

斜纹夜蛾杆状病毒流行病模拟模型研究^{*}

张文军 庞义 齐艳红 陈其津

(中山大学生物防治国家重点实验室, 广州 510275)

摘 要 根据斜纹夜蛾生物生态学及其杆状病毒病流行的一般规律,建立了斜纹夜蛾杆状病毒流行病的微分方程模拟模型,模拟系统由 18 个微分方程组成,可以模拟易感的和染病的 1~6 龄幼虫、蛹、成虫、卵的种群动态.模拟模型包含 4 个分室,即易感种群过程、染病种群过程、病毒在作物上的积累过程、易感种群和染病种群的相互转化过程.系统中纳入了作物生长对病毒数量的稀释效应,以及病毒数量的自然衰减作用.模型参数须由试验测定得到,给出了杆状病毒病的有关试验参数.

关键词 斜纹夜蛾,杆状病毒,流行病,模拟模型

分类号 Q 965.8

斜纹夜蛾 (*Spodoptera litura* F.) 是严重威胁蔬菜生产的杂食性作物大害虫,是我国十大经济害虫之一,近年来,由于抗药性不断增大诸原因,斜纹夜蛾在我省的发生面积已超过了 26.67 万 hm^2 ,为害也愈来愈重.施用杆状病毒杀虫剂无污染,无公害,可诱发害虫流行病,持续地传播流行和控制害虫为害,是有效防治斜纹夜蛾的新型手段.

关于害虫流行病,国外已有诸多研究,探明了不少规律,近年来发现解析式方法难于预测复杂多变的流行病动态,开始应用系统模拟研究疾病流行^[1,2],苜蓿叶象甲—虫疫霉及葱地种蝇—蝇虫霉系统模型的应用,在减少化学农药用量的同时,提高了防治效果^[1].从而表明,对错综复杂的流行病系统,只有应用先进的模拟方法,建立流行病模拟模型,才能探明流行机理,制订最优的病原施用策略.本研究将建立斜纹夜蛾杆状病毒的流行病模拟模型,并给出模型参数的获取方法及有关数据,为进一步研究提供基础.

1 模拟模型

斜纹夜蛾共有 9 种虫态 (龄): 卵, 1~6 龄幼虫、蛹, 以及成虫, 各虫态 (龄) 均可携带病毒. 1~6 龄染病幼虫死亡后往往破裂分解, 病毒体液污染作物叶面, 通过易感幼虫取食叶片传播疾病, 部分染病幼虫死亡后掉落地面^[1]. 根据种群动态与疾病流行的一般规律, 构建斜纹夜蛾杆状病毒流行病系统的流程图如图 1 所示.

1.1 幼虫模型

1.1.1 易感幼虫模型 首先, 设 $x_i, i=1, 2, \dots, 18$, 分别为单株的 1~6 龄易感幼虫、蛹、成

^{*} 广东省自然科学基金 (960057) 资助项目

收稿日期: 1996-11-11 张文军, 男, 32 岁, 副教授

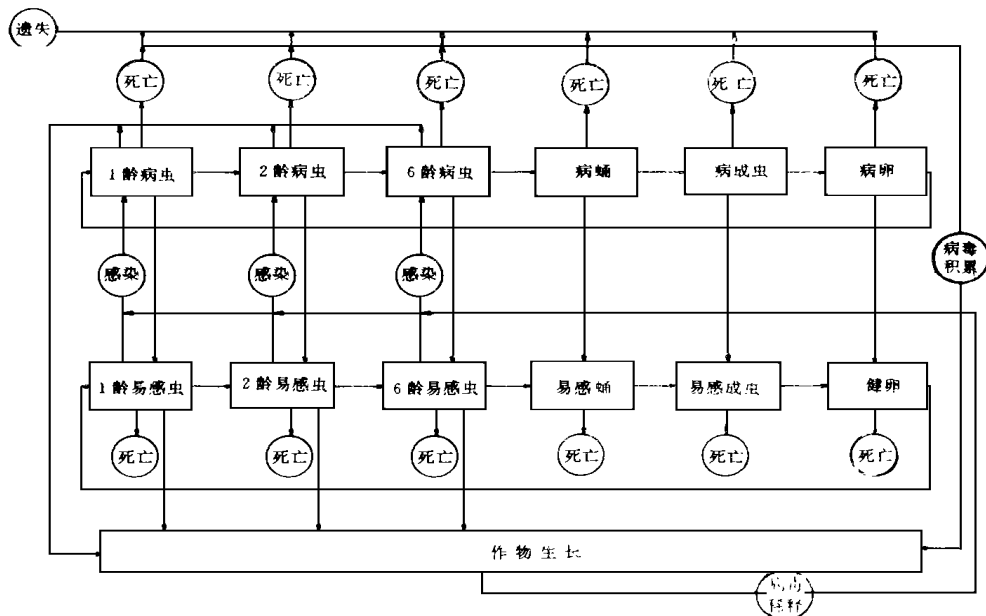


图 1 斜纹夜蛾杆状病毒流行病系统的流程图

Fig. 1 Flow diagram of SLNPV epizootic disease

虫、卵,以及 1~6 龄染病幼虫、蛹、成虫、卵的数量。 t 为时间 (d)。 $P_i, i = 1, 2, \dots, 6$, 为 i 龄染病幼虫的死亡速率。 T 为病毒掉落地面的比率。在 t 时刻,作物的单株叶面积为 $y(x, t)$, 单株叶面积受幼虫取食的影响, $x = (x_1, \dots, x_6, x_{10}, \dots, x_{15})$ 。

叶面上的病毒在阳光等因素的作用下不断衰减, 衰减过程符合指数方程 (待发表)。设 $t = 0$ 时, 单株病毒量为 E , 病毒的自然衰减速率是 r , 则 t 时刻单位叶面积原有的病毒数量为

$$q'(x, t) = E e^{-rt} / y(x, t) \quad (1)$$

已知各龄染病幼虫死亡时的单头带毒量是 $V_i, i = 1, 2, \dots, 6$ 。则当 $t > 0$ 时, 由染病幼虫死亡造成的单位叶面积的病毒数量成为

$$q''(x, t) = (1 - T) \sum_{i=10}^{15} \int_0^t p_{i-9} x_i(t-f) V_{i-9} e^{-rf} df / y(x, t) \quad (2)$$

从而, t 时刻单位叶面积的病毒数量是 $q'(x, t) + q''(x, t)$, 即

$$q(x, t) = E e^{-rt} / y(x, t) + (1 - T) \sum_{i=10}^{15} \int_0^t p_{i-9} x_i(t-z) V_{i-9} e^{-rz} dz / y(x, t) \quad (3)$$

设病毒对 i 龄易感幼虫的侵染概率是 $g_i, i = 1, 2, \dots, 6$ 。 i 龄易感幼虫的单头日取食叶面积为 $h_i, i = 1, 2, \dots, 6$ 。则对 i 龄易感幼虫, t 时刻的单株染病数为

$$P_i(x, t) = g_i h_i x_i q(x, t) \quad (i = 1, 2, \dots, 6) \quad (4)$$

式中, 若 $g_i h_i q(x, t) > 1$, 则令 $g_i h_i q(x, t) = 1$ 。

根据图 1 及 (4) 式, 建立 1 龄易感幼虫模型如下

$$\frac{dx_1}{dt} = a_1 x_9 - (b_1 + e_1) x_1 + r_1 x_{10} - g_1 h_1 x_1 (E e^{-rt} + (1 - T) \sum_{i=10}^{15} \int_0^t p_{i-9} x_i(t-f) V_{i-9} e^{-rf} df) / y(x, t) \quad (5)$$

式中, a_1, r_1, b_1, e_1 分别为健卵孵化速率, 1龄病虫康复速率, 1龄易感幼虫死亡速率, 1龄易感幼虫化为 2龄易感幼虫的速率.

同样, 可建立 i 龄易感幼虫的模型

$$\frac{dx_i}{dt} = e_{i-1}x_{i-1} - (b_i + e_i)x_i + r_i x_{i-9} - g_i h_i x_i (E e^{-rt} + (1 - T) \sum_{j=10}^{15} \int_0^t p_{j-9} x_j (t-f) V_{j-9} e^{-rf} df) / y(x, t) \quad (i = 2, 3, 4, 5, 6) \quad (6)$$

式中, e_i, r_i, b_i 分别为 i 龄易感幼虫化为 $i+1$ 龄易感幼虫的速率, i 龄病虫康复速率, i 龄易感幼虫死亡速率. 这里, e_6 为 6 龄易感幼虫的化蛹速率.

1.1.2 染病幼虫模型 依据图 1 及 (4) 式, 可建立 1 龄染病幼虫模型为

$$\frac{dx_{10}}{dt} = k_1 x_{18} - (r_1 + p_1 + q_1)x_{10} + g_1 h_1 x_1 (E e^{-rt} + (1 - T) \sum_{i=10}^{15} \int_0^t p_{i-9} x_i (t-f) V_{i-9} e^{-rf} df) / y(x, t) \quad (7)$$

式中, k_1, r_1, q_1 分别为病卵孵化速率, 1龄病虫康复速率, 1龄病虫化为 2龄病虫的速率.

同理, 得到 $i-9$ 龄染病幼虫模型

$$\frac{dx_i}{dt} = q_{i-10} x_{i-1} - (r_{i-9} + p_{i-9} + q_{i-9})x_i + g_{i-9} h_{i-9} x_{i-9} (E e^{-rt} + (1 - T) \sum_{j=10}^{15} \int_0^t p_{j-9} x_j (t-f) \cdot V_{j-9} e^{-rf} df) / y(x, t) \quad (i = 11 \sim 15) \quad (8)$$

式中, q_{i-9}, r_{i-9} 分别为 $i-9$ 龄病虫化为 $i-8$ 龄病虫的速率, $i-9$ 龄病虫康复速率, 这里, q_6 为 6 龄病虫的化蛹速率.

1.2 蛹模型

对易感蛹和病蛹, 模型构建为

$$\frac{dx_7}{dt} = e_6 x_7 - (b_7 + e_7)x_7 + r_7 x_{16}, \quad \frac{dx_{16}}{dt} = q_6 x_{15} - (p_7 + q_7 + r_7)x_{16} \quad (9)$$

式中, b_7, e_7, r_7 分别为易感蛹死亡速率, 易感蛹羽化速率, 病蛹康复速率; p_7, q_7 分别是病蛹死亡速率, 病蛹羽化速率.

1.3 成虫模型

对易感成虫和病成虫, 模型分别如下

$$\frac{dx_8}{dt} = e_7 x_7 + r_8 x_{17} - (w_1 + b_8)x_8 + R_1, \quad \frac{dx_{17}}{dt} = q_7 x_{16} - (w_2 + r_8 + p_8)x_{17} + R_2 \quad (10)$$

式中, b_8, r_8, R_1, w_1 分别为易感成虫死亡速率, 病成虫康复速率, 易感成虫迁入量, 易感成虫迁出速率; p_8, R_2, w_2 , 分别为病成虫死亡速率, 病成虫迁入量, 病成虫迁出速率.

1.4 卵模型

经构建, 健卵和病卵模型分别为

$$\frac{dx_9}{dt} = e_8 U_1 x_8 - (b_9 + a_1)x_9 + q_9 U_2 x_{17} + r_9 x_{18}, \quad \frac{dx_{18}}{dt} = q_8 U_2 x_{17} - (p_9 + k_1 + r_9)x_{18} \quad (11)$$

式中, e_8, b_9, r_9, U_1 分别为易感成虫的产卵速率, 健卵死亡速率, 病卵康复速率, 易感成虫雌性比例; q_8, p_9, U_2, q_9 分别为病成虫的产病卵速率, 病卵死亡速率, 病成虫雌性比例, 病成虫的产健卵速率.

将 (5) ~ (11) 式联合,即得斜纹夜蛾杆状病毒流行病的微分方程模拟模型,其中,单株叶面积 $y(x,t)$ 可由实测,或由作物生长发育模型给出(待发表)。

2 模型的参数获取

据研究,斜纹夜蛾杆状病毒共有 2 种: 颗粒体病毒 (PLGV) 和核型多角体病毒 (PLNPV),其中,作者测定了核型多角体病毒病的多种参数,在此列出具体数值。

2.1 虫龄(态)间转化速率

虫龄(态)间的转化速率由如下模型给出

$$R = \frac{k}{1 + e^{\frac{r}{T - T_0}}} (1 - e^{-\frac{T - T_L}{8}}) (1 - e^{-\frac{T_H - T}{W}}) \tag{12}$$

式中, T 为温度 ($^{\circ}\text{C}$), R 为虫龄(态)间转化速率,即分别是 $a_1, e_1 - e_7, q_1 - q_6; k, r^1, T_0, T_L, W, T_H$ 为参数。据测定(待发表),易感种群和染病种群对应 (12) 的参数值见表 1 所示。

表 1 斜纹夜蛾虫龄(态)间转化速率对应于 (12) 式的参数
Tab. 1 Parameter values of transition velocity corresponding to eq. (12)

种群	速率	K	r^1	T_0	T_L	W	T_H
易感	a_1	1. 361 4	0. 130 3	35. 108 1	12 081 1	5. 231 4	39. 398 9
	e_1	7. 390 2	0. 144 6	32. 062 4	14 614 7	6. 821 8	40. 285 3
	e_2	3. 298 8	0. 118 6	32. 461 7	10 314 5	6. 828 8	40. 886 4
	e_3	3. 661 4	0. 141 3	33. 228 1	7. 218 6	6. 811 4	41. 961 4
	e_4	2. 661 4	0. 130 3	33. 058 1	7. 081 1	5. 448 9	40. 111 4
	e_5	1. 511 4	0. 122 3	36. 328 1	4. 788 6	7. 361 4	42. 761 4
	e_6	0. 863 5	0. 098 6	34. 466 1	4. 766 6	7. 669 4	42. 899 4
染病	e_7	0. 618 5	0. 167 6	36. 589 4	11. 699 4	4. 906 6	39. 426 1
	q_1	2. 922 0	0. 072 0	32. 849 2	18 785 0	6. 764 0	40. 463 0
	q_2	2. 914 1	0. 080 8	33. 480 8	16 286 1	6. 379 3	40. 549 1
	q_3	2. 499 0	0. 139 1	34. 222 1	14 191 0	6. 523 2	41. 695 0
	q_4	1. 935 9	0. 078 0	31. 754 5	10 865 5	7. 676 5	41. 747 5
	q_5	4. 091 4	0. 112 3	40. 707 1	8. 386 9	8. 440 3	46. 956 6
	q_6	6. 309 5	0. 184 2	41. 203 6	7. 032 8	8. 484 3	49. 227 9

转化速率单位: d^{-1}

2.2 死亡速率

根据测定,易感种群各虫龄(态)的死亡速率有如下关系

$$R = a + bT \tag{13}$$

式中, T 为温度 ($^{\circ}\text{C}$), R 为死亡速率 ($b_1 - b_9$),各虫龄(态)对应 (13) 式的参数值见表 2。

表 2 斜纹夜蛾易感虫龄(态)死亡速率对应 (13) 式的参数
Tab. 2 Parameter values of dying velocity corresponding to eq. (13)

项目	b_1	b_2	b_3	b_4	b_5	b_6	b_7	b_8	b_9
a	- 0. 053 4	- 0. 069 5	- 0. 075 9	- 0. 092 2	- 0. 129 9	- 0. 218 9	0. 050 4	- 0. 310 6	0. 354 3
b	0. 002 9	0. 003 7	0. 003 9	0. 004 5	0. 006 1	0. 009 7	- 0. 001 5	0. 015 9	- 0. 005 9

死亡速率单位: d^{-1}

对染病幼虫,各虫龄死亡速率有如下关系

$$R = a + bT + CT^2 \tag{14}$$

式中, T 为温度 ($^{\circ}\text{C}$), R 为死亡速率, ($p_1 - p_6$), 各龄染病幼虫 (14) 式参数测定值见表 3.

表 3 斜纹夜蛾各龄染病幼虫死亡速率对应 (14) 式的参数

Tab. 3 Parameter values of dying velocity corresponding to eq. (14)

项目	p_1	p_2	p_3	p_4	p_5	p_6
a	0.224 8	0.136 8	0.235 2	- 0.050 9	0.100 9	- 0.703 9
b	- 0.013 8	- 0.008 2	- 0.015 5	0.003 8	- 0.007 7	0.049 4
c	0.000 3	0.000 3	0.000 4	0.000 4	0.000 2	- 0.000 7

死亡速率单位: d^{-1}

2.3 侵染概率

据研究,侵染概率 (g) 与温度 $T(^{\circ}\text{C})$ 呈如下关系^[3]

$$g = 1/(a + bT) \tag{15}$$

式中, g 分别是 $g_1 - g_6$, 对各龄幼虫, a, b 的测定值见表 4 所示.

表 4 斜纹夜蛾 NPV 对各龄幼虫的侵染概率参数

Tab. 4 Parameter values of infection possibility corresponding to eq. (15)

项目	g_1	g_2	g_3	g_4	g_5	g_6
a	- 642 498.36	- 584 019.62	- 525 540.62	- 467 062.14	- 408 583.40	- 350 104.66
b	25 027.85	25 027.85	25 027.85	25 027.85	25 027.85	25 027.85

侵染概率单位: 头虫 / PIB

2.4 取食量

各龄易感幼虫日取食量 $P(\text{cm}^2)$ 与温度 ($^{\circ}\text{C}$) 呈下列关系 (待发表).

$$p = a + bT + CT^2 \tag{16}$$

式中, P 分别为 $h_1 - h_6$, 测定值见表 5.

表 5 斜纹夜蛾各龄易感幼虫日取食量对应 (16) 式的参数

Tab. 5 Parameter values of daily feeding amount corresponding to eq. (16)

项目	h_1	h_2	h_3	h_4	h_5	h_6
a	0.00 023	0.00 269	0.00 646	- 0.00 186	0.09 852	- 0.49 858
b	0.000 016	- 0.00 018	- 0.00 045	0.00 039	- 0.00 507	0.03 549
c	2.77×10^{-7}	3.26×10^{-6}	8.29×10^{-6}	$- 6.64 \times 10^{-6}$	8.02×10^{-5}	5.47×10^{-4}

日取食量单位: cm^2 叶片 / 头 · 日

2.5 其它参数

参数 T 由田间调查估计, E 为初值之一, 须通过田间检测获取. 根据不同的试验来源分析 (待发表), 可取 $r = 0.267 2$ 对雌性比例 U_1 据测定, 可取 $U_1 = 0.75$, U_2 与 U_1 有所不同, 但在一般情况下, TB 可近似地认为 $U_2 = U_1 = 0.75$. 有关各龄病虫的康复速率 $r_1 - r_9$, 有待进一步试验测定, 但昆虫病毒属系统性侵染病原, 虫体带毒后, 通常康复率很低, 故可粗略地设定 $r_i = 0, i = 1, 2, \dots, 9$. 参数 R_1 和 R_2 须由模拟当前斜纹夜蛾发生情况估计, 方法有 2 种, 一

是根据实测设定为恒定值,二是设为变化值,如当各地块流行病发生情况类似时,设定迁入量与迁出量相同.其余所有参数 $q_7 - q_9, p_7 - p_9, W_1, W_2, v_1 - v_6$,等,均有待进一步测定.

3 讨 论

杆状病毒衰减速率 r 主要受日光强度的影响,因此,可通过试验测定将 r 表示为日光强度的函数,从而可分析日光条件对流行病发生发展的影响.

在本模拟系统中,未直接纳入土壤病毒向作物叶面的传播过程,但是显而易见,通过在 (3) 式中继续追加初值项,就可反映这种过程,同理,病毒杀虫剂的施用也能通过这种方法得到处理.从而,可用本模拟系统分析病毒施用对流行病的影响,进而确定病毒杀虫剂的合理施用策略.一俟有关参数得到测定后,即可开展这方面工作.

参 考 文 献

- 1 Fuxa J R, Tanada Y. 昆虫疾病流行学(王丽英译).北京:北京农业大学出版社,1992. 33~ 56
- 2 Onstad D W, Carruthers R L. Epizootiological models of insect diseases. Ann Rev Entomol, 1990. 35
- 3 张文军,古德祥. SIN PV 对斜纹夜蛾幼虫的侵染阈值.中山大学学报(自然科学版),1996,35(3): 18

Simulation Model for Epizootic Disease of *Spodoptera litura* F. Baculovirus

Zhang Wenjun^{*} Pang Yi Qi Yanhong Chen Qijin

Abstract According to the general principles of insect population ecology and insect virus disease, the simulation model for epizootic disease of *Spodoptera litura* F. baculovirus was developed. The model was made up of 18 differential equations, and can simulate the population dynamics of non-infected and infected *S. litura* including 1st - 6th instar larva, pupa, adult, and egg. The model included 4 compartments, i. e., non - infected population dynamics, infected population dynamics, cumulative dynamics of virus on the leaves, and transformation between non - infected and infected population. The dilution of crop growth on virus population, and natural decay of virus in the field were also included in the model. The values of the model parameters for nuclear polyhedrosis virus disease of *S. litura* were tested and given.

Keywords *Spodoptera litura* F., baculovirus, epizootic disease, simulation model

^{*} State Key Laboratory for Biological Control, Zhongshan University, Guangzhou 510275