



全球气候变暖对“植物－害虫－天敌” 互作系统的影响^{*}

姚凤銮 尤民生^{**}

(福建农林大学应用生态研究所 福州 350002)

摘 要 全球气候变化是近来人类关注的焦点问题,其最显著的特征是气候变暖。因为昆虫具有生活周期短、繁殖率高等特点,所以,气候变暖对昆虫的发育、繁殖和存活会产生强烈的直接影响。气候变暖促使一些昆虫提前春天的物候现象,向高纬度或高海拔地区迁移。然而,昆虫在自然界并非孤立地存在,它们与寄主植物和自然天敌相互联系、相互作用,并在长期的进化过程中逐渐适应特定区域的气候条件。因此,全球气候变暖对“植物－害虫－天敌”的种间关系必然产生直接或间接的影响,导致不同昆虫之间以及昆虫与其相关营养层的物种之间的相互关系在气候变化下呈现出时间上的异步性和空间上的错位,从而影响植物的适应性和抗虫性、害虫的发生规律和危害程度以及天敌的种群消长和控害效能。昆虫除了可以通过休眠或滞育的方式在时间上避开高温的影响外,还可以通过迁飞或移动的方式在空间上避开高温的影响,在这种迁移和扩散不同步的情况下可能使害虫食性和取食植物的害虫及其天敌的种类发生变化,从而改变生物群落的组成与结构,影响生态系统的服务和功能。

关键词 全球变暖, 物候, 地理分布, 群落组成, 多样性, 生态系统服务

Impacts of global warming on the interaction between host plants, insect pests and their natural enemies

YAO Feng-Luan YOU Min-Sheng^{**}

(Institute of Applied Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract Global change, especially global warming, has become a global problem and challenge. Because insects have a short generation time and high reproductive rate they are likely to manifest effects of global warming in their development, reproduction and survival. Global warming can potentially affect insects in several ways, such as phenological changes, and latitudinal and altitudinal shifts in distribution. Insects are living in an interactive system with many species of plants and predators, all of which are affected directly or indirectly by changes in temperature. Such influences can lead to large variation in relative growth rates and phenological synchrony of host plants, insect pests and their natural enemies, and such species-specific responses to global warming can change the interactive system of interspecific (food-chain) components. Insects may escape unsuitable temperatures either temporally or spatially. Temporal escape is achieved by dormancy and diapauses whereas spatial escape is achieved by migration and dispersal. Variation in temporal or spatial synchrony can lead to changes in the species composition of communities and resultant changes in ecosystem services and function.

Key words global warming, phenology, geographical distribution, community composition, diversity, ecosystem service

^{*} 资助项目:“973”课题(2011CB100404)、国际科技合作项目(S2011ZR0355)。

^{**} 通讯作者, E-mail: msyou@iae.fjau.edu.cn

收稿日期:2011-10-09, 接受日期:2011-10-29

1 前言

全球气候变化是近来人类共同关注的焦点问题。自然因素(如火山爆发,太阳活动等)和人类活动(如土地利用,城市化等)均可引起气候变化(IPCC,2007)。而现代的气候变化则被认为主要是由人类的生产活动引起的(Oreskes, 2004; IPCC,2007; Anderegg *et al.*, 2010),且以大气 CO₂ 浓度升高及由此引起的全球变暖为主要特征(陈瑜和马春森,2010)。自 1970 年到 2004 年,每年 CO₂ 的排放量增加了 80%。在 1905 年到 2006 年间,地球表面的平均温度大约上升了 0.74℃,近 50 年来温度上升的速率是百年来的 2 倍(IPCC, 2007)。如果人类不采取有效措施,到本世纪末,大气 CO₂ 的浓度会翻一番,全球平均气温也将进一步升高 1.5 ~ 4.5℃(IPCC,2007)。另外,温度升高在时空上的不均匀性致使局部地区的气候变化更加变幻莫测(Easterling *et al.*, 1997; Vose *et al.*, 2005; IPCC,2007),也加剧了极端天气出现的频率(Hoerling and Kumar, 2003; Goswami *et al.*, 2006; Sheffield and Wood, 2008)。

全球气候变化已经给地球上绝大多数的自然生命系统带来巨大影响(Walther *et al.*, 2002; Parmesan and Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Parmesan, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2008),其对昆虫的影响是广泛且深刻的。昆虫是变温动物,生活周期短,繁殖速度快,能积极地响应环境变化。昆虫种类繁多,数量众多,深刻影响农林业生产和人类健康。所以,昆虫不仅是研究全球气候变化的好材料,而且意义重大。到目前为止,已经有学者试图总结气候变化(主要是 CO₂ 浓度升高和气候变暖)对昆虫的直接和间接的影响(Ayres and Lombardero, 2000; Bale *et al.*, 2002; 戈峰和陈法军, 2006; Hance *et al.*, 2007; Menéndez *et al.*, 2007; Netherer and Schopf, 2010; Robinet and Roques, 2010; Matter *et al.*, 2011; Sun *et al.*, 2011),但是,人类对昆虫响应的一般性规律的认识远未达到。因此,研究气候变暖对“植物-害虫-天敌”的影响,有助于从生态系统、生物群落、种间关系的层面阐明害虫对全球气候变暖的响应规律,揭示害虫种群数量变化和灾变的机理,优化害虫预测预报和持续控制的策略与方法(Robinet and Roques, 2010)。

本文综述和分析了全球气候变暖对昆虫及其相关营养层物种的物候变化、地理分布、种间关系等方面的影响,试图阐明气候变暖对昆虫的影响不是孤立的,而是可以通过对营养级联(trophic cascade)相关物种产生直接或间接的作用,影响到生物群落的组成和结构以及生态系统的服务功能(图 1)。

2 气候变暖对物候变化的影响

物候变化是生物响应气候变化最显著的现象之一,这在高纬度地区尤其明显(Menzel *et al.*, 2006a, 2006b; Parmesan, 2007)。近几十年来,由于气候变暖,昆虫提前羽化,提早进行首次飞行,延长飞行持续期以及增加每年的世代数(Roy and Sparks, 2000; Sparks and Menzel, 2002; Forister and Shapiro, 2003; Stefanescu *et al.*, 2003; Harper and Peckarsky, 2006; Braune *et al.*, 2008; Tryjanowski *et al.*, 2010)。而且,不同昆虫或同种昆虫不同性别对温度升高的响应是不一样的。在同一时期内(1952—2004),意大利蜜蜂 *Apis mellifera* (L.) 首现期提前的程度比菜粉蝶 *Pieris rapae* (L.) 快了一周(Gordo and Sanz, 2006)。在同样提前的情况下,雌性紫闪蛱蝶 *Apatura iris* (L.) 的羽化比雄性紫闪蛱蝶快了 5 d(Dell *et al.*, 2005)。

相对于同一营养层的物种,不同营养层的物种由于生理机制和敏感时期的更大差异(Doi *et al.*, 2008),在气候变化条件下,异步性是不可避免的(Durant *et al.*, 2007)。在植物-害虫的相互关系中,害虫要面临更大的压力。Visser 和 Holleman(2001)的研究发现,冬尺蠖 *Operophtera brumata* L. 卵孵化的时间较寄主夏栎(*Quercus robur* L.)的发芽提前了 3 周,致使冬尺蠖幼虫找不到食物而死亡率升高。Satake 等(2006)通过模型研究发现一种茶卷蛾 *Caloptilia theivora* Walsingham 的羽化高峰期和茶叶的采摘期间隔拉大,致使害虫种群数量下降,危害率降低。

在寄主-寄生蜂的相互关系中,早春温度的年度间变异改变寄主和寄生蜂的相对发育进度,从而破坏两者的同步性。在晴冷的早春,庆网蛱蝶 *Melitaea cinxia* L. 能比寄生蜂更早羽化,从而避开专性寄生蜂 *Cotesia melitaeorum* (Wilkinson) 的寄生,而它们之间的同步关系在温暖的早春则维持的更好(van Nouhuys and Lei, 2004)。当然,这

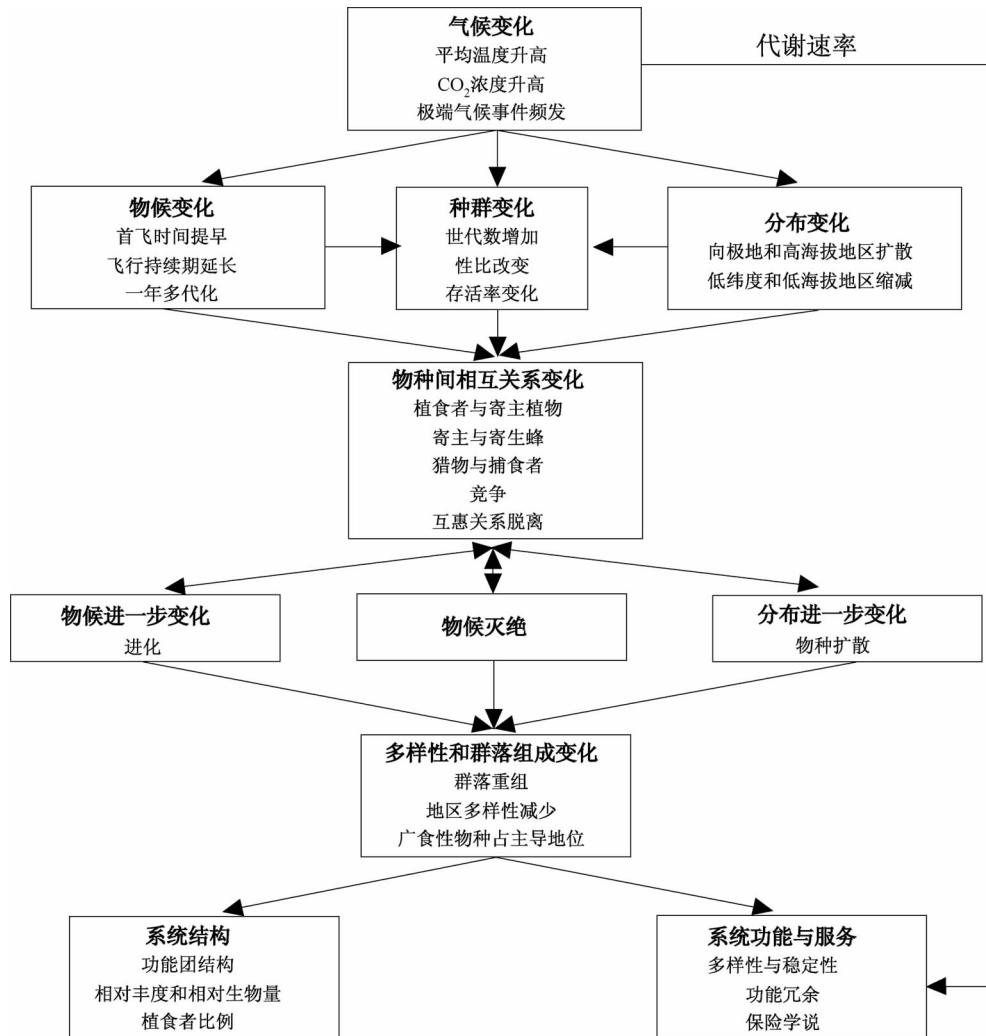


图1 气候变化对昆虫及其种间互作、群落组成及系统结构和功能的影响

(参考 Hughes, 2000; Menéndez, 2007; You and Yao, 2011; 本文作了改进)

Fig. 1 Effects of climate change on individual insect species, species interactions, community composition and ecosystem structure and function (modified from Hughes, 2000; Menéndez, 2007; You and Yao, 2011)

种同步性的打破通常与长期的气候变化联系在一起。Godfray 等(1994)认为每 20 年 1 次的变化频率就可能瓦解这种寄生关系。

在害虫-捕食者的关系中,食虫鸟大山雀 *Parus major* L. 雏鸟的哺育期与 2 种主要蛾类(冬尺蠖和栎绿卷蛾 *Tortrix viridana* L.) 幼虫的盛发期有密切的同步关系。但是由于大山雀产卵和蛾类幼虫发育受不同时期的平均温度影响,所以,当温度变化给它们带来不一致的影响时,它们的同步性就可能被破坏,即当雏鸟需要喂养大量的食物时,蛾类幼虫已经过了种群的高峰期 (Visser *et al.*, 2006)。

处在食物链 4 个不同营养层上的物种对物候

的响应,更好的展示了异步性。Both 等(2009)观测荷兰落叶林中“橡树-害虫-食虫鸟-食雀鹰”各营养层物种在 1985—2005 年间的物候变化,发现橡树 (*Quercus robur* L.) 的发芽略微提前了约 2.9 d (1988—2005),鳞翅目害虫的生物量高峰期提前了 15 d,4 种食虫雀形鸟的孵化日期提前了 7.2 ~ 10 d,然而,最高营养层的食雀鹰 *Accipiter nisus* (L.) 的孵化日期还没有变。

3 气候变暖对地理分布的影响

物种的地理分布主要受温度控制 (Simberloff, 2000), 并且与它们的生理特性密切相关 (Régnière, 2009; Hofmann and Todgham, 2010)。

气候变暖可能促使物种扩散到新的温度适宜地带,同时迫使它们逃离不适宜的温度带(Hughes, 2000)。昆虫同其他动物一样,在气候变暖下,逐渐向高海拔和高纬度地区移动(Parmesan, 1996; Parmesan *et al.*, 1999; Hickling *et al.*, 2006),同时可能缩小在低海拔和低纬度地区的占领范围(Wilson *et al.*, 2005; Thomas *et al.*, 2006)。

当然,物种的扩散迁移也与其自身的生物学和生态学特性如飞行能力、食性的专广性和生境的适应能力等相关。这些生物学和生态学特性的差异也使物种的区域变化响应呈现多样化。然而,目前众多的研究集中在只关注昆虫本身的分布变化响应,却忽视了物种间的相互作用,如竞争、捕食、寄生等同样可以影响物种的分布(Davis *et al.*, 1998)。

在植食者-寄主的系统中,具有更快响应能力的植食者昆虫通常受制于其寄主植物的扩散和适应能力而缩减分布范围(Hodkinson and Bird, 1998)。比如,苹果粉蝶 *Aporia crataegi* L. 由于缺乏寄主植物而被限制在较低海拔地区(Richard *et al.*, 2008)。寄主植物的缺乏也阻止蝴蝶 *Erynnis propertius* (Scudder & Burgess) 进一步向极地扩张(Pelini *et al.*, 2009)。如果植食者昆虫要突破原先寄主植物迁移较慢或适宜性降低所带来的不利影响,它就只能在入侵地适应新的寄主。扩散到高海拔地区的地中海林业害虫松异舟蛾 *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffmüller) 取食分布在那里的非常规寄主植物樟子松(*Pinus sylvestris* L.),并发育良好,在暖冬的翌年常爆发成灾(Hóðar and Zamora, 2004)。白钩蛱蝶 *Polygonia c-album* L. 在新的分布地区偏向取食新的寄主植物榆树(*Ulmus glabra* Husdon) 和大荨麻(*Urtica dioica* L.)(Braschler and Hill, 2007)。

在害虫-寄生蜂的相互关系中,植食者昆虫的扩散可能逃逸自然天敌的控制。过去 30 年向北扩散的英国红边小灰蝶 *Aricia agestis* (Denis & Schiffmüller) 部分逃脱原先天敌的控制,而某些跟随而来的寄生蜂却选择寄生伊眼灰蝶 *Polyommatus Icarus* (Rottemburg),这有利于红边小灰蝶的扩散(Menéndez *et al.*, 2008)。

当然,当我们谈到物种分布变化时,我们就一定会关注,也是目前研究的热点问题即生物入侵。气候变暖对生物入侵的引入、定殖、种群建立及蔓

延扩散 4 个环节均有促进作用(Walther *et al.*, 2009)。而气候变化引起的群落结构变化,也给入侵的生物提供了可利用的生态位,从而恶化生物入侵问题(Ward and Masters, 2007)。在入侵地,变化的气候条件将更加适宜入侵的生物,而非本地物种(Dukes and Mooney, 1999; Chown *et al.*, 2007)。例如, Holway 等(2002)认为不是生物因素,而是非生物环境如气候变化给了阿根廷蚂蚁 *Linepithema humile* Mayr 入侵北美加州的可能性。由于在温暖湿润的环境条件下阿根廷蚂蚁的取食能力更强,所以它具有比当地蚂蚁更强的竞争能力,从而改变入侵地蚂蚁物种组成。另外,入侵的生物可能逃逸天敌的控制作用,所以在新定殖的地方可能具有比当地物种更强的竞争能力(Engelkes *et al.*, 2008)。

4 气候变暖对群落组成的影响

生物在时空上的响应差异,不仅造成同一营养层、相邻营养层甚至食物链的扰动、瓦解,而且更改群落甚至生态系统的组成和结构(Walther, 2010)。在害虫-寄生蜂的相互关系中,两者的异步性常常导致寄生蜂种群数量的下降,甚至可能消亡(Thomson *et al.*, 2010)。但是,如果害虫已经进化到在寄生蜂活动的低谷期进行生长发育,那么气候变化则可能打破这种平衡,提高寄生蜂对害虫的寄生率(Hance *et al.*, 2007)。在加拿大近北极地区,由于低温和短暂的生长季节,极毛虫 *Gynaephora groenlandica* (Wöcke) 的发育极为缓慢,要数年才能完成,而其滞育可能是为避开寄生蜂 *Hyposoter pectinatus* (Thomson) 和寄生蝇 *Exorista thula* Wood 的寄生。如果温度升高促使极毛虫的寄生性天敌的活动高峰期提前,极毛虫则可能遭受更高的寄生率。另外,由于物种对气候变化的响应不同,它们不可能以同样的速度和方式改变地理分布,一旦气候发生变化,原先的群落组成和种间关系将改变,从而出现新的群落组成和结构。Thomson 等(2010)认为第三营养级的物种的迁移定殖能力通常不及第二营养级的物种,致使第二营养级的物种在新的扩散地脱离天敌的控制。

物种的扩散迁移甚至消亡,必定造成当地物种丰富度的变化。以研究较多的蝴蝶为例, Virtanen 和 Neuvonen (1999) 研究发现,芬兰北部

的蝴蝶在气候变暖和生境破碎化下物种丰富度下降了。但是,根据物种多样性地理格局的能量假说,气候变暖会增加北半球物种匮乏和寒冷地带的物种丰富度。Menéndez 等(2006)的研究证实了这一点,他们发现自 1970—1982 年以来,受南方物种北迁的影响,英国的蝴蝶物种丰富度有所增加,而且新的蝴蝶类群中广食者物种占据多数。在不同海拔尺度上,蝴蝶物种向山上迁移致使蝴蝶物种丰富度的最大区域以及原先类似的群落组成均出现在海拔更高的地区(Wilson *et al.*, 2007; Forister *et al.*, 2010)。Forister 等(2010)发现在调查的 10 个点中,有一半地区其蝴蝶物种丰富度下降,这些地区主要集中在低海拔地区,同时,最高的采样点其蝴蝶物种丰富度上升。但是,从总体上看,蝴蝶的物种丰富度呈下降趋势,因为高海拔地区减少的蝴蝶物种数并不能被低海拔地区迁移来的物种全部弥补,尤其是这些对生境条件专一的物种(Wilson *et al.*, 2007; Forister *et al.*, 2010)。相似地,扩散能力强的广食性物种将在群落中占据主导地位。

在气候变暖下,物种之间可能形成新的种间竞争关系,而物种替代也可使群落的组成发生变化。Villalpando 等(2009)发现气候变暖通过对最积极响应高温的物种的影响达到对群落组成的改变。在日本,有 2 种稻绿蝽,东方稻绿蝽(the oriental green stink bug, *Nezara antennata* Scott)和南方稻绿蝽(the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.)),前者在日本广泛分布,而后者原先仅分布在南日本。近 50 年来,南方稻绿蝽逐渐北扩,而且在很多地方替代东方稻绿蝽成为优势种(Musolin, 2007)。适应变暖环境能力强的潜叶蝇物种 *Liriomyza* spp. 在数量上远远超过适应能力差的潜叶蝇物种(Kang *et al.*, 2009)。

5 气候变暖对生态系统的影响

Montoya 和 Raffaelli(2010)认为尽管我们目前难于预测这些新出现的生态系统的动态过程,而且也不容易从种群的响应推测系统的响应,但是,我们却可能预知气候变化带来的改变对系统服务的影响。由于系统中物种存在功能冗余,所以多样性的改变并不一定会影响系统的各项过程,比如说水土保持,不管什么植物都会胜任;扩散的植物和植食者昆虫在入侵地常分别遭受新的植食性

昆虫取食和天敌攻击。无论是专食性物种还是广食性物种,其取食或授粉功能都是一样的。食物网的各营养级联保持一定的结构,维持系统的功能。

入侵印尼的南美潜叶蝇 *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) 在入侵数年后,其种群数量被当地的寄生蜂有效地抑制(Rauf *et al.*, 2000; Hidrayani *et al.*, 2005; Thomson *et al.*, 2010)。通过调查沿澳大利亚东海岸广泛分布的金合欢属植物(主要是 *Acacia falcata* Willdenow), Andrew 和 Hughes(2004, 2005a, 2005b)发现尽管该类植物上的昆虫群体其种类组成随纬度变化而变化,但是根据不同的取食功能团和营养层划分,肉食者和植食者的相对丰度和相对生物量以及它们的比例在纬度间保持不变,说明其结构稳定。通过进一步的移栽试验,Andrew 和 Hughes(2007)发现移栽到低纬度地区的 *Acacia falcata* 与自然分布区内的 *A. falcata* 在植食者比例及植食者物种丰富度上并没有显著差异。但是,与同纬度的 *Acacia leptostachya* Benth 有显著差别。如果这也适用于其他植食者-植物相互作用的系统,那么可以说植物种类决定其植食者的结构特征,而非气候因素。

但是,在模拟草地生态系统“植物-害虫-天敌”三级营养关系的试验中, Barton 和 Schmitz(2009)发现温度升高 3℃ 后,草坪重要害虫红腿蝗 *Melanoplus femurrubrum* (DeGeer) 及其天敌游猎型蜘蛛 *Phidippus rimator* (Walckenaer) 在植株上分布的平均高度不变,而坐待伏击型(sit-and-wait)蜘蛛 *Pisaurina mira* (Walckenaer) 的分布高度却降低了,于是 2 种蜘蛛的生态位有了更多的重叠。温度升高使游猎型蜘蛛对红腿蝗的控制能力显著增强了,而 *P. mira* 对红腿蝗控制能力的变化却不显著。此外,2 种蜘蛛对红腿蝗的联合控制能力均较常温下削弱了,而且 2 种蜘蛛的联合控制效应与坐待伏击型蜘蛛的没有显著差异。这说明存在功能团内种间残杀,即 *P. mira* 取食游猎型蜘蛛而降低了蜘蛛对害虫的控制效能。蜘蛛间关系的变化也间接影响植物群落的生物量。

然而,就算气候变暖没有直接影响生物多样性和生物的相互作用,也可能影响系统功能(Montoya and Raffaelli, 2010; Sarmiento *et al.*, 2010; Yvon-Durocher *et al.*, 2010)。因为气候变暖会影响代谢速率,进而影响系统服务。温度上升,可能

打破植物的 CO_2 光合固定作用和呼出 CO_2 之间的平衡,这样植物固碳量就减少了(Yvon-Durocher *et al.*, 2010)。这也会进一步影响植食者甚至天敌的取食行为和种群动态(Montoya and Raffaelli, 2010)。

6 结语

人类活动引起的气候变暖必然对生态系统产生深刻的影响。在生态系统中,植物、害虫、天敌是重要的组成部分,三者之间在空间、时间、数量等方面相互跟随、相互依存、相互制约,并在长期的进化过程中逐渐适应特定区域和季节的气候条件。因此,全球气候变暖对“植物-害虫-天敌”的种间关系必然产生直接或间接的影响。植物和昆虫的生命活动、新陈代谢与环境温度息息相关,不同物种对温度变化的适应性不同,所以,气候变暖对植物、害虫及其天敌的影响程度存在差异。温度升高除了直接影响昆虫的生长发育和生存繁殖外,同时也影响植物的生长发育进度,由于昆虫和植物对温度升高的响应不同,导致昆虫与植物的物候同步性发生改变,从而影响害虫的正常取食及其发生和发展规律。然而,Hegland 等(2009)认为,尽管植物首次开花和昆虫首次飞行对气候变暖均呈线性关系,但是这种线性反应显然不会恒久不变,即异步性会存在,但不会无限扩大。从长期发展来看,两者物候变化呈非线性关系。

寄主植物为植食性害虫提供生长发育和生存繁衍所必需的营养物质和栖息环境,田间及其周围的其他物种则以捕食、寄生、竞争和共生等方式对害虫产生直接或间接的影响,同样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,气候变暖对植物、害虫和其他物种的影响程度也有差异,导致“植物-害虫-天敌”之间原有的关系发生改变,从而影响植物的适应性和抗虫性,影响害虫的发生规律和危害程度,影响天敌的种群消长和控害效能。气候变暖改变了物种之间的相互关系,并最终影响生物群落的组成和结构,影响生态系统的服务功能。

全球气温将继续升高,物种响应也存在时滞效应(Andrew and Hughes, 2005a; Menéndez *et al.*, 2006),持续观测并加强针对物种互作的研究,有助于全面了解全球气候变化对昆虫及其相关物种之间营养级联乃至生态系统的影响。我们建议:

(1)要进一步关注农林业和卫生方面的重要昆虫,开展针对“植物-害虫-天敌”三级营养关系和“植物-传粉昆虫”的研究(戈峰, 2011),为今后分别制定控制和保护对策提供依据。Mommott 等(2010)认为可以通过挑选繁花植物来延长提供花粉和花蜜的时间,以增加蜜蜂的活动时间,这就有助于传粉昆虫应对气候变化带来的不利影响。(2)要根据功能团和气候响应模式(Andrew and Hughes, 2004),研究气候变化下重要粮食植物和经济植物上昆虫的结构特征,评价植食者的取食强度和天敌的控害效能的变化情况。(3)要综合考虑其他全球变化因素(土地利用方式转变,大气组成成分变化等)对昆虫的影响,如生境变化,土地利用方式改变等与气候变暖的共同作用影响物种的分布,以期提高预测全球变化影响昆虫种群动态、种间关系、群落结构和系统功能的水平 and 能力,为害虫控制、天敌保护和资源利用提供决策依据。

致谢: 本研究在“农业部亚热带农业生物灾害与治理重点开放实验室”、“福建省昆虫生态重点开发实验室”和“福建省高等学校农业生物多样性与生态安全重点实验室”完成,特此致谢!

参考文献 (References)

- Anderegg WRL, Prall JW, Harold J, Schneider SH, 2010. Expert credibility in climate change. *PNAS*, 107(27): 12107—12109.
- Andrew NR, Hughes L, 2004. Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Ecol. Entomol.*, 29(5): 527—542.
- Andrew NR, Hughes L, 2005a. Arthropod community structure along a latitudinal gradient: implications for future impacts of climate change. *Austral Ecol.*, 30(3): 281—297.
- Andrew NR, Hughes L, 2005b. Diversity and assemblage structure of phytophagous hemiptera along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Global. Ecol. Biogeogr.*, 14(3): 249—262.
- Andrew NR, Hughes L, 2007. Potential host colonization by insect herbivores in a warmer climate: a transplant experiment. *Global Change Biol.*, 13(8): 1539—1549.
- Ayres MP, Lombardero MJ, 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and

- pathogens. *Sci. Total. Environ.*, 262(3):263—286.
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biol.*, 8(1):1—16.
- Barton BT, Schmitz OJ, 2009. Experimental warming transforms multiple predator effects in a grassland food web. *Ecol. Lett.*, 12(12):1317—1325.
- Both C, van Asch M, Bijlsma RG, van den Burg AB, Visser ME, 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *J. Anim. Ecol.*, 78(1):73—83.
- Braschler B, Hill JK, 2007. Role of larval host plants in the climate-driven range expansion of the butterfly *Polygonia c-album*. *J. Anim. Ecol.*, 76(3):415—423.
- Braune E, Richter O, Söndgerath D, Suhling F, 2008. Voltinism flexibility of a riverine dragonfly along thermal gradients. *Global Change Biol.*, 14(3):470—482.
- Chown SL, Slabber S, McGeoch MA, Janion C, Leinaas HP, 2007. Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 274(1625):2531—2537.
- Davis AJ, Jenkinson LS, Lawton JH, Shorrocks B, Wood S, 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391(6669):783—786.
- Dell D, Sparks TH, Dennis RLH, 2005. Climate change and the effect of increasing spring temperatures on emergence dates of the butterfly *Apatura iris* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Eur. J. Entomol.*, 102(2):161—167.
- Doi H, Gordo O, Katano I, 2008. Heterogeneous intra-annual climatic changes drive different phenological responses at two trophic levels. *Clim. Res.*, 36:181—190.
- Dukes JS, Mooney HA, 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.*, 14(4):135—139.
- Durant JM, Hjermann DØ, Geir O, Nils Chr S, 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.*, 33(3):271—283.
- Easterling DR, Horton B, Jones PD, Peterson TC, Karl TR, Parker DE, Salinger MJ, Razuvayev V, Plummer N, Jamason P, Folland CK, 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, 277(5324):364—367.
- Engelkes T, Morrien E, Verhoeven KJF, Bezemer TM, Biere A, Harvey JA, McIntyre LM, Tamis WLM, van der Putten WH, 2008. Successful range-expanding plants experience less above-ground and below-ground enemy impact. *Nature*, 456(7224):946—948.
- Forister ML, McCall AC, Sanders NJ, Fordyce JA, Thorne JH, O'Brien J, Waetjen DP, Shapiro AM, 2010. Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. *PNAS*, 107(5):2088.
- Forister ML, Shapiro AM, 2003. Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland california. *Global Change Biol.*, 9(7):1130—1135.
- Godfray HCJ, Hassell MP, Holt RD, 1994. The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts. *J. Anim. Ecol.*, 63(1):1—10.
- Gordo O, Sanz J, 2006. Temporal trends in phenology of the honey bee *Apis Mellifera* (L.) and the small white *Pieris rapae* (L.) in the iberian peninsula (1952—2004). *Ecol. Entomol.*, 31(3):261—268.
- Goswami BN, Venugopal V, Sengupta D, Madhusoodanan MS, Xavier PK, 2006. Increasing trend of extreme rain events over India in a warming environment. *Science*, 314(5804):1442—1445.
- Hance T, van Baaren J, Vernon P, Boivin G, 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annu. Rev. Entomol.*, 2007(52):107—126.
- Harper MP, Peckarsky BL, 2006. Emergence cues of a mayfly in a high-altitude stream ecosystem: potential response to climate change. *Ecol. Appl.*, 16(2):612—621.
- Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes AL, Totland Ø, 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol. Lett.*, 12(2):184—195.
- Hickling R, Roy DB, Hill JK, Fox R, Thomas CD, 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biol.*, 12(3):450—455.
- Hidayani P, Rauf A, Ridland PM, Hoffmann AA, 2005. Pesticide applications on Java potato fields are ineffective in controlling leafminers, and have antagonistic effects on natural enemies of leafminers. *Int. J. Pest Manag.*, 51:181—187.
- Hóðar JA, Zamora R, 2004. Herbivory and climatic warming: a mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodivers. Conserv.*, 13(3):493—500.
- Hodkinson ID, Bird J, 1998. Host-specific insect herbivores as sensors of climate change in arctic and alpine environments. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, 30(1):78—83.
- Hoerling M, Kumar A, 2003. The perfect ocean for

- drought. *Science*, 299(5607): 691—694.
- Hofmann GE, Todgham AE, 2010. Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annu. Rev. Physiol.*, 72: 127—145.
- Holway DA, Suarez AV, Case TJ, 2002. Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: a test with argentine ants. *Ecology*, 83(6): 1610—1619.
- Hughes L, 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.*, 15(2): 56—61.
- IPCC, 2007. IPCC Forth Assessment Report (AR4). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kang L, Chen B, Wei JN, Liu TX, 2009. Roles of thermal adaptation and chemical ecology in *liriomyza* distribution and control. *Annu. Rev. Entomol.*, 54: 127—145.
- Matter SF, Doyle A, Illerbrun K, Wheeler J, Roland J, 2011. An assessment of direct and indirect effects of climate change for populations of the rocky mountain apollo butterfly (*Parnassius smintheus* Doubleday). *Insect Sci.*, 18(4): 385—392.
- Memmott J, Carvell C, Pywell RF, Craze PG, 2010. The potential impact of global warming on the efficacy of field margins sown for the conservation of bumble-bees. *Philos. T. R. Soc. B*, 365(1549): 2071—2079.
- Menéndez R, 2007. How are insects responding to global warming? *Tijdschrift voor Entomologie*, 150(2): 355.
- Menéndez R, González-Megías A, Collingham Y, Fox R, Roy DB, Ohlemüller R, Thomas CD, 2007. Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. *Ecology*, 88(3): 605—611.
- Menéndez R, González-Megías A, Lewis OT, Shaw MR, Thomas CD, 2008. Escape from natural enemies during climate-driven range expansion: a case study. *Ecol. Entomol.*, 33(3): 413—421.
- Menéndez R, Megías AG, Hill JK, Brashler B, Willis SG, Collingham Y, Fox R, Roy DB, Thomas CD, 2006. Species richness changes lag behind climate change. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 273(1593): 1465.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavskú OG, Briede A, Chmielewski FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl Å, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatzczak K, Mäge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger H, Striz M, Susnik A, van Vliet AJH, Wielgolaski F-E, Zach S, Züst ANA, 2006a. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biol.*, 12(10): 1969—1976.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Roy DB, 2006b. Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change. *Global. Ecol. Biogeogr.*, 15(5): 498—504.
- Montoya JM, Raffaelli D, 2010. Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philos. T. R. Soc. B*, 365(1549): 2013—2018.
- Musolin DL, 2007. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change. *Global Change Biol.*, 13(8): 1565—1585.
- Netherer S, Schopf A, 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—general aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecol. Manag.*, 259(4): 831—838.
- Oreskes N, 2004. Beyond the ivory tower: the scientific consensus on climate change. *Science*, 306(5702): 1686.
- Parmesan C, 1996. Climate and species' range. *Nature*, 382(6594): 765—766.
- Parmesan C, 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 37(1): 637—669.
- Parmesan C, 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biol.*, 13(9): 1860—1872.
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M, 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399(6736): 579—583.
- Parmesan C, Yohe G, 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37—42.
- Pelini SL, Dzurisin JDK, Prior KM, Williams CM, Marsico TD, Sinclair BJ, Hellmann JJ, 2009. Translocation experiments with butterflies reveal limits to enhancement of poleward populations under climate change. *PNAS*, 106(27): 11160—11165.
- Rauf A, Shepard BM, Johnson MW, 2000. Leafminers in vegetables, ornamental plants and weeds in Indonesia: surveys of host crops, species composition and parasitoids. *Int. J. Pest Manag.*, 46: 257—266.
- Régnière J, 2009. Predicting insect continental distributions from species physiology. *Unasylva*, 60: 37—42.
- Richard MM, David G, Owen TL, Javier G, Sonia BD, Robert JW, 2008. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous

- insect. *J. Anim. Ecol.*, 77(1):145—155.
- Robinet C, Roques A, 2010. Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integr. Zool.*, 5(2):132—142.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA, 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421(6918):57—60.
- Rosenzweig C, Karoly D, Vicarelli M, Neofotis P, Wu Q, Casassa G, Menzel A, Root TL, Estrella N, Seguin B, Tryjanowski P, Liu C, Rawlins S, Imeson A, 2008. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 453(7193):353—357.
- Roy DB, Sparks TH, 2000. Phenology of british butterflies and climate change. *Global Change Biol.*, 6(4):407—416.
- Sarmiento H, Montoya JM, Vázquez-Domínguez E, Vaqué D, Gasol JM, 2010. Warming effects on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions? *Philos. T. R. Soc. B*, 365(1549):2137—2149.
- Satake A, Ohgushi T, Urano S, Uchimura K, 2006. Modeling population dynamics of a tea pest with temperature-dependent development: predicting emergence timing and potential damage. *Ecol. Res.*, 21(1):107—116.
- Sheffield J, Wood E, 2008. Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Clim. Dynam.*, 31(1):79—105.
- Simberloff D, 2000. Global climate change and introduced species in united states forests. *Sci. Total. Environ.*, 262(3):253—261.
- Sparks TH, Menzel A, 2002. Observed changes in seasons: an overview. *Int. J. Climatol.*, 22(14):1715—1725.
- Stefanescu C, Puelas J, Filella I, 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest mediterranean basin. *Global Change Biol.*, 9(10):1494—1506.
- Sun YC, Yin J, Chen FJ, Wu G, Ge F, 2011. How does atmospheric elevated CO₂ affect crop pests and their natural enemies? Case histories from China. *Insect Sci.*, 18(4):393—400.
- Thomas CD, Franco A, Hill JK, 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends Ecol. Evol.*, 21(8):415—416.
- Thomson LJ, Macfadyen S, Hoffmann AA, 2010. Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biol. Control*, 52(3):296—306.
- Tryjanowski P, Pawlikowski T, Pawlikowski K, Banaszak-Cibicka W, Sparks T, 2010. Does climate influence phenological trends in social wasps (Hymenoptera: Vespinae) in Poland? *Eur. J. Entomol.*, 107(2):203—208.
- van Nouhuys S, Lei G, 2004. Parasitoid-host metapopulation dynamics: the causes and consequences of phenological asynchrony. *J. Anim. Ecol.*, 73(3):526—535.
- Villalpando SN, Williams R, Norby RJ, 2009. Elevated air temperature alters an old-field insect community in a multifactor climate change experiment. *Global Change Biol.*, 15(4):930—942.
- Virtanen T, Neuvonen S, 1999. Climate change and macrolepidopteran biodiversity in finland. *Chemosphere*, 1(4):439—448.
- Visser ME, Holleman LJM, 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 268(1464):289.
- Visser ME, Holleman LJM, Gienapp P, 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, 147(1):164—172.
- Vose RS, Easterling DR, Gleason B, 2005. Maximum and minimum temperature trends for the globe: an update through 2004. *Geophys. Res. Lett.*, 32(23):L23822.
- Walther GR, 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philos. T. R. Soc. B*, 365(1549):2019.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F, 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879):389—395.
- Walther GR, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarošík V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov VE, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilà M, Vohland K, Settele J, 2009. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.*, 24(12):686—693.
- Ward NL, Masters GJ, 2007. Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Global Change Biol.*, 13(8):1605—1615.
- Wilson RJ, Gutiérrez D, Gutiérrez J, Martínez D, Agudo R, Monserrat VJ, 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecol. Lett.*, 8(11):1138—1146.

- Wilson RJ, Gutiérrez D, Gutiérrez J, Monserrat VJ, 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biol.*, 13(9):1873—1887.
- You MS, Yao FL, 2011. Impact of global climate change on the “host plants-herbivores-natural enemies” interacting system. Invited speech at the Shuangqing Forum, a Special Workshop on Global Climate Change and Integrated Pest Management, Zhengzhou, Henan, 25—27 September 2011.
- Yvon-Durocher G, Jones JI, Trimmer M, Woodward G, Montoya JM, 2010. Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Philos. T. R. Soc. B*, 365 (1549): 2117—2126.
- 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.
- 戈峰, 2011. 应对全球气候变化挑战的昆虫学研究. *应用昆虫学报*, 48 (5):1117—1122.
- 戈峰, 陈法军, 2006. 大气 CO₂ 浓度增加对昆虫的影响. *生态学报*, 26(3):935—944.