

Jolly-Seber 法中种群存活率估算的探讨*

宛新荣 钟文勤**

(中国科学院动物研究所农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100080)

摘要: 在 Jolly-Seber 法中,存活率为其核心参数之一。一些作者指出,采用 Jolly-Seber 法估算标志重捕数据有时候会出现存活率大于 1 的情形。本文就这一情形做了相应的分析,认为产生这一现象的原因为标志个体间不具有等捕性或等存活率所致。在设计标志重捕取样的野外调查中,应设法提高重捕率以增加估计精度。

关键词: Jolly-Seber 法; 存活率估计; 重捕率; 标志重捕

中图分类号: Q95.332 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2001)05-36-04

Discussion on the Survivorship Estimation for the Jolly-Seber Model

WAN Xin-Rong ZHONG Wen-Qin

(Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100080, China)

Abstract: The Survivorship estimation is one of the most important parameters in the Jolly-Seber model. As it has been revealed by other authors, the value of the survival rate obtained by the Jolly-Seber estimation may exceed 1 in some cases. According to current analysis made on this problem, we found that it was due to fact that the unequal trappability and the unequal survival rate occur between the marked animals. In order to solve that problem, we should try to improve the recapture possibility to increase the estimating accuracy in the experimental design of capture-recapture census.

Key words: Jolly-Seber model; Survivorship estimation; Capture possibility; Capture-recapture

标志重捕取样法是野生动物种群生态学的基本调查方法,目前已有多种种群参数的估算方法^[1]。最早的随机模型由 Jolly 和 Seber 独立推导出来,该方法称为 Jolly-Seber 法^[2,3]。多年来, Jolly-Seber 法已经为许多学者所完善^[4~6],在有关开放种群(opened population)的研究领域中是公认的一种最重要的估算方法^[7~10],并为大多数生态学工作者接纳和使用^[10~13]。

存活率估计为标志重捕法的核心参数之一。近年来,有关动物种群存活率研究正为越来越多的研究人员所重视^[14,15]。一些学者指出,在用 Jolly-Seber 法估算存活率 φ_i 时,有时会

出现 $\varphi_i > 1$ 的情形^[10,16],但对出现该现象的原因作出各不相同的解释,本文旨在进一步分析和探讨出现该现象的原因及与此相关的取样设计问题。

* 中科院知识创新项目(KSCX2-1-03),国家自然科学基金重点项目(No. 39730090),中国科学院生物特别支持资助项目(STZ-01-06);

** 通讯作者;

第一作者介绍 宛新荣,男,32岁,博士,副研究员;研究方向:种群生态学;E-mail: xwan@pubic.east.net.cn

收稿日期:2000-03-20,修回日期:2001-06-11

1 Jolly-Seber 模型中的定义和术语

本文所采用的数学符号定义与 Jolly^[2]所使用的完全一致,与国内学者所用的定义也大体上相同^[10,16],这些术语的定义如下。

N_i : 第 i 次取样时种群中的个体总数。

n_i : 第 i 次取样时被捕获的个体数。

M_i : 第 i 次取样时种群中已标志的个体总数。

m_i : 第 i 次取样时被捕获个体中已标志个体总数。

φ_i : 一个个体从第 i 次取样中被释放开始,一直存活到第 $(i+1)$ 次取样开始为止的概率。

s_i : 第 i 次取样中释放的个体数(新捕获的个体均已被标志)。

R_i : 第 i 次取样中释放的个体(s_i)中在后来的取样中又被捕获的个体总数。

Z_i : 第 i 次取样前已被标志(捕获),在第 i 次取样中未捕到,而在第 i 次取样后还能捕到的个体数。

B_i : 第 i 次取样中首次捕获(新标志)的个体数。

A_i : 第 i 次取样中取样丧失(losses on traps)的个体数。

2 Jolly-Seber 模型中的存活率估计以及实例分析

首先,从上文的定义来看,种群的存活率估计值 φ_i (注:一些国内学者将其译为存留率^[10])表示一个个体从第 i 次取样中被释放开始,一直存活到第 $(i+1)$ 次取样开始为止的概率。因此,从理论上说,这个概率最大值为 1,绝不可

能大于 1,即有 $\varphi_i \leq 1$ 恒成立。

其次,从 φ_i 的计算公式 $\varphi_i = M_{i+1}/(M_i - m_i + s_i)$ 来看,由于 $s_i = m_i + B_i - A_i$,存活率 φ_i 也可以表示为 $\varphi_i = M_{i+1}/(M_i + B_i - A_i)$ 。在 φ_i 的估算公式中,分子 M_{i+1} 表示第 $(i+1)$ 次取样开始之前种群中已标志个体的数量;分母 $(M_i + B_i - A_i)$ 则表示在第 i 次取样结束时种群中标志个体数量,无论如何,经历自第 i 次到第 $(i+1)$ 次取样间隔后,只有个体死亡(或迁出)的发生。因此, φ_i 的估算公式中的分子总不大于分母,毕竟,分子 M_{i+1} 属于分母 $(M_i + B_i - A_i)$ 的一部分,由此可知,该比值(即存活率)不可能大于 1。

在标志重捕取样中,区别新生个体与迁入个体,死亡个体与迁出个体有时是很困难的。在某些情况下,一般不区别迁入个体与新生个体,死亡个体与迁出个体^[14]。这样,用 Jolly-Seber 法估计的死亡率(死亡率 = 1 - 存活率)实际上包含了死亡和迁出的两种情形,严格地说,用消失率一词可能更为贴切。因此,在用此法估计种群存活率参数时,往往出现(存活率)估计值低于实际值的情况。

下面引用武晓东等^[16] 1991 年度对莫氏田鼠种群进行标志重捕的原始数据(n_i, m_i, s_i, R_i, Z_i 和 A_i),按照 Jolly-Seber 法重新估算其种群参数如: M_i, N_i, φ_i 和 p_i 。其计算公式为: $B_i = n_i - m_i$; $M_i = m_i + Z_i \cdot s_i / R_i$; $\varphi_i = M_{i+1}/(M_i - m_i + s_i)$; $p_i = m_i / M_i$; $N_i = n_i / p_i$ 。除了新增的捕获率参数 p_i 一项外,其余估计数值(如 M_i, N_i, φ_i)与武晓东等的估算数值完全一致。为便于陈述起见,现将莫氏田鼠种群参数值列于表 1 中。

表 1 1991 年度莫氏田鼠种群标志重捕数据及其种群参数估计

取样期(i)	n_i	m_i	s_i	R_i	Z_i	A_i	B_i	M_i	N_i	φ_i	p_i
1	34	-	31	-	-	3	34	-	-	1.104 8	-
2	22	5	18	8	13	4	17	34.250 0	150.682	0.798 2	0.145 99
3	16	8	16	7	13	0	8	37.714 3	75.420 0	0.940 6	0.215 20
4	14	8	14	4	10	0	6	43.000 0	75.253 8	0.540 0	0.186 15
5	31	8	30	13	8	1	23	26.461 5	102.524	1.440 3	0.302 33
6	66	17	66	5	4	0	49	69.800 0	270.963	-	0.243 55
7	14	9	14	-	-	0	5	-	-	-	-

从表 1 可以看到,存活率 $\varphi_1 = 1.1048$, $\varphi_5 = 1.4403$, 两者均大于 1。从理论上说这种结果是不应该出现的,那么究竟是什么原因导致存活率估计值大于 1 呢?

一些学者认为,出现 φ_i 大于 1 的原因是无法区分出新生个体和迁入个体,如果在第 $(i+1)$ 取样期中未标记的个体数比第 i 取样期多许多,就可能出现 φ_i 大于 1 的情形^[16]。这种解释很难令人信服。因为,能不能有效地区分出新生个体和迁入个体,与存活率估计无关。在开放种群的估算中,一般笼统地将新生个体与迁入个体合并计算加入率。但是,无论在某次取样中,种群中未标志个体的数目为多少,都不是导致其下一期存活率大于 1 的原因。从存活率的估算公式 $\varphi_i = M_{i+1}/(M_i - m_i + s_i)$ 也可以看到,这些未标志个体作为释放个体数 s_i 中的一部分,同样计入了分母项。那么,产生这种现象的原因究竟是什么呢?

分析表 1 中的数据,考察为什么出现 φ_1 大于 1。从表 1 中可以看到,第一次取样中释放个体总数为 31 ($s_1 = 31$), 因此,在第 2 期取样期之前,种群中应该最多有 31 只已标志个体(前提是这些个体的存活率为 100%)。但是,表 1 中的 $M_2 = 34.2500$ (M_2 表示在第 2 期取样开始时,种群中已标志个体总数的估计值!),超过了前期释放个体的总数,这显然不合理。同样,再分析为什么会出现 φ_5 大于 1。从表 1 中可以看到,在第 5 期取样开始时,种群中已标志个体总数的估计值 $M_5 = 26.4615$, 在第 5 期共捕到 31 个个体 ($n_5 = 31$), 其中已标志个体 8 只 ($m_5 = 8$), 未标志个体 23 只 ($B_5 = 23$), 第 5 期取样丧失 1 只 ($A_5 = 1$), 因此共释放 30 个个体 ($s_5 = 30$)。按照这个算法,第 5 期取样结束时,种群中应该还有 $(26.4615 + 30 - 8 = 48.4615)$ 个个体。在第 5 与第 6 次取样的间期,这些标志个体只可能由于死亡而在数目上有所下降。但是,从表 1 中的参数估算结果,在第 6 期取样开始时,种群中已标志个体的估计值却成为 $M_6 = 69.8$ 只,这同样不合理。这就是导致存活率

估计值 φ_i 大于 1 的原因所在。我们知道,在上述各项数值中,由于 $n_i, m_i, s_i, R_i, Z_i, A_i$ 和 B_i 均是由标志重捕资料直接获得,不涉及任何估计误差,因此,导致存活率出现不合理估计值的原因只能由 M_i 估计偏差所致。

再回到参数 M_i 的估计公式 ($M_i = m_i + Z_i \cdot s_i/R_i$) 来讨论导致 M_i 估计值出现不合理偏差的原因所在。该公式的生物学解析为:第 i 次取样开始之前种群中已标志个体总数估计值 (M_i) 等于在第 i 次取样捕到的已标志个体数 (m_i) 加上第 i 次取样中未捕到的已标志个体总数的估计值 ($Z_i \cdot s_i/R_i$)。其中 Z_i 表示在第 i 期中未捕到而在其后(任何一次)的取样中又捕到的“漏网之鱼”总数, s_i/R_i 则表示在第 i 次取样中的释放个体在其后(任何一次)的取样中又捕到的概率的倒数。因此,在估算第 i 次取样中未捕到的已标志个体总数的估计值 ($Z_i \cdot s_i/R_i$) 时,实际上基于所有标志个体间具有等捕性和等存活率的前提^[2,3]。如果这个前提不能保证,用 Jolly-Seber 模型来估算动物种群参数就有可能出现不合情理的结果。

3 讨 论

在采用 Jolly-Seber 法对标志重捕数据进行分析时,必须严格地检验等捕性假设和等存活率假设,两者缺一不可。有关等捕性假设的检验方法和估算步骤,国内已有相应的文献报道^[10,16],但有关等存活率的检验方法尚乏报道。武晓东等对莫氏田鼠种群的等捕性检验结果表明该种群具有等捕性^[16],结合表 1 的分析来看, M_i 估计值的不合理只能归结为该种群不具备等存活率假设所致。

除此之外,为了提高种群参数的可信度(置信区间),必须设法提高标志重捕取样的另外一个核心参数即重捕率 p_i 。一般认为,重捕率 p_i 至少达到 50% 才能给出较为合理的估计值,并使得估计误差大大下降^[17]。如果重捕率过低,则偏差会增大,数据所包含的种群生物学信息也大大降低,由此得到的动物种群参数估计值

往往不能代表其真实状况。毫无疑问,重捕率对估计偏差的作用效果也受物种的固有特征所影响。例如,在具有等捕性、等存活率的动物种群中,低重捕率所带来的参数估计偏差可能就不明显;而不具备上述特征的动物种群则受低重捕率的影响可能就很大。从表 1 来看,其重捕率 p_i 远远低于 50%,这也是导致估计误差增大,最终导致存活率估计值大于 1 的另外一个重要原因。张知彬等^[10]对大仓鼠和黑线仓鼠种群进行了存活率(存留率)参数的估计,也发现存在 φ_i 大于 1 的情形,并推测可能是由较大的估计误差所致(其重捕率参数平均值也低于 50%)。由此可见,提高重捕率是标志重捕取样方法设计中的一个关键问题。一般来说,增加布笼(陷阱)密度、延长捕获时间以及采用高效捕捉工具均有助于提高重捕率。诚然,提高重捕率无疑会增加野外调查取样的强度和难度,在捕捉努力保持不变的情况下单方面提高重捕率必然导致取样面积的减少,这样就有可能陷入调查动物样本量不足的困境;此外,单纯地延长重捕时间还可能增加对种群的干扰而影响标记个体的重捕率^[10]。在取样设计中协调解决上述问题,是妥善应用标志重捕方法的关键。

参 考 文 献

- [1] 丁岩钦. 昆虫数学生态学. 北京:科学出版社,1994. 100~110.
- [2] Jolly, G. M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 1965, **52**:225~247.
- [3] Seber, G. A. F. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 1965, **52**:249~259.
- [4] Seber, G. A. F. Estimation of animal abundance and related parameters. Griffin, London, 1981.
- [5] Seber, G. A. F. A review of estimating animal abundance. *Biometrics*, 1986, **42**:267~292.
- [6] Seber, G. A. F. A review of estimating animal abundance II. *International Statistical Review*, 1992, **60**:129~166.
- [7] Nichols, J. D., K. H. Pollock. Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, 1983, **64**:253~260.
- [8] Jolly, G. M., J. M. Dickson. The problem of unequal catchability in mark-recapture estimation of small mammal populations. *Canadian Journal of Zoology*, 1983, **61**:922~927.
- [9] Krebs, C. J., R. Boonstra. Trappability estimates for mark-recapture data. *Canadian Journal of Zoology*, 1984, **62**:2440~2444.
- [10] 张知彬,朱靖,杨荷芳. Jolly-Seber 法对大仓鼠和黑线仓鼠种群若干参数的估算. *生态学报*, 1993, **13**(2):115~120.
- [11] 武晓东. 布氏田鼠种群生态研究. *兽类学报*, 1990, **10**(1):54~59.
- [12] Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert *et al.* Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: an unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 1992, **62**:67~118.
- [13] Johhannesen, E., R. A. Ims. Modelling survival rates: habitat fragmentation and destruction in root vole experimental populations. *Ecology*, 1996, **77**:1196~1209.
- [14] 伊藤嘉昭(邹祥光等译). 动物生态学研究法. 北京:科学出版社,1986.
- [15] 张知彬,朱靖,杨荷芳. 大仓鼠种群年龄组存活率的估算. *动物学报*, 1993, **39**(1):56~63.
- [16] 武晓东. Jolly-Seber 模型对莫氏田鼠种群若干参数的估算. 见:张洁主编. 中国兽类生物学研究. 北京:中国林业出版社, 1995.25~30.
- [17] Hilborn, R., J. A. Redfield, C. J. Krebs. On the reliability of enumeration for marked and recapture census of voles. *Canadian Journal of Zoology*, 1976, **54**:1019~1024.