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193; ² 河南大学生命科学学院作物逆境适应与改良国家重点实验室, 河南开封 475004

摘要: 【目的】研究重大入侵害虫三叶斑潜蝇(*Liriomyza trifolii*)对快速冷驯化和长时冷驯化的响应以及3个地理种群(湖北省武汉市、海南省海口市和安徽省安庆市)的耐寒性,为明确该虫在我国高纬度地区定殖的潜在可能性提供参考。【方法】将海南三叶斑潜蝇种群蛹和成虫在-12、-14、-16、-18、-20、-22和-24℃低温暴露30 min,选择存活率为15%—30%的温度为识别温度。设置5℃为快速冷驯化的驯化温度,12℃为长时冷驯化的驯化温度,将三叶斑潜蝇蛹和成虫置于5℃下1—6 h或置于12℃下1—6 d,再置于识别温度下30 min检测存活率,未驯化的蛹和成虫也置于识别温度下30 min作为对照,比较其冷驯化后低温存活率的差异。另外,设置5个靶标温度,分别为0、-5、-10、-15和-20℃,将3个地理种群的三叶斑潜蝇蛹在靶标温度下冷暴露2 h,比较其存活率差异。最后,利用过冷却点测定仪对3个地理种群蛹的过冷却点(supercooling point, SCP)进行测定。【结果】三叶斑潜蝇蛹和成虫暴露于-20℃下30 min后,其存活率分别为15.0%、19.6%、21.0%(介于15%—30%),因此将-20℃确定为三叶斑潜蝇的冷驯化识别温度。短时间的5℃低温暴露提高了三叶斑潜蝇蛹和成虫的耐寒性,成虫对快速冷驯化的响应更加积极。1 h和2 h的冷驯化效果最好,随着暴露时间的延长,其驯化效果会逐渐减弱直至消失。在6 d内,不同时长的12℃低温暴露均会提高三叶斑潜蝇蛹和成虫的耐寒性且经历不同时长冷驯化后其耐寒性差异较小。在5、0、-5℃的低温暴露下,海南种群与安徽、湖北种群蛹的存活率差异不显著,在-10、-15、-20℃的低温暴露下,海南种群蛹的存活率显著低于安徽和湖北种群。安徽(-22.19℃)和湖北(-22.19℃)种群蛹的过冷却点显著低于海南种群(-21.06℃)。【结论】三叶斑潜蝇的耐寒性可以通过快速冷驯化或长时冷驯化获得增强,这可能是三叶斑潜蝇逐步向我国高纬度地区扩散的原因之一。湖北和安徽种群表现出的耐寒性较海南种群强。研究结果有助于预测三叶斑潜蝇在我国的越冬分布区域,指导其监测预警及防控。

关键词: 三叶斑潜蝇; 冷驯化; 过冷却点; 耐寒性

Response of *Liriomyza trifolii* to Cold Acclimation and Differences of Cold Tolerance Among Different Populations

ZHANG QiKai¹, XING ZhenLong², WU ShengYong¹, XU RuiRui¹, LEI ZhongRen¹✉

¹ State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193; ² State Key Laboratory of Crop Stress Adaptation and Improvement, School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, Henan

Abstract: 【Objective】The response of the major invasive pest *Liriomyza trifolii* to cold acclimation and the cold tolerance of three geographical populations (Wuhan City, Hubei Province; Haikou City, Hainan Province; Anqing City, Anhui Province) were studied to provide references for the potential colonization of *L. trifolii* in high latitudes of China. 【Method】The pupae and adults of *L. trifolii*

收稿日期: 2020-10-16; 接受日期: 2020-12-14

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0200900)、国家现代农业产业技术体系(CARS-23-D-08)

联系方式: 张起恺, E-mail: 18810521205@163.com. 通信作者雷仲仁, E-mail: leizhr@sina.com

population in Hainan were exposed to low temperatures of -12, -14, -16, -18, -20, -22 and -24°C for 30 min, and the temperature with a survival rate of 15%-30% was selected as the recognition temperature. The *L. trifolii* pupae and adults were put at 5°C for 1-6 h or 12°C for 1-6 d, and then put at the recognition temperature for 30 min to detect the survival rate. The undomesticated pupae and adults were also placed at the recognition temperature for 30 min as a control, and the difference in low-temperature survival rate after cold acclimation was compared. Besides, five target temperatures were set at 0, -5, -10, -15, and -20°C, respectively, and the pupae of three geographical populations were exposed to the target temperatures for 2 h, the difference of survival rate was studied. Finally, the supercooling point (SCP) of pupae of three geographical populations was measured by supercooling point tester.【Result】When the *L. trifolii* pupae and adults were exposed to -20°C for 30 min, the survival rates were 15.0%, 19.6%, and 21.0%, respectively. Therefore, -20°C was determined as the cold acclimation recognition temperature of *L. trifolii*. The cold tolerance of *L. trifolii* pupae and adults was improved after rapid cold acclimation at 5°C, and the adults responded more positively to rapid cold acclimation. The effect of cold acclimation for 1 h and 2 h was the best, and the effect of rapid cold acclimation decreased gradually until disappeared with the extension of exposure time. Within 6 days, the cold tolerance of *L. trifolii* pupae and adults was improved by low-temperature exposure at 12°C for different periods, and there was little difference in cold tolerance after cold acclimation for different periods. Besides, under the low-temperature exposure of 5, 0 and -5°C, there was no significant difference in the survival rate of pupae between the Hainan population and Anhui, Hubei populations, but under the low-temperature exposure of -10, -15 and -20°C, the pupa survival rate of Hainan population was significantly lower than that of Anhui and Hubei populations. The SCP of pupae in the Anhui and Hubei populations was significantly lower than that in the Hainan population.【Conclusion】The cold tolerance of *L. trifolii* can be enhanced by cold acclimation, which may be one of the reasons why *L. trifolii* gradually spread to high latitudes in China. The cold tolerance of the Hubei and Anhui populations is stronger than that of the Hainan population. The results are helpful to predict the overwintering distribution area of *L. trifolii* in China and guide its monitoring, early warning, and prevention and control.

Key words: *Liriomyza trifolii*; cold acclimation; supercooling point; cold tolerance

0 引言

【研究意义】三叶斑潜蝇 (*Liriomyza trifolii*) 是蔬菜、瓜果和观赏植物的重要害虫之一, 被许多国家列为检疫对象^[1]。其幼虫在叶组织中挖掘隧道, 雌成虫在叶组织中穿刺产卵, 均可对作物造成危害。另外, 斑潜蝇的取食或产卵活动降低了作物光合作用, 影响农作物产量和观赏作物经济价值^[2-4]。全球气候变暖不但使平均温度上升, 而且导致气温异常波动^[5]。对于不具备滞育、休眠和迁飞等越冬策略的昆虫, 冷驯化反应较为重要。探究三叶斑潜蝇对冷驯化的响应并明确我国不同地理种群耐寒性的差异, 对三叶斑潜蝇种群向我国高纬度地区扩散的监测预警具有重要意义。【前人研究进展】快速冷驯化是几个小时甚至几十分钟内发生的驯化过程, 主要应对于直接伤害或冷休克^[6]。研究表明, 黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 和飞蝗 (*Locusta migratoria*) 在冷暴露前进行短时间低温驯化, 其存活率可明显提高^[7-8]。生活在沙漠中的一种甲虫 *Afrinus* sp. 对日温变化有显著的快速冷驯化反应以适应沙漠昼夜温差大的环境^[9]。长时间冷驯化过程中昆虫相对于快速冷驯化所经历的驯化温度相对较高, 驯化的时间长达数天

乃至数周^[10], 这种驯化主要应对于间接冷伤害和结冰伤害。如 SHINTANI 等研究发现, 黄星天牛 (*Psacothea hilaris*) 卵经长时间冷驯化处理后的存活率显著提高^[11]。在自然条件下, 温带和寒带冬季漫长, 且日温变动幅度大。因此, 生活在温带和寒带的昆虫在长期进化过程中会形成冷驯化的机制^[12], 进而相对于热带地区的同种昆虫其耐寒性可能增强。研究发现, 大多数纬度不同的昆虫种群在耐寒性上存在明显差异^[13-16]。如在 16—44°S 纬度范围内, 黑腹果蝇的耐寒能力存在显著的种内变异性。在澳大利亚 (9—44°S) 采集的黑腹果蝇种群在遭受 2 h 冷休克后, 其存活率会从 25% 增至 60%^[17]。此外, 在南美斑潜蝇 (*Liriomyza huidobrensis*) 越冬范围内, 来自最南端 (18°N) 种群蛹的过冷却点 (supercooling point, SCP) 比来自最北端 (34°N) 种群蛹的过冷却点高 3.6°C^[18]。不同种群美洲斑潜蝇 (*Liriomyza sativae*) 蛹的过冷却点也随纬度变化产生显著差异^[19]。【本研究切入点】美洲斑潜蝇、南美斑潜蝇和三叶斑潜蝇是我国危害最严重的 3 种潜叶类害虫^[20-21], 我国不同纬度的三叶斑潜蝇耐寒性是否已经产生变化还未有相关报道。三叶斑潜蝇不会进入滞育期^[22], 但可能能够适应早春和晚秋的低温, 而三叶斑潜蝇能在多大

程度上通过冷驯化增强耐寒性来适应严寒尚不明确。

【拟解决的关键问题】研究快速冷驯化和长时冷驯化对三叶斑潜蝇蛹和成虫耐寒性的影响, 比较海南、湖北、安徽三叶斑潜蝇种群蛹的过冷却点和低温存活率, 为预测三叶斑潜蝇种群未来扩散趋势及监测预警提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

三叶斑潜蝇种群于 2019 年 7 月采自海南省海口市(19°27'36"N, 110°13'12"E)、湖北省武汉市(30°35'24"N, 114°33'36"E)和安徽省安庆市(30°38'24"N, 117°38'45"E), 原始寄主为豇豆(*Vigna unguiculate*)。室内饲养寄主为矮生菜豆(*Phaseolus vulgaris*), 饲养条件为温度(26±2)℃, 相对湿度 50%—60%, 光周期 L:D=14 h:10 h^[23]。饲养纯化 3 代以上后, 1 日龄蛹和刚羽化的雌、雄成虫用于试验(因为 1 日龄蛹已经发育成熟且对温度最为敏感)^[22,24]。

1.2 低温驯化

1.2.1 识别温度的确定 将海南三叶斑潜蝇种群 1 日龄蛹和刚羽化的雌、雄成虫置于指型管中, 将指型管暴露于盛有酒精的低温恒温槽内, 温度从 10℃以 1℃·min⁻¹的速率降至目标温度。目标温度分别为 -12、-14、-16、-18、-20、-22、-24℃, 暴露时间为 30 min。暴露结束后, 温度以 1℃·min⁻¹的速率升至 10℃。将处理过的蛹和成虫置于 26℃人工气候箱中, 10 d 后检查存活率, 选择存活率在 15%—30%的温度作为识别温度^[19]。每个处理 30 粒蛹或 10 头成虫, 重复 5 次。

1.2.2 快速冷驯化 我国北方冬季温室的日最低平均温度为 5℃左右(<http://data.cma.cn/>), 故设快速冷驯化的驯化温度为 5℃。将海南三叶斑潜蝇种群 1 日龄蛹和刚羽化的雌、雄成虫置于驯化温度下 1、2、3、4、5、6 h, 将驯化后的蛹置于识别温度下 30 min, 降温与升温速率均为 1℃·min⁻¹。并将未驯化的蛹和雌、雄成虫作为对照置于识别温度下 30 min。处理和重复数同 1.2.1。

1.2.3 长时冷驯化 我国北方冬季温室的日平均温度为 12℃左右^[25], 故设长时冷驯化的驯化温度为 12℃。将海南三叶斑潜蝇种群 1 日龄蛹和刚羽化的雌、雄成虫置于驯化温度下 1、2、3、4、5、6 d, 其间喂养蜂蜜水作为食物。将驯化后的蛹置于识别温度下 30

min, 降温与升温速率均为 1℃·min⁻¹。并将未驯化的蛹和雌、雄成虫作为对照置于识别温度下 30 min。处理和重复数同 1.2.1。

1.3 耐寒性测定

1.3.1 低温存活率 将 3 个三叶斑潜蝇种群 1 日龄蛹置于指型管中, 再置于盛有酒精的低温恒温槽内暴露 2 h, 暴露低温为 0、-5、-10、-15、-20℃。然后将处理过的蛹置于 26℃的人工气候箱中, 10 d 后检查存活率。每个处理 30 粒蛹, 重复 5 次。

1.3.2 过冷却点 选取 3 个三叶斑潜蝇种群 1 日龄蛹各 60 粒, 将蛹体固定在涂有白凡士林的智能过冷却点测定仪的热敏电阻感温探头上。高低温试验箱以 1℃·min⁻¹降温, 当达到 4℃时, 将粘有蛹的热敏电阻探头放入高低温交变试验箱。虫体温度变化通过计算机及其配套软件进行自动记录, 实时绘制出虫体的温度变化曲线, 根据回折点确定过冷却点^[26]。

1.4 数据处理与分析

数据分析和绘图在 R3.6.3 中进行。所有数据利用 K-S 检验验证正态性假设, 利用 Bartlett 检验验证方差齐次性假设。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验三叶斑潜蝇蛹和成虫经快速冷驯化和长时冷驯化不同时间后低温存活率的差异和不同地理种群蛹的过冷却点差异。采用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验不同地理种群三叶斑潜蝇蛹的低温存活率差异。所有方差分析结果均用 Tukey's HSD 多重比较进行差异显著性分析, 检验均设显著性水平为 0.05。

2 结果

2.1 识别温度

海南三叶斑潜蝇种群蛹和成虫在不同低温下暴露 30 min 后的存活率如图 1 所示。在 -12℃到 -24℃范围内, 随着温度的降低, 其蛹和成虫的存活率随之降低。蛹、雌成虫、雄成虫在 -20℃的存活率分别为 (15.0±1.8)%、(19.6±1.6)%、(21.0±2.5)%。识别温度为存活率介于 15%—30%的温度, 故将识别温度均定为 -20℃。

2.2 快速冷驯化

海南三叶斑潜蝇在不同时长 5℃快速预冷暴露后其耐寒性存在显著差异($F_{\text{蛹}}=7.04$, $P_{\text{蛹}}<0.05$; $F_{\text{雌}}=82.34$, $P_{\text{雌}}<0.05$; $F_{\text{雄}}=112.2$, $P_{\text{雄}}<0.05$)。不同时长快速冷驯化后蛹的低温存活率由大到小依次为 1 h

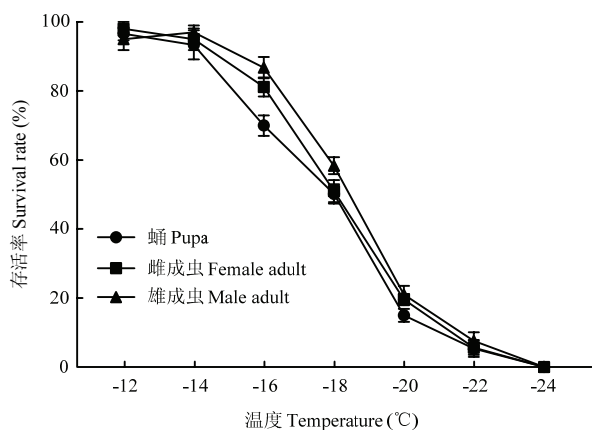
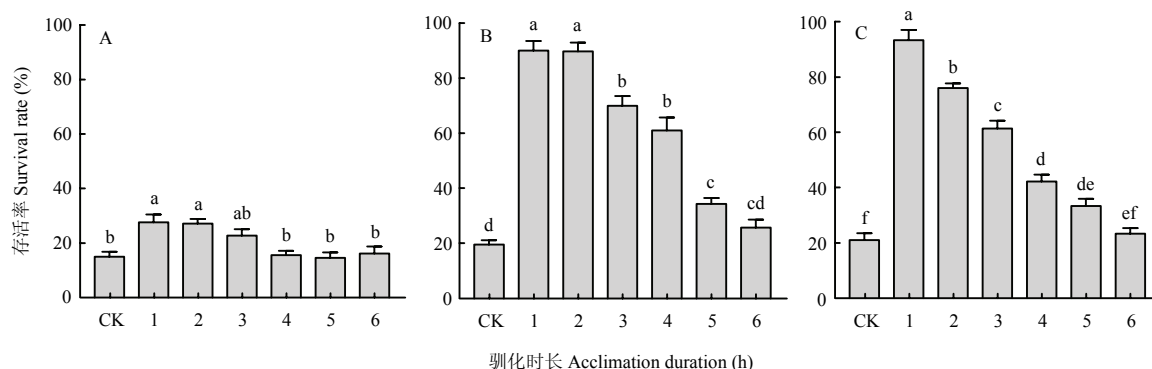


图 1 海南三叶斑潜蝇蛹和成虫在不同低温下暴露 30 min 后的存活率

Fig. 1 Survival rate of the Hainan *L. trifolii* pupae and adults exposed to different temperatures for 30 min



柱上不同小写字母表示差异显著 (单因素方差分析, Tukey's HSD 多重比较, $P < 0.05$)。图 3、图 5 同
Different lowercases on the bars indicate significant differences (one-way ANOVA, Tukey's HSD, $P < 0.05$). The same as Fig. 3, Fig. 5

图 2 快速冷驯化对不同虫态的海南三叶斑潜蝇低温存活率的影响

Fig. 2 Effects of rapid cold acclimation on the low-temperature survival rate of the Hainan *L. trifolii* at different insect stages

2.3 长时冷驯化

海南三叶斑潜蝇在不同时长 12℃ 长时预冷暴露后其耐寒性存在显著差异 ($F_{\text{蛹}}=16.07$, $P_{\text{蛹}} < 0.05$; $F_{\text{雌}}=13.15$, $P_{\text{雌}} < 0.05$; $F_{\text{雄}}=112.2$, $P_{\text{雄}} < 0.05$)。不同时长长时冷驯化后蛹的低温存活率由大到小依次为 5 d (42.2%±1.9%)、4 d (39.4%±2.1%)、6 d (37.4%±3.2%)、1 d (34.8%±1.9%)、2 d (33.6%±2.9%)、3 d (29.0%±1.4%)。经过 1—6 d 的 12℃ 预冷暴露, 其低温存活率与对照相比均得到显著提高 ($P < 0.05$) (图 3-A)。不同时长长时冷驯化后雌成虫的低温存活率

(27.6%±3.0%)、2 h (27.2%±1.7%)、3 h (22.8%±2.3%)、6 h (16.2%±2.6%)、4 h (15.6%±1.6%)、5 h (14.6%±2.0%)。经过 1 h 和 2 h 的 5℃ 预冷暴露, 其低温存活率与对照相比均得到显著提高 ($P < 0.05$) (图 2-A)。不同时长快速冷驯化后雌成虫的低温存活率由大到小依次为 1 h (90.0%±3.5%)、2 h (89.8%±3.2%)、3 h (70.0%±3.5%)、4 h (61.0%±4.8%)、5 h (34.4%±2.1%)、6 h (25.8%±2.9%)。经过 1—5 h 的 5℃ 预冷暴露, 其低温存活率与对照相比均得到显著提高 ($P < 0.05$) (图 2-B)。不同时长快速冷驯化后雄成虫的低温存活率由大到小依次为 1 h (93.4%±3.7%)、2 h (76.0%±7.0%)、3 h (61.4%±2.8%)、4 h (42.2%±2.5%)、5 h (33.4%±2.5%)、6 h (23.4%±2.0%)。经过 1—5 h 的 5℃ 预冷暴露, 其低温存活率与对照相比均得到显著提高 ($P < 0.05$) (图 2-C)。

由大到小依次为 5 d (48.4%±1.8%)、6 d (37.6%±3.7%)、2 d (33.8%±2.2%)、1 d (33.6%±7.6%)、3 d (32.2%±2.8%)、4 d (30.0%±6.0%)。经过 1—3、5、6 d 的 12℃ 预冷暴露, 其低温存活率与对照相比均得到显著提高 ($P < 0.05$) (图 3-B)。不同时长长时冷驯化后雄成虫的低温存活率由大到小依次为 2 d (59.8%±1.8%)、5 d (48.0%±2.1%)、3 d (41.0%±1.4%)、1 d (35.2%±2.3%)、4 d (33.4%±4.8%)、6 d (30.8%±5.4%)。经过 1—6 d 的 12℃ 预冷暴露, 其低温存活率与对照相比得到均显著提高 ($P < 0.05$) (图 3-C)。

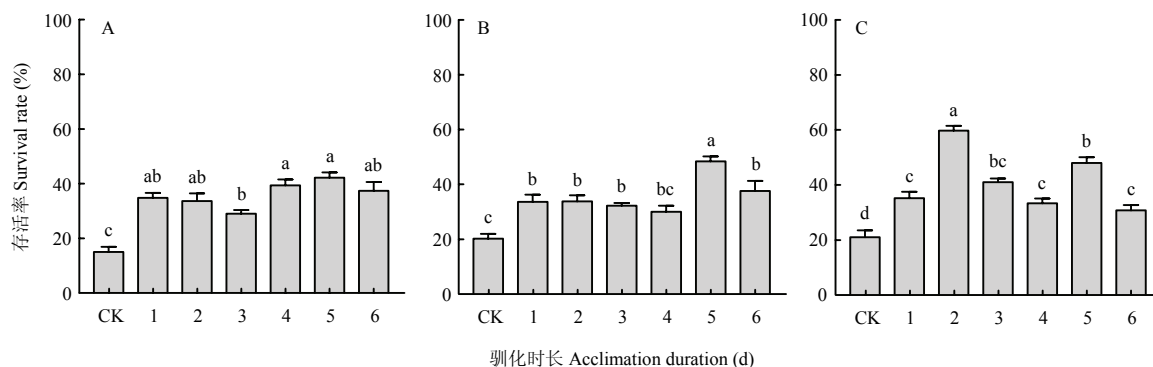
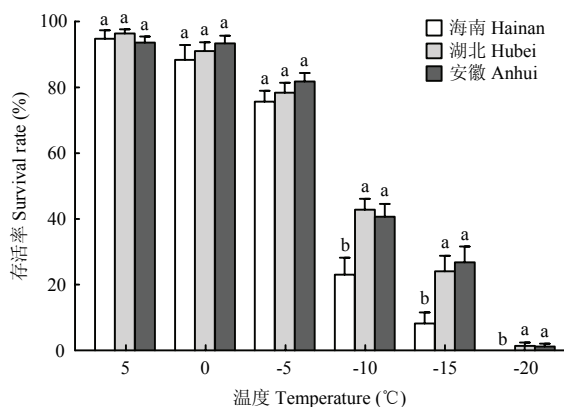


图 3 长时冷驯化对不同虫态的海南三叶斑潜蝇低温存活率的影响

Fig. 3 Effects of long-term cold acclimation on the low-temperature survival rate of the Hainan *L. trifolii* at different insect stages

2.4 不同地理种群蛹的耐寒性差异

如图 4 所示, 经 2 h 的低温暴露后, 不同地理种群三叶斑潜蝇蛹的存活率随着暴露温度的降低而显著降低 ($F=470.35$, $P<0.05$), 不同地理种群间存活率差异显著 ($F=11.43$, $P<0.05$), 暴露温度与斑潜蝇种群之间的交互作用显著 ($F=2.36$, $P<0.05$)。安徽和湖北种群蛹的存活率无显著差异, 在 5、0、-5℃ 的低温暴露下, 海南种群与安徽、湖北种群蛹的存活率差异不显著, 在 -10、-15℃ 的低温暴露下, 海南种群蛹的存活率经多重比较显著低于安徽和湖北种群



柱上不同小写字母表示差异显著 (双因素方差分析, Tukey's HSD 多重比较, $P<0.05$)
Different lowercases on the bars indicate significant differences (two-way ANOVA, Tukey's HSD, $P<0.05$)

图 4 不同地理种群三叶斑潜蝇蛹在不同温度下的低温存活率

Fig. 4 The low-temperature survival rate of *L. trifolii* pupae of different geographical populations under different temperatures

($P<0.05$)。在 -20℃ 的低温暴露下, 海南种群全部死亡而湖北和安徽种群仍有少量蛹存活。

2.5 不同地理种群蛹的过冷却点

由图 5 可知, 3 个地理种群三叶斑潜蝇蛹的过冷却点分布集中。湖北、安徽和海南三叶斑潜蝇种群的过冷却点分别为 (-22.19 ± 0.16) 、 (-22.19 ± 0.19) 和 (-21.06 ± 0.21) ℃。湖北和安徽种群的过冷却点显著低于海南种群 ($F=11.85$, $P<0.05$), 二者经多重比较差异不显著。

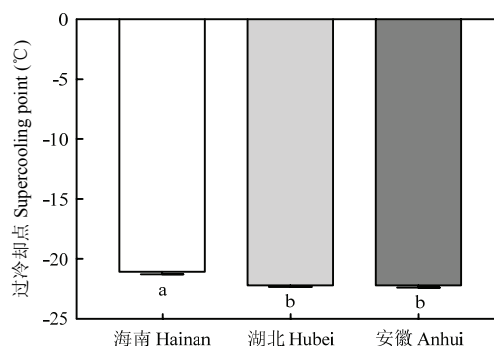


图 5 不同地理种群三叶斑潜蝇蛹的过冷却点

Fig. 5 Supercooling points of *L. trifolii* pupae of different geographical populations

3 讨论

北方冬季温室温度的波动可能造成昆虫无法越冬, 而昆虫可以通过快速冷驯化^[27]或长时冷驯化^[28]来增强对冷暴露的抵抗力。本研究表明, 快速冷驯化可增强三叶斑潜蝇蛹和成虫的耐寒性且成虫对快速冷

驯化的响应更加积极, 1 h 和 2 h 的 5℃ 预冷暴露效果最好。1—6 d 的长时冷驯化也会提高三叶斑潜蝇蛹和成虫的耐寒性。另外, 本研究中在三叶斑潜蝇定殖区域内纬度较高的两个种群的耐寒性显著强于纬度较低的海南种群。

昆虫在受到冷胁迫之前, 在非致命条件下的低温暴露可增强其对冷胁迫的抵抗力^[29]。研究表明, 5℃ 和 12℃ 的预冷处理均显著增强了三叶斑潜蝇蛹和成虫的耐寒性且成虫的响应更加积极。有研究发现, 昆虫的快速冷驯化能力在不同生命周期会出现分化^[25]。例如, 果蝇的幼虫、蛹、成虫有快速冷驯化能力而卵没有^[30]。飞蝗和黄星天牛的卵有快速冷驯化能力而其他虫态没有^[11,31]。据报道, 斑潜蝇以蛹越冬^[22], 且斑潜蝇成虫也有一定的耐寒能力, 一般会在中午发现斑潜蝇成虫活动于冬季温室中的蔬菜上, 说明温室中的斑潜蝇也可能以成虫藏匿于温室中越冬。在斑潜蝇的整个生活史中, 成虫是唯一完全活动的阶段, 可以通过行为策略越冬, 如寻找有利的栖息地或小生境来避免低温。斑潜蝇成虫也具有对冷驯化响应的能力, 这可能是其在长期进化过程中适应环境胁迫而获得的一种遗传特性。

全球气候变暖为入侵害虫的动态扩张提供了便利, 我国大陆地区于 2005 年底首次在广东省中山市发现三叶斑潜蝇, 现已扩散到华北平原^[32], 在全球气候变暖的大趋势下, 三叶斑潜蝇很有可能会继续向高纬度地区扩散, 有报道称三叶斑潜蝇最北可扩散到我国东北地区^[1]。而较高纬度和海拔地区的斑潜蝇难免会更加频繁地经历冷驯化。研究表明, 纬度高的种群通常比纬度低的种群更耐寒, 这是通过进化途径或自然选择来适应当地的环境压力^[16,18,33-35]。本研究发现三叶斑潜蝇也有相似规律, 湖北和安徽地处温带, 年均温低于海南, 湖北和安徽种群的低温存活率显著高于海南种群, 过冷却点显著低于海南种群。据推测, 越冬范围内的种群可能通过逐渐增强耐寒性来应对纬度上不断加剧的寒冷胁迫。除冷驯化之外, 种群间的遗传分化在不同地区斑潜蝇的耐寒性变化方面可能也较为重要, 因为如果种群分化的时间足够充分, 就可能形成不同生物型的斑潜蝇^[36]。

耐寒性研究直接关系到斑潜蝇发生的预测和治理^[12]。三叶斑潜蝇在由低纬度向高纬度扩散的过程中经历了较长时间的驯化和适应以及不同地理种群的基因交流, 而北方种群的耐寒性也将会不断提高, 并进一步向北推进其自然种群的分布。北方温室提供的温

和环境可能会限制斑潜蝇耐寒性的进一步增强^[19]。由于野外斑潜蝇有很高的繁殖力和世代重叠, 它们有可能很快定殖到周围的植物, 导致高密度的侵害, 以及抗寒性等位基因基因频率的增加^[37-38]。研究表明, 温室生境构成的封闭结构可以限制斑潜蝇迁移, 尤其在寒冷季节, 这可能限制耐寒个体之间的基因流动, 甚至在高纬度地区也可以降低耐寒性^[19,38]。然而, 迁移是不能完全避免的, 特别是在温和季节。当抗寒个体迁移到冷敏感群体中时, 抗寒等位基因的涌入会稀释冷敏感基因的频率^[38]。因此, 控制南方自然种群进一步扩散, 是应采取的有效控制三叶斑潜蝇的措施。

据调查, 三叶斑潜蝇在我国东南沿海地区已经定殖, 最北扩散到河北(邯郸), 山东(济宁、青岛、潍坊、聊城、德州)^[32]。本文仅证实北纬 19° 和 30° 的种群已经产生耐寒性差异, 其他种群是否也已经产生差异还不明确。另外, 虽然温室中的斑潜蝇能通过冷驯化提高耐寒性, 但是有研究发现, 田间种群的驯化比室内种群更能提高其存活率, 这表明田间种群的斑潜蝇更能触发耐寒性机制^[34]。要真正明确冷驯化对其影响还需利用野外种群进行研究。

4 结论

三叶斑潜蝇蛹和成虫均可以通过一定时长的快速冷驯化或长时冷驯化提高自身耐寒性, 成虫对冷驯化的响应程度更高。不同地理种群的三叶斑潜蝇已经产生耐寒性的差异, 湖北和安徽三叶斑潜蝇种群耐寒性强于海南种群。研究结果可为预测三叶斑潜蝇种群未来扩散趋势及开展精准防控提供参考。

参考文献 References

- [1] 雷仲仁, 姚君明, 朱灿建, 王海波. 三叶斑潜蝇在中国的适生区预测. 植物保护, 2007, 33(5): 100-103.
LEI Z R, YAO J M, ZHU C J, WANG H H. Prediction of suitable areas for *Liriomyza trifolii* (Burgess) in China. Plant Protection, 2007, 33(5): 100-103. (in Chinese)
- [2] JOHNSON M W, WELTER S C, TOSCANO N C, TING I P, TRUMBLE J T. Reduction of tomato leaflet photosynthesis rates by mining activity of *Liriomyza sativae* (Diptera: Agramyzidae). Journal of Economic Entomology, 1983, 76(5): 1061-1063.
- [3] PARRELLA M P, JONES V P, YOUNGMAN R R, LEBECK L M. Effect of leaf mining and leaf stippling of *Liriomyza* spp. on photosynthetic rates of *Chrysanthemum*. Annals of the Entomological Society of America, 1985, 78(1): 90-93.

- [4] REITZ S R, TRUMBLE J T. Interspecific and intraspecific differences in two *Liriomyza* leafminer species in California. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002, 102(2): 101-113.
- [5] 王宪辉, 齐宪磊, 康乐. 昆虫的快速冷驯化现象及其生态适应意义. *自然科学进展*, 2003, 13(11): 1128-1133.
WANG X H, QI X L, KANG L. The phenomenon of rapid cold acclimation of insects and its significance of ecological adaptation. *Progress in Natural Science*, 2003, 13(11): 1128-1133. (in Chinese)
- [6] KIM Y, KIM N. Cold hardiness in *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 1997, 26(5): 1117-1123.
- [7] OVERGAARD J, MALMENDAL A, SØRENSEN J G, BUNDY J G, LOESCHCKE V, NIELSEN N C, HOLMSTRUP M. Metabolomic profiling of rapid cold hardening and cold shock in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53(12): 1218-1232.
- [8] WANG X H, KANG L. Rapid cold hardening in young hoppers of the migratory locust *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acridiidae). *Cryo Letters*, 2003, 24(5): 331-340.
- [9] SINCLAIR B J, CHOWN S L. Rapid cold-hardening in a Karoo beetle, *Afrinus* sp. *Physiological Entomology*, 2006, 31(1): 98-101.
- [10] KANG L, CHEN B, WEI J N, LIU T X. Roles of thermal adaptation and chemical ecology in *Liriomyza* distribution and control. *Annual Review of Entomology*, 2009, 54: 127-145.
- [11] SHINTANI Y, ISHIKAWA Y. Relationship between rapid cold-hardening and cold acclimation in the eggs of the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris*. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53(10): 1055-1062.
- [12] 孔璐, 郭建英, 周忠实, 万方浩. 昆虫冷驯化机制研究进展. *应用昆虫学报*, 2012, 49(6): 1664-1669.
KONG L, GUO J Y, ZHOU Z S, WAN F H. Progress in research on cold hardening in insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2012, 49(6): 1664-1669. (in Chinese)
- [13] TURNOCK W J, BOIVIN G, RING R A. Interpopulation differences in the coldhardiness of *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae). *The Canadian Entomologist*, 1998, 130(2): 119-129.
- [14] SHINTANI Y, ISHIKAWA Y. Geographic variation in cold hardiness of eggs and neonate larvae of the yellow-spotted longicorn beetle *Psacotha hilaris*. *Physiological Entomology*, 1999, 24(2): 158-164.
- [15] TANAKA K. Cold tolerance in the house spider, *Achaearanea tepidariorum* (Araneae: Theridiidae). *Entomological Science*, 1999, 2(4): 597-604.
- [16] JING X H, KANG L. Geographical variation in egg cold hardiness: A study on the adaptation strategies of the migratory locust *Locusta migratoria* L. *Ecological Entomology*, 2003, 28(2): 151-158.
- [17] OVERGAARD J, HOFFMANN A A, KRISTENSEN T N. Assessing population and environmental effects on thermal resistance in *Drosophila melanogaster* using ecologically relevant assays. *Journal of Thermal Biology*, 2011, 36(7): 409-416.
- [18] CHEN B, KANG L. Variation in cold hardiness of *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) along latitudinal gradients. *Environmental Entomology*, 2004, 33(2): 155-164.
- [19] CHEN B, KANG L. Can greenhouses eliminate the development of cold resistance of the leafminers? *Oecologia*, 2005, 144(2): 187-195.
- [20] 相君成, 雷仲仁, 王海鸿, 高玉林. 三种外来入侵斑潜蝇种间竞争研究进展. *生态学报*, 2012, 32(5): 1616-1622.
XIANG J C, LEI Z R, WANG H H, GAO Y L. Interspecific competition among three invasive *Liriomyza* species. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(5): 1616-1622. (in Chinese)
- [21] WAN F H, YANG N W. Invasion and management of agricultural alien insects in China. *Annual Review of Entomology*, 2016, 61: 77-98.
- [22] PARRELLA M P. Biology of *Liriomyza*. *Annual Review of Entomology*, 1987, 32: 201-224.
- [23] XING Z L, LIU Y Q, CAI W Z, HUANG X Z, WU S Y, LEI Z R. Efficiency of trichome-based plant defense in *Phaseolus vulgaris* depends on insect behavior, plant ontogeny, and structure. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2006.
- [24] ZHAO Y X, KANG L. Cold tolerance of the leafminer *Liriomyza sativae* (Dipt., Agromyzidae). *Journal of Applied Entomology*, 2000, 124(3/4): 185-189.
- [25] WANG H H, LEI Z R, LI X, OETTING R D. Rapid cold hardening and expression of heat shock protein genes in the B-biotype *Bemisia tabaci*. *Environmental Entomology*, 2011, 40(1): 132-139.
- [26] 张智, 郑乔, 张云慧, 刘杰, 殷新田, 汤清波, 李静, 袁源, 李祥瑞, 朱勋. 草地贪夜蛾室内种群抗寒能力测定. *植物保护*, 2019, 45(6): 43-49.
ZHANG Z, ZHENG Q, ZHANG Y H, LIU J, YIN X T, TANG Q B, LI J, YUAN Y, LI X R, ZHU X. Cold hardiness of laboratory populations of *Spodoptera frugiperda*. *Plant Protection*, 2019, 45(6): 43-49. (in Chinese)
- [27] CHEN C P, DENLINGER D L, LEE JR R E. Cold-shock injury and rapid cold hardening in the flesh fly *Sarcophaga crassipalpis*. *Physiological Zoology*, 1987, 60(3): 297-304.
- [28] DANKS H V. The wider integration of studies on insect cold-hardiness. *European Journal of Entomology*, 1996, 93: 383-404.
- [29] RAKO L, HOFFMANN A A. Complexity of the cold acclimation response in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*,

- 2006, 52(1): 94-104.
- [30] JENSEN D, OVERGAARD J, SØRENSEN J G. The influence of developmental stage on cold shock resistance and ability to cold-harden in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53(2): 179-186.
- [31] WANG X H, KANG L. Differences in egg thermotolerance between tropical and temperate populations of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acridiidae). *Journal of Insect Physiology*, 2005, 51(11): 1277-1285.
- [32] 邢振龙. 三叶斑潜蝇在我国的入侵扩散及其与美洲斑潜蝇的竞争取代[D]. 北京: 中国农业大学, 2018.
- XING Z L. Range expansion of *Liriomyza trifolii* (Burgess) and competitive displacement with its' congener species, *L. sativae* Blanchard, in China[D]. Beijing: China Agricultural University, 2018. (in Chinese)
- [33] CHEN B, KANG L. Implication of pupal cold tolerance for the northern over-wintering range limit of the leafminer *Liriomyza sativae* (Diptera: Agromyzidae) in China. *Applied Entomology and Zoology*, 2005, 40(3): 437-446.
- [34] MASAKI S. Geographical variation of life cycle in crickets (Ensifera: Grylloidea). *European Journal of Entomology*, 1996, 93: 281-302.
- [35] KIMURA M T. Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distributions. *Oecologia*, 2004, 140(3): 442-449.
- [36] MORGAN D J W, REITZ S R, ATKINSON P W, TRUMBLE J T. The resolution of Californian populations of *Liriomyza huidobrensis* and *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) using PCR. *Heredity*, 2000, 85(1): 53-61.
- [37] FULLER S J, CHAVIGNY P, LAPCHIN L, VANLERBERGHE-MASUTTI F. Variation in clonal diversity in glasshouse infestations of the aphid, *Aphis gossypii* Glover in southern France. *Molecular Ecology*, 1999, 8(11): 1867-1877.
- [38] HOFFMANN A A, HERCUS M J. Environmental stress as an evolutionary force. *Bioscience*, 2000, 50(3): 217-226.

(责任编辑 岳梅)