

不同温度、土壤含水量及日光照时数对棉露尾甲虫 (*Haptoncus luteolus* (Erichson))生长发育的影响

罗 峰¹,徐 艳²,熊 强¹,雷朝亮^{1,*}

(1. 华中农业大学昆虫资源研究所,武汉 430070;2. 武汉生物工程学院,武汉 430415)

摘要 在 5、10、15、20、30℃等 5 种温度、10%、20%、30%等 3 种土壤含水量和 8、12、16 h 等 3 种日光照时数共 45 个处理组合条件下,以丝瓜花作为饲料研究了 3 个因素对棉露尾甲生长发育的联合作用。结果表明 适合于卵生长发育的处理组合为 25~35℃、10~15%和 12~16 h,其中最佳处理组合为 30℃、10%和 12 h,在此组合条件下,卵发育历期为 0.8 d,孵化率为 93.3%;适合于幼虫及蛹生长发育的处理组合为 25~30℃、10~15%和 12~16 h,其中最佳处理组合分别为 30℃、10%、12 h 和 30℃、10%、8 h,在此组合条件下,幼虫历期、存活率和蛹历期、羽化率分别为 5.0 d、85.7%和 2.2 d、83.3%。在三元二次回归模型中,卵、幼虫、蛹和整个未成熟期(卵至蛹的历期)发育进度最快时的处理组合分别为 27.5℃、10%、8 h、30℃、20%、12 h、32.5℃、10%、16 h 和 30℃、10%、16 h,此时理论最短历期分别为 0.8、4.4、1.4 d 和 7.3 d。

关键词 棉露尾甲 温度 土壤含水量 日光照时数 生长发育 联合作用

文章编号:1000-0933(2007)08-3348-07 中图分类号:Q143,Q968 文献标识码:A

Effects of different combinations of temperature, soil humidity, and photoperiod on the development of *Haptoncus luteolus* (Erichson)

LUO Feng¹, XU Yan², XIONG Qiang¹, LEI Chao-Liang^{1,*}

1 Institute of Insect Resources, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

2 Wuhan Bioengineering College, Wuhan 430415, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27 (8): 3348~3354.

Abstract: *Haptoncus luteolus* (Erichson) (Coleoptera: Nitidulidae) has been reported as a useful pollinator in commercially grown sugar apples and atemoyas in previous studies. *H. luteolus* pollination can increase fruit yield by 22%. Luo Feng *et al.* have carried out research on the distribution and diffusion of *H. luteolus* in cotton field. They considered it a valuable pollinator because it has a strong ability to diffuse and its pollination range is very wide. The threshold temperature and effective temperature of this pollinating beetle have also been investigated and the most suitable temperature for the development of *H. luteolus* is around 30℃. In this study, we used a random experimental design of three factors to investigate the effect of different combinations of temperature, soil humidity, and photoperiod on the development of *H. luteolus*. *H. luteolus* used in our experiments were taken from the sponge gourd field and raised in the Institute of Insect

基金项目:湖北省自然科学基金资助项目(2003ABA103)

收稿日期:2006-03-20;修订日期:2007-05-24

作者简介:罗峰(1979~),男,湖北武汉人,硕士生,主要从事动物生态及行为学研究, E-mail: lfeng@webmail.hzau.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ioir@mail.hzau.edu.cn

致谢:感谢中国科学院动物研究所鼠害综合治理国家重点实验室苏建伟博士、吴刚博士和动物进化及系统学研究中心张劲硕博士在本文修改过程中给予的帮助;同时,感谢 Dr Aleksei Chmura 对英文摘要的润色。

Foundation item: The project was financially supported by Hubei Natural Science Foundation (No. 2003ABA103)

Received date: 2006-03-20; **Accepted date:** 2007-05-24

Biography: LUO Feng, Master candidate, mainly engaged in animal ecology and behavior. E-mail: lfeng@webmail.hzau.edu.cn

Resources of Huazhong Agricultural University. The adults were kept at a constant temperature (27 ± 2) °C and fed on sponge gourd flowers. Every day we changed the flowers and collected eggs from petals. The combined effects of different combinations of five levels of temperatures (15 ,20 ,25 ,30 °C and 35 °C), three levels of soil humidity (10% ,15% and 20%) and three durations of photoperiod (8 ,12 h and 16 h) on development of *H. luteolus* were studied. JKDP-2 eternal temperature boxes controlled temperature and photoperiod. The light source was an unshaded 10 W light bulb 15 cm away from the soil. The soil was taken from the field ;stones and roots of grass were removed. The soil was dried in an oven until its weight stabilized and the depth of the soil in the petri dish was 1.5 cm. When the soil was cooled to room temperature , we added water to achieve 10% ,15% ,and 20% humidity. We then put the petals with eggs into these boxes to carry out our experiments.

The results showed that the optimum condition for the development of *H. luteolus* eggs was 30 °C ,10% and 12 h with a developmental period of 0.8 d and with 93.3% of eggs hatching. The suitable temperature , soil humidity , and photoperiod ranges for larvae and pupae were respectively 25 to 30 °C ,10 to 15% and 12 to 16 h. The optimum combination for each of them were 30 °C ,10% humidity ,12 h and 30 °C ,10% humidity 8 h ,respectively. The shortest developmental period for larvae was 5.0d and for pupae 2.2 d. Under the optimal conditions ,the survival rate of larvae and emergence rate of the pupae of *H. luteolus* were 85.7% and 83.3% ,respectively. We used a polynomial regression to find the best-fit curve between environmental conditions and developmental period as derived from our experiment. The theoretically ideal conditions of temperature , soil humidity , and photoperiod for egg ,larvae ,pupae and the total immature stages (the total period from eggs to pupae) were 27.5 °C ,10% ,8 h ;30 °C ,20% ,12 h ;32.5 °C ,10% ,16 h and 30 °C ,10% ,16 h while the developmental periods were 0.8、4.4、1.4 d and 7.3 d , respectively.

Key Words : *Haptoncus luteolus* (Erichson) ; temperature ; soil humidity ; photoperiod ; development

棉露尾甲 *Haptoncus luteolus* (Erichson)属于鞘翅目 (Coleoptera)露尾甲科 (Nitidulidae)。国外很早就有露尾甲科甲虫作为传粉昆虫的研究报道^[1-2]。经露尾甲传粉的番荔枝可以达到很高的座果率 ,其中棉露尾甲的贡献可达到 22%^[3]。露尾甲有较强的扩散能力和较广的寄主分布范围 ,但对作物并不构成危害 ,是一种极具利用前景的传粉昆虫^[4]。

国内外对棉露尾甲的传粉生态学特性等方面的研究报道很少 ,仅知其发育起点温度和有效积温^[5] ,并且生长发育的最适温度为 30 °C^[6]。为了进一步弄清环境因素对棉露尾甲生长发育的影响 ,作者采用了 3 因子随机区组实验设计研究了温度、土壤含水量及日光照时数对棉露尾甲各虫态生长发育的影响 ,研究上述 3 因子的不同组合对该虫生长发育的联合作用 ,试图筛选出适宜于棉露尾甲大规模人工饲养的条件组合 ,并为以后的生物学及传粉行为学研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

棉露尾甲成虫采自华中农业大学校园丝瓜菜地 ,采回后置于罐头瓶中以新鲜的丝瓜花为饲料 ,用蘸水的脱脂棉球保湿 ,放置于室内恒温下 (27 ± 2) °C 饲养。每天更换丝瓜花 ,并从换下的花瓣中挑取当日所产的卵备用。

1.2 实验方法

1.2.1 土壤含水量的设定方法

将丝瓜菜地中取回的土壤除去石块、草根等杂质 ,放入烘箱中高温烘干至恒重 ,冷却至室温后 ,用精确度为 0.01 g 的电子天平称取适量烘干土壤置于直径为 6.5 cm ,高为 1.5 cm 的培养皿中 ,加水分别配置成实验所需的土壤含水量。土壤含水量 = 加入的水量 / (土壤重量 + 加入的水量)。

1.2.2 实验设计

采取三因素随机区组实验设计。温度设置了 15、20、25、30 ℃和 35 ℃等 5 个水平 (A1 ~ A5);土壤含水量设置了 10、15 和 20%3 个水平 (B1 ~ B3);日光照时数设置了 8、12 和 16 h 3 个水平 (C1 ~ C3),共 45 个组合处理 ,每个处理中置入 10 粒卵 ,重复 3 次。光照强度为 10 W 日光灯距 15cm 照射。

1.2.3 虫态历期的测定

将每天挑下的卵置于培养皿中的丝瓜花瓣上 ,皿口覆上保鲜膜并加盖。每天定时观察 3 次 (8 00、14 00 和 20 00) ,将每次得到的发育状况一致的同一龄幼虫挑到另外的培养皿 (皿内放有处理过的丝瓜花瓣)中继续培养 ,标记并做详细记录。每天最后一次观察后 ,对每个培养皿称重 ,并补充相应重量的水分 ,以保持土壤含水量的稳定。

1.3 数据处理

根据测定结果 ,利用 3 因素方差分析及新复极差多重比较的生物统计方法对相关资料进行分析 ,并利用逐步回归法建立三元二次回归模型^[7]。

2 结果与分析

2.1 三因素对棉露尾甲卵发育进度和孵化率的影响

由方差分析可知 ,各因子及其互作对卵发育进度的影响均达到了极显著水平 (表 1)。

表 1 实验因素对棉露尾甲生长发育影响的方差分析

Table 1 Results of ANOVA				
变异来源 Sources	卵 Eggs		幼虫和蛹 Larvae and pupae	
	df	F 值 F value	df	F 值 F value
A (温度 Temperature)	4 ,1276	2780.25 **	4 ,1070	21392.13 **
B (土壤含水量 Soil humidity)	2 ,1276	68.45 **	2 ,1070	0.40
C (日光照时数 Photoperiod)	2 ,1276	64.15 **	2 ,1070	727.30 **
A × B	8 ,1276	22.25 **	8 ,1070	61.77 **
A × C	8 ,1276	20.38 **	7 ,1070	991.36 **
B × C	4 ,1276	32.20 **	4 ,1070	69.87 **
A × B × C	16 ,1276	19.44 **	14 ,1070	67.48 **

* * 表示差异达到极显著水平 Significant level :*p* < 0. 01

总体来看 ,随着温度的升高 ,发育历期缩短 ,卵发育进度加快 ,30 ℃条件下最快 ,此时的平均历期为 1.2 d ,之后发育进度反而减慢 ,发育历期缓慢增加 ,呈抛物线变化 ;不同温度之间卵的平均孵化率差别不明显 (图 1)。

在同一温度下 ,随着土壤含水量的升高 ,卵平均发育进度和孵化率均呈抛物线变化 ,发育进度在 30 ℃ , 10% 条件下最快 ,平均历期为 1.1 d ,孵化率在 15 ℃、15% 条件下最高 ,平均为 91.1% ,其次为 15 ℃、20% 和 30 ℃、10% 条件下 ,平均孵化率分别达到了 90.1% 和 88.1% ,由此可见 ,低温高含水量和高温低含水量的互作有助于卵的孵化。

同一温度下 ,随着光照时间的延长 ,平均发育进度逐渐减慢 ,呈负的线性相关 ,但在 30 ℃条件下呈抛物线变化 ,此时 12 h 处理发育进度最快 ,平均历期为 1.0 d ;平均孵化率与光照周期之间的关系呈抛物线变化 ,低温条件下 (15 ~ 20 ℃) ,光照 12 h 有利于卵的孵化 ,其中 20 ℃、12 h 平均孵化率达到了 91.1% ,适温条件下 (25 ~ 30 ℃) ,相对于长光照 (16 h)和短光照 (8 h) ,12 h 光照不利于卵的孵化 ,而在高温条件下 (35 ℃) ,卵孵化率呈线性增加 ,35 ℃、16 h 时最高为 92.2% 。由此可见 ,低温短光照周期和高温长光照条件有利于卵的发育。在 45 个处理组合中 ,卵发育进度在 30 ℃、10%、12 h 条件下最快为 0.8 d ;在 15 ℃、15%、12 h 下发育进度最慢为 5.2 d ,最快和最慢之间相差了 4.4 d ,卵孵化率在 20 ℃、20%、8 h ,25 ℃、15%、16 h 和 35 ℃、10%、16 h 等 3 处理中最高均达到了 100% ;在 35 ℃、15%、8 h 处理中最低 ,仅为 60% 。

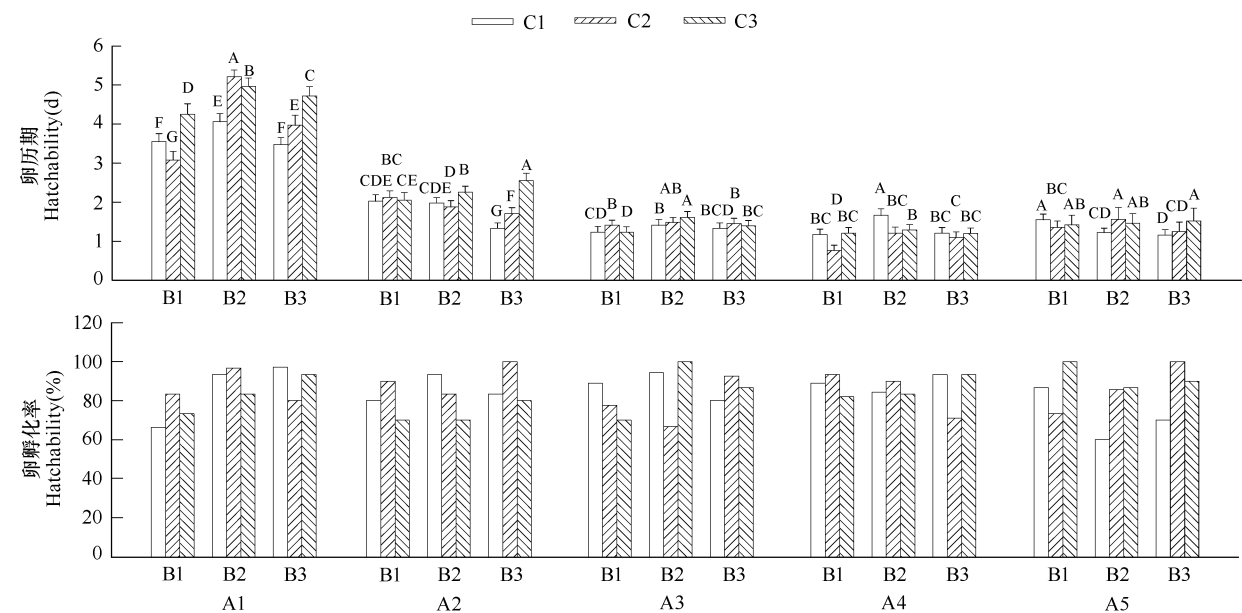


图1 不同温度、土壤含水量和光照时数条件下棉露尾甲卵历期 (平均数 ± 标准误) 及孵化率

Fig. 1 Effects of different combinations of temperature, soil humidity and photoperiod on the development period and hatchability of eggs of *H. luteolus*. A1 ~ A5 分别表示 15、20、25、30 °C 和 35 °C 这 5 种温度, B1 ~ B3 分别表示 10%、15% 和 20% 这 3 种土壤含水量, C1 ~ C3 分别表示 8、12 h 和 16 h 这 3 种日光照时数。历期 = 平均数 ± 标准误, 同一温度下各组合之间经 Duncan 新复极差检验, 柱图上方具有相同字母的表示相互间差异不显著 ($P > 0.01$), 下同

A1 — A5 represent temperatures of 15, 20, 25, 30 and 35 °C, B1 — B3 represent soil humidity of 10%, 15% and 20%, C1 — C3 represent photoperiod per day of 8, 12 h and 16 h; Development period = mean ± SE. Means with same letter above the bars within the same temperature are not significantly different ($P > 0.01$, Duncan's multiple range test); the same below

综合来看, 适合卵孵化发育的处理组合为 25 ~ 30 °C、10 ~ 15% 和 12 ~ 16 h, 其中最佳组合为 30 °C、10%、12 h, 此时卵历期为 0.8 d, 孵化率为 93.3%。

2.2 3 因素对棉露尾甲幼虫及蛹生长发育的影响

由方差分析 (表 1) 可以看出, 所设因子中, 除了土壤含水量对棉露尾甲幼虫及蛹生长发育的影响不显著, 其它各因子及组合产生的影响均达显著水平, 其中温度的影响极为显著, 影响效应由大到小依次为: $A > A \times C > C > B \times C > A \times B \times C > A \times B$ 。

总的来看, 随着温度的上升, 幼虫、蛹和未成熟期的发育进度加快, 呈抛物线变化, 幼虫存活率和蛹羽化率在 20 ~ 30 °C 较高, 且变化不大 (图 2 和图 3), 30 °C 时发育进度最快, 之后发育反而降低, 此时幼虫平均历期为 5.4 d, 蛹为 2.1 d, 并且在此温度下, 幼虫、蛹和未成熟期各处理之间发育进度基本无显著性差异 (图 2 ~ 图 4); 低温 (15 °C) 条件下, 随着土壤含水量的上升, 平均发育进度下降, 呈负的线性相关; 适温 (20 ~ 25 °C) 和高温 (35 °C) 条件下, 平均发育进度与土壤含水量呈正的线性相关。

低温 (15 °C) 和高温 (30 ~ 35 °C) 条件下, 光照时间的延长不利于幼虫及蛹的发育, 但在适温 (25 °C) 条件下, 平均发育进度与光照周期呈正相关, 35 °C、16 h 条件下, 幼虫全部死亡。可见, 适温与中长光照 (12 ~ 16 h) 之间的互作有利于蛹和幼虫的生长发育。

在所有 45 个处理组合中, 幼虫在 30 °C、10%、12h 下发育进度最快为 4.9 d, 15 °C、20%、16h 下发育进度最慢为 24.3 d, 蛹在 30 °C、10%、8 h 下最快为 2.2 d, 在 15 °C、20%、16 h 下最慢为 13.5 d。

在 20 ~ 30 °C、15%、12 ~ 16 h 条件下幼虫的存活率显著高于其它组合, 范围在 95.2% ~ 100% 之间, 其中 30 °C、15%、16 h 条件下达到了 100%。而在 20 ~ 25 °C、10% ~ 15%、8 ~ 12 h 组合条件下, 蛹羽化率较高, 30 °C、15%、16 h 条件下为 96%, 35 °C、10%、12 h 下达到了 100%。

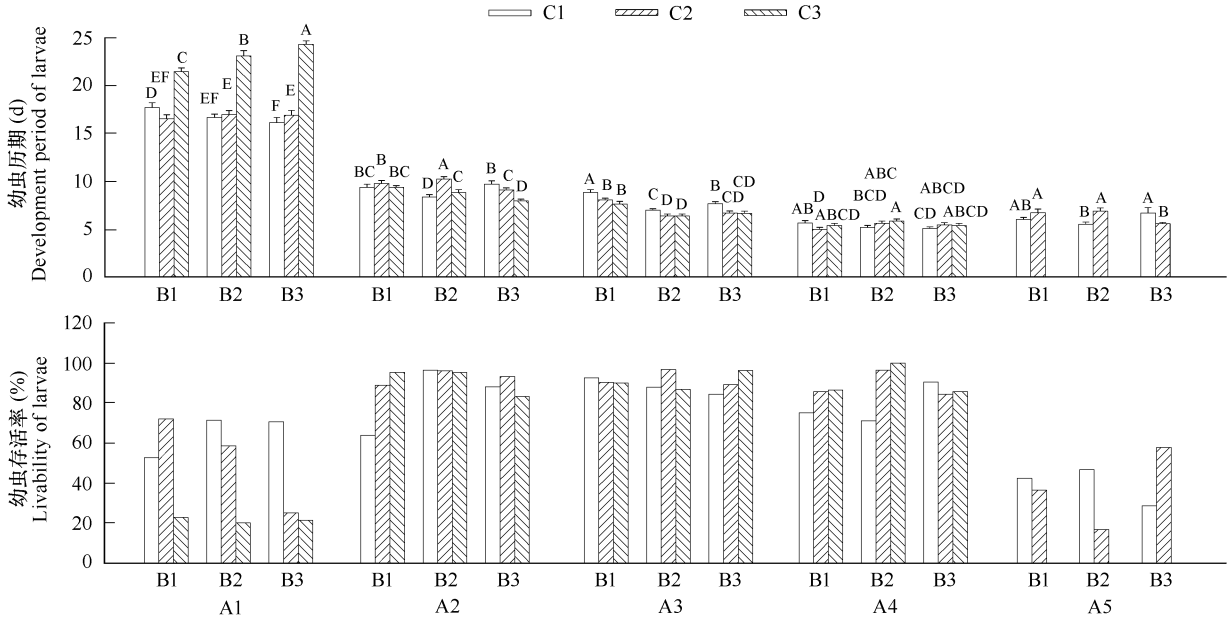


图2 不同温度、土壤含水量和光照时间条件对棉露尾甲幼虫发育历期(平均数±标准误)和存活率的影响

Fig. 2 Effects of different combinations of temperatures ,soil humidity and photoperiod on the development period (mean ± SE) and survival rate of larvae of *H. luteolus*

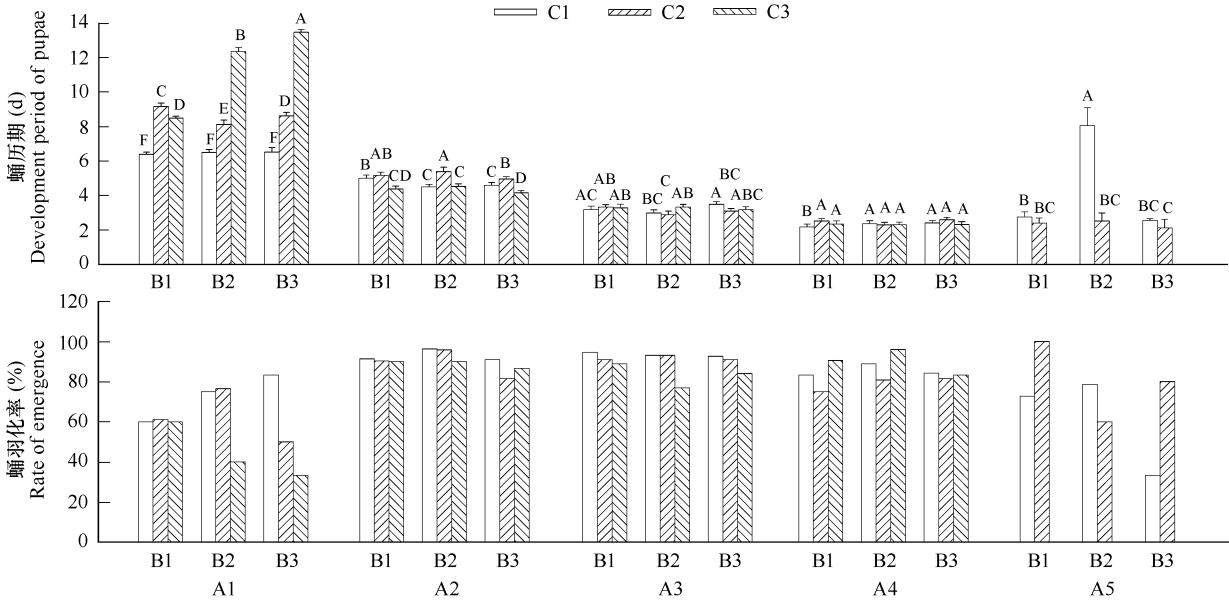


图3 不同温度、土壤含水量和光照时间条件对棉露尾甲蛹发育历期(平均数±标准误)和羽化率的影响

Fig. 3 Effects of different combinations of temperatures ,soil humidity and photoperiod on the development period (mean ± SE) and eclosion rate of pupae of *H. luteolus*

综合来看 25 ~ 30 ℃、10% ~ 15% 和 12 ~ 16 h 的组合有利于幼虫及蛹的生长发育。

2.3 各虫态历期依温度、土壤含水量和日光照时数变化的回归模型

根据实验所测得的数据求得的温度 (x_1)、土壤含水量 (x_2) 和日光照时数 (x_3) 三因子联合效应对棉露尾甲卵、幼虫、蛹及未成熟期发育历期 (y) 的三元二次回归方程见表 2。

对各回归方程进行分析和计算 ,得到发育进度最快时温度、土壤含水量和光照周期组合分别为 :卵期为

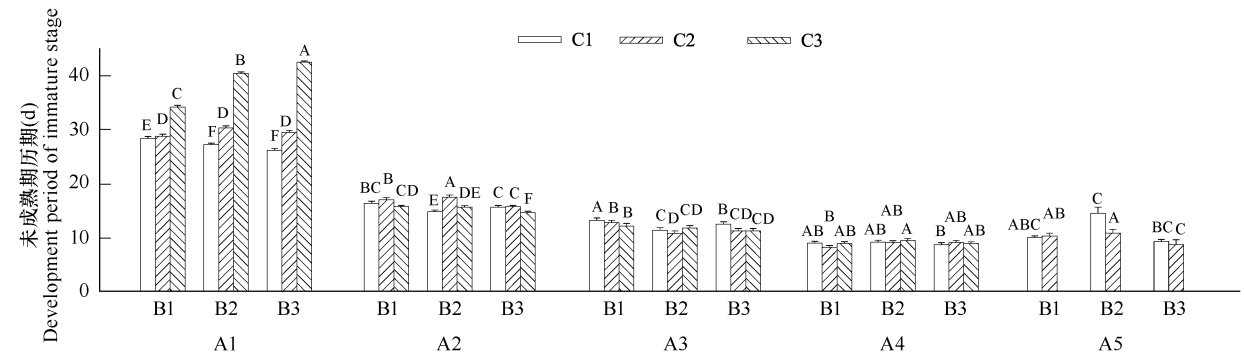


图4 不同温度、土壤含水量和光照时间条件对棉露尾甲未成熟期发育历期的影响

Fig.4 Effects of different combinations of temperatures , soil humidity and photoperiod on the development period (mean ± SE) of immature stage of *H. luteolus*

27.5 ℃、10% 和 8 h ;幼虫期为 30 ℃、20% 和 12 h ,蛹期为 32.5 ℃、10% 和 16 h ,整个未成熟期为 30 ℃、10% 和 16 h ,此时理论最短历期分别为 0.8 d、4.4 d、1.4 d 和 7.3 d。

通过以上结果可以看出 ,棉露尾甲发育进度最快的理论最佳条件是 27.5 ~ 32.5 ℃、10% ~ 20% 和 8 ~ 16 h。

表2 各虫态历期 (y)依温度 (x₁)、土壤含水量 (x₂)和日照时数 (x₃)变化的回归模型

Table 2 Regression equations of various development stages of *H. luteolus* between development time (y) and temperature (x₁), soil humidity (x₂), photoperiod (x₃)

虫态 Development stages	回归方程 Regression equation
卵 Egg	$y = 11.857 - 0.818x_1 + 25.336x_2 - 0.122x_3 - 0.0629x_1x_2 - 0.00429x_1x_3 + 0.741x_2x_3 + 0.015x_1^2 - 108.204x_2^2 + 0.00636x_3^2 \pm 0.503$ <p>(y_{max} = 0.76 x₁ = 27.5 x₂ = 0.1 x₃ = 8 R = 0.915 **)</p>
幼虫 Larva	$y = 53.101 - 3.230x_1 - 0.0105x_3 - 0.426x_1x_2 - 0.0351x_1x_3 + 0.602x_2x_3 + 0.06304x_1^2 + 0.03715x_3^2 \pm 1.75157$ <p>(y_{max} = 4.41 x₁ = 30 x₂ = 0.2 x₃ = 12 R = 0.947 **)</p>
蛹 Pupa	$y = 15.611 - 1.143x_1 + 0.819x_3 - 0.590x_1x_2 - 0.0323x_1x_3 + 1.403x_2x_3 + 0.02635x_1^2 - 0.00607x_3^2 \pm 1.008$ <p>(y_{max} = 1.38 x₁ = 32.5 x₂ = 0.1 x₃ = 16 R = 0.934 **)</p>
未成熟期总和 Immature stages	$y = 83.246 - 5.271x_1 + 2.107x_2 + 0.645x_3 - 0.926x_1x_2 - 0.0736x_1x_3 + 2.839x_2x_3 + 0.106x_1^2 - 45.570x_2^2 + 0.04006x_3^2 \pm 2.670$ <p>(y_{max} = 7.28 x₁ = 30 x₂ = 0.1 x₃ = 16 R = 0.959 **)</p>

3 讨论

3.1 由方差分析表可以看出 :卵发育过程中 ,B 因子的影响效应极为显著且 A × B > A × C ,通过田间调查发现 ,成虫喜将卵产于隐蔽的地方 ,如花瓣基部、花托形成的空腔中 ,有的还产于萼片内侧 ,故在发育过程中 ,相比于光照时数的影响 ,卵的发育受温度及湿度的影响较大。而在培养皿中 ,空气湿度主要受土壤含水量的影响 ,故 A × B 的互作效应较 A × C 的大 ;同时由于本研究中卵是置于花瓣上面 ,故空气的相对湿度对卵生长发育的影响将有待于进一步研究 ,而在幼虫及蛹的发育过程中 ,情况恰恰相反 ,B 因子的影响效应不显著 ,且 A × B << A × C ,说明幼虫及蛹受光照时数的影响较大 ,而对 10% ~ 20% 之间的土壤含水量较为适应。

3.2 武汉地区冬夏两季时间较长 ,并且冬季干燥、光照时间短 ,夏季温度高 (平均温度经常在 30 ℃ 以上)、湿度大、光照时间长。研究结果表明 ,低温 (15 ℃)条件下 ,光照时数的延长和土壤含水量的升高均不利于幼虫及蛹的生长发育 ,这可能由于扰乱其生物钟所致 ,同时 ,低温条件下 ,幼虫及蛹容易感病死亡。棉露尾甲在武

汉地区的发生盛期在 7~9 月份,此时与其生物钟相符的自然条件应该是高温(35℃)、高湿和长的光照时间,但是研究结果表明,高温下仅有利于棉露尾甲卵的生长发育,尽管同 B 因子之间呈正的线性相关,但幼虫及蛹在此温度下明显不适应,并且在高温长光照时间(16 h)的条件下,甚至不能完成从幼虫到蛹的生长发育,这可能是自然种群数量受到限制的一个关隘,有待于进一步调查研究。

3.3 结合本实验结果和人工饲养的经验,已摸索出人工大量饲养棉露尾甲的基本流程即:首先,将成虫置于罐头瓶中饲养,以丝瓜花瓣作为食物和产卵垫,然后,人工设置好各虫态所需的温度及光照条件,将已产过卵的丝瓜花放入调好土壤含水量的铁盘中饲养,表面覆上一层保鲜膜以保持土壤含水量的恒定,待幼虫化蛹后,挑出蛹置于适宜的条件下集中羽化,即可得到大量成虫个体。同时,应该注意以下几个问题:①棉露尾甲对产卵的花瓣有一定的要求,应以新鲜、柔软的丝瓜花为食物饲养,否则会影响成虫产卵量。②研究卵孵化发育最佳组合的土壤含水量为 10%,但是在此条件下,花瓣易干枯,不利于卵的孵化及一龄幼虫的存活,在实际饲养中应适当加大土壤含水量以防止花瓣干枯。

References :

[1] Gottsberger G. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. *Plant Systematics and Evolution*, 1977.

[2] Luo F, Lei C L. Beetles as pollinators. *Entomological Knowledge*, 2003, 40 (4): 313—317.

[3] Nadel H, Pena J E. Identity, behavior and efficacy of nitidulid beetles (Coleoptera: Nitidulidae) pollinating commercial annona species in Florida. *Environ. Entomol*, 1994, 23 (4): 878—886.

[4] Luo F, Lei C L. *Haptoncus luteolus* (Erichson)—one kind of pollinators with perspective future. *Entomological Knowledge* 2002, 39 (4): 305—306.

[5] Luo F, Lei C L. Threshold temperature and effective temperature sum of the pollen beetle-*Haptoncus luteolus*. *Entomological Knowledge*, 2004, 41 (3): 252—254.

[6] Luo F, Xiong Q, Wang J, *et al.* Influence of temperature on development survival and fecundity of pollination beetle: *Haptoncus luteolus* (Erichson). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (12): 2790—2793.

[7] Ding Y Q. *Insect mathematical ecology*. Beijing: Science Press, 1994. 82—110.

参考文献:

[2] 罗峰,雷朝亮. 传粉甲虫研究进展. *昆虫知识* 2003, 40 (4): 313~317.

[4] 罗峰,雷朝亮. 棉露尾甲——一种有利用前景的传粉昆虫. *昆虫知识* 2002, 39 (4): 305~306.

[5] 罗峰,雷朝亮. 棉露尾甲发育起点温度和有效积温的研究. *昆虫知识* 2004, 41 (3): 252~254.

[6] 罗峰,熊强,王健,等. 温度对传粉甲虫——棉露尾甲生长发育、存活和繁殖的影响. *生态学报* 2004, 24 (12): 2790~2793.

[7] 丁岩钦. *昆虫数学生态学*. 北京: 科学出版社, 1994. 82~110.