

烟青虫种群动态模型的研究

谢立群, 张孝羲

(南京农业大学植保系, 南京 210095)

S 433.5
S 435.72

摘要:在对烟青虫 *Helicoverpa assulta* 实验种群研究的基础上,应用变维矩阵结合差分方程,建立了烟青虫种群动态模拟模型,模型采用分块矩阵的方式,以实际日龄为步长,通过适当增加矩阵维数、对虫期(态)向量实行按矩阵维数的变化和伸缩的形式,使模型不但适合于变温条件,而且能够表示烟青虫个体发育的差异。该理论模型有待于地方化。

关键词: 烟青虫; 种群动态; 模拟模型

A population dynamics model of *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: noctuidae)

XIE Li-Qun, ZHANG Xiao-Xi (Department of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing, 210095, China)

Abstract: Based on the experimental population study of tobacco budworm (*Helicoverpa assulta*), a population dynamics model was constructed by combining the dimension-changeable matrix and difference equations. In this model, matrix blocks were adopted and calendar time (day) was used as time scale. The variability of developmental rate among individuals could be described by stretching dimensions of the matrix. Because the vectors of development stages adjusted with the variance of matrix dimensions, this model could be applied in temperature-changeable conditions. The population dynamics of the changeable temperature was simulated by exporting the variation of development and population size in different stages. This theoretical simulating model needs to be localized in the future.

Key words: tobacco budworm *Helicoverpa assulta* (Guenée); population dynamics; simulation model

文章编号: 1000-0933(1999)04-0458-06 中图分类号: S763 文献标识码: A

烟青虫 *Helicoverpa assulta* (Guenée) 是烟草、辣椒的主要害虫,与棉铃虫 *H. armigera* (Hübner) 是近缘种。但目前在对 *Helicoverpa* spp 种群系统的研究上,Stinner 等和 Hartstack 等对玉米穗夜蛾在北卡罗莱纳州和德克萨斯州的不同发生情况,分别建立和发展了两个计算机模型,在当地对该种害虫的科学管理中发挥了作用^[1-2],Butler 在亚利桑那地区建立了预测 *H. spp* 的模型^[3]。另外,还有利用光诱捕器和性信息素诱捕器监测田间成虫变化,并以此建立预测方程^[4-5]。在我国,陈玉平等对在定温条件下的棉铃虫种群进行了数学模拟^[6],李超提出了该虫卵和幼虫阶段的发育和存活的逻辑关系的计算机模型,其结果也能很好地符合实际^[7]。深入进行烟青虫种群的研究,不仅可以对该虫种群进行经济有效的控制,同时还有助于对棉铃虫的监测。

利用昆虫生命表中种群动态信息,组建预测模型,是一种能比较实际反映昆虫数量变化的方法。早在40年代,Lewis 和 Leslie 就把矩阵模型应用于种群数量动态的研究^[1]。庞雄飞等对矩阵模型进行改进,解决了不等期年龄组的种群矩阵模型问题,使 Leslie 矩阵适用于昆虫种群研究^[8]。徐汝梅等采用变维矩阵的形式,建立了变温条件的变维矩阵模型^[10]。张孝羲等应用生理年龄为分块矩阵步长,分块矩阵的维数随温度的变化而作调整的变维方式,并使模型能够模拟个体发育速率的差异^[11]。齐心提出一种以多列矩阵为基础的模拟模型,能够反映昆虫种群的虫态——年龄结构^[12]。作者在较为系统地研究了环境对烟青虫种群生长

收稿日期:1997-03-23;修订日期:1998-01-14

的基础上,建立了该虫的种群动态的变维矩阵模型,并对模型作了一些改进,以期更准确地描述该虫种群数量的变化。

1 材料与方法

1.1 数据资料

1994~1996年,作者对烟青虫的实验种群动态进行了研究^[12,14],以此为依据,组建了烟青虫生长发育、生存、产卵量等子模型。

1.2 模型算法

用矩阵模型模拟昆虫种群数量动态时,若以生理年龄为模拟步长,矩阵维数可不受环境温度以及个体发育速率差异的影响;若是以时间(d)为模拟步长,因环境温度的变化和个体发育速率的差异,可引起矩阵维数的变化,前者可以直接(或以发育积累频率的形式)在生理年龄上表示差异;而后者若在不考虑个体发育速率的差异时,矩阵的维数单纯取决于温度,并且矩阵的变维和昆虫的发育(进龄)比较直观和容易,但若考虑个体差异后,这种方式容易受维数的改变而使应用受到限制。要解决这个问题,关键在于合理地确定维数和变维以后虫态向量的合理调整。本模型主要从这两个方面对变维矩阵加以改进。

1.2.1 矩阵维数的确定

本模型采用变维矩阵方式^[9~11],矩阵内每个发育阶段即一个虫期(虫态)为一个分块矩阵,每个分块矩阵的维数依温度的变化而做相应的调整。

先以历期为基础,确定基本维数。若第*i*虫期(态)的有效积温为 K_i ,发育起点温度为 C_i ,则在 L 时刻(d)、温度为 t_0 状态下,其发育所需历期为:

$$D_i(L) = K_i / (t_0 - C_i)$$

t_0 为 L 时刻的温度, $D_i(L)$ 为第*i*虫期(态)、 t_0 温度下的历期。将 t_0 温度下的历期四舍五入,作为矩阵维数,变维矩阵以实际日龄(d)为转移单位,在此温度下,第*i*虫期在经过 $D_i(L)$ 天后进入第*i*+1虫期。

该虫种群数量可用有日龄结构的各虫期(态)的个体数量组成的向量表示:

$$\vec{N} = (n_{i,j})$$

$i=0,1,2,\dots,8$ 分别表示卵期、一龄幼虫、二龄幼虫、...、蛹期、成虫期; $j=1,2,\dots,D$ 分别表示 $D_i(L)$ 历期中的第1,2,..., D 天; $n_{i,j}$ 表示第*i*虫期(态)、处于第*j*日龄的虫量。

若不考虑个体发育差异,则当 $j < D_i(L)$ 时,第*j*日龄组的个体即生长至第*j*+1日龄组但仍处在第*i*虫期;当 $j = D_i(L)$ 时,则在第 $D_i(L)$ 日龄组的个体发育至第*i*+1虫期的第1个日龄组中。

如果按照通常的以实际日龄推进的矩阵中,矩阵的维数由昆虫的平均历期确定,因此,模型中历期最长的年龄组只能达到平均历期,若要表示差异,只有增加维数,否则模型中的模拟历期将小于平均历期。因为不论昆虫第*i*虫期的各个体的历期呈种分布,要表示个体差异,总是有一部分个体在平均历期(或平均生理年龄)之前完成发育,另有一部分个体的发育历期长于平均历期(或平均生理年龄)的。

在基本维数确定后,再根据各虫期(态)的标准差和实际发育过程中历期的大小调整矩阵维数。具体方法如下:①于历期较短、标准差往往较小的虫期(态),采用在基本维数上再增加一维的方式,使矩阵变为 $D_i(L)+1$ 维,从第*i*虫期(态)进入第*i*+1虫期(态),进龄发生在 $D_i(L)-1, D_i(L), D_i(L)+1$ 维的虫态向量中;②对于历期较长(如蛹期),或标准差较大的虫期,则在基本维数上增加2维,使矩阵变为 $D_i(L)+2$ 维,进龄发生在第 $D_i(L)-2, D_i(L)-1, D_i(L), D_i(L)+1, D_i(L)+2$ 中。特别地,当 $D_i(L)=1$ 时,则矩阵维数为 $D_i(L)+1=2$,进龄发生在第1,2维虫态向量中。如果需要,还可以用上述方法适当增加矩阵维数。

1.2.2 虫期向量随维数变化的重组

变温时,模型中虫期向量的重组有两种情况:①对长于平均历期的日龄组,虫量直接从温度 t_0 下转移到温度 t_1 下相应年龄组中;②对短于平均历期的日龄组,已经经过的历期按照与变温前后的总历期相同的比例变动,维数从1到 $D_i(L)$ 。

当第*i*虫期在时刻 L_0 温度 t_0 变化到时刻 L_1 的温度 t_1 下,则 $D_i(L_0)$ 变为 $D_i(L_1)$,分为3种情况:

① $D_i(L_1) = D_i(L_0)$ 时,维数不变;② $D_i(L_1) < D_i(L_0)$ 时,维数收缩;③ $D_i(L_1) > D_i(L_0)$ 时,维数扩张。

矩阵维数变化时,虫期向量采用直接合并或补0的方法^[10]是不够完善的,所以,模型中虫期向量的变化随发育历期的变动,在每一个日龄组中等比例地进行^[13](图1)。

1.2.3 死亡数的确定

因为每一虫期在生长过程中,都可能有一定数量的死亡,死亡数根据死亡率子模型和实际虫量确定,烟青虫的死亡多发生在虫期生长的后半阶段和进入下一虫期之前,参考其它模型中昆虫死亡出现时间的处理^[11,16],模型中昆虫的死亡出现在第*i*虫期向第*i*+1虫期的推进过程中。

1.2.4 进龄数的确定

若没有个体发育差异,经过一天的生长,第*i*虫期中,历期小于 $D_i(L_i)$ 天的个体,仍处在第*i*虫期,但各自进入下一个日龄组中,对达到或超过平均历期的,则进入第*i*+1虫期的第1日龄组中,但因为存在个体发育的差异且矩阵的维数已经作了扩展,见1.2.1,本模型将矩阵模型作了以下改进:

(1)当 $D_i=1$ 时,矩阵为 $D_i+1=2$ 维,设第2天进龄比例为 a ,则第1天为 $1-a$, N_i 虫量在这两天中分别有 $(1-a)N_i, aN_i$ 进入*i*+1虫期。

这时,对同一天从第*i*-1虫期进入第*i*虫期第1天的个体来说,记虫量为 N ,根据频次分布中平均数 D 、方差 S^2 、标准差 σ 的计算公式:

$$D = \sum fx / \sum f \tag{1}$$

$$S^2 = (\sum fx^2 - \bar{x} \sum fx) / (f - 1) \tag{2}$$

$$\sigma = \sqrt{(n - 1) / n \times S^2} \tag{3}$$

其中 f 为频次; x 为相应频次下的历期; n 为总频次,即 $\sum f = n$; D 为平均历期; S^2 为方差; σ 为标准差。

应用(1)~(3)式,第*i*虫期在模型的历期为:

$$\begin{aligned} D &= ((1 - a)N + 2aN) / ((1 - a) + a)N = 1 + a \\ S^2 &= (1/N - 1)[(1 - a)N + 4aN - (1 + a)(1 + a)N] \\ &= N / (N - 1)(a - a^2) \\ \sigma &= \sqrt{a - a^2} \end{aligned}$$

由进龄率的假设知 $1 - a \geq a$ 且 $a \geq 0, \therefore 0 \leq a \leq 1/2$

因此 $-a^2 + a - \sigma = 0$

$$a = [1 \pm \sqrt{1 - 4\sigma^2}] / 2$$

$$\because 1 - 4\sigma^2 \geq 0 \therefore \sigma \leq 1/2$$

$$a = [1 - \sqrt{1 - 4\sigma^2}] / 2$$

经过这样变换,模型中的历期比实际历期大 a 天;标准差与实际标准差一致;并且都与虫量无关。

由此,逐日进龄比例为: $1 - a; 100\%$

(2)矩阵维数为 D_i+1 时,进龄率的发生在第 D_i-1, D_i, D_i+1 ,假设 N 虫量的进龄比例在这三天中分别为 $a, 1-2a, a$,则根据表1计算,即可确定第*j*日龄的进龄比例。

利用公式(1)~(3)证明,模拟历期与实际历期一致, a 只与标准差有关,与矩阵维数无关。

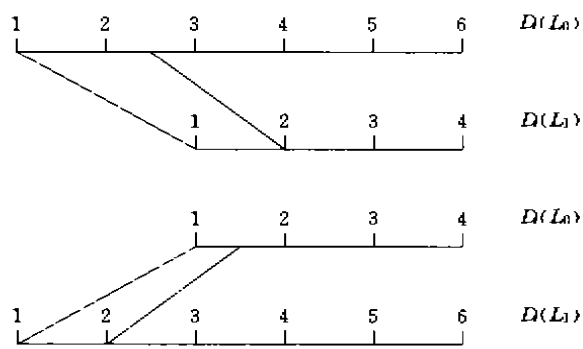


图1 矩阵维数的变化和相应的虫期向量的重组
Fig. 1 Changes of the matrix dimension and reconstruction of the vectors of developmental stages

表1 进龄方式计算方法

Table 1 Calculation method of individual development of tobacco budworm

第j日龄组 Age	1	2	...	D_i-1	D_i	D_i+1
起始数 In the beginning	N	N	...	N	$(1-a)N$	aN
进入第i+1虫期数 Come into stage i+1	0	0	...	aN	$(1-2a)N$	aN
进入第j+1日龄数 Come into age j+1	0	0	...	$(1-a)N$	aN	0
逐日进入第i+1虫期比例 The ratio of come into stage i+1 per day	0	0	...	a	$\frac{1-2a}{1-a}$	1

起始数 N 是假设的, 进入 $i+1$ 虫期数是根据进龄比例推算的, 第 $j+1$ 日龄起始数 = 第 j 日龄数 - 第 j 日龄进入 $i+1$ 虫期数; 第 j 日龄进入 $j+1$ 日龄数 = 第 j 日龄起始数 - 第 j 日龄进入 $i+1$ 虫期数, 第 j 日龄进龄比例 = 第 j 日龄进入 $i+1$ 虫期数 / 第 j 日龄起始数

$$D = D_i$$

$$S^2 = 2aN / (N - 1)$$

标准差 $\sigma = \sqrt{a}$

逐日进龄比例为 $a, \frac{(1-2a)}{(1+a)}, 100\%$

(3) 对于历期较长或标准差较大的虫期, 矩阵维数再延长至 D_i+2 维, 同样进龄出现在虫期向量的第 $D_i-2, D_i-1, D_i, D_i+1, D_i+2$ 维中。若进龄虫数占总虫数的比例为 $\beta, a, (1-2a-2\beta), a, \beta$, 逐日进龄比例为 $\beta, \frac{a}{(1-\beta)}, \frac{(1-2a-2\beta)}{(1-a-\beta)}, \frac{a}{(a+\beta)}, 100\%$ 。 β 不难推出, $D = D_i$, 标准差 $\sigma = \sqrt{2a+4\beta}$

图2可直观地表示处在第 i 虫期的各日龄组向前推进一天的情况。

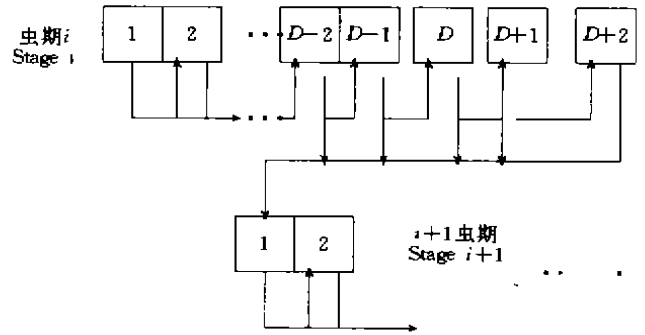


图2 进龄(推进)方式示意图

Fig. 2 An illustration for the development of tobacco budworm. 方框中数字代表日龄。Numbers in frame showing age (days)

2 结果与分析

2.1 烟青虫发育起点温度和有效积温

在 20 C、24 C、28 C、32 C 和 36 C 恒温下, 测定烟青虫各虫期生长历期, 计算发育起点温度和有效积温^[14], 各虫期发育速率的差异采用平均标准差来表示。

2.2 生存率子模型

对不同温度下的生存率和温度进行理论拟合, 结果见表2。模型中1龄和2龄幼虫的生存率是利用1~2龄幼虫的平均值。

2.3 成虫期寿命及产卵量随温度变化的子模型

在 20~36 C 之间, 成虫寿命 (y, d), 与温度 (x, C) 呈线性负相关:

$$y = -0.7380x + 33.3844 (r = -0.9202^*),$$

$$y = -4.3890x^2 + 236.2214x - 2832.4530 (a < 0.05)$$

2.4 模型的建立

模型用 BASIC 语言编写, 先存入各项参数和子模型, 在输入起始虫量(虫期和数量)前, 先读入该虫量所处的温度条件, 计算出此温度下各虫期的平均历期, 确定矩阵维数, 之后, 依提示读入初始虫量, 确定预报天数, 读入逐日温度, 运行后, 逐日输出预报结果, 输出的结果是各虫期处在不同日龄下的虫量和每个虫期的总虫量。

种群动态的模拟过程如下: 在初始时刻 L , 温度为 t_0 时, 计算该温度下的发育速率、死亡率、进龄率和产卵力, 每个虫期的虫量 N 经过生长, 向前推进(进龄、死亡、产卵)一天, 仍在第 i 虫期的进入该虫期的下一天; 从第 i 虫期进入第 $i+1$ 虫期的, 除死亡外, 都进入第 i 虫期(态)的第1天; 不同日龄组成虫产下的卵,

处在卵期的第1天,这样可得到温度为 t_0 终止时刻为 $L+1$ 的种群向量;将时刻 $L+1$ 温度 t_0 下的虫态向量转换成时刻 $L+1$ 温度 t_1 下的向量;进行变量代换,从而实现变维和转移。重复上述步骤即可完成种群动态的连续变化过程。

因为各子模型是在 $20\sim 36^\circ\text{C}$ 之内建立的,模型适合在该温度范围内运行,在此范围内个别虫期的理论生存率大于1(抛物线的极值大于1)时,取值为1;理论产卵量小于0时,取值为0。

2.5 模型的运行

假设6月10日为田间第一代烟青虫卵高峰日,发生数量为每百株卵100粒和

1龄幼虫40头,将安徽凤阳地区常年旬平均气温输入模型中,即可得到第1代烟青虫逐日生长和数量变化的动态(输出的结果还可带有日龄结构),模型的模拟结果见表3。

表3 烟青虫种群数量模拟的一个假设例子

Table 3 A supposed example of simulated population dynamics of tobacco budworm

日期 Date (month -day)	旬平均温度 Mean tempera- -ture of decade days($^\circ\text{C}$)	卵 Egg	幼虫龄期 Larva numbers						预蛹 Perpupae numbers	蛹 Pupae numbers	成虫 Adult numbers	总虫量 Total numbers
			1龄	2龄	3龄	4龄	5龄	6龄				
			1st	2nd	3rd	4th	5th	6th				
06-10	24.8	100	40								140	
06-11	25.6	75.0	48.7	9.1							132.8	
06-12	25.6	50.0	57.1	18.4							125.9	
06-13	25.6	25.0	66.4	26.7	0.8						118.8	
06-14	25.6	0.3	74.6	27.9	8.3	0.1					112.2	
06-15	25.6		56.5	35.5	15.3	1.5	0.0				108.9	
06-16	25.6		37.7	43.6	16.8	8.0	0.3				106.4	
06-17	25.6		18.9	50.7	17.8	14.1	2.2	0.0			103.7	
06-18	25.6		1.0	51.0	24.1	16.2	7.8	0.4			100.5	
06-19	25.6		0.0	34.6	30.1	17.8	13.5	2.6			98.6	
06-20	25.6			17.4	31.6	23.3	15.9	8.4			96.6	
06-21	26.3			2.5	29.6	28.5	18.0	16.0	0.0		94.6	
06-22	26.3			0.1	16.1	30.2	22.9	24.0	0.4	0.0	93.8	
06-23	26.3				3.5	27.6	27.6	31.8	2.5	0.1	93.1	
06-24	26.3				0.3	15.9	29.1	39.0	7.7	0.7	92.7	
06-25	26.3				0.0	4.7	25.8	45.9	12.9	3.1	92.4	
06-26	26.3					0.7	15.5	51.8	15.7	8.5	92.2	
06-27	26.3						0.1	5.2	52.8	18.2	15.9	92.0
06-28	26.3							1.0	44.0	22.7	24.2	91.9
06-29	26.3							0.1	30.3	27.1	34.2	91.7
06-30	26.3							0.0	16.1	28.6	46.7	91.4
07-01	26.5								5.2	25.2	60.6	91.1
07-02	26.5								1.0	15.0	74.1	90.8
07-03	26.5								0.1	6.3	84.2	90.6
07-04	26.5								0.0	1.5	88.9	90.5
07-05	26.5									0.2	90.2	90.5
07-06	26.5									0.0	90.3	90.4
07-07	26.5										89.8	90.4
07-08	26.5										87.3	90.3
07-09	26.5										81.9	90.0
07-10	26.5										74.6	89.5

表2 不同虫期的生存率(y)与温度(x)的关系

Table 2 The theoretical model of relationship between the survival rates(y)and temperature(x)

虫期(态)Stage	理论曲线 Theoretical equations
卵 Egg	$y = -0.0030x^2 + 0.1625x - 1.4234$
1~2龄 1st~2nd	$y = -0.001(x^2 + 0.0508x - 0.1435)$
幼虫 Larvae	3龄3rd $y = -0.0012x^2 + 0.0724x - 0.0839$ 4龄4th $y = -0.0012x^2 + 0.0578x - 0.2608$ 5龄5th $y = -0.3020x + 102.7720(r = 0.09235^*)$ 6龄6th $y = -0.0011x^2 + 0.0613x - 0.2141$
预蛹 Prepupae	$y = -0.0025x^2 + 0.1262x - 0.6168$
蛹 Pupae	$y = -0.0035x^2 + 0.1765x - 1.3882$

$x^2 < x_{0.05}^2$

3 小结与讨论

利用昆虫的生命表所表示的昆虫生命特征参数进行模型化,矩阵模型是应用较多并获得比较成功的一种模型。本研究在系统分析烟青虫种群生长的基础上,以烟青虫实验种群的基本生命参数为子模型,将矩阵模型和差分方程结合起来,构造了烟青虫种群动态模型,矩阵模型采用分块变维矩阵的方式,以实际年龄为步长,利用增加矩阵维数来表示烟青虫个体发育的差异,矩阵内虫期(态)向量按矩阵维数的大小等比例地伸缩的方法对矩阵模型做了改进,使模型更符合实际。

由于田间情况比较复杂,烟青虫不但受环境因素的影响,而且还受寄主种类、耕作制度、寄生性和捕食性天敌的影响,进一步深入了解和掌握田间烟青虫种群数量的变化和天敌数量的变化,测定天敌效应,就可以使理论模型地方化。

参考文献:

- [1] Stinner R E, Rabb R L and Bradley J R. Population dynamics of *Heliothis zea* and *H. virescens* in North Carolina: a simulation model. *Environ Entomol.* 1974, 3: 163~168.
- [2] Hartstack A W et al. MOTHZV-2: A computer simulation of *Heliothis zea* and *Heliothis virescens* population dynamics—Users manual. Agricultural Research Service, US Department of Agriculture, 1976.
- [3] Botler G D and Hamilton A G. Development time of *Heliothis virescens* relation to constant temperature. *Environ Entomol.* 1976, 5: 759~760.
- [4] Hartstack A W, Hollingworth J P, Ridgway R L et al. A population dynamics study of the bollworm and the tobacco budworm with light traps. *Environ Entomol.* 1979, 2(2): 244~252.
- [5] Hartstack A W, Witz J A and Buck D R. Moth traps for tobacco budworm. *Journal of Economic Entomol.* 1979, 72(4): 519~522.
- [6] 陈玉平, 陈维博. 定温条件下棉铃虫种群动态的数学模拟与分析. *生态学报*, 1983, 3(1): 47~60.
- [7] 李超. 棉铃虫卵及幼虫阶段的一个计算机模型. *生态学报*, 1986, 6(1): 74~80.
- [8] Leshe P H. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 1945, 33: 183~212.
- [9] 庞雄飞, 卢一敏, 王野岸. 种群矩阵模型在昆虫生态学研究上的应用问题. *华南农学院学报*, 1980, 1(3): 27~37.
- [10] 徐汝梅, 刘来福, 朱国仁, 等. 变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*, 1981, 1(2): 147~158.
- [11] 张孝羲, 耿济国, 顾海南, 等. 稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis* Goenee)种群生命系统模型的研究. *生态学报*, 1988, 8(1): 18~26.
- [12] Chi Hsin, Hsin Liu. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull Inst Zool Academia Sinica*, 1985, 24(2): 225~240.
- [13] 谢立群, 蒋明星, 张孝羲. 温湿度对烟青虫种群生长的影响. *昆虫学报*, 1998, 41(1): 61~69.
- [14] 谢立群, 蒋明星, 张孝羲. 烟青虫滞育特性的天空. *植物保护学报*, 1997, 24(3): 199~203.
- [15] 郝树广. 变维矩阵模型的改进. *西北农业大学学报*, 1989, 17(增刊): 18~23.
- [16] 苏祥瑞, 林昌善. 粘虫种群动态模型的研究. *生态学报*, 1986, 6(1): 65~73.

464 - 467

第19卷第4期
1999年7月生态学 报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 19, No. 4
July, 1999

昆虫种群动态时空回归预测方法及应用研究

周国法¹, 徐汝梅¹, 李天生²5763.820.2
Q968.1

(1. 北京师范大学生命科学院, 北京 100875; 2. 中国林业科学院森林保护研究所, 北京 100091)

摘要:根据昆虫种群内个体空间相互作用的特点, 提出分析昆虫种群时空相关的三维相关图方法及种群动态预测的时空混合回归模型。对马尾松毛虫幼虫密度分布的预测采用了时空自回归加时空趋势面的形式, 预测的马尾松毛虫幼虫的平均密度和实测的平均密度在时空变化的趋势上是完全一致的, 而且预测结果给出了马尾松毛虫幼虫密度分布的图象形式, 给防治决策提供了方便。

关键词:时空相关, 时空混合回归, 马尾松毛虫, 预测。

Spatio-temporal explicit interactive model for forecasting the pine caterpillar population dynamics

ZHOU Guo-Fa¹, XU Ru-Mei¹, LI Tian-Sheng² (1. College of Biological Sciences, Beijing, 100875; 2. Institute of Forestry Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing, 100091)

Abstract: Based on the spatial-temporal characteristics of interaction of pine caterpillar larvae population, a three-dimensional correlogram and spatially mixture-regression model was proposed. The correlogram includes both spatial and temporal correlation analysis, the forecast model includes three components, temporal and spatial auto-regression, and spatio-temporal trend surface. As for the forecasting of pine caterpillar density distribution, both temporal correlation and the intensity of spatial interaction were determined by correlogram. The forecasted larvae density of pine caterpillar has the similar trend, both temporally and spatially, as the sampled density in the field. The resultant distribution of larvae density can provide an easy-using image for IPM.

Key words: spatio-temporal correlation, spatio-temporally explicit model, pine caterpillar, forecast.

文章编号: 1000-0933(1999)04-0464-04 中图分类号: S763 文献标识码: A

生物种群动态的研究是生态学研究的基本内容之一, 关于种群动态的规律及其预测模型的研究已有许多报道。常见的种群动态模型各种各样^[1], 如各种生长模型、竞争与捕食模型、时间序列与马尔科夫链模型、状态方程模型、生命表模型与矩阵模型等, 这些模型的共同点是用前一时间生命阶段的数量预测后一段时间的种群数量, 这些模型存在的共同问题是都没有考虑空间效应或空间影响。显然这是不合理的。

种群动态除了时间上的变化外, 还存在空间相关问题, 空间不同位置的个体间存在相互作用, 这种空间相互作用必然导致空间分布格局随时间及密度的变化而变化, 从而使种群具有复杂的时空动态, 因此预测昆虫种群的动态必须同时考虑时间及空间影响。

本文的目的就是探讨研究种群时空动态的有关理论、方法及预测模型, 并探讨有关应用的可能性。

1 时空数据及时空模型的理论基础

种群动态的观测数据一般是在某个区域内的不同位置均作连续调查。单一位置的调查结果是一个时间序列, 不同位置上的调查是空间相关的即与距离及方向有关的相关^[2-4]。

种群时空相关研究的理论基础是种群内个体间及个体群间存在空间上的相关性, 这种空间相关具有方向性且随时间变化而变化; 不同种群间、昆虫种群与环境因子间也存在这种空间相关性, 空间相关随时

收稿日期: 1997-03-01; 修订日期: 1999-04-05

间是变化的,时间相关在不同空间位置是不同的,而且这种时空相关性随距离(间隔)的增大而减弱,超过一定距离(相关的距离阈值)后这种相关就不存在了;还有不同方向的空间相关可以是不同的。

问题是如何量化种群的时空相关,时空相关和种群动态的预测有何关系。为了研究方便,假设研究区域已经划分成网络状, $Z_{i,j,t}$ 表示空间位置(即网络坐标) (i,j) 处 t 时的个体数量或密度。

2 时空预测的模型

时空预测模型的建立包括两个步骤。首先是作时空相关分析以确定时空相关随距离变化的规律,然后根据时空分析的结果构造种群数量预测的时空模型。

时空相关分析的一般方法是采用三维相关图方法。时空相关函数的定义为:

$$\rho_{xy}(h) = C_{xy}(h) / \sigma_x \sigma_y$$

其中, $C_{xy}(h) = [2N(h)]^{-1} \sum_{(i,j) \in NB} (X_{i,j,t} - \bar{X}_{i,j,t-h}) (Y_{i,j,t} - Y_{i,j,t-h})$, $\bar{X}_{i,j,t}$ 和 $\bar{Y}_{i,j,t}$ 分别是 X 、 Y 的平均值, σ_x 、 σ_y 分别是 X 、 Y 的标准差, h 是空间间隔向量即 $h = (h_1, h_2, h_3)$, NB 表示邻近网络的集合。

$\rho_{xy}(h)$ 描述了种群 X 、 Y 在距离 h 时的相关程度。典型的相关图是在 $h=0$ 时, $\rho_{xy}(h)$ 有一个较大的正值,随 $|h|$ 的增大, $\rho_{xy}(h)$ 逐渐变小,当 $h=h_0$ 时 $\rho_{xy}(h)=0$, h_0 称为相关域,它的意义是,当 $h>h_0$ 时个体间或个体群间就不存在相关性了,由 h_0 可以确定空间及时间相关的最大距离及相关性随距离变化的特点。

时空分析的结果一般表示为相关函数形式,合适的相关函数模型是幂函数 $\rho_{xy}(h) = ah^b$ 和 Weibull 函数 $\rho_{xy}(h) = 1 - \exp(-ah^b)$ 。

在时空相关分析的基础上,就可以建立时空预测模型了。一般自回归形式的时空预测模型可表示为 (STAR($h_0, \rho_{xy}(h)$)):

$$Z_{i,j,t+1} = a + b_{11}Z_{i,j,t} + b_{11} \sum_{(k,l) \in NB} W(h) Z_{k,l,t} + \dots + b_{1p} \sum_{(k,l) \in NB} W(h) Z_{k,l,t}$$

其中, $W(h)$ 是权函数。回归的阶数 p 及权函数 $W(h)$ 的形式是由相关分析决定的。权函数应反映种群的时空相关性的特点,因此权函数通常是正比于相关函数,而 p 是时间相关长度。

同时时空预测要考虑相关因素的影响,如对松毛虫密度的预测应考虑海拔、林分条件及气象条件的影响,因此时空预测模型有时是混合回归形式^[2]:

$$Z_{i,j,t+1} = a + b_{10}Z_{i,j,t} + b_{11} \sum_{(k,l) \in NB} W(h) Z_{k,l,t} + \dots + b_{1p} \sum_{(k,l) \in NB} W(h) Z_{k,l,t} + b_{20}X_{i,j,t} + b_{21} \sum_{(k,l) \in NB} W_1(h) X_{k,l,t} + \dots + b_{2q} \sum_{(k,l) \in NB} W_1(h) X_{k,l,t}$$

其中,混合回归权 $W_1(h)$ 及混合回归阶数 q 是由混合相关函数确定的, X 即气象条件或其它与 Z 有关的空间变量。

时空预测模型的参数估计一般是最大似然方法。为了计算简单,可以采用最小二乘方法,但最小二乘估计得到的参数估计有时是不够准确的。

3 实例研究——马尾松毛虫种群动态的预测

作为时空回归预测的具体应用,下面考虑马尾松毛虫种群动态的时空预测问题。研究数据是在浙江省龙游县所作的松毛虫密度调查。选取57个位置(样本点),每年作两代松毛虫密度调查,共有1986年至1993年16代调查资料。目的是逐点(研究区划分为 80×140 格,格的大小为 $200\text{m} \times 200\text{m}$)的预测未来松毛虫的密度值并给出一个易于使用的密度分布图。

预测松毛虫的密度变化不仅要考虑松毛虫的时空自相关,还要考虑海拔、林相、气象条件等引起的时空趋势^[3~6],因此本文采用了下面的预测模型:

$$Z_{i,j,t+1} = F(Z_{i,j,t} \text{ 及其周围点}) + G(\text{海拔、林相、气象条件等}) + \epsilon_{i,j,t}$$

其中, F 是自相关部分,采用时空自回归形式;考虑到海拔、林相等具有很强的空间趋势,气象条件的变化具有强的时间趋势,因此 G 选择为趋势面形式。

3.1 空间自相关

用空间相关函数研究马尾松毛虫幼虫的空间自相关性,得到了图1的空间相关图。从图1容易看出,松