大气 CO_2 浓度升高对植物－植食性昆虫的作用机制*

孙玉诚[1] 郭慧娟[1] 刘志源[1,2] 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. 福建师范大学生命科学学院 发育与神经生物学重点实验室 福州 350108)

摘 要 大气二氧化碳浓度升高及其伴随的全球变暖引起国内外科学家的极大关注。CO_2 浓度升高主要通过改变植物的初级和次级代谢产物,影响以之为食的昆虫。本文结合作者近年来的研究成果,着重于以 CO_2 浓度升高为作用因子,以植物和植食性昆虫的相互关系为对象,比较了咀嚼式口器昆虫与刺吸式口器昆虫对大气 CO_2 浓度升高的响应特征,分析了不同取食类型昆虫－植物对大气 CO_2 浓度升高的响应机制。

关键词 CO_2 浓度升高,植食性昆虫,种群适合度,作用机制

The mechanisms by which elevated CO_2 affects the interaction between herbivorous insects and their host plants

SUN Yu-Cheng[1] GUO Hui-Juan[1] LIU Zhi-Yuan[1,2] GE Feng[1]**

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China;
2. Key Laboratory of Developmental Biology and Neurobiology, College of Life Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China)

Abstract Global warming accompanied by increased atmospheric CO_2 is the subject of enormous interest from scientists. Evidence of the direct effects of elevated CO_2 on herbivorous insects is weak, and the major influence of CO_2 on insects is through a cascade effect when host plants alter their primary and secondary metabolites. This review focuses on elevated CO_2 as the main factor determining the interaction between plants and herbivorous insects. We here compare the responses of browsing herbivorous insect and phloem sucking insects to elevated CO_2. We also explore the different response mechanisms of different insect feeding guilds to elevated environmental CO_2.

Key words elevated CO_2, herbivory insects, individual development, population fitness, interspecific interaction

近年来,大气二氧化碳(CO_2)浓度升高及伴随而来的全球变暖对人类社会和生态环境的影响越来越被世人关注。由于人类活动的加剧,尤其是化石燃料的过度使用和土地利用的改变,导致全球大气 CO_2 浓度的不断升高。研究资料显示,全球大气 CO_2 浓度由工业革命前的 280 μL/L 上升到 2009 年的 387 μL/L,预计在本世纪末将达到 540～970 μL/L(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC,2007)。大气 CO_2 浓度的升高不仅加速了全球变暖的进程,还改变了动植物的生长发育过程,并对整个生态系统产生深远影响(许振柱等,2005)。

作者前期研究表明,大气 CO_2 浓度升高(550～750 μL/L)对昆虫的直接影响甚微(Yin *et al.*, 2010),它主要通过植物的级联效应间接作用于昆虫(Wu *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2011a)。

事实上,CO_2 作为植物光合作用的底物,对大部分植物,特别是 C_3 植物的生理代谢产生影响。

* 资助项目:国家自然科学基金项目(31000854、31170390)。

** 通讯作者,E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期:2011-08-02,接受日期:2011-08-25

大气 CO_2 浓度升高将会增强植物的光合作用，加速植物的生长与发育，增加作物的产量；同时还会增加植物体内的碳氮比，改变植物对初生和次生代谢产物的资源分配，进而对叶片的营养物质及次生抗性物质含量产生影响（Peñuelas *et al.*，2002），这些变化将最终通过食物链作用于以之为食的植食性昆虫（Bezemer and Jones，1998；戈峰等，2010a）。

作者曾系统地介绍了不同类型昆虫对大气 CO_2 浓度升高的响应特征（戈峰等，2010b）及其我国在这个领域所取得的成就（Sun *et al.*，2011c）。本文着重于以 CO_2 浓度升高为作用因子，以植物和植食性昆虫的相互关系为对象，比较咀嚼式口器昆虫与刺吸式口器昆虫对大气 CO_2 浓度升高的行为响应和危害特征，分析不同取食类型昆虫－植物对大气 CO_2 浓度升高的响应机制，旨在于完善大气 CO_2 浓度升高下的植物－昆虫相互作用关系理论，为未来大气 CO_2 浓度升高下有效开展害虫管理提供参考价值。

1 昆虫种群对大气 CO_2 浓度升高响应的特征

大气 CO_2 浓度升高对不同类型的昆虫种群的影响不同。按照取食习性不同，一般将昆虫分为咀嚼性食叶昆虫（leaf-chewers）和刺吸式口器昆虫（phloem-suckers）2 种类型。

大量的研究表明，大气 CO_2 浓度升高不利于咀嚼式口器昆虫的生长发育和种群增长。如在高 CO_2 浓度下，棉铃虫在小麦、玉米和棉花上的发育历期延长，虫重减轻，适合度下降（Chen *et al.*，2005b；Yin *et al.*，2010）。取食植物（*Populus pseudo-simonii* Kitag）和（*Betula platyphylla*）的舞毒蛾 *Lymantria dispar* 幼虫的体重下降，生长发育明显放缓（Wang *et al.*，2009）。

相对于咀嚼式昆虫在 CO_2 浓度升高条件下适应力下降的趋势，以蚜虫为代表的刺吸式口器昆虫对 CO_2 浓度升高的响应存在种间特异性（species-specific），即使是同一蚜虫取食不同寄主植物对 CO_2 浓度升高的响应也明显不同（Bezemer and Jones，1998；Hughes *et al.*，2001）。如 Awmack 等（1996）研究发现随着大气 CO_2 浓度升高，取食冬小麦的麦长管蚜产卵期提前，繁殖力提高；而 Diaz 等（1998）的研究却表明在禾本科的 4 种草本植物上，麦长管蚜的繁殖力并没有发生改变。陈法军等（2005）和 Chen 等（2005a）发现高 CO_2 浓度下处理的棉蚜发育历期缩短，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 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（陈法军等，2004）。总之，刺吸式口器蚜虫类是目前观测到对 CO_2 升高有积极响应的唯一一类昆虫（张钧等，2002；Chen *et al.*，2004），预计在未来大气 CO_2 浓度持续升高的情况下蚜虫种群有暴发的可能性。

2 CO_2 浓度升高下昆虫对寄主植物的行为响应

咀嚼性昆虫的取食喜好及寄主选择行为对 CO_2 浓度升高的响应因物种不同而异（Stange，1997；戈峰等，2010b）。如 Marcel 和 Andreas（2003）利用 4 种草本科植物（*Agrostis stolonifera*，*Anthoxanthum odoratum*，*Festuca rubra* 和 *Poa pratensis*）研究了不同浓度的 CO_2 下眼蝶 *Coenonympha pamphilusc* 幼虫行为表现，发现在对照的 CO_2 浓度下，幼虫偏向取食 *Agrostis stolonifera* 与 *Festuca rubra*，而在高 CO_2 浓度下，幼虫偏向取食 *Anthoxanthum odoratum* 与 *Poa pratensis*。Abrell 等（2005）发现 CO_2 浓度升高降低了仙人掌螟蛾 *Cactoblastis cactorum* 的产卵行为以及烟草天蛾 *Manduca sexta* 搜寻食物的能力。而 Arnone 等（1995）却认为 CO_2 浓度升高对昆虫的寄主选择行为没有影响。目前有关 CO_2 浓度升高对昆虫行为学的研究报道还比较少，且各研究所用的实验条件及处理时间相差较大，因此很难得出普遍性的结论。

CO_2 浓度升高对刺吸式口器昆虫的取食行为也产生影响。在高 CO_2 环境中，由于光合作用的增强，更多的碳源物质被分配到叶片，植物叶片的多种组织如叶片表面的蜡质角质层、表皮组织和细胞壁的显微结构等都会不同程度的增厚（Engloner *et al.*，2003；Tricker *et al.*，2004）。CO_2 浓度升高改变了植物叶片的物理结构，导致蚜虫的口针到达韧皮部筛管前的刺吸变得更加困难；另一方面 CO_2 浓度升高导致植物 C/N 比增加，改变韧皮部液汁的营养物质含量，这将对蚜虫

的取食特征产生影响。张广珠等(2009)利用刺吸电位仪(electronic penetration graph,EPG)技术研究了麦长管蚜在不同浓度 CO_2 环境下的取食行为特征,结果显示在 CO_2 浓度升高环境中蚜虫的首次吸食汁液的时间延迟,且取食持续时间延长,显示 CO_2 浓度升高导致蚜虫花费更多的时间在寄主植物上取食。

不仅如此,CO_2 浓度升高还会影响植物的挥发物,改变化学信号物质的含量以及释放速率,进而影响天敌昆虫搜寻植食性昆虫的能力。如 CO_2 浓度升高减少了 *Brassica oleracea* 受植食性昆虫 *Plutella xylostella* 危害以后所诱导的挥发物(Z)-3-hexenyl acetate、DMNT 以及单萜类含量,导致其捕食性天敌 *Podisus maculiventris* 以及寄生性天敌 *Cotesia plutellae* 的搜索寄主昆虫的效率降低(Vuorinen *et al.*, 2004)。

大气 CO_2 浓度的升高还将通过寄主植物的介导作用改变昆虫的种间关系(Gonzáles *et al.*, 2002)。如 Sun 等(2009a)系统地研究了 CO_2 浓度升高对 3 种麦蚜(麦二叉蚜、禾谷缢管蚜和麦长管蚜)种间关系的作用,发现在高 CO_2 浓度下,禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 单一种群上升,而与麦长管蚜 *Sitobion avenae* 同时存在时种群数量却下降,这可能是由于禾谷缢管蚜对于竞争及植物液汁的营养变化更加敏感所致; 同时发现高 CO_2 浓度下同一植株上 3 种麦蚜种群的生态位重叠指数减少,3 种麦蚜之间的竞争作用下降。高 CO_2 浓度下植物的体积增大,以及 3 种麦蚜在同一植株上取食位点的分化可能是产生上述现象的主要原因。Li 等(2011)研究表明在未来 CO_2 浓度升高条件下烟粉虱相对棉蚜更能够适应环境的改变,烟粉虱可能会在未来竞争环境中更具有优势。

3　CO_2 浓度升高下昆虫对寄主植物的为害能力

CO_2 浓度升高还将改变昆虫与植物关系,影响昆虫对寄主植物的为害能力。Wu 等(2006)利用高 CO_2 浓度处理生长的麦穗喂饲棉铃虫幼虫,发现比对照 CO_2 浓度下第 2 代和第 3 代种群数量分别下降了8.81% 和23.87%。Knepp 等(2005)发现在高 CO_2 浓度降低了咀嚼食叶害虫对 12 种阔叶树的危害。尽管 CO_2 浓度升高降低了咀嚼式口器的种群适合度,但单头幼虫由于补偿取食,取食量却上升。从整个种群的危害程度来看,CO_2 浓度升高加重了棉铃虫种群对棉花和玉米的为害,却减轻了对小麦的为害作用(Wu *et al.*,2006; Yin *et al.*, 2010)。

取食韧皮部液汁的蚜虫种群对于 CO_2 浓度升高的危害作用存在很大的寄主植物品种的特异性,而且蚜虫个体对大气 CO_2 浓度升高的响应并不一定最终决定蚜虫种群危害作用能量的变化(Docherty *et al.*, 1997)。Holopainen(2002)曾分析了 26 项有关蚜虫对大气 CO_2 浓度升高响应的研究,发现其中 6 项研究是 CO_2 浓度升高对蚜虫种群有利,6 项研究对蚜虫种群不利,其余 14 项表现为无影响。Hughes 等(2001)对 5 种蚜虫种群的研究显示,不同的蚜虫种群数量对大气 CO_2 浓度升高反应各异,1 种蚜虫数量增加,1 种减少,另外 3 种没有改变。由于刺吸类口器的蚜虫专食植物韧皮部液汁,对其种群的为害能力很难定量,只能基于种群数量预测其为害作用。

4　咀嚼口器昆虫对 CO_2 浓度升高的响应机制

在解释大气 CO_2 浓度升高不利于咀嚼式口器昆虫的生长发育和种群增长的机制上,通常认为大气中的 CO_2 浓度升高直接导致了植物的含 N 量的降低及 C/N 比的升高,从而降低了植物的营养含量,不利于昆虫的生长发育和种群增长。植食性昆虫为适应大气 CO_2 浓度的增加下植物营养的降低主要采用 2 种对策,一是通过增加个体的取食以获得更多的植物营养物资来补偿其对含氮物质的需要; 二则是减缓生长发育进程(Wu *et al.*, 2006; Yin *et al.*, 2010)。大量研究表明,昆虫主要通过延长发育历期、降低生长速率(RGR 或 MRGR)和食物转化率(ECI、ECD、AD)以及氮的利用(RNCR 和 NUE)来响应大气 CO_2 浓度的增加下植物营养的变化(Chen *et al.*, 2005b; Wu *et al.*, 2006)。如在加倍的大气 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。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(Chen *et al.*，2005b，2007)。

大气 CO_2 浓度升高还可通过改变植物的次生代谢物质影响咀嚼式昆虫的生长发育。其中碳氮营养平衡(carbon nutrient balance，CNB)假说被用来解释这个机制，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等营养物质的限制。如当大气 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(Chen *et al.*，2007)。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(Wu *et al.*，2007)。

最近，Zavala 等(2008，2009)利用分子生物学手段研究了昆虫个体生理的消化代谢相关通路对 CO_2 浓度升高的适应性机制。他们的研究发现，高 CO_2 浓度下咀嚼式昆虫可以触发植物的防御信号物质——JA 途径的表达，高 CO_2 浓度使大豆植物体内编码与茉莉酸途径相关的信号物质的基因转录活性下调，使日本甲虫 *Popillia japonicac* 体内的中肠蛋白酶活性上调，从而使得大豆对日本甲虫变得更加敏感。这一研究结果很好解释了 CO_2 浓度升高不利于咀嚼性昆虫个体发育，却增加个体取食量这一现象。

5 刺吸式口器昆虫对 CO_2 浓度升高的响应机制

取食韧皮部的蚜虫类是唯一一类与 CO_2 浓度成正相关的昆虫(Bezemer and Jone，1998)，针对这种响应特征，国际上提出两种解释的可能性：植物介导的上行效应(bottom-up effect)模型认为，蚜虫种群对寄主组织内氮营养的需求和对种群密度大小的反应敏感程度决定其对大气 CO_2 浓度增加的反应，假如一种蚜虫对于氮素营养需求低且其对自身种群密度的敏感程度低，则该种蚜虫种群更有可能在大气 CO_2 浓度升高的情况下上升，反之则下降，通过这些方面该模型解释了不同种蚜虫对于 CO_2 浓度升高所表现出来的种群上升、不变及下降的机制；天敌介导的下行效应(top-down effect)模型则说明，在 CO_2 浓度升高的情况下，寄主植物只是决定蚜虫种群的一个方面，天敌对于蚜虫种群的控制同样非常有效，但天敌并不会改变蚜虫对于 CO_2 浓度升高的响应(Hoover and Newman，2004)。无论是“上行效应”和“下行效应”都认为不同的寄主植物－蚜虫系统的特异性是导致蚜虫种群差异变化的重要原因。

除此之外，O'Neill 等(2011)提出 CO_2 浓度升高可能通过改变蚜虫周围的微环境来影响昆虫的生长及种群。CO_2 浓度升高降低植物的气孔导度(Ainsworth and Long，2005)，随着气孔导度的降低，导致叶片表面的温度升高 1～2℃，这种微环境的温度升高可能是导致 *Aphis glycines* 取食大豆后种群增加的原因之一。

最近，Sun 等(2009b)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。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(2009)进一步分析了棉蚜取食高 CO_2 浓度环境中棉花的刺吸电位图(EPG)，发现棉蚜取食高 CO_2 浓度环境中棉花的刺探时间和有效取食时间均增加，表明在高 CO_2 浓度环境中，棉蚜通过取食更多的棉花韧皮部液汁维持自身的生长发育。由此，作者提出“新营养补偿假说”解释这一现象，认为刺吸式口器昆虫可通过延长在寄主植物上的取食时间，以补偿寄主植物由于 CO_2 浓度升高而导致的营养匮乏。

不仅如此，CO_2 浓度升高还可能通过改变植物激素水平，调节植物对昆虫的抗性，影响植食性昆虫的种群适合度。刘勇等(2011)以模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和刺吸式口器昆虫桃蚜 *Myzus persicae* 为研究对象，利用多种拟南芥防御途径缺失的突变体为材料，通过转录组测序和分子生物学等手段，研究大气 CO_2 浓度升高对植物诱导抗性以及桃蚜种群适合度的影响。研究表明 CO_2 浓度升高将增强植物对蚜虫的无效抗性－水杨酸信号途径，削弱植物对蚜虫的有效抗性－茉莉酸信号途径，从而增加桃蚜在拟南芥上的种群数量。

6 展望

目前，大量的研究都已表明，咀嚼食叶性昆虫

在高 CO_2 浓度下生长发育降低,取食量增加,种群数量下降。产生这个现象原因主要是 CO_2 浓度升高增加植物体内的 C/N 比,从而降低了植物叶片的营养物质含量,同时改变了植物的次生代谢和抗性物质所致。而就取食韧皮部的刺吸昆虫(蚜虫)对 CO_2 浓度升高的响应来说,因昆虫 – 植物系统特异性存在上升、下降和不变 3 种不同特征,其产生的机制目前仍不清楚。如前所示,Newman 等(2003)和 Hoover 和 Newman(2004)将多种蚜虫对 CO_2 浓度升高响应的研究建立模型,认为种间特异性是因为不同的蚜虫物种对氮素的需求和对种群密度的依赖程度不同而照成的。然而,我们依然缺乏足够的生理和分子生物学的实验证据解释这一现象。因此,今后的研究将利用转录组和蛋白质组等组学手段进一步研究刺吸式口器昆虫对 CO_2 浓度升高的响应机制。重点在以下 3 个方面:

(1) 响应的神经机制　昆虫具有感知 CO_2 的嗅觉感应神经元(olfactory sensory neurons),通过 CO_2 的浓度梯度信息感知寄主。在一些模式昆虫(例如果蝇)和医学昆虫(如蚊类)中,昆虫的 CO_2 受体已经被发现,并且受体蛋白如何感知 CO_2 浓度梯度,以及感知的信号如何在脑中传导已经被报道(Dekker *et al.*, 2001)。果蝇可以通过感知 CO_2 浓度定位食物源,例如未成熟的香蕉相对于成熟的香蕉会释放更多的 CO_2,果蝇根据 CO_2 浓度的释放量选择成熟的香蕉(De Bruyne *et al.*, 2006)。在未来 CO_2 浓度升高的环境中,利用模式昆虫中感知 CO_2 浓度梯度的嗅觉感受系统相关的遗传背景,是未来研究昆虫响应全球气候变化研究中的重要方向。

(2) 植物激素的调控作用　经历数百万年的协同进化,植物与昆虫的关系是复杂而独特的,植物的诱导防御机制在介导与昆虫相互关系中发挥重要作用。研究表明大气 CO_2 浓度升高会改变植物茉莉酸、水杨酸、乙烯等信号物质介导的诱导防御反应,并对这些信号途径的下游基因的表达调控产生影响(Zavala *et al.*,2008, 2009; Sun *et al.*, 2010, 2011b)。咀嚼式口器昆虫与刺吸式口器昆虫激发植物的防御应答机制是不同的,因此大气 CO_2 浓度升高对不同类型的昆虫影响不同。未来研究将更加关注 CO_2 浓度升高如何影响植物体内多种防御激素的互作(cross-talk)调节机制,这将为昆虫响应 CO_2 浓度升高的机制提供新的线索。

(3) 内共生菌的分子调控机制　内共生菌在昆虫对环境变化的适应性进化中发挥重要的作用(Douglas *et al.*, 1998)。研究表明蚜虫的初级和次级内共生菌能帮助寄主昆虫适应植物抗性、补充营养匮乏和防御天敌,不仅如此,还对个体发育和生殖调节起调节作用(Oliver *et al.*, 2005; Scarborough *et al.*, 2005; Moran and Dubar, 2006)。尽管大气 CO_2 浓度升高对植物的营养和次生抗性物质均产生影响,可是许多昆虫种类的种群适合度并没用发生变化,这可能与其内共生菌的调节机制相关。至此,CO_2 浓度升高对昆虫内共生菌及寄主昆虫互作的研究较少,未来研究将加强这个领域的研究,可为揭示昆虫响应 CO_2 浓度升高的机制开辟新的思路。

参考文献(References)

Abrell L, Guerenstein PG, Mechaber WL, Stange G, Christensen TA, Nakanishi K, Hildebrand JG, 2005. Effect of elevated atmospheric CO_2 on oviposition behavior in *Manduca sexta* moths. *Global Change Biol.*, 11 (8): 1272—1282.

Ainsworth EA, Long SP, 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO_2. *New Phytol.*, 165 (2): 351—371.

Arnone JA, Zaller JG, Körner C, Ziegler C, Zandt H, 1995. Leaf quality and insect herbivory in model tropical plant communities after long-term exposure to elevated atmospheric CO_2. *Oecologia*, 104 (1): 72—78.

Awmack CS, Harrington R, Leather SR, Lawton JH, 1996. The impacts of elevated CO_2 on aphid-plant interactions. *Aspects Appl. Biol.*, 45: 317—322.

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 FJ, Ge F, Parajulee MN, 2005a. Impact of elevated CO_2 on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Leis axyridis*. *Environ. Entomol.*, 34 (1): 37—46.

Chen FJ, Wu G, Ge F, Parajulee MN, Shrestha RB, 2005b. Effects of elevated CO_2 and transgenic Bt cotton on plant chemistry, performance and feeding of an insect herbivore, cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Entomol.*

Exp. Appl., 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. *Entomol. Exp. Appl.*, 124 (1): 27—35.

Chen FJ, 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): 723—730.

陈法军，戈峰，刘向辉，2004. **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，**24(5): 991—996.

陈法军，吴刚，戈峰，2005. **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，**25 (10): 2601—2607.

De Bruyne M, Faucher C, Forstreuter M, Hilker M, 2006. Behavioral responses of Drosophila to biogenic levels of carbon dioxide depend on life-stage, sex and olfactory context. *J. Exp. Biol.*, 209 (14): 2739—2748.

Dekker T, Takken W, Card´e RT, 2001. Structure of host-odour plumes influences catch of *Anopheles gambiae* s. s. and *Aedes aegypti* in a dual-choice olfactometer. *Physiol. Entomol.*, 26 (2): 124—134.

Diaz S, Fraser LH, Grime JP, Falczuk V, 1998. The impact of elevated CO_2 on plant-herbivore interactions: experimental evidence of moderating effects at the community level. *Oecologia*, 117 (1): 177—186.

Docherty M, Wade FA, Hurst DK, Whittaker JB, Lea PJ, 1997. Responses of tree sap-feeding herbivores to elevated CO_2. *Global Change Biol.*, 3 (1): 51—59.

Douglas AE, 1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. *Annu. Rev. Entomol.*, 43: 17—37.

Engloner AI, Kovács 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.

Gonzáles WL, Fuentes-Contreras E, Niemeyer HM, 2002. Host plant and natural enemy impact on cereal aphid competition in a seasonal environment. *Oikos*, 96 (3): 481—491.

戈峰，陈法军，吴刚，孙玉诚，2010a. **昆虫对大气 CO_2 浓度升高的响应. 北京: 科学出版社.** 11—16.

戈峰，陈法军，吴刚，孙玉诚，2010b. **我国主要类型昆虫对 CO_2 升高响应的研究进展. 应用昆虫学报，**47 (2): 229—235.

Holopainen JK, 2002. Aphid response to elevated ozone and CO_2. *Entomol. Exp. Appl.*, 104 (1): 137—142.

Hoover JK, Newman JA, 2004. Tritrophic interactions in the context of climate change: a model of grasses, cereal aphids and their parasitoids. *Global Change Biol.*, 10 (7): 1197—1208.

Hughes L, Bazzaz FA, Lesley H, Fakhri AB, 2001. Effects of elevated CO_2 on five plant-aphid interactions. *Entomol. Exp. Appl.*, 99 (1): 87—96.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2007. Climate Change 2007; the physical science basis. Summary for policy makers. Report of Working Group I of the Intergovernmental Panel on Climate Change http://www.ipcc.ch/pub/spm 18—02.pdf.

Knepp RG, Hamilton JG, Mohan JE, 2005. Elevated CO_2 reduces leaf damage by insect herbivores in a forest community. *New Phytol.*, 167 (1): 207—218.

Li ZY, Liu TJ, Xiao NW, Li SJ, Chen FJ, 2011. Effects of elevated CO_2 on the interspecific competition between two sympatric species of *Aphis gossypii* and *Bemisia tabaci* fed on transgenic Bt cotton. *Insect Sci.*, 18 (4): 426—434.

刘勇，2011. **“拟南芥—桃蚜”系统对大气 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.**

Marcel G, Andreas E, 2003. Effects of elevated CO_2 on development and larval food-plant preference in the butterfly *Coenonympha pamphilus* (Lepidoptera, Satyridae). *Global Change Biol.*, 9 (1): 74—83.

Moran NA, Dubar HE, 2006. Sexual acquisition of beneficial symbionts in aphids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103 (34): 12803—12806.

Newman JA, Gibson DJ, Parsons AJ, Thornley JH, 2003. How predictable are aphid population responses to elevated CO_2. *J. Anim. Ecol.*, 72 (4): 556—566.

O'Neill BF, Zangerl AR, Delucia EH, Casteel C, Zavala JA, 2011. Leaf temperature of soybean grown under elevated CO_2 increases *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) population growth. *Insect Sci.*, 18 (4): 419—425.

Oliver KM, Moran NA, Hunter MS, 2005. Variation in resistance to parasitism in aphids is due to symbionts not host genotype. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 12795—12800.

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.

Scarborough CL, Ferrari J, Godfrey HCJ, 2005. Aphid protected from pathogen by endosymbiont. *Science*, 310

(16): 1781.

Stange G, 1997. Effects of changes in atmospheric carbon dioxide on the location of hosts by the moth, *Cactoblastis cactorum*. *Oecologia*, 110 (4): 539—545.

Sun Y, Cao H, Yin J, Kang L, Ge F, 2010. Elevated CO_2 changes the interactions between nematode and tomato genotypes differing in the JA pathway. *Plant Cell Environ.*, 33 (5): 729—739.

Sun Y, Chen FJ, Ge F, 2009a. Elevated CO_2 changes interspecific competition among three species of wheat aphids: *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, and *Schizaphis graminum*. *Environ. Entomol.*, 38 (1): 26—34.

Sun Y, Feng L, Gao F, Ge F, 2011a. Effects of elevated CO_2 and plant genotype on interactions among cotton, aphids, and parasitoids. *Insect Sci.*, 18 (4): 451—461.

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

Sun Y, Yin J, Cao H, Li C, Kang L, Ge F, 2011b. Elevated CO_2 influences nematode-induced defense responses of tomato genotypes differing in the JA pathway. *PLoS ONE*, 6 (5) e19751: 1—9.

Sun Y, Yin J, Chen F, Wu G, Ge F, 2011c. How does atmospheric elevated CO_2 affect crop pests and their natural enemies: the examples in China? *Insect Sci.*, 18 (4): 393—400.

Tricker PJ, Calfapietra C, Kuzminsky E, Puleggi R, Ferris R, Nathoo M, Pleasants LJ, Alston V, Angelis P, Taylor G, 2004. Long-term acclimation of leaf production, development, longevity and quality following 3 yr exposure to free-air CO_2 enrichment during canopy closure in *Populus*. *New Phytol.*, 162 (2): 413—426.

Vuorinen T, Reddy GVP, Nerga AM, Holopainen JK, 2004. Monoterpene and herbivore-induced emissions from cabbage plants grown at elevated atmospheric CO_2 concentration. *Atmos. Environ.*, 38 (5): 675—682.

Wang XW, Ji LZ, Zhang QH, Liu Y, Wang GQ, 2009. Effects of elevated CO_2 on feeding preference and performance of the gypsy moth (*Lymantria dispar*) larvae. *J. Appl. Entomol.*, 133 (1): 47—57.

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. Appl. Entomol.*, 130 (1): 2—9.

Wu G, Chen FJ, Sun YC, Ge F, 2007. Response of successive three generations of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), fed on cotton bolls under elevated CO_2. *J. Environ. Sci.*, 19 (11): 1318—1325.

许振柱, 周广胜, 王玉辉, 2005. **草原生态系统对气候变化和浓度升高的响应**. **应用气象学报**, 16 (3): 385—395.

Yin J, Sun Y, Wu G, Ge F, 2010. Effects of elevated CO_2 associated with maize, a C_4 plant, on multiple generations of cotton bollworms *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomol. Exp. Appl.*, 136 (1): 12—20.

Zavala JA, Casteel CL, DeLucia EH, Berenbaum MR, 2008. Anthropogenic increase in carbon dioxide compromises plant defense against invasive insects. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105 (13): 5129—5133.

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.

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.

张钧, 杨惠敏, 林久生, 王根轩, 王亚馥, 林静, 2002. **大气二氧化碳浓度变化对禾谷缢管蚜种群动态的影响**. **昆虫学报**, 45 (4): 477—481.