

棲群動態：生物防治基礎研究之一¹

Population Dynamics: One of the Basic Researches in Biological Control

謝 豐 國²

F. K. Hsieh

- 一、緒 言
- 二、棲群密度之變動
- 三、影響棲群變動因素之分析
 - (一)棲群之內在增殖力 (r_m)
 - (二)環 境
 - (三)棲群之存亡因子
- 四、結 語
- 五、參考文獻

摘要：本文探討棲群動態之定義及其研究範圍，並解說棲群動態為生物防治基礎研究之一。

綜合各方學者之見解，棲群密度之變動，似受動物之內在增殖力，環境及存亡因子之影響，此等因子有些由動物本身遺傳基因控制，有些則受生理及生態兩種動力之約束。

動物之內在增殖力，係由生殖力、壽命及發育速率而定；環境係由氣象、動物與病原、食物及棲息地所組成；存亡因子係指環境中真正影響棲群變化之關鍵因子。內在增殖力、環境與存亡因子，在整個自然界之生命系統中是不可區分的，因為棲群之變動，包括生長與死亡，均受上述三項所左右。

近年來生物學者研究棲群動態，倡議製備昆蟲生命表，利用生物學、數學及統計學等鑑定及解析棲群變動之關鍵因子，發展模式或公式，藉以預測昆蟲棲群密度大小與棲群密度水平，而後者乃是有志於生物防治研究者用來預測生物防治長期後果之準據。

緒 言

棲群動態 (population dynamics) 是指棲群數量變動之情形，棲群的變動 (fluctuation) 受生理的及生態的動力 (physiological and ecological forces) 所影響，因此研討棲群，必須考慮其所消耗的能量，所佔有的空間，及所產生的壓力等。Nicholson⁽²⁹⁾ 解釋棲群動態係生物學的一門分支，乃研究有關棲群在環境中調節能量與移動物質之動力 (此動力係由可測度的各種影響因子作用而成)，亦即研究生物群體在同一世代內或不同世代間繁衍變動之情形。換言之，棲群動態係指棲群變動之過程，包括棲群密度 (population density)，出生率 (birth rate or natality)，死亡率 (death rate or mortality)，齡期分佈 (age distribution)，生物潛能 (biotic poten-

1. 臺灣植物保護中心昆蟲組綜合論述第4號

2. 臺灣植物保護中心技正

tial), 分散率 (rate of dispersion) 及生長型 (growth form) 等有關知識的一門學問⁽⁵¹⁾。

就動物學而言, 生態系 (ecosystem) 內有兩種組成分子, 即動物及其環境 (包括氣象、其他動物及病原、食物及棲息地等四要素), 一般而言, 若環境無顯著的變動, 不致對動物產生壓力, 則動物在繁複的生態系中, 經常均能保持某種程度之棲群密度, 而且此密度是在一個平衡的水平線 (level of equilibrium) 上, 保持着和緩的起落狀態 (oscillation)。然而在生物進化過程中, 由於動物之生存與競爭, 或環境因子變動的結果, 棲群密度之平衡即經常受到干擾, 譬如氣象因子及空間的變化 (如集約式的單作栽培型態) 等都能使生態系中之動物棲群或其他穩定性失去平衡; 又在農業生態系中 (agro-ecosystem), 農藥的使用, 亦是擾亂其穩定性最顯著的例子之一。

生物防治乃是利用生物因子 (包括捕食性動物、寄生性動物、病原菌、線蟲及原生蟲等) 達到防治蟲害目的之一種方法。與化學防治比較, 成功的生物防治, 既可避免生態系之遭受干擾, 且有持久性之防治效果, 理論上是理想可行的方法。然而從理論研究到實際應用, 生物防治成功的例子 (如澳洲瓢蟲之剋制吹綿介殼蟲者) 並不多見。主要的原因乃是害蟲與其捕食性或寄生性等天敵之棲群動態異常複雜⁽⁵⁰⁾, 動輒違背理論, 欲估計害蟲與其天敵之棲群大小 (population size) 及棲群水平 (population level), 擬定經濟限界 (economic thresholds), 並非易事。

近年來, 昆蟲學者倡議利用昆蟲齡期存亡表或生命表 (life table), 研究分析影響棲群變動之關鍵因子 (key factors), 並利用數學或統計學之方法來解說各種室內室外試驗所得資料, 然而迄今, 完整可循的研究報告為數亦不多。如何從蟲齡存亡表之研判與分析, 預測天敵克制害蟲之良機, 或進而促成天敵有效地抑制害蟲棲群, 其所涉及之因子, 似應包括考慮害蟲、作物及天敵三者在環境中之關係。研究害蟲與天敵之棲群動態, 計算兩者之出生率及死亡率, 可增進瞭解兩者棲群變動之各項關鍵因子, 協助預測害蟲棲群之趨勢 (prediction of population trend), 在應用生物防治法時, 促使天敵與害蟲棲群之發生與消長, 在時間上能够盡量趨於一致 (synchronization), 方能達到經濟防治蟲害之目的。本文將偏重於討論棲群密度之變動及影響棲群變動因素之分析。

棲羣密度之變動

談及棲群數量或密度變動之基本理論及研究很多 (8, 10, 24-26, 29, 30, 38-40, 44, 45, 47, 48, 50, 53 等), 其中較為一般人所接受或引述的有如下數種理論:

Nicholson⁽²⁹⁾ 之論述着重於棲群本身之特性 (properties), 結構 (structure) 及作用 (functioning) 之探討, 尤其強調棲群數量之穩定機構 (mechanisms of stabilization of numbers), 認為棲群數量在某些情形下會自行調節 (self-governing), 棲群密度之調整, 幾乎都是同種競爭 (intraspecific competition) 之結果。棲群在環境中最終以均衡 (balance) 狀態存在, 係基於與棲群密度有關之相對因子 (density-related opposition), 對無止境的棲群成長 (indefinite population growth) 之反應的結果。密度之調節是自然淘汰 (natural selection) 機構中重要的一環; 具有優越特性的個體留存時, 其產生的反應, 促使不具優越特性之個體及其後代自然消失。Nicholson之理論遭受某些批評, 認為他太過於強調動物之內在力, 不將棲群與環境考慮為同一個作用系統 (functional systems), 而棲群之豐度 (abundance) 往往是由環境因素決定的。雖然如此, Nicholson 却能舉出下列實驗證據, 說明洋綠蠅 (blowfly, *Lucilia cuprina*) 棲群密度調節之原理: 1) 同種競爭 (intraspecific competition) 一幼蟲密度增加時, 成蟲之羽化數目即顯著地減少, 原因是幼蟲競爭食物導致死亡率大為增加。2) 平衡作用 (mechanism of balance) 一成蟲密度降低時, 却能增加產卵率, 以致卵之密度相對變高。3) 受外界壓力時自動調節 (automatic adjustment to external stress) 一人為驅殺成蟲, 致使羽化之新成蟲數目不但大增, 而

且自然死亡數亦大減。4) 補償的調節因子 (complementary governing factors) 一當成蟲因食物減少而降低產卵率時, 幼蟲及蛹之發育和或活率相對的超出正常, 以致羽化之新成蟲大為增加。

Andrewartha and Birch⁽³⁾強調外界環境之影響力, 認為動物之棲群數量主要受到三種環境因子之限制: 1) 當資源 (如食物) 缺乏時, 棲群即減少。2) 當資源缺乏時, 動物分散及尋找能力降低或消失, 終使棲群減少。3) 增殖率 (rate of increase, r) 為正值之時間太短, 棲群即減少。最後一項在自然界可能是最重要的, 因為增殖率常受到氣象, 捕食性動物及其他環境因子之影響。例如一種群集之澳洲飛蝗 (*Austroicetes crueiata*) 及一種蘋果花薊馬 (apple blossom thrips, *Thrips imaginis*) 之棲群, 均受上述因素之任何一種影響而變動。此二人之理論, 就以同種競爭及其他與棲群密度有關之因子而言, 對於棲群數量之決定性及穩定性已有正確的見解, 然而他們却低估了與密度有關的其他因素所扮演的角色。

Milne⁽²⁴⁾認為有兩種環境因子單獨或聯合的直接決定棲群數量, 此即非密度應變因子 (density-independent factor), 不完全密度應變因子 (imperfectly density-dependent factor), 及完全密度應變因子 (perfectly density-dependent factor)。他定義非密度應變因子為物理境况 (physical circumstance), 主要包括氣象因子; 不完全密度應變因子為不同動物種類之間對同一資源或需求物之競爭以及捕食性動物、寄生性動物及病原菌等之相互作用; 完全密度應變因子則為棲群本身或同種動物間對食物、空間等之競爭。Milne之主要貢獻為對密度應變因子之劃分為完全與不完全應變因子, 但是他的論述仍嫌過於強調或忽略某些其他因子, 譬如寄生者, 在決定棲群之豐度時所佔之地位, 似乎仍欠缺正視生命系統乃是一個整體的觀念。

Pimentel⁽³⁰⁾認為調節草食性動物、捕食性動物及寄生性動物之棲群, 係由遺傳反饋機構 (genetic feed-back mechanism) 作用所成, 此種作用在相互作用棲群之間乃是經由密度壓力 (density-pressure), 選汰壓力 (selective-pressure) 及遺傳改變 (genetic changes) 之動力而成為反饋機構。他認為在草食類系統中, 動物之密度影響植物之選汰壓力, 此種選汰影響植物之遺傳組成 (genetic make-up), 隨即植物之遺傳又影響動物之密度。最後在食物鏈 (food chain) 中之棲群因作用與反作用之結果, 乃導致動物棲群之進化 (evolution) 及調節 (regulation)。

Southwood⁽⁴⁹⁾經過分析許多資料後, 作了如下之結論:

1) 在農業棲息地 (agricultural habitats) 內, 昆蟲的出生率顯明的決定棲群之大小; 2) 在自然棲息地 (natural habitats) 內昆蟲幼期 (immature stage) 之自然死亡率決定日後棲群之大小。

以上有關棲群密度之理論, 乃為各個學者按個人經驗與試驗研究結果所持之結論, 各個理論雖不盡相同, 却可概括相當部分之觀點, 其他尚有許多學者之理論^(13,45,46,50), 限於篇幅, 恕不在本文中一一敘述。

影響棲羣變動因素之分析

綜括上述各種理論, 棲群密度之變動幾乎單獨的或聯合的受到動物本身之生物潛能 (與遺傳有關)、環境及存亡因子 (survival and mortality factors) 之影響。任何一種動物皆有其特有的發育速率 (speed of development), 壽命 (longevity) 及生殖力 (fecundity)。此三種數值, 部分可由1) 環境及2) 動物內質 (innate quality of animal itself) 來決定, 此種內質即所謂內在增殖力 (innate capacity for increase, 簡稱 rm)。 rm 對於動物棲群動態 (包括分佈及豐度) 之關係極為重要。動物生態學家強調環境之重要性時, 往往忽略了 rm , 此係一項錯誤之觀念。事實上,

動物的rm不可與環境脫節⁽³⁾。

環境很少保持適合的 (favorable) 或不適合的 (unfavorable) 兩種極端狀態，通常總在兩者間做不規律的變化。因此rm也跟着變。當環境條件合適時，rm保持正值，此時動物數量即增加；當環境條件之一不適時，rm可降為零或負值。至於環境加諸於動物之存亡因子，究竟是那些，又此等因子對於棲群變動之影響有多大，許多學者均提倡做成動物之生命表加以分析。

(一) 棲群之內在增殖力 (rm)

在自然界中，一種或數種環境組成分子 (components) 或能決定動物之真正增殖力 (r: actual rate of increase)，但是在實驗室中，捕食性動物、病原及其他動物常被隔離，食物、空間則經常保持最適合的水平。同時溫度、濕度、其他氣象因子及食物之質與量都能保持不變。在此等因子最適當的實驗組合中，動物可能達到之最大增殖率 (maximal rate of increase) 即稱之為內在增殖力 (rm)。

動物之數目是依出生率及死亡率而定，而動物之rm是由生殖力、壽命及發育速率而定，此三種數值在棲群內則可用出生率及存活率 (或其相對之死亡率) 計算出來。此即當1) 出生率超過死亡率時，棲群即增加；2) 出生率相等於死亡率時，棲群即維持不變；3) 死亡率超過出生率時，棲群即減少。計算之困難在於出生數目及死亡可能率每因動物之年齡或昆蟲之不同齡期而異。

計算rm前，應先在理想的環境中 (包括適當的溫度、濕度、食物及空間等) 建立昆蟲齡期存亡表，記錄各齡期 (包括卵、幼蟲、蛹及成蟲) 之死亡率，發育時間，達到50%死亡率之時間，雌蟲產卵數，孵化率等，然後用數學、統計學及圖示法等求得存活率 (survival rate) 及生殖率 (fecundity rate) 及發育速率 (speed of development)。發育速率與溫度 (恆溫時) 之關係可以公式⁽⁴⁾作成推理曲線 (logistic curve) 表示之：即

$$\frac{1}{Y} = \frac{K}{1 + e^{a+bt}} \quad \text{其中}$$

Y: 溫度 t 之發育時間 (duration of development at temperature t)

K, a, b: 均為實驗常數 (empirical constants)

e: 自然對數之底數 (base of naperian logs)

Siddiqui及Barlow⁽⁵⁷⁾在人工氣象室 (environmental chambers) 研究地中海粉蛾 (mediterranean flour moth, *Anagasta kuehniella*)，計算棲群生長之情形如下：

在恆溫時，發育時間(Y) = $33.33e^{0.003048(35.5-t/c)^2}$

$$\text{發育速率} \left(\frac{100}{Y} \right) = 3.00e^{-0.003048(35.5-t/c)^2}$$

在變溫時 (fluctuating temperature)，即引用Pradhan^(32,33)之公式，求得

$$Y = 36.76e^{0.003002(34.6-t/c)^2}$$

$$\frac{100}{Y} = 3.00e^{-0.003048(35.5-t/c)^2}$$

有了存活率、生殖率及發育速率，即可應用下列公式^(3,6)計算rm值：

$$\sum e^{-rm^x} L_x M_x = 1 \quad \text{其中}$$

e: 自然對數之底數 (base of Naperian logs)

rm^x: 雌蟲在年齡 X 時之內在增殖力 (innate capacity for increase of females at pivotal age x)

L_x: 雌蟲在年齡 x 時之存活率 (survival rate of females at pivotal age x)

M_x: 雌蟲在年齡 x 時之生殖率 (age-specific fecundity in females)

在恒溫時 $rm = 0.1583 - 0.00128[33.33e^{0.003048(35.5-100)^2}]$

在變溫時 $rm = 0.1583 - 0.00128[36.76e^{0.003002(34.6-100)^2}]$

他們做了如下的結論：

1. rm 在恒溫時較在變溫時為大，係因恒溫時粉蛾發育較快，所需成長時間亦較短；成蟲之最大生殖力來得較早以及幼蟲期之存活率較高之故。
2. 若把變溫中之溫差加大，則幼蟲期存活率與發育速率及成蟲之生殖力均將減低，因此便減少棲群之成長。

相反的，在變溫時較恒溫時 rm 為大的例子也有，譬如果蠅 (*Drosophila melanogaster*)⁽³⁵⁾ 及豌豆蚜 (*Acyrtosiphon pisum*)⁽³⁶⁾ 等。每種害蟲、捕食性動物及寄生性動物均有其特有的內在增殖力，在環境因子的交互作用下，自能影響動物本身棲群之起落與變化。

(二) 環境

Andrewartha⁽²⁾ 解釋動物之環境為一切能够影響動物生存與繁殖機會的因素，並將其歸納為四大項，即氣象、其他動物與病原、食物及棲息地。各因子對動物棲群變化之影響將分述如下：

1. 氣象 (weather)

不能否認的，氣候之變化一般可能是影響棲群系統最主要的因素⁽⁴¹⁾。許多蟲害之猖獗都因氣候而引起，譬如乾燥的夏季有助於森林害蟲樅捲葉蛾 (spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*) 之繁衍，而潮濕的夏季則助長天幕站蠅 (tent caterpillar, *Malacosoma distria*) 之猖獗⁽⁵⁵⁾；水稻二化螟 (*Chilo suppressalis*) 在冬季乾燥高溫時，曾造成臺灣歷年來稻作螟害最嚴重之記錄⁽¹⁾；玉米螟 (*Ostrinia nubilalis*) 因 1970 年時氣溫比往年為高，造成了美國明尼蘇打州 (Minnesota) 十餘年來棲群最高之一年⁽⁹⁾；其他如果蠅棲群數夏季高冬季低⁽⁵⁾ 及棉鈴象鼻蟲 (boll weevil) 棲群數夏季低秋季高⁽¹²⁾ 等等都證明氣象影響昆蟲棲群密度之重要性。

茲將氣象中較重要的因子，如溫度、濕度、光及其他等對動物棲群之影響敘述於後。

(1) 溫度

溫度直接或間接影響動物之行爲、發育速率、死亡率、壽命及生殖力等，因而影響棲群之變化。Andrewartha and Birch⁽³⁾ 將溫度對動物之影響做成一個假設曲線，而把它分為致死低溫 (zone of freezing temperature)，非致死低溫 (zone of non-freezing temperature)，致死高溫 (zone of lethal high temperature) 及生長適溫 (zone of favorable temperature) 等四個區。在生長適溫區，溫度愈高，雌蟲之產卵速率愈快，卵及幼蟲之發育速率亦愈快，例如牧草象鼻蟲 (*Hypera postica*)^(21,22)、玉米根金花蟲 (*Diabrotica longicornis*, 及 *D. virgifera*)⁽⁸⁾ 及果實蠅類 (tephritids or trypetids)⁽⁵⁾ 等。在非致死低溫區，有限之低溫能抑制或延遲卵及幼蟲之發育速率^(11,22)。溫度對牧草象鼻蟲各齡期之致死影響，在低溫時為卵 $-10.8 \sim -7.4^{\circ}\text{F}$ ；幼蟲從第 1 齡到第 4 齡分別為 $-1.7, 2.8, 14.3$, 及 17.2°F ；蛹 18.9°F ；成蟲 $17 \sim 14^{\circ}\text{F}$ ⁽⁴⁾。致死高溫則為卵 $>35^{\circ}\text{C}$ ；幼蟲 $>34^{\circ}\text{C}$ ；蛹 $>34^{\circ}\text{C}$ ；成蟲 $>37^{\circ}\text{C}$ ⁽⁴³⁾。此外溫度尚能影響動物之其他行爲、活動情形、分散及適應等⁽²⁾，而致使棲群發生變動。

(2) 濕度

濕度亦能影響動物之生存與繁殖，有些動物喜歡乾燥，有些則偏好潮濕，無論如何，動物總得適應維持本身體內之正常含水量，以免死亡。Andrewartha and Birch⁽³⁾ 亦把濕度對動物之影響做成一個假設曲線，而把它劃分為致死乾燥 (lethal dry zone)，生長適當濕度 (optimal humid zone) 及致死潮濕 (lethal wet zone) 等三個區。動物只有在適當之濕度下才有正常的生殖力及發育速率，在此區內，Sweetman⁽⁴²⁾ 發現濕度愈高，牧草象鼻蟲卵之存活率愈高；玉米根金花蟲產卵

數及產卵部位與土壤濕度亦有密切關係⁽⁸⁾，多種果實蠅類之豐度及分佈與濕度息息相關，因為濕度低時，數種果實蠅之生殖力及遷移能力均降低，同時死亡率升高，因而減少了棲群數量⁽⁵⁾。

(3)光

光的照明度、方位、光週期、光波及偏光度均能影響動物，尤其照明與光源方位能够影響動物日常規律的取食、散佈及交配，還有許多動物都有趨光性。光週期能够影響某些動物之生活史，亦能影響某些鳥類及哺乳類生殖器官之成熟。此外，還能影響某些昆蟲之滯育 (diapause)，例如在光週期 8 小時以下飼養牧草象鼻蟲幼蟲，即產生非滯育成蟲 (non-diapausing adults)，然而光照 8 小時以上，則羽化之成蟲逐漸進入滯育狀態⁽²⁰⁾；又光源暗淡時，如傍晚時，有些成蟲之活動較強⁽³¹⁾。Bateman⁽⁵⁾ 指出光對果實蠅類生殖力之影響極為重要，對發育速率及死亡率則影響較小。然而光對動物棲群之影響實有待進一步之研究。

(4)其他

蘋果蛀心蟲 (codling moth, *Laspeyresia pomonella*) 幼蟲之死亡率與降雨量有密切之關係，其最大死亡率 (18.2%) 發生於第一齡，此時幼蟲正好附着於果實表皮上；最小之死亡率 (3.4%) 則發生於第三齡，此時幼蟲主要在果實種子內，故晚春及初夏之降雨能够顯着地減少幼蟲侵入果內⁽¹⁷⁾。

2. 其他動物及病原

(1)異種動物及病原

有關寄生性動物與捕食性動物等對動物棲群之影響已另有專文論述，在此不予重述。

(2)同種動物

Andrewartha and Birch⁽⁹⁾ 指出，當同種動物棲群過低 (underpoulation) 時，便會減少真正的增殖率 (如扁擬穀盜, *Tribolium confusum*) 及出生率 (如羊壁蝨 *Ixodes ricinus*)，因為交配的機會降低之故；同時死亡率也會增加 (如澳洲飛蝗, *Austroicetes cruciata*)，因為被捕食之機會增加所致。又當棲群過高 (crowding) 時，則影響壽命 (如 *T. confusum*) 及增加幼蟲及卵之死亡率，使棲群降低。

3. 食物

食物是環境的組成分子之一，它能改變動物之生殖力、壽命或發育速率，而影響其生存與繁殖。食物之質與量對動物均極重要，在自然棲群中，食物之質能影響動物之真正增殖率 (r 值)。

Andrewartha 及 Birch⁽⁹⁾ 述說樅捲葉蛾 (*C. fumiferana*) 第二齡幼蟲偏好香樅樹 (balsam fir) 有雄蕊 (staminate) 之花，甚於樅樹或針樅樹之葉子，此外，它們喜歡幼葉甚於老葉，因此，當香樅花盛開之際，常會產生大量樅捲葉蛾之為害。又一種蘋果花薊馬 (*T. imaginis*) 在自然界中僅在花束中繁殖，成蟲必須取食花粉，方能產卵；在實驗室中亦可在一種金魚草 (antirrhinum) 之雄蕊中生存，但若把花粉囊 (anther) 去除，只剩花絲 (filament)，則薊馬幼蟲未有一個能活至成蟲者。其他試驗證明維他命 B 族對許多昆蟲均不可或缺，缺少其中任何一種，均能影響其生存率及壽命。

草莓蚜蟲 (*Chaetosiphon fragaefolii*) 之棲群與草莓葉中所含非還原糖分 (non-reducing sugars)，如葡萄糖、果糖等有關，故在夏季中、後期，當草莓所含營養價值 (如上述糖類) 降低時，蚜蟲之生殖率亦跟着降低，加上捕食動物數量之增加，使得蚜蟲密度大為降低⁽³⁴⁾。

有一種幾丁蟲 (buprestid, *Melanophila californica*) 之幼蟲，其寄主樹木健全時，能在一年內發育完成，若樹木不健全時，則其發育延誤可達四年之久。又如一種扁擬穀盜 (*T. confusum*) 之幼蟲，在含有豐富碳水化合物之食物中，其發育速率顯著的加快⁽³⁾。

4. 棲息地

棲息地與環境中其他組成分子有互相依賴之作用。冬季之低溫是許多昆蟲生存及分散之限制因子

，有些越冬昆蟲種類，其生存除依本身之耐寒力外，還靠越冬棲息地之保護。棲息地包括土壤、植物碎枝、葉、及冰雪等，地溫依其深度及冰雪而變化。在同一時間內，空氣中之氣溫與不同土壤深度之地溫即有很大之差異，當土表有冰雪覆蓋時，其差異尤甚。

在溫帶，炎熱乾旱之夏季係陸生動物最忌諱之季節，此時昆蟲乃尋找適地滯育，渡過惡劣環境，以求生存。然而，有時產於土表之蟲卵（如蝗蟲與蟋蟀）在孵化前，即可能大量死亡，例如在澳洲，有一個夏季，乾旱持續了89天，使90%之蝗卵死亡⁽³⁾。在美國華盛頓州中部一個排水溝附近，因冬季有溫暖之水流通過，水溫使該處環境溫暖，有半翅目、雙翅目、鞘翅目、膜翅目及鱗翅目等昆蟲被發現越冬於其間⁽⁵²⁾。

在一個棲息地內，其他生物影響動物生存與繁殖之例子很多，譬如許多寄生性與捕食性動物對其他動物的影響即是。在試驗田中，全種棉花之田園與間隔50呎種棉花、牧草、玉米、燕麥及大豆等之田園相比，發現後者受棉花六害蟲 (*Heliothis* spp.) 之為害均低於經濟限界，自然防治率很高，因為害蟲之卵被捕食之機會較高之故⁽¹⁴⁾。

(三) 棲群之存亡因子

環境因子固然很多，但其真正影響動物棲群之生存、繁衍及死亡者，只有少數所謂的關鍵因子。有關棲群動態之早期理論，曾出現四個名詞，即密度應變因子 (density-dependent or direct density-dependent factor, 簡稱 D-DF)，反密度應變因子 (inverse density-dependent factor 簡稱 ID-DF)，緩密度應變因子 (delayed density-dependent factor 簡稱 DD-DF)，及非密度應變因子 (density-independent factor, 簡稱 D-IF) ⁽⁵⁰⁾。此等名詞之劃分，各方生態學者迭有爭論，但是欲明瞭棲群之性質及其組成分子間之相互關係時，却仍有其用處。此等名詞既可以用數學又可用辭句定義之，而所有致死因子均可歸類於上述四種之一，惟其間亦有難於劃分界限者。有時候，當可測度之介量 (parameters) 有限時，從分析中求得之資料即往往不齊全。

1. 密度應變因子 (D-DF)

D-DF 為當棲群密度增高時，部份棲群死亡率即相應增加。換言之，當密度增高時，生殖力 (fecundity) 或受孕率 (fertility) 即減少。死亡率與密度之關係，在棲群之理論上佔着特殊地位，在應用數學理論的棲群模式 (population model) 中，亦相當重要^(27,48)。目前多數學者已接受 D-DF 調節棲群密度之理論。

田間試驗顯示 D-DF 影響棲群之例子很多，可由同種動物對有限食物與空間競爭之結果說明之。譬如在嗜食同類 (cannibalism) 中，D-DF 可影響棲群之死亡率⁽⁷⁾、生殖力⁽¹⁶⁾ 或遷徙⁽⁵⁴⁾。又捕食性動物對被捕食之動物 (prey) 之作用，或寄生性動物對其寄主之影響，亦全部或部分為 D-DF 所使然^(16,23)。

2. 反密度應變因子 (ID-DF)

ID-DF 當棲群密度增高時，部分棲群之死亡率即相應減少，或當密度增高時，生殖力及孵化率亦同時增加。ID-DF 一般影響全部棲群密度之可能性較少，部分之棲群密度受 D-DF 或 ID-DF 影響之可能性較多。譬如縱捲葉蛾之寄生性動物，於寄主密度低時為 D-DF，寄主密度高時則為 ID-DF⁽²³⁾。又如某些蚜蟲棲群，當其密度初增加時，其生殖力亦隨着增加 (類似 ID-DF 之作用)，惟密度進一步增加時，生殖力隨即降低 (類似 D-DF 之作用)，或引起成蟲之遷徙，甚或兩者均發生⁽⁵⁴⁾。

3. 緩密度應變因子 (DD-DF)

寄生性動物之增殖率 (而非寄主之死亡率) 與寄主之密度成比例，由此假設推算，則寄主與寄生性動物之棲群密度有週期性之變化，即寄生性動物棲群之消長要比寄主遲緩約 1/4 週期。換言之，寄主

最大死亡率發生於寄主密度最高之後1/4週期的時間⁽⁴⁸⁾。欲從田間試驗得知 DD-DF 並非易事，除非 DD-DF 為影響棲群密度惟一之關鍵因子。若此因子為寄生性動物或捕食性動物，則必須測度寄生性動物或捕食性動物之密度，並比較其與寄主密度之關係後，方能決定是否為 DD-DF。例如在英國，對冬蛾 (winter moth) 與一種寄生姬蜂 (ichneumonid) 之棲群，經數年之研究後，發現該寄生蜂為一 DD-DF⁽⁴⁹⁾。

從室內試驗得知，目前已有許多資料顯示有些專一的 (specific) 及與寄主同時發生的 (synchronizd) 之寄生性動物，其棲群之消長較寄主棲群之消長為延緩或落後，是為 DD-DF，至於非專一及非同時發生之寄生性動物則無此現象，又食物之供需亦往往成為 DD-DF⁽⁵⁰⁾。

4. 非密度應變因子 (D-IF)

若致死因子與昆蟲密度無關時，則此等因子可能歸為 D-IF。此等死因常由氣溫、雨量及濕度等因子所引起。其他如食物、寄生性動物、捕食性動物及病原等亦可能為 D-IF。在自然情形下，氣象為主要的 D-IF，因為氣象有時不能查明 (undetected)，其對昆蟲棲群之影響並不因昆蟲密度之高低而有所改變。然而 D-IF 却經常為引起棲群變化之關鍵因子。

關於關鍵因子之鑑定與分析，利用收集及製備蟲齡存亡表或生命表之方法，最能收事半功倍之效。生命表一般只能在自然界同一地區對一個特定棲群作長期深入研究，方能取得資料⁽⁵⁰⁾。生命表做得較為詳細的如樅捲葉蟲⁽²⁷⁾、小菜蛾⁽¹⁸⁾及馬鈴薯金花蟲⁽¹⁹⁾等。

生命表之製作一般均沿用 Morris 及 Miller⁽²⁸⁾ 之方法。生命表製妥後，即需加以分析。分析步驟為第一、剖析關鍵因子，決定致死因子對棲群變動之影響力；其次為把死亡率做成次級模式 (submodel)；第三，為綜合各項次級模式而成一公式，由公式之推論，加上實際觀察結果，方能預測棲群變動之情形。

Harcourt⁽¹⁸⁾ 研究小菜蛾，集10年之資料，鑑定了多項調節該蟲棲群之關鍵因子，並導出公式如下：

$$I = S_G \left[\frac{\text{生殖力 (fecundity)}}{2} \right] \left[\text{成活成蟲 (adult survival)} \pm \text{分散 (dispersal)} \right]$$

其中

I 表示棲群趨勢 (populaton trend) 或趨勢指數 (trend index)

S_G 表示世代存活率。

或

$$I = S_B S_L S_{PP} S_P S_{\text{♀}} F P_F S_A$$

其中各項說明如下：

S_B : 卵存活率

S_L : 幼蟲存活率

S_{PP} : 前蛹存活率

S_P : 蛹存活率

$S_{\text{♀}}$: 雌蟲性比率

F: 雌蟲生殖力

P_F : 雌蟲可達數目

S_A : 雌蟲存活率

當 $I < 1$ 時，棲群即減少； $I = 1$ 時，棲群不變； $I > 1$ 時，棲群即增加。在分析 Harcourt⁽¹⁸⁾ 之生命表時，成蟲死亡率似為引起棲群變動之關鍵因子。

Harcourt⁽¹⁹⁾ 研究馬鈴薯金花蟲 (Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*)

時，則認為成蟲之遷徙 (adult migration) 為調節該蟲棲群之關鍵因子，氣象因子或捕食性動物對棲群則少有影響。

Varley 及 Gradwell⁽⁶⁰⁾ 認為計算存活率及應用相關分析法分析時，通常均應改用對數 (log) 為佳，如此可減少誤差及改進線形關係 (linear relationship)，故他們把 Morris⁽²⁷⁾ 等之公式轉換如下：

第一步驟為把各齡期之部分存活率 (fractional survivals) [即存活率 (survival rates) = S_x] 改為存活率對數。

$$\text{generation survival (存活世代)} = S_G = S_1 \times S_2 \times S_3 \times \text{etc} \dots \dots \dots (1)$$

其中

S_1, S_2, \dots 為蟲齡 1, 2, \dots 之存活率。

若同時取對數則上式可改寫成：

$$\log S_G = \log S_1 + \log S_2 + \log S_3 + \dots \dots \dots \text{etc} \dots \dots \dots (2)$$

第二步驟為 Harcourt⁽⁴⁸⁾ 建議的，將死亡率 (K) 化成可資利用的值。K 值係求 $\log I_x$ 連續值 (successive value) 之差而得。

$$\text{總死亡率 (total mortality)} = K = k_1 + k_2 + k_3 + \dots \dots \dots (3)$$

其中

k_1, k_2, \dots 為齡期 1 及齡期 2, \dots 之死亡率。

公式 (2) 及 (3) 完全相當，且可互換。

Varley 及 Gradwell⁽⁴⁸⁾ 發現各齡期死亡率 K 值與棲群密度成一直線關係，可由下列公式表示：

$$K = a + b (\log N)$$

其中

K: 迴歸斜率 (slope of the regression)

a: 截距 (the intercept)

N: 每單位面積棲群數目 (number per unit area)

他們建議，由 b 值可推測棲群變動因子之性質如下：

當 $b=0$ 時，棲群變動受 D-IF 之影響

$b \approx 0$ 時，棲群變動受 D-DF 之影響

$b > 0$ 時，棲群變動受 DD-DF 之影響

$b < 0$ 時，棲群變動受 ID-DF 之影響

結 語

生物防治既然為利用寄生性動物或捕食性動物等天敵抑制或防治害蟲之一種技術，則於實際應用生物防治時 (如大量飼養、釋放等)，務必講求經濟防治效率，應用之前又必須研究所選用或引入之生物防治因子，其防治之潛力，天敵與寄主害蟲間之關係，譬如兩者之豐度與分佈，兩者同時發生與消長之可能性，天敵之適應性，寄生率或捕食率之大小、天敵遭受重覆寄生 (hyperparasitization) 之可能性等，凡此種種應從昆蟲之鑑定，生活史及棲群動態等基礎研究着手進行。

研究昆蟲之棲群動態，乃欲計算昆蟲之出生率及死亡率或存活率，製備生命表，鑑定並分析棲群變動之關鍵因子，以及影響棲群變動之環境因子或存亡因子，進而發展模式或公式，藉以預測昆蟲棲群密度之發生與消長等變化。其最終目的即為預測棲群之大小 (population size) 及棲群之水平 (population level)。前者為對有志於化學防治者提供擬定經濟限界 (economic thresholds)

之依據，後者則為對有志於生物防治者提供由外界引入額外致死因子之長期後果之預測。生物防治之目標之一乃欲減少昆蟲增長之趨勢，而毋須改變棲群之平均水平；其另一目標為減少害蟲棲群之平均水平，因而將其原為主要害蟲之身份變為次要害蟲，此乃毋須影響棲群消長之幅度⁽⁵⁰⁾。

參 考 文 獻

1. 陶家驊 1967 稻作害蟲防治與稻谷增產問題之研討。糧農經濟研究9：16—22
2. Andrewartha, H. G. 1937. Introduction to the study of animal populations. Univ. of Chicago press. 281 pp.
3. Andrewartha, H. G., and L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press. 782 pp.
4. Armbrust, E. J., C. E. White, and J. R. Dewitt. 1939. Lethal limits of low temperature for the alfalfa weevil in Illinois. J. Econ. Entomol. 62: 464-7.
5. Bateman, M. A. 1972. The ecology of fruit flies. Ann. Rev. Entomol. 17: 493-518.
6. Birch, L.C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol. 17:15-26.
7. Brinkhurst, R.O. 1936. Population dynamics of the large pond-skater, *Gerris najas* Degeer. Ibid. 35: 13-25.
8. Chiang, H. C. 1973. Bionomics of the northern and western corn rootworms. Ann. Rev. Entomol. 18: 47-72.
9. Chiang, H. C., and A. C. Hodson. 1972. Population fluctuations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, at Waseca, Minnesota, 1948-70. Environ. Entomol. 1: 7-16.
10. Clark, L. R., P. W. Geier, R. D. Hughes, and R. F. Morris. 1937. The ecology of insect populations in theory and practice. London: Methuen and Co. Ltd. 232 pp.
11. Cothran, W. R., and G. G. Gyrisco. 1936. Influence of cold storage on the viability of alfalfa weevil eggs and feeding ability of hatching larvae. J. Econ. Entomol. 59: 1019-20.
12. Cross, W. H. 1973. Biology, control, and eradication of the boll weevil. Ann. Rev. Entomol. 18: 17-46.
13. DeBach, P. 1966. The competitive displacement and coexistence principles. Ibid. 11: 183-212.
14. DeLoach, C. J., and J. C. Peters. 1972. Effect of strip-planting vs. solid-planting on predators of cotton insects in Southeastern Missouri, 1939. Environ. Entomol. 1: 94-102.
15. Dixon, A. F. G. 1959. An experimental study of the searching behavior of the predatory coccinellid beetle, *Adalia decempunctata* (L.). J. Anim. Ecol. 28: 259-81.
16. Frank, J. H. 1937. The effect of pupal predators on a population of winter moth. *Operophtera brumata* (L.). Ibid. 36: 611-21.
17. Hagley, E. A. C. 1972. Effect of rainfall on the survival and establishment of codling moth larvae. Environ. Entomol. 1: 446-7.
18. Harcourt, D. G. 1939. The development and use of life tables in the study of natural insect populations. Ann. Rev. Entomol. 14: 175-93.
19. Harcourt, D. G. 1971. Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) in Eastern Ontario. Can. Entomol. 103: 1049-61.
20. Huggans, J. L., and C. C. Blickenstaff. 1934. Effects of photoperiod on sexual development in the alfalfa weevil. J. Econ. Entomol. 57: 167-8.
21. Hsieh, F., and E. J. Armbrust. 1974. Temperature limits of alfalfa weevil oviposition and

- egg density in Illinois. *J. Econ. Entomol.* 67: 203-6.
22. Hsieh, F., S. J. Roberts, and E. J. Armbrust. 1974. Developmental rate and population dynamics of alfalfa weevil larvae. *Environ. Entomol.* 3: 593-7.
 23. Miller, C. A. 1963. Parasites and the spruce budworm. *Can. Entomol. Mem.*, 31: 228-44.
 24. Milne, A., 1957. The natural control of insect populations. *Can. Entomol.* 89: 193-213.
 25. Milne, A. 1959. Weather, enemies, and natural control of insect populations. *J. Econ. Entomol.* 52: 532-3.
 26. Morris, R. F. 1959. Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology.* 40: 580-8.
 27. Morris, R. F. Ed. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Can. Entomol. Mem.* 31, 332 pp.
 28. Morris, R. F., and C. A. Miller. 1954. The development of life tables for the spruce budworm. *Can. J. Zool.* 32: 283-301.
 29. Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool. budworm.* 2: 9-65.
 30. Pimentel, D. 1961. Animal population regulation by the genetic feed-back mechanism. *Amer. Natur.* 95: 65-79.
 31. Poinar, G. O. Jr., and G. G. Gyrisco. 1962. Flight habits of the alfalfa weevil in New York. *J. Econ. Entomol.* 55: 265-6.
 32. Pradhan, S. 1945. Insect population studies. III. Rate of insect development under variable temperature of the field. *Proc. Nat. Inst. Sci. India.* 11: 74-80.
 33. Pradhan, S. 1946. Insect population studies. VI. Dynamics of temperature effect on insect development. *Ibid.* 12: 385-404.
 34. Shanks, C. H. Jr., and B. Finnigan. 1972. Population dynamics of the strawberry aphid in Southwestern Washington. *Environ. Entomol.* 1: 81-9.
 35. Siddiqui, W. H., and C. A. Barlow. 1972 a. population growth of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) at constant and alternating temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 65: 993-1001.
 36. Siddiqui, W. H., and C. A. Barlow. 1972 b. Population-growth of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Hom. Aphididae) after exposure to extreme temperatures. *Ibid.* 65: 1011-5.
 37. Siddiqui, W. H., and C. A. Barlow. 1973. Population growth of *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) at constant and alternating temperatures. *Ibid.* 65: 579-85.
 38. Slobodkin, L. B. 1931. Growth and regulation of animal populations. New York: Holt, Rinehart and Winston. 184 pp.
 39. Southwood, T. R. E. 1936. *Ecological Methods.* London: Methuen and Co. Ltd. 391 pp.
 40. Southwood, T. R. E. 1937. The interpretation of population change. *J. Anim. Ecol.* 33: 519-29.
 41. Southwood, T. R. E., and M. J. Way. 1970. Ecological background to pest management. In Rabb, R. L. and F. E. Guthrie (ed.) 1970. *Concepts of Pest Management.* pp6-29. Raleigh: N. Carolina State Univ. 242 pp.
 42. Sweetman, H. L. 1932. Further studies on the physical ecology of the alfalfa weevil. *J. Econ. Entomol.* 25: 681-93.
 43. Sweetman, H. L., and J. Wedemeyer. 1933. Further studies of the physical ecology of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyllenhal). *Ecology* 14: 46-60.
 44. Thompson W. R. 1953. The fundamental theory of natural and biological control. *Ann. Rev.*

- Entomol. 1 : 379-402.
45. van den Bosch, R. 1968. Comments on population dynamics of exotic insects. Bull. Entomol. Soc. Amer. 14 : 112-5.
 46. van Emden, H. F., and G. C. Williams. 1974. Insect stability and diversity in agro-ecosystems. Ann. Rev. Entomol. 19 : 455-75.
 47. Varley, G. C., and G. R. Gradwell. 1930. Key factors in population studies. J. Anim. Ecol. 29 : 399-401.
 48. Varley, G. C., and G. R. Gradwell. 1963. The interpretation of insect population changes. Proc. Ceylon Assoc. Advan. Sci. 18 : 142-56.
 49. Varley, G. C., and G. R. Gradwell. 1963. Population models for the winter moth. In Southwood, T. R. E. (ed.). 1968. Insect Abundance. Symp. Roy. Entomol. Soc., London, 4th. pp 132-42.
 50. Varley, G. C., and G. R. Gradwell. 1970. Recent advances in insect population dynamics. Ann. Rev. Entomol. 15 : 1-24.
 51. Villee, C. A. 1972. Biology. pp 807-810. Saunders Co. 915 pp.
 52. Wallis, R. L., and J. E. Turner. 1972. Insect overwintering in the warm microenvironment of drainage ditches in central Washington. Environ. Entomol. 1 : 107-9.
 53. Watt, K. E. F. 1964. Density dependence in population fluctuations. Can. Entomol. 96 : 1147-8.
 54. Way, M. J. Intra-specific mechanisms with special reference to aphid populations. In Southwood, T. R. E. (ed.). 1968. Insect Abundance, Symp. Roy. Entomol. Soc. London, 4th, 8-36.
 55. Wellington, W. G. 1952. Air-mass climatology of Ontario north of Lake Huron and Lake Superior before outbreaks of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.), and the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hbn. (Lepidoptera: Tortricidae, Lasiocampidae). Can. J. Zool. 30 : 114-27.