

鳞翅目昆虫的温度适应性研究进展

赵岩⁺, 姜宇阳⁺, 石家宜, 胡迎接, 黄霖, 侯有明^{*}

福建农林大学, 农林生物安全全国重点实验室, 福建 福州 350002

摘要: 全球气候变化的加剧使温度波动成为影响昆虫生存与繁衍的关键因素之一, 对其生长发育、繁殖、种群动态等生命活动产生深远影响。鳞翅目作为昆虫纲中多样性最丰富的类群之一, 涵盖多种重要的农林害虫, 研究其温度适应性具有重要意义。本文系统综述了鳞翅目昆虫温度适应性的研究进展, 重点探讨温度对生长发育和繁殖的影响、温度驱动的行为适应和分布格局变化等生态响应、生理生化机制和分子调控网络, 并分析了相关研究方法。本文揭示了鳞翅目昆虫应对温度胁迫具有独特的体表结构和调控网络, 这些发现不仅为解析昆虫适应气候变化的进化机制提供了理论依据, 也为制定基于温度敏感性的害虫防控策略奠定了科学基础。

关键词: 鳞翅目昆虫; 温度适应性; 生理生化响应; 分子调控机制; 生态适应; 害虫防治



开放科学标识码
(OSID 码)

Research progress on thermal adaptability of Lepidoptera insects

ZHAO Yan⁺, JIANG Yuyang⁺, SHI Jiayi, HU Yingjie, HUANG Lin, HOU Youming^{*}

State Key Laboratory of Agricultural and Forestry Biosecurity, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China

Abstract: The intensification of global climate change has made temperature fluctuations a critical abiotic factor affecting the survival and reproduction of ectothermic animals such as insects. These thermal fluctuations profoundly influence biological processes including growth, development, reproduction, and population dynamics, potentially reshaping the distribution patterns and ecological adaptability of species. Lepidoptera, one of the most diverse orders belonging to Insecta, includes numerous major pests in agriculture and forestry. Accordingly, the research on their thermal adaptation mechanisms is particularly significant. This paper systematically reviews the progress in research on thermal adaptation of Lepidopteran insects, focusing on the effects of temperature on insect growth, development, and reproduction, temperature-driven behavioral adaptation and ecological responses such as distribution pattern changes, physiological/biochemical mechanisms and molecular regulatory networks, and related research methods. It reveals that Lepidopteran insects possess unique body surface structures and regulatory networks for coping with thermal stress. The findings not only provide a theoretical basis for deciphering the evolutionary mechanisms of insect adaptation to climate change but also lay a scientific foundation for developing temperature-sensitive pest control strategies.

Key words: Lepidoptera insects; thermal adaptation; physiological and biochemical responses; molecular regulatory mechanisms; ecological adaptation; pest management

鳞翅目 Lepidoptera 是昆虫纲中物种多样性最丰富的类群之一, 包含约 18 万种已知物种, 主要包括蝶类与蛾类 (Kristensen *et al.*, 2007)。这类昆虫在生态系统中占据关键地位, 既是维系植物传粉网络的重要媒介, 又是危害农林生产的主要害虫类

群。作为典型的变温动物, 鳞翅目昆虫的生理过程和行为特征受环境温度的显著调控 (Buckley, 2022), 其广泛的地理分布范围 (从热带到极地) 和复杂的变态发育过程 (包括卵、幼虫、蛹和成虫 4 个对温度敏感性各异的发育阶段) 使其成为研究温度

收稿日期 (Received): 2025-02-22 接受日期 (Accepted): 2025-04-15

基金项目: 国家自然科学基金联合基金 (U22A20489); 国家重点研发计划项目 (2022YFC2601405); 福建省自然科学基金 (2024J01377); 福建省中青年教育科研项目 (JAT231025)

作者简介: 赵岩, 女, 博士, 讲师。研究方向: 外来入侵昆虫。E-mail: zhaoyan1996@126.com; 姜宇阳, 女, 硕士研究生。研究方向: 外来入侵害虫。E-mail: 15290237632@163.com

⁺ 同等贡献作者 (The two authors contributed equally to this work)

^{*} 通信作者 (Author for correspondence), 侯有明, E-mail: ymhou@fafu.edu.cn

适应机制的理想模型(Mutamiswa *et al.*, 2023)。在当前气候变暖背景下,深入理解鳞翅目昆虫的温度适应性不仅对解析物种进化机制具有重要意义,也为制定基于温度敏感性的害虫防控策略和保护关键传粉物种提供了科学依据(Dai, 2023)。

温度通过调控代谢速率、繁殖周期和地理分布,塑造鳞翅目昆虫的适应性进化(Ma & Ma, 2016)。为应对温度变化,它们存在多层次的响应机制,包括行为调节(如趋温迁徙)、生理响应(如血淋巴中甘油浓度升高以增强抗冻性)、分子调控(如热激蛋白表达)及表型可塑性(如滞育调控)等(Hallman & Denlinger, 2019)。例如,热带与温带物种表现出显著不同的温度耐受阈值(Bale, 2002; Boucek *et al.*, 2016; Kellermann *et al.*, 2012),而短期应激(如热激蛋白诱导)(Izadi *et al.*, 2024; Ramiwas *et al.*, 2023; Zhao *et al.*, 2023)和中长期适应(如基因表达调整)(王琳和马春森, 2013; Colinet *et al.*, 2015)共同维持其环境适应性。此外,温度波动还通过种间互作影响群落结构,并与栖息地片段化协同威胁鳞翅目种群的恢复力(Mutamiswa *et al.*, 2023; Piessens *et al.*, 2009)。

当前,鳞翅目昆虫的温度适应性研究多集中于单一环境因子或特定生理通路的作用机制,而对温度-湿度-光周期等多因素协同效应及对种间互作的影响仍缺乏系统性认识。未来研究需采用多组学整合方法(如基因组学、代谢组学)结合生态模型,深入解析温度适应性的遗传调控网络和表观遗传机制(Sexton & Harris, 2015)。同时,加强应用层面研究,例如基于温度敏感性的害虫防控技术研发(如天敌昆虫低温储存技术)(Hallman & Denlinger, 2019)和抗药性治理策略优化(Ma *et al.*, 2015b)。本文系统综述了鳞翅目昆虫温度适应性的研究进展,重点探讨其生理、分子及生态机制,并展望未来研究方向,以期对气候变化下的生物多样性保护和害虫管理提供理论依据。

1 温度对鳞翅目昆虫的生物学影响

1.1 生长发育速率的温度响应

作为典型的变温动物,昆虫的代谢速率与环境温度在耐受阈值范围内呈正相关。如,丛林斜眼褐蝶 *Bicyclus anynana* (Butler) 在高温下通过提前羽化缩短生活史周期以规避不利气候(Karl *et al.*, 2011); 稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*

(Guenée) 在 30 °C 时卵期仅为 5 d,而在 20 °C 时延长至 12 d (张孝羲等, 1981)。温度-体型理论(temperature-size rule, TSR)指出,高温虽加速昆虫发育,却常导致个体体型缩小。如,番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* (Meyrick) 在 20~30 °C 内,发育周期从 60 d 缩短至 30 d,但成虫体重显著减轻(李栋等, 2019)。当温度超过耐受阈值时,昆虫的发育速率也可能延缓。例如,随着温度升高,暴露时间延长,舞毒蛾 *Lymantria dispar* (L.) 3 龄幼虫生长速率急剧下降,蛹发育时间显著增加(Banahene *et al.*, 2018); 番茄潜叶蛾在 36 °C 时幼虫死亡率增加 60% 并出现发育停滞(刘学琴和张治科, 2024)。低温胁迫则通过抑制几丁质合成酶活性阻碍幼虫体壁硬化。如,番茄潜叶蛾卵在 10 °C 以下时胚胎发育完全停滞(Zhou *et al.*, 2024)。另一方面,低温降低线粒体 ATP 生成效率,破坏能量代谢平衡,阻碍正常生长(杜尧等, 2007; Martinez *et al.*, 2017)。积温模型的适用性存在地理变异,热带种群的有效积温($K = 315.5$ 日·度)显著低于温带种群($K = 405.2$ 日·度),表明不同气候带种群在长期热适应中形成差异化能量分配策略(Marchioro *et al.*, 2017)。

1.2 繁殖特征的温度调控

温度对鳞翅目昆虫繁殖力的影响呈“驼峰曲线”,即在适宜温度范围内繁殖力达到峰值,而极端温度则抑制繁殖。例如,桃蛀螟 *Dichocrocis punctiferalis* (Guenée) 在 30 °C 的交配成功率比 25 °C 高 20%,但 35 °C 高温会导致精子活性显著下降(杜艳丽等, 2012)。番茄潜叶蛾在 44 °C 高温下暴露 2~6 h,其产卵量显著降低了约 70% (Mansour, 2024)。短期高温胁迫可能引发“毒物兴奋效应”(hormesis),如小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.) 在 40 °C 2 h 的急性高温处理下,卵孵化率短暂上升 12%,但持续暴露超过 6 h 会导致卵巢退化(Zhang *et al.*, 2013); 梨小食心虫 *Grapholita molesta* (Busck) 在高温下产卵量增加 15%,但由于卵黄蛋白合成受阻导致胚胎存活率下降 30% (Liang *et al.*, 2014)。高温对繁殖力的影响还表现出性别差异,如,苹淡褐卷叶蛾 *Epiphyas postvittana* (Walker) 雄性在 35 °C 的精子活力降至 40%,而雌性则主要表现为更显著的卵巢发育停滞(Bürgi & Mills, 2012)。除直接影响外,高温还通过改变寄主植物质量间接影响昆虫繁殖力。研究表明,高温胁迫促使绿云粉蝶 *Pontia chloridice* (Hübner) 寄主植物积累更多酚类化合物

等防御物质,导致幼虫取食效率下降,最终蛹重减少18%,成虫产卵量降低25%(Bauerfeind & Fischer, 2013)。部分物种进化出适应性补偿机制应对温度胁迫,如天童国家森林公园的蛾类通过缩短产卵间隔维持种群繁衍(景军等, 2014)。丛林斜眼褐蝶在高频温度波动环境中虽表现出产卵率与幼虫存活率的提升,却伴随着免疫功能代偿性抑制,揭示了适应性进化的潜在代价(Karl *et al.*, 2011)。

1.3 滞育的诱导与调控

滞育是鳞翅目昆虫规避不良温度的关键适应策略,从诱导到解除,其调控过程涉及复杂的温度响应机制。在滞育诱导阶段,温度与光周期共同调控滞育启动。家蚕 *Bombyx mori* (L.) 通过 TRPA1 离子通道感知温度信号,激活钙信号通路进而促进滞育激素(diapause hormone, DH)基因表达,启动胚胎滞育(Sato *et al.*, 2014)。不同物种对温度信号的响应存在显著差异,如持续32℃时,烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Fabricius)的滞育率下降70%(Butler *et al.*, 1985),而在昼夜温差超过10℃时棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner)则提前启动滞育(Nibouche, 1998)。在长期进化过程中,部分物种已表现出适应性调整,如小菜蛾蛹期滞育的启动温度阈值由20℃降至18℃(1950—2010年),使其在暖冬条件下仍能维持适宜的滞育比例(Zhang *et al.*, 2022)。在滞育维持阶段,活性氧(reactive oxygen species, ROS)通过调节胰岛素信号通路影响滞育深度(Zhang *et al.*, 2017)。气候变化引起的冬季变暖正改变这一过程,模拟研究发现,秋季热浪可能导致铁杉尺蠖 *Lambdina fiscellaria* (Guenée)滞育幼虫的过冷却点(supercooling point, SCP)上升2℃,越冬死亡率增加40%(Vallières *et al.*, 2015);若冬季温度升高超过3℃,眼蝶属蝴蝶 *Erebia medusa* (Fabricius)的滞育同步性可能崩溃,影响其春季羽化(Stuhldreher *et al.*, 2014)。在滞育解除阶段,亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée)幼虫需经历至少30 d的5℃低温冷激才能恢复发育能力(郭建青等, 2013)。这一过程严格依赖温度条件,体现了滞育解除的温度阈值特性。

2 鳞翅目昆虫对温度的生态响应

2.1 温度驱动的行为适应

在长期进化过程中,鳞翅目昆虫形成了多层次的行为策略以应对温度波动。这些适应性特征既包括结构上的光热调控机制,也体现在精细的行为

调节上。研究表明,不同类群的鳞翅目昆虫表现出显著的温度适应差异:在对枯灰蝶 *Cupido minimus* (Fuessly)、眼灰蝶属蝴蝶 *Polyommatus coridon* (Poda)等14种昼行性鳞翅目昆虫的研究中发现,粉蝶科 Pieridae 的蝴蝶具有更强的热缓冲能力,而热带深色翅膀的蝴蝶能更有效吸收太阳辐射(Ashe-Jepson *et al.*, 2023)。鳞翅目成虫利用翅膀鳞片的多层结构反射光线产生虹彩效应,优化热平衡,如北美和欧洲温带地区的美洲蓝凤蝶 *Battus philenor* (L.) 通过深色翅膀吸收更多太阳辐射,帮助其在低温下快速提升体温(Nice & Fordyce, 2006)。

在个体行为方面,棉铃虫成虫在35℃高温下会主动选择阴面叶片栖息,使体表温度降低3~5℃(高月波和翟保平, 2010);豆天蛾 *Clanis bilineata* (Walker)幼虫在35℃的日取食量比25℃时减少40%,并将取食节律从昼夜连续转变为夜间单峰模式(冯雨艳等, 2014);马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* (Zeller)表现出周期性取食策略,在日间高温时段(12:00-15:00)躲避日照,夜间恢复取食,以保持稳定的日均取食效率(Golizadeh *et al.*, 2024),这种节律性行为调整可能通过降低代谢产热避免过热损伤(陈丽芳等, 2015)。幼虫阶段缺乏成虫的主动热调节能力,主要依赖微生境选择(如躲藏于叶片背面)来避暑(Ashe-Jepson *et al.*, 2023; Sinclair *et al.*, 2012)。例如,苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (L.)幼虫利用由入射太阳辐射明确引起的温差,主动选择温度较高的苹果半球结茧(Kührt *et al.*, 2005);某些夜蛾科昆虫偏好将卵产在叶片背面或冠层下层,巧妙利用植物蒸腾降温效应为卵发育创造适宜微环境,从而降低了个体的热暴露风险(陈瑜和马春森, 2010)。

对于更大尺度的温度适应,迁飞行为发挥着关键作用。草地螟 *Loxostege sticticalis* (L.)成虫在高温低湿环境下显著延长飞行时间,以寻找适宜生境(唐继洪等, 2016);稻纵卷叶螟在华南地区夏季通过夜间迁飞有效规避了高温胁迫对其生殖力的不利影响(张孝羲等, 1981);咖啡潜叶蛾 *Leucoptera coffeella* (Guérin-Méneville)种群在年均温升高1℃时,其垂直迁移速率增加15%(Lomeli-Flores *et al.*, 2010);黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus* (L.)迁飞过程中通过间歇性暴露于10~15℃环境,使其过冷却点降低至-18℃(Larsen & Lee, 1994)。鳞翅目昆虫的迁徙行为与温度适应性密切相关,这种行为不仅

有助于种群的生存,还能够促进基因流动和适应性进化(Ikemoto, 2003)。这些多层次适应策略,不仅体现了鳞翅目昆虫应对温度胁迫的行为可塑性,也为种群在异质性生境中的持续生存提供了重要的生态缓冲机制。

2.2 温度对分布格局的影响

温度胁迫通过改变昆虫的适宜温度阈值显著影响其地理分布边界。研究表明,鳞翅目昆虫的耐热性存在遗传上限——临界最高温度约 43~45 °C (Kellermann *et al.*, 2012)。近半个世纪以来,全球平均温度上升已导致鳞翅目昆虫的分布范围普遍北扩(陈瑜和马春森, 2010),但极端温度事件的频发也使部分物种面临局部灭绝风险(Seneviratne *et al.*, 2014)。在宏观尺度上,物种分布模型显示鳞翅目昆虫的北界扩张速率与其耐热性呈负相关,耐热性较弱的物种倾向于向高纬度或高海拔扩散以规避高温风险(Ma *et al.*, 2015a)。例如,欧洲 35 种非迁移性蝴蝶中有 63% 的种类向北扩展了 240 km (Parmesan *et al.*, 1999); 102 种热带尺蛾在 42 年间其分布平均海拔上升了 67 m (Chen *et al.*, 2009); 2003 年欧洲热浪后,松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa* (Butler) 的分布上限向阿尔卑斯山海拔升高了 200~300 m (Battisti *et al.*, 2006)。模型预测显示,在温度升高 2~3 °C 的 RCP6.0 情景下,番茄潜叶蛾的适生区将向高纬度扩展 68%,但原产地的适应种群可能因热极限突破而衰退(Azrag *et al.*, 2023)。

季节性极端温度对分布格局的影响尤为显著。Paaijmans *et al.* (2013) 通过气候敏感性分析发现,昼夜温差增大会显著缩短昆虫的适宜活动窗口期,迫使部分物种通过季节性垂直迁移或纬度扩散寻找避难所。例如,马铃薯块茎蛾在印度南部通过迁移至海拔 1500 m 以上的低温山区成功避开了夏季高温胁迫(Golizadeh *et al.*, 2012)。舞毒蛾和模毒蛾 *Lymantria monacha* (L.) 的分布北界均向北扩展,而分布南界则向北收缩(Vanhanen *et al.*, 2007),揭示了温度适应机制对阈值的依赖性及其进化潜力与气候胁迫之间的权衡。

2.3 温度胁迫对种群动态与种间关系的影响

温度波动不仅改变物种的种群动态,还通过种间竞争与天敌互作重塑群落结构。在种群层面,温度胁迫通过影响发育速率和存活率直接改变鳞翅目昆虫的种群动态。研究表明,32.3~40.4 °C 的极端高温对苹淡褐卷蛾自然种群产生急性致死效应,

导致一部分个体迅速死亡,而存活个体的后续生命进程仍将遭受极端高温导致的慢性致死效应(Bürgi & Mills, 2012)。这种选择压力促使物种进化出多种适应策略,如小菜蛾 3 龄幼虫通过保幼激素水平升高及抗氧化酶活性增强获得更强的热耐受能力(Bowler & Terblanche, 2008; Zhang *et al.*, 2013)。极端温度还可能诱发跨代表型可塑性。小菜蛾雌虫经历热胁迫后,其子代卵的 *HSP70* 基因表达水平上调,胚胎耐热性提高 10% (Zhang *et al.*, 2015)。这种跨代适应机制为种群快速适应气候变化提供了可能。气候变暖还通过改变生活史特征影响种群动态,如条纹小粉蝶 *Leptidea sinapis* (L.) 因春季物候提前,年世代数从 2 代增至 3 代(Altermatt, 2010)。然而,世代数增加可能加剧资源竞争并降低个体适合度,如 Tobin *et al.* (2008) 的模型预测表明,当温度持续上升超过物种热适应阈值时,世代数增加反而会抑制种群增长。

在种间关系方面,温度对天敌-害虫相互作用的非对称影响可能打破原有生态平衡。例如,当温度升至 35 °C 时,小菜蛾寄生蜂岛弯尾姬蜂 *Diadegma insulare* (Cresson) 的寄生成功率下降 50%,这与其体内抗氧化酶系统的高温敏感性有关(Bahar *et al.*, 2013); 番茄潜叶蛾与其寄生蜂 *Dolichogenidea gelechiidivoris* (Marsh) 的热耐受差异可能导致生物防治失效(Aigbedion-Atalor *et al.*, 2022)。这种温度驱动的种间互作失衡可能加剧害虫暴发风险。

3 鳞翅目昆虫温度适应的生理生化机制

3.1 高温胁迫响应

高温胁迫对鳞翅目昆虫的生理生化过程产生显著影响,主要体现在代谢紊乱和氧化应激等方面。在代谢层面,高温可导致蛋白质变性和脂质过氧化,显著改变昆虫的能量代谢模式。以甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 为例,其幼虫在 35 °C 高温暴露下,血淋巴中蛋白质和脂类含量分别下降 30% 和 15% (Cohen & Patana, 1982)。这种变化与高温诱导的线粒体功能紊乱密切相关:三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA cycle)受阻导致 ATP 合成效率降低,迫使昆虫转向脂类氧化供能(杜尧等, 2007)。然而,这种代谢“补偿”机制具有局限性,长期高温会导致脂类储备耗竭,最终引发发育停滞。高温诱导的氧化应激是鳞翅目昆虫面临的重要挑战。研究表明,高温胁迫会导致家蚕细胞内

H₂O₂和丙二醛(MDA)水平升高,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)活性升高,且氧化应激相关基因全部上调表达(李聪,2023)。然而,当温度超过耐受阈值(如40℃)时,ROS生成速率超过抗氧化系统的清除能力,导致DNA损伤和细胞凋亡。以二化螟*Chilo suppressalis*(Walker)为例,在34℃高温条件下,幼虫组织中的MDA含量显著增加,表明高温诱导了脂质过氧化反应,导致细胞膜损伤(Shamakhiet al.,2018)。此外,谷胱甘肽(glutathione, GSH)循环在柞蚕*Antheraea pernyi*(Guerin-Meneville)耐热性中起冗余保护作用(张博等,2018)。

3.2 低温胁迫响应

鳞翅目昆虫的低温适应机制具有显著的物种特异性,根据其抗寒特性可分为3类(Mutamiswa et al.,2023):耐冻型(freezing-tolerant)、不耐冻型(freezing-susceptible)和冷敏感型(chill-susceptible)。在鳞翅目中,抗寒策略在不同的发育阶段有所不同,然而根据报道,目前所有被研究的卷蛾科Tortricidae物种均未表现出耐寒性特征(Boardman et al.,2012)。鳞翅目昆虫的卵和蛹一般不耐冻,而幼虫和成虫既有不耐冻型,也有耐冻型(Sinclair,1999; Sinclair et al.,2003)。耐冻型昆虫如苹淡褐卷叶蛾,通过合成冰核活性蛋白(ice nucleating proteins, INPs),调控体液在胞外有序结冰,从而避免胞内冰晶损伤(Bürgi & Mills,2012)。不耐冻型昆虫如甜菜夜蛾则通过积累海藻糖以避免体液冻结(Zheng et al.,2014)。相比之下,冷敏感型昆虫苹果异胫小卷蛾*Thaumatotibia leucotreta*(Meyrick)的幼虫易受寒冷影响在冷冻后死亡,且幼虫通过禁食以及改变湿度从而显著提高SCP(Boardman et al.,2012)。

低温胁迫下,鳞翅目昆虫通过多种生化机制维持细胞稳态。首先,低温驯化可诱导合成甘油、海藻糖等小分子抗冻物质。小菜蛾经4℃处理4h后,甘油激酶(glycerol kinase, GK)活性提高3倍,甘油含量从2.3 mg·g⁻¹升至8.7 mg·g⁻¹,过冷却点显著降低(Park & Kim,2014)。番茄潜叶蛾蛹可能依赖代谢产物的快速重分配(如海藻糖和山梨醇)应对低温胁迫以越冬(温乙妮等,2024)。越冬期的大螟*Sesamia inferens*(Walker)蛹则通过积累山梨醇和肌醇(分别为12.5和8.7 mmol·L⁻¹),调节血淋巴渗透压,维持细胞脱水耐受性(Sun et al.,2014)。二化螟越冬幼虫通过积累甘油和海藻糖使

体液冰点下降3~4℃,为其在-10℃环境存活提供保障(林炜,2008)。美国白蛾*Hyphantria cunea*(Drury)通过海藻糖-6-磷酸合成酶(trehalose synthase, TPS)调控化蛹、蛹重、羽化等发育行为(吴元旺,2024)。这些代谢产物的协同作用可显著提高虫体在-15℃的存活率(超过70%)。在细胞膜层面,鳞翅目昆虫通过改变脂肪酸组成来适应低温环境。以剑川蝙蝠蛾*Hepialus jianchuanensis*(Yang)幼虫为例,5℃低温处理使其体脂中不饱和脂肪酸(如亚麻酸)比例从30%升至52%,而饱和脂肪酸(如棕榈酸)比例相应下降,从而增强细胞膜流动性(Zou et al.,2010)。此外,低温条件下脂滴通过脂肪酶水解为游离脂肪酸,为糖异生提供碳骨架。棉铃虫中脂肪体细胞解离在调控蛹发育和休眠中发挥重要作用,非休眠状态下组织蛋白酶L(cathepsin L, CatL)激活基质金属蛋白酶(matrix metalloproteinases, Mmps),降解细胞外基质蛋白并引起脂肪体细胞解离,激活脂质代谢,产生的能量促进蛹发育,从而有助其越冬(Jia & Li,2023)。这种代谢重编程不仅为昆虫提供能量来源,还通过调节膜脂组成维持细胞功能。

4 鳞翅目昆虫温度适应的分子调控机制

4.1 关键调控基因的功能

鳞翅目昆虫通过多种分子机制应对温度胁迫,其中热激蛋白(heat shock proteins, HSPs)是最重要的分子伴侣之一,其表达模式与温度适应密切相关。*Hsp70*和*Hsp90*在高温胁迫下的表达显著上调,通过抑制蛋白错误折叠和促进修复维持细胞稳态。甜菜夜蛾幼虫暴露在40℃下,*Hsp70*与*Hsp90*在2h内表达量分别上调10和7倍(陈晨,2022;翟会芳,2010)。苹果蠹蛾*Hsp90*在25~40℃内呈线性递增表达,且在40℃时达到峰值(申建茹等,2011)。Zhang & Denlinger(2010)在亚洲玉米螟中鉴定出*HSP90*的2种亚型,其高温诱导型(*HSP90α*)在40℃胁迫下的表达量较常温增加8倍。此外,热应激试验表明,柞蚕的*Hsp70*表达量与其运动能力恢复呈正相关,证实其在修复热损伤中的核心作用(张博等,2018)。小分子量热激蛋白(small heat shock proteins, sHSPs)由于分子量小(12~43 ku)及功能多样性,表现出更灵活的温度响应特征。例如,草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*(Smith)雌蛾5个*SfsHsp*基因(*SfsHsp21.3*、*SfsHsp20*、

SfsHsp20.1、*SfsHsp19.3* 和 *SfsHsp29*) 的表达量在 42 和 4 °C 时均显著上调,且表达模式随时间呈现先上升后下降的趋势,这可能是由于 *Hsps* 基因保护作用的阈值所致 (Yang *et al.*, 2021)。当环境胁迫超过一定限度时, *SfsHsp* 基因的表达量会降低。此外,黏虫 *Mythimna separata* (Walker) 在冷驯化后, *sHSPs* 通过稳定细胞骨架微管结构,显著降低冻融损伤 (杨静等, 2017)。

低温胁迫下,抗冻蛋白 (antifreeze proteins, AFPs) 通过抑制冰晶生长提高耐寒性。美国白蛾越冬蛹的 AFP 含量高达 $1.2 \mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$, 其热滞活性 (thermal hysteresis activity, THA) 达 3.5 °C, 显著降低体液冰点 (Xu *et al.*, 2015)。此外,瞬时受体势 (transient receptor potential, TRP) 通道在温度信号转导中起关键作用。家蚕 BmTRPA1 通过感知温度变化调控滞育激素分泌, 15 °C 低温抑制其活性, 导致胚胎滞育率增加 (Sato *et al.*, 2014); 亚洲玉米螟 TRPA1 的剪切异构体在高温下激活钙内流, 触发下游 HSPs 表达 (刘超, 2016)。钙离子 (Ca^{2+}) 作为第二信使介导热胁迫响应, 高温刺激下, 昆虫肠细胞通过膜通道 (如 TRPV1) 大量摄入 Ca^{2+} , 激活 Ca^{2+} /Calmodulin 复合物, 诱导 *Hsp70* 启动子区结合, 促进转录 (Karl *et al.*, 2012)。鳞翅目昆虫生物钟信号输入环路的核心钟基因 (如 *Cry*、*Per*、*Tim*) 参与温度授时机制, 调控孵化、进食、变态及迁徙等生理行为。其负反馈环路与哺乳动物和果蝇存在差异, 表明鳞翅目具有独特的温度敏感调控通路 (陶卉和徐世清, 2015)。

4.2 温度响应的表观遗传调控

表观遗传修饰在鳞翅目昆虫温度适应中发挥重要作用。DNA 甲基化通过调整基因表达可塑性增强跨代适应性。长期驯化中, 家蚕基因组整体甲基化水平升高 1.5 倍, 其中 *Hsp70* 启动子去甲基化使其持续高表达 (Xiang *et al.*, 2013)。梨小食心虫经多代热驯化后, DNA 甲基化修饰降低了滞育相关基因 (diapause hormone, DH) 的启动子活性, 促进其向非滞育表型的适应 (Liang *et al.*, 2014)。此外, DNA 甲基化可能通过调控 *FAR-1*、*AKR*、*DH* 和 *DHR-1* 等滞育相关基因的表达, 参与家蚕滞育调控 (胡超超, 2022)。非编码 RNA 通过靶向抑制关键基因实现精细调控。例如, 抗寒避冻策略的昆虫物种——白斑小卷蛾属昆虫 *Epiblema scudderiana* (Clemens) 中 *miR-34-5p*、*miR-274-5p*、*miR-275-3p*、

miR-307a-3p 和 *miR-316-5p* 在极端低温 (-15 °C) 下可能发挥关键调控作用 (Lyons *et al.*, 2015); 而冷胁迫诱导的 siRNA 则通过降解抗冻蛋白 mRNA, 防止过冷却点过度下降导致的冰晶损伤 (梁馨元等, 2024)。

5 昆虫温度适应性的研究方法与技术

5.1 表型观测方法

鳞翅目昆虫温度适应性的表型观测主要采用梯度温度试验与急剧温度处理相结合的方法。梯度式 (斜坡式, ramping) 温度处理通过模拟自然环境中升温或降温的动态过程, 能够揭示昆虫对渐进温度变化的适应策略 (Bahar *et al.*, 2013)。研究表明, 当采用 $0.1 \text{ }^{\circ}\text{C} \cdot \text{min}^{-1}$ 的缓慢升温处理时, 苹果蠹蛾在 32~38 °C 通过增强抗氧化酶活性维持细胞稳态; 但当升温速率提升至 $0.5 \text{ }^{\circ}\text{C} \cdot \text{min}^{-1}$ 时, 热休克蛋白 (HSP70) 的诱导表达则成为主要保护机制 (Bowler & Terblanche, 2008)。急剧式 (acute) 温度处理则将昆虫直接暴露于极端温度下 (如短时高温冲击或骤冷), 适用于评估临界温度阈值, 如小菜蛾在 45 °C 下暴露 2 h 虽然能显著诱导 HSP90 表达, 但生存率已降至 30% 以下, 表明其接近生理极限 (Nguyen *et al.*, 2014)。极限温度参数的测定是评估适应能力的核心指标, 包括半致死温度、临界最高温度、临界最低温度、过冷却点、击倒温度等。击倒温度的测定通过步进式升温装置监测昆虫运动功能丧失的临界值, 从而反映高温对神经肌肉系统的直接损伤 (Cowles & Bogert, 2006)。过冷却点测定通过差示扫描量热仪记录虫体释放的结晶热, 定量表征昆虫耐寒性 (鞠瑞亭和杜予州, 2002), 例如经 4 °C 驯化 2 周后, 苹淡褐卷蛾幼虫的 SCP 由 -10.5 °C 降至 -15.2 °C, 揭示了冷驯化对抗冻蛋白合成的促进作用 (Bürki & Mills, 2012)。

5.2 生理生化分析技术

生理生化响应谱的解析聚焦于抗逆物质 (如海藻糖、甘油)、抗氧化酶 (如 SOD、CAT) 及膜脂质组分的变化。在抗逆物质检测方面, 高效液相色谱分析显示, 大螟幼虫经 10 °C 冷驯化后血淋巴中甘油浓度提升 3 倍, 细胞液冰点显著降低 (Sun *et al.*, 2014)。酶联免疫法测定表明, 甜菜夜蛾在高温条件下 SOD 活性增强, 有效清除过量 ROS 以维持线粒体膜电位稳定 (Cohen & Patana, 1982)。热激蛋白表达谱分析利用 Western blot 或 ELISA 技术, 揭

示出亚洲玉米螟蛹在 42 °C 热激后 HSP70 表达量激增 12 倍,且在恢复期 6 h 内迅速回落,呈现热激蛋白的瞬时可逆调控特性(Quan *et al.*, 2022)。能量代谢研究结合呼吸代谢仪与核磁共振技术定量表征了温度对基础代谢率(basal metabolic rate, BMR)的影响,如在 26~32 °C,小菜蛾幼虫耗氧率随温度升高呈线性增加,但超过 35 °C 后因线粒体功能损伤导致代谢效率骤降(Zhang *et al.*, 2013)。另外,同步测定 ATP/ADP 比值与糖原储量变化可阐明能量供应模式从有氧代谢向厌氧发酵的转变(李秀璋等, 2021)。

5.3 分子机制研究技术

分子机制研究已形成完整的技术体系。基因功能验证方面主要通过 RNA 干扰(RNA interference, RNAi)和 CRISPR-Cas9 基因编辑技术(唱通等, 2023)。RNAi 通过微注射或饲喂法递送双链 RNA,特异性抑制目标基因。尤其近年来发展的纳米载体技术(如壳聚糖纳米颗粒)可达到 80% 以上的沉默效率(Whitten, 2019),例如沉默家蚕 *BmTRPA1* 通道基因使其滞育率显著下降 60%(Sato *et al.*, 2014)。CRISPR-Cas9 基因编辑则通过靶向切割 DNA 并引入特定突变或修复,从而实现了对目标基因的精确修饰,例如敲除二化螟 *CsHSP23.9a* 基因导致其在高温下的存活率下降 45%(宋杰, 2020)。此外,转基因荧光报告系统(如 HSP70-GFP)可实时可视化热应激反应,有利于解析热休克因子(HSF)调控网络的作用(张超等, 2022)。

多组学联合分析为揭示温度适应的分子网络提供了系统视角。例如,转录组分析鉴定出高温胁迫下的斜纹夜蛾蛹的 HSP 家族基因及 MAPK 信号通路关键节点的显著上调;蛋白质组数据进一步验证了 HSP70 和抗氧化酶的翻译后修饰增强(申建茹等, 2011);代谢组学阐明了桃蛀螟在冷驯化期间代谢战略从产能向抗冻保护转变,表现为三羧酸循环中间产物减少而山梨醇合成通路被激活(丁惠梅等, 2011)。

5.4 生态预测方法

生态预测主要依靠数学模型的构建来实现温度适应性的定量预测。例如, Tobin *et al.* (2008) 基于昆虫发育速率与温度的定量关系,结合气候变暖情景,构建了种群增长模型。研究发现,当温度持续上升超过物种的热适应阈值时,多化性昆虫的种群增长将受到非线性抑制。Ma & Ma (2022) 利用

物种分布模型,通过整合温度耐受性数据、气候变量和物种分布记录,能够准确预测不同升温情景下的分布边界迁移趋势,结果显示,耐热性较弱的物种倾向于向高纬度或高海拔地区迁移。这些模型不仅量化了温度对昆虫分布的影响,还为预测未来气候变化对鳞翅目昆虫地理分布的重塑提供了重要工具(Ashe-Jepson *et al.*, 2023)。

6 结论

本文系统综述了鳞翅目昆虫温度适应性的研究进展,揭示了其在分子、生理及生态层面的复杂调控网络。研究表明,鳞翅目昆虫通过一系列精细的适应机制应对温度胁迫:生理层面表现为代谢途径的适应性转变,如甜菜夜蛾在 35 °C 下转向脂类氧化供能(杜尧等, 2007),以及膜脂重塑(剑川蝙蝠蛾不饱和脂肪酸比例升至 52%)(Zou *et al.*, 2010);生态行为层面则展现出独特的温度调节策略,如美洲蓝凤蝶通过深色翅膀吸收辐射提升体温,鳞翅目幼虫则通过选择叶片背面等微生境规避极端温度(Ashe-Jepson *et al.*, 2023; Nice & Fordyce, 2006);在分子机制层面, HSP70/90 和 sHSPs 等热激蛋白在高温下表达量可提升 7~10 倍(陈晨, 2022; 翟会芳, 2010),而抗冻蛋白(如美国白蛾 AFP 含量达 1.2 $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$)和低温诱导的小分子(如小菜蛾甘油含量提升至 8.7 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)则显著增强耐寒性(Park & Kim, 2014; Xu *et al.*, 2015)。这些适应机制在不同发育阶段呈现显著差异,如卵和蛹对低温敏感,而幼虫和成虫则表现出更强的行为可塑性。相较于其他昆虫类群,鳞翅目温度适应的特殊性主要体现在:其完全变态发育导致各阶段温度响应策略分化,如蛹期滞育严格依赖冷激解除(亚洲玉米螟需 5 °C 处理 30 d);翅膀鳞片的多层结构(如眼灰蝶属蝴蝶)实现了光热调控的精准优化;迁飞行为与温度适应密切相关,如黑脉金斑蝶通过间歇性低温暴露将过冷却点降至 -18 °C。

未来研究需重点关注 3 个方向:首先,深入解析跨代表观修饰机制,特别是温度胁迫诱导的表现记忆能否通过生殖细胞隔代传递(赵岩等, 2020)。例如,玉米螟经历热胁迫后 6 h 内耐热能力恢复,可能与 HSP70 介导的损伤修复相关(Quan *et al.*, 2022),但其子代是否继承母代的部分修复能力仍需验证。其次,应用单细胞测序与空间转录组等技术揭示组织特异性调控网络(Arya *et al.*, 2024;

Mereu *et al.*, 2020)。第三,开发基于温度敏感基因(如 *HSP70* 或 *flightin*)的精准防控技术,同时通过低温驯化延长天敌昆虫(如赤眼蜂)的货架期,以避免适合度损耗(梁馨元等,2024)。全球气候变化背景下,整合多组学技术、跨尺度研究及人工智能模型预测,将有助于构建“机制解析-技术开发-生态评估”的整合研究体系,为农业害虫绿色防控与濒危物种保护提供科学依据与实践指导。

参考文献

- 唱通,赵康竹,汪以駸,乔欢欢,刘文彬,闫春财, 2023. RNAi 技术在昆虫基因组学研究及其生物防控中的研究进展. *环境昆虫学报*, 45(6): 1514–1524.
- 陈晨, 2022. 甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 高温适应性研究. 硕士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学.
- 陈丽芳,邵东华,段景攀,白玮杰, 2015. 温度对昆虫的影响. *内蒙古林业科技*, 41(2): 57–61.
- 陈瑜,马春森, 2010. 气候变暖对昆虫影响研究进展. *生态学报*, 30(8): 2159–2172.
- 丁惠梅,马罡,武三安,赵飞,马春森, 2011. 滞育昆虫小分子含量变化研究进展. *应用昆虫学报*, 48(4): 1060–1070.
- 杜艳丽,郭洪梅,孙淑玲,张民照,张爱环,王金宝,秦岭, 2012. 温度对桃蛀螟发育和繁殖的影响. *昆虫学报*, 55(5): 561–569.
- 杜尧,马春森,赵清华,马罡,杨和平, 2007. 高温对昆虫的生理生化作用机理研究进展. *生态学报*, 27(4): 1565–1572.
- 冯雨艳,马光昌,金启安,吕宝乾,彭正强,金涛,温海波, 2014. 温度对豆天蛾发育历期及取食量的影响. *热带作物学报*, 35(12): 2442–2444.
- 高月波,翟保平, 2010. 飞行过程中棉铃虫对温度的主动选择. *昆虫学报*, 53(5): 540–548.
- 郭建青,张洪刚,王振营,何康来, 2013. 光周期和温度对亚洲玉米螟滞育诱导的影响. *昆虫学报*, 56(9): 996–1003.
- 胡超超, 2022. DNA 甲基化在家蚕滞育调控中的作用研究. 硕士学位论文. 镇江: 江苏科技大学.
- 景军,苏超,方燕,李恺, 2014. 温度对浙江天童国家森林公园 9 种鳞翅目昆虫繁殖力的影响. *应用生态学报*, 25(3): 819–824.
- 鞠瑞亭,杜予州, 2002. 昆虫过冷却点的测定及抗寒机制研究概述. *武夷科学*, 18: 252–257.
- 李聪, 2023. 家蚕 *Singed* 基因响应高温胁迫过程中的功能研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.
- 李栋,李晓维,马琳,付开赞,丁新华,郭文超,吕要斌, 2019. 温度对番茄潜叶蛾生长发育和繁殖的影响. *昆虫学报*, 62(12): 1417–1426.
- 李秀璋,刘欣,李玉玲, 2021. 温度对玉树蝠蛾幼虫糖代谢的影响. *应用昆虫学报*, 58(6): 1295–1304.
- 梁馨元,唐思琼,苏杰,张建萍, 2024. 昆虫冷驯化及机制研究进展. *中国农学通报*, 40(9): 150–156.
- 林伟, 2008. 不同二化螟越冬幼虫种群抗寒性的差异及其机理研究. 硕士学位论文. 长沙: 湖南农业大学.
- 刘超, 2016. 短时高温对亚洲玉米螟的影响. 硕士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学.
- 刘学琴,张治科, 2024. 温度对外来入侵生物番茄潜叶蛾生长发育的影响研究. *环境昆虫学报*, 46(1): 71–76.
- 申建茹,李明福,陈乃中,王进军,万方浩, 2011. 苹果蠹蛾热激蛋白 *Hsp90* 基因的克隆及热胁迫下的表达分析. *昆虫学报*, 54(11): 1236–1248.
- 陶卉,徐世清, 2015. 鳞翅目昆虫昼夜节律的授时机制研究进展. *生命科学*, 27(11): 1355–1363.
- 宋杰, 2020. 热休克转录因子对水稻二化螟小分子量热激蛋白的调控研究. 硕士学位论文. 扬州: 扬州大学.
- 唐继洪,程云霞,罗礼智,江幸福,张蕾, 2016. 蛾龄、温度和相对湿度对草地螟自主飞行能力的影响. *植物保护*, 42(2): 79–83.
- 王琳,马春森, 2013. 周期性重复高温对昆虫的生态学效应. *应用昆虫学报*, 50(6): 1499–1508.
- 温乙妮,丁嘉欣,顾欣,王新谱, 2024. 低温胁迫对番茄潜叶蛾体内抗寒物质含量的影响. *环境昆虫学报*, 46(6): 1367–1373.
- 吴元旺, 2024. 美国白蛾海藻糖代谢相关基因的功能研究与原核表达. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学.
- 杨静, NASIR ALI BALOCH,樊东, 2017. 黏虫热休克蛋白 *Hsp90* 基因的克隆及不同温度对其诱导反应. *中国生物防治学报*, 33(5): 623–630.
- 张博,谌苗苗,钟亮,冀万杰,赵春山,李喜升,王凤成, 2018. 柞蚕的热应激行为表现及热激蛋白基因表达特征. *蚕业科学*, 44(2): 257–263.
- 张超,王妮,施哲逸,陈敏,周文武,周瀛,祝增荣, 2022. 昆虫热激转录因子的研究进展. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 48(6): 701–708.
- 张孝羲,耿济国,周威君, 1981. 稻纵卷叶螟迁飞的生态机制研究. *南京农业大学学报*, 4(4): 40–51.
- 赵岩,胡俊韬,李志红, 2021. 昆虫组蛋白修饰的研究进展. *植物保护学报*, 48(2): 245–266.
- 翟会芳, 2010. 甜菜夜蛾热激蛋白 *Hsp70* 和 *Hsp90* 基因克隆和表达. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.
- AIGBEDION-ATALOR P O, HILL M P, AZRAG A G, ZALUCKI M P, MOHAMED S A, 2022. Disentangling thermal effects using life cycle simulation modelling on the biology and demographic parameters of *Dolichogenideia gelechiidivoris*, a parasit-

- oid of *Tuta absoluta*. *Journal of Thermal Biology*, 107: 103260.
- ALTERMATT F, 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B; Biological Sciences*, 277: 1281–1287.
- ARYA S K, HARRISON D A, PALLI S R, 2024. Cellular and functional heterogeneity of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) midgut: a single-cell RNA sequencing analysis. *Journal of Pest Science*: 1–16.
- ASHE-JEPSON E, HAYES M P, HITCHCOCK G E, WINGADER K, TURNER E C, BLADON A J, 2023. Day-flying Lepidoptera larvae have a poorer ability to thermoregulate than adults. *Ecology and Evolution*, 13(10): e10623.
- AZRAG A G, OBALA F, TONNANG H E, HOGG B N, NDLELA S, MOHAMED S A, 2023. Predicting the impact of climate change on the potential distribution of the invasive tomato pinworm *Phthorimaea absoluta*. *Scientific Reports*, 13(1): 16477.
- BAHAR M H, HEGEDUS D, SOROKA J, COUTU C, BEKKAOUI D, DOSDALL L, 2013. Survival and *Hsp70* gene expression in *Plutella xylostella* and its larval parasitoid *Diadegma insulare* varied between slowly ramping and abrupt extreme temperature regimes. *PLoS ONE*, 8(9): e73901.
- BALE J, 2002. Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B; Biological Sciences*, 357: 849–862.
- BANAHENE N, SALEM S K, FASKE T M, BYRNE H M, GLACKIN M, AGOSTA S J, ECKERT A, GRAYSON K L, THOMPSON L M, 2018. Thermal sensitivity of gypsy moth (Lepidoptera: Erebidae) during larval and pupal development. *Environmental Entomology*, 47(6): 1623–1631.
- BATTISTI A, STASTNY M, BUFFO E, LARSSON S, 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 12(4): 662–671.
- BAUERFEIND S S, FISCHER K, 2013. Increased temperature reduces herbivore host-plant quality. *Global Change Biology*, 19(11): 3272–3282.
- BOARDMAN L, GROUT T G, TERBLANCHE J S, 2012. False codling moth *Thaumatomyia leucotreta* (Lepidoptera, Tortricidae) larvae are chill-susceptible. *Insect Science*, 19(3): 315–328.
- BOUCEK R E, GAISER E E, LIU H, REHAGE J S, 2016. A review of subtropical community resistance and resilience to extreme cold spells. *Ecosphere*, 7(10): e1455.
- BOWLER K, TERBLANCHE J S, 2008. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? *Biological Reviews*, 83(3): 339–355.
- BUCKLEY L B, 2022. Temperature-sensitive development shapes insect phenological responses to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 52: 100897.
- BÜRGI L P, MILLS N J, 2012. Ecologically relevant measures of the physiological tolerance of light brown apple moth, *Epiphyas postvittana*, to high temperature extremes. *Journal of Insect Physiology*, 58: 1184–1191.
- BÜRGI L P, MILLS N J, 2012. Ecologically relevant measures of the physiological tolerance of light brown apple moth, *Epiphyas postvittana*. *Journal of Insect Physiology*, 58(9): 859–863.
- BUTLER J G, WILSON L, HENNEBERRY T, 1985. *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): initiation of summer diapause. *Journal of Economic Entomology*, 78(2): 320–324.
- CHEN I C, SHIU H J, BENEDICK S, HOLLOWAY J D, CHEYE V K, BARLOW H S, HILL J K, THOMAS C D, 2009. Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(5): 1479–1483.
- COHEN A C, PATANA R, 1982. Ontogenetic and stress-related changes in hemolymph chemistry of beet armyworms. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 71(2): 193–203.
- COLINET H, SINCLAIR B J, VERNON P, RENAULT D, 2015. Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60(1): 123–140.
- COWLES R B, BOGERT C M, 2006. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Iguana*, 13(1): 53–60.
- DAI Z, 2023. Impact of global warming on extreme hot and cold weather. *Transactions on Nuclear Science*, 20(1): 78–82.
- GOLIZADEH A, RAZMJOU J, RAFIEE-DASTJERDI H, HASSANPOUR M, 2012. Effects of temperature on development, survival, and fecundity of potato tuberworm, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) on potato tubers. *American Journal of Potato Research*, 89: 150–158.
- HALLMAN G J, DENLINGER D L, 2019. *Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management*. Florida: CRC Press.
- IZADI H, CUTHBERT R N, HAUBROCK P J, RENAULT D, 2024. Advances in understanding Lepidoptera cold tolerance. *Journal of Thermal Biology*, 125: 103992.
- IKEMOTO T, 2003. A17 analysis by using the thermometric benchmark of the common temperature (T_c) on the special adaptation to temperature of insect development. *Medical Entomology and Zoology*, 54: 30.
- JIA Q, LI S, 2023. Mmp-induced fat body cell dissociation promotes pupal development and moderately averts pupal diapause by activating lipid metabolism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(1): e2215214120.
- KARL I, MICHALOWSKY C, SØRENSEN J G, LOESCHKE V, FISCHER K, 2012. Effects of rearing and induction temperature on the temporal dynamics of heat shock protein 70 expression in a butterfly. *Physiological Entomology*, 37(1):

- 103–108.
- KARL I, STOKS R, DE BLOCK M, JANOWITZ S A, FISCHER K, 2011. Temperature extremes and butterfly fitness: conflicting evidence from life history and immune function. *Global Change Biology*, 17(2): 676–687.
- KELLERMANN V, OVERGAARD J, HOFFMANN A A, FLØJGAARD C, SVENNING J C, LOESCHCKE V, 2012. Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 16228–16233.
- KRISTENSEN N P, SCOBLE M J, KARSHOLT O, 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa*, 1668(1): 699–747.
- KÜHRT U, SAMIETZ J, DORN S, 2005. Thermoregulation behaviour in codling moth larvae. *Physiological Entomology*, 30(1): 54–61.
- LARSEN K J, LEE JR R E, 1994. Cold tolerance including rapid cold-hardening and inoculative freezing of fall migrant monarch butterflies in Ohio. *Journal of Insect Physiology*, 40(10): 859–864.
- LIANG L N, ZHANG W, MA G, HOFFMANN A A, MA C S, 2014. A single hot event stimulates adult performance but reduces egg survival in the oriental fruit moth, *Grapholitha molesta*. *PLoS ONE*, 9(12): e116339.
- LOMELÍ-FLORES J R, BARRERA J F, BERNAL J S, 2010. Impacts of weather, shade cover and elevation on coffee leaf-miner *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) population dynamics and natural enemies. *Crop Protection*, 29(9): 1039–1048.
- LYONS P J, CRAPOULET N, STOREY K B, MORIN P J, 2015. Identification and profiling of miRNAs in the freeze-avoiding gall moth *Epiblema scudderiana* via next-generation sequencing. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 410: 155–163.
- MA G, MA C S, 2022. Potential distribution of invasive crop pests under climate change: incorporating mitigation responses of insects into prediction models. *Current Opinion in Insect Science*, 49: 15–21.
- MA C, MA G, 2016. The impacts of extreme high temperature on insect populations under climate change: a review. *Scientia Sinica Vitae*, 46(5): 556–564.
- MA C S, MA G, PINCEBOURDE S, 2015a. Survive a warming climate: insect responses to extreme high temperatures. *Annual Review of Entomology*, 66(1): 163–184.
- MA G, RUDOLF V H, MA C S, 2015b. Extreme temperature events alter demographic rates, relative fitness, and community structure. *Global Change Biology*, 21(5): 1794–1808.
- MANSOUR A, 2024. Temperature-dependent development and life tables of *Palpita unionalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist*, 107(1): e0016.
- MARCHIORO C A, KRECHMER F, FOERSTER L A, 2017. Developmental rate models for *Tuta absoluta*. *Pest Management Science*, 73(7): 1486–1493.
- MARTINEZ E, MENZE M A, AGOSTA S J, 2017. Reduced mitochondrial efficiency explains mismatched growth and metabolic rate at supraoptimal temperatures. *Physiological and Biochemical Zoology*, 90(2): 294–298.
- MEREU E, LAFZI A, MOUTINHO C, ZIEGENHAIN C, MCCARTHY D J, ÁLVAREZ-VARELA A, BATILLE E, SAGAR, GRÜN D, LAU J K, 2020. Benchmarking single-cell RNA-sequencing protocols for cell atlas projects. *Nature Biotechnology*, 38(6): 747–755.
- MUTAMISWA R, MBANDE A, NYAMUKONDIWA C, CHIDAWANYIKA F, 2023. Thermal adaptation in Lepidoptera under shifting environments: mechanisms, patterns, and consequences. *Phytoparasitica*, 51(5): 929–955.
- NGUYEN C, BAHAR M H, BAKER G, ANDREW N R, 2014. Thermal tolerance limits of diamondback moth in ramping and plunging assays. *PLoS ONE*, 9(1): e87535.
- NIBOUCHE S, 1998. High temperature induced diapause in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87(3): 271–274.
- NICE C C, FORDYCE J A, 2006. How caterpillars avoid overheating: behavioral and phenotypic plasticity of pipevine swallowtail larvae. *Oecologia*, 146: 541–548.
- PAAIJMANS K P, HEINIG R L, SELIGA R A, BLANFORD J I, BLANFORD S, MURDOCK C C, THOMAS M B, 2013. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology*, 19(8): 2373–2380.
- PARK Y, KIM Y, 2014. A specific glycerol kinase induces rapid cold hardening of the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *Journal of Insect Physiology*, 67: 56–63.
- PARMESAN C, RYRHOLM N, STEFANESCUS C, HILL J K, THOMAS C D, DESCIMON H, HUNTLEY B, KAILA L, KULLBERG J, TAMMARU T, TENNENT W J, THOMAS J A, WARREN M, 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399: 579–583.
- PIESSENS K, ADRIAENS D, JACQUEMYN H, HONNAY O, 2009. Synergistic effects of an extreme weather event and habitat fragmentation on a specialised insect herbivore. *Oecologia*, 159(1): 117–126.
- QUAN Y D, WANG Z Y, WEI H Y, HE K L, 2022. Transcription dynamics of heat shock proteins in response to thermal acclimation in *Ostrinia furnacalis*. *Frontiers in Physiology*, 13: 992293.
- RAMNIWAS S, TYAGI P K, SHARMA A, KUMAR G, 2023. Editorial: abiotic stress and physiological adaptive strategies of insects. *Frontiers in Physiology*, 14: 1210052.
- SATO A, SOKABE T, KASHIO M, YASUKOCHI Y, TOMINAGA M, SHIOMI K, 2014. Embryonic thermosensitive

- TRPA1 determines transgenerational diapause phenotype of the silkworm, *Bombyx mori*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(13): 1249–1255.
- SENEVIRATNE S I, DONAT M G, MUELLER B, ALEXANDER L V, 2014. No pause in the increase of hot temperature extremes. *Nature Climate Change*, 4(3): 161–163.
- SEXTON D M, HARRIS G R, 2015. The importance of including variability in climate change projections used for adaptation. *Nature Climate Change*, 5(10): 931–936.
- SHAMAKHI L, ZIBAE A, KARIMI-MALATI A, HODA H, 2018. A laboratory study on the modeling of temperature-dependent development and antioxidant system of *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Journal of Insect Science*, 18(2): 35.
- SINCLAIR B J, 1999. Insect cold tolerance: how many kinds of frozen? *European Journal of Entomology*, 96: 157–164.
- SINCLAIR B J, ADDO-BEDIAKO A, CHOWN, S L, 2003. Climatic variability and the evolution of insect freeze tolerance. *Biological Reviews*, 78: 181–195.
- SINCLAIR B J, WILLIAMS C M, TERBLANCHE J S, 2012. Variation in thermal performance among insect populations. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(6): 594–606.
- STUHLREHER G, HERMANN G, FARTMANN T, 2014. Cold-adapted species in a warming world—An explorative study on the impact of high winter temperatures on a continental butterfly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 151(3): 270–279.
- SUN M, TANG X T, LU M X, YAN W F, DU Y Z, 2014. Cold tolerance characteristics and overwintering strategy of *Sesamia inferens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomologist*, 97(4): 1844–1853.
- TOBIN P C, NAGARKATTI S, LOEB G, SAUNDERS M C, 2008. Historical and projected interactions between climate change and insect voltinism in a multivoltine species. *Global Change Biology*, 14(5): 951–957.
- VALLIÈRES R, ROCHEFORT S, BERTHIAUME R, HÉBERT C, BAUCE É, 2015. Effect of simulated fall heat waves on cold hardiness and winter survival of hemlock looper, *Lambdina fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of Insect Physiology*, 73: 60–69.
- VANHANEN H, VELELI TO, PAIVINEN S, KELLOMAKI S, NIEMEL A P, 2007. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth—A model study. *Silva Fennica*, 41(4): 621–638.
- WHITTEN M M A, 2019. Novel RNAi delivery systems in the control of medical and veterinary pests. *Current Opinion in Insect Science*, 34: 1–6.
- XIANG H, LI X, DAI F, XU X, TAN A, CHEN L, ZHANG G, DING Y, LI Q, LIAN J, 2013. Comparative methylomics between domesticated and wild silkworms implies possible epigenetic influences on silkworm domestication. *BMC Genomics*, 14: 1–11.
- XU X R, ZHU M M, LI L L, ZHANG G C, ZHENG Y, LI T, SUN S H, 2015. Cold hardiness characteristic of the overwintering pupae of fall webworm *Hyphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera: Arctiidae) in the northeast of China. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 18(1): 39–45.
- YANG C L, MENG J Y, ZHOU L, YAO M, ZHANG C, 2021. Identification of five small heat shock protein genes in *Spodoptera frugiperda* and expression analysis in response to different environmental stressors. *Cell Stress and Chaperones*, 26(3): 527–539.
- ZHANG J, MIANO F N, JIANG T, PENG Y C, ZHANG W N, XIAO H J, 2022. Characterization of three heat shock protein genes in *Pieris melete* and their expression patterns in response to temperature stress and pupal diapause. *Insects*, 13(5): 430.
- ZHANG Q R, DENLINGER D L, 2010. Molecular characterization of heat shock protein 90, 70 and 70 cognate cDNAs and their expression patterns during thermal stress in the corn earworm. *Journal of Insect Physiology*, 56(2): 138–150.
- ZHANG Q R, NACHMAN R J, DENLINGER D L, 2015. Diapause hormone in the *Helicoverpa/Heliothis* complex: a review of gene expression, peptide structure and activity. *Peptides*, 72: 196–201.
- ZHANG W, ZHAO F, HOFFMANN A A, MA C S, 2013. A single hot event that does not affect survival but decreases reproduction in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *PLoS ONE*, 8(10): e75923.
- ZHANG X S, WANG T, LIN X W, DENLINGER D L, XU W H, 2017. Reactive oxygen species extend insect life span using components of the insulin-signaling pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(37): 7832–7840.
- ZHAO L, NIU J, FENG D, WANG X, ZHANG R, 2023. Immune functions of pattern recognition receptors in Lepidoptera. *Frontiers in Immunology*, 14: 1203061.
- ZHENG X, LU W, XIAN Z, YANG Z, ZHOU L, LEI C, WANG X, 2014. Cold-hardiness mechanisms in third instar larvae of *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *African Entomology*, 22(4): 863–871.
- ZHOU J H, LUO W H, SONG S Q, WANG Z H, ZHU X F, GAO S J, HE W, XU J J, 2024. The impact of high-temperature stress on the growth and development of *Tuta absoluta*. *Insects*, 15(6): 423.
- ZOU Z, LIU X, WANG J, ZHANG G, 2010. Effects of low temperatures on the fatty acid composition of *Hepialus jianchuanensis* larvae// *Proceedings of the 2010 3rd international conference on biomedical engineering and informatics*. New York: IEEE: 2560–2564.