

幼虫密度对草地螟食物利用率及消化酶活性的影响

孔海龙^{1,2}, 罗礼智^{1,*}, 江幸福¹, 张 蕾¹, 杨志兰¹, 胡 毅¹

(1. 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;

2. 扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏扬州 225009)

摘要: 为了阐明草地螟 *Loxostege sticticalis* 大发生种群幼虫取食行为特征, 在室内条件下(温度 $22 \pm 1^\circ\text{C}$, 相对湿度 70%) 对不同幼虫密度[1, 10, 30 头/瓶(650 mL)] 饲养草地螟幼虫的食物利用率及消化酶活性进行了研究。结果表明: 幼虫中等(或高)密度对草地螟幼虫相对中肠重量、相对取食量、粪便干重、食物利用率和近似消化率及总蛋白酶和亮氨酸氨肽酶活性影响显著。幼虫相对中肠重量以 10 头/瓶的幼虫密度最大, 1 头/瓶的幼虫密度最小。随着幼虫密度的增加, 幼虫相对取食量和粪便干重增加, 而虫体干重减轻, 幼虫食物利用率降低。幼虫密度 30 头/瓶的幼虫相对取食量和粪便干重显著高于 1 和 10 头/瓶的, 而 30 头/瓶的幼虫食物利用率显著低于 1 头/瓶的。幼虫近似消化率随幼虫密度的逐渐增加而显著降低。幼虫密度 10 头/瓶的幼虫总蛋白酶和亮氨酸氨肽酶的活性显著高于 1 和 30 头/瓶的, 而淀粉酶的活性受幼虫密度影响不显著。随幼虫密度的增加, 幼虫相对中肠重量与总蛋白酶和亮氨酸氨肽酶活性变化趋势较为一致, 消化酶活性的变化可能与相对中肠重量大小有关。因此, 幼虫密度是影响草地螟幼虫取食行为的重要因子, 这些结果为阐明草地螟大发生种群与一般种群的为害特征提供了重要理论依据。

关键词: 草地螟; 幼虫密度; 食物利用率; 消化酶; 酶活性

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2012)03-0361-06

Effects of larval density on food utilization efficiency and digestive enzyme activity of the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae)

KONG Hai-Long^{1,2}, LUO Li-Zhi^{1,*}, JIANG Xing-Fu¹, ZHANG Lei¹, YANG Zhi-Lan¹, HU Yi¹ (1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. College of Plant Protection and Horticulture, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: To understand the larval feeding pattern of the outbreak population, *Loxostege sticticalis*, the variation of larval food utilization parameters and digestive enzyme activity of *L. sticticalis* among three larval densities (1, 10 and 30 larvae/jar of 650 mL) were studied in the laboratory ($22 \pm 1^\circ\text{C}$, 70% RH). The results showed that the highest and lowest midgut relative mass was found in the larvae reared at the density of 10 larvae per jar and 1 larva per jar, respectively. Larval relative consumption rate and excretion dry weight increased, but body weight and the efficiency of conversation of ingested food (ECI) declined as larval density rose. The relative consumption rate and dry weight of excretion of larvae reared at the density of 30 larvae per jar was significantly higher than that of larvae reared at the density of 1 larva per jar and 10 larvae per jar, while the ECI of larvae reared at the density of 30 larvae per jar was significantly lower than that of larvae reared at the density of 1 larva per jar. The approximate digestibility (AD) was significantly declined with increasing larval density. Furthermore, larval density had a significant influence on the activity of protease enzyme. The activity of total protease and leucine aminopeptidase enzyme was significantly higher in the larvae reared at the density of 10 than that at the densities of 1 and 30 larvae per jar, but the activity of amylase enzyme was not affected by larval density. The change trend of relative mass of larval midgut among three densities was consistent with the activity of total protease and leucine aminopeptidase enzyme. The variation of digestive enzyme activity may be relevant to the midgut relative mass. Thus, larval population density is one of the major factors affecting

基金项目: 国家自然科学基金项目(31071641); 公益性行业(农业)科研专项(201003079)

作者简介: 孔海龙, 男, 1979 年生, 山西洪洞人, 博士, 讲师, 研究方向为昆虫生态生理学, E-mail: khl2504@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lzluo@ippcaas.cn

收稿日期 Received: 2011-07-29; 接受日期 Accepted: 2012-02-22

feeding behavior feature of *L. sticticalis*. These results provide evidence for clarifying the different damage feature between the outbreak and common populations.

Key words: *Loxostege sticticalis*; larval density; food utilization efficiency; digestive enzyme; enzyme activity

幼虫密度是影响昆虫生物学及其行为生理特征的重要因子之一。对于具有型变特征的草地螟 *Loxostege sticticalis* 目前已明确幼虫密度影响: (1) 幼虫型变——低密度条件下产生散居型和高密度条件下产生群居型 (Alekseev *et al.*, 2008; 孔海龙等, 2011); (2) 幼虫、蛹的发育历期及蛹重 (Knorr *et al.*, 2000; 孔海龙等, 2011); (3) 幼虫的血细胞包裹反应及谷胱甘肽硫转移酶的活性 (Alekseev *et al.*, 2008); (4) 成虫的生殖力和飞行潜力 (Knorr *et al.*, 2000; Kong *et al.*, 2010; 孔海龙等, 2011); (5) 种群增长指数 (孔海龙等, 2011)。以上结果表明幼虫密度对草地螟的影响是多方面的, 明确幼虫密度对草地螟行为生理特征的影响作用, 对于了解草地螟周期性大发生的特征、规律具有重要意义。

1949 年新中国成立以来, 草地螟曾先后 3 次周期性暴发成灾, 给我国农牧业生产造成极大的损失, 尤其是目前仍在持续的第 3 次暴发, 为害范围更广、持续时间更长、为害程度愈重 (康爱国等, 2003)。值得注意的是, 大发生种群都具有以下特征: (1) 幼虫密度很高, 每平方米平均可达几百至上千头。(2) 寄主范围明显扩大, 一些草地螟幼虫平常不取食或很少取食的植物种类如禾本科的玉米、谷子, 或木本植物如杨树、柳树或果树等在其大发生时也会受到危害 (屈西峰和夏冰, 2004)。(3) 幼虫具有暴食性, 尤其进入 4 龄之后, 幼虫食量大增, 所到之处, 作物杂草很快被一扫而光导致草场、农作物严重受害 (罗礼智等, 1998, 2004, 2008, 2009)。针对以上现象, 我们提出疑问草地螟幼虫密度与其幼虫取食量和取食植物种类之间有何联系? 草地螟幼虫密度是否会影响食物利用率及消化酶活性变化, 进而加大其为害呢? 在粘虫 *Mythimna separata* 和舞毒蛾 *Lymantria dispar* 中, 幼虫密度对幼虫食物利用率、消化酶活性等方面的影响已有报道 (罗礼智等, 1993; Lazarevic *et al.*, 2004)。但至今为止, 国内外对不同幼虫密度饲养的草地螟幼虫食物利用率及消化酶活性的变化均未见报道。为此, 我们对室内条件下不同幼虫密度饲养草地螟幼虫的食物利用率及消化酶活性的变化进行了研究。

1 材料与方法

1.1 虫源及幼虫密度设置

草地螟虫源为 2007 年采自内蒙古乌兰浩特科尔沁右翼中旗的越冬代滞育幼虫, 在室内繁殖 2 代。实验设低 (1 头/瓶)、中 (10 头/瓶) 和高 (30 头/瓶) (瓶容积 650 mL) 3 种密度处理 (Kong *et al.*, 2010), 处理从幼虫孵化后即 1 龄后开始, 且整个幼虫期保持幼虫密度恒定。幼虫在人工气候箱内饲养, 温度为 $22 \pm 1^\circ\text{C}$, 相对湿度 $70\% \pm 5\%$, 光周期为 16L:8D, 以新鲜藜 *Chenopodium album* 叶为食料, 每日更换叶片并清理虫粪。实验中共饲养 3 批幼虫分别用于相对中肠重量 (A)、食物利用率 (B) 及消化酶活性 (C) 的实验。A、B 实验中: 1 头/瓶的幼虫密度处理每头幼虫为一重复, 至少设重复 10 个; 10 和 30 头/瓶的幼虫密度处理以 10 或 30 头幼虫为一组即为一重复 (A 实验中, 分别从 10 或 30 头幼虫中随机选取 4~5 头为一组测定即为一重复), 分别设重复 5 个。C 试验中: 每个密度处理中随机提取 20 头幼虫的总酶液为一重复, 每个处理设重复 3 个。

1.2 试剂与仪器

主要试剂: 氨苯磺胺偶氮酪蛋白 (azocasein)、 α -N-苯甲酰-DL-精氨酸-p-硝基苯胺 (BAPNA, 3-N-alpha-benzoyl-arginine-p-nitroanilide)、L-PNA (L-leucine-p-nitroanilide)、麦芽糖均购自美国 Sigma 公司, 其他常用的化学试剂均为国产试剂, 级别为分析纯。

主要仪器有: 酶标仪 (TECAN, 瑞士), UV-2100 紫外-可见分光光度计 (UNICO, 上海), 低温离心机 (Sigma, 美国), 十万分之一电子天平 (A & D, 日本)。

1.3 相对中肠重量的测定

相对中肠重量是衡量幼虫中肠容量的重要指标。具体测定方法, 选取 5 龄第 2 天的幼虫, 先称量虫体重量, 再解剖中肠去除其内含物, 称中肠重量。计算每头幼虫的相对中肠重量。

相对中肠重量 = 中肠重量 / 虫体重量 $\times 100\%$

1.4 幼虫食物利用率的测定

幼虫食物利用率主要用幼虫相对取食量、粪便干重、虫体干重、食物利用率、近似消化率等指标来评价。由于草地螟幼虫取食量和体重增长量主要集中于4、5龄,因而幼虫食物利用率指标均在该时期测定。测定方法为干重法,食物、粪便及虫体用电子天平称量。有关指标的计算根据Waldbauer(1968)和王琛柱(1997)的方法。具体测定方法为:选取不同幼虫密度处理发育均一刚蜕皮进入5龄的幼虫,饥饿6h后,称重。然后分别在对应的幼虫密度下饲养试虫,48h后称其鲜重,并对放入的新鲜叶片、剩余叶片、粪便收集、称量;最后将虫体、粪便、剩余叶片先于50℃下烘24h,再在100℃下烘至恒重,分别称得虫体、粪便和剩余叶片干重,并测定食物的干湿比,试前幼虫鲜重和试后幼虫干鲜比,推算试前叶片干重和试前幼虫干重。假设试前食物干重为A(g)、试后食物干重为B(g)、试前幼虫干重为C(g)、试后幼虫干重为D(g)、粪便干重为E(g),根据以下公式计算幼虫食物利用率指标:

$$\text{相对取食量} = (A - B) / (C + D);$$

$$\text{食物利用率} = (D - C) / (A - B);$$

$$\text{近似消化率}(\%) = (A - B - E) / (A - B) \times 100。$$

1.5 幼虫中肠酶液的制备

分别选取3个密度发育一致5龄第2天的幼虫冰浴中解剖,用预冷的0.15 mol/L的NaCl溶液冲去体液,截取中肠及其内含物,冰冻储存(-20℃)。测试前,取出消融后加入0.15 mol/L的NaCl溶液,冰浴中匀浆,以10 000 r/min 4℃离心15 min,取上清液作为测试中肠酶液。

1.6 消化酶活性的测定

1.6.1 总蛋白酶活性的测定:以氨苯磺胺偶氮酪蛋白为底物,将偶氮酪蛋白以20 mg/mL溶于0.15 mol/L的NaCl溶液。取该溶液50 μL,加入反应缓冲液30 μL(pH为10.5, 0.2 mol/L甘氨酸-氢氧化钠),中肠酶液20 μL,在30℃反应2 h,加入100 μL 20% (m/v)三氯乙酸终止反应。反应混合物在11 200 g 4℃下离心15 min后,取上清液在366 nm测定光吸收值。反应混合物1个吸收单位的变化定义为1个偶氮酪蛋白单位(1 U)。

1.6.2 强碱性类胰蛋白酶活性的测定:BAPNA以20 mg/mL溶于4%二甲基亚砜作为底物。取40 μL BAPNA溶液,加入1.4 mL的反应缓冲液(pH为10.5, 0.1 mol/L甘氨酸-氢氧化钠),40 μL的中肠

酶液,30℃反应2 h后加入0.5 mL 30% (v/v)的乙酸,终止反应,在405 nm下测光吸收值。产物的摩尔消光系数为8 800,酶活性用μmol/mg · min表示。

1.6.3 亮氨酸氨肽酶活性的测定:L-PNA以2.5 mmol/L溶于0.1 mol/L甘氨酸-氢氧化钠(pH为8.5)作为底物。取500 μL L-PNA溶液,加入500 μL(pH 8.5, 0.1 mol/L甘氨酸-氢氧化钠)反应缓冲液,20 μL中肠酶液,30℃反应10 min后,加入1 mL冰乙酸终止反应,在405 nm下测光吸收值,酶活性用OD/mg · min表示。

1.6.4 淀粉酶活性的测定:主要按照3,5-二硝基水杨酸法(张桂芬等,2008)进行,具体的操作步骤为:1)标准曲线的制作:配制浓度为1.0 mg/mL的麦芽糖标准溶液10 mL,测定时分别稀释至0.2, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8和1.0 mg/mL。依次取上述溶液10 μL分别移入0.2 mL PCR管,每管加入10 μL显色剂(3,5-二硝基水杨酸试剂),置沸水浴中煮沸5 min,冰浴冷却后加入蒸馏水80 μL。以微量移液器取混合溶液90 μL移入酶标板(美国Costor),立即于490 nm处读取OD值,并确定OD值与麦芽糖含量之间的对应关系;2)样品酶液的测定:取5 μL浓度为1%的淀粉溶液移入0.2 mL PCR管中,加入5 μL待测样本酶液,混合均匀,于25℃温浴3 min后加10 μL显色剂(3,5-二硝基水杨酸试剂)终止反应。其他操作步骤及OD值的测定方法同标准曲线。此时所测得的麦芽糖量为淀粉在淀粉酶的作用下所形成的麦芽糖。淀粉酶活性以μg(麦芽糖)/mg pro · min表示。

1.6.5 蛋白含量测定:参照Bradford(1976)考马斯亮蓝(G-250)方法,采用3 mL的反应体系。对照缓冲液(pH 7.4)500 μL,考马斯亮蓝2.5 mL。以牛血清白蛋白作标准曲线。

1.7 数据统计与分析

所得数据用平均值±标准误来表示,不同处理数据先进行方差分析,统计显著后用Duncan氏多重比较法对处理间差异进行显著性分析。统计软件为SPSS 11.0版。

2 结果与分析

2.1 幼虫密度对草地螟幼虫相对中肠重量和食物利用率的影响

实验设置的密度范围内,中等幼虫密度对草地

螟幼虫相对中肠重量影响显著(表 1)。幼虫的相对中肠重量以 10 头/瓶幼虫密度的最大,且显著高于 1 头/瓶的幼虫密度($P < 0.05$),与 30 头/瓶的相比差异不显著($P > 0.05$)。

表 1 幼虫密度对草地螟幼虫相对中肠重量和食物利用率的影响
Table 1 Effect of larval density on food utilization efficiency of larval *Loxostege sticticalis*

幼虫密度(头/瓶) Larval density (number of larvae/jar)	相对中肠重量(%) Relative mass of midgut	相对取食量 Relative consumption rate	粪便干重(mg/头) Dry weight of excretion (mg/individual)	虫体干重(mg/头) Larval dry weight (mg/individual)	食物利用率(%) Efficiency of conversion ingested food	近似消化率(%) Approximate digestibility
1	31.54 ± 1.41 a (11)	1.96 ± 0.26 a (10)	4.29 ± 1.32 a (10)	12.01 ± 1.02 a (10)	8.23 ± 1.15 a (10)	91.51 ± 2.23 a (10)
10	35.19 ± 0.41 b (5)	2.38 ± 0.59 a (5)	11.14 ± 2.24 b (5)	11.95 ± 2.65 a (5)	5.00 ± 0.57 ab (5)	78.54 ± 5.28 b (5)
30	32.83 ± 1.03 ab (5)	3.69 ± 0.33 b (5)	16.67 ± 0.35 c (5)	9.93 ± 1.16 a (5)	4.04 ± 0.66 b (5)	72.39 ± 1.63 b (5)

表中所列数据为平均值 ± 标准误, 括号内为重复数; 同一列中具有不同字母的为 Duncan 氏多重比较差异显著 ($P < 0.05$); 表 2 同。Data in the table are presented as mean ± SE. Number in parentheses is the number of replicates. Means in the same column followed by different letters are significantly different by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$). The same for Table 2.

高密度对草地螟幼虫的食物利用率影响显著(表 1)。幼虫的相对取食量以 1 头/瓶的幼虫密度最小, 随幼虫密度的增加, 相对取食量逐渐增大。当幼虫密度达到 30 头/瓶时, 幼虫的相对取食量显著高于 1 和 10 头/瓶的幼虫密度($P < 0.05$)。不同幼虫密度饲养幼虫的粪便干重与相对取食量变化趋势相似, 即随着幼虫密度的增加, 幼虫粪便干重显著增大。幼虫虫体干重随幼虫密度的增加而下降。幼虫的食物利用率以 1 头/瓶的幼虫密度最高, 30 头/瓶的幼虫密度最低, 且二者之间差异显著($P <$

0.05)。随着幼虫密度的增加, 幼虫的近似消化率明显降低。因此, 草地螟幼虫密度增加时, 幼虫的为害加大, 而食物利用率下降。

2.2 幼虫密度对草地螟幼虫消化酶活性的影响

中等幼虫密度对草地螟幼虫的消化酶活性影响显著(表 2)。幼虫总蛋白酶活性以 10 头/瓶的幼虫密度最高, 且显著高于 1 和 30 头/瓶的($P < 0.05$)。不同幼虫密度饲养幼虫的亮氨酸氨肽酶活性与总蛋白酶活性变化趋势相似。幼虫的类胰蛋白酶和淀粉酶活性受幼虫密度影响不显著($P > 0.05$)。

表 2 幼虫密度对草地螟幼虫消化酶活性的影响
Table 2 Effect of larval density on activity of digestive enzymes of larval *Loxostege sticticalis*

幼虫密度(头/瓶) Larval density (number of larvae/jar)	蛋白酶活性 Proteinase activity			淀粉酶 Amylase enzyme (μg/mg · min)
	总蛋白酶 Total protease (U/mg · min)	亮氨酸氨肽酶 Leucine aminopeptidase (OD/ mg · min)	类胰蛋白酶 Trypsin-like enzyme (μmol/ mg · min)	
1	0.010 ± 0.001 a	0.235 ± 0.020 a	0.087 ± 0.004 a	11.650 ± 2.170 a
10	0.027 ± 0.006 b	0.331 ± 0.011 b	0.131 ± 0.044 a	12.980 ± 1.410 a
30	0.012 ± 0.003 a	0.199 ± 0.011 a	0.105 ± 0.013 a	11.480 ± 1.580 a

3 讨论

本研究结果表明, 幼虫密度是影响草地螟幼虫食物利用率及消化酶活性的重要因子。这与已有的其他鳞翅目昆虫研究结果基本一致。

高密度对草地螟幼虫食物利用率影响显著。随

着幼虫密度的增加, 幼虫的相对取食量、粪便干重显著增大, 而密度过高时, 虫体干重则下降。这些结果与粘虫(罗礼智等, 1995)、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*(王娟等, 2008)等的取食习性较为一致。高密度条件下, 食物相对缺乏, 幼虫对食物的竞争激烈, 为了自身的生存, 草地螟幼虫采取增大取食量的生存对策。因此, 在高密度条件下, 幼

虫的取食量并不是虫口密度本身的简单叠加。另一方面, 高密度条件下, 虽然幼虫的相对取食量、粪便干重大增, 但是虫体干重反而变轻。已有研究结果也表明, 高密度饲养的草地螟成虫个体显著减小 (Kong *et al.*, 2010)。Knorr 等 (1993, 2000) 对不同幼虫密度草地螟蛹重大小的研究也得出类似结论。本研究中, 整个幼虫期的食物从始至终均是充足的, 这只能从幼虫的食物利用率来解释, 与低密度饲养种群相比, 高密度种群草地螟幼虫的食物利用率和近似消化率均显著降低, 但幼虫相对中肠重量则较大, 具体原因尚不清楚。除了幼虫密度, 食物利用率还与幼虫的内分泌调节机制、代谢强度以及消化道功能等都可能有关 (罗礼智等, 1995)。罗礼智等 (1995) 对粘虫的研究也表明, 在食物充足的条件下, 高密度饲养粘虫个体仍然较小, 且认为这是由于幼虫食物利用率下降而引起的。幼虫相对中肠重量与食物利用率的关系尚需进一步验证。

中等幼虫密度对草地螟幼虫的消化酶活性影响显著。本研究结果表明, 与低密度条件相比, 中等密度饲养的草地螟幼虫总蛋白酶和亮氨酸氨肽酶活性均显著升高, 而类胰蛋白酶和淀粉酶活性差异不显著; 但 Lazarevic 等 (2004) 对不同幼虫密度饲养的舞毒蛾 *Lymantria dispar* 幼虫消化酶活性研究结果表明, 中等密度条件下, 舞毒蛾幼虫的类胰蛋白酶活性显著升高, 而淀粉酶和亮氨酸氨肽酶的活性无明显变化。这可能与不同种类昆虫对幼虫密度的适应方式有关。消化酶合成分泌机制分为神经、促分泌物或激素调节 3 种 (Applebaum, 1985)。肠壁受机械刺激引起消化酶的快速反应是通过神经机制调节的 (Lazarevic *et al.*, 2004)。在本实验中发现, 10 头/瓶的总蛋白酶和亮氨酸氨肽酶活性增强, 且该幼虫密度的虫体相对中肠重量也相应增大。因此, 不同幼虫密度草地螟幼虫消化酶活性的增强可能与其相对中肠重量增大有关。另外, 密度过高时, 幼虫的消化酶活性又显著降低, 这可能与高密度压力下草地螟本身的生理机能受限有关。

草地螟种群大暴发时, 幼虫的寄主植物范围明显扩大, 为害更大。这与幼虫中肠消化酶活性的提高有关, 在一定的密度范围内, 幼虫密度增加, 虫体对食物的消化能力增强, 幼虫可以消化利用的食物种类明显增多, 幼虫取食寄主种类增加, 为害加重。

草地螟幼虫密度可以改变幼虫的取食量、粪便量、食物利用率、消化酶活性等, 进而影响幼虫的

取食行为特征。因此, 草地螟大发生种群与一般种群的取食为害特征有明显差异, 这对于了解草地螟大发生时为害加重的原因、本质以及对于草地螟的防治指导有很大意义。

参考文献 (References)

- Alekseev AA, Serebrov VV, Gerber ON, Dubovskii IM, Glupov VV, Ushakova MA, Rauschenbach YI, 2008. Physiological and biochemical distinctions between solitary and gregarious caterpillars of the beet webworm *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyralidae). *Doklady Biological Sciences*, 422: 316–317.
- Applebaum SW, 1985. Biochemistry of digestion. In: Kerkut GA, Gilbert LI eds. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Oxford Press, Pergamon. 219–311.
- Bradford MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248–254.
- Kang AG, Fan RX, Zhang YH, Li Q, Zhang FY, Yang LJ, Zhao XJ, 2003. Occurrence characteristics, factors and control measures of *Loxostege sticticalis* in the third occurrence period. *Entomological Knowledge*, 40(1): 75–79. [康爱国, 樊荣贤, 张玉慧, 李强, 张凤英, 杨立军, 赵晓娟, 2003. 草地螟第三个暴发周期的发生特点、成因及防治对策. 昆虫知识, 40(1): 75–79]
- Knorr IB, Bashev AN, Alekseev AA, Kirov EI, 1993. Effect of population density on the dynamics of the beet webworm *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyralidae). *Entomological Review*, 72(9): 117–124.
- Knorr IB, Bashev AN, Alekseev AA, Naumova EN, 2000. Effect of population density on ecological characteristics of the grass moth *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyralidae) in the gradation cycle. *Biology Bulletin*, 27(1): 63–70.
- Kong HL, Luo LZ, Jiang XF, Zhang L, 2010. Effects of larval density on flight potential of the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Environ. Entomol.*, 39(5): 1579–1585.
- 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]
- Lazarevic J, Peric-Mataruga V, Vlahovic M, Mrdakovic M, Cvetanovic D, 2004. Effects of rearing density on larval growth and activity of digestive enzymes in *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae). *Folia Biologica*, 52: 105–112.
- Luo LZ, Jiang YY, Huang SZ, Yang BS, 2009. The first generation of beet webworm, *Loxostege sticticalis* will be seriously outbreak in Northern China in 2009. *Plant Protection*, 35(3): 96–101. [罗礼智, 姜玉英, 黄绍哲, 杨宝胜, 2009. 2009 年 1 代草地螟将为我 国发生最重的世代. 植物保护, 35(3): 96–101]
- Luo LZ, Li GB, Hu Y, 1993. Effects of larval rearing density on some biological characteristic in oriental armyworm *Mythimna separata*.

- Agricultural Science*, 1: 239 – 244. [罗礼智, 李光博, 胡毅, 1993. 粘虫幼虫密度对其生长、发育及变型的影响. 农业科学集刊, 1: 239 – 244]
- Luo LZ, Liu DH, Zhang L, 2008. Determination of food consumption, head width, body length, and body weight of the larvae of the meadow moth, *Loxostege sticticalis*. *Plant Protection*, 34(6): 32 – 36. [罗礼智, 刘大海, 张蕾, 2008. 草地螟幼虫取食量、头宽、体长及体重的测定. 植物保护, 34(6): 32 – 36]
- Luo LZ, Xu HZ, Li GB, 1995. Effects of rearing density on the food consumption and utilization of larval oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 38(4): 428 – 434. [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 – 434]
- Luo LZ, Zhang HJ, Kang AG, 1998. Analysis of the outbreaks cause of the first generation larvae of *Loxostege sticticalis* in Zhangjiakou in 1997. *Journal of Natural Disasters*, 7(3): 158 – 164. [罗礼智, 张红杰, 康爱国, 1998. 张家口 1997 年一代草地螟幼虫大发生原因分析. 自然灾害学报, 7(3): 158 – 164]
- Luo LZ, 2004. The first generation of meadow moth will be outbreak in China. *Plant Protection*, 30(3): 86 – 88. [罗礼智, 2004. 我国 2004 年一代草地螟将暴发成灾. 植物保护, 30(3): 86 – 88]
- Qu XF, Xia B, 2004. Occurrence characteristics and intergrated control of beet webworm, *Loxostege sticticalis* in China in 2003. *China Plant Protection*, 24(1): 22 – 24. [屈西峰, 夏冰, 2004. 2003 年中国草地螟的发生特点和成功治理经验. 中国植保导刊, 24(1): 22 – 24]
- Waldbauer GP, 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Insect Physiol.*, 5: 229 – 288.
- Wang CZ, 1997. Effects of gossypol and tannic acid on the growth and digestion physiology of cotton bollworm larvae. *Acta Phytophylacica Sinica*, 24(1): 13 – 18. [王琛柱, 1997. 棉酚和单宁酸对棉铃虫幼虫生长和消化生理的影响. 植物保护学报, 24(1): 13 – 18]
- 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]
- Zhang GF, Lei F, Wan FH, Ma J, Yang YG, 2008. Effects of plant species switching on dynamics of amylase and proteinase activity of *Bemisia tabaci* biotype B and *Trialeurodes vaporariorum*. *Biodiversity Science*, 16(4): 313 – 320. [张桂芬, 雷芳, 万方浩, 马骏, 杨玉国, 2008. 寄主植物转换对 B 型烟粉虱和温室粉虱淀粉酶及蛋白酶活性的影响. 生物多样性, 16(4): 313 – 320]

(责任编辑: 武晓颖)