

200-208

19663(11)

第17卷第2期
1997年3月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 17, No. 2
Mar., 1997应用一维空间序列方法研究空间
分布型与时空相关

周国法

(北京大学分校应用数学系, 北京, 100083)

Q141

A

摘要 研究种群空间分布、种间时空相关及种群与环境因子间空间相关的一维序列方法, 包括一维序列抽样调查、单种群分布分析的方差图和相关图方法及时空相关分析的交叉相关图方法。提出了方向性和最大相关距离(平均聚集半径)这两个描述空间分布和空间相关的特征量, 第一次用数量方法建立了研究空间分布与建立空间预测模型的统一的分析模型。例1说明了传统判断分布型方法存在的缺陷和用一维序列方法解决的途径; 例2包括分布的时序分析、不同虫态空间分布的相关和不同世代幼虫空间分布的差异分析。这些研究的结果有助于人们了解种群动态的时空变化规律。

关键词: 空间分布型, 一维空间序列, 方差图, 相关图, 时序分析。

生物模型, 生态学

CHARACTERIZING POPULATION SPATIAL PATTERNS
AND SPATIOTEMPORAL CORRELATION USING
ONE-DIMENSIONAL SERIES MODELS

Zhou Guofa

(Branch Campus of Beijing University, 100083, China)

Abstract A series of one-dimensional (1-D)-series models were developed in this study, in order to characterize the population spatial pattern, the spatial correlation between different populations, and the spatial correlation between population and its living environment. The methods included 1-D spatial sampling, variogram, correlogram, and cross correlogram. The directional and range properties played a central role in the models. Also, the relationship among spatial correlation, spatial estimation, and spatio-temporal forecast was studied. Two examples were introduced in this paper. The first example showed that the 1-D series analysis method was much better than the classical spatial pattern index methods when they were used to analyze spatial patterns. The second example introduced how to use the cross correlogram and time correlogram analyzing population spatio-temporal dynamics.

Key words: spatial pattern, one-dimensional spatial, variogram, correlogram, space-

• 现在北京师范大学生物系工作。

收稿日期: 1994-07-11, 修改稿收到日期: 1996-11-02。

time correlation.

生物种群的空间分布图式是生态学家最为熟悉的生态学问题之一,关于空间分布型的拟合及空间分布图式的判断已有大量文献^[1]。但以往的研究着重于应用研究,仅有很少的文章深入探讨了空间图式的机制、时序变化、不同种群的空间图式之间的关系,以及空间图式与种群数量变化的规律^[1,2],而这些研究主要还是描述性的或仍采用传统的处理方法^[2~4],没有从数量上触及生物种群空间分布的特征^[5~8];方向性及距离相关,更不涉及空间关系,实际上这也是传统的生态学研究方法无法解决的问题。

近几年,地质统计学方法被引入生态研究中^[6,7,9],但是地质统计学的缺陷是样本位置的获得比较困难和缺乏时序分析的研究方法。另一方面,时间序列分析则是分析数据的时序变化规律的,它被许多生态学家广泛应用于单点预报问题中。最后是样条方法的抽样问题^[9],许多研究都表明可以用样条法抽样代替随机样本研究空间分布型^[8,10]。

这就是本文提出的一维序列方法,它以样条抽样得到一维空间序列,用方差图及相关图分析该序列,得到关于空间分布特征及空间相关性的结论,这种分析可能导致空间密度的估计及预测模型的建立。

1 空间抽样方法

样条法抽样是沿一条直线做连续样本调查,样本间间隔相等。要反映空间发生的生态学现象的特征,一维序列方法采取同一方向做多个样条调查。要反映种群空间分布的方向性差异,则采用多个方向的(平行线)抽样调查,一般至少做东-西、南-北、东南-西北、东北-西南4个方向的调查。同一方向的样条上的样本间隔相同,不同方向的样条上的样本间隔可以不同。

每个样条上的调查结果按方向(位置)顺序作记录,结果构成一维序列 $\{y_1, y_2, \dots, y_n\}$,必须注意保持这种记录顺序,因为它实际上记录了样本的空间置。同一方向上的几个样条的位置是随机的,但必须保持每个方向上的总样本量不应少于50^[6]。一般,空间趋势越强,样本量应越大,否则调查的结果也许不能反映真实的空间趋势。

2 单种空间分布结构的分析

单种群空间结构分析采用一维方差图及相关图方法。方差图是地质统计学^[11]中最常用的模型之一。相关图则是时间序列分析中相关图的改进形式。

单方向协方差函数的定义如下:一维序列 $y_1, y_2, \dots, y_n$ 的 k 阶协方差函数 $C(K)$ 定义为 $C(K) = \frac{1}{n-k} \sum_{j=1}^{n-k} (y_{j+k} - m')(y_j - m'')$

其中 m' 是首变量 y_{j+k} 的平均值,即 $m' = \frac{1}{n-k} \sum_{j=k+1}^n y_j$, m'' 是尾变量 y_j 的平均值,即 $m'' = \frac{1}{n-k} \sum_{j=1}^{n-k} y_j$,而 $c(0) = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n (y_j - m)^2$ 即样本方差, m 是样本的总平均。显然 k 值越大,用于计算 $c(k)$ 的首尾变量对 $(n-k)$ 越小,方差图函数 $g(k)$ 的定义为: $g(k) = \frac{1}{2(n-k)} \sum_{j=1}^{n-k} (y_{j+k} - g y_j)^2$,它描述了距离 k 的样本间的差别的大小。方差图是 $k-g(k)$ 的关系图,典型的方差图是随距离增大 $g(k)$ 值大,距离大于 k_0 以后, $g(k)$ 基本上是固定不变的。

相关图 $r(k)$ 的定义与协方差函数有关, 其定义为: $r(k) = \frac{C(k)}{\sqrt{C_y(0)C_x(0)}}$, 其中 C_y

(0) 、 $C_x(0)$ 分别是首尾变量的方差。相关图是距离 k 的样本间的相关程度, 图 1 是典型的相关图的例子。一般认为生态学现象的空间相关是随距离的增大而减小的, 它的值是从 +1 变小的到 0 再到 -1 变化的, 分别表示正相关、不相关和负相关。

单变量空间结构的判定是由 $y(k)$ 和 $g(k)$ 一起决定的。对于完全随机分布的种群, $g(k)$ 的值随 k 值变化基本保持不变, 实际上它只在 $C(0)$ 的上下波动; 对于聚集分布, $g(k)$ 的值总是先随 k 值增大而增大, 当 k 值增大到某个值后, $g(k)$ 的值不再增大甚至会开始减小; 均匀分布的方差图函数 $g(k)$ 则是随 k 的增大而减小的。因此如果只判断简单的聚集、均匀和随机分布 3 种类型, 则可用下面的相关系数规则:

- 计算 $k-g(k)$ 的相关系数 R_g ,
- 如果 $R_g > 0$ (显著地), 则分布为聚集的;
- 如果 $R_g = 0$, 则分布是随机的;
- 如果 $R_g < 0$ (显著地), 则判断分布为均匀的。

显然, 作者的目的是希望从 $r(k)$, $g(k)$ 得到更多的关于空间分布的信息, 否则上述方法并不比分布型指数方法优越多少。

关于均匀分布和随机分布除了方向性差异外已无更多有意义的内容。而各种聚集分布的差异仍很大^[1], 如核心分布和嵌纹分布的差异就很大。图 1 是典型的聚集分布的相关图。从理论上讲, $r(0)=1$ 且 $r(k)$ 随 k 值增大而减小, 可以由 +1 变到 -1。如果 k_0 是使 $g(k)=0$ 的最小的 k 值, 则称 k_0 是平均相关距离, 生态学中 k_0 即聚集块的平均半径。聚集的强弱程度即聚集块内密度随距离变化的速度, 是由 $r(k)$ 或 $g(k)$ 在 $k=0$ 附近的形状决定的, 但由于由样本求得的 $g(k)$ 在 $k=0$ 的形状有时较难掌握, 一般采用 $r(k)$ 在 $k=0$ 附近的特性。

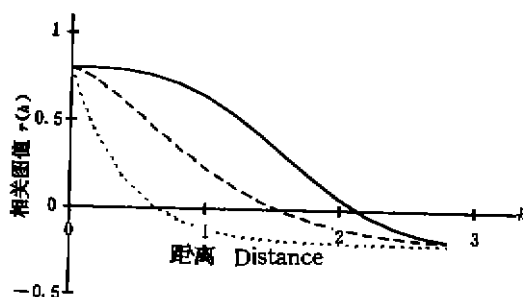


图 1 典型的聚集分布的方差图, 横轴为距离, 纵轴为 $g(k)$

Fig. 1 Typical variogram for aggregated spatial patterns Horizontal axis represents distances, vertical axis represents the values of $g(k)$

图 1 给出了常见的 $r(k)$ 的 3 种形状, 相应的特性为:

$$\lim_{k \rightarrow 0} \frac{r(k)}{k} = \begin{cases} \infty & \text{I, 弱聚集, 嵌纹状} \\ b(\neq 0) & \text{II, 一般聚集} \\ 0 & \text{III, 强聚集, 核心的分布} \end{cases}$$

强聚集是指种群密度在短距离内变化明显,如核心聚集的分布;一般聚集可能是多个个体群的分布;弱聚集的密度在短距离内变化不明显。

上述方法可以同时用于不同的方向,如果各方向的方差图、相关图都一致,则称这种空间图式是迷向的(无方向的或各向同性的或各方向一致的),否则成为向。方向性和距离相关是空间图式的两个重要特征,这是传统分布型问题中不曾研究的问题。

最后有一个问题必须说明,实践中用样本计算 $r(k)$ 、 $g(k)$ 时,用于计算的点对数 $(n-k)$ 至少应大于25^[11],否则得到的也许不是真实的空间分布的信息,尤其当 k 值较大时更可能是假象。一般认为 $(n-k)$ 越大得到的 $r(k)$ 、 $g(k)$ 越真实,越能反映实际的空间特征。

3 种间、种群与环境间的空间关系

传统生态学研究种间或种群与环境间的关系研究主要是相关分析,显然相关分析无法区分方向性和相互影响的空间范围。下面介绍的空间相关图方法则可以回答上述问题。

研究种间、种群与环境变量间的关系时,抽样方法及注意事项和单种群的空间分析是相同的,只是在调查时增加了更多的调查变量。设种群 y 调查的一维序列为 $\{y_1, y_2, \dots, y_n\}$ 相应的另一种群的(同一样条上)的调查结果为 $\{x_1, x_2, \dots, x_n\}$,这时两种间的交叉协方差函数定义为:

$$C_{xy}(k) = \frac{1}{n-k} \sum_{j=1}^{n-k} (y_{j+k} - m'_y)(x_j - m'_x) \text{ 这里 } m'_y, m'_x \text{ 分别是首尾变量 } y_{j+k} \text{ 和 } x_j \text{ 的均值。}$$

注意这里的首尾变量是不同的变量。交叉方差图函数的定义为 $g_{xy}(k) = \frac{1}{2(n-k)} \sum_{j=1}^{n-k} (y_{j+k} - x_j)^2$,和方差图的最大不同是 $g_{xy}(0)$ 可以不等于0,若 $g_{xy}(0)=0$,则两个分布是完全相同的, $g_{xy}(k)$ 越大则两个分布中距离为 k 的样本间差别越大。

交叉相关函数的定义为: $r_{xy}(k) = \frac{C_{xy}(k)}{\sqrt{C_{xx}(k)C_{yy}(k)}}$,它是相关系数在空间的推广,它反

映了距离 k 的两种群个体间的相关性,同时包含了方向性。与相关函数不同的是 $r_{xy}(0)$ 可以不是1,实际上它是相同位置上两种群的个体间的相关系数。若 k_0 是使 $r_{xy}(k_0)=0$ 的最小的 k 值,则称 k_0 是两种间的最大相关距离,即一个种对另一个种的空间影响在 $k > k_0$ 后不存在了。

若研究种群与环境因子之间的关系,则 k_0 是环境因子对种群影响的平均距离,超过这个距离环境因子对种群就没有影响了,它可能是某个种群内个体或个体群的领地范围的平均直径;同时正相关说明环境因子对该种群的生长是有利的;负相关则表明环境因子对种群的生存是不利的。如果研究两种间的空间分布的关系,正相关($r(k) > 0$)意味着二者的分布类似,也许是共生种;0相关表示二者互不影响;负相关则说明二者存在相互排斥现象,也许二者是竞争种或是食物与捕食种。研究扩散问题时还允许 $r(k)$ 在时间方向作计算, k 是时间间隔,它反映了种群空间分布随时间变化的规律,即所谓的时空动态^[2],但以往的时空动态研究^[2]没有关于方向性和距离的概念。

4 实例研究

为了说明一维序列方法的特点及其与传统生态学方法相比的优点,下面介绍两个例子。第一个例子是过去已有的调查结果^[8]的再分析,用以说明传统方法存在的问题;第二个例子是关于林间马尾松毛虫的分布的时序变化的分析问题^[15]。

4.1 例 1. 分布指数方法的缺陷

图 2a 给出了 12×16 格内马尾松毛虫幼虫^[8]的调查结果, 显然图中的分布是典型的聚集分布, 而且越是靠近研究区的中心密度越高。图 2b 是图 2a 样本的随机化, 即用随机化方法把原来的样本作重新排列, 容易看出随机化后的分布没有明显的聚集象。

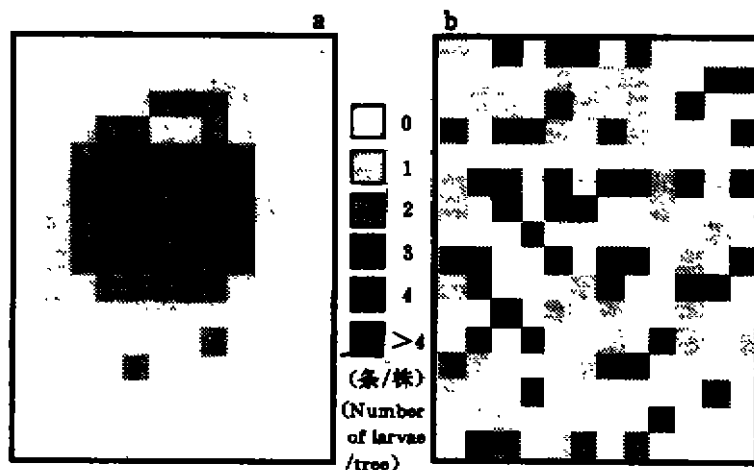


图 2 马尾松毛虫幼虫的数量分布
a 原始数据, b 原始数据的的空间随机化
Fig. 2 Quantitative distribution of larva of pine caterpillar
a, Original data, b, Randomization of the original data

由于随机化的分布和原始分布使用的是相同的样本数据, 所以无论用频次分法、丛生指数、负二项分布的 k 值、平均拥挤度、扩散指数等的任何一种方法, 得到的结果都是原始分布和随机化后的分布是完全相同的。但是二者的分布存在很大差异, 传统的分布型方法无法找出这种差别。

图 3 给出了两个分布的方差图及相关图。每个图中都给出了 4 个方向的计算结果。计算时采用了所有可能的单方向的样条的平均值, 即 0° (东西) 方向 16 个样条 90° (南北) 主向 12 个样条; 所有 $k > 10$ 的 $r(k)$, $g(k)$ 忽略不计, 只考虑 $k \leq 10$ 的结果。

比较图 3a 图 3b 的方差图, 会发现二者差异明显, 原始分布的方差图先上升, 当 $k > 6$ 后出现下降的情况, 这是单个聚集块分布的典型方差图, 当 k 超过聚集块直径后, 方差图会呈下降趋势。而随机化分布的方差图则完全不同, $k > 10$ 时基本上是水平的, 这是随机分布的特征。两个分布都没有明显的异向性。因此由方差图得到的结论为原分布是聚集的, 随机化后的分布是随机的; 原分布聚块直径为 6 个单位, 两分布均无异向性。用相关图分析得到的结果是类似的。

任何种群内部个体间都是相互影响的, 这种影响显然和个体间的相对位置有关, 距离越近个体间的相互影响越大, 距离超过一定的限度以后这种相互影响就会消失, 即空间相关性。传统方法并没有反映这种空间相关性, 本文的方法则正好能测定这种空间相关性。

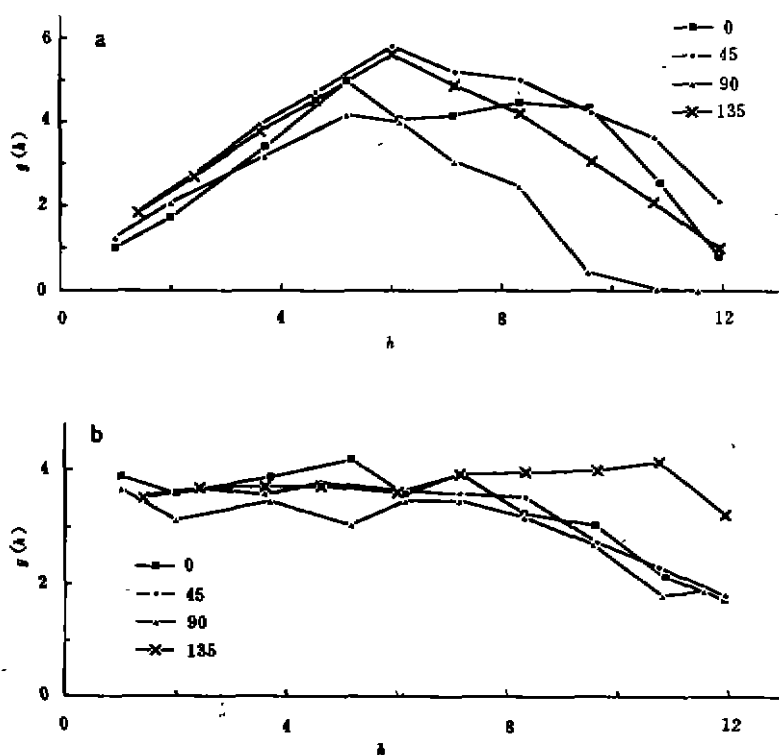


图3 马尾松毛虫幼虫的方差图

0、45、90、135 分别表示东西、东北-西南、南北、东南-西北 4 个方向的方向角。

a、原始数据的方差图, b、随机化数据的方差图

Fig. 3 Variogram of the larva of pine caterpillar

0, 45, 90, and 135 are the azimuth angles of different directions.

a, variogram for original data, b, variogram for randomized data

4.2 例 2. 马尾松毛虫幼虫空间分布的时序变化

本例的数据来源于文献^[10], 这个数据集是关于马尾松毛虫的幼虫分布的 7 次调查的结果, 每次调查是一个 42×42 的数据表。在文献^[10]中作者曾分析了空间分布的变化规律及扩散问题, 其中假设空间相关只是在相邻格 ($k=1$) 间存在且各方向一致。本文继续讨论有关的方向性和距离相关问题。

4.2.1 空间分布特征分析 图 4 给出了 7 次调查的样本均值、方差及丛生指数 ($I = S^2/m - 1$)^[2] 随时间变化的规律。从图中可以看出, 7 次调查基本上都是低虫口下进行的。虽然如此, 由图 4 得到的结论仍然是 7 次调查都是聚集的分布, 因为所有的丛生指数都明显地大于 0, 这是传统方法的结论。

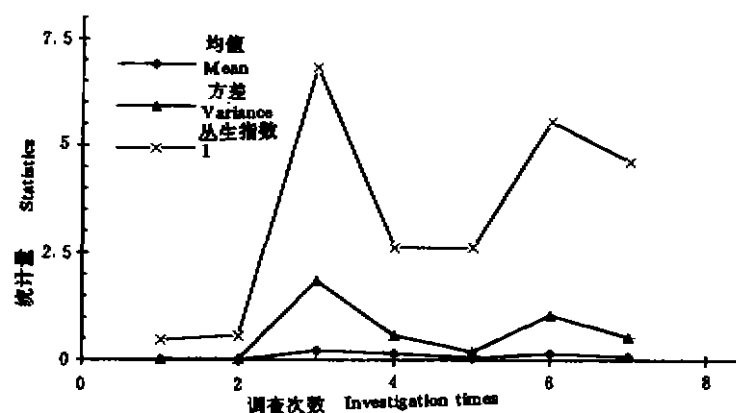


图4 样本平均值、方差及丛生指数随时间的变化

横轴为样本调查的时间顺序, 纵轴为相应的指标值

Fig. 4 Variation of mean, variance, and cluster index along time

Horizontal axis represents sampling time, vertical axis represents the values of mean, variance and cluster index.

表1给出了7次调查的方差图和分析结果。显然其结论和传统的分析方法有些不同, 原因正是例1指出的传统方法存在着一定的缺陷。

表1 7次调查的方差图和相关图分析结果*

Table 1 Results of variogram and correlogram analysis for different time*

调查 Time	分布型 Spatial pattern	方向性 Directions	聚集体平均半径及其他说明 Average patches radius and other descriptions
1	随机 Random	异向分布 Anisotropic	
2	均匀 Uniform	异向分布 Anisotropic	三方向均匀分布但 90°方向是随机的 Three directions uniformly, one direction random
3	聚集 Aggregated	不明显异向 Slightly anisotropic	$k_0 = 4 \sim 5$ Average patch's radius is 4 to 5 distance units
4	强聚集 Strong aggregated	不明显异向 Slightly anisotropic	$k_0 = 3 \sim 4$ Average patches radius is 3 to 4 distance units
5	聚集 Aggregated	异向分布 Anisotropic	无明显 k_0 多处不同大小的聚集体 k_0 is different for different directions
6	聚集 Aggregated	强异向性 Strong anisotropic	0°方向 $k_0 = 4$ 其余方向是随机的, 即 0°方向的长条聚集分布, Three direction randomly, 0° single direction aggregated
7	聚集 Aggregated	各向同性 Isotropic	$k_0 = 2 \sim 3$ 圆形聚集体, Isotropic aggregated radius 2 to 3 distance units

* 分析方法为方差图。Analysing use variogram

时序相关 分析是分析种群分布的时空变化规律。时间相关的调查是所谓的定点调查,

即选择多个固定点(固定样条),计算得到的相关函数值和方差函数的平均值作为最后的结果。

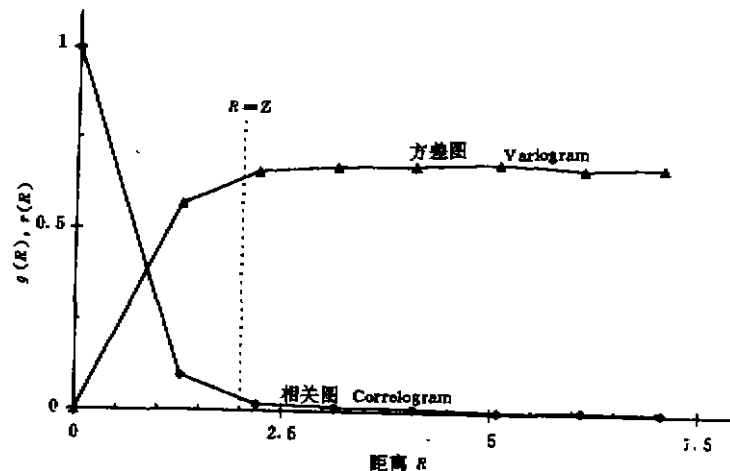


图 5 7 次调查时间相关的平均

Fig. 5 Average time-correlation of investigations

表 2 相邻两次调查的空间交叉相关分析*

Table 2 Results of cross-correlogram analysis between one and next investigations*

调查 Time	相关性 Correlation	方向性 Direction	相关范围及其他 Correlation range and other descriptions
1~2(第 1 代) 1st generation	不明显 Not significantly	各向异性 Anisotropic	0°, 45°正相关, 90°相关, 135°负相关 E-W and NE-SW positive correlated N-S zero correlated, SE-NW negative correlated
2~3(代间) Between 1st and 2nd generation	明显相关 Significantly correlated	各向同性 Isotropic	大约 $k_0=1$ Aggregation radius is about 1
3~4(第 2 代) In 2nd generation	负相关 Negative correlated	各向同性 Isotropic	$k_0=1$ aggregation radius is 1
4~5(代间) Between 2nd and overwinter	明显相关 Significantly correlated	各向异性 Isotropic	$k_0=3\sim4$, 但 90°方向 K_0 不明显 Aggregation radius is 3 to 4 distance units except N-N direction
5~6(越冬后) Overwinter	明显相关 Significantly correlated	各向异性 Anisotropic	90°, 135°方向正相关, $k_0=1$, 0°, 45°方向基本不相关, N-S and SE-NW positive, E-W and NE-SW zero correlated
6~7(越冬后) After winter	明显相关 Significantly correlated	各向异性 Anisotropic	$k_0=2\sim3$ Aggregation radius is 2 to 3 distance units

* 分析方法为相关图, Analyzing use correlogram

图 5 是所有 7 次调查的方差图、相关图的平均。从图中可以看出明显的相关时间是 $k_0=2$, 即每次调查的后效性是两个时间间隔, 或者说在估计下次的密度分布时要用到而且

只用到前两次的调查结果。

4.2.2 时空相关 时空相关是分析相邻两次调查结果的空间关系。分析方法交叉相关图,表 2 是相应的结果和解释。虽然前面的结果表明平均的时间相关(距离)是 2,但表 2 并未表明所有的相邻两次的调查间都存在明显的空间相关性。3~4 两次间调查的负相关则说明第 3 次调查的高密度的格在第 4 次调查时是低密度,相应的低密度格在第 4 调查时则是高密度格,这是不同虫态空间分布上的差异,是幼虫扩散的结果。5~6 次调查间分布的异向性,可能和越冬后的气温较低及越冬代幼虫的死亡有关。而第 1、2 代间(2~3 次调查)的空间相关是各向同性的, $k_0=1$,即第 1 代到第 2 代的扩散在各方向是一致的,转移的平均距离只有 1,这大概和虫口密度低而相对的食物充足种群扩散较少有关。第 2 代和越冬后(4~5 次调查)的空间相关和方向有关,可能和越冬前幼虫寻找栖息地的位置有关。

显然不论是不同虫态间还是不同世代间的空间关系都是不同的;相关的距离随时间变化而不同,有时与方向有关,有时又与方向无关;造成这种较弱的规律性和调查的次数较少有关。考虑到相邻两次调查间的空间相关性及时空相关的结果,可以认为预测松毛虫种群的时空动态用[15]中的一阶时空回归模型是合适的。

4.2.3 进一步探讨 以上提出了空间自相关(单一种群)和空间时间互相关(种间关系、不同虫态或不同世代间的关系、种群与环境因子间的关系)的分析问题,其焦点是空间相关的方向性和相关距离,它是空间估计、空间预测和迁移扩散模型建模的必备条件。文中介绍了空间分布结构的判断和相关图与时空模型间的关系,显然真的时空回归还存在模型选择,参数估计等问题,这在文献[15]中已有部分介绍,详细内容有待进一步研究。

参 考 文 献

- 1 徐汝梅. 昆虫种群生态学. 北京: 师范大学出版社, 1985. 409
- 2 徐汝梅. 种群数量的时空动态. 北京: 师范大学出版社, 1990
- 3 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(昆虫专辑)1987, (12): 67~71
- 4 Pielou E C A. Test for random mingling of the phase of a mosaic. *Biometrics*, 1967, (23): 657~670
- 5 Pielou E C. *Mathematical Ecology*. Wiley, New York, 1977
- 6 Liebhold A M and Elkinton J S. Characterizing spatial patterns of gypsy moth regional defoliation. *Forest Science*, 1989, (35): 557~568
- 7 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
- 8 周国法, 李天生. 用样条法和分法研究昆虫种群空间分布型. 林业科学研究, 1992, 5(1): 26~31
- 9 周国法, 李天生. 昆虫种群密度估计的空间自相关方法. 林业科学, 1991, 27(4): 475~478
- 10 周国法. 松毛虫种群扩散的特征及其统计学分析. 贵州森林病虫, 1991, (2): 41~45