

小青杨组织营养品质和舞毒蛾幼虫生长对 大气 CO₂ 浓度升高的响应

王晓伟^{1,2}, 姬兰柱^{1,*}, 刘 艳^{1,2}

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100093)

摘要: 利用开顶式气室研究了 1 年生小青杨绿叶、细根、粗根和树皮内营养成分对 CO₂ 浓度升高的响应, 并检验了上树取食的舞毒蛾幼虫的生长反应。结果表明: CO₂ 浓度升高环境下小青杨绿叶、细根、树皮和粗根中的氮含量显著降低, 绿叶、树皮和粗根中的碳氮比显著增加, 但细根中碳氮比增加未达到显著水平; CO₂ 浓度升高对所有杨树组织的总碳含量均无影响; CO₂ 浓度升高显著增加了绿叶中总可溶性糖和总非结构碳水化合物的浓度, 而绿叶淀粉含量仅在部分采样日期发生显著增加, 除细根可溶性糖含量在 CO₂ 浓度升高处理下降低外, 根系和树皮中各碳水化合物指标的浓度均未发生显著变化; CO₂ 浓度升高环境下 2 龄舞毒蛾幼虫上树取食 13d 后体重显著低于自然 CO₂ 浓度处理下幼虫的体重, 但幼虫继续在各自的实验处理下取食 11d 后, 体重未表现出显著性差异。大气 CO₂ 浓度升高对杨树各组织内的营养成分含量均有影响, 绿叶营养品质变差可能是导致低龄舞毒蛾幼虫生长受抑制的主要原因。

关键词: CO₂ 浓度升高; 小青杨; 营养品质; 氮; 碳水化合物; 舞毒蛾

文章编号: 1000-0933(2006)10-3166-09 **中图分类号:** Q143, Q968, S718.7 **文献标识码:** A

Effects of increased atmospheric CO₂ on nutritional contents in poplar (*Populus pseudosimonii* (Kitag.)) tissues and larval growth of gypsy moth (*Lymantria dispar*)

WANG Xiao-Wei^{1,2}, JI Lan-Zhu^{1,*}, LIU Yan^{1,2} (1. Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(10): 3166~3174.

Abstract: Changes in concentrations of chemical components in green leaves, litters, twigs and fine roots usually take place when the plants grow under elevated atmospheric CO₂. Variations in phytochemistry may influence species interactions and ecosystem processes such as competition, consumption, decomposition, and biogeochemical cycling. Increase in atmospheric CO₂ results in increase in foliar starch concentrations, carbon-based secondary metabolites, particularly phenolics, while reduction in foliar nitrogen concentrations. CO₂-induced changes in foliar chemistry tend to reduce leaf quality and may further affect insect herbivores. Increasing atmospheric CO₂ also has potential influence on decomposition as the chemical components of all plant tissues are changed.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30670306); 中国科学院知识创新工程资助项目(KZCX1-SW-19); 中国科学院长白山开放站基金资助项目

收稿日期: 2006-02-25; **修订日期:** 2006-06-27

作者简介: 王晓伟(1980~), 男, 河北张家口人, 博士生, 主要从事森林生态和昆虫生态研究. E-mail: ecowxw@yahoo.com.cn

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: ji.lanzhu@iae.ac.cn

致谢: 感谢郝占庆研究员, 韩士杰研究员, 王力华研究员, 美国 Purdue 大学邵国凡教授, 东北林业大学王志英教授的帮助; 感谢谷建辉先生为本文的实验装置绘制效果图

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30670306); the Innovation Research of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX1-SW-19) and the Foundation of Changbai Mountain Forest Ecosystem Research Station of Chinese Academy of Sciences

Received date: 2006-02-25; **Accepted date:** 2006-06-27

Biography: WANG Xiao-Wei, Ph.D. candidate, mainly engaged in forest ecology and insect ecology. E-mail: ecowxw@yahoo.com.cn

To examine the likely changes in the nutritional quality of tree tissues and the performance of leaf-feeding forest insect under increased atmospheric CO₂, samples of poplar (*Populus pseudosimonii* [Kitag.]) grown in Open Top Chambers at ambient and elevated (650 μL L⁻¹) CO₂ were collected for measuring nitrogen concentration, C/N ratio, soluble sugar and starch contents in leaves, barks, coarse roots (> 2mm in diameter), and fine roots (< 2mm in diameter). Gypsy moth (*Lymantria dispar*) larvae were reared on a single branch of experimental trees in a nylon bag with 1 mm × 1 mm grid. The response of larval growth was observed *in situ*.

The results indicated that increase in CO₂ significantly reduced nitrogen concentration in poplar leaves (- 8.94 % in average within growth season), bark (- 9.13 %), fine roots (- 5.35 %), and coarse roots (- 10.53 %). C/N ratios of green leaves (+ 9.98 % in average within growth season), barks (+ 9.54 %), and coarse roots (+ 10.27 %) increased significantly in response to increased CO₂. C/N ratio in fine roots increased only 4.12 % (not significantly). Total carbon contents in all tissues were unaffected by CO₂ treatment. Elevated CO₂ significantly increased soluble sugar (+ 13.89 % in average within growth season) and non-structural carbohydrate (+ 12.67 % in average within growth season) in poplar leaves, but starch concentration increased 24.67 % only on 20 July, no significant changes in leaf starch concentration were found on the other sampling dates. Carbohydrate concentrations in poplar roots and barks were insensitive to CO₂ treatment, but soluble sugar contents in fine roots decreased by 10.54 % in response to elevated CO₂. When second-stadium gypsy moth larvae consuming poplars grew under increased CO₂ for the first thirteen days, their body weight was 30.95 % lower than the larvae at ambient CO₂, but when larvae fed in the same treatment for the next eleven days, no significant difference was found.

Increase in atmospheric CO₂ had adverse effects on nutritional quality of *Populus pseudosimonii* [Kitag.] tissues and the resultant variations in chemical components of green leaves had a significant but negative impact on the growth of early instar gypsy moth larvae.

Key words: elevated CO₂; *Populus pseudosimonii* [Kitag.]; nutritional quality; nitrogen; carbohydrate; *Lymantria dispar*

大气 CO₂ 浓度已由工业革命前的 280 μL L⁻¹ 上升到 2000 年的 368 μL L⁻¹, 并且仍在继续增加, 预计到 2100 将达到 540~970 μL L⁻¹ 这一范围^[1]。大气 CO₂ 浓度升高可提高植物光合作用、促进植物生长、使植物积累更多的生物量^[2], 更可导致多种植物组织内化学成分发生变化^[2~6], 而植物组织化学成分含量的变化可影响生物群落中的竞争、取食和分解过程, 继而影响生态系统内的种内、种间关系和物质循环。

森林植食性昆虫通过取食活动影响着森林的初级生产力、物种组成、能量流和养分循环, 因而探讨大气 CO₂ 浓度升高对森林树木-食叶昆虫相互关系的影响具有重要意义^[7]。理论上, 大气 CO₂ 浓度升高对植食性昆虫的影响至少包括以下途径: CO₂ 气体浓度增高的直接作用; CO₂ 诱导的寄主植物品质变化的间接作用; 以及捕食和寄生物在 CO₂ 浓度升高环境下对植食性昆虫自上而下的限制作用。但通常认为 CO₂ 浓度升高引起的寄主植物叶片化学变化与食叶昆虫反应之间的关系最为密切^[7]。大气 CO₂ 浓度升高通常可增加绿叶中淀粉和以碳为基础的次生代谢物、尤其是酚类化合物的浓度^[8~10], 并可降低绿叶中的氮含量^[3,11,12]。一些实验发现 CO₂ 浓度升高环境下绿叶化学变化对昆虫表现为负效应^[13~16], 例如体重或蛹重减轻、生长率降低、发育时间延长及对食物的转化效率降低等; 而另一些实验虽然发现 CO₂ 浓度升高环境下叶片适口性降低, 但昆虫个体却仅受微弱影响甚至不受影响^[17~19]。研究显示植食性昆虫在 CO₂ 浓度升高环境下的反应随具体的植物-昆虫系统而异, 并受其它多种环境及生物因素的干扰或协同作用^[12]。

CO₂ 浓度升高引起的绿叶化学变化在自然衰老的凋落叶中是否能够保持对于森林生态系统分解和营养物质循环具有重要意义^[20]。许多研究者发现大气 CO₂ 浓度升高使树木凋落叶的化学成分发生显著或微小的变化, 而凋落叶分解速率在 CO₂ 浓度升高环境下则表现为降低或不受影响^[4,20~23]。

大气 CO₂ 浓度升高对树木其它组织内化学成分含量也有影响。Cotrufo 和 Ineson^[6] 发现 CO₂ 浓度升高显

著影响了欧洲山毛榉 (*Fagus sylvatica* L.) 小枝的化学成分,但未影响其分解动态。Parsons 等^[5]和 King 等^[24]观测到树木细根氮含量降低和 C/N 比增加,Cotrufo 等^[3]的综述文章还显示植物地下组织氮浓度降低的程度低于地上组织。

鉴于大气 CO₂ 浓度升高对树木组织化学的影响对揭示和预测生态系统中取食和分解过程的变化具有重要意义,因此本文以杨树-舞毒蛾为实验系统,通过建立在自然森林土壤上的开顶式气室,初步探索了乡土树种小青杨组织化学成分含量对 CO₂ 浓度升高的响应,并对不同 CO₂ 浓度下杨树枝叶上放养的舞毒蛾幼虫的生长发育状况进行了研究。实验材料的选取考虑到:我国是世界上杨树人工林面积最大的国家,杨树在环境保护、城乡绿化和用材林建设中发挥着重要作用^[25];而舞毒蛾为世界性森林食叶害虫,属鳞翅目毒蛾科,一年发生一代,食性杂,据国外报道可取食 300 余种植物,我国文献记载可取食 500 多种植物^[26]。

1 材料和方法

1.1 实验系统

实验在中国科学院长白山生态系统研究站内进行,以开顶式气室 (Open Top Chambers, OTC) 提供对植物和昆虫的熏气环境。OTC 由方钢建构框架,底面为八角形,边长 1m,高 2.8m,主框架外罩以 0.02cm 超透聚氯乙稀膜。钢瓶内的 CO₂ 通过加热式 CO₂ 减压器由气管注入 OTC 内 4 根 1m 高、直立的 PVC 管 (直径 2cm) 内,各管密闭连接。4 根直立 PVC 管均匀分布在 OTC 中并在其上均匀布设直径 2mm 的放气小孔。用 OTC 中心 1.5m 高处的风扇将 CO₂ 和空气混匀。通过 CO₂ 减压器上的流量计调节 CO₂ 流量。OTC 内 1.5m 高的不同位置处装有 4 根 CO₂ 检测小管,用 CO₂ 气体分析仪 (CF301, 美国 CID 公司) 随时监测 OTC 内的 CO₂ 浓度,维持 CO₂ 升高处理下 OTC 内部 CO₂ 浓度为 $(650 \pm 80) \mu\text{L L}^{-1}$,不通入 CO₂ 的 OTC 为当前大气 CO₂ 浓度作为对照 (图 1)。每个 CO₂ 浓度处理设置 2 个 OTC 作为重复 (总共 4 个 OTC),以避免和减小其它环境因子对实验结果的潜在影响。CO₂ 在自 6 月 1 日~9 月 27 日持续整个生长季内通入,每天从 7:00~19:00。

1.2 供试材料

以 1 年生小青杨 (*Populus pseudo-simonii* [Kitag.]) 为试验树种,5 月 12 日选择地上及地下部分大小一致的树苗随机移植入 OTC 中,每个气室 10 株。使用长白山阔叶红松林下表层腐殖土替换原 OTC 中表层 25cm 的土壤,以降低土壤环境的异质性。以舞毒蛾为受试昆虫,卵块采自野外并在 4℃ 冰箱中保藏,为满足研究需要延迟了舞毒蛾的自然孵化时间,孵化后的 1 龄幼虫在室内用蒙古栎嫩叶喂养。

1.3 采样和化学测定方法

7 月 1 日在每个 OTC 中随机选取 6 株树苗,选择每株树中部南向枝 1~2 枝用 35cm × 20cm 尼龙网袋 (1mm × 1mm 孔径) 罩住,每个网袋内放入 4 只刚蜕皮的 2 龄舞毒蛾幼虫,允许幼虫在网袋内自由取食。若树枝上的叶片被采食超过 1/2 时,将昆虫转入同一树上临近的另一枝条。分别于 7 月 13 日和 7 月 24 日称量每个网袋内幼虫的平均重。

7 月 20 日、8 月 11 日和 9 月 25 日采集每个 OTC 中有虫取食的 6 株杨树上的叶片,每株所采叶片形成一独立样品。所采叶均为完全展开且没有损伤的叶片。首次采样正值幼虫 4 龄期前后,采叶部位与昆虫取食部位在同一水平线上 (树冠中部),并统一采集南向叶片,以使所采叶样尽可能代表昆虫所食叶片。后两次采叶都对树冠顶端第 5~10 枚叶进行采样。叶片用快刀自叶柄基部切下,放入封口袋内,立即带回实验室在 60℃ 下烘干。根系和树皮于 9 月 26 日进行采集,每个 OTC 中选取 3 株有昆虫取食的杨树,将以主根为中心 20cm

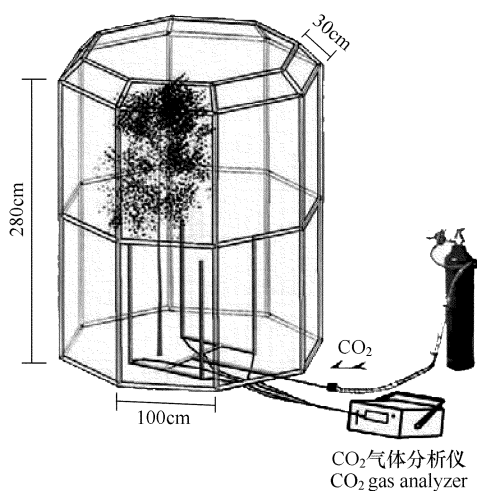


图 1 实验系统视图

Fig. 1 Perspective drafting of experimental system

范围内的根系全部收获,分拣出细根(直径 < 2mm)和粗根(直径 > 2mm),并剥取主干 1m 以下的树皮,样品均在 60 °C下烘干。

组织中各营养物质含量均表达为占干重的百分比。植物全碳、全氮采用元素分析仪(德国 Elementar 公司 Vario EL III)测定,组织 C/N 比为全碳和全氮的比值。组织干粉用体积分数为 80 %乙醇在 100 °C水浴中提取 10min 后离心,重复提取 3 次,3 次提取的上清液定容后用于总可溶性糖的测定^[27],残渣中的淀粉用 35 %的高氯酸水解 1h^[28],可溶性糖和淀粉均用苯酚-硫酸法^[29]于 490nm 处比色定量,以葡萄糖制作标准曲线。测得残渣中的糖乘以系数 0.9 为样品中淀粉的浓度。总非结构碳水化合物含量为总可溶性糖和淀粉含量之和。

1.4 数据统计

采用 SPSS10.0 进行独立样本 *t* 检验,结果表达为平均值 ±标准误。

2 结果与分析

2.1 大气 CO₂ 浓度升高对杨树组织氮浓度、总碳含量和 C/N 比的影响

模拟大气 CO₂ 浓度升高显著降低了杨树绿叶中的氮含量(图 2a)。7 月 20 日和 8 月 11 日取样时,高浓度 CO₂ 处理下杨树叶片氮浓度有极显著降低,分别为 14.19 % (*p* < 0.001) 和 7.71 % (*p* < 0.001),9 月 25 日采样时 CO₂ 浓度升高轻微降低了绿叶中的氮浓度(4.93 %, *p* = 0.075)。图 2-a 显示该生长季内,随着植物生长期的延长,CO₂ 导致的绿叶氮浓度下降的幅度也在逐步减小,3 个采样日期绿叶氮含量平均下降了 8.94 %。CO₂ 浓度升高对绿叶总碳含量没有显著影响(图 2b),但显著增加了绿叶中的 C/N 比(图 2c),7 月 20 日和 8 月 11 日取样时,高浓度 CO₂ 处理显著增加了绿叶中的 C/N 比,增加值分别为 16.70 % (*p* < 0.001) 和 8.24 % (*p* = 0.001),9 月 25 日采样 CO₂ 浓度轻微增加了绿叶中的 C/N 比(5.01 %, *p* = 0.072),绿叶 C/N 比在 3 个采样日期的平均增加值为 9.98 %。

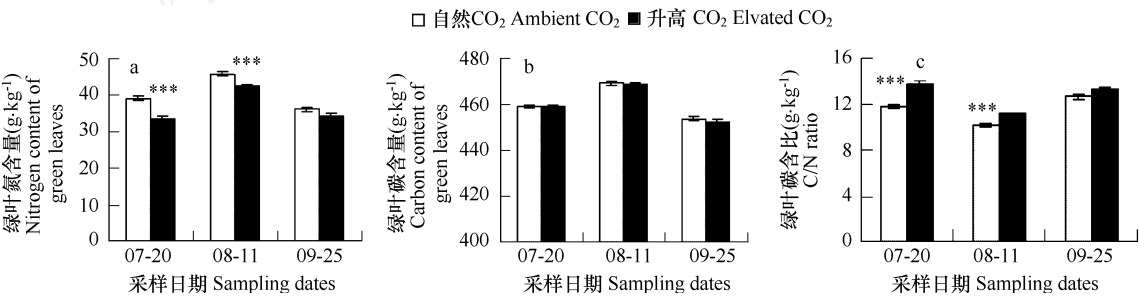


图 2 3 个采样日期下 CO₂ 浓度升高对杨树绿叶总氮(a)、总碳(b)和 C/N 比(c)的影响

Fig. 2 Effect of elevated CO₂ on total nitrogen (a), total carbon content (b) and C/N ratio (c) in poplar leaves over three sampling date
* * * indicate significance at *p* < 0.001; Error bars indicate ± standard error

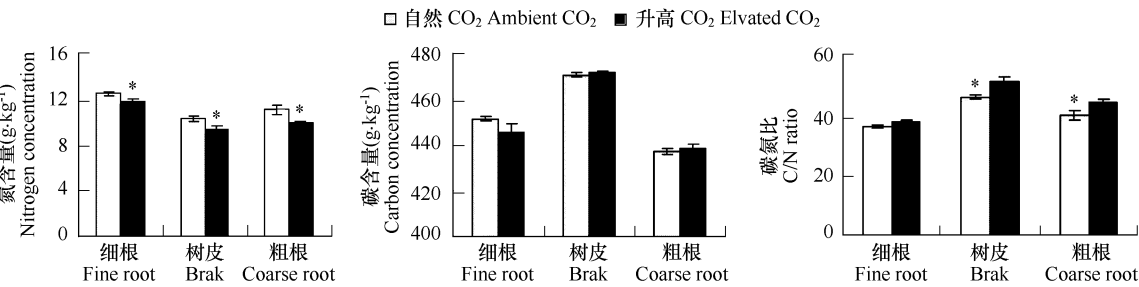


图 3 CO₂ 浓度升高对杨树树皮、细根和粗根中总氮(a)、总碳(b)和 C/N 比(c)的影响

Fig. 3 Effect of elevated CO₂ on total nitrogen (a), total carbon content (b) and C/N ratio (c) in bark, fine roots and coarse roots of poplars
* indicate significance at *p* < 0.05; Error bars indicate ± standard error

CO_2 浓度升高显著降低了杨树细根 (5.35 %, $p < 0.05$)、树皮 (9.13 %, $p < 0.05$) 和粗根 (10.53 %, $p < 0.05$) 内的氮含量 (图 3a), 对组织中总碳含量没有影响 (图 3b), 高浓度 CO_2 处理显著增加了粗根 (10.27 %, $p < 0.05$) 和树皮 (9.54 %, $p < 0.05$) 中的 C/N 比, 而细根 C/N 比增加不显著 (4.12 %, $p = 0.113$) (图 3c)。

2.2 大气 CO_2 浓度升高对杨树组织碳水化合物浓度的影响

CO_2 浓度升高显著增加了杨树叶片中总可溶性糖的含量, 图 4-a 显示 7 月 20 日取样时总可溶性糖含量增加 21.74 % ($p < 0.001$), 8 月 11 日取样时增加 13.04 % ($p = 0.002$), 而到 9 月 25 日采样时仅增加 6.88 % ($p = 0.044$), 可见 CO_2 浓度升高对杨树叶片总可溶性糖含量的影响随着取样时间的推移幅度逐渐减小。7 月 20 日采样时发现 CO_2 浓度升高显著增加了杨树叶片中淀粉的含量 (24.67 %, $p = 0.009$) (图 4-b), 其它两次采样日期下的叶片淀粉浓度均未发生显著变化。总非结构碳水化合物含量的变化与总可溶性糖含量的变化趋势一致 (图 4), CO_2 浓度升高处理下杨树叶片总非结构碳水化合物浓度在 3 次采样时分别比对照增加 22.34 % ($p < 0.001$), 11.17 % ($p = 0.001$) 和 4.50 % ($p = 0.141$)。

CO_2 浓度升高未显著影响树皮和粗根中总可溶性糖、淀粉或总非结构性碳水化合物的浓度, 对细根淀粉和总非结构性碳水化合物含量也没有显著影响, 唯一发生显著变化的是细根中可溶性糖的含量在高浓度 CO_2 处理下降低 10.54 % ($p = 0.027$) (图 5)。粗根作为碳营养的主要储存器官, 其淀粉和总非结构碳水化合物含量显著高于其它植物组织 (图 5), 而绿叶中总可溶性糖占总非结构碳水化合物含量的比例显著高于其它植物组织。

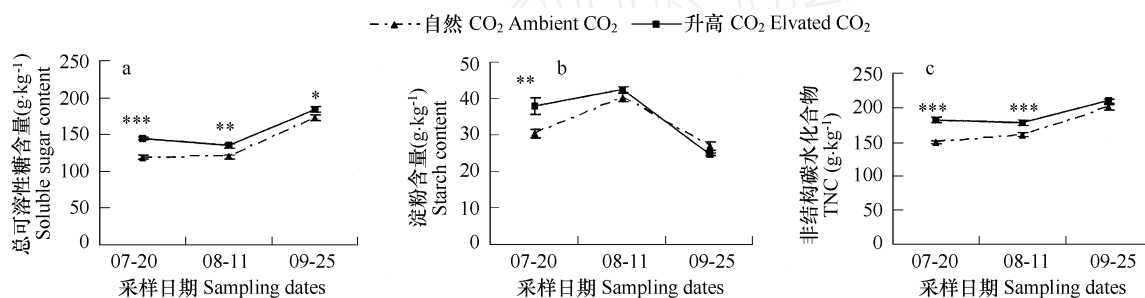


图 4 3 个采样日期下 CO_2 浓度升高对杨树叶片中总可溶性糖 (a)、淀粉 (b) 和总非结构碳水化合物 (c) 含量的影响

Fig. 4 Effect of elevated CO_2 on total soluble sugar (a), starch (b) and total non-structural carbohydrate (c) concentration in poplar leaves over three sampling dates

*, ** and *** indicate significance at $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.001$ respectively; Error bars indicate ± 1 standard error

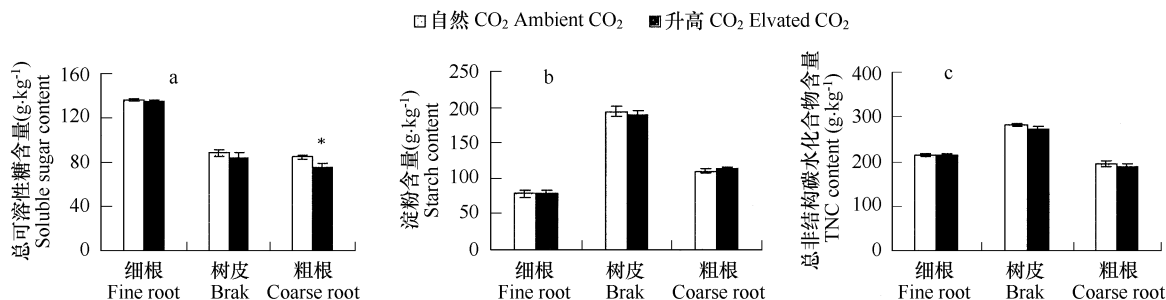


图 5 不同 CO_2 浓度处理下杨树树皮、细根和粗根中总可溶性糖 (a)、淀粉 (b) 和总非结构碳水化合物 (c) 含量

Fig. 5 Total soluble sugar (a), starch (b) and total non-structural carbohydrate (c) concentration in bark, fine roots and coarse roots of poplars grown at Ambient CO_2 and Elevated CO_2

* indicate significance at $p < 0.05$; Error bars indicate ± 1 standard error

2.3 舞毒蛾幼虫生长的反应

在高浓度 CO₂ 处理下刚蜕皮的 2 龄舞毒蛾幼虫上树取食 13d 后(7 月 1 日~7 月 13 日)体重显著低于当前环境 CO₂ 浓度处理下上树取食的舞毒蛾幼虫的体重,平均下降 30.95 % ($p < 0.05$),但幼虫继续在各自的实验处理下取食 11d 后(7 月 24 日),体重则未呈现显著性差异(图 6)。

3 讨论

3.1 大气 CO₂ 浓度升高对小青杨绿叶化学成分含量的影响

本文发现小青杨绿叶氮含量在 CO₂ 浓度升高条件下显著降低,该结果与其他研究者结果一致。Norby 等^[11]对文献综述后发现野外 OTC 中生长的树木叶片氮含量对 CO₂ 浓度升高的响应表现出相当大的变异性,裸子植物整体平均下降 11 %,被子植物平均下降 14 %,并且认为叶片氮浓度下降将成为大气 CO₂ 浓度升高环境下植物光合作用和生长持续性增加的限制性因素。

实验中使用了混拌后的长白山阔叶红松林下表层腐殖土(高土壤营养可利用性),因此小青杨绿叶中氮浓度较自然生长的杨树高,但与其它一些模拟 CO₂ 浓度升高下杨树氮含量的实验数值比较接近^[16,30,31],原因可能和这些实验中土壤营养状况密切相关。

本实验发现 CO₂ 浓度升高显著增加了绿叶中的 C/N 比。依据碳-营养平衡理论^[32]的预测,C/N 比增加很可能导致植物组织中以碳为基础的次生化合物(例如酚类和萜类)和结构性碳水化合物(例如纤维素和半纤维素)浓度增加^[10,33],这些物质的潜在变化对植物-昆虫相互关系和凋落物分解等生态系统过程有重要影响^[10]。C/N 比增加的结果也可能使过量的碳用于某些特殊植物器官和组织的合成,例如细胞壁和植物毛状体^[34],因此可能导致叶片韧性增加,这更将增加食叶昆虫取食的难度。

CO₂ 浓度升高显著增加了绿叶中总可溶性糖和总非结构碳水化合物的含量,而绿叶淀粉含量仅在首次采样时发生显著增加。绿叶非结构碳水化合物浓度增加可能具有刺激取食的作用,并有可能促进植食性昆虫的消化。

3.2 CO₂ 浓度升高诱导的杨树绿叶化学变化对舞毒蛾幼虫生长的影响

CO₂ 浓度升高环境下 2 龄舞毒蛾幼虫体重在处理前 13d 有显著降低,但继续处理 11d 时则未出现显著差异。认为存在以下可能的解释:

(1) CO₂ 浓度升高对食叶昆虫低龄幼虫的影响大于对老龄幼虫的影响。Bezemer 和 Jones^[8]对 61 组植物-昆虫关系的综述发现该现象的确存在,这可能与不同龄期昆虫补偿取食的能力不同有关^[8,35]或与不同龄期昆虫对氮的利用效率存在差别有关^[36]。

(2) 实验中未区分供试幼虫的性别,发现随着舞毒蛾幼虫的生长,雌虫和雄虫体重差异逐渐明显,4 龄后雌虫体重明显高于雄虫,由于实验中每株杨树进行上树取食的幼虫数并非大样本,因而性别引起的幼虫体重差异可能干扰了幼虫生长对 CO₂ 浓度升高的真实反应。

(3) 此外,对低龄幼虫而言,将其寄主植物由蒙古栎变换为杨树可能导致其暂时的不适反应,而 CO₂ 浓度升高则可能通过影响杨树叶片化学加剧这一反应。

叶片氮浓度是影响食叶昆虫取食、消化和限制昆虫生长、发育、生殖的关键因素,而非结构碳水化合物浓度增加虽对昆虫有益,但似乎无法抵消氮素营养降低的负效应。此外,以碳为基础的次生代谢物(例如缩合丹宁)和结构性碳水化合物(例如纤维素)在本文虽未测定,但依据碳-营养平衡假说^[32]这类化合物的含量在高浓

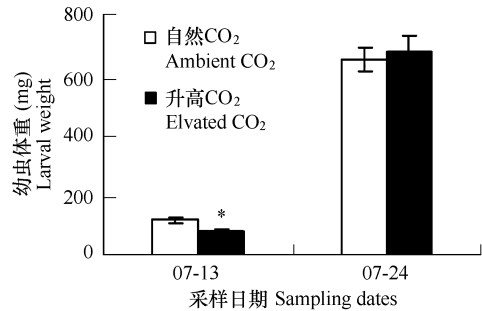


图 6 不同 CO₂ 浓度下舞毒蛾幼虫的生长反应

Fig. 6 Mean ($\pm$ SE) larval weight of gypsy moth on poplar grown at ambient CO₂ and elevated CO₂ at 13-July and 24-July

* indicates significance at $p < 0.05$; Error bars indicate $\pm$ standard error

度 CO_2 条件下很可能增加^[10,33],该成分增加能够通过阻碍取食或降低消化效率而影响昆虫生长。因此,本实验中,整体植物品质的降低可能是引起低龄舞毒蛾幼虫生长受抑制的主要原因,而老龄幼虫可能是通过增加取食或氮利用效率部分地补偿了食物中营养成分的下降而保持自身的生长不受影响,但也不排除是由于舞毒蛾幼虫性二型性对实验结果造成了干扰。

3.3 大气 CO_2 浓度升高对小青杨根系和树皮内化学成分含量的影响

发现 CO_2 浓度升高显著降低了小青杨细根和粗根中的氮含量,并显著增加了粗根中的碳氮比,而细根碳氮比增加但不显著,这与较早的一些研究结果一致。理论上,根系氮浓度和 C/N 比的变化可能导致根系分解速度改变,并可能影响植物-土壤间的物质循环,但目前已有的一些研究未证实这一点,例如 Johnson 等^[37]发现 CO_2 浓度升高并未显著影响细根的分解率,同样 Chapman 等^[38]也发现 CO_2 浓度升高引起的细根化学变化不足以影响细根分解。

目前 CO_2 浓度升高对树木根系碳水化合物影响的相关数据还十分有限,尚无法得出统一的结论。King 等^[24]对美洲颤杨和糖槭的研究发现细根可溶性糖和淀粉在 CO_2 浓度升高条件下没有一致的变化趋势,Parsons 等^[5]研究则发现 CO_2 浓度升高对白桦和糖槭细根中淀粉含量没有影响。总体上看,根系可溶性糖、淀粉和总非结构碳水化合物对 CO_2 浓度升高的反应不明显,仅细根内的可溶性糖对 CO_2 浓度升高表现为含量降低。

对杨树树皮营养成分的分析结果显示,在 CO_2 浓度升高环境下树皮氮含量降低而碳氮比增加,树皮碳水化合物未受实验处理所影响。树皮结构及其内含物与树木抵御枝干害虫(例如天牛)的能力密切相关,有研究显示天牛嗜食性杨树品种韧皮部氮含量明显高于非嗜食性品种^[39],因此大气 CO_2 浓度升高可能会增强杨树对蛀干害虫的抗性。

3.4 杨树绿叶化学成分含量对高浓度 CO_2 响应强度的变化

随着处理时间的延长, CO_2 浓度升高导致的绿叶氮浓度下降的幅度趋于降低,而且绿叶总可溶性糖和总非结构碳水化合物浓度增加的幅度也随实验时间的延长而降低,对此认为存在两种可能的解释,其一, CO_2 处理对植物化学的效应随熏蒸时间的延长而减弱;其二,首次采叶位置(树冠中部)和后两次采叶位置(树冠上部)的差异可能一定程度上影响了真实的 CO_2 效应。有研究显示 CO_2 浓度升高对林木不同冠层高度的叶片氮浓度影响的程度不同^[40],也有文献显示树木叶片中的可溶性糖和淀粉含量与冠层高度有显著的相关性^[41],因此目前还无法肯定这一现象是否是 CO_2 效应减弱或是采样位置差异造成的。

通过野外模拟实验发现大气 CO_2 浓度升高对杨树多种组织营养成分都有显著影响,各组织中氮含量及 C/N 比的变化基本一致,均表现为在 CO_2 浓度升高环境下氮含量降低和 C/N 比增加。但不同组织内非结构碳水化合物含量的变化不完全一样,绿叶中非结构碳水化合物含量在 CO_2 浓度升高环境下显著增加,而树皮和根系内的非结构碳水化合物含量则基本未发生变化。叶片营养品质变差可能是导致本实验中低龄舞毒蛾幼虫生长受抑制的主要原因。

References:

- [1] IPCC 2001. Climate Change 2001, Synthesis Report: Summary for Policymakers. Downloaded, Jan. 2004: www.ipcc.ch/pub/un/syngeng/spm.pdf
- [2] Curtis P S, Wang X. A meta-analysis of elevated CO_2 effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, 1998, 113:299~313.
- [3] Cotrufo M F, Ineson P, Scott A. Elevated CO_2 reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology*, 1998, 4:43~54.
- [4] Norby R J, Cotrufo M F, Ineson P, et al. Elevated CO_2 , litter chemistry, and decomposition — A synthesis. *Oecologia*, 2001, 127: 153~165.
- [5] Parsons W F J, Köpper B J, Lindroth R L. Altered growth and fine root chemistry of *Betula papyrifera* and *Acer saccharum* under elevated CO_2 . *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33: 842~846.
- [6] Cotrufo M F, Ineson P. Does elevated atmospheric CO_2 concentrations affect wood decomposition? *Plant and Soil*, 2000, 224(1): 51~57.
- [7] Lindroth R L. Consequences of elevated atmospheric CO_2 for forest insects. In: Körner C and Bazzaz F A eds. Carbon dioxide, populations, and

- communities. Physiological Ecology Series, San Diego: Academic Press, 1996. 347~361.
- [8] Bezemer T M, Jones T H. Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO₂: quantitative analyses and guild effects. *Oikos*, 1998, 82: 212~222. 34.
- [9] Peñuelas J, Estiarte M. Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends in Ecology and Evolution*, 1998, 8: 20~24.
- [10] Peñuelas J, Castells E, Joffre R, *et al.* Carbon-based secondary and structural compounds in Mediterranean shrubs growing near a natural CO₂ spring. *Global Change Biology*, 2002, 8: 281~288.
- [11] Norby R J, Willschlegler S D, Gunderson C A, *et al.* Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant Cell and Environment*, 1999, 22: 683~714.
- [12] Wang X W, Ji L Z, Wang G Q, *et al.* Potential effects of elevated carbon dioxide on leaf-feeding forest insects. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(4): 720~726.
- [13] Lindroth R L, Roth S, Kruger E L, *et al.* CO₂-mediated changes in aspen chemistry: effects on gypsy moth performance and susceptibility to virus. *Global Change Biology*, 1997, 3: 279~289.
- [14] Lindroth R L, Kinney K K, Platz C L. Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO₂: Productivity, phytochemistry, and insect performance. *Ecology*, 1993, 74: 763~777.
- [15] Percy K E, Awmack C S, Lindroth R L, *et al.* Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO₂ and O₃. *Nature*, 2002, 420: 403~407.
- [16] Roth S, Lindroth R L, Volin J C, *et al.* Enriched atmospheric CO₂ and defoliation: effects on tree chemistry and insect performance. *Global Change Biology*, 1998, 4: 419~430.
- [17] Buse A, God J E D, Dury S, *et al.* Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.). *Functional Ecology*, 1998, 12: 742~749.
- [18] Williams R S, Lincoln D E, Thomas R B. Loblolly pine grown under elevated CO₂ affects early instar pine sawfly performance. *Oecologia*, 1994, 98: 64~71.
- [19] Williams R S, Lincoln D E, Norby R J. Development of gypsy moth larvae feeding on red maple saplings at elevated CO₂ and temperature. *Oecologia*, 2003, 137: 114~122.
- [20] King J S, Pregitzer K S, Zak D R, *et al.* Chemistry and decomposition of litter from *Populus tremuloides* Michaux grown at elevated atmospheric CO₂ and varying N availability. *Global Change Biology*, 2001, 7: 65~74.
- [21] Liu L L, King J S, Gardina C P. Effects of elevated concentrations of atmospheric CO₂ and tropospheric O₃ on leaf litter production and chemistry in trembling aspen and paper birch communities. *Tree Physiology*, 2005, 25: 1511~1522.
- [22] Parsons W F J, Lindroth R L, Bockheim J G. Decomposition of *Betula papyrifera* leaf litter under the independent and interactive effects of elevated CO₂ and O₃. *Global Change Biology*, 2004, 10: 1666~1677.
- [23] Bilings S A, Zitzer S F, Weatherly H, *et al.* Effect of elevated carbon dioxide on green leaf tissue and leaf litter quality in an intact Mojave Desert ecosystem. *Global Change Biology*, 2003, 9: 729~735.
- [24] King J S, Pregitzer K S, Zak D R, *et al.* Fine root chemistry and decomposition in model communities of north-temperate tree species show little response to elevated atmospheric CO₂ and varying soil resource availability. *Oecologia*, 2005, 146: 318~328.
- [25] Li S W, Zhang Z Y, He C Z, *et al.* Progress on hybridization breeding of poplar in China. *World Forestry Research*, 2004, 17(2): 37~41.
- [26] Hu Ch X. Research progress of the biological control for *Lymantria dispar* L. *Journal of Northeast Forestry University*, 2002, 30(4): 40~43.
- [27] Chow P S, Landhäusser S M. A method for routine measurements of total sugar and starch content in woody plant tissues. *Tree Physiology*, 2004, 24: 1129~1136.
- [28] Tissue D T, Wright S J. Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs. *Functional Ecology*, 1995, 9: 518~527.
- [29] Dubois M, Gilles K A, Hamilton J K, *et al.* Colorimetric Method For Determination of Sugars And Related Substances. *Analytical Chemistry*, 1956, 28: 350~356.
- [30] McDonald E P, Agrell J, Lindroth R L. CO₂ and light effects on deciduous trees: growth, foliar chemistry, and insect performance. *Oecologia*, 1999, 119: 389~399.
- [31] Köpper B J, Lindroth R L. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the phytochemistry of aspen and performance of an herbivore. *Oecologia*, 2003, 134: 95~103.
- [32] Bryant J P, Chapin F S III, Klein D R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 1983, 40: 357~368.
- [33] Dury S J, God J E G, Perrins C M, *et al.* The effects of increasing CO₂ and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous

- insects. *Global Change Biology*, 1998, 4 (1), 55~61.
- [34] Veteli T O, Kuokkanen K, Julkunen-Tiitto R, *et al.* Effects of elevated CO₂ and temperature on plant growth and herbivore defensive chemistry. *Global Change Biology*, 2002, 8: 1240~1252.
- [35] Hunter M D. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. *Agricultural and Forest Entomology*, 2001, 3: 153~159.
- [36] Williams R S, Lincoln D E, Norby R J. Leaf age effects of elevated CO₂-grown white oak leaves on spring-feeding lepidopterans. *Global Change Biology*, 1998, 4: 235~246.
- [37] Johnson D W, Cheng W, Joslin J D, *et al.* Effects of elevated CO₂ on nutrient cycling in a sweetgum plantation. *Biogeochemistry*, 2004, 69: 379~403.
- [38] Chapman J A, King J S, Pregitzer K S, *et al.* Effects of elevated CO₂ and tropospheric O₃ on tree fine root decomposition. *Tree Physiology*, 2005, 25: 1501~1510.
- [39] Yang X Y, Yan X H, Zhou X B. Effect of nutrients in poplars on resistance to *Anoplophora nobilis* Ganglbauer. *Journal of Northwest Forestry College*, 1992, 7(3): 26~33.
- [40] Norby R J, Iversen C M. Nitrogen uptake, distribution, turnover, and efficiency of use in a CO₂-enriched sweetgum forest. *Ecology*, 2006, 87: 5~14.
- [41] Mandre M, Tullus H, Klöseiko J. Partitioning of carbohydrates and biomass of needles in Scots pine canopy. *Zeitschrift für Naturforschung*, 2002, 57c: 296~302.

参考文献:

- [12] 王晓伟, 姬兰柱, 王桂清, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对森林食叶昆虫的潜在影响. *应用生态学报*, 2006, 17(4): 720~726.
- [39] 杨雪彦, 燕新华, 周晓彬. 不同杨树营养物质对黄斑星天牛抗性研究. *西北林学院学报*, 1992, 7(3): 26~33.
- [25] 李善文, 张志毅, 何承忠, 等. 中国杨树杂交育种研究进展. *世界林业研究*, 2004, 17(2): 37~41.
- [26] 胡春祥. 舞毒蛾生物防治研究进展. *东北林业大学学报*, 2002, 30(4): 40~43.