

桃蚜、萝卜蚜发育速率在恒温 和变温下的变化规律研究

刘树生 孟学多

(浙江农业大学, 杭州)

摘 要

本文报道桃蚜 (*Myzus persicae*) 萝卜蚜 (*Lipaphis erysimi*) 在一系列恒温、变温下的发育速率, 结果表明: (1) 恒温下发育速率与温度关系遵循有上下限的 logistic 曲线; (2) 除了在恒温下随温度升高死亡率急剧增加、发育速率迅速下降的高温区 (桃蚜: $>28^{\circ}\text{C}$, 萝卜蚜: $>30^{\circ}\text{C}$) 外, 温度波动不改变发育速率与温度的函数关系; (3) 变温下, 在上述高温区内的发育速率仍基本按经典的 logistic 曲线随温度升高而上升, 但在同一温度下的发育速度又随停留时间延长而逐渐下降; 在恒温下只能完成部分虫期发育的低温区, 变温下发育速率亦接近经典的 logistic 曲线。文中根据上述结果提出了一个昆虫发育率在恒温和变温下变化规律的初步模型, 并发现文献中有大量的基本符合这一模型例证的。

关键词: 桃蚜, 萝卜蚜, 发育速率, 温度, 变化规律。

我们对杭州郊区桃蚜 (*Myzus persicae*)、萝卜蚜 (*Lipaphis erysimi*) 不全周期孤雌胎生型种群发育速率与温度的关系做了较为详细的研究, 本文利用有关结果对两种蚜虫发育速率在恒温 and 变温下的变化规律作一探讨。

一、试验材料和方法

以青菜作食料, 用新的叶子圆片法^[1]饲养, 测定了桃蚜和萝卜蚜 (每种蚜虫又包括有翅型和无翅型) 在14个恒温、15组交替变温、5组自然温度下出生至羽化为成蚜的发育历期及若虫期死亡率。恒温范围为6—37°C, 梯度2—3°C, 每一温度下每一种蚜虫的供试虫数为

表 1 自然温度下具体试验条件

Table 1 Actual experimental conditions under natural temperature regimes

编号	试验起止日期 (年·月·日)	平均温度 (°C)	温度幅度 (°C)	平均日最低温度 (°C)	平均日最高温度 (°C)	平均相对湿度 (%)
I	1985.12.2—1986.2.11	4.59	-5.0—18.5	1.68	8.90	78.88
II	1986.3.1—1986.4.1	9.86	0.6—23.0	6.54	14.57	81.42
III	1986.3.16—1986.4.10	11.32	3.3—24.8	8.60	14.79	89.80
IV	1986.4.14—1986.4.27	16.85	10.1—32.4	13.45	21.51	85.19
V	1986.6.20—1986.6.20	26.16	22.8—33.5	24.19	29.43	93.97

胡萃教授、程家安先生对初稿提出修改意见, 特此致谢。
本文于1987年3月17日收到。

85—185头不等。交替变温每一组合下的供试虫数为90—110头不等。恒温、交替变温下光照时间均为每天12小时，相对湿度均在70—90%之间。自然温度下的试验从初冬持续到翌年初夏，具体试验条件见表1。每一温度组合每一种蚜虫的供试虫数在64—115头不等。

二、结果与分析

1. 恒温下发育速率与温度的关系

两种蚜虫在恒温下平均发育历期与温度之间呈典型的双曲线关系（图1）。每一蚜虫在一个温度下发育历期都比较整齐，变异系数在6—9%之间。两种蚜虫能完成整个若虫期发育的温度范围有一定差异，桃蚜约为5—31℃，萝卜蚜约为7.5—35.5℃（图1）。

Davidson (1944) 提出用一种 logistic 型公式来描述恒温下平均发育速率（即发育历期的倒数） $V(T)$ 与温度 T 的关系，即

$$V(T) = K / [1 + \exp(a - bT)] \quad \text{模型 I}$$

这里 K 、 a 、 b 为常数。很明显，模型 I 未能反映出高温下平均速率下降的现象。若不考虑随温度上升死亡率迅速增加、发育速率急剧下降的高温区（桃蚜： $>28^\circ\text{C}$ ；萝卜蚜： $>30^\circ\text{C}$ ），则模型 I 对恒温数据拟合得很好（表2，图1）。表2中的及以下所有曲线方程的参数

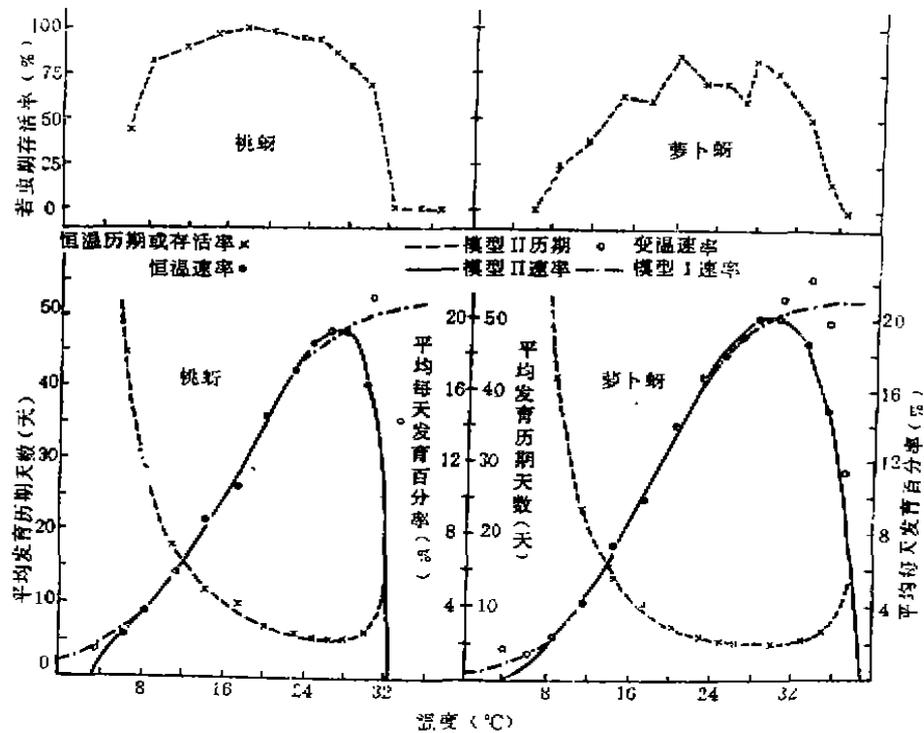


图1 上半图：两种蚜虫恒温下若虫期存活率。
下半图：桃蚜无翅型、萝卜蚜无翅型发育速率与温度的关系，点为实测值，
线为两个模型推算值，注意两个模型重合的范围。

Fig.1 Top, Percent survival during nymphal development of the two aphids.
Lower, The relationships between temperature and development rate in apterae of *Myzus persicae*
and *Lipaphis erysimi*, dots are observed values, while the lines are estimates of two models.

表 2 模型 I 拟合恒温下发育速率与温度关系的参数迭代终值及残差均方根

Table 2 Parameter values of model I describing the relationships between temperature and development rate under constant temperatures

蚜虫	翅型	温度范围 (°C)	K	a	b	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (\hat{V}_i - V_i)^2}{N-1}}$
桃蚜	有	6—28	19.1576	3.4431	0.2006	0.4455
	无	6—28	21.1106	3.3486	0.2026	0.4398
萝卜蚜	有	8—30	21.6348	3.7834	0.1994	0.1878
	无	8—30	21.5742	3.9289	0.2229	0.2914

终值均用Marquardt阻尼最小二乘法迭代获得。

为了能模拟高温下平均速率下降的现象,近半个世纪许多学者作过努力,提出了不少经验或理论模型^[2-3]。我们将王如松等和Wagner等提出或提及的多个模型对四组恒温数据进行了拟合,结果以王如松等提出的有下、上限的logistic曲线拟合效果最好。这一模型的表达式为

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

模型 II

其中 K 高温下的潜在饱和发育速率

r 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_0 最适发育温度

δ 低、高温边界层的宽度

参数迭代终值及模拟结果见表 3、图 1。可见这一模型比较确切地反映了在能生存的整个恒温范围内发育速率与温度的关系。

表 3 模型 II 拟合恒温下发育速率与温度关系的参数迭代终值及残差均方根

Table 3 Parameter values of model II describing the relationships between temperature and development rate under constant temperatures, all data included.

蚜虫种型	T_L	T_H	T_0	K	r	δ	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (\hat{V}_i - V_i)^2}{N-1}}$
桃蚜有翅	1.4073	33.1721	19.9595	24.10	0.18474	2.3202	0.2103
桃蚜无翅	2.7727	32.6143	18.0943	24.10	0.17561	1.8977	0.2982
萝卜蚜有翅	3.5000	37.7488	20.0467	23.90	0.17376	2.5917	0.2214
萝卜蚜无翅	3.5000	38.8520	19.6024	26.50	0.16953	4.0313	0.2732

2. 交替变温下发育速率与温度的关系

将交替变温下的数据与恒温下的数据进行比较,结果表明在日平均温度相同时,低温范围变温下发育比在恒温下快,中温范围两者接近,高温范围则变温下发育比恒温下慢(参见表 4 最后两栏)。考虑到恒温下发育速率与温度的 S 型曲线关系,只要温度交替不显著地改

变这一关系,上述现象是一种必然结果。

因此,要确定温度交替是否改变了发育速率与温度的关系,需要根据已确定的恒温速率曲线(模型Ⅱ)积分计算各变温下的日平均发育百分率,然后与实测值进行比较。由于恒温下实测值与曲线并不完全重合,而交替变温试验也是在恒温箱内进行,故在积分计算中考虑了这种误差。积分比较的结果表明,在6—27℃范围内,两种蚜虫在交替变温下的日平均发育百分率均在根据模型Ⅱ速率曲线推算值的±3.5%以内(表4,处理2—7℃),且每一蚜虫的这种差异未表现出任何明显的规律,再考虑试验误差,可以认为在上述温度范围内温度交替未改变发育速率与温度的函数关系。但超出上述温区,两种蚜虫在变温下的日平均发育百分率均比模型Ⅱ速率曲线推算得快(表4)。

表4 桃蚜、萝卜蚜在交替变温下平均每日发育百分率与两个模型积分值及日均温相等的恒温下速率的差异⁽¹⁾

Table 4 The percentage differences between average percent development per day under alternating temperature regimes and (1) values obtained by integrating temperature effects with models I and II, and (2) the values observed under constant temperatures which the same daily mean temperatures as the alternating regimes.

处理编号	温度组合			与模型Ⅱ积分值的差异(%)				与模型Ⅰ积分值的差异(%)				与日均温相等的恒温下速率的差异%	
	温度(℃)	时间(h)	日平均温度(℃)	桃蚜有翅	桃蚜无翅	萝卜蚜有翅	萝卜蚜无翅	桃蚜有翅	桃蚜无翅	萝卜蚜有翅	萝卜蚜无翅	桃蚜无翅	萝卜蚜无翅
1	3.5—17.5	12:12	10.50	-0.04	-6.44	+4.10	+2.77	+10.20	+1.65	+15.80	+18.91	+23.55	+54.15
2	6.0—14.7	12:13	10.35	+4.31	+3.68	-0.30	+2.47	+2.40	+5.67	+2.32	+2.79	+16.56	+22.34
3	8.1—14.7	12:12	11.40	+5.94	-5.77	+0.51	+2.06	+3.12	+5.30	+0.36	-1.43	+9.52	+9.11
4	8.1—20.5	12:12	14.30	-0.76	+2.18	-1.17	+0.48	-3.00	+3.47	+0.08	-0.84	+12.67	+15.83
5	11.2—23.1	12:12	17.15	+2.74	-0.69	+0.00	-1.54	-0.06	-0.65	-1.50	-0.75	+3.26	+3.14
6	14.0—26.8	12:12	20.40	+3.36	+4.44	-2.95	+0.93	+1.14	+3.36	-3.44	-0.22	-0.76	-5.68
7	17.2—23.1	12:12	20.15	-3.69	-2.37	+4.30	+1.56	-1.76	-2.32	+3.20	+3.19	-3.45	+2.52
8	20.0—30.4	18:6	22.60	+3.90	+1.00	+1.04	-1.31	+9.88	+11.26	+0.79	+1.75	-3.50	-3.31
9	19.8—30.4	12:12	25.10	+0.42	-5.39	-8.40	+3.84	+12.52	+16.27	-0.15	+4.38	-11.02	-4.46
10	20.0—33.2	18:6	23.30	-5.25	-11.17	+2.38	+2.79	+40.91	+33.07	+12.07	+6.32	-17.36	-5.57
11	19.8—33.2	12:12	26.50	-19.93	-27.22	+4.73	+4.35	+100.94	+85.94	+12.81	+8.72	-32.39	-9.79
12	20.0—35.1	18:6	23.78	-12.11	-27.62	—	-2.62	+9.80	+11.23	—	+7.30	-33.66	-12.27
13	19.8—35.1	12:12	27.45	—(2)	-45.11	—	-16.30	—	+36.49	—	+1.45	-54.76	-26.53
14	20.0—37.0	18:6	24.25	=(3)	—	—	-16.86	—	—	—	+2.79	—	-26.32
15	20.0—37.0	12:12	28.50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

(1) 差异是分别以积分值及日均温相等的恒温下速率为基数计算的,故正值示实测速率为快,负值为慢。

(2) 该温度组合下没有这一类型的个体。

(3) 该温度组合下全部在若虫期死亡。

在其它试验中曾把两种蚜虫连续饲养在3—4℃恒温下,发现它们均能完成部分虫期的发育。而模型Ⅱ速率曲线将3.5℃作为萝卜蚜的最低临界发育温度,这表明模型Ⅱ确实低估了蚜虫在3.5℃下的发育。

为了明确高温下温度交替使发育速率加快的途径,比较了不同恒温下各龄发育历期的相对长度及各龄发育速率变化的趋势。结果表明,每一蚜虫在其整个若虫期的日平均发育速率随温度升高而下降的高温区内(图1),2、3、4龄的相对历期比中低温区内的长(表5)。

表 5 两种蚜虫在适宜恒温范围各龄期相对长度及其与高恒温下各龄期相对长度比较

Table 5 The relative development durations of the four nymphal instars of *Myrus persicae* and *Lipaphis erysimi* respectively

龄期	桃 蚜			萝 卜 蚜				
	6—27℃ 平均±标准误	30.0℃	33.0℃ ⁽¹⁾	8—28℃ 平均±标准误	33.0℃	35.1℃	35.1℃ ⁽¹⁾	37.0℃ ⁽¹⁾
1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
2	1.01±0.056	1.00	1.15**	0.95±0.034	1.02*	1.23**	1.21**	1.79**
3	1.05±0.060	1.20**	1.42**	0.94±0.033	1.10**	1.30**	2.73**	
4	1.36±0.095	1.56*		1.25±0.051	1.48**			

(1) 只能完成部分虫龄发育的个体; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

在整个若虫期平均发育速率开始下降的温度下(桃蚜30℃,萝卜蚜33℃),1龄的发育速率并未下降或还有所上升。这些现象表明,一种蚜虫在高温区内任一温度下的发育速率随持续时间延长而逐渐下降。而在交替变温下昆虫每天只在高温下待一定的时间又回到适温下,可以肯定它们处在高温下时的发育速率比连续处在该温度下的平均速率要快。

如果假定在变温下当昆虫处在6—27℃的范围内所表现出的发育速率仍如模型Ⅱ速率曲线所示,则可推算在各极端温度下的发育速率⁽⁴⁾。例如,桃蚜有翅型在3.5—17.5℃温度组合下,平均每天发育5.5279%,根据模型Ⅱ速率曲线计算,在17.5℃下12小时可发育4.5589%,由此可推算在3.5℃下一天发育1.9397%。推算结果如表6及图1的变温速率所示(图1中高温组合仅包括每天6小时在高温下的数据)。由于这种推算把试验误差全部归属于温度组合中的低温或高温一端,故算得的具体速率值仅供参考。但结果清楚地表明,交替变温下的发育速率比较接近模型Ⅰ曲线,另则,在高温下的发育速率随每天持续的时间延长而下降,温度越高,下降幅度越大,这与上面分析的结果一致。

表 6 桃蚜、萝卜蚜在交替变温下所表现出的在极端温度下的日平均发育速率(根据外推法估算的值)

Table 6 Average % development per day of *M. persicae* and *L. erysimi* under extreme temperatures in alternating temperature regimes, values obtained by extrapolation.

处理编号	组合中低温 或高温℃	时 (h)	桃 蚜		萝 卜 蚜	
			有 翅	无 翅	有 翅	无 翅
1	3.5	12	1.9379	1.5533	1.4856	1.7503
8	30.4	6	10.6778	21.1623	20.0606	21.0417
9	30.4	12	17.0223	19.1622	21.6845	21.4415
10	33.2	6	15.1506	14.1424	24.2760	22.1279
11	33.2	12	12.2671	12.0834	21.6845	21.1386
12	35.1	6	3.4519	3.8911	—	19.0830
13	35.1	12	—	3.4834	—	15.3782
14	37.0	6	—	—	—	11.9745

由于模型Ⅱ低估了交替变温下昆虫在极端温度下的发育速率,我们又根据模型Ⅰ速率曲线积分计算出各较低、较高变温下的日平均发育百分率,再与实测值比较。结果表明,桃蚜在3.5—30.4℃、萝卜蚜在3.5—33.2℃内两者差异均在±7%以内(表4)。温度再增高,差异增大,不过上面的分析已表明,差异会随高温下停留的时间缩短而减小。

3. 自然温度下发育速率与温度的关系

为了检验两个模型对自然温度下发育速率与温度关系的代表性，将 5 次自然温度试验中两种蚜虫不同翅型个体的羽化进度与两个模型预测值进行了比较，结果见图 2。

图 2 中两个模型预测的羽化进度参照 Wagner 的方法计算。在桃蚜和萝卜蚜中，各翅型的群体平均发育百分率 x 与羽化百分率 y 均呈曲线关系，用 Weibull 函数

$$y = 1 - \exp[-((x - \alpha)/\beta)^r]$$

(式中 α 、 β 、 r 为常数) 进行拟合，残差均方根均 ≤ 0.10 。

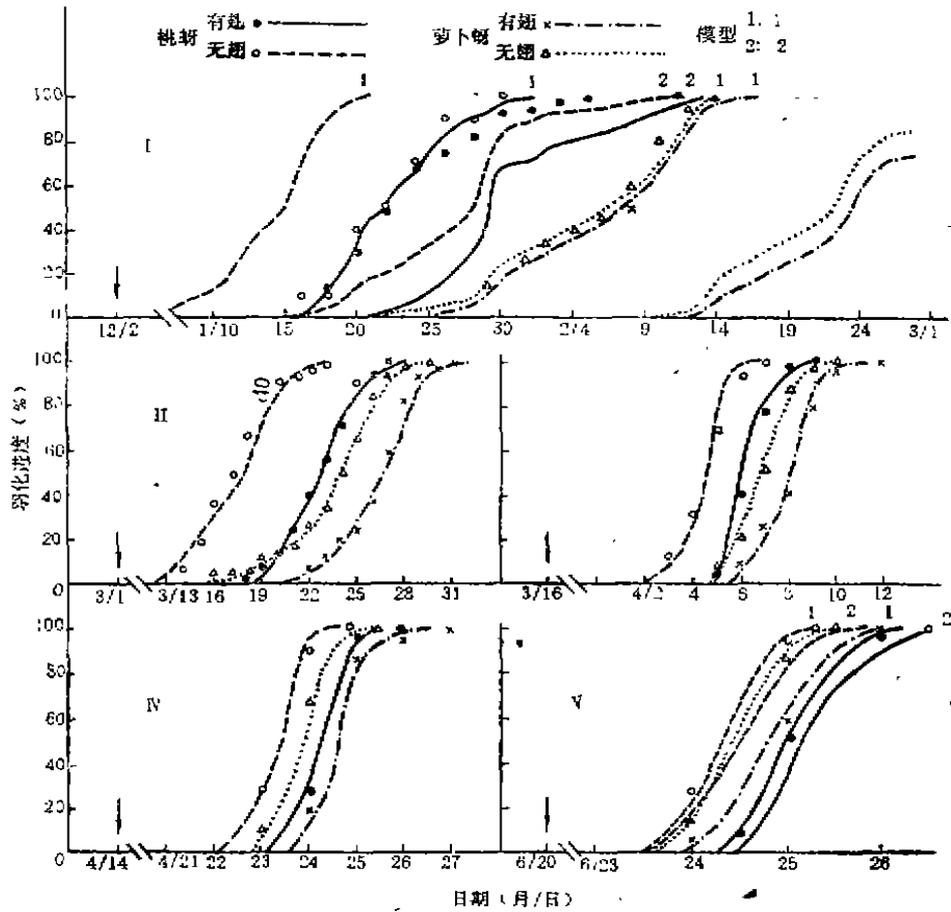


图 2 桃蚜、萝卜蚜在 5 组自然温度下的羽化进度与两个模型预测进度的比较
箭头示各试验开始日期。点为实测值，线为模型预测值。对于试验 I、II、IV 及试验 V 中的萝卜蚜，两个模型预测值一致

Fig. 2 The occurrence of adult emergence of *M. persicae* and *L. erysimi* under five natural temperature regimes.

Dots, observed percentages, lines, predicted with two different forms of logistic curve.

从图 2 可见，对于桃蚜当温度在 5—24℃ 之间，对于萝卜蚜当温度在 5—31℃ 之间，两个模型的预测结果与实测值均无显著差异 (χ^2 检验, $P > 0.05$)。但超出上述温区，实测值与模型 I 的预测值除处理 I 中桃蚜无翅型外仍无显著差异，但与模型 II 的预测值在低温下已明显地分离，在高温下差异显著 (χ^2 检验, $P < 0.05$)。

三、讨 论

上述桃蚜、萝卜蚜发育速率与温度的关系在恒温和变温下的异同可归纳如图3。在B-C温区内,恒温下可完成整个阶段的发育,除了在靠近B点的温度下,存活率均较高,发育速率在这一温区基本呈直线上升,且温度波动不影响发育速率与温度的函数关系。在A-B范围内,恒温下只能完成部分虫期的发育。但若交替处在这一温区与B-C温区,仍可完成整个阶段的发育。当温度超过C时,若每天只短期地处在这一温区然后又回到低于C的温度,则在C-D范围内的发育速率仍随温度上升而加快,但随着在该温区内持续时间延长,超过一定的时间(其长度一般依温度升高而缩短)就逐步下降, C-D温区内恒温下的发育速率就是这种不断变化着的速率的平均值,一般表现为随温度升高开始基本不变然后急剧下降。另外,恒温下当温度超过C时死亡率迅速增加。

在自然界,温度的日夜波动是逐步上升和下降的,故瞬时发育速率随温度的变化与模型I比较接近,这在本研究中已得到证实。尽管在变温下当每天最高温度达到点D附近时,瞬时发育速率也会随温度升高而下降,但在自然界昆虫是很少连续处在这种温度条件下的,它们会以迁飞或滞育等方式逃避这种不良环境。因此,我们认为,对于预测和模拟昆虫在自然温度下的发育进展,模型I一般均能给出满意的结果。

查阅或重新分析文献中的有关数据表明,图3所示的各种现象在昆虫中广泛存在。例如,澳洲羊皮绿蝇(*Lucilia cuprina*)和苦苣菜蚜茧蜂(*Aphidius sonchi*)在上述三个温区内的各种反应与桃蚜、萝卜蚜的基本一致。值得注意的是,澳洲羊皮绿蝇在恒温下当温度高于30°C时日平均发育速率就不再增快,而自然变温下的发育速率则随温度上升至35°C后才急剧下降。有关在B-C温区内温度波动不改变发育速率与温度的函数关系的例证,除上述两种外还有许多种昆虫在文献中有报道。

另一方面,文献中也有一些和上述现象不一致的报道。例如,马铃薯甲虫在变温下时,在C-D温区内的瞬时发育速率虽然比恒温下的明显要快,但却不依持续时间产生变化^[5]。(Logan等,1985)。正如Beck(1983)所提出的,不同昆虫种所具有的发育速率控制机制(如速率控制酶)对温度变化的反应可能不同,故发育速率与温度的关系在所有昆虫中不完全一致是可以预料的^[6]。

值得强调的是,在比较恒温和变温下的发育速率方面,文献中已有许多“变温可加速或减慢发育”的记载。但绝大多数这种记载是根据变温下的日平均发育速率和与变温组台日均

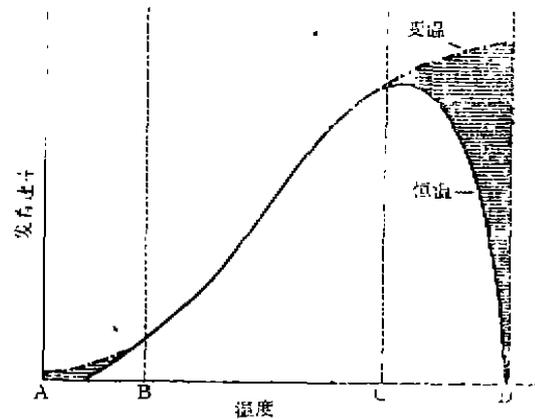


图3 昆虫在恒温、变温条件下发育速率与温度关系的模式图
阴影部分示两种条件下的差异。

Fig. 3 A model depicting the relationships between temperature and rate of development under constant (continued line) and fluctuating (dotted line) temperatures.

温相等的恒温下日平均发育速率的比较^[7-8]。如前所述, 只有当温度与发育速率呈直线关系和温度波动不改变任一温度下的瞬时发育速率这两者都成立时, 上述两种条件下的日平均发育速率才会一致。为了避免混淆, 今后有必要区别: “每单位时间发育百分率”和“瞬时发育速率”, 在比较变温下和恒温下的日平均发育速率时, 必须明确它们之间的差异是由发育速率与温度间的曲线关系引起的, 还是温度波动确实改变了瞬时发育速率与温度的关系。

有关桃蚜、萝卜蚜发育速率变化规律的生化基础尚不明了。Sharpe曾对控制变温动物发育速率的机制作过推测^[8]。他们认为速率控制酶有三种可互相转换的能级状态, 即中温下占优势的活动性状态和分别在低、高温下占优势的两种非活动性状态。每种状态下发育速率与温度均有其固定的函数关系。这显然与桃蚜、萝卜蚜所表现出的规律是不符的。因此, 对Sharpe等人提出的发育速率控制机制, 很有必要进行更广泛的验证。

参 考 文 献

- [1] 刘树生, 1987, 介绍一种饲养蚜虫的方法——新的叶子圆片法, 昆虫知识 24: 113—115.
- [2] 王如松, 兰仲雄, 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.
- [3] Wagner T.L. et al., 1984, Modelling insect development rates, a literature review and application of a biophysical model, *Ann. ent. Soc. Am.* 77:208—225.
- [4] Liu Shu-sheng and R.D.Hughes, 1984, The relationships between temperature and rate of development in two geographic stocks of *Aphidius sonchi* in the laboratory, *Entomol. exp. appl.* 38:231—238.
- [5] Logan, P.A. et al., 1985, Temperature-dependent development and feeding of immature Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae), *Environ. Entomol.* 14:275—283.
- [6] Back, S.D., 1983, Insect thermoperiodism, *Ann. Rev. Entomol.* 28:91—108.
- [7] Hagstrum, D.W. and W.R.Hagstrum, 1970, A simple device for producing fluctuating temperatures, with an evaluation of the ecological significance of fluctuating temperatures, *Ann. ent. Soc. Am.* 83:1385—1389.
- [8] Baker, C.R.B., 1971, Egg and pupal development of *Spilosoma lubripeda* in controlled temperatures, *Entomol. exp. appl.* 14:15—22.
- [9] Sharpe, P.J.H. et al. 1977, Reaction Kinetics of poikilotherm development, *J. theor. Biol.* 64:649—670.

THE CHANGE PATTERN OF DEVELOPMENT RATES UNDER CONSTANT AND VARIABLE TEMPERATURES IN *MYZUS* *PERSICAE* AND *LIPAPHIS ERYSIMI*

Liu Shusheng Meng Xueduo

(Department of Plant protection, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou)

The development rates of *Myzus persicae* and *Lipaphis erysimi* were determined under a series of constant, alternating and natural temperature regimes. The

results showed that (1) the relationships between temperature and development rate under constant conditions follow a logistic curve with lower and upper boundary; (2) except at high temperature range (for *Mpersicae*, $>28^{\circ}\text{C}$, for *L.erysimi*, $>30^{\circ}\text{C}$) where under constant conditions mortality increased and development rate decreased rapidly, temperature fluctuations did not change the functional relations between temperature and rate of development; (3) under fluctuating temperatures, the development rates within the high temperature range defined above still increased with temperature following the simple logistic curve, but the rate at a given temperature declined with time; at low temperatures where under constant conditions only partial development was possible, the rates under fluctuating temperatures also followed the simple logistic curve. Based on the results, a preliminary model has been formulated depicting the change pattern of development rates of insects under constant and variable temperatures, and a survey of the relevant literature demonstrates that the change pattern of development rates in most of the examples examined conforms to the model proposed.

Key words: *Myzus persicae*, *Lipaphis erysimi*, development rate, temperatures, change pattern.