

昆虫种群动态模拟方法的一点改进

——三化螟种群动态模拟模型的研究

张文庆 古德祥 蒲蛰龙

(中山大学昆虫学研究所, 广州, 510275)

S435.112.1

A

摘 要 以 Ruesink (1976) 的模型为基础, 根据昆虫个体一般不同步地进入下一发育阶段的状况, 当昆虫各虫态发育到完成该虫态发育所需要的最低年龄级数后, 假定各年龄级的昆虫种群均以一定的概率分布函数值进入下一个发育阶段, 同时根据有效积温向前推进。据此, 对昆虫种群动态模拟方法作了一点改进。该方法综合了已有的种群模型的优点, 因而较 Ruesink (1976) 和 Chi Hsin 等 (1985) 提出的方法更真实地反映了昆虫种群动态的变化规律。根据三化螟自然种群生命表的资料, 分析和确定逐日存活率、逐日发育率和逐日生殖率, 对三化螟种群进行逐日动态模拟和预测。同时引入环境因素对种群的控制作用, 研究不同环境条件下的种群动态。经验证, 模型基本能够反映田间三化螟的发生规律。

关键词: 三化螟, 种群动态, 模拟模型。

种群动态模拟是害虫管理中重要的基础工作, 所以这方面的研究甚多。其中很多都是以世代或虫态为单位进行模拟的, 也有一些可用于逐日动态模拟的模型。陈维博等用“闷罐车”模型模拟了恒温下的种群动态, 但未能推广到自然变温条件下使用^[1]。徐汝梅等组建了适用于变温条件下模拟的变维矩阵模型, 但没有考虑发育速率对种群动态的影响^[2]。Ruesink 提出了描述同年龄级的个体发育速率随温度变化的差分方程^[3]。这些模型都没有考虑到由于营养条件和遗传因素等引起的发育速率的差异。Chi Hsin 等提出以多列矩阵为基础的模拟模型, 能够反映昆虫种群的虫态-年龄结构, 然而没有考虑温度对发育速率的影响^[4]。本文以 Ruesink (1976) 的模型为基础, 根据昆虫个体一般不同步地进入下一发育阶段的状况, 综合考虑温度、营养条件和遗传因素等引起的发育速率的差异对种群动态的影响, 对昆虫种群动态模拟方法做了一点改进。该方法综合了已有的种群模型的优点。根据三化螟 (*Tryporyza incertulas*) 自然种群生命表的资料, 对三化螟种群进行逐日动态模拟和预测。同时引入环境因素对种群的控制作用, 研究不同环境条件下的种群动态。

1 模型算法

三化螟的一个世代可以划分为卵、1—5 龄幼虫、蛹和成虫 8 个阶段, 每个阶段又可分为若干个年龄级。在利用生命表资料进行动态模拟时, 把三化螟的死亡分为天敌致死 (包括各种捕食性和寄生性的天敌致死) 和自然死亡 (包括不利的环境、发育不良、遗传特性等因素引起的死亡) 两个因素。

影响昆虫个体发育的因子除温度外, 还有营养条件和遗传特性等^[5,6]。在同样的温度条件下, i 阶段的个体进入 $i+1$ 阶段所需要有效积温是不完全一致的, 表现为一个概率分布。通常用平均有效积温来表示昆虫的发育情况。事实上, 用有效积温 (表现为一个概率分布) 的数学

张宜达副教授等提供生命表资料, 特此致谢。

收稿日期: 1992 09 22, 修改稿收到日期: 1993 07 18。

期望值来表示更为恰当。这时,达到了某阶段有效积温的数学期望值就认为昆虫个体发育到下一阶段了。然而,实际情况要复杂一些。把有效积温转换成年龄级后,一方面用 $R_i(k)$ 表示第 k 天 i 阶段的个体的发育速率,同时又假定从完成 i 阶段发育所需的最低年龄级数 KK_i 到最高年龄级数 K_i , i 阶段的个体进入 $i+1$ 阶段的概率分布函数值为 $P_{i,j}$ ($1 \leq i \leq 8, KK_i \leq j \leq K_i$)。

由于影响昆虫个体发育的温度、营养条件和遗传特性等都得到了考虑,因此模拟模型的一般形式较 Ruesink 模型(1976)及改进形式(苏祥瑶等,1986)都复杂一些^[3,7]。这是因为当 $KK_i \leq j \leq K_i$ 时,个体的发育有所变化(图 1)。图中表示:当 $j < KK_i$ 时,某天 i 阶段 j 年龄级的昆虫个体中, G 部分向前推进 $L+1$ 个年龄级, $(1-G)$ 部分向前推进 L 个年龄级(G 和 L 的计算见下文);当 $KK_i \leq j \leq K_i$ 时,某天 i 阶段 j 年龄级的昆虫个体中, $P_{i,j}$ 部分发育进入 $i+1$ 阶段,其余的仍按上述方法向前推进。

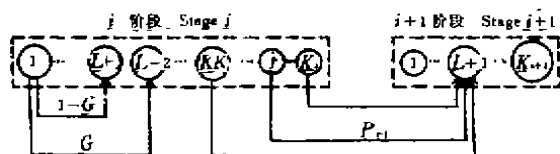


图 1 三化螟个体发育示意图(圈内数字表示年龄级)

Fig. 1 An illustrated instruction for individual development of paddy stem borer (The statistics within circular is age class)

与 Reusink 等不同的是,图中增加了 $KK_i \leq j \leq K_i$ 时的发育情况。此时,个体年龄级的推进包括两个方面,其一为根据进入下一阶段的概率分布函数值推进,其二为根据有效积温推进。因此,可构建个体年龄级的推进模型。设在第 K 天 i 阶段 j 年龄级的个体数为 $N_{i,j}(K)$, 则在第 $K+1$ 天由 $N_{i,j}(K)$ 发育而来的个体数(假设存活率为 100%)及年龄级的推进为:

$$(1) KK_i \leq j \leq K_i$$

$$N_{i+1,L_i(k)+1}(k+1) = P_{i,j} P^{i-1} N_{i,j}(k)$$

$$N_{i,j+L_i(k)+1}(k+1) = (1 - P_{i,j}) G_i(k) N_{i,j}(k)$$

$$N_{i,j+L_i(k)}(k+1) = (1 - P_{i,j}) (1 - G_i(k)) N_{i,j}(k)$$

$$(2) j < KK_i \text{ 时}$$

$$N_{i,j+L_i(k)+1}(k+1) = G_i(k) N_{i,j}(k)$$

$$N_{i,j+L_i(k)}(k+1) = (1 - G_i(k)) N_{i,j}(k) \quad (1)$$

式中, $L_i(k) = \text{int}[K_i R_i(k)]$, int 为取整符号; $R_i(k)$ 为第 k 天 i 阶段的个体的发育速率, $L_i(k)$ 为相应的个体向前推进的年龄级的整数部分, $G_i(K) = K_i R_i(k) - L_i(k)$ 为相应的小数部分, K_i 为完成 i 阶段发育所需要的最高年龄级数。把种群各阶段的存活率引入年龄级的推进模型中,即可建立三化螟种群动态模拟模型(见附录)。

2 模型参数的分析与确定

2.1 有效积温的计算

根据每天的最高和最低温度,用正弦曲线拟合温度的变化来计算有效积温是目前最常用的方法。Allen 认为每天温度变化的两个最低温度明显地不相等,因此,他提出用两段不同振幅的正弦曲线来模拟温度的变化计算积温^[8]。这里,根据每天最高温度(下午 14 点左右)和最低温度(凌晨 5 点左右)出现的时间间隔不相等用 3 段不同周期的正弦函数来拟合每天的温度变化:

$$T(k,t) =$$

$$\left\{ \begin{array}{ll} 1/2[T_2(k-1)+T_1(k)]+1/2[T_2(k-1)-T_1(k)]\sin[\pi/15(t-6.5)] & 24 < t \leq 29 \\ 1/2[T_2(k)+T_1(k)]+1/2[T_2(k)-T_1(k)]\sin[\pi/9(t-9.5)] & 5 < t \leq 14 \\ 1/2[T_2(k)+T_1(k+1)]+1/2[T_2(k)-T_1(k+1)]\sin[\pi/15(t-6.5)] & 14 < t \leq 24 \end{array} \right. \quad (2)$$

其中, $T(k, t)$ 为第 k 天 t 时刻的温度, $T_2(k)$ 和 $T_1(k)$ 分别为 k 天的最高和最低温度。用模型 (2) 对发育起点温度以上的部分积分就可得到 i 阶段第 k 天的有效积温 $CU_i(k)$ (日度):

$$CU_i(k) = \left[\int_5^{29} T(k, t) dt \right] / 24 \quad T(k, t) > DQ_i \quad (3)$$

其中 DQ_i 为 i 阶段的发育起点温度。

2.2 逐日存活率的分析与确定

根据张宣达等提供的关于三化螟各代自然种群生命表的研究资料, 整理后得到各虫态的自然存活率 SN_i 及天敌作用引起的存活率 SP_i (表 1)。各虫态总的存活率 S_i 等于 SN_i 和捕食性天敌引起的存活率 SB_i 和寄生性天敌引起的存活率 SG_i 的乘积, 即:

$$S_i = SN_i \cdot SP_i = SN_i \cdot SG_i \cdot SB_i$$

表 1 三化螟各虫态的自然存活率和天敌作用引起的存活率

Table 1 The natural survival rates and survival rates caused by natural enemies in all development stages of paddy stem borer

虫态 Developmental stages		卵 Egg	1 龄 1st larvae	2 龄 2nd larvae	3 龄 3rd larvae	4 龄 4th larvae	5 龄 5th larvae	蛹 Pupae	成虫 Adult
第一代 FG	自然存活率 SN_1, NSR, SN_1	0.9356	SN_1^F	1	0.9913	0.9913	0.9913	0.9925	1
	捕食性天敌引起的存活率 $SB, SRBNE, SB_i$	0.9936	1	0.5863	0.6270	0.6270	1	1	1
	寄生性天敌引起的存活率 $SG, SRGNE, SG_i$	0.9639	1	1	0.9772	0.9772	0.9772	1	1
第二代 SG	自然存活率 SN_2, NSR, SN_2	0.9724	SN_2^S	1	0.9931	0.9931	0.9931	0.9923	1
	捕食性天敌引起的存活率 $SB, SRBNE, SB_i$	1	1	0.8134	0.9341	0.9341	1	1	1
	寄生性天敌引起的存活率 $SG, SRGNE, SG_i$	0.9868	1	1	0.9857	0.9857	0.9857	1	1

SN_2, SN_2^S 是根据 1 龄幼虫出现的日期计算的自然存活率 (见正文)。

NSR : Natural survival rates.

$SRBNE$: Survival rates caused by predators.

$SRGNE$: Survival rates caused by parasites.

FG: The first generation. SG: The second generation.

在利用种群生命表资料时, 需要具体分析利用资料的方法。第一种情形是在某个发育阶段, 一种致死因子只对某个或几个年龄级产生影响; 第二种情形是, 一种致死因子在某个发育阶段内每时每刻的作用都是相似的。这时, 可用下式把某个发育阶段由于这类致死因子引起的存活率 SS_i 转换成每天相应的存活率 $SM_{i,j}(k)$:

$$SM_{i,j}(k) = SM_{i,j}^*(k) = SS_i^{R_i(k)} \quad (4)$$

$$R_i(k) = CU_i(k) / AD_i \quad (5)$$

式中 $SM_{i,j}^*(k)$ 为第 k 天进入下一发育阶段由某类致死因子引起的存活率 ($SB_{i,j}^*(k), SG_{i,j}^*(k)$ 类似, 不再说明), AD_i 为 i 阶段发育所需要的最高有效积温, $CU_i(k)$ 为 i 阶段第 k 天的有效积温。

对于三化螟种群, 在成虫期、卵期和蛹期, 天敌的作用在这些发育阶段内的每时刻都是相

似的,寄生性天敌对1—5龄幼虫期的作用也是如此,这些都属于上述第二种情形。而各个虫态的自然死亡因子的作用,以及捕食性天敌对1—5龄幼虫期的作用则只对其中的某个或某几个年龄级产生影响,他们属于上述第一种情形。对第一种情形,需对不同的虫态进行具体分析。例如,捕食性天敌引起的死亡都发生在幼虫进入下一发育阶段时,即 $SB_{i,j}^*(k)=SB_i, i=2,3,4,5$ 且 $KK_i \leq j \leq K_i$ 时; $SB_{i,j}^*(k)=1, i=6$ 时; $SB_{i,j}(k)=1, 2 \leq i \leq 6, 1 \leq j \leq K_i$ 时。1龄幼虫的自然死亡大部发生在第1个年龄级上,其余虫态的自然死亡都发生在个体进入下一发育阶段时,即: $SN_{2,j}(k)=1, j \neq 1$ 时; $SN_{i,j}(k)=1, i \neq 2$ 时; $SN_{2,j}^*(k)=1, SN_{i,j}^*(k)=SN_{i,j} \neq 2, KK_i \leq j \leq K_i$ 时。1龄幼虫第1年龄级的个体的自然存活率 $SN_{2,1}(k)$ 等于蚊螟入侵成功率和株内存活率的乘积,他与水稻品种和水稻生育期显著相关。根据张文庆等(1990)的结果,可用折线形式表示一龄幼虫第1年龄级每天的自然存活率⁽⁹⁾:

$$SN_{2,1}(k)=C_1+D_1k \quad K \in [t_1, t_{i+1}] \quad i=1,2,3,4 \quad (6)$$

式中 $C_1=0, t_1=0$ 为水稻插植时刻, t_2 为分蘖高峰时刻, t_3 为幼穗分化第5期的最初时刻, t_4 为齐穗时刻, t_5 为灌浆完毕时刻,且 $SN_{2,1}(t_1)=SN_{2,1}(t_5)=0$ 。参数 C_1, D_1 随水稻品种不同而改变。根据以上分析,有:

$$\begin{aligned} SP_{i,j}(k) &= SB_{i,j}(k)SG_{i,j}(k) \\ SP_{i,j}^*(k) &= SB_{i,j}^*(k)SG_{i,j}^*(k) \end{aligned} \quad (7)$$

2.3 逐日发育率的确定

用式(5)计算第 k 天 i 阶段的个体的发育速率 $R_i(k)$ 。此外,当 $KK_i \leq j \leq K_i$ 时, i 阶段的个体进入 $i+1$ 阶段的概率分布函数值为 $P_{i,j}$ 。陈苍(1988)曾对不同生育期条件下的 $P_{i,j}$ 值进行过研究。本文用模拟方法给出 $P_{i,j}$ 的值。对某些发育阶段,可用正态分布的分布函数值表示 $P_{i,j}$ 。由于营养条件不同,三化螟不同代次的 $P_{i,j}$ 值会有所不同。不过,对所有的发育阶段,均有 $P_{i,i}=1$ 。

2.4 逐日生殖力的确定

一般来说,三化螟雌成虫在羽化当天开始产卵,持续两天,第1天产卵数量占总产卵量的60%左右,第2天占40%左右。两天后的虫源即作为无效虫源,计算时不再考虑。因此,对每一代,有:

$$\begin{aligned} F_1 &= 0.6FL & F_2 &= 0.4FL \\ F_m &= 0 & m &> 2 \end{aligned} \quad (8)$$

式中 FL 为某代每雌的平均产卵量。

3 模型的实现

在模拟过程中,把三化螟的1个世代分成8个阶段,取10个日度为一个年龄级。根据林郁等(1959)的试验结果⁽¹⁰⁾,各阶段的最高、最低年龄级数可确定为表2。

利用生命表资料进行模拟时,计算机中存入各阶段的存活率(表1)、各阶段的最高、最低年龄级数(表2)和给定的 $P_{i,j}$ 值,再输入初始虫量和年龄分布以及每天的最高、最低温度。用式(3)计算三化螟各阶段每天的积温,据式(5)计算发育速率 $R(k)$,用式(4)、(6)、(7)计算每天的存活率,用式(8)计算每天的产卵量,然后根据 $R(k)$ 计算 $L(k)$ 和 $G(k)$,最后用模型(1)确定各阶段的个体每天向前推进的年龄级数。这样就能进行逐日动态模拟了。模拟程序在IBM AT (286)微机上实现。

为了检验模型的有效性,输入 1987 年的田间试验数据。模拟结果与实测结果基本上接近。说明模型有效性较好(见表 3)。

表 2 三化螟各阶段的年龄级数

Table 2 The values of age classes in 7 developmental stages of paddy stem borer

阶 段 i Stage i	1	2	3	4	5	6	7
相应虫态 Developmental stages	卵 Egg	1 龄 1st larvae	2 龄 2nd larvae	3 龄 3rd larvae	4 龄 4th larvae	5 龄 5th larvae	蛹 Pupae
最高有效积温 AD_e , MAET	102.9	101.8	114.4	104.0	130.4	147.0	99.2
最低有效积温, MIET	59.0	70.0	74.2	70.0	113.4	120.0	73.5
发育起点温度, MTD	17	13	13	13	13	16	16
最高年龄级数 K_e , MAAC	10	10	11	10	13	15	10
最低年龄级数 KK_e , MIAC	6	7	7	7	11	12	7

注:对成虫阶段,假定在两天内全部产卵完毕,而不考虑温度的影响。

MAET, MIET are the maximum and minimum effective thermal summations respectively;

MTD is the minimum temperature of development;

MAAC, MIAC are the maximum and minimum age classes respectively.

表 3 三化螟种群动态模拟结果与实测结果比较(广东四会, 1987)

Table 3 The observation values and simulation values of population dynamic of paddy stem borer (Sihui County, Guangdong Province)

移植后天数 DTS	卵 Egg		初孵幼虫 LJH		1 龄 1st lar.		2 龄 2nd lar.		3 龄 3rd lar.		4 龄 4th lar.		5 龄 5th lar.		蛹 Pupae		成虫 Adult	
	SP	O	SP	O	SP	O	SP	O	SP	O	SP	O	SP	O	SP	O	SP	O
58	585	585																
59	872	872																
60	2515	2515																
66	3194	3231	602	573														
71			112	106	457	472												
78							372	387	56	48								
86									322	340	40	48	12	0				
105															128	156	256	—

DTS: Days after transplant seedlings; LJH: Larvae of initially hatching;

SP, O: are the simulation values and observation values respectively;

—, 表示没有进行调查(No investigation).

由于环境条件的改变,生命表中的存活率也将随之改变^[11]。水稻是影响三化螟存活率的重要因素,一旦播种、移植即成为系统的不可控因子。所以,不同水稻品种引起的自然存活率的差异只能直接用生命表中的数据代入。稻田内多种天敌引起的存活率可利用张文庆等(1992)提出的功能反应-血清法计算得来。这样,就能模拟不同环境条件下三化螟的种群动态。

4 小结与讨论

文中提出的种群动态模拟方法结合昆虫个体发育的实际情况,当昆虫各虫态发育到完成该虫态发育所需要的最低年龄级数后,假定各年龄级的昆虫种群均以一定的概率分布函数值进入下一个发育阶段,同时根据有效积温向前推进。因而较 Ruesink(1976)和 Chi Hsin 等(1985)提出的方法更真实地反映了昆虫种群动态的变化规律。

在模拟过程中,给定初始虫量和年龄分布,不仅能预测每天各虫态的个体数量,还能够预

测各虫态的始见日、始盛日和高峰日,为适时防治提供依据。

模型中把蚊螟钻蛀成功率和株内存活率作为一个函数表示,概括了蚊螟存活至2龄幼虫的多少与水稻生育期明显相关的事实。文中根据生命表的资料把三化螟的死亡分成自然死亡和天敌作用致死两个因素来考虑,其优点是当掌握了更多的有关天敌的资料时,可以很方便地将各天敌的作用引入模型中。这些有利于研究不同环境条件下三化螟的种群动态。

参 考 文 献

- 1 陈维博等.昆虫种群死亡过程的数学模拟.生态学报,1981,1(2):159—167
- 2 徐汝梅等.变维矩阵模型在温室白粉虱种群动态模拟中的应用.生态学报,1981,1(2):147—158
- 3 Ruesink W G. Modeling of pest population in the alfalfa weevil. In "Modeling for Pest Management" (Tummala, R. L. et al (eds)). 1976
- 4 Chi H et al. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull. Inst. Zool. Academic Sinica*. 1985, 24(2): 225—240
- 5 郭祥光.广东三化螟的发生预测.北京:农业出版社,1959,1—151
- 6 陈荃.三化螟的统计判别预测模型.中山大学昆虫研究所硕士论文,1988
- 7 苏祥瑞等.粘虫种群动态模拟的研究.生态学报,1986,6(1):65—73
- 8 Allen J C. A modified sine wave method for calculating degree days. *Environ. Entomol.* 1976, 5: 388—396
- 9 张文庆,古德祥,周之铭.三化螟为害水稻的产量损失预测模型.生态科学,1990, (2), 66—70
- 10 林郁等.三化螟有效积温的研究.昆虫学报,1959, 9(5): 423—435
- 11 黄立瑞等.三化螟生命表的初报.昆虫知识,1982, 19(3): 3—8
- 12 张文庆,古德祥,周汉辉,黄德龙.天敌作用定量评价的一种方法.青年生态学者论丛, 1992, 2: 207—212

IMPROVEMENT IN THE METHOD FOR SIMULATING THE DYNAMICS OF INSECT POPULATION: A STUDY ON THE DYNAMIC POPULATION SIMULATION MODEL OF PADDY STEM BORER (*TRYPORYZA INCERTULAS WALKER*)

Zhang Wenqing Gu Dexiang Pu Zhelong

(Research Institute of Entomology, Zhongshan University, Guangzhou 5010275)

Some improvement has been made in the method for simulating the dynamics of insect population based on the Ruesink's model (1976), in view of the fact that insect individuals in general don't grow simultaneously from a developmental stage into next one and as the insect individuals in a developmental stage have grown up to the minimum age class necessary to finish the stage, they would grow into next developmental stage by following a probability distribution function and then would be carried forward simultaneously depending on the effective thermal summation. The improved method has taken the advantages of the available population models into its account and thus reallier reflected the dynamics of insect population than the methods given by Ruesink (1976) and Chi Hsin et al (1985). The daily dynamics of paddy stem borer (*Tryporyza incertulas* Walker) population were also simulated and predicted with this improved method, based on the data of its natural population life-table, and the analysis and determination of its daily survival, daily growth and daily fecundity. The dynamics of population under different environmental conditions were also studied by taking

into account the control effect of environmental factors on the population. It was thus demonstrated that the model could basically reflected the regularity of paddy stem borer breaking out in field.

Key Words: *Tryporyza incertulas*, population dynamics, simulation model.

附录:模型的差分方程表达式

为简便起见,列出 $L_i(K)=0$ 和 $L_i(K)=1$ 时的模型算法。 $L_i(K)>1$ 的情形可类似讨论。其中,令 i 阶段 j 年龄级的个体第 K 天留在 i 阶段且进入新年龄级的自然存活率为 $SN_{i,j}(K)$,进入 $i+1$ 阶段的自然存活率为 $SN_{i,j}^*(K)$,并且假定,仍留在原年龄级的自然存活率为 1。类似地,令 i 阶段 j 年龄级的个体第 K 天仍留在 i 阶段由天敌作用引起的存活率为 $SP_{i,j}(K)$,进入下一阶段由天敌作用引起的存活率为 $SP_{i,j}^*(K)$ 。

1. $i=1, j=1, j=2$

(1) $L_1(K)=0$

$$N_{1,1}(K+1)=N_{1,1}(K)[1-G_1(K)]SP_{1,1}(K)$$

$$+F\varphi \sum_{m=1}^{\kappa_1} N_{1,m}(K)F_mP_{1,m}SN_{1,m}^*(K)SP_{1,m}^*(K)$$

$$N_{1,2}(K+1)=N_{1,2}(K)[1-G_1(K)]SP_{1,2}(K)+N_{1,1}(K)G_1(K)SP_{1,1}(K)SN_{1,1}(K)$$

(2) $L_1(K)=1$

$$N_{1,1}(K+1)=F\varphi \sum_{m=1}^{\kappa_1} N_{1,m}SN_{1,m}^*(K)F_mP_{1,m}(K)SP_{1,m}^*(K)$$

$$N_{1,2}(K+1)=N_{1,1}(K)[1-G_1(K)]SP_{1,1}(K)SN_{1,1}(K)$$

(1)

其中 $F\varphi$ 为雌成虫占全部成虫的比例。

2. $i=2, j=1, 2$

(1) $L_1(K)=0, L_2(K)=0$

$$N_{2,1}(K+1)=N_{2,1}(K)[1-G_2(K)]SP_{2,1}(K)$$

$$+ \sum_{m=\kappa_1}^{\kappa_2} N_{1,m}(K)P_{1,m}SN_{1,m}^*(K)SP_{1,m}^*(K)$$

(2) $L_1(K)=1, L_2(K)=0$

$$N_{2,1}(K+1)=N_{2,1}(K)(1-G_2(K))SP_{2,1}(K)$$

$$+ \sum_{m=\kappa_1}^{\kappa_2} N_{1,m}(K)P_{1,m}SN_{1,m}^*(K)SP_{1,m}^*(K)$$

$$+ \sum_{m=\kappa_1-1}^{\kappa_1-1} N_{1,m}(K)(1-P_{1,m})G_1(K)SN_{1,m}^*(K)SP_{1,m}^*(K)$$

以上两种情形,均有:

$$N_{2,2}(K+1)=N_{2,2}(K)[1-G_2(K)]SP_{2,2}(K)$$

$$+N_{1,1}(K)G_2(K)SP_{2,1}(K)SN_{1,1}(K)$$

(3) $L_1(K)=0, L_2(K)=1$

$$N_{2,1}(K+1)= \sum_{m=\kappa_1}^{\kappa_2} N_{1,m}(K)P_{1,m}SN_{1,m}^*(K)SP_{1,m}^*(K)$$

(4) $L_1(K)=1, L_2(K)=1$

$$N_{2,1}(K+1)= \sum_{m=\kappa_1}^{\kappa_2} N_{1,m}(K)P_{1,m}SN_{1,m}^*(K)SP_{1,m}^*(K)$$

$$+ \sum_{m=\kappa_1-1}^{\kappa_1-1} N_{1,m}(K)(1-P_{1,m})G_1(K)SN_{1,m}^*(K)SP_{1,m}^*(K)$$

以上两种情形,均有:

$$N_{2,2}(K+1) = N_{2,1}(K)[1 - G_1(K)]SP_{1,1}(K)SN_{1,1}(K)$$

$$3. i=8, j=1, 2$$

$$(1) L_7(K) = 0$$

$$N_{8,1}(K+1) = \sum_{n=KK_7}^{K_7} N_{7,n}(K)P_{7,n}SN_{7,n}^*(K)SP_{7,n}^*(K)$$

$$(2) L_7(K) = 1$$

$$N_{8,1}(K+1) = N_{7,K_7-1}(K)(1 - P_{7,K_7-1}G_7(K)SN_{7,K_7-1}^*(K)SP_{7,K_7-1}^*(K)) \\ + \sum_{n=KK_7}^{K_7} N_{7,n}(K)P_{7,n}SN_{7,n}^*(K)SP_{7,n}^*(K)$$

$$N_{8,2}(K+1) = N_{8,1}(K)SP_{8,1}(K)SN_{8,1}(K)$$

$$4. 1 < i < 7, j=1$$

$$(1) L_{i+1}(K) = L_i(K) = 0$$

$$N_{i+1,1}(K+1) = N_{i+1,1}(K)[1 - G_{i+1}(K)]SP_{i+1,1}(K)$$

$$+ \sum_{n=KK_i}^{K_i} N_{i,n}(K)P_{i,n}SN_{i,n}^*(K)SP_{i,n}^*(K)$$

$$(2) L_{i+1}(K) = 1, L_i(K) = 0$$

$$N_{i+1,1}(K+1) = \sum_{n=KK_i}^{K_i} N_{i,n}(K)P_{i,n}SN_{i,n}^*(K)SP_{i,n}^*(K)$$

$$(3) L_{i+1}(K) = 0, L_i(K) = 1$$

$$N_{i+1,1}(K+1) = N_{i+1,1}(K)[1 - G_{i+1}(K)]SP_{i+1,1}(K)$$

$$+ \sum_{n=K_i-1}^{K_i-1} N_{i,n}(K)(1 - P_{i,n})G_i(K)SN_{i,n}^*(K)SP_{i,n}^*(K)$$

$$(4) L_{i+1}(K) = L_i(K) = 1$$

$$N_{i+1,1}(K+1) = \sum_{n=K_i-1}^{K_i-1} N_{i,n}(K)(1 - P_{i,n})G_i(K)SN_{i,n}^*(K)SP_{i,n}^*(K)$$

$$5. 2 < i < 8, j=2$$

$$(1) L_{i-1}(K) = 0, L_i(K) = 0$$

$$N_{i,2}(K+1) = N_{i,2}(K)[1 - G_i(K)]SP_{i,2}(K) \\ + N_{i,1}(K)G_i(K)SP_{i,1}(K)SN_{i,1}(K)$$

$$(2) L_{i-1}(K) = 0, L_i(K) = 1$$

$$N_{i,2}(K+1) = N_{i,1}(K)[1 - G_i(K)]SP_{i,1}(K)SN_{i,1}(K)$$

$$(3) L_{i-1}(K) = 1, L_i(K) = 0$$

$$N_{i,2}(K+1) = N_{i,1}(K)[1 - G_i(K)]SP_{i,2}(K)$$

$$+ N_{i,1}(K)G_i(K)SP_{i,1}(K)SN_{i,1}(K)$$

$$+ \sum_{n=KK_{i-1}}^{K_{i-1}-1} N_{i-1,n}(K)P_{i-1,n}SN_{i-1,n}^*(K)SP_{i-1,n}^*(K)$$

$$(4) L_{i-1}(K) = 1, L_i(K) = 1$$

$$N_{i,2}(K+1) = N_{i,1}(K)[1 - G_i(K)]SP_{i,1}(K)SN_{i,1}(K)$$

$$+ \sum_{n=KK_{i-1}}^{K_{i-1}-1} N_{i-1,n}(K)P_{i-1,n}SN_{i-1,n}^*(K)SP_{i-1,n}^*(K)$$

$$6. 1 \leq i < 8, 2 < j < KK_i$$

$$(1) L_i(K) = 0$$

$$N_{i,j}(K+1) = N_{i,j}(K)[1 - G_i(K)]SP_{i,j}(K)$$

$$+ N_{i,j-1}(K)G_i(K)SP_{i,j-1}(K)SN_{i,j-1}(K)$$

$$(2) L_i(K)=1$$

$$N_{i,j}(K+1)=SN_{i,j-1}(K)SP_{i,j-1}(K)N_{i,j-1}(K)[1-G_i(K)] \\ +SN_{i,j-2}(K)SP_{i,j-2}(K)N_{i,j-2}(K)G_i(K)$$

$$7. 1 \leq i < 8, KK_i \leq j \leq K_i$$

$$(1) L_i(K)=0, j=KK_i$$

$$N_{i,j}(K+1)=N_{i,j}(K)(1-P_{i,j})[1-G_i(K)]SP_{i,j}(K) \\ +N_{i,j-1}(K)G_i(K)SP_{i,j-1}(K)SN_{i,j-1}(K)$$

$$(2) L_i(K)=0, KK_i+1 \leq j \leq K_i$$

$$N_{i,j}(K+1)=SP_{i,j}(K)N_{i,j}(K)(1-P_{i,j})[1-G_i(K)] \\ +N_{i,j-1}(K)(1-P_{i,j-1})G_i(K)SN_{i,j-1}(K)SP_{i,j-1}(K)$$

$$(3) L_i(K)=1, j=KK_i$$

$$N_{i,j}(K+1)=N_{i,j-1}(K)[1-G_i(K)]SN_{i,j-1}(K)SP_{i,j-1}(K) \\ +N_{i,j-2}(K)G_i(K)SP_{i,j-2}(K)SN_{i,j-2}(K)$$

$$(4) L_i(K)=1, j=KK_i+1$$

$$N_{i,j}(K+1)=SP_{i,j-1}(K)N_{i,j-1}(K)(1-P_{i,j-1})[1-G_i(K)]SN_{i,j-1}(K) \\ +N_{i,j-2}(K)G_i(K)SN_{i,j-2}(K)SP_{i,j-2}(K)$$

$$(5) L_i(K)=1, KK_i+2 \leq j \leq K_i$$

$$N_{i,j}(K+1)=SP_{i,j-1}(K)N_{i,j-1}(K)(1-P_{i,j-1})[1-G_i(K)]SN_{i,j-1}(K) \\ +N_{i,j-2}(K)(1-P_{i,j-2})G_i(K)SN_{i,j-2}(K)SP_{i,j-2}(K)$$