



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

Life Table of the Tobacco Cutworm (*Spodoptera litura* (F.)) 【Research report】

斜紋夜蛾 (*Spodoptera litura* (F.)) 的生命表 【研究報告】

Sheng-Chih Ou-Yang
歐陽盛芝

*通訊作者E-mail :

Received: Accepted: 1994/03/11 Available online: 1994/06/01

Abstract

The life history data of the tobacco cutworm (*Spodoptera litura* (F.)) reared with an artificial diet were analyzed using the two-sex and traditional life tables. At 25°C condition, two sets of tests were done. The results of population parameter of tobacco cutworm calculated using traditional life table analysis were obtained. The intrinsic rate of increase (γ) of the tobacco cutworm were 0.2001 and 0.2140. The mean generation time (T) were 36.18 days and 34.86 days. The net reproduction rate (R_0) were 1394 and 1737. The finite rate of increase (λ) were 1.2215 and 1.2386. When the population parameter of tobacco cutworm was analyzed with the two-sex life table, the intrinsic rate of increase (γ) were 0.1869 and 0.1864. The mean generation time (T) were 37.36 days and 37.12 days. The net reproduction rate (R_0) were 1078 and 1011. The finite rate of increase (λ) were 1.2055 and 1.2049. The stable age-stage distribution, expectation of life and reproductive value were also calculated. The population growth of the tobacco cutworm based on traditional and two-sex life tables were simulated. Two-sex life table could consider division of stage, variability of development rate, and difference of sex of insects. The relationship between fecundity and net reproductive rate that analyzed according to the two-sex life table could be proved.

摘要

以生命表分析人工飼料飼育之斜紋夜蛾 (*Spodoptera litura* (F.)) 的生命史資料，在25°C下，經二次重複試驗結果，以修正之傳統生命表分析得知其族群介量，內在增殖率 (γ) 分別為0.2001及0.2140，平均世代時間 (T) 為36.18及34.86天，淨增殖率 (R_0) 為1,394及1,737，終極增殖率 (λ) 為1.2215及1.2386。以兩性生命表分析時的族群介量，內在增殖率 (γ) 為0.1869及0.1864，平均世代時間 (T) 為37.36及37.12天，淨增殖率 (R_0) 為1,078及1,011，終極增殖率 (λ) 為1.2055及1.2049。此外，並計算穩定年齡分布，期望壽命與繁殖值，及模擬族群生長。分析結果顯示，兩性生命表能考慮齡期的分化與個體間發育速率之變異性，更能考慮雌、雄兩性，也能夠證實繁殖率與淨增殖率之間的關係。

Key words: Tobacco cutworm, life table, population parameter.

關鍵詞: 斜紋夜蛾、生命表、族群介量。

Full Text:  [PDF\(1.1 MB\)](#)

下載其它卷期全文 Browse all articles in archive: <http://entsocjournal.yabee.com.tw>

斜紋夜蛾(*Spodoptera litura* (F.))的生命表

歐陽盛芝 臺灣省立博物館動物學組 臺北市徐州路 48 號

摘 要

以生命表分析人工飼料飼育之斜紋夜蛾(*Spodoptera litura* (F.))的生活史資料，在 25°C 下，經二次重複試驗結果，以修正之傳統生命表分析得知其族群介量，內在增殖率(r)分別為 0.2001 及 0.2140，平均世代時間(T)為 36.18 及 34.86 天，淨增殖率(R_0)為 1,394 及 1,737，終極增殖率(λ)為 1.2215 及 1.2386。以兩性生命表分析時的族群介量，內在增殖率(r)為 0.1869 及 0.1864，平均世代時間(T)為 37.36 及 37.12 天，淨增殖率(R_0)為 1,078 及 1,011，終極增殖率(λ)為 1.2055 及 1.2049。此外，並計算穩定年齡分布，期望壽命與繁殖值，及模擬族群生長。分析結果顯示，兩性生命表能考慮齡期的分化與個體間發育速率之變異性，更能考慮雌、雄兩性，也能夠證實繁殖率與淨增殖率之間的關係。

關鍵詞：斜紋夜蛾、生命表、族群介量。

Life Table of the Tobacco Cutworm (*Spodoptera litura* (F.))

Sheng-Chih Ou-Yang Zoological Section, Taiwan Museum, 48, Hsueh Road, Taipei, Taiwan, R.O.C.

ABSTRACT

The life history data of the tobacco cutworm (*Spodoptera litura* (F.)) reared with an artificial diet were analyzed using the two-sex and traditional life tables. At 25°C condition, two sets of tests were done. The results of population parameter of tobacco cutworm calculated using traditional life table analysis

were obtained. The intrinsic rate of increase (r) of the tobacco cutworm were 0.2001 and 0.2140. The mean generation time (T) were 36.18 days and 34.86 days. The net reproduction rate (R_0) were 1394 and 1737. The finite rate of increase (λ) were 1.2215 and 1.2386. When the population parameter of tobacco cutworm was analyzed with the two-sex life table, the intrinsic rate of increase (r) were 0.1869 and 0.1864. The mean generation time (T) were 37.36 days and 37.12 days. The net reproduction rate (R_0) were 1078 and 1011. The finite rate of increase (λ) were 1.2055 and 1.2049. The stable age-stage distribution, expectation of life and reproductive value were also calculated. The population growth of the tobacco cutworm based on traditional and two-sex life tables were simulated. Two-sex life table could consider division of stage, variability of development rate, and difference of sex of insects. The relationship between fecundity and net reproductive rate that analyzed according to the two-sex life table could be proved.

Key words: Tobacco cutworm, life table, population parameter.

前 言

斜紋夜蛾(*Spodoptera litura* (F.))爲本省重要的農業害蟲之一。關於其室內大量飼育方法,已有多篇報告提出,例如 Oyama and Kamano (1976)、Tang(1984)、及 Ou-Yang and Chu (1988)等。由於該蟲的天敵頗多,因此在生物防治上與微生物防治上,也有利用斜紋夜蛾爲寄主,在室內大量繁殖的例子;如 Chu and Chu (1975)以本種繁殖黃斑粗喙椿象,Chu and Hsueh (1976)將此作爲赤星瓢蟲的代用寄主材料之一。由此可知,斜紋夜蛾雖然是重要的農業害蟲,卻具備有用昆蟲的條件。爲了改進及開發防治方法,也爲了建立經濟有效的大量繁殖模式,亟需瞭解本種的基本生物特性,尤其是關於斜紋夜蛾的生命表資料及族群增長等。

生命表乃摘述一自然棲群重要統計資料的表格(Chen, 1977),爲昆蟲族群的生死流水帳或族群數量變化的收支簿(Zhao and Yuan, 1984),較能提供整體性的數據,此數

據也可進一步用於分析、設計大量飼育模式(Chi, 1989)。Xu (1987)指出生命表是了解昆蟲族群動態和進行預測預報的有力工具之一,爲我們提供了有關族群的系統化和規範化的準確資料。雖然 Chien (1948)、Bilapate *et al.* (1980)、Shih and Shyu (1983)、Chen and Hsiao (1984)等人曾發表過斜紋夜蛾的生命表,但由於各試驗飼育條件之差異,不能完全代表本研究族群之特性,故仍需重新建立。

此外,由於試驗常受時間、空間、飼料等條件之限制,以往研究生命表多只在族群中取樣一次,以此推算族群介量,爲了解族群的變異性,在本試驗中,特別重複二次。另外,關於生命表的分析方面,過去皆採用傳統生命表,自 Chi and Liu (1985)提出兩性生命表以來,顯然出現了採用何種分析方式的困擾,因此本篇嘗試同時用兩種分析方法分析試驗結果,以便了解其異同。

材料與方法

本試驗所用之蟲源乃根據 Ou-Yang and Chu(1988)的方法累代飼育。取同一日產下的卵塊，以毛筆刷下卵粒，每一粒分別放入內徑 2 cm，厚 0.1 cm，高 10 cm 的透明玻璃試管內，用石臘膜封口，共放 100 粒卵。每日觀察，待孵化後各供應一小塊人工飼料。倘若管內濕度太高而水蒸氣凝結成微小水珠時，便更換石臘膜。幼蟲發育至三齡時，改以雙層紗布封口，用橡皮筋固定，每日更新或添加飼料塊，並記錄其齡期和存活情形。俟化蛹後取出，分辨雌、雄，單隻放入底部襯墊一張折疊之衛生紙的透明小檢驗杯(5.2×6.5×7 cm)，以雙層紗布封口，繼續觀察。每天將剛羽化的雌、雄蛾配對，每一檢驗杯內放一對，且供應 10% 砂糖水，每日更新砂糖水及檢驗杯，並調查成蟲的存活率及雌蛾的產卵數。此試驗重複二次，試驗時皆維持在 25°C，75±5%RH，13L:11D (5:00 開燈，18:00 熄燈)的條件下進行。將二次所得的結果參考 Fisher (1930)、Birch (1948)及 Charlesworth (1980)的方法加以分析其傳統生命表及模擬族群增長。另參考 Chi and Liu (1985)、Chi (1988)及 Chi (1989)的多行矩陣法(Multiple column matrix)分析本種族群的年齡與齡期結構，計算其兩性生命表及模擬族群增長。

結果與討論

根據單隻飼育的結果，斜紋夜蛾的發育所需時間如表一。雖然二次試驗的結果略有差異，如幼蟲期、雄蛾壽命約差距一天，存活至成蟲者分別為 59 隻及 66 隻，雌雄比各為 33:26 及 31:35，但以 χ^2 之適合性測驗(Chi-square of goodness of fit)，在 5% 顯著水準下分析得知，兩者皆符合性比 1:1

的假說。二次試驗之基本上的趨勢不變，如雄蛾的蛹期較雌蛾長約二天，成蟲的壽命雄蛾約 21 天，雌蛾只有 14 天左右。本研究之成蟲壽命較 Shih and Shyu (1983)所得雄蛾壽命 10.17 天，雌蛾壽命 9.18 天，明顯地長，可能由於所用飼育方式及食物不同所致。在表一中，以變方分析及鄧肯氏新多變域測驗法(Duncan's new multiple range test)分析得知，在 5% 顯著水準下，雖然雌、雄之間有些差異，但二次試驗之比較結果，除雄性幼蟲期有顯著差異外，餘皆無差異存在。若與 Ou-Yang and Chu (1988)的結果比較，可知同為人工飼料飼育者，本試驗在一齡幼蟲時的發育期較長，使得幼蟲期亦較長，但前蛹期較短，蛹期又延長約 5 天，致使自孵化至羽化期間約長 6 天左右。探討此差異的成因，最主要是前者為集體飼育，本試驗則為單隻飼育。由於斜紋夜蛾雌蛾產卵時為卵塊形式，孵化之一齡幼蟲群聚嚙食寄主植物，至二、三齡口器較大較硬時才分散取食，如在一齡時即將其分散開，因單獨嚙咬食物時可能得花費較多能量，因此較不利其生長、發育，此或可解釋此結果。

另將雌蛾的日產卵數表示在圖一。雖然本試驗所得的雌蛾為同一日產下的卵所孵化者，但其羽化日期卻不太一致，若忽略羽化日期之差異而僅以雌蛾日齡為準時，所得二次試驗結果類似(圖一)，其日產卵數隨日齡增加而增加，至五日齡時達最高峰，平均各為 470 及 544 粒卵，以後便隨日齡增加而下降。由於圖一忽略了羽化日期的變異性，其曲線並非正確的族群繁殖率曲線。雌蛾一生中的平均產卵數(F)各為 3,267 粒卵及 3,260 粒卵，較 Chen and Hsiao (1984)的 1,878 粒，Shih and Shyu (1983)的 1,712 粒，多約 1,400 粒。

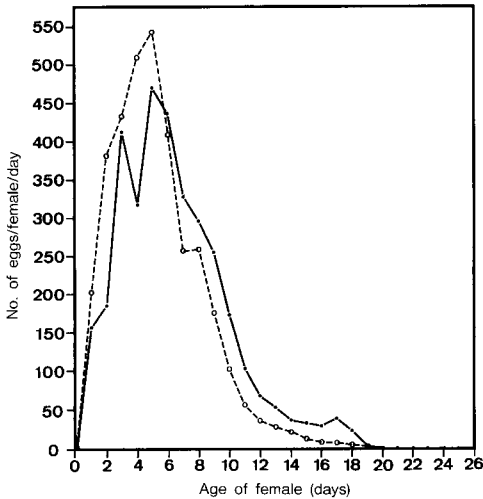
圖二為根據兩性生命表所繪出之年齡齡

表一 斜紋夜蛾的發育所需時間

Table 1. Development periods of *Spodoptera litura*¹⁾

Test ²⁾	Sex	N	Development periods (days)												
			Egg	Larval stage (instar)						Total ³⁾	Prepupa ³⁾	Pupa ³⁾	Hatching to emergence ³⁾	Adult longevity ³⁾	Egg to died ³⁾
				1st	2nd	3rd	4th	5th	6th						
A	Male	26	3.00 (0.00)	4.19 (1.30)	2.12 (0.33)	2.08 (0.27)	2.12 (0.33)	2.54 (0.51)	3.21 (0.43)	16.27b (2.09)	2.08a (0.27)	13.00a (1.13)	31.35ab (2.64)	20.96ab (7.63)	55.31ab (6.98)
	Female	33	3.00 (0.00)	4.09 (0.88)	2.03 (0.17)	2.06 (0.24)	2.12 (0.33)	2.73 (0.63)	3.82 (0.64)	16.85ab (1.60)	2.06a (0.24)	11.06c (0.66)	29.67c (2.37)	14.73d (3.25)	47.70d (3.29)
B	Male	35	3.00 (0.00)	4.57 (0.61)	2.09 (0.28)	2.11 (0.32)	2.31 (0.47)	3.03 (0.45)	3.29 (0.46)	17.40a (1.38)	2.09a (0.28)	12.83a (0.82)	32.31a (1.35)	21.74a (6.64)	57.06a (6.66)
	Female	31	3.00 (0.00)	4.26 (0.93)	2.13 (0.34)	2.29 (0.53)	2.13 (0.34)	2.94 (0.36)	3.39 (0.50)	17.13a (1.52)	2.23a (0.43)	10.94c (1.09)	30.29c (1.79)	14.61d (4.49)	47.90d (4.58)
A	Both	59	3.00 (0.00)	4.14 (1.07)	2.07 (0.25)	2.07 (0.25)	2.12 (0.33)	2.64 (0.58)	3.56 (0.62)	16.59ab (1.84)	2.07a (0.25)	11.92b (1.32)	30.41bc (2.61)	17.47cd (6.38)	51.05c (6.44)
B	Both	66	3.00 (0.00)	4.42 (0.79)	2.11 (0.31)	2.20 (0.44)	2.23 (0.42)	2.98 (0.41)	3.33 (0.48)	17.27a (1.44)	2.15a (0.36)	11.94b (1.35)	31.36ab (1.86)	18.39bc (6.73)	52.76bc (7.35)

- 1) Numbers within parentheses are standard deviations.
- 2) A and B are the first and second replication tests.
- 3) Means within a column followed by the same letter are not significantly different at $p < 0.05$, according to Duncan's new multiple range test.



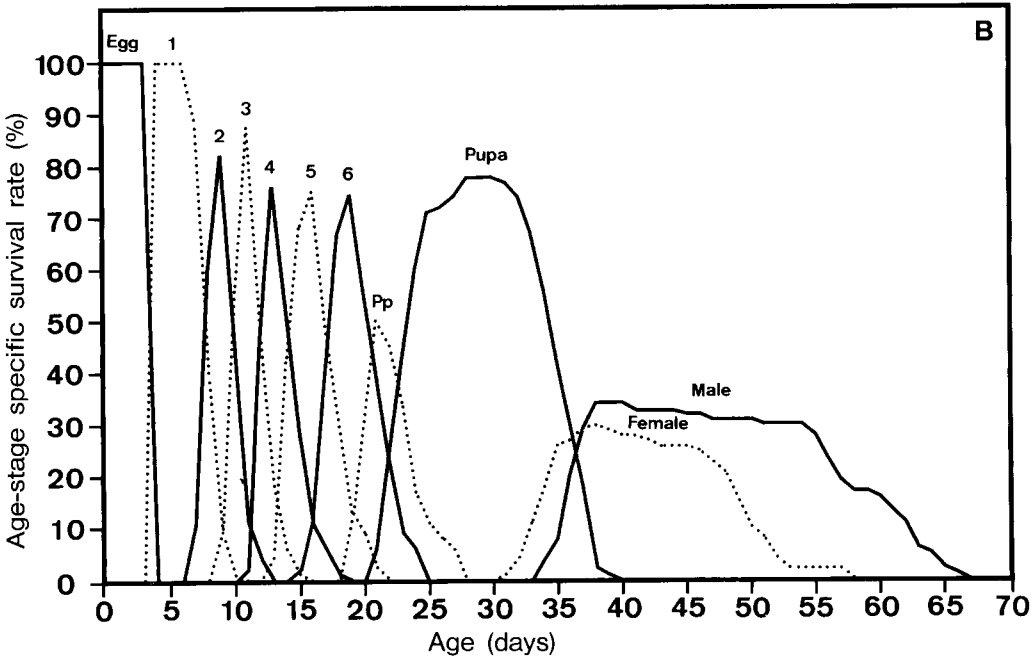
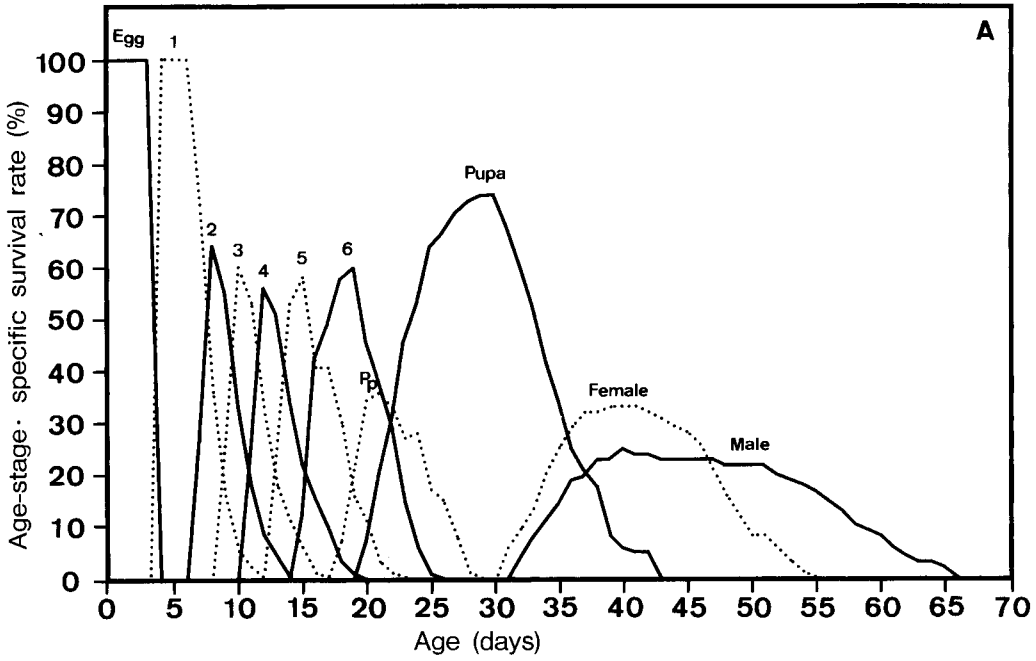
圖一 斜紋夜蛾雌蛾的日產卵量。

Fig. 1. Daily fecundity of female *Spodoptera litura* (—○—: first test. - -○- -: second test.).

期存活率曲線，如圖所示，生活史中發育期重疊的現象很明顯，甚至在同一天出現四種發育期，分別表現不同的生物特性，例如在21日齡時，二次試驗結果皆同時出現五齡幼

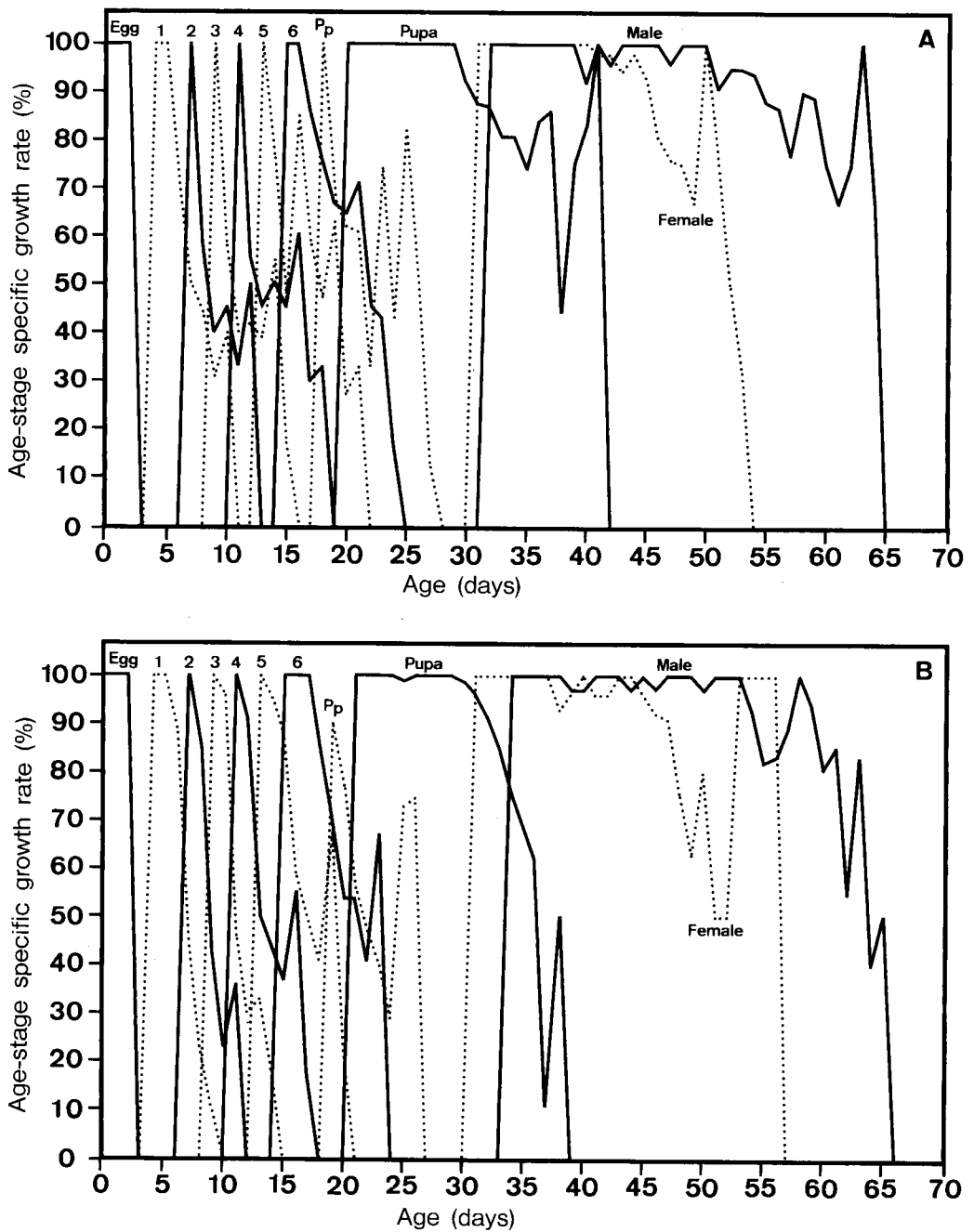
蟲、六齡幼蟲、前蛹及蛹四種狀態，其中五、六齡幼蟲期正是取食為害嚴重的階段，前蛹期和蛹期卻是不食少動的靜止階段；但在第29日齡時則僅出現蛹期，可知生活史中的每一日齡皆有齡期、齡別的变化，必須加以考慮。就如 Chi (1989)所述，由於傳統生命表只考慮各年齡的存活率，無法區分其生長與發育情形，故在此應用兩性生命表計算出生長率矩陣及發育率矩陣，將所得的數據表示在圖三及圖四。在圖三中顯示的年齡齡期生長率是指日齡 x 齡期 j 之個體生長至日齡 $x+1$ 齡期 j 的機率，例如第3日齡的卵生長至第4日齡時的生長率為零，因為此時所有的卵已孵化為一齡幼蟲。由圖中各齡期曲線重疊的現象，亦說明了斜紋夜蛾族群中生長率不一致之變異情形。

至於圖四之年齡齡期發育率乃指日齡 x 齡期 j 之個體發育至日齡 $x+1$ 齡期 $j+1$ 之機率，例如第3日齡時的發育率為 1.00，表示



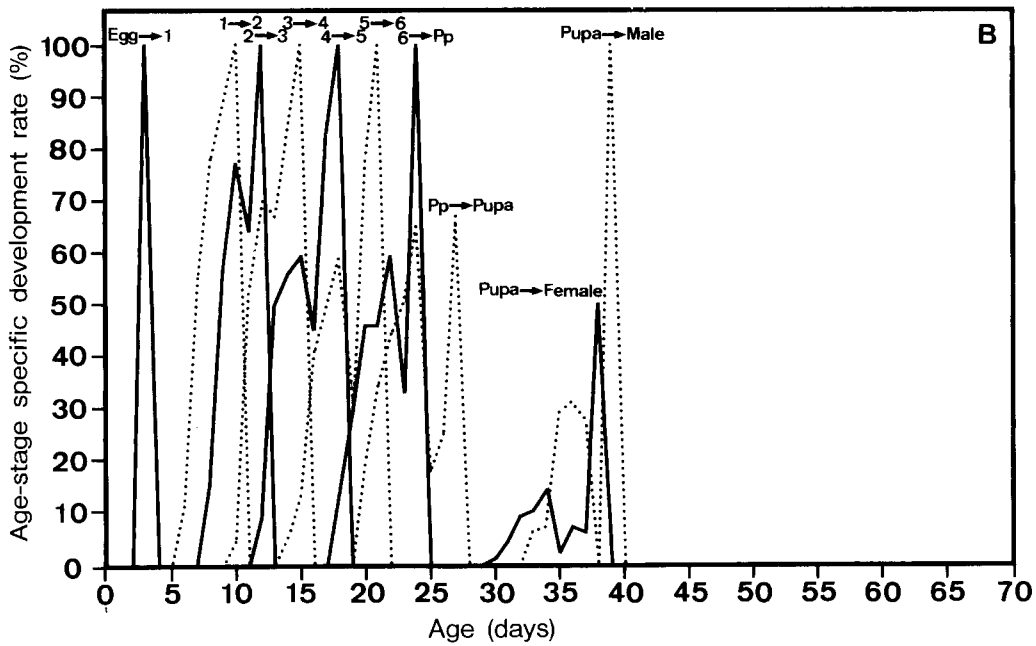
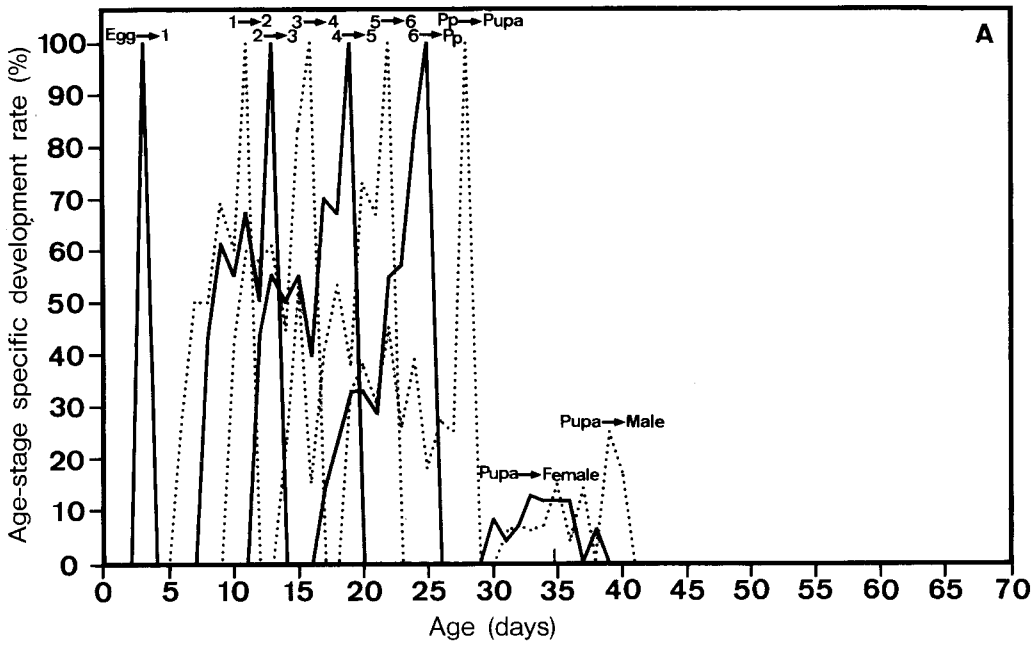
圖二 以兩性生命表分析斜紋夜蛾所得之年齡齡期存活率。

Fig. 2. Age-stage specific survival rate of *Spodoptera litura* were analyzed according to the two-sex life table (A: first test. B: second test. Numbers 1 to 6: first to sixth instars of larval stages. Pp: Prepupal stage.).



圖三 以兩性生命表分析所得之斜紋夜蛾年齡齡期生長率。

Fig. 3. Age-stage specific growth rate of *Spodoptera litura* were analyzed according to the two-sex life table (A: first test. B: second test. Numbers 1 to 6: first to sixth instars of larval stages. Pp: Prepupal stage.).



圖四 以兩性生命表分析所得之斜紋夜蛾年齡齡期發育率。

Fig. 4. Age-stage specific development rate of *Spodoptera litura* were analyzed according to the two-sex life table (A: first test. B: second test. Numbers 1 to 6: first to sixth instars of larval stages. Pp: Prepupal stage.).

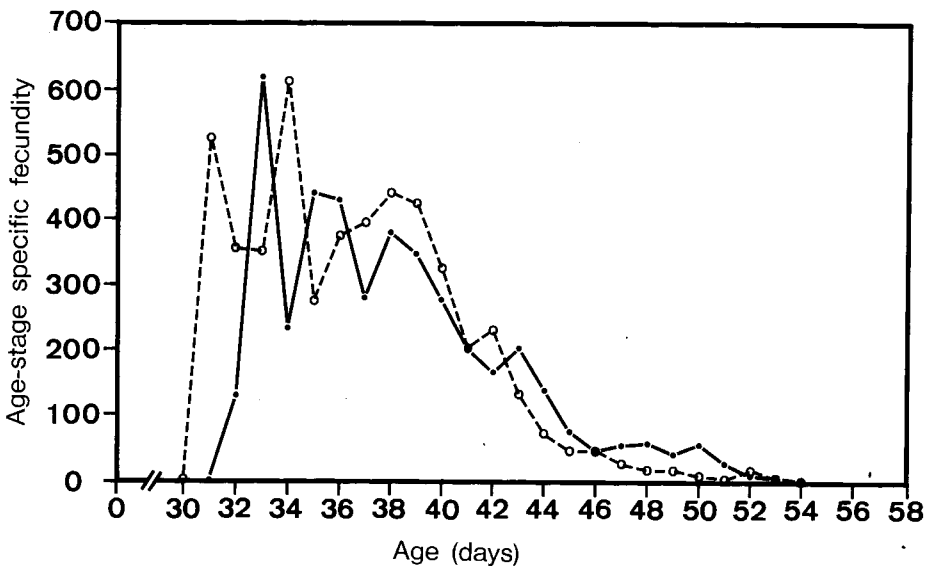
第3日齡的卵會全部發育為幼蟲；第4日齡時因所有一齡幼蟲仍停留在同一齡期，並未發育成二齡幼蟲，所以發育率為零。由圖四可看出自第6日齡開始便出現齡期的變化，例如第20日齡時，大部分的五齡幼蟲發育成六齡幼蟲，另一部分則由六齡幼蟲發育為前蛹，以及由前蛹發育成蛹，雖然二次試驗顯示的數據不完全相同，但趨勢相似。並且由圖三、圖四亦可看出雌蛾的生長發育較雄蛾快。根據上述二圖的數據，可計算得到年齡齡期存活率，此與由原始數據描繪而成的圖二是完全一致的。

另外，根據這些資料可計算出日齡 x 齡期 j 之雌性個體所產生的子代數目，即年齡齡期繁殖率（圖五）。由於只有雌蛾會產卵，因此其他發育期之繁殖率皆為零。雖然第一次試驗時的產卵高峰約在第33日齡，第二次試驗則在第34日齡，而且第二次試驗在第31日齡出現產卵次高峰時，第一次試驗的雌蛾

尚未開始產卵，二次試驗之結果仍有差異，但是產卵趨勢大致相似，至第54日齡皆停止產卵，產卵期約有24天。與圖一比較，其產卵數的變化較大，此乃因兩性生命表考慮當時族群中不同羽化日齡雌蛾之產卵量的結果，因而圖五為族群實際之繁殖率曲線，而圖一則是以人為方式將不同日期羽化的同一日齡雌蛾產卵數合併計算之結果。

Birch (1948) 所用的傳統生命表是在假設雌雄性比為 1:1 的前提下，只考慮雌性族群所計算的結果。雖然 Tang and Chi (1991) 提出一般報告中常假設族群的性比為 1:1，此與實際狀況不符，故只採用雌性個體的算法是錯誤之說法。但在本研究中，本族群性比經 χ^2 檢驗符合 1:1 的假說，因此亦同時採用傳統生命表，以便瞭解相同之試驗用不同分析方法所得結果之異同。

根據 Birch (1948) 所述，齡別存活率 (L_x) 是指雌性個體在 x 日齡時的存活率，齡別繁



圖五 以兩性生命表分析所得之斜紋夜蛾年齡齡期繁殖率。

Fig. 5. Age-stage specific fecundity of *Spodoptera litura* were analyzed according to the two-sex life table (—: first test. - - : second test.).

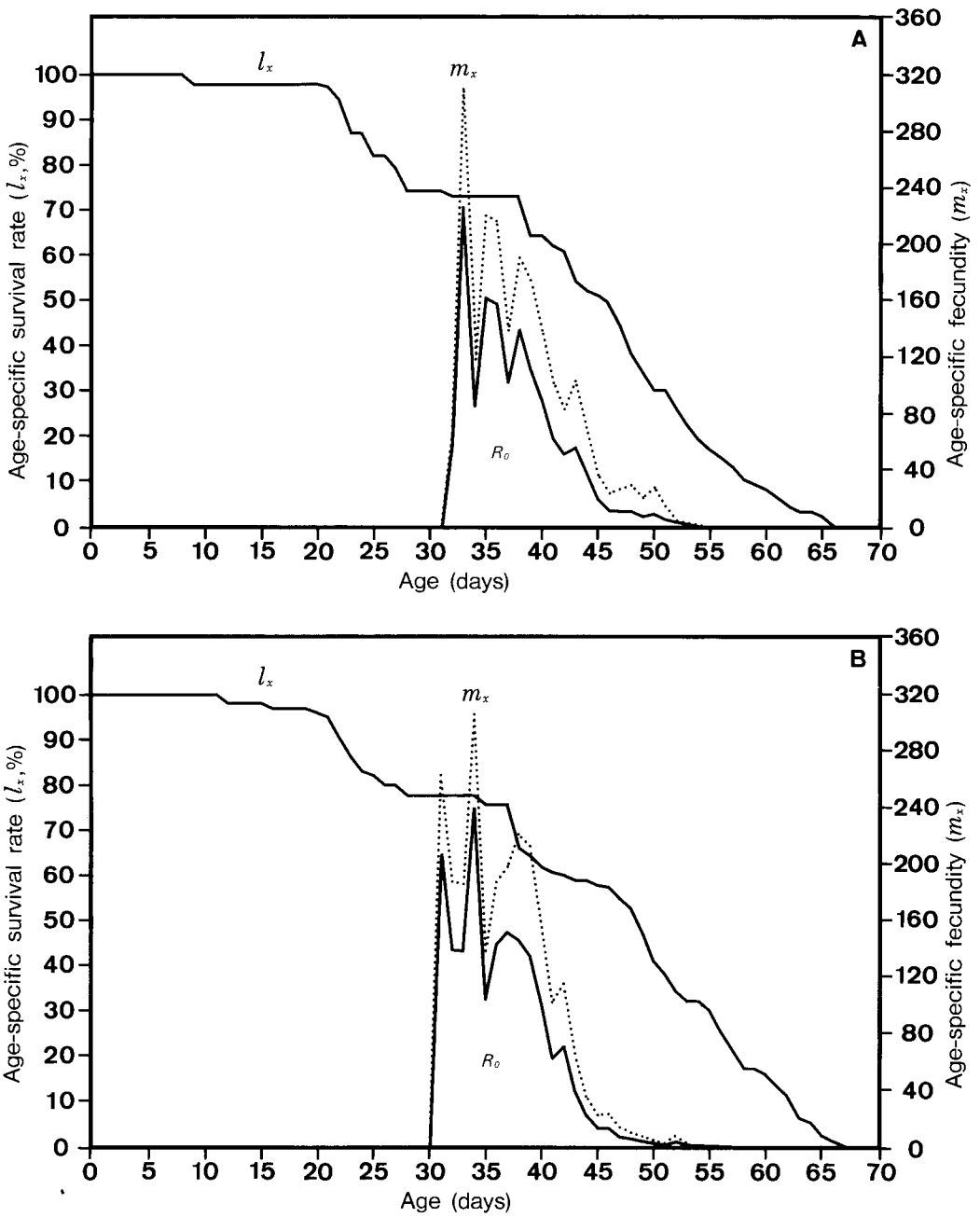
殖率(m_x)是指雌性個體在 x 日齡時於單位時間內所產的平均雌性子代數。實際上，由於其假設族群的性比為 1:1，因此雌性個體的齡別存活率與族群的齡別存活率相等；並且齡別繁殖率是由雌蟲在相同年齡時段內所建立，即雌蟲在日齡 x 至 $x+1$ 期間所產下的卵數，因為其中一半會發育成雄性，故必須將卵數除以 2 才能得到 m_x 。在本研究中，由於斜紋夜蛾二次試驗的雌雄比各為 33:26 及 31:35，雖經 χ^2 測驗符合性比 1:1 的假說，但在數學上並非真正等於 1:1，如果齡別存活率只估算雌蟲，必然會產生某些偏差，例如：(一)成蟲期之前以全部族群(含雌、雄)的存活率為準，成蟲羽化之後將雄蟲當做死亡全數扣除，如此將使齡別存活率在成蟲期突然降低一半左右，使生命表失去平衡，而且就生物學意義而言，雄蛾並未真正死亡，一旦扣除則將使生命表喪失真實性。(二)成蟲期以前仍以族群的存活率為準，成蟲羽化之後依最後所得的性比計算出雌性在族群中所佔的比例(例如 33/59)，以此一比例計算雌蛾之齡別存活率，但成蟲期之前便已死亡的個體是否也是呈現相同的比例呢？如果雌、雄蟲之死亡數比例不等於存活數比例，將使齡別存活率分為不同基準的兩階段，亦無法代表雌性存活率。這些問題 Chi (1988) 都已指出。由於 Birch (1948) 是以雌性存活率來估算族群的存活率，在本試驗中既然無法確知發育期間死亡者的性別，又無法將雄性和死亡者扣除，因此直接以族群中實際存活的雌雄個體總數計算傳統生命表的 l_x ，故與傳統生命表並不完全相同，實際上較接近兩性生命表的概念。

此外，斜紋夜蛾的雌蛾並非於同一日期羽化，二次試驗的羽化期由第 31 日齡至第 39 日齡，共 8 天期間陸續羽化；換句話說，此段期間同時存在成蟲期及蛹期，因此如依

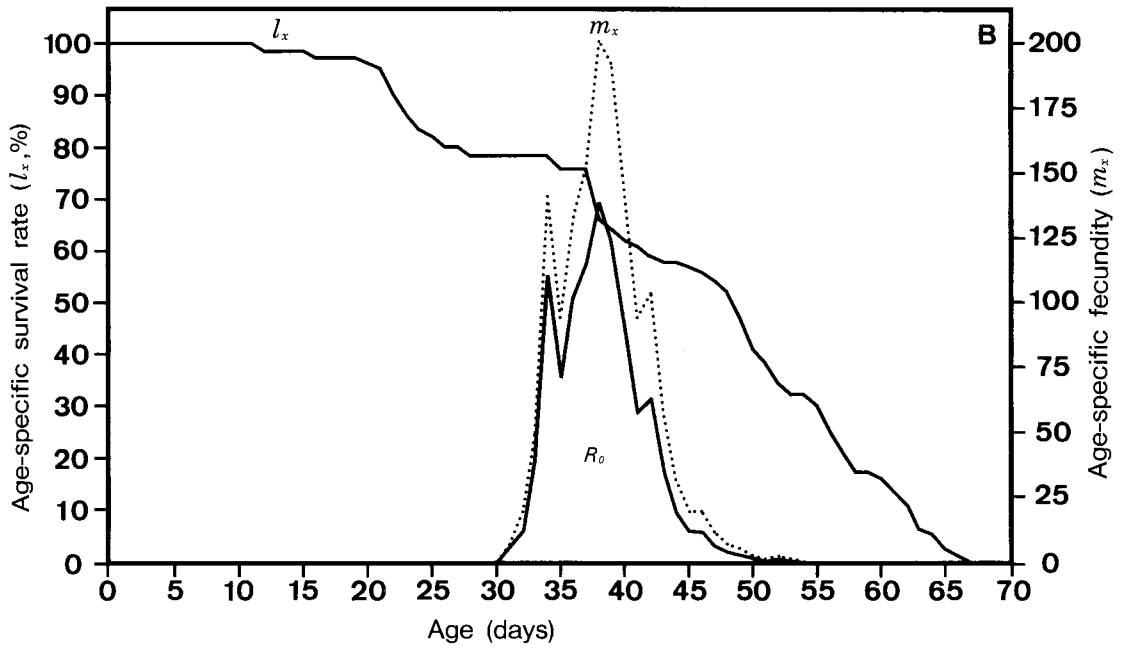
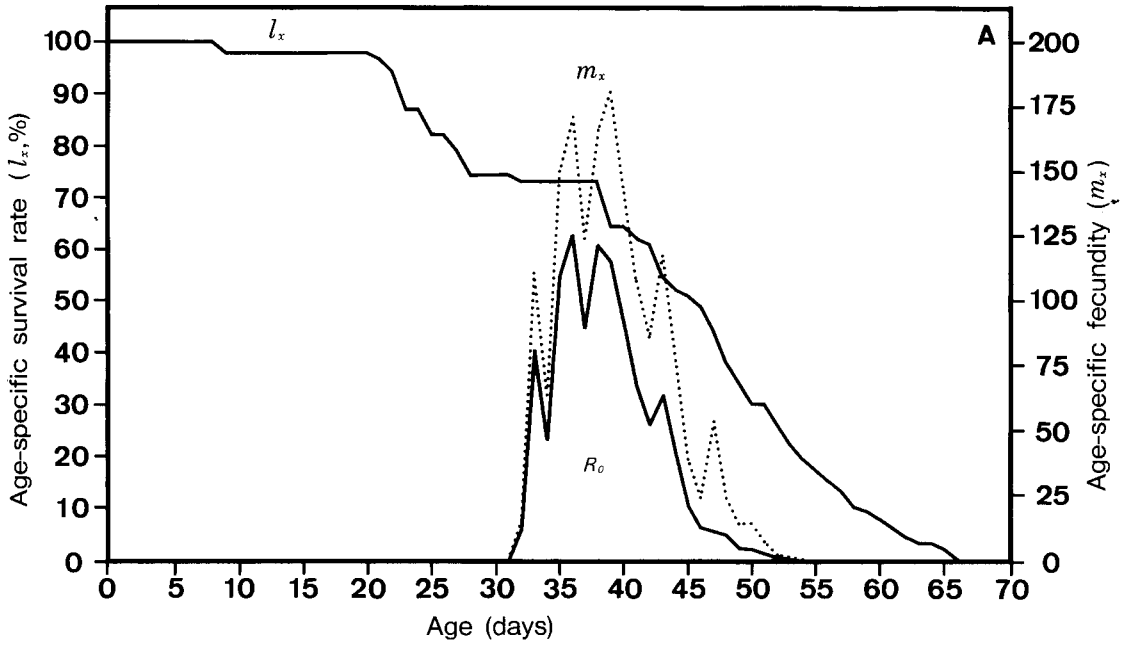
Birch (1948) 的方式計算齡別繁殖率，將不同日期羽化的同一日齡雌蛾產卵數合併計算(圖一)，所得之 m_x 即失去真實性，故本文中改以實際每日不同羽化日齡雌蛾的產卵量計算傳統生命表的 m_x 。總之，Birch (1948) 的試驗中所用之蟲種可能具備性比等於 1:1 及族群中雌性個體皆於同一天或相同年齡時段羽化的特性，但在本試驗中斜紋夜蛾並非如此，故稍加修正齡別存活率及齡別繁殖率的計算方式。

圖六即為以修正之傳統生命表計算的齡別存活率(l_x)與繁殖力(m_x)，圖七則為以兩性生命表計算的，前者的 l_x 乃直接由原始數據描繪而成，後者為根據年齡齡期存活率(s_{xj})，利用 $l_x = \sum s_{xj}$ 之公式求得，因此圖六與圖七之 l_x 曲線完全相同，在生活史的初期死亡率極低，以後隨日齡增加而存活率降低，且由第 21 日齡至第 28 日齡期間，及第 37 日齡以後的存活率急遽下降。

圖六中的齡別繁殖率 $m_x = f_{xj} / 2$ ，是根據雌蛾每日的產卵量，相當於利用兩性生命表(圖五)的年齡齡期繁殖率(f_{xj})計算而來；圖七則考慮存活率與各年齡組實際性比率的影響，其齡別繁殖率 $m_x = (\sum s_{xj} f_{xj}) / \sum s_{xj}$ 。換言之，傳統生命表假設性比為 1:1，雌蛾每天的存活率皆為 50%，所以產卵量的 50% 即為齡別繁殖率。實際上，雌蛾每天的存活率皆有起伏變化，例如第 32 日齡時，雌蛾在族群中的年齡齡期存活率只有 9%，第 33 日齡則為 13% (圖二A)，由於傳統生命表未能考慮此點，因此用 $m_x = f_{xj} / 2$ 所計算而得之傳統生命表的齡別繁殖率與兩性生命表的數據不同，而使 m_x 圖形在圖六及圖七中也有差異，例如圖六A 中 m_x 的最高峰出現在第 33 日齡，以後則隨日齡增加而逐漸下降，但在圖七A 卻以第 39 日齡為最高峰，第 33 日齡反而降為第 4 高峰。即使如此，在兩圖中皆顯



圖六 以傳統生命表分析所得之斜紋夜蛾齡別存活率(l_x)與繁殖率(m_x)(淨增殖率 $R_0 = \sum l_x m_x$)。
 Fig. 6. Age-specific survival rate (l_x), fecundity rate (m_x), and the net reproductive rate (R_0) of *Spodoptera litura* were analyzed according to the traditional life table (A: first test. B: second test.).



圖七 以兩性生命表分析所得之斜紋夜蛾齡別存活率(l_x)與繁殖率(m_x)(淨增殖率 $R_0 = \sum l_x m_x$)。

Fig. 7. Age-specific survival rate (l_x), fecundity rate (m_x), and the net reproductive rate (R_0) of *Spodoptera litura* were analyzed according to the two-sex life table (A: first test. B: second test.).

示當 $m_x > 0$ 時，存活率在 70% 以上的成蟲期即可產卵，可延續 20 天左右，為繁殖力相當高的種類。

此外，淨增殖率 $R_0 = \sum l_x m_x$ ，淨增殖值 $V_x = l_x m_x$ ，換句話說，淨增殖率相當於淨增殖值的總和(圖六，圖七)，而且 V_x 曲線與 m_x 曲線大致類似。

另將上述結果計算出斜紋夜蛾的族群介量，如內在增殖率(r)，淨增殖率(R_0)，平均世代時間(T)與終極增殖率(λ)，列於表二。由此可知，以傳統生命表方式(即 Birch, 1948)計算所得之 r 較以兩性生命表方式高約 0.02，且除了平均世代較短外，其餘介量皆較大；另一方面，以傳統方式計算的二次重複數據，差距較大，且其繁殖力與淨增殖率之關係無法解釋。而兩性生命表的估算較穩定，且繁殖力(F)與淨增殖率(R_0)間亦存在 Chi (1988) 所述 $F = (N / N_T) R_0$ 的關係。然而，由於本文中修正部分傳統生命表的計算方式，並採用部分兩性生命表的概念，因此用傳統生命表計算的結果與用兩性生命表計算所得頗為接近。

Andrewartha and Birch (1970) 認為內在增殖率的含義應為：在食物、空間和同種其他動物的數量處於最優，實驗中完全排除了其他物種時，在任一特定的溫度、濕度、

食物的質量等之組合下，所獲得的最大增長率。在本試驗為處於 25°C, 75 ± 5% RH, 13L:11D 之特定條件下重複二次，以傳統生命表所得到的內在增殖率是 0.2001 及 0.2140，與 Shih and Shyu (1983) 在相同溫度，60 ± 10% RH，白蘆筍飼育所得之 0.2022 近似，卻較 Chen and Hsiao (1984) 在相同溫度條件，以芋葉飼養所得的 0.2203 略小。將本試驗之數據以兩性生命表分析，得到的內在增殖率為 0.1869 及 0.1864。因此在本試驗中，斜紋夜蛾族群為正在增長之族群。至於如何使內在增殖率增加呢？Price (1975) 曾加以討論，提出一生中產卵一次者 (Semelparity) 的產卵量必須多於一生中產卵數次者 (Iteroparity) 數倍，方能維持相同的族群生長率，因此推定在能多次交尾及多次產卵的斜紋夜蛾，增加產卵次數或增加每次產卵的產卵量，應可增加其內在增殖率。而且 Price (1975) 尚根據一些報告指出增加族群中雌性比、降低第一次產卵的年齡、及降低產卵高峰期的年齡等方式，也會使內在增殖率增加。然而 Xu (1987) 認為是降低第一次產卵的年齡、增加每次產卵的產卵量、及增加產卵次數等三個因素，尤以改變第一次產卵的年齡影響最大。Sun (1987) 則稱內在增殖率隨環境條件

表二 斜紋夜蛾的族群介量

Table 2. Population parameters of *Spodoptera litura* calculated using two-sex and traditional (age-specific) life tables¹⁾

Parameter	Two-sex life table		Traditional life table	
	A	B	A	B
Intrinsic rate of increase (r , day ⁻¹)	0.1869	0.1864	0.2001	0.2140
Net reproduction rate (R_0)	1,078	1,011	1,394	1,737
Mean generation time (T , day)	37.36	37.12	36.18	34.86
Finite rate of increase (λ , day ⁻¹)	1.2055	1.2049	1.2215	1.2386

1) A and B are the first and second replication tests.

的變化而改變。因此當環境條件更有利時，族群增長更快。

此外，Birch (1948)認為二個連續世代間雌蛾總出生數之比率最能表示出族群的淨增殖率(R_0)。Pianka (1988)將淨增殖率定義為一新生個體在其一生中所產的平均子代數，又稱為族群的更換率(Replacement rate of the population)。由表二可知，以兩性生命表分析二次重複試驗所得之結果各為 1,078 及 1,011，即經一世代後族群增加一千倍，由此亦可知本族群為正在增長的族群。以傳統生命表分析得到的淨增殖率各為 1,394 及 1,737，顯然較高於兩性生命表計算之結果，究其原因，乃因計算齡別繁殖率(m_x)時的差異所導致。至於在 25°C 時，利用傳統生命表計算，Shih and Shyu (1983)的淨增殖率為 631.998，Chen and Hsiao (1984)的淨增殖率為 262.62~405.91，明顯地較本試驗者小，而且所求得之淨增殖率與繁殖力間都無明確的關係。

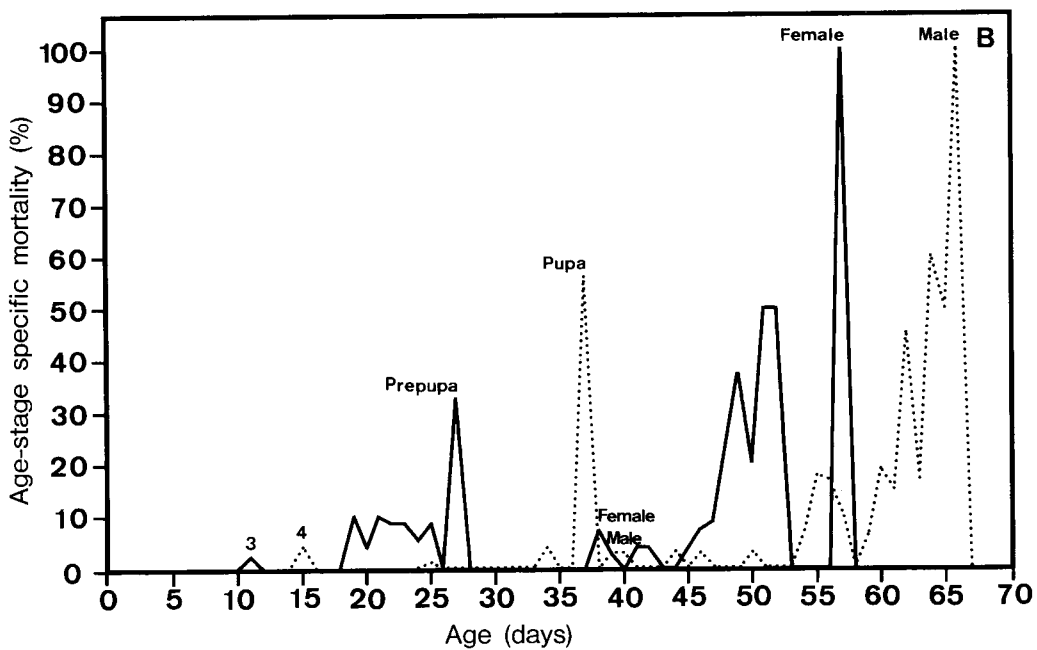
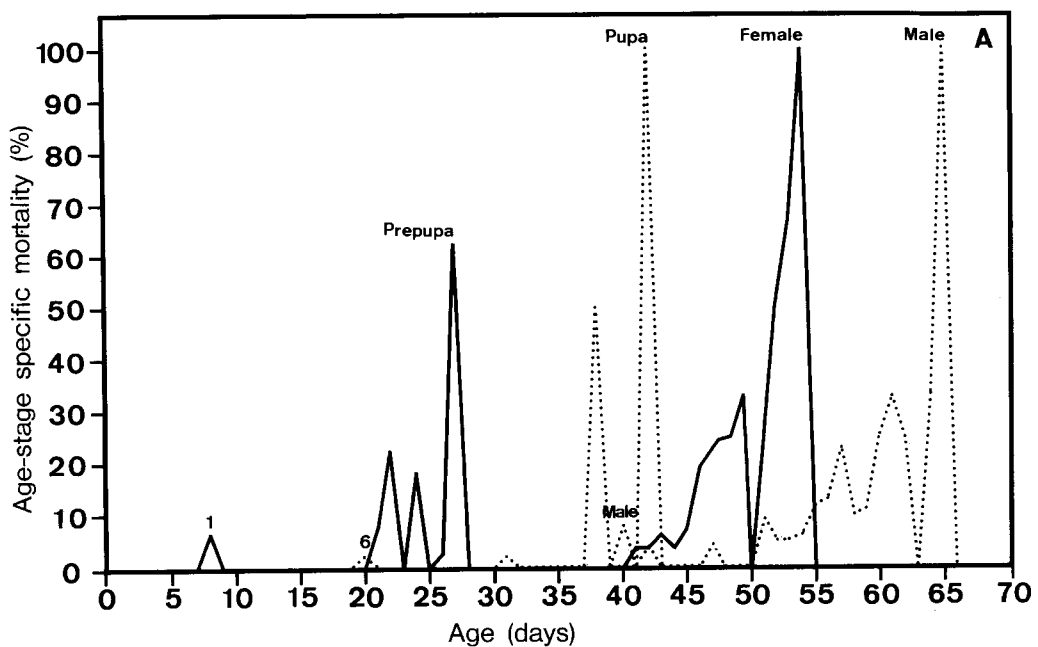
平均世代時間以兩性生命表所求得的為 37.36 及 37.12 天，表示族群約 37 天便可增加 R_0 倍；以傳統生命表分析得到者為 36.18 及 34.86 天，較以兩性生命表計算的各短約 1 天及 2 天。在傳統生命表的報告中，Shih and Shyu (1983)的平均世代時間為 26.95 天，Chen and Hsiao (1984)則為 28.86~37.95 天，可知其內在增殖率雖與本試驗近似，但淨增殖率及平均世代時間卻差異頗大，此種差異也可能由於傳統生命表與兩性生命表的差異所致。此外，就如 Birch (1948)所述，即使兩或多個族群可能具有相同的淨增殖率，但其內在增殖率可能因世代時間的長短不同而異。

終極增殖率(λ)與內在增殖率(r)都只有在時間趨近無限大，且族群達到穩定年齡分布時始存在， λ 代表每一單位時間的每一個體增加

率，若在無年齡結構的族群時，便等於淨增殖率(Pianka, 1988)；本試驗為有一定的年齡結構之族群，以兩性生命表分析時，其值各為 1.2055 及 1.2049，以傳統生命表分析時，則為 1.2215 及 1.2386。

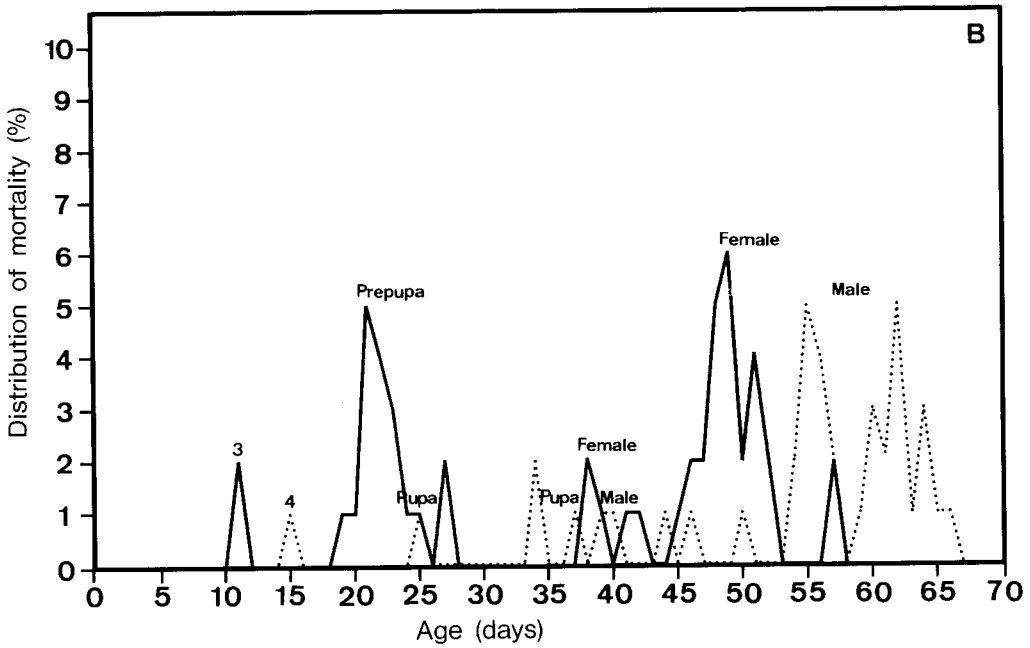
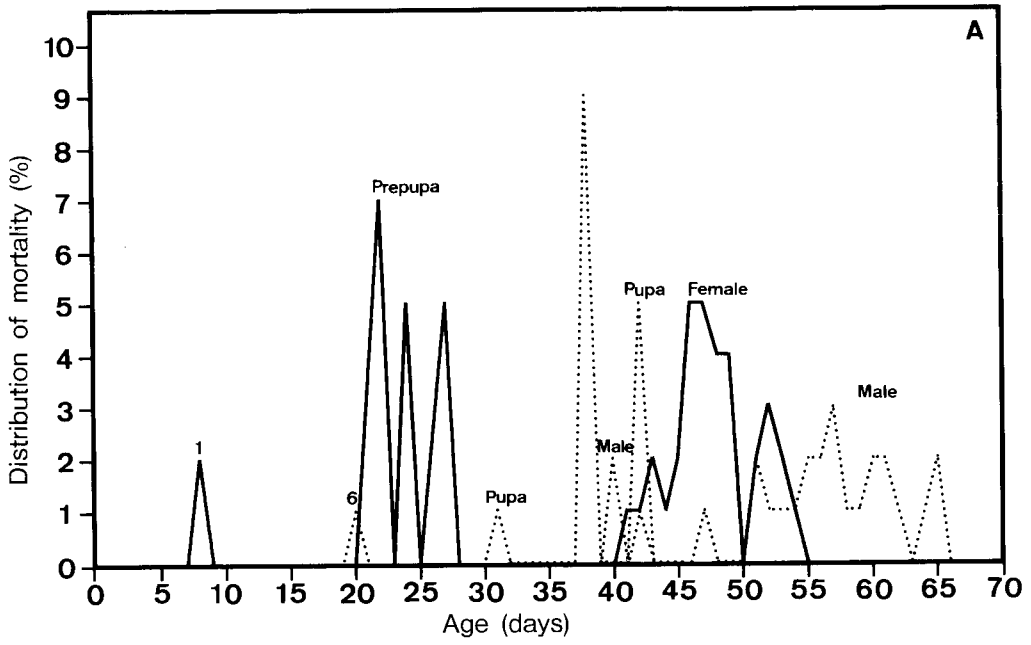
另將年齡齡期組之死亡率，即日齡 x 齡期 j 之個體在一日齡間隔後的死亡機率，表示在圖八，由此清楚地看出幼蟲期的死亡率極低，前蛹期及蛹期陸續增加死亡率，成蟲期亦不斷有成蟲死亡。從此可算出其死亡率分布矩陣，以呈現新生個體在日齡 x 齡期 j 死亡的機率，再將此數據描繪成圖九。雖然各齡期的死亡率分布隨日齡而變動，但若考慮整個齡期之總分布，其中圖九A 顯示一齡幼蟲的死亡率約佔全部族群的 2%，六齡幼蟲者約佔 1%，前蛹期約佔 23%，蛹期約佔 15%，雌蛾約佔 33%，雄蛾約佔 26%；至於圖九B 則以三齡約佔 2%，四齡約佔 1%，前蛹期約佔 18%，蛹期約佔 13%，雌蛾約佔 31%，雄蛾約佔 35%，即二重複間雖有差距，但大部分皆能存活至成蟲後才死亡，然後是前蛹期的死亡率次高，再次為蛹期。換句話說，為害大的幼蟲期死亡率低；成蟲在羽化初期死亡率也低，後期死亡率才高，已足以產卵繁殖。傳統生命表由於未能考慮齡期分化，因此無法計算各日齡時不同齡期的死亡率。

傳統生命表之穩定年齡分布如圖十所示。由此可知二次試驗的結果類似，皆以 1 日齡為最高峰，以後隨日齡增加而分布比例下降。因為傳統生命表並未考慮齡期，故僅知其在生長初期佔族群比例較高，後期比例較低。若以兩性生命表分析穩定年齡齡期分布如圖十一，此時得知，二重複之結果相近，即卵期約佔全部族群的 43%，一齡幼蟲期約佔 31%，二齡約佔 8%，三齡約佔 6%，四齡約佔 4%，五齡約佔 3%，六齡約佔 2%，前蛹期及蛹期各約佔 1%，雌、雄蛾之成蟲期合計約佔 0.1%。



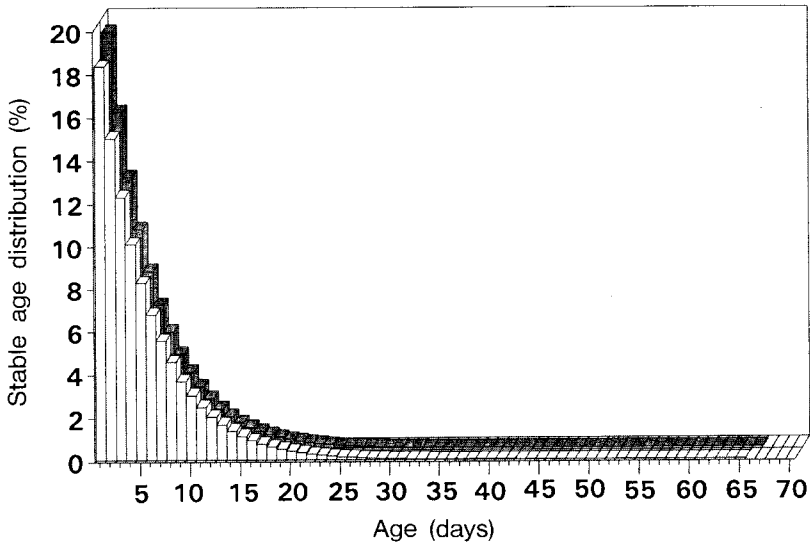
圖八 以兩性生命表分析所得之斜紋夜蛾年齡期死亡率。

Fig. 8. Age-stage specific mortality of *Spodoptera litura* were analyzed according to the two-sex life table (A: first test. B: second test. Numbers 1 to 6: first to sixth instars of larval stages.).



圖九 以兩性生命表分析所得之斜紋夜蛾死亡率分布。

Fig. 9. Distribution of mortality of *Spodoptera litura* were analyzed according to the two-sex life table (A: first test. B: second test. Numbers 1 to 6: first to sixth instars of larval stages.).



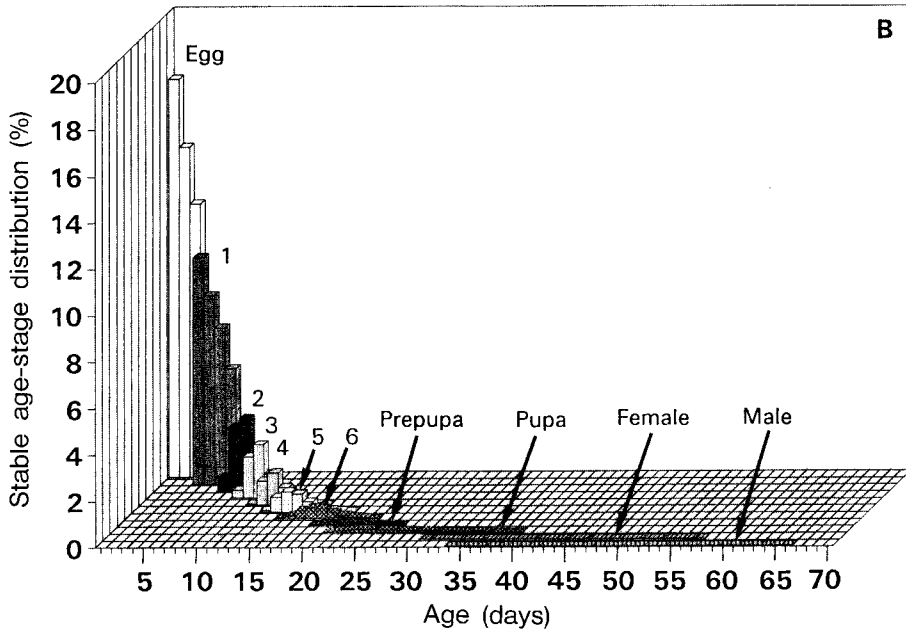
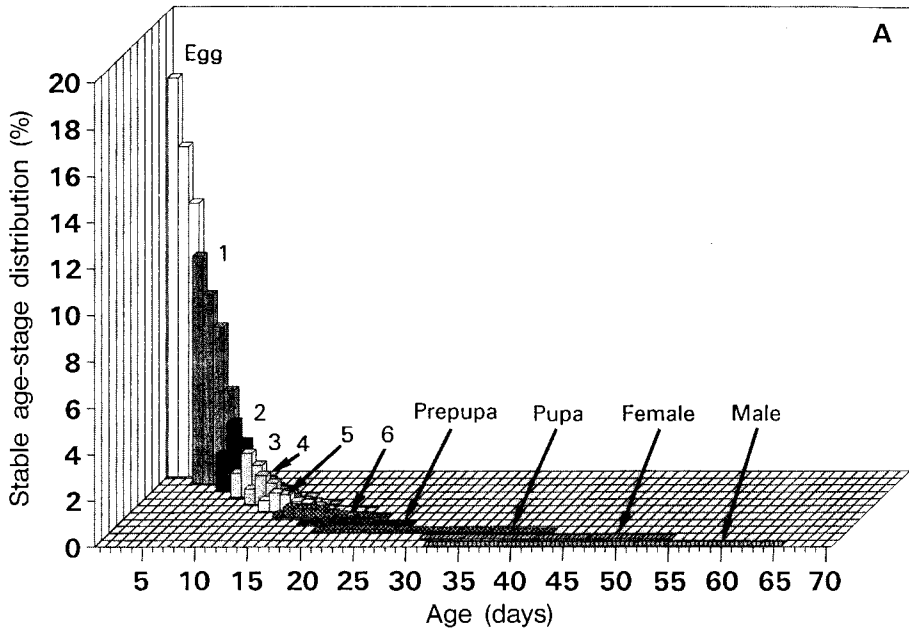
圖十 以傳統生命表分析所得之斜紋夜蛾穩定年齡分布。

Fig. 10. Stable age distribution of *Spodoptera litura* were analyzed according to the traditional life table (□: first test. ■: second test.).

另根據 Fisher (1930)，將傳統生命表的齡別存活率、繁殖率與內在增殖率進一步計算出齡別期望壽命(E_x)如圖十二。由此可知，二次試驗皆顯示日齡愈小者期望壽命愈大。此外，Fisher (1930)將齡別存活率及齡別繁殖率重新安排，計算齡別繁殖值(Reproductive value, R_x)以求得某一年齡之雌蟲對繁殖下一代之貢獻；藉此 R_x 值可評估各年齡之產卵量對下一世代族群數量之影響。由圖十三可知，二次試驗之 R_x 在本種分別為第 33 及第 31 日齡時達到最高峰，此恰屬具繁殖能力的成蟲期。由於 Goodman (1982)曾指出族群對外遷移時，必由高 R_x 之個體為之，因為一旦發現適宜的環境，具有高 R_x 者最易形成新的族群，而於新環境中立足，故年輕的個體較年老者易有遷移的行為。斜紋夜蛾已證實具有遷移能力，但其遷移行為與 R_x 之間的關聯性，仍待進一步研究。至於以兩性生命表分析之年齡齡期期望壽命及繁殖值，由於目前未見到正式

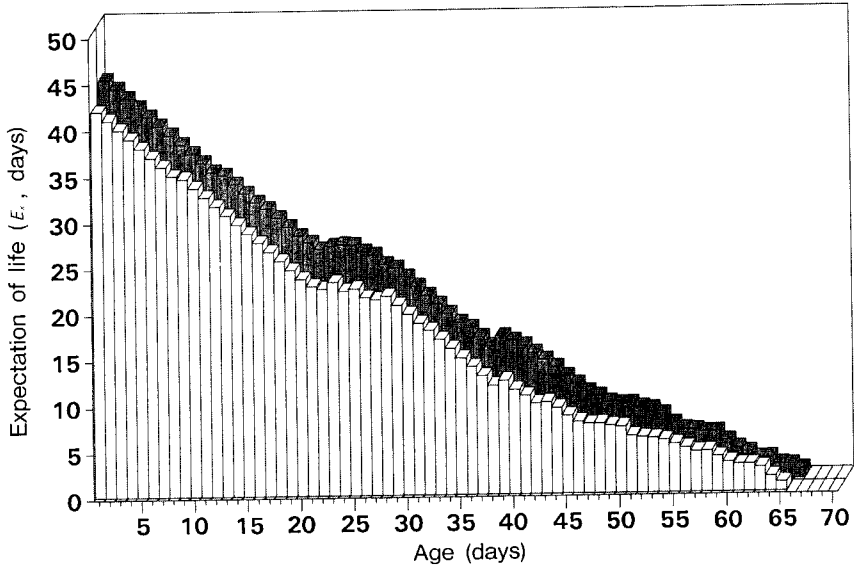
發表之計算方法，故在此未分析。

在理想狀態下，如果族群不受限制的增長，而且是無年齡結構族群之生長，可用 $N_t = N_0 e^{rt}$ 公式來模擬；具年齡結構的族群達到穩定年齡分布之後，亦呈指數型生長，也可以用 $N_t = N_0 e^{rt}$ 模擬族群總數的變化。雖然於自然界是不太可能無限制增長，但在人工飼育條件下卻可能實現，因此根據上述生命表之數據，可再進一步計算。以傳統生命表分析所得的內在增殖率(r)代入公式模擬結果如圖十四，可知傳統生命表僅能看到族群的總數，而且呈指數生長，族群數量經對數轉換後為一直線，唯第一次試驗較第二次者增長稍慢。若以第一次試驗估算 100 粒卵經一平均世代(36.2 天)生長發育的個體，可能產生約 139,000 隻個體，數量相當龐大。由於圖十四所得的僅為族群總數，並不能瞭解其各階段的齡期組成及生長發育情形。若以兩性生命表來模擬，則可知各年齡齡期組成，且世代重疊、生長、發育



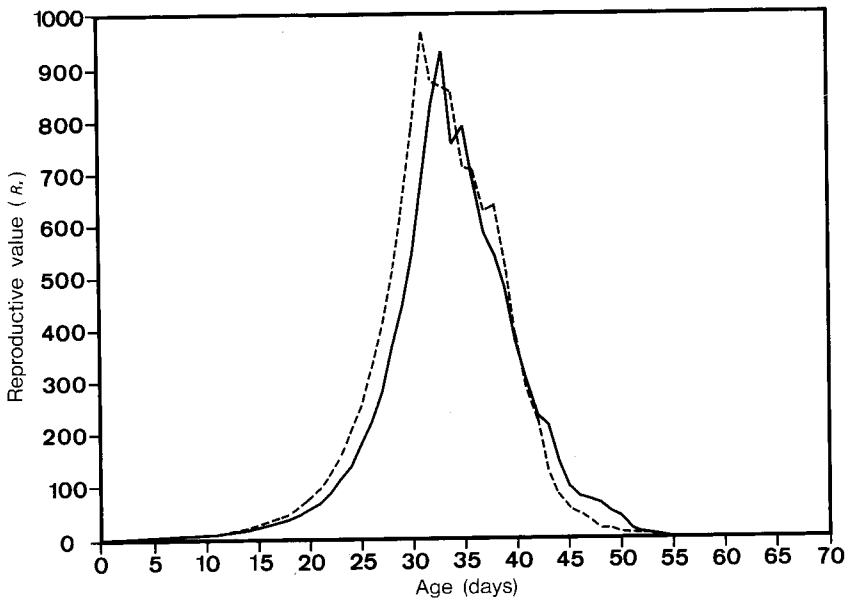
圖十一 以兩性生命表分析所得之斜紋夜蛾穩定年齡分布。

Fig. 11. Stable age distribution of *Spodoptera litura* were analyzed according to the two-sex life table (A: first test. B: second test. Numbers 1 to 6: first to sixth instars of larval stages.).



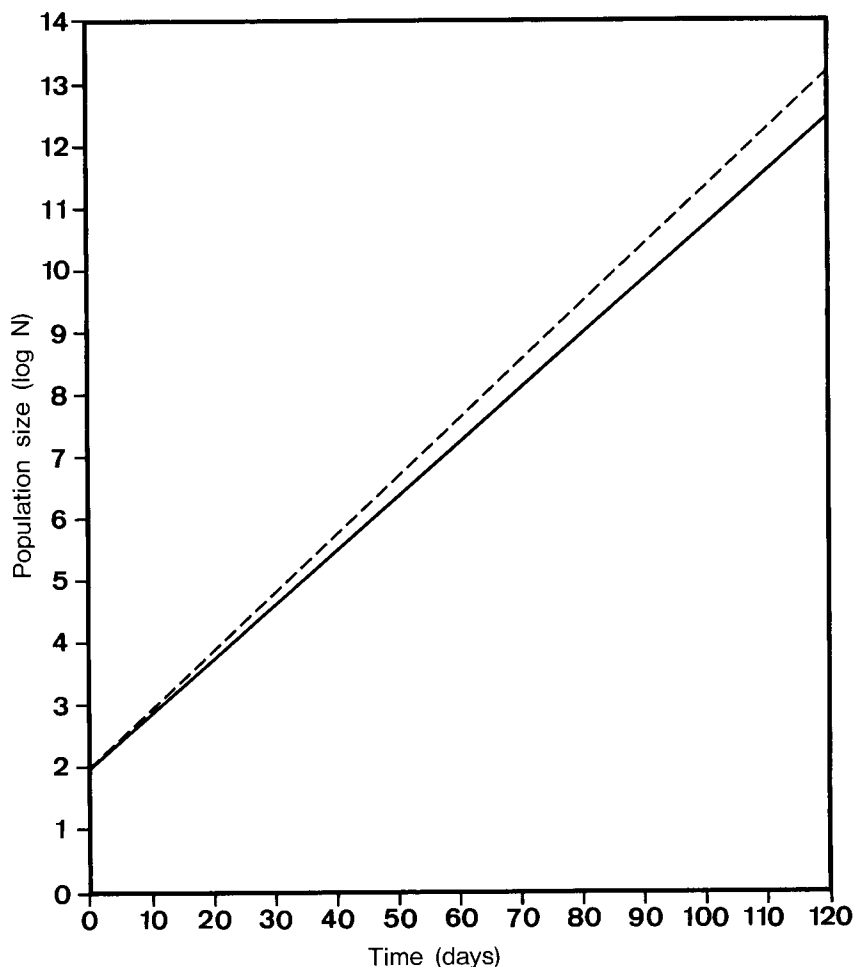
圖十二 以傳統生命表分析所得之斜紋夜蛾齡別期望壽命(E_x)。

Fig. 12. Age-specific expectation of life of *Spodoptera litura* were analyzed according to the traditional life table (□: first test. ■: second test.).



圖十三 以傳統生命表分析所得之斜紋夜蛾齡別繁殖值(R_x)。

Fig. 13. Age-specific reproductive value of *Spodoptera litura* were analyzed according to the traditional life table (—: first test. ----: second test.).



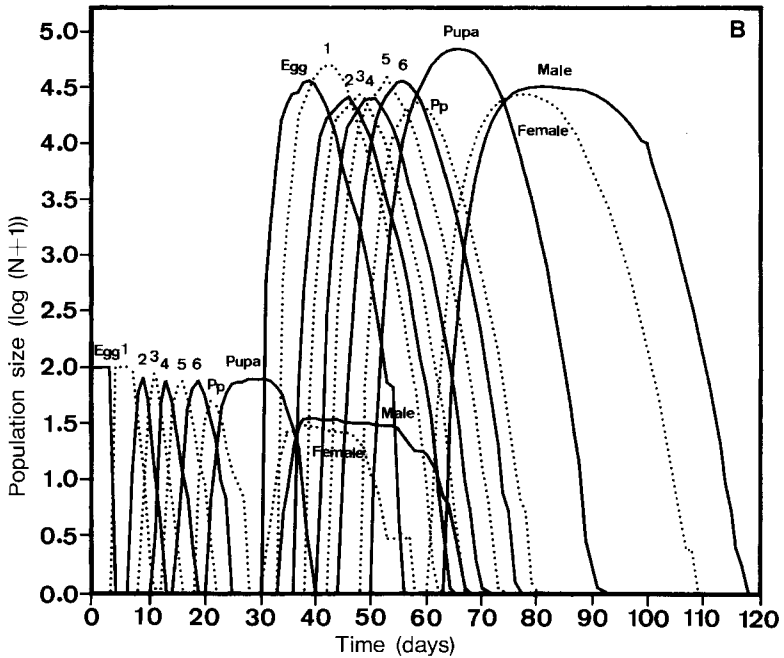
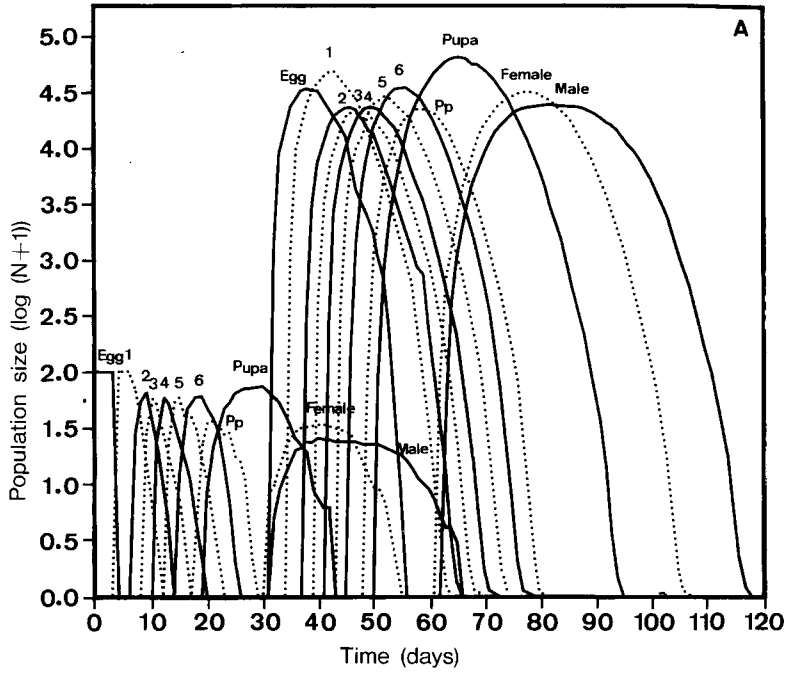
圖十四 以傳統生命表模擬之斜紋夜蛾族群增長。

Fig. 14. Simulation of the population growth of *Spodoptera litura* based on a traditional life table (—: first test. ----: second test.).

等非常清楚(圖十五)。其中第二代雌蛾羽化後，會產下第三代的卵，並發育為幼蟲、前蛹、蛹及成蟲等，為簡化起見，在此僅模擬至第二代，省略第三代的數據。由於考慮年齡齡期時，有時會出現某些齡期之個體數為零，無法取對數值，因此於縱座標將族群數量加1後再以對數轉換($\log(N+1)$)。由圖可知，每一齡期至下一世代大約只增加數千倍，如就圖十五A而言，以100粒卵經一世代生長發育的

個體可能產下約32,000粒卵，或者46,000隻個體，幾為傳統生命表所得的0.33倍，即經一世代時間，以傳統生命表模擬的族群幾為以兩性生命表模擬者的三倍。究其原因，乃是用兩性生命表模擬時並未假設族群達到穩定年齡齡期分布，也就是說模擬非指數型的族群增長。

通常一個物種要發展成為數量大並對作物造成一定危害的農業害蟲，牠們必須具備：



圖十五 以兩性生命表模擬之斜紋夜蛾族群增長。

Fig. 15. Simulation of the population growth of *Spodoptera litura* based on a two-sex life table (A: first test. B: second test. Numbers 1 to 6: first to sixth instars of larval stages. Pp: Prepupal stage.).

一、具有很高的繁殖潛能；二、具有很強的擴散能力，以發展新的區域，因此，可以預見，大多數害蟲應是 r 策略者(Xu, 1987)。根據上述結果，斜紋夜蛾即屬繁殖潛能強的 r 策略者，每年均有危害紀錄。

關於兩性生命表與傳統生命表的差異，Chi and Liu (1985)、Chi (1988)、Chi (1989)已討論許多，因此不再贅言，但由二次重複試驗的結果得知，在分析族群介量時，雖然是相同的試驗，傳統生命表僅得知其存活率時(圖六)，兩性生命表卻可進一步顯示此時在生活史出現了那些齡期，各齡期的存活率(圖二)、生長率(圖三)、以及發育率(圖四)等資料。由於本文中使用了傳統生命表時，採用了部分兩性生命表的概念，因此以傳統生命表分析結果與兩性生命表相近。

誠如 Chen (1977)所述，若對某一蟲群連續收集了五至十個生命表，則經適當的統計分析，即可導出具有預測價值的數學模式；換言之，可預測未來棲群變動趨勢，提供該害蟲達到經濟為害限界之可能性，再配合電腦模擬，由田間的實測值與預測值加以比較，慢慢可改進此預測模式之準確度及實用性，同時更增進了人類對昆蟲棲群動態的真正深入之了解。本試驗雖未考慮田間族群變動情形，而是在人為控制的固定環境中所得到的生命表，且以此所計算之族群介量是描述族群達到穩定年齡分布狀態時的情形，雖然一般而言是不可能達到的，但因在室內大量飼育時，為了提供試驗所需，會定時定量的自族群中移去一部分，使族群的總數不變，內在增殖率等於零，淨增殖率等於一，同時維持一穩定年齡齡期分布，即是將生命表實際應用於大量飼育之理論基礎(Chi and Getz, 1988)。有了此基礎後，不僅可建立室內大量飼育斜紋夜蛾的模式，若再配合其他有關本種生物特性試驗的結果，將可模擬田間族群，進一步改進防治方法及蟲害管理

策略。

誌 謝

本研究承蒙國立臺灣大學植物病蟲害學系朱耀沂教授的指導與協助，並於文成後加以潤飾；邱景星先生幫忙繪製圖十、圖十一、及圖十二；以及兩位評審委員的大力斧正；和國家科學委員會(NSC79-0409-B002-24)經費補助，謹此申謝。

參考文獻

- Andrewartha, H. G., and L. C. Birch. 1970. The Distribution and Abundance of Animals (Fifth Impression). The University of Chicago Press, Chicago & London 782pp.
- Bilapate, G. G., V. M. Pauer, and U. T. Thombre. 1980. Life-tables and intrinsic rate of increase of *Spodoptera litura* F. on sunflower. Indian J. Agr. Sci. 50: 272-277.
- ✓ Birch, L. C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol. 17: 15-26.
- ✓ Charlesworth, B. 1980. Evolution in Age-structured Populations. Cambridge University Press, Cambridge 300pp.
- Chen, C. N. 1977. Fundamental concept of population dynamics in insect. Proceedings of the Symposium of Insect Pests Control. Taiwan Agri. Res. Center Spec. Issue (Taichung, Taiwan) 8: 127-142 (In Chinese).
- Chen, C. N., and W. F. Hsiao. 1984. Influence of food and temperature on

- life history traits and population parameters of *Spodoptera litura* Fabricius. Plant Prot. Bull. (Taiwan, R.O.C.) 26: 219-229.
- Chi, H.** 1988. Life table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. Environ. Entomol. 17: 26-34.
- Chi, H.** 1989. Two-sex life table of the silkworm, *Bombyx mori* L. Chinese J. Entomol. 9: 141-150 (In Chinese).
- Chi, H., and W. M. Getz.** 1988. Mass rearing and harvesting based on an age-stage, two-sex life table: A potato tuberworm (Lepidoptera: Gelechiidae) case study. Environ. Entomol. 17: 18-25.
- Chi, H., and H. Liu.** 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica 24: 225-240.
- Chien, H. S.** 1948. Life history and damage survey of *Prodenia litura* at Feng-Shan. Taiwan Agr. Forest 2: 52-54.
- Chu, Y. I., and C. M. Chu.** 1975. Feeding habit of *Eocanthecona furcellata* (Wolff). Plant Prot. Bull. (Taiwan) 17: 133-141 (In Chinese).
- Chu, Y. I., and T. F. Hsueh.** 1976. The rearing of two aphidophagous coccinellid beetle, *Lemnia swinhoei* (Crotch) and *Menochilus sexmaculatus* (Fabricius) with substituted diets. Plant Prot. Bull. (Taiwan) 18: 58-74 (In Chinese).
- Fisher, R. A.** 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford (reprinted and revised, 1958, Dover Publications, New York).
- Goodman, D.** 1982. Optimal life histories, optimal notation and the value of reproductive value. American Naturalist 119: 803-823.
- Ou-Yang, S. C., and Y. I. Chu.** 1988. The comparison of the development of the tobacco cutworm (*Spodoptera litura* (F.)) reared with natural and artificial diets. Chinese J. Entomol. 8: 143-150 (In Chinese).
- Oyama, M., and S. Kamano.** 1976. Mass rearing of *Spodoptera litura*. Plant Protection 30: 470-474 (In Japanese).
- Pianka, E. R.** 1988. Vital Statistics of Populations: Demography. p. 125-164 in Evolutionary Ecology (Fourth ed.). Harper & Row Publishers, New York 468pp.
- Price, P. W.** 1975. Demography: population growth and life tables. p. 123-167 in Insect Ecology. John Wiley & Sons, Inc., A Wiley-Interscience Publication, New York 504pp.
- Shih, C. I. T., and B. H. Shyu.** 1983. Biology, life table and intrinsic rate of increase of *Spodoptera litura* (F.). The Test Research Report of Proceedings of the Symposium on third Congress of Asparagus 407-413 (In Chinese).
- Sun, R. Y.** 1987. Principles of Animal Ecology. Beijing Teacher University Publisher, Beijing 563pp. (In Chinese).

Tang, D. S., and H. Chi. 1991. Life table and consumption of the cabbage looper, *Trichoplusia ni* Hübner. Chinese J. Entomol. 11: 282-290 (In Chinese).

Tang, L. C. 1984. Field trials of the synthetic sex pheromone of *Spodoptera litura* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae). Research Institute of Entomology National Chung Hsing University, Master's Thesis 71pp. (In Chinese).

Xu, R. M. 1987. Population Ecology of

Insect. Beijing Teacher University Publisher, Beijing 409pp. (In Chinese).

Zhao, Z. M., and Z. X. Yuan. 1984. Introduction of Ecology-Theory and Application of Pest Integrated Control. Chong Qing Division of Scientific and Technical Literature Publishers, Chong Qing 264pp. (In Chinese).

收件日期：1993年10月2日

接受日期：1994年3月11日