

CO₂ 浓度升高对棉铃虫生长发育和繁殖的直接影响

吴 刚, 陈法军, 戈 峰*

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

摘要: 利用 CDCG-1 型密闭式动态 CO₂ 气室, 在人工饲料下研究了不同 CO₂ 浓度(750 μ L vs. 370 μ L) 对棉铃虫生长发育和繁殖的直接影响, 以及对棉铃虫幼虫体内营养物质和酶的含量。结果表明: (1) 高 CO₂ 浓度大气中生长的棉铃虫种群发育延缓, 单雌产卵量增加, 虫体重量减轻, 内禀增长率下降, 而对人工饲料的消耗量和粪便排泄量增加。与对照相比, 高 CO₂ 浓度下饲养的棉铃虫幼虫的发育历期延缓了 15.14% ($p < 0.01$), 幼虫的取食量增加了 8.03% ($p < 0.01$), 粪便量增加了 14.54% ($p < 0.05$)。 (2) 高 CO₂ 浓度可影响棉铃虫幼虫对人工饲料的利用效率。与对照相比, 在 750 μ L CO₂ 饲养下棉铃虫幼虫的相对消耗率、生长效率, 食物转化率和近似消化率均有所降低。 (3) 高 CO₂ 浓度还改变了棉铃虫幼虫体内的营养物质的含量和酶的活性。与对照比较, 750 μ L CO₂ 饲养下棉铃虫幼虫体内蛋白质和总氨基酸含量分别下降了 14.16% ($p < 0.01$) 和 28.40% ($p < 0.01$); 超氧化物歧化酶、乙酰胆碱酯酶和淀粉酶的活性分别增加了 26.43%、9.12% 和 40.17%, 而谷胱甘肽过氧化物酶的活性则下降了 20.25% ($p < 0.01$)。

关键词: CO₂; 棉铃虫; 直接影响; 生长发育; 繁殖

文章编号: 1000-0933(2006)06-1732-07 中图分类号: Q143, Q968, S435.622.1 文献标识码: A

Direct effects of elevated CO₂ on growth, development and reproduction of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* H bner

WU Gang, CHEN Fa-Jun, GE Feng* (State Key Laboratory of Integrated Management of Pests and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1732~ 1738.

Abstract: Direct impact of elevated CO₂ (750 μ L) on growth, development and reproduction of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (H bner) were examined in closed dynamic CO₂ chamber (CDCG-1) under artificial diet between CO₂ treatments. The results show that compared with ambient CO₂ (370 μ L), as untreated control, the life-span of *H. armigera* was delayed under elevated CO₂ (15.14%; $p < 0.01$), and *H. armigera* larvae under elevated CO₂ fed more artificial diet (8.03%; $p < 0.01$) and produced more frass (14.54%; $p < 0.05$) than those in the ambient CO₂. We also found that elevated CO₂ marginally influenced the artificial diet utilization efficiency of *H. armigera* larvae that decreased in relative growth rate (RGR), relative consumption rate (RCR), conversation efficiency (ECD) and approximate digestibility (AD). Our data also indicate that elevated CO₂ influenced nutritional substance contents and activity of some enzymes in *H. armigera* larvae. For the larve under the 750 μ L CO₂, their free fatty acid, SOD, TChE and AMS significantly increased, whereas their protein, total amino acid and GSH-PX significant decreased.

Key words: CO₂; *Helicoverpa armigera*; direct effect; growth; development; reproduction

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30571253)

收稿日期: 2005-01-31; 修订日期: 2006-01-20

作者简介: 吴刚(1976.2~), 男, 湖北武汉人, 博士生, 主要从事昆虫生态学研究. E-mail: wugang@ioz.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gef@panda.ioz.ac.cn

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

Received date: 2005-01-31; **Accepted date:** 2006-01-20

Biography: Wu Gang, Ph.D. candidate, mainly engaged in insect ecology. E-mail: wugang@ioz.ac.cn

人类活动对全球环境最显著的影响之一就是导致大气中 CO₂ 浓度急剧升高, 据报道, 目前的大气 CO₂ 浓度约为 360 $\mu\text{L/L}$, 比工业革命时升高了约 20%, 并以每年 1.5 $\mu\text{L/L}$ 的速度不断上升, 预计到 21 世纪可达到 700 $\mu\text{L/L}$ ^[1~4]。大气 CO₂ 浓度可影响植物的生长及其一系列的生理特征, 一般认为, CO₂ 可增加植物的叶面积、地上生物量、光合作用效率, 进而导致碳水化合物的增加和提高对水分的利用效率^[5~10], 同时, 高 CO₂ 浓度可显著降低植物叶片的含氮量, 改变植物的化学防御物质等^[11], 进而影响植食性昆虫对食物的利用^[12, 13]。

大气 CO₂ 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 CO₂ 对昆虫的呼吸代谢和体内某些生理活动的影响^[14], 大气 CO₂ 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。植物在高 CO₂ 浓度条件下体内化学物质的改变对咀嚼危害的昆虫发生不利, 可导致植食性昆虫对食物的取食量增加, 体重、繁殖量降低、世代周期延长等^[15~20]。一般情况下, 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, 从而有可能导致昆虫对作物的为害加重。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) 以及氮的利用(RNCR 和 NUE) 来响应 CO₂ 浓度的增加^[21~23]。但是具有不同取食习性 & 行为习性的昆虫对于大气 CO₂ 浓度增加的响应不同^[24]。

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (H. bner) 是棉花的主要害虫, 食性杂、危害重。有关高大气 CO₂ 环境下, 通过作物营养成分及次生代谢物质含量的变化间接地对棉铃虫幼虫的取食、生长发育和繁殖及营养利用等的间接影响已有报道^[25~27], 但有关大气 CO₂ 浓度升高对棉铃虫的直接影响还未见报道。通过研究高大气 CO₂ 浓度下棉铃虫的生长发育、繁殖、营养利用, 及其体内营养物质含量和代谢酶的活性变化, 旨在探索未来 CO₂ 浓度升高的环境中棉铃虫的种群发生动态, 为明确高大气 CO₂ 环境下棉田棉铃虫的种群发生规律及其综合治理提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

棉铃虫为实验种群, 由中国科学院动物研究所昆虫生理实验室提供。以人工饲料饲养, 饲料配方参照 Wu & Gong 的配方^[28]。棉铃虫幼虫孵化后即转移至人工气候箱(HPG280H 型, 哈尔滨东联电子公司)内饲养, 人工气候箱的温度: 白天(28.0 $\pm$ 1.0) $^{\circ}\text{C}$, 夜间(26.0 $\pm$ 1.0) $^{\circ}\text{C}$ 。湿度: 60% $\leq RH \leq$ 80%。光周期: L:D= 14:10 (L, 8:30~ 22:30; D, 22:30~ 8:30)

1.2 试验方法

1.2.1 试验处理的设置 设置两个大气 CO₂ 浓度, 即当前的大气 CO₂ 浓度(370 $\mu\text{L/L}$) 和高出当前近 1 倍的 CO₂ 浓度(750 $\mu\text{L/L}$) 2 个处理。每个 CO₂ 浓度处理中, 用培养皿(直径: 高度 = 9 cm: 1 cm) 单头饲养 20 头棉铃虫幼虫, 重复 3 次。每天晚上 18:00 更换人工饲料, 并用 1/10000 精度电子天平称取更换的新鲜人工饲料、取食后的人工饲料、棉铃虫幼虫体重、排出的粪便的鲜重。同时每天收集棉铃虫幼虫排出的粪便和取食后的人工饲料, 用烘箱烘干(80 $^{\circ}\text{C}$, 72 h) 至恒重, 在天平上称量干重。

1.2.2 CO₂ 浓度控制 CO₂ 浓度控制为自动控制系统, 由 7 部分组成, 详见陈法军等文献^[29]。供试棉铃虫全天 24h 通气。在 10:30~ 20:30, 每 20 min 自动记录 1 次 CO₂ 浓度值, 每日共计 30 次, 其平均值作为该日 CO₂ 浓度值。

1.3 棉铃虫生长发育及繁殖力指标的测定

1.3.1 棉铃虫生活史参数的测定 将初孵幼虫接入配好的人工饲料上, 每天观察记录棉铃虫幼虫发育历期即为幼虫孵化当天至化蛹前的时间间隔。幼虫体重取预蛹前的最大体重值, 蛹重则以化蛹后第 2 天称量的体重为准, 成虫的体重则以羽化当天未吸食蜂蜜前的体重为准。每天 18:00 后定时进行称量记录, 记录棉铃虫幼虫蜕皮、化蛹日期、羽化日期、成虫雌雄性别及称量幼虫体重、蛹重。

棉铃虫羽化后, 放于交配笼(30 cm $\times$ 30 cm $\times$ 40 cm) 内进行集体交配, 3d 后, 将成虫雌、雄配对放入一次性

塑料杯(直径:高=10 cm:15 cm)中,杯口用新鲜脱脂棉纱覆盖,以 10% 的蔗糖水饲喂成虫。每天调查棉铃虫的产卵量,定时更换新的脱脂棉纱,并计算种群的内禀增长率(Innate rate of increase, 计算公式见表 1)。

1.3.3 棉铃虫幼虫的营养效应指标 本试验采用 6 个营养利用指标(计算公式见表 1),即平均相对生长率(Mean relative growth rate, $MRGR$)^[30],相对生长率(Relative growth rate, RGR)、相对消耗率(Relative consumption rate, RCR)、毛转化率(Efficiency of conversion of ingested food, ECI)、净转化率(Efficiency of conversion of digested food, ECD)和近似消化率(Approximate digestibility, AD)^[31, 32]。

1.4 棉铃虫体内营养物质含量和酶活性的测定

取不同 CO₂ 浓度处理中的老熟幼虫(4~5 龄),测定其体内蛋白质、总氨基酸和游离脂肪酸含量,以及超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶、乙酰胆碱酯酶和淀粉酶的活性。测定方法均采用试剂盒测定(南京建成生物制剂公司)。

1.5 统计分析

用 SAS6.12 (SAS Institute Inc. USA, 1996) 统计分析软件分析处理间试验数据的显著性差异。处理间的差异显著性用 t 检验(PROC TTEST)。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,对棉铃虫的发育历期、繁殖量及营养物质含量和酶活性等指标进行自然对数转换。

2 结果与分析

2.1 棉铃虫种群的发育历期、繁殖力和内禀增长率

随着饲养箱内 CO₂ 浓度的增加,棉铃虫幼虫、蛹、成虫的发育历期有延缓的趋势,种群的内禀增长率降低,但成虫单雌产卵量增加(图 1)。与对照组比较,高 CO₂ 浓度下饲养的棉铃虫幼虫发育历期延缓了 15.14%(图 1(A)),蛹的历期延缓了 1.87%(图 1(B)),成虫的历期延缓了 1.20%(图 1(C))。单雌产卵量增加了 7.87%(图 1(D)),种群的内禀增长率降低了 2.03%(图 1(E)),幼虫成活率降低了 4.35%(图 1(F))。但 t 检

表 1 各指标计算公式

Table 1 The calculation of index	
测定指标	计算公式
内禀增长率 rm	$rm = (\ln R_0) / T$
相对生长率 RGR (mg/(g·d))	$RGR = (W_2 - W_1) / P$
平均相对生长率 $MRGR$	$MRGR = (\log W_2 - \log W_1) / t$
相对消耗率 RCR (mg/(g·d))	$RCR = Q / P$
毛转化率 ECI (%)	$ECI = [(W_2 - W_1) / Q] \times 100$
净转化率 ECD (%)	$ECD = [(W_2 - W_1) / (Q - F)] \times 100$
近似消化率 AD (%)	$AD = [(Q - F) / Q] \times 100$

R_0 —净生殖率 Net growth rate; T —世代平均时间 The average generation time; W_1 —幼虫孵化体重 The initial larval body weight (g); W_2 —幼虫最终体重 The final larval body weight (g); t —幼虫自孵化到幼虫化蛹前时间间隔 Days from the initial to the final (d); P —幼虫每天平均重量 Average g insect body weight per day; Q —幼虫期取食量 (mg) artificial diet ingested; F —幼虫期排粪量 Mg frass produced

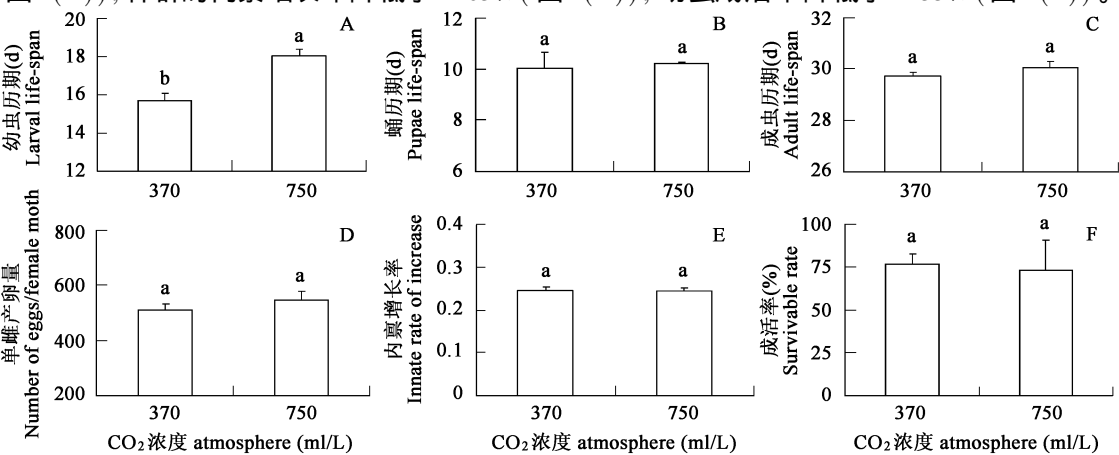


图 1 不同 CO₂ 浓度处理下棉铃虫幼虫(A)、蛹(B)、成虫(C) 历期、单雌产卵量(D) 和种群的内禀增长率(E) 及成活率(F)

Fig. 1 Larval (A), pupal (B), adult moth (C) life-span (days), number of eggs laid per female moth (D), intrinsic rate of increase (E) and survival rate (F) of cotton bollworm *H. armigera* reared in ambient and double-ambient CO₂ atmosphere

验表明, CO₂ 浓度处理间除棉铃虫幼虫的发育历期有显著差异($|t| = 8.1665$, $d.f. = 4$, $p = 0.012$)外, 棉铃虫蛹、成虫发育历期, 成虫单雌产卵量、种群的内禀增长率及幼虫成活率均无显著差异。

2.2 棉铃虫个体体重和种群的平均相对生长率

图2结果表明, 饲养在高 CO₂ 浓度下的棉铃虫幼虫、蛹、成虫的体重均降低。与对照组比较, 高 CO₂ 浓度下的幼虫体重降低了 1.61%(图 2(A)), 蛹的体重降低了 3.63%(图 2(B)), 成虫的体重降低了 3.24%(图 2(C)), 种群的平均相对生长率下降了 6.98%(图 2(D))。t 检验显示, 棉铃虫个体体重和种群的平均相对生长率处理间无差异显著($p > 0.05$)。

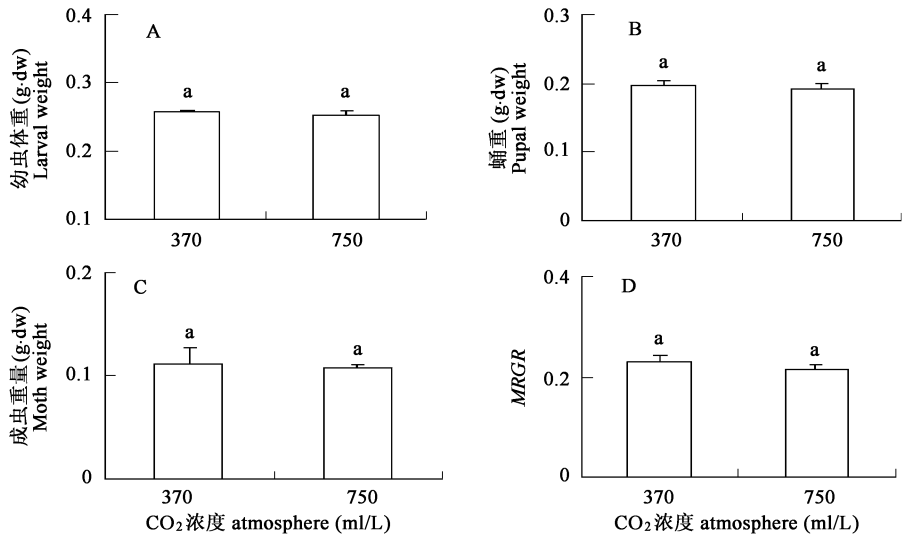


图 2 不同 CO₂ 浓度饲养下棉铃虫幼虫(A)、蛹(B)、成虫(C) 体重和平均相对生长率(D)

Fig. 2 Larval (A), pupal (B), adult moth (C) body weight (g dw) and mean relative growth rate (MRGR, D) of cotton bollworm *H. amigera* reared in ambient and double ambient CO₂ atmosphere

2.3 大气 CO₂ 浓度升高对棉铃虫幼虫营养效应的影响

与对照组比较, 饲养在高 CO₂ 浓度下的棉铃虫幼虫取食量增加了 8.03%(图 3(A)), 粪便量增加了 14.54%(图 3(B))。t 检验表明, 棉铃虫幼虫的取食量($|t| = 4.9048$, $d.f. = 4$, $p = 0.008$)和粪便量($|t| =$

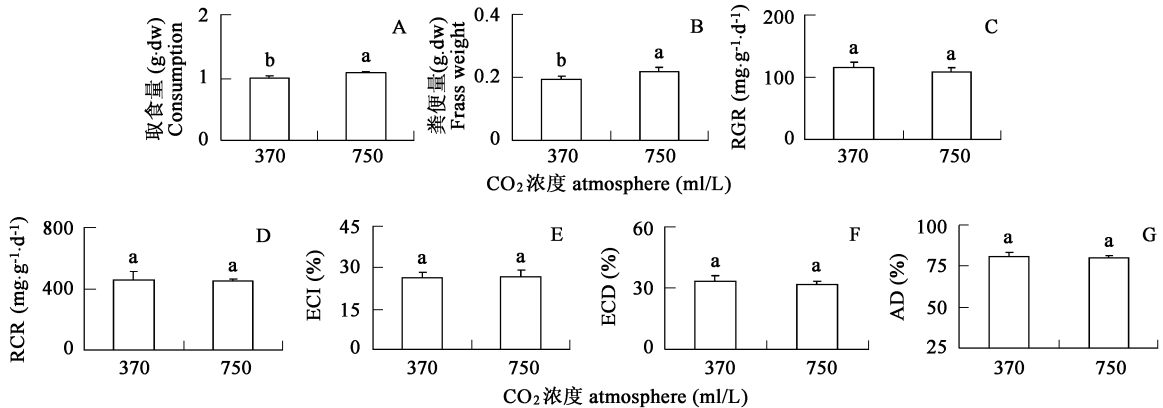


图 3 不同 CO₂ 浓度处理下棉铃虫幼虫的取食量(A), 粪便量(B), 相对生长率(C), 相对消耗率(D), 生长效率(E), 食物转化率(F) 和近似消化率(G)

Fig. 3 Consumption (A), frass (B), relative growth rate (RGR, C), relative consumption rate (RCR, D), efficiency of conversion of ingested food (ECI, E), efficiency of conversion of digested food (ECD, F), and approximate digestibility (AD, G) of cotton bollworm (*H. amigera*) larvae reared in ambient and double-ambient CO₂ atmosphere

3.0533, d.f. = 4, $p = 0.0378$) 在 2 个 CO₂ 浓度处理间差异均显著。

两个 CO₂ 浓度处理的棉铃虫幼虫相对生长率(*RGR*, 图 3(C)), 相对消耗率(*RCR*, 图 3(D)), 生长效率(*EI*, 图 3(E)), 食物转化率(*ECD*, 图 3(F)) 和近似消化率(*AD*, 图 3(G)) 存在差异。与对照组相比, 750 μL CO₂ 饲养下棉铃虫幼虫的 *RGR*、*RCR*、*ECD* 和 *AD* 分别降低了 6.12%、2.80%、3.52%、0.79%, 而 *RCT* 提高了 0.5%。经 *t* 检验, 处理间棉铃虫相对生长率、相对消耗率、生长效率、食物转化率、近似消化率差异均未达到显著水平($p > 0.05$)。

2.4 大气 CO₂ 浓度升高对棉铃虫幼虫体内营养物质和酶活性的影响

在高 CO₂ 浓度下饲养的棉铃虫幼虫体内的蛋白质和总氨基酸含量分别下降了 14.16% 和 28.40%。*t* 检验表明, 棉铃虫幼虫体内蛋白质($|t| = 9.0396$, d.f. = 4, $p = 0.008$) 和总氨基酸含量($|t| = 11.2103$, d.f. = 4, $p = 0.004$) 在处理间均存在着显著的差异。尽管在 750 μL CO₂ 饲养下棉铃虫幼虫体内游离脂肪酸含量较对照组增加了 1.93%, 但经 *t* 检验, 2 个 CO₂ 浓度处理间差异不显著(表 2)。

棉铃虫幼虫体内超氧化物歧化酶、谷胱甘肽过氧化物酶、乙酰胆碱酯酶和淀粉酶活性在处理间也存在差异。与对照组相比, 750 μL CO₂ 饲养下的棉铃虫幼虫体内的超氧化物歧化酶、乙酰胆碱酯酶、淀粉酶分别增加了 26.43%、9.12% 和 40.17%, 而谷胱甘肽过氧化物酶下降了 20.25%。*t* 检验显示, 只有谷胱甘肽过氧化物酶在处理间存在显著差异($|t| = 8.6875$, d.f. = 4, $P = 0.001$)

3 讨论

大气 CO₂ 浓度升高对昆虫的影响可分为直接影响和间接影响, 目前研究主要集中于 CO₂ 浓度升高对昆虫的间接影响, 结果显示, 咀嚼性食叶昆虫在 CO₂ 浓度升高的情况下, 会通过增加取食来补偿高的 CO₂ 浓度影响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没有受到影响^[33-35]。大量的研究还表明, 不同龄期及不同世代的昆虫对 CO₂ 浓度变化的响应不同。

Williams 等发现, 舞毒蛾(*Lymantria dispar* L.) 的老熟幼虫的生长发育和取食对 CO₂ 浓度增加更敏感^[23]。Brooks 等研究连 3 个世代的叶甲(*Gastrophysa viridula*) 对高浓度 CO₂ ($\text{CO}_2 = 600 \times 10^{-6}$) 的响应显示第 2 代雌蛾的产卵量比第 1 代的少 30%^[12]。本研究表明, 在高的 CO₂ 环境中饲养的棉铃虫幼虫发育延缓, 虫体重量降低, 对 CO₂ 浓度响应更大, 即未来高的 CO₂ 大气环境直接对棉铃虫种群产生不利的影响。值得注意的是, 高的 CO₂ 大气环境中, 棉铃虫幼虫的取食量和排粪量增加, 这有可能加重棉铃虫在未来环境中对作物的为害。

可溶性蛋白和氨基酸是昆虫的基本营养成分。本研究表明, 高大气 CO₂ 浓度环境中(750 μL) 棉铃虫幼虫体内蛋白质和总氨基酸含量分别下降了 14.16% ($p < 0.01$) 和 28.40% ($p < 0.01$), 说明在未来高的 CO₂ 大气环境中, 高的 CO₂ 可导致棉铃虫幼虫体内的营养物质显著下降, 从而对棉铃虫的生长发育产生不利的影响。另外, 高大气 CO₂ 浓度环境可影响棉铃虫幼虫体内的酶活性。其中, 棉铃虫幼虫体内的谷胱甘肽过氧化物酶在高的 CO₂ 浓度环境中下降了 20.25% ($p < 0.01$)。由于谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-PX) 是机体内广泛存在的一种重要的过氧化物分解的酶, 它特异地催化还原型谷胱甘肽(GSH) 对过氧化物的还原反应, 可以

表 2 不同 CO₂ 浓度处理下棉铃虫幼虫体内的营养物质和酶的含量
Table 2 Contents of some nutritional substances and activities of some enzymes in cotton bollworm (*H. armigera*) larvae body reared in ambient and double ambient CO₂ atmosphere

营养物质和酶活性 Nutritional substance and active enzyme	CO ₂ 浓度 CO ₂ levels	
	370(μL)	750(μL)
蛋白质 Protein(g/L)	0.334±0.004a	0.287±0.004b
游离脂肪酸 Dissociate fatty acid(μmol/g protein)	1503.2±19.8a	1532.2±26.6a
总氨基酸 Total amino acid(μmol/ml)	175.6±1.6a	125.0±4.1b
超氧化物歧化酶 SOD (U/mg protein)	350.0±22.9a	442.5±40.1a
谷胱甘肽过氧化物酶 GSH-PX (活力单位)	83.0±8.2a	66.2±15.5a
乙酰胆碱酯酶 TChE (U/mg protein)	1.27±0.03a	1.38±0.04a
淀粉酶 AMS (μ/dl)	232.4±0.5b	325.8±12.0a

每行中, 字母不同表示处理间差异达到了显著水平(新复极差检验, $p < 0.05$) Within a low, different letters show significant different between treatments by Duncan test, $p < 0.05$

起到保护细胞膜结构和功能完整的作用。本研究中,高 CO₂ 浓度饲养条件可显著降低棉铃虫幼虫体内谷胱甘肽过氧化物酶含量,推测其可影响棉铃虫幼虫体内蛋白质和总氨基酸含量。

本实验表明,高的大气 CO₂ 环境对棉铃虫个体的生长发育和取食存在着显著性差异,说明未来 CO₂ 浓度升高条件下,棉铃虫个体可加重对农作物的危害。然而,本试验仅研究了高 CO₂ 浓度(750 μ/L)下,棉铃虫一个世代的生长发育、繁殖、营养物质和酶含量对未来高 CO₂ 浓度的响应,对棉铃虫连续多个世代是否也对高 CO₂ 浓度存在着响应还有待进一步研究。

References:

- [1] Collins S, Bell G. Phenotypic consequences of 1000 generations of selection at elevated CO₂ in a green alga. *Nature*, 2005, 431: 566~ 569.
- [2] Klironomos J N, Allen M F, Rilling M C, *et al.* Abrupt rise in atmospheric CO₂ overestimates community response in a model plant-soil system. *Nature*, 2005, 433: 621~ 624.
- [3] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate Change. The Scientific Basis. WGI Contribution to the IPCC Third Assessment Report. 2001, Cambridge University Press, Cambridge.
- [4] Hughes M, Bazzaz F A. Effects of elevated CO₂ on five plant-aphid interactions. *Entomol Exp Appl*, 2001, 99: 87~ 96.
- [5] Curtis P S, Wang X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia (Berl.)*, 1998, 177~ 186.
- [6] Luo Y Q, Reynolds J, Wang Y P. A search for predictive understanding of plant responses to elevated CO₂. *Global Change Biol*, 1999, 5: 143~ 156.
- [7] Masle J. The effects of elevated CO₂ concentrations on cell division rates, growth patterns, and blade anatomy in young wheat plants are modulated by factors related to leaf position, vernalization, and genotype. *J. Plant Physiol*, 2000, 4: 1399~ 1415.
- [8] Lin J S, Wang G X. Double CO₂ could improved the drought tolerance better in sensitive cultivars than in tolerant cultivars in spring wheat. *Plant Sci*, 2002, 163: 627~ 637.
- [9] Paul D, Graham H, Debra C, *et al.* Elevated atmospheric stimulates aboveground biomass in a fire-regenerated scrub-oak ecosystem. *Global Change Biol*, 2002, 8: 90~ 103.
- [10] Ma X Q, Liu A Q, Shao W. On effects of increased atmospheric CO₂ on forest ecosystems. *Journal of Fujian College of Forestry*, 1996, 16(2): 177~ 182.
- [11] 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.
- [12] Brooks G L, Whittaker J B. Responses of multiple generation of *Gastrophysa viridula*, feeding on *Rumex obtusifolius*, to elevated CO₂. *Global Change Biol*, 1998, 4: 63~ 75.
- [13] Bazzaz F A. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, 21: 167~ 196.
- [14] Deng Y X, Zhao Z M, Li L S. Control of high CO₂ concentrations on *Rhizopertha dominica* and *Tribolium confusum*. *Grain Storage*, 2002, 31: 43~ 56.
- [15] Veteli T O, Kuokkanen K, Julkunen-Tiitö R. Effect of elevated CO₂ and temperature on plant growth and herbivore defensive chemistry. *Global Change Biol*, 2002, 8: 1240~ 1252.
- [16] Goverde M, Bazin A, Shykoff J A. Influence of leaf chemistry of *Lotus corniculatus* (Fabaceae) on larval development of *Polymatus icarus* (Lepidoptera, Lycaenidae): effects of elevated CO₂ and plant genotype. *Funct Ecol*, 1999, 13: 801~ 810.
- [17] Roth S K, Lindroth R L. Effects of CO₂-mediated changes in paper birch and white pine chemistry on gypsy moth performance. *Oecologia*, 1994, 98: 133~ 138.
- [18] Roth S K, Lindroth R L. Elevated atmospheric CO₂ effects on phytochemistry, insect performance and insect parasitoid interaction. *Global Change Biol*, 1995, 1: 173~ 182.
- [19] Lindroth R L, Roth S K, Volin J C. CO₂-mediated changes in aspen chemistry: effects on gypsy moth performance and susceptibility to virus. *Global Change Biol*, 1997, 3: 279~ 289.
- [20] Traw M B, Lindroth R L, Bazzaz F A. Decline in gypsy moth (*Lymantria dispar*) performance in an elevated CO₂ atmosphere depends upon host plant species. *Oecologia*, 1996, 108: 113~ 120.
- [21] Roth S K, Lindroth R L. Elevated atmospheric CO₂: effects on phytochemistry, insect performance and insect-parasitoid interactions. *Global Change Biol*, 1995, 1: 173~ 182.
- [22] Watt A D, Whittaker J B, Docherty M. The impact of elevated atmospheric CO₂ on insect herbivores. In: Harrington R and N E Stork (ed.), *Insects in a changing environment: symposium of the Royal Entomological Society*. Academic Press, 1995, London, 198~ 217.
- [23] 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 Biol*, 1994, 2: 113~ 120.

1998, 4: 23~ 246.

- [24] Cannon R J C. The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. *Global Change Biol*, 1998, 4: 785~ 796.
- [25] Chen F J, Wu G, Ge F. Growth, development and reproduction of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hübner) reared on milky grains of wheat grown in elevated CO₂ concentration. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47 (6): 774~ 779.
- [26] Chen F J, Wu G, Ge F. Impacts of elevated CO₂ on the population abundance and reproductive activity of aphid *Sitobion avenae* Fabricius feeding on Spring wheat. *J. Appl Entomol*, 2004, 128(9): 723~ 730.
- [27] Chen F J, Wu G, Ge F, *et al.* Effects of elevated CO₂ and transgenic Bt cotton on plant chemistry, performance and feeding of an insect herbivore, cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hubner). *Entomol Exp Appl*, 2005, 115: 341~ 350.
- [28] Wu K J, Gong P Y. A new and practical artificial diet for the cotton bollworm. *Entomologia Sinica*, 1997, 4 (3): 277~ 282.
- [29] Chen F J, Ge F. A climatic for controlling CO₂ concentration —CDCG-1 chamber. *Entomological Knowledge*, 2004, 41(3): 279~ 281.
- [30] Viskari E L, Surakka J, Pasanen P. Responses of spruce seedling (*Picea abies*) to exhaust gas under laboratory conditions-I plant-insect interaction. *Environ Pollut*, 2000, 107: 89~ 98.
- [31] Waldhauer G P. The consumption and utilization of food by insect. *Advances in Insect Physiology*, 1968, 5: 229 ~ 288.
- [32] Scriber J M, Slansky F. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 1981, 26: 183 ~ 211.
- [33] 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] 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. *Environ Entomol*, 1984, 13 (6): 1527~ 1530.
- [35] Lincoln D E. Response of an insect herbivore to host plants grown in carbon dioxide enriched atmosphere. *Oecologia*, 1986, 69: 556~ 560.

参考文献:

- [10] 马祥庆, 刘爱琴, 邵文. 大气 CO₂ 增加对森林生态系统影响研究综述. *福建林学院学报*, 1996, 16(2): 177~ 182.
- [25] 陈法军, 吴刚, 戈峰. 在高 CO₂ 浓度下生长的小麦对棉铃虫生长发育和繁殖的影响. *昆虫学报*, 2005, 00: 00~ 00.
- [29] 陈法军, 戈峰. 一套用于研究 CO₂ 浓度增加对植物-昆虫相互作用影响的设备——CDCG-1 型密闭式动态 CO₂ 气室. *昆虫知识*, 2004, 41 (3): 279~ 281.