



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

齐心¹, 傅建炜^{2,3}, 尤民生^{1,*}

- (1. 福建农林大学应用生态研究所, 闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福州 350002;
 2. 福建省农业科学院农业质量标准与检测技术研究所, 福州 350002;
 3. 福建省农业科学院植物保护研究所, 福建省作物有害生物监测与治理重点实验室, 福州 350013)

摘要: 生命表是种群生态学与害虫治理的重要工具, 由于传统雌性生命表无法正确描述昆虫的变态且忽略雄性个体, 近年来国内外学者普遍采用年龄-龄期两性生命表。本文首先从昆虫种群的龄期分化、性比对种群增长的影响、总产卵前期与成虫产卵前期的差异、产卵期与产卵日数的差异4个方面概述了年龄-龄期两性生命表(age-stage, two-sex life table)的基本原理, 进而阐明了基于bootstrap技术的生命表分析技术及其主要优点, 然后介绍了年龄-龄期两性生命表各软件(TWOSEX-MSChart, CONSUME-MSChart, TIMING-MSChart)的主要用途, 即预测种群的增长与防治适期、正确分析天敌的捕食率与害虫的取食量、预测天敌的种群增长与捕食潜能以及指导天敌的大量繁育。昆虫生命表作为一种强有力的分析技术, 不仅在研究种群生态学和害虫治理方面已有广泛的应用, 展望未来, 这项技术还可以用于昆虫生理、抗药性、亚致死剂量、共生菌等方面的研究。

关键词: 生命表; 存活率; 繁殖率; 种群动态; 害虫防治

中图分类号: Q968.1 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2019)02-0255-08

Age-stage, two-sex life table and its application in population ecology and integrated pest management

CHI Hsin¹, FU Jian-Wei^{2,3}, YOU Min-Sheng^{1,*} (1. State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, Institute of Applied Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Institute of Quality Standards & Testing Technology for Agro-Products, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350002, China; 3. Fujian Key Laboratory for Monitoring and Integrated Management of Crop Pests, Institute of Plant Protection, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China)

Abstract: Life tables are the prime tool in population ecology and pest management. Because traditional female age-specific life tables are not capable of describing the stage differentiation and ignore males entirely, the age-stage, two-sex life table is being widely used by many scientists. In this article, we first overviewed the basic principles of the age-stage, two-sex life table, including the stage differentiation of insect populations, the effect of sex ratio on population growth, the difference between the total preoviposition period and adult preoviposition period, and the difference between the oviposition period and oviposition days. We then explained the advantages of life table analyses based on the bootstrap

基金项目: 福建省重大科研专项(2018NZ0002-1); 福建省科技重大专项(2017NZ0003-1-1); 国家重点研发计划(2016YFC1202101-4); 福建省农业科学院科技创新团队建设项目(STIT2017-1-12)

作者简介: 齐心, 男, 1949年12月生, 江西南昌人, 教授, 研究方向昆虫生态学, E-mail: hsinchi@dragon.nchu.edu.tw

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: msyou@iae.fjau.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-09-26; 接受日期 Accepted: 2018-12-26

technique. Finally, we introduced the major applications of the computer programs (TWOSEX-MSChart, CONSUME-MSChart, and TIMING-MSChart), *i. e.*, population projection and timing of pest management, correct analyses of the predation rate of predators and the consumption rate of pests, prediction of the population growth of predators and their predation potential, and guidance of mass-rearing and harvesting of natural enemies. As a powerful tool for data analysis, insect life tables have been extensively used in population ecology and pest managements. Looking forward to the future, we expect that they will be widely adopted in studies involving insect physiology, pesticide resistance, sublethal effect of pesticides, symbionts, *etc.*

Key words: Life table; survival rate; fecundity; population dynamics; pest management.

1921年, Pearl 和 Parker 开始应用生命表方法研究昆虫实验种群(黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*) (Pearl and Parker, 1921); 1954年, Morris 和 Miller 开始应用生命表方法研究昆虫自然种群(云杉卷叶蛾 *Choristoneura fumiferana*) (Morris and Miller, 1954); 经过数十年, 生命表已经成为种群生态学研究的重要方法。早期的年龄生命表理论(Euler, 1760; Lotka, 1907; Lewis, 1942; Leslie, 1945; Birch, 1948; Carey, 1993) 都以雌性为主, 属于雌性-年龄生命表(female age-specific life table)。这些生命表忽略了雄性个体与龄期变化, 因此无法精确描述种群的存活率、繁殖率、取食量, 也无法考虑性比(sex ratio)对种群增长的影响。由于雌性年龄生命表只考虑年龄, 无法区分龄期间的差异, 也无法描述龄期分化, 因此许多研究人员使用“成虫年龄”统计成虫的年龄组别繁殖率。然而, 个体间发育速率不同, 成虫羽化与开始产卵的时间也不同, 使用“成虫年龄”时却将不同羽化年龄的繁殖率合并计算特定年龄繁殖率(age-specific fecundity), 必然造成数据处理错误。此外, 因为雌性年龄生命表只考虑雌性个体, 繁殖率也只用雌性卵计算, 因此, 常常必须将不同年龄雌虫的产卵数用固定的性比(一般用1:1)计算雌性卵数(number of female eggs)。这种分析方法也必然导致分析结果错误。由于存在上述诸多问题, 以往发表的雌性生命表论文虽然很多, 始终无法进一步应用在害虫治理。

我国学者 Chi 和 Liu(1985) 创立了年龄-龄期两性生命表(age-stage, two-sex life table), 详细考虑昆虫种群的龄期分化, 并且包含雌、雄两性。由于生命表分析困难, Chi 开发了使用方便的两性生命表软件(TWOSEX-MSChart) (<http://140.120.197.173/ecology/prod2.htm>) (Chi, 2018a), 让用户更容易分析数据。由于各国研究人员也逐渐注意到传统雌性年龄生命表存在的问题, 因而采用年龄龄期两性生

命表的论文日渐增加。Chi(1990) 又将生命表用于预测种群增长, 并提供 TIMING-MSChart 软件(<http://140.120.197.173/ecology/prod2.htm>) 供研究人员使用(Chi, 2018b)。其后, Chi 和 Yang(2003) 与 Chi 和 Su(2006) 进一步将生命表用于天敌捕食率与害虫取食量研究, 并提供 CONSUME-MSChart 软件(<http://140.120.197.173/ecology/prod2.htm>) 分析捕食率与取食量(Chi, 2018c)。本文用 TWOSEX 为例, 阐明“年龄-龄期两性生命表”和各软件的基本原理, 旨在帮助国内昆虫学者学习、了解和掌握两性生命表的使用方法。

1 年龄-龄期两性生命表(TWOSEX)的基本原理

1.1 TWOSEX 可以精确描述龄期分化

龄期分化(stage differentiation) 是昆虫的特点, 不同的龄期有不同的生理现象、行为能力、环境适应力、抗药性等, 因此能正确描述昆虫的龄期分化对生态学、生理学、害虫治理等各种研究都十分重要。TWOSEX 的年龄-龄期存活率曲线(s_{xj}) 是新生个体(年龄0、龄期1)存活到年龄 x 与龄期 j 的机率(图1)。从图1可以看出, 凹角豆芎菁 *Epicauta impressicornis* 各龄期出现的年龄(龄期分化)与龄期间的重迭, 也能看到雄性的存活率, 这些是传统雌性年龄生命表无法做到的。因此使用 TWOSEX 可以测量雌、雄两性间发育速率、存活率、寿命、期望寿命的差异, 并将其纳入生命表分析。

1.2 TWOSEX 可以研究性比对种群增长的影响

性比对两性种群生长的影响是无庸置疑的。TWOSEX 分析生命表时包含所有个体(雌性、雄性、成虫前期死亡个体), 通过 bootstrap 取样可以反映性比对种群存活、发育与繁殖的影响。由于雌性年龄生命表完全忽略雄性的有关参数, 无法反映性比

的作用及其重要性。在运用不育昆虫释放技术 (SIT) 与诱杀雄虫技术 (MAT) 时, 尤其需要使用两性生命表才能开展合理的研究和得到正确的结论 (图 2)。

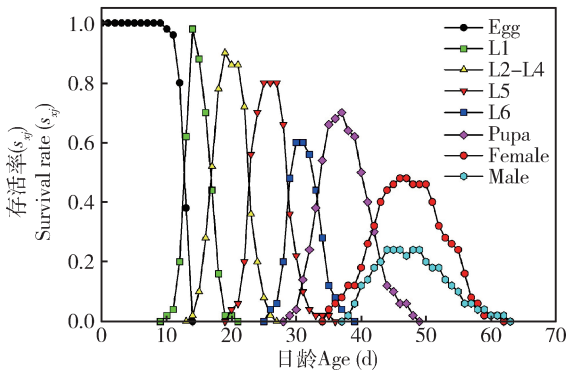


图 1 凹角豆芫菁在 33°C 下的年龄-龄期存活率 (引自 Liu *et al.*, 2018)

Fig. 1 Age-stage-specific survival rate of *Epicauta impressicornis* at 33°C (adopted from Liu *et al.*, 2018)

Egg: 卵 Egg; L1 - L6: 分别为 1 - 6 龄幼虫 1st - 6th instar larva, respectively; Pupa: 蛹 Pupa; Female: 雌成虫 Female adult; Male: 雄成虫 Male adult.

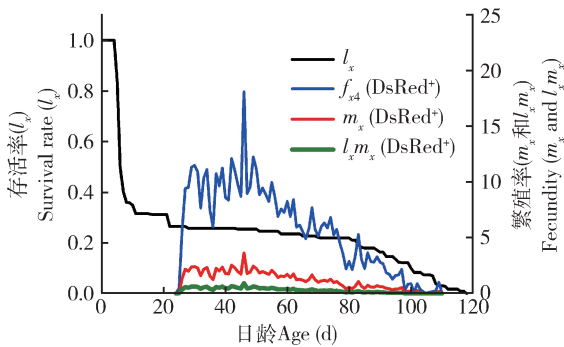


图 2 DsRed⁺/RTA⁻ 处理组的桔小实蝇雌虫存活率和繁殖率 (引自 Chang *et al.*, 2016)

Fig. 2 Female survival rate and fecundity of *Bactrocera dorsalis* treated by DsRed⁺/RTA⁻ (adopted from Chang *et al.*, 2016)

l_x : 存活率 Survival rate; f_{x4} : 雌成虫的年龄繁殖率 Age-specific fecundity of female; m_x : 种群的年龄繁殖率 Age-specific fecundity of population; $l_x m_x$: 种群的年龄净增殖率 Age-specific net reproductive rate of population.

一般的性比只显示雌、雄的相对数量。例如, 若从 100 粒卵中发育并羽化的雌虫与雄虫均为 10 头, 则性比为 1:1; 若从 100 粒卵中发育并羽化的雌虫与雄虫均为 40 头, 性比亦为 1:1。由此可见, 一般的性比概念忽略种群的存活率, 无法正确估算种群的数量动态。TWOSEX 可以提供 N_f/N , N_m/N , N_n/N

N , N_m/N_f 等有关数量的比率, 其中 N 是种群总数, N_f 是雌虫数, N_m 是雄虫数, N_n 是成虫前期死亡的虫数。这些比率包含了雌、雄数量在种群中的比率、成虫前期死亡率等。这些数量也反映一般使用传统的雌性生命表时可能忽略与雌、雄性比有关的观测项目和统计量。

1.3 TWOSEX 区分总产卵前期 (TPOP) 与成虫产卵前期 (APOP) 的差异

Lewontin (1965) 指出开始产卵的年龄对内禀增长率的重要性。早期的“产卵前期”概念都是指“成虫羽化后到第一次产卵的时间”, TWOSEX 将传统的“产卵前期”定义为“成虫产卵前期 (APOP)”。因为 APOP 忽略了成虫前期的影响, 因此 APOP 无法反映开始产卵年龄对种群增长的影响。TWOSEX 将“从出生到第一次产卵的时间”定义为“总产卵前期 (TPOP)”, TPOP 可以正确描述第一次产卵年龄对内禀增长率的重要性。这一点也可以从 reproductive value 的最大值靠近 TPOP 得到佐证 (Gabre *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2018)。对于直接产幼虫的昆虫, APOP 可以称为成虫繁殖前期 (adult pre-reproductive period, APRP), TPOP 可以称为总繁殖前期 (total pre-reproductive period, TPRP)。

1.4 TWOSEX 区分产卵期与产卵日数

以往一般昆虫学者常使用产卵期 (oviposition period) 描述从第一次产卵到最后一次产卵的时间。实际上, 许多昆虫的卵巢发育与产卵有周期性, 产卵期的长短往往不能反映实际的繁殖持续时间。TWOSEX 提供了一般使用的产卵期与产卵日数 (oviposition days), 便于使用者选择 (Chen *et al.*, 2018)。一般而言, 由于产卵期中可能有很多天没有产卵, 使用产卵期计算平均每日产卵量时往往无法正确反映每次产卵时的产卵量与标准误。但是以产卵日数计算的每个产卵日的产卵量能正确反映繁殖特性, 产卵日数与成虫寿命的比值可以反映产卵周期性。

2 年龄-龄期两性生命表 (TWOSEX) 的分析技术

2.1 TWOSEX 采用 bootstrap 技术, 并用相同 bootstrap 样本链接生命表与捕食率分析

在大多数的实验中, 无论供试昆虫是多少个, 事实上都只是一个样本 (sample) 而已。早期在计算机运行速度很慢时, 许多人使用 jackknife 方法 (Meyer

et al., 1986)。假设样本的个体数是 100 时,采用 jackknife 方法只需要计算 100 次,就可以计算标准误 (standard error)。Huang 和 Chi (2013) 证明 jackknife 方法不可用于生命表研究。由于电脑计算速度的提升,100 000 次 bootstrap 取样可以在几分钟内完成。TWSEX-MSChart 自 2013 年后只提供 bootstrap 方法供研究人员使用(目前 TWSEX 软件仍保留 jackknife 功能,但只供教学用)。Bootstrap 技术可以将一个种群用 100 000 次取样后分析种群的变异性,只要种群足够大,bootstrap 分析的结果比一般统计方法更能正确显示种群的变异性,也更符合中心极限定理 (central limit theorem)。许多统计学家都指出 bootstrap 的优点 (Crowley, 1992; Efron and Tibshirani, 1993)。在连结生命表与捕食率时,为正确链接生命表与捕食率分析, TWSEX 分析将 100 000 次的 bootstrap samples 记录下来供 CONSUME 软件使用。这样不仅把生命表理论与取食量理论相结合,而且使数据分析更加系统,也能够正确估计转换率 (Q_p) 的标准误。

2.2 TWSEX 可以得到正确的繁殖率与净增殖率的关系

Chi (1988) 以数学方法证明繁殖率 (fecundity, F) 与净增殖率 (net reproductive rate, R_0) 之关系为 $R_0 = \frac{N_f}{N} \times F$, 其中 N 是生命表研究中使用的总虫

数, N_f 是从总虫数羽化的雌成虫数。此公式对所有两性昆虫种群与孤雌生殖昆虫种群都成立。

2.3 TWSEX 可利用 bootstrap 结果估计种群增长变异性

生命表包含的因子很多,不可以单独用发育速率、存活率、繁殖率或性比率估计种群生长的变异性。因为 bootstrap 取样技术包含每一个个体的所有数据,因此能正确反映种群的变异性。TWSEX 利用 bootstrap 技术估计种群变异性,同时用 bootstrap 所有样本的 0.025 与 0.975 百分位 (percentiles) 的生命表模拟种群增长的变异性。0.025 与 0.975 百分位的生命表也可以进一步结合取食量估计种群取食量的变异性 (Huang et al., 2018)。

3 年龄-龄期两性生命表 (TWSEX) 的应用

3.1 TWSEX 分析结果可以用于预测种群的增长与防治适期

因为年龄-龄期生命表能正确描述龄期分化,因此将生命表数据用于计算机模拟可以预测种群在增长过程中龄期结构与取食量的变化 (Fu et al., 2016) (图 3),也可以依据各龄期对药剂的敏感性预测防治适期 (Chi, 1990)。使用 TWSEX 分析生命表时,可自动将模拟所需要的数据写成文档,使用者

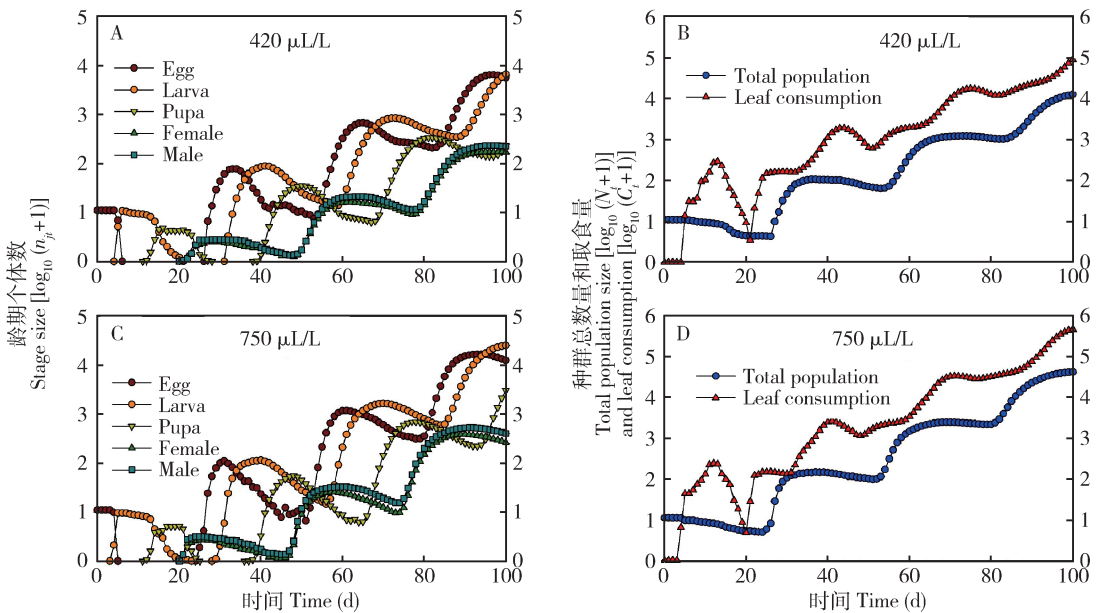


图 3 计算机模拟不同 CO_2 浓度下莲草直胸跳甲种群增长与取食过程 (引自 Fu et al., 2016)

Fig. 3 Population growth and consumption of *Agasicles hygrophila* under different levels of CO_2 based on computer simulation (adopted from Fu et al., 2016)

Egg: 卵; Larva: 幼虫; Pupa: 蛹; Female: 雌成虫 Female adult; Male: 雄成虫 Male adult; Total population (N_t): 总种群; Leaf consumption (C_t): 叶片取食量. n_{jt} : 时间 t 时的各龄期个体数 Number of individuals of various developmental stages at the t time point.

可以直接输入 TIMING-MSChart 软件,既方便也不会犯错。

3.2 年龄-龄期两性生命表可以正确分析天敌的捕食率与害虫的取食量

捕食率与取食量都会随年龄与龄期而改变。CONSUME-MSChart 是以两性生命表理论为基础的取食量分析软件,分析结果可以明确显示捕食率随年龄与龄期的变化(Farhadi *et al.*, 2011; Mou *et al.*, 2015)(图 4)。因为卵期与蛹期没有捕食能力,图 4 中可以看到这两个虫期的捕食空档期。传统生命表无法考虑龄期分化,因此不能用于生物防治的研究和分析。

3.3 TWOSEX 与 CONSUME 结合可以预测天敌的种群增长与捕食潜能

比较寄生性或捕食性天敌的控害效率时,不可以只比较捕食率或寄生率,也必须考虑天敌的种群增长率。Chi 等(2011)与 Yu 等(2013)将 TWOSEX 与 CONSUME 结合,利用净捕食率(finite predation rate)比较不同天敌的效率。将生命表与捕食率结合

则可以进一步用 TIMING-MSChart 模拟预测天敌的种群增长与捕食潜能(Mou *et al.*, 2015)(图 5)。由于卵期与蛹期没有捕食能力,图 5 中显示释放两次可以填补捕食空档。

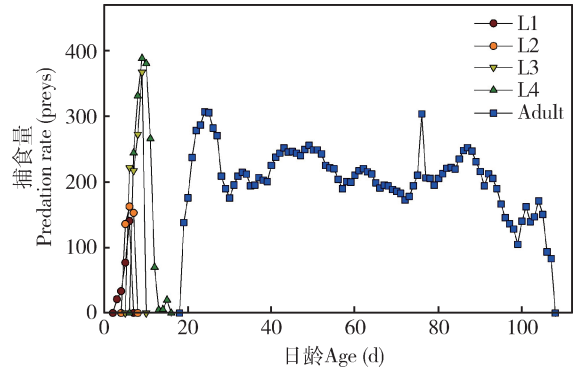


图 4 小十三星瓢虫年龄-龄期捕食率 (引自 Mou *et al.*, 2015)

Fig. 4 Age-stage-specific predation rate of *Harmonia dimidiata* (adopted from Mou *et al.*, 2015)

L1-4: 分别代表 1-4 龄幼虫 1st-4th instar larva, respectively; Adult: 成虫。

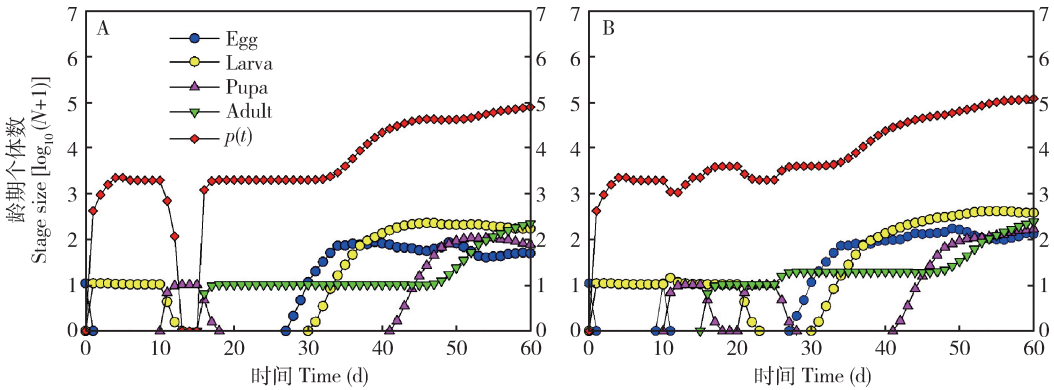


图 5 小十三星瓢虫种群增长过程中各龄期(卵、幼虫、蛹和成虫)个体数与捕食潜能 $p(t)$ 的变化(引自 Mou *et al.*, 2015)

Fig. 5 Stage structure (individual number at egg, larval, pupal, and adult stages) and predation potential $p(t)$ during the population growth of *Harmonia dimidiata* (adopted from Mou *et al.*, 2015)

A: 单次释放 Single release; B: 两次释放 Double release. N : 种群总数 Population size. Egg: 卵; Larva: 幼虫; Pupa: 蛹; Adult: 成虫。

3.4 TWOSEX 可以用于指导天敌的大量繁育

在生物防治中,必须用科学和经济方法做好天敌的大量繁育与应用工作。TWOSEX 在完成生命表分析后就可以分析大量繁育的方案,并且依据繁育对象各龄期所需要的费用估算并优化经济有效的繁育方法(Chi and Getz, 1988; Yu *et al.*, 2018)。例如,通过比较分析凹角豆芫菁 *E. impressicornis* 在不同温度下生活史与饲养费用,可以为规模化生产和释放提供理论与技术支撑(表 1)(Liu *et al.*, 2018)。

4 结论与展望

生命表是昆虫生态学研究的一种大数据,各个因子之间互相关联。因此,分析生命表时不可以单独将存活率曲线(L_x)单独分析,而忽略存活率与繁殖率之间的关联。Tuan 等(2017)指出使用拟合技术将存活率或繁殖率曲线拟合 Weibull 函数时必须谨慎,以免造成错误。例如,使用 Weibull 函数拟合,虽然决定系数(R^2)很高,但无法正确描述存活

表 1 不同温度下凹角豆芫菁大量饲养系统的龄期结构 (T_j)、各龄期每日新增个体数 (N_j)、蛹期存活率 (S_A)、每日收获蛹数 (H_P) 与成虫数 (H_A)，每日饲养费用 (引自 Liu *et al.*, 2018)

Table 1 Age structure (T_j), age-specific number of newly increased individuals per day (N_j), survival rate of pupae (S_A), numbers of harvested pupae (H_P) and adults (H_A) per day, and daily cost of *Epicauta impressicornis* (adopted from Liu *et al.*, 2018)

温度 Temperature	个体数 Number of individuals													每年固定成本(元) Fixed capital per year (RMB yuan)	每日饲养费用(元) Daily cost (RMB yuan)	每成虫饲养费用(元) Cost per adult (RMB yuan)
	卵 Egg	1 龄幼虫 1st instar larva	2 - 4 龄幼虫 2nd - 4th instar larva	5 龄幼虫 5th instar larva	6 龄幼虫 6th instar larva	蛹 Pupa	雌成虫 Female adult	雄成虫 Male adult	H_P	S_A	H_A					
21°C	T_j 54 962	13 028	27 176	124 546	19 271	336	463	194	1 000	0.9667	967	360 142	1 127	2.186		
	N_j 1 696	1 696	1 493	1 289	1 187	18	11	6								
24°C	T_j 35 276	8 131	17 014	64 681	10 702	164	230	131	1 000	0.9487	949	196 938	838	1.451		
	N_j 1 299	1 299	1 273	1 091	1 065	13	8	4								
27°C	T_j 29 811	7 802	13 660	23 487	9 417	150	152	133	1 000	0.9459	946	107 802	866	1.227		
	N_j 1 369	1 369	1 204	1 122	1 068	13	7	5								
30°C	T_j 23 035	6 484	11 381	7 359	5 608	101	141	101	1 000	1.0000	1 000	62 345	857	1.028		
	N_j 1 368	1 368	1 258	1 149	1 067	12	7	5								
33°C	T_j 16 628	5 171	7 224	6 844	4 461	111	115	57	1 000	0.9750	975	47 906	785	0.940		
	N_j 1 267	1 267	1 166	1 090	1 039	14	9	5								
36°C	T_j 18 353	5 594	10 090	7 275	4 022	458	303	224	1 000	1.0000	1 000	56 552	1 183	1.337		
	1 828	1 828	1 718	1 206	1 097	60	35	25								

率与期望寿命 (Tuan *et al.*, 2017)。Atlihan 等 (2017) 亦指出使用拟合技术将繁殖率曲线拟合 Enkegaard 函数时必须谨慎。

害虫治理过程中, 必须了解害虫的数量、龄期结构、发育速率、繁殖能力、存活率、取食量或危害率。没有这些数据, 不可能预测害虫种群的增长与危害, 也无法正确预测适当的防治时期与施药次数。同样地, 在使用天敌防治害虫时, 也必须了解天敌的数量、龄期结构、发育速率、繁殖能力、存活率、捕食率或寄生率, 才能预测释放天敌的适当时机、释放天敌的数量与释放次数 (Smith and You, 1989)。若无法描述种群的龄期分化 (stage differentiation) 以及不同年龄的存活率、繁殖率与取食量之差异, 就无法做好害虫治理与生物防治。

事实上, 生命表不但是生态学与害虫治理的重要工具, 在昆虫生理生化的研究中也渐受重视。例如, 研究害虫的抗药性时, 若单独分析抗药性种群的繁殖率与存活率, 往往无法全面了解抗药性种群的适合度 (fitness)。唯有采用生命表方法进行分析, 才能全面了解抗性种群与敏感种群适合度的差异。研究亚致死剂量时, 也必须使用生命表, 才能了解亚致死剂量对种群适合度的影响 (Zhen *et al.*, 2018)。在研究昆虫共生菌时, 若不利用生命表, 仅能了解部分种群特性, 唯有利用生命表才能系统地解除去共生菌对昆虫种群存活率、发育率、繁殖率的影响, 以及各种因素对种群增长的综合影响。

年龄-龄期两性生命表的主要概念是将生命表视为种群的大数据, 在分析数据时不能只是单独分析发育期或繁殖率, 使用 bootstrap 技术时, 必须含括每头昆虫的所有数据。蒲蛰龙 (1990) 主编的《农作物害虫管理数学模型与应用》, 曾将 Chi 和 Liu (1985) 的论文译为中文, 读者可以参考。年龄-龄期两性生命表, 由于 TWOSEX 软件功能强大, 使用方便, 目前已经得到广泛应用 (例如: Fu *et al.*, 2016; Atlihan *et al.*, 2017; Zhen *et al.*, 2018)。然而, 在使用 TWOSEX 时, 读者也必须深入学习了解相关的理论知识, 才能正确阐释实验资料和结果, 并进一步运用于害虫治理的和各种相关的学术研究。

致谢 感谢福建省农业科学院植物保护研究所史梦竹博士在制图方面的协助。

参考文献 (References)

Atlihan R, Polat-Akköprü E, Özgökçe MS, Kasap I, Chi H, 2017.

Population growth of *Dysaphis pyri* (Hemiptera: Aphididae) on different pear cultivars with discussion on curve fitting in life table studies. *J. Econ. Entomol.*, 110(4): 1890–1898.

Birch LC, 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.*, 17(1): 15–26.

Carey JR, 1993. Applied Demography for Biologists with Special Emphasis on Insects. Oxford University Press, Inc., New York, NY.

Chang C, Huang YC, Dai SM, Atlihan R, Chi H, 2016. Genetically engineered ricin suppresses *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) based on demographic analysis of group-reared life table. *J. Econ. Entomol.*, 109(3): 987–992.

Chen GM, Chi H, Wang RC, Wang YP, Xu YY, Li XD, Yin P, Zheng FQ, 2018. Demography and uncertainty of population growth of *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae) reared on five host plants with discussion on some life history statistics. *J. Econ. Entomol.*, 111(5): 2143–2152.

Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull. Inst. Zool., Acad. Sin.*, 24(2): 225–240.

Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environ. Entomol.*, 17(1): 26–34.

Chi H, 1990. Timing of control based on the stage structure of pest populations: a simulation approach. *J. Econ. Entomol.*, 83(4): 1143–1150.

Chi H, 2018a. TWOSEX-MSChart: A Computer Program for the Age-stage, Two-sex Life Table Analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan.

Chi H, 2018b. Timing-MSChart: A Computer Program for the Population Projection Based on Age-stage, Two-sex Life Table. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan.

Chi H, 2018c. CONSUME-MSChart: A Computer Program for the Age-stage, Two-sex Consumption Rate Analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan.

Chi H, Getz WM, 1988. Mass rearing and harvesting based on an age-stage, two-sex life table: a potato tuberworm (Lepidoptera: Gelechiidae) case study. *Environ. Entomol.*, 17(1): 18–25.

Chi H, Yang TC, 2003. Two-sex life table and predation rate of *Propylaea japonica* Thunberg (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.*, 32(2): 327–333.

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. *Environ. Entomol.*, 35(1): 10–21.

Chi H, Mou DF, Allahyari H, Yu JZ, Huang YB, Yang TC, Farhadi R, Gholizadeh M, 2011. Finite predation rate: a novel parameter for the quantitative measurement of predation potential of predator at population level. In: Nature Proceedings. Available at <http://hdl.handle.net/10101/npre.2011.6651.1>.

Crowley PH, 1992. Resampling methods for computation-intensive data

- analysis in ecology and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 405–447.
- Efron B, Tibshirani RJ, 1993. An Introduction to the Bootstrap. Chapman & Hall, New York, NY.
- Euler L, 1760. Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. Histoire de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres, Année 1760. Berlin, 1767. 144–164. [Translated by Euler L, 1970. A general investigation into the mortality and multiplication of the human species. *Theor. Popul. Biol.*, 1(3): 307–314]
- Farhadi R, Allahyari H, Chi H, 2011. Life table and predation capacity of *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae). *Biol. Control*, 59(2): 83–89.
- Fu JW, Shi MZ, Wang T, Li JY, Zheng LZ, Wu G, 2016. Demography and population projection of flea beetle, *Agasicles hygrophila* (Coleoptera: Chrysomelidae), fed on alligator weed under elevated CO₂. *J. Econ. Entomol.*, 109(3): 1116–1124.
- Gabre RM, Adham FK, Chi H, 2005. Life table of *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Acta Oecol.*, 27: 179–183.
- Huang HW, Chi H, Smith CL, 2018. Linking demography and consumption of *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Solanum photeinocarpum*; with a new method to project the uncertainty of population growth and consumption. *J. Econ. Entomol.*, 111(1): 1–9.
- Huang YB, Chi H, 2013. Life tables of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae); with an invalidation of the jackknife technique. *J. Appl. Entomol.*, 137(5): 327–339.
- Leslie PH, 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33: 183–212.
- Lewis EG, 1942. On the generation and growth of a population. *Sankhya*, 6: 93–96.
- Lewontin RC, 1965. Selection for colonizing ability. In: Baker HG, Stebbins GL eds. The Genetics of Colonizing Species. Academic Press, San Diego, CA. 77–94.
- Liu YY, Li GY, Yang L, Chi H, Chen XS, 2018. Demography and mass rearing of the medicinal blister beetle *Epicauta impressicornis* (Pic) (Coleoptera: Meloidae) at different temperatures. *J. Econ. Entomol.*, 111(5): 2364–2374.
- Lotka AJ, 1907. Studies on the mode of growth of material aggregates. *Am. J. Sci.*, 24: 199–216.
- Meyer JS, Ingersoll CG, McDonald LL, Boyce MS, 1986. Estimating uncertainty in population growth rates: jackknife vs. bootstrap techniques. *Ecology*, 67(5): 1156–1166.
- Morris RF, Miller CA, 1954. The development of life tables for the spruce budworm. *Can. J. Zool.*, 32(4): 283–301.
- Mou DF, Lee CC, Smith CL, Chi H, 2015. Using viable eggs to accurately determine the demographic and predation potential of *Harmonia dimidiata* (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Appl. Entomol.*, 139(8): 579–591.
- Pearl R, Parker SL, 1921. Experimental studies on the duration of life. I. Introductory discussion of the duration of life in *Drosophila*. *Am. Nat.*, 55(641): 481–509.
- Pu ZL, 1990. Mathematical Models and Its Applications in Management of Crop Pest Insects. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. [蒲蛰龙, 1990. 农作物害虫管理数学模型与应用. 广州: 广东科技出版社]
- Smith SM, You MS, 1990. A life system simulation model for improving inundative releases of the egg parasite, *Trichogramma minutum*, against the spruce budworm. *Ecol. Model.*, 51(1–2): 123–142.
- Tuan SJ, Chang PW, Saska P, Atlihan R, Chi H, 2017. Hostplants mixture and fitness of *Kolla paulula*; with an evaluation of the application of Weibull function. *J. Appl. Entomol.*, 141: 329–338.
- Yu JZ, Chi H, Chen BH, 2013. Comparison of the life tables and predation rates of *Harmonia dimidiata* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) at different temperatures. *Biol. Control*, 64(1): 1–9.
- Yu JZ, Chen BH, Güncan A, Atlihan R, Gökçe A, Smith CL, Güntüş E, Chi H, 2018. Demography and mass-rearing *Harmonia dimidiata* (Coleoptera: Coccinellidae) using *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) and eggs of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *J. Econ. Entomol.*, 111(2): 595–602.
- Zhen CG, Miao L, Gao XW, 2018. Sublethal effects of sulfoxaflor on biological characteristics and vitellogenin gene (*ALVg*) expression in the mirid bug, *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 144: 57–63.

(责任编辑: 赵利辉)