应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2011,48(5):1149—1160

温度与昆虫生长发育关系模型的发展与应用

时培建[1] 池本孝哉[2] 戈 峰[1**]

(1. 中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101;
2. 帝京大学医学部 微生物学教室 东京 173-8605)

摘 要 昆虫作为变温动物,对温度变化更为敏感。研究温度变化对昆虫生长、发育的影响有重要理论和实践意义。目前已构建了多个描述温度与昆虫增长速率的关系模型,用于解释温度对昆虫发育速率的影响。这些模型大体可分为两类:没有热动力学基础的纯描述性模型和有热动力学基础的应用性模型。本文在对现有的有关温度变化与昆虫生长发育关系的11个模型进行评述的基础上,结合作者近年来的研究,重点介绍了迄今为止国际上最为合理的、用以反映温度对昆虫发育速率影响的Sharpe-Schoolfield-Ikemoto模型,并利用这些模型拟合了一组温发育速率数据用以展示这些模型的应用。

关键词 温度变化,线性模型,非线性模型,热动力学,Sharpe-Schoolfield-Ikemoto模型

Development and application of models for describing the effects of temperature on insects' growth and development

SHI Pei-Jian[1] IKEMOTO Takaya[2] GE Feng[1**]

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Insect Pests and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;
2. Department of Microbiology, Teikyo University School of Medicine, Tokyo 173-8605, Japan)

Abstract As ectotherms, the growth and development of insects is affected by temperature. Several mathematical models have been built to describe the relationship between temperature and the development rate of insects. These models can be generally divided into two categories; the first are based on thermodynamics whereas the second are not. In this paper, we comment on eleven mathematical models that attempt to describe the temperature-dependent developmental rates of insects and emphasize the advantages of the Sharpe-Schoolfield-Ikemoto (SSI) model with reference to our previous studies. We consider this model to be the best so far developed. We illustrate the application of the various models with a published dataset of developmental rate versus temperature.

Key words temperature change, linear model, non-linear model, thermodynamics, Sharpe-Schoolfield-Ikemoto model

1 引 言

进入工业社会以后,由于人类社会发展高度依赖于化石能源,向大气中排放出大量的二氧化碳,使得大气中的二氧化碳浓度升高,引发温室效应,进而导致全球气候变暖。昆虫作为变温动物,其生长发育对全球气候变暖极为敏感。

有关温度对昆虫生长、发育影响的研究大致分为两个方面,一个方面是研究温度对昆虫发育速率的影响,另一个方面是研究温度对昆虫体重的影响。目前,国际上主要是建立了温度对昆虫发育速率影响的模型,而这种模型除了适用于描述温度对发育速率的影响外,还同样适用于描述温度对昆虫增长速率、内禀增长率、飞行距离等方面的影响(Huey and Kingsolver, 1989)。

在自然界中,对昆虫和其它外温生物(如蛛形纲、两爬类、植物)而言,大致存在着3个温度区:低温区、适温区、高温区(Uvarov 1931; Campbell

* 资助项目:国家自然科学基金委项目资助(31030012,30921063)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(2010-Biols-CAS-0102)。
**通讯作者,E-mail: gef@ioz.ac.cn
收稿日期:2011-08-09,接受日期:2011-08-22

et al., 1974)。只有在适温区,昆虫发育速率才随着温度的增加而呈现出线性的增加,所以常常使用有效积温法则来描述温度对昆虫发育速率的影响。然而随着全球气候变暖,高温区在昆虫发育过程中所占的比例增加,因此一个精确的模型还需要考虑高温对昆虫发育的影响。

自 20 世纪 70 年代开始,国际上一些非线性模型也相继被构建出来,用以描述温度对昆虫发育速率的影响。其中大部分模型,比如 Logan 模型、Taylor 模型、王 - 兰 - 丁模型、表现型模型、去除平方根的 Ratkowsky 模型、Lactin 模型、Briere 模型,都属于描述性模型,即没有热动力学基础,只是能够反映在不同温度下发育速率的变化趋势,而不能解释形成这种变化趋势的深层次原因。这些模型还有一个共同特点就是往往以论文第一作者的姓氏命名。如美国德克萨斯农工大学的 Sharpe 和 DeMichele(1977)基于热动力学原理提出了一个非线性 Sharpe 模型,美国德克萨斯农工大学的 Schoolfield 等(1981)在此基础上修改,使其模型成型,被称之为 Sharpe-Schoolfield 模型,后来经过日本帝京大学医学部的 Ikemoto(2005, 2008)进一步修改,使之更加完善,被更名为 Sharpe-Schoolfield-Ikemoto(SSI)模型。此模型不但提高了对发育数据的拟合优度,较其它非线性模型相比,还具有更为深远的意义,即可以找出不同昆虫的内禀最适温度(intrinsic optimum temperature)。本文使用 Gotoh 等(2010)关于温度对伊凡氏叶螨 *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard 发育速率影响的研究数据,结合作者最近的研究成果,对上述模型一一进行评述。除 SSI 模型外,所有非线性参数模型使用残差平方和(*RSS*)、决定系数(R^2)、调整后的决定系数(即 R^2_{adj})和修正后的 *AIC*(即 *AICC*)来评估模型的优劣(Angilletta Jr, 2006; Shi and Ge, 2010)。其中 AICC 既可以反映模型的拟合优度又可以反映模型的复杂程度,是关键性的评估指标,其值越小,表示使用此模型越合理。它们的计算公式如下:

$$RSS = \sum_{i=1}^{n} (\hat{r}_i - r_i)^2,$$

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n} (\hat{r}_i - r_i)^2}{\sum_{i=1}^{n} (r_i - \bar{r})^2},$$

$$R^2_{adj} = 1 - \frac{n-1}{n-k}(1 - R^2),$$

$$L = -\frac{n}{2} \cdot \ln\left(\frac{RSS}{n}\right),$$

$$AICC = -2L + 2kn/(n - k - 1)。$$

此处,n 表示样本量;$\hat{r}_i$ 表示 r_i 的理论估计;$\bar{r}$ 表示发育速率的均值;k 表示模型参数的数量外加一个误差项。

2 用以描述温发育速率的模型

2.1 由有效积温法则衍生出的线性模型

根据有效积温法则,在任一温度条件下,昆虫完成某一特定阶段发育所需要的积温是一个常数,即:$k = D(T - t)$

此处,k 指有效积温;T 表示饲养温度;t 表示发育起点温度,低于此温度,昆虫停止发育;D 表示在饲养温度下完成发育所需要的天数;发育速率 r(就是发育时间 D 的倒数)。令 $r = 1/D$,$b = 1/k$,$t = -a/b$,则有一个常规线性模型:$r = a + bT$

Ikemoto 和 Takai(2000)提出了另外一个改进后的线性模型:$DT = k + tD$

这个模型的因变量为 DT,自变量为 D。有效积温 k 和发育起点温度 t 成为线性模型的参数。

常规线性模型使用起来比较简单,只要输入温度和发育速率数据,通过简单的线性回归,即可求出参数 a 和 b,再进一步计算出有效积温和发育起点温度。改进后的线性模型可以直接求出有效积温和发育起点温度,Ikemoto 和 Takai 提出使用压缩主轴法(reduced major axis)代替线性回归法来直接求得参数 k 和 t。作者最近的研究表明,如果想对比同一种昆虫的 2 个不同发育阶段或者 2 种昆虫相同发育阶段的发育起点温度,改进后的线性模型可以借助协方差分析来检验 2 个估计的发育起点温度是否存在统计上的显著性差异(Shi *et al.*, 2010)。但这 2 个模型都潜在地假设没有发育终止温度,即不承认高温对发育的限制。而这显然与观测不符,因为许多实验观察到在超过一定温度后,昆虫会停止发育。所以线性模型只适合描述在适温部温度对昆虫发育速率的影响。图 1 中 a 是作者结合 Gotoh 等(2010)关于温度对伊凡氏叶螨 *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard 发育速率影响的研究数据,展示了改进后的线性模型的应用,该模型的参数为:$a = -0.089239723$,$b = 0.007486024$,$t = 11.92$,$k = 133.58$,$R^2 = 0.9940$。

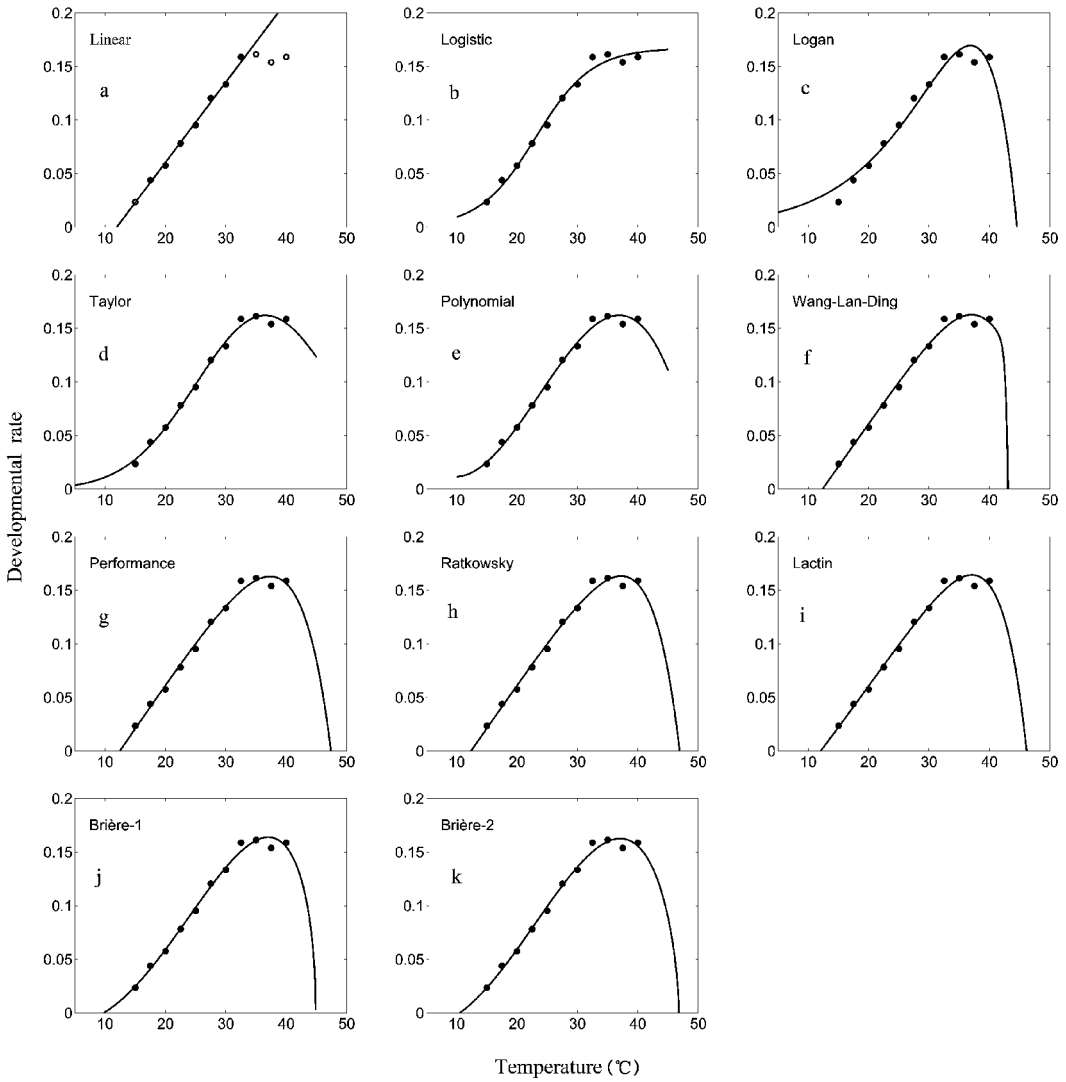

图 1　不同数学模型对发育速率数据的拟合

Fig. 1　Fits of different mathematical models on the data of developmental rate

2.2　Logistic 模型

澳大利亚阿德雷德大学的 Davidson(1944) 提出使用 Logistic 模型去描述温度对昆虫发育速率的影响,这个模型的形式如下:

$$r = K/[1 + \exp(a - bT)]$$

此处,r 表示发育速率; T 表示温度; 其余参数均为常数,其中 K 表示最大的发育速率。

Logistic 模型对于低温区和适温区发育速率数据的拟合效果好,但是对于高温区发育速率随着温度的增高而降低的趋势却无法反映,因为这个模型预测在高温部发育速率将会保持稳定,这与实验观测的结果不符合。其实,Davidson 验证其 Logistic 模型所使用的发育速率数据在高温区就有下降的趋势。除此而外,Logistic 模型也无法计算发育起点温度和发育终止温度。因此,Logistic 并不适宜用来描述温度对昆虫发育速率的影响。图 1 中 b 展示了 Logistic 的应用,该模型的参数为: $K = 0.167131702$, $a = 4.968374646$, $b = 0.215477465$。

2.3　Logan 模型

华盛顿州立大学的 Logan 等(1976) 提出了一个描述温度对蚜虫发育速率影响的模型:

$$r = \psi\left[\exp(\rho T) - \exp\left(\rho T_2 - \frac{T_2 - T}{\delta}\right)\right]$$

此处,r 表示发育速率; T 表示温度; 其余参数均为常数,其中 T_2 表示能够导致发育终止的温度

上限。此模型实质上是由两部分拼接而成，即低温区模型和高温区模型，两个模型以最快发育温度（能够导致发育时间最短的那个温度，用 T_f 表示）为界：

$$\begin{cases} r = \psi\exp(\rho T), & T \leqslant T_f \\ r = C_0\left[1 - \exp\left(-\dfrac{T_2 - T}{\delta}\right)\right], & T > T_f \end{cases}$$

这个模型可以描述许多温发育速率数据，具有很好的描述性，并且可以估计出发育终止温度（即 T_2）；但是它属于描述性统计模型，不具有热动力学基础。此外，这个模型暗含不存发育起点的假设，因而需要和线性模型配合来求出发育起点温度。图 1 中 c 展示了 Logan 模型的应用，该模型的参数为：$\psi = 0.119310537$，$\rho = 0.129082816$，$T_2 = 44.55$，$\delta = 7.652471429$。

2.4 Taylor 模型

美国新墨西哥大学的 Taylor（1981）使用了截尾高斯模型来描述温度对昆虫发育速率的影响，发现此模型适合于描述许多昆虫的发育。所谓截尾是指截去高斯模型右半部分的尾部。此模型的形式为：

$$r = r_f \cdot \exp\left[-\frac{1}{2}\left(\frac{T - T_f}{T_\sigma}\right)^2\right]$$

此处，r 表示发育速率；T 表示温度；其余参数均为常数，其中 T_f 表示能够导致发育时间最短的温度，r_f 表示在 T_f 的发育速率，T_σ 是参数。

Taylor 模型的参数较少，只有 3 个，并且高斯分布是自然界最常见的分布，这个模型作为一种描述性模型，非常优秀。但是它暗含在最快发育温度两边温度对发育速率影响的对称性假设，不符合一些实验观测到的结果，使用具有一定的局限性。此外，这个模型不能用于求发育起点温度和发育终止温度。只起到简单描述数据的作用，更不具有热动力学基础。图 1 中 d 展示了 Taylor 模型的应用，该模型的参数为：$r_f = 0.1620$，$T_f = 36.52$，$T_\sigma = 11.45$。

2.5 多项式模型

如果不考虑发育起点温度和发育终止温度的话，还可以使用多项式模型，如下为一元四次模型（Sandhu *et al.*，2010）：

$$r = \alpha_0 + \alpha_1 T + \alpha_2 T^2 + \alpha_3 T^3 + \alpha_4 T^4$$

这个模型则纯粹是一个统计模型，没有丝毫的热动力学基础，但是往往也可以取得好的拟合效果。图 1 中 e 展示了一元四次模型的应用，该模型的参数为：$\alpha_0 = -0.000000039$，$\alpha_1 = -0.000011518$，$\alpha_2 = 0.000951094$，$\alpha_3 = -0.015238614$，$\alpha_4 = 0.080794257$。如果只是单纯追求残差平方和最小化，还可以使用局域回归模型（LOESS）和广义可加模型（GAM）等非参数拟合方法。此处不再展示这种非参数拟合方法的应用。

2.6 王－兰－丁模型

王如松等（1982）提出一个用以描述温度对发育速率影响的模型，被后继使用者称之为“王－兰－丁模型”。此模型的形式如下：

$$r = \frac{m \cdot \{1 - \exp[-K_1(T - T_1)]\} \cdot \{1 - \exp[K_2(T - T_2)]\}}{1 + \exp[-c_0(T - T_0)]}$$

此处，除了温度 T 和发育速率 r 是变量外；其余符号均为参数，其中，T_1 表示发育起点温度，T_2 表示发育终止温度。

这个模型同样是描述性模型，但是具有较好的拟合弹性，可以拟合很多昆虫的发育速率数据，并且能估计出发育起点温度和发育终止温度。但是模型形状变化较大，有时曲线的形状不太光滑，特别是在高温区。因为拟合弹性太好，在低温区因死亡率较高发育速率的数据往往不可靠，该模型却只根据数据本身产生出拟合结果，预测出不可靠的理论值，导致对发育起点温度估计不准。还有一个缺点就是参数过多，模型复杂性程度高。图 1 中 f 展示了王－兰－丁模型的应用，该模型的参数为：$m = 30.0229$，$K_1 = 0.000266525$，$T_1 = 12.35$，$K_2 = 2.951060200$，$T_2 = 43.06$，$c_0 = -0.232925867$，$T_0 = 43.73$。

2.7 表现型（Performance）模型

华盛顿大学的 Huey 和 Stevenson（1979）提出了一个用以描述温度对外温动物运动行为影响的模型。中国科学院动物研究所的 Shi 等（2011a）则进一步发展这个模型用于分析昆虫的温发育速率。此模型的形式如下：

$$r = c \cdot \{1 - \exp[-K_1(T - T_1)]\} \cdot \{1 - \exp[K_2(T - T_2)]\}$$

此处,除了温度 T 和发育速率 r 是变量外,其余符号均为参数。

这个模型在形式上和王 - 兰 - 丁模型非常相似,但是参数较后者少,并且拟合得到的曲线形状相对稳定,一般不会产生过度拟合的问题,求出的发育起点温度和发育终止温度较为可靠。根据 Shi 等(2011a)对此模型的解释,该模型具有一定的热动力学基础。但是较其他非线性模型相比,模型的参数依然较多。图 1 中 g 展示了表现型模型的应用,该模型的参数为: $c = 29.8470$, $K_1 = 0.000275591$, $T_1 = 12.45$, $K_2 = 0.159129979$, $T_2 = 47.39$。

2.8　去除平方根的 Ratkowsky 模型

澳大利亚的 Ratkowsky 等(1983)提出了一个与表现型模型形状类似的模型,此模型的原始形式如下:

$$\sqrt{r} = b(T - T_1) \cdot \{1 - \exp[c(T - T_2)]\}$$

此处,除了温度 T 和发育速率 r 是变量外; 其余符号均为参数,其中, T_1 表示发育起点温度, T_2 表示发育终止温度。若允许除去因变量的平方根,这个模型还可以改写为:

$$r = b(T - T_1) \cdot \{1 - \exp[c(T - T_2)]\}$$

作者的研究发现,去除平方根的 Ratkowsky 模型和表现型模型对发育起点温度和发育终止温度估计值接近,2 个模型拟合得到的曲线形状也相似。它们的热动力学原理一致,只是 Ratkowsky 的前半部分 $b(T - T_1)$ 其实是表现型方程前半部分的一阶泰勒展开(Shi *et al.*, 2011a)。图 1 中 h 展示了改进后的去除平方根效应的 Ratkowsky 模型的应用,该模型的参数为: $b = 0.008108819$, $T_1 = 12.39$, $c = 0.171298492$, $T_2 = 46.92$

2.9　Lactin 模型

Lactin 等(1995)基于 Logan 模型推导出一个新的模型,用以反映温度对蚜虫发育速率的影响。这个模型可能是目前在温发育速率研究中使用较多的非线性方程。此模型的形式如下:

$$r = \exp(\rho T) - \exp[\rho T_{max} - (T_{max} - T)/\delta] + \lambda$$

此处,除了温度 T 和发育速率 r 是变量外; 其余符号均为参数, T_{max} 表示高温致死温度,而不再是发育终止温度,尽管这个参数来自于 Logan 模型中的 T_2。如果要求计算发育终止温度,只需要计算 Lactin 模型与 x 轴的右交点即可。

Lactin 模型是基于 Logan 模型的一种衍生物,在许多情况下,经过此模型拟合得到的曲线非常近似于 Performance 模型和去除平方根的 Rotkowsky 模型,还类似于王 - 兰 - 丁模型在低温部所具有的拟合弹性。但是,这个优点同时也是个缺点,往往造成对低温部发育速率数据的过度拟合,得出不正确的发育起点温度,因为很多低温部的发育速率数据偏大。模型形状较 Performance 模型和去除平方根的 Rotkowsky 模型而言,不十分稳定。此外,这个模型其实亦是一个描述性模型,而且在从 Logan 模型的推导过程中参数意义发生了变异, T_2 原本在 Logan 模型中表示曲线和 x 轴右交点,但是在推导过程中变成了一个高于发育终止温度的温度 T_{max}。因此,单纯从推导过程来看,Lactin 模型其实是一个失败的推导衍生物。但是因为 Lactin 模型本身的数学表达式可以很好地反映温度对昆虫发育速率的影响,所以目前在温发育速率研究中使用非常流行。如果发育速率受温度影响的热动力学过程是稳定的,则发育速率曲线的形状也应该大致稳定。从这个层面上讲, Lactin 模型不及 Performance 模型和去除平方根的 Rotkowsky 模型那样能产生稳定的曲线形状。图 1 中 i 展示了 Lactin 模型的应用,该模型的参数为: $\lambda = -1.086875061$, $\rho = 0.006927455$, $T_{max} = 53.70$, $\delta = 4.687118382$。

2.10　Briere 模型

法国学者 Briere 等(1999)提出了以下 2 个模型,用以描述温度对昆虫发育速率的影响。其模型形式如下:

$$r = \begin{cases} aT(T - T_1)\sqrt{T_2 - T} & \text{(Briere - 1)} \\ aT(T - T_1)(T_2 - T)^{1/m} & \text{(Briere - 2)} \end{cases}$$

此处,除了温度 T 和发育速率 r 是变量外; 其余符号均为参数。

如果参数初始值设置合理的话, Briere 模型可以很好地拟合数据,并可以给出发育起点温度和发育终止温度的估计。但是 Briere 的构建同样也是没有热动力学基础的,属于描述性模型。Briere 模型在低温部对发育起点温度的拟合同样存在着过度拟合问题,拟合得到的发育起点温度和线性模型拟合得到的结果不符合,前者要低于后者。图 1 中 j 和 k 展示了 Briere 模型的应用。Briere - 1 模型的参数: $a = 0.000058000$, $T_1 = 9.78$, $T_2 =$

44.87; Briere－2 模型的参数: $a = 0.000039491$, $T_1 = 10.50$, $T_2 = 46.80$, $m = 1.591209356$。

2.11 改进的 Sharpe-Schoolfiled-Ikemoto 模型(SSI 模型)

Schoolfield 等(1981)提出 SS 模型形式如下:

$$r = \rho_{(25℃)} \cdot P_2 \cdot \frac{T}{298} \cdot \exp\left[\frac{\Delta H_A^{\neq}}{R}\left(\frac{1}{298} - \frac{1}{T}\right)\right]$$

SS 模型假设所有外温生物体内控制发育速率或者增长率的酶在 25℃时活性最强,模型中的 P_2 表示控制酶在不同温度下处于活化状态之概率,$\rho_{(25℃)}$ 表示在 25℃时的发育速率,R 表示综合气体常数(1.987 cal deg^{-1} mol^{-1}),$\Delta H_A^{\neq}$ 表示活化作用的焓(cal mol^{-1})。T 表示绝对温度(K);r 表示发育速率(1/days)。此处,P_2 的表达式为

$$P_2 = \frac{1}{1 + \exp\left[\frac{\Delta H_L}{R}\left(\frac{1}{T_{1/2L}} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{\Delta H_H}{R}\left(\frac{1}{T_{1/2H}} - \frac{1}{T}\right)\right]}$$

此处,ΔH_L 表示与酶低温失活相联系的焓变化(cal mol^{-1});ΔH_H 表示与酶高温失活相联系的焓变化(cal mol^{-1});$T_{1/2L}$ 表示能够导致 $P_2/2$ 的低温(K);$T_{1/2H}$ 表示能够导致 $P_2/2$ 的高温(K)。在 SS 模型中,自变量为温度 T;因变量为发育速率 r;其余所有参数都是常数,可以通过拟合实验数据得到。

SS 模型具有坚实的热动力学基础,所有参数均有热动力学含义,并且可以很好地拟合发育速率数据。但是这个模型参数较多,给拟合带来不便。此外,这个模型还存在一个重要的问题,就是实际拟合得到 P_2 有时并不是在假设的最适发育温度 25℃下达到最大值(Shi *et al.*, 2011b)。为此,Ikemoto(2005, 2008)对这个模型做了进一步改进,提出了 SSI 模型,其模型形式为:

$$r = \rho_{\Phi} \cdot P_2 \cdot \frac{T}{T_{\Phi}} \cdot \exp\left[\frac{\Delta H_A^{\neq}}{R}\left(\frac{1}{T_{\Phi}} - \frac{1}{T}\right)\right]$$

Ikemoto 假设不同外温生物控制酶处于活化状态的最适温度是不同的,用 T_{Φ}(被称之为"内禀最适温度"(intrinsic optimum temperature))表示,ρ_{Φ} 则表示在此温度下的发育速率。为了保证在 T_{Φ} 处 P_2 最大化,只要令 $dP_2/dT = 0$ 即可,进而可得:

$$T_{\Phi} = \frac{\Delta H_L - \Delta H_H}{R \cdot \ln\left(-\frac{\Delta H_L}{\Delta H_H}\right) + \frac{\Delta H_L}{T_{1/2L}} - \frac{\Delta H_H}{T_{1/2H}}}$$

为了使这个模型更具实用性,Ikemoto(2005, 2008)建议:

(1)对于发育数据中的线性部分进行拟合,使用改进后的线性模型,即 $DT = k + tD$。计算出来的发育起点温度 t 作为 $T_{1/2L}$ 的估计。注意使用的是压缩主轴法(reduced major axis),对于方程 $y = a + bx$, $\hat{b} = \sqrt{\sum (y_i - \bar{y})^2 / \sum (x_i - \bar{x})^2}$, $\hat{a} = \bar{y} - \hat{b}\bar{x}$。在拟合过程中使用的温度是摄氏度,得到的 t 是摄氏度,需要转化为绝对温度 K。1K = 273.15℃。

(2)在 Arrhenius 图(横坐标为绝对温度的倒数 [1/K],纵坐标为发育速率的自然对数 [ln$r$(T)])中,对线性部分拟合得到曲线的斜率 β,根据 $-R\beta$ 去估计 $\Delta H_A^{\neq}$。之所以能够如此估算,原因在于在适温部 $P_2 \approx 1$,于是 $\beta = d\ln(r)/d(T^{-1}) = -T - \Delta H_A^{\neq}/R$。在 T_{Φ} 处,$\Delta H_A^{\neq} = -R \cdot (\beta + T_{\Phi})$。当绝对温度较小时,则有 $\Delta H_A^{\neq} = -R\beta$。

(3)在拟合过程中,在内禀最适温度下的发育速率 ρ_{Φ} 始终可以使用 $(T_{\Phi} - t)/k$ 来推算。其实就是假设 ρ_{Φ} 位于适温部的直线上。

(4)然后对其它参数给出一定的范围,它们组合后求出发育速率的理论值和实际观测值之间的差异,使用 χ^2 来反映拟合效果,选取能够引起 χ^2 最小的那组参数组合。

在此基础上,作者进一步实现了 SSI 拟合的具体算法,编写了 R 程序,可用于估计 SSI 模型的所有参数(可参看 Shi *et al.*, 2011b)。还基于 R 软件开发出 SSI 软件包,专门用于快速拟合 SSI 模型参数。图 2 展示了 SSI 模型的应用,该模型的参数为: $T_{\Phi} = 23.5$, $\rho_{\Phi} = 0.086682$, $\Delta H_A^{\neq} = 15230$, $\Delta H_L = -54500$, $\Delta H_H = 42500$, $T_{1/2L} = 11.92$, $T_{1/2H} = 38.67$, $\chi^2 = 0.002710$, $R^2 = 0.9896$。

2.12 根据 SS 模型所建立的 Van der Have-de Jong 模型

荷兰乌德勒支大学的 Van der Have 和 de Jong(1996)基于 Sharpe-Schoolfield 模型建立了一个用以描述温度对外温生物体型(包括体重、体长、翅长等等)影响的模型。同时,他们考虑到有些外温生物体内控制发育速率的酶并不都是在 25℃时活性最强,于是他们建立了如下模型:

$$m(T) = \frac{m}{D} \cdot D = r_g(T) \cdot r_d(T)$$

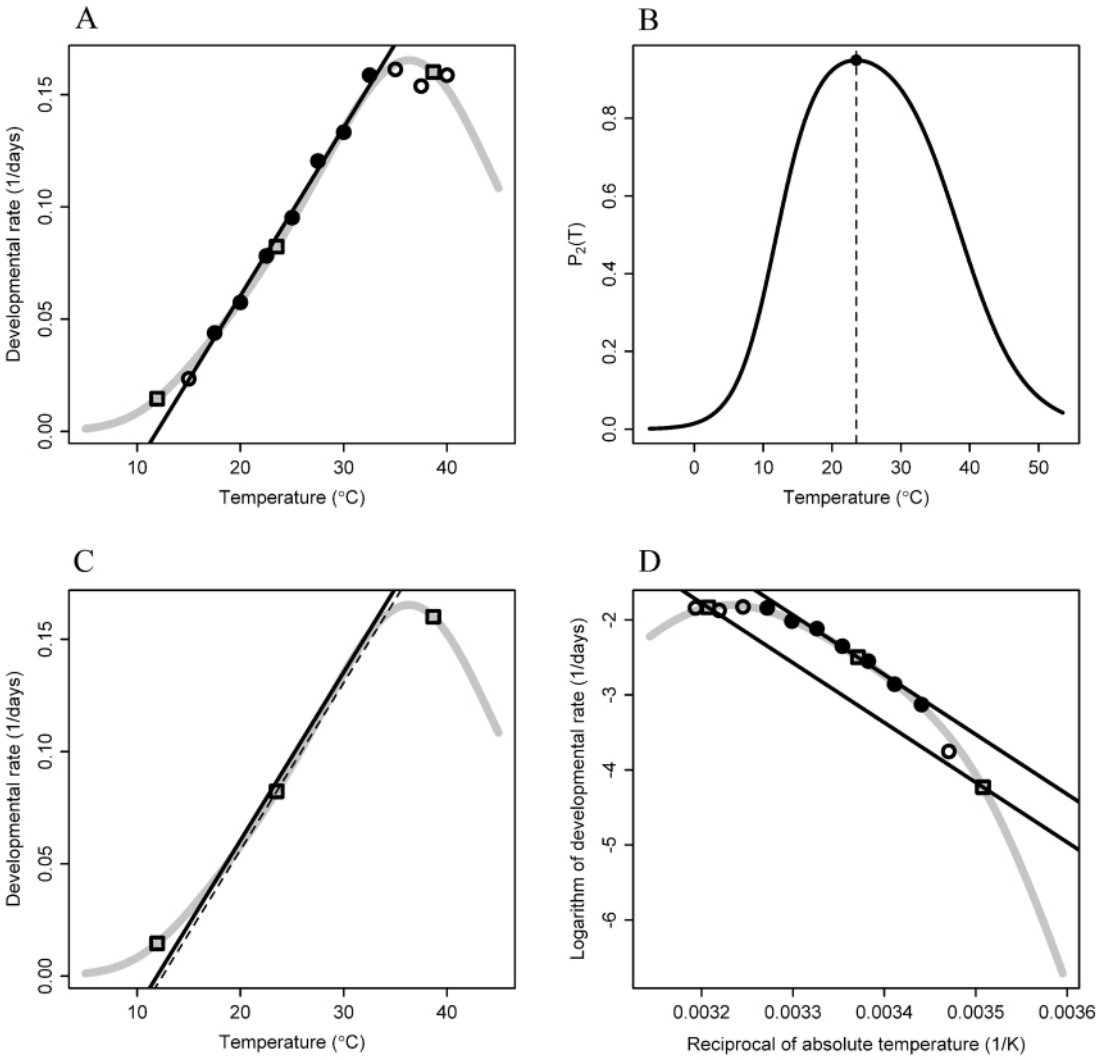

图 2　SSI 模型对发育速率数据的拟合

Fig. 2　Fit of the SSI model on the data of developmental rate

注:(A) 灰线表示使用 SSI 模型预测的理论值,实线表示改进后的线性模型,点表示观测值,空心点表示没有被改进后的线性模型所使用的数据,实心点表示被改进后的线性模型所使用的数据,空心的小方框表示在 $T_{1/2L}$、T_{Φ}、$T_{1/2H}$ 的发育速率;(B) 曲线表示控制酶在不同温度下处于活化状态之概率(P_2),可以清晰地看到在 T_{Φ} 处 P_2 最大;(C) SSI 模型在 T_{Φ} 处的切线(虚线)和改进后的线性模型(实线)的对比;(D) 在 Arrhenius 图上,SSI 模型在 $1/T_{\Phi}$ 处的切线平行于通过$(1/T_{1/2L}, \ln[r(T_{1/2L})])$和$(1/T_{1/2H}, \ln[r(T_{1/2H})])$的直线。

(A) Grey line represents the theoretical values predicted by the SSI model; solid line represents the predicted values by the modified linear model; circles represent the observations; open circles represent the data that were not used by the modified linear model; closed circles represent the data used by the modified linear model; the open rectangles represent the developmental rates at $T_{1/2L}$, T_{Φ} and $T_{1/2H}$, respectively. (B) Curve represents the probability of enzyme being in the active state (P_2). It is obviously maximal at T_{Φ}. (C) Comparison between the tangent of the SSI model (dashed line) and the modified linear model (dark solid line). (D) On the Arrhenius plot, the tangent of the SSI model at $1/T_{\Phi}$ runs parallel with the line passing by the points of $(1/T_{1/2L}, \ln[r(T_{1/2L})])$ and $(1/T_{1/2H}, \ln[r(T_{1/2H})])$.

此处，m 表示昆虫在繁殖前期的生物量；D 表示发育时间；$r_g(T)$ 表示增长速率；$r_d(T)$ 表示发育速率。他们假设 SS 模型不仅适用于发育速率，也适用于增长速率。于是有：

$$m(T) = \frac{\rho_{ref,g}}{\rho_{ref,d}} \cdot \frac{P_{2,g}}{P_{2,d}} \cdot \exp\left[\frac{\Delta H_{A,g}^{\neq} - \Delta H_{A,d}^{\neq}}{R}\left(\frac{1}{T_{ref}} - \frac{1}{T}\right)\right]$$

此处，假设了 $T_{ref,g} = T_{ref,d} = T_{ref}$。这个方程可以很好地拟合不同温度下昆虫体型的观测值。这里，我们不再展示这个模型的应用。但是我们需要提出，如果不考虑参数的生物学含义，上述的其它描述性模型同样可以用来拟合增长速率 $r_g(T)$，进而也可以对不同温度下的昆虫体型数据进行较好的拟合，但是这样做不如使用 SSI 模型或者 SS 模型，因为后者具有良好的热动力学基础。

3 展望

本文总结了目前国际上流行的描述温发育速率的模型（除王－兰－丁模型外），可以看出，描述性的模型居多，并且各自有其优缺点。根据上述非线性参数模型（表 1）对伊凡氏叶螨的发育数据进行拟合，发现 Taylor 模型的 *AICC* 最低，说明拟合的效果较好，这主要是由于 Taylor 模型所含的参数较少，同时也适应了现有的数据分布。尽管 Briere－1 模型也取得较好的拟合效果，但是很明显 Briere－1 模型和 Briere－2 模型并不能取得一致的拟合效果。因为对于其它一些数据，可能 Briere－2 模型可以取得更好拟合效果。这恰恰说明 Briere 模型仅仅只是一种描述性模型，即便能够很好地反映数据，仍然不十分可靠。对于非参数模型诸如 LOESS，只要设定的移动窗口得当，对发育速率数据的拟合可以取得更为理想的效果（仅仅从 *RSS* 上来看）。这要求我们必须使用一种具有生物学意义的模型，特别是建立在热动力学基础之上的非线性模型，并且此模型要求所有模型参数必须具有热动力学意义。

但是基于热动力学构建的 SSI 模型由于日渐成为此领域的主流模型，这个模型除了能够描述温度对发育速率的影响外，还可以描述温度对昆虫生物量的影响。为此，作者进一步实现了 SSI 拟合的具体算法，开发出 SSI 软件包，专门用于快速拟合 SSI 模型参数（可参看 Shi *et al.*，2011b）。此外，SSI 模型拟合得到的 T_{Φ} 还对于进化生物学的研究具有十分重要的意义。作者最近的研究表明，分类单元相近（目前研究到科一级）的外温生物，其在适温部的发育速率直线存在一个共同的交点（Bonato *et al.*，2011），对于这些亲缘关系相近的外温生物的任一发育阶段均存在共同交点，这些共同交点所对应的横坐标相同，即存在一个温度，在此温度下，这些外温生物完成的任一发育阶段所需要的时间是相同的。而不同分类单元所对应的共同交点不同，这种差异可以用来反映外温生物的进化关系。T_{Φ} 恰恰反映了这个共同交点的横坐标（图 3）。

表 1 模型评估

Table 1 Model estimate

模型	T_f	*RSS*	R^2	R^2_{adj}	*AICC*
Logistic	–	0.000281	0.9891	0.9844	－101.66
Logan	36.85	0.000712	0.9724	0.9539	－84.10
Taylor	36.52	0.000173	0.9933	0.9904	－106.97
Polynomial	36.92	0.000185	0.9928	0.9857	－87.94
王－兰－丁	37.02	0.000228	0.9911	0.9705	－30.62
Performance	37.31	0.000252	0.9902	0.9804	－84.52
Ratkowsky	37.23	0.000250	0.9903	0.9838	－95.60
Lactin	37.10	0.000247	0.9904	0.9840	－95.75
Briere－1	37.02	0.000214	0.9917	0.9881	－104.66
Briere－2	37.08	0.000201	0.9922	0.9870	－98.00

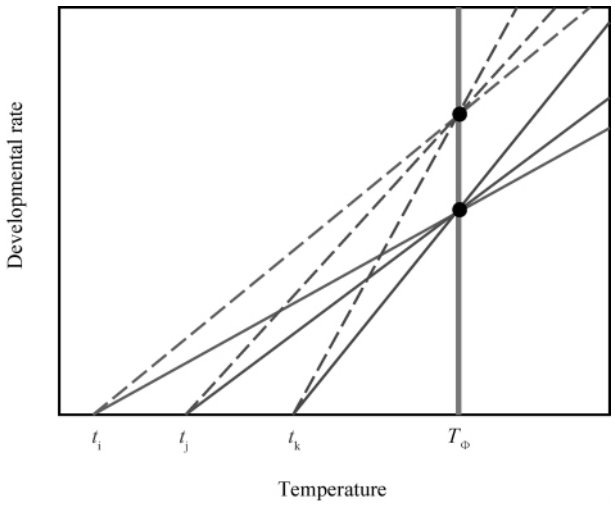

图 3　共同交点处温度相同假说的示意图

Fig. 3　Illustration of the hypothesis of the common-intersections sharing the same temperature

注: 不同颜色表示同一分类单元的不同物种; 虚线表示卵期发育速率; 实线表示幼虫期发育速率; 上下 2 个点分别表示卵期共同交点和幼虫期共同交点; t_i、t_j 和 t_k 分别表示物种 i、物种 j 和物种 k 的发育起点温度; T_Φ 表示共同交点所具有的相同温度。

Different colors represent different species within a taxon; the dashed lines represent the egg development rates; the solid lines represent the larval development rates; the two closed circles represent the egg and larval common intersections; t_i, t_j and t_k represent the lower developmental thresholds of species i, species j and species k, respectively; T_Φ represents the temperature shared by the egg and larval common-intersections.

对于非线性模型而言,在实验中最难测定的就是高温区发育速率的变化趋势。因为根据绝大多数描述性模型(如 Logan 模型、Performance 模型、去除平方根的 Ratkowsky 模型、Lactin 模型、王-兰-丁模型、Briere 模型)都预测在高温部发育速率快速下降,在很小的温度区间,发育速率从极大值降低到极小值 0。但是由这些模型得出的结论很难被实验证明,除非研究者首先对这个温度区间有较准确的估计,然后设置非常小的温度间隔,在每个温度上使用较大的样本量(因为高温部昆虫的死亡率会随着温度的增高而增高)来进行验证。尽管许多的研究表明在两个相邻的高温,一个出现了发育速率接近极大值,而另外一个没有观察到发育,但是我们并不能就此而认为在这两个温度之间昆虫发育就一定能够发生,并且发育速率是遵循诸如 Logan 模型所预测的那样连续。其实,Taylor 模型和 SSI 模型预测,即便是高温昆虫存活率高,也不会出现前几种模型所预测的连续下降。后 2 种模型预测发育速率平缓下降,之所以在实验中观察到少数高温区发育速率有快速下降的趋势,也可能是实验误差或高死亡率所引起的。如果发育速率在最快发育温度(T_f)两侧呈现出不对称分布,Taylor 模型将是不适宜的,SSI 模型似乎更为合理。图 4 展示了使用 SSI 模型拟合不同温度下棕榈象甲 *Rhynchophorus palmarum* 消化液中 β-半乳糖苷酶类活性数据(Yapi *et al.*, 2007)的结果,得到的模型参数为: $T_\Phi = 37.50$, $\rho_\Phi = 0.581636$, $\Delta H_A^{\neq} = 8591$, $\Delta H_L = -39500$, $\Delta H_H = 46\,500$, $T_{1/2L} = 15.88$, $T_{1/2H} = 59.35$, $\chi^2 = 0.012757$, $R^2 = 0.9923$。可见,SSI 能够很好地拟合高温部的数据。

尽管 Uvarov(1931)早在 80 年前就已经清晰地阐明了温度对昆虫发育速率的影响,但在当时缺少适合描述温发育速率的数学模型,更不可能从控制发育速率的酶活性变化的角度来阐释此问题。但是遗憾的是,普遍出现了重结果轻理论和温度梯度设计偏少(通常为 5 个温度)的现象。以最简单的线性模型来说,目前围绕着有效积温法则,出现了同一种昆虫所有发育阶段的发育起点温度相同(Jarosik *et al.*, 2002, 2004; Shi *et al.*, 2010)、同一分类单元不同物种的发育速率直线存在共同交点(Ikemoto, 2003)、同一分类单元不同物种所有发育阶段的共同交点对应的温度相同等假说(Bonato *et al.*, 2011)。在温发育速率研究中,有一个最基本的统计学问题被忽视了,对于饲养某种昆虫,该昆虫不同发育阶段(比如卵期、幼虫期、蛹期等)都可以通过线性方程来计算出相应的发育起点温度,那么这些不同发育阶段的发育起点温度是否存在统计学上的差异呢? Jarosik 等(2002, 2004)收集了一些已发表的温发育速率均值数据,分析得出同一种昆虫或螨类不同发育阶段的发育起点温度不存在显著性差异的结论,Shi 等(2010)则提出了 2 种方法可以直接检验不同发育阶段发育起点温度(根据单项实验的原始数据线性拟合得到)是否存在显著性差异。这 2 种方法值得在有效积温法则的应用研究中推广。

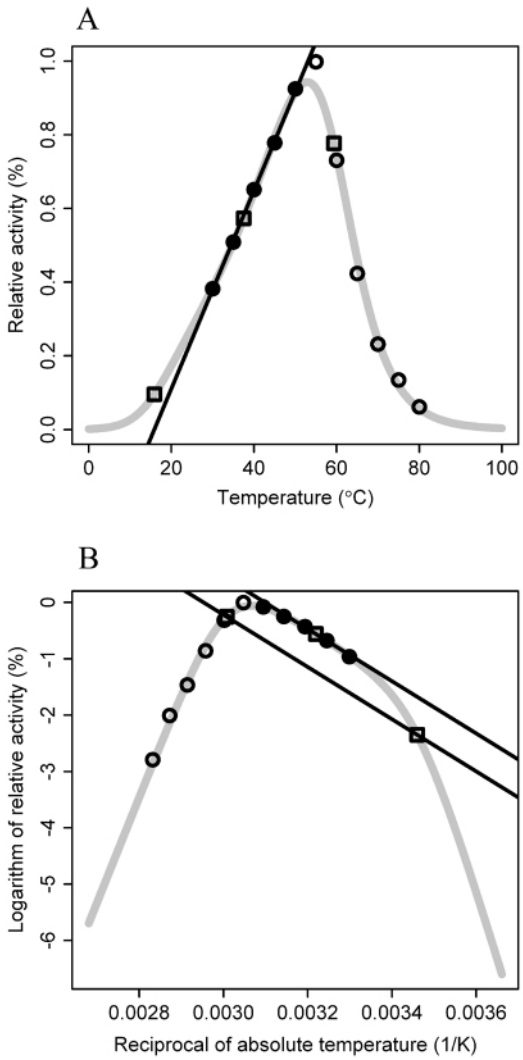

图 4 SSI 模型对不同温度下棕榈象甲 *Rhynchophorus palmarum* 消化液中的 β－半乳糖苷酶类活性影响的描述(Yapi *et al.*, 2007)

Fig. 4 Description of the SSI model on the effect of temperature on the beta-galactosidase activity from the digestive juice of the palm weevil *Rhynchophorus palmarum* (Yapi *et al.*, 2007)

注:(A) 在 $r-T$ 图中;(B) 在 Arrhenius 图中。图中所有曲线和点的解释如图 2;第一幅子图仿 Ikemoto (2011)。

(A) On the $r-T$ plot; (B) On the Arrhenius plot. The meanings in this figure are the same as those in Fig. 2. The first sub-figure was redrawn according to Ikemoto (2011).

此外,国际上一些学者还根据新陈代谢理论推导出一个温度、体重对发育速率影响的模型(Gillooly *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004):

$$\ln\left(\frac{D}{\sqrt[4]{m}}\right) = a + b\frac{T}{1+\frac{T}{273}}$$

此处,D 表示发育时间,m 表示体重,T 表示摄氏温度,a 和 b 均为参数。若体重 m 本身就是温度的函数,则此模型就显得更为复杂。

目前,国际的研究趋势是从新陈代谢理论入手来重新阐释温度对发育速率及体重的影响。在全球变化背景下,北半球一些害虫因为增加的温度体重下降,它们的取食量相对下降,进而可能导致此类昆虫对农作物危害的减轻(Savage *et al.*, 2004);但是一些害虫体重则随着温度的增加而上升,比如亚洲玉米螟,它们的取食量上升,进而导致此类昆虫对农作物危害的加剧(根据江西农业大学薛芳森教授未发表的实验数据)。尽管一些昆虫体重随着温度的升高而下降,但是完成一个世代所需要的发育时间可能缩短,那么这类昆虫则可能会增加代数,进而加剧对农作物的危害。

未来有关在温发育速率领域的研究趋势,将是把温度、体重、发育速率和昆虫行为表现紧密结合在一起,围绕着同一物种不同地理种群之间的差异、相近物种不同地理分布区域之间的差异、生态位重叠的近似物种之间的差异进行。在全球气候变化背景下,这些差异对气候变化的反应敏感程度将成为研究的一个难点也将会是一个热点。在北半球,既然有些害虫体重随着温度的增长而下降,而有些害虫体重则随着温度的增长而上升,我们因此需要区分这两类不同的害虫,结合经济危害评估,进行综合治理。无论是对比发育速率还是对比体重的增长速率,本文介绍的模型都将是非常基础、非常重要的工具。

致谢: 此项研究得到 Raymond Huey 教授、薛芳森教授、Gadi Reddy 博士、Olivier Bonato 教授、Megha Parajulee 教授、Christopher Gordon 博士、陈法军副教授、门兴元副研究员、孙玉诚副研究员、Hardev Sandhu 博士热情友好的帮助,曹海锋博士在稿件校对过程中给予了很大帮助,在此表示由衷的感谢!

参考文献(References)

Angilletta Jr MJ, 2006. Estimating and comparing thermal

performance curves. *J. Therm. Biol.*, 31: 541—545.

Bonato O, Ikemoto T, Shi P, Ge F, Sun Y, Cao H, 2011. Common-intersection hypothesis of development rate lines of ectotherms within a taxon revisited. *J. Therm. Biol.*, 36: 422—429.

Briere JF, Pracros P, Le Roux AY, Pierre JS, 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.*, 28(1): 22—29.

Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7): 1771—1789.

Campbell A, Frazer BD, Gilbert N, Gutierrez AP, Mackauer M, 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.*, 11(2): 431—438.

Davidson J, 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. Anim. Ecol.*, 13(1): 26—38.

Gillooly JF, Charnov EL, West GB, Savage VM, Brown JH, 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417: 70—73.

Gotoh T, Sugimoto N, Pallini A, Knapp M, Hernandez-Suarez E, Ferragut F, Ho CC, Migeon A, Navajas M, Nachman G, 2010. Reproductive performance of seven strains of the tomato red spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) at five temperatures. *Exp. Appl. Acarol.*, 52(3): 239—259.

Huey RB, Kingsolver JG, 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.*, 4(5): 131—135.

Huey RB, Stevenson RD, 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Amer. Zool.*, 19(1): 357—366.

Ikemoto T, 2003. Possible existence of a common temperature and a common duration of development among members of a taxonomic group of arthropods that underwent speciational adaptation to temperature. *Appl. Entomol. Zool.*, 38(4): 487—492.

Ikemoto T, 2005. Intrinsic optimum temperature for development of insects and mites. *Environ. Entomol.*, 34(6): 1377—1387.

Ikemoto T, 2008. Tropical malaria does not mean hot environments. *J. Med. Entomol.*, 45(6): 963—969.

Ikemoto T, 2011. What is the intrinsic optimum temperature for development of insects and mites? (1) The theory and some tentative assumptions. *Japan Plant Protection*, 65(7): 448—453.

Ikemoto T, Takai K, 2000. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. *Environ. Entomol.*, 29(4): 671—682.

Jarosik V, Honek A, Dixon AFG, 2002. Developmental rate isomorphy in insects and mites. *Am. Nat.*, 160(4): 497—510.

Jarosik V, Kratochvil L, Honek A, Dixon AFF, 2004. A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectothermic animals. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271(Suppl. 4): S219—S221.

Lactin DJ, Holliday NJ, Johnson DL, Craigen R, 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.*, 24(1): 68—75.

Logan JA, Wollkind DJ, Hoyt SC, Tanigoshi LK, 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.*, 5(6): 1133—1140.

Ratkowsky DA, Lowry RK, McMeekin TA, Stokes AN, Chandler RE, 1983. Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *J. Bacteriol.*, 154(3): 1222—1226.

Sandhu HS, Nuessly GS, Webb SE, Cherry RH, Gilbert RA, 2010. Life table studies of *Elasmopalpus lignosellus* (Lepidoptera: Pyralidae) on sugarcane. *Environ. Entomol.*, 39(6): 2025—2032.

Savage VM, Gillooly JF, Brown JH, West GB, Charnov EL, 2004. Effects of body size and temperature on population growth. *Am. Nat.*, 163(3): 429—441.

Schoolfield RM, Sharpe PJH, Magnuson CE, 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theor. Biol.*, 88(4): 719—731.

Sharpe PJH, DeMichele DW, 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.*, 64(4): 649—670.

Shi P, Ge F, 2010. A comparison of different thermal performance functions describing temperature-dependent development rates. *J. Therm. Biol.*, 35(5): 225—231.

Shi P, Ge F, Men X, 2010. How to compare the lower developmental thresholds. *Environ. Entomol.*, 39(6): 2033—2038.

Shi P, Ge F, Sun Y, Chen C, 2011a. A simple model for describing the effect of temperature on insect developmental rate. *J. Asia-Pacific Entomol.*, 14(1): 15—20.

Shi P, Ikemoto T, Egami C, Sun Y, Ge F, 2011b. A modified program for estimating the parameters of the SSI

model. *Environ. Entomol.*, 40(2): 462—469.

Taylor F, 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *Am. Nat.*, 117(1): 123.

Uvarov BP, 1931. Insects and climate. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 79: 1—232.

Van der Have TM, de Jong G, 1996. Adult size in ectotherms: temperature effects on growth and differentiation. *J. Theor. Biol.*, 183(3): 329—340.

王如松，兰仲雄，丁岩钦，1982，**昆虫发育速率于温度关系的数学模型研究. 生态学报，**2(1): 47—57.

Yapi DYA, Niamke SL, Kouame LP, 2007. Biochemical characterization of a strictly specific beta-galactosidase from the digestive juice of the palm weevil *Rhynchophorus palmarum* larvae. *Entomol. Sci.*, 10(4): 343—352.

应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2011,48(5):1161—1169

昆虫对降雨和干旱的响应与适应*

党志浩 陈法军**

(南京农业大学植物保护学院昆虫学系 南京 210095)

摘 要 水分因子在昆虫的生长发育及其整个生活史中起着至关重要的作用。降雨作为改变环境水分的方式之一,其机械冲刷作用对昆虫具有直接的致死效应,并影响昆虫的生长发育、繁殖及其产卵和取食行为等;干旱作为降雨减少导致的极端环境形式,不仅对昆虫生理产生直接影响,而且还会通过影响寄主植物而间接作用于昆虫;同时,干旱还会改变同一寄主植物上昆虫之间的种间关系,导致群落多样性和稳定性的变化以及种群演替的发生。本文综述了气候变化背景下降雨和干旱对昆虫生长发育和繁殖的影响,并介绍了迁飞型昆虫、群居型昆虫、土壤害虫等对降雨和干旱的行为反应;此外,还详细介绍了昆虫对降雨和干旱的适应对策(包括对水分因子的行为适应对策、滞育和迁飞对策等),并建议利用环境水分(尤其是土壤水分)调控措施(如人工降雨和灌溉等)来防治农业害虫。

关键词 昆虫,降雨,干旱,行为反应,适应对策,害虫防治,气候变化

Responses of insects to rainfall and drought

DANG Zhi-Hao CHEN Fa-Jun**

(Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract The moisture factor plays an important role in the growth, development and fecundity of insects. Rainfall can directly kill insects through mechanical scouring. Drought affects insects' physiology both directly, and also indirectly through its effects on host plants, for example, altering inter-specific interactions among insects on same host plants thereby changing the diversity and stability of the insect community and population succession. This paper summarizes the effects of rainfall and drought on the growth, development and fecundity of insects under conditions of global climate change, and provides an introduction to the behavioral responses of migratory and gregarious insects, and soil insect pests to rainfall and drought. The strategies insects use to cope with rainfall and drought are described in detail, including behavioral adaptations, and the tactics of diapause and migration etc. Artificial regulation of environmental moisture, especially soil moisture, (e.g., artificial rainfall and irrigation etc.) is suggested as a means of controlling agricultural insect pests.

Key words insect, rainfall, drought, behavioral response, adapting strategy, pest management, climate change

昆虫的生长发育与气候因素紧密相关。在众多气候因素中,水分作为一种重要的非生物因子,既可直接影响昆虫的生长发育(陈法军等,2002,2003;常晓娜等,2008),也可以通过对寄主植物或其天敌的作用而间接影响昆虫的个体发育与种群的发生与危害程度。而降雨作为调节自然水分的重要方式之一,必然会对昆虫的生长发育产生影响。根据通用气候循环模型预测,随着气候变暖,一些地区的年降雨量将发生变化(Houghton *et al.*, 2001),而降雨量的减少可改变植物和与之相关的无脊椎动物群落丰富度和多样性(Masters *et al.*, 1998; Sternberg *et al.*, 1999; Morecroft *et al.*, 2002, 2004)。

降雨和干旱对昆虫影响的最直接证据就是蝗灾。我国历史上曾经暴发过多起蝗灾,而蝗灾的发生与降雨最为紧密,往往是洪涝之后的旱灾暴

* 资助项目:国家重点基础发展规划"973 项目"(2010CB126200)、国家公益性行业(农业)科研专项项目(200903051)、转基因生物新品种培育重大专项课题(2009ZX08011-007B,2009ZX08012-005B,2011ZX08012-005)和教育部霍英东基金(122033)。

** 通讯作者,E-mail: fajunchen@njau.edu.cn

收稿日期:2011-08-09,接受日期:2011-08-25