

温度对樟叶蜂生长发育和繁殖的影响

徐川峰¹, 骆丹¹, 殷立新^{1,2}, 刘兴平^{1,*}

(1. 江西农业大学林学院, 江西特色林木资源培育与利用2011协同创新中心, 南昌330045;

2. 江西省南昌市湾里区林业局, 南昌330004)

摘要:【目的】樟叶蜂 *Mesoneura rufonota* Rohwer 是危害樟树的重要食叶性害虫。本研究旨在探明温度对该虫生长发育和繁殖的影响,以便对其进行预测预报及综合治理。【方法】在 19, 22, 25, 28 和 30℃ 5 个恒温条件下测定了樟叶蜂各虫态的生长发育情况,分析了温度对樟叶蜂发育历期、存活率和繁殖的影响,对温度与各虫态发育速率之间的关系进行模型拟合,并采用最小二乘法计算出各虫态的发育起点温度和有效积温。【结果】在 19~30℃ 范围内,各虫态平均发育历期随温度升高而缩短,19℃ 下完成一个世代发育需要 34.62 d, 而 30℃ 下仅需 18.97 d。各虫态的发育速率与温度呈显著正相关,且更符合二项式回归模型;卵期、幼虫期、蛹期、成虫期以及全世代的发育起点温度分别为 5.26, 3.22, 7.66, 8.24 和 5.11℃, 有效积温分别为 65.58, 204.15, 121.94, 65.01 和 460.29 d·℃。各虫态的累积存活率随温度升高而下降,雌雄成虫寿命随温度的升高逐渐缩短;产卵量以 22~25℃ 条件下最高,表明高温和低温均抑制樟叶蜂产卵。【结论】温度是影响樟叶蜂生长发育和繁殖的关键因素,22~25℃ 是樟叶蜂生长发育和繁殖的适宜温度。研究结果为有效开展樟叶蜂的监测预报及综合防控提供了科学依据。

关键词: 樟叶蜂; 樟树; 温度; 发育历期; 发育速率; 发育起点温度; 有效积温

中图分类号: Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2017)10-1216-10

Influence of temperature on the development and reproduction of the camphor sawfly, *Mesoneura rufonota* (Hymenoptera: Tenthredinidae)

XU Chuan-Feng¹, LUO Dan¹, YIN Li-Xin^{1,2}, LIU Xing-Ping^{1,*} (1. 2011 Collaborative Innovation Center of Jiangxi Typical Trees Cultivation and Utilization, College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Forestry Bureau of Wanli District, Nanchang 330004, China)

Abstract:【Aim】The camphor sawfly, *Mesoneura rufonota*, is an important leaf-feeding pest of the camphor tree, *Cinnamomum camphora*. In this study the effects of temperature on the development and reproduction of *M. rufonota* were investigated so as to provide a foundation for the forecasting and integrated management of this pest.【Methods】The duration of different developmental stages, survival rate and reproduction of *M. rufonota* reared at different constant temperatures (19, 22, 25, 28 and 30℃) were measured and analyzed, the model fitting between the developmental rate and temperature was conducted, and the developmental threshold temperature and effective accumulated temperature were calculated by using the method of least squares.【Results】Within the constant temperatures ranging from 19 to 30℃, the average duration of various developmental stages of *M. rufonota* shortened as temperature rose gradually. This insect needed 34.62 d to complete a life cycle at 19℃, while needed 18.97 d at 30℃. The developmental rates in different stages were positively correlated with temperature, and the relationships between developmental rates and temperature all fitted the quadratic regression model. The

基金项目: 国家自然科学基金项目(NSFC 31000173, 31360092); 江西特色林木资源培育与利用2011协同创新中心项目

作者简介: 徐川峰, 男, 1995年5月生, 江西丰城人, 硕士研究生, 研究方向为有害生物生态控制, E-mail: 604043503@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: xpliu@jxau.edu.cn

收稿日期 Received: 2017-06-21; 接受日期 Accepted: 2017-08-27

developmental thresholds of egg, larva, pupa, adult and whole generation were 5.26, 3.22, 7.66, 8.24 and 5.11°C, respectively, while the effective accumulated temperatures were 65.58, 204.15, 121.94, 65.01 and 460.29 d·°C. The accumulative survival rates in different stages were decreased and the adult longevity shortened with increasing temperature. The fecundity was the highest at the temperatures ranged from 22 to 25°C and the lowest at 30°C, indicating that higher or lower temperature inhibits oviposition of *M. rufonota*. 【Conclusion】 Temperature is a key factor affecting the development and reproduction of *M. rufonota*, and the optimum temperature range for its development and reproduction is from 22 to 25°C. These findings provide a scientific basis for the monitoring and integrated management of this pest.

Key words: *Mesoneura rufonota*; *Cinnamomum campora*; temperature; developmental duration; developmental rate; developmental threshold temperature; effective accumulated temperature

樟树 *Cinnamomum campora* 又名香樟、乌樟、芳樟、樟木和小叶樟等, 属樟科 (Lauraceae) 樟属 *Cinnamomum* 的常绿高大乔木, 是我国亚热带地区地带性植被常绿阔叶林的优势树种 (郑元等, 2014)。由于该树种具有的重要用材、经济和生态用途, 南方各省市正大力发展种植 (黎祖尧等, 2015)。随着樟树人工林种植面积的快速增加, 近年来以樟树为寄主的病虫害在各地频繁暴发, 对各地樟树苗圃地、林地、绿化通道等构成严重威胁 (王勇和曾菊平, 2013)。据报道, 樟叶蜂 *Mesoneura rufonota* 是樟树春季新梢萌发时危害最为严重的害虫之一 (伍建芬, 1982; 孙兴全等, 2006)。该虫属膜翅目 (Hymenoptera) 叶蜂科 (Tenthredinidae) (徐公天, 2003), 主要分布于我国南方地区, 包括广东、福建、浙江、江西、湖南、广西、湖北、江苏、安徽、四川等省 (杨子琦和曹华国, 2002)。该虫主要以幼虫取食枝梢部的新生嫩叶, 树木严重受害时往往全叶食光并形成秃枝, 影响其光合作用, 从而导致树木的生长势下降, 导致树体分叉, 枝条丛生甚至死亡, 严重影响樟树的生态价值和经济效益 (伍建芬, 1982)。

樟叶蜂自 20 世纪 60 年代首次被报道以来, 相继对其形态特征、生物学特性以及防治措施等做过研究。樟叶蜂头部黑色, 扁圆形; 触角丝状, 9 节, 基部两节极短; 中胸发达, 棕黄色, 后缘呈三角形, 上有 X 形凹纹 (严静君, 1960, 1962)。该虫年发生代数多且在各地差异明显, 据报道在湖北一年发生 3 代, 上海一年发生 2~3 代, 无锡一年发生 2~3 代, 浙江和四川一年发生 1~2 代, 江西以南一年发生 1~3 代, 广西一年发生 7 代, 台湾地区室内饲养一年发生 7 代 (Chang et al., 1998; 孙兴全等, 2006); 幼虫共有 4 个龄级, 随着幼虫虫龄增大, 食量也明显增大;

以老熟幼虫在土中茧内越冬。越冬老熟幼虫于来年 2 月上、中旬至 3 月上旬陆续化蛹羽化或继续滞育 (伍建芬, 1982); 这些习性致使其危害期长且危害范围广 (杨子琦和曹华国, 2002)。成虫以孤雌生殖为主, 飞翔能力强, 一般在新梢嫩叶的背面靠近叶脉处产卵, 每次产 1 粒, 每叶上可产 1~17 粒不等且呈直线排列 (孙兴全等, 2006)。通过室内以及野外试验, 发现化学或生物药剂如青虫菌、杀虫净、杀螟松等对樟叶蜂具有很好的防治效果, 而青虫菌作为生物药剂成为防治樟叶蜂的首选 (伍建芬, 1982; 刘永生, 2001)。

樟叶蜂的有效防治有赖于准确的田间预测预报, 因此, 及时摸清樟叶蜂在各地的发生规律和开展准确的虫情测报, 是有效防治樟叶蜂的技术关键, 对于提高该虫的防效具有重要意义。有效积温预测法是害虫预测预报的主要方法之一, 结合当地气候条件, 利用昆虫的发育起点温度和有效积温, 不仅可以了解昆虫的地理分布, 还可预测其发生期并计算出在该地区发生的世代数 (郭婷婷等, 2016)。同时, 发育起点温度是研究昆虫行为特征的重要参数之一, 开展有效积温和发育起点温度的研究也是昆虫生物学和行为学研究的基础 (唐业忠等, 1993)。然而, 目前对于樟叶蜂的发育起点温度和有效积温等基础生物学特性的研究尚未见报道。本文在室内通过设置一系列温度梯度来比较不同温度对樟叶蜂实验种群的发育历期、存活率及成虫繁殖力的影响, 测算了樟叶蜂的发育起点温度和有效积温, 以期为深入探讨樟叶蜂的生物学和生态学特性, 丰富我国南方樟叶蜂的测报参数, 优化其测报预警技术以及开展有效治理等提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

试验所用虫源的原始种群于2015年3月中旬采自江西省金溪县江西天香林业开发有限公司樟树种植基地(27°45'N, 116°43'E)。将所采集的幼虫放入垫有保湿滤纸的塑料养虫盒(规格:长×宽×高=20 cm×15 cm×7 cm)中并带回实验室,在LED型顶置人工气候箱(RDN-400C-4型,浙江宁波东南仪器有限公司)中饲养,人工气候箱条件设置为光照周期14L:10D,温度22±1°C,相对湿度75%±5%,以新鲜的樟树嫩叶作为寄主食料进行饲喂。每日更换新鲜食料并清理养虫盒直至虫体老熟变黄。将变黄的老熟幼虫置于盛有黄泥土的玻璃缸内(规格:直径×高=16 cm×28 cm)任其入土滞育。2016年2月底至3月初,将羽化后的成虫转移至养虫笼内(规格:长×宽×高=50 cm×50 cm×60 cm),放入一定量的新鲜樟树嫩叶供其产卵。收集同日所产的卵以相同的方法在室内连续饲养一年建立稳定的实验室种群。本试验所用虫源为2017年2月底羽化的成虫所产的卵,取同日所产的卵用于开展以下试验。

1.2 试虫温度处理与寄主食料

预试验表明,该虫在超过30°C以上的恒温下饲养不能完成其生活史,故本试验中,我们采用LED型顶置人工气候箱进行昆虫饲养,人工气候箱设置19, 22, 25, 28和30°C共5个梯度的恒温条件(温度波动范围±1°C),相对湿度为75%±5%,光周期14L:10D,光照强度为15 000 lx。每日采集樟树新生嫩叶作为樟叶蜂幼虫的寄主食料进行饲喂。

1.3 温度对樟叶蜂生长发育及繁殖的影响

将产有卵的樟树叶片放入底部垫有保湿滤纸的塑料培养皿内(直径×高=9 cm×2 cm),每个培养皿约15~20粒卵,设6个重复,分别置于预先设定好的环境温度条件下饲养。每日往培养皿内喷水以保持滤纸湿润并定期观察3次,记录卵的孵化时间和孵化数量。幼虫孵出后,用毛笔将初孵若虫轻轻挑出,接入相同规格的培养皿内进行单头饲养,每个温度处理饲养3个重复,每个重复20~30头幼虫。每日定期更换培养皿中的保湿滤纸和新鲜樟树嫩叶并定期观察3次,记录每龄幼虫的蜕皮时间及死亡数量、幼虫的化蛹时间和成虫羽化时间及其死亡数量,统计卵、各龄幼虫、蛹的发育历期及孵化率、化蛹

率、羽化率和各个阶段死亡率等数据。由于该虫主要以孤雌生殖繁衍后代,因而,成虫羽化后,将各温度处理中羽化的成虫单头转移至新的垫有保湿滤纸和樟树嫩叶的培养皿中,每24 h更换叶片并记录雌虫的产卵情况及雌雄虫存活情况。

1.4 樟叶蜂不同虫态发育速率与温度关系的预测模拟

为了进一步验证温度对樟叶蜂的发育速率的影响,我们参照Davidson(1944)、冯康(1978)、尚小丽等(2013)和姚洁等(2016)的方法,将樟叶蜂各发育阶段在不同温度下的发育历期转换成发育速率后,分别运用直线回归模型,二次回归模型和Logistic回归模型进行分析,拟合樟叶蜂卵、幼虫、蛹、成虫和全世代的发育速率与温度的关系,通过决定系数R²和F值分别在0.05和0.01水平上显示各回归模型下发育速率与温度这两个因素显著性差异,以此获取樟叶蜂对温度的生态适应性参数和筛选出最优的拟合模型。

1.5 樟叶蜂发育起点温度和有效积温计算

参照丁岩钦(1994)和张孝义(2002)的直线回归法计算樟叶蜂的发育起点温度和有效积温,具体方法是根据有效积温法则公式,将不同温度下樟叶蜂各虫态(龄)和整个世代的发育历期进行加权平均,求得各虫态的平均发育历期N,并将其换算成相应的平均发育速率V(V=1/N),采用最小二乘法公式计算各虫态的发育起点温度C和有效积温K以及各自的标准差S_C和S_K。计算公式为:

$$C = \frac{\sum V^2 \sum T^2 - \sum V \sum VT}{n \sum V^2 - (\sum V)^2} \quad (1)$$

$$K = \frac{n \sum VT - \sum V \sum T}{n \sum V^2 - (\sum V)^2} \quad (2)$$

$$S_C = \sqrt{\frac{\sum (T - T')^2}{n - 2} \times \left[\frac{1}{n} + \frac{\bar{V}^2}{\sum (V - \bar{V})^2} \right]} \quad (3)$$

$$S_K = \sqrt{\frac{\sum (T - T')^2}{(n - 2) \times \sum (V - \bar{V})^2}} \quad (4)$$

其中,T为试验温度,T'为理论温度,V为温度T下的发育速率, \bar{V} 为发育速率的平均值,K为有效积温,C为发育起点温度,S_K和S_C分别为有效积温和发育起点温度的标准差。n为试验温度组数。

结合发育起点温度和有效积温的标准差估计值建立各发育阶段的发育历期预测式,计算公式采用

牟吉元等(1997)提出的历期预测公式:

$$N = \frac{K \pm S_K}{T - (C \pm S_C)} \quad (5)$$

1.6 数据分析

本试验所有数据均采用 SPSS 19.0 进行分析。对不同虫态在不同温度条件下的发育历期参数进行正态分布检验后, 将符合正态分布的数据采用单因素方差分析(ANOVA)和 Turkey 氏多重比较法检验进行分析($P=0.05$), 樟叶蜂发育速率与温度关系的3种模型拟合采用线性或非线性拟合来完成。各虫态的累积存活率经平方根反正弦转换后采用单因素方差分析和 Turkey 氏法检验来分析, 不同温度下的成虫寿命和雌虫产卵量直接使用单因素方差分析和 Turkey 氏法检验来分析。文中樟叶蜂发育速率与温度关系图和不同虫态累积存活率曲线图均利用 Origin8.5 制作。

2 结果

2.1 温度对樟叶蜂累积存活率的影响

不同恒温条件下饲养樟叶蜂, 对各发育阶段累积存活率进行分析, 结果如图 1 所示。从图中可以看出, 在卵-蛹的发育过程中, 温度对樟叶蜂各虫态

的累积存活率存在显著影响。在卵期, 19~25℃ 条件下的卵孵化率在 95% 以上, 而在 28~30℃ 两个高温条件下, 卵孵化率分别只有 57.86% 和 48.15%; 方差分析结果表明, 温度对卵孵化率的影响极显著 ($F=51.392$; $df=4, 10$; $P=0.000 < 0.001$), 但 19~25℃ 条件下的卵孵化率无显著差异 ($P > 0.05$), 28~30℃ 条件下的卵孵化率也无显著差异 ($P > 0.05$)。1~2 幼虫期的累积存活率结果与卵期的趋势相同, 即随温度的升高而明显下降 ($P < 0.001$)。3 龄幼虫的累积存活率在 19~25℃ 条件下还能达到 76.69%~84.99%, 但在 28℃ 和 30℃ 条件下的累积存活率只有 40.08% 和 25%; 统计分析表明, 除 19~25℃ 3 个温度下的累积存活率无差异外, 其余各组均差异极显著 ($F=108.196$; $df=4, 10$; $P=0.000 < 0.001$)。4 龄幼虫期的趋势与 3 龄幼虫期结果一致。由于在 19℃ 低温条件下大量的樟叶蜂个体在蛹期滞育, 导致成虫当期羽化数量偏低, 因而统计的蛹期累积存活率从 4 龄的 76.38% 迅速下降为 40.01%。在 28℃ 和 30℃ 高温条件下, 蛹的累积存活率达最低点, 分别只有 16.95% 和 6.48%; 各处理之间的累积存活率也达极显著水平 ($F=51.31$; $df=4, 10$; $P=0.000 < 0.001$)。

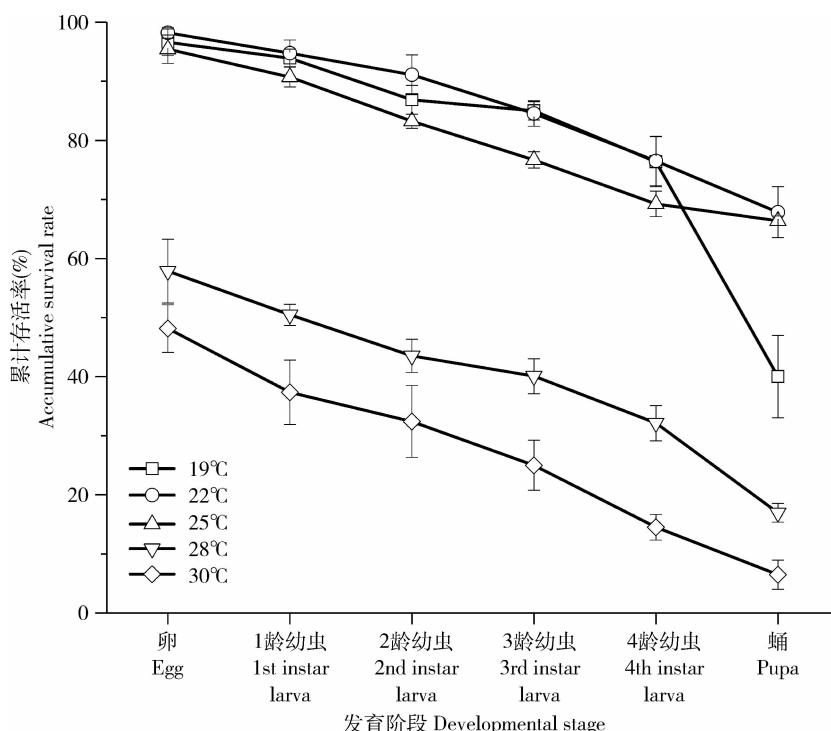


图 1 温度对樟叶蜂不同虫态累积存活率的影响

Fig. 1 Effect of temperature on the accumulative survival rates of *Mesoneura rufonota* at different developmental stages

卵和蛹的存活率分别以卵孵化率和成虫羽化率表示。The survival rates of egg and pupa are represented as the egg hatching rate and emergence rate of adult, respectively.

2.2 温度对樟叶蜂各虫态发育历时的影响

在19~30℃范围内设置的5个恒温梯度下,樟叶蜂均能全部或部分完成生长发育,而在31℃恒温条件下全部死亡。温度与各虫态的发育历时之间呈明显的负相关,即随着环境温度升高,发育历时明显缩短,不同温度下各虫态的发育历时同样存在极显著差异($P < 0.001$,表1)。在19℃条件下,樟叶蜂完成一个世代需要 34.62 ± 0.35 d,而在30℃条件下只需 18.97 ± 0.28 d就能完成全世代的发育,方差分析结果表明,温度极显著影响全世代的发育历

期($P < 0.001$)。然而,在30℃条件下,樟叶蜂的4龄幼虫和整个幼虫期的发育历时要长于28℃条件下,其他各虫态的发育历时均短于28℃条件,但Turkey氏多重比较并未发现两个温度下各虫态的发育历时存在显著差异($P > 0.05$),而与其他较低温度下的发育历时相比差异显著($P < 0.05$)。这一现象说明,30℃高温抑制了该虫的生长发育。在同一温度下,各虫态的发育历时也有明显差异,表现为幼虫期发育历时最长,蛹期次之,卵期最短(表1)。

表1 不同温度下樟叶蜂各虫态发育历时

Table 1 Developmental duration at different temperatures in *Mesoneura rufonota* at different developmental stages

发育阶段 Developmental stage	发育历时 Developmental duration (d)					方差分析 ANOVA
	19℃	22℃	25℃	28℃	30℃	
卵期 Egg	4.94 ± 0.01 a	3.84 ± 0.02 b	3.02 ± 0.02 c	2.91 ± 0.01 cd	2.83 ± 0.03 d	$F = 1179.134$; $df = 5, 423$; $P = 0.000$
1龄幼虫 1st instar larva	2.88 ± 0.08 a	2.26 ± 0.05 b	1.84 ± 0.03 c	1.61 ± 0.04 d	1.55 ± 0.05 d	$F = 92.379$; $df = 5, 392$; $P = 0.000$
2龄幼虫 2nd instar larva	2.46 ± 0.06 a	2.06 ± 0.06 b	1.76 ± 0.04 c	1.57 ± 0.04 cd	1.47 ± 0.06 d	$F = 53.667$; $df = 5, 359$; $P = 0.000$
3龄幼虫 3rd instar larva	2.74 ± 0.04 a	2.02 ± 0.05 b	1.59 ± 0.05 c	1.46 ± 0.06 c	1.43 ± 0.07 c	$F = 101.384$; $df = 5, 332$; $P = 0.000$
4龄幼虫 4th instar larva	5.36 ± 0.09 a	3.99 ± 0.09 b	3.53 ± 0.07 b	3.44 ± 0.10 c	3.97 ± 0.12 c	$F = 75.586$; $df = 5, 273$; $P = 0.000$
幼虫期 Larva	13.44 ± 0.12 a	10.34 ± 0.14 b	8.72 ± 0.10 c	8.07 ± 0.14 cd	8.41 ± 0.17 d	$F = 258.102$; $df = 5, 286$; $P = 0.000$
蛹期 Pupa	10.04 ± 0.21 a	8.20 ± 0.23 b	7.32 ± 0.06 bc	6.58 ± 0.17 c	5.19 ± 0.24 d	$F = 65.045$; $df = 5, 207$; $P = 0.000$
成虫期 Adult	5.92 ± 0.16 a	4.59 ± 0.15 b	4.00 ± 0.20 bc	3.41 ± 0.26 cd	2.90 ± 0.20 d	$F = 33.173$; $df = 5, 207$; $P = 0.000$
全世代 Whole generation	34.62 ± 0.35 a	26.08 ± 0.29 b	22.75 ± 0.31 c	20.01 ± 0.23 d	18.97 ± 0.28 d	$F = 335.759$; $df = 5, 207$; $P = 0.000$

表中数据为平均值±标准误,同一行数据后不同字母表示差异显著(ANOVA, Turkey氏法检验, $P < 0.05$);表4同。Data in this table are mean ± SE, and those in the same row followed by different letters are significantly different (ANOVA followed by Turkey's test, $P < 0.05$). The same for Table 4.

2.3 各虫态发育速率与温度的关系

将樟叶蜂各虫态在不同温度下的发育历时转换成发育速率,经线性回归、二次回归和Logistic回归分析拟合得到樟叶蜂不同虫态的发育速率(V)与温度(T)之间预测模型(表2;图2)。结果表明,樟叶蜂各虫态的发育速率与温度存在显著的相关性,即在19~30℃的温度范围内,各虫态的发育速率均随着温度的升高而加快。显著性检验结果表明,在3种回归模型中樟叶蜂各虫态的发育速率与温度的关系均达到显著水平($P < 0.05$);然而,只有在二次回归模型预测中,樟叶蜂各虫态的发育速率与温度的差异均达到极显著水平($P \leq 0.01$)。此外,二次回归模型的决定系数(R^2)均大于或等于线性回归模型和Logistic回归模型。因此认为,在19~30℃范围内,二次回归模型优于线性回归模型和Logistic回归模型,更能模拟温度与樟叶蜂发育速率之间的关系。

2.4 樟叶蜂的发育起点温度与有效积温

求得樟叶蜂的发育起点温度(C)、有效积温(K)和它们各自的标准差(S_C 和 S_K)及各虫态(龄)的发育历时预测式,其结果如表3所示。从表3可以看出,卵期、幼虫期、蛹期、成虫期和全世代的发育起点温度分别为 5.26 ± 1.51 ℃, 3.22 ± 1.71 ℃, 7.66 ± 1.33 ℃, 8.24 ± 1.25 ℃和 5.11 ± 1.47 ℃,有效积温分别为 65.58 ± 4.99 d·℃, 204.15 ± 15.94 d·℃, 121.94 ± 8.23 d·℃, 65.01 ± 4.77 d·℃和 460.29 ± 33.78 d·℃。这一结果说明,樟叶蜂各虫态均可以低于10℃的气温下发育。其中以幼虫期的发育起点温度最低,有效积温最高;成虫期的发育起点温度最高,有效积温最低。此外,不同虫龄的幼虫的发育起点温度和有效积温也不同,表现为2龄幼虫期的发育起点温度最低,为 2.78 ℃,3龄幼虫期的发育起点温度最高,为 7.39 ℃;3龄幼虫期的有效积温最低,为 30.28 d·℃,4龄幼虫期的有效积温最高,为 75.92 d·℃。

根据恒温条件下的饲养观察和参考的计算公式

表 2 樟叶蜂各虫态发育速率(V)与温度(T)的预测模型Table 2 Forecast models based on the developmental rate (V) and temperature (T) in *Mesoneura rufonota* at different developmental stages

	线性回归 Linear regression		二次回归 Quadratic regression		逻辑斯蒂回归 Logistic regression	
	模型 Model	检验 Test	模型 Model	检验 Test	模型 Model	检验 Test
卵 Egg	$V = 0.014T - 0.048$	$R^2 = 0.92; F = 32.13; P = 0.01$	$V = 0.075T^2 - 0.001T - 0.778$	$R^2 = 0.99; F = 67.04; P = 0.015$	$V = \frac{0.368}{1 + e^{5.263 - 0.285T}}$	$R^2 = 0.99; F = 4183.07; P = 0.01$
幼虫 Larva	$V = 0.004T + 0.0003$	$R^2 = 0.87; F = 19.59; P = 0.02$	$V = 0.029T^2 - 0.0005T - 0.302$	$R^2 = 0.99; F = 117.09; P = 0.008$	$V = \frac{0.125}{1 + e^{5.772 - 0.323T}}$	$R^2 = 0.99; F = 813.12; P = 0.03$
蛹 Pupa	$V = 0.007T - 0.047$	$R^2 = 0.92; F = 36.22; P = 0.009$	$V = 0.019T^2 - 0.0003T - 0.168$	$R^2 = 0.99; F = 183.34; P = 0.005$	$V = \frac{26.731}{1 + e^{6.675 - 0.057T}}$	$R^2 = 0.96; F = 133.40; P = 0.02$
成虫 Adult	$V = 0.015T - 0.120$	$R^2 = 0.98; F = 159.04; P = 0.001$	$V = -0.004T^2 + 0.0003T + 0.113$	$R^2 = 0.99; F = 82.73; P = 0.01$	$V = \frac{13.937}{1 + e^{5.554 - 0.062T}}$	$R^2 = 0.98; F = 399.90; P = 0.04$
全世代 Whole generation	$V = 0.013T - 0.077$	$R^2 = 0.98; F = 160.26; P = 0.001$	$V = 0.021T^2 - 0.0001T - 0.171$	$R^2 = 0.99; F = 371.85; P = 0.002$	$V = \frac{0.059}{1 + e^{3.680 - 0.193T}}$	$R^2 = 0.99; F = 3679.06; P = 0.01$

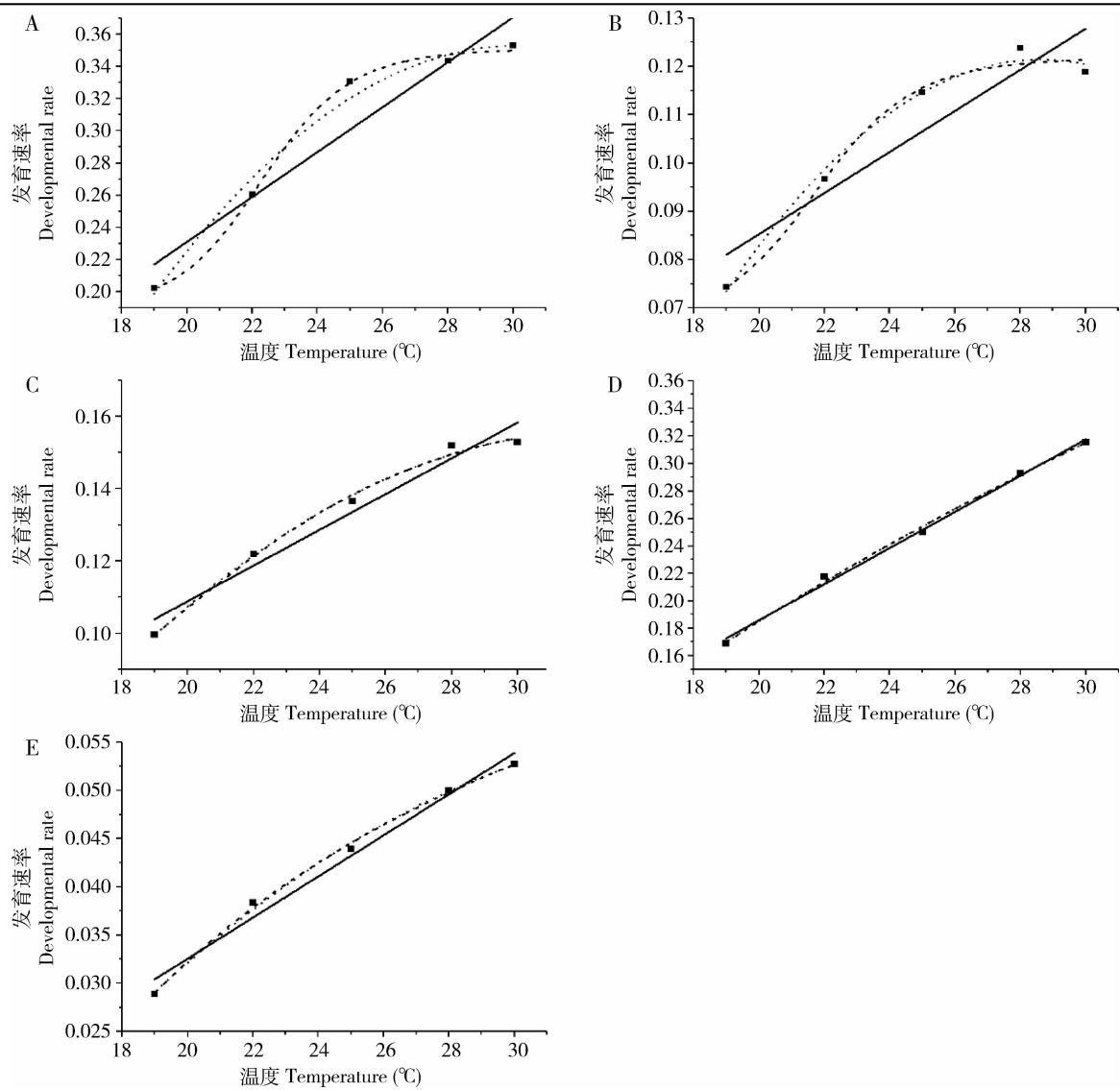


图 2 樟叶蜂各虫态发育速率与温度的关系

Fig. 2 Relationship between the developmental rate and temperature in *Mesoneura rufonota* at different developmental stages

A: 卵期 Egg stage; B: 幼虫期 Larval stage; C: 蛹期 Pupal stage; D: 成虫期 Adult stage; E: 全世代 Whole generation.

表 3 樟叶蜂各虫态发育起点温度和有效积温

Table 3 Developmental threshold temperature and effective accumulated temperature for *Mesoneura rufonota* at different developmental stages

虫态 Insect stage	发育起点温度(℃) Developmental threshold		有效积温(d·℃) Effective accumulated		发育历期预测式 Model of developmental duration	相关系数(R) Correlation coefficient
	C	S _C	K	S _K		
卵 Egg	5.26	1.51	65.58	4.99	$N = \frac{65.58 \pm 4.99}{T - (5.26 \pm 1.51)}$	0.9214 *
1 龄幼虫 1st instar larva	6.45	1.38	35.30	2.59	$N = \frac{35.30 \pm 2.59}{T - (6.45 \pm 1.38)}$	0.9063 *
2 龄幼虫 2nd instar larva	2.78	1.63	39.65	2.89	$N = \frac{39.65 \pm 2.89}{T - (2.78 \pm 1.63)}$	0.9317 *
3 龄幼虫 3rd instar larva	7.39	1.33	30.28	2.27	$N = \frac{30.28 \pm 2.27}{T - (7.39 \pm 1.33)}$	0.9225 *
4 龄幼虫 4th instar larva	5.62	2.01	75.92	7.84	$N = \frac{75.92 \pm 7.84}{T - (5.62 \pm 2.01)}$	0.8221
幼虫 Larva	3.22	1.71	204.15	15.94	$N = \frac{204.15 \pm 15.94}{T - (3.22 \pm 1.71)}$	0.8739
蛹 Pupa	7.66	1.33	121.94	8.23	$N = \frac{121.94 \pm 8.23}{T - (7.66 \pm 1.33)}$	0.9236 *
成虫 Adult	8.24	1.25	65.01	4.77	$N = \frac{65.01 \pm 4.77}{T - (8.24 \pm 1.25)}$	0.9828 *
全世代 Whole generation	5.11	1.47	460.29	33.78	$N = \frac{460.29 \pm 33.78}{T - (5.11 \pm 1.47)}$	0.9231 *

* 发育历期与温度之间相关性显著($P < 0.05$)。* Significant correlation between developmental duration and temperature at the 0.05 level.

2.5 温度对樟叶蜂成虫寿命和产卵量的影响

不同温度下饲养樟叶蜂后, 成虫寿命和产卵量的结果见表 4。结果表明, 樟叶蜂雌雄成虫的寿命随温度的升高呈缩短的趋势, 其中, 在 19℃ 时, 雌雄虫寿命最长, 分别为 5.17 ± 0.23 d 和 4.73 ± 0.24 d, 当温度升至 30℃ 时, 雌雄成虫寿命分别为 3.17 ± 0.61 d 和 2.83 ± 0.48 d, 两温度下的雌雄成虫寿命分别相差 2 d 和 1.9 d。不同温度处理中雌雄虫寿

命均有极显著差异($P < 0.001$, 表 4)。樟叶蜂的产卵量在 25℃ 条件下最高, 为 189.54 ± 6.70 粒/雌, 其次为 22℃ 条件下(166.92 ± 6.89 粒/雌), 30℃ 高温时, 其产卵量下降至 62.17 ± 8.39 粒/雌, 统计分析表明, 各温度处理中的产卵量均有极显著差异($F = 53.231$; $df = 4, 103$; $P = 0.000 < 0.001$)。由此可知, 有利于樟叶蜂成虫生长和繁殖的温度范围为 22~25℃。

表 4 温度对樟叶蜂成虫寿命和产卵量的影响

Table 4 Effect of temperature on adult longevity and fecundity of *Mesoneura rufonota*

温度(℃) Temperature	雌虫寿命(d) Female adult longevity		雄虫寿命(d) Male adult longevity		单雌产卵量 Number of eggs laid per female	
	平均值 Average	极差 Range	平均值 Average	极差 Range	平均值 Average	极差 Range
19	5.17 ± 0.23 a	3~7	4.73 ± 0.24 a	3~7	101.80 ± 4.06 b	61~147
22	4.72 ± 0.26 ab	3~7	4.24 ± 0.25 a	2~6	166.92 ± 6.89 a	111~235
25	4.32 ± 0.22 abc	2~7	3.93 ± 0.25 ab	2~7	189.54 ± 6.70 a	109~249
28	3.63 ± 0.29 bc	2~6	3.47 ± 0.26 ab	2~6	105.32 ± 6.11 b	71~144
30	3.17 ± 0.61 c	1~5	2.83 ± 0.48 b	1~4	62.17 ± 8.39 c	29~80
统计分析 Statistical analysis	$F = 6.381$; $df = 4, 103$;		$F = 4.777$; $df = 4, 103$;		$F = 53.231$; $df = 4, 103$;	
	$P = 0.000$		$P = 0.001$		$P = 0.000$	

3 讨论

昆虫属变温动物,外界环境温度的改变将直接导致昆虫体温和新陈代谢速率的变化(丁岩钦, 1994)。温度作为影响昆虫生长发育的重要生态因子之一,受到众多昆虫生态学家的广泛关注。近年来,许多学者以不同的昆虫种类如膜翅目(田军等, 2009)、鞘翅目(周昭旭等, 2010; 魏淑花等, 2013; 姚洁等, 2016)、缨翅目(张治军等, 2012)、半翅目(何嘉等, 2014; 丁尧等, 2016)、鳞翅目(杜艳丽等, 2012; 尚小丽等, 2013; 郭婷婷等, 2016; 刘永华等, 2016)等为材料,开展了有关温度对昆虫的生长发育、发育起点温度和有效积温以及繁殖力的影响的研究。本研究以危害樟树的重要害虫——樟叶蜂为材料,探讨了温度变化对樟叶蜂生长发育和繁殖的影响,结果表明:温度是影响樟叶蜂生长发育的关键因素,在试验温度19~30℃范围内,随着温度的升高,樟叶蜂各虫态的发育历期缩短、发育速率明显加快、各虫态的累积存活率下降、成虫寿命缩短,低温或高温均能导致该虫产卵量的下降。

众多的实例研究表明,在保证昆虫正常生长发育的适宜温度范围内,通常温度与昆虫各虫态的发育历期呈负相关,即随着温度的升高,各虫态的发育历期缩短(李建荣等, 1994; 刘永华等, 2016)。本研究结果同样表明,在19~30℃范围内,随着温度的升高,樟叶蜂的发育速率加快,发育历期明显缩短。然而,在30℃高温时,幼虫各虫态发育历期均较28℃时略有延长;预试验结果表明,31℃恒温条件下各龄幼虫均不能完成发育,说明高温对樟叶蜂幼虫新陈代谢具有一定的抑制作用,从而影响其生长发育。这一现象在其他昆虫如刺桐姬小蜂 *Quadrastichus erythrinae*(康文通, 2011)和沙蒿金叶甲 *Chrysolina aeruginosa*(魏淑花等, 2013)中具有相似的结果。在18~33℃范围内,温度对刺桐姬小蜂发育速率的促进作用由强变弱,逐渐消失或抑制。在13~28℃范围内,沙蒿金叶甲各虫态的发育历期均随温度的增加而缩短;当温度升高至33℃时,幼虫和蛹的生长发育同样受到抑制。

本研究对樟叶蜂发育起点温度和有效积温的计算结果表明,樟叶蜂卵期、幼虫期、蛹期、成虫期以及全世代的发育起点温度分别为5.26, 3.22, 7.66, 8.24和5.11℃,有效积温分别为65.58, 204.15, 121.94, 65.01和460.29 d·℃。这一结果说明,樟

叶蜂各虫态均可以低于10℃的气温下发育。此外,由于樟叶蜂只取食嫩叶,在江西平原及丘陵山地,樟树从3月份嫩梢萌发至5月份叶片变老只需经历3个月时间。根据江西省气象台的气象资料,这3个月的有效积温为1 152.55 d·℃,因而可以推测樟叶蜂在江西省的理论发生代数为2.504代,而据我们2015~2017年的实际调查,该虫一年发生2~3代,二者基本吻合。

不同昆虫对温度的耐受性不同,主要表现在存活率和产卵量方面,大量的研究结果表明低温和高温均不利于昆虫的存活和繁殖(尚小丽等, 2013; 何嘉等, 2014)。本研究结果表明,在存活率方面,随着温度的升高,樟叶蜂各虫态的累积存活率下降,特别是28~30℃高温下,从卵至成虫羽化各个发育阶段均表现出较高的死亡率,其中,卵期的死亡率最高。这一结果可能有两种解释:一是卵较幼虫和蛹对高温的耐受性较低,这种不同虫态昆虫对温度的耐受性差异在桃蛀螟 *Dichocrocis punctiferalis* 和沙蒿金叶甲中也有报道,但结果与本文有差异(杜艳丽等, 2012; 魏淑花等, 2013)。二是与产卵基质有关,樟叶蜂成虫将卵产在樟树嫩叶的叶肉组织内,在高温条件下,幼叶易失水变干燥,从而影响卵的孵化,这一现象在微小花蝽 *Oriu minuius* Linnaeus 中也有所体现(丁尧等, 2016)。本研究还表明,在低温条件下樟叶蜂的蛹大量滞育,导致成虫当期羽化率较低,这一现象在桃蛀螟 *C. punctiferalis* 同样出现(杜艳丽等, 2012)。在产卵量方面,本研究中发现,在30℃高温条件下雌虫的产卵量最低,只有62.17粒/雌,19℃低温也只有100粒左右,说明低温和高温同样不利于其产卵。这一原因可能是因为高温能抑制卵的形成,同时,昆虫在极端温度(高温和低温)条件下,需要分配更多的能量用于生存,以至于用于生殖的能量分配有所下降(姚洁等, 2016)。此外,通过我们的预试验发现,在31℃恒温条件下樟叶蜂无法完成生活史发育。这一现象也说明,30℃恒定高温抑制了该虫的生长发育,为该虫生长发育的上限温度。

本文通过开展温度对樟叶蜂生长发育和繁殖的影响研究,基本明确了该虫的发育起点温度和有效积温以及温度对该虫各虫态发育历期、累积存活率和繁殖的影响。此外,通过模型预测,基本确定了该虫在江西一年发生2~3代,且22~25℃为该虫的最适发育温度。在江西地区,3月份至5月份气温恰处在这一温度范围内,该时期也正是该虫大量发

生危害的时间,由此可见,本研究结果与其实际发生情况一致。因而,本研究结果为樟叶蜂发生期的预测预报以及适时开展田间防治提供了重要的科学依据。在实际工作中,可根据本研究所得发育起点温度和有效积温对各虫态的发育历期进行预测,进而预报发生期,以便适时采取防治措施。然而,本研究所求得的樟叶蜂各虫态的发育起点温度和有效积温是在特定恒温条件下的试验结果,而昆虫的发育速率通常在一定的变温条件下比恒温条件下快,温度适应范围更广(Mironidis and Savopoulou-Soultani, 2008),将其用作预测依据时应考虑其局限性,与野外自然条件下的实际情况可能存在某些偏差。因此,在实际应用时,须与当地实际情况相结合才能发挥最佳效果。同时,本文只研究了恒温对樟叶蜂生长发育和繁殖的影响。实际上,在自然条件下,樟叶蜂的生长发育处于变温状态。同时,除温度之外,还有很多其他因素也同样会影响到昆虫的生物学参数,如寄主植物、光照、湿度等能对其生长发育产生影响。因而,有关其他因素对该虫的影响还有待于进一步的系统研究,以期为樟叶蜂的发生预测预报提供理论依据。

致谢 江西农业大学林学院2013级林学专业本科生李宇晨、苏杰和袁美灵同学参与本试验的部分工作,特此致谢!

参考文献 (References)

- Chang KP, Hsiao LJ, Hsiao WF, 1998. The studies on the morphology and life cycle of camphor-tree leaf bee (*Mesonurae rufonota* (Rohwer)). *Plant Prot. Bull.*, 40(3): 287–295.
- Davidson J, 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. Anim. Ecol.*, 13(1): 26–38.
- Ding Y, Yang QF, Li Q, Jiang CX, Wang HJ, 2016. Effects of temperature on the development and reproduction of *Orius minutus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Acta Entomol. Sin.*, 59(6): 647–653. [丁尧, 杨群芳, 李庆, 蒋春先, 王海建, 2016. 温度对微小花蝽生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 59(6): 647–653.]
- Ding YQ, 1994. Mathematical Ecology of Insects. Science Press, Beijing. 318–326. [丁岩钦, 1994. 昆虫数学生态学. 北京: 科学出版社. 318–326]
- Du YL, Guo HM, Sun SL, Zhang MZ, Zhang AH, Wang JB, Qin L, 2012. Effects of temperature on the development and reproduction of the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomol. Sin.*, 55(5): 561–569. [杜艳丽, 郭洪梅, 孙淑玲, 张民照, 张爱环, 王金宝, 秦岭, 2012. 温度对桃蛀螟生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 55(5): 561–569]
- Feng K, 1978. Numerical Method. National Defense Industry Press, Beijing. [冯康, 1978. 数值计算方法. 北京: 国防工业出版社]
- Guo TT, Men XY, Yu Y, Chen H, Zhou XH, Zhuang QY, Wang ZY, Li LL, 2016. Effects of temperature on the development and reproduction of *Athetis dissimilis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomol. Sin.*, 59(8): 865–870. [郭婷婷, 门兴元, 于毅, 陈浩, 周仙红, 庄乾营, 王振营, 李丽莉, 2016. 温度对双委夜蛾实验种群生长发育及繁殖的影响. 昆虫学报, 59(8): 865–870]
- He J, Gao LY, Zhang R, Chen L, Zhu MM, 2014. Effects of temperature on the growth, development and reproduction of *Jakowleffia setulosa* (Hemiptera: Lygaeidae). *Acta Entomol. Sin.*, 57(8): 935–942. [何嘉, 高立原, 张蓉, 陈林, 朱猛蒙, 2014. 温度对巨膜长蝽生长发育与繁殖的影响. 昆虫学报, 57(8): 935–942]
- Kang WT, 2011. Developmental duration, developmental threshold and effective accumulated temperature of *Quadrastichus erythrinae* Kim (Hymenoptera: Encyrtidae). *J. Fujian Agric. For. Univ.*, 40(2): 118–121. [康文通, 2011. 刺桐姬小蜂的发育历期、发育起点温度和有效积温. 福建农林大学学报, 40(2): 118–121]
- Li JR, Zhu WB, Li LS, Wei Y, 1994. Experimental population ecological study of *Adoxophyes cyrtosema* Meyrick. *Chin. J. Ecol.*, 13(3): 17–20. [李建荣, 朱文炳, 李隆术, 韦宇, 1994. 柿桔褐带卷蛾实验种群生态学研究. 生态学杂志, 13(3): 17–20]
- Li ZR, Chen SX, Jin ZN, 2015. Jiangxi Camphor Trees. Jiangxi Science and Technology Press, Nanchang. [黎祖尧, 陈尚钘, 金志农, 2015. 江西樟树. 南昌: 江西科学技术出版社]
- Liu YH, Yan XF, Wen DM, Lu PF, Zong SX, Luo YQ, 2016. Effects of temperature on the growth, development and reproduction of *Trabala vishnou gigantina* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Acta Entomol. Sin.*, 59(3): 309–315. [刘永华, 阎雄飞, 温冬梅, 陆鹏飞, 宗世祥, 骆有庆, 2016. 温度对栎黄枯叶蛾生长发育及繁殖的影响. 昆虫学报, 59(3): 309–315]
- Liu YS, 2001. Study on the biological characteristics and control techniques of *Mesonurae rufonota* (Rohwer). *For. Sci. Tech.*, 26(5): 20–22. [刘永生, 2001. 樟叶蜂生物学特性及防治技术的研究. 林业科技, 26(5): 20–22]
- Mironidis GK, Savopoulou-Soultani M, 2008. Development, survivorship and reproduction of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) under constant and alternating temperatures. *Environ. Entomol.*, 37(1): 16–28.
- Mou JY, Xu HF, Li HG, 1997. Insect Ecology and Prediction of Agricultural Pests. China Agriculture Science and Technology Press, Beijing. 56–57. [牟吉元, 徐洪富, 李火苟, 1997. 昆虫生态与农业害虫预测预报. 北京: 中国农业科技出版社. 56–57.]
- Shang XL, Yang MF, Zhang CR, Cai L, Feng YL, Qiu T, 2013. Effects of temperature on the growth and development of *Pyralis farinalis* (Lepidoptera: Pyralidae), one insect used for producing insect tea in China. *Acta Entomol. Sin.*, 56(6): 671–679. [尚小丽, 杨茂发, 张昌容, 蔡兰, 冯友丽, 邱婷, 2013, 温度对产虫茶昆虫紫斑谷螟生长发育的影响. 昆虫学报, 56(6): 671–679]

- Sun XQ, Jiang GD, Gu YF, Sun Y, Liu ZC, 2006. Bionomics of *Mesoneura rufonota* and the effect of temperature on larval development period. *For. Pest. Dis.*, 25(2): 7–9. [孙兴全, 蒋根弟, 顾燕飞, 孙越, 刘志诚, 2006. 樟叶蜂生物学特性及温度对幼虫发育历期的影响. 中国森林病虫, 25(2): 7–9]
- Tang YZ, Zhu JG, Kuang RP, 1993. On the conception and application of the base temperature for development. *Chin. J. Ecol.*, 12(6): 70–72. [唐业忠, 朱建国, 况荣平, 1993. 发育起点温度的概念和应用问题. 生态学杂志, 12(6): 70–72]
- Tian J, Wang XY, Yang ZQ, Ma L, Lang J, Zeng FX, He GP, 2009. Effects of temperature on development and reproduction of parasitic wasp *Spathius agrili* Yang (Hymenoptera: Braconidae), an effective parasitoid of emerald ash borer. *Acta Entomol. Sin.*, 52(11): 1223–1228. [田军, 王小艺, 杨忠岐, 马玲, 郎瑾, 曾繁喜, 何国萍, 2009. 温度对白蜡吉丁柄腹茧蜂发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 52(11): 1223–1228]
- Wang Y, Zeng JP, 2013. Occurring characteristics and IPM strategies for camphor tree pests in Jiangxi province. *Biol. Dis. Sci.*, 36(3): 304–315. [王勇, 曾菊平, 2013. 江西樟树害虫的发生、危害特点与IPM策略. 生物灾害科学, 36(3): 304–315]
- Wei SH, Zhu MM, Zhang R, Huang WG, Yu Z, 2013. Effects of temperature on the development and reproduction of *Chrysolina aeruginosa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Entomol. Sin.*, 56(9): 1004–1009. [魏淑花, 朱猛蒙, 张蓉, 黄文广, 于钊, 2013. 温度对沙蒿金叶甲生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 56(9): 1004–1009]
- Wu JF, 1982. Biology and control of the *Mesoneura rufonota* (Rohwer). *Acta Entomol. Sin.*, 25(1): 42–48. [伍建芬, 1982. 樟叶蜂的生物学和防治. 昆虫学报, 25(1): 42–48]
- Xu GT, 2003. Primary Color Atlas of Landscape Plant Diseases and Insect Pests Control. China Agricultural Press, Beijing. 227–228. [徐公天, 2003. 园林植物病虫害防治原色图谱. 北京: 中国农业出版社. 227–228]
- Yan JJ, 1960. A new pest on camphor tree – *Mesonurae rufonota* (Rohwer). *For. Sci. Tech.*, 5: 8. [严静君, 1960. 樟树上的一种新害虫——樟叶蜂. 林业实用技术, 5: 8]
- Yan JJ, 1962. Study on the camphor sawfly *Mesonurae rufonota* (Rohwer). *Sci. Silv. Sin.*, 8(2): 184–186. [严静君, 1962. 樟叶蜂研究简报. 林业科学, 8(2): 184–186]
- Yang ZQ, Cao HG, 2002. Illustrated Handbook of Landscape Plant Diseases and Insect Pests Control. China Agricultural Press, Beijing. 210 pp. [杨子琦, 曹华国, 2002. 园林植物病虫害防治图鉴. 北京: 中国农业出版社. 210页]
- Yao J, Dai RH, Dai CY, Yang H, 2016. Effects of temperature on the development and reproduction of *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae). *Acta Entomol. Sin.*, 59(7): 739–746. [姚洁, 戴仁怀, 代传勇, 杨洪, 2016. 温度对菜豆象发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 59(7): 739–746]
- Zhang ZJ, Zhang YJ, Xu BY, Zhu GR, Wu QJ, 2012. Effects of temperature on development, reproduction and population growth of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Acta Entomol. Sin.*, 55(10): 1168–1177. [张治军, 张友军, 徐宝云, 朱国仁, 吴青君, 2012. 温度对西花蓟马生长发育繁殖和种群增长的影响. 昆虫学报, 55(10): 1168–1177]
- Zhang XX, 2002. Insect Ecology and Forecast. 3rd ed. China Agriculture Press, Beijing. 218–219. [张孝羲, 2002. 昆虫生态及预测预报. 第3版. 北京: 中国农业大学出版社. 218–219]
- Zheng Y, Wang X, Chen HT, Liu DL, Zhang ZG, Wang XL, Gao Z, 2014. Research advances and prospects of *Cinnamomum camphora*. *Jiangxi Sci.*, 32(5): 640–645. [郑元, 王歆, 陈海涛, 刘大乐, 张志高, 王小玲, 高柱, 2014. 樟树研究进展与展望. 江西科学, 32(5): 640–645]
- Zhou ZX, Luo JC, Lv HP, Guo WC, 2010. Influence of temperature on development and reproduction of experimental populations of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Entomol. Sin.*, 53(8): 926–931. [周昭旭, 罗进仓, 吕和平, 郭文超, 2010. 温度对马铃薯甲虫生长发育的影响. 昆虫学报, 53(8): 926–931]

(责任编辑: 赵利辉)