

成虫期长于幼期的昆虫实验种群生殖力 表参数估计模型的改进

张帮君¹, 韩群鑫², 郭正光¹, 黄寿山^{3,*}

(1. 华南农业大学理学院, 2. 仲恺农业技术学院, 3. 华南农业大学昆虫生态研究室; 广州, 510642)

摘要: 针对昆虫的某些类群成虫期长于幼期的实际情况, 利用矩阵建立了内禀增长力估计的改进型模型, 使得因成虫期过长而引起的世代重叠情况下, 子孙后代在母代成虫存活期内的繁殖量得到表达。对成虫期远长于幼期而引发的当代成虫生殖期间, 出现的世代重叠和生殖量进行估计, 使得内禀增长力 r_m 的计算与实际较为吻合。经 r_m 的精确值估计模型的验算, 证明新模型比原模型在估计 r_m 值时, 更加接近精确值。

关键词: 内禀增长力; 生命表; 矩阵; 改进型模型; 精确值

文章编号: 1000-0933(2008)05-2664-05 中图分类号: Q968.1 文献标识码: A

Improvement upon the parameter estimation models of the fecundity table of insect experimental population when adult period longer than that of larva

ZHANG Bang-Jun¹, HAN Qun-Xin², GUO Zheng-Guang¹, HUANG Shou-Shan^{3,*}

1 College of Science, South China Agriculture University, Guangzhou 510642, China

2 Department of Plant Protection, Zhongkai University of Agriculture and Technology, Guangzhou 510225, China

3 Laboratory of Inset Ecology, South China Agriculture University, Guangzhou 510642, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 2664 ~ 2668.

Abstract: The adult periods of some insect groups are longer than that of the larva. This fact often causes the generation overlap and the estimation of the intrinsic rate of increase (r_m) become difficult. An improved model was established to estimate the parameters of the fecundity table of experimental population of these insects according to the matrix principle. This improved model enabled the number of offspring's propagation be calculated during the survival period of female adult of the former generation. The results showed that r_m of the insects whose generations overlap significantly could be calculated successfully through the model. According to the checking computations, the r_m value calculated from this improved model was more closely to the exact value than that of calculated from the un-improved model.

Key Words: intrinsic rate of increase; fecundity table; matrix; improved model; exact value

昆虫种群生命表是表达昆虫生态适应性的工具, 对于估计种群的动态趋势具有重要的应用价值。其中特定时间生命表的内禀增长力(r_m)具有无量纲性质, 可以用 r_m 值比较不同种类, 或同一种类在不同生态环境下的生态适应性。

对于昆虫的成虫期短于幼期的实验种群, 利用 Leslie-Birch 的近似模型所得内禀增长力 r_m 与精确值较接近^[1~3]。然而对于昆虫的成虫期长于幼期的实验种群, 利用 Leslie-Birch 的模型所得内禀增长力 r_m 与精确值较相差很大^[4]。

基金项目: 广东省自然科学基金资助项目(8151026001000005)

收稿日期: 2008-02-19; 修订日期: 2008-06-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sshuang@scau.edu.cn

内禀增长力 r_m (innate capacity for increase 或 intrinsic rate of natural increase) 的含义:“在食物、空间和同种其它动物的数量处于最优,实验中完全排除了其它物种时,在任一特定的温度、湿度、食物的质量等的组合下所获得的最大增长率”^[5]。

Leslie-Birch 求内禀增长力 r_m 模型如下:

(1) 计算 R_0 (净生殖率, Net productive rate), 即世代倍增率。

$$R_0 = \frac{\text{第 } t+1 \text{ 世代的雌虫幼体出生数}}{\text{第 } t \text{ 世代的雌虫幼体出生数}}$$

Leslie-Birch 的计算公式

$$R_0 = \sum l_x m_x \quad (1)$$

(2) 求平均世代长度 ($\bar{T}$)

$$\bar{T} = \frac{\sum x l_x m_x}{R_0} \quad (2)$$

(3) 求内禀增长力 r_m

$$r_m = \frac{\ln R_0}{\bar{T}} \quad (3)$$

利用 Leslie-Birch 模型求昆虫的成虫期短于幼期的实验种群内禀增长力 r_m 与自然界中观测到的实际增长率比较接近。但对于成虫期长于幼期的昆虫实验种群, Leslie-Birch 模型所求得 R_0 与实际的观测值相差很远, 所以 r_m 亦与实际增长率相差很大。原因在于, 当昆虫的成虫期远长于幼期时, 在母世代成虫生殖期间, 出现世代重叠的实际情况。例如本文引用的实例中, 赤拟谷盗 (*Tribolium castaneum*) 幼期历期仅为 26d, 成虫期平均寿命为 169d, 而其中最长寿的成虫存活时间达到了 514d。可见在此实例中, 母代成虫期, 其子代、孙代、重孙代、... 共 18 世代的子孙辈幼虫均已进入繁殖期^[6]。因此原来的 Leslie-Birch 模型只能反映母代的单一世代的繁殖情况, 丢失了因世代重叠而产生的大量子孙代的繁殖数量的统计, 造成模型与生物学实际不相吻合的结果。为此, 本论文利用矩阵原理提出了 R_0 计算的改进模型, 以期实现 R_0 的更好的表述。

1 R_0 改进型模型的构建

设第 i 代雌成虫第 j 次产卵总量为 $N_{i,j}$, 第 i 代雌成虫的逐日存活率为 $l_{i,x}$, 第 i 代雌成虫的平均产雌数为 $m_{i,x}$, n 为母代的最长存活期, d_0 为从卵发育至成虫所需的时间。并且假设第 i 代雌成虫产的子代均放在 $i+1$ 行, 第 $i+1$ 代发育成具有生殖力的成虫比第 i 代延迟 d_0 , 在时刻 n 结束时, 第 $i+1$ 代成虫比第 i 代成虫少产 d_0 天的卵, 因此构造种群生殖量矩阵 L 。由于矩阵 L 为各代雌成虫在各个时间的产卵的数量, 所以可将矩阵 L 通过 Leslie-Birch 模型的原则转化为各代雌成虫在各个时间的平均产雌数量构成的等价矩阵 L' :

$$L = \begin{bmatrix} N_{11} & N_{12} & \cdots & N_{1,d_0} & N_{1,d_0+1} & \cdots & N_{2,2d_0+1} & \cdots & N_{1,n} \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & N_{2,1} & \cdots & N_{2,d_0+1} & \cdots & N_{2,n-d_0} \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & N_{3,1} & \cdots & N_{3,n-2d_0} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & N_{[\frac{n}{d_0}],n-[\frac{n}{d_0}]d_0} \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 \end{bmatrix} \quad (4)$$

其中, $N_{i,j}$ 表示第 i 代雌虫第 j 次产卵总量, n 为母代的最长存活期, $[\frac{n}{d_0}]$ 表示取 $\frac{n}{d_0}$ 的最小正整数。

等价矩阵 L' :

$$L' = \begin{bmatrix} l_{1,d_0+1}m_{1,d_0+1} & l_{1,d_0+2}m_{1,d_0+2} & \cdots & l_{1,2d_0+1}m_{1,2d_0+1} & \cdots & l_{1,3d_0+1}m_{1,3d_0+1} & \cdots & l_{1,n}m_{1,n} \\ 0 & 0 & \cdots & l_{2,d_0+1}m_{2,d_0+1} & \cdots & l_{2,2d_0+1}m_{2,2d_0+1} & \cdots & l_{2,n-d_0}m_{2,n-d_0} \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & l_{3,d_0+1}m_{3,d_0+1} & \cdots & l_{3,n-2d_0}m_{3,n-2d_0} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & \cdots & l_{[\frac{n}{d_0}],n-[\frac{n}{d_0}]d_0}m_{[\frac{n}{d_0}],n-[\frac{n}{d_0}]d_0} \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 \end{bmatrix} \quad (5)$$

其中, L, L' 均是 $\left(\left[\frac{n}{d_0} + 1\right]\right) \times n$ 矩阵。

此时由矩阵 L' 可得新的净生殖率计算公式(6), 且按照 Leslie-Birch 模型原则得到(7)计算公式。

(1) 计算 R'_0 (净生殖率, net productive rate)

$$R'_0 = \frac{\text{与第 } t+1 \text{ 世代重叠的各子孙代的雌虫幼体出生数总和}}{\text{第 } t \text{ 世代的雌虫幼体出生数}} \quad (6)$$

本文定义 R'_0 为重叠世代倍增率。

根据(6)和 Leslie-Birch 模型原则, 将矩阵 L' 中所有的 $l_{i,x}m_{i,x}$ 行求和, 就得下面关于改进 R'_0 的计算公式:

$$R'_0 = \sum_{i=1}^{\left[\frac{n}{d_0}\right]} \sum_{x=1}^{n-(i-1)d_0} l_{i,x}m_{i,x} \quad (7)$$

(2) 世代平均历期的计算仍沿用 Leslie-Birch 模型(2)式。

(3) 内禀增长力的计算相应地变为(8)式:

$$r'_m = \frac{\ln R'_0}{\bar{T}} = \frac{\ln \left(\sum_{i=1}^{\left[\frac{n}{d_0}\right]} \sum_{x=1}^{n-(i-1)d_0} l_{i,x}m_{i,x} \right)}{\bar{T}} \quad (8)$$

其中, $\left[\frac{n}{d_0}\right]$ 表示取 $\frac{n}{d_0}$ 的最小正整数, n 为母代的最长存活期。

为了精确估计 r_m , 可以从原微分方程 $\frac{dN}{dt} = rN$ 推导出(9)式的偏差关系^[7,8]。

因为 $\frac{dN}{dt} = rN \Rightarrow \frac{dN}{N} = rdt \Rightarrow \ln N = rt + k \Rightarrow N(t) = N_0 e^{rt}$, 设 $t = \bar{T}$, $\frac{N(\bar{T})}{N_0} = e^{r'_m \bar{T}}$ 。设当内禀增长力为 r_m 时, 种群达到稳定状态, 则 $\frac{N(t)}{N_0} = e^{r'_m t}$ 。又已知 $R'_0 = \frac{N(\bar{T})}{N_0}$, 所以 $\ln R'_0 = r'_m \bar{T} \Rightarrow \ln R'_0 / \bar{T}$, 同理 $R_0 = \frac{N(t)}{N_0}$, $\ln R_0 = r_m t \Rightarrow r_m = \ln R_0 / t$ 。

设实验种群处于稳定状态, 当 $t = \bar{T}$ 时, $R_0 = cR'_0$, 则由上面推导可得:

$$\frac{r_m}{r'_m} = \frac{\ln R_0}{\ln R'_0} \Rightarrow r_m = r'_m \times \frac{\ln cR'_0}{\ln R'_0}$$

令 $k = \frac{\ln cR'_0}{\ln R'_0}$, 所以:

$$r_m = kr'_m, R_0 = (R'_0)^k \quad (9)$$

改进模型不但可以对一般状态下, 昆虫的成虫期长于幼期的实验种群的近似内禀增长力 r'_m 进行估计, 而且可以对近似的 r'_m 进行修正得到稳定状态下内禀增长力 r_m 。

2 结果与分析

用 Matlab 软件对韩群鑫编制的赤拟谷盗(*Tribolium castaneum*)的生殖力表实验数据进行验证,采用原模型和改进模型两种计算方法得到下列生殖力表参数见表 1。

表 1 改进模型计算的赤拟谷盗的生殖力表参数与原模型计算的参数的比较

Table 1 Comparison of the calculated parameters of experimental population fecundity table of *Tribolium castaneum* by the improvement model with formerly one

项目 Item	原模型 Formerly model	改进模型 Improvement model	相对增加率 Relatively rate of increase
净生殖力 Net reproduction(R_0)	313.3267	4320.8822	1279.03%
世代平均历期 Average generation period($\bar{T}$)	169.1089	169.1089	0
内禀增长力 Intrinsic rate of increase (r'_0)	0.0340	0.0495	45.59%

将原模型和改进模型所求得内禀增长力 r_m 代入计算公式(10) 检验,结果见表 2。

$$\sum_{x=0}^{\infty} e^{-r_m x} l_x m_x \tag{10}$$

由表 2 可看出改进模型的(10)式计算值比原模型的小,说明改进方法比原方法更符合实际。但是改进模型的 $\sum_{x=0}^{\infty} e^{-r_m x} l_x m_x = 10.5347 > 1$,说明估计的 r'_m 比稳定状态下的 r_m 小。

利用 Matlab 对稳定状态下的 r_m 进行估计,通过对式(9)中的 k 进行估计,当 $k = 2.12$ 时, $\sum_{x=0}^{\infty} e^{-r_m x} l_x m_x$,此时 $r_m = 2.12 \times 0.04950 = 0.1049$,为 r_m 的精确值。

3 结论和讨论

(1) 通过基于昆虫饲养实际的观察,改进了 Leslie-Birch 模型提出的 R_0 计算公式(7), (7)式更好地表达了昆虫成虫期远长于幼期的生殖力估计值,因而更符合生物学实际。

(2) 在新的模型(7)中,Leslie-Birch 模型是改进模型的特殊情况,当 $n < 2d_0$ 时,式(7)和式(8)变为式(1)和式(3)。改进模型还给可利用式(9)对 r'_m 的精确值进行估计,使得 r_m 更能反映实际情况。

(3)改进模型公式(7)计算的 R_0 比 Leslie-Birch 模型(1)计算的 R_0 增加了 12.7903 倍,这是由于原模型丢失了世代重叠条件下的子孙代的繁殖量所至。

(4)在世代平均历期不变的情况下,改进模型的公式(8)比 Leslie-Birch 模型的公式(3)增加了内禀增长力 r'_m ,如表 1 所示。改进模型的 r'_m 是 Leslie-Birch 模型的 r'_m 的 1.4559 倍。

(5) 通过公式(10)对原模型和改进模型所求得内禀增长力 r_m 进行检验,如表 3 结果所示,说明这两种模型所求的内禀增长力 r'_m 比稳定状态下的 r_m 都小。利用公式(9)中的 k 进行估计,得到 r_m 的精确值的估计值为 $r_m = 0.1049$ (表 3)。

References:

[1] Birch L C. The Intrinsic Rate of Natural Increase of an Insect Population. The Journal of Animal Ecology, 1948, 17(1): 15—26.

- [2] Morris R F, Miller C A. The development of life tables for the spruce budworm. *Can. J. Zool.*, 1954, 32: 283 — 301.
- [3] Wang S S, Huang S S, Liang G W, *et al.* Study on the rearing and the laboratory population life table of litichi fruit borer (*Conopomorpha sinensis* Bradley). *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2): 836 — 841.
- [4] Lin C S. The theory and experiment study of animal population change II. the innate capacity for increase of *Tribolium confusum* (H.). *Acta Zoologica Sinica*, 1964, 16(3): 323 — 328.
- [5] Xu R M. *Insert Population Ecology*. Beijing: Beijing Normal University Press, 1985. 97 — 100.
- [6] Han Q X. The defence effect and mechanism against harmful insects in the storage system of clove and other medicinal materials. Doctoral Dissertation of South China Agricultural University, 2007. 118 — 128.
- [7] Wang G X, Zhou Z M, Zhu S M, *et al.* Ordinary differential equations (second). Beijing: Higher Education Press, 2002. 18 — 56.
- [8] Jiang Q Y, Xie J X, Ye J. *Mathematical Model (Third)*. Beijing: Higher Education Press, 2004. 9 — 16.

参考文献:

- [3] 王少山, 黄寿山, 梁广文, 等. 荔枝蒂蛀虫的饲养及其实验种群生命表研究. *生态学报*. 2008, 28(2): 836 ~ 841.
- [4] 林昌善. 动物种群数量变动的理论与实验研究 II. 杂拟谷盗的内禀增长能力(r_m)的研究. *动物学报*, 1964, 16(3): 323 ~ 328.
- [5] 徐汝梅. *昆虫种群生态学*. 北京: 北京师范大学出版社, 1985: 97 ~ 100.
- [6] 韩群鑫. 丁香养护中药材的防虫效果及其作用机理研究. 华南农业大学博士论文, 2007. 118 ~ 128.
- [7] 王高雄, 周之铭, 朱思铭, 等. *常微分方程 (第二版)*. 北京: 高等教育出版社, 2002. 18 ~ 56.
- [8] 姜启源, 谢金星, 叶俊. *数学模型 (第三版)*. 北京: 高等教育出版社, 2004. 9 ~ 15.