

幼虫密度和温度对水芹叶象甲未成熟阶段 生长发育的影响*

王 攀^{1**} 孙昌浩^{1,2} 杨 帆¹ 望 勇¹
周利琳¹ 骆海波¹ 司升云^{1***}

(1. 武汉市农业科学院蔬菜研究所, 武汉 430345; 2. 唐山市丰南区农业农村局, 丰南 063300)

摘要 【目的】为明确不同幼虫密度和不同温度条件对水芹叶象甲 *Hypera* sp. 未成熟阶段生长发育的影响。【方法】在室内条件下对不同幼虫饲养密度和不同温度条件饲养的水芹叶象甲未成熟阶段（卵、幼虫、预蛹和蛹）的存活和生长发育进行研究。【结果】幼虫密度对水芹叶象甲幼虫、预蛹和蛹的存活和生长发育均具有显著影响。水芹叶象甲幼虫、预蛹和蛹在 50 头/盒的密度条件下的存活率均显著高于其它密度条件，且发育历期显著短于其它密度条件。此外，各密度条件下的雌蛹重均显著重于雄蛹重，但性比（♀/♂）不受密度条件的影响。温度条件对水芹叶象甲卵、幼虫、预蛹和蛹的存活和生长发育亦均具有显著影响。27 °C 条件下的幼虫和蛹的存活率均显著高于其它温度条件，1 龄幼虫在 30 °C 条件下的存活率显著高于其它温度条件，而 3 龄幼虫在 27 °C 条件下的存活率显著高于其它温度条件，但温度条件对 2 龄幼虫的存活率无显著影响。水芹叶象甲各龄期幼虫及各虫态的发育历期随着温度升高而显著缩短。【结论】幼虫饲养密度和温度是影响水芹叶象甲种群变化的重要因子，这将为分析水芹叶象甲种群动态变化规律，以及提高该虫的预测预报和综合防控水平提供依据。

关键词 水芹叶象甲；幼虫密度；温度；存活；生长发育；未成熟阶段

Effect of larval density and temperature on immature developmental stages of *Hypera* sp.

WANG Pan^{1**} SUN Chang-Hao^{1,2} YANG Fan¹ WANG Yong¹
ZHOU Li-Lin¹ LUO Hai-Bo¹ SI Sheng-Yun^{1***}

(1. Institute of Vegetables, Wuhan Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430345, China;
2. Fengnan Agricultural and Rural Bureau, Fengnan 063300, China)

Abstract [Objectives] To clarify the influence of larval rearing density and temperature on immature developmental stages (eggs, larvae, pre-pupae and pupae) of *Hypera* sp. [Methods] The survival, growth and development of the above immature developmental stages were measured and compared under different larval densities and temperatures. [Results] Larval density had a significant effect on survival and growth; survival was significantly higher, and the developmental duration significantly shorter, at a density of 50 larvae per box than that at other densities. The pupal weight of females raised at any of the larval densities tested was significantly greater than that of males. Sex ratio (♀/♂) was not affected by larval density but temperature had a significant effect on survival and growth. The survival rates of larvae and pupae were significantly higher at 27 °C than at other temperatures. The survival rate of 1st instar larvae was highest at 30 °C, whereas that of 3rd instar larvae was highest at 27 °C. Temperature had no significant effect on the survival rate of 2nd instar larvae. The developmental duration of different developmental stages and instars was significantly shorter at higher temperatures. [Conclusion] Larval

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划项目 (2016YFD0201008)

**第一作者 First author, E-mail: wangpan1228@hotmail.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: sishengyun@126.com

收稿日期 Received: 2020-06-09; 接受日期 Accepted: 2020-08-14

density and temperature significantly affect the population demographics of *Hypera* sp., a finding that contributes to better forecasting, prevention and control of this pest.

Key words *Hypera* sp.; larval density; temperature; survival; development; immature stage

水芹叶象甲 *Hypera* sp. 隶属鞘翅目 Coleoptera、象甲科 Curculionidae, 是水芹上一种重要的蛀茎和食叶害虫, 其幼虫和成虫均喜食水芹的茎和叶, 严重影响水芹的品质和产量。由于水芹大部分采用粗放的半栽培方式, 该虫的为害程度逐年加重, 部分区域该虫发生后可造成水芹绝收, 给菜农带来巨大的经济损失(王攀等, 2018)。

幼虫密度是昆虫生长发育及种群动态的重要影响因子之一(Lyimo et al., 1992; 孔海龙等, 2013; 李艳等, 2014)。幼虫饲养密度对黏虫 *Mythimna separata*、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*、草地螟 *Loxostege sticticalis*、小菜蛾 *Plutella xylostella*、马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella*、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*、玉米根茎叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte 等的生长发育及繁殖均存在显著影响(Lyimo et al., 1992; 罗礼智等, 1995; 王娟等, 2008; 马艳粉等, 2010; 孔海龙等, 2011, 2013; 李艳等, 2014; Yu et al., 2019)。环境温度是影响昆虫种群生长发育、存活、繁殖、种群增长及季节动态的重要因素(Hoffmann, 1984)。研究表明, 外界环境温度的改变将直接导致昆虫体温和新陈代谢速率的变化(Hoffmann, 1984)。在诸多生物和非生物因子中, 温度是影响昆虫生长发育最主要的因子(Hagstrum and Milliken, 1988; 郭婷婷等, 2016; 刘永华等, 2016)。目前幼虫饲养密度和温度条件对水芹叶象甲生长发育的影响尚无报道, 弄清这些有助于探索幼虫密度和温度条件对水芹叶象甲种群变动的调节作用。鉴于此, 本文以未成熟阶段的水芹叶象甲为研究对象, 评价不同幼虫饲养密度和温度条件对未成熟阶段水芹叶象甲存活及生长发育的影响, 阐明水芹叶象甲种群动态变化规律, 以期为该虫的预测预报和综合防控水平提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

水芹叶象甲采自武汉市农业科学院蔬菜研究所水芹苗圃($114^{\circ}47'E$, $30^{\circ}71'N$), 带回室内置于养虫盒($15\text{ cm}\times12\text{ cm}\times7\text{ cm}$)中饲养, 每天提供新鲜水芹茎叶供其取食和产卵。饲养得到的后代用于后续实验。养虫室的环境条件为: 温度(27 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 $70\%\pm5\%$, 光周期 14 L : 10 D(光期: 06:00-20:00; 暗期: 20:00-06:00)。

1.2 实验方法

1.2.1 幼虫饲养密度对未成熟阶段水芹叶象甲存活和生长发育的影响 实验设置 30、40、50、60、70 和 80 头/盒 6 个幼虫饲养密度。分别挑取同一天孵化的水芹叶象甲初孵幼虫(孵化时间<12 h)30、40、50、60、70 和 80 头置于 6 个养虫盒内饲养至蛹。分别测定水芹叶象甲在 6 个幼虫饲养密度下幼虫、预蛹和蛹的存活率、发育历期、雌雄蛹重和性比, 测定方法参考张娜等(2010)。实验期间, 每天更换新鲜水芹以保证充足的食物。每个密度重复 3 次。饲养环境条件为: 温度(27 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 $70\%\pm5\%$, 光周期 14 L : 10 D。

1.2.2 温度对未成熟阶段水芹叶象甲存活和生长发育的影响 在筛选出的最佳幼虫饲养密度的基础上, 分别测定在温度为 24、27 和 30 $^{\circ}\text{C}$ 条件下水芹叶象甲未成熟阶段的发育历期和存活率, 测定方法参考张娜等(2010)。(1)挑取 150 粒同一天的卵置于养虫盒中, 养虫盒内放置加水的滤纸以维持湿度。将养虫盒分别置于 24、27 和 30 $^{\circ}\text{C}$ 的人工气候箱(MGC-350HPY-2, 上海一恒科学仪器有限公司)内饲养, 人工气候箱的相对湿度为 $70\%\pm5\%$, 光周期 14 L : 10 D(光期: 06:00-20:00; 暗期: 20:00-06:00)。测定记

录卵的孵化时间和孵化率。每个温度条件重复3次。(2)分别挑取初孵幼虫(孵化时间<12 h)50头测定水芹叶象甲幼虫、预蛹和蛹在不同温度条件下(24、27和30 °C)的发育历期和存活率。每天更换新鲜水芹,每个温度条件重复3次。

1.3 数据分析

所有数据以平均值±标准差表示。使用SPSS Statistics 22.0软件对不同密度条件下各虫态的发育历期、存活率和蛹重,以及不同温度条件下各虫态的发育历期和存活率进行单因素方差分析(ANOVA, Duncan's multiple range test, $P<0.05$),对同密度条件下的雌雄蛹重进行独立样本t-测验($P<0.05$),对不同密度条件下的雌雄性比进行卡方检验(χ^2)。使用Graphpad Prism 6.02软件进行作图。

2 结果与分析

2.1 幼虫饲养密度对未成熟阶段水芹叶象甲存活的影响

幼虫饲养密度对未成熟阶段水芹叶象甲的存活率均存在显著影响($F=2.76, df=5, 17, P<0.05$),幼虫存活率随密度上升呈先增加后降低的趋势(图1: A),高密度条件下的幼虫存活率显著低于低密度和中密度条件,中密度条件(50头/盒)的幼虫存活率显著高于其他密度条件。低密度条件下,预蛹存活率均无显著差异,但密度为80头/盒的预蛹存活率显著低于其他密度条件($F=3.65, df=5, 17, P<0.05$)(图1: B)。蛹存活率(羽化率)随幼虫饲养密度的上升而下降,密度为30头/盒的蛹存活率显著高于其他密度条件($F=3.32, df=5, 17, P<0.05$)(图1: C)。

2.2 幼虫饲养密度对未成熟阶段水芹叶象甲生长发育的影响

幼虫饲养密度对未成熟阶段水芹叶象甲的发育历期均存在显著影响(图2)。幼虫发育历期在低密度条件下(40头/盒)显著长于中密度和高密度条件($F=3.00, df=5, 612, P<0.05$)(图2: A)。中密度条件下(50头/盒)预蛹($F=26.14,$

$df=5, 602, P<0.05$)和蛹($F=21.67, df=5, 400, P<0.05$)的发育历期均显著短于其他密度条件(图2: B, C)。

幼虫饲养密度对水芹叶象甲雄蛹重的影响较小,各幼虫饲养密度条件下的雄蛹重不存在显著差异($F=0.83, df=5, 195, P=0.53$)(图3),但60头/盒和70头/盒的密度条件下的雌蛹重显著重于其他密度条件($F=2.11, df=5, 198, P<0.05$)。各密度条件下的雌蛹重均显著重于雄蛹重(图3)。此外,水芹叶象甲的雌雄性比不受密度条件的影响,在不同的密度条件下均接近1:1(表1)。

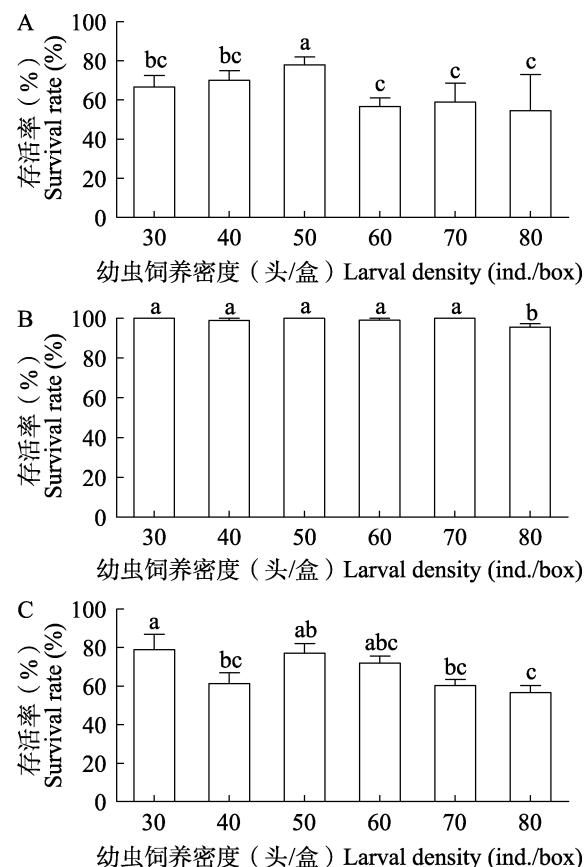


图1 幼虫饲养密度对水芹叶象甲未成熟阶段存活率的影响

Fig. 1 Effect of larval rearing density on survival of immature stage of *Hypera* sp.

A. 幼虫; B. 预蛹; C. 蛹。图中数据为平均值±标准差,柱上标有不同小写字母表示不同密度间差异显著(Duncan's multiple range test, $P<0.05$)。图2同。
A. Larva; B. Pre-pupa; C. Pupa. Data in the figure are mean±SD. Histograms with different lowercase letters indicate significant difference among different densities (Duncan's multiple range test, $P<0.05$). The same as Fig. 2.

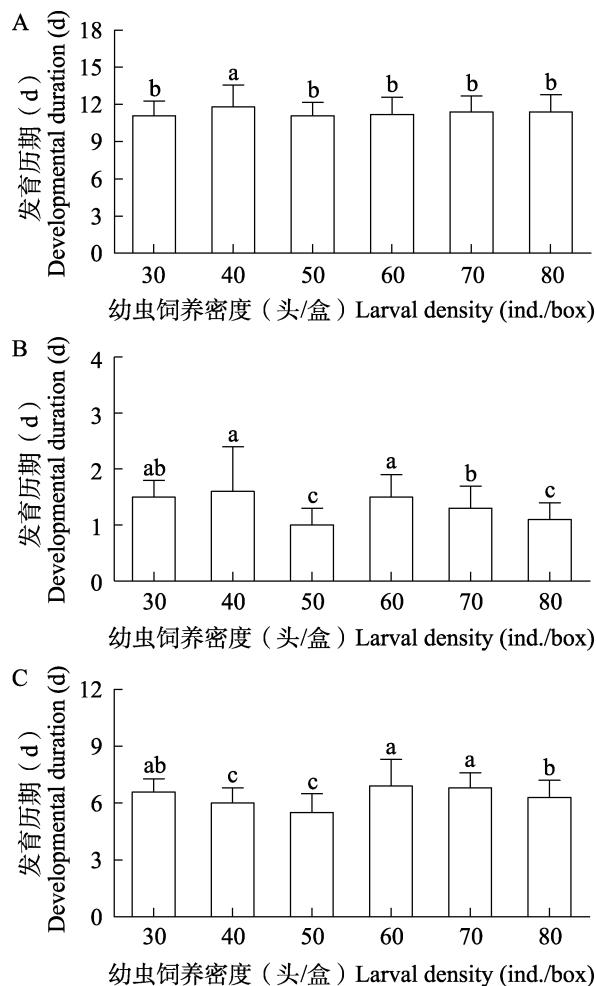


图 2 幼虫饲养密度对水芹叶象甲未成熟阶段发育历期的影响

Fig. 2 Effect of larval density on developmental duration of immature stage of *Hypera* sp.

A. 幼虫；B. 预蛹；C. 蛹。
A. Larva; B. Pre-pupa; C. Pupa.

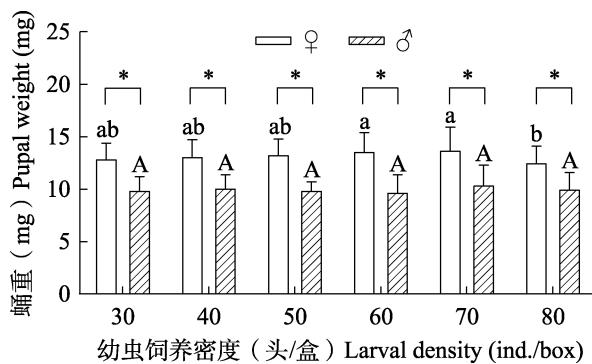


图 3 幼虫饲养密度条件对水芹叶象甲蛹重的影响

Fig. 3 Effect of larval rearing density
on the pupal weight of *Hypera* sp.

图中数据为平均值±标准差，柱上标有不同小写字母和大写字母分别表示雌蛹和雄蛹间差异显著 (Duncan's multiple range test, $P<0.05$)。*表示雌雄蛹间差异显著 (Independent sample t-test, $P<0.05$)。

Data in the figure are mean±SD. Histograms with different uppercase letters are significantly different of male pupa among different densities, and with different lowercase letters are significantly different of female pupa among different densities (Duncan's multiple range test, $P<0.05$). * indicates significant difference between sexes (Independent sample t-test, $P<0.05$).

2.3 温度对未成熟阶段水芹叶象甲存活的影响

在实验温度范围内，水芹叶象甲的卵 ($F=1.48$, $df=2, 8$, $P=0.30$) 和预蛹的存活率均没有显著差异 (图 4)。但在 27°C 条件下的幼虫 ($F=10.088$, $df=2, 8$, $P<0.05$) 和蛹 ($F=33.87$, $df=2, 8$, $P<0.05$) 的存活率均显著高于其他温度条件 (图 4)。

表 1 不同幼虫饲养密度条件下水芹叶象甲雌雄性比
Table 1 The sex ratio of *Hypera* sp. reared on different larval density

密度 (头/盒) Density (ind./box)	雌虫 Female	雄虫 Male	总数 Total	性比 (♀/♂) Sex ratio (♀/♂)	卡方值 χ^2 value	P 值 P-value
30	23	24	47	0.96	0.021	1.00
40	24	27	51	0.89	0.176	0.78
50	39	39	78	1.00	0.000	1.00
60	40	33	73	1.21	1.571	0.48
70	39	36	75	1.08	0.120	0.82
80	35	35	70	1.00	0.000	1.00

温度对水芹叶象甲 1 龄和 3 龄幼虫的存活率存在显著影响 (图 5)。1 龄幼虫在 30°C 条件下

的存活率显著高于其他温度条件 ($F=50.770$, $df=2, 8$, $P<0.05$)，而 3 龄幼虫在 27°C 条件下显

著高于其他温度条件 ($F=22.308, df = 2, 8, P < 0.05$), 但温度对 2 龄幼虫的存活率不存在显著影响 ($F=0.637, df=2, 8, P=0.56$)。

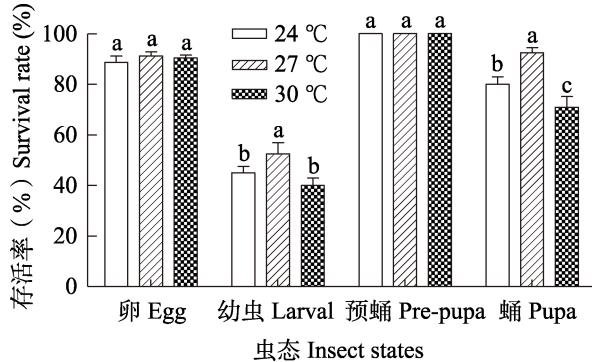


图 4 不同温度对水芹叶象甲未成熟阶段(卵、幼虫、预蛹和蛹)存活率的影响

Fig. 4 Effect of temperatures on the survival rate of immature stage (egg, larval, pre-pupa and pupa) of *Hypera* sp.

图中数据为平均值±标准差。同一虫态间不同小写字母表示差异显著 (Duncan's multiple range test, $P<0.05$)。Data in the figure are mean±SD. Histograms with different lowercase letters within an insect states are significantly different (Duncan's multiple range test, $P<0.05$)。

2.4 温度对未成熟阶段水芹叶象甲生长发育的影响

温度显著影响水芹叶象甲未成熟阶段的发育周期, 在实验温度范围内, 各虫态的发育周期均随温度升高而缩短 (表 2)。在 30 °C 条件下, 卵、幼虫和蛹的发育周期均显著短于其他温度条件 (卵: $F=144.62, df=2, 405, P<0.05$; 幼虫: $F=$

$44.05, df=2, 107, P<0.01$; 预蛹: $F=75.75, df=2, 108, P<0.05$), 而蛹的发育周期在 27 °C 和 30 °C 条件下不存在显著差异 ($F=107.08, df=2, 84, P<0.05$)。

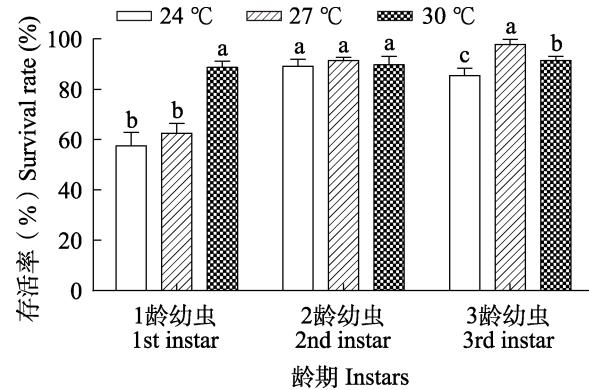


图 5 不同温度条件对水芹叶象甲不同龄期幼虫存活率的影响

Fig. 5 Effect of temperatures on the survival rate of different instars of *Hypera* sp. larval

图中数据为平均值±标准差。同一龄期间不同小写字母表示差异显著 (Duncan's multiple range test, $P<0.05$)。Data in the figure are mean±SD. Histograms with different lowercase letters within an insect instars are significantly different (Duncan's multiple range test, $P<0.05$)。

各龄期幼虫的发育周期随温度升高而缩短 (表 2)。在 24 °C 条件下, 各龄期幼虫的发育周期均显著长于其他温度条件 (1 龄: $F=26.61, df=2, 101, P<0.05$; 2 龄: $F=7.20, df=2, 117, P<0.05$; 3 龄: $F=16.17, df=2, 107, P<0.05$), 但 2 龄幼虫的发育周期在 24 °C 和 27 °C 条件下不存在显著差异 (表 2)。

表 2 温度对水芹叶象甲未成熟阶段(卵、幼虫、预蛹和蛹)发育周期的影响
Table 2 Effects of temperatures on the developmental duration of the immature stage (egg, larval, pre-pupa and pupa) of *Hypera* sp.

温度 (°C)	发育周期 (d) Developmental duration						
	卵 Egg	1 龄幼虫 1st instar	2 龄幼虫 2nd instar	3 龄幼虫 3rd instar	幼虫期 Total	预蛹 Pre-pupa	蛹 Pupa
24	6.0±0.4 a	6.4±0.9 a	3.9±1.3 a	3.3±0.7 a	13.9±1.8 a	2.1±0.5 a	5.7±0.8 a
27	5.4±0.5 b	5.5±1.3 b	3.7±0.9 a	3.1±0.4 a	12.6±1.6 b	1.3±0.3 b	3.8±0.5 b
30	5.1±0.4 c	4.5±0.9 c	3.0±0.7 b	2.5±0.7 b	10.3±1.3 c	1.1±0.2 c	3.6±0.5 b

表中数值为平均值±标准差。同列数据后标有不同小写字母表示各阶段发育周期在不同温度条件下差异显著 (Duncan's multiple range test, $P<0.05$)。

Dates are mean±SD, and followed by different lowercase letters indicate significant difference in developmental duration in different temperatures (Duncan's multiple range test, $P<0.05$)。

3 结论与讨论

种群密度是影响昆虫生活史的重要因素之一, 不同种类昆虫受种群密度的影响也不尽相同(罗礼智等, 1995; 谢秀霞等, 2007; 王娟等, 2008; 马艳粉等, 2010; 孔海龙等, 2013; 李艳等, 2014)。幼虫饲养密度会影响幼虫的存活率(Gindin *et al.*, 2009)。通常来说, 幼虫饲养密度与幼虫的存活率(尤有自相残杀习性的昆虫)呈负相关性, 而和发育历期呈正相关性(Agnew *et al.*, 2002; Gibbs *et al.*, 2004)。本研究表明, 水芹叶象甲未成熟阶段的发育历期、存活率以及雌雄蛹重均随幼虫饲养密度不同而产生显著差异。适宜的幼虫饲养密度对水芹叶象甲的未成熟阶段的生长发育有利, 而过高或过低的幼虫饲养密度均不利于水芹叶象甲的生长。本研究结果表明, 在50头/盒的密度条件下, 幼虫存活率较高, 而发育历期相对较短, 种群的增长较快。此结果与一些群集性昆虫的密度效应结果较为一致, 如黏虫(罗礼智等, 1995)、甜菜夜蛾(王娟等, 2008)、草地螟(孔海龙等, 2011)、小菜蛾(孔海龙等, 2013)、二点委夜蛾(李艳等, 2014)等。一定密度下幼虫过高的存活率和发育速率及低畸形率可能与群集性昆虫的“群居习性”有关, 但密度过高时, 个体间的食物竞争加剧, 生存空间缩小, 排泄物增多等因素导致发育速率减慢(Lyimo *et al.*, 1992; 罗礼智等, 1995; Hardin *et al.*, 2015; Morales-Ramos and Rojas, 2015)。但马铃薯块茎蛾的相关研究表明, 随幼虫密度增加, 其发育速率减慢, 存活率下降(马艳粉等, 2010)。因此, 群集性种类与其他昆虫的密度效应也有差异。

幼虫饲养密度对水芹叶象甲的雄蛹重的影响不显著, 但高密度条件下饲养的雌蛹重显著低于其他密度条件。研究认为高密度条件下饲养的蛹重减轻是造成成虫产卵量下降的原因(孔海龙等, 2013; 李艳等, 2014), 但幼虫密度对稠李巢蛾*Yponomeuta evonymellus* 成虫产卵量无影响(Javović *et al.*, 2005)。因此, 密度条件引起的蛹重下降对成虫的生殖的影响可能因昆虫种类

而异, 而水芹叶象甲不同密度条件下的蛹重变化是否会引起成虫产卵量的变化有待进一步研究。

本研究设置的3个温度条件饲养的水芹叶象甲未成熟阶段的存活率存在显著影响, 且不同虫态及不同龄期对温度的适应性均有所不同。27℃为水芹叶象甲生长发育的最适温度, 温度过高或过低均不利于水芹叶象甲高龄幼虫和蛹的存活。温度亦影响水芹叶象甲未成熟阶段的发育历期, 表现为水芹叶象甲各龄期及各虫态的发育历期随着温度升高而明显缩短。从生物学意义上说, 发育历期的缩短是发育条件适合性的反映, 有利于种群对环境的适应及进化(Godfray, 1993)。

本文通过研究幼虫密度和温度对水芹叶象甲未成熟阶段生长发育和存活的影响, 明确了水芹叶象甲种群存在密度依赖的调节作用, 并影响其种群数量变化, 为了解该虫的种群发生动态及提高其预测预报水平提供一定的理论依据, 对于其生产上防控措施的制定具有一定的指导意义。但本研究仅对该虫未成熟阶段的生长发育进行研究, 且温度条件对未成熟阶段的影响均在恒温条件下进行, 与自然变温条件差异较大, 因此模拟自然变温条件的相关研究有待进一步开展。

致谢:感谢中国科学院动物研究所张润志研究员对水芹叶象甲的鉴定。

参考文献 (References)

- Agnew P, Hide M, Sidobre C, Michalakis Y, 2002. A minimalist approach to the effects of density-dependent competition on insect life-history traits. *Ecological Entomology*, 27(4): 396–402.
- Gibbs M, Lace LA, Jones MJ, Moore AJ, 2004. Intraspecific competition in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*: Effect of rearing density and gender on larval life history. *Journal of Insect Science*, 4(16): 1–6.
- Gindin G, Kuznetsova T, Protasov A, Yehuda SB, Mendel Z, 2009. Artificial diet for two flat headed borers, *Capnodis* spp. (Coleoptera: Buprestidae). *European Journal of Entomology*, 106(4): 573–581.
- Godfray HCJ, 1993. Parasitoids, Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton: Princeton University Press. 473.

- Guo TT, Men XY, Yu Y, Chen H, Zhou XH, Zhuang QY, Wang ZY, Li LL, 2016. Effects of temperature on the development and reproduction of *Athetis dissimilis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 59(8): 865–870. [郭婷婷, 门兴元, 于毅, 陈浩, 周仙红, 庄乾营, 王振营, 李丽莉, 2016. 温度对双委夜蛾实验种群生长发育及繁殖的影响. 昆虫学报, 59(8): 865–870.]
- Hagstrum DW, Milliken GA, 1988. Quantitative analysis of temperature, moisture, and diet factors affecting insect development. *Annals of the Entomological Society of America*, 81(4): 539–546.
- Hardin JA, Kraus DA, Burrack HJ, 2015. Diet quality mitigates intraspecific larval competition in *Drosophila suzukii*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(1): 59–65.
- Hoffmann KH, 1984. Metabolic and enzyme adaptation to temperature//Hoffmann KH (ed.). Environmental Physiology and Biochemistry of Insects. Heidelberg: Springer. 1–32.
- Javoviš J, Tammaru T, Kääär M, 2005. Oviposition in an eruptive moth species, *Yponomeuta evonymellus*, is insensitive to the population density experienced during the larval period. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115(3): 379–386.
- Kong HL, Luo LZ, Jiang XF, Zhang L, Hu Y, 2011. Effects of larval density on growth, development and reproduction of the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(12): 1384–1390. [孔海龙, 罗礼智, 江幸福, 张蕾, 胡毅, 2011. 幼虫密度对草地螟生长发育及繁殖的影响. 昆虫学报, 54(12): 1384–1390.]
- Kong HL, Zhang YX, Zhu SD, Kong Y, Wu L, Hu RL, 2013. Effects of larval density on growth, development and reproduction of diamondback moth (DBM), *Plutella xylostella* (L.). *Chinese Journal of Eco-agriculture*, 21(4): 474–479. [孔海龙, 张云霞, 祝树德, 孔勇, 吴琳, 胡荣利, 2013. 幼虫密度对小菜蛾生长发育和繁殖的影响. 中国生态农业学报, 21(4): 474–479.]
- Li Y, Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Liu YQ, Luo LZ, 2014. Effects of larval density on the development and reproduction of *Athetis lepigone*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(3): 623–629. [李艳, 江幸福, 张蕾, 程云霞, 刘彦群, 罗礼智, 2014. 幼虫密度对二点委夜蛾生长发育及繁殖的影响. 应用昆虫学报, 51(3): 623–629.]
- Liu YH, Yan XF, Wen DM, Lu PF, Zong SX, Luo YQ, 2016. Effects of temperature on the growth, development and reproduction of *Trabala vishnou gigantina* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Acta Entomologica Sinica*, 59(3): 309–315. [刘永华, 阎雄飞, 温冬梅, 陆鹏飞, 宗世祥, 骆有庆, 2016. 温度对栎黄枯叶蛾生长发育及繁殖的影响. 昆虫学报, 59(3): 309–315.]
- Luo LZ, Xu HZ, Li GB, 1995. Effect of rearing density on the food consumption and utilization of larval oriental armyworm *Mythimna separate* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 38(4): 428–435. [罗礼智, 徐海忠, 李光博, 1995. 粘虫幼虫密度对幼虫食物利用率的影响. 昆虫学报, 38(4): 428–435.]
- Lyimo EO, Takken W, Koella JC, 1992. Effect of rearing temperature and larval density on larval survival, age at pupation and adult size of *Anopheles gambiae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 63(3): 265–271.
- Ma YF, Xu Y, Li N, Li ZY, He YQ, Xiao C, 2010. Effect of larval density on growth, development and reproduction of potato tuber moth, *Phthorimaea operculella*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(4): 694–699. [马艳粉, 肖勇, 李娜, 李正跃, 何月秋, 肖春, 2010. 幼虫密度对马铃薯块茎蛾生长发育及繁殖的影响. 昆虫知识, 47(4): 694–699.]
- Morales-Ramos JA, Rojas MG, 2015. Effect of larval density on food utilization efficiency of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Economic Entomology*, 108(5): 2259–2267.
- Wang J, Jiang XF, Wu DL, Luo LZ, 2008. Effect of larval rearing density on development and fecundity of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(8): 889–894. [王娟, 江幸福, 吴德龙, 罗礼智, 2008. 幼虫密度对甜菜夜蛾生长发育与繁殖的影响. 昆虫学报, 51(8): 889–894.]
- Wang P, Wang X, Sun CH, Wang Y, Luo HB, Si SY, 2018. Biological characteristics and control techniques of *Hypera* sp. *Journal of Changjiang Vegetables*, (15): 54–55. [王攀, 王欣, 孙昌浩, 望勇, 骆海波, 司升云, 2018. 水芹叶象甲的生物学特性及防治技术. 长江蔬菜, (15): 54–55.]
- Xie XX, Fu RS, Huo XB, 2007. Effects of different feeding density on development of German cockroach reproduction capacity. *Chinese Journal of Public Health*, 23(5): 588–589. [谢秀霞, 付荣恕, 霍新北, 2007. 不同饲养密度对德国小蠊生殖力影响. 中国公共卫生, 23(5): 588–589.]
- Yu EY, Gassmann AJ, Sappington TW, 2019. Effects of larval density on dispersal and fecundity of western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae). *PLOS ONE*, 14(3): e0212696.
- Zhang N, Zhao L, Chai YJ, 2010. Life table of the laboratory population of *Hypera postica* (Gyllenhal) at different temperatures. *Acta Agrecol Sinica*, 18(5): 726–730. [张娜, 赵莉, 柴颜军, 2010. 不同温度下苜蓿叶象甲实验种群生命表研究. 草地学报, 18(5): 726–730.]