

# 昆虫种群复合空间分布型的研究\*

周国法

**摘要** 本文提出了昆虫种群空间分布型间复合的三种可能途径:简单转化和两类复合;对这些分布的研究可以更清楚地解释种群空间分布格局的形成和机理。文中提出的判定复合分布型的方法包括:扩散系数法,空间相关法和改参数法;它们分别用于判定分布的聚集与否,聚集的范围和具体的分布型。对马尾松毛虫幼虫分布的研究表明,本文的模型和方法可以提供许多传统分布方法无法得到的关于分布型形成机理的信息。

**关键词** 昆虫种群 复合分布 空间相关 分布型判定

空间分布型是生态学研究的基本内容之一,许多研究人员提出了各种不同的分布型判定方法,但只注重判定方法,而很少涉及分布形成的机理,如某个分布型是如何形成的?在条件改变时又会转变为何种分布型?实际上,昆虫种群的空间分布型远不止均匀分布、随机分布和负二项分布等,一般的空间分布由于其形成过程的复杂性,结果的分布也可能比较复杂<sup>[1,2]</sup>。本文旨在探讨复杂的形成过程——结果称为复合分布,以及如何判定这些复合的分布。

## 1 空间分布型间的转化

生态学中常见的分布主要是均匀分布、Poisson 分布和负二项分布,虽然理论上三种分布有本质的区别,但在实际研究时会发现一定条件下,分布间是可以转化的,它可以看作是一种简单的分布形成过程。

为了说明问题,假定研究区域已被划分为网格状。

### 1.1 简单转化

先讨论均匀分布。若让网格数增多且保持平均密度不变。则有下式:

$$C_n^k p^k (1-p)^{n-k} \rightarrow \frac{\lambda^k}{k!} e^{-\lambda} \quad (n \rightarrow \infty, np = \lambda) \quad (1)$$

上式左边为均匀分布表达式,右端为随机分布表达式,它说明了若在均匀分布中个体间排斥性减弱,则减弱的结果必然使它转化为随机分布。

类似地,若保持个体群密度不变  $k(1-p) = \lambda$ ,若个体间聚集性减弱,负二项分布就转化为随机分布了。

如果能够发现分布转化的原因,则生物种群的动态机理就清楚了。

### 1.2 连续分布

通常许多生态学家只注重个体数研究,而忽略研究区的大小<sup>[3,4]</sup>,因此分布型研究中只出现离散分布。实际上象随机分布的  $\lambda$  值平均密度,负二项的  $p$  值等都不是整数,容易验证  $k=1$  的负二项分布等价一个指数分布(Pearson III 分布的特例),若设指数分布的平均密度为  $\lambda$ ,则

1995-03-01 收稿。

周国法副教授(北京大学分校 100083)。

负二项分布的  $p$  值为<sup>[3]</sup>:  $P = \exp(-1/\lambda)$ ; 而随机分布则等价于截尾的 Pearson III 分布<sup>[5]</sup>。可见用连续分布表示个体分布是合适的。

实际上许多复杂的分布都具有连续分布的形式,一些研究<sup>[4]</sup>已经表明了应用连续分布的是可行的而且是合理的。

## 2 复合分布类 I——广义分布

分布的转化由于各种条件的不同,转化的结果也不相同,下面就研究一类转化后的分布——广义分布<sup>[1,6]</sup>。

如果空间网格有个体群存在,个体群的分布是  $P_1$ ,个体群内个体的分布是  $P_2$ ,则研究区内个体的(整体)分布称为广义分布,记为  $P_1 \vee P_2$ 。空间格局是由  $P_2$  决定的。

很容易验证均匀分布的复合仍是均匀分布;随机分布的复合仍是随机分布;负二项分布的复合仍是负二项分布。这种特性的最好应用例子是 Iwao<sup>[8]</sup>回归;如果没有上述三个特性,通过把研究区分后求均值,方差就没有理论依据了(但 Iwao 并未指出这一点)。

第一类复合分布还有另一种提法:假设亲代雌性个体的分布是  $P_1$ ,每个亲代的子代个数分布是  $P_2$ ,则子代的分布是  $P_1 \vee P_2$ 。显然  $P_1, P_2$  的不同必然形成不同的复合分布。如设  $P_1$  为  $P(\lambda)$  即平均密度  $\lambda$  的 Poisson 分布而  $P_2$  为  $P(\mu)$  即平均产卵量为  $\mu$ ,则卵的分布为 Neyman A 分布,卵的平均密度为  $(\lambda\mu)$ 。

表 1 列出了常见的广义分布,其中有些已被使用过<sup>[2]</sup>,而另一些则是本文给出的。

表 1 常见的复合分布类 I

原始分布 <sup>[2]</sup>	结果分布 <sup>[2]</sup>	原始分布	结果分布
$P \vee \log$	负二项(NB)	$B \vee B(1, \rho)$	B(二项)
$P \vee P$	Neyman A	$P \vee B(1, \rho)$	P(随机)
$P \vee B$	P-二项	$NB \vee B(1, \rho)$	NB(负二项)
$B \vee P$	二项-P	$NB_{k-1} \vee \Gamma(0, 2)$	Weibull 分布
		$NB_{k-1} \vee P$	游程分布(运动分布)
		$NB_{k-1} \vee NB_{k-1}$	奇异分布(优势种分布)

注: P 随机分布, B 均匀分布, NB 负二项分布, log 为对数分布,  $\Gamma$  为 gamma 分布

## 3 复合分布类 II——合成分布

合成分布的形成比广义分布更复杂些,合成分布通常认为是个体空间移动后形成的。假定个体群的分布为  $P_1$ ,但个体群中个体平均密度是变化的且具有分布  $P_2$ ,则个体的分布称为合成分布,记为  $P_1 \wedge P_2$ 。由于  $P_2$  是平均密度的分布,因此  $P_2$  允许是连续分布<sup>[4]</sup>。

合成分布的典型代表是 Neyman A 分布,具有  $P(\lambda) \wedge P(\mu)$  形式。常见的合成分布见表 2。

合成分布通常是下面几种过程形成的:

分布 $P_1$	分布 $P_2$ 的假设
$P(\lambda)$	$\lambda$ 的分布为 Poisson、gamma、log、二项等分布
$B(n, \rho)$	$P$ 的分布为 Beta、 $B(1, \rho)$ 等分布
$NB(k, \rho)$	$P$ 的分布为 Beta、 $B(1, \rho)$ 等分布

表2 常见的合成分布

原始分布 <sup>[2]</sup>	结果分布 <sup>[2]</sup>	原始分布	结果分布
$P \wedge \Gamma^0$	NB	$B \wedge B(1, \rho)$	B
$P \wedge P$	Neyman A	$P \wedge \text{Log}$	重对数分布(种-多度)
$P \wedge B$	P-二项	$B \wedge \text{Beta}$	B-Beta 分布(有虫株率)
$NB \wedge P$	P-NB	$P \wedge NB_{k-1}$	NB
		$NB_{k-1} \wedge \text{Beta}$	NB-Beta(有虫株率)

注:Beta 为 Beta 分布,其余同前。

#### 4 复合分布型的判定

复合分布型判定相当困难,原因有二。一是分布类型太多,二是同一分布还要区别复合过程——形成原因。

##### 4.1 扩散系数法

若粗略地判断分布型,扩散系数<sup>[10]</sup>方法是可以选用的。对扩散系数  $C=V/m$  有下面结果:

$C > 1$ 聚集分布	NB <sup>①</sup>	聚集性减弱方向
	Neyman A	
	Weibull	
$C \approx 1$ 复合 Poisson 分布	$P - B(C > 1)$	
$C = 1$ 随机分布	P	
$C \approx 1$ 复合 Poisson	$B - P(C < 1)$	
$C < 1$ 均匀分布	$B \vee B(1, \rho)$	
	B	

①分布记号见表1、表2注。

可通过  $d = \sqrt{2(n-1)c - 2(n-1)}$  近似标准正态分布判断 C 值是否为 1,从而确定分布型。

##### 4.2 空间相关法

两类复合分布区别包括两个方面:个体群分布的不同和个体群内个体间关系的不同。从生成过程看,两类复合分布可用间相关来区别<sup>[11,12]</sup>。一般地广义分布的相邻格间不应该存在空间相关性,而合成分布的相邻格间则存在正自相关性,无论具体分布如何,空间上都存在这种关系。一般结果是:

$$I \begin{cases} < 0 & \text{均匀分布} \\ = 0 & \text{广义分布,包括了随机分布} \\ > 0 & \text{合成分布} \end{cases}$$

关于空间相关的进一步分析可参考[2,11,12]。

##### 4.3 改变参数法

利用分布参数的改变与否,可以确定具体的分布型。因为方法上是通用的,这里仅以负二项分布为例,说明改变参数法的做法步骤。

负二项分布的生成是下面两种途径:

$$P(\lambda) \vee \log(\alpha) \sim NB(k, \rho), \quad K = \frac{-\lambda}{\ln(1-\alpha)}, \rho = \alpha$$

$$P(\lambda) \wedge \Gamma(\alpha, \beta) \sim NB(k, p), \quad K = \beta, p = \frac{\alpha}{\alpha + 1}$$

若把原来网格中的相邻  $s$  格合并为一格,则由生成过程容易得到:

$$\text{在 } PV \log \text{ 时: } k_s = \frac{-s\lambda}{\ln(1-\alpha)}, p = \alpha$$

$$\text{在 } P \wedge \Gamma \text{ 时: } k = \beta, P_s = \frac{\alpha}{\alpha + s}$$

于是只要把原始划分的网格合并,就有结论:

合并后,若  $p$  值不变,则分布为广义负二项分布;

合并后,若  $k$  值不变,则分布为合成负二项分布

若  $k, p$  都变化,则分布不是负二项分布,因此只要判断实测值和  $k_s$  或  $p_s$  是否相符,即可判断分布的具体类型了。

## 5 马尾松毛虫分布的例子

下面以马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus walker*)幼虫为例说明文中方法的应用<sup>[1]</sup>。原始数据为  $30 \times 40$  格,数据的合并方式见表 3。

频次分布法拟合结果( $X^2 = 30.30 < X_{0.01}^2(20) = 37.57$ )表明原始数据拟合负二项分布是合适的。相应地  $k_0 = 0.46, p_0 = 0.20$ 。

空间自相关——四邻居权<sup>[2]</sup>,结果表明,所有 9 个合并结果都呈正自相关形式( $I$  值  $0.47 \sim 0.75$ 。正态化  $Z$  值  $10.18 \sim 22.57$ ),因

此松毛虫的分布应是合成分布,即个体群是随机分布,个体群内个体密度是 gamma 分布,由于参数  $\beta = k_0 = 0.46 < 1$ ,因此个体间是强吸引的。

最后用负二项分布的参数  $k, p$  变化来研究具体分布如何。图 1 是  $k$  值随样方合并的变化趋势。其中固定  $k$  值  $k_0 = 0.46$ ,理论值  $k_s$ (假设为广义分布)和实测值  $k$  在许多值上差异很大,而  $k, k_0$  间差异不明显,说明  $k$  值是基本不变的。图 2 是  $p$  值随样方合并的变化趋势,明显的实测  $p$  值和理论值  $p_0$  变化一致, $p$  和  $p_0$  明显不同,即  $p$  值符合负二项分布的  $p$  值变化。因此由  $k, p$  变化结果知道松毛虫幼虫分布为合成负二项分布,它和前面的结论一致。

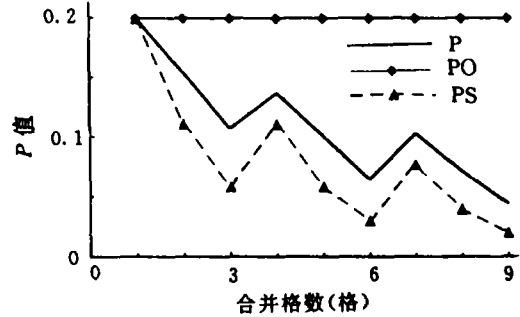
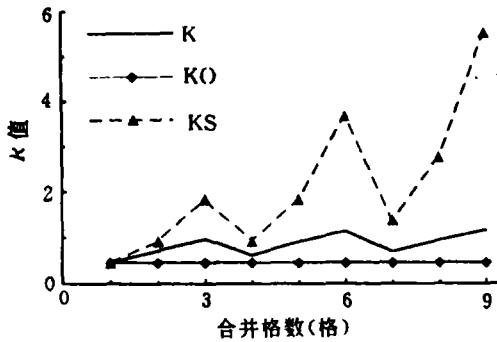
## 6 结 论

本文研究了复合空间分布的复合类型,复合的分布及复合分布的判定方法,文中的判定方法不仅可以判定分布类型,还可指出复合类型,为研究空间分布的形成机制提供了有力的手段。

用本文的方法对马尾松毛虫分布的研究结果表明,文中研究的分布是第二类复合的负二项分布,个体群的分布是随机的,个体群内个体间相互吸引且个体密度呈 gamma 分布,分布群的平均范围是(半径)8 个距离单位。给松毛虫分布研究提供了可靠的信息。

表 3 数据合并方式

序号	网格(行×列)	合并方式	合并格
1	30×40	1×1	1
2	30×20	1×2	2
3	30×10	1×4	4
4	15×40	2×1	2
5	15×20	2×2	4
6	15×10	2×4	8
7	10×40	3×1	3
8	10×20	3×2	6
9	10×10	3×4	12

1 负二项  $k$  值随样方合并的变化(横轴为样方合并顺序)2 负二项  $P$  值随样方合并的变化(横轴为样方合并顺序)

### 参 考 文 献

- 1 周国法,李天生.用相关系数法研究昆虫种群空间分布型.林业科学,1987,(昆虫专辑);67~71.
- 2 Cliff A D,Ord J K. Spatial processes;models and applications.London Poin,1981. 89.
- 3 周国法,李天生.应用对分法和样条法判定昆虫种群空间分布.林业科学研究,1992,5(1):26~31.
- 4 皮洛 E C(卢泽愚译).数学生态学.北京:科学出版社,1991.
- 5 Rohargi V K. An introduction of probability and mathematical statistics. New York. John Wiley & Sons, Inc. ,1976.
- 6 Teomas M. A generalization Poisson's binomial limit for use in ecology. Biometrika,1949,36(1):18~25.
- 7 Douglas J B. Analysis with standard contagious distribution. Burtonsville, Md. International Cooperative Publishing House,1979.
- 8 Iwao S. Analysis of contagiousness in the action of mortality factors on the Western Tent Caterpillar population by using sm—m relationship. Res Pop. Ecool. ,1970,(12):100~110.
- 9 Haggett P.Cliff A D,Frey A E. Locational analysis in human geography. London;Edward Arnold,1977.
- 10 Rogers A. Statistical analysis of spatial dispersion. The Quadrat Method. London;Pion, 1974.
- 11 李天生,周国法.空间自相关与分布型指数研究.生态学报,1994,14(3):327~331.
- 12 李天生,周国法.昆虫种群距离聚集度指标的研究.生态学报,1991,11(4):345~348.

## Study on the Compound Spatial Distribution Patterns of Insect Population

Zhou Guofa

**Abstract** Three types of compound spatial distribution patterns of insect population were proposed in this paper; simple transformation, first type and second type compound spatial patterns. Three kind of analysis methods, index of dispersion, spatial autocorrelation and variation of distribution parameters, were used to describe the type of spatial pattern, the range of aggregation, and the spatial distribution, respectively. The spatial pattern of pine caterpillar was used as an application example, and the result indicated that using the above method much more information about spatial patterns could be obtained than using the classical spatial pattern index method.

**Key words** insect population compound spatial distribution pattern spatial autocorrelation spatial pattern determination