

不同温度下斜纹夜蛾感染核型多角体病毒的流行病模型及模拟*

蒋杰贤^{1,2} 季香云^{1,2**} 曾爱平³ 陈晓勤²

(¹ 上海市农业科学院植物保护研究所, 上海 201106; ² 上海市设施园艺技术重点实验室, 上海 201106; ³ 湖南农业大学生物安全科技学院, 长沙 410128)

【摘要】 研究了温度对斜纹夜蛾核型多角体病毒病流行的影响。结果表明, 温度在29℃以上时, 感病幼虫大多在2~3 d开始死亡, 4~5 d达到高峰。随着温度的升高, 感病幼虫病死率增加, 病死速度加快。在试验温度范围内, 未发现该病毒的热抑制温度, 但感病幼虫死亡速率存在恒定温区, 在29~35℃之间。感病幼虫的每日病死率可用互补重对数模型较好地拟合, 累计病死时间分布可用Gompertz模型拟合, 生物物理模型经改进后可很好地描述幼虫病死速率与温度的关系, 可用于模拟分析不同温度下的幼虫病死时间分布和幼虫病死速率。

关键词 斜纹夜蛾 核型多角体病毒流行病 生物物理模型 互补重对数模型 Gompertz模型 温度

文章编号 1001-9332(2006)02-0275-05 **中图分类号** Q969, 436 **文献标识码** A

Modeling of *Spodoptera litura* nuclear polyhedral virus epidemic at different temperatures. JIANG Jiexian^{1,2}, JI Xiangyun^{1,2}, ZENG Aiping³, CHEN Xiaoqin² (¹Research Institute of Plant Protection, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201106, China; ²Shanghai Key Laboratory of Protected Horticultural Technology, Shanghai 201106, China; ³College of Bio-Safety Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China). Chin. J. Appl. Ecol., 2006, 17(2):275~279.

The study on the nuclear polyhedral virus epidemic of *Spodoptera litura* under effects of temperature showed that at above 29℃, *S. litura* larvae started to die 2~3 d after virus-inoculation, and reached the peak 4~5 d after the inoculation. The mortality and death velocity of virus-infected host larvae were increased with increasing incubation temperature. No thermo-inhibition temperature for the virus was observed in the test temperature range, while there existed a constant temperature range, i.e., 29~35℃, for the highest mortality of infected host larvae. Complementary log-log regression model could well simulate the daily distribution of host larvae mortality, and the cumulative disease death time could be described by Gompertz model. The revised biophysical model could well simulate the relationship between *S. litura* larvae mortality and temperature, and be applied to virus epidemic forecasting.

Key words *Spodoptera litura*, Nuclear polyhedral virus epidemic, Biophysical model, Complementary log-log model, Gompertz model, Temperature.

1 引言

核型多角体病毒是斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)自然种群密度的重要调节因子, 常在宿主种群中造成自然流行^[5]。温度是影响昆虫病毒病流行的重要环境因子, 主要影响病死速率和病死率, 温度过高时幼虫发病死亡的潜伏期缩短, 而温度偏低时幼虫病死时间明显延长。大多数昆虫病毒, 如茶尺蠖(*Ectropis obliqua hypulina*)^[19]、美洲棉铃虫(*Heliothis zea*)^[3]、黎豆夜蛾(*Anticarsia gemmatalis*)^[7]等宿主的核型多角体病毒(Nuclear Polyhedrosis Virus, 简称NPV), 在高于30℃时, 作为衡量疾病流行程度的重要指标之一的幼虫病死率明显下降, 寻求昆虫与温度之间相互关系的定量表达, 历来是昆虫生态

学最为活跃的领域之一, 其中以昆虫发育速率的数学模型研究最为深入^[9,13,15], 但有关昆虫病死速率、病死时间分布与温度关系的数学模型研究较少^[3,7,18]。此外, 衡量温度对病毒作用的指标多为死亡率或致死中时间LT₅₀, 难以反映昆虫种群内各个体感染同一病原后在死亡时间上的差异, 更不能准确预测或模拟不同温度下疾病在当代种群的整个流行动态^[6]。了解并模拟不同温度下感病幼虫的死亡动态(如病死始期、高峰期和盛末期)是流行病学研究的主要内容之一, 也是评价该病毒在不同季节杀虫效果的主要依据。

* 国家自然科学基金项目(30070520)和国家“十五”重点科技攻关资助项目(2001BA503B05)。

** 通讯联系人, E-mail: hwfy2002@163.com
2005-03-30 收稿, 2005-06-24 接受。

有关斜纹夜蛾 NPV 病与温度的关系, 张文军等^[21]报道了 SeNPV 病的幼虫发育温度参数, 但缺乏 SeNPV 流行病的温度参数报道。本研究引用互补重对数模型 (complementary log-log model, 简称 CLL 模型)^[11]、Gompertz 模型^[10]和生物物理模型^[17]经改进后模拟不同温度下幼虫病死动态, 旨在为该病毒在不同季节的田间应用和流行病学建模提供资料。

2 材料与方法

2.1 供试材料

虫源为室内继代饲养的斜纹夜蛾 3 龄初幼虫。试验所用斜纹夜蛾核型多角体病毒采自湖南省郴州农科所烟草田, 在室内经宿主幼虫增殖多次后, 取虫尸匀浆, 经两次差速离心后的粗提液作试验用。按试验要求, 用蒸馏水将粗提液稀释至所需浓度, 用血细胞计数法计数多角体。

2.2 试验设计

应用光照培养箱控制温度, 试验误差为 $\pm 1^{\circ}\text{C}$, 利用箱内的日光灯控光, 每天光照 12 h(光照强度 $> 1000 \text{ lx}$)。试验设 16、20、23、26、29、32 和 35 $^{\circ}\text{C}$ 7 个饲育温度。试验时, 用浓度为 $2.38 \times 10^7 \text{ PIBs} \cdot \text{ml}^{-1}$ 的病毒悬液浸渍洁净的青菜叶, 在各处理温度下饲喂 3 龄初幼虫 48 h。待幼虫长至 5 龄初时, 单头饲养于放有无毒洁净甘蓝叶的培养皿中。每天观察记载幼虫发病和病死情况。试验重复 3~4 次, 每重复 40~50 头幼虫。

2.3 数据处理

应用生物物理模型描述病死速率与温度的关系; 用互补重对数模型拟合不同温度处理下感病斜纹夜蛾幼虫每日病死率; 用 Gompertz 模型拟合感病斜纹夜蛾幼虫每日累计病死率。

2.3.1 生物物理模型

$$V(T) = \frac{RH(25^{\circ}\text{C})T/298 \cdot \exp[HA/R(T/298 - 1/T)]}{[1 + \exp(HL/R(1/T_L - 1/T)) + \exp(HH/R(1/T_H - 1/T))]} \quad (1)$$

式中, $V(T)$ 指绝对温度为 $T(\text{K})$ 时的平均发育速率(本文指病死速率, 下同); $RH(25^{\circ}\text{C})$ 是假定 25°C (绝对温度 298.15 K) 没有失活酶存在的情况下变温动物的发育速率; HA 为速率控制酶催化的反应活动态热焓; HH 和 HL 分别是与酶的高温或低温钝化有关的焓的变化; T_L 是速率控制酶从低温区到适温区转折点的绝对温度(K); T_H 是速率控制酶从适温区到高温区转折点的绝对温度(K); R 为气体常数。本文利用斜纹夜蛾存活温区中、上部温度的数据拟合模型, 故上式可简化为:

$$V(T) = \frac{RH(25^{\circ}\text{C})T/298 \cdot \exp[HA/R(T/298 - 1/T)]}{1 + \exp(HH/R(1/T_H - 1/T))} \quad (2)$$

2.3.2 Gompertz 模型

$$Y = K \exp[-\exp(\beta - \gamma X)] \quad (3)$$

式中, Y 为斜纹夜蛾 3 龄初幼虫饲毒后的累计病死率; K 表

示特定寄主-病原-环境系统中的感病死亡率上限; β 为线性方程中的截距, 为位置参数; γ 为线性方程中的斜率, 是表观侵染速率, 指在单位时间内新增病害数量相当于原有病害数量的比率, 是流行速度的表达方式之一^[2]。

2.3.3 CLL 模型 斜纹夜蛾种群在病毒接种后天数 t_j ($j = 1, 2, 3 \dots J$) 内, 被作用因子(饲育温度)的强度 d_i ($i = 1, 2, 3 \dots I$) 致死的条件病死率 q_{ij} :

$$q_{ij} = 1 - \exp[-\exp(\gamma_j + \beta \log_{10}(d_i))] \quad (4)$$

式中, γ_j 为描述时间区间 $[t_{j-1}, t_j]$ 的时间效应待估参数, 其值大小表示在该时间段内的死亡率; β 为温度作用强度的待估参数。

2.3.4 模型的显著性检验 对 CLL 模型, 分别采用 Pearson 卡方检验值及 Hosmer-Lemeshow 统计量检验模型拟合值与实测值之间的差异; 对生物物理模型用决定系数 R^2 和残差均方根 q 检验拟合程度, 模型拟合在计算机上用 DPS 软件进行^[14]。

3 结果与分析

3.1 斜纹夜蛾感病幼虫死亡动态与温度的关系

斜纹夜蛾 3 龄初幼虫感染核型多角体病毒后, 随饲毒和饲育温度的升高, 潜伏期缩短, 病毒对宿主的致死速率加快, 病死率增加(表 1)。在 29°C 以上时, 幼虫在饲毒后第 3 天开始病死, 至第 5 天病死虫数超过半数, 第 8 天全部病死; 而在 20°C 以下时, 幼虫患病死亡速率缓慢, 饲毒后 7 d 才开始病死, 第 10 天才死亡半数(图 1)。根据表 1 数据求得幼虫病死率与温度关系: $Y = 33.89 + 4.588 T - 0.078 T^2$ ($R = 0.9743$), 对函数求导, 可求得函数的极大值为 101.45, 对应的温度为 29.4°C , 表明该病毒的理论抑制温度在 30°C 以上, 但试验观察到 35°C 的高温下仍有 100% 的死亡, 表明实际的热抑制温度应在 35°C 以上。

表 2 给出了各温度下病毒流行病随时间变化的 Gompertz 模型拟合参数估计。通过模型拟合获得

表 1 不同温度饲育下斜纹夜蛾幼虫感染病毒后的校正死亡率、潜伏期和平均致死时间

Table 1 Cumulative mortality, incubation period and mean lethal time of *Spodoptera litura* NPV to its host larvae inoculated with SeNPV suspension ($2.38 \times 10^7 \text{ PIBs} \cdot \text{ml}^{-1}$) at varied temperatures

温度 Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	潜伏期 Incubation period (d)	校正病死率 Cumulative mortality (%)	平均致死时间 Mean lethal time(d)
16	11.5	86.4	16.47 ± 4.54 a
20	7.3	93.5	9.80 ± 3.50 b
23	4.9	100.0	6.00 ± 3.25 c
26	4.2	100.0	5.14 ± 2.65 d
29	3.0	100.0	4.87 ± 1.68 e
32	2.8	100.0	4.35 ± 1.67 e
35	2.3	100.0	4.69 ± 1.59 e

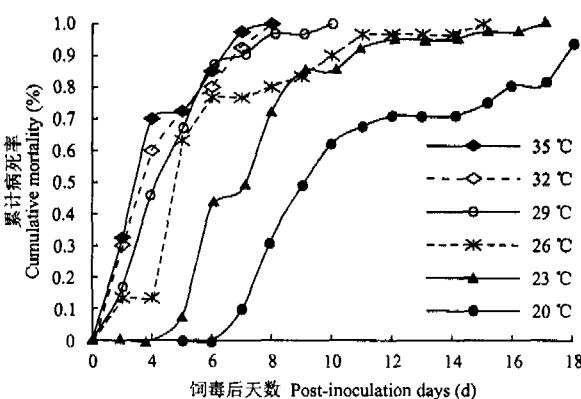


图 1 斜纹夜蛾幼虫感染核型多角体病毒后的累计病死率随时间的变化趋势

Fig.1 Change of cumulative mortality of *Spodoptera litura* larvae fed with SINPV with days of post-inoculation.

表 2 幼虫病死时间分布拟合 Gompertz 模型的参数估计

Table 2 Estimates of parameters from fitting the SINPV infection-caused cumulative mortality of *S. litura* larvae to Gompertz model

饲养温度 Incubation temperature(°C)	模型参数估计值 Parameters of gompertz model				
	K	β	γ	R ²	q
16	0.9751	2.4011	0.1665	0.9267	0.1046
20	0.8438	3.7684	0.4693	0.9581	0.0449
23	0.9738	3.7417	0.6116	0.9492	0.0204
26	0.9243	4.5817	1.0382	0.9152	0.0540
29	0.9946	2.8882	0.7795	0.9961	0.0024
32	0.9792	2.4785	0.7592	0.9844	0.0115
35	0.9761	2.5754	0.8349	0.9705	0.0216

了不同温度下该病毒在宿主种群中的流行速度(γ)和最高流行水平(K)。最高流行水平与温度的关系呈抛物线型,在29℃时 K 值最大,是病毒流行的最适温度。流行速率 R 也有类似关系,但流行速率在26℃时最高。

3.2 幼虫病死速率与温度的关系

根据表1数据,3龄初幼虫饲毒后病死速率与温度关系可用如下生物物理模型描述:

$$V(T) = \frac{0.376T/298 \cdot \exp[130755/R(T/298 - 1/T)]}{1 + \exp[161078/R(1/297.8 - 1/T)]}$$

经F检验,模型达到显著水平。模型中各系数经t检验,除RH(25℃)系数不显著外,其余均达到极显著水平。经拟合度测试,决定系数 $R^2 = 0.983$,残差均方根 $q = 0.008$,表明模型能很好地拟合试验数据。模型拟合结果表明,假定25℃(绝对温度298.15K)没有失活酶存在的情况下,斜纹夜蛾幼虫病死速率为0.376,速率控制酶催化的反应活化热焓达130 755,与酶高温有关的焓的变化值为161 078,速率控制酶从适温区到高温区转折点的绝对温度297.8 K(24.65℃)。

3.3 幼虫每日病死率与温度的关系

用CLL模型模拟了饲毒后11 d内幼虫在不同饲毒温度下的每日病死率(图2),模型参数估计值列于表3。由表3可见,不同时间下的参数 γ_j 值不同,表明条件病死率(本文指第j天的病死率)是时间的相关函数,从而说明将作用因子和时间纳入同一模型中进行统一分析的重要性及可靠性。 γ_j 值的大小反映了幼虫饲毒后感病幼虫在某个时段内的死亡率高低。从表3可知,在饲毒后的11 d内, γ_j 值随时间的延长而增大,这与试验观察结果一致。CLL模型经Pearson卡方检验,模型模拟值与观测值差异显著,而Hosmer-Lemeshow统计量检验不显著,这样复杂的模型要通过Pearson卡方检验显得过于苛刻,因而只要能通过Hosmer-Lemeshow拟合度测

表 3 每日病死率拟合互补对数模型的参数估计

Table 3 Estimates of parameters from fitting the SINPV infection-caused daily mortality of *S. litura* larvae to complementary log-log model

参数 Parameter	方程系数 Coefficient ± Standard error	t 值 t value	显著水平 Significance level
β	7.9095 ± 1.0080	7.8472	0.0000
γ_1	-15.3220 ± 2.0229	7.5743	0.0000
γ_2	-13.6055 ± 1.4851	9.1613	0.0000
γ_3	-12.6850 ± 1.4593	8.6925	0.0000
γ_4	-12.2402 ± 1.4561	8.4059	0.0000
γ_5	-12.0690 ± 1.4574	8.2814	0.0000
γ_6	-12.0197 ± 1.4367	8.3639	0.0000
γ_7	-12.2100 ± 1.4861	8.2162	0.0000
γ_8	-12.5789 ± 1.5029	8.3695	0.0000
γ_9	-11.3850 ± 1.5277	7.4524	0.0000
γ_{10}	-11.6811 ± 1.5011	7.7817	0.0000
Person 卡方检验值 Chi square test		$68.8722 > X_{0.05}^2 = 55.758$	
Hosmer-Lemeshow 统计量 Statistic value		$13.2270 < X_{0.05}^2 = 15.507$	

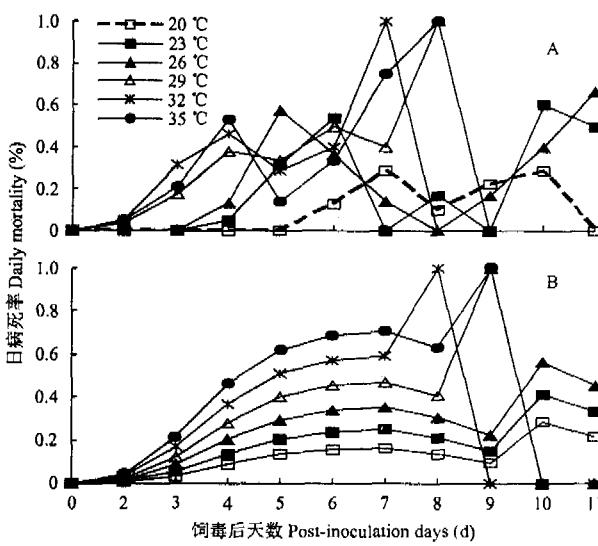


图 2 感染 SINPV(A) 和 CLL 模型(B) 模拟的斜纹夜蛾幼虫随时间和温度变化的日病死率

Fig.2 Daily mortality of *S. litura* larvae infected with SINPV(A) and estimated by CLL model(B) varying with days of post-inoculation and temperatures.

试,表明模型仍能较好地拟合试验数据.模型各系数经 t 检验极显著相关.

3.4 不同温度下的幼虫病死中时间估计

病毒对宿主害虫的致死中时间随饲育温度的升高而缩短.在 20、23、26、29、32、35 ℃ 温度下的斜纹夜蛾幼虫病死中时间分别为 8.49、6.91、6.04、5.48、5.04、4.71 d.

4 讨 论

4.1 热抑制温度和病死速率恒定温区

大多数昆虫病毒在低温下的复制速率比高温下慢,且高温对病毒具有一定的抑制作用,即大多数昆虫病毒有热抑制温度.斜纹夜蛾感病幼虫在 35 ℃ 高温条件下饲育,死亡率仍可达 100%,表明该病毒的热抑制温度可能在 35 ℃ 以上,与其它一些昆虫病毒的热抑制温度基本一致,如家蚕(*Bombyx mori*)^[8],棉铃虫(*Heliothis zea*)^[3]NPV 的热抑制温度分别为 35 ℃ 和 40 ℃.由于本试验温度设置的范围较窄,未能发现该病毒的热抑制温度,还有待进一步研究.

本研究发现感染病毒的斜纹夜蛾幼虫存在死亡速率恒定温区,即在斜纹夜蛾的发育适温范围内,存在着一个随温度升高病死速率变化平缓的区域,这个温区可称之为感病昆虫死亡速率恒定温区.研究结果表明,斜纹夜蛾核型多角体病毒对宿主致死速率恒定温区出现在 29~35 ℃ 之间.

4.2 流行病模型

本研究的 3 个模型均可用于昆虫疾病流行曲线分析.从 Gompertz 模型参数可以看出该病毒在斜纹夜蛾实验种群中的最高流行水平和流行速度.最高流行水平 K 值与温度关系呈抛物线型,29 ℃ 时达到高峰,之后呈下降趋势.流行速率 R 也有类似趋势,但流行速率在 26 ℃ 时最高. γ 值在 26~35 ℃ 时病虫的数量增加很快,但 γ 值的估算只把寄主-病原系统粗略地分病健两类,忽略了处于潜伏期的中间类型,不能反映昆虫疾病流行的细节^[2].生物物理模型用于描述昆虫发育速率与温度关系已得到广泛应用^[16,20].模型中的 6 个参数分别在各个温区起主导作用(RH 25 ℃、HA 在中温区、TL 和 TH 在低温区、HL 和 HH 在高温区)^[17],这些参数既有一般算术意义,同时也包含有生物学意义^[12].6 个参数既可以在模型中同时使用,也可以两两结合使用,从而使模型的应用得以扩大.本研究试验表明,该模型可根据试验温度范围经适当改进后,用于模拟昆虫在不同温区的幼虫病死速率.

机率值分析是经典的处理农药生物测定数据的方法,剂量效应和时间效应指标分别由相互独立的经验模型所确定,但时间效应和剂量效应的相互分离是该法的重大缺陷.为此, Robertson 等^[11]提出应用重对数模型分析生物测定数据,此后在国际上逐渐流行^[11],正在取代已沿用半个世纪的机率值分析方法.由于 CLL 模型能将时间和剂量效应统一到一个模型中,模型的各个参数又有确切的生物学意义,因此已成为昆虫工作者的有用工具^[1].作者曾利用该模型模拟宿主虫龄和病毒密度对斜纹夜蛾核型多角体病毒流行的影响,取得了初步结果^[4,6].本文引进 CLL 模型用于分析温度对斜纹夜蛾病毒流行的影响,结果表明在病毒繁殖的适温范围内,该模型可用于模拟感病幼虫 11 d 内每天的病死率.因此,CLL 模型可能更适用于对温度适应广的 NPV,但是是否普遍适用其它 NPV-昆虫系统中的此种关系则有待验证.

参考文献

- Feng M-G(冯明光). 1998. The time-dosage-mortality modeling technique in replacing conventional probit analysis. *Ent Knowl*(昆虫知识), 35(4):233~237(in Chinese)
- Feng M-G(冯明光), Li H-P(李惠萍). 2001. Development of *Zoophthora anhuiensis* induced epizootic in *Myzus persicae* colonies and an analytical model to describe its trend. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 21(10):1607~1612
- Ignoffo CM. 1966. Effects of temperature on mortality of *Heliothis zea* larvae exposed to sublethal doses of a nuclear polyhedrosis virus. *J Invertebr Pathol*, 8:290~292
- Jiang J-X(蒋杰贤), Liang G-W(梁广文). 2000. Epizootic dynamics of *Spodoptera litura* nuclear polyhedrosis virus. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 11(4):599~602(in Chinese)
- Jiang J-X(蒋杰贤), Liang G-W(梁广文), Pang X-F(庞雄飞). 1999. Effectiveness of natural enemies on *Spodoptera litura*. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 10(4):461~463(in Chinese)
- Jiang J-X(蒋杰贤), Liang G-W(梁广文), Zeng L(曾玲). 2003. Influence of host age on the epizootic of nuclear polyhedrosis virus of *Spodoptera litura*. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 14(6):955~958(in Chinese)
- Johnson DW. 1982. A temperature dependent development model for a nucleopolyhedrosis virus of the velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae). *J Invertebr Pathol*, 40:292~298
- Kobayashi M, Inagaki S, Kawase S. 1981. Effect of high temperature on the development of nuclear polyhedrosis virus in the silkworm, *Bombyx mori*. *J Invertebr Pathol*, 38:386~394
- Landwehr VR, Allen WW. 1982. Life history of *Oligonychus subnudus* and *O. milleri* (Acari: Tetranychidae) and influence of temperature on development, survival, and oviposition. *Ann Ent Soc Am*, 75:340~345
- Ratkowsky DA. 1983. Nonlinear Regression Modeling: A Unified Practical Approach. New York: Marcel Dekker Press. 51~52
- Robertson JL, Preisler HK. 1992. Pesticide Bioassays with Arthropods. Boca Raton: CRC Press. 1~127
- Schoolfield PM, Sharp PJ, Magnuson CE. 1981. Non-linear regression of biological temperature dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J Theor Biol*, 88:719~731
- Sharpe PJ, Schoolfield PM, Butler GD. 1981. Distribution model of

- Heliothis zea (Lepidoptera: Noctuidae) development times. *Can Entomol*, 113:845~856
- 14 Tang Q-Y(唐启义), Feng M-G(冯明光). 2002. DPS Date Processing System for Practical Statistics. Beijing: Science Press. 193~201(in Chinese)
- 15 Tanigoshi LK, Nishio JY, Moreno DS, et al. 1980. Effect of temperature on development and survival of *Scirtothrips citri* on cirrus foliage. *Ibid*, 73:378~381
- 16 Thomas PA. 1980. Life cycle studies on *Paulinia acuminata* (DeGeer)(Orthoptera: Pauliniidae) with particular reference to the effects of constant temperature. *Bull Ent Res*, 70:381~389
- 17 Wagner TL, Wu HI, Sharpe PJH, et al. 1984. Modelling insect development rates: A literature review and application of a biophysical model. *Ann Ent Soc Am*, 77:208~225
- 18 Ye G-Y(叶恭银), Hu C(胡 萍). 1994. A mathematical simulation on the diseased death time distribution of ectropis obliqua prout larvae infected with its nuclear polyhedrosis virus. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 14(2):196~200(in Chinese)
- 19 Ye G-Y(叶恭银), Hu C(胡 萍). 1991. Effect of three main environmental factors on virulence of NPV from tea geometrid. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 2(3):269~274(in Chinese)
- 20 You M-S(尤民生), Wang L-D(王联德), Zheng Q-H(郑琼华). 1995. Influence of temperature on an experimental population of citrus leaf miner. *J Fujian Agric Univ*(福建农业大学学报), 24(4):414~419(in Chinese)
- 21 Zhang W-J(张文军), Qi Y-H(齐艳红), Pang Y(庞 义), et al. 1997. Relationship between temperature and development of SINPV-infected larvae of *Spodoptera litura* F. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*(中山大学学报·自然科学版), 36(6):16~19(in Chinese)

作者简介 蒋杰贤,男,1963年生,博士,研究员.主要从事害虫生物防治和昆虫生态学方面的研究工作,发表论文50余篇. E-mail:jiangjiexian@163.com

责任编辑 肖 红