

# 温度对黑襟毛瓢虫发育的影响

赵鼎新

(中国科学院上海昆虫研究所)

王忠文

(上海计算技术研究所)

**摘要** (1) Schoolfield 等(1981)导出的建立在酶促反应机理上的温度与变温动物发育速率关系的模型能很好的拟合黑襟毛瓢虫的发育速率与温度的相互关系,变温对其发育速率没有显著影响。(2)高温对黑襟毛瓢虫种群动态的主要影响是在其发育过程中的存活率而不是发育速率。(3)黑襟毛瓢虫在中温(26°C)下完成幼虫期发育所需蚜量最低。(4)不同温度下黑襟毛瓢虫的成虫寿命与产卵期均不同,但这对成虫的产卵量并无直接影响。(5)给出了实验室条件下,温度与黑襟毛瓢虫的净生殖率( $R_0$ )、平均世代周期(T)及内禀增长率的关系。

**关键词** 黑襟毛瓢虫 温度效应 发育速率

自 Candolle 在 1885 年提出变温生物生长发育的积温规律以来,温度与变温动物发育速率关系的研究得到很大的关注。温度是影响变温动物种群行为的最主要环境因子, Andrewartha (1971) 在总结温度对昆虫的影响时曾指出:“温度能影响其发育速率,生命历期,生殖率及各种行为。”事实上,昆虫生态领域内的相当一部分工作也正集中在这些方面(丁岩钦,1963; Maxwell 等,1969; Philipp 等,1971 等),其中以温度与发育速率关系的研究进行的较为深入。

黑襟毛瓢虫 *Scymnus hoffmanni* Weise, 属瓢虫科小毛瓢虫亚科。幼虫共分四个龄期,幼虫与成虫主要以棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 为食。它体型虽小但繁殖力强,抗逆力高,是上海地区棉田内捕食性天敌的优势种。了解温度对黑襟毛瓢虫的影响,对了解其自然种群的消长,正确估价其在棉田食物网中的地位均有较大意义。本文对黑襟毛瓢虫在不同温度下的种群行为进行了一些观察,现报道如下:

## 材料与方 法

**实验昆虫** 黑襟毛瓢虫在 1983、1984 年 4 月中旬从上海市郊的蚕豆田捕捉。棉蚜从近郊的木槿树上采取。

### 1. 温度对黑襟毛瓢虫的影响

**实验条件** 实验温度: 18°、22°、26°、30°、34°、36° 及 38°±1°C;湿度约在 70% 左右。实验所用温箱是自制的自动控温箱,内装四瓦荧光灯一支,每天给予 16 小时光照。实

本文于 1985 年 3 月收到。

周丽丽同志参加了本项研究的技术工作。研究得到了我所生态组罗志义老师的帮助,杨平澜先生及中国科学院动物研究所马世骏、丁岩钦先生代为修改文稿,在此致以衷心的感谢。

验瓢虫养在有机玻璃养虫器皿内,器皿内径为 22 毫米,高 6 毫米。皿内垫蚕豆叶或棉叶作为蚜虫的食物并保持一定的湿度,叶子每日调换一次。

**实验过程** 将采集来的黑襟毛瓢虫集中饲养使之交配。交配后拆对饲养观察。见其产卵时记录下产卵时间并将卵移至某温度组内。每温度组内的卵量为 35 至 50 粒不等。幼虫孵化后喂以一定数量的三、四龄幼蚜。每 4 小时观察一次,所需记录的数据计有:食蚜量、死亡率、各龄幼虫及蛹的历期等。蛹羽化后,将各温度组内的瓢虫进行配对,交配成功者(每温度组取 5—8 对),其雌虫继续喂养,记录下每天的产卵量及寿命。

## 2. 自然温度下黑襟毛瓢虫的发育速率

1983 年 8 月初从上海松江余山地区棉田中捕获黑襟毛瓢虫成虫若干,依前法饲养并配对。从所产下的卵中取卵 25 粒于室外自然温度下饲养,每隔 6 小时观察一次,记录下幼虫各龄及蛹的历期直至成虫。

## 3. 模型

本文用以描述温度与黑襟毛瓢虫发育速率关系的模型为 Sharpe 等 (1977) 首先给出。为便于模型参数的初值确定与减低参数间的相关程度, Schoolfield 等 (1981) 修改了 Sharpe 等的模型,提出了如下公式:

$$V(T) = \frac{\rho(25^{\circ}\text{C})1/298^* \exp(\Delta H_A^*/R(1/298 - 1/T))}{1 + \exp(\Delta H_L/R(1/T_{1/2L} - 1/T)) + \exp(\Delta H_H/R(1/T_{1/2H} - 1/T))} \quad (1)$$

$\rho(25^{\circ}\text{C})$  是假定没有失活酶存在的状况下  $25^{\circ}\text{C}$  时变温动物的发育速率,  $\Delta H_A^*$  为活化焓,  $\Delta H_H$  与  $\Delta H_L$  分别是与酶的高温或低温失活有关的焓的变化,  $T_{1/2L}$  是在控制酶处于 1/2 低温失活状况下的温度 ( $^{\circ}\text{K}$ ),  $T_{1/2H}$  是控制酶处于 1/2 高温失活状况下的温度 ( $^{\circ}\text{K}$ ),  $R$  为气体常数,  $T$  为绝对温度 ( $^{\circ}\text{K}$ ),  $1/(T)$  为温度  $T$  时的发育速率。

由于实验是在黑襟毛瓢虫存活温度区间的中、上部分进行,所以上式又可简化成:

$$V(T) = \frac{\rho(25^{\circ}\text{C})1/298^* \exp(\Delta H_A^*/R(1/298 - 1/T))}{1 + \exp(\Delta H_H/R(1/T_{1/2H} - 1/T))} \quad (2)$$

符号同(1)式。

模型的参数估计方法为 Marquart 的最小阻尼二乘法,迭代后 IBM-PC/XT 机上进行。其它非线性回归则在 TI-59 可编程序计算器上进行。

# 结果与分析

## 1. 不同温度下黑襟毛瓢虫的发育速率

表 1 列出了不同温度下黑襟毛瓢虫的卵期、各龄幼虫期、蛹期及整个未成熟期的平均发育历期。可以看出随着温度的升高,黑襟毛瓢虫的整个未成熟期呈较快的速率下降并在  $34^{\circ}\text{C}$  时达到最小,然后又开始回升。上海郊区夏季的最高气温一般在  $30$  至  $36^{\circ}\text{C}$  之间,因此,实验结果说明:黑襟毛瓢虫对其在夏季经常遭遇的气温有较好的适应性。表 1 最后一项为黑襟毛瓢虫在不同温度下的平均发育速率。由于实验是在其适温及适温以上区内进行,所得数据可用(2)式进行拟合。据根 Arrhenius 图(对数速率对 Kelvin 温度的倒数),取  $\rho(25^{\circ}\text{C}) = 0.076$  1/天;  $T_{1/2H} = 310^{\circ}\text{K}$ 。另外取  $\Delta H_A^* = 10,000$  cal mol $^{-1}$ ;  $\Delta H_H = 100,000$  cal mol $^{-1}$  (Schoolfield 等,1981)将以上参数作为初值,用 Marquart 阻尼

表 1 不同温度下黑襟毛瓢虫的发育历期及速率

温度(°C)	卵期	龄 期(天)				蛹 期	总 时 间	发育速率
		I	II	III	IV			
18	7.76	2.97	1.68	1.86	4.98	7.94	27.18	0.03679
22	5.11	1.91	1.14	1.14	3.18	4.24	16.71	0.05983
26	2.95	1.40	0.97	1.00	2.29	4.35	12.92	0.07738
30	2.71	1.07	0.83	0.83	1.73	2.4	9.59	0.10432
34	2.56	1.12	0.80	0.77	1.47	2.28	9.03	0.11079
36	2.38	1.27	0.99	0.92	1.69	2.13	9.14	0.10956
38	2.46	1.19	1.05	0.74	1.81	2.37	9.28	0.10777
27.49±3.54	3.04	—	—	—	—	3.40	11.11	0.08999

最小二乘法对表 1 所列资料进行了迭代。迭代 11 次,最后获得的参数终值分别为:

$$\rho(25^{\circ}\text{C}) = 0.09364; T_{1/2H} = 305.31; \Delta H_A^* = 20422.0; \Delta H_H = 34544.3。$$

代入(2)式后可算得在不同温度下黑襟毛瓢虫发育速率与历期的模拟值及实验发育速率与理论发育速率之间的误差(见表 2)。用表 2 所列的发育速率资料作图又可获得图 1。从

表 2 不同温度下黑襟毛瓢虫发育历期的模拟值

温度(°C)	观察值	模拟值	观察速率	模拟速率 1/day	速率误差
18	27.18	26.61	0.03679	0.03758	-0.000785
22	16.71	17.44	0.05983	0.05735	0.002481
26	12.92	12.37	0.07738	0.08087	0.003488
30	9.59	9.84	0.10432	0.106167	0.002651
34	9.03	8.98	0.11079	0.11130	-0.000514
36	9.14	9.03	0.10946	0.11070	-0.001231
38	9.28	9.35	0.10777	0.10694	0.00083

\* 参数终值:  $\rho(25^{\circ}\text{C}) = 0.09364, T_{1/2H} = 305.31, \Delta H_A^* = 20422.0; \Delta H_H = 34544.3。$

表 2 及图 1 可看出(2)式确能很好的描述在恒温条件下,黑襟毛瓢虫的发育速率与温度的关系 ( $0^2 < 2.86 \times 10^{-5}$  1/天)。

表 1 中的最下一栏为变温条件下黑襟毛瓢虫的发育历期及速率。可以看出整个饲养期间黑襟毛瓢虫所经受的平均温度为 27.49°C,发育速率为 0.08999 1/天。将此温度代入模型,可算得其在恒温条件下理论发育速率是 0.08946 1/天,即变温条件下黑襟毛瓢虫的发育速率较恒温下快些,这结果与其它同类实验基本一致。但二者差异又是极不显著的 ( $\rho = 0.8$ )。所以对黑襟毛瓢虫来说,变温不是影响其发育速率的主要因素。

## 2. 温度对幼虫期存活率的影响

图 2 给出了黑襟毛瓢虫幼虫期与蛹期的存活率与温度的关系。可以看到幼虫的存活率随温度有一个渐缓的升高过程,24.3°C 时存活率最高,然后逐渐下降;38°C 时其存活率仅为 23.8%。该温度下黑襟毛瓢虫的发育时间比最快的 34°C 减少 0.253 天。因此,考虑昆虫的最适发育温度时不应仅看温度对发育速率的影响,而应结合其对存活率的影响来综合考虑,以期得出更为合理的结论。

## 3. 温度对幼虫食蚜量的影响

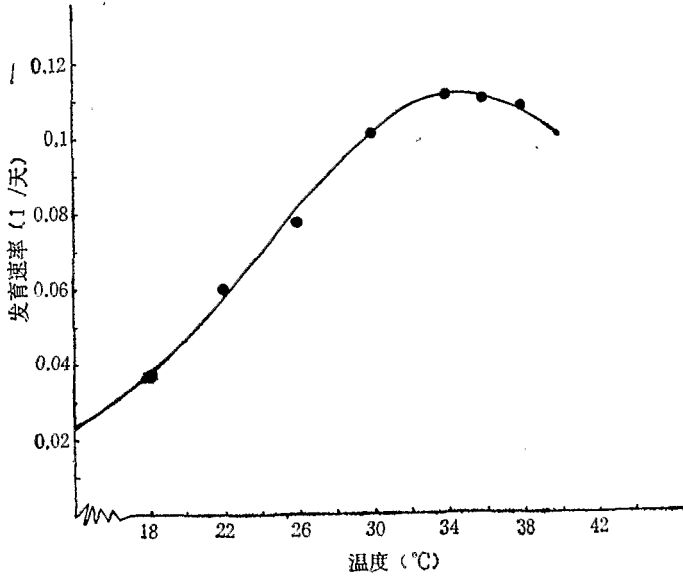


图1 黑襟毛瓢虫发育速率与温度的关系  
● 实验结果 — 模拟结果

图3绘出黑襟毛瓢虫幼虫的食蚜量与温度的关系及其拟合结果。实验得出26°C下黑襟毛瓢虫完成整个幼虫期所需的棉蚜量最小,而在18°C与34°C下完成幼虫发育所需的蚜量均很大。这可能是由于在低温时,黑襟毛瓢虫幼虫体内酶系的活力较低,所以能量转换效率不高。而在高温时,虽然其幼虫体内酶系的活力增大,肠道的吸收能力增强,但酶的寿命较短,失活率较高。同时用于呼吸的能量加大,这样总的能需仍然很高。只有在中温时昆虫体内酶的寿命延长、失活率低且催化效率高,体内的能量分配关系达到最佳,因

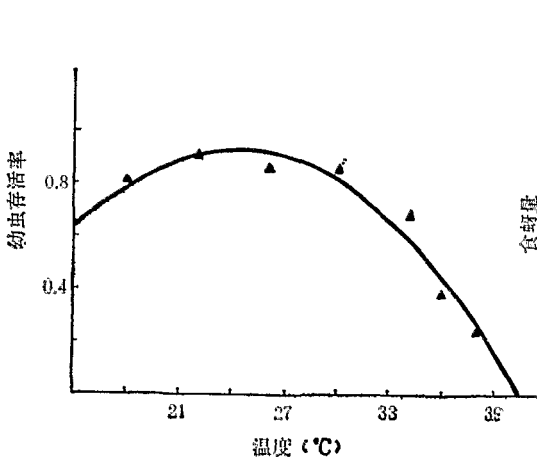


图2 温度与幼虫存活率的关系  
 $S = -121.3 + 17.68T - 0.3639T^2$   
S: 存活率 T: 温度

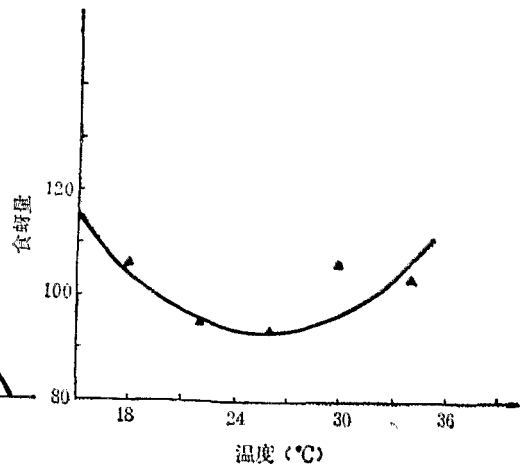


图3 温度与食蚜量的关系  
 $Y = 223.63 - 10.34T + 0.2035T^2$   
T: 温度 Y: 食蚜量

而在此温度下完成幼虫期发育所需的蚜量也达到最小。

#### 4. 成虫寿命、产卵期及产卵量与温度的关系

图 4 给出了黑襟毛瓢虫成虫寿命与温度的关系及其二次回归拟合结果。可以看出当温度高于 22℃ 时,成虫寿命即以较快速率下降。图 5 表现出不同温度下黑襟毛瓢虫雌性成虫产卵期的明显差别,但其卵量与温度的关系却不一样(见图 6)。在 18 与 36℃ 条件下,黑襟毛瓢虫成虫表现为生殖滞育而不产卵,在 22、26 及 30℃ 三种温度时,无论其成虫寿命与产卵期的长短,它们的产卵量却基

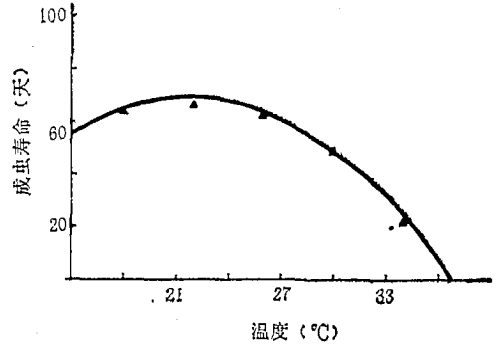


图 4 温度与成虫寿命的关系  
 $L = -75.83 + 13.32T - 0.3062T^2$   
 T: 温度 L: 成虫寿命

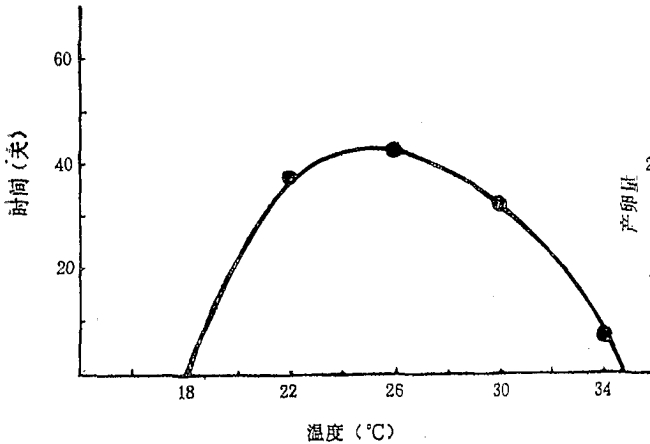


图 5 不同温度下黑襟毛瓢虫的产卵期

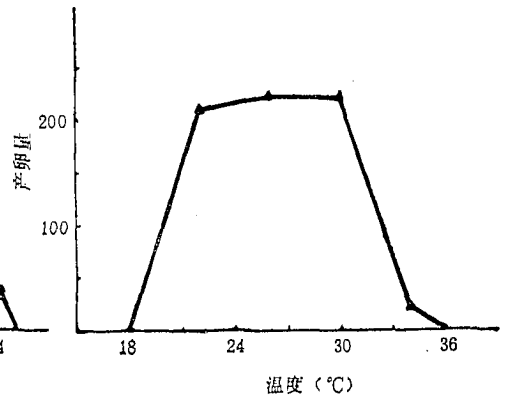


图 6 温度与黑襟毛瓢虫产卵量的关系

本一致。这一现象可通过对每雌产卵曲线( $m_x$ )形状的分析得到解释(见图 7)。从图中可看出,在 22℃ 时虽然黑襟毛瓢虫的寿命与产卵期均较长,但产卵分散、每日卵量不高;而在 26℃ 与 30℃ 下,成虫寿命与产卵期均有了较大幅度的降低,但由于产卵集中,每日卵量较高,因此总的卵量还是差不多的。当然上述  $m_x$  曲线分布的差别对黑襟毛瓢虫的种群动态是有影响的。根据平均世代周期的定义可知  $m_x$  曲线的分散能使平均世代周期延长,这减低了种群的内禀增长率。

#### 5. 不同温度下黑襟毛瓢虫实验种群的内禀增长率

内禀增长率的一般定义是: 具稳定年龄组配的种群在给定环境条件下的最大增长率。它是估价特定环境条件下种群潜在增长能力的一个重要参数。内禀增长率可由以下近似式算出:

$$r_m = \frac{\ln R_0}{T} \tag{3}$$

$R_0 = \sum l_x m_x$  定义为净增殖率;

$$T = \frac{\sum l_x m_x x}{\sum l_x m_x}$$

定义为世代周期。 $l_x$  则为种群的年龄特征存活率,  $m_x$  为种群的年龄特征每雌产雌率,  $x$  为年龄。利用同龄组生命表 (cohort life table) 可获得  $l_x$  与  $m_x$ , 从而算出  $r_m$  值。

图 7(a-d) 列出了黑襟毛瓢虫在 22°、26°、30°、34°C 下的  $l_x$  曲线与  $m_x$  曲线, 从图中可看出, 在温度较低时其  $l_x$  曲线呈 Deevey I 型, 而在 34°C 时则呈 Deevey II 型, 并且在此温度范围内随着实验温度的变化, 其间还有一个互变的趋势。

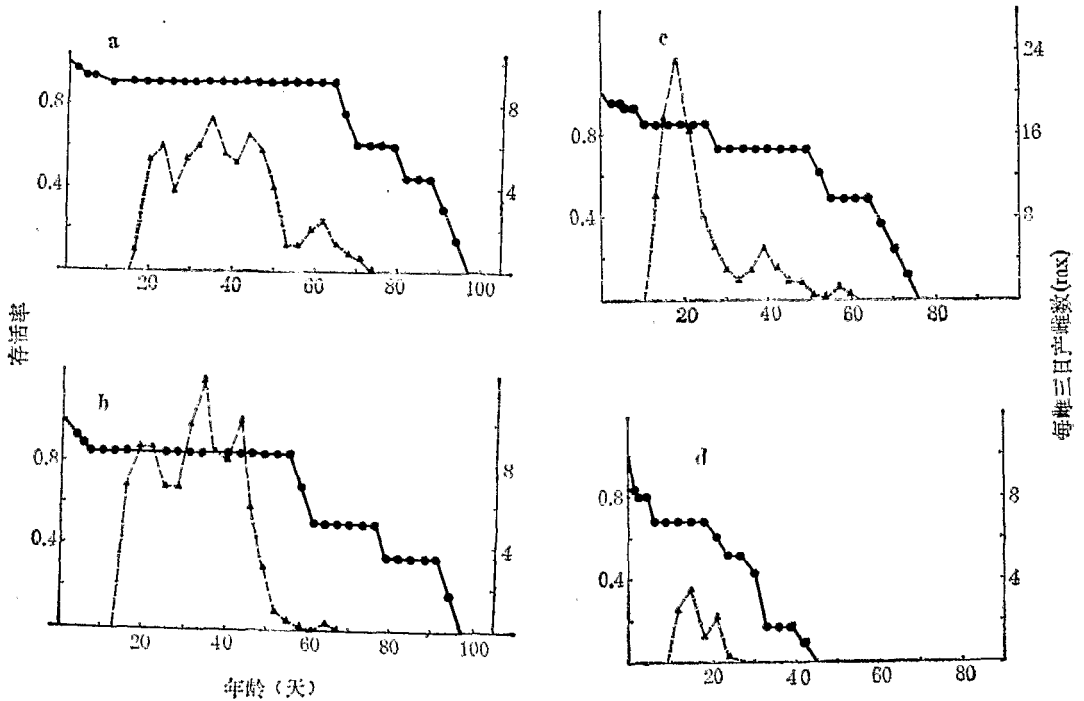


图 7 不同温度下黑襟毛瓢虫的年龄特征存活率曲线 ( $l_x$ ) 与每雌产雌率曲线 ( $m_x$ )

a. 22°C b. 26°C c. 30°C d. 34°C

—●—●—存活率曲线 ---▲---▲---每雌每三日产雌率曲线

根据计算结果, 表 3 列出了黑襟毛瓢虫在不同温度下的净生殖率、平均世代周期与内禀增长率。表中的  $r_m$  值在 30°C 以下时随着温度的上升而上升, 其上升原因主要是由于平均世代周期的缩短, 而当温度超过 30°C 时  $r_m$  值下降, 这是因为在此温度下净生殖率的急剧减低所致。

表 3 在不同温度下黑襟毛瓢虫的  $R_0$ 、 $T$ 、 $r_m$  值

温度(°C)	22	26	30	34
$R_0$	73.97	97.40	89.26	6.536
$T$ (天)	40.60	30.79	22.83	14.49
$r_m$	0.1060	0.1487	0.1967	0.1295

## 讨 论

变温动物生长速率与温度关系的研究始终有着二种不同方法。其中一种建立在对所研究对象本身宏观生物学特性(即积温规律)的认识上,这方面的工作主要有 Reibison 在 1902 年提出的直线模型、Janisch 在 1925 年提出的垂链线模型,由 Davidson (1944) 首先应用的 Logistic 模型、Stinner 等(1974)的修正型 Logistic 模型及王如松模型(王如松等,1982)。本文用于模拟温度与黑襟毛瓢虫发育速率的模型来自第二种方法,这种方法试图从变温动物体内酶促反应动力学入手,从机理上阐明温度与发育速率的关系。这方面的工作均建立在 Eyring (1939) 提出的绝对反应率理论基础上,主要有 Johnson 和 Lewin (1946) 模型、Hultin (1955) 模型及 Sharpe 等(1977)的模型。二种建模方法均以相同规律发展,那就是模型对变温动物发育速率描述范围逐渐增大。但是第二类模型把变温动物的宏观行为与其体内的生理、生化运动通过熵及焓的变化而结合了起来,并且由于这些参数具有生化、物化可测性,这样又为我们的实验及模型提供了另一种验证途径。这可以说是这类模型的一大优点。但此模型从根本上来说仍属唯象理论,因为至今为止,模型成立所需的基本假设尚未得到验证。

## 参 考 文 献

- 丁岩钦 1963 棉盲蝻生态学特性的研究 I. 温度、湿度对棉盲蝻生长发育及地理分布的作用。植物保护学报 2(3): 285—96。
- 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—56。
- Andrewartha, H. G. 1971 Introduction to the study of animal population. Univ. of Chicago Press, Chicago, 111. 283 pp.
- Davidson, J. 1944 On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperature. *J. Anim. Ecol.* 13: 26—38.
- Eyring, H. and Stearn, A. E. 1939 The application of the theory of absolute reaction rates to proteins. *Chem. Rev.* 24: 253—70.
- Hultin, E. 1955 The influence of temperature on the rate of enzymic processes. *Acta. Chem. Scand.* 9: 1700—10.
- Johnson, E. H. and Lewin, I. 1946 The growth rate of *E. coli* in relation to temperature, quinine and coenzyme. *J. Cell. Comp. Physiol.* 28: 47—75.
- Maxwell, C. W. and Parsons, E. C. 1969 Relationship between hour degree F soil temperature summations and apple maggot adult emergence. *J. Econ. Ent.* 62: 1310—3.
- Philipp, J. S. and Watsoa, T. F. 1971 Influence of temperature on population growth of the pink bollworm. *Ann. Ent. Soc. Am.* 64: 334—40.
- Schoolfield, R. M.; Sharpe, P. J. H. and Magnuson, C. E. 1981 Nonlinear regression of biological temperature dependent rate models based on absolute reaction rate theory. *J. Theor. Biol.* 88: 719—31.
- Sharpe, P. J. H. and DeMichele, D. W. 1977 Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.* 64: 649—70.
- Stinner, R. E.; Gutierrez, A. P. and Butter, JR, G. D. 1974 An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. *Can. Ent.* 106: 519—24.

## INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE DEVELOPMENT OF THE COCCINELLID BEETLE, *SCYMNUS HOFFMANNI* WEISE

ZHAO DING-XIN

(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica)

WANG ZHONG-WEN

(Shanghai Institute of Computer Technology)

This paper deals with the relationships between temperature and the development, survival and fecundity of *Scymnus hoffmanni* Weise (feeding on cotton aphids) and the results of the experiments are as follows:

1 The data of development rates of the beetle at various constant temperatures are described by using a recently developed model based on chemical kinetics. This version of the model has the form (Schoolfield et al., 1981):

$$r(T) = \frac{\rho(25^\circ\text{C})T/298 \cdot \exp(\Delta H_A^*/R(1/298 - 1/T))}{1 + \exp(\Delta H_{1/2H}/R(1/T_{1/2H} - 1/T))}$$

Where,  $r(T)$  is the development rate at temperature  $T$  ( $\text{time}^{-1}$ );  $T$ , temperature in Kelvin degrees ( $298^\circ\text{K} = 25^\circ\text{C}$ ),  $R$ , the gas constant ( $1.987 \text{ cal deg}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ );  $\rho(25^\circ\text{C})$ , the development rate at  $25^\circ\text{C}$  assuming no enzyme inactivation ( $\text{time}^{-1}$ );  $\Delta H_A^*$ , the enthalpy of activation of the reaction that is catalyzed by the enzyme ( $\text{cal mol}^{-1}$ );  $T_{1/2H}$  the temperature ( $^\circ\text{K}$ ) at which the enzyme is 1/2 active and 1/2 inactive; and  $\Delta H_{1/2H}$ , the change in enthalpy associated with high temperature inactivation of the enzyme ( $\text{cal mol}^{-1}$ ).

A nonlinear regression (Marquardt estimation technique) is performed to determine the model parameters. The final estimates of those parameters are:  $\rho(25^\circ\text{C}) = 0.09364$ ;  $T_{1/2H} = 305.31$ ;  $\Delta H_A^* = 20422.0$ ;  $\Delta H_{1/2H} = 34544.3$  (tab.2; fig.1)

2. The difference between the development rates of *Scymnus hoffmanni* reared at constant temperature and fluctuating temperature is statistically non-significant.

3. The experimental result indicates that the main influence on the population dynamics, above the optimum temperatures of *Scymnus hoffmanni*, is the survivalship of the larval stage rather than its development rate.

4. Less aphids are consumed at middle temperatures ( $26^\circ\text{C}$ ) than at higher and lower ones (fig. 3).

5. Both the life span and ovipositional period differ at different temperatures. Yet it shows little immediate effect on the fecundity (fig. 4; fig. 5; fig. 6).

6. The intrinsic rate of increase ( $r_m$ ), the net reproduction rate ( $R_0$ ), and the mean generation time ( $T$ ) are calculated to assess the influence of various constant temperatures (tab. 3). The result indicates that as the temperature increases  $r_m$  rises directly and approaches to maximum at  $30^\circ\text{C}$ .

**Key words** *Scymnus hoffmanni*—temperature effect—development rate