Mondor EB, Tremblay MN, Awmack CS, Lindroth RL, 2005. Altered genotypic and phenotypic frequencies of aphid populations under enriched CO_2 and O_3 atmospheres. *Global Change Biol.*, 11(11): 1990—1996.

Oksanen E, 2003a. Physiological responses of birch (*Betula pendula*) to ozone: a comparison between open-soil-grown trees exposed for six growing season and potted seedlings exposed for one season. *Tree Physiol.*, 23(9): 603—614.

Oksanen E, 2003b. Responses of selected birch (*Betula pendula* Roth) clones to ozone change over time. *Plant Cell Environ.*, 26(6): 875—886.

Oksanen E, Riikonen J, Kaakinen S, Holopainen JK, Vapaavuori E, 2005. Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modifled by increasing CO_2 and ozone. *Global Change Biol.*, 11(5): 732—748.

Peltonen PA, Julkunen-Tiitto R, Vapaavuori E, Holopainen JK, 2006. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on aphid oviposition preference and birch bud exudate phenolics. *Global Change Biol.*, 12(9): 1670—1679.

Peltonen PA, Vapaavuori E, Heinonen J, Julkunen-tiitto R, Holopainen JK, 2010. Do elevated atmospheric CO_2 and O_3 affect food quality and performance of folivorous insects on silver birch? *Global Change Biol.*, 16(3): 918—935.

Percy KE, Awmack CS, Lindroth RL, Kubiske ME, Kopper BJ, Isebrands JG, Pregitzer KS, Hendrey GR, Dickson RE, Zak DR, Oksanen E, Sober J, Harrington R, Karnosky DF, 2002. Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO_2 and O_3. *Nature*, 420: 403—407.

Pinto DM, Himanen SJ, Nissinen A, Nerg AM, Holopainen JK, 2008. Host location behavior of *Cotesia plutellae* Kurdjumov (Hymenoptera: Braconidae) in ambient and moderately elevated ozone in field conditions. *Environ. Pollut.*, 156(1): 227—231.

Pinto DM, Nerg AM, Holopainen JK, 2007. The role of qzone-reactive compounds, terpenes, and green leaf volatiles (GLVs), in the orientation of *Cotesia plutellae*. *J. Chem. Ecol.*, 33(12): 2218—2228.

Ren Q, Ge F, Huang LC, Sun YC, Guo HJ, Ge F, Li CY. Elevated ozone reduces the activities of *Helicoverpa armigera* midgut proteinases by altering the induced defense of tomato. *Plant Cell Environ.*, in review.

Saleem A, Loponen J, Pihlaja K, Oksanen E, 2001. Effects of long-term open-field ozone exposure on leaf phenolics of European silver birch (*Betula pendula* Roth). *J. Chem. Ecol.*, 27: 1049—1062.

Salt DT, Whittaker JB, 1995. Populations of root-feeding aphids in the Liphook forest fumigation experiment. *Plant Cell Environ.*, 18(3): 321—325.

Stuart W, 1989. Ozone enhances the growth rate of cereal aphids. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 26(1): 65—68.

Summers CG, Retzlaff WA, Stephenson S, 1994. The effect of ozone on the mean relative growth rate of *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae) *J. Agric. Entomol.*, 11(2): 181—187.

Trumble JT, Hare JD, Musselman PC, McCool PM, 1987. Ozone-induced changes in host-plant suitability: interactions of *Keiferia lycopersicella* and *Lycopersicon esculentum*. *J. Chem. Ecol.*, 13(1): 203—218.

Turlings TCJ, Benrey B, 1998. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Ecoscence*, 5(3): 321—333.

Valkama E, Koricheva J, Oksanen E, 2007. Effects of elevated O_3, alone and in combination with elevated CO_2, on tree leaf chemistry and insect herbivore performance: a meta-analysis. *Global Change Biol.*, 13(1): 184—201.

Vinzargan R, 2004. A review of surface ozone background levels and trends. *Atmos. Environ.*, 8(21): 3431—3442.

Whittaker JB, Kristiansen LW, Mikkelden TN, Moore R, 1989. Responses to ozone of insects feeding on a crop and a weed species. *Environ. Pollut.*, 62(2/3): 89—102.

Wilkinson S, Davies WJ, 2010. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant Cell Environ.*, 33(4): 510—525.

Wustman BA, Oksanen E, Karnosky DF, Noormets JG, Pregitzer KS, Hendrey GR, Sober J, Podila GK, 2001. Effects of elevated CO_2 and O_3 on aspen clones varying in O_3 sensitivity: can CO_2 ameliorate the harmful effects of O_3? *Environ. Pollut.*, 115(3): 473—481.

吴亚, Lee EH, Barrows EM, 1990. 臭氧对墨西哥豆瓢虫(*Epilachna varivestis*)的影响及其作用机制的探讨. 昆虫学报, 33(2): 161—163.

Zhang Y, Ye WH, Li YL, 2002. Effect of atmospheric pollution on phytophagous insects and its mechanism. *Rural Eco-Environ.*, 18(3): 49—55.

应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2011,48(5):1141—1148

温度升高对昆虫发生发展的影响*

董兆克 戈 峰**

(中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101)

摘 要 全世界地表平均温度在上个世纪增加了0.74℃,并且在未来还会持续增加。在过去的20年,气候变暖对生物系统的影响吸引了大量的研究。本文综述了由温度升高为主要驱动因子的气候变化对昆虫适合度的影响,主要从昆虫越冬存活率、化性(世代数)、扩散迁移、发生分布、物候关系5个方面阐述气候变暖对昆虫发生发展的作用,认为未来应长期进行昆虫种群动态监测预警,更关注气候变暖下植物-害虫-天敌互作关系的研究。

关键词 气候变暖,增温,植食性昆虫,天敌,种群动态

The fitness of insects in response to climate warming

DONG Zhao-Ke GE Feng**

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Global average surface temperature has increased by around 0.74 ℃ during the past century and will continue to rise in the future. Understanding how these changes have affected biological systems has attracted a vast amount of research during the last two decades. Here we review the existing evidence on how insects have responded to these changes in climate, especially to increases in temperature. The fitness of insects can be predicted to change in response climate change in 5 ways, including changes in geographic distribution, winter survival, voltinism, dispersal / migration and phenology. However, there are still many unknowns in our understanding of the effects of climate warming on insects. Future research needs to consider the relationships between host plants, insect herbivores, and their natural enemies, and the long-term population-level responses of herbivores to global warming.

Key words global change, global warming, increase temperature, herbivore, natural enemies

全球气候变暖是毋庸置疑的。联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)(2007)报告指出,最近的100年使全球地表温度平均增加了0.74℃,其中在北半球高纬度地区温度升幅较大,陆地区域的变暖速度比海洋快。据预测,伴随着温室气体CO_2等浓度增加,全球温度会更剧烈变化,到21世纪末将增加1.1到6.4℃(IPCC,2007)。

气候变暖对陆地生态系统中生物的个体行为、种群及群落都会产生深刻的影响。作为变温动物,昆虫尤其是耐热范围较窄的昆虫对温度的变化更为敏感(Deutsch *et al.*,2008)。过去的研究多偏向于室内不同温度设置下昆虫生长发育的研究。近年来,随着受气候变暖的影响,昆虫正在向高纬度、高海拔和较冷边界进行扩张(Parmesan *et al.*,1999; Parmesan and Yohe,2003),而从低纬度、低海拔边界收缩(Parmesan,1996; Franco *et al.*,2006);昆虫与植物的关系也正在发生改变(Parmesan,2007)。为此,国内外非常关注全球气候变暖对昆虫的影响。

至今为止,已有不少关于温度升高直接或间接影响昆虫发生发展的综述。如Porter等(1999)综述了温度对昆虫地理分布、越冬、种群增长率、世代数、作物-害虫同步性、扩散迁移、获取新寄主植物或栖息地的影响;Cannon(1998)和Bale等(2002)在评述了气候变化对昆虫的影响基础上,认为气候变暖会增加中、高纬度地区害虫丰富度。

* 资助项目:国家自然科学基金委项目(31030012、30921063)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(2010-Biols-CAS-0102)。

**通讯作者,E-mail:gef@ioz.ac.cn

收稿日期:2011-08-10,接受日期:2011-08-30

国内张润杰和何新凤(1997)、陈瑜和马春森(2010)等介绍了气候变暖对昆虫影响的研究进展。本文根据国内外最新的一些文献,着重于从野外增温的角度,从越冬存活率、化性(世代数)、扩散迁移、发生分布、物候变化5个方面阐述气候变暖对昆虫发生发展的影响,探讨未来研究的方向,旨在于深入理解以温度升高为主要特征的气候变暖对昆虫适合度影响及其作用机理,为全球气候变暖下昆虫发生发展预警提供科学依据。

1 温度升高对昆虫越冬存活的影响

昆虫能否安全越冬主要受到温度的制约。非滞育的、对寒冷敏感的昆虫如果以活动态越冬,那么温暖的冬季会增加他们的越冬存活率,降低死亡率(Bale *et al.*, 2002)。如稻绿蝽 *Nezara viridula* 和茶翅蝽 *Halyomorpha halys* 的成虫越冬死亡率在温度升高1℃时将下降15%(Kiritani, 2006)。气候变暖使稻绿蝽越冬存活率增加及滞育后繁殖增强,从而导致更多的成虫安全越冬,促进了该种群的增长及新地区扩建(Takeda *et al.*, 2010)。原本在冬季低温不能越冬存活的甘蓝角果象甲 *Ceutorhynchus obstrictus*,由于气候变暖该虫也可在加拿大北部建立种群并为害油料作物(Carcamo *et al.*, 2009)。由此(越冬存活率的增加)将导致害虫暴发的可能。如山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 在加拿大的英属哥伦比亚省暴发,严重危害当地松树林,其主要是冬季变暖所致(Woods, 2011)。

2 温度升高对昆虫发生世代的影响

根据有效积温法则,气候变暖将增加昆虫发生季的有效积温,导致昆虫发生世代数增加(Tobin *et al.*, 2008; Thomson *et al.*, 2010)。模型显示,英国的甘蓝根蝇 *Delia radicum* 在日均温增加3℃时比现在提前1个月出土活动,增加5或10℃导致该虫每年多完成1个世代(Collier *et al.*, 1991)。小菜蛾 *Plutella xylostella* 在温度升高2℃后将增加发生2个世代(Morimoto *et al.*, 1998)。气候变暖还使昆虫生长季持续时间延长,导致更多世代的蚜虫(McVean *et al.*, 1999)和玉米螟(Trnka *et al.*, 2007)发生。由于气候变暖使芬兰南部鳞翅目昆虫世代数增加最为明显,北部鳞翅目昆虫世代数也有增加的趋势(Poyry *et al.*, 2011)。

3 温度升高对昆虫迁移扩散的影响

昆虫飞行的临界温度随种类、季节和地区而异。气候变暖将使昆虫飞行临界温度首次出现的时间提前,从而使蚜虫(Zhou *et al.*, 1995)、夜蛾(Woiwod, 1997)等昆虫提早迁飞。昆虫飞行活动存在着最适宜温度和临界温度。当温度低于最适宜温度时,气候变暖增强昆虫移动;反之,则不利于昆虫移动。低温还会阻碍昆虫向取食地点的转移,导致昆虫因饥饿而死亡。这是温和的冬季引起昆虫更高存活率的一个重要原因(Bale *et al.*, 2002)。由于温暖的环境能使蚜虫种群迅速建立导致更快的产生有翅蚜,因此温度变化对蚜虫的作用更为强烈(Kiritani, 1997)。综合气候数据显示,害虫的暴发与日均温有很明显的正相关。当前气候变暖能够影响到茶色缘蝽 *Arocatus melanocephalus* 的行为甚至是其种群动态,出现该虫频繁侵入城市住宅的现象(Maistrello *et al.*, 2006)。

4 温度升高对昆虫发生分布的影响

许多昆虫的分布受到温度的限制。一些寒冷地区虽然有寄主植物,但昆虫无法完成整个生活史,这些地区在气候变暖条件下会增加昆虫定居的机会。受气候变暖的影响,昆虫倾向于向高纬度(两极方向)或高海拔分布扩散(Bale *et al.*, 2002)。夏季高温也是限制昆虫分布的因素之一。当温度接近耐受范围上限,昆虫在低海拔、温暖地区的分布会适当收缩(Ponti *et al.*, 2009)。

大量研究表明,气候变暖影响植食性昆虫尤其是鳞翅目昆虫的分布。Parmesan 等(1999)调查了欧洲蝴蝶中35个非迁移种类的分布情况,发现其中63%的蝴蝶种类已经向北扩展分布范围35~240 km。松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa* 从1972到2004在法国中北部的分布界线向北移动了87 km,在意大利北部的分布海拔升高了110~230 m(Battisti *et al.*, 2005)。102种热带尺蛾的平均海拔高度在42年时间内上升了67 m,说明热带物种和温度物种一样也对气候变暖敏感(Chen *et al.*, 2009)。

Logan 等(2003)综述了气候变暖对森林害虫种群动态的影响,认为气候变暖将会导致害虫重新分布以及向新生境或森林入侵。从美国西南部

到加拿大和阿拉斯加州森林害虫暴发的增加是由于反常的炎热和干燥气候导致。在亚北极地区一种新暴发性害虫尺蠖 *Agriopis aurantiaria* 迅速向北扩张,对于其扩张的机理解释为,最近温暖的春季使尺蠖发生与寄主桦树物候期一致(Jepsen *et al.*, 2011)。一些农业生产上重要的害虫也会扩展分布范围,从而加重了害虫防治的压力。如日本主要害虫稻绿蝽在 60 年代初的分布北界被限制在 1 月份 5℃ 等温线以南,但 2006 到 2007 年新的研究显示,这个界限向北延伸了 85 km,扩张速度为每 10 年 19 km,这种变化很可能是由温暖的冬季所致(Tougou *et al.*, 2009)。

除了已经观测到的昆虫分布范围改变,模型或软件预测气候变暖将会对昆虫的分布产生深刻影响。在气候变暖的情景下,欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 和马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 将会在欧洲中部地区增加为害面积(Kocmankova *et al.*, 2010)。同样处于欧洲中部的 2 种森林害虫舞毒蛾 *Lymantria dispar* 和模毒蛾 *Lymantria monacha*,在气候变暖情景下,分布北界均向北扩展,而南界则向北收缩(Vanhanen *et al.*, 2007)。桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 由于冬季低温限制,目前主要分布在非洲南部、中美洲等热带和亚热带地区,但受气候变暖影响,将会向美国南部、欧洲地中海南部等温带地区扩展(Stephens *et al.*, 2007)。气候变暖还将扩大玉米上 4 种主要害虫的分布范围,增加防治的压力(Diffenbaugh *et al.*, 2008)。

随着分布的扩张,昆虫的进化适应也在发生。例如,黄钩蛱蝶 *Polygonia c-aureum* 在过去的 60 年在英国的北部分布边界扩展了 200 km。这种变化伴随着幼虫取食偏好的改变,新的寄主植物在英国更为广布,这种蛱蝶在新寄主植物上的生长存活率更高,成虫体型也更大。这些种内变化也反映了生境分布广泛的物种以及寄主谱系更宽的物种,它们分布范围的扩张总是比专一种要快(Hill *et al.*, 2011)。

5　温度升高对昆虫发生物候的影响

不同种类的昆虫和植物对温度升高的响应不同。因此,全球气候变暖必将影响植物 - 植食者 - 天敌三级营养关系。对于寄主专一性昆虫来说,完成整个生活史必须在物候上与寄主植物同步,植物可能在整个生长期中仅有较短的时间供昆虫完成发育,当气候变得对昆虫不适宜时,同步性就成为至关重要的种间关系特性(Bale *et al.*, 2002)。受气候变暖的影响,植物的生长期缩短,昆虫必须尽量利用有限的时间完成发育,这也会影响昆虫食性以扩大对寄主植物资源的利用。如气候变暖改变了木虱 *Cacopsylla groenlandica* 幼虫孵化期与寄主植物柳树发芽期的同步性,导致木虱沿纬度梯度方向扩展了寄主范围,其食性由一种柳树扩增到 4 种柳树(Hodkinson, 1997)。

Parmesan (2007) 综合分析了北半球 203 种动植物的物候反应,认为在北半球春季到来时间每 10 年提前了 2.8 d。Westgarth-Smith 等(2007) 通过分析英国过去 41 年的历史资料,证实气候变暖使云杉蚜虫 *Elatobium abietinum* 的发生提前,而且为害时间更长、数量更多。但 Satake 等(2006) 对日本茶细蛾 *Caloptilia theivora* 研究表明,增加温度导致茶细蛾出现时间提前,而其寄主茶树的发育变化不大,茶树叶片受害水平随着成虫出现高峰和茶叶采摘的时间间隔增加而下降,说明植物物候与害虫出现的不同步减少了害虫为害水平,因此,在气候变暖条件下,一些害虫的为害也可能降低。

气候变化还通过植物影响植物的开花时间和传粉昆虫活动时间,改变它们之间的相互作用关系(Wall *et al.*, 2003)。据模型预测,物候变动将减少传粉者 17% ~50% 的花源,导致传粉昆虫活动时间比原先减少近一半,而且对以专一取食某种花蜜的昆虫影响更为严重(Memmott *et al.*, 2007)。在气候变暖下,食物限制使传粉昆虫的繁殖力和寿命减少,种群密度和增长率下降,增加了传粉昆虫灭绝的风险(Boggs *et al.*, 1993);植物与传粉昆虫的生长期重叠减少,也缩小了传粉昆虫的食谱范围,也是植物、传粉昆虫灭绝的一个重要原因(Memmott *et al.*, 2007)。在这个过程中,植物 - 传粉昆虫关系也有部分发生进化适应,如植物开花后原有的专一传粉者减少,但其他传粉者将会负担起传粉的功能;一些原本以某种植物进行传粉的昆虫有可能开发其他植物进行传粉,同样的,传粉者发生进化也可能赶上寄主植物的物候期变化(Memmott *et al.*, 2007)。

气候变暖还将通过食物链扰乱害虫 - 天敌的种间关系,改变生物防治的效果,一些次要的害虫

由于失去天敌的控制而可能成为新的主要害虫(张润杰和何新凤,1997)。如果寄生蜂对气候变暖的反应更敏感,发育速度加快,比寄主提前出现,将会导致寄生蜂由于缺少寄主而死亡;反之,如果寄生蜂发育缓慢,使寄主逃脱了寄生蜂的控制,害虫危害更严重,寄生蜂也有可能灭绝(Thomson *et al.*,2010)。显然,寄生蜂和寄主的同步性会因气候变化而变化,影响生物防治的效果。例如,一种潜叶虫的寄生蜂越冬后由于没有寄主而死亡,导致第一代潜叶虫寄生率非常低(Grabenweger *et al.*,2007)。但 Kiritani(2006)认为气候变暖也可能增加天敌发生的世代数而有利于天敌种群繁衍,促使天敌的生物防治作用增加。此外,较高温度的条件下,蚜虫对报警信息素变得不敏感,从而增加被捕食的风险(Awmack *et al.*,1997)。显然,气候变暖对害虫防治的影响是非常复杂的。只有充分掌握气候变暖对三级营养关系的交互作用的影响,才能更准确预测害虫的发生情况。

气候变暖也影响昆虫种间关系。Guo 等(2009)利用红外线加热的野外增温模拟实验,系统研究了增温 1.5℃ 条件下不同季节发生的 3 种草原蝗虫的反应,发现由于 3 种草原蝗虫的发生时间对温度的适应区间以及滞育特点不同,它们对野外增温响应程度表现出差异。其中蝗卵的滞育过程使得蝗虫的发生物候对增温的响应不敏感,显示卵的滞育可以消除环境增温对昆虫种群发生的不利影响。未来环境气候的变暖,可能使得发生于不同季节蝗虫的发生物候期更加集中,从而在短时间内集合较高的密度,加重危害。同时气候变暖使得蝗虫的发生时间延长,增加种群适合度,扩大某些种类的分布北限(Guo *et al.*,2009)。

6 野外温度升高对昆虫影响的研究方法

由于气候变化的长期性,目前气候变暖对昆虫发生发展影响的研究,通常通过对几十年乃至上千年来昆虫的发生情况与相应时期的历史气候数据进行直观的关联分析或统计分析,分析气候变暖对昆虫的影响(陈瑜和马春森,2010)。这种长期的历史观测数据对于阐明全球气候变化下害虫种群动态机制非常重要(Yamamura *et al.*,2006)。如 Zhang 等(2009)利用我国过去 1 000 年东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* 发生的资料,结合基于树轮、石笋、花粉等代用数据重建的气温数据,分析了 1 000 年来我国蝗虫发生与气候变化之间的关系,发现中国古代气温波动具有显著的 160 ~ 170 年的周期,温度驱动的旱灾、涝灾事件分别通过在当年和次年扩大飞蝗的湖滩、河滩等繁殖地和栖息地,从而引发蝗灾的大发生。这些资料分析显示:温度引起的栖息地变化对蝗灾的间接作用比温度对蝗虫生长发育的直接效应更重要(Zhang *et al.*,2009);温度对飞蝗暴发的生态学效应是周期或频率依赖的作用(Stige *et al.*,2007)。而且,气候周期性变化还影响蝗灾发生的同时,加剧了旱灾和涝灾,导致粮食短缺,从而显著增加了我国人为灾害的发生频次(Zhang *et al.*,2010)。

通过构建温度驱动的模型(Zhou *et al.*,1995)、温度驱动的模型与气候变暖情景模型结合(Yamamura *et al.*,2006)、有效积温模型(Morimoto *et al.*,1998)等模型来预测气候变化对昆虫的影响,也是当前研究气候变化对昆虫影响的一个重要方法。这些模型大多基于昆虫生活史特征,如活动性、内禀增长率、化性、取食行为及抗逆性等特性,将昆虫分为不同的功能团组,分析气候变化对昆虫的影响(Landsberg *et al.* 1992)。最近,不少科学家利用软件来预测气候变暖对昆虫的影响。其中 CLIMEX 是用来预测气候变暖条件下昆虫分布的常用软件,它反映适用于昆虫地理分布和相对丰盛度主要取决于气候因子(陈瑜和马春森,2010)。至今该软件已预测了舞毒蛾、模毒蛾、欧洲玉米螟和马铃薯甲虫的发生分布(Vanhanen *et al.*,2007; Kocmankova *et al.*,2010)。但预测结果仅考虑适生区(即理论分布),而实际上昆虫的分布还受到其他因素如寄主植物、天敌和人类活动等影响。GIS 等软件也是研究气候变暖对害虫影响的重要工具,它适用于气候变暖条件下害虫的风险评估、显示害虫空间分布动态和害虫发生趋势预测等方面的研究(陈瑜和马春森,2010)。如 Ponti 等(2009)曾利用 GIS 软件预测了橄榄随着温度的升高向高海拔地区扩张,橄榄实蝇 *Bactrocera oleae* 也将向原来寒冷的不适宜生存的地方扩张,而缩小在温暖的内陆低地的分布,这些地区的温度已接近适生温度上限,因此当前许多为橄榄实蝇危害高风险的地区将会随

着气候变暖降低。

野外自然条件下的生态系统增温实验是研究全球变暖与陆地生态系统关系的重要方法,其研究结果为陆地生态系统结构与功能的中长期动态模型预测和验证提供关键的参数估计(牛书丽等,2007)。目前,广泛用于各种生态系统类型的温度控制装置可以分为 4 大类:(1)温室(greenhouse)和开顶箱(open-top chamber),(2)土壤加热管道和电缆(soil heating pipes and cables),(3)红外线反射器(infrared reflector),(4)红外线辐射器(infrared radiator)。这些增温装置在设计、技术和增温机制上各有特点,其优缺点的比较可参考牛书丽等(2007)综述。其中,红外线辐射器在昆虫增温试验中应用较为广泛。该装置是通过悬挂在样地上方、可以散发红外线辐射的灯管来实现的(Shaver *et al.*, 2000),其增强了向下的红外线辐射以及缩短昼夜温差,能够较好的模拟气候变暖(Wan *et al.*, 2002)。国内外科学家采用红外线辐射器已在多个生态系统上取得大量研究成果(Harte *et al.*, 1995; Luo *et al.*, 2001)。有关昆虫对野外增温的研究主要集中在草原生态系统(Guo *et al.*, 2009),而在农田生态系统中利用该装置对作物害虫的研究较罕见,未来可以进行这方面的研究。

7　研究展望

国内外有关全球气候变暖对昆虫影响的研究表明,温度变暖使害虫的生长发育速率加快、危害时间提前、世代增多,导致了有害生物发生的频率和强度增加,加重了防治的难度;为适应全球变暖,害虫通过迁移、扩散等方式,向高海拔和高纬度地区分布,发生的区域扩大;由于植物、害虫、天敌 3 类生物对全球气候变暖的响应不同,植物-害虫-天敌三者时间、空间的耦合关系产生错位,引起一些昆虫发生严重,一些昆虫发生下降,一些昆虫灭绝。显然,对未来害虫发生危害趋势分析是目前气候变暖研究的热点之一。通过研究一系列生态过程,包括分布扩散、物候改变,以及种群发育、增长、迁移、越冬等,大多数的研究认为随着温度的升高,害虫丰富度有可能增加(Hance *et al.*, 2007)。气候变暖后,有利于害虫安全越冬,其起始发育时间提前,发育速度加快,发育历期缩短,繁殖力增强,其为害时间可能延长,为害程度呈加重趋势(刘雨芳和古德祥,1997)。但不同类型的害虫对全球变暖的响应不同。有些昆虫如日本茶细蛾 *Caloptilia theivora* 的危害作用则减轻(Satake *et al.*, 2006)。因此,全球气候变暖下植物-害虫-天敌三者互作关系的变化是未来昆虫对全球气候变暖响应研究的重点。

全球气候变化对昆虫的作用是长期的生态效应。温度升高除了直接影响昆虫生活史、物候及分布以外,还通过竞争、捕食等生态过程改变种间关系、群落结构,并对生物多样性产生影响。昆虫的物种丰富度会受到气候变暖的影响,在短期内不会有太大改变,但气候变化使物种发生迁移,物种丰富度在更加温暖的纬度会有所增加;从长期的影响来看,物种组成结构会发生实质的变化,因为一些稀有种容易直接受到气候变化的不利影响,或间接的改变它们的寄主分布而受到损害(Andrew and Hughes, 2005)。未来的研究应加强对昆虫种群的长期监测研究。

全球气候变化会影响物种的分布、生活史、群落组成和生态系统功能。当评估气候变化对昆虫的直接影响时,必须考虑植食者及天敌的表型和基因型的可塑性,以及种间的相互作用(Ives, 1995, Harrington *et al.*, 1999)。尽管人们在气候变暖对昆虫的影响方面做了大量研究,但许多方面仍不清楚,如温度升高对天敌-害虫食物链的影响,温度升高对不同害虫的影响差异。当前许多研究预测昆虫新的分布区都是以现在分布区结合环境变量进行的,而更加有效的预测模型应该基于对昆虫和寄主植物物候过程的理解(Thomson *et al.*, 2010)。

未来全球气候变暖对昆虫影响的研究方向主要集中在以下 5 个方面:1)预测温度对昆虫直接作用时应考虑表型、基因型的可塑性;2)温度的影响有可能受到降雨增加的调节。气候变化对昆虫的影响应放在更广的范围去评估,需要考虑温度对其他因素,尤其是天敌和寄主植物的作用影响;3)需要加强气候变化对植食者种群长期影响的研究;4)需将研究范围扩展到其他生物体系(如水生系统)和不同的植食性类群;5)把焦点关注到对生态系统有很重大影响的关键物种上(Bale *et al.*, 2002)。

参考文献(References)

Andrew NR, Hughes L, 2005. Diversity and assemblage structure of phytophagous Hemiptera along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Global Ecol. Biogeogr.*, 14(3): 249—262.

Awmack CS, Woodcock CM, Harrington R, 1997. Climate change may increase vulnerability of aphids to natural enemies. *Ecological Entomology*, 22(3): 366—368.

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1): 1—16.

Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A, Larsson S, 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15(6): 2084—2096.

Boggs CL, Ross CL, 1993. The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ecology*, 74: 433—441.

Cannon RJC, 1998. The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. *Global Change Biology*, 4(7): 785—796.

Carcamo HA, Herle CE, Otani J, McGinn SM, 2009. Cold hardiness and overwintering survival of the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 133(3): 223—231.

Chen IC, Shiu HJ, Benedick S, Holloway JD, Cheye VK, Barlow HS, Hill JK, Thomas CD, 2009. Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106(5): 1479—1483.

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.

Collier RH, Finch S, Phelps K, Thompson AR, 1991. Possible impact of global warming on cabbage root fly (delia-radicum) activity in the UK. *Ann. Appl. Biol.*, 118(2): 261—271.

Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105(18): 6668—6672.

Diffenbaugh NS, Krupke CH, White MA, Alexander CE, 2008. Global warming presents new challenges for maize pest management. *Environmental Research Letters*, 3(4): 1—9.

Franco A, Hill J, Kitschke C, Collingham Y, Roy DB, 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, 12(8): 1545—1553.

Grabenweger G, Hopp H, Jackel B, Balder H, Koch T, Schmolling S, 2007. Impact of poor host-parasitoid synchronisation on the parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Eur. J. Entomol.*, 104(1): 153—158.

Guo K, Hao S G, Sun O J, Kang L, 2009. Differential responses to warming and increased precipitation among three contrasting grasshopper species. *Global Change Biology*, 15(10): 2539—2548.

Hance T, van Baaren J, Vernon P, Boivin G, 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annu. Rev. Entomol.*, 52: 107—126.

Harrington R, Woiwod I, Sparks T, 1999. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(4): 146—150.

Harte J, Torn MS, Chang FR, Feifarek B, Kinzig AP, Shaw R, Shen K, 1995. Global Warming and soil microclimate-results from a meadow-warming experiment. *Ecological Applications*, 5(1): 132—150.

Hill JK, Griffiths HM, Thomas CD, 2011. Climate change and evolutionary adaptations at species' range margins. *Annu. Rev. Entomol.*, 56: 143—159.

Hodkinson I, 1997. Progressive restriction of host plant exploitation along a climatic gradient: the willow psyllid *Cacopsylla groenlandica* in Greenland. *Ecological Entomology*, 21: 47—54.

IPCC, 2007. Climate Change 2007. The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

Ives I R, 1995. Predicting the response of populations to environmental change. *Ecology*, 76(3): 926—941.

Jepsen JU, Kapari L, Hagen S B, Schott T, Vindstad OPL, Nilssen AC, Ims RA, 2011. Rapid northwards expansion of a forest insect pest attributed to spring phenology matching with sub-Arctic birch. *Global Change Biology*, 17(6): 2071—2083.

Kiritani K, 1997. The low development threshold temperature and thermal constant in insects, mites and nematodes in Japan. *Miscellaneous Publications of the National Institute of*

Agro-Environmental Sciences, 21: 1—72.

Kiritani K, 2006. Predicting impacts of global warming on population dynamics and distribution of arthropods in Japan. *Population Ecology*, 48(1): 5—12.

Kocmankova E, Trnka M, Eitzinger J, Formayer H, Dubrovsky M, Semeradova D, Zalud Z, Juroch J, Mozny M, 2010. Estimating the impact of climate change on the occurrence of selected pests in the Central European region. *Climate Research*, 44(1): 95—105.

Landsberg J, Stafford Smith DM, 1992. A functional scheme for predicting the outbreak potential of herbivorous insects under global atmospheric change. *Australian Journal of Botany*, 40(4/5): 565—577.

刘雨芳, 古德祥, 1997. **气候变暖后我国作物害虫发生趋势分析. 昆虫天敌**, 19(2): 93—96.

Logan JA, Regniere J, Powell JA, 2003. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(3): 130—137.

Luo YQ, Wan SQ, Hui DF, Wallace LL, 2001. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413(6856): 622—625.

Maistrello L, Lombroso L, Pedroni E, Reggiani A, Vanin S, 2006. Summer raids of Arocatus melanocephalus (Heteroptera, Lygaeidae) in urban buildings in Northern Italy: Is climate change to blame? *J. Therm. Biol.*, 31(8): 594—598.

McVean RIK, Dixon AFG, Harrington R, 1999. Causes of regional and yearly variation in pea aphid numbers in eastern England. *J. Appl. Entomol.*, 123(8): 495—502.

Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV, 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10(8): 710—717.

Morimoto N, Imura O, Kiura T, 1998. Potential effects of global warming on the occurrence of Japanese pest insects. *Appl. Entomol. Zool.*, 33(1): 147—155.

牛书丽, 韩兴国, 马克平, 万师强, 2007. **全球变暖与陆地生态系统研究中的野外增温装置. 植物生态学报**, 31(2): 262—271.

Parmesan C, 1996. Climate and species' range. *Nature*, 382: 765—766.

Parmesan C, 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9): 1860—1872.

Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M, 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399(6736): 579—583.

Parmesan C, Yohe G, 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918): 37—42.

Ponti L, Cossu QA, Gutierrez AP, 2009. Climate warming effects on the *Olea europaea-Bactrocera oleae* system in Mediterranean islands: Sardinia as an example. *Global Change Biology*, 15(12): 2874—2884.

Porter JH, Parry ML, Carter TR, 1999. The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. *Agric. Forest Meteorol.*, 57(2): 21—40.

Poyry J, Leinonen R, Soderman G, Nieminen M, Heikkinen RK, Carter TR, 2011. Climate-induced increase of moth multivoltinism in boreal regions. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2): 289—298.

Satake A, Ohgushi T, Urano S, Uchimura K, 2006. Modeling population dynamics of a tea pest with temperature-dependent development: predicting emergence timing and potential damage. *Ecological Research*, 21(1): 107—116.

Shaver G, Canadell J, Chapin III FS, Gurevitch J, Harte J, Henry G, Ineson P, Jonasson S, Melillo J, Pitelka L, 2000. Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. *Bioscience*, 50: 871—882.

Stephens AEA, Kriticos DJ, Leriche A, 2007. The current and future potential geographical distribution of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research*, 97(4): 369—378.

Stige, LC, Chan KS, Zhang ZB, Frank D, Stenseth NC, 2007. Thousand-year-long Chinese time series reveals climatic forcing of decadal locust dynamics. *PNAS*, 104(41): 16118—16193.

Takeda K, Musolin DL, Fujisaki K, 2010. Dissecting insect responses to climate warming: overwintering and post-diapause performance in the southern green stink bug, *Nezara viridula*, under simulated climate-change conditions. *Physiological Entomology*, 35(4): 343—353.

Thomson LJ, Macfadyen S, Hoffmann AA, 2010. Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biological Control*, 52(3): 296—306.

Tobin PC, Nagarkatti S, Loeb G, Saunders MC, 2008. Historical and projected interactions between climate change and insect voltinism in a multivoltine species. *Global Change Biology*, 14: 951—957.

Tougou D, Musolin DL, Fujisaki K, 2009. Some like it hot!

Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of Nezara viridula and Nezara antennata in Japan. *Entomol. Exp. Appl.*, 130(3): 249—258.

Trnka M, Muškab F, Semerádováa D, Dubrovsky´ c M, Kocmánkováa E, Z˘aluda Z, 2007. European corn borer life stage model: regional estimates of pest development and spatial distribution under present and future climate. *Ecological Modelling*, 207: 61—84.

Vanhanen H, Veleli TO, Paivinen S, Kellomaki S, Niemela 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.

Wall M A, Timmerman-Erskine M, Boyd RS, 2003. Conservation impact of climatic variability on pollination of the Federally endangered plant, *Clematis socialis* (Ranunculaceae). *Southeast. Nat.*, 2(1): 11—24.

Wan S, Luo Y, Wallace LL, 2002. Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 8(8): 754—768.

Westgarth-Smith AR, Leroy SAG, Collins PEF, Harrington R, 2007. Temporal variations in English populations of a forest insect pest, the green spruce aphid (*Elatobium abietinum*), associated with the North Atlantic Oscillation and global warming. *Quaternary International*, 173: 153—160.

Woiwod I, 1997. Detecting the effects of climate change on Lepidoptera. *Journal of Insect Conservation*, 1(3): 149—158.

Woods A, 2011. Is the health of British Columbia´s forests being influenced by climate change? If so, was this predictable? *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie*, 33(2): 117—126.

Yamamura K, Yokozawa M, Nishimori M, Ueda Y, Yokosuka T, 2006. How to analyze long-term insect population dynamics under climate change: 50-year data of three insect pests in paddy fields. *Population Ecology*, 48(1): 31—48.

张润杰，何新凤，1997. **气候变化对农业害虫的潜在影响. 生态学杂志**，16(6): 36—40.

Zhang ZB, Cazelles B, Tian HD, Stige LC, Brauning A, Stenseth NC, 2009. Periodic temperature-associated drought/flood drives locust plagues in China. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276(1658): 823—831.

Zhang ZB, Tian H D, Cazelles B, Kausrud KL, Brauning A, Guo F, Stenseth NC, 2010. Periodic climate cooling enhanced natural disasters and wars in China during AD 0 – 1900. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 3745—3753.

Zhou X, Harrington R, Woiwod IP, Perry JN, Jeffrey JN, Bale JS, Clark S, 1995. Effects of temperature on aphid phenology. *Global Change Biology*, 1(4): 303—313.

应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2011,48(5):1149—1160

温度与昆虫生长发育关系模型的发展与应用

时培建[1] 池本孝哉[2] 戈 峰[1**]

(1. 中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101;
2. 帝京大学医学部 微生物学教室 东京 173-8605)

摘 要 昆虫作为变温动物,对温度变化更为敏感。研究温度变化对昆虫生长、发育的影响有重要理论和实践意义。目前已构建了多个描述温度与昆虫增长速率的关系模型,用于解释温度对昆虫发育速率的影响。这些模型大体可分为两类:没有热动力学基础的纯描述性模型和有热动力学基础的应用性模型。本文在对现有的有关温度变化与昆虫生长发育关系的11个模型进行评述的基础上,结合作者近年来的研究,重点介绍了迄今为止国际上最为合理的、用以反映温度对昆虫发育速率影响的Sharpe-Schoolfield-Ikemoto模型,并利用这些模型拟合了一组温发育速率数据用以展示这些模型的应用。

关键词 温度变化,线性模型,非线性模型,热动力学,Sharpe-Schoolfield-Ikemoto模型

Development and application of models for describing the effects of temperature on insects' growth and development

SHI Pei-Jian[1] IKEMOTO Takaya[2] GE Feng[1**]

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Insect Pests and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;
2. Department of Microbiology, Teikyo University School of Medicine, Tokyo 173-8605, Japan)

Abstract As ectotherms, the growth and development of insects is affected by temperature. Several mathematical models have been built to describe the relationship between temperature and the development rate of insects. These models can be generally divided into two categories; the first are based on thermodynamics whereas the second are not. In this paper, we comment on eleven mathematical models that attempt to describe the temperature-dependent developmental rates of insects and emphasize the advantages of the Sharpe-Schoolfield-Ikemoto (SSI) model with reference to our previous studies. We consider this model to be the best so far developed. We illustrate the application of the various models with a published dataset of developmental rate versus temperature.

Key words temperature change, linear model, non-linear model, thermodynamics, Sharpe-Schoolfield-Ikemoto model

1 引 言

进入工业社会以后,由于人类社会发展高度依赖于化石能源,向大气中排放出大量的二氧化碳,使得大气中的二氧化碳浓度升高,引发温室效应,进而导致全球气候变暖。昆虫作为变温动物,其生长发育对全球气候变暖极为敏感。

有关温度对昆虫生长、发育影响的研究大致分为两个方面,一个方面是研究温度对昆虫发育速率的影响,另一个方面是研究温度对昆虫体重的影响。目前,国际上主要是建立了温度对昆虫发育速率影响的模型,而这种模型除了适用于描述温度对发育速率的影响外,还同样适用于描述温度对昆虫增长速率、内禀增长率、飞行距离等方面的影响(Huey and Kingsolver, 1989)。

在自然界中,对昆虫和其它外温生物(如蛛形纲、两爬类、植物)而言,大致存在着3个温度区:低温区、适温区、高温区(Uvarov 1931; Campbell

* 资助项目:国家自然科学基金委项目资助(31030012,30921063)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(2010-Biols-CAS-0102)。
**通讯作者,E-mail: gef@ioz.ac.cn
收稿日期:2011-08-09,接受日期:2011-08-22