第1卷 第3期　　生 态 学 报　　Vol. 1 No. 3
1981年9月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Sept., 1981

种群增长的矩阵计算模型*

卢 泽 愚
（北京市计算中心）

一、基 本 模 型

首先简单地假设种群中雌性和雄性比例相等，在达到生育年龄时都能找到配偶，并且各个年龄的死亡率与性别无关。考虑在离散时刻 $t=0,1,2,\cdots$ 的种群大小 N_t，时间单位可以任选，为方便以年计。在时间区间 $(i-1,i]$ 出生的个体，在年度 $(i,i+1]$ 内为 0 岁（i 以前夭亡者不计），在 $(i+1,i+2]$ 内为 1 岁，以此类推，这相当于实足年龄。

令 n_{xt} 表示在 t 时年龄为 x 岁的个体数。x 只有 $0,1,\cdots,k$ 共 $k+1$ 个等级，没有超过 k 岁的。显然在 t 时，整个种群的大小 $N_t=\sum_{x=0}^{k}n_{xt}$。

F_x 表示 x 岁的每个个体平均一年内生育的并能活到下一年度（开始算为 0 岁）的后代数，称为年龄 x 的生育率。

p_x 表示已为 x 岁的个体能活到 $x+1$ 岁的存活率。$q_x=1-p_x$ 就是 x 岁个体一年内死亡的死亡率。再令 $p_{(x)}=p_0p_1\cdots p_x$ 为 0 岁个体能活到 $x+1$ 岁的存活率。

现在假设在 t 时，种群各年龄的组成表为列向量 $\mathbf{n}_t=(n_{0t}n_{1t}\cdots n_{kt})'$。显然在 $t+1$ 时，0 岁的新生者为 $n_{0t+1}=\sum_{x=0}^{k}F_xn_{xt}$，其余年龄的个体数将为 $n_{jt+1}=p_{j-1}n_{j-1\,t}\,(j=1,2,\cdots,k)$。

这种确定性的种群变化，可写成矩阵计算形式：

$$\mathbf{n}_{t+1}=\begin{pmatrix} n_{0\,t+1} \\ n_{1t+1} \\ n_{2t+1} \\ \vdots \\ n_{k\,t+1} \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} F_0 & F_1 & F_2 & \cdots & F_{k-1} & F_k \\ p_0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & p_{k-1} & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} n_{0t} \\ n_{1t} \\ n_{2t} \\ \vdots \\ n_{kt} \end{pmatrix}=\mathbf{M}\mathbf{n}_t. \tag{1}$$

这就是种群增长的 Leslie 矩阵计算模型。$\mathbf{M}$ 称为 Leslie 矩阵，其第一行为各年龄等级的生育率，其余各行只有次对角线上一个非 0 元素，分别是 0 岁，1 岁，……和 $k-1$ 岁个体能活到下一年度的存活率。

$\mathbf{M}$ 中元素 F_x 和 p_x 的数值是由观察得到的，例如从人口统计数据中就容易推出它们。一旦 $\mathbf{M}$ 矩阵确定了，给出当前的种群组成 $\mathbf{n}_0$，用（1）式可逐次计算出一年、二年……以后种群各年龄的数量组成：

$$\mathbf{n}_1=\mathbf{M}\mathbf{n}_0,\ \mathbf{n}_2=\mathbf{M}\mathbf{n}_1=\mathbf{M}^2\mathbf{n}_0,\cdots\cdots,\mathbf{n}_t=\mathbf{M}^t\mathbf{n}_0 \tag{2}$$

如果种群的雌雄比例不是 1:1，或者死亡率与性别有关，可用（1）式分别计算两性的种群。对人口而言，城乡人口的生育率可能差别较大，也可以分别计算；还可能要考虑迁移人口，需对（1）做适当修正，等等，这里不做进一步考虑。

* 本文得到阳含熙教授的指导和帮助，谨致谢忱。

二、Leslie模型的若干稳定性质

对于人口和许多动物种群来说，生育期只有l—k岁($0<l<k<K$)的一个阶段，这以前和以后的幼年和老年期不能生育，因此**M**的第一行具有($0\cdots0F_lF_{l+1}\cdots F_k0\cdots0$)的形式，**M**是退化的。

考虑**M**的前$K+1$阶主子阵：

$$\mathbf{A}=\begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & F_l & F_{l+1} & \cdots & F_{k-1} & F_k \\ p_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & p_{k-1} & 0 \end{pmatrix}。$$

它是元素非负的满秩矩阵，其特征方程为

$$\lambda^{k+1}-p_{(l-1)}F_l\lambda^{k-l}-p_{(l)}F_{l+}\lambda^{k-(l+1)}-\cdots-p_{(k-1)}F_k=0,$$

两端除以λ^{k+1}并移项得：

$$f(\lambda)=p_{(l-1)}F_l\lambda^{-(l+1)}+p_{(l)}F_{l+1}\lambda^{-(l+2)}+\cdots+p_{(k-1)}F_k\lambda^{-(k+1)}=1 \qquad (3)$$

由Perron-Probenius定理可知，只要**A**中第一行非0元素的脚标互素，则**A**有唯一的正实特征单根λ_1，其余复根或负实根之模均小于λ_1。脚标互素的条件对人口和许多动物种群显然是满足的，因为在生育期中，只要有两个相邻元素F_j与F_{j+1}都大于0就足以保证条件成立。

这里只考虑主子阵**A**，对**M**而言λ_1也是它的最大特征根。因此无论初始年龄组成$\mathbf{n}_0$如何，在由(2)式去推导未来时，当t充分大后，最大特征根会起主导作用，终归有：

$$\mathbf{n}_{t+1}=\mathbf{M}\mathbf{n}_t=\lambda_1\mathbf{n}_t,\quad 且N_{t+1}=\lambda_1N_t。$$

可见整个种群及各年龄成员均逐年增加(λ_1-1)倍，λ_1-1是种群的自然增长率。而且不难推出各年龄的比例也不变化，有稳定的年龄分布：

$$\mathbf{n}\propto\begin{pmatrix} 1 \\ p_{(0)}\lambda_1^{-1} \\ p_{(1)}\lambda_1^{-2} \\ \vdots \\ p_{(K-1)}\lambda_1^{-K} \end{pmatrix}, \qquad (4)$$

它是矩阵**M**相应于λ_1的特征向量。$\mathbf{n}_0$的不同只影响达到稳定的收敛时间(参看Pielou, 1969, 1977)。

一般说来，存活率$p_{(j)}$比较稳定，所以种群增长及其年龄分布最终都取决于λ_1之值。

当$\lambda_1=1$时，稳定后的种群大小保持不变，年龄分布$\mathbf{n}_t\propto(1\ p_{(0)}\ p_{(1)}\cdots p_{(K-1)})'$，即初生者比例最大(令为1)，其后各年龄的比例正好是从0岁活到该年龄的存活率，是依自然减员的比例递减的。

当$\lambda_1>1$时，种群以不变的自然增长率(λ_1-1)逐年递增；其年龄分布由(4)可知比自然减员下降更快，种群组成趋于年轻化，λ_1越大这种趋势愈烈。反之，$\lambda_1<1$时，种群逐年递减($1-\lambda_1$)倍，年龄组成趋于老年化。

特征值λ_1是(3)式$f(\lambda)=1$的根，因$f(\lambda)$随$\lambda=0$变到$+\infty$而单调地从$+\infty$降到0，确实

只有唯一正实根$f(\lambda_1)=1$。当$\lambda=1$时，我们由（3）式，令

$$f(1)=p_{(l-1)}F_l+p_{(l)}F_{l+1}+\cdots+p_{(k-1)}F_k=R_1 \tag{5}$$

为净生育率。它是任一0岁个体（包括生育期前已死者）平均一生中生育的后代数；或者等价地说，是达到生育年龄的个体平均生育的后代数，但要除去其子女因夭亡而不能活到生育年龄者。

另外，令M中第一行之和

$$F_l+F_{l+1}+\cdots+F_k=R_G,$$

为毛生育率。它是达到生育年龄者平均每个体一生的生育数，而不管其后代能否活到生育期。显然毛生育率R_G在数值上总略大于净生育率R_1。

特征值λ_1（使$f(\lambda_1)=1$）依赖于R_1之值（$f(1)=R_1$）：

如果$R_1=1$，　即$f(1)=1$，　　由（3）式知$\lambda_1=1$。

如果$R_1>1$，　即$f(1)>f(\lambda_1)$，故有$\lambda_1>1$。

如果$R_1<1$，　即$f(1)<f(\lambda_1)$，故有$\lambda_1<1$。

对于人口而言，$R_1=1$表示一对夫妇出生两个能活到生育期的子女（R_G要略大于1），此时人口最终会稳定；如果超过生育两个成活子女（$R_1>1$），人口终将上升且趋于年轻化；如果$R_1<1$，比如只生一个能成年的子女（$R_1=0.5$），则人口终将下降且趋老年化。

λ_1的准确数值除依赖R_1外，还与生育期内$F_l, F_{l+1},\cdots,F_k$的分布有关。

由（5）可知，$p_{(l-1)}F_l, p_{(l)}F_{l+1},\cdots,p_{(k-1)}F_k$各项均除以$R_1$，则其和为1，可以认为是随机变数生育年龄$X$（指生育时已活过的年数，即实足年龄加1）取值$l+1, l+2,\cdots,k+1$的概率函数。于是由（3）式有

$$\frac{f(\lambda)}{R_1}=\frac{p_{(l-1)}F_l}{R_1}\lambda^{-(l+1)}+\frac{p_{(l)}F_{l+1}}{R_1}\lambda^{-(l+2)}+\cdots+\frac{p_{(k-1)}F_k}{R_1}\lambda^{-(k+1)}=\frac{1}{R_1},$$

左端是数学期望$E(\lambda^{-X})$，即负生育年龄$(-X)$的阶乘矩母函数，在$\lambda=1$的邻域可展成Tylar级数，得

$$1+\mu_1(\lambda-1)+\frac{\mu_2}{2!}(\lambda-1)^2+\frac{\mu_3}{3!}(\lambda-1)^3+\cdots=\frac{1}{R_1}, \tag{6}$$

其中$\mu_1,\mu_2,\mu_3\cdots$为$-X$的各阶阶乘矩。再令$m_1,m_2,\cdots$为生育年龄X的各阶原点矩，则有关系

$$\mu_1=\sum_{j=l+1}^{k+1}-j\frac{p_{(j-2)}F_{j-1}}{R_1}=-m_1,$$

$$\mu_2=\sum_{j=l+1}^{k+1}(-j)(-j-1)\frac{p_{(j-2)}F_{j-1}}{R_1}=m_2+m_1,$$

$$\mu_3=\sum_{j=l+1}^{k+1}(-j)(-j-1)(-j-2)=-(m_3+3m_2+2m_1),$$

$$\cdots\cdots$$

这里m_1是每个个体生育时的平均年龄，称为平均生育年龄，或者一代的时间，专记为m。

因为$\lambda\approx1$，我们只粗约地取（6）式到$(\lambda-1)$项，并注意$\mu_1=-m$，则得

$$1-m(\lambda-1)\approx\frac{1}{R_1},$$

从中解出

$$\lambda_1 \approx 1+\frac{R_1-1}{R_1 m}，或\ \lambda_1-1 \approx \frac{R_1-1}{R_1 m}， \qquad (7)$$

种群的自然增长率近似地等于$(R_1-1)/R_1m$，当$R_1=1,>1,<1$时，分别有增长率为$0,>0$和<0，同时m值愈大，增长率的绝对值愈小。这说明年龄分布稳定时，推迟生育年龄对种群的增长或下降都起着减缓的作用。例如$R_1=2, \lambda_1-1 \approx 1/2m$；若$m=25$，年增长率2%，而$m=22$，则为2.3%。又如$R_1=0.5$，$\lambda_1-1 \approx -1/m$；若$m=25$，年下降率为4%，而$m=22$时，则为4.5%。

三、控制生育后的近期预测

上面考虑的是对确定的**M**，种群年龄分布稳定后的性质。现在考虑采取人为的控制生育措施（**M**中第一行改变）后，还未达到新的稳定前的种群变化动态。

例如我国的人口，长期在$R_1>1$的条件下导致人口增长，年龄分布年轻化。现在控制生育使新的净生育率$R_2<1$，长远说来人口终将稳定地下降；但在短期内原矩阵**M**仍有一种惯性作用，人口并不一定会立即下降，更不会马上按新矩阵的λ值稳定地下降。显然研究**M**改变后种群的近期动态是很有实际意义的。

原则上讲，研究近期变化的确切办法是用新的**M**和当前的种群组成$\mathbf{n}_0$，根据(2)式去逐年推算未来。但在一些限制条件下，也可找出简单的预测种群大小的估计公式，和使种群近期内下降的某些条件。

首先假定当前$(t=0)$的种群组成$\mathbf{n}_0$是在$R_1>1$的**M**作用下的稳定年龄分布，即

$$\mathbf{n}_0=n_{00}(1\ \ p_{(0)}\lambda_1^{-1}\ \ p_{(1)}\lambda_1^{-2}\cdots p_{(K-1)}\lambda_1^{-K})'。$$

种群总数$N_0=n_{00}(1+p_{(0)}\lambda_1^{-1}+p_{(1)}\lambda_1^{-2}+\cdots+p_{(K-1)}\lambda^{-K})$。显然如按此生育规律继续下去，将有

$$N_t'=\lambda^t N_0\quad(t=1,2,\cdots);$$

（这里λ_1简写成λ），同时逐年新生的个体数将为

$$n_{0t}'=n_{00}\lambda^t\quad(t=1,2,\cdots)。$$

现在假定，从$t=0$开始采取一种均匀控制生育的措施：让各年龄的生育率$F_l, F_{l+1},\cdots,F_k$均除以大于1的常数R。显然这种措施不影响平均生育年龄m，而且新的净生育率$R_2=R_1/R$。

为了便于估算控制生育后的N_t变化，我们近似地认为生育后代者只集中在$m-1$岁的个体，即只有$F_{m-1}>0$，且$p_{(m-2)}F_{m-1}=R_1$。在这种简化下，按原生育规律的新生个体数仍为$n'_{0t}=n_{00}\lambda^t$；但按新规律出生的n_{0t}在进入生育期l以后就会产生误差，从而突出了不同代（每代m年）间的变化。

显然，当$1\leqslant t\leqslant m$，即在第一代时间内，有

$$n_{0t}=n_{m-t}0\,p_{m-t}p_{m-t+1}\cdots p_{m-2}\frac{F_{m-1}}{R}=n_{00}\lambda^{-(m-t)}p_{(m-2)}\frac{F_{m-1}}{R}$$

$$=\frac{n_{00}}{R}\lambda^{t-1}R_1\lambda^{-(m-1)}=n_{00}\lambda^t/R。$$

它是按原规律的出生数除以R。

当$m<t\leqslant 2m$，即在第二代内，有

$$n_{0t}=n_{00}\lambda^t/R^2$$

一般地，对任意的 t 有

$$n_{0t}=n_{00}\lambda^t/R^{\left[\frac{t-1}{m}\right]+1},\quad (t=1,2,\cdots) \tag{8}$$

其中$\left[\dfrac{t-1}{m}\right]$表示$(t-1)/m$的整数部分。

于是，在第 t 年新规律比原来少生的个体数为

$$B_t=n'_{0t}-n_{0t}=n_{00}\lambda^t\left(1-\frac{1}{R^{\left[\frac{t-1}{m}\right]+1}}\right),\quad (t=1,2,\cdots)$$

t 年内总共少生育的后代数为

$$B(t)=\sum_{j=1}^{t}B_j=n_{00}\left[\left(1-\frac{1}{R}\right)(\lambda+\lambda^2+\cdots+\lambda^m)+\left(1-\frac{1}{R^2}\right)(\lambda^{m+1}+\lambda^{m+2}+\cdots+\lambda^{2m})\right.$$
$$\left.+\cdots+\left(1-\frac{1}{R^{\left[\frac{t-1}{m}\right]+1}}\right)(\lambda^{m\left[\frac{t-1}{m}\right]+1}+\cdots+\lambda^t)\right]$$

在新规律下第 t 年后的N_t，显然是原规律的N'_t减去这 t 年内逐年少生后代中能活到t时者。因此，在第一代内$(1\leqslant t\leqslant m)$，有

$$\begin{aligned}
N_t&=\lambda^tN_0-n_{00}\left(1-\frac{1}{R}\right)(p_{(t-2)}\lambda+p_{(t-3)}\lambda^2+\cdots+p_{(0)}\lambda^{t-1}+\lambda^t)\\
&=\lambda^tN_0-n_{00}\left(1-\frac{1}{R}\right)\lambda^t(p_{(t-2)}\lambda^{-(t-1)}+p_{(t-3)}\lambda^{-(t-2)}+\cdots+p_{(0)}\lambda^{-1}+1)\\
&=\lambda^tN_0\left[1-\left(1-\frac{1}{R}\right)\frac{n_{t-10}+n_{t-20}+\cdots+n_{00}}{N_0}\right]\\
&=\lambda^tN_0\left[1-\left(1-\frac{1}{R}\right)C_t\right]\\
&=\lambda^tN_0\left(1-C_t+\frac{C_t}{R}\right)
\end{aligned} \tag{9}$$

其中已令 $(n_{00}+n_{10}+\cdots+n_{t-10})/N_0=C_t$，它是初始种群$N_0$中，从 0 岁到$t-1$岁这 t 个年龄等级的种群比例。

在第二代，$m<t\leqslant 2m$时，相应地有

$$\begin{aligned}
N_t&=\lambda^tN_0\left(1-C_t+\frac{C_t-C_{t-m}}{R}+\frac{C_{t-m}}{R^2}\right)\\
&=\lambda^tN_0\left(1-C_t+\frac{C_t}{R}-\frac{C_{t-m}}{R}+\frac{C_{t-m}}{R^2}\right)
\end{aligned} \tag{10}$$

对于一般的 t，有

$$\begin{aligned}
N_t&=\lambda^tN_0\left(1-C_t+\frac{C_t-C_{t-m}}{R}+\frac{C_{t-m}-C_{t-2m}}{R^2}+\cdots+\frac{C_{t-m\left[\frac{t-1}{m}\right]}}{R^{\left[\frac{t-1}{m}\right]+1}}\right)\\
&=\lambda^tN_0\left(1-C_t+\frac{C_t}{R}-\frac{C_{t-m}}{R}+\frac{C_{t-m}}{R^2}-\frac{C_{t-2m}}{R^2}+\cdots+\frac{C_{t-m\left[\frac{t-1}{m}\right]}}{R^{\left[\frac{t-1}{m}\right]+1}}\right).
\end{aligned} \tag{11}$$

(9)—(11)的估算公式，只根据初始种群的年龄组成比例，就能简便地对不同R值推算出其后的种群大小；它在$t<l$时的数值是准确的，而在$l<t<m$时，因已有部分年龄组的成

员进入第二代生育期，估计值会偏高；进到第二代、三代估计误差会更大，愈近期的估计愈准确。因最先出现过高估计的影响，上述公式的估计值对所有 t 都可能偏高，同时每代时间交替处的估值会出现明显的突变。

下面举一假想的例子，生育期相对说来比较分散，借此考验上述估算公式的准确性。

假设原来的Leslie 矩阵为

$$
\mathbf{M}=\begin{pmatrix}
0 & 0 & 0 & 0.2 & 0.6 & 0.5 & 0.4 & 0.4 & 0 & 0 & 0 \\
0.95 & & & & & & & & & & \\
 & 0.98 & & & & & & & & & \\
 & & 0.98 & & & & & & & & \\
 & & & 0.98 & & & & & & & \\
 & & & & 0.95 & & & & & & \\
 & & & & & 0.95 & & & & & \\
 & & & & & & 0.90 & & & & \\
 & & & & & & & 0.80 & & & \\
 & & & & & & & & 0.60 & & \\
 & & & & & & & & & 0.50 & 0
\end{pmatrix}
$$

未写出的元素均为 0 。在此生育规律下，毛生育率 $R_G=0.2+0.6+0.5+0.4+0.4=2.1$；而净生育率为：

$$
\begin{aligned}
R_1 &= p_{(2)}\times 0.2+p_{(3)}\times 0.6+p_{(4)}\times 0.5+p_{(5)}\times 0.4+p_{(6)}\times 0.4 \\
&= 0.95\times 0.98^2\times 0.2+0.95\times 0.98^3\times 0.6+\cdots+0.95^3\times 0.98^3\times 0.9\times 0.4=1.757。
\end{aligned}
$$

平均生育年龄（岁数＋1）为

$$m=p_{(2)}\times 0.2\times 4+p_{(3)}\times 0.6\times 5+\cdots+p_{(6)}\times 0.4\times 8=6$$

M 的最大特征根$\lambda=1.1$，即原自然增长率为10%。

另外取 **M** 长期作用下的一稳定年龄分布做为 $t=0$ 时的初始年龄组成：

$\mathbf{n}_0=(1000\ 864\ 770\ 686\ 611\ 528\ 456\ 373\ 271\ 148\ 67)'$，初始种群大小为$N_0=5774$。

现在假定$R=2$，即所有年龄的生育率都除以 2 ，于是 **M** 的第一行变成(0 0 0 0.1 0.3 0.25 0.2 0.2 0 0 0)。我们由公式(9)和(10)去估算其后11年（种群成员的最长寿命）的种群大小N_t，其结果列入下表第一行；并再用新的 **M** 矩阵和$\mathbf{n}_0$由(2)式去逐年实际推算N_t，其结果列入表中第二行。

t		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
N_t	估 算	5774	5801	5859	5932	6023	6134	6279	5976	5711	5508	5422	5433
	实 算	5774	5801	5859	5932	6022	6081	6027	5882	5686	5476	5358	5279

从表中可见，从$t=4$开始进入生育期后估计偏高，但基本上与实际推算是吻合的，最大相对误差不过 4 %。

四、种群近期内下降的条件

现在我们讨论要使种群在一两代内开始下降的条件，即要求出种群在第 t 年时N_t开始下降的R值（记为$R(t)$）应为多大？

首先考虑$t\leqslant m$，欲使N_t下降，由（9）式有

$$N_t=\lambda^t N_0\left(1-C_t+\frac{C_t}{R(t)}\right)\leqslant N_{t-1}=\lambda^{t-1}N_0\left(1-C_{t-1}+\frac{C_{t-1}}{R(t)}\right).$$

$$\lambda\left(1-C_t+\frac{C_t}{R(t)}\right)\leqslant 1-C_{t-1}+\frac{C_{t-1}}{R(t)},$$

$$\frac{\lambda C_t-C_{t-1}}{R(t)}\leqslant\lambda C_t-C_{t-1}-(\lambda-1)$$

令$\varphi(t)=\lambda C_t-C_{t-1}-(\lambda-1)$，则立即得到

$$R(t)\geqslant 1+\frac{\lambda-1}{\varphi(t)} \tag{12}$$

这是要在第一代内使N_t不增的条件。式中$\lambda-1$是原种群的自然增长率，$\varphi(t)$也有很直观的实际意义，其解释如下。

因为

$$\lambda C_t-C_{t-1}=\lambda\left(\frac{n_{00}+n_{10}+\cdots+n_{t-10}}{N_0}\right)-\frac{n_{00}+n_{10}+\cdots+n_{t-20}}{N_0}$$

$$=\frac{1}{N_0}(\lambda n_{00}+p_0n_{00}+p_1n_{10}+\cdots+p_{t-2}n_{t-20}-n_{00}-n_{10}-\cdots-n_{t-20})$$

$$=\lambda\frac{n_{00}}{N_0}-\frac{1}{N_0}[n_{00}(1-p_0)+n_{10}(1-p_1)+\cdots+n_{t-2}(1-p_{t-2})].$$

它是初始种群中，n_{00}比例的λ倍（即原规律的出生率）减去从0岁到$t-2$岁个体一年内死亡的比例（即相对整个种群的死亡率）。同样

$$\lambda-1=\lambda C_{K+2}-C_{K+1}=\lambda\frac{n_{00}}{N_0}-\frac{1}{N_0}[n_{00}(1-p_0)+n_{10}(1-p_0)+\cdots+n_{K0}(1-0)],$$

即原出生率减去所有个体的年死亡率，这正是种群的自然增长率。

因此，

$$\varphi(t)=\lambda C_t-C_{t-1}-(\lambda-1)=\frac{1}{N_0}[n_{t-1\ 0}(1-p_{t-1})+\cdots+n_{K-1}(1-p_{K-1})+n_{K0}],$$

是初始种群中从$t-1$岁到K岁个体的年死亡率。显然它随t增加而单调下降。其最大值为$\varphi(1)=\lambda C_1-C_0-(\lambda-1)=\lambda C_1-(\lambda-1)$，是初始种群全部个体的年死亡率；$\varphi(K+1)=\lambda C_{K+1}-C_K-(\lambda-1)=\frac{n_{K0}}{N_0}$；当$t>K+1$时，$\varphi(t)=0$。

这样，由(12)式可知，$R(t)$是t的增函数。也就是说，一定的R值能使$1\leqslant t\leqslant m$的某个t时N_t不增，也必然能使这以前的所有年分都不增；既使N_t在前些年不增，仍可能在其后的年头回升；同时一旦某个t时种群增加，其后$t\leqslant m$的第一代内不能再有下降的趋势。

注意$R(t)$的估计值与N_t一样，部分年龄组进入生育期后会过高估计，$R(t)$在$l<t\leqslant m$时的递增性不足为信，但$t<l$时的递增性是毫无疑义的。若要种群在第一代内持续下降必须$R>R(l)=1+(\lambda-1)/\varphi(l)$。

现在考虑要在第二代$m<t\leqslant 2m$内使种群下降的条件。由(10)式

$$N_t=\lambda^t N_0\left(1-C_t+\frac{C_t}{R(t)}-\frac{C_{t-m}}{R(t)}+\frac{C_{t-m}}{R^2(t)}\right)$$

$$\leqslant N_{t-1}=\lambda^{t-1}N_0\left(1-C_{t-1}+\frac{C_{t-1}}{R(t)}-\frac{C_{t-1-m}}{R(t)}+\frac{C_{t-1-m}}{R^2(t)}\right).$$

由此可推出

$$R^2(t)+\left(\frac{\varphi(t-m)}{\varphi(t)}-1\right)R(t)-\left(\frac{\varphi(t-m)}{\varphi(t)}+\frac{\lambda-1}{\varphi(t)}\right)\geqslant 0, \qquad (13)$$

其中$\varphi(t)$的定义如前。再令$\alpha(t)=\varphi(t-m)/\varphi(t)$，由$\varphi(t)$的单调下降性，可知(13)中$R(t)$的系数$\alpha(t)-1>0$，常数项$\alpha(t)+\frac{\lambda-1}{\varphi(t)}>0$。因此(13)取等号的二次方程有一绝对值较大的负根和一正根，我们要求的条件是大于该正根，即

$$R(t)\geqslant\frac{1-\alpha(t)+\sqrt{(\alpha(t)-1)^2+4(\alpha(t)+(\lambda-1)/\varphi(t))}}{2}$$

$$=\frac{1-\alpha(t)+\sqrt{(1+\alpha(t)\ \ )^2+4(\lambda-1)/\varphi(t)}}{2}. \qquad (14)$$

$R(t)$在第二代要求之值显然比第一代的R值要小。因为如以一代以前$R(t-m)=1+(\lambda-1)/\varphi(t-m)$代入(13)式做为$R(t)$，则有

$$\left(1+\frac{\lambda-1}{\varphi(t-m)}\right)^2+\left(\frac{\varphi(t-m)}{\varphi(t)}-1\right)\left(1+\frac{\lambda-1}{\varphi(t-m)}\right)-\left(\frac{\varphi(t-m)}{\varphi(t)}+\frac{\lambda-1}{\varphi(t)}\right)$$

$$=1+2\frac{\lambda-1}{\varphi(t-m)}+\left(\frac{\lambda-1}{\varphi(t-m)}\right)^2+\frac{\varphi(t-m)}{\varphi(t)}+\frac{\lambda-1}{\varphi(t)}-1-\frac{\lambda-1}{\varphi(t-m)}-\frac{\varphi(t-m)}{\varphi(t)}-\frac{\lambda-1}{\varphi(t)}$$

$$=\frac{\lambda-1}{\varphi(t-m)}+\left(\frac{\lambda-1}{\varphi(t-m)}\right)^2>0,$$

是满足使$N_t<N_{t-1}$的条件的。

对于第三代，四代后使种群下降的条件，这里不再讨论，总之$R(t)$的要求跨一代就会明显降低。只要$R>R_1$，种群终归是要下降的。

回到第三段的例子，由公式(12)和(14)估算出N_t下降所要求的$R(t)$值，分别是$R(1)=2.105$，$R(2)=2.221$，$R(3)=2.266$，$R(4)=2.311$，$R(5)=2.354$，$R(6)=2.455$，$R(7)=1.531$，$R(8)=1.585$，$R(9)=1.662$，$R(10)=1.827$，$R(11)=2.027$。虽然$R(5)$，$R(6)$是过高估计，但$R=2$不大可能使种群在第一代内开始下降；而在第二代一开始就会下降，$R(11)$虽略大于2，但因已有年龄进入第三代生育是过高估计，可望实际种群大小在第二代内将持续下降而不会回升。

从上段表列的估算值可知，N_t在$R=2$时的动态完全与这里计算的$R(t)$值的要求一致。而实际值N_6提早略有下降，N_{11}也没有回升，都是因生育并不是集中于一个年龄等级而引起的误差，但其大体动态与$R(t)$的估计非常吻合。

五、提前平均生育年龄的近期影响

前面已经提到，在种群的年龄分布稳定时，m对种群增长($\lambda>1$)和种群下降($\lambda<1$)都有

减缓作用。因而 $R_1<1$时，长远来说 m 较小会使种群下降较快。但在原来增长的种群中，采取控制生育措施时，同时减小 m，在近期内对种群下降仍是不利的。现在研究 m减小对N_t近期变化的作用。

上面假定的均匀控制措施（F_j 遍除R），对人口控制来说是不合理的假设。因为我们控制生育是使育龄妇女少生第二、三胎……，而第一胎的生育率不会减小。此时 F_j不是遍除R，而是 j 愈大 F_j减小愈多。生育率在这种非均匀下降的同时必然导致m的自然提前。

现在假定改变后的F_j'之和（毛生育率）为原来 R_G的$1/R$ 倍，平均生育年龄 $m'=m-a$，比原来提前了 a 个年龄等级。同样假想新的M矩阵之第一行只有 $F_{m'-1}=R_G/R>0$，其余元素均为 0；而原矩阵只有$F_{m-1}=R_G>0$。

按这种控制规律的生育数可推导如下：

当$1\leqslant t\leqslant m'$时，

$$n'_{0t}=n_{00}p_{(m'-2)}\lambda^{-(m'-t)}\cdot\frac{R_G}{R}=\frac{n_{00}p_{(m'-2)}}{Rp_{(m-2)}}\lambda^{a+t-1}R_1\lambda^{-(m-1)}$$

$$=\frac{p_{(m'-2)}\lambda^a}{p_{(m-2)}R}\cdot n_{00}\lambda^t$$

它是同一R值均匀控制时的生育数再乘上因子$\lambda^a p_{(m'-2)}/p_{(m-2)}$，令为$1/\beta$，则有

$$n'_{0t}=\frac{n_{00}\lambda^t}{R\beta}$$

这里 $\beta=\frac{p_{(m-2)}}{p_{(m'-2)}}\lambda^{-a}=p_{m'-1}p_{m'}\cdots p_{m-2}\lambda^{-a}$，是从$m'-1$ 岁能活到 $m-1$ 岁的成活率乘上 λ^{-a}，显然$\beta<1$；它是因生育年龄提前使R作减弱的折扣因子。

这样一来，原来估计N_t的（9），(10)和(11)也适用，只是在R的地方都代替为 $R\beta$，而且分代的时间要改为m'。例如N_t的一般公式(11)现在变成：

$$N_t=\lambda^t N_0\left(1-C_t+\frac{C_t}{R\beta}-\frac{C_{t-m'}}{R\beta}+\frac{C_{t-m'}}{(R\beta)^2}-\cdots+\frac{C_{t-m'\left[\frac{t-1}{m'}\right]}}{(R\beta)^{\left[\frac{t-1}{m'}\right]+1}}\right). \tag{15}$$

同样种群下降条件的公式(12)和(14)仍然成立，但此时需除以 $\beta(<1)$，对 $R(t)$ 的要求也相应地提高了。

从此可知，生育年龄提前对近期控制种群下降是不利的，但随着代的时间缩短可能使种群开始下降的时间提早。

在上述的假想例子中，假若M的第一行改变为（0 0 0 0.2 0.65 0.2 0 0 0 0 0），此时仍有 $R=2$，但新的平均生育年龄为 $m'=5$，比以前 $m=6$ 提前了 $a=1$ 个年龄等级。现在$\beta=p_4\lambda^{-1}=0.95/1.1\approx0.8636$，$R\beta=2\times0.8636=1.7272$，也就是说 $R=2$ 只相当于生育年龄不提前时$R=1.7272$的作用。

用(15)式估计的种群值与用新 M实际推算的值，分别列入下表的第一、第二行中，可见估计值是非常满意的（因为M中的生育率比较集中）；表中第三列重列了上面计算的$R=2$时均匀控制的实际值，以便比较提前生育年龄对种群下降的不利影响。

t		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
N_t	估 算	5774	5834	6037	6209	6406	6632	6471	6334	6228	6188	6259	6034
	实 算	5774	5891	6043	6219	6419	6561	6481	6347	6225	6185	6160	6041
均匀控制实算N_t		5774	5801	5859	5932	6022	6081	6027	5882	5685	5476	5358	5279

上面仅考虑由于不均匀控制引起的生育年龄自然提前对种群下降的近期影响，由表中二、三行数字的对照可知影响是相当明显的。还应考虑生育年龄的突然提前问题，例如妇女生育都提前几个年头。此时不仅有上述分析的影响，还可能导致在一年内突然相当于几个年龄等级的人同时生育，无形中增加了几年的生育数。在整个人口中这些多生育者及其后代都会增加人口数，其影响将更为严重。这里我们不再做进一步的讨论。

参 考 文 献

皮洛著、卢泽愚译 (1978). 数学生态学引论. 科学出版社
Leslie, P. H. 1945 On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183—212.
Leslie, P. H. 1948 Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*. 35: 213—245.
Pielou, E. C. 1977 Mathematical ecology. Wiley-Interscience, New york.
Pollard, J. H. 1973 Mathematical models for the growth of human popalations. Cambridge University press.

THE MATRIX CALCULATION MODEL FOR POPULATION GROWTH

Lu Zeye
(Beijing municipal Computing Centre)

Leslie's matrix calculation model is fit for investigating the size of population N_t at a series of discrete times $t=0,1,2,\cdots$. This paper dealt with some properties of this model. We studied the dynamic behavoir of variation of N_t, the condition to decrease N_t and the influence of the pre-birth age, when artificial measures were taken for control. Correspondingly, We derived several approximate formulas. We made a case study and carried out calulations. The results have shown that these formulas are rather satisfactory.