

短时高温对绿豆象各虫态生长发育的影响*

张天浩** 惠 琴 赵义涛 张仙红***

(山西农业大学农学院, 晋中 030801)

摘 要 【目的】为明确短时高温对绿豆象 *Callosobruchus chinensis* (L.)各虫态及其后虫态生长发育与繁殖能力的影响。【方法】以 27 °C 饲养的绿豆象为对照, 在 30、33、36、39、42 和 45 °C 条件下分别对绿豆象卵、幼虫、蛹和成虫进行 3 h 的短时高温处理。【结果】短时高温对绿豆象卵的孵化率、幼虫的化蛹率和蛹的羽化率均有显著影响, 但对卵和幼虫的后续发育影响不显著; 幼虫耐高温的能力最强, 经短时高温处理后化蛹率均在 90% 以上; 蛹经 45 °C 短时高温处理后虽表现出较高的羽化率, 但羽化后成虫的寿命和产卵量均显著降低。卵期、幼虫期和成虫期绿豆象对短时高温的耐受性均有性别差异, 其中, 卵期和蛹期雄虫耐热性强于雌虫, 成虫期雌虫强于雄虫。短时高温处理对绿豆象成虫的繁殖能力影响显著, 经 45 °C 处理后成虫的产卵量为 32.30 粒/头, 显著低于对照。【结论】39 °C 以上的短时高温对绿豆象处理虫态及雌雄性别比有明显的影响, 对其后虫态发育的影响仅见高温处理蛹后导致成虫繁殖能力下降。

关键词 绿豆象; 高温; 生长发育; 产卵量; 寿命

Effects of short-term heat stress on different developmental stages of *Callosobruchus chinensis* (L.) (Coleoptera: Bruchidae)

ZHANG Tian-Hao** HUI Qin ZHAO Yi-Tao ZHANG Xian-Hong***

(College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801)

Abstract [Objectives] To illustrate the effect of temperature on different developmental stages of *Callosobruchus chinensis*, including subsequent development and reproductive capacity. [Methods] Different developmental stages of *C. chinensis*, which had been raised at 27 °C (the control temperature), were exposed to higher temperatures (30, 33, 36, 39, 42, 45 °C) for 3 hours. [Results] The hatching rate of eggs, pupation rate of larvae and the eclosion rate of pupae significantly decreased with exposure to higher temperatures, but exposure to higher temperatures had no significant effect on the subsequent development of eggs and larvae. Larvae were more heat tolerant than pupae having a pupation rate of > 90% after short-term heat stress, but pupae also had a relatively high eclosion rate after exposure to 45 °C. However, adults that emerged from pupae exposed to 45 °C had a significantly shortened life span and reduced egg production. There were gender differences in the heat stress tolerance of eggs, larvae and adults and short-term heat stress also had a significant effect on fecundity. Average egg production was 32.30 after exposure to 45 °C, significantly lower than that of the control. [Conclusion] Short-term exposure to temperatures above 39 °C have a significant effect on the hatching, pupation and eclosion rates, and the sex ratio, of *C. chinensis*. Exposing pupae to heat stress decreased the reproductive capacity of adults.

Key words *Callosobruchus chinensis*; short-term high stress; development; egg production; longevity

昆虫是一类变温动物, 其生命活动受温度变化影响很大。大量研究表明, 所有昆虫都有其各

自的最适发育温度, 高温对昆虫存活、寿命、产卵量等均有不良影响。向敏等 (2017) 对意大利

*资助项目 Supported projects: 现代农业产业技术体系专项 (CARS-08-G10); 晋西北杂粮优质绿色关键技术研究示范 (201703D211002-8); 山西省重点研发计划项目 (201803D221004-8); 山西省应用基础研究项目 (201801D221305)

**第一作者 First author, E-mail: 542572610@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: Zxh6288@126.com

收稿日期 Received: 2019-03-22; 接受日期 Accepted: 2019-04-29

蝗 *Calliptamus italicus* 进行短时高温处理后发现, 其成虫寿命和产卵量显著缩短; 李国平等 (2017) 研究发现, 短时高温对绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 和中黑盲蝽 *Adelphocoris suturalis* 卵的孵化率、若虫存活率和成虫繁殖力具有显著影响; 灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 在适宜温度范围内产卵量随温度的升高而增加, 当温度超过 30 °C 时, 成虫寿命缩短且停止产卵 (张爱民等, 2008); 丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 的产卵量在 26-32 °C 时随温度的升高而显著降低 (朱楠等, 2011)。

绿豆象 *Callosobruchus chinensis* 是一种世界性分布的仓储害虫。该虫主要为害绿豆、红小豆等豆科植物种子, 造成严重的经济损失。目前对仓储绿豆象的防治仍以化学药剂熏蒸为主 (Nicholas *et al.*, 2006; 宋祺, 2010), 随着农药残留、危害环境等问题日益突出 (刘长友等, 2010), 寻找更安全、有效、经济的防治方法迫在眉睫。

高温胁迫通过影响昆虫的内环境来影响其生长发育和生殖。当环境温度过高时, 昆虫表皮内的蜡质层和油脂液化, 保水结构被破坏, 引起昆虫体内脱水, 导致其死亡 (Henry and Prange, 1996; Gibbs, 2002); 同时, 高温也会影响昆虫的呼吸速率和代谢速率 (霍鸣飞, 2018), 从而影响其发育历期。近年来, 国内外许多学者已开展了高温杀虫方面的研究 (王亮和邓永学, 2011), 包括极端高温对昆虫的致死能力 (Wright *et al.*, 2001; Boina and Subramanyam, 2004; Wang *et al.*, 2004)、周期性重复高温与短时高温刺激对昆虫生长发育的影响 (王琳和马春森, 2013; 刘超, 2016)、温度对昆虫种群增长的影响 (刘昌燕等, 2016) 等。Zhang 等 (2014) 对异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 卵进行短时高温热激后发现, 高温不仅降低了卵的孵化率, 还对其幼虫和蛹的发育历期、成虫鲜重、性别比、寿命、产卵期、产卵量等产生了显著影响。目前, 有关高温对绿豆象生长发育的影响已有报道 (王亮和邓永学, 2011; 仲建锋等, 2013), 但短时高温对绿豆象各虫态及其后虫态生长与繁殖的影响

仍未见报道。为此, 本试验对高温刺激下绿豆象的存活及其后虫态生长发育进行了测定, 旨在探究短时高温对绿豆象的影响, 为高温防治仓储绿豆象提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

供试绿豆象由山西农业大学昆虫重点实验室饲养, 饲养温度为 (27±1) °C, 相对湿度为 (70±5) %, 光照时间比为 8L : 16D。

1.2 实验方法

1.2.1 短时高温处理卵、幼虫、蛹对绿豆象生长发育的影响 将羽化 24 h 的绿豆象成虫接于饱满无虫卵的绿豆中, 于 27 °C 恒温培养, 24 h 后挑选有 1-2 粒卵的绿豆, 获得发育整齐的卵。

据文献报道 (刘昌燕等, 2016; Rameswor *et al.*, 2017) 和预试验结果, 判定产卵后 1-6 d 为卵期, 7-12 d 为 1-2 龄幼虫期, 13-18 d 为 3-4 龄幼虫期, 20-25 d 为蛹期。将带有卵的绿豆置于培养皿中, 分别于产卵后 1 d (卵期)、13 d (幼虫期)、23 d (蛹期) 进行高温处理, 处理温度分别为 30、33、36、39、42 和 45 °C, 处理时长 3 h, 处理后置于 27 °C 下恒温培养。以不进行热激处理的绿豆象为对照, 每个处理 3 次重复, 每个重复 50 粒卵。

产卵 7 d 后, 采用体视镜观察绿豆象卵的孵化情况, 统计孵化率; 产卵 25 d 后开始, 每 24 h 统计 1 次羽化的绿豆象雌雄成虫数, 并从每个重复中挑选 5 对进行寿命和产卵量测定。羽化结束后统计发育历期, 同时剖开绿豆, 统计未羽化蛹的数量, 计算化蛹率和羽化率。计算公式如下:

$$\text{化蛹率}(\%) = \frac{\text{成虫数} + \text{未羽化蛹数}}{\text{已孵化幼虫数}},$$

$$\text{羽化率}(\%) = \frac{\text{成虫数}}{\text{成虫数} + \text{未羽化蛹数}}。$$

1.2.2 短时高温处理对绿豆象成虫存活率、寿命和产卵量的影响 挑选初羽化 24 h 的绿豆象成虫进行高温处理, 处理温度和时长同 1.2.1 所述, 每个温度重复 5 次, 每个重复 5 对成虫。处理后

立即转移至盛有绿豆的培养皿中, 27 °C 继续饲养, 并于 0 h 和 6 h 后分别对其存活率进行统计, 此后每 24 h 统计 1 次。待所有成虫全部死亡后, 统计总产卵量。

1.3 数据统计与分析

使用统计软件 SPSS17.0 对数据进行分析, 对不同温度处理组之间的孵化率、化蛹率、羽化率、雌雄性别比、寿命及产卵量进行单因素方差分析, 采用 Duncan's 检验进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 短时高温处理绿豆象卵对其孵化及其后虫态的影响

短时高温处理绿豆象卵对其孵化及其后虫态的影响见表 1。绿豆象卵的孵化率随处理温度的升高显著降低 ($P<0.05$)。45 °C 处理后的卵孵化率仅为 81.33%, 与对照 (90.06%) 差异显著 ($P<0.05$); 42 °C 处理组孵化率为 82.00%, 与对照差异不显著 ($P>0.05$), 但显著低于 30 °C 处理组 93.90%。此外, 不同温度处理后, 化蛹率、羽化率、发育历期及雌雄虫寿命与对照均无显著差异 ($P>0.05$)。可见, 卵期的高温刺激不会对孵化后的幼虫、蛹和成虫的存活、寿命及产卵量造成显著影响。但短时高温处理卵会显著影响羽化后成虫的性别比 ($P<0.05$)。经 30、33 和 36 °C 处理后, 其成虫的雌雄个体比例均接近 1:1, 与对照组 (1:1.15) 差异不显著 ($P>0.05$); 而经 42 °C 和 45 °C 高温处理后, 雌雄性别比显著升高 ($P<0.05$), 分别达到 1:1.24 和 1:1.42。

2.2 短时高温处理绿豆象幼虫对其及后虫态的影响

短时高温处理绿豆象幼虫对其及后虫态的影响见表 2。当处理温度在 30、33 和 36 °C 时, 幼虫的化蛹率均高于 97%, 与对照差异不显著 ($P>0.05$); 随着温度继续升高, 其化蛹率开始明显降低, 当处理温度提高到 42 °C 和 45 °C, 幼虫的化蛹率分别为 93.04% 和 91.51%, 显著低于对照组以及 30、33、36 °C 处理组。但短时高

温处理幼虫对蛹的羽化、发育历期、雌雄虫寿命、性别比及产卵量均无显著影响 ($P>0.05$)。

2.3 短时高温处理绿豆象蛹对其羽化及后虫态的影响

由表 3 可知, 短时高温处理绿豆象蛹对其羽化率及雌成虫寿命和产卵量均有显著影响, 但对其发育历期无显著影响 ($P>0.05$)。绿豆象蛹经 30、33、36 和 39 °C 处理后, 其羽化率均保持在 98% 以上, 当处理温度升高至 42 °C, 其羽化率骤降至 92.23%, 显著低于对照 ($P<0.05$), 当温度继续升高至 45 °C, 其羽化率进一步下降至 85.06%, 与之前各处理组均达到显著差异 ($P<0.05$)。可见, 当温度高于 42 °C 时, 短时 3 h 高温即会对蛹的羽化产生不利影响。同时, 短时高温处理蛹对绿豆象雌雄性别比有一定影响。42 °C 和 45 °C 处理组的蛹羽化后, 雌雄性别比分别为 1:1.28 和 1:1.35, 与对照组 (1:1.13) 无显著差异, 但显著高于 30 °C 和 33 °C 处理组 (分别为 1:1.03 和 1:1.05)。此外, 蛹期高温处理对羽化后的绿豆象雌虫影响显著 ($P<0.05$), 其寿命和产卵量均随温度的升高呈下降趋势, 但对雄虫影响不显著 ($P>0.05$)。经 42 °C 和 45 °C 处理后雌成虫的寿命分别为 5.53 d 和 5.33 d, 显著低于 30 °C 处理组 (6.40 d); 39、42 和 45 °C 处理组单雌产卵量分别为 32.73 粒、33.27 粒和 29.27 粒, 显著低于 30 °C 处理组 (40.93 粒) ($P<0.05$)。

2.4 短时高温对绿豆象成虫的影响

短时高温不会导致绿豆象成虫立即死亡, 供试各温度处理 3 h 后, 绿豆象雌雄成虫的存活率与对照无显著差异, 均为 100%; 但短时高温对其寿命和繁殖能力影响显著 ($P<0.05$) (表 4)。随处理温度升高, 绿豆象雌雄成虫寿命均呈现持续下降趋势。其中, 雄虫受高温影响较大, 经 39、42 和 45 °C 处理后其寿命分别为 5.20、4.60、4.20 d, 显著低于对照 (6.70 d) ($P<0.05$); 雌虫受高温影响则相对较小, 仅在 45 °C 处理下 (5.00 d) 与对照 (6.70 d) 形成显著差异 ($P<0.05$)。此外, 短时高温处理还会对成虫繁殖能

表 1 短时高温处理卵对绿豆象生长发育的影响
Table 1 Effects of short-term heat stress on eggs of *Callosobruchus chinensis*

温度 (°C) Temperature	孵化率 (%) Hatching rate	化蛹率 (%) Phlegm rate	羽化率 (%) Ejection rate	发育历期 (d) Developmental duration	雌雄性别比 Sex ratio	雌虫寿命 (d) Female lifespan	雄虫寿命 (d) Male lifespan	产卵量 (粒) Egg production
CK	90.06±5.07ab	97.62±2.33a	98.37±1.35a	26.00±0.13a	1.15±0.09bc	6.20±0.35a	6.00±0.00a	38.93±5.14a
30	93.90±3.56a	98.43±1.29a	97.71±0.14a	26.04±0.11a	0.99±0.14c	6.33±0.21a	6.20±0.20a	41.20±4.23a
33	88.92±4.28abc	97.73±2.22a	99.17±1.44a	25.92±0.09a	0.99±0.06c	6.40±0.35a	6.13±0.23a	37.67±6.00a
36	86.50±2.18abc	96.10±1.32a	99.21±1.38a	26.02±0.04a	0.94±0.12c	6.00±0.00a	6.00±0.00a	38.27±3.10a
39	89.28±2.22abc	95.74±3.89a	98.54±1.35a	25.91±0.08a	1.13±0.03bc	6.07±0.12a	6.20±0.35a	34.80±5.79a
42	82.00±2.00bc	94.29±1.55a	97.34±2.70a	25.94±0.06a	1.24±0.23ab	6.33±0.42a	6.27±0.46a	35.73±4.28a
45	81.33±8.33c	94.38±3.50a	97.54±2.39a	26.03±0.14a	1.42±0.06a	6.07±0.12a	6.00±0.00a	35.27±4.22a

表中数据为平均值±标准误, 同一列数据后标有不同小写字母表示 0.05 水平差异显著 (Duncan's 多重检验)。下表同。

Data are mean±SE, and followed by different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level by Duncan's multiply range test. The same below.

表 2 短时高温处理幼虫对绿豆象生长发育的影响
Table 2 Effects of short-term heat stress on larvae of *Callosobruchus chinensis*

温度 (°C) Temperature	化蛹率 (%) Phlegm rate	羽化率 (%) Ejection rate	发育历期 (d) Developmental duration	雌雄性别比 Sex ratio	雌虫寿命 (d) Female lifespan	雄虫寿命 (d) Male lifespan	产卵量 (粒) Egg production
CK	98.37±1.42a	99.12±1.52a	26.17±0.07a	1.03±0.06a	6.00±0.53a	5.73±0.90a	39.40±2.43a
30	99.28±1.26a	99.22±1.34a	25.95±0.09a	1.17±0.08a	5.87±0.83a	5.47±0.61a	39.13±1.01a
33	98.57±1.24a	98.53±1.27a	25.93±0.25a	1.17±0.03a	5.60±0.35a	5.33±0.23a	38.93±2.32a
36	97.70±0.23ab	99.12±1.52a	25.97±0.17a	1.11±0.14a	5.53±0.61a	5.40±0.20a	39.47±1.62a
39	95.65±0.10b	97.73±0.05a	26.07±0.14a	1.19±0.03a	5.53±0.31a	5.20±0.20a	36.67±3.50a
42	93.04±2.49c	99.21±1.38a	26.02±0.13a	1.15±0.14a	5.33±0.31a	5.00±0.53a	38.13±1.01a
45	91.51±1.88c	97.48±0.25a	26.17±0.02a	0.96±0.18a	5.20±0.53a	4.80±0.20a	35.07±2.84a

表 3 短时高温处理蛹对绿豆象生长发育的影响
Table 3 Effects of short-term heat stress on pupae of *Callosobruchus chinensis*

温度 (°C) Temperature	羽化率 (%) Ejection rate	发育历期 (d) Developmental duration	雌雄性别比 Sex ratio	雌虫寿命 (d) Female lifespan	雄虫寿命 (d) Male lifespan	产卵量 (粒) Egg production
CK	99.26±1.28a	25.92±0.14a	1.13±0.08abc	6.20±0.20ab	6.40±0.20a	39.47±3.91ab
30	99.26±1.28a	25.83±0.16a	1.03±0.11c	6.40±0.20a	6.27±0.31a	40.93±5.83a
33	99.21±1.38a	25.88±0.02±a	1.05±0.10c	6.13±0.50ab	6.07±0.23a	37.60±3.75ab
36	98.53±1.27a	25.94±0.06a	1.15±0.08abc	5.80±0.53abc	6.20±0.69a	37.33±1.50ab
39	98.50±1.30a	25.89±0.06a	1.18±0.08abc	5.73±0.12abc	5.93±0.64a	32.73±1.70bc
42	92.23±3.47b	25.90±0.16a	1.28±0.25ab	5.53±0.23bc	5.73±0.81a	33.27±4.24bc
45	85.06±0.53c	25.93±0.16a	1.35±0.16a	5.33±0.46c	5.67±0.12a	29.27±1.67c

力产生影响,雌虫产卵量随处理温度的升高变化显著,39、42 °C和 45 °C处理组产卵量分别为 37.40、37.00、32.30 粒,与对照(44.80 粒)差异显著($P<0.05$)。

表 4 短时高温处理对绿豆象成虫寿命及产卵量的影响
Tabla 4 Effects of short-term heat stress on adults of *Callosobruchus chinensis*

温度(°C)	雌虫寿命(d)	雄虫寿命(d)	产卵量(粒)
Temperature	Female lifespan	Male lifespan	Egg production
CK	6.70±1.34a	6.70±0.95a	44.80±6.02a
30	6.50±1.08ab	6.20±1.03ab	45.30±5.01a
33	6.00±0.94ab	5.90±0.99ab	43.10±1.98ab
36	6.40±1.17ab	6.20±1.69ab	40.20±4.42ab
39	5.80±0.92ab	5.20±0.92bc	37.40±3.60bc
42	5.20±2.30ab	4.60±1.78c	37.00±6.49bc
45	5.00±0.92b	4.20±1.75c	32.30±2.51c

3 讨论

Zhang 等(2014)研究表明,异色瓢虫 *H. axyridis* 的卵在 37 °C以上高温处理 1 h 后,不仅降低了卵的孵化率,还对其幼虫和蛹的发育历期、成虫鲜重、性别比、寿命、产卵期和产卵量等产生了显著影响。本研究结果表明,绿豆象卵经 42 °C和 45 °C高温处理 3 h 后,仅对卵的孵化率和性别比有较大的影响,对孵化后的幼虫和蛹的发育及成虫的寿命和产卵量没有显著影响。可见不同昆虫卵的耐热性差异很大。

据报道,当环境温度达到某一阈值后,就会引起昆虫体内大量失水,导致水平衡失调, H^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、游离氨基酸的浓度改变,渗透压升高,最终使得内环境失衡,对昆虫造成不良影响(贾栋,2015)。同时,温度升高会使蛋白质、核酸分子的动力学能量增大,分子间作用力降低,疏水作用增强,导致其维持结构的能力降低,空间构象发生改变,功能丧失(Jaenicke,1991;Somero,1995)。蛋白功能的丧失则会影响昆虫的呼吸速率及代谢速率(霍鸣飞,2018)。据 Neven(2000)研究表明,苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 在 44-48 °C 条件下呼吸速率下降,之后即使转移至正常温度条件下,仍会致其死亡;梁菲菲等(2016)发现,

二点委夜蛾 *Athetis lepigone* 幼虫在 35-41 °C下,随温度升高和处理时间延长,其存活率受到显著影响。本试验对绿豆象 2 龄幼虫进行 39-45 °C、3 h 短时高温处理后发现,高温会导致绿豆象幼虫的存活率下降。这可能是由于高温处理破坏了绿豆象表皮的保水结构,也可能是由于高温抑制了绿豆象的呼吸作用,究其原因有待于进一步研究。

本研究发现,绿豆象成虫经短时高温处理后,其雌雄虫寿命、雌虫产卵量均显著下降,该结果与向敏等(2017)报道的短时高温刺激会显著缩短意大利蝗 *C. italicus* 的成虫寿命、降低产卵量及刘昌燕等(2016)报道的 35 °C高温饲养会对绿豆象成虫的繁殖力造成显著影响的研究结果一致。此外,向玉勇和戴荣涛(2016)研究表明,短时高温处理锯谷盗 *Oryzaephilus surinamensis* 成虫会对其所产卵的孵化率造成不良影响,极端高温甚至会使其孵化率降为 0。本研究仅对高温处理后的绿豆象成虫进行了观察,因此有关短时高温处理成虫是否会影响下一代卵的孵化或造成幼虫畸变还有待进一步探究。

Rameswor 等(2017)研究表明,当饲养温度高于 39 °C时会对绿豆象的发育产生抑制作用,导致其发育历期延长。本试验中 39-45 °C的 3 h 短时高温对绿豆象各虫态的发育历期均未造成显著影响,这说明持续高温对绿豆象的发育的影响较大,而短时高温对其影响不显著。另有研究表明,一些昆虫的存活率和繁殖力会随周期性重复高温和高温重复天数的增多而降低,如黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus* 1、3、4 龄幼虫存活率、麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* 成虫的寿命和产卵量随周期性重复高温持续天数的增多而降低(York and Oberhauser,2002;Ma et al.,2004a,2004b)。但周期性重复高温对绿豆象的影响如何还有待进一步探索。

虫体大小在一定程度上决定其耐热性,小体积昆虫由于比表面积大于大体积昆虫,接触热空气的相对表面积更大,因此更容易被高温杀死(Levins,1969)。绿豆象作为一种小型储粮害虫,理论上对高温的耐受性应该较差,但试验结

果表明绿豆象具有较强的耐热性,这可能与高温胁迫下绿豆象热激蛋白(Heat shock proteins, Hsps)、超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)等耐热相关蛋白的表达量上调有关,也可能是由于绿豆象幼虫和蛹生存于豆粒内部,体表水分蒸发慢,耐高温能力相对较强。

研究表明,不同昆虫具有不同的性别决定机制,对具有性染色体的昆虫,其性别主要取决于性染色体X或Z的浓度(Erickson and Quintero, 2007; 刘丽华等, 2010; 刘增虎等, 2012);对无性染色体的昆虫,其性别决定于染色体数目(段建平等, 2016; 郭立桃, 2016),但不论是何种性别决定机制,可能均与 *transformer*、*transformer-2* 和 *doublesex* 等基因的表达情况相关(刘雅婷等, 2015; 郭立桃, 2016)。此外,诸如环境温度、内共生菌等外在因素也可对某些昆虫的性别决定产生影响(刘雅婷等, 2015)。我们的试验表明,经短时高温处的绿豆象卵和蛹羽化后,成虫的雌雄性别比出现了显著差异。由于目前有关绿豆象的性别决定机制还未见报道,因此温度对其性别比影响的程度及原因还有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Boina D, Subramanyam B, 2004. Relative susceptibility of *Tribolium confusum* life stages exposed to elevated temperatures. *Journal of Economic Entomology*, 97(6): 2168–2147.
- Duan JP, Meng XX, Li Y, Yao LG, Kan YC, Xia QY, 2016. Genetic hierarchies of somatic sex determination in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 59(1): 93–101. [段建平, 孟现鑫, 李莹, 姚伦广, 阚云超, 夏庆友, 2016. 昆虫体细胞遗传性别决定信号通路的研究进展. *昆虫学报*, 59(1): 93–101.]
- Erickson JW, Quintero JJ, 2007. Indirect effects of ploidy suggest X chromosome dose, not the X: Aratio, signals sex in *Drosophila*. *PLoS Biol.*, 5(12): e332.
- Gibbs AG, 2002. Lipidmelting and cuticular permeability: New insights into an old problem. *Journal of Insect Physiology*, 48(4): 391–400.
- Guo LT, 2016. The mechanism of sex determination based on cascade interaction between *Transformer2* and *Doublesex* in *Bemisia Tabaci*. Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [郭立桃, 2016. 基于 *transformer2* 和 *doublesex* 级联互作的烟粉虱性别决定机制研究. 博士学位论

- 文. 北京: 中国农业科学院.]
- Henry D, Prange HD, 1996. Evaporative cooling in insects. *Journal of Insect Physiology*, 42(5): 493–499.
- Huo MF, 2018. The research of thermal adaptation molecular mechanism of *Tribolium castaneum* (Herbst). Master dissertation. Henan: Henan University of Technology. [霍明飞, 2018. 赤拟谷盗热适应性分子机制的研究. 硕士学位论文. 河南: 河南工业大学.]
- Jaenicke R, 1991. Protein stability and molecular adaptation to extreme conditions. *European Journal of Biochemistry*, 202: 715–728.
- Jia D, 2015. Response and functional analysis of *Agasicles hygrophila* heat shock protein genes to high temperature stress. Doctor dissertation. Shanxi: Shanxi Agricultural University. [贾栋, 2015. 莲草直胸跳甲热激蛋白基因对高温胁迫的响应及功能分析. 博士学位论文. 山西: 山西农业大学.]
- Levins R, 1969. Thermal acclimation and heat resistance in drosophila species. *American Naturalist*, 103(933): 483–499.
- Li GP, Feng HQ, Huang B, Zhong J, Tian CH, Qiu F, Huang JR, 2017. Effects of short-term heat stress on survival and fecundity of two plant bugs: *Apolygus lucorum* (Meyer-Dur) and *Adelphocoris suturalis* Jakovlev (Hemiptera: Miridae). *Acta Ecologica Sinica*, 37(11): 3939–3945. [李国平, 封洪强, 黄博, 钟景, 田彩红, 邱峰, 黄建荣, 2017. 短时高温暴露对绿盲蝽和中黑盲蝽存活及生殖的影响. *生态学报*, 37(11): 3939–3945.]
- Liang FF, Wang ZY, He KL, Zhang TT, Bai SX, 2016. Effects of brief exposure to high temperature in the larval stage on the survival and fecundity of *Athetis lepigone* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 59(9): 991–996. [梁菲菲, 王振营, 何康来, 张天涛, 白树雄, 2016. 幼虫期短时高温暴露对二点委夜蛾存活和繁殖的影响. *昆虫学报*, 59(9): 991–996.]
- Liu C, 2016. The impace of short-term high temperature on the Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*). Master dissertation. Liaoning: Shenyang Agricultural University. [刘超, 2016. 短时高温对亚洲玉米螟的影响. 硕士学位论文. 辽宁: 沈阳农业大学.]
- Liu CY, Li L, Jiao CH, Chen HW, Liu LJ, Wan ZH, 2016. Effects of temperature on the population growth of *Callosobruchus chinensis* L. (Coleoptera: Bruchidae). *Plant Protection*, 42(6): 72–75, 94. [刘昌燕, 李莉, 焦春海, 陈宏伟, 刘良军, 万正煌, 2016. 温度对绿豆象种群增长的影响. *植物保护*, 42(6): 72–75, 94.]
- Liu CY, Tian J, Fan BJ, Cao ZM, Su QZ, Zhang ZX, Wang SH, 2010. Advances inbreeding research on bruchid-resistant cultivars of three main vigna food legumes. *Scientia Agricultura Sinica*, 43(12): 2410–2417. [刘长友, 田静, 范保杰, 曹志敏, 苏秋竹,

- 张志肖, 王素华, 2010. 豇豆属 3 种主要食用豆类的抗豆象育种研究进展. *中国农业科学*, 43(12): 2410–2417.]
- Liu LH, Shen WD, Xie ZD, 2010. Research status and prospect of molecular mechanism of *Bombyx mori* sex regulation. *Journal of Anhui Agricultural University*, 37(3): 503–507. [刘丽华, 沈卫德, 谢再东, 2010. 家蚕性别调控研究现状及展望. *安徽农业大学学报*, 37(3): 503–507.]
- Liu YT, Xie W, Zhang YJ, 2015. Research progress in sex determination in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58(4): 437–444. [刘雅婷, 谢文, 张友军, 2015. 昆虫性别决定机制研究进展. *昆虫学报*, 58(4): 437–444.]
- Liu ZH, Li T, Yang H, Liu M, Dong ZP, 2012. Sex chromosome and Sex determination of silkworm. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 40(34): 16627–16631. [刘增虎, 李涛, 杨海, 刘敏, 董占鹏, 2012. 家蚕性染色体和性别决定. *安徽农业科学*, 40(34): 16627–16631.]
- Ma CS, Hau B, Poehling HM, 2004a. The effect of heat stress on the survival of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). *European Journal of Entomology*, 101(2): 327–332.
- Ma CS, Hau B, Poehling HM, 2004b. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110(1): 65–71.
- Neven LG, 2000. Physiological responses of insects to heat. *Postharvest Biology and Technology*, 21(1): 103–111.
- Nicholas V, Paul ER, Fox D, 2006. Comparative toxicity of fumigants and a phosphine synergist using a novel containment chamber for the safe generation of concentrated phosphine gas. *PLoS ONE*, 1(1): e130.
- Rameswor M, Jeongjoon A, Chunggyoo P, Youngnam Y, Yunwoo J, Hangwon K, Soondo B, 2017. Effects of temperature on development of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera: Bruchidae) on two leguminous seeds. *Journal of Stored Product Research*, 72: 90–99.
- Somero GN, 1995. Proteins and temperature. *Annual Review of Physiology*, 57: 43–68.
- Song Q, 2010. Use status and research progress of fumigants. *Hubei Plant Protection*, (3): 59–61. [宋祺, 2010. 熏蒸剂的使用现状与研究进展. *湖北植保*, (3): 59–61.]
- Wang L, Deng YX, 2011. Research on the effect of heat treatment on *Callosobruchus chinensis* and *Callosobruchus maculatus*. *Technology & Management*, (3): 65–66. [王亮, 邓永学, 2011. 热处理对绿豆象及四纹豆象防治效果的研究. *科学咨询(科技·管理)*, (3): 65–66.]
- Wang L, Ma CS, 2013. Impacts of periodic repeated heat events on ecological performance in insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1499–1508. [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.]
- Wang S, Yin X, Tang J, Hanson JD, 2004. Thermal resistance of different life stages of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Stored Products Research*, 40(5): 565–574.
- Wright EJ, Sinclair EA, Annis PC, 2001. Laboratory determination of the requirements for control of *Trogoderma variabile* (Coleoptera: Dermasidae) by heat. *Journal of Stored Products Research*, 38(2): 147–155.
- Xiang M, Fan TX, Hu HX, Yu F, Ji R, Wang H, 2017. Effects of short-term exposure to high temperature on the survival and fecundity of *Calliptamus italicus* (Orthoptera: Acrididae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(3): 426–433. [向敏, 樊泰山, 扈鸿霞, 于非, 季荣, 王哈, 2017. 短时高温对意大利蝗存活和生殖的影响. *应用昆虫学报*, 54(3): 426–433.]
- Xiang YY, Dai RT, 2016. Effects of brief exposure to high temperature on the survival and reproduction of *Oryzaephilus surinamensis* (Linnaeus) during the storage period of *Lonicera japonica* Thunb. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(4): 802–808. [向玉勇, 戴荣涛, 2016. 短时高温对金银花贮藏期害虫锯谷盗存活及繁殖的影响. *应用昆虫学报*, 53(4): 802–808.]
- York AJ, Oberhauser KS, 2002. Effects of duration and timing of heat stress on monarch butterfly (*Danaus plexippus*) (Lepidoptera: Nymphalidae) development. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 75(4): 290–298.
- Zhang AM, Liu XD, Zhai BP, Gu XY, 2008. Influences of temperature on biological characteristics of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallen) (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(6): 640–645. [张爱民, 刘向东, 翟保平, 顾晓莹, 2008. 温度对灰飞虱生物学特性的影响. *昆虫学报*, 51(6): 640–645.]
- Zhang SZ, Cao Z, Wang QL, Zhang F, Liu TX, 2014. Exposing eggs to high temperatures affects the development, survival and reproduction of *Harmonia axyridis*. *Journal of Thermal Biology*, 39: 40–44.
- Zhong JF, Wan ZH, Li L, Chen HW, Wu GH, 2013. Effect of low and high temperatures on controlling azuki bean beetle (*Callosobruchus chinensis* L., Coleoptera: Bruchidae) in storage. *Scientia Agricultura Sinica*, 46(1): 54–59. [仲建锋, 万正煌, 李莉, 陈宏伟, 伍广洪, 2013. 低温和高温对仓储绿豆象的防治效果. *中国农业科学*, 46(1): 54–59.]
- Zhu N, Wang YB, Zhang HQ, Zheng L, Liu S, Wei GS, 2011. The effect of photoperiod and temperature on the growth and development of *Encarsia formosa*. *Acta Phytophylacica Sinica*, 38(4): 381–382. [朱楠, 王玉波, 张海强, 郑礼, 刘顺, 魏国树, 2011. 光周期、温度对丽蚜小蜂生长发育的影响. *植物保护学报*, 38(4): 381–382.]