



昆虫趋光行为的光胁迫假说*

桑 文^{1, 2**} 朱智慧² 雷朝亮^{2***}

(1. 华南农业大学昆虫学系, 广东省生物农药创制与应用重点实验室, 广州 510640 ;

2. 华中农业大学植物科学技术学院, 湖北省昆虫资源利用与害虫可持续治理重点实验室, 武汉 430070)

摘 要 趋光性是昆虫的固有行为特征之一, 被广泛的应用在害虫物理防治中。本文综述了几种主流的昆虫趋光性假说, 着重介绍了昆虫在趋光过程中的行为反应、受光胁迫后生理应激和补偿效应, 提出了昆虫趋光行为的光胁迫假说, 以期昆虫趋光性理论研究提供新的思路。

关键词 趋光性, 光胁迫, 紫外线, 行为, 生理应激, 生殖补偿效应

Review of phototaxis in insects and an introduction to the light stress hypothesis

SANG Wen^{1, 2**} ZHU Zhi-Hui² LEI Chao-Liang^{2***}

(1. Key Laboratory of Bio-Pesticide Innovation and Application, Guangdong Province, Department of Entomology, South China Agricultural University, Guangzhou 510640, China; 2. Hubei Insect Resources Utilization and Sustainable Pest Management Key Laboratory, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract Phototaxis is an inherent characteristic of insects that is widely used in pest management. This review introduces the mainstream hypotheses of phototaxis, behavior during phototaxis, physiological responses under light stress, and the compensation effect. We also introduce the light stress hypothesis which could provide new ideas for future research on phototaxis.

Key words phototaxis, light stress, ultraviolet light, behavior, physiological response, reproductive compensation effect

趋光性是昆虫重要的行为特征之一, 对昆虫的生命活动意义重大。从《诗经》“秉彼蠹贼, 付畀炎火”到《梁书·到溉传》“如飞蛾之赴火, 岂焚身之可吝”, 2000 多年前, 我国劳动人民就观察到飞蛾扑火, 即昆虫趋光现象, 并利用于生产实践(周尧, 1980)。目前, 以昆虫的趋光性为理论基础的灯光诱捕技术已被广泛的应用于农林和城市害虫的监测和防控上。由于该项技术绿色环保、无公害, 逐渐成为害虫物理防治技术的重要措施之一。加强昆虫趋光性理论的研究,

对推动现代有机农业发展具有重要的意义。多年来, 国内外的学者从不同的角度对昆虫的趋光行为开展了大量研究, 积累了丰富的实验数据, 并提出了多种假说试图解释该现象。然而, 昆虫的趋光行为纷繁复杂, 受到内在生理状况和外环境因素等多方面的影响, 因而没有一种假说能够被大家完全认同。本文试图从已有的昆虫趋光本质假说、昆虫趋光行为反应、生理应激和补偿效应等几个方面, 结合我们的研究工作从光胁迫的角度解释该现象, 以期为进一步揭示昆虫趋

*资助项目 Supported projects 国家自然科学基金项目(30871639, 31171856 和 31572017) 国家公益(农业)行业科研专项(201403031)

**第一作者 First author, E-mail: sangwen@scau.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: ioir@mail.hzau.edu.cn

收稿日期 Received: 2016-07-19, 接受日期 Accepted: 2016-08-17

光的本质提供新的理论思路。

1 昆虫趋光性假说

1.1 光定向行为假说

认为昆虫的趋光行为是由其光罗盘定向造成的, 夜间活动的昆虫以某一发光天体作为参照, 身体垂直于天体与自身连线活动, 但在夜间昆虫误将比天体距离近得多的火光或灯光当作参照物, 导致昆虫无法正确导航, 使得飞行轨迹发生偏移, 螺旋向灯飞行 (Atkins, 1980)。这一假说的前提是昆虫在运动过程中存在两个光源, 一个强度较弱, 实为昆虫正常定向所需光源, 而另一个强度较强, 为干扰光源。然而, 昆虫对单色光行为反应的室内实验表明, 处于静止或爬行状态下的昆虫对紫外光区、蓝光区和黄绿光区内某些特定波长的单一光源具有很强的趋性, 这显然与光定向假说的前提条件相违背 (丁岩钦等, 1974; Peitsch *et al.*, 1992; 魏国树等, 2000; 江幸福等, 2010)。此外, 昆虫的趋光性行为除包括趋向光源运动的正趋光性行为外, 还包括远离光源运动的负趋光性行为。如果蝇 *Drosophila melanogaster* 的 Pdf 神经元 (Pigment-dispersing factor (Pdf) -expressing lateral neuron), 这一神经元也能介导果蝇的生物节律) 能将幼虫 BO (Bolwig's organ) 光受体细胞接收的光刺激信号传导到下游的 NP394 神经元, 若将 NP394 神经元的功能屏蔽, 果蝇幼虫由避光变成喜光 (Mazzoni *et al.*, 2005; Gong *et al.*, 2010)。该现象表明两种截然相反的光响应行为可能有共同的调控机制。显然, 光定向行为假说也无法解释昆虫的负趋光特性。

1.2 生物天线假说

Callahan (1965) 认为昆虫趋光是由于光谱中某些波长光线的频率与信息素分子的振动频率相近, 能被昆虫触角上信息素感受器所捕获, 使昆虫误将光源当作求偶对象, 趋向光源运动。Eldumiaty 和 Levengood (1971) 的研究证实了该观点, 发现 337 μm 和 311 μm 的远红光对斜纹夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 和棉铃虫 *Heliothis zea*

具有很强的吸引作用, 且该波段的光谱模式能被昆虫触角相应的受体识别。然而, Hsiao (1972) 却没能在粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 中发现该虫对与信息素光谱特性相似的远红光具有行为反应。

1.3 光干扰假说

认为昆虫适应暗环境以后, 进入到亮区中, 亮区中的高亮度由刺眼作用干扰了昆虫的正常行为, 使昆虫无法回到低亮度的暗区导致扑灯 (Robinson, 1952; Verheijen, 1960)。在田间灯诱过程中会经常发现, 在距离灯数米处, 会有大型蛾类和金龟甲突然跌落地面, 腹部朝上, 一坠不起。有的昆虫扑灯动作更加猛烈, 甚至出现撞灯死亡现象。这都是昆虫复眼在灯光刺激下观察环境所需亮度高于近旁环境明亮程度, 而复眼内色素无法合适调整, 导致正常行为活动受到强光干扰所致 (陈宁生, 1979)。

2 昆虫对光胁迫的响应

2.1 昆虫趋光的行为反应

陈宁生 (1979) 指出昆虫的趋光行为至少包含两个过程, 首先是昆虫由远处飞向灯周的过程, 该过程中昆虫周围的光环境低于适合复眼生理状态下的明亮程度, 是昆虫寻找光明的行为。而当昆虫接近光源后, 其复眼色素的调节能力无法适应近灯的强光环境, 正常视觉受到干扰无法准确定位, 导致扑灯行为发生。绝大多数昆虫接近光源前, 都是曲线减速飞行。金龟子、蝼蛄等则近似直线扑灯; 天蛾时飞时停; 草蛉则飞行缓慢 (刘立春, 1982)。我们多年来在实验室和田间对昆虫趋光行为的观察表明, 昆虫飞近光源后, 其活动方式主要分为 (1) 飞至灯具附近停息; (2) 停息后扑灯; (3) 绕灯盘旋飞行; (4) 盘旋后扑灯; (5) 直接扑灯; (6) 眩晕后跌落灯旁抽搐。

2.2 昆虫在光胁迫下的生理应激

有关昆虫对单色光源趋性行为的研究表明, 昆虫光谱反应敏感的光区主要集中在紫外光区、蓝光区和黄绿光区 (丁岩钦等, 1974; Hay and

Crossley, 1977; 魏国树等, 2000; 江幸福等, 2010)。这是由于昆虫成虫中主要的感光器官复眼中含有 3 种光受体, 分别具有能够接受紫外光 (Ultraviolet, UV)、蓝光和绿光刺激的视紫红质, 因而对这 3 个波段的光具有强烈的反应 (靖湘峰和雷朝亮, 2004; Yamaguchi and Heisenberg, 2011)。其中, 昆虫对紫外光 A (UVA: 315~400 nm) 的趋性最强烈, 因而以该波段为主要辐射波段的黑光灯在实际的灯诱过程中具有良好的诱集效果 (丁岩钦等, 1974; 魏国树等, 2000; 侯有明等, 2001; Paul, 2003)。然而, UVA 照射能诱导生物体产生大量的活性氧, 包括超氧阴离子、过氧化氢、羟自由基和单线态氧等。当过量的活性氧超出了生物体的自身清除能力时, 会破坏细胞膜的正常结构和功能, 修饰氨基酸残基, 造成肽链断裂和交联聚合, 引起蛋白质结构的改变。此外, 蛋白质与脂类的过氧化还能够与核酸反应, 引起 DNA 突变 (Wang *et al.*, 2001; Lopez-Martinez *et al.*, 2008; Meng *et al.*, 2009)。由此可见, UVA 胁迫与昆虫趋光行为关系密切。

为明确 UVA 胁迫与昆虫趋光行为间的关系, 进一步研究了 UVA 对多种趋光和畏光昆虫的影响以及昆虫的响应机制。用 UVA 处理棉铃虫 *Helicoverpa armigera*, 发现其体内蛋白质羰基含量显著升高, 表明 UVA 处理会导致昆虫体内蛋白质结构被破坏 (Meng *et al.*, 2009)。随着这些破坏的进行, 棉铃虫体内抗氧化系统的各种酶, 如超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POX)、谷胱甘肽-S-转移酶 (GST) 及谷胱甘肽还原酶 (GR) 的 mRNA 表达水平和酶活性均显著升高, 说明棉铃虫产生了 UVA 照射下的光胁迫反应 (Meng *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2012)。

UVA 照射不同时间还对棉铃虫体内的乙酰胆碱酯酶 (AChE) 和羧酸酯酶 (CarE) 活性均有一定的影响。棉铃虫经过 UV 照射不同时间后, 体内的 AChE 活性产生变化, 且在照射 30 min 时酶活性显著低。而 CarE 的活性却持续受到 UVA 照射的抑制。AChE 是生物体内神经兴奋传递过程中起重要作用的一种酯酶, 它在胆碱能神

经激素系统中参与水解神经递质乙酰胆碱, 响应多种环境刺激调整动物行为 (Appleyard, 1992)。Kim 等 (2016) 研究表明, 利用二氧化氯熏蒸印度谷螟 *Plodia interpunctella* 能增加 AChE 活性, 干扰印度谷螟的负趋光行为。由此可见, AChE 参与的 UV 胁迫响应与昆虫的趋光行为有直接联系。

昆虫体内的热激蛋白 (Heat shock protein, Hsp) 也参与了应对 UVA 的胁迫响应。Hsp 是昆虫体内一类重要的胁迫响应分子, 参与昆虫的抗逆反应, 防止蛋白质变性, 维持蛋白质原有的空间构象和生物活性 (Feder and Hofmann, 1999)。Lopez-Martinez 等 (2008) 报道南极摇蚊 *Belgica antarctica* 的 Hsp70 和 Hsp90 基因能被 UVA 显著的诱导表达。我们曾对 UVA 照射下正趋光性昆虫黑腹果蝇体内的 11 种热激蛋白基因的表达模式进行了系统的研究, 结果表明果蝇热激蛋白基因 Hsp22、Hsp23、Hsp26、Hsp27、Hsp40、Hsp68、Hsp70 和 Hsp83 的表达都能被 UVA 显著诱导, 但表达模式存在差异 (Wang *et al.*, 2014)。而对负趋光性昆虫赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 类似研究也发现, UVA 照射能显著诱导热激蛋白基因 Hsp27、Hsp68 和 Hsp83 的表达, 且表达模式一致 (Sang *et al.*, 2012)。此外, 我们还发现在赤拟谷盗中 UVA 还能诱导具有代谢内外源毒素功能的细胞色素 P450 基因 CYP6BQ4 和 CYP6BQ8 的表达 (Sang *et al.*, 2012)。

2.3 昆虫在光胁迫下的补偿效应

光胁迫下昆虫将产生生殖的补偿效应。如用 UVA 每天照射棉铃虫 5 h 或 9 h, 棉铃虫成虫的寿命显著缩短, 而产卵量有所增加, 表现出一定的生殖补偿效应。尽管受 UVA 照射后棉铃虫子代的卵孵化率、化蛹率和羽化率没有受到显著影响, 但会导致子代累计存活率的降低, 以及子代幼虫发育历期的显著延长 (Zhang *et al.*, 2011)。在对果蝇的研究中同样也发现类似的生殖补偿效应, 高强度长时间 UVA 照射会导致果蝇寿命缩短, 但经 UVA 照射后处理组试虫的产卵量均高于未照射的对照组, 而且随着照射时间的延长

产卵量不断增加(郑俊丽, 2011)。通过对 UVA 照射前后棉铃虫的比较蛋白组研究发现, UVA 处理后, 试虫体内包括 3-羟-3-甲基戊二酰辅酶 A 还原酶和法呢基焦磷酸合成酶这两种参与保幼激素合成的重要酶在内的数十个蛋白质的含量发生变化, 且保幼激素 JHI、JHII 和 JHIII 的滴度均在 UVA 照射下显著改变(Meng *et al.*, 2010)。保幼激素在昆虫生长、卵巢发育、卵细胞形成中具有重要作用(Staal, 1975; Flatt *et al.*, 2005), 这说明 UV 胁迫下的昆虫的生殖补偿效应与昆虫内分泌激素对 UV 的响应有关(张长禹, 2010)。此外关于昆虫内分泌激素合成信号受到 UV 胁迫影响的现象也在赤拟谷盗中得到证实: UVB 照射会显著降低赤拟谷盗幼虫蜕皮激素合成基因和效应基因的表达式, 能够消除引发赤拟谷盗幼虫蜕皮变态的蜕皮激素脉冲, 显著推迟幼虫的变态过程(Sang *et al.*, 2016)。UV 照射无论是对昆虫的亲代还是子代都会造成负面影响, 证明它对昆虫而言是一种重要的胁迫因子。由于长期的进化性适应, 昆虫可通过改变生存策略降低该负面效应, 如增加生殖能力防止种群衰退, 延长发育时间增加能量补给。昆虫生活史理论指出胁迫条件下生殖与寿命存在平衡, 两者的能量分配具有补偿效应, 可推测在昆虫遭受 UV 胁迫的情况下寿命缩短, 能量流动将会从寿命向生殖转移(Holloway *et al.*, 1990; De Jong and Van Noordwijk, 1992)。同样, 延长发育也能在损伤修复时间和能量获取上补偿胁迫造成的伤害(Tauchman *et al.*, 2007)。因此, 补偿效应可视为昆虫在趋光行为过程中遭受光胁迫的抗胁迫适应。

2.4 昆虫趋光行为的光胁迫假说

从昆虫趋光行为的“光定向假说”和“光干扰假说”中不难发现, 昆虫的趋光行为均为光胁迫下的正常运动行为受到影响后的响应结果——光胁迫结果。畏光性昆虫的避光行为是光胁迫下的结果易于理解。畏光性昆虫长期生活于黑暗中, 细胞内缺乏由于长时间的光照(包括紫外光和可见光)对细胞造成不利影响的修复系统, 因而, 在长期的进化过程中, 畏光性昆虫进化出

了一套对光敏感的神经回路, 这种见光即避的习性使畏光性昆虫能最大限度的减少光对其身体的损害, 因而具有进化上的优势。趋光性昆虫并非本身喜光, 因为大多数趋光性昆虫为夜行性昆虫, 他们在白天有太阳光时, 并不出来活动。而在夜间的人工光源作用下, 则向光飞行, 并表现出比较疯狂的行为。这可能是由于在正常的生物节律调节下, 这些昆虫白天进入静息状态, 因而对光并不敏感; 而在晚上出来活动时能够接受光, 尤其是紫外光刺激, 产生应激反应, 导致乙酰胆碱酯酶活性降低, 乙酰胆碱滴度高出正常水平(孟建玉, 2010; 周丽君, 2014), 使昆虫处于一种持续兴奋的状态, 而且这种持续兴奋状态类似于神经毒剂杀虫剂滴滴涕引起的昆虫趋向杀虫剂源的运动。这也能解释为何在夏天的路灯下, 常有大量的蚊虫尸体, 这是由于趋光昆虫在光的胁迫下, 持续兴奋而致死的结果。这就是昆虫趋光行为的“光胁迫假说”。

3 展望

昆虫的趋光性行为机理一直是昆虫学科研究的难点问题, 本文在综述了前人研究成果的同时, 结合本课题组多年来的研究结果, 提出了昆虫趋光行为的“光胁迫假说”: 昆虫的正负趋光行为是昆虫在光胁迫下产生生理应激后的被动行为反应。当然这一假说尚需要进一步验证, 但这将为今后探讨昆虫的趋光性提供全新的思路。其中有关昆虫趋光过程中在光胁迫下的神经传导机制、激素响应机制、行为调控机制、损伤修复机制都将成为今后昆虫趋光性研究的重点。开展以上研究, 将有助于提高我国农业生产中灯光诱杀的效力和靶标特异性, 促进我国农业的可持续发展。

参考文献 (References)

- Appleyard ME, 1992. Secreted acetylcholinesterase: non-classical aspects of a classical enzyme. *Trends in Neurosciences*, 15(12): 485–490.
- Atkins MD, 1980. *Introduction to Insect Behaviour*. New York: Collier Macmillan Ltd. 31–33.

- Callahan PS, 1965. Intermediate and far infrared sensing of nocturnal insects. Part I. Evidences for a far infrared (FIR) electromagnetic theory of cummunication and sensing in moths and its relationship to the limiting biosphere of the corn earworm. *Annals of the Entomological Society of America*, 58(5): 727–745.
- Cheng NS, 1979. The nature of phototactic behavior and the principle of navigation of insects in Noctuidae. *Entomological Knowledge*, 24(5): 193–200. [陈宁生, 1979. 夜蛾趋光行为的本质、规律和导航原理. *昆虫知识*, 24(5): 193–200.]
- De Jong G, Van Noordwijk A, 1992. Acquisition and allocation of resources: genetic (CO) variances, selection, and life histories. *The American Naturalist*, 139(4): 749–770.
- Ding YQ, Gao WZ, Li DM, 1974. Study on phototaxis of insects in Noctuidae: The responses to monochromatic light of *Helicoverpa armigera* and *Heliothis assulta*. *Acta Entomologica Sinica*, 17(3): 307–317. [丁岩钦, 高慰曾, 李典谟, 1974. 夜蛾趋光特性的研究: 棉铃虫和烟青虫成虫对单色光的反应. *昆虫学报*, 17(3): 307–317.]
- Eldumiatl II, Levengood WC, 1971. Submillimetre wave sensing of nocturnal moths. *Nature*, 233(5317): 283–284.
- Feder M, Hofmann G, 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology*, (61): 243–282.
- Flatt T, Tu MP, Tatar M, 2005. Hormonal pleiotropy and the juvenile hormone regulation of *Drosophila* development and life history. *Bioessays*, 27(10): 999–1010.
- Gong Z, Liu J, Guo C, Zhou Y, Teng Y, Liu L, 2010. Two pairs of neurons in the central brain control *Drosophila* innate light preference. *Science*, 330(6003): 499–502.
- Hay D, Crossley S, 1977. The design of mazes to study *Drosophila* behavior. *Behavior Genetics*, 7(5): 389–402.
- Holloway G, Sibly R, Povey S, 1990. Evolution in toxin-stressed environments. *Functional Ecology*, 4(3): 289–294.
- Hou YM, Pang XF, Liang GW, 2001. Species diversity and seasonal dynamics analyses of phototactic insects at vegetable area. *Journal of Environmental Entomology*, 23(3): 109–114. [侯有明, 庞雄飞, 梁广文, 2001. 菜区趋光性昆虫物种多样性与季节动态分析. *环境昆虫学报*, 23(3): 109–114.]
- Hsiao H, 1972. The attraction of moths (*Trichoplusia ni*) to infrared radiation. *Journal of Insect Physiology*, 18(9): 1705–1714.
- Jiang XF, Zhang ZZ, Luo LZ, 2010. Phototaxis of the beet webworm *Loxostege sticticalis* to different wavelengths and light intensity. *Plant Protection*, 36(6): 69–73. [江幸福, 张总泽, 罗礼智, 2010. 草地螟成虫对不同光波和光强的趋光性. *植物保护*, 36(6): 69–73.]
- Jing XF, Lei CL, 2004. Advances in research on phototaxis of insects and the mechanism. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 41(3): 198–203. [靖湘峰, 雷朝亮, 2004. 昆虫趋光性及其机理的研究进展. *应用昆虫学报*, 41(3): 198–203.]
- Kim M, Kwon H, Kwon H, Kim W, Kim Y, 2016. Enhanced acetylcholinesterase activity of the indianmeal moth, *Plodia interpunctella*, under chlorine dioxide treatment and altered negative phototaxis behavior. *Korean Journal of Applied Entomology*, 55(1): 27–33.
- Liu LC, 1982. Preliminary study on phototaxis of insects. *Journal of Nanjing Agricultural University*, (2): 52–59. [刘立春, 1982. 昆虫趋光行为的初步观察. *南京农业大学学报*, (2): 52–59.]
- Lopez-Martinez G, Elnitsky MA, Benoit JB, Lee Jr RE, Denlinger DL, 2008. High resistance to oxidative damage in the Antarctic midge *Belgica antarctica*, and developmentally linked expression of genes encoding superoxide dismutase, catalase and heat shock proteins. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 38(8): 796–804.
- Mazzoni EO, Desplan C, Blau J, 2005. Circadian pacemaker neurons transmit and modulate visual information to control a rapid behavioral response. *Neuron*, 45(2): 293–300.
- Meng JY, 2010. Study on the physiological and biochemical response and differentially expressed proteome under UV stress in *Helicoverpa armigera*. Doctoral dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [孟建玉, 2010. UV 胁迫下棉铃虫生理生化响应及蛋白质组学研究. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Meng JY, Zhang CY, Lei CL, 2010. A proteomic analysis of *Helicoverpa armigera* adults after exposure to UV light irradiation. *Journal of Insect Physiology*, 56(4): 405–411.
- Meng JY, Zhang CY, Zhu F, Wang XP, Lei CL, 2009. Ultraviolet light-induced oxidative stress: Effects on antioxidant response of *Helicoverpa armigera* adults. *Journal of Insect Physiology*, 55(6): 588–592.
- Paul N, 2003. Ecological roles of solar UV radiation: towards an integrated approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(1): 48–55.
- Peitsch D, Fietz A, Hertel H, de Souza J, Ventura DF, Menzel R, 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, (170): 23–40.
- Robinson HS, 1952. On the behaviour of night-flying insects in the neighbourhood of a bright source of light. *Proceedings of The Royal Entomological Society of London Series A, General Entomology*, (27): 13–21.
- Sang W, Ma WH, Qiu L, Zhu ZH, Lei CL, 2012. The involvement of heat shock protein and cytochrome P450 genes in response to

- UV-A exposure in the beetle *Tribolium castaneum*. *Journal of Insect Physiology*, 58(6): 830–836.
- Sang W, Yu L, He L, Ma WH, Zhu ZH, Zhu F, Wang XP, Lei CL, 2016. UVB radiation delays *Tribolium castaneum* metamorphosis by influencing ecdysteroid metabolism. *PloS ONE*, 11(3): e0151831.
- Staal GB, 1975. Insect growth regulators with juvenile hormone activity. *Annual Review of Entomology*, 20: 417–460.
- Tauchman SJ, Lorch JM, Orth AP, Goodman WG, 2007. Effects of stress on the hemolymph juvenile hormone binding protein titers of *Manduca sexta*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 37(8): 847–854.
- Verheijen FJ, 1960. The mechanisms of the trapping effect of artificial light sources upon animals. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 13(1): 1–107.
- Wang LJ, Zhou LJ, Zhu ZH, Ma WH, Lei CL, 2014. Differential temporal expression profiles of heat shock protein genes in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) under ultraviolet A radiation stress. *Environmental Entomology*, 43(5): 1427–1434.
- Wang SQ, Setlow R, Berwick M, Polsky D, Marghoob AA, Kopf AW, Bart RS, 2001. Ultraviolet A and melanoma: A review. *Journal of the American Academy of Dermatology*, 44(5): 837–846.
- Wang Y, Wang L, Zhu Z, Ma W, Lei C, 2012. The molecular characterization of antioxidant enzyme genes in *Helicoverpa armigera* adults and their involvement in response to ultraviolet-A stress. *Journal of Insect Physiology*, 58(9): 1250–1258.
- Wei GS, Zhang QW, Zhou MZ, Wu WG, 2000. Phototaxis of *Helicoverpa armigera* adults to different wavelengths and light intensity. *Acta Biophysica Sinica*, 16(1): 89–95. [魏国树, 张青文, 周明群, 吴卫国, 2000. 不同光波及光强度下棉铃虫 (*Helicoverpa armigera*) 成虫的行为反应. 生物物理学报, 16(1): 89–95.]
- Yamaguchi S, Heisenberg M, 2011. Photoreceptors and neural circuitry underlying phototaxis in insects. *Fly*, 5(4): 333–336.
- Zhang C, Meng J, Wang X, Zhu F, Lei C, 2011. Effects of UV–A exposures on longevity and reproduction in *Helicoverpa armigera*, and on the development of its F1 generation. *Insect Science*, 18(6): 697–702.
- Zhang CY, 2010. Study on reproductive compensation of *Helicoverpa armigera* under UV stress and cloning and expression of *Hsps* genes. Doctoral dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [张长禹, 2010. UV 胁迫下棉铃虫生殖补偿研究及 *Hsps* 基因的克隆与表达. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Zheng JL, 2011. Effect of UVA radiation on biological fitness and antioxidant system of fruit fly, *Drosophila melanogaster*. Master dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [郑俊丽, 2011. UVA 照射对黑腹果蝇生物学特性和抗氧化反应的影响. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Zhou LJ, 2014. Study on differentially expressed genes associated with response to UVA radiation in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). Doctoral dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [周丽君, 2014. UVA 辐射诱导黑腹果蝇差异表达基因的研究. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Zhou R, 1980. A history of chinese entomology. Yangling: Entomotaxonomia. 55–70. [周尧, 1980. 中国昆虫学史. 杨凌: 昆虫分类学报社. 55–70.]