

高温对昆虫影响的生理生化作用机理研究进展

杜 尧^{1,*}, 马春森^{1,*}, 赵清华², 马 罡¹, 杨和平¹

(1. 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所 农业部生物防治资源与利用重点开放实验室 北京 100081 ;

2. 中国生物技术发展中心 北京 100081)

摘要 温度是影响昆虫生命活动的重要因素 , 将其与某一时间的种群数量结合 , 可用于对昆虫未来种群数量进行预测预报。过高的环境温度常使昆虫的生长发育、生殖及存活等受到严重影响 , 对这种影响缺乏了解降低了害虫测报的准确性。探明高温对昆虫生理生化的作用机理是了解高温对昆虫生命活动影响的根本途径。总结了高温对昆虫生理生化的重要影响。高温使昆虫表皮的蜡质层瓦解 , 油脂融化 , 表皮渗透性增加 , 虫体大量失水。引起昆虫体内重要离子的浓度发生变化 , 改变许多重要大分子的电荷状态 , 使生物大分子的动力学能量增大 , 离子键、氢键和范德华力降低 , 分子间疏水作用增强 , 大分子保持形状的能力降低 , 空间构象发生改变 , 从而影响生物大分子行使其功能。高温使昆虫细胞骨架瓦解 , 细胞遭到破坏 , 细胞膜内磷脂组分比例改变 , 细胞膜流动性下降。虫体内重要遗传物质 DNA 和 RNA 复杂的二级结构和三级结构在高温下发生改变 , 对昆虫性状的稳定遗传造成严重影响。细胞内蛋白质的数量和种类组成均发生改变 , 原有常温下的蛋白质合成系统关闭 , 空间构象及功能发生变化 , 而产生耐热性物质 (如热激蛋白) 的蛋白质合成系统则开启。高温影响酶及酶促反应速率 , 对昆虫体内神经传导关键酯酶——乙酰胆碱酯酶的影响使昆虫无法进行正常的神经传递 , 丧失躲避不良环境的能力。高温影响脂质、低聚糖等物质的代谢。最后梳理了高温作用下昆虫各种生理生化指标发生变化之间可能存在的关联性 , 并提出高温对昆虫造成伤害的顺序过程假设。讨论了不同程度的高温对昆虫造成死亡的机理可能不同。指出了未来该领域研究的重点内容 , 如高温对昆虫造成损害的最初作用位点 , 高温伤害的完整生理生化路径 , 耐热性产生的生化基础 , 高温对昆虫不同发育阶段或生命过程的具体作用机制等。

关键词 高温 ; 昆虫 ; 生理 ; 生化 ; 作用机理

文章编号 : 1000-0933 (2007) 04-1565-08 中图分类号 : Q142 文献标识码 : A

Effects of heat stress on physiological and biochemical mechanisms of insects : a literature review

DU Yao¹ , MA Chun-Sen^{1,*} , ZHAO Qing-Hua² , MA Gang¹ , YANG He-Ping¹

1 Key Laboratory of Biological Control , Ministry of Agriculture , Institute of Agricultural Environment and Sustainable Development , Chinese Academy of Agricultural Sciences , Beijing 100081 , China

2 China National Center for Biotechnology Development , Beijing 100081 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (4) 1565 ~ 1572.

Abstract : Temperature determines life of insects more than many other environmental factors. The most popular method to predict the population development of insects is based on the initial population density of insects at certain time and the environment temperatures during a certain time period. However , the accuracy of the prediction may reduce because of the unknown effects of very complicated high-temperature patterns under field conditions on development , reproduction and

基金项目 国家科技平台项目 (2005DKA31800 2005DKA21105)

收稿日期 2006-03-17 ; 修订日期 2006-11-28

作者简介 杜尧 (1982 ~) , 女 , 硕士生 , 黑龙江省人 , 主要从事昆虫生态学研究. E-mail : duiyao0203@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : ma_chunsen@cjac.org.cn

Foundation item : The project was financially supported by National Program for R&D Infrastructure and Facility (No. 2005DKA31800 2005DKA21105)

Received date 2006-03-17 ; **Accepted date** 2006-11-28

Biography DU Yao , Master candidate , mainly engaged in insect ecology. E-mail : duiyao0203@126.com

survival of the insects. We summarized and reviewed the research results of physiological and biochemical effects of high-temperature on insects. Extreme high-temperature lead to the wax of the cuticle breaking down , lipid melting , and permeability to water consequently increasing dramatically. The concentrations of important ions in insect cells are changed at high-temperature , then consequently altering the charge state of the macromolecular components of the cell and influencing the function of the macromolecules. High-temperature makes cytoskeleton collapse and causes cells destroyed , the fatty acid composition of its phosphoglycerides changed and the " fluidity" of cellular membranes reduced. High-temperature results in an increase in the kinetic energy of the macromolecule , thereby decreasing the ionic , hydrogen , and van der Waals bonds and increasing hydrophobic interactions of the macromolecule. This , in turn , reduces the ability of the macromolecule to hold its shape and spatial conformation. The structures and functions of DNA and RNA are changed at high-temperature , thus the stable heredity of characters is badly affected. The kinds of proteins and quantities of each one in cell are changed. At high-temperature , the normal pattern of protein synthesis is suppressed , whereas the system for heat-shock conditions is opened. The spatial conformation and function of normal proteins are altered , and new proteins (such as heat shock protein) are produced at the same time. High-temperature inhabits the activity of acetylcholinesterase and disturbs the nerve conduction , and consequently makes insects lose the ability of escaping from detrimental conditions. In addition , the metabolism of lipids and oligosaccharide (e. g. fucose) is affected by high-temperature. We discussed the potential logic relations of various changes in physiology and biochemistry of insects at high-temperature , and suggested a hypothesis about the heat injury process to insects. The injury mechanisms of high-temperatures on insects maybe differ at varying temperature degrees. At last , we pointed out the important aspects in this area needed to be investigated in future. It includes (1) the most sensitive part of the insect's body to high-temperature ; (2) key steps to form a complete mechanism of heat injury to insects ; (3) mechanism for induction of heat tolerance ; and (4) reasons in biochemistry for different responses of different development stages of insects to heat stress.

Key Words : high-temperature ; insect ; physiology ; biochemistry ; mechanism

昆虫是变温动物 ,保持和调节体内温度的能力不强 ,环境温度影响其生命活动中全部化学反应的速率 ,并决定蛋白质的空间构象 ,因此 ,温度是影响昆虫的生长、发育、生殖及存活等生命活动最重要的因素^[1]。当外界环境温度超过一定限度时 ,昆虫的生命活动即会受到严重的影响。

在适宜的温度范围内 ,昆虫的发育速率随着外界温度的升高而加快 ,但当温度升高到一定程度时 ,发育速率反而随温度升高而变慢。在经过 27℃、20h ,而后 36℃、4h 的高温模式作用下 ,二化螟 *Chilo suppressalis* 幼虫的发育时间比在 24℃ 恒温下延长了约 2 周^[2]。有些耐热性弱的昆虫如麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* 在 27.5℃ 的恒温下 ,不能发育到成虫就全部死亡^[3]。相对于自身的适应性 ,有些昆虫在较高温度的作用下甚至会出现滞育现象 ,烟芽夜蛾 *Heliothis virescen* 在 32℃ 及以上温度^[4]、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 在 37℃^[5]、葱蝇 *Delia antiqua* 在 24℃^[6] ,以及蓝桔绕实蝇 *Rhagoletis mendax* 在 35℃^[7] 都会产生滞育现象。高温还会导致昆虫的发育出现畸形。在 35℃ 恒温下饲养的 1~3 龄小菜蛾 *Plutella xylostella* 幼虫 ,会产生小型蛹和成虫 ,且不能正常交配产卵^[8]。化蛹期的黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 在没有预热的情况下将其在 40.5℃ 下热处理 35min ,会产生拱形、球形、卷曲和交叉横脉等畸形翅膀的成虫^[9]。

在高温作用下 ,昆虫的生殖受到明显地抑制。麦无网长管蚜每天经 8h、31℃ 或 33℃ 的高温处理 ,出生率显著下降^[10]。赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 成虫在 50℃ 的恒温下暴露 39min 后不能生殖^[11]。幼虫在适宜温度下发育 ,仅成虫期暴露在高温下 ,成虫的生殖力也会受到抑制。将 30℃ 下饲养获得的四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* 和西非花生豆象 *Callosobruchus subinnotatus* ,在成虫期置于 50℃ 下 ,雌虫产卵量比置于 40℃ 下的分别降低 5 倍和 3 倍^[12]。在幼虫期受过高温刺激 ,即使在成虫期处于适宜温度下 ,昆虫的生殖也会受到抑制。麦无网长管蚜的 4 龄幼虫经过 33℃ 8h 的处理 ,单雌产仔量比 27℃ 下降低 1 倍^[10]。高温作用下 ,

昆虫的存活率也显著下降。麦无网长管蚜成虫死亡率随着温度升高迅速增加,33℃下处理 8h,死亡率迅速达到 90%,在相同高温下接近生殖阶段的 4 龄幼虫和成虫的死亡率显著高于 2~3 龄幼虫^[3]。在极端高温的作用下,昆虫在短时间内即会死亡。苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 幼虫在 52℃ 下 2min^[4]、花斑皮蠹 *Trogoderma variabile* 在 56℃ 下 6min^[5]、赤拟谷盗^[6]和马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*^[7]分别在 60℃ 和 65℃ 的高温下处理 12min 和 10min 都使虫体死亡。

综上所述,高温对昆虫正常的生命活动有极为重要的影响,因此昆虫测报中常用某一时间的昆虫数量(初始密度)结合其未来的环境条件(温度)来推测昆虫的种群数量变化,但昆虫的发育、繁殖、寿命及生活力等在高温下是否已发生了改变,从表象上无法判知。此外,高温对昆虫的影响还常有一定的时滞效应。因此,了解高温对昆虫产生的生理生化损伤,以及这些损伤与昆虫的生长发育、繁殖、存活等的关系有助于提高昆虫种群预测的准确性。同时,在利用高温防治害虫,特别是收获后的粮棉和果品害虫的实践中,通过了解昆虫的热损伤机制,可采取相应的措施避免昆虫产生抗热性,提高昆虫的高温防治效果。迄今为止,已经从不同的侧面对高温造成昆虫机体损害甚至死亡的生理生化机制做了探索,综合现有文献资料,大致可归纳为:高温导致(1)昆虫体内失水;(2)细胞内离子浓度改变;(3)细胞骨架、细胞膜遭到破坏;(4)神经传导紊乱;(5)生物大分子(蛋白质、DNA、RNA 和酶等)的结构和功能改变。本文拟对这些环节的研究进展进行概述。

1 高温对昆虫影响的生理生化作用机理

1.1 导致体内含水量降低

昆虫在无法采取行为活动躲避高温时,首先通过增加对体内水分的蒸发作用来降低体内及体表温度,避免高温的伤害^[8]。一种取食豆科植物的蝉 *Diceroprocta apache*^[9]和另一种蝉 *Okanagodes gracilis*^[20]都能通过体表分泌液体来降温,在环境温度超过 45.5℃ 时,*D. apache* 可通过体表渗透失水使体温降至低于环境温度 2.9℃。当外界温度超过 30℃,非洲飞蝗 *Locusta migratoria migratorioides*^[21]和一种剑角蝗 *Romalea guttata*^[22]体表开始蒸发失水。此外,黑菌虫 *Alphitobius diaperinus* 在高温时也通过体表失水来降温^[23]。

在干热环境中,昆虫体内失水是不可避免的^[18]。昆虫处于适宜温度范围时,其表皮内的蜡质层和油脂等为虫体提供了一个天然的水分保持系统^[24]。当环境温度高出某一阈值时,蜡质层开始瓦解^[18],油脂开始融化^[25],这些变化导致了昆虫表皮的水分渗透急剧增加,失水量急剧上升,这一温度阈值称为临界转变温度(Critical Transition Temperature)^[26]。当温度高于临界转变温度时,昆虫摄入与丧失的水分平衡失调,开始大量失水^[27]。不同种类的昆虫及同种昆虫的不同发育阶段有不同的临界转变温度^[26],一般变化在 30~60℃ 之间,主要与昆虫表皮内的碳氢化合物数量不同有关^[24]。如红尾肉蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 非滞育蛹的临界转变温度为 30℃,而滞育蛹则为 39℃^[27],其原因是滞育蛹体内碳氢化合物的数量几乎是滞育蛹的两倍^[28]。

1.2 导致细胞内微环境改变

高温使昆虫正常的细胞水分平衡遭到破坏,细胞失水导致其渗透压增加,体内失水使体液离子浓度增加,进而对细胞产生不可恢复的损伤^[24],最终使昆虫机体受损甚至死亡。环境温度高于 47℃ 时,拟步甲 *Centrioptera muricata* 血淋巴内的 pH 值下降^[29]。在高于 40℃ 时,甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 血淋巴内 K⁺、Ca²⁺ 以及游离氨基酸浓度升高,碳水化合物浓度则显著下降^[30]。在细胞微环境内,细胞液内的小分子对细胞的微环境异常重要。这些小分子(如 K⁺、Ca²⁺ 和 H⁺)影响细胞大分子(蛋白质和核苷酸)的电荷状态,进而影响大分子的功能以及形成分子结构的能力^[31]。

1.3 对细胞结构的作用

高温可改变细胞微环境,也对细胞结构有重要影响作用。在 37℃ 下对黑腹果蝇进行试验,发现经 30min 热处理后,其晶胚内的中间纤维骨架处于完全瓦解状态^[32]。关于高温所引起的细胞结构改变,在昆虫方面的研究并不多,除黑腹果蝇外尚未在其它昆虫种类中展开。高温对细胞结构的破坏作用在哺乳动物细胞的研究中得到佐证,中华豚鼠(*Chinese hamster*)肾细胞内的肌动蛋白纤维在 45℃ 下完全瓦解^[33],卵巢细胞骨架则在 42℃ 下即瓦解^[34]。细胞骨架的改变对细胞膜的完整性和流动性存在很大的影响。细胞膜是二维疏水膜,它

的动力学特性对生物体至关重要^[35]。细胞膜的流动性受胆固醇含量的高低、不饱和键的多少、卵磷脂与鞘磷脂的比例以及膜蛋白的运动性等因子的影响。高温导致细胞膜流动性的改变是高温对昆虫的生理过程产生影响的重要方面。在高温下,昆虫等节肢动物的细胞膜属性及其流动性都发生了改变^[36]。如弹尾虫 *Folsomia candida* 在近 35℃ 下处理 120 min,其细胞膜内的磷脂脂肪酸组成比例发生改变,无法维持其最佳的细胞膜流动性^[37]。神经系统功能的正常发挥与膜的完整性密切相关。随着温度的升高,细胞膜内的饱和脂肪酸比例升高,不饱和脂肪酸比例下降,导致细胞膜流动性下降。在高温的作用下,神经元细胞膜流动性下降,细胞膜磷脂酶 A₂ 活性增高,水解反应增强,产生多种脂肪酸和磷酸化碱基,从而造成了细胞膜代谢和神经信号传导的紊乱,对虫体造成损伤^[38]。

1.4 对生物大分子空间构象的影响

生物大分子的空间构象是决定其生物活性的关键结构,空间构象的改变常会导致其功能的改变。生物大分子的空间构象是由以下相互作用的因素所决定:(1)大分子亚单位的数量、组成及性质;(2)大分子化学键的种类和数量;(3)大分子的动力学能量水平。以上任一因素的变化均可导致大分子构象及其功能的改变^[24]。温度升高使生物大分子的动力学能量增大,离子键、氢键和范德华力降低,分子间的疏水作用增强,因此使大分子保持形状的能力降低,空间构象发生改变^[38,39]。

RNA 和 DNA 复杂的二级结构和三级结构是其在生命体内发挥作用的基础,构象的复杂化使它们易受温度的影响。在细胞核内发生的一系列生化过程,包括 RNA 的转录、翻译、同核糖体蛋白质的结合等,以及核仁自身都对温度很敏感。一种摇蚊 *Chironomus thummi* 的唾液腺细胞在 35℃ 下处理 1h 后,在光学显微镜下就可观察到核仁内原本的致密纤维组分(dense fibrillar component,简称 DFC)有颗粒状成分出现且空间分离很明显,DFC 内的 rDNA(只转录 rRNA 的 DNA)发生了构象的改变且产生了新物质(热激蛋白)^[40]。黑腹果蝇在 29℃ 下处理后,其染色体内的 DNA 发生隐性突变^[41]。DNA、RNA 等遗传物质在高温下的改变,对昆虫性状的遗传会产生重要影响。

1.5 诱导热激蛋白的产生

在高温作用下,细胞内大分子的数量和种类组成均发生改变,最显著的是蛋白质合成形式的变化。昆虫对温度突然升高的反应是中止蛋白质的正常合成,且表达一种与昆虫耐热性有关的新蛋白——热激蛋白(Heat Shock Proteins,简称 Hsp)^[42~44]。一般来说,昆虫体内热激蛋白的表达量越高,其耐热性就越强^[45,46]。高温下,黑腹果蝇成虫经不同的处理时间,可产生不同数量的 Hsp70,而黑腹果蝇成虫的耐热性与 Hsp70 的表达量呈正相关^[47]。热激蛋白基因的存在还与昆虫细胞获得耐热性的速度有关。携带 12 种 Hsp70 原始基因的黑腹果蝇比无 Hsp70 基因的野生型获得耐热性的速度要快的多^[48]。人为加入 Hsp70 拷贝基因的黑腹果蝇的培养细胞,获得耐热性的速度比无 Hsp70 拷贝基因的正常细胞快,而携带 Hsp70 原始基因的培养细胞获得耐热性的速度更快^[49]。

昆虫耐热性的获得,与热激蛋白的分子伴侣作用有关^[50~52]。在热激蛋白和其它分子伴侣的作用下,可减少高温对热敏蛋白的损害。高温可导致蛋白质的空间构象发生改变,处于折叠阶段的蛋白质尤其易受高温影响而损伤^[38]。一些热激蛋白如 Hsp70 和 Hsp60,似乎有能力辨认出许多未折叠蛋白的共同构型。在接下来的蛋白质合成过程中,这些分子伴侣可用于引导新合成蛋白质代替受损伤的蛋白质。如 Hsp70 可暂时以非共价方式连接到已变性的蛋白质上,使构象发生可逆改变的蛋白质恢复其原有构象;Hsp70 也可以同样方式连接到新合成的蛋白质上,防止蛋白质间的不当联结,并将折叠好的蛋白质定位到其正常位置^[53]。在高温下,大多数蛋白质合成系统关闭,因而高温下产生热激蛋白的主要功能可能是保持细胞内现有蛋白质的完整性^[24]。

1.6 对酶活性的影响

温度对酶及酶促反应速率的影响极为显著。高温作用下,与昆虫神经传导有关的乙酰胆碱酯酶(AchE)发生的改变典型地说明了温度对酶的影响作用。高温可导致乙酰胆碱酯酶产生致死性改变,简单的点突变

(一个氨基酸被另一个所替代)即可对有机体能否进行正常的神经传递产生重大影响。黑腹果蝇饲养在 29℃ 以上时,产生一种基因型为 Ace^{U40} 的乙酰胆碱酯酶突变,使果蝇不能进行神经传导^[54]。这种热敏感表型的基础是在一个特定点发生了脯氨酸代替了亮氨酸的突变,酶构象过分折叠,使其活性下降,不能进行兴奋性传递,最终造成昆虫在高温下死亡^[55]。

高温可使乙酰胆碱酯酶发生以上永久的不可恢复的突变,也可导致这种酶产生可恢复的暂时性失活。将乙酰胆碱酯酶连同其鸡胸胚胎培养基一起置于 45℃ 下,酶的活性丧失,当温度恢复到 37℃ 下时部分乙酰胆碱酯酶的活性得到恢复^[56]。导致乙酰胆碱酯酶暂时失活后又部分恢复的具体作用机制目前尚不十分清楚。Jerry & Israel 发现加入蛋白抑制剂后,仍有少量已失活的乙酰胆碱酯酶能恢复其活性,说明酶活性的恢复不需要热激蛋白的重新合成,但热激蛋白在酶的活性恢复中可能通过分子伴侣方式发挥一定作用^[57]。

1.7 对某些脂代谢及糖代谢的影响

某些脂质及相关的过氧化反应对高温也很敏感。如将沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 置于 45℃ 下时,其飞行肌细胞内线粒体的胆固醇浓度比在常温下显著升高^[58]。随着外界环境温度升高,活体家蝇 *Musca domestica* 体内油脂的过氧化反应加剧,从而导致戊烷的累积显著增加^[59]。昆虫体内碳水化合物消耗速率也会受高温的影响。将冬季低温下的甲虫 *Morimus funereus* 的幼虫置于 30℃ 时,较胖虫体内的糖原质储备很快就被利用,且在 3d 内几乎耗尽^[60]。

2 展望

综上所述,已有的研究从不同的侧面阐述了高温作用下昆虫生理生化现象或指标的变化,如:体内失水、细胞内重要离子浓度改变、细胞骨架瓦解、细胞膜流动性增加、生物大分子失活、热激蛋白的产生、过氧化反应增强等。但许多关键性问题,如昆虫身体最先感知温度变化的部位(器官或组织)在哪里?哪一个位点是高温对昆虫作用的最初位点?虫体内最先受到高温影响的物质是什么?以上这些变化之间是否有内在的关联?有什么关联?这些问题尚未搞清。能否通过仔细分析,将这些变化发生的逻辑次序勾画出来,如:高温首先使昆虫表皮内的蜡质层瓦解,油脂融化,破坏了昆虫体壁的保水结构,导致虫体大量失水;由于失水使虫体内重要离子如 H⁺、K⁺、Ca²⁺ 的浓度发生改变,首先影响神经传导的关键物质乙酰胆碱酯酶的结构和功能,扰乱或破坏神经的正常传导,使昆虫处于昏迷状态。同时,这些离子浓度的变化,还直接影响生物大分子如蛋白质和核苷酸表面的电荷状态,使 DNA、RNA 等重要物质发生结构改变,扰乱或破坏了蛋白质的正常合成。在高温作用下,细胞内的纤维骨架瓦解,使细胞膜的流动性发生改变,破坏了细胞的完整性。以上假设是否成立,目前这些研究是否仍有遗漏的关键环节,还需要层层深入,在组织、细胞和分子水平上系统地进行完整的研究和阐述。

不同程度的高温对昆虫造成伤害的具体作用也可能不同。如赤拟谷盗老熟幼虫在 60℃ 下 10min 即死亡^[61],但在 48℃ 下 67min 后才死亡^[61]。此外,昆虫在不同的发育阶段对高温的耐受性也不尽相同。小麦无网长管蚜在 31℃ 以上的高温作用下,1~3 龄幼虫的耐热性大于 4 龄幼虫和成虫^[10,13]。昆虫产生耐热性以及造成同种昆虫在不同发育阶段耐热性不同的原因是什么?昆虫在热刺激作用下会产生热激蛋白,但热激蛋白对昆虫生理机能的具体保护机制是什么?为什么会产生不同种类的热激蛋白?且同一器官的不同组织或不同的发育阶段所表达的热激蛋白不同?目前还远远没有了解到热激蛋白反应的整体复杂性。耐热性与热激蛋白之间的关联也并不是绝对的,耐热性的产生除与热激蛋白的表达有关外,海藻糖也可能与耐热性存在某种联系。试验表明酿酒酵母 *Saccharomyces cerevisiae* 在高温下海藻糖含量明显升高,且耐热性也增强^[62-64]。在高温胁迫下昆虫海藻糖含量的变化尚未见报道,但在缺氧条件下,黑腹果蝇细胞内通过海藻糖合成酶产生的海藻糖具有保护果蝇细胞免受低氧损伤的作用^[65]。昆虫体内海藻糖的含量在高温下是否发生变化,其对昆虫是否具有保护作用,若有则这种作用的机制是什么?这些问题都有待进一步的研究和探索。

高温不仅关系到昆虫的生死存亡,也会对昆虫的生长发育和生殖造成很大影响^[8,10,13]。Neven 认为高温对昆虫发育和生殖的影响与内分泌系统的变化有关^[66],高温可抑制或促进昆虫发育和生殖所需激素的分泌,

如抑制卵黄磷蛋白的合成,使昆虫的生殖率随着温度升高而骤减,使蜕皮激素、保幼激素或滞育激素分泌过多,从而导致昆虫无法完成正常发育或发育滞后。但高温对昆虫生长发育、生殖及死亡影响的机理是否完全相同?若不同有何差异?目前的研究还无法证实。因此,在今后的工作中可将这三者分别进行研究,以明确高温对昆虫生长发育、生殖及死亡的作用机制的相关性和差异性。

References :

[1] Hoffmann K H. Metabolic and enzyme adaptation to temperature. In :Hoffmann K. H. ed. Environmental Physiology and Biochemistry of Insects. Berlin ,Heidelberg ,New York and Tokyo :Springer Verlag ,1985. 1 -2.

[2] Luo J ,Zhang X X ,Zhai B P ,*et al.* Effect of high temperature on the growth ,survival and reproduction of a laboratory population of the rice stem borer *Chilo suppressalis* Walker. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (4) :931 -936.

[3] Dean G J. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) ,*Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem. Aphididae). *Bulletin of Entomological Research* ,1974 ,63 :401 -409.

[4] Butler G D ,Wilson L T ,Henneberry T J. *Heliothis virescens* (Lepidoptera :Noctuidae) :Initiation of Summer diapause. *Journal of Economic Entomology* ,1985 ,78 :320 -324.

[5] Nibouche S. High temperature induced diapause in the cotton bollworm shape *Helicoverpa armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* ,1998 ,87 :271 -274.

[6] Ishikawa Y ,Yamashita T ,Nomura M. Characteristics of summer diapause in the onion maggot ,*Delia antiqua* (Diptera :Anthomyiidae). *Journal of Insect Physiology* ,2000 ,46 :161 -167.

[7] Teixeira L A ,Polavarapu S. Evidence of a heat-Induced quiescence during pupal development in *Rhagoletis mendax* (Diptera :Tephritidae). *Environmental Entomology* ,2005 ,34 (2) :292 -297.

[8] Ma C S ,Chen R L. Effects of temperature on development and reproduction of the diamond-back moth ,*Plutella xylostella* L. *Journal of Jilin Agricultural Sciences* ,1993 ,3 :44 ~49.

[9] Williams K D ,Helin A B ,Posluszny J ,*et al.* Effect of heat shock ,pretreatment and hsp70 copy number on wing development in *Drosophila melanogaster*. *Molecular Ecology* ,2003 ,12 (5) :1165 -1177.

[10] Ma C S ,Hau B ,Poehling H M. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid ,*Metopolophium dirhodum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* ,2004 ,110 :65 -71.

[11] Mahroof R ,Subramanyam B ,Flinn P. Reproductive performance of *Tribolium castaneum* (Coleoptera :Tenebrionidae) exposed to the minimum heat treatment temperature as pupae and adults. *Journal of Economic Entomology* ,2005 ,98 (2) :626 -633.

[12] Lale N E ,Vidal S. Simulation studies on the effects of solar heat on egg-laying ,development and survival of *Callosobruchus maculatus* (F.) and *Callosobruchus subinnotatus* (Pic) in stored bambara groundnut *Vigna subterranea* (L.) Verdcourt. *Journal of Stored Products Research* ,2003 ,39 (5) :447 -458.

[13] Ma C S ,Hau B ,Poehling H M. The effect of heat stress on the survival of the rose grain aphid ,*Metopolophium dirhodum* (Hemiptera :Aphididae). *European Journal of Entomology* ,2004 ,101 :327 -331.

[14] Wang S ,Yin X ,Tang J ,*et al.* Thermal resistance of different life stages of codling moth (Lepidoptera :Tortricidae). *Journal of Stored Products Research* ,2004 ,40 (5) :565 -574.

[15] Wright E J ,Sinclair E A ,Annis P C. Laboratory determination of the requirements for control of *Trogoderma variable* (Coleoptera :Dermestidae) by heat. *Journal of Stored Products Research* ,2001 ,38 (2) :147 -155.

[16] Boina D ,Subramanyam B. Relative susceptibility of *Tribolium confusum* life stages exposed to elevated temperatures. *Journal of Economic Entomology* ,2004 ,97 (6) :2168 -2147.

[17] Pelletier Y. Determination of the lethal high temperature for the Colorado potato beetle (Coleoptera :Chrysomelidae). *Canadian Agricultural Engineering* ,1998 ,40 (3) :185 -189.

[18] Henry D ,Prange H D. Evaporative cooling in insects. *Journal of Insect Physiology* ,1996 ,42 (5) :493 -499.

[19] Toolson E C. Water profligacy as an adaptation to hot deserts :water loss and evaporative cooling in the Sonoran desert cicada *Diceroptera apache* (Homoptera :Cicadidae). *Physiological Zoology* ,1987 ,60 :379 -385.

[20] Allen F ,James E ,Heath M S ,*et al.* Thermoregulation and evaporative cooling in the cicada *Okanagodes gracilis* (Homoptera :Cicadidae). *Comparative Biochemistry and Physiology—A Physiology* ,1992 ,102 (4) :751 -757.

[21] Loveridge J P. The control of water loss in *Locusta migratoria migratorioides* R. and E. II. water loss through the spiracles. *Journal of Experimental Biology* ,1968 ,49 :15 -29.

- [22] Quinlan M C , Hadley N F. Gas exchange , ventilatory patterns and water loss in two lubber grasshoppers : quantifying cuticular and respiratory transpiration. *Physiological Zoology* , 1993 , 66 : 628 – 642.
- [23] Salin C , Vernon P , Vannier G. Effects of temperature and humidity on transpiration in adults of the lesser mealworm , *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera : Tenebrionidae) . *Journal of Insect Physiology* , 1999 , 45 (10) : 907 – 914.
- [24] Denlinger D L , Yocum G D. Physiology of heat sensitivity. In : Hallman G J & Denlinger D L. eds. *Temperature Sensitivity in Insects and Application in Integrated Pest Management* , Oxford : Westview Press , 1998. 29.
- [25] Gibbs A G. Lipid melting and cuticular permeability : New insights into an old problem. *Journal of Insect Physiology* , 2002 , 48 (4) : 391 – 400.
- [26] Hadley N R. *Water Relations of Terrestrial Arthropods*. San Diego : Academic Press , 1994.
- [27] Yoder J A , Denlinger D L. Water balance in flesh fly pupae and water vapor absorption associated with diapause. *Journal of Experimental Biology* , 1991 , 157 : 273 – 286.
- [28] Yoder J A , Blomquist G J , Denlinger D L. Hydrocarbon profiles from puparia of diapausing and non diapausing flesh flies (*Sarcophaga crassipalpis*) reflect quantitative rather than qualitative differences. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* , 1995 , 28 : 377 – 385.
- [29] Ahearn G A. Changes in hemolymph properties accompanying heat death in the desert tenebrionid beetle *Centrioptera muricata*. *Comparative Biochemistry and Physiology—A Physiology* , 1970 , 33 : 845 – 857.
- [30] Cohen A , Patana R. Ontogenetic and stress-related changes in hemolymph chemistry of beet armyworm. *Comparative Biochemistry and Physiology—A Physiology* , 1982 , 71 : 193 – 198.
- [31] Hochachka P W , Somero G N. *Biochemical Adaptation*. Princeton : Princeton University Press , 1984.
- [32] Walter M F , Petersen N S , Biessmann H. Heat shock causes the collapse of the intermediate filament cytoskeleton in *Drosophila* embryos. *Developmental Genetics* , 1990 , 11 : 270 – 279.
- [33] Ohtsuka K , Liu Y C , Kaneda T. Cytoskeletal thermotolerance in NPK cells. *International Journal of Hyperthermia* , 1993 , 9 : 115 – 124.
- [34] Hargis M T , Storck C W , Wickstrom E , *et al.* Hsp27 anti-sense oligonucleotides sensitize the microtubular cytoskeleton of Chinese hamster ovary cells grown at low pH to 42°C-induced reorganization. *International Journal of Hyperthermia* , 2004 , 20 (5) : 491 – 502.
- [35] Singer S J. The molecular organization of membranes. *Annual Review of Biochemistry* , 1974 , 43 : 805 – 833.
- [36] Rensing L , Ruoff P. Temperature effect on entrainment , phase shifting , and amplitude of circadian clocks and its molecular bases. *Chronobiology International* , 2002 , 19 (5) : 807 – 864.
- [37] Holmstrup M , Hedlund K , Borisse H. Drought acclimation and lipid composition in *Folsomia candida* : implications for cold shock , heat shock and acute desiccation stress. *Journal of Insect Physiology* , 2002 , 48 (10) : 961 – 970.
- [38] Jaenicke R. Protein stability and molecular adaptation to extreme conditions. *European Journal of Biochemistry* , 1991 , 202 : 715 – 728.
- [39] Somero G N. Proteins and temperature. *Annual Review of Physiology* , 1995 , 57 : 43 – 68.
- [40] Morcillo G , Gorab E , Tanguay R M , *et al.* Specific intranucleolar distribution of Hsp70 during heat shock in polytene cells. *Experimental Cell Research* , 1997 , 236 : 361 – 370.
- [41] Oh S Y , Kim Y T. Temperature-sensitive paralytic behavior of shibire is altered in cAMP defective mutations of *Drosophila*. *Korean Journal of Genetics* , 2003 , 25 (2) : 147 – 153.
- [42] Stanley K , Fenton B. A member of the HSP60 gene family from the peach potato aphid , *Myzus persicae* (Sulzer) . *Insect Molecular Biology* , 2000 , 9 (2) : 211 – 215.
- [43] Pirkkala L , Nykanen P , Sistonen L. Roles of the heat shock transcription factors in regulation of the heat shock response and beyond. *The FASEB Journal* , 2001 , 15 : 1118 – 1131.
- [44] Hsu A L , Murphy C T , Kenyon C. Regulation of aging and age-related disease by DAF-16 and heat-shock factor. *Science* , 2003 , 300 (5628) : 2033.
- [45] Le B E , Valenti P , Lucchetta P , *et al.* Effects of mild heat shocks at young age on aging and longevity in *Drosophila melanogaster*. *Biogerontology* , 2001 , 2 : 155 – 164.
- [46] Murphy C T , McCarroll S A , Barmann C I , *et al.* Genes that act downstream of DAF-16 to influence the lifespan of *Caenorhabditis elegans*. *Nature* , 2003 , 424 : 277 – 283.
- [47] Dahlgaard J , Loeschke V , Michalak P , *et al.* Induced thermotolerance and associated expression of the heat-shock protein Hsp70 in adult *Drosophila melanogaster*. *Functional Ecology* , 1998 , 12 : 786 – 793.
- [48] Welte M A , Tetrault J M , Dellavalle R P , *et al.* A new method for manipulating transgenes : Engineering heat tolerance in a complex multicellular organism. *Current Biology* , 1993 , 3 : 842 – 853.
- [49] Solomon J M , Rossi J M , Golic K , *et al.* Changes in Hsp70 alter thermotolerance and heat-shock regulation in *Drosophila*. *New Biologist* , 1991 , 3 : 1106 – 1120.

[50] Beckmann R P , Mizzen L A , Welch W J. Interaction of HSP70 with newly synthesized proteins : Implications for protein folding and assembly. *Science* ,1990 ,248 :850 – 854.

[51] Gething M J , Sambrook J. Protein folding in the cell. *Nature* ,1992 ,355 (6355) :33 – 45.

[52] Rassow J , Voos W , Pfanner N. Partner proteins determine multiple functions of Hsp70. *Trends in Cell Biology* ,1995 ,5 (5) :207 – 212.

[53] Ungermann C , Neupert W , Cyr D M. The role of hsp70 in conferring unidirectionality on protein translocation into mitochondria. *Science* ,1994 ,266 :1250 – 1253.

[54] Greenspan R J , Finn J A , Hall J C. Acetylcholinesterase mutants in *Drosophila* and their effects on the structure and function of the central nervous system. *Journal of Comparative Neurology* ,1980 ,189 :741 – 774.

[55] Mutero A , Bride J M , Pralavorio M , *et al.* *Drosophila melanogaster* acetylcholinesterase : Identification and expression of two mutations responsible for cold- and heat-sensitive phenotypes. *Molecular and General Genetics* ,1994 ,243 :699 – 705.

[56] Jerry E , Lilly T , Israel S. Effect of heat shock on acetylcholinesterase activity in chick muscle cultures. *FEBS Letters* ,1991 ,293 (1) :16 – 20.

[57] Jerry E , Israel S. The activity of an endoplasmic reticulum-localized pool of acetylcholinesterase is modulated by heat shock. *Journal of Biological Chemistry* ,1995 ,270 (9) :4466 – 4472.

[58] Downer R G , Kallapur V L. Temperature-induced changes in lipid composition and transition temperature of flight muscle mitochondria of *Schistocerca gregaria*. *Journal of Thermal Biology* ,1981 ,6 :189 – 194.

[59] Sohal R S , Muller A , Koletzko B , *et al.* Effect of age and ambient temperature on n-pentane production in adult housefly , *Musca domestica*. *Mechanisms of Ageing and Development* ,1985 ,29 (3) :317 – 326.

[60] Ivanovic J. Metabolic response to stressors. In : Ivanovic J & M. Jankovic-Hladni. eds. *Hormones and Metabolism in Insect Stress*. Boca Raton , Florida : CRC Press ,1991. 27 – 67.

[61] Johnson J A , Valero K A , Wang S , *et al.* Thermal death kinetics of red flour beetle (Coleoptera : Tenebrionidae). *Journal of Economic Entomology* ,2004 ,96 ,7 :1868 – 1873.

[62] Hottiger T , De Virgilio C , Hall M N , *et al.* The role of trehalose synthesis for the acquisition of thermotolerance in yeast-II physiological concentrations of trehalose increase the thermal stability of proteins in vitro. *European Journal of Biochemistry* ,1994 ,219 (1-2) :187 – 193.

[63] Paik S K , Yun H S , Iwahashi H , *et al.* Effect of trehalose on stabilization of cellular components and critical targets against heat shock in *Saccharomyces cerevisiae* KNU5377. *Journal of Microbiology and Biotechnology* ,2005 ,15 (5) :965 – 970.

[64] Bulman A L , Nelson H C. Role of trehalose and heat in the structure of the C-terminal activation domain of the heat shock transcription factor. *Proteins : Structure , Function and Genetics* ,2005 ,58 (4) :826 – 835.

[65] Chen Q , Behar K L , Xu T , *et al.* Expression of *Drosophila* trehalose-phosphate synthase in HEK-293 cells increases hypoxia tolerance. *The Journal of Biological Chemistry* ,2003 ,278 (49) :49113 – 49118.

[66] Neven L G. Physiological responses of insects to heat. *Postharvest Biology and Technology* ,2000 ,21 :103 – 111.

参考文献：

[2] 罗 举,张孝羲,翟保平,等. 高温对二化螟实验种群生长、存活和繁殖的影响. *生态学报* 2005 25 (4) 931 ~ 936.

[8] 马春森,陈瑞鹿. 温度对小菜蛾 (*Plutella xylostella* L.)发育和繁殖影响的研究. *吉林农业科学* ,1993 ,3 :44 ~ 49.