

虫口统计学的概念与应用

赵紫华*

(中国农业大学植物保护学院昆虫学系, 北京 100193)

摘要: 昆虫种群数量变化既体现了昆虫种群演化过程中的变异和趋势, 又体现了昆虫种群对生态环境的响应, 而虫口统计学是研究昆虫种群数量变化的理论基础, 是探索昆虫种群变化机制的重要工具和途径。本文概括虫口统计学的概念与内涵、研究方法、应用领域, 并对其前景进行了展望, 以期虫口统计学在昆虫学研究中的应用提供理论基础。

关键词: 昆虫数量; 存活率; 死亡率; 生命表; 生命期望; 虫口预测

Concepts and applications of insect demography

ZHAO Zihua*

(Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Insect demography is an emerging subdiscipline of classical human demography that brings insect life table techniques to bear on matters concerned with the basic determinants of abundance, dynamics processes, tendency, and pattern of insect populations. Also, the ecological mechanism of population dynamics is explored to reveal processes, properties, and characteristics of insect populations. The concept, applications, technology, and prospect of insect demography were summarized to reveal statistical tables of insect cohorts from birth to death. The new tendency for the use of insect demography in the studies of conservation biology and forensic entomology was suggested, and a globally interdisciplinary perspective on entomology and ecology into the demography theory was integrated. The basic demographic concepts of insect longevity and applied entomology were expanded.

Key words: insect abundance; survival rate; mortality; life table; life expectation; population forecast

虫口统计学是研究昆虫种群数量变化的科学, 昆虫种群数量又是种群生态学、保护生态学、生物入侵和害虫防治的核心问题, 其变化能够对环境产生影响, 也是威胁农业生产和生态安全的重要因素 (Cornell & Hawkins, 1995; Carey, 2001)。昆虫种群数量变化是近百年来昆虫学研究的经典问题, 国际上关于昆虫种群数量变化的假说很多, 主要分为2个学派, 即生物学派和气候学派 (Boggs & Inouye, 2002), 其中生物学派提出了遗传假说和天敌假说, 气候学派提出了外源性种群调节理论 (Osawa et al., 2018)。至今, 昆虫种群数量变化机制仍存在较大争

议, 虫口统计学正是描述昆虫种群数量变化现象及机制的学科, 为解释昆虫种群数量变化及动态过程提供了强大的工具和理论基础 (Carey, 2001; 齐心等, 2019)。虫口统计学还研究个体数量变化过程的环境干扰因素, 这反映了昆虫种群对外界环境变化的响应 (Roderick, 1996)。经典的昆虫生理学和生物学以取样为基础, 以代表性个体的特征作为整个昆虫种群的特征, 而忽略了大量群体中特殊个体的有效信息 (Carey, 1993)。生物 (包括昆虫) 都是以种群的形式存在, 种群包括大量的个体, 个体之间存在明显的差异和不同步性, 所以不仅需要在群体水平

基金项目: 宁夏东西部合作项目(2017BY080), 国家重点研发计划(SQ2017ZY060055)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: zhzhao@cau.edu.cn

收稿日期: 2020-03-15

上研究昆虫产卵、交配及死亡的平均变化过程,而且更需要研究群体中特殊个体的生物生态学特征,这样才能更准确地揭示昆虫种群的变化过程(马世骏,1964;句荣辉和沈佐锐,2004;Schultz et al.,2019)。昆虫种群数量变化既体现了昆虫种群演化过程中的变异和趋势,又体现了昆虫种群对生态环境的响应(庞雄飞和梁广文,1990),而虫口统计学是研究昆虫种群数量变化的理论基础,是探索昆虫种群变化机制的重要工具和途径。本文概括虫口统计学的概念与内涵、研究方法、应用领域,并对其前景进行了展望,以期虫口统计学在昆虫学研究中应用提供理论基础。

1 虫口统计学的概念与内涵

虫口统计学是人口统计学的延伸,是研究昆虫种群数量特征、变化过程、发展趋势以及模式的一门综合学科(Carey & Roach,2020)。虫口统计学也称为昆虫数量统计学或者昆虫种群统计学,从种群组成、种群增长和虫口发展过程3个方面来研究虫口数量变化特征及其内在联系(Bellows et al.,1992;Carey,2001)。昆虫或者其它物种的种群特征、数量变化及其过程反映了该物种与环境的互作、适应性和契合度,其中昆虫数量也是反映昆虫种群最重要的指标之一(Martins et al.,2016)。虫口统计学不是孤立地描述虫口的数量特征,而是要揭示虫口数量变化的内在联系、虫口变化过程、性质与特点,进而阐明其种群数量的变化机制(Saska et al.,2016)。

虫口统计学为昆虫多个领域的研究提供了有效的方法,甚至可以将虫口统计学中的昆虫种群作为模型用于人类社会行为或医学相关研究。虫口统计学主要研究虫口数量,主要采用昆虫生命表方法,昆虫生命表主要包括存活率、瞬时死亡率、死亡分布和生命期望4个参数(Royama,1981)。昆虫种群主要特征包括虫口数量、性别比例、年龄结构、迁入率、迁出率、死亡率和出生率(Ning et al.,2017)。环境胁迫一般通过改变昆虫种群特征来影响虫口发展过程,当然昆虫生理变化也同样能够改变昆虫种群的虫口变化过程(Carey,1993)。

虫口统计学作为研究昆虫数量的方法论学科,首先阐明虫口数量变化的过程,保证虫口数据准确、完整和科学(Golizadeh & Abedi,2017);其次,对虫口数据进行系统加工和整理,使之系统化,条理化,深化对虫口数量变化的认识(Jourdan et al.,2019);最后,深入理解和把握虫口发展规律,研究虫口现象

之间、虫口现象同昆虫生态行为现象之间的相互联系与相互制约关系,分析影响这些关系的因素及数量表现(Chang et al.,2016)。因此,虫口统计学是一门极具扩展性的学科,能够用于研究昆虫、生态、生物,甚至环境学科的综合交叉问题,为昆虫数量统计分析提供科学、系统的方法论,是虫口数量变化和虫口分析的理论基础(Carey & Roach,2020)。

2 虫口统计学研究方法——生命表

生命表是研究虫口统计学的基本方法,其最初由英国数学家和天文学家Halley(1693)提出,用于研究1687—1691年德国人口死亡情况,涉及生存率和死亡率等参数,又称哈雷生命表。之后生命表被广泛用于保险、经济、人口等领域的研究。20世纪70年代后期,生命表被用于昆虫种群发育和繁殖过程的研究,例如Vaupel(2010)和Carey & Roach(2020)分别以黑腹果蝇*Drosophila melanogaster*及地中海实蝇*Ceratitis capitata*为对象建立了种群生命表,研究了昆虫寿命的变化过程以及环境因素对昆虫寿命的影响。

昆虫生命表又称昆虫死亡率表,根据昆虫群组的存活率或死亡率编制,反映一个昆虫群组从出生到死亡全过程的一种数量统计表(Royama,1981)。昆虫群组,英文为Insect cohort,指特定时期内出生或经历了共同事件的一批昆虫(数量通常大于100),具有一致的出生年龄、遗传背景、生长发育等特点,昆虫由于个体小、生命周期短、样本量高等特点,昆虫群组已成为生命表研究的重要模式(刘树生,1986;Preszler & Price,1988),也是虫口统计学的标准模式。群组与种群不同,种群一般指特定时空范围内同种个体的集合,包括同种个体的不同虫态,群组则是种群的亚单元,指发育一致、经历相同、出生时间接近的一批昆虫。例如橘小实蝇*Bactrocera dorsalis*有多次产卵的习性,每次产卵几十粒到上百粒,每次产卵的同一批卵就是一个群组,不同时间产的卵就属于不同群组。昆虫生命表一般采用群组的模式,这样能够有效地避免不同批次昆虫或者遗传背景不同带来的随机误差。

昆虫生活史较复杂,例如果蝇有卵、幼虫、蛹及成虫4个虫态,成虫还包括性成熟、开始产卵、产卵结束及死亡等阶段(图1)。生命表既能研究昆虫不同虫态的发育过程,也能用于分析种群复杂的生活史,因为昆虫虫态复杂,有些只研究成虫群组的生命表(Izzet et al.,2015)。昆虫生命表主要采用存活

率、死亡率、死亡分布和生命期望进行描述,这4个参数反映了昆虫群组死亡过程的不同方面,但它们

之间不是相互独立的,而是相应影响的(柏立新和Carey, 1988; Miller et al., 2009)。

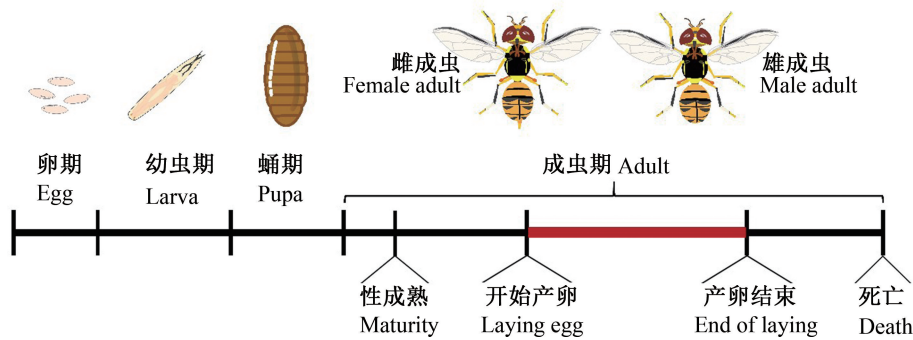


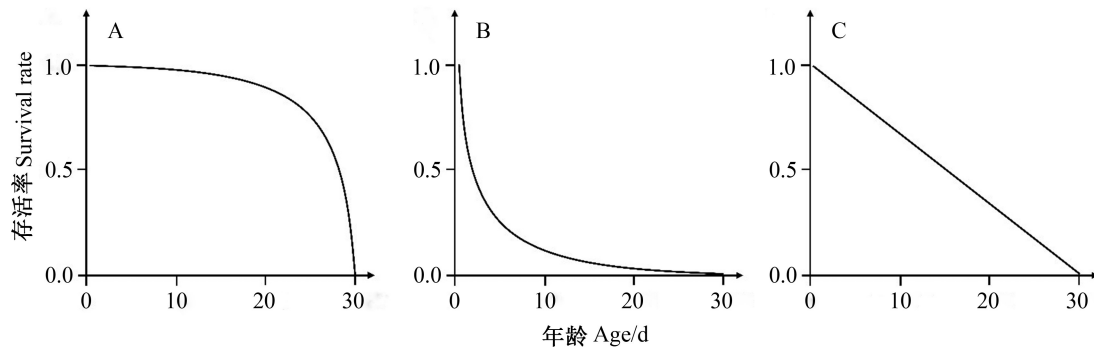
图1 橘小实蝇生活史

Fig. 1 The life history of the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis*

2.1 存活率

存活率 l_x 是特定时间 x 下存活的昆虫个体数占初始昆虫群组总个体数的比例, 随时间呈单调递减。计算公式为 $l_x = n_x / N$, 其中 N 为昆虫群组起始个体数量, n_x 指时间 x 存活的个体数量。存活率曲线是昆虫群组自身或经历某一事件后的特定响应特征, 是种群生理、行为以及生态的综合表现, 目前已经成为研究昆虫群组的标准模式 (Atlihan et al., 2017)。

存活率曲线主要有凸型曲线、凹型曲线和直线型3种类型(图2)。凸型曲线类型: 昆虫群组的存活率前期下降慢, 后期下降快, 如瓢虫、蚜虫等 (Arcaya et al., 2017) (图2-A); 凹型曲线类型: 昆虫群组的存活率前期下降快, 后期下降慢, 如实蝇、线虫等 (Enriquez et al., 2020) (图2-B); 直线型存活率曲线: 昆虫群组的瞬时存活率保持不变, 呈恒定值(图2-C)。



A: 凸型曲线; B: 凹型曲线; C: 直线型。A: Crest curve; B: concave curve; C: linear type.

图2 昆虫生命表中昆虫群组主要存活率曲线类型

Fig. 2 The main types of survival curves of insect cohorts in insect life table

2.2 瞬时死亡率

瞬时死亡率 q_x 是指一个昆虫群组从特定时间 x 到时间 $x+1$ 的死亡率, 反映了一个昆虫群组的即时死亡风险。瞬时死亡率计算公式为 $q_x = (l_x - l_{x+1}) / l_x$, 其中 l_x 为时间 x 时的群组存活率, l_{x+1} 为时间 $x+1$ 时的群组存活率。瞬时死亡率曲线主要有线性递增、线性递减和恒定3种类型(图3)。线性递增类型: 昆虫群组随着昆虫年龄的增加, 瞬时死亡风险不断增加, 大部分昆虫都属于此模式(图3-A); 线性递减类型: 昆虫群组随着昆虫年龄增加, 瞬时死亡风险不断下降, 野外昆虫都属于此模式(图3-B); 恒定死亡率曲线:

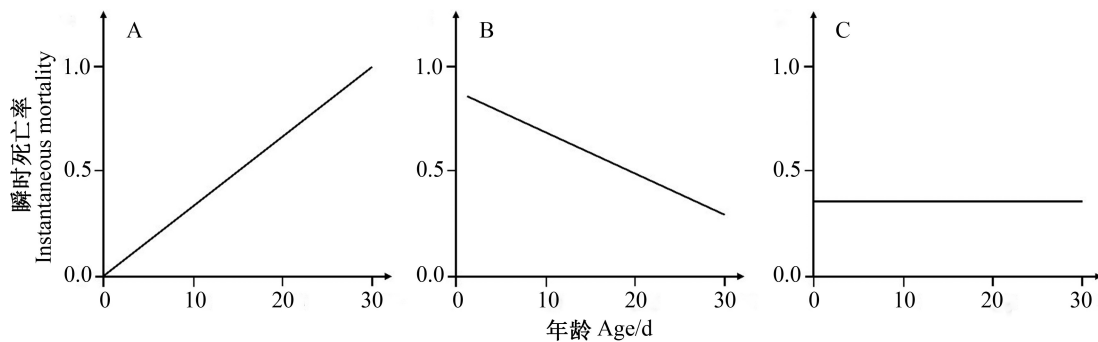
瞬时死亡率为某一固定参数, 不随昆虫年龄的变化而变化, 此模式较特殊, 生态系统中也常常存在这类昆虫, 其死亡一般由外界因素决定, 即瞬时死亡率为固定数值(图3-C)。瞬时死亡率是虫口统计学的重要参数, 目前也有很多采用非线性函数来描述瞬时死亡率的变化过程, 如指数函数、逻辑斯蒂函数, 冈珀茨函数以及威布尔函数等 (Carey, 2001)。

2.3 死亡分布

死亡分布是指昆虫群组在时间序列上的死亡分布格局, 用一个昆虫群组从特定时间 $x-1$ 到时间 x 的死亡个体数占初始群组总个体数比例表示 (Hill et

al., 2009)。死亡分布的计算公式为 $d_x = l_x - l_{x-1}$, 死亡分布对昆虫数量变化至关重要, 其变化多种多样, 很

难用具体的函数来描述。死亡分布由存活曲线的变化速率决定 (Chen & Chen, 2016)。



A: 线性递增; B: 线性递减; C: 恒定。A: Linear increase; B: linear decrease; C: constant rate.

图3 昆虫生命表中昆虫群组瞬时死亡率主要曲线类型

Fig. 3 The main types of instantaneous mortality of insect cohorts in insect life table

2.4 生命期望

生命期望 e_x 又称寿命, 是指一个昆虫群组从特定时间 x 到未来所能存活的时间 (Royama, 1981)。生命期望的计算公式为 $e_x = \sum_x^k l_x / l_x + 0.5$ 。

对于昆虫甚至所有生物来说, 生命期望是一个重要参数, 昆虫个体的取食、生理、行为及生态等一系列变化的综合响应都是为了提高生命期望, 从而达到种群繁衍的目的。生命期望并不是一个单调递减的过程, 同样是一个复杂的过程, 有时随年龄增加而增加。生命期望与存活率曲线密切相关, 随着存活率曲线的变化而变化。

3 虫口统计学的应用领域

人口统计学经过几百年的发展, 已经渗透到社会、经济、健康、医学及管理等多个领域, 并发挥着重要作用 (Vaupel, 2010)。虫口统计学作为人口统计学的一个分支理论, 也被广泛用于昆虫发育、生理、行为、生态、繁殖、毒理等研究中 (Welch & Harwood, 2014; Asplen et al., 2015)。我国虫口统计学研究从 20 世纪 80 年代开始起步, 但几十年间发展缓慢, 至今仍然只是停留在对发育速率和发育历期等简单生物学参数的测量阶段, 对虫口统计学还未开展深入研究 (丁岩钦, 1992; 门兴元等, 2008)。因此, 本文仅对虫口统计学的应用领域进行简单概括。

3.1 昆虫发育速率

昆虫发育变化过程决定害虫种群增长趋势及虫灾的严重程度, 昆虫发育速率在害虫种群预测预报中有着重要作用 (Hagstrum & Milliken, 1988)。一般情况下, 实验室均选取发育一致的昆虫群组进行

研究, 而野外只能采取自然种群进行研究, 自然种群的年龄组成、性别比例和经历事件不同导致自然种群虫口统计学参数差异很大 (Daniel et al., 2012)。根据野外昆虫的数量变化过程和发育速率推测未来气候或者环境下害虫的数量, 进而采取适当的防控措施 (Carey et al., 1995)。昆虫生命表研究的固定模式: 设定温度梯度, 室内观察不同温度梯度下昆虫个体存活和发育, 建立生命表方程, 计算种群世代周期和其它参数 (Lee & Gillespie, 2011)。室内昆虫生命表、特定时间生命表、特定年龄生命表、繁殖生命表和两性生命表既可以测量实验室条件下昆虫种群的数量变化 (Chi & Yang, 2003), 又可以测量田间昆虫种群的数量变化 (邝幸泉和黄汉文, 1993)。昆虫繁殖生命表还可以计算种群的内禀增长率、周限增长率、发育起点温度及有效积温等参数 (Haye et al., 2014)。

3.2 虫口趋势预测

虫口趋势预测主要对昆虫数量变化的预测。昆虫数量变化用变化速率表示, 即连续时间内昆虫数量变化除以基数 (Ajvad et al., 2018)。与大型动物不同, 昆虫属于外温生物, 其数量及数量变化速率受外界环境影响非常大。虫口趋势预测不仅能够对独立种群的变化速率或者多种群的平均变化速率进行预测, 甚至还能够对不同物种的虫口变化速率进行预测 (Vaupel & Villavicencio, 2018)。虫口趋势预测主要采用 Lotka 模型, 该模型引入了年龄分布和内禀种群增长率的概念, 其最终状态使内禀种群出生率和死亡率增长达到平衡, 进而使每个年龄的昆虫总数量处于一个相对稳定的状态 (Dannemann et al., 2018)。近几十年来, Lotka 模型不断被改进, 已

经被成功用于模拟多种昆虫甚至哺乳动物的种群动态过程(Atlihan et al., 2017)。昆虫幼虫的经历通常会对其成虫产生延续效应,进而影响成虫的繁殖力和寿命,虫口统计学根据昆虫幼虫经历、年龄和环境历史来重建虫口数量变化的动态过程,预测虫口数量的变化(Rueppell et al., 2005)。

3.3 昆虫行为生态学

取食、起飞、交配及产卵等行为反映了昆虫的一系列生理过程。昆虫总是以群体形式存在,但群体中每个个体的生理过程存在巨大差异,这种差异会导致昆虫行为不同步(Woiwod, 2016),可以采用繁殖及寿命等种群特征参数描述昆虫群体行为及个体差异,采用昆虫生命表研究昆虫行为的数量变化差异。

昆虫每个生理特征一般都其有特殊的标志或者生物参数,能被用于预测昆虫个体的器官功能或死亡风险,比用年龄预测更精确。如地中海实蝇老年个体特有的行为特征是仰卧,由具有这种行为的个体组成的地中海实蝇种群的衰老程度大,其种群潜在的繁殖能力等指标均容易预测(Papadopoulos et al., 2002)。

3.4 昆虫-环境互作

昆虫数量变化与环境密切相关。温度能够改变昆虫的生理过程,进而影响种群数量变化。湿度、光照、土壤pH、营养等其它环境因子也能够调节昆虫种群数量(Lindmark et al., 2017; Carnicer et al., 2019)。例如在幼虫期对橘小实蝇进行短时低温刺激后,其成虫寿命显著延长,雌成虫产卵量增加(卫静, 2019),其它环境因子的瞬时刺激也能影响昆虫整个生活史,进而改变昆虫种群的种群动态(Ratz et al., 2016)。采用生命表方法可有效估计环境因子对昆虫数量变化过程的影响。

3.5 生物防治

生物防治是利用捕食者、拟寄生物、病原体等活体天敌对害虫进行控制的方法,一般从有害生物流行的地区引入天敌(通常是拟寄生物),大量人工饲养并释放引入的天敌或通过生境管理以增加自然捕食者和拟寄生物的天敌种群(Buteler et al., 2015; Barratt et al., 2018)。生物防治的核心通过释放天敌来降低害虫存活率和种群增长的速度。Varley & Gradwell (1960)开创了利用虫口统计学研究生物防治的先河,假设死亡率是由捕食参数 k_x 决定, $k_x = \lg a_x - \lg a_{x+1}$,其中 a_x 和 a_{x+1} 分别为时间 x 和时间 $x+1$ 的害虫或猎物数量, k_x 随着时间和猎物数量的变化而

变化。捕食参数确定后,寄生性天敌和昆虫病原体对害虫的生防效率等通过捕食参数计算(Markowska & Breckler, 1999; 高尚坤和杨志岐, 2015)。虫口统计学也可用于生物防治中,例如在寄生蜂对害虫种群的抑制作用中,当蛹前死亡率为90%时,则害虫卵至成虫的死亡率从90.0%增加到99.0%;当蛹前死亡率为10.0%时,则害虫卵至成虫的死亡率从10.0%增加到99.2%,增加了近90.0%(Wittmeyer & Coudron, 2001)。

3.6 生物入侵

生物入侵实际上是入侵物种的空间扩张过程(赵紫华等, 2019)。如果将空间分割成标准的单元格,每个单元格作为一个独立的个体有空白和侵占2种状态,入侵物种占据单元格的过程就是入侵物种的空间扩张过程,此过程可以采用生命表方法描述;通过空间单元格被入侵次数和被侵占数量来表示物种的空间入侵过程和状态转移过程,进而揭示生物入侵机理(Duan et al., 2015)。另外,生物入侵多是多物种的混合入侵,在时空上具有同步性和不对称性,利用多物种分解的生命表入侵模型能够评价多物种入侵中每个物种的贡献率(Zhao et al., 2019)。

4 展望

生命表中繁殖率与死亡率一直都是独立计算,昆虫繁殖率和死亡率之间是否存在交互过程则是未来虫口统计学关注的问题。虫口统计学可用于保护生物学、生物防治、生态学、甚至法医昆虫学研究中(Tung et al., 2019)。在保护生物学中,虫口统计学根据环境条件采用食草动物的粪便来估算自然保护区的蜣螂数量(Jachmann, 2001);虫口统计学可用于山地大猩猩等很多濒危动物的保护和预测研究中;虫口统计学可对特殊的、重要的物种种群数量变化进行预测,如在一年的生命周期中,如何采集冬虫夏草才能维持其种群稳定(Pielou, 1977)。在法医昆虫学中,虫口统计学被用于估计死亡间隔指数(Haglund & Sorg, 1997; Dirkmaat et al., 2008),如根据出现在尸体上或现场的昆虫物种的发育阶段以及昆虫发现尸体的生态演替过程对死亡间隔指数进行估计(Tomberlin et al., 2011)。

目前虫口统计学还仅仅围绕着发育速率等传统昆虫个体参数开展研究(潘绪斌等, 2018)。随着数理统计学、遗传学、分子生物学和计算机科学等学科的迅速发展,虫口统计学将会与这些学科融合,进而

极大地推动虫口统计学的发展(Gharekhani & Salek-Ebrahimi, 2014; Carey & Roach, 2020)。害虫管理是农业昆虫学的核心内容,在昆虫种群预防和控制为重点的有害生物种群管理研究中,调控昆虫致死率将会是一个重要的研究方向。昆虫种群变化过程与虫口统计学相结合,在理论上拓宽了虫口统计学的发展,在实践中为害虫种群控制提供新的技术和方法(Kakde et al., 2014; Sara & Robby, 2018)。

参 考 文 献 (References)

- AJVAD FT, MADADI H, MICHAUD JP, ZAFARI D, KHANJANI M. 2018. Life table of *Gaeolaelaps aculeifer* (Acari: Laelapidae) feeding on larvae of *Lycoriella auripila* (Diptera: Sciaridae) with stage-specific estimates of consumption. *Biocontrol Science and Technology*, 28(2): 157–171
- ARCAYA E, PÉREZ-BAÑÓN C, MENGUAL X, ZUBCOFF-VALLEJO JJ, ROJO S. 2017. Life table and predation rates of the syrphid fly *Allograpta exotica*, a control agent of the cowpea aphid *Aphis craccivora*. *Biological Control*, 115(2017): 74–84
- ASPLEN MK, ANFORA G, BIONDI A, CHOI DS, CHU D, DAANE KM, GIBERT P, GUTIERREZ AP, HOELMER KA, HUTCHINSON WD, et al. 2015. Invasion biology of spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, 88(3): 469–494
- ATLIHAN R, KASAP I, ÖZGÖKÇE MS, POLAT-AKKÖPRÜ E, CHI H. 2017. Population growth of *Dysaphis pyri* (Hemiptera: Aphididae) on different pear cultivars with discussion on curve fitting in life table studies. *Journal of Economic Entomology*, 110(4): 1890–1898
- BAI XL, CAREY JR. 1988. Laboratory studies on demography of pacific spider mite (*T. pacificus*) on cotton leaf. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 4(2): 29–36 (in Chinese) [柏立新, CAREY JR. 1988. 螨类种群的生命统计学方法研究. *江苏农业学报*, 4(3): 29–36]
- BARRATT BIP, MORAN VC, BIGLER F, VAN LENTEREN JC. 2018. The status of biological control and recommendations for improving uptake for the future. *BioControl*, 63(1): 155–167
- BELLOWS TS, VAN DRIESCHE RG JR., ELKINTON JS. 1992. Life-table construction and analysis in the evaluation of natural enemies. *Annual Review of Entomology*, 37: 587–612
- BOGGS CL, INOUE DW. 2002. A single climate driver has direct and indirect effects on insect population dynamics. *Ecology Letters*, 15(5): 502–508
- BUTELER M, PETERSON RK, HOFLAND ML, WEAVER DK. 2015. A multiple decrement life table reveals that host plant resistance and parasitism are major causes of mortality for the wheat stem sawfly. *Environmental Entomology*, 44(6): 1571–1580
- CAREY JR. 1993. *Applied demography for biologists: with special emphasis on insects*. Oxford: Oxford University Press
- CAREY JR. 2001. *Insect biodemography*. *Annual Review of Entomology*, 46: 79–110
- CAREY JR, LIEDO P, OROZCO D, VAUPEL MT. 1995. A male-female longevity paradox in medfly cohorts. *Journal of Animal Ecology*, 64(1): 107–116
- CAREY JR, ROACH DA. 2020. *Biodemography: an introduction to concepts and methods*. Princeton: Princeton University Press
- CARNICER J, STEFANESCU C, INGLA MV, LÓPEZ C, CORTIZAS S, WHEAT C, VILA R, LLUSIÀ J, PEÑUELAS J. 2019. Phenotypic biomarkers of climatic impacts on declining insect populations: a key role for decadal drought, thermal buffering and amplification effects and host plant dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 88(3): 376–391
- 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
- CHEN KW, CHEN Y. 2016. Slow-growth high-mortality: a meta-analysis for insects. *Insect Science*, 25(2): 337–351
- CHI H, YANG T. 2003. Two-sex life table and predation rate of *Propylaea japonica* Thunberg (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 2(32): 327–333
- CORNELL HV, HAWKINS BA. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *The American Naturalist*, 145(4): 563–593
- DANIEL B, SILVEIRA GM, MARCOS B, EDSON ND. 2012. Biology and fertility life table of the green aphid *Chaetosiphon fragaefolli* on strawberry cultivars. *Journal of Insect Science*, 12: 28
- DANNEMANN T, BOYER D, MIRAMONTES O. 2018. Lévy flight movements prevent extinctions and maximize population abundances in fragile Lotka-Volterra systems. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 115(15): 3794–3799
- DING YQ. 1992. A perspective on insect ecological studies in China. *China Bulletin of Entomology*, 29(3): 142–146 (in Chinese) [丁岩钦. 1992. 中国昆虫生态学研究的透视. *昆虫知识*, 29(3): 142–146]
- DIRKMAAT DC, CABO LL, OUSLEY SD, SYMES SA. 2008. New perspectives in forensic anthropology. *Yearbook of Physical Anthropology*, 137(47): 33–52
- DUAN JJ, BAUER LS, ABELL KJ, ULYSHEN MD, VAN DRIESCHE RG. 2015. Population dynamics of an invasive forest insect and associated natural enemies in the aftermath of invasion: implications for biological control. *Journal of Applied Ecology*, 52: 1246–1254
- ENRIQUEZ T, RUEL D, CHARRIER M, COLINET H. 2020. Effects of fluctuating thermal regimes on cold survival and life history traits of the spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*). *Insect Science*, 27(2): 317–335
- GAO SK, YANG ZQ. 2015. Application of life table in pest biological control. *China Journal of Biological Control*, 31(2): 256–263 (in

- Chinese) [高尚坤, 杨忠岐. 2015. 生命表技术在害虫生物防治中的应用. 中国生物防治学报, 31(2): 256-263]
- GHAREKHANI GH, SALEK-EBRAHIMI H. 2014. Life table parameters of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) on different varieties of tomato. *Journal of Economic Entomology*, 107(5): 1765-1770
- GOLIZADEH A, ABEDI Z. 2017. Feeding performance and life table parameters of Khapra beetle, *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) on various barley cultivars. *Bulletin of Entomological Research*, 107(5): 689-698
- HAGLUND WD, SORG MH. 1997. Forensic taphonomy: the postmortem fate of human remains. Boca Raton: CRC Press
- 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
- HALLEY E. 1693. An estimate of the degrees of the mortality of mankind, drawn from curious tables of the births and funerals at the city of Breslaw; with an attempt to ascertain the price of annuities upon lives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 196: 596-610
- HAYE T, ABDALLAH S, GARIEPY T, WYNIGER D. 2014. Phenology, life table analysis and temperature requirements of the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, in Europe. *Journal of Pest Science*, 87(3): 407-418
- HILL K, YOU D, CHOI Y. 2009. Death distribution methods for estimating adult mortality: sensitivity analysis with simulated data errors. *Demographic Research*, 21: 235-254
- IZZET A, TAMER A, EDA Y, SMITH CL, HSIN C. 2015. Demography and population projection of *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae): with additional comments on life table research criteria. *Journal of Economic Entomology*, 108(4): 1466-1479
- JACHMANN H. 2001. Estimating abundance of African wildlife. Boston: Kluwer Academic Publishers
- JOURDAN J, BARANOV V, WAGNER R, PLATH M, HAASE P. 2019. Elevated temperatures translate into reduced dispersal abilities in a natural population of an aquatic insect. *Journal of Animal Ecology*, 88(10): 1498-1509
- JU RH, SHEN ZR. 2004. Review on insect population dynamics simulation models. *Acta Ecologica Sinica*, 25(10): 2709-2716 (in Chinese) [句荣辉, 沈佐锐. 2004. 昆虫种群动态模拟模型. 生态学报, 25(10): 2709-2716]
- KAKDE AM, PATEL KG, TAYADE S. 2014. Role of life table in insect pest management: a review. *IOSR-JAVS*, 7(1): 2319-2372
- KUANG XQ, HUANG HW. 1993. The demography of pink bollworm natural population. *Acta Entomologica Sinica*, 36(3): 308-314 (in Chinese) [邝幸泉, 黄汉文. 1993. 棉红铃虫自然种群的生命统计特征. 昆虫学报, 36(3): 308-314]
- LEE HS, GILLESPIE DR. 2011. Life tables and development of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) at different temperatures. *Experimental and Applied Acarology*, 53(1): 17-27
- LINDMARK M, HUSS M, OHLBERGER J, GÅRDMARK A. 2017. Temperature-dependent body size effects determine population responses to climate warming. *Ecology Letters*, 21(2): 181-189
- LIU SS. 1986. Several issues in making and analyzing insect life tables. *China Bulletin of Entomology*, 23(1): 41-43 (in Chinese) [刘树生. 1986. 昆虫生命表制作与分析中的几个问题. 昆虫知识, 23(1): 41-43]
- MA SJ. 1964. The structure and dynamics of space, number and time of insect population. *Acta Entomologica Sinica*, 13(1): 38-55 (in Chinese) [马世骏. 1964. 昆虫种群的空间、数量、时间结构及其动态. 昆虫学报, 13(1): 38-55]
- MARKOWSKA AL, BRECKLER SJ. 1999. Behavioral biomarkers of aging: illustration of a multivariate approach for detecting age-related behavioral changes. *Journal of Gerontology: Biological Sciences*, 12: 549-566
- MARTINS JC, PICAÑO MC, BACCI L, GUEDES RNC, SANTANA PA JR., FERREIRA DO, CHEDIAK M. 2016. Life table determination of thermal requirements of the tomato borer *Tuta absoluta*. *Journal of Pest Science*, 89: 897-908
- MEN XY, YU Y, ZHANG AS, LI LL, ZHANG JT, GE F. 2008. Life table of the laboratory population of *Lygus lucorum* Meyer-Dür (Hemiptera: Miridae) at different temperatures. *Acta Entomologica Sinica*, 51(11): 1216-1219 (in Chinese) [门兴元, 于毅, 张安盛, 李丽莉, 张君亭, 戈峰. 2008. 不同温度下绿盲蝽实验种群生命表研究. 昆虫学报, 51(11): 1216-1219]
- MILLER TEX, LOUDA SM, ROSE KA, ECKBERG JO. 2009. Impacts of insect herbivory on cactus population dynamics: experimental demography across an environmental gradient. *Ecological Monographs*, 79(1): 155-172
- NING S, ZHANG W, SUN Y, FENG J. 2017. Development of insect life tables: comparison of two demographic methods of *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) on different hosts. *Scientific Reports*, 7(1): 4821
- OSAWA T, YAMASAKI K, TABUCHI K, YOSHIOKA A, ISHIGOOKA Y, SUDO S, TAKADA MB. 2018. Climate-mediated population dynamics enhance distribution range expansion in a rice pest insect. *Basic and Applied Ecology*, 11: 1-11
- PAN XB, WANG C, YAN J, ZHU SF. 2018. Impacts of economic globalization and climate change on biological invasion. *China Plant Protection*, 38(4): 65-69 (in Chinese) [潘绪斌, 王聪, 严进, 朱水芳. 2018. 经济全球化与气候变化对生物入侵的影响浅析. 中国植保导刊, 38(4): 65-69]
- PANG XF, LIANG GW. 1990. Status of insect population system approach. *Acta Ecologica Sinica*, 10(4): 373-378 (in Chinese) [庞雄飞, 梁广文. 1990. 昆虫种群系统的研究概述. 生态学报, 10(4): 373-378]
- PAPADOPOULOS NT, CAREY JR, KATSOYANNOS BI, KOULOUSSIS NA, MULLER HG, LIU XL. 2002. Supine behavior predicts the time to death in male Mediterranean fruitflies (*Ceratitis capitata*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1501): 1633-1637
- PIELOU EC. 1977. *Mathematical ecology*. 2nd Edition. New York: John Wiley & Sons

- PRESZLER RW, PRICE PW. 1988. Host quality and sawfly populations: a new approach to life table analysis. *Ecology*, 69(6): 2012–2020
- QI X, FU JW, YOU MS. 2019. Age-stage, two-sex life table and its application in population ecology and integrated pest management. *Acta Entomologica Sinica*, 62(2): 255–262 (in Chinese) [齐心, 傅建炜, 尤民生. 2019. 年龄-龄期两性生命表及其在种群生态学与害虫综合治理中的应用. *昆虫学报* 62(2): 255–262]
- RATZ T, KRAMER J, VEUILLE M, MEUNIER J. 2016. The population determines whether and how life-history traits vary between reproductive events in an insect with maternal care. *Oecologia*, 182(2): 443–452
- RODERICK GK. 1996. Geographic structure of insect populations: gene flow, phylogeography, and their uses. *Annual Review of Entomology*, 41: 325–352
- ROYAMA T. 1981. Evaluation of mortality factors in insect life table analysis. *Ecological Monographs*, 51(4): 495–505
- RUEPPELL O, FONDRK MK, PAGE RE. 2005. Biodemographic analysis of male honey bee mortality. *Aging Cell*, 4(1): 13–19
- SARA D, ROBBY S. 2018. Pace of life syndrome under warming and pollution: integrating life history, behavior, and physiology across latitudes. *Ecological Monographs*, 89(1): e1332
- SASKA P, SKUHROVEC J, LUKÁŠ J, CHI H, TUAN SJ, HONĚK A. 2016. Treatment by glyphosate-based herbicide alters life history parameters of the rose-grain aphid *Metopolophium dirhodum*. *Scientific Reports*, 6: 27801
- SCHULTZ CB, HADDAD NM, HENRY EH, CRONE EE. 2019. Movement and demography of at-risk butterflies: building blocks for conservation. *Annual Review of Entomology*, 64(1): 167–184
- TOMBERLIN JK, MOHR R, BENBOW ME, TARONE AM, VANLAERHOVEN S. 2011. A roadmap for bridging basic and applied research in forensic entomology. *Annual Review of Entomology*, 56: 401–421
- TUNG S, RAJAMANI M, JOSHI A, DEY S. 2019. Complex interaction of resource availability, life-history and demography determines the dynamics and stability of stage-structured populations. *Journal of Theoretical Biology*, 460: 1–12
- VARLEY GC, GRADWILL GR. 1960. Key factors in population studies. *Journal of Animal Ecology*, 29(2): 399–401
- VAUPEL JW. 2010. Biodemography of human ageing. *Nature*, 464(7288): 536–542
- VAUPEL JW, VILLAVICENCIO F. 2018. Life lived and left: estimating age-specific survival in stable populations with unknown ages. *Demographic Research*, 39(37): 991–1008
- WEI J. 2019. Biodemographical responses of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) to short-term extreme temperature shock at early stage. Master Thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [卫静. 2019. 橘小实蝇对极端温度响应的虫口统计学特征. 硕士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- WELCH KD, HARWOOD JD. 2014. Temporal dynamics of natural enemy-pest interactions in a changing environment. *Biological Control*, 75: 18–27
- WITTMAYER JL, COUDRON TA. 2001. Life table parameters, reproductive rate, intrinsic rate of increase, and estimated cost of rearing *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) on an artificial diet. *Journal of Economic Entomology*, 94(6): 1344–1352
- WOIWOD WIP. 2016. The effect of phenological asynchrony on population dynamics: analysis of fluctuations of British Macrolepidoptera. *Oikos*, 87(2): 411–416
- ZHAO Z, HUI C, PLANT RE, SU M, CARPENTER T, PAPADOPOULOS N, LI Z, CAREY JR. 2019. Life table invasion models: spatial progression and species-specific partitioning. *Ecology*, 100(5): e02682
- ZHAO ZH, SU M, LI ZH, HUI C. 2019. Invasion ecology of alien species. *Journal of Plant Protection*, 46(1): 1–5 (in Chinese) [赵紫华, 苏敏, 李志红, 惠苍. 2019. 外来物种入侵生态学. *植物保护学报*, 46(1): 1–5]

(责任编辑:张俊芳)