

CO₂ 浓度变化下蚜茧蜂胁迫作用对多世代棉蚜适合度的影响^{*}

李 姣^{1,2**} 龙大彬³ 肖铁光²

(1. 湖南人文科技学院生命科学系 娄底 417000; 2. 湖南农业大学植物保护学院 长沙 410128; 3. 湖南省烟草公司长沙市公司浏阳分公司 浏阳 410300)

摘 要 本文以蚜茧蜂 *Lysiphlebia japonica* Ashmead 与棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 系统为研究对象, 以内禀增长率 r_m 作为适合度指标, 通过开顶式动态 CO₂ 气室 (OTC), 重点比较了目前大气 CO₂ 浓度与未来加倍的大气 CO₂ 浓度下 (375 μ L/L VS 750 μ L/L) 直接放入蚜茧蜂、笼罩间接放入蚜茧蜂的胁迫作用对不同世代和 3 个连续世代棉蚜适合度的影响。结果表明: CO₂ 浓度变化、世代之间、寄生胁迫方式对棉蚜净繁殖率 R_0 、平均世代时间 T 和内禀增长率 r_m 均存在着极显著的影响; CO₂ 浓度变化和寄生胁迫方式之间、CO₂ 浓度变化和棉蚜发生世代之间的交互作用对棉蚜净繁殖率 R_0 和内禀增长率 r_m 也存在着极显著的影响。结果提示: 大气 CO₂ 浓度将通过影响寄生蜂的间接干扰作用, 从而影响棉蚜的适合度和种群动态, 使棉蚜种群有下降的趋势。

关键词 棉蚜, 蚜茧蜂, CO₂ 浓度, 适合度, 胁迫作用, 3 个连续世代

Response of three successive generations of aphids to stress from *Lysiphlebia japonica* Ashmead under ambient CO₂ and elevated CO₂

LI Jiao^{1,2**} LONG Da-Bin³ XIAO Tie-Guang²

(1. Department of Life Science, Hunan University of Humanities, Science and Technology, Loudi 417000, China; 2. College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 3. Tobacco Companies of Changsha City in Hunan Province, Liuyang 410300, China)

Abstract The effects of two levels of CO₂ (375 μ L/L VS 750 μ L/L) on the cotton - *Aphis gossypii* - *Lysiphlebia japonica* system were studied using OTCs. We evaluated the influence of direct and indirect stress from *L. japonica* on the fitness response of aphids to changing CO₂ for three successive generations. We wished to show whether CO₂ levels, generation and *L. japonica*-stress markedly determined the fecundity, net reproduction, mean generation time and intrinsic rate of increase in cotton aphids, and whether interactions between these variables also had a notable impact on the fecundity, net reproduction, and intrinsic rate of increase of aphids. Our results suggest that the stress induced by exposure to caged *L. japonica* had greater impact on the fitness and population dynamics of successive generations of *A. gossypii* under elevated CO₂, resulting in a lower aphid-population.

Key words *Aphis gossypii*, *Lysiphlebia japonica*, elevated CO₂, fitness, stress, three successive generations

根据联合国政府间气候变化专门委员会 (IPCC) 第 4 次评估报告, 全球大气 CO₂ 浓度不断上升, 且呈现逐年加剧的趋势, 由前工业期的 280 mmol/mol 上升到 2005 年的 379 μ mol/mol; 并预计在 21 世纪 50 年代, CO₂ 浓度将加倍, 即增加到

700 mmol/mol 左右 (IPCC, 2002)。作为一种重要的环境因子, 大气 CO₂ 浓度增加对于生态系统的影响是十分深远的。大气 CO₂ 浓度增加将引起植物化学组分和营养价值的改变, 如降低了这些组织的含氮量, 使 C/N 比增加, 甚至改变了其氨基酸

^{*} 资助项目: 国家科技支撑计划项目 (2012BAD19B05) 和湖南省教育厅重点项目 (11A059)。

^{**} 通讯作者, E-mail: lijiao@ioz.ac.cn

收稿日期: 2013-06-11, 接受日期: 2013-06-28

含量和组成,进而影响到植食性昆虫的营养价值和生长发育 (Mattson, 1980; White, 1984; Chen *et al.*, 2005),并通过食物链影响到以之为食的天敌 (Coviella and Trumble, 1999; Sun *et al.*, 2011)。过去有关大气 CO₂ 浓度升高对作物和害虫的影响,已有大量的研究报道 (Bale *et al.*, 2002; Fu *et al.*, 2010; Gao *et al.*, 2010, 2012),但由于大气 CO₂ 浓度控制的难度以及多营养层作用的复杂性,从食物链的角度,分析 CO₂ 浓度升高对寄生性天敌胁迫作用下害虫适合度影响研究报道较少 (戈峰等, 2010)。

棉花是我国一种重要的经济作物。作为一种 C3 植物,棉花对于大气 CO₂ 浓度升高表现出了特殊的反映。大气 CO₂ 浓度从 330 $\mu\text{L/L}$ 上升到 660 $\mu\text{L/L}$ 可使棉花增产 95%,而其他作物平均仅增产 31% (Kimball, 1986)。在棉田生态系统中,蚜茧蜂是棉蚜的一种重要的寄生性天敌。有关蚜茧蜂的生物学、生态学特性已有大量的研究报道 (路虹, 1992; 毕章保, 1993a, 1993b)。我们前期研究表明,世代之间、寄生胁迫方式对棉蚜产仔量、净繁殖率 R_0 、平均每世代时间 T 和内禀增长率 r_m 存在着极显著的影响 (李姣等, 2013);而且,随着大气 CO₂ 浓度的升高,作为棉田生态系统的重要害虫,棉蚜的发生数量上升,危害加重 (Chen *et al.*, 2005)。那么,大气 CO₂ 浓度的改变,蚜茧蜂的发生趋势将会如何,对棉蚜的控害作用如何变化,值得进一步研究。

本试验以棉蚜茧蜂-棉蚜-棉花系统为研究对象,通过开顶式动态 CO₂ 气室 (OTC),研究 2 种大气 CO₂ 浓度 (375 $\mu\text{L/L}$ VS 750 $\mu\text{L/L}$) 下直接放入蚜茧蜂、笼罩间接放入蚜茧蜂胁迫作用对多代棉蚜生长发育、繁殖和适合度的影响,重点比较不同的大气 CO₂ 浓度对棉蚜适合度的影响,为未来棉蚜发生为害态势和天敌保护进行预警分析提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 开顶式 OTC 气室

开顶式气室 (OTC) 位于北京中国科学院动物研究所小汤山基地 (东经 116°24'22.6", 北纬 40°11'51.8") 院内。该装置由 CO₂ 气源, CO₂ 浓度控制系统和开顶式气室三大部分组成。其中,开顶式气室又由换气扇,框架、室壁和底座 4 部分组成。

试验设置 2 个大气 CO₂ 浓度水平,即当前的大气 CO₂ 浓度 (CK, 375 $\mu\text{L/L}$, ambient CO₂) 和高出 1 倍的大气 CO₂ 浓度 (750 $\mu\text{L/L}$, 2 × ambient CO₂)。每个 CO₂ 浓度水平分别在 6 个 OTC 内进行,相当于 6 次重复。试验期间,全天 24 h 通气,实际控制的日平均 CO₂ 浓度分别为 (376 ± 22) $\mu\text{L/L}$ 和 (754 ± 33) $\mu\text{L/L}$ (陈法军和戈峰, 2004)。

1.2 供试材料

棉花、棉蚜、棉蚜茧蜂见李姣等 (2013)。

1.3 试验处理

本研究设 2 个大气 CO₂ 浓度水平,即当前的大气 CO₂ 浓度 (CK, 375 $\mu\text{L/L}$, ambient CO₂) 和高出 1 倍的大气 CO₂ 浓度 (750 $\mu\text{L/L}$, 2 × ambient CO₂) 处理。每个 CO₂ 浓度水平分别在 6 个 OTC 内进行,相当于 6 次重复。在每个 OTC 内种植相同品种的棉花,饲养棉蚜,再用各个处理的棉蚜在相同 CO₂ 浓度水平处理的人工气候箱内饲养。即 750 $\mu\text{L/L}$ 的大气 CO₂ 浓度处理饲养的蚜虫,带回到 750 $\mu\text{L/L}$ 的大气 CO₂ 浓度处理的人工气候箱内饲养蚜茧蜂;而当前 375 $\mu\text{L/L}$ 的大气 CO₂ 浓度处理饲养的蚜虫,将其带回到 375 $\mu\text{L/L}$ 的大气 CO₂ 浓度处理的人工气候箱内饲养蚜茧蜂。

用 2 个大气 CO₂ 浓度水平 (375 ppm, 750 ppm) 处理下生长的棉花饲养蚜虫,将棉花叶片带回室内相同的 CO₂ 浓度的人工气候箱中饲养处理。

分别在 2 个大气 CO₂ 浓度处理的人工气候箱中,进行蚜茧蜂对多世代棉蚜的胁迫处理。其中,蚜茧蜂对第 1 代、第 2 代和第 3 代棉蚜适合度的试验处理方法见李姣等 (2013)。本部分重点比较 2 种不同的大气 CO₂ 浓度下棉蚜适合度的变化的特点。具体试验设置如图 1 所示。

1.4 调查方法

棉蚜:每隔 12 h 观察每个重复培养皿内蚜虫的死亡数和蜕皮情况,记录每个重复培养皿内蚜虫的发育历期;当蚜虫产仔后,每隔 12 h 记录一次蚜虫的产蚜数并移去若蚜,直到蚜虫死亡。其中,仅对未寄生的蚜虫进行统计分析。

棉花:测定叶片含氮量,非结构性糖含量,碳氮比,可溶性蛋白含量和游离氨基酸总量作为棉花营养物质指标。在测定含氮量,非结构性糖含量和碳氮比之前,先将各处理叶片放入 65℃ 的烘

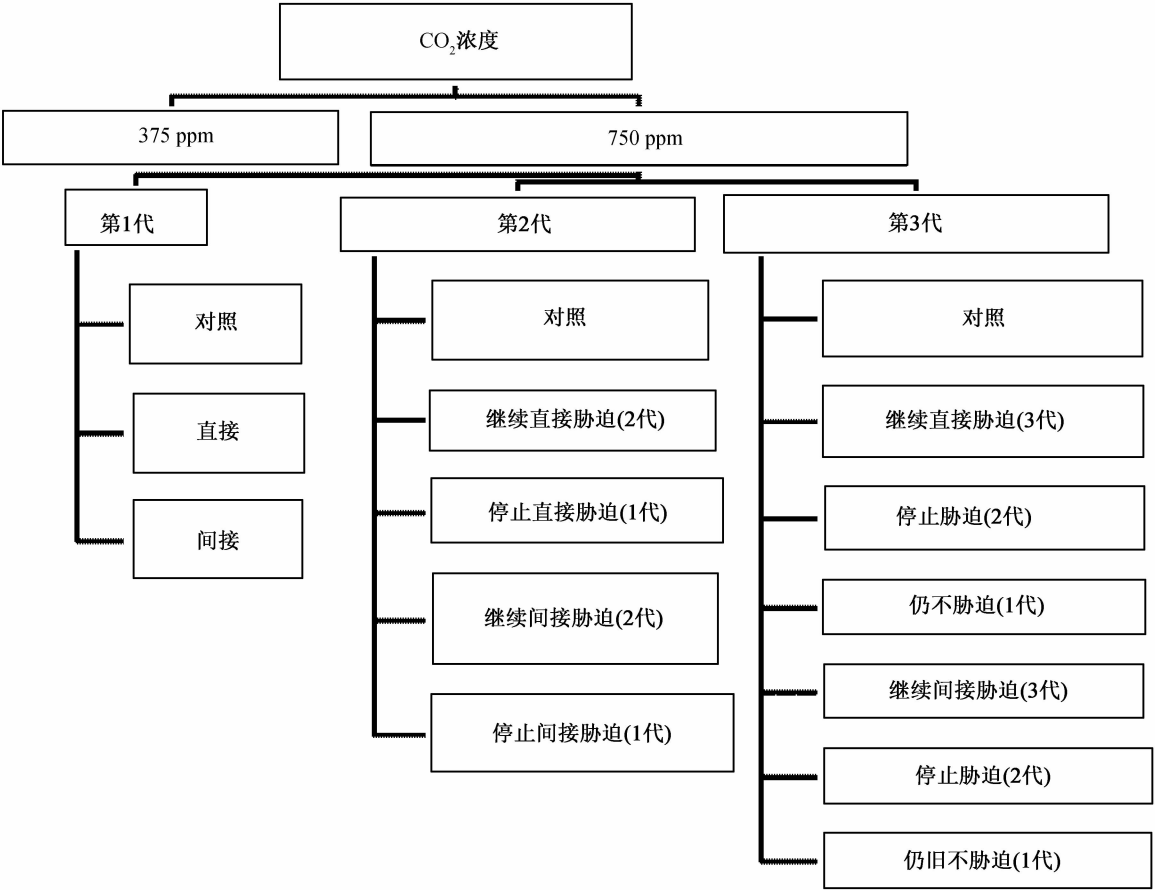


图 1 2 个大气 CO₂ 浓度水平 (375 ppm, 750 ppm) 处理下蚜茧蜂对多世代棉蚜胁迫作用的试验设计处理为直接放寄生蜂 (直接)、间接通过笼罩放寄生蜂 (间接) 与不放寄生蜂 (对照)

Fig.1 Diagrammatic summary of stress treatment from *Lysiphlebia japonica* on the three successive generational aphids in ambient CO₂ and elevated CO₂

箱内烘干 48 h (Coviella *et al.*, 2002)。采用凯氏定氮仪测定棉叶中的总氮含量;采用 Tissue 和 Wright (1995) 的方法测定非结构性糖含量;可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝法;游离氨基酸测定采用茚基水杨酸法。

测定单宁和棉酚含量作为棉花次生性代谢物质指标。单宁和棉酚的测定均采用高效液相色谱法 (HPLC)。其中,单宁的测定参照崔光红等 (2002) 的方法并稍作改进;棉酚的测定参照郭佳莉等 (2007) 的方法。

1.5 种群适合度分析

上述原始资料用 Chi (1997) 两性生命表分析。应用程序来自 <http://140.120.197.173/Ecology/prod02.htm> (Chung Hsing University) and <http://nhsig.inhs.uiuc.edu/wes/chi.html> (Illinois Natural History Survey)。分别计算生命表参数:内

禀增长率 r_m , 净生殖率 R_0 和世代平均时间 T 。由于内禀增长率 r_m 综合了蚜虫种群生存、生长发育和繁殖等参数,本文以此作为蚜虫适合度分析。

1.6 数据统计

SAS 6.12 (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 Duncan's 新复极差检验。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)。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 变化下植物营养物质的变化

通过对 2 种大气 CO₂ 浓度下种植的花 III-448 的主要成分分析表明,CO₂ 浓度增加显著增加了棉花非结构性糖的含量 ($P < 0.01$)、单宁含量

($P < 0.01$)、碳氮比($P < 0.01$);同时,显著降低了棉花的可溶性蛋白的含量($P < 0.05$)(表1)。但对棉花的总氮含量、游离氨基酸含量以及棉酚含量没有显著影响。

表1 2种大气CO₂浓度下棉花营养物质的变化
Table 1 The nutrient compositions (mean ± SE) of cotton grown under ambient CO₂ and elevated CO₂

营养物质 Measured indexes	对照 CO ₂ 浓度 Ambient CO ₂ (375ul/l)	高 CO ₂ 浓度 Elevated CO ₂ (750ul/l)	<i>F</i>	<i>P</i>
非结构性糖 TNCs (mg/g)	202 ± 11 b	366 ± 21 a	48.79	0.000
总氮 Foliar nitrogen (mg/g)	28.7 ± 2.11 a	30.9 ± 0.59 a	1.08	0.314
碳氮比 Ratio of TNCs:nitrogen	7.6 ± 0.41 b	11.8 ± 0.43 a	46.93	0.000
可溶性蛋白 Protein (g/L)	0.304 ± 0.040 a	0.205 ± 0.019 b	4.99	0.040
游离氨基酸 Free amino acid (mg/g)	0.508 ± 0.057 a	0.482 ± 0.015 a	0.16	0.711
棉酚 Gossypol (%)	0.0181 ± 0.0071 a	0.0047 ± 0.0021 a	3.27	0.145
单宁 Tannin (%)	1.044 ± 0.073 b	1.447 ± 0.024 a	27.79	0.006

注:表中数据为 mean ± SE,每行数据后标有不同的字母表示处理间差异达到了显著水平(Duncan's 新复极差检验, $P < 0.05$)。
Data are mean ± SE, and followed by different letters in the same row indicate significantly different between treatments at 0.05 level by Duncan's multiple range test.

2.2 大气CO₂变化下寄生蜂胁迫对棉蚜发育历期的综合影响

通过ANOVA综合分析2个CO₂水平(375 μL/L和750 μL/L)、3个寄生蜂胁迫处理(直接蚜茧蜂胁迫、间接蚜茧蜂胁迫和不加蚜茧蜂胁迫)和3个连续世代及其交互作用对棉蚜1~4龄及整个若虫期发育历期的影响(表2)表明:CO₂浓度、寄生方式对棉蚜各个龄期和整个若虫发育历期均存在着极显著的影响($P < 0.01$);棉蚜发生世代对棉蚜1龄期和若虫发育历期均存在着极显著的影响($P < 0.01$);CO₂浓度和棉蚜发生世代之间的交互作用对棉蚜各个龄期和若虫发育历期均存在着极显著的影响($P < 0.01$);寄生方式与棉蚜发生世代之间的交互作用除3龄外对其它龄期和整个若虫发育历期均存在着极显著的影响($P < 0.01$);但CO₂浓度和寄生方式之间的交互作用仅对棉蚜4龄发育历期均存在着极显著的影响($P < 0.01$)。

作用特点主要表现在:与目前大气CO₂浓度(375 μL/L)相比,加倍的大气CO₂浓度(750 μL/L)下,直接放寄生蜂、间接通过笼罩放寄生蜂与对照处理之间的第1代、第2代棉蚜1龄若虫发育历期之间没有显著差异,但在第3代直接放寄生

蜂的干扰作用明显地延长了棉蚜1龄若虫发育历期;对第1代棉蚜2龄若虫发育历期没有显著影响,但第2代棉蚜2龄若虫发育历期之间显著缩短,第3代只有间接作用的差异缩短;对第1代、第2代棉蚜3龄若虫发育历期没有显著影响,但第3代只有间接作用显著缩短棉蚜4龄若虫发育历期;对4龄若虫影响结果为显著缩短了第2代棉蚜4龄若虫发育历期,延长了第3代棉蚜4龄若虫发育历期,但第1代只有间接作用显著缩短棉蚜4龄若虫发育历期。对棉蚜整个若虫发育历期影响表明,大气CO₂升高使间接放寄生蜂显著缩短了第1代、第2代、第3代棉蚜整个若蚜发育历期,而直接放寄生蜂的作用仅显著延长了第3代棉蚜整个若蚜发育历期。

2.3 CO₂变化下寄生蜂持续胁迫对棉蚜适合度的影响

2.3.1 棉蚜净生殖率R₀ 通过比较2种CO₂变化下寄生蜂持续胁迫对棉蚜净生殖率R₀的结果(表3)表明,与目前CO₂浓度处理相比,在高大气CO₂浓度条件下除直接放寄生蜂后使第1代棉蚜净生殖率显著下降外,第2代、第3代棉蚜净生殖

表 2 CO₂ 浓度变化下寄生蜂继续胁迫对 3 个世代棉蚜若虫发育历期影响的 ANOVA 分析
Table 2 ANOVA analyses for the effects of CO₂ levels,generations,*Lysiphlebia japonica*
on developmental time of cotton aphid

棉蚜若虫发 育时间 Source of variation	P 值 P value						
	CO ₂ 浓度	世代	寄生蜂胁 迫处理	CO ₂ 浓度 × 世代	CO ₂ 浓度 × 寄生蜂胁迫	世代 × 寄生 蜂胁迫	CO ₂ 浓度 × 世代 × 寄生蜂胁迫
	CO ₂	Generation	Parasitic treat	CO ₂ × Generation	CO ₂ × Treat	Generation × Treat	CO ₂ × Generation × Treat
1 龄 1 st instar	0.001	0.000	0.000	0.000	0.301	0.000	0.041
2 龄 2 nd instar	0.001	0.234	0.000	0.000	0.335	0.000	0.253
3 龄 3 rd instar	0.008	0.266	0.000	0.031	0.796	0.202	0.007
4 龄 4 th instar	0.008	0.509	0.000	0.009	0.009	0.000	0.001
若虫期 Nymph span	0.000	0.003	0.000	0.000	0.165	0.000	0.250

注:CO₂水平(375 μL/L 和 750 μL/L)寄生蜂胁迫处理(直接蚜茧蜂胁迫、间接蚜茧蜂胁迫和不加蚜茧蜂胁迫);世代(连续 3 代棉蚜)。表 4 同。
CO₂ levels including ambient and double-ambient CO₂;stress of *Lysiphlebia japonica* including direct stress,indirect stress and no stress;generations for the three successive generational aphid. The same with Table 4.

率之间没有显著差异;间接放寄生蜂对棉蚜净生殖率也没有显著影响。

2.3.2 棉蚜平均世代时间 *T* 进一步测定了 2 种 CO₂ 变化下棉蚜的平均世代时间发现,与目前 CO₂ 浓度处理相比,在高大气 CO₂ 浓度条件下,直接放寄生蜂、间接放寄生蜂对第 1 代棉蚜世代平均时间无显著影响,间接放寄生蜂显著缩短了第 2 代、第 3 代棉蚜世代平均时间,但直接作用仅显著延长了第 3 代棉蚜世代平均时间(表 3)。

2.3.3 棉蚜内禀增长率 *r_m* 应用生命表参数,估计了棉蚜内禀增长率 *r_m*,以此作为蚜虫适合度。结果表明,与目前 CO₂ 浓度处理相比,在高大气 CO₂ 浓度条件下,直接放寄生蜂后使第 1 代、第 3 代棉蚜内禀增长率 *r_m* 显著下降,间接放寄生蜂后除导致第 2 代内禀增长率 *r_m* 增加外,其它各个世代没有发生显著的变化(表 3)。

3 讨论

大气 CO₂ 浓度升高条件下,植物可对“碳”源产生累积作用,从而增加植物的光合作用和生长以及碳氮比(C/N)(Williams *et al.*,1998),高大气 CO₂ 浓度环境可增加植物体内以“碳”源为主的次

生物质(如棉酚和单宁)。单宁是植物体内常见的一种次生物质,Lindroth 等(1995)报道,在大气 CO₂ 浓度升高条件下,白桦树(*Betula papyrifera*)单宁含量较对照大气 CO₂ 浓度生长下增加一倍。Chen 等(2005)曾发现,大气 CO₂ 浓度升高条件下,转基因抗虫棉和常规棉体内的棉酚和单宁含量较对照大气 CO₂ 浓度条件下显著增加。而且,不同的昆虫种类对 CO₂ 浓度升高响应不同(戈峰等,2010)。植物中高的 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(Nicolas and Sillans,1989)。

目前,关于大气 CO₂ 浓度的升高影响植食性昆虫种群数量的研究多集中在对蚜虫的研究,这可能与蚜虫易于饲养、繁殖快等特性有关(Sun *et al.*,2011)。Holopainen(2002)对 26 项有关蚜虫的研究表明,6 项研究发现对蚜虫种群有利,6 项研究发现对蚜虫种群不利,其余 14 项研究未发现明显影响。Hughes 和 Bazza(2001)对 5 种蚜虫的研究发现,在高大气 CO₂ 浓度条件下不同种蚜虫的种群数量反应各异,其中 1 种蚜虫数量增加,另 1 种则减少,对其余 3 种没有影响,从而预测在未来高浓度 CO₂ 下刺吸植物韧皮部汁液的害虫不

表 4 CO₂ 浓度变化下寄生蜂继续胁迫 3 个世代对棉蚜适合度影响的 ANOVA 分析

Table 4 ANOVA analyses for the effects of stress from CO₂, generations and *Lysiphlebia japonica* on fitness of aphids

棉蚜适合度 参数 Source of variation	P 值 P value						
	CO ₂ 浓度	世代	寄生蜂胁迫处理	CO ₂ 浓度 × 世代	CO ₂ 浓度 × 寄生蜂胁迫	世代 × 寄生蜂胁迫	CO ₂ 浓度 × 世代 × 寄生蜂胁迫
	CO ₂	Generation	Parasitic	CO ₂ ×	胁迫 CO ₂	Gen × Treat	CO ₂ × Generation
			Treat	Generantion	× Treat		× Treat
内禀增长率 r_m	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.001	0.984
净繁殖率 R_0	0.220	0.000	0.004	0.000	0.000	0.027	0.784
世代平均时间 T	0.000	0.003	0.000	0.564	0.265	0.553	0.153

会像咀嚼食叶害虫那样受到负面影响。总之,大多数研究表明,大气 CO₂ 浓度升高对蚜虫生长发育有促进作用,即种群随大气 CO₂ 浓度的增加而增加 (Bezemer and Jones, 1998)。我们的结果表明,在高大气 CO₂ 浓度条件下,棉花非结构性糖的含量、碳氮比显著增加,而棉花的可溶性蛋白的含量显著降低,从而导致棉花营养水平的降低;对棉花的次生物质棉酚含量无显著影响,但显著增加了单宁的含量,使得棉花对棉蚜的抗性增强。

天敌不仅直接捕食或寄生害虫,而且还能通过胁迫作用改变害虫的生长发育与繁殖,间接地影响害虫的适合度 (Kunert and Weisser, 2003)。但这种作用也受到环境变化的影响。尤其是当前由于人类的活动,CO₂ 浓度将加倍增加到 700 mmol/mol 左右的趋势下 (IPPC, 2007)。而有关 CO₂ 浓度变化如何影响天敌的胁迫作用,目前尚未见报道。我们的结果表明,CO₂ 浓度、世代之间、寄生胁迫方式对棉蚜净繁殖率 R_0 、世代平均时间 T 和内禀增长率 r_m 存在着极显著的影响; CO₂ 浓度和寄生胁迫方式之间、CO₂ 浓度和棉蚜发生世代之间的交互作用对棉蚜净繁殖率 R_0 和内禀增长率 r_m 也存在着极显著的影响。这些作用的表现,在高大气 CO₂ 浓度条件下,直接放寄生蜂后使第 1 代、第 3 代棉蚜内禀增长率显著下降,而间接放寄生蜂后除导致第 2 代棉蚜内禀增长率增加外,其它各个世代没有发生显著的变化。显然,与正常大气 CO₂ 浓度条件下,所得出直接放寄生蜂对各个世代棉蚜内禀增长率均没有显著的影响,而间接地放寄生蜂的干扰作用明显地增加了第 2 代、第 3 代棉蚜内禀增长率的影响。我们的结果

充分提示:在高大气 CO₂ 浓度条件下,寄生蜂直接干扰作用比间接干扰作用更大;而且,高大气 CO₂ 浓度将通过影响寄生蜂的间接干扰作用,从而影响棉蚜的生长发育、繁殖、适合度和种群动态,使棉蚜种群有下降的趋势。而这种变化趋势可能与高大气 CO₂ 浓度条件下显著增加了单宁的含量,使得棉花对棉蚜的抗性增强有关。对于这个方面,还值得进一步探讨。

参考文献 (References)

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, BuseA, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Glob. Change Biol.*, 8(1):1-16.

Bezemer TM, Jones TH, 1998. Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO₂: quantitative analysis and guild effects. *Oikos*, 82:212-222.

Chen FJ, Ge F, Parajulee MN, 2005. Impact of elevated CO₂ on tri-trophic interaction of *Gossypium hirsutum*, *Aphis gossypii*, and *Leis axyridis*. *Environ. Entomol.*, 34(1):37-46.

Chi H, 1997. Age-stage, two-sex life table analysis. <http://140.120.197.173/Ecology/Download/Twosex.zip>.

Coviella CE, Trumble JT, 1999. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. *Conserv. Biol.*, 13(4):700-712.

Coviella CE, Stipanovic RD, Trumble JT, 2002. Plant allocation to defensive compounds: interactions between elevated CO₂ and nitrogen in transgenic cotton plants. *J.*

- Exp. Bot.*, 53 (367):323 – 331.
- Fu X, Ye LF, Kang L, Ge F, 2010. Elevated CO₂ shifts the focus of tobacco plant defenses from cucumber mosaic virus to the tobacco aphid. *Plant Cell Environ.*, 33(12):2056 – 2064.
- Gao F, Chen FJ, Ge F, 2010. Elevated CO₂ lessens predation of *Chrysopa sinica* on *Aphis gossypii*. *Entomol. Exp. Appl.*, 135(2):135 – 140.
- Guo HJ, Sun YC, Ren Q, Li CY, Ge F, 2012. Elevated CO₂ reduces both the resistance and tolerance of tomato plant to cotton bollworm damage by suppressing the JA signaling pathway. *PLoS ONE*, 7(7):e41426.
- Holopainen JR, 2002. Aphid responses to elevated ozone and CO₂. *J. Ent. Exp. Appl.*, 104(1):137 – 142.
- Hughes L, Bazza FA, 2001. Effects of elevated CO₂ on five plant-aphid interactions. *Ent. Exp. Appl.*, 99(1):87 – 96.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2002. Climate Change and Biodiversity. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kimball BA, 1986. Influence of elevated CO₂ on crop yield// Enoch HZ, Kimball BA (eds.). Carbon Dioxide Enrichment of Greenhouse Crops. Vol. II: Physiology, Yield, and Economics. CRC, Boca Raton, Fla. 105 – 115.
- Kunert G, Weisser WW, 2003. The interplay between density and trait-mediated effects in predator-prey interactions; a case study in aphid wing polymorphism. *Oecologia*, 135(2):304 – 312.
- Lindroth RL, Arteel GE, Kinney KK, 1995. Responses of three saturniid species to Paper Birch grown under enriched CO₂ atmospheres. *Funct. Ecol.*, 9(2):306 – 311.
- Mattson WJ, 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen contents. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11:119 – 161.
- Nicolas G, Sillans D, 1989. Immediate and latent effects of carbon dioxide on insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 34:97 – 116.
- SAS, 1996. JMP Statistics and Graphics Guide: Version 6.12. SAS Institute, Cary.
- Sun Y, Yin J, Chen F, Wu G, Ge F, 2011. How does atmospheric elevated CO₂ affect crop pests and their natural enemies; the examples in China? *Insect Sci.*, 18(4):393 – 400.
- Tissue DT, Wright SJ, 1995. Effects of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs. *Funct. Ecol.*, 9(3):518 – 527.
- White TCA, 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63(1):90 – 105.
- Williams RS, Lincoln DE, Norby RJ, 1998. Leaf age effects of elevated CO₂-grown white oak leaves on spring-feeding lepidopterans. *Glob. Change Biol.*, 4(3):235 – 246.
- 毕章保, 1993a. 烟蚜茧蜂生物学研究 I: 发育过程和幼期形态. 河北农业大学学报, 16(2):1 – 8.
- 毕章保, 1993b. 烟蚜茧蜂生物学研究 II: 成虫生物学及越冬. 河北农业大学学报, 17(2):38 – 44.
- 陈法军, 戈峰, 2004. 一套用于控制 CO₂ 浓度的人工气候箱—CDCC-1 型密闭式动态 CO₂ 气室. 昆虫知识, 41(3):37 – 40.
- 崔光红, 陈家春, 蔡大勇, 2002. 高效液相色谱法测定棉根皮中棉酚含量. 中国中药杂志, 27(3):173 – 175.
- 戈峰, 陈法军, 吴刚, 孙玉诚著, 2010. 昆虫对大气 CO₂ 浓度升高的响应. 北京: 科学出版社. 1 – 212.
- 郭佳莉, 李国清, 蔡英卿, 刘燕兰, 2007. 高效液相色谱法测定余甘子中单宁酸的含量. 光谱实验室, 24(5):911 – 913.
- 李姣, 龙大彬, 肖铁光, 欧阳芳, 2013. 蚜茧蜂对多世代棉蚜生长发育与繁殖的胁迫作用. 应用昆虫学报, 50(4):951 – 958.
- 路虹, 1992. 影响两种蚜茧蜂日产卵量因素的研究. 生物防治通报, 8(2):49 – 53.