

松卷叶蛾的动态模拟

〔荷兰〕J. 范登波斯 R. 拉宾 著

科学出版社

松卷叶蛾的动态模拟

〔荷兰〕J. 范登波斯 R. 拉宾 著

陈维博 译

管致和 校

科学出版社

1980

内 容 简 介

这本书介绍了瑞士上恩加丁山谷中松卷叶蛾种群动态的模拟模型。比较详细地讨论了对松卷叶蛾各个发育期发生过程的模拟,以及寄生物对它们的影响,它们对松林的损害与松林出现周期性凋落的关系等生态环境的模拟。通过上述讨论,比较完整地介绍了一个生态系统的模拟方法。最后还介绍了灵敏度分析方法。书末附有用 CSMP 语言(一种以 FORTRAN IV 语言为基础的模拟专用语言)写出的模拟程序。

本书所介绍的模拟方法,对一般昆虫种群动态模拟具有普遍意义。书中所介绍的发育过程的模拟方法以及如何用 CSMP 语言写出程序等内容,有助于懂得 FORTRAN 语言的人自学,所以也是一本学习昆虫生态过程模拟的启蒙读物。

本书可供生态学工作者以及大专院校有关师生参考。

J. van der Bos and R. Rabbinge

SIMULATION OF THE FLUCTUATIONS TO THE GREY LARCH BUD MOTH

Wageningen Centre for Agricultural
Publishing and Documentation, 1976

松卷叶蛾的动态模拟

〔荷兰〕J. 范登波斯 R. 拉宾 著

陈维博 译

管致和 校

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1980 年 6 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1980 年 6 月第一次印刷 印张: 2 3/4

印数 0001—2,670 字数: 60,000

统一书号: 13031·1296

本社书号: 1799·13—7

定价: 0.45 元

前 言

1971 年夏天, 荷兰 瓦赫宁根 (Wageningen) 农业大学昆虫学系的一批学生和随行教职员, 到瑞士去参加在 Zuoz 的研究松卷叶蛾种群动态的阿尔卑斯山研究中心工作队所组织的两周野外课程。通过与 Auer 博士和 Baltensweiler 博士的讨论, 产生了对上恩加丁 (Upper Engadin) 山谷中松卷叶蛾的交替周期进行模拟的想法。

模拟的目的是想把到目前为止已收集到的生物学资料穿插到一个动态模型中去, 用来检验对调节上恩加丁山谷中松卷叶蛾数量变动的机制所做的不同解释的合理性; 并找出系统中哪些部分是比较有决定意义的, 以便提出优先研究什么。

模拟的结果曾经与瑞士的研究工作队讨论过, 对于他们的支持和合作, 并允许我们使用他们的甚至是多年辛劳研究所获得的还未发表的资料, 我们表示感谢。但是, 本专著的内容, 完全由我们自己负责。

瓦赫宁根农业大学参加协作的学生和研究工作者是 F. H. Rijdsdijk, J. Goudriaan 和 C. T. de Wit。

这一工作获得了在苏黎世 (Zürich) 的瑞士联邦工程学院的补助金以及在瓦赫宁根的农业大学基金 (LH-Fonds) 的支持。

最后我们要感谢 J. de Wit 教授博士和他的同事们, 感谢他们的指导性与启发性的讨论, 以及审阅和打字誊清手稿。

目 录

前言	iii
1. 松卷叶蛾及其种群动态	1
1.1 历史	1
1.2 生物学	1
1.3 在欧洲阿尔卑斯山的种群变动	2
1.4 非生物及生物因子的影响	3
1.4.1 气候与天气	3
1.4.2 食物的量与质	4
1.4.3 捕食性动物、寄生物与病害	5
1.5 在上恩加丁的空间分布	6
1.6 种群动态的解释	7
2. 关键因素分析的应用	12
3. 过程模拟技术与发育的模拟	15
4. 模型	28
4.1 模型的总体设计	28
4.2 关系图解	29
4.2.1 松卷叶蛾的发育	30
4.2.2 对树的损害	32
4.2.3 松卷叶蛾卵的孵化	36
4.2.4 不一致性造成的死亡	37
4.2.5 食物品质降低造成生理上衰弱的死亡率	38
4.2.6 食物不足引起的死亡率	39
4.2.7 不受密度影响的死亡率	40

4.2.8	繁殖力、产卵以及卵的死亡率	40
4.2.9	寄生物复合体	41
4.3	程序说明	46
4.3.1	对树的损害	46
4.3.2	松卷叶蛾卵的孵化与初孵幼虫的死亡率	47
4.3.3	松卷叶蛾的发育	48
4.3.4	产卵与卵的死亡率	50
4.3.5	寄生物	51
4.3.6	幼虫密度以及寄生水平	54
5.	结果和讨论	55
6.	灵敏度分析	64
7.	模型结构以及研究次序的讨论	68
8.	文献	71
	附录	74
A.	缩写目录	74
B.	关系图解所用的符号说明	76
C.	上恩加丁松卷叶蛾种群动态的模拟程序	77

1. 松卷叶蛾及其种群动态

1.1 历史

在瑞士东南部的上恩加丁山谷中,森林工作者已经对松树 (*Larix decidua* Miller) 树冠一再“褐化”和凋落有明显的规律性间隔 (6—8 年)作了多年的记录 (Baltensweiler, 1962; Baltensweiler, 1964)。已知损害是松卷叶蛾 (*Zeiraphera diniana* Gn.) (鳞翅目,卷叶蛾科 Tortricidae) 造成的。1948 年格劳宾登联邦森林服务所和在苏黎世的联邦工程学院的昆虫学系,开始对松卷叶蛾做了综合性的长期研究。在 P. Bovey 教授博士与 W. Baltensweiler 博士指导下的科学工作小组,正在研究这种松卷叶蛾的生物学,对整个上恩加丁山谷每年做一次各世代幼虫发生量的精确估计。

原来的研究目的在于估计和说明松卷叶蛾的数量变化的原因,并找出防止松树严重凋落的措施。

1.2 生物学

松卷叶蛾是一化性昆虫,而卵期是专性滞育的。有着两个不同型的生物宗共同存在着,一个生活在落叶松上,另一个生活在欧洲五针松 (*Pinus cembra*) 上。这些不同型的生物宗表明具有有效的生态和生殖隔离 (Bovey & Maksymov, 1959)。

在上恩加丁,落叶松型的卵在五月中旬到六月中旬孵化。在正常条件下,卵的孵化与落叶松的萌芽期是相吻合的,因

而在孵化期的第一龄幼虫有足够适合的食物（即长6—18毫米的松针）（Baltensweiler, 1969; Bovey, 1966）。当松针太短时，幼虫不能钻蛀短枝，而长的松针对于初孵的弱小幼虫太硬，不能成为合适的食物来源（Bovey, 1966）。

幼虫经过五个龄期，约五十天。前四龄在落叶松的短枝中取食，吐丝把松针纠缀成丛。第五龄的幼虫暴露取食，顺着枝条再次结网（Maksymov, 1959）。

取食完成后，末龄幼虫掉落到地面，在林地落叶层中化蛹。蛹经3—4周羽化成蛾。蛾子大约能活35天。雌蛾把卵产在落叶松枝的地衣覆盖层下。成虫在正常条件下的性比约为1:1（Maksymov, 1959）。在最适条件下，每个雌蛾约产卵150—180粒（Maksymov, 1959）。产卵主要在黄昏的时候（Meyer, 1969）。当温度下降到低于6℃时，飞行和产卵活动均受抑制（Maksymov, 1959）。

1.3 在欧洲阿尔卑斯山的种群变动

海拔低于1000米处（如在瑞士高原上），松卷叶蛾的密度变动是潜伏型的。由于气候条件不允许卷叶蛾大量繁殖，在那里从未出现过明显的为害（Baltensweiler, 1969; Bovey & Baltensweiler, 1970; Bovey, 1966）。

次适宜地带是在1000米到1300米高度之间，这里松卷叶蛾的密度变动是暂时型的。在连续几年里，只有当气候条件允许大量繁殖时，才会不定时地出现大为害（Baltensweiler, 1966）。

最适宜的地区是在阿尔卑斯山区各地的所有高海拔山谷中。在这些地区，气候适宜于松卷叶蛾的繁殖，因而这里的密度变动主要决定于密度依赖过程（Bovey, 1958; Baltensweiler,

1962), 是属于周期型的。每隔 6—8 年要有规律的大发生。这一规律性在上恩加丁山谷最为明显。这是根据过去 150 年来的林业报告得来的结论 (Baltensweiler, 1964; Baltensweiler, 1968)。

在上恩加丁, 一个交替周期(即两个相继的种群密度最小值间的时间)持续 8—10 年。这个周期又可分为发展阶段和回退阶段, 两者都持续 4—5 年。在发展阶段, 种群一年增大 5—10 倍, 直到在幼虫取食期中将食物耗尽为止。然后, 回退阶段开始, 种群密度在数年内又重新减少到很低的水平。从回退阶段不经任何延滞就转变到发展阶段 (Auer, 1961; Baltensweiler, 1964, 1968; Bovey, 1966)。

1.4 非生物及生物因子的影响

1.4.1 气候与天气

在低海拔处, 八月前产卵。由于温度引起死亡, 使卵的存活率很低。另一方面, 在高海拔处蛾子一般在八月份以后羽化, 由于温度限制了每天产卵活动的时间, 所以不能充分发挥产卵潜力而使种群得到发展 (Bassand, 1965; Bovey, 1966)。随着海拔的增高, 由于小气候更加多变, 松卷叶蛾的种群结构的异样性也增加。因此, 在较高海拔地区, 种群因为更有可能使卵在松枝发芽的同一时期孵化, 而更能抵销不利天气的影响 (Baltensweiler, 1966; Bovey, 1966)。结果是物理环境决定了一个最适地带(约在海拔 1700—1900 米), 在这里种群发展最快 (Auer, 1961; Baltensweiler, 1964; Baltensweiler, 1968; Bovey, 1966)。

Baltensweiler 等人 (1969) 曾指出, 极端的天气条件可以通过卵的死亡率去影响松卷叶蛾的种群动态。Baltensweiler

(1964) 在上恩加丁区分了加速的、正常的以及受阻的等级。这些不同的等级型,可能是由于不同的天气条件所引起。他提到:春季干燥而温暖,趋向于促进物候发展,因而有利于全部卵成功地孵化以及首龄幼虫在整个山谷地区生存下来。他还说:干燥的七月调节了纯落叶松林的地面植被小气候,建立了平衡并使蛹的死亡率降到最低。大量的正常级型与上恩加丁平均天气条件相符合的事实,是这一地区的气候十分有利于松卷叶蛾的另一例证 (Baltensweiler, 1964)。

1.4.2 食物的量与质

在虫子极多的年份,通常在幼虫取食期间就把叶子完全吃掉。这时可看到成千的幼虫在树上和森林的地面上爬来爬去。多数的幼虫因食料不足、颗粒病毒的侵染或因暴露于土壤的致死高温中而死亡 (Baltensweiler, 1964; Baltensweiler, 1968; Bovey, 1966; Maksymov, 1959)。

据 Baltensweiler (1968, 1971), Bovey (1966) 和 Auer (1968)报道,叶子完全吃掉后 2—3 年,松针的质量降低了。根据 Benz 未发表的资料,质量降低至少要坚持四年。质量的降低既是机械的又是化学的。松针比正常晚发芽,又短又硬,其中纤维素和木质含量增加;而氮素含量减少 (Bovey, 1966; Benz, 1974)。在叶子被吃掉 50 % 或更多些以后,松针的质量就下降。当松卷叶蛾密度达到每 7.5 公斤的落叶松枝中至少有 750 条幼虫时,就可达到这样的为害水平 (Baltensweiler, 1970; Benz, 1974)。食物品质的降低,尤其是在叶子完全被吃掉后的第一和第二年,强烈地影响着松卷叶蛾的种群。觅食率减退,幼虫、蛹及成虫的平均体重下降,幼虫和蛹的死亡率升高,强烈影响雌蛾的产卵量下降 (Baltensweiler, 1968; Baltensweiler, 1971; Bovey, 1966; Benz, 1974)。

Baltensweiler (1968) 发现, 有某些迹象表明在种群回退阶段性比例变成雄蛾的数量增多。他指出, 同配雌蛾会更容易因食物压力而死亡。Benz (1974) 指出, 食物品质的降低影响到雌蛾的产卵力, 但不影响死亡率中雄蛾的比例。早龄幼虫的死亡是极严重的, 因在松针品质下降时, 松卷叶蛾的孵化和落叶松的萌发两者不相适应, 作为食物源的松针对当时初孵弱小幼虫又是坚硬的 (Benz, 1974)。

1.4.3 捕食性动物、寄生物与病害

捕食松卷叶蛾的鸟类和蚁类的重要性似乎是可忽略的 (Bovey, 1958; Bovey, 1966)。然而, 在松卷叶蛾变成成虫前的整个发育期中, 可受到超过七十多种以上寄生物的袭击。在松卷叶蛾种群调节上真正有重要性的, 仅只有寄生于幼虫期的少数几个种。

寄生水平的进展慢慢地增加到 10—20%。因为在第一个回退年, 松卷叶蛾密度急剧下降, 所以幼虫被寄生的年增长水平剧烈增加。在田间曾观测到的寄生水平, 最高达到 80%。

在种群回退阶段, 由于不同型的种间及种内竞争的压力增加, 寄生物种群的绝对数量急剧下降。当寄主密度达最小值后, 寄生物剩余太少而不可能有效地控制松卷叶蛾种群的发展 (Aeschlimann, 1969; Baltensweiler, 1958; Baltensweiler, 1968; Bovey, 1966)。在发展阶段, 姬蜂的寄生种, 特别是 *Phytodietus griseanae* Kerrich, 占优势。在回退阶段, 属于小蜂总科的寡节小蜂科的三个寄生种占优势。在回退阶段当寄生率达到最高水平时, 寡节小蜂科对松卷叶蛾的种群动态的作用可能是最重要的 (Aeschlimann, 1969; Baltensweiler, 1958)。Baltensweiler (1958) 认为许多寡节小蜂只有在回退阶段才能维持它们自己, 因为松卷叶蛾生活力的减退增加了这种寄生

蜂的寄生效力。Aeschlimann (1969) 发现寡节小蜂在发展阶段和回退阶段都能保持自身的数量。整个寄生物复合体的寄生效力是否明显地依赖于交替周期,这一点还不清楚。其它生活在落叶松上的植食性昆虫,作为寄生物的第二寄主在数量上没有任何重要性,因为其种群密度总是在很低的水平上起伏,而且通常是与松卷叶蛾的种群变动相平行 (Baltensweiler, 1958; Auer, 1961; Auer 等, 1959)。

在发展阶段,寄生物种群在数量上的恢复可能受姬蜂和小蜂重寄生物种的作用所抑制。在 1964 年(交替周期的最高年份),这些种消灭了相当大的一部分初寄生物(Bovey, 1966)。

在虫子密度最高的 1954 年,颗粒病毒引起了可观的死亡。由于病毒在下两个种群高峰期一直留在动物体内,所以作为松卷叶蛾种群动态的控制因素,其重要性看来是有限的 (Martignoni, 1957; Bovey, 1966)。

1.5 在上恩加丁的空间分布

在整个上恩加丁山谷,松卷叶蛾种群是分片分布的。Auer (1961) 的统计研究表明:种群密度、种群的发育以及寄生水平等的显著差异,可以看成是光照、海拔、落叶松在森林中的百分比以及土壤植被成分等的作用所造成。每种因素的个别效应是很难测定的,因为不同因素之间存在密切的相互作用。然而可以这么说:当土壤植被更复杂时寄生水平提高;在山谷中存在种群生长的最适海拔高度;当单位面积中落叶松少时松卷叶蛾的年密度增长也少。在松卷叶蛾因种群生长很快而密度较高时,这些因素的作用就被掩盖了。

在上恩加丁区域内,可明显分出两种不同等级型:一是在山谷南坡上的纯落叶松林中的“早发型”,一是在北坡上混

交林中的“晚发型”。在发展阶段，早发型种群以较高的密度水平开始稳步地快速增长；晚发型的起始密度水平很低，随发展阶段慢慢地上升，而在发展阶段的最末一年突然猛增。通常晚发型到达最高密度比早发型晚一年，这一快速猛增可能是成虫从早发型的森林中迁入所造成的（Auer, 1961; Baltensweiler, 1968）。

1.6 种群动态的解释

自从1948年研究工作开始以来，已经出现许多解释上恩加丁松卷叶蛾种群动态的不同理论。

在1954年，松卷叶蛾的种群密度因颗粒病毒而剧烈下降，Martignoni (1957) 与 Bovey (1958) 对松卷叶蛾的种群动态提出下列的解释。

当松卷叶蛾密度超过一定水平时，因为病毒容易在松卷叶蛾的密度高时传布，所以病毒病害爆发了。病毒、再加上因拥挤造成食物不足，消灭了种群的很大一部分。当松卷叶蛾的密度减少时，寄生和捕食水平的增长急剧加快。低于某个密度水平时，病毒侵染的机会变得无足轻重。由于在下两个松卷叶蛾的密度高峰时期中，病毒遗留在动物体内，而回退阶段始终表现其通常的样子，所以上述理论被摒弃了（Bovey, 1966）。

Baltensweiler (1964) 提出了另一个假设。在上恩加丁与阿尔卑斯山中的某些高海拔山谷里，增殖的条件是最适合的。平均天气条件和稳定的食物源保证了年密度增长，直到整个幼虫取食期内耗尽食物源时为止。种内竞争过程和它的各种后果，使种群的密度重新降到一个很低的水平。种群被破坏的最终原因是受制于“虫口过剩”（食物不足、繁殖率下

降),有时受制于一种病毒病害。在回退阶段的后期,寄生物仍继续降低种群的密度。Baltensweiler (1968) 又说:繁殖率的下降不单由于食物不足,而且由于前一年的落叶带来的食物质量的变化。在第一个回退年,食物的质与量的效应是积累的。因此,造成开始回退的基本因素受制于食物的质和食物的量的不同效应。

第三个假设是 Geier (1967) 提出的。必需指出他的假设并非根据试验工作,而是根据在瑞士工作小组的讨论而提出的。Geier 的假定是以 Auer (1961) 的资料为基础的,认为食物量和质的下降只是局限在上恩加丁,因而不足以成为在第一个回退年中作为整个山谷中松卷叶蛾密度下降的关键因素。他这样猜想,所观测到松卷叶蛾的生活力在发展阶段和回退阶段的差别(以卵死亡率、幼虫死亡率、进食量、平均体重、蛹死亡率、产卵率和寄生等的有效性来表示),具有它的遗传背景。Geier 设想,在发展阶段期是一种“强”基因型占优势,而在回退阶段期则是“弱”基因型占优势。“强”型的每个雌蛾可产 70 个卵,并对食物压力及病毒病害很敏感。这样,在达到最高虫量的年份,选择的压力对“强”型将很大,因而在回退阶段期“强”型让位于“弱”型。“弱”型的每个雌蛾可产 30 个卵,较能忍受食物的压力,很容易被寄生。因为在回退阶段末期,寄生水平很高,“强”型将重新被选择,发展阶段将开始。因而根据 Geier 的假设,松卷叶蛾的交替周期基本上是由于两个基因型间的互相竞争造成。

Baltensweiler (1968, 1970) 发现,有迹象表明松卷叶蛾种群的基因结构的改变与型的周期变化有联系。用 DDT 处理了一个地区,使幼虫死亡 97%。在 1964 年种群密度又增长了 15 倍,但在 1965 年回退阶段与对照区同时开始。由于在 DDT 处理区与对照区中的寄生水平几乎始终相同,因此

在这个不曾引起落叶的 DDT 种群中，必定存在有什么密度依赖调节。这个结果提出了在型的交替周期里种群质（即基因）的改变问题（Baltensweiler, 1968）。

Baltensweiler (1971) 设想，回退阶段持续时间比从食物的质量和寄生的效应等所能预期到的更长，因而提出这具有遗传的背景。他发现“落叶松型”的和“欧洲五针松型”的两种幼虫，都表现有由浅到深的一系列的不同色型。不同的色型可粗略地分为“深色”的和“中间”的生态型。因为通过两个极端型间的杂交试验，在 F_1 代产生了整个系列的中间色型，所以幼虫的这些色型不会是因受饲养时人为地改变密度而产生的变化。而且不同质的食物饲养试验引起不同的死亡率，因而 Baltensweiler 提出：生态型就是基因型。在实验室试验中，发现生态型的下列特性：

——落叶松型的深色与中间生态型之间，生殖力没有明显的差异。这个结果与 Geier 的假设相矛盾。

——在卵的滞育前期，高温（34℃）杀死深色生态型的卵比中间生态型的多一倍。

——深色生态型的卵比中间生态型卵的滞育后期的发育要快些。

——深色生态型幼虫比中间生态型的幼虫对食物的压力更具敏感性（Day 和 Baltensweiler, 1972）。

——没有迹象表明寄生物对那一种生态型有偏好现象。这一结果也与 Geier 的假设矛盾。

在潜伏型地区（海拔 1000 米左右）的松卷叶蛾，中间生态型占优势。假如色型是由基因决定的，那末这个优势是由产卵期的高温不利于深色生态型所引起的。在上恩加丁的正常天气条件，不会引起不利于深色型的选择。在那里，交替周期的最高虫量年份，深色型占优势，而中间型在回退时

期占优势。假定色型为基因所决定,这个结果就可以这样来解释:因为深色生态型对恶化的食物条件更为敏感,所以在虫量最高年份和回退阶段具有不利于深色型的定向选择。若对色型存在着交替的定向选择,则不只限于气候与营养不足的作用。在大规模的喷药防治以后,曾见到幼虫种群结构向浅色型变化(同样见 Bovey, 1966)。

然而, Baltensweiler 仍没有排除所见到的多态型现象只是基于变异。关于与群聚性昆虫特别是夜蛾的数量调节相联系的表型和密度依赖的多态型现象,已经有了大量的文献(Iwao, 1968)。已经发现表型的适应性是通过代谢率的变化起作用,换言之,在拥挤的深色种群中代谢率增高,而不拥挤的浅色种群代谢率低。因此 Baltensweiler 作了如下概括的推断:“松卷叶蛾种群成份的变化是一种内在机制,它使一个种能够应付环境的多变。这种机制是两种不同的生理型的基础上以最简单的构型起作用,即由选择或变异来操纵”。

然而, Baltensweiler 的基因理论尚存在有若干重要的缺陷:

——还没有证明不同幼虫色型是基因决定的。这可能是朝向中间生态型转变为表现型的现象,是与食物的质量或种群密度相联系的。

——中间生态型的优势延长了回退阶段是还没有证明的假设。

——深色生态型比中间生态型对食物不足更敏感 (Day 和 Baltensweiler, 1972)。因此,不能排除多型现象的存在缩小了交替周期的幅度。由于在总密度增长时选择不利于深色生态型,所以在发展阶段深色生态型的积聚加速了回退阶段的开始。

——向深色生态型定向选择的机制还未得到阐明。

——看来不大可能在五个世代中出现向不同生态型的转变。Holdane (1957) 估计，在自然条件下正常的基因更替要求 300 个世代，虽然也出现过很多演变率比每 300 个世代完成一次替换还高的例子。在理论上可以这样说，要在五个世代内向另一生态型转变，只有在色型遗传是单因子的，或在不同色型间生殖力有非常显著的差别时是可能的。后者的情况还没有遇见过。