第1卷第3期　华南农学院学报　Vol.1, No.3
1980年9月　Journal of South China Agricultural College　Sept., 1980

# 种群矩阵模型
# 在昆虫生态学研究上的应用问题

庞雄飞　卢一粦　王野岸

**提　要**

里斯来矩阵模型和莫里斯—瓦特数学模型是近年来广泛应用于研究有害动物综合治理的数学模型。里斯来矩阵模型是以相等时间间隔划分的年龄组为基础的，用于研究生物种群数量动态，可以推算各年龄组的组成及其变化趋势特征。莫里斯—瓦特数学模型是以昆虫生命表为基础发展的数学模型，适应于推算以一个世代为单位的数量发展趋势。两者各有一定的优点。然而，里斯来矩阵模型仅适用于可以相等时间间隔划分年龄组的生物种群，对大多数昆虫来说，发育阶段及龄期有明显的区别，但各发育阶段及龄期的历期往往是不相同的，因此，为了适应于研究昆虫种群，有必要解决不等期年龄组的种群矩阵模型问题。

本文讨论建立不等期年龄组的矩阵模型的方案，通过适当的数据处理，使里斯来矩阵模型适应于研究昆虫种群问题；同时，并使里斯来矩阵模型与莫里斯—瓦特数学模型结合起来。这将更便于进行昆虫生命表的数据分析，可能有助于昆虫种群动态的研究。

P.H.Leslie[4]等提出了应用矩阵模型研究生物种群动态问题，建立了种群动态矩阵模型。该矩阵模型在生物种群动态的研究中比较广泛地被引用，在生态数学上称为里斯来矩阵模型（Leslie matrix model）[7]或称为利维斯——里斯来矩阵（Lewis-Leslie matrices）[10]。里斯来矩阵模型已经成为研究有害动物综合治理（Integrated Pest Management）的数学模型之一[3,5]。

根据里斯来矩阵模型，在已知各期存活率和生殖力的基础上，从已知种群数量和年龄分布，推算出经过各个时间间隔的种群数量和年龄分布。

为了进一步讨论里斯来矩阵模型在昆虫生态学研究上的应用问题，在这里先将这个模型作简单的介绍：

设各年龄组的生殖力为 $f_i$（$i=0, 1, 2, 3, \cdots, m$）；各年龄组的存活率为$P_i$（$i=0, 1, 2, 3, \cdots, m-1$）；初始时的时间（t）的种群数量为$N_0$，其各年龄组的数量为$n_{i,0}$（$i=0, 1, 2, 3, \cdots, m$）；经过一个单位时间间隔（$t+\Delta t$）时的

种群数量为$N_1$，其各年龄组的数量为$n_{i,1}$，据里斯来矩阵模型的设计，$N_0$与$N_1$的关系为：

1° $n_{i,0}$所产生的子代数将进入年龄组0，因此：

$$n_{0,1}=f_0n_{0,0}+f_1n_{1,0}+f_2n_{2,0}+f_3n_{3,0}+\cdots+f_mn_{m,0}$$

2°第i（i＝0,1,2,3,…,m－1）个年龄组中将有$P_in_i$个母体进入第i+1（i＝0，1，2，3，…m－1）年龄组中，第m个年龄组之后全部母体死亡，因此：

$$n_{i+1,1}=P_in_{i,0}$$

由1°，2°可得关系式：

$$(\mathrm{I})\left\{\begin{array}{l} n_{0,1}=f_0n_{0,0}+f_1n_{1,0}+f_2n_{2,0}+f_3n_{3,0}+\cdots+f_{m-1}n_{m-1,0}+f_mn_{m,0} \\ n_{1,1}=p_0n_{0,0} \\ n_{2,1}=\qquad p_1n_{1,0} \\ n_{3,1}=\qquad\qquad p_2n_{2,0} \\ \cdots\qquad\qquad\qquad\cdots \\ n_{m,1}=\qquad\qquad\qquad p_{m-1}n_{m-1,0} \end{array}\right.$$

关系式(Ⅰ)可写成矩阵形式(Ⅱ)：

$$\begin{pmatrix} n_{0,1} \\ n_{1,1} \\ n_{2,1} \\ n_{3,1} \\ \vdots \\ n_{m,1} \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \cdots & f_{m-1} & f \\ p_0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & p_{m-1} & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} n_{0,0} \\ n_{1,0} \\ n_{2,0} \\ n_{3,0} \\ \vdots \\ n_{m,0} \end{pmatrix}\quad\cdots\cdots(\mathrm{II})$$

若引进记号：

$$M=\begin{vmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \cdots & f_{m-1} & f_m \\ p_0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & p_{m-1} & 0 \end{vmatrix}\qquad (M为射影矩阵)$$

$$N_0=\begin{pmatrix} n_{0,0} \\ n_{1,0} \\ n_{2,0} \\ n_{3,0} \\ \vdots \\ n_{m,0} \end{pmatrix} \qquad N_1=\begin{pmatrix} n_{0,1} \\ n_{1,1} \\ n_{2,1} \\ n_{3,1} \\ \vdots \\ n_{m,1} \end{pmatrix}$$

则（Ⅱ）式可以简写为：

$$N_1=MN_0$$

同样可以推出：

$$N_2=MN_1=M^2N_0,$$
$$N_3=MN_2=M^3N_0,$$
$$N_4=MN_3=M^4N_0,$$
$$\cdots$$
$$N_t=MN_{t-1}=M^tN_0$$

(其中$N_t$表示经过t个时间间距后的种群数量及各年龄组的数量。

上述（Ⅱ）即为里斯来矩阵模型。

例如，一种生物，其存活期为15天，以5天为单位划分为3个年龄组，第1，2，3年龄组的生殖力依次为0，25，12；第1年龄组的存活率为0.2，第2年龄组的存活率为0.4，调查当天各年龄组的数量依次为40，5，10；经5天后，各年龄组的数量组成可以代入里斯来矩阵模型进行推算：

$$\begin{pmatrix} 0 & 25 & 12 \\ 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 40 \\ 5 \\ 10 \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} (0)(40)+(25)(5)+(12)(10) \\ (0.2)(40)+(0)(5)+(0)(10) \\ (0)(40)+(0.4)(5)+(0)(10) \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} 245 \\ 8 \\ 2 \end{pmatrix}$$

即经5天后，第1，2，3年龄组的数量依次为245，8，2，其总数为$N_1=245+8+2=255$。

经10天(即2个单位时间间距)后，亦可推算为：

$$\begin{pmatrix} 0 & 25 & 12 \\ 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 245 \\ 8 \\ 2 \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} (0)(245)+(25)(8)+(12)(2) \\ (0.2)(245)+(0)(8)+(0)(2) \\ (0)(245)+(0.4)(8)+(0)(2) \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} 224 \\ 49 \\ 3.2 \end{pmatrix}$$

经15天(即3个单位时间间距)后，可继续推算为：

$$\begin{pmatrix} 0 & 25 & 12 \\ 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 224 \\ 49 \\ 3.2 \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} (0)(224)+(25)(49)+(12)(3.2) \\ (0.2)(224)+(0)(49)+(0)(3.2) \\ (0)(224)+(0.4)(49)+(0)(3.2) \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} 1263 \\ 45 \\ 20 \end{pmatrix}$$

由此看来，里斯来矩阵模型在种群数量动态的研究上是很有应用价值的。然而，里斯来矩阵模型要求各年龄组的划分是等距的，而且时间间隔也要求与年龄组的间距一致。这对于大多数生物种群的应用也就受到了一定的限制。例如昆虫，把一个世代划分为等距的若干个年龄组是比较困难的，但大多数昆虫在一个世代中可以划分为若干个发育阶段，例如卵 — 若虫 — 成虫，卵 — 幼虫 — 蛹 — 成虫，而且在若虫或幼虫的各发育期（龄期）也常有明显的区别，按照发育阶段及龄期（虫期）划分为年龄组，各年龄组则很容易划分，不过，这样的年龄组的间距是不一致的，因而提出了如何处理不等期年龄组的矩阵模型问题。

J.H.Vandermeer[11] 在等期年龄组的里斯来矩阵模型的基础上建立了不等期年龄组的矩阵模型。

据J.H.Vandermeer[11]，当调查间距$\Delta t$小于各年龄组$I_i$（$I_i$为任一年龄组的历期）的条件下，在$t+\Delta t$时，任一年龄组的个体可能完成发育而进入下一年龄组，也可能未完成发育而留在原来年龄组；并设$P_{ii'}$表示在$t+\Delta t$时活着的个体留在原来年龄组的概率；$P_{i+1,i'}$表示在$t+\Delta t$时活着的个体进入下一年龄组的概率；$f_i$（$i=1,2,3,\cdots,m$）表示在第i个年龄组中所产生的后代能活到$t+\Delta t$时的平均数，并设$f_1$不产生后代。由此得出下面的射影矩阵模型（Ⅲ）。

$$\begin{pmatrix} p_{11'} & f_2 & f_3 & \cdots & f(m-1) & f_m \\ p_{21'} & p_{22'} & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_{32'} & p_{33'} & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & p_m(m'-1) & p_{mm'} \end{pmatrix} \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(\text{Ⅲ})$$

J.H.Vandermeer[11]所建立的上述的射影矩阵模型是有参考价值的，但还存在着如何估计在$t+\Delta t$时进入下一年龄组的概率和同时留在原年龄组的概率问题。因此，我们认为，在昆虫种群的研究中还有必要作如下的补充：

1°昆虫种群可以按照发育阶段及龄期（虫期）划分为若干个年龄组，设各年龄组的历期为$I_i$（$i=1,2,3,\cdots,m$），以虫期划分的年龄组常常是各不一致的，因而在选择调查间距时也不可能与各年龄组的历期相同，在试验设计上要求$\Delta t<I_i$，在这样的条件下可以进一步讨论如何推算$t+\Delta t$时进入下一年龄组的概率和留在原年龄组的概率的问题。

关于调查间距与各年龄组历期不一致时的数值换算，伊藤嘉昭[2]曾经在介绍生命表调查方法中讨论了各种方法，认为桐谷等（1962）所给的公式比较简单，这个基本公式为：

$$N_i=n_i\Delta t/I_i$$

其中$N_i$为第i个年龄组的估计数；

$n_i$为以$\Delta t$为期距时调查第i个年龄组的合计数。

在这个公式中，$\Delta t/I_i$可以看成为经$\Delta t$后进入下一年龄组的概率，设$\Delta t/I_i$为$p_i$，

则留在原年龄组的概率为 $1-p_i$。

2°以各虫期为基础的存活率也应按照 $\Delta t$ 进行校正。设在同一虫期内的存活率是等比下降的，各年龄组的存活率为 $S_i$（$i=1,2,3,\cdots,m-1$），以 $\Delta t$ 为间距的存活率为 $S_i'$，则：

$$S_i' = S_i^{\frac{\Delta t}{I_i}}$$

3°在昆虫中，除成虫外，其他年龄组均没有生殖能力，如果把成虫期划分为一个年龄组，则 $f_i$（$i=1,2,3,\cdots,(m-1),m$）中，$f_1$，$f_2$，$f_3$，…，$f(m-1)$ 均为零，仅 $fm$ 具有生殖能力，$fm$ 则由每雌平均产卵量及雌虫百分率（$P_♀$）所组成，为了与昆虫生命表的分析取得一致，可假设一标准卵量 $F$，并以每雌平均产卵量为基础计算达到标准卵量的百分率 $PF$，则：

$$f_m = F \cdot PF \cdot P_{♀}$$

在调查间距 $\Delta t$ 内，成虫能完成产卵的概率为 $P_m=\Delta t/I_m$，留在原年龄组而未完成产卵的概率为 $1-P_m=1-\Delta t/I_m$。

根据1°，2°，3°，不等期年龄组的矩阵方程应为：

$$\begin{pmatrix} s_1'(1-p_m) & 0 & 0 & \cdots & 0 & FPFP_{♀}(p_m) \\ s_1'(p_m) & s_2'(1-p_2) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_2'(p_2) & s_3'(1-p_3) & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & & s_{m-1}'(1-p_{m-1}) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & & s_{m-1}'(p_{m-1}) & (1-p_m) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{1,0} \\ n_{2,0} \\ n_{3,0} \\ \vdots \\ n_{m-1,0} \\ n_{m,0} \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} n_{1,1} \\ n_{2,1} \\ n_{3,1} \\ \vdots \\ n_{m-1,1} \\ n_{m,1} \end{pmatrix} \qquad \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(\text{IV})$$

其中：$s_i' = S_i^{\frac{\Delta t}{I_i}}$；　　$p_i = \frac{\Delta t}{I_i}$

矩阵方程（IV）有利于代人昆虫生命表调查所获得的数据。例如，表 1 的数据可以

代入进行分析。

表1　稻褐飞虱*Nilaparvata lugens* Stal 生命表

（广东　阳江　海陵　1976年9月）

| 虫期 X | 历期 $I_i$ | 死亡原因 dxF | x期内的死亡率 $A_i$（%） | x期内的存活率 $S_i$（%） | 逐期存活率 $Q_i$（%） |
|---|---|---|---|---|---|
| 卵 | 8 | 卵寄生蜂寄生 | 89.22 | 10.88 | 10.88 |
| 若虫 二龄前 | 8 | 捕食性天敌及其他 | 79.72 | 20.28 | 2.21 |
| 若虫 三龄后 | 12 | 捕食及寄生等 | 73.69 | 26.31 | 0.581 |
| 成虫 | 12 | 雌虫百分率($P_♀$) | (11.11) | 88.89 | 0.516 |

每雌标准卵量F＝400．实际卵量204/♀

达到标准卵量的百分率　$P_F = \frac{204}{400} = 0.51$

根据表1的数据，并设$\Delta t = 4$，代入矩阵方程（Ⅳ）的射影矩阵中，可得下面的射影矩阵的数值。

$$\begin{pmatrix} 0.1088^{\frac{4}{8}}(1-\frac{1}{8}) & 0 & 0 & (400)(0.51)(0.8889)(\frac{4}{12}) \\ 0.1088^{\frac{4}{8}}(\frac{4}{8}) & 0.2028^{\frac{4}{8}}(1-\frac{4}{8}) & 0 & 0 \\ 0 & 0.2028^{\frac{4}{8}}(\frac{4}{8}) & 0.2631^{\frac{4}{12}}(1-\frac{4}{12}) & 0 \\ 0 & 0 & 0.2631^{\frac{4}{12}}(\frac{4}{12}) & (1-\frac{4}{12}) \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} 0.165 & 0 & 0 & 60.45 \\ 0.165 & 0.225 & 0 & 0 \\ 0 & 0.225 & 0.427 & 0 \\ 0 & 0 & 0.214 & 0.667 \end{pmatrix}$$

如调查当时虫数依次为200，30，0，9，则经4天后虫数相应为：

$$\begin{pmatrix} 0.165 & 0 & 0 & 60.45 \\ 0.165 & 0.225 & 0 & 0 \\ 0 & 0.225 & 0.427 & 0 \\ 0 & 0 & 0.214 & 0.667 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 200 \\ 30 \\ 0 \\ 9 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 577 \\ 40 \\ 6.8 \\ 6 \end{pmatrix}$$

按照这个矩阵方程，计算一个单位调查间距的各期虫数是比较准确的，但推算二个单位以上的各期虫数将会出现不可避免的偏差，这是矩阵方程（Ⅲ）及（Ⅳ）共同存在

的问题。

在上述矩阵模型的基础上，我们对适应于昆虫种群动态研究的射影矩阵作如下的设计。

1°决定适当的调查期距：调查期距取各虫期的期距（$I_i$）的最大公约数，例如，据表1的数据，各虫期期距依次为8，8，12，12，全世代历期为40，均可被4整除，因而调查期距（$\Delta t$）可选择为4天。这样，卵期可跨越2个调查期距，二龄前若虫可跨越2个调查期距，三龄后若虫可跨越3个调查期距，成虫历期可跨越3个调查期距。

设一个虫期划分为$d_i$个调查期距，则：

$$d_i = \frac{I_i}{\Delta t}$$

2°计算各调查期距的存活率：设一个虫期内的存活率是依次下降的，在第i个虫期内，其存活率为$S_i$，该虫期划分为$d_i$个调查期距，各调查期距的存活率为$S'_1$，$S'_2\cdots$，$S'd_i$，则各调查期距的存活率与该虫期的存活率的关系式为：

$$S'_1 \cdot S'_2 \cdots S'd_i = S_i$$

如果一个虫期内各调查期距的存活率相等，则：

$$S'_1 = S'_2 = \cdots = S'd_i = \sqrt[d_i]{S_i} = S_i^{\frac{\Delta t}{I_i}}$$

例如，据表1的资料，选择$\Delta t = 4$后，各虫期的各调查期距的存活率应为：

卵期：　　$0.1088^{\frac{4}{8}} = 0.3298$

二龄前若虫：　　$0.2028^{\frac{4}{8}} = 0.4503$

三龄后若虫：　　$0.2631^{\frac{4}{12}} = 0.6408$

3°关于成虫期和成虫产子数的处理：在开始调查时（$\Delta t = 0$时）得出成虫的总数，这些成虫一部分是刚羽化的，一部分已产下部分后代，另一部分可能已产下大部分后代。因此，设在成虫期内各调查期距内的产子数相等的条件下，则每一调查期距内的产子数应为$f \cdot \frac{1}{d_i}$，而每一调查期距内的成虫数亦为$N \cdot \frac{1}{d_i}$

由此得出下面的射影矩阵模型（V）。该射影矩阵模型与里斯来矩阵模型的形式基本上是一致的，因而也适合于连续推算。

$$
\begin{bmatrix}
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & \frac{f}{k} & \frac{f}{k} & \cdots & \frac{f}{k} & \frac{f}{k} \\
S_1^{\frac{\Delta t}{I_1}} & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
0 & S_1^{\frac{\Delta t}{I_1}} & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
\vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\
0 & 0 & \cdots & S_1^{\frac{\Delta t}{I_1}} & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
0 & 0 & \cdots & 0 & S_2^{\frac{\Delta t}{I_1}} & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & S_2^{\frac{\Delta t}{I_1}} & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
\vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & S_2^{\frac{\Delta t}{I_1}} & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
\vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & S_n^{\frac{\Delta t}{I_n}} & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & S_n^{\frac{\Delta t}{I_n}} & \cdots & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\
\vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & S_n^{\frac{\Delta t}{I_n}} & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 1 & \cdots & 0 & 0 \\
\vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\
0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 1 & 0
\end{bmatrix}
\begin{bmatrix}
n_{0,0} \\ n_{11,0} \\ n_{12,0} \\ \vdots \\ n_{1a,0} \\ n_{21,0} \\ n_{22,0} \\ \vdots \\ n_{2b,0} \\ \vdots \\ n_{(m-1)1,0} \\ n_{(m-1)2,0} \\ \vdots \\ n_{(m-1)c,0} \\ n_{m1,0} \\ n_{m2,0} \\ \vdots \\ n_{mk,0}
\end{bmatrix}
=
\begin{bmatrix}
n_{0,1} \\ n_{11,1} \\ n_{12,1} \\ \vdots \\ n_{1a,1} \\ n_{21,1} \\ n_{22,1} \\ \vdots \\ n_{2b,1} \\ \vdots \\ n_{(m-1)1,1} \\ n_{(m-1)2,1} \\ \vdots \\ n_{(m-1)c,1} \\ n_{m1,1} \\ n_{m2,1} \\ \vdots \\ n_{mk,1}
\end{bmatrix}
\cdots\cdots(\mathrm{V})
$$

其中：$S_i$为各虫期的存活率；　　f为成虫期的生殖力；　　$I_i$为各虫期的历期；　　$\triangle t$为调查期矩；

k为成虫按调查期矩划分的组数；　　a、b、c为各虫期按调查期距划分的组数。

按照矩阵模型（V），表 1 的数据可以代入其射影矩阵进行处理，得出下面的结果。

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 60.33 & 60.33 & 60.33 \\ 0.3298 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3298 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4503 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.4503 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.6408 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.6408 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.6408 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \quad \cdots\cdots(\text{VI})$$

如调查当时各龄虫数依次为200，30，0，9，按等量划分，可估计各期（按照调查间距划分的年龄组）的虫数依次为100，100，15，15，0，0，0，3，3，3，则可连续推算若干调查间距的各期虫数 $N_1$，$N_2$，$N_3$，…。$N_1$—$N_{10}$ 的推算结果表列于下（表 2）。

**表 2　稻褐飞虱的数量增　况**

（按照射影矩阵（Ⅵ）的推算值）

| 各期虫数(头) 虫期 | 时间(天) $N_i$ | 0 $N_0$ | 4 $N_1$ | 8 $N_2$ | 12 $N_3$ | 16 $N_4$ | 20 $N_5$ | 24 $N_6$ | 28 $N_7$ | 32 $N_8$ | 36 $N_9$ | 40 $N_{10}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 卵 | 1 | 100 | 543 | 362 | 181 | 0 | 109 | 157 | 265 | 192 | 331 | 349 |
| | 2 | 100 | 33 | 179.1 | 119.4 | 60 | 0 | 35.9 | 52 | 88 | 63 | 109 |
| 若虫（二龄前） | 1 | 15 | 33 | 11 | 59.1 | 39.4 | 19.7 | 0 | 11.8 | 17 | 29 | 21 |
| | 2 | 15 | 6.8 | 15 | 5 | 26.6 | 17.7 | 8.9 | 0 | 5.3 | 7.7 | 13 |
| 若虫（三龄后） | 1 | 0 | 6.8 | 3.0 | 6.7 | 2.2 | 12.0 | 8.0 | 4.0 | 0 | 2.4 | 3.5 |
| | 2 | 0 | 0 | 4.3 | 1.95 | 4.3 | 1.4 | 7.7 | 5.1 | 2.6 | 0 | 1.5 |
| | 3 | 0 | 0 | 0 | 2.8 | 1.25 | 2.7 | 0.9 | 4.9 | 3.3 | 1.7 | 0 |
| 成虫 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1.8 | 0.8 | 1.8 | 0.58 | 3.1 | 2.1 | 1.1 |
| | 2 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1.8 | 0.8 | 1.8 | 0.58 | 3.1 | 2.1 |
| | 3 | 3 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1.8 | 0.8 | 1.8 | 0.58 | 3.1 |

表 2 推算了40天内，即相当于一个世代的历期内，稻褐飞虱的数量发展趋势，估计出各期距内各虫期的数值，这对害虫数量预测和对害虫综合治理的研究可能会有一定的应用价值。

从射影矩阵（V）中，可以看到次对角线$S_i$的乘积再乘以成虫的平均卵量（$F \cdot P_F \cdot P_♀$），可得一个周期内（即一个世代）的增长倍数（l）的特征值，即：

$$l = \left(S_1^{\frac{\Delta t}{l_1}} \cdot S_1^{\frac{\Delta t}{l_1}} \cdots S_1^{\frac{\Delta t}{l_1}}\right)\left(S_2^{\frac{\Delta t}{l_2}} \cdot S_2^{\frac{\Delta t}{l_2}} \cdots S_2^{\frac{\Delta t}{l_2}}\right)$$

$$\cdots \left(S_n^{\frac{\Delta t}{l_n}} \cdot S_n^{\frac{\Delta t}{l_n}} \cdots S_n^{\frac{\Delta t}{l_n}}\right) \cdot F \cdot P_F \cdot P_♀$$

按原设规定$\frac{\Delta t}{l} + \frac{\Delta t}{l} + \cdots + \frac{\Delta t}{l} = 1$，因此：

$$l = S_1 \cdot S_2 \cdots S_n \cdot F \cdot P_F \cdot P_♀ \qquad \cdots\cdots\cdots\cdots(Ⅶ)$$

公式(Ⅶ)即为R.F.Morris[6]及K.E.F.Watt[8,9]在昆虫生命表基础上提出来的数学模型。该数学模型可以推算以一个世代为周期的数量发展趋势，其推导过程及应用，庞雄飞[1]曾经作了简单的介绍。Morris－Watt数学模型在昆虫种群生态研究中的应用较广。以等期年龄组为基础的里斯来矩阵模型，经过上述的适当数据处理，使不等期的虫期组合也适应于其射影矩阵，解决了这两个模型的结合问题，使里斯来矩阵模型可以处理昆虫生命表(以虫期为特征的)的数据，而Morris－Watt数学模型可以顺利地推算各个期距的各个虫期的数量。这对于害虫种群数量发展趋势的研究可能会有一定的应用价值。

## 引 用 文 献


〔1〕庞雄飞，1979，害虫种群数量控制和防治害虫效果的评价问题。《广东农业科学》(4)：30—40。

〔2〕伊藤嘉昭，1971．生命表(2)。《植物防疫》12(7)：29—32。

〔3〕Conway C. R. 1979, Case studies of pest control. in Pest Management, Proceeding of an International Conference. pp. 171-200. Pergamon Press.

〔4〕Leslie P. H. 1945, On the use of matrix incertain population mathematics. Biometrika, 33: 183-212.

〔5〕Metcalf R. L. and W. H. Luckmann, 1975, Introduction to insect pest management. A Wiley Interscience Publication.

〔6〕Morris R. F. 1663, The dynamics of epidemic spruce budworm populations. Can. Entomologist, Mem., 31: 332.

〔7〕Poole R. W. 1974, An introduction to quantitative ecology. McGraw Hill Kogakusha LTD.

〔8〕Watt K. E. F. 1961, Mathematical models for use in insect pest control. Can. Entomologist, Suppl. 19. 62pp.

〔9〕Watt K. E. F. 1963, Mathematical population models for five agricultural crop pest.Can. Ent. Soc., Mem., 32:83-91.

〔10〕Southwood T. R. E. 1978, Ecological methods with particular reference to the study of insect populations.ELBS.

〔11〕Vandermeer J. H. 1975, On the construction of the population projection matrix for a population grouped in unequal stage. Biomatrics 31:239-242.

# ON THE USE OF POPULATION MATRIX MODELS FOR THE STUDIES OF INSECT ECOLOGY

Pang Xiong-fei　　Lu Yi-lin　　Wang Ye-an

Leslie matrix model is one of the typical mathematical models for the integrated pest management. It is useful for the studies of population dynamics. A requirment of this model is that the time intervals must be exectly equal. But insects are generally age-grouped by stages which are of unequal length of time. The present paper is attempted to construct a projection matrix grouped in unequal stages directly from Leslie matrix model, and then it may be related to the data of insect age-specific life tables and Morris-Watt mathematical model.