Gewasoecologie in relatie tot Gewasbescherming

M. Hoogerkamp & R. Rabbinge (red.)

W. van der Werf en W.A.H. Rossing :

Populatiedynamica en modelbouw in relatie tot beheersing van ziekten en plagen.

CABO Wageningen 1990

4 Populatiedynamica en modelbouw in relatie tot beheersing van ziekten en plagen

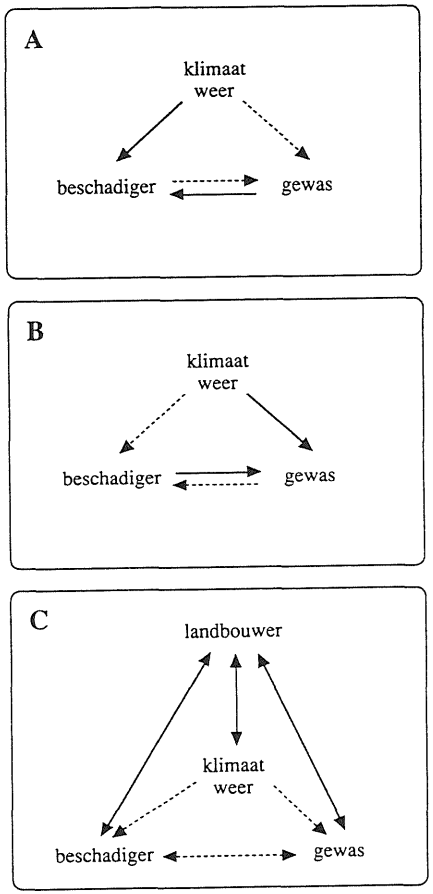
W. van der Werf en W.A.H. Rossing,
Landbouwuniversiteit, vakgroep Theoretische Produktie-ecologie

Samenvatting

De studie van de populatiedynamica van gewasbeschadigers, zoals insekten en schimmels, heeft tot doel inzichten en kwantitatieve modellen te ontwikkelen die de boer houvast bieden bij het nemen van teelt en bestrijdingsbeslissingen. In dit stuk wordt aan de hand van twee voorbeelden, graanluizen en bietevergelingsvirussen, aangegeven op welke wijze populatiedynamische inzichten worden verworven door een combinatie van experimenteel en modelonderzoek. Twee typen modellen worden onderscheiden: (1) verklarende modellen, welke de onderzoeker helpen meer inzicht te krijgen in het systeem gewas-beschadiger-natuurlijke vijand-weer waarmee hij werkt, en (2) voorspellende modellen, welke in het kader van geleide bestrijding het toekomstige aantalsverloop van een beschadigerpopulatie en de te verwachten schade berekenen, uitgaande van waarnemingen in het veld. De aangehaalde voorbeelden illustreren de grote invloed die het gewasstadium heeft op de populatiedynamica van beschadigers. Verder blijkt dat natuurlijke vijanden onder bepaalde voorwaarden beschadigerpopulaties aanmerkelijk kunnen reduceren en zo schade voorkomen.

4.1 Inleiding

Aantallen van organismen fluctueren in tijd en ruimte. De discipline die deze fluctuaties bestudeert noemt men populatiedynamica of populatie-ecologie. Fytopathologen gebruiken de term epidemiologie. In deze bijdrage richten we de aandacht op de populatiedynamica van beschadigers in de landbouw, organismen die het gewas als voedselbron gebruiken en daardoor schade veroorzaken: insekten, aaltjes, schimmels, bacteriën en virussen. De populatie-ecologie van onkruiden, welke een competitieve relatie met het gewas onderhouden, wordt besproken in Hoofdstuk 5. Als tijdschaal bij de studie van de populatiedynamica van deze organismen kiezen we het groeiseizoen, te beginnen bij zaai of poten, en eindigend bij oogst van het gewas. Als ruimteschaal kiezen we het perceel. De langjarige dynamiek van beschadigers, welke bepalend is voor strategische teeltbeslissingen, blijft dus buiten beschouwing.



Figuur 4.1 De ziektedriehoek met nadruk op (A) de populatiedynamica van de schadeverwekker, (B) beschadiging en schade en (C) gewasbescherming.

De aandacht voor de populatiedynamica in deze bijdrage staat in het teken van de beheersing van ziekten en plagen in gewassen. De ziektedriehoek (Figuur 4.1) geeft schematisch de relaties weer die hierbij een rol spelen. Weer en gewas beïnvloeden de populatie beschadigers (Figuur 4.1A), waardoor fluctuaties in tijd en ruimte optreden. Aspecten van het weer die hierbij van belang zijn, zijn bv. temperatuur en luchtvochtigheid. Het gewas beïnvloedt de populatie beschadigers door de structuur, het microklimaat en de kwaliteit als voedingsbron. In Figuur 4.1B is de situatie weergegeven waarin het gewas centraal staat en het weer en de populatie beschadigers als gegeven worden beschouwd bij het bestuderen van schade. Deze benadering wordt gevolgd in Hoofdstuk 3. In Figuur 4.1C is "in de derde dimensie" aangegeven dat beslissingen van de teler effecten kunnen hebben op zowel het gewas als op de populatie beschadigers en dat deze beslissingen beïnvloed worden door de toestand van het gewas en de beschadigerpopulatie.

De bescherming van gewassen tegen beschadigers is op te vatten als een optimalisatieprobleem: welke beslissingen moet een teler nemen opdat beoogde doelen worden bereikt? Beoogde doelen kunnen betrekking hebben op fysieke opbrengst, geldelijke opbrengst en/of omvang van de inputs nodig voor een bepaalde produktieomvang. Beslissingen kunnen strategisch, taktisch of operationeel van aard zijn. Strategische beslissingen hebben effect over een periode langer dan één jaar, taktische beslissingen hebben betrekking op een jaar en worden in principe aan het begin van het jaar genomen. Operationele beslissingen worden genomen van dag tot dag. Tot deze laatste categorie beslissingen behoort de keuze al of niet een chemische bestrijding uit te voeren op een bepaalde dag, afhankelijk van het gewas, het weer en de beschadigerpopulatie. Een voorbeeld van een strategische beslissing is de keuze van de vruchtopvolging. Rassenkeuze en aard van de stikstofbemesting behoren tot de taktische beslissingen.

Naast doelstellingen en beslissingen omvat het optimalisatieprobleem input-output-relaties. Deze beschrijven het effect van de beslissingen (de inputs) in termen van de doelstellingen (de outputs). Voorbeelden van input-output-relaties voor strategische en taktische beslissingen zijn te vinden in Hoofdstuk 2. Input-output-relaties voor operationele beslissingen beschrijven bijvoorbeeld de schade veroorzaakt door een aantasting van een bepaalde beschadiger bij al dan niet uitvoeren van een chemische bestrijding. In het verleden werd bij de chemische bestrijding van ziekten en plagen dikwijls gebruik gemaakt van overgesimplificeerde input-output-relaties waardoor ziekten en plagen werden bestreden zonder dat aan bedrijfseconomische, laat staan milieukundige, doelstellingen werd voldaan. In toenemende mate vindt tegenwoordig afweging van kosten en baten van chemische bestrijding plaats gebaseerd op ecologische kennis van de gewas-beschadiger interactie en de gevolgen van ingrepen door de teler op die interactie. Georganiseerd in adviessystemen als EPIPRE (Drenth et al., 1989) wordt deze kennis toegankelijk voor grote groepen telers. Bij de ontwikkeling van adviessystemen vragen de volgende aspecten aandacht (Rabbinge, 1988):

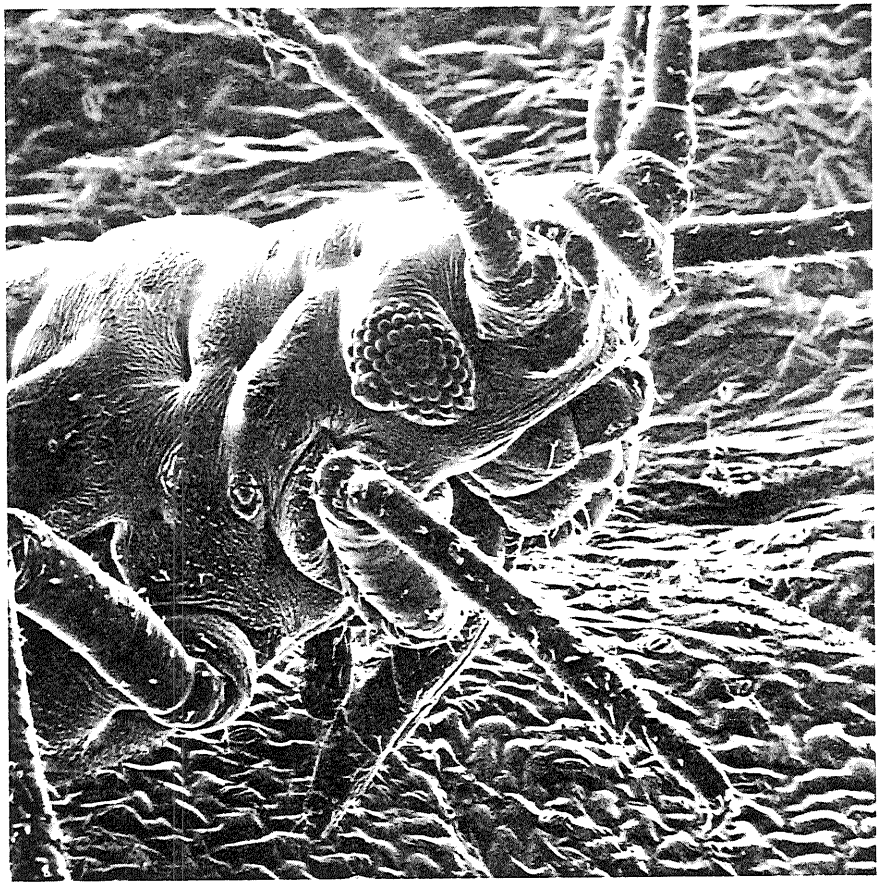
1 de wijze van bemonstering,
2 de toename van de populatie beschadigers in de tijd,
3 het effect van aantasting op de groei,
4 de effecten van maatregelen op gewas en populatie beschadigers.

Onderzoek kan deze bouwstenen aanleveren. Zo'n benaderingswijze draagt bij tot een beheersing van ziekten en plagen bij een zo gering mogelijk gebruik van pesticiden.

De vraag naar de toename van de populatie beschadigers in de tijd is te splitsen in een aantal deelvragen:

1 welke aantallen zijn te verwachten op verschillende tijdstippen?
2 waar in het gewas?
3 zijn de individuen van de beschadiger gelijkwaardig?

Ad 1) De aantallen beschadigers in de tijd bepalen de aard en mate van schade. Twee bladluizen zuigen twee keer zoveel floëemsap als één, en veroorzaken navenant meer schade (hoewel niet noodzakelijkerwijs twee keer zoveel). De



Kop van een bladluis, *Myzus persicae*, gefotografeerd met de scanningelektronenmicroscoop. (Met dank aan W. Heybroek, IRS, Bergen op Zoom)

synchronisatie tussen beschadigerpopulatie en gewas speelt hierin een belangrijke rol: tien zwarte bonenluizen per plant in een volledig gesloten suikerbietengewas doen weinig kwaad; de assimilatenonttrekking bedraagt bij benadering 150 g suikers per ha per dag, tegenover een assimilatiesnelheid van om en nabij de 400 kg suikers per ha per dag. In een suikerbietengewas in het tweebladstadium, waar de assimilatiesnelheid minder dan 1000 g suikers per ha per dag bedraagt, is dezelfde suikeronttrekking een significante kostenpost voor de plant, en veroorzaakt deze groeireductie. Daarnaast heeft de leeftijd van de planten vaak nog invloed op de populatiedynamica. Bladluizen vermenigvuldigen zich over het algemeen sneller op jonge dan op oude planten.

Ad 2) Ook de plaats van de aantasting in het gewas is van belang. Zowel de positie langs de vertikaal, onder of bovenin het gewas, als langs de horizontaal, pleksgewijs in het veld of homogeen, is van belang. Aan deze aspecten wordt pas sinds kort meer aandacht besteed (Rabbinge et al., 1985; Hughes, 1990). Ter illustratie, meeldauw in tarwe veroorzaakt aanzienlijk grotere schade bij aantasting bovenin

het gewas, waar het meeste licht wordt onderschept, dan bij aantasting in de beschaduwde onderste bladlagen (Rabbinge et al., 1985). Een 10% uitval van kiemplanten in suikerbieten is niet abnormaal en leidt niet tot noemenswaardige opbrengstderving als de uitval homogeen over het veld plaatsvindt, daar dan buurplanten de opengevallen "ruimte" benutten (Jones et al., 1955). Is de uitval daarentegen pleksgewijs, bijvoorbeeld ten gevolge van springstaarten, aaltjes of rhizoctonia, dan zal door het ontbreken van compensatiemechanismen de opbrengstreductie de 10% niet ver ontlopen.

Ad 3) Individuen in een populatie zijn zelden gelijkwaardig. Bladluizen die plantevirussen verspreiden kunnen bijvoorbeeld in gevleugelde (alate) of ongevleugelde (aptere) vorm voorkomen. Ongevleugelde luizen verspreiden virus terwijl ze van plant tot plant lopen. De korte actie-radius van dit verspreidingsgedrag resulteert in haardvormige verspreidingspatronen. Gevleugelde luizen kunnen daarentegen zowel lopend als vliegend verspreiden. Verspreiding door gevleugelden heeft een grotere reikwijdte en kan aanleiding geven tot meer diffuse verspreidingspatronen.

Populatiedynamische vragen kan men op twee manieren stellen: 1) als inzichtvraag; hoe werkt het, of 2) als voorspellingsvraag; waarmee moet ik als teler rekening houden. Afhankelijk van de aard van de vraag worden bij de beantwoording verschillende hulpmiddelen gebruikt. Bij inzichtvragen wordt gebruik gemaakt van verklarende dynamische simulatiemodellen. In deze modellen wordt een integrale beschrijving van het systeem verkregen door de relevant geachte processen vrij gedetailleerd te formuleren, veelal in de vorm van differentiaalvergelijkingen. Het gedrag van het systeem als geheel en de wijze waaop de afzonderlijke onderliggende processen hierop inwerken kan aan de hand van het model als analogon van het echte systeem worden onderzocht. Bij het beantwoorden van voorspellingsvragen worden veelal eenvoudige modellen, vaak regressievergelijkingen, gehanteerd. Deze simpele beschrijvende modellen komen beter tegemoet aan de vaak geringe hoeveelheid beschikbare gegevens en de noodzaak het model goed te calibreren op veldgegevens. Dit is voor parameter-spaarzame modellen eenvoudiger dan voor complexe systeem-modellen. Populatiedynamische onderzoeks- en voorspellingsvragen worden aan de hand van twee case-studies, graanluizen en bietevergelingsvirussen, nader uitgewerkt.

4.2 Case-study 1: Seizoensdynamiek van graanluizen

4.2.1 Inleiding

Bladluizen zijn sinds de tweede helft van de jaren zestig belangrijke beschadigers in wintertarwe. Als oorzaken van de toename van de schade door bladluizen worden genoemd: de verlenging van het groeiseizoen door het toedienen van kunstmest-stikstof in gedeelten, het gebruik van produktievere cultivars en het zaaien in hogere dichtheden. Bovendien kwamen in de tweede helft van de jaren zeventig effectieve fungiciden tegen meeldauw en roesten beschikbaar waardoor



Alatiforme (gevleugelde) vierde-stadiumlarven van de grote graanluis, *Sitobion avenae*, op een tarwe-aar. (Met dank aan P.H. Vereijken, CABO)

opbrengsten verder toenamen en natuurlijke vijanden van de bladluizen direct of indirect in aantal afnamen (Zadoks, 1989). De kosten van bestrijding van bladluizen zijn laag (15-30 gulden per hectare aan bestrijdingsmiddel) en een bestrijding kan eenvoudig gecombineerd worden met een bestrijding van schimmelziekten. Deze omstandigheden leidden aan het einde van de jaren zeventig tot het in zwang komen van routinematige chemische bestrijding van graanluizen rond de bloei van wintertarwe (Daamen, 1990). In het kader van het adviessysteem EPIPRE (Zadoks, 1981), waarin gestreefd werd naar rationalisatie van chemische bestrijding in wintertarwe door afweging van bedrijfseconomische kosten en baten, werd door de vakgroepen Theoretische Produktie-ecologie en Entomologie van de Landbouwuniversiteit onderzoek uitgevoerd naar bemonsteringsmethoden (Rabbinge & Mantel, 1981), populatiedynamica (Rabbinge et al., 1979; Vereijken, 1979) en schade van graanluizen (Vereijken, 1979; Rabbinge et al., 1981; van Roermund et al., 1986). Aanpak en resultaten van het populatiedynamisch onderzoek zullen hier nader worden toegelicht.

4.2.2 Levenscyclus, schade en natuurlijke vijanden

Drie soorten bladluizen spelen een rol in granen: de grote graanluis (*Sitobion avenae* F.), de roos-grasluis (*Metopolophium dirhodum* (Wlk.)) en de vogelkersluis (*Rhopalosiphum padi* L.). *S. avenae* heeft een voorkeur voor wintertarwe, *M. dirhodum* prefereert gerst en *R. padi* prefereert grassen boven granen. De gevleugelde vormen die de wintertarwe eind mei tot begin juni binnenvliegen produceren ongeslachtelijk en vivipaar ongevleugelde nakomelingen. Via twee

of meer ongevleugelde generaties neemt de populatie verder toe in aantal. *S. avenae* migreert naar de aar zogauw deze verschijnt terwijl *M. dirhodum* zich voedt op de onderste groene bladeren. Met het voortschrijden van de korrelvulling neemt de kwaliteit van het gewas als bron van voedsel af en ontstaan er in de volgende generatie gevleugelde vormen welke het gewas verlaten. Er is een sterke synchronisatie van de populatiedynamica met het gewasstadium: piekdichtheden worden zeer vaak tussen de gewasstadia midden en laat melkrijp gevonden. Na een verblijf op grassen in wegbermen en op graanopslag gedurende de nazomer, migreren de bladluizen in september en begin oktober naar de winterwaarden, granen voor *S. avenae*, roos voor *M. dirhodum* en vogelkers voor *R. padi*. Op de winterwaarden worden eieren geproduceerd welke overwinteren. Alle drie soorten bladluizen kunnen ook als larve of adult op granen en grassen overwinteren. In het voorjaar ontwikkelen zich uit de eieren op de winterwaarden één of twee ongevleugelde generaties; de derde generatie is gevleugeld en migreert naar de zomerwaarden (zie referenties in Carter et al., 1982). Schade ontstaat door onttrekking van floëemsap aan de plant door voedende bladluizen en verlaging van de fotosynthese als gevolg van honingdauwafzetting op bladeren (Rabbinge et al., 1981; Roermund et al., 1986; Rossing, 1990). *S. avenae* en *M. dirhodum* zijn hierbij globaal even schadelijk. Bovendien dragen alle drie soorten het gerstevergelingsvirus over.

Natuurlijke vijanden van graanluizen behoren tot drie categorieën: bladluisspecifieke predatoren, polyfage predatoren en parasitoïden. Ook schimmelziekten zijn van belang. Veel onderzoek aan natuurlijke vijanden van bladluizen concentreert zich op bladluis-specifieke predatoren, zoals lieveheersbeestjes (Coleoptera: Coccinellidae), zweefvliegen (Diptera: Syrphidae) en gaasvliegen (Neuroptera: Chrysopidae). De larven van deze soorten en de adulten van de lieveheersbeestjes prederen op bladluizen.

Tot de groep van de polyfage predatoren behoren onder andere de loopkevers (Coleoptera: Carabidae), kortschildkevers (Coleoptera: Staphylinidae), oorwormen (Dermaptera) en spinnen (Araneae). Kennis over de levenswijze en het effect van deze polyfage predatoren op de populatie bladluizen neemt geleidelijk toe (zie onder ander Sopp & Wratten, 1986). Een moeilijk aspect vormt het grotendeels onbekende relatieve belang van alternatieve prooien.

Parasitoïden van graanluizen behoren tot twee families van de Hymenoptera: Aphelinidae en Aphidiidae (Carter et al., 1980). Volwassen vrouwtjes leggen in een bladluis-larve één ei dat zich ontwikkelt tot een pop. De bladluis sterft als de parasitoïd het popstadium heeft bereikt. Uit de "gemummificeerde" bladluis ontpopt zich na verloop van tijd een volwassen parasitoïd.

Het effect van schimmelziekten op graanluispopulaties is beperkt tot het einde van de infestatie. Infektie van de bladluis vindt plaats via op de cuticula kiemende conidiën. Hierbij is vocht nodig.

Kwantificeren van het aantal en belang van de in het veld aanwezige natuurlijke vijanden is gecompliceerd omdat zij in het algemeen slechts in geringe aantallen voorkomen en weinig opvallen door kleur, afmeting en/of dag-nacht-ritme.

4.2.3 Beschrijvende modellen

Aanvankelijk werd, met name in Engeland, getracht te komen tot een regionale voorspelling van de verwachte populatieomvang op basis van correlatie met weersgegevens of aantallen gevangen graanluizen in 12 m hoge zuigvallen, beheerd door de Rothamsted Insect Survey. Vickerman (1977) vond een positieve correlatie tussen de verwachte populatieomvang, uitgedrukt in de piek dichtheid in de zomer, en het aantal vorstdagen in april. Hij verklaarde dit resultaat door te veronderstellen dat de koude had geleid tot sterfte onder de alternatieve prooien en gastheren van natuurlijke vijanden, waardoor deze laatsten tot onvoldoende dichtheden konden toenemen om in een later stadium een explosie van graanluizen te voorkomen. Het gevonden verband bleek echter niet tot voorspellingen te leiden die een consistente relatie met de situatie in graanpercelen hadden (Carter et al., 1982). Het aantal in het voorjaar gevangen bladluizen in de zuigvallen in een regio bleek evenmin een goede maat voor de populatieontwikkeling in het veld, met name omdat grote vangsten niet altijd resulteerden in hoge populatiedichtheden in het veld (Dewar & Carter, 1984).

4.2.4 Verklarende modellen: aanpak

Een benadering waarin meer recht wordt gedaan aan de oorzaken van de in het veld waargenomen aantalsfluctuaties is een analyse van de sleutelprocessen in het systeem en hun relatie met sturende variabelen, gevolgd door synthese van deze beschrijvingen van processen in een simulatiemodel en bestudering van de uitkomsten van het model in relatie tot veldwaarnemingen (Rabbinge & De Wit, 1989). Een dergelijke systeemanalytische benadering is gevolgd voor *S. avenae* (Rabbinge et al., 1979; Carter et al., 1982, later geactualiseerd door Carter (1985)) en voor *M. dirhodum* (Zhou & Carter, 1989). Voor beide schadeverwekkers is uitgegaan van een populatie in een veld wintertarwe, geteeld bij niet-limiterende beschikbaarheid van water en nutrienten. De beschrijving van het systeem is op te delen in vier onderdelen: abiotische factoren, gewas, bladluizen en natuurlijke vijanden.

Abiotische factoren. Temperatuur heeft een belangrijk effect op tal van biologische processen en is derhalve als sturende variabele opgenomen in de beschrijving van het systeem. Luchtvochtigheid speelt met name bij de ontwikkeling van entomofage schimmels een rol. Gezien de geringe kennis van deze pathogenen is deze omgevingsvariabele echter buiten beschouwing gelaten.

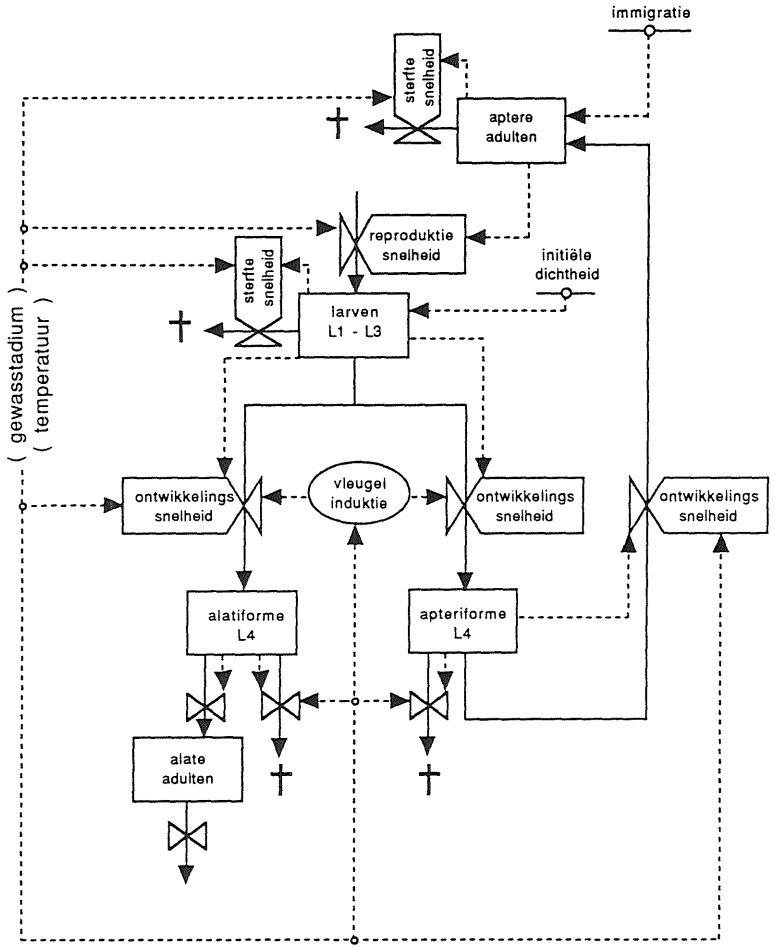
Gewas. In de modellen voor beide soorten bladluizen wordt aangenomen dat het gewasstadium de kwaliteit van het gewas voor de bladluizen bepaalt. Dit impliceert dat verschillen in kwaliteit tussen gewassen in hetzelfde gewasstadium verwaarloosd worden. Onder kwaliteit kan bijvoorbeeld het gehalte macronutriënten in de drogestof verstaan worden. Bekend is dat de concentratie stikstof in de plant een effect heeft op fecunditeit en vleugelinductie bij graanluizen (Vereijken, 1979). Verwaarlozing van verschillen in kwaliteit is te verantwoorden door uitsluitend gebruik te maken van gegevens van gewassen geteeld bij niet-limiterende beschikbaarheid van water en nutriënten. Deze situatie is gebruikelijk op de zwaardere gronden in Nederland en Oost-Engeland, waarvoor deze modellen zijn ontwikkeld.

Carter et al. (1982) and Zhou & Carter (1989) gebruikten een tweedegraads polynoom om het verband tussen gewasstadium (in decimale code (Zadoks et al., 1974)) en temperatuursom vanaf het begin van stengelstrekking te beschrijven. Zij hanteerden een drempelwaarde van 6 °C. Rabbinge et al. (1979) relateerden het gewasstadium aan de temperatuursom vanaf opkomst. Hun benadering veronderstelt een lineair verband tussen de snelheid van gewasontwikkeling en de temperatuur boven een drempelwaarde van 2,9 °C vòòr en 8,3 °C na bloei. Het gewasstadium werd hierbij uitgedrukt in een dimensieloos getal van 0 (opkomst) via 1 (bloei) tot 2 (rijp).

Bladluizen - ontwikkeling, sterfte, reproduktie en morfdeterminatie. Om de populatiedynamica van de bladluizen te simuleren is er een ruimtelijk homogeen populatiemodel geconstrueerd. Daarbij werden individuen ingedeeld naar ontwikkelingsstadium, te weten de larvale stadia L1, L2 en L3 en L4 (apteriforme of alatiforme morf) en het adulte stadium (apteer of alaat). Door per klasse de ontwikkeling, sterfte en reproduktie bij te houden, kan de dynamiek van de leeftijdsverdeling van de populatie worden berekend (zie bv. Rabbinge (1976) voor deze benadering).

Experimenten bij verschillende temperaturen in een klimaatcel met *S. avenae* en *M. dirhodum* op bladschijven van gerst (Dean, 1974) en met *S. avenae* op jonge tarweplanten (Rabbinge et al., 1979) wijzen uit dat in ieder bladluisstadium de ontwikkelingssnelheid (de reciproke van de ontwikkelingsduur) onmiddellijk reageert op veranderingen in de temperatuur. De ontwikkelingssnelheid voor de stadia L1, L2, L3 en apteriforme L4 is ongeveer gelijk en hangt lineair samen met de temperatuur in het traject van 10 tot 22,5 °C. Het lineair verband tussen ontwikkelingssnelheid en temperatuur houdt in dat binnen het geldige temperatuurtraject het bladluisstadium beschreven kan worden door een temperatuursom met een drempeltemperatuur van -3,6 °C voor *S. avenae* en -2,2 °C voor *M. dirhodum*. Buiten het traject 10 tot 22,5 °C zijn geen gegevens beschikbaar en zijn aannamen nodig voor extrapolatie. Voor alatiforme L4 wordt de ontwikkelingsduur verondersteld 1,5 keer zo lang te zijn als die voor apteriforme L4 (Carter et al., 1982). De levensduur van aptere adulten wordt bepaald door het gewasstadium en bereikt lage waarden aan het einde van het seizoen. Alate adulten worden verondersteld uit het gewas te migreren. De variatie in ontwikkelingsduur tussen individuen is minder dan 5% en wordt verwaarloosd, hoewel numerieke technieken beschikbaar zijn om dispersie in rekening te brengen (Goudriaan & van Roermund, 1989). De hier beschreven verbanden zijn weergegeven in een relatiediagram (Figuur 4.2).

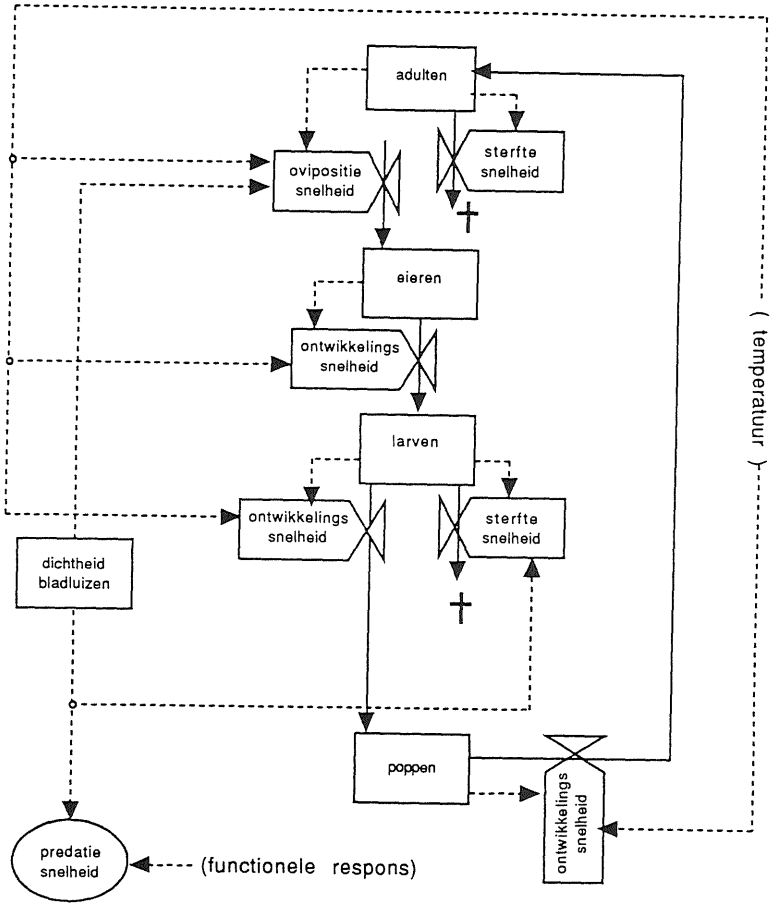
In Figuur 4.2 is tevens de sterfte in de verschillende leeftijdsklassen weergegeven. De sterfte wordt uitgedrukt als een relatieve snelheid daar uit proeven blijkt dat bij constante temperatuur een vaste fractie dieren per eenheid van tijd sterft. De relatieve sterftesnelheid is een functie van de temperatuur (Dean, 1974) en het gewasstadium (Watt, 1979); naarmate de temperatuur hoger is, neemt de relatieve snelheid hogere waarden aan, evenals na gewasstadium vroeg melkrijp (decimale code 73). Omdat de verschillen tussen zowel de ontwikkelingssnelhe-



Figuur 4.2 Relatiediagram van populatiegroei en ontwikkeling van *Sitobion avenae*. Bron: Rabbinge et al., 1979.

den als de relatieve sterftesnelheden van de eerste drie larvale stadia niet significant zijn, worden de stadia L1, L2 en L3 in het relatiediagram (en het simulatiemodel) als één leeftijdscategorie behandeld.
Aangenomen wordt dat alate adulten bij aankomst in het gewas meteen tot reproduktie overgaan. Aptere adulten daarentegen maken een rijpingsfase door alvorens reproduktief te worden. De duur van de rijpingsfase hangt af van het gewasstadium. De reproduktiesnelheid wordt bepaald door de morf van de adult, de temperatuur en het gewasstadium. Aptere adulten hebben een grotere fecunditeit dan alate adulten van hetzelfde gewicht (Wratten, 1977) en adulten die voeden op aren tijdens de bloei en de water-rijpe fase hebben een grotere fecunditeit dan adulten tijdens andere gewasstadia of op andere delen van de plant (Watt, 1979).

Korte tijd na de geboorte wordt vastgelegd of een larve zich ontwikkelt tot een gevleugeld of een ongevleugeld individu. Macroscopisch onderscheid treedt pas in het L4-stadium op doordat de vleugelaanleg zichtbaar wordt. De fractie nakomelingen met vleugelaanleg wordt bepaald door het gewasstadium en de mate van overbevolking, uitgedrukt als het aantal bladluizen per spruit gedurende de oudergeneratie (Watt & Dixon, 1981). De relatie wordt beschreven door een multiple-regressiemodel, geparameteriseerd met veldgegevens (Carter et al., 1982).
Natuurlijke vijanden. Het effect van natuurlijke vijanden kan op twee manieren in rekening worden gebracht: verklarend en empirisch. In een verklarend model is het effect van predatoren, parasieten en pathogenen op de populatie bladluizen de resultante van de numerieke en de functionele respons. De numerieke respons wordt, analoog aan de populatiedynamica van de bladluizen, gesimuleerd door

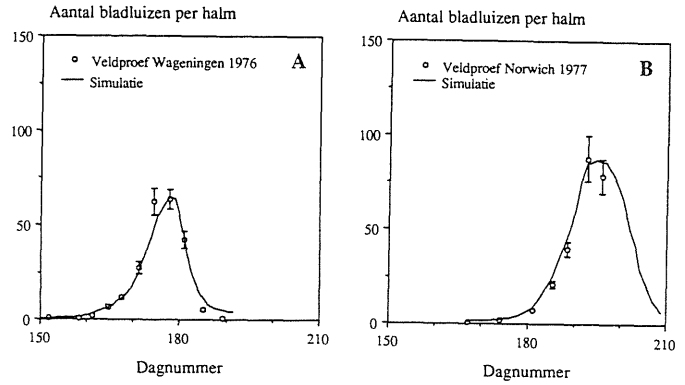


Figuur 4.3 Relatiediagram van populatiegroei en ontwikkeling van *Syrphus corollae*. Bron: Rabbinge et al., 1979.

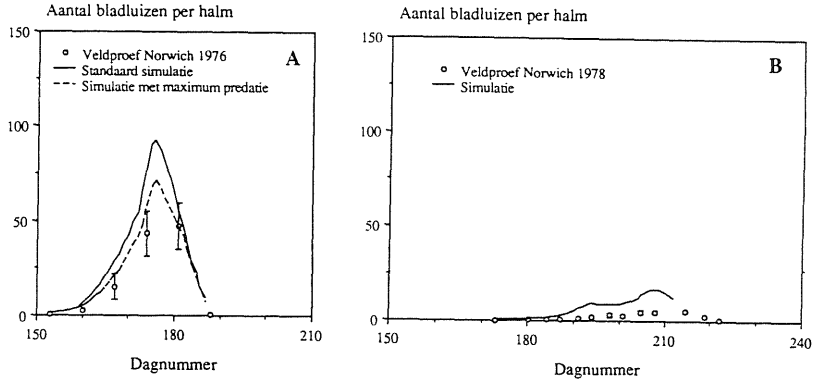
beschrijving van ontwikkeling, sterfte en reproduktie in de leeftijds-gestructureerde populatie van de natuurlijke vijand. In Figuur 4.3 is hiervan een voorbeeld gegeven in de vorm van een relatiediagram. Als extra complicatie treedt mogelijk gebrek aan substraat op de voorgrond bij lage dichtheden van prooien en gastheren. De functionele respons, het aantal gedode prooien of gastheren per natuurlijke vijand per tijdseenheid, is een functie van de dichtheid van de prooien/gastheren en wordt beschreven met een verzadigingscurve.
Deze verklarende benadering werd gebruikt voor de zweefvlieg *Syrphus corollae* (Rabbinge et al., 1979) en het lieveheersbeestje *Coccinella septempunctata* (Carter et al., 1982) en de parasitoïd *Aphidius rhopalosiphi* (Rabbinge et al., 1984). Dergelijke modellen zijn nog niet ontwikkeld voor entomofage schimmels en andere pathogenen daar onvoldoende kwantitatief inzicht bestaat in de levenscyclus en de relatie met omgevingsfactoren.
Gezien de geringe kennis over de populatiedynamica van natuurlijke vijanden onder veldomstandigheden, wordt hun numerieke respons gewoonlijk niet gesimuleerd in modellen van de populatiedynamica van bladluizen maar worden in het veld waargenomen dichtheden van de belangrijkste natuurlijke vijanden in het model ingevoerd. In combinatie met de uit literatuur of experimenten afkomstige functionele respons gegevens wordt het aantal gepredeerde bladluizen berekend, verdeeld over de leeftijdscategorieën. Op deze wijze wordt voorkomen dat fouten in de simulatie van de numerieke respons fouten in andere onderdelen van het model versluieren zodat de oorzaken van verschillen tussen modeluitkomsten en veldwaarnemingen niet meer te achterhalen zijn.
De simulatiemodellen voor *S. avenae* en *M. dirhodum* bestaan uit met elkaar verbonden gewone differentiaalvergelijkingen welke door numerieke integratie met een tijdstap van ongeveer 15 minuten worden opgelost.

4.2.5 Verklarende modellen: resultaten

De uitkomsten van de modellen voor *S. avenae* en *M. dirhodum* zijn vergeleken met veldwaarnemingen in veldproeven gedurende verschillende jaren (1975-1979 en 1985,1986) met verschillende wintertarwecultivars (Caribo, Clement, Maris Huntsman, Maris Freeman), op verschillende lokaties in Engeland en Nederland. Iedere 7 tot 14 dagen van mei tot augustus werd het aantal bladluizen geteld op 40 tot 600 halmen. De steekproefgrootte werd zodanig gekozen dat een ongeveer constante nauwkeurigheid van de dichtheidsschatting (uitgedrukt als variatiecoëfficiënt) werd verkregen. De waargenomen seizoensdynamiek volgde één van twee mogelijke patronen: (1) immigratie van grote aantallen gevleugelde bladluizen en/of snelle toename resulterend in een explosie van de aantallen en hoge dichtheden; (2) immigratie van geringe aantallen en/of langzame toename resulterend in lage piek dichtheden. De uitkomsten van de verklarende modellen komen meestal goed overeen met de waarnemingen in de eerste categorie maar zijn onnauwkeurig voor de tweede categorie waarbij met name overschatting van de aantallen bladluizen optreedt. Twee voorbeelden uit de eerste categorie worden gegeven in Figuur 4.4: Wageningen 1976 en Norwich 1977. Tijdens de



Figuur 4.4 Gesimuleerd en geteld totaal aantal *S. avenae* per halm in Wageningen, 1976 (A) en Norwich, Engeland, 1977 (B). De verticale lijnen geven de standaardfout van de tellingen. Het simulatiemodel is voor 1976 geïnitialiseerd met de eerste veldtellingen. Voor 1977 werden zuigvalwaarnemingen gebruikt voor berekening van het initieel aantal bladluizen. Bronnen: Rabbinge et al, 1979 (A) en Carter et al., 1982 (B).



Figuur 4.5 Gesimuleerd en geteld totaal aantal *S. avenae* per halm in Norwich, Engeland, in 1976 (A) en 1978 (B). De vertikale lijnen geven de standaardfout van de tellingen. De gestippelde lijn geeft het gesimuleerde aantal bladluizen weer bij maximale predatie door lieveheersbeestjes. Het initieel aantal bladluizen in het simulatiemodel werd berekend uit zuigvalvangsten. Bron: Carter et al., 1982.

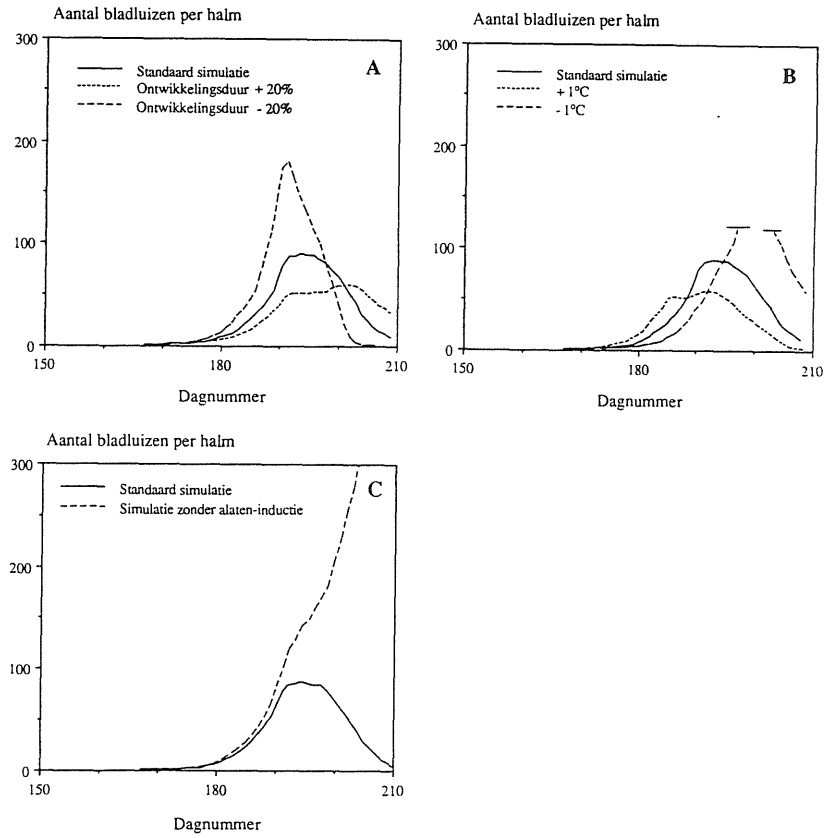
exponentiële groeifase is er goede overeenstemming tussen waarnemingen en modelberekeningen terwijl ook het tijdstip en de omvang van de piekdichtheid alsmede de snelheid van afname goed voorspeld worden.
In Figuur 4.5 worden voorbeelden uit de tweede categorie gegeven. In 1976 werden natuürlijke vijanden, m.n. lieveheersbeestjes, veelvuldig aangetroffen in

de veldproef in Norwich, Engeland. De functionele respons van deze predatoren is in het model verwerkt door te veronderstellen dat het dagelijks geconsumeerde aantal prooien rechtlijnig met de prooidichtheid toeneemt tot een maximum. De verschillen tussen modeluitkomsten en veldwaarnemingen duiden er mogelijk op dat de efficiëntie van de lieveheersbeestjes bij lage prooidichtheden onderschat wordt. De kwantitatieve gevolgen van deze hypothese werden onderzocht door het model opnieuw te draaien met een maximale predatiesnelheid bij alle prooidichtheden. De modelresultaten zijn beter in overeenstemming met de veldwaarnemingen (Figuur 4.5A, gestippelde curve), zowel tijdens de exponentiële fase als wat betreft de piekdichtheid. Naast lieveheersbeestjes zijn andere predatoren actief in tarwevelden. De modelresultaten suggereren dat zij een belangrijke bijdrage hebben geleverd aan de reductie van de bladluispopulatie in Norwich in 1976. Ook Rabbinge et al. (1979) vonden een overschatting van de piekdichtheid en een onderschatting van de snelheid van afname na de piek bij analyse met het simulatiemodel van een in 1977 in Wageningen uitgevoerde veldproef. Zij schreven de discrepantie tussen modelresultaten en waarnemingen toe aan het ontbreken van informatie over parasitoïden en schimmelziekten zodat de effecten daarvan op het populatieverloop niet konden worden meegenomen in de simulatie.

De veldgegevens uit Norwich in 1978, toen slechts zeer lage aantallen natuurlijke vijanden in het veld werden aangetroffen, worden door het model overschat. De vorm van de populatiecurve wordt echter wel goed door het model gereproduceerd (Figuur 4.5B). De discrepantie tussen modeluitkomsten en veldgegevens heeft twee mogelijke oorzaken: (1) het initiële aantal bladluizen, dat werd berekend aan de hand van zuigvalvangsten, werd overschat; (2) lage temperaturen en grote hoeveelheden neerslag gedurende de zomer van 1978 hebben extra mortaliteit onder de bladluizen tot gevolg gehad, waarmee in het model geen rekening wordt gehouden.

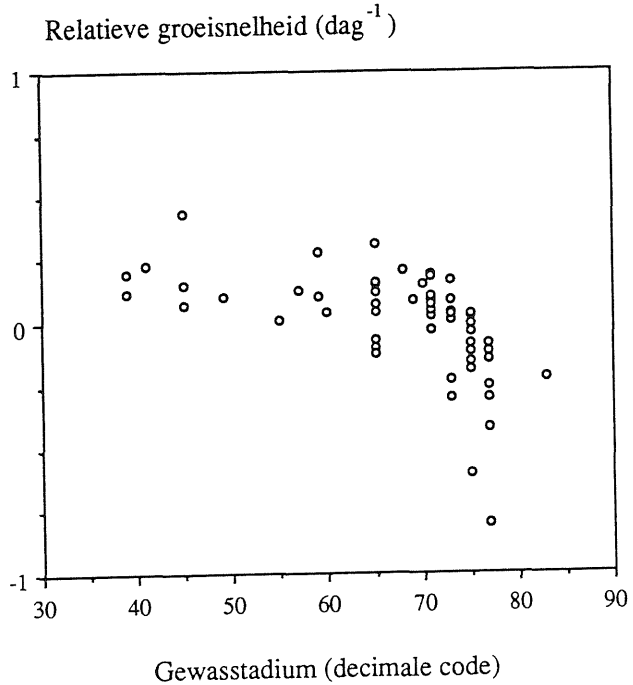
De hier beschreven verklarende modellen vormen de mathematische weergave van hypothesen over het wintertarwe-bladluizen-natuurlijke vijanden-systeem. De modellen worden gekenmerkt door een structuur, bv. de indeling van de populatie in leeftijdscategorieën, en door parameters welke zijn geschat uit literatuurgegevens of uit detailexperimenten. In beide componenten kunnen fouten optreden. In een gevoeligheidsanalyse wordt het effect van variatie in parameters en structuur op de uitkomsten van het model geëvalueerd. Drie voorbeelden van gevoeligheidsanalyse van het bladluismodel worden hier besproken. Als referentie geldt de versie van het model met de gegevens van de veldproef in Norwich in 1977 (Figuur 4.4B).

Verandering van de duur van de larvale en adulte stadia met 20% leidt tot grote veranderingen in de uitkomsten van het model (Figuur 4.6A). Parameters die betrekking hebben op de ontwikkelingsduur van de verschillende stadia dienen dus nauwkeurig bekend te zijn. In Figuur 4.6B is het effect van verandering van de temperatuur op de dichtheid van de bladluispopulatie weergegeven. Verlaging van de temperatuur leidt tot een vertraging van de populatiegroei en hogere piekdichtheid. De hogere piekdichtheid is het gevolg van een verschillend effect van temperatuur op de ontwikkelingssnelheden van het gewas en de bladluispopulatie. Bij lage temperaturen blijft het gewas langer geschikt voor de bladluizen



Figuur 4.6 Gevoeligheidsanalyse van het model voor populatiegroei van *S. avenae*, geïnitialiseerd met gegevens van Norwich, Engeland, 1977. A: het effect van kleine veranderingen in de dagelijkse minimum- en maximumtemperatuur op het voorspelde aantal bladluizen per halm; B: het effect van kleine veranderingen in de duur van de diverse stadia op het voorspelde aantal bladluizen per halm; (C): het effect van weglaten van de inductie van vleugelvorming uit het model op het voorspelde aantal bladluizen per halm. Bron: Carter et al., 1982.

terwijl bij hoger temperaturen het gewas de bladluizen "er uit groeit". In Figuur 4.6C is weergegeven wat het gevolg zou zijn van het niet optreden van het gevleugelde stadium. In plaats van een piek te bereiken in het melkrijpe stadium blijven de aantallen bladluizen dan toenemen tot in het deegrijpe stadium. Hoewel het effect van verwijderen van de morfdeterminatie uit het model wordt versterkt door het ontbreken van intra-specifieke concurrentie, geeft het resultaat duidelijk het belang van vleugelvorming voor de ineenstorting van de populatie aan.



Figuur 4.7 Verband tussen relatieve groeisnelheid (dag $^{-1}$) van de populatie *S. avenae* berekend over een periode van 7 dagen, en het gewasstadium (decimale code) aan het begin van de periode. Gegevens van veldproeven in Nederland over 7 jaar, in 8 cultivars. Bron: Rossing & Daamen, in bewerking.

4.2.6 Modellen voor geleide bestrijding

De simulatiestudie heeft bijgedragen aan verbetering van het inzicht in de factoren die leiden tot waargenomen populatiefluctuaties door systematisch kwantificeren en evalueren van hypothesen over sleutelprocessen in het wintertarwe-bladluizen-natuurlijke vijanden-systeem. Voor voorspelling van de aantalsfluctuaties in het kader van geleide bestrijding van graanluizen zijn de complexe simulatiemodellen echter minder zinvol, gezien de gebrekkige kennis over onderdelen van het systeem. Wel kunnen de modelresultaten aanwijzingen geven over kansrijke eenvoudige benaderingen. Naar aanleiding van de simulatiestudie kunnen de volgende conclusies over het systeem worden getrokken:

1 het gebruik van zuigvalvangsten voor het schatten van de initiële populatiedichtheid in het veld introduceert fouten die nagenoeg proportioneel doorwerken in de voorspelling;
2 de snelheid van gewasontwikkeling bepaalt in belangrijke mate de snelheid van populatiegroei en de piekdichtheid;

3 het effect van natuurlijke vijanden en extreme weersfactoren op de snelheid van toename van de populatie is variabel maar potentieel belangrijk.

Deze conclusies hebben gevolgen gehad voor de ontwikkeling van eenvoudige voorspellende modellen ten behoeve van geleide bestrijding.

ad 1) In het waarschuwingssysteem EPIPRE (Drenth & Stol, 1990) wordt de telers gevraagd de populatie bladluizen te bepalen in het perceel waarvoor een advies over al dan niet bestrijden moet worden berekend. Dit maatwerk voorkomt fouten ten gevolge van schatting van de dichtheid uit zuigvalvangsten.

ad 2) Analyse van de relatie tussen de relatieve groeisnelheid van de populatie graanluizen gedurende één week en het gewasstadium aan het begin van de week (Figuur 4.7) wijst uit dat ongeveer 40 procent van de variatie in de relatieve groeisnelheid statistisch verklaard wordt door de verschillen in gewasstadium. Daarenboven is er een significant jaareffect dat voor een belangrijk deel toe te schrijven is aan de gemiddelde temperatuur gedurende de periode waarover de relatieve groeisnelheid is berekend (Rossing & Daamen, in voorbereiding).

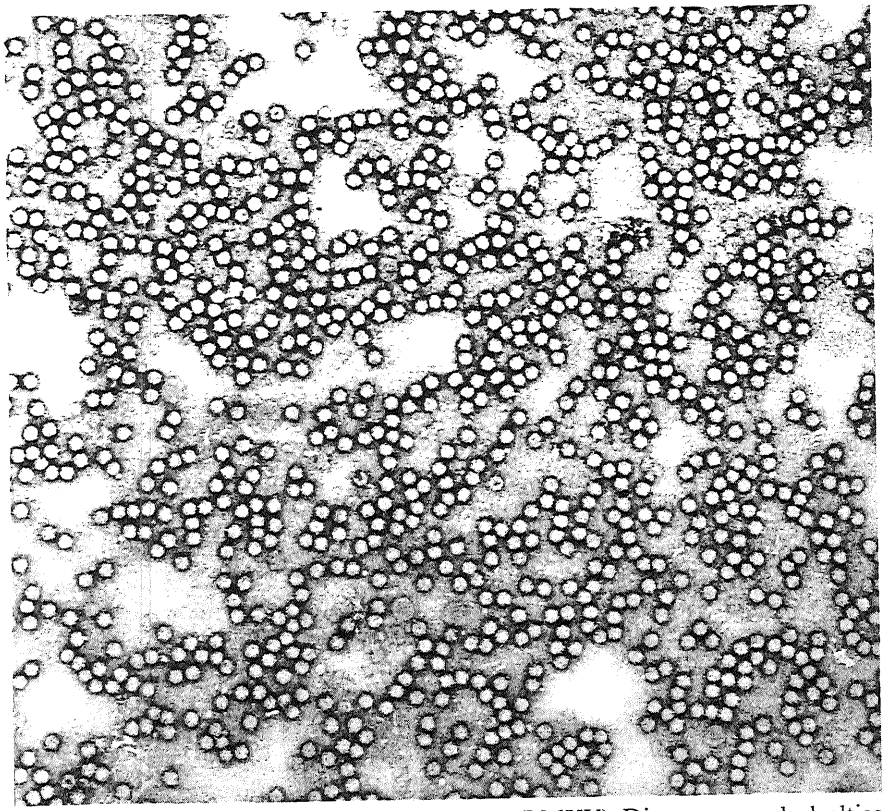
ad 3) Carter et al. (1982) beschreven de relatie tussen de piekdichtheid en de dichtheid van de populatie in twee referentiegewasstadia (DC 59 en DC 65) met een niet-lineair verband van het type $Y=a\ X^b$. De verklaarde variantie bedroeg respectievelijk 60 en 80%. Gezien de mogelijke variatie in relatieve groeisnelheden (Figuur 4.7) is de slechtere fit in het vroegere gewasstadium niet verwonderlijk. Op grond van het door Carter et al. (1982) beschreven verband wordt in EPIPRE een exponentieel model gebruikt om het verloop van de populatiedichtheid te voorspellen tot aan de piekdichtheid (Drenth en Stol, 1990). Het regressiemodel van Carter et al. (1982) leverde evenwel geen beschrijving op voor veldproeven waarin relatief hoge initiële dichtheden resulteerden in relatief lage piekdichtheden. Entwistle & Dixon (1986) vonden dat uitbreiding van het regressiemodel met de relatieve groeisnelheid onmiddellijk voorafgaand aan het referentiegewasstadium tot een significant betere beschrijving van de variatie in de piekdichtheid leidde. Zo'n in het veld bepaalde relatieve groeisnelheid weerspiegelt het effect van natuurlijke vijanden en andere factoren die de snelheid van populatietoename beinvloeden (zonder deze nader te specificeren). Deze benadering levert momenteel de meest nauwkeurige voorspelling van de piekpopulatiedichtheid voor de meest voorkomende graanluis, *S. avenae* (Entwistle & Dixon, 1986).

Bij de afweging van kosten en baten van een chemische bestrijding moeten aannamen gedaan worden over het effect van een bestrijding op de populatiedynamica van de bestreden soort. In EPIPRE wordt verondersteld dat een chemische bestrijding van bladluizen resulteert in een onmiddellijke reductie van de populatiedichtheid met 90%, onafhankelijk van de leeftijdsopbouw. Tevens neemt de populatie ten gevolge van nawerking van het middel 5-21 dagen niet in aantal toe, afhankelijk van het gebruikte insecticide (Drenth & Stol, 1990). Deze schattingen zijn "guestimates"; over de werkelijke populatiedynamische aspecten van chemische bestrijding in een gewas-beschadiger-systeem is weinig informatie beschikbaar.

4.3 Case-study 2: seizoensdynamiek van bietevergelingsvirussen en hun overbrenger, *Myzus persicae*

4.3.1 Inleiding

Terwijl bladluizen in granen een probleem vormen door de veroorzaakte zuigschade, zijn bladluizen in suikerbieten vooral van belang door de overdracht van virussen. Vergelingsziekte is na rhizomanie de belangrijkste virusziekte van suikerbieten in Nederland en de rest van Europa en kan worden veroorzaakt door twee virussen, beet mild yellowing virus (BMYV, in het Nederlands het zwakke bietevergelingsvirus genoemd) en beet yellows virus (BYV, aangeduid als het bietevergelingsvirus of ter onderscheiding van het zwakke virus als het sterke bietevergelingsvirus). Aantasting door vergelingsziekte is in Nederland meestal te wijten aan het zwakke virus. Dit virus is daarom voor de praktijk het belangrijkst. Het sterke bietevergelingsvirus komt in mindere mate voor maar kan grotere opbrengstreducties veroorzaken dan het zwakke virus.



Deeltjes van het zwakke bietenvergelingsvirus (BMYV). Diameter van de deeltjes is 25 nm (10^{-9} m). (Met dank aan J.F.J.M. van den Heuvel, LUW, afdeling Virologie)

De twee virussen hebben, hoewel ze niet verwant zijn, een overeenkomstige jaarcyclus. Overwintering vindt plaats in een grote reeks van kruidachtigen. De bladluizen die hierop leven vormen in het voorjaar gevleugelde vormen welke de primaire infecties in de jonge bietegewassen tot stand brengen. Het is niet met zekerheid bekend welke bladluissoorten verantwoordelijk zijn voor de primaire infectie. Waarschijnlijk is de groene perzikluis, *Myzus persicae*, in de meeste jaren het belangrijkst. Na de primaire infectie en vestiging van groene perzikluizen in het gewas vindt er vermenigvuldiging van het virus in de planten plaats en van de bladluizen op de planten. Na verloop van enige tijd verspreiden zich de perzikluizen vanaf de oorspronkelijk geïnfesteerde planten. Daarbij vindt virusoverdracht naar buurplanten plaats: secundaire verspreiding. Meestal is het verspreidingspatroon haardvormig. Hieruit kunnen we afleiden dat lopende luizen een belangrijke rol spelen bij de verspreiding. In de loop van juli storten de bladluispopulaties in ten gevolge van verminderende waardplantkwaliteit en toenemende mortaliteit veroorzaakt door natuurlijke vijanden. De verspreiding in het gewas stopt dan en de verdere toename van het aantal gele planten is louter het gevolg van de ontwikkeling van symptomen op planten die reeds besmet waren. De tijd die nodig is voor symptoomontwikkeling is minimaal ongeveer twee weken (in jonge planten bij warm weer) en maximaal twee maanden (bij late infectie en koele omstandigheden). Sluiting van de jaarcyclus vindt plaats doordat bladluizen virus weer van suikerbietenpercelen naar overwinterende kruidachtige vegetaties overbrengen.

De boer heeft een aantal mogelijkheden om aantasting en schade door vergelingsziekte te beperken. Allereerst is van belang om overwinteringsmogelijkheden voor virus en infectieuze bladluizen, bijvoorbeeld in bietenkuilen, te beperken. Gedurende het groeiseizoen kan de boer ingrijpen door:

1 vroege zaai
2 bevorderen van een vlotte begingroei van het gewas
3 toepassing van granulaat-insecticiden bij zaai
4 gewasbespuitingen met insecticide

Ad 1) Vroege zaai heeft twee effecten. Ten eerste heeft het tot gevolg dat de planten groter zijn op het moment dat ze besmet worden. De opbrengstderving is dan geringer. Verder is in oudere gewassen de verspreidingssnelheid geringer.

Ad 2) Een vlotte begingroei van het gewas heeft tot gevolg dat een groter aandeel van het bladapparaat niet door de ziekte wordt aangetast. Virus wordt namelijk alleen naar de bladeren getransporteerd die zich nà de infectie ontwikkelen. Oudere bladeren ontsnappen aan infectie voor zover ze niet door infectieuze bladluizen worden besmet (Van der Werf et al., 1989a).

Ad 3) Toepassing van granulaatinsecticiden bij zaai vertraagt de initiële opbouw van bladluispopulaties en de vroege secundaire verspreiding. Dit vermindert de kans op latere sterke secundaire verspreiding in het perceel.

Ad 4) Gewasbespuitingen met insecticide reduceren de vectorpopulatie en kunnen zo de verspreiding verminderen.

Sleutelvragen in het epidemiologisch onderzoek aan vergelingsvirussen zijn:

- In welk gewasstadium vindt de virusverspreiding plaats?
- Welke bladluisvormen zijn (het meest) verantwoordelijk voor de verspreiding?
- Welke factoren bevorderen verspreiding?

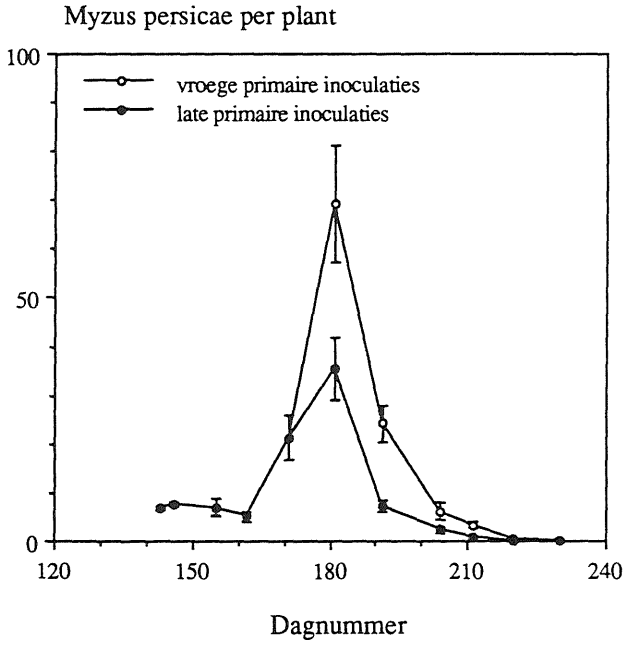
- Welke factoren remmen verspreiding?
- Kunnen natuurlijke vijanden worden aangewend om verspreiding te verminderen?
- Wat zijn optimale bestrijdingstijdstippen en met hoe weinig bespuitingen kun je toe?

Om op deze vragen antwoorden te verkrijgen zijn veldproeven uitgevoerd en is een model ontwikkeld.

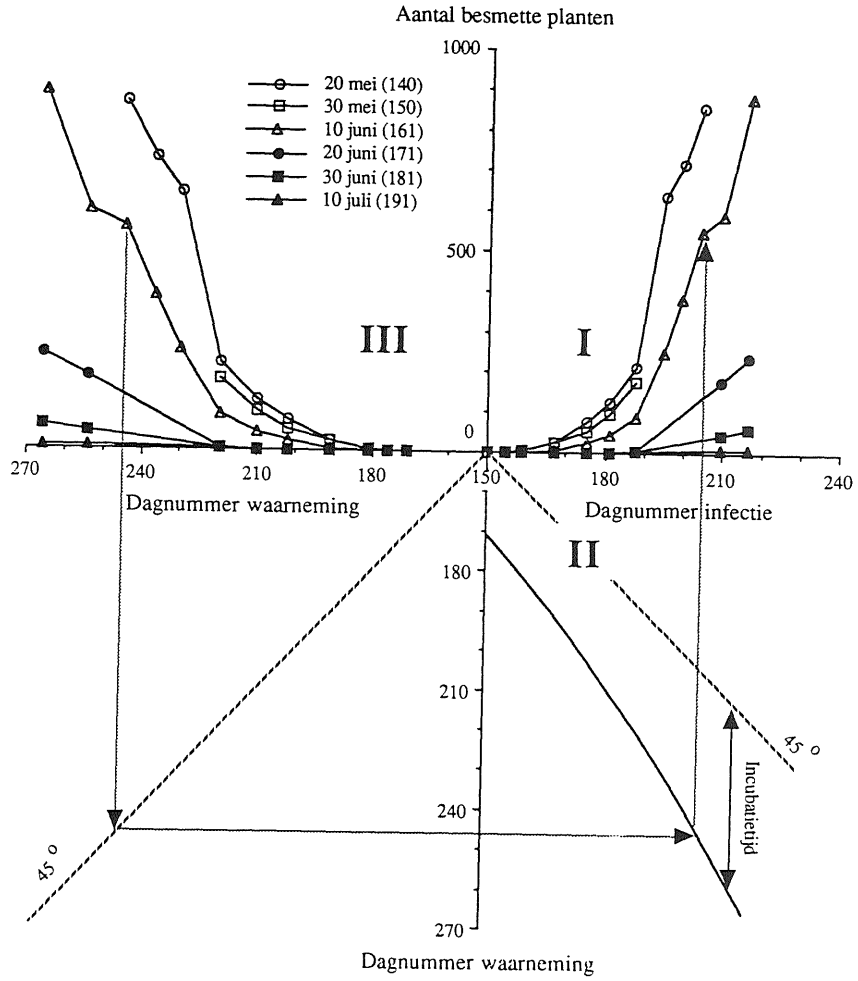
4.3.2 Veldproeven

Primaire infectiedatum

In een serie van drie veldproeven in 1985 en 1986 werd de invloed van de primaire infectiedatum op de secundaire verspreiding onderzocht (Van der Werf, 1988). De primaire infectie werd experimenteel nagebootst door in het veld één tot drie planten met virus (BYV of BMYV) te besmetten, de infectieuze bladluizen te verwijderen en nieuwe niet-infectieuze volwassen bladluizen op de geïnfecteerde



Figuur 4.8 Populatiedynamica van *Myzus persicae* in de eerste veldproef over het effect van de primaire infectiedatum op de verspreiding van het sterke vergelingsvirus in suikerbieten. Bladluizen werden geteld op 9 planten, waaronder de drie geïnoculeerde planten, waarop *Myzus persicae* oorspronkelijk was uitgezet. Staafjes geven de standaardfout van het gemiddelde aan. Bron: van der Werf, 1988.



Figuur 4.9 Secundaire verspreiding van het sterke vergelingsvirus in suikerbieten, afhankelijk van de primaire infectiedatum (resultaten van eerste veldproef). Kwadrant I: toename van aantal besmette planten met de tijd. Kwadrant II: relatie tussen infectiedatum en datum waarop de symptomen worden waargenomen. Kwadrant III: toename van aantal gele planten met de tijd. De relatie in kwadrant III is waargenomen in het betreffende perceel. De relatie in kwadrant II is afgeleid uit een aantal veldproeven (Van der Werf, 1989a). De relatie in kwadrant I is afgeleid uit die in kwadrant II en III en is epidemiologisch het meest interessant. Het concept van de weergave in drie kwadranten is ontleend aan de Wit, 1953. Gegevens uit van der Werf, 1988.

"bronplanten" los te laten. De primaire inoculaties werden gemaakt tusen 20 mei en 10 juli, corresponderend met gewasstadia 2-blad en ongeveer 25-blad (volledige bodembedekking). Vervolgens werden de aantallen en verspreiding van de bladluizen in de tijd gevolgd en werd de aanwas van het aantal planten met ziektesymptomen bijgehouden. In één experiment, uitgevoerd met het bietevergelingsvirus, bereikten de bladluispopulaties flinke aantallen en trad veel virusverspreiding op. In twee andere experimenten, één met het zwakke en één met het sterke virus, bleef het aantal bladluizen laag en was de verspreiding gering. Het eerste experiment gaf een interessante tweedeling van de experimentele behandelingen te zien. De vroege inoculaties (op 20 en 30 mei en op 10 juni) resulteerden in hoge bladluisaantallen (Figuur 4.8) en een vroege start van de secundaire verspreiding, namelijk rond 20 juni (dagnummer 171; Figuur 4.9, kwadrant I). Verder bereikte de verspreidingssnelheid tussen 10 en 20 juli hoge waarden in de vroeg geïnoculeerde veldjes. In de laat geïnoculeerde veldjes was de verspreidingssnelheid daarentegen laag. De secundaire verspreiding ging hier ongeveer 20 dagen later van start dan in de vroeg geïnoculeerde veldjes en het aantal bladluizen bleef er lager.

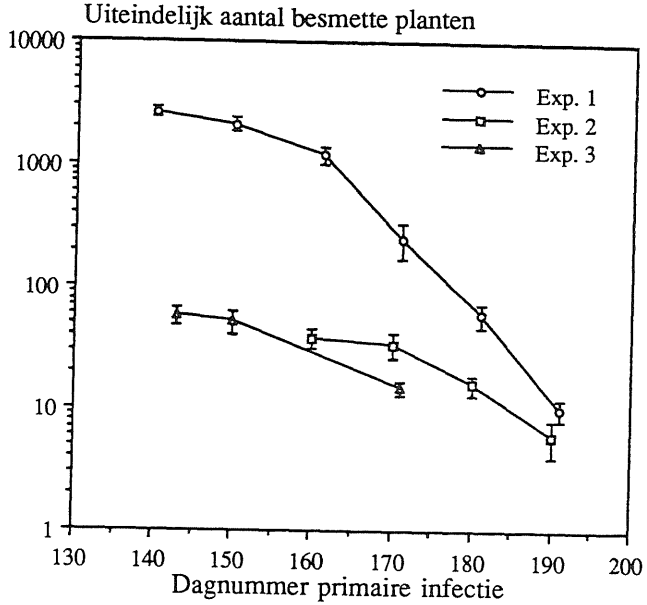
De resultaten van de proef suggereren het volgende scenario voor vergelingsvirusverspreiding in suikerbieten:

Eerst is er een *introductiefase*. Bladluizen en virussen komen het nog jonge gewas binnen en starten hun vermenigvuldiging. Resultaat is een aantal over het veld verspreide geïsoleerde besmette planten. Dispersie van bladluizen is nog gering door het ontbreken van bladcontact, lage temperaturen en goede waardplantgeschiktheid van jonge bieteplantjes. Wanneer de planten elkaar met hun bladeren beginnen te raken begint de *vestigingsfase*. In deze fase treedt een geringe mate van secundaire verspreiding op (in de proef rond 20 juni). Omdat *Myzus persicae* zich snel vermeerdert op jonge planten en de latentieperiode van het sterke virus in jonge planten kort is (Van der Werf, 1988), ontstaat snel een reservoir van virusbronplanten en infectieuze bladluizen. De reproductiesnelheid van *Myzus persicae* ligt bovendien op viruszieke bieteplanten hoger dan op gezonde planten. Tenslotte is er een *verspreidingsfase*. Door een nog onvolledig begrepen complex van factoren zoals afnemende waardplantkwaliteit, toenemende populatiedichtheid van de bladluizen en toenemende verstoring door natuurlijke vijanden, worden de bladluizen mobiel en treedt versterkte verspreiding van virus op. Opbouw van een flink reservoir tijdens de vestigingsfase is een voorwaarde voor een hoge verspreidingssnelheid gedurende de verspreidingsfase.

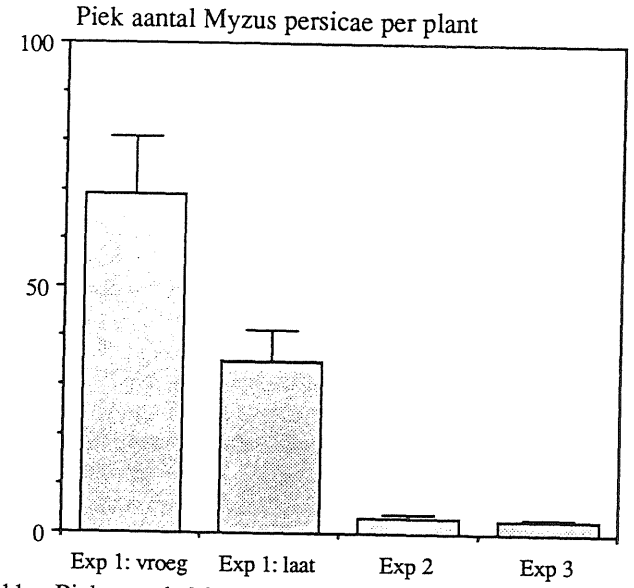
Zoals gezegd trad in twee veldproeven geen verspreiding van belang op (Figuur 4.10). De oorzaak van het uitblijven van significante virusverspreiding was ongetwijfeld het onvermogen van *Myzus persicae* om kolonies te vormen in deze proeven (Figuur 4.11). Dit onvermogen heeft vermoedelijk te maken met een grote impact van natuurlijke vijanden, vooral lieveheersbeestjes, in deze twee proeven.

Zaaidatum

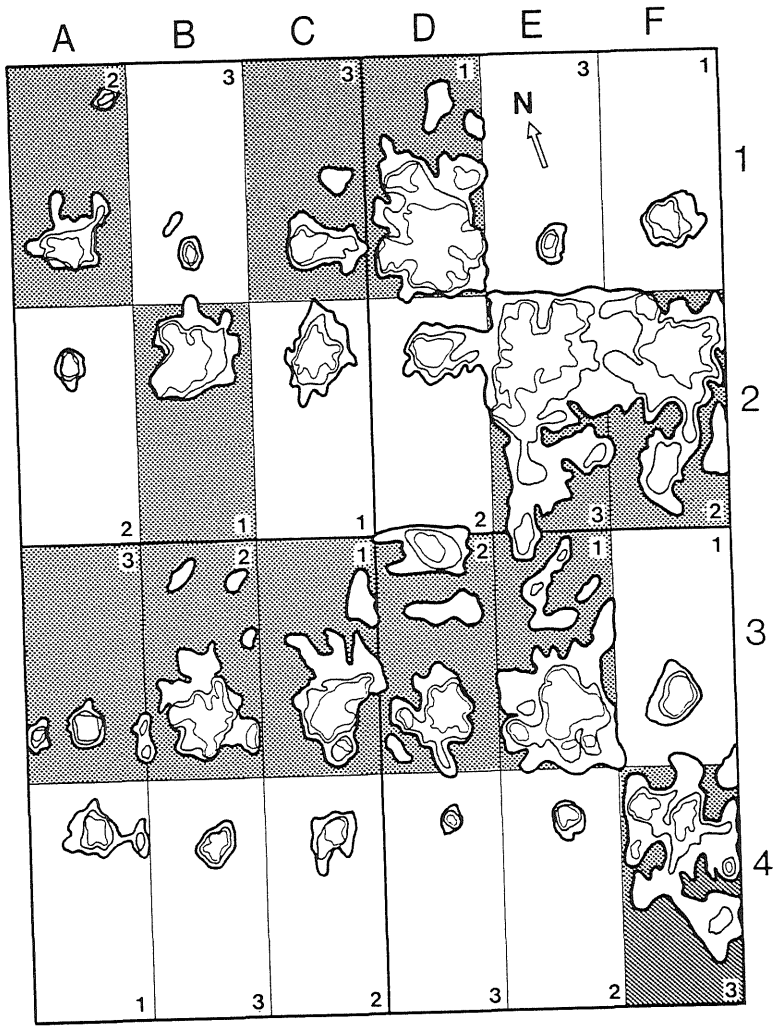
In een veldproef in 1986 werd het effect van de zaaidatum op de secundaire verspreiding van het sterke vergelingsvirus onderzocht. Veldjes werden gezaaid op 18 april (normaal) of 20 mei (laat). Primaire inoculaties werden gemaakt op 23 juni. Het resultaat van de proef is te zien in Figuur 4.12. In de laat gezaaide



Figuur 4.10 Relatie tussen primaire infectiedatum en verspreiding van bietevergelingsvirussen in drie veldproeven (van der Werf, 1988).



Figuur 4.11 Piekaantal *Myzus persicae* in drie veldproeven over de relatie tussen de primaire infectiedatum en de verspreiding van bietevergelingsvirussen. In het eerste experiment was er een significant verschil in aantal bladluizen tussen vroeg en laat geïnoculeerde veldjes. Gegevens uit van der Werf, 1988.



Figuur 4.12 Ruimtelijke verspreidingspatronen van het sterke vergelingsvirus in veldjes vroeg- en laat gezaaide suikerbieten (24 x 12 m^2). De laat gezaaide veldjes zijn gearceerd. De nummers 1, 2 en 3 in de veldjes geven verschillende aantallen oorspronkelijk geïntroduceerde *Myzus persicae* weer: 69, 9 en 2 per veldje. De plaats van primaire inoculatie ligt excentrisch. Opmerkelijk is het uitblijven van virusverspreiding van de laat gezaaide veldjes E2 en F2 naar de aangrenzende vroeg gezaaide veldjes E1 en F1. Bron: van der Werf, 1988.

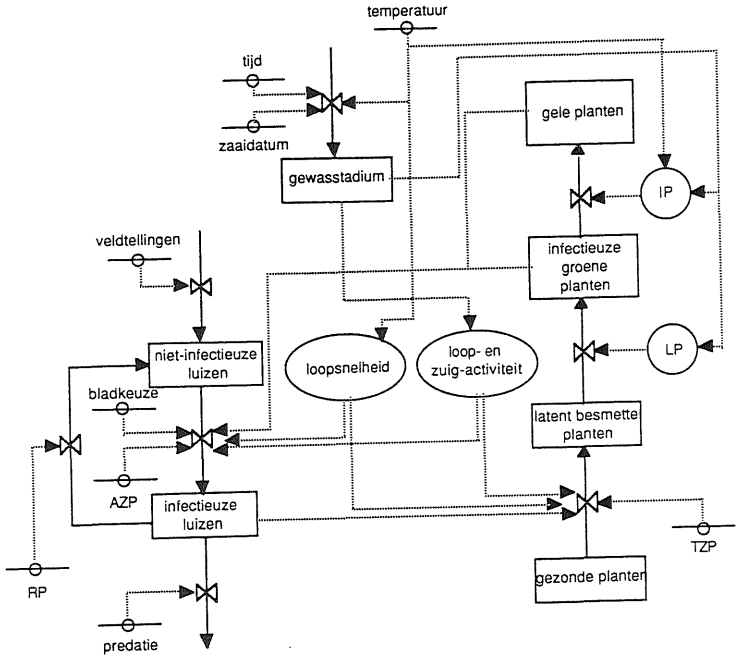
veldjes trad aanzienlijk grotere virusverspreiding op dan in de vroeg gezaaide veldjes. Dit resultaat bevestigt de uitkomsten van het eerst beschreven experiment waarin ook reeds werd gevonden dat inoculatie in een vroeg gewasstadium tot aanzienlijk grotere verspreiding aanleiding geeft. Merkwaardig is de abrupte begrenzing van vergelinghaarden op de overgang van laat naar vroeg gezaaide bieten (Figuur 4.12). Dit resultaat suggereert dat *Myzus persicae* afkomstig van jonge met BYV besmette bieteplanten geen virus overdraagt op oudere gezonde planten. Weigering van de luizen om zich te voeden op nutritioneel inferieure vroeg gezaaide gezonde planten kan hieraan ten grondslag liggen.

4.3.3 Modellering

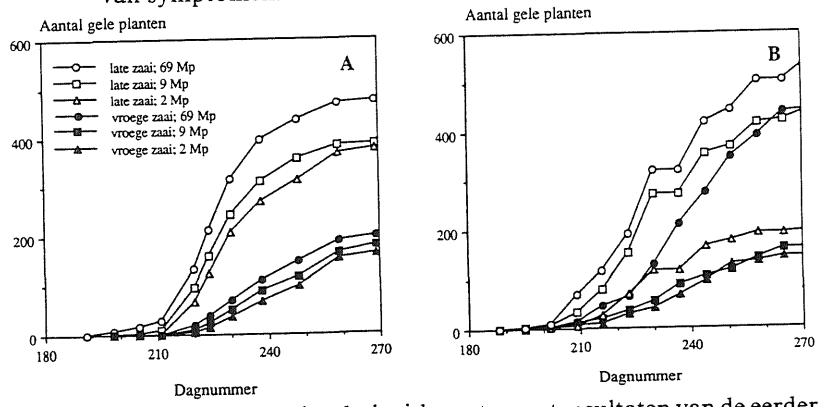
Modelbouw is het enige instrument dat ter beschikking staat om de kennis op procesniveau te integreren en een (hypothetisch) integraal beeld te vormen van het systeem en z'n gedrag. Het model is een expliciete mathematische formulering van kennis en hypothesen, corresponderend met het beeld van het systeem dat we in gedachten hebben. Modelsimulaties leveren aan praktijkresultaten toetsbare voorspellingen op. Discrepanties tussen modelvoorspellingen en werkelijkheid zetten de onderzoeker op het spoor van eventuele onjuiste aannamen in het model, dus foute ideeën over het systeem, en dragen zo bij tot verdieping van inzicht. Op langere termijn kunnen modellen door heuristische verbetering op basis van toetsing en nieuwe experimenten nuttige hulpmiddelen voor beheer worden.

Omdat virusverspreiding in suikerbieten een ruimtelijk proces is hebben we gekozen voor een expliciet ruimtelijk gestructureerd modeltype. Twee soorten individuen worden onderscheiden, planten en bladluizen. In het model zijn 1152 suikerbieteplanten op een oppervlakte van 12 x 12 m^2 gerepresenteerd, net als in de veldproeven. Iedere plant wordt gekarakteriseerd door twee kenmerken (1) standplaats, beschreven door x- en y-coördinaat, en (2) tijdstip van eerste infectie. Het tijdstip van infectie bepaalt middels een serie in het model ingebouwde biologische relaties welke bladeren er besmet zijn, of de plant symptomen vertoont, en of de plant latent besmet is dan wel reeds als bron voor virus fungeert. Het aantal bladluizen is variabel. Afhankelijk van geboorte en sterfte zijn er meer of minder in het model gerepresenteerd (zie verderop). Elke bladluis wordt gekarakteriseerd door (1) locatie, x en y coordinaat, (2) tijdstip van geboorte, (3) tijdstip van (laatste) virusverwerving, en (4) tijdstip van laatste verplaatsing. De leeftijd van de luis bepaalt de loopsnelheid; oudere luizen lopen sneller. Het tijdstip van laatste virusverwerving bepaalt of de luis (nog) infectieus is. Virusoverdracht wordt bepaald door het loop- en zuiggedrag van de luis. Verondersteld wordt dat zuigtijden van 1 en 2 uur voldoende zijn voor virusoverdracht, resp. verwerving. Loop- en zuiggedrag van de luis worden bepaald door leeftijd en al of niet besmet zijn van de plant waarop deze zich bevindt. Naarmate een plant minder geschikt is als waardplant, dus oud en niet besmet, is de luis minder geneigd tot zuigen en meer geneigd tot lopen. De looprichting is lukraak.

Het model simuleert de verspreiding van het virus, voor een gegeven aantalsont-



Figuur 4.13 Relatiediagram van het verspreidingsmodel van het sterke bietevergelingsvirus. Gebruikte afkortingen: RP = retentieperiode van BYV in de luis; AZP = acquisitie-zuig-periode; aaneengesloten zuigtijd op plant nodig voor verwerving van BYV; TZP = transmissie-zuig-periode; zuigtijd nodig voor virusoverdracht; LP = latentieperiode; tijd tussen besmetting en infectieus worden van plant; IP = incubatieperiode; tijd tussen infectie en verschijnen van symptomen. Bron: van der Werf et al., 1989c.



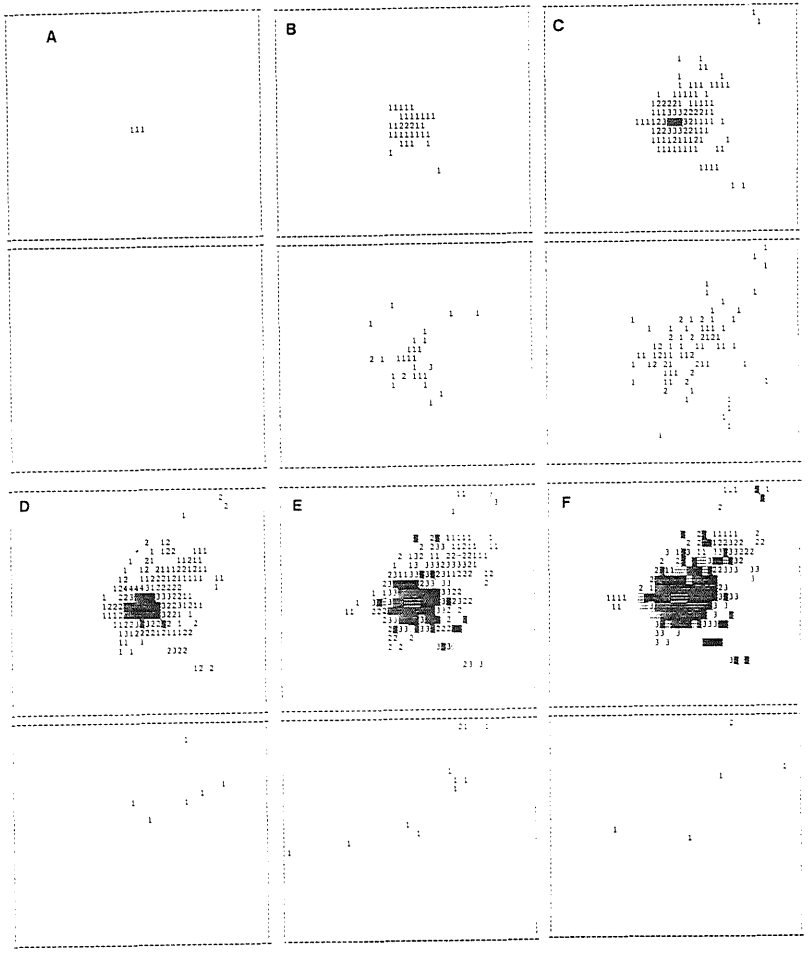
Figuur 4.14 Vergelijking van simulatieuitkomsten met resultaten van de eerder beschreven veldproef over het effect van de zaaidatum op de verspreiding van het sterke bietevergelingsvirus. (A) Experimentele resultaten; (B) simulatie. Bron: van der Werf et al., 1989c.

wikkeling van de luizen. De huidige kennis en de beschikbare informatie over aantallen natuurlijke vijanden in suikerbietenpercelen is namelijk ontoereikend om de aantalsontwikeling van *Myzus persicae* betrouwbaar te kunnen simuleren. In plaats daarvan worden de in de veldproeven gevonden aantallen nagebootst. De waargenomen leeftijdsopbouw van de bladluispopulatie wordt gebruikt om de predatiedruk door natuurlijke vijanden in te schatten; naarmate de predatiedruk groter is zijn oude individuen minder sterk vertegenwoordigd in de populatie. Dit is van belang voor de verspreiding omdat oudere luizen grotere afstanden afleggen. Predatie heeft geen effect op de aantallen luizen. De belangrijkste onderdelen en relaties van het model zijn samengevat in het relatiediagram van Figuur 4.13.

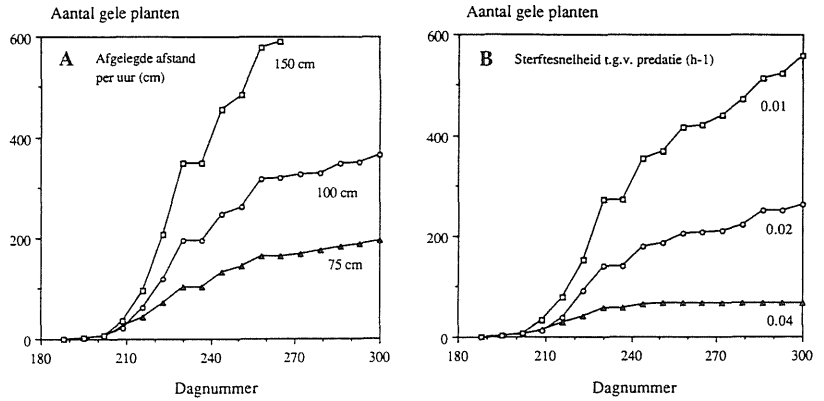
Het model levert als uitvoer zowel de ruimtelijke verdeling van besmette planten en luizen op een aantal tijdstippen als het verloop van het aantal besmette planten met symptomen in de loop van de tijd. Figuur 4.14 laat een vergelijking zien tussen modelsimulaties en de eerder besproken proefresultaten met betrekking tot het effect van zaaidatum op de virusverspreiding. In grote lijnen is er goede overeenstemming. Het model overschat echter de virusverspreiding in een vroeg gezaaid gewas waar veel luizen zijn uitgezet en onderschat de virusverspreiding in een laat gezaaid gewas waarin weinig luizen zijn uitgezet. Kennelijk zijn in het model de aantallen luizen van grote invloed op de mate van virusverspreiding terwijl dat in een werkelijk gewas niet zo is. Daarentegen is in het model de invloed van het gewasstadium gering in vergelijking met de werkelijkheid. Nader onderzoek moet uitwijzen welke relaties in het model onjuist zijn ingevoerd.

Het patroon van de ruimtelijke verspreiding in de tijd (Figuur 4.15) vertoont goede overeenkomst met werkelijke vergelingshaarden. Karakteristiek is dat de bladluispopulatie en de virusverspreiding hun piek hebben bereikt voordat zich in het gewas vergelingssymptomen van enig belang ontwikkelen. Dit demonstreert heel duidelijk dat men zich bij bestrijdingsbeslissingen niet kan laten leiden door symptomen; men zal dan immers veelal te laat zijn. Verder ontwikkelt zich op enige afstand van de hoofd-haard in de rechterbovenhoek een klein neven-haardje. In de praktijk zal dit dikwijls worden opgevat als een resultaat van activiteit van gevleugelde bladluizen, maar het model produceert dit patroon louter op basis van lopende bladluizen.

Een voorlopig model zoals het hier gepresenteerde kan worden onderworpen aan gevoeligheidsanalyse. Parameters worden gevarieerd om het effect op het gedrag van model te onderzoeken. Figuur 4.16 laat zien dat variaties in de loopafstand van de bladluizen en de predatiedruk binnen het biologisch plausibele domein een groot effect hebben op de mate van virusverspreiding. Nader onderzoek aan het bladluisgedrag en de mogelijkheden van uitbating van natuurlijke predatorpopulaties is vereist.



Figuur 4.15 Gesimuleerde verspreidingspatronen van viruszieke planten en bladluizen in de loop van de tijd. De simulatie is uitgevoerd met bladluisdata van een vroeg gezaaid veldje waarin 9 *Myzus persicae* werden geïntroduceerd. De onderdelen A t/m F geven de situatie op twee-weekse intervallen weer: (A) 23 juni, (B) 7 juli, 21 juli (C), (D) 4 augustus, (E) 18 augustus en (F) 1 september. Het bovenste plaatje van elk tweetal geeft de ruimtelijke verdeling van de besmette planten weer terwijl het onderste plaatje de verdeling van de luizen aangeeft. Getallen geven de fractie besmette bladoppervlakte per plant aan: (1) 0-0.1; (2) 0.1-0.2, etc. Planten met symptomen worden aangegeven met grijze blokjes: ( ) 0-30% besmette bladoppervlakte; ( ) 30-60% en ( ) 60%. Bron: van der Werf et al., 1989c.



Figuur 4.16: Gevoeligheidsanalyse van virusverspreidingsmodel m.b.t. (A) maximale loopafstand van de vector (cm h^{-1}) en (B) predatiedruk, uitgedrukt als relatieve sterftesnelheid (h^{-1}). Bron: van der Werf et al., 1989c.

4.4 Conclusies

Vanuit de samenleving en het beleid wordt momenteel grote druk uitgeoefend op de landbouw om het gebruik van bestrijdingsmiddelen terug te dringen. Inzicht in de populatiedynamica van gewasbeschadigers is nodig om te bepalen hoe men bij een minimaal pesticidengebruik als randvoorwaarde, toch optimale groeicondities voor de gewassen kan blijven creëren. Populatiedynamisch onderzoek in het veld en met modellen levert zulk inzicht en helpt sleutelvariabelen te identificeren, zoals bijvoorbeeld de aantallen voorjaarsmigranten in het voorbeeld van de graanluizen. Voor operationele beslissingen moet zo'n sleutelvariabele in het veld door waarneming worden vastgesteld. Hiertoe zijn voor graanluizen efficiënte en eenvoudige bemonsteringstechnieken ontwikkeld (Rabbinge & Mantel, 1981). Voorspellende modellen kunnen dienstig zijn om op grond van de veldwaarnemingen voorspellingen over het populatieverloop te doen, en leveren zo de benodigde gegevens over de te verwachten schade en financiële opbrengstderving. Modellen kunnen echter niet in de plaats treden van waarnemingen in het veld. De voorbeelden in dit artikel illustreren verder nog de volgende conclusies:

- De populatiedynamica van bladluizen en van virussen die door bladluizen worden overgedragen is sterk gekoppeld aan het gewasstadium. Kwantificering van de invloed van het gewasstadium is van belang voor de constructie van verklarende en voorspellende modellen.
- Modelbouw is het aangewezen middel voor kwantitatieve synthese van resultaten van gewasecologisch en populatiedynamisch onderzoek. Op deze wijze worden gangbare verklaringen van waargenomen aantalsfluctuaties kwantita-

tief getoetst en wordt de mate waarin populatieschommelingen worden begrepen geëvalueerd.
- Het werken met verklarende modellen verschaft populatiedynamische inzichten die onontbeerlijk zijn bij de ontwikkeling van eenvoudige voorspellende modellen voor de praktijk van de geleide bestrijding.
- Natuurlijke vijanden kunnen onder bepaalde voorwaarden van tijdigheid en aantal bladluisplagen en virus-epidemieën voorkomen. Dit natuurlijke bestrijdingspotentieel wordt in de praktijk van de akkerbouw, door het ontbreken van voldoende inzicht, nog nauwelijks benut.

4.5 Literatuur

Carter, N., 1985. Simulation modelling of the population dynamics of cereal aphids. BioSystems 18, 111-119.

Carter, N., A.F.G. Dixon & R. Rabbinge, 1982. Cereal aphid populations: biology, simulation and prediction. Pudoc , Wageningen. 91pp.

Carter, N., I.F.G. McLean, A.D. Watt & A.F.G. Dixon, 1980. Cereal aphids - a case study and review. Applied Biology 5, 271-348.

Daamen, R.A., 1990. Pathosystem management of powdery mildew in winter wheat. Proefschrift Landbouwuniversiteit, Wageningen, 124 pp.

Dean, G.J., 1974. The effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). Bulletin of Entomological Research 63, 401-409.

Dewar, A.M. & N. Carter, 1984. Decision trees to assess the risk of cereal aphid (Hemiptera: Aphididae) outbreaks in summer in England. Bulletin of Entomological Research 74, 387-398.

Drenth, H., J. Hoek, R.A. Daamen, W.A.H. Rossing, W. Stol & F.G. Wijnands, 1989. An evaluation of the crop-physiological and epidemiological information in EPIPRE. Bulletin EPPO / EPPO Bulletin 19, 417-424.

Drenth, H. & W. Stol, 1990. Het EPIPRE-adviesmodel. PAGV verslag nr. 97. CABO verslag no. 115, 130 pp.

Entwistle, J.C. & A.F.G. Dixon, 1986. Short-term forecasting of peak population density of the grain aphid (*Sitobion avenae*) on wheat. Annals of Applied Biology 109, 215-222.

Goudriaan, J. & H.J.W. van Roermund, 1989. Modelling of ageing, development, delays and dispersion. In: Rabbinge, R., S.E. Ward & H.H. van Laar, 1989. Simulation and systems management in crop protection. Pudoc, Wageningen. p. 47-81.

Hughes, G., 1990. Characterizing crop responses to pathchy pathogen attack. Plant Pathology 39, 2-4.

Jones, F.G.W., R.A. Dunning & K.P. Humphries, 1955. The effects of defoliation and loss of stand upon yield of sugar beet. Annals of Applied Biology 43, 63-70.

Rabbinge, R., 1976. Biological control of fruit-tree red spider mite. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen. 234 pp.

Rabbinge, R., 1988. Implementation of integrated crop protection systems. Bulletin SROP/WPRS Bulletin XI/2, 69-73.

Rabbinge, R., G.W. Ankersmit & G.A. Pak, 1979. Epidemiology and simulation of population development of *Sitobion avenae* in winter wheat. Netherlands Journal of Plant Pathology 85, 197-220.

Rabbinge, R., E.M. Drees, M. van der Graaf, F.C.M. Verberne & A. Wesselo, 1981. Damage effects of cereal aphids in wheat. Netherlands Journal of Plant Pathology 87, 217-232.

Rabbinge, R., I.T.M. Jorritsma & J. Schans, 1985. Damage components of powdery mildew in winter wheat. Netherlands Journal of Plant Pathology 91, 235-247.

Rabbinge, R., A.G. Kroon & H.P.J.M. Driessen, 1984. Consequences of clustering in parasite-host relations of the cereal aphid *Sitobion avenae*: a simulation study. Netherlands Journal of Agricultural Science 32, 237-239.

Rabbinge, R. & W.P. Mantel, 1981. Monitoring for cereal aphids in winter wheat. Netherlands Journal of Plant Pathology 87, 25-29.

Rabbinge, R. & C.T. de Wit, 1989. Systems, models and simulation. In: Rabbinge, R., S.E. Ward & H.H. van Laar, 1989. Simulation and systems management in crop protection. Pudoc, Wageningen, p. 3-17.

Roermund, H.J.W. van, J.J.R Groot, W.A.H. Rossing & R. Rabbinge, 1986a. Calculation of aphid damage in winter wheat, using a simulation model. Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijsuniversiteit Gent 51, 1125-1130.

Rossing, W.A.H., 1990. Simulation of damage in winter wheat caused by the grain aphid *Sitobion avenae*. 2. Construction and evaluation of a simulation model. (aangeboden).

Rossing, W.A.H. & R.A. Daamen. Analysis of uncertainty and risk in supervised control of brown rust and aphids in winter wheat. 1. Identification and estimation of uncertainty. In bewerking.

Sopp, P. & S.D. Wratten, 1986. Rates of consumption of cereal aphids by some polyphagous predators in the laboratory. Entomologia experimentalis et Applicata 41, 69-73.

Vereijken, P.H., 1979. Feeding and multiplication of three aphid species and their effect on yield of winter wheat. Agricultural Research Reports 888. 58pp.

Vickerman, G.P., 1977. Monitoring and forecasting insect pests of cereals. Proceedings 1977 British Crop Protection Conference on Pests and Diseases. BCPC, Croydon, p. 227-234.

Watt, A.D., 1979. The effect of cereal growth stages on the reproductive activity of *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. Annals of Applied Biology 91, 147-157.

Watt, A.D. & A.F.G. Dixon, 1981. The effect of cereal growth stages and crowding of aphids on the induction of alatae in *Sitobion avenae* and its consequences for population growth. Ecological Entomology 6, 441-447.

Werf, W. van der, 1988. Yellowing viruses in sugarbeet; epidemiology and damage. Proefschrift Landbouwuniversiteit, Wageningen, 152 pp.

Werf, W. van der, F. Bonnier & D. Peters, 1989a. Retrospective estimation of the date of infection with beet yellowing viruses in sugar-beet under field conditions. Netherlands Journal of Plant Pathology 95, 327-341.

Werf, W. van der, C. Kempenaar & D. Peters, 1989b. The incubation period of beet yellowing viruses in sugar-beet under field conditions. Netherlands Journal of Plant Pathology 95, 241-258.

Werf, W. van der, W.A.H. Rossing, R. Rabbinge, M.D. de Jong & P.J.M. Mols, 1989c. Approaches to modellng the spatial dynamics of pests and diseases. In: R. Cavalloro & V. Delucchi (Eds), 1989: PARASITIS 88. Proceedings of a scientific congress, Barcelona, 25-28 October 1988 (Boletin de Sanidad Vegetal, Fuera de Serie No. 17), 89-119.

Wit, C.T. de, 1953. A physical theory on placement of fertilizers. Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen (Agricultural Research Reports) 59-4. Staatsdrukkerij, 's Gravenhage, 70 pp.

Wratten, S.D., 1977. Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. Annals of Applied Biology 85, 319-331.

Zadoks, J.C., 1981. EPIPRE: A disease and pest management system for winter wheat developed in the Netherlands. EPPO Bulletin 11, 365-369.

Zadoks, J.C., 1989. EPIPRE, a computer-based decision support system for pest and disease control in wheat: Its development and implementation in Europe. In: K.J. Leonard & W.E. Fry (Eds). Plant disease epidemiology. Volume 2, p. 3-29.

Zadoks, J.C., T.T. Chang & C.F. Konzak, 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. Eucarpia Bulletin 7, 42-52.

Zadoks, J.C. & R.D. Schein, 1979. Epidemiology and plant disease management. Oxford University Press. 427 pp.

Zhou, X. & N. Carter, 1989. A simulation model describing the population dynamics and damage potential of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Walker) (Hemiptera: Aphididae), in the UK. Bulletin of Entomological Research 79, 373-380.