前沿与综述

CO_2 浓度升高对媒介昆虫及其所传植物病毒的影响研究*

黄丽超[1, 2**] 谭晓玲[1, 3] 戈 峰[1***]

（1. 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；
2. 贵州民族大学旅游与航空服务学院，贵阳 550025；3. 中国农业科学院植物保护研究所，北京 100193）

摘 要 由于全球气候变化，CO_2 浓度升高对生态系统产生的影响已成为国际关注的焦点。媒介昆虫传毒引起的植物病毒病是农业生产的一个重要影响因素之一。“ CO_2–植物–媒介昆虫–病毒 ”是一个复杂的系统，围绕 CO_2 浓度升高对植物的影响、CO_2 浓度升高对 “ 植物–媒介昆虫 ” 相互关系以及 CO_2 浓度升高对媒介昆虫及其传播病毒发生的影响已开展了大量研究。本文主要从 CO_2 浓度升高对植物、CO_2 浓度升高对媒介昆虫和植物以及 CO_2 浓度升高对媒介昆虫所传病毒发生等方面阐述 CO_2 浓度升高对媒介昆虫及所传植物病毒发生的影响。研究表明，CO_2 浓度升高对于媒介昆虫和病毒本身的直接影响较小，主要影响植物初级和次生代谢过程，主要通过引起植物在基因表达、生理生化、营养水平以及生长等各个层面的变化来影响植物，从而通过级联效应改变 “ 植物–媒介昆虫–病毒 ” 之间的互作关系。

关键词 CO_2 浓度升高，级联效应，植物抗性，媒介昆虫种群，植物病毒

Effects of elevated CO_2 on the population dynamics of vectors that influence the spread of plant viruses

HUANG Li-Chao[1, 2**] TAN Xiao-Ling[1, 3] GE Feng[1***]

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Tourism and Air Service College, Guizhou Minzu University, Guiyang 550025, China; 3. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract Elevation in atmospheric CO_2 concentration is predicted to impact both current and future ecosystems and consequently is now a subject of great scientific interest. Plant viral diseases are a limiting factor on agricultural productivity. The “CO_2-plant-insect vector-virus” system is complex, and there have been many studies focused on the impacts of increased atmospheric CO_2 on plant or “plant-herbivore” interactions, and on the spread of plant viruses. This paper reviews the impact that higher CO_2 concentrations may have on the incidence and spread of plant viruses, its potential effects on plant and virus/plant interactions, and on insect vectors. Changes in host plants (gene expression profiles, physiology and biochemistry, nutrition and growth) that might result from elevated CO_2 could affect the “plants-herbivore arthropods-plant virus” complex via cascading effects, but the direct effect of elevated CO_2 levels on insect vectors and viruses is predicted to be very small.

Key words elevated CO_2, cascading effect, host plant resistance, population of insect vectors, plant virus

据预测，大气中的 CO_2 浓度水平会在 21 世纪中期达到工业革命前的 278 ppm 两倍以上（其中，2005 年 CO_2 浓度 379 ppm，2014 年 CO_2 浓度 401 ppm）（美国海洋暨大气总署地球系统研

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金委项目（编号：31370438）
**第一作者 First author，E-mail：huanglic1002@163.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：gef@ioz.ac.cn
收稿日期 Received：2016-08-20，接受日期 Accepted：2017-02-17

究实验室（NOAA-ESRL）：莫纳罗亚山观测站数据），同时这也预示着地球的温度会在一系列可能的反馈机制推动下在 21 世纪内上升超过 3℃（Intergovernmental Panel on Climate Change，2007）。大气 CO_2 浓度的升高不但会影响植物的生长发育，而且还改变植物体内的化学成分的组成与含量，从而间接地通过食物链影响到媒介昆虫–病原菌及整个生态系统的结构与功能（戈峰和陈法军，2006；Canto *et al.*，2009），这些变化成了气候变化对事物选择的驱动力，也将对农业生产产生深远的影响（Robinson *et al.*，2012）。

CO_2 是植物进行光合作用的原料，CO_2 浓度升高对 C_3 植物（以下植物皆指 C_3 植物）的影响，通常表现为增强植物的光和速率、加快植物生长以及增加植物体的 C∶N。高 CO_2 的短时期处理使植物光和作用增强，气孔开合减少，呼吸作用减少，刺激地上和地下部分的生长（King *et al.*，2001； Sun *et al.*，2015）。高 CO_2 浓度条件下生长植物在通常叶片的氮含量降低，叶片中核酮糖 -1，5- 二磷酸羧化酶 / 加氧酶（Ribulose bisphosphate carboxylase oxygenase，Rubisco）含量降低（Moore *et al.*，1999），改变了植物的防御体系功能（Lindroth *et al.*，1993；Wustman *et al.*，2001）。长时间处理会因为库强（Sink strength）（Gesch *et al.*，1998）的减弱或者营养的限制降低常常降低 CO_2 的作用（Oren *et al.*，2001）。有研究指出高 CO_2 浓度升高会降低植物体内抗氧化剂的含量，如谷胱甘肽（Glutathione）和抗坏血酸盐（Ascorbate）等，诸多研究表明，CO_2 浓度升高主要通过对植物的影响而间接作用的植食性昆虫（Agrell *et al.*，2004；Huang *et al.*，2012；Robinson *et al.*，2012；Sun *et al.*，2015）。

“植物–媒介昆虫–病原菌”系统相互作用以非常复杂的直接和间接的相互作用为主要特征（Belliure *et al.*，2005；Stout *et al.*，2006）。病原菌与其媒介昆虫之间的直接相互作用体现在病毒依靠其媒介昆虫进行的传播和扩散，病原菌对其媒介昆虫的直接影响表现在病毒在后者中存在和复制，但作为较高营养级的生物，它们享有共同的寄主植物作为食物来源（Stout *et al.*，2006）。CO_2 作为温室气体之一，势必给全球生态环境和气候变迁带来深刻的变化（Gupta *et al.*，2005；Ainsworth *et al.*，2006）。作为光合作用的原料，CO_2 浓度升高会改变植物的生理生化过程，对植物基因表达、营养水平、次生代谢等产生重要影响（Miyazaki *et al.*，2004；Bidart-Bouza，2008），植物体产生的这一系列变化将会对较高营养级（如植食昆虫等）产生影响。

大量的研究已对 CO_2 浓度升高通过植物对病毒的媒介昆虫（蚜虫、烟粉虱等）种群的影响作出了评估（Tripp *et al.*，1992；Newman，2005；Guo *et al.*，2013）。目前 CO_2 浓度升高对病毒发生影响的研究主要集中在 CO_2 浓度升高对刺吸性口器昆虫（蚜虫、烟粉虱等）传植物病毒上（Canto *et al.*，2009；Huang *et al.*，2012），其中对蚜虫研究较多。植物病毒颗粒的形态变化多样，其衣壳内的遗传物质也不一（RNA，DNA，单链或者双链），病毒具有寄主专一性，不同种的病毒其侵染特性也不一样，但是大多数必须依靠刺吸性口器昆虫为媒介将病毒传播到寄主植物体内（Canto *et al.*，2009）。植物病毒的昆虫介体包括半翅目、鞘翅目、缨翅目、直翅目、革翅目、鳞翅目和双翅目，其中半翅目是迄今最重要的植物病毒介体类群。半翅目可以分为 3 个亚目：异翅亚目、胸喙亚目和头喙亚目。80%以上的植物病毒虫传介体都包含在后面的两个亚目中，统称为同翅亚目，蚜科和粉虱科是同翅亚目中传播病毒的主要介体（施艳等，2013）。植物病毒是制约农业生产的一个重要因素之一，尤其是在经济不发达地区，植物病毒是专性的细胞内寄生物，需要依靠寄主和媒介进行繁殖和传播，因此，实验设定的高 CO_2 浓度对病毒的影响主要是通过 CO_2 对植物产生的影响来实现的（Jeremy *et al.*，2006；Robinson *et al.*，2012）。已有相关研究围绕 CO_2 浓度升高对植物-媒介昆虫-病毒系统关系、病毒在未来 CO_2 浓度升高条件下可能的发生趋势以及相关机理进行了探讨（Matros *et al.*，2006；Canto *et al.*，2010；Huang *et al.*，2012；Sun *et al.*，2015），本文在现有的研究基础上，围绕目前国内外关于 CO_2 浓度升高对植物

病毒的影响及可能机制研究进展展开讨论。

1　CO_2 浓度升高对植物的影响

CO_2 作为光和作用原料，CO_2 浓度增加，将有利于植物尤其是 C_3 植物（如小麦、水稻、大豆、棉花等）光合作用与生产力的提高（Poorter *et al.*，1997；Pritchard *et al.*，1999）；同时，也将改变植物化学物质的组成，增加植物体内 C 源物质的含量，减少 N 源营养物质，使植物组织中的 C/N 比增高，从而影响较高营养级的生物与植物的相互作用（Stacey and Fellowes，2002；戈峰和陈法军，2006）。

1.1　CO_2 浓度升高对植物生理生化的影响

综合分析以前的研究发现，CO_2 浓度增加使 33 种供试植物中的 29 种植物含氮量降低，平均下降幅度达 l5%；20 种供试植物中有 l7 种植物的碳水化合物增加，平均增加幅度达 47%；所有的植物的 C∶N 比增加 （Bezemer and Jones，1998）。同时，CO_2 会影响植物次生代谢物质的合成，诱导植物的抗性（Kuokkanen *et al.*，2001；Castells *et al.*，2002；Bidart-Bouzat *et al.*，2005），在对十字花科 5 种植物的研究中，CO_2 浓度增加了拟南芥等 2 种植物体内芥子油苷（Glucosinolates）的合成水平，在油菜中表现为降低，而在萝卜和白菜中不变（Karowe *et al.*，1997；Bidart-Bouzat *et al.*，2005；Himanen *et al.*，2008），此外，CO_2 浓度增高还影响了黄豆等植物体中植物抗毒素和萜烯类化合物的含量（Heyworth *et al.*，1998；Agrell *et al.*，2004；Braga *et al.*，2006），Bezemer 和 Jones 所研究的 l5 种供试植物中有 l3 种植物的酚类物质含量增加，平均增加幅度 3l%，其中 3 种植物的萜烯类物质增加；在对棉花等其他 6 种植物进行的研究中，除了樟子松以外的 5 种植物中的单宁（Tannins）含量在高 CO_2 浓度水平下有不同程度的提高，降低了棉铃虫等咀嚼式口器昆虫对棉花的危害（Heyworth *et al.*，1998；Kuokkanen *et al.*，2001）。

CO_2 浓度升高在很大程度上改变了植物的化学组成，这些可能会对植物的抗逆以及植物与昆虫之间的相互关系产生重要的影响（Bidart Bouzat *et al.*，2005）。在对 CO_2 浓度升高对番茄黄化曲叶病毒（Tomato yellow leaf curl virus，TYLCV）发生影响的研究结果发现，在现有 CO_2 浓度条件下，TYLCV 病毒危害后番茄体内诱导防御的两种关键植物激素水杨酸（Salicylic acid，SA）和茉莉酸/脱落酸（Jasmonic acid，JA/Abscisic acid，ABA）表现出相互拮抗关系（即一方上升，另一方下降），但在 CO_2 浓度升高条件下，病毒危害却同时增加了番茄体内 3 种激素（SA、JA 和 ABA）的水平，同时，外源激素喷施表明：JA 和 SA 共同作用>SA 单独作用，JA 对 TYLCV 的发生无显著影响，研究结果揭示了大气 CO_2 浓度升高优化了番茄体内的诱导防御策略，提高了番茄诱导防御的植物激素水平，从而增强了番茄对 TYLCV 的抗性（Huang *et al.*，2012）。

1.2　CO_2 浓度升高对植物基因表达水平的影响

CO_2 浓度升高给植物带来的如生物量增加、光和作用增强、水分利用率提高以及植物次生代谢变化等影响的机制一直是很多科学家关心的问题，这也是探讨植物对其较高营养级——昆虫影响原因的关键。在此之前，植物（尤其是野外研究）受环境影响的分子机制长期被认为是从事生物学研究中的“黑匣子”，随着基因组学技术的发展以及随之诞生的基因组生态学领域的兴起，很多生态学现象的研究层面加深到了分子水平，黑匣子的正在慢慢的被打开（Wullschleger *et al.*，2007；Ungerer *et al.*，2008；Andrew *et al.*，2009）。针对不同的物种，基因组生态学的研究方法也不一样，包括数量形状座位分析（Quantitative trait loci analysis）、联合图谱（Association mapping）、基因组（转录组）测序（Genome（transcriptom）sequencing）等方法（Straalen and Roelofs，2006；Ouborg and Vriezen，2007）。

目前对于 CO_2 对植物基因表达模式的影响国内外已有诸多研究成果，Miyazaki 等（2004）在运用基因芯片的方法对大田（正常 CO_2 浓度水

平）以及开放式 CO_2 浓度升高装置（Free air concentration enrichment，FACE）高 CO_2 浓度条件下拟南芥的基因表达模式进行了研究，结果表明与对照相比，高 CO_2 浓度升高共对拟南芥的 300 多个基因产生影响，其中在功能已知的 158 个上调基因中，17%跟代谢有关，10%跟植物抗性相关，6%跟氧化还原相关。Ainsworth 等（2006）对 CO_2 浓度升高对植物叶片生长相关基因表达做了研究，研究结果表明共有 327 个不同功能的基因对不同 CO_2 浓度水平做出响应，许多具有细胞生物学功能（细胞周期，RNA 转录调节，DNA 合成等）的基因在高 CO_2 浓度水平下表达上调；同时，高 CO_2 浓度条件下，不仅大多数转录因子的表达水平较高（高表达的转录因子意味着蛋白合成的增加），同时跟蛋白降解相关基因在高 CO_2 浓度水平下也有较高表达，如特异性泛素酶，半胱氨酸（Cys）蛋白酶等，这表明了 CO_2 浓度升高可能会加速蛋白在体内的周转，这对揭示高 CO_2 浓度条件下植物体内 N 源物质（氨基酸、蛋白等）含量的变化的具有重要作用（Ainsworth *et al.*，2012；Guo *et al.*，2013）。

2 CO_2 浓度升高媒介昆虫的影响

大气 CO_2 浓度升高对昆虫等的影响可分为直接影响和间接影响。直接影响表现为通过高浓度的 CO_2 对昆虫的呼吸代谢和体内某些生理活动的影响，但在试验设定的范围内（550~750 ppm），CO_2 浓度变化对昆虫的直接影响甚微（Matros *et al.*，2006； Robinson *et al.*，2012）。因此，大气 CO_2 浓度变化对昆虫的影响主要是通过影响寄主植物而间接作用于昆虫（Zvereva and Kozlov，2006）。

2.1 CO_2 浓度升高对咀嚼式昆虫的影响

由于 CO_2 浓度升高会增加植物体内的 C/N，在很大程度上“稀释”植物体内的 N 源营养物质（Poorter and Navas，2003），降低植物组织中营养物质的质量。由于植物组织中 N 源营养物的供给受限导致的营养物质的下降对于大多数以植物为食的咀嚼式口器昆虫、病原菌是不利的，主要表现为昆虫在植物上繁殖率、存活率、发育历期等降低，从而降低此类昆虫的适合度（Agrell *et al.*，2004；戈峰和陈法军，2006）。

2.2 CO_2 浓度升高对媒介昆虫-刺吸式昆虫的影响

2.2.1 CO_2 浓度升高对蚜虫发生的影响 目前，CO_2 浓度升高对刺吸式昆虫类群影响研究较多的主要是蚜虫和烟粉虱。与咀嚼式昆虫不同，高的 CO_2 浓度增加了取食韧皮部的刺吸式口器昆虫种群，如蚜虫、烟粉虱、木虱、介壳虫等（Robinson *et al.*，2012；Guo *et al.*，2013）。大多数刺吸口器昆虫，不仅直接危害农作物，还是植物病毒的重要传播媒介，约占传毒昆虫的 92%以上，其通过传播病毒对作物产生的负面影响比其直接危害造成的损失要大得多（Awmack *et al.*，1996；Bezemer and Jones，1998），媒介昆虫在高 CO_2 浓度下种群的变化和其他生理生化的变化最终会对病毒的传播起到重要作用，目前，对 CO_2 浓度对刺吸式口器媒介昆虫进行的研究报道主要以蚜虫为主（Awmack *et al.*，1996；Canto *et al.*，2009；Sun *et al.*，2015）。Awmack 等（1996）所做的研究表明，与对照 CO_2 浓度相比，麦蚜 *Sitobion avenae* 在高浓度 CO_2 下，产卵期提前，繁殖力显著提高，甘蓝蚜在高 CO_2 浓度条件下生长的甘蓝上个体增大，体内积累的脂肪量增多，繁殖能力增强（Stacey and Fellowes，2002）。Sudderth 等（2005）也指出，蚜虫这一类取食植物韧皮部的昆虫是唯一一类对未来大气 CO_2 浓度升高做出正面响应的植食性昆虫，但蚜虫种群数量的变化跟植物氮肥的使用量密切相关，当氮肥的供给较低时，CO_2 浓度升高条件下蚜虫在白英 *Solanum dulcamara* 上的产卵量显著升高，但如果在高氮肥供给条件下，CO_2 浓度升高蚜虫的产卵量则没有表现出增高趋势。

在前人现象观察研究的基础之上，Guo 等（2013）对 CO_2 浓度条件下寄主植物苜蓿 *Medicago truncatula*（亲本 Jemalong 与 N 合成缺失突变体 Dnf1）与其内共生菌的氨基酸代谢进行了相关研究，其结果显示蚜虫在高 CO_2 浓度条

件下取食亲本型苜蓿寄主会增强氨基酸代谢相关酶（如谷氨酸草酸转氨酶等）以及相关基因表达，但在 N 合成缺失突变体 Dnf1 表现出氨基酸代谢相关酶的活性和基因表达下降，这揭示了 CO_2 浓度升高条件下蚜虫种群数量增加的一个重要机理，在刺吸性昆虫对 CO_2 浓度升高的相应机理探索的道路上迈出了关键的一步，同时，她们的研究还发现 CO_2 浓度升高通过抑制乙烯代谢途径也是蚜虫种群在苜蓿上增加的一个重要原因（Guo *et al.*，2014）。植物气孔是调节植物 CO_2 吸收和植物体内水汽蒸发的重要阀门，已有研究表明，植物气孔开合的减少对维持植物体内较高的水势非常关键，而较高的水势则利于蚜虫韧皮部的被动取食（Jactel *et al.*，2012），研究发现，蚜虫的取食会降低植物气孔的开合以维持植物体内的高压水势和自身的韧皮部被动取食，而这一现象在高 CO_2 浓度条件得到进一步增强从而使蚜虫的数量进一步上升，这是高 CO_2 浓度条件下蚜虫种群数量增加的又一个重要机制（Sun *et al.*，2015）。

2.2.2　CO_2 浓度升高对烟粉虱发生的影响　烟粉虱 *Bemisia tabaci*（*Gennadius*）属半翅目，粉虱科，小粉虱属（Hemiptera: Aleyrodidae），是一个具有遗传多样性的类群，已有 20 多个不同的生物型被发现并命名（Jiu，2007）。与蚜虫类似，烟粉虱也是半翅目韧皮部取食的刺吸式口器昆虫，同时也是一类传毒能力极强的刺吸性口气昆虫。烟粉虱诱发植物病毒病所造成的危害其通过直接取食对植物造成的危害要严重得多 （Feng *et al.*，2001）。有研究表明，许多新病毒的大暴发都与烟粉虱的一个生物型——B 型烟粉虱 *B. tabaci* 的大发生有关，与其他生物型相比，B 型烟粉虱具有更广的寄主范围和更强的传毒能力（Polston and Anderson，1997；纠敏等，2006）。Tripp 等（1992）对不同 CO_2 浓度（700 ppm vs 350 ppm）条件下烟粉虱的生长发育进行了对比，结果表明高 CO_2 浓度降低了烟粉虱 *T. vaporariorum* 的种群数量和产卵量等指标，但对 B 型烟粉虱没有显著影响。然而，前期针对 CO_2 浓度对烟粉虱影响的研究不仅数量不多，在研究的内容上也仅对烟粉虱的生长发育进行了简单的观察，并未有研究对影响烟粉虱发育的原理以及其传播病毒的影响进行探讨。

在前人研究的基础上，我们利用室外开顶式气室（Open top chamber，OTC）模拟大气 CO_2 浓度升高环境对不同 CO_2 浓度下烟粉虱的生长、发育、繁殖及植物对烟粉虱诱导抗性等进行了探索研究。我们对不同 CO_2 浓度水平下烟粉虱连续 3 代在棉花上的繁殖力、发育历期、寿命等进行过研究，结果显示烟粉虱在高 CO_2 浓度条件下卵期与总若虫期显著长于对照 CO_2 浓度（数据未发表）。我们对番茄-烟粉虱-病毒系统对 CO_2 浓度升高响应机理的研究表明，高 CO_2 浓度降低了 B 型烟粉虱在健康番茄上种群动态，高 CO_2 浓度对烟粉虱在感染 TYLCV 的番茄上的产卵量和种群动态影响表现为：高 CO_2 浓度条件下烟粉虱在带毒番茄上的产卵量和种群动态显著高于现有 CO_2 水平，同时，我们还对不同 CO_2 浓度水平番茄的诱导抗性进行评估，番茄的 SA 水平和 SA 防御途径的相关基因表达在高 CO_2 浓度条件下显著升高，番茄诱导抗性的改变可能是影响烟粉虱和病毒发生的重要原因之一（数据未发表）。此外，我们还对高 CO_2 浓度条件下抗性番茄（含 Mi 基因）对 TYLCV 的抗性从宏观生长、生理、分子水平进行了系统评估，研究表明高 CO_2 浓度条件下，Mi 抗性品种番茄上 TYLCV 的发病率与发病指数严重，发现 CO_2 浓度升高仅诱导了 Mi 抗性品种的茉莉酸途径，解释了导致了烟粉虱和 TYLCV 在 M*i* 抗性品种危害加重的机制（数据未发表）。

CO_2 浓度升高对烟粉虱传毒和烟粉虱–病毒相互作用关系的影响现在国内外研究不多，从国外的经历来看，烟粉虱大暴发后不久，其所传播的病毒病就会随之大发生（Bedford *et al.*，1994），CO_2 是农业生产中非常重要的因素，因此对于未来 CO_2 浓度升高条件下烟粉虱传病毒的危害的研究对农业生产具有重大意义。

3　CO_2 浓度升高对病毒发生的影响

植物病毒是专性的细胞内寄生物，需要依靠

寄主和媒介进行繁殖和传播，因此，实验设定的高 CO_2 浓度对病毒的直接影响也是及其微小的（Canto *et al.*，2009）。很多研究表明，CO_2 浓度生升高会改变植物体内的营养水平、次生代谢化合物以及相关抗性基因的表达（Nam-Soo and Linda，2001；Gupta *et al.*，2005；Bidart-Bouza，2008；Guo *et al.*，2013），从而进一步影响其下级营养级媒介昆虫及病毒的发生。已有相关研究报道 CO_2 浓度升高会影响植物病害的发生频率和严重程度，在一定程度上不利于植物病害的发生（Mcelrone *et al.*，2005；Matros *et al.*，2006；Canto *et al.*，2009；Huang *et al.*，2012）。

CO_2 浓度升高还会对植物病毒的发生产生影响。如马铃薯 Y 病毒（Potato virus Y，PVY）是一类典型的主要由蚜虫传播的植物病毒，Matros 等（2006）的研究表明，CO_2 浓度升高（1 000 ppm）会对增加烟草对 PVY 的抗性，这与植物次生代谢物的改变有关。研究结果指出高 CO_2 浓度会改变植物体内的次生代谢产物，其中酚酸类化合物的含量显著提高，同时伴随着植物叶片和根部的苯丙氨酸转氨酶（PAL）活性的升高。CO_2 浓度升高对植物的次生代谢的影响很早就有过报道（Penuelas *et al.*，1998；Hartley *et al.*，2000），但是这些变化对植物对病原菌的敏感度的变化研究却很少（Matros *et al.*，2006）。Nam-Soo 和 Linda（2001）在对 CO_2 浓度升高条件下番茄上的柑橘脚腐病（*Phytophthora parasitica*）影响的研究结果表明，CO_2 浓度升高在增加了番茄体内病程相关蛋白（Pathogenesis-related protein，PR）基因的表达和跟水杨酸、脱落酸增加有关的等创伤反应的基因表达，PR 基因的高表达伴随着水杨酸水平的升高，在一定程度上增强了番茄对于柑橘脚腐病菌的耐受性。

病毒的衣壳蛋白（Coat protein，CP）是影响植物-病原菌之间的关系的因素重要，病毒的衣壳蛋白是目前所知道的唯一的病毒被膜组织，约 30 ku，也是病毒能成功感染植物所必须的。TYLCV 的衣壳蛋白基因的突变会导致病毒侵染能力和烟粉虱对病毒传播能力的丧失（Noris *et al.*，1998），还有研究表明烟粉虱获毒后随着时间的延长，烟粉虱体内的衣壳蛋白的含量下降烟粉虱传病毒的能力也下降直至消失（Rubinstein and Henryk，1997）。也有研究表明，CO_2 浓度升高显著降低了带毒植株接毒叶片病毒衣壳蛋白的含量，同时也明显降低了系统叶中的衣壳蛋白但没有显著差异（Matros *et al.*，2006）。我们在对 CO_2 浓度升高对 TYLCV 发生影响的研究中对 TYLCV 的衣壳蛋白进行检测发现，高 CO_2 浓度条件下病毒衣壳蛋白的滴定度显著降低，表明高 CO_2 浓度不利于病毒的发生（Huang *et al.*，2012）。

已有的研究对 CO_2 浓度升高下病毒发生现象的观测结果驱动下，我们利用室外开顶式气室（OTC）模拟大气 CO_2 浓度升高环境，以 SA 和 JA 番茄突变体为材料，烟粉虱获取和传播病毒、烟粉虱刺吸点位电位（Electronic penetration graph，EPG）取食行为等方面进行研究，探索在媒介昆虫烟粉虱的参与下，未来 CO_2 浓度升高对病毒发生的影响机制。我们发现：发现 CO_2 浓度升高可以明显抑制带毒烟粉虱传播 TYLCV 的能力，同时，CO_2 浓度升高上调了番茄的 SA、抑制了 JA 诱导防御途径，从植物的角度来看，这是植物抵御烟粉虱传病毒的一项重要机制（数据未发表）。在对烟粉虱 EPG 取食行为的研究结果发现，传毒过程中，烟粉虱取食分泌唾液 E_1 波和被动取食 E_2 波明显降低，从烟粉虱取食行为分析，CO_2 浓度升高通过影响带毒烟粉虱取食行为，通过减少烟粉虱取食的唾液分泌减少病毒的传播是 CO_2 浓度升高不利于病毒发生的重要机制（数据未发表）。

4 总结和展望

植物病毒作为制约农业生产的一个重要因素，在未来全球变化的情况（温度升高、CO_2 浓度升高、O_3 浓度升高）条件下的植物病毒的发生趋势对于评估未来气候变化条件下农业生产的优化具有重要的指导作用。但是，目前关于 CO_2 对于这植物-媒介昆虫-病毒三者关系的研究还远远不够，Matros 等（2006）从植物对 PVY 病毒防御的角度和病毒本身如衣壳蛋白的表达

来评估在未来 CO_2 浓度升高的对病毒发生的影响，此项研究忽略了病毒媒介因素的作用，没有对媒介昆虫-蚜虫在未来 CO_2 浓度升高条件下的种群动态和发生趋势做明确的评估，同时，研究仅仅是间接的推测 CO_2 浓度升高对病毒的影响，并没有直观的数据表明 CO_2 浓度升高会影响病毒的发生，而且 CO_2 浓度升高对病毒的影响机理也尚不明确。

我们在前人研究的基础上，也对 CO_2 浓度对病毒发生影响做了相关的研究和探讨，研究发现 CO_2 浓度升高条件下，烟草存在的抗性的再分配机制将使植物将更多的抗性用于抵抗蚜虫（Fu *et al.*，2010），CO_2 浓度升高通过对病毒危害后 SA 防御途径与 JA 防御途径的优化，增强了番茄体内的诱导防御策略，提高了番茄对 TYLCV 的抗性（Huang *et al.*，2012）。此外，我们利用室外 OTC 模拟大气 CO_2 浓度升高环境对不同 CO_2 浓度下烟粉虱的生长、发育、繁殖、粉虱 EPG 取食行为及植物诱导抗性的改变等进行了探索研究，结果显示烟粉虱在高 CO_2 浓度条件下烟粉虱在棉花上卵期与总若虫期显著长于对照 CO_2 浓度，表现出发育的不适应（数据未发表）。我们对番茄-烟粉虱-病毒系统对 CO_2 浓度升高响应的结果发现，高 CO_2 浓度降低了 B 型烟粉虱在健康番茄上种群动态，表现出繁殖的不适应（数据未发表）。在对烟粉虱 EPG 取食行为的研究结果发现，传毒过程中，烟粉虱取食分泌唾液 E1 波和被动取食 E2 波明显降低（数据未发表）。以上的这些结果，都是揭示未来 CO_2 浓度升高条件不利于病毒病害发生的重要机制。然而，烟粉虱与蚜虫都是韧皮部取食的刺吸性昆虫，且两者体内的内共生菌在其生长发育及繁殖过程中都具有重要的作用，但是，我们高 CO_2 浓度条件下烟粉虱在适合度研究的相关结果（适合度降低）却与蚜虫（适合度增加）相背，当前，对蚜虫在 CO_2 浓度升高条件下的种群适合度的机理探讨已有比较重要的发现，但这些类似的机理是否也与烟粉虱在高 CO_2 浓度升高条件下的生长发育息息相关，这对烟粉虱传毒又会产生什么样的联系，类似问题给我们留下了进一步探讨和研究的空间。

据预测，大气中的 CO_2 浓度水平会在本世纪中期达到工业革命前的 278 ppm（2014 年 CO_2 浓度 401 ppm）两倍（美国海洋暨大气总署地球系统研究实验室（NOAA-ESRL）：莫纳罗亚山观测站数据），同时这也预示着地球的温度会在一系列可能的反馈机制推动下在本世纪内上升超过 3℃（Canto *et al.*，2009），这预示着 CO_2 作为一种气候因子将于温度等其他气候因子对未来农业生产共同作用，在未来温度升高条件下作物的地理格局和种植时间可能会发生细微的变化，这时 CO_2 浓度的影响会是什么样呢？同时，随着生物技术的飞速发展，抗虫抗病毒的转基因作物大量问世，这些作物在未来气候变化的条件下抗性会发生怎样的变化以及这种变化的可能机制，也值得我们做进一步的探索。

综合已有的研究判断，不同的病毒的传播媒介以及不同的病毒种对 CO_2 浓度升高的响应是不一样的，诸如烟粉虱和蚜虫，作为刺吸式口器媒介昆虫的代表，虽有很多相似之处，但对 CO_2 的相应却是不一致的，由此可见，CO_2 与植物（病毒寄主）、昆虫（传播媒介）及病毒之间的相互关系是一个非常复杂的系统，仅仅局限已有的研究并不能帮助人们准确的把握未来 CO_2 浓度升高条件下病毒的发生规律，因此，大量的研究有待开展，这将更有利于我们对病毒未来的发生趋势进行准确预判，以便更好的控制病毒发生对农业生产的危害。

参考文献 (References)

Agrell J, Anderson P, Oleszek W, Stochmal A, Agrell C, 2004. Combined effects of elevated CO_2 and herbivore damage on alfalfa and cotton. *Journal of Chemical Ecology*, 30(11): 2309–2324.

Ainsworth E, Rogers A, Vodkin L, Walter A, Schurr U, 2006.The effects of elevated CO_2 concentration on soybean gene expression: An analysis of growing and mature leaves. *Plant Physiology*, 142(1): 135–147.

Ainsworth E, Walter A, Schurr U, 2005. Glycine max leaflets lack a base-tip gradient in growth rate. *Journal of Plant Research*, 118(5): 343–346.

Ainsworth E, Yendrek C, Skoneczka J, Long S, 2012. Accelerating

yield potential in soybean: potential targets for biotechnological improvement. *Plant, Cell and Environment*, 35(1): 38–52.

Andrew D, Leakey B, Elizabeth A, 2009. Gene expression profiling: opening the black box of plant ecosystem responses to global change. *Global Change Biology*, 15(5): 1201–1213.

Awmack C, Harrington R, Leather SR, 1996. The impacts of elevated CO_2 on aphid—plant interactions. *Aspects Applied Biology*, 45(2): 317–322.

Bedford I, Briddon R, Brown I, Resell R, Markham P, l994. Geminivirus transmission and biological characterization of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotypes from different geographic regions. *Annals of Applied Biology*, 125(2): 311–325.

Belliure B, Janssen A, Maris PC, Peters D, Sabelis MW, 2005. Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. *Ecology Letter*, 8(1): 70–79.

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

Bidart-Bouza G, 2008. Global change effects on plant chemical defenses against insect herbivores. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50 (11): 1339–1354.

Bidart-Bouzat MG, Mithen R, Berenbaum MR, 2005. Elevated CO_2 influences herbivory-induced defense responses of *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 145(3): 415–424.

Braga MR, Aidar MPM, Marabesi MA, Godoy JRLD, 2006. Effects of elevated CO_2 on the phytoalexin production of two soybean cultivars differing in the resistance to stem canker disease. *Environmental Experimental Botany*, 58(1): 85–92.

Canto T, Aranda M, Fereres A, 2009. Climate change effects on physiology and population processes of hosts and vectors that influence the spread of hemipteran-borne plant viruses. *Global Change Biology*, 15(8): 1884–1894.

Castells E, Roumet C, Penuelas J, Roy J, 2002. Intraspecific variability of phenolic concentrations and their responses elevated CO_2 in two Mediterranean perennial grasses. *Environmental Experimental Botany*, 47(3): 205–216.

Feng L, Yang Y, Xie B, Yang CR, 2001. Likely epidemics of virus diseases in vegetable crops caused by outbreaks of *Bemisia tabaci*. *China Vegetables*, 1(2): 34–35.

Fu X, Ye L, Kang L, Ge F, 2010. Elevated CO_2 shifts the focus of tobacco plant defenses from *Cucumber mosaic virus* to the tobacco aphid. *Plant, Cell and Environment*, 33(12): 2056–2064.

Gesch R, Boote K, Vu J, Allen L, Bowes G, 1998. Changes in growth CO_2 result in rapid adjustments of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit gene expression in expanding and mature leaves of rice. *Plant Physiology*, 118(2): 521–529.

Ge F, Chen FJ, 2006. The effect of elevated CO_2 on insect. *Acta Ecologica Sinica*, 26(3): 936–944. [戈峰, 陈法军, 2006. 大气 CO_2 浓度升高对昆虫的影响. 生态学报, 26(3): 936–944.]

Guo H, 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 CO_2. *Global Change Biology*, 19(10): 3210–3223.

Guo H, Sun Y, Li Y, Liu X, Zhang W, Ge F, 2014. Elevated CO_2 decreases the response of the ethylene signaling pathway in Medicago truncatula and increases the abundance of the pea aphid. *New Phytologist*, 201(1): 279–291.

Gupta P, Duplessis S, White H, Karnosky D, Martin F, Podila G, 2005. Gene expression patterns of trembling aspen trees following long-term exposure to interacting elevated CO_2 and tropospheric O_3. *New Phytologist*, 167(1): 129–142.

Hartley S, Jones C, Couper G, Jones T, 2000. Biosynthesis of plant phenolic compounds in elevated atmospheric CO_2. *Global Change Biology*, 6(5): 497–505.

Heyworth CJ, Iason GR, Temperton V, Jarvis PG, Duncan AJ, 1998. The effect of elevated CO_2 concentration and nutrient supply on carbon-based plant secondary metabolites in *Pinus sylvestris* L. *Oecologia*, 115(3): 344–350.

Himanen SJ, Nissinen A, Auriola S, Poppy GM, Stewart CN, Holopainen JK, Nerg AM, 2008. Constitutive and herbivore-inducible glucosinolate concentrations in oilseed rape (*Brassica napus*) leaves are not affected by Bt Cry1Ac insertion but change under elevated atmospheric CO_2 and O_3. *Planta*, 227(2): 427–437.

Huang L, Ren Q, Sun, Ye L, Cao H, Ge F, 2012. Lower incidence and severity of tomato virus in elevated CO_2 is accompanied by modulated plant induced defense in tomato. *Plant Biology* 14: 905–913.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2007. Climate Change 2007. Fourth Assessment Report. Contribution of Working Group I: the physical basis; contribution of Working Group II: climate change impacts, adaptation and vulnerability. Published online at http: //www.ipcc.ch/.

Jactel H, Petit J, Desprez-Loustau ML, 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(1): 267–276.

Jeremy JB, Peter HT, Lars E, 2006. The current and future fynamics of disease in plant communities. *Annual Review of Phytopathology*, 44: 19–39.

Jiu M, Zhou XP, Liu SS, 2006. The research progress in whitefly transmitted Gemivirus. *Acta Entomologica Sinica*, 49(3): 513-520. [纠敏, 周雪平, 刘树生, 2006. 烟粉虱传播双生病毒研究进展. 昆虫学报, 49(3): 513–520.]

Karowe DN, Seimens DH, Mitchell-Olds T, 1997. Species-specific response of glucosinolate content to elevated atmospheric CO_2. *Journal of Chemical Ecology*, 23(11): 2569–2582.

King JS, Pregitzer KS, Zak DR, Sôber J, Isebrands JG, Dickson RE, Hendrey GR, Karnosky DF. 2001. Fine root biomass and fluxes of soil carbon in young stands of paper birch and trembling aspen as affected by elevated atmospheric CO_2 and tropospheric O_3. *Oecologia*, 128(2): 237–250.

Kuokkanen K, Julkunen-Tiitto R, Keinanen M, Niemela P, Tahvanainen J, 2001. The effect of elevated CO_2 and temperature on the secondary chemistry of *Betula pendula* seedlings. *Trees*,

15(6): 378–384.

Lindroth R, Kinney K, Platz C, 1993. Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO_2: productivity, phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 74(3): 763–777.

Matros A, Amme S, Kettig B, Buck-Sorlin G, 2006. Growth at elevated CO_2 concentrations leads to modified profiles of secondary metabolites in tobacco cv. SamsunNN and to increased resistance against infection with potato virus Y. *Plant, Cell and Environment*, 29(1): 126–137.

Mcelrone A, Reid C, Hoye KA, Hart E, Jackson RB, 2005. Elevated CO_2 reduces disease incidence and severity of a red maple fungal pathogen via changes in host physiology and leaf chemistry. *Global Change Biology*, 11(10): 1828–1836.

Miyazaki S, Fredricksen M, Hollis KC, Hollis KC, Poroyko D, Shepley D, Galbraith DW, Long SP, Bohnert HJ,.2004. Transcript expression profiles of Arabidopsis grown under controlled conditions and open-air elevated concentrations of CO_2 and of O_3. *Field Crops Research*, 90(1): 47–59.

Moore BD, Cheng SH, Sims D, Seeman JR, 1999. The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation of elevated atmospheric CO_2. *Plant, Cell & Environment*, 22: 567–582.

Jwa NS, Walling LL, 2001. Influence of elevated CO_2 concentration on disease development in tomato. *New Phytologist*, 149(3): 509–518.

Newman JA, 2005. Climate change and the fate of cereal aphids in southern Britain. *Global Change Biology*, 11(6): 940–944.

Noris E, Vaira AM, Caciagli P, Masenga V, Gronenborn B, Accotto GP, 1998. Amino acids in the capsid protein of tomato yellow leaf curl virus that are crucial for systemic infection, particle formation, and insect transmission. *Joural of Virology*, 72(12): 10050–10057.

Oren R, Ellsworth DS, Johnsen KH, Phillips M, Ewers BE, Maier C, Schafer KVR, Mccarthy H, Hendrey G, Mcnulty SG, Katul GG, 2001. Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO_2 enriched atmosphere. *Nature*, 411(6836): 469–472.

Ouborg NJ, Vriezen WH, 2007. An ecologist's guide to ecogenomics. *Journal of Ecology*, 95(1): 8–16.

Penuelas J, Estiarte M, Llusia J, 1997. Carbon based secondary compounds at elevated CO_2. *Photosynthetica*, 33(2): 313–316.

Polston JE, Anderson PK, 1997. The emergence of whitefly-transmitted geminiviruses in tomato in the western hemisphere. *Plant Disease*, 8l(12): 1358—1369.

Poorter H, Navas ML, 2003. Plant growth and competition at elevated CO_2: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist*, 157(2): 175–198.

Poorter H, Berkel Y, Baxter R, Hertog JD, Dijkstra P, Gifford RM, 1997. The effects of elevated CO_2 on the chemical composition and construction costs of 1eaves of 27 C_3 species. *Plant Cell and Environment*, 20(4): 472–482.

Pritchard S, Rogers H, Prior S, Peterson C, 1999. Elevated CO_2 and plant structure: a review. *Global Change Biology*, 5(7): 807–837.

Robinson E, Ryan G, Newman J, 2012. A meta-analytical review of the effects of elevated CO_2 on plant-arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. *New Phytologist*, 194(2): 321–336.

Rubinstein G, Czosnek H, 1997. Long-term association of tomato yellow leaf curl virus with it's whitefly vector *Bemisia tabaci*: effect on the insect transmission capacity, longevity and fecundity. *Journal of General Virology* , 78(10): 2683–2689.

Schwanz P, Polle A, 1998. Antioxidative systems, pigment and protein contents in leaves of adult Mediterranean oak species (*Quercus pubescen*s and *Q. ilex*) with lifetime exposure to elevated CO_2. *New Phytologist*, 140(3): 411–423.

Shi Y, Wang ZY, Tang QB, Yan FM, 2013. The insect vector behavior and plant virus transmission. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1719–1925. [施艳, 王英志, 汤清波, 闫凤鸣. 2013. 昆虫介体行为与植物病毒的传播. 应用昆虫学报, 50(6): 1719–1925.]

Stacey D, Fellowes M, 2002. Influence of elevated CO_2 on interspecific interactions at higher trophic levels. *Global Change Biology*, 8(7): 668–678.

Stout M, Thaler J, Thomma B, 2006. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annual Review of Entomology*, 51(51): 663–689.

Straalen NM van, Roelofs D, 2006. An Introduction to Ecological Genomics. London: Oxford University Press. 299.

Sudderth E., Stinson K. and Bazzaz F, 2005. Host-specific aphid population responses to elevated CO_2 and increased N availability. *Global Change Biology*, 11(11): 1997–2008.

Sun Y, Guo H, Yuan L, Wei J, Zhang W, Ge F, 2015. Plant stomatal closure improves aphid feeding under elevated CO_2. *Global Change Biology*, 21(7): 2739–2748.

Tripp KE, Kroen WK, Peet MM, Willits DH, 1992. Fewer whiteflies found on CO_2 enriched greenhouse tomatoes with high C: N ratios. *HortScience*, 27(10): 1079–1080.

Ungerer M, Johnson L, Herman M, 2008. Ecological genomics: understanding gene and genome function in the natural environment. *Heredity*, 100(2): 178–183.

Wullschleger S, Leakey A, St Clair S, 2007. Functional genomics and ecology–a tale of two scales. *New Phytologist*, 176(4): 735–739.

Wustman BA, Oksanen E, Karnosky DF, Sôber J, Isebrands JG, Hendrey GR, Pregitzer KS, Podila GK, 2001. Effects of elevated CO_2 and O_3 on aspen clones varying in O_3 sensitivity: can CO_2 ameliorate the harmful effects of O_3? *Environmental Pollution*, 115(3): 473–481.

Zvereva E, Kozlov M, 2006. Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant–herbivore interactions: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 12(12): 27–41.