

昆虫种群死亡过程的数字模拟*

陈维博 陈玉平

(北京农业大学) (中国科学院动物研究所)

一、问 题

昆虫种群的死亡过程,是影响种群数量变动的一个重要因素。在正确地构造昆虫种群的生长发育模型,并使种群发育时间的理论分布拟合实际资料的同时,必需正确地考虑死亡个体在种群中对数量变动的作用,才有可能全面地表达种群的增长与消亡的数量动态。

有关模拟种群的死亡过程的讨论已发表很多,其中多数只讨论种群总的死亡率(如 Pielou, 1969)。也有过一些比较详细的结果,甚至可以逐天地根据昆虫存活的最长寿命以及存活率资料进行模拟(如 Berry 等, 1977)。前者只对种群动态作长时段的总体估计,适合于模拟以世代为单位的种群数量变动。后者虽具有逐天详细模拟的特点,但由于以天为单位考虑死亡率,不便于以昆虫的虫态为基础来考虑。根据棉铃虫 (*Heliothis armigera* Hubner) 的实验室资料表明,棉铃虫在不同虫态的死亡率差别很大。例如,根据表 1 给出在不同恒温条件下实验室饲养的棉铃虫幼虫的死亡率资料,可以看到一般幼虫在 1—4 龄的死亡率远比在 5—6 龄的死亡率低。另一方面,由于温度条件的差别,幼虫各龄历期差别也很大。例如当

表 1 不同温度下棉铃虫幼虫的死亡率资料

温度 (℃)	个体数	一 至 四 龄			五 至 六 龄		
		死亡率	平均历期	每天死亡率	死亡率	平均历期	每天死亡率
15	88	0.0568	31.35	1.812×10^{-3}	0.1687	57.71	2.923×10^{-3}
25	99	0.0505	10.08	5.010×10^{-3}	0.1064	18.87	5.639×10^{-3}
35	98	0.0204	6.89	2.961×10^{-3}	0.3646	12.44	29.309×10^{-3}

幼虫处在 25℃ 条件下从低死亡率的前四龄发育到高死亡率的后两龄,甚至最后到了完成幼虫期的发育的时候,对于处在 15℃ 条件下的幼虫来说,却还未完成前 4 龄的发育。因此,当利用恒温条件的资料去模拟变温条件下的种群动态时,单纯以天为单位给出死亡率就会造成昆虫虫态的不一致,从而导致错误地模拟死亡过程。

作者曾对棉铃虫的实验室资料进行模拟研究(1980),初步认为昆虫种群的生长发育过程可以用 Goudriaan 等(1973, 1974)的 Boxcan train (闷罐车)模型为基本结构,经过对部分时滞个体的处理,得到比较理想的模拟结果。本文将以“闷罐车”模型为基本结构,讨论以虫态阶段为单位的死亡率模拟模型。提出拟合实际死亡率的分段等比数列的死亡模拟方法。

二、模 型

1. 种群生长发育的“闷罐车”(Boxcan train)模型

Goudriaan (1973)曾将种群生长发育过程中发育时间的分布,与土壤中盐分的运动过程

* 本工作得到了岩钦同志的热情指导,有关的数学证明得到兰仲雄先生的审阅和帮助,在此表示感谢。

作了对比, 提出模拟土壤盐分运动的分层模型, 可以用来模拟种群的发育时间的分布。为了拟合实际的发育平均时间 t_{av} 以及发育时间的方差 σ_t , 他提出了部分推进的“闷罐车”模型, 先把被模拟的某个种群的发育历期等分成有限的 N 个时间间隔, 每个时间间隔叫做一个发育等级。然后, 种群中全部的 c_0 个个体, 将从第一个发育级开始, 逐级地每隔一定的模拟时间 Δt , 以一定的比例 F 从前一个发育级推进到下一个发育级。被推离最末一个发育级(即第 N 个发育级)的个体, 就是已完成(在整个所模拟的发育历期中的)“生长发育”过程的个体(参见图1)。这个模型在 de Wit 与他合著的书(1974)中, 广泛地用于对多种生态过程的生物量增长进行模拟, 并用“连续系统造模程序” CSMP来表达这个模型。

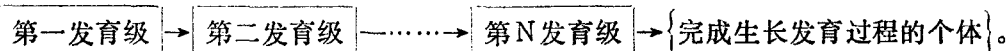


图 1

这个模型的数学结构, 可用下列差分方程给出: 假定以 $C_t[I]$ 表示在时刻 t 第 I 个发育级中的个体数, C_0 表示种群的个体数, 则有

$$\begin{cases} C_{t+\Delta t}[I] = C_t[I] + F\{C_t[I-1] - C_t[I]\}, & (I=2, 3, \dots, N) \\ C_{t+\Delta t}[1] = C_t[1] \cdot (1-F), \\ C[1]|_{t=0} = c_0, \quad C[I]|_{t=0} = 0. & (I=2, 3, \dots, N) \end{cases} \quad (1)$$

式中的 Δt 及 F 分别由下式给出

$$\Delta t = F \cdot \frac{t_{av}}{N}, \quad (2)$$

$$F = 1 - N \cdot \left(\frac{\sigma_t}{t_{av}} \right)^2. \quad (3)$$

(1)式的第二及第三个关系式表示, 种群中所有的个体都从第一个发育级开始, 逐次地向前生长发育。

(1) 式就是“闷罐车”模型的定量关系, 这一关系表明每隔时段 Δt 以后, 第 I 个发育级中个体数的变化为:

$$C_{t+\Delta t}[I] - C_t[I] = FC_t[I-1] - FC_t[I] \quad (I=2, 3, \dots, N).$$

这就是说, 每隔 Δt 时段就从上一个发育级即第 $I-1$ 发育级中移入一定的个体, 其数目相当于第 $I-1$ 发育级的个体数 $C_t[I-1]$ 的 F 倍; 同时又从第 I 发育级的个体数 $C_t[I]$ 中移走相当于本身 F 倍的个体。当 $F=1$ 时, 从这个模拟模型的关系图解(图1)及(1)式可以看出, 种群的生长过程很象一列火车, 全部个体就是车厢中的“乘客”, 每隔 Δt 时段, “乘客”们将从一个发育级(车厢)推移到下一个发育级(车厢)。当总共经过时间 $t_{av} = N \cdot \Delta t$ 以后

(即经过 $N = \frac{t_{av}}{\Delta t}$ 次推移以后), 全部个体就一起完成“生长发育”而被推离第 N 个发育

级。在一般情况下, F 将由(3)式确定, 并不正好为1。通常可调整 N 使满足 $0 < F < 1$, 这时(1)式就是所谓的部分推进的“闷罐车”模型了。

2. 在死亡率固定的条件下“闷罐车”模型的死亡过程

先考虑在一个虫态的发育历期中种群的死亡过程, 并假定在所模拟的发育历期中, 种群自始至终具有相同的死亡率。

为了直观起见, 可将部分推进的“闷罐车”模型(1)中, 各个发育级在每次推进后的个

体数列成表 2。由表 2 可以得到在第 j 次推进后第 I 个发育级中的个体数为

$$C_j[I] = \begin{cases} c_0 C_{I-1}^j (1-F)^{j-(I-1)} F^{I-1}, & j \geq I-1 \\ 0, & j < I-1 \end{cases} \quad (4)$$

$$\text{其中 } C_{I-1}^j = \binom{j}{I-1} = \frac{j!}{(I-1)!(j-I+1)!}$$

表 2 “闷罐车”模型在每次推进后的“乘客”数量

发育级 I 推进次数 j	1	2	3	4	5	 N
0	c_0	0	0	0	0	 0
1	$(1-F)c_0$	Fc_0	0	0	0	 0
2	$(1-F)^2 c_0$	$2(1-F)Fc_0$	$F^2 c_0$	0	0	 0
3	$(1-F)^3 c_0$	$3(1-F)^2 Fc_0$	$3(1-F)F^2 c_0$	$F^3 c_0$	0	 0
4	$(1-F)^4 c_0$	$4(1-F)^3 Fc_0$	$6(1-F)^2 F^2 c_0$	$4(1-F)F^3 c_0$	$F^4 c_0$	 0
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$

现以“闷罐车”在每次推进时的时间间隔 Δt 为单位, 假定每次推进之间种群的死亡率 r_d 为一常数。因此, 在每次推进之间, 种群的存活率 $r_e = 1 - r_d$ 也是一个常数。

根据以上假定, 从前一次推进的时刻 t 到下一次推进的时刻 $t + \Delta t$ 之间, 第 I 等级中死亡的个体数应为前一时刻 t 存活于第 I 级中的个体数 $c'_i[I]$ 乘以死亡率 r_d , 即为

$$c'_i[I] \cdot r_d = c'_i[I] \cdot (1 - r_e). \quad (5)$$

或者说, 在第 I 等级中的存活数为

$$c'_i[I] \cdot r_e. \quad (6)$$

由(4)及(6)不难推证, 经过第 j 次推进以后, 存活于第 I 等级中的个体数应为

$$c'_j[I] = \begin{cases} c_0 C_{I-1}^j F^{I-1} (1-F)^{j-(I-1)} r_e^j, & j \geq I-1 \\ 0, & j < I-1 \end{cases} \quad (7)$$

因此, 由(5)式第 j 次推进后到第 $j+1$ 次推进之前, 第 I 等级中死亡的个体数应为

$$c'_j[I] \cdot (1 - r_e) = \begin{cases} c_0 C_{I-1}^j F^{I-1} (1-F)^{j-(I-1)} r_e^j (1 - r_e), & j \geq I-1 \\ 0, & j < I-1 \end{cases} \quad (8)$$

将(8)式对所有的 j 求总和, 可得自始至终在第 I 等级中死亡个体的总数为

$$Q_D[I] = \sum_{j=I-1}^{\infty} c_0 C_{I-1}^j F^{I-1} (1-F)^{j-(I-1)} r_e^j (1 - r_e). \quad (9)$$

令 $i = j - (I-1)$ 并应用等式 $\sum_{k=0}^{\infty} C_k^{k+t} p^k = (1-p)^{-(k+1)}$ (其中 K 为非负整数, p 为满足 $0 < p < 1$ 的实数) *, (9)式可化为

$$\begin{aligned} Q_D[I] &= c_0 F^{I-1} (1 - r_e) \cdot r_e^{I-1} \sum_{i=0}^{\infty} C_{I-1}^{i+I-1} [(1-F)r_e]^i \\ &= c_0 F^{I-1} (1 - r_e) r_e^{I-1} [1 - (1-F)r_e]^{-I} \\ &= c_0 \frac{1 - r_e}{1 - (1-F)r_e} \left[\frac{Fr_e}{1 - (1-F)r_e} \right]^{I-1}. \end{aligned} \quad (10)$$

* 等式的证明参见第五部分附录

现将(10)式再对所有的发育级 $I = 1, 2, \dots, N$ 求和, 可得整个种群自始至终的死亡个体总数

$$\begin{aligned}
 Q_D &= \sum_{I=1}^N Q_D[I] \\
 &= \sum_{I=1}^N c_0 \frac{1-r_e}{1-(1-F)r_e} \left[\frac{Fr_e}{1-(1-F)r_e} \right]^{I-1} \\
 &= c_0 \frac{1-r_e}{1-(1-F)r_e} \cdot \frac{1 - \left[\frac{Fr_e}{1-(1-F)r_e} \right]^N}{1 - \frac{Fr_e}{1-(1-F)r_e}} \\
 &= c_0 \left\{ 1 - \left[\frac{Fr_e}{1-(1-F)r_e} \right]^N \right\}. \quad (11)
 \end{aligned}$$

最后可得

$$Q_D = c_0 \left[1 - \frac{1}{\left(1 + \frac{1-r_e}{Fr_e} \right)^N} \right] = c_0 \left\{ 1 - \frac{1}{\left[1 + \frac{r_d}{F(1-r_d)} \right]^N} \right\}. \quad (11')$$

(11)式的结果表明, 决定“闷罐车”模型中种群的死亡个体总数的因素共三个: (1)以每次推进时间间隔为单位的种群死亡率 r_d 或存活率 r_e ; (2)每次推进的比例因子 F 的大小; (3)发育等级的数目 N 。此外, 由(10)式还可以看到, 具有固定死亡率 r_d 的“闷罐车”模型中, 第 $I-1$ 和第 I 发育等级中死亡个体总数 $Q_D[I-1]$ 与 $Q_D[I]$ 之比值为

$$\frac{Q_D[I-1]}{Q_D[I]} = \frac{1}{\frac{Fr_e}{1-(1-F)r_e}} = 1 + \frac{1-r_e}{Fr_e} > 1$$

($\because 0 < r_e < 1, 0 < F < 1$)。这就是说, 每个发育级中的死亡个体总数将以比率 $\frac{Fr_e}{1-r_e+Fr_e}$

成等比数列逐级递减。即 $Q_D[I] = \frac{Fr_e}{1-r_e+Fr_e} \cdot Q_D[I-1]$ 。

3. 用固定死亡率 r_d 拟合种群在整个发育历期中总的实际死亡率 R

种群在整个发育历期中的总死亡率 R , 是一个比较容易测定的值。而“闷罐车”模型在每次推进时的死亡率 r_d , 则往往是未知量, 现在讨论用已知的 R 来确定未知的 r_d 的方法。

由于实际的总死亡率为 R , 故大小为 c_0 的种群在通过整个发育历期后, 死亡个体总数应该等于 $c_0 R$ 。为了使模拟的结果 Q_D 拟合实际, 则由(11)式可知存活率 r_e 必须满足下式

$$c_0 \left\{ 1 - \left[\frac{Fr_e}{1-(1-F)r_e} \right]^N \right\} = c_0 R.$$

这样, 解出 r_e 后可得

$$r_e = \frac{1}{(1-F) + \frac{F}{\sqrt{1-R}}}, \quad (12)$$

而死亡率为

$$r_d = 1 - r_e = \frac{1}{1 + \frac{1}{F\left(\frac{1}{\sqrt{\frac{1}{1-R}} - 1}\right)}} \quad (12')$$

所得到的结果表明, 当已知种群在某特定的发育历期中的总死亡率 R , 就可以根据“闷罐车”模型的发育等级数 N , 以及由(3)式决定的 F 值, 通过(12)式求出模型中每次推进的死亡率 r_d 。因此, 当具备比较详细的有关种群的观测资料时, 就可以用这种方法对种群按不同的生理年龄阶段进行模拟。譬如说, 在模拟棉铃虫的幼虫期时, 可分别根据幼虫期中各个龄期的平均历期, 死亡率等资料, 对各个龄期分别按各自的发育级 N 及比例因子 F 等, 求出各个龄期的 r_e 后进行模拟。这种模拟方法的结果, 将在第4部分讨论。

4. 以模拟时间步长 τ 为单位的死亡率 $r_d^{(\tau)}$ 的计算

在模拟种群整个世代数量动态或对多个种群进行综合模拟时, 需采用由很多的“闷罐车”组合而成的综合模型。由于各个“闷罐车”的 F 值、 N 值以及 t_{av} 值都各不相同, 因而由(2)式确定的推进时间间隔 Δt 的值一般也不会一样。但是一个综合性的模拟模型是一个综合整体, 它的模拟时间的进程必须是统一的。为了使各个推进进度不同的“闷罐车”能在同一个综合模型中统一步调, *de Wit* 等(1974)介绍了采用共同的模拟时间步长 τ 的办法, 并对不同的“闷罐车”引入各自不同的 $PUSH$ 函数来控制各自的推进时间 Δt 。根据这个方法, 通常要求 τ 的值不要比任何一个 Δt 的值大。实际上, 往往为了要求较高的计算精度, 取一个比各个“闷罐车”的 Δt 小得多的 τ 值。

对于这种综合模型中各个“闷罐车”结构的死亡过程, 当然也可用各自的 r_e 及 $PUSH$ 函数来进行模拟。这里将讨论一种可以不应用 $PUSH$ 函数的方法, 也许这种方法对于模拟变温条件下的死亡过程会有用处。

假定种群的推进时间间隔为 Δt , 而模拟过程的时间步长为 τ 。又以 Δt 为单位的死亡率为 r_d , 存活率为 $r_e = 1 - r_d$ 。现在问, 在每个时间步长 τ 中, 是否可以计算出种群的死亡率 $r_d^{(\tau)}$ 呢? 为了回答这个问题, 必须讨论以 $r_d^{(\tau)}$ 造成死亡的模拟过程。若在所讨论的某个发育级中, 在某次推进后的个体数为 A , 则由已知条件可知, 在经过 Δt 的模拟时间以后, 这个发育级中的个体数应该是 $A r_e = A(1 - r_d)$ 个。另一方面, 当模拟过程只经过一个模拟时间步长 τ 以后, 发育级中的个体数应为 $A(1 - r_d^{(\tau)})$; 若再经过第二个时间步长 τ 以后, 个体数将为

$$A(1 - r_d^{(\tau)}) \cdot (1 - r_d^{(\tau)}) = A(1 - r_d^{(\tau)})^2。$$

由于在每次推进时间间隔之内, 同一发育级中的个体将不被移出, 也没有新的个体移入, 因此, 可以依此类推, 得到每经过 K 个模拟时间步长以后 (注意 $K\tau \leq \Delta t$), 发育级中的个体数应为

$$A(1 - r_d^{(\tau)})^K。$$

这样, 可以得到在每次推进的时间间隔 Δt 中, 可以有 $\frac{\Delta t}{\tau}$ 个模拟时间步长, 故发育级中存活

的个体应为 $A(1 - r_d^{(\tau)})^{\Delta t/\tau}$ 个。最后, 可以得到下列等式

$$A(1 - r_d^{(\tau)})^{\Delta t/\tau} = A(1 - r_d) = A r_e。 \quad (13)$$

解出(13)式后, 有

$$r_d^{(\tau)} = 1 - r_e^{\tau/\Delta t} = 1 - (1 - r_d)^{\tau/\Delta t} \quad (14)$$

根据(12)式, 最后有

$$r_d^{(\tau)} = \frac{1}{[(1-F) + F/\sqrt[N]{1-R}]^{\tau/\Delta t}} \quad (15)$$

这样, 当某种群在特定的生理年龄阶段的死亡率 R 已知时, 且可认为自始至终种群在该生理年龄阶段中的任何一个小阶段中都具有相同的死亡率, 则在模拟过程的每个模拟时间步长中, 种群在这个生理年龄阶段的各个发育级中的死亡率就可用(15)式给出的 $r_d^{(\tau)}$ 来计算。

三、结 果

1. 根据(12)及(15)式的死亡模型, 将五种温度条件下棉铃虫幼虫的实验室资料进行了模拟计算, 结果见表3。

表3 不同温度条件下, 棉铃虫幼虫死亡过程的模拟结果

温 度 (℃)	15	20	25	30	35
总 个 体 数	88	97	99	93	98
实际死亡数	19	20	15	9	37
模拟的存活数	69.01	77.01	83.94	84.01	61.03
理论的死亡数	18.99	19.99	15.06	8.99	36.97

2. 为了检验模型按虫态阶段考虑死亡率的功能, 还进一步将棉铃虫幼虫的死亡过程按六个龄期依次连续模拟, 结果列于表4。

表4 棉铃虫幼虫按6个龄期模拟死亡过程的结果

龄 期 温度(℃)		1	2	3	4	5	6
15℃	实际	0	2	0	3	2	12
	模拟	0	2	0	3	2	12
25℃	实际	2	1	1	1	0	10
	模拟	2	1	1	1	0	10
35℃	实际	1	0	1	0	4	3
	模拟	1	0	1	0	4	3

四、讨 论

1. 由表3及表4的结果看来, 本文的模拟模型基本上是正确的, 模拟计算的结果完全符合实际资料。表明模型用于模拟恒温条件下的种群动态是合适的。

2. 本文(12)式所提出的死亡率模拟模型, 是以恒温条件为前提的, 而且假定了种群在所讨论的发育历期中任何阶段的死亡率都一样。尽管如此, 由于可用(15)式转换为按模拟时间步长 τ 为时间单位的死亡率 $r_d^{(\tau)}$, 故这一模型有可能用于变温条件下的模拟。不妨这样设想, 在变温条件下, 只要将 τ 取得足够小, 使得在 τ 时段中可以看成是恒温 (这种假定与自然条件下温度变化的连续性是完全一致的), 则对应于温度的变化, 就可相应地改变 $r_d^{(\tau)}$ 的

值而得到模拟。

3. 本文讨论的模型是以种群的某一特定生理年龄为基础的, 这种对同一生理年龄阶段具有相同的死亡率的假定, 比较符合昆虫种群的生物学特性。尽管表 4 的资料中观测的总数只有 100 头左右, 并不足以代表实际种群的真正情况, 但仍可以看到某种一致的趋势——不论在何种温度下, 五龄及六龄幼虫的死亡率一般比其它龄的幼虫死亡率高。因此, 以生理年龄阶段为基础, 假定在恒温条件下的死亡率是一个常数, 这种出发点比较符合种群的生物学规律。尤其在进行种群的整个世代的动态模拟时, 卵期、幼虫期、蛹期等的死亡率就更为不同, 故采用上述模型将十分方便。实际上, 作者已对不同温度下棉铃虫种群的世代动态采用这里讨论的模型进行了数字模拟, 结果也是令人满意的。有关结果将另文讨论

4. 尽管这里讨论了变温条件下的模拟问题, 但毕竟目前只对恒温资料进行了拟合计算, 故变温问题仍有待于进一步研究。

五、附 录

关于无穷级数的证明 (其中 K, i 为非负整数, 又实数 p 满足 $0 < p < 1$)。

$$\sum_{i=0}^{\infty} C_K^{K+i} p^i = \frac{1}{(1-p)^{K+1}} \quad (16)$$

这一公式的证明方法很多, 这里用正项无穷级数的形式进行讨论。

首先, 应用达朗贝尔 (*J. d'Alembert*) 判别法, 级数 (16) 的第 $n+1$ 项 u_{n+1} 与第 n 项 u_n 的比值

$$\frac{u_{n+1}}{u_n} = \frac{C_K^{K+n+1} p^{n+1}}{C_K^{K+n} p^n} = \frac{K+n+1}{n+1} \cdot p$$

为对于任何给定的 K , 当 $n \rightarrow \infty$ 时有

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{u_{n+1}}{u_n} = p < 1$$

可见 (16) 为收敛的正项级数。

由于正项无穷级数若收敛, 显然是绝对收敛, 因而任意改变级数中每一项的次序或重新组合后, 仍构成一个新的正项收敛级数, 且其和不变。所以可将 (16) 左端中各项重新安排次序, 以求其值。

在对 (16) 进行逐项展开和改变项的次序之前, 先介绍两个需要用到的熟知的数学公式

(1) 组合公式

$$\binom{K+1}{j} - \binom{K}{j} = \binom{K}{j-1} \quad (17)$$

$$(2) \text{ 等比级数 } 1 + p + p^2 + \dots = \frac{1}{1-p} \quad (18)$$

其中 $0 < p < 1$

现将 (16) 所给无穷级数逐项展开并对项的次序作适当的改变, 可得

$$\begin{aligned} & \sum_{i=0}^{\infty} \binom{K+i}{K} p^i \\ &= \binom{K}{K} + \binom{K+1}{K} p + \binom{K+2}{K} p^2 + \binom{K+3}{K} p^3 + \dots \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \binom{K}{K} (1 + p + p^2 + p^3 + \dots) + \left[\binom{K+1}{K} - \binom{K}{K} \right] p + \left[\binom{K+2}{K} - \binom{K}{K} \right] p^2 \\
&\quad + \left[\binom{K+3}{K} - \binom{K}{K} \right] p^3 + \dots \\
&= \binom{K}{K} \cdot \frac{1}{1-p} + \left[\binom{K+1}{K} - \binom{K}{K} \right] (p + p^2 + p^3 + \dots) \\
&\quad + \left[\left\{ \binom{K+2}{K} - \binom{K}{K} \right\} - \left\{ \binom{K+1}{K} - \binom{K}{K} \right\} \right] p^2 \\
&\quad + \left[\left\{ \binom{K+3}{K} - \binom{K}{K} \right\} - \left\{ \binom{K+1}{K} - \binom{K}{K} \right\} \right] p^3 + \dots, \tag{19}
\end{aligned}$$

将(17)及(18)代入(19)后, 又可得

$$\begin{aligned}
&\binom{K}{K} \cdot \frac{1}{1-p} + \binom{K}{K-1} \cdot \frac{p}{1-p} + \left[\binom{K+2}{K} - \binom{K+1}{K} \right] p^2 \\
&\quad + \left[\binom{K+3}{K} - \binom{K+1}{K} \right] p^3 + \dots \\
&= \frac{\binom{K}{K}}{1-p} + \frac{\binom{K}{K-1} \cdot p}{1-p} + \left[\binom{K+2}{K} - \binom{K+1}{K} \right] (p^2 + p^3 + \dots) \\
&\quad + \left[\left\{ \binom{K+3}{K} - \binom{K+1}{K} \right\} - \left\{ \binom{K+2}{K} - \binom{K+1}{K} \right\} \right] p^3 + \dots \\
&= \frac{\binom{K}{K}}{1-p} + \frac{\binom{K}{K-1} \cdot p}{1-p} + \frac{\binom{K+1}{K-1} \cdot p^2}{1-p} \\
&\quad + \left[\binom{K+3}{K} - \binom{K+2}{K} \right] (p^3 + p^4 + \dots) + \dots \\
&= \frac{\binom{K-1}{K-1}}{1-p} + \frac{\binom{K}{K-1} p}{1-p} + \frac{\binom{K+1}{K-1} p^2}{1-p} + \frac{\binom{K+2}{K-1} p^3}{1-p} + \dots \\
&= \dots \\
&= \frac{1}{1-p} \sum_{i=0}^{\infty} \binom{(K-1)+i}{K-1} p^i.
\end{aligned}$$

因此, 得递推公式

$$\sum_{i=0}^{\infty} \binom{K+i}{K} p^i = \frac{1}{1-p} \sum_{i=0}^{\infty} \binom{(K-1)+i}{K-1} p^i. \tag{20}$$

重复应用(20)式的递推关系于(20)式的右端, 则有

$$\begin{aligned}
&\sum_{i=0}^{\infty} \binom{K+i}{K} p^i \\
&= \frac{1}{1-p} \sum_{i=0}^{\infty} \binom{(K-1)+i}{K-1} p^i
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{1}{1-p} \cdot \frac{1}{1-p} \sum_{i=0}^{\infty} \binom{(K-2)+i}{K-2} p^i \\
&= \dots\dots \\
&= \frac{1}{(1-p)^K} \sum_{i=0}^{\infty} \binom{0+i}{0} p^i \\
&= \frac{1}{(1-p)^{K+1}}.
\end{aligned}$$

至此，公式(16)证毕。

顺便说一句，等式(16)对任何实数 $K \neq -1$ 以及实数 $|p| < 1$ 也是成立的。事实上，只需将二项式级数（其中 $|x| < 1$ ， $m \neq 0$ 为实数）中，令 $m = -(K+1)$ ， $x = -p$ 即可得到(16)式的

$$(1+x)^m = \sum_{i=0}^{\infty} \binom{m}{i} x^i \quad (21)$$

形式。因此，(16)式的结果只是二项式级数的一个特例。

参 考 文 献

- 陈维博、陈玉平 1980 昆虫种群累积发育频数的数学模拟中时滞个体的模拟处理。昆虫学报21(4):149—155.
 Berry, I. L. and S. E. Kunz 1977 Mortality of adult stable flies. *Environ. Entomol.* 6:569—74.
 De Wit, C. T. and J. Goudriaan. 1974 Simulation of ecological processes, Wageningen.
 Goudriaan, J. 1973 Dispersion in simulation models of population growth and salt movement in the soil. *Neth. J. Agric. Sci.*, 21:269—281.
 Pielou, E. C. 1969 (卢泽愚译) 数学生态学引论，科学出版社，1978。

A MATHEMATICAL SIMULATION TECHNIQUE FOR MORTALITY OF THE INSECT POPULATION

Chen Weibo

(Beijing Agricultural University)

Chen Yuping

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

Most of simulation models for the mortality of the insect population issued in references are either of whole population, or of the mortalities in days. This paper deals with a mathematical simulation technique for the mortality in insect status, based on the "Boxcar Train" model. That is a simulation method of classified dying processes with the geometric progression form.