

# 昆虫种群系统的研究概述

庞雄飞 梁广文

(华南农业大学, 广州)

## 摘 要

种群系统把对象种群看成是一个系统,把作用于种群的各种因子看成是系统的空间边界,来研究种群的数量动态和数量控制问题。种群系统的研究引入了系统科学的理论和方法,丰富了种群动态的理论和提出了种群的数量控制,使种群生态学在理论上和方法上进一步发展。本文拟在种群系统的概念和研究方法上进行讨论,其中包括作者在有关研究中提出的问题,特别是种群系统的控制信息的处理问题,供进一步讨论参考。

**关键词:** 种群系统, 昆虫生态学。

种群系统 (Population system) 的名称应用于以系统科学方法研究人口 (人类种群) 的人口系统 (Population system) 和人口大系统 (Large scale population system), 也应用于以系统科学方法研究有害生物种群。人口系统的研究不仅把人口看成是一个自然系统,而且把这个系统看成是一个控制系统,通过可控因子,即生育年龄和生育率,提出了人口的计划发展方案<sup>[1]</sup>。在昆虫种群的研究中,Gieir(1964), Clark et al(1967)曾经提出了生命系统(Life system)的基本概念<sup>[2,3]</sup>,认为“生命系统由一个对象种群和作用于这个种群的环境所组成”。Hughes(1984)进一步阐明:“生命系统处理方法容许把一个种群以其作用的环境看成系统的空间边界”<sup>[4]</sup>。类似的概念也曾被称为单种生态系统(Single species ecosystem)<sup>[5]</sup>。

### 一、昆虫种群系统的基本概念

从自然系统的概念看来,生命系统的描述是完整的。昆虫生命系统把昆虫种群按年龄或虫期依次分为若干状态,以各状态的存活率和生殖力作为相互联系的纽带——支路传输,作用于种群的各种因子分别对支路传输发生影响而与整个系统的输入和输出联系在一起。

自然系统的目的性是不明确的。如果把种群系统看成是一个控制系统,控制系统是有指定目标的。正如人口系统那样,以人口的计划发展作为目标,把人口系统作为控制系统进行研究。昆虫种群系统的研究,目的在于研究昆虫种群数量动态和种群数量控制,也就有可能把昆虫种群系统看成是一个控制系统。

控制系统的另一个特点是通过各种作用因子的控制信号实施对系统的控制,通过改变可控因子使控制信号发生改变而使系统的输出达到预期目标。昆虫种群系统的各种边界因子是复杂的,各类因子的改变都可能引起存活率或生殖力的改变。因此,作用因子的信息处理成为种群系统研究的一个重要问题。

把昆虫种群系统看成是一个控制系统,其含义可以认为是:种群系统把对象种群看成是一个系统,把作用于种群的各种因子看成是系统的空间边界,研究种群的数量动态和种群的数量控制问题。具体的处理方法是:

1. 把种群按生长、发育顺序依次划分为若干状态,以各状态的存活概率及生殖力作为状态的传输,与状态向量的输入及输出联系在一起;
2. 把作用于种群的各种因子看成是系统的空间边界,边界因子通过信息处理成为控制信号作用于状

态传输, 从而对系统的输出产生影响;

3. 按照种群系统输出的预期目标, 通过控制信号的反馈, 研究边界因子的排除、添加或干扰, 对系统施加优化控制。

## 二、昆虫种群系统的研究方法

以系统处理方法研究昆虫种群<sup>[6,7]</sup>, 比较集中地反映系统处理方法研究有害生物协调管理的研究成果<sup>[8,9]</sup>。

种群系统的研究, 继承了种群生态学的研究方法。早在系统科学形成和发展之前, 在人口统计中建立起来的以年龄组配为特征的生命表方法, 种群相互作用的数学模型, 种群矩阵模型, 以虫期组配为特征的生命表, 种群数学模型及其系统分析方法, 关键因子分析法等, 为种群系统的研究方法打下了良好的基础<sup>[10,11]</sup>。

### 1. 生命表方法

生命表方法是种群系统研究的基础。生命表是1662年Graunt提出基本设想, 1693年Halley在人口统计中建立起来的。这是人口统计学的基础, 人口统计学是种群生态学的来源之一<sup>[12]</sup>。根据昆虫的特点, 建立了适应于昆虫种群研究的虫期组配的生命表。虫期组配的生命表广泛应用于昆虫种群的研究, 成为昆虫种群生态学的重要方法之一。

种群系统的研究要求直接分析各种或各类因子的作用。在上述生命表的基础上, 建立以作用因子组配的生命表<sup>[14,15]</sup>。即按照各个因子作用的先后次序逻辑, 细分为不同的状态, 例如昆虫的卵期, 假定卵寄生天敌对正常的或不育的卵的侵袭是随机的, 捕食者对不育的或已被寄生的和正常的卵的侵袭也是随机的, 这就有可能在总卵数的基础上统计被捕食相对应的存活率, 而后在被捕食后剩余的卵数为基础统计被寄生相对应的存活率, 最后在被捕食及被寄生后剩余的卵数为基础统计不育或不孵相对应的存活率。这样, 每一作用因子成为相对独立的状态, 而该虫期的存活率等于各作用因子相对应的存活率的乘积。以作用因子组配的生命表有助于重要因子和关键因子的分析, 也有助于各种因子和各类因子对种群系统控制作用的研究。

### 2. 控制指数与排除分析法、添加分析法和干扰分析法

种群数学模型, 是种群系统分析的基础<sup>[16,17]</sup>。组建以作用因子组配的生命表后, 种群趋势指数  $I$  将由各作用因子相对应的存活率  $S_i$  和指定的标准卵量  $F$ 、达到标准卵量的概率  $P_F$  和雌占成虫总数的概率  $P_Q$  组成。即:

$$I = S_1 S_2 \cdots S_n F P_F P_Q \quad (1)$$

作用因子的变化将会引起  $S_i$ ,  $P_F$ ,  $P_Q$  的变化, 使种群趋势指数  $I$  改变为  $I'$ 。控制指数 (Index of population control,  $IPC$ ) 为改变后的种群趋势指数与原来的种群趋势指数的比值。即

$$IPC = \frac{I'}{I} \quad (2)$$

排除分析法、添加分析法和干扰分析法是在方程 1, 2 的基础上推导的, 如果排除因子  $i$  的作用, 控制指数为该因子相对应的存活率  $S_i$  的倒数  $1/S_i$ ; 如果添加因子  $a$  的作用, 控制指数为该因子相对应的存活率  $S_a$ ; 如果因子  $i$  受到干扰, 使其相对应的存活率由原来的  $S_i$  改变为  $S_i'$ , 其控制指数为  $S_i'/S_i$ 。控制指数曾应用于评价天敌、杀虫剂、抗虫性等因子的作用<sup>[10,11,15]</sup>。

### 3. 重要因子分析和关键因子分析

重要因子即为对种群数量发展趋势起重要作用的因子。应用排除作用的控制指数讨论重要因子的分析方法<sup>[10,15]</sup>, 把各因子按作用大小排列, 并优先选择一些重要因子建立亚模型以组建种群系统模型。关键因子即为对种群数量动态起关键作用的因子。Morris (1963) 曾经讨论了关键因子的含义以及提出关键因子的分析方法<sup>[11]</sup>。Vatley and Gradwell (1960) 提出了关键因子图解分析法等<sup>[11]</sup>。应用排除作用的控

制指数对关键因子进行分析，可以直接分析各个因子，同时还可以综合各类因子进行分析研究。

4. 种群系统模型

适应于种群系统模拟的数学模型以现代控制论的状态方程作为基本框架。基本形式如图1及方程3所示。

在图1中  $U(t)$ ,  $Y(t)$  为输入及输出;  $X_1, X_2, X_3, \dots, X_K$  为状态变量;  $S_1, S_2, S_3, \dots$  为存活率,  $F$  为标准产子数,  $P_F$  为达到标准产子数的概率  $P\Phi$ , 为雌性比率,  $B$  为控制信源,  $b_i$  为控制信号。

在式(3)中的控制矩阵  $B$  的  $b_i$ , 与控制指数有密切的关系。设  $b_i$  相对应的控制指数为  $IPC_i$ , 则  $b_i = (IPC_i)S_i - S_i$ 。

$$\begin{pmatrix} X_1(t_1) \\ X_2(t_1) \\ X_3(t_1) \\ \vdots \\ X_K(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & FP_F P \Phi \\ S_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & S_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & b_1 \\ b_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & b_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(t_0) \\ X_2(t_0) \\ X_3(t_0) \\ \vdots \\ X_K(t_0) \end{pmatrix} \quad (3)$$

5. 控制作用的信息处理

控制系统是通过信息的控制作用实现优化控制的。这个特点同样适应于种群系统的控制。例如, 在环境因子中可以提取作用于存活率的温度( $T$ )的信息, 温度在信道中受到湿度( $RH$ )的干扰, 温度、湿度共同进入已经建立的模型中。信号处理的模型是温度、湿度与存活率关系的数学模型  $f(T, RH)$ , 其作用过程如图2所示, 模型的输出为干扰作用的控制指数。天敌提取的信息是天敌的密度( $Dn$ )。天敌作用的大小与天敌的密度有关, 也与对象种群的密度有关。其作用过程可以图3进行模拟。

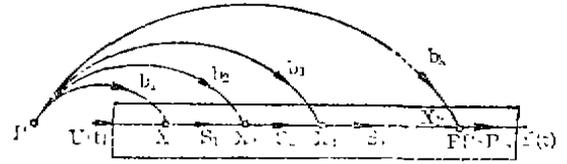


图1 种群系统的网络模型  
Fig.1 Network model of population system  
 $U(t), Y(t)$ —input and output of state variables,  
 $x_i$ —state variables,  
 $S_i$ —survival rate  $i$ ;  
 $FP_F P \Phi$ —productivity;  
 $b_i = (IPC_i)S_i - S_i$ ;  
 $B$ —limiting factor.

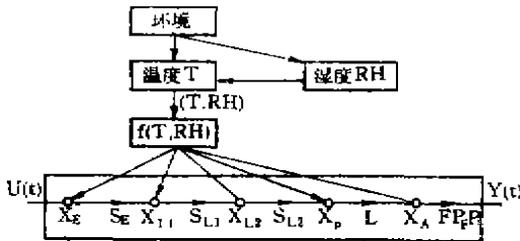


图2 温度、湿度对昆虫种群存活率及生殖力的作用模拟模型

Fig.2 Simulation model showing the effect of the temperature and moisture on survival rate and productivity.

$X_E, X_{L1}, X_{L2}, X_P, X_A$ —state variables of egg, larvae, pupa and adult;  
 $S_E, S_{L1}, S_{L2}, S_P$ —survival rates of egg, larvae, pupa;  
 $FP_F P \Phi$ —adult productivity;  
 $f(T, RH)$ —mathematical model for the effect of temperature and moisture on survival rate and productivity.

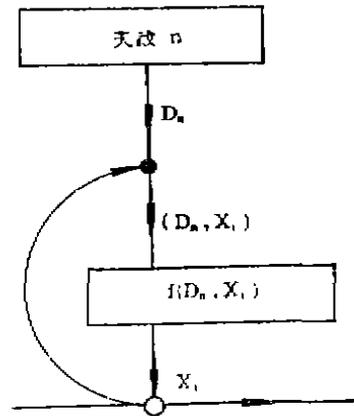


图3 天敌对种群作用的模拟模型  
Fig.3 Simulation model showing the effect of natural enemies  $n$ —natural enemies;  
 $D_n$ —density of natural enemies;  
 $f(D_n, x_i)$ —mathematical model for the effect of natural enemies.

上面两个例子说明种群控制系统的信息处理过程。在作用因子中提取的信息的量纲是多种多样的。要求通过数学模型进行处理,使控制信息与状态的转移关系(支路传输)的量纲和内涵一致,并能直接输入。比较简单的输入方式是把信息通过模型处理为控制指数。控制指数的输入有两种方式。应用方程1时可以乘法直接输入。应用方程3时可以转换成 $b_i$ 用加法输入 ( $b_i = IPC_i$ )  $S_i - S_i$  输入,结果如图4所示。

在信息处理过程中,常会遇到多个因子共同作用于一个状态,同时这些因子之间存在着相互依存、相互制约的复杂情况。例如,对象种群被多种天敌所捕食,这些天敌也捕食其他种群。在这复杂关系中提取对象种群的控制信息,存在一定的困难。相互作用的种群愈多,系数愈多,试验安排上困难愈大。例如,在五个种群(其中包括一个对象种群)共存而相互作用的情况下,可以采用下面的网络模型和矩阵方程进行描述(图5)。

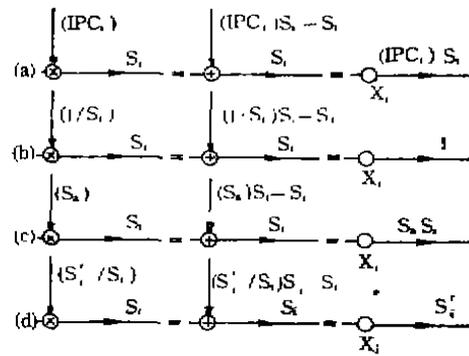


图4 控制指数输入过程及结果  
(a)控制指数的乘法输入和加法输入;  
(b)排除作用控制指数的输入;  
(c)添加作用控制指数的输入;  
(d)干扰作用控制指数的输入。

Fig.4 Process of inputting the index of population control(IPC).

- (a)Inputting  $IPC_i$  by multiplication and addition;
- (b)inputting  $IPC_i$  of exclusion analysis;
- (c)inputting  $IPC_i$  of addition analysis;
- (d)inputting  $IPC_i$  of interference analysis.

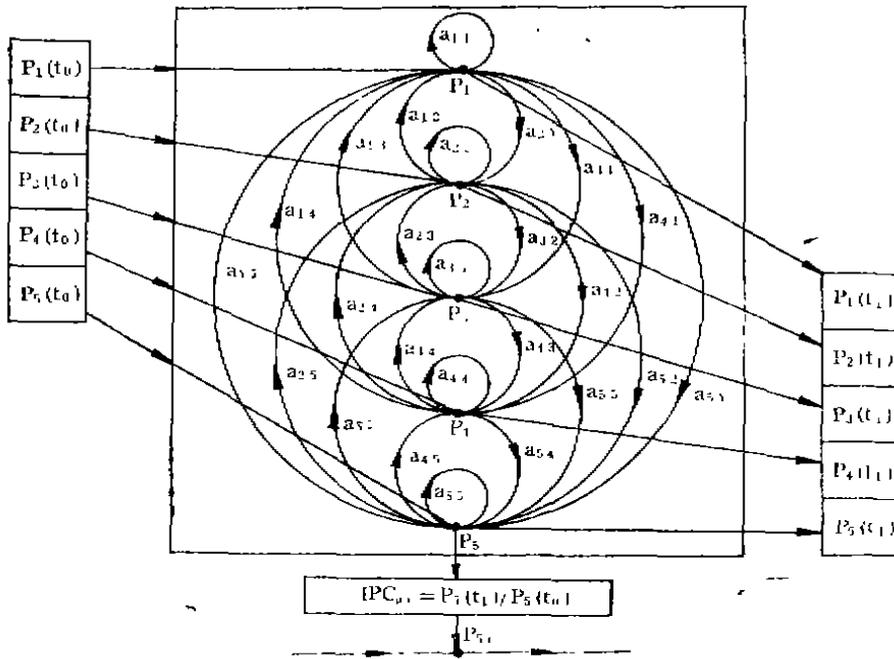


图5 五个种群相互作用的模拟模型

$P_1, P_2, P_3, P_4, P_5$ 为相互作用的种群,  $P_5$ 为对象种群,  $a_{ij}$ 为种群间的相互作用系数,  $P_i(t_0)$ 为时刻 $t_0$ 时各种群的密度,  $P_i(t_1)$ 为经历一个时间单位后各种群的密度。时刻 $t_1$ 同时输出对种群 $P_5$ 的控制信号 $b_i$ 。

Fig.5 Simulation model showing 5 populations interacting together

$P_i$ —state variable of population  $i$ ;

$a_{ij}$ —relationship of populations  $i$  to  $j$ ;  $P_5$ —subject population,

由图 5 模型可推导出矩阵方程(4):

$$\begin{pmatrix} P_1(t_1) \\ P_2(t_1) \\ P_3(t_1) \\ P_4(t_1) \\ P_5(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & a_{14} & a_{15} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} & a_{25} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & a_{34} & a_{35} \\ a_{41} & a_{42} & a_{43} & a_{44} & a_{45} \\ a_{51} & a_{52} & a_{53} & a_{54} & a_{55} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} P_1(t_0) \\ P_2(t_0) \\ P_3(t_0) \\ P_4(t_0) \\ P_5(t_0) \end{pmatrix} \quad (4)$$

按照一般的试验方法, 为了求取系数矩阵  $A$  中  $a_{ij}$  要求安排 3125 个处理, 这是难于完成的。应用二次回归旋转组合设计有可能减少处理数, 得出类似的结果 [19, 20]。在上述 5 个种群系统中, 如果采用二次回归通用旋转设计 5 因子 (1/2 实表) 的方案, 要求 32 个处理, 得出的结果可能拟合回归方程 (5)。

$$P_i(t_1) = b_0 + \sum_{i=1}^5 b_i x_i + \sum_{i,j} b_{ij} x_i x_j + \sum_{j=1}^5 b_{jj} x_j^2 \quad (5)$$

其中:  $b_i$  为系数;  $x_i$ 、 $x_j$  为编码值。

$$P_i(t_1) = X^T B_i X \quad (6)$$

设:

$$X^T = [1 \ x_1 \ x_2 \ x_3 \ x_4 \ x_5]$$

则五个种群相互作用的动态模型为:

$$[X^T(t_0) X^T(t_0) X^T(t_0) X^T(t_0) X^T(t_0)] \begin{pmatrix} B_{p1} & O & O & O & O \\ O & B_{p2} & O & O & O \\ O & O & B_{p3} & O & O \\ O & O & O & B_{p4} & O \\ O & O & O & O & B_{p5} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ x_3(t_0) \\ x_4(t_0) \\ x_5(t_0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ x_3(t_1) \\ x_4(t_1) \\ x_5(t_1) \end{pmatrix} \quad (7)$$

方程 (7) 解决了图 5 及方程 (4) 所提出的问题, 可以得出类似的结果。据方程 (7), 对各个种群自  $t_0$  至  $t_1$  时间内的控制指数  $IPC_{pi}$  为:

$$IPC_{pi} = P_i(t_1)/P_i(t_0)$$

该控制指数可按上面的乘法或加法输入。采用这种方式解决图 4 中对的控制信号及其输入问题。

种群系统作为一个控制系统以及其控制因子的信息处理研究工作正在开展, 我们认为: 总结种群生态学方法已有的成果, 引入系统科学方法, 可促进种群动态和种群数量控制的深入研究。

### 参 考 文 献

- [1] 宋 健、于景元, 1985, 《人口控制论》。科学出版社。
- [2] Geir, P. W., 1964, Population dynamics of codling moth, *Cydia pomonella*(L.), in the Australian Capital Territory. *Aust. J. Zool.* 12:381—416.
- [3] Clark, L. R., et al, 1967, The ecology of insect population in theory and practice. Mothuen, London.
- [4] Hughes, R. D., et al, 1984, Short term patterns of population change: The life system approach to their study (in *Ecological Entomology*, Huffaker, C. B. and R. L. Rabb, eds. John Wiley & Sons, New York.
- [5] 庞雄飞、梁广文、尤民生, 1986, 种群生命系统研究方法概述。昆虫天敌 8(3):176—186。
- [6] 庞雄飞、梁广文、尤民生、吴伟坚, 1988, 种群生命系统的状态空间分析法。华南农业大学学报 9(2):1—10。
- [7] Ruesink, W. G., 1976, Status of the systems approach to pest management. *Ann. Rev. Entomol.* 21:27—44.
- [8] Huffaker, C. B. (ed.), 1980, *New technology of pest control*. Wiley-Interscience Publ. U. S. A.
- [9] Tummala, R. L., et al, 1976, *Modeling for pest management, concepts, techniques and applications*. Michigan State Univ, U. S. A.

- [10] 梁广文、庞雄飞, 1988, 稻纵卷叶螟生命系统的研究。《中国水稻病虫综合防治进展》, 农牧渔业部全国植物保护总站, 第214—237页, 浙江科学技术出版社。
- [11] 徐汝梅、刘承福, 1981, 多维矩阵模型在温室白粉虱种群动态模拟中的应用。生态学报 1(2):147—158。
- [12] Hsin Chi, et al, 1985, Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica.* 24(2):225—240.
- [13] 伊藤嘉昭, 1975, 动物生态学, 古今书院。
- [14] 庞雄飞, 1979, 害虫种群数量控制和防治效果的评价问题。广东农业科学 (4):36—40。
- [15] 庞雄飞、梁广文、曾玲, 1984, 昆虫天敌作用的评价。生态学报 4(1):46—56。
- [16] Watt, K. E. F., 1963, Mathematical population models for five agricultural crop pests. *Can. Ent. Soc. Mem.* 32:83—91.
- [17] Morris, R. F., 1963, Predictive population equation based on key factors. *Mem. Ent. Soc. Can.* 32:16—21.
- [18] Varley, G. C., et al, 1960, Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.* 29:395—401.
- [19] Box, G. E. P., 1954, The exploration of response surface, some general consideration and example. *Biometrics.* 10:15—50.
- [20] Box, G. E. P., 1955, The exploration and exploration of response surface, an example of the link between the fitted surface and the basic mechanism of the system. *Biometrics.* 11(3):287—323.

## STATUS OF INSECT POPULATION SYSTEM APPROACH

Pang Xiongfei Liang Guangwen  
(South China Agricultural University, Guangzhou)

Population system means that a subject population is considered as a system, grouped by several states connecting with survival rates and productivities, and its environmental acting factors are regarded as the spatial limit, to study the population dynamics and population control.

In this paper, based on the Morris-Watt population mathematical model in addition to the exclusion analysis, addition analysis and interference analysis methods, an index of population control (IPC) has been designed to analysis the important factors and key factors, and to be used as the calculating element to input the control effect of the limiting factors in to insect population system studies.

Some theoretical models of multi-species interaction were constructed by some authors. But, it is difficult to decide the interaction coefficients in biological experiments when the populations of more than 4 species are in a system. In this paper, the rotation composite design of quadratic regression has been suggested as a method to constructed a mathematical model to describe the dynamics of several different populations interacting together. This mathematical model may be helpful to input the information of control effects in populations system with several species interacting together.

**Key words:** population system, insect ecology.