

# 水生昆虫幼虫取食行为研究进展

黎煜桐<sup>1\*</sup>, 陈小可<sup>1\*</sup>, 曹成全<sup>2\*\*</sup>

(1. 大连海洋大学水产与生命学院, 辽宁大连 116023; 2. 乐山师范学院生命科学学院, 四川乐山 614004)

**摘要:** 作为生存的重要行为, 水生昆虫幼虫的取食是水生昆虫行为学研究的重点。本文综述了水生昆虫幼虫的取食习性、取食机理、取食行为、消化过程和取食影响因素等方面的研究进展, 指出了今后应深入研究水生昆虫取食机理, 以促进水生昆虫行为学研究, 进一步为人工繁育水生资源昆虫提供理论支持。

**关键词:** 水生昆虫; 幼虫; 取食行为; 取食机理

中图分类号: Q968.8

文献标识码: A

## The research development on the feeding behavior of aquatic insect larvae

LI Yu-Tong<sup>1\*</sup>, CHEN Xiao-Ke<sup>1\*</sup>, CAO Cheng-Quan<sup>2\*\*</sup> (1. College of Aquatic Products and Life, Dalian Ocean University, Dalian 116023, Liaoning Province, China; 2. College of Life Sciences, Leshan Normal University, Leshan 614004, Sichuan Province, China)

**Abstract:** As an important behavior for survival, the feeding behavior of larval aquatic insect is the research focus of the behavioral research in aquatic insects. This paper reviewed the research progress of feeding habits, feeding mechanism, feeding behavior, digestion process and feeding influencing factors of larval aquatic insect, and pointed out that the feeding mechanism of aquatic insects should be further studied in the future to promote the behavioral research of aquatic insects and provide theoretical support for artificial breeding of resource aquatic insects.

**Key words:** Aquatic insect; larvae; feeding behavior; feeding mechanism

水生昆虫一般是指幼虫或全部时期生活在淡水生态系统中的昆虫(Cheng, 2009; Dijkstra *et al.*, 2014), 也有少部分水生昆虫生活在海洋生态系统中(Morse, 2017), 本文描述对象为淡水生境中独立进化的水生昆虫和半水生昆虫(颜忠诚等, 2004; Staniczek, 2011)。目前的分类中有 14 个目含有水生昆虫, 包括蜉蝣目 Ephemeroptera、蜻蜓目 Odonata、襀翅目 Plecoptera、直翅目 Orthoptera、蜚蠊目 Blattodea、半翅目 Heteroptera、广翅目 Megaloptera、脉翅目 Neuroptera、长翅目 Mecoptera、鞘翅目 Coleoptera、膜翅目 Hymenoptera、毛翅目 Trichoptera、鳞翅目 Lepidoptera、双翅目 Diptera, 总共约 102 141 余种(Morse, 2017), 大约有 76 000 种昆虫适应了所有类型的淡水生境(Derka *et al.*, 2019)。它们依据摄食策略分为撕食者(Shredders)、刮食者(Scrapers)、集食者(Collector-Gatherers)、滤食者(Filterers)

\*共同第一作者简介: 黎煜桐, 女, 2000 年生, 四川眉山人, 硕士研究生, 主要从事广翅目幼虫取食研究, E-mail: 1049189706@qq.com  
陈小可, 女, 2000 年生, 四川成都人, 硕士研究生, 主要从事水生萤火虫取食研究, E-mail: 1264135524@qq.com

\*\*通讯作者 Author for correspondence: 曹成全, 男, 山东泰安人, 博士, 教授, 主要从事水生昆虫的人工繁育和产业化研究, E-mail: chqcao1314@163.com

收稿日期 Received: 2023-10-07; 接受日期 Accepted: 2023-12-21

(Huryn, 2009)、吞食者(Engulfers)、刺吸者(Piercers)(Peckarsky, 1982)和寄生者(Parasites)(赵修复等, 1981),不同的摄食策略对不同的食物类群进行取食,也同时作为脊椎动物和无脊椎动物的食物(Hershey *et al.*, 2010),在食物网中发挥着重要作用。

水生昆虫的取食大部分集中在幼虫时期,成虫较少取食或不取食,幼虫期的取食不单是维持生存,更为成虫期的交配繁殖提供营养物质(Villagomez *et al.*, 2017; Yohannes *et al.*, 2018)。由于水生昆虫的幼虫期在整个生命时期占比最多,所以研究水生昆虫幼虫的取食行为及机理对深入探究水生昆虫的生活史、物种保护、生态功能以及人工繁育和饵料开发具有重要意义。

## 1 水生昆虫幼虫取食习性

水生昆虫常被归为淡水生态系统的初级消费者和次级消费者,也可视为分解者(Cummins, 1973; Huryn, 2009; Hershey *et al.*, 2010)。其幼虫取食范围从藻类、碎屑(无机物颗粒和有机物颗粒)(Wallace *et al.*, 1980),再到其他小型的昆虫以及软体动物(付新华, 2005)。水生昆虫幼虫食性由自身捕食能力和猎物的易得性所决定(Cummins, 1973)。

幼虫通过不同的摄食策略对不同的食物类群进行摄食,撕食者、刮食者、集食者和滤食者幼虫主要取食藻类、淡水植物、水体中的悬浮物,包括体积小的活体生物和有机、无机碎屑(Wallace *et al.*, 1980),还有落入水中的动物尸体(Morse, 2017)和枯叶等死亡有机物(Cummins, 1973);吞食者、刺吸者和寄生者幼虫主要取食脊椎动物(Cummins, 1973)、无脊椎动物(付新华, 2005);一些幼虫的取食内容涉及提及类别部分或全部的食物资源。广翅目幼虫为吞食者(Norman, 2009),北美泥蛉科 *Sialis itascae* 幼虫只捕食介形亚纲的动物,齿蛉科 *Corydalus cornutus* 幼虫主要取食双翅目与毛翅目的幼虫(Stewart *et al.*, 1973)。鞘翅目萤科幼虫中条背萤 *Luciola substriata* 幼虫只取食淡水螺类,雷氏黄萤 *Luciola leii* 幼虫既是淡水螺类的天敌,也可取食水中昆虫和鱼类或其他动物的尸体,但未发现取食植物(付新华, 2005)。野外观察实验和实验室饲养实验发现鞘翅目龙虱科 *Cybister brevis* 幼虫主要捕食无脊椎动物,不取食蝌蚪和鱼类等脊椎动物(Ohba, 2009);水龟虫科 *Hydrophilus acuminatus* 幼虫是某些淡水螺类的专一性取食者,虽然能取食其他无脊椎动物,但只有当其取食蜗牛才能进入下一龄期,否则会死亡(Inoda *et al.*, 2015)。取食偏好实验中同时提供异翅目负子蝽科 *Abedus herberti* 若虫和鞘翅目龙虱科 *Thermonectus marmoratus* 幼虫大中小3种体型的5种死亡猎物和5种活体猎物,发现 *A. herberti* 若虫偏好取食蜗牛,偏爱中小体形的活体猎物,大体型中的死亡猎物,而 *T. marmoratus* 幼虫只取食各种大小的死猎物,但更喜欢表皮较薄,相对较软的生物(Velasco *et al.*, 2010)。

## 2 水生昆虫幼虫取食机理

昆虫普遍依靠视觉、触觉、味觉、听觉和嗅觉检测和识别食物(Sherman, 1909)。而水生昆虫主要依靠视觉、触觉和嗅觉觅食,特殊之处在于幼虫可以通过感受水流波动来检测

食物。广翅目幼虫可通过视觉功能对猎物进行定位 (Rivera-Gasperin *et al.*, 2019)。实验室中测定襁翅目网襁科 *Kogotus modestus* 稚虫捕食蜉蝣目四节蜉科 *Baetis bieaudatus* 稚虫和小蜉科 *Ephemerella infrequens* 稚虫时的水下压力波, 发现其通过水动力这一线索发现食物, 此外, 测试水中分别放入多种活体食物和同种塑料模型后, *K. modestus* 稚虫对食物和模型的攻击概率, 发现攻击活体食物的概率大于攻击塑料模型的概率, 能确定其不仅通过水动力来发现食物, 还利用视觉和化学线索区别与选择食物 (Peckarsky *et al.*, 1989)。相同条件下鞘翅目水龟虫科 *H. acuminatus* 幼虫进行取食实验时, 幼虫发现蜗牛的时间为 40~53 min, 发现蜗牛内脏的时间仅为 22~27 min, 试验蜗牛内脏可视和不可视 2 种条件下幼虫找到内脏的时间, 结果显示 2 种情况下内脏被找到的时间接近, 表明幼虫可以利用嗅觉定位食物 (Inoda, 2021)。

### 3 水生昆虫幼虫取食行为

水生昆虫幼虫通过感官定位食物后, 利用口器与刚毛相互结合进行取食。取食植物、碎屑一类食物的水生昆虫幼虫取食过程主要为收集食物后取食 (Hershey *et al.*, 2010), 而肉食性水生昆虫幼虫取食过程主要是发现猎物后控制猎物, 杀死后取食 (Peckarsky, 1982)。摄食功能群强调获取食物的行为, 将水生昆虫分为撕食者 (Shredders)、刮食者 (Scrapers)、集食者 (Collector-Gatherers)、滤食者 (Filterers) (Hury, 2009)、吞食者 (Engulfers)、刺吸者 (Piercers) (Peckarsky, 1982) 和寄生者 (Parasites) (赵修复等, 1981) (表 1)。

表 1 不同类群水生昆虫的摄食策略统计

Table 1 Statistics on feeding strategies of aquatic insects of different taxa

目 Order	摄食策略 Feeding Strategies	参考文献 References
	刮食者 Scrapers	
蜉蝣目 Ephemeroptera	滤食者 Filterers 吞食者 Engulfers	Hury, 2009
蜻蜓目 Odonata	吞食者 Engulfers	Hury, 2009
襁翅目 Plecoptera	撕食者 Shredders 吞食者 Engulfers	Hury, 2009
直翅目 Orthoptera	撕食者 Shredders	Hershey <i>et al.</i> , 2010
蜚蠊目 Blattodea	Unknown	
半翅目 Heteroptera	刮食者 Scrapers 刺吸者 Piercers	Hury, 2009; Saulino <i>et al.</i> , 2014
广翅目 Megaloptera	吞食者 Engulfers	Hury, 2009
脉翅目 Neuroptera	刺吸者 Piercers	Hershey <i>et al.</i> , 2010
长翅目 Mecoptera	吞食者 Engulfers	Dominguez <i>et al.</i> , 2009
	刮食者 Scrapers	
鞘翅目 Coleoptera	吞食者 Engulfers 刺吸者 Piercers	Hury, 2009; Saulino <i>et al.</i> , 2014
膜翅目 Hymenoptera	寄生者 Parasites	赵修复等, 1981

毛翅目 Trichoptera	撕食者 Shredders	Huryn, 2009; Celina <i>et al.</i> , 2014
	刮食者 Scrapers	
	集食者 Collector-Gatherers	
	滤食者 Filterers	
	吞食者 Engulfers	
鳞翅目 Lepidoptera	刺吸者 Piercers	Fenoglio <i>et al.</i> , 2007; Saulino <i>et al.</i> , 2014
	撕食者 Shredders	
	刮食者 Scrapers	
	撕食者 Shredders	
	刮食者 Scrapers	
双翅目 Diptera	集食者 Collector-Gatherers	Huryn, 2009
	滤食者 Filterers	
	吞食者 Engulfers	
	刺吸者 Piercers	

撕食者幼虫口器上颚往往是紧密和硬化的，顶端有明显的切齿叶和发育良好的侧臼齿（Huryn, 2009）。刮食者幼虫口器上颚坚硬且含有许多粗壮的刚毛能有效清除河床裂缝及周围的植物，有助于收集细碎屑和周围的植物（Hershey *et al.*, 2010），取食碎屑和藻类植物的蜉蝣目网脉蜉科 *Euthyplocia hecuba* 幼虫的口器周围都有长而细的刚毛，上颚边缘还有着坚硬的刺（Fenoglio *et al.*, 2008）；蜉蝣目细裳蜉科 *Farrodes* sp. 幼虫通过上颚与刚毛等结构相互结合来获取和运输食物颗粒，并达到最小的食物损失（Macedo *et al.*, 2001）。集食者幼虫通常生活在碎屑周围方便对有机颗粒进行收集取食（Huryn, 2009）。滤食者幼虫通过口器和足上的刚毛以及触须对食物进行过滤，同时，为适应取食环境，幼虫的刚毛、口器内部结构以及充当筛子的丝状分泌物会有所不同（Wallace *et al.*, 1980），主要利用水流从周围的介质进行取食，这一类水生昆虫幼虫取食基本以植物还有碎屑为主。

捕食式幼虫按照取食行为主要分为吞食者和刺吸者（Peckarsky, 1982）。吞食者幼虫口器坚硬且锋利，蜻蜓目稚虫上颚的切口高度硬化，用于挤压猎物体壁，其中角质层的几何形状、材料组成和相关的肌肉组织相互作用决定了复杂的口器（Busse *et al.*, 2018），以增强耐磨性，减少震性以及提高抗疲劳性（Büsse *et al.*, 2021）；蜉蝣目短足蜉科 *Dolania americana* 幼虫上颚形状具有高度的衍生性，表面有坚硬、锋利的刺，用于捕捉和处理猎物（Sroka, 2009）。在取食过程中，鞘翅目雷氏黄萤 *L. leii* 幼虫通过仰泳搜寻猎物，发现猎物后，缓慢爬近猎物并迅速用尖锐发达的上颚紧咬住头部，同时利用尾部末端的粘附器官附着在漂浮植物或水底，若猎物摆脱捕食，则将腹部卷曲缠绕在猎物身上，持续攻击取食（付新华, 2005）。蜻蜓目蜉科 *Hemianax papuensis* 稚虫在发现底部行走的猎物时会停止其他活动比如行走或梳理毛发，然后通过快速的移动将头转向目标并靠近猎物或者是进行跟踪直到在其攻击范围内时调整位置进行攻击，其对悬浮在水中或水面的猎物时通过抓住基质产生的推力来接近猎物进行攻击（Rowe, 1987）。有着伏击方式的广翅目昆虫齿龄科 *Protohermes grandis* 幼虫在伏击时利用上颚选择猎物后进行捕食（Hayashi, 1988; Norman, 2009）。刺吸者幼虫的口器与利用上颚攻击猎物的吞食者幼虫的口器结构不同，它们是刺破猎物组织后

注入毒素、酶类将猎物溶解后吸食部分或全部内容物 (Peckarsky, 1982)。鞘翅目龙虱科幼虫含有针状上颚,用于刺穿猎物注入消化酶,将猎物组织消化后,再由口针进行吸食(Inoda *et al.*, 2022)。

## 4 水生昆虫幼虫的消化

水生昆虫幼虫的消化与取食是紧密联系的一环,食物在肠道的滞留时间取决于物种、幼虫龄期、过滤效率、水温和流速、悬浮物质量以及体积大小 (Wallace *et al.*, 1980)。昆虫肠道研究中,对中肠的分析占大多数,但中肠的适应性特征相较于食性差异,与共同祖先及系统发生学的联系更加紧密 (Santos *et al.*, 2017),中肠作为消化系统的一部分,也受到前胸腺、咽侧体和各种神经元细胞分泌的激素的影响,这些激素调节昆虫消化酶的分泌和活性,改变昆虫的取食行为 (Wu *et al.*, 2020)。所有水生昆虫都具有酶解特定蛋白质、脂质和碳水化合物化合物的能力 (Cummins, 1973),但食性不同的昆虫之间,酶活性会有差异 (López-Rodríguez *et al.*, 2012),对同一栖息地的水生鞘翅目幼虫的消化酶,即蛋白酶(在不同 pH)、淀粉酶、脂肪酶、胰蛋白酶和糜蛋白酶的活性进行了比较研究,可得出它们取食类别的专一性 (López-Rodríguez *et al.*, 2012)。微生物群落在不同取食行为的昆虫之间也存在功能差异 (Receveur *et al.*, 2019)。因此,分析研究肠道内容物、微生物群落组成以及消化酶活性可用于预测水生昆虫幼虫食性和取食行为,消化系统形态学和生理学分析可以预测捕食者对猎物的选择,两者结合能更好地了解水生昆虫生态学及其在淡水食物网中的作用 (Swart *et al.*, 2006; López-Rodríguez *et al.*, 2012)。

水生幼虫常见的消化方式为肠内消化,但部分捕食性幼虫在捕获猎物后先进行肠外消化。雷氏黄萤 *L. leii* 幼虫对螺取食时先进行肠外消化,被取食完后的螺仅剩空壳(付新华, 2005)。鞘翅目水龟虫科的刺吸式口器允许部分幼虫在水下进行肠外消化,降低了幼虫对空气的依赖 (Rodriguez *et al.*, 2020),其中 *Amphiops mater* 幼虫捕捉了水面上的浮游动物后会将上半身抬离水面进行肠外消化 (Kuwabara *et al.*, 2022)。鞘翅目龙虱科 *Cybister Curtis* 幼虫进行肠外消化时至少重复释放 2 次消化酶 (Inoda *et al.*, 2022),其 3 龄幼虫消化液中含有来源于猎物的多肽。

## 5 水生昆虫幼虫取食影响因素

水生昆虫幼虫的口器与取食行为会影响食性,体型大小差异会影响食物类型和范围 (McShaffrey *et al.*, 1990),与取食相关的口器结构或刚毛类型会因环境变化而产生形态适应 (Sroka, 2009; 刘玉双等, 2021; Sroka *et al.*, 2022)。毛翅目齿角石蛾科中 3 种幼虫通过不同的取食模式获取食物, *Marilia cinerea* 幼虫是吞食者,它们栖息在有薄层水流和有着石质底部的滑动水流区域的岩石表面,上颚顶部边缘是坚硬的刀片状结构,有着内部研磨区,主要是以无脊椎动物为食; *M. elongata* 幼虫是集食者,生活在有缓慢水流的区域,上颚坚硬,勺状臼齿,主要以细颗粒物质为食; *M. flexuosa* 幼虫栖息在山区低流速溪流的沙底,主

要为撕食者，其次是集食者，也拥有坚硬的勺状口器，以落叶和细颗粒物为主要食物（Celina *et al.*, 2014）。

外部环境的差异如地理位置不同和季节变化导致的生物类型、微生境、基质和水流速度差异（Lopez-Rodriguez *et al.*, 2012; Granados *et al.*, 2016），也会影响水生昆虫幼虫取食的偏好和选择（Galbreath *et al.*, 1992; Fenoglio *et al.*, 2008; Otsuki *et al.*, 2008; Brito *et al.*, 2020）。内华达山脉不同溪流中，蜉蝣目和襁翅目中的同种幼虫食性存在差异（López-Rodríguez *et al.*, 2008）。穴居的襁翅目 *Protonemura gevi* 幼虫在洞穴入口处主要以粗颗粒有机物和菌丝为食，在洞穴末端处生活的幼虫主要以碎屑为食，偶尔也会进食一些生物残骸（Lopez-Rodriguez *et al.*, 2012）。同一地区的不同季节，相同食性的幼虫摄取的食物也可能有细微差异，襁翅目石蝇科的 *Anacroneuria caraca* 和 *A. marta* 的稚虫在旱季和雨季的主要营养物质来源相同，均为无脊椎动物物质，两者均以毛翅目幼虫取食量最大，其次为摇蚊科幼虫、鞘翅目水龟虫科和蜉蝣目幼虫，但 *A. caraca* 稚虫在旱季主要取食细颗粒有机物，而 *A. marta* 稚虫在雨季主要取食粗颗粒有机物（Hurtado *et al.*, 2018）。通过调查新西兰河流中蜉蝣目幼虫的平均生物量发现在偏碱性环境中更大，而在偏酸性位置和低碱性位置较小，推测是后两种环境中食物质量较低，导致幼虫对食物的摄入利用率低（Collier *et al.*, 1990）。季节性动态可能导致水生昆虫摄入有机物数量以及质量的变化，影响水生昆虫的取食生态（Blackadar *et al.*, 2020）。常规来说，捕食式昆虫选择的猎物大小会随自身体积增大而增大且猎物体积比自身小，但异翅目负子蝽科 *Kirkaldyia deyrolli* 若虫却是利用前足捕获体型比自己更大的猎物，因孵化季小体积猎物较少，可能导致低龄幼虫被迫捕捉比体积大于自身的猎物（Ohba *et al.*, 2008）。水流强度增大会使水生物种丰富度和丰度迅速下降，造成食物变化（Godoy *et al.*, 2022），水流速度过快则会抑制捕食者的摄食速率（Härkönen *et al.*, 2013）。

## 6 讨论

昆虫取食行为中，陆生植食性昆虫一般要经过兴奋、试探与选择、进食、清洁等过程，陆生捕食性昆虫一般经过兴奋、接近、试探和猛扑、麻醉猎物、进食、抛开猎物、清洁等过程（裴元慧等，2007）；而水生昆虫中取食藻类和碎屑的幼虫的取食方式，与陆生昆虫的取食存在差异，少了兴奋和试探两个步骤，但水生捕食式昆虫的取食过程则与陆生昆虫取食方式相似。

目前，对于陆生昆虫的取食机理有着较为详细的研究，而对于水生昆虫幼虫取食机理的研究稍有欠缺，大多数水生昆虫幼虫取食的研究着重于口器描述和生态研究，缺乏对取食机理的深层研究和描述，今后的研究可拓展到水生昆虫幼虫的取食机理，深化水生昆虫的行为学研究，丰富水生昆虫的生态学研究。

超过 250 种水生昆虫可以用作食物，其中最多的是鞘翅目，其次是蜻蜓目和半翅目，它们的整个生命时期都得到了积极的应用（Macadam *et al.*, 2017）。因此，养殖水生资源昆

虫可以发展成新兴产业, 比如被誉为“虫参”的广翅目齿蛉科幼虫具有很大的药用食用价值, 目前已经逐步开始产业化 (曹成全, 2014; Cao, 2016)。深入系统研究水生昆虫幼虫的取食行为, 有助于为人工繁育水生资源昆虫提供理论支撑, 尤其是能促进科学地改进养殖投饵和研发人工饵料, 从而提高繁育效率, 促进昆虫产业。

### 参考文献 (References)

- Blackadar RJ, Baxter CV, Davis JM, *et al.* Effects of river ice break-up on organic-matter dynamics and feeding ecology of aquatic insects [J]. *River Research and Applications*, 2020, 36 (3): 480-491.
- Brito JS, Michelan TS, Juen L. Aquatic macrophytes are important substrates for Libellulidae (Odonata) larvae and adults [J]. *Limnology*, 2020, 22 (1): 139-149.
- Büsse S, Gorb SN. Material composition of the mouthpart cuticle in a damselfly larva (Insecta: Odonata) and its biomechanical significance [J]. *Royal Society Open Science*, 2018, 5 (6): 172117.
- Büsse S, Tröger HL, Gorb SN. The toolkit of a hunter-functional morphology of larval mouthparts in a dragonfly [J]. *Journal of Zoology*, 2021, 315 (4): 247-260.
- Cao CQ. Rearing hellgrammites for food and medicine in China [J]. *Journal of Insects as Food and Feed*, 2016, 2 (4): 263-267.
- Cao CQ. Situation of developing and utilizing sand crawling worm in China and species definition [J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2014, 53 (21): 5061-5064. [曹成全. 中国爬沙虫资源的开发利用现状及物种问题 [J]. 湖北农业科学, 2014, 53 (21): 5061-5064]
- Celina RM, Alejandra RMP. Trophic analysis of three species of *Marilia* (Trichoptera: Odontoceridae) from the neotropics [J]. *Revista de Biología Tropical*, 2014, 62 (2): 543-550.
- Cheng L. Marine Insects [M]. San Diego: Academic Press, 2009: 600-604.
- Collier KJ, Winterbourn MJ. Population dynamics and feeding of mayfly larvae in some acid and alkaline New Zealand streams [J]. *Freshwater Biology*, 1990, 23: 181-189.
- Cover MR, Bogan MT. Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates [M]. New York: Academic Press, 2015: 1059-1072.
- Cummins KW. Trophic relations of aquatic insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 1973, 18 (1): 183-206.
- Derka T, Zamora-Muñoz C, Tierno de Figueroa JM. Biodiversity of Pantepui [M]. New York: Academic Press, 2019: 167-192.
- Dijkstra K-DB, Monaghan MT, Pauls SU. Freshwater biodiversity and aquatic insect diversification [J]. *Annual Review of Entomology*, 2014, 59 (1): 143-163.
- Dominguez E, Molineri C, Nieto C. Macroinvertebrados Benticos Sudamericanos. Sistemática y Biología [M]. Tucumán: Fundación Miguel Lillo, 2009: 55-93.
- Fenoglio S, Bo T, Czekaj A, *et al.* Feeding habits, fine structure and microhabitat preference of *Euthyplocia hecuba* (Hagen, 1861) (Ephemeroptera: Euthyplociidae) nymphs from Honduras [J]. *Folia Biologica (Krakow)*, 2008, 56 (1-2): 43-49.
- Fu XH. The Biology and Behavior of Two Species of Aquatic Fireflies in Mainland China [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University Doctor Thesis, 2005. [付新华. 中国大陆两种水栖萤火虫生物学及行为学研究 [D]. 武汉: 华中农业大学博士论文, 2005]
- Galbreath GH, Hendricks AC. Life history characteristics and prey selection of larval *Boyeria vinosa* (Odonata: Aeshnidae) [J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 1992, 7 (2): 201-207.
- Godoy BS, Valente-Neto F, Queiroz LL, *et al.* Structuring functional groups of aquatic insects along the resistance/resilience axis when facing water flow changes [J]. *Ecology and Evolution*, 2022, 12 (3): e8749.
- Granados MC, Zuniga B, Acuña VJ. Diets and trophic guilds of aquatic insects in Molino River, La Guajira, Colombia [J]. *Journal of Limnology*, 2016, 75 (sl): 144-150.
- Härkönen L, Pekcan-Hekim Z, Hellén N, *et al.* Feeding efficiency of *Chaoborus flavicans* (Insecta, Diptera) under turbulent conditions [J]. *Hydrobiologia*, 2013, 722 (1): 9-17.
- Hayashi F. Prey selection by the dobsonfly larva, *Protohermes grandis* (Megaloptera: Corydalidae) [J]. *Freshwater Biology*, 1988, 20: 19-29.
- Hershey AE, Lamberti GA, Chaloner DT, *et al.* Aquatic Insect Ecology [M]. San Diego: Academic Press, 2010: 659-694.
- Hurtado YM, Tamaris-Turizo CE, López-Rodríguez MJ, *et al.* Nymphal feeding habits of two *Anacroneturia* species (Plecoptera, Perlidae) from Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: Feeding of *Anacroneturia* nymphs in Colombia [J]. *Journal of Limnology*, 2018, 78 (1).
- Huryan AD. Aquatic Insects-Ecology, Feeding, and Life History [M]. London: Academic Press, 2009: 132-143.
- Inoda T, Inoda Y, Rullan JK. Larvae of the water scavenger beetle, *Hydrophilus acuminatus* (Coleoptera: Hydrophilidae) are specialist predators of snails [J]. *European Journal of Entomology*, 2015, 112 (1): 145-150.
- Inoda T, Kamimura S. Metabolomic profiling upon external digestion in larvae of diving beetles: *Cybister* Curtis, 1827, *Dytiscus*

- Linnaeus, 1758, and *Hydaticus* Leach, 1817 (Coleoptera: Dytiscidae) [J]. *Aquatic Insects*, 2022, 44 (2): 106-119.
- Inoda T. Detection of food in immature and adult stages of water scavenger beetle, *Hydrophilus acuminatus* (Coleoptera: Hydrophilidae) [J]. *The Canadian Entomologist*, 2021, 153 (6): 651-665.
- Jäch MA, Balke M. Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater [J]. *Hydrobiologia*, 2008, 595: 419-442.
- Kuwabara T, Ayashi M. The complete aquatic life: Adaptation of *Amphiops mater* sharp (Coleoptera: Hydrophilidae) to the water surface during the pupal stage [J]. *Entomological Science*, 2022, 25 (2): e12473.
- Liu YS, Zhang YJ. Feeding analysis on fossil Plecoptera nymphs and its mouthparts [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2021, 43 (6): 1463-1467. [刘玉双, 张永娇. 孳翅目化石稚虫口器及其食性分析 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (6): 1463-1467]
- López-Rodríguez MJ, Tierno de Figueroa JM, Alba-Tercedor J. Life history and larval feeding of some species of Ephemeroptera and Plecoptera (Insecta) in the Sierra Nevada (Southern Iberian Peninsula) [J]. *Hydrobiologia*, 2008, 610 (1): 277-295.
- Lopez-Rodríguez MJ, Tierno de Figueroa JM. Life in the dark: On the biology of the cavernicolous stonefly *Protonemura gevi* (Insecta, Plecoptera) [J]. *The American Naturalist*, 2012, 180 (5): 684-691.
- López-Rodríguez MJ, Trenzado CE, Tierno de Figueroa JM, et al. Digestive enzyme activity and trophic behavior in two predator aquatic insects (Plecoptera, Perlidae). A comparative study [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, 2012, 162: 31-35.
- Macadam C, Stockan J. The diversity of aquatic insects used as human food [J]. *Journal of Insects as Food and Feed*, 2017, 3 (3): 203-209.
- Macedo PC, Froehlich C. Functional morphology of the feeding apparatus of the nymph of *Farrodes* sp. (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) [J]. *Acta Zoologica*, 2001, 82: 165-175.
- McShaffrey D, McCafferty WP. Feeding behavior and related functional morphology of the mayfly *Ephemerella needhami* (Ephemeroptera: Ephemerellidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 1990, 3 (5): 673-688.
- Mey W, Speidel W. Global diversity of butterflies (Lepidoptera) in freshwater [J]. *Hydrobiologia*, 2008, 595: 521-528.
- Morse JC. Biodiversity of Aquatic Insects[M]. New Jersey: Blackwell Pub, 2017: 205-227.
- Norman AH. Megaloptera: Alderflies, Fishflies, Hellgrammites, Dobsonflies [M]. San Diego: Academic Press, 2009: 620-623.
- Ohba Sy, Tatsuta H, Nakasuji F. Variation in the geometry of foreleg claws in sympatric giant water bug species: An adaptive trait for catching prey? [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2008, 129 (2): 223-227.
- Ohba SY. Feeding habits of the diving beetle larvae, *Cybister brevis* Aubé (Coleoptera: Dytiscidae) in Japanese wetlands [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2009, 44 (3): 447-453.
- Otsuki A, Iwakuma T. Life history, growth patterns and feeding habits of two predatory stoneflies, *Skwala pusilla* (Perlodidae) and *Kamimuria tibialis* (Perlidae) in northern Japan [J]. *Aquatic Insects*, 2008, 30 (1): 29-41.
- Peckarsky BL, Wilcox RS. Stonefly nymphs use hydrodynamic cues to discriminate between prey [J]. *Oecologia*, 1989, 79: 265-270.
- Peckarsky BL. Aquatic insect predator-prey relations [J]. *BioScience*, 1982, 32 (4): 261-266.
- Pei YH, Kong F, Han GH, et al. The research development on the feeding behavior of insects [J]. *Journal of Shandong Forestry Science and Technology*, 2007, 172 (6): 97-101. [裴元慧, 孔锋, 韩国华, 等. 昆虫取食行为研究进展 [J]. 山东林业科技, 2007, 172 (6): 97-101]
- Receveur JP, Fenoglio S, Benbow ME. Insect-associated bacterial communities in an alpine stream [J]. *Hydrobiologia*, 2020, 847: 331-334.
- Rivera-Gasperin SL, Ardila-Camacho A, Contreras-Ramos A. Bionomics and ecological services of Megaloptera larvae (Dobsonflies, Fishflies, Alderflies) [J]. *Insects*, 2019, 10 (4): 86-100.
- Rodriguez G, Fikáček M, Minoshima YN, et al. Going underwater: multiple origins and functional morphology of piercing-sucking feeding and tracheal system adaptations in water scavenger beetle larvae (Coleoptera: Hydrophiloidea) [J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2020, 193 (1): 1-30.
- Rowe RJ. Predatory versatility in a larval dragonfly, *Hemianax papuensis* (Odonata: Aeshnidae) [J]. *The Zoological Society of London*, 1987, 211 (2): 193-207.
- Santos H, Rost-Roszkowska M, Vilimova J, et al. Ultrastructure of the midgut in Heteroptera (Hemiptera) with different feeding habits [J]. *Protoplasma*, 2017, 254 (2): 1743-1753.
- Saulino HHL, Corbi JJ, Trivinho-Strixino S. Aquatic insect community structure under the influence of small dams in a stream of the Mogi-Guaçu river basin, state of São Paulo [J]. *Brazilian Journal of Biology*, 2014, 74 (1): 79-88.
- Sherman F. The senses of insects [J]. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 1909, 25 (2): 78-84.
- Sroka P, Staniczek AH, Labandeira C. Evolution of filter-feeding in aquatic insects dates back to the Middle Triassic: New evidence from stem-group mayflies (Insecta, Ephemeroptera) from Grès à Voltzia, Vosges, France [J]. *Papers in Palaeontology*, 2022, 8 (4): e1456.
- Sroka P. Morphology and ultrastructure of the molar area in the mandible of mayfly (Ephemeroptera) larvae [J]. *Aquatic Insects*, 2009, 31 (1): 471-484.
- Staniczek AH. The Natural History of Santo [M]. Paris: MNHN Paris, 2011: 251-257.



- Stewart KW, Friday GP, Rhame RE. Food habits of hellgrammite larvae, *Corydalus cornutus* (Megaloptera: Corydalidae), in the Brazos River, Texas [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1973, 66 (5): 959-963.
- Swart CC, Deaton LE, Felgenhauer BE. The salivary gland and salivary enzymes of the giant waterbugs (Heteroptera: Belostomatidae) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2006, 145 (1): 114-122.
- Velasco J, Millan VH. Feeding habits of two large insects from a desert stream: *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae) and *Thermonectus marmoratus* (Coleoptera: Dytiscidae) [J]. *Aquatic Insects*, 1998, 20 (2): 85-96.
- Villagomez F, Contreras-Ramos A. First records of adult feeding in Megaloptera (Corydalidae, Corydalinae) from Mexico and their possible relationship with the increase in life span [J]. *Zootaxa*, 2017, 4341 (2): 287-290.
- Wagner R, Bartak M, Borkent A, *et al.* Global diversity of dipteran families (Insecta Diptera) in freshwater (excluding Simuliidae, Culicidae, Chironomidae, Tipulidae and Tabanidae) [J]. *Hydrobiologia*, 2008, 595: 489-519.
- Wallace JB, Merritt RW. Filter-feeding ecology of aquatic insects [J]. *Annual Review of Entomology*, 1980, 25 (1): 103-132.
- Wu K, Li S, Wang J, *et al.* Peptide hormones in the insect midgut [J]. *Frontiers in Physiology*, 2020, 11: 191.
- Yan ZC, Harry Z. Aquatic insect [J]. *Bulletin of Biology*, 2004, 39 (1): 15-18. [颜忠诚, Harry Zhong. 水生昆虫 [J]. 生物学通报, 2004, 39 (1): 15-18]
- Zhao XF, Zhang YC. Two new species of *Agriotypus* in Jilin Province (Hymenoptera: Agriotypidae) [J]. *Entomotaxonomia*, 1981, 3 (2): 79-86. [赵修复, 张彦成. 吉林省潜水蜂二新种 (膜翅目: 潜水蜂科) [J]. 昆虫分类学报, 1981, 3 (2): 79-86]