

二氧化碳上升及施肥對於番茄與斜紋夜蛾交互作用之影響

羅大偉¹ 陳瑋婷¹ 黃紹毅^{1*}

摘要 在農業系統中，農民常透過施用肥料來促進植物生長，肥料除了會對植物造成直接的影響，植物的改變可能會進一步的影響取食該植物之植食昆蟲的生長表現。工業革命後隨著工業的發展，大氣中的二氧化碳濃度不斷的上升，此改變亦可能對生態系統造成某些程度的影響。本試驗以不同二氧化碳濃度及有無施肥進行處理，探討其對於番茄植株生長表現和其葉片內化學成分之效應，並以經過上述處理之番茄葉片餵飼斜紋夜蛾 (*Spodoptera litura*) 三齡幼蟲，觀察其對於斜紋夜蛾幼蟲生長表現之影響。結果顯示，二氧化碳濃度的上升以及肥料的施用皆可以提高番茄植株之重量以及葉面積，當二氧化碳濃度提升後，番茄葉片中之胰蛋白酶抑制子活性及含碳量皆會增加，含氮量則會減少；斜紋夜蛾幼蟲的相對生長速率會因此而下降。而當肥料施用後，番茄葉片中之胰蛋白酶抑制子活性、多酚氧化酵素活性、含碳量以及總酚類含量皆會下降，含氮量則會增加，斜紋夜蛾幼蟲的相對生長速率會因此而增加。未來隨著大氣中二氧化碳持續的上升，雖然可以促進番茄植株的生長，並降低斜紋夜蛾幼蟲的相對生長速率，但同時要考量肥料因子對於整個農業系統之影響，避免因為肥料的施用導致昆蟲的危害因此而增加。

關鍵詞：二氧化碳、肥料、斜紋夜蛾。

The Impact of Elevated Carbon Dioxide and Fertilizers on the Tomato – *Spodoptera litura* Interaction

Ta-Wei Lo¹ Wei-Ting Chen¹ Shaw-Yhi Hwang^{1*}

ABSTRACT In agriculture system, farmers usually use fertilizer to improve plant growth. The using of fertilizer not only affects plants directly, but also may influence herbivores by the changes of plants. The concentration of carbon dioxide continuously increases since the industrial revolution. The change of concentration of carbon dioxide could have some effects on ecological system. In this study, tomato plants were treated with elevated carbon dioxide and fertilizer to observe how these two factors affected the growth performance and phytochemistry of tomato plants. In addition, the tomato leaves treated with carbon dioxide and fertilizer were used to feed *Spodoptera litura* third instar larvae, to observe the effect on the relative growth rates of *S. litura*. The results showed that weight and leaf area of tomato plants would increase by both of higher carbon dioxide concentration and fertilizer. When concentration of carbon dioxide elevated, trypsin inhibitor activity and carbohydrate content of tomato leaves would increase; but nitrogen content of tomato leaves would decrease. The relative growth rate of *S. litura* fed with the tomato leaves treated with higher carbon dioxide concentration would decrease. When fertilizer was added, trypsin inhibitor activity, polyphenol oxidase activity, carbohydrate content, and total phenolic content of tomato leaves would decrease; but nitrogen content of tomato leaves would increase. The relative growth rate of *S. litura* fed with the tomato leaves added with fertilizer would increase. In the future, with the elevation of carbon dioxide concentration, it would improve growth of tomato plants and on the contrary, inhibit the growth of *S. litura* larvae. However, the using of fertilizer also needs to be considered to prevent from increasing of insect damage.

Key Words: Carbon dioxide, Fertilizer, *Spodoptera litura*.

¹ 國立中興大學昆蟲學系

Dept. of Entomology, National Chung Hsing University, Taichung 40227, Taiwan.

* Corresponding Author. E-mail: oleander@nchu.edu.tw

一、前言

隨著工業快速的發展，二氧化碳濃度也因此隨之逐漸攀升，根據 IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 的報告指出，目前二氧化碳濃度已上升至 397 ppm^[15]，未來若無有效的控制，21 世紀末二氧化碳濃度可能達到 936 ppm^[18]。二氧化碳為植物光合作用主原料，因此二氧化碳濃度的改變，對於植物勢必會造成相當程度的影響。在過去許多研究結果皆發現，生長於二氧化碳濃度較高之植株，其葉面積或生物量會較為增加^[5,17,21,32,35]。但植物葉片之含水量，在二氧化碳濃度上升之情況下則會有下降的現象，並且二氧化碳濃度的提升會促進植物的老化和落葉^[2,4,31]。

二氧化碳濃度亦會影響植物體內之化學成分。在提高二氧化碳濃度環境下種出的植物，其含氮量顯著下降^[26,38]。相反的，非結構性碳水化合物以及含碳類次級代謝物的含量，則會因為二氧化碳濃度的提升而增加^[2,5,7,17,25,26,38]。隨著植物化學成分的變化，將會進一步影響取食植物之昆蟲。Saxon *et al.*^[37]之試驗中，葉蜂 (*Neodiprion lecontei*) 幼蟲取食種植於較高二氧化碳濃度環境下之濕地松 (*Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*) 後，其乾重和相對生長速率皆有下降之趨勢。Srinivasa *et al.*^[38]以斜紋夜蛾 (*Spodoptera litura*) 和花生 (*Arachis hypogea* L.) 進行試驗後亦發現，以種植於較高二氧化碳濃度下之花生餵飼斜紋夜蛾幼蟲，其蛹重和產卵率皆會因此而下降。

除二氧化碳之外，植物在生長發育的過程中需從環境攝取各類的養分，一般農民在栽種作物的過程常以添加肥料的方式來促進植物的生長發育。肥料的施用會改變植物之營養、水分及化學物質的含量，並且會影響植物的生長表現^[9,28,30]。前人研究指出櫻桃小紅番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill) 和美洲野茄 (*Solanum carolinense* L.) 之酚類次級代謝物含量在施肥處理組分別下降了 68%及 47~50%^[40,45]。Cipollini and Bergelson^[11]之研究發現施肥處理後的油菜 (*Brassica napus* L.)，其胰蛋白酶抑制子濃度會增加 20%。番茄 (*L. esculentum*) 葉片中之蛋白質含量，隨著肥料施用量增加會隨之提升，但其蛋白酶抑制子的含量則無顯著差異^[40]。

當植物受到肥料等因素影響而導致其化學物質含量改變後，因為上行效應 (bottom-up) 的作用，取食這些植物的植食者也會間接的受到影響^[8,41]。過去研究發現，咀嚼式口器之昆蟲在取食氮含量較低之植物或飼料後，其生長速率、食物轉換率以及繁殖率皆會受影響而下降^[3,9,26]。此外，施肥的有無以及肥料施用之程度亦會影響昆蟲的產卵偏好，兩種紋白蝶 (*Pieris rapae* 和 *Pieris canidia*) 在試驗中偏好產卵於有施肥之甘藍 (*B. oleraceavar. capitata* L.)^[9]；甜菜夜蛾 (*S. exigua*) 之

雌成蟲，亦偏好產卵於施肥濃度較高之棉花 [*Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae)]^[10]。在小規模的田間試驗中，比較有施肥及無施肥處理之羽衣甘藍 (*B. oleraceavar. acephala*) 上小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 的數量後發現，小菜蛾數量在有施肥處理組顯著高於無施肥處理組^[16]。

由於二氧化碳濃度持續的上升，許多研究已開始探討其對生態系造成之影響。但大多數的研究都以自然生態系之木本植物為探討對象，較少針對農業生態系統中之作物來進行研究^[27]。此外，對於施肥和二氧化碳濃度上升對於農業生態系之影響方面，也是很少有資料。因此，在本試驗中選用具有高經濟價值之番茄 (*Solanum lycopersicum*)，探討其在不同二氧化碳濃度及施肥處理下，植株之生長表現以及葉片化學成分的變化，並以其葉片餵飼斜紋夜蛾之幼蟲，觀察其對於斜紋夜蛾幼蟲生長表現之影響。

二、材料與方法

(一) 昆蟲飼養

試驗之斜紋夜蛾蟲源採集自苗栗縣公館鄉的芋頭葉片，將其帶回實驗室後於生長箱 (28±1℃，L:D = 12 小時:12 小時) 進行累代飼養，參考高^[1]配製餵飼幼蟲所需之人工飼料及成蟲所需之糖水，並且選用 3 齡之斜紋夜蛾幼蟲進行昆蟲生長表現之試驗。

(二) 番茄栽種與處理

本試驗所使用之番茄 (*Solanum lycopersicum*) 為購自農友種苗公司之翠紅品系 (KY Tropical Ruby)，將其栽種於溫室 (25±2℃，L:D = 16 小時:8 小時) 內。番茄之種子先在 104 孔穴盤以介質土 (滿地王介質，農友種苗公司) 進行育苗，3 週後再將番茄幼苗移至 4 吋盆以田土進行栽種，並以移盆後三週大之植株進行試驗。

在本試驗中處理番茄之因子共有兩個，分別為二氧化碳及肥料，二氧化碳分為兩個濃度，一個是一般大氣濃度大約 455 ppm，另一個濃度則為 900 ppm；選用之肥料為花寶 2 號 (水溶性液肥 N:P:K = 20%:20%:20%)，並以稀釋 1000 倍之濃度來使用。不同二氧化碳濃度以及肥料之處理皆自移盆後開始進行，其中在移盆後第 5 天進行第一次施肥處理，有施肥之處理組每株施用 100 mL 稀釋後之肥料，無施肥處理組則施用等量的自來水，每 5 天施用一次肥料，總共施用 4 次。而依據二氧化碳濃度的不同以及肥料施用的有無，本試驗共可分為 4 個處理組，分別為大氣二氧化碳濃度及無施肥處理組 (AC)、大氣二氧化碳濃度及有施肥處理組 (AF)、高二氧化碳濃度及無施肥處理組 (EC) 以及高二氧化碳濃度及有施肥處理組 (EF)。

(三) 植物生長表現

為了比較不同處理組間植物生長表現之差異，每個處理組皆取用 25 棵植株，於移苗三週後剪取植物之地上部，進行鮮重、葉面積、乾重以及含水量之測量，以天平 (sartorius BL 120S) 秤量完各植株之鮮重後 (測量至小數第 4 位)，以葉面積儀 (LI-COR LI-3000A portable area meter) 測量各植株葉片之總面積，再將其放入 40°C 烘箱進行乾燥，一週後以天平測量其乾燥後之乾重，再以下列公式計算各植株的含水量。

$$\text{含水量} = \frac{\text{鮮重} - \text{乾重}}{\text{鮮重}} \times 100\%$$

(四) 斜紋夜蛾生長表現

為了瞭解番茄葉片經過不同處理後對於斜紋夜蛾幼蟲生長表現之影響，以由下往上數第三片葉 (子葉不算) 餵飼其三齡幼蟲，觀察幼蟲相對生長速率 (Relative Growth Rate, RGR) 之差異，每個處理組皆取用 30 棵番茄植株進行試驗。試驗之方式為先將二齡末之斜紋夜蛾幼蟲個別挑出於培養皿 (直徑 60 mm, 高 15 mm) 中進行飢餓處理，待其蛻皮成三齡後以微量天平 (sartorius M2P) 秤量其重量 (測量至小數第 3 位)，再將其放入含有不同處理後之番茄葉片的培養皿 (直徑 90 mm, 高 15 mm) 中，並將其放置於生長箱 (28 ± 1°C, L:D = 12 小時:12 小時)，經過 31 小時後，將斜紋夜蛾幼蟲個別挑出於培養皿 (直徑 60 mm, 高 15 mm)，放入 40°C 烘箱烘乾，並於一週後再以微量天平秤量其乾燥後之乾重。由於計算相對生長速率須知道幼蟲取食前之乾重，因此另取 10 隻蛻皮成三齡後之斜紋夜蛾幼蟲，在秤完重量後即放入烘箱乾燥，以其計算幼蟲之含水量，再以含水量進一步換算出試驗昆蟲取食前之乾重^[44]。

相對生長速率

$$= \frac{(\text{取食後幼蟲乾重} - \text{取食前幼蟲乾重}) / \text{取食前幼蟲乾重}}{\text{取食時間}}$$

(五) 化學分析

為了瞭解經過不同處理後，番茄葉片中化學物質含量的改變，在本試驗中每個處理組皆取用 25 棵番茄植株之葉片進行化學分析，每棵植株皆進行了胰蛋白酶抑制子 (Trypsin inhibitor, TI)、多酚氧化酵素 (Polyphenol oxidase, PPO)、總酚類、含氮量和含碳量的分析，其中 TI 以及 PPO 之分析使用由下往上數之第三片葉 (子葉不算)，而總酚類、含氮量以及含碳量則使用第 2 片及第 4 片葉來進行分析。

在 TI 之分析中，秤取鮮重約 0.5 g 之葉片根據 Lee

and Lin^[25]以及 Tan *et al.*^[42]的方式進行分析，測試番茄葉片內之胰蛋白酶抑制子抑制胰蛋白酶分解酪蛋白 (casein, Katayama Chemical) 之活性。多酚氧化酵素則使用鮮重約 0.3 g 之葉片進行分析，參考 Ryan *et al.*^[35]和 Tan *et al.*^[42]之方法，測量樣本萃取液氧化咖啡酸 (caffeic acid, Sigma) 之能力，並以濃度為 0、0.16、0.32、0.48、0.64 及 0.8 μg/μl 之牛血清蛋白 (bovine serum albumin, BSA) 做為標準品，測量各樣本之蛋白質濃度^[6,23]。總酚類、含碳量以及含氮量之分析，先將番茄葉片置於冷凍乾燥機 (CHRIST ALPHA 1-4) 中乾燥，再以研磨機將其磨成粉末，並於進行各分析前再以冷凍乾燥機再次進行乾燥。總酚類之分析參考 Singleton and Rossi^[37]與 Velioglu *et al.*^[43]，秤取 2 mg 乾燥之葉粉，並以濃度為 50、100、250 與 500 mg/L 之沒食子酸 (gallic acid, Sigma) 溶液為標準品進行分析。

含碳量以 1.5 mg 葉粉進行分析，分成可溶性碳水化合物 (soluble carbohydrate) 以及非可溶性碳水化合物 (non-soluble carbohydrate) 兩個部分，參考 Rose *et al.*^[34]和 Prado *et al.*^[32]之方式進行分析，並以濃度為 0、0.02、0.05、0.1、0.2 與 1 mg/ml 的葡萄糖 (glucose, Katayama Chemical) 為標準品，再將兩者之結果加總代表番茄葉片之含碳量。在含氮量部分，根據 Lang^[24]之 Kjeldahl Assay 方法，並以 glycine (Aminoessigsäure) 做為標準品，將 50 mg 乾燥葉粉進行分析。

(六) 統計分析

試驗之結果皆以 SAS 9.0 進行分析，以二因子變異數分析 (Two-way ANOVA) 來檢測二氧化碳以及肥料兩因子對於番茄植株生長表現、番茄葉片化學成分以及斜紋夜蛾幼蟲生長表現之影響，並以 P < 0.05 視為有顯著差異。另外，以最小顯著差異法 (Least significant difference, LSD) 來進行事後檢定，比較在每個試驗中各處理組間之差異。

三、結果

(一) 植物生長表現

在番茄植株乾重部分，肥料 (P < 0.0001, F = 53.63) 及二氧化碳 (P = 0.0003, F = 14.17) 對番茄植株乾重皆有顯著影響，肥料的施用以及二氧化碳濃度的提升皆能使番茄植株之乾重顯著的增加；所有處理組所獲得之番茄植株乾重彼此間皆有顯著差異 (圖 1A)，高二氧化碳濃度有施肥處理 (EF) 之乾重顯著的高於其他處理組 (1.243 ± 0.070 g)，其次為大氣二氧化碳濃度有施肥之處理組 (AF) (0.998 ± 0.085 g)，高二氧化碳濃度無施肥處理組 (EC) 第三 (0.738 ± 0.090 g)，大氣二氧化碳濃度無施肥處理組 (AC) 之番茄植株乾重則顯著的低於

其他處理組 (0.432±0.034 g)。

番茄之葉面積亦受肥料 ($P < 0.0001, F = 65.52$) 及二氧化碳 ($P = 0.026, F = 5.11$) 兩因子顯著的影響，隨著肥料的施用以及二氧化碳濃度的升高，番茄之葉面積也會隨之而增加；在所有處理組中，有施用肥料之組別 (EF & AF) (EF: 283.066±14.081 cm² ; AF: 272.472±18.419 cm²)，其葉面積皆顯著的高於無施肥處理組。而無施肥處理組中，高二氧化碳濃度之組別 (EC) (179.262±20.478 cm²) 又顯著的高於大氣二氧化碳濃度之組別 (AC) (117.572±7.838 cm²) (圖 1 B)。

含水量部分僅肥料 ($P < 0.0001, F = 26.73$) 對其有顯著影響，有施用肥料之處理組 (EF & AF) (EF: 84.482±0.348% ; AF: 85.669±0.436%)，其含水量皆顯著的高於沒有施肥之處理組 (EC & AC) (EC: 81.642±0.893% ; AC: 80.893±1.039%) (圖 1 C)。

(二) 植物化學成分

1. 胰蛋白酶抑制子(TI)活性

番茄葉片中 TI 之活性會受到肥料 ($P = 0.0055, F = 8.11$) 及二氧化碳 ($P = 0.0003, F = 14.57$) 顯著的影響，肥料的施用會降低胰蛋白酶抑制子之活性，而二氧化碳濃度的提升，則會使得番茄葉片內胰蛋白酶抑制子活性增加；在所有處理組中，高二氧化碳濃度無施肥處理組 (EC) 的胰蛋白酶抑制子活性最高，其次為高二氧化碳濃度有施肥處理組 (EF)，大氣二氧化碳濃度無施肥處理組 (AC) 第三，大氣二氧化碳濃度有施肥處理組 (AF) 之胰蛋白酶抑制子活性則最低 (表 1)。

2. 多酚氧化酵素(PPO)活性

PPO 分析的結果顯示，僅肥料 ($P = 0.0002, F = 14.83$) 對其有顯著影響，高二氧化碳濃度無施肥處理組 (EC) (40.516±7.799 Δ OD/min/mg) 以及大氣二氧化碳濃度無施肥處理組 (AC) (34.018±4.278 Δ OD/min/mg) 所測得之多酚氧化酵素活性，分別顯著的高於高二氧化碳濃度有施肥處理組 (EF) (23.393±1.900 Δ OD/min/mg) 以及大氣二氧化碳濃度有施肥處理組 (AF) (16.347±1.444 Δ OD/min/mg) (表 1)。

3. 總酚類

番茄葉片之總酚類含量僅受到肥料 ($P < 0.0001, F = 46.73$) 顯著影響，無施肥處理組 (EC & AC) 之總酚類含量，皆顯著的高於有施肥之處理組 (EF & AF) (表 1)。

4. 含碳量

肥料 ($P < 0.0001, F = 32.01$) 及二氧化碳 ($P = 0.0015, F = 10.69$) 皆會對番茄葉片之含碳量造成顯著影響，肥料的施用會降低番茄葉片之含碳量，二氧化碳

濃度的提升則會使其增加，並且肥料與二氧化碳對番茄葉片含氮量之影響有顯著的交互作用 ($P = 0.0367, F = 4.50$)；所測得之含碳量在高二氧化碳濃度無施肥處理組 (EC) (29.140±1.465%) 顯著的高於其他組別，其次為大氣二氧化碳濃度無施肥處理組 (AC) (22.798±

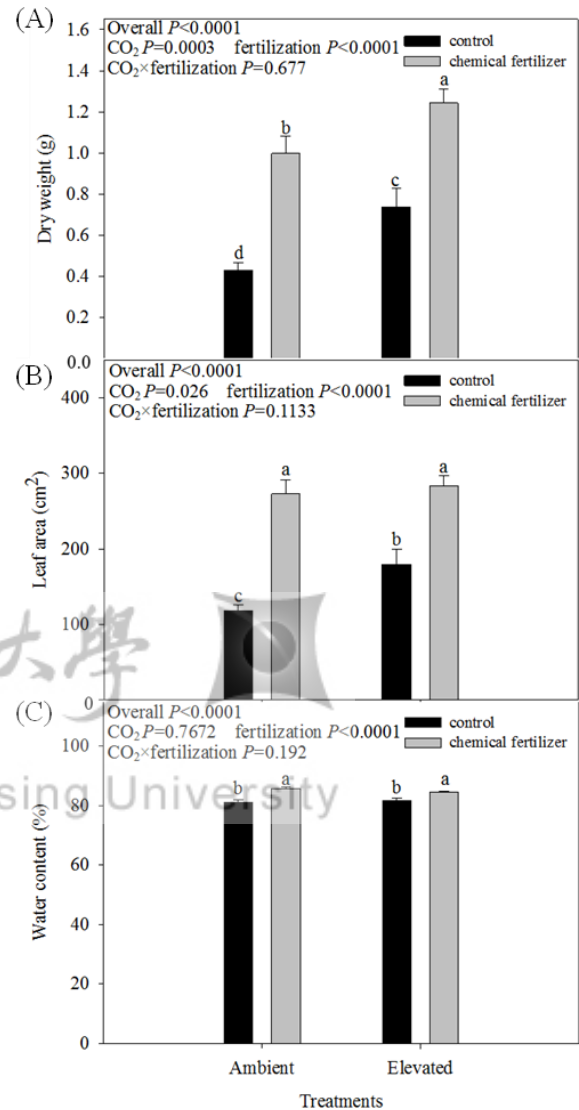


圖 1. 經過二氧化碳及肥料處理後，番茄植株之生長表現 (Mean ± SE ; n = 24~25) (A)地上部之乾重；(B)葉面積；(C)含水量。

Fig. 1. The plant performance of tomato plants treated with CO₂ and chemical fertilizer (Mean ± SE; n = 24-25). (A) Dry weight of aboveground; (B) Leaf area; (C) Water content. Control: without chemical fertilization, chemical fertilizer: with chemical fertilization, ambient: ambient CO₂ concentration, elevated: higher CO₂ concentration. Bars with different letters mean significant differences between treatments (LSD post hoc test, $P < 0.05$).

0.797%)，高二氧化碳濃度有施肥 (EF) ($19.987 \pm 1.142\%$) 第三，大氣二氧化碳濃度有施肥處理組 (AF) ($18.636 \pm 1.302\%$) 則最低 (表 2)。

5. 含氮量

在含氮量的部分，肥料 ($P < 0.0001, F = 54.55$) 及二氧化碳 ($P = 0.0031, F = 9.21$) 對其皆有顯著的影響，肥料的施用會顯著的提高番茄葉片之含氮量，而二氧化碳濃度的提升則會使得含氮量下降；有施肥處理組 (AF & EF) 所測得之含氮量皆顯著的高於無施肥處理組，而無施肥處理組中，大氣二氧化碳濃度處理組 (AC) 亦顯著的高於高二氧化碳濃度處理組 (EC) (表 2)。

(三) 斜紋夜蛾生長表現

以經過不同處理之番茄葉片餵飼斜紋夜蛾幼蟲後發現，肥料 ($P < 0.0001, F = 22.75$) 及二氧化碳 ($P = 0.0211, F = 5.49$) 皆會顯著的影響斜紋夜蛾幼蟲之生長速率，取食有施肥處理之番茄葉片的斜紋夜蛾幼蟲，其生長速率會顯著的高於取食無施肥處理組之幼蟲，而以高二氧化碳濃度處理後之番茄葉片餵飼斜紋夜蛾幼蟲，會使得斜紋夜蛾幼蟲的生長速率下降；比較不同處理組之結果後可發現，大氣二氧化碳濃度有施肥處理組 (AF) 之斜紋夜蛾生長速率最快 (1.803 ± 0.066 mg/mg/day)，高二氧化碳濃度有施肥處理組 (EF) 次之 (1.637 ± 0.106 mg/mg/day)，再其次為大氣二氧化碳濃度無

表 1. 經過二氧化碳及肥料處理後，番茄葉片胰蛋白酶抑制子和多酚氧化酵素之活性以及總酚類之含量 (Mean ± SE; n = 20~25)

Table 1. The trypsin inhibitor, polyphenol oxidase and total phenolic of tomato leaves treated with CO₂ and chemical fertilizer (Mean ± SE; n = 20-25)

Treatment ¹	Trypsin inhibitor (%) ²	Polyphenol oxidase (ΔOD/min/mg) ²	Total phenolic (%) ²
AC	63.602 ± 3.231 b	34.018 ± 4.278 ab	3.797 ± 0.153 a
AF	53.185 ± 2.996 c	16.347 ± 1.444 c	2.765 ± 0.088 b
EC	74.895 ± 2.403 a	40.516 ± 7.799 a	3.904 ± 0.184 a
EF	66.758 ± 3.909 ab	23.393 ± 1.900 bc	3.038 ± 0.121 b
Overall	$P = 0.0002, F = 7.37$	$P = 0.0015, F = 5.54$	$P < 0.0001, F = 16.26$
CO ₂	$P = 0.0003, F = 14.57$	$P = 0.1373, F = 2.25$	$P = 0.5518, F = 0.36$
Fertilization	$P = 0.0055, F = 8.11$	$P = 0.0002, F = 14.83$	$P < 0.0001, F = 46.73$
CO ₂ × Fertilization	$P = 0.7272, F = 0.12$	$P = 0.9518, F = 0.00$	$P = 0.1751, F = 1.87$

¹ AC: ambient CO₂ concentration without chemical fertilizer; AF: ambient CO₂ concentration with chemical fertilizer; EC: higher CO₂ concentration without chemical fertilizer; EF: higher CO₂ concentration with chemical fertilizer.

² Mean ± SE within a column follow by same letter mean no significant difference between treatments (LSD post hoc test, $P < 0.05$).

表 2. 經過二氧化碳及肥料處理後，番茄葉片之碳含量及氮含量 (Mean ± SE; n = 20~25)

Table 2. The carbohydrate content and nitrogen content of tomato leaves treated with CO₂ and chemical fertilizer (Mean ± SE; n = 20-25)

Treatment ¹	Carbohydrate content (%) ²	Nitrogen content (%) ²
AC	22.798 ± 0.797 b	2.811 ± 0.102 b
AF	18.636 ± 1.302 c	3.458 ± 0.091 a
EC	29.140 ± 1.465 a	2.367 ± 0.106 c
EF	19.987 ± 1.142 bc	3.267 ± 0.116 a
Overall	$P < 0.0001, F = 14.73$	$P < 0.0001, F = 20.97$
CO ₂	$P = 0.0015, F = 10.69$	$P = 0.0031, F = 9.21$
Fertilization	$P < 0.0001, F = 32.01$	$P < 0.0001, F = 54.55$
CO ₂ × Fertilization	$P = 0.0367, F = 4.50$	$P = 0.2309, F = 1.45$

¹ AC: ambient CO₂ concentration without chemical fertilizer; AF: ambient CO₂ concentration with chemical fertilizer; EC: higher CO₂ concentration without chemical fertilizer; EF: higher CO₂ concentration with chemical fertilizer.

² Mean ± SE within a column follow by same letter mean no significant difference between treatments (LSD post hoc test, $P < 0.05$).

施肥處理組 (AC) (1.420 ± 0.095 mg/mg/day) · 而高二氧化碳濃度無施肥處理組 (EC) 之斜紋夜蛾幼蟲生長表現則最差 (1.167 ± 0.086 mg/mg/day) (圖 2) 。

四、結論

由試驗之結果可以發現，肥料的施用會顯著提升番茄植株之乾重、葉面積及含水量，取食有施肥處理之番茄葉片的斜紋夜蛾幼蟲其相對生長速率會顯著的增加；而番茄葉片之含氮量會因為肥料的施用而顯著的提升，但胰蛋白酶抑制子活性、多酚氧化酵素活性、總酚類含量及含碳量則會受到肥料的影響而顯著下降。另一方面，二氧化碳濃度的提升亦會使番茄植株之乾重和葉面積顯著的增加。斜紋夜蛾幼蟲之相對生長速率則會受到二氧化碳濃度提升的影響顯著下降，而番茄葉片之胰蛋白酶抑制子活性和含碳量在二氧化碳濃度提升之環境下會顯著的上升，但氮含量則會顯著的下降。

氮為植物生長發育所需的主要元素之一，過去許多研究結果顯示，肥料的施用會提升植物體內之含氮量及含水量，並且對於植物之生長表現，像是乾重、鮮重、葉片數量及葉面積等都有正向的影響^[19,42]。碳則為構成碳水化合物之原料，植物可從空氣中之二氧化碳獲取碳元素，其可作為植物體內之能量來源，在許多研究結果

皆發現，提升二氧化碳的濃度會使得植物體內之碳含量上升，並且會促進植物生長，提升其葉面積與重量^[5,7,17,21,27,33,36,39]。而在本試驗中得到之結果與前人之結果相符，當肥料施用亦或是二氧化碳濃度提升時，分別會提升番茄葉片之含氮量以及含碳量，並且皆有促進植物生長之效果。

過去許多的研究結果皆顯示，植物體內化學防禦物質及營養成分之含量以及其改變，皆會對植食昆蟲之生長表現造成影響，Myers^[29]之結果指出，紋白蝶 (*P. rapae*) 成蟲偏好產卵於氮及磷含量較高之植物；Facknath and Lalljee^[13]以含有不同氮、磷及鉀含量之肥料對馬鈴薯 (*S. tuberosum* cv. Mondial) 進行處理，並以其葉片餵飼非洲菊斑潛蠅 [*Liriomyza trifolii* (Burgess)] 後發現，隨著馬鈴薯葉片中含氮量之提升，非洲菊斑潛蠅幼蟲及蛹的存活率會隨之增加，且蛹和成蟲之重量亦會隨之增加。De Leo *et al.*^[12]的研究結果則顯示，若將胰蛋白酶抑制子轉殖於菸草、阿拉伯芥以及油菜，並以其餵飼小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 和甘藍夜蛾 (*Mamestra brassicae*)，會導致其幼蟲之死亡率 and 所需之發育時間增加。而在 Felton *et al.*^[14]之研究中發現，玉米穗蟲 (*Heliothis zea*) 幼蟲之相對生長速率與多酚氧化酵素之活性呈現負相關，當人工飼料或是番茄果實 (*L. esculentum*) 中多酚氧化酵素含量較高時，玉米穗蟲幼蟲之相對生長速率皆會因此而下降。另外，Isman and Duffey^[20]以含有酚類物質之人工飼料餵飼玉米穗蟲 (*H. zea*) 二齡之幼蟲，其結果顯示酚類物質的添加會導致玉米穗蟲之生長表現變差。而 Chen *et al.*^[9]之研究中，有施肥之甘藍 (*B. oleracea*) 其含氮量顯著的提高，並且造成取食的紋白蝶幼蟲其相對生長速率較快。本試驗中以經過施肥處理之番茄葉片餵飼斜紋夜蛾三齡幼蟲後，其相對生長速率高於取食沒有施肥之處理組。原因可能是由於經過施肥處理後，番茄葉片之含氮量上升，總酚類含量、胰蛋白酶抑制子以及多酚氧化酵素活性下降，因此在營養物質含量上升，化學防禦物質含量下降之情況下，斜紋夜蛾幼蟲之相對生長速率也隨之提升。然而，以生長於較高二氧化碳濃度下之番茄葉片餵飼斜紋夜蛾幼蟲後，由於番茄葉片之含氮量下降及胰蛋白酶抑制子活性上升，斜紋夜蛾幼蟲相對生長速率則會較慢。

未來隨著大氣中二氧化碳濃度的上升，植物的生長表現及其體內化學物質的含量皆會受到影響，並且植物的改變會進一步對昆蟲的生長表現造成影響。根據本試驗之結果，未來若二氧化碳濃度持續提升，番茄植株之重量及葉面積也會有所增加，並且斜紋夜蛾幼蟲取食後之生長速率會下降；而如果加上肥料的施用，雖然番茄植株的生長表現會有更進一步的提升，但同時也會因此促進斜紋夜蛾幼蟲的生長表現。而除了本試驗測試的化學物質會對昆蟲造成影響外，過去也有研究指出，種植

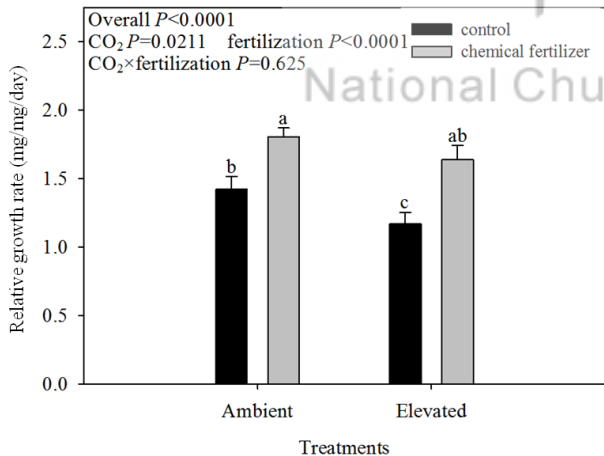


圖 2. 以經過二氧化碳及肥料處理之番茄葉片餵飼斜紋夜蛾幼蟲後，斜紋夜蛾幼蟲之相對生長速率 (Mean ± SE ; n = 25~29) 。

Fig. 2. The relative growth rate of *S. litura* fed with different tomato leaves treated with CO₂ and chemical fertilizer (Mean ± SE; n = 21-25). Control: without chemical fertilization; chemical fertilizer: with chemical fertilization; ambient: ambient CO₂ concentration; elevated: higher CO₂ concentration. Bars with the same letters mean no significant difference between treatments (LSD post hoc test, P < 0.05).

於二氧化碳濃度較高之環境下的油菜 (*B. rapa*)，其茸毛密度會顯著的高於種植於大氣二氧化碳濃度之處理組^[22]。因此，如果要瞭解二氧化碳濃度改變可能造成之影響，除了需分析植物體內化學成分之改變外，也必須測量植物物理防禦上的改變；而植食昆蟲取食後之生長表現，除了考量其短期內所受到之影響外，亦可進行更長期的觀測。

參考文獻

- [1] 高穗生 (1995)。「昆蟲之大量飼育」，藥試所專題報導 37: 1-8。
- [2] Agrell, J., McDonald, E. P. and Lindroth, R. L. (2000). "Effects of CO₂ and light on tree phytochemistry and insect performance." *Oikos*, 88: 259-272.
- [3] Awmack, C. S. and Leather, S. R. (2002). "Host plant quality and fecundity in herbivorous insects." *Annual Review of Entomology*, 47: 817-844.
- [4] Baxter, R., Ashenden, T. W., Sparks, T. H. and Farar, J. F. (1994). "Effect of elevated carbon dioxide on three montane grass species: I. Growth and dry matter partitioning." *Journal of Experimental Botany*, 45: 305-315.
- [5] Bazin, A., Goverde, M., Erhardt, A. and Shykoff, J. A. (2002). "Influence of atmospheric carbon dioxide enrichment on induced response and growth compensation after herbivore damage in *Lotus corniculatus*." *Ecological Entomology*, 27: 271-278.
- [6] Bradford, M. M. (1976). "A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding." *Analytical Biochemistry*, 72: 248-254.
- [7] Casteel, C. L., Niziolek, O. K., Leakey, A. D. B., Berenbaum, M. R. and DeLucia, W. H. (2012). "Effects of elevated CO₂ and soil water content on phytohormone transcript induction in *Glycine max* after *Popillia japonica* feeding." *Arthropod-Plant Interactions*, 6: 439-447.
- [8] Chen, F., Ge, F. and Parajulee, M. N. (2005). "Impact of elevated CO₂ on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Leis axyridis*." *Environmental Entomology*, 34: 37-46.
- [9] Chen, Y. Z., Lin, L., Wang, C. W., Yeh, C. C. and Hwang, S. Y. (2004). "Response of two *Pieris* (Lepidoptera: Pieridae) species to fertilization of a host plant." *Zoological Studies*, 43: 778-786.
- [10] Chen, Y., Ruberson, J. R. and Olson, D. M. (2008). "Nitrogen fertilization rate affects feeding, larval performance, and oviposition preference of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*, on cotton." *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 126: 244-255.
- [11] Cipollini, D. F. and Bergelson, J. (2001). "Plant density and nutrient availability constrain constitutive and wound-induced expression of trypsin inhibitors in *Brassica napus*." *Journal of Chemistry Ecology*, 27: 593-610.
- [12] De Leo, F., Bonade-Bottino, M., Ceci, L. R., Gallerani, R. and Jouanin, L. (2001). "Effects of a mustard trypsin inhibitor expressed in different plants on three lepidopteran pests." *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 31: 593-602.
- [13] Facknath, S. and Lalljee, B. (2005). "Effect of soil-applied complex fertiliser on an insect-host plant relationship: *Liriomyza trifolii* on *Solanum tuberosum*." *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115: 67-77.
- [14] Felton, G. W., Donato, K., Del Vecchio, R. J. and Duffey, S. S. (1989). "Activation of plant foliar oxidases by insect feeding reduces nutritive quality of foliage for noctuid herbivores." *Journal of Chemical Ecology*, 15: 2667-2694.
- [15] Forster, P., Ramaswamy, V., Artaxo, P., Bernsten, T., Betts, R., Fahey, D. W., Haywood, J., Lean, J., Lowe, D. C., Myhre, G., Nganga, J., Prinn, R., Raga, G., Schulz, M. and Van Dorland, R. (2007). Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M. and Miller, H. L. (eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- [16] Fox, L. R., Letourneau, D. K., Eisenbach, J. and Nouhuys, S. V. (1990). "Parasitism rates and sex ratios of a parasitoid wasp: effects of herbivore and plant quality." *Oecologia*, 83:

- 414-419.
- [17] Hamid, N., Jawaid, F. and Amin, D. (2009). "Effects of short-term exposure to two different carbon dioxide concentrations on growth and some biochemical parameters of beans (*Vigna radiate* and *Vigna unguiculata*)." *Pakistan Journal of Botany*, 41: 1831-1836.
- [18] Hartmann, D. L., Klein Tank, A. M. G., Rusticucci, M., Alexander, L. V., Brönnimann, S., Charabi, Y., Dentener, F. J., Dlugokencky, E. J., Easterling, D. R., Kaplan, A., Soden, B. J., Thorne, P. W., Wild, M. and Zhai, P. M. (2013). Observations: atmosphere and surface. In: Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V. and Midgley, P. M. (eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- [19] Hsu, Y. T., Shen, T. C. and Hwang, S. Y. (2009). "Soil fertility management and pest responses: a comparison of organic and synthetic fertilization." *Journal of Economic Entomology*, 102: 160-169.
- [20] Isman, M. B. and Duffey, S. S. (1982). "Toxicity of tomato phenolic compounds to the fruitworm, *Heliothis zea*." *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31: 370-376.
- [21] Jablonski, M. L., Wang, X. and Curtis, P. S. (2002). "Plant reproduction under elevated CO₂ conditions: a meta-analysis of reports on 79 crop and wild species." *New Phytologist*, 156: 9-26.
- [22] Karowe, D. K. and Grubb, C. (2011). "Elevated CO₂ increases constitutive phenolics and trichomes, but decreases inducibility of phenolics in *Brassica rapa* (Brassicaceae)." *Journal of Chemical Ecology*, 37: 1332-1340.
- [23] Kruger, N. J. (2002). "The Bradford method for protein quantitation. pp 15-22." In: Walker, J. M. (eds). *The Protein Protocols Handbook*. Humana Press, Totowa.
- [24] Lang, C. A. (1958). "Simple microdetermination of Kjeldahl nitrogen in biological materials." *Analytical Chemistry*, 30: 1692-1694.
- [25] Lee, T. M. and Lin, Y. H. (1995). "Trypsin inhibitor and trypsin-like protease activity in air- or submergence rice (*Oryza sativa* L.) coleoptiles." *Plant Science*, 106: 43-54.
- [26] Lindroth, R. L., Arteel, G. E. and Kinney, K. K. (1995). "Responses of three saturniid species to paper birch grown under enriched CO₂ atmospheres." *Functional Ecology*, 9: 306-311.
- [27] Lindroth, R. L., Kinney, K. K. and Platz, C. L. (1993). "Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO₂: productivity, phytochemistry, and insect performance." *Ecology*, 74: 763-777.
- [28] Lower, S. S., Kirshenbaum, S. and Orians, C. M. (2003). "Preference and performance of a willow-feeding leaf beetle: soil nutrient and flooding effect on host quality." *Oecologia*, 136: 402-411.
- [29] Myers, J. H. (1985). "Effect of physiological condition of the host plant on the ovipositional choice of the cabbage white butterfly, *Pieris rapae*." *Journal of Animal Ecology*, 54: 193-204.
- [30] Meyer, G. A. and Root, R. B. (1993). "Effects of herbivorous insects and soil fertility on reproduction of goldenrod." *Ecology*, 74: 1117-1128.
- [31] Paez, A., Hellmers, H. and Strain, B. R. (1983). "CO₂ enrichment, drought stress and growth of Alaska pea plants (*Pisum sativum*)." *Physiologia Plantarum*, 58: 161-165.
- [32] Prado, F. E., Gonzalez, J. A., Boero, C. and Sampietro, A. R. (1998). "A simple and sensitive method for determining reducing sugars in plant tissue. Application to quantify the sugar content in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) seedlings." 9: 58-62.
- [33] Rogers, H. H., Peterson, C. M., McCrimmon, J. N. and Cure, J. D. (1992). "Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide." *Plant, Cell & Environment*, 15: 749-752.
- [34] Rose, R., Rose, C. L., Omi, S. K., Forry, K. R., Durall, D. M. and Bigg, W. L. (1991). "Starch determination by perchloric acid vs enzymes: evaluating the accuracy and precision of six colorimetric methods." *Journal of*

- Agricultural and Food Chemistry*, 39: 2-11.
- [35] Ryan, J. D., Gregory, P. and Tingey, W. M. (1982). "Phenolic oxidase activities in glandular trichomes of *Solanum berthaultii*." *Phytochemistry*, 21: 1885-1887.
- [36] Saxe, H., Ellsworth, D. S. and Heath, J. (1998). "Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere." *New Phytologist*, 139: 395-436.
- [37] Saxon, M. E., Davis, M. A., Pritchard, S. G., Runion, G. B., Prior, S. A., Stelzer, H. E., Rogers, J. H. H. and Dute, R. R. (2004). "Influence of elevated CO₂, nitrogen, and *Pinus elliotii* genotypes on performance of the redheaded pine sawfly, *Neodiprion lecontei*." *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 1007-1017.
- [38] Singleton, V. L. and Rossi, J. A. (1965). "Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents." *American Journal of Enology and Viticulture*, 16: 144-158.
- [39] Srinivasa, R. M., Manimanjari, D., Vanaja, M., Rama, R. C. A., Srinivas, K., Rao, V. U. M. and Vekateswarlu, B. (2012). "Impact of elevated CO₂ on tobacco caterpillar, *Spodoptera litura* on peanut, *Arachis hypogea*." *Journal of Insect Science*, 12: 1-10.
- [40] Stout, M. J., Brovont, R. A. and Duffey, S. S. (1998). "Effect of nitrogen availability on expression of constitutive and inducible chemical defenses in tomato, *Lycopersicon esculentum*." *Journal of Chemical Ecology*, 24: 945-963.
- [41] Sun, Y. C., Feng, L., Gao, F. and Ge, F. (2011). "Effects of elevated CO₂ and plant genotype on interactions among cotton, aphids and parastoids." *Insect Science*, 18: 451-461.
- [42] Tan, C. W., Chiang, S. Y., Ravuiwasa, K. T., Yadav, J. and Hwang, S. Y. (2012). "Jasmonate-induced defenses in tomato against *Helicoverpa armigera* depend in part on nutrient availability, but artificial induction via methyl jasmonate does not." *Arthropod-Plant Interactions*, 6: 531-541.
- [43] Velioğlu, Y. S., Mazza, G., Gao, L. and Oomah, B. D. (1998). "Antioxidant activity and total phenolics in selected fruits, vegetables and grain products." *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 46: 4113-4117.
- [44] Waldbauer, G. P. (1968). "The consumption and utilization of food by insect." *Advances in Insect Physiology*, 5: 229-288.
- [45] Wall, R., Appel, H., Cipollini, M. and Schultz, J. (2005). "Fertility, root reserves and the cost of inducible defenses in the perennial plant *Solanum carolinense*." *Journal of Chemical Ecology*, 31: 2263-2288.

2015 年 01 月 05 日 收稿

2015 年 01 月 23 日 修正

2015 年 02 月 27 日 接受