

# 气候变暖对昆虫影响研究进展

陈 瑜, 马春森\*

(中国农业科学院农业环境与可发展研究所, 北京 100081)

**摘要:**“全球气候变化”已成为国内外最受关注的环境问题。气候变化中以温度升高为特征的气候变暖对变温动物昆虫自身及其所在的生物群落产生直接或间接影响。从研究内容与研究方法 2 个方面综述了气候变暖对昆虫影响研究的国内外进展。气候变暖导致昆虫发生期提前, 地理分布向更高纬度和海拔地区扩散, 低温适生种群密度下降, 高温适生种群密度增加。气候变暖改变寄主植物—害虫—天敌的物候同步性和昆虫原有种间互作关系, 影响植食性昆虫的寄主植物范围和取食为害程度。长期的气候变暖带来的强烈的选择性压力引起某些昆虫种群的基因组发生变异。以日均温升高、日最高气温升高和昼夜温差变化等为主要特征气候变暖对昆虫发育、繁殖及存活等生态学指标产生重要影响。研究方法上主要是利用野外直接观察法、回归预测模型、有效积温模型、CLIMEX 和 GIS 等生态风险评估软件、生物化石比较技术、人工气候下生态试验、检测标记基因频率变化等方法来研究气候变暖对昆虫的影响。最后简要评述了已有研究的不足并指出未来的研究方向: (1) 气候变暖情景下开展昆虫种间互作研究并拓展研究对象; (2) 高温下昆虫适应性研究; (3) 建立完善人工模拟气候下的实验方法; (4) 构建昆虫有效生态机理模型。

**关键词:** 气候变暖; 昆虫; 温度升高; 研究方法

## Effect of global warming on insect: a literature review

CHEN Yu, MA Chunsen\*

*Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences*

**Abstract:** Climate change is an important environmental problem which has caused great concern around the world. Climate change—particularly global warming—has a direct and indirect impact on poikilothermic animals, especially for insects and the biotic community around them. We review the most recent progress in effects of global warming on insects and methodologies used in the research. Global warming may lead to an advance in insect phenology, and shift in geographic distribution to higher latitude and altitude. It may also restrain abundance of the low temperature adaptive species and promote abundance of the high temperature adaptive species. In addition, global warming disturbs the synchrony of host plant—herbivore—natural enemy in phenology and other interactions among different species, modifies the spectrum of host-plants and feeding capacity of insects. An intense stress caused by long-term high temperature leads to a variation of gene frequency in insect population. Furthermore, global warming in terms of the increase in daily average temperature and maximum temperature, and the decrease in diurnal temperature have crucial effects on the development, reproduction, and survival of insect. The main research approaches to study effects of global warming on insects include: direct observation in field, regression models developed with historical data, day-degree models, and ecological risk assessment programs e. g. CLIMEX and GIS, paleontological comparison, ecological experiments in climate chambers, and examination of the gene frequency with gene marker. At last, we review the weakness of previous studies and point out research directions in the near future: (1) investigating biology and ecology of more species of important crop pests, and inter-specific interactions under global warming scenarios; (2) studying more on insect adaptation to high temperature; (3) developing new experimental

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目(30871637); 公益性行业科研专项资助项目(200803006 和 200803001); 国家技术平台资助项目(2005DKA 21105)

收稿日期: 2009-02-26; 修订日期: 2009-05-13

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ma\_chunsen@caj.ac.cn

approaches and collecting better data under artificial climate conditions; (4) constructing validated ecological models of insects which was driven by temperature and other ecological factors.

**Key Words:** global warming; insect; temperature elevation; research approaches

“全球气候变化”已成为各国政要、媒体、学者甚至公众最为关注的环境问题。全球气候变化有两个显著特征:大气 CO<sub>2</sub> 等温室气体浓度的升高及由此带来的全球温度升高。大气 CO<sub>2</sub> 浓度从 1750 年工业化开始的约 280 μL/L 增加到 2005 年的 379 μL/L,近 10a 大气 CO<sub>2</sub> 浓度以每年 1.8 μL/L 的速率增长,远高于过去 50 年每年为 1 μL/L 的平均增幅<sup>[1]</sup>。全球平均温度近 100a 来升高了 (0.6 ± 0.2) °C,最近 10a (1998—2007 年) 成为有气象记载以来最热的 10a<sup>[2]</sup>,21 世纪末全球平均地表气温可能升高 1.1—6.4 °C<sup>[1]</sup>。我国是全球气候变暖特征最显著的国家之一。近百年平均气温升高 (0.65 ± 0.15) °C,比全球略高;近 50a 我国气温增速 (0.22 °C/10a) 明显高于全球或北半球 (0.07 °C/10a)。

昆虫在动物界中种类最多,数量最大,对农业生产和人类健康造成重大影响。昆虫是变温动物,全球气候变化必然对昆虫产生深刻的影响。大量关于 CO<sub>2</sub> 浓度升高对昆虫影响的研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高主要通过影响寄主植物的光合作用和呼吸作用,改变植物体内的碳氮比等营养组成,从而间接影响到植食性昆虫的生命活动<sup>[3-8]</sup>。全球气候变化中的温度升高则对昆虫的生长发育、代谢速率、生存繁殖及迁移扩散等核心生命活动产生直接影响<sup>[9]</sup>。因此,揭示以温度升高为主要特征的气候变暖对昆虫影响的生态学机理,构建昆虫种群的气候响应模型,对模拟气候变暖情景下昆虫的发生趋势,提高预测预报的准确性和防治决策的科学性有重要意义。迄今为止,我国尚未系统开展该方面的研究,本文综述了气候变暖对昆虫影响的国内外研究文献 100 余篇,拟阐明气候变暖对昆虫哪些方面产生了影响,以及国际上采用了哪些思路和方法来研究气候变暖对昆虫影响这两个方面的国内外进展。

## 1 气候变暖对昆虫的影响

### 1.1 气候变暖拓宽了昆虫的适生区域,导致昆虫地理分布扩大

温度是限制昆虫在地球上分布的主要因子之一,温度升高为标志的气候变暖必然对昆虫的地理分布产生重要影响。昆虫地理分布的变化意味着当地主要害虫的种类组成和群落结构发生根本变化,害虫的防治技术体系也应进行调整。因此,气候变暖对昆虫地理分布的影响成为该方向研究报道最多的热点,大量的研究集中在气候变暖导致昆虫向周边位分布地区的入侵定殖和地理分布范围的拓展上。

气候变暖导致昆虫向两极和高海拔地区扩展:气候变暖使受低温限制的昆虫增加了向两极和高海拔扩散的机会<sup>[10-12]</sup>。历史数据表明,在 1960—2000 年期间,由于温度升高,日本主要水稻害虫稻绿蝽 *Nezara viridula* 的分布北界从日本和歌山北移至大阪,向北移动了 70km (约 0.6°N)<sup>[13]</sup>。受低温限制,水稻二化螟 *Chilo suppressalis* 不能在日本北海道最东部发生<sup>[14]</sup>,杂拟谷盗 *Tribolium confusum* 不能在日本东北与北陆大多数地区分布<sup>[15]</sup>;而地中海粉螟 *Ephesia kühniella* 分布南界受限于夏季高温,不能分布于日本本州、四国、九州的沿海区域<sup>[16]</sup>;但在气候变暖预测情景下,2100 年温度升高 2 °C,二化螟 *C. suppressalis* 分布北界将北移 300km,在整个北海道发生,杂拟谷盗分布区将向北迁移,冬季低温作为分布北界的限制作用变弱,地中海粉螟的分布南界也将北移,分布面积收缩,日本西部的四国、九州不再适宜其分布<sup>[17]</sup>。由于受限于冬季最低温,桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 目前主要分布在非洲南部、中美洲等热带和亚热带地区,在气候变暖情境下,向美国南部、欧洲地中海南部等温带地区扩展<sup>[18]</sup>。黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的耐热种群在澳大利亚东部沿海地区分布提高了 4 个纬度梯度<sup>[19]</sup>。气候变暖导致海温与海平面升高,栖息于海藻深处的海藻蝇 *Coelopa pilipes* 可能偏向更北部与西部的挪威与苏格兰 Orkney Islands 分布<sup>[20]</sup>。

害虫是影响森林生态系统最重要的因素之一,在美国,森林受病虫危害面积是森林火灾的 45 倍以上,经济损失是森林火灾的 5 倍以上<sup>[21]</sup>。因此,气候变暖对森林害虫的影响受到科学家高度重视,开展了大量研

究,得出气候变暖导致重要森林害虫,如欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae*<sup>[22-24]</sup>,松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa*<sup>[25-29]</sup>,冬尺蠖 *Operophtera brumata*<sup>[30-33]</sup>,舞毒蛾 *Lymantria dispar*<sup>[34-36]</sup>,云杉卷叶蛾<sup>[37-38]</sup>和铁杉球蚜 *Adelges tsugae*<sup>[39]</sup>等的分布区向更高海拔或更高纬度地区扩展的结论。

气候变暖促进昆虫的向新领地的入侵定殖:昆虫易于入侵气候环境相似的地域并定殖<sup>[40-41]</sup>。1919—1985年,帕眼蝶 *Pararge aegeria* 出现在立陶宛 11 个行政区中的 5 个,1986—1998 年,气候变暖使寄主植物丰盛度增加,从而增加了其生态位,帕眼蝶出现在立陶宛的 10 个行政区<sup>[42]</sup>。挪威每个纬度上最低和最高温度升高 0.1℃ 的模拟气候情景下,苹果蠹蛾将在 23 个新的地区定殖<sup>[43]</sup>。在爱沙尼亚,原来在温带的鳞翅类大型昆虫(Macrolepidoptera)入侵到北部地区并定殖<sup>[44]</sup>。气候变暖还导致俄罗斯西部平原的北部针叶林地带的昼出性鳞翅类昆虫中南方侵入种的比例增加<sup>[45]</sup>,意大利东北部 Po Plain 和阿尔卑斯地区的尸食性昆虫中,来自南部地区和喜温的昆虫种类增多<sup>[46]</sup>。气候变暖将有利于舞毒蛾 *L. dispar* 繁殖及存活,模拟未来气候变化,2071 年其在杨树上的定殖率将由 1991 年的 33% 提高至 100%<sup>[35]</sup>。由此可见,气候变暖情况下加速了昆虫的入侵定殖并与新的寄主植物建立取食等关系。

### 1.2 气候变暖加快昆虫的生长发育,导致昆虫发生期提前

温度是决定昆虫生长发育速率的最重要的因子,气候变暖能加快昆虫各虫态的发育,导致其首次出现期、迁飞期及种群高峰期提前。欧洲的科学家率先以蝴蝶、蚜虫、蜻蜓、蜜蜂等常见且在农业生产或生物多样性保护中重要的昆虫种类为对象,开展了气候变暖对昆虫发生期影响的研究。欧洲蝴蝶监测计划 BMS(Butterfly Monitoring Schemes)鉴于蝴蝶对温度变化的敏感性,将蝴蝶作为研究气候变化对动物区系影响的指示物种开展研究<sup>[47-52]</sup>。由于春季温度升高,西班牙地中海盆地西北部 19 种最常见蝴蝶中有 17 种蝴蝶首次出现时间提前,小赭弄蝶 *Ochlodes venata*、琉璃灰蝶 *Celastrina argiolus* 等 5 种蝴蝶首次出现期提前了 7—49d,暗脉菜粉蝶 *Pieris napi* 等 8 种蝴蝶种群高峰期提前了 7—35d<sup>[53]</sup>;英国 35 种主要蝴蝶中约有 30 种首次出现期与种群高峰期提前 2—10d<sup>[54]</sup>。英国洛桑 1964 年以来吸捕器的虫情数据表明,冬季均温上升 1℃,云杉高蚜 *Elatobium abietinum*、杏圆尾蚜 *Brachycaudus helichrysi*、麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum*、麦长管蚜 *Sitobion avenae* 和桃蚜 *Myzus persicae* 的迁飞期提前 3—9d,当冬季均温升高 1.5—2.1℃ 时,5 种蚜虫迁飞期提前 4—19d<sup>[55]</sup>。基于 HADCM3 A1FI 情景模拟预测 2050 年时温度将升高 4℃,最冷 30d 后的 60d 平均气温的升高加快了干母和干雌的发育,导致欧洲 29 种主要蚜虫首次出现期平均每 6.25a 提前 1d<sup>[56]</sup>。此外,在荷兰的蜻蜓和豆娘等 37 种蜻蜓目昆虫的成虫发生期(起飞期)<sup>[57]</sup>,以及西班牙的意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 与菜粉蝶 *Pieris rapae* 的首次出现期<sup>[58]</sup>均随着当地春季气温升高而提早出现。

### 1.3 气候变暖下物种适热性差异,导致昆虫与寄主植物同步性改变

寄主植物为植食性昆虫提供其生长发育和繁殖所必需的营养物质和栖息环境,周围其他物种以捕食、寄生、竞争和共生等方式对昆虫种群变化产生重要影响。植物和昆虫的生命活动和新陈代谢与环境温度息息相关。气候变暖对植物、昆虫和其他物种均产生重要影响,但由于不同种类的昆虫和寄主植物对温度升高的适应性反应不同,导致昆虫与寄主植物及周围其他昆虫的原有关系发生改变,从而对害虫种群消长、为害程度及相应的防治策略产生实质性影响。因此,气候变暖对昆虫与寄主植物的物候同步性的影响以及取食为害程度的影响也就成为该方向研究报道的另一个热点。

气候变暖改变昆虫和寄主植物的物候同步性:温度升高除了直接影响昆虫的生长发育和生存繁殖外,同时也影响寄主植物的生长发育进度,由于昆虫和植物对温度升高的反应差异,常导致昆虫与寄主植物在物候同步性改变,从而影响昆虫的正常取食并进一步影响其种群发展。随着气候变暖,多种森林昆虫幼虫孵化期提前,而树木发芽时间并无同步变化,如气温升高导致冬尺蠖 *O. brumata*<sup>[31]</sup>、云杉芽卷蛾 *Choristoneura Occidentalis*<sup>[37]</sup> 幼虫提前孵化无嫩芽取食而死亡,昆虫和寄主植物同步性的消弱最终导致昆虫死亡<sup>[30]</sup>。气候变暖还可延后昆虫在冬前进入滞育的时期,稻绿蝽 *N. viridula* 成虫在日本大阪通常在 9 月中旬进入滞育,温度升高使部分雌成虫在秋季继续产卵,孵化的后代无法完成发育进入成虫期,不能以正常滞育越冬,从而导致

绿稻蝽的亲代与子代全部死亡<sup>[13]</sup>。但有些昆虫对寄主植物的同步性的消弱有很强的适应能力,美国北部云杉色卷蛾 *C. fumiferana*<sup>[37]</sup>、新西兰冬尺蠖 *O. brumata*<sup>[33]</sup> 分别通过延长幼虫越冬休眠时间和推迟卵的孵化期来恢复与寄主植物的同步性。

气候变暖影响植食性昆虫的寄主植物范围:气候变暖可改变植食性昆虫的寄主植物种类和取食的植物器官。温度升高,昆虫将向原来温度较低的区域扩散,而昆虫的寄主植物相对昆虫扩散速率较慢,扩散到新区域的昆虫转向取食新环境的植物。气候变暖导致松异舟蛾 *T. pityocampa* 由取食奥地利黑松 *Pinus nigra* 转向取食生长于更高海拔的樟子松 *Pinus sylvestris*<sup>[26]</sup>,温度升高使白钩蛱蝶 *Polygonia c-album* 在原来的寄主啤酒花 *Humulus lupulus* 上存活率显著下降,而在新寄主榆树 *Ulmus glabra* 与荨麻 *Urtica dioica* 上的发育历期等生物学表现比原寄主植物更好,促进了种群新领地的拓展<sup>[59]</sup>。由于气候变暖导致幼虫孵化期与寄主植物柳树发芽期的同步性减弱,木虱 *Cacopsylla groenlandica* 的寄主范围由一种柳树扩增到 4 种柳树<sup>[60]</sup>,格陵兰岛同一纬度的木虱 *C. groenlandica* 和挪威阿尔卑斯山同一海拔的木虱 *C. propinqua* 由原来只取食柳絮变为既可取食柳絮也可取食柳树叶片<sup>[61]</sup>。

气候变暖导致昆虫的取食为害程度发生变化:昆虫的取食总量和取食速率和温度密切相关。气候变暖使 Fennoscandia 南部的桦树叶片受害率增加,但是每片树叶的平均取食量并未显著增加<sup>[62]</sup>。但模拟荷兰 Wageningen 的气候变暖导致的水温增加情景,水螟 *Cataglyphis lemnae* 幼虫对浮萍的取食率下降,浮萍干物质积累速率增加,水螟对浮萍的危害降低<sup>[63]</sup>。气候变暖使寄主植物中 C/N 比增大而营养质量下降,昆虫的取食量增大以满足自身生长发育的营养需求<sup>[64-65]</sup>,但同时,气候变暖在一定程度上使昆虫的发育历期缩短,为害期也缩短,且寄主植物自身对气候变暖也有适应性变化。究竟如何评估气候变暖对昆虫取食寄主植物程度的影响,目前还没有得到很好的解答。

气候变暖改变原有种间竞争关系:研究气候变暖情况下,昆虫的分布与丰富度变化必需考虑昆虫的种间关系<sup>[66-67]</sup>。稻绿蝽 *N. viridula* 分布在热带、亚热带及温带地区,而其近缘种 *N. antennata* 主要分布于日本、韩国及东南亚国家,由于温暖环境下 *N. viridula* 的潜在繁殖力比 *N. antennata* 强,根据气候情景当温度升高 1.4—5.8℃ 时, *N. antennata* 可能被 *N. viridula* 替代<sup>[68]</sup>。气候变暖还可通过影响昆虫共生真菌而削弱昆虫对环境的适应性, *Grosmannia clavigera* 与 *Ophiostoma montium* 为中欧山松大小蠹 *D. ponderosae* 的 2 种共生真菌, 25℃ 下 *G. clavigera* 为优势种, 32℃ 以上 *O. montium* 为优势种,适宜的温度有利于 2 种真菌与小蠹长期稳定的互惠共生,而气候变暖将导致小蠹上其中一种或者两种真菌都灭绝,打破了共生关系减弱了小蠹对环境变化的适应性<sup>[24]</sup>。

#### 1.4 气候变暖影响昆虫发育繁殖,导致昆虫种群数量发生变化

气候变暖对昆虫的发育速率、生殖力和存活率等种群数量构成的关键因子产生重大影响,导致昆虫种群数量发生变化。某些低温适生种的种群逐渐萎缩,种群密度下降。英国豹灯蛾 *Arctia caja* 在 1968—1998 年春季温度逐年升高,豹灯蛾在 7 月份至 8 月份累积诱捕量的各站点平均值在 1983 年之前为 4.2 头,而 1984 年后下降了 28%,仅为 3 头,气候变暖使英国豹灯蛾种群密度逐渐缩小<sup>[69]</sup>。气候变暖情景下,英国南部 9 种麦蚜的种群动态预测表明,到 2080 年夏季,由于温度升高,麦蚜种群密度急剧减少<sup>[70]</sup>。气候变暖还会使高温适生昆虫的种群密度增加。意大利北部 Modena 近 15 年的冬季均温都超过 5℃,茶色缘蝽 *Arocatus melanocephalus* 的越冬存活率增加,春季温度升高又导致越冬代成虫生殖力增加,促进了其种群密度增加<sup>[71]</sup>。在日本,基于气候情景模型预测,到 2031—2050 年日本大部分地区水稻二化螟 *C. suppressalis* 的种群数量是 1981—2000 年的 1.6—1.8 倍,水稻黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 将增加 3 至 4 倍,而灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 在沿海地区的种群数量甚至增加 4 倍以上<sup>[72]</sup>。气候变暖还增加了昆虫发生季的有效积温,从而导致许多昆虫发生世代数增加及伴随的种群密度增大,如日本稻灰飞虱 *L. striatellus*<sup>[73]</sup>、荷兰瑞士等地的葡萄小卷叶蛾 *Paralobesia viteana*<sup>[74]</sup>、巴西的咖啡潜叶蛾 *Leucoptera coffeella*<sup>[75]</sup> 等昆虫都随气温升高而增加了发生世代数。

### 1.5 气候变暖对昆虫产生影响的分子学和生态机制

气候变化对生物体带来的强烈选择压力导致昆虫种群的基因组成发生变化。为了适应气候变暖,昆虫体内某些染色体或基因发生变异以增加自身的耐热性,且变异频率与温度增加幅度呈正相关。生活于森林的果蝇 *Drosophila robusta* 中基因组产生倒位的遗传变异,基因组 2L-1 和 3R-1 排列出现的频率增加<sup>[76]</sup>。经 24a 研究发现,欧洲、南美洲和北美洲不同纬度地区 21 种不同地理品系的果蝇 *Drosophila subobscura*,其染色体  $Ch_{PC1}$  倒位的频率逐年增加,且温度越高的地区倒位频率越高<sup>[77]</sup>。美国 California 叶甲 *Chrysomela aeneicollis* 在较热年份 *Pgi-1* 等位基因出现频率增加了 11%<sup>[78]</sup>。由于地处高纬度的澳大利亚东部沿海地区温度的升高,导致与分布于低纬度热带地区的黑腹果蝇 *D. melanogaster* 耐热种群关联的乙醇脱氢酶等位基因 *Adh<sup>s</sup>* 在高纬度种群中的出现频率增加<sup>[19, 79]</sup>。

气候变暖对昆虫发生期、种群动态造成直接影响的基础是温度升高改变了昆虫发育历期、繁殖力及存活率重要生命参数的生态学基础上的。气候变暖的特征主要表现在均温升高、最高气温升高和昼夜温差变化等方面。气候变暖最明显的特征就是均温升高显著,通过设定不同的恒温试验得出,在适宜温度范围内,温度升高,昆虫发育历期缩短,发生世代数增加,如美国白蛾 *Hyphantria cunea*<sup>[80]</sup>。气候变暖还表现为最高气温升高。通过模拟最高温度变化对蚜虫发育和生殖影响的试验表明,日最高温度超过 29℃ 的周期性变温明显降低麦无网长管蚜的终生生殖量和寿命,在 32.5℃ 下暴露 4h 以上时麦无网长管蚜存活率显著降低并且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<sup>[81-82]</sup>。高温处理时间越长,禾谷缢管蚜成虫寿命、繁殖速率、生殖力下降越快,当 35℃ 持续 2h,禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 存活率显著下降<sup>[83]</sup>。气候变暖的特征还有昼夜温差的变化。平均温度不变,昼夜温差较大时松针粉大蚜 *Schizolachnus pineti* 生殖力较高,昼夜温差为 12℃ 时,松针粉大蚜平均每雌生殖力为 50 头左右,而昼夜温差为 8℃ 时,松针粉大蚜的平均每雌产仔量仅为 30 头<sup>[84]</sup>。Whitney-Johnson 等分别研究了夜间温度升高和白天升高对菜青虫 *Pieris rapae* 内禀增长力的影响,指出夜间温度升高是导致菜青虫 *P. rapae* 发育速率加快的主要原因<sup>[85]</sup>。

## 2 气候变暖对昆虫影响的研究方法

研究气候变暖对昆虫影响的最常见的方法就是直接观察法,迄今为止众多的关于气候变暖对昆虫的影响,均可通过观察统计最近几十年来昆虫的发生期、分布地点、发生世代数、作物生长物候阶段、种群数量、物种数及每个物种的丰盛度、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,得出气候变暖对昆虫发生期、地理分布、种群数量、为害程度、生物多样性等影响的结论。这类方法的优点是直观简单,但这种方法只能粗略揭示气候变暖对昆虫有无影响,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少数几种昆虫有这类虫情历史数据,不能延展到其他地区。因此,科学家开发了预测模型、生态风险评估软件、生物化石比较技术、人工气候下昆虫生命活动观察、检测标记基因频率变化等 5 种方法来研究气候变暖对昆虫的影响。

### 2.1 构建模型预测气候变化对昆虫的影响

构建温度驱动的虫情模型,预测假定温度升高条件下的害虫发生情况:通过收集历史的气候及虫情数据,选择合适的数学表达式,建立昆虫发生期或种群密度等与同期气候数据之间的关联模型,再利用模型计算人为假设温度升高条件下昆虫的迁飞期、首次出现期、种群高峰期及种群密度等。使用最为普遍的是回归模型。Zhou 等<sup>[55]</sup>从洛桑昆虫监测数据库中获取了英国 20 余个不同站点诱捕器中 1964—1991 年的麦长管蚜、桃蚜等 5 种蚜虫的诱捕日期及相应捕获数量,并从气象站得到每个站点的温度数据,建立了每种蚜虫诱捕量占翅蚜总诱捕量的 5%, 25%, 50%, 75%, 95% 时的日期与 1—2 月份、6—7 月份平均温度、诱捕站点纬度和经度的多元线性回归模型,预测冬季气温升高 1℃ 条件下 5 种蚜虫迁飞期的提前 4—19d。Stefanescu 等<sup>[53]</sup>以西班牙 19 种蝴蝶 1988—2002 年虫情监测数据和相应的气象数据为基础,建立了蝴蝶首次出现期及高峰期与温度的回归模型,分析发现蝴蝶首次出现期与高峰期的提前与近 20a 的 2 月份,3 月份,6 月份均温升高相关。Conrad 等<sup>[69]</sup>根据英国 1968—1998 年诱捕器中豹灯蛾成虫数量和气候数据,建立了以豹灯蛾成虫上年数量和

上年 12 月份至当年 2 月份冬季降水量及当年 3 月份至 5 月份平均温度为自变量,当年豹灯蛾成虫数量为因变量的多元回归模型,预测出气候变暖豹灯蛾种群密度减少。

将温度驱动昆虫模型与气候情景模拟相结合,预测未来气候情景下的害虫发生情况:将基于虫情和温度历史数据构建的昆虫发生期和发生量温度关联模型,与国际上应用较为普遍的气候变化情景模拟结果相结合,预测未来气候变暖情景下的昆虫发生情况是近年来发展起来的一种研究方法。Yamamura 等<sup>[72]</sup>利用日本水稻二化螟、叶蝉、灰飞虱 1949 至 2001 年(5—9 月份)的灯光诱捕数据,建立了未来 3 种害虫的种群数量和冬季均温(11—4 月份)和夏季均温(5—10 月份)之间的回归模型,根据 MRI-CGCM2 气候情景得到 2031—2050 年日本的冬季均温和夏季均温,预测 2031—2050 年水稻二化螟、叶蝉与灰飞虱每年种群数量将在 1981—2000 年的基础上增加。Oberhauser & Peterson<sup>[86]</sup>根据黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus* 已知分布地区及其环境数据推断出其存活所需的温湿度等生态位需求,在 HHGSDX50 和 HHGAX50 气候情景下,预测出未来 50 年气候变暖黑脉金斑蝶将不适合在墨西哥中部越冬。Harrington 等<sup>[56]</sup>基于以温度等环境因子,采用残差最大似然法(Residual Maximum Likelihood Methodology, REML)、典型相关分析和主成分分析对欧洲 29 种蚜虫初次出现期进行了归类分析,结合 HADCM3 A1FI 气候情景,预测到 2050 年蚜虫首次出现期随温度升高而提前 8d。

建立昆虫发育的有效积温模型,预测未来气候情景下的昆虫发生:昆虫发育的有效积温法则是用来预测气候变暖对昆虫发生期、世代数影响的重要方法,它利用温度梯度下发育历期试验并计算获得的各种昆虫的发育起点温度和有效积温两个生物学指标,结合气候学家对未来气候情景模拟的温度数据计算气候变暖情景下害虫的发生世代数,预测害虫种群爆发以及地理分布<sup>[17, 73, 75]</sup>。Morimoto 等<sup>[17]</sup>从自动气象数据获取系统 AMeDAS 收集了日本 1986—1995 年逐时温度数据,建立了有效积温与昼长为自变量的模型,预测 IS92 气候情景 2100 年温度升高 2℃ 时,二化螟等 4 种害虫在日本的发生世代数增加,分布北移。Yamamura & Yokozawa<sup>[73]</sup>基于灰飞虱 *L. striatellus* 发育的有效积温模型和在 IS92a 气候情景下用 ECHAM4/OPYC3, CCSR/NIES, CSIRO-Mk2, CGCM1 等 4 种气候模型模拟的 2060 年的温度情景,预测灰飞虱在日本东北和北陆地区发生世代数增加,并导致两地水稻条纹病大爆发。Ghini 等<sup>[75]</sup>通过 GIS 对巴西地形进行分块,利用 1961—1990 年每月大气及土壤平均温度等数据,在区域性合作(A2)和区域性生态环境的改善(B2)气候情景下,根据有效积温模型预测 2010—2039 年,2040—2069 年和 2070—2099 年咖啡潜叶蛾 *L. coffeella* 在巴西发生世代数增加。Bryant 等<sup>[87]</sup>通过田间和实验室试验,获得荨麻蛱蝶 *Aglaia urticae*、孔雀蛱蝶 *Inachis io* 及白钩蛱蝶 *P. calbum* 的发育历期、发育起始温度及有效积温,建立日度模型与发育速率累积模型,并根据 128 个气象站的数据建立了 3 种蝴蝶在英国的分布模型,预测气候变暖 3 种蝴蝶发生世代数增加,分布北移。

此外,Robinet 等<sup>[29]</sup>还基于松异舟蛾在巢内温度 9℃ 以上、巢外最低温为 0℃ 以上时幼虫取食,反之则不取食的习性,利用 1992—1996 年,2001—2004 年松异舟蛾幼虫 *T. pityocampa* 每年取食天数与不取食的最长天数及相对应的气象数据建立模型,结合 Météo-France ‘ARPEGE-Climat’ 气候情景,预测出 2001—2030 年,2031—2060 年温度将不再是松异舟蛾 *T. pityocampa* 在法国巴黎盆地分布的限制因子。

## 2.2 利用软件预测气候变化对昆虫的影响

CLIMEX 是用来预测气候变暖条件下昆虫分布的常用软件,适用于昆虫地理分布和相对丰盛度主要取决于气候因子;该种昆虫在一年内经历适合种群增长和不适合甚至危及其生存两个时期的情况,该软件被用来预测瓢虫<sup>[88]</sup>、苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 和马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*<sup>[43]</sup>、舞毒蛾 *L. dispar*<sup>[89]</sup> 等昆虫的分布受气候变暖影响发生的变化。虽然 CLIMEX 分析与结论简单直观,但仅根据气候来预测物种的适生区,未考虑寄主、天敌、人类活动以及这些因素之间的相互作用对适生区的影响。

GIS 等软件也是研究气候变暖对害虫影响的重要工具,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。Battisti 等<sup>[27]</sup>通过收集法国北部和意大利北部 1972—2004 年的气候数据与松异舟蛾 *T. pityocampa* 爆发的经纬度等数据形成 GIS 地图得出:气候变暖将导致松

异舟蛾在法国北部分布北界北移 87km,在意大利北部分布海拔上升 110—230m。Hagen 等<sup>[32]</sup>对挪威北部沿海桦树林冬尺蠖 *O. brumata* 爆发区域进行航测,获得了带有记录时间的数字图片,用 GPS-Photo Link 软件将航迹同步拟合形成 GIS 地图,通过对地图及数据分析得出冬季平均温度增加导致冬尺蠖为害形成的桦树落叶带的海拔增加,由此预测气候变暖冬尺蠖可能在更高海拔的地区爆发。Merrill 等<sup>[90]</sup>在西班牙中部瓜达拉马山利用手持式 GARMIN GPS 装置记录山脉横断面 UTM 坐标绘制 GIS 图,通过线性回归预测气候变暖绢粉蝶 *Aporia crataegi* 分布海拔升高。

### 2.3 通过人工模拟温度升高研究气候变暖对昆虫的影响

不同恒温下试验昆虫的生命活动,阐明气候变暖对昆虫的影响:昆虫在恒温梯度下生长发育、繁殖和存活等生命参数的研究已有大量报道<sup>[91-96]</sup>,这些研究结果均可用来解释气候变暖对昆虫的影响。最成功的是 Deutsch 等<sup>[97]</sup>从文献等来源收集了全球各个地理纬度的豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 等 38 种昆虫在不同温度梯度下的存活率,生殖力,发育历期等生命参数的试验数据,计算出不同温度下 38 种昆虫种群的内禀增长力,分别建立每种昆虫在不同温度下,不同纬度下的内禀增长力变化曲线,在 1950—1990 年的温度数据基础上,利用 A<sub>2</sub> 气候情景,通过计算不同温度下昆虫内禀增长率预测 2070—2100 年不同纬度昆虫的热适应性,发现在高纬度温和地区昆虫种群的热忍受范围广,气候变暖有利于昆虫种群增长;而在低纬度热带地区昆虫的热忍受范围窄,对温度升高非常敏感,即使升温幅度很小,也对昆虫有致命影响,甚至面临灭绝。

国外也有专门模拟恒温梯度来研究气候变暖对昆虫发育和取食影响的报道。Gomi 等<sup>[80]</sup>设置 18、20、22、23、25、27℃ 恒温,观察美国白蛾的生长发育,以阐明气候变暖导致美国白蛾发育历期缩短及发生世代数增加。Heide 等<sup>[63]</sup>在人工气候箱中设置 15、19、24、28、33℃ 的恒定水温,测定了不同温度下寄主植物干物质含量的变化及荷兰水螟幼虫的取食量,来分析全球气候变暖对植物干物质积累和植食性昆虫取食量的影响。Braschler 和 Hill<sup>[59]</sup>在 18、21.5、25、28.5℃ 恒温的人工气候箱中试验观测白钩蛱蝶 *Polygonia-album* 幼虫取食啤酒花、榆树和荨麻嫩叶 3 种寄主植物时的发育历期、生长速率及存活率变化,揭示气候变暖导致昆虫寄主植物种类发生改变。

不同变温下试验昆虫的生命活动,阐明气候变暖对昆虫的影响:人工气候控制下的生态实验是研究气候变暖对昆虫影响的重要手段。Holopainen 和 Kainulainen<sup>[84]</sup>在人工气候箱设置了 2 组变温模式:夜间为恒温 12℃,白天分别为 20、22、24、26℃ 和 28℃,昼夜温差逐渐增加;昼夜温度分别为 20—12℃、22—14℃、24—16℃、26—18℃ 和 28—20℃,昼夜温差恒为 8℃,以阐明芬兰气候变化中的昼夜温差变化对松针粉大蚜 *S. pineti* 生殖力的影响。Whitney-Johnson<sup>[85]</sup>为了阐明气候变暖中昼夜温度同幅度升高对菜青虫生长发育的影响,设置了 3 种变温模式,模式 1 模拟美国北卡夏季温度典型变化,从 6:00、11:00、15:00、18:00 和 22:00 开始,温度分别设置为:11、28、33、28℃ 和 16℃;模式 2 模拟夜间温度升高 4℃,即 11:00—22:00 温度同模式 1,22:00—11:00 分别上升为 20℃ 和 15℃;模式 3 模拟白天温度升高 4℃,即夜间温度与模式 1 相同,白天温度分别上升为 32、37、32℃,得出夜间温度升高是导致菜青虫发育加快的主要原因。Ma 等<sup>[81]</sup>在温度升高对麦无网蚜繁殖的影响试验中,不仅设置了 8h 27、29、31、33℃ 高温,16h 20℃ 恒温为周期的温度模式,还设置了高温处理的天数 1、2、4、6d,在此基础上,Ma 等<sup>[82]</sup>设置了更为精细的高温温度(27、28、29、30、31、31.5、32.5、33℃ 和 34℃)、每日高温时间(2、3、4、6、8h/d)和高温天数(1、2、4、6d)等 3 个因子,试验了不同发育阶段麦无网蚜在不同温度模式下的存活。这些详细的温度升高模式的设计显著改善了野外条件下麦蚜预测的准确性<sup>[98]</sup>。

此外,为了阐明昆虫地理分布范围与热适应能力的关系,Calosi 等<sup>[99]</sup>在野外选取了纬度相近但海拔不同的 4 种欧洲龙虱 *Agabus* spp.,先将龙虱分别置于 14.5℃ 和 20.5℃ 水浴中预适应 7d,设计了线性变温试验,利用计算机控制水浴温度以每分钟 1℃ 的幅度升温或降温,观察水浴中龙虱麻痹程度并检测 4 种龙虱所能忍受的温度范围。试验表明,两种分布广的龙虱(*A. didymus* 与 *A. brunneus*)能适应温度范围也较其它两种龙虱广,温度适应性差的种类在气候变暖条件下受到更大的负面影响。

## 2.4 通过分子标记研究气候变暖对昆虫地理分布的影响

近年来,现代分子生物学技术逐渐应用于气候变化对昆虫影响的研究。由于气候变暖对物种形成了强大的选择压力导致某些昆虫染色体发生变异或者基因出现频率发生变化。分子标记主要应用于研究气候变暖对昆虫的分布及扩散的影响。乙醇脱氢酶(*Adh*)基因是研究种群纬度分布变化的一个重要标记基因。黑腹果蝇的乙醇脱氢酶等位基因(*Adh<sup>s</sup>*)主要存在于低纬度热带种群,利用 *Adh* 作为分子标记,找出了 *Adh<sup>s</sup>* 出现频率与纬度梯度的关系。Umina 等<sup>[19]</sup>通过对比 2002、2004 年与 1979、1982 年的数据,发现过去 20 年气候变暖,以前主要存在于澳大利亚低纬度的带有 *Adh<sup>s</sup>* 基因的热带种群现在广泛存在高纬度地区,分布提高了 4 个纬度梯度。受温度的影响,果蝇 *Drosophila subobscura* 细胞中 5 个具近端着丝点的染色体经常发生倒位现象, Balanya 等<sup>[77]</sup>收集了 1980—2004 年欧洲、南美洲、北美洲 3 个大陆板块不同纬度 26 种不同品系果蝇 *D. subobscura* 染色体 *Ch<sub>PCI</sub>* 倒位频率数据与分布地区温度数据,分别建立了纬度与温度及纬度与染色体 *Ch<sub>PCI</sub>* 倒位频率的关联模型,得出纬度相对越低,温度越高,倒位频率越高的结论。Walters 等<sup>[100]</sup>在英国用 *in situ* (原位分子)标记捕捉的白边雏蝗 *Chorthippus albomarginatus* 成虫后,将其释放在草原上,然后随机捕捉标记后释放的蝗虫,分别记录了 114 头雄成虫与 154 头雌成虫每天扩散距离及草原日最高温度等温度数据,将这些试验数据与历史最高温度数据相结合,通过回归分析建立温度与蝗虫扩散距离的关联模型预测气候变暖对白边雏蝗扩散距离的影响。

## 2.5 利用化石等古记录研究气候变化对昆虫的影响

化石、沉积物中昆虫、植物随着所处时期气候变迁而呈现出不同的特征,利用化石等古记录是研究长期气候变化对昆虫等生物影响的有效途径。如湖里的古记录或沼泽地的沉积物不仅为研究历史气候变化提供了有用数据,同时为推测以后气候变化奠定了理论基础<sup>[101]</sup>,树环、落叶或其它历史资源同样可以预测近代害虫爆发趋势,也为评价气候变化潜在影响提供了证据<sup>[102-107]</sup>。如古新世-始新世极热期(The Paleocene-Eocene Thermal Maximum PETM)是大约 5600 万年前发生的一次全球突然变暖事件,跟目前的气候变化状况具有可比性, Currano 等<sup>[108]</sup>采集了美国怀俄明州毕葛红盆地古新世-始新世极热时期及其前后 5062 块植物叶片化石上害虫为害造成的疤痕数据。通过观测食叶昆虫取食留下叶片疤痕的数量、类型以及被取食叶片的比例发现,在较为凉爽的古新世末期,15% 至 38% 的叶子遭受了昆虫的毁坏;在始新世初期以及气温有所下降的极热期后,33% 的叶子遭到破坏;而在极热时期有 57% 的叶子遭到破坏。数据表明极热时期叶子遭到破坏的比例有明显上升,说明气候变暖导致昆虫植食性增强。

## 3 展望

### 3.1 研究内容上需深入开展气候变暖情景下种间互作和昆虫适应性研究,拓展研究对象

因人类活动引起的气候变暖对自然生态系统有强烈的干扰作用<sup>[109-110]</sup>,种类和数量都极为庞大的昆虫是生态系统中物种多样性重要的组成部分<sup>[111]</sup>,气候变暖对昆虫的生命活动有重要作用<sup>[112-113]</sup>。迄今为止的研究,涵盖了气候变暖对昆虫分布、发生期、取食、寄主植物的同步性、取食为害程度等诸多方面,但重大农林害虫的成灾机理归根结底是气象、营养、天敌和人为防控等因素综合作用的结果,而温度升高不仅对害虫本身的种群发展有直接影响,还会通过影响寄主植物和天敌及其与害虫的相互作用对害虫产生间接影响。现阶段的研究主要集中在气候变暖对昆虫地理分布和种群长期发生趋势在宏观层面上的影响,还针对气候变暖对害虫与寄主植物复合系统的影响开展了初步研究,对气候变暖条件下昆虫与寄主作物的相互作用以及害虫的种间竞争、天敌及其捕食和寄生关系,以及在群落生态学层面上尚需开展系统研究,方能阐明全球气候变暖对农林生态系统的功能产生的影响。

研究表明,气候变化产生强大的选择压力,使某些耐热性差或因为食物同步性减弱而没有食物的昆虫死亡甚至绝种<sup>[30-31, 36-37]</sup>,但现有研究尚未深入涉及昆虫在生理上和行为上的潜在适应性。在平均气温较低的德国,麦无网长管蚜多分布在麦株上部,而在平均气温较高的法国则主要集中分布在麦株的中下部<sup>[98]</sup>,利用连续温度梯度装置,证实禾谷缢管蚜有主动躲避高温,避免热伤害的行为<sup>[114]</sup>。美国北部云杉色卷蛾<sup>[38]</sup>、新西兰

冬尺蠖<sup>[33]</sup>分别通过延长幼虫冬眠时间和推迟卵的孵化期来恢复与寄主植物的同步性,许多昆虫在夏季和冬季以滞育来适应不良环境对害虫的影响<sup>[115]</sup>,有的昆虫则远距离迁飞来躲避不良环境的影响<sup>[100]</sup>,但揭示昆虫在生理和行为上如何适应温度升高对阐明气候变暖下昆虫的发生趋势有重要意义。

在研究气候变暖对昆虫影响的地区和昆虫种类上,目前主要集中在发达地区,如日本的水稻害虫稻绿蝽 *N. viridula*<sup>[13]</sup>,二化螟 *C. suppressali*、杂拟谷盗 *T. confusum*、地中海粉螟 *E. kuhniella*<sup>[17]</sup>,黑尾叶蝉 *N. cincticeps*、灰飞虱 *L. striatellus*<sup>[72]</sup>等;美国的叶甲 *C. aeneicollis*<sup>[78]</sup>,铁杉球蚜 *A. tsugae*<sup>[39]</sup>;澳洲的黑腹果蝇 *D. melanogaster*<sup>[19, 79]</sup>,桔小实蝇 *B. dorsalis*<sup>[18]</sup>等;欧洲的蝴蝶<sup>[49-52]</sup>,蚜虫<sup>[116-118]</sup>,豹灯蛾 *A. caja*<sup>[69]</sup>,水螟 *C. lemnata*<sup>[63]</sup>,葡萄小卷叶蛾 *P. viteana*<sup>[74]</sup>,蜜蜂 *A. mellifera* 与菜粉蝶 *P. rapae*<sup>[58]</sup>,海藻蝇 *C. pilipes*<sup>[20]</sup>,龙虱 *Agabus* spp.<sup>[99]</sup>,蜻蜓和豆娘<sup>[57]</sup>及冬尺蠖 *O. brumata*<sup>[119-120]</sup>等常见昆虫,发展中国家或落后国家的相关研究较少,如巴西的咖啡潜叶蛾 *L. coffeella*<sup>[75]</sup>,墨西哥的黑脉金斑蝶 *D. plexippus*<sup>[86]</sup>以及中国的小麦蚜虫<sup>[121]</sup>等,由于不同种类害虫适温性不同,其发生的生态背景也因地而异,有必要针对我国等农业大国主要的农作物虫害做仔细的个别研究,对制订气候变暖适应对策提供依据。

### 3.2 研究方法上需建立人工模拟气候下的实验生态学研究方法,构建有效生态机理模型

尽管气候变化对昆虫的影响研究中使用了直接观察法、软件预测法、分子标记法、古生物记录分析法等手段,但基于案例的直接观察法在研究的系统性和深入性方面受到很大局限;古生物记录分析法只能借古喻今,无法确切阐明现在害虫发生的变化;分子标记法只是作为研究种群内部遗传组成变化的一种识别手段,无法阐明人们关心的害虫种群数量变化;利用 Climex 等软件设定的气候指标预测不一定适用于不同种类的昆虫;气候变暖的长期性和缓慢性使实时实验生态学研究在时间上和成本上难以承受,人工气候模拟和构建气候驱动模型成为该领域的两种主要研究方法。

已有的研究大多利用人工控制的恒温或简单的变温模式模拟气候变暖中日均温升高、白天温度升高、晚上温度升高对昆虫生长发育、存活、生殖等影响<sup>[80, 84-85, 122]</sup>,这些研究结果在某种程度上可解释气候变暖对昆虫的影响。实际上,气候变暖不是简单的恒定温度升高,在大趋势下温度变化的无规则性造成了以有限的人工气候控制装置模拟纷繁复杂的自然野外逐日变温的巨大困难,而这些无规则的变化对昆虫又产生至关重要的影响,因此,人工气候箱温度模拟试验中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 Ma 等<sup>[81-82, 123]</sup>、Holopainen 和 Kainulainen<sup>[84]</sup>及 Whitney-Johnson<sup>[85]</sup>做了探索,但研究中温度模式的设计整体上不够系统和全面,尚不能准确反映气候变暖的野外实际情景。如何精巧设计试验,反映出对昆虫有至关重要影响的气候变暖特征,成为未来该领域研究的关键。

构建温度等气候因子驱动的昆虫种群动态模型是研究气候变暖对昆虫影响的主要手段之一。已有的模型大多是利用气候及虫情数据建立的昆虫发生期或种群密度等与同期气候数据之间的回归模型或利用恒温生物学研究获得的发育起点温度和有效积温建立的日度模型<sup>[53, 57, 67, 69, 124]</sup>。,但这类模型的构建中可用的历史虫情数据在延续的年代和涉及的地区都有很大局限,也由于调查方法和人员不一致造成系统误差较大,数据质量不高;现有数据不一定涵盖了未来可能的增温幅度和增温模式都对这类回归模型预测的准确性和适用性产生巨大影响。因此,有必要建立一套基于人工气候控制条件下的系统的实验生态学数据,构建的昆虫生长发育、寿命、繁殖、存活、迁移等过程的温度响应生态机理模型和昆虫的生活史厢车模型<sup>[95]</sup>,在通过有限的虫情和气候历史独立数据的有效性检验后,来模拟预测在任何温度模式下的害虫发生时期和密度变化。

### References:

- [1] IPCC. IPCC Fourth Assessment Report (AR4). Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [2] Zhong H L, Shen Y P. Review of Global Climate Change in 2007. *Advances in Climate Change*, 2008, 4(1): 53-56.
- [3] Smith H. The effects of elevated CO<sub>2</sub> on aphids. *Antenna*, 1996, 20(3): 109-111.
- [4] Stacey D A. The effects of climate change on invasive insect pests in the UK. *Antenna*, 1999, 23(4): 254-256.
- [5] Bale J S, Masters G J, Hodkinson I D, Awmack C, Bezemer T M, Brown V K, Butterfield J, Buse A, Coulson J C, Farrar J, Good J E G,

- Harrington R, Hartley S, Jones T H, Lindroth R L, Press M C, Symmioudis I, Watt A D, Whittaker J B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 2002, 8(1): 1-16.
- [ 6 ] Ge F, Chen F J. Impacts of elevated CO<sub>2</sub> on insects. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 935-944.
- [ 7 ] Song Y, Xiao N W, Ge F. Influence of earthworm on C & N content in soil under elevated CO<sub>2</sub>. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 2922-2928.
- [ 8 ] Gray D R. The relationship between climate and outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada. *Climatic Change*, 2008, 87(3/4): 361-383.
- [ 9 ] Du Y, Ma C S, Zhao Q H, Ma G, Yang H P. Effects of heat stress on physiological and biochemical mechanisms of insects: a literature review. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4): 1565-1572.
- [10] Speight M R, Hunter M D, Watt A D. *Ecology of Insects: Concepts and Applications*. Blackwell Science Ltd, Oxford, 1999.
- [11] Broadmeadow M. Climate change: impacts on UK forests. Bulletin 125. Forestry Commission, Edinburgh, 2002.
- [12] Hickling R, David B R, Jane K H, Chris D T. A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, 2005, 11(3): 502-506.
- [13] Musolin D L. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to Climate change. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1565-1585.
- [14] Kishino K. Ecological studies on the local characteristics of the seasonal development in the rice stem borer *Chilo suppressalis* Walker. *Bulletin of Tohoku Agricultural Experimental Station*, 1974, 47: 13-114.
- [15] Imura O. Stored-product insects in a barley mill, 1: Seasonal abundance of insects. Report of National Food Research Institute, 1980, 37: 98-108.
- [16] Hirao M. A survey of infestation of Indian meal moth by pheromone trap at house environments. *Journal of Pest Science*, 1996, 11: 18-23.
- [17] Morimoto N, Imura O, Kiura T. Potential effects of Global warming on the occurrence of Japanese pest Insects. *Applied Entomology and Zoology*, 1998, 33(1): 147-155.
- [18] Stephens A E A, Kriticos D J, Leriche A. The current and future potential geographical distribution of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research*, 2007, 97(4): 369-378.
- [19] Umina P A, Weeks A R, Kearney M R, McKechnie S W, Hoffmann A A. A Rapid Shift in a Classic Clinal Pattern in *Drosophila* Reflecting Climate Change. *Science*, 2005, 308(5772): 691-693.
- [20] Edward D A, Blyth J E, McKee R, Gilburn A S. Change in the distribution of a member of the strand line community: the seaweed fly (Diptera: Coelopidae). *Ecological Entomology*, 2007, 32(6): 741-746.
- [21] Dale V H, Joyce L A, McNulty S, Neilson R P, Ayres M P, Flannigan M D, Hanson P J, Irland L C, Lugo A E, Peterson C J, Simberloff D, Swanson F J, Stocks B J, Wotton B M. Climate change and forest disturbance. *BioScience*, 2001, 51(9): 723-734.
- [22] Logan J A, Powell J A. Modelling mountain pine beetle phenological response to temperature. Information Report-Pacific Forestry Centre, Canadian Forest Service, 2004, BC-X-399: 210-222.
- [23] Carroll A L, Taylor S W, Régnière J, Safranyik L. Effects of Climate change on range expansion by the mountain pine beetle in British Columbia. Information Report-Pacific Forestry Centre, Canadian Forest Service, 2004, BC-X-399: 223-232.
- [24] Six D L, Bentz B J. Temperature determines symbiont abundance in a multipartite bark beetle-fungus ectosymbiosis. *Microbial Ecology*, 2007, 54(1): 112-118.
- [25] Hodar J A, Castro J, Zamora R. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation*, 2003, 110(1): 123-129.
- [26] Hodar J A, Zamora R. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation*, 2004, 13(3): 493-500.
- [27] Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A, Larsson S. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 2005, 15(6): 2084-2096.
- [28] Battisti A, Stastny M, Buffo E, Larsson S. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 2006, 12(4): 662-671.
- [29] Robinet C, Baier P, Pennerstorfer J, Schopf A, Roques A. Modelling the effects of Climate change on the potential feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16(4): 460-471.
- [30] Dewar R C, Watt A D. Predicted changes in the synchrony of larval emergence and budburst under climatic warming. *Oecologia*, 1992, 89(4): 557-559.
- [31] Visser M E, Holleman L J M. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London*, 2001, 268(1464): 289-294.
- [32] Hagen S B, Jepsen J U, Ims R A, Yoccoz N G. Shifting altitudinal distribution of outbreak zones of winter moth *Operophtera brumata* in sub-arctic birch forest: a response to recent Climate warming?. *Ecography*, 2007, 30(2): 299-307.

- [33] Asch M V, Tienderen P H, Holleman L J M, Visser M E. Predicting adaptation of phenology in response to Climate change, an Insect herbivore example. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1596-1604.
- [34] Karolewski P, Grzebyta J, Oleksyn J, Giertych M J. Effects of temperature on larval survival rate and duration of development in *Lymantria monacha* (L.) on needles of *Pinus sylvestris* (L.) and in *L. dispar* (L.) on leaves of *Quercus robur* (L.). *Polish Journal of Ecology*, 2007, 55(3): 595-600.
- [35] Logan J A, Regniere J, Gray D R, Munson A S. Risk assessment in the face of a changing environment: gypsy moth and Climate change in Utah. *Ecological Applications*, 2007, 17(1): 101-117.
- [36] Pitt J P W, Regniere J, Worner S. Risk assessment of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), in New Zealand based on phenology modelling. *International Journal of Biometeorology*, 2007, 51(4): 295-305.
- [37] Thomson A J, Benton R. A 90-year sea warming trend explains outbreak patterns of western spruce budworm on Vancouver Island. *Forestry Chronicle*, 2007, 83(6): 867-869.
- [38] Volney W J A, Fleming R A. Spruce budworm (*Choristoneura* spp.) biotype reactions to forest and Climate characteristics. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1630-1643.
- [39] Paradis A, Elkinton J, Hayhoe K, Buonaccorsi J. Role of winter temperature and Climate change on the survival and future range expansion of the hemlock woolly adelgid (*Adelges tsugae*) in eastern North America. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 2008, 13(5/6): 541-554.
- [40] Franz J M. Dispersion and natural enemy action. *Annals of Applied Biology*, 1964, 53(3): 510-511.
- [41] Ward N L, Masters G J. Linking Climate change and species invasion: an illustration using Insect herbivores. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1605-1615.
- [42] Buda V. Distribution and range extension of the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L., Lepidoptera, Satyridae) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*, 2001, 11(3): 326-331.
- [43] Rafoss T, Saethre M G. Spatial and temporal distribution of bioclimatic potential for the Codling moth and the Colorado potato beetle in Norway: model predictions versus Climate and field data from the 1990s. *Agricultural and Forest Entomology*, 2003, 5(1): 75-85.
- [44] Kruus M. The greenhouse effect and moths' response to it. I. How to compare climatic and Insect phenology databases? *Agronomy Research*, 2003, 1(1): 49-62.
- [45] Bolotov I N. Long-term changes in the fauna of diurnal lepidopterans (Lepidoptera, Diurna) in the northern taiga subzone of the Western Russian Plain. *Russian Journal of Ecology*, 2004, 35(2): 117-123.
- [46] Turchetto M, Vanin S. Forensic entomology and climatic change. *Forensic Science International*, 2004, 146: 207-209.
- [47] Pollard E. Temperature, rainfall and butterfly numbers. *Journal of Applied Ecology*, 1988, 25(3): 819-828.
- [48] Dennis R L H. *Butterflies and Climate Change*. Manchester University Press, Manchester, 1993.
- [49] Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill J K, Thomas C D, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent W J, Thomas J A, Warren M. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 1999, 399(6736): 579-583.
- [50] Roy D B, Rothery P, Moss D, Pollard E, Thomas J A. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of Climate change. *Journal of Animal Ecology*, 2001, 70(2): 201-207.
- [51] Thomas C D, Bodsworth E J, Wilson R J, Simmons A D, Davies Z G, Musche M, Conradt L. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 2001, 411(6837): 577-581.
- [52] Hill J K, Thomas C D, Fox R, Telfer M G, Willis S G, Asher J, Huntley B. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society of London*, 2002, 269(1505): 2163-2171.
- [53] Stefanescu C, Penuelas J, Filella I. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, 2003, 9(10): 1494-1506.
- [54] Roy D B, Sparks T H. Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, 2000, 6(4): 407-416.
- [55] Zhou X, Harrington R, Woiod I P, Perry J N, Jeffrey J N, Bale J S, Clark S. Effects of temperature on aphid phenology. *Global Change Biology*, 1995, 1(4): 303-313.
- [56] Harrington R, Clark S J, Welham S J, Verrier P J, Denholm C H, Hulle M, Maurice D, Rounsevell M D, Cocu N. Environmental change and the phenology of European aphids. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1550-1564.
- [57] Dingemanse N J, Kalkman V J. Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. *Ecological Entomology*, 2008, 33(3): 394-402.
- [58] Gordo O, Sanz J J. Temporal trends in phenology of the honey bee *Apis mellifera* (L.) and the small white *Pieris rapae* (L.) in the Iberian Peninsula (1952-2004). *Ecological Entomology*, 2006, 31(3): 261-268.
- [59] Braschler B, Hill J K. Role of larval host plants in the Climate-driven range expansion of the butterfly *Polygonia c-album*. *Journal of Animal Ecology*, 2007, 76(3): 415-423.

- [60] Hodkinson I D. Progressive restriction of host plant exploitation along a climatic gradient; the willow psyllid *Cacopsylla groenlandica* in Greenland. *Ecological Entomology*, 1997, 22(1): 47-54.
- [61] Hill J K, Thomas C D, Huntley B. Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1999, 266(1425): 1197-1206.
- [62] Kozlov M V. Losses of birch foliage due to Insect herbivory along geographical gradients in Europe: a Climate-driven pattern? *Climatic Change*, 2008, 87(1/2): 107-117.
- [63] Heide T V, Roijackers R M M, Peeters E T H M, Nes E H V. Experiments with duckweed-moth systems suggest global warming may reduce rather than promote herbivory. *Freshwater Biology*, 2006, 51(1): 110-116.
- [64] Wilf P, Labandeira C C. Response of plant-insect associations to Paleocene-Eocene warming. *Science*, 1999, 284(5423): 2153-2156.
- [65] Wolf A., Kozlov M V, Callaghan T V. Impact of non-outbreak Insect damage on vegetation in northern Europe will be greater than expected during a changing Climate. *Climatic Change*, 2008, 87(1/2): 91-106.
- [66] Davis A J, Lawton J H, Shorrocks B, Jenkinson L S. Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under Global environmental change. *Journal of Animal Ecology*, 1998, 67(4): 600-612.
- [67] Stireman J O, Dyer L A, Janzen D H, Singer M S, Lill J T, Marquis R J, Ricklefs R E, Gentry G L, Hallwachs W, Coley P D, Barone J A, Greeney H F, Connahs H, Barbosa P, Morais H C, Diniz I R. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of Global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(48): 17384-17387.
- [68] Yukawa J, Kiritani K, Gyoutoku N, Uechi N, Yamaguchi D, Kamitani S. Distribution range shift of two allied species, *Nezara viridula* and *N. antennata* (Hemiptera: Pentatomidae), in Japan, possibly due to Global warming. *Applied Entomology and Zoology*, 2007, 42(2): 205-215.
- [69] Conrad K F, Woitwod I P, Perry J N. Long-term decline in abundance and distribution of the garden tiger moth (*Arctia caja*) in Great Britain. *Biological Conservation*, 2002, 106(3): 329-337.
- [70] Newman J A. Climate change and the fate of cereal aphids in Southern Britain. *Global Change Biology*, 2005, 11(6): 940-944.
- [71] Maistrello L, Lombrosio L, Pedroni E, Reggiani A, Vanin S. Summer raids of *Arocatus melanocephalus* (Heteroptera, Lygaeidae) in urban buildings in Northern Italy: Is climate change to blame? *Journal of Thermal Biology*, 2006, 31(8): 594-598.
- [72] Yamamura K, Yokozawa M, Nishimori M, Ueda Y, Yokosuka T. How to analyze long-term Insect population dynamics under Climate change: 50-year data of three Insect pests in paddy fields. *Population Ecology*, 2006, 48(1): 31-48.
- [73] Yamamura K, Yokozawa M. Prediction of a geographical shift in the prevalence of rice stripe virus disease transmitted by the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallen) (Hemiptera: Delphacidae), under Global warming. *Applied Entomology and Zoology*, 2002, 37(1): 181-190.
- [74] Tobin P C, Nagarkatti S, Loeb G, Saunders M C. Historical and projected interactions between Climate change and Insect voltinism in a multivoltine species. *Global Change Biology*, 2008, 14(5): 951-957.
- [75] Ghini R, Hamada E, Pedro Junior M J, Marengo J A, Goncalves R R. Risk analysis of Climate change on coffee nematodes and leaf miner in Brazil. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 2008, 43(2): 187-194.
- [76] Levitan M, Etges W J. Climate change and recent genetic flux in populations of *Drosophila robusta*. *BMC Evolutionary Biology*, 2005, 5(1): 4-15.
- [77] Balanya J, Oller J P, Huey R B, Gilchrist G W, Serra L. Global Genetic Change Tracks Global Climate Warming in *Drosophila subobscura*. *Science*, 2006, 313(5794): 1773-1775.
- [78] Rank N E, Dahlhoff E P. Allele frequency shifts in response to Climate change and physiological consequences of allozyme variation in a montane Insect. *Evolution*, 2002, 56(11): 2278-2289.
- [79] Hoffmann A A, Daborn P J. Towards genetic markers in animal populations as biomonitors for human-induced environmental change. *Ecology Letters*, 2007, 10(1): 63-76.
- [80] Gomi T, Nagasaka M, Fukuda T, Hagihara H. Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to Climate change. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2007, 125(2): 179-184.
- [81] Ma C S, Hau B, Poehling H M. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2004, 110(1): 65-71.
- [82] Ma C S, Hau B, Poehling H M. The effect of heat stress on the survival of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). *European Journal of Entomology*, 2004, 101(22): 327-331.
- [83] DeBarro P J, Maelzer D A. Influence of High-Temperatures on the Survival of *Rhopalosiphum-Padi* (L) (Hemiptera, Aphididae) in Irrigated Perennial Grass Pastures in South-Australia. *Australian Journal of Zoology*, 1993, 41(2): 123-132.
- [84] Holopainen J K, Kainulainen P. Reproductive capacity of the grey pine aphid and allocation response of Scots pine seedlings across temperature gradients: a test of hypotheses predicting outcomes of global warming. *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, 34(1): 94-102.
- [85] Whitney-Johnson A, Thompson M, Hon E. Responses to predicted Global warming in *Pieris rapae* L. (Lepidoptera): consequences of nocturnal versus diurnal temperature change on fitness components. *Environmental Entomology*, 2005, 34(3): 535-540.

- [86] Oberhauser K, Peterson A T. Modeling current and future potential wintering distributions of eastern North American monarch butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(24): 14063-14068.
- [87] Bryant S R, Thomas C D, Bale J S. The influence of thermal ecology on the distribution of three nymphalid butterflies. *Journal of Applied Ecology*, 2002, 39(1): 43-55.
- [88] Michael J, Samways, Osborn R, Hastings H, Hattingh V. Global climate change and accuracy of prediction of species' geographical ranges: establishment success of introduced ladybirds (Coccinellidae, *Chilocorus* spp.) worldwide. *Journal of Biogeography*, 1999, 26(4): 759-812.
- [89] Vanhanen H, Veteli T O, Päävinen S, Kellomäki S, Niemelä P. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth—a model study. *Silva Fennica*, 2007, 41(4): 621-638.
- [90] Merrill R M, Gutierrez D, Lewis O T, Gutierrez J, Diez S B, Wilson R J. Combined effects of Climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous Insect. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(1): 145-155.
- [91] Markkula M, Myllymäki S, Biological studies on cereal aphids, *Rhopalosiphum padi* (L.), *Macrosiphum avenae* (F.), and *Acyrtodiphum dirhodum* (Wlk.) (Hom., Aphididae). *Annales Agriculturae Fenniae*, 1963, 2: 33-43.
- [92] Markkula M, Pullianinen E, The effect of temperature on the lengths of the life periods of the English grain aphid *Macrosiphum avenae* (F.) (Hom., Aphididae) and on the number and colour of its progeny. *Annales Entomologia Fennica*, 1965, 31: 39-45.
- [93] Dean G J. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hom., Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 1974, 63: 401-409.
- [94] Walgenbach D D, Elliott N C, Kieckhefer R W. Constant and fluctuating temperature effects on developmental rates and life table statistics of the greenbug (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 1988, 81(2): 501-507.
- [95] Ma C S, Chen R L. Effects of temperature on development and reproduction of the diamond-back moth, *Plutella xylostella* L. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 1993(3): 44-49.
- [96] Luo J, Zhang X X, Zhai B P, Guo Y R, Zhu J H. Effect of high temperature on the growth, survival and reproduction of a laboratory population of the rice stem borer *Chilo suppressalis* Walker. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4): 931-936.
- [97] Deutsch C A, Tewksbury J J, Huey R B, Sheldon K S, Ghalambor C K, Haak D C, Martin P R. Impacts of Climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(18): 6668-6672.
- [98] Ma C S. Modelling and simulation of the population dynamics of the cereal aphid *Metopolophium dirhodum* in Northern Germany. Hildesheim, Berlin: Verlag Franzbecker, 2000: 85-111.
- [99] Calosi P, Bilton D T, Spicer J I, Atfield A. Thermal tolerance and geographical range size in the *Agabus brunneus* group of European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Biogeography*, 2008, 35(2): 295-305.
- [100] Walters R J, Hassall M, Telfer M G, Hewitt G M, Palutikof J P. Modelling dispersal of a temperate Insect in a changing Climate. *Proceedings of the Royal Society of London*, 2006, 273(1597): 2017-2023.
- [101] Larocque I, Hall R I, Grahn E. Chironomids as indicators of climate change: A 100-lake training set from a subarctic region of northern Sweden (Lapland). *Journal of Paleolimnology*, 2001, 26(3): 307-322.
- [102] Swetnam T W, Lynch A M. Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks. *Ecological Monographs*, 1993, 63(4): 399-424.
- [103] Fleming R A. A mechanistic perspective of possible influences of climate change on defoliating insects in North America's boreal forests. *Silva Fennica*, 1996, 30(2/3): 281-294.
- [104] Candau J N, Fleming R A, Hopkin A. Spatiotemporal patterns of large-scale defoliation caused by the spruce budworm in Ontario since 1941. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, 28(11): 1733-1741.
- [105] Gray D R, Régnière J, and Boulet B. Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 2000, 127(11): 217-231.
- [106] Simard I, Morin H, Potelle B. A new paleoecological approach to reconstruct long-term history of spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32(3): 428-438.
- [107] Beard K C. The oldest North American primate and mammalian biogeography during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Proceedings of the Royal Society of London*, 2008, 105(10): 3815-3818.
- [108] Currano E D, Wilf P, Wing S L, Labandeira C C, Lovelock E C, Royer D L. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(6): 1960-1964.
- [109] Sala O E, Chapin III F S, Armesto J J, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke L F, Jackson R B, Kinzig A, Leemans R, Lodge D M, Mooney H A, Oesterheld M, Poff N L, Sykes M T, Walker B H, Walker M, Wall D H. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 2000, 287(5459): 1770-1774.
- [110] Thomas C D, Cameron A, Green R E, Bakkenes M, Beaumont L J, Collingham Y C, Erasmus B F N, Siqueira M F D, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, Jaarsveld A S V, Midgley G F, Miles L, Ortega-Huerta M A, Peterson A T, Phillips O L, Williams S E. Extinction risk from climate change. *Nature*, 2004, 427(6970): 145-148.

- [111] Stork N E. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1988, 35(4): 321-337.
- [112] Bernardo J, Ossola R J, Spotilla J R, Crandall K A. Interspecies physiological variation as a tool for cross-species assessments of global warming-induced endangerment: Validation of an intrinsic determinant of macroecological and phylogeographic structure. *Biology Letters*, 2007, 3(6): 695-698.
- [113] Calosi P, Bilton D T, Spicer J I. Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology Letters*, 2007, 4(1): 99-102.
- [114] Ma G, Ma C S. Behavioral responses of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*, to temperature gradients. *Acta Phytophylacica Sinica*, 2007, 34(6): 624-630.
- [115] Masaki S. Summer diapause. *Annual Review of Entomology*, 1980, 25: 1-25.
- [116] Newman J A. Climate change and cereal aphids: the relative effects of increasing CO<sub>2</sub> and temperature on aphid population dynamics. *Global Change Biology*, 2004(1), 10: 5-15.
- [117] Newman J A. 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 Biology*, 2006, 12(9): 1634-1642.
- [118] Harrington R, Bale J S, Tatchell G M. Aphids in a changing climate // *Insects in a Changing Environment* (eds Harrington R, Stork NE), Academic Press, London, 1995.
- [119] Watt A D, McFarlane A M. Will climate change have a different impact on different trophic levels? Phenological development of winter moth *Operophtera brumata* and its host plants. *Ecological Entomology*, 2002, 27(2): 254-256.
- [120] Jepsen J U, Hagen S B, Ims R A, Yoccoz N G. Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(2): 257-264.
- [121] Ma G, Ma C S. Upper critical temperatures for behaviors of three species of cereal aphids in leaf temperature gradients. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(6): 2449-2459.
- [122] Stamp N E, Osier T L. Combined effects of night-time temperature and allelochemicals on performance of a generalist insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1997, 83(1): 63-72.
- [123] Ma C S, M G, Chang X Q. Review of research and application in agricultural pest management with extreme high temperature. *Journal of Environmental Entomology*, 2008, 30(3): 257-264.
- [124] Crozier L, Dwyer G. Combining Population-Dynamic and Ecophysiological Models to Predict Climate-Induced Insect Range Shifts. *The American Naturalist*, 2006, 167(6): 853-866.

#### 参考文献:

- [2] 钟海玲, 沈永平. 2007 年全球气候变化回顾. *气候变化研究进展*, 2008, 4(1): 53-56.
- [6] 戈峰, 陈法军. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加对昆虫的影响. *生态学报*, 2006, 26(3): 935-944.
- [7] 宋琰, 肖能文, 戈峰. 大气 CO<sub>2</sub> 升高和蚯蚓活动对土壤 C、N 的影响. *生态学报*, 2007, 27(7): 2922-2928.
- [9] 杜尧, 马春森, 赵清华, 马罡, 杨和平. 高温对昆虫影响的生理生化作用机理研究进展. *生态学报*, 2007, 27(4): 1565-1572.
- [95] 马春森, 陈瑞鹿. 温度对小菜蛾 (*Plutella xylostella* L.) 发育和繁殖影响的研究. *吉林农业科学*, 1993(3): 44-49.
- [96] 罗举, 张孝羲, 翟保平, 郭玉人, 朱建华. 高温对二化螟实验种群生长、存活和繁殖的影响. *生态学报*, 2005, 25(4): 931-936.
- [114] 马罡, 马春森. 禾谷缢管蚜对温度梯度的行为反应. *植物保护学报*, 2007: 34(6): 624-630.
- [121] 马罡, 马春森. 三种麦蚜在温度梯度中活动行为的临界高温. *生态学报*, 2007, 27(6): 2449-2459.
- [123] 马春森, 马罡, 常向前. 农业害虫高温调控的研究进展. *环境昆虫学报*, 2008, 30(3): 257-264.