

景天忠,刘丽萍,谢雨龙. 昆虫物候模型研究进展 [J]. 环境昆虫学报,2022,44 (3):606-616.

昆虫物候模型研究进展

景天忠^{*},刘丽萍,谢雨龙

(东北林业大学林学院,哈尔滨 150040)

摘要:物候是昆虫的重要生物学性状之一。物候模型预测昆虫发育事件的时间,在种群动态、物种分布和进化 动态等科学研究以及农林业生产中具有重要作用。本文回顾了常见的物候模型及在昆虫学研究上的应用,包括 热性能曲线、生物物理模型、基于概率的模型、分布时滞模型、发育进度曲线、物候匹配模型和物候变迁模型。 关键词:物候模型;Sharpe-Schoolfield模型;McKendrick-von Foerster模型;物候匹配;物候变迁 中图分类号:Q968.1;S433 文献标识码:A 文章编号:1674-0858 (2022)03-0606-11

A review on insect phenology models

JING Tian-Zhong^{*}, LIU Li-Ping, XIE Yu-Long (School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: Phenology is one of important traits of insect. Predicting timing of insect development, phenology models are of significance in the studies of population dynamics, species distribution and evolutionary dynamics and in agricultural and forestry practices. Some common phenology models and their application in insect studies were reviewed, including thermal performance curves, biophysical models, probabilistic approach models, distributed delay models, developing progress curves, phenological match models, and phenological shift models.

Key words: Phenology model; Sharpe-Schoolfield model; McKendrick-von Foerster model; phenological match; phenological shift

物候模型(phenology model) 预测昆虫发育事件的时间。物候模型已成为种群动态、物种分布和进化动态的关键成分(Chuine and Régnière, 2017)。在害虫管理生产实践中,需要预测出害虫某一发育事件出现的时间,以便确定害虫防治的最佳时间,称为发生期预测,其实就是对昆虫物候学的预测。美国国家物候学网络中心(U.S. National Phenology Network, USA-NPN) 在 2018 年 开发了一套可用于科研和生产管理的物候预测图(Pheno Foescast map)(Crimmins *et al.*, 2020),包 括实时图和在与管理相关的时间和空间分辨率上 短期预测害虫的活动。Nietschke *et al.* (2007) 建 立了一个昆虫发育数据库(Insect Development Database, IDD),包含405种昆虫的基础发育温度 阈值和310种昆虫产卵和至成虫羽化的累计日度。 这些昆虫分属11个目和89个科。加州大学州级 IPM项目(http: //www.ipm.ucdavis.edu/MODELS) 提供了许多昆虫的物候信息。美国还建立了一个在 线的物候和日度模型,用于农业和害虫管理决策 (http: //uspest.org/cgi-bin/ddmodel.us)。

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金项目 (2572020DR09); 自然科学基金项目 (31370591)

^{*} 通讯作者 Author for correspondence: 景天忠,男,博士,教授,主要研究森林昆虫学,E-mail: jingtianzhong@163.com 收稿日期 Received: 2021-03-16; 接受日期 Accepted: 2021-06-22

对变温动物而言,完成一个特定的发育阶段 需要累积一个种特异的温度常数(thermal constant),这就是最早由 Réaumur 在 1735 年提出 的有效积温法则(参见 Ikemoto and Takai, 2000; Damos and Savopoulou-Soultani, 2012),可用公式 表示:

$$K = D(T - T_0) \tag{1}$$

其中 K 为温度常数,即有效积温(effective cumulative temperature); T 为环境温度; T_0 为发育 起点温度; D 为发育历期(development time),即 昆虫完成一定发育阶段所经历的时间,常用 τ (T) 来表示。而发育历期的倒数,便是发育速率 (development rate),常用r(T) 来表示。要对昆 虫在变温条件下的发育进行建模,可采用积分的 方法,即

$$a_{t} = \int_{0}^{t} r(T_{t} A) dt \approx \sum_{0}^{t} r(T_{t} A) \Delta t \qquad (2)$$

其中, a 为某一阶段的生理年龄 (physiological age),表示完成某一阶段发育的成数,取值在0~1。0表示发育的开始,1表示发育 完成。A 为由温度响应函数r(T,A)的参数值组 成的向量。昆虫完成发育所需的热量也称为生理 学历期(physiological time)。

有效积温法则是对昆虫物候研究的基础,因 而昆虫物候模型总是围绕温度、发育速率或发育 历期这些变量。在物候模型的发展过程中出现了 热性能曲线、生物物理模型、基于概率的模型、 分布时滞模型、发育进度曲线、物候匹配和物候 变迁等模型。除热性能曲线和发育进度曲线外, 其余模型在中文文献中鲜有提及。因而很有必要 对这些模型做一较为系统的介绍,以备借鉴。

1 热性能曲线

对式 (1) 两边取倒数,得

$$\frac{1}{D} = -\frac{T_0}{K} + \frac{1}{K}T$$
 (3)

称为线性日度模型 (linear degree-day model) 或 X 截距模型 (x-intercept method),是一个标准 的一次函数模型 (y = 1/D on x = T),可用最小二 乘法求出参数。1/D 为发育速率。

有学者指出,上述公式存在三个不足:一是 利用上述公式很难得到最适温度范围;二是数据 点的权重在直线的上部和下部之间不成比例,且 沿 X 轴并不同质。温度越低,担负的权重越不相称(越少); 三是对大多数数据,变量 X 的误差被 忽略了(Ikemoto and Takai,2000)。因而提出一了 个新的线性模型:

$$(DT) = K + T_0 D \tag{4}$$

很明显,利用有效积温法则,可预测害虫和 天敌的发生期,预测害虫和天敌的地理分布及在 某地一年发生的代数。但要注意,昆虫生活场所 的气温和百叶箱所代表的大气气温有差别。室内 所计算的发育起点和有效积温常常是在恒温条件 下所得的数据,与自然变温状态下不同,变温下 昆虫的发育常较在恒温下的为快(Colinet et al., 2015)。积温法则无法应用于某些有滞育阶段的昆 虫世代数的计算。昆虫的发育不仅仅受温度一个 因素的影响,还受食物、湿度等其他因素的影响。 还有,昆虫的发育速率与温度之间通常是非线性 的关系(Rebaudo and Rabhi, 2018)。因此,也有 不少学者提出了多达几十种非线性模型。这些模 型包括 Bayoh、Beta、Brière1、Brière2、Damos、 Gaussian HarcourtYee, Kontodimas, Lactin-1, Lactin-2, Logan1, Logan2, Performance, Wang-Lan-Ding、Ratkowsky、Taylor、Weibull、改进的 Gaussian 和指数方式改进的 Gaussian 等,它们通常 以温度为横轴、发育速率为纵轴,称为热性能曲 线 (thermal performance curves/functions/equations/ models) (Shi and Ge, 2010; Rebaudo and Rabhi, 2018)。R 语言的 devRate 包可拟合这些曲线。 Geng and Jung (2018) 建立了金纹细蛾 Phyllonorycter ringoniella 越冬蛹发育速率的 Logan-6 模型。这些模型还用于研究秘夜蛾 Mythimna sequax 的发育速率 (Jacques et al., 2019)、预测棉 铃虫 Helicoverpa armigera 在西红柿 Lycopersicon esculentum 上的物候 (Dalal and Arora, 2019), 以 及螽斯 Ruspolia differens 当前和未来的分布 (Leonard et al., 2021)。Shi and Ge (2010) 利用 小菜蛾 Plutella xylostella 和 B 型烟粉虱 Bemisia tabaci 为研究对象,以AIC (Akaike information criterion)、BIC (Bayesian information criterion) 等 方法比较了 12 种非线性模型,结果表明 Performance, Brière1和 Brière2 三种模型最适合应 用于温度依赖的发育速率。Régnière et al. (2012) 开发了一个经验模型,可对近上、下临界温度的 热响应更好的描述。Anarca et al. (2018) 将寄主 质量包含在模型中来提升模型。

2 生物物理模型

有人根据范霍夫定律(Vant Hoff's law) 提出 了生物物理模型 – Sharpe-Schoolfield 模型(参见 Damos and Savopoulou-Soultani, 2012)。生物物理模 型将变温动物的温度依赖的发育看作是一个宏观 的酶促反应。基于 Arrhenius 和 Eyring 关于化学反应速度的理论,该模型最初由 Johnson & Lewin、 Hultin、Sharpe 和 DeMichele 等人建立,后由 Schoolfield、Sharpe 和 Magnuson 改进(Schoolfield *et al.*, 1981)。温度为 T(绝对温度, K)时,平 均发育速率 r(T)(time⁻¹)为:

$$r(T) = \frac{\rho_{(25\%)} \frac{T}{298} \exp\left[\frac{\Delta H_A}{R} \left(\frac{1}{298} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_{\frac{1}{2}L}} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_{\frac{1}{2}H}} - \frac{1}{T}\right)\right]}$$
(5)

其中, *R* 为普适气体常数 (1.987 cal deg⁻¹ mol⁻¹),其他参数均与限速酶反应有关。 $\rho_{(25\%)}$ 为假定没有酶激活时 25°C (298°K) 下的发育速率 (time⁻¹) ΔH_A 为激活酶促反应的热含量(cal mol⁻¹), $T_{\frac{1}{2}L}$ 为 50% 的酶激活、50% 的酶低温未激活时的低 温 (°K), ΔH_L 为与酶的低温失活相关的热含量的 变化 (cal mol⁻¹), $T_{\frac{1}{2}H}$ 为 50% 的酶激活、50% 的

酶高温失活时的高温(K), ΔH_H 为与酶的高温失 活相关的热含量的变化(cal mol⁻¹)。相比其它模 型,该模型被认为是描述发育速率与温度关系的 最适模型(Wagner *et al.*,1984)。

Régnière *et al.* (2012) 开发了一个经验函数,可更好的描述临界温度的热响应:

$$r(T) = \psi \left[e^{\omega(T-T_b)} - \left(\frac{T_m - T}{T_m - T_b} \right) e^{-\omega(T-T_b)/\Delta_b} - \left(\frac{T - T_b}{T_m - T_b} \right) e^{\omega(T_m - T_b) - (T_m - T)/\Delta_m} \right]$$
(6)

其中 $T_{b} \leq T \leq T_{m}$, 6 个参数与式(5) 类似。 式(6) 与(5) 在大部分温度范围内重合,但在 临界温度周围有很大的不同。

为处理卵在高温下由于高死亡率而无法计算 ΔH_H 的问题, Salis *et al.* (2016) 采用缩减版的 Sharpe – Schoolfield 模型:

$$r(T) = \frac{\rho_{(25\%)} \frac{T}{298} \exp\left[\frac{\Delta H_A}{R} \left(\frac{1}{298} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_{\perp L}} - \frac{1}{T}\right)\right]}$$
(7)

并开发了一个发育阶段依赖的模型 (developmental stage – dependent model, DSD):

$$r(T,D)_{DSD} = \begin{cases} r(T), & D < D_{th} \\ r(T) + (D - D_{th}) \times S_T \times (r(T) - \rho_{25^{\circ}C}), & D \ge D_{th} \end{cases}$$
(8)

其中, S_T 为用于校正温度对发育速率影响的缩 放因子; D_{th} 为发育速率不受发育阶段影响时的发 育阈值;D为发育阶段,即从产卵(D=0)至卵 孵化(D=1)的发育进程。

Crespo – Pérez et al. (2015) 利用式(5) 研 究 3 种马铃薯块茎蛾 Phthorimaea operculella 的日发 育速率, Jacques et al. (2019) 研究了 Spodoptera litura 在印度落花生上的定殖和存活。生物物理模 型还用于研究个体大小与温度的关系(de Jong, 2010)。

3 基于概率的模型

将昆虫饲养在完全一样的条件下,不同个体的发育历期不尽相同。这种变异性可能来自于一个种群不同个体间的代谢和遗传方面的差异。诸多研究表明,这种变异性是不对称分布的,即右偏。根据式(5),影响发育速率的参数中,酶是唯一的受遗传变异影响的生物学参数,且研究表明生物的一些遗传特征如头壳宽度、长度、大小、智力等都是对称的分布。因此,Sharpe *et al.*

(1977) 认为限速酶的浓度也应该是对称分布。在 这些假设下,式(5) 可改写为

$$R(T) = r(T) \varepsilon$$
 (9)

其中 ε 为服从正态分布的随机变量。

这样就可利用正态分布的密度函数或者二次 项分布密度函数来描述发育速率的变异(横轴为 发育速率,纵轴为概率密度),即

$$f_{N}(r) = \frac{c}{\sigma \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{r-\mu}{\sigma}\right)^{2}} a \leqslant r \leqslant b \qquad (10)$$

$$\begin{split} f_{\varrho}(r) &= \alpha r^{2} + \beta r + \gamma \ 0 < a \leqslant r \leqslant b \ (11) \\ & \mbox{其中} c \ \mbox{为使得式} \ (10) \ \ \mbox{的积分等于} \ 1 \ \mbox{blue} \\ & \mbox{triangle} \\ & \mbox{化常数} \ , \alpha = 6/(a-b)^{3} \ , \beta = - \ (a+b) \ \alpha \ , \gamma = \\ & \mbox{abac} \\ & \mbox{abac} \\ & \mbox{picture} \\ & \mbox{pic$$

density function ,PDF) 来说 , $a = \mu - \sqrt{5}\sigma$ $b = \mu + \sqrt{5}\sigma$.

发育历期的密度函数(横轴为发育历期,纵 轴为概率密度)为

$$f_{N^{-1}}(t) = \frac{c}{t^2 \sigma \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{1/t-\mu}{\sigma}\right)^2}$$
(12)

$$f_{Q^{-1}}(t) = \frac{\alpha}{t^4} + \frac{\beta}{t^3} + \frac{\gamma}{t^2}$$
(13)

这类模型称为基于群组(cohort – based)的模型,或者称为发育历期的分布模型。群组为一个特定生命阶段(life stage)的所有个体,这个阶段中的个体具有几乎一样的时间年龄(chronological age)。

在发育速率变异是正态分布的情况下,可以 把昆虫种群中 16%、50% 和 84% 左右的个体进入 某一发育事件的日期作为生产中划分害虫发生始 盛期、高蜂期和盛末期的数量标准,对应于正态 分布 – σ 、 μ 和 + σ 分位数。

设 τ_i (*T*) 为单个昆虫在恒温 *T* 下完成其第 *i* 个生命阶段所需的时间,*T*(*t*) 为 *t* 时刻的温度、 *a*(*t*) 为在 *t* 时刻一头昆虫完成某一生命阶段的成 数,*a* 的取值范围在 0 到 1 之间,可以看作是昆虫 的生理年龄,0 表示起始发育,1 表示发育完成。 那么在温度 *T* 下,昆虫完成某一生命阶段 Δ*a* 部分 所需的天数为 Δ*t*,则 Δ*t* = τ_i (*T*) Δ*a*。那么, — 头昆虫从 *t*₀开始的阶段 *i* 的发育可以用下式来描述:

$$\frac{da}{dt} = \frac{1}{\tau_i(T(t))} = \frac{1}{\tau_i(t)} \ \mu(t_0) = 0 \quad (14)$$

写成积分形式为 $a(t) = \int_{t_0}^{t} \frac{ds}{\tau_i(s)} \cdot ds$ 。如果从 t 时刻开始,一头昆虫完成其年龄 Δa 单位所需的

t 时刻升始,一头昆虫元成其年龄 Δa 单位所需的 时间为 $\Gamma_i(\Delta a \ t)$,则

$$\Delta a = \int_{\iota}^{\Gamma_{i}(\Delta a t)} \frac{ds}{\tau_{i}(s)}$$
(15)

一头昆虫,从时刻t开始,完成阶段i的发育 所需的时间为 Γ_i (1,t),且对所有的时刻t, Γ_i (0,t) =t。当 Γ_i 已知时,这头昆虫的物候学就 可以确定了(Yurk and Powell,2010)。这类模型 称为基于个体的模型(individual – based models)。

假设发育历期不变,上面这个个体物候学模型可以扩展成种群模型。令 *p*(*a*,*t*)为 *t* 时刻具有 年龄 *a* 的个体的密度函数,则由完全相同个体 (不存在变异)组成的种群的发育可用一个平流方 程 (advection equation) 来描述:

$$\frac{\partial}{\partial a} p(a \ t) + \frac{\partial}{\partial t} \left[\tau_i(t) \ p(a \ t) \right] = 0 \quad (16)$$

在上述模型中引入一个能够缩放基础发育历 期曲线的表型参数 α,就可解释发育历期中的持续 变异。这个表型在种群内具有相同的分布。在这 种情况下,式(16)变成为一个 α 依赖的平流 方程

$$\frac{\partial}{\partial a} p(a \ t; \alpha) + \frac{\partial}{\partial t} \left[\alpha \tau_i(t) \ p(a \ t; \alpha) \right] = 0 \ (17)$$

如果种群的每个个体都具有相同的表型 $\alpha = 1$, 则(17) 式变为式(16)。

在式(17)中加入一个扩散项(diffusion term) 来将由随机效应引起的发育变异加入到表型 模型中,称为 Fokker-Planck 发育方程(Fokker – Planck development equation):

$$\frac{\partial}{\partial a} p(a \ t; \alpha) + \frac{\partial}{\partial t} \left[\alpha \tau_i(t) p(a \ t; \alpha) \right] = \frac{v}{2} \frac{\partial^2}{\partial t^2} p(a \ t; \alpha)$$
(18)

如果种群的每个具有表型 α 的个体具有相同 的发育历期(即变异 v =0),则式(18) 变为式(17)。 在恒温条件下,发育历期可由下式来预测:

$$E(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} p(1 \ t; \alpha) \ d\alpha = \frac{N}{\sqrt{2\pi(v + \sigma^2 \tau_i(T)^2)}} \exp\left[-\frac{(t - \mu \tau_i(T))^2}{2(v + \sigma^2 \tau_i(T)^2)}\right]$$
(19)

即发育历期服从均值为 $\mu \tau_i(T)$ 、方差为 $v + \sigma^2 \tau_i(T)^2$ 的正态分布。

610

在变温条件下,假设(1) 描述不同恒温条件 下发育的 PDF 积分函数可度量不同温度下的发育; (2) 发育速率的均值和方差均是呈线性比例,则 对每一个温度 T, f(r) 的均值为 r_0 , 标准差为

 $\sigma = cr_0$,应用 Sharpe 模型,处于生命阶段 *i* 的个 体在 t 时刻的历期(出现时间 emergence times) 分 布为 (Gilbert et al., 2004):

$$p_{j}(t) = \int_{0}^{t} p_{j-1}(t) \frac{1}{(t-\tau) \sqrt{2\pi c_{j} \int_{\tau}^{t} r_{j} [T(s)] ds}} \exp \left[-\frac{\left(1 - \int_{\tau}^{t} r_{j} [T(s)] ds\right)^{2}}{2c_{j}^{2} \left(\int_{\tau}^{t} r_{j} [T(s)] ds\right)^{2}} \right] d\tau , 0 < t$$
(20)

其中,可用 σ 对 r_0 的线性回归来估计 c_o

与式(15)采用 gamma 分布来描述发育速率 的分布不同, Régnière et al. (2012) 采用对数正 态分布来描述发育历期分布。在恒温 T 下, 若 t_i代 表个体 i 在处理 j 的发育历期 , j 可表示温度处理、 重复、亚种群或其他实验设计的取样单位。则有 两个方面的变异来源使得 $t_{ii} \neq \tau$ (T), 一是不同个 体对温度的响应不同;二是其他一些来源,如理 论热响应 $\tau(T)$ 与发育历期的真平均值(或期望 值) $E(t_i)$ 之间的拟合劣度 (lack-of-fit)。如果 定义个体与真平均值之间的差异为 δ_{ii} ,理论响应

值与处理组均值之间的拟合劣度为 v_i ,则 t_{ij} = $\delta_{ij}v_j\tau(TA)$, $\varepsilon_{ij} = \ln\{t_{ij}/[v_j\tau(TA)]\}$ 服从方差为 σ_{ε}^2 、均值为 – 1/2 σ_{ε}^2 的正态分布 , $v_i = E(t_i) / \tau(T)$ A) 服从方差为 σ_{1}^{2} 、均值为 1 的多重正态分布。

通常对发育的观测是以 dt 日为间隔的。如果 定义个体与真平均值之间的差异 δ_{ii} 服从对数正态 分布,理论响应值与处理组均值之间的拟合劣度 v_i 服从正态分布,那么在观测区间 [t - dt]个体 i 在处理 j 下以恒温 T;完成某一发育阶段的概 率 p_{ii} 为

$$p_{ij}(\sigma_{\varepsilon} \sigma_{v} A) = f(v_{j}) \left\{ F\left[\ln\left(\frac{t}{v_{j}\tau(T_{j} A)}\right) \right] - F\left[\ln\left(\frac{t-dt}{v_{j}\tau(T_{j} A)}\right) \right] \right\}$$
(21)

其中, F 为方差为 σ_{s}^{2} 、均值为 – $1/2\sigma_{s}^{2}$ 的累 计正态概率分布, f为方差为 σ_n^2 、均值为1的正 态概率密度函数。使用最大似然法,可求出各 参数。

 L_{ii}

其中, d=0或1, 0表示无删失数据, 1表示 有删失数据。然后可用最大似然法求出各参数。

当估计昆虫发育的上下临界温度时,昆虫易 在近临界温度处死亡。Régnière et al. (2012) 提 出了利用温度转换(temperature transfer) 来解决 此问题。先将昆虫暴露于近临界温度(*T*₁)下一段 固定时间(t₁),既要短到避免过多死亡,又要长到 保证明显发育。然后将昆虫转移到另一个适合其发

当存在删失数据时,无法估计一个处理的平 均发育历期。假定对该处理v=1,一个个体完成 其大于 t_{ii} 的发育的似然性为 1 – $F(\varepsilon_{ii}, A)$,则无论 是否存在删失数据,可用下式来表示似然性

$$(\sigma_{\varepsilon} \sigma_{\nu} A) = (1 - d_{ij}) p_{ij} (\sigma_{\varepsilon} \sigma_{\nu} A) + d_{ij} [1 - F(\varepsilon_{ij} A)]$$

$$(22)$$

育的温度 (T_2) 下 t_2 ;时间,使其完成发育。在这 种情况下,当式(23)成立时,一个个体完成 发育。

$$\frac{t_{1\,j}}{\delta_{ij}v_j\tau(T_1\ A)} + \frac{t_{2\,ij}}{\delta_{ij}v_j\tau(T_2\ A)} = 1$$
(23)

此时
$$\varepsilon_{ij} = \ln\left(\frac{t_{1\,j}}{v_j \tau(T_1 A)} + \frac{t_{2\,jj}}{v_j \tau(T_2 A)}\right)$$
,式 (21)

变为

$$p_{ij}(\sigma_{s} \sigma_{v} A) = f(v_{j}) \left\{ F \ln \left(\frac{t_{1\,j}}{v_{j}\tau(T_{1} A)} + \frac{t_{2\,jj}}{v_{j}\tau(T_{2} A)} \right) - F \left[\ln \left(\frac{t_{1\,j}}{v_{j}\tau(T_{1} A)} + \frac{t_{2\,jj} - dt}{v_{j}\tau(T_{2} A)} \right) \right] \right\}$$
(24)

Gilbert et al. (2004) 在 McKendrick-von Foerster 模型基础上,开发出 EvF 模型(Extended von Foerster model),可处理个体之间的变异 (Gilbert et al. , 2004) $_{\circ}$

McKendrick-von Foerster 模型为

$$\frac{\partial}{\partial t} p(a t) + \frac{\partial}{\partial a} p(a t) = g(a t p(a t)) \quad (25)$$

其中, g(a t p(a t)) 称为种群中个体每时刻

44 卷

(per time) 每年龄段 (per age) 的总增益 (total gain),或者负损失 (negative loss)。Gilbert *et al.*(2004) 将其扩展为

$$\frac{\partial}{\partial t}p(a \ t) + r(T(t)) \ \frac{\partial}{\partial a}p(a \ t) = v(T(t)) \ \frac{\partial^2}{\partial a^2}p(a \ t)$$
(26)

称为 EvF 模型。其中,r(T(t))为发育速率, v(T(t))为发育变异。上式的解为

$$p(a t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi vt}} \exp\left[-\frac{(a - rt)^2}{4vt}\right] 0 < t$$
 (27)

假定发育过程中没有生产,且r服从正态分 布,个体完成了一个发育阶段(*a* = 1),则式 (27) 变为:

. .

$$p(a = 1 t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2 t}} \exp\left[-\frac{(1 - r_0 t)^2}{2\sigma^2 t}\right] 0 < t$$
(28)

其中,r₀为平均发育速率。发育的概率即为 发育速率r,可由平均发育速率r₀来近似表示。

在变温的环境条件下,处于发育阶段 j 的个 体在 t 时刻的种群分布函数为

$$p_{j}(a = 1 t) = \int_{0}^{t} p_{j-1}(a = 1 t) \frac{1}{\sqrt{4\pi v_{j}(t - \tau)^{3}}} \times \exp\left[-\frac{\left(1 - \int_{-\tau}^{t} r_{j}\left[T(s)\right]ds\right)^{2}}{4v_{j}(t - \tau)}\right] d\tau \ \mathcal{O} < t$$
(29)

Gilbert and Powell (2004) 比较了式 (29) 和 式 (20)。这二者有着相似的计算复杂度,但 EvF 不比 Sharpe 模型费时。以高山松小蠹 Dendroctonus ponderosae 为实例进行研究表明, EvF 拟合曲线的 R^2 为 0.93,而 Sharpe 拟合曲线的 R^2 为 0.59 (Gilbert *et al.*, 2004)。

4 分布时滞模型

分布时滞(distributed delay) 模型又称为 "闷子车"('boxcar') 模型(Manetsch, 1976; Vansickle, 1977; Gilbert *et al.*, 2004)。设x(t)为 一时间函数,则x(t-r)中的时滞r称为离散时 滞(discrete delay),如 Leslie 矩阵就属于离散模 型,而形如

$$\int_{t-r}^{\infty} k(t-s) x(s) \, ds = \int_{0}^{t} k(z) x(t-z) \, dz \, 0 \le r \le \infty$$
(30)

的式子称为分布时滞,因为它反映了时滞 x (t - z) 的加权平均。上式实际上是卷积的表达式。

昆虫的发育通常是不整齐的,例如在卵孵化 为幼虫阶段,每天都有新幼虫加入到幼虫的行列 中,这样种群就具有了一个年龄分布,可以用一 个代表其居留时间(residence time, dwell time) 或存活时间(survival time)的随机变量来描述。 可用 Erlang 家族函数、正态分布或二次项分布概 率密度函数来描述居留时间的分布,但 Erlang 分 布最常用,其 PDF 为: 其中, k称为形状(shape)参数, r为速率 (rate)参数, 1/r称为尺度(scale)参数。其均 值 $\mu = k/r$, 方差 $\sigma^2 = k/r^2$ 。它是 gamma 分布的一 个特例, 当 k = 1是时便简化为指数分布。R 的

VGAM 包括提供了拟合 Erlang 分布的函数。

 $f(t; k r) = \frac{r^{k} t^{k-1} e^{-rt}}{(k-1)!} t r \ge 0$

将一个事件 X 或一种生物的生命历程或生命 阶段划分成 k 个离散的阶段,或称为闷子车、车厢 (compartment) 或相位 (phase),第 k 个闷子车完 成所需的时间为 k 个独立同分布变量的和。用 X_i 来表示任一闷子车,则 X_1 ;… X_k 组成 X。当 X_k 完 成了, X 就完成了。假设闷子车 X_i 在 t 时刻有 $x_i(t)$ 个个体,每时刻有一部分个体 ($r_i(t)$,成 数) 进入下一个闷子车。这里的 r_i 称为流速 (flow rate) 或转移速率 (transition rate),也即所谓的分 布时滞。假定没有死亡,也没有迁入迁出,所有 个体都完成最后发育,则可用下面的微分方程来 描述种群的变化

$$\frac{d}{dt}x_{i}(t) = r_{i-1}(t)x_{i-1}(t) - r_{i}(t)x_{i}(t) \quad i = 1 2$$

3 ; · · k (32) 其中 , $x_1(0) = x_0$, $x_i(0) = 0$; = 2 ; · · k ,

t 时刻 X 中的总个数为 $x(t) = \sum_{i=1}^{k} x_i(t)$ 。如果采 用 Erlang 分布的 PDF 来描述个体通过分布时滞过 程的转移时间,则在均一的泊松过程中,第k 个闷 子车在以 r > 0 的速率完成的时间服从 Erlang (r, k) 分布, k 可用时间均值 μ 及其方差 σ^2 来估计,

(31)

即 $k = \mu^2 / \sigma^2$ 。通常计算每个温度下的 k,然后取平均值,舍入到最近的整数,且不允许大于 5 倍的时间均值 μ ,否则时滞将不稳定(Jian *et al.*,2007)。在物候预测时,假定 $r_1 = r_2 = \cdots = r_k = r = \frac{k}{DEL}$ 。其中,DEL为个体转移时间的期望值,即描述种群所有个体完成某一发育阶段或整个生命过程转移时间的 PDF 的平均值。MacDonald (1978) 称此为线性链技巧(linear chain trick) (MacDonald,1978; Hurtado and Kirosingh,2019)。

设 a 为一连续变量,代表年龄,归一化后 0 $\leq a \leq 1$, p 为种群密度,则对具有 Δa 宽度的闷 子车,有 $x_i(t) \doteq p(a_i, t) \Delta a$,这里 a_i 为第 i 个闷 子车的年龄,因此有 $a_i = i\Delta a$; $x_i(t)$ 为第 i 个闷子 车在 t 时刻的种群; $p(a_i, t)$ 为第 i 个闷子车在 t 时 刻的种群密度。对 $p(a_{i-1}, t)$ 进行 Taylor 展开,并 假定整个生命阶段的发育是一个常数($r_{i-1} = r_i = r_{i+1} = r$),则式(32) 变为

$$\frac{\partial p}{\partial t} + r\Delta a \frac{\partial p}{\partial a} = \frac{r\Delta a^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial a^2} + O(\Delta a^3)$$
(33)

其中, rΔa 代表了一个个体转移到下一个闷 子车的概率。解此方程, 可得

$$p(a = 1 t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi r \Delta a^2 t}} \exp\left[-\frac{(1 - r \Delta a t)^2}{2r \Delta a^2 t}\right], 0 < t$$
(34)

在恒温下,分布时滞模型实质上 von Foerster 方程特征线法解的数值近似。一个重要区别是在 分布时滞模型中每一个发育阶段的相位数 (number of phases)必须通过数据来估计(Gilbert *et al.*,2004)。分布时滞模型在变温条件下很难与 恒温条件下的参数连接起来,因为为每一个温度 和每一个生命阶段来指定闷子车数实际上不可能 的。分布时滞模型将发育过程比做一群个体通过 一系列闷子车,其输出取决于闷子车之间的流速 ($r\Delta a$)和闷子车数($k = 1/\Delta a$)。

Jian et al. (2007) 开发一种用于时间可变分 布时滞模型的算法,研究了不同温度下锈赤扁谷 盗 Cryptolestes ferrugineus 老龄化的速率。

Scranton and Amarasekare (2017) 使用时滞微 分方程 (delay differential equations, DDEs) 预测了 气候变化背景下昆虫物候的变化。该模型将昆虫 的生命周期分为幼年期 (*J*) 和成年期 (*A*) 两个 阶段:

$$\frac{dJ}{dt} = B(T(t) \ A(t)) A(t) - R_A(t) - D_J(T(t) \ J(t)) J(t)$$

$$\frac{dA}{dt} = R_A(t) - D_A(T(t) \ A(t)) A(t)$$

$$\frac{dS_J}{dt} = S_J(t) \left(\frac{M_J(t)}{M_J(t - \tau(t))} D_J(T(t - \tau) \ J(t - \tau)) - D_J(T(t) \ J(t))\right)$$

$$\frac{d\tau}{dt} = 1 - \frac{M_J(t)}{M_J(t - \tau(t))}$$

$$R_A(t) = B(T(t - \tau(t)) \ A(t - \tau(t)) A(t - \tau(t)) \times \frac{M_J(t)}{M_J(t - \tau(t))} S_J(t)$$
(35)

其中变量 J 和 A 分别代表幼年期和成年期的 密度,函数 B(T(t) A(t)) 和 $D_x(T(t) X(t))$ 描述的是密度和温度对平均出生率和死亡率的联合 效应; $R_A(t)$ 是温度依赖的补充率,即在 t 时刻的 成熟个体,代表在 $\tau(t)$ 时间单位前出生,历经发 育阶段 $\tau(t)$ 后存活为 $S_j(t)$ 的个体。这里 $\tau(t)$ 就 是发育迟滞;温度依赖的发育速率 $M_j(T(t))$ 建立 初始值为 $1/M_j(T(0))$ 的发育迟滞 $\tau(t)$ 。结果表 明,多度的峰值在环境温度变暖的年分提前,但 在季节性振荡振幅增加的年分延迟。

5 发育进度曲线

在发生期预测工作中,还可以对进入某一发 育阶段个体的累积成数(cummulative proportion) 对相应的累计有效温或发育历期(儒略日期)进 行拟合。如 Geng and Jung (2018)建立了金纹细 蛾 *Phyllonorycter ringoniella*成虫累计羽化速率的 Weibull 模型、Damos and Savopoulou-Soultani (2010)采用 Boltzman 和 Logistic 回归两种模型研 究了桃园中主要的鳞翅目有害生物复合体的发育 进度。使用 4 参数的 Weibull 模型, Milosavljevi et al. (2017) 拟合了两种金针虫 Limonius californicus 和 L. infuscatus 在土壤中的累计捕获率 对有效积温的曲线, D'Auria et al. (2016) 拟合了 3 种马铃薯害虫的累计羽化率对有效积温的曲线。 以上这些例子都以累计有效积温为自变量、以累 计发育进度(成数)为因变量进行曲线拟合。也 有以儒略日期为自变量进行曲线拟合的。但由于 年际间气温存在变异,使用累计有效积温的模型 比使用儒略日期的模型要稳健得多。相比之下, 使用儒略日期的模型的好处是数据容易获取,在 生产实践中更容易应用。

6 物候匹配模型

物候匹配模型用来描述昆虫的物候与寄主物 候的同步性。这类模型在授粉昆虫中研究较多。

Hindle *et al.* (2015) 采用一个统计模型来表 示一种蝴蝶 *Melanargia galathea* 在飞行期的某日 t (儒略日) 能见到的个体期望数量 $\mu(t)$:

$$\mu(t) = y_{\max} \exp\left(-\frac{1}{2}\left(\frac{t-\bar{t}}{\sigma}\right)^2\right) \quad (36)$$

其中, y_{max} 为多度最大值,也即 *i* 日时的多 度。σ 是正相关于飞行期的期望历期。研究者在拟 合这个一般模型时,还加入了年和地点效应,并 采用 AIC 准则来筛选模型。因为数据过度离散, 假定期望蝶数的观测变异服从负二项分布。那么 当期望蝶数为μ时,观测到*i*头蝶的概率为:

$$P(i \mid \mu \varphi) = \frac{\Gamma(i+a)}{\Gamma(i+1) \Gamma(a)} \left(\frac{b}{1+b}\right)^a \left(\frac{1}{1+b}\right)^i$$
(37)

其中, ϕ 为方差参数, $a = \mu/\phi$, $b = 1/\phi$ 。 假定 ϕ 独立于年和地点。

该蝶的主要蜜源植物 Centaurea scabiosa 的开花时间和花期在地点间和年间是不同的,可用下面的模型来模拟在儒略日 x 时的期望累计开花率:

$$\log \text{ it } p(x) = \beta(x - \bar{x}) \tag{38}$$

其中, x 为 50% 的花期望开时的儒略日, β 负 相关于花期的长度。作者假定开花的期望比例的 变异服从 β-二项分布,以解释未知协变量引起的 植株之间的变异。假定已开花的期望分数为 p, 那 么一株植物上有 N 朵花,其中 n 朵已开的概率为:

$$P(N \mid p \mid \varphi) = \frac{\Gamma(N+1) \Gamma(a+b) \Gamma(n+a) \Gamma(N-n+b)}{\Gamma(n+1) \Gamma(N-n+1) \Gamma(a) \Gamma(N+a+b)}$$
(39)

其中, $a = p/\phi$, $b = (1-p)/\phi$ 。 ϕ 定义了植 株间的变异程度。由于它在地点间、年间的微栖 境之间是相似的,令其在所有模型中都以常量存 在。以最简约模型(AIC 最小) 来计算开花期, 并将5%~95%的花开日子定义为花期。

最后,作者采用线性回归来判定蝴蝶的飞行 期以及植物的花期是否随着年显著变化。结果表 明,蜜源植物的开花时间变晚了,但蝴蝶的飞行 期并无明显的变化趋势。

7 物候变迁模型

物候变迁模型通常采用线性模型或加性模型 将环境变量纳入模型中来研究昆虫物候对气候变 化的响应。这类模型非常灵活,可依研究目的采 用广义线性模型、广义加性模型(generalized additive models,GAM)、广义线性混合效应模型 (generalized linear mixed models,GLMM)等。下面 是近年来的几个例子。为研究环境变量对昆虫物 候变化的驱动力, Searle *et al.* (2013) 采取了一 个两相建模途径。首先用 GAM 模型来拟合每个诱 捕点每周捕获的未产仔瘿蚊 *Diarthronomyia chrysanthemi* Ahlberg 的三周移动平均数。假定原始 计数数据服从泊松分布,并采用 log 链接函数。使 用三周移动平均数来减少每周诱捕过程中由于气 象条件的变异引起的多度随时间的错误变化。这 些模型用来确定两种瘿蚊每年每地点上不同世代 高峰的多度峰值时刻。然后确定以下物候性状: 第1代或第2代的峰值时刻、与第1代或第2代联 系的多度、第1代与第2代之间的多度差别(取 对数后相除)。接下来第二相分析使用 GLMM 模型 将这些物候性状与环境因子联系起来。

Holloway *et al.* (2018) 使用熵来筛选环境变 量,然后使用 C5.0 决策树算法来预测气象因子对 蚜虫扬飞驱动力。响应变量为二元的观测值: 首 飞(first flight) 和未见扬飞(no flight)。由于是 连续的监测,将首飞前的7~105 d 视为未见扬飞。 环境变量有日气温、日气压、日北大西洋涛动、 累积日度等。结果表明,与一般加性模型相比, 决策树模型对首飞预测的准确率提高了20%。通 过熵筛选的变量与专家推荐的变量相比,预测的 准确率也提高了3%~5%。

Stemkovski *et al.* (2020) 使用 GAM 来预测蜜 蜂的物候相(觅食起始、觅食高蜂和觅食终止)。 对每一个物种/样地/年度组合,以积日(day-ofyear)为解释变量,具有高斯分布族的多度为响应 变量拟合 GAM 模型。使用三次样条进行平滑,使 用交叉验证来避免过拟合。建立如下混合效应加 性模型来研究物候的驱动力:

 $DOY_{phase} \sim \theta_{clim} + \theta_{topo} + \theta_{trait} + e_{site} + e_{sp}$

其中, DOY_{phase} 为每个物候相的积日估计值, θ_{clim} 为气候变量(雪融日期、夏季气温和夏季降 水), θ_{topo} 为拓扑变量(海拔和太阳入射角), θ_{trait} 为物种性状(体重、蜂巢位置、越冬虫态), e_{site} 为 样地, e_{sp} 为蜜蜂种类。 θ 项为固定效应,e项为随机 效应。

使用蜜蜂物候变化的天数除以雪融日期变化 的天数得到的商来表示蜜蜂对雪融的响应情况, 正值表示提前、负值表示延迟。结果表明,蜜蜂 的觅食起始物候相对气候因素非常敏感,随着雪 融日期的提前而提前。

Gutiérrez and Wilson (2021) 使用具有高斯误 差结构的广义最小二乘模型来为每种昆虫的平均 扬飞日期和首飞日期对气候因子建模型。结果表 明,对所有的蝴蝶种类,成虫羽化前几个月的气 温与物候的联系最强。所有的种类在较暖的年份 都扬飞得较早,在飞行季节较早飞行的种类表现 出对年度气温变异的敏感性最强。大多数种类的 物候对气温的敏感性高于对气温空间变异的敏 感性。

Duchenne *et al.* (2020) 建立如下模型来检 测多模态 (multimodality):

$$Y_{ik} = \mu + \rho \times latitude_k + \tau \times longitude_k + \theta \times altitude_k + \varphi_i + E_{ik}$$
(40)

其中, Y_{ik} 是第i年第k个观测的儒略日, μ 为 总平均数(截距), ρ 和 τ 分别表示纬度和经度效 应, θ 为海拔效应, φ_i 为年随机效应(年度), E_{ik} 为 误差项。该模型的残差就代表了去掉空间和海拔 变异的采集日期。

为检测这些残差分布的多模态,可对分布进 行平滑。起初从 494 种昆虫中发现了些模式,然 后对每一种昆虫通过科学文献或灰色文献 (grey literature) 来验证是否存在多模态的物候。对这些种类进行 下一步混合高斯模型 (Gaussian mixture-models) 聚类分析,给每一条记录分配一种物候模式。然 后再一次运行与式 (40) 相似的线性混合效应 模型:

$$Y_{ijk} = \mu + \rho \times latitude_k + \tau \times longitude_k + \theta \times altitude_k + \beta_j + \varphi_i + E_{ik}$$
(41)

其中 β_j 称为物候模式效应。最后从 2 473 种 昆虫发现了 2 473 个单模态 (unimodal) 的物候模 式。接下来估计平均扬飞日期 (mean flight date, MFD) 和扬飞期 (flight period length, FPL) 的变 化。对每个物候模式,使用下面的模型来预测采 集日期:

$$Y_{k} = \mu + (\pi + \alpha \times latitude_{k} + \delta \times longitude_{k}) \times year_{k} + (\rho_{1} + \gamma_{1} \times longitude_{k}) \times latitude_{k} + (\rho_{2} + \gamma_{2} \times longitude_{k}^{2}) \times latitude_{k}^{2} + (\rho_{3} + \gamma_{3} \times longitude_{k}^{3}) \times latitude_{k}^{3} + \tau_{1} \times longitude_{k} + \tau_{2} \times longitude_{k}^{2} + \tau_{3} \times longitude_{k}^{3} + \theta \times altitude_{k} + E_{k}$$

$$(42)$$

其中 Y_k 为观测点 k 的儒略日, π 为时间效应, 其余同前。最后使用系统发育广义最小二乘模型 (phylogenetic generalized least squares model, PGLS) 来检验季节性早熟以及物种的空间分布是否与物 候的改变相联系:

 $PS_{z} = \mu + \alpha \times MFD_{z} + \beta \times latitude_{z} + \delta \times longitude_{z} + E_{z}$ (43)

其中, *PS*_z 为 *z* 种昆虫在物候上的变化(即 MFD 或 FPL 的变化), μ 为总平均数(截距), α 为 由近期记录计算的平均扬飞日期, β 为记录的平均 纬度的效应, δ 为记录的平均经度的效应, $E_z \sim N(0 \sigma^2)$ 为误差。结果表明近 60 年来, 欧洲 2 000 多种传粉昆虫的 MFD 提前了 6 d, 而 FPL 减 少了 2 d。由于传粉者物候交错期的缩短,导致了 传粉的功能和服务的季节性分布发生了改变。

8 小结与展望

本文回顾了昆虫物候学研究中的热性能曲线、 生物物理模型、基于概率的模型、分布时滞模型、

发育进度曲线、物候匹配模型和物候变迁模型。 这些模型各有特点和适用场景。物候变迁模型研 究的是物候与多种环境因子的关系,其余模型则 研究的是物候与积温的关系,或者说是发育速率 与温度的关系。但这些模型都可用于对昆虫物候 的预测。热性能曲线经历了线性模型到非线性的 发展过程。相比其它模型,生物物理模型是描述 发育速率与温度关系的最适模型(Wagner et al., 1984)。发育进度曲线将进入某一发育阶段个体的 累积成数与对相应的累计有效温或发育历期(儒 略日期) 建立联系,它与热性能曲线相比,在数 学表达式上无异,只是纵横坐标所代表的变量不 同,因而模型的意义不同。物候匹配模型用来描 述昆虫的物候与寄主物候的同步性。物候变迁模 型通常采用线性模型将环境变量纳入模型中来研 究昆虫物候对环境因素的响应。分布时滞模型是 基于生理年龄的模型,其余的模型都是基于实际 年龄的。基于生理年龄的模式要比基于实际年龄 的模式更可靠一些(Rossini et al., 2020)。大多数 的昆虫物候模型是基于群组的。这类模型基于发 育历期的变异性来解释不同群组的发育。而基于 个体的模型容易引入诸如兼性滞育的发育分支途 径;一年中多重世代、单一世代和部分世代共存; 以及发育响应的变异等(参见 Chuine and Régnière, 2017)。物候匹配模型和物候变迁模型并 非新的数学模型,而是将现有模型用于相关研究, 解决具体问题。种内热响应参数的地理变异模式、 这些模式的形成机制以及对气候变化的响应速度 等是物候模型面临的巨大挑战,是目前的研究热 点 (Chmura et al., 2019)。在全球变化背景下人 们聚焦于昆虫在大尺度时空范围内的物候变迁模 式 (pattern of phenological shift) (Chmura et al., 2019)。利用线性混合效应模型,将空间和时间特 征纳入模型,也是目前研究的热点之一。

参考文献 (References)

- Abarca M , Larsen EA , Lill JT , et al. Inclusion of host quality data improves predictions of herbivore phenology [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata , 2018 , 166 (8): 648 - 660.
- Chmura HE, Kharouba HM, Ashander J, et al. The mechanisms of phenology: The patterns and processes of phenological shifts [J]. Ecological Monographs, 2019, 89 (1): e01337.
- Chuine I, Régnière J. Process-based models of phenology for plants and animals [J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2017, 48 (1): 159 – 182.

- Colinet H , Sinclair BJ , Vernon P , et al. Insects in fluctuating thermal environments [J]. Annual Review of Entomology , 2015 , 60 (1): 123 – 140.
- Crespo-Pérez V , Régnière J , Chuine I , et al. Changes in the distribution of multispecies pest assemblages affect levels of crop damage in warming tropical Andes [J]. Global Change Biology , 2015 , 21 (1): 82 – 96.
- Crimmins TM, Gerst KL, Huerta DG, et al. Short-term forecasts of insect phenology inform pest management [J]. Annals of the Entomological Society of America, 2020, 113 (2): 139-148.
- D'auria EM, Wohleb CH, Waters TD, et al. Seasonal population dynamics of three potato pests in washington state [J]. Environmental Entomology, 2016, 45 (4): 781-789.
- Dalal PK, Arora R. Model-based phenology prediction of *Helicoverpa* armigera (Hübner) (Noctuidae: Lepidoptera) on tomato crop [J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2019, 126 (4): 281-291.
- Damos P , Savopoulou-Soultani M. Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements [J]. Psyche: A Journal of Entomology , 2012 , 2012: 1 – 13.
- Damos PT, Savopoulou-Soultani M. Development and statistical evaluation of models in forecasting moth phenology of major lepidopterous peach pest complex for integrated pest management programs [J]. Crop Protection , 2010 , 29 (10): 1190 – 1199.
- De Jong G. A biophysical interpretation of temperature-dependent body size in Drosophila aldrichi and D. buzzatii [J]. Journal of Thermal Biology, 2010, 35 (2): 85-99.
- Duchenne F , Thébault E , Michez D , et al. Phenological shifts alter the seasonal structure of pollinator assemblages in Europe [J]. Nature Ecology & Evolution , 2020 , 4 (1): 115 – 121.
- Geng S , Jung C. Temperature-dependent development of overwintering pupae of *Phyllonorycter ringoniella* and its spring emergence model [J]. Journal of Asia-Pacific Entomology , 2018 , 21 (3): 829 – 835.
- Gilbert E , Powell JA , Logan JA , et al. Comparison of three models predicting developmental milestones given environmental and individual variation [J]. Bulletin of Mathematical Biology , 2004 , 66 (6): 1821 – 1850.
- Gutiérrez D , Wilson RJ. Intra-and interspecific variation in the responses of insect phenology to climate [J]. Journal of Animal Ecology , 2021, 90 (1): 248 – 259.
- Hindle BJ, Kerr CL, Richards SA, et al. Topographical variation reduces phenological mismatch between a butterfly and its nectar source [J]. Journal of Insect Conservation, 2015, 19 (2): 227 – 236.
- Holloway P , Kudenko D , Bell JR. Dynamic selection of environmental variables to improve the prediction of aphid phenology: A machine learning approach [J]. *Ecological Indicators* , 2018 , 88: 512 – 521.
- Hurtado PJ, Kirosingh AS. Generalizations of the 'Linear Chain Trick': Incorporating more flexible dwell time distributions into mean field ODE models [J]. Journal of Mathematical Biology, 2019,

79 (5): 1831 - 1883.

- Ikemoto T , Takai K. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error [J]. *Environmental Entomology* , 2000 , 29 (4): 671-682.
- Jacques J, Sampaio F, Dos Santos HT, et al. Climate change and voltinism of Mythimna sequax: The location and choice of phenological models matter [J]. Agricultural and Forest Entomology, 2019, 21 (4): 431-444.
- Jian F , Jayas DS , White NDG , et al. A distributed-delay model to predict ageing and survival rates of adults of *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens) (Coleoptera: Laemophloeidae) in granaries filled with wheat [J]. *Ecological Modelling* , 2007 , 200 (3): 412 – 420.
- Leonard A, Egonyu JP, Tanga CM, et al. Predicting the current and future distribution of the edible long-horned grasshopper Ruspolia differens (Serville) using temperature-dependent phenology models [J]. Journal of Thermal Biology , 2021, 95: 102786.
- Macdonald N. Time Lags in Biological Models [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1978: 88 – 102.
- Manetsch TJ. Time-varying distributed delays and their use in aggregative models of large systems [J]. IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics, 1976, SMC-6 (8): 547 – 553.
- Milosavljevi I , Esser AD , Crowder DW. Seasonal population dynamics of wireworms in wheat crops in the Pacific Northwestern United States [J]. Journal of Pest Science , 2017 , 90 (1): 77 – 86.
- Nietschke BS , Magarey RD , Borchert DM , et al. A developmental database to support insect phenology models [J]. Crop Protection , 2007 , 26 (9) : 1444 – 1448.
- Rebaudo F , Rabhi VB. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: Review of major developments , challenges , and future directions [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata* , 2018 , 166 (8): 607 - 617.
- Régnière J, Powell J, Bentz B, et al. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling [J]. Journal of Insect Physiology, 2012, 58 (5): 634-647.

Rossini L , Speranza S , Contarini M. Distributed Delay Model and Von

Foerster's equation: Different points of view to describe insects' life cycles with chronological age and physiological time [J]. *Ecological Informatics*, 2020, 59: 101117.

- Salis L, Lof M, Van Asch M, et al. Modeling winter moth Operophtera brumata egg phenology: Nonlinear effects of temperature and developmental stage on developmental rate [J]. Oikos, 2016, 125 (12): 1772 – 1781.
- Schoolfield RM, Sharpe PJH, Magnuson CE. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory [J]. Journal of Theoretical Biology, 1981, 88 (4): 719-731.
- Scranton K , Amarasekare P. Predicting phenological shifts in a changing climate [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences , 2017 , 114 (50): 13212 - 13217.
- Searle KR, Blackwell A, Falconer D, et al. Identifying environmental drivers of insect phenology across space and time: Culicoides in Scotland as a case study [J]. Bulletin of Entomological Research, 2013, 103 (2): 155 – 170.
- Sharpe PJH , Curry GL , Demichele DW , et al. Distribution model of organism development times [J]. Journal of Theoretical Biology , 1977 , 66 (1): 21 – 38.
- Shi P , Ge F. A comparison of different thermal performance functions describing temperature-dependent development rates [J]. *Journal* of Thermal Biology , 2010 , 35 (5): 225 – 231.
- Stemkovski M , Pearse WD , Griffin SR , et al. Bee phenology is predicted by climatic variation and functional traits [J]. Ecology Letters , 2020 , 23 (11): 1589 – 1598.
- Vansickle J. Attrition in distributed delay models [J]. IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics, 1977, 7 (9): 635-638.
- Wagner TL, Wu HI, Sharpe PJH, et al. Modeling insect development rates: A literature review and application of a biophysical model [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1984, 77 (2): 208 – 220.
- Yurk BP, Powell JA. Modeling the effects of developmental variation on insect phenology [J]. Bulletin of Mathematical Biology, 2010, 72 (6): 1334 – 1360.