

棉花对大气CO₂浓度升高的响应 及其对棉蚜种群发生的作用

陈法军, 戈 峰*, 刘向辉

(农业虫鼠害综合治理国家重点实验室, 中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要:通过模拟试验研究了棉花对大气CO₂浓度升高(705.0 μL/L 和 1032.3 μL/L vs. 387.4 μL/L)的响应及其对棉蚜(*Aphis gossypii* Glover)种群发生的作用机制。结果表明:(1)CO₂浓度升高可以促进棉花的生长,显著提高棉花的株高和生物产量;(2)CO₂浓度增加对棉花的光合作用十分有利,单株叶面积显著增加,同时,叶绿素含量也显著增加;(3)高的CO₂浓度可明显影响棉花组织的营养成分和次生代谢物质的含量,游离脂肪酸和游离氨基酸显著增加,可溶性蛋白含量显著降低,此外,大气CO₂增加下棉花组织内棉酚和单宁含量也显著增加了;(4)棉蚜的发育历期与棉花组织的游离脂肪酸、游离氨基酸、可溶性蛋白、和棉酚的含量呈显著负相关;而棉蚜的繁殖力与组织含水量呈显著负相关,与游离脂肪酸、游离氨基酸和棉酚的含量呈显著正相关。大气CO₂浓度升高主要是通过影响棉花的营养组成和次生代谢物质含量,而间接作用于棉蚜;未来,随着大气CO₂浓度增加,棉花组织营养物质的变化对棉蚜种群的发生和危害有加重的趋势。

关键词:CO₂; 棉花; 棉蚜; 光合作用; 历期; 繁殖

Responses of cotton to elevated CO₂ and the effects on cotton aphid occurrences

CHEN Fa-Jun, GE Feng, LIU Xiang-Hui (State Key Laboratory of Integrated Management of Pests and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5): 991~996.

Abstract: Responses of cotton to elevated CO₂ (705.0 μL/L and 1032.3 μL/L vs. 387.4 μL/L) and the effects on the occurrence of *Aphis gossypii* Glover were researched during cotton-seedling stage by simulated experiments in climate chambers.

Our results indicated that: (1) Elevated CO₂ concentrations at 705.0 μL/L and 1032.3 μL/L promoted plant growth with significant increases in plant height and biomass. (2) It was very advantageous for the photosynthesis of cotton plant in elevated CO₂, and significant increases were observed in leaf area, leaf area ratio and chlorophyll content. (3) Elevated CO₂ significantly enhanced the contents of free fatty acids, free amino acids, tannins and gossypol of cotton plants, but significantly reduced soluble protein contents. (4) Significantly negative correlation was observed between life-span of aphid and some chemical components of host cotton plant, i.e. free fatty acids, free amino acids, soluble protein and gossypol of cotton plants grown in climate chambers at different levels of CO₂ concentrations. Moreover, free fatty acids, free amino acids and gossypol (%) all had significantly positive correlation with fecundity of aphid, and the correlation between fecundity and water (%) was significantly negative.

So, elevated CO₂ indirectly impacted aphid populations by changing the chemical component contents of host cotton seedlings. Furthermore, it is beneficial for cotton growth that the atmospheric CO₂ concentration increases in the future, but, simultaneously, the occurrence of aphid *A. gossypii* will become severer.

基金项目:国家重点基础发展规划(973)资助项目(G2000016209);中国科学院知识创新前沿资助项目(KSCX3-IQZ-04);中国科学院知识创新工程方向性资助项目(KSCX2-01-02, KSCX2-sw-103)

收稿日期:2003-03-18; **修订日期:**2003-08-10

作者简介:陈法军(1974~),男,山东济南人,博士生,主要从事昆虫生态学研究。E-mail:chenfj@panda. ioz. ac. cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail:gef@panda. ioz. ac. cn

Foundation item:the National Key Basic Research Project "973 Project" on Pest Management (No. G200016209) and Innovation Research of Chinese Academy of Science (No. KSCX3-IQZ-04 and KSCX2-sw-103)

Received date:2003-03-18; **Accepted date:**2003-08-10

Biography:CHEN Fa-Jun, Ph. D. candidate, mainly engaged in insect ecology. E-mail:chenfj@panda. ioz. ac. cn

Key words: CO₂; cotton; *Aphis gossypii*; photosynthesis, life-span, fecundity

文章编号:1000-0933(2004)05-0991-06 中图分类号:Q968,S435,622.1 文献标识码:A

大气CO₂浓度增加是当前人们最为关心的全球气候变化之一。据报道,自工业革命以来的一个半世纪里,大气CO₂浓度已升高了近100 μl/L,达到了现如今的370 μl/L左右,并预计本世纪末CO₂浓度将增加一倍,达到700 μl/L^[1~3]。从理论上讲,CO₂是植物进行光合作用的原料,大气CO₂浓度增加有利于提高植物的光合作用和生产力^[4~7],但同时也可能引起植物化学组分和营养价值的改变^[7~9],从而对以植物为食的昆虫产生影响^[10, 11]。在这种情况下,植食性昆虫会消耗更多的植物组织以补偿其对含氮物质的需要,从而导致昆虫对作物的为害加重^[11]。此外,植食性昆虫还可通过延长发育历期、降低生长速率(RGR或MRGR)和食物转化率(ECI、ECD、AD)以及对氮的利用(RNCR和NUE)来响应CO₂浓度的增加^[12~14]。但是,具有不同取食习性及行为习性的昆虫对于大气CO₂浓度增加的响应不同^[8, 15]。Bezemer等在总结前人的研究成果后指出,迄今为止,取食韧皮部的害虫是唯一与CO₂浓度呈正相关关系的昆虫,种群随CO₂浓度的增加而增加^[8]。此外,Awmack和Docherty等在研究CO₂浓度增加对危害韧皮部的害虫影响时还指出,高浓度CO₂对刺吸取食韧皮部汁液的害虫的影响是一个长期的效应^[16, 17]。

棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 作为取食韧皮部的昆虫,是我国棉花生产中重要的害虫之一。有关它的生物学、生态学特性已有大量的报道^[18~20]。随着大气CO₂浓度的升高,其发生趋势将会如何,值得进一步研究。国外已有大量的有关大气CO₂浓度升高对昆虫与植物相互关系的影响研究,而国内仅见零星的报道^[4, 21, 22]。本试验以“棉花-苗蚜”系统为研究对象,通过室内模拟试验研究大气CO₂浓度升高对棉花生长、光合、营养物质和次生代谢物质含量及连续饲养的三代棉蚜种群发生的影响,并通过分析棉花组织的营养状况和次生代谢物质含量变化来探究影响棉蚜实验种群动态的作用因子,以阐明大气CO₂浓度升高对棉蚜种群动态发生的作用机制,对棉蚜发生为害态势进行预警分析。

1 材料和方法

1.1 供试材料 棉花“GK-12”品种来源于山东省种子总公司。棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 采自中科院动物所实验地棉田。田间采回的无翅成蚜先接种于人工培养箱里的棉苗上,扩大种群并保种以备试验用。以确保本试验棉蚜种群来自相同的群体。

1.2 试验方法

1.2.1 试验处理的设置 分别设计当前的CO₂浓度(370 μl/L),高出当前近1倍的CO₂浓度(700 μl/L)和近2倍的CO₂浓度(1050 μl/L)3个CO₂浓度水平。棉花盆栽于塑料小杯(100mm×120mm)中,3株/盆。用植物营养液供给棉株营养,50ml/2d。棉苗分别置于3个人工气候箱(HPG280H型,哈尔滨东联电子公司)中,光照培养箱的温度:白天28.0±1.0℃,夜间26.0±1.0℃。湿度60%≤RH≤80%。光周期L:D=14:10(L,8:30~22:30;D,22:30~8:30)。

1.2.2 CO₂浓度控制 该系统为自动控制系统,由7部分组成。即① Ventostat 8102 CO₂浓度测控仪(Made by Telaire Company, USA);②普通CO₂钢瓶;③减压表(内压0~16MPa,外压0.0~0.8 MPa);④电磁阀(二位二通,Q22×D-2);⑤继电器(5A, 24V AC);⑥变压器(24V, AC-DC);⑦通气管(直径8mm)。

供试棉花全天24h熏气。10:30~20:30,每20min自动记录一次CO₂浓度值,每日共计30次,其平均值作为该日CO₂浓度值。试验期间,1050 μl/L和700 μl/L CO₂浓度处理的实际控制浓度为1032.3±26.6 μl/L和705.0±33.8 μl/L,CK实测的CO₂浓度为387.4±25.3 μl/L。

1.2.3 蚜虫试验设置 棉花4叶期(即播种后15d),接种无翅成蚜于棉苗真叶的背面,每株5头。每天观察繁殖情况,当每株日产若蚜达5头后去除成蚜,若蚜作为第1代;第1代成蚜第1天产若蚜作为第2代;第2代成蚜第1天产若蚜作为第3代。每代取1日龄若蚜15头于指形管中,每管1头,置于对应的CO₂浓度环境中。每天喂以新鲜棉叶。每隔8h观察棉蚜的生长发育和繁殖,连续观察3代。

1.3 棉花试验指标测定

(1)棉株生长指标 测定株高,生物量(组织干重),叶绿素含量和能值4个棉花生长指标。叶绿素含量采用比色法测定^[23]。

(2)光合参数 测定单株叶面积,净光合率(Net Assimilation Rate, NAR),叶比重(Specific Leaf Weight, SLW)和叶面积系数(Leaf Area Ratio, LAR)4个光合参数。叶面积测定用CI-202型叶面积仪(英国ELE公司)。NAR,SLW和LAR计算见参考文献^[24]。

(3)营养成分和次生代谢物质 测定组织含水量,可溶性蛋白含量,游离氨基酸总量和游离脂肪酸含量作为棉花营养物质指标。组织含水量用烘干法(80℃,72h)。可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝法(Coomassie Blue Dye-blinding Method)^[25]。游离氨基酸测定:前处理用磺基水杨酸法,后用日立835型氨基酸自动分析仪测定。游离脂肪酸测定采用比色法测定(NEFA试剂盒,南京建成生物工程研究所产品)。

单宁含量和棉酚含量为棉花次生性代谢物质指标。单宁测定采用钨钼酸还原法^[26],棉酚测定采用Smith等方法^[27]。

(4)统计分析 用SAS6.12的方差分析(ANOVA)来比较。处理间的差异显著性用新复极差检验(Duncan检验)。数据分析前,先进行适当的数据转换,以满足方差分析的要求(即数据符合正态分布)。其中,对百分数进行反正弦转换,对棉花的株高、生物量等指标和棉蚜的繁殖量和历期等指标进行自然对数转换。

2 结果与分析

2.1 大气CO₂浓度升高对棉苗生长发育的影响

通过测定不同CO₂浓度下15日龄(15 days after planting, DAP)和30日龄(30DAP)棉苗的株高、生物量、叶绿素含量和能值可以看出,大气CO₂浓度增加有利于棉花的生长,提高生物产量和能值,增加其叶绿素含量,对棉苗的生长有利(表1)。单因子方差分析(One-way ANOVA)表明,除30DAP棉苗的生物量外,其它生长指标,如株高,生物量,叶绿素含量处理间差异都达到了显著水平(表1)。

2.2 大气CO₂浓度增加对棉苗光合作用的影响

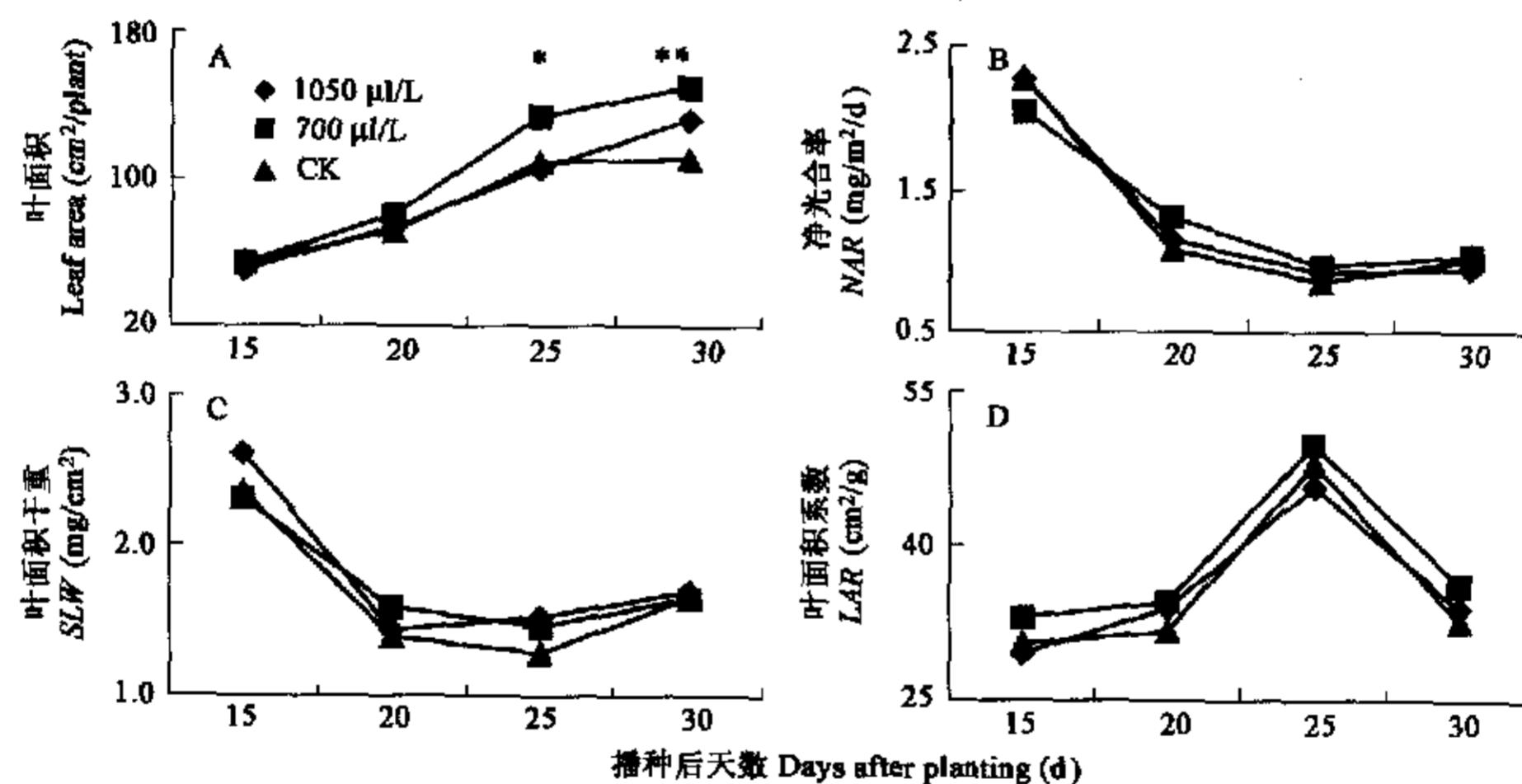


图1 大气CO₂浓度升高对棉花光合作用指标的影响

Fig. 1 Effects of elevated CO₂ on the indexes of cotton photosynthesis

NAR 净光合率 the net assimilation rate; SLW 单位叶面积干重 the specific leaf weight; LAR 叶面积系数 the leaf area ratio; * 和 ** 分别表示经单因子方差分析差异 * P<0.05 and ** P<0.01 by ANOVA

由图1大气CO₂浓度变化下,棉花的光合作用指标和随着棉苗日龄单株叶面积的增加而变化(图1):净光合率(NAR)和叶比重(SLW)有减小的趋势,而叶面积系数(LAR)的变化较为复杂。不同CO₂浓度处理间相比,CO₂浓度增加可提高单株叶面积、NAR、SLW和LAR。经双因子方差分析(Two-way ANOVA)可得,大气CO₂浓度升高可显著提高棉苗的单株叶面积和叶面积系数($P<0.01$)。此外,在棉苗生长的各个过程中,单株叶面积指标对大气CO₂浓度变化的反应最为敏感($P<0.01$)。用复极差检验,与CK(370 μL/L CO₂浓度处理)和1050 μL/L CO₂浓度处理相比,700 μL/L CO₂可显著提高25DAP和30DAP棉苗的单株叶面积($P<0.05$ 和 $P<0.01$)(图1A)。此外,1050 μL/L CO₂浓度处理30DAP的单株叶面积也显著高于对照($P<0.05$)。

2.3 大气CO₂浓度变化对棉苗化学成分的影响

大气CO₂浓度增加提高了光合作用、促进棉花的生长,也影响了棉株组织内的一些营养组分和次生代谢物质含量。随着大气CO₂浓度升高,棉苗含水量显著减少(图2A)。第1代棉蚜发生期,700 μL/L和1050 μL/L CO₂浓度处理棉苗组织含水量都显

表1 大气CO₂浓度增加对棉花株高、叶绿素含量和生物量的影响

Table 1 Effects of elevated CO₂ on cotton plant height, chlorophyll contents of and biomass

CO ₂ (μL/L)	株高 Height of plant (cm)	叶绿素含量 Chlorophyll (mg/g dry weight)	生物量 Plant biomass (g/plant)
播种后 15d 15d after planting, 15DAP			
CK	8.93±1.39 b	0.17±0.02 c	0.18±0.04 b
700	10.24±1.74 a	0.20±0.03 a	0.20±0.02 ab
1050	10.65±1.68 a	0.18±0.02 b	0.22±0.003 a
F values	5.62**	256.49**	2.99*
播种后 30d 30d after planting, 30DAP			
CK	9.45±1.68 b	0.18±0.03 c	0.32±0.11 a
700	11.54±2.33 a	0.21±0.04 a	0.41±0.10 a
1050	11.18±1.73 a	0.19±0.02 b	0.34±0.11 a
F values	4.61*	30.25**	1.99

* , ** 分别表示经方差分析CO₂对测定指标的影响达到了P<0.05和P<0.01的显著水平;同一日龄棉花,处理间字母不同表示经新复极差检验差异达到了显著水平(P<0.05) * P<0.05 and ** P<0.01 by ANOVA; Different letters after the Means ± Std denote significant differences between treatments (Duncan test, P<0.05)

著低于对照($P<0.05$)。在第2代和第3代棉蚜发生期,1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理的棉苗组织含水量也都显著降低($P<0.05$)。

通过对棉苗组织游离脂肪酸、可溶性蛋白和游离氨基酸含量的测定可得,CO₂浓度升高可明显增加组织内游离脂肪酸和游离氨基酸的含量(图2B和图2D),同时也降低可溶性蛋白含量(图2C)。第1代棉蚜发生期,1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理的游离氨基酸含量显著高于对照;第2代棉蚜发生期,700 $\mu\text{L}/\text{L}$ 和1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理的游离脂肪酸和游离氨基酸含量都显著高于对照($P<0.05$);第3代棉蚜发生期,700 $\mu\text{L}/\text{L}$ 和1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理棉苗的游离氨基酸含量同样都显著高于对照($P<0.05$),而1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ 浓度处理的游离脂肪酸含量也显著增加($P<0.05$)。图2C中,第1代棉蚜发生期,1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理的可溶性蛋白含量显著低于对照($P<0.05$);而第3代棉蚜发生期,700 $\mu\text{L}/\text{L}$ 和1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理的可溶性蛋白含量都显著减少($P<0.05$),其中,1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理又显著低于700 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理($P<0.05$)。

700 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理的棉苗单宁含量都显著高于对照($P<0.05$)(图2E);而1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理的单宁含量却降低了2.80%~9.34%,但降低的幅度未达到显著水平($P>0.05$)。随着大气CO₂浓度的升高棉苗组织的棉酚含量显著增加(图2F)。其中,在第2代和第3代棉蚜发生期,700 $\mu\text{L}/\text{L}$ 和1050 $\mu\text{L}/\text{L}$ CO₂浓度处理的棉酚含量都显著高于对照($P<0.05$)。

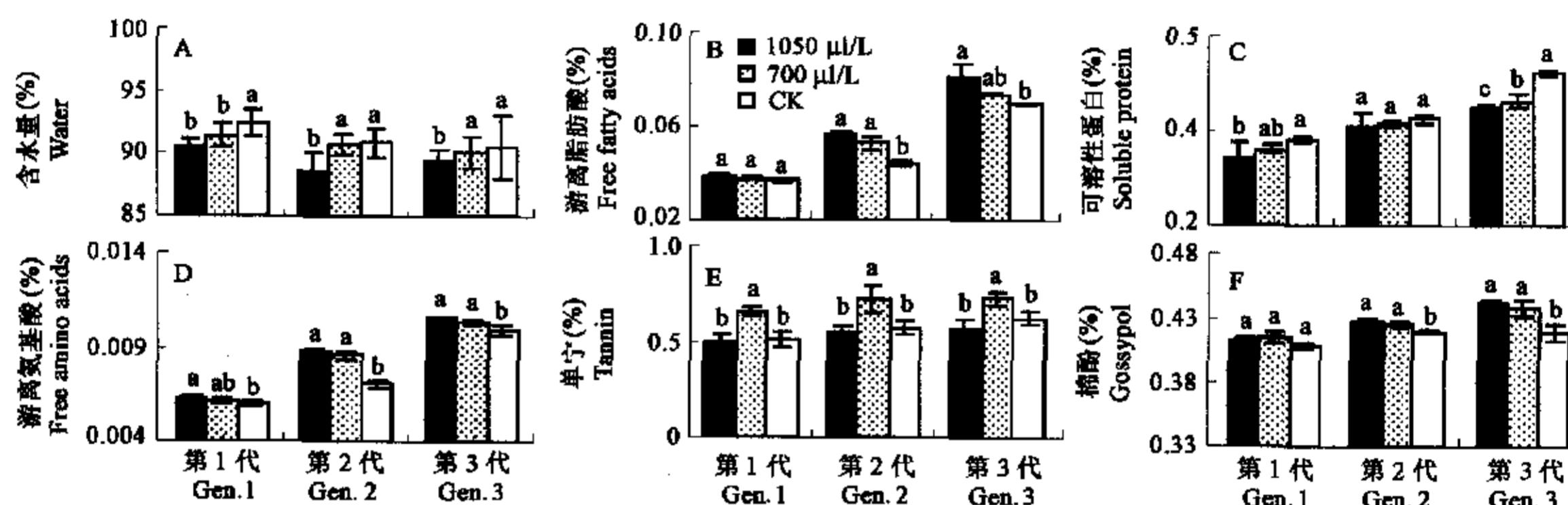


图2 大气CO₂浓度增加对棉苗内一些营养物质和次生代谢物质含量的影响

Fig. 2 Effects of elevated CO₂ on the contents of some nutrients and secondary-chemical components of cotton seedlings

2.4 影响棉蚜实验种群参数的因子分析

通过相关性分析,在所测的棉苗组织化学成分中游离脂肪酸,游离氨基酸,可溶性蛋白以及棉酚的含量与棉蚜实验种群的发育历期之间都存在显著的负相关关系(表2)。其中,游离脂肪酸和游离氨基酸含量都达到了极相关($P<0.01$),棉酚含量也达到了99%的相关水平($P<0.01$)。由表2还可看出,寄主植物组织含水量与棉蚜实验种群的繁殖力之间呈显著的负相关关系($P<0.05$),游离脂肪酸和游离氨基酸含量与棉蚜种群繁殖力之间呈显著正相关($P<0.05$),而棉酚含量与棉蚜实验种群繁殖力之间的正相关性达到了极显著水平($P<0.01$)。

表2 高CO₂浓度下棉蚜种群历期和繁殖力与棉花组织内一些化学物质含量的相关性分析(Pearson相关系数)

Table 2 Correlation analysis between duration/fecundity of *A. gossypii* and some chemical components of cotton plants in elevated CO₂ (Pearson correlation coefficients)

棉蚜种群参数 Indexes of cotton aphid	棉花组织内化学物质 Chemical components of cotton plant					
	组织含水量 Water content	游离脂肪酸 Free fatty acids	游离氨基酸 Free amino acids	可溶性蛋白 Soluble protein	单宁 Tannin	棉酚 Gossypol
历期 Longevity (d)	0.6136	-0.9826**	-0.9482**	-0.7797*	-0.0857	-0.8382**
繁殖力(头/蚜) Fecundity (heads/aphid)	-0.7029*	0.6811*	0.7164*	0.2313	0.3427	0.8660**

* $P<0.05$, ** $P<0.01$

3 讨论

随着人类使用矿物燃料和生产水泥等一系列工业活动的加剧,以及森林面积的锐减使全球CO₂的“源”和“汇”发生变化^[28],导致了大气CO₂浓度升高加剧。有关大气CO₂浓度升高对昆虫与植物相互关系的影响,国内外已有大量的研究。一般的观点认为,大气CO₂浓度升高可以直接和间接地作用于昆虫,其中以间接作用(通过影响寄主植物而间接作用于昆虫)为主^[29, 30]。对C₃植物(如:大豆、小麦、棉花、花生等),大气CO₂浓度增加可提高光合作用和生产力,但对C₄植物(如:玉米、高粱、甘蔗等)的影响较小^[31]。本试验也表明,CO₂浓度增加可提高棉花的光合作用、促进棉花生长,与前人的报道一致。

CO₂是植物进行光合作用的原材料,大气CO₂浓度升高可提高寄主植物的光合作用,使组织碳水化合物增加,含氮量降低,甚至改变了组织氨基酸的含量和组成^[8]。寄主植物中,碳水化合物的增加和氮含量的降低导致高的C/N比,而高的C/N比和低的含氮量意味着植物组织中低的蛋白含量及对植食性昆虫低的营养^[11]。有研究报道,咀嚼性食叶害虫对低蛋白和低含氮量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^[10]。本试验中,通过对棉苗一些营养组分的测定得出,CO₂浓度升高可显著提高游离脂肪酸和游离氨基酸的含量;同时,组织内可溶性蛋白含量降低。此外,CO₂浓度升高也会影响寄主植物中某些次生代谢物质的含量(如单宁和棉酚等)。Bezemer and Jones综合分析前人的研究报道得出,在15种植物中有13种植物的酚类物质含量增加,平均增加了31%;在试验的两种植物中有一种植物的萜烯类物质含量显著增加(42%)^[8]。而Dury等研究指出CO₂浓度增加和温度升高可以提高橡树叶片的丹宁含量^[28]。结果显示,大气CO₂浓度升高(705.0 μl/L和1032.3 μl/L CO₂浓度)可显著提高棉株内棉酚含量,其中,705.0 μl/L CO₂浓度也可显著提高组织内单宁的含量。

蚜虫种群对于大气CO₂浓度升高的反应具有种的特异性^[32]。Awmack等报道麦蚜 *Sitobion avenae* 在高浓度CO₂影响下,产卵期提前,繁殖力显著提高^[33]。而Smith在研究大气CO₂浓度增加对甘蓝蚜(*Brevicoryne brassicae*)种群的影响时指出,高浓度CO₂只是使繁殖提前,种群大小却未受影响^[34]。同年,Salt等报道,在高浓度CO₂环境中,两种蚜虫(*Aphis fabae fabae*和*Pemphigus populitransversus*)种群数量都增加了,但增加不显著^[35]。本试验通过分析棉蚜种群发生与寄主棉花营养物质和次生代谢物质含量的相关性得出,高CO₂下寄主棉花组织内游离脂肪酸和游离氨基酸含量的增加可导致棉蚜种群发育历期缩短,繁殖力提高。因此,随着未来大气CO₂浓度的增加,将有利于棉蚜的种群发生,即历期缩短,危害加重。

寄主植物蛋白含量的降低并没有延缓棉蚜种群的发育。相反,发育加快,且随着处理世代的增加,世代历期缩短的幅度加大。可见,蚜虫对于寄主植物营养价值的降低具有补偿行为。Abisogold等曾报道,桃蚜 *Acyrthosiphon pisum* 通过改变在寄主植物上的取食部位,或改变摄食率和营养代谢等弥补了CO₂升高所造成的寄主组织营养品质的降低^[36]。此外,蚜虫的某些共生菌(Symbionts)也可合成氨基酸等营养物质,从而补偿了寄主含氮量降低所导致的营养下降。作为次生代谢物质,高CO₂下寄主棉花组织内单宁和棉酚的增加并没有起到抗虫效果,既延缓发育降低繁殖力等^[37,38];相反,两者与棉蚜种群的历期和繁殖力之间均存在负相关性和正相关性,其中,棉酚相关性都达到了极显著水平($P<0.01$)。这也从另一个侧面反映出高CO₂环境里棉蚜种群发生量增加所导致的棉花诱导抗虫性的提高,即单宁和棉酚的量增加,其中,尤以棉酚为甚。

另一方面,植物组织蛋白含量和含氮量的降低对棉蚜取食行为的影响本文未做研究,今后应通过刺吸电位(EPG)来开展这方面的工作。此外,Awmack等通过嗅觉仪(Olfactometer)研究了高浓度CO₂对麦蚜(*Sitobion avenae*)寄主选择行为的影响,结果得出该种麦蚜趋向于取食高浓度CO₂处理的小麦^[33]。可见,大气CO₂浓度升高对植食性害虫寄主选择行为的影响也是今后研究的重点之一。

References:

- [1] Crane A, Liss P. Carbon dioxide, climate and the sea. *New Science*, 1985, **108**(1483):50~53.
- [2] Houghton R A, Meira Filho L G, Callander B A, eds. *Climate Change 1995. The Science of Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [3] Walker B H, Steffen W L. The nature of global change. In: Walker B H, W L Steffen, J Canadell, et al. eds. *The terrestrial biosphere and global change*. IGBP book series 4. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 1~18.
- [4] Wu K J. Effects of air CO₂ elevation on the relationship between plants and insects. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1993, **4**(2):198~202.
- [5] Pitelka L F. Ecosystem response to elevated CO₂. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, **9**:204~206.
- [6] Rogers H H, Dahlman R C, Krupa S V. Plant responses to CO₂ enrichment. *Vegetatio*, 1994, **104**:117~131.
- [7] Luo Y Q, Reynolds J, Wang Y P, et al. A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO₂]. *Global Change Biology*, 1999, **5**:143~156.
- [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.
- [9] Penuelas 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.
- [10] 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.
- [11] Nicolas G, Sillans D. Immediate and latent effects of carbon dioxide on insects. *Annual Review of Entomology*, 1989, **34**:97~116.
- [12] Roth S K and Lindroth R L. Elevated atmospheric CO₂: effects on phytochemistry, insect performance and insect-parasitoid interactions. *Global Change Biology*, 1995, **1**:173~182.
- [13] Watt A D, Whittaker J B, Docherty M, et al. The impact of elevated atmospheric CO₂ on insect herbivores. In: Harrington R and N E Stork eds. *Insects in a changing environment; symposium of the Royal Entomological Society*. Academic Press, London, 1995, 198~217.

- [14] Williams R S, Lincoln D E and Norby R J. Leaf age effects of elevated CO₂-grown white oak leaves on spring-feeding lepidopterans. *Global Change Biology*, 1998, **4**:235~246.
- [15] 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.
- [16] Awmack C S, Harrington R and Leather S R. Host plant effects on the performance of the aphid *Aulacorthum solani* (Kalt.) (Homoptera: Aphidiidae) at ambient and elevated CO₂. *Global Change Biology*, 1997, **3**:545~549.
- [17] Docherty M W, Hurst F A, D K Whittaker, et al. Responses of tree sap-feeding herbivores to elevated CO₂. *Global Change Biology*, 1997, **1**:51~59.
- [18] Zou Y D, Yang Y H, Zhang B W, et al. Relationship between inclusions of cotton plants, and population dynamics and wing differentiation of aphid, *Aphis gossypii* during cotton seedlings. *Entomological Knowledge*, 1991, **28**(1):14~17.
- [19] Wang K Y, Jiang X Y, Yu M Q, et al. Effects of feeding on different host plants on resistance to insecticides in the progeny of the cotton aphid. *Acta Entomologica Sinica*, 2001, **44**(4):469~475.
- [20] Liu X D, Zhang L J, Zhang X X, et al. Studies on cotton aphids, *Aphis gossypii* selectivity to host and its host-type. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(8):1281~1285.
- [21] Wu K J. Effects of air pollution on insect. *Entomological Knowledge*, 1988, **25**(2):122~127.
- [22] Zhang J, Yang H M, Lin J S, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on population dynamics of wheat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.). *Acta Entomologica Sinica*, 2002, **45**(4):477~481.
- [23] Arnon D I. Copper enzymes in chloroplasts. Polyphenoloxidases in Beta vulgaris. *Plant Physiol.*, 1949, **24**:1~15.
- [24] Douglas M, Kolodny H, Saunders J A, et al. Effects of simulated tobacco hornworm (Lepidoptera: Sphingidae) defoliation on growth dynamics and physiology of tobacco as evidence of plant tolerance to leaf consumption. *Environmental Entomology*, 1986, **15**(6):1137~1144.
- [25] Bradford M M. A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 1976, **72**:248~254.
- [26] Wang Z S, Dong S W, Gu, M F, et al. Analysis of tannin concentrations of some cotton varieties with resistance to pests. *Chinese Cotton*, 1987, **2**:22~24.
- [27] Smiths F H. Determination of gossypol in leaves, flowers and buds of Gossypium. *J. Am. Oil Chem. Soc.*, 1967, **44**:267~269.
- [28] Fang J Y ed. *Global Ecology-climate change and ecological response*. Beijing: CHEP and Springer, 2000.
- [29] Caulfield F, Bunce J A. Elevated atmospheric carbon dioxide concentration affects interactions between *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae and two host plant species outdoors. *Environmental Entomology*, 1994, **23**:999~1005.
- [30] Agrell J, McDonald E P, Lindroth R L. Effects of CO₂ and light on tree phytochemistry and insect performance. *Oikos*, 2000, **88**:259~272.
- [31] Tolbert N E, Zelitch R. Carbon metabolism. In: Lemon E R, ed. *CO₂ and Plants: The responses of Plant to Rising Levels of Atmospheric Carbon Dioxide*. Westview Press, Boulder, Co., 1983. 21~64.
- [32] Hughes L and Bazzaz F. Effects of elevated CO₂ on five plant-aphid interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2001, **99**:87~96.
- [33] Awmack C S, Harrington R, Leather S R, et al. The impacts of elevated CO₂ on aphid-plant interactions. *Aspects Applied Biology*, 1996, **45**:317~322.
- [34] Smith H. The effects of elevated CO₂ on aphids. *Antenna*, 1996, **20**:109~111.
- [35] Salt D T, Fenwick P and Whittaker J B. Interspecific herbivore interactions in a high CO₂ environment: root-and shoot-aphids feeding on Cardamine. *Oikos*, 1996, **77**:326~330.
- [36] Abisgold J D, Simpson S J and Douglas A E. Nutrient regulation in the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*: application of a novel geometric framework to sugar and amino acid composition. *Physiological Entomology*, 1994, **19**:95~102.
- [37] Wang CZ. Effects of gossypol and tannic acid on the growth and digestion physiology of cotton bollworm larvae. *Acta Phytophylacica Sinica*, 1997, **24**(1):13~18.
- [38] Fei X, Guo C Z, Huang Z Y, et al. Effects of gossypol content on the growth and development of cotton bollworm. *Cotton Sinica*, 1997, **24**(4):21.

参考文献:

- [4] 吴坤君. 大气中CO₂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.
- [18] 邹运鼎, 杨义和, 张炳旺, 等. 棉花苗期棉株内含物与棉蚜种群消长动态及蚜翅型分化的关系. 昆虫知识, 1991, **28**(1):14~17.
- [19] 王开运, 姜兴印, 仪美芹, 等. 取食不同寄主植物对棉蚜后代抗药性的影响. 昆虫学报, 2001, **44**(4):469~475.
- [20] 刘向东, 张立建, 张孝羲, 等. 棉蚜对寄主的选择及寄主专化性研究. 生态学报, 2002, **22**(8):1281~1285.
- [21] 吴坤君. 空气污染对昆虫的影响. 昆虫知识, 1988, **25**(2):122~127.
- [22] 张 钧, 杨惠敏, 林久生, 等. 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, 2002, **45**(4):477~481.
- [26] 王朝生, 董顺文, 奉明芳, 等. 几组棉花抗虫品种单宁含量分析. 中国棉花, 1987, **2**:22~24.
- [28] 方精云主编. 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.
- [37] 王琛柱. 棉酚和单宁酸对棉铃虫幼虫生长和消化生理的影响. 植物保护学报, 1997, **24**(1):13~18.
- [38] 费 跃, 郭长佐, 黄志勇, 等. 棉酚含量对棉铃虫生长发育的影响. 中国棉花, 1997, **24**(4):21.