

柑桔潜叶蛾发育速率模型的研究*

THE DEVELOPMENTAL RATE MODEL OF CITRUS LEAFMINER *Phyllocnistis Citrella*

王联德 尤民生 郑琼华 方行晓
Wang Liande You Minsheng Zheng Qionghua Fang Xingxiao

(福建农业大学植保系, 福州, 350002)

(Department of Plant Protection, Fujian Agricultural University, Fuzhou, 350002)

昆虫发育速率与温度的关系, 由于在害虫测报上的广泛应用, 历来受到人们的重视^[1]。前人曾提出各种各样的模型来描述这一规律, 如直线模型^[2]、垂链线性模型、Logistic 模型、Logistic 修正模型、王氏模型、生物物理模型等, 国内外对这些模型的应用的例子枚不胜举, 本文利用柑桔潜叶蛾在 6 个恒温下的发育速率试验数据, 分析比较了 3 种模型(线性日度模型、王氏模型、生物物理模型)的有效性和实用性。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试的寄主植物为 1 年生盆栽苗, 品种为雪柑。供试虫源系从福建农业大学生产处柑桔园采蛹, 室内羽化饲养。

1.2 试验方法

试验在福建省昆虫生态实验室(省属重点公共实验室)人工气候室进行, 分别设置 15℃、20℃、25℃、30℃、34℃、38℃等 6 个温度, 温度变幅±0.5℃, 湿度 80%, 变幅±3%RH, 光照强度为 12000 lx, L:D=12:12。在 3 cm 长嫩梢无虫卵的笼罩盆栽实生苗上接入 5 对雌、雄成虫, 让其交配产卵, 产卵 1d 后驱赶成虫。将此实生苗移入相应条件的人工气候室内, 每室 3 盆, 以后每隔 8 h 观察卵的孵化、各龄幼虫的发育、蛹的羽化情况。

1.3 分析方法

选用有代表性的 3 种模型来拟合柑桔潜叶蛾未成熟期各虫态的发育速率与温度的关系。线性函数方法用线性日度模型; 非线性函数方法用王氏模型^[2]和生物物理模型^[3]。

(1) 线性日度模型

$$V(T) = \frac{T}{K} - \frac{C}{K}$$

式中 T 为实验温度; $V(T)$ 为温度 $T(^{\circ}\text{C})$ 下的发育速度; K 为有效积温; C 为发育起点温度。

(2) 王氏模型

$$V(T) = \frac{K}{1 + \exp(-r(T - T_0))} (1 - \exp(-(T - TL)/\delta)) (1 - \exp(-(TH - T)/\delta))$$

式中 T 为实验温度, $V(T)$ 为温度 $T(^{\circ}\text{C})$ 下发育速率, K 为高温下潜在的饱和发育速率, TL 、 TH 分别为最

* 收稿日期: 1995-08-14, 修改稿收到日期: 1996-10-10。

低、最高临界发育温度, r 为发育速率随温度变化的指数增长率, 也即发育曲线的斜率, T_0 为最适发育温度, δ 为边界层的宽度, 其大小反应了昆虫对极端温度的不同忍耐程度。

(3) 生物物理模型

$$V(T) = \frac{RHO25 \frac{T}{298.15} \exp(\frac{HA}{R}(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}))}{1 + \exp(\frac{HL}{R}(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T})) + \exp(\frac{HH}{R}(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}))}$$

式中 T 为实验温度, $V(T)$ 为温度 $T(^{\circ}\text{C})$ 下发育速率, R 为大气常数 ($8.314 \text{ J/mol} \cdot \text{k}$); $RHO25$ 为 25°C (298.15 K) 下的发育速率; HA 为反应的活化焓 (焓是新陈代谢中生物化学反应热力学的一个与温度有关的状态量); TL 为反应速率控制酶呈半活化、半低温钝态时的温度 (K); HL 为与低温钝化有关的焓的变化; TH 是反应速率控制酶呈半活动、半高温钝态时的温度 (K); HH 为与酶高温钝化有关的焓的变化。

2 结果与分析

柑桔潜叶蛾未成熟期在不同温度下的发育历期见表 1, 在温度低于 30°C 条件下, 随着温度升高, 发育历期明显缩短。超过了 30°C , 发育历期又有所延长, 说明高温对昆虫发育有抑制作用。

表 1 不同温度下柑桔潜叶蛾卵至蛹期的发育历期

Table 1 Development duration of citrus leafminer at different constant temperatures

温度 ($^{\circ}\text{C}$) Temp.	卵 Egg	幼 虫 Larva				预蛹 Prepupa	蛹 Pupa
		1 龄 1st instar	2 龄 2st instar	3 龄 3st instar	4 龄 4st instar		
15	10.50 Aa	8.00 Aa	5.12 Aa	5.56 Aa	6.00 Aa	2.69 Aa	22.03 Aa
	± 0.63	± 0.45	± 0.73	± 0.49	± 0.57	± 0.79	± 0.76
20	4.17 Bb	3.18 Bb	2.51 Aa	2.00 Bb	2.70 Bb	1.25 Bb	11.83 Bb
	± 0.12	± 0.68	± 0.76	± 0.33	± 0.16	± 0.18	± 0.24
25	2.40 Cc	2.20 Bb	1.64 Aa	1.21 Bc	1.54 Cc	0.97 BCbc	9.04 Cc
	± 0.22	± 0.53	± 0.47	± 0.27	± 0.50	± 0.24	± 0.44
30	2.00 Cc	1.80 Bc	1.35 Ab	0.95 Cc	1.10 Cc	0.83 Bb	6.38 Dd
	± 0.27	± 0.19	± 0.78	± 0.09	± 0.27	± 0.12	± 0.20
34	3.33 Dd	1.94 Bc	1.50 Ab	1.14 Bc	1.00 Cc	1.33 BCcd	10.33 Bc
	± 0.27	± 0.47	± 0.16	± 0.47	± 0.24	± 0.12	± 0.32
38	—	3.00 Bb	2.20 Aa	1.33 Bc	1.24 Cc	1.56 Cd	—
		± 0.27	± 0.21	± 0.67	± 0.23	± 0.22	

注: 小写或大写字母不同分别代表差异显著或极显著。

The different letters and different capital letters represent difference and significant difference.

用 3 种模型模拟得出参数值见表 2, 经统计检验后, 2 种非线性模型均具有较高的拟合度, 所用模型的相关系数也都达到了极显著水平。

线性模型中, 发育起点温度 ($^{\circ}\text{C}$) 是一个非常实用的参数。从图 1 中可以看出, 卵和幼虫的发育起点温度的估计量是不真实的, 与实测有一定的差异, 其原因是, 线性日度模型无法反映出极限温度对发育的抑制作用^[4]。

王氏模型有 3 个比较直观的参数, 最适发育温度 (T_0) 和发育临界低温 (TL)、高温 (TH)。从表 2 中可知, 柑桔潜叶蛾不同虫态的发育低温、高温阈限不同, 各虫态发育的低温阈限在 $8.67 \sim 12^{\circ}\text{C}$, 其中高龄幼虫比低龄幼虫低温阈限低, 3、4 龄幼虫和蛹的低温阈限低, 在 $8.67 \sim 10^{\circ}\text{C}$ 之间。因此, 柑桔潜叶蛾以蛹和少数高龄幼虫在蛀道中越冬。各虫态发育的高温阈限在 $34.24 \sim 42.37^{\circ}\text{C}$ 之间。其中幼虫的高温阈限比其它虫态的高温阈限高, 说明幼虫较其它虫态抗高温。从表 2 中 δ 值也可以反应出各虫态对极端温度的忍耐程度, 幼虫期的 δ 值 (在 $4.7866 \sim 7.933$ 之间) 均比其它虫态大, 高龄幼虫的 δ 比低龄幼虫的大, 说明高龄幼虫比

低龄幼虫更耐低温或高温,卵期的 δ 值最小(0.1058),说明卵最不耐极端温度。

在生物物理模型中, TL 、 TH 分别表示发育速率控制酶呈半钝化状态下的低温和高温,这两个参数不很直观。柑桔潜叶蛾各虫态的 TL 在 11.81~17.55℃(284.96~290.70K)之间, TH 在 25.16~37.44℃(298.31~310.59K)之间。

3 讨论

线性日度模型拟合简便,能很好地反映出适温区内温度与昆虫发育的关系,但不能反映适温区外的极限温度与昆虫发育的关系。线性日度模型能直观反映出各虫期的发育起点温度和有效积温,但是这样得出的发育起点温度是气象学上的发育起点温度,采用李典谟^[6]极值理论法求得的是生理上的发育起点温度。这样求得的发育起点温度更接近田间实际。

表 2 柑桔潜叶蛾发育模型的参数

Table 2 Parameter of temperature-based model of development for *Citrus leafminer*

虫态 Life stage	王氏模型 Wang's model			Wang's model			
	K	TL	TH	r	TO	δ	$\sqrt{\frac{\sum(V_i - V)^2}{N-2}}$
卵 Egg	0.6202	12.00	35.00	0.1016	24.99	0.1046	0.1109
1 龄幼虫 1st instar larva	1.0550	11.98	39.33	0.1073	25.05	4.8693	0.0129
2 龄幼虫 2st instar larva	1.4161	10.01	38.98	0.1110	27.00	4.0279	0.0143
3 龄幼虫 3st instar larva	2.5059	8.67	41.41	0.1161	29.02	6.6217	0.0054
4 龄幼虫 4st instar larva	2.2607	8.79	42.37	0.1295	30.32	6.4466	0.0014
预蛹 Prepupa	0.2350	10.00	35.00	0.1120	26.00	1.0028	0.2481
蛹 Pupa	0.2199	10.00	34.99	0.1149	24.00	1.0072	0.0101

虫态 Life stage	生物物理学模型 Biophysical model ^①							线性日度模型 Linear model		
	$RHO25$	HA	HL	TL	HH	TH	$\sqrt{\frac{\sum(V_i - V)^2}{N-2}}$	K	C	R^2
卵 Egg	0.4484	16267	-54891	287.30	80466	305.09	0.00009	35.97	11.27	0.9912 **
1 龄幼虫 1st instar larva	0.4764	9614	-73224	288.33	61472	309.11	0.00075	35.09	9.79	0.9827 *
2 龄幼虫 2st instar larva	0.6758	13617	-51650	285.93	50803	306.98	0.00028	27.17	9.30	0.995 **
3 龄幼虫 3st instar larva	1.0876	11353	-50752	290.70	38239	306.68	0.00414	16.92	11.65	0.9967 **
4 龄幼虫 4st instar larva	0.7184	12123	-41174	288.39	59085	310.59	0.00189	22.02	11.14	0.9884 **
预蛹 Prepupa	2.7170	17148	-57327	289.32	39187	298.31	0.06370	—	—	—
蛹 Pupa	0.1287	12292	-56999	284.96	99083	306.37	0.00063	133.33	8.75	0.9987 **

① R 为相关系数, R is relative coefficient

生物物理模型反映了昆虫发育过程中的生理生化机理,能反映出整个发育温区内昆虫发育的情况,模

型中各参数具有明确的生物学意义,能反映出昆虫的最适发育温度。但是该模型有两个欠直观的参数,即发育速率控制酶呈半钝化状态下的低温(TL)和高温(HL)。生物物理模型没有包含最低和最高发育温度两个参数,拟合结果在发育极限温度之外有失真现象。

王氏模型结合这两种方法,将变温动物的宏观行为与其体内的生理、生化变化结合起来,尽量地反应温度对昆虫生命现象的参数,这些参数都有特定生物学意义的生化、物化可测性。生物物理模型中 TH 比王氏模型中 TH 低, TL 比王氏模型中的 TL 高,是因为在生物物理中, TH 、 TL 分别表示发育速率呈钝化状态下的高温和低温,在此温度条件下,昆虫体内控制发育速率的酶系统的催化剂受到抑制,由这些酶系统控制的一系列生化反应进程大大减慢,最终导致各虫态的发育模型极其缓慢。而王氏模型中 TH 、 TL 表示发育的临界温度,在此温度之外,发育停止。因此王氏模型中的 TL 代表的是发育起点温度,生物物理模型中的 TL 反应的不是发育起点温度,而是比发育起点温度稍高,代表发育速率随温度升高而增大的一关键温度。王氏模型的参数比生物物理模型的参数更为直观,且可以获得在实验条件下很难获得的临界发育温度,能直观反映出各虫期的最适发育温度。所以王氏模型具有更好的实用性,但是王氏模型的拟合程度不如生物物理模型拟合度高。

参 考 文 献

- 1 Schoolfield R M, Sharpe P J H and Magnuson C E. Nonlinear regression of biological temperature dependent rate models based on absolute reaction rate theory. *J. Theor. Biol.* 1981, **88**: 719~731
- 2 王如松, 兰种雄, 丁岩钦等. 昆虫发育速率与温度关系的数学模型研究. *生态学报*, 1982, **2**(1): 47~57
- 3 Wager T L *et al.* Modelling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1984, **77**: 208~225
- 4 蒲蛰龙. 农作物害虫管理数学模型与应用. 广州: 广东科技出版社, 1990
- 5 李典谟. 快速估计发育起点及有效积温法的研究. *昆虫知识*, 1986, **23**(4): 184~187