

生态系统中种群增长模型的研究^{*}

郭 春

(中南大学土木建筑学院, 湖南 长沙 410082)

摘 要: 生态系统中种群的增长或衰减严重影响自然环境的保护, 研究 Leslie 矩阵模型的性质, 以利于控制种群的生灭情况。

关键词: 种群增长; 矩阵模型; 生态平衡

中图分类号: Q141 文献标识码: A 文章编号: 0529-6579 (2004) S1-0116-03

生态学和数学相结合, 利用数理分析的方法研究种群生态系统, 产生了系统生态学。作为生态系统研究的核心——种群, 是指一定时空中同种个体的总和, 也就是说种群是在特定的时间和一定的空间中生活和繁殖的同种个体所组成的群体。

城市环境的优化与本地区生态平衡, 物种繁殖的控制关系紧密相联, 所以研究种群增长或衰减是十分有益的课题, 20 世纪初生命表开始应用于生态研究, 其中最具有代表性的是 Leslie 矩阵模型。

该模型假设某种群可分为 n 个时期(阶段、年龄级、世代) 各期的繁殖率分别为 $f_i \geq 0 (i = 1, 2, \dots, n)$, 而存活率为 $p_j \geq 0 (j = 1, 2, \dots, n-1)$, 并假定第 n 年龄级之后将全部死亡。

Leslie 在假设调查期间隔与各年龄级历期相等。初始时种群的各年龄级个体数分布为:

$$\mathbf{X}_0 = \mathbf{X}(t) = (x_{01}, x_{02}, \dots, x_{0n})^T,$$

$$\text{其总量 } X_0 = x_{01} + x_{02} + \dots + x_{0n}$$

经过第一调查时期后, 种群数量各年龄级的个体数分布为:

$$\mathbf{X}_1 = \mathbf{X}(t + \Delta t) = (x_{11}, x_{12}, \dots, x_{1n})^T,$$

$$\text{其总量 } X_1 = x_{11} + x_{12} + \dots + x_{1n}$$

经过第 S 调查期后, 种群数量各年龄级个体数分布为:

$$\mathbf{X}_s = \mathbf{X}(t + s\Delta t) = (x_{s1}, x_{s2}, \dots, x_{sn})^T,$$

$$\text{其总量 } X_s = x_{s1} + x_{s2} + \dots + x_{sn}$$

$\mathbf{X}_0$ 经过 Δt 后, 各年龄级产生的下一代将进入 $\mathbf{X}_1$ 的第一年龄级 x_{11} , 即

$$x_{11} = f_1 x_{01} + f_2 x_{02} + \dots + f_n x_{0n}$$

而 $\mathbf{X}_0$ 的第 i 年龄级 ($i = 1, 2, \dots, n-1$) 中将有存活量 $p_i x_{0i}$ 进入 $\mathbf{X}_1$ 的第 $i+1$ 年龄级, 即

$$x_{i+1} = p_i x_{0i}, \quad i = 1, 2, \dots, n-1$$

由此可得矩阵表示形式

$$\mathbf{X}_1 = \begin{pmatrix} x_{11} \\ x_{12} \\ \dots \\ x_{1n} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_{n-1} & f_n \\ p_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{01} \\ x_{02} \\ \dots \\ x_{01n} \end{pmatrix} = \mathbf{M}\mathbf{X}_0 \quad (1)$$

显然 $\mathbf{X}_2 = \mathbf{M}\mathbf{X}_1 = \mathbf{M}^2 \mathbf{X}_0, \dots, \mathbf{X}_s = \mathbf{M}\mathbf{X}_{s-1} = \mathbf{M}^s \mathbf{X}_0$, 其中 $\mathbf{M}$ 就是著名的 Leslie 矩阵^[1]。

我们考虑, 经过充分大的时间间隔后, 该种群是否会趋向平衡状态, 即当 s 充分大时, $\mathbf{M}^s$ 是否会趋向于某一确定的矩阵 $\mathbf{M}_0$ 。若是, 则该种群就会趋向平衡状态, $\mathbf{X}_s = \mathbf{M}^s \mathbf{X}_0 \rightarrow \mathbf{M}_0 \mathbf{X}_0$, 否则该种群将会无限增长, 必须控制它的繁殖率(或存活率) f_i (或 p_j)。当然在 $\mathbf{M}_0 = 0$ 时, 该种群在自然状态下将会濒临灭种, 我们又要采取必要手段保护该种群, $\mathbf{M}^s$ 是否收敛(或收敛于零阵) 这与 $\mathbf{M}$ 的特征值性质有关, 而特征值又与矩阵的元素有关, 所以, 对 $\mathbf{M}$ 的性质进行研究是很重要的。

1 $\mathbf{M}$ 的特征性质

设 $\rho(\mathbf{M})$ 为 $\mathbf{M}$ 的谱半径, 则有 $\rho(\mathbf{M})$ 的简单估计形式:

$$\min \left\{ \sum_{i=1}^n f_i, p_1, \dots, p_{n-1} \right\} \leq \rho(\mathbf{M}) \leq$$

^{*} 收稿日期: 2004-03-05

作者简介: 郭春 (1975 年生), 男, 讲师, E-mail: Jack.Gc@21cn.com

$$\max\left\{\sum_{i=1}^n f_i, p_1, \cdots, p_{n-1}\right\}$$

或

$$\min\{f_i + p_i, i = 1, 2, \cdots, n; p_n = 0\} \leq \rho(M) \leq \max\{f_i + p_i, i = 1, 2, \cdots, n; p_n = 0\}$$

于是当适当控制繁殖率 f_i 和存活率 p_i 就可达到有效的控制 M^s 的收敛情况

2 矩阵 M 的行列式与可逆性

行列式

$$\det M = (-1)^{n+1} p_1 \cdots p_{n-1} f_n$$

若 $p_1 \cdots p_{n-1} f_n \neq 0$, 则 M 是可逆矩阵, 具其逆为

$$M^{-1} =$$

$$\begin{bmatrix} 0 & 1/p_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/p_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 1/p_{n-1} \\ 1/f_n & -f_1/f_n p_1 & -f_2/f_n p_2 & \cdots & -f_{n-2}/f_n p_{n-2} & -f_{n-1}/f_n p_{n-1} \end{bmatrix}$$

(2)

由此可知, 若已知种群第 s 代个体分布 X_s , 则可推断初始状态的个体分布, 因为 $X_{s-1} = M^{-1} X_s, \cdots, X_0 = (M^{-1})^s X_s = (M^s)^{-1} X_s$.

3 在 Leslie 矩阵 M 中总可以假设 $p_j >$

0
因为若设 $p_k = 0, 1 \leq k \leq n-1$, 则

$$M = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & \cdots & f_{k-1} & f_k & f_{k+1} & \cdots & f_{n-1} & f_n \\ p_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & p_{k-1} & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & p_{k+1} & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & p_{n-1} & 0 \end{bmatrix}$$

直接计算可知

$$X_{n-k} = M^{n-k} X_0 = (x_{n-k,1} \ x_{n-k,2} \ \cdots \ x_{n-k,k} \ 0 \ \cdots 0)^T$$

当令 $X_0 = (x_{n-k,1} \ x_{n-k,2} \ \cdots \ x_{n-k,k})^T$, M 为 M 的左上角的 k 阶主子阵, 则

$$M = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & \cdots & f_{k-1} & f_k \\ p_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & p_{k-1} & 0 \end{bmatrix}$$

$$X_1 = MX_0, \cdots, X_s = M^s X_0 \tag{3}$$

这样式 (3) 与式 (1) 有完全类似的形式, 即 M 仍是 Leslie 矩阵, 以后我们总设 $p_j > 0 (j = 1, 2,$

$\cdots, n=1)$ 。

4 M 阵的不可约性与本原性

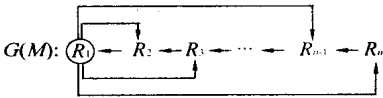
对一些特殊矩阵的研究引起了人们广泛的兴趣^[2-4]。我们对种群增长的矩阵的研究, 也具有同样的意义。

因为 $f_i \geq 0 (i = 1, 2, \cdots, n)$, 且 $p_j > 0 (j = 1, 2, \cdots, n-1)$ 所以 M 是非负矩阵, 当 $f_n > 0$ 时, 则 M 是不可约阵当 $f_k \cdots f_n > 0$ 时 $(1 \leq k < n)$ 则 M 是本原阵。

本原阵有很多好性质可以利用, 如 M 的谱半径 $\rho(M)$ 是 M 的最大模单一特征值, 且对应于 $\rho(M)$ 有正的特征向量等。

定理 1 若 $f_1 f_2 \cdots f_n > 0$, 则矩阵 M 的本原指标为 $\gamma(M) = n$ 。

证明 M 的方向图:



任取两结点 R_i, R_j 设 $n \geq j \geq i \geq 1$, 则 R_i 到 R_j 有路。

$R_{ij} = (i-1) + 1 + K = i + K, K$ 为非负整数
 $R_{ji} = (j-i) + (i-1) + 1 + K = j + K, K$ 为非负整数。

故 $M^n > 0$ 从而可知 $\gamma(M) = n$, 即使直接计算也很容易得到结果: 因为 (以 $*$ 记非零元)

$$M = \begin{bmatrix} * & * & \cdots & * & * \\ * & & & 0 & \\ & \ddots & & & \\ 0 & & \ddots & & \\ & & & * & 0 \end{bmatrix}_{n \times n}$$
$$M^2 = \begin{bmatrix} * & * & \cdots & * & * & * \\ * & * & \cdots & * & * & * \\ * & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & * & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & * & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

所以

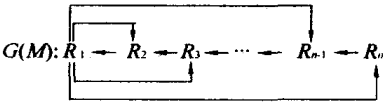
$$M^n = \begin{bmatrix} * & * & \cdots & * & * \\ * & * & \cdots & * & * \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ * & * & \cdots & * & * \end{bmatrix}$$

考虑到种群在幼龄期没有繁殖能力, 我们考虑 $f_1 = 0, f_2 \cdots f_n \neq 0$ 的情况。

定理 2 当 $f_1 = 0, f_2 \cdots f_n \neq 0$ 时, 矩阵 M 的本

原指标 $\gamma(M) = n + 2$ 。

证明 只有 $n \geq 3$ 时 M 才是本原阵, 所以设 $n \geq 3, M$ 的方向图



任取两结点 R_i, R_j , 它们之间有路 $R_{\bar{i}}$ (或 $R_{\bar{j}}$), 当 $n \geq j \geq i \geq 2$ 时:

$$R_{\bar{i}} = (j - i) + (i - 1) + 1 + 2S_2 + \cdots + nS_n = j + 2S_2 + \cdots + nS_n$$

$$R_{\bar{j}} = (i - 1) + 1 + 2S_2 + \cdots + nS_n = i + 2S_2 + \cdots + nS_n$$

S_i 为非负整数, 由于 $R_{nn} = n + 2S_2 + \cdots + nS_n$, 所以 $\gamma(M) \geq n$

而 $R_{n1} = (n - 1) + 2S_2 + \cdots + nS_n, \cdots,$
 $R_{21} = 1 + 2S_2 + \cdots + nS_n$

由于 $n + 1 \neq n + 2S_n + \cdots + nS_n$ 即 R_n 到 R_n 不存在 $n + 1$ 步路, 所以 $\gamma(M) > n + 1$

注意到: $n + 2 = r + 2S_2 + \cdots + nS_n, r = 1, 2, \cdots, n$, 故 $\gamma(M) = n + 2$

对于更复杂的形式, 例如, 幼龄期无繁殖能力, 使 $f_1 = f_2 = \cdots = f_{k-1} = 0$ 或老龄期已无生殖能力, 使 $f_L = f_{L+1} = \cdots = f_n = 0$ 等情况, 只能留待以后研究。

参考文献:

[1] 余世孝. 数学生态学导论[M]. 北京: 科学技术出版社, 1995.
[2] 合恩 R A, 约翰逊 C R. 矩阵分析[M]. 杨奇译. 天津: 天津大学出版社, 1989.
[3] 佟文廷. 广义正定矩阵[J]. 数学学报, 1984, 27: 801—810.
[4] 左光纪. 合正元个数最少的本原矩阵[J]. 应用数学, 1992, 5(3) .

Research of Population Growth Model on Ecology

GUO Chun

(Civil Engineering and Architecture College, Central South University, Changsha 410082, China)

Abstract: Population growth increase or attenuation serious influence nature environment. The paper study the property of Leslie matrix model, that benefit to cortiol the instance about the population of living or death.

Key words: population growth; matrix model; balance of ecosystem