

# 大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加对昆虫的影响

戈 峰, 陈法军

(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 100080)

**摘要:** 大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加已经受到国内外的极大关注。CO<sub>2</sub> 浓度升高不但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, 从而间接地影响到植食性昆虫, 并进而通过食物链影响到以之为食的天敌。根据国内外研究进展, 结合多年的研究, 系统介绍了 CO<sub>2</sub> 浓度变化对植物-昆虫系统影响的研究方法, 论述了 CO<sub>2</sub> 浓度变化对植食性昆虫、天敌的作用规律及作用机理, 探讨了 CO<sub>2</sub> 浓度变化对植物-植食性昆虫系统影响的特征, 分析了未来研究发展的趋势及其存在的问题。

**关键词:** CO<sub>2</sub> 浓度增加; 植食性昆虫; 害虫天敌; 植物-昆虫系统; 研究进展

**文章编号:** 1000-0933(2006)03-0935-10 **中图分类号:** Q142, Q968.1 **文献标识码:** A

## Impacts of elevated CO<sub>2</sub> on insects

GE Feng, CHEN Fa-Jun (State Key Laboratory of integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 935 ~ 944.

**Abstract:** Increasing concentrations of atmospheric CO<sub>2</sub> are predicted to impact both current and future ecosystems, which have been greatly concerned by scientists. Elevated CO<sub>2</sub> not only affects the growth and development of plants, but cause changes in the structure and contents of their chemical components that resulted in the changes of the growth and development of herbivore insects fed on plant. Moreover, natural enemies, which prey these herbivore insects, may also be impacted because of the effects of elevated CO<sub>2</sub> on host plant and herbivore insects through food chains.

In this overview, we reviewed the progress of research in impacts of elevated CO<sub>2</sub> on insects, introduced the research methods of the effects of elevated CO<sub>2</sub> on the plant-insect systems, generalized the regularity and mechanisms of elevated CO<sub>2</sub> on herbivore insects and their natural enemies, explored the characteristics of the changes in atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations on the interactions between plants and herbivore insects, analyzed the existing issues in the research in the impacts of elevated CO<sub>2</sub> on insects, and listed critical areas of research about the impacts of elevated CO<sub>2</sub> on insects in the future based on the domestic and foreign research reports.

**Key words:** elevated CO<sub>2</sub>; herbivore insects; natural enemy; plant-insect system; research progress overview

随着人类使用化石燃料(煤、石油、天然气等)等工业活动的加剧, 以及热带土地利用的改变等, 引起全球 CO<sub>2</sub> 的“源”和“汇”发生变化, 最终导致全球大气 CO<sub>2</sub> 浓度不断上升<sup>[1]</sup>。据报道, 1700 年 CO<sub>2</sub> 的浓度为 280 μl/L, 1900 年为 290 μl/L, 1980 年为 338 μl/L, 1993 年为 355 μl/L, 1998 年为 367 μl/L, 预计在 21 世纪 50 年代 CO<sub>2</sub> 浓度将加倍, 即增加到 700 × 10<sup>-6</sup> 左右<sup>[2-5]</sup>。与此同时, 由于 CO<sub>2</sub> 浓度增加等引起的温室效应, 导致全球气候变暖。据估计, CO<sub>2</sub> 气体对全球温暖化的贡献占全部温室气体贡献率的 50% ~ 60%<sup>[6]</sup>。自 19 世纪末以来地球表面

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目(30571253)

**收稿日期:** 2005-08-26; **修订日期:** 2005-10-10

**作者简介:** 戈峰(1963~), 男, 江西吉安人, 博士, 研究员, 主要从事昆虫害虫生态学和害虫生态调控研究。E-mail: gef@ioz.ac.cn

**Foundation item:** The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30571253)

**Received date:** 2005-08-26; **Accepted date:** 2005-10-10

**Biography:** GE Feng, Ph. D., Professor, mainly engaged in ecology and ecological management of insect pests.

温度已升高了0.3~0.6℃,预计到2100年温度将升高1.0~3.5℃<sup>[3]</sup>。由此可见,全球变暖已成定局。

CO<sub>2</sub>是植物进行光合作用的原料。CO<sub>2</sub>浓度增加,将有利于植物尤其是C3植物(如小麦、水稻、大豆、棉花等)光合作用与生产力的提高<sup>[7,8]</sup>;同时,也将改变植物化学物质的组成,增加组织中的C/N比,影响以之为食的植食性昆虫生长发育<sup>[9~11]</sup>。另一方面,大气CO<sub>2</sub>浓度升高还将引起温室效应,导致气候变暖<sup>[12~14]</sup>,降雨分布不均<sup>[15]</sup>,灾害性天气出现频次增加<sup>[16,17]</sup>等一系列变化。这些变化势必作用于农田生态系统,改变系统中生物群落的组成、结构、功能,使生物(尤其是昆虫)的分布区扩大、发生世代增多,生物学和生态学特性改变等<sup>[18,19]</sup>。这些已经成为了生态学、昆虫学以及植物保护研究中面临的新问题。

国际上非常重视大气CO<sub>2</sub>浓度变化对植物-植食性昆虫系统的影响,已有多个方面的研究报道和综述性分析<sup>[20~22]</sup>。国内这方面的研究起步较晚,吴坤君曾对这一领域进行过综述<sup>[23,24]</sup>。近年来,作者也对此进行了一系列研究<sup>[25]</sup>。本文将在介绍国内外该领域研究进展基础上,结合作者多年来的研究,探讨大气CO<sub>2</sub>浓度变化对植物-植食性昆虫系统的影响,分析未来研究发展的趋势。

## 1 研究方法

从早期的昆虫呼吸仪测定方法<sup>[26]</sup>发展到应用多种方法研究大气CO<sub>2</sub>浓度变化对昆虫的影响。根据研究手段的不同,可分为控制环境试验阶段(Controlled Environment, CE),开顶式同化箱试验阶段(Open-top Chamber, OTC)和开放式大气CO<sub>2</sub>浓度升高试验阶段(Free-air CO<sub>2</sub> Enrichment, FACE)3个阶段。

**1.1 控制环境试验阶段**—本阶段主要的研究手段是通过封闭式熏气罩或其它封闭设施来研究CO<sub>2</sub>浓度升高对昆虫个体生长发育的影响。其方法是将寄主植物放入封闭设施内进行不同浓度CO<sub>2</sub>的气体熏蒸处理,然后用处理后的寄主植物组织饲喂昆虫<sup>[27]</sup>;或者直接将昆虫饲养于封闭式熏气罩内的植物上<sup>[28,29]</sup>。该方法的特点是较准确地控制封闭空间内CO<sub>2</sub>浓度等环境条件。但由于是在人工控制的环境中进行研究,因而与自然环境相差较大,且研究的空間小,很难进行大样本试验<sup>[30]</sup>。

### 1.2 开顶式同化箱试验阶段

开顶式同化箱(open-top chamber, OTC)是为了尽量减少实验环境对供试植物和昆虫干扰而设计的。其方法是用玻璃板或塑料膜等透明物将自然生长的植物四周包围起来,形成一个“箱”,不同浓度CO<sub>2</sub>的气体从底部通入,至顶部与大气相通<sup>[31~33]</sup>。这种方法对大气、土壤环境、以及部分生物环境影响较小,使得实验条件与自然环境较为接近,而且试验空间也较封闭式熏气罩大得多,使昆虫,尤其是活动空间较大的昆虫的行为受空间大小的限制减小。但由于箱壁使用的材料不同,可能会对光照强度造成一定影响;风速以及病虫害发生情况也与自然状况下有所差别<sup>[34,35]</sup>。此外,开顶式同化箱内的温度也比箱外高1~3℃<sup>[36]</sup>。因此,试验时常在开顶式同化箱内装备降温系统,以排除温度对试验的影响。

### 1.3 开放式大气CO<sub>2</sub>浓度升高试验阶段

这种实验方法是在自然状态下直接从植被的底部通入高浓度的CO<sub>2</sub>,在试验区内形成一个高浓度的CO<sub>2</sub>场,使试验环境中的温度、湿度、风速、光照等与自然环境相同,植物的生长和昆虫活动也不受空间的限制。这种方法是目前研究自然条件下植物和昆虫对于大气CO<sub>2</sub>浓度升高反应的最理想手段,为研究CO<sub>2</sub>浓度增加对生物群落的影响提供了可能<sup>[37]</sup>。但由于露天大量释放CO<sub>2</sub>,使开展本试验的成本较高。

上述不同阶段对植物-昆虫系统影响的研究重点不同。控制环境试验阶段主要以昆虫个体研究为主,开顶式同化箱试验阶段则以昆虫种群生态学研究为主,而开放式大气CO<sub>2</sub>浓度升高试验则为研究昆虫群落生态学提供了可能。

## 2 CO<sub>2</sub>浓度升高对昆虫作用的原理

大气CO<sub>2</sub>浓度升高对昆虫的影响可分为直接影响和间接影响。直接影响表现为通过高浓度的CO<sub>2</sub>对昆虫的呼吸代谢和体内某些生理活动的影响<sup>[38]</sup>。但在试验设定的范围内(一般为550~750 μL/L),CO<sub>2</sub>浓度变化对昆虫的影响甚微<sup>[39]</sup>。因此,大气CO<sub>2</sub>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。

大量的研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度增加将改变寄主植物组织中化学成分的含量和组成。CO<sub>2</sub> 浓度升高有利于提高寄主植物的碳水化合物,同时,降低寄主植物的含氮量,使 C/N 比增加<sup>[40~42]</sup>。Bezemer & Jones 综合分析以前的研究发现,CO<sub>2</sub> 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 15%;20 种供试植物中有 17 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;大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高还影响寄主植物次生代谢物质的含量,在 15 种供试植物中有 13 种植物的酚类物质含量增加,平均增加幅度 31%,其中一种植物的萜烯类物质增加 42%<sup>[20]</sup>。研究表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高将增加棉花中棉酚的含量<sup>[25]</sup>。此外,CO<sub>2</sub> 浓度增加还将诱导植物体内抗性,增加 21%~25%的单宁含量<sup>[43]</sup>;减少了组织内 Bt 毒素的表达,降低 Bt 对害虫的抗性<sup>[44, 45]</sup>。这些营养成分和化学组成通过食物链而间接作用于植食性害虫和天敌,其作用的机理主要包括以下 3 种假说:

(1)营养补偿假说 (nutrient complementation hypothesis, NH) 该假说认为当植食性昆虫的食物中缺乏对其生长发育和繁殖所必须的某些营养成分(如含氮量不足)时,昆虫会通过增加取食来获得所必需的营养<sup>[46]</sup>。大气 CO<sub>2</sub> 浓度的增加导致了植物组织中高的 C/N 比和低的含氮量,降低了植食性昆虫取食的营养价值<sup>[47]</sup>,为此,植食性昆虫对这些低蛋白的寄主植物有两种反应策略,一是增加取食;二是减缓生长发育<sup>[48, 49]</sup>。在这种情况下,植食性昆虫或者消耗更多的植物组织以补偿其对含氮物质的需要,或者通过延长发育历期、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<sub>2</sub> 浓度的增加<sup>[21, 50~55]</sup>。

(2)毒素假说 (toxins hypothesis, TH) 该假说是指当寄主植物组织内含有对其生长发育和繁殖不利的毒素时,如 CO<sub>2</sub> 浓度升高增加了植物体内次生代谢物质(单宁、酚类)的含量<sup>[20, 56~58]</sup>,昆虫则会减少取食,以避免摄入体内过多的毒素;同时昆虫还要花费更多的能量用于提高体内解毒酶的活力,以便解除有害毒素对其生长发育的不利影响。最终,导致昆虫的生长发育减缓,种群下降。

(3)碳氮营养平衡假说 (carbon nutrient balance hypothesis, CNBH) 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<sup>[59]</sup>。植物光合作用的提高和组织内含氮量的降低,会导致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。因此,当昆虫取食高 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<sup>[60, 61]</sup>。

### 3 大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加对植食性昆虫作用特点

不同食性昆虫对 CO<sub>2</sub> 浓度增加的响应不同。Bezemer & Jones 按照取食习性将昆虫分为 6 大类,即咀嚼性食叶昆虫 (Leaf-chewers)、潜叶性昆虫 (Leaf-miners)、取食韧皮部昆虫 (Phloem-feeders)、取食木质部昆虫 (Xylem-feeders)、取食全细胞昆虫 (Whole-cell-feeders) 以及食籽昆虫 (Seed-feeders)<sup>[20]</sup>。其中,研究最多的是咀嚼性昆虫。该类昆虫主要通过增加取食以补偿高 CO<sub>2</sub> 浓度下寄主植物的含氮量降低所造成的营养下降,但其蛹重、幼虫存活率及对氮的利用率等通常不受到影响<sup>[26, 28, 53, 62, 63]</sup>。潜叶性昆虫在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,虽然没有出现增加取食的现象,但蛹重减轻、发育时间缩短<sup>[64, 65]</sup>。取食木质部的同翅目害虫沫蝉 (*Neophilaenus lineatus*) 在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,若虫的存活率降低 20% 以上,生长发育延迟,但繁殖不受影响<sup>[66]</sup>。这 3 类昆虫在种群水平上都表现出下降的特征。

大量研究表明,取食韧皮部昆虫种群随 CO<sub>2</sub> 浓度的增加而增加<sup>[20]</sup>。但不同种类的取食韧皮部昆虫(主要是蚜虫)对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应不同<sup>[67, 68]</sup>。如 Awmack 等报道麦蚜 (*Sitobion avenae*) 在高浓度 CO<sub>2</sub> 下,产卵期提前,繁殖力显著提高<sup>[69]</sup>。而 Smith 发现高浓度 CO<sub>2</sub> 只是使甘蓝蚜 (*Brevicoryne brassicae*) 繁殖提前,种群繁殖力不受影响<sup>[70]</sup>。Salt 等报道,在高浓度 CO<sub>2</sub> 环境中,两种蚜虫 (*Aphis fabae fabae* 和 *Pemphigus populitransversus*) 种群数量都有所增加,但增加幅度不显著<sup>[71]</sup>。研究表明<sup>[72]</sup>,麦蚜和棉蚜都对大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高表现出了密度增加的效应,且苗蚜比伏蚜的反应更为敏感<sup>[72]</sup>。Hughes & Bazzaz 研究了 5 种蚜虫对 CO<sub>2</sub> 浓度增加的反应形

式,发现1种蚜虫(*Myzus persicae*)增加,1种蚜虫(*Aphis pisum*)下降,3种蚜虫(*A. nerri*, *A. syriaca*, *A. sylvestris*)没有影响<sup>[67]</sup>。Newman等通过模型分析表明,蚜虫种群对寄主植物组织内氮营养的需求和对种群密度大小的反应敏感程度,决定了其对大气CO<sub>2</sub>浓度增加的反应形式,即随CO<sub>2</sub>浓度的升高,蚜虫种群表现出上升、下降和没有反应3种类型<sup>[68]</sup>。

目前有关CO<sub>2</sub>浓度变化对取食全细胞昆虫和食籽昆虫影响的研究报告较少。据估计,取食全细胞昆虫种群随CO<sub>2</sub>浓度升高而上升,而食籽昆虫种群不受CO<sub>2</sub>浓度变化的影响<sup>[20]</sup>。

即使是同一种昆虫,不同的龄期对CO<sub>2</sub>浓度变化的响应不同。一般,低龄幼虫的生长发育比老熟幼虫的反应更敏感<sup>[20]</sup>。但Williams等研究发现,舞毒蛾(*Lymantria dispar* L.)老熟幼虫的生长发育比取食对CO<sub>2</sub>浓度增加的反应更敏感<sup>[53]</sup>。

不同世代昆虫对CO<sub>2</sub>浓度变化的响应不同。Brooks & Whittaker研究3个连续世代的叶甲(*Gastrophysa viridula*)对高浓度CO<sub>2</sub>(600 $\mu$ l/L)的反应时发现,第2代雌蛾的产卵量比第1代减少30%,卵重降低15%<sup>[52]</sup>。Awmack和Docherty等通过对取食韧皮部昆虫的研究表明,高浓度CO<sub>2</sub>处理较短时间,昆虫的历期不发生变化;而处理多个世代后,其生长发育受到极大影响,发育速率明显加快<sup>[73, 74]</sup>。研究清楚地表明,大气CO<sub>2</sub>浓度升高可促进棉蚜种群的发育,提高繁殖力,而且随着处理世代的增加,发育明显加快,繁殖力增加的幅度加大<sup>[25]</sup>。可见,大气CO<sub>2</sub>浓度对昆虫的影响具有长期的、多代的作用。

大气CO<sub>2</sub>浓度增加还影响植食性害虫的寄主选择行为。Awmack等利用嗅觉仪研究了麦长管蚜的寄主选择行为,发现该害虫有趋向于选择高CO<sub>2</sub>环境中生长的小麦的现象<sup>[69]</sup>。陈法军等也发现,麦蚜有趋向于在高浓度CO<sub>2</sub>环境中生长的小麦上产卵的习性<sup>[75]</sup>。但Johns & Hughes研究表明,潜叶性鳞翅目昆虫*Dialectica scariella* Zeller的雌虫并没有表现出选择在高CO<sub>2</sub>下生长的寄主植物(车前科植物)上产卵的特征<sup>[64]</sup>。Johns等研究也得出,当给予不同CO<sub>2</sub>下生长的马樱丹属植物叶片时,鞘翅目昆虫*Octotoma championi*和*O. scabripennis*并没有表现出显著的选择取食高CO<sub>2</sub>处理的植物,而其中的一种鞘翅目昆虫*O. scabripennis*甚至消耗了更多的对照CO<sub>2</sub>浓度处理的植物<sup>[76]</sup>。

#### 4 大气CO<sub>2</sub>浓度升高对天敌昆虫的影响

大气CO<sub>2</sub>浓度升高还通过食物链对天敌昆虫产生影响。一方面,由于高CO<sub>2</sub>浓度下,害虫的生长发育缓慢,被天敌捕食和寄生的可能性增加<sup>[77]</sup>。另一方面,由于高CO<sub>2</sub>浓度下害虫体内营养成分下降,导致天敌昆虫生长发育缓慢<sup>[20]</sup>。

一些研究表明,大气CO<sub>2</sub>浓度升高有利于天敌的捕食和寄生作用。如Stiling等发现白桦树上潜叶虫的寄生率增加<sup>[78]</sup>。研究表明<sup>[72]</sup>,大气CO<sub>2</sub>浓度升高对异色瓢虫的生长发育和选择捕食猎物有利<sup>[72]</sup>。其中,异色瓢虫在高CO<sub>2</sub>浓度处理后棉花和春小麦上的选择捕食量显著增加<sup>[72, 75]</sup>;捕食苗期转Bt棉上棉蚜的瓢虫的发育历期显著缩短<sup>[75]</sup>;而大气CO<sub>2</sub>浓度升高对捕食伏蚜期转Bt棉和常规棉上棉蚜的异色瓢虫生长发育的促进作用不显著<sup>[72]</sup>。但据Roth & Lindroth报道,大气CO<sub>2</sub>浓度升高并没有显著影响寄生性天敌*Cotesia melanoscela*对舞毒蛾(*Lymantria dispar*)的寄生作用<sup>[50]</sup>。Salt等研究也认为,大气CO<sub>2</sub>浓度增加并不能影响捕食性天敌昆虫的捕食作用<sup>[79]</sup>。可见,由于随着食物链的增加,大气CO<sub>2</sub>浓度升高对“植物-害虫-天敌”关系的影响变得越来越复杂,有关这方面研究报告仍然较少<sup>[40]</sup>。

#### 5 大气CO<sub>2</sub>浓度升高对“植物-昆虫”相互作用关系的影响

CO<sub>2</sub>浓度的增加使植食性昆虫个体取食更多的植物组织以补偿其对含氮物质的需要。据报道,咀嚼性昆虫在CO<sub>2</sub>浓度升高下,将通过增加30%的取食量以补偿其对寄主植物的含氮量的需求;潜叶性昆虫将增加11%的危害量<sup>[20]</sup>。但这并不一定意味着害虫的危害加重。因为一方面,大气CO<sub>2</sub>浓度增加将改变寄主植物组织中化学成分含量和组成,对昆虫个体生长发育不利;同时,增加了被天敌捕食和寄生的可能性,植食性昆

虫种群数量下降<sup>[22]</sup>。另一方面,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高将提高寄主植物光合作用,增加产量,在一定程度上补偿害虫的危害量。

Stiling 等发现在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,尽管白桦树上的害虫密度及危害程度减少,但白桦树的自然落叶量却增加了,即 CO<sub>2</sub> 浓度对白桦树的自然落叶量直接作用超过了害虫危害的直接作用<sup>[80]</sup>。可见,CO<sub>2</sub> 浓度升高下害虫对植物作用较为复杂。

CO<sub>2</sub> 浓度的增加还改变了种间关系。如萝卜蚜在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,种群迅速增加,占据甘蓝 (*Brassica Oleracea*) 的大部分叶片,改变了原来的桃蚜(为优势种)与萝卜蚜的种间竞争格局<sup>[40]</sup>;此外,在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,植物诱导抗性增加,加强了对害虫的控制作用<sup>[43]</sup>;植物体内挥发性物质变化,影响了天敌寻找寄主昆虫的行为<sup>[77]</sup>;一些蚜虫对蚜虫报警激素变得不敏感,改变了原有的昆虫之间的化学通讯联系<sup>[73]</sup>。目前这些方面的研究报道仍较少,将是今后研究的重点。

## 6 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高与其它环境因子配合对昆虫的影响

与 N 肥的共同作用。使用 N 肥,在一定程度上,可以部分地消除大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加对植物组织中含氮量减少和 C/N 比增加的变化而对昆虫产生的作用<sup>[81]</sup>。只有在 N 肥有限的条件下,昆虫对 CO<sub>2</sub> 浓度升高反应较明显;而在 N 肥充足下,昆虫反应较弱<sup>[45, 82]</sup>。

与温度的共同作用。CO<sub>2</sub> 是主要的温室气体之一,预计未来的大气环境中 CO<sub>2</sub> 浓度与全球气温将同步增加<sup>[83]</sup>。目前有关温度与 CO<sub>2</sub> 的联合作用对“植物-害虫”关系的影响研究较多<sup>[56, 64, 84]</sup>。如 Johns & Hughes 发现 CO<sub>2</sub> 浓度升高和温度升高对潜叶虫的生长发育的负面影响更大,原因在于高温加快了潜叶虫的生长发育,而该虫取食高 CO<sub>2</sub> 浓度下植物 N 含量较低,营养得不到及时的满足和保证<sup>[64]</sup>。但 William 通过大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和气温增加对舞毒蛾的生长发育的研究表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高起主要作用,而温度的作用较小<sup>[54]</sup>。而 Hoover 通过模型分析,认为大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和气温增加同时影响蚜虫和寄生蜂,使“蚜虫-寄生蜂”的相互关系与目前的 CO<sub>2</sub> 浓度的作用过程相似,不会有太大的变化<sup>[85]</sup>。

温度直接影响昆虫的发育、存活、分布以及丰富度,尤其是昆虫的越冬存活<sup>[19]</sup>。已有证据证明,随着全球气候变暖,昆虫有向高纬度、高海拔的地区扩散、蔓延之势<sup>[86, 87]</sup>。此外,在全球变暖的情况下,外来种的入侵可能会对当地脆弱的农业生态系统产生影响,当地作物组成和布局发生变化也会改变当地生态系统对于 CO<sub>2</sub> 的吸收和释放能力<sup>[88]</sup>。这无疑又使得 CO<sub>2</sub> 浓度变化对农业害虫的影响变得更加复杂。

## 7 讨论

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非常重要的作用。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<sub>2</sub> 浓度变化对植物-植食性昆虫系统影响的研究。未来研究发展的趋势表现在:研究方法上,已由控制环境试验研究发展为开顶式同化箱(OTC)试验为主,部分地区开展了开放式大气 CO<sub>2</sub> 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。未来的研究将集中于:

(1) 对昆虫影响的长期效应研究 总结以往的研究可以看出,有关植食性昆虫对于 CO<sub>2</sub> 升高的反应大多是短期试验(如一个龄期或一个世代),有的还是研究植食性昆虫在离体组织上的取食和发育;而长期的试验以及在整株植物上危害的研究表明,植食性昆虫对于 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应不同,这可能与寄主植物的生长、昆虫种间关系及其所处的环境有关<sup>[2, 3, 52]</sup>。研究清楚地表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高使棉蚜随着处理世代的增加,发育明显加快,繁殖力增加<sup>[25, 89]</sup>。因此,大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加对于昆虫种群的长期影响还存在着很大的不可知性<sup>[90]</sup>。未来的研究更强调大气 CO<sub>2</sub> 浓度对昆虫的多世代、长期的影响。

(2) 昆虫的适应性研究 很明显, CO<sub>2</sub> 浓度升高是一个长期的过程, 如 CO<sub>2</sub> 浓度从 1700 年的 270 μL/L 增加到 1998 年的 367 μL/L, 近 100 μL/L 的增加经历了近 300a 的时间。预计到 21 世纪 50 年代 CO<sub>2</sub> 浓度才能加倍, 即增加到 700 μL/L 左右<sup>[2-5]</sup>, 即至少需要 50a 的时间。而当前的研究是把植物和/或昆虫直接置于高的大气 CO<sub>2</sub> 浓度(通常为加倍浓度)的环境中。已有研究报道, 长期处于高浓度 CO<sub>2</sub> 环境中的作物的光合能力会下降<sup>[91, 92]</sup>, 即所谓的光合驯化(Photosynthetic acclimation)<sup>[93]</sup>。这种寄主植物对高浓度 CO<sub>2</sub> 的驯化作用可能会影响 CO<sub>2</sub> 对昆虫的作用。但目前长期在 CO<sub>2</sub> 浓度之下或逐渐在 CO<sub>2</sub> 浓度升高下, 昆虫对 CO<sub>2</sub> 浓度的适应以及昆虫与寄主植物关系的研究报告不多。

现有研究表明, 经过长期的高 CO<sub>2</sub> 浓度处理后, 植食性昆虫的表型发生了较大的变异, 甚至达到了显著水平。那么, 植食性昆虫在分子水平上是否会对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高作出反应, 昆虫是否通过基因表达来调整自身的生理生化过程以适应新的环境变化? 由于昆虫(特别是蚜虫)具有繁殖能力强, 一个季度可以繁殖 10~20 个世代的特点, 因而可通过 SSR、DDRT-PCR 等分子技术探讨大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对昆虫适应性的作用机理。

此外, 大量的研究都是基于 CO<sub>2</sub> 浓度增加(在当前的大气 CO<sub>2</sub> 浓度水平上增加 150~350 μL/L), 而低于当前水平的大气 CO<sub>2</sub> 浓度对于“植物-昆虫”系统的影响未加研究。然而, 这种研究也是非常有意义。

(3) 对特殊类群昆虫(天敌昆虫和土壤昆虫)的研究 大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加对于植物的影响是直接而明确的, 而对于植食性昆虫的影响是间接而又复杂的, 昆虫与植物之间的相互作用关系存在着明显种间的特异性<sup>[68]</sup>。

从现有的大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对寄主植物研究来看, 主要以 C<sub>3</sub> 植物对昆虫的影响研究为主, 而对 C<sub>4</sub> 植物对昆虫的影响研究较少, C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物二者之间对昆虫作用的是否存在着差异, 目前仍不清楚。从对昆虫的研究报告来看, 大都是对鳞翅目和同翅目昆虫研究, 而对其它目昆虫研究较少; 根据 Bezemer & Jones 按照取食习性将昆虫分为六大类中, 至今对咀嚼性昆虫、潜叶性昆虫、取食韧皮部昆虫和取食木质部昆虫研究较多, 而对取食全细胞昆虫及食籽昆虫研究较少<sup>[20]</sup>。对陆地昆虫和地上昆虫研究较多, 而对地下害虫和水生昆虫研究较少。今后地下害虫和水生昆虫将是研究的重点<sup>[22]</sup>。

此外, 大气 CO<sub>2</sub> 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, 随着食物链的延长, 植物与昆虫、昆虫与昆虫之间相互关系会变得更为复杂。目前有关大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对于天敌昆虫的影响研究仍然不多, 规律性的特征发现较少。需要通过大量的试验研究, 尤其是长期的试验以明确大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对天敌昆虫的影响特征和作用机理<sup>[89]</sup>。

(4) 寄主选择行为研究 如本文第 3 部分所述, CO<sub>2</sub> 浓度增加将影响害虫和天敌昆虫对寄主的选择行为。研究发现, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高将影响棉蚜及其天敌异色瓢虫的寄主选择行为, 使其更偏向于取食高 CO<sub>2</sub> 浓度饲养的寄主植物(棉花)和昆虫(蚜虫)<sup>[75]</sup>, 此外, 也影响棉铃虫取食的一系列行为<sup>[94, 95]</sup>。产生这一现象的原因到底是植物形态结构的变化<sup>[57]</sup>, 体内营养物质的变化<sup>[20]</sup>, 还是挥发性物质的变化<sup>[77]</sup>, 目前尚不清楚。

(5) 种间的关系研究 已有的研究表明, CO<sub>2</sub> 浓度的增加将改变昆虫种间的竞争关系<sup>[40]</sup>、种间的通讯联系<sup>[73]</sup>和昆虫与植物关系<sup>[43]</sup>等, 影响昆虫在生态系统中群落的结构和功能。但由于研究条件的限制, 以及种间关系的复杂性, 目前这方面的研究报告不多, 是今后研究的重点之一。

#### References:

- [1] Fang J Y. Global Ecology——Climate change and ecological responses. Beijing: Higher Education Press and Springer-Verlag Heidelberg, 2000.
- [2] Collins S & Bell G. Phenotypic consequences of 1000 generations of selection at elevated CO<sub>2</sub> in a green alga. *Nature*, 2005, 431:566~569.
- [3] Klironomos J N, Allen M F, Rilling M C, et al. Abrupt rise in atmospheric CO<sub>2</sub> overestimates community response in a model plant-soil system. *Nature*, 2005, 433:621~624.
- [4] Houghton J T, Ding Y H, Griggs D J, et al. Climate Change 2001: the Scientific Basis. Cambridge University Press, Cambridge, 2001. 944.

- [ 5 ] Watson R T, Zinyowera M C, Moss R H. Climate change 1995: Impacts, Adaptations and Mitigation of Climate Change: Scientific-Technical Analysis. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [ 6 ] Fuwa F. The handbook of the global environment. Tokyo: Asakura Publishing Co. Ltd., 1994.
- [ 7 ] Alley L H, Baker J T, Boote K J. The CO<sub>2</sub> fertilization effect: higher carbohydrate production and retention as biomass and seed yield. In: Bazzaz F and Sombroek W eds. Global Climate Change and Agricultural production: Direct and indirect effects of Changing Hydrological, Pedological and plant Physiological Processes. Chichester: John Wiley, 1993. 65 ~ 100.
- [ 8 ] Rogers H H, Runion G B, Krupa S V. Plant responses to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. Environmental Pollution, 1994, 83: 155 ~ 189.
- [ 9 ] Slansky F. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. Ecological Monograph, 1977, 47: 209 ~ 228.
- [10] Mattson W J. Herbivory in relation to plant nitrogen contents. Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, 11: 119 ~ 161.
- [11] White T C A. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. Oecologia, 1984, 63: 90 ~ 105.
- [12] IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate Change 1994: Radiative Forcing of Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [13] Ding Y H. The main results and problems of the 2nd scientific-evaluation report of IPCC on climate change. In: Ding Y H ed. Study of the Chinese Climate Changes and Impacts. Beijing: China Meteorological Press, 1997. 369 ~ 380.
- [14] Fang J Y. Carbon cycle of the terrene ecosystem of the arctic pole and global warming. Journal of Environmental Science, 1998, 18: 113 ~ 121.
- [15] Houghton J T, Jenkins G J, Ephraums J J. Climate change: the IPCC scientific assessments. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- [16] Canby T Y. El Nino's wind. Nat. Geogr. Mag., 1984, 10: 144 ~ 183.
- [17] Li C Y. Frequent strong activity of the east-asia vast slot. and the occurrence of El Nino. Chinses Science (Series B), 1998, 18: 667 ~ 674.
- [18] Cannon R J C. The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. Global Change Biology, 1998, 4: 785 ~ 796.
- [19] Bale J S, Masters G J, Hodkinson I D, et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. Global Change Biology, 2002, 8: 1 ~ 16.
- [20] Bezemer T M, Jones T H. Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO<sub>2</sub> quantitative analyses and guild effects. OIKOS, 1998, 82: 212 ~ 222.
- [21] Lindroth R L, Wood S A, Kopper B J. Responses of quaking aspen genotypes to enriched CO<sub>2</sub>: foliar chemistry and tussock moth performance. Agricultural and Forest Entomology, 2002, 4: 315 ~ 323.
- [22] Hunter M D. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. Agricultural and Forest Entomology, 2001, 3: 153 ~ 159.
- [23] Wu K J. Effects of air pollution on insects. Entomologia Knowledge, 1988, 25 (2): 122 ~ 127.
- [24] Wu K J. Effects of air CO<sub>2</sub> elevation on the relationship between plants and insects. Chinese Journal of Applied Ecology, 1993, 4 (2): 198 ~ 202.
- [25] Chen F J, Ge F, Liu X H. Responses of cotton to elevated CO<sub>2</sub> and the effects on cotton aphid occurrences. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24 (5): 991 ~ 996.
- [26] Ge Feng. Factors influencing the respiratory metabolism of insects. Entomologia Knowledge, 1991, 28 (5): 319 ~ 321.
- [27] Lincoln D E, Sionit, N, Strain B R. Growth and feeding response of *Pseudoplusia includens* (Lepidoptera: Noctuidae) to host plant growth in controlled carbon dioxide atmosphere. Environmental Entomology, 1984, 13 (6): 1527 ~ 1530.
- [28] Osbrink W L A, Trumble J T, Wagner R E. Host suitability of *Phaseolus lunata* for *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) in controlled carbon dioxide atmospheres. Environmental Entomology, 1987, 16 (3): 639 ~ 644.
- [29] Chen F J, Ge F. An experimental instrument to study the effects of changes in CO<sub>2</sub> concentrations on the interactions between plants and insects——CDCC-1 chamber. Entomologia Knowledge, 2004, 41 (3): 279 ~ 281.
- [30] Baes C F, Goeller H E, Olson J S, et al. Carbon dioxide and climate: the uncontrolled experiment. Am. Sci., 1977, 65: 310 ~ 320.
- [31] Chen F J, Ge F, Su J W. An improved top-open chamber for research on the effects of elevated CO<sub>2</sub> on agricultural pests in field-Improved open-top chamber. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24: 585 ~ 590.
- [32] Chen S Y. Introduce a new type of experimental facility to study the effects of atmospheric pollution on plants - open-top chamber. Chinese Journal of Ecology, 1983, 4: 47 ~ 49.
- [33] Wang C Y, Gao S H, Pan Y R, et al. The structure and data-collection system of OTC-1. Meteorology, 1993, 19 (4): 15 ~ 18.
- [34] Wang C Y, Gao S H, Pan Y R, et al. Test and evaluation on the physical capabilities of OTC ~ 1. Meteorology, 1993, 19 (5): 23 ~ 26.
- [35] Chen F J, Wu G, Ge F. Study on the function mode of elevated CO<sub>2</sub> on three successive generations of cotton aphid *Aphis gossypii* (Glover) feeding on

- transgenic Bt cotton and nontransgenic cotton. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (10):
- [36] Oijen M V, Schapendonk A H C M, Jansen M J H, *et al.* Do open-top chamber overestimate the effects of rising CO<sub>2</sub> on plants? An analysis using spring wheat. *Global Change Biology*, 1999, 5: 411 ~ 421.
- [37] Jordan D, Zitze, S F, Hendre, G R, *et al.* Biotic, abiotic and performance aspects of the Nevada Desert free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) facility. *Global Change Biology*, 1999, 5: 659 ~ 668.
- [38] Deng Y X, Zhao Z M, Li L S. Control of high CO<sub>2</sub> concentrations on *Rhizopertha dominica* and *Tribolium confusum*. *Grain Storage*, 2002, 31: 43 ~ 56.
- [39] Ding Y H, Gao S H, Li L S. Effects of trace gas on the agriculture and ecosystem of our country. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1995.
- [40] Stacey D A, Fellowes M E. Influence of elevated CO<sub>2</sub> on interspecific interactions at higher trophic levels. *Global Change Biology*, 2002, 8: 668 ~ 678.
- [41] Veteli T O, Kuokkanen K, Julkunen-Tiitto R, *et al.* Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on plant growth and herbivore defensive chemistry. *Global Change Biology*, 2002, 8: 1240 ~ 1252.
- [42] Zhang J, Xing G M, Liao J X, *et al.* Effects of different atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations and soil moistures on the populations of bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) feeding on spring wheat. *Eur. J. Entomol.*, 2003, 100: 521 ~ 530.
- [43] Rossi A M, Stiling P, Moon D C, *et al.* Induced defensive response of myrtle oak to foliar herbivory in ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30 (6): 1143 ~ 1152.
- [44] Coviella C E, Morgan D J W, Trumble J T. Interactions of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization: effects on the production of *Bacillus thuringiensis* toxins in transgenic plants. *Environmental Entomology*, 2000, 29: 781 ~ 787.
- [45] Coviella C E, Stipanovic R D, Trumble J T. Plant allocation to defensive compounds: interactions between elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen in transgenic cotton plants. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53 (367): 323 ~ 331.
- [46] Pennings S C, Nadeaau M T, Paul V J. Selectivity and growth of the generalist herbivore *Dolabella auricularia* feeding upon complementary resources. *Ecology*, 1993, 74: 879 ~ 890.
- [47] Nicolas G, Sillans D. Immediate and latent effects of carbon dioxide on insects. *Annual Review of Entomology*, 1989, 34: 97 ~ 116.
- [48] Scriber J M, Slansky F. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 1981, 26: 183 ~ 211.
- [49] Scriber J M. The behavior and nutritional physiology of southern armyworm larvae as a function of plant species consumed in earlier instars. *IBID*, 1982, 31: 359 ~ 369.
- [50] Roth S K, Lindroth R L. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: effects on phytochemistry, insect performance and insect-parasitoid interactions. *Global Change Biology*, 1995, 1: 173 ~ 182.
- [51] Watt A D, Whittaker J B, Docherty M, *et al.* The impact of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on insect herbivores. In: Harrington R and Stork N E, eds. *Insects in a changing environment: symposium of the Royal Entomological Society*. London: Academic Press, 1995. 198 ~ 217.
- [52] Brooks G L, Whittaker J B. Responses of multiple generations of *Gastrophysa viridula*, feeding on *Rumex obtusifolius*, to elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 1998, 4: 63 ~ 75.
- [53] Williams R S, Lincoln D E, Norby R J. Leaf age effects of elevated CO<sub>2</sub>-grown white oak leaves on spring-feeding lepidopterans. *Global Change Biology*, 1998, 4: 235 ~ 246.
- [54] Williams R S, Norby R J, Lincoln D E. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature-grown red and sugar maple on gypsy moth performance. *Global Change Biology*, 2000, 6: 685 ~ 695.
- [55] Tuchman N, Wetzel R, Rier S, *et al.* Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> lowers leaf litter nutritional quality for stream ecosystem food webs. *Global Change Biology*, 2002, 8: 163 ~ 170.
- [56] Dury S J, Good, J E G, Perrins C M, *et al.* The effects of increasing CO<sub>2</sub> and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects. *Global Change Biology*, 1998, 4: 55 ~ 61.
- [57] Cornelissen T, Stiling P, Drake B. Elevated CO<sub>2</sub> decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species. *Global Change Biology*, 2003, 10: 27 ~ 36.
- [58] Penuelas J E, Castells E R, Joffre S T, *et al.* Carbon-based secondary and structural compounds in Mediterranean shrubs growing near a natural CO<sub>2</sub> spring. *Global Change Biology*, 2002, 8: 281 ~ 288.
- [59] 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.
- [60] Poorter H, Berkel Y, Baxter R, *et al.* The effects of elevated CO<sub>2</sub> on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C3 species. *Plant Cell and Environment*, 1997, 20: 472 ~ 482.
- [61] Ralphs M H, Manners G D, Gardner D R. Influence of light and photosynthesis on alkaloid concentration in larkspur. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, 24: 167 ~ 182.

- [62] Lincoln D E. Response of an insect herbivore to host plants grown in carbon dioxide enriched atmosphere. *Oecologia*, 1986, 69: 556 ~ 560.
- [63] Akey D H, Kimball B A, Mauney J R. Growth and development of the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae) on bolls of cotton grown in enriched carbon dioxide atmospheres. *Environmental Entomology*, 1988, 17: 452 ~ 455.
- [64] Johns C V, Hughes L. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on the leaf-miner *Dialectica sculariella* Zeller (Lepidoptera: Gracillariidae) in Paterson's curse, *Echium plantagineum* (Boraginaceae). *Global Change Biology*, 2002, 8: 142 ~ 152.
- [65] Smith P H D, Jones T H. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on the chrysanthemum leaf-miner, *Chromatomyia syngenesiae*; a greenhouse study. *Global Change Biology*, 1998, 4: 287 ~ 291.
- [66] Brooks G L, Whittaker J B. Responses of three generations of a xylem-feeding insect, *Neophilaenus lineatus* (Homoptera) to elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 1999, 5: 395 ~ 401.
- [67] Hughes L, Bazzaz F. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on five plant-aphid interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2001, 99: 87 ~ 96.
- [68] Newman J A, Gibson D J, Parsons A J, et al. How predictable are aphid population responses to elevated CO<sub>2</sub>. *J. Anim. Ecol.*, 2003, 72: 556 ~ 566.
- [69] Awmack C S, Harrington R, Leather S R, et al. The impacts of elevated CO<sub>2</sub> on aphid-plant interactions. *Aspects Applied Biology*, 1996, 45: 317 ~ 322.
- [70] Smith H. The effects of elevated CO<sub>2</sub> on aphids. *Antenna*, 1996, 20: 109 ~ 111.
- [71] Salt D T, Fenwick P, Whittaker J B. Interspecific herbivore interactions in a high CO<sub>2</sub> environment: root- and shoot-aphids feeding on Cardamine. *Oikos*, 1996, 77: 326 ~ 330.
- [72] Chen F J, Ge F, Parajulee M N. Impact of Elevated CO<sub>2</sub> on Tri-Trophic Interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Leis axyridis*. *Environmental Entomology*, 2005, 34(1): 37 ~ 46.
- [73] Awmack C S, Harrington R, Leather S R. Host plant effects on the performance of the aphid *Aulacorthum solani* (Kalt.) (Homoptera: Aphididae) at ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 1997, 3: 545 ~ 549.
- [74] Docherty M W, Hurst F A, Whittaker D K, et al. Responses of tree sap-feeding herbivores to elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 1997, 3: 51 ~ 59.
- [75] Chen F J, Wu G, Ge F. Growth, development and development of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* reared on milky grains of wheat grown in elevated CO<sub>2</sub> concentration. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47(6): 774 ~ 779.
- [76] Johns C V, Beaumont L J, Hughes L. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on development and consumption rate of *Octotoma championi* and *O. scabripennis* feeding on *Lariana camara*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2003, 108: 169 ~ 178.
- [77] Hunter M D. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. *Agricultural and Forest Entomology*, 2001, 3: 153 ~ 159.
- [78] Stiling P, Moon D C, Hunter M D. Elevated CO<sub>2</sub> lowers relative and absolute herbivore density across all species of scrub-oak forest. *Oecologia*, 2003, 134: 82 ~ 87.
- [79] Roth S K, Lindroth R L. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub>; effects on phytochemistry, insect performance and insect-parasitoid interactions. *Global Change Biology*, 1995, 1: 173 ~ 182.
- [80] Stiling P, Cattell M, Moon D C, et al. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> lowers herbivore abundance, but increases leaf abscission rates. *Global Change Biology*, 2002, 8 (7): 658 ~ 667.
- [81] Hattenschwiler S, Schafellner C. Opposing effects of elevated CO<sub>2</sub> and N deposition on *Lymantria monacha* larvae feeding on spruce trees. *Oecologia*, 1999, 118: 210 ~ 217.
- [82] Kinney K K, Lindroth R L, Jung S M, et al. Effects of CO<sub>2</sub> and NO<sub>3</sub> availability on deciduous trees: phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 1997, 78: 215 ~ 230.
- [83] Unsworth M H, Hogett W E. Combined efforts of changing CO<sub>2</sub>, temperature, UVB radiation and O<sub>3</sub> on crop growth. In: Bazzaz, F and Sombroek, W eds. *Global Climate Change and Agricultural production: Direct and indirect effects of Changing Hydrological*. John Wiley of Chichester: Pedological and plant Physiological Processes, 1996. 171 ~ 179.
- [84] Ziska L H, Bunce J A. The influence of increasing growth temperature and CO<sub>2</sub> concentration on the ratio of respiration to photosynthesis in soybean seedlings. *Global Change Biology*, 1998, 4: 637 ~ 643.
- [85] Hoover J K. How predictable are aphid population responses to elevated CO<sub>2</sub>? *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72: 556 ~ 566.
- [86] Hill J K, Thomas C D, Huntley B. Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 1999, 266: 1197 ~ 1206.
- [87] Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, et al. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 1999, 399: 579 ~ 583.
- [88] Naeem S T, Thompson L J, Jones T H, et al. Changing community composition and elevated CO<sub>2</sub>. In: Korner, C and Bazzaz, F A, eds. *Carbon Dioxide, Populations and Communities*, New York: Academic Press, 1996. 93 ~ 100.

- [89] Chen F J, Wu G, Ge F. Impacts of Elevated CO<sub>2</sub> on the Population Abundance and Reproductive Activity of *Aphid Sitobion avenae* Fabricius Feeding on Spring Wheat. *Journal of Applied Entomology* 2004, 128:723 ~ 730.
- [90] Lawton J H. The Response of insects to environmental change. In: Harrington, R and Stork, N E, eds. *Insects in changing environment: symposium of the Royal Entomological Society*. London: Academic Press, 1995. 3 ~ 26.
- [91] Delucia E S, Sasek T W, Strain B R. Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Res.*, 1988, 7: 175 ~ 184.
- [92] Peet M M, Huber S C, Patterson D T. Acclimation to high CO<sub>2</sub> in monoecious cucumber. II. Carbon exchange rate, Enzyme activities and starch and nutrient concentration. *Plant Physiol.*, 1986, 80: 63 ~ 67.
- [93] Gunderson C A, Wullschlegel S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO<sub>2</sub>: A broader perspective. *Photosynthesis Res.*, 1994, 39: 369 ~ 388.
- [94] Chen F J, Wu G, Lu J, et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on the foraging behavior of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* *Insect Science*, 2005, 12: 231 ~ 237
- [95] Chen F J, Wu G, Ge F, et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and transgenic Bt cotton on plant chemistry, performance and feeding of an insect herbivore, cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hubner). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2005, 115:341 ~ 350.

#### 参考文献:

- [1] 方精云, 庄亚辉. 全球生态学——气候变化与生态响应. 北京: 高等教育出版社和施普林格出版社, 2000.
- [13] 丁一汇. IPCC 第二次气候变化科学评估报告的主要科学成果和问题. 见: 丁一汇主编. 中国的气候变化与气候影响研究. 北京: 气象出版社, 1997. 369 ~ 380.
- [14] 方精云. 北极陆地生态系统的碳循环与全球温暖化. *环境科学学报*, 1998, 18: 113 ~ 121.
- [17] 李崇银. 频繁的强大东亚大槽活动与 El Nino 的发生. *中国科学 (B)*, 1998, 18: 667 ~ 674.
- [23] 吴坤君. 空气污染对昆虫的影响. *昆虫知识*, 1988, 25 (2): 122 ~ 127.
- [24] 吴坤君. 大气中 CO<sub>2</sub> 含量增加对植物-昆虫关系的影响. *应用生态学报*, 1993, 4 (2): 198 ~ 202.
- [25] 陈法军, 戈峰, 刘向辉. 棉花对大气 CO<sub>2</sub> 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.
- [26] 戈峰. 影响昆虫呼吸代谢的因素. *昆虫知识*, 1991, 28 (5): 319 ~ 321.
- [29] 陈法军, 戈峰. 一套用于研究 CO<sub>2</sub> 浓度增加对植物-昆虫相互作用影响的设备——CDCC-1 型密闭式动态 CO<sub>2</sub> 气室. *昆虫知识*, 2004, 41 (3): 279 ~ 281.
- [31] 陈法军, 戈峰, 苏建伟. 用于研究大气 CO<sub>2</sub> 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.
- [32] 陈淑元. 介绍一种研究大气污染对植物影响的新型实验设备——开顶式熏气室. *生态学杂志*, 1983, 4: 47 ~ 49.
- [33] 王春乙, 高素华, 潘亚如, 等. OTC-1 型开顶式气室的结构和数据采集系统. *气象*, 1993, 19 (4): 15 ~ 18.
- [34] 王春乙, 高素华, 潘亚茹, 等. OTC-1 型开顶式气室物理性能的测试与评价. *气象*, 1993, 19 (5): 23 ~ 26.
- [35] 陈法军, 吴刚, 戈峰. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对棉蚜生长发育作用的方式. *生态学报*, 2005, 25 (10):
- [38] 邓永学, 赵志模, 李隆术. 高浓度 CO<sub>2</sub> 气调防治谷蠹及杂拟谷蠹的研究. *粮食储藏*, 2002, 31: 43 ~ 56.
- [39] 丁一汇, 高素华. 痕量气体对我国农业和生态系统影响研究. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.
- [75] 陈法军, 吴刚, 戈峰. 在高 CO<sub>2</sub> 浓度下生长的小麦对棉铃虫生长发育与繁殖的影响. *昆虫学报*, 2004, 47(6): 774 ~ 779.