

变温促进昆虫发育的酶学解释

王智翔 陈永林

(中国科学院动物研究所, 北京)

摘 要

本文关于如何评价变温对昆虫发育速率影响的讨论表明, 在比较两点 (T_1, T_2) 变温与恒温下的发育速率时, 相应恒温下的发育速率为 $R_{con}(T_1, T_2) = \frac{R_{con}(T_1) + R_{con}(T_2)}{2}$, 而不是 T_1, T_2 平均值所对应的发育速率 $R_{con}(T_1, T_2) = R_{con}(\frac{T_1 + T_2}{2})$.

在探讨发育速率与温度关系时, 认为, (1) 发育速率实际上是代谢速率的表现, 从本质上说是由昆虫体内无数生化反应所决定的。每步生化反应所需酶不同。(2) 不同酶, 其活力与温度的关系不同。即使同种昆虫, 体内不同种类酶的最大活力温度不同。因此, 在不同温度下, 代谢链中起限速作用的酶不同。发育速率与温度的关系实质上是代谢链中所有酶与温度关系的综合表现。

关键词: 变温, 昆虫, 发育, 酶。

一、前 言

昆虫发育速率与温度的关系, 由于在害虫预测预报上的巨大应用价值, 历来受到人们的重视, 曾提出各种模型来描述这一关系。

在这众多的模型中, 大多数模型^[1-4]不能反映发育速率与温度关系的实质。而在 Arrhenius 速度方程和 Eyring 绝对速度理论基础上的 Johnson、Hultin 和 Sharpe-DeMichel 模型^[5-7]则是从温度的作用机制入手, 以代谢速率与温度的关系为基础, 能揭示出温度影响发育速率的一些本质东西, 因而这一模型比其他模型更真实, 应用范围更广泛。

Johnson 第一次在模型中引入酶, 把模型建立在生化反应的基础上, 这是发育速率与温度关系研究的一重要进展。Sharpe-DeMichel 则进一步完善了这类模型。

发育速率与温度关系的一个引人注意的现象是变温对发育的促进作用, 或者说变温对昆虫是常态, 而恒温可以说是阻碍发育的^[8]。关于变温影响发育速率的研究有许多报道^[9-17]。

变温对于发育的促进作用, 对于各种线性和非线性模型来说都是难以解释的, 至今还没有人对变温促进发育的机制提出合理的假说。

二、关于酶活性研究的一个例子

酶活性与温度的关系大体呈钟形曲线, 酶活性达到最大时的温度称为“最适温度”^[18]。但是, 即使是同一个体, 体内不同种类酶的最适温度一般也是不同的。为了进一步证实这

本文承马世骏先生审阅并提出宝贵意见, 特此致谢。
本文于1987年1月17日收到。

点, 我们以狭翅雏蝗 *Chorthippus dubius* (Zub.) 为对象, 研究了其淀粉酶和葡萄糖氧化酶活性与温度的关系。

1. 研究方法

(1) 淀粉酶活性的测定

原理 按Bernfeld方法^[19], 在淀粉酶的作用下, 淀粉释放出麦芽糖, 然后通过测定麦芽糖还原3,5-二硝基水杨酸的能力测定酶活性。

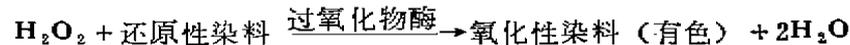
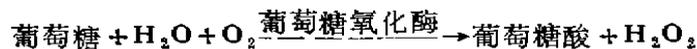
试剂 a. 溶解1克可溶性淀粉于100毫升0.02mol磷酸缓冲液中, 溶液含0.067mol NaCl, pH6.9. b. 在室温下溶解1克3,5-二硝基水杨酸于20毫升2mol NaOH和50毫升蒸馏水中, 加30克四水(合)酒石酸钾钠, 加蒸馏水至100毫升。配制好的溶液不能接触CO₂。

酶液的制备 取10头狭翅雏蝗成虫, 去掉附肢与腹部, 将头, 胸部剪碎, 放入研磨器中, 加入20毫升0.02mol磷酸缓冲溶液, 磨碎后, 以4000转/分的速度离心30分钟, 保留上清液, 上清液即为粗制匀浆液。

操作步骤 1毫升粗制匀浆液与1毫升可溶性淀粉液在10℃、15℃、20℃、25℃、30℃、35℃、40℃和45℃水浴中各保温3分钟, 通过加2毫升水杨酸试剂使反应中止, 然后在沸水中加热5分钟, 再用流动自来水冷却后, 于540毫微米处以分光光度计测定光密度值。空白溶液的制备与上相同, 只是在于可溶性淀粉液混合前, 匀浆液置沸水中使酶受热变性。

(2) 葡萄糖氧化酶的活性测定:

原理 按Hugget方法^[20]



试剂 a. 0.5M NaH₂PO₄·2H₂O溶液用2N NaOH调至pH7.0, 制得缓冲溶液。b. 染色剂: 用95%乙醇配制含1%的邻联(二)茴香胺溶液, 取0.5毫升用磷酸缓冲稀释至100毫升, 用2N NaOH调至pH7.0。c. 15%葡萄糖溶液。

酶液的制备: 同淀粉酶。

操作步骤 2毫升粗制匀浆加1毫升葡萄糖溶液, 加1毫升染色剂, 在10℃、15℃、20℃、25℃、30℃、35℃、40℃、45℃下各保温10分钟, 然后加热使酶变性中止反应(在沸水中煮5分钟), 在420毫微米处以分光光度计测光密度值。空白液制备步骤与上相同, 只是在加葡萄糖液前, 匀浆液须置沸水中使酶受热变性。

所测得的葡萄糖氧化酶活性实际上是葡萄糖氧化酶和过氧化氢酶的总的表现活性。

2. 结果

淀粉酶和葡萄糖氧化酶活性与温度的关系由图1表明, 两条曲线都大致为钟形, 但曲线顶点(最大活性)所对应的温度(最适温度)却不同。淀粉酶的最适温度为25℃, 葡萄糖氧化酶为30℃, 可见, 不同的酶通常具有不同的最

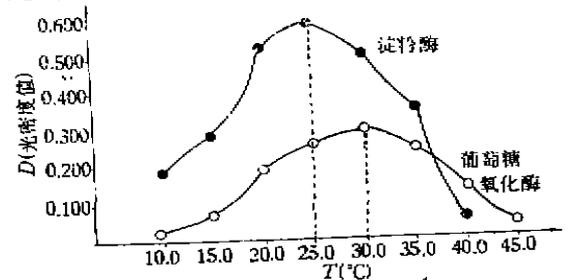


图1 狭翅雏蝗淀粉酶、葡萄糖氧化酶活性与温度的关系

Fig.1 relationship between the activity of Amulases and glucose oxidase of *Ch. dubius* and temperature

适温度。

三、关于变温促进发育的酶学解释

1. 变温促进发育的评价

在研究变温对昆虫发育的促进作用时，首先必须确定变温是否促进了发育。人们在比较变温与恒温下的发育速率时，恒温下的发育速率通常采用的是与变温的温度平均值相等的恒定温度下的发育速率。如在 T_1 、 T_2 两点变温（时间相等）时，变温下的发育速率可表示为 $R_{var}(T_1, T_2)$ 。恒温下的发育速率则取 $R_{con}(T_1, T_2) = R_{con}(\frac{T_1 + T_2}{2})$ 。但是，实际上

$\bar{T} = \frac{T_1 + T_2}{2}$ 即不能代表 T_1 或 T_2 对 R 的影响，也不能代表 T_1 与 T_2 的共同影响。相应恒温下

的发育速率应该为 $R_{con}(T_1, T_2) = \frac{R_{con}(T_1) + R_{con}(T_2)}{2}$ 。

发育速率与温度的关系大致呈S形曲线（图2），按此曲线，若以 $R_{con}(T_1, T_2) = R_{con}(\frac{T_1 + T_2}{2})$ 代表恒温下的发育速率与 $R_{var}(T_1, T_2)$ 进行比较，那么，即使变温实际上对发育无甚影响，也会得出变温促进或抑制了发育这一结论。

若变温对发育无影响，则 $R_{var}(T_1, T_2) = R_{con}(T_1, T_2) = \frac{R_{con}(T_1) + R_{con}(T_2)}{2}$ ，按S形曲线，在低温区有： $R_{con}(T_2) - R_{con}(\bar{T}) > R_{con}(\bar{T}) - R_{con}(T_1) \Rightarrow \frac{R_{con}(T_2)}{2} + \frac{R_{con}(T_1)}{2} > R_{con}(\bar{T})$ ，即 $R_{var}(T_1, T_2) = R_{con}(T_1, T_2) > R_{con}(\frac{T_1 + T_2}{2})$ (1)

在高温区有： $R_{con}(T_2) - R_{con}(\bar{T}) < R_{con}(\bar{T}) - R_{con}(T_1) \Rightarrow \frac{R_{con}(T_2) + R_{con}(T_1)}{2} < R_{con}(\bar{T})$
 即 $R_{var}(T_1, T_2) = R_{con}(T_1, T_2) < R_{con}(\frac{T_1 + T_2}{2})$ (2)

在中温区（适温区）有： $R_{con}(T_2) - R_{con}(\bar{T}) \approx R_{con}(\bar{T}) - R_{con}(T_1) \Rightarrow \frac{R_{con}(T_1)}{2} + \frac{R_{con}(T_2)}{2} \approx R_{con}(\bar{T})$

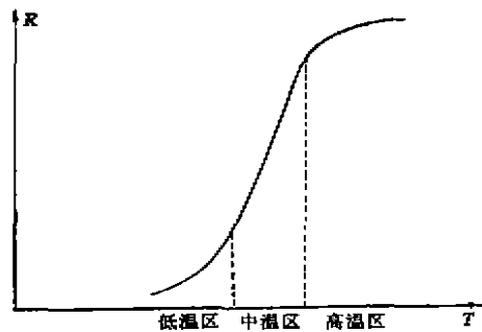


图2 发育速率 (R) 与温度 (T) 关系
 Fig.2 relationship between development rate (R) and temperature (T)

$$\text{即 } R_{\text{var}}(T_1, T_2) = R_{\text{con}}(T_1, T_2) \approx R_{\text{con}}\left(\frac{T_1 + T_2}{2}\right) \quad (3)$$

可见，在变温不影响发育速率时，若取 $R_{\text{con}}(T_1, T_2) = R_{\text{con}}\left(\frac{T_1 + T_2}{2}\right)$ ，也会得出变温促进（1）或抑制（2）发育。因此，采用 $R_{\text{con}}(T_1, T_2) = R_{\text{con}}\left(\frac{T_1 + T_2}{2}\right)$ 代表相应恒温下的发育速率是错误的。

2. 变温促进发育的酶学解释：

首先必须明确以下两点：

（1）发育速率实际上是代谢速率的表现，从本质上说是由昆虫体内无数生化反应所决定的，每一步生化反应所需酶不同。

（2）不同酶，其活性与温度的关系不同，即使同种个体，体内不同种类酶的最大活性温度不同。

食物进入虫体，经消化、吸收，成为可利用的代谢产物。通过一系列的代谢过程，产生供虫体利用的能量和所需物质，整个代谢可看作一网状结构，但其最基本途径是由三羧酸循环和氧化呼吸链所构成的一链状结构。为了简便，可示为：



这样，我们以 x 代表产生的虫体所需物质和能量， x 的产生速率就代表虫体的代谢速率。

显然，在任何条件下， x 的产生速率均由该链中最慢的一步反应所决定。酶活性与温度的关系大致呈钟形曲线，但同一虫体不同的酶与温度的关系不一样。我们测定的淀粉酶与葡萄糖氧化酶的活性与温度的关系就具有这两种特性。

在某一温度下，代谢链中可能是某一种酶活性最低，起限速作用；在另一温度下，则可能另一种酶活性最低，起限速作用。发育速率与温度的关系实质上是代谢链中所有酶活性与温度关系的综合表现。这种关系从下图（图 3）清楚可见。

Sharpe-DeMichel 在推导其模型时的第一条假设就是发育速率是由单一的速率控制酶所决定的，并由此推导出发育速率与温度关系模型：

$$R_D = \frac{T e^{(\phi - \Delta H_A/T)/R}}{1 + e^{(\Delta S_L - \Delta H_L/T)/R} + e^{(\Delta S_H - \Delta H_H/T)/R}}$$

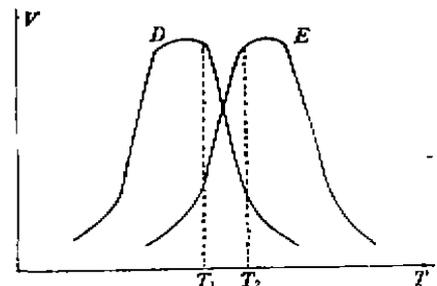


图 3 两种酶（酶D和酶E）所决定的发育速率与温度关系

Fig. 3 relationship between the development rate which is determined by two kinds of enzymes (enzym D and enzym E) and temperature

其中, $\phi = \Delta S_A^* + \ln(kc_e/h)$; R_D 为发育速率, k , h 和 R 是物理常数; ϕ , ΔH_A^* , ΔS_L , ΔH_L , ΔS_R 和 ΔH_R 是待定参数; T 是变量 (绝对温度)。

这实际上就是酶活性与温度关系的理论模型。本文将它作为一种酶的酶活性与温度关系模型予以接受。那么, 对于不同的酶, 模型的区别只是参数不同。

按前面分析, 发育速率实际上由一系列酶控制, 那么, 任一温度下的发育速率就可表示为 $R = \text{Min}\{R_i(T), i = 1, 2, 3, \dots, n\}$, n 为速率控制酶的种类数, 从数学上说, $\text{Min}\{R_i(T), i = 1, 2, 3, \dots, n\}$ 与 $R_i(T)$ 是很不相同的。所以, 用 $R_i(T)$ 代表发育速率与温度的关系是不妥当的。

当然, 我们不可能知道所有酶的活性与温度的关系。理论上, 也就无法了解 $R = \text{Min}\{R_i(T), i = 1, 2, 3, \dots, n\}$, 但是, 上述分析不仅可以帮助我们弄清发育速率与温度关系的实质, 而且可以帮助我们解释变温对发育的促进作用。

我们假定在反应链 $A \xrightarrow{E_1} B \xrightarrow{E_2} C \xrightarrow{E_3} D \xrightarrow{E_4} E \xrightarrow{E_5} F \xrightarrow{E_6} \dots \xrightarrow{E_n} W \xrightarrow{E_{n+1}} x$ 中, T_1 时, 催化 $D \rightarrow E$ 的酶 E_4 为限速酶; T_2 时, 催化 $E \rightarrow F$ 的酶 E_5 为限速酶。如图 3 所示, 左边曲线为酶 E_4 的活性曲线, 右边为酶 E_5 的活性曲线, 由此得下面结果:

在恒温条件下, 若温度为 T_1 , 经过 t 时间后, D 的产量为 $P_d(T_1)$, E 的产量为 $P_e(T_1)$, F 的产量为 $P_f(T_1)$, 因为 T_1 时 E_4 为限速酶, 故在 t 时间内由酶 E_4 催化产生的 D 只能有部分经酶 E_4 催化转变为 E , 而所产生的 E 则可全部由酶 E_5 催化转变为 F , 所以, 此时的终产物 x 的产量为 $P_x(T_1) = P_e(T_1) = P_f(T_1) \leq P_d(T_1)$, 剩余的 D 为 $\Delta P_d(T_1) = P_d(T_1) - P_e(T_1)$, 若以反应速率表示, 则为 $R_x(T_1) = R_e(T_1) = R_f(T_1) \leq R_d(T_1)$ 。

若温度为 T_2 , 经过 t 时间后, D 的产量为 $P_d(T_2)$, E 的产量为 $P_e(T_2)$, F 的产量为 $P_f(T_2)$, 因为 T_2 时 E_5 为限速酶, 故在 t 时间内由酶 E_5 催化产生的 E 只能有部分经酶 E_5 催化转变为 F , 另一部分则过剩。因此, 此时的终产物 x 的产量为 $P_x(T_2) = P_f(T_2) \leq P_e(T_2)$, 过剩的 E 为 $\Delta P_e(T_2) = P_e(T_2) - P_f(T_2)$ 。若以反应速率表示, 则为 $R_x(T_2) = R_f(T_2) \leq R_e(T_2)$ 。

当温度在 T_1 、 T_2 两点变动, 即在 T_1 、 T_2 各持续 $\frac{1}{2}t$ 时间时, 则可通过在不同的温度下交替利用在另一温度下的过剩量而使总的终产物产量增加, 即反应速率快。具体推导如下:

$$\textcircled{1} \text{ 当温度为 } T_1 \text{ 时, 经 } \frac{1}{2}t \text{ 时间, 如前面推导, 此时终产物的产量为 } P'_x(T_1) = \frac{1}{2} P_x(T_1) \\ = \frac{1}{2} P_e(T_1) = \frac{1}{2} P_f(T_1).$$

$$\textcircled{2} \text{ 当温度变为 } T_2 \text{ 后, 经 } \frac{1}{2}t \text{ 时间, 如前面推导, 此时终产物的产量为 } P'_x(T_1) = \frac{1}{2} P_x(T_2) \\ = \frac{1}{2} P_f(T_2). \text{ 同时, } E \text{ 的过剩量为 } \Delta P'_e(T_2) = \frac{1}{2} P_e(T_2) - \frac{1}{2} P_f(T_2).$$

$$\textcircled{3} \text{ 当温度再变回到 } T_1 \text{ 时, 此时的终产物产量不仅包括前面所得的 } \frac{1}{2} P_x(T_2) = \frac{1}{2} P_f(T_2)$$

还包括在 T_2 温度时, 该时间内酶 E_0 催化过剩的 $E(\Delta P'_x(T_2))$ 所得的 $\Delta P'_x(T_1) = \Delta P'_x(T_2)$, 故此时的终产物产量为: $P'_x(T_1) = \frac{1}{2} P_x(T_1) + \Delta P'_x(T_1) = \frac{1}{2} P_x(T_1) + \frac{1}{2} P_x(T_2) - \frac{1}{2} P_f(T_2)$ 。

合并②与③, 那么在整个时间内所产生的终产物 x 的产量为:

$$\begin{aligned} P'_x(T_1, T_2) &= \frac{1}{2} P_x(T_2) + \frac{1}{2} P_x(T_1) + \frac{1}{2} P_x(T_2) - \frac{1}{2} P_f(T_2) \\ &= \frac{1}{2} P_f(T_2) + \frac{1}{2} P_x(T_1) + \frac{1}{2} P_x(T_2) \\ &= \frac{1}{2} P_x(T_1) + \frac{1}{2} P_x(T_2) \end{aligned}$$

总的反应速率为 $R'_x(T_1, T_2) = \frac{1}{2} R_x(T_1) + \frac{1}{2} R_x(T_2)$

比较变温与恒温下的发育速率, 有:

在 T_1 、 T_2 两点变温下, 发育速率 $R_{var}(T_1, T_2) = \frac{1}{2} R_x(T_1) + \frac{1}{2} R_x(T_2)$ 。

$$\begin{aligned} \text{相应恒温下的发育速率为 } R_{con}(T_1, T_2) &= \frac{R_{var}(T_1) + R_{con}(T_2)}{2} \\ &= \frac{R_x(T_1) + R_f(T_2)}{2} \\ &= \frac{1}{2} R_x(T_1) + \frac{1}{2} R_f(T_2) \end{aligned}$$

因为 $R_x(T_2) \geq R_f(T_2)$, 所以 $R_{var}(T_1, T_2) \geq R_{con}(T_1, T_2)$, 可见, 变温促进了发育。

四、讨 论

1. 关于发育速率与温度关系研究的众多模型中, 从应用角度讲, 最适用的仍是线性模型, 从理论上说, 真正有前景的仍是建立在化学动力学与酶学动力学基础上的 Johnson、Hultin 和 Sharpe-DeMichel 模型。

2. 变温是否确实促进了变温动物的发育, 几十年来研究者得出了各种各样的结论。有的认为变温对发育有促进作用^[10, 11, 13], 有的认为变温对发育有抑制作用^[9] 有的认为与温度的变幅与取值范围有关^[12, 14, 16, 17]。但是, 这些实验结果一方面同研究者所选择的研究对象、实验方法有关, 另一方面, 也是更重要的一方面, 同研究者在比较变温与恒温下的发育速率

时, 恒温下的发育速率是取 $R_{var}(T_1, T_2) = R_{con}(\frac{T_1 + T_2}{2})$, 还是取 $R_{con}(T_1, T_2) =$

$[R_{con}(T_1) + R_{con}(T_2)]/2$ 有关。Dudwig 取前者, 并得出结论^[12]: 对于两点变温下的发育速率, a. 如果一点温度高于发育最适温度, 另一点温度介于阈值温度与最适温度之间, 则发育速率下降。b. 如果两点温度均介于阈值温度和最适温度之间, 则发育速率与恒温一致。c. 如果一点温度介于阈值温度与最适温度之间, 而另一点温度低于阈值温度, 则发育速率增加。实际上, 只要发育速率与温度的关系为 S 形曲线, 就必然得出这一结论, 如我们在文中所述, 由于相应恒温下的发育速率选择不当, 这一结论实际上并不真正反应变温的作用。

Harries 选择 $R_{con}(T_1, T_2) = \frac{R_{con}(T_1) + R_{con}(T_2)}{2}$, 得出结论^[13]: 在所有情况下, 变温都促进了发育。由于 $R_{con}(T_1, T_2)$ 选择正确, 其结论也就更有说服力。

而且, 我们分析 Mellors, Yeargan 的实验数据^[16, 17], 也发现, 对这些实验数据, 若取 $R_{con}(T_1, T_2) = R_{con}(\frac{T_1 + T_2}{2})$, 则变温是否促进了发育与温度的取值范围有关; 若取

$R_{con}(T_1, T_2) = \frac{R_{con}(T_1) + R_{con}(T_2)}{2}$, 则在所有的温度范围内, 变温都促进了发育。

3. 按照本文关于变温促进发育的酶学解释, 可以得出结论: 在所有温度条件下, 变温时的发育速率均大于相应恒温下的发育速率, 只是当只有一种酶对发育速率起控制作用时, 才等于相应恒温下的发育速率。

象昆虫这类变温动物, 由于长期处在变动的环境条件下, 其生理生化特性也就变得更为适应变动的环境, 而恒定的环境表现为不适。正如马世骏在变境成长理论中所指出的^[21], 对于昆虫来说, 由于自然环境经常变化, 使得历史环境形成的生态学特性与现时环境处于不断发生的矛盾之中, 正由于这些矛盾所给予的选择与锻炼作用, 使昆虫新的生态学特性得以形成, 并使得适合于变动环境的特性得以巩固下来。可见, 我们关于变温有利于个体发育的酶学解释, 也为马世骏的变境成长理论提供了酶学依据。

参 考 文 献

- [1] Stinner, R.E. et al 1974 An algorithm for temperature dependent growth rate simulation. *Can. Ent.* 106:519—524.
- [2] Logan, J.A. et al, 1976 An analytic model for description of temperature dependent rate phenomenon in arthropods. *Environ. Ent.* 5:1131—1140.
- [3] 王如松, 竺种雄, 丁岩钦 1982 昆虫发育速率与温度关系的数学模型研究. *生态学报* 2(1):47—57.
- [4] Hilbert, D.W. & Logan, J.A. 1983 Empirical model of nymphal development for the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). *Environ. Ent.* 12(1):1—6.
- [5] Johnson, F.H. & Lewin, I. 1946 The growth rate of *E. coli* in relationship to temperature, quinines and coenzyme. *J. Cell. Comp. Physiol.* 28:47.
- [6] Hultin, E. 1955 The influence of temperature on the rate of enzymic process. *Acta Chem. Scand.* 9:1700—1710.
- [7] Sharpe, P.J.H. & DeMichele, D.W. 1977 Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.* 64:648—670.
- [8] 伊藤嘉照 1975 (郭祥光译 1982), 动物生态学. 上卷 143页 科学出版社.
- [9] Headlee, T.J. 1914 Some data on the effect of temperature and moisture on the rate of insect metabolism. *J. Econ. Ent.* 7:413.
- [10] Shelford, V.E. 1927 An experimental investigation of the relation of the codling moth to weather and climate. III. *Nat. Hist. Sur. Bull.* 16:315.

- [11] Cook, W.C. 1927 Some effects of alternating temperatures on the growth and metabolism of cut worm larvae, *J. Econ. Ent.* 20:769.
- [12] Ludwig, D. & Cable, R. M. 1933 The effect of alternating temperatures on the pupal development of *Drosophila melanogaster* Meign, *Physiol. Zool.* 6:493—508.
- [13] Harries, F. H. 1943 Some effects of alternating temperature and exposure to cold on embryonic development of the pest leafhopper, *J. Econ. Ent.* 36(4):505—509.
- [14] Messenger, P.S. & Flitner, N. E. 1959 effect of variable temperature environments on egg development of three species of fruit flies, *Ann. ent. Soc. Am.* 52:191—204.
- [15] Kazuyoshi Miyashita 1971 Effects of constant and alternating temperatures on the development of *Spodoptera litura* F. (Lepidoptera:Noctuidae), *Appl. Ent. Zool.* 6(3):105—111.
- [16] Yeargan, K.V. 1983 Effects of temperature on developmental rate of *Trissolcus euschisti* (Hymenoptera:Scelionidae), a parasite of stink bug eggs, *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76(4):757—760.
- [17] Mellors, W.K. & Alleges, 1984 A. Comparison of constant and alternating temperatures for determining developmental rates of Mexican bean beetle eggs and pupae, *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77(1): 6—10
- [18] 费迪南德 1978 (王志美、何忠效、孟广震译 1980) 酶分子 198页 科学出版社.
- [19] Bernfeld, P. 1955 Amulases, α and β , *Methods in Enzymology* 1:149—158.
- [20] Hugget, A. St. G. & Nizon, D. A. 1951 Enzymic determination of blood glucose, *Biochem. J.* 66:12.
- [21] 马世骏, 1964, 昆虫种群的空间、数量、时间结构及其动态, 昆虫学报 13(1):38—55.

ENZYMOLOGICAL EXPLANATION FOR ALTERNATING TEMPERATURE ACCELERATING THE DEVELOPMENT RATE OF INSECT

Wang Zhixiang Chen Yonglin

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

The study on the relationship between the development rate of insect and temperature is reviewed in this paper. This paper suggests that the models based on chemical and enzymological kinetics can reveal the essence of the relationship between the development rate and temperature.

The discussions about how commenting on the effects of alternating temperature on development rate indicate: when comparing the development rate at alternating temperature with that at constant temperature, the development rate at constant temperature should be expressed as $R_{con}(T_1, T_2) = [R_{con}(T_1)/2 + R_{con}(T_2)]/2$ instead of $R_{con}(T_1, T_2) = R_{con}((T_1 + T_2)/2)$. When approaching the relationship between insect development rate and temperature, this paper suggests:

(1) Development rate is in fact the manifestation of the metabolic rate. In essence, it is determined by all biochemical reactions in insect body. Each reaction needs different enzymes.

(2) Different kinds of enzymes have different optimum temperatures, even if for the same insect. So, at different temperatures the enzyme which limits the de-

velopment rate is different. Development rate is in fact the comprehensive manifestation of the relationship between the all enzymes and temperature.

For metabolism chain $A \xrightarrow{E_a} B \xrightarrow{E_b} C \xrightarrow{E_c} D \xrightarrow{E_d} E \xrightarrow{E_e} F \xrightarrow{E_f} \dots \rightarrow X$, if temperature is constant, because enzyme E_c is rate limited enzyme at T_1 , the development rate $R_{con}(T_1) = R_c(T_1) = R_f(T_1)$, here, $R_c(T_1)$ and $R_f(T_1)$ are the producing rate of middle products E and F; while enzyme E_e is rate limited enzyme at T_2 , the development rate $R_{con}(T_2) = R_f(T_2) \leq R_c(T_2)$. If the temperature alternates between T_1 and T_2 in same interval, insect at one temperature can accelerate development by utilizing the accumulated middle products at the other temperature. That is, (1) when temperature is T_2 , the development rate $R_{var}(T_2) = \frac{1}{2}R_f(T_2) \leq \frac{1}{2}R_c(T_2)$. but the middle product E is partly accumulated; (2) when temperature changes to T_1 , because enzyme E_c can accelerate development by converting the accumulated product E at T_2 to F, the development rate $R_{var}(T_1) = \frac{1}{2}R_c(T_1) = \frac{1}{2}R_c(T_2) - \frac{1}{2}R_f(T_2)$. Thus, during the whole time (t), the development rate $R_{var}(T_1, T_2) = \frac{1}{2}R_c(T_1) + \frac{1}{2}R_c(T_2)$, while the development rate at corresponding onstant temperature is $R_{con}(T_1, T_2) = \frac{1}{2}R_c(T_1) + \frac{1}{2}R_f(T_2)$. Because $R_f(T_2) \leq R_c(T_2)$, we can conclude $R_{var}(T_1, T_2) \geq R_{con}(T_1, T_2)$.

Key words: alternating temperature, insect, development, enzymes.