

中国动物生态学青年科研
工作者首届学术讨论会论文

种群聚集强度的测度
及其在渔业中的应用

徐兆礼

中国水产科学
研究院 东海水产研究所

一九八七年七月

5
徐

914.15

种群聚集强度的测度及其在渔业上的应用

徐兆礼

(东海水产研究所)

渔业资源研究的一个重要方面是种群动态的研究。种群动态一方面表现为数量的增减,即数量动态;另一方面表现为在空间的散布与聚集,即空间动态。种群聚集强度的测度(以下简称测度),是表示种群空间动态的一种数量化方法。这里的测度,是指用数量关系去描述一个种群在空间的聚集强度,以便比较同一种群在不同时间或不同栖境聚集程度的变化,或者比较两个不同的种群在同时同地所出现的聚集状况。对鱼类及海洋生物空间动态进行研究,国内刚刚开始〔2〕,国外也不多。进行这方面研究有利于提高海洋生态学研究水平,并且在渔业上也有许多实用价值。

一、种群聚集强度测度的研究方法

研究种群聚集强度的测度,首先把所要研究的海区等分为若干个样方,然后设法通过试捕等手段获得每个样方的种群相对数量或绝对数量的资料,求出这些资料的均值 $\bar{x}$ 与方差 S^2 ,进一步选用各种不同的测度指标进行研究。下面提到的五种指标,从不同的侧面去描述种群聚集特性,它们的生态学含意也不同。我们在使用时,要针对所要解决的问题,谨慎选择使用。

(一) 丛生指标(index of clumping)

自然中动物的集群现象相当普遍。人们发现,聚集程度较高的生

* 本文承蒙业师陈亚骥副研究员、沈惠民副研究员审阅并提出宝贵意见,谨致谢意。

物其分布往往符合邻接分布^{*}，这类分布的方差(S^2)高于均值($\bar{X}$)；而聚集程度较低的种群其分布往往符合于二项分布或泊松分布，这类分布有 $S^2 \leq \bar{X}$ 。这些事实直接启示人们采用方差与均值之比作为测度指标，基于这一思想 David、Moore (1954) 提出了丛生指标(I)，其定义为：

$$I = \frac{S^2}{\bar{X}} - 1 \quad \dots\dots(1)$$

当 $S^2 > \bar{X}$ ， $I > 0$ 时， I 越大，种群聚集程度越高，当 $S^2 \leq \bar{X}$ ， $I \leq 0$ 时，种群的聚集强度较低。

从直观上讲，丛生现象的主要表现是方差 S^2 较大，但根据丛生指标的公式，当 S^2 不变时， $\bar{X}$ 变大， I 就小， $\bar{X}$ 变小， I 就大。因此丛生指标受到平均密度($\bar{X}$)的强烈影响，不便于直接比较。

David 和 Moore 又提出了一个比较两个种群聚集程度的公式：

$$\omega = -\frac{1}{2} \ln \frac{(S_1^2 / \bar{X}_1)}{(S_2^2 / \bar{X}_2)} \quad \dots\dots(2)$$

这里 $\bar{X}_1$ 、 $\bar{X}_2$ 、 S_1^2 、 S_2^2 分别是两个总体的样本均值和方差。若从两个总体抽取的样本数相同，均为 n ，且有 $\omega > 2.5/\sqrt{n-1}$ ，按置信度5%的水平，认为 I_1 和 I_2 有显著差异。

现举例来说明丛生指标求取和应用的方法。设通过试捕对A、B两个种群在海上数量的平面分布进行调查，A、B调查海域面积和站位设置相同(图1)。我们来计算它们的丛生指标 I 和比较它们的聚集强度。这里 $n=25$ 。

^{*} 邻接分布为 Polya(1931) 提出，用以描述动、植物聚集或丛生现象，也有译作“核心分布”的。

37	47	13	37	64
32	38	40	53	75
22	22	42	58	81
69	39	81	13	28
47	79	104	53	47

A A种群数量分布

124	73	201	76	3
37	74	19	10	43
37	84	7	0	0
80	49	53	13	18
29	4	61	101	24

B B种群数量分布

图1 两种群数量平面分布

先计算均值 $\bar{X}$ 和方差 S^2 ：

$$\bar{X}_A = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_{iA} = (3) + 47 + \dots + 47) / 25 = 48.76$$

$$\bar{X}_B = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_{iB} = (124 + 73 + \dots + 24) / 25 = 48.80$$

$$S_A^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (X_{Ai} - \bar{X}_A)^2 = 532.69$$

$$S_B^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (X_{Bi} - \bar{X}_B)^2 = 2185.08$$

然后计算丛生指标 I_A 和 I_B ：

$$I_A = \frac{S_A^2}{\bar{X}_A} - 1 = \frac{532.69}{48.76} - 1 = 9.92$$

$$I_B = \frac{S_B^2}{\bar{X}_B} - 1 = \frac{2185.08}{48.80} - 1 = 43.77$$

最后比较它们聚集强度的差异，即计算 ω ：

$$\begin{aligned} \omega &= -\frac{1}{2} \ln \frac{S_A^2 / \bar{X}_A}{S_B^2 / \bar{X}_B} \\ &= -\frac{1}{2} \ln \frac{532.69/48.76}{2185.08/48.80} = 0.71 \end{aligned}$$

现从两总体所抽样本数均为 25，按 5% 置信度水平有 $0.71 >$

$2.5 / \sqrt{25-1} = 0.51$ 。因此，按 5% 置信度水平，我们认为种群 A 和 B 的聚集强度有显著的差异。

有些海洋生物的种群，在空间呈一小群、一小群的分布，小群之间相互独立，这类分布中有一种称为奈曼 A 型分布。理论上可以证明，符合奈曼 A 型分布的种群，其丛生指标等于每小群中的个体数，小群中个体数越多，群体越大。由此可见，丛生指标是反映种群在空间聚集程度，集群大小的一个测度指标。

(二) 扩散指标 (index of dispersion)

丛生指标受种群平均密度强烈影响，这是一个缺陷。1959年，日本的森下正明提出了一个不受平均密度影响的指标，称为“扩散指标” ($I\delta$)。其定义是：总体中两个个体在任一单位同时出现的概率 (δ) 与总体中的一个单位出现一个个体的平均概率 (π) 之比，即：

$$I\delta = \frac{\delta}{\pi} \quad \dots\dots(3)$$

$$\text{其中 } \delta = \frac{\sum_{i=1}^n X_i(X_i - 1)}{T(T - 1)} \quad \dots\dots(4)$$

$$\pi = \frac{1}{n}$$

这里 n 为总体所含单位总数； X_i 为第 i 个单位中个体数。

$T (= \sum_{i=1}^n X_i)$ 为总体中的个体总数。

当总体中个体的分布是随机的，个体间相互独立，群体不呈聚集状态时， δ 的期望值为 $\pi = 1/n$ ，随着个体在少数样方中聚集程度的提高， δ 值变大，当 $\delta > \pi$ ，即 $I\delta = \delta/\pi > 1$ 时，种群分布呈非随机的聚集状态；当 $\delta \leq \pi$ ，即 $I\delta \leq 1$ 时，种群分布趋向于随机分布的一种——均匀分布。故 $I\delta = \delta/\pi$ 作为扩散指标，其值的大小表明了种群在空间分布的非随机程度。

我们以图 1 的数据为例，说明扩散指标的计算过程。

先计算 δ_A 和 δ_B ，样本数 $n = 25$ 。

$$\begin{aligned} \delta_A &= \frac{\sum_{i=1}^n X_{iA}(X_{iA} - 1)}{T_A(T_A - 1)} \\ &= (37 \times 36 + 47 \times 46 + \dots + 47 \times 46) / 1219 \times 1218 \\ &= 4.7988 \times 10^{-2} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \delta_B &= \frac{\sum_{i=1}^n X_{iB}(X_{iB} - 1)}{T_B(T_B - 1)} \\ &= (124 \times 123 + 73 \times 72 + \dots + 24 \times 23) / 1220 \times 1219 \\ &= 7.4536 \times 10^{-2} \end{aligned}$$

再计算 $I\delta_A$ 和 $I\delta_B$

$$I\delta_A = \frac{\delta_A}{\pi} = \delta_A \cdot n = 4.7988 \times 10^{-2} \times 25 = 1.1997 > 1$$

$$I\delta_B = \frac{\delta_B}{\pi} = \delta_B \cdot n = 7.4536 \times 10^{-2} \times 25 = 1.8634 > 1$$

由此可见，种群 A 和 B 都处于非随机的聚集状态，而且种群 B 的非随机聚集程度大于 A。由于 $I\delta$ 取值是由 δ 除以它的期望值得到的，因此 $I\delta$ 指标很少受样方大小和平均密度的影响，可以直接互相比。这是扩散指标的最大优点。

(三) 平均拥挤 (mean crowding)

生物所栖息的环境是有限的，自然界中的动物经受着拥挤，拥挤的结果是个体对生存空间的竞争，对这种生态现象进行研究，必然涉及拥挤的测度问题。过去常以平均密度 $\bar{x}$ 作为拥挤的一个相对测度，

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_{1i} \text{ 是将所有 } n \text{ 个样方中个体数相加除 } n \text{ 加以平均后得}$$

到从数理统计角度看，它无可指摘，然而从生态学的角度来看，它受到了零样方的干扰。我们举例来说明这一点：我们进行海上浮游动物调查，往往要计算所调查海域的生物量和种类分布密度。设 A、B 两个海域的面积相等，各分为 9 个相等的单位（样方），它们的密度分布如图 2 A、B。根据平均密度公式计算如下：

$$\bar{x}_A = \frac{\sum_{i=1}^n X_{1iA}}{n} = \frac{60+60+60}{9} = 20$$

$$\bar{x}_B = \frac{\sum_{i=1}^n X_{1iB}}{n} = \frac{9 \times 20}{9} = 20$$

- 6 -

60	60	0
60	0	0
0	0	0

A

20	20	20
20	20	20
20	20	20

B

图2 浮游动物密度平面分布图

上述结果表明 A、B 两海域的 $\bar{x}$ 相同，但是 A、B 两水域中生物的拥挤程度显然不同。A 海域存在较多的零样方，浮游动物集中在少数样方中，拥挤程度显然比 B 海域高，这表明在一定条件下平均密度不能表示拥挤程度，它向人们传递了有偏的信息。于是，人们设想，既然每个单位中的个体在本单位中起着某种拥挤作用，因此可以用每个个体在同一单位中其它个体平均数来作为拥挤程度的测度，这就是平均拥挤 ($\bar{x}^*$) 的概念。其公式为：

$$\bar{x}^* = \frac{\sum_{i=1}^N x_i^2}{N} \quad \dots\dots(5)$$

这儿， N 是非零样方数， x_i 是第 i 个非零样方个体数。在实际计算中常常采用下式：

$$\bar{x}^* = \frac{\sum x_j^2}{\sum x_j} \quad \dots\dots(6)$$

(6)式很容易地由(5)式推出。

根据公式(6)计算图(2)资料,得A、B海域平均拥挤 $\bar{X}_A^* = 60$, $\bar{X}_B^* = 20$ 。 $\bar{X}_A^*$ 高于 $\bar{X}_B^*$ 3倍,这符合实际情况。

平均拥挤是衡量种群拥挤程度的测度指标,在研究海洋经济动物,饵料生物的密集程度、评价渔场优劣方面很有用处。

(四) Taylor幂法则 (Taylor's power law)

自然种群多数为非随机分布。样本的均值 ($\bar{X}$) 与方差 (S^2) 之间是不独立的。方差常随均值增加而增加,这种关系可用一幂函数加以刻划:

$$S^2 = a \bar{X}^b \quad \dots\dots(7)$$

利用参数 a 、 b 的取值,可以对种群分布随机或非随机状况作出判断,这就是所谓 Taylor 幂法则。这个法则是这样的:

1° 若 $a=1$, $b=1$, 则为随机分布,此时 $S^2 = \bar{X}$, 这正是泊松分布的特征。

2° 若 $a > 1$, $b=1$, 则种群在一切密度下都是聚集的,聚集强度不因种群密度的改度而变化。 $a = S^2 / \bar{X}$ 是一常数,丛生指标 (I) 也是一个常数。

3° 若 $a > 1$, $b > 1$, 则种群在一切密度下都是聚集的,聚集强度随种群密度升高而增加,推导如下:

$$S^2 = a \bar{X}^b \quad a > 1, b > 1$$

$$\frac{S^2}{\bar{X}} = a \bar{X}^{b-1}$$

∴ $b-1 > 0$, 故 $S^2 / \bar{X}$ 随 $\bar{X}$ 升高而增大。

4° 若 $0 < a < 1$, $b < 1$, 则种群密度越高,分布越均匀。

(五) 负二项分布参数 (k) 的倒数 (C_A):

C_A 可以作为聚集强度的测度指标,它与丛生指标 (I) 有如下

关系：

$$C_A = \frac{I}{\bar{X}} \quad \dots\dots (8)$$

从上式可知， C_A 是在丛生指标的基础上消除了平均密度的影响。因此， C_A 指标比丛生指标更能说明问题。

上述五种测度指标，其生态含义有所不同，丛生指标主要反映了集群的大小，并可以在不同的种群间进行差异显著性检验比较，但它的缺点是受种群平均密度的强烈影响； C_A 克服了该缺点，扩散指标不受种群平均密度的影响，它反映了种群个体分布的非随机程度和聚集程度，它的缺点是不能进行差异显著性检验，平均拥挤则是反映聚集个体间相互影响的程度；Taylor 幂法则将丛生指标和扩散指标统一在一个公式中。我们在使用这些指标时应根据实际材料，谨慎选择使用。

二、测度的方法在渔业上的应用

过去我们往往强调海洋生物种群数量动态的研究，而忽视对种群空间动态的研究。实际上进行种群聚集强度的研究，对渔业来说，无论在理论上，还是在实践上都有一定的价值。

1. 在渔业资源繁殖保护上的应用

鱼类的聚集强度是一个与种群遗传性有关的特征，并在生态学上有一定意义。集群有利于逃避和防御敌害的攻击，保护弱小的后代，也有利于发现饵料生物群体，寻找回游路线等。具集群性的鱼类，种群群体生长较快，往往成为渔业的对象。随着海洋捕捞力量日益发展，鱼类的集群程度越高，所担受资源破坏的风险越大。以东海大黄鱼和带鱼为例，东海大黄鱼产卵群体分布范围较窄，产卵场以吕泗洋、岱巨洋、官井洋为主，产卵期集中而较短，鱼群群体密集，厚达几米至十几米，易被一网打尽，这是大黄鱼资源衰退的原因之一。而带鱼生殖群体分布较广，南起福建近海，北至长江口整个 40~80 米等深线之间均为其产卵场，产卵期长，而且其生殖群体往往分批分期地

进入产卵场，难得见到几千箱网头。至今带鱼尚能抵抗住强大的捕捞压力，与其这种聚集特点是分不开的。

由此，我们应该系统地研究我国主要经济鱼类及其它海洋经济动物的聚集特性，作为制订繁殖保护措施的一个依据，对于聚集强度不同的鱼种分别采取不同的繁殖保护对策。

2 在渔具渔法研究中的应用

国外在这方面早已开始研究，根据鱼群的聚集强度以及鱼群的群体行为的特点选择适当渔具渔法是很重要的。对于密度高，游性又差的鱼种，应及时调整网具结构，增加网目，网线适当加粗，沉浮力适当加大；同时注意采用适当的渔法，如瞄准捕捞、掌握好网口方向，加快起网速度等。鱼类集群特点不同，捕捞的渔具渔法也不同。因而聚集强度理论在渔具渔法设计与改进研究中具有重要的意义。

3 在寻找中心渔场中的应用

鱼类的饵料生物已被用来作为寻找中心渔场的指标，饵料生物密度高的地方，往往是中心渔场所在。饵料生物聚集强度的测度，为我们提供了评价渔场优劣的数量化指标。国外学者曾报导，赤道以南及爪哇南部外海，新几内亚与 $4 \sim 5^{\circ} N$ 等热带水域有浮游动物高数量的密集区，那儿常常观察到大洋性金枪鱼的集群。我国南海大型浮游生物分布与金枪鱼渔场也有类似关系。作者曾把黄海南部东海北部和东海中南部鲷鲷鱼两个秋季索饵渔场的浮游动物优势种聚集强度作一对照，优势种聚集特点与鲷鲷鱼群聚集特点相当吻合。北部渔场浮游生物高度集中，中心渔场范围较窄，鱼群密集，南部渔场浮游生物种类多，优势种聚集程度低，中心渔场范围较大。至于指标的选用，对比下来平均拥挤 $(\bar{X}) \cdot$ 更好，考虑到 $(\bar{X}) \cdot$ 受平均密度影响，作者认为可采用 $(\bar{X}) \cdot - \bar{X}$ 回归分析模型及改进型。

种群聚集强度的研究，涉及广泛的研究领域，包括种群的空间分布，鱼群行为以及数学中的测度论。本文所提及的仅仅是这方面内容的一部分，此外海洋生物群落研究中也有测度问题。随着海洋科学和生态学的发展，人们将越来越注意对过去忽视的种群和群落的空间方

面加以研究，并促进渔业研究和生产的发展。

主要参考文献

- (1) 丁岩钦，1981. 昆虫种群数学生态学原理与应用，科学出版社。
- (2) 陈敦隆等，1981，应用生物种群空间概率分布型研究黄海重要饵料生物——太平洋磷虾 *Euphasia pacifica* Hansen 的空间分布型。海洋湖沼通报，第1期 1—10页。
- (3) 赵志模等，1984，生态学引论，科学技术文献出版社重庆分社。
- (4) Southwood, T.R.E, 1978. Ecological Methods, 2nd ed New York John Wiley & Sons.