应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2014, 51(6): 1435–1443. DOI: 10.7679/j.issn.2095–1353.2014.167

气候变暖对麦蚜的影响*

马春森[1**] 马 罡[1] 赵 飞[2]

（1. 中国农业科学院植物保护研究所，植物病虫害生物学国家重点实验室，北京 100193；2. 山西省农业科学院植物保护研究所，农业有害生物综合治理山西省重点实验室，太原 030031）

摘 要 麦蚜是体型小、生活周期短的变温动物，对环境温度尤其是高温的变化十分敏感。气候变暖导致的温度升高是影响麦蚜最直接和最重要的因子。本文综述了国内外有关气候变暖对麦蚜影响的野外观测、预测模型及模拟试验的研究进展。气候变暖将导致麦蚜的主要分布和为害区向高纬度地区转移；气候变暖增加了生长季的有效积温，导致麦蚜始见期、迁飞期、盛虫期等物候发生期提前；温度升高提高了麦蚜的越冬存活率，使温带地区春夏季种群数量增加；处于不同营养级的物种对温度变化的敏感性不尽相同，气候变暖可能影响麦类作物－麦蚜－天敌昆虫多营养级系统的种间互作。麦蚜的耐热性较差，气候变暖导致的高温幅度增加、持续时间延长、夜间最低温升高、极端高温幅度和频率增加等典型特征对其有深刻影响。高温的幅度、持续时间对麦蚜的存活和繁殖有显著的抑制作用；夜间变暖导致麦蚜存活线性下降，进一步恶化了日间高温对蚜虫的不利影响；极端高温事件的幅度和频率影响麦蚜的种群增长参数，不同种类麦蚜对极端高温事件的非对称响应改变了麦蚜种间的相对适合度、时间和空间上的群落结构和物种间的相对优势度。麦蚜可通过爬行和跌落等行为来缓解气候变暖造成的高温胁迫，在研究气候变暖对麦蚜影响的同时，应充分考虑麦蚜对气候变暖的适应和缓冲能力。如何人工模拟气候变暖趋势下温度的变化模式，精巧设计试验反映气候变暖主要特征，开展接近自然界变化的温度模式对麦蚜的影响和麦蚜对环境改变的适应性响应研究，将是未来该领域的主要研究方向。

关键词 气候变化，温度，蚜虫，影响，体温调节，适应

Impact of global warming on cereal aphids

MA Chun-Sen[1**] MA Gang[1] ZHAO Fei[2]

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. Shanxi Key Laboratory of Integrated Pest Management in Agriculture, Institute of Plant Protection, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan 030031, China)

Abstract Cereal aphids have a small body size and short life cycles which make them sensitive to ambient temperature change and brief heat exposure. Temperature increases caused by global warming are therefore a key factor impacting on cereal aphids directly. This paper reviews field observations, prediction models and simulated experiments concerning the effects of global warming on cereal aphids. Warming has caused the distribution of this species to shift to higher latitudes. Increases in the effective accumulated temperature in growing seasons have advanced some stages of the aphids' life-cycle, such as the time of first occurrence and migration. Warmer winters have increased aphids' overwintering survivorship and led to increases in population density in temperate regions. Interspecific interactions between cereals, aphids and natural enemies may be affected by global warming due to differences between species at different trophic levels. Cereal aphids have poor heat

* 资助项目：国家自然科学基金（31272035，31170393）；北京市自然科学基金（6132029）

**通讯作者，E-mail: machunsen@caas.cn

收稿日期：2014-10-13，接受日期：2014-10-28

resistance and are consequently very vulnerable to the main characteristics of warming, such as increases in temperature, heat duration, nighttime minimum temperature and the intensity and frequency of extreme events. The intensity and duration of high temperature depressed aphids' survival and reproduction. Night warming on hot days decreased aphids' survival and exacerbated the adverse effects of daytime high temperatures. Changes in the frequency and amplitude of extreme high temperatures altered the temporal and spatial structure of the aphid community, and these changes are driven by the asymmetric effects of high temperatures on the demographic rates and fitness of different species. Aphids were found to respond to heat stress by behavioral thermoregulation, highlighting the importance for considering the buffering effects of cereal aphids against climate warming. Future research should include how to mimic realistic temperature changes that can reflect the key characteristics of climate warming, test the effects of these on aphids' performance and the potential adaptations of aphids to climate warming.

Key words climate change, temperature, aphid, impact, thermoregulation, adaptation

气候变暖如何影响生物和生态系统已成为世界范围内普遍关注的重要问题。我国是气候变暖特征最显著的国家之一，联合国政府间气候变化专门委员会最新研究报告中预估未来我国气候将持续变暖（IPCC，2013）。气候变暖直接影响变温动物尤其是昆虫的发育、繁殖、存活、分布以及丰富度等核心生命活动（Bale *et al.*，2002；陈瑜和马春森，2010）。麦蚜是麦类作物的头号害虫。为害麦类作物的蚜虫主要包括麦长管蚜 *Sitobion avenae*、麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*、麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum*、俄罗斯双尾蚜 *Diuraphis noxia* 等。麦蚜吸食汁液直接为害作物，分泌蜜露间接影响作物的光合作用及营养吸收、传导，更为重要的是传播麦类作物病毒——大麦黄矮病毒（Barley yellow dwarf viruses，BYDVs），严重影响麦类作物产量。气候变化背景下，温度升高是影响麦蚜最直接和最重要的因子（Bale *et al.*，2002；Newman，2005）。麦蚜属体型较小、生活史周期较短的变温动物，对环境温度的变化尤其是高温的变化十分敏感（杜尧等，2007；Zhao *et al.*，2014）。鉴于麦蚜重要的经济地位及脆弱的高温耐受性，其常被作为模式材料来研究气候变暖与生物之间的关系。本文综述了国内外有关气候变暖对麦蚜影响的野外观测、预测模型及模拟试验的研究进展。

1 气候变暖对麦蚜影响的野外观测和模型预测研究

1.1 地理分布

麦蚜对高温的耐受性较差，气候变暖将导致麦蚜的主要分布和为害区域向较高纬度地区转移。基于英国哈德雷中心 HadCM3 模型的预测表明，气候变暖将导致禾谷缢管蚜在加拿大的分布区向北移动（Newman，2006）。禾谷缢管蚜是澳大利亚麦类作物黄矮病病毒的主要宿主。分析环境和气候因子对澳大利亚麦类作物黄矮病和麦蚜分布的影响发现，气候变暖将导致禾谷缢管蚜的分布向高纬度地区扩散，其在高纬度地区传播黄矮病病毒造成的为害将逐渐加重（Parry *et al.*，2012）。将灌溉措施和寄主植物作为重要影响因子引入到气候生态位模型，预测禾谷缢管蚜在全球范围内的分布及其定殖风险表明，具有温暖气候的地区将是未来禾谷缢管蚜定殖为害的高风险区，但澳大利亚干旱逐渐加重的地区禾谷缢管蚜的种群数量预计将会减少（Macfadyen and Kriticos，2012）。

1.2 发生期

气候变暖增加了作物生长季的有效积温，导致麦蚜的始见期、迁飞期、盛发期等关键物候发生期提前。欧洲多年的监测数据表明，冬季温度升高是导致英国麦长管蚜和麦无网长管蚜迁飞

物候期提前的主要因素。冬季均温升高 1℃，麦长管蚜和麦无网长管蚜的迁飞期提前 3~9 d，当冬季均温升高 1.5~2.1℃时，蚜虫迁飞期提前 4~19 d（Zhou *et al.*，1995）。在 1978—2007 的 30 年间，利用吸捕器对法国境内麦长管蚜有翅蚜进行监测发现，随着时间推移，麦长管蚜的迁飞期逐渐提前，气候变暖导致的温度升高以及麦类作物种植期提前是其中的重要原因（Dedryver *et al.*，2011）。基于 HADCM3 A1FI 情景模拟预测，到 2050 年时温度将升高 4℃，最冷 30 d 后的 60 d 平均气温的升高加快了干母和干雌的发育，导致欧洲麦蚜首次出现期平均每 6.25 年提前 1 d（Harrington *et al.*，2007）。我国近年来的气候变暖也导致麦蚜物候发生期提前。暖冬年份，推测我国麦蚜发生期将提前 5 d 以上，最早可达 30 d 以上（霍治国等，2012）。1985—2003 年，麦长管蚜在甘肃省武威市的始见期呈总体提前趋势，1999 年比 1990 年始见期提前 34 d（刘明春等，2009）。山东省东平县麦蚜百株蚜量达 500 头的日期在 1976—2004 年的近 30 年间逐渐提前，个别早发年份甚至提前了 1 个月（李鸿怡等，2010）。与 1998—2006 年相比，2007 年河南省漯河市麦蚜盛期提早 5~46 d（陈琦等，2007）。

1.3　发生量

麦蚜种群数量最多的时期通常是在小麦开花到灌浆的这一段时间，因为这个时期营养物质质量最好，温度最适合蚜虫的生长发育和繁殖。近 20 年来，由于全球气候持续变暖，麦蚜数量最多的时期提前到小麦孕穗或者是拔节期。温度升高提高了麦蚜的越冬存活率，使春、夏季的虫口密度增加（Brabec *et al.*，2014）。由于温度升高，麦蚜在一年中发生为害的总时间也相应增加，从而导致蚜虫数量增加，为害加重，小麦穗期温度适中更有利于麦蚜的大发生。我国陕西省渭南市临渭区 1995—2004 年的蚜量呈逐年增加的趋势，2004 年的百茎蚜量比 1995 年增加了 4 倍（雷虹等，2007）。冬、春季偏暖可使小麦蚜虫的虫口基数增加，陇南地区麦蚜的发生程度与当年 2 月的平均气温呈正相关（肖志强等，2009）。在美国多个州进行的不同种植物候期和气候条件对俄罗斯双尾蚜为害小麦的田间试验发现，小麦产量的损失主要是由蚜虫在春季的为害造成的，俄罗斯双尾蚜在北部地区造成的为害大于南部地区，推测是由于北部地区冬季温度升高使得蚜虫的越冬基数增加造成的（Archer *et al.*，1998）。

1.4　多营养级互作

处于不同营养级的物种对温度变化的敏感性不尽相同，因此气候变暖可能影响多营养级系统中的种间互作关系。采用模型模拟英国夏季气候变暖对“麦长管蚜-七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*”系统影响的研究表明，气候变暖使蚜虫和瓢虫的种群最高峰日期均提前（Skirvin *et al.*，1997）；在没有瓢虫存在的情况下，温度升高导致蚜虫数量增加；但有瓢虫存在时，温度升高使蚜虫数量降低（Skirvin *et al.*，1996）。利用气候箱试验和计算机模型模拟气候变暖对“小麦-麦长管蚜-七星瓢虫”系统影响的研究表明，该三级营养系统对温度变化具有高度的敏感性，温度从 20℃升高至 22℃，尽管蚜虫种群的内禀增长率增加，但瓢虫对蚜虫的捕食率增加得更多，因此导致蚜虫种群的密度降低，小麦的为害减轻（Freier and Triltsch，1996）。利用模型将温度升高 3℃（平均温度从 13.9℃升高至 16.9℃），模拟温度均匀升高和夜间温度升高 2 种温度变化情景对“小麦-麦长管蚜-七星瓢虫”系统影响的结果表明，蚜虫种群密度在 2 种温度升高的情景下均显著降低，但夜间温度升高情景下蚜虫的种群密度高于温度均匀升高情景。作者认为这种差异可能是因为在较低的温度范围内，夜间低温升高有利于蚜虫种群增长，而对瓢虫的活动和取食无明显影响（Triltsch *et al.*，1998）。利用模型模拟温度和 CO_2 浓度升高的联合效应对“寄主植物-禾谷缢管蚜-寄生蜂 *Aphidius rhopalosiphi*”三级营养系统的影响发现，尽管寄生蜂对蚜虫的种群动态有显著影响，但其并未彻底改变蚜虫对气候变化的响应（Hoover and Newman，2004）。

2 气候变暖对麦蚜影响的试验模拟

近 50 年中国麦区气候变暖的典型特征体现在高温幅度增加、持续时间延长、夜间最低温升高、极端高温幅度和频率增加等方面，中国农业科学院植物保护研究所昆虫气候变化生物学研究组多年来利用人工气候装置模拟了接近自然的温度变化特征，试验了各类温度变化模式对麦蚜发育、繁殖、存活、种群增长等生活史性状和种群适合度的影响，为构建由气候变暖驱动的温度升高对麦蚜种群影响模型提供了有力的数据支持，并为提高麦蚜预测预报的准确度，提升麦蚜防治中科学应对气候变化提供了依据。

2.1 高温的幅度和时间组合模式对麦无网长管蚜繁殖和存活的影响

高温幅度增加和高温日持续时间延长是气候变暖的重要特征之一（Kerr，2004；Kearney *et al.*，2009；王琳和马春森，2013）。通过研究不同高温温度（27、29、31 和 33℃）、高温作用模式（在 8 h 的高温下暴露 1、2、4、6 d）及发育阶段（2 龄、3 龄、4 龄若蚜及成蚜）对麦无网长管蚜繁殖及存活的影响的试验，明确了这 3 种因子对麦无网长管蚜均有显著影响，超过 29℃的高温能明显降低蚜虫的生殖量和寿命；成蚜较若蚜对高温更加敏感，高温能显著缩短 3 龄若蚜及其以上发育阶段蚜虫的寿命，降低其终生生殖量；高温作用模式下麦蚜终生生殖量和寿命呈负相关，阐明了恒温实验所得数据在麦蚜种群动态预测预报中的局限性（Ma *et al.*，2004a）。在研究不同高温温度（27、28、29、30、31、31.5、32.5、33 和 34℃）、高温暴露时间（分别在 2、3、4、6 和 8 h 的高温下暴露 1、2、4、6 d）及发育阶段（2 龄、3 龄、4 龄若蚜及成蚜）对麦无网长管蚜存活的影响时发现，8 h、29℃以上的温度作用模式能显著降低其存活率；存活率与暴露时间呈负相关，蚜虫在 32.5℃下暴露 4 h 以上时其存活率显著降低；成蚜较若蚜对高温的耐受性差，高温作用时间对 4 龄若蚜和成蚜的存活有显著影响（Ma *et al.*，2004b）。将这些模拟试验的研究结果引入无网长管蚜的种群动态模拟模型中的存活和生殖子模型，并设计了相应的蚜虫逆境历程追踪模拟器，使模型的预测性能得到显著提升，与英国、荷兰和德国已有的同类系统比较，输入变量由 10 个以上简化为 4 个；预测精度由不足 60%提高到 90%，实现了麦无网长管蚜数量实时模拟（Ma，2000）。

2.2 夜间最低温度升高对麦长管蚜生命参数的影响

在气候变化下，全球大多数地区温度的夜间升高比日间升高更为显著（Easterling *et al.*，2000；Caesar *et al.*，2006），但气候变化影响的研究中很少考虑这种昼夜不对称温度变化的生物学效应。分析历史气候数据发现热天暖夜是气候变暖的特征之一，通过气候模拟试验，以麦长管蚜为模式系统，研究探索了夜间变暖对麦长管蚜生活史和适合度的影响，揭示了热天暖夜对昆虫生命参数和种群适合度的独特作用。与恒温或等幅变温相比，热天暖夜使蚜虫的发育最适温度提高了 3℃，这一结果挑战了著名的“Kaufmann effect”理论，表明该理论在夜间温度不对称升高的变温条件下并不适用；适宜温度范围内的夜间变暖导致蚜虫存活线性下降，完全不同于恒温效应；夜间变暖也进一步恶化了日间高温对成虫表现的不利影响。与温和日间温度下夜间变暖促进生物表现不同，热天暖夜极大地抑制了若蚜的存活，成蚜的表现和总的适合度。以往的研究表明环境温度的平均值和变异影响昆虫和其他变温动物的表现和适合度，该研究则展示了温度变化的昼夜模式也对农业害虫有重要影响；这些结果表明夜间变暖可以抑制害虫的爆发而非温度的昼夜对称升高导致的害虫爆发增加。基于这些研究结果，预测热天暖夜可导致麦长管蚜在温带地区分布南界向北萎缩（Zhao *et al.*，2014）。

2.3 极端高温事件对麦蚜种群及其群落结构的影响

极端高温事件出现频率增加、持续时间延长是全球气候变暖的最为显著的特征之一（Diffenbaugh *et al.*，2005；IPCC，2013）。极端高温在我国的出现频率和持续时间也呈逐渐增

加的趋势（Ding *et al.*，2009；Huang *et al.*，2010）。近年来西欧、俄罗斯、美国、澳大利亚及我国频繁发生极端高温事件（Schär *et al.*，2004；Barriopedro *et al.*，2011），对生物、农作物产量、生态系统和人类健康造成了严重影响（Hansen *et al.*，2012；Coumou and Robinson，2013）。极端高温事件（30℃，8–16h）显著降低麦长管蚜的存活率和生殖量（Jeffs and Leather，2014），然而以往研究尚未揭示极端气候事件幅度和频率的变化与麦蚜自然群落时空结构之间的关系。为阐明这一问题，Ma 等（2014）综合采用实验室试验、田间试验及多年田间观察数据分析的方法，研究了极端高温事件对 3 种共同发生的麦蚜即麦长管蚜、禾谷缢管蚜、麦二叉蚜种群增长率和相对优势度的影响；利用全球数据元分析（Meta-analysis）的方法，研究了极端高温事件频率与三种麦蚜群落结构及相对优势度之间的关系。结果表明，极端高温事件的幅度和频率影响麦蚜的种群增长参数，但这种影响具有物种特异性（Species-specific）。极端高温事件幅度和频率的增加改变了麦蚜种间的相对适合度，这与田间自然种群试验和多年田间观察数据分析所得的麦蚜相对优势度变化的结果一致，且在全球空间尺度上也发现了同样的规律。三种麦蚜对极端高温事件的非对称响应，改变了其时间和空间上的群落结构和物种间的相对优势度。三种麦蚜在传播麦类作物病毒病的种类和传毒效率上有显著差异（Zhang *et al.*，1983；Miller and Rasochova，1997），因此其群落结构和相对优势度的改变能显著影响麦类作物的病毒感染率及病害的发生流行（Seabloom *et al.*，2009，2013）。利用室内及田间的模拟方法，以及多年田间观测分析和全球数据元分析的综合研究方法，在个体和群落的水平上来分析物种间对极端气候事件的响应及其差异，对预测气候变化对生物及其群落的影响具有重要的理论意义和应用价值。

2.4 自然界气候变暖对“小麦-麦蚜-天敌”生态系统的影响

在田间采用红外线辐射加热的方法研究气候变暖和耕作制度对“小麦-麦蚜-天敌”生态系统影响的研究表明，加温使得小麦的生物量增加，物候期提前。当天敌（寄生蜂）数量较少时，加温显著增加了麦长管蚜的数量；而当天敌数量较多时，加温对麦长管蚜的数量无显著影响。加温处理提高了麦蚜的被寄生率。耕作制度（传统耕作和免耕）对小麦的生物量和物候期，以及麦蚜和寄生蜂的数量均无显著影响。温度升高促使小麦物候期（尤其是抽穗期）提前，有利于麦长管蚜种群的快速增长，因此导致麦蚜数量增加。加温处理下，作物和天敌均对麦蚜种群有显著影响，表明气候变暖增强了生态系统“自下而上（Bottom-up）”和“自上而下（Top-down）”的控制作用（Dong *et al.*，2013）。

3 麦蚜对气候变暖适应的试验模拟

探究气候变暖与麦蚜的关系，应从温度升高对麦蚜的影响和麦蚜应对环境温度变化的适应能力两个方面入手。目前气候变暖对昆虫影响的研究尚难得出清晰结论的主要原因是研究者将昆虫置于预设的环境中，而未重点考察昆虫如何通过自身努力来缓解气候变暖带来的不利影响，即昆虫对气候变暖的适应能力（Hof *et al.*，2011；马罡，2012）。如何定量评价昆虫对气候变暖的应对能力以及各种应对策略产生的后续生态效应，也是气候变化对昆虫影响研究中至关重要的瓶颈问题。

选择温度适宜的微环境是昆虫最常见和最有效的保持其体温的方法（马春森等，2005）。体温调节行为（Thermoregulation）被认为是昆虫应对气候变暖极为重要的策略（Kearney *et al.*，2009；Mitchell and Hoffmann，2010；Ma and Ma，2012a，2012b）。一些观察发现，温度升高增加了麦长管蚜若蚜的活动性（Adaros and Heimbach，1997），禾谷缢管蚜通过将身体隐藏在土壤表面下来躲避土壤表层的致死高温

（Wiktelius，1987），麦长管蚜、禾谷缢管蚜和麦二叉蚜在热压力下具有爬行避热的行为（马罡和马春森，2007a，2007b）。当麦无网长管蚜从饲养温度被置于较高温度时，幼苗上的麦蚜多跌落到营养钵内的温度较低的土壤表面（Ma，2000），暗示着蚜虫从寄主植物上跌落也可能是躲避高温潜在伤害的行为。

利用自制的温度梯度产生装置，马罡和马春森（2007a）证实了禾谷缢管蚜有爬行主动躲避高温，避免热伤害的行为；蚜虫的避热率随温度梯度场温差的增大而显著增加；高温适应性锻炼可显著提高禾谷缢管蚜对高温的适应能力。模拟田间麦株上梯度变化的温度，研究了禾谷缢管蚜、麦长管蚜和麦二叉蚜在小麦叶片温度梯度上栖息、爬行和取食时的躲避临界高温，明确了禾谷缢管蚜、麦长管蚜和麦二叉蚜成蚜的栖息临界高温分别为 31.2℃、27.9℃和 27.0℃；在麦株上爬行时遇到高温时的躲避临界高温分别为 42.0℃、39.1℃和 38.5℃；在温度逐渐升高的麦株上取食时的躲避临界高温分别为 39.3℃、40.2℃和 39.0℃，为开展麦蚜对环境高温的行为对策研究提供了方法参考（马罡和马春森，2007b）。通过用叶片温度梯度的方法来模拟自然界微环境温度在空间上的异质性，引入“热逃逸温度 Heat-escape temperature（HET）”这一指标来衡量蚜虫对热压力的行为反应，研究反映气候变暖背景下日间温度变化对麦长管蚜和禾谷缢管蚜爬行行为影响的结果表明，模拟气候变暖情景下，蚜虫通过爬行来寻找温度较低的微环境的行为将会变得更加频繁。蚜虫将花费更多的时间来躲避高温热伤害，从而可能对蚜虫生长发育、生殖等产生较大的影响（Ma and Ma，2012a）。

通过模拟麦蚜生长的自然界微环境温度变化在时间上的异质性，引入“热跌落温度 Drop-off temperature（DOT）”来衡量其跌落行为，试验蚜虫是否会通过跌落来躲避高温的潜在伤害，以及蚜虫的这种行为是否受预适应温度、时间影响发现，蚜虫在温度逐渐升高过程中的跌落行为是一种体温调节行为，经历高温的蚜虫更容易跌落。未来气候变暖下蚜虫采取跌落来进行体温调节的行为必将增多，而蚜虫跌落后在短时间内无法获得能量，因此将加重对个体发育和种群增长的不利影响（Ma and Ma，2012b）。气候变暖对麦蚜行为有显著影响，麦蚜常通过爬行和跌落行为缓解高温的胁迫（马罡和马春森，2007a，2007b；Ma and Ma，2012a，2012b）。爬行和跌落时蚜虫无法正常取食，还需耗时耗能重新到达适宜取食栖息的寄主植物（Gish and Inbar，2006；Nelson，2007），从而产生一系列的后续生态学效应，如个体生长发育和繁殖受到影响，进而影响到种群增长（Nelson *et al.*，2004），还可能通过食物链对生态系统产生影响（Francke *et al.*，2008）。因此，深入研究麦蚜对气候变暖的行为适应机制及其后续生态效应，对了解气候变暖下麦蚜种群的发展趋势、提高麦蚜预测水平有重要的理论和实际意义。

4 展望

尽管野外直接观察法可通过观察统计最近几十年来麦蚜的发生期、分布地点、作物生长物候阶段、种群数量、取食的寄主种类和为害程度等现象并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，得出气候变暖对麦蚜发生期、地理分布、种群数量、为害程度等影响的结论。但这类方法存在很大的局限性。首先，只能粗略揭示气候变暖对麦蚜有无影响，有怎样的影响，不能定量说明影响的程度，而且只在少量地点针对某种麦蚜有这类虫情历史数据，不能延展到其他地区（Harrington *et al.*，2007；Dedryver *et al.*，2011；Parry *et al.*，2012）。因此这种方法在预测气候变暖对不同地区、不同麦蚜种类的影响时具有一定的局限性。其次，气候变暖的长期性、缓慢性以及不易察觉性，在时间上和成本上是科学家开展研究工作所难以承受的（陈瑜和马春森，2010）。最后，野外影响麦蚜种群动态的环境因素颇为复杂，试图从复杂的种群动态后果中分清气候变化的效应非常困难，甚至可能得出错误结论。

通常采用的恒温下进行的模拟温度升高与麦蚜之间关系的研究，揭示了恒温对麦蚜的发育

历期（Dean，1974；李鹄鸣，1990；郭良珍和刘绍友，1998）、生殖和存活、种群增长参数（Asin and Pons，2001；Auad *et al.*，2009）等直接关系到种群增长的生态学过程有重要的影响。这些实验设置了若干个梯度的恒温，但较高平均温度没有考虑到夜间温度对昆虫恢复其身体机能起到的作用，因此可能过高地估计了高温对昆虫的影响（Zhao *et al.*，2014）；而较低平均温度，则可能忽视了自然界极端高温对昆虫可能产生的不利影响（Zhang *et al.*，2013；Ma *et al.*，2014），从而低估了高温对昆虫的影响。用平均温度代替每日温度变化来研究高温对昆虫影响的方法是有缺陷的，所得数据无法真实地反映自然界的变温对昆虫的影响（Worner，1992；Ma *et al.*，2004a，2004b），现有的麦蚜种群模拟模型构建也多采用恒温实验所得麦蚜发育、存活、繁殖等生态学数据（Newman，2003；Hoover and Newman，2004；Finlay and Lucka，2011）。用梯度恒温所得的平均温度下的生态学数据来预测气候变暖下昆虫未来的发展，往往过高地估计了其耐受极限高温、最适发育温度、发育温度区间等与种群适合度紧密相关的重要生态学参数（Paaijmans *et al.*，2013；Xing *et al.*，2014）。

此外，以往关于温度对蚜虫影响的生态学模型多只用温度对单一世代蚜虫影响的试验数据来构建模型，未充分考虑自然种群在连续繁衍过程中其本身对温度等环境因子的进化适应，而实际上即便是同一个种群经历了相同的环境条件，不同世代间仍表现出不同的表型可塑性，其中既存在母代效应（Maternal effect）的跨代影响，也包括昆虫通过多个世代对长期气候变暖选择压力的进化适应（赵飞，2014）。因此，如何提炼气候变暖特征，人工模拟温度变化模式设计就成为探索气候变暖效应的关键。迄今为止，虽然已有一些研究就此做了有益地探索（Ma *et al.*，2004a，2004b；杜尧，2007；王琳，2013；Xing *et al.*，2014；Zhao *et al.*，2014；Ma *et al.*，2014；赵飞，2014），但研究中的温度模式尚不够系统和全面。如何精巧设计试验，全面反映气候变暖主要特征，贴近自然地开展气候变暖对麦蚜的影响和麦蚜对环境改变的适应性响应研究，预测可能发生的行为、生理适应以及适应性进化，将成为未来该领域研究的主要方向之一。

参考文献 (References)

Adaros G, Heimbach U, 1997. Global climate change and its effects on the aphid plant system. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.*, 11(1,6): 485–490.

Archer TL, Johnson GD, Peairs FB, Pike KS, Kroening MK, 1998. Effect of plant phenology and climate on Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) damage to winter wheat. *Environ. Entomol.*, 27(2): 221–231.

Asin L, Pons X, 2001. Effect of high temperature on the growth and reproduction of corn aphids (Homoptera: Aphididae) and implications for their population dynamics on the northeastern Iberian peninsula. *Environ. Entomol.*, 30(6): 1127–1134.

Auad AM, Alves SO, Carvalho CA, Silva DM, Resende TT, Veríssimo BA, 2009. The impact of temperature on biological aspects and life table of *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) fed with signal grass. *Florida Entomol.*, 92(4): 569–577.

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biol.*, 8(1): 1–16.

Barriopedro D, Fischer EM, Luterbacher J, Trigo RM, García-Herrera R, 2011. The hot summer of 2010: redrawing the temperature record map of Europe. *Science*, 332(6026): 220–224.

Brabec M, Honek A, Pekar S, Martinkova Z, 2014. Population dynamics of aphids on cereals: digging in the time-series data to reveal population regulation caused by temperature. *PLoS ONE*, 9(9): e106228.

Caesar J, Alexander L, Vose R, 2006. Large-scale changes in observed daily maximum and minimum temperatures: creation and analysis of a new gridded data set. *J. Geophys. Res.*, 111(D5): D05101.

Coumou D, Robinson A, 2013. Historic and future increase in the global land area affected by monthly heat extremes. *Environ. Res. Lett.*, 8(3): 034018.

Dean GJ, 1974. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenue* (F.) (Hem., Aphididae). *Bull. Entomol. Res.*, 63(3): 401–409.

Dedryver CA, Parisey N, Turpeau-Ait IE, Hulle M, 2011. Climate

and aphid flight: what we get from 30 years of grain aphid *S. avenae* catches by the French suction trap network Agraphid. Les Cochenilles: ravageur principal ou secondaire. 9eme Conference Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, SupAgro, Montpellier, France. 550–558.

Diffenbaugh NS, Pal JS, Trapp RJ, Giorgi F, 2005. Fine-scale processes regulate the response of extreme events to global climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102(44): 15774–15778.

Ding T, Qian W, Yan Z, 2009. Changes in hot days and heat waves in China during 1961—2007. *Int. J. Climatol.*, 30(10): 1452–1462.

Dong ZK, Hou RX, Ouyang Z, Zhang RZ, 2013. Tritrophic interaction influenced by warming and tillage: A field study on winter wheat, aphids and parasitoids. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 181(1): 144–148.

Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns LO, 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289(5487): 2068–2074.

Finlay KJ, Luck JE, 2011. Response of the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) to climate change in relation to its pest status, vectoring potential and function in a crop–vector–virus pathosystem. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 144(1): 405–421.

Francke DL, Harmon JP, Harvey CT, Ives AR, 2008. Pea aphid dropping behavior diminishes foraging efficiency of a predatory ladybeetle. *Entomol. Exp. Appl.*, 127(2): 118–124.

Freier B, Triltsch H, 1996. Climate chamber experiments and computer simulations on the influence of increasing temperature on wheat-aphid-predator interactions. *Aspects Appl. Biol.*, 45: 293–298.

Gish M, Inbar M, 2006. Host location by apterous aphids after escape dropping from the plant. *J. Insect Behav.*, 19(1): 143–153.

Hansen J, Sato M, Ruedy R, 2012. Perception of climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109(37): E2415–E2423.

Harrington R, Clark SJ, Welham SJ, 2007. Environmental change and the phenology of European aphids. *Global Change Biol.*, 13(8): 1550–1564.

Hof C, Levinsky I, Araújo MB, Rahbek C, 2011. Rethinking species' ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biol.*, 17(9): 2987–2990.

Hoover J, Newman JA, 2004. Tritrophic interactions in the context of climate change: a model of grasses, cereal aphids and their parasitoids. *Global Change Biol.*, 10(7): 1197–1208.

Huang D, Qian Y, Zhu J, 2010. Trends of temperature extremes in China and their relationship with global temperature anomalies. *Adv. Atmos. Sci.*, 27(4): 937–946.

IPCC, 2013. Climate Change in 2013: The Physical Science Basis. Cambridge & New York: Cambridge University Press. 1–1552.

Jeffs CT, Leather SR, 2014. Effects of extreme, fluctuating temperature events on life history traits of the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 150(3): 240–249.

Kearney M, Shine R, Porter WP, 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer 'cold-blooded' animals against climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106(10): 3835–3840.

Kerr R, 2004. Three degrees of consensus. *Science*, 305(5686): 932–934.

Ma CS, 2000. Modelling and Simulation of the Population Dynamics of the Cereal Aphid *Metopolophium dirhodum* in Northern Germany. Berlin: Verlag Franzbecker. 1–165.

Ma CS, Hau B, Poehling HM, 2004a. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 110(1): 65–71.

Ma CS, Hau B, Poehling HM, 2004b. The effect of heat stress on the survival of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). *Eur. J. Entomol.*, 101(2): 327–331.

Ma G, Ma CS, 2012a. Effect of acclimation on heat-escape temperatures of two aphid species: implications for estimating behavioral response of insect to climate warming. *J. Insect Physiol.*, 58(3): 303–309.

Ma G, Ma CS, 2012b. Climate warming may increase aphids' dropping probabilities in response to high temperatures. *J. Insect Physiol.*, 58(11): 1456–1462.

Ma G, Rudolf HWV, Ma CS, 2014. Extreme temperature events alter demographic rates, relative fitness, and community structure. *Global Change Biol.*, DOI: 10.1111/gcb.12654.

Macfadyen S, Kriticos DJ, 2012. Modelling the geographical range of a species with variable life-history. *PLoS ONE*, **7(7)**: e40313.

Miller WA, Rasochova L, 1997. Barley yellow dwarf viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 35: 167–190.

Mitchell KA, Hoffmann AA, 2010. Thermal ramping rate influences evolutionary potential and species differences for upper thermal limits in Drosophila. *Funct. Ecol.*, 24(3): 694–700.

Nelson EH, 2007. Predator avoidance behavior in the pea aphid: costs, frequency, and population consequences. *Oecologia*, 151(1): 22–32.

Nelson EH, Matthews CE, Rosenheim JA, 2004. Predators reduce prey population growth by inducing changes in prey behavior. *Ecology*, 85(7): 1853–1858.

Newman JA, 2003. Climate change and cereal aphids: the relative effects of increasing CO_2 and temperature on aphid population dynamics. *Global Change Biol.*, 10(1): 5–15.

Newman JA, 2005. Climate change and the fate of cereal aphids in Southern Britain. *Global Change Biol.*, 11(6): 940–944.

Newman JA, 2006. Using the output from global circulation models to predict changes in the distribution and abundance of cereal aphids in Canada: a mechanistic modeling approach. *Global Change Biol.*, 12(9): 1634–1642.

Paaijmans KP, Heinig RL, Seliga RA, Blanford JI, Blanford S, Murdock CC, Thomas MB, 2013. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biol.*, 19(8): 2373–2380.

Parry HR, Macfadyen S, Kriticos DJ, 2012. The geographical distribution of yellow dwarf viruses and their aphid vectors in Australian grasslands and wheat. *Australas. Plant Path.*, 41(4): 375–387.

Schär C, Vidale P, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger MA, Appenzeller C, 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427(6972): 332–336.

Seabloom EW, Borer ET, Lacroix C, Mitchell CE, Power AG, 2013. Richness and composition of niche-assembled viral pathogen communities. *PLoS ONE*, 8(2): e55675.

Seabloom EW, Hosseini PR, Power AG, Borer ET, 2009. Diversity and composition of viral communities: coinfection of barley and cereal yellow dwarf viruses in California grasslands. *Am. Nat.*, 173(3): E79–E98.

Skirvin DJ, Perry JN, Harrington R, 1996. A model to describe the effect of climate change on aphid and coccinellid population dynamics. *Bull. OILB/SROP*, 19(3): 30–40.

Skirvin DJ, Perry JN, Harrington R, 1997. The effect of climate change on an aphid-coccinellid interaction. *Global Change Biol.*, 3(1): 1–11.

Triltsch H, Freier B, Rossberg D, 1998. Consequences of new findings of climate change with relatively warmer nights on the wheat-cereal aphid-predator interaction in computer simulations. *Arch. Phytopathology Plant Protect.*, 31(4): 363–367.

Wiktelius S, 1987. Distribution of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) on spring barley plants. *Ann. Appl. Biol.*, 110(1): 1–7.

Worner SP, 1992. Performance of phenological models under variable temperature regimes: consequences of the Kaufmann or rate summation effect. *Environ. Entomol.*, 21(4): 689–699.

Xing K, Hoffmann AA, Ma CS, 2014. Does thermal variability experienced at the egg stage influence life history traits across life cycle stages in a small invertebrate? *PLoS ONE*, 9(6): e99500.

Zhang QF, Guan WN, Ren ZY, Zhu XS, Tsai JH, 1983. Transmission of barley yellow dwarf virus strains from northwestern China by four aphid species. *Plant Dis.*, 67(8): 895–899.

Zhang W, Zhao F, Hoffmann AA, Ma CS, 2013. A single hot event that does not affect survival but decreases reproduction in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *PLoS ONE*, 8(10): e75923.

Zhao F, Zhang W, Hoffmann A, Ma CS, 2014. Night warming on hot days produces novel impacts on development, survival and reproduction in a small arthropod. *J. Anim. Ecol.*, 83(4): 769–778.

Zhou X, Harrington R, Woiwod IP, 1995. Effects of temperature on aphid phenology. *Global Change Biol.*, 1(4): 303–313.

陈琦, 郭松景, 白红霞, 2008. 2007年漯河市小麦蚜虫暴发成灾原因分析及控制对策. 河南农业科学, (10): 90–92. [Chen Q, Guo SJ, Bai HX, 2008. Reason Analysis and Control Measures of Wheat Aphids Outbreak at Luohe in 2007. Journal of Henan Agricultural Sciences, (10): 90–92]

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. [Chen Y, Ma CS, 2010. Effect of global warming on insect: a literature review. *Acta Ecologica Sinica,* 30(8): 2159-2172.]

杜尧, 2007. 高温模式对麦蚜实验种群影响的生态机制研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院. [Du Y, 2007. Ecological Mechanism of Effects of High Temperature Patterns on Laboratory Population of Cereal Aphid. Master Thesis. Beijing: China Academic of Agricultural Sciences]

杜尧, 马春森, 赵清华, 马罡, 杨和平, 2007. 高温对昆虫影响的生理生化作用机理研究进展. 生态学报, 27(4): 1565–1572. [Du Y, Ma CS, Zhao QH, Ma G, Yang HP, 2007. Effects of heat stress on physiological and biochemical mechanisms of insects: a literature review. *Acta Ecologica Sinica*. 27(4): 1565-1572.]

郭良珍, 刘绍友, 2001. 禾谷缢管蚜发育起点温度和有效积温的研究. 昆虫知识, 38(1): 31–32. [Guo LZ, Liu SY, 2001. Developmental threshold and active temperature content of rhop alosiphum padi. *Chinese Bulletin of Entomology.* 38(1): 31-32.]

霍治国, 李茂松, 李娜, 2012. 季节性变暖对中国农作物病虫害的影响. 中国农业科学, 45(11): 2168–2179. [Huo ZG, Li MS, Li N, 2012. Impacts of seasonal climate warming on crop diseases and pests in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 45(11): 2168-2179.]

雷虹, 张淑莲, 陈志杰, 2007. 陕西关中地区小麦穗期蚜虫发生及抗性治理对策. 中国植保导刊, 27(6): 20–22. [Lei H, Zhang SL, Chen ZJ, 2007. Heading Stage Wheat Aphids Occurred in Guanzhong Area of Shaanxi Province Resistance Management Measures. *China Plant Protection*, 27(6): 20–22]

李鸿怡, 李楠, 薛晓萍, 2010. 气象条件对山东省小麦蚜虫发生发展的影响分析. 中国农学通报, 26(2): 221–225. [Li HY, Li N, Xue XP, 2010. Analyzing the influence of meteorology on occurrence and development of wheat aphids in Shandong provin

ce. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 26(2): 221-225.]

李鹄鸣, 1990. 麦长管蚜实验群种的研究. 吉首大学学报, 11(5): 59–70. [Li HM, 1990. Studies On the Population Ecology of English Grain Aphid. *Journal of Jishou University*, 11(5): 59–70]

刘明春, 蒋菊芳, 魏育国, 2009. 气候变暖对甘肃省武威市主要病虫害发生趋势的影响. 安徽农业科学, 37(20): 9522–9525, 9531. [Liu MC, Jiang JH, Wei YG, 2009. Influences of climate warming on main diseases and insect pests' occurrence trend in Wuwei city, Gansu province. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 37(20): 9522-9525, 9531.]

马春森, 马罡, 杜尧, 杨和平, 2005. 连续温度梯度下昆虫趋温性的研究现状与展望. 生态学报, 25(12): 2940–2946. [Ma CS, Ma G, Du Y, Yang HP, 2005. Current status and future perspectives for behavioural response of insects to temperature gradient. *Acta Ecologica Sinica*, 25(12): 2940-2946.]

马罡, 2012. 模拟气候变暖对麦蚜避热行为及其在植物上分布影响的研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院. [Ma G, 2012. Effect of Heat-escape Behavior of Cereal Aphids on Their Microbabitat Distribution: A Simulation Study. Ph.D Dissertation. Beijing: China Academic of Agricultural Sciences]

马罡, 马春森, 2007a. 禾谷缢管蚜对温度梯度的行为反应. 植物保护学报, 34(6): 624–630. [Ma G, Ma CS, 2007a. Behavioral responses of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* to temperature gradients. Acta Phytophylacica Sinica, 34(6): 624–630]

马罡, 马春森, 2007b. 三种麦蚜在温度梯度中活动行为的临界高温. 生态学报, 27(6): 2449–2459. [Ma G, Ma CS, 2007. Upper critical temperatures for behaviors of three species of cereal aphids in leaf temperature gradients. *Acta Ecologica Sinica*, 27(6): 2449–2459]

王琳, 马春森, 2013. 周期性重复高温对昆虫影响的生态学效应. 应用昆虫学报, 50(6): 1499–1508. [Wang L, Ma CS, 2013. Impact of periodic repeated heat events on ecological performance in insects. *Chinese Journal of Applied Entomology,* 50(6): 1499-1508.]

王琳, 2013. 中尺度周期性高温对麦长管蚜的影响. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院. [Wang L, 2013. Effects of Mid-Timescale Periodic High Temperatures on *Sitobion avenae* . Master Thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences Dissertation]

肖志强, 陈俊, 樊明, 2009. 陇南山区小麦蚜虫发生气象条件及程度预测模型. 安徽农业科学, 37(33): 1641–1642. [Xiao ZQ, Chen J, Fan M, 2009. Epidemic meteorologic conditions and degree prediction model of wheat aphids in Longnan mountainous area. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 37(33): 1641-1642.

赵飞, 2014. 热胁迫经历对麦长管蚜(*Sitobion avenae*)生活史性状的影响. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院. [Zhao F, 2014. Effects of Heat Stress Experiences on Life-history Traits in English Grain Aphid (*Sitobion avenae*). Ph.D Dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences Dissertation]