

改进的 Iwao m^* — m 模型

徐汝梅

(北京师范大学生物系)

刘来福

(北京师范大学数学系)

丁岩钦

(中国科学院动物研究所)

摘 要

按照Iwao, 倘若 m_b^*/m_b 是常数, $m^* = \alpha + \beta m$ 是线性的。但在自然界, $m^* - m$ 往往不是线性的, β 也不是常数, 因此, Iwao的模型有明显的局限性。

我们将 β 做为 m 的函数: $\beta = \beta' + \gamma m$ 。这样, 改进模型就是:

$$m^* = \alpha' + \beta' m + \gamma m^2$$

其中:

α' : 每个基本成分中个体数的分布的平均拥挤度。

β' : 在低密度下基本成分分布的相对聚集度。

γ : 基本成分的分布的相对聚集度随种群密度而变化的速率。

本文以温室白粉虱及棉铃虫种群做了例证研究。

结论是:

(1) 改进的Iwao模型克服了Iwao方法的局限性。既可用于 $m^* - m$ 呈线性关系时, 也可以应用于 $m^* - m$ 呈非线性关系时。因此, 改进模型能更准确地描述 m^* 和 m 之间的关系。(2) 某种群属随机分布若近似于随机分布时 ($\alpha' \rightarrow 0$, $\beta' \rightarrow 1$, $\gamma \rightarrow 0$), 改进模型可以被原Iwao模型所代替或近似。若在某些种群中, 种群密度对基本成分的相对聚集度没有影响 (即 $\gamma = 0$), 则改进模型就是原Iwao模型。由此可见, Iwao模型是改进模型的一个特例。(3) 改进模型的3个参数 α' 、 β' 、 γ 均有其特定的生物学含义, 可用于探讨和分析种群的空间格局。此方法不但能提供有关分布的基本成分, 基本成分的分布的情况, 而且能提供有关基本成分的分布随密度而变化的信息。

一、问题的提出

Iwao曾提出一个描述生物种群空间分布图式的 $m^* - m$ 模型 (1968, 1977)。他给出了 m^* 和 m 的如下线性关系式:

$$m^* = \alpha + \beta m \tag{1}$$

其中 m 为种群平均密度, m^* 是平均拥挤度。按Lloyd (1967);

$$m^* = \frac{\sum_{i=1}^N x_i (x_i - 1)}{\sum_{i=1}^N x_i}$$

x_i 是第 i 个样方内的个体数, N 是总样方数。且 \bar{m}^* 与方差有下列关系:

$$\bar{m}^* = m + \sigma^2 / m - 1$$

如果每样方的基本成分的分布符合分布 $g(x)$, 均数为 m_b , 方差 σ_b^2 。每个基本成分内的个体数服从另一分布 $f(x)$, 具有均数 m_c 和方差 σ_c^2 。则每个样方内个体数的分布可利用广义分布得到。利用其均值 m 和方差 σ^2 可得到如下关系:

$$\bar{m}^* = \bar{m}_c + (\bar{m}_b / m_b) m \quad (2)$$

将 (2) 与 (1) 相比可知:

$\alpha = \bar{m}_c$, 即每个基本成分中个体数的分布的平均拥挤度。

$\beta = \bar{m}_b / m_b$; 基本成分的分布的相对聚集度。

Iwao 并提出, 仅当 m_c , \bar{m}_c 及 \bar{m}_b / m_b 在一定密度范围内为常数, \bar{m}^* 和 m 间才为线性关系。但是, Iwao 的这一基本假设常常难以满足。实际配合 $\bar{m}^* - m$ 时, 往往出现非线性关系 (Taylor 等, 1978)。 β 也往往不是常数。当以 20 个温室白粉虱种群不同虫态时所具有的聚集指标 β 为例, 对 10 组高密度种群所测的 β 值与对 10 组低密度种群所测的 β 值不同 (表 1)。计算棉田内棉铃虫卵的 $\bar{m}^* - m$ 关系中的 β 值时, 亦出现同样情况。对 11 组低密度种群所测的 β 值与对 10 组高密度种群所测的 β 值不同 (见表 2)。

表 1 密度不同时, 不同虫态的温室白粉虱 $\bar{m}^* - m$ 关系中的 β 值

	成 虫	卵	三龄若虫	蛹 壳
全部种群	3.4508	1.5894	1.1419	1.2438
低密度 10 种群	8.1386	1.2933	1.8922	3.0533
高密度 10 种群	2.7203	0.7918	0.9534	1.2985

表 2 密度不同时, 棉田内棉铃虫卵 $\bar{m}^* - m$ 关系中的 β 值

	全部种群	低密度种群	高密度种群
种群数	21	11	10
β 值	1.2059	0.9027	1.1932

这样, Iwao 的方法就有相当的局限性。在实际应用时, 由于以线性关系代替非线性关系使参数估值有较大偏离, 因而必定影响对种群空间格局的评定, 以及进行资料代换及确定理论抽样数时的准确性。

二、改进的 $\bar{M}^* - M$ 模型

设 β 是种群密度的函数;

$$\beta = \varphi(m) = \beta' + \gamma m \quad (3)$$

γ 是 β 随 m 而变化的速率。(3) 式反映了种群密度对种群聚集度的效应。

将 (3) 式代入 (1) 式可得改进的 m^*-m 模型：

$$m^* = \alpha' + \beta' m + \gamma m^2 \quad (4)$$

当种群密度足够低时 ($m \rightarrow 0$)，右手第三项为高阶无穷小，可予忽略。此时 $\alpha' \simeq \alpha$ ， $\beta' \simeq \beta$ 。即：

α' ：每个基本成分中个体数的分布的平均拥挤度。

β' ：在低密度下基本成分的相对聚集度。

当种群密度升高时，分布的基本成分的相对聚集度在不断变化。此时，参数 γ 即可表达此聚集度随密度而变化的情况。即密度对基本成分分布的效应。由此，我们可以定义：

γ ：基本成分的分布的相对聚集度随种群密度而变化的速率。

这样，方程 (4) 所表达的数学模型既可用于 m^*-m 呈线性关系的时候，也同样适用于 m^*-m 呈非线性关系的时候。

倘若在某些种群中种群密度对基本成分的相对聚集度没有影响 (即 $\gamma = 0$)，则方程 (4) 就是方程 (1)；Iwao 模型是改进模型的一个特殊情况。

三、例证研究

〔例证 1〕以温室白粉虱的 20 个实验种群为例。

在四个不同发育阶段，分别用 Iwao 的方法以 m^* 对 m 作线性回归并求出相应的 α 、 β 值。再按改进模型配以二次曲线并分别求出 α' 、 β' 、 γ 值 (图 1，表 3)。对 β' 和 γ 的显著性进行了检验。

结果：

(1) 当粉虱处于成虫期及卵期时，由于成虫喜配对在主叶脉附近取食并且卵有成丛的生物学特性，因而种群在空间格局上有较高的聚集度。从图 1 及表 3 可以看出，此时 m^*-m 间的曲线关系显著，方程 (4) 所配合的曲线更符合实际情况。并且：

α' 与 α 值之差较大 (分别为 0.2717 和 0.3128)；

β' 与 β 值之差也较大 (分别为 3.5424 和 1.8355)。

γ 值甚高 (分别为 -6.2940 及 -1.3161) 且显著，说明随密度上升，基本成分的相对聚集度有较大的下降。此时，方程 (4) 的二次项不可忽略，方程 (4) 不可用方程 (1) 代替或近似。

(2) 当粉虱处于非成熟期后期时 (三龄若虫及蛹的末期)，种群逐渐趋于随机分布 (这是由于一龄若虫阶段的密度制约扩散和高龄阶段时的密度制约死亡力的作用)。

此时，从图 1 及表 3 还可以看出按方程 (4) 所配合的曲线与按方程 (1) 所配合的直线有所接近。并且：

α' 值与 α 值逐渐接近 (其差分别为 0.0745 和 0.0265) 且逐渐接近于零；

β' 值与 β 值也逐渐接近 (其差分别为 0.5279 和 0.2252)，且逐渐接近于 1；

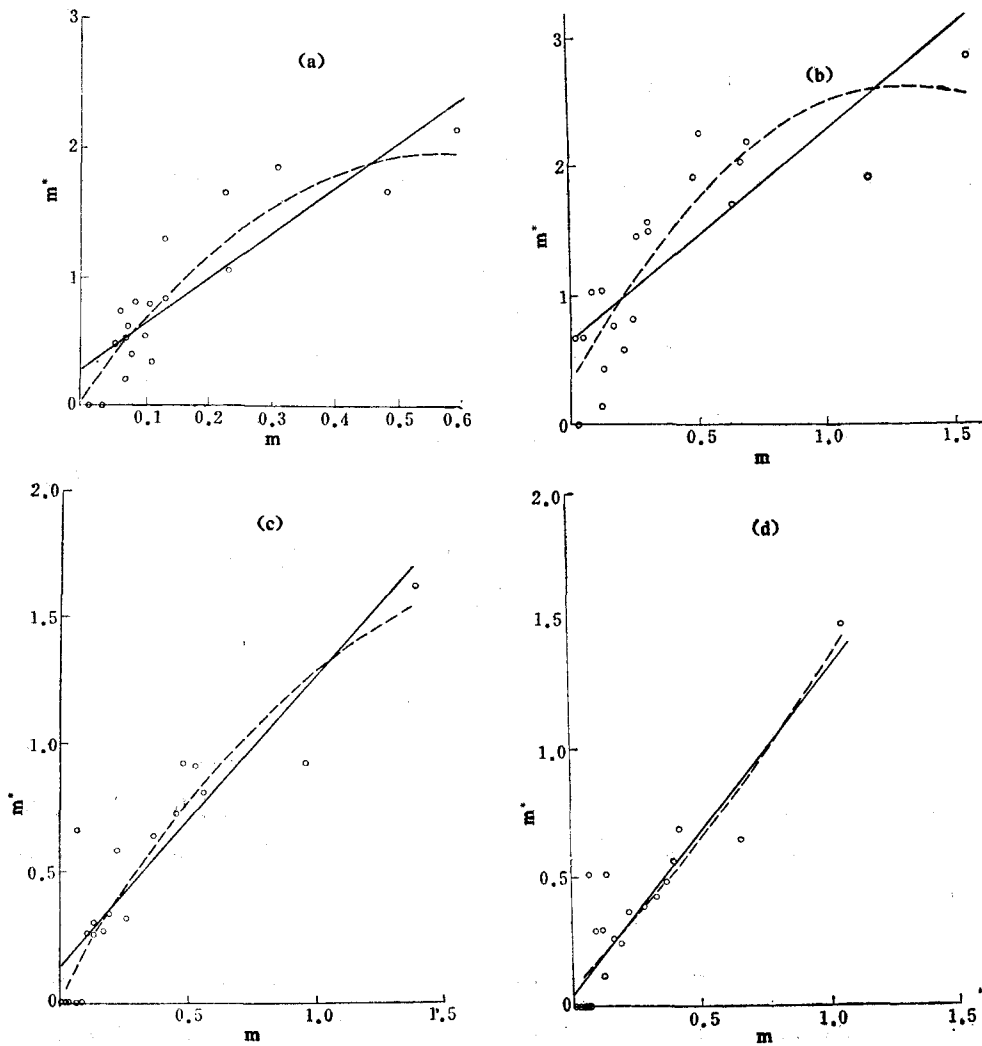


图1 按方程(1)及方程(4)分别配合不同虫态温室白粉虱的 m^* - m 关系时的比较

(a) 成虫期

(b) 卵期

(c) 三龄若虫期

(d) 蛹的末期

— $m^* = a + \beta m$

- - - $m^* = a' + \beta' m + \gamma m^2$

○ 实测点

γ 值也有较大的降低且不显著, 即方程(4)中的二次项的影响有较大的削弱。由此说明, 若种群属随机分布或近似于随机分布时 ($a' \rightarrow 0$, $\beta' \rightarrow 1$, $\gamma \rightarrow 0$), 方程(4)方可被方程(1)所代替或近似。

(3) 为了比较改进的 Iwao 模型与原 Iwao 模型配合实测数据时的吻合程度, 我们做了偏离度的比较。

表 3 按方程 (1) 及方程 (4) 配合 m^*-m 关系时所得聚集指标

	聚集指标	成 虫	卵	三龄若虫	蛹 壳
方程 (1) $m^* = a + \beta m$	a	0.2963	0.6612	0.1231	0.0541
	β	3.4508	1.5894	1.1419	1.2438
方程 (4) $m^* = a' + \beta' m + \gamma m^2$	a'	0.0246	0.3484	0.0486	0.0806
	β'	6.9932**	3.4249**	1.6698**	1.0186**
	γ	-6.2940*	-1.3161*	-0.4320	0.2364

对 β' 、 γ 值的显著性检验：** $p < 0.01$ ，* $p < 0.05$ ，无星号者不显著。

设偏离度BIAS为：

BIAS(1)：用Iwao模型估计拥挤度时与实测拥挤度的偏离度：

$$\text{BIAS}(1) = \frac{\sum_{i=1}^n (M1_i^* - \bar{M}_i)^2}{n}$$

BIAS(2)：用改进模型估计拥挤度时与实测拥挤度的偏离度：

$$\text{BIAS}(2) = \frac{\sum_{i=1}^n (M2_i^* - \bar{M}_i)^2}{n}$$

其中：

$M1_i^*$ ：为按Iwao模型，用 a 及 β 参数所求各个平均拥挤度的估值；

$M2_i^*$ ：按改进的Iwao模型，用 a' 、 β' 、 γ 参数所求各个平均拥挤度的估值；

\bar{M}_i ：实测平均拥挤度；

n ：样方数（此例中为20）。

结果列于表4。由表4可以看出按改进模型可以更好地配合实测数据点。在各个虫态中改进模型的偏离度均小于按Iwao模型配合时的偏离度。由此可以说明改进模型可以更确切地

表 4 改进Iwao模型与原Iwao模型配合实测数据时的偏离度比较

	原 Iwao 模型的偏离度 BIAS (1)	改进 Iwao 模型的偏离度 BIAS (2)	相对误差百分比 $\frac{\text{BIAS}(1) - \text{BIAS}(2)}{\text{BIAS}(2)}$
成 虫	0.0857	0.0636	34.75
卵	0.1802	0.1218	47.95
三龄若虫	0.0318	0.0280	13.57
蛹末期	0.0196	0.0192	2.08

描述 m^* - m 关系。尤其在成虫期及卵期时，两个模型在配合实测数据时的差异更大（相对误差百分比分别为34.75%和47.95%）。当种群趋于随机分布时，两者的差别越来越小，三龄若虫和蛹的末期分别为13.57%和2.08%。

【例证2】以温室中7个温室白粉虱成虫的自然种群为例。

数据取自徐汝梅等（1980）。

当配合Iwao的模型时， α 及 β 分别为2.282及4.56。

配合以改进的Iwao模型时，参数值分别为： $\alpha' = 2.6051$ ， $\beta' = 4.3909$ ， $\gamma = 0.0134$ 。配合曲线示于图2。

在此例中 γ 值趋近于零，且对 γ 的检验结果不显著。以致改进模型的二次项的作用不明显， α' 与 β' 的值分别与 α 及 β 的数值相当接近。按改进模型拟合的曲线与按Iwao模型配合的回归线也极其接近。偏离度为： $BIAS(1) = 37.0777$ ， $BIAS(2) = 37.0522$ 。相对误差百分比仅为0.069%。明显地，在此例中由于种

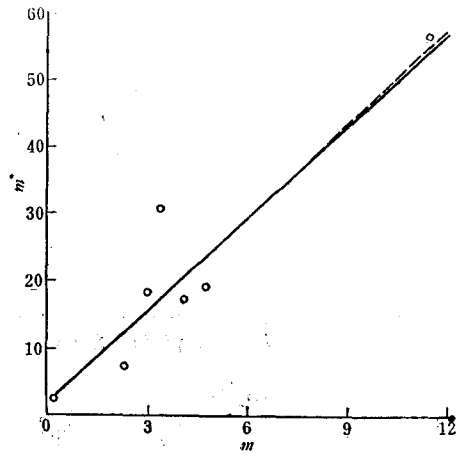


图2 按方程(1)及方程(4)分别配合温室白粉虱 m^* - m 关系时的比较

— $m^* = 2.282 + 4.56m$
 - - $m^* = 2.6051 + 4.3909m + 0.0134m^2$
 ○ 实测点

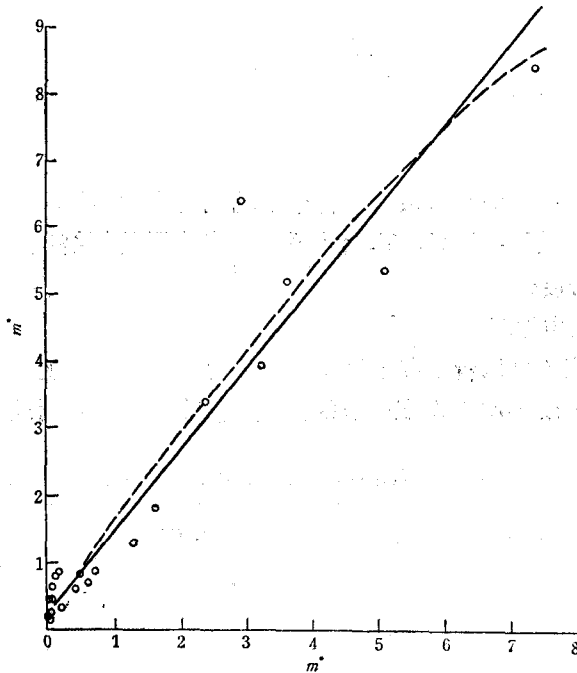


图3 以方程(1)及方程(4)分别配合棉田内棉铃虫卵的 m^* - m 关系时的比较

— $m^* = 0.3042 + 1.2059m$
 - - $m^* = 0.1571 + 1.5009m - 0.0486m^2$

○ 实测点

群密度对基本成分的相对聚集度影响不大($\gamma \rightarrow 0$), 改进模型可以被 Iwao 模型所替代。但种群并非随机分布 ($\alpha' \gg 0$, $\beta' \gg 1$), 因而不同于例证 1 中的情况。

〔例证 3〕 以棉田内棉铃虫卵的 21 个种群为例。

以原 Iwao 模型配合 m^*-m 关系时, 所获 α 及 β 值分别为 0.3042 及 1.2059。

配合以改进的 Iwao 模型时, 参数值则分别为: $\alpha' = 0.1571$, $\beta' = 1.5009$, $\gamma = -0.0486$ 。配合的曲线示于图 3。

从图 3 可以看出按改进的模型所拟合的曲线比原回归线似有改进。所计算的偏离度也有所不同; 其数值分别为: $\text{BIAS}(1) = 0.4307$, $\text{BIAS}(2) = 0.3876$ 。相对误差百分比为 11.12%。但同于例证 2, 对 γ 的检验结果不显著, 致使二次项对模型的改进不明显。

四、结 论

1. 改良 Iwao 模型克服了 Iwao 方法的局限性。既可用于 m^*-m 呈线性关系时, 也可以应用于 m^*-m 呈非线性关系时。

因此, 改进模型能更准确地描述 m^* 和 m 之间的关系。

2. 若种群属随机分布或近似于随机分布时 ($\alpha' \rightarrow 0$, $\beta' \rightarrow 1$, $\gamma \rightarrow 0$), 改良模型可以被原 Iwao 模型所代替或近似。

若在某些种群中, 种群密度对基本成分的相对聚集度没有影响 (即 $\gamma = 0$), 则改进模型就是原 Iwao 模型。

由此可见, Iwao 模型是改进模型的一个特例。

3. 改进模型的 3 个参数 α' 、 β' 、 γ 均有其特定的生物学含义, 可用于探讨和分析种群的空间格局。此方法不但能提供有关分布的基本成分、基本成分的分布的情况, 而且能提供有关基本成分的分布随密度而变化的信息。

参 考 文 献

- 徐汝梅、李兆华、李祖荫、刘来福 1980 温室白粉虱成虫空间分布型的研究, 昆虫学报 23(3):265—275。
- Iwao, S. 1968 A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res. Popul. Ecol.* 10(1): 1—20.
- Iwao, S. 1977. The m^*-m statistics as a comprehensive method for analyzing spatial patterns of biological populations and its application to sampling problems. in "Studies on methods of estimating population density, biomass and productivity in terrestrial animals" ed. M. Morisita, 21—46.
- Lloyd, M. 1967, Mean crowding'. *J. Anim. Ecol.* 36: 1—30.
- Taylor, L.R., I.P. Woiwod, and J.N. Perry 1978 The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.* 47: 383—406.

THE IMPROVING OF IWAO'S $\bar{M}^* - M$ MODEL

Xu Rumei

(Department of Biology, Beijing Normal University)

Liu Laifu

(Department of Mathematics, Beijing Normal University)

Ding Yanqin

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

According to Iwao, $\bar{m}^* = a + \beta m$ is linear provided that \bar{m}^*/m is a constant. But in nature, $\bar{m}^* - m$ is often not linear, and β is not a constant either so that the model of Iwao has obvious limitations.

We treat β as a function of m , $\beta = \beta' + \gamma m$. Thus, the improved model becomes:

$$\bar{m}^* = a' + \beta' m + \gamma m^2$$

in which,

a' : the mean crowding for the distribution of the number of individuals per basic component.

β' : the relative degree of aggregation in the distribution of the basic components at the low population densities.

γ : the rate at which the relative degree of aggregation in the distribution of the basic components changes with the increase in population density.

Case studies of greenhouse whitefly and cotton bollworm populations were discussed in the paper.

we can conclude that:

(1) this improved model is more generalized and accurate than that of Iwao because it can be used in describing the relationships between \bar{m}^* and m under both linear and nonlinear conditions.

(2) when the populations are randomly or approximately randomly distributed ($a' \rightarrow 0$, $\beta' \rightarrow 1$, $\gamma \rightarrow 0$), the improved model can be replaced by Iwao's model.

If the relative degree of aggregation in the distribution of the basic components is independent of population density (i.e. $\delta = 0$), the improved model is just Iwao's model. Thus, Iwao's model is a specific case of the improved model.

(3) each of the three parameters in this model has its particular biological meanings. Thus, it can offer more information concerning the spatial patterns of the biological populations.