科技前沿

我国主要类型昆虫对 CO_2 升高响应的研究进展*

戈 峰[1]** 陈法军[2] 吴 刚[3] 孙玉诚[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. 南京农业大学植物保护学院 南京 210095;3 华中农业大学植物科学技术学院 武汉 430070)

Research advance on the response of insects to elevated CO_2 in China. GE Feng[1]**, CHEN Fa-Jun[2], WU Gang[3], SUN Yu-Cheng[1] (1. *State Key Laboratory of Integrated Management of Pest and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science*, Beijing 100101, China; 2. *College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University*, Nanjing 210095, China; 3. *College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University*, Wuhan 430070, China)

Abstract Increasing concentrations of atmospheric CO_2 are predicted to impact both current and future ecosystems, which have been greatly concerned by scientists. Elevated CO_2 has a cascading effect on plant and in turn influences the insect and its parasitoid through food chain. In this overview, we reviewed the progress of research on the response of insects (cotton bollworm/ aphids /whitefly and their parasitoids) to elevated CO_2 in China. When consuming plants grown under elevated CO_2, the fitness of cotton bollworm as leaf-chewer was decreased because of reduced fecundity, survivorship and developmental rates. However, the abundance of aphid as phloem sap-sucker has been found to respond positively to elevated CO_2 but no significant effect on whitefly population. The performance of predators and parasitoids to elevated CO_2 are species-specific. Predators and parasitoids may also increase or may be unaffected under elevated CO_2. We predicted that more chemical pesticide would be used to control the aphids since more aphid abundance and the control effect decreased of pesticides under elevated CO_2.

Key words atmospheric CO_2 concentration, *Helicoverpa armigera*, *Aphis gosypii*, natural enimies, impacts

摘 要 大气 CO_2 浓度增加已经受到国内外的极大关注。自 2002 年以来,在自行设计、组装的一系列密闭式动态 CO_2 气室和开顶式 CO_2 浓度控制箱基础上,研究了我国主要类型昆虫对 CO_2 浓度升高响应的特征。结果显示,大气 CO_2 浓度升高降低了棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的适合度和对棉花的危害作用,增加了棉花对棉铃虫为害的补偿作用,使以咀嚼式口器昆虫为代表的棉铃虫种群发生与危害下降;但大气 CO_2 浓度升高改变了植物组织营养物质的组成与含量,提高了蚜虫 *Aphis gosypii* 对氨基酸营养的利用与补偿效率,降低了 3 种麦蚜的种间竞争,导致蚜虫种群发生与危害严重;而对烟粉虱 *Bemisia tabaci* 的种群特征影响较少。大气 CO_2 浓度升高对天敌昆虫的影响存在种的特异性,表现出种群上升、下降和变化不大等特征。未来大气 CO_2 浓度升高下,由于作物生长发育加快,生物量增加,蚜虫种群增多,导致吡虫啉农药防治效果下降,由此未来大气 CO_2 浓度升高下农民将被迫使用更多的化学农药防治蚜虫类害虫,进而加重环境污染。

关键词 大气 CO_2 浓度,棉铃虫,蚜虫,天敌,响应

全球气候变化已经受到国内外的极大关注。其中,导致全球变暖的罪魁祸首就是人类活动所引起的大气 CO_2 浓度增加。据报道,工业革命之前的大气 CO_2 浓度仅为 280 μL/L,至 2005 年就达到了 379 μL/L,且自 1995 年近十年来以每年 1.9 μL/L 的速度递增,预计到

* 资助项目:国家自然科学基金(30770382/309705107)。
** 通讯作者,E-mail: gef@ ioz. ac. cn
收稿日期:2010-01-15,修回日期:2010-02-06

2100 年大气 CO_2 浓度将达到 540 ~ 970 ppm[1]。因此,2009 年哥本哈根德尔《联合国气候变化大会》的主题就是“大幅度减少全球 CO_2 排放,将全球气温升幅控制在 2℃ 以下”(《哥本哈根协议》,2009)。

大气 CO_2 浓度升高强烈地影响农林生态系统。它不但直接地影响植物的生长发育,而且还通过改变植物体内化学成分的组成与含量,间接地影响到植食性昆虫,并通过食物链影响到以之为食的天敌昆虫[2]。昆虫作为生态系统中的一个重要组成成分,在生态系统结构与功能中起着至关重要的作用。而且昆虫具有生活史短、体形小、易饲养等特点,其中的害虫又是影响农业生产的重要因子,与可持续农业密切相关,因而国际上非常重视大气 CO_2 浓度变化对植物 - 植食性昆虫系统影响的研究。

作者自 2002 年以来,在国家“973”项目、国家基金委创新团队和中国科学院知识创新工程等项目支持下,自行设计、组装了一系列密闭式动态 CO_2 气室(CDCC - 1 型)[3] 和开顶式 CO_2 浓度控制箱(Open-Top Chamber, OTC)[4],以作物(棉花、小麦) - 害虫(棉铃虫、棉蚜、麦蚜、烟粉虱等) - 天敌(龟纹瓢虫、蚜茧蜂等)相互关系为主线,以全球气候变化中的 CO_2 浓度增加为作用因子,开展了多种不同类型的昆虫对 CO_2 浓度升高的响应特征的研究,使我国这一领域的研究走向国际前沿。

1 以棉铃虫为代表的咀嚼式口器昆虫对 CO_2 浓度升高的响应

1.1 大气 CO_2 浓度升高对棉铃虫生长发育和繁殖的直接作用较小

大气 CO_2 浓度升高对昆虫的影响可分为直接影响和间接影响。直接影响是指高 CO_2 浓度直接对昆虫的呼吸代谢和体内某些生理活动的作用。吴刚等[5] 采用相同的人工饲料,但在不同的大气 CO_2 浓度(750 μL/ L *vs* 370 μL/ L)条件下饲养棉铃虫 *Helicoverpa armigera*,发现高 CO_2 浓度下饲养的棉铃虫幼虫发育历期延缓,幼虫的取食量和排粪量显著增加;幼虫体内蛋白质、总氨基酸和谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-PX)的活性含量显著下降;超氧化物歧化酶(SOD)、乙酰胆碱酯酶(TChE)和淀粉酶的活性则显著增加。但棉铃虫蛹、成虫发育历期,成虫单雌产卵量、种群的内禀增长率及幼虫成活率均无显著差异,棉铃虫相对生长率、相对消耗率、生长效率、食物转化率、近似消化率的差异也未达到显著水平,说明未来高 CO_2 大气环境下对棉铃虫种群增长所产生的直接作用较小。

1.2 大气 CO_2 浓度升高通过寄主的间接作用降低了棉铃虫的适合度

事实上,大气 CO_2 浓度升高对棉铃虫的作用主要是通过寄主植物体内营养物质的变化而间接地作用。在加倍的大气 CO_2 环境(750 μL / L)中,所生长的转 Bt 基因棉花 GK12 和常规棉花 Simian-3 的棉铃中可溶性糖、淀粉、总糖量和总糖的显著增加,而水分含量和氮含量显著降低[6,7]。利用这些棉铃分别饲喂棉铃虫,则表现出大气 CO_2 浓度升高使棉铃虫生长发育减慢、体重和单雌产卵量减少、营养利用效率减少,其种群数量和适合度下降等特征[6~9]。

碳氮营养平衡假说(carbon nutrient balance hypothesis, CNBH)通常用来解释这一现象[2]。该假说认为植物化学防御物质的产生受组织内可利用的碳、氮营养物质的限制[10]。大气 CO_2 浓度升高时,植物(棉花)光合作用的提高和组织内含氮量的降低,会导致棉花体内含碳的化学防御物质(如酚类物质和单宁等)增加,含氮的化学防御物质(如生物碱类物质)降低[6,8]。因此,当棉铃虫取食高 C/N 比的寄主植物时,由于这类植物中含碳化学防御物质的增加和组织中氮含量的降低,导致昆虫的发育延缓,死亡率增加[7,9]。

1.3 大气 CO_2 浓度升高增加了棉花对棉铃虫为害的补偿作用

CO_2 是植物进行光合作用的原材料之一,大气 CO_2 浓度升高可提高光合作用和生产力。而害虫作为作物的危害因子,它的危害将影响

作物的产量。但当大气 CO_2 浓度升高与害虫危害两个作用相反的因子在一起时,对作物产量影响如何? Wu 等[11,12] 对高大气 CO_2 浓度(750 μL / L)下种植的棉花进行了未摘蕾处理(SR0)、一个星期后摘蕾处理(SR1)和两个星期后摘蕾处理(SR2)3 种模拟摘蕾处理,连续两年测定了 CO_2 浓度升高下常规棉花和转基因棉花在被人工模拟摘蕾后生长发育和产量的补偿效应。结果表明:在大气 CO_2 浓度升高条件下,棉花籽棉产量、成熟度和生物量在未摘蕾处理(SR0)、一个星期后摘蕾处理(SR1)和两个星期后摘蕾处理(SR2)中,均较对照大气 CO_2 浓度条件下显著增加。该研究结果清楚表明,常规棉花和转基因棉花在高大气 CO_2 浓度环境中,可补偿一个星期和两个星期后人工模拟摘蕾对棉蕾的损失,增加了棉花对棉铃虫为害的补偿作用。

1.4　大气 CO_2 浓度升高不会改变棉铃虫 – 中红侧沟茧蜂的相互作用关系

大气 CO_2 浓度升高影响了作物体内的物质,还可能会通过食物链影响植食性昆虫及其天敌的相互作用关系。Yin 等[13] 在开顶式大气 CO_2 浓度控制箱(Open Top Chamber, OTC)内种植小麦,再用这些小麦饲喂棉铃虫及其天敌中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator*,研究了大气 CO_2 升高条件下棉铃虫的生长发育及其对寄生蜂的寄生行为和寄生能力作用。发现大气 CO_2 升高下用小麦喂养的第一代棉铃虫种群参数未受到影响,但第二代棉铃虫种群世代发育时间延长,内禀增长率下降;而连续二代棉铃虫种群对春小麦的取食危害没有发生变化;其寄生性天敌中红侧沟茧蜂寄生取食不同 CO_2 浓度处理下的春小麦的棉铃虫后,其生长发育、对棉铃虫的寻找能力及寄生能力也不受到影响。这些结果显示,未来大气 CO_2 浓度升高环境下,棉铃虫 – 中红侧沟茧蜂的相互作用关系不会改变。

综上所述,以作物 – 咀嚼式口器昆虫棉铃虫 – 寄生蜂为系统的研究表明,大气 CO_2 浓度升高,减少了作物体内 N 含量,增加了作物体内 C 和 C/N 含量,降低了棉铃虫的适合度和对棉花的危害作用,提高了棉花对棉铃虫为害的补偿作用;但并没有改变棉铃虫 – 中红侧沟茧蜂的相互作用关系。未来 CO_2 浓度升高下咀嚼式口器昆虫为代表的棉铃虫发生与危害下降。

2　以蚜虫为代表的刺吸性昆虫对 CO_2 浓度升高的响应

2.1　CO_2 浓度升高有利于棉蚜和麦蚜种群的增长

陈法军等[14] 和 Chen 等[15] 在高 CO_2 浓度下种植棉花,再用这些棉花饲喂棉蚜 *Aphis gossypii*,表明高 CO_2 浓度处理下棉蚜的发育历期缩短,繁殖力增加,棉蚜的发生量增加。但这种作用对生长在转 Bt 棉 GK-12 和常规棉 Simian-3 棉上的棉蚜影响不同,转 Bt 棉 GK-12 上的棉蚜发生量明显高于常规棉 Simian-3 上的蚜虫发生量[16]。不同的抗性棉花品种,也影响了棉蚜对大气 CO_2 浓度升高的响应。如随着处理世代的增加,高酚棉对棉蚜表现出了较强的抗性,使得棉蚜的发育历期延长、繁殖力降低,适合度降低,不利于其种群的发生[17]。

类似地,随着大气 CO_2 浓度升高,麦长管蚜 *Sitobion avenae* 表现出产卵前期和世代历期缩短、繁殖力增加的趋势;其种群表现出发生量显著增加,而迁飞的有翅蚜发生量显著降低并趋向于在高 CO_2 处理的春小麦上产卵的特征[18,19]。

2.2　棉蚜通过氨基酸的取食补偿以响应 CO_2 浓度的升高

为探讨棉蚜对 CO_2 浓度升高的响应机制,Sun 等[20] 测定了高 CO_2 浓度下棉花叶片的液汁氨基酸、棉蚜体内游离氨基酸、总氨基酸和蜜露中游离氨基酸,分析了在高 CO_2 浓度环境中取食棉花的棉蚜中 16 种常见氨基酸的供需平衡;发现大气 CO_2 浓度升高降低了棉叶液汁氨基酸含量,而棉蚜体内的游离氨基酸含量却随着 CO_2 浓度升高而升高,棉蚜体内总氨基酸比

较稳定。尽管棉蚜蜜露中游离氨基酸的含量没有发生变化,但在高 CO_2 浓度环境中取食棉花的棉蚜却分泌出更多量的蜜露。张广珠等[21]进一步测定了棉蚜取食高 CO_2 浓度环境中棉花的刺吸电波图(EPG),发现棉蚜取食高 CO_2 浓度环境中棉花的时间更长,显示在高 CO_2 浓度环境中,棉蚜通过取食更多的棉花液汁来维持自身的生长发育。由此,我们提出了营养补偿假说来解释这一现象。

2.3 CO_2 浓度升高降低了 3 种麦蚜的种间竞争

CO_2 浓度升高还将通过寄主作物介导影响昆虫种间关系。Sun 等[22]模拟研究了未来 CO_2 浓度倍增(750 μL / L)环境中,3 种麦蚜(麦长管蚜,禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 和麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*)的种群动态和种间竞争格局的变化。发现当 3 种麦蚜在没有竞争的处理中,CO_2 浓度升高仅有利于禾谷缢管蚜的种群发生;然而,当有麦长管蚜存在的同时,禾谷缢管蚜的种群数量却随着 CO_2 浓度升高而降低;竞争推迟了 3 种麦蚜种群爆发和崩溃的时间。CO_2 浓度升高有利于蚜虫种群增长的同时,却降低了麦蚜种与种之间的竞争压力,预示着大气 CO_2 浓度的升高将增加麦蚜爆发的可能性。

2.4 CO_2 浓度升高使麦长管蚜对报警激素变得更不敏感

蚜虫的报警激素是防御天敌最为有效的种间信号。但在高 CO_2 浓度环境中,无论报警激素处理的频率高低,报警激素均没有影响麦长管蚜的种群数量;CO_2 浓度升高增加了麦长管蚜的平均相对生长率、干物质和氨基酸含量,而报警激素却降低了它们的值[23]。进一步研究还表明,CO_2 浓度升高环境中,麦长管蚜具有更高的超氧化歧化酶和过氧化氢酶的活性;麦长管蚜体内的乙酰胆碱酯酶的活性与麦蚜种群对报警激素响应的变化成显著负相关。乙酰胆碱酯酶的活性变化可能是导致麦长管蚜在高 CO_2 浓度环境中对报警激素不敏感的原因之一。因此,麦长管蚜在 CO_2 浓度升高环境中对于报警激素的不敏感,将消弱麦长管蚜种群对于天敌的防御能力[23]。

由此可知,以作物 - 刺吸性昆虫(蚜虫)为系统的研究表明,大气 CO_2 浓度升高改变了植物体内营养物质组成,增加了蚜虫对氨基酸营养的利用与补偿作用,降低了 3 种麦蚜的种间竞争,有利于其种群的发生。

3 以烟粉虱为代表的地上害虫——地下线虫对 CO_2 浓度升高的响应特征和机制

3.1 大气 CO_2 浓度升高对 B 型烟粉虱生长发育和种群动态影响较小

烟粉虱 *Bemisia tabaci* 是多种作物的主要害虫。它也是植食性刺吸式口器昆虫,但与蚜虫取食不同的是,它 1 ~ 3 龄若虫在植物体内取食危害。通过连续 3 代在大气 CO_2 浓度升高下棉花上饲养 B 型烟粉虱,发现大气 CO_2 浓度升高使烟粉虱的发育历期延长、存活率降低、雌虫产卵量增加;净增值率降低,世代周期增加,但这些影响都未达到显著水平,而且烟粉虱的种群动态也没有显著差异。这些结果显示,未来大气 CO_2 浓度升高下烟粉虱的发生与危害作用没有显著影响,烟粉虱的危害仍然严重[24]。

3.2 大气 CO_2 浓度升高改变了番茄突变体对于线虫的抗性

以 3 种茉莉酸传导不同的基因型突变体番茄为研究材料,研究了烟粉虱对寄主危害及其对地下根结线虫关系,表明茉莉酸对烟粉虱的产卵量影响很大,表达过量或受抑制都不利于烟粉虱产卵,其中茉莉酸合成突变体 spr2 番茄上烟粉虱的产卵量明显减少;但当接种南方根结线虫后,反而明显地增加了茉莉酸过量表达的突变体上烟粉虱的产卵量(曹海锋等,未发表资料)。说明,根结线虫危害改变了番茄茉莉酸表达,二者共同作用可能增加了入侵害虫烟粉虱的危害。

Sun 等[25]进一步分析了大气 CO_2 浓度升

高对番茄突变体抗线虫的作用,发现大气 CO_2 浓度升高降低了茉莉酸防御途径加强型(35S)番茄对于线虫的抗性,而对于野生型番茄(Wt)和茉莉酸防御途径缺失型番茄(spr2)基因型却没有影响。大气 CO_2 浓度升高只增加了 35S 植株的挥发物释放速率,也未改变番茄中挥发物的组成。不同基因型的番茄,即使仅有一个基因的差异,对于大气 CO_2 浓度升高的响应也存在差异,这种差异是植株营养和防御物质的权衡表现,进而导致了不同基因型番茄在未来环境下的线虫抗性的变化。

上述以番茄茉莉酸突变体 - 烟粉虱 - 根结线虫为系统的地上 - 地下生物作用研究表明,大气 CO_2 浓度升高没有改变烟粉虱的种群特征,但改变了番茄突变体对于线虫的抗性,导致了不同基因型番茄在未来环境下的线虫抗性的变化。

4　天敌昆虫对 CO_2 浓度升高的响应特征和机制

大气 CO_2 浓度升高不仅影响植食性昆虫,也会影响到以之为食的天敌昆虫[2]。天敌作为生态系统中的一个重要组成成分,它对大气 CO_2 浓度升高的响应受到极大关注。但由于 CO_2 浓度控制的难度及多营养层作用的复杂性,从食物链的角度,分析天敌昆虫对 CO_2 浓度升高的响应难度更大,相关研究也较少。

已有的研究表明,大气 CO_2 浓度升高对捕食性天敌昆虫的影响存在种的特异性,即不同种类的捕食性天敌对于 CO_2 浓度的响应不同。如捕食生长在 CO_2 浓度升高下棉蚜后,异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 的发育历期相对缩短,整个幼虫期瓢虫的平均相对增长率显著增加[15,26];但龟纹瓢虫 *Propylea japonica* 幼虫历期显著延长,雌、雄成虫的虫体重都有所降低[27];同样中华草蛉 *Chrysopa sinica* 3 龄幼虫和蛹的发育历期显著延长,雌成虫体重显著减轻,捕食能力下降[28]。

类似地,不同的寄生性天敌昆虫对 CO_2 浓度升高的响应也不同。如随着大气 CO_2 浓度的增加,寄生危害不同抗性棉花上棉蚜的棉蚜茧蜂的发育历期显著缩短,寄生力增加[17];寄生在麦长管蚜种上蚜茧蜂种群的大量发生[26]。但寄生取食棉花上的 3 个世代的 B 型烟粉虱的丽蚜小蜂发育历期、寄生率、出蜂率、成峰性比并未随着大气 CO_2 升高而变化,CO_2 浓度对“棉花 - B 型烟粉虱 - 丽蚜小蜂”系统中高营养层的丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 作用很小[24]。同样地,用大气 CO_2 升高下生长的小麦喂养棉铃虫,再观察其寄生性天敌中红侧沟茧蜂寄生,也没有发现中红侧沟茧蜂寄生不同 CO_2 浓度处理下的春小麦的棉铃虫后,其生长发育、对棉铃虫的寻找能力及寄生能力的产生差异[13]。

大气 CO_2 浓度增加对于植物的影响是直接而明确的,对于植食性昆虫的影响是间接而又复杂的。大气 CO_2 浓度增加还可以诱导植物的抗性防御昆虫[29,30]。Newman 等[31]指出,植物与昆虫之间的相互关系是独特的,大气 CO_2 浓度升高对于特定的“植物 - 昆虫”的影响也是独特的。大气 CO_2 浓度升高对于天敌昆虫的影响又是通过植食性昆虫而间接作用于天敌的。因此,大气 CO_2 浓度升高对于天敌昆虫的影响也就变的更加复杂。尚需要通过大量的试验研究,尤其是长期的试验来明确大气 CO_2 浓度升高对天敌昆虫的影响[2]。

5　农业害虫管理对大气 CO_2 浓度升高的响应

5.1　大气 CO_2 浓度升高降低了棉铃虫对小麦的危害

小麦是我国的主要作物之一。大气 CO_2 浓度升高使棉铃虫个体取食危害增加,但种群数量下降,至于种群的危害量是增加还是减少一直不清楚。Wu 等[32]用高 CO_2 浓度条件生长下的麦穗喂饲棉铃虫幼虫,发现其后代数量比对照 CO_2 浓度下的在第 2 代和第 3 代分别下降了 8.81% 和 23.87%;其取食量在第 2 代下降了 14%,在第 3 代下降了 24%。同时,春小

麦在高 CO_2 浓度条件生长下，其产量较对照 CO_2 浓度条件下增加了 63% [33]。因此，从棉铃虫种群生产力来看，大气 CO_2 浓度升高一方面使棉铃虫种群取食量下降，另一方面，又使作物（小麦）群体产量显著增加，二者的相互作用的结果清楚的显示，棉铃虫种群在高 CO_2 浓度条件下对小麦的危害损失率显著下降，即危害减轻[32]。

5.2 CO_2 浓度升高将导致吡虫啉防治效果下降

最近，作者通过开顶式 CO_2 气室试验，研究了大气 CO_2 浓度升高（750 ppm vs 375 ppm）下，甘蓝体内吡虫啉残留、甘蓝营养物质、生物量的变化，以及桃蚜 *Myzus persicae* 种群动态变化。结果表明，在大气 CO_2 浓度升高的情况下，甘蓝体内的含 C 量增加，含 N 量降低，C/N 比降低；尽管 CO_2 浓度不显著影响甘蓝上的农药残留量变化，但高 CO_2 浓度与高吡虫啉的交互作用下甘蓝上的农药残留量要显著低于正常 CO_2 浓度下相同处理的植物甘蓝；在大气 CO_2 浓度升高下，不使用吡虫啉或吡虫啉浓度为 LC50 时，桃蚜种群数量上升显著；而在过高吡虫啉浓度（LC90、LC95）时，桃蚜种群无法建立。换言之，CO_2 浓度升高后，使作物生长发育加快，生物量增加，引起体内内吸性农药（吡虫啉）浓度下降，导致吡虫啉农药防治效果下降，由此引起蚜虫种群为害更严重，推测未来农民将使用更多的化学农药防治害虫，环境污染更为严重[34]。

6 结语

昆虫是地球上丰富度最高的物种。开展昆虫对大气 CO_2 浓度升高响应的研究，在理论上，可以阐明生物对大气 CO_2 浓度升高响应的一般规律，揭示大气 CO_2 浓度升高下“作物－害虫－天敌”的相互作用关系及其作用机制；在实践上，将预测未来大气 CO_2 浓度升高下害虫发生的趋势，提出全球气候变化背景下害虫防治的新策略和新方法。

未来研究发展的趋势表现在：研究方法上，将由控制环境试验研究发展为开顶式同化箱（OTC）试验为主，部分地区开展开放式大气 CO_2 浓度升高试验（FACE）；研究内容上，由个体的生理生态研究发展到种群生态学为主，种间关系和“植物－害虫－天敌”食物链的相互作用成为今后研究的重点，群落生态学研究是未来发展的方向；研究的方式上，强调大气 CO_2 浓度升高与其它因子，如 O_3、温度的升高紧密结合起来分析，着重从大尺度、多因素分析昆虫对大气 CO_2 浓度升高响应的特征；研究的手段上，由对个体和种群参数的描述性研究，发展为应用行为学、生物化学、分子生物学等多学科的定量分析、机理探讨和规律性的总结。

未来研究的重点，将以我国重点农林害虫为对象，以全球气候变化下的大气 CO_2、O_3 和温度升高为胁迫因子，以作物－害虫－天敌互作关系为主线，通过种群动态与响应机理结合、模式昆虫与重大害虫结合，以分析昆虫对大气 CO_2 浓度升高响应的特征与机制，提出了未来全球变化背景下我国主要害虫、天敌发生发展的趋势与防治对策。

参 考 文 献

1 IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate Change 2007: The Physical Science Basis Summary for Policymakers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Fuwa F. The handbook of the global environment. Tokyo: Asakura Publishing Co. Ltd., 2007. 1 ~ 23.

2 戈峰，陈法军. 大气 CO_2 浓度增加对昆虫的影响. 生态学报，2006，**26**(3)：935 ~ 944.

3 陈法军，戈峰. 一套用于控制 CO_2 浓度的人工气候箱——CDCC-I 型密闭式动态 CO_2 气室. 昆虫知识，2004，**41**(3)：279 ~ 281.

4 陈法军，戈峰，苏建伟. 用于研究大气 CO_2 浓度升高对农田有害生物影响的田间试验装置——改良的开顶式气室. 生态学杂志，2005，**24**：585 ~ 590.

5 吴刚，陈法军，戈峰. CO_2 浓度升高对棉铃虫生长发育和繁殖的直接影响. 生态学报，2006，**25**(6)：1 732 ~ 1 738.

6 Chen F. J., Wu G., Ge F., *et al*. Effects of elevated CO_2 and transgenic Bt cotton on plant chemistry, performance and feeding of an insect herbivore, cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hubner). *Entomol. Exp. Appl.*, 2005, **115**: 341 ~ 350.

7 Chen F. J., Wu G., Parajulee M. N., *et al*. Impact of elevated CO_2 and transgenic Bt cotton on performance and

feeding of three generations of cotton bollworm in a long-term experiment. *Entomol. Exp. Appl.*, 2007, **124**:27 ~ 35.

8 Chen F. J., Wu G., Lv J., *et al*. Effects of elevated CO_2 on the foraging behavior of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* Hübner. *Insect Science*, 2005, **12**:359 ~ 365.

9 Wu G., Chen F. J., Sun Y. C., *et al*. Response of successive three generations of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), fed on cotton bolls under elevated CO_2. *J. Environ. Sci.*, 2007, **19**:1 318 ~ 1 325.

10 Bryant J. P., Chapin F. S., Klein D. R. Carbon nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 1983, **40**:357 ~ 368.

11 Wu G., Chen F. J., Ge F. Impacts of early-season square abscission on the growth and yield of transgenic Bt cotton under elevated CO_2. *Field Crops Research*, 2007, **102**:239 ~ 243.

12 Wu G., Chen F. J., Sun Y. C., *et al*. Response of cotton to early-season square abscission under elevated CO_2. *Agronomy Journal*, 2007, **99** (3):791 ~ 796.

13 Yin J., Sun Y. C., Wu G., *et al*. 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). *Agr., Ecosyst. Environ.*, 2009, **132**:267 ~ 275.

14 **陈法军,吴刚,戈峰. 大气 CO_2 浓度升高对棉蚜生长发育和繁殖的影响及其作用方式. 生态学报**, 2005, **25** (10):2 601 ~ 2 607.

15 Chen F. J., Ge F., Parajulee M. N. Impact of elevated CO_2 on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Leis axyridis*. *Environ. Entomol.*, 2005, **34** (1):37 ~ 46.

16 **陈法军,戈峰,刘向辉. 棉花对大气 CO_2 浓度升高的响应及其对棉蚜种群发生的作用. 生态学报**, 2004, **24** (5):991 ~ 996.

17 Chen F. J., Wu G., Ge F. Impacts of elevated CO_2 on the population abundance and reproductive activity of aphid *Sitobion avenae* Fabricius feeding on spring wheat. *J. Appl. Entomol.*, 2004, **128**:723 ~ 730.

18 **冯利. 大气 CO_2 浓度升高对"抗性棉花品种-棉蚜-棉蚜茧蜂"系统的影响. 硕士学位论文. 长沙:湖南农业大学**, 2008.

19 **陈法军,吴刚,戈峰. 春小麦对大气 CO_2 浓度升高的响应及其对麦长管蚜生长发育和繁殖的影响. 应用生态学报**, 2006, **17** (1):91 ~ 96.

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

21 **张广珠,胡春祥,苏建伟,等. 麦长管蚜取食高 CO_2 浓度下生长的抗性与感性小麦的 EPG 研究. 生态学报**, 2009, **29** (3):4 745 ~ 4 752.

22 Sun Y. C., Chen F. J., Ge F. Elevated CO_2 changes interspecific competition among three species of wheat aphids: *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, and *Schizaphis graminum*. *Environ. Entomol.*, 2009, **38**:26 ~ 34.

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

24 **王学霞. 大气 CO_2 浓度升高对"棉花 - B 型烟粉虱 - 丽蚜小蜂"系统的影响,硕士学位论文. 福州:福建师范大学**, 2009.

25 Sun Y. C., Cao H. F., Yin J., *et al*. Elevated CO_2 changes the interactions between nematode and tomato genotypes differing in the JA pathway. *Plant, Cell and Environment*, DOI: 10. 1111/j. 1365-3040. 2009. 02098. x2010.

26 Chen F. J., Wu G., Parajulee M. N., *et al*. Impact of elevated CO_2 on the third trophic level: a predator *Harmonia axyridis* (Pallas) and a parasitoid *Aphidius picipes* (Nees). *Biocontrol Sci. Techn.*, 2007, **17** (3):313 ~ 324.

27 Gao F., Zhu S. R., Du L., *et al*. Interactive effect of elevated CO_2 and cotton cultivar on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Propylaea japonica*. *Environ. Entomol.*, 2008, **37** (1):29 ~ 37.

28 Gao F., Chen F. J., Ge F. Elevated CO_2 lessens the predation of *Chrysopa sinica* (Tjeder) (Neuroptera: Chrysopidae) on *Aphis gossypii* (Glover) (Homoptera: Aphidinae). *Entomol. Exp. Appl.*, 2010, Accepted.

29 Wu G., Chen F. J., Ge F. Transgenic *Bacillus thuringiensis* (Bt) cotton (*Gossypium hirsutum* L.) allomone response to cotton aphid, *Aphis gossypii* (Glover) in a Closed-Dynamics CO_2 Chamber (CDCC). *J. Plant Res.*, 2007, **120**:679 ~ 685.

30 Wu G., Chen F. J., Xiao N. W., *et al*. Plant allocation to defensive compounds of transgenic Bt cotton in response to infestation by cotton bollworm under elevated CO_2. *Int. J Pest Manag.*, 2010, DOI: 10.1080/09670870903159362.

31 Newman J. A., Gibson D. J., Parsons A. J. How predictable are aphid population responses to elevated CO_2. *J. Anim. Ecol.*, 2003, **72**:556 ~ 566.

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

33 **陈法军,吴刚,戈峰. 高 CO_2 浓度下生长的春小麦对棉铃虫的生长发育和繁殖以及营养利用的影响. 昆虫学报**, 2004, **47** (6):774 ~ 779.

34 **姚艳红. CO_2 浓度升高下吡虫啉对"甘蓝—桃蚜—土壤微生物"的影响. 硕士学位论文, 北京:中国农业大学**, 2009.