

建立种群矩阵模型的简易方法

庞 雄 飞

(植物保护系)

提 要

种群矩阵模型在研究生态体系中的各类问题起着重要的作用。然而,即使一些研究对象比较简单,根据数学过程直接建立这类模型常常会遇到一些困难。本文介绍通过网络分析和网络模型建立矩阵模型的方法。网络分析及网络模型的主要优点是便于描述。只要所建立的网络模型符合马尔柯夫链的特征,也就有可能直接转为射影矩阵。这可能是建立矩阵模型的一个简易的途径,可能有助于研究一些有关种群、群落和生态体系的问题。

生物种群处于生态系统内错综复杂的网络联系之中。各生物种群之间及其与各非生物因素之间的相互联系和相互作用推动着种群数量变化。如何分析和研究这些复杂的联系对生物种群动态的影响,这是生态学研究方法上的一个重要问题。

E. G. Lewis^[5], P. H. Leslie^[4] 建立种群矩阵模型以来,种群矩阵模型(常称为Lewis-Leslie矩阵模型或Leslie矩阵模型)被广泛地应用,而且不断发展,在有害生物综合管理(Integrated Pest Management, 简称IPM)的研究中起着一定的作用。Lewis-Leslie矩阵模型在昆虫生态学上的应用问题,庞雄飞等^[3]也曾作了简单的介绍和讨论。矩阵模型不但应用于生物种群的分析,而且在作物管理、森林管理、经济管理、以及生物体内或生态系统内营养物质的代谢循环动态等研究上也经常应用。建立矩阵模型研究这些问题具有一定的意义。然而,在动态系统中的联系是相当复杂的,即使是比较简单的研究对象,直接根据数学过程建立矩阵模型也常常会遇到一定的困难,与网络模型(Network models)结合起来进行研究将是一个简易的方法^[6]。

随着近代系统工程研究的迅速发展,网络分析和网络模型得到普遍的应用。网络分析和网络模型也成为形象地表示生物种群之间、生物种群与非生物因素之间的联系的一种常用方法。与一般表示种群状态的描述性模型不同,网络模型已经发展为具有时间特征的、从一种状态转化为另一种状态的动态分析模型。

E. R. Lewis^[6]根据马尔柯夫链(Markov chains)的基本理论,比较详细地介绍和讨论了网络模型在生物种群研究中的应用问题。网络模型与矩阵模型是紧密地联系在一起的,只要所建立的网络模型具有马尔柯夫链的特征,即可直接转为射影矩阵而建

立矩阵模型进行计算,或应用电子计算机进行数据处理。种群矩阵模型与其他矩阵模型的建立过程是相似的,由于专业水平所限,在这里主要以种群矩阵模型为例,讨论如何通过网络分析和网络模型建立矩阵模型的问题。

一、种群状态的联系

种群可以按年龄组划分为不同的状态(State)。这些状态是连续性的。这些状态的联系可以用图解的形式表示。

例一:生物种群A可以划分为幼体和成体。幼体可以成长为成体,成体可以产生幼体。如果把幼体作为一种状态,成体作为另一种状态。幼体状态称为状态1,以①表示;成体称为状态2,以②表示;并以符号“→”表示变化的方向。这两种状态的联系可以下图表示(图1-A)。

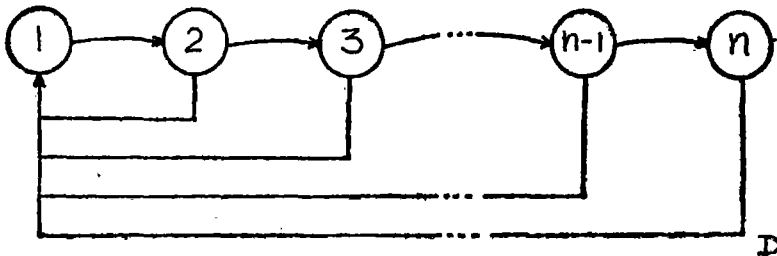
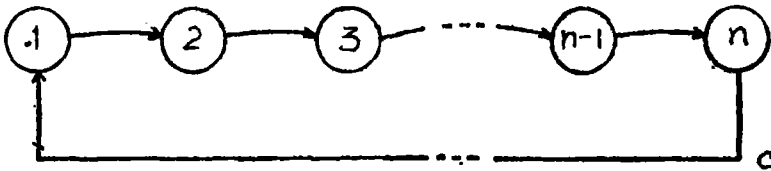


图1 生物种群A, B, C, D各年龄组状态的联系

表示这三种状态。在这三个年龄组状态中, 状态 1 可以成长为状态 2, 状态 2 可以成长为状态 3, 同时状态 2 和状态 3 都可以产生状态 1。这三种状态的联系可以下图表示 (图 1—B)。

例三: 生物种群 C 可以按年龄划分为 n 个年龄组 ($n = 1, 2, 3, \dots, n-1, n$), 依次划分为 n 个年龄组状态。在这些年龄组状态中, 存在着自状态 1 至状态 n 的序列关系, 即状态 1 可以成长为状态 2, 状态 2 可以成长为状态 3, $\dots$, 状态 $n-1$ 可以成长为状态 n ; 在这些状态中, 只有状态 n 可以产生状态 1。这样的状态联系可以下图表示 (图 1—C)。

例四: 生物种群 D 可以按年龄划分为几个年龄组状态 ($n = 1, 2, 3, \dots, n-1, n$); 与生物种群 C 相似, 存在着自状态 1 至状态 n 的序列关系; 但除状态 1 外, 其他各年龄组状态都可以产生状态 1。这样的状态联系可以下图表示 (图 1—D)。

在上述的四个状态联系例子中 (图 1) 都仅属于种群状态联系的图解, 表示各种状态联系的性质, 并未表示出时间和量的关系, 或者说仅仅是简单的或原始的网络联系。

二、种群状态的网络联系

网络模型不但要求表示状态间各种联系的性质, 还要求表示出在时刻 t 进入时刻 $t + \Delta t$ 时, 从一种状态进入另一种状态的量的转移的关系。量的转移关系常常是概率关系或函数关系, 称为转移概率或转移函数。如果引入记号 $\square \rightarrow$ 表示转移概率或转移函数及其转移方向, 从状态 i 转为状态 j 的转移概率可记为 $(i) \rightarrow [P_{ij}] \rightarrow (j)$; 从状态 i 转为状态 j 的转移函数可记为 $(i) \rightarrow [F_{ji}] \rightarrow (j)$ 。把转移概率或转移函数补充于上述的四个例子中, 可使其具有网络联系的特征。

为了便于讨论, 我们先假定上述四个例子中所划分的年龄组均为等距的, 每一年龄组均以 Δt 为间距, 转移概率或转移函数也是当时刻 t 进入时刻 $t + \Delta t$ 时发生的, 以此作为条件讨论网络模型与矩阵模型的关系问题。

1° 在例一中, 如果在时刻 t 进入时刻 $t + \Delta t$ 时, 幼体有 P_{12} (转移概率) 可以进入成体 (其余部分死亡); 成体可以产生 F_{21} (转移函数) 的幼体 (产后死亡)。这样, 图 1—A 可补充为图 2, 形成网络联系的模型 (图 2)

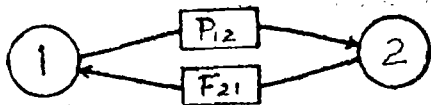


图 2 生物种群 A 的网络联系。

假如, 在时刻 t 时, 生物种群 A 有 25 个幼体, 有 4 个成体; 时刻 $t + \Delta t$ 时, 幼体有 0.6 ($P_{12} = 0.6$) 的概率变为成体, 每一成体可产生幼体 20 ($F_{21} = 20$), 则可进行下面的图解 (图 3)。

在图 3 中, 当时刻 t 时, 状态 1 有 25 个幼体, 状态 2 有 4 个成体; 当时刻 $t + \Delta t$ 时, 原来的 25 个幼体中有 $25 \times 0.6 = 15$ 个进入成体而转入状态 2 中, 原来的 4 个成体产生 $4 \times 20 = 80$ 个幼体而转入状态 1 中。

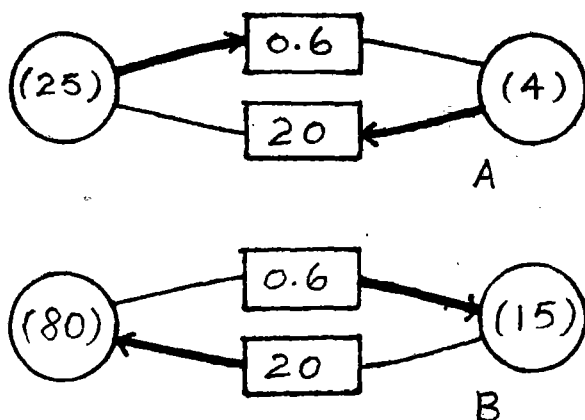


图3 生物种群A在时刻 t 进入 $t + \Delta t$ 时量的转移关系示例。

A. 时刻 t 时各状态的量;

B. 时刻 $t + \Delta t$ 时各状态的量。

图3和上述的解释与下面的矩阵方程的运算结果是一致的:

$$\begin{pmatrix} 0 & 20 \\ 0.6 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 25 \\ 4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (0)(25) + (20)(4) \\ (0.6)(25) + (0)(4) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 80 \\ 15 \end{pmatrix}$$

因此, 图2的网络模型可以转入下面的矩阵模型(I):

$$\begin{pmatrix} 0 & F_{21} \\ P_{12} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{10} \\ n_{20} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{21} \end{pmatrix} \dots\dots\dots (I)$$

其中: n_{10} 为时刻 t 时的数量;

n_{11} 为时刻 $t + \Delta t$ 时的数量;

i ($i = 1, 2$) 为不同的状态。

又假如: 生物种群A在时刻 t 时有25个幼体, 4个成体; 时刻 $t + \Delta t$ 时幼体中有0.6 (P_{12}) 变为成体, 有0.2 (P_{11}) 仍保留幼体状态 (其余死亡); 同时, 成体每头可产20 (F_{21}) 个幼体, 产后仍有0.25 (P_{22}) 存活。则将有下面的情况 (图4)

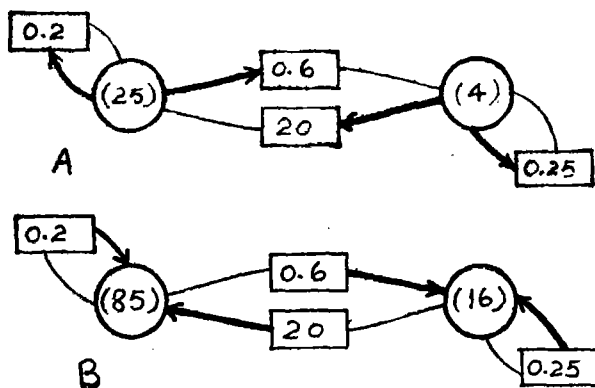


图4 生物种群A在 $t + \Delta t$ 时部分保留原来状态的转移关系示例。

A. 时刻 t 时各状态的量;

B. 时刻 $t + \Delta t$ 时各状态的量。

图 4 和上述的解释与下面的矩阵方程计算结果完全一致:

$$\begin{pmatrix} 0.2 & 20 \\ 0.6 & 0.25 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 25 \\ 4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (0.2)(25) + (20)(4) \\ (0.6)(25) + (0.25)(4) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 85 \\ 16 \end{pmatrix}$$

由此, 具有保留原来状态的转移关系的网络模型可表达为图 5

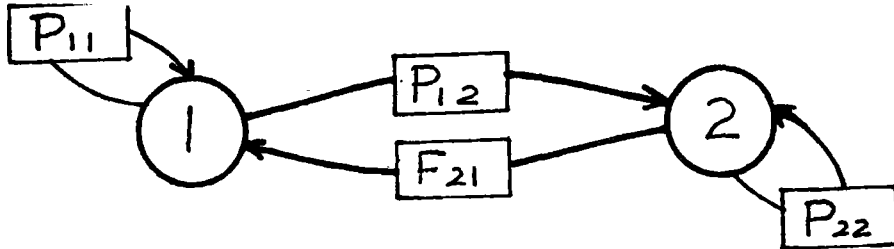


图 5 具有保留原来状态的两种状态关系的网络模型

图 5 的网络模型符合下面的矩阵模型 (II):

$$\begin{pmatrix} P_{11} & F_{21} \\ P_{12} & P_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{10} \\ n_{20} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{21} \end{pmatrix} \dots\dots\dots (II)$$

2°在例二中, 生物种群B具有状态 1, 状态 2, 状态 3 三组年龄状态。设当时刻 t 时, 第一年龄组有 40 个幼体, 第二年龄组有 4 个成体, 第三年龄组有 2 个成体; 从时刻 t 进入时刻 $t + \Delta t$ 时, 年龄组状态 1 进入状态 2 的转移概率为 0.2 (P_{12}); 状态 2 进入状态 3 的转移概率为 0.4 (P_{23}); 状态 2 可以产生状态 1, 其转移函数为 20 (F_{21}); 状态 3 也可以产生状态 1, 其转移函数为 30 (F_{31})。据此将有下面的情况 (图 6)。

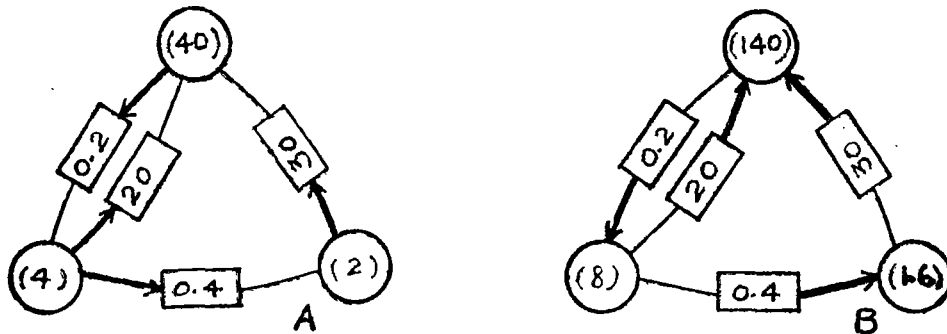


图 6 生物种群B当时刻 t 和进入时刻 t 和进入时刻 $t + \Delta t$ 时量的转移关系示例

A. 时刻 t 时各状态的量。 B. 时刻 $t + \Delta t$ 时各状态的量。

据图 6, 当时刻 $t + \Delta t$ 时, 第一年龄组原来的 40 个幼体进入第二年龄组, 通过转移概率 0.2 而有 8 个成体处于状态 2 中; 第二年龄组原来的 4 个成体通过转移概率 0.4 而有 1.6 个成体处于状态 3 中; 第二年龄组原来的 4 个成体通过转移函数 20 而产生 80 个幼体, 第三年龄组原来的 2 个成体通过转移函数 30 而产生 60 个幼体, 因而共有 140 个幼体处于年龄组状态 1 中。

图6和上述的解释与下面的矩阵方程的运算结果完全一致:

$$\begin{pmatrix} 0 & 20 & 30 \\ 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 40 \\ 4 \\ 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (0)(40) + (20)(4) + (30)(2) \\ (0.2)(40) + (0)(4) + (0)(2) \\ (0)(40) + (0.4)(4) + (0)(2) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 140 \\ 8 \\ 1.6 \end{pmatrix}$$

因此, 图1—B在补充其转移概率及转移函数后将有下列的网络模型(图7)及矩阵模型(Ⅲ)。

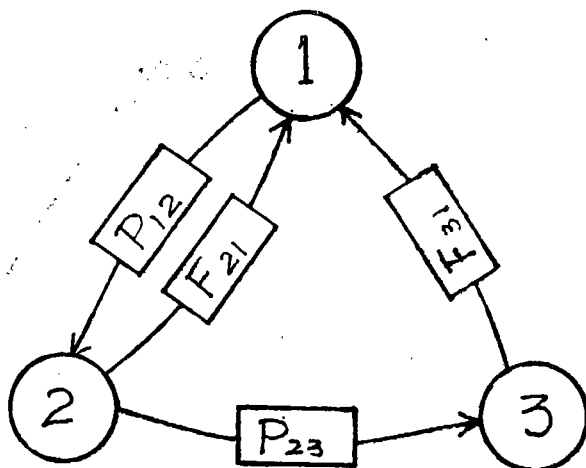


图7 生物种群B的三种状态关系的网络模型

$$\begin{pmatrix} 0 & F_{21} & F_{31} \\ P_{12} & 0 & 0 \\ 0 & P_{23} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{10} \\ n_{20} \\ n_{30} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{21} \\ n_{31} \end{pmatrix} \dots\dots\dots (Ⅲ)$$

其中: n_{i0} 为时刻 t 时各状态的量;

n_{i1} 为时刻 $t + \Delta t$ 时各状态的量;

i ($i = 1, 2, 3$) 为各种状态。

如果上述具有三种状态联系都存在着相互之间的转移概率, 而且都存在着保留原来状态的概率, 则将有下面的网络模型(图8)和矩阵模型(Ⅳ)。

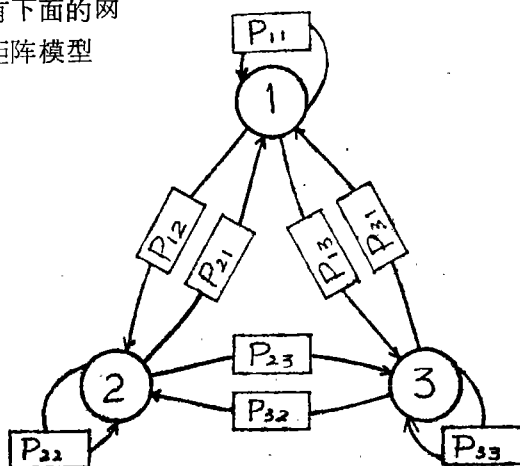


图8 具有保留原来状态的三种状态相互联系的网络模型。

$$\begin{pmatrix} P_{11} & P_{21} & P_{31} \\ P_{12} & P_{22} & P_{32} \\ P_{13} & P_{23} & P_{33} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{10} \\ n_{20} \\ n_{30} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{21} \\ n_{31} \end{pmatrix} \dots\dots\dots (IV)$$

三、种群矩阵模型

在上面讨论网络模型中, 我们已结合矩阵模型进行叙述。矩阵模型可以直接与网络模型联系起来。典型的矩阵模型如下 (V):

$$\begin{pmatrix} P_{11} & P_{21} & P_{31} \dots \\ P_{12} & P_{22} & P_{32} \dots \\ P_{13} & P_{23} & P_{33} \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{10} \\ n_{20} \\ n_{30} \\ \vdots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{21} \\ n_{31} \\ \vdots \end{pmatrix} \dots\dots\dots (V)$$

在矩阵模型 (V) 中, P_{ij} 是射影矩阵的单元, 其中 i ($i = 1, 2, 3, \dots$) 为列的序号 j ($j = 1, 2, 3, \dots$) 为行的序号; n_{i0} 为时刻 t 时状态 i ($i = 1, 2, 3, \dots$) 的数量, n_{i1} 为时刻 $t + \Delta t$ 时状态 i 的数量。

在网络模型中, P_{ij} 的含义是在时刻 t 进入时刻 $t + \Delta t$ 时, 状态 i 转入 j 的转移概率。矩阵模型 (V) 中的 P_{ij} 单元与网络模型中的转移概率在数学上是一致的。在上面的推理中已可见一个梗概。详细的讨论见有关专著^{1), 2), 6)}。这个本基含义也适合于转移函数。因此, 在网络模型中, 只要把状态之间的转移概率或转移函数作好标记, 即可转为矩阵模型进行数据处理。

下面先举出具有四种状态相互联系的、同时还有保留原来状态的转移概率的网络模型 (图 9) 作为实例, 可以得出具有四阶射影矩阵的矩阵模型 (VI)。

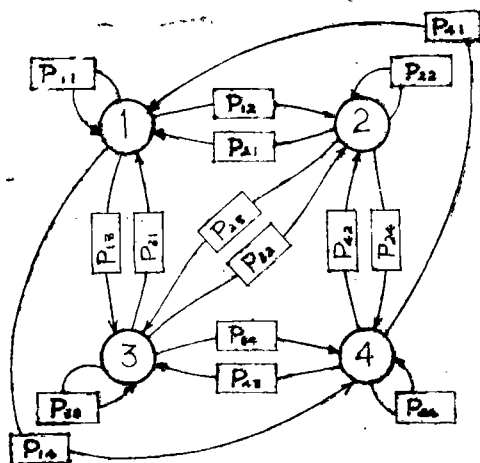


图 9 具有四种状态相互联系的网络模型

$$\begin{pmatrix} P_{11} & P_{21} & P_{31} & P_{41} \\ P_{12} & P_{22} & P_{32} & P_{42} \\ P_{13} & P_{23} & P_{33} & P_{43} \\ P_{14} & P_{24} & P_{34} & P_{44} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{10} \\ n_{20} \\ n_{30} \\ n_{40} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{21} \\ n_{31} \\ n_{41} \end{pmatrix} \dots\dots\dots (VI)$$

这里将继续讨论上面举出的有关生物种群(C及D)的例子。

3°在例三中, 生物种群C当时刻 t 进入 $t + \Delta t$ 时 年龄组状态1 进入状态2的转移概率为 P_{12} , 状态2 进入状态3的转移概率为 P_{23} , 状态3 进入状态4的转移概率为 P_{34} , ..., 状态 $(n-1)$ 进入状态 n 的转移概率为 $P_{(n-1)n}$, 状态 n 可产生状态1的转移函数为 F_{n1} 状; 则图1—C可补充为下面的网络模型(图10); 该网络模型与矩阵模型(VII)相一致。

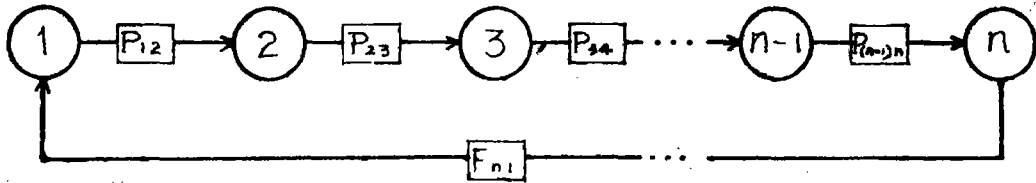


图10 生物种群C的网络模型

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ P_{12} & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & P_{23} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & P_{34} & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & P_{(n-1)n} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} F_{n1} \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{10} \\ n_{20} \\ n_{30} \\ n_{40} \\ \vdots \\ n_{n0} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{21} \\ n_{31} \\ n_{41} \\ \vdots \\ n_{n1} \end{pmatrix} \cdots \cdots \text{(VII)}$$

4°在例四中, 生物种群D的各种状态同样依次加入转移概率和转移函数, 可以得出下面的网络模型(图11), 并由此建立矩阵方程(VIII)。

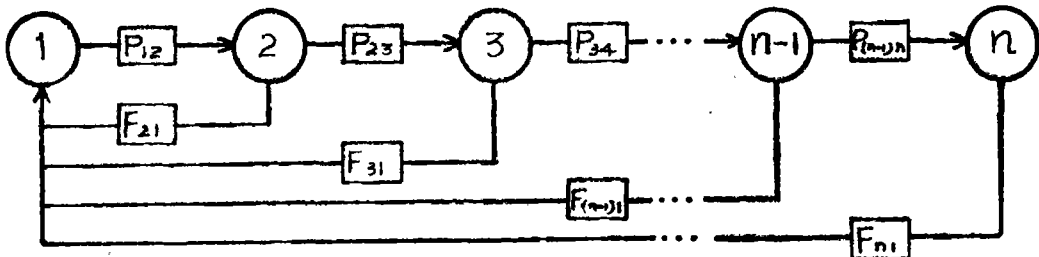


图11 生物种群D的网络模型

$$\begin{pmatrix} 0 & F_{21} & F_{31} & F_{41} & \cdots & F_{(n-1)1} & F_{n1} \\ P_{12} & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & P_{23} & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_{34} & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & P_{(n-1)n} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{10} \\ n_{20} \\ n_{30} \\ n_{40} \\ \vdots \\ n_{n0} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{21} \\ n_{31} \\ n_{41} \\ \vdots \\ n_{n1} \end{pmatrix} \cdots \cdots \text{(VIII)}$$

矩阵模型(VIII)是E·G·Lewis^[5]及P·H·Leslie^[4]所建立的种群矩阵模型。

矩阵模型(VII)同样属于Lewis—Leslie种群矩阵模型, 只是除年龄组状态 n 可产生状

态 1 外, 其他年龄组均无生殖力, 因而其他年龄组状态向状态 1 的转移函数均为零的特殊状态。矩阵模型 (I), (III) 同样属于 Lewis—Leslie 种群矩阵模型。

在例四中, 生物种群 D 除具有上述的条件外, 如果每一年龄组都有部份转入下一年龄组, 也有部份保留原来年龄组状态, 则可得出下面的网络模型 (图 12) 及矩阵模型 (IX)。

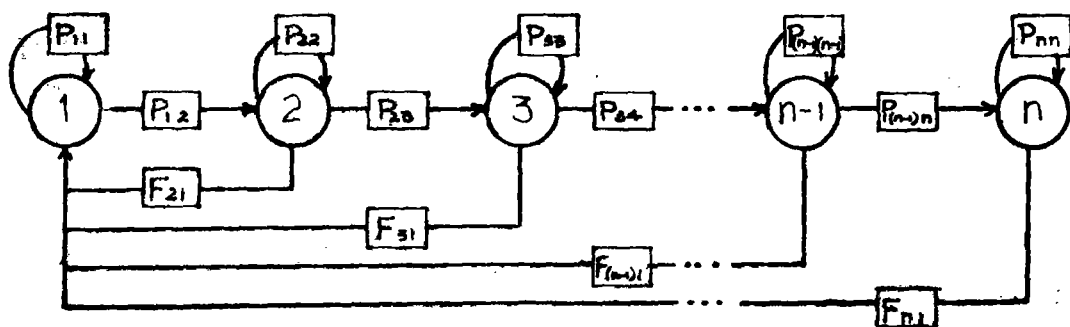


图 12 生物种群 D 部份保留原来年龄组状态的网络模型

$$\begin{array}{cccccccc|ccc}
 P_{11} & F_{21} & F_{31} & F_{41} & \cdots & F_{(n-1)1} & F_{n1} & n_{10} & n_{14} \\
 P_{12} & P_{22} & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & n_{20} & n_{11} \\
 0 & P_{23} & P_{33} & 0 & \cdots & 0 & 0 & n_{30} & n_{31} \\
 0 & 0 & P_{34} & P_{44} & \cdots & 0 & 0 & n_{40} & n_{41} \cdots \cdots (IX) \\
 \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\
 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & P_{(n-1)(n-1)} & 0 & n_{(n-1)0} & n_{(n-1)} \\
 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & P_{(n-1)n} & P_{nn} & n_{n0} & n_{n1}
 \end{array}$$

矩阵模型 (IX) 为 J.H. Vandermeer^[7] 所建立的适应于处理不等期年龄组的种群矩阵模型。当各年龄组的间距小于 Δt , 从时刻 t 进入时刻 $t + \Delta t$ 时, 每一年龄组都有可能一部份进入下一年龄组, 也有部份保留原来的年龄组状态, 以此来处理不等期年龄组的问题。该种群矩阵模型在应用时的局限性我们曾经进行介绍和讨论^[3]。

四、网络的综合与分解

由 P_{ij} 单元组成的矩阵称为概率矩阵, 亦称为马尔柯夫矩阵 (Markov matrix), 组成的矩阵模型与网络模型一样, 要求各种状态的联系是连续性的, 同时从一种状态进入另一种状态的时间是一致的。上面叙述的生物种群, 都存在着从一年龄组状态进入另一年龄组状态的序列关系, 亦存在着产生第一年龄组状态的函数关系; 同时, 我们假定各年龄组的划分时间是等距的, 转移概率或转移函数的转移时刻是同时发生的。这是马尔柯夫链的主要特征。例如, 一种生物以 5 天生长期划分为各年龄组 (等距年龄组) 状态, 转移概率或转移函数同时是 5 天发生的, 构成的连续网络模型, 也就可以推算 5 天

后各年龄组的数量。上述的Lewis—Leslie矩阵模型在生物种群研究 中所以得到广泛的应用, 还因为其不但可以推算 Δt 的数量, 而且可以进行未来的若干个 Δt 以后的数量的连续推算。

然而, 我们所研究的对象不一定完全符合马尔柯夫链的特征。虽然也可以构成网络模型的型式, 但转入矩阵模型后进行数据处理时不一定是完全正确的。例如, 对昆虫来说, 自卵到成虫所划分的各个阶段是连续性的, 成虫可以产卵, 因而形成连续性的循环, 这是符合马尔柯夫链的一个条件; 昆虫的发育阶段及龄期有明显的区别, 但各发育阶段及各龄的历期往往是不一致的, 如果以发育阶段及龄期划分年龄组, 比较容易调查及观察, 但不等距的年龄组状态却不符合马尔柯夫链的要求。在这样的情况下可以通过网络的综合分解, 修正其不符合马尔柯夫链的特征。

网络的综合和分解示例如下。

1° 如图13—A, 当由状态 i 到状态 j 有两个并行的转移概率(或转移函数一下同), 其总概率相当于这两个并行概率之和 (图13—B) ;

当由状态 i 到状态 j 有三个并行的转移概率, 其总概率相当于这三个并行的转移概率之和 (图13—C, D) ; 如此类推。

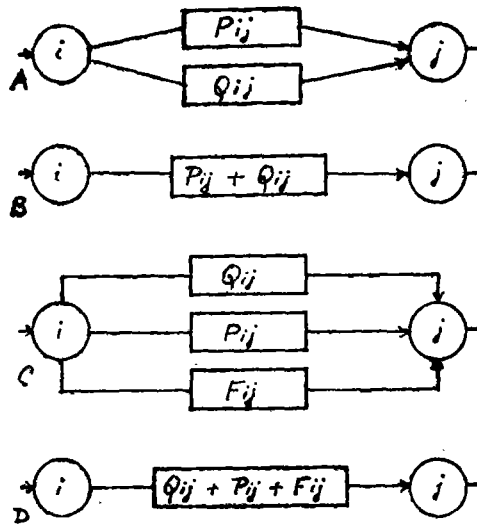


图13 两种状态相联系的并行转移概率的综合处理

2° 如图14—A, 由状态 i 到状态 j 的转移概率为 P_{ij} , 可分解为两个并行的转移概率, 这两个并行的转移概率中, 如果一个为 $(p) P_{ij}$, 另一个为 $(p') P_{ij}$, 其中 $p + p' = 1$ 时, 其总值不变 (图14—B) ;

P_{ij} 也可以分解为三个并行的转移概率, 这三个并行的转移概率中, 如果一个为 $(p) P_{ij}$, 另一个为 $(p') P_{ij}$, 第三个为 $(p'') P_{ij}$, 其中 $p + p' + p'' = 1$ 时, 其总值不变 (图14—C) 。如此类推。

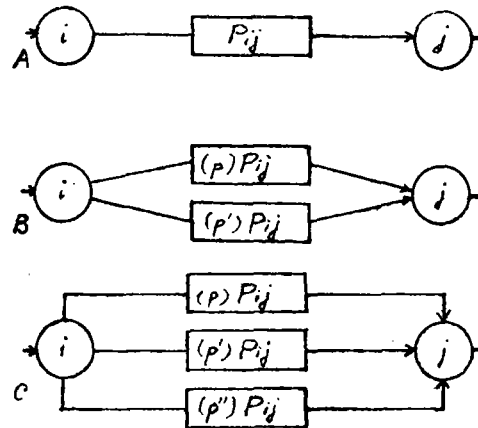


图14 两种状态相联系的并列概率的分解处理

3° 如图15—A, 由状态 i 到状态 j 出现两个或两个以上成序列的转移概率, 其总概率相当于这些序列概率的乘积 (图15—B);

同样, 由状态 i 到状态 j 的转移概率 P_{ij} 也可以分解为两个序列的转移概率, 如果一个为 $(P_{ij})^P$, 另一个为 $(P_{ij})^{P'}$ 其中 $P + P' = 1$ 时, 其总值不变; P_{ij} 也可以分解为三个序列的转移概率, 如果一个为 $(P_{ij})^P$, 另一个为 $(P_{ij})^{P'}$, 第三个为 $(P_{ij})^{P''}$, 其中 $P + P' + P'' = 1$ 时, 其总值不变。

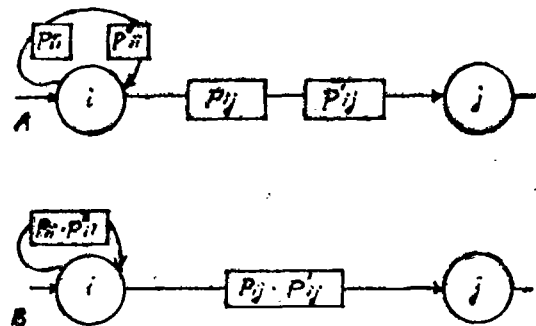


图15 两种状态间相联系的序列概率的处理

4° 在图16中, 如果状态 a, i, j, k, b , 为等距的年龄组状态, 图16—A 的网络模型符合马尔柯夫链的特征;

如果年龄组不等距, 而年龄组 a 与年龄组 i 的期距之和相当于年龄组 b 的期距, 年龄组 j 与年龄组 k 的期距之和亦相当于 b 的期距, 则可把状态 i 合并于状态 a , 状态 k 合并于状态 j , 构成等距年龄组的网络模型 (图16—B);

如果年龄组 a 的期距与年龄组 b 的相等, 而年龄组 i, j, k 的期距之和相当于 a (亦相当于 b), 则可把 j, k , 合并于 i , 构成等距的网络模型 (图16—C);

如果年龄组 a, i, j, k 的期距之和相当于 b , 则可把状态 i, j, k 合并于状态 a , 构成

等距的网络模型(图16—D)。状态合并时保留原来的转移概率进行综合处理。这样组成的网络模型符合马尔柯链的特征。

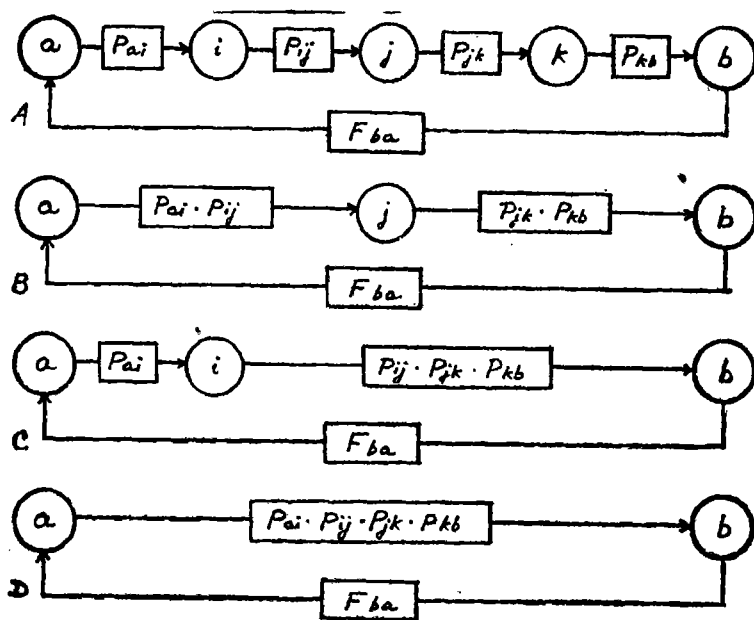


图16 不等期年龄组状态的综合处理示例

5° 在图17—A中,当状态a与状态b的期距一致时,其网络模型符合于马尔柯夫链的特征;如果a的期距相当于b的两倍,则可在状态a之后增加状态i,使各状态的期距一致,而转移概率将分解为 P_{ai} 及 P_{ib} ,如果 $P_{ai} = (P_{ab})^p$, $P_{ib} = (P_{ab})^{p'}$,则 $(P_{ab})^p \cdot (P_{ab})^{p'} = P_{ab}$,即 $p + p' = 1$ 。 p 及 p' 将有各种组合,例如: $p = 1, p' = 0$ (即 $P_{ab} \cdot 1 = P_{ab}$),或 $p = 0, p' = 1$ (即 $1 \cdot P_{ab} = P_{ab}$),或 $p = \frac{1}{2}, p' = \frac{1}{2}$ [即 $(P_{ab})^{\frac{1}{2}} \cdot (P_{ab})^{\frac{1}{2}} = P_{ab}$],或 $p = \frac{1}{3}, p' = \frac{2}{3}$ 即 $(P_{ab})^{\frac{1}{3}} \cdot (P_{ab})^{\frac{2}{3}} = P_{ab}$]等(如图17—B)。

如果a的期距相当于b的三倍则可在状态a之后增加i, j, 使各状态的期距一致,其转移概率 P_{ab} 将分解为 P_{ai}, P_{ij}, P_{jb} ,如 $P_{ai} = (P_{ab})^p$, $P_{ij} = (P_{ab})^{p'}$, $P_{jb} = (P_{ab})^{p''}$,则 $p + p' + p'' = 1$ 。 p, p' 及 p'' 将有各种组合,例如 $p = 0, p' = 0, p'' = 1$ [即 $(P_{ab})^0 \cdot (P_{ab})^0 \cdot (P_{ab})^1 = (1) \cdot (1) \cdot (P_{ab}) = P_{ab}$],或 $p = \frac{1}{3}, p' = \frac{1}{3}, p'' = \frac{1}{3}$ [即 $(P_{ab})^{\frac{1}{3}} \cdot (P_{ab})^{\frac{1}{3}} \cdot (P_{ab})^{\frac{1}{3}} = P_{ab}$]等(图17—C)。如此类推。

6° 在图18中,当状态a与状态b的期距一致时,图18—A的网络模型符合马尔柯夫链的特征;

如果状态b的期距相当于状态a的两倍,则可将状态b分解为状态i及状态j,令状态i至状态j的转移函数为1($P_{ij} = 1$),但其转移函数 F_{ba} 要求进行调整,当b分解为前后

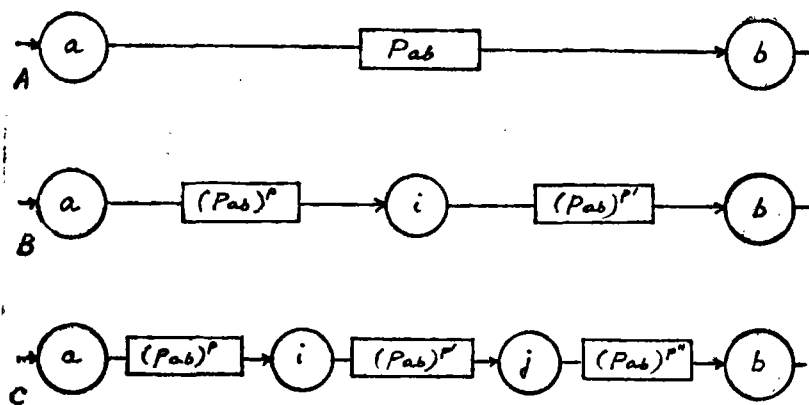


图17 不等期年龄组状态的分解处理示例(一)

两半,即 i 及 j 两种状态,其在生物学上是等价的(例如产卵量相等),则 $F_{ia} = F_{ja} = \frac{1}{2} F_{ba}$ (图18—B);如状态 i 及状态 j 在生物学上不等价,例如前期产卵量占全部产卵量的 P ,后期产卵量占全部产卵量的 P' ,则 $F_{ia} = (P) F_{ba}$, $F_{ja} = (P') F_{ba}$,而 $P + P' = 1$,则可得出图18—C的网络模型;

如果状态 b 的期距相当于状态 a 的期距的三倍,则可把 b 分解为 i, j, k 三种状态,使各状态的期距一致,令 $P_{ij} = 1, P_{jk} = 1$;当状态 i, j, k 在生物学上是等价的时,则: $F_{ia} = F_{ja} = F_{ka} = \frac{1}{3} F_{ba}$,可得出图18—D的网络模型;如果 i, j, k 三种状态在生物学上不等价,则 F_{ba} 可分解为 $(P) F_{ba}, (P') F_{ba}, (P'') F_{ba}$,而 $P + P' + P'' = 1$,可得出图18—E的网络模型。这样组成的网络模型符合马尔柯夫链的特征。

7° 上述网络模型的综合和分解,必然与原来时刻 t 时状态 i 的数量 n_{i0} 和时刻 $t + \Delta t$ 时状态 i 的数量 n_{i1} 相联系。如果状态 i 分为两组状态 ia 及 ib , 则 $n_{i0} = n_{iao} + n_{ibo}$, $n_{i1} = n_{ia1} + n_{ib1}$;如果状态 i 分为三组状态 ia, ib, ic , 则 $n_{i0} = n_{iao} + n_{ibo} + n_{ico}$, $n_{i1} = n_{ia1} + n_{ib1} + n_{ic1}$;如果两种状态 a 及 b 合并为状态 i , 则 $n_{a0} + n_{b0} = n_{i0}, n_{a1} + n_{b1} = n_{i1}$;如果三种状态 a, b, c 合并为状态 i , 则 $n_{a0} + n_{b0} + n_{c0} = n_{i0}, n_{a1} + n_{b1} + n_{c1} = n_{i1}$ 。如此类推。

通过上述的综合和分解,可使实际材料符合于马尔柯夫链的特征,建立起来的网络模型,即可转入矩阵模型之中。

例如,根据稻褐飞虱生命表的数据(表1),可以通过上述的处理,构成网络模型(图19—A, B)及矩阵模型(X—A, B)。

在表1中可见,稻褐飞虱的各虫期历期并不一致,其中卵期及二龄前若虫期为8天,三龄后若虫期及成虫期均为12天。如果把卵期分为两个年龄组(年龄组1及2),二龄前若虫分为两个年龄组(年龄组3及4),三龄后若虫分为三个年龄组(年龄组5, 6, 7),成虫期分为三个年龄组(年龄组8, 9, 10),则这10个年龄组的期距均为4天,可以组成10个等距的年龄组状态。通过分解处理,可以得出下面的网络模型(图19—A, B)及矩阵模型(X—A, B)。

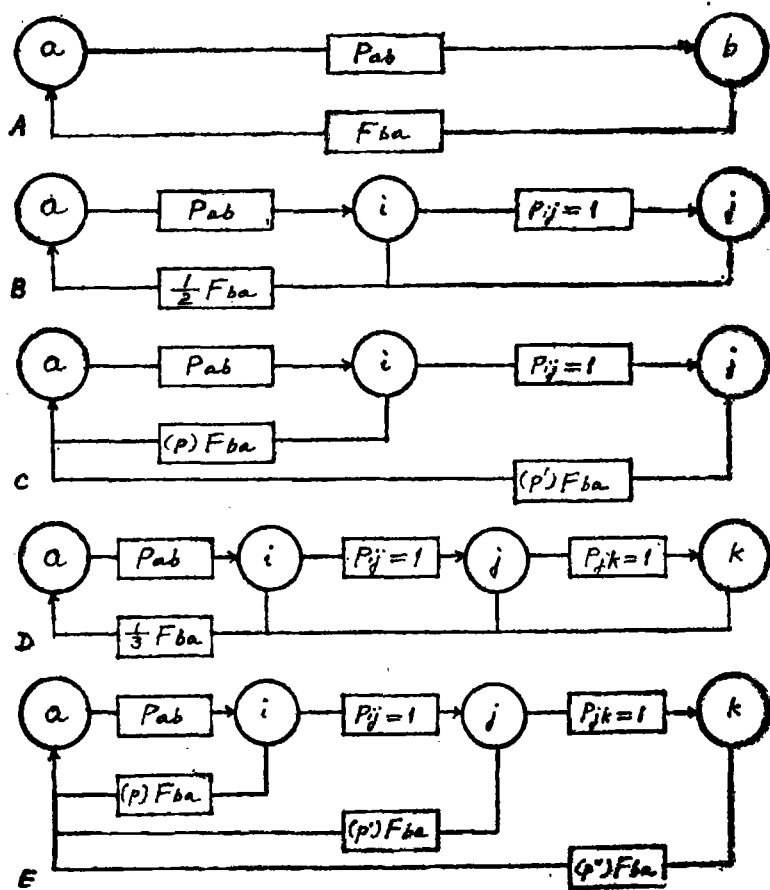


图18 不等期年龄组状态的分解处理示例 (二)

表1

稻褐飞虱生命表

(1976年9月, 广东 阳江 海陵)

虫 期 X	各 虫 期 历 期 (期 距) I_x	各虫期存活概率 S_x	时刻t时的数量 N_{io}
卵	8	0.1088	200
二龄前若虫	8	0.2028	30
三龄后若虫	12	0.2631	0
成 虫	12	—	9

雌虫百分率 $P_{\text{♀}} = 0.8889$, 标准卵量 $F = 400$ 达到标准卵量的概率 $P_F = \frac{204}{400} = 0.51$ 生殖力 $F \cdot P_F \cdot P_{\text{♀}} = (400)(0.8889)(0.51) = 181$

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 60.3 & 60.3 & 60.3 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1088 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.2028 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2631 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 100 \\ 100 \\ 15 \\ 15 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 3 \\ 3 \\ 3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 543 \\ 100 \\ 33 \\ 15 \\ 15 \\ 6.8 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 3 \\ 3 \end{pmatrix} \dots\dots(X-A)$$

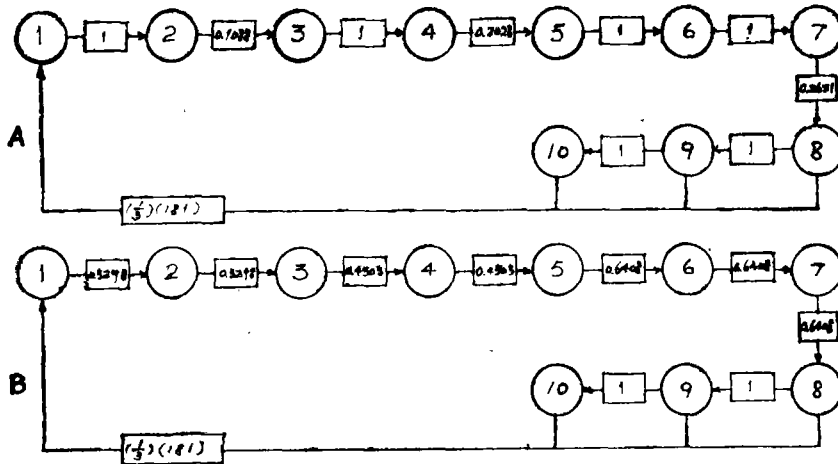


图19 稻褐飞虱生命表的网络模型

其中: $\sqrt{0.1088} = 0.3298$,

$\sqrt{0.2028} = 0.4503$,

$\sqrt[3]{0.2632} = 0.6408$.

在网络模型(图19—A, B)与矩阵模型(X—A, B)中,可以看到,矩阵模型(X—A)与矩阵模型(X—B)推算出 $t + \Delta t$ 时各状态的量不完全一致,这是由于状态分解后所取的转移概率不一致所引起的。网络模型(X—A)假设各虫期在进入下一虫期时才出现死亡,网络模型(X—B)假设各虫期在历期之内死亡的机率是一致的,这是矩阵模型(X—A)与矩阵模型(X—B)不一致的原因。因而,在模型的建立中,当状态分组时选择分解其转移概率的取值,应根据试验的要求和种群本身的生物学特性作出适当的处理。该矩阵模型属于Lewis—Leslie种群矩阵模型,可以继续推算未来的数量³⁾。

五、讨 论

上面集中讨论了通过网络分析和网络模型建立种群矩阵模型的简易方法。实际上,这个方法也适用于建立其他矩阵模型。例如,在生态系统内的物质循环,捕食链或营养链的联系等。在这些情况下,可以把不同的对象作为不同的状态,参加循环的物质或营养物质的转移关系进行概率或函数处理,组成的网络模型同样可以转入矩阵模型进行数据处理。又如,生物体内一些物质在不同组织内的代谢运转,也可以把不同的组织作为不同的状态,把代谢运转的物质的转移关系进行概率或函数处理,同样可以通过网络模型建立矩阵模型。

在矩阵模型中, P_{ij} 或 F_{ij} 单元,即转移概率或转移函数,实际上是在生态系统内各种因素共同影响的结果。因而 P_{ij} 或 F_{ij} 可以理解为一个“黑箱”,在研究中还可根据研究结果建立相适应的亚模型,用以进一步满足研究的要求。上述的矩阵模型也常常作为模型的主干,继续深入地研究各种问题。

参 考 文 献

- [1] 王梓坤, 1980, 《生灭过程与马尔科夫链》, 科学出版社。
- [2] 江泽佳, 1980, 《网络分析的状态变量法》, 人民教育出版社。
- [3] 庞雄飞 卢一舜 王野岸, 1980, 种群矩阵模型在昆虫生态学研究上的应用问题, 《华南农学院学报》, 1(3): 27—37。
- [4] Leslie P. H. 1945 On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33, 183—212.
- [5] Lewis E. G. 1942 On the generation and growth of a population. *Sankhya* (6): 93—96. (未见原文)
- [6] Lewis E. R. 1977 *Network models in population biology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- [7] Vandermeer J. H. 1975 On the construction of the population grouped in unequal stage. *Biometrics*, 31: 239—242.

A SIMPLE METHOD TO CONSTRUCT THE MATRIX MODELS

Pang Xiong-fei

ABSTRACT

Matrix models play an important role for studies of various problems of ecology. But even when the objects are relatively simple, they are very often quite difficult to construct directly by mathematical process. This paper attempts to develop network analysis and network models for their construction.

Major advantages to the use of network analysis and network models are that they are easy to modification. On condition that networks are associated with Markov chains, they themselves can be converted straightforwardly into a projection matrices. It may be a simple way to construct the matrix models, and should be helpful to studies problems of population, community and ecosystem.