

196-200

11534(13)

第14卷 第2期  
1994年6月生态学报  
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 14, No. 2  
Jun., 1994茶尺蠖感染核型多角体病毒后  
病死时间分布的数学模拟

叶恭银 胡萃

(浙江农业大学, 杭州, 310029)

S435.711

**A** 摘要 本文观察了14℃、18℃、22℃、26℃4种恒温 and 杭州5—6月自然变温下, 茶尺蠖各龄初幼虫感染核型多角体病毒后的病死时间分布。结果表明, 各恒温下幼虫累计相对病死频率的时间分布(T-分布)趋于一致。病死时间正规化后, 同龄幼虫在各恒温下的病死时间分布可用公共T-分布代表, 并可用 Weibull 函数很好地加以拟合。采用此法, 也可较好地模拟自然变温下幼虫的病死时间分布。

关键词: 茶尺蠖, 核型多角体病毒, 病死时间分布, 模拟。

病死时间;

昆虫种群内各个体感染同一病原后, 其发病死亡时间是有差异的, 这是病害发生的基本特征之一。采用目前常用的平均致死时间和致死中时间(LT<sub>50</sub>)难以反映这种差异, 更难准确预测或模拟种群的整个病死动态过程, 如病死始期、始盛期、高峰期和盛末期等。了解并模拟病死时间分布, 可以为流行预测奠定基础, 这也是昆虫病原生态学及流行病学研究的内容之一。然而尚缺乏有关这方面的研究报道。

Weibull 函数能很好地拟合昆虫发育历期分布<sup>[1,2]</sup>及植物病害流行动态<sup>[3]</sup>, 其中有关昆虫发育历期分布的模拟方法更为完善详尽, 应用广泛。考虑到昆虫发育和病毒形成都是由酶调控的共性, 参照 Wagner 等<sup>[4]</sup>和刘树生等<sup>[5]</sup>以该函数模拟昆虫发育历期分布的2种方法, 模拟茶树主要害虫——茶尺蠖(*Ectropis obliqua* Prout)感染核型多角体病毒(EoNPV)后的病死时间分布, 结果如下。

## 1 材料与方

## 1.1 材料

试验用 EoNPV 先通过4龄初茶尺蠖幼虫增殖一次, 然后以差速离心法(500r/min 离心2—3min, 4000r/min, 30min)重复提两次。供试茶尺蠖为室内传代饲养, 生长基本一致、健康的各龄初幼虫。食料为近期内未喷布农药的茶树叶片。

## 1.2 方法

## 1.2.1 病死时间分布的观察

(1) 恒温试验 参照叶恭银等<sup>[6]</sup>, 设14℃、18℃、22℃和26℃4种适宜饲育温度, 1、2、3、4和5龄初饲毒5种饲毒时间, 共20个处理。每处理供试虫一般为30—35头、重复一次。以经 $2.6 \times 10^7$  PIB/ml 病毒悬液浸渍且晾干的鲜叶喂饲各处理幼虫。饲毒24h后, 换以新鲜无病毒叶片。每日定时观察记录病状典型的幼虫病死数, 直至全部病死为止。计算每日的累计病死率并换算为累计相对病死频率。

(2) 自然变温试验 在1988年5月下旬至6月下旬杭州室内自然变温下, 于不同时间饲

本文于1992年3月7日收到, 修改稿于1992年9月16日收到。

毒 1、2、3、4、5 龄初幼虫。其他同上。

### 1.2.2 病死时间分布的数学模拟

#### 1.2.2.1 恒温

方法 I: 参照[1], 根据各龄在每一温度下的累计相对病死频率的观察值, 通过内插值法计算 5%、10%、15%...100% 的个体发病死亡时间, 再用这 20 个时间分别除以平均病死时间, 算得相应的正规化病死时间 (Normalized disease time, 正规化病死时间 =  $\frac{\text{每一组个体病死时间}}{\text{平均病死时间}}$ ), 最终得各温度下的累计相对病死频率的时间分布 (T-分布), 然后计算所有 T-分布在 20 个正规化历期点上的累计相对频率的加权平均值 (以各温度下的虫数为权数), 得一个公共 T-分布。最后根据刘智敏<sup>[5]</sup>用 Weibull 函数:  $F(x) = 1 - \exp\left[-\left(\frac{x}{V}\right)^m\right]$  对各龄初饲毒时的病死时间分布进行拟合。其中  $F(x)$  为正规化病死时间 ( $x$ ) 时的累计相对病死频率 (0—1),  $V, m$  为常数。

方法 II: 参照[2], 计算各龄饲毒后在各温度下不同正规化病死时间的累计相对病死频率, 以 0.1 为区间, 将累计相对病死频率及相应的正规化病死时间归组, 并求出两者在各组中的平均值, 得一个公共 T-分布。尔后将其用上述 Weibull 函数进行拟合。

方法 III、IV: 均以致死中时间替代平均病死时间, 用上述同样方法计算正规化病死时间, 各按方法 I 和 II 以上述 Weibull 函数加以拟合。

数据处理时各方法均将各处理的二次重复结果合并考虑, 均根据  $R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n [F(x_i) - \hat{F}(x_i)]^2}{\sum_{i=1}^n [F(x_i) - \bar{F}(x_i)]^2}$  和残差均方根 =  $\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n [F(x_i) - \hat{F}(x_i)]^2}{(n-1)}}$  来判断比较拟合程度。其中  $F(x_i)$  为实测值,  $\hat{F}(x_i)$  为理论值,  $\bar{F}(x_i)$  为所有  $F(x_i)$  的平均值。

#### 1.2.2.2 自然变温

根据恒温试验, 以直线  $V_{0.1} = a + bT$  拟合各龄初饲毒后幼虫平均病死速率 (平均病死时间的倒数)、致死中速率 (致死中时间的倒数) 与温度的关系。再根据这些关系式及试验阶段的自然平均温度, 求出相应的平均病死速率或致死中速率, 转换成平均病死时间或致死中时间。将饲毒后至待测累计相对病死频率时刻的天数除以平均病死时间或致死中时间得相应正规化病死时间, 再代入相当的 Weibull 函数式中计算该时刻的累计相对病死频率, 并换算成病死率 (%)。然后, 比较各种方法的拟合程度。

## 2 结果

### 2.1 恒温下病死时间分布

结果如表 1 和以 3 龄初饲毒为例的图 1。各龄初饲毒, 在各恒温下幼虫病死持续时间随温度上升而缩短, 反之随之延长; 累计相对病死频率分布曲线的陡度随之加大, 反之随之减小。但各分布曲线均有趋向同一形状的趋势, 即象图 1 所示一样, 呈“S”形或类似“S”形, 具“同形性质”。当温度升高时“S”形相对不明显, 这可能与各种温度下都是每天观察一次, 对较高温度来说, 观察间隔相对嫌长有关。幼虫病死速率随温度上升而加快, 反之减慢, 但由表 1 可知, 除 1 龄初饲毒外, 病死速率的变异系数基本相近, 经卡方检验其差异均未达显著水平, 即病死速率的离散度基本一致, 温度对离散度的影响不大。总的看来, 各恒温下同龄同时饲毒, 幼虫病死时

间的分布趋势是基本一致的。

表 1 恒温下各龄初幼虫感染 EoNPV 的平均病死速率

Table 1 Mean diseased death rate of the larvae fed with EoNPV at the beginning of every instar under constant temperature

饲毒虫龄 Inoculation instar	温度 Temp. (°C)	病死虫数 No. of diseased larvae	平均病死 速率(I/d)	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation (%)
1	14	80	0.1166	0.0849	72.8130
	18	38	0.1999	0.0709	35.4677
	22	48	0.2257	0.0736	32.6097
	26	43	0.2950	0.0474	16.0678
2	14	65	0.1399	0.0336	24.0172
	18	60	0.1910	0.0422	22.0942
	22	61	0.2302	0.0509	24.7176
3	26	56	0.2725	0.0600	22.0183
	14	64	0.0820	0.0168	20.4878
	18	63	0.1162	0.0159	13.6835
	22	63	0.1406	0.0295	18.3686
4	26	59	0.1887	0.0158	10.4928
	14	47	0.0865	0.0166	19.1908
	18	51	0.1191	0.0212	17.8002
	22	51	0.1792	0.0328	18.3036
5	26	69	0.1715	0.0513	29.9125
	14	65	0.0542	0.0076	14.0221
	18	63	0.0898	0.0095	10.5755
	22	66	0.1168	0.0097	8.3048
5	26	68	0.1456	0.0217	14.9038

各为 0.9806、0.9767、0.9809 和 0.9690；残差均方根平均各为 0.0394886、0.0496176、0.0392248 和 0.0610234。相比之下以方法 I、III 更好。

2.2.2 自然变温 根据恒温试验,各龄初饲毒平均病死速率与温度的线性关系式分别为: $V_1(T) = -0.0727 + 0.0141T (R^2 = 0.9701)$ ;  $V_2(T) = -0.0104 + 0.0109T (R^2 = 0.9967)$ ;  $V_3(T) = -0.0453 + 0.0091T (R^2 = 0.9932)$ ;  $V_4(T) = -0.0197 + 0.0079T (R^2 = 0.8610)$ ;  $V_5(T) = -0.0486 + 0.0075T (R^2 = 0.9961)$ 。致死中速率与温度的线性关系式分别为: $V_1(T) = -0.2453 + 0.0240T (R^2 = 0.9724)$ ;  $V_2(T) = -0.0355 + 0.0134T (R^2 = 0.9972)$ ;  $V_3(T) = -0.0593 + 0.0103T (R^2 = 0.9994)$ ;  $V_4(T) = -0.0035 + 0.0074 (R^2 = 0.7554)$ ;  $V_5(T) = -0.0635 + 0.0084T (R^2 = 0.9973)$ 。根据这些关系式及 5—6 月试验期间相应温度,以各方法的 Weibull 函数式模拟得变温下病死时间分布。其中方法 I 的以 3 龄初饲毒为例的结果如图 3,除 4 龄初饲毒外,实测值与模拟值相当接近,1—5 龄各龄初饲毒实测病死率与模拟病死率的离差绝对值平均各为 13.34%、8.44%、2.42%、22.72% 和 5.49%。以方法 I 的 Weibull 函数式模

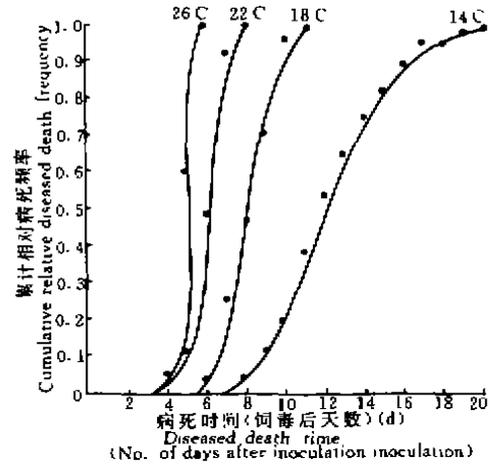


图 1 恒温下 3 龄初饲毒时幼虫病死时间的实际分布  
Fig. 1 The observed distribution of diseased death time of the larvae fed with EoNPV at the beginning of the 3rd instar under constant temperature

## 2.2 病死时间分布的模拟

2.2.1 恒温 结果如表 2 和以 3 龄初饲毒为例的图 2。病死时间正规化后,各龄初饲毒在各恒温下的累计相对病死频率分布曲线象图 2 所示一样,更趋于同一形状,且相互间更为接近,可用一个公共 T-分布代表。采用各种方法,用 Weibull 函数拟合各龄初饲毒后幼虫累计相对病死频率公共分布,均能获得良好效果。即累计相对病死频率分布服从 Weibull 函数。方法 I、II、III、IV 的  $R^2$  平均

表 2 恒温下各龄初饲毒时幼虫病死时间分布的 Weibull 函数拟合结果

Table 2 Simulating the distribution of diseased death time of the larvae fed with EoNPV at the beginning of each instar under constant temperature with Weibull distributional function

方法 Method	饲毒虫龄 Inoculation instar	$m$	$V$	$R^2$	残差均方差 Square root of residual error
I	1	1.777740	0.969575	0.9865	0.034176
	2	2.343306	0.966229	0.9058	0.051555
	3	6.522059	0.989776	0.9947	0.021522
	4	3.312996	0.939119	0.9748	0.016826
	5	7.803667	1.006300	0.9813	0.040362
II	1	1.869206	0.967302	0.9841	0.039718
	2	3.278946	0.992179	0.9575	0.062797
	3	5.072744	1.043347	0.9653	0.068544
	4	5.781612	1.024641	0.9815	0.050472
	5	8.230709	1.006878	0.9952	0.026557
III	1	1.780052	1.149040	0.9870	0.033644
	2	2.337198	1.158426	0.9662	0.054253
	3	6.539955	1.074806	0.9945	0.021798
	4	3.318567	1.077921	0.9754	0.046226
	5	7.800483	1.040269	0.9814	0.040203
IV	1	1.726764	1.122418	0.9546	0.062480
	2	3.212969	1.186220	0.9591	0.063872
	3	5.164401	1.133043	0.9655	0.071349
	4	3.946504	1.106814	0.9794	0.051543
	5	7.691108	1.041759	0.9825	0.057873

注:方法 I、II 以平均病死时间为正规化参数;  
方法 III、IV 以致死中时间为正规化参数。  
Note: Mean diseased death time and median lethal time  
are regarded as the normalized constants in  
Method I, II and Method III, IV, respectively.

拟得的各龄初饲毒实测病死率与模拟病死率的离差绝对值平均各为 12.70%、4.72%、5.27%、24.95%和 3.38%;方法 III 各为 17.92%、11.89%、3.51%、23.02%和 5.45%;方法 IV 各为 14.13%、10.04%、5.63%、21.68%和 5.58%。相比之下方法 I、II 更好。

### 3 讨论

本文结果表明,各龄初饲毒,在各恒温下幼虫病死时间分布趋向一致,这与昆虫在不同恒温下

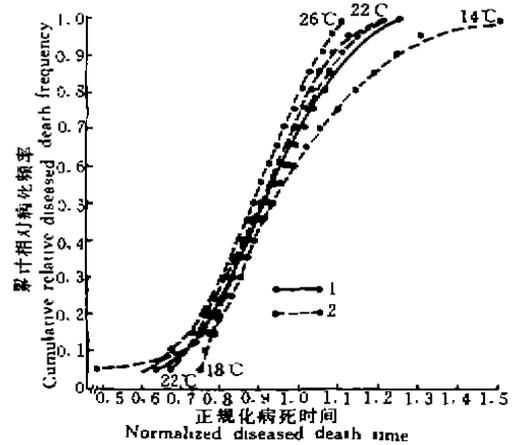


图 2 恒温下 3 龄初饲毒幼虫正规化病死时间 (病死时间/平均病死时间) 分布  
1. 总的分布曲线 2. 各温度的分布曲线  
Fig. 2 The distribution of normalized diseased death time (Diseased death time/mean diseased death time) of the larvae fed with EoNPV at the beginning of the 3rd instar under constant temperature  
1. Total distribution.  
2. The distribution for each temperature

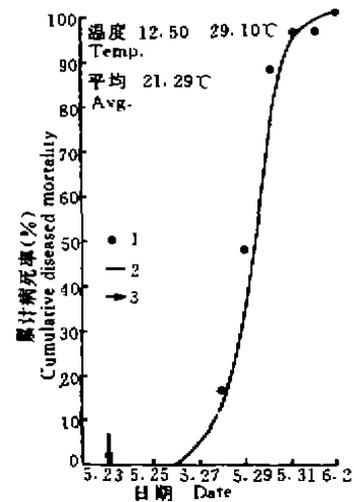


图 3 自然变温下 3 龄初饲毒时幼虫病死时间分布的模拟  
1. 实测值; 2. 模拟值; 3. 饲毒时间  
Fig. 3 Simulating the distribution of diseased death time of the larvae fed with EoNPV at the beginning of the 3rd instar under natural temperature  
1. Observed value, 2. Modeling value, 3. The time of the larvae fed with EoNPV

发育历期分布趋向一致,即昆虫发育历期分布具“同形性质(Same shape-property)”是相类似的。这种共性为参照昆虫发育历期分布模拟方法拟合病死时间分布的可靠性提供了一定的依据。在昆虫发育历期分布的模拟中,Wagner 等<sup>[1]</sup>和刘树生等<sup>[2]</sup>都用 3 个参数的 Weibull 函数式,即  $F(x) = 1 - \exp\{-[(x-r)-\eta]^\beta\}$  ( $\gamma, \eta, \beta$  为常数),用 Marquardt 阻尼最小二乘法在计算机上迭代估计 3 个参数,计算相对繁琐。本文采用了二个参数的简化函数式,该式易线性化,估计参数的计算相对简便,且获得了良好的拟合效果,说明此法不仅简便实用,而且是可行的。

综合恒温和自然变温的拟合结果,方法 I 拟合效果最好,宜选用此法拟合所得模型,值得提出的是,本文所提出的模型仅考虑了温度、饲毒虫龄对病死时间的影响,事实上病死时间还受病毒浓度等因子的影响。因此,为了使该模型适应性更广,尚需进一步将其他因子考虑在内。至于该模型是否适合其他昆虫-病毒体系也有待验证。

### 参 考 文 献

- [1] Wagner T L *et al.* Modeling distributions of insect development time: a literature review and application of the Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1984, 77: 475-487  
 [2] 刘树生,孟学多. 昆虫发育历期分布的模拟研究. *生态学报*, 1990, 10(2): 160-166  
 [3] 王振中,林孔勋. 花生锈病流行曲线分析. *植物病理学报*, 1986, 16(1): 11-16  
 [4] 叶恭银,胡 萃. 三种主要环境因子对茶尺蠖核型多角体病毒毒力的影响. *应用生态学报*, 1991, 2(3): 269-274  
 [5] 刘智敏. 误差分布论. 北京:原子能出版社, 1988, 389-397

## A MATHEMATICAL SIMULATION ON THE DISEASED DEATH TIME DISTRIBUTION OF *ECTROPIS OBLIQUA* PROUT LARVAE INFECTED WITH ITS NUCLEAR POLYHEDROSIS VIRUS

Ye Gongyin     Hu Cui

(Zhejiang Agricultural University, Hangzhou, 310029)

The diseased death time distributions of *Ectropis obliqua* Prout larvae infected with its nuclear polyhedrosis virus (EoNPV) at the beginning of every instar under four constant temperatures (14°C, 18°C, 22°C, 26°C) and natural fluctuating temperature during May and June in Hangzhou were respectively observed. The time distributions (T-distributions) of cumulative relative diseased death frequency under four constant temperatures were approximately consistent. Through normalizing the diseased death time, all T-distributions of the larvae fed with the NPV at the beginning of the same instar under different constant temperatures could be represented by the same standard T-distribution which could be quite simulated with Weibull distributional function. The T-distribution of diseased death larvae under natural fluctuating temperature also could be simulated with the same method.

**Key words:** *Ectropis obliqua* Prout, nuclear polyhedrosis virus, diseased death time distribution, simulation.