

稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis* Guenée)种群生命系统模型的研究*

张孝羲 耿济国 顾海南 王 迅

(南京农业大学植保系)

摘 要

经过五年来对稻纵卷叶螟自然种群生命表的研究,组建了预测种群动态的生命系统模拟模型。本模型为一变维矩阵组合模型。除能随环境温度而改变矩阵维数外,采用生理年龄为矩阵步长。每一虫期内各个体的发育不一致,矩阵中各元素均为某些环境因素的函数,共建有18个子模式。在输入起始日期,预测期限,水稻生育期,环境温、湿度和初始种群各年龄向量后,即可自动打印出逐日种群年龄向量及总虫量。计算机模拟曲线与实测曲线基本吻合。本模型可用于预测南京地区稻纵卷叶螟二代迁入峰后种群的发展以至第三代种群各虫态的起始虫量和发生期。

稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis* Guenée)是一种重要的迁飞性害虫。它的分布和危害涉及全国28个省、市、自治区,对我国水稻生产威胁极大(全国稻纵卷叶螟联合测报网,1981)。自七十年代初,全国各地协作对其迁飞,发生规律以及生物学、生态学特性进行了广泛的研究(张孝羲等,1978,1981;全国稻纵卷叶螟研究协作组,1981;吴进才等1983,1984)。八十年代开始,许多单位,用生命表技术对室内或田间接种的实验种群数量动态进行了研究,有的并建立了数学模型或计算机预测模型(庞雄飞等,1981,1982;张润杰等,1983;古德祥等,1983)。

江淮地区稻纵卷叶螟的主要为害世代为第二或第三代。第二代为迁入代,第三代为本地产殖代。因此,研究清楚第二代的迁入动态及迁入后的种群系统变动过程,便可决策该代的防治以及预测第三代种群的起始数量。我们从1981至1985年除在室内人工模拟条件下研究了实验种群生命表外,还应用大田抽样调查自然种群的研究技术逐年建立了南京地区第二代自然种群生命表,及五年平均生命表,同时模建了有关环境因子对纵卷叶螟各虫态发育、生存和繁殖的18项子模式,最后用变维矩阵等计算技术(徐汝梅等,1981;Rabbinge 1976;Vandermeer, 1975)组建了适合于估测迁入代种群动态电子计算机的模拟模型。

一、研究方法

1. 自然种群生命表

自1981年到1985年每年自第二代迁入蛾峰至第三代螟蛾羽化及产卵期末,在本校实验农场中稻田进行,试验田面积2亩,全田划分为120个小区(2.5×2.5米)。不施用农药,管理

* 80届研究生吴进才和78届学生张念环、钱志峰参加部分田间工作;本系苏庆玲同志帮助修改和调试计算机程序。一并致谢。

本文于1986年6月12日收到。

措施与周围大田相同。

各年自迁入蛾峰日起, 以“随机分层、顺序抽样”法, 即小区间随机抽样, 小区内顺序取样, 隔日取100—120穴水稻, 带回室内检查各虫态活虫数, 每次调查时同时采取活虫 100 头饲养观察各虫态寄生天敌种类及寄生率, 同时调查田间捕食性天敌种类及密度, 并用一平方米笼罩每次 5 个重复, 隔离捕食性天敌, 与同日自然抽样存活率作对比, 估算总捕食率, 各虫期总死亡率系根据自然抽样所查得各虫期活虫数, 系用 Kobayushi (1968) 方法校正统计算得, 最后计算出五年平均生命表。

2. 模型组建

根据平均生命表, 用决定系数法分析各环境因素对南京迁入代 (第二代) 种群数量变动的作用程度 (即关键因素分析), 从而进一步对温度、湿度、食料等主要因子在实验室模拟条件试测或用田间回归分析, 确定它们与种群各阶段数量变动间的函数关系, 并各自建立子模型, 整个世代生命系统模型为一个变维矩阵组合数理模型, 其结构及特点为:

1) 采用变维矩阵方式 (徐汝梅等, 1981), 矩阵内各元素均为分块矩阵, 分块矩阵的维数随每天日平均气温而作调整变动。

2) 采用生理年龄为分块矩阵步长, 依各虫态有效积温各划分为若干生理年龄级别。

3) 每一虫态 (期) 内各个体间发育速率是不一致的 (Vandermeer, 1975, Rabbinge, 1976), 在 $t+1$ 时刻内一部分个体死亡, 一部分个体仍发育在原来虫态 (期), 另一部分虫体则发育为下一个虫态 (期)。

4) 矩阵内各元素均为若干环境因素的函数, 并组建成18个子模式:

本矩阵的基本结构如下:

$$\begin{pmatrix} \vec{N}_1 \\ \vec{N}_2 \\ \vdots \\ \vec{N}_m \end{pmatrix}_{t+\Delta t} = \begin{pmatrix} P_{11} & 0 & 0 & \cdots & P_m \\ P_{21} & P_{22} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & P_{32} & P_{33} & \cdots & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_{m,m-1} & P_m \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \vec{N}_1 \\ \vec{N}_2 \\ \vdots \\ \vec{N}_m \end{pmatrix}_t$$

(m 为虫态数)

矩阵中各元素均为相应维数的分块子阵, 如:

$$\vec{N}_i = \begin{pmatrix} n_{i1} \\ n_{i2} \\ \vdots \\ n_{ij} \end{pmatrix}, \quad P_{ij} = \begin{pmatrix} P_{i1} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & P_{i2} & \cdots & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_{ij} \end{pmatrix}$$

$$F = (f_1, f_2, f_3, \cdots, f_m)$$

矩阵中各元素 P_{ij} 及 F 均为某些环境因素的函数 (子模式) 如

$$P_{ij} = H(x_1, x_2, \cdots, x_n)$$

$$F = G(y_1, y_2, \cdots, y_n)$$

式中;

$\vec{N}_i$ 为各虫龄向量;

$n_{i,j}$ 为各生理年龄级虫数;

$P_{i+1,j}$ 为 t 时刻第 i 虫态 (期) 的个体在 $t + \Delta t$ 时刻发育进入第 $i + 1$ 虫态 (期) 的概率;

$$P_{i+1,j} = S_i \times \left[1 - M_i \left(\frac{\sigma_i}{D_i} \right)^2 \right]$$

$P_{i,j}$ 为 t 时刻第 i 虫态 (期) 的个体在 $t + \Delta t$ 时刻发育仍保留在第 i 虫态 (期) 的概率;

$$P_{i,j} = S_i - P_{i+1,j}$$

S_i 为第 i 虫态 (期) 的存活率;

M_i 为第 i 虫态 (期) 生理年龄级数;

σ_i 为第 i 虫态 (期) 发育积温的方差;

D_i 为第 i 虫态 (期) 有效总积温。

三、试验结果

1. 生命表及其分析

1981—1985 年南京第二代稻纵卷叶螟自然种群平均生命表列于表 1。

结果表明,不同年份的种群增长指数 (1) 差异很大 (表 2)。影响该代种群增长的环境因素很多,除了气候因素外,还有许多种寄生性和捕食性天敌。在生命表研究中所记录的主要寄生天敌种类有:卵期的赤眼蜂 (*Trichogramma* sp.),致 3—5 龄幼虫死亡的稻纵卷叶螟绒茧蜂 (*Apanteles cypris* Nixon),黄眶离缘姬蜂 [*Trathala flavo-orbitalis* (Cameron)] 和稻螟蛉绒茧蜂 [*Apanteles ruficrus* (Halicday)] 等;蛹期的黄眶离缘姬蜂和稻苞虫鞘寄蝇 (*Thecocarcelia parnarae* Chao) 等。捕食性天敌包括蛙类、蜘蛛和隐翅虫等。

本文采用各虫期各种因素作用后的存活率的对数与种群增长指数 (I) 的对数值间的回归分析,以其决定系数 (r^2) 的大小定量地检定各因素对种群增长的作用程度,依此确定影响该代种群增长的关键因子和关键虫期 (表 1)。

从表 1 可见,卵,一龄、三龄和五龄幼虫期的决定系数较大, r^2 分别为 0.7424、0.6916、0.7865 和 0.8200。由此说明这几个虫期的存活率与整个世代数量变动的关系密切,也可称它们为关键阶段。因素分析显示气候因素的影响作用最大,在卵、一龄、三龄和五龄幼虫期间均有较大的决定系数, r^2 分别为 0.7941、0.6916、0.7980 和 0.7547。另外三龄和五龄期间天敌的作用也较明显,三龄期间主要被稻纵卷叶螟绒茧蜂寄生致死, r^2 达 0.7677,五龄幼虫则在老熟转移到稻株下部化蛹时,常被蛙类捕食。可以认为上述各因素是影响该代种群增长的关键因素,而其它各因素的作用较小, r^2 均小于 0.5。

2. 环境因子与种群增长的关系——子模式的建立

在以上关键因素分析的基础上,选择那些对种群动态作用大的因子,进一步作人工模拟试验,以确定其与种群增长间的数量关系,并建立各自的子模式。而那些决定系数较小的非关键因子,在模建过程中均以其平均数作为常数处理。

1) 温度与发育关系子模式

根据南京第二代稻纵卷叶螟发生期间的常年的气温变化,在模拟条件下观察了实验种群在五种温度下的生长情况。本试验在恒温箱内进行,从当天产的卵至当代成虫寿命终止结

表1 第二代稻纵卷叶螟自然种群平均生命表(1981—1985年)(南京)

Table 1 Average life-table of natural population of rice leafroller for the second generation (Nanjing)

虫期(x)	致死因子(dxF)	存活率(%)(lx)	决定系数(r ²)	虫期(x)	致死因子(dxF)	存活率(%)(lx)	决定系数(r ²)
卵	捕食	94.48	0.2987	四龄幼虫	捕食	91.37	0.1068
	寄生	96.80	0.0395		寄生	90.77	0.0048
	气候	75.51	0.7941		气候	91.05	0.0057
	合计	69.06	0.7424		合计	80.02	0.0579
一龄幼虫	捕食	92.73*	—	五龄幼虫	捕食	92.42	0.6633
	寄生	0	0		寄生	92.34	0.0011
	气候	76.19	0.6916		气候	66.44	0.7547
	合计	70.65	0.6916		合计	59.09	0.8200
二龄幼虫	捕食	94.32	0.0680	蛹	捕食	84.90	0.4973
	寄生	0	0		寄生	84.64	0.0734
	气候	87.24	0.7440		气候	61.76	0.2036
	合计	83.74	0.2031		合计	48.38	0.0862
三龄幼虫	捕食	97.40	0.3254	成虫	性比	106.11	0.0049
	寄生	97.90	0.7677		生殖力减退	28.69	0.3933
	气候	96.05	0.7980	全世代			
	合计	92.68	0.7865			2.899	

* 系1984和1985两年的结果平均而得。

表2 种群增长指数(I)

Table 2 Growth-index(I) of the natural population

年份	1981	1982	1983	1984	1985
I	4.94	4.78	0.37	8.82	0.66

束, 每天观察记载存活、发育和产卵、隔天更换新鲜稻叶。依据各虫期在不同温度下的发育历期计算得各自的发育子模式:

$$D_1 = [1 + \exp(6.9042 - 0.3228T)] / 0.286435$$

$$D_2 = 1 / (0.0063256 + 0.020096T)$$

$$D_3 = 1 / (0.024345T - 0.28105)$$

$$D_4 = 1 / (0.017115T - 0.019569)$$

$$D_5 = 1 / (0.024353T - 0.26015)$$

$$D_6 = 1 / (0.0105125T - 0.048581)$$

$$D_7 = [1 + \exp(6.2666 - 0.2689T)] / 0.205007$$

$$D_8 = 40.70311145 - 2.856301615T + 0.05373015927T^2$$

$$D_9 = 1 / (0.01212809T - 0.15203903)$$

这里, D_1 、 D_2 …… D_9 分别为卵、一龄、二龄、三龄、四龄、五龄幼虫、蛹、成虫产卵前期和成虫产卵期的历期(天); T 为日平均温度(°C)。

2) 温度与存活率关系子模式

据张孝羲等(1980)的研究, 相对湿度为75%以上, 对卵孵化率的影响不大。南京第二

代稻纵卷叶螟发生期正值中稻分蘖至拔节、孕穗期,田间郁蔽,相对湿度均在80%以上,而且幼虫有主动转移的习性。因此本模式仅考虑环境温度对各虫期存活率的影响。从实验种群的观察结果计算得各虫期的存活率与温度间的关系式:

$$S_1 = -124.7955471 + 15.27222155T - 0.272222092T^2$$

$$S_2 = -59.00665623 + 11.91904679T - 0.2285714126T^2$$

$$S_3 = -135.8266626 + 16.49190443T - 0.2928571364T^2$$

$$S_4 = -1.848888276 + 6.647460267T - 0.1150793641T^2$$

$$S_5 = -52.95776808 + 9.666348442T - 0.1873015726T^2$$

这里, $S_1, S_2 \dots S_5$ 分别为卵期, 1—2龄、3—4龄、5龄幼虫期和蛹期的存活率(%) ; T 为日平均温度(°C)。

3) 成虫繁殖的子模式

南京第二代(迁入代)成虫的平均每雌产卵量和寿命在年度间变化不大(表3)。平均每雌产卵量为 152.6 ± 0.6 粒, 平均寿命为 3.5 ± 0.3 天。在模型中可以此作常数处理。但雌成虫的逐日存活率(L_x)和产卵率(m_x)与发育日龄(x , 天)有关, 并符合下列子模式:

$$L_x = \exp[-(x/4.2670)^{3.2284}]$$

$$m_x = 30.7114 - 2.2806x - 0.2313x^2$$

4) 水稻生育期与一龄幼虫存活率关系子模式。

在品种为南京11号的水稻上做的接虫模拟试验显示, 稻纵卷叶螟一龄幼虫的存活率与水稻生育期有密切的关系(表4)。

表 3 迁入代成虫的平均产卵量和寿命* (南京)

Table 3 Average fecundity and longevity of the immigrant adults (Nanjing)

年份	1983	1984	1985
平均产卵量(粒)	153.1	152.8	151.9
平均寿命(天)	3.58	3.82	3.14

* 根据自然种群饲养观察。每年饲养40—50对。

表 4 水稻生育期对稻纵卷叶螟一龄幼虫存活的影响

Table 4 Effects of developmental stages of rice on survival of 1st instar larvae

水稻生育期	苗期(1)	分蘖前期(2)	分蘖后期(3)	孕穗期(4)	抽穗期(5)
平均存活率(%)	80.00 ± 14.44	72.00 ± 14.76	58.00 ± 20.98	39.00 ± 17.92	30.00 ± 13.33

注: 本试验在盆栽水稻上进行, 分五个处理(生育期), 每处理设10个重复。

由表4可见, 一龄幼虫存活率与水稻生育期的进程呈明显的反相关, 两者间的关系可以下式来定量描述:

$$Y = 0.953 - 0.133x \quad (r = 0.9911, P < 0.01)$$

这里, Y 为一龄幼虫存活率; x 为水稻生育期 ($x = 1, 2, 3, 4, 5$ 分别代表从苗期至抽穗期五种生育期)。

3. 模型及其模拟

由上述各子模式组建成稻纵卷叶螟第二代种群动态模型, 其框图见图1。该模型是一个确定性的模拟模型, 主要由数据输入和处理、中间运算及结果输出三大部分组成。计算程序由BASIC语言写成, 可在Apple-Ⅱ、紫金-Ⅱ和PC-1500等一些BASIC语言适用的计算机上实现。

计算机启动后, 只要输入预报日起始日期、预报天数及其温、湿度值, 水稻生育期和迁

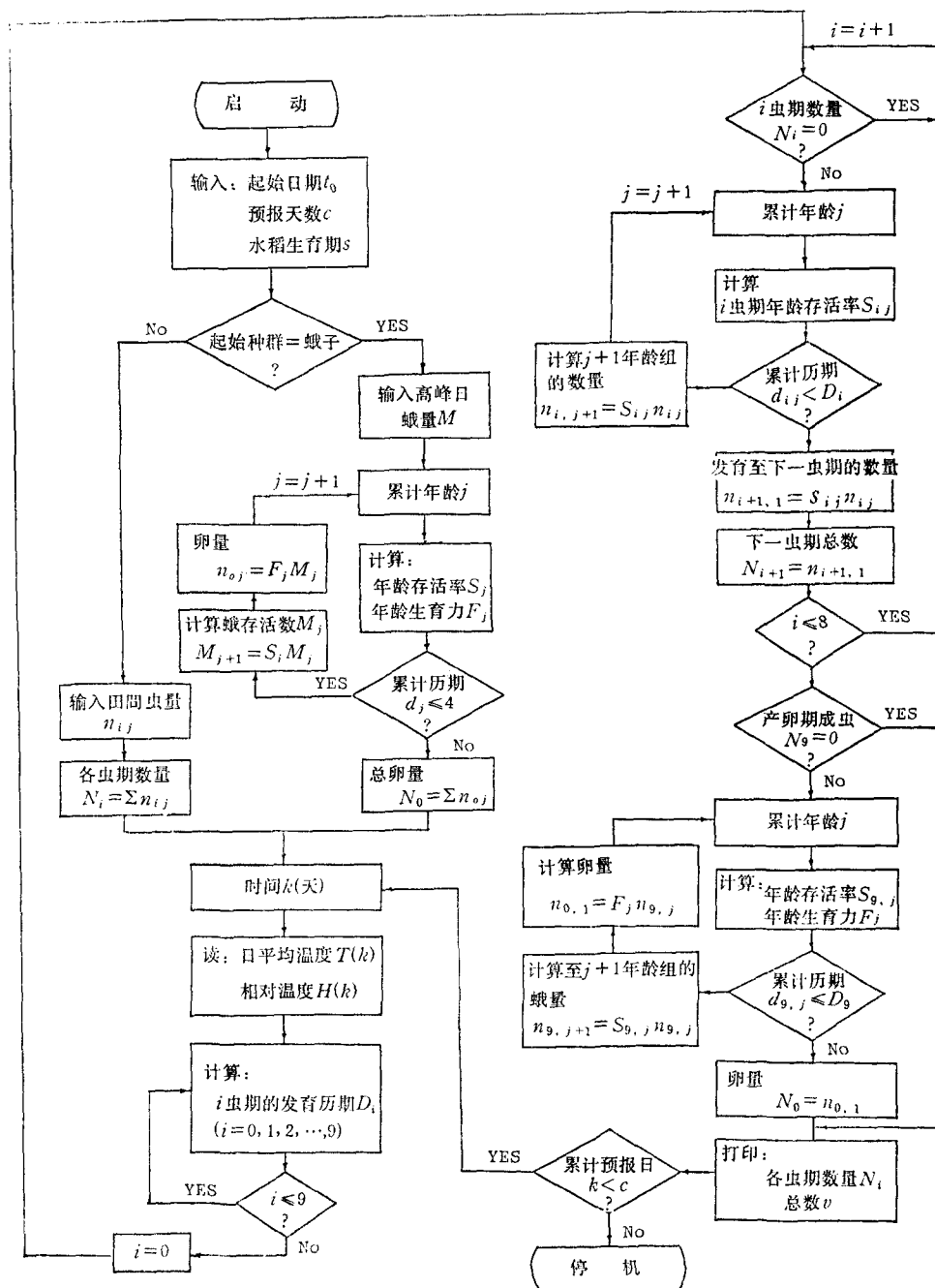


图1 稻纵卷叶螟种群生命系统模拟模型的框图

Fig.1 Flow chart for the simulation model of population life system of rice leaf-roller

入高峰蛾量或田间实查起始虫量, 计算机即可输出各预报日的种群年龄向量和总数量。

目前对于捕食性和寄生性天敌与稻纵卷叶螟几个虫期种群数量变动间的关系在本模型中尚未获得满意的预测子模式, 因此, 暂且以五年平均生命表中的存活率作为常数处理, 有待今后进一步补充修正。

五年资料的模拟结果显示,虽然实测种群曲线与模拟种群曲线有一定出入,但两者的消长趋势是完全一致的(图2和表5)。从表5可见实测种群各虫期的发生高峰期与模拟种群各虫期的高峰是一致的。表明模拟种群的发育动态是符合实际情况的。至于导致实测种群数量与模拟种群数量间某些差异的一个重要原因在于该模型对天敌作用尚没有动态的子模式和种群中一部份发育时滞个体的影响。

表 5 实测种群和模拟种群数量和年龄组成的比较*

Table 5 Comparison of size and age-distribution between the observed and the simulated population

时间 (天)	实测种群									模拟种群								
	卵	一龄	二龄	三龄	四龄	五龄	蛹	成虫	总和	卵	一龄	二龄	三龄	四龄	五龄	蛹	成虫	总和
0	506	188	54	15	0	0	0	0	763	506	188	54	15	0	0	0	0	763
2	249	225	79	33	6	0	0	0	592	396	141	122	19	5	0	0	0	683
4	210	186	128	34	8	0	0	0	566	153	193	198	37	23	0	0	0	604
6	57	103	134	108	48	36	0	0	486	0	136	173	181	36	21	0	0	547
8	0	8	72	176	160	52	0	0	468	0	0	121	156	174	53	0	0	505
10	0	0	3	118	186	152	4	0	463	0	0	0	112	149	194	17	0	472
12	0	0	0	64	160	191	13	0	428	0	0	0	0	191	220	26	0	437
14	0	0	0	0	88	200	133	1	422	0	0	0	0	0	263	136	0	399
16	0	0	0	0	57	200	151	4	412	0	0	0	0	0	162	179	5	346
18	0	0	0	0	17	104	169	4	294	0	0	0	0	0	0	281	9	290
20	0	0	0	0	0	51	203	15	269	0	0	0	0	0	0	211	21	232
22	0	0	0	0	0	10	192	48	250	0	0	0	0	0	0	109	79	188
24	0	0	0	0	0	0	107	104	211	0	0	0	0	0	0	0	165	165
26	0	0	0	0	0	0	89	90	179	0	0	0	0	0	0	0	154	154
28	0	0	0	0	0	0	36	85	121	0	0	0	0	0	0	0	125	125
30	0	0	0		0	0	0	84	84	0	0	0	0	0	0	0	78	78

* 系1985年资料。

四、讨 论

生命表分析方法是种群数量动态研究的一项有用的技术,如何取得生命表中各项数据的方法是生命研究的一项重要课题。国内外常规的方法是采用“一次接虫,分期抽查”或“分期接虫、分期抽查”的方法。用这种方法虽易于获得数据,计算方便,但费工费时,最大的缺点是由于测试虫源全部是人工接种,某种群不具有年龄结构。所以实际上仍是一种田间的实验种群。本文采用在详细研究种群空间分布型的基础上(吴进才等,1985年),对田间自然种群直接采用“随机分层,顺序取样”的系统抽样检查,配合一定的试验对比及统计转换计算(Kobayushi, 1968)的方法取得自然种群生命表的各项数据。这种方法不但省工省时而且使试验种群具有自然种群的年龄结构、空间分布等特性。

生命表技术的另一缺点是应用范围的局限性,即具有地方性特点。本研究中对关键阶段及关键因素分析的基础上对生命表中有关生存率参数采用人工模拟、变量分析的方法建立各子模式,如温度对各虫期发育、生存、繁殖的子模式,水稻各生育期对幼龄幼虫的生存影响子模式等,都在一定程度上具有通用意义,使整个模型的适用范围得以放宽。

在本生命表研究中,虽用辅助试验将天敌因素引起的死亡率以总死亡率中分出,将其剩余部分均归结于天气因素,但在天气因素中只考虑了气温,而对其他因子如降雨、大风等的

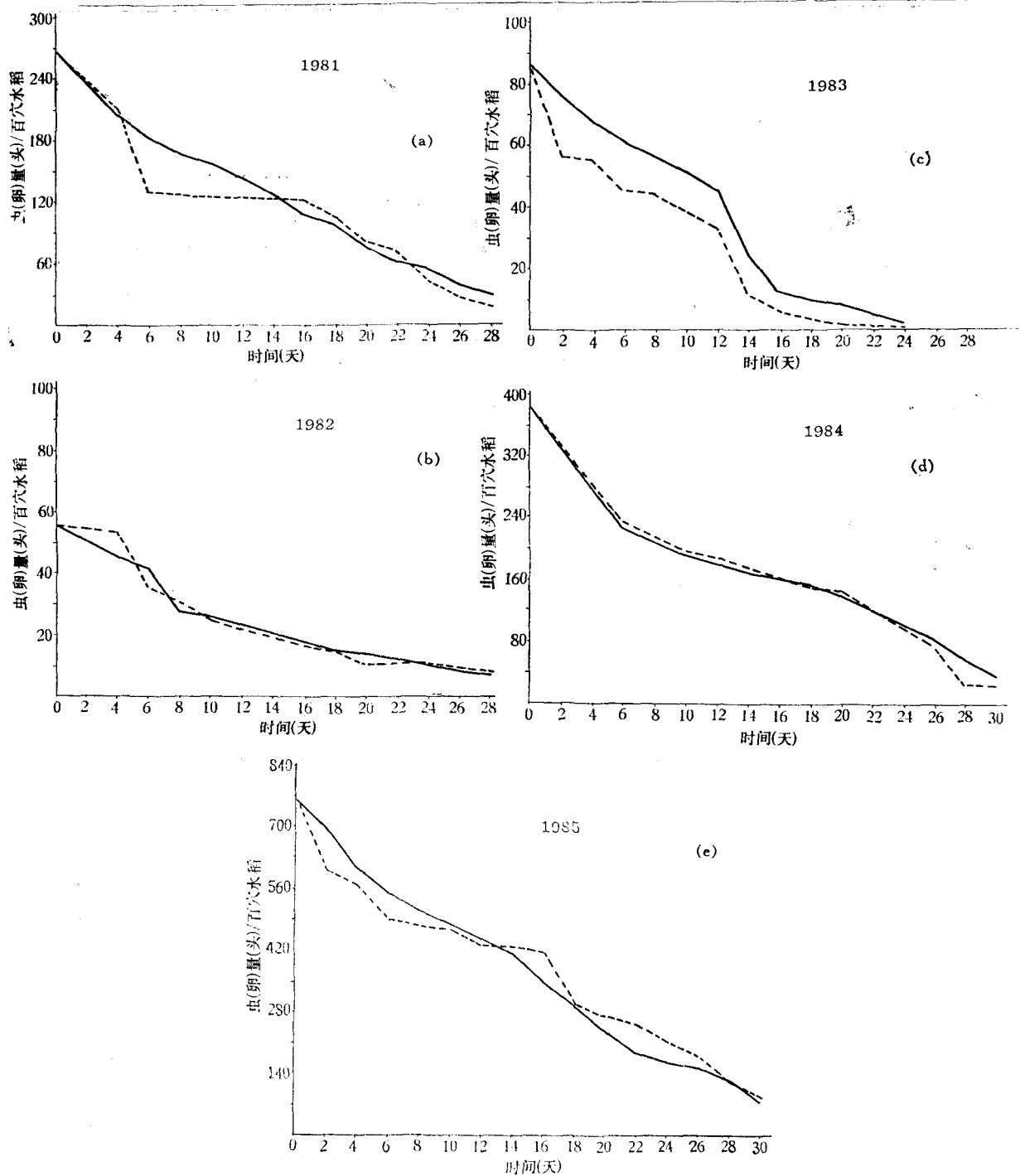


图2 a—e稻纵卷叶螟自然种群的实例曲线和模拟曲线比较

Fig.2 Comparison of the observed and the simulation populations

影响效应也尚未进行试验。对于生物因素中的天敌因子，本身的地方性较显著，在本模型中以平均生命表中天敌生存率作常数处理，无疑也将影响模型的适应范围，这些均有待今后进一步试验和修正。

参考文献

- 张孝羲、陆自强等 1978 稻纵卷叶螟迁飞途径的研究。昆虫学报 23(2):130—140。
- 张孝羲等 1980 稻纵卷叶螟生物学生态学特性研究初报。昆虫知识 17(6):241—245。
- 张孝羲等 1981 稻纵卷叶螟迁飞的生态机制研究。南京农学院学报 4:1—11。
- 全国稻纵卷叶螟联合测报网 1981 我国稻纵卷叶螟的发生动态及其预测预报。中国农业科学 (5):17—24。
- 全国稻纵卷叶螟研究协作组 1981 我国稻纵卷叶螟迁飞规律的研究进展。中国农业科学 (5):1—8。
- 徐汝梅等 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。
- 庞雄飞等 1981 稻纵卷叶螟防治策略的探讨 (一)——稻纵卷叶螟生命表及其主要死亡因子分析。华南农学院学报工 2(4):71—82。
- 庞雄飞等 1982 稻纵卷叶螟防治策略的探讨 (二)——几种重要的生态因子与种群数量的关系及海陵第二代种群动态模型。华南农学院学报 3(2):13—27。
- 张润杰等 1983 稻纵卷叶螟种群动态的电子计算机模拟。生态科学 (1):69—79。
- 古德祥等 1983 稻纵卷叶螟自然种群生命表的研究。生态学报 3(3):229—238。
- 吴进才、张孝羲 1984 温度对稻纵卷叶螟实验种群的生长发育影响。南京农学院学报 4:19—28。
- 吴进才、张孝羲 1985 稻纵卷叶螟种群空间分布型及其应用。南京农业大学学报 4:28—35。
- Harcourt, D.G. 1969 The Development and Use of Life Table in Study of Natural Insect Population. *Ann. Rev. Entomol.* 14:175—196。
- Morris, R.F. 1959 Single-factor Analysis in Population Dynamics. *Ecology* 40:580—588。
- Wayne, M.G. et al. 1982 A Perspective on Systems Analysis in Crop Production and Insect Pest Management. *Ann. Rev. Entomol.* 27:447—66。

FORECASTING MODEL FOR THE POPULATION LIFE-SYSTEM OF RICE-LEAF ROLLER, *CNAPHALOCROCIS MEDINALIS* GUENE'E

Zhang Xiaoxi (Chang Shaoshe) Geng Jiguo Gu Hainan Wang Xun
(Department of Plant Protection, Nan jing Agricultural University)

Based on the researches on the life table of *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée for five years, a simulation model of the population dynamics of this pest insect has been established. This is a dimension-changeable matrix model in which its dimensions can be changed according to the changes in environmental temperatures. This model includes several submodels which display some age-specific survival and natality parameters associated with several key-factors. After the data such as the initial date of population, the number of day for predictions, stage of rice, temperature sequence, daily relative humidity and initial size of population (with age structure) are inputted, the size of population with age structure can be printed day by day. Predictions made by computer simulation are compared with field data. The trends of the dynamics between the investigated and simulated population curves are quite similar. Although there are some parameters still remaining to be verified or rectified later, it is expected that the model can be used after the initial invading peak of the moth in July to predict the subsequent development of the population dynamics during the 2nd generation and the initial stages of the 3rd generation in Nanjing.