

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

陈法军, 吴 刚, 戈 峰*

(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: 通过室内饲养实验研究了在高 CO₂ 浓度(738.8 ± 25.7 μL/L)中生长的小麦对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 生长发育、繁殖以及营养效应的影响。结果表明: (1) 取食高 CO₂ 浓度大气中生长的麦粒的棉铃虫对食料的取食量和粪便排泄量增加, 与对照相比, 取食量和粪便排泄量分别增加 46.3% ($P < 0.05$) 和 37.8%; (2) 大气 CO₂ 浓度增加影响了麦粒中的营养成分的含量, 其中, 可溶性蛋白、游离氨基酸、葡萄糖和总糖的含量及碳氮比(C:N)都显著增加, 果糖和粗蛋白的含量都显著降低; (3) 大气 CO₂ 浓度升高所导致的麦粒营养成分的变化影响了棉铃虫幼虫的食物利用效率, 与对照组相比, 棉铃虫幼虫对食物的毛转化率和净转化率分别降低 27.2% 和 25.4%, 对食物的相对取食率则显著提高 58.8% ($P < 0.01$)。据此推测, 未来高 CO₂ 浓度的大气环境会降低春小麦的营养价值, 从而影响棉铃虫的生长发育, 加重其对小麦的危害。

关键词: 棉铃虫; CO₂; 春小麦; 生长; 发育; 繁殖; 营养效应

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2004)06-0774-06

Growth, development and reproduction of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) reared on milky grains of wheat grown in elevated CO₂ concentration

CHEN Fa-Jun, WU Gang, GE Feng* (State Key Laboratory of Integrated Management of Pests and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: Impacts of the rising CO₂ concentration atmosphere on growth, development, reproduction and nutritional efficiency of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hübner) reared on spring wheat in the cotton region of Northern China were studied through laboratory experiment with collected milky grains (as diets) from spring wheat grown in 370 μL/L CO₂ treatment (factually 382.4 ± 24.8) and 750 μL/L CO₂ treatment (factually 738.8 ± 25.7) in open-top chambers. The results indicated: (1) As reared on grains of elevated CO₂-grown spring wheat, the larvae of cotton bollworm fed more grains and produced more frass. Compared with CK, food ingestion and frass produced by bollworm larvae increased by 46.3% ($P < 0.05$) and 37.8% respectively. (2) Elevated CO₂ affected the nutritional constituents of grains. Significant increases were found in soluble protein, free amino acids, glucose, amylase, TSCs and ratio of TSCs: GP (gross protein) and significant decreases in fructose and gross protein compared to CK. (3) The changes in grain nutritional constituents owing to elevated CO₂ influenced the diet-utilization efficiency of bollworm larvae. Decreases were found in efficiency of conversation of ingested food (ECI) and digested food (ECD) of bollworm larvae fed on grains of elevated CO₂-grown spring wheat by 27.2% and 25.4% respectively, and significant ($P < 0.05$) increase in relative consumption rate (RCR) by 58.8% compared with those of larvae fed on grains of ambient CO₂-grown spring wheat. So elevated CO₂ may cause adverse impacts on nutritional values of milky grains for the development and growth of cotton bollworm, *H. armigera*, and the larvae may consume more wheat grains and cause in heavier damage in the rising CO₂

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

作者简介: 陈法军, 男, 1975年5月生, 山东济南人, 博士生, 主要从事昆虫生态学方面的研究, E-mail: chen-fajun@163.com

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

收稿日期 Received: 2004-04-16; 接受日期 Accepted: 2004-09-10

concentration atmosphere in future.

Key words: *Helicoverpa armigera*; CO₂; spring wheat; growth; development; reproduction; nutritional efficiency

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 (Keeling *et al.*, 1976; IPCC, 1992)。IPCC(2001)报告, 预计本世纪末大气中的 CO₂ 浓度可能加倍, 达到 700 $\mu\text{L/L}$ 左右, 将导致全球平均温度升高 1.5℃ ~ 5.0℃。大气 CO₂ 浓度增加有利于提高植物的光合作用和生产力 (Rogers *et al.*, 1994; Luo *et al.*, 1999), 从而对整个陆地生态系统产生极其深远的影响。就昆虫与植物的关系而言, CO₂ 浓度增加会影响植物的化学组分和营养品质 (Luo *et al.*, 1999; Penuelas *et al.*, 2002), 进而对植食性昆虫的种群动态和危害产生重要影响 (Nicolas and Sillans, 1989; 吴坤君, 1993; Bezemer and Jones, 1998)。

一般而言, 在高 CO₂ 浓度下生长的植物合成的碳水化合物增加, 含氮物质的比率相对降低, C:N 比升高, 对大多数植食性昆虫的种群发生是不利的 (Watt *et al.*, 1995), 在这种情况下, 它们的主要反应是增加取食, 延缓发育 (Scriber, 1982)。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 是棉花的主要害虫, 食性杂、危害重, 在华北地区每年发生 4 代, 第 1 代主要为害小麦 (董晋明和杜思强, 1995; 何运转等, 1996), 小麦收获后则转移到棉田为害 (罗瑞梧等, 1990; 王东升等, 1998)。可见, 麦田 1 代棉铃虫是全年棉铃虫的主要虫源。无论从综合治理的原则出发, 还是从区域生态调控的角度考虑, 研究小麦对棉铃虫的生长发育和繁殖的影响, 都有十分重要的现实意义。关于棉铃虫取食对小麦的为害特点报道较多 (谭维嘉等, 1993; 谢宝瑜等, 1994; 董晋明和杜思强, 1995; 何运转等, 1996; 王东生等, 1998), 涉及小麦营养成分对棉铃虫幼虫取食、生长发育和繁殖以及营养效应的报道却很少 (吴坤君和李明辉, 1992, 1993; 王学林等, 2001)。在高 CO₂ 环境中生长的小麦叶片的氮含量降低, C:N 比显著提高 (廖建雄和王根钎, 2000), 麦粒中蛋白质、氨基酸和脂肪等含量升高 (王春乙等, 2000), 都可能影响棉铃虫的生长发育和繁殖。

有关大气 CO₂ 浓度升高对鳞翅目昆虫影响的研究很多 (Williams *et al.*, 1998, 2000; Goverde *et al.*, 1999; Coviella *et al.*, 2002), 实验结果都表明这些害虫会通过延缓发育、降低生长速率和食物转化

效率等来响应大气 CO₂ 浓度升高所引起的寄主植物营养成分的改变。本文旨在探讨未来大气 CO₂ 浓度下生长的小麦对华北棉区 1 代棉铃虫生长发育和繁殖的影响及其对棉铃虫的营养效应。

1 材料与方法

1.1 供试小麦

供试春小麦品种为克旱 50, 由河北省农林科学院作物所提供。3 月 11 日播种, 盆 (口径 35 cm, 高 45 cm) 播于 2 个开顶式气室内, 每盆播种 100 粒, 每气室 54 盆。盆土组成 (体积比): 壤土: 牛粪: 蚯蚓粪 = 8:3:1。3 月 25 日出苗, 4 月 10 日定苗, 每盆 80 株。6 月 19 日收获。试验期间, 每隔 2 天浇水 1 次。

1.2 供试棉铃虫

春季在上年棉花地挖取越冬蛹, 置于室外尼龙纱网罩 (100 cm × 100 cm × 100 cm) 内 5 cm 深的土下。5 月 19 日开始羽化, 成虫置于交配笼 (30 cm × 30 cm × 45 cm) 内, 自由交配、产卵。成虫喂以 10% 蔗糖液, 卵产于脱脂纱布上。每天收集卵布放于 12℃ ± 1℃ 的光照培养箱内。5 月 30 日 (小麦乳熟期) 后, 卵置于人工气候箱内, 温度为 27℃ ± 1℃, 光周期为 L:D = 14:10, 相对湿度为 70% ± 10%, 孵化后用乳熟期麦粒接种饲养。

1.3 开顶式气室

开顶式气室 (Open-top chamber, OTC) 设置在北京东燕郊市北爱科技实验中心院内。该装置由 CO₂ 气源, CO₂ 浓度控制系统和开顶式气室 3 大部分组成 (陈法军和戈峰, 2004; 陈法军等, 2004)。实验设对照 (只通风不加 CO₂ 气体) 和高 CO₂ 浓度 (750 $\mu\text{L/L}$) 2 个处理。4 月 15 日开始送气, 直至实验结束。送气时间按当地“晨昏梦影”时间为准。具体时间按 Usher (1970) 和翟保平等 (1997) 提出的公式计算。在 10:30 ~ 20:30, 每 20 min 记录 1 次 CO₂ 浓度, 计算日平均值。实验期间, 2 个开顶式气室内 CO₂ 的实际浓度分别为 382.4 ± 24.8 $\mu\text{L/L}$ 和 738.8 ± 25.7 $\mu\text{L/L}$ 。

1.4 棉铃虫生长发育、繁殖力和营养参数的测定

小麦乳熟期 (5 月 30 日 ~ 6 月 10 日) 随机摘取对照和高 CO₂ 处理开顶式气室内的麦穗, 剥取麦粒

置于 4℃ 冰箱中保存备用。初孵幼虫接种于指形管(直径 1 cm, 长 5 cm) 中, 以乳熟期麦粒饲养, 每管 1 头; 每处理 30 头幼虫, 3 次重复, 共计 90 头。每天更换新鲜麦粒, 并称量棉铃虫幼虫取食量和排粪量。同时, 检查棉铃虫的蜕皮、化蛹及羽化情况。羽化的成虫放于交配笼(30 cm × 30 cm × 40 cm) 中, 群体交配 3 天后, 配对置于一次性塑料杯(350 mL) 中, 杯口用脱脂棉纱覆盖, 每天检查产卵量。用十万分之一精度的电子天平称量蜕皮 12 h 后的 2 龄幼虫体重作为始重, 称量蜕皮 48 h 后的 5 龄幼虫体重作为终重, 计算棉铃虫幼虫的平均相对生长率(Mean relative growth rate, MRGR)(Viskari *et al.*, 2000)。化蛹 24 h 后, 称蛹重。根据幼虫的始重、终重、取食量和粪便量, 计算棉铃虫幼虫取食麦粒时的营养参数。包括相对生长率(Relative growth rate, RGR), 相对取食率(Relative consumption rate, RCR), 近似消化力(Approximate digestibility, AD), 毛转化率(Efficiency of conversion of ingested food, ECI)和净转化率(Efficiency of conversion of digested food, ECD)(Waldbauer, 1968; Scriber and Slansky, 1981)。营养参数均根据干重计算。

1.5 麦粒中营养成分的测定

随机取 1.4 节中保存的麦粒, 每处理 300 粒, 80℃ 下恒重, 粉碎后 60 目过筛备用。用高效凝胶色谱法(Waters sugar-pak 凝胶阳离子交换柱)测定麦粒中的果糖、葡萄糖、多糖(包括麦芽二糖、麦芽三糖、麦芽四糖及麦芽五糖等)含量。麦粒中氮含量的测定采用凯氏定氮仪测定, 将其换算成粗蛋白量。游离氨基酸和可溶性蛋白含量采用试剂盒测定(购自南京建成生物制剂公司)。

1.6 统计分析

用 SAS6.12 (SAS Institute Inc. USA, 1996) 软件分析处理间数据差异的显著性。分析前, 对数据进行适当的转换以满足正态分布假设, 如 ECI、ECD、AD 和麦粒的营养组分含量等百分率数据进行反正弦转换, 对棉铃虫发育历期和产卵量等指标进行自然对数转换。处理间差异显著性采用 *t* 检验。

2 结果和分析

2.1 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

取食高 CO₂ 浓度中生长的乳熟期麦粒时, 棉铃虫雌、雄成虫的寿命比对照组有所延长, 化蛹率、平均产卵量和 MRGR 比对照组略有降低, 雌、雄蛹体重比对照有所减轻, 但差异均未达到显著水平($P > 0.05$)(表 1)。

2.2 在高 CO₂ 浓度中生长的小麦对棉铃虫营养参数的影响

表 2 表明, 高浓度 CO₂ 处理组中, 棉铃虫幼虫的取食量和排粪量分别比对照组增加 46.3% ($P < 0.05$) 和 37.8% ($P > 0.05$)。

幼虫的相对生长率(RGR), 相对消耗率(RCR), 近似消化率(AD), 毛转化率(ECI), 净转化率(ECD) 在处理组和对照组之间存在不同程度的差异。其中, ECI 和 ECD 分别比对照组降低 27.2% 和 25.4%, 但差异不显著 ($P > 0.05$); 而处理组的 RCR 比对照组提高 58.8%, 且差异达极显著水平 ($P < 0.01$, 表 2)。

表 1 取食不同浓度 CO₂ 中生长的乳熟期麦粒时棉铃虫的生长、发育和繁殖(27±1℃)*

		CO ₂ 浓度 (μL/L) CO ₂ levels		
		738.8 ± 25.7	382.4 ± 24.8	<i>t</i> test (<i>P</i> value)
幼虫历期 Larval duration (d)		17.3 ± 2.5	17.3 ± 0.6	1.00
平均相对生长率 MRGR		0.238 ± 0.016	0.244 ± 0.026	0.72
化蛹率 Pupation rate (%)		77.8 ± 6.9	82.2 ± 1.9	0.49
蛹重 Pupal weight (mg)	♀	186.3 ± 4.0	193.0 ± 8.1	0.63
	♂	166.3 ± 13.1	174.0 ± 10.5	0.52
成虫寿命 Adult longevity (d)	♀	20.5 ± 4.8	17.9 ± 2.6	0.20
	♂	11.4 ± 5.7	8.2 ± 1.8	0.31
单雌产卵量 Number of eggs laid / ♀		518.3 ± 128.0	595.0 ± 73.8	0.29

* 表中数据为平均值 ± 标准差。下同 The data in the table denote Mean ± SD. The same for the following tables.

2.3 大气 CO₂ 浓度增加对麦粒营养组成的影响

由表 3 可以看出,大气 CO₂ 浓度升高可显著提高麦粒中的可溶性蛋白($P < 0.05$)、葡萄糖、多糖、总糖、游离氨基酸的含量和总糖与粗蛋白的比值(P

< 0.01)。与对照处理相比,750 $\mu\text{L/L}$ CO₂ 处理麦粒中果糖和粗蛋白的含量都显著降低(表 3, $P < 0.01$)。

表 2 棉铃虫 2~5 龄幼虫对在不同 CO₂ 浓度 ($\mu\text{L/L}$) 中生长的乳熟期麦粒的取食和利用($27 \pm 1^\circ\text{C}$)

Table 2 Food ingestion and conversion efficiency by 2nd – 5th instar larvae of *Helicoverpa armigera* reared on milky grains of wheat plants grown in atmosphere with different levels of CO₂ ($\mu\text{L/L}$) at $27 \pm 1^\circ\text{C}$

营养参数 Nutrient parameters	CO ₂ 浓度 ($\mu\text{L/L}$) CO ₂ levels		
	738.8 $\pm$ 25.7	382.4 $\pm$ 24.8	<i>t</i> test (<i>P</i> value)
取食量 Food ingestion (mg)	817.5 $\pm$ 109.4	559.8 $\pm$ 102.8	0.04
排粪量 Frass weight (mg)	191.7 $\pm$ 37.0	139.1 $\pm$ 9.7	0.08
相对生长率 (RGR, mg /g•d)	130 $\pm$ 11	138 $\pm$ 13	0.49
相对取食率 (RCR, mg/g•d)	505 $\pm$ 43	318 $\pm$ 50	0.008
近似转化率 (AD, %)	75.1 $\pm$ 5.4	75.2 $\pm$ 3.6	0.97
毛转化率 (ECI, %)	32.3 $\pm$ 2.3	44.4 $\pm$ 8.1	0.07
净转化率 (ECD, %)	42.9 $\pm$ 5.3	57.5 $\pm$ 13.0	0.15

AD: Approximate digestibility; RCR: Relative consumption rate; RGR: Relative growth rate; ECI: Efficiency of conversion of ingested food; ECD: Efficiency of conversion of digested food.

表 3 大气 CO₂ 浓度升高对春小麦麦粒中营养成分的影响

Table 3 Impacts of elevated CO₂ on nutrient composition in milky grains of spring wheat

营养成分 Nutrient composition	CO ₂ 浓度 ($\mu\text{L/L}$) CO ₂ levels		
	738.8 $\pm$ 25.7	382.4 $\pm$ 24.8	<i>t</i> test (<i>P</i> value)
果糖 Fructose (%)	1.03 $\pm$ 0.06	1.33 $\pm$ 0.02	0.002
葡萄糖 Glucose (%)	1.39 $\pm$ 0.02	1.14 $\pm$ 0.07	0.005
多糖 Amylose (%)	21.98 $\pm$ 0.13	19.89 $\pm$ 0.71	0.008
总糖 Total saccharides (TSCs, %)	24.39 $\pm$ 0.60	22.36 $\pm$ 0.75	0.010
粗蛋白 Gross protein (GP, %)	7.05 $\pm$ 0.23	8.10 $\pm$ 0.06	0.002
总糖与粗蛋白比 Ratio of TSCs:GP	3.5 $\pm$ 0.1	2.8 $\pm$ 0.1	0.0008
游离氨基酸 Free amino acids (%)	0.53 $\pm$ 0.02	0.42 $\pm$ 0.03	0.006
可溶性蛋白 Soluble protein (%)	1.36 $\pm$ 0.05	1.22 $\pm$ 0.05	0.02

3 讨论

本文研究结果表明,当取食高 CO₂ 环境中生长的乳熟期麦粒时,棉铃虫表现出蛹期延长和蛹重降低,成虫寿命延长和繁殖力下降的趋势,且幼虫对食料的取食量显著增加,粪便量也明显增加。从以上结果不难看出,未来高的 CO₂ 大气环境对棉铃虫种群的发生不利。Bezemer 和 Jones(1998)在综合前人研究结果的基础上指出,大气 CO₂ 浓度增加对咀嚼式口器害虫种群的发生呈负效应。值得注意的还

有,棉铃虫幼虫的取食量增加,预示着个体危害有加重的趋势。当然,从本试验的结果还很难估测其群体水平的危害程度,需要综合考虑种群发生量和个体危害水平。

由于植物是植食性昆虫的食料和栖息地,大气 CO₂ 浓度增加可能更多地通过影响植物的许多物理(形态结构: 杨松涛等, 1997; Cornelissen *et al.*, 2003)、化学(营养成分和次生代谢物质: Bezemer and Jones, 1998; Luo *et al.*, 1999)特性等而间接影响昆虫的生长发育和繁殖,即食料对取食者的营养效应。本文结果表明,大气 CO₂ 浓度升高可显著提高麦粒

中的可溶性蛋白、葡萄糖、多糖、总糖、游离氨基酸的含量以及总糖与粗蛋白的比值,显著降低麦粒中果糖和粗蛋白的含量,这与已有的研究报道相一致(Luo *et al.*, 1999; Penuelas *et al.*, 2002; 张钧等, 2002)。可溶性蛋白、氨基酸和可溶性糖是昆虫的基本营养成分(钦俊德, 1980),而植物中低的含氮量和高的碳氮比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价值(Nicolas and Sillans, 1989)。另外,食料中的可溶性糖能够刺激棉铃虫幼虫的取食,它和淀粉能够共同促进幼虫的取食和消化,但过量摄入虫体内的淀粉多随粪便排出体外,而不能被虫体吸收和利用(王学林等, 2001)。以上说明植食性昆虫的存活、生长和发育等是寄主食料内多种营养成分共同作用的结果。

本文结果还表明,麦粒中营养成分的变化影响了棉铃虫幼虫对食物的利用效率,与对照组相比,高浓度 CO_2 处理中棉铃虫幼虫的相对生长率(RGR),毛转化率(ECI),净转化率(ECD)和近似消化率(AD)分别降低 5.6%、27.2%、25.4% 和 0.2%,RCR 提高了 58.8% ($P < 0.05$)。可见,未来高 CO_2 浓度的大气环境下,危害麦田的一代棉铃虫幼虫对食料的利用效率将降低,但其消耗率却要显著提高。

根据 Pennings 等(1993)和 Bemays 等(1994)提出的营养补偿假说(nutrient complementation hypothesis),大气 CO_2 浓度升高所导致的小麦麦粒中营养成分的变化,主要是含氮量降低和 C:N 比值的增加,降低了其对棉铃虫幼虫的营养品质,从而导致棉铃虫取食增加、发育减缓、繁殖力下降等一系列反应。当然,对于植食性害虫而言,其精确的营养需求尚不清楚。有关大气 CO_2 浓度升高所导致的小麦营养成分的变化对棉铃虫的影响还有待于用相关性分析来明确,而相关性分析的结果也只是表明寄主植物的某些营养成分的变化可能影响到这些昆虫相应的种群参数和营养效应,准确的解释还需要通过大量的人工饲料实验(即控制食料的营养成分)来探究。

参考文献 (References)

- Bemays EA, Bright KL, Gonzales N, Angel J, 1994. Dietary mixing in a generalist herbivore: tests of two hypotheses. *Ecology*, 75: 1977 – 2006.
- Bezemer TM, Jones TH, 1998. Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO_2 : quantitative analyses and guild effects. *Oikos*, 82: 212 – 222.
- Chen FJ, Ge F, 2004. An experimental instrument to study the effects of changes in CO_2 concentrations on the interactions between plants and insects: CDCC-1 chamber. *Entomological Knowledge*, 41 (3): 279 – 281. [陈法军, 戈峰, 2004. 一套用于研究 CO_2 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_2 气室. 昆虫知识, 41 (3): 279 – 281]
- Chen FJ, Ge F, Su JW, 2004. An improved top-open chamber for research on the effects of elevated CO_2 on agricultural pests in field: improved open-top chamber. *Chinese Journal of Ecology*, 23 (6): 101 – 105. [陈法军, 戈峰, 苏建伟, 2004. 用于研究大气 CO_2 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. 生态学报, 23 (6): 101 – 105]
- Cornelissen T, Stiling P, Drake B, 2003. Elevated CO_2 decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species. *Global Change Biology*, 10: 27 – 36.
- Coviella CE, Stipanovic RD, Trumble JT, 2002. Plant allocation to defensive compounds: interactions between elevated CO_2 and nitrogen in transgenic cotton plants. *Journal of Experimental Botany*, 53 (367): 323 – 331.
- Dong JM, Du SQ, 1995. Observation on bionomics of the first generation of cotton bollworm in wheat field. *Journal of Shanxi Agricultural Science*, 23 (1): 61 – 62. [董晋明, 杜思强, 1995. 麦田一代棉铃虫生物学特性观察. 山西农业科学, 23 (1): 61 – 62]
- Goverde M, Bazin A, Shykoff JA, Erhardt A, 1999. Influence of leaf chemistry of *Lotus corniculatus* (Fabaceae) on larval development of *Polyommatus icarus* (Lepidoptera, Lycaenidae): effects of elevated CO_2 and plant genotype. *Functional Ecology*, 13: 801 – 810.
- He YZ, Wang QY, Yang XD, 1996. Influences of different growing stages and organs of wheat on the first generation of *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Journal of Agricultural University of Hebei*, 19 (2): 31 – 35. [何运转, 王勤英, 杨向东, 1996. 小麦生育期及生长部位对一代棉铃虫的影响. 河北农业大学学报, 19 (2): 31 – 35]
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 1992. IPCC Scientific Assessment of Climate Change 1992. World Meteorological Organization, Geneva.
- IPCC, 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. WGI Contribution to the IPCC Third Assessment Report. Cambridge: Cambridge University Press.
- Keeling CD, Bacastow RB, Bainbridge AE, Ekdahi CA, Guenther PR, Waterman LS, Chien JFS, 1976. Atmospheric carbon dioxide variations at Mauna Loa Observatory, Hawaii. *Tellus*, 28: 538 – 551.
- Liao JX, Wang GX, 2000. The effects of increasing CO_2 , temperature and drought on the chemical composition of wheat leaves. *Acta Phytocologica Sinica*, 24 (6): 744 – 747. [廖建雄, 王根轩, 2000. CO_2 和温度升高及干旱对小麦叶片化学成分的影响. 植物生态学报, 24 (6): 744 – 747]
- Luo RW, Yang CL, Shang YF, Li CS, Zhao JH, 1990. Study on the population dynamics and integrated control of *Sitobion avenae* (F.). *Acta Phytocologica Sinica*, 17 (3): 209 – 213. [罗瑞梧, 杨崇良, 尚佑芬, 李长松, 赵玖华, 1990. 麦长管蚜种群动态与防治技术研究. 植物保护学报, 17 (3): 209 – 213]
- Luo YQ, Reynolds J, Wang YP, Wolfes D, 1999. A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO_2]. *Global Change*

- Biology*, 5: 143–156.
- Nicolas G, Sillans D, 1989. Immediate and latent effects of carbon dioxide on insects. *Annual Review of Entomology*, 34: 97–116.
- Pennings SC, Nadeau MT, Paul VJ, Tognetti R, 1993. Selectivity and growth of the generalist herbivore *Dolabella auricularia* feeding upon complementary resources. *Ecology*, 74: 879–890.
- Penuelas J, Castells E, Joffre R, Tognetti R, 2002. Carbon-based secondary and structural compounds in Mediterranean shrubs growing near a natural CO₂ spring. *Global Change Biology*, 8: 281–288.
- Qin JD, 1980. The physiological bases of phagous-characters of herbivore insect. *Acta Entomologica Sinica*, 23 (1): 106–122. [钦俊德, 1980. 植食性昆虫食性的生理基础. 昆虫学报, 23 (1): 106–122]
- Rogers HH, Dahlman RC, Krupa SV, 1994. Plant responses to CO₂ enrichment. *Vegetatio*, 104: 117–131.
- Scriber JM, 1982. The behavior and nutritional physiology of southern armyworm larvae as a function of plant species consumed in earlier instars. *IBID*, 31: 359–369.
- Scriber JM, Slansky F, 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 26: 183–211.
- Tan WJ, Liang GM, Guo YY, 1993. Effects of different tissues of wheat on the development and growth of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Plant Protection*, 19 (2): 28. [谭维嘉, 梁革梅, 郭予元, 1993. 小麦不同部位对棉铃虫生长发育的影响. 植物保护, 19 (2): 28]
- Usher MB, 1970. An algorithm for estimating the length and shadows with reference to the shadow of shelter belts. *Journal of Applied Ecology*, 7: 141–145.
- Viskari EL, Surakka J, Pasanen P, 2000. Responses of spruce seedlings (*Picea abies*) to exhaust gas under laboratory conditions. I. Plant-insect interactions. *Environmental Pollution*, 107: 89–98.
- Waldbauer GP, 1968. The consumption and utilization of food by insect. *Advances in Insect Physiology*, 5: 229–288.
- Wang CY, Guo JP, Cui DC, Wang XL, Liang H, Xu SH, 2000. The experimental research about the effects of CO₂ enrichment on wheat and corn quality. *Acta Agronomica Sinica*, 26 (6): 931–936. [王春乙, 郭建平, 崔读昌, 王修兰, 梁红, 徐师华, 2000. CO₂ 浓度增加对小麦和玉米品质影响的实验研究. 作物学报, 26 (6): 931–936]
- Wang DS, Zheng WY, Bai L, Wang ML, Yin QY, 1998. Study on cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) in wheat crop. *Journal of Wheat Research*, 19 (1): 31–32. [王东生, 郑王义, 白丽, 王美玲, 尹青云, 1998. 麦田棉铃虫研究. 小麦研究, 19 (1): 31–32]
- Wang XL, Wu ZT, Zhou DS, 2001. Survival and nutrition effects of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* fed on wheat. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 29 (2): 181–184. [王学林, 吴振廷, 周冬生, 2001. 棉铃虫取食小麦的生存和营养效应. 安徽农业科学, 29 (2): 181–184]
- Watt AD, Whittaker JB, Docherty M, 1995. The impact of elevated atmospheric CO₂ on insect herbivores. In: Harrington R, Stork NE, ed. *Insects in a Changing Environment: Symposium of the Royal Entomological Society*. London: Academic Press. 198–217.
- Williams RS, Lincoln DE, Norby RJ, 1998. Leaf age effects of elevated CO₂-grown white oak leaves on spring-feeding lepidopterans. *Global Change Biology*, 4: 235–246.
- Williams RS, Norby RJ, Lincoln DE, 2000. Effects of elevated CO₂ and temperature-grown red and sugar maple on gypsy moth performance. *Global Change Biology*, 6: 685–695.
- Wu KJ, 1993. Effects of elevated CO₂ on relationship between plants and insects. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 4 (2): 198–202. [吴坤君, 1993. 大气中 CO₂ 含量增加对植物-昆虫关系的影响. 应用生态学报, 4 (2): 198–202]
- Wu KJ, Li MH, 1992. Nutritional ecology of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hübner): effects of dietary sugar concentration on development and reproduction. *Acta Entomologica Sinica*, 35 (1): 47–52. [吴坤君, 李明辉, 1992. 棉铃虫营养生态学的研究: 食物中糖含量的影响. 昆虫学报, 35 (1): 47–52]
- Wu KJ, Li MH, 1993. Nutritional ecology of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner): life table of the population on the artificial diet with differential protein levels. *Acta Entomologica Sinica*, 36 (1): 21–28. [吴坤君, 李明辉, 1993. 棉铃虫营养生态学研究: 取食不同蛋白质含量饲料时的种群生命表. 昆虫学报, 36 (1): 21–28]
- Xie BY, Meng XL, Ge SK, Li DM, 1994. Some characteristics and control strategies of cotton bollworm outbreak. *Entomological Knowledge*, 31 (2): 73–77. [谢宝瑜, 孟祥玲, 葛绍奎, 李典谟, 1994. 棉铃虫大发生的几个特点和控制对策. 昆虫知识, 31 (2): 73–77]
- Yang ST, Li YF, Hu YX, Li JX, 1997. Effect of CO₂ concentration doubling on the leaf morphology and structure of 10 species gramineae. *Acta Botanica Sinica*, 39 (9): 859–866. [杨松涛, 李彦舫, 胡玉熹, 林金星, 1997. CO₂ 浓度倍增对 10 种禾本科植物叶片形态结构的影响. 植物学报, 39 (9): 859–866]
- Zhai BP, Zhang XX, Cheng XN, 1997. Parameterization of insect migration behavior. I. Behavior analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 17 (1): 7–17. [翟保平, 张孝羲, 程邈年, 1997. 昆虫迁飞行为参数化. I. 行为分析. 生态学报, 17 (1): 7–17]
- Zhang J, Yang HM, Lin JS, Wang GX, Wang YF, Lin J, 2002. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on population dynamics of the wheat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.). *Acta Entomologica Sinica*, 45 (4): 477–481. [张钧, 杨惠敏, 林久生, 王根钊, 王亚馥, 林静, 2002. 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, 45 (4): 477–481]

(责任编辑: 袁德成)