

白背飞虱种群动态的模拟研究*

祝增荣 程家安 黄次伟[✓] 冯炳灿** 陈 琇

* 浙江农业大学植保系, 应用昆虫学研究所, 杭州, 310029)

** (浙江农业科学院植物保护研究所, 杭州, 310021)

S435.112.3

A 摘要 利用浙江十里丰早稻白背飞虱种群动态调查和文献资料及系统分析技术组建了白背飞虱种群动态模拟模型。本文描述了模型结构及有效性检验。利用1983年至1989年的发生量达11倍之差的9块早稻田调查数据进行有效性检验, 表明所有田块模拟与实测主害代高峰期的差异在 $\pm 5d$ 之内, 7块田模拟主害代高峰虫量在田间实测值的 $\pm 20\%$ 区间之内。灵敏度分析表明模型对迁入格局和总迁入量相当敏感, 迁入主峰早, 迁入量大且集中, 是大发生的征兆, 近期迁入虫源是主要虫源, 气温对早稻白背飞虱种群的影响不大。

关键词 白背飞虱, 模拟模型, 种群动态, 迁入。

近20a来, 白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horvath) 已成为亚太地区水稻的一种主要害虫。在中国, 自70年代后期大面积种植杂交稻以来, 白背飞虱为害日趋严重, 对粮食生产构成极大的威胁。近年来, 国内外已对此害虫的生物学及个体生态学、发生与季节性消长、为害损失、迁飞行为及机制、种群生态学和预测、生物防治、化学防治及抗药性、栽培措施和品种抗虫性等方面进行了研究, 但未能从种群生命系统的整体出发进行综合分析, 延缓了现有知识对生产的指导作用。

模拟模型是一种有助于人们加深对害虫种群生命系统理解和改进防治措施的系统分析技术, 已广泛应用于害虫治理研究。在水稻害虫方面, 已建立了褐飞虱^(1,2)、三化螟、稻纵卷叶螟等害虫的模拟模型, 并发挥了一定的作用。

本研究利用浙江省农科院在十里丰所积累的田间白背飞虱种群动态数据以及文献资料中有关白背飞虱的生态学研究结果, 组建成动态模型, 并用田间实测资料来验证和修正模型。本文主要描述模型结构、早稻种群的有效性检验以及关键因子分析。

1 模型结构

在浙江, 白背飞虱每年可发生5—6代。初始虫源每年5—6月从外地迁入稻田定居繁殖, 7月中旬发生的第2代是早稻的主害代; 7月下旬随着早稻成熟收割, 大量若虫被收种所淘汰, 而羽化的第3代成虫转移到晚稻田定居繁殖。

本研究针对上述事实组建模型。模型为离散时间确定性动态模拟模型, 时间步长1d。在建立了一系列包括白背飞虱发育、存活、繁殖、迁入、迁出与主要环境因子关系子模型后, 组建成计算机模型, 以BASIC语言编写程序, 经编译在IBM及其兼容机上运行。每日迁入量和日平

* 国家自然科学基金和国际科学基金(IFS)资助项目。

本文于1992年6月22日收到, 修改稿于1993年7月8日收到。

均气温是模型的驱动变量。一组转移函数是整个模型的基础:

$$X_{i,j-1}(t+1) = X_{i,j}(t) \cdot S_i$$

$$X_{1,1}(t+1) = \sum_{j=40}^{240} (X_{1,j}(t) \cdot F_j \cdot FB + X_{1,j}(t) \cdot F_j \cdot FM)$$

上式中: t :移栽后天数; $i=1,2,3,4,5$,分别表示卵、若虫、短翅型雌成虫、长翅型雌成虫、长翅型雄成虫; j :以上各虫态的年龄级,由生理年龄决定; $X_{1,1}$:新产卵的数量; $X_{i,j}$:年龄为 j 的 i 虫态数量; S_i : i 虫态在各种因子影响下的日存活率函数,对长翅型成虫还表示其在迁出期(幼嫩期成虫)迁出后的比率(以下有具体表达); F_j :各因子作用下年龄为 j 的成虫产卵率; FB 、 FM :短、长翅型雌成虫平均最大理论产卵总量。

1.1 发育

温度是影响白背飞虱发育的主要因子。白背飞虱的世代发育起点温度为 10.88°C ^[3],将文献[3]之表1转换成有效积温(日度),并求各温度下的平均值,得到卵、若虫、成虫产卵前期、雌、雄成虫寿命分别为105、225、60、240、220日度。迁入代成虫的产卵前期为0日度。

1.2 翅型

成虫翅型取决于水稻生育期和虫口密度,据文献[4]数据拟合得下列方程:

$$W = 2.648 \cdot (0.2666 + 1.7034E - 4X_1 - 2.3532E - 7X_1^2)$$

$$FWD = 0.4390 - 0.1004/n(D+1)$$

式中 W 、 FWD 分别为此文献中两个实验所得到的成虫羽化时短翅型的比率, X_1 为以有效积温表示的水稻生育期($D_{10}^{\circ}\text{C}$), D 为影响短翅型形成的临界时期时的若虫密度(头/丛)。综合水稻生育期和密度因子对翅型比的影响,移栽后第 t 天羽化的成虫短翅型比率可用下式计算:

$$P_s(t) = W \cdot FWD$$

长翅型比率则为: $P_{\infty}(t) = 1 - P_s(t)$

1.3 性比

长翅型的雌性比在各生育期的变化不大^[5],以其平均值0.5404(标准误 $S_e=0.0063$);因短翅型雄虫数量很少^[6],故其雌性比为1.00。虽然性比还受虫口密度的影响^[5],因尚未有具体数据,暂未作考虑。

1.4 繁殖

成虫繁殖力与水稻品种、生育期、种群密度、温度等有关,据文献[5]长短翅型成虫的总产卵量大致相等,其在某一特定水稻生育期(X_2 ,见下文)的产卵量修正方程为:

$$FF = (176.3662 + 781.7041X_2 - 1001.3540X_2^2)/328.925$$

这里 $0 \leq FF \leq 1$ 。

在恒温条件下,25℃下产卵量最高,低于或高于此温度,产卵量均下降^[3],温度(X_3 ,℃)对产卵量的修正方程为:

$$FTT = (\exp \ln 10 \cdot (-2.6495 + 0.3889X_3 - 0.0077X_3^2))/184$$

这里 $0 \leq FTT \leq 1$ 。

每日产卵量与年龄有关^[4],据在广陆矮4号上得出的实验结果,拟合得年龄特征日产卵量累计百分率函数:

$$FACE(X_4) = -35.5137 + 0.5226X_4 - 7.08E - 4X_4^2 + 5.3E - 7X_4^3$$

式中 X_i 为成虫羽化后的生理年龄 ($D_{10}^{\circ}\text{mC}$)。因此生理年龄 g_1 至 g_2 间所产卵占总卵量的比例为:

$$FAGEE = FAGE(g_2) - FAGE(g_1)$$

密度对产卵的影响以文献[1]描述这种关系的方程来表示:

$$FDD = 1/[0.6 + (8.37E - 4X_s)^{1.49}]$$

这里 X_s 为前一天的雌成虫密度。

综合以上各式,各因子作用下的成虫日产卵修正:

$$F_t = \prod_{n=1}^m F_n = FF \cdot FTT \cdot FAGEE \cdot FDD,$$

上式中 m 为因子数, $0 \leq F_n \leq 1$ 。

而总产卵量经在广陆矮4号分蘖期苗上测定为336粒/雌,即 $FB=FM=336$ 粒/雌。这样,第 t 天的每一成虫产卵量为 $FM \cdot F_t$ 。

1.5 存活

高温、天敌的捕食与寄生、密度制约作用、作物成熟引起的食料条件恶化以及水稻品种抗性等因子均可导致白背飞虱各虫态的死亡。

卵期:孵化率受温度影响,整个卵期均在恒温 35°C 条件下发育的孵化率仅 1.68%,但高温的影响取决于高温与持续时间的组合, 30°C 持续 6h 的孵化率为 98%, 35°C 持续 6h 的孵化率达 87%^[3],而实际情况下, 35°C 以上高温持续时间每天不会超过 6h,故模型中不必考虑这一作用。田间调查表明广陆矮4号等感虫品种上由于稻虱缨小蜂的寄生、黑肩绿盲蝽的捕食及未受精等作用下的孵化率平均为 75%,模型中就取此值。假定各发育阶段卵的死亡机率相同,则移栽后第 t 天卵的日存活率为:

$$SUREGD(t) = \exp(\ln(0.75)/(SURVEG/TW(t)))$$

式中 $SURVEG$ 为以生理时间表示的卵历期, $TW(t)$ 为第 t 天白背飞虱的有效积温。

若虫期:水稻品种、生育期作用下的若虫最终存活率为 90%左右^[1],则第 t 天的若虫日存活率为:

$$SURNY(t) = \exp(\ln(0.9)/(SURNYM/TW(t)))$$

式中 $SURNYM$ 为以生理时间表示的若虫期历期。由于高温的影响,使若虫存活率下降,以文献[1]中的下式表示高于 25°C 时的日存活率修正:

$$ST = 1.01\exp(-4.25E - 14T^8) - 0.0028$$

随着种群密度的增加和水稻成熟,若虫死亡率上升,仿照文献[1,2]处理密度和生育期对若虫存活的影响:

$$SD = 1/(1 + (AAA \cdot DD)^{0.85})$$

这里 DD 为第 $t-1$ 天(成虫+若虫)密度(只/丛),而

$$AAA = (0.3 - 0.0005)/(1 + \exp(0.3(105 - t/18.87))) + 0.00005$$

由于蜘蛛等捕食性天敌的作用,若虫日死亡率为 0.065,此值是通过 1987 年的一块田间观察圃上白背飞虱种群动态实测值和模拟值的比较,反复模拟而得出的。

(1) 杨耀光, 1987, 浙江农业大学硕士论文。

成虫期:在天敌等作用下特定年龄日存活率为:

$$SURA(t) = \exp\{\ln(0.45)/SURVA/TW(t)\}$$

式中 $SURVA$ 为生理时间表示的成虫平均寿命, 0.45 为达平均寿命时的成虫存活率⁽¹⁾。

1.6 迁入

模型中所用的日迁入量数据文件由田间调查和灯诱资料转换而来。在每块田每 5d 或 3d 1 次的田间调查数据集中, 先确定飞虱迁入终止期, 取终止期之前的 6—10 次调查所得的长翅型成虫量, 根据不同气温下的日存活率经一子程序转换成每日迁入量, 即先经模拟使模拟的成虫量与各次调查的实测值一致, 再根据灯诱虫量或降雨量动态, 将模拟的成虫虫量转换成每日迁入量, 使其迁入动态与自然迁入动态一致。迁入代成虫总产卵量为 250 粒/雌⁽⁴⁾。

1.7 迁出

成虫期迁出率受水稻生育期、成虫密度、成虫年龄等影响⁽⁴⁾。模拟时先将初羽化成虫分成迁出型和居留型两部分。根据张建新⁽²⁾数据拟合得不同水稻生育期和密度下的迁出型初羽化成虫比例:

$$EM = 1.0337X_1^{0.6820} \cdot X_2^{2.7261}$$

这里 X_1 为第 $t-1$ 天成虫密度, X_2 为水稻生育期系数。当 $X_2 \geq 0.8$ (即水稻处于乳熟期后) 时, EM 定为 0.95⁽²⁾。

对于迁出型成虫, 羽化后 1—4d 内迁出完毕, 每日迁出率 (FEM) 分别为: 0.3、0.5、0.15、0.05 (据文献⁽²⁾)。

1.8 水稻生育期

水稻发育起点温度为 10℃, 发育上限温度为 28℃, 本田期的初始生育期生理年龄即为苗期累计有效积温, 完成整个生育期所需有效总积温 ($TOTRICE$) 由生长期内的实际有效积温累计而得: 广陆矮 4 号和二九丰为 1415D₁₀℃, 浙辐 802 为 1360D₁₀℃, 移栽后第 t 天的生育期系数 (X_2) 为:

$$X_2(t) = STAGE(t)/TOTRICE$$

这里 $STAGE(t)$ 为第 t 天水稻的累计有效积温 (D₁₀℃)。

2 模型的有效性

由于白背飞虱对早稻的为害主要在前茬为小麦、油菜的迟插田, 前茬为绿肥的早、中插田的白背飞虱数量较小, 一般不构成为害, 因此只对迟插早稻 (移栽期 5 月 25 日左右) 田的白背飞虱种群动态进行模拟。

每次模拟时, 以文件方式输入每日迁入量和全生育期内的日平均气温, 计算出各虫态数量动态及有关结果。

从 9 块观察圃的模拟和实测的动态来看, 模拟种群动态与实测动态的趋势基本一致, 图 1 为代表性的 6 块田模拟和实测值的比较。

为评价模型的有效性, 分别以模拟的主害代高峰期、高峰总虫量为 X 轴, 以实测的主害代高峰期、高峰总虫量为 Y 轴作图 2。因为田间调查间隔为 5d, 故若模拟的高峰期在实测的 ±5d

(1) 同 190 页下 (1)

(2) 张建新, 1985, 南京农业大学硕士论文。

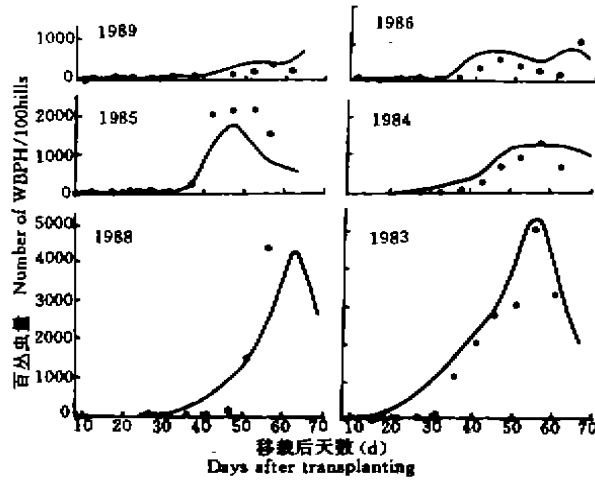


图1 不同发生程度的6块田白背飞虱密度的模拟值(—)和实测值(·)的比较

Fig. 1 Comparison between simulated (—) and observed (·) population dynamics of white-backed planthopper (WBPH) in 6 plots representing different range of peak density

之内便可认为准确,从图2A可见所有9块田的模拟值均在相应实验值的 $\pm 5d$ 之内;由图2B可见,7块田的模拟高峰虫量在相应实测值的 $\pm 20\%$ 之内,另2块田的模拟值稍低于实测值的 -20% 。可见对于早稻迟插田的白背飞虱种群动态,此模拟模型是有效的。

3 灵敏度分析

为确定影响白背飞虱种群动态的关键因子,对有关参数作灵敏度分析,选用主害代发生期和发生量均中等的1987年田各项数据作为基础进行,以反映种群动态的一般规律。

3.1 温度

对1987年田,每日气温增或减 1°C ,主害代高峰虫量分别减少10%或增加7%;增加 2°C ,减少23%。可见夏季异常高温对白背飞虱发生有一定的抑制作用。

为进一步分析温度的作用,以1981至1989年5月下旬至7月中旬的旬平均气温求得9a旬平均气温,各旬均温的标准误差0.35—0.70间,以 $t=1.96$ 设定置信区间,则将旬均温较低的5、6月各旬平均气温增加 1°C ,旬均温较高的7月各旬平均气温降低 1°C 可作为适宜气温;相反,将5、6月各旬平均气温降低 1°C ,7月各旬平均气温增加 1°C 可作为不适宜气温,分别模拟二种情况下,B型迁入产生的数量动态,结果表明一般的气温变化对主害代高峰虫量影响不大(图3)。

3.2 迁入

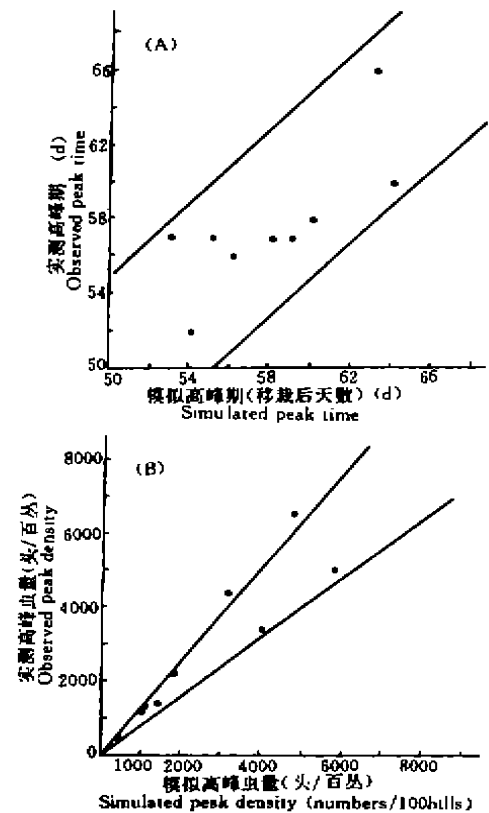


图2 模拟和实测的高峰期(A)和高峰虫量(B)的比较
实线表示模拟和实测的差异:(A) $\pm 5d$;(B) $\pm 20\%$ 。

Fig. 2 Comparison of (A) time and (B) density of simulated and observed white-backed planthopper population peaks in 9 independent fields
Lines indicate discrepancies of simulated/observed, (A) $\pm 5d$ and (B) $\pm 20\%$.

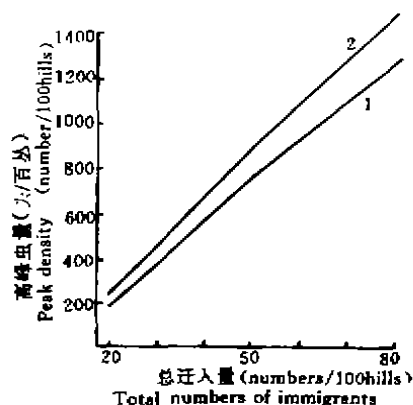


图3 气温变化对主害代高峰虫量的影响(迁入型均为B,见图5)

Fig. 3 Peak densities of whitebacked planthopper resulting from a medium immigration pattern (described in Fig. 5B) in favourable (F) and unfavourable (U) temperatures, over a range of total immigrants

早稻白背飞虱的虫源由外地迁入,迁入期

可以从5月下旬持续到7月上旬。迁入早的虫在迁入早稻后繁殖的第2代为主害代,即所谓“隔代成灾”;迁入迟的虫繁殖的当代即为主害代,即所谓“落地成灾”,据此可将虫源性质分成前期虫源和近期虫源^[6],两者主副的研究关系到防治策略的制定,因此很有现实意义。为此先将1987年迁入虫分成两部分:一为田间出现短期翅型成虫(一般为6月25日,移栽后30d)之前的迁入虫,即前期迁入虫源;另一为短期翅型出现之后的迁入虫,即近期迁入虫源,分别通过模拟,确定何者对主害代的贡献大。结果表明近期迁入虫源产生的后代峰型与观察值及原模拟曲线很接近(图4);前期迁入虫源在田间可繁殖两代,但当第2代虫量上升时,水稻已经成熟,不允许其达到高峰。这说明此年虫源以近期迁入为主。同样分析1983—1989年其余8块田情形,结果仅1984年两块田以前期迁入为主,这两块田移栽后30d前的迁入量分别占当年总迁入量的74%和88%,1983年有一田前期迁入量占总迁入量的45%,其余田块仅为5%—38%。

根据1983—1989年田间实际虫量及灯下诱虫量模拟并经人为修正,得到3类迁入频率分布格局(图5):A型——迁入主峰在40d,30d前后迁入比例分别为5%和95%,这类田块比例为6/9;B型——迁入主峰在30d,30d前后迁入比例分别为50%,田块比例占1/9;C型——迁入主峰在20d,30d前后迁入比例各为95%和5%,田块比例占2/9。模拟(气温为9a旬平均值)得到两极端迁入型(A和C型)在迁入总虫量20、50、80只/百丛时的主害代高峰虫量分别为418、1004、1567和935、1660、2101只/百丛,C型迁入分别是A型的2.2、1.7、1.3倍,而且C型迁入产生2个明显的高峰,分别在35和61d,而A型迁入仅有一个高峰,在56d。

将B型迁入的起点设为1、11、21和31d(相应的主迁入峰分别为20、30、40和50d,使前/近期迁入虫源分别占100/0%、50/50%、10/90%、0/100%),总迁入量相同(80只/百丛)条件下产生的第1代(高峰期,虫量)依次为(35,1729)、(44,1609)、(54,1452)和(65,1377),起点为1d的还产生第2代高峰(60,2157),由此可见随着迁入起点和主峰的推迟,主要代高峰下降。

迁入虫源的集中降落促进主害代虫量上升。将B型迁入型的迁入主峰频率作适当调整,

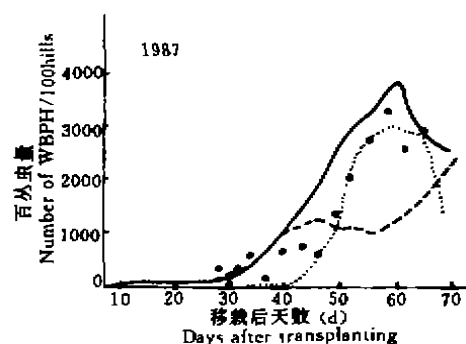


图4 模拟值(—)和实测值(·)的比较(1987)以及仅前期迁入(---)和仅近期迁入(···)情形下的模拟种群动态

Fig. 4 WBPH population dynamics simulated by using early immigration alone (---), late immigration alone (···) (immigration before and after 30 d, respectively) and full immigration (—), and observed (·) in plot of 1987

成 BM 型,而总频率仍为 100%(图 5),模拟表明:在总迁入量为 20、50 和 80 只/百丛时 BM 型迁入产生的主害代总虫量高峰大大增加,分别为 1300、3100 和 4650 只/百丛,而 B 型迁入产生的分别为 500、1000 和 1500 只/百丛,BM 型的约为 B 型的 3 倍。这一点也同时说明了正确估计迁入的日分布的重要性。

总结以上 3 点,可以认为迁入主峰早、迁入量大而且集中是早稻的白背飞虱大发生的征兆,反之亦然。

3.3 其它

迁出率 $\pm 20\%$,对主害代影响甚小,因为在以近期迁入为主的情况下前期迁入产生的后代成虫数量本身就很小,总迁出就更小。

迁入代成虫总产卵量 $\pm 20\%$,主害代变化 $\pm 15\%$;而迁入后繁殖的成虫总产卵量变化 20%的作用仅 4%,前者相对较重要。这是由于

主害代主要由近期迁入虫源“落地成灾”而成,前期迁入虫繁殖成虫量少,对主害代贡献小。

若虫期天敌作用的死亡率变化 20%,主害代变化 7%—8%。秧龄变化 50D%,C(约 3d)的作用仅 3%—4%;水稻全生育期所需总积温变化 90D%,C(约 6d),即早熟或迟熟,主害代虫量变化 5%。

4 讨论

本研究所组建的白背飞虱种群动态模拟模型经检验证明对早稻种群是有效的,此方法可以用于分析早稻上种群动态的关键因子以加强对种群动态机制的理解。

通过模拟分析发现,气温不是影响早稻白背飞虱种群数量变化的主要因子,而迁入总量、迁入格局(由迁入主峰期、日迁入量组成)对种群变化影响很大,即使在 1988 年 7 月各旬气温较常年高 2.1—2.7℃情况下,由于迁入总量大(88 只/百丛)且集中,主害代高峰虫量仍达 4400 只/百丛。这一结果与文献[7]的趋于一致;影响福建早稻白背飞虱发生程度的主要因子不是气温,而是降雨量,而后者是迁入量的决定者。

模型模拟证明前期迁入虫源由于数量少,且经过两代繁殖的若虫期数量上升时水稻已成熟收割;而近期迁入虫源一方面由于其产生的第 1 代若虫高峰可在水稻成熟期之前形成,另一方面由于迁入量相对较大,两者结合使之成为主要虫源。

另外本文的有效性检验部分也表明模拟与实测仍有一定的差距,这主要也是由于迁入的估计不很恰当所致。

有鉴于以上两方面,在预测和制定防治策略时应加强对迁入代的监测和研究,这包括对迁入日分布的准确估价、在不同水稻品种上的产卵特性等方面的研究。

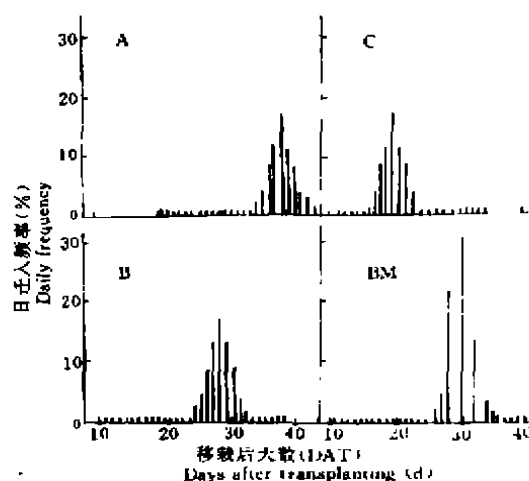


图 5 白背飞虱的不同迁入型
Fig. 5 The three immigration patterns of WBPH: A, peak time at 40 d, ratio of immigrations before/after 30d as 5/95%; B, 30d, 50/50%; C, 20d, 95/5%, BM, as B but the frequencies of 28 to 33d were modified

参 考 文 献

- (1) Cheng J A and Holt J. A systems analysis approach to brown planthopper control on rice in Zhejiang province, China. 1. Simulation of outbreaks. *J. Appl. Ecol.* 1990, 27(1): 85—99
- (2) Holt J, Cook A C, Perfect T J & Norton G A. Simulation analysis of brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal.) dynamics on rice in the Philippines. *J. Appl. Ecol.* 1987, 24(1): 87—102
- (3) 冯炳灿, 黄次伟等. 温度对白背飞虱种群增长的影响. 昆虫学报, 1985, 28(4): 390—397
- (4) 刘芹轩等. 白背飞虱的生物学和生态学. 中国农业科学, 1982, (3): 59—66
- (5) 黄次伟. 白背飞虱稻飞虱. 巫国瑞等编. 北京: 农业出版社, 1987, 101—148
- (6) 农业部全国植保总站. 白背飞虱种群发展与生态研究专辑. 病虫测报(增刊第3号), 1989, 1—87
- (7) 黄帮佩, 罗肖南, 卓文禧. 白背飞虱种群数量变动的自然因素初步探讨. 昆虫知识, 1985, 22(2): 49—51

SIMULATION ANALYSIS OF WHITE-BACKED PLANTHOPPER POPULATION DYNAMICS ON FIRST SEASON RICE IN ZHEJIANG PROVINCE, CHINA

Zhu Zengrong* Cheng Jiaan* Huang Ciwei** Feng Bincan** Chen Xiu*

(* Department of Plant Protection, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou, 310029)

(** Institute of Plant Protection, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou, 310021)

A simulation model of white-backed planthopper (WBPH) *Sogatella furcifera* (Horvath), population dynamics on first season rice in Zhejiang province, China, was constructed using field population data together with information from the documents. In this paper the model is described and its predictions are compared with independent sets of field data. For nine data sets from 1983 to 1989, representing a 11-fold range of WBPH peak densities, the time at the peak of the WBPH population was predicted within 5 days in all nine cases (accuracy of observations 5 days). The peak density of the population was predicted within 20% of the observed one in seven cases. Model parameters were varied within realistic limits in order to determine the sensitivity of the model. The model was sensitive to changes in and amount of immigration. Simulation analysis showed that the earlier and the more the major immigration does, the larger the peak density is, and the reverse is true. A very short concentrated period and high level of WBPH immigration should result in damaging WBPH population. Temperature condition has no significant effect on peak WBPH population on first season rice.

Key words: white-backed planthopper, simulation model, population dynamics, immigration.