

不同温度下东方粘虫年龄-阶段两性实验种群生命表的构建

秦建洋^{1,2} 张 蕾² 程云霞² 罗礼智² 雷朝亮^{1*} 江幸福^{2*}

(1. 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070; 2. 中国农业科学院植物保护研究所,
植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 为明确不同温度对东方粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 种群动态的影响, 建立东方粘虫种群动态模型, 利用年龄-阶段两性种群生命表得到了室内不同温度下东方粘虫种群的发育历期、存活率、繁殖力和种群生命表参数, 并基于种群生命表参数预测了2个月内东方粘虫的种群动态。结果表明, 东方粘虫各虫态的发育历期和产卵前期随温度的升高而显著缩短。24°C下, 东方粘虫单雌平均产卵量为717.1粒, 显著高于其它温度下; 成虫寿命也显著高于其它温度下, 且雄蛾寿命显著长于雌蛾, 分别为15.3 d和13.0 d; 卵孵化存活到成虫的概率、幼虫存活率和化蛹率均最高, 分别为66.7%、68.9%和96.8%。内禀增长率随温度的升高而显著增加, 平均世代周期则显著降低, 18、21、24、27、30°C下分别为0.051、0.077、0.113、0.121、0.156 d⁻¹和77.2、61.3、49.0、40.3、31.5 d; 周限增长率也随温度的升高而增加, 分别为1.05、1.08、1.12、1.13、1.17 d⁻¹; 净增殖率在24°C下为257.1, 显著高于其它温度下, 其它温度条件下无显著差异。表明东方粘虫在18~30°C范围内都能完成生长发育和生殖, 24°C下种群存活率高、繁殖力大、世代周期较短, 更适合种群增长。

关键词: 东方粘虫; 实验种群; 年龄-阶段两性生命表; 温度

Age-stage two-sex life table for laboratory populations of oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker) under different temperatures

Qin Jianyang^{1,2} Zhang Lei² Cheng Yunxia² Luo Lizhi² Lei Chaoliang^{1*} Jiang Xingfu^{2*}

(1. College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, Hubei Province, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: In order to understand the effects of different temperatures on oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker) and build the model of population dynamics, the age-stage two-sex life table was used to obtain the developmental duration, survival rate, fecundity and population life table parameters at 18, 21, 24, 27 and 30°C under laboratory conditions. Based on population life table parameters, the population dynamics of *M. separata* in the following 60 days were also predicted. The results showed that the developmental durations of each stage and pre-oviposition period decreased significantly with the increase of temperature. The fecundity of female adults was significantly different, and the number of eggs per female was 717.1; the longevity was significantly longer and the male adult was longer than female adult, which were 15.3 d and 13.0 d, respectively; the maximum value of survival rate from egg to adult, survival rate of larva and percentage of pupation were 66.7%, 68.9% and 96.8% at 24°C, re-

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项(201403031), 国家自然科学基金(31371947), 北京市自然科学基金(6142017)

* 通讯作者 (Authors for correspondence), E-mail: xfjiang@ippcaas.cn, ioir@mail.hzau.edu.cn

收稿日期: 2016-04-25

spectively. The intrinsic rate of increase (r) increased significantly as the tested temperature increased, which were 0.051, 0.077, 0.113, 0.121, 0.156 d⁻¹, respectively; the finite rate of increase (λ) increased as the tested temperature increased, and they were 1.05, 1.08, 1.12, 1.13, 1.17 d⁻¹, respectively; the mean generation time (T) decreased significantly, and the values were 77.2, 61.3, 49.0, 40.3, 31.5 d, respectively; the highest value for the net reproductive value (R_0) occurred at 24°C (257.1), and there was no significantly different among other temperatures. These results indicated that *M. separata* was able to develop, survive and reproduce successfully across the entire temperature range from 18°C to 30°C, and 24°C was the most suitable temperature for the population growth of *M. separata*.

Key words: oriental armyworm; laboratory population; age-stage two-sex life table; temperature

东方粘虫 *Mythimna separata* (Walker) 是一种典型的远距离迁飞害虫, 每年在我国南北往返迁飞为害, 严重威胁玉米、小麦和水稻等作物的安全生产(李光博等, 1964)。粘虫在我国分布范围极广, 除新疆维吾尔自治区外, 其它各省、市、区均有报道(江幸福等, 2014)。该虫于2012年和2013年在我国连续大发生, 虫口密度之大、发生面积之广以及经济损失之重均属历史罕见(姜玉英等, 2014)。因此, 明确东方粘虫种群消长规律, 有利于在综合防治中掌握合适的防治时机, 这就有必要了解不同环境条件下东方粘虫的种群生命表参数。

昆虫的种群动态受温度、湿度及光照等多种环境因素的影响, 其中温度对昆虫的发育历期、存活率和繁殖力影响最大(Broufas et al., 2009; Forster et al., 2011)。昆虫的种群增长有其最适温度, 高温或者低温对于昆虫的发育、繁殖和存活都有不利影响(Zhou et al., 2010)。高温对烟粉虱 *Bemisia tabaci*、谷象 *Sitophilus granarius* 的生长发育和繁殖有显著的抑制作用(Mourier & Poulsen, 2000; Guo et al., 2013)。有关温度对东方粘虫的影响在国内外已有较多的研究报道, 如林昌善和郑臻良(1958)研究了粘虫的有效积温, 初步明确了粘虫在我国的发生世代数; 李秀珍等(1992)研究了在16、20、24、28、32°C条件下使用人工饲料饲养的东方粘虫实验种群的发育历期和存活率, 发现其在24°C条件下种群繁殖力最大, 存活率最高, 但并未计算种群生命表参数; 吴坤君等(1994)通过构建23°C条件下东方粘虫实验种群的年龄-阶段两性生命表, 得到了东方粘虫23°C条件下的种群生命表参数。而关于不同温度对东方粘虫种群动态的影响和生命表参数的研究尚未见报道。

生命表为研究外界环境因子对昆虫种群生长发育、繁殖和存活的影响提供了有力依据(Chi, 1990; Chi & Su, 2006)。传统生命表基于昆虫不同发育阶

段的平均发育历期得到存活率、繁殖力和生命表参数, 但只考虑了雌蛾的生命过程, 以2倍的雌蛾数量来代表整个种群, 未考虑雌、雄蛾的差异及性比的影响(Southwood, 1978)。此外, 传统生命表还忽略了昆虫种群的世代重叠及个体间的发育差异(吴坤君等, 1994)。年龄-阶段两性种群生命表弥补了传统生命表以平均发育历期为计算依据忽略雄性个体对种群贡献的不足(Chi, 1988; Huang & Chi, 2012)。年龄-阶段两性种群生命表已被广泛应用于锞纹夜蛾 *Chrysodeixis chalcites*(Alami et al., 2014)、西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Zhang et al., 2015)、果蝇(Chang et al., 2016)和蚊子(Maimusa et al., 2016)等多种昆虫的研究。如Li et al.(2015)利用年龄-阶段两性种群生命表研究发现在15~30°C温度范围内韭菜迟眼蕈蚊 *Bradysia odoriphaga* 均能完成生长发育和繁殖, 25°C下有最大的内禀增长率、净增殖率、周限增长率和最短的世代周期, 最适宜种群的扩繁。本研究在实验室条件下, 利用年龄-阶段两性种群生命表分析18、21、24、27、30°C温度下东方粘虫种群动态的变化规律, 明确不同温度对东方粘虫种群动态的影响, 以期为该虫的预测预报和田间防治提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试虫源: 东方粘虫老熟幼虫于2015年3月采自广西壮族自治区南宁市, 带回室内于温度为23±1°C、湿度为(70±5)%、光周期为14 L: 10 D、光照强度为18 000 lx的条件下进行人工饲养。幼虫使用新鲜2~3叶期玉米苗饲养, 玉米品种为农大108, 在含水量约15%的灭菌土中化蛹, 成虫用5%蜂蜜水补充营养。

仪器: RXZ-430恒温培养箱, 宁波江南仪器厂; 亚都超声波加湿器, 北京义博科技有限公司。

1.2 方法

1.2.1 东方粘虫实验种群的饲养和观察

试验设定18、21、24、27、30℃共5个温度,均在恒温培养箱中进行,相对湿度为(70±5)%、光周期为14 L:10 D、光照强度为18 000 lx。取24℃条件下东方粘虫产的卵,30粒为1组装入750 mL瓶中,放入不同温度的培养箱,每个温度处理重复3次。每天早晚各观察1次,记录卵孵化情况,卵至孵出幼虫的时间为卵的发育历期。孵化的幼虫用新鲜玉米叶片饲养,每天更换新鲜的玉米叶片并记录幼虫的存活情况,初孵幼虫到化蛹的时间为幼虫的发育历期。同一天羽化的成虫用同一种颜色的水彩笔在腹部标记,用来统计成虫寿命。首先进行雌雄配对并单对饲养,用来统计产卵前期,然后全部饲养在1个1 500 mL塑料罩中,用5%蜂蜜水饲养,里面放置折叠的蜡纸让其产卵,每天记录产卵量、存活数等数据,直至所有成虫全部死亡。蛹到成虫羽化的时间为蛹的发育历期。

1.2.2 年龄-阶段两性种群生命表的构建

根据年龄-阶段两性种群生命表原理统计原始数据(Chi & Liu, 1985),计算发育阶段的发育历期、产卵量、成虫寿命、幼虫存活率、化蛹率及卵到成虫的概率。由每日记录的群体存活数和繁殖数来计算年龄-阶段特征存活率(s_{xj})即个体由卵发育到年龄 x 阶段 j 的概率;雌虫年龄-阶段特征繁殖力(f_x)表示雌成虫在年龄 x 的产卵量;种群年龄-特征存活率(l_x)表示从卵发育到年龄 x 的存活率;种群年龄-阶段特征繁殖力(m_x)表示种群在年龄 x 的平均产卵量;种群年龄-特征存活率(l_x)与种群年龄-阶段特征繁殖力(m_x)的乘积为种群年龄-阶段特征繁殖值($l_x m_x$)。

种群生命表参数内禀增长率(r)根据二分迭代法,用Euler-Lotka公式 $\sum_{x=1}^{\infty} \left(e^{-rx} \sum_{j=1}^m f_{xj} s_{xj} \right)$ 计算(Goodman, 1982);周限增长率(λ)= e^r ;净增殖率(R_0)指1个个体一生中所产生的后代数, $R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=1}^m s_{xj} f_{xj}$;平均世代周期(T)指种群达到稳定增长率(r 和 λ)时,增加 R_0 ,即 $e^{rT}=R_0$,平均世代周期计算公式为 $T=(\ln R_0)/r$ (Yang et al., 2015)。通过TWOSEX-MSChart 2016程序计算原始数据和生命表参数(Chi, 2016a)。

1.2.3 东方粘虫种群动态的预测方法

对由年龄-阶段两性种群生命表(Chi & Liu, 1985)计算得到的数据,再使用TIMING-MSChart

2016程序(Chi, 2016b)预测东方粘虫的种群动态。此程序可根据原始生命表参数对种群动态进行无限期预测,本试验预测了5种温度下2个月后东方粘虫的种群动态。

1.3 数据分析

试验中所有数据的平均数和标准误用SPSS 16.0软件计算,对不同温度下生命参数、发育历期、产卵量、幼虫存活率、化蛹率、卵到成虫的概率进行方差分析,使用Tukey's HSD法进行差异显著性检验。雌蛾和雄蛾寿命的差异显著性检验采用独立性t检验。利用Twosex-MSChart 2016、SigmaPlot 13.0和OriginPro 2015绘图。

2 结果与分析

2.1 不同温度对粘虫生长发育和繁殖的影响

不同温度条件下东方粘虫的生长发育和繁殖明显不同。成虫期前各虫态的发育历期都随温度的升高而显著缩短,在18℃条件下达最大,卵期、幼虫期、蛹期和1个世代周期分别为10.2、35.8、29.0、81.9 d。产卵前期也随温度的升高而显著缩短,30℃条件下最小,仅为4.0 d。成虫寿命在24℃条件下显著高于其它温度,且雄蛾寿命显著长于雌蛾寿命($t=4.28$, $df=58$, $P<0.05$),分别为15.3 d和13.0 d。24℃条件下的单雌平均产卵量为717.1粒,显著高于其它温度,27℃和30℃下的单雌平均产卵量显著高于18℃和21℃(表1)。

2.2 不同温度对粘虫种群存活率和繁殖力的影响

不同温度下东方粘虫特定年龄-阶段特征存活率(s_{xj})有差异,曲线表示从初孵卵能活到年龄 x 阶段 j 的可能性,曲线重叠部分表示东方粘虫种群有世代重叠。各个温度下卵的孵化率都较高,均在95%以上。24℃下,东方粘虫新孵化个体能存活到成虫的概率、幼虫存活率和化蛹率均最高,分别为66.7%、68.9%和96.8%。18℃下,新孵化个体能存活到成虫的概率、幼虫存活率和化蛹率均最低,分别为50.0%、62.2%和83.9%(图1)。

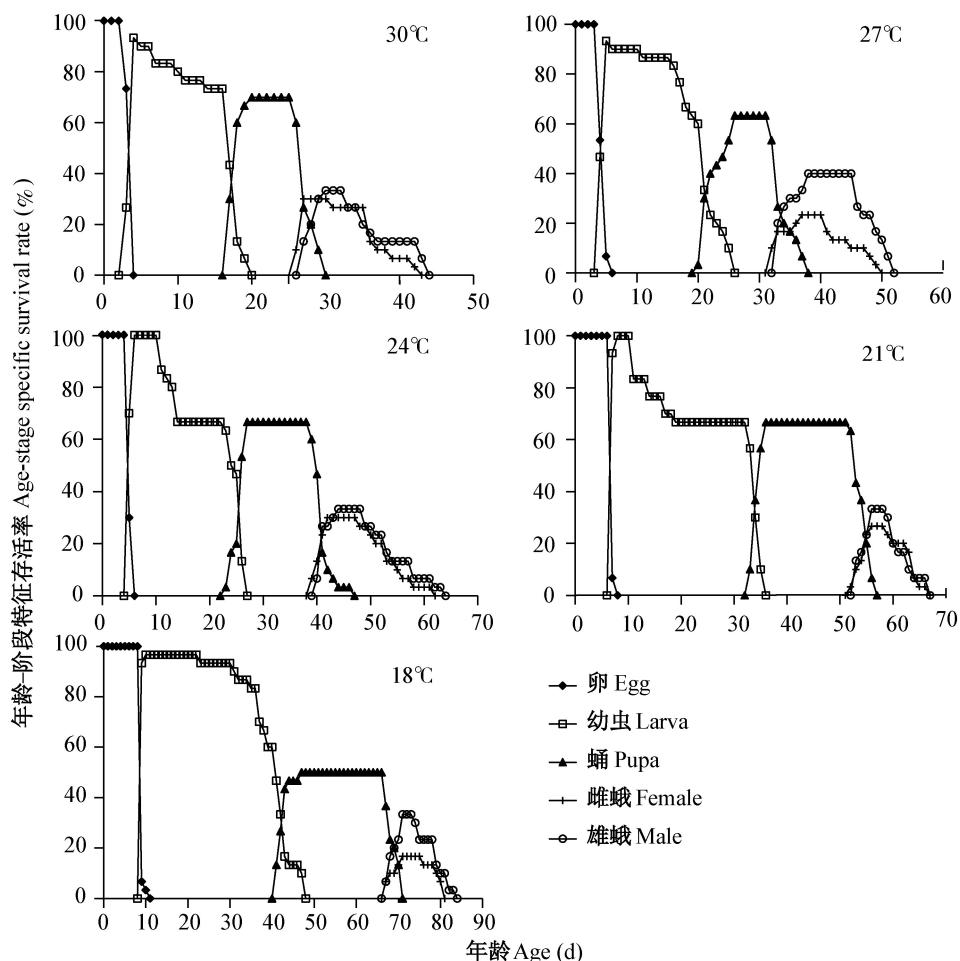
雌虫年龄-阶段特征繁殖力(f_x)表示雌成虫在年龄 x 时的产卵量(图2)。如果把年龄 x 的个体全部包括在内,该值表示整个种群年龄-阶段特征繁殖力(m_x)。 l_x 是不考虑阶段分化的种群年龄-特征存活率,不同温度下的 l_x 有相同的趋势,即在前期曲线坡度较陡,后期较平缓。 $l_x m_x$ 表示种群年龄-阶段特征繁殖值。24℃下东方粘虫的雌虫 f_x 、 m_x 和 $l_x m_x$ 都比其它温度下的高。

表1 温度对东方粘虫生长发育及繁殖的影响

Table 1 The influence of temperature on development and fecundity of *Mythimna separata*

| 温度 Temperature (°C) | 卵期 Egg (d) | 幼虫期 Larva (d) | 蛹期 Pupa (d) | 1个世代 周期 Generation time (d) | 产卵前期 Pre- oviposition stage (d) | 雌蛾寿命 Female longevity (d) | 雄蛾寿命 Male longevity (d) | 平均单雌 产卵量 Mean eggs number of per female |
|---------------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---|---|------------------------------------|----------------------------------|---|
| 18 | 10.2±0.3 a (90) | 35.8±1.6 a (56) | 29.0±1.3 a (47) | 81.9±1.1 a | 7.1±0.8 a (15) | 9.9±0.5 c (15) | 10.7±0.4 c (15) | 343.6±64.0 c (15) |
| 21 | 8.1±0.5 b (90) | 27.3±0.9 b (59) | 22.2±1.2 b (54) | 64.0±0.8 b | 6.5±0.7 b (25) | 11.8±0.4 b (25) | 13.5±0.4 b (28) | 382.3±18.7 c (25) |
| 24 | 6.3±0.5 c (90) | 21.5±1.2 c (62) | 18.9±1.6 c (60) | 51.6±1.1 c | 4.9±0.8 c (28) | 13.0±0.6 a (28) | 15.3±0.5 a (32) | 717.1±53.7 a (28) |
| 27 | 5.6±0.5 d (90) | 18.9±1.9 d (58) | 15.1±1.8 d (55) | 45.1±1.3 d | 4.5±0.7 d (27) | 9.7±0.4 c (27) | 10.9±0.3 c (28) | 571.2±43.0 b (27) |
| 30 | 4.7±0.4 e (90) | 15.8±1.0 e (56) | 11.6±1.2 e (52) | 36.1±0.9 e | 4.0±0.7 d (23) | 9.0±0.3 c (23) | 10.2±0.2 c (29) | 485.2±54.5 b (23) |

括号中数字表示存活数。表中数据为平均数±标准误。同列数据后不同小写字母表示经 Tukey's HSD 法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Numbers in parentheses are the numbers of surviving individuals at different stages. Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by Tukey's HSD test.

图1 不同温度下东方粘虫年龄-阶段特征存活率(s_{ij})Fig. 1 Age-stage specific survival rate (s_{ij}) of *Mythimna separata* at different temperatures

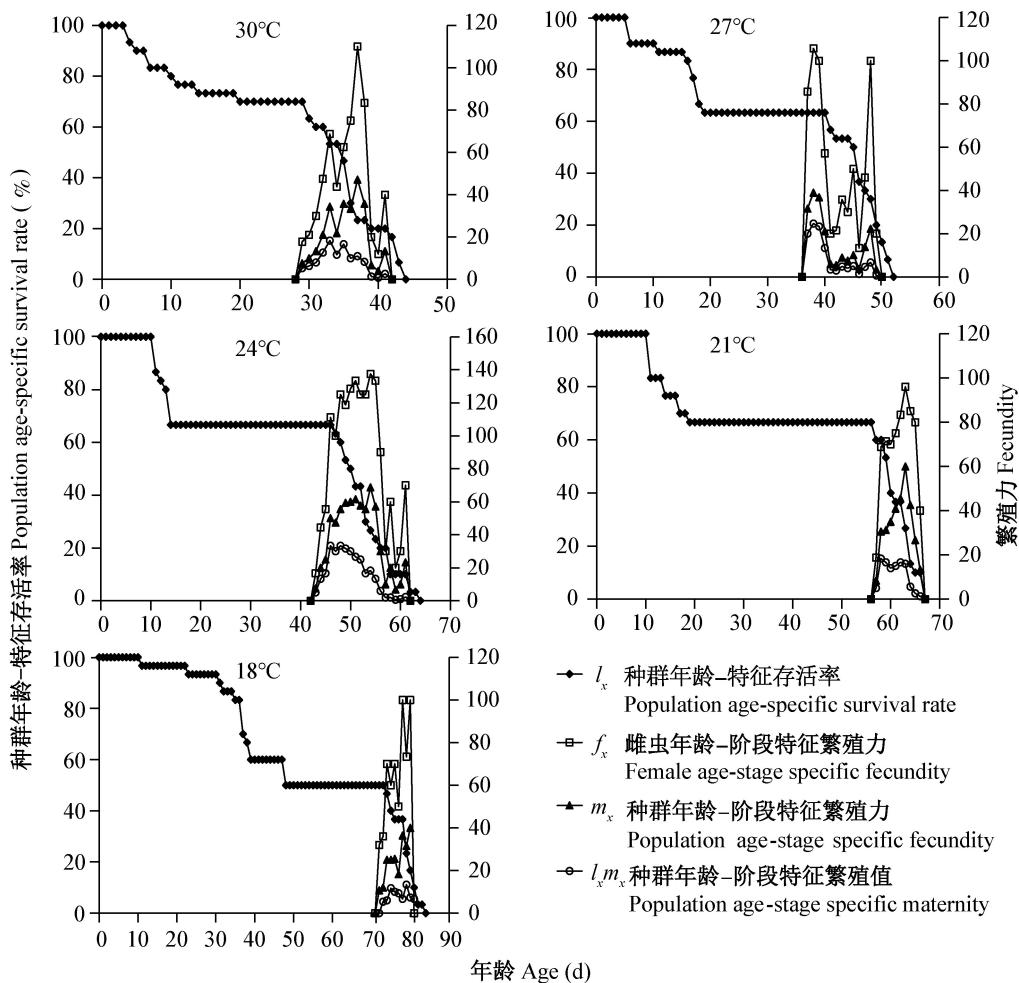


图2 不同温度条件下东方粘虫的种群年龄-特征存活率和繁殖力

Fig. 2 Population age-specific survival rate and fecundity of *Mythimna separata* at different temperatures

2.3 不同温度对粘虫种群生命表参数的影响

种群净增殖率 R_0 在 24℃ 下具有最大值 257.1, 显著高于其它温度且其余温度下均无显著差异。平均世代周期随温度升高而显著降低, 依次为 77.2、61.3、49.0、40.3、31.5 d, 内禀增长率随温度的升高而显著升高, 分别为 0.051、0.077、0.113、0.121、0.156 d⁻¹,

周限增长率随温度的升高而升高, 分别为 1.05、1.08、1.12、1.13、1.17 d⁻¹, 但是 24、27、30℃ 之间无显著差异, 18℃ 和 21℃ 之间无显著差异。表明 30℃ 下如果其它环境条件适宜, 没有别的环境因子造成种群死亡, 东方粘虫种群将会以 0.156 的指数增长速率在 1 个世代周期 31.5 d 内每天增长 1.17 倍(表 2)。

表2 不同温度下东方粘虫的种群生命表参数

Table 2 The life table parameters of different temperatures in *Mythimna separata*

| 温度 (℃) Temperature | 平均世代周期 T (d) Mean generation time | 净增殖率 R_0 Net reproductive rate | 内禀增长率 r (d ⁻¹) Intrinsic rate of increase | 周限增长率 λ (d ⁻¹) Finite rate of increase |
|-----------------------|--|-------------------------------------|--|---|
| 18 | 77.2±0.2 a | 137.7±16.2 b | 0.051±0.002 e | 1.05±0.003 b |
| 21 | 61.3±0.2 b | 133.3±18.8 b | 0.077±0.003 d | 1.08±0.002 b |
| 24 | 49.0±0.5 c | 257.1±28.6 a | 0.113±0.002 c | 1.12±0.002 a |
| 27 | 40.3±0.3 d | 110.2±12.2 b | 0.121±0.003 b | 1.13±0.003 a |
| 30 | 31.5±0.7 e | 55.9±10.2 b | 0.156±0.003 a | 1.17±0.004 a |

表中数据为平均数±标准误。同列数据后不同小写字母表示经 Tukey's HSD 法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by Tukey's HSD test.

2.4 不同温度下东方粘虫种群动态的预测

2个月后不同温度下的东方粘虫种群动态明显不同。30℃下第2代开始产卵且第3代出现,27℃下第2代进入蛹期,24℃下第2代处于幼虫期,21℃下第1代开始产卵,而18℃下第1代还处于蛹期。在

第1代产卵后各温度条件下的种群数量也有所不同,24℃下的种群数量明显高于其它温度下,第2代幼虫数量在30℃和27℃下都不足3个数量单位,24℃下则超过了3个数量单位,虽然27℃和30℃下幼虫发生期较早但是发生量低于24℃下(图3)。

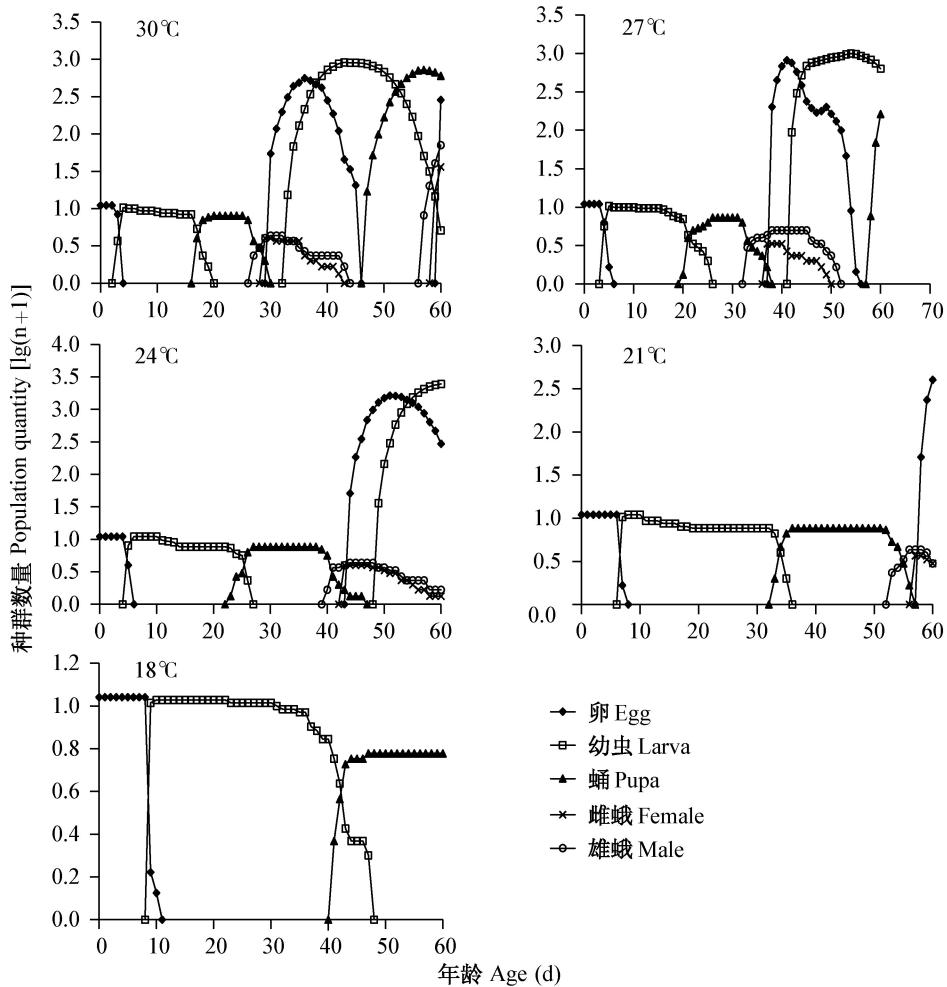


图3 不同温度下东方粘虫种群动态的预测

Fig. 3 The population dynamics of *Mythimna separata* over the next 60 days as affected by temperature

3 讨论

昆虫是一种变温动物,温度对昆虫的种群分布、生活史、行为和种群丰度均有重要的影响(Hoffmann et al., 2003; Cui et al., 2008)。本研究通过构建不同温度下东方粘虫年龄-阶段两性种群生命表,明确了不同饲养温度下其发育历期、存活率和繁殖力等种群参数,结果表明温度对东方粘虫种群参数具有显著影响。温度越低发育历期越长,温度越高发育历期越短,这与许多关于温度对昆虫生长发育影响的研究结果一致(徐盼等,2012)。低温和高温下东方粘虫产卵量低、成虫寿命短,这些都不利于东方粘虫种群的扩增,而低温下的产卵量更低、产卵前期更

长,表明低温比高温更不利于东方粘虫种群增长。

低温下的产卵前期显著长于高温下,而低温下的内禀增长率却显著小于高温下,这表明产卵前期长则内禀增长率低,这一结果与 Lewontin(1965)的研究结果一致,即昆虫的产卵前期对于昆虫的内禀增长率有重要影响。24℃下东方粘虫的产卵量最高,且成虫寿命也最长,这一结果与李景科等(2005)的研究结果一致,昆虫的生殖能力越强,寿命越有延长的趋势。然而,本研究中各温度下雄蛾寿命都长于雌蛾,与李景科等(2005)研究结果不一致。对于这一现象目前还无法进行解释,有待进一步研究探索。但也有作者对1日龄东方粘虫进行不同强度的

飞行试验,观察其生长和生殖,发现试验组和对照组雄蛾寿命均长于雌蛾(吕伟祥等,2014)。

在不同温度条件下,东方粘虫的年龄-阶段特征存活率有所不同,24℃卵孵化到成虫的概率最高,幼虫存活率最高,表明温度对幼虫的存活率有影响,只有在一定的温度条件下幼虫存活率达到最高(Tuan et al., 2016)。东方粘虫在不同的温度条件下,其种群年龄-特征存活率及繁殖力都有差异。内禀增长率包含了种群存活率、发育历期和繁殖力等因素,是一个重要的种群生命表参数,可反映不同温度下的种群增殖能力(Farhadi et al., 2011)。结合种群生命表参数亦能预测种群未来发展趋势,本试验中东方粘虫在不同温度条件下表现出不同的内禀增长率、周限增长率、净增殖率和平均世代周期。虽然30℃下的内禀增长率高、产卵前期短,但是生殖能力和存活率低;24℃下内禀增长率显著低于30℃、产卵前期也显著较长,但是生殖能力和存活率显著高于30℃。因此,在昆虫的生命表研究中并不能依据单一的生命参数去衡量一个种群的发展潜能,需要对整个种群的生长发育参数进行综合分析。两性生命表中的种群预测系统能综合多方面因素对昆虫种群增长趋势进行准确预测。本试验对不同温度下的粘虫种群增长趋势预测结果显示,虽然27℃和30℃下东方粘虫增长速率较快,但是增长量小于24℃下,这与东方粘虫在田间大发生的温度条件一致。

吴坤君等(1994)利用年龄-阶段两性生命表建立了东方粘虫23℃条件下的种群生命表,但单一温度不能全面描述具有迁飞习性的东方粘虫种群动态(江幸福等,2000)。而李秀珍等(1992)也仅分析了16、20、24、28、32℃下东方粘虫不同虫态的发育历期和存活率,明确了东方粘虫的有效积温和发育起点温度。本试验研究了18、21、24、27、30℃下的东方粘虫发育历期、存活率和种群生命表参数,对预测其种群动态具有十分重要的意义。自然环境中除温度外还有许多生物和非生物因素均影响着昆虫的种群动态,比如湿度对绿盲蝽 *Apolygus lucorum* (Lu & Wu, 2011) 和草盲蝽 *Lygus lineolaris* (Day, 2006) 的影响;不同豌豆品种对番茄尺蠖 *Chrysodeixis chalcites* 种群的影响(Alami et al., 2014);高温和化学农药对西花蓟马 F₁代生命表参数的影响(左太强等,2015)等。因此,在室内可控条件下得出的东方粘虫种群动态与自然环境中多因素互作下的种群动态有一定差异,今后需进一步在自然环境中进行相关研究,为更深入地了解田间东方粘虫种群的发生规律

并进行综合防控提供理论依据。

参 考 文 献 (References)

- Alami S, Naseri B, Golizadeh A, Razmjou J. 2014. Age-stage, two-sex life table of the tomato looper, *Chrysodeixis chalcites* (Lepidoptera: Noctuidae), on different bean cultivars. *Arthropod-Plant Interactions*, 8(5): 475–484
- Broufas GD, Pappas ML, Koveos DS. 2009. Effect of relative humidity on longevity, ovarian maturation, and egg production in the olive fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 102(1): 70–75
- Chang C, Huang CY, Dai SM, Atlihan R, Chi H. 2016. Genetically engineered ricin suppresses *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) based on demographic analysis of group-reared life table. *Journal of Economic Entomology*, 109(3): 987–992
- Chi H. 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environmental Entomology*, 17(1): 26–34
- Chi H. 1990. Timing of control based on the stage structure of pest populations: a simulation approach. *Journal of Economic Entomology*, 83(4): 1143–1150
- Chi H. 2016a. TWOSEX-MSChart: a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. <http://140.120.197.173/Ecology/Download/TWOSEX.zip>
- Chi H. 2016b. TIMING-MSChart: a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. <http://140.120.197.173/Ecology/Download/TIMING.zip>
- Chi H, Liu H. 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bulletin of the Institute of Zoology Academia Sinica*, 24: 225–240
- Chi H, Su HY. 2006. Age-stage, two-sex life tables of *Aphidius gifuensis* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and its host *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) with mathematical proof of the relationship between female fecundity and the net reproductive rate. *Environmental Entomology*, 35(1): 10–21
- Cui XH, Wan FH, Xie M, Liu TX. 2008. Effects of heat shock on survival and reproduction of two whitefly species, *Trialeurodes vaporariorum* and *Bemisia tabaci* biotype B. *Journal of Insect Science*, 8(1): 49–50
- Day WH. 2006. The effect of rainfall on the abundance of tarnished plant bug nymphs [*Lygus lineolaris* (Palisot)] in alfalfa fields. *Transactions of the American Entomological Society*, 132(3/4): 445–450
- Farhadi R, Allahyari H, Chi H. 2011. Life table and predation capacity of *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae). *Biological Control*, 59(2): 83–89
- Forster J, Hirst AG, Woodward G. 2011. Growth and development rates have different thermal responses. *American Naturalist*, 178(5): 668–678
- Goodman D. 1982. Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. *American Naturalist*, 119(6): 803–823
- Guo JY, Cong L, Wan FH. 2013. Multiple generation effects of high

- temperature on the development and fecundity of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) biotype B. Insect Science, 20(4): 541–549
- Hoffmann AA, Sørensen JG, Loeschke V. 2003. Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. Journal of Thermal Biology, 28(3): 175–216
- Huang YB, Chi H. 2012. Age-stage, two-sex life tables of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) with a discussion on the problem of applying female age-specific life tables to insect populations. Insect Science, 19(2): 263–273
- Jiang XF, Luo LZ, Hu Y. 2000. Influence of rearing temperature on flight and reproductive capacity of adult oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). Acta Ecologica Sinica, 20(2): 288–292 (in Chinese) [江幸福, 罗礼智, 胡毅. 2000. 饲养温度对粘虫飞行和生殖能力的影响. 生态学报, 20(2): 288–292]
- Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Luo LZ. 2014. Novel features, current trends and economic impact of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) in China. Chinese Journal of Applied Entomology, 51(6): 1444–1449 (in Chinese) [江幸福, 张蕾, 程云霞, 罗礼智. 2014. 我国粘虫发生危害新特点及趋势分析. 应用昆虫学报, 51(6): 1444–1449]
- Jiang YY, Li CG, Zeng J, Liu J. 2014. Population dynamics of the armyworm in China: a view of the past 60 years' research. Chinese Journal of Applied Entomology, 51(4): 890–898 (in Chinese) [姜玉英, 李春广, 曾娟, 刘杰. 2014. 我国粘虫发生概况: 60年回顾. 应用昆虫学报, 51(4): 890–898]
- Lewontin RC. 1965. Selection for colonizing ability.//Baker HG, Stebbins GL. Genetics of colonizing species. New York: Academic Press, pp. 77–91
- Li GB, Wang HX, Hu WX. 1964. Route of the seasonal migration of the oriental armyworm moth in the eastern part of China as indicated by a three year result of releasing and recapturing of marked moths. Journal of Plant Protection, 3(2): 101–110 (in Chinese) [李光博, 王桓祥, 胡文绣. 1964. 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收试验. 植物保护学报, 3(2): 101–110]
- Li JK, Gao MX, Zhang XP. 2005. Study on life span of insects. Natural Science Journal of Harbin Normal University, 21(6): 79–86 (in Chinese) [李景科, 高梅香, 张雪萍. 2005. 昆虫的寿命研究. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 21(6): 79–86]
- Li XZ, Gong PY, Wu KJ. 1992. Life tables of the armyworm, *Mythimna separata* (Walker), at different temperatures and its thermal requirement for development. Acta Entomologica Sinica, 35(4): 415–421 (in Chinese) [李秀珍, 龚佩瑜, 吴坤君. 1992. 粘虫在不同温度下的生命表及其发育的热量需要. 昆虫学报, 35(4): 415–421]
- Li W, Yang Y, Xie W, Wu Q, Xu B, Wang S, Zhu X, Wang S, Zhang Y. 2015. Effects of temperature on the age-stage, two-sex life table of *Bradyia odoriphaga* (Diptera: Sciaridae). Journal of Economic Entomology 108(1): 126–134
- Lin CS, Zheng ZL. 1958. Testing the number of generations of the army worm (*Cirphis unipuncta* Haw.) occurring in various geographical regions in China by the method of "thermal sums". Acta Entomologica Sinica, 8(1): 41–56 (in Chinese) [林昌善, 郑臻良. 1958. 有效温度法则在我国粘虫发生地理学上的检验. 昆虫学报, 8(1): 41–56]
- Lu YH, Wu KM. 2011. Effect of relative humidity on population growth of *Apolygus lucorum* (Heteroptera: Miridae). Applied Entomology and Zoology, 46(3): 421–427
- Lü WX, Jiang XF, Zhang L, Luo LZ. 2014. Effect of different tethered flight durations on the reproduction and adult longevity of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae). Chinese Journal of Applied Entomology, 51(4): 914–921 (in Chinese) [吕伟祥, 江幸福, 张蕾, 罗礼智. 2014. 一日龄粘虫不同时长吊飞对生殖及寿命的影响. 应用昆虫学报, 51(4): 914–921]
- Maimusa HA, Ahmad AH, Kassim NF, Rahim J. 2016. Age-stage, two-sex life table characteristics of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in Penang Island, Malaysia. Journal of the American Mosquito Control Association, 32(1): 1–11
- Mourier H, Poulsen KP. 2000. Control of insects and mites in grain using a high temperature/short time (HTST) technique. Journal of Stored Produced Research, 36(3): 309–318
- Southwood TRE. 1978. The construction, description and analysis of age-specific life-tables.//Southwood TRE. Ecological methods. Netherlands: Springer, pp. 356–387
- Tuan SJ, Li NJ, Yeh CC, Tang LC, Chi H. 2016. Effects of green manure cover crops on *Spodoptera litura* (Lepidoptera: noctuidae) populations. Journal of Economic Entomology, 107(3): 897–905
- Wu KJ, Gong PY, Li XZ, He J. 1994. The age-stage life table of the armyworm. Acta Entomologica Sinica, 37(4): 426–434 (in Chinese) [吴坤君, 龚佩瑜, 李秀珍, 何剑. 1994. 粘虫的年龄 – 发育期结构生命表. 昆虫学报, 37(4): 426–434]
- Xu P, Xu ZH, Li SJ, Xu WG, Li HQ, Sheng XQ. 2012. Life table of the experimental population of Comstock mealybug *Pseudococcus comstocki* (Hemiptera: Pseudococcidae). Acta Entomologica Sinica, 55(12): 1362–1367 (in Chinese) [徐盼, 徐志宏, 李绍进, 许渭根, 李罕琼, 盛仙俏. 2012. 不同温度下康氏粉蚧实验种群生命表. 昆虫学报, 55(12): 1362–1367]
- Yang YT, Li WX, Xie W, Wu QJ, Xu BY, Wang SL, Li CR, Zhang YJ. 2015. Development of *Bradyia odoriphaga* (Diptera: Sciaridae) as affected by humidity: an age-stage, two-sex, life-table study. Applied Entomology and Zoology, 50(1): 3–10
- Zhang T, Reitz SR, Wang H, Lei Z. 2015. Sublethal effects of *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales) on life table parameters of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). Journal of Economic Entomology, 108(3): 975–985
- Zhou ZS, Guo JY, Chen HS, Wan FH. 2010. Effects of temperature on survival, development, longevity, and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae), a potential biological control agent against *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). Environmental Entomology, 39(3): 1021–1027
- Zuo TQ, Zhang B, Zhang ST, Zheng CY, Wan FH. 2015. Combined effects of high temperature and acetamiprid of life table parameters of the F₁ offspring of the treated *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). Acta Entomologica Sinica, 58(7): 767–775 (in Chinese) [左太强, 张彬, 张绍婷, 郑长英, 万方浩. 2015. 高温和啶虫脒处理西花蓟马对其F₁代生命表参数的联合作用. 昆虫学报, 58(7): 767–775]

(责任编辑:李美娟)