species of flies soaked in the water. Silk cage trap is cheap and convenient in its collapsible and portable nature and is fairly efficient in collecting flies but it is to be noted that the structure of fly association obtained by this trap differs markedly from those obtained by wire-netting cage traps.

It must be remembered therefore that in the collecting flies by fish-baited traps to examine the fly population at a village or at several villages at the same time, at least a set of two traps of the same construction and material must be used at a locality, one under the trees and the other at the open, as flies of several species show fairly strong partiality in selecting places of taking food and in entering the trap. For this purpose, the most recommendable one is a new and banded wire-netting cage trap having no projection on the underside of its inverted funnel. (It cannot now be determined whether the efficiency of this new and banded trap is due to its newness or to the occurrence of the tin band at its outer base as shown in Fig. 2).

"Logistic" Growth Tendency in the Population Fluctuation of the Rice Stem Borer, *Chilo suppressalis*. II. Syunro UTIDA (Entomological Laboratory, College of Agriculture, Kyoto University, Kyoto). Received Oct. 30, 1956. *Botyu-Kagaku*, 22, 57～63, 1957, (with English résumé, 62).

10. ニカメイチユウ個体数の長期変動に見られるロジスチツク性 第2報*

内田俊郎
(京都大学 農学部 昆虫学研究室) 31. 10. 30 受理

このつたない一文を恩師春川忠吉先生の古稀の御祝として捧げる.

ニカメイチユウの誘蛾燈による年次的の個体数の変動にロジスチツク性, すなわち増殖に対する密度効果の認められることを前報に報告した. それはしかし西日本の場合のみであつたが, こゝでは東日本でも同様の傾向の認められること, さらにそれがニカメイチユウの棲息密度の変動機構にどんな風に働いているかを論じた.

春川忠吉先生のもつとも輝かしい御業績のひとつにニカメイガ *Chilo suppressalis* の棲息密度の変動についての大きな研究[6]がある. それによれば, ニカメイガの年々の個体数の変動が他の多くの害虫類と同じように著しいことがわかる. 10年ぐらいの短期間について見ても発生量の最高と最低との開きは10倍以上にも達している. この変動の原因を明かにする為には従来から多くの人達によつて, いろいろの面からの追求がなされているのであるが, まだはつきりと問題が解決されたという域にまでは達していない.

たとえば, 低温のために1化期の発蛾が遅延すること[7]とか, 7月の低温のために1化期幼虫の死亡率が低く保たれること[2]などが大発生を導くという様に気象的要因の重要性を説く人たちがある. 深谷[3]もこのように気象的要因の働きを重視してはいるが, 同時にこれに従属して寄生菌などいわゆる天敵類の作用も大きく作用しているだろうとした. これらに先立つて, すでに春川たち[6]は6年間にわたつて水田内のニカメイガ幼虫の棲息密度を調査した結果, このように気象だけに左右されて個体数の変動がおこつているとは考えられないとして, 天敵などの生物的要因の働きをも正当に評価すべきであるとした.

しかし, たゞニカメイガのみに限らず, いろいろの害虫類また一般動物の個体数の変動機構の解析の行われた例を見ると, 気象的の要因が決定的に働くとか, 天敵など生物的の要因の作用が非常に大きいとかを論ずる段階はすでにすぎ去つて, これらの棲息密度に依存したりしなかつたりする要因のひとつが決定的に働いているという場合はむしろ稀で, それらの要因群がすべて何等かの形で作用し合つているのであつて, 現在ないしは今後の問題はこれらの要因群がそれぞれどのような結び方でどんなに働いているかということを明かにすることではないかと思われる.

このような見地から問題を理論的に解く一手段として, 筆者はさきにニカメイガの年次的の個体数変動にロジスチツク理論の適用を試みた[3]. その結果は一般的の個体数ないしは棲息密度の変動機構を論ずるのには余りにも貧しいものであつたが, 従来とは異つた新しい解析方法を提示したともいえよう. 前報では予察燈による誘殺蛾の年次的の観察資料を材料として用いたが, それは主として西日本の各地とくに岡山県内の各地のものに偏つていた. ニカメイガの発生型は地方により相当著しい差を示し, 石倉[8]によればおよそ7

---

* 京都大学農学部昆虫学研究室業績, 第283号.
害虫個体群の長期変動についての研究, 第2報

の基本型にわけることが出来るという．したがつて，西日本で認められたことが必ずしも東部日本ないしは寒冷地においてもあてはまるとは限らない．本報告は前の報告では取り扱わなかつたような諸地域について同様の試みを行うことをその主な目的とした．

用いた材料

最近，深谷と中塚によつてまとめられた“ニカメイチユウの発生予察”という本[4]の中には日本の各地における予察燈による誘蛾数の資料がかゝげられている．主な材料はこれに仰いで前報ではまつたく触れなかつた東北部および中部日本の各県の資料の中で調査年数が比較的長期にわたつているものを研究材料として取りあげた．すなわち，青森，宮城，秋田，群馬，茨城，富山，石川の諸県である．この外に長野農試，静岡農試，三重農試などの資料* をも用いた．

もちろん，これら誘蛾燈の採集個体数は実際の水田における生存個体数を，または棲息密度を正しく表わす値と言い難いであろうが，特殊の場合を除きほゞ蛾の発生を反映しているとしても誤はないであろう[4,6]．

研究の方法

研究の方法についてはすでに前報[13]で詳しく述べたので，こゝにはたゞ要点のみを記すにとゞめる．相続く2世代の間にいわゆるロジスチツクな増殖が見られるとしたならば，すなわち増殖に対して棲息密度効果が認められるならば，ある世代の個体数 (P) とその次世代への平均増殖率 (R) との間には

$$\frac{1}{R+2\sigma}=\frac{b}{2}+\frac{c}{2}P \qquad (1)$$

なる関係が成立つ[1]．式中の b, c, σ はそれぞれ定数で

$$b=e^{-\varepsilon}$$

$$c=\frac{(1-b)\,h}{\varepsilon} \qquad (2)$$

で与えられ，σ は当代の親の寿命を表わす量で，それが平均発育経過日数より短かい時は 1，長い時は 0 と約束する．ε は増殖ポテンシャル，h は Pearl-Verhulst 係数で普通にいう部分環境抵抗に相当する．σ はニカメイチユウのように世代の重り合いをせぬ昆虫では上述の約束に従つて1とおいてよいから，$1/(R+2)$ と P との間には直線関係が期待される．したがつて，この直線性を検することによつて，上式が満足されるかどうか，ひいては相続く2世代間にロジスチツクな関係があるかないかを検することが出来る．さらに，かような関係の成立つ場合には，定数 b, c の数値を求めることにより増殖ポテンシャルと部分環境抵抗を推算することが出来，さらに安定密度や飽和密度の高さをも理論的にではあるが推定することが出来る．

ロジスチツク性が認められる

それぞれの土地において1化期と2化期の発生量は異つてはいるが，その相対的の関係は毎年ほとんど変ることはなく一定に保たれ，はつきりした季節的の発生型というものがあるとされている．1化期と2化期で水田の環境条件はまるで異つており，気象的条件もまた著しい差を示している．しかしかような相違は毎年かならず現れるものであると同時に，毎年ほゞ同様な傾向の相違を示しているとしてよい．従つて，1化期から2化期への増殖と，2化期から翌年の1化期への増殖とは別々に取扱うのが妥当のように考えられる．

そこで1化期と2化期と別々に P と R の関係を調べた．すなわち，各年の1化期の蛾数と1化期から2化期への増殖率 $\left(\frac{\text{2化期の蛾数}}{\text{1化期の蛾数}\times 0.5}\right)$ との関係，各年2化期の蛾数とその翌年1化期への増殖率 $\left(\frac{\text{翌年1化期の蛾数}}{\text{当年2化期の蛾数}\times 0.5}\right)$ との関係をそれぞれ別々にグラフ上にプロットして見た．分母に 0.5 をかけたのは，ニカメイガの性比はほぼ 1:1 と考えても誤ないであろうから[9]，雌蛾数の概略数を得るためである．

結果は県別または化期別によつてまちまちであつて，予期していたように大体双曲線的な関係の見られたものもあれば，まつたく点がばらばらに散在してしまいこの両者の間にはつきりした関係を認めにくいような場合もあつた．これらの中から例として第1図に青森

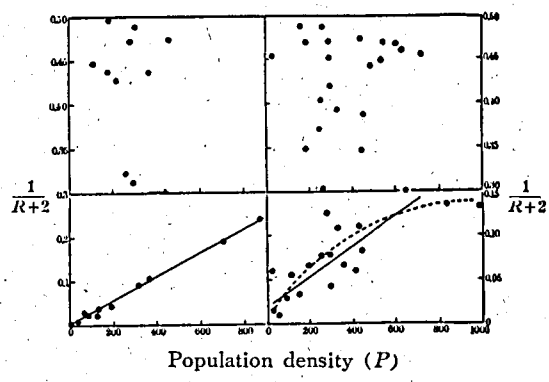

Fig. 1. Relation between P and $1/(R+2)$. Left figure is the result of Aomori Pref., and right one is that of Gunma Pref. Points of the first generation (above figures) are scattered at random, while these of the second generation (bottom figures) fall on a straight line or a convexed curve.

* これらはそれぞれの農試の御好意によつて得た資料である．こゝに厚く御礼申し上げる次第である．

県と群馬県の2化期を示した．このような結果は先に西日本の各県について調べた場合にも同様であつた．

双曲線的の関係の有無は P と $1/(R+2)$ との間の直線的関係を調べることによつて，より明かにする事が出来る．双曲線的な関係の見られた場合は，たとえば第1図に示す様にほゞ直線的の関係がこの両者の間に認められた．特に青森県の場合は著しい直線性を示している．もしもニカメイガの個体数がまつたく気象的な要因のみによつて律せられているとしたならば，このように規則的な点の配列はとても起ることはあり得まい．この事は取りも直さずニカメイガの増殖にロジスチック性が認められることであり，蛾の棲息密度の高低がその次世代への増殖に影響を与えているということに外ならない．

$P \cdot \frac{1}{R}$ 間の直線性

しかし，こゝに注目すべきことはこれらの P と $1/(R+2)$ との間にほゞ直線的な関係の認められたものの中のいくつかは，直線というよりも寧ろ下に凹な曲線といつた方がよいように思われる．そこで，それらの例について $1/(R+2)$ の代りに $1/R$ をとり，それと P との関係をプロットした．結果の1例として長野県の1化期の場合を示すと第2図に示したように $1/(R+2)$ を取るよりも $1/R$ との方がより直線的であると思われる．すなわち，$1/(R+2)$ と P とが直線性を示したのは，先に示した (1) 式中の定数 σ を1とおいたからであるが，この定数 σ を0とおけば $1/R$ と P とが直線関係を保つこととなる．この図に示した長野県の1化期のような場合には σ は 0 として働いて強いロジスチック性を示していると言えよう．このように $1/R$ で直線性を示す場合は $1/(R+2)$ で直線性を示す回数よりもかえつて多く，図に示した長野県の1化期以外，宮城県，秋田県，茨城県，群馬県の2化期など皆そうである．西日本の各地の資料について行つた前の研究でも，いくつかの場合には同様の傾向を明瞭に認めることが出来る．

いま親世代と子世代の個体数をそれぞれ両軸に取つたグラフ，即ち増殖曲線を描いて見ると，これらの両方の場合ではつきりした差を見出すことが出来る．$1/R$ でよい適合を示す場合は第4図の左図のようにいわゆるコクスストモドキ型の増殖曲線をえがいており，$1/(R+2)$ でよい適合を示す場合は同図の右図のようにいわゆるアズキゾウムシ型の増殖曲線をえがく

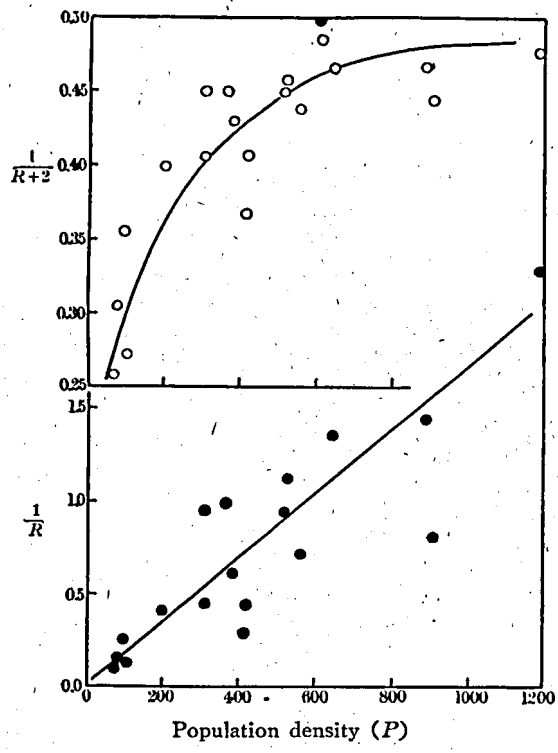

Fig. 2. Fitting the capture record of Nagano Pref. of the first generation to the relation between P and $1(R+1)$ or P and $1/R$. Linear relation can be seen between P and $1/R$.

場合である[1,14]．したがつて，$1/R$ で適合のよいのは飽和密度に達するような高い蛾の密度が観察年間には現れなかつたことを示している．現れなかつたのではなくて，そのような密度が現れ得ぬのかも知れない．

藤田・内田[1] は σ は親世代の成虫の平均寿命を表わす量と理論的に定義して，成虫の寿命が次世代成虫の羽化出現までにも及ぶ時（いわゆる世代の重り合いがおこる時）には $\sigma=0$，その以前は全部死んでしまうならば $\sigma=1$ とするべきだとした．従つて，経験的にニカメイガの成虫の寿命が一世代経過日数よりも遙かに短かいことが判つているので，$\sigma=1$ とおき，$1/(R+2)$ と P との関係を先ず求めたのである．しかし，上に述べたように $1/R$ と P との間に直線関係が認められる場合が多いのであるから，これらの場合には $\sigma=0$ の関係が存在すると考えるべきであり，世代の完全な重り合いが起り，棲息密度の効果にいわゆる時間の遅れ (time lag) の見られないことを示している．もつともニカメイガの成虫の寿命が次世代の蛾の出現までも継続するなどとは考えられないから，先

にゾウムシコガネコバチ *Neocatolaccus mamezophagus* やコクゾウ *Calandra oryzae* について行つた実験結果の場合と同じように時間の遅れが認められないのでなくて[14]，特殊な補償的な密度の働きを考えるべきかも知れない．これについては世代の重り合いの問題とからみ合せて今後もつと考究して見なければならぬことのように思われる．

県により適合する化期が違う

$1/(R+2)$ と P または $1/R$ と P との関係が直線性を示す場合は全体の資料の中の約半分であつて残りはプロットがまつたく散つてしまつている．よい適合を示す場合は特に2化期に多くて一般に1化期は適合せぬ場合が多い．1化期のよい適合を示したのは長野県の場合で，石川，富山，三重などもやゝ良い直線性を示している．他の地方，すなわち東北地方の各県および群馬，茨城などでは1化期は第1図の上図に見られるように点がまつたくでたらめに散在してしまう．一方，1化期に直線性が認められる地方では2化期の点は散らばつてしまう．

このように東日本の各地においても，西日本の誘蛾燈資料について認められたと同じく1化期・2化期を問わずにロジスチックな増殖傾向が認められた．しかし総ての資料が満足したわけでなく茨城県以外のすべては1化期または2化期のみが別々にあてはまつた．西日本の資料について調べた場合にもほゞ同様で両化期ともあてはまつた場合はごく僅かにすぎなかつた．1化期のみのあてはまつたのは岡山県では海岸部，地方別では九州地方であつたのに反して，2化期のみがよい適合を示したのは岡山県内では山間部，地方別では山陰地方であつた．東日本では1化期は北陸・長野・三重などで，2化期は東北・関東・静岡などでよく適合した．このような相違がどうして生じたのかについては明かではない．とにかくあてはまらぬ化期，地方では気象的な要因などの働きが非常に著しく，よく適合した化期，地方では晩植，早刈などの栽培様式を通じて棲息密度の影響ないしは密度依存的の要因が強く働いているのであろう．しかしこれらの推測と上述の地方別・化期別とが必ずしもうまく一致はしないようである．

深谷[2]の見出した西国系・庄内系という地理的系統の相違，また各地の環境条件に応じた発生型の相違[8]などはさらにこれらの関係を複雑にしていると想像されるので，単純な一致を期待したりすることは難しいと思われる．

平衡状態・飽和密度と観測密度との差

各地の資料の中で P と $1/(R+2)$，または $1/R$ との間に直線性を示した場合について (1) 式中の定数 b，および c の数値を計算して見た．結果を σ の値と共に第1表に示す．さらに，この b および c を (2) 式に

Table 1. Calculated values of biotic potential, Pearl-Verhulst coefficient of resistance, the density at steady state and the density at saturation point.

Locality	Years observed	Generation in a year	σ	b	c	Biotic potential (ε)	Pearl-Verhulst coef. (h)	Steady density calculated (P_∞)	Mean observed density	Saturation density (P_s)
Aomori Pref.	'36～'42	1	—	—	—	—	—		1337	
	'48～'55	2	1	0.005	0.000505	6.73072	0.003416	980	228	1970
Miyagi Pref.	'41～'43	1	—	—	—	—	—	—	1063	
	'46～'55	2	0	0.13	0.0007	2.59179	0.002085	1243	1106	1243
Akita Pref.	'42～'44	1	—	—	—	—	—	—	642	
	'47～'54	2	0	0.84	0.00081	0.22152	0.001121	198	1051	198
Gunma Pref.	'30～'42	1	—	—	—	—	—	—	1823	
	'46～'54	2	0	0.035	0.00046	4.25871	0.002030	2098	306	2098
Ibaragi Pref.	'28～'44	1	0	0.03	0.00048	4.45745	0.002206	2021	1460	2021
	'47～'48	2	1	0.35	0.000097	1.33357	0.000199	1546	3331	6701
	'51～'54									
Toyama Pref.	'42～'44	1	0	0.7	0.00185	0.45313	0.000838	162	3318	162
	'46～'55	2	—	—	—	—	—	—	533	
Isikawa Pref.	'46～'54	1	0	0.035	0.00063	4.25872	0.00278	1532	293	1532
		2	—	—	—	—	—	—	1223	
Nagano Pref.	'31～'50	1	0	0.3	0.016667	1.52945	0.036416	42	473	42
		2	—	—	—	—	—	—	29	
Sizuoka Pref.	'37～'44	1	—	—	—	—	—	—	1471	
	'46～'55	2	0	0.02	0.00046	4.66964	0.002333	2130	749	2130
Miye Pref.	'46～'55	1	1	0.6	0.000103	0.64895	0.000167		1728	3883
		2	—	—	—	—	—		36	

入れて増殖ポテンシャルεおよび Pearl-Verhulst 係数 h（部分環境抵抗）の値を計算し，同じ第1表の右の部分に示した．

増殖ポテンシャル ε の計算値はもちろん部分ポテンシャルを示すわけであるが，こゝに計算した場合はいずれも比較的小さい値を取つた．県別または化期別にいつて特に著しい傾向を認めることは出来ない．

東日本と西日本の各地で求めた値を較べて特に著しい違いは増殖ポテンシャル ε（もちろん部分ポテンシャルではあるが）の値で，1化期には殆ど差を示さないが，2化期には西日本の値が桁違いに大きい値を示している．従つて Pearl-Verhulst 係数 h の値も2化期には西日本が遙かに大きい値を取つている．

前報でも指摘したように部分ポテンシャル Pearl-Verhulst 係数 h との間には一定の関係が見られるようで，ε の増加にともなつて h の値も増加しており，かような傾向は1化期・2化期ともに認められる．結果は第3図に示す通りである．西日本の各地の資料についての計算結果でも同じような傾向が認められた．

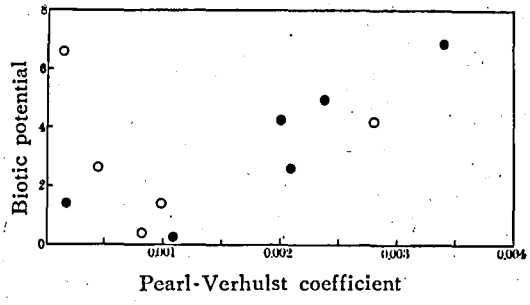

Fig. 3. The relation between the biotic potential of reproduction (ε) and the Pearl-Verhulst coefficient (h). ○: First generation. ●: Second generation.

前報でも述べたように，部分ポテンシャル ε の大きいと言うことは物理的の環境因子の働きが小さいと言うことであり，かような場合に Pearl-Verhulst 係数 h の値が大きくなつていわゆる密度効果など棲息密度に依存した死亡率が大きくなつているという関係が見られているのであつて，個体数変動機構をさぐる上において大変に興味深いことである．

個体数が世代から世代にわたつて一定数を保つて変化しないいわゆる平衡状態の密度は次式によつて与えられる．

$$P_\infty=\frac{1-2b}{2c} \quad (\sigma=1 \text{ のとき})$$

$$P_\infty=\frac{1-b}{c} \quad (\sigma=0 \text{ のとき})$$

それぞれ各地の平衡状態の高さをこれらの式から推算して見ると，第1表に示すような値が得られる．第4図に示した相続く2世代間の個体数の関係図に，両世代の個体数が等数を示す線（親子同数線）を引いてその交点を求めれば，当然この平衡状態の高さが求まるわけであり，その値は第1表の値とほゞ等しい．

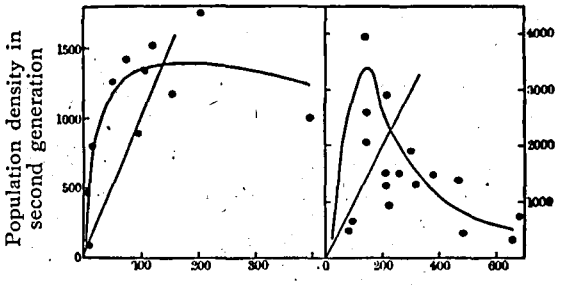

Fig. 4. The relation between the population of first generation and that of second generation. The point of intersection between a curve and straight line shows the level of equilibrium state. Shape of curve is different between the left figure (Miyagi Pref.) and the right figure (Ibaragi Pref.).

いま，こうして求めた平衡状態の高さ P_∞ の計算値と，調査期間の誘蛾数の各世代の平均数と比較して見ると第1表のようになる．多くの場合に P_∞ の方が実測の各年平均値よりも大きい値を示している．青森と秋田の1化期，茨城と富山の2化期では逆に平衡状態の計算値の方が低い値を示している．

$\sigma=0$ として P_∞ を計算した場合は飽和密度もそれに等しいわけであるが，$\sigma=1$（世代の重り合いがないとした場合）の場合は飽和密度と平衡状態の密度とは異つていて，飽和密度 P_s は $(1-b)/c$ で与えられる．その場合について計算した P_s の値をも第2表に併せ示した．P_s と実測の誘蛾数とを較べても，やはり秋田の1化期，茨城と富山の2化期では実測値の方が大きい．しかし，大部分の他の県では逆に実際の誘蛾数は飽和密度または平衡状態の密度よりも低い値を示している．すなわち，平均的に言つてこれらの場合，各地の密度は飽和状態にまで達することなくそれ以下の密度を保つて密度依存的に定められているのである．

かつて Smith[10] は自然はほぼ平衡密度にあると考えたし，春川[5] もニカメイチユウの棲息密度の変動を論ずるにあたつてこの虫が水田というほとんど安定しきつた人工環境に棲息する故をもつて，ほゞ Smith と同じような考をいだくに至つている．しかしこゝに達した結論は必ずしもそうではない．ニカメイチユウの個体群は平衡状態または飽和密度にまで達しているとは限らない．むしろそのような状態にまで達しては

いない場合の方が多い．この結果はニカメイチユウの個体群の変動機構をさぐる上に重要な事実と思われる．

結　　論

以上，西日本と東日本，県別，化期別について増殖の状態を密度依存性の有無という点から調べ，密度依存性のある場合には更に飽和密度ないしは平衡状態の密度の高さにまで達しているか否か，またいわゆる time lag のある密度効果を示すかそれのないのを示すかというような点を吟味した．これら増殖の密度依存性や飽和の程度などは県によりまた化期によつてそれぞれ異つている点が明瞭になつたが，これらと地方別・化期別などとの間に何等か一定の関係があるかというに，まだ現在の研究の程度では何とも結論づける訳にはいかない．

文　　献

1) Fujita, H. and S. Utida : Ecology **34**, 488 (1953).
2) 深谷昌次：農学研究 **37**, 121 (1948).
3) 深谷昌次：農学研究 **39**, 41 (1950).
4) 深谷昌次・中塚嵩次：ニカメイチユウの発生予察，日本植物防疫協会，東京，173 (1956).
5) 春川忠吉：農業及園芸 **13**, 738 (1938).
6) Harukawa, C. et al : Ber. Ohara Insts. Landwirtsch. Forsch., Kurashiki. **7**, 1 (1935).
7) 石倉秀次：農業及園芸 **26**, 109 (1951).
8) 石倉秀次：Bull. Natl. Inst. Agr. Sci., Ser. C **5**, 67 (1955).
9) 鎬木外岐雄：農事改良資料 **140**, 1 (1939).
10) Smith, H. S. : J. Econ. Ent. **28**. 873 (1935).
11) Solomon, M. E. : J. Anim. Ecol. **18**, 1 (1949).
12) 筒井喜代治：東海近畿農試報告栽培部 **1**, 49 (1954).
13) 内田俊郎：応用昆虫 **10**, 3 (1954).
14) 内田俊郎：日本生態学会誌 **5**, 137 (1956).

Résumé

It has been known that the population of the rice stem borer, *Chilo suppressalis*, fluctuates violently from generation to generation, or from year to year, when examining the available records of the number of moth captured by light trap at the agricultural experiment stations scattered in most part of Japan.

The effect of population density upon the rate of reproduction is detected in the capture records of the eastern part of this country, as has been already found in the records of the western part. This finding is affirmed by applying the data to the following formula, $1/(R+2\sigma)=b/2+(c/2)\ P$, which is deduced from the logistic equation of population growth. The notation in this equation is as follows; R is the rate of reproduction to the next generation when P is the population density in a given generation, b, c and σ are the specific constants. When the effect of density is operative following to the logistic equation, a linear relation should be found between the density of moth population P and $1/(R+2)$. As shown in Fig. 1, in the text, linear relation is obtained at several points of places between the number of moth captured in the first or second generation of each year and the rate of reproduction, excepting about a half example, where the plots are scattered at random. The linear relation is seen not only in the second generation (at Aomori Pref., Gunma Pref. as shown in Fig. 1), but also in the first generation as in Nagano Pref. (Fig. 2).

Strictly speaking, however, the relation is rather curvilinear at several points of observation than running on a straight line (Fig. 1 and Fig. 2). In these cases, the relation is in good accord with a straight line between P and $1/R$.

This result means that the so-called time lag does not present in acting the effect of density. The two ways of the accordance in curve fitting reveal the existence of two types of reproduction curve, the *Triborium* type of reproduction and the *Callosobruchus* type (Fig. 4), each of which is deduced by the differential effects of density.

The biotic potential of reproduction, the Pearl-Verhulst coefficient, the saturation density in logistic equation and the density at equilibrium state are calculated and given in Table 1, respectively, based upon the numerical values of constant b, c and σ in the above equation.

The mean level of the observed moth density is further lower than the calculated value of the equilibrium density or that of the saturation density. Thus, it can be concluded that the mean density of moth population in each generation or year should not reach to the saturation and controlled by the effect of population density or the density dependent factors.