

大棚番茄生长发育与棉铃虫 危害的模拟模型研究

周晓峰 沈斌[✓] 罗志义

(中国科学院上海昆虫研究所, 上海, 200025)

5436.412.2
5436.622.9

A **摘要** 根据1993~1994年大田资料建立了塑料大棚番茄的生长发育动态模型和棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 取食为害模型。动态模拟了番茄的净光合产量和各器官的干物质消长, 以及植株的形态建成和产量形成过程。模型把番茄繁殖器官的脱落按其成因归纳为生理的、环境的及病虫害引起的脱落, 容易与棉铃虫取食为害模型偶联。棉铃虫对番茄的取食为害模型揭示了第一代、第二代棉铃虫取食不同时期番茄各发育阶段的繁殖器官的组成和数量以及其中的脱落量。番茄蕾、花和小果在试验条件下被棉铃虫为害后分别具有超越补偿、完全补偿和部分补偿的能力。为此在模型中设立了补偿系数, 反映番茄的真实损失量。本文的番茄生长发育模型和棉铃虫取食模型, 与棉铃虫种群动态模型相偶联, 即构建成番茄-棉铃虫管理系统的基本部分。

关键词 棉铃虫, 番茄, 生长发育, 取食, 补偿作用, 模拟模型。

A SIMULATION MODEL OF TOMATO GROWTH AND *Helicoverpa armigera* FORAGING STRUCTURE

Zhou Xiaofeng Shen Bin Luo Zhiyi

(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica, Shanghai, 200025, China)

Abstract A growth and development simulation model of plastic-covered tomato, and a foraging structure model of tomato fruitworms, *Helicoverpa armigera* (Hübner), have been established based on field experimental data of 1993 and 1994. Net photosynthesis rate, dry matter accumulating of each plant organ, construction of morphology and product yielding are predicted. The causes of shedding of the bud, flower and fruit are summed up as physiological drop, bad environment conditions and pest damage, and fully analysed so that they can be conveniently coupled with the tomato fruitworm foraging model.

The quantities and the components of the tomato reproductive organs (bud, flower and fruit) damaged by the fruitworms in different instars of the 1st and 2nd generations are described in the fruitworm foraging model. The foraging behavior changes in accordance with the

收稿日期: 1995-09-25, 修改稿收到日期: 1996-06-14。

developmental stages of the tomato plant in different seasons. Under the field experimental condition, exceeded, completed and partial compensation are observed respectively, when some tomato buds, flowers and small fruits are damaged by fruitworms. Compensation coefficients are set in the model to reveal the plant's capacity of compensation.

Used as an interface, the fruitworm foraging model can link the tomato simulation model and the tomato fruitworm population dynamic model to establish a tomato-pest management system.

Key words: *Helicoverpa armigera* (Hübner), tomato, growth and development, foraging, simulation model, compensation.

农作物的生长发育计算机模拟模型的研究已成为国内外的研究热点之一。作物-害虫管理模型在国内外已有不少例子,其中有些已在生产中应用。一般地,作物-害虫管理系统必须包括3个基本成分,即作物的生长发育模型,害虫种群动态模型,害虫对作物的取食为害模型。本文于1993,1994年在上海市闵行农业科学研究所通过细致地量化地观测番茄的生长发育和棉铃虫幼虫的取食行为,建立了番茄的生长发育模型和不同世代各龄幼虫的取食模型,并用C语言编制成计算机程序。结合现有的对棉铃虫种群动态的研究结果^[1,2],在番茄生长发育过程和棉铃虫种群动态之间建立动态的定量联系,组建成大棚番茄-棉铃虫系统管理模型。

1 实验方法

1.1 大棚番茄生长发育的系统观察

1993年和1994年在上海市闵行区农业科学研究所试验田对大棚栽培春番茄和秋番茄的生长发育作全面系统的观测。供试验用大棚两个,土壤肥力一致,面积180 m²,用聚氯乙烯薄膜覆盖。供试番茄品种为强米寿×强75杂合子一代,属无限生长类型。种植密度为2.7株/m²。第一花序出现后,采用生产上最为常用的单秆法每周摘除侧芽一次,只留主茎。共留3穗果实。病虫害被控制到最低限度,所取样本均未受病虫侵害。

从出苗开始,每隔7 d取样一次,系统调查番茄的生长发育状况。为了避免取样后番茄群体密度的改变,取样从北向南进行,每次每行连根挖出2株番茄,共计24株。带回室内测量株高、叶面积、绿叶数、主茎节数、花序数、蕾花数、果实数及脱落数。叶面积由WDY500型微电子面积测量仪测定。植株洗净后,分割成根、茎、叶、蕾、花、小果、中果和大果,分别在电热烘干箱内烘干,称重。塑料大棚内的温度由自动温度周记仪记录。植株的生理龄(PT)用大于10℃的有效积温来表示。有效积温是直接由WDY500型微电子面积测量仪从温度记录纸上测得的。大棚内外的照度由IF-2型照度计测得。太阳辐射日总量采用上海宝山气象台数据。

1.2 塑料大棚内棉铃虫对番茄取食危害的观察

田间试验工作于1994年在上海市闵行区农业科学研究所试验田进行。田间管理由技术人员按常规操作,但不使用任何杀虫剂。番茄繁殖器官按自然形态和有效积温(发育起点按10℃计)划分为5个发育阶段(见表1)。

在大棚番茄棉铃虫自然种群第一,第二代卵孵高峰期,选择长势有代表性的30株番茄,每株接入初孵幼虫1头,用笼罩罩住,笼罩规格为1.4×0.8×0.8 m³。同时选择长势相仿的20株番茄笼罩不接虫作对照,每日定时记录各株上幼虫的虫龄,在植株上的位置,记录被咬食和未被咬食的繁殖器官的组成的数量。笼罩植株上的棉铃虫幼虫死亡或者连续3 d未查到虫子,则重新接入相应虫龄期的幼虫,从该虫进入下个龄期开始记录其为害,以确保被调查幼虫的数量。

表 1 番茄繁殖器官年龄组的划分
Table 1 Divisions of the ages of tomato reproductive organs

年龄组 Age Classes	蕾 Bud	花 Flower	小果 S. Fruit	中果 M. Fruit	大果 L. Fruit
生理时间(DD) Physiol. time	0~255	255.1~333	333.1~490	490.1~715	715.1~945
直径(cm) Diameters	—	—	<3.0	3.0~7.0	>7.0
平均干重(g/ind.) Aver. Dry Weight			1.26	6.06	14.83

2 结果与分析

2.1 大棚番茄生长发育的模拟

在大棚番茄害虫管理模型中, 害虫的种群动态, 防治效果, 栽培措施等因素的作用, 最终反映到生产者所关心的番茄生长发育和产量上。本文试图用目前国家基本气象台站进行观测的日辐射总量、温度作为驱动变量, 通过太阳辐射能及其影响因子的变化, 逐日模拟出番茄当日生产的净光合产物、再根据干物质的分配比例, 分配给根茎叶和蕾花果各器官; 利用有效积温来预测株高、主茎节数、花序数、蕾花果的数量及脱落数。

2.1.1 净光合产物的形成 绿色植物通过光合作用吸收光能, 合成碳水化合物。其中一部分光合产物消耗于呼吸作用(包括光呼吸、维持呼吸和生长呼吸), 剩余部分即为净光合产物, 它以干物质的形式储存在蕾花果, 根茎叶内。

番茄的同化作用, 呼吸作用是由瞬时变化的温度、日辐射、 CO_2 水平等环境条件和植物各器官的形态学, 大小和生理年龄所决定的^[1]。本模型中假设水分, 肥料适宜, CO_2 充足, 决定净光合产量 P_n 的变量有太阳辐射量 SR 、气温 T 、植株生理年龄 PT 和叶面积指数 LAI 。出苗后第 i 天番茄群体的净光合产量, 根据试验数据由下式拟合:

$$P_n(i) = [0.03254LAI(i-1) - 0.00636LAI^2(i-1)] \cdot SR(i) \cdot TR(i) \cdot T(i) - 0.01766EXP\{[PT(i) - RTT]/100\} \quad (1)$$

$$r = 0.9865^{**}$$

式中, $SR(i)$ 是第 i 天塑料大棚的光线透过率, RTT 是番茄打顶时间。

从(1)式中, 可以看出番茄的净光合产量与棚内太阳辐射总量(SR 与 TR 的乘积)和气温在其它条件不变的情况下, 呈线性关系, 但其作用依赖于叶面积指数。净光合产量与叶面积指数呈二次曲线相关, 可以推算出当叶面积指数约为 2.6 时, 对净光合产量最为有利, 叶面积指数过大, 净光合产量反而下降。番茄的日净光合作用模拟结果如图 1 所示。

2.1.2 干物质分配和各器官干重的消长 光合产物首先用于呼吸消耗, 剩余部分将在根茎叶, 蕾花果之间分配。植物生长发育的不同阶段, 侧重于不同器官的生长, 植株的生理年龄是决定干物质在各器官间分配比的重要参数。同时环境条件和栽培措施对干物质的分配也有一定的调节作用。根据试验结果制作出在上述栽培条件下不同时期净光合物的分配比, 该比例随环境条件和栽培措施可稍作变动。累加每天各器官分配到的干物质, 减去当天该器官的干物质损失量(包括脱落、摘除和采取), 即可模拟番茄各器官干物质的消长过程(如图 2 所示)。

2.1.3 形态建成 番茄植株由一系列的合轴(sympodium)所组成。第一合轴有 7~15 节, 其上着生叶子, 之后是一个花序, 以后每隔 3 片叶着生一个花序。各花序着生 5~12 朵花, 能结 3~12 个果实^[6,7]。按植株顶芽生长习性可分为有限生长类型(着生 2~4 个花序后自行封顶, 主茎不再延伸)和无限生长类型(主茎可不断伸长, 不会自动封顶)。本试验品种为无限生长类型。

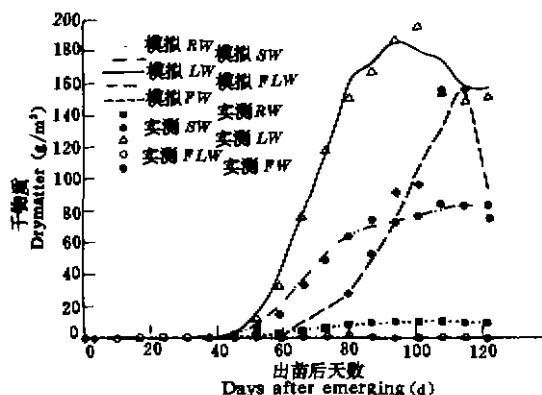
图1 番茄日净光合产量 $P_n(i)$ 模拟值与实测值的比较

Fig. 1 Comparison of simulated and measured values of the net photosynthesis per day, $P_n(i)$

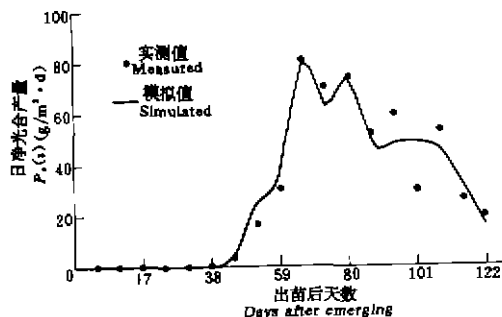


图2 番茄各器官干重动态的模拟值和实测值的比较

Fig. 2 Comparison of simulated and measured dynamics of various tomato organs dry weight

2.1.3.1 株高(PH)、主茎节数(MSN)和花序数(TN) 在生产实践中往往只留2~5穗果实,采取打顶(也称摘心、掐尖)措施,摘除顶芽。该措施是株高、主茎节数和花序数的限制因子。番茄的株高和主茎节数可以由生理年龄来预测,其关系式为:

$$PH = \begin{cases} 151.0663 / (1 + \exp(5.3647 - 0.00412PT)) & 0 < PT \leq RTT + 110 \quad r = 0.9994^{**} \\ 151.0663 / (1 + \exp(5.3647 - 0.00412(RTT + 110))) & PT > RTT + 110 \end{cases} \quad (2)$$

$$MSN = \begin{cases} 23.7699 / [1 + \exp(3.2040 - 0.00372PT)] & 0 < PT \leq RTT \quad r = 0.9984^{**} \\ 23.7699 / [1 + \exp(3.2040 - 0.00372RTT)] - 1 & PT > RTT \end{cases} \quad (3)$$

一般在打顶时摘除一心一叶,并约经110日度,番茄主茎完全长足,不再伸长,在(2)式和(3)中均已反映。根据番茄的生长特性,花序数(TN)可由主茎节数推算出来。若第一花序着生于主茎的第 T_1 节,第二花序则在 (T_1+3) 节上。所以花序数可由下式计算(供试品种在试验条件下花序始节 $T_1=12$ 节):

$$TN = (MSN - T_1) / 3 + 1 \quad (4)$$

2.1.3.2 叶子的形成和脱落叶子的衰老脱落(La)与生理时间有关:

$$La = \begin{cases} 0 & 0 < P < 407 \\ -2.8259 + 0.00695PT & P > 407 \quad (La \leq N) \quad r = 0.9202^{**} \end{cases} \quad (5)$$

在试验中,把两片子叶作为第一,第二叶,因此番茄叶片的出生数等于主茎节数加一。番茄植株上的绿叶数(GLN)等于叶子的出生数减去脱落数(L_r 为栽培管理中被摘除的植株下部叶子):

$$GLN = (MSN + 1) - La - L_r \quad (6)$$

2.1.4 产量形成 2.1.4.1 蕾的形成 蕾的总发生理与生理时间线性相关,在某一生理时间累计总蕾数(GBN)可由下式表示:

$$GBN(PT) = \begin{cases} 0 & 0 < PT \leq 870 \\ -121.1142 + 0.1391PT & 870 < PT \leq RTT \quad r = 0.9818^{**} \\ -121.1142 + 0.1391RTT & PT > RTT \end{cases} \quad (7)$$

如前所述,打顶时间(RTT)也是总蕾数的限制因子。

2.1.4.2 蕾花果的脱落 本文所指的脱落为非果实成熟引起的脱落。造成脱落的原因大致有以下几方面^[5]: ① 不良环境引起的脱落,高温和低温,干旱和涝淹,矿物质的缺乏,光照不足,氧浓度过高,土壤含盐分过高等因素都能引起植物器官的脱落。参考已有的研究结果,在模型中设定一系列由不良环境引

起的脱落情况。② 病虫害引起的脱落, 在下文中将详细介绍棉铃虫取食对番茄造成的危害。③ 碳水化合物和蛋白质有机营养不足是花果脱落的重要原因。

本文把由营养因素引起的脱落归为生理脱落。生理脱落是植株营养供应在内部各器官间平衡协调的结果, 部分器官的脱落有利于存留下来的器官发育成熟。在肥水供应基本满足的条件下, 生理年龄为 PT 的番茄植株, 蕾花的生理脱落数 $BFS(PT)$ 和果实的生理脱落数 $FtS(PT)$ 与生理年龄 PT 有如下关系:

$$BFS(PT) = \begin{cases} 0 & 0 < PT \leq 1319 \\ -3.8263 + 0.0029PT & 1319 < PT \leq RTT + 333 \quad r = 0.8015^* \\ -3.8263 + 0.0029(RTT + 333) & PT > RTT + 333 \\ 0 & 0 < PT \leq 1203 \end{cases} \quad (8)$$

$$FtS(PT) = \begin{cases} 57.2284/[1 + \exp(14.2766 - 0.0079PT)] & 1203 < PT \leq RTT + 945 \quad r = 0.9851^{**} \\ 57.2284/[1 + \exp(14.2766 - 0.0079(RTT + 945))] & PT > RTT + 945 \end{cases} \quad (9)$$

根据 1994 年的试验, 在模型中制定了不同年龄繁殖器官的脱落比例。上述生理脱落和环境脱落由以下比例在蕾花果中分配:

蕾脱落数: 花脱落数 = 58 : 42; 小果脱落数: 中果脱落数: 大果脱落数 = 83 : 17 : 0。

考虑到上述 3 种脱落因素在番茄植株上的重叠作用, 在模型中设定: 当由不良环境和病虫害引起的脱落总数小于生理脱落时, 蕾花和果的脱落总数等于生理脱落数; 当由不良环境和病虫害引起的脱落总数大于生理脱落时, 蕾花和果的脱落总数按环境脱落和病虫害脱落计算, 不再考虑生理脱落。

2.1.4.3 蕾花果的消长 假定各繁殖器官的发育速率相同, 可从蕾的总发生数, 蕾花果各年龄阶段的历期, 蕾花果的脱落及其比例, 推算出各发育阶段繁殖器官的总发生量。

$$\begin{cases} GPN(PT, 1) = GBN(PT) \\ GPN(PT, j) = GPN(PT - D_{j-1}, j-1) \times [1 - S(PT, j-1) \frac{1}{GPN(PT, j-1)}] \end{cases} \quad (10)$$

其中, $GPN(PT, j)$ 是生理时间 PT 时所出生的 j 发育阶段繁殖器官的总数, $j=1, 2, \dots, 5$, 分别代表蕾、花、小果、中果和大果; D_j 表示各发育阶段的历期(10℃以上积温); $S(PT, j)$ 是至生理时间 PT , j 发育阶段繁殖器官的脱落数(包括生理脱落、环境影响、害虫为害)。

田间某一时间某发育阶段繁殖器官的数量等于该繁殖器官的已发生总数减去它们当中的脱落数和已进入下一个发育阶段的数量。由此即可推算出番茄生理时间 PT 时的大棚内繁殖器官数量 $PN(PT, j)$ 。图 3 为番茄蕾花果消长动态的实测值和模拟值的比较。

$$PN(PT, j) = GPN(PT, j) - S(PT, j) - GPN(PT, j+1) \quad (11)$$

2.1.4.4 产量的形成 番茄的收获器官是大果。从理论上说, 番茄植株达到生理年龄 $RTT+945$ (10℃以上积温)时全部果实成熟。此时每公顷的总大果数乘以平均单果重即为预测总产量:

$$\text{总产量}(\text{kg}/\text{hm}^2) = 1850PN[RTT + 945], 5] \quad (12)$$

供试品种平均成熟单果重取值为 185 g。

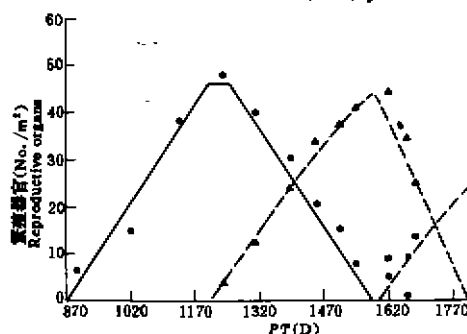


图 3 番茄蕾花果消长动态的实测值和模拟值的比较

Fig. 3 Comparison of simulated and measured dynamics of tomato reproductive organs' numbers

2.2 大棚番茄上棉铃虫取食危害的研究

棉铃虫是番茄上的重要害虫,棉铃虫以幼虫蛀食蕾、花和果实,也有少量取食嫩茎、叶和幼芽。蕾花被取食后往往脱落,果实被取食后脱落或腐烂。为了把上述番茄生长发育模型和棉铃虫的种群动态模型偶联起来,就要掌握棉铃虫在番茄上的取食行为,才能确定棉铃虫种群对番茄生长发育和产量形成的危害程度。

根据 1994 年对第一、第二代棉铃虫在番茄上取食行为的定量观察所了解的这两个世代棉铃虫幼虫取食番茄繁殖器官的结构和数量,笔者建立了棉铃虫取食为害模型。针对番茄被棉铃虫危害后有较强的补偿能力,在模型中首次设置了补偿系数(CE),以反映番茄实际产量损失。

2.2.1 第一代、第二代棉铃虫幼虫对番茄繁殖器官的取食结构 上海地区第一代棉铃虫的盛卵期在 5 月上旬左右,幼虫盛发期在 5 月中旬到 6 月上旬。这期间大棚春番茄进入生殖生长阶段,番茄繁殖器官从蕾

表 2 第一代、第二代棉铃虫各龄幼虫平均取食番茄繁殖器官的结构和数量(括号内为取食后的脱落量)

		Table 2 The foraging structures of 1st and 2nd generation fruitworms on tomato reproductive organs (Numbers in brackets indicate the shed number after being eaten, 1994, Beiqiao, Shanghai)					
繁殖器官 Rep. org.		蕾 Bud	花 Flower	小果 S. Fruit	中果 M. Fruit	大果 L. Fruit	Σ
虫 龄 Instars	第一代 1st gen.	0.4815 (0.2185)	0.2704 (0.0326)	0.0534 (0)	—	—	0.9053 (0.2511)
	第二代 2nd gen.	—	—	0.1406 (0)	0.6525 (0)	0	0.7931 (0)
	第一代 1st gen.	0.3077 (0.1675)	1.0384 (0.6153)	0.5001 (0)	—	—	1.8462 (0.7828)
	第二代 2nd gen.	—	—	0	0.8823 (0.1583)	0.1765 (0)	1.0588 (0.1583)
	第一代 1st gen.	0.1026 (0.0883)	1.5128 (0.7560)	0.5641 (0.1283)	0.1283 (0)	—	2.3078 (0.9726)
	第二代 2nd gen.	—	—	0	0.7282 (0.2147)	0.0742 (0)	0.7524 (0.2147)
	第一代 1st gen.	0.0933 (0.0825)	0.8750 (0.4688)	0.6875 (0.2875)	0.1875 (0)	—	1.8433 (0.8388)
	第二代 2nd gen.	—	—	0	0.4210 (0.2353)	0.3684 (0.0549)	0.7894 (0.2902)
	第一代 1st gen.	0	0.2581 (0.2203)	0.4839 (0.3235)	1.1613 (0.4258)	0.1613 (0.0671)	2.0646 (1.6406)
	第二代 2nd gen.	—	—	0	0.4210 (0.3205)	0.2105 (0.1879)	0.6315 (0.5084)
	第一代 1st gen.	0	0.0476 (0.0476)	0.8571 (0.6952)	1.7619 (0.8288)	0.0476 (0.0476)	2.7142 (1.5716)
	第二代 2nd gen.	—	—	0	0.6190 (0.5214)	0.8095 (0.7871)	1.4285 (1.3085)
Σ	第一代 1st gen.	0.9851 (0.5568)	4.1023 (2.1406)	3.1461 (1.4645)	3.239 (1.2546)	0.2089 (0.1147)	11.6814 (5.5312)
	第二代 2nd gen.	—	—	0.1406 (0)	3.7240 (1.4502)	1.6391 (1.0799)	5.5037 (2.5301)

花向果实发育。第二代棉铃虫幼虫在 6 月下旬,7 月上旬为害,此时番茄已经打顶,基本上没有蕾花,繁殖器官以中果和大果为主。

表 2 列出第一代和第二代各龄幼虫平均每头取食的番茄繁殖器官的结构和数量。第一代棉铃虫完成

6个虫龄的发育, 平均每头幼虫咬食蕾花果总数 11.68 个, 脱落 5.53 个, 占 47.3%。随着虫龄的增加, 番茄蕾花果被取食后的脱落率也随之增大, 表明幼虫取食的平均损伤程度随虫龄的增加而增大。第二代棉铃虫平均蛀食 5.5 个繁殖器官, 其中脱落 2.5 个, 占 46%。除 2 龄和 6 龄外, 其它各龄的取食量不足一个繁殖器官。虽然第二代棉铃虫平均蛀食数较少, 但因其取食的是中果和大果, 植物的补偿作用已不明显, 经济危害远比第一代要大。

2.2.2 番茄受棉铃虫为害后的补偿作用 植物在遭受侵害后具有补偿能力已被大量的研究所证实^[7]。番茄有较强的补偿能力, 去除早期果实, 每株总果实数增加^[9], 尤其是叶、花、受到为害后, 其补偿能力相当强, 甚至有超补偿能力^[9], 因此番茄的损失量应等于番茄被取食量减去被取食后的补偿量, 若补偿量超过被取食量, 即为超补偿, 番茄还将因此而增产。补偿量来源于新蕾的增加和脱落率的降低。图 4 为番茄蕾、花、小果的被取食数与植株补偿数的比较。图中的补偿量是通过接合株与对照株的比较得到的。

从图中可看出, 蕾的补偿数超过了被取食数; 花的补偿能力比蕾小些, 但基本上达到完全补偿; 小果被棉铃虫取食后也能部分补偿。因补偿作用滞后于棉铃虫的取食行为, 在模型中假定

第 i 天蕾的补偿量是由于 5 d 前的被取食量引起的。把第 i 天的补偿总量除以 5 d 前的蕾被取食总量, 得到一组数值, 称之为蕾补偿系数 $CE_{lar}(i)$ 。蕾补偿系数表示植物生长某阶段蕾被取食后的补偿能力。在模型中假定第 i 天花和小果的补偿量分别由 4 d 前和 15 d 的被取食量引起的, 由此也可得到花的补偿系数 $CE_{fm}(i)$ 和小果的补偿系数 $CE_{fr}(i)$ 。

中果, 大果以及被第二代棉铃虫为害的繁殖器官, 补偿作用不明显, 其补偿系数在模型中设为零。

2.2.3 番茄繁殖器官的损失模型 根据幼虫不同世代取食蕾花果的结果和数量, 结合棉铃虫种群动态, 可以得到棉铃虫种群在大棚番茄田内的取食模型。该模型用一矩阵形式表示:

$$\begin{bmatrix} EAT(t+1, 1) \\ EAT(t+1, 2) \\ \dots \\ EAT(t-1, 5) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A_{11}^{(1)} & A_{21}^{(1)} & \dots & A_{51}^{(1)} \\ A_{12}^{(1)} & A_{22}^{(1)} & \dots & A_{52}^{(1)} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ A_{15}^{(1)} & A_{25}^{(1)} & \dots & A_{55}^{(1)} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} LAR(t, 1) \\ LAR(t, 2) \\ \dots \\ LAR(t, 6) \end{bmatrix} \quad (13)$$

其中 $(LAR(t, 1), LAR(t, 2), \dots, LAR(t, 6))^T$ 表示 t 时间田间调查到的各龄幼虫的数量, 其发展过程由棉铃虫种群动态模型给出^[1]; $(EAT(t+1, 1), EAT(t+1, 2), \dots, EAT(t+1, 5))^T$ 为其消耗掉的各发育阶段繁殖器官的数量; $(A_{ij}^{(1)})(i=1, 2, \dots, 6; j=1, 2, \dots, 5; I=1, 2)$ 为不同世代各龄幼虫取食不同发育阶段的繁殖器官的数量结构矩阵。

在模型中设定被取食过的繁殖器官为无效繁殖器官。番茄蕾花果的总损失量 (DAM) 为被取食量减去补偿量。因此到 t 时间为止的各发育阶段繁殖器官的总损失量为:

$$DAM(t, j) = \sum_{i=1}^t EAT(i, j) - \sum_{i=1}^{t-n_j} EAT(i-n_j, j) \cdot CE_j(t) \quad (14)$$

其中 $j=1, 2, \dots, 5$, 为番茄繁殖器官的各发育阶段; n_j 是繁殖器官补偿作用的滞后时间。

2.2.4 棉铃虫种群动态偶联 t 时间田间各龄幼虫的数量由棉铃虫种群动态模型给出。在模型中采用翟连荣等^[1]通过时变延迟过程建立的棉铃虫种群动态模型。因寄主植物对棉铃虫生理代谢有一定的影响^[12], 有关参数稍作校正。棉铃虫各世代各发育阶段的死亡率采用吴子江等^[1]棉铃虫自然种群生命表数

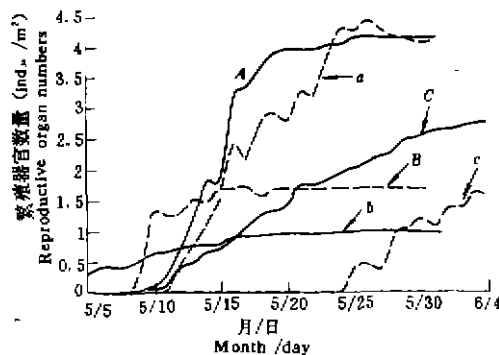


图 4 番茄繁殖器官被取食量和补偿量的比较

Fig. 4 Comparison the numbers of eaten and compensated tomato reproduced organs

A、B、C 分别为蕾、花、小果的被取食量

a、b、c 分别为蕾、花、小果的补偿量。

据。假设在各发育阶段中死亡率均匀分布。

棉铃虫种群动态模型与番茄生长发育模型同步运转,把番茄繁殖器官的损失模型作为接口子模型,即组建成番茄-棉铃虫管理系统模型的核心部分。

3 讨论

番茄生长发育模型以番茄的生物学特性为依据,动态地模拟了番茄的生长发育过程,特别注重于植株体内各器官发育的内在联系和外界环境对它们的影响。通过 1995 年在上海郊区春番茄生产上的验证,证明它用于模拟番茄生长发育和产量形成基本上是可行的(验证结果和参数灵敏度分析将另行整理成文)。模型还可以扩充改进,提高精确度,增加新功能。

番茄的蕾、花、小果受棉铃虫为害,有很强的补偿能力。植物繁殖器官部分损失后的补偿作用是一个完整的、连续的过程^[7]。在一定现有资料数量的条件下,增加更多的状态变量和参数,对改进模型的精确性不但没有作用,相反却增加模型不可解释的不确定性^[11],在模型中采取被损害什么器官就补偿什么器官的办法,忽略中间过程,使模型更加直观、易于处理。

番茄生长发育是一个复杂的过程,模型中还有许多因素尚欠考虑,有待于进一步地深入和改进。大棚是一个半封闭系统,空气的交换相对较慢,因此 CO₂ 浓度常常成为光合速率的限制因子^[5]。对于物质在各器官间的分配比,由作物年龄、外界环境条件、栽培措施等引起分配比的变化,本文未能详尽描述,本模型尚有地区和品种的局限性。此外,本文的番茄损失模型只能反映低虫口密度下的损失情况,但在虫口密度较高的情况下,棉铃虫之间的相互干扰和补偿能力在多大限度内与被取食量呈正相关,本文还未作界定。土壤肥力等环境因素对补偿力也有很大的影响^[7, 4, 12],需要进一步探讨。

参 考 文 献

- 1 翟连荣,李典谟. 时变延迟过程与棉铃虫种群动态的建模. 见:陈其焕等编,棉花病虫害综合防治及研究进展. 北京:中国农业科技出版社,1990. 305~308
- 2 吴子江,薛智华,张 治. 棉铃虫自然种群生命表的研究及其应用. 生态学报,1993,13(2):185~193
- 3 Hurd R G, and Thornley J H M. An analysis of the growth of young tomato plants in water culture at different light integrals and CO₂ concentrations. 1. Physiological aspects. *Ann. Bot.*, 1974, 38: 375~388
- 4 江苏农学院主编. 植物生理学. 北京:农业出版社,1986
- 5 吴耕民. 中国蔬菜栽培学. 北京:科学出版社,1957
- 6 Atherton J G *et al.* Flowering. In: *The tomato crop* (Eds. Atherton J G *et al.*). Chapman and Hall, 1986, 167~200
- 7 盛承发. 对于棉花早期蕾损失的补偿作用分析. 生态学报,1988,8(2):97~103
- 8 Wurneck A E. Effects of correlation between vegetative and reproductive functions in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Plant Physiol.*, 1926, 1: 3~56
- 9 北方菜区棉铃虫研究郑州协作组. 番茄田棉铃虫生态特性,经济阈值及防治决策的研究. II. 蛀果害虫经济阈值通用模式的探讨. 河南农业大学学报,1985,19(2):120~123
- 10 谭维嘉等. 寄主植物对棉铃虫生理代谢的影响. 植物保护学报,1993,20(2):155~161
- 11 Jørgensen S E. *Fundamentals of ecological modeling*. New York: Elsevier, 1986
- 12 Malik M N A *et al.* Effects of flower bud removal and nitrogen supply on growth and development of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Aust. J. Plant Physiol.* 1981, 8: 285~291