



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

Effects of Temperature and Host Plant on the Development and Population Parameters of the Madeira Mealybug (*Phenacoccus madeirensis* Green) 【Research report】

溫度與寄主植物對美地綿粉介殼蟲 (*Phenacoccus madeirensis* Green) 發育與族群介量之影響 【研究報告】

Yu-Chin Yeh*, Ruey-Ling Li and Chiou-Nan Chen
葉郁菁*、黎瑞鈴、陳秋男

*通訊作者E-mail: beau2leaf@yahoo.com.tw

Received: 2006/05/04 Accepted: 2006/08/21 Available online: 2006/12/01

Abstract

The Madeira mealybug, *Phenacoccus madeirensis* Green (Hemiptera: Pseudococcidae), is a newly invasive pest in Taiwan. *Phenacoccus madeirensis* has a wide host range and a short generation time, but knowledge of its life cycle is very limited. We studied the effects of constant temperatures (15, 20, 25, 28, 30, 32 and 35 °C), with 70% relative humidity and a 12L:12D photoperiod, on the development, survival, and reproduction of *Phenacoccus madeirensis* reared on three representative host plants, namely tomato (*Lycopersicon esculentum*, Solanaceae), mung bean (*Vigna radiata*, Fabaceae), and hairy beggartick (*Bidens pilosa*, Asteraceae). Data of the two-sex life table were collected to estimate its population parameters. *Phenacoccus madeirensis* reared on tomato leaves at 15 and 35 °C and on mung bean leaves and hairy beggartick leaves at 35 °C could not successfully complete its life cycle. The mealybug had the fastest development of all stages on the three host plants at 30 °C. The total developmental periods of female mealybugs on tomato, mung bean, and hairy beggartick were about 25, 19, and 20 days, respectively. Males took about 3-7 days longer to develop than females. The lowest mortalities on the three host plants were at 28, 25-30 °C and 25-30 °C, respectively. The mean longevity of *P. madeirensis* decreased with increasing temperature. The highest fecundities were 67 eggs on tomato leaves at 30 °C, 493 eggs on mung bean leaves at 28 °C and 141 eggs on hairy beggartick leaves at 25 °C. Females reared at 28 and 32 °C on tomato leaves laid empty ovisacs as did those at 32 °C on mung bean leaves, and 30 and 32 °C on hairy beggartick leaves. The highest net reproductive rate (R_0) on tomato leaves was at 30 °C, on mung bean leaves was at 28 °C, and on hairy beggartick leaves was at 25 °C. The highest intrinsic rates of natural increase (r_m) were 0.0282, 0.0679, and 0.0229 respectively on tomato leaves and mung bean leaves at 30 °C and on hairy beggartick leaves at 25 °C. Accordingly, the shortest doubling times (D_t) respectively on tomato and mung bean leaves were 24.6 and 10.2 days at 30 °C, and 30.3 days on hairy beggartick leaves at 25 °C. Both males and females had the shortest mean generation time (T) at 30 °C, being 28, 25, and 25 days for the male and 40, 31, and 35 days for the female on the three plants, respectively. Thus, we concluded that the optimal temperature range for *P. madeirensis* population growth was 25-30 °C, and mung bean was the most suitable host plant among the three plants tested. However, hairy beggartick might be the most important wild host plant for the completion of its life cycle year-round.

摘要

美地綿粉介殼蟲(*Phenacoccus madeirensis* Green) 為近年來新入侵台灣之害蟲，已知其寄主範圍廣且繁殖力強，但國內外詳細之生態學資料十分缺乏。本試驗選定茄科之番茄 (*Solanaceae: Lycopersicon esculentum*)、豆科之綠豆 (*Fabaceae: Vigna radiata* (L.) R. Wilczek) 與菊科之咸豐草 (*Asteraceae: Bidens pilosa*) 為寄主植物，觀察其於15、20、25、28、30、32與35 °C下之生長發育情形，收集兩性生命表資料並求其族群介量。美地綿粉介殼蟲在番茄葉上於15與35 °C下及在綠豆葉與咸豐草上於15 °C下均無法完成生活史，死亡率於若蟲期即達100%。在20至32 °C範圍內，從卵到成蟲的平均發育時間均以20 °C下最長，雄性約需58~78日，雌性則需48~70日。以30 °C下發育最快，雄性約需22~25日，雌性則需18~25日。在番茄上之累積死亡率於28 °C下最低，在綠豆與咸豐草上之累積死亡率則以25~30 °C時較低。在三種植物上兩性之壽命均隨溫度升高而縮短，以20 °C最長，雄性約5~6日，雌性約26~40日，30 °C下最短，雄性約2~3日，雌性則約12~15日。飼育於番茄葉上者於28與32 °C下，綠豆葉上者於32 °C下，咸豐草上者於30與32 °C均有空卵囊之出現。最高產卵量在番茄葉上於30 °C下產卵67.8粒，於綠豆葉在28 °C下產卵492.7粒，而在咸豐草葉上則在25 °C下產卵140.7粒。最高淨生殖率 (R_0) 在番茄上為30 °C時之33.9，綠豆上為28 °C之248.0，在咸豐草上則為25 °C之71.0。在番茄與綠豆上之內在增殖率 (r_m) 與終極增殖率 (λ) 均以30 °C為最大， r_m 值分別為0.0282與0.0679， λ 值則為1.0286與1.0702。在咸豐草上之 r_m 值與 λ 值則以25 °C為最大，分別為0.0229與1.0232。在番茄與綠豆上之族群倍增時間 (D_t) 均以30 °C下為最短，分別為24.6與10.2日，咸豐草上則以25 °C下30.3日為最短。平均世代時間 (T) 均隨溫度升高而縮短，30 °C下有最短之 T ，三種植物上分別為雄性27.7、25.2與25.0日，雌性40.3、31.4與34.9日。綜觀上述，美地綿粉介殼蟲生長繁殖的最適溫度約在25~30 °C，而三種植物中以綠豆為最適合之寄主，但咸豐草可能是其終年生活的重要野生寄主。

Key words: *Phenacoccus madeirensis*, Hemiptera, two-sex life table, population parameters

關鍵詞: 美地綿粉介殼蟲、半翅目、兩性生命表、族群介量

Full Text: [PDF \(0.66 MB\)](#)

溫度與寄主植物對美地綿粉介殼蟲 (*Phenacoccus madeirensis* Green) 發育與族群介量之影響

葉郁菁* 黎瑞鈴 陳秋男 國立台灣大學昆蟲學系 台北市大安區羅斯福路四段1號

摘 要

美地綿粉介殼蟲 (*Phenacoccus madeirensis* Green) 為近年來新入侵台灣之害蟲，已知其寄主範圍廣且繁殖力強，但國內外詳細之生態學資料十分缺乏。本試驗選定茄科之番茄 (*Solanaceae: Lycopersicon esculentum*)、豆科之綠豆 (*Fabaceae: Vigna radiata* (L.) R. Wilczek) 與菊科之咸豐草 (*Asteraceae: Bidens pilosa*) 為寄主植物，觀察其於 15、20、25、28、30、32 與 35°C 下之生長發育情形，收集兩性生命表資料並求其族群介量。美地綿粉介殼蟲在番茄葉上於 15 與 35°C 下及在綠豆葉與咸豐草上於 15°C 下均無法完成生活史，死亡率於若蟲期即達 100%。在 20 至 32°C 範圍內，從卵到成蟲的平均發育時間均以 20°C 下最長，雄性約需 58~78 日，雌性則需 48~70 日。以 30°C 下發育最快，雄性約需 22~25 日，雌性則需 18~25 日。在番茄上之累積死亡率於 28°C 下最低，在綠豆與咸豐草上之累積死亡率則以 25~30°C 時較低。在三種植物上兩性之壽命均隨溫度升高而縮短，以 20°C 最長，雄性約 5~6 日，雌性約 26~40 日，30°C 下最短，雄性約 2~3 日，雌性則約 12~15 日。飼育於番茄葉上者於 28 與 32°C 下，綠豆葉上者於 32°C 下，咸豐草上者於 30 與 32°C 均有空卵囊之出現。最高產卵量在番茄葉上於 30°C 下產卵 67.8 粒，於綠豆葉在 28°C 下產卵 492.7 粒，而在咸豐草葉上則在 25°C 下產卵 140.7 粒。最高淨生殖率 (R_0) 在番茄上為 30°C 時之 33.9，綠豆上為 28°C 之 248.0，在咸豐草上則為 25°C 之 71.0。在番茄與綠豆上之內在增殖率 (r_m) 與終極增殖率 (λ) 均以 30°C 為最大， r_m 值分別為 0.0282 與 0.0679， λ 值則為 1.0286 與 1.0702。在咸豐草上之 r_m 值與 λ 值則以 25°C 為最大，分別為 0.0229 與 1.0232。在番茄與綠豆上之族群倍增時間 (Dt) 均以 30°C 下為最短，分別為 24.6 與 10.2 日，咸豐草上則以 25°C 下 30.3 日為最短。平均世代時間 (T) 均隨溫度升高而縮短，30°C 下有最短之 T ，三種植物上分別為雄性 27.7、25.2 與 25.0 日，雌性 40.3、31.4 與 34.9 日。綜觀上述，美地綿粉介殼蟲生長繁殖的最適溫度約在 25~30°C，而三種植物中以綠豆為最適合之寄主，但咸豐草可能是其終年生活的重要野生寄主。

關鍵詞：美地綿粉介殼蟲、半翅目、兩性生命表、族群介量。

*論文聯繫人
e-mail: beau2leaf@yahoo.com.tw

前 言

美地綿粉介殼蟲 (*Phenacoccus madeirensis* Green) 為近年來新入侵台灣的害蟲 (Chen, 2003)，其分類地位屬於半翅目 (Hemiptera)、胸喙亞目 (Sternorrhyncha)、介殼蟲總科 (Coccoidea)、粉介殼蟲科 (Pseudococcidae)，英文普通名為 Madeira mealybug (Green, 1923)。原產地為中南美洲，現已有紀錄之地區包括熱帶非洲區、古北區、新北區與澳洲區 (ScaleNet, 2005)，日本亦於 2001 年發現其入侵 (Kondo *et al.*, 2001)。本蟲之寄主範圍極廣，美洲目前之紀錄已有 41 科 138 種 (ScaleNet, 2005)，日本之紀錄為 15 科 25 種 (Kondo *et al.*, 2001)，台灣至 2005 年之紀錄則有 19 科 57 種 (Chen, 2006)。美地綿粉介殼蟲雌性之生活史共經歷卵期、三個若蟲期及成蟲期，雌成蟲之外觀與三齡若蟲相似，僅大小之差異；雄性則有四個若蟲期，其中第三、四齡期包覆於絲狀隧道中，即蛹期，之後羽化成為有翅具生殖能力、但口器退化之雄成蟲 (Townsend *et al.*, 2000)。兩性之性別需自三齡才可區分，生殖方式為兩性生殖，每隻雌蟲可於一生中產下一個卵囊，內含卵粒可高達數百粒 (Chong *et al.*, 2003)。自 1990 年代起，美地綿粉介殼蟲已成為美國喬治亞州溫室內觀賞植物的重要害蟲 (Townsend *et al.*, 2000)，估計 1996 年因防治介殼蟲與粉介殼蟲及其所造成的損失共高達近億美元 (Chong *et al.*, 2003)。關於美地綿粉介殼蟲的相關文獻數量十分稀少，早期多著重於分類、分布及寄主植物調查等方面 (ScaleNet, 2005)，較詳盡的生物學研究則顯著缺乏，而國內也因其為 2002 年才有出現紀錄的新入侵種 (Chen, 2003)，因此對於美地綿粉介殼蟲於台灣的一切資料更是闕如。有鑑於本蟲於

國外危害嚴重、生物學文獻缺乏且為國內新入侵種，建立其完整的生物學資料實為刻不容緩之事。本試驗欲藉由觀察美地綿粉介殼蟲於不同溫度下，飼育於三種代表性寄主植物：番茄 (*Lycopersicon esculentum*)、綠豆 (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek) 與咸豐草 (*Bidens pilosa*) 上的生長發育情形，收集完整生命表資料，並進一步估算族群介量，以期建立完整生物學資料供作防治參考。

材料與方法

一、供試蟲源

本試驗蟲源於 2004 年七月採集自台灣大學舟山路旁野生的威氏鐵莧 (*Acalypha wilkesiana*)，經行政院農業委員會農業試驗所應用動物組陳淑佩博士鑑定無誤後，置於 $30 \times 30 \times 30 \text{ cm}^3$ 之壓克力箱中飼育於發芽馬鈴薯 (Solanaceae: *Solanum tuberosum* L.) 上，放置在 28°C 、光週期為 12:12 (L:D) 的定溫生長箱中，以進行母族群的大量飼養，待 6 個月後族群生長已達穩定，隨即開始進行試驗。

二、供試寄主

試驗用寄主植物共選擇具經濟重要性的番茄 (Solanaceae: *Lycopersicon esculentum*) 與綠豆 (Fabaceae: *Vigna radiata*)，及常見雜草咸豐草 (Asteraceae: *Bidens pilosa*)。

於室溫下栽培番茄 (雙福品種)、綠豆與咸豐草。番茄種子購自農友種苗公司，綠豆購自台北市頂好超級市場，咸豐草則自野外收集種子。當三種寄主植物均長出正常葉片後，隨即開始進行試驗。

三、生活史及兩性生命表資料之收集分析

(一) 未成熟期之觀察

自 28°C 定溫生長箱內之母族群，取出剛產卵 24 h 以內之雌蟲，每隻雌蟲隨機挑選 20 粒卵，分別以毛筆接於三種寄主植物上。每種寄主植物十株為一組，每株各接兩粒卵於兩葉片上，同一溫度下的同一寄主植物共有十組（分別取自 10 隻雌成蟲所產之卵），即 200 粒卵。將上述各組分別置於 15、20、25、28、30、32 與 35°C，光週期為 12:12 (L:D)，相對濕度 70 ± 5% 的不同植物生長箱中，每 24 h 於固定時間以顯微鏡觀察紀錄，紀錄試驗族群每個個體的生長發育（以蛻皮為依據）及死亡情形，當發育至二齡若蟲時，利用 100 目之尼龍細紗網進行套袋以避免蟲體遺失。當試驗個體至二齡末期可分辨雌雄時，將雄性個體連葉剪下，置於玻璃試管中，開口以保鮮膜封住，並戳以小洞以利空氣流通，觀察其後續化蛹情形。

(二) 成蟲壽命及繁殖力之觀察

待前項試驗之雌雄若蟲羽化為成蟲，則每天紀錄其壽命及死亡情形。當上述試驗族群雌性個體達性成熟階段的第二天，自馬鈴薯母族群取 5 隻雄成蟲置入紗網袋中，以進行交配，紀錄每隻雌成蟲開始產卵日、產卵天數及卵囊內所含卵數。

(三) 卵期發育天數觀察

當試驗族群雌性個體開始產下卵囊，即開始進行飼育於不同植物上、不同溫度下之卵期測試。隨機挑選 5 隻試驗族群所產的卵囊，於產卵 24 h 內，分別自各卵囊中取 20 粒卵接於相同寄主植物上，紀錄卵期發育所需天數與死亡情形。

(四) 生命表資料之統計分析

收集紀錄所得之各階段發育所需天數、死亡率、雌雄成蟲壽命、開始產卵日、產卵天數

及卵數等資料，以進行族群介量分析。本試驗採 Birch (1948) 提出之傳統公式計算族群介量，包括平均世代時間 (mean generation time, $T = \sum l_x m_x X / \sum l_x m_x$)、終極增殖率 (finite rate of increase, $\lambda = e^r$)、淨生殖率 (net reproductive rate, $R_0 = \sum l_x m_x$)、內在增殖率 (intrinsic rate of natural increase, r_m ，以 $\sum e^{-rx} l_x m_x = 1$ 求得) 與族群倍增時間 (doubling time, $Dt = \ln 2 / r_m$)。

利用統計軟體 SPSS 11.5 進行統計分析，各組平均數間之差異以 Scheffe's 法進行分析，以求得不同情況下各組之差異。

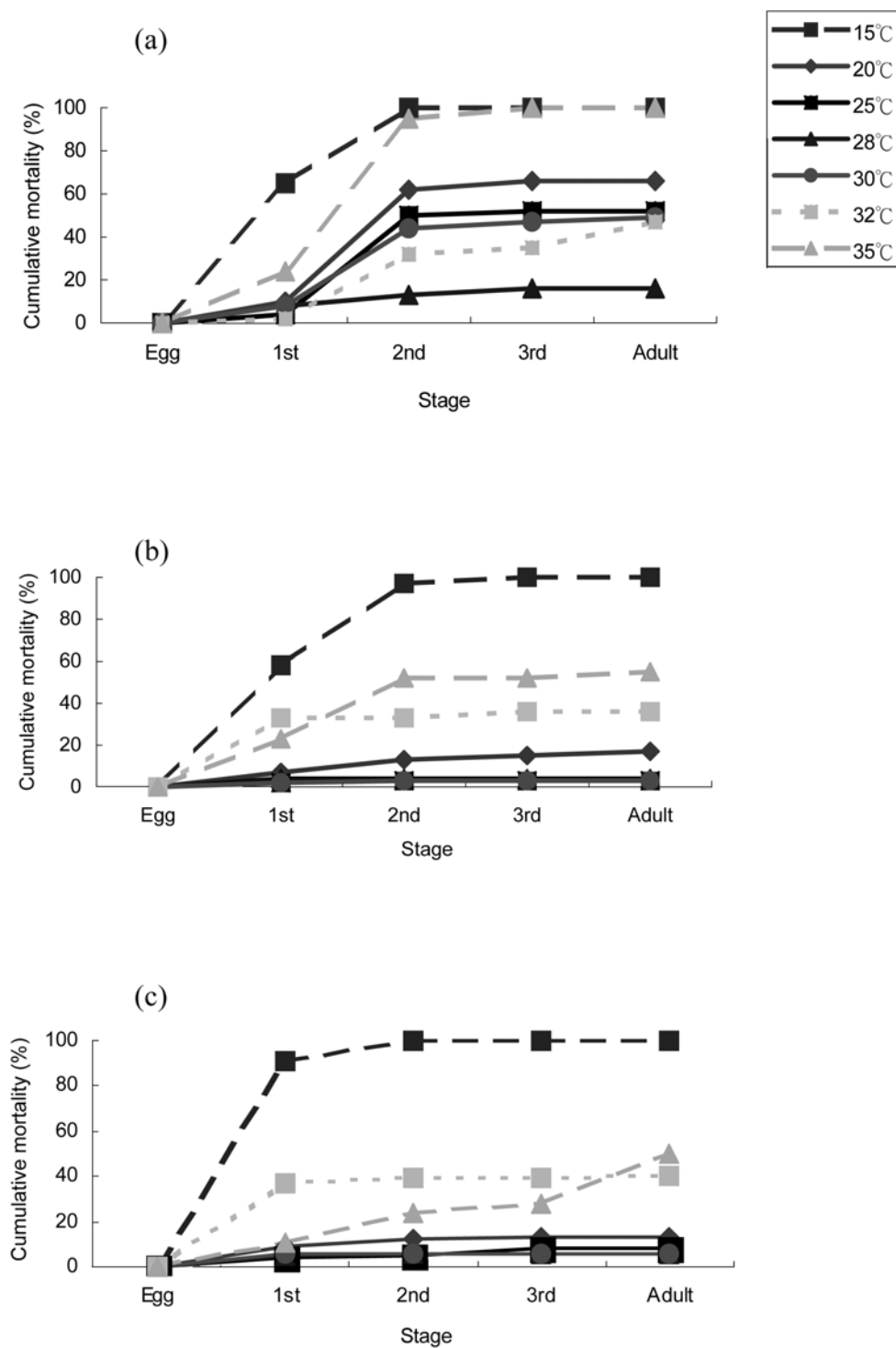
結 果

一、在番茄葉上之發育與累積死亡率

在 15、20、25、28、30、32 與 35°C 下，以番茄葉飼育美地綿粉介殼蟲，各蟲期的平均發育所需日數列於表一。在 15 與 35°C 時累積死亡率分別於二、三齡時達 100%，以 28°C 之累積死亡率最低 (圖一)。卵期以 15°C 下需時 33.61 日最長，32°C 下需時 5.45 日最短 (表一)。在 20~32°C 下雌雄兩性各若蟲期的平均發育時間均以 20°C 需時最長，雄性一齡至三齡以 30°C、四齡以 32°C 需時最短。雌性個體方面，各若蟲期均以 30°C 下所需之發育期最短。

二、在綠豆上之發育與累積死亡率

在各溫度下以綠豆飼育美地綿粉介殼蟲，各蟲期的平均發育所需日數列於表二。在 15°C 時累積死亡率於三齡時達 100%，以 25~30°C 之累積死亡率最低 (圖一)。卵期以 15°C 下需時 29.53 日最長，35°C 下需時 5.81 日為最短 (表二)。在 20~35°C 下雌雄兩性各若蟲期的平均發育時間均以 20°C 需時最長，



圖一 美地綿粉介殼蟲在不同植物與不同溫度下之累積死亡率 (a) 番茄葉；(b) 綠豆葉；(c) 咸豐草葉。
 Fig. 1. Cumulative mortality of the immature stages of *Phenacoccus madeirensis* reared on different plants at various temperatures. (a) tomato leaf; (b) mung bean leaf; (c) hairy beggartick leaf.

表一 不同溫度下以番茄葉飼育美地綿粉介殼蟲之卵期及若蟲發育所需日數

Table 1. Duration of egg and nymphal stages of *Phenacoccus madeirensis* reared on tomato leaves at various temperatures

Temp. (°C)	Duration (days)									
	N		Egg ⁴⁾	1 st instar		2 nd instar		3 rd instar		4 th instar
	♂	♀		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
15	59		33.61 (3.03) ¹⁾	- ²⁾	-	-	-	-	-	-
20	10	16	20.89 (1.42)	20.36 (8.12)	17.50 (5.56)	20.60 (6.06)	11.56 (2.68)	4.90 (1.29)	20.50 (5.20)	10.80 (3.08)
25	24	20	8.43 (0.50)	10.17 (2.73)	8.90 (1.62)	12.58 (4.22)	8.20 (1.24)	3.25 (0.61)	15.00 (4.26)	7.08 (1.84)
28	39	26	7.33 (0.48)	6.82 (1.29)	6.39 (1.42)	8.13 (3.31)	5.35 (1.73)	2.61 (0.64)	8.12b (3.48)	4.08 (1.30)
30	34	20	6.32 (0.72)	6.41 (1.08)	6.30 (0.66)	6.15 (1.74)	4.40 (0.60)	2.56 (0.79)	7.65 (2.60)	3.65 (1.10)
32	28	25	5.45 (0.50)	6.80 (0.94)	6.85 (1.29)	7.87 (2.39)	5.92 (1.60)	2.87 (0.52)	11.05 (5.55)	3.33 (1.11)
35	84		5.70 (0.46)	10.75 ³⁾ (2.36)		-	-	-	-	-

¹⁾ Standard deviation.

²⁾ No individuals survived.

³⁾ The sex could not be differentiated.

⁴⁾ Data at 15 and 35°C were from the potato population, others were from the host plant.

表二 不同溫度下以綠豆葉飼育美地綿粉介殼蟲之卵期及若蟲發育所需日數

Table 2. Duration of egg and nymphal stages of *Phenacoccus madeirensis* reared on mung bean leaves at various temperatures

Temp. (°C)	Duration (days)									
	N		Egg ⁴⁾	1 st instar		2 nd instar		3 rd instar		4 th instar
	♂	♀		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
15	174		29.53 (3.27) ¹⁾	43.20 ³⁾ (15.97)		- ²⁾	-	-	-	-
20	31	43	18.30 (1.29)	13.61 (1.54)	12.89 (2.22)	11.15 (1.87)	8.43 (0.93)	3.94 (0.66)	8.68 (0.98)	11.25 (2.41)
25	48	42	7.67 (0.47)	7.47 (1.20)	7.17 (1.23)	6.31 (1.03)	4.67 (0.93)	2.67 (0.56)	5.12 (0.77)	7.46 (1.25)
28	31	27	6.76 (0.55)	6.19 (0.83)	5.89 (0.93)	5.32 (1.33)	4.00 (0.83)	2.61 (0.72)	4.15 (0.91)	4.68 (1.45)
30	77	55	5.93 (0.25)	5.27 (0.48)	5.20 (0.49)	4.44 (0.66)	3.45 (0.60)	2.19 (0.81)	3.84 (0.60)	4.40 (0.96)
32	25	19	6.31 (1.01)	6.24 (1.13)	6.47 (0.90)	6.16 (1.40)	6.32 (2.94)	2.84 (0.62)	6.11 (3.18)	2.96 (0.93)
35	40	16	5.81 (0.45)	6.43 (1.30)	6.94 (1.18)	5.93 (1.95)	4.75 (1.84)	2.78 (0.73)	5.93 (1.38)	3.42 (1.18)

Footnotes are the same as in Table 1.

表三 不同溫度下以咸豐草飼育美地綿粉介殼蟲之卵期及若蟲發育所需日數

Table 3. Duration of egg and nymphal stages of *Phenacoccus madeirensis* reared on hairy beggartick (*Bidens pilosa*) at various temperatures

Temp. (°C)	Duration (days)									
	N		Egg ⁴⁾	1 st instar		2 nd instar		3 rd instar		4 th instar
	♂	♀		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
15	151		40.38 (1.80) ¹⁾	- ²⁾	-	-	-	-	-	-
20	16	29	17.95 (0.97)	15.06 (2.11)	15.59 (2.13)	12.81 (2.64)	10.69 (1.71)	4.63 (1.31)	12.79 (2.27)	10.94 (2.02)
25	37	52	9.13 (0.65)	7.56 (0.77)	7.50 (1.04)	6.44 (1.13)	5.29 (1.05)	2.72 (0.57)	5.98 (1.21)	6.28 (1.28)
28	45	40	5.91 (0.59)	6.00 (0.98)	5.50 (0.85)	5.27 (0.89)	4.20 (1.02)	2.40 (0.69)	5.00 (0.99)	3.98 (1.10)
30	35	35	5.75 (0.55)	6.00 (1.06)	5.69 (0.58)	4.77 (0.37)	3.80 (0.83)	2.80 (0.63)	4.26 (0.70)	2.46 (0.70)
32	44	22	5.83 (0.65)	5.84 (0.91)	5.59 (0.80)	6.41 (1.77)	4.59 (1.53)	2.61 (0.58)	5.62 (2.13)	3.16 (1.01)
35	40	15	5.85 (0.52)	6.93 (1.49)	6.47 (1.19)	6.68 (2.37)	4.47 (1.30)	2.83 (0.71)	6.60 (2.13)	3.95 (1.45)

Footnotes are the same as in Table 1.

雄性除四齡以 32°C 下需時最短外，其餘齡期均以 30°C 需時最短。雌性各齡期則均以 30°C 下需時最短。

三、在咸豐草上之發育與累積死亡率

在各溫度下以咸豐草飼育美地綿粉介殼蟲，各蟲期的平均發育所需日數列於表三。在 15°C 時累積死亡率於二齡時達 100%，以 20~30°C 之累積死亡率最低 (圖一)。卵期以 15°C 下需時 40.38 日最長，30°C 下需時 5.75 日最短 (表三)。在 20~35°C 下雌雄兩性各若蟲期的平均發育時間均以 20°C 需時最長，雄性各齡期發育最快的溫度主要集中於 28~32°C，雌性則集中在 28~30°C。

比較不同溫度下以不同寄主植物飼育美地綿粉介殼蟲由卵發育至成蟲所需日數列於表四，顯示溫度與寄主植物的種類對由卵發育至成蟲所需日數有顯著影響 ($p < 0.05$)。在三種植物上所需之發育期均以 20°C 下需時最

長，而以 30°C 需時最短。無論雌性或雄性，飼育於番茄上者均需較長的發育期，相較於綠豆及咸豐草上者有顯著差異，證實寄主植物種類對發育期之影響力。比較雌雄兩性在同一溫度下所需之發育期，無論在何種寄主植物上，大致上均以雌性所需的發育天數較短。

本試驗中兩性發育較快之溫度多集中在 28~32°C，於此溫度下發育速率到達頂峰，之後隨溫度上升而發育速率下降。寄主植物的種類對發育速率之影響則較不顯著，但仍可看出飼育於番茄上者，其發育速率較慢。

在死亡率方面之結果顯示，無論在何種溫度或寄主植物下，大致上均以卵期或一齡若蟲期之死亡率為最高，而後則漸趨平緩，15 與 35°C 推測應為發育溫度之下限與上限，25~30°C 則應為適溫範圍。

四、成蟲壽命與雌蟲產卵量

不同溫度與寄主植物下飼育美地綿粉介

表四 美地綿粉介殼蟲在三種寄主上不同定溫下完成由卵至成蟲發育所需日數

Table 4. Complete development of egg to adult of *Phenacoccus madeirensis* reared on three host plants at various temperatures

Temp. (°C)	Complete development (egg-adult; days)					
	Male			Female		
	Tomato	Mung bean	Hairy beggartick	Tomato	Mung bean	Hairy beggartick
15	-	-	-	-	-	-
20	78.39 ± 12.75A, a ¹⁾ (n = 10)	58.43 ± 3.24C, a (n = 31)	61.39 ± 4.30C, a (n = 16)	70.45 ± 10.56B, a (n = 16)	48.07 ± 3.15D, a (n = 43)	57.02 ± 3.95C, a (n = 29)
25	41.47 ± 6.10A, b (n = 24)	31.52 ± 1.96B, b (n = 48)	32.10 ± 1.98B, b (n = 37)	40.73 ± 4.50A, b (n = 20)	24.62 ± 1.67D, bc (n = 42)	27.90 ± 1.91C, b (n = 52)
28	28.96 ± 4.11A, c (n = 39)	25.57 ± 2.30B, c (n = 31)	23.55 ± 1.68C, d (n = 45)	27.09 ± 3.99A, c (n = 26)	20.80 ± 0.85C, d (n = 27)	20.61 ± 1.29C, d (n = 40)
30	25.06 ± 2.61A, c (n = 34)	22.23 ± 0.92B, d (n = 77)	21.78 ± 1.44B, d (n = 35)	24.77 ± 2.65A, c (n = 20)	18.42 ± 0.77D, e (n = 55)	19.49 ± 1.12C, d (n = 35)
32	26.32 ± 2.59AB, c (n = 28)	24.51 ± 1.89ABC, c (n = 25)	24.85 ± 2.66BC, d (n = 44)	28.40 ± 5.60A, c (n = 25)	25.20 ± 5.74AB, b (n = 19)	21.40 ± 2.77C, cd (n = 22)
35	-	24.24 ± 2.29B, c (n = 40)	26.38 ± 3.95A, c (n = 40)	-	22.93 ± 2.64B, cd (n = 16)	23.13 ± 3.18B, c (n = 15)

¹⁾ Means in each row and column with same capital letter by capital and lowercase letter do not significantly differ, respectively, at the 5% level by Scheffe's S method.

殼蟲其成蟲壽命結果列於表五，顯示溫度對成蟲壽命之長短有顯著影響 ($p < 0.05$)。在不同溫度下，以三種寄主植物飼育時，兩性均在 20°C 下可活最久，雄性最短之壽命均發生在 32°C，雌性則出現在 30°C。寄主植物之種類對成蟲壽命之長短亦達顯著差異 ($p < 0.05$)，在雄性方面，飼育於不同寄主植物上之壽命結果除 30°C 下達顯著水準之外，其餘溫度均無顯著差異；雌性方面因寄主植物的不同而造成的差異則較為明顯，且大致上均以飼育於番茄上者壽命較長。

不同溫度與寄主植物下美地綿粉介殼蟲之產卵量結果列於表六，顯示溫度對產卵量有顯著影響 ($p < 0.05$)。在不同溫度下，以番茄為寄主植物時，雌性於 30°C 下平均可產 67.8 粒為最多。以綠豆及咸豐草為寄主植物時，雌蟲於 35°C 下雖可產下卵囊，但其中並無卵粒的存在，即產卵量為 0，雌性最大之產卵量依次於兩種植物上分別為 28°C 下可產 492.7

粒卵及 25°C 下可產 140.7 粒卵為最多。寄主植物種類對產卵量亦有顯著影響 ($p < 0.05$)，在相同溫度下，除 32°C 時以番茄上者產最多卵粒，但與綠豆上之結果無差異之外，其餘溫度均以綠豆上者產下較多的卵粒，咸豐草上者則次之。

不同溫度與寄主植物下美地綿粉介殼蟲之產卵囊比例與空卵囊比例如圖二。在產卵囊比例方面，溫度對飼育於番茄上者有較顯著的影響；在空卵囊方面，28~35°C 下、於三種植物上均有空卵囊之出現。

五、族群介量

不同溫度下、不同植物上所得之族群介量列於表七。最長之雌雄平均世代時間 (T) 以 20°C 為最長，以 30°C 之 T 為最短，隨著溫度上升，平均世代時間有縮短的趨勢。最大之淨生殖率 (R_0) 依序在番茄、綠豆與咸豐草上分別為 30°C 下之 33.9、28°C 下之 248.0 及

表五 以三種寄主飼育在不同定溫下美地綿粉介殼蟲成蟲之壽命

Table 5. Adult longevity of *Phenacoccus madeirensis* reared on three host plants at various temperatures

Temp (°C)	Longevity (days) (mean ± S. D.)					
	Male			Female		
	Tomato	Mung bean	Hairy beggartick	Tomato	Mung bean	Hairy beggartick
15	- ¹⁾	-	-	-	-	-
20	5.50 ± 1.27a, A ²⁾ (n = 10)	5.75 ± 1.57a, A (n = 31)	5.94 ± 1.91a, A (n = 16)	40.67 ± 5.20a, A (n = 16)	26.63 ± 5.52a, B (n = 43)	34.93 ± 8.92a, A (n = 29)
25	3.46 ± 1.14b, A (n = 24)	3.83 ± 0.99b, A (n = 48)	3.83 ± 1.03b, A (n = 37)	24.71 ± 7.73b, A (n = 20)	15.74 ± 2.99cd, C (n = 42)	18.46 ± 3.56c, B (n = 52)
28	3.00 ± 0.87bc, A (n = 39)	3.42 ± 0.81bc, A (n = 31)	3.09 ± 1.04bc, A (n = 45)	23.40 ± 4.60bc, A (n = 26)	18.22 ± 3.17bc, B (n = 27)	18.05 ± 3.59c, B (n = 40)
30	2.65 ± 0.92bc, B (n = 34)	2.94 ± 0.69c, A B (n = 77)	3.23 ± 0.81bc, A (n = 35)	15.55 ± 3.47d, A (n = 20)	12.95 ± 1.70d, B (n = 55)	15.43 ± 4.27c, A (n = 35)
32	2.47 ± 0.74c, A (n = 28)	2.72 ± 0.68c, A (n = 25)	2.70 ± 0.59c, A (n = 44)	17.50 ± 4.38cd, A (n = 15)	21.13 ± 6.49b, A (n = 19)	18.52 ± 2.75c, A (n = 22)
35	-	2.74 ± 0.76c, A (n = 40)	2.83 ± 0.90c, A (n = 40)	-	17.10 ± 2.81bc, A (n = 16)	25.33 ± 4.42b, A (n = 15)

¹⁾ No individuals successfully survived to adult.

²⁾ For each sex, means in each column and row with the same lowercase and capital letter, respectively, do not significantly differ at the 5% level by Scheffe's S method.

25°C下之 71.0。最大之 r_m 值與 λ 值依序在三種植物上分別為 30°C下之 0.0282 與 1.0286、30°C下之 0.0679 與 1.0702 及 25°C下之 0.0229 與 1.0232。最短之族群倍增時間 Dt 分別為 30°C下之 24.6 日、30°C下之 10.2 日與 25°C下之 30.3 日。

討 論

根據 Townsend 等 (2000) 及 Chong 等 (2003) 對美地綿粉介殼蟲之觀察，本蟲僅於一齡若蟲期有極高活動力，之後各齡期幾乎喪失活動力並固著於植物體上，且於前二個齡期內無法分辨性別，須至第三齡若蟲期雄蟲產生絲狀隧道後始可明確區分性別。然而本試驗的觀察結果顯示，無論是飼育在何種寄主植物上，除一齡若蟲具高活動力外，其餘階段之活

動力僅稍微降低（雄性三、四齡期藏於絲狀隧道內屬於蛹期，故除外），但仍會改變取食位置不至於完全固著不行動。此外，自二齡若蟲中期即可藉由體色的不同區分性別：體色維持淡黃色者為雌性，體色轉為淡紅色者則為雄性。

由於美地綿粉介殼蟲需自二齡中期體色開始產生變化之後始能分辨性別，個體若於二齡中期之前死亡即無法分辨性別，故在番茄上 35°C時（表一）與綠豆 15°C下（表二）之一齡若蟲發育期僅能將雌雄兩性合併計算，同時亦無法列入統計分析的範圍內。由於第一代試驗族群紀錄之卵期結果均是取自馬鈴薯母族群之卵粒，因而在相同溫度下、三種寄主植物上之卵期發育期理論上是相同的，為了得知溫度與寄主植物兩項因子的交互作用對本蟲各階段生長發育之影響，卵期之紀錄至少需達兩代，故本試驗繼續紀錄第一代所產卵粒之卵期

表六 美地綿粉介殼蟲在三種寄主不同定溫下之雌蟲產卵量

Table 6. Fecundity of *Phenacoccus madeirensis* reared on three host plants at various temperatures

Temp. (°C)	Fecundity (eggs/female)								
	Tomato			Mung bean			Hairy beggartick		
	N	Mean	Range	N	Mean	Range	N	Mean	Range
15	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	6	27.3a, B ⁴⁾ (28.9) ¹⁾	4-83	44	435.3ab, A (137.6)	115-734	29	129.8a, B (58.5)	45-278
25	14	25.5a, C (39.3)	1-159	42	475.5a, A (223.2)	91-978	52	140.7a, B (51.0)	30-292
28	24	48.2a, B (40.4)	0-117	27	492.7a, A (173.3)	245-870	40	106.3a, B (74.21)	27-330
30	20	67.8a, B (50.4)	9-205	55	264.9b, A (134.3)	40-645	35	28.6b, B (29.9)	0-121
32	15	28.8a, A (36.7)	0-90	19	20.8c, AB (32.7)	0-89	22	1.7b, B (3.0)	0-10
35	- ²⁾	-	-	10	0 ³⁾	0	15	0	0

¹⁾ Standard deviation.

²⁾ No individuals laid an ovisac.

³⁾ No eggs in an ovisac.

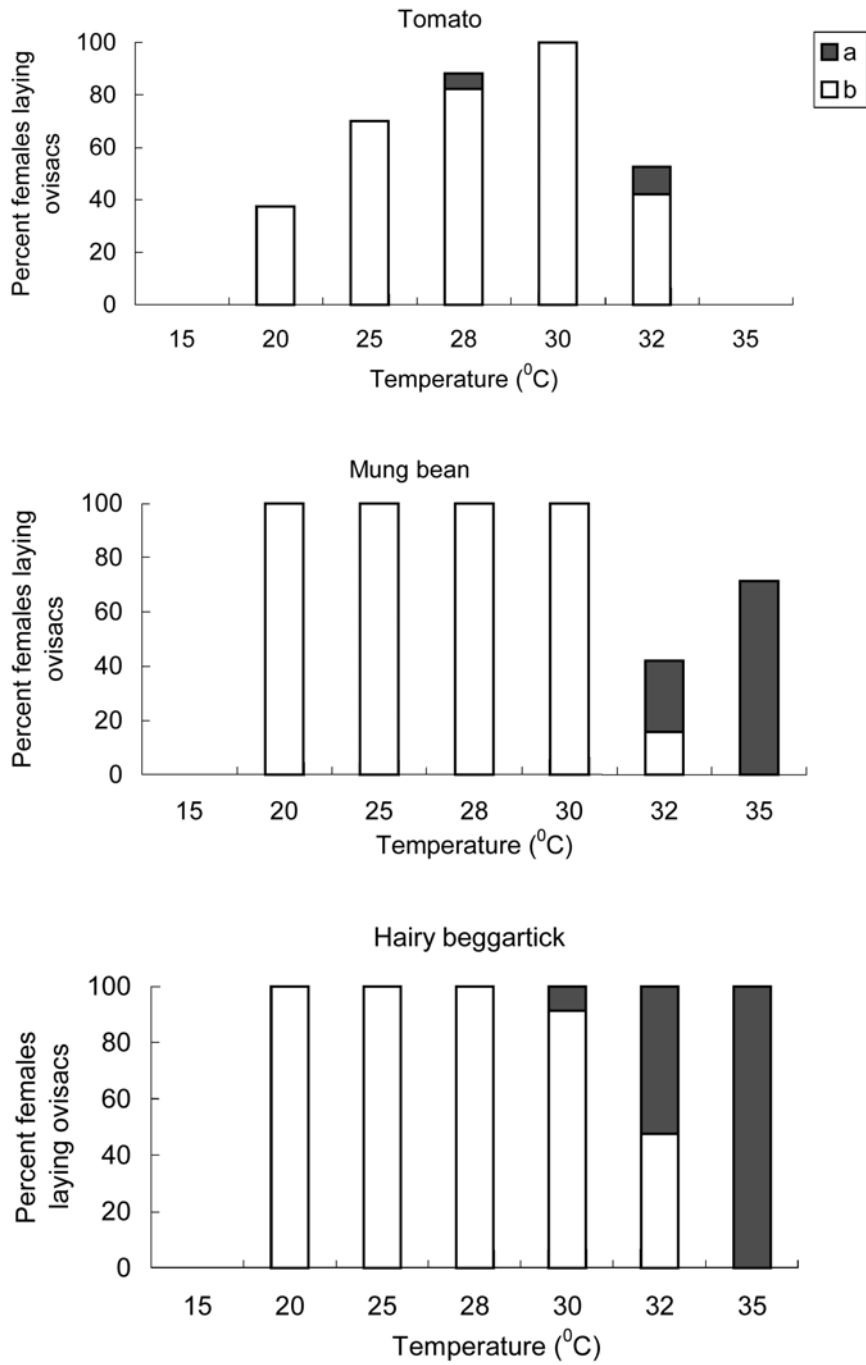
⁴⁾ Means in each column and row with the same lowercase and capital letter, respectively, do not significantly differ at the 5% level by Scheffe's S method.

發育所需時間以求校正，但飼育於綠豆葉與咸豐草上 35°C 下之個體所產之卵囊其中無卵粒 (表六)，故無法進行卵期之校正，僅能紀錄第一代試驗族群之卵期。

溫度與寄主植物種類是影響美地綿粉介殼蟲發育、死亡、成蟲壽命及產卵量之顯著因子。Herrera 等 (1989) 飼育同屬之 *P. herreni* 於大戟科之樹薯 (*Manihot exculenta* Crantz) 上，指出兩性之發育速率均在 25~30°C 到達最大值，此現象與本試驗之結果相近。Chong 等 (2003) 在菊科 *Dendranthema x grandiflora* Kitam 上飼育之報告指出，美地綿粉介殼蟲可成功完成生活史的溫度範圍為 15~25°C，且在 25°C 下之發育期最短，分別為雌性 29.8 日，雄性 32.6 日，然而本試驗於菊科咸豐草上之結果卻顯示，於 20~35°C 下均可完成全程發育，相較之下，本試驗結果發育溫度起點

上移且發育溫度範圍變寬，其中並以 30°C 下發育最快，雌性約 19.5 日，雄性約 21.8 日，兩性均較 Chong 等 (2003) 之結果快；但於 25°C 下所需之發育期雌性為 27.9 日，雄性 32.1 日，則與其結果相近。Sinacori (1995) 指出，30 ± 2°C 下飼育於茄科馬鈴薯上雌性之發育期為 22~31 日，與本試驗 28~32°C 下飼育於番茄葉上之雌性發育期為 25~29 日相近。比較雌雄兩性自卵發育至成蟲所需之時間 (表四)，得知無論在何種寄主植物上，均以雌性所需的發育期較短，此現象與 Boavida 與 Neuenschwander (1995) 之觀察結果相同，推測是爲了能使壽命短暫的雄成蟲可在羽化之初，立即能與成蟲交配之故。

比較飼育於三種寄主植物上之死亡率得知，美地綿粉介殼蟲於番茄上之死亡率最高，證實寄主植物的不同是影響美地綿粉介殼蟲



圖二 不同溫度下美地綿粉介殼蟲於三種植物上之產卵囊比例與空卵囊比例。
 Fig. 2. Percentage of ovisacs with eggs and empty ovisacs laid by female mealybugs reared on three host plants at various temperatures. a. ovisacs without eggs; b. ovisacs with eggs.

表七 美地綿粉介殼蟲在三種寄主上不同溫度下之族群介量

Table 7. Population parameters of *Phenacoccus madeirensis* reared on three host plants at various temperatures based on a two-sex life table

Temp. (°C)	Host plant ¹⁾	N		T		R ₀	r _m	λ	Dt (days)
		♂	♀	♂	♀				
15	To	- ²⁾	-	-	-	-	-	-	-
	Mb	-	-	-	-	-	-	-	-
	Hb	-	-	-	-	-	-	-	-
20	To	11	16	83.9	108.7	13.9	0.0160	1.0161	43.3
	Mb	31	43	64.2	74.7	213.9	0.0186	1.0188	37.3
	Hb	16	29	67.3	91.9	61.3	0.0086	1.0086	80.6
25	To	24	20	44.5	63.9	13.1	0.0138	1.0139	50.2
	Mb	48	42	35.4	40.4	224.4	0.0570	1.0587	12.2
	Hb	37	52	36.0	46.4	71.0	0.0229	1.0232	30.3
28	To	39	24	32.0	50.6	24.6	0.0162	1.0163	42.8
	Mb	31	27	29.0	39.3	248.0	0.0315	1.0320	22.0
	Hb	45	40	27.6	38.7	53.2	0.0211	1.0213	32.9
30	To	34	20	27.7	40.3	33.9	0.0282	1.0286	24.6
	Mb	77	55	25.2	31.4	124.3	0.0679	1.0702	10.2
	Hb	35	35	25.0	34.9	14.4	0.0224	1.0227	30.9
32	To	28	15	28.8	44.7	14.4	0.0238	1.0241	29.1
	Mb	25	19	27.2	42.7	10.4	0.0279	1.0283	24.8
	Hb	44	22	27.6	39.9	0.8	0.0016	1.0016	433.2
35	To	-	-	-	-	-	-	-	-
	Mb	38	10	27.0	39.6	0	0	0	-
	Hb	40	15	29.2	48.5	0	0	0	-

¹⁾ To, tomato; Mb, mung bean; Hb, hairy beggartick.

²⁾ No eggs surviving to adult.

存活的重要因素之一。Chong 等 (2003) 紀錄美地綿粉介殼蟲之死亡率同樣以卵期或一齡若蟲為最高，但其於 15°C 下之累積死亡率僅達 60~63%，30~35°C 則為 100%，均與本試驗咸豐草上之結果有極大差異，故推測溫度應不是造成差異的主要因子，再次驗證寄主植物的不同是影響死亡率的重要因素之一。

溫度與寄主植物種類是影響美地綿粉介殼蟲成蟲壽命 (表五) 與產卵量 (表六) 的主要因素。Chong 等 (2003) 指出於菊科上之雄蟲壽命約 2~3 日，雌蟲壽命以 25°C 最短約 19 日，與本實驗綠豆與咸豐草上之結果相近。Sinacori (1995) 則提出 30 ± 2°C 下飼育

於馬鈴薯上之雌蟲壽命約 5~8 日，此結果與本實驗差異極大。在產卵量方面，番茄上之平均產卵量以 28~30°C 為最高，綠豆與咸豐草上則以 20~28°C 為最高，產卵高峰之溫度範圍較飼育於番茄上者為廣，且其中以綠豆之每隻雌蟲產卵量最高，最多可將近 500 粒，約為番茄上之 9~10 倍，咸豐草上的 4~5 倍，證實溫度的高低與寄主植物的種類均是影響產卵量的重要因子。Chong 等 (2003) 紀錄美地綿粉介殼蟲於菊科上 15、20 與 25°C 下之產卵量以 20°C 時產 491 粒最多，結果不同於同屬菊科之咸豐草上之結果，反而與豆科之綠豆於 20、25 與 28°C 上之結果相近。在

35°C下雌性均產下空卵囊，故推測 35°C已達本蟲的產卵溫度上限，此外，本蟲產下空卵囊的情況均出現在高溫區，低溫區 (20~25°C) 則無紀錄，故推測高溫是使美地綿粉介殼蟲產下空卵囊之重要因子。

美地綿粉介殼蟲之各項族群介量列於表七，溫度與寄主植物種類可共同影響族群介量。 r_m 值是族群最適生長環境的指標，直接反映出溫度對發育、存活和繁殖的整體影響，由於 r_m 值之計算需考慮到開始產卵之日數，開始產卵之日數越晚或產卵之天數範圍過於分散，則 r_m 值越低，故有最高的 R_0 值並不代表一定有最高之 r_m 值。整體觀之，以飼育於 30°C 下之綠豆上者有最大之 r_m 值 (0.0679)，25°C 綠豆上者次之 (0.0570)，28°C 綠豆上者則為第三 (0.0315)，然而理論上，28°C 下之 r_m 值應較 25°C 時為高，但試驗所得之結果卻不然，造成此結果之原因推測應為 28°C 下除了開始產卵之日較晚、產卵天數範圍較分散外，28°C 下由於未成熟期之死亡率較高，造成可產卵之雌性個體數減少，即樣本數較小，因而造成試驗結果之誤差，故其可信度也較低。

統整溫度與三種寄主植物對美地綿粉介殼蟲之影響，同時考慮發育、存活與繁殖等三項因子，應以發育期最短、存活率最高與繁殖力最大為本蟲最佳的生存目標，有最高之 r_m 值即為最佳之生長條件，故在七個溫度下、三種寄主植物上，顯示飼育於 30°C 下之綠豆上者有最大之 r_m 值 (0.0679)，25°C 綠豆上者次之 (0.0570)，證實綠豆為較佳之寄主植物，且適合之生長溫度為 25~30°C，約為台灣春末夏初至秋季一般戶外之溫度或網室內之正常室溫，於此溫度範圍下，美地綿粉介殼蟲僅需 10~22 天即可使族群量倍增，繁殖力十分驚人，且台灣目前因講求精緻化農業，溫網室的栽培面積越來越大，在恆定的溫暖室溫下正是

本蟲大量發生的適宜環境。另外，因寄主範圍廣且橫跨數科，一旦進入適宜環境的溫網室中，輕易即可尋獲適當寄主而大量發生。本試驗中咸豐草之 r_m 值雖次於綠豆上之結果，但咸豐草卻是台灣平地山野間最長見的雜草之一，由於其數量眾多、生長迅速且四季可見，是美地綿粉介殼蟲的重要寄主。

由於生命表資料係一基本生態學資料，是一切後續研究的基礎，因此往後即可經由對美地綿粉介殼蟲生態習性的認知來發展可靠的監測或防治技術。

誌 謝

本研究承蒙行政院農業委員會動植物防疫檢疫局計畫 94 農科-13.1.2-檢 B2-1 之經費補助，謹致謝忱。

引用文獻

- Birch, L. C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* 17: 15-26.
- Boavida, C., and P. Neuenschwander. 1995. Population dynamics and life tables of the mango mealybug, *Rastrococcus invadens* Williams, and its introduced natural enemy *Gyranusoidea tebygi* Noyes in Benin. *Biocontr. Sci. Technol.* 5: 489-508.
- Chen, S. P. 2003. Taxonomy and bionomic notes of the Anagyrini (Hymenoptera: Encyrtidae) in Taiwan. PhD dissertation, National Taiwan University, Taipei, Taiwan. 121 pp. (in Chinese)
- Chen, S. P. 2006. Personal communication.

- (Dept. Appl. Zool. Entomol., Taiwan Agr. Res. Institute, Taichung, Taiwan)
- Chong, J. H., R. D. Oetting, and M. W. Van Iersel.** 2003. Temperature effects on the development, survival, and reproduction of the Madeira mealybug, *Phenacoccus madeirensis* Green (Hemiptera: Pseudococcidae), on chrysanthemum. Ann. Entomol. Soc. Am. 96: 539-543.
- Green, E. E.** 1923. Observation on the Coccidae of Madeira Islands. Bull. Entomol. Res. 14: 87-99.
- Herrera, C. J., R. G. Van Driesche, and A. C. Bellotti.** 1989. Temperature-dependent growth rates for the cassava mealybug, *Phenacoccus herreni*, and two of its encyrtid parasitoids, *Epidinocarsis diversicornis* and *Acerophagus coccois* in Colombia. Entomol. Exp. Appl. 50: 21-27.
- Kondo, T., T. Esato, and S. Kawai.** 2001. *Phenacoccus madeirensis* Green (Homoptera: Pseudococcidae), a recently introduced exotic pest in Japan. Boll. Zool. Agric. Bachic. Ser. II. 33: 337-341.
- ScaleNet.** 2005. Available at <http://www.sel.barc.usda.gov/scalenet/scalenet.htm>.
- Sinacori, A.** 1995. Bio-ethological observations on *Phenacoccus madeirensis* Green (Coccoidea: Pseudococcidae) in Sicily. Israel J. Entomol. 29: 179-182.
- Townsend, M. L., R. D. Oetting, and J. H. Chong.** 2000. Management of the mealybug *Phenacoccus madeirensis*. SNA Res. Conf. 45: 162-164.

收件日期：2006年5月4日

接受日期：2006年8月21日

Effects of Temperature and Host Plant on the Development and Population Parameters of the Madeira Mealybug (*Phenacoccus madeirensis* Green)

Yu-Chin Yeh*, Ruey-Ling Li and Chiou-Nan Chen

Department of Entomology, National Taiwan University, Taipei 106, Taiwan

ABSTRACT

The Madeira mealybug, *Phenacoccus madeirensis* Green (Hemiptera: Pseudococcidae), is a newly invasive pest in Taiwan. *Phenacoccus madeirensis* has a wide host range and a short generation time, but knowledge of its life cycle is very limited. We studied the effects of constant temperatures (15, 20, 25, 28, 30, 32 and 35 °C), with 70% relative humidity and a 12L:12D photoperiod, on the development, survival, and reproduction of *Phenacoccus madeirensis* reared on three representative host plants, namely tomato (*Lycopersicon esculentum*, Solanaceae), mung bean (*Vigna radiata*, Fabaceae), and hairy beggartick (*Bidens pilosa*, Asteraceae). Data of the two-sex life table were collected to estimate its population parameters. *Phenacoccus madeirensis* reared on tomato leaves at 15 and 35 °C and on mung bean leaves and hairy beggartick leaves at 35 °C could not successfully complete its life cycle. The mealybug had the fastest development of all stages on the three host plants at 30 °C. The total developmental periods of female mealybugs on tomato, mung bean, and hairy beggartick were about 25, 19, and 20 days, respectively. Males took about 3-7 days longer to develop than females. The lowest mortalities on the three host plants were at 28, 25-30 °C and 25-30 °C, respectively. The mean longevity of *P. madeirensis* decreased with increasing temperature. The highest fecundities were 67 eggs on tomato leaves at 30 °C, 493 eggs on mung bean leaves at 28 °C and 141 eggs on hairy beggartick leaves at 25 °C. Females reared at 28 and 32 °C on tomato leaves laid empty ovisacs as did those at 32 °C on mung bean leaves, and 30 and 32 °C on hairy beggartick leaves. The highest net reproductive rate (R_0) on tomato leaves was at 30 °C, on mung bean leaves was at 28 °C, and on hairy beggartick leaves was at 25 °C. The highest intrinsic rates of natural increase (r_m) were 0.0282, 0.0679, and 0.0229 respectively on tomato leaves and mung bean leaves at 30 °C and on hairy beggartick leaves at 25 °C. Accordingly, the shortest doubling times (Dt) respectively on tomato and mung bean leaves were 24.6 and 10.2 days at 30 °C, and 30.3 days on hairy beggartick leaves at 25 °C. Both males and females had the shortest mean generation time (T) at 30 °C, being 28, 25, and 25 days for the male and 40, 31, and 35 days for the female on the three plants, respectively. Thus, we concluded that the optimal temperature range for *P. madeirensis* population growth was 25-30 °C, and mung bean was the most suitable host plant among the three plants tested. However, hairy beggartick might be the most important wild host plant for the completion of its life cycle year-round.

Key words: *Phenacoccus madeirensis*, Hemiptera, two-sex life table, population parameters