

松毛虫发生世代与世代分化*

严 静 君

(中国林业科学研究院林业研究所)

摘 要

本文论述松毛虫发生世代和世代分化的复杂性,包括落叶松毛虫、马尾松毛虫、赤松毛虫和油松毛虫等。发生世代因地区不同而异。在同一地区,由于松毛虫幼虫的滞育,常出现世代分化。世代分化比例在不同地区、不同年份、不同松林和不同树木之间都有差异。在同一地方,不同年份也有差异。滞育与幼虫孵化期、气候、生态条件和食料有关。本文还讨论了“油松毛虫发育起点温度和有效积温的研究”[林业科学,1987,23(3)]的有关问题。

关键词 松毛虫;发生世代;世代分化;滞育;有效积温

松毛虫是我国森林的严重害虫,在苏联、日本等国也是重要森林害虫之一。它的发生世代因发生地区不同而异。由于松毛虫是滞育性害虫,在幼虫期常出现滞育现象,产生世代分化,使发生世代成为一个复杂问题,并对种群数量变动、虫情测报和防治等造成很多困难^[3,10]。本文阐述松毛虫发生世代和世代分化的复杂性,并讨论“油松毛虫发育起点温度和有效积温的研究”^[9](下称“夏文”)的有关问题。

一、松毛虫发生世代

就研究较多的几种重要松毛虫而言,其发生世代因发生地区、气候、食料等的不同而有明显差异。

(一) 落叶松毛虫

在苏联,认为落叶松毛虫(*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.)有两个生态宗:落叶松生态宗和红松生态宗,并从幼虫食性的专化和雄蛾生殖器形态的不同予以证实。它的发生世代因生态条件不同而异,一般为2年1代(幼虫越冬二次,跨三个年度),但在分布区的南部地区,特别是在大发生期间,几乎经常是一年完成1代(幼虫越冬一次,跨二个年度),而在北部地区和在高山地带的森林里,有时则为三年1代(幼虫越冬三次,跨四个年度)^[16-18]。欧洲松毛虫(*D. pini* Linnaeus)在苏联通常为一年1代,但少数个体为二年1代,而在苏联北

本文于1988年3月26日收到。

* 本文承蒙李兆麟、孙锡麟副研究员审阅,谨此致谢。

部地区则为二年 1 代，幼虫需要二次越冬^[16]。

在我国东北地区，落叶松毛虫(*D. superans* (Butler))每年发生 1 代或二年发生 1 代。据周士秀、何忠 1957—1959 年在黑龙江省带岭林区同一地方的系统饲养观察，大部分为一年发生 1 代，小部分为二年完成 1 代(跨三个年度)^[1,5,6]。

(二) 赤松毛虫

在日本的北海道和本州地区，赤松毛虫(*D. spectabilis* Butler)通常为一年发生 1 代，而在九州、四国、近畿南部太平洋沿岸气候比较暖和的地区，一年可以发生二个世代^[12-13,14]。在我国，过去报道赤松毛虫生活史都为一年完成 1 代，跨二个年度。但据山东省林科所范迪等 1983—1984 年在山东省鲁中南地区观察及有关资料介绍，也有一年产生 2 代的。实际发生世代为一年 1—2 代，小部分为 2 代^[6]。在台湾省北部地区赤松毛虫一年可发生 2—3 代^[11]。

(三) 马尾松毛虫

马尾松毛虫(*D. punctatus* (Walker))在我国的分布极为广泛，几乎遍及秦岭至淮河主流以南各省区的马尾松分布地区，它的发生世代更为复杂多变。在陕西南部，河南南部和安徽北部地区一般为一年发生 2 代。在长江流域各省，每年发生 2—3 代。在台湾北部为一年发生 3 代。在广西、广东和福建的南部地区一年完成 3—4 代，而在海南岛甚至一年可以完成 4—5 代。即使在同一地方，每年都有世代分化现象出现^[4-6,11]。

(四) 油松毛虫

油松毛虫(*D. tabulaeformis* Tsai et Liu)为我国的特有种，它的发生世代也比较复杂。据现有报道，在辽宁朝阳、内蒙古赤峰和陕西黄龙等地为一年发生 1 代；在北京西山、河北南部地区一年发生 1—2 代。在四川省，油松毛虫广泛分布于长江、沱江、岷江、乌江、嘉陵江沿岸的丘陵山地，包括乐山、绵阳、万县、宜宾、重庆等 10 个区市所属的 70 余县，通常每年发生 2—3 个世代。就现有资料看，我国油松毛虫的年发生世代应为 1—3 代^[2,6,7]。“夏文”表 2 把油松毛虫在我国各地的实际发生代数，统统认为是 1 代，我们实在不敢苟同。

关于油松毛虫在北京西山的生活史，在 1954—1958 年我们曾做过系统饲养研究，结论是每年发生 1—2 代，以发生 2 代为数较多。每年发生 1—2 代的现象，并无一定的规律可言，但与幼虫孵化时期的早晚有关^[2]。油松毛虫在四川万县地区的实际发生代数，据万县地区林业局杨大胜同志称：“油松毛虫分布在我区万县、忠县、巫山等 8 个县的 13 个国营林业场所及毗邻的 60 多个区乡，海拔为 600—1 300 m。从我们掌握的情况看，一年为 1 代。但在普查期间，在海拔 600 m 处饲养，则一年为两代”(个人通信，1988)。四川省林科所刘能敬同志也谈到，“一般来说，万县和万县地区海拔在 800—1 200 m 处松毛虫一年发生 1 代，800 m 以下一般发生 2 代。但在重庆附近的低海拔河谷地区为 2—3 代，以 2 代为主，约 7—28% 形成 3 代”(个人通信，1988)。由此可知，油松毛虫在四川省并不是一年发生 1 代，在万县和万县地区也不是一年发生 1 代。“夏文”按照万县气象站海拔 100 m 的资料，来推算实际分布在 600—1 300 m 的发生世代数，当然不可能得到正确的结果。

二、世代分化

松毛虫的世代分化，如同发生世代一样，也是极为复杂的问题。引起幼虫滞育的原因和

出现世代分化的规律性,至今还未完全研究清楚。发生在苏联境内的落叶松毛虫,生活周期长达一至三年,幼虫历期跨越二至四个年度,其成虫出现期常有奇数年和偶数年之别。据研究,树木针叶愈柔软,幼虫排出的粪便愈少,其生长发育也愈快;相反,针叶愈坚硬,则幼虫排出的粪便愈多,其生长发育就愈慢。取食不同树种的针叶,对幼虫出现滞育的龄期也有明显影响:在落叶松及冷杉上取食的幼虫,以6龄幼虫滞育为多数,5龄较少;在雪松及云杉上的幼虫,以5龄幼虫滞育为多,6龄较少;而在松树上的幼虫,则都以5龄幼虫进入滞育。而且还观察到,在跨几个年度的幼虫历期内,于每年秋季来临时,在2—3龄幼虫和6—7龄幼虫期,分别出现两次各长约20d的幼虫滞育期。据此得出结论:落叶松毛虫幼虫的滞育并不与任何特定的龄期相适合,而是只要在接近秋季的任何时期就会进入滞育,不可能没有滞育而经过秋季的。另据试验,欧洲松毛虫幼虫在实验条件下,任何一个龄期都可使其出现滞育。关于幼虫出现滞育的原因,是由光照、温度与食料等多种因素综合作用而引起^[16]。在我国东北带岭林区,落叶松毛虫也有世代分化现象,取食红松、落叶松和白皮臭的,一年发生1代的比例较多,危害樟子松、红皮臭的幼虫,生长发育较慢,二年完成1代的比例较多。世代分化比例随营养、气候和环境的变化而变化^[1]。

马尾松毛虫在发生2—3代、3—4代和4—5代地区,世代分化现象非常明显,即使在同一地方或从同一卵块中孵出的幼虫,也都有世代分化。世代分化比例因地区不同而有明显差异,在同一地方不同年份差异也较悬殊。在发生2—3代地区,世代分化出现在4—5龄幼虫期。1957年江苏南京二代虫比例占85.0%。1960年在湖北应山二代虫占99.0%,湖北武昌为88.3%,湖南攸县为50.0%。1964—1965年在湖南郴县高马一带80%以上为三代虫。1970年在湖南安仁清溪三代虫比例为70%。在3—4代发生地区,1960年在广州调查三代虫占70%,在德庆官圩三代虫占95%。

在浙江省,据江山森防站1985年资料记载,江山1982年马尾松毛虫全为3代。1982年二代虫比例为0,1983年为10.1%,而到1984年为43.0%。吕文柳等¹⁾撰写的“马尾松毛虫二三代分化原因的探讨”一文中指出:在浙江长兴县泗安林场,1972年松毛虫三代虫比例为38.02%,1979年为71.0%,而1985年为12.47%。据1984年在该场龙山林区调查,三代虫比例为49.65%,而与该林区相邻的天平乡李王村松林,三代虫比例只有10.44%。在发生时期相同的不同地点,三代虫比例也不一样,据1979年调查,吊鱼台三代虫比例为98.78%,长山沟为75.0%,逃牛岭为31.27%。即使是同一林分,在地块和松树间也有差异,1972年在光竹畚口调查,一号地三代虫比例为30.0%,二号地为4.17%,新建沟一号地为54.84%,二号地为89.36%。1984年在龙山林区调查,二号标地3号株三代虫比例为90.0%,而4号株只有7.14%。由上可见松毛虫世代分化的错综复杂。

关于油松毛虫,我们曾在北京西山中国林科院后山的阳坡松林内做过系统饲养观察,其世代分化比例与幼虫孵化期早晚有关,滞育的出现一般多在4龄幼虫期。经过三次蜕皮的幼虫,假如体色变化不大,虫体未见显著增长,取食量小,生长发育缓慢,即为滞育状态的幼虫,当年它不能完成第一代。反之,三次蜕皮后幼虫体色变为深黑,色泽鲜艳,食量显著增加,生长发育迅速,即为正常幼虫,当年可以结茧化蛹而产生第二代。据分批饲养观察,1955年6月25日孵化的幼虫,当年全部可以完成1代,产生第二代;7月12日孵化的,60%

1) 浙江省森林保护学术讨论会资料, 1985。

产生第二代；7月20日孵化的，全部发生滞育，当年不能完成第一代。1957年6月20日孵化的幼虫，有90%可以完成1代，产生第二代；7月1日孵化的60%产生第二代；7月11日孵化的27%产生第二代；8月2日孵化的幼虫则100%滞育，不能完成1代。在室温条件下饲养，产生第二代虫的比例比林内饲养的要小，在6月19日—7月6日分批饲养的初孵幼虫，有68—38%可以完成1代而产生第二代；7月10—14日孵化的幼虫，17—12%可产生第二代；7月18—22日孵化的只有2—5%能产生第二代；7月28日孵化的则当年全部不能完成1代。引起滞育的原因非常复杂，如将第一年出现滞育的幼虫，进行个体饲养，至第二年其产生的后代，有的在第一代时继续出现滞育，有的则无滞育而进入第二代。用同一个母体产下的卵所孵化的幼虫，分7组进行群体饲养，结果也不尽一致，其中2组没有产生滞育完成了第一代，其余5组均有滞育幼虫出现。油松毛虫滞育幼虫的出现，不但引起发生世代的分化，而且与正常幼虫相比较，在龄期、历期、头宽、体长、食量及排粪量等方面，都会出现很大的差异，因此给在一定时期内的虫情调查和测报等工作带来很多麻烦，造成很大的影响^[3]。

“夏文”在设计试验方法和撰写报告时，忽视了松毛虫发生世代和世代分化的种种复杂情况，以及幼虫滞育对幼虫龄期、历期、头宽和体长等方面的影响，不是从初孵幼虫开始，进行连续的系统饲养观察，而采用自野外分批采回幼虫作为研究发育起点温度和有效积温的供试虫源，并据此以积温来解释全国油松毛虫的发生世代数，我们认为实在很不妥当，所得结果使人们怀疑。

三、几个问题的商榷

(一) 关于油松毛虫幼虫期有效积温

“夏文”的供试幼虫，“是在密云县采自油松林中上树前和上树后的起¹⁾冬幼虫，每隔三天采集一次，经过饲养，直至下一次幼虫蜕皮后，作为供试积温虫源的起始。”我们认为这种做法实在不妥。

众所周知，越冬幼虫活动取食后，需经过一段不短的时间才开始蜕皮，蜕皮前的这一段发育期不知是如何计算发育积温的？没有经过越冬前幼虫至越冬后幼虫的连续系统饲养，又怎能得出各龄幼虫的发育起点温度和有效积温？不知是根据什么标准来确定幼虫的虫龄，用什么办法把不系统的数据连接在一起的？如果是以幼虫头宽和体长作为标准，在滞育幼虫影响下，是不可能确切知道从野外采回的众多幼虫究竟是多少虫龄，每条幼虫是哪个虫龄的。因此“夏文”所得结果的误差一定很大。从表面看，似乎“夏文”列出了各龄幼虫的数据，工作很细，其实是很不可靠的。在这里，我们赞同夏瑞心等的做法^[8]，试验设计上考虑了松毛虫幼虫的越冬问题，排除了越冬对幼虫历期和统计有效积温带来的种种影响，以越冬前幼虫期和越冬后幼虫期作为两个不同发育阶段，分别统计其发育起点温度和有效积温。表面看虽不能算出各龄幼虫的数据，而其结果却比较可靠。

“夏文”的幼虫期有效积温是按8个幼虫虫龄计算的。但据我们在林内、室内的试验研究^[2]，油松毛虫幼虫龄期因世代不同而异，极为复杂。当年完成第一代的幼虫有6—7龄，以6龄

1) 编者注：“夏文”如此。

最多, 幼虫期约 45 d 左右。以第一代幼虫越冬的, 幼虫期有 8—9 龄, 以 8 龄居多, 幼虫期长达 11 个月左右。以第二代越冬的幼虫共 7—8 龄, 以 7 龄最多, 幼虫期长达 10 个月左右。另据近年在室内恒温恒湿控制光照条件下连续多年的饲养研究, 在正常情况下, 也没有达到 8 个龄期。发生在四川省的油松毛虫幼虫, 其龄期也有很大变化。“夏文”以 8 个龄期计算的幼虫有效积温, 数值偏高, 不符合客观实际。

另据我们研究, 油松毛虫幼虫越冬虫龄差异也很大, 以第一代幼虫越冬的为 6—7 龄; 以第二代幼虫越冬的, 以 3—4 龄幼虫为多数, 各龄越冬幼虫的历期都在 200 d 以上。“夏文”所列幼虫 8 个龄期的有效积温数据, 不知是如何得到的? 更使人怀疑的是: 从“夏文”认为“最简便又精确的直接最优法”计算的数据中(“夏文”表 1), 得出幼虫发育起点温度($^{\circ}\text{C}$): 1 龄为 9.336, 2 龄为 7.908, 3 龄 13.111, 4 龄 4.748, 5 龄 8.842, 6 龄 3.197, 7 龄 5.211 和 8 龄为 7.767。各龄发育起点温度相差的最大幅度达 9.914°C 。数据出现如此之大的差异, 我们很难理解, 只能从饲养试验人员素质和原始观察数据可靠程度等方面猜疑了。

在评论“夏文”时, 我们阅读分析了夏瑞心等的文章^[8], 其结果为: 幼虫发育起点温度越冬前为 $8.68 \pm 0.49^{\circ}\text{C}$, 越冬后为 $9.55 \pm 0.82^{\circ}\text{C}$; 幼虫期有效积温越冬前为 734.27 ± 49.69 , 越冬后为 580.95 ± 66.90 , 幼虫期总有效积温为 1 315.22 日度。与“夏文”表 1 幼虫期总有效积温 1 841.573 日度作比较, 相差竟达到 526.353 日度。差异如此之大, 也使我们加深了对“夏文”所列结果的怀疑。

(二) 关于油松毛虫成虫期有效积温

据我们观察, 油松毛虫成虫羽化的当晚或次日晚上即行交配, 交配持续时间最长为一昼夜, 交配终止后当晚的产卵量最多, 约占总产卵量的 70% 以上, 而且绝大多数的卵在 1—2 d 内产出, 只有极少数卵于第 3—4 d 产出^[2]。“夏文”没有了解松毛虫成虫的交配产卵习性, 而是“以成虫死亡为止”, 即按成虫寿命计算成虫期有效积温, 我们认为这样计算也不妥当, 所得数据约高出了 1—2 倍。夏瑞心等的文章考虑了这种情况, 没有把成虫期有效积温计算在内, 我们感到更接近实际情况。

(三) 油松毛虫发育起点温度和有效积温究竟是多少?

查阅国内油松毛虫文献资料, 夏瑞心等(1986)报道, 在室内变温下, 油松毛虫全世代发育起点温度为 $9.82 \pm 0.56^{\circ}\text{C}$, 有效积温为 $1\ 649.78 \pm 46.10$ 日度。在北京地区, 在与“夏文”有关的文章资料中, 所介绍的油松毛虫发育起点温度和有效积温, 有下列几种不同的结论:

1. 在 1985 年 12 月写的“北京地区油松毛虫室内有效积温的初步研究”油印资料中, 称“油松毛虫整个世代的发育起点温度 $C = 4.79 \pm 3.0^{\circ}\text{C}$, 有效积温 $K = 2\ 923.58 \pm 244.95$ 日度(K_1)。据国家气象局三十年(从 1950—1980 年)日平均气温 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 情况下, 北京地区的积温为 4 423.5 日度(K), 那么北京地区油松毛虫年发生世代数为 1.51 世代。也就是说, 从理论上讲, 油松毛虫在北京地区一年发生一代或一代半。因此我们可以认为油松毛虫在北京地区发生世代数, 大多数为一年一代。”

2. 1986 年 5 月 3—18 日, 在由国家计委、经委、科委和财政部联合举办的“六五”国家科技攻关成果展览会上(北京展览馆), 作为展品的“控制油(赤)松毛虫越冬幼虫的研究(简介)”材料, 其中在“一、油松毛虫发生世代数的进一步探讨”中称: “经室内恒温条件下, 测得油松毛虫整个世代发育起点温度为 $4.79 \pm 3.0^{\circ}\text{C}$, 有效积温为 $2\ 723.58 \pm 244.95$ 日度。……北

京地区油松毛虫发生世代数应为1.51世代, 与野外多年观察(包括1985年性引诱以1代为主, 已有记载为年发生2代为主)的情况相符”。

3. “夏文”的结论为(以“夏文”认为最简便又精确的直接最优法计算的数据): 在室内变温条件下, “全世代发育起点温度为7.074℃, 全世代有效积温为2 440.278日度。北京地区油松毛虫基本上发生1代, 而不是以发生2代者为数较多。”

4. 1987年12月8—9日, 在召开的“以控制越冬幼虫上下树为主的油松毛虫综合防治技术研究”鉴定会上, 被鉴定材料“油松毛虫发育起点温度和有效积温研究Ⅱ”称: “在不同恒温条件下试验, 经过计算, 测得全世代发育起点温度为5.401℃, 有效积温为3 445.711日度, ……北京地区年发生世代数为1.28世代, 其结论是基本发生1代。”而在另一篇鉴定材料“北京地区室内有效积温的初步研究”中, 同样是在不同恒温条件下的试验, 所得结果为“整个世代有效积温为2 923.58±244.95日度, 北京地区年发生世代数为1.51世代。”

综上所述, 在室内变温下, 所得油松毛虫全世代发育起点温度和有效积温有很大差异: 夏瑞心等的结论为9.82±0.56℃, 1 649.78±46.10日度; “夏文”结果为7.074℃, 2 440.278日度。两者比较, 发育起点温度相差2.746℃, 有效积温相差790.498日度。在北京地区恒温条件下试验, 所列全世代发育起点温度为4.79±3.0℃, 5.401℃, 有效积温为2 923.58±244.95, 2 723.58±244.95和3 445.711日度, 其发育起点温度相差0.611℃, 有效积温相差722或522日度。北京地区的发生代数分别为1.28和1.51世代。相差如此悬殊的不同结果, 实在使读者难以捉摸, 因此必定会提出一些问题, 油松毛虫发育起点温度和有效积温究竟是多少?

参 考 文 献

- [1] 蔡邦华, 1959, 中国松毛虫研究和防治现状, 昆虫学集刊, 科学出版社。
- [2] 严静君等, 1959, 北京西山油松毛虫的研究, 森林昆虫论文集(第一集), 科学出版社。
- [3] 严静君, 1963, 油松毛虫滞育现象对预测预报的意义, 昆虫知识, 7(1):24—25。
- [4] 肖刚柔等, 1964, 马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus* Walker)发生动态的研究, 林业科学, 9(3):202—220。
- [5] 蔡邦华等, 1976, 中国松毛虫属及其近缘属的修订(枯叶蛾科), 昆虫学报, 19(4):443—462。
- [6] 侯陶谦, 1987, 中国松毛虫, 科学出版社。
- [7] 王绪捷等, 1985, 河北森林昆虫图册, 河北科学技术出版社。
- [8] 夏瑞心等, 1986, 辽宁省三种松毛虫有效积温的研究, 林业科学, 22(2):202—208。
- [9] 夏乃斌等, 1987, 油松毛虫发育起点温度和有效积温的研究, 林业科学, 23(3):314—319。
- [10] 贾凤友, 1988, 油松毛虫滞育的初步研究, 林业科技通讯, (3):29—31。
- [11] 关崇智, 1979, 森林昆虫学, 黎明文化事业公司出版。
- [12] 四手井綱英, 1976, 森林保护学, 朝倉書店。
- [13] 小林富士雄, 1978, 绿化树木の病虫害(下)害虫とマの防除, 日本林业技术协会。
- [14] 森本 桂, 1979, 森林の害虫, ニュー・サイエンス社。
- [15] Болдаруев, В. О., 1955, Плодовитость и пищевая специализация сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.), Зоол. журн., 34(4):810—821。
- [16] Падий, Н. Н. и др., 1965, Лесная энтомология, Изд. Лесная промышленность。
- [17] Рожков, А. С., 1965, Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним, Изд. Наука。
- [18] Воронцов, А. И., 1968, Лесная энтомология в СССР, Энт. обзор., 47(2):280—297。

ON GENERATION AND GENERATION DIFFERENTIATION OF PINE CATERPILLARS (*DENDROLIMUS* SPP.)

Yan Jingjun

(*The Research Institute of Forestry CAF*)

Abstract

This paper deals with the complication of number of generations and generation differentiation of pine caterpillars, which include *Dendrolimus superans* (Butler), *D. spectabilis* Butler, *D. punctatus* and *D. tabulaeformis* Tsai et Liu etc. in USSR, Japan and China. The number of generations of pine caterpillars varies in different areas. In general, there is one generation in 1-3 years for *D. superans*, passing 2-4 winters, 1-3 generations a year for *D. tabulaeformis* and *D. spectabilis*, 2-5 generations a year for *D. punctatus*. Generation differentiation is a common occurrence, which is caused by larval diapause. Differentiation rate varies greatly in the population of *Dendrolimus* spp. in different plots, even in the same plot, it varies in different years too. The diapause of pine caterpillar is relevant to the larval hatching period, food, climate and other ecological conditions. In the paper, some ideas about "a study of developmental threshold and effective accumulated temperature of *D. tabulaeformis*" in the "Scientia Silvae Sinicae" 1987, 23(3), have also been put forward.

Key words: pine caterpillar; generation; generation differentiation; diapause; effective accumulated temperature