

粘虫种群动态模拟的研究

苏祥瑶* 林昌善

(北京大学生物系)

摘要

本文描述了一种计算种群动态和发育进度的新方法。以稍修改过的Ruesink (1976)的模型为基础，模拟了自然变温下粘虫的种群动态。

考虑到每天的最高温度(约14:00)和最低温度(约5:00)出现的时间间隔明显的不相等这一事实，我们提出了用不同周期的正弦函数计算有效积温，根据有效积温计算发育速率，然后根据发育速率计算粘虫推进的年龄级数。

把粘虫的一个世代分成10个不同的阶段(卵、1—6龄幼虫、蛹和成虫各为一个阶段)。输入每天的最高、最低温度、相对湿度、各阶段的发育起点温度、有效积温和存活率，用计算机进行逐日动态模拟和预测的结果见图1、2和表4。除1、2龄幼虫由于个体小等原因调查时有遗漏外，模拟和预测的发生量和发生期与生命表数据、徐州农科所和驻马店农科所的实测值较为吻合。因此，我们认为该模型不仅可用于模拟自然变温下的种群动态，而且可较准确地预测发生期。

粘虫(*Mythimna separata*)是禾谷类的重要害虫之一。我国每年都因粘虫为害而造成很大损失，特别是近年来，由于耕作制的改革、不加选择甚至不惜成本地使用化学农药，使得粘虫猖獗频繁。因此，如何对粘虫进行最优管理是当前亟待解决的一个重要问题。随着使用化学农药所产生的一系列严重后果和新技术的发展，人们已经认识到不能单纯就害虫而防治害虫了，必须把害虫放到所处的生态系统中，综合考虑该生态系统中各亚系统的相互关系对害虫进行最优管理。要对害虫进行最优管理，构造种群动态模型是不可缺少的重要工作。虽然近几十年来各地科研单位对粘虫进行了大量的研究工作，并且取得了很大的进展，如基本上弄清了我国东部粘虫迁飞的方向和线路(林昌善等，1963、1964；李光博等，1964)；用多项式逐步回归和逐步回归方法进行中长期预测预报某一时刻的发生期和发生量(许崇任，1981；赵圣菊，1983)以及编制粘虫种群生命表来分析种群动态(夏曾铣等，1979；杜国忠，1981)等，但是在变温条件下，对该害虫种群进行逐日动态模拟的研究尚未见报道。本文是根据粘虫生命表的资料，以Ruesink (1976)的模型为基础，对粘虫种群进行逐日动态模拟和预测取得了较为满意的结果。

一、资料来源

1. 粘虫各龄期和各虫态的积温及发育起点温度的数据，引自林昌善等(1958)的试验结果。

* 本工作是作者硕士研究生毕业论文的一部分，其他部分将另文报道。

2. 确定模型参数的资料，引自夏曾铣等（1979）对徐州一代粘虫生命表研究的资料。据生命表的资料，经整理后得各龄期或虫态的自然存活率及天敌作用后的存活率（见表1）。

表1 粘虫各龄期和各虫态的自然存活率和天敌作用后的存活率*

table 1 the natural survival rate and survival rate caused by natural enemies in each developmental stage of the armyworm

1979 Xuzhou

虫态或龄期	卵	1龄	2龄	3龄	4龄	5龄	6龄	预蛹	蛹	成虫
天敌作用后的存活率	0.781	0.772	0.773	0.572	0.678	0.684	0.457	1.000	0.898	1.000
自然存活率	0.957	SN ₂	SN ₃	0.839	0.751	0.814	0.908	1.000	0.951	1.000

* SN₂和SN₃是根据试验结果进行曲线拟合计算的1龄和2龄幼虫的自然存活率（见正文）

3. 检验模型的资料，引自徐州地区农科所1979年在贺村四队和徐州农科所12区野外大田调查的平均值以及作者与驻马店农科所1984年在该所农场的实测值。

4. 模拟过程中所用的气象数据，抄自徐州地区农气站和驻马店气象观测站的资料。

二、模型

1. 种群动态模拟模型

由于种群动态模拟是害虫管理中重要的基础工作，所以这方面的研究甚多。其中很多都是以世代或虫态为单位进行模拟的，也有一些可用于逐日动态模拟的模型，如Goudriaan(1973)的“闷罐车”模型。陈维博等（1981）用“闷罐车”模型模拟了恒温下的种群动态，但他们还未推广到自然变温条件下使用。徐汝梅等（1981）建立了适用于变温条件下模拟的变维矩阵模型，但该模型没有考虑到由于遗传等因素的影响，同一年龄级的个体的发育速率存在着差异。Ruesink (1976) 和Smith 等 (1978, in Shoemaker, 1980) 分别提出了描述同一年龄级的个体发育速率存在着差异的差分方程和微分方程模型。

这里我们将以Ruesink的差分方程模型来模拟粘虫的种群动态。Ruesink (1976) 在模拟苜蓿象甲种群时，把模拟的对象根据虫态（或龄期）分成不同的阶段，每一个阶段又分成不同的年龄级数，根据每天各阶段的积温计算各阶段的个体向前推进的年龄级数，这样进行逐日动态模拟一直到整个世代结束。该模型1龄幼虫（第二阶段）的模型为：

$$\begin{aligned}
 Y(k) &= S(k)[GX_{n-l}(k) + \sum_{i=n-l+1}^n X_i(k)] \\
 X_i(k+1) &= S(k)[(1-G)X_{i-1}(k) + GX_{i-1-1}(k)] \quad l+1 \leq i \leq n \\
 X_i(k+1) &= S(k)(1-G)X_{i-1}(k) + \frac{G}{l+G}u(k) \quad i = l+1 \\
 X_i(k+1) &= \frac{1}{G+l}u(k) \quad 1 \leq i \leq l+1 \text{ 且 } l > 0
 \end{aligned} \tag{1}$$

其中， $l = \text{int}[n \cdot R(k)]$ ，int为取整符号， n 为年龄级数， $R(k)$ 为第 k 天的发育速率，则 l 为该阶段幼虫向前推进的年龄级数的整数部分， $G = n \cdot R(k) - l$ 为相应的小数部分， $S(k)$ 为第 k

天的存活率, $u(k)$ 为第 k 天的卵量, $X_i(k)$ 为第 k 天第 i 个年龄级的个体数, $Y(k)$ 为第 k 天从 1 龄进入 2 龄的个体数。

模型(1)中, 第 k 天 1 龄幼虫向前推进的平均年龄级数为 $G + l$, 其中 G 部分的个体向前推进 $l+1$ 个年龄级, 其余的个体向前推进 l 个年龄级。

在利用生命表的资料进行动态模拟时, 我们把粘虫的死亡分成天敌致死(包括各种捕食和寄生性的天敌致死)和自然死亡(包括不利的环境、发育不良、遗传特性等因素引起的死亡)两个因素。并且假定, 粘虫的自然死亡大多数发生在该虫态末(幼虫主要在蜕皮期), 则不妨假设, 当个体从 i 阶段进入 $i+1$ 阶段时, 其自然存活率为 SN'_i (SN'_i 为 i 阶段的自然存活率), 仍留在 i 阶段的个体的自然存活率为 1, 同时考虑到粘虫 1—6 龄幼虫的发育起点温度相同, 因此, 在同样的温度下, 每天向前推进的年龄级数也一样, 所以将模型(1)修改后得第 i 阶段的模型为:

$$\begin{aligned} X_{i+1,1}(k+1) &= SP_i(k)SN_i(k)G_i(k)X_{i,N_i}(k) \quad M_i(k) = 0 \\ X_{i+1,i}(k+1) &= SP_i(k)SN_i(k)\{(1-G_i(k))X_{i,N_i-M_i}(k)_{+j}(k) \\ &\quad + G_i(k)X_{i,N_i-M_i}(k)_{+j-1}(k)\} \quad 1 \leq j \leq M_i(k) \\ X_{i,j}(k+1) &= SP_i(k)(1-G_i(k))X_{i,1}(k) \\ &\quad + SP_{i-1}(k)SN_{i-1}(k)G_{i-1}(k)X_{i-1,N_{i-1}}(k) \\ &\quad \quad j = M_i(k) + 1 \\ X_{i,j}(k+1) &= SP_i(k)\{(1-G_i(k))X_{i,j-M_i}(k)(k) \\ &\quad + G_i(k)X_{i,j-M_i}(k)-1(k)\} \quad M_i(k) + 2 \leq j \leq N_i \end{aligned} \quad (2)$$

其中 N_i 为 i 阶段的年龄级数, $M_i(k) = \text{int}[N_i \cdot R_i(k)]$, int 为取整符号, $R_i(k)$ 为第 k 天 i 阶段的个体的发育速率, 则 $M_i(k)$ 为相应的个体向前推进的年龄级的整数部分, $G_i(k) = N_i \cdot R_i(k) - M_i(k)$ 为相应的小数部分, $SN_i(k)$ 为第 k 天从 i 阶段进入 $i+1$ 阶段的个体的自然存活率, $SP_i(k)$ 为第 k 天 i 阶段的个体在天敌作用后的存活率, $X_{i,j}(k)$ 为第 k 天, i 阶段第 j 个年龄级的个体数。

2. 积温的计算

根据每天的最高和最低温度, 用正弦曲线拟合温度的变化来计算积温是目前最常用的方法。Baskerville (1969) 在正弦曲线中增加了低温发育起点温度和高温临界温度的影响计算积温; Allen (1976) 认为每天温度变化的两个最低温度明显地不相等, 因此, 他提出分两个半天(12小时)即用两段不同振幅的正弦曲线来模拟温度的变化计算积温。这里, 我们根据每天最高温度(下午14点左右)和最低温度(凌晨5点左右)出现的时间间隔不相等, 用两段不同周期的正弦函数来拟合每天的温度变化:

$$T(k,t) = \begin{cases} \frac{1}{2}[T_h(k) + T_l(k)] + \frac{1}{2}[T_h(k) - T_l(k)]\sin[\frac{\pi}{9}(t - 9.5)] & 5 \leq t \leq 14 \\ \frac{1}{2}[T_h(k) + T_l(k+1)] + \frac{1}{2}[T_h(k) - T_l(k+1)]\sin[\frac{\pi}{15}(t - 6.5)] & 14 < t \leq 29 \end{cases} \quad (3)$$

其中, $T(k,t)$ 为第 k 天 t 时刻的温度, $T_h(k)$ 和 $T_l(k)$ 分别为第 k 天的最高和最低温度。用模型(3)对发育起点温度以上的部分积分就可得每天的有效积温。

3. 利用生命表中的阶段存活率计算每天的存活率

1) 自然存活率 考虑到气象因子对1—2龄幼虫的波动起着重要作用，我们根据一些室内试验的结果构造经验模型来描述1—2龄幼虫与温、湿度组合的关系。据《农作物病虫害防治丛书》编写组(1972)的资料，进行曲线拟合得1龄幼虫的自然存活率 $SS_2(k)$ 为：

$$SS_2(k) = 1.0250 - 0.0411T(k) + 0.0064RH(k) \quad (4)$$

其中 $T(k)$ 和 $RH(k)$ 分别为第 k 天的平均温度和相对湿度。

2龄幼虫的自然存活率 $SS_3(k)$ 据许崇任(1981)的结果为：

$$SS_3(k) = 1.4056 \cdot e^{-\frac{33.19}{RH(k)}} \quad (5)$$

据上述讨论，则模型(2)中第 k 天从 i 阶段进入 $i+1$ 阶段的个体的自然存活率 $SN_i(k)$ 可用下式计算：

$$SN_i(k) = \begin{cases} SS_i(k) & i = 2, 3 \\ SN'_i & \text{其他} \end{cases} \quad (6)$$

其中 SN'_i 为 i 阶段的自然存活率，其他符号定义同上。

2) 天敌作用后的存活率 粘虫种群某一阶段天敌作用后的存活率可以根据生命表的资料得到，但是每天天敌作用后的存活率则是一个未知量，特别是在自然变温下，种群通过各阶段所需的天数随着温度的变化而变化。陈维博等(1981)用“闷罐车”模型模拟恒温下的昆虫种群时，假定在每次推进的时间间隔内种群的死亡率为一常数。由于在恒温下种群每次推进的年龄级数相等，所以每推进一个年龄级，死亡率也相等。而在变温条件下，粘虫每天推进的年龄级数随着温度的变化而变化，因此据上述讨论，则模型(2)中的 $SP_i(k)$ 可用下式计算：

$$SP_i(k) = P_i^{R_i(k)} \quad (7)$$

式中 P_i 为 i 阶段天敌作用后的存活率，第 k 天 i 阶段的发育速率 $R_i(k)$ 由下式给出：

$$R_i(k) = \frac{1}{\frac{DD_i}{Cu_i(k)}} = Cu_i(k)/DD_i \quad (8)$$

其中 DD_i 为粘虫经过 i 阶段所需的积温， $Cu_i(k)$ 为第 k 天 i 阶段的粘虫的积温。

三、模型模拟及预测的结果与分析

在模拟过程中，我们把粘虫的一个世代分成10个阶段(卵、各龄幼虫、预蛹、蛹及成虫各为一个阶段)，取5个日度为一个年龄级，据粘虫发育经过各阶段所需的积温再把每个阶段分成不同的年龄级数。根据林昌善等(1958)的试验结果，则各阶段的年龄级数可确定为表2。

模拟时，计算机内存入各阶段的存活率(见表1)和各阶段的年龄级数(见表2)，再输入卵量、每天的最高、最低温度和相对湿度。对模型(3)积分计算各阶段粘虫每天的积温，据模型(8)计算发育速率 $R(k)$ ，用模型(6)和(7)计算每天的存活率，然后根据 $R(k)$

表 2 粘虫各阶段的年龄级数

table 2 the age class No. of each stage of the armyworm

阶 段	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
相应的虫态	卵	1 龄	2 龄	3 龄	4 龄	5 龄	6 龄	预蛹	蛹	成虫
积温 (DD)	45.3	58.5	44.3	41.8	43.5	50.6	114.8	38.5	122.4	230.0
发育起点温度	13.1	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	12.4	9.0
年龄级数	9	12	9	8	9	10	23	8	24	46

计算 $M(k)$ 和 $G(k)$ ，最后用模型 (2) 确定各阶段的个体每天向前推进的年龄级数这样进行逐日动态模拟（模拟程序用FORTRAN语言写成，在Apple II机上实现）。模拟结果与生命表中的实测值比较见图1。从图1可看出，模拟结果与实测结果十分吻合。

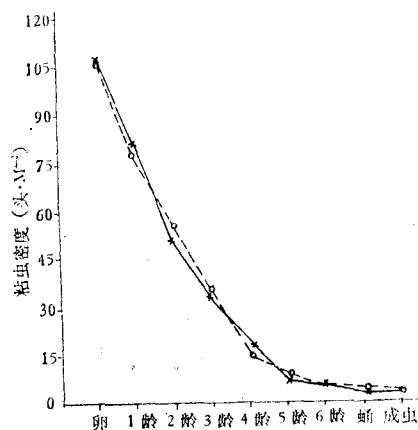


图 1 模拟结果与生命表的数据比较

—— 模拟值 ○----○ 实测值

fig.1 comparison of simulated values with the life table date
—— simulated value ○----○ observed values

为了检验上述模型的预测能力，我们用该模型预测了徐州地区1979年野外麦田的结果。

据徐州地区农科所调查，1979年麦田平均卵量为128粒/米²（产卵期从3月25日到4月26日）。我们把田间系统调查的卵量按每天谷草把诱卵量占总诱卵量的比例在产卵期进行分配，结果见表3。

将表3和该年与上述同样的气象资料输入计算机进行逐日动态模拟预测与徐州地区农科所1979年野外麦田实测结果的比较见图2。

从图2中可以看出：3—5龄幼虫期逐日动态模拟预测的结果与实测值吻合较好；1、2龄幼虫预测值明显地大于实测值，我们认为实测值偏小的原因是由于1、2龄幼虫个体小，且初孵幼虫白天有潜伏于麦秆基部枯叶中

表 3 徐州麦田每平方米的卵量 (1979)

table 3 egg number per M² in the field of Xuzhou district 1979

日期 (月/日)	3/25 —3/27	3/28 —3/30	3/31 —4/2	4/3 —4/5	4/6 —4/8	4/9 —4/11	4/12 —4/14	4/15 —4/17	4/18 —4/20	4/21 —4/23	4/24 —4/26	共计
卵量 (粒/M ²)	13.7	0.0	13.7	13.7	13.7	9.1	22.9	4.6	18.3	0.0	18.3	128.0

的习性，因此用农业部测报站规定的方法调查时，处于麦秆基部的幼虫震落在地上不易被发现，以致使调查结果偏小。沈阳军区建设兵团（1974）和山东济宁农技站（1974）也认为1、2龄幼虫由于个体小，仅能查到其总数的1/4到1/3；6龄幼虫期虽然预测结果与实测值相对误差较大，但绝对误差很小，仅1.3头/米²。我们认为导致这种相对误差较大的原因可能是由于抽样调查的随机误差所致，因为该龄期实测值仅2头/米²。如果调查的随机误差为

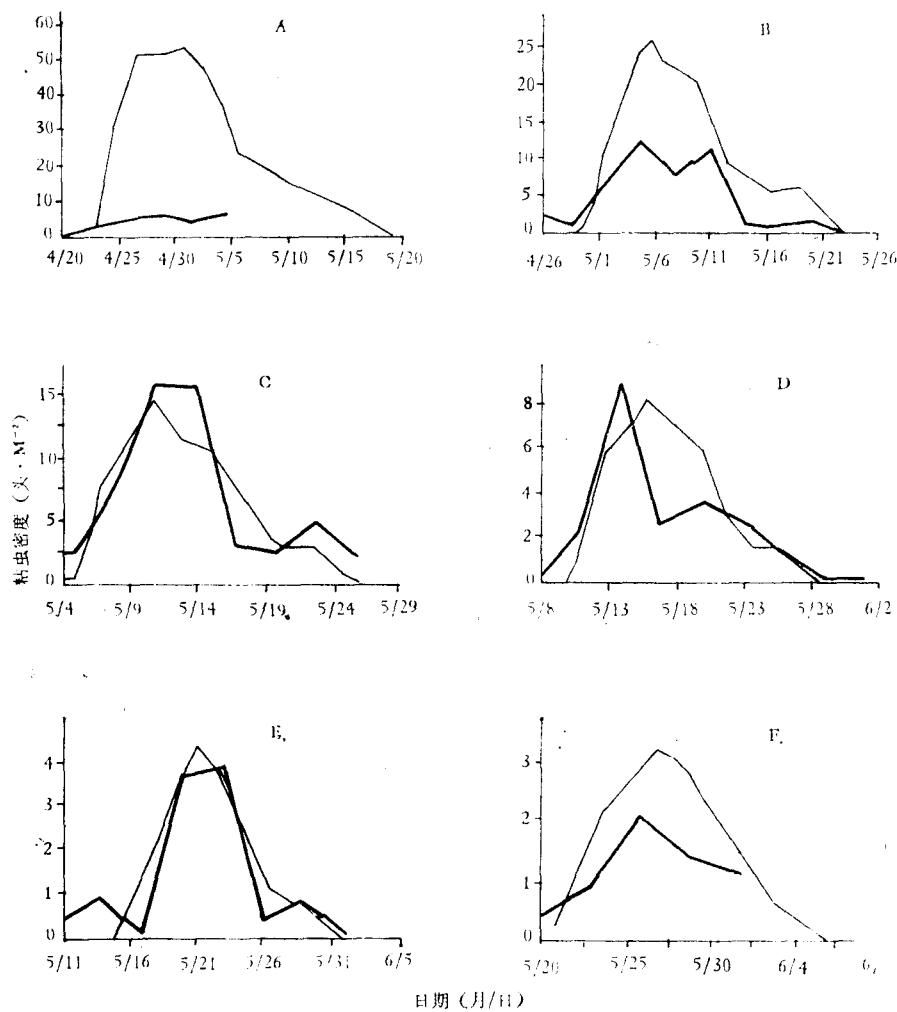


图2 逐日动态模拟预测结果与徐州1979年麦田实测值的比较

——— 实测值 ———— 预测值

A、B、C、D、E和F分别为1、2、3、4、5和6龄幼虫

fig.2 Comparison of observed values in the field Xuzhou district in 1979 with predicted values by dynamic simulation day by day

——— observed values ———— predicted values

A、B、C、D、E and F represent 1st、2nd、3rd、4th、5th and 6th instar larvae respectively

1头/米²，就会导致50%的相对误差。

从图2中还可以看到，各龄粘虫的始发期和盛发期均与实测值吻合较好。为了进一步检验该模型预测发生期的能力，我们用它预测了河南驻马店1984年粘虫的发生期。模拟时输入的内容同上，只是将气象资料和卵量改为驻马店的观测值。逐日动态模拟预测的结果与实测值比较见表4。从表4中可以看出，预测值与实测值较一致。以上的预测结果表明我们对模型(3)积分计算积温和模型(2)中考虑同年龄级的个体发育速率有差异的处理结合起来决定各年龄级的个体每天推进的年龄数是一种可行的方法。因此，我们认为，该模型不仅可用于模拟种群动态，而且还可以根据每天的最高和最低温度较准确地预测发生期。

表 4 发生期预测与驻马店1984年实测值的比较

table 4 comparison of the predicted time of developmental stage with the results obtained in Zhumadian, Henan in 1984

龄 期		1 龄	2 龄	3 龄	4 龄	5 龄	6 龄
始发期 (月/日)	观 测 值	4/18	4/20	4/26	4/29	5/8	5/13
	预 测 值	4/16	4/21	4/27	5/1	5/7	5/11
盛发期* (月/日)	观 测 值	4/23	4/29	5/2	5/8	5/13**	5/18
	预 测 值	4/24	4/29	5/2	5/8	5/11	5/18

* 盛发期指的是每三天一次调查结果中数量最多的一天的日期

** 由于 5 月 11 日和 12 日连续下雨，5 月 8 日调查后直到 5 月 13 日才调查。

四、讨 论

1. 从图 1 和图 2 可以看，模拟和预测值均与实测值较吻合，这表明以生命表的资料运用上述模型模拟自然种群是比较合理可行的。在害虫管理中，决策人员除了注意种群动态外，还要碰到的问题是什么时候采取防治措施最为有利。因此，准确地预测发生期无疑是非常重要的。本文利用恒温条件下的实验结果估出的各阶段的发育起点温度和积温模拟变温下粘虫的发育进度时，是用两段不同周期的正弦函数拟合每天的温度变化来计算积温，根据积温计算发育速率，同时在模型（2）中，把根据每天的发育速率确定的各阶段的个体向前推进的平均年龄级数分成 $M(k)$ 和 $G(k)$ 两部分，使同一年龄级的个体中 $G(k)$ 部分的个体向前推进 $M(k) + 1$ 个年龄级，其余的个体向前推进 $M(k)$ 个年龄级，用这种处理确定粘虫的发育进度来预测自然变温下粘虫的发生期取得了满意的结果。因此，我们认为该模型除了可以模拟种群动态外，还可较准确地预测发生期，为适时防治提供可靠的依据。

2. 本文根据生命表的资料把粘虫的死亡分成自然死亡和天敌作用致死两个因素来考虑。这样处理的优点是当我们掌握了更多的有关天敌的资料时，可以很方便的将各天敌的作用分别考虑到模型中。在自然界，天敌的种类和数量变化都很复杂，并且往往是由多种天敌和多种猎物（寄主）组成复杂的食物网关系，由于缺乏这方面的详细资料，所以本文把天敌作为一个总的的因素来考虑。尽管这样处理后模拟和预测结果较好，但是还有待于根据天敌和天敌及猎物（寄主）之间的复杂关系构造模型来加以改进，这无疑是今后有意义的研究课题。

3. 粘虫种群与所处的生态环境有关。因此作者为小麦生态系统研究的一部分——粘虫种群动态模拟的研究，还应该建立小麦生长动态模拟模型，然后将其耦联起来进行动态模拟来决定二者的相互影响。有关这方面的研究结果拟另文报道。

参 考 文 献

山东济宁农技站 1974 粘虫预测预报技术。植保科技 (2):52—58,

- 沈阳军区黑龙江生产建设兵团 1974 谈谈粘虫防治问题。植保科技 (2):41—43。
- 李光博等 1964 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收试验。植物保护学报 3(2):101—110。
- 陈维博、陈玉平 1981 昆虫种群死亡过程的数字模拟。生态学报 1(2):159—167。
- 杜国忠 1981 南阳麦田粘虫生命表的初步探讨。河南农林科技 (4):15—17。
- 《农作物病虫害防治丛书》编写组 1972 粘虫防治。农业出版社。
- 林昌善、郑臻良 1958 有效积温法则在我国粘虫发生地理学上的检验。昆虫学报 8(1):41—56。
- 林昌善 1963 粘虫发生规律的研究Ⅳ。与粘虫蛾远距离迁飞的降落过程有关的气象物理因素的分析。植物保护学报 2(2):111—122。
- 林昌善、张宗炳 1964 粘虫发生规律的研究Ⅴ、粘虫季节性远距离迁飞的一个模式。植物保护学报 3(2):93—100。
- 赵圣菊 1983 用气象因子组建一代粘虫发生区越冬蛾量及迁入期的长期预报模式初探。生态学报 3:377—382。
- 徐汝海等 1981 变维矩阵模型在温室白粉虱种群动态模拟中的应用。生态学报 1(2):147—158。
- Allen, J.C. 1976 A modified sine wave method for calculating degree days. *Environ. Entomol.* 5:388—396.
- Baskerville, G.L., and P. Emin 1969 Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperature. *Ecology* 50:514—517.
- Goudriaan, J. 1973 Dispersion in simulation models of population growth and salt movement in the soil. *Neth. Journ. Agric. Sci.* 21:269—281.
- Ruesink, W.G. 1976 Modeling of pest population in the alfalfa ecosystem with special reference to the alfalfa weevil, In R. L. Tummala, D. L. Haynes, and B. A. Croft (Eds.), *Modeling for Pest Management*. Michigan State University Press, East Lansing. pp.80—89.
- Shoemaker, C. A. 1980 The role of systems analysis in integrated pest management, In C. B. Huffaker (Ed.), *New Technology of Pest Control*. John Wiley & Sons, New York. pp.25—49.

COMPUTER SIMULATION OF POPULATION DYNAMICS OF THE ORIENTAL ARMYWORM (MYTHIMNA SEPARATA)

Su Xiangyao Lin Changshan
(Department of Biology, Peking University)

This paper describes a new way of calculating the population dynamic of the oriental armyworm both in time and in number. Based on the difference equation of Ruesink (1976) with a slight modification, we use equation (2) in the text to simulate armyworm population dynamic under the daily varying natural temperature.

Considering the fact the intervals between the appearance of max. temperature (at about 14:00) and that of min. temperature (at about 5:00) are not equal an asymmetrical sine function is proposed to calculate the heat summation of the effective temperature. Developmental rate is calculated on the basis of the heat summation of the effective temperature. Then we determine the number

of each stage that move from a class to the next class according to the developmental rate.

The life cycle of the armyworm is divided into 10 different stages (i.e., egg, 1--6 instar, prepupa, pupa and adult). By inputting daily max. and min. temperature, relative humidity, developmental thresholds, heat summation of effective temperature and survivorship of each stage, the results of day by day computer simulation and prediction can be obtained and are represented in fig. 1, fig. 2 and table 4. It is obvious the simulated values and predicted values correspond with life table data and the field data of Xuzhou and Zhumadian Agricultural Science Institute quite well, except the young stages (1—2 instar larvae). This can be reasonably explained because of their small sizes, which could be easily neglected in the time of sampling. Thus our proposed model can be used to firmly predict the time of the developmental stage as well as the number of the population under natural conditions.