



评述

中国知名大学及研究院所专栏 中国农业科学院植物保护研究所专辑

气候变化下极端高温对昆虫种群影响的研究进展

马罡, 马春森*

中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193

* 联系人, E-mail: machunsen@caas.cn

收稿日期: 2015-11-27; 接受日期: 2016-02-22; 网络版发表日期: 2016-05-25

国家自然科学基金(批准号: 31400350, 31471764, 31272035, 31170393)和北京市自然科学基金(批准号: 6132029)资助

摘要 全球平均温度升高导致极端高温事件发生幅度、频率和持续时间增加, 对生物和生态系统造成显著影响。以往气候变暖与昆虫种群关系的研究多关注平均温度的变化, 常导致过高地估计了温度升高对昆虫的正面作用, 而忽视了自然界存在的极端高温的不利影响。本文综述了气候变化下极端高温对昆虫种群地理分布、种群统计参数和种群增长、行为及种间关系等影响的研究进展。极端高温通过限定昆虫的适宜温度阈限和耐受温度范围决定其在不同纬度、海拔和景观地区的分布。极端高温通过即时和后续效应抑制昆虫的发育、存活、繁殖等核心生命参数, 进而改变了昆虫种群统计参数和种群增长。极端高温可通过影响昆虫的体温调节、取食及扩散等行为改变其发育、繁殖等核心生命参数。昆虫对极端高温的反应具有物种特异性, 不同种类昆虫对气候变化的响应不同, 导致相对优势度、群落结构、食物链等种间关系发生变化, 进而影响生态系统的功能。目前关于极端高温对昆虫种群影响的研究多关注发生在夏季的热浪天气和日间极端高温。气候变化导致温度的升高在季节间具有非对称性, 发生在春、秋、冬季节相对的极端高温对昆虫种群未来发展的影响将是未来该领域研究的重点。

关键词 全球变暖, 昆虫, 极端高温, 热浪, 种群动态, 种间关系

全球气候变化导致平均温度升高^[1,2], 而平均温度小幅度升高即可显著增加极端高温事件发生的幅度和频率(图 1A)^[2]。如全球不同小麦(*Triticum aestivum*)种植区极端高温事件的发生频率与平均温度呈正相关(图 1B)^[3]。气候变化导致的极端高温及其影响已成为世界备受关注的问题^[1,4]。气候变暖趋势下, 极端高温的幅度、出现频率及持续时间不断增加^[5-7]。以欧洲为例, 全球气候变化引起大气环流模式的改变导致了近 40 年间欧洲地区极端高温事件频

繁发生^[8]; 2003 年 6~8 月西欧发生的极端高温(热浪)事件是该地区 1500~2003 年经历的最热的夏季^[9], 此后, 欧洲地区出现夏季极端高温天气的概率显著增加^[10]; 与 1970~1999 年的极端高温平均值相比, 自 1500 年以来欧洲夏季温度最高的 5 个年份全部集中在 2002~2010 年。近年来, 欧洲、俄罗斯、美国、澳大利亚及我国频繁发生持续较长时间的极端高温事件即热浪, 对生物、农作物产量、生态系统和人类健康造成了严重影响^[11-13]。

引用格式: 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: 556-564

Ma G, Ma C S. The impacts of extreme high temperature on insect populations under climate change: a review. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 556-564, doi: 10.1360/N052016-00037

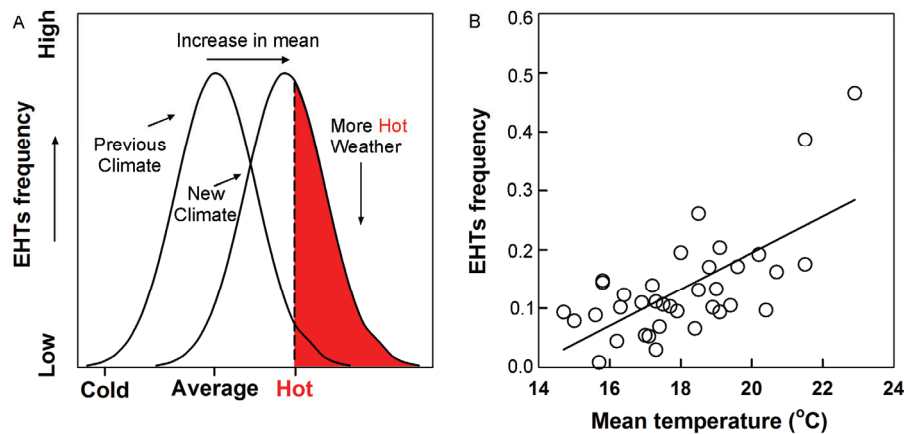


图1 全球气候变化背景下平均温度变化与极端高温出现频率之间的关系(网络版彩图)

A: 温度正态分布的理论下, 极端高温事件(extreme high temperatures, EHTs)发生频率与平均温度(mean temperature)之间的关系; B: 全球不同小麦种植区平均温度与极端高温事件发生频率之间的关系^[3]

昆虫是典型的变温动物, 受环境温度变化的影响极为显著^[14-16]。以往关于气候变暖与昆虫种群关系的研究多关注平均温度的变化^[17-20], 而近年来的研究表明, 极端高温对昆虫种群适合度构成因子的影响比平均温度更为重要^[21,22]。用平均温度预测生物种群的变化常导致过高地估计了生物的最适温度、安全温度范围及种群适合度^[22-24]。因此, 尽管平均温度未超出昆虫的最适温度范围, 但极端高温(如日间最高温度)仍可能对昆虫造成不利影响^[3,25-27]。昆虫经历频繁发生的极端高温事件后, 因没有足够的时间或充足的资源而无法从热伤害中得以恢复^[27,28]。极端高温可通过影响生殖系统、神经系统、内分泌系统、免疫系统以及生物大分子合成对昆虫产生影响^[29,30]。例如, 极端高温可造成多种雄性果蝇(*Drosophila* spp.)不育^[31], 破坏蝴蝶(*Bicyclus anynana*)的免疫系统并导致其对病菌的抵抗力降低^[30], 显著降低豆娘(*Ischnura elegans*)对农药的抗性^[32]。即便短时间的超过昆虫生理耐受极限的高温, 也能够破坏昆虫细胞的水分平衡^[33], 进而影响细胞内 PH 及离子浓度, 从而导致蛋白质和核苷酸等生物大分子失去活性^[34], 最终导致昆虫身体机能受损甚至死亡^[29,35]。昆虫对极端高温的应对能力非常有限^[36], 极端高温事件导致的栖息地破碎化和适宜环境的消失能造成昆虫区域性大量死亡甚至灭绝^[37]。因此极端高温对昆虫具有不可忽视的重要影响。本文综述了气候变化下极端高温对昆虫种群地理分布、种群统计参数和种群增长、行为及种间关系等影响的研究进展。

1 极端高温改变昆虫的地理分布

极端温度限定了昆虫的适宜温度阈限和耐受温度范围^[3,38,39], 因此决定了其在不同纬度和海拔地区或不同景观地区的分布^[36,38,40-42]。某些耐热性较强物种的分布向低纬度地区扩张, 如通过定义生物的移动温度上限(heat movement threshold, HMT)和热昏迷温度(heat coma temperature, HCT), 以 28°C 为起点, 用 0.1°C/min 的升温速率来测量赤足夜蛾(*Helotydeus destructor*)的 HMT 和 HCT 研究发现, 从南非入侵澳大利亚后, 赤足夜蛾的 HMT 和 HCT 均显著升高, 因此其扩大了在澳大利亚的地理分布范围, 向更低纬度地区扩散分布^[43]。然而更多耐热性较差的物种向高海拔或高纬度地区扩散分布。2003 年, 西欧发生的持续热浪导致松异舟蛾(*Thaumetopoea pityocampa*)迅速向阿尔卑斯山更高海拔的地区分布, 其当年分布海拔界限的变化相当于过去 30 年扩张高度的 1/3^[44]。哥斯达黎加热带地区多种卷叶甲的耐受极限高温与海拔分布相关, 但每一个物种内部的耐受极限高温并不随着海拔高度而变化, 气候变暖导致的极端高温将增加高海拔地区分布昆虫的物种灭绝风险^[45]。以 20°C 为起点温度, 采用 0.1°C/min 的升温速率测量全世界 94 种果蝇的临界耐受最高温度(critical thermal maximum, CT_{max}), 并将果蝇的 CT_{max} 与其生活环境最热月的最高温度(T_{max})之间的差异定义为热耐受安全范围(thermal safety margin), 发现热耐受安全范围较小的果蝇多集中分布于低纬度地区, 而热

耐受安全范围较大的果蝇则多分布于高纬度地区^[36]. 将该研究方法扩展至包括果蝇在内的 248 种昆虫时得到了相同的结论^[46], 即昆虫生活环境的极端高温及其临界耐受最高温度亦即热耐受安全范围决定了其地理分布区域^[36,46].

具有不同温度适应性的近缘种昆虫, 对极端高温的耐受性不同, 因此地理分布范围也不同. 以在 40℃ 恒温下热昏迷所需时间来衡量不同种类黄蜂对极端高温的耐受性差异发现, 具有较强的极端高温耐受性的黄蜂(*Bombus lucorum*)分布范围较广, 极端高温耐受性次之的黄蜂 *B. flavidus* 和 *B. monticola* 分布于 Boreo-Alpine 地区, 而对极端高温的耐受性最差的黄蜂 *B. alpinus* 和 *B. balteatus* 则集中分布在北极地区^[47]. 日间最高温直接影响营陆地生活的两种蚂蚁 *Lasiophanes picinus* 和 *L. valdiviensis* 在不同景观地区的分布, 阿根廷巴塔哥尼亚高原西北部灌木和森林地区夏季的平均日最高温度分别为 34.8℃ 和 20.5℃, 耐热性较强的 *L. valdiviensis* 多分布在灌木地区, 而耐热性较差的 *L. picinus* 则多分布在森林地区^[48].

2 极端高温通过即时和后续效应改变昆虫种群统计参数和种群增长

极端高温抑制昆虫发育、存活、繁殖等核心生命参数^[3,26,27,49,50], 进而限制了昆虫种群的增长. 例如, 日最高温直接影响蚂蚁 *L. valdiviensis* 的丰富度, 其种群丰富度随日最高温升高而显著降低^[48]. 热浪最高温度分别为 31℃ 和 37℃ 的极端高温抑制麦长管蚜 (*Sitobion avenae*) 和桃蚜 (*Myzus persicae*) 的发育、生殖和存活, 进而阻碍了蚜虫种群增长^[51,52]. 麦无网蚜 (*Metopolophium dirhodum*) 成蚜的生殖量、寿命和存活率随日间 29℃~33℃ 高温出现天数的增加而显著降低^[53,54], 高温天气频繁出现将对蚜虫种群造成不利影响. 2002~2012 年, 欧洲地区的热浪事件导致黄蜂种群出现区域性灭绝^[55]. 32.3℃~40.4℃ 的极端高温对苹淡褐卷蛾 (*Epiphyas postvittana*) 自然种群产生急性的致死效应, 导致一部分个体迅速死亡; 另一部分存活下来的个体, 在其后续生命进程中将遭受极端高温事件导致的慢性致死效应^[56]. 日间极端高温为 36℃ 的波动温度能够抑制斯氏按蚊 (*Anopheles stephensi*) 和埃及伊蚊 (*Aedes aegypti*) 的发育和存活,

降低其病毒传播效率, 进而阻碍了疟疾和登革热等疾病的传播^[24,57].

极端高温对昆虫生命参数的影响取决于其暴露的发育阶段^[52,58,59]. 具有较短生活史的昆虫可能在其特定的某一个或多个生命阶段经历热浪事件. 揭示发生在不同生命阶段的热浪如何影响昆虫的生存、繁殖等核心生命活动, 对阐明气候变化导致的热浪发生频率和持续时间增加与害虫种群发生关系, 提高害虫预测水平有重要理论和实际意义. 发生在不同生命阶段的热浪, 通过产生不同的即时和后续生态学效应, 对昆虫种群增长产生深刻的影响. 小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 高龄幼虫比早期幼虫或其他发育阶段具有更高的耐热性; 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阶段, 成虫繁殖量减少得越多^[59]. 尽管成虫期只经历为期一天的高温冲击不会立即造成小菜蛾大量死亡, 对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%^[60], 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所谓“毒物兴奋效应”^[61]. 热浪持续期延长常导致昆虫多个生命阶段遭遇热浪冲击, 研究发现不同阶段间热浪的影响并不相互独立, 且不是简单的累加效应, 体现了气候变化对害虫影响的复杂性^[62]. 目前关于气候变暖与昆虫关系的研究中, 通常参考多年的日平均和月平均温度升高来分析气候变暖对昆虫的影响, 大多将昆虫置于固定的温度模式下试验其整个生命周期的表现, 不仅无法区分高温的即时和后续效应, 而且忽略了发生在不同生命阶段的热浪可能产生的不同生态学效应^[59,62]. 早期阶段的热浪可影响后期阶段的存活和繁殖; 不同生命阶段即使经历相同的热浪也会产生不同的即时和后续效应; 各阶段间的高温效应相互关联. 因此在气候变化下预测害虫种群动态时, 不仅要考虑害虫发生当下和曾经经历的热浪的强度和持续时间; 而且还要考虑热浪发生时害虫田间种群的年龄结构.

3 极端高温改变了昆虫的行为

极端高温可通过改变昆虫的微生境选择来影响昆虫的行为, 进而影响其发育、繁殖等核心生命参数, 最终对其种群发展甚至生态系统造成影响. 选择温

度适宜的微生境是昆虫最常见和最有效的保持其体温的方法^[63]。体温调节行为是昆虫应对极端高温的重要策略^[64-67]。观察发现, 麦长管蚜、禾谷缢管蚜 (*Rhopalosiphum padi*) 和麦二叉蚜 (*Schizaphis graminum*) 在热压力下具有爬行避热的行为^[68,69]。通过模拟微环境温度的空间异质性, 定义热逃逸温度 (heat-escape temperature, HET) 来衡量蚜虫对热压力的爬行行为, 研究反映气候变暖下日间温度变化对麦长管蚜和禾谷缢管蚜 HET 的影响发现, 气候变暖情景下, 蚜虫寻找温度较低微环境的爬行行为将更加频繁^[66]。通过模拟微环境温度的时间异质性, 定义热跌落温度 (drop-off temperature, DOT) 来衡量蚜虫对热压力的跌落行为, 研究高温与蚜虫跌落行为的关系发现, 蚜虫在温度逐渐升高过程中的跌落行为是一种主动的体温调节行为, 经历高温的蚜虫更容易跌落; 气候变暖蚜虫通过跌落进行体温调节的行为将增多; 蚜虫跌落后短时间内无法获得能量, 因此将加重对个体发育和种群增长的不利影响^[67]。蚜虫常通过爬行和跌落行为缓解极端高温的胁迫^[66-69]。爬行和跌落时蚜虫无法正常取食, 还需消耗时间和能量重新定殖到适宜取食栖息的寄主植物^[70,71], 从而产生一系列的后续生态学效应, 如个体生长发育和繁殖受到影响, 进而影响到种群增长^[72], 还可能通过食物链对生态系统产生影响^[73]。

极端高温还影响昆虫的日常取食和扩散等行为。地中海地区夏季的极端高温限制了该地区多种蚂蚁的觅食行为, 如夏季 37°C~42°C 的极端日最高温改变了蚂蚁 *Messor barbarus*, *Aphaenogaster senilis*, *Cataglyphis velox* 和 *C. rosenhaueri* 的昼夜觅食行为节律, 使这些种类蚂蚁的觅食行为由昼夜觅食转变为夜间觅食, 或由日间单峰型转变为晨昏双峰型以避开中午时段的极端高温^[74]。极端日最高温阻碍了咖啡潜叶蛾 (*Leucoptera coffeella*) 的取食行为^[75]。此外, 研究还发现极端高温升高加速了昆虫的扩散行为。与 1963~1990 年的日最高温平均值相比, 日最高温升高 3°C~5°C 将显著影响温带地区白边雏蝗 (*Chorthippus albomarginatus*) 种群中远距离扩散个体的比例; 使雌、雄成虫长距离扩散个体的比例分别增加 20~67 和 15~67 倍^[76]。昆虫扩散行为的改变, 将显著影响其在新栖息地的定殖、栖息范围的扩张及基因漂流的时空动态变化。

4 极端高温改变了昆虫的种间关系

处于同一营养级的昆虫对极端高温耐受性的差异, 可改变种间的相对优势度, 导致昆虫群落的优势种发生变化。以共同发生的 3 种小麦蚜虫——麦长管蚜、禾谷缢管蚜、麦二叉蚜为模式系统, 开展全球气候变化导致的极端高温事件幅度和频率增加与麦蚜群落种间相对优势度和群落结构变化关系的研究表明, 极端高温事件幅度和频率增加改变了 3 种麦蚜在时间和空间上的相对优势度和群落结构, 气候变化导致的极端高温事件打破了麦蚜群落原有的平衡, 改变了麦蚜群落物种间的相对优势度, 使麦蚜群落优势物种发生了演替^[3]。麦蚜处于农田生态系统中间营养级, 其群落结构的改变, 可对“作物-麦蚜-天敌”系统造成显著影响。极端日最高温可以通过限制亚优势种的觅食行为影响地中海地区蚂蚁群落的种间竞争。夏季的极端高温改变了亚优势种蚂蚁 *C. rosenhaueri*, *C. velox*, *M. barbarus* 和 *A. senilis* 的昼夜觅食行为节律, 极端日最高温对亚优势种蚂蚁种群的影响远大于优势种 *Tetramorium semilaeve*, *Pheidole pallidula*, *Tapinoma nigerrimum* 竞争食物的影响。由于觅食行为受到极端高温的抑制, 即便没有优势种参与食物竞争的情况下, 亚优势种蚂蚁的种群数量也没有明显增加^[74]。

处于不同营养级的昆虫对极端高温耐受性的差异, 对食物链和生态系统有显著影响。一般来说, 若捕食者比猎物耐受更高的温度, 则极端高温有利于捕食者对猎物的生物控制作用; 反之, 若猎物比捕食者耐受更高的温度, 则极端高温不利于捕食者对猎物的生物控制作用。小菜蛾及其寄生蜂 (*Diadegma insulare*) 在恒温 25°C 下成虫的存活率无显著差异, 但在 38°C 和 40°C 的极端高温下, 小菜蛾的存活率显著高于其寄生蜂^[77]。捕食螨 *Euseius stipulatus* 和 *Neoseiulus californicus* 的耐受极端高温明显低于其猎物 *Oligonychus perseae*, 西班牙南部地区夏季的持续极端高温天气, 显著延长了高温对上述两种捕食螨种群抑制作用的时间, 进而导致捕食螨对其猎物的控制作用显著降低^[78]。此外, 极端高温还可以通过影响“共生菌-寄主昆虫”共生系统对昆虫产生间接影响。如极端高温下, 弓背蚁 *Camponotus chromaiodes* 和 *C. pennsylvanicus* 的内共生菌 *Blochmannia* 超过 99% 均失去活性, 从而导致这两种弓背蚁的耐热能力显

著降低^[79]。关于极端高温幅度和频率对昆虫影响的研究,主要集中在对“植物-昆虫-捕食者/寄生者”多级营养关系^[80-82]。例如,极端高温幅度和频率的增加降低了桃蚜 *Myzus persicae* 的种群数量,但对甜椒 *Capsicum annuum* 生物量的影响不大^[80,81];当只存在一种捕食者(斑点瓢虫(*Coleomegilla maculata*))或寄生者(寄生蜂 *Aphidius matricariae* 或 *Aphelinus abdominalis*)时,各营养级之间的相互关系受影响较小,复杂的群落对气候变暖具有较强的抵抗能力^[81,82]。但当群落中同时存在两种寄生者时,极端高温频率加大了寄生者对植食性昆虫种群的影响,且两种寄生者在不同高温频率下的表现有所差异^[82],表明种群和群落结构均受极端高温的影响。由此可见,物种对极端高温频率的反应具有物种特异性,不同物种对气候变化的响应不同,导致种间关系、相对优势度、群落结构及生物多样性的变化,而生物多样性的减少将导致生态系统抵抗极端气候事件能力的降低^[83]。开展气候变化背景下极端高温事件对食物网每一营养级及其互作关系的研究,有助于阐明生态群落对气候因子变化的稳定性及抵抗力,揭示生态系统功能对极端气候的响应及其变化规律。

5 展望

极端高温是一个相对的概念,目前关于极端高温对昆虫影响的研究多关注发生在夏季的接近或超过昆虫生理或行为耐受极限的温度和热浪事件。而气候数据的观察和分析表明,全球气候变化导致温度的升高在季节间和昼夜间均具有非对称性,即春、秋、冬3个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^[1,2]。因此,相对于夜间及某一季节以往多年的平均温度而言,夏季夜间出现极端高温和春、秋、冬3个季节出现极端高温的概率明显增加。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线性下降,完全不同于恒温效应;而且夜间变暖也进一步恶化了日间高温对成虫表现的不利影响;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^[84],夜间变暖将抑制害虫的暴发而非温度的昼夜对称升高导致的害虫暴发增加。

气候变化背景下,温度升高的幅度在春、秋、冬3个季节明显高于夏季,因此这3个季节更易发生极端高温事件。春季极端高温在年际间发生的频率对昆虫及其种间关系有显著影响。例如,若寄生性昆虫的基底温度低于其寄主昆虫,暖春将导致寄生性昆虫比其寄主出蛰早。当这种情况发生的频率不超过1次/25年时,“寄生者-寄主”这一系统将保持稳定;但当这种情况发生的频率超过1次/20年时,这一系统将趋于瓦解。因为当寄生性昆虫出蛰较早时,寄主昆虫种群将面临着相对较高的被寄生压力,因此寄主昆虫种群数量将会降低,进而导致其生殖量的减少和翌年的种群基数的降低。最终的结果是,寄生性昆虫种群因其寄主数量的减少而崩溃,而寄主昆虫种群则因失去了生物控制作用而迅速增加^[85]。秋季发生的极端高温显著影响越冬昆虫的存活及其后续种群发展。例如,极端高温对同种昆虫不同生态型种群影响有明显差异。加拿大寒带地区和温带地区的东方铁杉尺蠖(*Lambdina fuscicollis*)具有不同的生态型,寒带地区幼虫为4龄,而温带地区幼虫为5龄。这种生活史特性的差异导致前者产生体型更大的卵。当秋季发生热浪时,温带地区卵的存活率降低,而寒带地区卵的存活率变化不大,因为寒带地区尺蠖的卵储备了更多的可供应对热浪的能量^[86]。一般认为冬季温度升高有利于提高昆虫的越冬存活率,但冬季极端高温对滞育越冬昆虫的存活及其滞育后发育有不利的影响。例如,冬季高温使低温适生昆虫眼蝶(*Erebia medusa*)提前解除滞育,冬季结束时幼虫的体重增加,但存活率却明显降低,进而导致其繁殖力的降低(蛹和雌成虫体重减轻)和飞行能力的减弱(雄成虫前翅变短)^[87]。因此冬季极端高温对滞育越冬昆虫种群的长期发展具有不可忽视的影响。尽管春、秋、冬季节的极端高温对昆虫种群和种间关系尤其是对滞育越冬昆虫有重要影响,然而到目前为止相关的研究却并不多见^[88-90]。许多重要的农业害虫和天敌昆虫以滞育越冬,因此,气候变化下春、秋、冬季节性极端高温对昆虫种群未来的发展的影响应予以足够的重视。

参考文献

- 1 Easterling D R, Meehl G A, Parmesan C, et al. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 2000, 289: 2068-2074

- 2 IPCC. Climate Change in 2013: the Physical Science Basis. Washington DC: US Global Change Research Program 2013
- 3 Ma G, Rudolf V H W, Ma C S. Extreme temperature events alter demographic rates, relative fitness, and community structure. *Global Change Biol*, 2015, 21: 1794–1808
- 4 Sexton D M H, Harris G R. The importance of including variability in climate change projections used for adaptation. *Nat Clim Change*, 2015, 5: 931–936
- 5 Meehl G A, Tebaldi C. More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 2004, 305: 994–997
- 6 Hansen J, Sato M, Ruedy R. Perception of climate change. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: E2415–E2423
- 7 Seneviratne S I, Donat M G, Mueller B, et al. No pause in the increase of hot temperature extremes. *Nat Clim Chang*, 2014, 4: 161–163
- 8 Horton D E, Johnson N C, Singh D, et al. Contribution of changes in atmospheric circulation patterns to extreme temperature trends. *Nature*, 2015, 522: 465–469
- 9 Luterbacher J, Dietrich D, Xoplaki E, et al. European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science*, 2004, 303: 1499–1503
- 10 Christidis N, Jones G S, Stott P A. Dramatically increasing chance of extremely hot summers since the 2003 European heatwave. *Nat Clim Chang*, 2015, 5: 46–50
- 11 Barriopedro D, Fischer E M, Luterbacher J, et al. The hot summer of 2010: redrawing the temperature record map of Europe. *Science*, 2011, 332: 220–224
- 12 Schär C, Vidale P L, Lüthi D, et al. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 2004, 427: 332–336
- 13 Leng G Y, Tang Q H, Huang S Z, et al. Extreme hot summers in China in the CMIP5 climate models. *Clim Change*, 2015, 135: 669–681
- 14 Angilletta Jr M J. Thermal Adaptation: A Theoretical And Empirical Synthesis. New York: Oxford University Press, 2009
- 15 陈瑜, 马春森. 气候变暖对昆虫影响研究进展. *生态学报*, 2010, 30: 2159–2172
- 16 马春森, 马罡, 赵飞. 气候变暖对麦蚜的影响. *应用昆虫学报*, 2014, 51: 1435–1443
- 17 Cannon R J C. The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. *Global Change Biol*, 2004, 4: 785–796
- 18 Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421: 37–42
- 19 Rall B C, Vucic-Pestic O, Ehnes R B, et al. Temperature, predator-prey interaction strength and population stability. *Global Change Biol*, 2010, 16: 2145–2157
- 20 Vucic-Pestic O, Ehnes R B, Rall B C, et al. Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. *Global Change Biol*, 2011, 17: 1301–1310
- 21 Chown S L, Hoffmann A A, Kristensen T N, et al. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Clim Res*, 2010, 43: 3–15
- 22 Clusella-Trullas S, Blackburn T M, Chown S L. Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *Am Nat*, 2011, 177: 738–751
- 23 Ragland G J, Kingsolver J G. The effect of fluctuating temperatures on ectotherm life-history traits: comparisons among geographic populations of *Wyeomyia smithii*. *Evol Ecol Res*, 2008, 10: 29–44
- 24 Paaijmans K P, Blanford S, Bell A S, et al. Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 15135–15139
- 25 Ma G, Hoffmann A A, Ma C S. Daily temperature extremes play an important role in predicting thermal effects. *J Exp Biol*, 2015, 218: 2289–2296
- 26 Carrington L B, Armijos M V, Lambrechts L, et al. Effects of fluctuating daily temperatures at critical thermal extremes on *Aedes aegypti* life-history traits. *PLoS One*, 2013, 8: e58824
- 27 Colinet H, Sinclair B J, Vernon P, et al. Insects in fluctuating thermal environments. *Annu Rev Entomol*, 2015, 60: 123–140
- 28 王琳, 马春森. 周期性重复高温对昆虫影响的生态学效应. *应用昆虫学报*, 2013, 50: 1499–1508
- 29 杜尧, 马春森, 赵清华, 等. 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: 1565–1572
- 30 Karl I, Stoks R, De Block M, et al. Temperature extremes and butterfly fitness: conflicting evidence from life history and immune function. *Global Change Biol*, 2011, 17: 676–687
- 31 David J R, Araripe L O, Chakir M, et al. Male sterility at extreme temperatures: a significant but neglected phenomenon for understanding *Drosophila* climatic adaptations. *J Evol Biol*, 2005, 18: 838–846
- 32 Arambourou H, Stoks R. Combined effects of larval exposure to a heat wave and chlorpyrifos in northern and southern populations of the

- damselfly *Ischnura elegans*. *Chemosphere*, 2015, 128: 148–154
- 33 Denlinger D L, Yocum G D. Physiology of heat sensitivity. In: Hallman G J, Denlinger D L, eds. *Temperature Sensitivity in Insects and Application in Integrated Pest Management*. Oxford: Westview Press, 1998. 7–57
- 34 Feder M E, Hofmann G E. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annu Rev Physiol*, 1999, 61: 243–282
- 35 Harmon J P, Moran N A, Ives A R. Species response to environmental change: impacts of food web interactions and evolution. *Science*, 2009, 323: 1347–1350
- 36 Kellermann V, Overgaard J, Hoffmann A A, et al. Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 16228–16233
- 37 Piessens K, Adriaens D, Jacquemyn H, et al. Synergistic effects of an extreme weather event and habitat fragmentation on a specialised insect herbivore. *Oecologia*, 2009, 159: 117–126
- 38 Deutsch C A, Tewksbury J J, Huey R B, et al. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 6668–6672
- 39 Paaïmans K P, Heinig R L, Seliga R A, et al. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biol*, 2013, 19: 2373–2380
- 40 Kingsolver J G, Diamond S E, Buckley L B. Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Funct Ecol*, 2013, 27: 1415–1423
- 41 Overgaard J, Kearney M R, Hoffmann A A. Sensitivity to thermal extremes in Australian *Drosophila* implies similar impacts of climate change on the distribution of widespread and tropical species. *Global Change Biol*, 2014, 20: 1738–1750
- 42 Vasseur D A, DeLong J P, Gilbert B, et al. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proc R Soc B Biol Sci*, 2014, 281: 20132016
- 43 Hill M P, Chown S L, Hoffmann A A. A predicted niche shift corresponds with increased thermal resistance in an invasive mite, *Halotydeus destructor*. *Global Ecol Biogeogr*, 2013, 22: 942–951
- 44 Battisti A, Stastny M, Buffo E, et al. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biol*, 2006, 12: 662–671
- 45 Garcia-Robledo C, Kuprewicz E K, Staines C L, et al. Limited tolerance by insects to high temperatures across tropical elevational gradients and the implications of global warming for extinction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 680–685
- 46 Hoffmann A A, Chown S L, Clusella-Trullas S. Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Funct Ecol*, 2012, 27: 934–949
- 47 Martinet B, Lecocq T, Smet J, et al. A protocol to assess insect resistance to heat waves, applied to bumblebees (*Bombus Latreille*, 1802). *PLoS One*, 2015, 10: e0118591
- 48 Fergani P, Sackmann P, Cuezco F. Environmental determinants of the distribution and abundance of the ants, *Lasiophanes picinus* and *L. valdiviensis*, in Argentina. 16pp. *J Insect Sci*, 2008, 8: 36
- 49 Xing K, Hoffmann A A, Ma C S. Does thermal variability experienced at the egg stage influence life history traits across life cycle stages in a small invertebrate? *PLoS One*, 2014, 9: e99500
- 50 Kingsolver J G, Higgins J K, Augustine K E. Fluctuating temperatures and ectotherm growth: distinguishing non-linear and time-dependent effects. *J Exp Biol*, 2015, 218: 2218–2225
- 51 Jeffs C T, Leather S R. Effects of extreme, fluctuating temperature events on life history traits of the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Entomol Exp Appl*, 2014, 150: 240–249
- 52 Chiu M C, Kuo J J, Kuo M H. Life stage-dependent effects of experimental heat waves on an insect herbivore. *Ecol Entomol*, 2015, 40: 175–181
- 53 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*. *Entomol Exp Appl*, 2004, 110: 65–71
- 54 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). *Eur J Entomol*, 2004, 101: 327–331
- 55 Rasmont P, Iserbyt S. The bumblebees scarcity syndrome: are heat waves leading to local extinctions of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*)? *Ann Soc Entomol Fr*, 2012, 48: 275–280
- 56 Burgi L P, Mills N J. Ecologically relevant measures of the physiological tolerance of light brown apple moth, *Epiphyas postvittana*, to high temperature extremes. *J Insect Physiol*, 2012, 58: 1184–1191

- 57 Lambrechts L, Paaijmans K P, Fansiri T, et al. Impact of daily temperature fluctuations on dengue virus transmission by *Aedes aegypti*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 7460–7465
- 58 Robinet C, Rousselet J, Pineau P, et al. Are heat waves susceptible to mitigate the expansion of a species progressing with global warming? *Ecol Evol*, 2013, 3: 2947–2957
- 59 Zhang W, Chang X Q, Hoffmann A A, et al. Impact of hot events at different developmental stages of a moth: the closer to adult stage, the less reproductive output. *Sci Rep*, 2015, 5: 10436
- 60 Zhang W, Zhao F, Hoffmann A A, et al. A single hot event that does not affect survival but decreases reproduction in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *PLoS One*, 2013, 8: e75923
- 61 Liang L N, Zhang W, Ma G, et al. A single hot event stimulates adult performance but reduces egg survival in the oriental fruit moth, *Grapholitha molesta*. *PLoS One*, 2014, 9: e116339
- 62 Zhang W, Rudolf V H W, Ma C S. Stage-specific heat effects: timing and duration of heat waves alter demographic rates of a global insect pest. *Oecologia*, 2015, 179: 947–957
- 63 马春森, 马罡, 杜尧, 等. 连续温度梯度下昆虫趋温性的研究现状与展望. *生态学报*, 2005, 25: 2940–2946
- 64 Kearney M, Shine R, Porter W P. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 3835–3840
- 65 Mitchell K A, Hoffmann A A. Thermal ramping rate influences evolutionary potential and species differences for upper thermal limits in *Drosophila*. *Funct Ecol*, 2010, 24: 694–700
- 66 Ma G, Ma C S. Effect of acclimation on heat-escape temperatures of two aphid species: implications for estimating behavioral response of insects to climate warming. *J Insect Physiol*, 2012, 58: 303–309
- 67 Ma G, Ma C S. Climate warming may increase aphids’ dropping probabilities in response to high temperatures. *J Insect Physiol*, 2012, 58: 1456–1462
- 68 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: 624–630
- 69 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: 2449–2459
- 70 Gish M, Inbar M. Host location by apterous aphids after escape dropping from the plant. *J Insect Behav*, 2006, 19: 143–153
- 71 Nelson E H. Predator avoidance behavior in the pea aphid: costs, frequency, and population consequences. *Oecologia*, 2007, 151: 22–32
- 72 Nelson E H, Matthews C E, Rosenheim J A. Predators reduce prey population growth by inducing changes in prey behavior. *Ecology*, 2004, 85: 1853–1858
- 73 Francke D L, Harmon J P, Harvey C T, et al. Pea aphid dropping behavior diminishes foraging efficiency of a predatory ladybeetle. *Entomol Exp Appl*, 2008, 127: 118–124
- 74 Cerda X, Retana J, Manzaneda A. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, 1998, 117: 404–412
- 75 Lomeli-Flores J R, Barrera J F, Bernal J S. Impacts of weather, shade cover and elevation on coffee leafminer *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) population dynamics and natural enemies. *Crop Protect*, 2010, 29: 1039–1048
- 76 Walters R J, Hassall M, Telfer M G, et al. Modelling dispersal of a temperate insect in a changing climate. *Proc R Soc B Biol Sci*, 2006, 273: 2017–2023
- 77 Bahar M H, Hegedus D, Soroka J, et al. Survival and *Hsp70* gene expression in *Plutella xylostella* and its larval parasitoid *Diadegma insulare* varied between slowly ramping and abrupt extreme temperature regimes. *PLoS One*, 2013, 8: e73901
- 78 Montserrat M, Guzman C, Sahun R M, et al. Pollen supply promotes, but high temperatures demote, predatory mite abundance in avocado orchards. *Agric Ecosyst Environ*, 2013, 164: 155–161
- 79 Fan Y L, Wernegreen J J. Can’t take the heat: high temperature depletes bacterial endosymbionts of ants. *Microb Ecol*, 2013, 66: 727–733
- 80 Bannerman J A, Gillespie D R, Roitberg B D. The impacts of extreme and fluctuating temperatures on trait-mediated indirect aphid-parasitoid interactions. *Ecol Entomol*, 2011, 36: 490–498
- 81 Sentis A, Hemptinne J L, Brodeur J. Effects of simulated heat waves on an experimental plant-herbivore-predator food chain. *Global Change Biol*, 2013, 19: 833–842
- 82 Gillespie D R, Nasreen A, Moffat C E, et al. Effects of simulated heat waves on an experimental community of pepper plants, green peach aphids and two parasitoid species. *Oikos*, 2012, 121: 149–159
- 83 Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 2015, 526: 574–577

- 84 Zhao F, Zhang W, Hoffmann A A, et al. Night warming on hot days produces novel impacts on development, survival and reproduction in a small arthropod. *J Anim Ecol*, 2014, 83: 769–778
- 85 Hance T, van Baaren J, Vernon P, et al. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annu Rev Entomol*, 2007, 52: 107–126
- 86 Vallieres R, Rochefort S, Berthiaume R, et al. Effect of simulated fall heat waves on cold hardiness and winter survival of hemlock looper, *Lambdina fiscellaria* (Lepidoptera: Geometridae). *J Insect Physiol*, 2015, 73: 60–69
- 87 Stuhldreher G, Hermann G, Fartmann T. Cold-adapted species in a warming world—an explorative study on the impact of high winter temperatures on a continental butterfly. *Entomol Exp Appl*, 2014, 151: 270–279
- 88 Evans E W, Carlile N R, Innes M B, et al. Warm springs reduce parasitism of the cereal leaf beetle through phenological mismatch. *J Appl Entomol*, 2013, 137: 383–391
- 89 Gallinat A S, Primack R B, Wagner D L. Autumn, the neglected season in climate change research. *Trends Ecol Evol*, 2015, 30: 169–176
- 90 Weed A S, Bentz B J, Ayres M P, et al. Geographically variable response of *Dendroctonus ponderosae* to winter warming in the western United States. *Landscape Ecol*, 2015, 30: 1075–1093

The Impacts of Extreme High Temperature on Insect Populations under Climate Change: A Review

MA Gang & MA ChunSen

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

An increase in global mean temperature leads to a substantial increase in the magnitude, frequency and duration of extreme high-temperature events, which result in profound impacts on organisms and ecosystems. Previous studies on the effects of climate warming on insect populations mainly focus on the changes in temperature means, rather than in temperature extremes. This consequently overestimates the positive effects of increases in mean temperature by neglecting the potential negative impacts of temperature extremes in nature. Here we reviewed the research progress on the impact of extreme high temperature on geographical distribution, demographic parameters and population growth, behavior, and interspecific interactions of insect populations. Temperature extremes inhibit insects in thermal limits and safety thermal range, and consequently determine the geographical distribution of insects across latitudes, altitudes and landscapes. Extreme high temperatures depress insect development, survival, and reproduction by immediate impacts and ecological consequences, thus alter demographic parameters and population growth. Extreme high temperatures can alter important life parameters by affecting various behaviors such as thermoregulation, feeding, and dispersal. The species-specific responses to extreme high temperatures may lead to changes in interspecific interactions, including relative dominance, community structure and food web, and consequently alter trophic cascades and ecosystem functioning. Previous works concerning the effects of extreme high temperatures mainly focus on the daytime temperature extremes and heat waves in summer. Since global climate change leads to asymmetric increases in temperature among different seasons, more attention should be paid to the impacts of relative temperature extremes in spring, autumn and winter in the future climate change studies.

global warming, insect, extreme high temperature, heat wave, population dynamics, interspecific interaction

doi: 10.1360/N052016-00037