UV 对昆虫的生物学效应及昆虫适应机制*

王姿烨[1,2**] 王飞凤[1,2] 何万财[2,3] 邱宝利[1,2] 雷朝亮[4] 桑 文[1,2***]

（1. 华南农业大学植物保护学院，广东省生物农药创制与应用重点实验室，广州 510640；2. 华南农业大学植物保护学院，生物防治教育部工程研究中心，广州 510640；3. 华南农业大学植物保护学院，广东省害虫生物防治工程技术研究中心，广州 510640；4. 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 紫外光（Ultraviolet light，UV）源于太阳辐射，是一种重要的环境因子，昆虫作为地球生态系统中的重要参与者其生命活动也会受到 UV 辐射的影响。UV 辐射对昆虫造成的生物学效应除与波长、辐射强度等光学特性有关，还与其他非生物因素和生物因素有关。昆虫长期与 UV 共存，也进化出了行为适应、生理适应等各种抵御 UV 辐射的能力。本文从多方面综述了 UV 对昆虫的生物学效应，以及昆虫对 UV 胁迫的适应机制，有利于认识和理解昆虫应对物理胁迫的生理对策，为丰富和完善害虫物理防治策略提供科学依据，对促进害虫物理防治产业的发展具有重要意义。

关键词 昆虫；紫外光；光胁迫；行为；生长发育

Biological effects of ultraviolet light on insects

WANG Zi-Ye[1,2**] WANG Fei-Feng[1,2] HE Wan-Cai[2,3]
QIU Bao-Li[1,2] LEI Chao-Liang[4] SANG Wen[1,2***]

(1. College of Plant Protection, South China Agricultural University, Key Laboratory of Bio-Pesticide Innovation and Application, Guangzhou 510640, China; 2. College of Plant Protection, South China Agricultural University, Engineering Research Center of Biological Control, Ministry of Education, Guangzhou 510640, China; 3. College of Plant Protection, South China Agricultural University, Engineering Technology Research Center of Agricultural Pest Biocontrol, Guangdong Province, Guangzhou 510640, China; 4. College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Hubei Insect Resources Utilization and Sustainable Pest Management Key Laboratory, Wuhan 430070, China)

Abstract Ultraviolet light (UV) is an important environmental factor derived from solar radiation. Insects are an important part of the earth's ecosystem and are affected by UV radiation. Biological effects of UV radiation on insects are not only related to its optical characteristics, such as wavelength and radiation intensity, but also to abiotic and biological factors. Insects have evolved with UV light, and consequently have evolved behavioral and physiological adaptations to resist UV radiation. This paper reviews the biological effects of UV light on insects and the mechanisms insects use to withstand UV stress, both are part of the physiological measures insects use to withstand physical stress in general. It also provides a scientific basis for improving non-chemical pest control methods and promotes the development of non-chemical pest control technology.

Key words insect; ultraviolet light; light stress; behavior; growth and development

紫外光（Ultraviolet light，UV）是太阳辐射光谱的重要组成成分，根据波长可以分为长波紫外 UVA（320-400 nm）、中波紫外 UVB（280-320 nm）和短波紫外 UVC（200-280 nm）。其中 UVC 的能量最高，UVA 的能量最低。太阳辐射中的紫外线在到达地球后，受到臭氧层的滤过作

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金青年基金项目（31701793）；广东省自然科学基金(2019A1515011062)；广东省现代农业产业技术体系创新团队建设专项资金（2021KJ108）

**第一作者 First author，E-mail：2902856996@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：sangwen@scau.edu.cn

收稿日期 Received：2021-04-16；接受日期 Accepted：2021-09-12

用，只剩 UVA 和少量的 UVB。只要有阳光的地方就会存在 UV，昆虫作为地球生态系统中的重要组成部分，其行为和生物学特性等都会不同程度地受到 UV 辐射的影响。了解 UV 对昆虫的生物学效应以及昆虫的适应机制，将有利于我们认识昆虫响应物理因子胁迫的策略，促进害虫物理防治产业的发展。

1　UV 对昆虫的生物学效应

1.1　影响昆虫的行为学特性

1.1.1　趋光行为　UV 是一种重要的环境信号。与人类和其它哺乳动物不同，昆虫可以感知环境中的 UV，并将其作为一种重要的视觉信号。复眼是昆虫主要的视觉器官，它是由若干小眼组成的。小眼由外向内由角膜、角膜细胞、晶锥细胞、视杆、色素细胞和底膜组成（蒋月丽等，2016）。当外界环境中的光线进入复眼后，会经过角膜、角膜细胞和晶锥细胞的折射进入由光感受细胞（Photoreceptor cell）向内着生伸出的微绒毛聚合而成的视杆，随后被光感受细胞吸收，昆虫的光感受细胞由复眼中的视网膜细胞组成，能够将传递来的光信号转变成电信号（图 1），再传递给分布于底膜的神经元，通入前脑的视叶内（蒋月丽等，2016）。色素细胞则分布在晶锥和视杆周围，通过色素颗粒在二者间来回移动调节光线强弱（高慰曾，1986；陆苗等，2012）。视蛋白（Opsin）是昆虫的重要感光物质，它与发色团结合形成特定的视觉色素着生在视杆上，发色团的结构较为简单，且种类单一，因此视蛋白对光谱的吸收能力决定了视觉色素的感光能力（段云等，2020）。根据视蛋白所能感受的光谱范围可分为紫外视蛋白（感光范围 300-400 nm）、短波视蛋白（400-500 nm）和长波视蛋白（500-600 nm）3 类（段云等，2020）。大部分昆虫由于其含有紫外视蛋白，因而能感受 UV 且对 UV 具有较强的趋性（蒋月丽等，2016；桑文等，2019）。使昆虫产生趋性的光波长通常落在 320-400 nm 的 UVA 范围内，研究发现蛾类对 UV 的趋性是最强的，用 335.09-359.95 nm UV 照射几种重要的农业害虫，发现棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 等蛾类昆虫的趋光率普遍高于中喙丽金龟 *Adoretus sinicus*、鳃金龟 *Holotrichia lata* 等其他农业害虫（杨洪璋等，2014）。此外，对亚洲柑橘木虱 *Diaphorina citri* 的研究发现，其对包括 360 nm UV 的多种波长的单色光也均有趋性（王飞凤等，2020）。但在蓟马 *Caliothrips phaseoli* 中却发现其对 290-330 nm UVB 表现出趋性，这在节肢动物中是十分罕见的（Ben-Yakir and Fereres，2016）。

然而，并不是所有昆虫都对 UV 表现出正趋光性。在对黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的研究中发现，在不同强度的 UV 照射下，果蝇的成虫表现出不同趋避行为，低强度的 UV 会对果蝇产生一种短暂的吸引力，这种快速的吸引行为是由基于外部视蛋白的光感受器在一天中的任何时候诱导的；而高强度的 UV 则会使果蝇出现回避，这种回避现象是由果蝇大脑内的光感受器隐

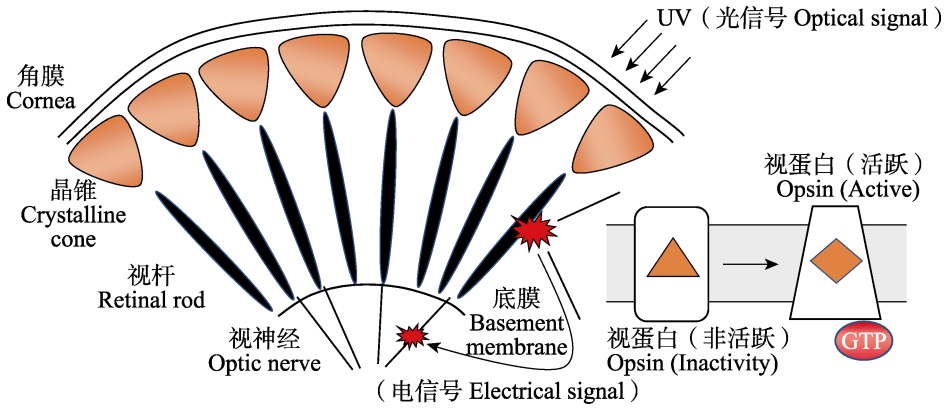

图 1　昆虫复眼感知 UV 的模式

Fig. 1　Patterns of UV perception in insect compound eyes

花色素（Cryptochrome）和视紫红质 7（Rhodopsin 7）介导的，这两类光感受器在控制果蝇节律的神经元中表达，因此也意味果蝇对不同强度 UV 的选择性回避与节律相关（Baik *et al.*，2019）。

1.1.2 取食行为 昆虫中以植物为食的植食性昆虫数量庞大，其取食行为与植物的生理状态息息相关，UV 在自然界中广泛存在，植物会对 UV 的照射产生各种不同的响应，这些变化也势必影响植食性昆虫的取食行为（Paul *et al.*，2012)。

某些依靠昆虫传粉的植物能够通过增强紫外反射增强对昆虫的吸引，进而影响昆虫对食物的选择（Rechner and Poehling，2014)。例如红色花朵能够通过反射 UV 刺激弗里熊蜂 *Bombus friseanus* 光感受器使其倾向于选择红色花朵为食（Chen *et al.*，2020)。

当受到 UVB 照射后，植物会生成酚类化合物等次生代谢物，阻碍昆虫对该植物的取食行为。早期研究发现当植物受到 UVB 照射后会产生绿原酸，绿原酸经植物多酚氧化酶和过氧化物酶（POD）氧化后能够共价结合叶蛋白，影响昆虫对叶片的消化以抑制植食性昆虫对植物的取食（So’n Tru’ò’ng *et al.*，2013）。

在受到UV辐射后，为了抵御其带来的伤害，植物的形态结构也会发生改变，如韧皮部细胞数量减少、表面蜡质层变厚等，这些改变通常会增加植食性昆虫的取食难度进而阻碍其取食行为。植物韧皮部细胞数量的减少会阻碍刺吸式口器昆虫在植物上的刺探行为从而减少昆虫的取食次数。在经 UVB 辐射的小麦就观察到其上麦长管蚜 *Sitobion avenae* 对韧皮部取食次数显著减少（Hu *et al.*，2013）。植物表面蜡质层的增加则会影响叶片的紫外反射率，且酚类物质的积累也会造成植物颜色的改变，这些改变都会影响昆虫的视觉反应从而影响其对植物的选择(Ben-Yakir and Fereres，2016）。

1.1.3 扩散行为 在大棚种植中，如果建造大棚顶部的薄膜采用能够过滤掉 280-400 nm UV 的紫外吸收膜，大棚内部辣椒上桃蚜 *Myzus persicae* 的扩散能力将显著低于对照组即非紫外吸收膜建造的大棚（Chyzik *et al.*，2003）。说明除了影响昆虫个体的分布，整个种群的扩散也一定程度依赖着 UV 的照射，环境中 UV 的缺乏会减少昆虫飞行行为和降低其寻找寄主的能力。

1.1.4 求偶行为 昆虫在求偶过程中能通过视觉来寻找并辨识配偶，部分昆虫身体上的图案能够反射 UV 且多数昆虫具有感知 UV 的能力，因此这些图案能够在 UV 的帮助下实现性信号的传递。蝴蝶经常使用它们翅膀背侧和腹侧的图案来完成独特的信号功能，雄性偏瞳蔽眼蝶 *Bicyclus anynana* 就能够根据雌性翅膀上反射 UV 的眼状斑纹来选择配偶（Huq *et al.*，2019）。

1.1.5 寄生行为 营寄生生活的昆虫其寄生行为也会受到 UV 的影响。对米蛾 *Corcyra cephalonica* 受精卵进行 UV 照射后，分别统计赤眼蜂的寄生率，发现经紫外照射过的卵的寄生率最高。这可能是由于 UV 照射改变了虫卵绒毛膜的厚度或硬度，有利于寄生蜂寄生；或是 UV 照射抑制了宿主的免疫系统对寄生行为的抵御作用（沈健等，2012；Xu *et al.*，2016）。

1.1.6 躲避天敌 昆虫能够通过身体上图案反射 UV 躲避天敌。捕食者在捕食过程中会优先攻击昆虫重要的身体部位，以免猎物逃跑，因此猎物进化出了避重就轻的策略，使捕食者攻击身体的非致命部位，以躲避敌害。在黄环链眼蝶 *Lopinga achine* 的眼斑边缘上就存在广谱反光的白色鳞片，当光照强度较低且多数为 UV 时能够躲避蓝山雀而对其头部的致命攻击（Olofsson *et al.*，2010）。

1.2 影响昆虫的生物学特性

1.2.1 存活和寿命 UV 辐射对不同发育阶段昆虫存活和寿命的影响不同，通常情况下相同的 UV 辐射对卵的伤害最大，幼虫次之，成虫的伤害最小。

昆虫卵的外部有起着保护作用的卵壳，但是由于卵壳较薄，当卵受到 UV 照射时有部分 UV 仍能穿过卵壳对卵内的昆虫胚胎造成伤害，出现卵皱缩、内容物流出等现象，从而阻碍胚胎发育甚至导致胚胎的死亡。如经 UVC 照射的谷斑皮蠹 *Trogoderma granarium* 的卵，会出现卵壳破损、内容物流出的现象（Ali *et al.*，2016）。粉斑螟 *Cadra cautella* 正常卵的胚胎发育过程是由灰

白色变为金黄色，且在孵化前能够看到卵中昆虫的头壳，而经 315 nm UVB 照射后，也会出现卵的萎缩及破损现象，且 1 d 与 3 d 的卵照射 30 min 后孵化率均为零（Alwaneen *et al.*，2019）。用 254 nm 的 UVC 照射粉斑螟 15 min 和 24 min 后，其孵化率分别降低 30%和 12%（Faruki *et al.*，2007）。但四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* 的卵对 UVC 的抵御能力较强，甚至可以在 UVC 辐射 50 min 的条件下孵化并完成其整个生命周期（Heidari *et al.*，2016）。

高强度 UV 照射会造成幼虫死亡，其死亡率随辐射剂量的增加而上升，其中高龄幼虫的抵抗力通常强于低龄幼虫。在对不同龄期的东方粘虫 *Mythimna separata* 幼虫分别进行 0、4、8、16 min UVA 照射后，发现 2-4 龄幼虫死亡率均随 UVA 照射时间的增加而逐渐增加，且 3 龄幼虫的死亡率显著高于 4 龄幼虫（Ali *et al.*，2016）。这是因为高龄幼虫体内在免疫防御系统中起作用的蛋白质和脂质水平较高，在后期会起到抵御 UV 的伤害的作用，因此死亡率也较低（Ravanat *et al.*，2001；Cadet *et al.*，2005）。

UV 辐射也会导致蛹的死亡，其原因在于蛹期是全变态昆虫处于由幼虫向成虫转变的关键时期，此时细胞分裂最为旺盛且会启动细胞自噬，该过程中老细胞的凋亡与新细胞的产生是严格有序进行的，而 UV 照射能够破坏遗传物质导致该过程紊乱，使得蛹不能成功羽化为成虫。但与幼虫不同的是 UV 辐射对发育后期的蛹造成的伤害往往高于早期蛹，例如分别将发育至 1 d、6 d 粉斑螟的蛹作为对象，使用 315 nm UVB 进行照射，结果发现发育至 1 d 的蛹在照射时间为 30 h 时全部死亡，而发育至 6 d 的蛹则在 12 h 时便出现了全部死亡的现象（Alwaneen *et al.*，2019）。

成虫对 UV 辐射的抵抗力最强，但高剂量 UV 辐射也会使成虫寿命缩短，其中雌虫的抵抗力要低于雄虫。对东方粘虫雌虫、雄虫分别进行 1、4、7 h/d 的照射发现，雌虫的寿命均缩短，而雄虫仅在照射 7 h/d 表现出寿命缩短的现象（Ali *et al.*，2016）。UV 辐射亲代也会导致 F_1 代幼体（卵、幼虫和蛹）累积存活率下降，且下降幅度与 UV 辐射时间成正比。用 350 W/cm^2 的 UVA 照射东方粘虫，发现 F_1 代累计存活率下降，其中卵和蛹的存活率显著降低而幼虫则无明显差异（Ali *et al.*，2016）；UVA 照射柑橘粉虱 *Dialeurodes citri* 成虫 0、1、4、7 h/d，也发现 F_1 代累计存活率随光照时间递减的现象且在照射 7 h/d 达到最小值（Tariq *et al.*，2015）。但值得关注的是，当辐射强度较低时，会出现子代累计存活率上升的现象，在黑腹果蝇的研究中便发现当亲本暴露于相对低强度的 UVA 辐射 2 h/d 后，F_1 代的累积存活率显著高于对照的现象（Zhou *et al.*，2016）。

1.2.2　生长发育　昆虫在幼虫期或蛹期经 UV 辐射会使其发育总体滞后，出现化蛹推迟、虫体质量变轻、羽化率降低等现象。

昆虫的变态与其内分泌系统密切相关，是以末龄幼虫体内蜕皮激素上升与保幼激素下降为信号触发的，蜕皮激素的产生与释放受到促前胸腺激素（Prothoracicotropic hormone，PTTH）的调节，PTTH 通过增加前胸腺中 *phm*、*dib*、*sad* 等与蜕皮激素生成有关的基因的表达量来促进蜕皮激素的合成，蜕皮激素再通过改变其应答基因 *EcR*、*usp*、*Br* 和 *Kr-h1* 的表达量发挥其生理功能。用 20 kJ/m^2 的 UVB 照射赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 的末龄幼虫，发现其变态过程推迟，蜕皮激素滴度下降且与蜕皮激素合成相关的基因 *ptth*、*sad*、*shd* 及其应答基因 *EcR*、*Br* 的表达量均显著降低（Sang *et al.*，2016）。该结果说明 UV 是通过改变昆虫内分泌系统中关键激素水平的方式推迟昆虫的发育。

昆虫变态是幼虫组织溶解与成虫组织生成的过程，与细胞凋亡密切相关，该过程昆虫体内会发生一系列复杂的机体重组反应。研究发现经 UV 照射后，烟粉虱 *Bemisia tabaci* 体内参与昆虫凋亡过程的各类酶如细胞色素 c 氧化酶、半胱天冬蛋白酶等的表达量出现上调，证明 UV 会通过上调表达与凋亡相关的酶开启昆虫细胞的凋亡，进而干扰昆虫的变态过程（Wang *et al.*，2018）。

昆虫在受到 UV 胁迫时，会采取延长发育时间的方式为损伤修复争取更多的时间，从而减少

对下一发育阶段的损害，这是昆虫适应环境胁迫的一种策略（Zhang *et al.*，2011；Sang *et al.*，2016）。UV 照射亲代昆虫也能够导致 F_1 代未成熟阶段的发育时间显著延迟，且与暴露时间呈正相关（Ali *et al.*，2016）。用 UVA 分别照射柑橘粉虱成虫 1、4、7 h/d，发现 F_1 幼虫的发育时间较对照组显著增加，且 7 h/d 处理组幼虫的发育时间最长，蛹期也随着 UVA 照射时间的增加而增加，4 h/d 和 7 h/d 处理的蛹期最长（Tariq *et al.*，2015）。

1.2.3 生殖 昆虫的生殖过程也会受到 UV 辐射的影响，通常受到较低强度 UV 辐射时，昆虫的繁殖能力以及产卵量会随着辐照时间的延长而上升。将成对柑橘粉虱分别用 UVA 照射 0、1、4、7 h/d，便发现除 7 h/d 外其余处理相较于对照组的繁殖力及产卵量均显著上升（Tariq *et al.*，2015）。在棉铃虫中也发现类似现象，当 UVA 照射 1 h/d 和 5 h/d 时，棉铃虫的繁殖力与产卵量显著上升（Zhang *et al.*，2011）。但当辐射强度过大时，昆虫机体受到的损伤也更大，昆虫进行抗氧化防御的成本更高，没有多余能量进行繁殖的昆虫其产卵量便开始下降。例如当 UVA 照射柑橘木虱 7 h/d、照射棉铃虫 9 h/d 时，其繁殖力与产卵量均会下降（Zhang *et al.*，2011；Tariq *et al.*，2015）。UV 辐射影响昆虫的繁殖能力与产卵量的机理可能是通过改变昆虫体内卵黄原蛋白（Vg）的表达量实现的（刘芳等，2020）。卵黄原蛋白是参与昆虫生殖的关键因子，研究发现 UVA 照射亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 成虫 1.5、2、2.5、3、3.5 h/d 时，卵黄原蛋白基因 *OfVg* 表达量会快速升高且在 3.5 h/d 达到了最大值，但当照射强度达到 4 h/d 时 *OfVg* 表达量则呈下降趋势（刘芳等，2020）。

关于为何在受到 UV 辐射后昆虫的繁殖能力与产卵量上升，存在这样的解释：一是当两类生命活动均会消耗能量时，消耗能量较多的生命活动可能会被消耗较少的一方代替；二是当面对 UV 辐射这一环境胁迫时，昆虫会产生氧化应激以抵御 UV 造成的伤害，但这也必然提高了昆虫的生存成本，此时昆虫会在寿命与繁殖之间进行权衡，放弃为了抵御紫外照射需要消耗更多能量去维持的寿命，而增强其繁殖能力。这是昆虫在长期自然选择过程中应对外界 UV 辐射的一种对策，是当昆虫受到生存胁迫时的一类补偿效应（Zhang *et al.*，2011）。除直接辐射昆虫本身外，当 UV 辐射对象为植物时，由于植物次生代谢物的生成与积累，植食性昆虫的生育能力也会受到影响。UVB 辐射水稻叶片后会产生一类黄酮物质（Isovitexin-2'-O-beta-[6-O-E-p-coumaroylglucopyranoside]），将其添加到棉铃虫的人工饲料中会导致棉铃虫可育卵的数量显著减少（Caasi-Lit *et al.*，2007）。

1.3 影响昆虫的生理学特性

1.3.1 遗传物质 UV 辐射主要通过两种方式破坏昆虫遗传物质的结构，阻碍其传递过程，进而对昆虫造成损伤。UV 的照射能够产生活性氧（ROS），被氧化的碱基参与到 DNA 的复制过程后会大幅提高错配机率，此外，碱基还能够吸收 UVB 光子的能量而使相邻碱基形成环丁烷嘧啶二聚体（CPDs）和嘧啶（6-4）嘧啶酮光产物（6-4PPs），进而引发一系列光化学反应，影响复制转录等过程（Ravanat *et al.*，2001；Cadet *et al.*，2005）。

1.3.2 酶系统 UV 辐射产生的 ROS 还能与昆虫的蛋白质、膜脂、碳水化合物、核酸等胞内分子发生不加区别的反应，进而影响细胞的正常生理功能（Ali *et al.*，2017）。过氧化氢酶（CAT）、谷胱甘肽-*S*-转移酶（GST）等昆虫体内的保护酶能够参与昆虫的抗氧化以抵御 UV 等外界胁迫。当昆虫连续多代处于 UV 辐射环境中时，其子代昆虫体内与抗氧化、解毒功能相关的酶活性会出现先上升后下降的趋势，在对麦长管蚜连续多代 UVB 辐射处理的实验中发现随着昆虫世代数的增加，参与昆虫抗氧化的超氧化物歧化酶（SOD）的活性在第 1 代和第 4 代中上升但在第 15 代达到最高值后开始下降（周冬等，2014）。当用高强度 UVB 连续多代处理麦长管蚜时，其体内与解毒功能相关的 GST 活性先上升后下降，第 6 代时达到最大值，第 11 代最小（车文艳，2017）。目前对该现象的较合理的解释为辐照初期昆虫需启动其体内的防御机制以增强昆虫的适应性，

因此子代会出现酶活性上升的现象，但当昆虫体内与抗氧化、解毒过程有关酶浓度过高时会受到负反馈调节作用的影响而使其子代体内酶活性下降（车文艳，2017）。

1.3.3　免疫系统　UV 辐射还会影响昆虫免疫，黑色素具有光保护特性且能够参与昆虫免疫反应，而 UV 辐射能够增加昆虫外骨骼中黑色素的含量，一定程度上提高了昆虫的免疫力。如用 UVA、UVB 照射天蓝细蟌 *Coenagrion puella* 发现与黑色素形成有关的酚氧化酶（PO）的活性增强，黑色素的合成也相应增加（Debecker *et al.*，2015）。此外，UV 照射植物还会间接导致部分昆虫抗病毒能力的增强，例如，用 UVB 辐射过的桑叶喂食家蚕能增强其抗核多角体病毒的能力（Hu *et al.*，2017）。

1.4　影响昆虫外部形态

通常情况下，UV 改变昆虫外部形态的现象常发生在亲代经 UV 照射后产下的子代中。UV 辐射能够引起基因突变，亲代受到 UV 辐射后引起的一些与表型相关基因的突变会通过遗传的方式传递给子代，从而在子代发育的过程中表现出来。在对亲代雄性果蝇进行 UV 辐射后便发现子一代中出现少量畸形个体（张雅君等，2013）。

除了使子代出现畸形这类不利影响外，当亲代受到 UV 辐射有时也会使子代出现有利于减少 UV 伤害从而增加其存活率的性状。例如玉带凤蝶 *Papilio polytes* 黑色的后翅上存在的红斑，其大小与翅膀上黑色部分的面积成反比，而翅膀上的黑斑越大对 UV 的抵御能力就越强，红斑的面积也越小，当亲代受到 UV 辐射时其子代玉带凤蝶翅膀上的黑斑的面积会变大，以抵御 UV 辐射的伤害（Katoh *et al.*，2018）。除此之外，麦长管蚜在受到 UV 辐射后，其子代中有翅蚜的比例也会上升，有利于子代逃离紫外胁迫，迁飞至利于生存的地方（杜一民等，2014）。

2　影响 UV 生物学效应的因素

UV 辐射对昆虫的影响会因 UV 波长、强度、偏振等光学特性的不同而产生变化，自然环境中的其他因素如温度、CO_2 含量等以及一些生物因素也会成为影响 UV 辐射生物学效应的因素。

2.1　光学特性

2.1.1　波长　多数昆虫复眼中存在 3 种特异性的光感受器，分别含有接受 UV、蓝光、绿光的视蛋白，因此昆虫对 UV、蓝光、黄绿光的感知较强烈。在 UV 的范围内尤以波长 320-400 nm 的 UVA 对昆虫的吸引力最强，少数昆虫也会对位于该范围之外的其他波长光源产生趋性。目前针对昆虫对单色光的反应研究比较多，例如棉铃虫、龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* 对 UVA 波长范围内的 330-383 nm 和 340 nm 的 UV 具有明显趋性。与 UVA 不同，UVB 照射昆虫非但不能使其产生趋性反而会对其生长造成一系列的负面影响，因而部分昆虫甚至会表现出对 UVB 的回避行为，果蝇产卵感知到 UVB 的存在时，会主动避开在 UV（Zhu *et al.*，2014）。

不同波长 UV 也会对昆虫产生不同程度的伤害，波长越短，所含能量越高，对昆虫造成的伤害也越大。UVC 波长最短，所含能量最高，但由于臭氧层的阻挡，地表紫外线几乎不含 UVC，因此关于 UVC 对昆虫影响的研究较少。在赤拟谷盗的研究中发现蛹期进行 UVC 辐射会导致赤拟谷盗出现羽化率下降、体重降低、翅畸形的现象（Tungjitwitayakul *et al.*，2019）。UVB 与 UVA 相比波长更短、能量更高，对昆虫造成的伤害也更大，如分别用波长为 365、308、和 254 nm 的 UVA、UVB、UVC 照射桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis*，发现对其生殖力的损伤效果逐渐增强，其每头雌性产卵量分别为 218.94、138.74 和 97.03 粒（Cui *et al.*，2021）。

2.1.2　强度　UV 的辐射强度差异也会对昆虫产生不同影响，在一定强度范围内，昆虫的趋光行为随光照强度的增加而增强，用相对光强度在 Log I=4.5 - 0.0 范围的 360 nm UV 照射二点委夜蛾 *Athetis lepigone*，发现相对光强度为 Log I=4.5-2.0 时二点委夜蛾的趋光率随光强增加而升高（杨心月，2015）。但随着光照强度的增加，昆虫趋光率升高的趋势不同，趋光率-光强反应曲

线有以草地螟 *Loxostege stieticatis* 为代表的当光照达到一定强度时趋光率随光强增加而升高更快的 J 型曲线以及在棉铃虫、茶尺蠖 *Ectropis oblique* 中发现的趋光率随光强增加呈现迅速-缓慢-迅速的升高趋势的 S 型曲线（江幸福等，2010；杨心月，2015）。此外，当光照强度达到一定数值时，二点委夜蛾成虫的趋光率也会出现随光强增加而下降的趋势（杨心月，2015）。

高强度的 UV 辐射所含能量更高，会对昆虫生长发育、繁殖能力等造成损害并使其种群数量减少，用不同强度的 UV 照射麦长管蚜，随 UV 照强度的增加，发现其死亡率上升，繁殖能力下降，种群的内禀增长率 r_m、净增殖率 R_0 随着紫外强度的增加而降低（杜一民等，2014）。

2.1.3 偏振性 光是一种电磁波，其振动与光波前进方向形成的振动面只限于某一固定方向时，便是偏振光。昆虫能够通过其复眼背部边缘区域感知偏振光，并对其表现出趋性，例如与非偏振光相比较，麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana* 对 UV 的线性偏振光表现出更强的趋性，其趋光率分别为 47.23%与 20.31%（蒋月丽等，2016）。

2.2 环境因素

2.2.1 温度 温度能够与 UVB 共同影响植物的生长代谢，进而间接影响植食性昆虫的取食行为。研究发现温度升高能够缓解 UVB 辐射增强所造成的植物生长抑制、叶绿素含量降低、净光合速率降低等影响，但同时也会减少酚类物质、单宁等植物次生代谢物的分泌。其中，单宁会在昆虫的肠道中生成醌类物质，与蛋白质结合后会阻碍昆虫的消化功能进而起到阻碍昆虫取食的作用，该类物质的减少会一定程度减弱植物对植食性昆虫的防御能力，有利于昆虫的取食。因此温度升高将有利于植食性昆虫的生存，导致其种群数量上升（Escobar-Bravo *et al.*，2017）。

2.2.2 重金属 重金属会使昆虫细胞结构和遗传物质产生氧化损伤，昆虫则通过其抗氧化系统清除 ROS 以抵御其带来的伤害（褚梦颖和刘广纯，2019）。由此看来，重金属对昆虫造成影响的方式与 UV 存在一定交叉，当昆虫面临重金属与 UV 辐射的双重胁迫时，会加重单一因素对其种群参数等指标的影响。对麦长管蚜进行 UVB 照射、取食浇灌 CdCl2 溶液的小麦的单独处理与双重胁迫处理，发现低强度时经双重胁迫处理的麦长管蚜繁殖力、产仔天数、成虫寿命均显著低于单一 UVB 照射处理组（王萍等，2016）。

2.2.3 CO_2 CO_2 与 UV 均能改变植物的次生代谢物，而植食性昆虫的取食行为很大程度上会受到植物分泌的次生代谢物的影响，因此 CO_2 与 UV 的共同作用能够影响昆虫对食物的选择。研究发现冬尺蠖蛾 *Operophtera brumata* 对经 UVB 辐射及两种浓度 CO_2（7.95 mg/m^3 和 17.5 mg/m^3）处理的桦树幼苗叶片便具有更高的选择性（Lavola *et al.*，1998）。

2.3 生物因素

2.3.1 内共生菌 昆虫体内存在相当数量的内共生菌，在长期共存的过程中，昆虫的生存会一定程度依赖其体内的共生菌，一些内共生菌会通过提高昆虫的免疫来降低 UV 辐射对昆虫造成的伤害。对麦长管蚜的次级共生菌研究发现低强度 UV 辐射条件下含立克次氏体的麦长管蚜发育历期显著低于脱菌处理组（李时荣，2017），由此可以推测昆虫体内存在的部分共生菌能够通过改变昆虫对 UV 辐射的适应度影响 UV 辐射的效应。

2.3.2 病毒 当昆虫受到病毒感染时，会表达病毒 DNA 修复酶，但因某些病毒的 DNA 损伤修复蛋白与宿主细胞的修复蛋白存在重合，因此感染此类病毒的宿主细胞在受到 UV 辐射时会被诱导表达更多与宿主 DNA 损伤修复相关的蛋白进而表现出对 UV 辐射更高的抗性。感染家蚕核型多角体病毒 BmNPV 的家蚕就表现出对 UV 较强的抵御力，Bm65 是 BmNPV 的 UV 诱导的 DNA 损伤修复蛋白，经 qPCR 验证发现 BmNPV 感染及受到紫外线照射后的家蚕细胞其 *Bm65* 基因表达均显著增加，因此推测感染 BmNPV 的宿主细胞对 UV 辐射抵抗力增强的原因是紫外线损伤的 BmNPV 和紫外线损伤的家蚕细胞能够相互利用一些 DNA 修复蛋白来修复其损伤（Tang *et al.*，2019）。

3　昆虫对 UV 的适应机制

昆虫在 UV 环境下生活了亿万年，针对 UV 胁迫这一物理胁迫因素，昆虫在行为、结构、生理等方面也进化出了许多相应的适应机制。

3.1　行为适应

植食性昆虫在受到UV辐射时会通过躲避到叶片背面来避免伤害，这种差异与它们暴露于 UV 辐射的风险之间存在潜在的联系，与其他区域相比，叶片背面的 UV 辐射强度要低得多，躲避在叶片背面能够减少昆虫暴露在 UV 下受到伤害的风险。研究发现大豆蚜 *Aphis glycines* 在田间受到 UV 辐射后便总会在叶片背面聚集（Burdick *et al.*，2015）。

为了后代的生存与健康，昆虫在选择产卵地点时是十分谨慎的，虽然多数成虫表现出对 UV 的趋性，但昆虫的卵通常比较脆弱，容易受到 UV 辐射的伤害，因此昆虫会在产卵场所选择时避开 UV，有利于卵存活。在对黑腹果蝇的研究中便发现产卵需求增加它们避开紫外线的倾向的现象（Zhu *et al.*，2014）。

3.2　结构适应

在长期自然选择过程中，有些昆虫的卵出现色素沉积的性状，其产下的卵从浅到深色素水平各不相同，这是一种保护自身胚胎免受 UV 辐射的适应（Gaudreau *et al.*，2017）。黑色素具有光保护特性且能够参与昆虫免疫反应，在 UV 强度较高的地区，当受到 UV 辐射时，昆虫本身也会通过黑色素的积累来抵抗辐射（Rajpurohit and Schmidt，2019）。

除色素沉积外，昆虫在受到 UV 辐射后还会通过增加表皮角质层厚度来抵御其带来的伤害。如在 UVA 照射赤拟谷盗后，观察到其背部表皮鳞片排列模糊、大量分泌物附着于表皮表面、外表皮变厚的现象（Liu *et al.*，2018）。

3.3　生理适应

3.3.1　保护酶系　许多昆虫在觅食和择偶时利用 UV 来获得视觉线索，然而高强度的 UV 会增加损伤昆虫蛋白质、膜脂、碳水化合物、核酸等胞内分子的 ROS 从而对昆虫产生氧化损伤。SOD、CAT、POD 是昆虫体内的保护酶系，当昆虫受到 UV 照射带来的氧化损伤后，该保护酶系的活性会升高以清除细胞内的多余 ROS（靖湘峰，2004；孟建玉，2010）。此外，UV 辐射也会导致昆虫其他与抗氧化相关的酶如 GST 的活性显著增强（Ali *et al.*，2017）。

UV 作为一种能量较高的光，对昆虫的眼也会产生一定损伤，但部分昆虫的眼也进化出免受紫外伤害的机制，例如果蝇视网膜中的血红素加氧酶已被证实能减少早晨紫外线照射引起的光感受器 DNA 氧化损伤（Damulewicz *et al.*，2019）。

3.3.2　热激蛋白　许多昆虫在觅食和择偶时利用 UV 来获得视觉线索，然而高强度的 UV 会增加损伤昆虫蛋白质、膜脂、碳水化合物、核酸等胞内分子的 ROS 从而对昆虫产生损伤，此时昆虫体内应对胁迫的蛋白表达水平就会上升，这些蛋白能够减少 UV 辐射通过氧化作用带来的伤害，其中以热休克蛋白最具代表性。热休克蛋白在各类生物中广泛存在，是一种能够参与蛋白质合成、折叠、组装的分子伴侣，当生物受到 UV、重金属、高温等非生物胁迫及真菌、细菌、病毒等生物胁迫时会大量表达以抵御其带来的伤害（Zhao and Jones，2012）。用 365 nm UVA 短期照射赤拟谷盗时便发现 2 h 内热休克蛋白的表达量显著上升（Sang *et al.*，2012），UVB 照射桃蚜时其体内的热休克蛋白表达量也显著上升（周吕等，2020），这些现象均说明在昆虫体内大量表达的热休克蛋白是昆虫生存的重要调节因子，能够帮助昆虫延长寿命及抵抗包括 UV 辐射在内的多种环境胁迫。

3.3.3　DNA 损伤修复　昆虫体内还存在针对 UV 辐射造成的 DNA 损伤的修复机制。UV 辐射产生的活性氧造成的碱基氧化会在 DNA 复制过程中引入错配碱基，辐射也会使 DNA 产生 CPDs、6-4PPs，破坏其双螺旋结构，阻碍 DNA 的复制和转录从而对生物的生命活动产生负面影响。

针对 UV 造成的 DNA 损伤，生物主要通过碱基切除修复和核酸切除修复的方式进行修复，

损伤部位的识别在该修复过程中发挥着关键作用，在哺乳动物中发现的 DDB1 是参与 CPD 识别的一类蛋白，在果蝇中便发现了其同源的 DmDDB1，该蛋白除了参与 DNA 损伤位点的识别外还能够调节其生长发育（Takata *et al.*，2002）。果蝇中发现的另一种参与自噬的肿瘤抑制因子 UVRAG，在 UV 诱导的 DNA 损伤修复中也发挥着非常重要的作用，UVRAG 在紫外线照射后能被招募到损伤部位，实现核苷酸切除修复，实验结果也表明对果蝇进行转基因表达 UVRAG 能够有效降低 UV 的伤害（Yang *et al.*，2016）。虽然目前针对昆虫对 UV 辐射损伤修复的研究还比较少，但上述研究成果可以证明在昆虫中存在针对 UV 辐射造成的 DNA 损伤的修复机制。

4 讨论与展望

UV 作为广泛存在的一类环境因素，不仅会对昆虫趋光、取食等行为产生影响，对昆虫的各种生物学、生理特性也会产生不同程度的影响（图 2）。其范围之广，涉及昆虫的行为、结构、生长发育、生殖等多个方面。虽然研究内容已经

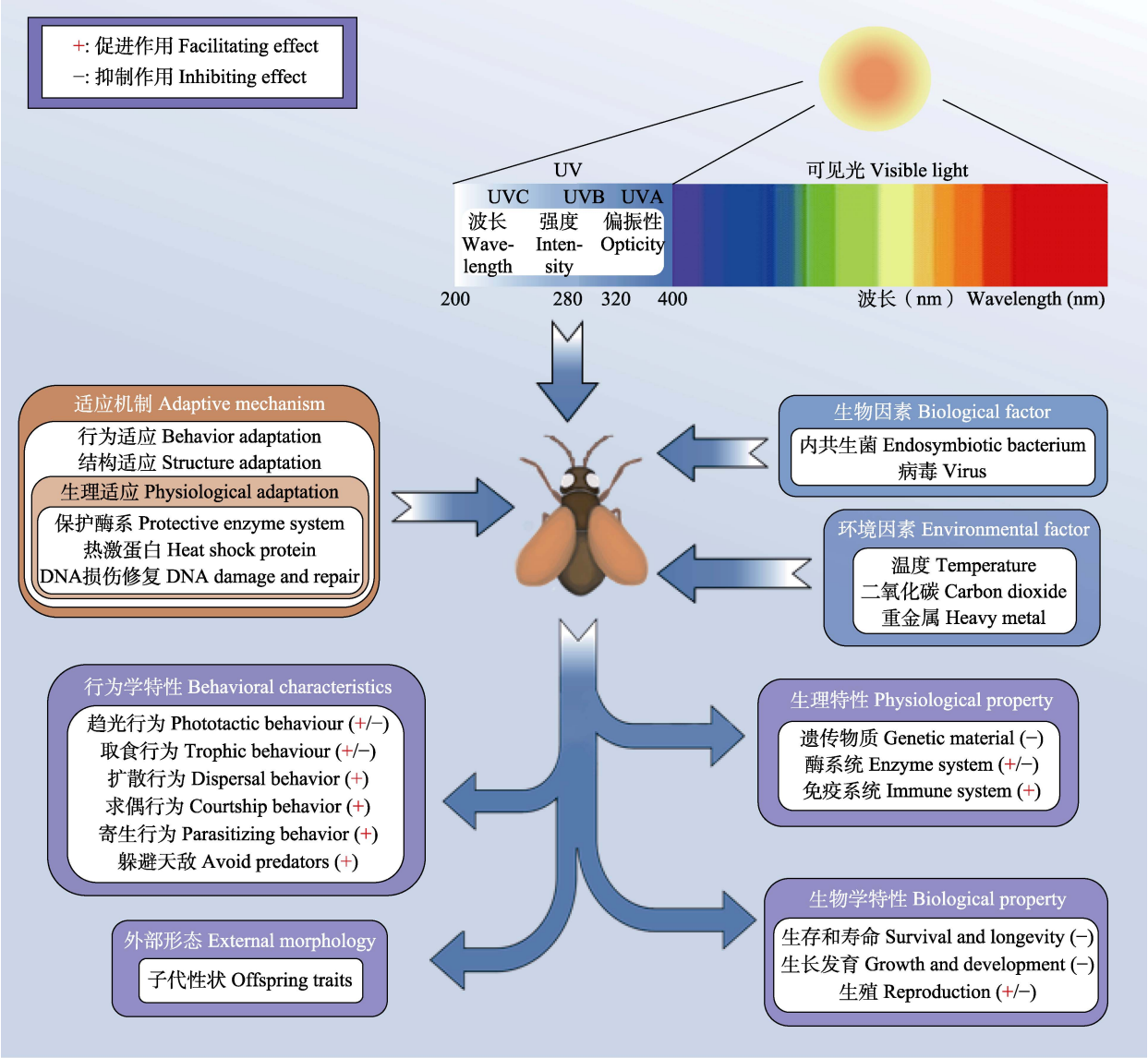

图 2 UV 对昆虫的生物学效应及昆虫适应机制

Fig. 2 Biological effects of UV on insects and insect adaptation mechanism

从宏观表型到 DNA、蛋白质等微观分子层面，但相对于脊椎动物而言，目前对该领域的研究还远远不够，例如昆虫对 UV 趋性的分子机制是怎么样的？UV 辐射亲代时所造成的有利于子代生存的性状是如何传递给后代的？关于这些现象的研究依旧停留在较浅的层面。我们以后应该更加重视 UV 对昆虫的生物学效应及昆虫适应机制研究，这将有助于认识和理解昆虫应对 UV 胁迫的生理生态对策，丰富和完善昆虫应对 UV 这一环境胁迫的进化理论，也更加有利于促进害虫物理防治产业的发展。

参考文献 (References)

Ali A, Rashid MA, Huang QY, Lei CL, 2016. Effect of UV-A radiation as an environmental stress on the development, longevity, and reproduction of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Science and Pollution Research*, 23(17): 17002–17007.

Ali A, Rashid MA, Huang QY, Lei CL, 2017. Influence of UV-A radiation on oxidative stress and antioxidant enzymes in *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Science and Pollution Research*, 24(9): 8392–8398.

Alwaneen WS, Husain M, Rasool KG, Alwatban MA, Salman S, Shaheen FA, Alduailij MA, Aldawood AS, 2019. Prediction of survival ratios of *Cadra cautella* (Lepidoptera: Pyralidae) different life stages after treated with ultraviolet radiation in dates. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(7): 1358–1363.

Baik LS, Au DD, Nave C, Foden AJ, Enrriquez-Villalva WK, Holmes TC, 2019. Distinct mechanisms of Drosophila CRYPTOCHROME-mediated light-evoked membrane depolarization and in vivo clock resetting. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(46): 201905023.

Ben-Yakir D, Fereres A, 2016. The effects of UV radiation on arthropods: A review of recent publications (2010-2015). *VIII International Symposium on Light in Horticulture*, (1134): 335–342.

Burdick SC, Prischmann-Voldseth DA, Harmon JP, 2015. Density and distribution of soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae) in response to UV radiation. *Population Ecology*, 57(3): 457–466.

Caasi-Lit MT, Tanner GJ, Nayud UM, Whitecross MI, 2007. Isovitexin-2'-O-beta-6-O-e-p-coumaroylglucopyranoside from UV-B irradiated leaves of rice, *Oryza sativa* L. inhibits fertility of *Helicoverpa armigera*. *Photochemistry and Photobiology*, 83(5): 1167–1173.

Cadet J, Sage E, Douki T, 2005. Ultraviolet radiation-mediated damage to cellular DNA. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 571 (1/2): 3–17.

Chen Z, Liu CQ, Sun H, Niu Y, 2020. The ultraviolet colour component enhances the attractiveness of red flowers of a bee-pollinated plant. *Journal of Plant Ecology*, 13(3): 354–360.

Che WY, 2017. Effect on sequence and enzyme activity of GST, population dynamics of offspring of *Sitobion avenae* under long term UV-B stress. Master dissertation. Shaanxi: Northwest A&F University. [车文艳, 2017. UV-B 长期胁迫对麦长管蚜谷胱甘肽-S-转移酶及子代种群动态的影响. 硕士学位论文. 陕西: 西北农林科技大学.]

Chu MY, Liu GC, 2019. Toxicity effect of cadmium stress exposure to insects. <Environmental Engineering> 2019 National Academic Conference. Peking. 412–415. [褚梦颖, 刘广纯, 2019. 重金属镉对昆虫毒性效应的研究进展. 《环境工程》2019 年全国学术年会. 北京: 412–415.]

Chyzik R, Dobrinin S, Antignus Y, 2003. Effect of a UV-deficient environment on the biology and flight activity of *Myzus persicae* and its hymenopterous parasite *Aphidius matricariae*. *Phytoparasitica*, 31(5): 467–477.

Cui HY, Zeng YY, Reddy G, Gao F, Li ZH, Zhao ZH, 2021. UV radiation increases mortality and decreases the antioxidant activity in a tephritid fly. *Food and Energy Security*, 10(3): 8.

Damulewicz M, Swiatek M, Loboda A, Dulak J, Bilska B, Przewlocki R, Pyza E, 2019. Daily regulation of phototransduction, circadian clock, DNA repair, and immune gene expression by heme oxygenase in the retina of *Drosophila*. *Genes*, 10(1): 6.

Debecker S, Sommaruga R, Maes T, Stoks R, 2015. Larval UV exposure impairs adult immune function through a trade-off with larval investment in cuticular melanin. *Functional Ecology*, 29(10): 1292–1299.

Duan Y, Wu RH, Miao J, Gong ZJ, Li T, Jiang YL, Wu YQ, 2020. Research progress of insect opsin. *Plant Protection*, 46(1): 93–100. [段云, 吴仁海, 苗进, 巩中军, 李彤, 蒋月丽, 武予清, 2020. 昆虫视蛋白的研究进展. 植物保护, 46(1): 93–100.]

Du YM, Wang P, Yang J, Zhou D, Li GY, Zhao HY, Hu QZ, Hu XS, 2014. Effects of UV-B radiation intensity and duration on the growth, development and fecundity of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(12): 1395–1401. [杜

一民, 王萍, 杨杰, 周冬, 李广雨, 赵惠燕, 胡祖庆, 胡想顺, 2014. 不同强度与持续时间 UV-B 辐射对麦长管蚜生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 57(12): 1395–1401.]

Escobar-Bravo R, Klinkhamer PGL, Leiss KA, 2017. Interactive effects of UV-B light with abiotic factors on plant growth and chemistry, and their consequences for defense against arthropod herbivores. *Frontiers in Plant Science*, DOI: 10.3389/fpls.2017.00278.

Faruki SI, Das DR, Khan AR, Khatun M, 2007. Effects of ultraviolet (254nm) irradiation on egg hatching and adult emergence of the flour beetles, *Tribolium castaneum*, *T-confusum* and the almond moth, *Cadra cautella*. *Journal of Insect Science*, 7: 36.

Gao WZ, 1986. Structure and morphological characteristics of compound eyes of *Herse convolvuli*. *Acta Entomologica Sinica*, DOI: 10.16380/j.kcxb.1986.03.006. [高慰曾, 1986. 白薯天蛾的复眼结构及形态特征. 昆虫学报, DOI: 10.16380/j.kcxb.1986.03.006.]

Gaudreau M, Abram PK, Brodeur J, 2017. Host egg pigmentation protects developing parasitoids from ultraviolet radiation. *Oikos*, 126(10): 1419–1427.

Heidari N, Sedaratian-Jahromi A, Ghane-Jahromi M, 2016. Possible effects of ultraviolet ray (UV-C) on biological traits of *Callosobruchus maculatus* (Col.: Chrysomelidae). *Journal of Stored Products Research*, DOI: 10.1016/j.jspr.2016.06.008.

Hu J, Zhu W, Li YH, Guan QJ, Yan HJ, Yu JJ, Fu ZR, Lu XM, Tian JK, 2017. SWATH-based quantitative proteomics reveals the mechanism of enhanced *Bombyx mori* nucleopolyhedrovirus-resistance in silkworm reared on UV-B treated mulberry leaves. DOI: 10.1002/pmic.201600383.

Hu ZQ, Zhao HY, Thieme T, 2013. Probing behaviors of *Sitobion avenae* (HEMIPTERA: APHIDIDAE) on enhanced UV-B irradiated plant. *Archives of Biological Sciences*, 65(1): 247–254.

Huq M, Bhardwaj S, Monteiro A, 2019. Male *Bicyclus anynana* butterflies choose females on the basis of their ventral UV-reflective eyespot centers. *Journal of Insect Science*, 19(1): 25.

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.]

Jiang YL, Duan Y, Li T, Miao J, Gong ZJ, Wu YQ, Guo YY, 2016. Progress in research of compound eyes morphological structure and photosensitive mechanism in insects. *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 1038–1043. [蒋月丽, 段云, 李彤, 苗进, 巩中军, 武予清, 郭予元, 2016. 昆虫复眼形态结构及感光机制研究进展. 环境昆虫学报, 38(5): 1038–1043.]

Jiang YL, Li T, Gong ZJ, Duan Y, Miao J, Wu YQ, 2016. Phototaxis of *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae) adults to linearly polarized light. *Acta Entomologica Sinica*, 59(7): 797–800. [蒋月丽, 李彤, 巩中军, 段云, 苗进, 武予清, 2016. 麦红吸浆虫成虫对线偏振光的趋性. 昆虫学报, 59(7): 797–800.]

Jing XF, 2004. Nocturnal insect' phototactic behavior to different light and the effect of black light on the enzyme in bollworm, *Helicoverpa armigera*. Master dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [靖湘峰, 2004. 夜行性昆虫的趋光行为及黑光灯对棉铃虫体内酶系的影响. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]

Katoh M, Tatsuta H, Tsuji K, 2018. Ultraviolet exposure has an epigenetic effect on a Batesian mimetic trait in the butterfly *Papilio polytes*. *Scientific Reports*, 8: 13416.

Lavola A, Julkunen-Tiitto R, Roininen H, Aphalo P, 1998. Host-plant preference of an insect herbivore mediated by UV-B and CO_2 in relation to plant secondary metabolities. *Biochemical Systematics and Ecology*, 26(1): 1–12.

Li SR, 2017. Detection of symbiotic diversity in *Sitobion avenae* and impacts of three secondary endosymbionts on the host's fitness under UV irradiation. Master dissertation. Shaanxi: Northwest A&F University. [李时荣, 2017. 麦长管蚜共生微生物的多样性及紫外辐射下三种次级菌对宿主适合度的影响. 硕士学位论文. 陕西: 西北农林科技大学.]

Liu F, Meng JY, Yang CL, Zhang CY, 2020. Cloning and expression profiling of vitellogenin gene and its response to UV-A stress in *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Acta Entomologica Sinica*, 63(3): 255–265. [刘芳, 孟建玉, 杨昌利, 张长禹, 2020. 亚洲玉米螟卵黄原蛋白基因的克隆、表达谱及对 UV-A 胁迫的响应. 昆虫学报, 63(3): 255–265.]

Liu YM, Yu L, Ali S, Lei CL, Qiu BL, Sang W, 2018. Effects of UVA radiation on cuticle microstructure of *Tribolium castaneum*. *Guangdong Agricultural Sciences*, 45(6): 84–89, 173. [刘燕梅, 于琳, SHAUKAT Ali, 雷朝亮, 邱宝利, 桑文, 2018. UVA 辐射对赤拟谷盗表皮超微结构影响研究. 广东农业科学, 45(6): 84–89, 173.]

Lu M, Fan F, Geng S, Jin QY, Wei GS, 2012. External morphology and microstructure of the compound eye of *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Arctiidae). *Journal of Agricultural University of Hebei*, 49(4): 85–89, 165–166. [陆苗, 范凡, 耿硕, 靳群英, 魏

国树, 2012. 美国白蛾成虫复眼的外部形态及显微结构观察. 林业科学, 49(4): 85–89, 165–166.]

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.]

Olofsson M, Vallin A, Jakobsson S, Wiklund C, 2010. Marginal eyespots on butterfly wings deflect bird attacks under low light intensities with UV wavelengths. *PLoS ONE*, 5(5): e10798.

Paul ND, Moore JP, McPherson M, Lambourne C, Croft P, Heaton JC, Wargent JJ, 2012. Ecological responses to UV radiation: Interactions between the biological effects of UV on plants and on associated organisms. *Physiologia Plantarum*, 145(4): 565–581.

Rajpurohit S, Schmidt PS, 2019. Latitudinal pigmentation variation contradicts ultraviolet radiation exposure: A case study in tropical Indian *Drosophila melanogaster*. *Frontiers in Physiology*, DOI: 10.3389/fphys.2019.00084.

Ravanat JL, Douki T, Cadet J, 2001. Direct and indirect effects of UV radiation on DNA and its components. *Journal of Photochemistry and Photobiology B Biology*, 63(1/3): 88–102.

Rechner O, Poehling HM, 2014. UV exposure induces resistance against herbivorous insects in broccoli. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 121(3): 125–132.

Sang W, Huang QY, Wang XP, Guo SH, Lei CL, 2019. Progress in research on insect phototaxis and future prospects for pest light-trap technology in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(5): 907–916. [桑文, 黄求应, 王小平, 郭墅濠, 雷朝亮, 2019. 中国昆虫趋光性及灯光诱虫技术的发展、成就与展望. 应用昆虫学报, 56(5): 907–916.]

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.

Shen J, Xu XL, Xu JX, Xu JJ, 2012. Effect of UV treatment of *Grapholita molesta* (Lepidoptera:Tortricidae) eggs on parasitism and emergence of *Trichogramma pintoi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(6): 758–762. [沈健, 许向利, 仵均祥, 许建军, 2012. 紫外处理梨小食心虫卵对暗黑赤眼蜂寄生和羽化的影响. 昆虫学报, 55(6): 758–762.]

So’n Tru’ò’ng Đ, Gális I, Baldwin IT, 2013. UVB radiation and 17-hydroxygeranyllinalool diterpene glycosides provide durable resistance against mirid (*Tupiocoris notatus*) attack in field-grown *Nicotiana attenuata* plants. *Plant Cell and Environment*, 36(3): 590–606.

Takata K, Ishikawa G, Hirose F, Sakaguchi K, 2002. Drosophila damage-specific DNA-binding protein 1 (D-DDB1) is controlled by the DRE/DREF system. *Nucleic Acids Research*, 30(17): 3795–3808.

Tang Q, Chen F, Wu P, Qiu L, Chen H, Chen K, Li G, 2019. BmNPV infection correlates with the enhancement of the resistance of Bombyx mori cells to UV radiation. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 102(1)：e21598.

Tariq K, Noor M, Saeed S, Zhang H, 2015. The Effect of ultraviolet-a radiation exposure on the reproductive ability, longevity, and development of the *Dialeurodes citri* (Homoptera: Aleyrodidae) F_1 generation. *Environmental Entomology*, 44(6): 1614–1618.

Tungjitwitayakul J, Yasanga T, Tatun N, 2019. UV-C radiation during the pupal stage affects morphological changes of wings in *Tribolium castaneum* (Col; Tenebrionidae). *International Journal of Radiation Biology*, 95(9): 1–28.

Wang FF, Wang Y, Chen YC, Liu YM, Guo SH, Qiu BL, Sang W, 2020. Phototaxis of *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae) to LED lights. *Journal of Environmental Entomology*, 42(1): 187–192. [王飞凤, 王也, 陈雨晨, 刘燕梅, 郭墅濠, 邱宝利, 桑文, 2020. 柑橘木虱成虫趋光行为反应. 环境昆虫学报, 42(1): 187–192.]

Wang P, Du YM, Yang J, Che WY, Gao HH, Zhao HY, Hu ZQ, Hu XS, 2016. Effects of the dual stress of UV-B and cadmium on the growth, development and fecundity of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae). *Acta Entomologica Sinica*, 59(1): 55–63. [王萍, 杜一民, 杨杰, 车文艳, 高欢欢, 赵惠燕, 胡祖庆, 胡想顺, 2016. UV-B 与重金属 Cd 双重胁迫对麦长管蚜种群生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 59(1): 55–63.]

Wang XR, Wang C, Wang XW, Qian LX, Chi Y, Liu SS, Liu YQ, Wang XW, 2018. The functions of caspase in whitefly *Bemisia tabaci* apoptosis in response to ultraviolet irradiation. *Insect Molecular Biology*, 27(6): 739–751.

Xu J, Yang X, Lin Y, Zang LS, Tian CY, Ruan CC, 2016. Effect of fertilized, unfertilized, and UV-irradiated hosts on parasitism and

suitability for *Trichogramma* parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 161(1): 50–56.

Yang HZ, Wen LZ, Yi Q, Xu H, 2014. Effects of light on the phototaxis of several important agricultural pests. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 30(25): 279–285. [杨洪璋, 文礼章, 易倩, 许浩, 2014. 光波和光强对几种重要农业害虫趋光性的影响. 中国农学通报, 30(25): 279–285.]

Yang XY, 2015. Study on microstructure of the compound eye and phototactic behavior of *Athetis lepigone*. Master dissertation. Baoding: Hebei Agricultural University. [杨心月, 2015. 二点委夜蛾成虫复眼显微结构及其趋光行为研究. 硕士学位论文. 保定: 河北农业大学.]

Yang Y, He S, Wang Q, Li F, Kwak MJ, Chen S, O'Connell D, Zhang T, Pirooz SD, Jeon YH, Chimge NO, Frenkel B, Choi Y, Aldrovandi GM, Oh BH, Yuan ZQ, Liang CY, 2016. Autophagic UVRAG promotes UV-induced photolesion repair by activation of the CRL4(DDB2) E3 ligase. *Molecular Cell*, 62(4): 507–519.

Zhao LM, Jones WA, 2012. Expression of heat shock protein genes in insect stress responses. *Invertebrate Survival Journal*, 9(1): 93–101.

Zhang CY, Meng JY, Wang XP, Zhu F, Lei CL, 2011. Effects of UV-A exposures on longevity and reproduction in *Helicoverpa armigera*, and on the development of its F_1 generation. *Insect Science*, 18(6): 697–702.

Zhang YJ, Liang JY, Zeng MH, 2013. Effect of ultraviolet irradiation on lifespan and offspring physiology of male *Drosophila melanogast*. *Tianjin Agricultural Sciences*, 19(7): 75–78. [张雅君, 梁佳勇, 曾慕衡, 2013. 紫外线对雄果蝇寿命及子代生理的影响. 天津农业科学, 19(7): 75–78.]

Zhou D, Du YM, Yang J, Zhang L, Zhao HY, Hu ZQ, Hu XS, 2014. Effects of UV-B radiation in successive generations on the activities of protective enzymes in the grain aphid, *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(7): 762–768. [周冬, 杜一民, 杨杰, 张丽, 赵惠燕, 胡祖庆, 胡想顺, 2014. 连续多代 UV-B 照射对麦长管蚜保护酶活性的影响. 昆虫学报, 57(7): 762–768.]

Zhou L, Meng JY, Yang CL, Li J, Hu CX, Zhang CY, 2020. Cloning of heat shock protein gene *SfHsp90* and its expression under high and low temperature and UV-A stresses in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 63(5): 533–544. [周吕, 孟建玉, 杨昌利, 李锦, 胡朝兴, 张长禹, 2020. 草地贪夜蛾热激蛋白基因 *SfHsp90* 的克隆及在高低温和 UV-A 胁迫下的表达分析. 昆虫学报, 63(5): 533–544.]

Zhou L, Zheng J, Liu Z, Ma W, Lei C, 2016. Effects of UVA radiation on the performance of adults and the first filial generation of the fruit fly *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera: Drosophilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 118(3): 456–465.

Zhu EY, Guntur AR, He R, Stern U, Yang CH, 2014. Egg-laying demand induces aversion of UV light in *Drosophila* females. *Current Biology*, 24(23): 2797–2804.