

周期性重复高温对昆虫的生态学效应^{*}

王琳 马春森^{**}

(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)

摘要 在自然界,昆虫经常经历以几天为周期的重复高温。这种周期性重复高温对昆虫的影响主要有3种作用模式:周期性重复高温与对应恒温比较、昆虫的不同发育阶段经历不同的周期性重复高温和昆虫的一生经历不同的周期性重复高温。同恒温条件下的昆虫相比,重复高温作用后的昆虫生殖量降低、寿命延长。重复高温作用于昆虫不同生活史阶段导致的存活率不同,重复高温作用于昆虫的发育阶段越接近成虫,其生殖量越易受到影响。高温持续天数增多,昆虫存活率、生殖量降低;但一定范围内的高温天数有助于昆虫寿命的延长。重复高温对昆虫的影响程度还因植食性昆虫和天敌昆虫种类的不同而异。本文根据近年来的研究,结合相关的研究文献,从周期性重复高温的温度变化模式及这些温度模式对昆虫生态指标、内在机理等方面产生的影响进行了综述,并建议未来的研究将充分结合自然温度变化进行模拟,增强研究的实用性;扩大考察指标范围并建立考察指标间的联系,拓展研究对象。

关键词 周期性高温,高温模式,生活史性状,机理

Impacts of periodic repeated heat events on ecological performance in insects

WANG Lin MA Chun-Sen^{**}

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection,
Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract In natural environments, insects experience periodic repeated high temperatures on timescales of several days. Climate warming is predicted to increase the intensity, duration and frequency of extreme heat-waves and hot days. The implications are that studies of the impacts of periodic repeated high temperatures on insects over a timescale of days will become more feasible. Three broad groups of studies of the effects of periodically repeated high temperatures on insects have been employed: 1) comparisons between suitable constant temperatures and periodically repeated high temperatures; 2) investigations of the effects of different periodically repeated high temperatures occurring at different development stages; 3) investigations of the effects of different periodically repeated high temperatures occurring throughout the life of insects. Compared with suitable constant temperatures, repeated high temperature periods decrease insects' fecundity and increase insects' longevity. Insects have different survival rates in different development stages in response to repeated hot periods. Fecundity is more greatly reduced when exposed to repeated hot conditions during mature stages than when exposed during the immature stages. Increasing the number of continued hot days decreases survival and fecundity. Exposure to a certain number of hot days can, however, increase insects' longevity. Increasing the temperature and extending the duration of exposure to high temperature both decrease insects' survival, fecundity and longevity. The frequencies of periods of repeated hot days have impacts on insect populations and spatial distribution, but these are different in different species. Periodically repeated high temperatures increase insects' levels of Hsp70 expression, and insects' fatty acid composition differs significantly between those in constant temperatures and those subjected to periodically repeated high temperatures. However, there is a lack of studies on the impacts of periodically repeated high temperatures on insects' metabolism. We point out future research directions, including simulating natural temperature

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

^{**} 通讯作者, E-mail: machunsen@caas.cn

收稿日期:2013-02-01, 接受日期:2013-03-19

variations, and making the research more practical, investigating more life-history traits and elucidating the mechanistic links among these traits, and investigating more species of important insects.

Key words periodically repeated temperatures, high temperature pattern, life history traits, insects

昆虫是世界上最繁盛的动物类群,种类多、数量大,在自然生态系统和人类社会中扮演着重要的角色(尤民生,1997; Samways, 2005)。昆虫是变温动物,其体温随着环境温度的变化而变化。温度强烈地影响着昆虫的生长、发育、繁殖、存活等生命活动和生理、生化、分子等内在机理(Huey and Bennett, 1990; Neven, 2000; 杜尧等, 2007)。因此,温度对昆虫的影响是一个经久不衰的研究课题。随着近 20 年来气候变暖问题得到广泛关注,温度升高对昆虫的影响以及昆虫对温度升高的适应更成为国际上的热点生态学问题之一。研究温度与昆虫的关系,对气候变暖背景下农业昆虫种群发生预测和生物多样性保护具有重要意义(陈瑜和马春森, 2010)。

温度对昆虫的影响是昆虫生态学经久不衰的课题。迄今为止,大多数研究仍以揭示不同恒温下不同种类的昆虫生长发育、繁殖和存活等生命表参数为主。但生物在自然环境中很少经历这种恒温的作用。自然界温度具有在时间上和空间上的高度变异性,这些变异中既有规律的变化,如温度的昼夜节律性变化和季节的周期性变化,又有偶发的极端冷热事件。笔者所在的课题组以具有典型滞育特征的果树食心虫,生活周期短增殖快的小麦蚜虫,以及无滞育广布种小菜蛾为研究对象,以人工气候箱模拟自然温度的变化,研究了高温对昆虫的生活史性状的影响(Ma *et al.*, 2004a, 2004b; 马春森等, 2005; 马春森和陈玉文, 2005; Ma and Chen, 2006; 杜尧等, 2007; 常向前等, 2012; Zhang *et al.*, 2013)、昆虫对气候变暖的行为适应(马罡和马春森, 2007a, 2007b; Ma and Ma, 2012a, 2012b),并在此基础上构建了温度等气候因子驱动的昆虫种群动态模拟预测模型(Ma, 2000),为气候变化条件下昆虫种群动态模拟和预测提供了有力的工具。

自然环境温度存在以几天为周期的重复性变化,具体表现为:连续出现几天高温天或是连续出现几天低温天,高温天和低温天周期性交替出现(Klein *et al.*, 2002)。自然环境中,每天出现一次日最高温,且日最高温度的高低随云量、太阳照射

等不同发生变化(Angilletta, 2009)。通常日最高温可以反映一天的整体温度情况,日最高温较高为高温天,日最高温较适宜时为正常温度天,日最高温较低时为低温天。通常,这种高温天和正常温度天在春、夏季交替发生,而低温天和正常温度天在秋、冬季交替发生(Klein *et al.*, 2002)。因此,生活在自然环境中的昆虫要经历周期性重复发生的高温天和低温天。气候变暖导致热浪等极端天气发生频率升高、高温持续天数延长和日最高温度升高(Della-Marta *et al.*, 2007; Ding *et al.*, 2009)。生活在自然环境中的昆虫必然受到周期性重复发生的高温天变化的影响。但迄今为止,这种温度变化产生的生物学效应,能不能用生物学家在研究中通常设置的不同恒温来再现,能不能以农业气象学家通常计算的日平均、候平均、旬平均、月平均温度来表示,仍值得进一步探讨。

以几天为周期的重复温度变化对昆虫等生物的生命活动和内在机理等方面的影响,已经引起了国外一些科学家的关注。Marshall 和 Sinclair (2012)综述了周期性重复低温(repeated cold exposure)对昆虫的影响,Marshall (2013)又进行了周期性重复低温对昆虫影响的综合性研究。而气候变暖导致热浪等极端天气频发,使得研究周期性重复高温对昆虫等生物的影响更加迫切。本文根据作者的研究和对相关知识的理解,结合近年来周期性重复高温对昆虫影响的研究文献,从周期性重复高温的温度变化模式及这些温度模式对昆虫生态指标、内在机理等方面产生的影响进行了综述。

1 周期性重复高温的变化模式

自然界以几天为单位的周期性重复高温变化的方式多种多样。那么,在重复高温对昆虫影响的研究中,高温是如何设置的? 高温的重复作用模式是怎样的?

1.1 周期性重复高温的高温设置

在自然界,高温每天以一定的温度和持续时间发生一次。本文所关注的研究中,日最高温度

和持续时间构成的温度模式是温和的高温模式。温和和高温模式不会使昆虫在单次高温作用后立即死亡,可以保证昆虫经历多次重复高温作用后仍有一定比例的存活。其中,诱导热激蛋白(heat shock protein, HSP)表达量占最高表达量 30% 左右的高温模式,在有些研究中被选择作为温和和高温模式(Hercus *et al.*, 2003; Kristensen *et al.*, 2003)。即便大部分研究没有检测热激蛋白的表达量,也都根据已有的试验结果或经验,在研究中采用较温和的高温模式(Krebs and Feder, 1997; York and Oberhauser, 2002)。

在自然界,周期性重复出现的高温日往往只持续几天,不会持续十几天或几十天。本文所综述的研究中,以几天为周期的重复高温基本符合自然界的规律,高温天持续天数长者 6 d (Ma *et al.*, 2004a, 2004b),短者为 2 d (van Dooremalen *et al.*, 2011),甚至 1 d (Zhang *et al.*, 2013)。连续几天的温度变化对昆虫等生物的研究中包含两种情况:一种是日内保持恒温,连续几天的恒定高温和连续几天的恒定低温交替发生,通常这种情况下的恒定高温更加温和,如 Boczek 和 Davis (1985) 将高温日设为恒温 28℃;另一种是日内渐变式变温,与自然界温度变化类似,日最高温每天只发生一段时间,连续发生几天,如 Gillespie 等 (2012) 的研究中最高温 40℃ 只发生在每天 15:00,其他时间温度逐渐回落到适温 23℃。日内保持恒温的温度模式在正常温度同高温的转换过程中直接硬性地将正常温度下的昆虫转移到高温下,这种硬性转移很可能对昆虫造成一定的伤害,从而影响到试验结果。自然条件下,环境温度存在以 24 h 为周期的温周期(thermoperiod)变化,白天温度较高为温暖期(thermophase),夜晚温度较低为冷凉期(cryophase)(Beck, 1983)。日内渐变式变温的温度模式试图模拟这种温度的自然变化模式,即时温度逐渐从正常温度升到高温(Bannerman *et al.*, 2011; Gillespie *et al.*, 2012)。但受试验条件等限制,目前的周期性重复高温对昆虫影响的研究中,很少采用模拟自然温度渐进变化的持续数天的中尺度温周期温度模式。在少量的研究中即使采用了这种温度日内渐变模式,温度处理数也很少。在已有的研究中,周期性高温间的间隔温度通常是饲养昆虫的温度或者适宜昆虫正常生命活动的温度。如黑腹果蝇 *Drosophila*

melanogaster 的研究中高温间隔温度为与饲养温度相同的 25℃ (Hercus *et al.*, 2003);麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* 为 20℃ (Ma *et al.*, 2004a, 2004b);桃蚜 *Myzus persicae* 为 23℃ (Bannerman *et al.*, 2011; Gillespie *et al.*, 2012)。

近年来,笔者所在课题组分析了我国主要农作物生长季节,特别是冬小麦主产区小麦生长季节,我国南方和北方十字花科作物种植区内春夏季,以及北方果树生长季节内的温度自然变化规律;用人工气候箱模拟试验了周期性温度变化对 3 类研究模式系统的影响:1) 代表微小节肢动物具有孤雌生殖习性的 3 种小麦蚜虫(麦长管蚜 *Sitobion avenae*、麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*);2) 代表无滞育,适应性强,具有远距离迁飞习性,广布于世界各地的小菜蛾;3) 具有典型滞育特征,发生世代明显的桃小食心虫和梨小食心虫。

1.2 周期性重复高温的作用模式

从目前国内外已有的关于周期性重复高温对昆虫影响的研究,主要有 3 种作用模式:一是周期性重复高温与相应的恒温相比较(图 1: A),二是昆虫的不同发育阶段经历不同的周期性重复高温(图 1: B),三是昆虫的一生经历不同的周期性重复高温(图 1: C)。已有的研究多采用前两种周期性高温重复模式。近年来,也出现了比较几组贯穿于昆虫一生的周期性重复高温对昆虫影响的研究。

周期性重复高温与相应恒温相比较如图 1 (A) 所示。周期性重复高温只作用于昆虫一生中的某一或某几个阶段,不贯穿于昆虫的一生(图 1: A1)。恒温为较适宜昆虫生活、发育的恒定温度,通常与重复高温间的间隔温度一致(图 1: A2)。如 Hercus 等 (2003) 将成虫阶段经历过重复高温作用的黑腹果蝇(34℃ 下处理 3 h, 每 3 d 一次这样的重复高温处理,其他时间均置于 25℃ 下)与一直处在 25℃ 恒温下饲养的黑腹果蝇相比较。

昆虫的不同发育阶段经历不同的周期性重复高温如图 1 (B) 所示。1) 比较不同生活史阶段经历相同的周期性重复高温后对昆虫产生的影响(图 1: B1, B2);2) 比较频率不同的周期性重复高温对同一生活史阶段作用后对昆虫产生的影响(图 1: B1, B3);3) 比较持续天数不同的周期性重

复高温对同一生活史阶段作用后对昆虫产生的影响(图 1:B1,B4)。如作者在周期性重复高温对麦无网长管蚜影响的研究中,比较了麦无网长管蚜 2 龄、3 龄、4 龄若蚜和成蚜间对相同重复高温产生的效应的异同(Ma *et al.*, 2004a)。Robinet 等(2013)比较了 2~12 d 持续天数不等的重复高温对松舟异蛾 *Thaumetopoea pityocampa* 卵及幼虫的影响。此外,在对黑腹果蝇的类似研究中,高温作用于相同生活史阶段,比较单次作用时间不同的影响,作用时间分别为 5、10、20、40、60 min(Le Bourg *et al.*, 2001)。

昆虫的一生经历不同的周期性重复高温如图 1(C)所示。周期性重复高温贯穿于昆虫一生,比较重复频率不同对昆虫产生的影响的异同(图 1:C1,C2)。如 Gillespie 等(2012)设置了每天一次和每 4 d 一次两种频率的周期性重复高温,以研究高温的重复频率对桃蚜及其寄生蜂种群影响的异同。

此外,需要强调的是本文关注的重复高温是具有一定周期性的、以几天为单位的。每天都以相同的方式重复出现的高温重复模式不在本文考查范围内,如 Lambrechts 等(2011)设计的温度每天以正弦曲线变化,36℃的高温每天都会出现一次。

2 周期性重复高温对昆虫的影响

2.1 周期性重复高温对昆虫生命活动的影响

2.1.1 对昆虫存活率的影响 昆虫的高温存活率因生活史中发育阶段不同而显著不同。周期性重复高温作用下,麦无网长管蚜成蚜的存活率明显低于若蚜(Ma *et al.*, 2004a)。该结果与棉蚜 *Aphis gossypii* 不同生活史阶段在一次性高温作用后的存活率表现一致(吕昭智等,2010),均支持昆虫耐热性随昆虫个体逐渐成熟而降低的理论(Bowler and Terblanch, 2008)。但在一些研究中,昆虫各生活史阶段的存活率并未表现出明显的规律(Ponsonby and Copland, 1996; Duyck and Quilici, 2002; York and Oberhauser, 2002; Ju *et al.*, 2011)。如黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus* 在重复高温作用下,3 龄幼虫的存活率低于 1 龄和 4 龄幼虫(York and Oberhauser, 2002);悬铃木方翅网椿 *Corythucha ciliata* 各生活史阶段的高温存活率则由高到低依次为卵、成虫、幼虫(Ju *et al.*, 2011)。

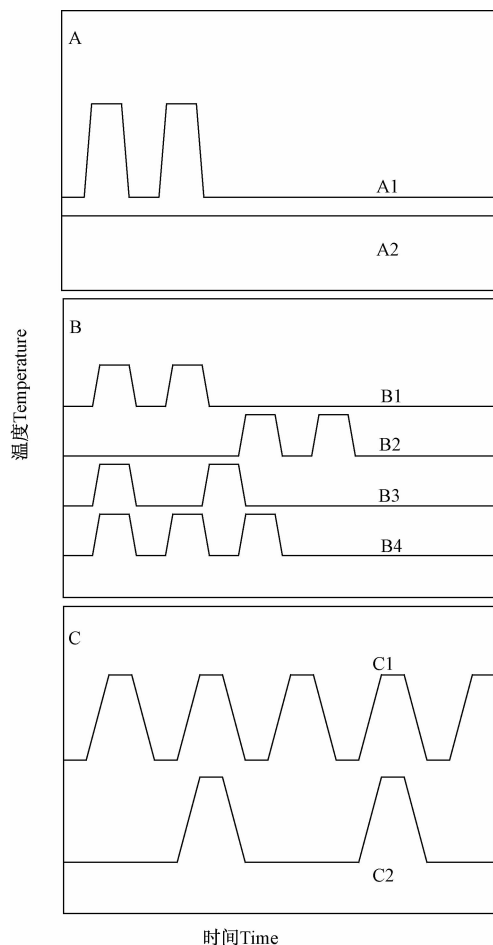


图 1 周期性重复高温的作用模式

Fig.1 Schematic diagrams of the repeated patterns of repeated heats

横坐标表示的是以天为单位的时间变化,纵坐标表示的是温度高低变化趋势。横坐标和纵坐标均不表示具体值。图中的线表示高温天和常温天交替发生。A. A1 表示重复高温发生在昆虫生活史某一阶段,A2 表示恒定的适宜昆虫的温度;B. B1 和 B2 表示昆虫在不同生活史阶段经历重复高温,B1 和 B3 表示昆虫在同一生活史阶段经历频率不同的重复高温,B1 和 B4 表示昆虫同一生活史阶段经历持续天数不同的重复高温;C. C1 和 C2 表示昆虫整个生活史阶段经历发生频率不同的重复高温。

Time on the x-axis is in days, temperature on the y-axis is a trend which alternating between high and low. Both the x-axis and the y-axis do not show an accurate value. Lines show changes between hot days and normal days. A. A1: heats happen repeatedly at certain stages of lifetimes in insects, A2 is constant temperature; B. B1 and B2: repeated heats happen at different stages of lifetimes in insects. B1 and B3: repeated heats happen at certain stages of lifetimes in insects with different frequencies; B1 and B4: repeated heats happen at certain stages of lifetimes in insects but with different consecutive days; C. C1 and C2: repeated heats happen during whole lifetimes in insects with different frequencies.

因此,昆虫不同生活史阶段的存活对高温的敏感程度不能简单归纳为随着虫龄的增长而增长,而是随着昆虫种类、试验条件的变化而发生改变的。

昆虫存活率随周期性重复高温中高温持续天数增多而降低(York and Oberhauser, 2002; Ma *et al.*, 2004a)。如麦无网长管蚜成蚜的存活率随着重复高温持续天数从 1 d 增加到 5 d 而逐渐降低(Ma *et al.*, 2004a)。黑脉金斑蝶 1、3、4 龄幼虫的存活率随重复高温持续天数从 1 d 增加到 6 d 而逐渐降低(York and Oberhauser, 2002)。

昆虫的高温存活率与周期性重复高温中每次高温的作用持续时间及温度的高低呈反比。麦无网长管蚜成蚜存活率随每次高温作用的时间由 1 h 增加到 8 h 而明显降低,随温度由 27℃、28℃升高到 32℃、33℃而明显降低(Ma *et al.*, 2004a)。而且,在一次性高温对昆虫存活率影响的研究中,昆虫存活率的表现同样与高温作用的持续时间及温度的高低呈反比。如将棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 成虫在 40、42.5、45 和 46.5℃下暴露 1.5~540 min 之间不同时间的组合,其存活率同高温的持续时间和高温的高低成反比(Mironidis and Savopoulou-Soultani, 2010)。

2.1.2 对昆虫生殖量的影响 周期性重复高温下昆虫生殖量与相应恒温下昆虫生殖量有显著不同,重复高温作用将降低昆虫的生殖量(Boczek and Davis, 1985; Krebs and Loeschke, 1994; Hercus *et al.*, 2003)。如黑腹果蝇在成虫早期经历 4 次重复高温作用后,其生殖量低于一直处在 25℃ 饲养温度下的黑腹果蝇(Hercus *et al.*, 2003)。

周期性重复高温作用阶段越接近成虫阶段,昆虫生殖量越易被影响。如 Ma 等(2004b)发现麦无网长管蚜 4 龄若蚜及成蚜经历重复高温后的生殖量,明显低于重复高温作用于 1~3 龄若蚜的麦无网长管蚜。此外,45℃, 30 min 的一次热激分别作用于麻蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 的隐成虫和成虫阶段,对麻蝇生殖的影响大于相同的热激作用于其幼虫和蛹阶段(Rinehart *et al.*, 2000)。由此可见,重复高温作用和单次高温作用相似,作用阶段越接近成虫阶段昆虫生殖量越易被影响。

昆虫生殖量随重复高温持续天数增多而降低。麦无网长管蚜一生累积生殖量随高温作用持续天数从 1 d 增加到 6 d 而降低(Ma *et al.*,

2004b)。但是,在黑腹果蝇和粗脚粉螨 *Acarus siro* 的研究中,生殖量并未随重复高温持续天数增多而表现出明显降低(Boczek and Davis, 1985; Krebs and Loeschke, 1994)。从试验设计来看,处理间差异不显著可能是由于重复高温作用持续天数太少或重复高温温度不够高,未能造成足够的热胁迫。如对麦无网长管蚜生殖量的研究中,高温重复 1、2 次对生殖量的影响差异不显著;但高温重复达到 4、6 次后,对生殖量的影响差异显著(Ma *et al.*, 2004b)。而在黑腹果蝇的研究中,重复高温仅有 1~3 次(Krebs and Loeschke, 1994)。在粗脚粉螨 *Acarus siro* 的研究中,作用高温也只有 28℃(Boczek and Davis, 1985)。

昆虫生殖量同重复高温作用温度的高低呈反比。如麦无网长管蚜的生殖量随着每次作用的温度由 27℃、29℃升高到 31℃、33℃而明显降低。27℃和 29℃的高温对麦无网长管蚜生殖量的影响差异不显著;但当温度升高到 31℃、33℃后,对生殖量的影响差异显著(Ma *et al.*, 2004b)。一次高温作用对昆虫生殖量的影响,同样得出昆虫生殖量与高温作用的温度高低呈反比的结论(Mironidis and Savopoulou-Soultani, 2010; Zhou *et al.*, 2011)。如将广聚萤叶甲 *Ophraella communa* 成虫暴露于 35、38、41、44 和 47℃的不同高温下 2 h,其生殖量随温度的升高而降低(Zhou *et al.*, 2011)。

2.1.3 对昆虫寿命的影响 重复高温作用可延长昆虫的寿命。如重复高温作用下,黑腹果蝇的寿命明显较相应恒温条件下长(Le Bourg *et al.*, 2001; Hercus *et al.*, 2003)。据报道,毒物兴奋效应,是生物体应对低剂量胁迫条件产生的改善自身功能的适应性反应(Calabrese, 2008)。低剂量的刺激如温度、化学物质、重力以及辐射等条件对黑腹果蝇、线虫、啮齿类动物甚至人类的毒物兴奋效应已经开展了大量研究,且近年来毒物兴奋效应延长寿命和延缓衰老的作用得到了大量关注(Le Bourg, 2009)。一次高温胁迫延长黑腹果蝇(Smith, 1958)、秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans*(Olsen *et al.*, 2006)的寿命是典型的毒物兴奋效应。本文所关注的重复高温对黑腹果蝇寿命的延长同毒物兴奋效应产生的影响一致。

重复高温出现天数只在一定范围内对昆虫的寿命才有延长作用。在 Hercus 等(2003)研究表明,重复高温天数从 1 d 增加到 4 d,黑腹果蝇寿命

的延长效果逐渐增强。但 1 周出现 5 d、每天 10 min 的高温作用于黑腹果蝇,其寿命随高温作用从 5 d 增加到 15 d 而显著降低 (Le Bourg *et al.*, 2001)。说明重复高温对昆虫寿命的延长作用,只在重复高温天数达到一定数量并且不超过一定数量的条件下起作用。

昆虫寿命同重复高温的温度高低和持续时间呈反比。麦无网长管蚜寿命随每次作用的温度由 27℃、29℃ 升高到 31℃、33℃ 而明显降低 (Ma *et al.*, 2004b)。黑腹果蝇寿命随每次暴露的时间由 20 min 延长到 60 min 而明显降低 (Le Bourg, 2001)。

综上所述,昆虫在周期性重复高温作用下表现出的毒物兴奋效应,受重复高温的天数、温度的高低和持续时间等条件共同影响。如作者(未发表)发现麦长管蚜 *Sitobion avenae* 的寿命随高温天发生频率或持续天数的增加呈线性降低,重复高温天并未引起毒物兴奋效应,这种现象可能是由于高温天的温度等不在引起毒物兴奋效应的温度范围内。热激产生的毒物兴奋效应受不同条件的影响而呈现不同的表现 (Lagisz *et al.*, 2013)。

2.1.4 对多营养级互作系统中昆虫种群的影响

在只有植食性昆虫存在的系统中,昆虫数量随周期性重复高温重复频率的增加而降低 (Bannerman *et al.*, 2012; Gillespie *et al.*, 2012; Sentis *et al.*, 2013)。与每天发生 1 次的高频重复高温相比,桃蚜在每 4 d 发生 1 次的低频重复高温条件下的数量更高 (Gillespie *et al.*, 2012)。昆虫的空间分布随周期性重复高温的频率变化而变化。在低频重复高温下,桃蚜通常集中分布于 5 株辣椒 (*Capsicum annuum*) 植株中间的 1 株上。但高频重复高温下,桃蚜的分布趋向于分散于外侧的 4 株植株上 (Bannerman *et al.*, 2012)。桃蚜有翅蚜比例在高频重复高温作用下显著低于低频重复高温 (Gillespie *et al.*, 2012)。可以推断,在气候变暖导致的重复高温频繁发生的条件下,桃蚜并不是通过飞行来逃离热浪的,而是通过在植株上空间分布的改变而进行调节。Ma 和 Ma (2012a, 2012b) 发现蚜虫通过热逃逸爬行和跌落等行为进行空间分布的改变,从而调节体温,避免高温、热浪的不利影响。Barton 和 Schmitz (2009) 发现温度升高 3℃ 后蜘蛛 *Pisaurina mira* 在植株上的分布高度降低,同样支持昆虫通过空间分布的改变避免

高温伤害。但是,重复高温对昆虫空间分布的影响尚不明确,有待进一步研究。

在“植物-植食性昆虫-天敌”三级营养阶层构成的系统中,植食性昆虫的数量随周期性重复高温重复频率的增加而降低,但是受影响的程度随植食性昆虫、天敌昆虫种类的不同而变化 (Gillespie *et al.*, 2012; Sentis *et al.*, 2013)。如在广蚜茧蜂 *Aphidius matricariae* 和短距蚜小蜂 *Aphelinus abdominalis* 共同存在的系统中,在高频重复高温下桃蚜的数量显著低于低频重复高温条件下。但广蚜茧蜂和短距蚜小蜂分别单独与桃蚜构成的系统中,桃蚜的数量不受重复作用高温重复频率变化的影响 (Gillespie *et al.*, 2012)。在瓢虫 *Coleomegilla maculata* 存在的系统中,桃蚜数量明显低于无天敌存在条件下的数量。在瓢虫存在时,虽然桃蚜的数量随周期性重复高温重复频率增加而降低,但所受影响并不显著 (Sentis *et al.*, 2013)。天敌昆虫数量随周期性重复高温重复频率的增加而降低,但因天敌种类不同而异 (Bannerman *et al.*, 2011; Gillespie *et al.*, 2012; Sentis *et al.*, 2013; Bannerman and Roitberg, 2013)。重复高温发生频率由每 4 d 一次增加到每天一次,广蚜茧蜂种群数量显著降低;但相同条件下,短距蚜小蜂种群数量则无明显变化 (Gillespie *et al.*, 2012)。因此,在三级以上营养阶层共存的生态系统中,以温度升高为主要特征的气候变暖不仅对各物种的生长发育、繁殖、存活和繁殖产生深刻影响,而且还对物种间的竞争、捕食和寄生等互作关系产生影响,从而影响整个生物群落的结构和生物多样性,甚至生态系统的功能。

2.2 周期性重复高温对昆虫内在机理的影响

2.2.1 对昆虫体内热激蛋白表达的影响

生物体通常通过热胁迫诱导热激反应 (heat shock response, HSR) 产生大量热激蛋白 (Feder and Hofmann, 1999; Pirkkala *et al.*, 2001), 以增加其自身的耐热性。一般来说,热激蛋白 (HSP) 表达量越高生物体耐热性越强 (Murphy *et al.*, 2003)。周期性重复高温促进昆虫热激蛋白表达量的提高,进而增强昆虫耐热性。Hercus 等 (2003) 研究表明,在 39℃, 27 min 的热激处理后,经历过重复高温作用的黑腹果蝇比适宜恒温下的黑腹果蝇 HSP70 的表达量高、存活率高、耐热性强。

高温引起的毒物兴奋效应导致的生物体寿命的延长,也可能与热激蛋白的表达量有关(Tatar *et al.*, 1997; Minois, 2000)。Kristensen 等(2003)比较了重复高温作用下和一直处在 25℃ 恒温下的黑腹果蝇成虫在第 16 日龄和第 32 日龄的 HSP70 表达量的异同,结果表明重复高温处理后的黑腹果蝇成虫,在 16 日龄时的 HSP70 的表达量未明显高于恒温,而在 32 日龄时表达量则显著高于恒温。说明经历过重复高温作用的黑腹果蝇, HSP70 的表达量在寿命的后期表达量比恒温下显著升高,从而导致了寿命的延长。但是,周期性重复高温对昆虫热激蛋白表达的影响还需要更充分、系统的研究。

2.2.2 对昆虫体内脂肪酸的影响 变温动物通常通过膜质组成适应(Homeoviscous adaptation, HVA)来应对不利温度的影响,膜质组成适应包含脂肪酸结构和组成的改变(Hazel and Landrey, 1988)。通常情况下的脂肪酸组成,在低温下不饱和脂肪酸含量增加,在高温下饱和脂肪酸含量增加(Kostal and Simek, 1998; van Dooremalen and Ellers, 2010)。周期性重复高温作用下,昆虫体内脂肪酸的组成同恒温相比发生一定的变化。在每 4 d 连续 2 d 高温的作用下,弹尾虫长角长虫兆 *Orchesella cincta* 的脂肪酸组成,仅在最初几天随低温天和高温天转变发生显著变化,低温天趋向于不饱和,高温天趋向于饱和。但在重复高温作用一段时间后,其脂肪酸组成稳定并接近恒定高温天下的脂肪酸组成(van Dooremalen *et al.*, 2011)。可见,重复高温作用下,昆虫体内脂肪酸组成并不简单随温度高低的变化而发生相应改变。但是,脂肪酸组成在重复高温作用下的具体变化规律有待进一步细致研究。

3 展望

3.1 研究方法上需结合自然温度变化进行模拟,增强研究的实用性

综上所述,目前周期性重复高温对昆虫影响的研究主要是利用人工模拟的重复高温模式作用于昆虫。所模拟的重复高温模式包括重复高温发生在昆虫生活史的某一阶段或重复高温贯穿于昆虫的整个生活史。重复高温本身具有不同的发生频率和高温强度。然而,目前的重复高温模式仅针对几种基本的高温重复模式进行模拟,尚不足

以涵盖自然界纷繁复杂的周期性温度重复变化。同时,随着气候变暖导致的极端高温事件的频发,今后的研究更应充分结合自然界温度的变化来设计重复高温模式。不同种类的昆虫其发生季节及发生区域不同,导致其经历的重复高温的温度背景不同,今后的研究中应结合研究对象所在自然环境设计更符合实际的温度模式。如作者研究高温对麦长管蚜的影响,统计分析北京连续多年气温数据并设计实验温度,不但模拟了麦长管蚜发生季节每天 24 h 的温度变化,还对麦蚜发生季节高温天可能出现的不同持续天数和频率等进行了系统模拟。该温度设计尽可能考虑研究对象所在自然环境,是结合实际温度变化设计实验温度模式的一次尝试(王琳, 2013)。

陈瑜和马春森(2010)指出,根据目前已有的温度等气候因子驱动的昆虫种群动态模型的不足及气温的不断变化,建立一套基于人工气候控制条件下的实验生态学数据,构建基于昆虫生长发育过程的温度响应生态机理模型和昆虫的生活史厢车模型是必要的。本文所关注的周期性重复高温对昆虫影响的研究即可以作为该模型的一部分,在生产实践中加以应用。

3.2 研究内容上需扩大考察昆虫性状范围并建立性状之间的联系,拓展研究对象

周期性重复高温对昆虫生态指标及内在机理有不同于以往恒温等温度条件的影响。但迄今为止,周期性重复高温对昆虫的影响仅得到部分科学家的关注和研究,尚未进行大量系统的研究。目前,重复高温对昆虫生态指标影响的考察局限于存活、寿命、生殖等生活史指标,而跨世代影响、昆虫行为学以及群落生态学等方面的研究较为缺乏。周期性重复高温对昆虫内在机理影响的考察更为缺乏。已有研究表明,在应对不同环境条件时昆虫不同外在特征间、外在特征同内在机理之间存在一定的权衡(trade-off)(Roff, 1992)。如同 22℃ 恒温条件相比,在 -5℃, 2 h 低温重复作用下,黑腹果蝇存活率和生殖量降低,与之对应的是种群性比的改变。同时,黑腹果蝇体内能量通过糖原贮藏量改变进行重新分配(Marshall and Sinclair, 2010)。因此,在扩大重复高温对昆虫影响的考察指标范围的同时,建立考察指标间的相互联系有助于理解重复高温条件下昆虫发生变化

的原因及预测可能产生的变化。

目前,有关周期性重复高温对昆虫影响的主要研究对象有黑腹果蝇 (Krebs and Loeschcke, 1994; Le Bourg *et al.*, 2001; Hercus *et al.*, 2003)、蚜虫 (Ma *et al.*, 2004a, 2004b; Bannerman *et al.*, 2011; Gillespie *et al.*, 2012; Sentis *et al.*, 2013) 等模式昆虫。但不同种类昆虫具有不同的适温性,且即便是同一种昆虫因为地理分布等背景的不同也会产生不同的温度适应性。因此,针对我国农业主要的农作物害虫进行系统的研究尤为重要 (陈瑜和马春森, 2010)。

参考文献 (References)

- Angilletta MJ, 2009. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. USA: Oxford University Press. 1 – 304.
- Bannerman JA, Gillespie DR, Roitberg BD, 2011. The impacts of extreme and fluctuating temperatures on trait-mediated indirect aphid-parasitoid interactions. *Ecol. Entomol.*, 36(4):490 – 498.
- Bannerman JA, Roitberg BD, 2013. Impact of extreme and fluctuating temperatures on aphid-parasitoid dynamics. *Oikos*, doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00686.x.
- Barton BT, Schmitz OJ, 2009. Experimental warming transforms multiple predator effects in a grassland food web. *Ecol. Lett.*, 12(12):1317 – 1325.
- Beck SD, 1983. Insect thermoperiodism. *Annu. Rev. Entomol.*, 28(1):91 – 108.
- Boczek JH, Davis R, 1985. Effects of alternating temperatures on *Acarus siro* L. (Acari: Acaridae). *Exp. Appl. Acarol.*, 1(3):213 – 217.
- Bowler K, Terblanche JS, 2008. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? *Biol. Rev.*, 83(3):339 – 355.
- Calabrese EJ, 2008. Converging concepts: adaptive response, preconditioning, and the Yerkes-Dodson Law are manifestations of hormesis. *Ageing Res. Rev.*, 7(1):8 – 20.
- Della-Marta P, Haylock M, Luterbacher J, Wanner H, 2007. Doubled length of western European summer heat waves since 1880. *J. Geophys. Res.*, 112:D15103.
- Ding T, Qian W, Yan Z, 2010. Changes in hot days and heat waves in China during 1961 – 2007. *Int. J. Climatol.*, 30(10):1452 – 1462.
- Duyck P, Quilici S, 2002. Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bull. Entomol. Res.*, 92(6):461 – 470.
- Feder ME, Hofmann GE, 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annu. Rev. Physiol.*, 61(1):243 – 282.
- Gillespie DR, Nasreen A, Moffat CE, Clarke P, Roitberg BD, 2012. Effects of simulated heat waves on an experimental community of pepper plants, green peach aphids and two parasitoid species. *Oikos*, 121(1):149 – 159.
- Hazel JR, Landrey SR, 1988. Time course of thermal adaptation in plasma membranes of trout kidney. II. Molecular species composition. *Am. J. Physiol.*, 255(4):R628 – R634.
- Hercus MJ, Loeschcke V, Rattan SIS, 2003. Lifespan extension of *Drosophila melanogaster* through hormesis by repeated mild heat stress. *Biogerontology*, 4(3):149 – 156.
- Huey RB, Bennett AF, 1990. Physiological Adjustments to Fluctuating Thermal Environments: An Ecological and Evolutionary Perspective. Stress Proteins in Biology and Medicine. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press. 37 – 59.
- Ju RT, Chen GB, Wang F, Li B, 2011. Effects of heat shock, heat exposure pattern, and heat hardening on survival of the sycamore lace bug, *Corythucha ciliata*. *Entomol. Exp. Appl.*, 141(2):168 – 177.
- Klein Tank A, Wijngaard JB, Können GP, Böhm R, Demarée G, Gocheva A, Mileta M, Pashiardis S, Hejkrlik L, Kern-Hansen C, 2002. Daily dataset of 20th-century surface air temperature and precipitation series for the European Climate Assessment. *Int. J. Climatol.*, 22(12):1441 – 1453.
- Kostal V, Simek P, 1998. Changes in fatty acid composition of phospholipids and triacylglycerols after cold-acclimation of an aestivating insect prepupa. *J. Comp. Physiol. B*, 168(6):453 – 460.
- Krebs R, Loeschcke V, 1994. Costs and benefits of activation of the heat-shock response in *Drosophila melanogaster*. *Funct. Ecol.*, 8(6):730 – 737.
- Krebs RA, Feder ME, 1997. Deleterious consequences of Hsp70 overexpression in *Drosophila melanogaster* larvae. *Cell Stress Chaperon*, 2(1):60 – 71.
- Kristensen TN, Sørensen JG, Loeschcke V, 2003. Mild heat stress at a young age in *Drosophila melanogaster* leads to

- increased Hsp70 synthesis after stress exposure later in life. *J. Genet.*, 82(3):89–94.
- Lagisz M, Hector KL, Nakagawa S, 2013. Life extension after heat shock exposure: Assessing meta-analytic evidence for hormesis. *Ageing Res. Rev.*, 12:653–660.
- Lambrechts L, Paaijmans KP, Fansiri T, Carrington LB, Kramer LD, Thomas MB, Scott TW, 2011. Impact of daily temperature fluctuations on dengue virus transmission by *Aedes aegypti*. *PNAS*, 108(18):7460–7465.
- Le Bourg E, 2009. Hormesis, aging and longevity. *BBA-Gen. Subjects*, 1790(10):1030–1039.
- Le Bourg E, Valenti P, Lucchetta P, Payre F, 2001. Effects of mild heat shocks at young age on aging and longevity in *Drosophila melanogaster*. *Biogerontology*, 2(3):155–164.
- Ma CS, 2000. Modelling and Simulation of the Cereal Aphid *Metopolophium dirhodum* in Northern Germany. Hildesheim, Berlin: Verlag Franzbecker. 1–166.
- Ma CS, Chen YW, 2006. Effects of constant temperature, exposure period, and age on diapause induction in *Trichogramma dendrolimi*. *Biological Control*, 36:267–273.
- Ma CS, Hau B, Poehling HM, 2004a. The effect of heat stress on the survival of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). *Eur. J. Entomol.*, 101:327–332.
- Ma CS, Hau B, Poehling HM, 2004b. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 110(1):65–71.
- Ma G, Ma CS, 2012a. Effect of acclimation on heat-escape temperatures of two aphid species: implications for estimating behavioral response of insects 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.
- Marshall KE, 2013. The Sub-lethal Effects of Repeated Cold Exposure in Insects (Thesis Format: Integrated Article). Canada: The University of Western Ontario. 1–286.
- Marshall KE, Sinclair BJ, 2010. Repeated stress exposure results in a survival-reproduction trade-off in *Drosophila melanogaster*. *Proc. R. Soc. B*, 277(1683):963–969.
- Marshall KE, Sinclair BJ, 2012. The impacts of repeated cold exposure on insects. *J. Exp. Biol.*, 215(10):1607–1613.
- Minois N, 2000. Longevity and aging: beneficial effects of exposure to mild stress. *Biogerontology*, 1(1):15–29.
- Mironidis GK, Savopoulou-Soultani M, 2010. Effects of heat shock on survival and reproduction of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) adults. *J. Therm. Biol.*, 35(2):59–69.
- Murphy CT, Mc Carroll SA, Bargmann CI, Fraser A, Kamath RS, Ahringer J, Li H, Kenyon C, 2003. Genes that act downstream of DAF-16 to influence the lifespan of *Caenorhabditis elegans*. *Nature*, 424(6946):277–283.
- Neven LG, 2000. Physiological responses of insects to heat. *Postharvest Biol. Tec.*, 21(1):103–111.
- Olsen A, Vantipalli MC, Lithgow GJ, 2006. Lifespan extension of *Caenorhabditis elegans* following repeated mild hormetic heat treatments. *Biogerontology*, 7(4):221–230.
- Pirkkala L, Nykänen P, Sistonen L, 2001. Roles of the heat shock transcription factors in regulation of the heat shock response and beyond. *FASEB J.*, 15(7):1118–1131.
- Ponsonby D, Copland M, 1996. Effect of temperature on development and immature survival in the scale insect predator, *Chilocorus nigritus* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae). *Biocontrol Sci. Technol.*, 6(1):101–110.
- Rinehart JP, Yocum GD, Denlinger DL, 2000. Thermotolerance and rapid cold hardening ameliorate the negative effects of brief exposures to high or low temperatures on fecundity in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *Physiol. Entomol.*, 25(4):330–336.
- Robinet C, Rousselet J, Pineau P, Miard F, Roques A, 2013. Are heat waves susceptible to mitigate the expansion of a species progressing with global warming? *Ecol. Evol.*, 3(9):2947–2957.
- Roff DA, 1992. Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. New York: Chapman and Hall Press. 1–415.
- Samways MJ, 2005. Insect Diversity Conservation. Cambridge: Cambridge University Press. 1–316.
- Sentis A, Hemptinne JL, Brodeur J, 2013. Effects of simulated heat waves on an experimental plant-herbivore-predator food chain. *Global Change Biol.*, 19(3):833–842.
- Smith JM, 1958. Prolongation of the life of *Drosophila subobscura* by a brief exposure of adults to a high temperature. *Nature*, 181:496–497.
- Tatar M, Khazaeli AA, Curtsinger JW, 1997. Chaperoning extended life. *Nature*, 390(6655):30.
- van Dooremalen C, Ellers J, 2010. A moderate change in temperature induces changes in fatty acid composition of storage and membrane lipids in a soil arthropod. *J. Insect*

- Physiol.* , 56(2) :178 – 184.
- van Dooremalen C, Suring W, Ellers J, 2011. Fatty acid composition and extreme temperature tolerance following exposure to fluctuating temperatures in a soil arthropod. *J. Insect Physiol.* , 57(9) :1267 – 1273.
- York HA, Oberhauser KS, 2002. Effects of duration and timing of heat stress on monarch butterfly (*Danaus plexippus*) (Lepidoptera: Nymphalidae) development. *J. Kansas Entomol. Soc.* , 75(4) :290 – 298.
- 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. doi:10.1371/journal.pone.0075923.
- Zhou ZS, Guo JY, Min L, Wan FH, 2011. Effect of short-term high temperature stress on the development and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biocontrol Sci. Technol.* , 21(7) :809 – 819.
- 常向前, 马春森, 张舒, 吕亮, 2012. 小菜蛾的耐热性. 应用生态学报, 23(3) :772 – 778.
- 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.
- 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.
- 吕昭智, 张江国, 罗亮, 高桂珍, 陆国良, 2010. 短时间高温处理对棉蚜存活的影响. 昆虫知识, 47(4) :685 – 689.
- 马春森, 陈玉文, 2005. 二步中低变温对松毛虫赤眼蜂滞育的诱导作用. 植物保护学报, 32(6) :174 – 178.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 尤民生, 1997. 论我国昆虫多样性的保护与利用. 生物多样性, 5(2) :135 – 141.