

昆虫发育历期分布的模拟研究*

刘树生 孟学多

(浙江农业大学, 杭州)

摘 要

昆虫种群内个体发育速率上的差异是它们生长发育过程中的基本特征之一。本文评论了几种模拟昆虫发育历期分布的方法, 介绍了昆虫发育历期分布的“同形性质(Same shape-property)”, 并以桃蚜和萝卜蚜为例具体阐述了“同形性质”在昆虫种群发育历期分布模拟中的应用。结果表明, 这一方法简便易行, 效果良好, 适用于自然温度下种群发育进度的预测和模拟。

关键词: 昆虫, 发育历期, 模拟。

昆虫种群内个体间发育速率上的差异是它们生长发育过程中的基本特征之一。要正确预测或模拟种群的整个发生过程, 如某一虫态的始见期、始盛期、高峰期、盛末期, 或某一时刻发育到某一虫态的个体比例等等, 必须考虑这一特征。

本文首先评论几种模拟昆虫发育历期分布的方法, 然后介绍昆虫发育历期分布的“同形性质(Same shape-property)”, 最后以桃蚜和萝卜蚜孤雌胎生型为例具体阐述“同形性质”在昆虫种群发育历期分布模拟中的应用。

一、几种模拟方法的评述

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或理论公式^[1]。但这些公式大多基于种群在一系列恒温下的平均发育速度(即平均发育历期的倒数), 未考虑个体间的差异。事实上, 同一恒温下饲养的个体常发育快慢不一, 形成一个发育历期(或发育速率)的分布(如图1)。发育历期是一个连续随机变量, 但由于试验只能定时观察, 故将其作为离散随机变量处理。试验中观察间隔的长短决定所得频率分布的精度。将观察间隔作为组距, 并假定每一组区间内的频率均匀分布, 将这些组值及频率进行加权计算得到平均发育历期。如图1所示, 昆虫发育历期的分布一般是正偏斜型, 而发育速率的分布则趋于对称^[2,3]。

我们可以用不同的方法把种群内个体间这种差异考虑到预测和模拟中去。基本的步骤包括: (1)选择变量, 即历期或速率; (2)确定频率分布的模拟形式; (3)确定描述频率分布的函数公式; (4)将函数公式结合到种群模型中去。

Monte Carlo法利用拟随机数来计算种群内个体的发育历期^[4]。概括地说, 每次选择的拟随机数代表一个累计概率值。有了这一概率值, 就可通过依试验数据确定的累计发育概率函

* 胡萃教授、高祖训副教授提供部分试验设备, 中国科学院动物所丁岩钦研究员、本校程家安先生对初稿提出修改意见, 在此一并致谢。

本文于1987年4月8日收到。

数估算出任一个体的发育历期。此法明显的缺点是需要存贮单元多, 计算费时, 难以应用。

Stinner等、Logan等提出了一种经验法^[6, 8]。这种方法概括起来分为三步: (1) 确定种群在各恒温下10%、50%、90% (这些百分率可另定) 的个体完成发育的历期, 将这些历期转换为发育速率, 用一曲线公式分别拟合各个百分率的发育速率与温度的关系; (2) 利用上述求得的各个曲线公式积分计算自然条件下10%、50%、90% 个体完成发育的日期; (3) 应用一个经验公式来拟合第二步获得的日期与累计发育相对频率值, 从而获得一个发育历期累计相对频率的连续分布。但此法明显的缺陷是, 首先, 恒温下的试验数据往往不能直接提供各个百分率个体完成发育的具体历期, 故需要从数据中估出, 而这在相对观察间隔较长时 (如高温下) 常会有较大的误差。其次, 此法需要拟合并应用多个发育速率与温度的曲线公式, 计算上比较繁琐。另外, 当短期内温度波动较大时, 很难找出一个适当的函数来描述发育历期累计相对频率的连续分布。

Sharpe等和Curry等通过对变温动物发育速率的控制机制的研究, 提出了昆虫发育历期分布的“同形性质”。这一发现使昆虫发育历期分布的模拟方法有了新的进展^[2, 3]。

Sharpe等和Curry等通过对变温动物发育速率的控制机制的研究, 提出了昆虫发育历期分布的“同形性质”。这一发现使昆虫发育历期分布的模拟方法有了新的进展^[2, 3]。

二、“同形性质”及其在发育历期分布模拟中的应用

Sharpe等根据昆虫的许多特征 (例如头宽、翅展、体重等等) 都是对称分布的现象, 假定昆虫种群发育速率控制酶的分布对称于遗传上决定的某一平均浓度, 由此导致发育速率的对称分布, 而发育历期的正偏斜分布是这一对称分布转换后的一种必然结果^[2] (参见图1)。由于速率控制酶的分布是种的遗传特性, 故同一种群在

不同恒温下的发育速率分布形式、个体间相对差异应为一一致。Sharpe等比较了墨西哥棉铃象 *Anthonomus grandis* 和棉跳盲蝽 *Pseudatomoscelis seriatus* 各自在不同恒温下的发育速率分布^[2], 发现每一昆虫的变异系数基本不随温度变化。我们对桃蚜、萝卜蚜各自的发育速率分布进行了类似的比较, 结果和他们的相似 (如表1)。由于发育历期只是发育速率的一种转换形式 (倒数), 故发育速率分布的内在一致性必然导致发育历期分布的内在一致性。因此, 只要取一个常态化的相对历期消除温度的影响, 如以各温度下每一组个体的发育历期除以所在温度下所有个体的加权平均发育历期作为常态历期, 同一种群在不同恒温下的发育历期分布必然趋于一致 (参见图2)。这就是所谓昆虫发育历期分布的“同形性质”^[3]。

在实践中, 许多因子使得根据试验数据计算出的不同温度下的常态历期相对频率分布很

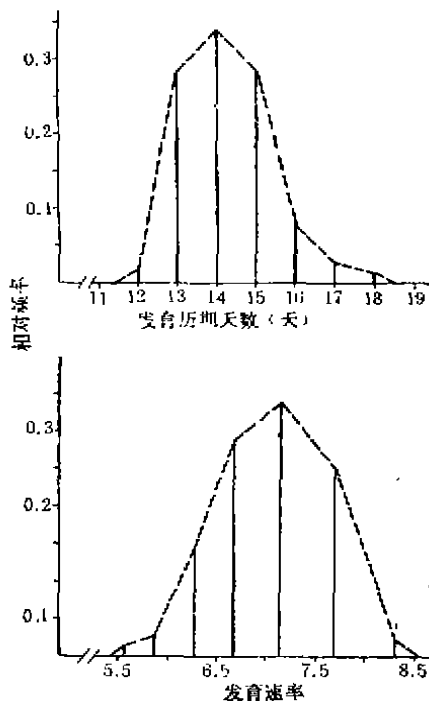


图1 桃蚜有翅型 (共133头) 在14.3°C下发育历期和发育速率 (1/历期天数) 的相对频率分布

Fig.1 Distributions of relative frequency of development times (upper) and development rates (lower) of alate *Myzus persicae* under 14.3°C

少完全一致。例如，不同温度下的观察间隔的相对长度往往不一，这必然导致分布型的差异。样本大小影响数据的精度，进而影响分布型。另外，在不利的温度条件下由于个体间对极端温度的忍耐能力不一而往往出现选择死亡，使发育历期的差异减小⁽⁷⁾。但经验表明，只要样本大(一般每一温度下100头以上)，观察的间隔适当，不同温度下的常态历期相对频率分布一般是很相似的。

我们可以通过累计发育相对频率分布的形式来利用“同形性质”模拟昆虫发育历期的分布。由于昆虫的发育速率随温度变化，一个种群在不同温度下的累计发育相对频率分布互相分离。但根据“同形性质”将历期常态化后，这些分布就会相互重合(图2)，然后就可选择一个适当的经验公式来拟合常态历期的累计相对频率分布。根据Wagner等⁽⁸⁾和我们的尝试，下列三个参数的Weibull函数一般拟合效果比较满意，即

$$F(x) = 1 - \exp\{-[(x - \gamma) - \eta]^\beta\}$$

其中： $F(x)$ 常态历期 x 时完成发育的个体比例(0—1)

γ, η, β 为常数。

现在的问题是如何确定变温下任一时刻的常态历期 x 。如前所述，在任一恒温条件下：

$$\text{常态历期} = \frac{\text{每一组个体发育历期}}{\text{平均发育历期}}$$

由于完成某一阶段发育所需的热量输入(温度×时间)是一常量，故实际上，

$$\text{常态历期} = \frac{\text{每一组个体完成发育时的累计热量输入}}{\text{所有个体完成发育平均所需热量}}$$

显然，常态历期就是一批同时出生(或同时进入某一发育阶段)的个体平均已接受的总热量与完成任一给定阶段发育平均所需热量的比值，是平均发育进度的一种描述形式。在建立发育速度与温度的函数关系时，将平均发育历期的倒数作为发育速率，这实际上是将完成该阶段发育平均所需热量视作1进行计算。因此在变温条件下，只要按照平均发育速率与温度的函数公式依次积分并累计，任一时刻的累计值就是从开始到当时的累计热量输入与平均所需热量的比值，即常态历期 X 。有了常态历期，就可根据拟合的Weibull函数计算出完成发育的个体比例。由上述可见，对种群内不同时间出生(或不同时间进入某一发育阶段)的个体，得分批计算各自的常态历期，然后计算每批个体中完成特定阶段发育的比例，最后累计出整个种群内完成特定发育阶段的比例⁽⁹⁾。注意，在把不同温度下的相对频率分布常态化时，也可以中位历期(或其它值)作为常态参数，即以每一组个体的发育历期除以所在温度下中位历期作为常态历期。但需注意平均发育速率与温度的函数公式也必须是以中位历期的倒数建立的，使两者统一，作出正确的计算。

三、例证研究

1. 桃蚜、萝卜蚜发育历期分布的模拟

我们最近详细观察了桃蚜的有翅型和无翅型、萝卜蚜的有翅型和无翅型在一系列恒温下从出生至羽化为成蚜的发育历期，表1给出了桃蚜有翅型在不同温度下的发育速率平均值、标准差和变异系数由表1可见发育速率的离散度基本一致，其所表现出的随温度上升而增大

表 1 桃蚜有翅型在恒温下的发育速率
(平均每天发育%)

Table 1 Mean, standard deviation and percent deviation of development rates of alate *Myzus persicae* under constant temperature³

温度(℃)	虫数	均速率	标准差	变异系数
6.2	50	1.986	0.1342	6.7561
8.3	100	2.946	0.2026	6.8789
11.3	113	4.643	0.2748	5.9182
14.3	133	7.013	0.5281	7.5303
17.3	118	8.937	0.7102	7.9467
20.1	101	12.453	0.9869	7.9251
22.8	88	14.706	1.2959	8.8121
24.7	69	16.103	1.2972	8.0561
26.5	46	17.094	1.6162	9.4647
平均 = 7.6976				

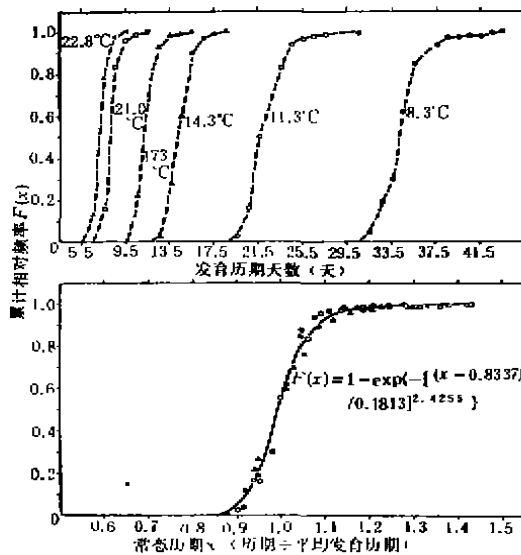


图 2 桃蚜有翅型在 6 个恒温下的发育历期和常态历期累计相对频率分布

Fig.2 Distributions of cumulative relative frequency of development times(upper)and normalized development times (lower) of alate *Myzus persicae* under six constant temperatures

的现象可能是由于观察间隔的相对长度在高温下较长所致(不同温度下都是每天定时观察一次)。桃蚜无翅型和萝卜蚜的有翅型及无翅型的情况都与此相似。

我们按照上面的方法,计算出各型在不同温度下的常态历期累计发育相对频率,结果表明,除了在死亡率很高的极端温度下(如桃蚜有翅型在 6.2℃下)和相对观察间隔过长的高温下(如桃蚜的 24—27℃,整个羽化期只观察了 2—3 次),同一种型的所有分布十分相似(如图 2)。弃去那些因死亡率高、相对观察间隔过长或样本太少的数据,然后用 Weibull 函数拟合每一种型的累计相对频率,参数迭代终值及拟合效果见表 2、图 2。

表 2 的结果表明,无论是以平均历期或中位历期作为常态参数,各个种型的累计发育相对频率的分布均服从于 Weibull 函数。这从统计上证实了这两种蚜虫发育历期分布上的“同形性质”。Wagner 等对 16 种昆虫不同发育阶段的发育历期数据进行了相似的分析,结果与上述一致^[8]。以中位发育历期作为常态参数,常态历期的频率分布更趋于一致。这是因为中位历期不受极端值的影响,且以中位历期作为常态参数使得所有分布在累计相对频率为 0.5 这一点上重合。以平均历期作为常态参数,效果也很好。这说明完全可以用平均发育历期的倒数作为平均发育速率,然后建立发育速率与温度的函数关系,再结

合上述累计发育相对频率的模拟,计算昆虫在自然条件下的发育进度。

2. 桃蚜、萝卜蚜种群在自然温度下发育进度的模拟

我们根据桃蚜、萝卜蚜在不同温度条件下的平均发育历期,发现它们的发育速率(平均每天发育%) $V(T)$ 和温度 T 的关系遵循 logistic 曲线:

$$V(T) = \frac{k}{1 + e^{a-bT}}$$

式中 k 、 a 、 b 为常数。然后以 Marquardt 阻尼最小二乘法拟合每一种型上述曲线关系。表 3 列

表 2 用Weibull函数拟合桃蚜、萝卜蚜在多个恒温下常态历期 x 与累计相对频率 $F(x)$ 关系的参数迭代终值及残差均方根

Table 2 Parameter values of a cumulative Weibull function describing the relationships between normalized development time and the cumulative relative frequency of complete development

蚜虫 种型	个数	温度 范围 ℃	数据 对数 (N)	以平均历期作为常态参数				以中位历期作为常态参数			
				γ	η	β	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (F(x_i) - \hat{F}(x_i))^2}{N-1}}$	γ	η	β	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (F(x_i) - \hat{F}(x_i))^2}{N-1}}$
桃有	6	8—23	45	0.8337	0.1813	2.4255	0.0621	0.8266	0.1981	2.7024	0.0527
桃无	8	11—23	32	0.1553	0.8721	11.6316	0.1026	0.7644	0.2614	3.5961	0.0732
萝有	6	11—23	35	0.7581	0.2625	3.2920	0.0369	0.7149	0.3125	3.8745	0.0317
萝无	7	11—23	42	0.5249	0.4997	6.4152	0.0483	0.6698	0.3605	4.3930	0.0535

出了参数迭代终值和残差的均方根，可见拟合程度很高。

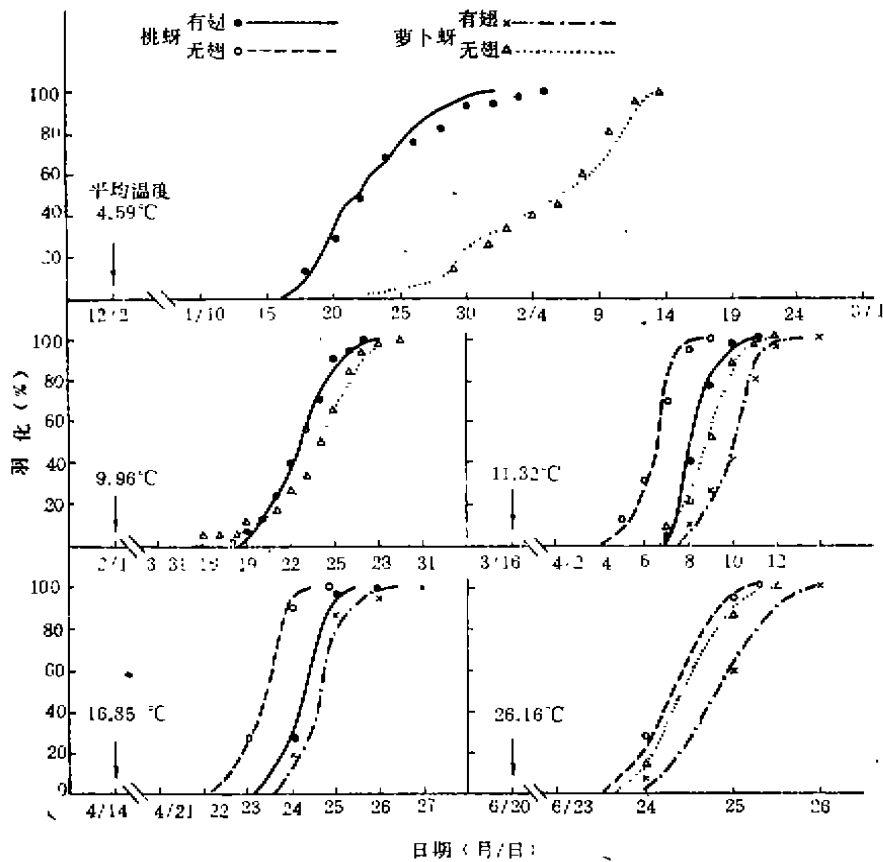


图 3 桃蚜、萝卜蚜在5组自然温度下的羽化进度与模拟结果的比较
点为实测值，线为模拟值，箭头示各试验开始日期。

Fig.3 Comparison of observed(dots)and simulated(lines)adult emergence of *Myzus persicae* and *Lipaphis erysimi* under five natural temperatu regimes.

表 3 用 logistic 曲线公式拟合桃蚜在 6—27℃、萝卜蚜在 8—28℃ 恒温下日平均发育 % 与温度关系的参数迭代终值及残差均方根

Table 3 Parameter values of logistic curve describing the relationships between temperature and development rate of *Myzus persicae* and *Lipaphis erysimi* under constant conditions

蚜虫种型	温度处理 (N)	k	a	b	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (V_i - \hat{V}_i)^2}{N-1}}$
桃蚜有翅	9	21.1905	3.3512	0.1818	0.2484
桃蚜无翅	9	23.4191	3.2636	0.1832	0.3423
萝卜蚜有翅	9	21.5682	3.1802	0.1998	0.1841
萝卜蚜无翅	9	21.9710	3.8765	0.2173	0.2847

我们应用这些发育速率与温度关系的曲线公式, 根据每小时的平均温度积分并累积计算同时出生的各批个体在任一温度下的平均发育进度, 即常态历期 x , 再以此通过相应的 Weibull x 函数计算出各批个体中在各时间点上羽化为成蚜的比例。对 1985 年 12 月至 1986 年 6 月在田间养虫室内 5 次试验中 14 个试验群的发育进度进行了模拟。各次试验期间的平均温度依次为 4.59℃、9.96℃、11.32℃、16.85℃ 和 26.15℃, 每一试验群个体均同时出生, 发育到成蚜的虫数 30—70 头不等。图 3 的结果表明, 模拟和实测的相当接近。将每个试验群的各个实测值 (羽化%) 和相应的模拟值均作反正弦转换, 然后进行 χ^2 检验, 结果表明, 差异均未达到 5% 水准。

四、讨论和小结

本文提出的常态发育历期累计相对频率的计算和曲线模拟方法与前人的有所不同。例如, Wagner 等^[8]提出根据每一温度下的累计相对频率的观察值通过内插法计算出 1%、5%、10%、15%、……100% 的个体完成发育的历期, 再用这 22 个历期分别除以中位历期 (或平均历期), 得到各温度下的累计发育相对频率的所谓 T 分布, 然后计算所有 T 分布在 22 个常态历期点上的累计相对频率加权平均值 (以各温度下的虫数为权数), 得到一个公共 T 分布。最后用 Weibull 函数进行拟合。本文提出的方法是根据试验得到的历期分布直接计算和模拟的。对桃蚜、萝卜蚜发育的拟合结果证实了本文提出的方法的可行性。利用“同形性质”模拟昆虫发育历期的分布, 使模拟工作既有了理论基础, 又简便易行, 确是种群预测和模拟工作所可取的。当然, 尽管在一般情况下温度是影响昆虫发育速率最显著的生态因子, 但湿度、光照、食料状况、种群密度等因子都可不同程度地影响发育速度。另外, 由于发育速率与温度关系是 logistic 曲线关系, 自然界变温的作用用日平均温度予以近似就可能较大的误差, 因此模拟中应采用温度变化的详细数据。如只有日最低、最高温度数据, 则可用正弦曲线模拟每日温度变化^[10], 然后再进行计算, 一般仍可收到较好的效果。

参 考 文 献

- [1] 王如松等, 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.
- [2] Sharpe, P.J.H. *et al.*, 1977, Distribution model of organisms development times. *J. Theor. Biol.* 66:21—38.
- [3] Curry, G.L. *et al.*, 1978, Foundations of stochastic development. *J. Theor. Biol.* 74:397—410.
- [4] Hardman, J.M., 1976, Deterministic and stochastic models simulating the growth of insect populations over a range of temperatures under Malthusian conditions. *Can. Ent.* 108:907—924.
- [5] Stinner, R.E. *et al.*, 1975, Simulation of temperature-dependent development in population dynamics models. *Can. Ent.* 107:1167—1174.
- [6] Logan, J.A. *et al.*, 1979, A descriptive model for predicting spring emergence of *Heliothis zea* populations in North Carolina. *Environ. Entomol.* 8:141—146.
- [7] Logan, J.A. *et al.*, 1985, Temperature-dependent development and feeding of immature Colorado potato beetles, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environ. Entomol.* 14:275—283.
- [8] Wagner, T.L. *et al.*, 1984, Modelling distributions of insect development time: a literature review and application of the Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77:475—487.
- [9] Wagner, T.L. *et al.*, 1985, Multiple-cohort approach for simulating development of insect populations under variable temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78:691—704.
- [10] Allen, J.C., 1976, A modified size wave method for calculating degree days. *Environ. Ent.* 5:388—396.

A SIMULATION STUDY ON THE DISTRIBUTIONS OF INSECT DEVELOPMENT TIME

Liu Shusheng Meng Xueduo

(Department of Plant Protection, Zhejiang Agricultural University)

The variation of development rates among individuals in a population is one of the basic characteristics of insect development. This paper oriefly reviews some of the approaches to the modelling of distributions of insect development time, introduces the "same-shape property" concept first put forward by Sharpe *et al.* (1977), and then presents a case study in utilizing the same-shape property to simulate the distributions of insect development time, using data obtained with *Myzus persicae* and *Lipaphis erysimi*. The results showed that this simple method is suitable for the prediction and simulation of population development under natural temperature conditions.

Key words: insect, development time, simulation.