

DOI: 10.5846/stxb201810082171

辛蓓, 党英侨, 王小艺, 杨忠岐. 昆虫分布南界的形成原因及影响因素. 生态学报, 2019, 39(24): 9379-9386.

Xin B, Dang Y Q, Wang X Y, Yang Z Q. Mechanisms and influential factors of southern limits in insects. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9379-9386.

昆虫分布南界的形成原因及影响因素

辛 蓓, 党英侨, 王小艺*, 杨忠岐

中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 北京 100091

摘要: 生物都有一定的适生区, 低温导致其分布北界的形成是不争的事实, 然而一些种类还存在分布上的南界。昆虫的生长发育与环境的关系非常密切, 研究其分布南界的形成原因对预测昆虫种群的扩散和暴发具有重要意义。从环境、寄主和人类活动等方面总结了北半球昆虫分布南界形成的机制及影响因素。低纬度地区夏季高温引起昆虫死亡率上升、生殖率下降、昆虫体内共生菌解体和冬季低温过高导致昆虫滞育节律被破坏等是昆虫分布南界形成的主要原因。此外, 寄主的分布和人类活动也对昆虫分布南界存在一定影响。气候变暖对不同种类昆虫的分布南界影响不同, 大部分昆虫的分布范围会扩大, 但一些受环境限制的昆虫分布南界往往北移。建议今后对全球气候变暖背景下昆虫分布南界的变化、检疫性害虫在其原产地和入侵地分布南界的差异及其原因进行研究, 以期分析昆虫分布的变化提供依据, 也为害虫防治提供新的可能途径。

关键词: 昆虫; 分布南界; 气候; 寄主; 人类活动; 全球变暖

Mechanisms and influential factors of southern limits in insects

XIN Bei, DANG Yingqiao, WANG Xiaoyi*, YANG Zhongqi

Key Laboratory of Forest Protection, State Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Most organisms have suitable climatic and ecological geographic distribution areas. The northern limit is attributed to low temperature, but some organisms exist southern limits in their geographic ranges. Because the development of insects is tightly correlated with environment, understanding the formation causes of insects' southern limits could provide theoretical basis for predicting their dispersal and outbreaks. In this article, the mechanisms and influential factors of insects' southern limits in the Northern Hemisphere were summarized from environment, hosts, and human activities. In the low latitude regions, southern limits of insects could be caused by the high temperatures during summer seasons by increasing insect mortalities, decreasing insect reproduction, and disorganizing insect symbionts, as well as caused by the excessive high minimum temperatures during winter seasons by destroying insect diapause rhythm. In addition, the distribution of hosts and human activities also affect the southern limits of insects. Climate warming reveals different impacts on the southern limits of different species of insects. The distribution of most insects will be expanded, while some insects limited by environments will move northward. The changes in southern limits of insects caused by global warming, and differences in southern limits of quarantine insect pests in their native and invasive ranges, as well as the reasons, should be further studied to provide supports for predicting the changes of insect distributions, and also provide novel approaches against insect pests.

Key Words: insects; southern limits; climate; hosts; human activities; global warming

基金项目: 国家重点研发计划资助项目(2018YFC1200400); 中国林科院基本科研业务费专项资助(CAFYBB2017ZF002)

收稿日期: 2018-10-08; **网络出版日期:** 2019-09-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xywang@caf.ac.cn

每种生物都有适宜生存的地理范围,超出适生区域生物往往无法建立种群或完成生活史。生物的地理分布不仅取决于其扩散能力,也会受到环境、气候和生物因素等外界条件的影响^[1]。生物在北半球低纬度地区形成的分布界限,常称为其分布的南界(Southern limits)^[2]。南半球生物分布的南北界,恰好与北半球的称谓相反。本文讨论的分布南界,指北半球生物的分布南界。目前,关于生物地理分布的北界研究较多,仅有少量关于生物分布南界的文献报道^[2](表 1)。研究发现藻类、植物、动物等均存在分布南界^[3-5]。生物分布南界的形成一方面受其自身扩散能力的限制,同时也受外界条件的影响,其中气候是主要影响因素^[6, 7]。在北半球低纬度地区,年均温度和年降水量都高于高纬度地区,夏季易出现极端高温,而冬季平均温度较其适生区高且低温持续时间较短,使生物在低纬度地区形成分布上的极限^[5]。植物和藻类的分布南界往往是由低纬度地区的高温环境引起的^[3, 4],而动物的分布除受环境影响外,还受其食物资源分布的限制^[5]。

昆虫作为动物中的主要类群,其分布受环境和寄主分布的影响较大^[8]。随着气候变暖,大部分昆虫的分布范围将扩大^[9-11],而一些对生境有特殊需求的物种的分布范围将受到限制^[12]。目前仅有关于马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*^[8]、美国白蛾 *Hyphantria cunea*^[13]、秋家蝇 *Musca autumnalis*^[14]、地中海粉螟 *Ephestia kuehniella*^[15] 等昆虫分布南界的报道,且它们形成分布南界的具体原因尚不清楚。明确昆虫分布南界的形成原因,有助于准确预测全球气候变暖趋势下昆虫分布的变化,为危险性有害生物的预防与治理提供应对策略,为利用天敌昆虫进行生物防治提供指导,同时也为一些检疫害虫在其入侵地的分布范围预测和防治提供理论基础。另外,在全球气候变暖的大背景下,生物在其分布南界面临高温和昼夜温差变小等挑战,不同物种对气候变暖的适应能力不同,明确气候变化条件下物种分布南界的变化趋势对保持物种多样性具有重要意义。本文对昆虫地理分布南界的形成原因进行总结,以期对今后昆虫分布南界的研究有所启示。

表 1 部分生物的分布南界
Table 1 The southern limits of some species

物种 Species	分布南界 Southern limits	文献 References
油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	中国,陕西	3
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	日本,九州	16
北美红栎 <i>Quercus rubra</i>	美国,佐治亚州	17
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	中国,广西	18
海带 <i>Saccharina japonica</i>	日本,本州	4
裙带菜 <i>Undaria pinnatifida</i>	日本,鹿儿岛	19
紫菜 <i>Porphyra tenera</i>	日本,鹿儿岛	20
西伯利亚虎 <i>Panthera tigris altaica</i>	中国,河北	21
亚洲锄足蟾 <i>Pelobates syriacus</i>	以色列南部	5
马铃薯甲虫 <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	危地马拉,危地马拉省	8
美国白蛾 <i>Hyphantria cunea</i>	墨西哥,墨西哥城	22
地中海粉螟 <i>Ephestia kuehniella</i>	日本,九州	15, 23
白蜡窄吉丁 <i>Agrilus planipennis</i>	美国,路易斯安那州	24

1 温度对昆虫分布南界形成的影响

昆虫是变温动物,其保持和调节体温的能力较弱。昆虫分布南界的年平均温度较其适生区高,夏季易出现极端高温,而冬季平均温度较高且低温持续时间较短,这些气候因素均会影响昆虫的正常生长发育,最终影响其地理分布。如在适生区以南,冬尺蠖 *Operophtera brumata*^[25]、云杉芽卷蛾 *Choristoneura fumiferana*^[26] 等多种森林昆虫的幼虫孵化期提前,而树木发芽的时间晚于昆虫的孵化期,导致昆虫在该区域无法建立种群^[27]。玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* 在 30℃ 以上不适于存活^[28],麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* 在 27.5℃ 的恒温下未发育到成虫就全部死亡^[29]。已有研究发现,极端气候条件较平均气候变化对昆虫分布产生的影响

更大^[30]。

1.1 高温对昆虫生理的影响

极端高温时昆虫虽然有躲避行为,但其生理结构仍会受到影响,主要包括高温致使虫体水盐平衡被打破、昆虫体壁被破坏、细胞结构发生变化等^[31]。当外界环境温度升高至某一阈值时,昆虫体壁的蜡质层开始瓦解,油脂融化,导致昆虫体壁失水量加剧,昆虫水分的摄入和散失失衡,引起水分胁迫^[32]和体内离子平衡被破坏^[33-34]。热胁迫条件下,小金蝠蛾 *Thitarodes xiaojinensis* 因发生氧化损伤而不能存活^[35]。高温导致昆虫细胞磷脂膜的流动性增强,造成细胞膜不完整和细胞骨架损坏,影响神经传导^[36-37]。高温会对一些昆虫体内的重要酶类产生影响,如黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 在 29℃ 以上饲养时,体内乙酰胆碱酯酶失去活性,不能进行神经传导,最终导致死亡^[38]。

1.2 高温对昆虫生殖力的影响

在低纬度地区,夏季极端高温影响昆虫生殖器官的发育和生殖细胞的生长,最终影响其生殖效率。如 29℃ 以上的高温使天蚕 *Antheraea yamamai* 5 龄幼虫卵巢发育停止,导致其生殖力严重下降^[39]。高温会影响雄虫精细胞囊、睾丸和附腺的发育^[40]。棉铃虫在 33℃ 高温条件下,精细胞囊会发生畸形^[41]。遭遇高温时,黑腹果蝇的精母细胞减数分裂出现异常,雄虫失去生殖能力^[42]。

通常天敌昆虫的抗逆能力较寄主害虫弱,大多数寄生蜂的最适温度范围为 25—28℃^[43-44],当温度超过 28℃ 时,其雌雄性比发生变化,成虫寿命开始缩短^[40]。如半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum*^[45]、玉米螟赤眼蜂 *Trichogramma ostrinae*^[46] 的雌雄性比均会随温度的升高而逐渐降低。椰甲截脉姬小蜂 *Asecodes hispinarum* 在平均温度超过 30℃ 时不能完成世代发育^[44]。寄生蜂雌雄性比失衡,致使其交配和繁殖率严重下降,最终导致种群退化甚至消失^[40]。

1.3 高温对昆虫体内共生菌的影响

很多昆虫体内存在的共生菌可以帮助其适应高温,当共生菌在极端高温下解体时,昆虫会出现死亡或生殖率下降的现象^[47]。如昆虫立克次氏体 *Rickettsia* 的存在提高了 B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 对高温的耐受力^[48]。极端高温下,金毛双色弓背蚁 *Camponotus chromaiodes* 和黑色弓背蚁 *C. pennsylvanicus* 的内共生菌 *Blochmannia* 99% 以上均会失去活性,导致其耐热能力显著降低^[49]。当环境温度达到 33℃ 时,家蚕追寄蝇 *Exorista sorbillans* 体内的共生菌沃尔巴克氏体 *Wolbachia* sp. 消失,沃尔巴克氏体解体后严重影响家蚕追寄蝇的生殖率^[50]。Prado 和 Almeida^[51] 报道在 30℃ 以上的温度下培养喜绿蝽 *Acrosternum hilare* 和卷心菜蚜蝽 *Murgantia histrionica*,其体内的共生菌在两代后消失,最终导致它们无法繁殖。高温也可导致一些寄生性天敌体内的共生菌失活,降低寄生蜂的环境适应性和控害能力^[40]。

1.4 低温对昆虫滞育的影响

昆虫的滞育可由光周期和温度诱导^[52],低纬度地区秋季平均温度和冬季最低温度过高等影响昆虫滞育,导致其形成分布南界^[53]。一般来说,昆虫的分布南界与其适生区存在明显的气候差异,冬季平均温度较其适生区高,光周期也相对较长,导致一些昆虫在分布南界不滞育或者滞育期缩短,滞育强度减弱^[54]。如北美瓶草蚊 *Wyeomyia smithii*^[55]、二斑叶螨 *Tetranychus urticae*^[56] 等低纬度地区种群的滞育强度较高纬度地区弱。一部分稻绿蝽 *Nezara viridula* 成虫在秋季平均气温偏高条件下不滞育,继续产卵,致使孵化后的子代无法度过冬季;而这部分成虫到 9 月中旬之后才进入滞育,导致物候失衡、繁殖困难,最终亲代和子代全部死亡^[57]。

滞育的解除通常需要经历一定时间的低温,一些昆虫进入滞育后由于冬季低温持续时间过短而无法解除滞育。如棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 需要在 3℃ 下保持 15d 才能解除滞育^[58]。一般马铃薯甲虫需要在低于 10℃ 的环境条件下持续 5 个月才能解除滞育、顺利完成生活史^[8]。低温维持葡萄卷叶蛾 *Endopiza viteana* 蛹的滞育状态,当积温达到 148 日度时滞育才解除^[59]。低温条件下长角直斑腿蝗 *Stenocatantops splendens* 成虫更容易解除滞育^[60]。

2 寄主对昆虫分布南界形成的影响

2.1 寄主植物对植食性昆虫分布南界的影响

植食性昆虫分布南界的形成除受温度等影响外,也受寄主植物的影响,寄主植物对植食性昆虫的生长发育和分布等起着直接的调控作用。寄主植物为植食性昆虫提供氨基酸、维生素、甾醇等营养物质以及必要的活动场所。不同地区的寄主植物种类存在差异,其体内营养成分的品质和含量也明显不同^[61]。此外,为免受植食性昆虫危害,植物可产生多种不同的毒素、拒食剂等抗性物质来抑制昆虫的生长发育、免疫反应和基因表达^[62]。

为完成正常的生长发育,植食性昆虫对寄主植物种类及利用部位进行选择,从而产生食性的分化^[63],单食性和寡食性昆虫的分布受其寄主植物分布的影响更明显^[63-64]。如寡食性昆虫白蜡窄吉丁 *Agrilus planipennis* 只以木犀科 Oleaceae 白蜡属 *Fraxinus* 少数几种植物为食^[65],其在我国的分布范围因受到南方抗性树种光蜡树 *F. griffithii*、中国白蜡 *F. chinensis* 等的限制,目前仅在北方部分地区有发生(内部资料)。马铃薯 *Solanum tuberosum* 是马铃薯甲虫的最适寄主,在马铃薯甲虫分布南界形成中起着重要作用^[8]。盾负泥虫 *Lema scutellaris* 只取食鸭跖草 *Commelina communis*,其分布南界受寄主鸭跖草分布范围的影响较大^[66]。

2.2 寄主对天敌昆虫分布南界的影响

天敌昆虫包括捕食性和寄生性两类^[67],寄主昆虫主要针对天敌昆虫中的寄生性类群而言,寄生性昆虫特定阶段的正常生长发育和生活史的完成需要依靠寄主昆虫。在取食消耗寄主营养的过程中,寄生性昆虫会受到来自寄主昆虫的免疫系统等多方面的抵抗作用。为顺利完成发育和繁殖,寄生性昆虫发展出一系列针对寄主昆虫的调控机制。经过长期的相互作用,不同的寄生性昆虫的寄主专化性和寄主适应性差异更加明显,寄生性昆虫表现出更强的寄主偏好性^[68],因此寄生性昆虫的种群动态和空间分布格局会受到寄主种类、大小、虫态、虫体生理状况、行为习性、及适生环境等多种因素的影响^[69]。如烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 专性寄生有翅桃蚜 *Myzus persicae*,后者的迁飞行为有利于该寄生蜂的传播扩散^[70]。板栗潜叶蝇 *Cameraria ohridella* 的分布、传播扩散方向及种群密度均对其小蜂类天敌存在影响,其中该寄主昆虫的种群密度对小蜂产生的影响最为显著^[71]。恩蚜小蜂 *Encarsia aleurochitonis*、桠角蚜小蜂 *Eretmocerus rajasthanicus* 等主要寄生烟粉虱,其分布范围受寄主粉虱的种类和空间分布状况等因素的限制^[72]。

一般来说,天敌昆虫直接或间接以植食性昆虫为食,其搜寻食料的行为较为复杂,包括远距离定向和近距离定位等,搜寻过程中除受自身的视觉、嗅觉等影响外,还会受到取食对象植食性昆虫及其寄主植物等多种因素的影响^[73]。一般认为天敌昆虫对取食对象的定位主要依靠植物遭受害虫为害后所释放的挥发性物质^[74]。如小黑瓢虫 *Delphastus catalinae* 专性捕食烟粉虱,主要通过感受烟粉虱的寄主植物所释放的挥发性物质来搜寻猎物^[75]。二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis* 利用受到二化螟 *Chilo suppressalis* 危害的水稻所释放的化合物来进行定位^[76]。水果受到桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 危害后产生的挥发物对阿里山潜蝇茧蜂 *Fopius arisanu* 具有引诱效果^[77]。因此,植食性昆虫寄主植物的种类、适生环境和健康状况等都会在一定程度上间接影响天敌昆虫的分布南界。需要注意的是,天敌昆虫包括专食性、广食性等类群,广食性天敌对取食对象的选择范围较大,受寄主或猎物的限制作用较小^[78];而专食性昆虫因取食对象单一,因此受取食对象及其寄主植物的影响更大。

3 人类活动对明确昆虫分布南界的影响

昆虫本身的迁飞和扩散行为较为复杂^[79],一些种类当前的自然分布或许远未到达南界,而人类活动在一定程度上可能会加速其扩散。在全球气候变暖和国际贸易快速发展的背景下,昆虫的传播扩散受人类活动的影响加剧。不同地区间货物流通加快,苗木材料和木制加工产品的运输往来逐渐增多,昆虫被携带和传播的机会相应增大。昆虫一旦扩散至条件适宜的环境中就极有可能成功定殖,从而扩大其分布范围。

表 2 一些昆虫分布南界形成的主要原因

Table 2 Main causes of the southern limits in some insects

物种 Species	原因 Causes	文献来源 References
禾谷缢管蚜 <i>Rhopalosiphum padi</i>	与寄主不同步	27
广聚萤叶甲 <i>Ophraella communa</i>	寄主分布范围较小	63
杂拟谷盗 <i>Tribolium confusum</i>	昆虫神经传导受高温影响	37
黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	虫体酶类活性受高温限制	38
天蚕 <i>Antheraea yamamai</i>	极端高温影响昆虫生殖	39
阿里山潜蝇茧蜂 <i>Fopius arisanus</i>	雌雄成虫对高温的耐受力不同	80
金毛双色弓背蚁 <i>Camponotus chromaiodes</i>	虫体共生菌对高温不耐受	49
马铃薯甲虫 <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	昆虫无法解除滞育	8

4 结语与展望

昆虫的分布南界是指其在自然状况下的地理分布界限,但昆虫本身就具有扩散和迁移的能力,而后者会受环境、遗传、分子等多方面的调控^[80],因此明确这一界限并不容易。目前大部分昆虫的分布南界尚不清楚,其形成原因除受外界环境条件影响外^[14],如极端高温限制昆虫正常生殖发育^[81],冬季低温较高导致昆虫无法打破滞育^[8]等,寄主也是重要的影响因素。

随着全球气候逐渐变暖,大部分植物的分布范围扩大,导致一些植食性昆虫的分布南界发生相应改变^[82]。对全球气候变化的预测分析认为,2100 年地中海粉螟的分布将随气候变暖北移,分布面积收缩,日本西部的四国和九州不再适宜其定殖^[53]。对“寄主植物—植食性昆虫—寄生性天敌”三级营养体系结构来说,气候变暖将使受低温限制的寄主植物和昆虫的分布范围向两极扩大,这些昆虫可能挤占另外一些原本处于分布南界的昆虫的生态位从而形成竞争,最终导致分布南界北移^[82-83]。

在全球气候变化的背景下,昆虫的地理分布将随温度的升高发生一系列变化^[82],正确估计气候变暖对昆虫分布南界的影响,分析害虫分布南界的变化趋势,可为评估害虫对低纬度地区生态环境和农林生产的危害提供理论依据。而研究昆虫分布南界形成的原因和影响因素,探明昆虫适宜生长发育的最适温区,结合寄主植物分布,也可以为合理造林提供科学指导。一些检疫害虫由于受到人为措施的影响,其分布范围较适生区小,而一旦突破检疫封锁,这些害虫将逐渐扩散至其他适生区。人类活动虽然不会改变昆虫的自然分布南界,但可以通过人工检疫等手段控制害虫的传播扩散^[84],在害虫防治生产实践中发挥一定作用。

参考文献 (References):

- [1] McCulloch G A, Wallis G P, Waters J M. Does wing size shape insect biogeography? Evidence from a diverse regional stonefly assemblage. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(1): 93-101.
- [2] Schmidt K P. Faunal realms, regions, and provinces. *The Quarterly Review of Biology*, 1954, 29(4): 322-331.
- [3] 张雷, 刘世荣, 孙鹏森, 王同立. 气候变化对物种分布影响模拟中的不确定性组分分割与制图——以油松为例. *生态学报*, 2011, 31(19): 5749-5761.
- [4] Watanabe Y, Nishihara G N, Tokunaga S, Terada R. Effect of irradiance and temperature on the photosynthesis of a cultivated red alga, *Pyropia tenera* (= *Porphyra tenera*), at the southern limit of distribution in Japan. *Phycological Research*, 2014, 62(3): 187-196.
- [5] Degani G. The habitats, burrowing behavior, physiology adaptation and life cycle of Spadefoot toads (*Pelobates syriacus*, Boettger, 1869) at the southern limit of its distribution in Israel. *Open Journal of Animal Sciences*, 2015, 5(3): 249-257.
- [6] Grinnell J. Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist*, 1917, 51(602): 115-128.
- [7] Martínez B, Arenas F, Rubal M, Burgués S, Esteban R, García-Plazaola I, Figueroa F L, Pereira R, Saldaña L, Sousa-Pinto I, Trilla A, Viejo R M. Physical factors driving intertidal macroalgae distribution: physiological stress of a dominant fucoid at its southern limit. *Oecologia*, 2012, 170(2): 341-553.
- [8] 梁忆冰, 林伟, 王跃进, 徐亮, 翟图娜, 陆平, 克依木, 张兰. 生态因子在马铃薯甲虫地理分布中的作用. *植物检疫*, 1999, 13(5):

- 257-262.
- [9] Hughes J, Fall A, Safranyik L, Lertzman K. Modeling the Effect of Landscape Pattern on Mountain Pine Beetles. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre Information Report BC-X-407. Victoria, British Columbia; Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre Information, 2002.
- [10] Vanhanen H, Veteli T O, Päivinen S, Kellomäki S, Niemela 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.
- [11] Jönsson A M, Appelberg G, Harding S, Bärting L. Spatiotemporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology*, 2009, 15(2): 486-499.
- [12] Hof A R, Svahlin A. The potential effect of climate change on the geographical distribution of insect pest species in the Swedish boreal forest. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2015, 31(1): 1-18.
- [13] 张龙娃, 康克, 刘玉军, 张晶, 孙龙, 詹成, 黄长春, 蒋丽雅, 叶开云, 丁德贵. 美国白蛾高毒力球孢白僵菌菌株筛选. *昆虫学报*, 2016, 59(1): 111-118.
- [14] Fowler F E, Chirico J, Sandelin B A, Mullens B A. Seasonality and diapause of *Musca autumnalis* (Diptera: Muscidae) at its southern limits in North America, with observations on *Haematobia irritans* (Diptera: Muscidae). *Journal of Medical Entomology*, 2015, 52(6): 1213-1224.
- [15] Hirao M. A survey of infestation of Indian meal moth by pheromone trap at house environments. *The Japanese Society of Pestology*, 1996, 11(1): 18-23.
- [16] 孙晓红. 中国红松地理分布与气候的关系研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2012.
- [17] Werten T M, McGuire M A, Teskey R O. Higher growth temperatures decreased net carbon assimilation and biomass accumulation of northern red oak seedlings near the southern limit of the species range. *Tree Physiology*, 2011, 31(12): 1277-1288.
- [18] 刘建峰, 康峰峰. 杉木潜在适生区及其对气候变化的响应. *西南林学院学报*, 2010, 30(5): 22-24, 32-32.
- [19] Watanabe Y, Nishihara G N, Tokunaga S, Terada R. The effect of irradiance and temperature responses and the phenology of a native alga, *Undaria pinnatifida* (Laminariales), at the southern limit of its natural distribution in Japan. *Journal of Applied Phycology*, 2014, 26(6): 2405-2415.
- [20] Xu G, Endo H, Agatsuma Y. Effect of increased seawater temperature on biomass, growth, and maturation of *Saccharina japonica* near its southern limit in northern Japan. *Journal of Applied Phycology*, 2015, 27(3): 1263-1270.
- [21] 文榕生, 张明海. 中国历史上的虎(*Panthera tigris*)亚种名称及分布地. *野生动物学报*, 2016, 37(1): 5-14.
- [22] 季荣, 谢宝瑜, 李欣海, 高增祥, 李典谟. 外来入侵种—美国白蛾的研究进展. *应用昆虫学报*, 2003, 40(1): 13-18.
- [23] 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.
- [24] USDA. United States Department of Agriculture, Animal and Plant Health Inspection Service, Emerald ash borer, 2019-2-1 [2019-2-20]. <https://www.aphis.usda.gov/aphis/ourfocus/planthealth/plant-pest-and-disease-programs/pests-and-diseases/emerald-ash-borer>.
- [25] Dantec C F, Vitasse Y, Bonhomme M, Louvet J M, Kremer A, Delzon S. Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range. *International Journal of Biometeorology*, 2014, 58(9): 1853-1864.
- [26] Thomson A J, Benton R. A 90-year sea warming trend explains outbreak patterns of western spruce budworm on Vancouver Island. *The Forestry Chronicle*, 2007, 83(6): 867-869.
- [27] Newman J A. Climate change and the fate of cereal aphids in Southern Britain. *Global Change Biology*, 2005, 11(6): 940-944.
- [28] 王永宏, 苏丽, 仵均祥. 温度对玉米蚜种群增长的影响. *应用昆虫学报*, 2002, 39(4): 277-280.
- [29] Dean G J. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 1974, 63(3): 401-409.
- [30] Downing J, Borrero H, Liu H. Differential impacts from an extreme cold spell on subtropical vs. tropical specialist bees in southern Florida. *Ecosphere*, 2016, 7(5): e01302.
- [31] 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.
- [32] Gibbs A G. Lipid melting and cuticular permeability: new insights into an old problem. *Journal of Insect Physiology*, 2002, 48(4): 391-400.
- [33] Hallman G J, Denlinger D L. Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management. Oxford: Westview Press, 1998: 7-55.
- [34] 宋菁. 荒漠甲虫水分散失和补充过程中血淋巴内离子、能量物质及其能量变化[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2008.
- [35] 王梦龙, 朱未, 张继红, 徐安英, 王红托, 李瑄, 周桂灵, 张寰, 秦启联. 氧化损伤是热胁迫下小金蝇蛾幼虫不能存活的重要原因. *昆虫学报*, 2014, 57(7): 769-776.
- [36] Walter M F, Biessmann H, Petersen N S. Heat shock causes the collapse of the intermediate filament cytoskeleton in *Drosophila* embryos.

- Developmental Genetics, 1990, 11(4): 270-279.
- [37] Boina D, Subramanyam B. Relative Susceptibility of *Tribolium confusum* life stages exposed to elevated temperatures. *Journal of Economic Entomology*, 2004, 97(6): 2168-2173.
- [38] Mutero A, Bride J M, Pralavorio M, Fournier D. *Drosophila melanogaster* acetylcholinesterase: Identification and expression of two mutations responsible for cold- and heat-sensitive phenotypes. *Molecular and General Genetics*, 1994, 243(6): 699-705.
- [39] 叶恭银, 胡萃, 龚和. 高温对珍贵绢丝昆虫——天蚕卵巢生长发育的影响. *生态学报*, 2000, 20(3): 490-494.
- [40] 蒋丰泽, 郑灵燕, 郭技星, 张古忍. 温度对昆虫繁殖力的影响及其生理生化机制. *环境昆虫学报*, 2015, 37(3): 653-663.
- [41] 郭慧芳, 陈长琨, 李国清, 陈文武, 王荫长. 高温胁迫影响雄性棉铃虫生殖力的生理机制. *棉花学报*, 2002, 14(2): 85-90.
- [42] Zhukova M V, Voronin D A, Kiseleva E V. High temperature initiates changes in *Wolbachia* ultrastructure in ovaries and early embryos of *Drosophila melanogaster*. *Cell and Tissue Biology*, 2008, 2(5): 546-556.
- [43] 杨怀文. 我国农业害虫天敌昆虫利用三十年回顾(上篇). *中国生物防治学报*, 2015, 31(5): 603-619.
- [44] 唐超, 彭正强, 陈开宁, 吕宝乾, 金启安, 周锦霞, 符悦冠, 万方浩. 温度对椰甲截脉姬小蜂功能反应的影响. *中国生物防治学报*, 2007, 23(1): 11-13.
- [45] 原建强, 李欣. 半闭弯尾姬蜂性比的影响因素研究. *河南农业大学学报*, 2008, 42(3): 334-336.
- [46] 王丹. 广西甘蔗螟虫卵寄生蜂种类及螟黄赤眼蜂应用技术研究[D]. 南宁: 广西大学, 2015.
- [47] 单红伟, 刘树生, 刘银泉. 昆虫共生体对不利温度的响应. *植物保护学报*, 2016, 43(1): 24-31.
- [48] Brumin M, Kontsedalov S, Ghanim M. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. *Insect Science*, 2011, 18(1): 57-66.
- [49] Fan Y L, Wernegreen J J. Can't take the heat: high temperature depletes bacterial endosymbionts of ants. *Microbial Ecology*, 2013, 66(3): 727-733.
- [50] Guruprasad N M, Mouton L, Puttaraju H P. Effect of *Wolbachia* infection and temperature variations on the fecundity of the Uzifly *Exorista sorbillans* (Diptera: Tachinidae). *Symbiosis*, 2011, 54(3): 151-158.
- [51] Prado S S, Almeida R P P. Role of symbiotic gut bacteria in the development of *Acrosternum hilare*, and *Murgantia histrionica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2009, 132(1): 21-29.
- [52] 王满囤, 李周直. 昆虫滞育的研究进展. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2004, 28(1): 71-76.
- [53] 陈瑜, 马春森. 气候变暖对昆虫影响研究进展. *生态学报*, 2010, 30(8): 2159-2172.
- [54] Masaki S. Ecophysiological consequences of variability in diapause intensity. *European Journal of Entomology*, 2002, 99(2): 143-154.
- [55] Bradshaw W E, Lounibos L P. Evolution of dormancy and its photoperiodic control in pitcher-plant mosquitoes. *Evolution*, 1977, 31(3): 546-567.
- [56] Koveos D S, Kroon A, Veerman A. Geographic variation of diapause intensity in the spider mite *Tetranychus urticae*. *Physiological Entomology*, 1993, 18(1): 50-56.
- [57] 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.
- [58] Chen C, Xia Q W, Fu S, Wu X F, Xue F S. Effect of photoperiod and temperature on the intensity of pupal diapause in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, 2014, 104(1): 12-18.
- [59] Tobin P C, Nagarkatti S, Saunders M C. Diapause maintenance and termination in grape berry moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 2002, 31(4): 708-713.
- [60] Zhu D H, Cui S S, Fan Y S, Liu Z W. Adaptive strategies of overwintering adults: Reproductive diapause and mating behavior in a grasshopper, *Stenocatanops splendens* (Orthoptera: Catantopidae). *Insect Science*, 2013, 20(2): 235-244.
- [61] 王倩倩, 王蕾, 李克斌, 曹雅忠, 尹姣, 肖春. 不同寄主植物对草地螟的营养作用及消化酶的影响. *植物保护*, 2015, 41(4): 46-51.
- [62] Kariyat R R, Portman S L. Plant-herbivore interactions: Thinking beyond larval growth and mortality. *American Journal of Botany*, 2016, 103(5): 789-791.
- [63] 曹振军. 入侵豚草的天敌广聚萤叶甲的寄主选择性及潜在分布区预测[D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
- [64] 彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦. 普通昆虫学(第二版). 北京: 中国农大出版社, 2006: 244-246, 416-425.
- [65] Wallander. Systematics and floral evolution in *Fraxinus* (Oleaceae). *Belgische Dendrologie Belge*, 2012: 38-58.
- [66] Zhou Z S, Guo J Y, Michaud J P, Li M, Wan F H. Variation in cold hardiness among geographic populations of the ragweed beetle, *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent of *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asterales: Asteraceae), in China. *Biological Invasions*, 2011, 13(3): 659-667.
- [67] 王建红, 邵金丽, 车少臣, 任桂芳. 北京园林绿地昆虫群落功能团的研究. *北京园林*, 2008, 24(1): 18-25.
- [68] 时敏, 陈学新. 我国寄生蜂调控寄主生理的研究进展. *中国生物防治学报*, 2015, 31(5): 620-637.

- [69] 王小艺, 杨忠岐. 多寄主型寄生性天敌昆虫的寄主适应性及其影响因素. 生态学报, 2010, 30(6): 1615-1627.
- [70] 郭近, 冯明光, 陈学新. 烟蚜茧蜂随寄主有翅桃蚜迁飞而被携带扩散的模拟实验. 昆虫学报, 2010, 53(2): 175-182.
- [71] Nováková P, Holuša J, Horák J. The role of geography and host abundance in the distribution of parasitoids of an alien pest. PeerJ, 2016, 4(1): e1592.
- [72] 王竹红, 潘东明, 黄建. 中国烟粉虱寄生蜂资源及其区系分布. 热带作物学报, 2010, 31(9): 1571-1579.
- [73] 王颖娟, 李子忠. 昆虫捕食行为影响因素的研究进展//第八届全国化学生态学学术研讨会论文集. 上海: 第八届全国化学生态学学术研讨会, 2010: 38-38.
- [74] 穆丹, 付建玉, 刘守安, 韩宝瑜. 虫害诱导的植物挥发物代谢调控机制研究进展. 生态学报, 2010, 30(15): 4221-4233.
- [75] 徐桂萍. 烟粉虱寄主植物挥发物对小黑瓢虫引诱作用的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- [76] 张宇皓, 李婷, 莫建初. 二化螟盘绒茧蜂及稻虱缨小蜂对挥发物的嗅觉反应. 应用昆虫学报, 2016, 53(3): 491-498.
- [77] 谷小红, 蔡普默, 杨晴阳, 季清娥, 陈家骅. 阿里山潜蝇茧蜂对橘小实蝇危害诱导水果挥发物的行为反应及主要成分分析. 环境昆虫学报, 2017, 39(4): 820-829.
- [78] 刘雨芳, 李菲, 桂芳艳, 王秀秀, 刘文海, 万方浩. 捕食者对空心莲子草叶甲种群的生物胁迫. 生态学报, 2014, 34(3): 613-620.
- [79] 江幸福, 罗礼智. 昆虫迁飞的调控基础及展望. 生态学报, 2008, 28(6): 2835-2842.
- [80] 耿军灵. 阿里山潜蝇茧蜂大量饲养及对橘小实蝇的控制研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2009.
- [81] Hof A R, Svahlin A. The potential effect of climate change on the geographical distribution of insect pest species in the Swedish boreal forest. Scandinavian Journal of Forest Research, 2016, 31(1): 29-39.
- [82] Hart J L, van de Gevel S L, Sakulich J, Grissino-Mayer H D. Influence of climate and disturbance on the growth of *Tsuga canadensis*, at its southern limit in eastern North America. Trees, 2010, 24(4): 621-633.
- [83] Augustin S, Boonham N, De Kogel W J, Donner P, Faccoli M, Lees D C, Marini L, Mori N, Toffolo E P, Quilici S, Roques A, Yart A, Battisti A. A review of pest surveillance techniques for detecting quarantine pests in Europe. Eppo Bulletin, 2012, 42(3): 515-551.
- [84] 马罡, 马春森. 气候变化下极端高温对昆虫种群影响的研究进展. 中国科学: 生命科学, 2016, 46(5): 556-564.