

昆虫发育速率与温度关系的数学模型研究

王如松 兰仲雄 丁岩钦
(中国科学院动物研究所)

一、前言

昆虫生长发育过程中, 温度是影响最显著的一个生态因子。对于昆虫发育历期与环境温度间的定量关系, 前人提出过不少经验公式, 分别在不同程度上反映了发育历期与温度间的密切依赖关系。

归纳起来, 平均发育速率(即发育历期的倒数)与温度间的关系大致有以下几种:

1. **线性关系** 有效温积法则认为, 昆虫为了完成发育, 需要一定的温热积累。发育历期 D 与该历期内的有效温度(超过发育零点 T_L 以上的温度) $T - T_L$ 的乘积对每一具体种群为常数:

$$D \cdot (T - T_L) = K \quad \langle 1 \rangle$$

若用平均发育速率 $V = 1/D$ 表示, 则有

$$V(T) = \frac{1}{K} \cdot (T - T_L) \quad \langle 2 \rangle$$

这种线性关系仅在最适温度附近近似成立。

2. **指数关系** 前人在假设有机体新陈代谢中的生化反应服从 van t'Hoff 定律的前提下提出了所谓 van t'Hoff 方程, 它可以改写成

$$V(T) = V_0 \cdot \exp\left[\frac{\ln Q_{10}}{10} \cdot (T - T_0)\right] \quad \langle 3 \rangle$$

或修改后的 Arrhenius 方程

$$V(T) = V_0 \cdot \exp\left[\frac{\mu}{2} \left(\frac{1}{T_0} - \frac{1}{T}\right)\right] \quad \langle 4 \rangle$$

其中 Q_{10} 、 μ 对每一特定种群在一定范围内均为正常数, 但在稍宽的范围内 Q_{10} 、 μ 并非常数(见 Davidson, 1944)。

3. **logistic 关系** Davidson(1944)提出一种 logistic 型公式

$$V(T) = K / (1 + \exp(a - bT)) \quad \langle 5 \rangle$$

这里 a 、 b 、 K 为常数。上式也可以写成

$$V(T) = 2V_0 / (1 + \exp(-b(T - T_0))) \quad \langle 6 \rangle$$

其中 $T_0 = a/b$, V_0 为温度 T_0 时的发育速率。这种 logistic 关系符合有机体发育速率的增长指

本文在马世骏教授指导下完成的, 并得到河北饶阳病虫测报站以及动物所陈玉平等同志的帮助, 在此一并表示衷心感谢。

数在低温下随温度增加而升高, 高温下随温度增加而降低的经验观察。但未能反映出高温下发育速率下降的特性。故 Stinner (1974) 提出一种关于最快发育点 T_{top} 对称的一种修正的 logistic 曲线

$$V(T) = C / (1 + \exp(K_1 - K_2 \tau)), \quad (7)$$

其中

$$\tau = \begin{cases} T, & T \leq T_{top} \\ 2T_{top} - T, & T > T_{top} \end{cases}$$

这里 T_{top} 为最快发育时的温度, C, K_1, K_2 为常数。但这种高、低温下发育速率对称的假设也是不现实的, 实验记录很少呈现这种对称性。

4. 分相复合曲线 Janisch (1932) 曾提出用两个指数函数迭加起来的一种悬链线来表示发育历期 D 与温度 T 的关系, 其表达式为

$$D = \frac{D_0}{2} (a^{T-T_0} + a^{-(T-T_0)}), \quad (8)$$

或

$$V = 2V_0 / (a^{T-T_0} + a^{-(T-T_0)}), \quad (9)$$

其中 D_0, V_0 分别为最适发育温度 T_0 时的发育历期和速率。

当低、高温下的加、减速幅度不等时, 该悬链线由两条不同底数的指数函数迭加而成:

$$D = \frac{D_0}{2} (a^{T-T_0} + b^{-(T-T_0)}) \quad (10)$$

或

$$V = 2V_0 / (a^{T-T_0} + b^{-(T-T_0)}) \quad (11)$$

与此相似, Logan 等 (1976) 也把昆虫发育速率与温度的关系分为两相: 一相为单调上升的指数型, 代表从发育起始温度以上到最适温度时曲线的特性; 而另一相为一旦超过最适温度后即行急剧下降的边界层型。并用奇异摄动理论中的渐近匹配法复合为

$$V(T) = \psi (e^{\rho T} - e^{\rho^2 H - \tau}) \quad (12)$$

这里 τ 为边界层变量, T_H 为最高致死温度, ψ 为 V 的初值, ρ 为 V 变化的指数增长率。

这种将复杂生态现象分解成两个简单些的主要组分再用渐近匹配法复合成一个统一公式的方法是很有用的。但是对于渐近匹配时所依据的动态方程, 他们并没有从生物学上给出适当的推导, 因而文中所借用的微分方程显得只是对其所假设的内、外部展式的一种验后的解释。Whalon 等 (1979) 曾对一种蚜虫四种温度下的发育情形比较了 Stinner、logan 及用多项式回归三种公式的优缺点, 发现 Stinner 公式在高温下拟合得不好, 而后两类公式则在低温下拟合不理想。本文中, 我们企图从分析主导因素、建立含小参数的动态方程这条不同的途径来施展奇异摄动法, 以得出合理的内、外展式及包括高、低温影响的复合公式来。

二、模型的建立

我们来研究平均发育速率对于温度的变化率 dV/dT 的变化规律, 先分别在公式 (2)、(3) 及 (5) 中求 V 的一阶导数, 有

$$dV/dT = 1/K, \quad (13)$$

$$dV/dT = \left(\frac{1}{10} l_n Q_{10} \right) V, \quad (14)$$

$$dV/dT = bV(1 - V/K) \quad (15)$$

它们依次为 V 的零次、一次及二次函数。可以设想, 发育速率随温度的变化率 dV/dT 可能是 V 的更高阶的幂函数, 甚至是更一般的非线性模型

$$dV/dT = P(V) \quad (16)$$

对于悬链线(9)和(11), 如果令 $K = 2V_0$, $r_1 = 2\ln a$, $r_2 = \ln(ab)$, 则可分别化为

$$V(T) = \frac{K}{1 + e^{-r_1(T-T_0)}} \cdot a^{-(T-T_0)} \quad (17)$$

$$V(T) = \frac{K}{1 + e^{-r_2(T-T_0)}} \cdot a^{-(T-T_0)} \quad (18)$$

它们与logistic关系(5)只差一因子 $a^{-(T-T_0)}$, 当 T 在 T_0 附近时此因子接近于 1, 它们就变成了logistic 关系, 故(9)和(11)只不过是logistic 曲线(5)的修正而已。可以说, logistic 关系是迄今表达温度与发育速率关系的许多经验公式中的一种最基本的形式。它是一般的非线性模型(16)的 Taylor 展式中常数项为零的二阶近似。在非极端温度下, 它比零阶的线性关系及一阶的指数关系要更逼真地反映出温度与发育速率间的近似关系。

但接近极端温度时情形就不一样了。这时(17)、(18)中的修正因子 $a^{-(T-T_0)}$ 启发我们, 除了常温下起主导作用的 logistic 关系外, 还有一种在极端温度下剧烈变化的相反的因素存在, 它可能与有机体对环境温度恶化的反应有关。按照生物化学的观点, 发育过程是含有为数众多的各种酶的复杂系统的反应过程。由于自然选择的压力, 有机体发育过程中的这种生化反应总是向着适应环境的方向进行。这种生化控制是在生化反应途径的一些关键点进行的, 处于这些位置的酶称为控制酶, 它的反应速率将控制整个代谢过程的速率。由于温度是物质分子运动动能的一种体现, 温度的变化必然会影响控制酶的活动性能。Sharpe等(1977)指出, 这种速率控制酶可能存在三种能级状态, 即分别在高温和低温下占优势的两种非活动性酶及中温下占优势的活动性酶, 有机体的发育速率正与中温下这种活动性酶的浓度及其速率常数(与温度有关)的乘积成比例, 所以在中温下发育显得遵循化学反应的一般规律。但在接近极端温度时, 许多这种活动性酶的性能发生剧烈的改变, 从活动性酶跃迁为不活动性酶, 这种占优势的不活动性酶致使极端温度附近的反应速率急剧降低, 给有机体提供了一种在不利条件下阻止或减缓发育的机制。

的确, 从宏观上讲, 生物有机体并不是环境被动的奴隶, 我们今天研究的每一种生物都是经过长期自然选择进化而来的, 它们之所以能在同自然环境的长期博弈中取胜, 是由于在同环境的相互作用中采取了一种使风险最小的生态对策的结果。由 Shelford 耐受性定律, 当温度是有机体发育唯一的限制因子时, 发育的风险主要来自极端的低温和高温区。那些存活下来并繁衍至今的生物种群, 都是力图避开风险而未遭淘汰的, 它们对于风险发育速率(低温和高温下的极限发育速率)十分敏感, 总力图回避。由因子补偿原理, 可以设想在有机体发育速率的变化机制中, 除了环境温度的作用外, 还有一种对环境温度变化的“反作用”或“抗性”, 或看作是保持最适发育速率的一种“惯性”。当温度低于最适温度时, 它促使发育速率加快以逃离降至发育零的危险; 当超过最适温度后, 它又抑制发育速率的增加, 以防陷入高温风险区的灾难, 且离极端温度越近, 这种“抗性”就越强。它是在同环境温度长期博弈中选择、进化来的。这种长期博弈的结果, “获胜”的是那些采取了最优对策的种群和个

体。这种最优对策应使发育所担风险最小, 即应把最适发育速率调节在与最低发育速率零及潜在的高温饱和发育速率 K 保持等距离的位置, 即

$$KV_{opt} \triangleq V_0 = \frac{K}{2} \quad (19)$$

这从前面改写过的悬链线(17)、(18)亦可看出, 其中logistic因子中的 K 正好为最适发育速率 V_0 的二倍。

根据以上分析, 我们假设发育速率随温度的变化率 dV/dT 主要是由下列两个因素决定的:

a) 环境温度对有机体发育过程中生化反应的作用 P , P 在常温时服从logistic规律

$$P \propto rV(1 - V/K) \quad (20)$$

b) 有机体对环境温度恶化的“抗性” E , E 在高温下小于零, 低温下大于零, 常温下接近于零。

P 和 E 的作用强度在不同的温度区段是不等的。常温下 P 起主要作用, 极端温度下 E 起主要作用。若设高、低温临界发育温度各为 T_H, T_L (即 $V(T_H) = V(T_L) = 0$), E 起主要作用的区域 (以下称风险区) 的宽度各为 δ_L, δ_H , 则

当 $T_L + \delta_L < T < T_H - \delta_H$ 时, $P \gg E$

$$F(T) \triangleq dV/dT \approx rV(1 - V/K) \triangleq f(T) \quad (21)$$

先考虑中、高温时的情形, 设 $V(T)$ 在 T 的整个定义区间内是无穷次可微的。我们作变换

$$x = (T_H - T)/\lambda, \quad \varepsilon = \delta_H/\lambda, \quad \lambda = T_H - T_0, \quad (22)$$

并令

$$V(T) = \tilde{V}(x) \quad (23)$$

$$F(T) = \tilde{F}(x) = \frac{-1}{\lambda} \frac{d\tilde{V}}{dx} \quad (24)$$

$$f(T) = \tilde{f}(x) = r\tilde{V}\left(1 - \frac{\tilde{V}}{K}\right) \quad (25)$$

由于 δ_H 与 $T_H - T_0$ 之比 ε 是一个很小的正数, 故对每一固定的 $T \in [T_0, T_H]$, 即 $x \in [0, 1]$, 依Taylor局部展开式有

$$\tilde{F}(x + \varepsilon) - \tilde{f}(x + \varepsilon) = \tilde{F}(x) - \tilde{f}(x) + [\tilde{F}'(x) - \tilde{f}'(x)]\varepsilon + o(\varepsilon), \quad (26)$$

但由(21)有

$$\tilde{F}(x + \varepsilon) = F(T - \delta_H) \approx f(T - \delta_H) = \tilde{f}(x + \varepsilon) \quad (27)$$

故

$$\tilde{F}(x) = \tilde{f}(x) - [\tilde{F}'(x) - \tilde{f}'(x)]\varepsilon + o(\varepsilon) \quad (28)$$

其中

$$\tilde{f}'(x) = r\left(1 - \frac{2\tilde{V}}{K}\right) \frac{d\tilde{V}}{dx} = -r\left(1 - \frac{2\tilde{V}}{K}\right) \cdot \tilde{F}(x) \cdot \lambda \quad (29)$$

将上式代入(28), 整理后有

$$\tilde{F}(x) = \tilde{f}(x) - \tilde{F}'(x) \cdot \varepsilon - \tilde{\omega}(x, \varepsilon) \quad (30)$$

即

$$\varepsilon \frac{d^2 \tilde{V}}{dx^2} + \frac{d\tilde{V}}{dx} + \lambda(\tilde{f} + \tilde{\omega}) = 0 \quad (31)$$

其中

$$\tilde{\omega}(x, \varepsilon) = \lambda r^2 \tilde{V} \left(1 - \frac{\tilde{V}}{K}\right) \left(1 - \frac{2\tilde{V}}{K}\right) \cdot \varepsilon + o(\varepsilon) \quad (32)$$

还原成 $V(T)$, 我们有

$$dV/dT = f(T) + \delta_H \cdot \frac{d^2 V}{dT^2} + \omega(T, \delta_H) \quad (33)$$

上式右边第一项即为前述温度对有机体发育过程中生化反应的作用 P , 其效果是极力使发育速率达到潜在的饱和速率 K ; 第二项为昆虫对于环境温度恶化的“抗性” E , 它与 V 的二阶导数有关, 其作用是力图使发育速率保持在最适发育速率附近, 第三项为其它未知因素的微效应。

同理可推出中、低温下类似的动态方程

$$\varepsilon \frac{d^2 \bar{V}}{dy^2} + \frac{d\bar{V}}{dy} - \bar{\lambda}(\bar{f} + \bar{\omega}) = 0 \quad (34)$$

或

$$dV/dT = f(T) - \frac{d^2 V}{dT^2} \cdot \delta_L - \omega(T, \delta_L) \quad (35)$$

其中

$$y = \frac{T - T_L}{\bar{\lambda}}, \quad \varepsilon = \frac{\delta_L}{\bar{\lambda}}, \quad \bar{\lambda} = T_0 - T_L,$$

$$\bar{V}(y) = V(T), \quad \bar{f}(y) = f(T), \quad \bar{\omega}(y, \varepsilon) = \omega(T, \delta_L),$$

方程(31)、(34)是含小参数的非线性微分方程, 一般用解析方法求不出其确切解, 我们用奇异摄动法求其渐近解 [参见 O'malley (1974), Lagerstrom (1972)]。

方程(31)的零阶外部方程为

$$\begin{cases} d\tilde{V}_0/dx = -\lambda r \tilde{V}_0 \left(1 - \frac{\tilde{V}_0}{K}\right) \\ \tilde{V}_0(1) = K/2 \end{cases}$$

故(31)的零阶外部解为一条 logistic 曲线

$$\tilde{V}_{out}(x) = K / (1 + \exp(-\lambda r(1-x))) + O(\varepsilon)$$

通过变换 $\zeta = x/\varepsilon$ 后, (31)的零阶内部方程为

$$\begin{cases} d^2 \tilde{V}_0/d\zeta^2 + d\tilde{V}_0/d\zeta = 0 \\ \tilde{V}_0(0) = 0 \end{cases}$$

故其零阶内部解为

$$\tilde{V}_{in}(\xi) = C (1 - e^{-\xi}) + O(\varepsilon)$$

其中 C 必须满足匹配条件

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} [\tilde{V}_{in}(\xi)] = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} [\tilde{V}_{out}(x)]$$

这里
$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} [\tilde{V}_{in}(\xi)] = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} C (1 - e^{-\frac{x}{\varepsilon}}) = C$$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} [\tilde{V}_{out}(x)] = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{K}{1 + \exp(-\lambda r(1 - \varepsilon \xi))} = \frac{K}{1 + \exp(-\lambda r)}$$

故令

$$C = K / (1 + \exp(-\lambda r))$$

即可满足匹配条件。

利用乘法合成我们得到一个统一的复合解 (已将 X 还原为 T)

$$V(T) = \frac{K}{1 + \exp(-r(T - T_o))} \left(1 - \exp\left(-\frac{T_H - T}{\delta_H}\right) \right), T \in [T_o, T_H] \quad (36)$$

同样, 从方程(34)亦可分别求出其零阶内外部解及复合解作为中、低温下的“温速”关系式

$$V(T) = \frac{K}{1 + \exp(-r(T - T_o))} \left(1 - \exp\left(-\frac{T - T_L}{\delta_L}\right) \right), T \in [T_L, T_o] \quad (37)$$

为了得到一个在整个温度区段都适合的统一表达式, 我们利用乘法合成将(36)、(37)复合起来 (为简单起见, 下设 $\delta_H \approx \delta_L \approx \delta$), 得

$$V(T) = \frac{K}{1 + \exp(-r(T - T_o))} \left(1 - e^{-\frac{T - T_L}{\delta}} \right) \left(1 - e^{-\frac{T_H - T}{\delta}} \right) \quad (38)$$

由于 δ 很小, 当 $T \in [T_L, T_o]$ 时, $(1 - e^{-\frac{T - T_L}{\delta}})$ 接近于 1, (38) 类同于 (37); 同理, 当 $T \in [T_o, T_H]$ 时, (38) 类同于 (36)。因而我们取 (38) 为前面所求的在全部发育温度范围内都成立的描述发育速率与温度关系的非线性模型。其中 K 为高温下潜在的饱和发育速率, 等于最适发育速率 $V(T_o)$ 的二倍; r 是发育速率随温度变化的指数增长率; T_L, T_H 各为最低、最高临界发育温度; T_o 为最适发育温度; δ 为边界层的宽度, 其相对大小反映了昆虫对极端温度的不同忍耐程度。

三、对几种节肢动物发育数据的拟合

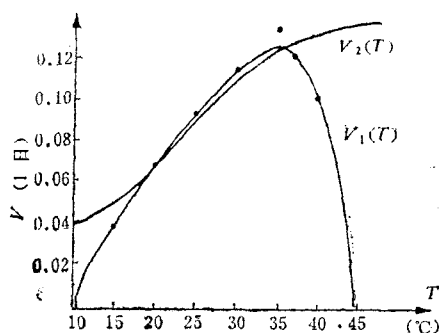
表 1 是用公式 (38) 对几种节肢动物发育数据所拟合的各种参数值, 参数估计是用 Marquardt 阻尼最小二乘法迭代的。

图 1、图 2 分别是苜蓿盲 O 卵及果蝇卵用 logistic 公式 (5) 及用公式 (38) 拟合的“温度

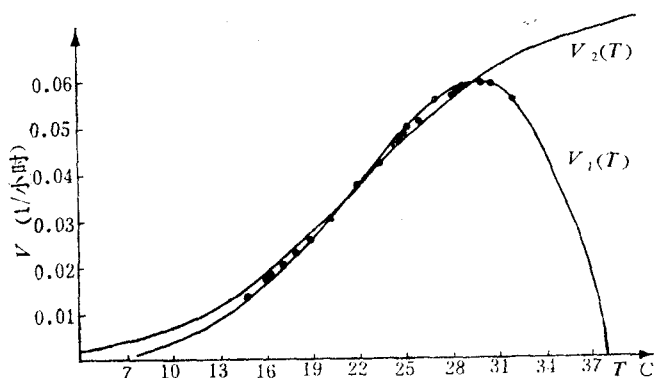
表 1

部分节肢动物发育速率与温度关系(38)的参数估计

虫 名	虫 态	迭代终值	K	γ	T_0	T_L	T_H	δ	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (\hat{V}_i - V_i)^2}{N-1}}$
苜蓿盲O(丁岩钦, 1963)	卵		0.22862	0.07389	29.08	11.82	43.18	3.01	0.00134
	幼虫		0.10705	0.06411	28.60	12.86	42.29	2.20	0.00020
棉铃虫(吴坤君等, 1978)	卵		1.24040	0.15076	30.83	8.32	37.31	1.57	0.00165
	幼虫		0.13306	0.13373	27.60	10.93	38.79	2.27	0.00128
	蛹		0.30672	0.16034	31.95	8.72	37.11	1.47	0.00027
	世代(卵—卵)		0.07766	0.14150	29.44	10.21	38.49	2.03	0.00020
果蝇 (Davidson, 1944)	卵		0.08366	0.18516	22.87	6.88	37.79	3.55	0.00063
	蛹		0.38516	0.19474	22.59	4.97	36.23	2.00	0.00272
红叶螨 (Tanigosh, 1975)	世代(卵—卵)		0.21136	0.10225	31.30	8.15	40.41	1.30	0.00019

图 1 苜蓿盲O卵按(5)拟合的 $V_2(T)$ 与按(38)拟合的 $V_1(T)$ 的比较:

$$V_2(T) = \frac{0.1662}{1 + \exp(-0.07389(T - 29.08))}, \quad V_1(T) = \frac{0.22862 \left(1 - \exp\left(-\frac{T - 11.82}{3.01}\right) \right) \left(1 - \exp\left(-\frac{43.18 - T}{3.01}\right) \right)}{1 + \exp(-0.07389(T - 29.08))}$$

图 2 果蝇卵按(5)拟合的 $V_2(T)$ 与按(38)拟合的 $V_1(T)$ 的比较

$$V_1(T) = \frac{0.08366 \left(1 - \exp\left(-\frac{T - 6.88}{3.55}\right) \right) \left(1 - \exp\left(-\frac{37.79 - T}{3.55}\right) \right)}{1 + \exp(-0.18516(T - 22.8))}, \quad V_2(T) = \frac{0.070953}{1 + \exp(4.4514215 - 0.2071879T)}$$

——发育速率”关系曲线 $V_1(T)$ 、 $V_2(T)$ 的比较。显然,用(38)拟合要令人满意些,其估算值与实测值的均方根误差比用logistic公式估计的盲O卵小10倍,果蝇卵小3倍。

公式(38)可以用来估计变温下昆虫的发育历期。大量文献表明,当温度在较低(高)温水平波动时,昆虫发育速率比恒温下的相应速率要快(慢),而且温度波动幅度越大这种效应就越明显(Messenger等,1959)。这可能与前述昆虫对极端温度的“抗性”有关,当低(高)于最适温度时,这种“抗性”力促其发育速率加快(减慢),且离极端温度越近,这种抗性就越大,因而在低(高)温下生活一段时间的昆虫,回到中适温度时由于时滞作用,其发育速率会继续加快(减慢)。考虑到这种效应,我们在计算变温下的发育历期时,把每一个小的时间单位中的温度 T_n 取为其实际平均温度与最适温度之间的某种加权平均,而从公式

$$\sum_{n=1}^{\tau} V(T_n) = 1 \quad (39)$$

计算出整个发育阶段所需的时间单位数 τ 来。

我们在自然波动温度下饲养了一批棉铃虫,取以下的加权平均作为每天的有效温度:

$$T_n = \frac{4\overline{T_n} + T_o}{5} \quad (40)$$

这里 T_n 为第 n 天的平均温度。将(40)代入(38)并通过(39)计算出各虫态及整个世代的发育历期 τ ,所得结果与实际记录下来的历期 D 十分相近(表2)。

表 2 变温下棉铃虫各态历期实测值与估计值比较

项 目	卵	幼 虫	蛹	世 代 (卵—卵)
估 计 值 τ (天)	2.9339	16.1946	11.0124	32.5112
实 测 值 D (天)	2.5	16.5	10.0	32.0

我们还用(40)、(39)、(38)对河北饶阳五公大队1976—1980年田间二代和三代棉铃虫的世代发育历期作了推算,其估算值 τ 与实际历期 D 基本吻合,除1976年外,误差均在野外记录的误差限内。1976年由于三代卵量不高,卵峰日可能有误,各代误差较大,但两代总历期误差仍未超过两天(表3)。

表 3 河北饶阳五公大队1976—1980年田间二、三代棉铃虫发生历期与估算值比较

年 份	二 代 卵峰日 (日/月)	三 代 卵峰日 (日/月)	四 代 卵峰日 (日/月)	二 代 估算历期 τ (天)	二 代 实测历期 D (天)	三 代 估算历期 τ (天)	三 代 实测历期 D (天)	二、三代 总估计历 期 τ (天)	二、三代 总实测历 期 D (天)	两 代 总误差 (%)
1980	25/6	25/7	30/8	30	30	35	36	65	66	-1.51
1979	28/6	3/8	5/9	34	36	36	33	70	69	+1.45
1978	25/6	25/7	31/8	31	30	34	37	65	67	-2.99
1977	22/6 Δ	25/7 Δ	28/8 Δ	34	33	34	34	63	67	+1.49
1976	28/6	13/8*	8/9	35	46	39	26	74	72	+2.80

备注: Δ 以蛾峰日算 * 以始见卵日与绝迹日之中点计,资料来自河北饶阳病虫测报站

四、讨 论

我们从归纳前人的经验公式出发, 以渐近分析中的奇异摄动法为工具, 在适当的假设条件下推出了昆虫发育速率与温度关系的数学模型(38)。它由三个因子组成, 主因子是 logistic 函数, 说明常温下有机体的发育遵循生化反应的一般规律。而后两个在极端温度下剧烈变化的因子反映了昆虫对环境温度变化的自我调节效应。与 *Logan* 的结果相比, 我们明确导出了温度与发育速率关系的动态方程, 使渐近匹配中内、外展式的来源有了一定的依据; (38) 除了包括高温临界区的变化外, 还考虑了低温临界区的影响, 并增加了最适和最低临界发育温度这两个重要发育参数。由于极端温度下实验的困难, 一般情形下, 临界发育温度是很难获取的, 利用(38), 可以从常温下的发育数据推算出这些阈限值来。当然, 由于公式(38)含有六个参数, 这在非线形参数估计时比前述一些经验公式要困难些。因此, 在引入小参数 δ 时, 我们并没有对高、低温边界层加以区别, 而只赋予 δ 以相对意义, 即对不同的昆虫, δ 的相对大小反映了它们对极端温度的不同忍耐程度。可是有机体在高、低温临界情形下的生理、生化特性毕竟是不同的, 因而 δ_L 和 δ_H 不一定等同, 一个更理想些的模型应取下列形式:

$$V(T) = \frac{K}{1 + \exp(-r(T - T_0))} \left(1 - \exp\left(-\frac{T - T_L}{\delta_L}\right) \right) \left(1 - \exp\left(-\frac{T_H - T}{\delta_H}\right) \right)$$

其中 δ_L 、 δ_H 分别为低、高温边界层的宽度, 但其生理、生化机理上的确切解释还有待于进一步的探讨, 而(38)中的 δ 则可视作 δ_L 和 δ_H 的某种平均。

利用本文的方法, 我们还可以研究一些与温度有关的生态现象。以内禀增长率为例, *Birch*(1953)曾指出, 中温下一种米象的内禀增长率 r_m 之倒数与发育历期 D 间相关系数达0.99。*Siddiqui*(1973)指出一种蚜虫的 $1/r_m$ 与 D 之间相关系数达0.996, 我们通过棉铃虫的计算也发现, 其 $1/r_m$ 与 D 的相关系数达0.994, 回归关系为

$$1/r_m = 0.122183D - 0.778775$$

我们还发现, 内禀增长率 r_m 与发育速率 V 本身也是高度相关的。对于棉铃虫, 有

$$r_m = 9.3253V + 0.011007$$

相关系数0.984, 而对表一中的红叶螨, 其 r_m 与 V 的相关系数达0.981, 比 $1/r_m$ 与 D 的相关系数0.975为高。

这种显著的相关说明 r_m 与 V 随温度 T 的波动规律大致相似。可以利用前面推导发育速率与温度关系的同样方法, 或直接利用(38)从 r_m 的原始数据出发作参数估计, 推出 r_m 与 T 的关系式来, 对于棉铃虫, 我们得到

$$r_m(T) = \frac{0.790265}{1 + \exp(-0.137911(T - 29.1662))} \left(1 - \exp\left(\frac{12.4825 - T}{2.69}\right) \right) \left(1 - \exp\left(\frac{T - 37.5994}{2.69}\right) \right)$$

其观察值与估算值的均方根误差为 0.2843×10^{-4}

参 考 文 献

- 丁岩钦 1963 棉盲O生态学特性的研究 I: 温度、湿度对生长发育及地理分布的作用。植物保护学报2:285—96
吴坤君等 1978 不同温度下的棉铃虫实验种群生命表。昆虫学报21:385—92

- Birch, L.C. 1953 The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology* **34**:689—711.
- Davidson, J. 1944 On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperature. *J. Anim. Ecol.* **13**:26—38.
- Janisch, E. 1932 The influence of temperature on the life history of insects. *Trans. Roy. Ent. Soc. London* **80**:137—68.
- Lagerstrom, P.A. 1972 Basic concepts underlying singular perturbation techniques. *SIAM. REV.* **14**:63—120.
- Logan, J.A. et al. 1976 An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Env. Env.* **5**:1133—40.
- Messenger, P.S. et al. 1959 Effect of variable temperature environments on egg development of three species of fruit flies. *Ann. Ent. Soc. Am.* **52**:191—204.
- O'malley, R.E. 1974 Introduction to singular perturbations. Academic Press, New York.
- Sharpe, P.J.H. et al. 1977 reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theore. Biol.* **64**:649—70.
- Siddique, W. H. 1973 Effects of some constant and alternating temperatures on population growth of the pea aphid. *Can. Ent.* **105**:145—56.
- Stinner, R. E. et al. 1974 An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. *Can. Ent.* **106**:519—24.
- Tanigoshi, L.K. 1975 Influence of temperature on population increase of *Tetranychus mcDanieli*. *Ann. Ent. Soc. Am.* **68**:972—78.
- Whalon, M.E. et al. 1979 Temperature-dependent model for predicting field populations of green peach aphid *Myzus persicae*. *Can. Ent.* **111**:1025—32.

STUDIES ON MATHEMATICAL MODELS OF THE RELATIONSHIP BETWEEN INSECT DEVELOPMENT AND TEMPERATURE

Wang Rusong Lan Zongxiong Ting Yenchin
(Institute of zoology, Academia Sinica)

This paper deals with the quantitative relation between insect developmental rate and temperature. After analysing some of the classical and prevailing models on this subject, a second order ordinary differential equation model of developmental rate with respect to temperature is developed, which is based on two main assumptions about the dynamics of developmental rate, one is the effect of temperature on insect development, obeying the logistic law in favorable temperature range, the other is insect developmental resistance to the temperature deviation from its optimum value, which may be negligible under normal temperature, but rather significant near the lethal temperature. Relating these two mechanisms to the outer and inner solution of the equation respectively by means of singular perturbation technique in mathematical asymptotic analysis, we obtain an asymptotic formula of development rate V , uniformly valid in all developmental temperature:

$$V(T) = \frac{K}{1 + \exp(-r(T - T_0))} \left(1 - \exp\left(-\frac{T - T_L}{\delta}\right) \right) \left(1 - \exp\left(-\frac{T_H - T}{\delta}\right) \right)$$

The model gives a good fitting with the development data of some arthropods at constant temperature. And, using it as a submodel in modelling the cotton bollworm (*Heliothis armigera*) developmental duration at variable temperature, we find the predicted values quite well fitted with the five years' field observational data.

A similar model relating the temperature to the intrinsic growth rate of cotton bollworm population is also developed.