

网络出版时间:2024-10-11 11:11 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2025.04.010  
https://link.cnki.net/urlid/61.1390.S.20241010.1120.011

# 昆虫高温胁迫响应研究进展

张嘉锐<sup>1</sup>,张森哲<sup>3</sup>,司兴旺<sup>4</sup>,胡平<sup>3</sup>,张箫予<sup>2</sup>

(1 澳门大学 科技学院,中国 澳门 999078;2 中南林业科技大学 生命科学与技术学院,湖南 长沙 410004;

3 广西大学 林学院 广西高校亚热带人工林培育与利用重点实验室,广西 南宁 530004;

4 兴安盟产品质量计量检验检测中心,内蒙古 兴安 735111)

**[摘要]** 昆虫是全球最大的生物种群,气候变暖引起的高温胁迫对昆虫的生长发育、繁殖、地理分布、体内物质含量及相关基因表达等产生了显著影响。同时,作为生存能力超强的昆虫,也会通过身体构造上的优势、调整生活史、改变栖息地等策略来规避或减少高温损伤。本研究从高温胁迫对昆虫生长的影响及昆虫对高温胁迫的应对策略两个方面,梳理了昆虫对高温胁迫响应的研究进展,为昆虫对高温胁迫的适应性研究及昆虫种群分布和种群变化研究提供参考,同时也为生物多样性研究和农林害虫的防控提供指导。

**[关键词]** 高温胁迫;昆虫;生长与繁殖;热休克蛋白;应对策略

**[中图分类号]** S433

**[文献标志码]** A

**[文章编号]** 1671-9387(2025)04-0098-09

## A review on response to high temperature stress of insects

ZHANG Jiarui<sup>1</sup>,ZHANG Senzhe<sup>3</sup>,SI Xingwang<sup>4</sup>,HU Ping<sup>3</sup>,ZHANG Xiaoyu<sup>2</sup>

(1 Faculty of Science and Technology,University of Macau,Macao 999078,China;2 School of Life Sciences and Technology, Central South University of Forestry and Technology,Changsha,Hunan 410004,China;3 Guangxi Colleges and Universities Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Subtropical Forest Plantation,School of Forestry,Guangxi University,Nanning,Guangxi 530004,China;4 Xing'an League Inspection and Testing Center of Product Quality and Metrology,Xing'an,Inner Mongolia 735111,China)

**Abstract:** Insects are the largest biological population in the world. The high temperature stress caused by climate change has a significant impact on the growth and development, reproduction, geographical distribution, material content and gene expression of insect. Meanwhile, with super strong survival ability, they have also developed unique strategies to cope with high temperature stress, such as advantages in body structure, adjustment of life history and changes in habitat. In this study, the response to high temperature stress of insects was reviewed from two aspects: the impact of high temperature stress on insect growth and their response strategies to high temperature stress, providing reference to the adaptability research of insects to high temperature stress, and distribution and variation research of insect population. It also provides significant guidance for biodiversity research and the prevention and control work of agricultural and forestry pests.

**Key words:** high temperature stress; insects; growth and reproduction; heat shock protein; response strategies

**[收稿日期]** 2024-01-19

**[基金项目]** 中央引导地方科技发展专项(桂科 2021ZYZX1106)

**[作者简介]** 张嘉锐(1997—),女(蒙古族),内蒙古兴安人,在读硕士,主要从事昆虫生态学研究。

E-mail: zhangjiaruiboshi@163.com

**[通信作者]** 张箫予(1989—),女,内蒙古乌兰浩特人,博士,主要从事环境生物学研究。E-mail: 372174530@qq.com

胡平(1989—),女,四川德阳人,副教授,博士生导师,主要从事森林病虫害防治研究。E-mail: hupingcs@163.com

昆虫是地球上数量最多的类群,已有记载的昆虫种类超过100万种。环境适应能力强是其繁盛的原因之一,从温度最低的极地到温度极高的火山口,昆虫几乎能在地球的任何角落生存。随着地理位置和时间的不同,昆虫生存的环境温度会出现或大或小的波动,昆虫生活的最低温度与最高温度的温差甚至超过100℃。昆虫的体温也能随着环境温度的变化而在一定范围内产生较大波动,比如果蝇(*Drosophila melanogaster*)在光照下仅仅暴晒10s,体温就会飙升10℃左右<sup>[1]</sup>。昆虫通常会有一个相对较宽的最适生长温度,当环境温度高于最适生长温度时即会受到高温胁迫。根据昆虫对高温胁迫的生理反应,可将高温环境分为亚致死高温、致死高温和极端高温。在极端高温下,昆虫无法生存,会在极短的时间内死去;在致死高温下,昆虫会“抗”一段时间,之后在完成完整生活史之前的某个时间段陆续死去;而在亚致死高温下,虽然大部分昆虫个体会因为高温损伤而死去,但仍有部分个体会完成完整的生活史,本研究中所述的高温胁迫主要是指亚致死高温胁迫。

高温胁迫会对昆虫造成无法恢复的损伤。高温胁迫主要通过改变昆虫的生理过程,影响昆虫体内物质含量及基因的表达,以及改变病原微生物的抗性和肠道微生物种群结构,进而对昆虫的生长产生严重影响<sup>[2]</sup>。同时,为应对高温胁迫,昆虫也进化出了一系列应对高温损伤的策略。首先,昆虫会通过一些行为来躲避高温的伤害;其次,无法躲避或暂时无法躲避时,昆虫会通过改变一些物质的含量或基因的表达来降低高温带来的损伤。那么,高温胁迫对昆虫的生长产生了哪些影响,是如何影响的,昆虫又进化出了哪些应对策略,昆虫与高温环境的互动又带给人类哪些启发?为了探究上述问题,本研究系统梳理了高温胁迫对昆虫生长的影响以及昆虫应对高温胁迫的策略,旨在为昆虫的种群分布和种群变化、昆虫高温耐受性和适应性研究提供启示,并为生物多样性研究、农林害虫的防控和有益昆虫的高温耐受性选育提供指导。

## 1 高温胁迫对昆虫生长的影响

温度是影响昆虫生长发育和繁殖的三大要素之一,环境温度高于最适生长温度会对昆虫产生不同程度的影响,虽然不同地域、不同温度环境对昆虫的影响程度不完全一样,但是对昆虫活动行为和生理过程的影响趋势是基本一致的。一般来说,当环境

温度超过一定阈值时,会对昆虫造成一定程度的伤害;环境温度进一步升高会引起虫体水分散失,对机体造成不可恢复的损伤;当温度超过一定范围后,昆虫机体组织遭到破坏,并最终导致虫体死亡<sup>[3]</sup>。

### 1.1 高温胁迫对昆虫生理过程的影响

1.1.1 对昆虫生长繁殖的影响 在高温胁迫下,昆虫生长速度加快,寿命变短,幼虫化蛹率和成虫羽化率降低,存活率显著降低。XIAO等<sup>[4]</sup>研究发现,在温度较高的夏季,褐飞虱(*Laodelphax striatellus*)种群数量急剧下降;高温处理后褐飞虱的存活率和繁殖力均降低,发育缓慢,这可能是夏季褐飞虱种群数量降低的原因<sup>[4]</sup>。此外,高温胁迫后,昆虫甚至会出现组织器官畸形,卵巢畸形,成虫翅膀出现拱形、球形、卷曲和交叉横脉等畸形<sup>[5]</sup>。

已有研究发现,在昆虫不同发育时期进行高温处理,对其生长发育会产生不同影响。在不同发育阶段对异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)分别进行48h的高温(33℃)处理后发现,发育早期高温处理后异色瓢虫存活率较低,但存活下来的个体后续发育几乎不受影响;发育后期高温处理则对异色瓢虫的发育有严重影响,出现翅膀色斑变淡、个体变小等症状<sup>[6]</sup>。对连续5代烟粉虱(*Bemisia tabaci*)进行不同温度下的高温胁迫处理,发现烟粉虱的存活率和生殖力均显著下降,但对生存下来并完成整个生活史的烟粉虱个体影响不大<sup>[7]</sup>。

繁殖是昆虫完成世代发育、维持种群增长的基本生命过程,直接受温度变化的影响。此外,温度还会严重影响昆虫的存活率、发生世代、发生分布、发生物候等。高温可以提高昆虫交配成功率,但对昆虫的育性无显著影响,也未检测到温度敏感性不育等位基因<sup>[2]</sup>。瞬时高温会刺激昆虫的交配、产卵和趋热行为,但持续高温会引起繁殖力下降和产卵量降低,产卵期会随环境温度的上升而缩短,产卵量也会随温度的升高而下降<sup>[2,8]</sup>。

高温对昆虫寿命的影响主要表现为发育加快,寿命变短。海氏桨角蚜小蜂(*Eretmocerus hayati*)是烟粉虱的优势天敌,常被用作烟粉虱的生物防控。研究发现,与恒温条件下相比,高温胁迫处理下海氏桨角蚜小蜂成虫前期和雌、雄蜂寿命均缩短<sup>[9]</sup>。研究还发现,随着温度的升高黄玛草蛉(*Mallada basalis*)寿命缩短,30℃时黄玛草蛉的寿命最短,超过30℃黄玛草蛉无法完成完整的生活史<sup>[10]</sup>。当胁迫温度提高至40~42.5℃时,松墨天牛(*Monochamus alternatus*)雌雄成虫寿命均会缩短<sup>[11]</sup>。

1.1.2 对昆虫取食的影响 由于昆虫的高温适应性不同,因此高温胁迫对昆虫取食的影响也不同。当昆虫的高温耐受性较强时,高温对昆虫的取食性影响不大,甚至还有增强效果;但当昆虫对高温敏感时,高温胁迫就会显著影响昆虫的取食性,且随着胁迫温度的升高,昆虫取食能力会显著降低。以黑肩绿盲蝽(*Cyrtorhinus lividipennis*)和中华淡翅盲蝽(*Tytthus chinensis*)为例,黑肩绿盲蝽属于高温敏感性品种,在常温(26℃)下能较好生活,高温下存活率较低;相反,中华淡翅盲蝽对高温的耐受性较强<sup>[12]</sup>。因此当温度升高时,黑肩绿盲蝽取食褐飞虱虫卵的数量显著降低,而中华淡翅盲蝽取食褐飞虱虫卵的数量则显著上升<sup>[12]</sup>。与对照组(25℃)相比,37.5℃组松墨天牛在整个处理期取食叶面积无显著差异;但当胁迫温度提高至40~42.5℃时,处理早期松墨天牛取食叶面积显著低于对照组,后期无显著差异<sup>[11]</sup>。研究还发现,在30~33℃,红彩瑞猎蝽(*Rhynocoris fuscipes*)对斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)的捕食量和捕食效能随温度升高而增大;在33~39℃,红彩瑞猎蝽对斜纹夜蛾的捕食量和捕食效能随温度升高而降低<sup>[13]</sup>。表明在高于最适生长温度的一定范围内,昆虫取食能力随着温度的升高而升高,随后逐渐降低,直至受到高温损伤而丧失取食能力。

1.1.3 对昆虫地理分布的影响 昆虫对温度比较敏感,且不同昆虫对温度的耐受性不一样,因此昆虫在选择生活环境时,优先选择适宜的温度环境(适生区)。遇到高温环境时(非适生区),昆虫的分布会发生变化,逐渐朝适生区流动。多异瓢虫(*Hippodamia variegata*)和方斑瓢虫(*Propylaea quatuordecimpunctata*)虽然都是新疆棉蚜(*Aphis gossypii*)的优势天敌种类,但田间调查发现,在温度偏高的南疆地区只有多异瓢虫,而在温度相对偏低的北疆地区多异瓢虫和方斑瓢虫均为优势种群,多异瓢虫和方斑瓢虫对高温的耐受性不同,从而导致其地理分布的差异<sup>[14]</sup>。利用CLIMEX模型对意大利蝗(*Calliptamus italicus*)和西伯利亚蝗(*Gomphoceris sibiricus*)的适生区进行预测,发现意大利蝗的适生区(53.28万km<sup>2</sup>)显著大于西伯利亚蝗(46.15万km<sup>2</sup>)。意大利蝗的最适生活温度为27~40℃,西伯利亚蝗的最适生活温度为21~30℃<sup>[15]</sup>,表明最适生活温度跨度大的昆虫,其适生区也会变大,对高温的适应性相对较强。

## 1.2 对昆虫体内物质含量的影响

多元醇、脂质、氨基酸、总糖等物质对昆虫的高

温耐受性非常重要,当受到高温胁迫时,昆虫体内上述物质的含量会暂时增多,以抵御高温带来的损失。此外,当遇到高温胁迫时,昆虫体内的糖原可以分解转化为山梨醇和甘露醇,保护细胞结构免遭破坏;当温度恢复正常时,分解的山梨醇和甘露醇又可以转化为糖原物质,因此高温时昆虫体内的山梨醇和甘露醇含量会显著增加。海藻糖一方面是作为昆虫的能源物质,为昆虫的生长发育供能;另一方面在高温等恶劣环境刺激下,海藻糖会在细胞表面形成特殊的保护膜,有效保护生物分子的结构不被破坏,同时也可以转化成山梨醇起保护作用<sup>[16]</sup>。党英侨等<sup>[17]</sup>研究表明,在高温胁迫时,白蜡窄吉丁(*Agrius planipennis*)成虫体内的葡萄糖和海藻糖含量呈增长趋势。

在高温胁迫下,昆虫的脂质代谢也会受到影响。脂肪是昆虫应对高温胁迫的重要能源物质,大部分以甘油三酯的形式储存在昆虫体内,在高温胁迫时为机体提供能量和水分,还能保护细胞免受伤害。研究表明,在高温胁迫下,广聚萤叶甲(*Ophraella communa*)的水分和脂质含量显著降低,总糖含量增加;但当温度高于44℃时,广聚萤叶甲总糖含量不再增加,反而会显著降低<sup>[18]</sup>。还有研究表明,蛋白质和游离氨基酸含量与果蝇的耐热性密切相关,在适宜温度时,果蝇体内的蛋白质和游离氨基酸含量最低;在高温状态下,果蝇体内的蛋白质和游离氨基酸含量显著增加<sup>[19]</sup>。高温时白蜡窄吉丁体内蛋白质和脂质含量呈波动性增加<sup>[17]</sup>。当温度低于39℃时,花绒寄甲(*Dastarcus helophoroides*)体内甘油三酯和总糖含量会随着温度的升高而增加;但当温度超过42℃时,花绒寄甲体内甘油三酯的含量会急剧下降<sup>[20]</sup>。

## 1.3 对昆虫相关基因表达的影响

当高温来袭时,昆虫体内有一系列热激蛋白、解毒酶、抗氧化酶或其他热响应蛋白质的表达被激活,有的以分子伴侣的身份增强生物体的耐热性,有的通过清除高温产生的活性氧自由基(ROS)以最大限度降低高温对昆虫机体的伤害。一些常年生活在高温环境中(如沙漠)的昆虫,在严酷的自然环境下已经产生了热耐受性,热激蛋白、解毒酶、抗氧化酶及热响应蛋白质的含量往往较高<sup>[21-22]</sup>。

1.3.1 对热休克蛋白基因表达的影响 热休克蛋白(heat shock protein, HSP)是生物体在受到生物和非生物胁迫(尤其是热胁迫)时启动的一类保守蛋白质,作为分子伴侣参与蛋白质的生物合成,通过转



录和翻译调控来响应生物和非生物胁迫。HSP 在昆虫体内广泛表达,对增强昆虫应对生物和非生物胁迫的耐受性至关重要,HSP 主要包括 sHsp、Hsp60、Hsp70 和 Hsp90 共 4 个家族<sup>[23]</sup>。莲草直胸跳甲(*Agasicles hygrophila*)、家蚕(*Bombyx mori*)、野桑蚕(*Bombyx mandarina*)、筛豆龟蜡(*Megacopta cribraria*)、果蝇等昆虫高温处理后,都可以诱导热休克蛋白基因(*Hsp70*、*Hsp21* 和 *Hsp23*)的表达,且随温度升高而上调表达<sup>[24]</sup>。研究发现,与快速升温相比,缓慢升温时果蝇体内 *Hsp23* 和 *Hsp70* 的表达量上调更明显,表明缓慢升温会导致更多的热损失,快速升温时果蝇对高温的耐受性更高<sup>[25]</sup>。对舞毒蛾(*Lymantria dispar*)添食含镉的饲料后进行高温处理,发现 *Hsp70* 的表达量反而降低,说明在镉胁迫下,昆虫对高温的响应可能发生了变化<sup>[26]</sup>。在高温和杀虫剂双重胁迫下,灰飞虱(*Laodelphax striatella*) 2 个热休克蛋白基因 *LsHsc70-1* 和 *LsHsc70-2* 在抗药品系中上调表达,表明这 2 个热休克蛋白可能在解毒和抗高温的生理过程中同时发挥作用<sup>[27]</sup>。在高温和 3 种杀虫剂胁迫下,小地老虎(*Agrotis ipsilon*)小分子热激蛋白 *AiHsp19.3* 的表达水平均显著高于对照,且随着温度的升高,其表达水平呈先增加后减小的趋势,在 35 °C 时表达量达到最大,表明 *AiHsp19.3* 基因在响应高温及杀虫剂胁迫中起到重要作用<sup>[28]</sup>。

1.3.2 对解毒酶及抗氧化酶基因表达的影响 在多重环境胁迫下,除了大量热休克蛋白表达量发生显著变化(绝大部分为上调表达)外,还有大量解毒酶及抗氧化酶相关基因的表达量发生变化。研究发现在高温和农药双重胁迫下,烟粉虱羧酸酯酶(*CarE*)、谷胱甘肽 S-转移酶(*GST*)、细胞色素 P450 单加氧酶(*P450*)及 11 个解毒酶基因的表达受到影响<sup>[29]</sup>。利用 RNAi 沉默 *TtCyp3a2* 和 *TtCyp4v2* 的表达后,截形叶螨(*Tetranychus truncatus*)的高温耐受性降低,表明 P450 家族基因 *TtCYP3a2* 和 *TtCyp4v2* 的表达与高温耐受性密切相关<sup>[30]</sup>。龟纹瓢虫能很好地适应高温干旱环境,但当温度超过 37 °C 时,龟纹瓢虫过氧化氢酶(*CAT*)、超氧化物歧化酶(*SOD*)、过氧化物酶(*POD*)等抗氧化酶活性显著升高;而当温度超过 43 °C 时,龟纹瓢虫无法存活,且 *SOD* 和 *POD* 的活性反而下降,表明高温胁迫导致氧化应激,抗氧化酶在减轻氧化损伤中起重要作用<sup>[31]</sup>。相对于常温条件下,高温胁迫下新菠萝灰粉蚧(*Dysmicoccus neobrevipes*)的 *POD* 和 *GST* 活性

均显著升高,而酚氧化酶(*PO*)活性降低<sup>[32]</sup>;相同高温处理后,不同地理种群新菠萝灰粉蚧的 *POD*、*GST* 和 *PO* 活性无显著差异,表明高温胁迫对不同地域物种的影响是一致的<sup>[32]</sup>。李子纯等<sup>[33]</sup>研究发现,高温胁迫下松墨天牛中 *MaltGSTe1* 和 *MaltGSTe2* 显著上调表达,*MaltGSTt1* 显著下调表达,异源表达 *GSTs* 基因的蛋白质具有抗氧化能力,暗示 *GSTs* 基因通过保护机体免受氧化应激而参与松墨天牛幼虫对高温胁迫的响应。

1.3.3 对其他蛋白质基因表达的影响 SARAS 等<sup>[34]</sup>研究发现,高温胁迫处理下,果蝇大量热休克蛋白和解毒酶及抗氧化酶相关基因的表达显著上调,还能显著增加腺苷酸环化酶的表达水平,从而增加 cAMP 浓度,用以抑制果蝇癫痫(*SLA*)发作。家蚕 BmGrpE 蛋白的 C 端为 Hsp70 结合结构域,N 端为长链  $\alpha$  螺旋结构域,参与二磷酸腺苷(*ADP*)和三磷酸腺苷(*ATP*)的转化,在热感受、热稳定性和热耐受性等生理过程中发挥重要作用,该基因的突变可以提高生物体的高温耐受能力<sup>[35]</sup>。高温处理后,家蚕 20E 应答基因 *E93*、*Br-C*、*USP*、*E75*、*Cyp302a1*、*Cyp306a1*、*Cyp314a1* 和 *Cyp315a1* 上调表达,Akt 的磷酸化水平提高,激活了下游的 Bm-CncC/keap1 通路<sup>[36]</sup>。瞬时受体电位 TRP 离子通道是生物体温度感知系统的重要组成部分之一,在烟粉虱中分离鉴定的 BtTRP 是高温感测的关键元件,其表达量在 35 °C 高温下显著升高,对烟粉虱入侵品种 MEAM1 的耐热性起着至关重要的作用<sup>[37]</sup>。

不同温度(21~30 °C)瞬时处理后的果蝇触角转录组试验结果显示,热处理后有更多的基因表达,且基因表达量随环境温度的变化而上调或者下调表达以适应环境变化,其中热反应基因、嗅觉感受相关基因、味觉感受相关基因、G 蛋白和级联转导基因等的表达出现显著差异<sup>[38]</sup>。通过蛋白质组学分析短时高温处理后瓜实蝇产卵相关蛋白质的表达差异,发现卵黄蛋白原-3 表达量降低,保幼激素(*Jh*)诱导蛋白表达量呈先下调后上调趋势,而 *Jh*-环氧化物水解酶-2 的表达呈先上调后下调的趋势<sup>[39]</sup>。同样利用蛋白质组学在高温育成的家蚕杂交种中鉴定得到 15 个差异表达蛋白质,除了与热反应直接相关的小热激蛋白外,还有 11 个差异表达蛋白质在蚕丝的合成中发挥重要作用,其中 9 个差异表达蛋白质处于磷酸化状态,表明上述蛋白质在应激诱导信号转导中发挥重要作用。同时也发现,与蚕丝合成相关蛋白质的表达随温度的升高而下降,应激反应蛋白质

的表达则随着温度的升高而上升<sup>[40]</sup>。

#### 1.4 对昆虫病原微生物抗性的影响

云杉卷蛾姬蜂(*Tranosema rostrale*)通常寄生在云杉卷蛾(*Choristoneura fumiferana*)体内,且与多 DNA 病毒(polydnavirus, PDV)共生以抵御宿主的免疫反应,但在高温胁迫下云杉卷蛾姬蜂的死亡率增加。高温胁迫下几种 *TrIV* 基因在寄主幼虫体内的转录受到抑制,而与黑色素化过程相关的基因(prophenoloxidase 1 和 2)转录上调,表明温度依赖性的包封反应增加是 *TrIV* 基因表达减少与宿主免疫基因表达增强联合作用的结果<sup>[41]</sup>。失落毛蚁(*Lasius neglectus*)在常温条件下易受到病原体攻击,但提高温度可以有效降低病原菌对其的感染<sup>[42]</sup>。高温胁迫处理可以有效降低果蝇体内沃尔巴克氏菌(*Wolbachia*)浓度,表明高温处理对细菌有显著的抑制作用<sup>[43]</sup>。Blochmania 是弓背蚁(*Camponotini*)的共生菌,主要寄生在弓背蚁的中肠中,经过 4 周的热处理,弓背蚁中肠中的共生菌数量减少了 99% 以上;但是即使经过 16 周的热处理也不能完全消除共生菌 Blochmania<sup>[44]</sup>。对棉铃虫进行短时高温处理(35 °C 处理 24 h),可以显著降低感染血液型脓病棉铃虫的死亡率;如果持续高温暴露,感染血液型脓病棉铃虫幼虫的发育时间变短,运动性增强<sup>[45]</sup>。此外,高温能显著抑制病毒的复制,还能使虫体表皮增厚,从而减少死亡虫体引发病毒的二次感染和传播<sup>[45]</sup>。有些传播作物病菌的农业害虫,在高温时反而能促进病菌的繁殖与传播,如稻飞虱(*Sogatella furcifera*)在高温环境中能更有效地促进水稻呼肠孤病毒的传播。在高温刺激下,稻飞虱体内的热休克蛋白 DnaJB11 和内质网膜蛋白 BAP31 被病毒激活,增强了病菌对高温环境的适应性,从而更有利于病菌的传播<sup>[46]</sup>。

#### 1.5 对昆虫肠道微生物种群结构的影响

肠道是昆虫储存和消化食物的器官,通过一系列消化酶分解食物中的营养物质,再经由上皮组织吸收,为机体生长发育提供物质和能量。肠道微生物是肠道的重要组成部分,肠道微生物可以分泌多种水解酶和代谢酶,参与宿主的营养物质(碳水化合物、多糖、脂肪酸、有机酸等)代谢,帮助宿主抵抗天敌和降解有毒物质,提高宿主的抗逆能力<sup>[47]</sup>;同时,肠道微生物也会影响宿主基因的表达,从而间接影响物质代谢,因此肠道微生物与宿主之间往往会形成一种生态平衡<sup>[48]</sup>。作为一种环境影响因子,高温会打破这种平衡,引起微生物菌群发生变化,进而影

响宿主的食性、营养、免疫等功能,最终影响宿主昆虫的生长发育和繁殖。

高温环境会影响大多数昆虫肠道微生物的群落结构,从而间接影响昆虫正常生长。高温通过影响家蚕的肠道微生物,调节肠道中相关消化酶活性和物质运输,从而影响家蚕对营养物质的消化和吸收,最终影响家蚕的生长发育<sup>[49]</sup>。瞬时高温处理后,家蚕 *spatzle-1* 的表达水平升高,说明 Toll 通路被激活,且 *spatzle-1* 的表达量与肠道葡萄球菌的相对丰度负相关;同时, *dicer-2* 的表达水平降低,说明 RNAi 通路受到抑制,且 *dicer-2* 的表达量与肠道葡萄球菌的相对丰度正相关<sup>[50]</sup>。桑螟(*Diaphania pyloalis*)在 37 °C 下胁迫 12 h,沃尔巴克菌属(*Wolbachia*)的相对丰度增加了 26.38%,而节细菌属(*Arthrobacter*)、埃希菌属(*Escherichia*)、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)的相对丰度明显降低<sup>[51]</sup>。在不同温度诱导下,甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)肠道微生物的多样性无显著变化,但重要微生物结构及其相对丰度发生显著变化<sup>[52]</sup>。此外,宏基因组分析结果显示,微生物在碳水化合物、酸和无机离子的运输与代谢中发挥重要作用<sup>[52]</sup>。

## 2 昆虫对高温胁迫的应对策略

### 2.1 昆虫对高温胁迫的耐受性

不同物种和不同地域的相同物种对温度的耐受性是不一样的。首先,不同物种的温度耐受性各异,其对高温的耐受性也有显著差异,耐热性较差的麦无网长管蚜(*Metopolophium dirhodum*)在 27.5 °C 恒温条件下未发育至成虫就全部死亡,而耐热性较强的检疫性害虫苹果蠹蛾(*Cydia pomonella*),需要 52 °C 以上高温才能将其成虫杀死<sup>[53]</sup>。其次,生活在不同地域的相同物种对高温的耐受性也不一样,总体而言,热带昆虫对高温的耐受性更强;温带昆虫在适宜的温度范围内生活,高温会对其生长发育产生显著影响,但是温度对昆虫的性别比例无显著影响。花边虫(*Corythucha ciliata*)是由温带入侵到亚热带的物种,通过不同温度热休克处理后发现,相对较低的温度(35~41 °C)对花边虫成虫的存活、繁殖和寿命无显著影响,对母蛾卵的孵化率、幼虫存活率和 F<sub>1</sub> 代的性别比例也无显著影响;但在较高温度(43~45 °C)条件下,花边虫成虫的存活率、繁殖能力和寿命均显著下降;表明花边虫能耐受不超过 41 °C 的高温<sup>[54]</sup>。卷叶蛾(*Opihyas postvittana*)是一种耐高温的多食性昆虫,研究发现其在

32.3 °C下的半致死时间(LT<sub>50</sub>)为45~187 h,40.4 °C下为1.2~5.6 h;卵期高温处理对其半致死时间无影响,幼虫期高温处理,其半致死时间随着处理龄期的增加而增加;所有温度处理的半致死时间均不受性别影响<sup>[55]</sup>。最后,从不同发育阶段看,昆虫卵期对高温的耐受性明显高于其他时期;成虫期对高温的耐受性高于幼虫期;幼虫期随着龄期的增加,对高温的耐受性逐渐增强<sup>[55]</sup>。研究发现,与其他发育时期相比,广聚萤叶甲幼虫对热刺激敏感,存活率最低;广聚萤叶甲卵和蛹的存活率仅在44 °C时显著下降,相对耐热性较高;而成虫期最耐高温,存活率最高<sup>[56]</sup>。研究还发现,高低温脉冲刺激可以有效增强苜蓿切叶蜂(*Megachile rotundata*)的温度适应性,尤其可以增强其对低温孵育的耐受性<sup>[57]</sup>。

气候变暖带来的高温胁迫是昆虫无法避免的环境胁迫之一,尤其近几十年来,高温极端天气时常出现,对昆虫的生存提出了极大挑战,为应对温度变化对其生理过程的影响,昆虫进化出了一系列适应性和调节性机能机制来规避或缓解高温带来的损伤。

## 2.2 昆虫通过身体构造优势响应高温胁迫

大部分昆虫体表都有一层坚硬的外皮层,其不仅能隔离部分温度变化对体温的影响,还能防止因高温脱水而导致的死亡。生活在沙漠中的虎甲(*Cicindela hybrida*)具有细长的腿,当温度较低时,虎甲弯曲腿部使身体趴在有阳光照射的地面,致使体温迅速上升;随着环境温度的升高,虎甲逐渐伸展腿部,当正午温度达到40 °C左右时,虎甲则完全伸直腿部,让身体远离地面从而降温;当温度进一步升高时,虎甲还会进行短距离的飞行或者挖沙子等措施达到降温的目的<sup>[58]</sup>。生活在撒哈拉沙漠的银蚁(*Cataglyphis bombycina*)和巴氏负蜜蚁(*Melophorus bagoti*)也具有很长的腿,如果地表温度高达60 °C以上时,银蚁和巴氏负蜜蚁可以通过加快爬行速度、将身体支架于热的地表之上或爬到植物藤茎上来降温<sup>[59]</sup>。绿豹斑蝶(*Argynnis paphia*)可以通过翅膀的收拢和展开来调节体温,当温度较高时,绿豹斑蝶展开翅膀充当“遮阳伞”,以避免太阳直接照射;当体温很高时,绿豹斑蝶通过逆风飞行来加速散热;而当温度较低时,为了减少散热,绿豹斑蝶又会选择顺风飞行<sup>[60]</sup>。

## 2.3 昆虫通过调整生活史应对高温胁迫

部分昆虫还会通过调整生活史来规避高温环境对其生命周期的影响,其中滞育是最常见的一种规避方式。在每年春季完成一个完整的生活史后,家

蚕为了逃避夏季高温会选择卵滞育,以最易抵御恶劣环境的“蚕卵”形式度过夏季高温<sup>[61]</sup>。此外,水稻二化螟(*Chilo suppressalis*)、烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)(32 °C)、棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)(37 °C)、葱蝇(*Delia antiqua*)(24 °C)、蓝桔实绕蝇(*Rhagoletis mendax*)(35 °C)等均会在合适的温度诱导下选择滞育<sup>[61-62]</sup>。还有研究表明,当环境温度发生变化时,空气中气味分子的种类和浓度也会发生相应变化,果蝇灵敏的嗅觉系统会在第一时间感知这种变化,从而做出适应性反应;且随着环境温度的升高,果蝇嗅觉系统的敏感性会随之降低<sup>[63]</sup>。因此嗅觉系统可能是昆虫感知和适应温度变化的基础。

## 2.4 昆虫通过迁飞改变栖息地应对高温胁迫

当环境温度超过昆虫的承受极限,且通过一系列措施均无法躲避高温损伤时,昆虫会选择离开当前生活环境,迁移到其他温度适宜地区继续生存繁衍<sup>[64]</sup>。近几十年美国冬季平均气温升高3 °C,为了逃避高温损害,弄蝶(*Atalopedes campestris*)选择向温度较低的北部迁移,仅1998年就北迁了近200 km<sup>[65]</sup>。北非火眼蝶(*Colotis evagore*)是常年生活在北非的一种喜温性粉蝶,随着全球变暖的加剧,局部高温使得其无法继续繁衍,因此在夏季温度最高的时段,北非火眼蝶会选择跨越地中海迁飞至西班牙,以度过北非的极度高温天气,冬季再回迁至北非越冬,迁飞距离达数百千米<sup>[66]</sup>。

## 3 展望

进入21世纪后,随着温室效应的加剧,全球气温有显著上升趋势。根据联合国气候变化政府间委员会公布的数据显示,全球气温年增幅或超过2 °C<sup>[67]</sup>,这对生物来说无疑是一个巨大灾难,对自然界种群数量最多的昆虫来说,也是一个巨大挑战。高温对昆虫的影响是全面的,也是致命的。高温不仅对昆虫个体的生长发育有显著影响,还对昆虫体内物质含量和相关基因表达有影响,且与昆虫种群的繁衍息息相关。在适当范围内,高温胁迫会引起昆虫生长发育加快,交配成功率、产卵率、取食能力(高温耐受性强的昆虫)和对病原微生物的抗性升高,多元醇、脂质、氨基酸、总糖、热休克蛋白含量,以及解毒酶、抗氧化酶、腺苷酸环化酶、20E应答基因等的表达量随温度的升高而升高;昆虫的存活率、化蛹率、羽化率、产卵量、产卵期、寿命、取食能力(高温耐受性弱的昆虫)、水分和糖原含量随温度的升高而降低;昆虫的育性和性别比例则不受温度变化的影



响。但当温度超过一定阈值时,上述所有指标都会有所降低。为应对高温胁迫带来的损伤,昆虫除了增加体内保护性物质含量或相关基因的表达量外,还会通过身体构造上的特点及调整生活史来规避或减少高温胁迫损伤;如果高温胁迫导致种群繁衍受到影响,昆虫种群还会通过迁飞离开栖息地,迁移到温度适宜地区继续生存繁衍。

为了进一步了解高温胁迫对昆虫的影响以及昆虫应对高温胁迫的策略,将主要从以下几个方面开展昆虫高温胁迫应对策略研究。首先,继续研究高温胁迫对昆虫生命周期、生命力、生长速度、死亡率、繁殖力等的影响,以及对昆虫体内的多元醇(海藻糖、山梨醇、甘露醇等)、脂质(甘油、甘油三酯等)、蛋白质(包括游离氨基酸)、糖类(总糖、葡萄糖等)、水分等物质含量的影响;其次,继续挖掘昆虫高温耐受性相关基因,解析昆虫高温耐受性的作用机理;再次,继续开展高温对昆虫共生病原微生物和肠道微生物的影响研究,并开发出一系列有效防控农林害虫的策略。昆虫高温胁迫的相关研究是一个极其庞大的课题,需要不断深入,从而为昆虫高温适应性和耐受性研究奠定基础,也为昆虫种群多样性研究和全球气温变化对生物圈的影响提供理论基础。

## [参考文献]

- [1] HEINRICH B. The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation [M]. Cambridge, Mass: Harvard University Press, 1993.
- [2] STAZIONE L, NORRY F M, SAMBUCETTI P. Heat-hardening effects on mating success at high temperature in *Drosophila melanogaster* [J]. Journal of Thermal Biology, 2019, 80: 172-177.
- [3] JERBI-ELAYED M, TOUGERON K, GRISSA-LEBDI K, et al. Effect of developmental temperatures on *Aphidius colemani* host-foraging behavior at high temperature [J]. Journal of Thermal Biology, 2022, 103: 103140.
- [4] XIAO L, HUANG L L, HE H M, et al. Life history responses of the small brown planthopper *Laodelphax striatellus* to temperature change [J]. Journal of Thermal Biology, 2023, 115: 103626.
- [5] SUN L J, MA Y B, LI H G, et al. The maternal effects of heat shock on biological parameters and ovaries of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) [J]. European Journal of Entomology, 2019, 116: 212-220.
- [6] KNAPP M, NEDVÈD O. Gender and timing during ontogeny matter; effects of a temporary high temperature on survival, body size and colouration in *Harmonia axyridis* [J]. PLoS One, 2013, 8(9): e74984.
- [7] GUO J Y, CONG L, WAN F H. Multiple generation effects of high temperature on the development and fecundity of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) biotype B [J]. Insect Science, 2013, 20(4): 541-549.
- [8] NADEEM S, HAMED M, NADEEM M, et al. Comparative study of developmental and reproductive characteristics of *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera: Chrysopidae) at different rearing temperatures [J]. Journal of Animal and Plant Sciences, 2012, 22: 399-402.
- [9] 冯雪莹. 海氏桨角蚜小蜂对周期性重复高温的响应 [D]. 河北保定: 河北大学, 2022.  
FENG X Y. Response of *Eretmocerus hayati* (Hymenoptera: Aphelinidae) to periodic repeated high temperature [D]. Baoding, Hebei: Hebei University, 2022.
- [10] 关迎雪. 温度对黄玛草蛉实验种群及其捕食效能的影响 [D]. 广州: 华南农业大学, 2020.  
GUAN Y X. Effects of temperature on the experimental population and predatory efficiency of *Mallada basalis* (Walker) (Neuroptera: Chrysopidae) [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2020.
- [11] 李慧. 热激蛋白在松墨天牛响应高温胁迫中的功能研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2021.  
LI H. Function analysis of heat shock protein in *Monochamus alternatus* response to high temperature [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2021.
- [12] 白月亮. 高温对两种捕食性盲蝽的影响及黑肩绿盲蝽的基因组分析 [D]. 杭州: 浙江大学, 2021.  
BAI Y L. Effects of high temperature on two predatory mirid species and the genome analysis of *Cyrtorhinus lividipennis* [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2021.
- [13] 曾涛, 游梓翊, 夏长剑, 等. 高温胁迫对红彩猎蝽存活率及捕食作用的影响 [J]. 中国烟草科学, 2023, 44(3): 53-61.  
ZENG T, YOU Z Y, XIA C J, et al. Effects of high temperature stress on the survival and functional response of *Rhynchoris fuscipes* to the larvae of *Spodoptera litura* [J]. Chinese Tobacco Science, 2023, 44(3): 53-61.
- [14] 杨晴. 多异瓢虫和方斑瓢虫对高温胁迫的耐受性差异及热激蛋白基因 Hsp70 介导的分子机制 [D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2022.  
YANG Q. Differences in tolerance to high temperature stress and the molecular mechanism mediated of heat shock protein gene (Hsp70) between *Hippodamia variegata* and *Propylaea quatuordecimpunctata* [D]. Yangzhou, Jiangsu: Yangzhou University, 2022.
- [15] 罗迪. 气候变暖背景下意大利蝗和西伯利亚蝗适性分析及耐高温分子机制研究 [D]. 乌鲁木齐: 新疆师范大学, 2021.  
LUO D. Study on the adaptability of *Calliptamus italicus* (Orthoptera: Acrididae) and *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acrididae) and the molecular mechanism of heat tolerance under the background of climate warming [D]. Urumqi: Xinjiang Normal University, 2021.
- [16] LI X Y, MA W H, JIANG Y S. Honeybees (Hymenoptera: Apidae) adapt to the shock of high temperature and high hu-

- midity through changes in sugars and polyols and free amino acids [J]. *Journal of Insect Science*, 2023, 23(1): 4.
- [17] 党英侨,王小艺,张彦龙,等.白蜡窄吉丁成虫对短时高温的生理响应 [J]. *林业科学*, 2023, 59(2): 112-120.  
DANG Y Q, WANG X Y, ZHANG Y L, et al. Physiological responses of *Agrilus planipennis* adults to short-time high-temperature conditions [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2023, 59(2): 112-120.
- [18] CHEN H S, SOLANGI G S, ZHAO C C, et al. Physiological metabolic responses of *Ophraella communa* to high temperature stress [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 10: 1053.
- [19] SCHOU M F, KRISTENSEN T N, PEDERSEN A, et al. Metabolic and functional characterization of effects of developmental temperature in *Drosophila melanogaster* [J]. *American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2017, 312(2): R211-R222.
- [20] 周友军,卢赐鼎,沈海燕,等.花绒寄甲对高温胁迫的适应能力及生理响应 [J]. *中国生物防治学报*, 2021, 37(6): 1179-1188.  
ZHOU Y J, LU C D, SHEN H Y, et al. Adaptation and physiological response of *Dastarcus helophoroides* (Fairmaire) to high temperature stress [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2021, 37(6): 1179-1188.
- [21] ALGHAMDI A A, ALATTAL Y Z. Expression levels of heat-shock proteins in *Apis mellifera jemenetica* and *Apis mellifera carnica* Foragers in the desert climate of Saudi Arabia [J]. *Insects*, 2023, 14(5): 432.
- [22] 王潇,徐德均,朱斌健,等.嗜卷书虱 Cu/Zn-SOD1, Cu/Zn-SOD2 和 Fe/Mn-SOD 的克隆及对高低温胁迫的响应 [J]. *昆虫学报*, 2024, 67(1): 1-8.  
WANG X, XU D J, ZHU B J, et al. Cloning of Cu/Zn-SOD1, Cu/Zn-SOD2 and Fe/Mn-SOD in *Liposcelis bostrychophila* (Psocoptera: Liposcelididae) and their response to high and low temperature stresses [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2024, 67(1): 1-8.
- [23] KING A M, MACRAE T H. Insect heat shock proteins during stress and diapause [J]. *Annual Review of Entomology*, 2015, 60: 59-75.
- [24] 丁佳奇,蒋青萍,陈恩熙,等.野桑蚕小分子热激蛋白基因 *BmmHSP19.9* 的克隆与表达分析 [J]. *蚕业科学*, 2023, 49(6): 481-489.  
DING J Q, JIANG Q P, CHEN E X, et al. Cloning and expression of small heat shock protein gene *BmmHSP19.9* in *Bombyx mandarina* (Lepidoptera: Bombycidae) [J]. *Acta Sericologica Sinica*, 2023, 49(6): 481-489.
- [25] JIN J S, ZHAO M T, WANG Y, et al. Induced thermotolerance and expression of three key *Hsp* genes (*Hsp70*, *Hsp21*, and *sHsp21*) and their roles in the high temperature tolerance of *Agasicles hygrophila* [J]. *Frontiers in Physiology*, 2020, 10: 1593.
- [26] PERIC-MATARUGA V, PETKOVIC B, ILIJIN L, et al. Cadmium and high temperature effects on brain and behaviour of *Lymantria dispar* L. caterpillars originating from polluted and less-polluted forests [J]. *Chemosphere*, 2017, 185: 628-636.
- [27] WANG L H, SHAN D, ZHANG Y L, et al. Effects of high temperature on life history traits and heat shock protein expression in chlorpyrifos-resistant *Laodelphax striatella* [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2017, 136: 64-69.
- [28] 邵云飞,张今,王莹莹,等.小地老虎 *AiHSP19.3* 基因鉴定及其对高温和杀虫剂胁迫的响应 [J]. *植物保护*, 2024, 50(3): 80-87.  
SHAO Y F, ZHANG L, WANG Y Y, et al. Identification of *AiHSP19.3* gene and its response to high temperature and insecticide stress in *Agrotis ipsilon* [J]. *Plant Protection*, 2024, 50(3): 80-87.
- [29] GUO L, SU M M, LIANG P, et al. Effects of high temperature on insecticide tolerance in whitefly *Bemisia tabaci* (Genadius) Q biotype [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2018, 150: 97-104.
- [30] LI W L, WU X, HU T Y, et al. The role of cytochrome P450 3A2 and 4V2 in response to high-temperature stress in *Tetranychus truncatus* (Acari: Tetranychidae) [J]. *Experimental & Applied Acarology*, 2023, 91(2): 263-277.
- [31] ZHANG S Z, FU W Y, LI N, et al. Antioxidant responses of *Propylaea japonica* (Coleoptera: Coccinellidae) exposed to high temperature stress [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2015, 73: 47-52.
- [32] 李德伟,罗亚伟,黄杏,等.高温胁迫对不同地理种群新菠萝灰粉蚧三种酶活性的影响 [J]. *环境昆虫学报*, 2023, 45(3): 659-665.  
LI D W, LUO Y W, HUANG X, et al. Effects of high temperature stress on the activities of three enzymes of *Dysmicoccus neobrevipes* Beardsley (Hemiptera: Pseudococcidae) in different geographical populations [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2023, 45(3): 659-665.
- [33] 李子纯,郝德君,李慧,等.松墨天牛 GSTs 基因克隆及高温胁迫下的表达特性分析 [J/OL]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, (2024-02-07) [2024-02-19] <https://link.cnki.net/urlid/32.1161.S.20240205.1142.002>.  
LI Z C, HAO D J, LI H, et al. Cloning of glutathione-S-transferases gene from *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) and its expression characteristics under heat stress [J/OL]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, (2024-02-07) [2024-02-19] <https://link.cnki.net/urlid/32.1161.S.20240205.1142.002>.
- [34] SARAS A, TANOUYE M A. Seizure suppression by high temperature via cAMP modulation in *Drosophila* [J]. *G3 Genes & Genomes | Genetics*, 2016, 6(10): 3381-3387.
- [35] LI J X, LU Z T, MAO T T, et al. Identification of the nucleotide exchange factor BmGrpE and its role under high-temperature stress in silkworm, *Bombyx mori* [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2020, 104(1): e21664.
- [36] LI J X, MAO T T, WANG H, et al. The CncC/keap1 pathway is activated in high temperature-induced metamorphosis and mediates the expression of Cyp450 genes in silkworm, *Bom-*



- byx mori* [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2019, 514(4):1045-1050.
- [37] LÜ Z C, LI Q, LIU W X, et al. Transient receptor potential is essential for high temperature tolerance in invasive *Bemisia tabaci* Middle East Asia minor 1 cryptic species [J]. PLoS One, 2014, 9(9):e108428.
- [38] RIVERON J, BOTO T, ALCORTA E. Transcriptional basis of the acclimation to high environmental temperature at the olfactory receptor organs of *Drosophila melanogaster* [J]. BMC Genomics, 2013, 14:259.
- [39] ZENG B, ZHU W, FU Y, et al. Response mechanism of oviposition and relevant protein expression of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) to short-term high-temperature conditions [J]. Neotropical Entomology, 2019, 48(2):197-206.
- [40] LI J S, YE L P, LAN T Y, et al. Comparative proteomic and phosphoproteomic analysis of the silkworm (*Bombyx mori*) posterior silk gland under high temperature treatment [J]. Molecular Biology Reports, 2012, 39(8):8447-8456.
- [41] SEEHAUSEN M L, CUSSON M, RÉGNIÈRE J, et al. High temperature induces downregulation of polydnavirus gene transcription in lepidopteran host and enhances accumulation of host immunity gene transcripts [J]. Journal of Insect Physiology, 2017, 98:126-133.
- [42] PAMMINGER T, STEIER T, TRAGUST S. High temperature and temperature variation undermine future disease susceptibility in a population of the invasive garden ant *Lasius neglectus* [J]. The Science of Nature, 2016, 103(5/6):46.
- [43] HU D, LI W N, WANG J, et al. Interaction of high temperature stress and *Wolbachia* infection on the biological characteristic of *Drosophila melanogaster* [J]. Insects, 2023, 14(6):558.
- [47] FAN Y L, WERNEGREN J J. Can't take the heat: high temperature depletes bacterial endosymbionts of ants [J]. Microbial Ecology, 2013, 66(3):727-733.
- [45] SHEN Z J, LIU Y J, CHENG J, et al. High temperature exposure reduces the susceptibility of *Helicoverpa armigera* to its nucleopolyhedrovirus (HearNPV) by enhancing expression of heat shock proteins [J]. Pest Management Science, 2022, 78(6):2378-2389.
- [46] YU X Z, JIA D S, WANG Z, et al. A plant reovirus hijacks endoplasmic reticulum-associated degradation machinery to promote efficient viral transmission by its planthopper vector under high temperature conditions [J]. PLoS Pathogens, 2021, 17(3):e1009347.
- [47] DAYAMA G, PRIYA S, NICCUM D E, et al. Interactions between the gut microbiome and host gene regulation in cystic fibrosis [J]. Genome Medicine, 2020, 12(1):12.
- [48] MARTIN-NUNEZ G M, CORNEJO-PAREJA I, CLEMENTE-POSTIGO M, et al. Gut microbiota: the missing link between *Helicobacter pylori* infection and metabolic disorders? [J]. Frontiers in Endocrinology, 2021, 12:639856.
- [49] SUN X N, YUAN Q, DU B B, et al. Relationship between changes in intestinal microorganisms and effect of high temperature on the growth and development of *Bombyx mori* larvae [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(18):10289.
- [50] SUN Z L, KUMAR D, CAO G L, et al. Effects of transient high temperature treatment on the intestinal flora of the silkworm *Bombyx mori* [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1):3349.
- [51] 梁燕婷, 刘云财, 高云, 等. 高温条件下桑螟肠道微生物的多样性分析 [J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2018, 44(2):215-222.
- LIANG Y T, LIU Y C, GAO Y, et al. Diversity analysis on gut microbiota of *Glyphodes pyloalis* Walker under high temperature [J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2018, 44(2):215-222.
- [52] CHEN C, ZHANG J T, TAN H, et al. Characterization of the gut microbiome in the beet armyworm *Spodoptera exigua* in response to the short-term thermal stress [J]. Journal of Asia-Pacific Entomology, 2022, 25(1):101863.
- [53] LI Y J, CHEN S Y, JØRGENSEN L B, et al. Interspecific differences in thermal tolerance landscape explain aphid community abundance under climate change [J]. Journal of Thermal Biology, 2023, 114:103583.
- [54] JU R T, GAO L, ZHOU X H, et al. Tolerance to high temperature extremes in an invasive lace bug, *Corythucha ciliata* (Hemiptera: Tingidae), in subtropical China [J]. PLoS One, 2013, 8(1):e54372.
- [55] BÜRGI L P, MILLS N J. Ecologically relevant measures of the physiological tolerance of light brown apple moth, *Epiphyas postvittana*, to high temperature extremes [J]. Journal of Insect Physiology, 2012, 58(9):1184-1191.
- [56] CHEN H S, ZHENG X W, LUO M, et al. Effect of short-term high-temperature exposure on the life history parameters of *Ophraella communa* [J]. Scientific Reports, 2018, 8(1):13969.
- [57] YOCUM G D, RINEHART J P, KEMP W P. Duration and frequency of a high temperature pulse affect survival of emergence-ready *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) during low-temperature incubation [J]. Journal of Economic Entomology, 2012, 105(1):14-19.
- [58] DREISIG H. Daily activity, thermoregulation and water loss in the tiger beetle *Cicindela hybrida* [J]. Oecologia, 1979, 44(3):376-389.
- [59] PFEFFER S E, WAHL V L, WITTLINGER M, et al. High-speed locomotion in the Saharan silver ant, *Cataglyphis bombycina* [J]. The Journal of Experimental Biology, 2019, 222(20):jeb198705.
- [60] HEINRICH B. Thermoregulation and flight activity satyrine, *Coenonympha inornata* (Lepidoptera: Satyridae) [J]. Ecology, 1986, 67(3):593-597.

- 国农学通报,2009,25(10):96-99.
- TIAN H, DUAN M Y, WANG L. Research progress on nitrate reductase function in plants [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(10):96-99.
- [31] 邱昌恩. 重金属对绿球藻硝酸还原酶活性的影响 [J]. 微生物学杂志, 2008, 28(6):40-43.
- QIU C E. Effects of four heavy metal ions on nitrate reductase activity in *Chlorococum* sp. [J]. Journal of Microbiology, 2008, 28(6):40-43.
- [32] 刘云国, 宋筱琛, 王欣, 等. 香根草对重金属镉的积累及耐性研究 [J]. 湖南大学学报(自然科学版), 2010, 37(1):75-79.
- LIU Y G, SONG X C, WANG X, et al. Study of the cadmium accumulation and tolerance of *Vetiveria zizanioides* [J]. Journal of Hunan University(Natural Sciences), 2010, 37(1):75-79.
- [33] CHEN G Y, LI Q S, BAI M X, et al. Nitrogen metabolism in *Acorus calamus* L. leaves induced changes in response to microcystin-LR at environmentally relevant concentrations [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2019, 103(2):280-285.
- [34] 刘娜, 闫志山, 范有君, 等. 不同氮素水平对甜菜氮代谢酶和可溶性蛋白含量的影响 [J]. 中国农学通报, 2015, 31(30):149-154.
- LIU N, YAN Z S, FAN Y J, et al. Effect of different nitrogen application levels on the content of soluble protein and key enzyme activities in nitrogen metabolism of sugar beet [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(30):149-154.
- [35] BERNARD S M, HABASH D Z. The importance of cytosolic glutamine synthetase in nitrogen assimilation and recycling [J]. New Phytologist, 2009, 182(3):608-620.
- [36] 张华珍, 徐恒玉. 植物氮素同化过程中相关酶的研究进展 [J]. 北方园艺, 2011(20):180-183.
- ZHANG H Z, XU H Y. Research progress on the enzymes during plant nitrogen assimilation [J]. Northern Horticulture, 2011(20):180-183.
- [37] DU C Q, LIN J Z, DONG L A, et al. Overexpression of an NADP (H)-dependent glutamate dehydrogenase gene, *TrG-DH*, from *Trichurus improves* nitrogen assimilation, growth status and grain weight per plant in rice [J]. Breeding Science, 2019, 69(3):429-438.
- [38] 周兴本, 王世光, 郭修武, 等. 水分胁迫下肥料配比对葡萄光合速率与氮代谢的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(1):28-36, 78.
- ZHOU X B, WANG S G, GUO X W, et al. Effects of fertilizer ratio on the photosynthetic rate and the nitrogen metabolism of grape under water stress [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2015, 33(1):28-36, 78.
- [39] 王显, 张国良, 霍中洋, 等. 氮硅配施对水稻叶片光合作用和氮代谢酶活性的影响 [J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2010, 31(3):44-49.
- WANG X, ZHANG G L, HUO Z Y, et al. Effects of application of nitrogen combined with silicon on the photosynthesis and activities of nitrogen metabolic enzyme of rice leaf [J]. Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition), 2010, 31(3):44-49.

(责任编辑:李小平)

(上接第 106 页)

- [61] CUI W Z, QIU J F, DAI T M, et al. Circadian clock gene *Period* contributes to diapause via GABAergic-diapause hormone pathway in *Bombyx mori* [J]. Biology, 2021, 10(9):842.
- [62] BAO H B, ZHU H, YU P H, et al. Time-series transcriptomic analysis reveals the molecular profiles of diapause termination induced by long photoperiods and high temperature in *Chilo suppressalis* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(20):12322.
- [63] RIVERON J, BOTO T, ALCORTA E. The effect of environmental temperature on olfactory perception in *Drosophila melanogaster* [J]. Journal of Insect Physiology, 2009, 55(10):943-951.
- [64] 付晓伟, 吴孔明. 迁飞性昆虫对全球气候变化的响应 [J]. 中国农业科学, 2015, 48(S1):1-15.
- FU X W, WU K M. Responses of migratory insects to global climate change [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(S1):1-15.
- [65] WARD N L, MASTERS G J. Linking climate change and species invasion; an illustration using insect herbivores [J]. Global Change Biology, 2007, 13(8):1605-1615.
- [66] JORDANO D, RETAMOSA E C, HAEGER J F. Factors facilitating the continued presence of *Colotis evagore* in southern Spain [J]. Journal of Biogeography, 1991, 18(6):637-646.
- [67] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate change 2021: the physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [M]. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2021.

(责任编辑:陈丽)