应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2016, 53(1): 103−111. DOI: 10.7679/j.issn.2095−1353.2016.014

研究论文

桃蚜取食行为对大气 CO_2 浓度升高的响应*

彭新红[1,2**] 刘志源[2] 郭慧娟[2] 蒋军喜[1***] 孙玉诚[2***]

（1. 江西农业大学农学院，南昌 330045；2. 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 **【目的】** 近年来随着人类活动的增加，温室气体尤其是大气 CO_2 浓度升高造成的虫害爆发已成为国际上关注的焦点，因此，研究拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 上桃蚜取食行为的变化对大气 CO_2 浓度升高的响应意义重大。**【方法】** 本研究以拟南芥和绿色桃蚜 *Myzus persicae* 为研究对象，利用野生型拟南芥 *Col-0*，茉莉酸途径信号传导缺失突变体（*jar1*）、水杨酸途径信号传导缺失突变体（*npr1*）、乙烯途径信号传导缺失突变体（*ein2-5*）为材料，以大气 CO_2 浓度升高为影响因子，利用刺吸式电位仪（EPG）记录了桃蚜在不同处理的拟南芥上的取食波形。**【结果】** 研究结果发现： CO_2 浓度升高缩短了 *Col-0* 和 *jar1* 植株上蚜虫首次刺探时间和首次到达韧皮部的时间，却延长了 *npr1* 和 *ein2-5* 上蚜虫首次到达韧皮部的时间，降低了 *jar1* 植株上蚜虫总的刺探时间且增加了其总的取食韧皮部时间，但没有改变其它基因型植株上蚜虫总的刺探和取食时间；同时增加了野生型植株上蚜虫的刺探频率，却没有影响其它基因型植株上的刺探频率。**【结论】** CO_2 浓度升高降低了野生型植株和 *jar1* 植株抗性，有利于蚜虫到达韧皮部；却增加了 *npr1* 和 *ein2-5* 上的植物抗性，从而不利于蚜虫到达韧皮部。

关键词 CO_2 浓度升高，拟南芥，桃蚜，取食行为，茉莉酸，水杨酸，乙烯

Feeding behavior of the peach aphid under elevated CO_2 levels

PENG Xin-Hong[1,2**] LIU Zhi-Yuan[2] GUO Hui-Juan[2] JIANG Jun-Xi[1***] SUN Yu-Cheng[2***]

(1. College of Agronomy, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Insect Pest and Rodents, Institule of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract **[Objectives]** The global atmospheric concentration of carbon dioxide (CO_2) has been increasing quickly, resulting in outbreaks of insect pests that have caught the world's attention. Studies of the feeding behavior of the peach aphid, *Myzus persicae*, on *Arabidopsis* under elevated atmospheric CO_2 levels are, therefore, timely. **[Methods]** Electrical penetration graph (EPG) technology was used to examine the feeding behavior of peach aphids on the wild type and three mutant varieties (*jar1*、*npr1*、*ein2-5*) of *Arabidopsis thaliana*, with a particular focus on the role of jasmonic acid, salicylic acid and ethylene signaling pathways under elevated CO_2 levels. **[Results]** Elevated CO_2 delayed the first appearance of C, E1 and E2 aphids on *Col-0* and *jar1* plants, but advanced the first appearance of C, E1 and E2 aphids on *npr1* and *ein2-5* plants. Furthermore, elevated CO_2 decreased the duration of C aphid infestation, and increased the duration of E2 aphid infestation on *jar1* plants, but did not affect these parameters on the other varieties. In addition, elevated CO_2 increased the total frequency of C and pd aphids on *Col-0* but not on the other varieties. **[Conclusion]** Changes in aphid feeding behavior under elevated CO_2 conditions suggest that elevated CO_2 decreased the resistance of the *Col-0* and *jar1* varieties to aphids, but increased the resistance of *npr1* and *ein2-5* plants. These results indicate that elevated CO_2 can modify aphid feeding behavior by altering plant's defensive phytohormone mediated resistance.

Key words elevated CO_2, *Arabidopsis*, *Myzus persicae*, feeding behavior, jasmonic acid, salicylic acid, ethylene

* 资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（项目号 NO.31500332）

**第一作者 First author，E-mail：284370409@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：jxau2011@126.com; sunyc@ioz.ac.cn

收稿日期 Received：2015-12-10，接受日期 Accepted：2016-01-16

近年来，由于人类活动导致大气 CO_2 浓度升高。据 IPCC（2007）报道，全球大气 CO_2 浓度到本世纪末将加倍增加到 540~970 μL/L。升高的大气 CO_2 浓度将改变植物体内的 C/N 比，使得植物中的初生和次生代谢产物重新分配，进而影响到植物体内的营养物质以及次生抗性物质的含量（Peñuelas *et al.*，2002），而植物体内的这些变化又通过食物链直接或间接作用于植食性昆虫（Bezemer and Jones，1998），进而改变植食性昆虫的生长发育状况和种群动态（Wu *et al.*，2006；Sun *et al.*，2011）。

国内外非常重视昆虫对大气 CO_2 浓度升高响应特征与机制的研究，发现不同取食类型的害虫对大气 CO_2 浓度升高的响应不同（Whittaker，2001；戈峰等，2010）。我们前期结果表明，大气 CO_2 浓度升高使刺吸式口器昆虫如蚜虫的种群呈现出上升的趋势，有利于非豆科寄主植物上取食的桃蚜 *Myzus persicae*、麦蚜 *Sitobion avenae*、棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 等蚜虫的取食效率（Chen *et al.*，2004；Sun *et al.*，2010；Sun *et al.*，2013）。由于蚜虫特化的口针到达植物韧皮部取食汁液之前，需要克服植物体内产生的一系列抗性防御反应，因此植物的防御水平会直接影响蚜虫的取食效率。而 CO_2 浓度升高将通过改变植物激素如水杨酸（Salicylic acid，SA）、茉莉酸（Jasmonic acid，JA）以及乙烯（Ethylene，ET）等介导的诱导抗性防御反应影响植食性昆虫的生长发育和种群动态（刘勇，2011；Sun *et al.*，2013）。如 Sun 等（2013）发现 CO_2 浓度升高可以提高植物的水杨酸诱导防御途径，同时降低茉莉酸诱导防御途径，从而影响植物下游抗性基因的表达水平，促进蚜虫的种群暴发。然而，升高的大气 CO_2 浓度通过介导植物激素途径是否会改变蚜虫的取食行为尚不清楚。

刺吸式电位仪被认为是观察蚜虫取食行为的重要方法之一，它能够将蚜虫取食植物过程中产生的生理电位差以 EPG 典型波形（C 波，pd 波，E1 波，E2 波等）的形式表现出来。这些波形分别代表了蚜虫取食的各个阶段口针到达的部位，取食的时间与时长等（Walker and Perring，1994）。一般 C 波和 pd 波代表的是蚜虫口针刺入表皮到口针接触到韧皮部筛管的过程；E1 波是指蚜虫口针接触韧皮部筛管同时由其唾液腺分泌一些与植物的诱导抗性密切相关的水溶性唾液蛋白的过程。C 波，Pd 波以及 E1 波出现的时间与持续的时长等主要与植物的组成性物理结构及其化学抗性有关。E2 波则是指蚜虫被动吸食汁液的过程，此时蚜虫的口针已到达植物的筛管细胞，这个过程持续的时间主要与韧皮部汁液的营养成分和化学抗性有关，植物的抗性越强，E2 波持续的时间越短（汤清波等，2011；Dixon，2012）。基于前期研究发现，CO_2 浓度升高对植物的组成型抗性、物理结构以及植物激素（JA、SA、ET）介导的诱导防御反应均有影响，其中以激素介导的诱导防御反应对蚜虫的抗性最为有效。为探究植物激素介导下蚜虫的取食行为对 CO_2 浓度升高的响应，本文运用 EPG 技术，利用模式植物拟南芥的野生型（*Col-0*）以及水杨酸突变体（*npr1*）、茉莉酸突变体（*jar1*）以及乙烯突变体（*ein2-5*），研究不同 CO_2 浓度条件下桃蚜在野生型拟南芥及其 3 个抗性缺失突变体植株上的取食行为，旨在分析 CO_2 浓度升高条件下植物的诱导防御反应如何影响蚜虫的取食行为，明确植物与蚜虫互作对大气 CO_2 浓度升高的响应。

1 材料与方法

1.1 大气 CO_2 控制系统

按照国际研究惯例，本实验设置两个 CO_2 浓度水平，即当前大气 CO_2 浓度（375 μL/L）和高出当前 CO_2 浓度近一倍的大气 CO_2 浓度（750 μL/L）。大气 CO_2 浓度的控制是在宁波赛福仪器厂生产的 CO_2 人工智能气候箱中进行。该装置由人工气候箱、CO_2 气源和 CO_2 智能数控制系统组成。其中，CO_2 智能数控系统控制 CO_2 气体的进入，每 20 s 监测并调控 CO_2 浓度一次。所有实验的参数设为：光照强度为 9 000 lx，光周期为 L∶D = 16∶8；白天温度∶夜晚温度=22∶20；空气相对湿度 70%±5%。

1.2　供试材料

1.2.1　供试植株　本实验使用野生型拟南芥 *Col-0* 和与其遗传背景相似的 3 种突变体材料(茉莉酸途径信号传导缺失突变体 *jar1*；水杨酸途径信号传导缺失突变体 *npr1*；乙烯途径信号传导缺失突变体 *ein2-5*)。

1.2.2　拟南芥的种植　种子萌发及育苗过程：拟南芥种子在 4℃条件下春化 48 h 后用 10%H_2O_2 浸泡 15 min，蒸馏水冲洗 3 次，然后将种子种在长×宽×高=19 cm×15 cm×11 cm 的底部透水的塑料方盆中，10 d 后随机将拟南芥盆栽移到 CO_2 和对照人工智能气候箱中处理，每隔 2 d 浇一次水，1 个月后用于实验。

1.2.3　供试桃蚜 ***Myzus persicae***（**Sulzer**）　于 2009 年 9 月份在北京小汤山试验基地球茎甘蓝叶片上采集本实验供试桃蚜；之后置于人工气候箱内野生型拟南芥上繁殖保种，所设置的条件与拟南芥种植条件相同。

1.3　EPG 的记录

全部实验均在约 22℃的温度条件下进行。拟南芥均在移植 4 周后用于实验，尽量保持供试的 4 个品种的植物生长状况一致。所用桃蚜均采自当前大气 CO_2 浓度条件下野生型上繁殖多代且大小一致刚蜕皮的无翅蚜成虫。采用荷兰瓦尔根大学制造的 DC-EPG Giga-8 刺吸式电位仪记录，用软件 Stylet+1.1 版本进行波形记录与分析。

实验前，先将蚜虫放在玻璃皿中进行饥饿处理 50 min，然后用毛笔将桃蚜挑至玻璃皿中置于冰面上冷冻 5~10 min 以减缓蚜虫的活动。接着用少量的水溶性导电银胶将生物电流放大器的昆虫电极（长度为 2~3 cm，直径为 15 μm 的金线）末端粘在蚜虫前胸背板上，整个实验记录系统为 8 通道，每个通道接 1 头蚜虫与一株植物，用法拉第金属网罩隔离防止外源噪声干扰。连续记录 8 h，每头蚜虫和每株植物只用于一次实验记录，每个处理重复记录 17~20 次（张广珠等，2009；刘志源，2012）。EPG 波形分析参照 Tjallingii（2006）的方法，使用软件 Stylet+a 进行分析。参考张广珠等（2009）方法，根据波形和其发生顺序，选定一系列的波形指标以分析桃蚜的取食行为。

1.4　统计分析

采用 SPSS 18.0 统计软件进行处理间数据的差异显著性分析，双因素方差分析法（Two-way ANOVA）分析 CO_2 浓度以及拟南芥基因型对桃蚜的取食行为的影响。多重比较采用 LSD 检验。

2　结果与分析

通过对不同处理下植株上蚜虫取食行为的记录发现，不同大气 CO_2 浓度条件下，桃蚜在野生型及其 3 种突变体拟南芥上取食过程中均存在以下反应植物抗性水平的波形图：C 波（路径波）、pd 波（刺探波）、E1 波（主动取食波）、E2 波（被动取食波）。通过双因素方差分析显示（表 1），CO_2 浓度和拟南芥基因型均对蚜虫取食的该 4 种波型的出现时间、出现次数或持续时间存在显著的影响（$P < 0.05$）。

2.1　桃蚜取食过程中各种波型的首次出现时间

对大气 CO_2 浓度升高条件下野生型拟南芥及其 3 个抗性缺失突变体植株上桃蚜的取食行为观察表明，大气 CO_2 浓度升高显著缩短了桃蚜在野生型拟南芥上取食的 pd 波、E1 波、E2 波首次出现的时间（图 1：A）。同时，也缩短了其在拟南芥突变体 *jar1* 上取食的 pd 波和 E1 波的首次出现时间（图 1：B）；但却显著的延长了蚜虫在 *npr1* 和 *ein2-5* 上取食的 E1 波和 E2 波首次出现的时间（图 1：C，D）。

2.2　桃蚜取食过程中各种波型持续时间总和

CO_2 浓度升高条件下桃蚜分别取食野生型拟南芥及其 3 种突变体植株时 C 波、E1 波、E2 波出现的总时间如图 2 所示。大气 CO_2 浓度升高减少了桃蚜在拟南芥突变体植株 *jar1* 上取食的 C 波总时间，却显著增加了 E2 波的总时间（图 2：B）；CO_2 浓度升高明显增加了 *npr1* 上桃蚜取食的 E1 波总时长，但没有影响蚜虫取食拟南芥野生型及 *ein2-5* 时各波型总时长（图 2：C，D）。

表 1 大气 CO_2 浓度、拟南芥基因型以及它们的交互作用对桃蚜不同取食波型的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA for the effect of CO_2 level, four genotypes of Arabidopsis and their interactions on different feeding waveforms of aphid

因素 Factors	波形指标 Waveform indicators	*F* 值 *F* value	*P* 值 *P* value
二氧化碳	pd 波首次出现时间（s）First time of pd (s)	7.758	0.006
CO_2	E1 波首次出现时间（s）First time of E1 (s)	0.103	0.749
	E2 波首次出现时间（s）First time of E2 (s)	0.111	0.740
	C 波出现频率（次）The frequency of C (times)	0.407	0.525
	pd 波出现频率（次）The frequency of pd (times)	0.362	0.549
	E1 波出现频率（次）The frequency of E1 (times)	5.594	0.020
	E2 波出现频率（次）The frequency of E2 (times)	3.477	0.065
	C 波出现总时间（s）Total time of C (s)	4.204	0.043
	E1 波出现总时间（s）Total time of E1 (s)	1.538	0.217
	E2 波出现总时间（s）Total time of E2 (s)	0.211	0.647
基因型	pd 波首次出现时间（s）First time of pd (s)	4.578	0.005
Genotype	E1 波首次出现时间（s）First time of E1 (s)	0.565	0.639
	E2 波首次出现时间（s）First time of E2 (s)	0.541	0.655
	C 波出现频率（次）The frequency of C (times)	8.366	0.000
	pd 波出现频率（次）The frequency of pd (times)	8.478	0.000
	E1 波出现频率（次）The frequency of E1 (times)	1.575	0.199
	E2 波出现频率（次）The frequency of E2 (times)	2.603	0.055
	C 波出现总时间（s）Total time of C (s)	9.377	0.000
	E1 波出现总时间（s）Total time of E1 (s)	0.630	0.597
	E2 波出现总时间（s）Total time of E2 (s)	10.229	0.000
二氧化碳×基因型	pd 波首次出现时间（s）First time of pd (s)	9.934	0.000
CO_2×Genotype	E1 波首次出现时间（s）First time of E1 (s)	8.928	0.000
	E2 波首次出现时间（s）First time of E2 (s)	6.605	0.000
	C 波出现频率（次）The frequency of C (times)	2.686	0.050
	pd 波出现频率（次）The frequency of pd (times)	2.611	0.055
	E1 波出现频率（次）The frequency of E1 (times)	0.574	0.633
	E2 波出现频率（次）The frequency of E2 (times)	0.292	0.831
	C 波出现总时间（s）Total time of C (s)	12.381	0.000
	E1 波出现总时间（s）Total time of E1 (s)	4.196	0.007
	E2 波出现总时间（s）Total time of E2 (s)	5.487	0.001

2.3 桃蚜取食过程中各种波型出现的次数

2.3.1 桃蚜取食过程中 **c** 波，**pd** 波波型出现的次数

大气 CO_2 浓度升高显著增加了野生型植株上桃蚜取食的 C 波和 pd 波出现次数，却没有影响其他基因型植株上桃蚜取食的 C 波和 pd 波出现次数（图 3：A~D）。

2.3.2 桃蚜取食过程中 **E1** 波，**E2** 波波型出现的次数

大气 CO_2 浓度升高条件下显著增加了桃蚜取食 *npr1* 基因型植株时 E1 波出现次数；但却并没有影响拟南芥 *jar1* 与 *ein2-5* 突变体上的桃蚜取食时各波的出现次数（如图 4：A~D）。

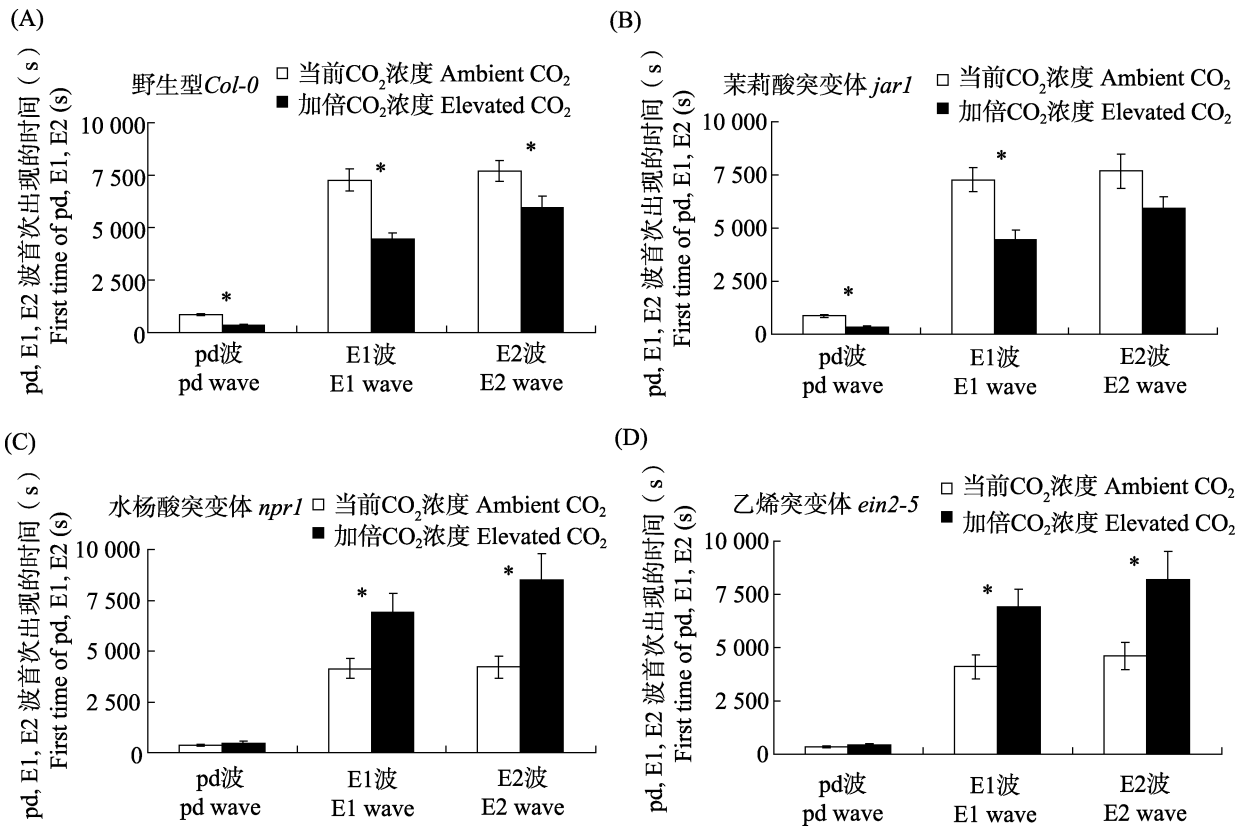


图 1　不同 CO_2 浓度条件下桃蚜取食野生型 *Col-0*（A）、茉莉酸突变体 *jar1*（B）、水杨酸突变体 *npr1*（C）和乙烯突变体 *ein2-5*（D）时 pd 波、E1 波、E2 波首次出现时间.

Fig. 1　The first time (s) of pd, E1 and E2 waveforms of peach aphid fed on four genotypes of Arabidopsis grown under elevated and ambient CO_2 concentrations

A. Wild type (*Col-0*); B. JA pathway-deficient mutant *jar1*; C). SA pathway-deficient mutant *npr1*; D. ET pathway-deficient mutant *ein2-5*.

*号表示同一基因型植株在不同 CO_2 浓度处理条件下该指标存在显著性差异（$P < 0.05$）。下图同。

* represents the significant difference between ambient and elevated CO_2 treatments ($P < 0.05$). The same below.

3　讨论

当植物受到外界生物胁迫时，首先诱导植物体内的 ROS 信号激活并促进下游植物激素介导的防御反应信号大量上调。目前对 JA、ET 和 SA 介导的诱导抗性途径在植物-昆虫/病原物互作中的作用研究的最为广泛，发现它们既能在不同类型的抗性调控反应中发挥其各自的重要作用，表现出相互之间的协同或拮抗作用（Rojo *et al.*，1999；Winz *et al.*，2001）。但取食方式不同的昆虫类群诱导的植物抗性信号途径及其作用机理各不相同。作为刺吸式口器的蚜虫，主要取食植物的韧皮部，通过刺吸造成的伤口对植物的伤害极为有限，因此主要激活植物对抗病原细菌和真菌为主的 SA 信号途径（Fidantsef *et al.*，1999），抑制 JA 信号途径（Moran *et al.*，2001）；而 JA/ET 对防御韧皮部刺吸式口器昆虫更为有效（Zarate *et al.*，2007）。但 Ellis 等（2002）发现 JA 突变体 *cev1* 能够增加 JA 的累积从而提高对豌豆蚜的防御，而 *coi1* 突变体减少了 JA 累积，因而比野生型植株更易感染蚜虫。由此可见，JA 信号途径的表达在寄主植物防御蚜虫危害的过程中起着非常重要的作用。

寄主植物对昆虫的诱导防御随大气 CO_2 浓度的升高而发生相应的改变。如 Zavala 等（2009）发现大气 CO_2 浓度上升减弱了大豆植物中的 JA 和 ET 信号途径，主要原因是 CO_2 浓度升高降低了调控 JA 的半胱氨酸蛋白酶抑制剂的浓度，而

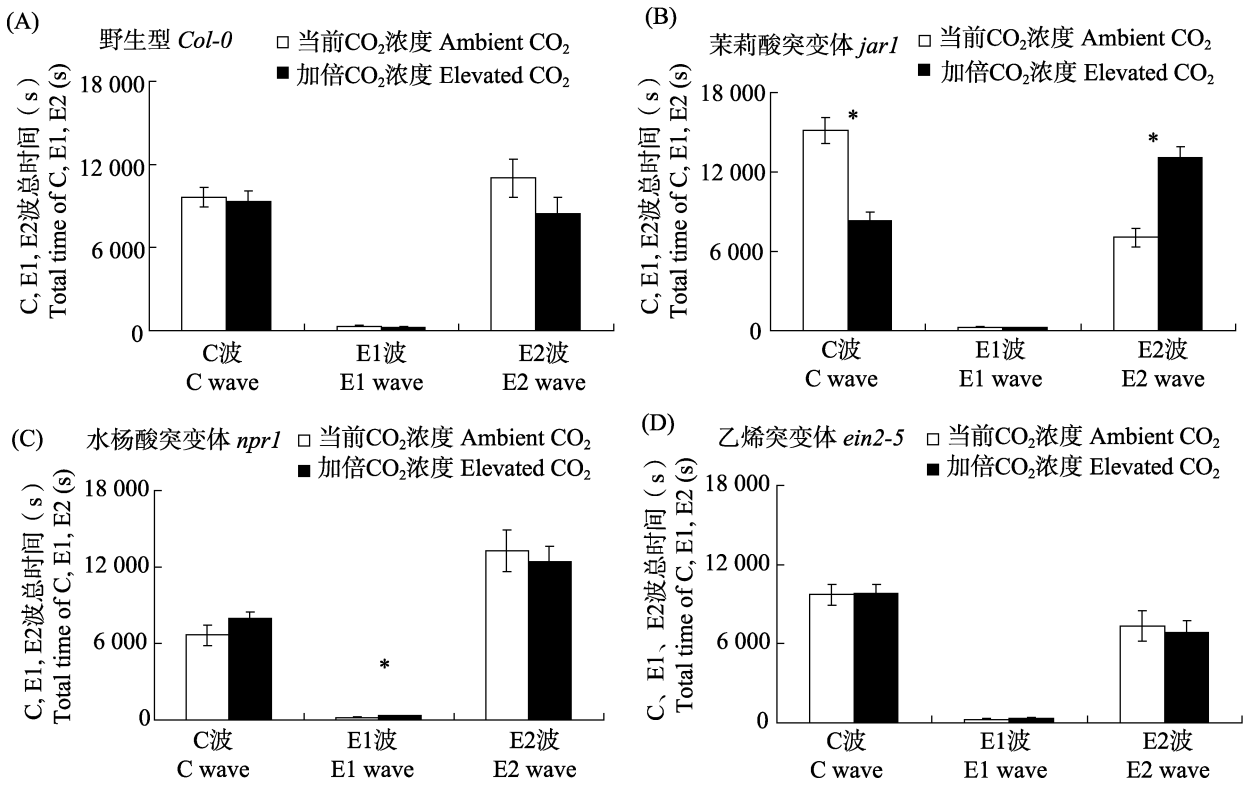


图 2　不同 CO_2 浓度条件下桃蚜取食野生型 *Col-0*（A）、茉莉酸突变体 *jar1*（B）、水杨酸突变体 *npr1*（C）和乙烯突变体 *ein2-5*（D）时 C 波、E1 波、E2 波出现的时间总和。

Fig. 2　The sustained time (s) of C, E1 and E2 waveforms of peach aphid fed on four genotypes of Arabidopsis grown under elevated and ambient CO_2 concentrations

A. Wild type (*Col-0*); B. JA pathway-deficient mutant *jar1*; C. SA pathway-deficient mutant *npr1*; D. ET pathway-deficient mutant *ein2-5*.

半胱氨酸蛋白酶抑制剂是抗植食性昆虫的主要防御物质。Sun 等（2013）研究表明，当拟南芥受到桃蚜危害时，较高 CO_2 浓度条件下，野生型植株上抗氧化剂基因（GST、CSD3）和 JA 信号途径上防御基因（LOX2，PDF1.2）的表达量降低，因此，高浓度的 CO_2 可以增加蚜虫的种群数量增加。那么 CO_2 浓度升高是否可以促使寄主植物 JA 介导的抗性减弱有利于桃蚜的取食，从而促使其种群数量增加？本文通过 EPG 技术对野生型植物的取食行为进行观测发现，大气 CO_2 浓度升高增加了野生型拟南芥上桃蚜取食时 C 波频率，这可能是由于 CO_2 浓度升高增厚了植物叶片表皮细胞（Engloner *et al.*，2003）。此外，CO_2 浓度升高明显缩短了蚜虫在野生型拟南芥和茉莉酸信号途径突变体 *jar1* 上取食的 pd 波、E1 波和 E2 波首次出现的时间，此结果表明大气 CO_2 浓度升高对蚜虫口针在野生型拟南芥叶肉层的穿刺更为有利，进一步验证了 CO_2 浓度升高会降低野生型拟南芥的 JA 抗性从而有助于蚜虫在野生型拟南芥上的取食，与 Sun 等（2013）报道的 CO_2 浓度升高降低了拟南芥对桃蚜有效的茉莉酸途径结论一致。值得注意的是，在本文的研究中，高浓度的 CO_2 条件下，桃蚜在乙烯突变体 *ein2-5* 上取食时，首次出现 E1 波和 E2 波的时间明显滞后，而在乙烯突变体 *ein2-5* 上的种群数量没有影响的（Sun *et al.*，2013）。这可能是由于乙烯信号途径对蚜虫的作用不仅是与茉莉酸信号途径协同诱导下游抗性基因来影响蚜虫的取食，也可能是乙烯信号途径本身可以通过影响其下游的 ROS 的迸发等来影响蚜虫的取食行为与种群数量。

拟南芥受到桃蚜危害后会激发 SA 信号途径

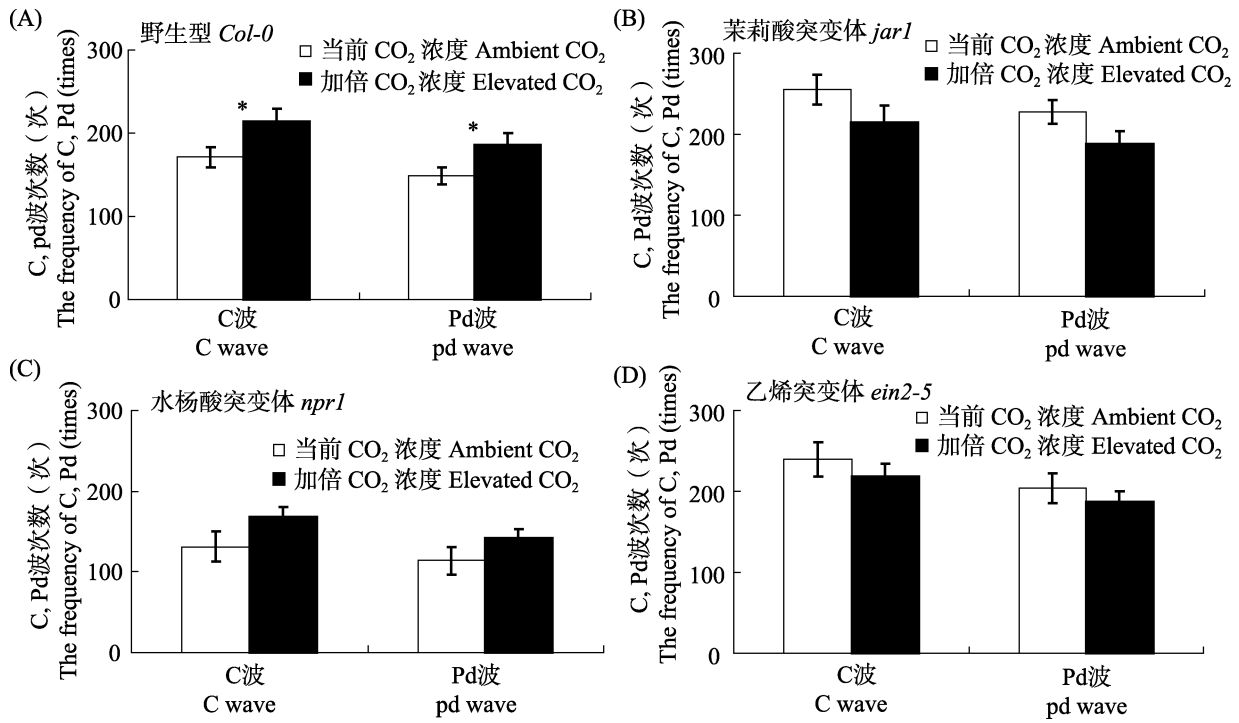


图 3　不同 CO_2 浓度条件下桃蚜取食野生型 *Col-0*（A）、茉莉酸突变体 *jar1*（B）、水杨酸突变体 *npr1*（C）和乙烯突变体 *ein2-5*（D）时 C 波、pd 波出现的次数。

Fig. 3　The frequency of C,pd waveforms of peach aphid fed on four genotypes of Arabidopsis grown under elevated and ambient CO_2 concentrations

A. Wild type (*Col-0*); B. JA pathway-deficient mutant *jar1*; C. SA pathway-deficient mutant *npr1*; D. ET pathway-deficient mutant *ein2-5*.

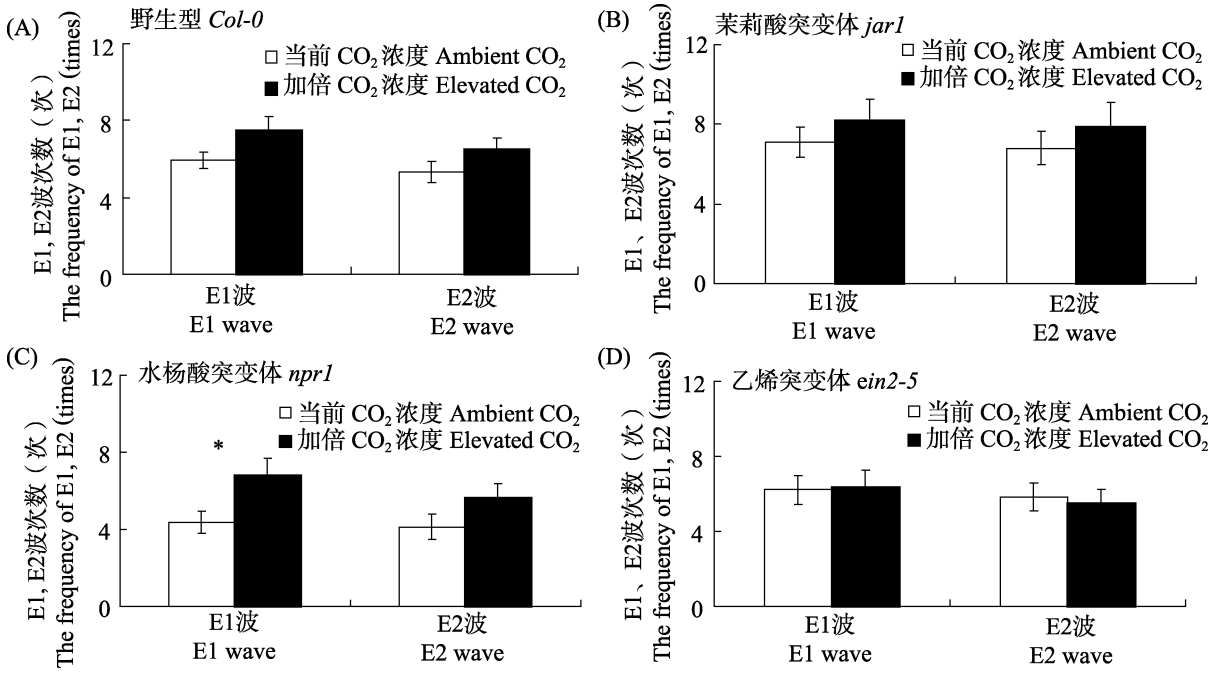


图 4　不同 CO_2 浓度条件下桃蚜取食野生型 *Col-0*（A）、茉莉酸突变体 *jar1*（B）、水杨酸突变体 *npr1*（C）和乙烯突变体 *ein2-5*（D）时 E1 波、E2 波出现的次数

Fig. 4　The frequency of E1 and E2 waveforms of peach aphid fed on four genotypes of Arabidopsis grown under elevated and ambient CO_2 concentrations

A. Wild type (*Col-0*); B. JA pathway-deficient mutant *jar1*; C. SA pathway-deficient mutant *npr1*; D. ET pathway-deficient mutant *ein2-5*.

（Pegadaraju *et al.*，2005）。Moran 和 Thompson（2001）进一步研究发现，尽管受到蚜虫危害后植物启动了 SA 信号途径，但 SA 信号途径对植物的抗蚜作用并不显著；当植物体内 SA 信号途径中的关键基因（ICS1，EDS5，NPR1）被敲除后并没有增加突变体植株上的蚜虫的种群数目。相反，拟南芥 *npr1* 突变体上的桃蚜种群数量要少于野生型植株（Mewis *et al.*，2005），说明 SA 信号途径有可能会促进桃蚜的生长发育。CO_2 浓度升高还减弱了拟南芥对桃蚜的 JA 和 ET 信号途径却增强了 SA 信号途径，为此我们预测在 CO_2 浓度升高的条件下野生型植株的 SA 信号途径上调可能会缩短蚜虫到达韧皮部的时间。事实上，与野生型植株相比，在高浓度 CO_2 条件下，蚜虫在 *npr1* 植株上取食时的 E1 波和 E2 波的首次出现的时间明显的推后，并且 E1 波的次数增多，总的持续时间延长，说明高 CO_2 浓度使蚜虫在 *npr1* 植株上的取食变得更加困难。一方面可能是高 CO_2 浓度增加了 *npr1* 植株上韧皮部抗性，导致蚜虫需要花费更多的时间溶解筛管细胞。另一方面可能是 CO_2 浓度升高降低了 *npr1* 植株上韧皮部液汁的营养价值从而使得蚜虫对液汁的吸食变得更加困难。与此同时，大气 CO_2 浓度升高增加了桃蚜在 *npr1* 植株上取食的 E1 波在 E 波中所占比例。产生此现象可能是由于 CO_2 浓度升高诱导 *npr1* 植株中的水杨酸积累过量，从而抑制了植物的生长发育降低了其营养水平，进而阻碍了蚜虫在其韧皮部的吸食。此外，通过对比同一 CO_2 浓度下蚜虫在 4 种不同基因型拟南芥上的取食行为发现，与野生型植株相比，CO_2 浓度升高明显增加了 *npr1* 植株上蚜虫取食的 E2 波持续的总时间，CO_2 浓度明显降低 *npr1* 植株的生长发育与氮素营养水平，从而使蚜虫被迫通过增加对植株韧皮部的吸食来补偿筛管中汁液的营养匮乏（Sun *et al.*，2009）。蚜虫的取食行为的变化由蚜虫与植物互作的多个方面决定，在植物与蚜虫的互作中，植物主要通过自身的氮素营养和诱导抗性两方面方面影响蚜虫的取食行为，然其具体机制还需更深入的研究予以阐明。

综上所述，本文通过分析 CO_2 浓度升高改变寄主植物对蚜虫的抗性反应发现，CO_2 浓度升高降低了野生型拟南芥植物的诱导抗性，使得蚜虫到达韧皮部的时间提前；且一旦植物的茉莉酸 JA 信号途径缺失，CO_2 浓度升高条件下蚜虫的取食效率进一步升高；而水杨酸 SA 信号途径和乙烯 ET 信号途径的缺失导致蚜虫在 CO_2 浓度升高条件下取食效率降低。本研究首次将植物的防御反应与蚜虫不同阶段的取食行为联系在一起，揭示了 CO_2 浓度升高主要通过改变植物激素抗性途径介导了蚜虫的取食行为的变化。

参考文献 (References)

Bezemer TM, Jones TH, 1998. Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO_2: Quantitative analyses and guild effects. *Oikos*, 82(2): 212–222.

Chen F, Wu G, Ge F, 2004. Impacts of elevated CO_2 on the population abundance and reproductive activity of aphid *Sitobion avenae* fabricius feeding on spring wheat. *J. Appl. Entomol.*, 128(9/10): 723–730.

Dixon AFG, 2012. Aphid ecology an optimization approach. Springer Science & Business Media. 8–26.

Ellis C, Karafyllidis I, Turner JG, 2002. Constitutive activation of jasmonate signaling in an *Arabidopsis* mutant correlates with enhanced resistance to *Erysiphe cichoracearum*, *Pseudomonas syringae*, and *Myzus persicae*. *Mol. Plant Microbe Interact*, 15(10): 1025–1030.

Engloner A, Kovacs D, Balogh J, Tuba Z, 2003. Anatomical and eco-physiological changes in leaves of couch-grass (*Elymus repens* L.), a temperate loess grassland species, after 7 years growth under elevated CO_2 concentration. *Photosynthetica*, 41(2): 185–189.

Fidantsef A, Stout M, Thaler J, Duffey S, Bostock R, 1999. Signal interactions in pathogen and insect attack: Expression of lipoxygenase, proteinase inhibitor Ⅱ, and pathogenesis-related protein P4 in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiol. Mol. Plant P.*, 54(3): 97–114.

Ge F, Chen FJ, Wu G, Sun YC, 2010. Research advance on the response of insects to elevated CO_2 in China. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(2): 229–235.[戈峰, 陈法军, 吴刚, 孙玉诚, 2010. 我国主要类型昆虫对 CO_2 升高响应的研究进展. 昆虫知识, 47(2): 229–235]

IPCC. 2007. Summary for policymakers. A report of Working Group I of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Paris, France: 1–18.

Liu Y, 2011. Response of plant defense induced by peach aphid to

elevated CO_2. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Normal University.[刘勇, 2011. 桃蚜诱导的植物抗性对大气 CO_2 浓度升高的响应机制. 硕士学位论文. 福州: 福建师范大学.]

Liu ZY, 2012. The impact of elevate CO_2 to feeding behavior and gene expression of *Myzus persicae*. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Normal University.[刘志源, 2012. 大气 CO_2 浓度升高对桃蚜取食行为及基因表达的影响. 硕士学位论文. 福州: 福建师范大学.]

Mewis I, Appel HM, Hom A, Raina R, Schultz JC, 2005. Major signaling pathways modulate *Arabidopsis* glucosinolate accumulation and response to both phloem-feeding and chewing insects. *Plant Physiol.*, 138(2): 1149–1162.

Moran PJ, Thompson GA, 2001. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. *Plant Physiol.*, 125(2): 1074–1085.

Peñuelas J, Castells E, Joffre R, Tognetti R, 2002. Carbon-based secondary and structural compounds in mediterranean shrubs growing near a natural CO_2 spring. *Global Change Biol.*, 8(3): 281–288.

Pegadaraju V, Knepper C, Reese J, Shah J, 2005. Premature leaf senescence modulated by the *Arabidopsis phytoalexin deficient4* gene is associated with defense against the phloem-feeding green peach aphid. *Plant Physiol.*, 139(4): 1927–1934.

Rojo E, León J, Sánchez-Serrano JJ, 1999. Cross-talk between wound signalling pathways determines local versus systemic gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, 20(2): 135–142.

Sun Y, Guo H, Zhu-Salzman K, Ge F, 2013. Elevated CO_2 increases the abundance of the peach aphid on *Arabidopsis* by reducing jasmonic acid defenses. *Plant Sci.*, 210(3): 128–140.

Sun Y, Jing B, Ge F, 2009. Response of amino acid changes in *Aphis gossypii* (glover) to elevated CO_2 levels. *J. Appl. Entomol.*, 133(3): 189–197.

Sun Y, Su J, Ge F, 2010. Elevated CO_2 reduces the response of *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) to alarm pheromone. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 135(1): 140–147.

Sun Y, Yin J, Chen FJ, Wu G, Ge F, 2011. How does atmospheric elevated CO_2 affect crop pests and their natural enemies? Case histories from china. *Insect Science*, 18(4): 393–400.

Tang QB, Zhang DS, Ji K, Ding SB, Yan FM, 2011. Some key points in application of electrical penetration graph technique. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(5): 1519–1527.[汤清波, 张大山, 姬琨, 丁识伯, 闫凤鸣, 2011. 刺吸电位技术应用中的几个问题. 应用昆虫学报, 48(5): 1519–1527]

Tjallingii WF, 2006. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses. *J. Exp. Bot.*, 57(4): 739–745.

Walker G, Perring TM, 1994. Feeding and oviposition behavior of whiteflies *(Homoptera: Aleyrodidae*) interpreted from ac electronic feeding monitor waveforms. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 87(3): 363–374.

Whittaker J, 2001. Insects and plants in a changing atmosphere. *Journal of Ecology*, 89(4): 507–518.

Winz RA, Baldwin IT, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. Iv. Insect-induced ethylene reduces jasmonate-induced nicotine accumulation by regulating putrescine *N*-methyltransferase transcripts. *Plant Physiol.*, 125(4): 2189–2202.

Wu G, Chen FJ, Ge F, 2006. Response of multiple generations of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* hübner, feeding on spring wheat, to elevated CO_2. *J. App. Entomol.*, 130(1): 2–9.

Yin J, Sun Y, Wu G, Ge F, 2010. Effects of elevated CO_2 associated with maize on multiple generations of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 136(1): 12–20.

Yin J, Sun Y, Wu G, Parajulee MN, Ge F, 2009. No effects of elevated CO_2 on the population relationship between cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* hübner (Lepidoptera: Noctuidae), and its parasitoid, *Microplitis mediator* haliday (Hymenoptera: Braconidae). *Agric. Ecosyst. Environ.*, 132(3): 267–275.

Zarate SI, Kempema LA, Walling LL, 2007. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. *Plant Physiol.*, 143(2): 866–875.

Zavala JA, Casteel CL, Nabity PD, Berenbaum MR, DeLucia EH, 2009. Role of cysteine proteinase inhibitors in preference of japanese beetles (*Popillia japonica*) for soybean (*Glycine max*) leaves of different ages and grown under elevated CO_2. *Oecologia*, 161(1): 35–41.

Zhang GZ, Hu CX, Su JW, Ge F, 2009. Electrical penetration graph (EPG) of feeding behavior of *Sitobion avenae* (Fab.) on resistant and susceptible wheat plants grown under elevated CO_2 concentration. *Acta Ecologica Sinica*, 29(9): 4745–4752.[张广珠, 胡春祥, 苏建伟, 戈峰, 2009. 麦长管蚜在高 CO_2 浓度下生长的抗性与感性小麦品种上的取食行为. 生态学报, 29(9): 4745–4752.]