温度对短额负蝗生长发育及抗氧化酶活性的影响*

李文博[1, 2**] 陈欢欢[1] 李新畅[3] 崔 娟[4] 田鑫月[2]
李小花[2] 王自杰[2] 史树森[2***]

（1. 曲靖师范学院生物资源与食品工程学院，曲靖 655011；2. 吉林农业大学植物保护学院，农业农村部大豆病虫害防控重点实验室，长春 130118；3. 承德市农林科学院，承德 067055；4. 吉林农业科技学院农学院，吉林 132101）

摘 要 【**目的**】本研究旨在探索温度对短额负蝗 *Atractomorpha sinensis* 种群生长发育影响及其成虫抗氧化酶对不同温度的响应。【**方法**】在 16、20、24、28 和 32 ℃的恒定温度条件下，统计短额负蝗取食大豆后各虫态的发育历期、存活率、繁殖力和种群增长指数，并测定成虫抗氧化酶活性。【**结果**】短额负蝗各虫态的发育历期及成虫产卵（前）期均随温度升高而缩短。24 ℃下若虫期存活率最高，为 68.97%。短额负蝗完成世代的发育起点温度和有效积温分别为 10.76 ℃和 1 481.52 日·度。24 ℃时，种群净增值率（R_0）和种群趋势指数（I）最高，分别为 75.33 和 21.22；其次是 28 ℃时，分别为 41.75 和 12.51。16 ℃时，种群净增值率（R_0）和种群趋势指数（I）最低，分别为 33.67 和 9.25。此外，短额负蝗成虫体内存在清除自由基抗氧化酶系统，成虫寿命及种群生命表参数与抗氧化酶活性呈显著正相关。【**结论**】24 ℃是该短额负蝗种群生长发育与繁殖最适的环境温度，环境温度与其体内抗氧化酶活性密切相关。

关键词 短额负蝗；发育历期；发育起点温度；生命表；抗氧化酶

Effects of temperature on the growth, development and antioxidant enzyme activity of *Atractomorpha sinensis* (Orthoptera: Pyrgomorphidae)

LI Wen-Bo[1, 2**] CHEN Huan-Huan[1] LI Xin-Chang[3] CUI Juan[4] TIAN Xin-Yue[2]
LI Xiao-Hua[2] WANG Zi-Jie[2] SHI Shu-Sen[2***]

(1. College of Biological Resource and Food Engineering, Qujing Normal University, Qujing 655011, China; 2. College of Plant Protection, Key Laboratory of Soybean Disease and Pest Control (Ministry of Agriculture and Rural Affairs), Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China; 3. Chengde Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Chengde 067055, China; 4. College of Agriculture, Jilin Agricultural Science and Technology College, Jilin 132101, China)

Abstract **[Objectives]** This study aims to ascertain the effects of temperature on the growth and development of *Atractomorpha sinensis*, as well as the response of adult antioxidant enzymes to different temperatures. **[Methods]** The developmental duration, survival rate, fecundity and population growth index of various larval age stages raised on soybeans, and adult antioxidant enzyme activity, were measured and compared at temperatures of 16, 20, 24, 28 and 32 ℃. **[Results]** The duration of larval development and adult pre-oviposition (oviposition) were shorter at higher temperatures. The survival rate of the nymph stage was highest (68.97%) at 24 ℃. The developmental threshold temperature and effective accumulated temperature of a complete generation were 10.77 ℃ and 1 481.52 degree-days, respectively. The population net reproduction rate (R_0) and population trend index (I) were highest (75.33 and 21.22, respectively) at 24 ℃, lowest (33.67 and 9.25, respectively) at 16 ℃,

*资助项目 Supported projects：财政部和农业农村部：国家现代农业产业技术体系(CARS-004)；云南省教育厅科学研究基金项目（2023J1038）；云南省基础研究计划项目（202301AU070005）

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

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：sss-63@263.net

收稿日期 Received：2022-01-10；接受日期 Accepted：2022-05-10

and intermediate (41.75 and 12.51 respectively, at 28 ℃. Adults have a free radical-scavenging, antioxidant enzyme system and adult longevity and population life table parameters are significantly, and positively, correlated with antioxidant enzyme activity. **[Conclusion]** The results suggest that 24 ℃ was the optimum temperature for the reproduction of *A. sinensis* and that there is a close relationship between ambient temperature and antioxidant enzyme activity.

Key words *Atractomorpha sinensis*; developmental duration; developmental threshold temperature; life table; antioxidant enzymes

短额负蝗 *Atractomorpha sinensis* 属直翅目 Orthoptera 锥头蝗科 Pyrgomorphidae 负蝗属 *Atractomorpha*，是中亚、东南亚及北美国家经济作物田常见的食叶类害虫(Kevan and Lee，1974；Hamasaki *et al.*，1994；史树森，2013；Ishikawa and Takahata，2019；李文博等，2023)，广布于中国、印度、越南、缅甸、日本、印度尼西亚和美国等国的农林牧区（Hamasaki *et al.*，1994；夏凯龄，1994；Khan *et al.*，2018；李文博等，2023)。陈茂才（1965）报道短额负蝗危害我国农作物始于 20 世纪 60 年代，至今已扩散至国内 20 多个省（地区），该害虫以若虫、成虫取食寄主叶片，尤其是大豆、甘薯、白菜、油菜、向日葵、棉花和花生等经济作物(史树森，2013；李文博等，2023)。关于短额负蝗生物学方面的研究报道较少。韩凤英（1999）测定了短额负蝗太原种群卵的发育起点温度与有效积温；李文博等（2020）系统观测了短额负蝗延安种群各虫态及世代发育起点温度与有效积温，并初步明确了温度过低或过高均对短额负蝗种群的繁殖产生抑制作用。

环境温度是决定昆虫生活史、发育繁殖及区域分布的重要生态因子（王文倩等，2020)。每种昆虫都有适合的发育起点温度与有效积温才能完成世代发育（Ma *et al.*，2008)。适温下亚洲小车蝗 *Oedaleus decorus asiaticus* 体内酶与激素的活力较强，发育历期随之缩短，繁殖速度加快（郭娜等，2020)。而种群生命表在预测害虫种群发生动态，研究环境条件下短额负蝗 *Atractomorpha sinensis* 生存与繁殖情况等具有重要生态学意义（Li *et al.*，2020)。当生物体遭遇逆境时，细胞通过识别改变膜结构使电子传递解耦联，诱发细胞中活性氧（Reactive oxygen species，ROS)，增加超氧阴离子自由基、过氧化氢和羟自由基等氧化代谢物含量（Biand Felton，1995)，这些氧自由基会造成膜脂过氧化、碱基突变、DNA 链断裂和蛋白质损伤等，造成生物氧毒害（张青等，2016)。与其他动植物一样，昆虫体内存在清除氧自由基的抗氧化酶系统，当外界环境对昆虫产生刺激或胁迫时，虫体活性氧急速增加，超氧化物歧化酶（SOD)、过氧化氢酶（CAT）和过氧化物酶（POD）共同保持虫体细胞自由基动态平衡，维持昆虫正常生命活动（Kashiwagi *et al.*，1997)。为明确气候变化对短额负蝗发生的影响，预测其种群应对不良温度胁迫时抗氧化酶的变化，本研究系统观测在恒温条件下短额负蝗云南曲靖种群各虫态（虫龄）的发育历期、卵的孵化率、若虫期存活率、发育起点温度和有效积温等生物学参数以及成虫抗氧化酶对不同温度的响应，并构建种群生命表，为预测田间短额负蝗发生动态及科学防控提供生态学依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

2019 年 9 月采自云南曲靖市农业科学院试验田(东经 103°48′52.02″E，北纬 25°17′20.74″N，海拔 1 878 m)，在吉林农业大学昆虫生物学研究室建立实验种群，寄主选用盆栽大豆（吉农 38）饲喂。试验开始前，将田间采集的短额负蝗置于室内昆虫饲养笼（50 cm×50 cm）饲养 5 代。饲养条件为温度（25±1）℃、相对湿度 70%±5%、光照条件 16L：8D。

1.2 仪器与设备

主要仪器包括 RXZ 型人工智能气候箱（宁波江南仪器厂)和体视显微镜(OLYMPUS-SZ61，日本奥林巴斯集团)。

1.3　试验方法

参考李文博等（2023）方法，根据供试虫源所处地理环境和温差范围，本研究设置 16、20、24、28 和 32 ℃ 5 个恒温处理，相对湿度 70%±5%、光周期 16L：8D。将灭菌后的营养土与细沙按 5：1 混匀配成产卵基质，均匀铺于聚苯乙烯养虫罐（直径 10 cm，高 15 cm）底层，基质层厚度不小于 5 cm。选取养虫笼内初羽化健康亲代雌雄成虫配对，并移至预先放有豆叶的养虫罐内，分别置于 5 个温度的气候箱内，观察雌雄交尾及产卵情况，在雌成虫开始产卵当天移出雌雄成虫，记录产卵时间及卵块孵化情况，直至未有若虫孵出，挖出卵囊记录未孵化卵粒数量，统计孵化率，每个温度处理 3 次重复，每个重复处理至少 40 粒卵。

将不同温度处理下的初孵蝗蝻分别置于放有新鲜豆叶的 50 mL 离心管中单头饲养。为确保管内空气流通，用昆虫针将离心管管壁扎 70 个孔，每天观察记录若虫蜕皮及死亡情况。待成虫羽化后，每个处理组内取同一天羽化的雌雄成虫配对并转移到新的养虫罐，各温度至少配对 10 对，每天更换新鲜大豆叶。定时观察（8:00 和 20:00）单头雌性成虫产卵量与成虫寿命，如果雄虫先于雌虫死亡，要及时替换健康雄虫。

孵化的卵粒数/雌虫产的总粒数为卵的孵化率；雌成虫羽化至开始产卵经历的时间为产卵前期；雌成虫开始产卵至最后一次产卵经历的时间为产卵期；从卵开始经若虫到成虫羽化性成熟并产下一代卵的过程为全世代。

1.3.1　计算发育起点温度和有效积温　根据李典谟和王莽莽（1986）直接最优法计算短额负蝗各虫态发育起点温度 C 与有效积温 K。

$$C=\frac{\sum_{i=1}^{n}T_iD_i^2-\bar{D}\sum_{i=1}^{n}T_iD_i}{\sum_{i=1}^{n}D_i^2-n\bar{D}^2},$$

$$K=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{1}K_i。$$

公式中：T_i 为试验设定的温度（℃）；D_i 为在 T_i 温度条件下的发育历期（d）；K_i 为发育起点温度是 C 时的有效积温（degree·days）。

1.3.2　构建实验种群生命表　参考 Birch（1948）和李文博等（2023）方法分别计算种群生命表参数和种群趋势指数。

$$\text{净增值率 } R_0=\sum l_xm_x,$$

$$\text{世代周期 } T=\sum l_xm_xx/R_0,$$

$$\text{瞬时增长率 } r=\ln R_0/T,$$

$$\text{周限增长率 } \lambda=\exp(r)。$$

式中，x 表示以 d 为单位的时间间隔，l_x 表示任一个体在 x 期间的存活率（Age specific survival），m_x 表示在 x 期间平均每头雌虫产卵数（Age specific fertility）。

$$\text{种群趋势指数（}I\text{）}=N_1/N_0,$$

N_1 和 N_0 是下一代和当代的种群数量。

预计下一代产卵量=该温度下的存活数×雌性比率×单雌产卵量。

1.3.3　温度对短额负蝗成虫抗氧化酶活性影响　选择各试验温度处理下刚羽化的健康 7 日龄子代成虫，放入液氮冻死，存于 - 80 ℃冰箱保存。每个温度处理 4 头虫（♀：♂=1：1），3 次重复。取出试虫去除触角、足和翅并称重（±0.001 g），按重量体积比 1：9 加入预冷的 0.9%生理盐水，在冰浴下用玻璃匀浆器研磨匀浆，冰上静置 10 min 后重复震荡 2-3 次得到组织匀浆。将制备的 10%组织匀浆于 4 ℃ 10 000 r/min 离心 10 min，取上清液至干净的 1.5 mL 离心管用于酶活测定。SOD、CAT 和 POD 标准试剂盒购于南京建成，按照说明书定量提取，紫外分光光度计分别在 550、405 和 420 nm 波长下测定相应酶 OD 值。每个温度处理重复测定 3 次。

1.4　数据分析

采用 DPS13.5 统计软件进行单因素方差（One-way ANOVA）并结合 Tukey's 法检验各温度条件下短额负蝗各虫态（虫龄）发育历期、产卵（前）期、卵的孵化率和若虫期存活率等差异显著性，并拟合分析抗氧化酶活力与成虫寿命、种群生命表参数间的关系，应用 GraphPad Prism

8.0.2 作图软件制图。

2 结果与分析

2.1 不同温度下短额负蝗的卵、各龄若虫发育历期和成虫寿命

不同温度下短额负蝗各虫态（虫龄）发育历期和成虫寿命结果见表 1。32 ℃条件下亲代雌成虫未产卵，而在（16-28 ℃条件下，短额负蝗各虫态发育历期与温度呈显著负相关（卵期：$F_{3,\ 396}$=177 218.016，P<0.001；若虫期：$F_{3,\ 207}$= 1 252.839，P<0.001；雌虫：$F_{3,101}$=612.761，P<0.001；雄虫：$F_{3\ 96}$= 445.343，P<0.001）。此外，16 ℃时的世代发育历期显著长于其他温度，且各温度间的世代历期差异显著（$F_{3,\ 201}$= 2 268.724，P<0.001）。试验温度条件下，若虫期各虫龄发育历期也呈显著负相关且差异显著（1 龄：$F_{3,\ 318}$=1 569.544，P<0.001；2 龄：$F_{3,\ 267}$=852.399，P<0.001；3 龄：$F_{3\ 230}$= 337.087，P<0.001；4 龄：$F_{3,\ 214}$=629.770，P<0.001；5 龄：$F_{3,\ 207}$=211.608，P<0.001）。此外，短额负蝗的产卵前期与产卵期均与温度呈负相关，16 ℃时，产卵前期最长，为 41.00 d，产卵期在各温度处理间也存在显著差异（$F_{3,\ 36}$=64.811，P<0.001）。

表 1 不同温度下短额负蝗各虫态（虫龄）的发育历期和成虫寿命

Table 1 Developmental duration and longevities of various developmental stages (instars) of *Atractomorpha sinensis* at different temperatures

发育阶段 Developmental stage	发育历期（d）Developmental period (d)					*F*	*P*
	16 ℃	20 ℃	24 ℃	28 ℃	32 ℃		
卵 Egg	64.40±0.05 a	57.32±0.07 b	29.11±0.03 c	22.28±0.05 d	–	177 218.02	<0.000 1
1 龄 1st instar	18.01±0.18 a	12.14±0.14 b	8.08±0.10 c	6.30±0.09 d	–	1 569.55	<0.000 1
2 龄 2ndinstar	16.00±0.25 a	11.01±0.13 b	8.00±0.11 c	6.00±0.10 d	–	852.40	<0.000 1
3 龄 3rdinstar	18.00±0.48 a	11.02±0.18 b	7.92±0.27 c	6.00±0.08 d	–	337.09	<0.000 1
4 龄 4thinstar	21.00±0.57 a	15.00±0.28 b	8.00±0.15 c	5.42±0.12 d	–	629.77	<0.000 1
5 龄 5th instar	24.00±0.74 a	19.00±0.55 b	11.50±0.43 c	7.33±0.20 d	–	211.608	<0.000 1
雌成虫 Female adult	84.56±1.07 a	68.72±0.63 b	48.91±0.94 c	28.74±1.00 d	–	612.76	<0.000 1
雄成虫 Male adult	75.67±1.51 a	62.22±1.26 b	37.47±1.04 c	22.23±0.51 d	–	445.34	<0.000 1
全世代 Whole generation	243.23±1.70 a	191.71±1.22b	115.82±1.53c	78.48±0.84 d	–	2 268.72	<0.000 1
产卵前期 Pre-oviposition	41.00±0.58 a	27.00±0.63 b	15.20±0.42 c	17.00±0.56 c	–	459.89	<0.000 1
产卵期 Oviposition	40.00±1.39 a	33.00±2.12 b	28.00±1.38 b	11.00±1.04 c	–	64.81	<0.000 1

表中数据为平均值±标准误，同行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。
Data are mean ± SE, and followed by different lowercase letters in the same row indicate significantly different at 0.05 level by Tukey's multiple range test. The same as table 2.

2.2 不同温度下短额负蝗各虫态存活率

不同温度下短额负蝗各虫态（龄期）存活率如表 2 所示。除 16 ℃外，其他温度处理的存活率均在 93%以上。温度为 28 ℃的条件下，1 龄若虫的存活率高于其他温度的（$F_{3,8}$=81.88，P< 0.05），24 ℃时，2 龄和 3 龄若虫的存活率均最高，16 ℃和 24 ℃时 5 龄若虫存活率较高于其他温度。就整个若虫期的存活率而言，24 ℃时的存活率是 16 ℃时的 2.03 倍。可见，24 ℃较利于该害虫种群生长发育（$F_{3,8}$=81.110，P<0.001）。

2.3 实验种群生命表

根据短额负蝗各虫态存活率、雌虫比和单雌产卵数实际观测值，建立实验种群生命表，初始卵数按 100 粒计算（表 3）。种群趋势指数（I）均大于 1，表明在试验温度条件下种群数量发生趋势均可持续增长。其中种群趋势指数值以

表 2　不同温度下短额负蝗卵的孵化率和若虫期存活率

Table 2　Hatching rate and nymphal stage survival rate of *Atractomorpha sinensis* eggs at different temperatures

发育阶段 Developmental stage	存活率（%）Survival rate (%)				
	16 ℃	20 ℃	24 ℃	28 ℃	32 ℃
卵 Egg	83.85±1.87 b	93.66±3.03 a	94.71±1.90 a	94.68±2.79 a	-
1 龄 1st instar	70.00±0.30 c	79.98±1.19 b	85.00±0.15 a	87.02±0.86 a	-
2 龄 2nd instar	61.41±0.54 c	87.54±0.92 b	94.09±1.23 a	89.66±0.00 b	-
3 龄 3rd instar	86.03±0.32 b	85.75±1.21 b	92.49±0.18 a	80.77±0.00 c	-
4 龄 4thinstar	91.88±0.21 bc	95.00±0.00 a	94.66±1.17 ab	90.48±0.00 c	-
5 龄 5th instar	100.00±0.00 a	96.49±1.75 ab	97.10±1.45 ab	94.74±0.00 b	-
若虫 Nymph	34.05±0.30 c	54.99±0.44 b	68.97±0.65 a	54.01±0.54 b	-

表 3　不同温度下短额负蝗实验种群特定年龄生命表

Table 3　Age-specific life table of experimental population of *Atractomorpha sinensis* at different temperatures

发育阶段 Developmental stage	进入不同发育阶段的个体数量（头）Number of individuals entering various developmental stages (ind.)				
	16 ℃	20 ℃	24 ℃	28 ℃	32 ℃
卵 Egg	100.00	100.00	100.00	100.00	-
1 龄 1st instar	83.85	93.66	94.71	94.68	-
2 龄 2nd instar	51.51	81.95	89.14	84.89	-
3 龄 3rd instar	44.32	70.25	82.45	68.56	-
4 龄 4th instar	40.73	66.73	78.00	62.03	-
5 龄 5th instar	40.73	64.39	75.77	58.77	-
成虫 Adult	35.94	64.39	73.54	58.77	-
雌性比 Female ratio	0.66	0.58	0.48	0.42	-
单雌产卵量 Number of eggs laid per female	39.00	44.24	60.12	50.00	-
预计下一代产卵量 Number of eggs expected in the following generation	924.99	1 652.23	2 122.17	1 251.44	-
种群趋势指数 *I* Population trend index	9.25	16.52	21.22	12.51	-

24 ℃最高，为 21.22，即在 24 ℃条件下，种群经过一个世代在理论数量是上一代的 21.22 倍。在（16-28）℃，种群平均世代历期在 16 ℃时最长（160.78 d），在 28 ℃时最短（53.74 d）。λ 值均大于 1，说明种群在试验温度内呈几何增长。与其他温度相比，内禀增长率（r_m=0.079 4 d^{-1}）和周限增长率（1.104 5 d^{-1}）在 28 ℃时升至最高，而净增值率最高值（R_0=75.33）和最低值（R_0=33.67）分别在 24 ℃和 16 ℃（表 4）。

2.4　短额负蝗各发育阶段的发育起点温度和有效积温

短额负蝗不同发育阶段的发育起点温度与有效积温结果见表 5。卵期、若虫期、成虫期和世代发育起点温度较均衡，分别为 11.57、10.43、11.05 和 10.76 ℃。各发育阶段中卵期有效积温最低，为 374.14 日·度，若虫期有效积温最高，为 583.51 日·度。短额负蝗完成全世代发育起点温度和有效积温分别为 10.76 ℃和 1 481.52 日·度。

2.5　不同温度对短额负蝗成虫抗氧化酶活性的影响

不同温度条件下短额负蝗成虫抗氧化酶活性结果如图 1 所示。SOD 活性随温度升高呈现先升后降的变化趋势。16 ℃条件下雌雄成虫 SOD

表 4 不同温度下短额负蝗实验种群生命表参数

Table 4 Life table parameters of the experimental population of *Atractomorpha sinensis* at different temperatures

温度（℃）Temperature (℃)	净增值率（后代个体）Net reproductive rate R_0 (offspring individual)	平均世代周期（d）Mean generation time (d)	内禀增长率（d^{-1}）Intrinsic rate of increase (d^{-1})	周限增长率（d^{-1}）Finite rate of increase (d^{-1})
16	33.67	160.78	0.031 9	1.032 4
20	69.92	115.60	0.050 7	1.052 0
24	75.33	78.27	0.065 8	1.078 7
28	41.75	53.74	0.079 4	1.104 5
32	-	-	-	-

表 5 短额负蝗各发育阶段发育起点温度和有效积温

Table 5 Developmental threshold temperature and effective accumulative temperature of each developmental stage of *Atractomorpha sinensis*

发育阶段 Developmental stage	发育起点温度（℃）Developmental zero (℃)	有效积温（日·度）Effective accumulative temperature (degree·days)	变异系数 Coefficient of variation
卵 Egg	11.57	374.14	0.189
1 龄 1st instar	9.66	117.82	0.038
2 龄 2nd instar	8.65	120.32	0.029
3 龄 3rd instar	9.91	110.24	0.011
4 龄 4th instar	12.16	94.68	0.149
5 龄 5th instar	11.16	138.83	0.147
若虫期 Nymph	10.43	583.51	0.076
成虫期 Adult	11.05	493.27	0.166
世代 Generation	10.76	1 481.52	0.129

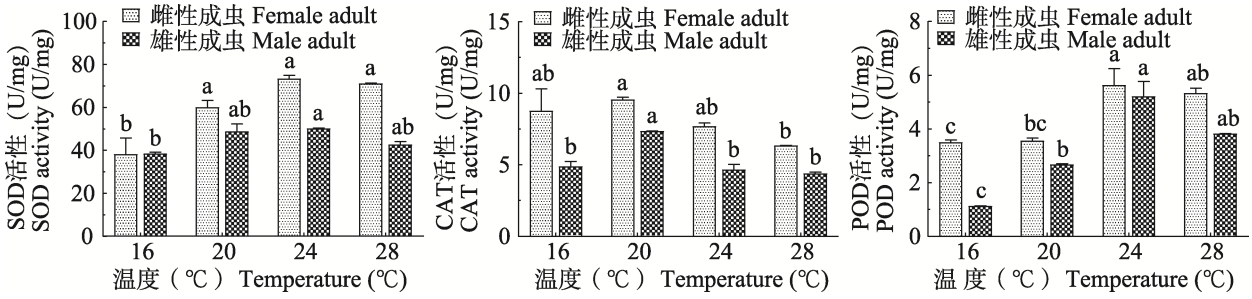

图 1 不同温度条件下短额负蝗成虫抗氧化酶活性

Fig. 1 Activities of antioxidant enzymes in *Atractomorpha sinensis* adults at different temperatures

图中数据是平均值±标准误，柱上标有不同小写字母表示差异显著（P<0.05，Tukey's 多重比较）。

Data are mean ± SE, histograms with different lowercase letters indicate significant differences (P<0.05, Tukey's multiple range test).

显著低于其他温度的（雌虫：$F_{3,8}$=14.832，P<0.01；雄虫：$F_{3,8}$=6.612，P<0.05）。CAT 活性也显著响应温度的变化（雌虫：$F_{3,8}$=3.181，P<0.05；雄虫：$F_{3,8}$=22.785，P<0.01），20 ℃时雌雄成虫 CAT 活力最高，分别为 9.56 和 7.35 U/mg。成虫 POD 变化趋势与 CAT 相似，24 ℃条件下成虫 POD 活性显著高于其他温度的（雌虫：$F_{3,8}$= 9.317，P<0.05；雄虫：$F_{3,8}$=36.073，P<0.01）。

2.6　短额负蝗成虫抗氧化酶活性与其寿命的相关性

成虫抗氧化酶活性与其寿命相关性结果如表 6 所示。除雄虫 CAT 活性外，其他酶活力与雌雄虫的寿命均呈显著正相关（P<0.05）。

2.7　短额负蝗雌成虫抗氧化酶活性与其生命表参数的相关性

成虫抗氧化酶活力与其生命表参数相关性分析结果如表 7 所示。雌虫周限增长率与 POD 活性（P=0.008 0）、平均世代周期及内禀增长率与 CAT 活性之间均呈显著正相关（P=0.008 9；P=0.047 9），其他抗氧化酶活性与生命表各参数间均呈正相关性，但差异未达到显著水平（P>0.05）。

3　结论与讨论

昆虫是地球分布最为广泛的变温动物类群，调节体温能力较弱（Peñuelas *et al.*，2013）。环境温度变化直接影响其种群发育、繁殖和分布等（Kocmánková *et al.*，2010），低温或高温均对其繁衍产生不利影响，同时也会引起体内一系列生理代谢反应（Lindmark *et al.*，2018）。本研究表明，在试验温度范围内短额负蝗各虫态的发育

表 6　不同温度下短额负蝗成虫寿命与抗氧化酶的相关性

Table 6　Correlation between adult longevity and antioxidant enzymes of *Atractomorpha sinensis* at different temperatures

性别 Sex	抗氧化酶 Antioxidant enzyme	方程模型 Equation regression	显著性检验 Significance test		
雌虫 Female	超氧化物歧化酶 SOD	y=6.745 6$x^{0.55}$	R=0.944 2	F=16.444 2	P=0.045 8
	过氧化物酶 POD	y=0.083 8$x^{0.98}$	R=0.993 3	F=148.510 9	P=0.006 7
	过氧化氢酶 CAT	y=1.747 7$x^{0.38}$	R=0.999 5	F=2 166.193 1	P=0.000 5
雄虫 Male	超氧化物歧化酶 SOD	y=19.604 6$x^{0.22}$	R=0.961 8	F=24.721 0	P=0.038 2
	过氧化物酶 POD	y=0.042 9$x^{1.10}$	R=0.986 7	F=73.587 1	P=0.013 3
	过氧化氢酶 CAT	y=1.172 5$x^{0.39}$	R=0.777 5	F=3.056 2	P=0.222 5

表 7　不同温度下短额负蝗生命表参数与抗氧化酶的相关性

Table 7　Correlation between life table parameters and antioxidant enzymes of *Atractomorpha sinensis* under different temperatures

生命表参数 Life table parameters	抗氧化酶 Antioxidant enzyme	方程模型 Equation regression	显著性检验 Significance test		
净增值率（后代个体） Net reproductive rate (offspring individual	超氧化物歧化酶 SOD	y=13.532 9$x^{0.34}$	R=0.279 2	F=0.169 1	P=0.720 8
	过氧化物酶 POD	y=58.341 6$x^{-0.03}$	R=0.114 0	F=0.004 1	P=0.985 6
	过氧化氢酶 CAT	y=89.432 0$x^{-0.33}$	R=0.229 4	F=0.111 0	P=0.770 6
平均世代周期（d） Mean generation time (d)	超氧化物歧化酶 SOD	y=0.110 0$x^{1.66}$	R=0.845 8	F=5.028 3	P=0.154 2
	过氧化物酶 POD	y=6.770 6$x^{1.78}$	R=0.937 6	F=14.547 2	P=0.062 4
	过氧化氢酶 CAT	y=0.208 9$x^{2.93}$	R=0.991 1	F=110.300 2	P=0.008 9
内禀增长率（d^{-1}） Intrinsic rate of increase r_m (d^{-1})	超氧化物歧化酶 SOD	y=2.073 8$x^{-0.89}$	R=0.832 4	F=4.511 3	P=0.167 6
	过氧化物酶 POD	y=0.940 5$x^{-0.53}$	R=0.832 4	F=4.511 3	P=0.167 6
	过氧化氢酶 CAT	y=2.087 1$x^{1.75}$	R=0.942 0	F=15.761 2	P=0.047 9
周限增长率（d^{-1}） Finite rate of increase (d^{-1})	超氧化物歧化酶 SOD	y=98.419 2$x^{-7.80}$	R=0.887 6	F=7.429 5	P=0.112 4
	过氧化物酶 POD	y=11.660 8$x^{-5.85}$	R=0.992 0	F=123.005 1	P=0.008 0
	过氧化氢酶 CAT	y=7.481 0$x^{-8.23}$	R=0.942 4	F=15.882 8	P=0.057 6

历期均随温度升高而缩短，发育速率加快，且16 ℃下的孵化率显著低于其他温度，说明卵对低温响应较敏感。若虫在24 ℃下的存活率最高，分别是16 ℃和28 ℃条件的2.03倍和1.28倍，表明高低温都不利于其生长发育。李文博等（2023）研究短额负蝗 *Atractomorpha sinensis* 广州（23°07′ N）种群对温度适应性时发现，24 ℃时若虫期存活率分别是20 ℃和32 ℃的1.56和1.30倍，与上述研究结果趋同。卵是昆虫种群繁衍必经的生命阶段，雌虫繁殖力的强弱是评价昆虫种群增长，实现世代延续的关键因素，其强弱也受环境温度的调控（Evans *et al.*，2018；李文博等，2023）。本研究结果表明，雌成虫繁殖力随温度增加呈现先升后降趋势，24 ℃条件下单雌平均产卵量最高（60.12粒/雌），是16 ℃条件下单雌平均产卵量的1.54倍。研究种群生态学参数是预测某种害虫种群田间发生动态和制定科学防控技术的前提（Guo *et al.*，2017；Huang *et al.*，2018；李文博等，2023），其中内禀增长率（r_m）、净增值率（R_0）和种群趋势指数（I）等是评价种群生物学特性的重要参数（Ullah *et al.*，2020）。本研究结果表明，24 ℃下净增值率（R_0）和种群趋势指数（I）最高。值得注意的是在16 ℃时雌成虫繁殖力最低，而28 ℃时产卵前期延长，与石蒜绵粉蚧 *Phenacoccus solani* 对温度的适应性研究结果趋同（李思怡等，2018），推测高温能延缓性腺发育与卵子成熟，导致产卵基数减少。

发育起点温度和有效积温是决定害虫在特定生境能否完成生长发育及预测其种群发生动态的重要参数，有助于了解其区域分布，准确预测区域内害虫发生期等（Li *et al.*，2020；李文博等，2023）。本研究结果显示，相比于其他虫态，卵的发育起点温度最低（9.58 ℃）。通常昆虫越冬虫态抗寒性强于其他虫态（崔双双和贺一原，2011），短额负蝗以卵在土中越冬。韩凤英（1999）曾报道室温条件下短额负蝗太原（37°54′ N）种群卵的发育起点温度为4.47 ℃，与李文博等（2020）及Li等（2020）测定济南（36°55 N）和延安（36°86 N）种群的发育起点温度（分别为9.14 ℃和9.89 ℃）相差悬殊，其原因除了试验观测方法差异外，与试虫地理种群所处栖息地纬度海拔也存在关联。有研究表明，短额负蝗中国不同地理种群各虫态发育起点温度随着栖息地纬度增加而降低，有效积温增加，二者呈负相关关系（李文博等，2021），本研究结果符合上述规律。Feng 等（2014）研究揭示广布种害虫耐寒性存在地理差异，即高纬度（高海拔）种群的耐低温能力强于低纬度（低海拔）种群。例如 Jing 和 Kang（2003）及 Wang 和 Kang（2005）的研究发现东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 北方种群卵的抗寒能力明显强于南方种群。不同种群栖息地的温差也直接或间接地影响昆虫耐寒性差异，长期进化适应形成一种规律性模式，对种群扩散与区域分布具有重要生态学意义（Bale，2002）。

全球气候变化是国内外最受关注的热点问题，气候格局决定昆虫种群分布格局及发生规律（Kharouba *et al.*，2019；李文博等，2023）。作为繁殖虫态的成虫对寄主生长期环境温度的适应亦决定其种群发生数量与分布范围（彩万志等，2001）。在适温条件下，昆虫体内活性氧的产生与抗氧化过程处于平衡状态，当昆虫处于极端温度胁迫时引发过氧化胁迫，抑制昆虫发育（Lopez-Martinez *et al.*，2008）。本研究结果表明，随着温度升高，短额负蝗成虫体内3种抗氧化酶均呈现先增后减趋势，SOD 和 POD 活力在24 ℃时最高，而 CAT 于20 ℃条件下最高。李爽（2016）研究发现随温度持续升高，意大利蝗 *Calliptamus italicus* 成虫体内 POD、SOD、CAT 活性呈先升后低的趋势，与上述研究结果趋同。与此同时，成虫寿命与其抗氧化酶活力均呈显著正相关，说明成虫寿命受到抗氧化酶的调控。温度过低或过高迫使虫体超氧阴离子自由基和过氧化氢含量增加速率快于相关酶的清除速率，机体活力减弱，生长发育随之被抑制。有研究指出适温范围内的亚洲小车蝗 *Oedaleus decorus asiaticus* 抗氧化代谢与温度呈正相关，如果超出

适温范围，其生命活动会减弱甚至死亡（郭娜等，2020）。本研究表明 24 ℃下成虫抗氧化酶活性较高于其他温度，对虫体形成胁迫，温度继续升高，成虫体内活性氧含量超过抗氧化酶的代谢范围，造成虫体生理功能紊乱，酶活受到抑制，死亡率增加（王小莉等，2019）。由此推断 24 ℃是短额负蝗种群生命活动较适宜的环境温度。作为抵御不良温度胁迫的重要抗逆机制，抗氧化酶在西藏飞蝗 *Locusta migratoria tibetensis* Chen（李庆等，2012）、意大利蝗 *Calliptamus italicus*（李爽，2016）、亚洲小车蝗 *Oedaleus decorus asiaticus*（郭娜等，2020）等蝗种研究中已有许多报道。

本研究结果表明，24 ℃是短额负蝗曲靖种群生长发育最适的环境温度，且成虫寿命及种群生命表参数与其体内抗氧化酶活性密切相关。这一结果为有效开展当地短额负蝗种群动态的监测预报及深入探讨其种群环境适应性提供生态生理学依据。但本研究是在室内恒温条件下进行，与自然环境变温条件存在一定差异。因此，应在自然变温条件下结合其他环境因子进一步深入研究短额负蝗种群生长发育及氧化酶活性的影响。

参考文献 (References)

Bale JS, 2002. Insects and low temperatures: From molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B–Biological Sciences*, 357(1423): 849–862.

Bi JL, Felton GW, 1995. Foliar oxidative stress and insect herbivory: Primary compounds, secondary metabolites, and reactive oxygen species as components of induced resistance. *Journal of Chemical Ecology*, 21(10): 1511–1530.

Birch LC, 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology*, 17: 15–26.

Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, Liang GW, Song DL, 2001. General Entomology. Beijing: China Agricultural University Press. 391–402. [彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦, 2001. 普通昆虫学. 北京:中国农业大学出版社. 391–402.]

Chen MC, 1965. A preliminary study on Atractomorpha. *Entomology Knowledge*, 11(3): 153–156. [陈茂才, 1965. 负蝗的初步研究. 昆虫知识, 11(3): 153–156.]

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.]

Evans RK, Toews MD, Sial AA, 2018. Impact of short-and long-term heat stress on reproductive potential of *Drosophila suzukii* Matsumura (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Thermal Biology*, 78(12): 92–99.

Feng YQ, Xu LL, Tian B, Tao J, Wang JL, Zong SX, 2014. Cold hardiness of Asian longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) larvae in different populations. *Environmental Entomology*, 43(5): 1419–1426.

Guo N, Gao SJ, Wang N, Han HB, Xu LB, Dong RW, Narenmanduhu, Nabuqiya, 2020. Effects of temperature on the activities of respiratory metabolism-related and antioxidant enzymes in adults of *Oedaleus asiaticus* (Orthoptera: Acridoidea). *Acta Entomologica Sinica*, 63(11): 1358–1365. [郭娜, 高书晶, 王宁, 韩海斌, 徐林波, 董瑞文, 娜仁满都呼, 娜布其亚, 2020. 温度对亚洲小车蝗成虫体内呼吸代谢相关酶和抗氧化酶活性的影响. 昆虫学报, 63(11): 1358–1365.]

Guo TT, Li LL, Men XY, Lu ZB, Chen H, Wang ZY, Sun TL, Yu Y, 2017. Impact of temperature on the growth and development of *Athetis dissimilis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 110(1): 274–281.

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.]

Hamasaki RT, Valenzuela HR, Tsuda DM, 1994. Fresh Basil Production Guidelines for Hawai'i. Honolulu, Hawaii: Institute of Tropical Agricultrue and Human Resources Press. 2–3.

Huang HW, Chi H, Smith CL, 2018. Linking demography and consumption of *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Solanum photeinocarpum* (Solanales: Solanaceae): With a new method to project the uncertainty of population growth and consumption. *Journal of Economic Entomology*, 111(1): 1–9.

Ishikawa T, Takahata K, 2019. Insect and mite pests of pepino (*Solanum muricatum* Ait.) in Japan. *Biodiversity Data Journal*, 7:

e36453.

Jing XH, Kang L, 2003. Geographical variation in egg cold hardiness: A study on the adaptation strategies of the migratory locust *Locusta migratoria* L. *Ecological Entomology*, 28(1): 151–158.

Kashiwagi A, Kashiwagi K, Takase M, Hanada H, Nakamura M, 1997. Comparison of catalase in diploid and haploid *Rana rugosa* using heat and chemical inactivation techniques. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 118(3): 499–503.

Kevan DKM, Lee SK, 1974. *Atractomorpha sinensis sinensis* Bolivar (Orthoptera: Pyrgomorphidae) and its nymphal stage. *Orient Insects*, 8(3): 337–364.

Khan MI, Usmani MK, Usmani S, 2018. Taxonomic studies on the gaudy grasshoppers (Orthoptera: Pyrgomorphoidea: Pyrgomorphidae) from the northeastern states of India. *Journal of Threatened Taxa*, 10(15): 12953–12968.

Kharouba HM, Lewthwaite JM, Guralnick R, Kerr JT, Vellend M, 2019. Using insect natural history collections to study global change impacts: Challenges and opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1763): 20170405.

Kocmánková E, Trnka M, Eitzinger J, 2010. Estimating the impact of climate change on the occurrence of selected pests in the Central European region. *Climate Research*, 44(1): 95–105.

Li DM, Wang MM, 1986. Rapid development starting point estimates and effective accumulated temperature method research. *Entomology Knowledge*, 23(4): 184–187. [李典谟, 王莽莽, 1986. 快速估计发育起点及有效积温法的研究. 昆虫知识, 23 (4): 184–187.]

Li S, 2016. Differences in heat tolerance and physio-biochemical mechanisms between female and male *Calliptamus italicus* adults (Orthopera: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, Wu L, Yang G, Kuang JK, Feng CH, Luo HH, Yang QF, Jang CX, Wang HJ, 2012. Effects of temperature stress and ultraviolet radiation stress on antioxidant systems of *Locusta migratoria tibetensis* Chen. *Acta Ecologica Sinica*, 32(10): 3189–3197. [李庆, 吴蕾, 杨刚, 匡健康, 封传红, 罗怀海, 杨群芳, 蒋春先, 王海建, 2012. 温度和紫外辐射胁迫对西藏飞蝗抗氧化系统的影响. 生态学报, 32(10): 3189–3197.]

Li SY, Wang JR, Lai QL, Zhang SJ, Shao WD, Xu ZH, 2018. Effects of temperature on the growth, development and reproduction of *Phenacoccus solani* (Hemiptera: Pseudococcidae). *Acta Entomologica Sinica*, 61(10): 1170–1176. [李思怡, 王吉锐, 赖秋利, 张胜娟, 邵炜冬, 徐志宏, 2018. 温度对石蒜绵粉蚧生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 61(10): 1170–1176.]

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, 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, Chen HH, Xia Y, Wu X, Tian XY, Li XC, Shi SS, 2021. 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, Tian XY, Tang JW, Li YM, Chen, HH, Li ZT, Li W, 2023. Developmental threshold temperature and effective accumulated temperature of *Atractomorpha lata* eggs. *Journal of Qujing Normal University*, 42(3): 28–32. [李文博, 田鑫月, 唐佳威, 李悦铭, 陈欢欢, 李正田, 李伟, 2023. 长额负蝗卵的发育起点温度和有效积温. 曲靖师范学院学报, 42(3): 28–32.]

Lindmark M, Huss M, Ohlberger J, Gårdmark, A, 2018. Temperature-dependent body size effects determine population responses to climate warming. *Ecology Letters*, 21(2): 181–189.

Lopez-Martinez G, Elnitsky MA, Benoit JB, Lee-Jr RE, Denlinger DL, 2008. High resistance to oxidative damage in the Antarctic midge *Belgica antarctica*, and developmentally linked expression of genes encoding superoxide dismutase, catalase and heat shock proteins. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 38(8): 796–804.

Ma LQ, Gao SJ, Wen JB, Zong SX, Xu ZC, 2008. Effective accumulated temperature and developmental threshold temperature for *Semanotus bifasciatus* (Motschulsky) in Beijing. *Forestry Studies in China*, 10(2): 125–129.

Peñuelas J, Sardans J, Estiarte M, Ogaya R, Carnicer J, Coll M, Jump AS, 2013. Evidence of current impact of climate change on life: A walk from genes to the biosphere. *Global Change Biology*, 19(8): 2303–2338.

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.]

Ullah MS, Kamimura T, Gotoh T, 2020. Effects of temperature on demographic parameters of *Bryobiapraetiosa*(Acari: Tetranychidae). *Journal of Economic Entomology*, 13(1): 211–221.

Wang WQ, Zheng YQ, Chen B, Phangthavong S, Xiao GL, 2020. Effects of different host plants on the growth, development and fecundity of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* based on the age-stage two-sex life table. *Journal of Plant Protection*, 47(3): 488–496. [王文倩, 郑亚强, 陈斌, Phangthavong S, 肖关丽, 2020. 基于年龄-阶段两性生命表的不同寄主对马铃薯块茎蛾生长发育和繁殖力的影响.植物保护学报, 47(3): 488–496.]

Wang XH, Kang L, 2005. Differences in egg thermotolerance between tropical and temperate populations of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acridiidae). *Journal of Insect Physiology*, 51(11): 1277–1285.

Wang XL, Zhang XJ, Zhang X, Liu QH, Zhang XM, 2019. Effects of different strains on the activities of antioxidant enzymes in *Oxya chinensis*. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 47(4): 665–667. [王小莉, 张雪娟, 张欣, 刘庆华, 张小民, 2019. 不同菌种对中华稻蝗抗氧化酶活性的影响. 山西农业科学, 47(4): 665–667.]

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.]

Zhang Q, Tu YQ, Liu H, Zhang DL, Zhang H, Zhang WJ, Qin YS, 2016. Effects of temperature stress on antioxidant enzymes in *Hepialus xiaojinensis* (Lepidoptera: Hepialidae) larva. *Journal of Environmental Entomology*, 38(1): 47–53. [张青, 涂永勤, 刘怀, 张德利, 张航, 张文娟, 覃语思, 2016. 温度胁迫对小金蝠蛾幼虫抗氧化酶活性的影响. 环境昆虫学报, 38(1): 47–53.]