



昆虫对全球气候变化的响应与适应性^{*}

孙玉诚^{**} 郭慧娟 戈 峰^{***}

(中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘 要 昆虫对全球气候变化响应研究是全球变化生物学研究的重要分支,其主要研究气候变化下昆虫响应的特征、机制与规律。自 20 世纪 80 年代以来,已逐步成为昆虫学和生态学领域的研究热点。本文综述了国内外有关昆虫响应温度、大气 CO₂ 浓度升高、O₃ 浓度升高、干旱降雨、大气氮沉降的研究进展,重点解析了我国在这些领域所取得的成就,并通过亮点分析和领域概括,提出了我国与国际上研究在方法、系统、思路上的差异。由此,基于我国现有发展状况和国际前沿发展趋势,提出未来气候变化昆虫学的发展方向。

关键词 昆虫, 气候变化, 全球变暖, 二氧化碳升高, 臭氧升高, 干旱降雨, 大气氮沉降

Progress in research on the responses of insects to global climate change

SUN Yu-Cheng^{**} GUO Hui-Juan GE Feng^{***}

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract The study of insect responses to global climate change is an important branch in the field of global change biology which is concerned with the characteristics, mechanism and rules involved in insect responses to climate change. Insect responses to global climate change have gradually become a hot topic in Entomology and Ecology since the 1980s. In recent years, a series of important findings have been made by Chinese scholars in this field, which has also been a focus of research for the international community. This review mainly focuses on the 5 most widely studied, key factors involved in global climate change. We provide an overview of the progress in research on insect responses to global warming, elevated CO₂ and O₃, moisture, and atmospheric nitrogen deposition. By highlighting specific case studies and summarizing overall progress in the field, we compare research methods, systems and ideas in China with those in other countries. Finally, we suggest directions for future research in this field based on the current situation.

Key words insect, climate change, global warming, elevated CO₂, elevated O₃, drought and precipitation, atmospheric nitrogen deposition

全球气候变化是当今人类社会可持续发展面临的最严峻挑战之一,是大尺度、多因素共同作用的结果,涵盖了全球范围或者区域尺度气候变化导致的多种环境要素的变化,是生态学和地学研究的热点领域方向。昆虫对全球气候变化响应研究是全球变化生物学研究的重要分支,主要

研究气候变化下昆虫响应的特征、机制与规律。自 20 世纪 80 年代以来,逐步成为昆虫学和生态学领域的研究热点。昆虫作为生物多样性最重要组成部分,由于其具有种类多、数量大,发育历期短等特点,逐步成为研究气候变化生物学核心科学问题的模式动物,在揭示生物体对环境变化

^{*} 资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金青年项目 (31500332)

^{**}第一作者 First author, E-mail: sunyc@ioz.ac.cn

^{***}通讯作者 Corresponding author, E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2017-03-10, 接受日期 Accepted: 2017-04-28

的响应规律和适应机制的研究中发挥重要作用。不仅如此,昆虫类群中的农林害虫是制约农林生产的重要因素;而传粉昆虫、天敌昆虫、土壤昆虫则分别在生态系统中发挥着传粉、控害、分解相关的服务功能,它们的群落组成、结构功能、演替规律在生态系统和生物多样性维持、粮食作物安全和社会经济发展中具有重要作用,因此,深入理解这些类群对全球气候变化的响应和反馈可以为人类应对气候变化的挑战提供重要理论基础。

一般而言,气候变化是指经过相当一段时间的观察,由自然因素或者人类活动引起的全球性或区域性气候因素的改变。目前,被普遍关注的全球气候变化问题主要包括:全球变暖、海平面上升、极端气候、温室气体升高、降水干旱、UVB 辐射等。我国是气候变化领域科学研究的发起国之一,在气候变化昆虫学领域也取得了一系列科技成果,并为国家应对气候变化贡献力量。本学科主要通过样地调查、人工模拟、围栏实验、模型预测等方法,评估并预测了全球气候变化的影响效应,从昆虫的分子、生理、个体、种群、群落等多个层次开展对气候变化的响应研究,旨在深入系统地认识全球气候变化背景下昆虫的响应规律与适应性机制,揭示害虫区域性暴发机理,对全球气候变化背景下害虫发生提出预警。

本文重点综述了国内外有关昆虫响应温度、大气 CO₂ 浓度升高、O₃ 浓度升高、干旱降雨、大气氮沉降的研究进展,并基于我国在这些领域所取得的成就以及国际前沿发展趋势,提出未来气候变化昆虫学的发展方向。

1 代表性研究进展

1.1 全球变暖与极端温度

全球变暖是全球气候变化中最重要的特征,根据 IPCC 报告,1880—2012 年世界的平均气温上升了 0.85°C,并有可能到本世纪末,世界的平均气温升高 4.8°C。不同于极端高低温对昆虫生理代谢的影响,全球变暖是大尺度、长时间、较缓和的环境温度变化方式,由于昆虫是变温动

物,其发育速率和生理代谢与环境温度在一定范围成正相关,因此,一般而言,全球变暖将导致昆虫:

(1) **分布区域扩大,向高海拔和高纬度地区扩张。**大量研究表明,为适应全球变暖,昆虫会通过迁移、扩散等方式,向高海拔和高纬度地区分布 (Jepsen *et al.*, 2011)。国际上研究发现:冬尺蠖蛾 *Operophtera brumata*、秋白尺蠖 *Epirrita autumnata*、山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 等林业害虫由于年平均温度的升高,其暴发区向北扩展,并向高海拔地区危害 (Post *et al.*, 2009; Robertson and Boots, 2009)。因此,全球变暖将改变害虫的分布格局,扩大农林作物受害面积,加大了害虫防治的压力;我国科学家发现空心莲子草叶甲 *Agasicles hygrophila* 由于温度的升高,其发生区向北扩展,有利于我国外来入侵植物空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 的生防控制 (Lu *et al.*, 2013)。又如,以我国内蒙古 3 个草原蝗虫优势种为研究对象,发现温度增加 1~2°C 会促进 3 种蝗虫卵和蝗蛹的发育,且可能使得内蒙古地区的大多数蝗虫种类分布区北移。由于对气候变化的响应不同,不同的蝗虫种类的发生时期向生长期中期聚集,这将导致种间竞争加剧并加大草原的放牧压 (Guo *et al.*, 2009)。因此,全球变暖将改变害虫的分布格局,扩大农林作物的受害面积,加大了害虫防治的压力。

(2) **加快生长发育、增加越冬存活、为害加重。**环境温度增加会加快昆虫的生长发育速率,发生世代增多,比如欧洲的多种鳞翅目昆虫由原来一年发生 1~2 代,增加到发生 2~3 代 (Altermatt, 2010; Poyry *et al.*, 2011);欧洲北部的云杉小蠹 *Ips typographus*, 非洲的玉米螟 *Chilo partellus*, 热带地区的扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis* 随着温度升高均增加了发生世代 (Jonsson *et al.*, 2009; Fand *et al.*, 2014; Khadioli *et al.*, 2014)。同时也提高害虫的越冬存活率,增加来年危害的种群基数,有利于害虫的暴发成灾 (Hu *et al.*, 2015)。比如 2008 年《Nature》发表论文发现,气温变暖使山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 在加拿大落基山脉

北部地区更易繁殖, 危害更重。该虫危害不仅导致大面积森林不能固定吸收温室气体, 而且引起的树木腐烂还会大量释放温室气体。据估算, 预计到 2020 年, 加拿大因受山松大小蠹危害产生的温室气体将达 270 兆吨, 这个数字相当于《京都议定书》中加拿大政府承诺的到 2012 年减少温室气体的排放量 (Kurz *et al.*, 2008)。此外, 中国农业科学院植物保护研究所马春森研究团队发现昆虫生活史参数对极端高温的响应具有发育阶段特异性, 比如: 小菜蛾 *Plutella xylostella* 高龄幼虫比早期幼虫或其他阶段具有更高的耐热性; 并且, 早期阶段经历 40℃ 高温产生的效应可以传递到后期阶段, 热浪的发生越接近成虫, 其繁殖量降低得越多 (Zhang *et al.*, 2015)。尽管成虫期只经历一天的高温不会立即造成小菜蛾大量死亡, 对其交配成功率和成虫寿命也无不利影响, 但可通过母代效应使后代孵化率下降 20% (Zhang *et al.*, 2013)。这一发现在另一种重要害虫梨小食心虫 *Grapholitha molesta* 中也得到了印证, 而且还表现出成虫受 38℃ 高温冲击后寿命显著延长的“毒物兴奋效应” (Liang *et al.*, 2014)。

(3) 影响食物链关系中的同步性。温度升高会使害虫发生危害时间提前, 导致其与寄主植物或天敌物候同步性发生错位 (Mismatch)。研究发现寄主植物比天幕毛虫 *Malacosoma disstria* 对温度升高的响应更为敏感, 导致花期提前, 而卵的孵化相对滞后, 叶片营养的下降不利于昆虫发生 (Uelmen *et al.*, 2016); 温度升高还会降低寄生蜂对昆虫的寄生率, 相对于寄生蜂而言, 宿主昆虫发育的提前或延迟会影响原有昆虫-寄生蜂生物间同步性, 导致寄生率下降 (Evans *et al.*, 2013; Meineke *et al.*, 2014)。不仅如此, 传粉昆虫也受到广泛关注。如 PNAS 报道, 1880—2010 年, 春季活跃的蜜蜂正在以每 10 年 0.8 d 的速率缩短生育历期, 其中近 30 年来就相差了 5 d, 导致蜜蜂与传粉植物的生育期出现错位现象, 这一变化很可能是由气候变暖造成的 (Bartomeus *et al.*, 2011)。据 Nature Climate Change 报道, 气候变暖使植物开花时间和传粉

昆虫飞行时间的重叠性发生改变, 比如: 全球变暖使格陵兰岛东北部地区 6 种主要优势植物 (*Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Papaver radicatum*, *Salix arctica*, *Saxifraga oppositifolia* 和 *Silene acaulis*) 和两类主要传粉昆虫 (Muscidae 和 Chironomidae) 之间物候匹配性发生变化, 致使传粉昆虫找不到足够的食物, 造成传粉昆虫成虫期缩短和繁殖率降低, 进而致使其物种丰富度降低 (Høye *et al.*, 2013)。

(4) 影响种间关系和群落结构。由于不同种昆虫的最适温度和对温度的敏感性不同, 导致温度升高改变昆虫群里的组成结构。如马春森研究团队发现, 极端高温事件幅度和频率增加改变了麦长管蚜、二叉蚜、禾谷缢管蚜 3 种麦蚜的群落结构, 温度增加使禾谷缢管蚜的相对优势度显著增加, 另外两种麦蚜的相对优势度则明显降低, 由此改变了麦蚜类群的组成 (Ma *et al.*, 2015; 马罡和马春森, 2016)。

值得注意的是, 全球变暖经常伴随着季节间和昼夜间的非对称性升温, 即春、秋、冬季节温度升高的幅度明显高于夏季, 夜间温度的升高幅度明显高于日间。如以麦长管蚜为模式昆虫, 探索夜间极端高温对麦蚜生活史和适合度影响的研究发现, 适宜温度范围内的夜间变暖导致蚜虫存活率线性下降, 完全不同于恒温效应; 而且夜间变暖也进一步加剧了日间高温对成虫的不利影响; 基于这些研究结果预测热天暖夜可导致麦长管蚜在温带地区分布南界将向北萎缩, 夜间变暖将抑制害虫的暴发, 温度的昼夜非对称升高导致的害虫暴发 (Zhao *et al.*, 2014)。此外, 昆虫对温度升高响应并不是一致的, 有的甚至相反。比如, 温带地区和极地昆虫对于暖春更为敏感, 早期种比晚期种、以成虫越冬种比以其他形态越冬种对温度升高的正响应更为明显 (Khadioli *et al.*, 2014; Roy *et al.*, 2015)。研究发现一些昆虫需要足够的冷期进行滞育发育, 暖冬将破坏个体滞育过程的同步性, 使得种群发生时间延长 (Stålhandske *et al.*, 2015); 另外昆虫的发育阶段与物候的错配也会导致温度较高的年份种群增长率降低, 比如, 一些昆虫发育到某种形态进

入滞育以抵御低温越冬,由于温度升高加快了发育速率,使得一些个体未发育到此形态无法进入滞育,导致种群数量降低 (Van Dyck *et al.*, 2015)。

除了在上述生物学、生态学研究方向,应用数学建模和长期数据资料研究长时间大尺度的昆虫响应气候变化的生态学规律也受到关注。中国科学院动物所张知彬研究团队基于历史资料,利用大尺度非线性模型序列分析方法,重建了中国近 2 000 年蝗灾发生序列并分析了公元 10—2000 年期间我国蝗灾的发生与气温变化之间的关系,发现大尺度上气候温暖时,我国蝗灾发生频次显著减少,与过去小时间尺度上蝗灾随温度升高发生频次增加的结论相反,表明气候变化对生物灾害发生的生态效应具有时间尺度依赖性 (Tian *et al.*, 2011)。

此外,以进化为主线,模式昆虫为材料,利用现代生物学技术研究昆虫对温度变化或极端温度适应性的分子机制,这为在分子、生理等微观层面深入认识昆虫的环境适应性奠定理论基础。随着分子生物学和组学技术的发展,许多蛋白被发现在昆虫适应高温或低温环境中发挥重要作用,比如:氧化还原相关的酶类、离子和代谢物的转移酶、各种激酶、线粒体糖蛋白、热激蛋白等 (夹福先, 2012)。其中,以热激蛋白 (HSP) 在昆虫响应极端温度变化的研究中最为广泛。热激蛋白可以通过改变新生蛋白质构象从而避免蛋白质的不可逆变性,当不能对靶标蛋白进行折叠修复时,热激蛋白也可以通过加快靶标蛋白的降解以降低极端温度对昆虫造成的不利影响。不仅如此,昆虫通过诱导滞育抵御极端气候的过程也受到热激蛋白网络调控 (陆明星等, 2015)。通过对大豆蚜 Hsp70 基因的克隆和功能分析,明确 Hsp70 是昆虫机体的一种应激蛋白,能够被高温胁迫诱导,这为蚜虫高温适应性提供依据 (张拓, 2013)。新疆大学马纪研究组通过对小胸鳖甲成虫进行转录组测序,获得了该虫大量的差异表达基因信息,在分析其响应低温胁迫的转录水平变化时,发现几丁质酶在昆虫响应低温胁迫中有重要功能 (Lu *et al.*, 2014)。最新研究表明,

不仅昆虫自身具有响应温度变化的分子和生理调控策略,其体内的共生菌也起到了关键作用 (Moran and Yun, 2015)。有关这方面的研究我国起步较晚,研究较少。浙江大学刘树生教授团队综述了近年来有关共生菌功能方面的相关文献,探讨了昆虫和共生菌这一共生体系对极端温度胁迫的响应,概述了共生菌在昆虫适应温度变化过程中的作用,未来应注重昆虫与体内共生微生物作为多生物组成的整体对环境变化响应的研究 (单红伟等, 2016)。

1.2 大气 CO₂ 浓度升高

全球大气 CO₂ 浓度由工业革命前的 280 $\mu\text{L/L}$ 上升到目前超过 400 $\mu\text{L/L}$ (<http://co2now.org/>),并且预计在本世纪末达到 540~970 $\mu\text{L/L}$ (Stocker *et al.*, 2014)。大量研究表明,CO₂ 浓度增加将改变农业害虫的种间关系 (Sun *et al.*, 2009)、通讯联系 (Sun *et al.*, 2010)、与寄主植物关系 (Sun and Liu, 2016),以及与天敌的互作 (Sun *et al.*, 2011),进而影响农业害虫暴发危害程度 (Robinson *et al.*, 2012, Myers, 2014)。高浓度 CO₂ 环境下,害虫种间竞争关系的变化将导致农田害虫种群演化,如麦蚜和棉蚜种群发生严重 (Chen *et al.*, 2004, 2005a),棉铃虫取食危害增加 (Chen *et al.*, 2005b, 2007) 等。由此可见,高浓度 CO₂ 环境下,生态系统中害虫危害的形势更为严峻。

众多研究发现,刺吸式口器昆虫中的蚜虫类群与 CO₂ 浓度升高正相关,在未来 CO₂ 浓度升高环境中,有暴发为害的可能。中国科学院动物研究所研究人员利用 12 个野外大型开顶式气室 (OTC) 模拟未来 CO₂ 浓度升高环境,解析了寄主植物-蚜虫响应大气 CO₂ 浓度升高的新机制。

(1) 抗性作用机制 在进入植物韧皮部取食之前,蚜虫需克服植物一系列的物理阻碍和化学抗性 (Smith and Boyko, 2007)。首先,蚜虫到达植物叶片准备选取取食位点前,需要规避和适应叶表面的物理结构抗性,如植毛体 (Trichomes)、蜡质分泌物等 (Wang *et al.*, 2004);当蚜虫开始尝试刺探植物表皮时,会激

发植物产生过氧化反应 (ROS), 激活植物激素介导的诱导抗性反应 (Giordanengo *et al.*, 2010)。其中研究最为广泛的是以水杨酸, 茉莉酸和乙烯信号介导的诱导抗性途径。植物的抗性水平将会直接影响蚜虫的取食行为, Guo 等 (2014b) 将植物不同的抗性类型与蚜虫取食行为的不同阶段相联系, 发现 CO_2 浓度升高增加了苜蓿叶片非腺体型和腺体型植毛体密度, 导致蚜虫的刺探时间增加; 与此同时, CO_2 浓度升高增强了植物对于蚜虫的叶肉组织抗性, 却降低了最为有效的韧皮部抗性, 从而导致蚜虫的刺探时间缩短, 取食时间延长, 有利于取食效率的提高。

(2) 营养作用机制 当蚜虫克服了一系列的植物防御进入韧皮部取食时, 植物的氮素水平对蚜虫的取食效率尤为关键。研究发现, CO_2 浓度升高可导致豆科植物的固氮能力平均增加 38%, 这不仅减缓了 CO_2 浓度升高环境中作物品质的降低, 还增加了可用氮源, 从而改善与蚜虫的营养作用关系 (Shu *et al.*, 2012; Guo *et al.*, 2013)。 CO_2 浓度升高环境中, 蚜虫为害诱导豆科植物叶片和韧皮部的氨基酸浓度增加, 且增加的大部分是非必需氨基酸; 与此同时, 蚜虫体内非必需氨基酸与必需氨基酸同时增加, 这种寄主植物与蚜虫体内氨基酸组分的不对称增加预示着蚜虫体内共生菌 *Buchnera* 参与其中。进一步研究表明, 蚜虫通过调控体内 *Buchnera* 菌胞体的氨基酸代谢将非必需氨基酸转化为必需氨基酸供自身发育所用, 有利于种群发生 (Guo *et al.*, 2013)。此研究证明了 CO_2 浓度升高环境下, 豌豆蚜可同时调控寄主植物的氮代谢和自身 *Buchnera* 菌胞体的氨基酸代谢以满足自身的生长发育。

(3) 抗性和营养的协同效应 研究发现豆科植物通过根部根瘤菌超侵染, 增加生物固氮作用适应 CO_2 浓度升高环境, 这背后的调控机制是什么, 是否会对地上的蚜虫为害产生影响? 研究发现乙烯信号途径参与了 CO_2 浓度升高调节植物结瘤和固氮过程。 CO_2 浓度升高通过抑制乙烯信号途径, 增加植物的固氮能力和氨基酸代谢, 从而满足植物自身对氮的需求; 另一方面, 降低

的乙烯信号途径还直接降低了地上部分对蚜虫取食为害的抗性。此研究通过地上、地下互动, 从抗性、营养两个方面系统的阐明了昆植互动对气候变化因子的响应机制 (Guo *et al.*, 2014a)。

(4) 水分作用机制 与咀嚼式口器昆虫不同, 蚜虫主要取食植物的韧皮部汁液。植物的韧皮部中主要成分是碳水化合物, 相对于蚜虫的血淋巴和体液具有更高的渗透压, 持续取食会导致蚜虫体内失水 (Douglas, 2006)。研究发现, 蚜虫需要间歇性吸食植物木质部的汁液 (主要成分是水), 稀释体内渗透压, 有利于降低蚜虫自身失水。此外, 蚜虫在刺探和取食植物韧皮部过程中, 植物细胞需要维持一定的含水量与膨压, 一旦植物失水, 细胞膨压降低, 蚜虫的取食效率将受到抑制。由此可见, 植物的水分含量与水势直接影响蚜虫的取食行为和生长发育。研究表明, 受到蚜虫取食为害后, 植物上调了 ABA 信号途径关键基因的表达, 增加了 ABA 含量。ABA 信号途径的激活通过关闭气孔降低了植物的气孔导度, 从而减少蒸腾作用, 使得寄主植物保持较高的水分状态, 有利于蚜虫的木质部吸食和自身渗透压平衡; 相比而言, 气孔对 ABA 不敏感型突变体 (*sta-1*) 在蚜虫为害后, 无法诱导气孔闭合, 使得植物蒸腾作用增加, 水势降低, 不利于蚜虫的木质部取食。进一步发现, 大气 CO_2 浓度升高没有改变 ABA 信号途径, 但通过调控碳酸酐酶信号途径, 进一步闭合气孔并且降低气孔导度。由于 CO_2 浓度升高条件下寄主植物水分含量的提高, 蚜虫吸食木质部的时间延长, 有利于蚜虫自身获取更多水分, 降低血淋巴的渗透势, 有利于持续性的韧皮部取食为害 (Sun *et al.*, 2015)。

有关植物与蚜虫互动对大气 CO_2 浓度升高的研究已经比较深入, 从前期现象的摸索到生理层次的验证, 到如今运用模式植物与昆虫, 结合不同信号途径的功能缺失型突变体, 深入揭示了大气 CO_2 浓度升高对蚜虫种群增加的生态效应, 提出并发展了氮营养操控假说、抗性损失假说、蚜虫行为调节假说, 建立了地上、地下、营养、抗性、水分多层次交叉研究的昆虫对温室气体响

应分析的综合系统,为未来大气 CO₂ 浓度升高条件下蚜虫的生态调控提供重要的理论基础。

1.3 低空对流层 O₃ 浓度升高

由于化石燃料、含氮化肥的大量使用,汽车数量急剧增加等因素,大气中氮氧化物(NO)含量剧增,导致近地层大气臭氧(O₃)浓度逐渐升高。据估测,近地层 O₃ 浓度从工业革命前的 10 nL/L 上升到目前的 50 nL/L,这一浓度将在 2015—2050 年增加 20%~25%,本世纪末将增加 40%~60% (Feng and Kobayashi, 2009)。O₃ 既是气候变化的重要因子,也是有害的空气污染物,其浓度升高将会影响自然和农业生态系统。O₃ 浓度升高对植物影响的研究较多,相对而言,对昆虫影响的研究较少。研究表明,昆虫对 O₃ 的响应表现为种间特异性和时间特异性。在高 O₃ 环境下咀嚼式昆虫表现更好,刺吸式昆虫适合度降低 (Hillstrom *et al.*, 2014),但是不同研究得出的结果不尽一致,如刺吸式昆虫类的蚜虫对 O₃ 浓度升高的响应表现为上升、降低、不变,这取决于蚜虫和寄主植物的种类 (Holopainen *et al.*, 1995)、土壤营养的可利用性 (Kainulainen *et al.*, 2000) 和气体熏蒸时间的长短 (Brown *et al.*, 1992)。

大气 O₃ 浓度的升高,不仅直接作用于昆虫,造成死亡率增加,扩散行为降低 (Telesnicki *et al.*, 2015),还会通过间接改变寄主植物的发育及代谢,影响昆虫的个体生长与繁殖。O₃ 是一种强氧化剂, O₃ 浓度升高形成 ROS (H₂O₂, O²⁻, OH⁻, NO) 增加植物氧化胁迫,一方面造成光合色素含量降低、光合速率下降 (郑有飞 *et al.*, 2013; 付伟等, 2014; 郭雄飞等, 2014), 加快叶片衰老 (Kontunen Soppela *et al.*, 2010), 产量下降 (Mishra *et al.*, 2013), 引起 O₃ 敏感植物的矮化和茎缩短等现象 (郑飞翔等, 2011), 降低植物中氨基酸成分和氮含量 (Cui *et al.*, 2012; 黄益宗等, 2013), 不利于昆虫的营养摄入 (Couture and Lindroth, 2012; Couture *et al.*, 2012); 比如, 臭氧升高条件下, 大豆 *Glycine max*

的花组织会高量表达一些与程序性细胞死亡、衰老、应激反应相关的基质金属蛋白酶, 果组织中木聚糖水解酶相关基因表达量增加 (Leisner *et al.*, 2014); 另一方面, O₃ 浓度升高能引起植物体内水杨酸、乙烯、脱落酸等激素含量增加 (Pellegrini *et al.*, 2013; Cui *et al.*, 2016), 酚类、单宁、木质素等成分比例提高 (张国友等, 2009; Couture and Lindroth, 2012; Couture *et al.*, 2012), 从而增强植物的抗虫性 (Ren *et al.*, 2015), 不利于昆虫的取食和消化利用。Lindroth 研究组以“纸皮桦/山杨-昆虫”的 FACE 为研究系统发现, O₃ 浓度升高对山杨和纸皮桦的营养质量有负影响, 表现为纤维素、糖类、碳: 氮增加, 氮含量降低; 次生物质浓缩单宁增加, 从而降低舞毒蛾 *Lymantria dispar* 的存活, 增加其发育时间, 并且植物叶片对 O₃ 升高的响应与树木的生长阶段及气体熏蒸时间有关 (Couture and Lindroth, 2012)。

O₃ 浓度升高还会影响植物挥发物释放, 改变种间互作关系。当 O₃ 升高到 120 nL/L 时, 昆虫取食可以诱导更多挥发物的释放, 如丙酮、4-甲基-2-戊酮、 α -蒎烯、 β -蒎烯、紫罗酮等, 从而增强对天敌粉蝶盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata* 的吸引作用, O₃ 浓度升高到 70 nL/L 时对寄生蜂的选择有负影响 (Khaling *et al.*, 2016)。O₃ 浓度升高, 可显著增加番茄挥发物释放, 从而增强对丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 的吸引, 不利于烟粉虱取食 (Cui *et al.*, 2014), 并且植物茉莉酸通路在挥发物响应 O₃ 过程中起重要作用 (Cui *et al.*, 2012)。O₃ 浓度升高还会影响植物-植物间挥发物信息传播, 从而导致小菜蛾 *Plutella xylostella* 对产卵植物 *Brassica oleracea* var. *capitata* 无明显选择倾向 (Girón-Calva *et al.*, 2016)。

1.4 干旱降雨

由于气候的变化, 引起全球降雨格局发生改变, 可以直接影响昆虫的种群数量, 也严重影响农业害虫的发生期、发生量和发生程度 (戈峰, 2011)。其中, 降雨和干旱对昆虫影响的最直接

证据就是蝗灾。我国历史上曾经暴发过多起蝗灾,而蝗灾的发生与降雨最为紧密,往往是洪涝之后的旱灾导致蝗灾暴发,进而给我国的粮食生产安全造成极大威胁(李钢等,2015)。由于降水和干旱在控制生物种类和数量,以及引发虫灾频次和强度等方面具有一定的相关性(于革和沈华东,2010);同时,降雨还可以通过影响空气的湿度和温度,进而改变植物和昆虫体内含水量,从而影响昆虫生长发育(于莹,2014)。干旱对昆虫的生长发育和繁殖不利,特别在高温下,更为不利。但也有相反的情况,有的昆虫要求低湿度,如棉蚜要求相对湿度在75%以下适宜。因此,干旱的年份棉蚜发生往往很重(马亚玲和刘长仲,2014),其中田间调查试验发现刺吸式口器昆虫相比于其他类型昆虫在受到干旱胁迫后更容易暴发。这是由于当植物受到干旱胁迫后,自身蛋白水解为游离氨基酸的能力增强。游离氨基酸的增加是促进蚜虫在干旱胁迫下种群暴发的主要原因(Jactel *et al.*, 2015)。然而,刺吸式口器昆虫在刺探和取食植物汁液时需要植物细胞维持一定的水分含量和细胞膨压(Sun *et al.*, 2015)。而干旱胁迫导致的植物水分含量降低,会增加植物韧皮部汁液的相对浓度,降低植物木质部的水势,容易造成蚜虫自身脱水。因此,在干旱胁迫条件下,植物水分状态是影响蚜虫获取氮素营养的重要条件(Guo *et al.*, 2016)。如利用脱落酸(ABA)介导的气孔不闭合型蒺藜苜蓿突变体(*sta-1*)及其野生型(A17)为研究材料,从植物的水分吸收利用和抗性途径以及豌豆蚜的种群适合度、行为特征等方面研究植物的ABA信号途径在豌豆蚜对干旱的响应过程与机制,发现干旱胁迫导致植物ABA信号途径上调,可以降低植物的水杨酸信号途径介导的抗性而增加植物的茉莉酸信号途径介导的抗性,从而延长了蚜虫到达韧皮部的时间;但与此同时,干旱胁迫诱导的ABA信号途径的上调可以降低植物气孔导度、增加植物的水分利用效率,从而帮助蚜虫从木质部中获取植物汁液,从而帮助蚜虫进行自身渗透压的平衡,一旦植物的ABA信号途径缺失,植物的气孔不能闭合,水分含量严重降

低,从而降低蚜虫的取食效率和种群数量(Guo *et al.*, 2016)。此研究也标志着有关干旱对昆虫影响的研究从特征响应的描述向机制性的探究发展。

除了对地上害虫的影响,干旱还会通过直接影响土壤水分,影响地下害虫的发生(Erb and Lu, 2013)。例如,干旱会直接降低甘蓝地种蝇 *Delia radicum* 的产卵量(Lepage *et al.*, 2012)。然而,一旦根部害虫成功在植物上定殖,干旱对其不利影响将会降低,主要是因为根部害虫可以通过植物根部获取水分;同时根部害虫也会改变自身的取食位点和行为,移动到深层土继续危害,而这也直接加重对寄主植物根部的危害。干旱胁迫不仅可以加剧地下害虫对植物的不利影响,还能够影响地下昆虫和地上害虫的互作。例如,干旱环境中,玉米受到地下害虫 *Diabrotica virgifera* 危害后,会降低地上食叶昆虫的生长;但水分充足条件下,地下害虫则不会影响地上害虫的取食及生长(Erb *et al.*, 2011)。因此,干旱胁迫将会增加植物介导的多种害虫互作的复杂性。

1.5 大气氮沉降

20 世纪中叶以来,大气中活性氮化合物激增,大气氮沉降也呈迅猛增加的趋势。营养源和酸源,大气氮沉降的急剧增加将严重影响陆地及水生生态系统的生产力和稳定性。据中国农业大学刘学军、张福锁教授发表在 *Nature* 上文章报道,中国大气氮沉降增加显著,从1980—2000增加了60%,其中农业源的氮沉降可达2/3(Liu *et al.*, 2013)。同时,大气氮沉降也是全球面临的问题,联合国粮食及农业组织(FAO)预测因为人口的增加,至2050年全球氮施肥会进一步增加50%(Sutton and Bleeker, 2013)。大气氮沉降降低植物多样性,对生态系统产生严重影响。关于大气氮沉降对昆虫影响,研究者常采用人工模拟增加氮肥,即在室内外土壤施加 NH_4NO_3 或含氮营养液灌溉的方法来研究植物介导的上行效应对昆虫的影响。由于氮是植物及昆虫的限制因子,适宜施氮增加可增加植物叶片氮

含量,多数昆虫对氮源增加具有正响应,表现为存活率高、生长速率快,种群增加快,繁殖增加。如南京农业大学孟玲教授团队研究表明,大豆增施氮可提高斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 幼虫的取食和食物利用效率,并促进幼虫的发育(卢毅等,2014)。浙江省农业科学院吕仲贤研究员团队研究表明,杂交水稻上白背飞虱种群数量随氮肥施用量的增加而显著提高(周小军等,2012)。扬州大学吴进才教授团队通过水稻施氮,发现可增加稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 的产卵量(Ge *et al.*, 2013)。但少数昆虫具有不同的表现,如在超过适宜氮浓度后表现出负响应或无响应,可能由于增加了植物抗性或铵毒性。如南京农业大学戴华国教授团队研究发现虽然甜菜夜蛾偏好取食高氮处理的棉花,但是取食后若虫生长受到抑制(Ren *et al.*, 2013)。中国科学院东北地理与农业生态研究所吴东辉研究员团队研究发现,短期施氮处理对弹尾目昆虫的丰度和香农指数都具有降低作用(Song, 2016)。也有昆虫是在低氮下表现更好,如中国科学院动物研究所康乐研究员团队发现过度放牧降低植物氮含量,反而有利于亚洲小车蝗的种群暴发(Cease *et al.*, 2012)。这可能与施氮及昆虫取食引起的植物营养及抗性变化有关,昆虫对施氮的特异性响应需要深入探讨相关机制。西北农林科技大学的刘同先教授团队研究施氮对害虫控制作用,发现对番茄使用根部氮施肥与吡虫啉同时施加的方法,可增强吡虫啉的杀烟粉虱效果(Sun and Liu, 2016)。

除了重点研究的农业害虫如蚜虫、斑潜蝇、斜纹夜蛾、红蜘蛛等,传粉昆虫因对作物产量及植物多样性的重要作用也被进行研究。施氮可改变开花时间、花的形状及大小、花蜜中糖及氨基酸组成,进而影响传粉昆虫。如 Jason M. Tylianakis 发现给南瓜施氮可增加花蜜葡萄糖和果糖含量,使大黄蜂消耗花蜜增加,但是寿命减少,对花蜜消耗增加的效应可被高 CO₂ 加强,但被增温逆转(Hoover *et al.*, 2012)。此外,除了研究地上昆虫,施氮对地下昆虫影响也有相关报道,丁建清

研究组应用氮施肥,温度变化对入空心莲子草地上落叶昆虫及地下根结线虫侵染进行研究,发现施氮促进落叶及地下根结线虫侵染,而温度促进地下根结线虫侵染(Lu *et al.*, 2015)。

施氮还可对植物-食草昆虫-寄生性/捕食性天敌三级营养互作产生影响。氮增加可改变寄主昆虫的营养质量以及植物释放的挥发物组成及成分,来影响捕食/寄生性天敌,天敌对氮的响应也因物种及系统而异(Chen, 2010)。如中国农业大学赵紫华调查中国西北部农田麦蚜及自然天敌,发现氮施肥对麦蚜的正影响效应强于对初级寄生天敌和栖息在叶片的天敌,抑制栖息在地面的天敌,从而扰乱种间关系,引起生物多样性降低(Zhao *et al.*, 2015)。Jason M. Tylianakis 给丛生草施加氮并收集 27 个鳞翅目物种及 10 种膜翅目,10 种双翅目寄生性天敌数据,使用贝叶斯模型分析发现施氮和增温可增加寄主获得性及密度,使得拟寄生天敌在高质量及高丰度的寄主昆虫上增加,进而改变寄主-拟寄生物的食物网关系(Sassi *et al.*, 2012)。福建农林大学的尤民生教授研究农田生态系统茶园地施氮对甲虫群落,包括食草昆虫,捕食性天敌,腐生生物的影响,发现施氮增加了物种分布均匀性,增加腐生者的物种丰富性和丰度(Chen *et al.*, 2009)。食物网关系的研究比单一食物链的研究更能反映施氮对群落结构的影响,未来在不同系统中关于施氮对食物网的研究利于我们更了解施氮对不同昆虫的影响,以能够更好的防控害虫,减少对传粉昆虫影响,从而增加粮食作物产量。

目前主要从植物生理生化方面来解释施氮对昆虫的间接效应,昆虫本身是如何响应的所知甚少。营养尤其是氨基酸在昆虫生长发育与繁殖中发挥重要作用,而保守的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 TOR (Target of rapamycin) 信号可传递氨基酸信号至生物代谢。在细胞以及多种昆虫如果蝇、埃及伊蚊、褐飞虱中发现氨基酸可激活 TOR 激酶,调节其生长与繁殖(Hansen *et al.*, 2004; Wullschleger *et al.*, 2006)。施氮可以改变植物的氨基酸组成,影响昆虫的氨基酸摄入,进而影响昆虫的发育与繁殖,这是否通过氨基酸介导的

TOR 信号通路的调节实现的呢? 这为研究昆虫响应施氮的生理生化机制提供了新思路。

2 我国本领域研究的特点

综上所述, 近年来, 我国学者在气候变化昆虫学领域发表了一系列亮点工作被国际社会高度关注, 比如: 利用独特的数学模型, 重建了中国近 2 000 年蝗灾发生序列, 并揭示其与气候波动的关系。文章发表在 PNAS 后, 被 Faculty of 1 000 收录; 并被 Nature, New Scientists, Conservation Magazine 等专栏评论 (Tian *et al.*, 2011); 分析了全球气候变化进程中重要的驱动因子如温度、大气 CO₂ 浓度升高、降雨等因子对昆虫的影响, 为未来气候变化下害虫发生提出预警和应对策略。这些研究在全球变化生物学杂志 Global Change Biology 上发表了多篇论文 (Guo *et al.*, 2009, 2013; Ma *et al.*, 2015; Sun *et al.*, 2015), 引起了国际的极大关注。经过 30 多年的发展, 我国已在昆虫对气候变化响应的研究方法、系统、思路等多个方面都有了长足的进步。

在研究方法上, 构建室内和野外控制试验是模拟全球气候变化因子、研究气候变化昆虫学的重要手段, 比如增温实验经历了温室、土壤加热电缆、红外辐射仪三个阶段; CO₂、O₃ 浓度富集实验也经历了培养箱、管道 (Tunnel), 开顶气室 (OTC)、自由大气 CO₂ 浓度富集 (FACE) 多个阶段; 降水变化包括降水量、降水频率、降水强度以及降水的季节分配等诸多方面。降水脉冲通常用来控制模拟降水量和降水频率的变化, 穿透水转移控制模拟降水的季节分配。大气氮沉降控制实验一般采用冠层下方喷施多种氮素形态和不同剂量水平的氮肥实现, 或用遮顶方式来减少自然氮素的输入。利用这些大型模拟装置由单一因子向多因子控制试验过渡, 将样带自然环境梯度和因子控制试验有机结合是全球气候变化昆虫学试验研究方法的发展趋势。

在气候变化昆虫学领域, 明确生境变化至关重要, 我国也开展了一系列有关气候变化下农林害虫发生分布格局、种间关系、扩散规律的研究,

未来的研究需要更加注重从分子、生理、种群、生态系统等多个水平上, 阐明昆虫对气候变化的响应分子、生理可塑性和生态学机制。当一个物种的生物学资料不充分, 且实验只进行了较短的时间时, 很难阐明该物种对快速气候变化的生物响应。实际上, 大多数被认为是长期的研究也并没有超过 10 年的数据内容。对于有一定研究基础的昆虫, 应整合实地调查、历史资料和遥感测定等数据, 在响应气候变化的模型预测方面进行探索。此外, 为了明确响应气候变化的普遍趋势, 研究对象的类别需要有一定的拓展, 这些信息也有利于理解群落中各物种的形态学特征和系统发生的关系。

近年来我国与国际先进水平研究的差距进一步缩小, 但仍然存在一些差距, 比如, 欧美昆虫学家除了关注农林昆虫, 还非常重视传粉昆虫和媒介昆虫对全球气候变化的响应, 基于野外实验台站的大型实验装置和长期数据积累较为丰富; 相比之下, 我国则更多的从事农林害虫的响应研究, 大型实验装置较少, 长期资料积累较为有限, 比如: 由于 CO₂ 浓度富集试验 (FACE) 费用十分昂贵, 目前国内仅仅在南京江都建立了农田生态系统的 FACE 实验, 辅以增氮处理, 研究 CO₂ 升高对水稻-小麦复种生态系统的影响, 涉及的内容仅包括植物养分含量, 温室气体排放, 土壤碳氮转化等相关领域。

在研究思路, 应从长期侧重于对昆虫响应气候变化结果的静态描述性工作, 向着对功能、过程研究的方面发展, 并基于这些研究提出科学的预测, 为应对气候变化的挑战提出策略。利用现代化的研究设施和技术, 强调应用野外人为模拟、数学建模等方法研究大尺度、多因素的复杂系统中昆虫类群对气候变化的响应, 例如: 通过建立 FACE 模拟研究大气 CO₂ 浓度升高对森林、草地和农田生态系统中重要昆虫类群的影响。随着这些大型装置和现代化技术的不断发展, 为气候变化昆虫学从定性走向定量、从短期观察走向长期监测、从描述工作走向机理探索奠定了坚实的基础。

3 未来研究展望

根据我国本学科领域现有发展状况和国际前沿发展趋势,未来我国科学家应注重以下三个方面的发展。

3.1 研究方法的微观化

依靠新一代测序技术、分子生物学、生物化学等技术的迅猛发展,研究昆虫对气候变化响应的分子机制,揭示昆虫的环境适应性机理。目前,已有 30 余种昆虫物种的全基因组序列被解译,大量昆虫物种的转录组数据被陆续释放。通过对比适应不同气候环境或不同地理种群的昆虫基因组数据,筛选昆虫响应气候变化的特异性应答途径;挖掘对环境响应敏感基因的点突变,揭示其在昆虫响应环境变化中的功能。比如,以模式昆虫为对象,开展不同地理种群中个体热激蛋白家族相关基因的转录调控,揭示南、北种群个体在热敏感和耐受能力的差异。这类研究从前期现象的探索到生理层次的验证,到如今利用基因组或转录组信息,结合基因编辑、转录后沉默等手段,研究气候变化关键响应基因在昆虫响应环境变化中的功能和作用。通过分析昆虫体内共生菌基因组及其基因功能,阐述内共生菌在昆虫响应气候变化中的生态作用;深入分析昆虫参与的种间信息流产生、识别、传递分子生物机理,找寻环境气候变化对种间信息传递过程调控的重要分子信号。

3.2 研究尺度的宏观化

利用卫星数据、雷达监测、3R、同位素标记等技术,结合气象学、地质学相关数据,开展区域或全球尺度下昆虫对全球气候变化的响应研究,重视长时间、多世代昆虫的累积效应,揭示大尺度、长时间序列中昆虫对气候变化适应的生态学机制。研究范围应从种群、群落尺度,扩展到景观、区域、甚至是全球尺度,比如我们千年尺度的蝗虫数据与我们历史气候变化过程研究相结合,从更加宏观的尺度分析蝗灾发生与气候变化因子的联系,这类研究将拓展气候变化响应的学术理论,也为我们提供了未来长期预测的方

法。同时,在研究思路应注重发散思维和逆向思维,比如,大部分的研究集中在全球气候变化因子对不同生境昆虫类群的影响,由于不同昆虫类群在各自生态系统中具有重要的服务功能,一些传粉昆虫、媒介昆虫、地下昆虫等进一步通过改变生态系统的结构、功能、过程影响社会、经济和人文;另一方面,这些功能的变化是否反过来加快全球气候变化的进程,对全球气候变化具有反馈作用,又如:全球气候变化导致一些林业害虫暴发,为害加重,将森林由碳汇变为碳源,增加温室气体的排放,进一步导致温室气体积累。

3.3 研究思路的整体化和系统化

研究单一昆虫物种对全球气候变化的响应已不能满足人们对气候变化生物学发展的要求,运用生态学中整体化、系统化的观念,将研究对象融入其所处的生态系统当中,定量化评价全球气候变化对昆虫所处的食物网、食物链的影响效应,一方面以食物链关系为核心内容,研究气候变化下的植物-昆虫-天敌的信号识别、传导、响应的分子机制;另一方面注重昆虫所处的生态系统对气候变化的响应模式,为气候变化下充分发挥生态系统服务功能提供理论基础。此外,整体化和系统化的思想还应体现在文献分析上,通过大量文献检索和分析,利用 meta-analysis 的方法揭示昆虫对气候变化重要驱动因子响应的一般规律,通过现有数据进行模型及算法分析,预测未来气候变化条件下昆虫的分布及发生动态,可为未来气候变化模式下害虫防治、生物入侵提供理论支持。

参考文献 (References)

- Altermatt F, 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proc. Biol. Sci.*, 277(1685): 1281–1287.
- Bartomeus I, Ascher JS, Wagner D, Danforth BN, Colla S, Kornbluth S, Winfree R, 2011. Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(51): 20645.
- Brown VC, McNeill S, Ashmore MR, 1992. The effects of ozone fumigation on the performance of the black bean aphid,

- aphis-fabae scop feeding on broad beans, *Vicia-faba* L. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 38(1/2): 71–78.
- Cease AJ, Elser JJ, Ford CF, Hao S, Kang L, Harrison JF, 2012. Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content. *Science*, 335(6067): 467.
- Chen FJ, Ge F, Parajulee MN, 2005a. Impact of elevated CO₂ on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Leis axyridis*. *Environmental Entomology*, 34(1): 37–46.
- Chen FJ, Wu G, Ge F, Parajulee MN, Shrestha RB, 2005b. Effects of elevated CO₂ and transgenic Bt cotton on plant chemistry, performance, and feeding of an insect herbivore, the cotton bollworm. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115(2): 341–350.
- Chen FJ, Wu G, Parajulee MN, Ge F, 2007. Long - term impacts of elevated carbon dioxide and transgenic Bt cotton on performance and feeding of three generations of cotton bollworm. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124(1): 27–35.
- Chen FJ, Wu G, Ge F, 2004. Impacts of elevated CO₂ on the population abundance and reproductive activity of aphid *Sitobion avenae* Fabricius feeding on spring wheat. *Journal of Applied Entomology*, 128(9/10): 723–730.
- Chen SB, Wei ZJ, Zeng ZH, Chen LL, Chen HT, You MS, Chen SB, Wei ZJ, Zeng ZH, Chen LL, 2009. Effects of nitrogen application on beetle communities in tea plantations. *Insect Science*, 16(2): 185–192.
- Chen YG, 2010. Effects of nitrogen fertilization on tritrophic interactions. *Arthropod-Plant Interactions*, 4(2): 81–94.
- Couture JJ, Lindroth RL, 2012. Atmospheric change alters performance of an invasive forest insect. *Global Change Biology*, 18(12): 3543–3557.
- Couture JJ, Meehan TD, Lindroth RL, 2012. Atmospheric change alters foliar quality of host trees and performance of two outbreak insect species. *Oecologia*, 168(3): 863–876.
- Cui HY, Su JW, Wei JN, Hu YJ, Ge F, 2014. Elevated O₃ enhances the attraction of whitefly-infested tomato plants to *Encarsia formosa*. *Scientific Reports*, 4(24): 436–436.
- Cui HY, Sun YC, Chen FJ, Zhang YJ, Ge F, 2016. Elevated O₃ and TYLCV infection reduce the suitability of tomato as a host for the whitefly *Bemisia tabaci*. *International Journal of Molecular Sciences*, 17(12): 1964.
- Cui HY, Sun YC, Su JW, Ren Q, Li CY, Ge F, 2012. Elevated O₃ reduces the fitness of *Bemisia tabaci* via enhancement of the SA-dependent defense of the tomato plant. *Arthropod-Plant Interactions*, 6(3): 425–437.
- Douglas AE, 2006. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *Journal of Experimental Botany*, 57(4): 747–754.
- Erb M, Köllner TG, Degenhardt J, Zwahlen C, Hibbard BE, Turlings TC, 2011. The role of abscisic acid and water stress in root herbivore-induced leaf resistance. *New Phytologist*, 189(1): 308.
- Erb M, Lu J, 2013. Soil abiotic factors influence interactions between belowground herbivores and plant roots. *Journal of Experimental Botany*, 64(5): 1295.
- Evans EW, Carlile NR, Innes MB, Pitigala N, 2013. Warm springs reduce parasitism of the cereal leaf beetle through phenological mismatch. *Journal of Applied Entomology*, 137(5): 383–391.
- Fand BB, Tonnang HEZ, Kumar M, Bal SK, Singh NP, Rao DVKN, Kamble AL, Nangare DD, Minhas PS, 2014. Predicting the impact of climate change on regional and seasonal abundance of the mealybug *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae) using temperature-driven phenology model linked to GIS. *Ecological Modelling*, 288(C): 62–78.
- Feng Z, Kobayashi K, 2009. Assessing the impacts of current and future concentrations of surface ozone on crop yield with meta-analysis. *Atmospheric Environment*, 43(8): 1510–1519.
- Fu W, Deng LL, Xu S, He XY, Chen W, Li M, Zhao Y, Su LL, 2014. Effects of different O₃ concentrations on leaf physiology of *Phellodendron amurense* Rupr seedlings. *Chinese Journal of Ecology*, 33(9): 2350–2356. [付伟, 邓莉兰, 徐胜, 何兴元, 陈玮, 李梅, 赵诣, 苏丽丽, 2014. 不同浓度 O₃ 对黄檗幼苗叶片生理特征的影响. *生态学杂志*, 33(9): 2350–2356.]
- Ge F, 2011. Challenges facing entomologists in a changing global climate. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(5): 1117–1122. [戈峰, 2011. 应对全球气候变化的昆虫学研究. *应用昆虫学报*, 48(5): 1117–1122.]
- Ge LQ, Wan DJ, Xu J, Jiang LB, Wu JC, 2013. Effects of nitrogen fertilizer and magnesium manipulation on the *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 106(1): 196–205.
- Giordanengo P, Brunissen L, Rusterucci C, Vincent C, Van Bel A, Dinant S, Girousse C, Faucher M, Bonnemain JL, 2010. Compatible plant-aphid interactions: How aphids manipulate plant responses. *Comptes Rendus Biologies*, 333(6/7): 516–523.
- Girón-Calva PS, Li T, Blande JD, 2016. Plant-plant interactions affect the susceptibility of plants to oviposition by pests but are disrupted by ozone pollution. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 233: 352–360.
- Guo HJ, Sun Y, Li Y, Liu X, Ren Q, Zhu-Salzman K, Ge F, 2013. Elevated CO₂ modifies N acquisition of *Medicago truncatula* by enhancing N fixation and reducing nitrate uptake from soil. *PLoS ONE*, 8(12): e81373.
- Guo HJ, Sun Y, Li Y, Liu X, Wang P, Zhu-Salzman K, Ge F, 2014a. Elevated CO₂ alters the feeding behaviour of the pea aphid by modifying the physical and chemical resistance of *Medicago truncatula*. *Plant Cell Environ*, 37(9): 2158–2168.
- Guo HJ, Sun Y, Li Y, Liu X, Zhang W, Ge F, 2014b. Elevated CO₂ decreases the response of the ethylene signaling pathway in *Medicago truncatula* and increases the abundance of the pea aphid. *New Phytol.*, 201(1): 279–291.
- Guo HJ, Sun Y, Li Y, Tong B, Harris M, Zhu-Salzman K, Ge F, 2013. Pea aphid promotes amino acid metabolism both in *Medicago truncatula* and bacteriocytes to favor aphid population growth under elevated CO₂. *Global Change Biology*, 19(10): 3210–3223.

- Guo HJ, Sun YC, Peng XH, Wang QY, Harris M, Ge F, 2016. Up-regulation of abscisic acid signaling pathway facilitates aphid xylem absorption and osmoregulation under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 67(3): 681–693.
- Guo K, Hao SG, Sun OJ, Kang L, 2009. Differential responses to warming and increased precipitation among three contrasting grasshopper species. *Global Change Biology*, 15(10): 2539–2548.
- Guo XF, Xu LF, Lu GC, Chen HY, 2014. Effects of increased ground-level ozone concentration on four species of plant. *Environmental Science & Technology*, (12): 6–10. [郭雄飞, 许炼烽, 路光超, 陈红跃, 2014. 地表臭氧增加对 4 种植物光合作用的影响. *环境科学与技术*, (12): 6–10.]
- Hansen IA, Attardo GM, Park JH, Peng Q, Raikhel AS, Beaty BJ, 2004. Target of rapamycin-mediated amino acid signaling in mosquito anautogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(29): 10626–10631.
- Hillstrom ML, Couture JJ, Lindroth RL, 2014. Elevated carbon dioxide and ozone have weak, idiosyncratic effects on herbivorous forest insect abundance, species richness, and community composition. *Insect Conservation and Diversity*, 7(6): 553–562.
- Holopainen JK, Kainulainen P, Oksanen J, 1995. Effects of gaseous air pollutants on aphid performance on Scots pine and Norway spruce seedlings. *Water Air and Soil Pollution*, 85(3): 1431–1436.
- Hoover SER, Ladley JJ, Shchepetkina AA, Tisch M, Gieseg SP, Tylianakis JM, 2012. Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters*, 15(3): 227–234.
- Høye TT, Post E, Schmidt NM, 2013. Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic. *Nature Climate Change*, 3(8): 759–763.
- Hu C, Hou M, Wei G, Shi B, Huang J, 2015. Potential overwintering boundary and voltinism changes in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, in China in response to global warming. *Climatic Change*, 132(2): 337–352.
- Huang YZ, Sui LH, Wang W, Geng CM, Yin BH, 2013. Effects of ozone on nitrogen metabolism, proline and glutathione of rice leaf. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 8(1): 69–76. [黄益宗, 隋立华, 王玮, 耿春梅, 殷宝辉, 2013. O₃ 对水稻叶片氮代谢、脯氨酸和谷胱甘肽含量的影响. *生态毒理学报*, 8(1): 69–76.]
- Jactel H, Petit J, Delzon S, Piou D, Battisti A, Koricheva J, 2015. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(1): 267–276.
- Jepsen JU, Kapari L, Hagen SB, Schott T, Vindstad OPL, Nilssen AC, Ims RA, 2011. Rapid northwards expansion of a forest insect pest attributed to spring phenology matching with sub-Arctic birch. *Global Change Biology*, 17(6): 2071–2083.
- Jia FX, 2012. Research on mechanisms of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) in response to thermal stress. Doctoral dissertation. Chongqing: Southwest University. [夹福先, 2012. 桔小实蝇抗热胁迫反应的机制研究. 博士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Jonsson AM, Appelberg G, Harding S, Barring L, 2009. Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology*, 15(2): 486–499.
- Kainulainen P, Holopainen JK, Holopainen T, 2000. Combined effects of ozone and nitrogen on secondary compounds, amino acids, and aphid performance in Scots pine. *Journal of Environmental Quality*, 29(1): 334–342.
- Khadioli N, Tonnang ZE, Muchugu E, Ong'amo G, Achia T, Kipchirchir I, Kroschel J, Le RB, 2014. Effect of temperature on the phenology of *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera, Crambidae); simulation and visualization of the potential future distribution of *C. partellus* in Africa under warmer temperatures through the development of life-table parame. *Bulletin of Entomological Research*, 104(6): 809–822.
- Khaling E, Li T, Holopainen JK, Blande JD, 2016. Elevated ozone modulates herbivore-induced volatile emissions of *Brassica nigra* and alters a tritrophic interaction. *Journal of Chemical Ecology*, 42(5): 1–14.
- Kontunen-Soppela S, Riikonen J, Ruhanen H, Brosché M, Somervuo P, Peltonen P, Kangasjärvi J, Auvinen P, Paulin L, Keinänen M, 2010. Differential gene expression in senescing leaves of two silver birch genotypes in response to elevated CO₂ and tropospheric ozone. *Plant Cell & Environment*, 33(6): 1016–1028.
- Kurz WA, Dymond CC, Stinson G, Rampley GJ, Neilson ET, Carroll AL, Ebata T, Safranyik L, 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452(7190): 987–990.
- Leisner CP, Ming R, Ainsworth EA, 2014. Distinct transcriptional profiles of ozone stress in soybean (*Glycine max*) flowers and pods. *BMC Plant Biol.*, 14(1): 335.
- Lepage MP, Bourgeois G, Brodeur J, Boivin G, 2012. Effect of soil temperature and moisture on survival of eggs and first-instar larvae of *Delia radicum*. *Environmental Entomology*, 41(1): 159.
- Li G, Liu Q, Wang HJ, Kong DY, Yang XJ, 2015. Spatiotemporal characteristics and environmental response of locust plague in Jiangsu Province during the past one thousand years. *Journal of Natural Disasters*, (5): 184–198. [李钢, 刘倩, 王会娟, 孔冬艳, 杨新军, 2015. 江苏千年蝗灾的时空特征与环境响应. *自然灾害学报*, (5): 184–198.]
- Liang LN, Zhang W, Ma G, Hoffmann AA, Ma CS, 2014. A single hot event stimulates adult performance but reduces egg survival in the oriental fruit moth, *Grapholitha molesta*. *PLoS ONE*, 9(12): e116339.
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang A, Shen JL, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, 2013. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494(7438): 459.
- Lu MX, Xu J, Du YC, 2015. Progress in research on insect small heat shock proteins. *Chinese Journal of Applied Entomology*,

- 52(6): 1326–1332. [陆明星, 徐静, 杜予州, 2015. 昆虫小分子量热激蛋白的研究进展. 应用昆虫学报, 52(6): 1326–1332.]
- Lu X, Li J, Yang J, Liu X, Ma J, 2014. De novo transcriptome of the desert beetle *Microdera punctipennis* (Coleoptera: Tenebrionidae) using Illumina RNA-seq technology. *Molecular Biology Reports*, 41(11): 7293–7303.
- Lu X, Siemann E, Shao X, Wei H, Ding J, 2013. Climate warming affects biological invasions by shifting interactions of plants and herbivores. *Global Change Biology*, 19(8): 2339–2347.
- Lu XM, Siemann E, Hui W, Xu S, Ding JQ, 2015. Effects of warming and nitrogen on above- and below-ground herbivory of an exotic invasive plant and its native congener. *Biological Invasions*, 17(10): 1–12.
- Lu Y, Li BP, Meng L, 2014. Effects of nitrogen fertilization on food utilization and developmental parameters in *Spodoptera litura* Fab. (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Nanjing Agricultural University*, 37(3): 72–76. [卢毅, 李保平, 孟玲, 2014. 氮肥对斜纹夜蛾食物利用及生长发育特征的影响. 南京农业大学学报, 37(3): 72–76.]
- Ma G, Ma CS, 2016. The impacts of extreme high temperature on insect populations under climate change: a review. *Science China: Life China*, 46(5): 556–564. [马罡, 马春森, 2016. 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, 46(5): 556–564.]
- Ma G, Rudolf VHW, Ma CS, 2015. Extreme temperature events alter demographic rates, relative fitness, and community structure. *Global Change Biology*, 21(5): 1794–1808.
- Ma YL, Liu CZ, 2014. Review on ecological characteristics and control of aphids. *Pratacultural Science*, 31(3): 519–525. [马亚玲, 刘长仲, 2014. 蚜虫的生态学特性及其防治. 草业科学, 31(3): 519–525.]
- Meineke EK, Dunn RR, Frank SD, 2014. Early pest development and loss of biological control are associated with urban warming. *Biology Letters*, 10(11): 20140586.
- Moran NA, Yun Y, 2015. Experimental replacement of an obligate insect symbiont. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(7): 2093–2096.
- Myers SS, 2014. Increasing CO₂ threatens human nutrition. *Nature*, 510(7503): 139.
- Pellegrini E, Trivellini A, Campanella A, Francini A, Lorenzini G, Nali C, Vernieri P, 2013. Signaling molecules and cell death in *Melissa officinalis* plants exposed to ozone. *Plant Cell Reports*, 32(12): 1965–1980.
- Post E, Forchhammer MC, Bret-Harte MS, Callaghan TV, Christensen TR, Elberling B, Fox AD, Gilg O, Hik DS, Hoye TT, Ims RA, Jeppesen E, Klein DR, Madsen J, McGuire AD, Rysgaard S, Schindler DE, Stirling I, Tamstorf MP, Tyler NJ, Van Der Wal R, Welker J, Wookey PA, Schmidt NM, Aastrup P, 2009. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science*, 325(5946): 1355–1358.
- Poyry J, Leinonen R, Soderman G, Nieminen M, Heikkinen RK, Carter TR, 2011. Climate-induced increase of moth multivoltinism in boreal regions. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2): 289–298.
- Ren LL, Hardy G, Liu ZD, Wei W, Dai HG, 2013. Corn defense responses to nitrogen availability and subsequent performance and feeding preferences of beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 106(3): 1240–1249.
- Ren Q, Sun Y, Guo H, Wang C, Li C, Ge F, 2015. Elevated ozone induces jasmonic acid defense of tomato plants and reduces midgut proteinase activity in *Helicoverpa armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 154(3): 188–198.
- Robertson C, Boots B, 2009. Spatial-temporal analysis of species range expansion: the case of the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*. *Journal of Biogeography*, 36(8): 1446–1458.
- Robinson EA, Ryan GD, Newman JA, 2012. A meta-analytical review of the effects of elevated CO₂ on plant-arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. *New Phytologist*, 194(2): 321–336.
- Roy DB, Oliver TH, Botham MS, Beckmann B, Brereton T, Dennis RL, Harrower C, Phillimore AB, Thomas JA, 2015. Similarities in butterfly emergence dates among populations suggest local adaptation to climate. *Global Change Biology*, 21(9): 3313–3322.
- Sassi CD, Staniczenko PPA, Tylanakis JM, 2012. Warming and nitrogen affect size structuring and density dependence in a host-parasitoid food web. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 367(1605): 3033.
- Shan HW, Liu SS, Liu YQ, 2016. Responses of insect holobionts to unfavorable temperatures. *Journal of Plant Protection*, 43(1): 24–31. [单红伟, 刘树生, 刘银泉, 2016. 昆虫共生体对不利温度的响应. 植物保护学报, 43(1): 24–31.]
- Shu KL, Chen D, Norton R, Armstrong R, Mosier AR, 2012. Nitrogen dynamics in grain crop and legume pasture systems under elevated atmospheric carbon dioxide concentration: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(9): 2853–2859.
- Smith CM, Boyko EV, 2007. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. *Entomol. Exp. Appl.*, 122(1): 1–16.
- Song L, 2016. Euedaphic and hemiedaphic Collembola suffer larger damages than epedaphic species to nitrogen input. *Environmental Pollution*, 208: 413–415.
- Stålhandske S, Lehmann P, Pruischer P, Leimar O, 2015. Effect of winter cold duration on spring phenology of the orange tip butterfly, *Anthocharis cardamines*. *Ecology & Evolution*, 5(23): 5509.
- Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM, 2014. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of IPCC the

- Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Sun Y, Guo H, Yuan L, Wei J, Zhang W, Ge F, 2015. Plant stomatal closure improves aphid feeding under elevated CO₂. *Glob. Chang. Biol.*, 21(7): 2739–2748.
- Sun YC, Chen FJ, Ge F, 2009. Elevated CO₂ changes interspecific competition among three species of wheat aphids: *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, and *Schizaphis graminum*. *Environmental Entomology*, 38(1): 26.
- Sun YC, Feng L, Gao F, Ge F, 2011. Effects of elevated CO₂ and plant genotype on interactions among cotton, aphids and parasitoids. *Insect Science*, 18(4): 451–461.
- Sun YC, Su JW, Ge F, 2010. Elevated CO₂ reduces the response of *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) to alarm pheromone. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 135(1/2): 140–147.
- Sun YX, Liu TX, 2016. Effectiveness of imidacloprid in combination with a root nitrogen fertilizer applied to tomato seedlings against *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Crop Protection*, 80: 56–64.
- Sutton MA, Bleeker A, 2013. Environmental science: The shape of nitrogen to come. *Nature*, 494(7438): 435.
- Telesnicki MC, Martínez-Ghersa MA, Arneodo JD, Ghersa CM, 2015. Direct effect of ozone pollution on aphids: revisiting the evidence at individual and population scales. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 155(1): 71–79.
- Tian H, Stige LC, Cazelles B, Kausrud KL, Svarverud R, Stenseth NC, Zhang Z, 2011. Reconstruction of a 1,910-y-long locust series reveals consistent associations with climate fluctuations in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(35): 14521–14526.
- Uelmen JA, Jr., Lindroth RL, Tobin PC, Reich PB, Schwartzberg EG, Raffa KF, 2016. Effects of winter temperatures, spring degree-day accumulation, and insect population source on phenological synchrony between forest tent caterpillar and host trees. *Forest Ecology and Management*, 362: 241–250.
- Van Dyck H, Bonte D, Puls R, Gotthard K, Maes D, 2015. The lost generation hypothesis: could climate change drive ectotherms into a developmental trap? *Oikos*, 124(1): 54–61.
- Wang E, Hall JT, Wagner GJ, 2004. Transgenic *Nicotiana glauca* L. with enhanced trichome exudate cembratrieneols has reduced aphid infestation in the field. *Molecular Breeding*, 13(1): 49–57.
- Wulfschleger S, Loewith R, Hall MN, 2006. TOR signaling in growth and metabolism. *Cell*, 124(3): 471.
- Yu G, Shen HD, 2010. Study of impacts of climate change on locust outbreaks in China's history. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 25(2): 207–210. [于革, 沈华东, 2010. 气候变化对中国历史上蝗灾暴发影响研究. 中国科学院院刊, 25(2): 207–210.]
- Yu Y, 2014. Effects of rewetting after drought on brown planthopper *Nilaparvata lugens* and its egg parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [于莹, 2014. 干旱后复水对褐飞虱及其寄生性天敌稻虱缨小蜂的影响. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.]
- Zhang GY, He XY, Tang L, Yan K, Chen W, Xu S, Li Xiang, 2009. Effects of elevated ozone on phenolic substances content and total antioxidative capacity of *Quercus mongolica* leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(3): 725–728. [张国友, 何兴元, 唐玲, 颜坤, 陈玮, 徐胜, 李响, 2009. 高浓度臭氧对蒙古栎叶片酚类物质含量和总抗氧化能力的影响. 应用生态学报, 20(3): 725–728.]
- Zhang T, 2013. Molecular cloning and prokaryotic expression and quantitative analysis of heat shock protein 70 gene from *Aphis glycine*. Master dissertation. Harbin: Northeast Agricultural University. [张拓, 2013. 大豆蚜热休克蛋白 70 基因的克隆、原核表达与定量分析. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学.]
- Zhang W, Chang XQ, Hoffmann AA, Zhang S, Ma CS, 2015. Impact of hot events at different developmental stages of a moth: the closer to adult stage, the less reproductive output. *Scientific Reports*, 5: 10436.
- Zhang W, Zhao F, Hoffmann AA, Ma CS, 2013. A single hot event that does not affect survival but decreases reproduction in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *PLoS ONE*, 8(10): e75923.
- Zhao F, Zhang W, Hoffmann AA, Ma CS, 2014. Night warming on hot days produces novel impacts on development, survival and reproduction in a small arthropod. *Journal of Animal Ecology*, 83(4): 769.
- Zhao ZH, Hui C, He DH, Li BL, 2015. Effects of agricultural intensification on ability of natural enemies to control aphids. *Scientific Reports*, 5: 8024.
- Zheng FX, Wang XK, Hou PQ, Zhang WW, Lu F, Ouyang ZY, 2011. Influences of elevated ozone on growth and C, N, S allocations of rice. *Acta Ecologica Sinica*, 31(6): 1479–1486. [郑飞翔, 王效科, 侯培强, 张巍巍, 遼非, 欧阳志云, 2011. 臭氧胁迫对水稻生长以及 C、N、S 元素分配的影响. 生态学报, 31(6): 1479–1486.]
- Zheng YF, Shi MH, Wu RJ, Xu JX, Gu KL, Hu HF, 2013. Effect of elevated O₃ concentration and shading on photosynthesis of winter wheat's leaves. *Journal of Agro-environment Science*, 32(10): 1925–1933. [郑有飞, 石茗化, 吴荣军, 徐静馨, 古康乐, 胡会芳, 2013. 遮阴和臭氧浓度增加对冬小麦叶片光合作用的影响. 农业环境科学学报, 32(10): 1925–1933.]
- Zhou XJ, Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Chen LW, He JH, Lv ZX, 2012. Population dynamics of white-backed planthopper and its predatory spiders in hybrid rice fields with different nitrogen regimes. *Acta Agriculturae Zhejiang*, 24(5): 865–869. [周小军, 徐红星, 郑许松, 杨亚军, 陈礼威, 何锦豪, 吕仲贤, 2012. 氮肥施用量对杂交稻田白背飞虱和蜘蛛种群数量的影响. 浙江农业学报, 24(5): 865–869.]