

· 综 述 ·

# 昆虫的耐寒性及其影响因素

崔双双, 贺一原

(中南林业科技大学 昆虫行为与进化生态学实验室, 中国湖南 长沙 410004)

**摘 要:** 昆虫是变温动物, 种群的繁衍面临如何安全度过漫长而寒冷的冬季的挑战. 为了安全越冬, 昆虫必须适应冬季的低温, 增强耐寒能力是昆虫的一种重要的季节适应机制. 近年来, 关于昆虫耐寒性的研究不断开展, 研究内容涉及影响耐寒性的因素、耐寒性的机制等方面. 影响昆虫耐寒性的因素包括环境因素, 如气候的季节变化、纬度或海拔的差异等, 以及昆虫自身的发育阶段、滞育发生等.

**关键词:** 耐寒性; 过冷却点; 滞育; 季节适应

中图分类号: Q968

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2011)03-0273-04

## Insect Cold Hardiness and the Influencing Factors

CUI Shuang-shuang, HE Yi-yuan

(*Lab of Insect Behavior & Evolutionary Ecology, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, Hunan, China*)

**Abstract:** Insects as cold-blooded animal, its proliferation face challenges about how live through the long and cold winter. To live through the winter safely, insects must adapt to the low temperature in winter, and enhancing the cold hardiness is an important adaptive seasonal mechanism. In recent years, researches about insects cold hardiness develop continuously, which contain the factors that influence cold hardiness, cold hardiness mechanisms and so on. The factor include environmental factors such as seasonal changes and differences in latitude or altitude, and the insect's own developmental stage, diapause states and so on.

**Key words:** cold hardiness; supercooling point; diapause; seasonal adaption

(*Life Science Research, 2011, 15(3): 273-276*)

对昆虫耐寒性的研究最早可追溯至 18 世纪 30 年代, Bachmetjew 发现了昆虫的过冷却点, 这一发现为昆虫在低温环境下的适应能力, 以及许多有关实践问题的研究开辟了广阔的前景<sup>[1]</sup>. 但早期关于耐寒性的研究主要集中在植物方面, 直到 20 世纪 60 年代, Salt<sup>[2]</sup>将昆虫的耐寒性与生理生化联系起来, 才使昆虫耐寒性的研究有了快速的发展. Lee 于 1989 年把昆虫的耐寒性定义为: 昆虫长期或短期暴露于低温条件下的存活能力, 这种能力因昆虫发育阶段的不同、气候的季节性变化、营养状况的差异、暴露于低温时间的长短以及遗传因素等的变化而变化<sup>[3]</sup>. 不仅强调昆虫对环

境的适应, 也强调环境变化对昆虫耐寒性的影响. 以这样的观点去探求引起昆虫生理上发生变化的环境条件, 并使定向改变这些条件和引起昆虫发生定向变异成为可能<sup>[4]</sup>.

就变温动物的昆虫来说, 如何度过严寒的冬季, 应对冬季低温对其生存能力的挑战, 是昆虫季节适应策略的首要问题. 景晓红等认为昆虫耐寒性是各种因素相互作用的结果<sup>[4]</sup>. 这些影响昆虫耐寒性的因素包括气候的季节变化、栖息地纬度和海拔的差异等环境因素, 也包括昆虫本身的发育阶段及滞育的发生等. 本文拟就各种因素对昆

收稿日期: 2011-03-26; 修回日期: 2011-05-02

作者简介: 崔双双(1986-), 女, 山东济南人, 硕士研究生, 主要从事动物行为与进化生态学研究, E-mail: [cssabcd@126.com](mailto:cssabcd@126.com).

虫耐寒性影响的研究成果进行概括性的综述。

## 1 昆虫的过冷却现象及其耐寒性的类型

过冷却(supercooling)现象,由 Fahrenheit 于 1842 发现,即在一定的条件下,当温度低于水的冰点时,水仍能保持液体状态的现象<sup>[5]</sup>。昆虫的体液在低于冰点温度时,仍能保持液体状态的现象即为昆虫的过冷却现象。使昆虫体液保持液态的最低温度,称为昆虫的过冷却点(supercooling point, SCP)。

一般来说,根据昆虫能否在体液结冰的条件下存活,可将昆虫的耐寒性划分为两种类型。1)耐结冰型(freezing tolerance),昆虫能耐受细胞外液的结冰而不死亡,此类昆虫的过冷却能力较差,过冷却点较高。大多数耐结冰的昆虫,在低温下能主动形成冰核,使细胞外液在较高的亚致死温度下结冰,而阻止细胞内液结冰,避免更严重的损伤;2)避免结冰(freeze avoidance)或结冰敏感型(freeze susceptibility),此类昆虫对体液内形成的冰晶较为敏感,形成冰晶可对虫体造成致命伤害。因而,这些昆虫必须最大限度地增强其过冷却能力,以避免机体结冰。绝大多数昆虫属于上述的第 2 类,过冷却点是其能存活的最低温度<sup>[6]</sup>,因此,过冷却点是描述昆虫耐寒性的主要指标之一。

## 2 气温的季节变化对昆虫耐寒性的影响

寒带与温带地区四季分明,冬季气温要明显低于其他季节,生活在寒带和温带的昆虫每年必须经历漫长而寒冷的冬季,并在长期的进化中形成其适应策略。很多昆虫耐寒能力的季节变化与当地的气温变化趋势紧密相关。如东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 的河北种群,冬季卵的过冷却点(-25℃左右)显著低于夏季种群卵的过冷却点(-10℃左右),以确保越冬卵具备抵御寒冷而漫长冬季的能力,为翌年春季的发生奠定基础<sup>[7]</sup>。一种虻类 *Phauloppia sp* 的过冷却点在 1 月仅为-35.3℃,而 7 月则为-9.4℃,与当地气温(1 月为-35℃,7 月 15℃)呈现显著相关性<sup>[8]</sup>。但是,昆虫过冷却点的季节变化因种类的不同也存在一些差异,如在我国东北地区,二化螟幼虫 10、11 月至翌年 1、3、4 月的过冷却点分别为-19.4、-17.8、-15.8、-11.3、-16.6℃,气温的季节变化与其过冷却点并非简单的相关关系<sup>[9]</sup>。可见,气温的季节变化虽

然对昆虫耐寒性的强弱有一定影响,但不能孤立看待,需要结合其他因素加以综合分析。

## 3 纬度、海拔对昆虫耐寒性的影响

随着纬度、海拔的升高,温度亦会随之降低。因此,栖息于高纬度或高海拔地区的昆虫冬季所面临的低温威胁要明显高于低纬度或低海拔地区的昆虫。高纬度、高海拔地区的昆虫种类或种群为适应其环境,通常具有更强的耐寒能力。一般来说,栖息地的纬度越高,昆虫的耐寒能力越强。如我国东亚飞蝗不同地理种群卵的半致死温度从北到南逐渐升高,高纬度种群的耐寒能力大于低纬度种群<sup>[10]</sup>。一种丽蝇 *Calliphora vicina*,高纬度(65°N 或 55°N)地区种群的耐寒性显著高于较低纬度种群(44°N)<sup>[11]</sup>。广域分布的昆虫种类在种群扩大分布的过程中,为适应不同纬度、不同海拔地区的气候环境,而出现耐寒性的地理变异。

## 4 低温驯化对昆虫耐寒性的影响

低温驯化是指昆虫在接受低温胁迫(cold stress)前,在较低温度下处理一段时间,而提高其耐寒性的一种作用方式。在自然条件下,昆虫在越冬前均会经历一个温度逐渐降低的过程,在此过程中,昆虫机体为应对其后冬季的低温而进行生理方面的准备。越冬种群的耐寒性高于夏季种群,在某种程度上可以认为是冬季种群受到自然界低温驯化的结果。在实验室,通过人为的低温驯化能提高昆虫越冬虫态的耐寒性,如东亚飞蝗 *L. migratoria* 的越冬卵<sup>[10]</sup>。短时间的低温驯化(几分钟到几个小时)称为快速冷驯化(rapid cold hardening),对很多昆虫来说,这样的过程可以使其免于遭受过冷却点以上的低温的伤害,适应秋春季温度的频繁波动,如一种麻蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 的非滞育虫态,在进行-10℃的低温胁迫之前,于 0℃驯化 10~60 min,其存活率可从 20% 提高到 80%<sup>[12]</sup>。Kelty 等<sup>[13]</sup>认为快速冷驯化的冷却速率对提高耐寒性有很重要的作用,以与自然昼夜温度变化相近似的速率降低温度,如 0.05℃/min 或 0.1℃/min 的速率降低温度,进行冷驯化时,可使昆虫的耐寒性显著增强。快速冷驯化的温度不只在 0℃左右,只要冷却速率与自然昼夜温度变化相似(如 10℃),较高温度的驯化也可起到快速冷驯化的效果<sup>[13]</sup>。快速冷驯化可提高昆虫耐寒性的现象具有重要的生态意义,

早春或晚秋,昆虫可以对骤降的温度做出快速反应,快速提高其耐寒性以抵御不良气候变化.此种方式获得的较强耐寒性可能确保不了昆虫在漫长冬季的存活,但却可以使昆虫适应自然界昼夜间温度的变化<sup>[14]</sup>.有时快速冷驯化较长时间的冷驯化的效果更为显著,如一种松针瘿蚊 *Thecodiplosis japonensis*,快速冷驯化较长时间的冷驯化更能提高其耐寒能力<sup>[15]</sup>.除低温驯化之外,在高温热驯化条件下,一些昆虫种类亦可以出现冷驯化的效应,如麻蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 的前蛹在 36 °C 处理 2 h 后,可以显著提高 -10 °C 处理 2 h 的存活率<sup>[16]</sup>.

## 5 其他环境因素对昆虫耐寒性的影响

昆虫的耐寒性除受上述因素影响之外,食物、光周期、所处环境的湿度等环境因子对其也有不同程度的影响.例如,取食不同植物松突圆蚧的过冷却点存在差异,为害黑松和马尾松的松突圆蚧雌成虫的过冷却点要显著高于为害湿地松和火炬松的过冷却点,二者间过冷却点的温差为 0.9~2.3 °C<sup>[17]</sup>.东亚飞蝗于不同光周期条件饲养,所产卵粒的耐寒性存在差异,短日条件下饲养的雌成虫所产卵粒的耐寒性显著高于长日条件,暗示秋季所产卵粒的耐寒性更强<sup>[18]</sup>.一种弹尾目昆虫 *Folsomia candida*,经干燥驯化亦可以影响其耐寒性<sup>[19]</sup>.此外,缺氧条件也可以提高昆虫的耐寒性,如家蝇蛹在无氧条件下处理 10 min,就能使 -7 °C 处理 2 h 的存活率从 0% 提高到 25.3%,无氧处理 40 min 就能达到在 0 °C 低温驯化处理 1.5 h 才能获得的存活率<sup>[20]</sup>.

## 6 昆虫发育阶段与其耐寒性的关系

昆虫的发育过程分为卵期、幼虫期、蛹期和成虫期等阶段,在长期的进化过程中每种昆虫都有其固定的越冬虫态.通常情况下,越冬虫态耐寒性最强,休眠或滞育虫期对低温的耐受能力较强,而发育中的虫态耐寒能力较差.如甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 不同虫态耐寒性由弱至强的顺序是:卵、成虫、幼虫和蛹<sup>[21]</sup>.西藏飞蝗四川种群以卵越冬,卵期的过冷却点显著低于其他虫态<sup>[22]</sup>.甚至在同一个虫态内,耐寒性也不同,如东亚飞蝗卵的不同胚胎发育阶段的耐寒性存在显著差异,胚胎发育中期耐寒性最强<sup>[23]</sup>.

## 7 昆虫滞育与耐寒性的关系

昆虫滞育(Diapause)是指昆虫事先感受到不利环境变化的某种信号(如光周期、温度等),通过体内一系列生理、生化变化的编码过程,随后诱导的生长、发育、繁殖停滞的现象<sup>[24]</sup>,滞育亦是对不良环境适应的一种反应.长期以来,昆虫滞育与耐寒性的关系一直存在争议<sup>[25]</sup>,关于它们之间的关系有几种观点:1)耐寒性是滞育的并发特征,耐寒性的提高因滞育的发生而产生<sup>[26]</sup>,如一种丽蝇 *Calliphora vicina* 滞育幼虫的耐寒性明显强于非滞育幼虫<sup>[11]</sup>;2)滞育与耐寒性为两个相对独立的现象,是独立进化产生的特征,均为抵御及适应不良环境而产生的一种积极行为<sup>[27]</sup>;3)一些学者认为耐寒性依赖于滞育所停滞的发育阶段,东亚飞蝗的滞育卵粒停滞在胚胎发育中期,而其耐寒性最强的阶段亦是胚胎发育的中期<sup>[23, 24]</sup>.

一些昆虫滞育和耐寒性是紧密相关的,它们只有在滞育状态下才能安全过冬,而一些昆虫在秋季开始滞育,滞育结束比较早,耐寒性在滞育结束后才增强<sup>[28]</sup>.一些研究认为保幼激素对滞育和耐寒性均有影响,二者都能够被保幼激素所干扰<sup>[26]</sup>.最近的一些研究更进一步显示了滞育和耐寒性的复杂关系,如马尾松毛虫幼虫,耐寒性增强时,海藻糖的含量在滞育和非滞育个体中都有所增加,而丙氨酸含量的增加仅仅发生在滞育幼虫中<sup>[29]</sup>.此外,滞育可以降低昆虫的过冷却点<sup>[30]</sup>,但有时耐寒性又与滞育的强度无关<sup>[31]</sup>.

## 8 结语

不同的昆虫种类或者同种的不同地理种群,在长期的适应进化过程中形成了应对冬季低温的各种各样的耐寒性适应策略.昆虫的耐寒性不仅受环境因素的影响,也与昆虫的发育阶段以及滞育的发生有关.应该引起注意的是各种因素并不是孤立地影响昆虫的耐寒性,但在一些耐寒性的研究中,往往集中于单一因素的影响.因此,在进行昆虫耐寒性的研究时,应结合各种因素的影响,进行综合分析,方能得出昆虫耐寒性适应机制的可靠结论.

## 参考文献 (References):

- [1] SOMME L. The history of cold hardiness research in terrestrial arthropods [J]. Cryoletters, 2000, 21(5): 289-296.

- [2] SALT R W. Principles of insect cold-hardiness [J]. Annual Review of Entomology, 1961, 6(3): 55-74.
- [3] LEE R E. Insect cold hardness: to freeze or not to freeze [J]. Bioscience, 1989, 39(2): 308-313.
- [4] 景晓红, 康乐. 昆虫耐寒性研究[J]. 生态学报(JING Xiao-Hong, KANG Le. Research progress in insect cold hardiness[J]. Acta Ecologica Sinica), 2002, 22 (12): 2202-2207.
- [5] 李冰祥, 陈永林, 蔡惠罗. 过冷却和昆虫的耐寒性[J]. 昆虫知识 (LI Bing-xiang, CHEN Yong-lin, CAI Hui-luo. The supercooling and coldhardiness of insect[J]. Entomological Knowledge), 1998, 35 (6): 361-364.
- [6] BAUST J G R. Review—Insect cold hardness: Facts and fancy [J]. Journal of Insect Physiology, 1985, 31 (10): 755-759.
- [7] 景晓红, 康乐. 飞蝗越冬卵过冷却点的季节性变化及生态学意义[J]. 昆虫知识(JING Xiao-Hong, KANG Le. Seasonal changes in the supercooling point of overwintering eggs of *Locusta migratoria*[J]. Entomological Knowledge), 2003, 40 (4): 326-328.
- [8] SJURSEN H, SA'MME L. Seasonal changes in tolerance to cold and desiccation in *Phauloppia sp.* (Acari, Oribatida) from Finse, Norway[J]. Journal of Insect Physiology, 2000, 46 (10): 1387-1396.
- [9] 王小齐, 李朝飞, 封洪强, 等. 水稻二化螟耐寒性研究[J]. 沈阳农业大学学报 (WANG Xiao-qi, LI Zhao-fei, FENG Hong-qiang, et al. Studies on the cold-hardness of the rice stem borer *Chilo suppressalis* (Walker)[J]. Journal of Shenyang Agricultural University), 1999, 30 (3): 277-280.
- [10] TANAKA S, ZHU D H. Geographic variation in embryonic diapause, cold-hardiness and life cycles in the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae)[J]. Entomological Science, 2008, 11(3): 327-339.
- [11] SAUNDERS S, HAYWARD, SCOTT A L. Geographical and diapause-related cold tolerance in the blow fly, *Calliphora vicina*[J]. Journal of Insect Physiology, 1998, 44(7-8): 541-551.
- [12] KOVEOS D S. Rapid cold hardening in the olive fruit fly *Bactrocera oleae* under laboratory and field conditions [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2001, 101 (3): 257-263.
- [13] KELTY J D, LEE R E J. Induction of rapid cold hardening by cooling at ecologically relevant rates in *Drosophila melanogaster*[J]. Journal of Insect Physiology, 1999, 45(8): 719-726.
- [14] 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[J]. 自然科学进展(WANG Xian-hui, QI Xian-lei, KANG Le. Rapid cold acclimation of insect and the ecological adaptation significance[J]. Progress in Natural Science), 2003, 13 (11): 1128-1133.
- [15] LI Y P, HE G, PARK H Y, et al. Rapid cold hardening providing higher cold tolerance than cold acclimation in the pine needle gall midge *Thecodiplosis japonensis* larvae[J]. Insect Science, 2008, 8(1): 81-88.
- [16] CHEN C P, DENLINGER D L, LEE C E. Cold-shock injury and rapid cold hardening in the fleshfly *Sarcophaga crassipalpis*[J]. Physiological Zoology, 1987, 60 (3): 297-304.
- [17] 钟景辉, 张飞萍, 江宝福, 等. 不同寄主松树对松突圆蚧耐寒性的影响[J]. 林业科学(ZHONG Jing-hui, ZHANG Fei-ping, JIANG Bao-fu, et al. Effects of different host pines on the cold tolerance of the pine scale insects [J]. Scientia Silvae Sinicae), 2009, 45 (11): 100-107.
- [18] 景晓红, 康乐. 光照与飞蝗卵耐寒性的关系[J]. 动物学研究 (JING Xiao-hong, KANG Le. Egg cold hardness of the migratory locust *Locusta migratoria* L. under different photoperiod conditions[J]. Zoological Research), 2003, 24 (3): 196-199.
- [19] BAYLEY S O, PETERSEN T, KNIGGE H R, et al. Drought acclimation confers cold tolerance in the soil collembolan, *Folsomia candida* M[J]. Journal of Insect Physiology, 47(10): 1197-1204.
- [20] COULSON S J, BALE J S. Anoxia induces rapid cold-hardening in the housefly *Musca domestica* (Diptera: Muscidae)[J]. Journal of Insect Physiology, 1991, 37 (7): 497-501.
- [21] 江幸福, 罗礼智, 李克斌, 等. 甜菜夜蛾抗寒与越冬能力研究[J]. 生态学报(JIANG Xing-fu, LUO Li-zhi, LI Ke-bin, et al. A study on the cold hardness of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*[J]. Acta Ecologica Sinica), 2001, 10 (10): 1575-1582.
- [22] 王思忠, 李庆, 封传红, 等. 西藏飞蝗各发育阶段的耐寒性[J]. 昆虫知识 (WANG Si-zhong, LI Qing, FENG Chuan-hong, et al. Cold-hardiness of *Locusta migratoria* tibetensis in each developmental stage[J]. Chinese Bulletin of Entomology), 2007, 44 (6): 797-798.
- [23] JING X H, KANG L. Seasonal Changes in the cold tolerance of eggs of the migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae)[J]. Environmental Entomology, 2004, 33 (2): 113-118.
- [24] 徐卫华. 昆虫滞育的研究进展[J]. 昆虫学报(XU Wei-hua. Advances in insect diapause studies[J]. Acta Entomologica Sinica), 1999, 42 (1): 100-107.
- [25] 强承魁, 杜予州, 于玲雅, 等. 水稻二化螟耐寒性研究进展[J]. 植物保护 (QIANG Cheng-kui, DU Yu-zhou, YU Ling-ya, et al. Advances in the research on cold hardness of the rice borer [*Chilo suppressalis* (Walker)] [J]. Plant Protection), 2008, 34(2): 6-10.
- [26] DENLINGER D L. Relationship Between Cold Hardiness and Diapause, in Insects at Low Temperature[M]. New York: Chapman and Hall, 1991. 174 -198.
- [27] TANAKA K. Evolutionary relationship between diapause and cold hardness in the house spider, *Achaearanea tepidariorum* (Araneae: Theridiidae) [J]. Journal of Insect Physiology, 1997, 43(3): 227-274.
- [28] GOTO M, LI Y P, HONMA T. Changes of diapause and cold hardness in the Shonai ecotype larvae of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Pyralidae) during overwintering[J]. Applied Entomology and Zoology, 2001, 36 (3): 323-328.
- [29] SAKAI M, SUZUKI K, FUJII M, et al. Factors affecting carbohydrate and free amino acid content in overwintering larvae of *Enosima leucotaeniella*[J]. Journal of Insect Physiology, 1998, 44(1): 87-94.
- [30] HODKOVA M, HODEK I. Temperature regulation of supercooling and gut nucleation in relation to diapause of *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera)[J]. Cryobiology, 1997, 34(1): 70-79.
- [31] KALUSHKOV P, HODKOVA M, NEDVED O, et al. Effect of thermoperiod on diapause intensity in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)[J]. Journal of Insect Physiology, 2004, 47(1): 55-56.