

リンゴ園におけるキンモンホソガとギンモンハモグリガの
個体群動態に関する比較生態学的研究

関 田 徳 雄
青森県りんご試験場

Comparative Population Dynamics of Two
Species of Leaf Miner
Phyllonorycter ringoniella MATSUMURA and
Lyonetia prunifoliella
malinella MATSUMURA in Apple Orchards

Norio SEKITA

Aomori Apple Experiment Station
Kuroishi, Aomori 036-36, Japan

目 次

I. 序論	3
II. 生活史と生態的特性	4
1. 生活史の概要	4
(1) ギンモンホソガ	4
(2) ギンモンハモグリガ	4
2. 両種の生態的特性	5
(1) 資源利用の様式	5
(2) 成虫の大きさ	12
(3) 産卵数	17
III. 生命表による死亡要因の評価と個体群動態の解析	18
1. 方法	18
(1) 調査圃場の環境と樹の大きさ	18
(2) 調査圃場の管理	18
(3) 調査樹数	20
(4) 個体数の調査方法	20
(5) 個体群密度の表示	21
(6) 生命表の作成方法	23
2. 生命表による死亡要因の評価	26
(1) 生存曲線の特徴によるグループ化	26
(2) 世代による死亡要因の働き方と潜在的増殖力	31
3. 経時変動様式	35
(1) 各世代の密度水準	35
(2) 密度の年次変動	41
(3) サンプリング誤差の問題	41
(4) 基本要因分析	44
(5) 自然調節の強さ	53
4. 寄生蜂の密度変動	62
(1) 寄主・寄生蜂密度の相互関係	62
(2) 寄主の増減指数に対する寄生蜂の増減指数の変化	69
VI. 総合論議	73
1. 個体群の諸特性とそれらの相互関係	73
2. 他の落葉果樹ハモグリガ類の個体群変動との比較	77
3. 害虫化の問題	80
4. 今後の展望	83
要約	83
引用文献	87
Summary	93

I. 序 論

本研究で扱ったキンモンホソガ *Phyllonorycter ringoniella* MATSUMURA とギンモンハモグリガ *Lyonetia prunifoliabla malinalla* MATSUMURA はそれぞれホソガ科 (Gracillariidae) とハモグリ科 (Lyonetiidae) に属するリンゴの害虫であり、両者は生活環の一部を葉の潜孔内で送る点で類似している。

キンモンホソガは1950年に長野県で突発的に大発生し問題となった(16)。1964年には青森県の津軽地帯の一部でも大発生し、早期落葉を起こした(93)。初めの大発生の年次やその後の発生量の推移はそれぞれの県あるいは地帯によって異なるが、現在では各地でリンゴの重要な害虫となっており、防除対策が講じられている。このような事情から、本種の周年経過や生理学的な研究は数多く積み重ねられ(15, 16, 69, 72, 73, 74, 75, 79, 80, 93)、また、本種の寄生性天敵に関しても多くの知見が得られている(45, 68, 71, 76, 78)。

その反面、キンモンホソガの野外での発生動態に関する定量的研究は大きく立ち遅れ、サンプリング法に関する研究(53, 92, 94)や生命表の解析(54, 89, 90)は行われたが、変動機構の解析はほとんど行われなかった。定性的な知見に比較して定量的な知見が少ないという状況は他の果樹ハモグリガでも同様であったことから、発生時期の予察、簡便な発生密度推定法の開発及び要防除水準を設定するための発生変動の解析などを目標として、1975年から1980年までの6年間にわたって「果樹ハモグリガ類の発生予察法の確立に関する特殊調査」が、農林水産省による発生予察事業特殊調査の一環として実施された。キンモンホソガについては長野県果樹試験場と青森県りんご試験場が担当し、生命表作成による定量的な研究(22, 88, 95)や広域面積を対象とする発生予察を目的とした発生変動の解析(57)が行われた。

この特殊調査が開始された1975年頃までは、ギ

ンモンハモグリガの発生は極めて少なく、害虫として重要視されたことはなかった。そのため、本種の周年経過の概要をはじめ、生態に関する知見は極めて断片的であった。

キンモンホソガとギンモンハモグリガはリンゴという同一寄主を利用し、生活環の一部を潜孔内で生活する点で類似性を持ちながら、前者が高い密度水準を保っていたのに対し、後者が低密度で推移していたのである。そこで、青森県りんご試験場(以下、青森りんご試と略称)では、キンモンホソガの個体群動態に関する研究と並行して、両種の個体群動態の差異ないしは類似性を明確にすることに重点をおいた研究を1976年に開始した。ところが、初年度からギンモンハモグリガの密度も高水準に達し、以前のような低密度には戻ることがなかった。本種は1978年には県下全域で多発生し、これを契機に次年度から防除対策が講じられるようになった。このような事情のため、当初想定した一方は高密度を維持し、他方は低密度を維持しているという条件で両種の個体群を解析することはできなかった。しかし、比較の方法をとることによって、単一種個体群を対象とした研究だけでは究明しにくいいくつかの個体群特性を明確にすることができた。

本稿は1975年以来青森りんご試において行われてきたこれらのハモグリガ類に関する研究のうち、著者の分担部分で得られた成果をまとめたものである。研究実施の際、圃場におけるギンモンハモグリガの後半の世代における個体数調査では、昆虫科の川嶋浩三、会津博作(現、青森県畑作園芸試験場)両氏のご協力をいただいた。また、研究推進の過程および取りまとめに際し、昆虫科長山田雅輝博士(現、青森りんご試次長)から有益なご助言をいただいた。工藤祐基前場長はご多忙の合間をさかれ原稿全体を精読され、誤りと曖昧な表現を訂正してくださった。農林水産省果樹試験

場前保護部長大竹昭郎博士は本稿に対して有益なご助言とご批判をしてくださいました。Dr. D. STEVEN (Entomology Division, DSIR, New Zealand)

は図表と摘要の英文をご校閲していただきました。最後に、本稿は京都大学農学部久野英二教授のご批判を仰ぐことができた。記して深謝の意を表したい。

II. 生活史と生態的特性

この章では、両種の個体群動態を比較・考察する上で重要な生活史と生態的特性について概述する。生活史は、キンモンホソガについては主として山田ら(93)により、ギンモンハモグリガについては主として SEKITA & YAMADA (55) によった。

1. 生活史の概要

(1) キンモンホソガ

キンモンホソガは休眠蛹として落葉内で越冬する。青森県では1月中旬から下旬には休眠発育が完了している。しかし、休眠後の発育は、低温によって4月上旬ころまで抑制されている。年間の経過世代数は4回であり、各世代のおよその成虫羽化期は、越冬世代(第4世代)が4月下旬、第1世代が6月下旬、第2世代が7月下旬、第3世代が8月下旬である。成虫は交尾後間もなく産卵する。産卵数は越冬世代が30卵前後、その後の世代では50卵前後であり、卵を1個ずつ葉の裏面に産みつける。ふ化幼虫は卵と葉の接触面から葉の組織内に潜入する。幼虫期の前半と後半では形態と摂食様式に大きな違いがみられる。すなわち、前半の幼虫は体全体が扁平で、前向型の口器を持ち、吐糸管と脚がなく、葉の海绵状組織から吸液しながら潜孔を拡大する。後半の幼虫は下向型口器、吐糸管、胸脚、腹脚を備え、幼虫期の前半で拡大した潜孔の表皮を内部から立体化し、柵状組織を摂食する(33)。形態的な違いから前半の幼虫を無脚幼虫、後半の幼虫を有脚幼虫と呼んだり、摂食様式の違いからそれぞれを吸液型幼虫、食組織型幼虫と呼んでいる。本稿の個体数調査及び生命表作成における幼虫期の発育段階は潜孔の形状すなわち摂食様式の違いによって判別した。そのため、後者の呼称を採用した。

(2) ギンモンハモグリガ

ギンモンハモグリガは越冬前に交尾する。雄は間もなく死亡し、雌だけが越冬する。越冬場所はリンゴ園周辺の垣根、建物の隙間などである。越冬中の雌成虫の卵巣は未発達で、体内は脂肪体で充満している。3月にはすでに産卵可能な状態となっているが、実際にリンゴ園に飛来するのは4月下旬から5月上旬である。早く飛来した成虫は十分に展開しない葉にも産卵する。卵は1個ずつ若い葉の裏面から葉肉内に産み込まれる。ふ化直後の1齢幼虫による潜孔は線状で、2齢から斑状の潜孔を形成する。幼虫は3齢で成熟し、潜孔から脱出する。成熟幼虫は吐糸によって下垂し、別の葉に移って葉の裏面にハンモック状の繭を形成し、蛹化する。

青森県では年に5~6回発生する。夏世代と越冬世代の成虫は種々の点で異なる。すなわち、夏世代の成虫は体全体が白色を呈し、雌雄とも体内には脂肪体がほとんどない。これに対し、越冬世代の成虫は雌雄とも暗色化し、雌成虫の体内には脂肪体が充満している。越冬世代成虫の越冬場所への飛来は10月から始まる。交尾した雌の割合は徐々に増加し、11月末にはほとんどの個体が交尾を完了する。SEKITA & YAMADA (55) は夏世代の成虫を夏型(summer form)、越冬世代の成虫を冬型(winter form)と呼称した。しかし、HARUKAWA & YAGI (11) は同属のモモハモグリガ *Lyonetia clerkella* L. で後者を秋型(autumn form)と呼称し、成瀬(42)もそれに従っている。そこで、混乱を避けるために後者を秋型と呼称した。

他の昆虫でみられる季節型と同様に(70)、本種の夏型と秋型の決定にも日長が関与していると考え

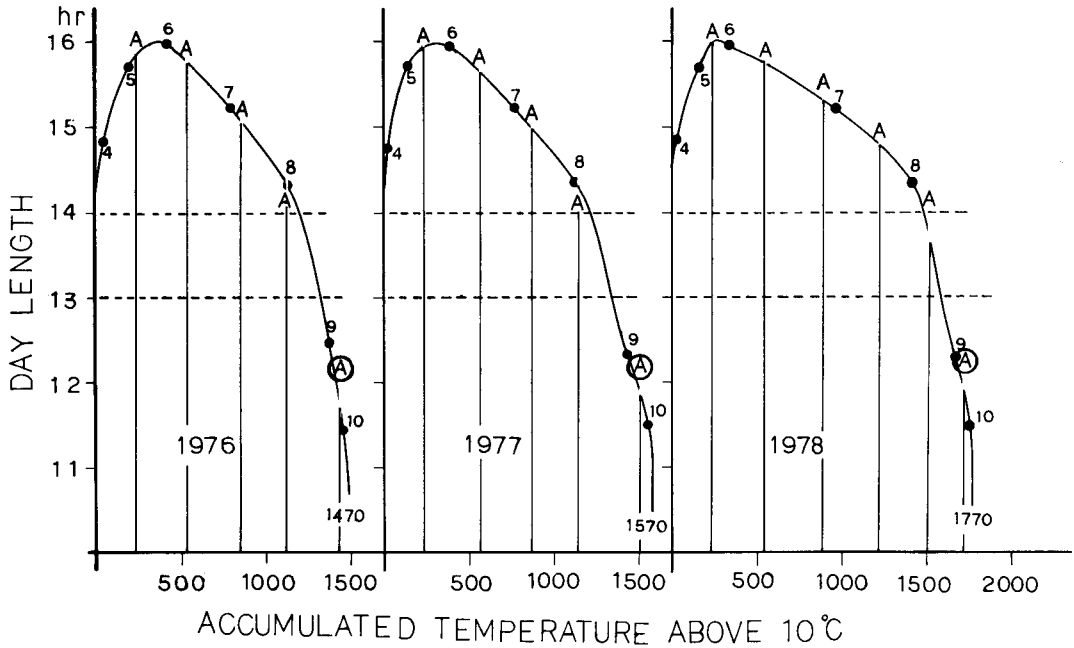


Fig. 1. Seasonal moth occurrence in *L. p. malinella* with regard to the accumulated temperatures above 10°C and to natural photoperiod. Solid circles with number on the curve represent calendar months. Vertical lines with A stand for the approximate time when moth emergence peaked in each generation. A circle with A in it indicates that the moths were of the autumn form.

えられる。Fig. 1 に、SEKITA & YAMADA (55) による1976年と1977年における発生経過及びその後1978年に得られた結果を基にして、各世代成虫の季節型と羽化最盛日を光温曲線上にプロットした。ここで、本種の発育ゼロ点は不明なので10°Cと仮定し、有効積算温量はWATANABE (85)の方法によって求めた。発生回数は年次によって一定せず、1976年には5回発生し、1977年には第5世代成虫の一部が産卵したが第6世代を完了できず、1978年には6世代を経過した。

年間の発生回数に関係なく、卵から羽化までを14時間以上の日長条件下で経過した場合には夏型となり、12時間から14時間の条件下で経過したものは秋型となった。日長に反応する発育段階は不明であるが、2型を決定する臨界日長は12時間から14時間の間であると推定される。図からも明らかのように、青森県では日長が14時間以下になる

9月初旬以降では、有効温量が急激に降下する。このような気象条件の特性から、青森県における本種の年間発生回数は、9月初旬までの有効温量によって左右されるとみなし得る。しかし、日長が14時間以下になっても温量の降下が著しくない地域における発生回数を論議するためには、臨界日長を明確にする必要がある。

2. 両種の生態的特性

(1) 資源利用の様式

i) 寄主植物

キンモンホソガの寄主植物として、リンゴ属以外にはナシ、サクラ、スモモ(37)、オオトウ(77)、マルメロ(34)があげられている。本種は青森県のリンゴ園周辺のマルメロでは普通にみられる。

ギンモンハモグリガの寄主植物として、西洋リンゴとズミ、ヨーロッパの原産亜種ではプラム、

シャリントー, サンザシ, セイヨウカリン, マルメロ, カンバがあげられている (32)。

青森りんご試周でこれまでに記録されたリンゴ属以外の寄主植物を Table 1 に示した。これまでに記載されていない属 (genus) からナナカマドとクサボケが記録された。

今後も調査が進むにつれて, 両種の寄主植物のリストは増加すると予想される。しかし, これまでに記載された属の範囲からみて, キンモンホソガよりもギンモンハモグリガの寄主範囲が広いと考えられる。

Table 1. Host plants of *L. p. malinella*, excluding *Malus* trees. Specimens were reared from mined leaves collected from the field.

Plant species	Years	No. of specimens		Time of moth emergence
		Female	Male	
<i>Sorbus commixta</i> (ナナカマド)	1978	0	1	Early June
	1984	6	9	Mid June
<i>Chaenomeles japonica</i> (クサボケ)	1978	2	2	Early June
	1979	1	1	Mid June
	1984	8	4	Mid June
<i>Prunus yedoensis</i> (ソメイヨシノ)	1984	7	2	Mid June
<i>Prunus domestica</i> (プラム)	1984	3	2	Mid June
<i>Prunus mume microcarpa</i> (コウメ)	1984	2	5	Mid June

ii) 新梢内の産卵部位と生存率

キンモンホソガは夏期以降に徒長枝や二次新梢が発出した場合には, これらの葉に多く産卵する (22, 88, 95)。しかし, 本種の産卵選択は相対的なものであり, 古い葉にも産卵可能である (Fig. 2 A)。そのため, 同一の葉に複数の世代が産卵することも稀ではない。

これに対し, ギンモンハモグリガの産卵選択は絶対的なものである。越冬世代成虫が産卵する早春には葉が若くて柔らかいので, 全ての葉を産卵対象とする。しかし, 第1世代以降の成虫は生育中の若い葉だけに産卵するため, その産卵部位は先端から5, 6枚程度の範囲に集中している (Fig. 2 B, C)。Fig. 2 BとCはそれぞれ発育新梢と産卵後に発育を停止した新梢内におけるギンモンハモグリガの第4世代 (白棒) とそれ以前の世代 (黒棒) を示している。発育新梢 (B) の先端に産卵がみられないのは, この世代の産卵終了後に新し

い葉が生じたためである。また, これらの図では, 第4世代とそれ以前の世代の産卵葉位が一部で重複している。しかし, これは新梢の平均化による見かけ上のものであり, 個々の新梢内では完全に分離しており, 複数の世代が同一の葉を利用することはない。Fig. 2 Bから類推できるように, 発育新梢では, 世代と世代の産卵葉位の間には産卵を受けない健全葉が存在するので, 加害が集中している部位を新梢の基部から数えることによってそれらの世代を推定することも可能である。

キンモンホソガでは通常の葉と二次伸長葉の違いによる生存率の違いは明確でないが (95), ギンモンハモグリガでは柔らかい葉と硬い葉による違いが明確である。すなわち, 産卵時には葉が柔らかいために産卵可能な場合でも, その後に硬化が著しいと, 卵および1齢幼虫の生存率が低下する (Fig. 3)。

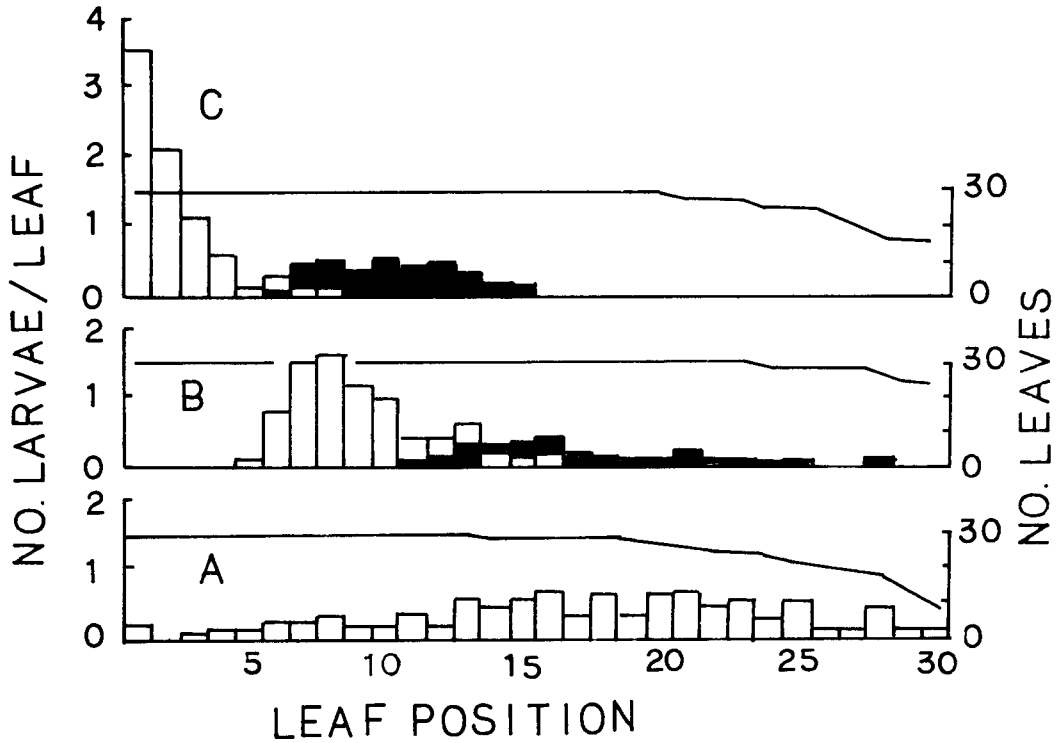


Fig. 2. Number of mines in relation to leaf position within shoot, showing that *P. ringoniella* is able to lay eggs of various ages while *L. p. malinella* oviposites only on succulent young leaves. Thirty shoots were examined and the leaf position is numbered from the shoot tip towards the base. The histogram shows the number of mines (=larvae) per leaf, and the line the number of leaves vs. leaf position. A is *P. ringoniella*; B and C are *L. p. malinella* on shoots with vegetative growth either continuing (B) or stopped (C). Open histogram in B and C are for the current generation and solid ones for the previous generations. Since the number of mines were averaged with regard to their leaf positions, open and closed histograms in B and C overlapped. On a single shoot, however, only a single generation attacked any one leaf.

iii) 葉当り産卵数の分布

後に説明するように、ギンモンハモグリガの個体群動態の調査では、産卵された全ての葉を対象に産卵数を記録しておき、成熟幼虫が葉から脱出後に、これらの葉を摘みとって分解調査し、生命表作成のためのデータを得た。このデータから得た葉当り産卵数の頻度分布について0項の切れたポアソン分布及び0項の切れた負の二項分布に対する適合性を検討した。結果はTable 2に掲げた。

検定した25世代のうち、統計的に有意な違いが認められたのは、0項の切れたポアソン分布では22世代であったのに対し、0項の切れた負の二項分布では8世代であった。これら8世代のうち3世代の分散は0項の切れた負の二項分布によって期待される分散よりも大きかった。

Table 2に掲げた負の二項分布のパラメータ k の逆数 (C_A)は特定の分布型を仮定することなしに分布集中度の指標となり、 $C_A=0$ で機械分布、 -1

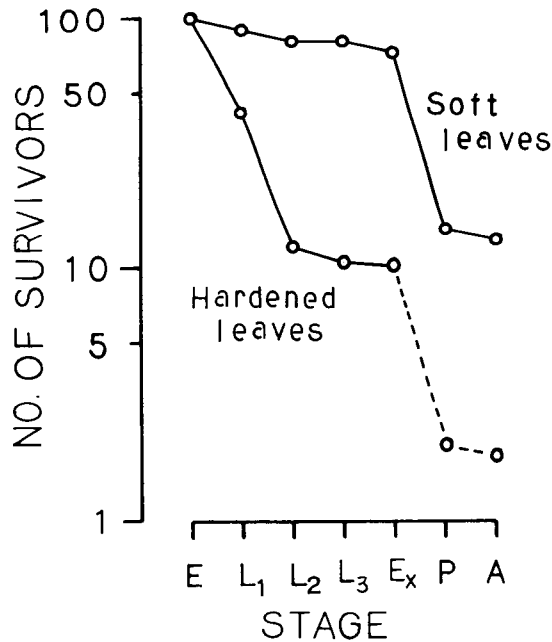


Fig. 3. Comparison of survivorship curves of *L. p. malinella* between the cohorts in soft leaves and in leaves which hardened after female moths had oviposited.
 E; egg, L₁ ~ L₃; 1st to 3rd instar larvae, E_x; mature larvae which left the mine to pupate, P; pupa, and A; adult.

〈CA < 0で均等分布, CA > 0で集中分布する(27)。ギンモンハモグリガでは25世代のうち19世代がCA > 0.5 (k < 2)であった。一方, 山田ら(94)によるキンモンホソガの結果に基づいて, 共通のkの値を求めたところ, 世代によって異なったが, 集中性が最も高い場合でもCA = 0.22 (k = 4.5)であった。山田らが対象とした密度範囲 ($\bar{x} < 10$)では食組織型幼虫と卵の分布集中度はほとんど同じと見なせる(54)。したがって, 葉当たり卵の集中度はキンモンホソガよりもギンモンハモグリガの方が高いと見なせる。ギンモンハモグリガは夏期にお

いては新梢先端の若い葉だけに産卵するのに対し, キンモンホソガはほとんど全ての葉を産卵の対象とする。Table 2はギンモンハモグリガが産卵選択する若い葉に限定してデータを処理したことになるが, もしも全ての葉を対象とするような処理が行われていれば, ギンモンハモグリガとキンモンホソガとの間での分布の集中度の開きはさらに増加したはずである。

ギンモンハモグリガの卵は, 葉縁や支脈に添って数個から時には10個以上がほぼ等間隔に一列に並んで産みつけられることが多い。これは複数個

体の産卵によって偶然的に生じた結果とは考えにくく、同一個体によるものと思われる。雌成虫は産卵に適した葉に対し、連続的に産卵する習性があると見なされる。

なお、Fig. 2は、ギンモンハモグリガについては産卵が認められた新梢、キンモンホソガについては任意に採集した新梢に基づいている。このデータによる新梢単位の平均こみあい度と平均密度

の比($\frac{x^*}{\bar{x}} = 1 + CA$)は、キンモンホソガでは1.1 (= 8.7/7.9; CA = 0.1)に対し、ギンモンハモグリガでは発育新梢が1.5 (= 12.3/8.29; CA = 0.5)、発育停止新梢が1.2 (= 9.5/7.9; CA = 0.2)であった。また、任意抽出新梢を対象としたギンモンハモグリガの値は6.6 (= 6.6/1.0; CA = 5.6)であった。このように新梢単位による集中性でも、ギンモンハモグリガがキンモンホソガよりも高かった。

Table 2. Fitting the frequency distributions of eggs per leaf of *L. p. malinella* to the zero-truncated Poisson and negative binomial distributions.

Year	G ¹⁾	Observed		0-truncated Poisson				0-truncated negative binomial				
		\bar{x}	s ²	m ²⁾	χ^2 ³⁾	D. F. ⁴⁾	Pr ⁵⁾	k ⁶⁾	p	χ^2	D. F.	Pr
1977	1	1.31	0.40	0.36	6.69	1		1.38	0.26	0.70	1	0.25 < Pr < 0.50
	2	1.71	0.86	1.20	0.87	2	0.50 < Pr < 0.75	68.30	0.02	0.53	1	0.25 < Pr < 0.50
	3	4.05	9.22	3.31	30.87	4		1.64	2.02	5.86	4	0.10 < Pr < 0.25
	4	3.94	11.82	3.11	248.17	6		1.10	2.83	11.59	12	0.50 < Pr < 0.75
	5	6.64	31.97	6.08	—	11		1.39	4.37	18.82	21	0.50 < Pr < 0.75
	6	3.06	5.87	2.24	13.55	3		1.28	1.74	1.04	3	0.75 < Pr < 0.90
1978	1	1.39	0.59	0.29	—	1		0.56	0.52	5.04	3	0.10 < Pr < 0.25
	2	1.93	1.18	1.48	21.46	4		22.97	0.06	15.78	3	
	3	4.66	15.13	4.01	—	8		1.38	2.90	26.09	16	0.05 < Pr < 0.10
	4	11.95	258.75	9.32	—	16		0.40	23.28	87.73	44	
	5	8.27	91.02	6.42	—	20		0.54	11.86	23.07	19	0.10 < Pr < 0.25
	6	8.77	114.88	7.50	—	14		0.56	13.37	155.45	39	
1979	1	1.68	1.67	0.01	—	0		0.01	1.66	1.69	2	0.25 < Pr < 0.50
	2	1.99	1.53	1.48	29.54	3		5.43	0.27	21.87	2	
	3	2.93	7.25	1.92	39.62	3		0.78	2.48	11.02	6	0.05 < Pr < 0.10
	4	3.56	11.62	2.52	45.77	4		0.76	3.30	9.09	6	0.10 < Pr < 0.25
	5	3.32	9.52	2.15	198.49	5		0.71	3.03	12.07	9	0.10 < Pr < 0.25
1980	1	1.39	0.47	0.61	0.47	1	0.25 < Pr < 0.50	5.18	0.12	0.28	1	0.50 < Pr < 0.75
	2	1.93	2.11	1.04	15.74	2		1.07	0.98	28.79	3	
	3	2.72	2.75	2.43	7.74	4	0.05 < Pr < 0.10	8.04	0.30	7.78	4	0.05 < Pr < 0.10
	4	3.33	12.04	1.76	30.09	2		0.42	4.18	9.59	5	0.05 < Pr < 0.10
	5	3.58	9.59	2.73	—	7		1.08	2.52	36.79	12	
1981	1	1.37	0.30	0.91	9.59	2		0 (log series)				
	2	1.77	1.19	1.01	36.07	3		2.38	0.43	8.78	4	0.05 < Pr < 0.10
	3	6.62	39.17	5.84	—	12		1.03	5.69	58.07	25	

1) Generation.

2) Estimated mean for the 0-truncated Poisson distribution.

3) Values greater than 1,000 were shown by “—”.

4) Degrees of freedom.

5) Probability less than 0.05 was omitted.

6) and 7) Estimated parameters for the negative binomial distribution in $(p-q)^k$, where $p=1+q$.

IV) 葉内での個体間競争

限られた生活必要資源の利用をめぐる種内競争を NICHOLSON (44) は 2 つの典型に分けた。一方は競り合い型 (contest competition) で、競争に勝ったものだけが生活に必要な資源を十分に得ることができる。他方は共倒れ型 (scramble competition) で、競争個体間で一様に資源が分配されるので、資源が賅えないほどに個体数が増えると共倒れが生じる。以下では、両種における種内の個体間干渉を NICHOLSON (44) の典型に対比し、相対的な位置づけを試みる。

キンモンホソガの幼虫は別の葉への移動はもちろん、葉脈もうがつかうことができない。そのため、葉当り個体数が増加すると潜孔の拡大期である吸液型幼虫期に互いの潜孔が接触する機会が増加し、共食いによる死亡率が増加する (54)。Fig. 4 に葉内における潜孔の分布と潜孔の融合の状況を例示した。リンゴの品種はふじである。図の白丸は共食いによって死亡した吸液型幼虫、黒丸は食組織型幼虫まで生存した個体を示し、白色部と黒色斑点部の両方を合わせた部分が吸液型幼虫による潜孔で、黒色斑点の部分が食組織型幼虫による潜孔

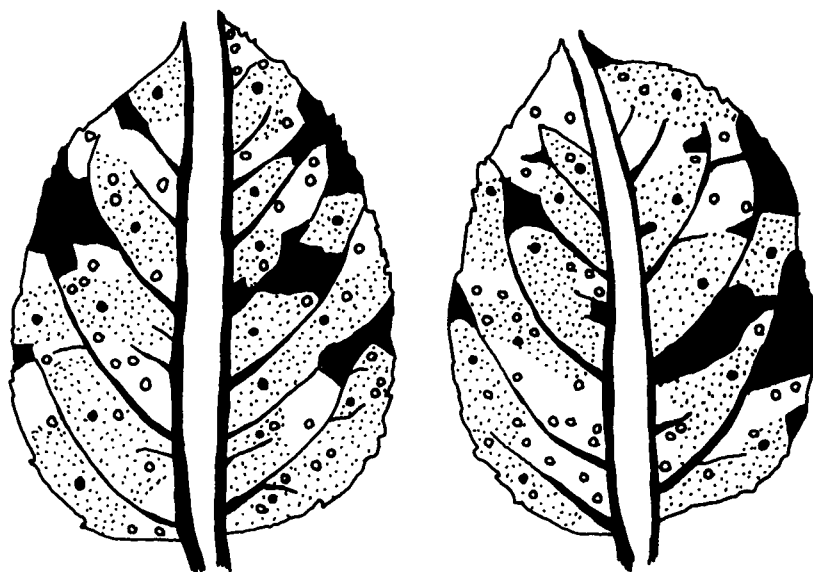


Fig. 4. Typical examples of mines of *P. ringoniella*. Unshaded plus dotted areas show initial mines created by sap-feeding larvae and dotted areas indicate mines deeply fed on by tissue-feeding larvae, while solid areas indicates undamaged leaf. Open circles indicate larvae which died during the sap-feeding stage, and solid circles larvae which survived the sap-feeding stage to reach the tissue-feeding stage.

を示している。このような分解調査に基づいて、葉当り個体数に対する融合潜孔当り個体数 (単独な 1 潜孔は 1 個体の幼虫によって作られるので、この数値は 1 個の融合潜孔が何個体の潜孔からなるかを意味する) 及び 融合潜孔当り生存個体数 の関係を 3 次で Fig. 5 に示した。葉内個体数が増えたと融合潜孔当りの個体数すなわち潜孔の接触

率は高くなった。しかし、融合潜孔内の生存個体数は潜孔内の個体数にかかわらず 1 前後であり、典型的な競り合い型の競争と見なすことができる。

葉当り個体数に対する融合潜孔数の関係を Fig. 6 に示した。葉内の各個体数 (L) に対応する潜孔数の上限 (M_m) は図の黒丸のデータの近くであると仮定し、飽和型の関数 $M_m = K(1 - e^{-aL})$ (1)

に当てはめたところ、 $K = 16$ 、 $a = 0.146$ が得られた。卵の死亡率は5%以下と見込まれるので(54)、卵数と吸液型幼虫数はほぼ等しいと見なせる。したがって、この曲線は近似的には産卵数に対する食組織型幼虫に達し得る最大個体数と見なすことができる。

Fig. 5とFig. 6から、キンモンホソガは、潜孔が融合した場合にはその潜孔からほぼ1個体しか生存できないが、幼虫が葉脈をうがつことができないため、葉脈を越えて融合潜孔を拡大することはない。したがって、葉当りでは一定数の生存が確保されると結論できる。殺虫剤散布園では天敵

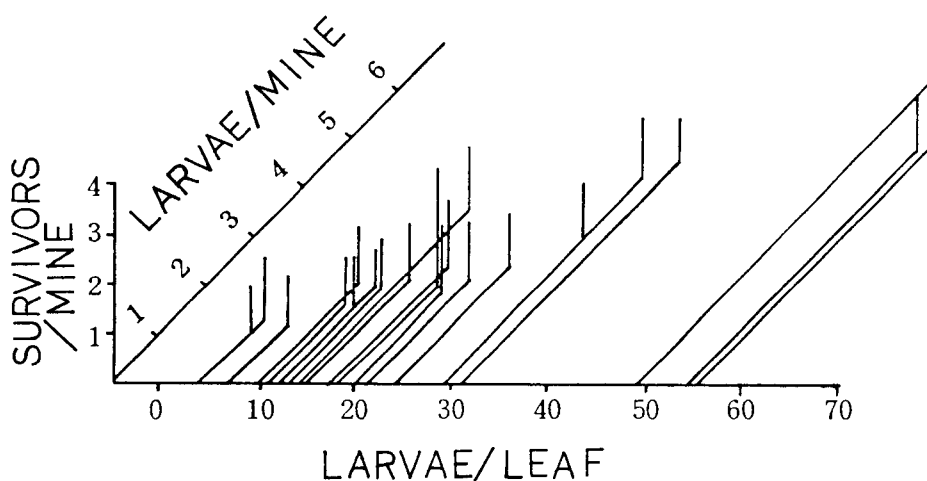


Fig. 5. Three-dimensional graph showing larval interaction within a leaf for *P. ringoniella*. The number of larvae per mine tended to increase with the number of larvae per leaf, but the number of survivors per mine was almost unity, i. e., independent of the number of larvae per mine.

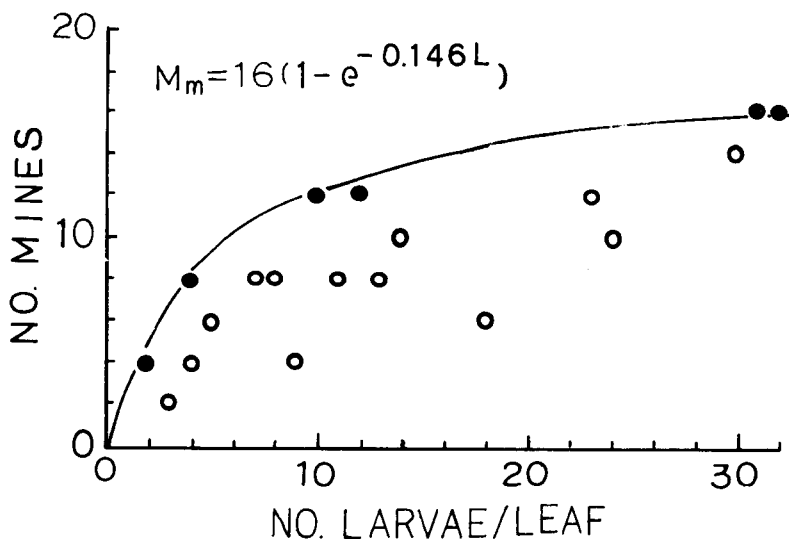


Fig. 6. The number of mines in relation to the number of larvae in a leaf for *P. ringoniella*. The regression line was obtained for the solid circles assuming that these represent the maximum number of mines that can be achieved by the respective number of larvae.

による死亡がほとんど認められない(95)。本種に対する防除対策をしない場合や防除適期を逸した場合、低密度の時には種内競争が機能しないため生存率が高まると予想される。しかし、高密度の時には、種内競争が生存率を低下する方向に働くが、葉脈による潜孔の隔離によって生存率の低下は抑制され、一定数の生存が確保されると考えられる。

ギンモンハモグリガの幼虫は、葉の支脈はもちろん主脈もうがつことができ、潜孔の拡大は成熟幼虫期まで継続される。産卵は比較的短期間に行われるので、ふ化もきわめて斉一である(55)。しかし、一部の卵が早くふ化し、その線状潜孔が葉の主脈や支脈を横切ると、潜孔から先端の部分が枯れ込むことがある。このような場合には枯れ込んだ部分の卵や1齢幼虫は死亡する。斉一にふ化した場合には、複数個体の潜孔が融合してできた1個の潜孔に複数の幼虫が共存することが多い。しかし、密度が高い場合や葉の硬化が幼虫の発育に比較して早く進んだ場合には、潜孔から脱出して別の葉へ再潜入をはかる。この場合、吐糸によって下垂するものもあるが、脱出した葉よりも先端の葉へ歩行によって移動するものもある。

このような死亡の密度依存性を検討するために、ギンモンハモグリガが産卵した新梢を室内に持ち込み、卵から蛹期にかけて新梢ごとの個体数の推移を調査した。その結果をFig. 7に示した。縦軸はVARLEY & GRADWELL (82)の k 、横軸は成熟幼虫期における新梢内単位潜孔面積(cm^2)あたりの各発育段階の個体数(対数値)を示す。ここで、新梢内の潜孔面積をベースにしたのは、早期に脱出した個体が別の柔らかい葉に移って再潜入したので、キンモンホソガのように葉当たり産卵数をベースにすることができないと考えたからである。卵と第1齢をこみにした死亡率は、単位面積当たりの個体数が約1程度までは個体数に関係なく死亡率は一定であるが、それ以上では個体数の増加にともなって増加した。しかし、勾配(b)は $b < 1$ であり、

全個体が死亡することはない。第2齢では単位当たり個体数が0.2程度から $b > 1$ であり、個体数が多くなると共倒れの可能性が生じることを示す。実際、矢印を付した点は $k = \infty$ であり、全滅した例である(回帰式の計算からは除外)。第3齢以降では死亡率は密度に関係なく一定の傾向を示した。

(2) 成虫の大きさ

昆虫の成虫の大きさは産卵数や移動性と密接な関係があり、個体群動態にとって重要な要素である(6, 20, 58)。キンモンホソガの蛹や成虫の大きさに関しては、リンゴの品種、寄主植物、地域及び世代との関連で情報が得られている(73, 77, 93, 95)。すなわち、

a) リンゴの品種による違いは小さいが、品種による潜孔の大きさの違いと平行的な傾向がみられる。

b) 寄主植物によって明らかに異なる。

c) 越冬世代の蛹、成虫及びこれによる卵は他世代よりも大きい。また、越冬期の生存率は小型個体ほど低い傾向がみられる。

d) 雌雄とも地域間の違いは小さく、有意差は認められない。

ギンモンハモグリガの成虫は世代の経過にともなって連続的に小型化し、最終世代の秋型および中間型の成虫は一挙に第1世代の水準まで大型化する。Fig. 8は5世代を経過した1981年と第5世代の一部の成虫が産卵したが第6世代を完了できなかった1982年における各世代の成虫の大きさを雌雄別に示したものである。横軸は頭幅、縦軸は前翅長を示し、2つの楕円は第1世代及び第4世代の平均を中心とする等確率偏差楕円である。2つの楕円内にはそれぞれの世代の母集団の90%が入ると期待される。第5世代の夏型成虫は秋型や中間型の個体よりも早く羽化した個体と見なされるが(55)、明らかにこれらのものよりも小型であった。第4世代と比較すると、雌では前翅長が長い傾向を示し、雄では頭幅が狭い傾向を示した。統計的には有意ではなかったが、越冬後の雌成虫は越冬前よりも大きい個体によって構成されてお

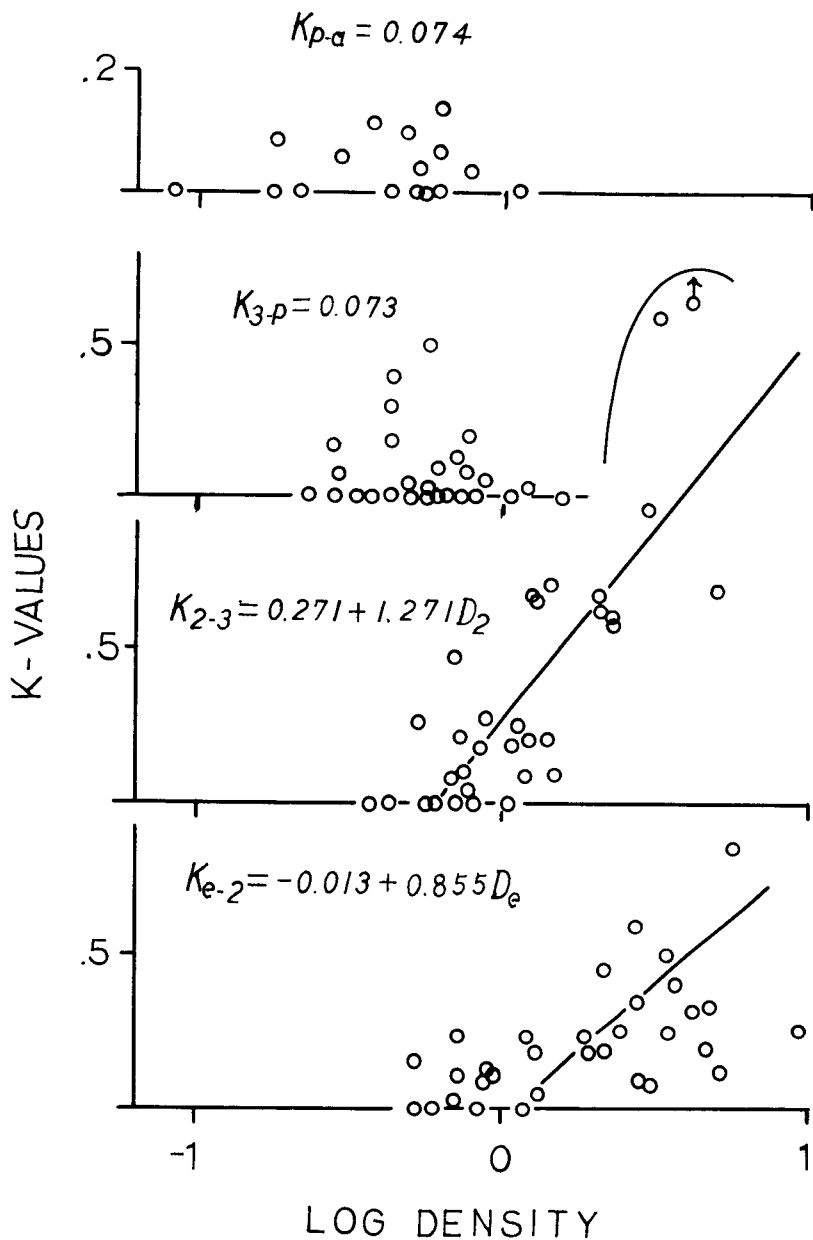


Fig. 7. Mortalities of *L.p. malinella* in relation to the densities per unit area of mine (cm^2).

Mortality is expressed as k (VARLEY & GRADWELL 1963). k_{e-2} is the total mortality during the egg and first instar stage, k_{2-3} , k_{3-p} and k_{p-a} the mortalities at the second instar, third instar and pupal stages, respectively. A point indicated by an arrow was excluded from the regression k_{2-3} , since its value of k was infinite.

り、個体変異は小さい傾向を示した。また、中間型と比較した場合には危険率 5% で個体変異が小さかった。これは大型で暗色化の強い個体ほど越冬期における生存率が高いことを反映しているためと考えられる。

このような世代の経過ともなう小型化と最終世代における大型化は同属のモモハモグリガでも認められる(42, 43)。成瀬(43)は成虫の大きさを幼虫密度及び気温の推移との関係で検討し、

a) 第1世代から第4世代にかけて成虫が小型

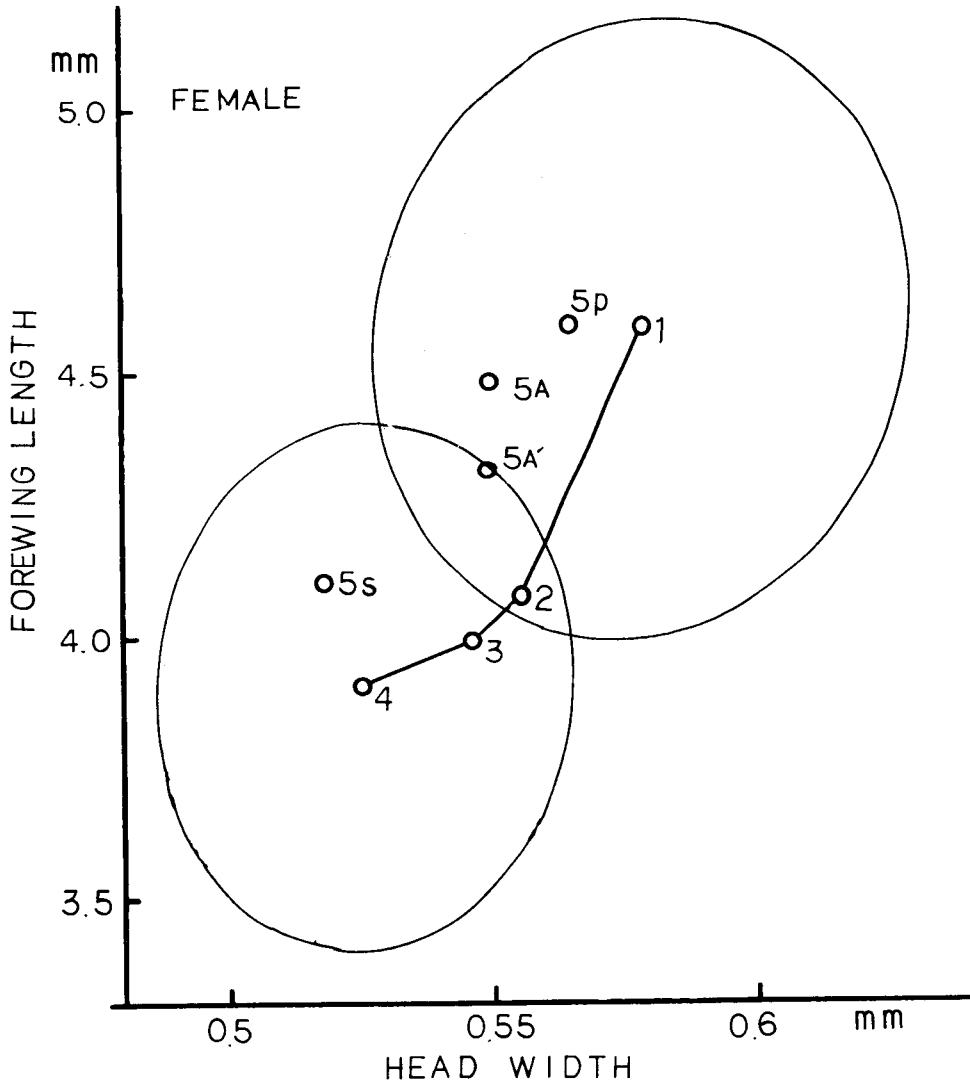


Fig. 8a. The relationship between the length of the forewing and head width in the female of *L. p. malinella* for each generation. Number indicate the particular generation. All moths arising from the first to fourth generation, 1 to 4, had the summer forms. 5S, 5A and 5A' were moths of the summer, autumn and intermediate forms, respectively, arising from the fifth generation, while 5P were those moths that survived hibernation. Nine-tenths of the populations of the first and fourth generations should lie within the ellipses drawn around the points 1 and 4, respectively.

化するが、密度は年次によって増加しないこともあり、大型化する第5、第6世代ではむしろ密度が増加する例が多い。

b) 発育期における気温の推移は各世代の成虫の大きさと逆に変化する、ということから温度が主要因と考えた。

上の2点はギンモンハモグリガに対しても基本的に当てはまり、発育期の温度が重要と思われる。この点を定温条件における飼育によって検討した

結果をFig. 9 に示し、発育所要日数をTable 3 に示した。Fig. 9ではFig. 8と同様に頭幅と前翅長をそれぞれ横軸と縦軸にとっており、白丸・実線は雌、黒丸・点線は雄、図中の数字は飼育温度（Rは室温）を示す。雌雄とも高温になるに従って小型化する傾向がみられる。Fig. 8の等確率偏差楕円との関連で見ると、雌では17℃から23℃で得られたものが第1世代の偏差楕円内に入り、26℃、30℃及び室温が第4世代の楕円に入った。雄では

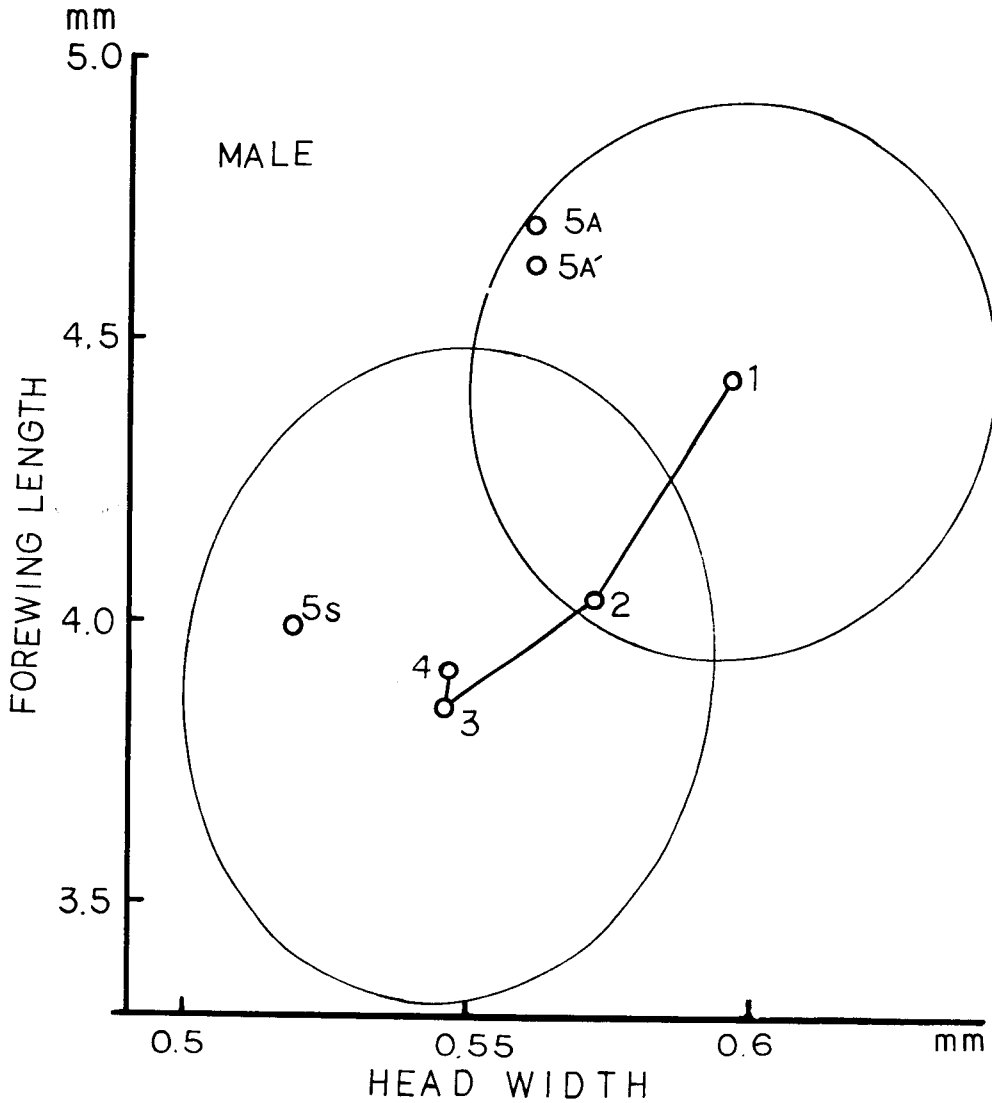


Fig. 8 b. The relationship between the length of the forewing and head width in the male of *L. p. malinella* for each generation. For explanation, see Fig. 8 a.

Table 3. Development time of *L. p. malinella* reared at constant temperatures.

Temperature (°C)	Developmental period (days)	
	Egg to pupa	Pupa
17	10-14	10-13
20	9-14	8-13
23	8-10	5-11
26	7-9	5-8
30	7	7-8
room	7	7-8

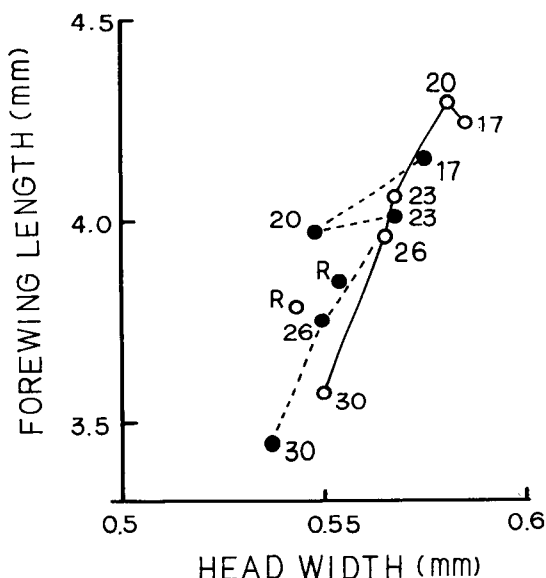


Fig. 9. The relationship between the length of the forewing and head width in moths of *L. p. malinella* laboratory reared at various temperatures. Open circles are for females and solid ones for males. Numbers give the rearing temperatures in °C, while R indicates room temperature.

17°Cだけが第1世代の楕円に入り、他は第4世代に入った。

Table 4 には1951年から1980年の気象資料によって、ギンモンハモグリガの各世代に対応すると想定される時期の平均気温を示した。第1世代か

Table 4. Daily mean temperatures during the development of each generation of *L. p. malinella*, calculated from temperatures observed from 1951 to 1980 at Aomori Apple Exp. S. tn.

Genera-tion	Period assumed for each generation	Daily mean (°C)
1	Late Apr. to early Jun.	11
2	Early Jun. to early Jul.	19
3	Jul.	22
4	Late Jul. to mid Aug.	24
5	Late Aug. to mid Sep.	21
	Late Sep. to early Oct.	15

ら第4世代にかけて気温が上昇し、第5世代で急激に低下する。

以上の結果から、世代による成虫の大きさの違いに温度が関与していることは疑いない。しかし、Table 3 から明らかなように、温度の上昇にともなって発育期間が短縮する傾向もみられるので、成虫の大きさに温度条件が直接的に関与しているのか、温度条件の違いによる発育期間の長短やそれを通じた摂食量の多少が関与しているのかは不明である。

Table 3 において、卵から羽化までの期間に対する卵から蛹化までの期間の割合が50から60%程度と少ないことも注目される。ちなみに、キンモンホソガでは75%、モモハモグリガでは70%程度である(41, 80)。これはギンモンハモグリガが新梢先端の若い葉を利用し、葉が硬化すると死亡率が高くなることと関係しており、また、潜孔からの脱出が齧一的なこと(55)にも結び付いていると思われる。

なお、Table 1 に示したリンゴ以外の寄主植物から得られた個体は全て第1世代のものである。これらをリンゴから得られた個体と対比すると、コウメから得られたものは雌雄とも小さく第1世代の偏差楕円からははずれたが、それ以外のはリンゴから得られた第1世代と同程度であった。

山田ら(93)によるキンモンホソガの成虫の前翅長と体長の変異係数は、雌では4.0%と2.6%、雄では3.3%と2.0%であった。これに対して、ギンモンハモグリガの前翅長と頭幅の変異係数は雌では5.2~12.6%と4.5~12.7%、雄では5.1~12.2%と3.2~10.8%であった。したがって、個体変異はキンモンホソガよりもギンモンハモグリガの方が大きいと見なされる。

(3) 産卵数

キンモンホソガの蔵卵数や産卵数に関してはこれまで多くの情報が得られている(22, 88, 93,

95)。年次や飼育条件によって変動があるが、平均的な産卵数は越冬世代が30個、夏世代が50個前後と見なすことができる。

ギンモンハモグリガの越冬後の成虫による平均的な産卵数は20、夏世代では50程度であり、両者には統計的にも有意な違いがみられた(順位和検定： $p < 0.01$)。越冬世代では、大きい個体ほど産卵数が多い傾向がみられた。また、生存期間が長い個体は一般に産卵数が多かった(Fig. 10)。

夏世代では成虫の大きさと産卵数の関係は有意でなかった(Fig. 11)。

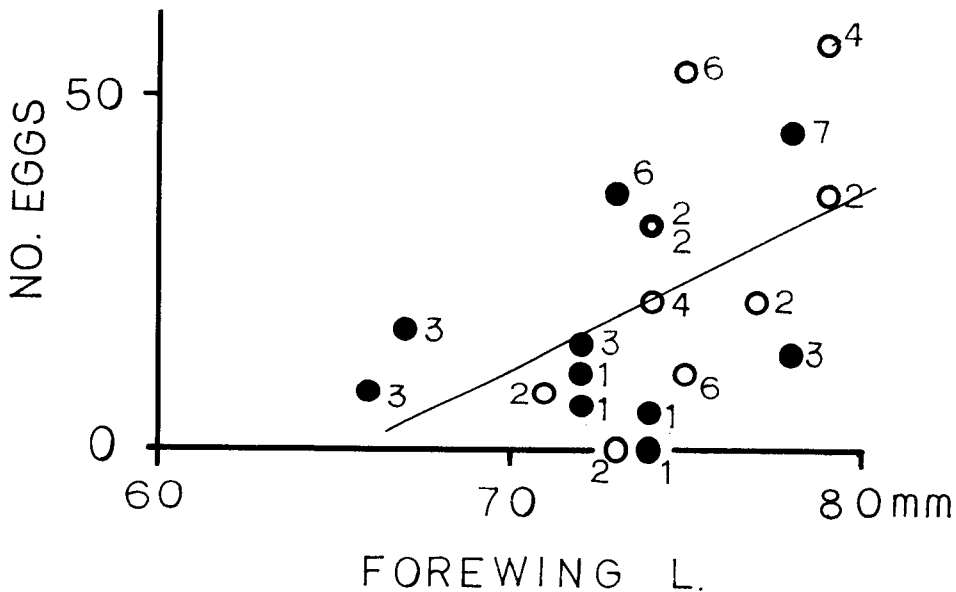


Fig. 10. The number of eggs laid in relation to forewing length in *L. p. malinella* collected after hibernation. Solid and open circles refer to different dates when females were collected from the field. Numbers attached to the circles denote longevity of the moth in days after collection. Since no difference were found statistically between the dates of moth collections, regression equation was obtained from pooled data; $y = -166.72 + 2.550x$.

キンモンホソガと同属の *P. brancardella* では、砂糖水を与えた場合と水だけを与えた場合、日当り産卵数には違いがない。しかし、砂糖水によって寿命が延長し、総産卵数が増加する(48)。キンモンホソガでも砂糖水を与えられた個体は水を与えられた個体よりも多く産卵する(88, 95)。また、キンモンホソガ及びモモハモグリガでは、蔵卵数

と成虫の大きさに有意な回帰関係が存在する(42, 95)。このような事例から、ギンモンハモグリガでも産卵能力(fecundity)は成虫の大きさに比例するが、実現産卵数(fertility)は様々な環境条件によって影響を受けるため、必ずしも成虫の大きさに比例しないと見なすのが妥当と考えられる。

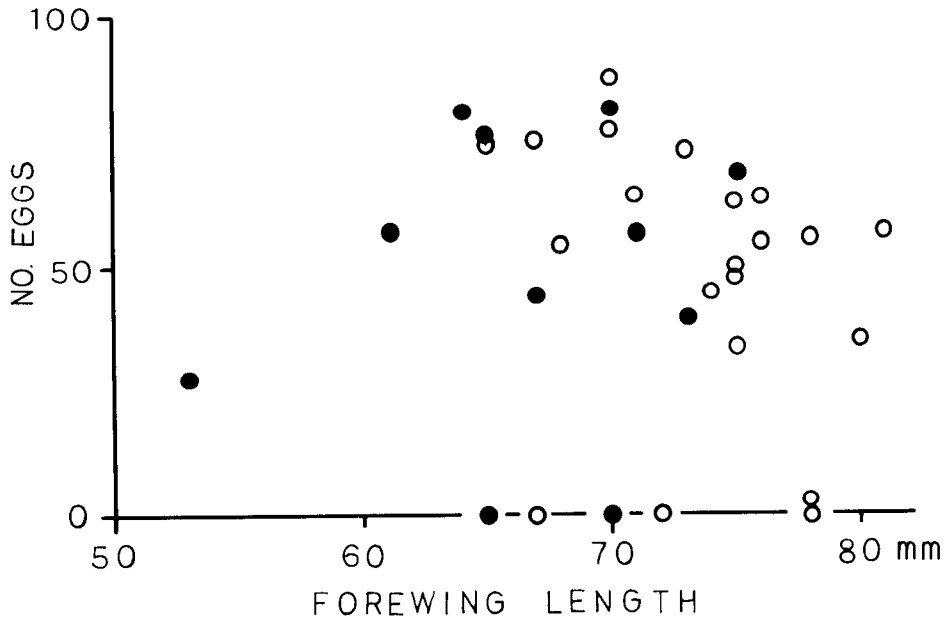


Fig. 11. The number of eggs laid in relation to forewing length for the first (open circle) and second (solid circle) generation of *L. p. malinella*. No difference were found statistically between the two generations

III. 生命表による死亡要因の評価と個体群動態の解析

1. 方法

(1) 調査圃場の環境と樹の大きさ

個体群の調査は青森りんご試1号園の西側の一面にある約50 m²の圃場で行った (Fig. 12)。この圃場の西側には、キンモンホソガとギンモンハモグリガの寄主植物は全くない。北側には野外網室が3棟並び、さらにその北側には一般圃場がある。この圃場では農薬が定期的に散布されていたが、網室によって遮られ、農薬の飛沫が直接飛び込むことはなかった。東側にはポット植えのリンゴがあり、さらにその東側には実験室とガラス室がある。南側と西側には土壌病害実験用のコンクリート枠の小区画があり、リンゴ苗木が植えられている。さらにその南側には天敵増殖室や農薬が30年以上散布されない圃場がある。東側にあるポット植えのリンゴと南側のコンクリート枠内のリンゴ

苗木の数は年によって一定でなく、農薬の散布は不定期に年数回実施される程度であった。これらの木は小さいため、農薬を散布する際には小型の散布器具が用いられた。そのため、農薬の飛沫が調査樹へ直接飛び込むことはなかった。

調査圃場内の木の配列と個々の木の大きさも Fig. 12 に示した。木の大きさは円の大きさを示し、1980年6月における総新梢数を扇形の面積で概念的に示した。全樹を対象とした新梢数の調査は1回しか行わなかったが、剪定によって毎年ほとんど同じ大きさに保った。

(2) 調査圃場の管理

調査圃場はオーチャードグラスによる草生栽培であり、下草は年に2、3回刈り取った。農薬の使用は可能な限り制限し、特に、殺虫剤と殺ダニ剤の散布には留意した。リンゴハダニ *Panonychus*

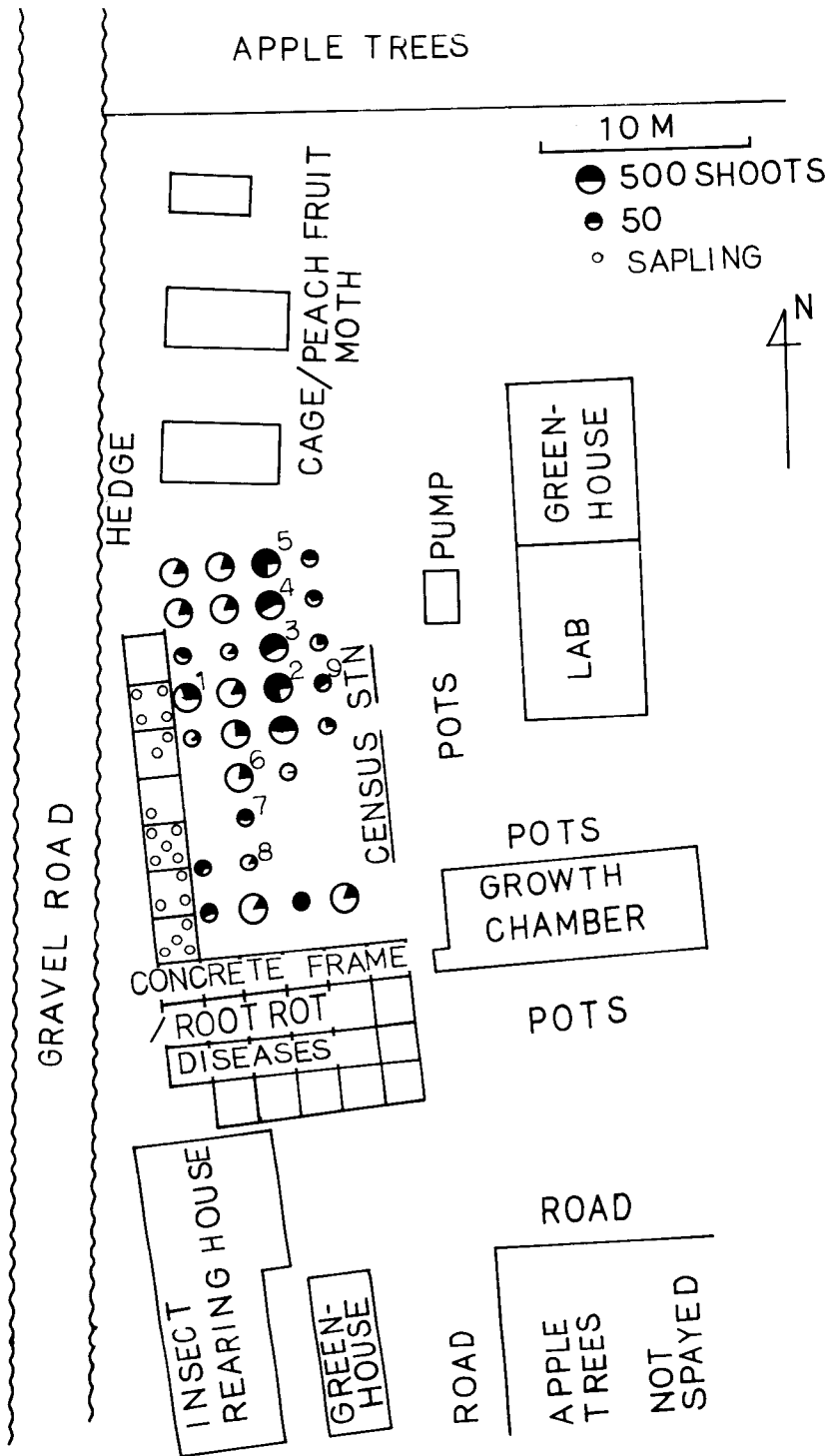


Fig. 12. A map showing the study site and surrounding environment. Tree size at the site is shown on a relative scale by a circle and a shaded sector in it as explained in the upper right corner of the figure. The numbered trees were surveyed to estimate population abundance.

ulmi KOCH は越冬卵を対象とした発芽前のマシン油散布によって防除した。これによって、リンゴカキカイガラムシ *Lepidosaphes ulmi* L. とナシマルカイガラムシ *Comstockaspis perniciosus* COMSTOCK の発生も抑制できた。リンゴスガ *Yponomeuta malinella* ZELLER, オビカレハ *Malacosoma neustria testacea* MOTSCHULSKY, モンクロシャチホコ *Phalera flavescens* BREMER et GREY が南側の農薬無散布園で例年発生し、時によって調査圃場へも侵入した。これらは *Bacillus thuringiensis* 菌を製剤としたBT剤の散布によって防除した。以上のほかにも害虫の発生が少しは認められたが、集合性がないことから食害量は少なく、問題視するほどのことはなかった。これらは調査の際に見つけ次第捕殺した。病害では赤星病 *Gymnosporangium yamadae* MIYABE と黒星病 *Venturia inaequalis* (CKE) WINT. が時々発生した。これらの防除のため殺菌剤を年2, 3回散布した。ここで用いたマシン油はキンモンホソガ、ギンモンハモグリガ及び天敵類の活動期前の散布であり、その影響はないと思われる。また、BT剤と殺菌剤の散布にあたっては、両種とも潜孔内にいる時期に制限した。これらは両種に対して殺虫性がほとんどないので、その影響を考慮する必要はないと思われる。

(3) 調査樹数

1976年には3本 (Fig. 12の樹番号4と5及び6の東隣にある1樹)、1977年には19本 (同じく3, 4, 5及びコンクリート枠内の1, 2年生苗木16本) を調査した。1978年からは Fig. 12に番号で示した9本を調査した。この研究を開始した当初はギンモンハモグリガに関する知見が乏しかった。そのため、最初の2年間は個体数の調査と同時に、本種の産卵、蛹化及び羽化時期の季節的消長も詳細に把握しようとした。最初の2年間の調査樹数が後の5年間と異なるのは、密度調査に費やす労力を少なくして、ギンモンハモグリガの生活史解明に重点をおいたためである。

(4) 個体数の調査方法

i) キンモンホソガ

ア. 個体数の調査

新梢数が100本以上の木では2枝、100本以下の木では全体を対象として、食組織型幼虫に達した個体数を以下の方法で調査した。すなわち、枝内あるいは樹内の新梢を長さによって3クラス (短: 5cm以下, 中: 5~15cm, 長: 15cm以上) に分け、クラス別の新梢数とキンモンホソガの個体数を計数した。個体数の計数は世代間の重複を避けるためと調査の正確を期すために、潜孔をピンセットで除去しながら行った。調査時期は第1世代から第3世代では、次世代の卵期から吸液型幼虫の初期とし、第4世代では蛹期とした。

イ. 要因別の死亡と生存

生命表作成のために同一圃場の別の樹あるいは枝から羽化終了時 (越冬世代では蛹化終了後) に葉を採集し、実体顕微鏡下で潜孔を分解して各发育段階の要因別死亡数と成虫 (越冬世代では蛹) に達した個体数を調査した。ただし、1977年第3世代の生命表は都合により作成できなかった。

ii) ギンモンハモグリガ

ア. 卵から潜孔脱出期まで

卵から第1齢幼虫期の中に調査樹の産卵された全ての葉を対象として、葉ごとの個体数を次のような方法で調査した。すなわち、密度が低い第1, 2世代では黒色の速乾性インクで葉の表面に直接個体数を記録し、密度が高い第3世代以降では葉別の個体数を記録したラベルを新梢に結び付けておいた。幼虫が潜孔から脱出した後に、これらの葉を摘み取り、実体顕微鏡下で分解し、卵と幼虫の要因別死亡数を調査した。各葉における最初に記録しておいた個体数と死亡個体数の差を脱出個体数とした。分解によって得られた寄生蜂は調査圃場へ戻した。

なお、1981年8月23日に襲来した台風15号によって第4世代の卵数を記録したラベルの一部が失われた。そのため、産卵された新梢のうちラベル

が残った新梢における個体数から全体の個体数を推定した。また、1981年の第5世代と1982年の第5, 6世代では労力的な問題から、産卵された新

梢の一部調査によって全個体数を推定した。一部調査から全個体数を推定した場合の産卵された新梢数と調査新梢数はTable 5に示した。

Table 5. For later generations of *L. p. malinella* during 1981-82, egg densities were estimated from samples of the shoots on the survey trees; for other generations all the shoots were examined. This shows the sample sizes used.

Year	Generation	Number of shoots	
		Oviposited	Examined
1981	4 th	346	308
	5 th	366	55
1982	5 th	603	499
	6 th	330	59

イ. 潜孔脱出から羽化まで

成熟幼虫が潜孔から脱出して繭を形成する時期に、全調査樹を対象として、全ての繭にラベルを付け、成虫羽化までの要因別死亡数を追跡調査した。

(5) 個体群密度の表示

1976年と1977年の個体数を、次のような方法によって、1978年以降における共通した9本の調査樹当たり個体数に変換した。

i) キンモンホソガ

1978年から1982年までの調査樹9本の総新梢数は年平均で約3,800本であり、「長」・「中」・「短」各クラスの平均新梢数はそれぞれ約1,100本, 300本, 2,400本であった。そこで、キンモンホソガの密度を次の2つの式によって、3,800本当りの個体数に変換した。

$$N_p = 1,100 \frac{n_l}{l} + 300 \frac{n_m}{m} + 2,400 \frac{n_s}{s} \quad (2)$$

$$N_e = \frac{3,800}{L+M+S} \left(\frac{n_l L}{l} + \frac{n_m M}{m} + \frac{n_s S}{s} \right) \quad (3)$$

ここで、L、M及びSは各年次における調査樹全体の「長」・「中」及び「短」に属する総新梢数、l、m及びsは各年次における調査単位（木または枝）内の「長」・「中」及び「短」の新梢数を示し、 n_l 、 n_m 及び n_s はそれぞれl、m及びs本の

新梢におけるキンモンホソガの個体数を示す。

(2)式は新梢構成比の年次変化を考慮していないのに対し、(3)式はそれを考慮した表示である。両式はいずれも新梢3,800本当りの個体数を示すので、両者の個体数の差が各年次におけるクラス別新梢の構成比による影響と見なすことができる。

Fig. 13は2つの式による食組織型幼虫数を比較した結果である。1979年から1981年では各世代ともほとんど一致し、1976年と1982年では(2)式、1977年と1978年では(3)式による値がやや小さかった。しかし、各世代の年次変動の大きさは表示によって大きく異なることはなかった。また、いずれの年次でも2つの表示法による値が平行的に変化しているため、年次内の世代間増加率はほとんど一致した。

このように、2つの表示法によって解析結果に大きな変化はないと見なされるので、以下では(3)式を用いることにした。

年次によって第3世代と第4世代に落葉がみられた。落葉による個体数の減少は各調査単位（枝または木）内のクラス別の落葉率から推定した。

ii) ギンモンハモグリガ

調査圃場内の木は、ギンモンハモグリガの産卵可能な発育新梢数の季節的増減パターンによって、夏期に発育新梢が完全に絶える木と減少はするが

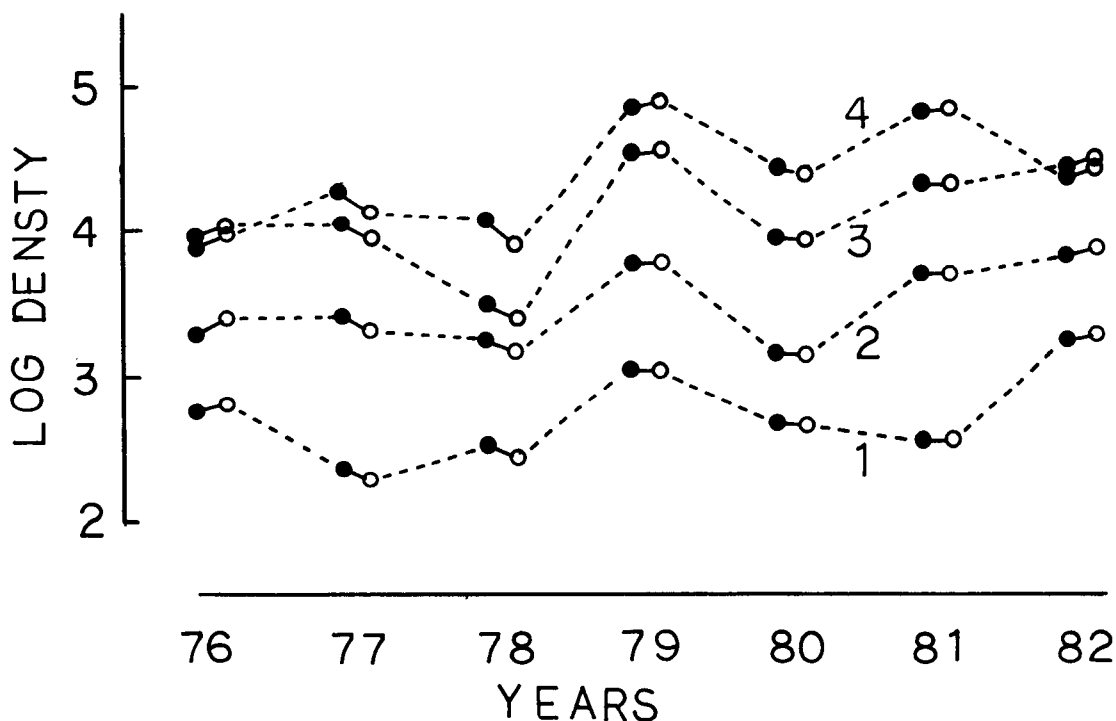


Fig. 13. A comparison of two methods to express the population size of *P. ringoniella* in each of the first to fourth generation (1 to 4). In order to compare the abundance of *P. ringoniella* with *L. p. malinella*, the population size of the former was expressed for 3,800 shoots, which approximated the mean size of the study trees throughout the current study. Solid circles give the population size calculated using overall average values for the relative proportions of the shoots in each of the three categories of long, medium and short shoots, i. e.,

$$N_p = 1,100 (n_1 / l) + 300 (n_m / m) + 2,400 (n_s / s).$$

Open circles relate to results calculated using the actual numbers of shoots in each category in each year, i. e.,

$$N_c = \{3,800 / (L + M + S)\} (n_1 L / l + n_m M / m + n_s S / s).$$

In these equations, L, M and S are the total numbers of long, medium and short shoots on the study trees; l, m and s are the number of shoots in each category sampled; and n_1 , n_m and n_s are the relevant numbers of tissue-feeding larvae. No difference were found between the two expression. Consequently, the second method of expression was employed in this study.

連続的に発育新梢が存在する木に分けることができた。各年次におけるそれぞれのパターンに属する調査樹数は Table 6 に示した。発育新梢が完全

に絶える木はいずれも小さく、キンモンホソガでは全体を調査対象にした木である。

Table 6 Variation among sample trees with respect to seasonal growth patterns.

Growth pattern	Years		
	1976	1977	1978 - 1982
Trees without summer growth	1	16	3
Trees with summer growth	2	3	6

それぞれのパターンに属した木における1978年以降の平均新梢数に対する1976年と1977年の新梢数の比は Table 7 の通りであった。そこで、発育

新梢が絶える木と絶えない木の個体数をそれぞれ n_1 と n_2 、新梢数の比をそれぞれ p_1 と p_2 とし、

$$N = n_1 / p_1 + n_2 / p_2 \quad (4)$$

Table 7 Ratios comparing the total shoot numbers on sample trees during 1976 and 1977 to the mean shoot number from 1978 to 1982, for trees either with or without summer growth¹⁾

	Year		
	1976	1977	1978 - 1982
Summer growth - absent	0.333	7.962	1.0
- present	0.444	0.552	1.0

1) Since the number of trees sampled in 1976 and 1977 were different from those in the other years, the numbers of *L. p. malinella* for these two years were converted to the basis of 1978 - 1982 by:

$$N = n_1 / p_1 + n_2 / p_2$$

Where n and n are the numbers of *L. p. malinella* on sample trees with summer growth absent and present respectively, and p_1 and p_2 are ratios shown in the table.

によって、1976年と1977年の個体数を変換した。1978年から1982年の個体数は9本の木から得た結果をそのまま用いた。したがって、式の上では1976年と1977年の密度は年次による木の大きさの影響を無視しているのに対し、1978年以降は木の大きさの変化による影響を受けていることになる。一般に、強剪定をすると長い新梢の比率が多くなり、弱剪定では短い新梢の比率が多くなるが、キンモンホソガの密度が2つの表示法によって大差がなかったことから明らかなように、クラス別の新梢数の比は安定していたと見なされる。これは剪定によって木の大きさがある程度一定に保たれていたことをも意味する。したがって、木の大きさによるギンモンハモグリガの年次変動は小さかったと見なされる。

(6) 生命表の作成方法

VARLEY ら(83) が提案した次の5つの規則に準

拠して生命表を作成した。

a) 特定可能な死亡要因の作用が時間的にある程度分離できる場合には、重複せずに完全に分離しているものとする。

b) 死亡要因が時間的にかなり重複して作用する場合には、同時的に作用するとみなす。

c) 全ての個体は、i. 健全であるか、ii. 何らかの原因で死亡する運命にあるか死亡したか、の二者択一的である。例えば、ある発育段階に働く寄生者に寄生された個体がその後生存していても寄生された段階で死亡したと見なし、その死亡要因はその寄生者とする。

d) 全ての個体は1回だけしか死亡しない。ある個体が連続的に2種類の寄生者に攻撃された場合、その個体は1番目の寄生者によって死亡したと見なす。もしも、2番目の寄生者が実質的な勝利者の場合には、これを1番目の寄生者の死亡要

因と見なし、寄主の死亡要因とはしない。

e) 潜孔の破損や消失があった場合、説明し得る明確な証拠が無ければ、寄主と寄生者に対して同じ確率で作用するものとする。

次に、両種の生命表を作成する上で、上記の規則との関連で特に配慮した点や仮定を説明する。

i) キンモンホソガ

生命表を作成する上で、キンモンホソガではキンモンホソガトビコバチ *Holcorthorax testaceipes* RATZEBURG (以下、トビコバチ) 及びチビドロバチ *Stenodynerus franefeldi* SAUSS. を主とする狩りバチの影響が特別の配慮を必要とする。トビコバチはキンモンホソガの卵に寄生するが、実際の死亡は蛹化直前に起こり(66)、この間に別の死亡要因も作用する。なお、本種は多胚性であり、1個体の寄主から平均11から12個体の成虫が生じる(95)。また、狩りバチは十分に成熟した食組織型幼虫と前蛹を狩る(56)。そこで、食組織型幼虫について、狩りの対象になる以前のものを前期、狩りの対象となるものを後期とし、時間的に分離した。各発育段階の生存率と死亡率を求めめるための仮定と計算法の概要は Fig. 14 に示した。以下ではこの図に従って説明する。

A. キンモンホソガの卵数を L_e 、トビコバチの寄生率を P_h とすれば、

a: トビコバチの寄生を受けて吸液型幼虫期に達する個体数は $L_e P_h$ 、

b: 寄生を受けないで吸液型幼虫期に達する個体数は $L_e (1 - P_h)$ 。

B. 吸液型幼虫期に働く死亡要因はいくつかあるが、作用する順序は一定ではない。この期間における全体の死亡率を P_s とし、各死亡要因は互いに排他的に同時に作用し、しかも、すでにトビコバチに寄生された個体と寄生されない個体を区別せずに同確率で作用すると仮定すると、

c: トビコバチに寄生された個体が吸液型幼虫期に死亡する個体数は $L_e P_h P_s$ 、

d: 寄生された個体のうち食組織型幼虫前期に達する個体数は $L_e P_h (1 - P_s)$ 、

e: 寄生を受けないで吸液型幼虫前期に死亡

する個体数は $L_e (1 - P_h) P_s$ 、

f: 寄生を受けないで食組織型幼虫前期に達する個体数は $L_e (1 - P_h) (1 - P_s)$ 。

C. 食組織型幼虫前期に作用する死亡要因は最も多い。この期間における全体の死亡率を P_{t1} とし、各死亡要因が互いに排他的に同時に作用し、しかも、トビコバチに寄生された個体と寄生されない個体を区別しないで同確率で作用すると仮定すると、

g: トビコバチに寄生された個体のうち食組織型幼虫前期で死亡する個体数は $L_e P_h (1 - P_s) P_{t1}$ 、

h: 寄生を受けた個体のうち食組織型幼虫前期に達する個体数は $L_e P_h (1 - P_s) (1 - P_{t1})$ 、

i: 寄生されない個体のうち食組織型幼虫前期で死亡する個体数は $L_e (1 - P_h) (1 - P_s) P_{t1}$ 、

j: 寄生を受けないで次の段階に達する個体数は $L_e (1 - P_h) (1 - P_s) (1 - P_{t1})$ 。

D. チビドロバチなど狩りバチによって狩られる確率を P_{t2} とすると、

k: トビコバチの寄生を受けた個体が狩られ、狩りバチの巢内でマミー化する個体数(狩りバチの餌としては無価値であり、トビコバチの次世代への貢献も皆無)は $L_e P_h (1 - P_s) (1 - P_{t1}) P_{t2}$ 、

l: トビコバチに寄生され潜孔内でマミー化する個体数(トビコバチの次世代に寄与)は $L_e P_h (1 - P_s) (1 - P_{t1}) (1 - P_{t2})$ 。

m: トビコバチに寄生されないものが狩りバチに狩られる個体数(これだけが狩りバチの餌として価値がある)は $L_e (1 - P_h) (1 - P_s) (1 - P_{t1}) P_{t2}$ 、

n: キンモンホソガの蛹化数は $L_e (1 - P_h) (1 - P_s) (1 - P_{t1}) (1 - P_{t2})$ 。

以上の各値のうち、分解調査によって実測値が得られるのは L_e 、l 及び n であり、複合した形で得られるものは次の5項目である。

c + e: 吸液幼虫期における全死亡数。

d + f: 食組織型幼虫前期に達した個体数。

g + i: トビコバチによってマミー化したものと狩りバチによって狩られたものを除く、食組織型幼虫期(前+後期)及び前蛹期での全死亡数。

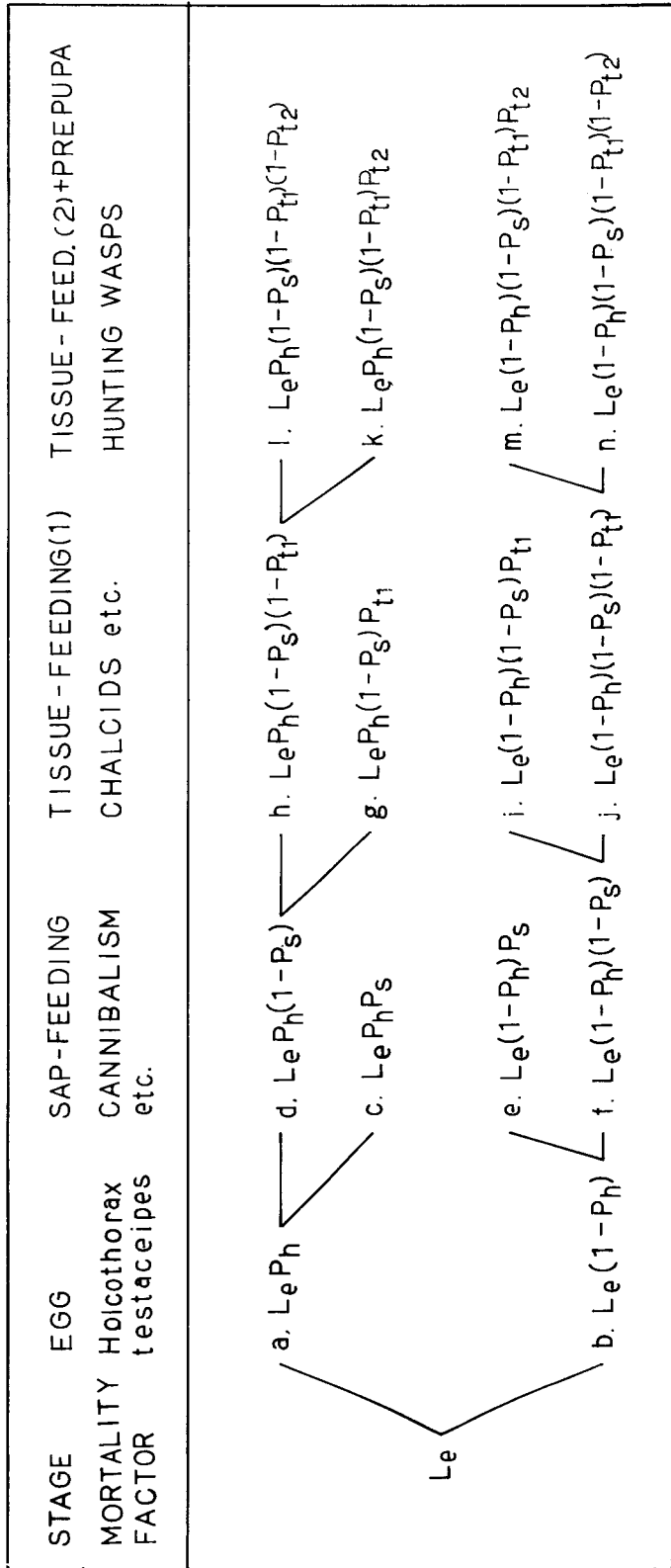


Fig. 14 A diagram explaining the sequence and effect of the main mortality factors on *P. ringoniella*. The tittue - feeding stage is divided into two substages, tissue (1) and tissue (2), according to whether or not they are vulnerable to attack by hunting wasps. Those hosts which are parasitized by *H. testaceipes* at the eggs stage ($L_e P_h$) develop normally until just before pupation. In constructing the life table, hosts parasitized by *H. testaceipes* were defined as being killed at the egg stage. Thus items c, g and k in the figure were regarded as mortalities of *H. testaceipes* caused by various factors at the relevant stages, and items e, i and m as mortalities of host. Hunting wasps such as *Stenodynerus frauenfeldi* hunt the tissue (2) larvae and prepupae irrespective of whether they are parasitized by *H. testaceipes* or not. The offspring of the wasps, however, cannot complete their development on the parasitized host larvae.

$h + j$: 狩りバチの攻撃対象となる個体数
(=食組織型幼虫後期に達した個体数)。

$k + m$: 狩りバチに狩られた個体数。

上の関係式から

$$c + e = L_e P_s \quad (5)$$

$$d + f = L_e (1 - P_s) \quad (6)$$

$$g + i = L_e (1 - P_s) P_{t1} \quad (7)$$

$$h + j = L_e (1 - P_s) (1 - P_{t1}) \quad (8)$$

$$k + m = L_e (1 - P_s) (1 - P_{t1}) P_{t2} \quad (9)$$

が得られる。また、

$$l = L_e P_h (1 - P_s) (1 - P_{t1}) (1 - P_{t2}) \quad (10)$$

$$n = L_e (1 - P_h) (1 - P_s) (1 - P_{t1}) (1 - P_{t2}) \quad (11)$$

なので、 P_s 、 P_{t1} 、 P_{t2} 及び P_h は

$$P_s = (c + e) / L_e$$

$$P_{t1} = (g + i) / \{L_e - (c + e)\}$$

$$P_{t2} = (k + m) / \{L_e - (c + e) - (g + i)\}$$

$$P_h = 1 / \{L_e - (c + e) - (g + i) - (k + m)\} \quad (12)$$

によって推定できる。

(12)式によって推定した値を a から n に代入して、それぞれの値を求めた。同一の発育段階に作用する死亡要因は、分解調査の結果に基づいて比例配分した。

年次によって、第3世代と第4世代に一部の葉が早期落葉した。これらは前世代の調査時点から当世代の調査時点にかけて漸次落葉したものである。落葉した場合、食組織型幼虫の終期に達しているもの以外は蛹化できないことが実験的に確認されており(96)、この調査でも調査時点以前に落ちた葉内で蛹化した個体は見られなかった。そこで、規則 a) と e) により、キンモンホソガは落葉によって卵期に死亡し、トビコバチに寄生されたものとされないものが同確率で死亡すると仮定した。

ここで得られる値のうち、 $d + f$ が野外での個体数調査 (Fig. 13) と対応するので、これを基準にして各発育段階の個体数を推定した。

ii) ギンモンハモグリガ

ギンモンハモグリガでは、*Pholetesor* sp. が第1齢幼虫に寄生するが、実際の死亡は成熟幼虫が繭を形成した直後に起こる。そこで、繭を形成した個体数 (L_e) に対する寄生された個体数 (L_a)

の比 ($P_a = L_a / L_e$) を *Pholetesor* sp. による寄生率と見なし、第1齢幼虫期に達した個体数 L_1 のうち $L_1 P_a$ は *Pholetesor* sp. によって死亡する宿命にあったと見なした。第1齢から繭形成までの間に他の要因で死亡した個体は比例配分によって *Pholetesor* sp. の寄生を受けたものの死亡と健全なものの死亡に分けた。前者は規則 d) によって *Pholetesor* sp. が当該死亡要因によって死亡したと見なした。

いずれの調査樹でも葉の分解によって求めた穿孔からの脱出数は形成された繭の数よりも多かった。この差を成熟幼虫が繭形成のために下垂して別の葉に移る際の定着失敗とした。

2. 生命表による死亡要因の評価

死亡要因が生物的・非生物的に関わりなく、その働き方は季節的・年次的に変動するので、各世代内の単純な平均生命表だけから、それぞれの世代に作用する死亡要因の特徴を的確に把握し得るという保証はない。したがって、世代内平均生命表だけを用いて世代特異性を論議すれば誤った結論を導きかねない。そこで、(1)では生存曲線を相関係数を用いた主成分分析によってグループ化し、各世代の生存曲線がどのような基本的パターンから構成されているかを検討し、(2)では世代による死亡要因の働き方とその重要性を検討する。

(1) 生存曲線の特徴によるグループ化

キンモンホソガでは27世代、ギンモンハモグリガでは第6世代を除く35世代の生命表を用い、卵から成虫までの各発育段階の個体数 (キンモンホソガ第4世代では実際に越冬に入った蛹までを対象とし、越冬期の死亡はないと仮定) を対数変換した。これら生存曲線の全組み合わせから求めた相関係数に基づいて主成分分析を行った。主成分分析による第4主成分までの固有値と固有ベクトルの値を Table 8 に示した。なお、以降の図あるいは表では、特に断わらない限り、a はキンモンホソガ、b はギンモンハモグリガを指す。

主成分分析に相関係数を用いたので全体の分散 (=固有値の合計) は生命表の数と一致する。第1固有値はキンモンホソガでは25.1、ギンモンハ

Table 8a. Principal component analysis based on the correlation coefficients of $\log l_x$ between 27 generations of *P. ringoniella*, where l_x is the number of survivors at stage x .

Generation	Year	Component			
		1st	2nd	3rd	4th
1st	1976	.199	-.053	-.118	-.136
	1977	.195	-.163	-.052	-.147
	1978	.199	-.059	-.127	-.132
	1979	.197	-.052	.287	-.050
	1980	.196	-.141	.175	-.089
	1981	.183	-.324	.012	-.076
	1982	.181	-.339	.056	-.074
	2nd	1976	.191	.222	-.071
1977		.181	.311	-.291	-.173
1978		.200	.002	-.022	-.006
1979		.197	.113	-.110	-.031
1980		.198	-.105	-.110	-.105
1981		.196	-.142	-.071	-.082
1982		.194	.166	-.205	-.045
3rd		1976	.173	.377	.160
	1978	.190	.082	.569	-.028
	1979	.195	.155	.151	.047
	1980	.189	.204	.392	.146
	1981	.196	-.153	.035	.019
	1982	.186	.278	.116	.380
4th	1976	.198	.100	-.119	-.180
	1977	.199	-.062	-.052	-.119
	1978	.197	-.130	-.093	-.053
	1979	.186	.257	-.317	.208
	1980	.195	-.071	-.125	.616
	1981	.189	-.254	.038	.092
	1982	.194	-.162	-.080	.362
	Eigen values		25.05	1.55	.27
Efficiency (%) ¹⁾		92.62	5.72	.99	.33

1) The efficiency shows the proportion of the total variation accounted for by individual components.

モグリガでは33.6であり、第1主成分によってそれぞれ全体の分散の92.6%及び96.0%が説明された。第1主成分の係数は前者では0.173~0.200、後者では0.153~0.172であり、いずれも変異が小さかった。このように、同じ符号（正または負）で、しかも変異が小さいのは、第1主成分が全て

の生存曲線に共通な部分（=発育段階の進行に伴う個体数の減少）を説明しているからである。生存曲線をグループ化するためには、グループ間の非共通性ないしはグループ内の共通性が問題となる。したがって、グループ化のためには全体に共通する第1主成分は重要ではない。

Table 8 b. Principal component analysis based on the correlation coefficients of $\log I_x$ between 35 generations of *L. p. malinella*.

Generation	Year	Component			
		1st	2nd	3rd	4th
1st	1976	.169	-.183	-.048	-.239
	1977	.170	-.163	.108	.222
	1978	.166	.046	-.493	-.145
	1979	.161	.164	-.560	-.072
	1980	.169	-.124	-.165	-.293
	1981	.171	-.063	-.216	-.087
	1982	.170	-.012	-.278	-.019
2nd	1976	.169	-.192	-.068	.533
	1977	.170	-.096	-.059	.419
	1978	.170	-.156	.030	-.142
	1979	.170	-.168	.066	-.099
	1980	.172	-.057	.045	.104
	1981	.170	-.145	.108	-.211
	1982	.172	-.042	.001	.057
3rd	1976	.168	.222	.066	-.001
	1977	.170	.164	-.110	.131
	1978	.171	-.112	.067	.102
	1979	.172	.054	.098	-.017
	1980	.166	.267	.107	-.090
	1981	.164	.301	.090	.057
	1982	.171	.139	.095	-.027
4th	1976	.170	.139	-.110	.132
	1977	.172	-.018	.043	-.027
	1978	.170	-.136	.139	-.138
	1979	.171	.110	.108	.030
	1980	.168	.202	.145	-.107
	1981	.153	.473	.119	.059
	1982	.165	.280	.147	-.022
5th	1976	.171	-.091	-.111	.291
	1977	.171	-.109	.097	-.112
	1978	.170	-.170	.132	-.006
	1979	.172	-.093	-.003	-.096
	1980	.171	-.103	.133	-.136
	1981	.171	-.083	.152	-.077
	1982	.170	-.160	.101	.030
Eigen values		33.62	.94	.30	.09
Efficiency (%)		95.95	2.68	.85	.24

第1主成分によって説明できない残りの分散に占める第2から第4主成分の固有値の割合は、キンモンホソガでは78%, 14%及び5%であり、ギンモンハマグリガでは68%, 22%及び7%であった。両種とも、第1主成分で説明し尽くせない残りの分散の90%以上を、第2と第3主成分によ

って説明できる。そこで、両主成分の係数の符号が正か負かによって4つのグループに分け、グループ内の生存曲線を比較した。その結果、グループ内の曲線の変化は互いに類似していた。Fig. 15にグループ内の各生存曲線を卵が100, 成虫が10と標準化して求めた平均生存曲線を示した。PRは

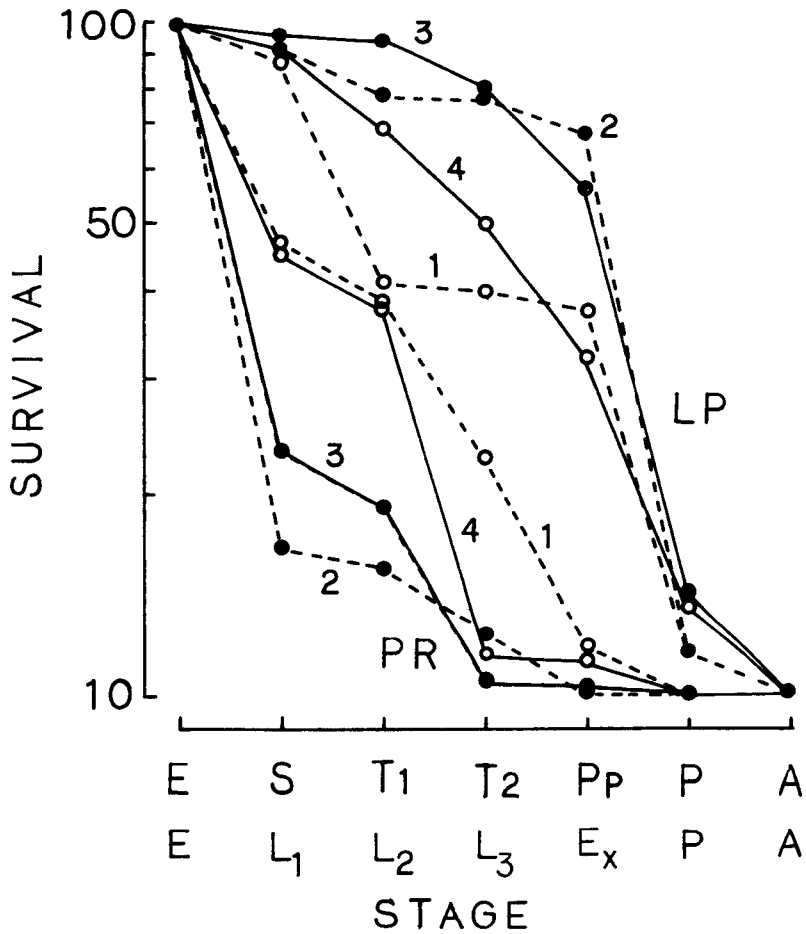


Fig. 15 Survivorship curves classified into four groups according to the signs (+ or -) of the second and third components in a principal component analysis (cf., Tables 9a and b). The number of eggs and adults were set at 100 and 10, respectively. Numbers on the graph stand for the quadrants formed by the second and third component axes, i.e., the signs of the second and third components are ++ in 1, -+ in 2, -- in 3 and +- in 4. PR, *P. ringoniella*; and LP, *L.p. malinella*. Developmental stages: upper, *P. ringoniella*; and lower, *L.p. malinella*.

キンモンホソガ, LPはギンモンハモグリガを示し, 曲線の番号1, 2, 3及び4は第2主成分を横軸に第3主成分を縦軸にとって得られる4つの象限に相当し, 両者の係数の符号は(+, +), (-, +), (-, -)および(+, -)である。以下, #1~#4と表現する。

キンモンホソガでは第2主成分の係数が正の場合には, 卵よりもそれ以降の発育段階の死亡率が高いのに対し, 負の場合には卵の死亡率が高かった。第3主成分の係数が負の場合には食組織型幼虫前期の死亡率が高いのに対し, 正の場合には死亡がほとんどないか, あっても, その後の発育段階の死亡と比較すると少なかった。

ギンモンハモグリガでは第2主成分の係数が正の場合には, 潜孔内での死亡率が高いのに対し, 負の場合には脱出期での死亡率が高かった。第3主成分の係数が負の場合には第3齢幼虫期の死亡が多かったのに対し, 正の場合にはそれが明確でなかった。両種の生存曲線は大局的な変化では#

1と#4, #2と#3が類似し, 小さな変化では#1と#2, #3と#4が類似している。

主成分分析で4つにグループ化した生命表と世代との関連性をTable 9に示した。各世代の生存曲線が最も高い頻度を示す象限を中心として, その対角側の象限に属する生存曲線は皆無であった。これは各世代の生存曲線の形はほぼ一定し, 1つだけの発育段階における死亡率が, 各世代の基本パターンと比較して多いか少ないかによって, 他のパターンが生じることを示している。

キンモンホソガの第1世代生命表は#2と#3に属した。両曲線に共通する特徴は卵期の死亡率が相対的に高いことである。#3ではさらに食組織型幼虫前期の死亡も重要である。第2世代では#4が主体で, これに#3が加わった。#3と#4の共通点は全体の死亡に対する卵期と食組織型幼虫期の死亡が大ききことであり, 異なる点は, 前者では卵期, 後者では食組織型の死亡が多いことである。第3世代では#1が主体であり, 卵期,

Table 9. The distribution of the survivorship curves for each generation among the four quadrants, 1 to 4 (see Fig 15), formed by the 2nd and 3rd component axes. This shows that the curves of each generation rarely share the two quadrants with opposite signs of the two axes (i.e., 1st and 3rd, and 2nd and 4th quadrants), indicating that the curves follow a basic pattern according to the generations.

Species	Generation	Quadrant				Total
		1st	2nd	3rd	4th	
<i>P. ringoniella</i>	1	0	4	3	0	7
	2	0	0	2	5	7
	3	5	1	0	0	6
	4	0	1	4	2	7
	Total	5	6	9	7	27
<i>L. p. malinella</i>	1	0	1	4	2	7
	2	0	5	2	0	7
	3	5	1	0	1	7
	4	4	2	0	1	7
	5	0	5	2	0	7
Total	9	14	8	4	35	

食組織型幼虫前期及び後期ではほぼ均等した死亡がみられる。第4世代では#3が最も多く、これに#4と#2の順で続いた。後に述べるように、本種の越冬期における蛹の死亡率は90%以上であるが、これを考慮しなくても、他の世代とは生存パターンが異なる。

ギンモンハモグリガの第1世代では#3が主体で、これに#4と#2が続いた。#3と#4の共通点は第2,3 齢幼虫期の死亡が#1や#2よりも多いため生存曲線が階段状にならないことであり、異なる点はこの期間における死亡率の全死亡率に占める割合が#4よりも#3のほうが低いことである。#3と#2の共通点は成熟幼虫の定着失敗による死亡が多いことである。第2世代では#2と#3だけであった。両者は定着失敗による死亡が多いことで共通する。しかし、#2では第1 齢の死亡が第2,3 齢の死亡よりも多いのに対し、#3ではその逆である。第3世代では#1が主体であり、#2と#4がこれに次いだ。#1と#2は第2,3 齢幼虫期の死亡が少ないことで共通し、第1 齢幼虫期と定着期における死亡率の配分で異なる。一方、#1と#4は脱出期までの合計死亡率とその後の死亡率はほぼ近似するが、脱出期に至るまでの死亡経過が異なる。第4世代は第3世代に、第5世代は第2世代に類似した。

それぞれの基本パターンに対して重要な死亡要因は、次の節に示す平均生命表から容易に判断できる。

(2) 世代による死亡要因の働き方と潜在的増殖力

前項における検討から、一般論として、ひとつの世代の平均生命表は、世代特異性の高い1 個の基本パターンとそれに類似性の高い1, 2 個のパターンから構成されていることが明らかとなった。この点に十分配慮すれば、平均生命表によって世代の特徴を論議することに問題はないと判断できる。ここでは、各発育段階に働く主要な死亡要因と重要度並びに個体群の潜在的増殖力を世代特

異性に重点をおいて検討する。各世代の卵を100 とした場合の平均生命表と期待産卵数をTable 10 に示した。期待産卵数は次のような仮定によって求めた。a. 性比は50%, b. 平均産卵数が世代によって一定, c. 成虫の移出入が無い, 及びd. 越冬期の死亡が無い。

1) キンモンホソガ

全世代に共通して、卵期の死亡が最も高く、36 ~77%であり、重要な死亡要因はトビコバチであった。2 番目に死亡率が高い発育段階は食組織型幼虫前期であり、死亡率は26~52%であった。主要な死亡要因は第1世代から第3世代まではヒメコバチ類であり、第4世代では要因不明による死亡であった。また、第3世代ではこの発育段階の死亡率と食組織型幼虫後期+前蛹期における狩りバチによる死亡率が同程度であった。3 番目に死亡率が高い発育段階は、世代によって異なり、吸液型幼虫期か食組織型幼虫後期+前蛹期であった。主要な死亡要因は前者では共食いと要因不明であり、後者では狩りバチであった。蛹以降の死亡はきわめて少なかった。第4世代の蛹は落葉とともに地表に落ち潜孔内で越冬するが、ここでは死亡率を調査しなかった。山田ら(88,95)による越冬期の生存過程の調査結果によると、2 月初めまでに約30%, 3 月下旬までに約60%が死亡し、羽化終了時の5 月中旬までに90%以上死亡した。この場合、死亡蛹の形状から3 月下旬までの死亡には雪が関与していると見なされた。その後の死亡個体では翅斑が形成されていたので、休眠後の発育が進行していたと判断される。したがって、雪が直接的に関与しているとは考えられない。しかし、その死亡原因は明かでなかった。

成虫までの生存率は第1世代が13.1%, 第2世代が21.6%, 第3世代が28.6%であった。1 雌当りの産卵数を50個と仮定した潜在的な増殖力は、第1世代が3.3倍、第2世代が5.3倍、第3世代が7.2倍となり、3 世代を通じた潜在的増殖力は126.5倍となる。第4世代の蛹が実際に越冬に入っ

Table 10 a. Mean life tables from 1976-1982 (inclusive) for each generation of *P. ringonielle*.

Stage	Mortality Factor	Generation							
		1st		2nd		3rd		4th	
		l_x	q_x	l_x	q_x	l_x	q_x	l_x	q_x
Egg		100.00		100.00		100.00		100.00	
	Leaf fall		.00		.00		4.78		10.51
	<i>H. testaceipes</i>		77.37		51.00		32.92		65.77
	Total		77.37		51.00		36.13 ¹⁾		69.36
Sap Feeder		22.63		49.00		63.87		30.64	
	Cannibalism		.38		1.79		3.30		14.43
	Eulophidae		.06		.67		.63		.13
	Internal parasitism		.00		.00		.00		.06
	Delayed development		.00		.66		.00		.66
	Unknown		.02		3.51		6.52		9.44
	Total		.46		6.63		10.45		27.77
Tissue (1)		22.53		45.91		57.20		22.85	
	Cannibalism		.26		.00		.00		.36
	Eulophidae		24.90		36.30		15.72		14.63
	<i>Apanteles</i> . sp.		.13		.24		.28		.06
	Ichneumonidae		.00		.11		.00		1.60
	Internal parasitism		.79		.00		.31		.34
	Disease		.51		.00		.00		.00
	Deformation		.27		.10		.00		.00
	Delayed development		1.41		.11		.18		.26
	Reduviidae		.00		.00		.00		.00
	Unidentified predation		.14		.53		.12		.01
	Leaf roller		.00		.50		.00		.03
	Mine broken		.00		.00		.00		.00
	Unknown		2.97		10.09		9.83		34.53
	Total		31.38		47.98		26.44		51.82
Tissue (2)		15.46		23.88		42.07		11.01	
	Hunting wasp		13.76		4.50		26.58		.80
	Failure to pupate		.00		.19		.00		1.00
	Total		13.76		4.69		26.58		1.80
Pupa		13.33		22.76		30.89		10.81	
	Eulophidae		.57		.00		.00		.54
	Ichneumonidae		.00		.00		.00		2.66
	Eclosion failure		.00		.00		.00		.00
	Unknown		.43		4.76		7.33		4.40
	Total		1.00		4.76		7.33		7.60
Adult in mine		13.20		21.68		28.63		9.99	
	Failure to emerge		.44		.59		.10		.00
	Unknown		.00		.00		.00		.00
	Total		.44		.59		.10		.00 ²⁾
Adult		13.14		21.55		28.60		9.99	
	Sex ratio ³⁾		1 : 1		1 : 1		1 : 1		1 : 1
Female		6.57		10.78		14.30		5.00	
	Egg/female ³⁾		50		50		50		30
Expected no. eggs		328.47		538.81		715.03		149.86	

1) As the egg stage was divided into two phases (pre- and post-leaf-drop) for convenience's sake, the total at this stage is not additive, but is the product of survival ratios for two phases (e.g., $36.13 = (100 - 4.78) (100 - 32.92) / 100$).

2) Not observed value. To maintain population balance from year, mortality during hibernation was estimated as 99.89%.

3) Assumed values.

た割合は10%であった。越冬後の成虫の産卵数は30個と見なされるので、越冬期間中の死亡率が99.89%で個体群が平衡を保つと計算される。以下では、越冬世代以外の世代は便宜的に増殖世代と呼ぶことにする。

いくつかの死亡要因には世代特異性が認められた。以下ではこの点について説明する。

ア. 落葉による死亡

落葉はリンゴ樹の生理的な現象なので、当然のことながら、落葉に伴う死亡は後半の世代に限られた。薬剤が全く散布されていない圃場では、早期落葉によって個体群の維持ができないこともある(95)が、ここではそのようなことはなかった。

イ. トビコバチ

トビコバチによる死亡率は第1世代から第3世代にかけて減少し、第4世代で再び増加した。第1世代で寄生率が高いのは、後に述べるように、越冬期の死亡率がキンモンホソガよりもトビコバチの方が低いことによると思われる。第2、第3世代で寄生率が低下するのは、本種の成虫期がキンモンホソガの卵期と必ずしもよく同調しているわけではないこと(川嶋, 未発表)によると見なされる。

ウ. 吸液型幼虫期の共食い

共食いによる死亡は葉当たり個体数が増加すると多くなるが(54)、葉当たり個体数は世代の経過とともに増加する。そのため、共食いによる死亡率は世代の経過と共に増加した。

エ. ヒメコバチ類

ヒメコバチ類の寄生率は第1世代から第2世代にかけて増加し、その後減少する傾向がみられた。放任園や粗放園でも同様な傾向がみられる(95)。

オ. 吸液型および食組織型幼虫期の原因不明による死亡

原因不明による死亡は世代の経過とともに増加する傾向を示し、第4世代の食組織型幼虫前期における死亡率はトビコバチによる卵の死亡率について高かった。

VAN DRIESHE & TAUB (81)は*P. crataegella*に寄生する*Sympiesis marylandensis*が実際に寄主幼虫に産卵すること(PA)以外に、寄主を麻痺させるが産卵しないもの(PY)及び寄主幼虫の捕食(HF)によって死亡をもたらす割合が多いことを実験的に明らかにした。彼らはPOTTINGER & LEROUX (48)による*P. blancardella*の生命表における被捕食死には*S. marylandensis*, SEKITA & YAMADA (54)によるキンモンホソガ幼虫の原因不明による死亡にはヒメコバチ類によるHFが少なくとも部分的に関与しているであろうと推測している。もしも、HFが原因不明の主要因であるとするれば、幼虫期の主要な寄生者であるヒメコバチ類の寄生率と原因不明の死亡率の間に正の相関が期待される。この点について個々の生命表に基づいて検討したが、有意な相関は得られなかった。また、農薬が散布されているために寄生蜂がほとんど認められない場合でも原因不明の死亡が見られる(88, 95)。したがって、原因不明の死亡に寄生蜂のPYとHFが関与しているとしても主要因とは考えられない。病気のようなある程度伝播性のあるものが関与しているとするれば、相連続した世代間の不明原因による死亡率に正の相関が期待される。この点についても別に検討したが、有意な相関は認められなかった。伝播性の強いものが関与している可能性が低いことは、原因不明による葉内死亡数が集中的でないこと(54)からも支持される。明確な証拠が無いので断定できないが、想定できる可能性の消去法から、世代の経過とともに原因不明による死亡率が増加するのは、季節の経過ともなる葉の老齢化による質的悪化が幼虫の発育生理に悪影響を及ぼした結果と見なすのが妥当と思われる。葉の質的悪化は世代の経過ともなる個体数の増加によってさらに助長されると考えられる。

ところで、1976年第4世代の食組織型幼虫期における不明原因による死亡率は73.5%で、全体の平均34.5%に比較して著しく高かった。1976年

Table 10b. Mean life tables from 1976 to 1982 (inclusive) for each generation of *L. p. malinella*.

Stage	Mortality Factor	Generation											
		1st		2nd		3rd		4th		5th		6th	
		l_x	q_x	l_x	q_x	l_x	q_x	l_x	q_x	l_x	q_x	l_x	q_x
Egg		100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00
	Delayed hatch		.19	.06	.00	.00	.00	.00	.00	1.31	.00		.00
	Unknown		2.74	5.14	8.47	11.49	6.33	4.90					
	Total		2.93	5.20	8.47	11.49	7.64	4.90					
1st instar		97.07	94.80	91.53	88.51	92.36	95.10						
	<i>Pholetesor</i> sp.		1.91	7.79	39.81	46.14	7.03	3.30					
	Delayed development		.01	.71	.00	.01	.01	.00					
	Unknown		1.07	.81	4.56	2.49	3.14	7.73					
	Total		2.99	9.31	44.37	48.64	10.18	11.03					
2nd instar		94.17	85.97	50.92	45.46	82.96	84.61						
	Eulophidae		11.90	1.86	.63	.53	.70	3.60					
	Premature exit		1.43	.09	.31	.40	.46	.00					
	Unknown		6.34	1.76	2.04	3.00	4.47	8.43					
	Total		19.67	3.71	2.98	3.93	5.63	12.03					
3rd instar		75.64	82.78	49.40	43.67	78.29	74.43						
	Eulophidae		19.91	6.37	5.53	5.09	3.91	11.57					
	Syrphidae		.33	.09	.06	.01	.27	.03					
	Unknown		9.74	6.66	5.27	5.26	5.23	4.93					
	Total		29.98	13.12	10.86	10.36	9.41	16.53					
Exit		52.97	71.92	44.04	39.15	70.92	62.13						
	Failure to establish		58.36	66.06	55.24	71.33	70.47	70.60					
	Failure to cocoon		3.67	1.37	1.81	.90	.21	1.59					
	Ant predation		.53	.00	.00	.00	.00	.00					
	Total		62.56	67.43	57.05	72.23	70.68	72.55					
Pupa		19.83	23.43	18.91	10.87	20.79	17.05						
	Predation		5.99	3.21	1.33	.08	1.79	11.05					
	Failure to emerge		.73	.43	.36	.21	.89	.15					
	Unknown		8.66	20.96	12.69	14.33	17.89	19.65					
	Total		15.38	24.60	14.38	14.62	20.57	30.85					
Adult		16.78	17.66	16.19	9.28	16.52	11.79						
	Sex ratio ¹⁾		1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1					
Female		8.39	8.83	8.10	4.64	8.26	5.90						
	Eggs/female ¹⁾		50	50	50	50	20(50) ²⁾	20					
Expected no. eggs		419.52	441.57	404.84	232.05	165.20	117.93						
							(413.00)						

(1) Assumed values.

(2) Results in parentheses for the year in which six generations occurred.

Mortality rate during hibernation by which the population balances from year to year was estimated as 99.67 or 99.84% of five- or six-generations per year, respectively.

における10℃以上の有効温量は1,470日度であった。この年と1,770日度を記録した1978年を除いた平均有効温量は1,600日度前後であり、1976年の有効温量は明らかに少なかった。年間の有効温量がある限界以下の場合には、摂食の最終段階に当たる第4世代の食組織型幼虫が蛹に達することができないために大量の死が生じると考えられる。

カ. チビドロバチなどの狩りバチ

野外での観察や採集した巣からの羽化消長からみて、第2世代から第4世代における狩りバチはチビドロバチが主体と見なすことができる。しかし、チビドロバチの羽化はキンモンホソガ第1世代の食組織型幼虫期よりも遅れるので(山田, 未発表), 第1世代の狩りバチは別種と思われる(小鳥の可能性もあるが未確認)。狩りバチによる平均死亡率は第3世代が最も高く、第1世代、第2世代、第4世代と続いた。しかし、第3世代以外では、年次によって、狩りバチによる死亡がみられないこともあった。

ii) ギンモンハモグリガ

各世代を通じて、成熟した第3齢幼虫が潜孔から脱出して繭を形成するために下垂し、別の葉に移る際の定着失敗による死亡率が最も高く63~73%であった。これに次いで死亡率が高い発育段階は世代によって一定しなかった。特定の世代にだけ見られる死亡要因はなかったが、ヒメコバチ類の寄生率は第1世代で最も高く、*Pholetesor* sp. の寄生は第1世代ではきわめて稀であり、第3世代と第4世代で高かった。

成虫までの生存率は第1世代が16.8%、第2世代が17.8%、第3世代が16.2%、第4世代が9.3%、第5世代が16.5%であった。また、第6世代を経過した2年間の平均生存率は11.8%であった。夏型成虫の産卵数が50個と仮定した第1世代から第5世代の潜在増殖力はそれぞれ4.2、4.4、4.0、2.3及び4.1倍となる。増殖世代における全体の潜在的増殖力は5世代経過の場合は183.2倍、6世代経過の場合は756.4倍と計算される。秋型成虫

の産卵数は20個程度と見なされるので、越冬期の死亡率がそれぞれ99.7%と99.9%で個体群が平衡を保つと計算される。

3. 経時変動様式

1976年から1982年までの全世代の生命表に基づいて、各年次・各世代における各発育段階の個体数変化をFig. 16に対数値で示した。図には両種の主要な寄生蜂、すなわち、キンモンホソガではトビコバチとヒメコバチ類、ギンモンハモグリガでは*Pholetesor* sp. とヒメコバチ類の個体数も併記した。なお、ヒメコバチ類は複数の発育段階に寄生するので合計値で示した。

図から次のような定性的特徴を指摘できる。

a) 年間の世代数がキンモンホソガでは4回で一定しているが、ギンモンハモグリガでは5~6回で一定していない。

b) 同一年次における個体数はキンモンホソガでは累代的に増加する。ギンモンハモグリガでは累代的に増加する場合もあるが、第1世代から最終世代までほとんど同じ水準を維持したり、途中の世代で低下することがあり、一定でない。

c) キンモンホソガの主要な寄生蜂であるトビコバチは累代的に増加し、ヒメコバチも概ねその傾向を示す。ギンモンハモグリガの寄生蜂*Pholetesor* sp. は第3世代と第4世代で多く、ヒメコバチ類の変動は不規則である。

以下では個体群の経時変動を特徴づける平均としての密度水準の高さ、密度変動の大きさ並びに変動の性格(=自然調節の強さ)という3要素(27)について比較する。

1) 各世代の密度水準

両種の各世代・各発育段階の新梢3,800本当りの平均密度と標準偏差をTable 11に対数値で示した。新梢当りの卵密度を真数で表すと、キンモンホソガの第1世代から第4世代がそれぞれ0.16、0.87、4.5及び13.2であり、ギンモンハモグリガの第1世代から第6世代がそれぞれ0.08、0.25、0.47、0.71、1.53及び1.20であった。ただし、第

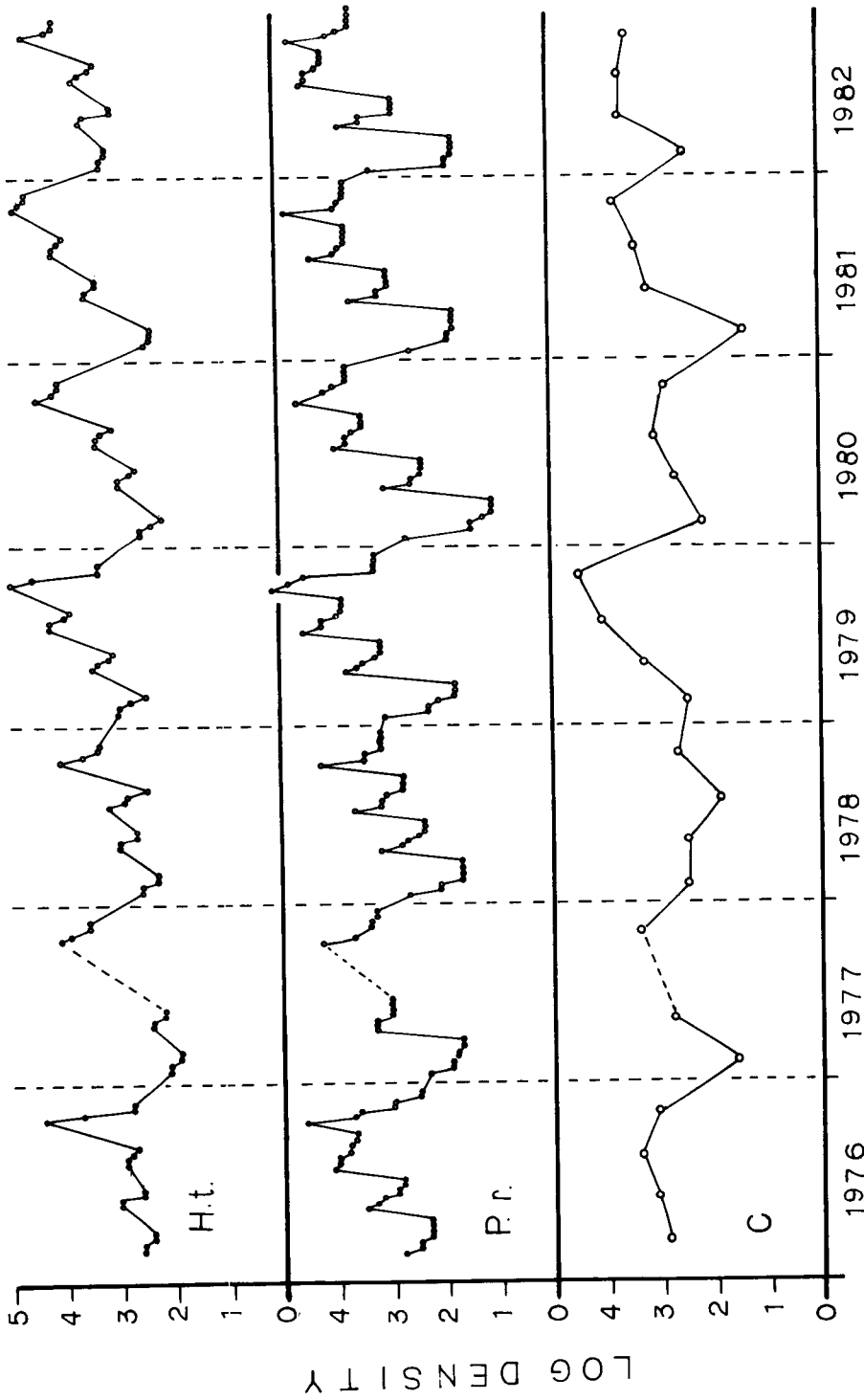


Fig. 16a. Population fluctuations from 1976 to 1982 of *P. ringoniella* (middle section), and its main parasitoids, *H. testaceipes* and chalcids (upper and lower sections), respectively. For the developmental stages, see Table 11 or Fig. 15.

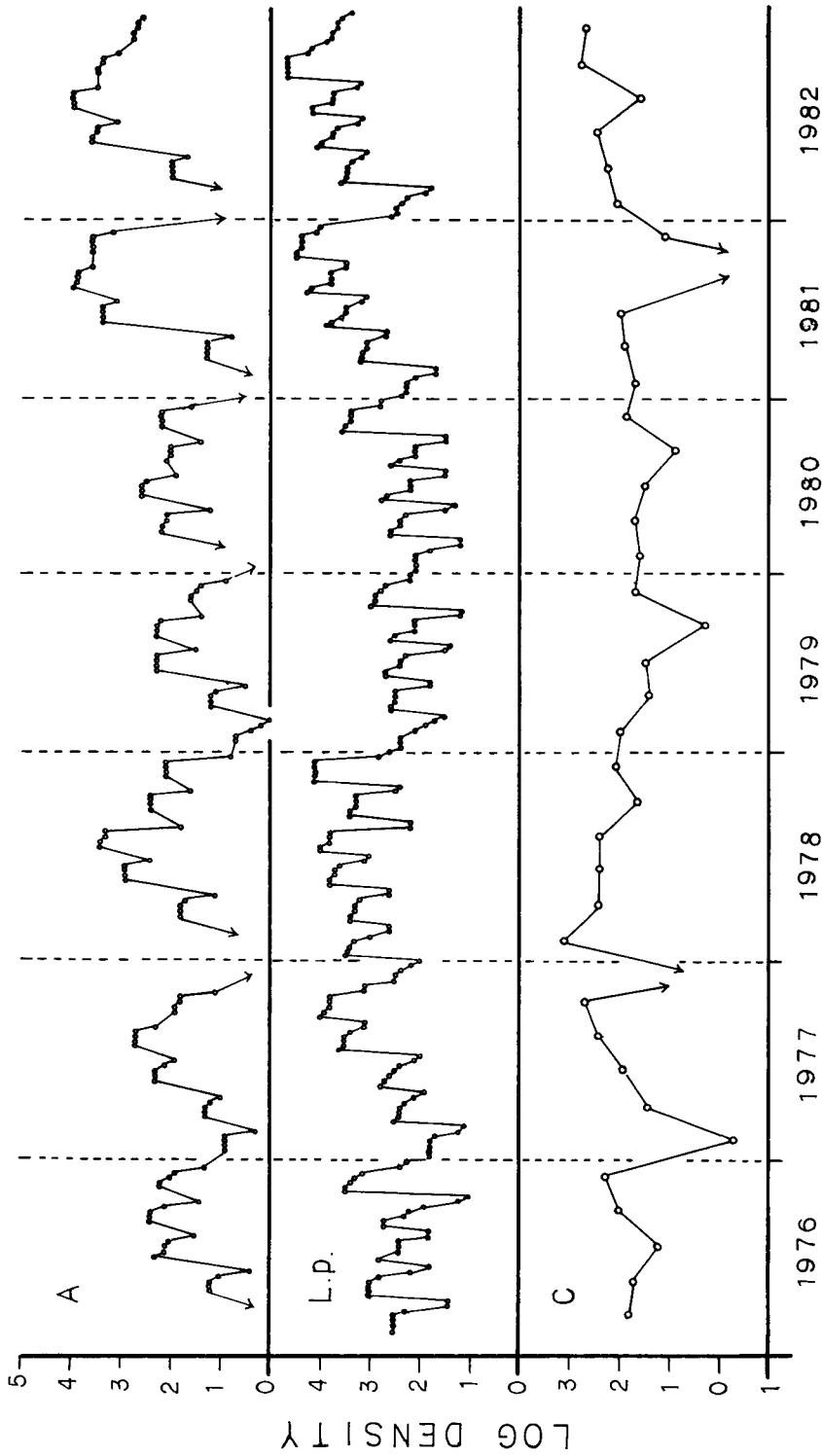


Fig. 16b. Population fluctuations from 1976 to 1982 of *L. p. malinella* (middle section) and its main parasitoids, *Phobletesor* sp. and chalcids (upper and lower sections), respectively. For the developmental stages of the host, see Table 11 or Fig. 15.

Table 11a. Mean population sizes and standard deviations of each stage from 1976 to 1982 (inclusive) of *P. ringoniella*.

	1st G.		2nd G.		3rd G.		4th G.	
	Mean	S. D.	Mean	S. D.	Mean	S. D.	Mean	S. D.
Egg	2.783	0.331	3.524	0.309	4.227	0.389	4.701	0.338
Sap feeder	2.022	0.304	3.179	0.368	3.991	0.463	4.023	0.466
Tissue (1)	2.015	0.306	3.148	0.360	3.942	0.445	3.881	0.348
Tissue (2)	1.842	0.310	2.850	0.329	3.804	0.392	3.421	0.414
Pupa	1.765	0.353	2.829	0.335	3.658	0.476	3.413	0.409
Adult in mine	1.760	0.353	2.806	0.332	3.623	0.491	3.375	0.458 ¹⁾
Adult	1.758	0.353	2.804	0.330	3.623	0.491		
Pooled S. D.		0.331		0.338		0.451		0.408

1) Pupa entered into hibernation.

Table 11b. Mean population sizes and standard deviations of each stage from 1976 to 1982 (inclusive) of *L. p. mainaliba*.

Stage	1st G.		2nd G.		3rd G.		4th G.		5th G.		6th G. ¹⁾	
	Mean	S. D.	Mean	S. D.	Mean	S. D.	Mean	S. D.	Mean	S. D.	Mean	S. D.
Egg	2.460	0.508	2.976	0.482	3.258	0.626	3.424	0.796	3.761	0.650	3.499	0.845
1st	2.447	0.504	2.953	0.420	3.218	0.603	3.369	0.804	3.725	0.664	3.477	0.849
2nd	2.434	0.515	2.912	0.445	2.943	0.697	3.057	0.836	3.678	0.663	3.406	0.923
3rd	3.326	0.475	2.893	0.442	2.930	0.691	3.040	0.843	3.651	0.683	3.348	0.985
Exit	2.162	0.414	2.830	0.455	2.880	0.714	2.985	0.889	3.612	0.708	3.262	1.087
Pupa	1.694	0.501	1.840	0.912	2.368	0.799	2.297	0.996	3.042	0.833	3.184	0.550
Adult	1.620	0.485	1.735	0.898	2.296	0.795	2.216	1.041	2.967	0.878	3.023	0.534
Pooled S. D.		0.487		0.609		0.767		0.891		0.731		0.923

1) Two complete and one partial generations.

6世代を完全に経過した2年、すなわち1978年と1982年の平均では2.11であった。

第1世代におけるキンモンホソガとギンモンハモグリガの密度比は2倍程度であった。しかし、世代の経過と共に両者の違いは増大し、最終世代では6倍以上の違いとなった。

卵を基準とした増加率は、キンモンホソガでは第1世代から第3世代がそれぞれ5.5、5.0及び3.0倍であり、全体では83倍となった。ギンモン

ハモグリガでは第1世代から第5世代がそれぞれ3.3、1.9、1.5、1.4及び0.78倍(ただし、第6世代を完全に経過した場合に限定した第5世代の増加率は1.4倍)であり、全体の増加率は、5世代経過の場合は20倍、6世代経過の場合は28倍であった。

前述したように、潜在的な増加力はキンモンホソガでは126.5倍、ギンモンハモグリガでは発生回数によって183.2と756.4倍であった。したがって潜在的増加力に対する平均的な実現増加率の割合

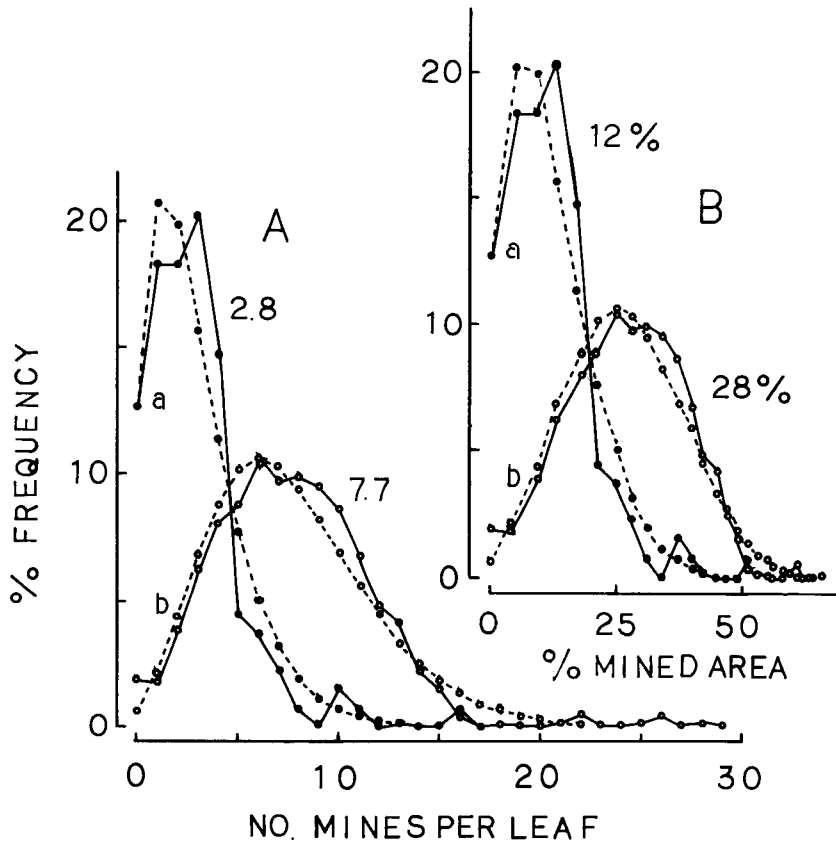


Fig. 17. Examples of relative frequency distribution both of the mines per leaf (A), and of the proportion of total area that was mined (B), for *P. ringoniella*. Data for A were obtained from a commercial orchard near the Aomori Apple Experiment Station in 1976. Curves in B were obtained by incorporating the equation (13) into A. Curves a and b are for the third and fourth generation, respectively. The solid lines are observed distributions, and the dotted ones theoretical distributions calculated from the negative binomial. The numerals indicate the means for the relevant generations.

はキンモンホソガが66%に対し、ギンモンハモグリガでは発生回数によって11%または4%となる。キンモンホソガはギンモンハモグリガよりも発生回数が少ないにも関わらず全体の増加率が高く、しかも潜在的増加率に近い値を示したのに対し、ギンモンハモグリガでは極めて低い値であった。この違いには両種が利用し得る資源の量とその季節的な安定性が強く関与していると考えられる。この点について、以下で考察する。

Fig. 17 のAは同一園地におけるキンモンホソガの第3世代と第4世代の葉当り頻度分布の事例である。2つの平均密度はこれまでに得られている多くの事例(94)に比較しても高い部類に属する。これに葉当り産卵数 l と葉面積に対する潜孔面積

の百分率 P との関係 (52)

$$P = 85.4 (1 - e^{-0.0575 L}) \quad (13)$$

を組み込み、 P の頻度分布をBに示した。第4世代の P の頻度分布 (図Bのb) から明らかのように、高密度でしかも最終世代が利用した後でも1枚の葉が半分以上利用される頻度は数%に過ぎず、未利用の資源がかなり残っていると見なされる。

Fig. 18 にギンモンハモグリガの1雌当りの産卵可能な新梢数に対する葉当りの産卵数の関係を経時的に示した。世代の経過にともなって、1雌当りの新梢数は減少し、それにもなって葉当り産卵数は増加する傾向がみられる。この図や先に示した新梢内で利用できる葉数、葉当り産卵数の頻度分布及び葉内個体数と死亡率の関係から、ギ

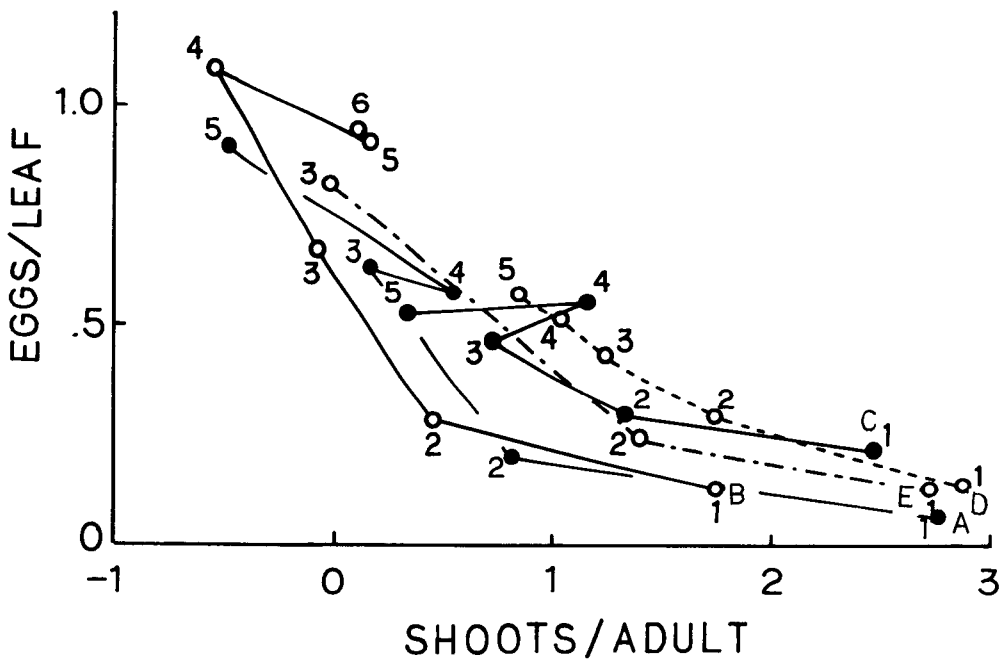


Fig. 18 The number of eggs per leaf in relation to the number of growing shoots on which a single female was possible to oviposit (= no. growing shoots / no. females which emerged) for each generation of *L. p. malinella*. Both axes use log scale. Numbers on the lines indicate the different generations. The number of adults after hibernation was estimated from the number of eggs laid by assuming that each female produced 20 eggs. A to E indicates the years from 1977 to 1981.

ンモンハモグリガの個体数は第4～第5世代、年次によっては第3世代で資源が賅い得るぎりぎりの水準まで達することもあり得ると見なされる。

(2) 密度の年次変動

対数変換値を用いると変換値の標準偏差はもとの値の変動係数に比例するので平均値の影響が除去される。したがって、分散あるいは標準偏差の値を変動性の指標として利用できる(27)。

Fig. 19には種間、世代間あるいは発育段階間の比較を容易にするために各世代・各発育段階の標準偏差を示した。年次変動はキンモンソガよりもギンモンハモグリガの方が明らかに大きかった。キンモンソガの世代間変動は比較的安定しており、世代内の全発育段階をプールした標準偏差の値は第1世代から第4世代までそれぞれ0.331, 0.338, 0.451及び0.408であった。これに対し、ギンモンハモグリガでは第1世代から第2世代の成熟幼虫期までは0.5前後で安定していたが、第2世代の蛹期に0.9程度まで急激に増加した。その後第3世代から第5世代までのプールした標準偏差はそれぞれ0.767, 0.811及び0.731であり、これらの世代では発育が進むに従って増加する傾向を示した。第6世代は2年間の結果であるが、成熟幼虫までのプールした値が0.938に対し、蛹以降では0.542に減少した。この場合にも、成熟幼虫期までは発育が進むにしたがって変動が大きくなる傾向が見られた。

ギンモンハモグリガでは第2世代の成熟幼虫期から蛹期にかけて年次変動が急激に高まった。第2世代の成熟幼虫が潜孔から脱出して別の葉に移り繭を形成する時期は6月下旬で梅雨期に当たる。この時期の降雨量は日変化が大きく、これにともなって温湿度、日照量、風などの気象の日変化も大きい。幼虫の定着率は、幼虫が潜孔から脱出し、下垂して定着するまでの、短時間の気象条件に強く影響されると考えられる。これまでの調査で下草に繭を形成した事例を認めていないことから、

幼虫が下草に落下した場合には大部分が死亡すると思われる。一方、潜孔からの脱出は斉一的なので(55)、脱出時の気象条件によって死亡率が大きく変動すると考えられる。第2世代の定着時を契機に年次変動が高まったのは、このような事情によると思われる。程度の違いはみられるが、例数の少ない第6世代を除いた全ての世代で、定着時を契機に年次変動が大きくなっている。これはこの時期が気象条件の影響を受けやすいことを示していると考えられる。

(3) サンプリング誤差の問題

次の(4)では基本要因分析を行い、(5)では密度依存性を検討するが、これらの解析では回帰係数と相関係数を用いる。回帰分析をするためには次の条件が満たされなければならない(18, 19, 21)。

- a) 独立変数と従属変数が線形である。
- b) 両変数が正規分布する。
- c) 回帰係数が系列相関の影響を受けない。
- d) 独立変数にサンプリング誤差が無い。

この節では上の条件がどの程度満たされているかを吟味し、ここで得られたデータの限界を明確にする。

ITÔ (18)や伊藤(19)が次のような理由から条件a)とb)は多くの個体群データで満たされていると述べている。すなわち、条件a)は、必要な注意を払うならば、曲線を直線に近似することができる。条件b)は、i. 多くの昆虫分布は負の二項分布に近似し、対数変換によって正規化できる、ii. 一般に、個体群データの解析では、サンプリングによって得た平均を用いるが、平均値は中心極限定理から正規分布する。ここで取り扱ったキンモンソガとギンモンハモグリガも上のような理由から特別の配慮は必要ないと見なされる。

条件c)が満たされない場合でも、基本要因分析に対する影響はない。しかし、密度依存性の解析に歪を生じ、密度依存性が存在しない場合でも存在するかのような結果が得られる(30)。KUNO (30)によれば次の3条件のうちいずれかが成立すれば

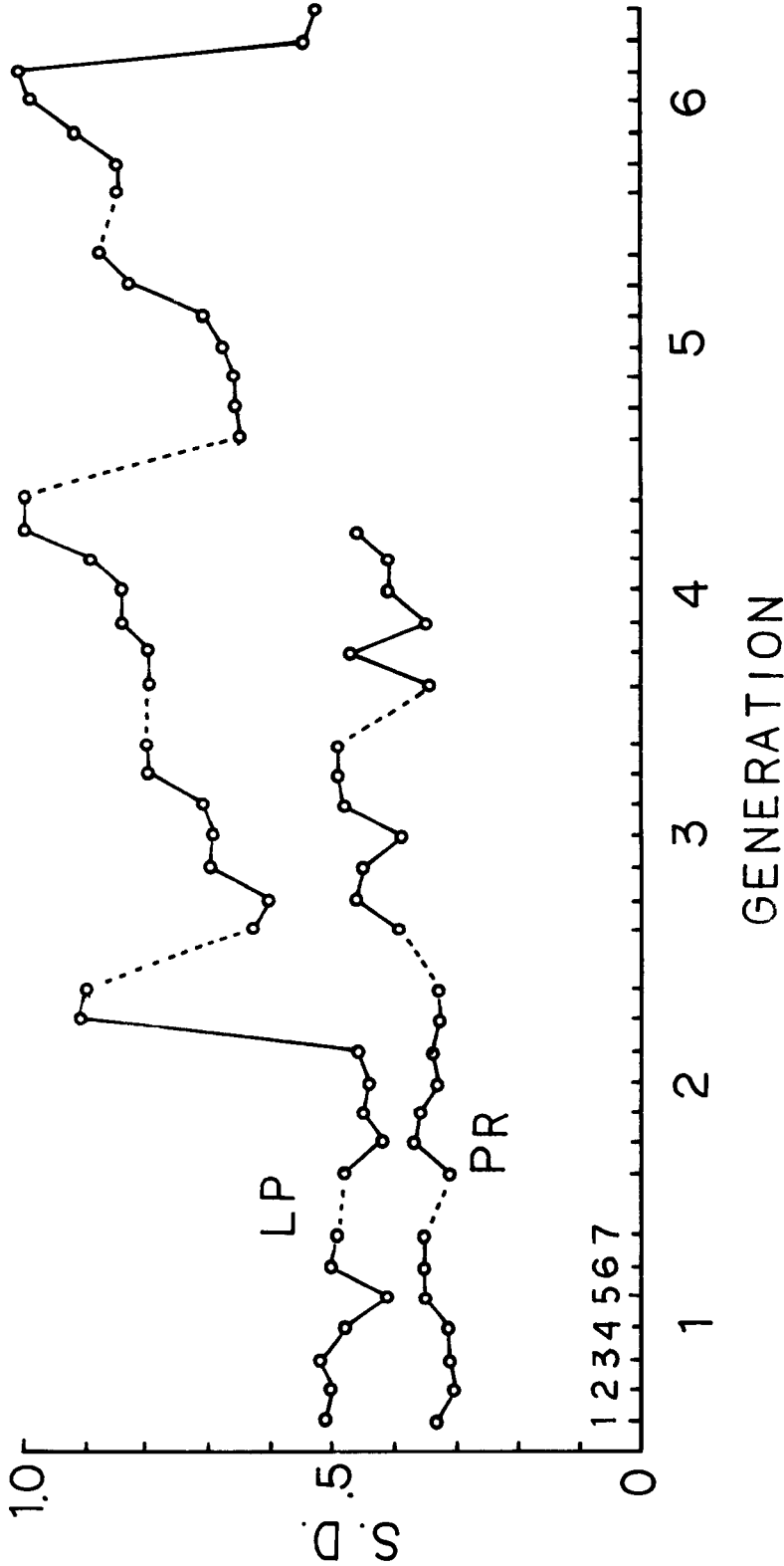


Fig. 19. The magnitude of the population fluctuations for the two species of leaf miner as shown by the standard deviation of population size. Inset numbers and subdivisions of the x-axis indicate the development stages from egg to adult. If the standard deviation decreases during two successive stages, the mortality during this interval is suggested to be density dependent (KUNO 1968). PR, *P. ringoniella*; LP, *L. p. malinella*.

歪はゼロに近づく。i. 世代数が多い, ii. 密度依存性を検定しようとする期間中の個体数変化率の分散が残りの全期間を通じた変化率の分散に比べて小さい, iii. 個体数の世代間変動に明らかな方向性(増加あるいは減少)がある。キンモンホソガとギンモンハモグリガでは第1世代から最終世代にかけて増加し、越冬期に壊滅に近い減少を示すので、条件iii.が満たされている。

条件d)が満たされない場合、基本要因分析と密度依存性の検定に歪を生じる。サンプリング誤差が基本要因分析に対して次のような歪を生じる(29)。

- i. 全体の変動を構成する各構成要素のうち、最初と最後の要素の変動が過大評価される。
- ii. 相連続する2つの要素間に見かけの負の相関を生じる。

また、密度依存性の検出に対しては、密度依存性が無い場合でもあたかもあるかのような結果をもたらす(18, 19, 21, 29, 30)。

サンプリング誤差は避けられないことであるが、その影響を除去しないしは低減するために次のような手法が提案されている(19, 29)。

- i. 個体群の一部をマークして、生存過程を追跡調査する。
- ii. 実験的な付け加えや除去によって、独立変数の範囲を大きくする。
- iii. サンプリング単位を固定し、それを継続調査する。但し、この方法が有効であるためには、調査期間中にサンプリング単位間で個体が出入しないという条件が満たされなければならない。

キンモンホソガとギンモンハモグリガは潜孔内で生活するという特殊性から、卵から成虫までの期間における調査法はiとiiiを混合したものに該当する。しかし、成虫期におけるサンプリング単位間の移動があるので、世代間の増殖を論議する際にはサンプリング誤差が問題となる。

KUNO (29)は基本要因分析及び密度依存性の検出において、個体数の推定値(log N)の分散をV(log N)、誤差の分散をE(D²)とすれば、E(D²)

$\propto V(\log N) (\equiv \lambda)$ が0.1以下であれば、多くの場合十分であると考え、おおよその目標精度(D)を設定するために、次式を提案した。

$$D \equiv \sqrt{\lambda V(\log N)} / 0.4343 \quad (14)$$

Table 11に示したプールした標準偏差を用い、(14)式によって目標精度を求めると、キンモンホソガの第1世代から第4世代ではそれぞれ24, 25, 33および30%, ギンモンハモグリガの第1世代から第6世代ではそれぞれ35, 44, 56, 65, 53及び67%が得られた。

キンモンホソガの個体数を同一の調査樹を対象にして調査した1978年から1982年までの5年間における実測総個体数を年次別・世代別にマトリックスで示すと

82	66	63	42	264
227	393	197	600	970
340	2,424	1,145	2,600	4,219
1,052	5,287	3,593	7,925	3,469

であった。ここで、行は世代、列は年次を示す。山田ら(94, 95)が第1世代では花(果)叢、他の世代では新梢を単位として求めた平均と平均こみあい度の回帰係数 α 、 β をKUNO (28)の逐次抽出式にあてはめ、さらに上の個体数Tnを代入し、

$$D = (\alpha + 1) \propto Tn + (\beta - 1) \propto n \quad (15)$$

によって、相対精度Dを求めると

0.12	0.14	0.14	0.17	0.07
0.21	0.16	0.23	0.13	0.10
0.18	0.07	0.10	0.06	0.05
0.10	0.04	0.05	0.04	0.05

が得られる。ただし、Tnはn個のサンプル中の総個体数である。ここでは、サンプル数は十分に大きいので $(\beta - 1) \propto n = 0$ とした。

キンモンホソガの調査において花(果)叢や新梢はランダムには抽出されておらず、枝あるいは樹単位のクラスターとして抽出されている。したがって、上のような方法で検討することは厳密には正しくない。しかし、どの世代でも、(14)式から要求される値よりもかなり小さい値を示しているの

で、問題はないと思われる。

ギンモンハモグリガでは全数調査が行われたことと、要求される相対精度の値が大きいことから、問題はないと思われる。

(4) 基本要因分析

第 j 世代の卵密度を $n_{j,e}$ 、卵から成虫までの発育段階数を l 、発育段階 k の生存率を $s_{j,k}$ 、成虫から次世代卵までの実現増加率を r_j とすると、第 $j+1$ 世代の卵密度 $n_{j+1,e}$ は

$$n_{j+1,e} = n_{j,e} \cdot \prod_{k=1}^l S_{j,k} \cdot r_j \quad (16)$$

で表される。ここで $k=1 (=e)$ は卵とする。 r_j は性比、成虫の移出入、生存率、産卵数など増殖に関与する全構成要素の積であるが、ここでは

$$r_j = n_{j+1,e} / n_{j,a} \quad (17)$$

によって求めたので、ブラック・ボックスである。ここで、 $k=a$ は成虫とする。(16) 式の各構成要素の対数値を簡単のために大文字で記すと

$N_{j+1,e} = N_{j,e} + \sum_{k=1}^l S_{j,k} + R_j$ (18) と表すことができる。ある世代 (j) のある発育ステージ (c) の対数密度を $N_{j,c}$ とすると、

$$I_j = N_{j+1,c} - N_{j,c} \quad (19)$$

は増減指数 (trend index) と呼ばれ、次世代の密度は $I_j < 0$ で減少、 $I_j = 0$ で安定、 $I_j > 0$ で増加する (40)。 I_j は各発育段階の生存率 $S_{j,k}$ と増殖率 R_j によって決まる。

ところで、ある発育段階に強力な死亡要因が働くために死亡率が高くて、それによる死亡率が常に高い水準で安定していれば、個体群の密度の年次変化には影響しない。このような死亡要因は個体群密度の水準を決定するためには重要であるが、個体群の変動を決定するためには重要でない (40)。個体群密度の変動を決定する上で重要な要因を検出する方法は基本要因分析 (key factor analysis) といわれ、MORRIS (39) の回帰分析法及び VARLEY & GRADWELL (82) のグラフ分析法が提案されて以来、様々な方法が考案されている。ここでは基本的には VARLEY & GRADWELL の方

法に準じて解析する。この方法は $S_{j,k}$ を $k_{j,k} = -S_{j,k}$ とし、 $k_{j,k}$ の総和 K_j を求め、 K_j と $k_{j,k}$ を経時的 (あるいは異所的) な折れ線グラフに表す。次に、視覚によって K_j と平行的に変化する $k_{j,k}$ を検出し、それに関与する要因を主要因とする。その後、に考案された方法は、グラフ法における視覚に依存した判断では主要因を必ずしも明確にすることができない場合や主要因以外に相対的に重要な要因があっても見落とされる可能性があるので、このような欠点を克服しようとするものである。それらは $k_{j,k}$ と K_j との相関係数 (13)、 $k_{j,k}$ に対する K_j の回帰係数 (38)、 K_j に対する $k_{j,k}$ の回帰係数 (47)、 $k_{j,k}$ の分散・共分散マトリックス (46)、 $k_{j,k}$ の主成分分析 (86) などを利用する。

相関および回帰係数を用いる方法では全体的な傾向では K_j と平行関係にあるにも関わらず、ある少数の値が何らかの原因で全体の傾向からずれた場合には、主要因として検出されない可能性がある。一方、分散・共分散マトリックスや主成分分析による方法では、 $k_{i,j}$ の年次変動の大きさが強調されるので、 K_j と平行関係にないものが主要因と見なされる危険がある。したがって、いずれの方法を用いるにしても、グラフ法と併用し総合的に判断することが望ましいと思われる。そこで、ここではグラフ法に相関係数と分散・共分散マトリックスに基づいた主成分分析を併用することにした。ただし、 $k_{j,k}$ は用いず $S_{j,k}$ をそのまま用いた。

一般に、個体群の変動の原因となる要因を主要因 (key factor) と定義している。しかし、この定義に添えば、上の方法によって検出される $k_{j,k}$ あるいは $S_{j,k}$ が必ずしも主要因となるとは限らない (36)。例えば、卵から成虫までの生命表を用いて検出される主要因は全体の生存率の変化に対しては重要であるが、個体群変動の主要因とは必ずしもならない。増殖率に関与する別の要素がより重要な場合もあり得るからである。また、多化性昆虫の場合には、増減指数の変動に対して重要な要素が必ずしも個体群変動に対しても重要とは限ら

ない。ある世代の個体群変動に対して前の世代の密度変動がより重要な場合もあり得るからである。そこで、ここでは、生存率、増減指数、各世代の密度及びピーク世代の密度の4つのカテゴリーに分けて解析し、それぞれのカテゴリーの変動に対して重要なものをその変動の主要因と見なす。したがって、以下で用いる主要因という用語には、VARLEY & GRADWELL (82) によって定義づけられたものよりも広い意味をもたせることにしたい。

i) 生存率の変動

各発育段階の生存率、卵から成虫（キンモンホソガ第4世代では蛹）までの全生存率、増殖率および増減指数の年次変化を Fig. 20 に示した。また、全生存率を構成する各要素の分散・共分散マトリックスを用いた主成分分析の結果を Table 12 に示した。

キンモンホソガの第1世代では全体の生存率 S_1 の第1主成分(C1)に卵期の生存率 $S_{1,e}$ だけが関与し、全体の分散の64%を説明した。Fig. 20 で、 $S_{1,e}$ は S_1 と平行的に変化しており、 S_1 の主要因と見なされる。第2主成分(C2)には食組織型幼虫前期の生存率 $S_{1,t1}$ だけが関与し、全分散の30%を説明した。しかし、これは S_1 と平行的に変動しなかった。第2世代 S_2 のC1が87%であり、これには $S_{2,e}$ が強く関与した。 $S_{2,e}$ は S_2 と平行的に変化しており、主要因と見なされる。第3世代 S_3 のC1が69%、C2が19%であり、 $S_{3,e}$ 及び食組織型幼虫後期+前蛹期の生存率 $S_{3,t2}$ がそれぞれに関与した。第4世代 S_4 のC1は75%、C2が23%であり、それぞれには $S_{4,t1}$ と $S_{4,e}$ が強く関与した。 $S_{4,t1}$ は S_4 と平行的に変化しており、主要因と見なされる。

ギンモンハモグリガの第1世代では、生存率 S_1 の全分散をC1が63%説明し、これには潜孔から脱出した幼虫の定着率 $S_{1,ex}$ だけが関与した。C2は全分散の30%を占め、蛹の生存率 $S_{1,p}$ が関与した。しかし、いずれも S_1 と平行的に変化しなかった。第2世代 S_2 のC1は84%であり、 $S_{2,ex}$ だけが関与した。これは S_2 と平行的に変化しており、主要因と

見なされる。第3世代 S_3 のC1は67%、C2は27%を説明し、 $S_{3,ex}$ と第1齢幼虫期の生存率 $S_{3,t1}$ が共に関与した。両者はいずれも S と平行的に変化しており、主要因と見なされる。第4世代 S_4 の69%をC1が説明し、これには $S_{4,ex}$ だけが関与した。これは S_4 と平行的に変化しており主要因と見なされる。C2は23%であり、蛹の生存率 $S_{4,p}$ だけが関与した。しかし、これは S_4 とは平行的ではなかった。第5世代 S_5 のC1は64%、C2が18%であり、それぞれに $S_{5,ex}$ と第2齢幼虫期の生存率 $S_{5,t2}$ が関与した。 $S_{5,ex}$ は S_5 と平行的なので主要因と見なされる。第6世代に関するデータは2年しかないが、その結果では $S_{6,ex}$ が重要であった。

以上の結果から、キンモンホソガの生存率に対して重要な発育段階は、第1世代から第3世代までは卵期、第4世代では食組織型幼虫前期であり、これらに関与する死亡要因はそれぞれトビコバチと要因不明と見なされる。これは山田ら(95)による農薬無散布園および殺虫剤を除いて殺菌剤だけを散布した園における結果と一致している。なお、殺虫剤散布園では吸液型幼虫期の生存率が主要因となっている(95)。また、ギンモンハモグリガの生存率に対して重要な発育段階は、第1齢幼虫に寄生する *Pholetesor* sp. の密度が高い第3世代では第1齢幼虫期も重要であるが、偶然性の強い成熟幼虫の定着率が全ての世代に共通して重要と見なされる。このように、全体の生存率に対する死亡要因として、キンモンホソガでは生物的要因が重要なのに対し、ギンモンハモグリガでは非生物的要因が重要であった。これは、前者が成虫になるまで潜孔内で生活するのにに対し、後者は成熟幼虫までは潜孔内で生活するが、その後潜孔から脱出するという、両者の生活様式の違いに起因していると思なされる。

ii) 増減指数の変動

増減指数 I を構成する各構成要素の分散・共分散マトリックスを用いた主成分分析結果を Table 13 に示した。また、卵から成虫までの生存率 S と増殖

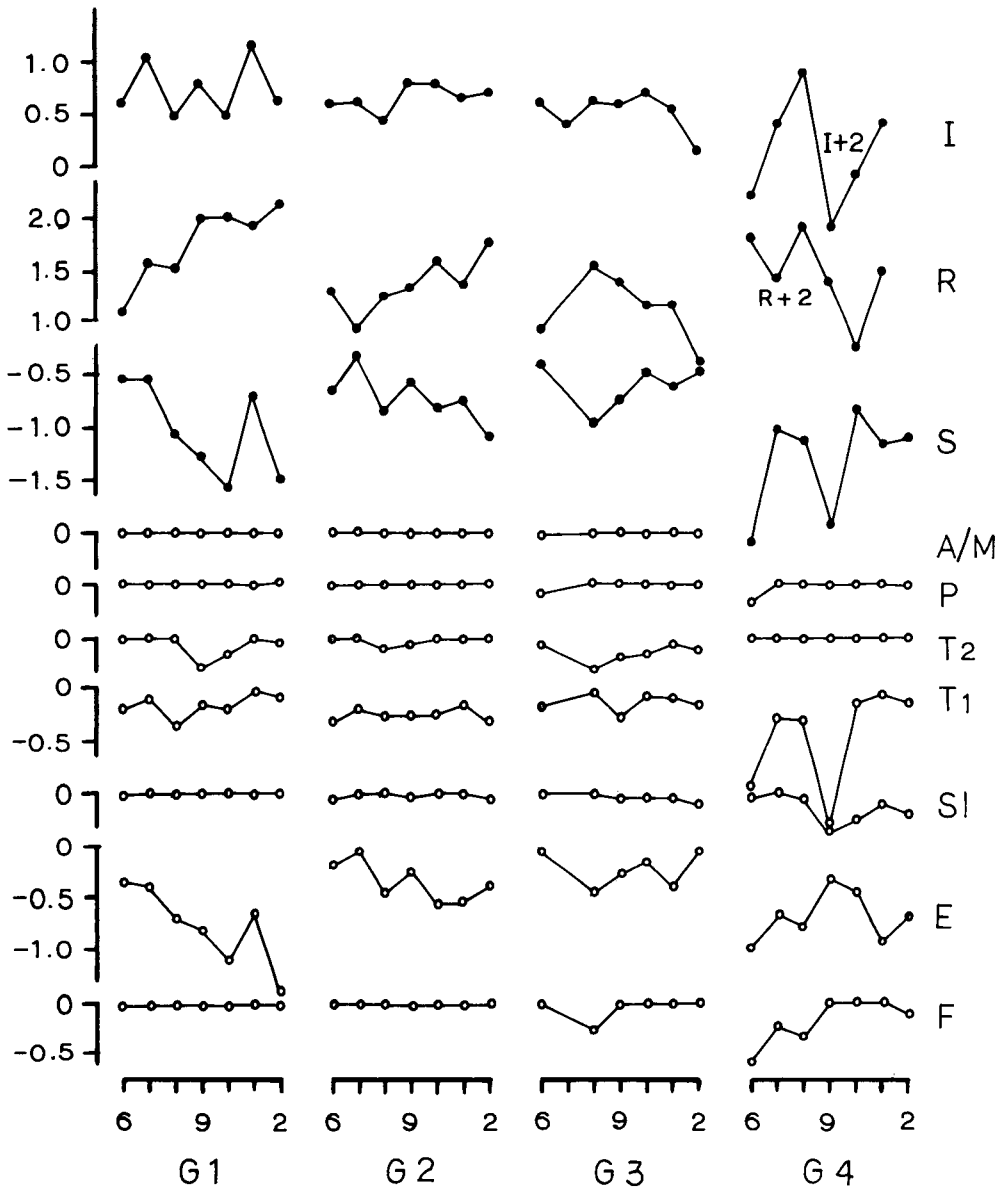


Fig. 20a. A comparison of the relative importance of the survival rates at different stages ($S_{j,k}$) upon the overall survival rate (S_j); and relative importance of the overall survival (S_j) and reproductive (R_j) rates upon the population trend index (I_j) for each generation (j) of *P. ringoniella*. In G4, however, I, R and S were calculated as the relation between egg and pupae. F is the proportion of eggs which were shed with falling leaves; $k = 1 (=E)$, $2 (=S1)$, $3 (=T_1)$, $4 (=T_2)$, $5 (=P)$ and $6 (=A/M)$ stand for the eggs, sap-feeding, tissue (1), tissue (2) + prepupal, pupal and adult-in-mine stages, respectively. The ordinate uses a log scale. The values of I and R in the fourth generation have been increased by 2 log units for the sake of drawing the figure. Figures 6, 9 and 2 in each generation mean 1976, 1979 and 1982, respectively.

率Rに対するIの回帰係数と相関係数並びにSとRの相関係数を Table 14 に示した。

キンモンホソガの第1世代における増減指数 I_1 のC1は全分散の85%を説明し、これには $S_{1,e}$ と R_1 が相補的に関与した。両者は I_1 と平行的に変化しなかったが、それらの年次変化が I_1 の年次変動に重要な役割を果たしている。 I_2 のC1は58%、C2は27%であり、それぞれに R_2 と $S_{2,e}$ が関与した。両者はいずれも I_2 とは平行的でなく、両者の変動

で I_2 が決定されている。 I_3 のC1は82%であり、これには $S_{3,e}$ と R_3 が相補的に関与した。 R_3 の負荷が $S_{3,e}$ の約2倍なので、前者の影響がやや大きい。両者の変動で I_3 が決定されると判断される。 I_4 のG1は53%で $S_{4,t1}$ が強く関与し、C2は41%で $S_{4,e}$ と R_4 が相補的に関与した。 $S_{4,t1}$ は I_4 と比較的平行的に変動しているので($r = 0.770$)主要因と見なされる。

ギンモンハモグリガの第1世代における増減指

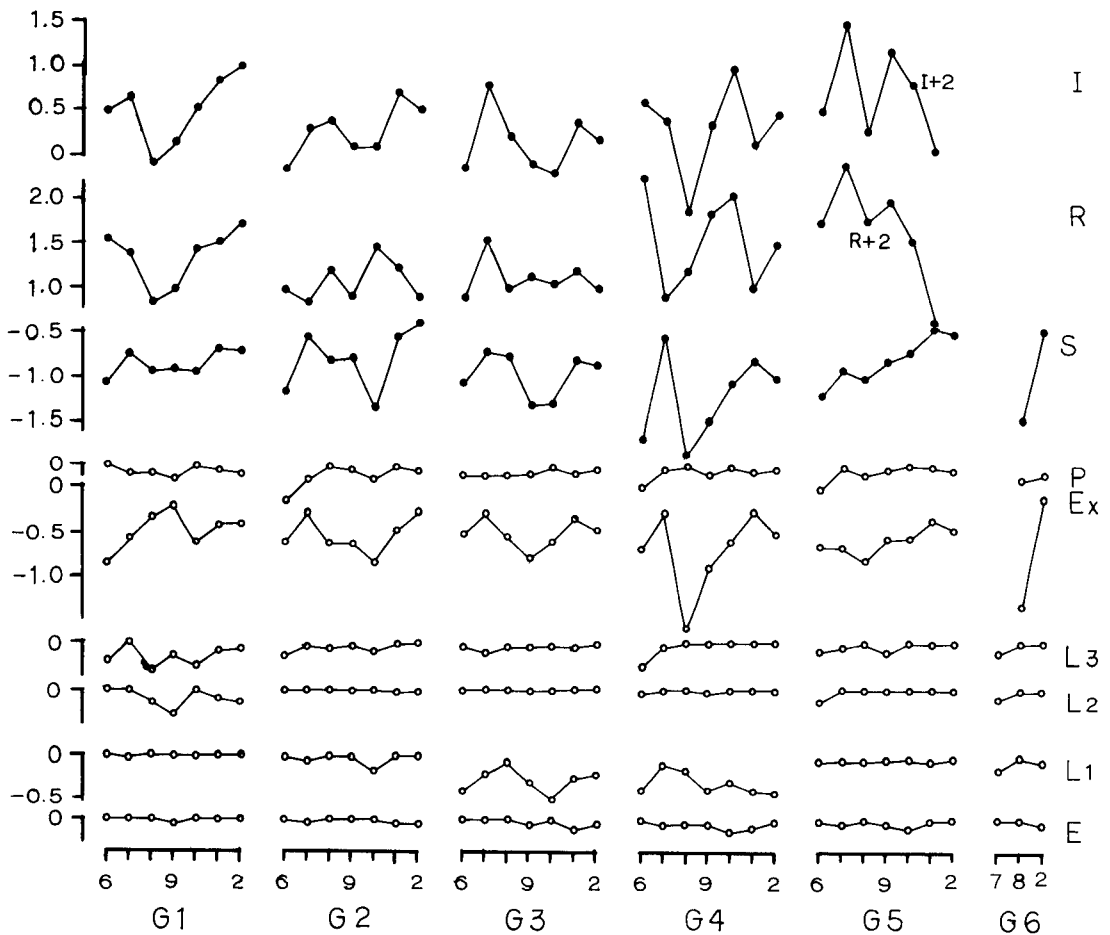


Fig. 20b. A comparison of the relative importance of the survival rates at different stages ($S_{j,k}$) upon the overall survival rate (S_j); and relative importance of the overall survival (S_j) and reproductive (R_j) rates upon the population trend index (I_j) for each generation (j) of *L. p. malinella*. $k=1 (=E)$, $2 (=L_1)$, $3 (=L_2)$, $4 (=L_3)$, $5 (=E_x)$ and $6 (=P)$ stand for the egg, first to third instar, exit for cocoon formation, and pupal stages, respectively. For other explanations, see Fig. 20a.

Table 12a. Eigen values and eigen vectors of the variance-covariance matrix for elements which comprise the overall survival rate from the egg to adult stages in *P. ringoniella*.

Eigen values	% of E. V.	Eigen vectors					
		Egg	Sap	T-1 ¹⁾	T-2	Pupa	Adult
1st generation							
.034	64.2	1.000	.000	.000	.000	.000	.000
.016	30.2	.000	.000	1.000	.000	.000	.000
.001	1.9	.000	.000	.000	.000	1.000	.000
.001	1.9	.000	.000	.000	1.000	.000	.000
.001	1.9	.000	1.000	.000	.000	.000	.000
2nd generation							
.141	86.7	.990	.014	-.037	.132	-.007	-.007
.013	7.8	-.096	-.015	.499	.861	.008	.008
.009	5.4	.097	.022	.866	-.490	-.011	-.011
3rd generation							
.038	69.2	.909	-.013	-.198	.364	-.050	.000
.011	19.4	-.377	.126	-.082	.911	.072	.000
.004	6.7	.137	.085	.951	.148	-.216	.000
.003	4.6	.061	-.539	.215	.055	.810	.000
4th generation							
.241	75.2	-.174	.133	.957	-.017	.035	
.073	22.8	.873	-.400	.204	.006	.188	
.005	1.7	.448	.872	-.033	-.055	-.186	

1) T-1 and T-2 represent tissue (1) and tissue (2).

Table 12b. Eigen values and eigen vectors of the variance-covariance matrix for elements which comprise the overall survival rate from egg to adult stages in *L. p. malinella*.

Eigen values	% of E. V.	Eigen vectors					
		Egg	1st	2nd	3rd	Ex	Pupa
1st generation							
.027	62.8	.000	.000	.000	.000	1.000	.000
.010	23.3	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
.003	7.0	.000	.000	1.000	.000	.000	.000
.002	4.7	1.000	.000	.000	.000	.000	.000
2nd generation							
.189	83.6	.000	.000	.000	.000	1.000	.000
.021	9.3	.000	1.000	.000	.000	.000	.000
.008	3.5	.000	.000	.000	1.000	.000	.000
.006	2.7	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
3rd generation							
.038	66.8	-.062	.528	-.037	-.021	-.844	-.066
.015	26.9	.015	.834	-.020	.037	-.532	-.139
.003	4.6	.832	.019	-.019	-.550	.030	-.055
4th generation							
.048	68.6	.000	.000	.000	.000	1.000	.000
.016	22.9	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
.004	5.7	.000	1.000	.000	.000	.000	.000
5th generation							
.046	63.9	.000	.000	.000	.000	1.000	.000
.013	18.1	.000	.000	1.000	.000	.000	.000
.010	13.9	.000	.000	.000	1.000	.000	.000

Table 13a. Eigen values and eigen vectors of the variance-covariance matrix for elements which comprise the population trend index in *P. ringoniella*.

Eigen values	% of E. V.	Eigen vectors						
		Egg	Sap	T-1	T-2	Pupa	Adult	R ¹⁾
1st generation								
.241	84.8	.734	.012	-.054	.061	-.006	-.003	-.674
.029	10.4	.529	-.005	.292	.523	.002	-.018	.600
.009	3.1	.145	.023	.768	-.622	-.012	-.016	.041
.005	1.6	-.397	.012	.567	.577	-.006	.083	-.426
2nd generation								
.073	57.9	.000	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
.034	27.0	1.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
.016	12.7	.000	.000	1.000	.000	.000	.000	.000
3rd generation								
.128	82.4	-.430	.036	.076	-.212	.000	.000	.874
.013	8.4	.830	.058	-.195	-.346	-.186	.000	.339
.009	5.9	.120	.276	-.316	.847	-.112	.000	.280
.004	2.3	.164	.216	.873	.171	-.366	.000	.037
4th generation								
.253	53.1	.009	.032	.909	-.014	.056	-	-.412
.197	41.3	-.509	.283	.333	-.011	-.053	-	.739
.021	4.5	.760	-.143	.207	.003	.319	-	.507

1) Reproductive rate, for the definition see Table 26.

Table 13b. Eigen values and eigen vectors of the variance-covariance matrix for elements which comprise the population trend index of *L. p. malinella*.

Eigen values	% of E. V.	Eigen vectors						
		Egg	1st	2nd	3rd	Ex	Pupa	R ¹⁾
1st generation								
.392	90.1	.000	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
.027	6.2	.000	.000	.000	.000	1.000	.000	.000
.010	2.3	.000	.000	.000	.000	.000	1.000	.000
.003	7	.000	.000	1.000	.000	.000	.000	.000
2nd generation								
.284	55.7	.000	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
.189	37.1	.000	.000	.000	.000	1.000	.000	.000
.021	4.1	.000	1.000	.000	.000	.000	.000	.000
.008	1.6	.000	.000	.000	1.000	.000	.000	.000
.006	1.2	.000	.000	.000	.000	.000	1.000	.000
3rd generation								
.059	59.5	-.038	.301	-.028	-.062	.580	-.065	.751
.022	22.4	-.053	.611	-.022	.096	.484	-.022	-.616
.015	14.7	.032	.716	-.018	-.014	-.649	-.155	.201
4th generation								
.050	41.7	.000	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
.048	40.0	.000	.000	.000	.000	1.000	.000	.000
.016	13.3	.000	.000	.000	.000	.000	1.000	.000
.004	3.3	.000	1.000	.000	.000	.000	.000	.000
5th generation								
.099	57.9	.000	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
.046	26.9	.000	.000	.000	.000	1.000	.000	.000
.013	7.6	.000	.000	1.000	.000	.000	.000	.000
.010	5.8	.000	.000	.000	1.000	.000	.000	.000

1) Reproductive rate, for the definition see Table 26.

数 I_1 の $C1$ は90%を説明し、増殖率 R_1 だけが関与した。これは I_1 と平行的に変化しており ($r=0.938$), 主要因と見なされる。 I_2 の $C1$ は56%で R_2 だけが関与し、 $C2$ は37%で $S_{2,ex}$ だけが関与した。しかし、両者はいずれも I_2 と平行的でなかった。 I_2 とは全体の生存率 (S_2) が平行的であったので ($r = 0.752$), この方が重要と思われる。 I_3 の $C1$ は60%, $C2$ が22%を説明し、両者には $S_{3,11}$, $S_{3,ex}$ および R_3 が一緒に関与した。 I_4 の $C1$ は42%, $C2$ は40%であり、それぞれには R_4 と $S_{4,ex}$ だけが関与した。1977年に全体の生存率が極めて高い値を示したが、増殖率は逆に極めて低かった。これを除けば R_4 が I_4 と平行的に変化した。第5世代あるいは第6世代から翌年の第1世代までの増減指数 I_{5-6} の $C1$ は58%であり、これには R_{5-6} だけが関与した。 $C2$ は27%で $S_{5-6,ex}$ だけが関与した。 I_{5-6} とは R_{5-6}

が平行的に変化し、成虫の越冬期における諸過程が重要であった。

増減の方向を示す増減指数に対して、キンモンホソガでは生存率と増殖率が共に重要であり、しかも、両者は相補的に変化する傾向が強い。これに対し、ギンモンハモグリガでは第2世代を除くと増殖率が重要であり、生存率と増殖率の間には相補的な関係は認められない。第2世代が他の世代と異なるのは、前述したように、気象の影響がこの世代で特に強いためと判断される。

iii) 各世代の密度変動

各世代の卵密度 $N_{j,e}$, 成虫密度 $N_{j,a}$ (キンモンホソガ第4世代では蛹密度 $N_{4,p}$) 及び増殖率 R_j の変化を Fig. 21 に示した。なお、ここでは、世代の経過に伴う密度変化の様相を明らかにするため、第1世代の卵密度が高い順に年を配列した。

Table 14. Regression of the population trend indices ($I_j = N_{j1,e} - N_{j,e}$) against both the survival rates ($S_j = N_{j,a} - N_{j,e}$) and the reproduction rates ($R_j = N_{j1,e} - N_{j,a}$); and the correlation coefficient (r) between the two components S_j and R_j , where N is log density, j stands for generations, and e and a for the egg and adult stages respectively.¹⁾

Independent variable	Regression on S_j			Regression on R_j			Correlation of S_j and R_j
	Constant (α)	Slope (β)	r^2	α	β	r^2	
<i>P. ringoniella</i>							
I_1	1.125	0.374	0.359	0.699	0.024	0.001	-0.782*
I_2	0.653	-0.014	0.001	0.327	0.243	0.255	-0.876**
I_3	0.408	-0.208	0.056	0.036	0.437	0.561 ^{p1}	-0.824*
I_4	-0.957	0.698	0.514 ^{p2}	-1.666	0.452	0.118	0.407
<i>L. p. malinella</i>							
I_1	1.874	1.648	0.292	-1.105	1.176	0.880**	-0.276
I_2	0.795	0.647	0.566*	0.058	0.209	0.026	0.529
I_3	1.402	1.284	0.711*	-1.390	1.379	0.615*	-0.328
I_4	0.846	0.422	0.161	-0.500	0.542	0.335	0.514
$I_{5\text{ or }6}$	-1.200	0.076	0.003	-1.037	0.679	0.653*	0.544

1) No. of years; $n=6$ for I_3 and I_4 of *P. ringoniella* and $I_{5\text{ or }6}$ of *L. p. malinella*. others $n=7$.

2) * and ** indicate significance at 5 and 1% levels, respectively. $p1=9\%$, $p2=11\%$.

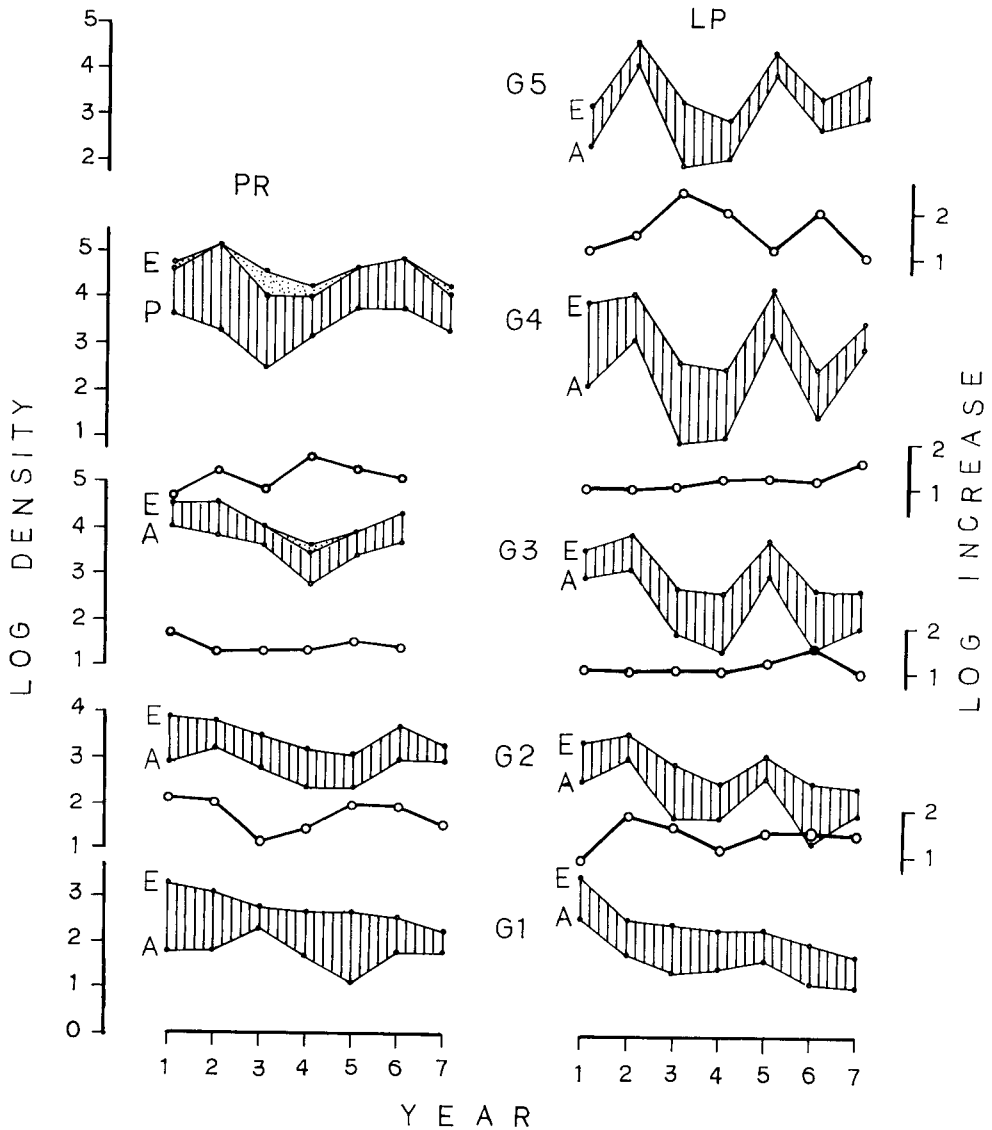


Fig. 21. Showing the annual fluctuations of population size from the egg (E) to adult (A) stages (or to the pupal (P) stage in the fourth generation of *P. ringoniella*), and also the reproduction rate (circles with lines) from one generation to the next for both *P. ringoniella* (PR), and *L. p. malinella* (LP). Dotted areas of G3 and G4 for PR stand for reduction due to falling leaves during the egg to larval stages. The data for 1976 to 1982 were transposed to give a decreasing order of egg density in the first generation.

キンモンホソガでは第2世代以降の卵密度 $N_{j,e}$ は前世代の卵密度 $N_{j-1,e}$ 及び増減指数 I_{j-1} ($=S_j+R_j$) の大きさによって決定され、どれか1つの要素が他よりもより重要とはいえなかった。

ギンモンハモグリガでは第1世代の卵密度 $N_{1,e}$ と第2世代の卵密度 $N_{2,e}$ には関連性が認められず、 $N_{2,e}$ は I_1 と平行的に変化した。前に検討したように I_2 に対して R_1 が強く関与するが、 $N_{2,e}$ に対しては S の影響も重要と見なされる。第3世代以降では前世代の密度が重要と見なされる。そのため、第1世代では卵密度の順に配列されていにもかかわらず、第3世代以降の密度変化は第2世代の密度変化と類似したパターンを示した。

先に検討したように、本種の増減指数に関しては増殖率が重要であった。これに対して、ある世代の密度に関しては前世代の密度がより重要であ

るということは、一見矛盾しているように考えられる。以下ではこの点について考察する。Fig. 22に各世代の産卵時における発育新梢数の平均とその標準偏差を示した。この図の元の値によって、世代間における発育新梢数の順位相関係数 r_s を求めたところ、第2世代と第3世代で $r_s = 0.899$ と高かった。これは第3世代以降で利用し得る素質を持つ新梢は第2世代の産卵時点である程度決定されることを示していると考えられる。また、発育新梢数と産卵数の相関も第1世代と第4世代を除く、第2、第3、第5世代では高かった ($r_s = 0.829, 0.754$ 及び 0.771)。相関が第1世代で低いのは新梢数に比較して越冬した雌成虫数が少ないため、産卵数が雌成虫数に一方的に依存するためであり、第4世代で低いのは新梢数の変動が小さいためである。全般的に相関が高

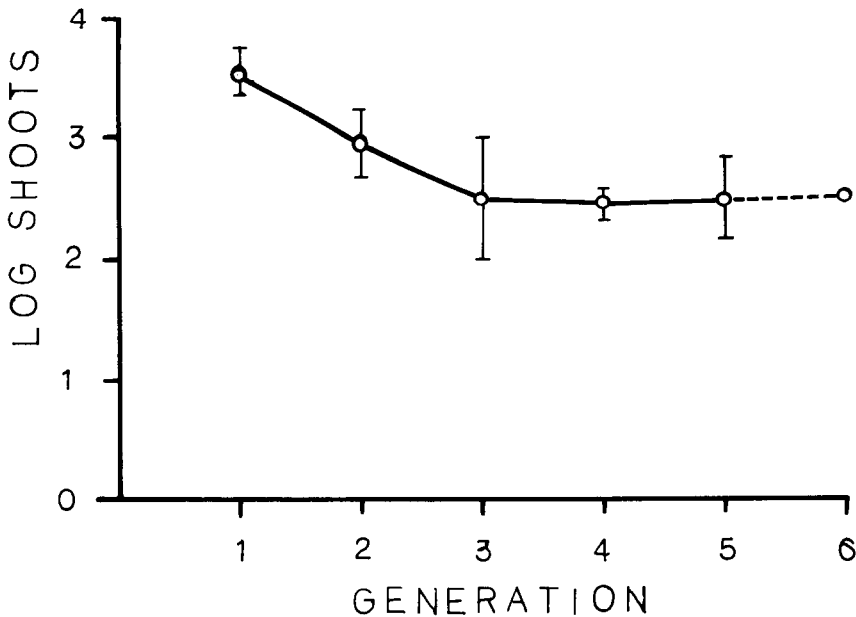


Fig. 22. The seasonal abundance of growing shoots which were available for the oviposition by *L. p. malinlla*. Vertical lines indicate the annual variation ($\pm 2 \times$ standard deviation).

いのは、本種が産卵可能な新梢を可能な限り利用し尽くし、次世代では新たに生じる新梢を利用する、という資源利用法を取っているためである。

上に述べたように、第2世代の産卵時点でその年次における発育新梢数の動向がおよそ決定される。それにともなって、その後のギンモンハモグリガの密度趨勢もある程度決定される。しかし、この調査圃場と周辺の圃場における新梢の発出状況やギンモンハモグリガの発生状況の相対的な違いによって、成虫の移出入が生じ、結果的に、この調査圃場の増殖率がある程度修正 (modify) されたと考えられる。成虫の移出入の可能性に関しては次の項でさらに言及する。

iv) ピーク世代の密度変動

キンモンホソガは第4世代、ギンモンハモグリガは第5世代の密度が最も高かった。したがって、ピーク世代の卵密度は、キンモンホソガでは

$$N_{4,e} = N_{1,e} + S_1 + R_1 + S_2 + R_2 + S_3 + R_3 \quad (20)$$

ギンモンハモグリガでは

$$N_{5,e} = N_{1,e} + S_1 + R_1 + S_2 + R_2 + S_3 + R_3 + S_4 + R_4 \quad (21)$$

と表すことができる。

上式の右辺各項の分散・共分散マトリックスによる主成分分析の結果を Table 15 に示した。C1 と C2 の寄与率はキンモンホソガでは 56.6% と 25.8%、ギンモンハモグリガでは 51.3% と 33.1% であり、いずれも 2 つの主成分で 80% 以上が説明された。Fig. 23 には C1 を横軸に、C2 を縦軸にとって、各構成要素の係数をプロットした。全体の変動に対する相対的な重要性はキンモンホソガでは S_1 と R_1 及び R_3 であった。しかし、第4世代の密度との相関はそれぞれ 0.090、0.517 及び -0.158 であり、平行的ではなかった。

ギンモンハモグリガでは N_1 と S_4 および R_4 が重要であった。しかし、第5世代の密度との相関はそれぞれ -0.208、0.674 及び -0.541 であり、平行的には変化しなかった。

両種にはピーク世代の密度を決定的に支配する主要因がないと判断される。この点は水田にお

けるツマグロヨコバイ(27)に類似する。しかし、ツマグロヨコバイの場合にはピーク世代の密度変動が少なくほとんど一定であるのに対し、キンモンホソガとギンモンハモグリガの場合にはピーク世代の年次変動が他の世代に比較しても特別小さいとはいえない点で異なる。

Fig. 23 において同一世代の S と R がキンモンホソガでは例外なく対角側の象限に位置した。これに対し、ギンモンハモグリガでは両者が同一象限に位置することもなかったが、対角側に位置することもなかった。これは、キンモンホソガでは同一世代の S と R が相補的に変化する傾向が強いのに対し、ギンモンハモグリガではそのような傾向がなく、互いに独立的に変化しているためである。

(5) 自然調節の強さ

密度を対数値で表すと、ある時点の密度変動がその前の密度変動よりも小さければ、その間に調節過程すなわち密度の増加に伴う生存率の低下あるいは増殖率の低下という現象が存在することを示唆する(27)。これはある時点とその前の時点での対数変換された密度をそれぞれ N_j 、 N_{j-1} とし、変化率を α 、 N_{j-1} と α の母相関係数を ρ とすれば、 N_j の分散 $V(N_j)$ は

$$V(N_j) = V(N_{j-1}) + V(\alpha) + 2\rho\sqrt{V(N_{j-1})V(\alpha)} \quad (22)$$

となるので、 $V(N_j) < V(N_{j-1})$ が成立するためには $\rho < 0$ が絶対必要条件だからである。また、 $V(N_j) \gg V(N_{j-1})$ が成立する場合には、密度逆依存的な過程 ($\rho > 0$) か攪乱的な過程 ($V(\alpha) \gg 0$) の存在が示唆される。ただし、この場合には相関・回帰関係を用いないと明確な結論はできない。以下では、Fig. 19 に示した各世代・各発育段階の標準偏差並びに相関・回帰関係を併用して、生存過程と増殖過程における密度依存性を i) と ii) で検討し、iii) では全世代を通じた調節機構について考察する。

i) 生存過程

Fig. 19 において、相連続する発育段階間で標準偏差の減少がみられたのは以下の通りである。すなわち、キンモンホソガでは第1世代の卵期～

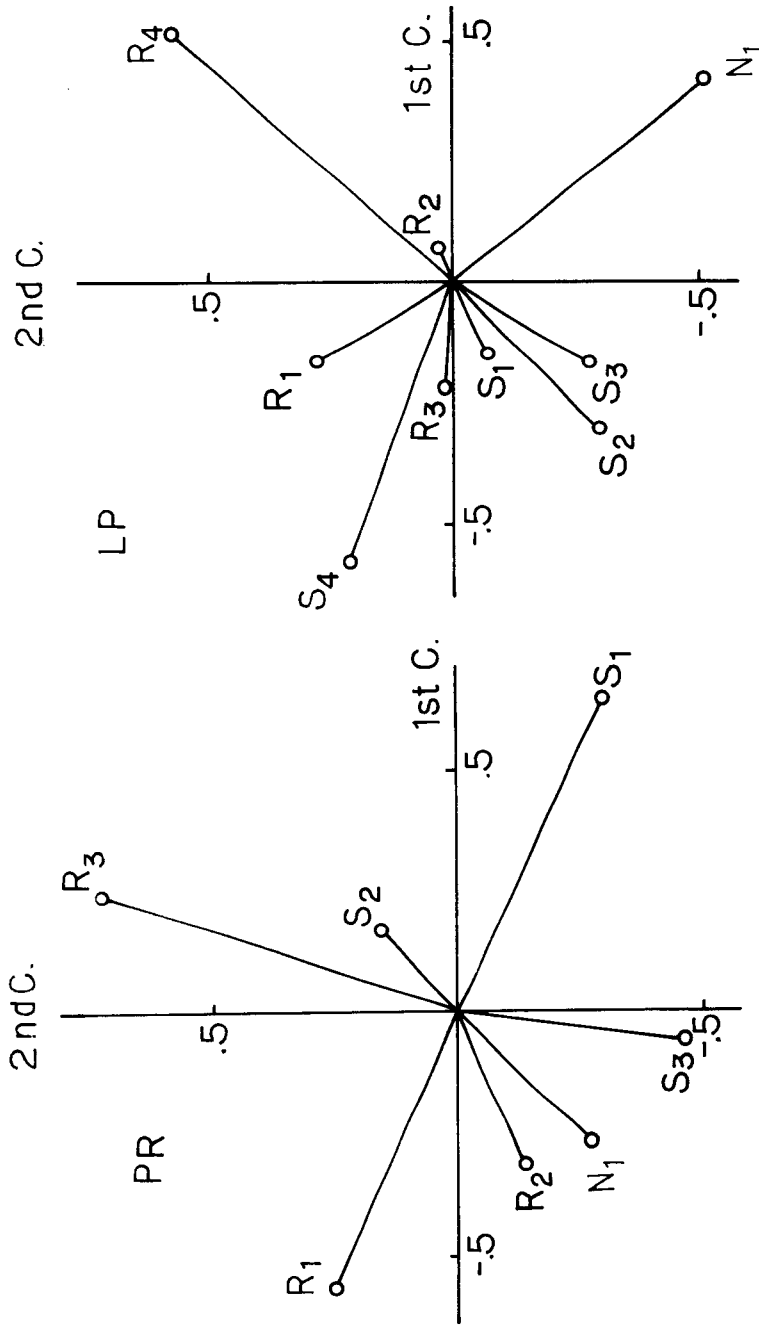


Fig. 23. Plots of the first two latent vectors of variance-covariance matrices for components which are most important in changing the population of the peak generation in *P. ringoniella* (PR), and *L. p. malinella* (LP).

Table 15. Eigen values and eigen vectors of the variance-covariance matrices for the components of the peak generation for *P. ringoniella* and *L. p. malinella*.

Eigen Values	% of E.V.	N_1	S_1	R_1	S_2	R_2	S_3	R_3	S_4	R_4
<i>P. ringoniella</i>										
.338	56.57	-.270	.652	-.564	.161	-.316	-.064	.231		
.154	25.77	-.267	-.302	.248	.156	-.136	-.456	.725		
.054	9.07	-.809	.137	.379	.054	.165	.373	-.116		
.031	5.17	.327	.589	.652	.275	-.083	-.189	-.051		
.020	3.28	.171	-.238	-.065	.787	-.144	.508	.109		
<i>L. p. malinella</i>										
.587	51.33	.423	-.153	-.170	-.292	.072	-.162	-.226	-.586	.507
.378	33.08	-.616	-.067	.275	-.297	.028	-.268	.009	.215	.577
.086	7.50	.240	.057	.741	.388	-.222	.206	-.310	-.018	.228
.069	6.04	.226	.049	.286	-.355	.770	.074	-.215	.257	-.168
.020	1.77	-.105	-.327	.166	-.526	-.251	.675	.148	-.154	-.119

- 1) The generation at which population was the highest on average, in the present study both species peaked at the final generation.
- 2) N is egg population, S and R are survival and reproductive rates. Subscripts stand for the generations. See also Eqs. 20 in the text.

 Table 16. Correlation coefficients (r) between survival rate ($S_k = N_{k+1} - N_k$) and density at stage $k (= N_k)$.

Stage	Generation				
	1st	2nd	3rd	4th	5th
<i>P. ringoniella</i>					
Egg	-.603	-.285	.216(-.197) ¹⁾	.321(-.525)	
Sap-feeder	-.632	.050	-.553	-.928*	
Tissue (1)	.352	-.355	-.809*	-.503	
Tissue (2)	-.125	-.410	-.648	-.433	
Pupa	.188	.192	.360	.758*	
Adult in mine	.049	-.148	-.248	-	
Overall ²⁾	-.011	-.315	.257(-.007)	.456(-.344)	
<i>L. p. malinella</i>					
Egg	-.294	-.457	-.600	.156	.335
1st	.595	.385	.574	.138	-.036
2nd	-.448	-.482	-.542	.361	.389
3rd	-.684	.247	.625	.468	.715
Emerge to pupate	.186	.373	.393	.017	.654
Pupa	-.335	.384	.166	.551	.455
Overall	-.295	.371	.616	.299	.735

- 1) Values in parentheses are obtained by excluding mortality caused by leaf drop.
- 2) Calculated from the overall survival from egg to adult (or to pupa in the 4th generation of *P. ringoniella*) versus the egg density of that generation.
- 3) * indicates significance at 5% level.

吸液型幼虫期, 第2, 第3及び第4世代における食組織型幼虫前期～後期+前蛹期, 及び第4世代の吸液型幼虫期～食組織型幼虫前期であり, ギンモンハモグリガでは第1世代の第2齢～第3齢幼虫期, 第3齢幼虫期～脱出直前の成熟幼虫期, 第2及び第3世代の卵期～第1齢幼虫期である。

各発育段階 k に達した密度 N_k とその発育段階における生存率 S_k の相関係数を Table 16 に示した。統計的な有意性が認められたのは, キンモンホソガでは第3世代における食組織型幼虫前期～後期+前蛹期と第4世代の吸液型幼虫期～食組織型幼虫前期だけであり, ギンモンハモグリガでは全くなかった。

キンモンホソガで認められた密度依存性に対して具体的に関与している死亡要因の働き方を別に検討した。その結果, 第4世代では共食いが相対的には重要と見なされるものの, いずれの場合も単一の要因によるものではなく, 発育段階に作用する全死亡要因が関わっていた。

Table 16 に示した大部分の相関係数は統計的には有意ではない。しかし, キンモンホソガでは全体の61%が負であったのに対し, ギンモンハモグリガでは70%が正であったことが注目される。統計的には有意性が認められないとしても, ギンモンハモグリガよりもキンモンホソガの方が強い調節作用下にあると見なされる。

Fig. 19 において, ギンモンハモグリガ第2世代幼虫が潜孔から脱出後定着するまでの間にみられる標準偏差の急激な増加から, この間に密度逆依存的な過程か攪乱的な過程のいずれかが存在すると予想される。しかし, Table 16 から明らかのように, 相関係数は小さいので ($r = 0.373$), 先に気象との関連で論議したように攪乱的な要素が強いと判断される。他の世代でも, この間に標準偏差の増加が共通してみられ, 個体群密度変動を大きくする要因となっている。また, キンモンホソガの第3世代と第4世代で卵期～吸液型幼虫期にみられる標準偏差の増加には落葉が関与しており,

Table 17. Regression of reproduction rate ($R_{j,a} = N_{j+1,e} - N_{j,a}$) against the adult densities ($N_{j,a}$)¹⁾

Independent variable (R_j)	Regression equation		S. D. of β (s_β)	Coefficient of determination
	α ²⁾	β		
<i>P. ringoniella</i>				
R_1	2.826	-0.603	0.374	0.375
R_2	1.538	-0.028	0.370	0.003
R_3	2.874	-0.485	0.194	0.5641 ^{p1}
R_4	1.303	-0.557	0.295	0.444
Pooled R_1 to R_3	2.403	-0.350	0.018	0.676**
<i>L. p. malinella</i>				
R_1	1.750	-0.231	0.198	0.162
R_2	1.233	-0.072	0.099	0.042
R_3	1.204	-0.033	0.059	0.016
R_4	2.511	-0.436	0.047	0.726*
R_5 to R_6	1.807	-0.726	0.187	0.594 ^{p2}
Pooled R_1 to last	2.006	-0.353	0.018	0.391*

1) No. of years: 6 for R_2 , R_3 and R_4 of *P. ringoniella* and R_5 or R_6 of *L. p. malinella*; $n = 7$ for R_1 of *P. ringoniella* and R_1 , R_2 , R_3 and R_4 of *L. p. malinella*.

2) α , constant; and β , slope.

3) Probability; * and ** significant at 5 and 1% levels, respectively. $p1 = 0.07$, and $p2 = 0.08$.

攪乱的な要素が強いと判断される。第3世代の食組織型幼虫後期～蛹期に見られる増加にはチビドロバチの狩猟が関与している。チビドロバチによる狩猟は、第3世代では毎年認められたが、第2、第4世代では全く認められないこともあった。これは、本種の活動期にかなり大きな年次変動があることを示唆する。本種の狩猟数は活動期の年次変化に影響され、その結果、第3世代のキンモンホソガに対する影響は攪乱的になったと推定される。

ii) 増殖過程

Fig. 24に各世代の成虫密度 $N_{j,a}$ に対する増殖率 R_j の関係を示し、両者の回帰係数、勾配係数の

標準偏差及び決定係数をTable 17に示した。ただし、キンモンホソガの第4世代では蛹密度 $N_{4,p}$ を独立変数とした。

各世代を個別にみると、全般に決定係数があまり高くなく、回帰に帰せられる部分は少なかった。しかし、キンモンホソガでは第1～2世代、第3～4世代及び第4～1世代、ギンモンハモグリガでは第4～5世代と最終世代(発生回数によって第5または第6世代)～第1世代では、勾配係数に比較してその標準偏差は小さいので、密度依存的な過程が存在することが示唆される。Fig. 19に示した標準偏差の変化からは、ギンモンハモグ

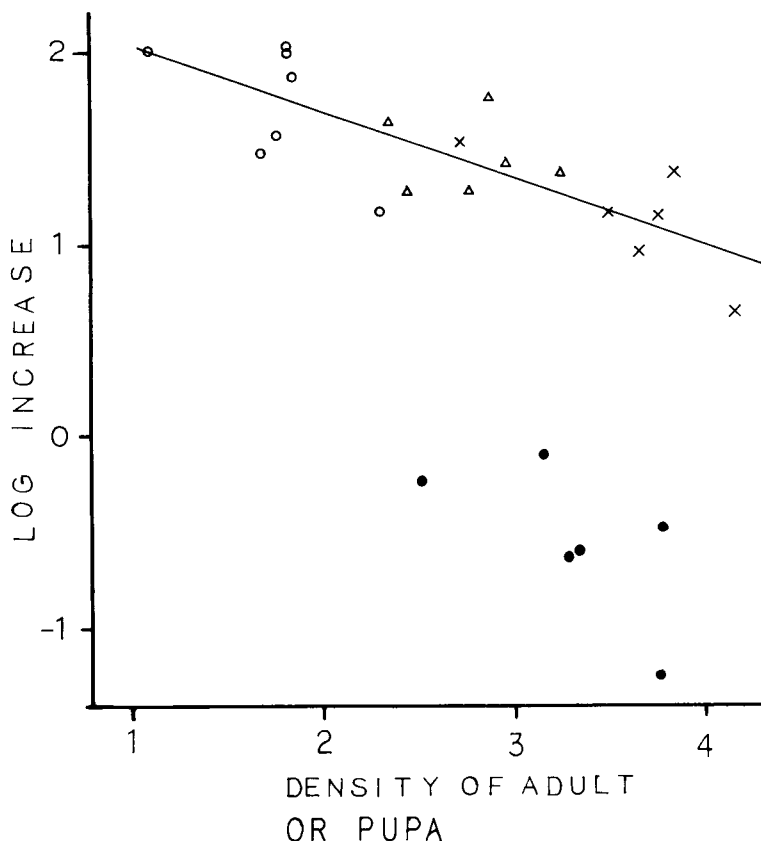


Fig. 24a. The rate of reproduction in relation to adult population for *P. ringoniella*. The rate of reproduction is defined as the ratio of eggs to the number of adults (or pupae in the fourth generation) in the previous generation. Open circles, triangles, crosses and solid circles stand for the first to fourth generations, respectively. The regression line was obtained from the pooled data for the first to third generations (cf., Table 17).

リガの第2～3世代でも密度依存的な過程が存在すると予想される。しかし、 $N_{2,a}$ と R_2 の相関係数は低かった。このように2つの方法によって、異なった示唆が得られたのは、Fig. 24bの△の分布から分かるように、 $N_{2,a}$ と R_2 の関係は1本の回帰直線で代表させ得るほど単純ではないためである。

増殖世代と越冬世代では、 R の水準に明確な差が認められたが、増殖世代同士では差がなかった (Fig. 24)。生存過程では同一死亡要因でもその働き方に世代特異性が認められるものもあるので、世代をプールすることはできない。しかし、増殖

世代の成虫期における死亡や移出入に世代特異性があるとは考えにくいので、プールすることも可能と思われる。増殖世代をプールした場合には、キンモンホソガでは

$$R = 2.403 - 0.350 N_a \quad (23)$$

ギンモンハモグリガでは

$$R = 2.006 - 0.353 N_a \quad (24)$$

が得られた。いずれの場合も、勾配係数に比較して、その標準偏差は1/20程度と小さいので、密度依存的な過程が存在することは確実のように思われる。

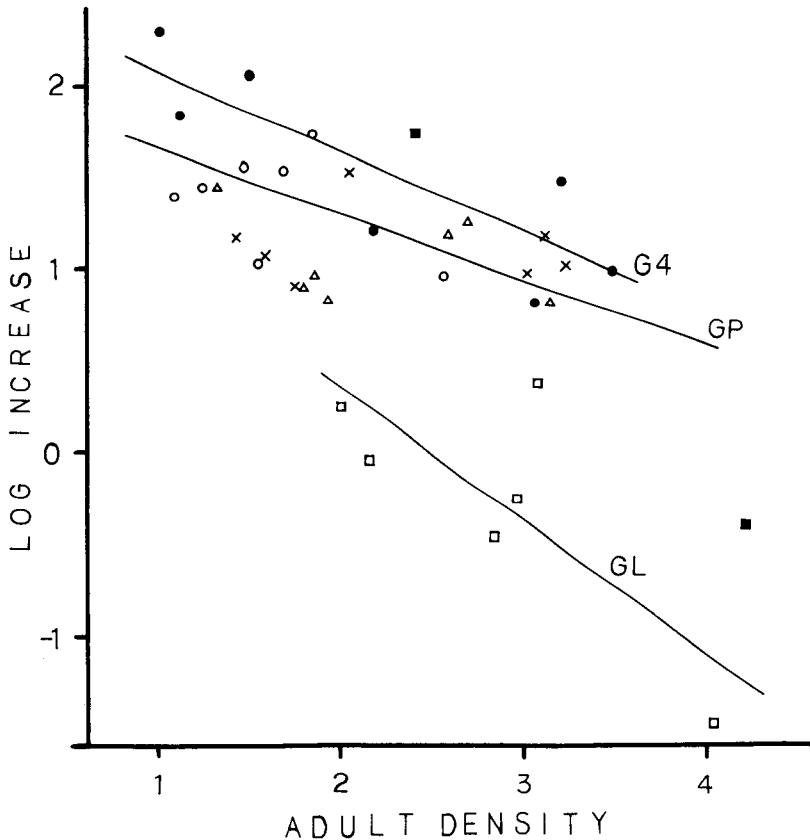


Fig. 24b. The rate of reproduction in relation to adult population for *L. p. malinella*. Open circles = 1st; triangles = 2nd; crosses = 3rd; solid circles = 4th; solid squares = 5th in the case where there were six generations; and open squares = the final generation (5th or 6th according to the number of generations a year). Regression lines: G4 = the 4th generation; Gp = all generation excluding the final; and GL = the final generation (cf., Table 17).

ギンモンハモグリガの夏世代では、成虫の大きさと産卵数に有意な関係がみられなかったが、越冬世代では正の相関が認められた。大型の個体の産卵数が多いことは他の昆虫でも広く認められており(6, 26), ギンモンハモグリガの夏世代で認められなかったのは、実験上の問題に起因し、産卵能力は成虫の大きさに依存すると考えられる。前述したように、成虫の大きさには幼虫期の密度も関連していると見なされる。葉当り産卵数の頻度分布の状況から明らかなように、高密度の場合には、多くの個体が過密の状態におかれている。本種の種内競争は共倒れ型であるが、過密によって葉内の全個体が死亡する以前の安全弁として、成虫の小型化が用意されていると考えられる。実際に、野外ではキンモンホソガの成虫よりも小さい個体も見られる。このように、密度の増加に伴う成虫の小型化を通して、産卵数の低下がもたらさ

れていると推定される。もっとも、Fig. 24において、 $R=2$ あるいは $R>2$ を示すことや $R<1$ を示すことがあり、これらの事例は産卵数の増減のみでは説明しきれない。そこで、成虫の移出入(=調査園からの移出と周辺の園から移入の差が正か負)の存在が示唆される。後半の世代、特に第4~5世代で、産卵可能な新梢がすべて利用し尽くされた状況が稀ではなかったことから、このような場合には、調査園から他の園への移出が生じたと推定される。

キンモンホソガでも移入を想定しないと、密度変動を説明できない事例が低密度の場合に認められた。成虫の移動・分散が個体群の安定化に重要な役割を果たしていることは、多くの昆虫で示唆ないしは証明されている。また、成虫の大きさによって移動分散能力が異なることも知られている(6, 20, 23, 27, 31, 58, 84)。

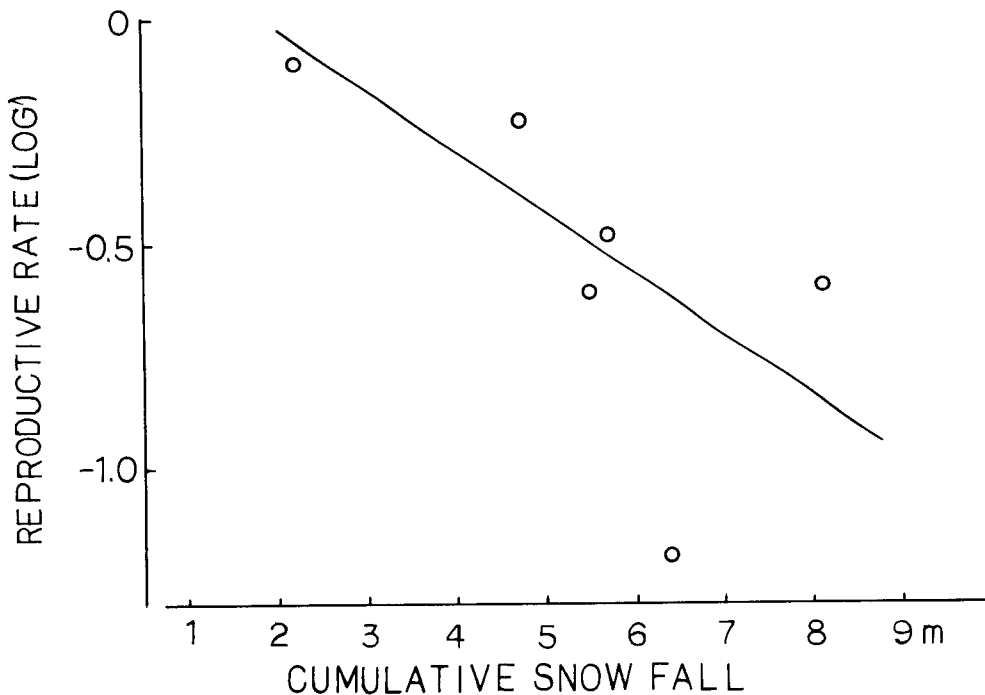


Fig. 25. The rates of reproduction for *P. ringoniella* of the fourth generation in relation to the cumulative daily snow fall during winter. Regression equation; $R_4 = 0.115 - 1.282 \times 10^{-2} x$.

ギンモンハモグリガの越冬世代成虫では小型の成虫の生存率が低いことが示唆されており (Fig. 8), 密度の増加に伴う成虫の小型化を通じた生存率の低下も重要と思われる。

キンモンホソガの越冬蛹の生存率は積雪量が多いと低下する (79, 88, 95)。Fig. 25に第4世代の蛹から第1世代の卵までの増殖率 R_4 を生存率の指標とし, 毎日の積雪量の累積値 x (単位は m) との関係を示した。 R_4 と x の回帰式は

$$R_4 = 0.155 - 1.282 \cdot 10^{-2} \cdot x \quad (25)$$

であり, $r^2 = 0.411$ であった。また, R_4 と $N_{4,6}$ 及び x との重回帰式は

$$R_4 = 1.037 - 0.323 N_{4,6} - 9.587 \cdot 10^{-3} \cdot x \quad (26)$$

であり, これによって R_4 の全変動の60%が説明された。したがって, 第4世代では密度依存的な過程とともに, 攪乱的な要素も重要と思われる。

iii) 全世代を通じた個体群調節

一般に, ある年 i における第 j 世代の個体群密度を $N_{i,j}$, 増減指数を $I_{i,j}$ とし, それぞれの平均を $\bar{N}_{i,j}$, $\bar{I}_{i,j}$ とすると, 第 $j+1$ 世代における平均からの偏差 $N_{i,j+1} - \bar{N}_{i,j+1}$ は

$$N_{i,j+1} - \bar{N}_{i,j+1} = (I_{i,j} - \bar{I}_{i,j}) + (N_{i,j} - \bar{N}_{i,j}) \quad (27)$$

と表わすことができる。ここで,

$$I_{i,j} - \bar{I}_{i,j} = \beta_j (N_{i,j} - \bar{N}_{i,j}) + \epsilon_{i,j} \quad (28)$$

が成立すると,

$$N_{i,j+1} - \bar{N}_{i,j+1} = (1 + \beta_j) (N_{i,j} - \bar{N}_{i,j}) + \epsilon_{i,j} \quad (29)$$

が得られる。ここで, $\epsilon_{i,j}$ $\bar{N}_{i,j}$ とは独立な誤差項で, その平均は0, 分散は σ^2 とする。

年に4世代を経過するキンモンホソガを例にとり, 最初の年次 s の第1世代の密度に初期値として θ を与えると, 1年後の第1世代における平均からの偏差 ($N_{s+1,1} - \bar{N}_{s+1,1}$) は

$$N_{s+1,1} - \bar{N}_{s+1,1} = (1 + \beta_4) [(1 + \beta_3) \{(1 + \beta_2) \{(1 + \beta_1) (\theta - \bar{N}_{s,1}) + \epsilon_{s,1}\} + \epsilon_{s,2}\} + \epsilon_{s,3}\} + \epsilon_{s,4}$$

となる。一般に, t 年後では,

$$N_{s+t,1} - \bar{N}_{s+t,1} = (1 + \beta_1)^t (1 + \beta_2)^t (1 + \beta_3)^t (1 + \beta_4)^t \cdot (\theta - \bar{N}_{s,1}) + E_{t,1} \quad (30)$$

となる。ただし,

$$E_{t,1} = (1 + \beta_4) [(1 + \beta_3) \{(1 + \beta_2) \{(1 + \beta_1) E_{t-1,1} + \epsilon_{t-1,1}\} + \epsilon_{t-1,2}\} + \epsilon_{t-1,3}\} + \epsilon_{t-1,4} \quad (31)$$

とする。

ギンモンハモグリガでは, 常に5世代経過すると仮定すると,

$$N_{s+t,1} - \bar{N}_{s+t,1} = (1 + \beta_1)^t (1 + \beta_2)^t (1 + \beta_3)^t (1 + \beta_4)^t (1 + \beta_5)^t (\theta - \bar{N}_{s,1}) + E_{t,1} \quad (32)$$

となる。ただし,

$$E_{t,1} = (1 + \beta_5) [(1 + \beta_4) \{(1 + \beta_3) \{(1 + \beta_2) \{(1 + \beta_1) E_{t-1,1} + \epsilon_{t-1,1}\} + \epsilon_{t-1,2}\} + \epsilon_{t-1,3}\} + \epsilon_{t-1,4}\} + \epsilon_{t-1,5} \quad (33)$$

とする。

ここで, キンモンホソガでは

$$B = (1 + \beta_1)(1 + \beta_2)(1 + \beta_3)(1 + \beta_4),$$

ギンモンハモグリガでは

$$B = (1 + \beta_1)(1 + \beta_2)(1 + \beta_3)(1 + \beta_4)(1 + \beta_5)$$

とすると, B と $N_{s+t,1}$ との間に次のような関係が成立する。

$B = 1$: θ で安定。

$B = -1$: θ と $2\bar{N}_1 - \theta$ の値を隔年ごとに繰り返す。

$B = 0$: $\bar{N}_{s,1}$ で安定。

$0 < B < 1$: $\bar{N}_{s,1}$ に単調に収束。

$-1 < B < 0$: θ と $2\bar{N}_1 - \theta$ の範囲で変動しながら $\bar{N}_{s,1}$ に収束。

$B > 1$: 単調増加。したがって, 真数では指数曲線的増加。

$B < -1$: 変動を繰り返しながら拡散。

また, $E_{t,1}$ は $\bar{N}_{s,1}$ あるいは θ とは独立であり, B との関係は次の通りである。

$|B| \geq 1$: E の影響が累加的に加算。

$B = 0$: $E_{t,1}$ は前年最終世代の ϵ と一致。

$|B| < 1$: $E_{t-1,1}$ の影響は小さく, ϵ の影響は早い世代のものほど小さい。

以上の結果から, 次のような定性的な結論が導かれる。すなわち,

a) 全ての世代に密度依存的な過程が存在しな

くても、全体として $0 < |B| < 1$ が成立すれば、全体としての自然調節が確立する。

b) 逆に、大部分の世代に密度調節過程が存在しても、いくつかの世代に密度調節過程が欠けることによって、 $|B| > 1$ となれば、全体としての自然調節は崩れる。

c) 自然調節が成立している個体群は、攪乱的な死亡率や増殖率の増減による影響 ϵ もいずれは克服し、その影響が永続的に波及しない。その波及効果の持続性は、 B に依存し、 $|B|$ が小さいほど短い。

d) 逆に、自然調節されていない個体群では、 ϵ の効果が後世代に持続的に波及する。

以上の定性的な結論は、各世代の密度を各発育段階の水準まで分割した場合にも基本的には適用できる。

誤差項 $\epsilon_{i,j}$ は平均 0、分散 σ^2 の正規分布から抽出される任意変数であり、 σ^2 の推定値 $s_{I,N}^2$ は、調

査年次数を n とすれば、

$$s_{I,N}^2 = (1-r^2) \sum (I_{i,j} - \bar{I}_{i,j})^2 / (n-2) \\ = \frac{n-1}{n-2} (1-r^2) s_I^2 \quad (34)$$

で与えられる。

各世代の卵密度の分散 (s_e^2)、卵を基準とした増減指数の分散 (s_I^2)、卵密度に対する増減指数の勾配係数 β とその標準偏差、決定係数及び $s_{I,N}^2$ を Table 18 に示した。キンモンホソガの第 2 世代及びギンモンハモグリガの第 2 と第 3 世代では $\beta > 0$ であり、それ以外の世代では $\beta < 0$ であった。しかし、キンモンホソガの第 4 世代を除けば、 $|B|$ はその標準偏差とほぼ同じ大きさであり、 $\beta = 0$ の帰無仮説は棄却されなかった。一方、 B の値はキンモンホソガでは $B = -0.006$ 、ギンモンハモグリガでは 5 世代経過を仮定すると $B = 0.366$ であり、各世代の β 間に相関がないと仮定した B の標準偏差の期待値は、それぞれ 0.326 と 0.469

Table 18. The variance of egg density (s_e^2) and that of trend index (s_I^2), the slope (β) of the regression of trend index against egg density together with its standard deviation (S.D.), the coefficient of determination (r^2), and the variance of the residual from the regression ($s_{I,N}^2$).

Generation	s_e^2	s_I^2	Slope (β) ¹⁾	S.D. of β	r^2	$s_{I,N}^2$
<i>P. ringoniella</i>						
1	.110	.271	-.400	.395	.238	.242
2	.095	.130	.127	.238	.091	.057
3	.151	.177	-.197	.215	.175	.171
4	.114	.518	-1.011	.600	.513	.303
<i>L. p. malinella</i>						
1	.258	.414	-.321	.269	.155	.410
2	.232	.287	.344	.245	.265	.247
3	.392	.362	.140	.163	.059	.362
4	.634	.499	-.363	.177	.335	.388
5 or 6	.315	.526	-.448	.328	.228	.507

1) If the product (B) of $(1+\beta)$'s from the first to last generation is larger than -1 but less than $+1$, the population secures stability in the long term. The values of B were -0.006 and 0.366 for *P. ringoniella* and *L. p. malinella*, respectively.

であった。 $0 < |B| < 1$ となる確率は、キンモンホソガではほぼ100%, ギンモンハモグリガではほぼ92%であり、両種とも全世代を通じた場合には密度調節されていると見なされる。

Table 19には(31)と(33)式によって、 $t=1\sim 60$ までの $E_{t,1}$ を、キンモンホソガでは2回、ギンモンハモグリガでは3回シミュレートし、20個ごとの平均と分散及び $E_{t-1,1}$ と $E_{t,1}$ の相関係数を示した。なお、 $\epsilon_{i,j}$ は磯田・大野(17)により、

$$\epsilon_{i,j} = R(\pm 1) s_{I \cdot N} \sqrt{2 \cdot \ln(1/U_1)} \sin(\pi / 2) U_2 \quad (35)$$

によって求めた。ここで、 $R(\pm 1)$ はランダム抽出による+1または-1を示し、 U_1 と U_2 は0から1までの2個の独立な実数一様乱数である。キンモンホソガの第2世代及びギンモンハモグリガの第3世代では $r^2 < 1/(n-1)$ であった。この場合には、 $s_{I \cdot N}^2 > s_I^2$ となるので、回帰式を適用する意味がない。そこで、 $\beta=0$ と見なし、 $s_{I \cdot N}^2 = s_I^2$ とした。

キンモンホソガでは、2回の平均がともに0に近く、全体の分散は0.280であった。また、20個のEの平均の動きあるいは相連続する2個のEの相関係数からみて、Eの変化には一定の方向性は認められなかった。ギンモンハモグリガの場合は、3回の平均がそれぞれ-0.982, 1.239及び0.903で、分散はそれぞれ1.387, 1.009及び1,489であった。Eの変動はキンモンホソガよりも大きかったが、拡散することはなかった。(30)と(32)式から、シミュレーションの分散 $V(E)$ は、初期値 θ を $\theta = \bar{N}_{i,j}$ とおいた場合の $N_{i,j}$ の分散 $V(N_{i,j})$ に相当する。したがって、これは卵密度の分散 s_e^2 に一致すると期待される。しかし、キンモンホソガ及びギンモンハモグリがいずれの種でも s_e^2 が $V(E)$ よりも小さく、実際の個体群の方が明らかに安定していた。モデルと実際の個体群の安定性の違いの原因として、以下の諸点がモデルに組み込まれていないことによると考えられる。

a) 生存率Sや増殖率Rは平均あるいは回帰式

を中心に近似的に正規分布しているとはいえ、実際の個体群では死亡率や産卵数には一定の限界が存在する。

b) 相連続する世代間のSには統計的に有意な相関は認められなかったが、Sに関与する寄生蜂の影響が相連続する世代間で完全に独立しているとは考えられない。

c) トビコバチが寄生したキンモンホソガの幼虫や、*Pholetesor* sp. が寄生したギンモンハモグリガの幼虫に対して、別の寄生蜂や狩りバチが作用した場合でも、生命表ではトビコバチや*Pholetesor* sp. による死亡と評価した。しかし、実際の個体群ではこれらの寄生蜂が十分に機能しない場合でも、ヒメコバチ類や狩りバチが補償的に機能している。

d) キンモンホソガではSとRが相補的に変化する傾向がみられる。

4 寄生蜂の密度変動

これまでは寄生蜂の働き方を寄主との相対的な比率としてとらえてきたが、以下では個体群密度に主体をおき、その変動の特徴を検討する。

(1) 寄主・寄生蜂密度の相互関係

寄生蜂の寄生数は寄主と寄生蜂の密度に依存すると考えられる。この節では、両者の相互関連性の検討と共に、VARLEY & GRADWELL (82)のk値に対する寄主・寄生蜂密度の影響を検討する。以下でも、寄主と寄生蜂の密度は対数値を用いる。

キンモンホソガに寄生するキンモンホソガトビコバチ*H. testaceipes*とギンモンハモグリガに寄生する*Pholetesor* sp. は内部寄生性であり、寄主体内にいる間は寄主と同一の生存過程をたどると見なされる。そこで、第j世代に寄生された寄主密度(H_{p_j})を寄生蜂の卵密度と見なし、寄生蜂を生じた寄主密度を寄生蜂成虫密度(P_j)とした。Fig. 6の上段に示した生存曲線で説明すると、各世代の初めの値が卵密度、終わりの値が成虫密度である。ところで、ギンモンハモグリガの*Pholetesor* sp. は単寄生であるが、キンモンホソガのトビコ

Table 19. Simulated results of error terms ($E_{i,1}$) in Eqs. (31) and (33) for *P. ringoniella* and *L. p. malinella*, respectively, where $E_{i,1}$ stands for a deviation from overall mean densities for egg stage at the first generation in the i th year. This shows that the simulated populations secure stability.

i	<i>P. ringoniella</i>			<i>L. p. malinella</i>		
	# 1 ²⁾	# 2	# 3	# 1	# 2	# 3
	Mean ³⁾	Mean	Variance	Mean	Mean	Mean
1-20	-.201	-.224	.326	-.466	.018	.513
21-40	.104	.019	.245	.505	-.205	.416
41-60	.116	.134	.128	-1.021	-1.052	-.539
Correlation ⁴⁾	.016	.007	.006	-.006	-.006	.006
				Variance	Variance	Variance
				.755	1.247	.648
				2.009	1.046	1.565
				1.397	.735	2.524

1) The error terms were obtained by incorporating β values and the generated normal random number (ϵ) with a mean of 0 and a standard deviation $s_{1,N}$ (cf. Table 18) into Eqs. (31) and (33).

2) Simulation no.

3) Each of the values shown as mean and variance were calculated from twenty $E_{i,1}$ values.

4) Correlation coefficient between sets of $E_{i,1}$ and $E_{i+1,1}$, where $i = 1$ to 59.

バチは多胚性で、1個体の寄主から平均11から12個体の成虫が生じる。したがって、実際には、トビコバチの成虫密度は P_j よりも1.04~1.08多い値となる。しかし、以下の解析結果には影響しないので、単に P_j を用いた。

ヒメコバチ類では生存過程の調査がないので、 $Hp_j = P_j$ とした。生命表の解析では、ヒメコバチ類の寄生をキンモンホソガに対する寄生とトビコバチに対する寄生に分割したが、ここでは全寄生数を用いた (Fig. 6 の下段に示した値)。また、それぞれの寄生蜂が寄生対象とする発育段階を寄主密度(H_j)とした。なお、キンモンホソガのヒメコバチ類は吸液型幼虫にも寄生するが、食組織型幼虫に対する寄生が主体である。そこで、両発育段階に寄生した合計値から Hp_j を求め、 H_j としては食組織型幼虫の密度を用いた。同様に、ギンモンハモグリガのヒメコバチ類では、第2齢と第3齢幼虫に寄生した合計値から Hp_j を求め、寄生の主体となる第3齢幼虫の密度を H_j とした。

ある世代 j における寄生された密度 Hp_j と前世代の寄主から生じた寄生蜂密度 P_{j-1} の関係及び Hp_j と寄生の対象となる寄主密度 H_j の関係をFig. 26にプロットし、それぞれの相関係数を P_{j-1} と H_j のグラフ上に書き込んだ。

また、寄生蜂が寄主に遭遇する確率は、a) 両者の個体数の積に比例するという立場から、この対

数値である $H_j + P_{j-1}$ と Hp_j との関係、及びb)寄生蜂1個体当りの寄主密度に比例するという立場から $H_j - P_{j-1}$ と Hp_j との関係を同じ図にプロットし、それぞれの相関係数を示した。

さらに、 k_j と P_{j-1} 及び k_j と H_j との関係を検討するために、 k_j を同じ図にプロットし、相関係数を併記した。

キンモンホソガのトビコバチを除く他の寄生蜂の場合には、寄主の同一発育段階に他の死亡要因と共に作用し、しかも、その作用する順序を区別できない。したがって、厳密には k の値を求めることはできない。しかし、ここでは便宜的に、これらの寄生蜂は他の死亡要因に先立って1番目に作用すると仮定した。また、ヒメコバチ類は2つの発育段階に寄生するが、いずれの場合も、連続する発育段階のうちでも後の発育段階に対する寄生が圧倒的に多い。そこで、 k を次のようにして求め、前の発育段階に寄生したものでも後の発育段階に寄生したものとして取り扱った。

$$k = -\log \frac{(n+n_a) - (n_a+n_b)}{n+n_a} = -\log \frac{n-n_b}{n+n_a} \quad (36)$$

ここで、 n は後の発育段階に達した寄主個体数、 n_a と n_b はそれぞれ前後の発育段階における寄生数(いずれも実数)を示す。

Fig. 26 Correlation analyses of various aspects of parasitism for each species of leaf miner. Graphs of the number of hosts parasitized (Hp_j) in relation to the number of parasitoids (P_{j-1}), to the number of host (H_j), to the interaction between the host and parasitoid ($H_j + P_{j-1}$), and to the ratio of the host to the parasitoid ($H_j - P_{j-1}$); together with the relationship between VARLEY & GRADWELL'S k and H_j , and that between k and P_{j-1} where subscript j stands for generations. The correlation coefficient (r) between each pair of factors is shown on the appropriate curve. For k and H_j , and k and P_{j-1} , the values of r are shown on the k curve at left and right respectively. Hp , P , H and k are all logarithmic values.

- a. *P. ringoniella* and *H. testaceipes*; b. *P. ringoniella* and chalcids;
c. *L. p. malinella* and *Pholetesor* sp.; and d. *L. p. malinella* and chalcids.

以下における世代の呼称は寄主を基準とし、 H_j と H_{p_j} や H_j と P_{j-1} との関連を論議する場合にも第 j 世代とする。

寄主と寄生蜂の組合せ、あるいは世代によって違いはみられるが、概括的には、 H_{p_j} は H_j と平行的に変化した。そのため、 $k_j (=H_j - H_{p_j})$ と H_j 及び

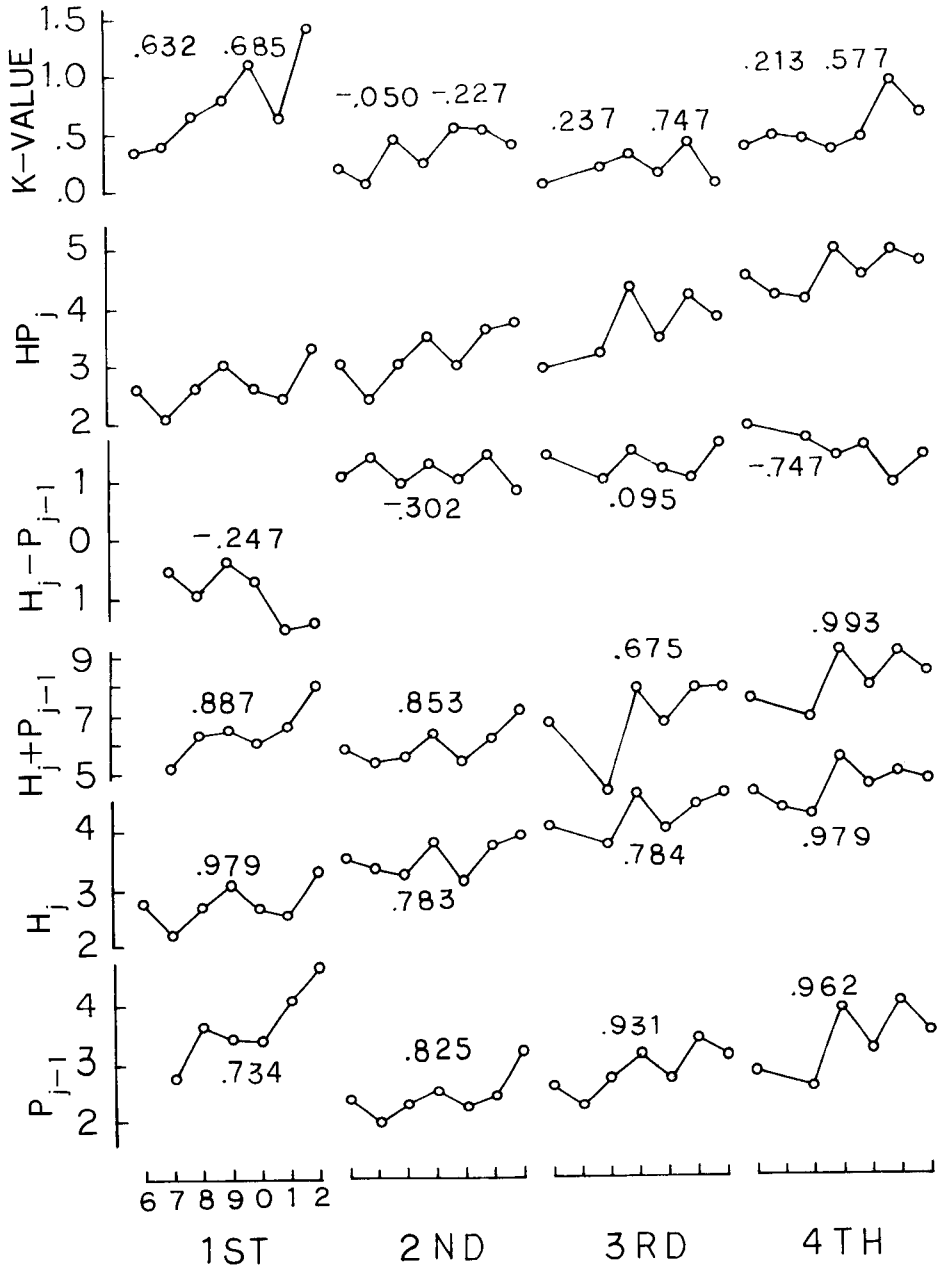


Fig. 26a *P. ringoniella* and *H. testaceipes*. For explanation, see p. 64

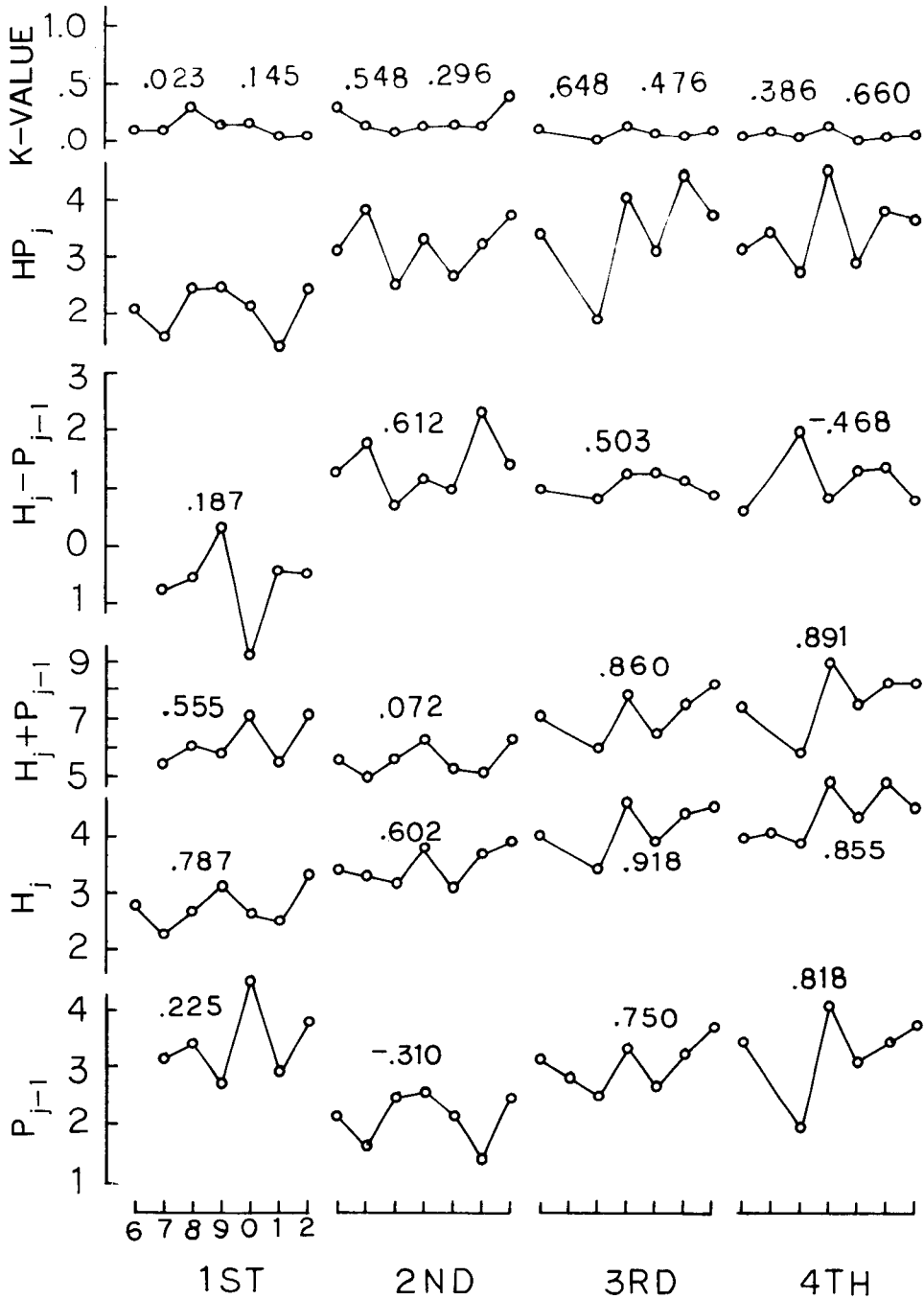


Fig. 26 b *P. ringoniella* and chalcids. For explanation, see p. 64

k_j と P_{j-1} の相関は一般に低く、高い場合でも k_j の変動は小さかった。

世代の経過に伴う寄主・寄生蜂密度の増加に伴って、 H_{p_j} と P_{j-1} の相関係数も増加する傾向がみられ、寄生蜂の最高密度の世代で最も高かった。これは、寄主と寄生蜂の緊密性が越冬期における

個体群密度の減少によって崩壊し、密度増加にもなって回復することを反映している。

H_{p_j} と H_j+P_{j-1} の相関が高い場合、 H_{p_j} と H_j 及び H_{p_j} と P_{j-1} の相関も高かった。 H_{p_j} と H_j+P_{j-1} の間に直線関係が成立するためには、寄生蜂の産卵数が無限大であるという、生物学的には無理な

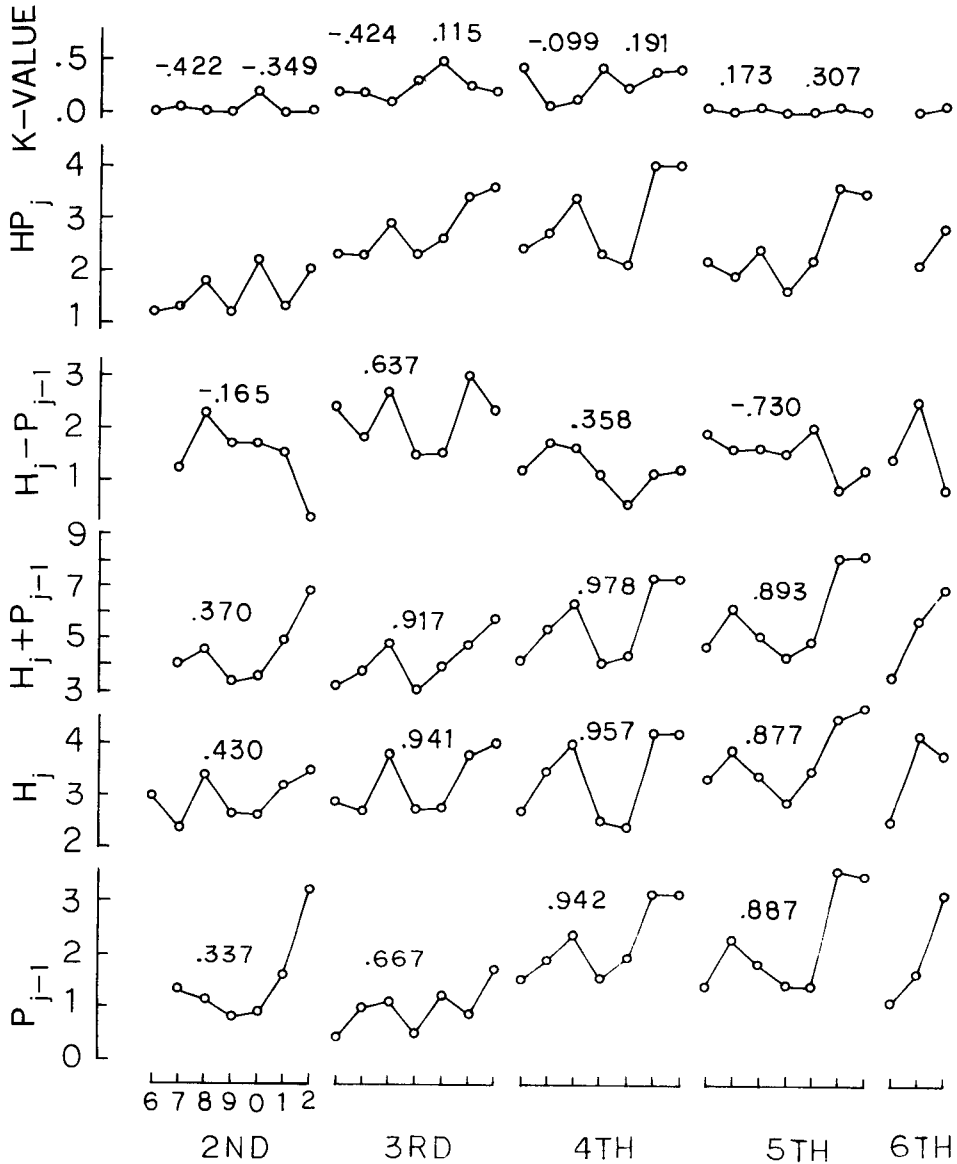


Fig. 26c *L.p. malinella* and *Pholetesor* sp. For explanation, see p. 64.

条件が満たさなければならない。したがって、両者の直線関係はある密度範囲に限定される。

H_{p_j} と $H_j - P_{j-1}$ の相関は一般に低かった。これは、 H_j と P_{j-1} が平行的に変化する傾向が強いため、両者の差が同一世代内ではほぼ一定となるためである。

寄主・寄生蜂相互の個体群変動を解析する上で、 H_{p_j} (あるいは k_j) の変動を説明することが重要で

ある。しかし、上の検討からは、目的に即した結果は得られなかった。解析できない大きな理由として、 P_{j-1} と H_j が平行的に変化する傾向があるため、 H_{p_j} や k_j との関係解析する上で、両者が交絡することがあげられる。最近、キンモンホソガでも合成フェロモンの利用が可能になった。 P_{j-1} に対しては操作を加えずに、合成フェロモンによる交信攪乱などによって H_j を操作(削減)する

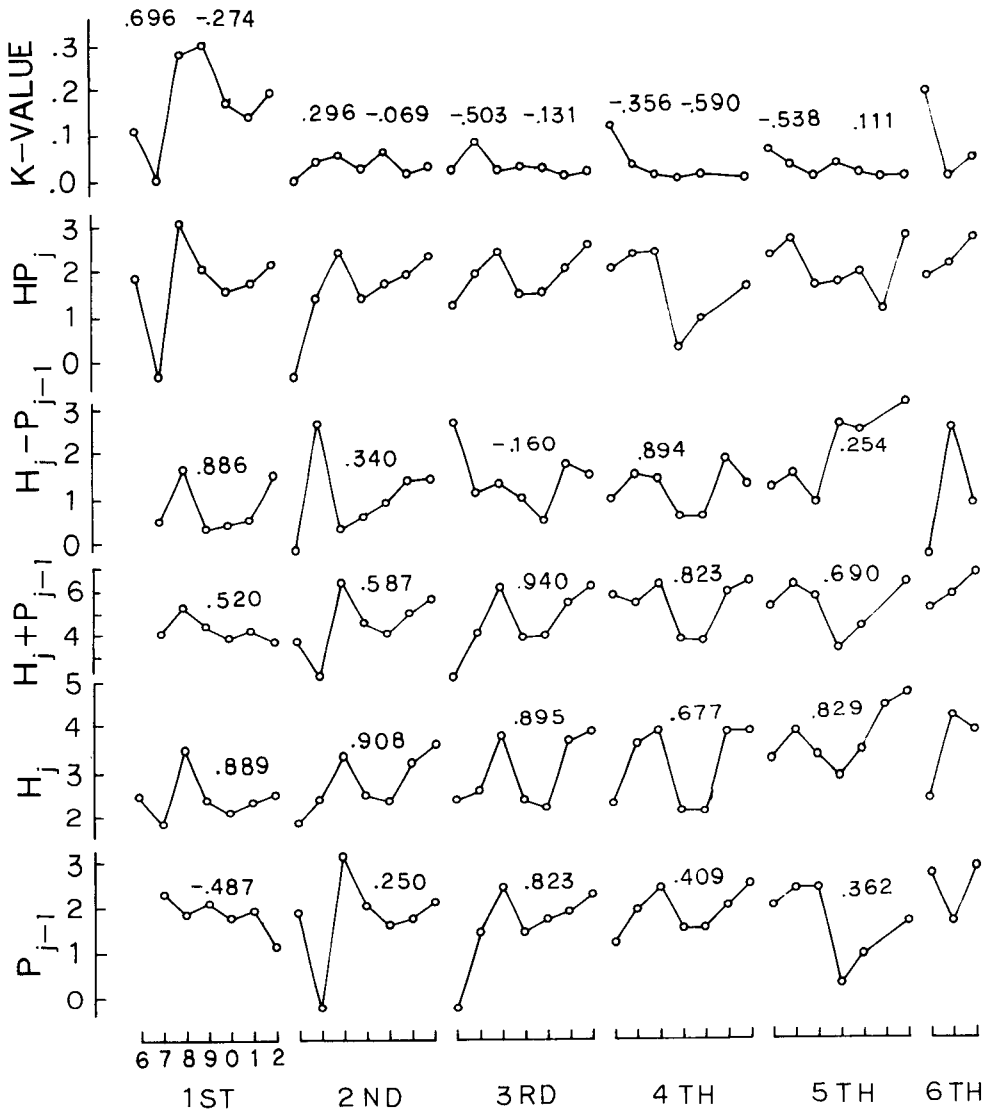


Fig. 26d *L. p. malinella* and chalcids. For explanation, see p. 64

ことによって、交絡の問題を少なくし、寄主・寄生蜂関係の解析を進めることが可能と思われる。

(2) 寄主の増減指数に対する寄生蜂の増減指数の変化

世代間増減指数は個体群密度の変化の方向とその大きさを示す。ここでは、寄生蜂の増減指数が寄主のそれと同調的に変化しているか、また、両者の関係に世代特異性があるかについて検討する。

寄主の増減指数 Ih_j は寄生蜂によって攻撃される発育段階を基準とし、

$$Ih_j = H_{j+1} - H_j \quad (37)$$

寄生蜂の増減指数 Ip_j は

$$Ip_j = Hp_{j+1} - Hp_j \quad (38)$$

によって求めた。

各世代の増減指数の平均と標準偏差を Table 20 に示した。

キンモンホソガのトビコバチの増減指数は第1世代と第2世代で寄主よりも低かったが、第3世代と第4世代では寄主よりも高かった。川嶋(未発表)はトビコバチが羽化するまでに必要な有効温量と野外で得た各世代のキンモンホソガの羽化消長及び野外の気温変化を基にして、トビコバチとキンモンホソガの同調性を検討した。それによれば、トビコバチの羽化期(≒産卵期)とキンモンホソガの卵期の同調性は、第2世代と第3世代が悪く、第4世代では良くなった。これをここで問題にしている世代間増減指数に対応すれば、それぞれ第1世代、第2世代及び第3世代に相当し、両者の結果は矛盾しない。一方、山田ら(88, 95)は越冬期の生存率はキンモンホソガよりもトビコバチの方が高いことを明らかにしている。第4世代の増減指数がトビコバチの方が高いのはこのためと思われる。

増殖世代に当たる第1世代から第3世代までの増減指数の合計値(年間の総増加率)を比較すると、キンモンホソガが1.947(88.5倍)に対し、トビコバチは1.783(60.7倍)であり、トビコバチは

キンモンホソガの約70%であった。第4世代の増減指数は、キンモンホソガが-1.912(1/81.7)に対し、トビコバチが-1.812(1/64.9)であった。年間の総増加率と越冬期の減少がほぼ均衡していると見なされる。各世代の増減指数の年次変動を比較すると、第1世代と第4世代では両者はほぼ同じであったが、第2世代と第3世代ではトビコバチの方が大きかった。

ヒメコバチ類の増減指数は第1世代と第2世代では寄主よりも低く、それぞれ約1/2と1/4であった。第3世代と第4世代では逆に高く、それぞれ1.4倍と4.8倍あった。年間の総増加率は、キンモンホソガが2.070(117.5倍)に対し、ヒメコバチ類は1.264(18.4倍)であり寄主の16%であった。第4世代の増減指数はキンモンホソガが-2.068(1/117.0)に対し、ヒメコバチ類は-1.384(1/24.2)であった。増減指数の年次変動は第3世代を除くと寄主よりも大きかった。

ギンモンハモグリガの *Pholetesor* sp. は第1世代に対する寄生が稀なので、寄主の第5あるいは第6世代から第2世代に対応する密度変化をもって、最終世代の増減指数とした。本種の増減指数は第2世代で最も高く、その後順次減少した。本種のピーク世代である第4世代までの増加率は38.3倍であり、寄主の8.3倍に比較して明らかに高かった。しかし、ギンモンハモグリガのピーク世代である第5世代までの合計値は寄主が1.276(18.9倍)に対し、本種は1.068(11.7倍)であった。越冬世代の増減指数はギンモンハモグリガが-0.749(1/5.6)に対し、本種は-0.628(1/4.3)であり、いずれも増殖世代の全増加率よりも越冬世代の減少率が少なかった。しかし、標準偏差の値が大きいので、増加と減少の均衡が破れているという帰無仮説は否定された。

ギンモンハモグリガの35世代中2世代でヒメコバチ類の寄生が認められなかった。寄生が認められない世代とその前の世代の増減指数は求められない。増減指数は第1世代と第4世代は寄主より

も低かったが、他の世代では高かった。年間の増加率は、寄主が1.227 (16.9倍)にたいし、0.562 (3.6倍)であり、寄主の22%であった。越冬世代の増減指数は、寄主が-1.197 (1/15.7)に対して、ヒメコバチ類が-0.224 (1/1.7)であった。

ヒメコバチ類が攻撃対象とする発育段階に基づいたキンモンホソガ第3世代の増減指数の平均は標準偏差よりも小さかった。これは、食組織型幼虫の密度が、年次によって、第3世代よりも第4

世代の方が低いことがあることを意味する。このような例はキンモンホソガのトビコバチでは第2世代、ヒメコバチ類では第2世代と第3世代で認められた。ギンモンハモグリガでは *Pholetesor* sp. が攻撃対象とする第1齢幼虫とヒメコバチ類が攻撃する第3齢幼虫のいずれの場合にも、第2、第3及び第4世代の平均が標準偏差よりも小さかった。これに対し、*Pholetesor* sp. では、平均が標準偏差よりも小さかったのは第3世代だけで

Table 20. Comparison of population trend indices between the hosts and their parasitoids. The trend indices used for the hosts were based on the densities of the stages which the particular parasitoid attacks for oviposition.

Generation	Trend indices of hosts		Trend indices of parasitoids	
	Mean	S. D.	Mean	S. D.
a) <i>P. ringoniella</i> vs. <i>H. tastaceipes</i>				
1st to 2nd	.742	.271	.511	.277
2nd to 3rd	.671	.141	.346	.348
3rd to 4th	.534	.185	.926	.286
4th to 1st	-1.912	.518	-1.812	.500
b) <i>P. ringoniella</i> vs. chalcids				
1st to 2nd	1.157	.333	.830	.628
2nd to 3rd	.830	.262	.193	.461
3rd to 4th	.083	.412	.241	.397
4th to 1st	-2.068	.735	-1.384	.797
c) <i>L. p. malinella</i> vs. <i>Pholetesor</i> sp.				
1st to 2nd	.506	.353	-	-
2nd to 3rd	.264	.271	1.375	.613
3rd to 4th	.151	.381	.208	.373
4th to 1st	.355	.494	-.515	.379
5-or 6th to 2nd ¹⁾	-.749	.456	-.628	.760
d) <i>L. p. malinella</i> vs. chalcids				
1st to 2nd	.476	.369	.120	.786
2nd to 3rd	.033	.356	.040	.317
3rd to 4th	.092	.424	.150	.821
4th to 1st	.626	.636	.252	.993
5-or 6th to 1st	-1.197	.545	-.224	1.212

1) Since *Pholetesor* sp. rarely occurred in the first generation of the host, the trend index for the host was based on the last to second generations for this parasitoid.

あった。*Pholetesor* sp.の世代間の増減パターンが、寄主であるギンモンハモグリガよりもはっきりしていると思わせる。ヒメコバチ類では全世代で平均が標準偏差よりも小さかった。

ところで、寄生蜂の増減指数 I_{p_j} と寄主の増減指数 I_h (いずれも対数値) の間に

$$I_{p_j} - \bar{I}_{p_j} = r_j (I_{h_j} - \bar{I}_{h_j}) + \epsilon_j \quad (48)$$

が成立すれば、第 $j+1$ 世代寄生蜂密度 P_{j+1} は

$$P_{j+1} = r_j (H_{j+1} - H_j) + P_j - r_j (\bar{H}_{j+1} - \bar{H}_j) + (\bar{P}_{j+1} - \bar{P}_j) + \epsilon_j \quad (49)$$

と表せる。 P_{j+1} と r_j の間には、次のような関係が成立する。

- a) $r_j = 0$ のとき、寄生蜂密度は寄主の密度変化に全く関係ない。
- b) $r_j = 1$ のとき、寄主の密度変化に完全に依存し、その増減比の分だけ変化する。
- c) $0 < r_j < 1$ のとき、寄主の密度変化に対応して変化するが、変化の程度が低い。
- d) $r_j > 1$ のとき、寄主の密度変化に過剰反応。
- e) $r_j < 0$ のとき、寄主の密度変化に逆反応。

Fig. 27 に寄主の増減指数に対する寄生蜂の増減指数の関係を示した。図の実線は勾配が1で原点を通る直線である。便宜的に、これを同率線と呼ぶ。

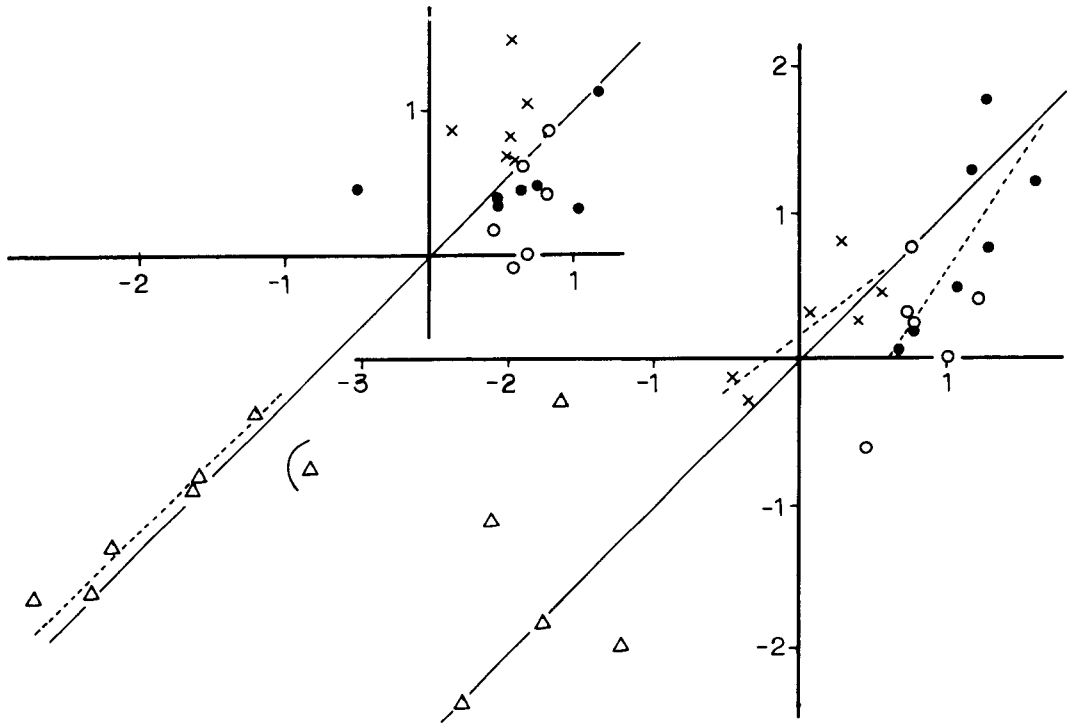


Fig. 27a. Population trend indices of parasitoids of *P. ringoniella* in relation to their host. Left, *H. testaceipes* vs. *P. ringoniella*; right, chalcids vs. *P. ringoniella*. Population trend indices for the host were calculated based on the stages upon which the respective parasitoids operate, i.e., the tissue (1) stage for chalcids and egg for *H. testaceipes*. Different symbols are used for each generations: Solid circle = 1st to 2nd; open circle = 2nd to 3rd; cross = 3rd to 4th; and triangle = 4th to 1st generations. A solid line indicates that the indices are equivalent between parasitoid and host. Dotted lines show the regression for particular generations.

キンモンホソガの増減指数に対するトビコバチの増減指数は、第4世代では勾配が1に近似し、相関も高く ($p < 0.05$)、しかも全ての点が同率線よりも高い値を示した。これは、越冬期の死亡要因がキンモンホソガの死亡要因とほとんど同じであるが、生存率は本種の方がやや高いため(88, 95)と思われる。他の世代では相関が有意ではなく、両者の関係は独立性が強いと見なされる。

ヒメコバチ類では、第1世代と第2世代で高い相関が認められ ($p < 0.05$ 及び $p = 0.06$)、前者では $r_1 > 1$ 、後者では $0 < r_2 < 1$ であった。しかし、前者の場合には、7点のうち5点が $r_1 = 1$ の直線上に分布したのに対し、他の2点はその傾向

からはずれることによって、 $r_1 > 1$ となったものと考えられるので、両者の関係が $0 < r_1 < 1$ なのか $r_1 = 1$ なのかの判断はできなかった。

ギンモンハモグリガの *Pholetesor* sp. は第3世代と第4世代で高い相関が認められ (いずれも $p < 0.05$)、 $0 < r < 1$ であった。ヒメコバチ類ではいずれの世代でも相関が低く、寄主密度の変化と独立に変化していると思なされる。

以上の検討から明らかのように、寄主と寄生蜂の相対的な密度変化には世代特異性が認められ、両者の密度が全ての世代で同調的に変化しているわけではない。この世代特異性は寄生蜂を援用した総合防除を考える上でも重要と思われる。

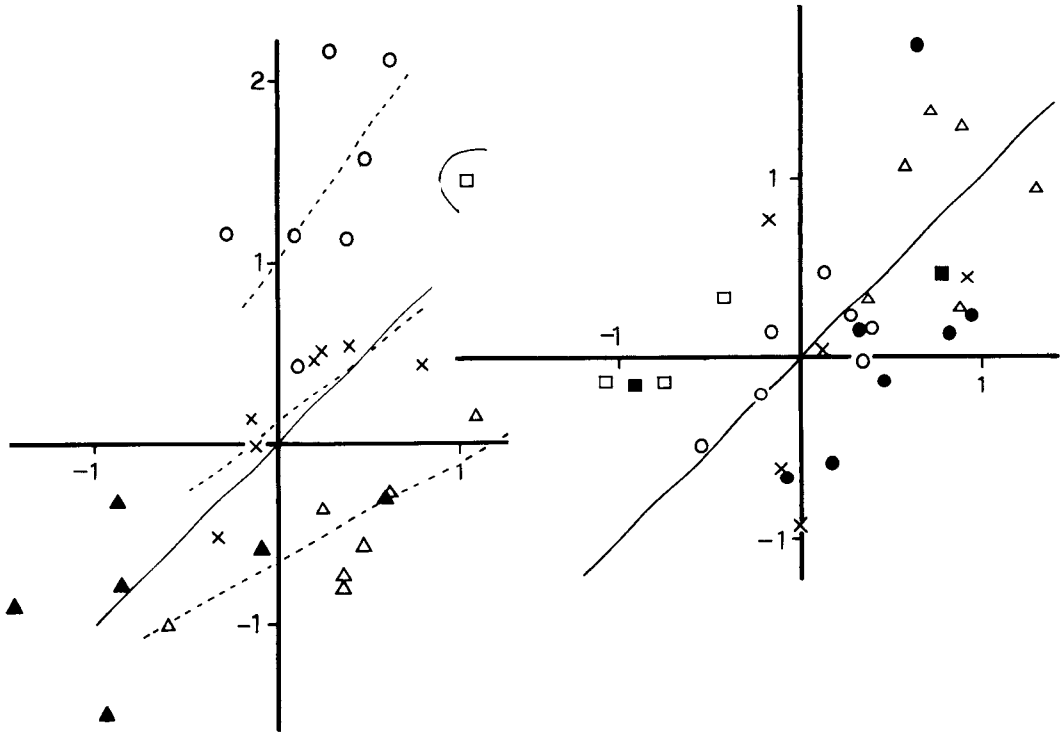


Fig. 27b. Population trend indices of the parasitoids of *L.p. malinella* in relation to their host. Left, *Pholetesor* sp. vs. *L.p. malinella*; right, chalcids vs. *L.p. malinella*. The symbols represent different generations; solid circle = 1st to 2nd; open circle = 2nd to 3rd; cross = 3rd to 4th; open triangle = 4th to 5th; open square = 5th to 6th; solid square = final (5th or 6th) to 1st; and solid triangle = final (5th or 6th) to 2nd generations. (Since *Pholetesor* sp. rarely occurred in the first generation, trend indices from the final to second generations were analysed.)

IV 総 合 論 議

1. 個体群の諸特性とそれらの相互関係

キンモンホソガとギンモンハモグリガの個体群動態に関連して重要と思われる諸特性を比較し、Table 21に要約した。ここに示した諸特性は相対的なものであるが、いずれも両種の生活様式に由来し、相互に関連し合いながら、個体群の変動と安定性に直接あるいは間接的に結び付いていると考えられる。以下では、諸特性間の相互関連性を両種を比較しながら論議する。

キンモンホソガは夏期以降に徒長枝や二次的に新梢が発出した場合には、これらの葉に多く産卵する(22, 95)。しかし、本種の産卵選択は相対的であり、古い葉にも産卵可能である。これに対

して、ギンモンハモグリガの産卵選択は絶対的である。越冬世代成虫が産卵する早春では、葉が若くて柔らかいので全ての葉を利用することが可能である。しかし、第2世代以降では生育中の新梢先端にある若い葉だけを利用する。ギンモンハモグリガ及び同属のモモハモグリガは産卵管を葉肉内に刺し込んで卵を組織内に産み込む。硬いものに突き刺すという観点から比較した場合、両者の産卵管には特別な違いがあるとは思えない。しかし、モモハモグリガが古い葉にも産卵する。モモとリンゴの葉の硬さには違いがあるだろうが、リンゴの若い葉とモモの古い葉を比較すれば、後者の方が硬いと思えるのが妥当であろう。したがって、

Table 21. Comparing *P. ringoniella* and *L. p. malinella* with regard to the traits important in their population dynamics.

Traits	<i>P. ringoniella</i>	<i>L. p. malinella</i>
Host range	narrow	wide
Leaves for oviposition	not limited	limited
Egg distribution on leaves & shoots	random-weakly clumped	highly clumped
Intraspecific competition of larvae in mine	contest type	scramble type
Variation of body size in adult	slight	great
Seasonal polymorphism	obscure	clear
Fecundity (eggs/female)	20 - 50	30 - 50
No. generations/year	fixed (4)	variable (5-6)
Hibernating stage	diapausing pupa	diapausing female
Migration for hibernation	no	yes
Seasonal population growth pattern	stable	variable
Rate of population growth realized/potential	high	low
Stability of population size	high	low
Main factor of survival rate	biotic	abiotic
Processes responsible to population trend index	survival (S) & reproductive (R) processes	reproductive (R) processes
Relationship between S and R	mutually compensatory	independent
Natural regulation processes	S and R	R
Parasitoid complex	rich	poor

キンモンホソガとギンモンハモグリガの産卵部位の違いを、キンモンホソガは卵を葉の裏面に産み付けるだけなので広い範囲に産卵可能であり、ギンモンハモグリガは産卵管を葉肉に刺し込んで産卵するために産卵部位が限定されるという、成虫の形態を偏重した見方は成立しないように思われる。むしろ、成虫の産卵選択というより積極的な面によって両種の産卵部位の違いを評価すべきだと思われる。キンモンホソガでは普通の葉と二次伸長葉における生存率には明確な違いは認められないが(95)、ギンモンハモグリガでは、産卵時には葉が柔らかい場合でもその後葉が硬化すると死亡率が高まる。また、卵から成虫までの全発育期間に占める幼虫期間(=摂食期間)の割合が、キンモンホソガやモモハモグリガのそれに比較して少ない。これは葉が硬化すると生存率が低下するという矛盾を克服する上で有効に機能していると考えられる。

ギンモンハモグリガの寄主範囲はキンモンホソガよりも広いと見なされる。これは本種が産卵に利用する若くて柔らかい葉の量が季節的に大きく変化することへの適応と考えられる。夏期以降における若い葉の発出は気象条件の影響を受けやすい。したがって、寄主範囲が狭いと、産卵に適した葉が不足し、これによって個体群が壊滅する危険を伴うからである。

Table 1に示した寄主植物では、第2世代以降の発生を確認することができなかった。これらの樹種でも産卵に適した葉が春期には多い。しかし、これらの樹種の津軽地域における経済的な価値はあまり高くはなく、集約栽培が広範囲には行われていない。そのため、第2世代以降産卵に適した徒長枝や二次新梢が極めて少なく、しかも産卵に利用する葉はパッチ状に分布している。リンゴが栽培される以前におけるギンモンハモグリガは、このようなパッチ状に分布する資源条件に類似した条件下で生活していたと想定され、成虫の移動・分散は生活史を継続する上で必須の要件であったと

考えられる。一方、キンモンホソガは、寄主範囲は狭いが、古い葉も利用することができるため、同じ葉を異なる世代で利用できる。したがって、本種は、リンゴが栽培される以前でも、同一の寄主上で世代を継続することも容易であったと考えられる。この点から、生活史に占める成虫の移動・分散の重要性は、キンモンホソガよりもギンモンハモグリガの方が大きいと考えられる。

葉に対する成虫の産卵は、キンモンホソガではランダムないしは弱い集中性を示したのに対し、ギンモンハモグリガでは極めて集中的であった。この差異にも、利用し得る資源が強く関与し、資源の量及び質の時間的・空間的な安定性が関与していると見なされる。ギンモンハモグリガでは10個以上の卵が葉脈や葉縁に添って連続的にはほぼ一定の間隔で並んでいるのがたびたび観察される。これは同一個体によると思われ、産卵に適した葉に集中的に産み付ける習性を持っていると判断される。

幼虫個体間の食物をめぐる競争は、キンモンホソガでは競り合い型であり、ギンモンハモグリガでは共倒れ型であった。キンモンホソガでは観察例がないが、*P. blancardella* (48)の例から、本種でも吸液型幼虫の前向型で尖った口器が他個体に突き刺さることによって死亡をもたらすと考えられる。一方、ギンモンハモグリガの第1齡幼虫も尖った前向型の口器を有し、キンモンホソガの幼虫がうがつかうことができない主脈や葉脈をうがつかうことができる。したがって、口器が他個体を傷つける場合、キンモンホソガの口器がギンモンハモグリガの口器よりも強力であるとは見なされない。両種の個体間競争の違いに対して、前向型の尖った口器を有する発育段階における潜孔形成様式の違いに由来する潜孔の接触チャンスの違いが基本的に重要と考えられる。すなわち、キンモンホソガでは、前向型の尖った口器を持つ吸液型幼虫が斑状の潜孔を形成し、その幼虫が主脈や葉脈をうがつかうことができない。そのため、密度が高くて葉

脈間の仕切り内に複数の卵が産みつけられると潜孔の接触チャンスが高まる。一方、ギンモンハモグリガでは、このような口器を持った第1齢幼虫が線状の潜孔を形成し、しかも、主脈や葉脈をうがつことができる。そのため、個体間の接触チャンスは低い。第2齢以降では斑状の潜孔を形成するため接触チャンスが高まるが、この時期にはしゃく型の口器になっている。ギンモンハモグリガと同属のモモハモグリガのふ化幼虫は産卵部位を中心に渦巻状の線状潜孔を形成する(55)。これは個体間の接触チャンスを高くしない上で有効に機能していると推定される。

卵の集中度からみて、キンモンホソガはギンモンハモグリガのように同一の葉に多数の卵を連続的に産み付けるとは考えられない。しかし、たとえ同一の葉に連続的に産卵したとしても、幼虫が葉脈を食い破ることができないので、葉脈によって仕切られる小区画内には1個体の生存が保障される。この特性は個体群密度が高い場合に有効に機能する。ギンモンハモグリガでは、同一の葉内に等間隔で連続的に産卵する傾向が見られるが、幼虫が葉脈を食い破ることができるので、葉内卵数が同じである限り、ある程度卵間の距離を保って産み付けられることと、近付けて産み付けられることに、実質的な違いは生じない。産卵様式の違いと幼虫の摂食様式の違いが、両種の個体間競争の基本的な違いをさらに助長する方向に働いていると思われる。

キンモンホソガよりもギンモンハモグリガの方が成虫の大きさの変異が大きかった。ギンモンハモグリガの種内競争は共倒れ型なので葉内個体数が多くなると成虫は小型化する。一方、産卵が集中的であることから葉間や新梢間の個体数の変異が大きい。その結果、全体としての成虫の個体変異が大きくなると考えられる。

ギンモンハモグリガの成虫は世代の経過にともなって小型化し、最後の世代で再び第1世代の水準に回復した。先に述べたように、世代による平

均的な大きさには幼虫期における温度が関係していると考えられる。しかし、ここで説明したように個体変異が大きいため、世代間の重なりも大きく、第4世代の成虫でも第1世代や最終世代の平均よりも大きい個体もあり、逆に第1世代や最終世代の個体が第4世代の平均よりも小さいものもあった。

成虫の大きさは移動性や増殖力と関連性が高いと予想される。移動に関する調査は行わなかったが、ギンモンハモグリガでは、a) 成虫の個体変異が大きい、b) 利用できる資源量が不安定で予測性が低い、c) 当該世代が利用し得る資源はできる限り利用尽くし、次世代では新たに生じる若い葉に依存する生活様式を取っていることから、生活史に占める移動・分散の重要性が高いと予想される。増減指数の変動に対し、増殖過程が相対的に重要なのは、これらが反映された結果と思われる。幼虫期におけるこみ合い程度や飢餓の程度によって、休眠性や移動性が決定されることや飢餓状態におかれて小型化した成虫の移動性が高まることは、他の昆虫でも知られており(5, 7, 50, 58, 62)、ヨーロッパにおける同属の*L. clerckella*では資源悪化に伴う寄主植物間の移動がしばしば見られる(WILDBOLZ 私信)。これに対しキンモンホソガでは、a) 個体変異が小さい、b) 利用し得る資源量が時間的にも空間的にも安定している、c) 最高密度を示す最終世代が利用した後でも、まだ利用し得る資源は残っている、d) 葉単位でみたときにたとえ全個体が生存できないほど多くの卵が産みつけられたとしても、一定数の個体が生存できるなどから、移動・分散の重要性はギンモンハモグリガに比較すれば低いと考えられる。

越冬に際し、キンモンホソガでは移動せずに落葉内で蛹で休眠する。これに対し、ギンモンハモグリガは卵巣休眠した成虫が越冬場所へ移動する。越冬場所へ移動した個体がもとの場所へ帰るとは限らないだろうから、少なくとも越冬期における移動・分散の重要性はキンモンホソガよりも高い

であろう。越冬成虫はモモハモグリガと同様に暗色化する。成瀬(42)はモモハモグリガの暗色化のもつ生活上の意義について考察し、太陽からの輻射熱をより多く吸収することによる体温上昇を通じて移動・分散を容易にすること、及び目だちにくくなることによって捕食の危険が少なくなることを可能性としてあげている。越冬前後の成虫の大きさと個体変異の比較から、越冬期における生存率は大型の成虫が小型の成虫よりも高いと推定された。大型の個体ほど、体積に対する表面積の比が小さいので、外界の温度変化の影響を受けにくいことが関連していると思われる。

1年に発生する世代数はキンモンホソガでは一定なのに対し、ギンモンハモグリガでは年次によって異なった。年間の発生回数は休眠を誘起する臨界日長、1世代を完結するために必要な有効温量及び年間の有効温量によって決定される。盛岡におけるキンモンホソガの臨界日長は13.5時間程度なので(80)、青森県でもほぼそれに近い値と思われる。ギンモンハモグリガの臨界日長は不明であるが、Fig. 1から12時間～14時間の範囲にあると想定される。一方、青森県では日長が14時間以下になる9月初旬を過ぎると1日の温量が急激に減少することから、両種の発生回数に対して実質的な影響を及ぼすのは9月初旬ころまでの温量と考えられる。1世代に必要な有効温量を τ 、年間の平均有効温量を T 、当該年次の平均からの偏差を ΔT とすれば、その年次における発生回数は $(T + \Delta T) / \tau$ である。キンモンホソガでは ΔT に対する τ の相対的な値が大きいため、温量の年次変化の影響を受けにくい。これに対し、ギンモンハモグリガでは ΔT に対する τ の相対的な値が小さいために発生回数に変動が生じると考えられる。

両種とも卵から成虫に至るまでの生存曲線は世代特異的であり、キンモンホソガでは a) 卵期におけるトビコバチの寄生、b) 食組織型幼虫前期のヒメコバチ類による寄生と要因不明の死亡、及び c) 食組織型幼虫後期及び前蛹期における狩りバチ

による捕獲、ギンモンハモグリガでは a) 第1齢幼虫期における *Pholetesor* sp. の寄生、b) 第2～3齢幼虫期におけるヒメコバチ類による寄生、及び c) 成熟幼虫の蛹化のための定着失敗による死亡、が全体の死亡に占める相対的な比率によって特徴づけられた。世代によって生存曲線に違いが見られるにも関わらず、両種の生存曲線には明確な違いが認められた。PRICE(49)は昆虫の生存曲線を中齢幼虫期までの死亡率によって分類し、死亡率が70%以上のものをグループA、40%以下のものをグループBとした。彼はグループBに属する大部分の種は潜伏する習性(burrowing habit)や集団防御行動(colonial defense behavior)によって保護されているのに対し、グループAに属する種は自由生活者(free living)であり、保護されていない(exposed)と述べている。彼はPOTTINGER & RELoux(48)による *P. blancardella* をグループAに含めているが、これと同属のキンモンホソガはグループBに属する。キンモンホソガが潜孔性でありながらPRICEの予想に反するのは、卵がトビコバチの寄生を受けるからである。北アメリカには *Phyllonorycter* 属に対する卵寄生蜂がいなかった(VAN DRIESCHE 私信)。しかし、最近、オンタリオ州とマサチューセッツ州にキンモンホソガトビコバチが導入された。オンタリオ州で実験的に放飼した圃場では優占種となっていることから、放飼実験を北アメリカ全域に広める動きもあるという(WANG 私信)。これが成功すれば北アメリカの *Phyllonorycter* 属の生存曲線はキンモンホソガと同じパターンになると予想される。

ギンモンハモグリガの卵に寄生する寄生蜂は確認されていない。本種と同じように卵を葉肉内に産み込む同属のモモハモグリガを対象とした庄司・鈴木(60)による6年間の生命表にもこのような寄生蜂は記載されていない。分化の著しい昆虫界で、ギンモンハモグリガやモモハモグリガの卵を寄生対象とする種が存在しないということは有り得な

いようにも思える。しかし、卵を産み込むために産卵管を刺した傷口の部分には融合組織が形成されて盛り上がり、硬化している。これが保護の役割を果たしているため、卵寄生蜂が生じなかったのかも知れない。

卵から成虫までの全死亡率の年次変動に関し、キンモンホソガでは生物的要因が重要であり、ギンモンハモグリガでは成熟幼虫が潜孔から脱出し、別の葉に定着することに成功するかどうかという偶然性の強い要素が重要であった。また、世代間増減指数に関して、キンモンホソガでは生存過程と増殖過程が相補的に関与したが、ギンモンハモグリガでは増殖過程のみが重要であった。このような違いをもたらす背景についてはすでに論議したが、これらの違いが両種の増加パターンと密度変動の大きさの違いに密接に関連している。

キンモンホソガの寄生蜂として氏家(76)は40種以上を報告しており、山田ら(95)は青森県から23種を認めている。これに対し、ギンモンハモグリガの寄生蜂は、本稿の生命表に見られる *Pholetesor* sp. 以外に、KAWASHIMA(25)がヒメコバチ科5種 (*Psigalio* spp. 2種, *Cirrospilus vitatus* WALKER, *Chrisocharis pentheus* WALKER 及び *Chrysonotonia* sp.) を確認しているだけである。このうち、*Psigalio* の1種はキンモンホソガにも寄生することが確認されている。

2. 他の落葉果樹ハモグリ類の個体群変動との比較

キンモンホソガとギンモンハモグリガの個体変動パターンは第1世代から最終世代にかけて密度が増加する点では類似している。しかし、世代間の増加率はキンモンホソガの方が大きく、各世代の密度変動はギンモンハモグリガの方が大きかった。先に述べた個体群変動を特徴づける3要素のうち、これら2つの特徴に関しては、他の落葉果樹ハモグリガ類でも比較し得る情報が得られている。そこでこれらの2つの特性に関して、他の果樹ハモグリガに対する両種の相対的な位置付けを試みた。これ

までに報告されている果樹ハモグリガ類の知見に基づいて、第1世代からピーク世代までの世代当り増加率、並びに密度が最低の世代(トローフtrough世代)及びピーク世代におけるそれぞれの最高密度と最低密度の比を求め、Table 22 に示した。

MAIER(35)はコネティカット州でキンモンホソガと同属の *P. crataegella* (CLEMENS)の成虫をネット採集法によって調査した。本種は年に3回発生し、第1世代から第3世代にかけて増加した。1979年の事例しかないが、世代当りの平均増加率は9.8倍であった。

P. blancardella FAB. はヨーロッパや北アメリカでは年に3回発生する。BAUMGRÄTNER et al. (3) はスイスの4地点において1年ないしは3年間における40葉叢(leaf cluster)当りの潜孔数を図示している。これによると、年次によって第2世代が第3世代よりも高い場合もあったが、平均的には第1世代から第3世代にかけて増加し、平均増加率は2.6倍であった。地点・年次をこみにした第1世代と第3世代における最高と最低の密度比はそれぞれ5.8倍と6.7倍であった。

KADLUBOWSKI & WILKANIEC(24)はポーランドの農薬無散布園において4年間における100葉当りの潜孔数を表示している。これによると、第1世代から第3世代にかけて増加した。彼らの表から単純に計算した世代当りの平均増加率は1.8倍であった。しかし、彼らの密度標示法では、世代の経過に伴う葉数の増加が考慮されないため、世代間の増加率は過小評価となる。過小評価の程度は不明なのでTable 22には平均増加率を1.8以上と記載した。しかし、このような調査法でも、各世代の年次変動の大きさは比較できる。第1世代から第3世代における最高と最低の密度比はそれぞれ12.7倍、6.7倍及び3.7倍であり、世代の経過に伴って密度変動が小さくなった。

POTTINGER & LE ROUX(48)はカナダのケベック州において農薬を散布しない園と散布している園及び非商業的な園において個体群動態を1年間調

Table 22. Characteristics of populations fluctuations in several leaf miners which occur on the deciduous fruit trees.

Species	Host plant	No. generations in a year	Observed stage	Mean multiplication rate ^{b)}	Ratio of max. : mini. for ;		Data source
					peak G.	trough G.	
<i>P. crataegella</i>	apple	3	adult	9.8	-	-	MAIER (1981)
<i>P. blancardella</i>	apple	3	mine	2.6	6.7	5.4	BAUMGRÄTNER (1981)
<i>P. blancardella</i>	apple	3	mine	1.8 < ²⁾	3.7	12.7	KADLUBOWSKI & WILKANIEC (1982)
<i>P. blancardella</i>	apple	3	mine	0.69 - 2.6 ³⁾	-	-	POTTINGER & LEROUX (1971)
<i>P. ringoniella</i>	apple	5	mine	2.7	11.6	11.0	I TO & KITAMURA (1982)
				3.5 - 4.7 ⁴⁾	13 - 70	20 - 53	
				1.3 - 2.3 ⁵⁾			
<i>S. matella</i>	apple	2	mine	4.7 ⁶⁾	21.4	18.6	GRUYS (1980)
				6.0 ⁷⁾	151.4	70.8	
<i>L. clerckella</i>	apple	2	mine	10 <	100 <	100 <	WILDWOIZ (1967)
<i>L. clerckella</i>	peach	6	mine	6 - 7	4.4	12.8	SHOJI & SUZUKI (1982)
<i>B. pyrivorella</i>	pear	4	adult	2.5	3.1	3.2	FUJIE (1982)
<i>P. ringoniella</i>	apple	4	egg	4.4	9.5	10.3	Present study
<i>L. p. malinella</i>	apple	5 - 6	egg	1.8 - 2.1 ⁸⁾	58.9	22.9	

- 1) Multiplication rate per generation from the first to peak generations.
- 2) The populations were measured in terms of 100 leaves for all generations regardless of shoot growth. Thus the true value would be larger than 1.8.
- 3) One year's data at three orchards.
- 4) and 5) Not sprayed and sprayed, respectively.
- 6) and 7) Not sprayed and selective insecticides sprayed, respectively.
- 8) Depending upon the number of generations per year.

査した。各園における卵、吸液型幼虫及び食組織型幼虫の密度は平行的に変化しているので、いずれの発育段階を基準としても大差が無いと思われる。そこで、これら3つの発育段階の平均を求め、潜孔密度として表示した。農薬を散布しない園では第1世代から第3世代にかけて減少した(0.69倍)。農薬散布園では第1世代の密度が最も高く、第2世代が最も低かった。非商業園では第1世代から第3世代にかけて増加した(2.6倍)。一方、成虫密度は管理の違いに関わりなく、第2世代が最も高く、第3世代が最も低かった。第1世代から第2世代までの平均増加率は2.7倍であり、第2世代と第3世代における密度が最も高い園と最も低い園の比はそれぞれ1.2と2.0であった。

長野県須坂市ではキンモンホソガは年に5回発生し、密度は世代の経過にともなって増加する(22)。Table 22の値は伊藤・北村(22)が密度の世代間関係を解析するために表示したデータから求めた。第1世代から第5世代までの平均増加率は管理法及び品種によって異なり、無防除園では3.5~4.7、防除園では1.3~2.3であった。また、第1世代と第5世代における最高密度と最低密度の比は、無防除園ではそれぞれ8.0~14.0及び11.0~12.2であり、防除園ではそれぞれ20.0~53.0及び12.7~87.1であった。密度の年次変動が防除園よりも無防除園の方が小さいと見なされる。山田ら(88,96)の結果でも、人為的な影響が少ないほど各世代の年次変動が小さくなる傾向が見られる。

オランダでは *Stigmella malella* STT. が年に2回発生する。GRUYS(10)が1969年から1978年まで殺虫剤無散布園と選択性殺虫剤散布園で調査した葉当り潜孔数は、年次あるいは管理の違いに関わりなく、第1世代よりも第2世代が高く、鋸歯状に変化した。各世代の密度を図から読み取って求めた第1世代から第2世代までの平均増加率は無散布園では4.7倍、選択性殺虫剤散布園では6.0倍であった。第1世代と第2世代における

最低密度に対する最高密度の比は、無散布園ではそれぞれ19倍と21倍であり、選択性殺虫剤散布園では71倍と151倍であった。ここで、無散布園よりも選択性殺虫剤散布園の変動が大きいのは、選択性殺虫剤散布園へ1973年に寄生蜂 *Chrysicharis prodice* を導入したため、その後の密度が低下したが、導入前と導入後を区別しないで計算したためである。無散布園では調査期間中経済的許容水準以下で変化していたのに対し、選択性殺虫剤散布園では寄生蜂を導入する以前には経済的許容水準よりも高い水準で変化し、導入後には低い水準で変化した。GRUYS(10)は本種の個体群が平衡を維持するための世代死亡率に比較して第1世代の死亡率は低すぎ、第2世代では高すぎるために、密度が鋸歯状に変化すると考察している。彼は死亡要因として重要な寄生蜂である *Cirrospilus vittatus*(多食性)と *C. prodice*(単食性)の寄生率も図示している。この図に基づいて世代間増減指数 I がこれら2種が関与する部分 S とその残差 $I-S$ (=増殖過程) によって構成されるものと見なして、それぞれの分散を比較したところ、管理法あるいは世代に関わりなく、 S の分散よりも残差の分散が大きかった。 S と密度との関連性は認められなかった。 $I-S$ と密度の相関は第1世代では低いものの、第2世代では比較的高く、無散布園では $r = -0.88$ ($p < 0.001$)、散布園では $r = -0.46$ ($0.10 < p < 0.20$) であった。2つの世代の変動の大きさから見て、第2世代の蛹期から翌春の産卵期間に密度調節過程の存在が示唆される。

ヨーロッパの *Lyonetia clerkeella* L. はモモ、サクラ、リンゴ、サンザシ、ナナカマド、シラカバなどに寄生し、1年に2回発生する(4)。本種はサイクリックな変動をし、ドイツ南部とスイスにおける1945年から1967年の間に見られた4つのピークとトロフの比は100,000から1,000,000倍であった(87)。各地の観察者(local observers)の定期的調査によるWILDWOLZ(87)の図によると、本種は3~6年にわたって漸進的に増加する。本

種は、このような増加期には、最終世代から翌年第1世代までの越冬期においても個体数の減少が認められない点で注目される。個体群の急激な減少は春の異常低温によると考えられている(87)。広範囲の地域で一斉に減少することから見ても妥当な見解と思われる。増加の原因については考察されていないが、増加期には越冬期における減少が認められないことから、これに対しても気象が強く関与している可能性がある。また、本種はある寄主植物の生長が停止して餌条件が悪化すると、他の寄主植物へ移動することから(WILDWOLZ 私信)、これが天敵からのエスケープの働きをしている可能性もある。なお、各世代における地域間の違いは10~1,000倍のオーダーであった。

山形県ではモモハモグリガが通常6回発生する。庄司・鈴木(61)によると、ピーク世代は第3世代の場合が多いが、年次によって一定しない。彼らの図によって、それぞれの年次ごとに求めたトローフ世代からピーク世代までの世代当り増加率の平均は6~7倍であり、年次変動の大きさはトローフ世代が13倍、ピーク世代が4倍であった。

千葉県ではナシチビガが年に4回発生する。藤家(8,9)による成虫誘殺個体数は第1世代から第3世代にかけて増加した。彼の図によると世代当り増加率は2.5倍であり、最高密度と最低密度の比は第1世代、第3世代ともに3倍程度であった。

本研究におけるキンモンホソガとギンモンハモグリガでは各発育段階の年次変動が得られている。しかし、ギンモンハモグリガの第2世代を除けば、世代内の全ての発育段階はほぼ同じ水準と見なされるので、Table 22には卵の値で代表した。ピーク世代までの平均増加率についてみると、ここで調査したキンモンホソガは、長野県の無防除園におけるキンモンホソガとともにほぼ中位に位置し、ギンモンハモグリガは、カナダにおける*P. blancarcella*が世代の経過とともに減少した例を除くと、最も下位に位置した。トローフ世代及

びピーク世代の年次変動でもキンモンホソガは長野県の無防除園におけるキンモンホソガとともにほぼ中位に位置した。

ギンモンハモグリガの変動は長野県の殺虫剤散布園におけるキンモンホソガとはほぼ同程度であり、寄生蜂導入によって個体数が減少したために全調査期間を通じると変動が大きいオランダにおける*S. mabella*を除けば、ヨーロッパにおける*L. clerkella*について変動が大きかった。

3. 害虫化の問題

キンモンホソガは青森県では1964年に平賀町で突発的に大発生した(93)。それ以前の発生に関する資料は断片的であるが、1916年、1924年、1942~43年、1948~49年、1954年及び1959年に発生が多かった(2)。この場合、具体的な密度水準や発生規模は不明であるが、少なくとも平常年には防除対策を必要としなかった(65)。

一方、ギンモンハモグリガに関する1975年以前の具体的な発生報告は見られず、わずかに1935年の「青森県苹果害虫調査」にギンモンホソガ*Lithocolletis marivorella* MATS.として記載されている程度である(2)。YAMADA & OYAMA(91)は、1964年から1972年までの9年間一般防除区(17a)と農業削減区(12a)において、それぞれ10本の枝上に生息する全ての節足動物を計数した結果に基づいて、主要害虫の発生状況及び農業による防除圧を低下した場合に問題になると考えられる潜在的害虫について考察している。しかし、当時はギンモンハモグリガが重要でなかったことから、本種について言及しなかった。そこで、彼らの報告の基になった資料を検討したところ、1964年と1965年の8月にそれぞれ3個体ずつ、1966年9~10月に12個体が記録されているだけで、他の年次では発生がなかった。この調査は5月から10月まで毎月2~3回実施し、ユスリカやトンボなどリンゴとは利害関係が無いものまで記録しているので、ギンモンハモグリガを特に意識しない調査だとしても、見落としは無いと思われる。

また、1970年から1979年にかけて津軽地域11地点(1地点3園、1園5樹)において定期的に各種害虫の発生状況調査が実施された。この調査ではセミやアブラムシなど害虫としてあまり重要視されていないものも調査対象に入れられたが、ギンモンハモグリガは調査対象としては初めから考慮されなかった。

以上の断片的な記載から、両種が害虫化する以前には、キンモンホソガは通常年には低密度を維持し不規則的に多発する突発型であったのに対し、ギンモンハモグリガは常に低密度に推移していた、と推定される。(28)あるいは(29)式との関連で見れば、 \bar{N} の水準が以前と現在では異なることを意味し、この間に $B > 1$ を満たすような条件があったと見なされる。TAKAHASHI (67)やSOUTHWOOD (63)の2つの平衡密度を想定した図式モデルに当てはめると、以前は第1の平衡密度を中心として変動していたものが、現在では第2の平衡密度を中心として変動していると考えられる。ただし、第1と第2の平衡密度がそれぞれ別の要因によって保たれているとする考えの妥当性は、後に数値モデルで示すように、疑問である。

DEMPSTER (6)は害虫は人間によって好適な条件を与えられることによって増加したものと考え、その創造要因として、a) 食物や産卵場所などの制限資源の供給、b) 農薬による天敵除去、及びc) 害虫の導入、をあげている。いずれの要因も $B > 1$ の状況を導き得る。

キンモンホソガが高密度化した原因として、広瀬(16)及び山田ら(93)は、農薬の徹底した散布によって天敵がほとんどいなくなったリングゴ園にどこからか成虫が侵入し、異常発生に至ったと考えている。青森県平賀町に最初に異常発生した際には落葉を生じ(93)、その後の寄生蜂寄生率も極めて低かったこと(95)から、多発時には種内競争以外の死亡要因はほとんど働かなかったと推定される。キンモンホソガが高密度に達した後に、天敵が侵入し、再び $0 < B < 1$ が成立しても、平均密

度の低下には必ずしも結び付かない。以下では決定論的な数値例によって、この点を説明する。

成虫の性比が50%で1雌が100個の卵を産む害虫と、成虫の性比が50%で害虫の幼虫に1個ずつ合計5個の卵を産みつける寄生蜂の閉鎖個体群を考える。この害虫の卵と蛹の死亡率は一定でそれぞれ96%と0%とし、害虫と寄生蜂の最初の雌成虫数を10及び4個体とすると、1世代後における害虫の卵、幼虫、蛹、成虫及び雌成虫数はそれぞれ1,000、40、20、20及び10であり、寄生蜂の卵(=寄主の幼虫に対する寄生数)、成虫及び雌成虫数はそれぞれ20、8及び4となり、寄生率は50%となる。この場合には害虫と寄生蜂の成虫数はともに最初の個体数に等しく安定している。この段階で、寄生蜂の成虫が何らかの原因で絶滅すると、次世代における害虫の各発育段階の個体数は1,000、40、40、40及び20となる。すなわち、2世代目の成虫数は前の世代の2倍となる。この段階で寄生蜂雌成虫4個体が外部から侵入したとしよう。そうすると害虫の各発育段階の個体数はそれぞれ2,000、80、60、60及び30であり、寄生蜂の各発育段階の個体数はそれぞれ20、8及び4となる。すなわち、寄生蜂の個体数が侵入によってもとの水準に回復しても、害虫の成虫数はもとの水準の3倍に増加する。この段階でさらに8個体の雌寄生蜂が侵入すれば、各発育段階の個体数は害虫が3,000、120、60、60及び30、寄生蜂が60、24及び12となる。これによって、寄生率はもとの水準50%に回復し、両種の個体数は安定する。しかし、両種の成虫数はもとの3倍の水準である。

すなわち、害虫と寄生蜂個体群の平衡が保たれている場合に、殺虫剤などによって寄生蜂が除去されると、害虫は増加し続ける。この増加傾向は、寄生蜂個体群がもとの水準に回復しても、抑止されず、害虫と寄生蜂の比がもとの水準に回復するまで続く。害虫個体群の密度がもとの水準に戻るためには、寄生蜂の寄生率がさらに増大しなければならない。

実際の個体群ではある死亡要因が機能しないと別の死亡要因が相補的に働いたり、ある死亡要因は密度依存的に働く。また、増殖率も密度と独立しているとは限らない。したがって、このモデルのような個体群は存在しないことは明かである。しかし、キンモンホソガの害虫化にはこれと類似した過程すなわち寄生蜂からの一時的なエスケープが重要であったと推定される。この考え方は、山野に自生している野生ズミにおける低密度個体群と粗放園や放任園における高密度個体群の寄生蜂による寄生率には大差がなく、卵から成虫までの生存曲線も極めて類似している(95)ことから、密度水準の違いを寄生蜂寄生率の違いによって説明できないことから部分的には支持される。

品種によって展葉期の早晩とキンモンホソガ越冬蛹からの羽化期には時間的なずれがあり(72)、第1世代の密度は発芽・展葉の早い品種ほど高い(95)。後に述べるように、近年のリンゴの品種構成の変遷には著しい変化が見られ、発芽・展葉期の早い品種の割合が増加した。品種構成の変化に伴って、第1世代に対する食物や産卵場所の供給が、本種の高密度化を助長する方向に作用したことはほぼ確実と思われる。

山田ら(95)は、放任園や粗放園では早期に落葉するのに対し、一般管理園では殺菌剤を主体とした農薬の散布の影響で秋遅くまで葉が樹上に存在するため、第4世代における幼虫の生存率は一般的には後者の方が高いことを明らかにした。葉が遅くまで存在することは、本種が高密度を維持していく上で重要であり、品種の変遷によって、落葉期が以前と今日で異なることも考えられる。しかし、一般管理園における品種の変遷に伴う落葉期の違いは、大部分の幼虫が蛹化を終了する10月下旬以降における早晩なので、害虫化への引き金として重要であったとは考えられない。

一方、ギンモンハモグリガはキンモンホソガとは異なった過程を経て害虫化したと思われ、食物や産卵場所の供給が重要であったと推定される。

1968年にそれまでの主力品種であった国光の大暴落により、生産者が収穫果を山や川に捨てる「山川市場」と呼ばれる大事件が起こった(14)。これを契機として、高接ぎによる新品种への更新が盛んに行われた。また、1968年以前の高接ぎ更新は高接ぎした品種の生育に応じて更新対象品種を切り詰めてゆく方法が主流であったが、1968年には一挙更新技術が確立された(2)。更新速度が速まったこともあって、1970年に56%を占めていた国光は1976年には21%、1979年には10%と激減し、この間に品種ふじは2%から26%、デリシャス系は20%から46%と大きく変化した(1)。リンゴの成木では、品種によって多少の違いが見られるが、生育中の新梢が夏期に激減する。これに対し、高接ぎ樹や苗木、幼木では栄養生長が旺盛なため、夏期においても発育を停止しない新梢が多い。

1968年ころまではギンモンハモグリガの産卵可能な若くて柔らかい葉は夏期に激減するため、世代の継続が困難であり、細々と生活していたと推定される。しかし、上述のような状況の変化から、世代の継続が容易となり、個体群密度が徐々に増加したと思われる。

一般に、害虫よりもそれに依存する天敵の方が農薬に対する感受性が高いので、一般的な栽培管理を行っているリンゴ園では天敵が少ない。このような条件が本種の増加にとって好適であったことも事実と思われる。しかし、以前の発生状況から考えると、これが害虫化の引き金になった可能性は少ないと思われる。

リンゴの主要な害虫に対して卓効を示すため、サリチオンとクロルピリフォスがそれぞれ1968年と1974年から最も頻繁にかつ広範囲に使用されてきた。特に、MEP、NAC、PAPのリンゴコカクモンハマキに対する効果が疑問視されて以来(59)、本種の越冬幼虫に対する4月下旬の防除対策は、これら2薬剤のみが活用されてきたといっても過言ではない。一方、この時期はギンモンハモグリガの第1世代の卵期にも相当する。リンゴ

コカクモンハマキが抵抗性を獲得したMEPやNACが、ギンモンハモグリガの卵に対して高い効果を示すのに対し、先の2薬剤はほとんど効果が無い。ギンモンハモグリガに対して、これら2薬剤がもともと効果が無かったのか、抵抗性の発達によって低下したのかは不明である。いずれにしても、越冬によって成虫が激減し、個体群を維持する上で危機的な時期に、高死亡率をもたらすような殺虫剤の影響を受けなかったことは、本種が増加するうえで好条件であったと考えられる。

4. 今後の展望

両種の個体群変動と安定化機構に増殖過程の重要性が指摘されたが、増殖過程に関しては断片的な情報しか得ることができなかった。マーキングした昆虫を放逐し、再捕したデータの解析に関する理論的な側面は著しく発展している(51)。しかし、キンモンホソガやギンモンハモグリガのような小型でしかも傷つきやすい昆虫に対するマーキング技術は確立されていない。増殖過程を解明する上で、この面での研究が重要と思われる。

最近、キンモンホソガでは性フェロモンの利用も可能となり、ギンモンハモグリガの性フェロモンの合成も緒につこうとしている(佐藤, 私信)。フェロモン・トラップによる個体群調査では雄成虫だけしか誘引されないで、情報量に限界があることは事実である。しかし、個体群密度調査やマーク成虫と組合せることによって、増殖過程特に成虫の移動・分散に関する理解を深めることが可能と思われる。性フェロモンを利用した雌雄間の交信攪乱や大量誘引による防除が多くの昆虫で試みられている。本研究では、寄主と寄生蜂の密度の交絡が障害となり、両者の関係を十分に解析できなかった。もしも、性フェロモンが寄生蜂に

対して影響が無いならば、これを寄主成虫の除去法として活用することによって、寄主・寄生蜂の相互関係解析にも利用することが可能と思われる。

害虫化の過程を解明することは、害虫を被害許容水準以下に管理する方法を見いだす上からも重要である。この点でリンゴ園から隔離された山野に自生するズミなどに生息する低密度個体群(野生個体群)の特徴を把握することも重要と思われる。同時に、これまでの情報によって想定された害虫化の要因が妥当かという点について、実験的に究明することがより重要と思われる。この場合、すでに害虫化している種を対象として、害虫化の過程を再現することは、野生個体群を対象としない限り不可能である。しかし、野生個体群に対して殺虫剤散布などの人為的な操作を加えることは無謀である。むしろ、リンゴ園の個体群を対象として害虫化の逆コースをたどるような実験計画を立てるべきである。この点で、寄生蜂からのエスケープが害虫化の引金として重要視されているキンモンホソガでは、オランダにおける選択性殺虫剤の利用と寄生蜂の導入による*S. malabella*の低密度化と寄生率の上昇の事例(10)は参考に値すると思われる。一方、ギンモンハモグリガの低密度化を計る上で徒長枝の発出を抑制することが重要と考えられる。これによって、新梢先端の若い葉を好むハマキムシ類の低密度化も可能と思われる。近年、樹勢制御のために植物成長調整剤の利用が試みられるようになった。リンゴ害虫の防除は殺虫剤に大きく依存してきた。しかし、ギンモンハモグリガやハマキムシ類のような害虫の防除では、植物成長調整剤の利用も考慮する必要があると思われる。

要

同一の寄主を利用し、生活環の一部を潜孔内で送るキンモンホソガとギンモンハモグリガの個体群動態を比較・解析するために1976年から1982年

約

まで殺虫剤の影響がほとんどない圃場で両種の各世代の個体群密度を推定し、生命表を作成した。これと並行して、両種の個体群動態と密接な関係

があると思われる生態的な特性についても可能な範囲で情報を得た。

生態的特性

1. キンモンホソガの寄主植物としてリンゴ属以外にオトウトとマルメロが知られている。ギンモンハモグリガの寄主植物としてリンゴ属の外にナナカマド、クサボケ、ソメイヨシノ、プラム、コウメが記録された。寄主植物として記録された属数から判断して、ギンモンハモグリガの寄主範囲がキンモンホソガのそれよりも広いと考えられた。

2. キンモンホソガは新梢内の全ての葉に産卵可能である。これに対し、ギンモンハモグリガは第1世代では全ての葉に産卵可能であるが、第2世代以降では発育中の新梢の先端に限られた。キンモンホソガでは同一の葉を複数世代の幼虫が利用することも稀ではなかった。しかし、ギンモンハモグリガでは同一の葉を複数の世代の幼虫が利用することはなかった。このハモグリガでは、産卵後に葉が硬化した場合とそうでない場合の潜孔内における生存率を比較すると明らかに前者の死亡率が高かった。

3. 樹内の新梢あるいは新梢内の葉に対する卵の分布はキンモンホソガではランダム分布ないし弱い集中分布であるに対し、ギンモンハモグリガでは集中度が極めて高かった。この違いには、それぞれの種にとって産卵可能な葉の量の時間的・空間的な安全性の相違が関与していると考えられた。

4. 葉内における食物をめぐる種内の個体間競争は、キンモンホソガでは競り合い型なのに対し、ギンモンハモグリガでは共倒れ型であった。

5. 成虫の大きさの個体変異はキンモンホソガよりもギンモンハモグリガの方が大きかった。これは幼虫期における摂食量の個体変異の大きさを反映していると考えられる。ギンモンハモグリガの成虫は第1世代から第4世代にかけて連続的に小型化した。しかし、越冬世代では大型化し、第1世代の水準に回復した。各世代の成虫の大きさ

と温度の季節的变化は逆比例した。温度の上昇によって成虫が小型化する傾向は飼育実験でも確認され、成虫の大きさに対して、何らかの過程を通して温度が関与していると考えられた。

ギンモンハモグリガは越冬前に交尾し雌成虫が越冬するが、越冬後の成虫は越冬前よりも平均的に大型の個体によって構成され、個体変異は小さかった。これは越冬期の生存率が小型個体よりも大型個体の方が高いためと考えられた。

異なる寄主に由来したギンモンハモグリガ成虫の大きさを比較すると、コウメからの成虫は小さかったが、他の植物からの成虫はリンゴからのものと大差なかった。

6. これまでの報告からキンモンホソガの産卵数は、越冬世代が30個、夏世代が50個程度と考えられる。ギンモンハモグリガの産卵数は越冬世代が20個、夏世代が50個程度であった。越冬世代成虫では成虫の大きさと産卵数に有意な相関が認められたが、夏世代成虫では認められなかった。

個体群動態

1. 卵から成虫までの生存曲線は、キンモンホソガではキンモンホソガトビコバチの寄生による卵の死亡率が高いために凹型、ギンモンハモグリガでは蛹化のために潜孔から脱出した幼虫の定着失敗による死亡率が高いために凸型となった。

2. 両種の生存曲線には世代特異性が認められた。世代特異性に関与する死亡要因とその特性は以下の通りである。すなわち、キンモンホソガでは、a) キンモンホソガトビコバチによる死亡率が第1世代から第3世代にかけて減少し、第4世代ではほぼ第2世代の水準まで高まる、b) ヒメコバチ類による死亡率は第2世代で高い、c) 共食いと要因不明の死亡率が世代の経過と共に増加する、及びd) 狩りバチによる死亡率は第3世代で高い。ギンモンハモグリガでは、a) *Pholetesor* sp. による死亡率が第3世代と第4世代で高い、及びb) ヒメコバチ類による死亡率が第1世代で高い。

有効温量が少なかった1976年でもキンモンホソ

ガは4世代を経過した。しかし、第4世代の食組織型幼虫が蛹に達せずに死亡した個体が多かった。本種の越冬期における死亡率は積雪が多いほど高い傾向が見られた。

3. キンモンホソガの個体群密度は世代の経過に従って増加した。ギンモンハモグリガでも平均的には同様の傾向が見られたが、年次によって途中の世代で減少することもあった。そのため、各世代の年次変動はキンモンホソガよりもギンモンハモグリガの方が大きかった。

4. キンモンホソガの年次内の世代間平均増加率は4.5倍であり、これは生存率と産卵数から求めた潜在的増加力の66%に相当した。ギンモンハモグリガの世代間平均増加率は5世代経過の場合は2.2倍、6世代経過の場合は2.1倍であり、それぞれ潜在的増加力の11%と4%に相当した。キンモンホソガは新梢の全ての葉を産卵対象とするため、産卵・食物資源が豊富で安定している。これに対し、ギンモンハモグリガは若くて柔らかい葉だけに産卵し、産卵に適した資源量の空間的・時間的な変動が大きい。両種の潜在的増加力に対する実現増加率の比の違いは両種が利用する資源の安定性の違いによると考えられた。

5. 卵から成虫までの生存率の変動に対して重要な死亡要因は、キンモンホソガではキンモンホソガトビコバチの寄生、ギンモンハモグリガでは蛹化するために潜孔から脱出した成熟幼虫の定着失敗による死亡であり、これらの要因は生存曲線の型に決定的な影響を及ぼした。

世代間増減指数の変動に対して、キンモンホソガでは生存過程と増殖過程がともに重要であったが、ギンモンハモグリガでは増殖過程がより重要であった。

各世代の密度は、キンモンホソガでは前世代の密度と増減指数の相対的な大きさによって決定されるのに対し、ギンモンハモグリガでは前世代の密度が比較的重要であった。ピーク世代の密度変動に対して、キンモンホソガでは第1世代の生存

率 S_1 と増殖率 R_1 及び第3世代の増殖率 R_3 の変動が重要であり、ギンモンハモグリガでは第1世代の密度 N_1 及び第4世代の生存率 S_4 と増殖率 R_4 が重要であった。しかし、いずれもピーク世代の密度とは平行的な変化を示さなかった。

6. キンモンホソガでは、第3世代の食組織型幼虫期+前蛹期と第4世代の吸液型幼虫期における死亡が密度依存的であった。この要因として後者の場合には個体間競争が特に重要と見なされた。しかし、いずれの場合にもいくつかの要因が関与していた。ギンモンハモグリガでは密度依存的な死亡は認められなかった。

7. 両種とも、増殖率は成虫密度に依存していた。ギンモンハモグリガでは、幼虫期の高密度による成虫の小型化を通じて、産卵数の低下や移動性の増加をもたらされるためと考えられた。キンモンホソガでも幼虫期の高密度化による葉の栄養条件の悪化を通して成虫の産卵数の低下や移動性の増加が起こっている可能性もあるが、その実態は不明である。

8. 単純なモデルによって、全ての世代に強い密度調節過程が無くても、弱い密度調節作用の総合的な効果によって、個体群密度の平衡が保たれることを示した。自然調節されている個体群に対する攪乱的な影響は後世代まで波及しないことも明らかとなった。また、このモデルに実際に得られたパラメータを用いて得た変動と比較して、実際の個体群の密度変動は小さかった。これは、実際の個体群では産卵数や死亡率には限界があるため正規分布による近似では不十分であること、年次内の異なる世代に働く寄生蜂の働き方は統計的には独立的に見えても実際は完全に独立している訳ではないこと、ある死亡要因が十分に機能しない場合には別の死亡要因が補償的に作用すること、などによると考えられた。

9. 両種の主要な寄生蜂は全ての世代で寄主と量的・時間的に同調しているわけではなく、寄主個体群とは独立的に変化する傾向が強いと見なさ

れた。

10. 第1世代からピーク世代までの増加率並びにこれらの世代における密度の年次変動を他の果樹ハモグリガに比較したところ、キンモンホソガはいずれの点でも中位に位置し、ギンモンハモグリガは増加率では下位に、年次変動では上位に位置した。

11. キンモンホソガの害虫化の要因として、農薬の多用による天敵の除去が重要であったと考え

られている。天敵除去によって害虫の密度が増加した場合、寄生蜂の寄生率がもとの水準に回復しても、害虫の密度がもとの水準まで低下するとは限らないことを簡単な数値モデルで示した。

ギンモンハモグリガの高密度化に対しては、社会的・経済的な変化にもなってリンゴの品種構成が変化し、利用し得る資源が時間的・空間的に連続して供給されるようになったことが重要と考えられた。

引 用 文 献

- 1) 青森県りんご課 (1980) 昭和55年りんご指導要項 (生産編). 390 p.
- 2) 青森県りんご試験場 (1981) 青森県りんご試験場50年史. 1319 p.
- 3) BAUMGRÄTNER, J., V. DELUCCHI and W. BERCHTOLD (1981) Zur abundanz Dynamik von unterseiten Lithocolletis-Apfelblattminierern in unbehandelten Obstanlagen. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **54** : 79 - 85.
- 4) BÖHM, H. (1968) Miniermotten treten stärker auf. *Erwerbsobtbau*, **10** : 227 - 229.
- 5) CALDWELL, R. L. (1974) A comparison of the migratory strategies of two milkweed bugs, *Oncopeltus fasciatus* and *Lygaeus kalmii*. In: *Experimental Analysis of Insect Behaviour*. (ed. BARTON BROWNE, L.), 304 - 316. Springer Verlag. Berlin, Heiderberg, New York. 366 p.
- 6) DEMPSTER, J. P. (1975) *Animal Population Ecology*. Academic press. New York. Sanfrancisco. 156 p.
- 7) DINGLE, H. (1978) Migration and diapause in tropical temperate, and island milkweed bugs. In: *Evolution of Insect Migration and Diapause*, (ed. DINGLE, H.), 254 - 276. Spriner-Verlag. New York, Heidelberg, Berlin. 284 p.
- 8) 藤家 梓 (1982) III. ナンチビガ *Bucculatrix pyrivorella* KUROKO. (鱗翅目ハモグリガ科) 農作物有害動物発生子察特別報告第32号 : 84 - 107. 農林水産省農蚕園芸局 植物防疫課. 256 p.
- 9) FUJIE, A. (1984) Ecological studies on the population of pear leafminer, *Bucculatrix pyrivorella* KUROKO (Lepidoptera: Lyonetidae). *Special Bull. of Chiba-ken Agri. Expt. Stn.* 55 p.
- 10) GRUYS, P. (1980) Natural control of leaf-miner *Stigmella mallella* in apple orchards. *Integrated Control of Insect Pests in the Netherlands*, 37 - 41.
- 11) HARUKAWA, C. and N. YAGI (1981) The serpentine leaf-miner of the peach, a species of *Lyonetia*. *Ber. Ohara. Inst.*, 335 - 348.
- 12) HASSEL, N. P. (1976) *The Dynamics of Competition and Predation. Studies in Biology*, no. 72. Edward Arnold. London. 68 p.
- 13) HASSEL, M. P. and C. B. HUFFAKER (1969) Regulatory processes and population cyclicity in laboratory populations of *Anagasta kuhniella* (ZELLER) (Lepidoptera: Phycitidae) III. The development of population models. *Res. Popul. Ecol.*, **XI** : 186 - 210.
- 14) 波多江久吉, 斉藤康司 編 (1977) 青森県りんご百年史. 青森県りんご百年記念事業会. 1170 p.
- 15) 平野門司 (1977) 富山県におけるキンモンホソガの発生経過について. 富山農試研報 **9** : 31 - 36.
- 16) 広瀬健吉 (1961) キンモンホソガの生態と防除に関する研究. 長野県園試報 **3** : 51 - 65.
- 17) 磯田和男・大野豊 (1971) FORTRAN による数値計算ハンドブック. ホーム社. 東京. 725 p.
- 18) ITO, Y. (1972) On the methods for determining density-dependence by means of

- regression. *Oecologia (Berl.)*, 10: 347 - 372.
- 19) 伊藤嘉昭 (1977) 個体群変動データ特に生命表の解析法. 動物生態学研究法(伊藤嘉昭, 村井 実) 第VI章: 215 - 243. 古今書院. 東京. 558 p.
- 20) 伊藤嘉昭・桐谷圭治 (1971) 動物の数は何でできるか. NHKブックス. 東京. 260 p.
- 21) I TÔ, Y. and M. SHIYOMI (1981) Notes on statical problems in studis on population dynamics of forest insects. *XVII IUFRO World Congress*: 449 - 453.
- 22) 伊藤喜隆・北村泰三 (1982) II. キンモンホソガ *Phyllonorycter ringoniella* MATSUMURA (鱗翅目 ホソガ科) 農作物有害動植物発生予察特別報告第32号: 4 - 83. 農林水産省農畜園芸局植物防疫課. 256 p.
- 23) I WAO, S. (1971) Dynamics of numbers of a phytophagous lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata*, living in patchily distributed habitats. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Number Popul. (Ousterbeek)*, 129 - 147.
- 24) KADLUBOWSKI, W. and B. WILKANIEC (1982) Udział pasożytów w organiczaniu liczebności populacji szrótołka białaczka *Phyllonorycter blancardella* (F.) (Lepidoptella, gracilariidae) w sadach okolic Poznania. *Roczniki Nauk Rolniczych, Seria E(12)*: 109 - 120.
- 25) KAWASHIMA, K. (1989) Larval parasitoids of *Lyonetia prunifoliella malinella* (MATSUMURA) (Lepidoptera, Lyonetiidae). *Jpn. J. Ent.* 57(2): 406.
- 26) KLOMP, H. (1968) A seven-year study of the abundance of the pine looper, *Bupalus piniarius* L. (Lepidoptera: Geometridae). In: *Insect Abundance* (ed. SOUTHWOOD, T. R. E.), 98 - 108. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh. 160 p.
- 27) 久野英二 (1968) 水田における稲ウンカ・ヨコバイ類個体群の動態に関する研究. 九州農試彙報, 14: 131 - 246.
- 28) KUNO, E. (1969) A new method of sequential sampling to obtain the population estimates with a fixed level of precision. *Res. Popul. Ecol.*, XI: 127 - 136.
- 29) KUNO, E. (1971) Sampling error as a misleading artifact in "Key factor analysis". *Res. Popul. Ecol.*, XIII: 28 - 45.
- 30) KUNO, E. (1973) Statistical characteristics of the density-independent population fluctuation and the evaluation of density-dependence and regulation in animal population. *Res. Popul. Ecol.*, 15: 99 - 120.
- 31) KUNO, E. and N. HOKYO (1970) Comparative analysis of the population dynamics of rice leafhoppers, *Nephotettix cincticeps* UHLER and *Nilaparvata lugens* STAL, with special reference to natural regulation of their numbers. *Res. Popul. Ecol.*, XIII: 154 - 184.
- 32) KUROKO, H. (1964) Revisional studies on the family Lyonetiidae of Japan (Lepidoptera). *Esakia*, 4: 1 - 64.
- 33) 黒子 浩 (1969) 原色日本蛾類幼虫図鑑 (下), (一色周知 監修). 保育社. 東京. 237 p.
- 34) 黒子 浩 (1982) 日本産蛾類大図鑑 I 解説編 (井上 寛・杉 繁郎・黒子 浩・森内 茂・川

- 辺 湛), 講談社. 東京. 966 p.
- 35) MAIER, C. T. (1981) Seasonal occurrence, abundance, and leaf damage of the apple blotch leafminer, *Phyllonorycter crataegella*, in Connecticut apple orchards. *Environ. Entomol.*, 10: 645 - 649.
- 36) MANLY, B. F. J. (1977) The determination of key factors from life table data. *Oecologia (Berl.)*, 31: 111 - 117.
- 37) 松村松年 (1931) 日本昆虫大図鑑, 刀江書院, 東京, 1497 + 191 p.
- 38) METCALFE, J. R. (1972) An analysis of the population dynamics of the Jamaican sugarcane pest *Saccharosydne saccharivora* (WESTW.) (Hom., Delphacidae). *Bull. ent. Res.*, 62: 73 - 85.
- 39) MORRIS, R. F. (1969) Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology*, 40: 580 - 588.
- 40) MORRIS, R. F. (1963) The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Mem. Ent. Soc. Can.*, 31: 1 - 332.
- 41) 成瀬博行 (1978) モモハモグリガの生態学的研究. I. 有効温量のちがいによる発生経過の年次変化. 富山農試研報, 9: 19 - 29.
- 42) 成瀬博行 (1981) モモハモグリガの生態学的研究. II. 光周反応に支配された成虫の季節型. 応動昆, 25: 162 - 169.
- 43) 成瀬博行 (1982) IV. モモハモグリガ *Lyonetia clerkella* LINNÉ (鱗翅目ハモグリガ科) 農作物有害動植物発生予察特別報告第32号: 109 - 239. 農林水産省農蚕園芸局植物防疫課. 256 p.
- 44) NICHOLSON, A. J. (1954) An outline of the dynamics of animal populations. *Austr. J. Zool.*, 2: 9 - 65.
- 45) 小山信行・山田雅輝 (1972) 越冬世代キンモンホソガトビコバチ羽化消長の産地による違い. 北日本病虫研報, 23: 146.
- 46) PIELOU, E. C. (1974) *Population and Community Ecology, Principle and Methods*. Gordon and Breach Science Publishers, New York, Paris, London. 424 p.
- 47) PODLER, H. and D. ROGERS (1975) A new method for the identification of key factors from life-table data. *J. Anim. Ecol.*, 44: 85 - 114.
- 48) POTTINGER, R. P. and E. J. LEROUX (1971) The biology and dynamics of *Lithocolletis blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on apple in Quebec. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 77: 1 - 437.
- 49) PRICE, P. W. (1975) *Insect Ecology*. John Wiley & Sons. New York, London, Sydney, Toronto. 514 p.
- 50) SANDERS, C. T. and G. S. LUCIUK (1975) Effects of photoperiod and size on flight activity and oviposition in the eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *Can. Ent.*, 107: 1289 - 1299.
- 51) SEBER, G. A. F. (1982) *The estimation of Animal Abundance and Related Parameters* (2nd ed.). Charles Griffin & Company Ltd. London and High Wycombe. 654 p.

- 52) 関田徳雄 (1980) キンモンホソガの葉当り卵個体数と潜孔面積. 昆虫学会東北支部第32回大会講演要旨.
- 53) SEKITA, N. and M. YAMADA (1972) Applicability of a new sequential sampling method in field population surveys. *Appl. Ent. Zool.*, 8: 8-17.
- 54) SEKITA, N. and M. YAMADA (1979 a) Studies on the population of the apple leaf miner *Phyllonorycter ringoniella* MATSUMURA (Lep.: Lithocolletidae). III Some analyses of the mortality factors operating upon the population. *Appl. Ent. Zool.*, 14: 137-148.
- 55) SEKITA, N. and M. YAMADA (1976 b) Life history of *Lyonetia prunifoliella* HÜBNER subsp. *malinella* (MATSUMURA) (Lepidoptera: Lyonetiidae). *Appl. Ent. Zool.*, 14: 285-292.
- 56) 関田徳雄・山田雅輝 (1980) チビドロバチによるキンモンホソガの捕食. 北日本病虫研報, 31: 170.
- 57) 関田徳雄・山田雅輝 (1981) 広域調査によるキンモンホソガの発生量の解析と発生予察. 青森りんご試報, 19: 1-39.
- 58) 志賀正和 (1979) オビカレハ個体群の動態に関する研究. 果樹試験場報告, A6: 59-168.
- 59) 白崎将英・関田徳雄 (1973) 感受性の低いコカクモンハマキの出現について, 東北農業 14: 325-328.
- 60) 庄司 敬・上野 亘 (1981) モモハモグリガの生態に関する研究, 第5報 無防除園における生命表. 北日本病虫研報 32: 46-51.
- 61) 庄司 敬・鈴木清吉 (1982) IV. モモハモグリガ *Lyonetia clerkella* LINNÉ (鱗翅目 ハモグリガ科). 農作物有害動植物発生予察特別報告第32号: 109-239. 農林水産省農蚕園芸局植物防疫課. 256 p.
- 62) SOLBRECK, C. (1976) Migration, diapause, and direct development as alternative life histories in a seed bug, *Neacorpus bicrucis*. In: *Evolution of Insect Migration and Diapause* (ed. DINGLE, H.), 195-217. Springer-Verlag. New York, Heidelberg, Berlin. 284.
- 63) SOUTHWOOD, T. R. E. (1974) The dynamics of insect populations. In: *Insect, Science, & Society* (ed. PIMENTEL, D.), 151-199. Academic Press. New York. San Francisco, London. 284 p.
- 64) SOUTHWOOD, T. R. E. (1978) *Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Population* (2nd ed.). Chapman and Hall. London. 524 p.
- 65) 菅原寛夫・氏家 武 (1972) リンゴ害虫の発生様相の変遷 (1). 農及園, 47: 533-537.
- 66) 立川哲三郎 (1966) リンゴ害虫キンモンホソガの有力天敵. 農及園, 41: 95-97.
- 67) TAKAHASHI, F. (1964) Reproduction curve with two equilibrium points: a consideration on the fluctuation of insect population. *Res. Popul. Ecol.* 6: 28-36.
- 68) 高橋祐治・成田 弘 (1963) キンモンホソガに関する研究. I 天敵 *Copidosoma* sp. について. 北日本病虫研報, 14: 100-101.
- 69) 高橋祐治・成田 弘 (1965) キンモンホソガに関する研究. III 発生経過と防除時期について. 北

日本病虫研報, 16: 80-81.

- 70) TAUBER, M. J., C. A. TAUBER and MASAKI (1986) *Seasonal Adaptation of Insects*. Oxford University Press. New York, Oxford. 411 p.
- 71) 津川 力・山田雅輝・白崎将瑛・小山信行・関田徳雄 (1967) 越冬世代キンモンホソガに対する各種寄生蜂の寄生率. 北日本病虫研報, 18: 112.
- 72) 津川 力・山田雅輝・白崎将瑛・小山信行・関田徳雄 (1968) キンモンホソガ第一世代幼虫の寄生にみられる品種間差とその成因について. 北日本病虫研報, 19: 83.
- 73) 氏家 武 (1970) キンモンホソガ蛹の特徴ならびにその大きさの季節変化. 応動昆, 14: 146-149.
- 74) 氏家 武 (1972) キンモンホソガの配偶行動. 応動昆, 16: 175-179.
- 75) 氏家 武 (1973) キンモンホソガの生態と防除. 植物防疫, 27: 185-190.
- 76) 氏家 武 (1976) キンモンホソガの寄生性昆虫に関する研究. 果樹試報, C3: 51-77.
- 77) 氏家 武 (1979) オウトウを加害するキンモンホソガ. 北日本病虫研報, 30: 89.
- 78) 氏家 武 (1980) わが国各地方におけるキンモンホソガ越冬世代に対する寄生蜂の種類. 果樹試報, C7: 117-151.
- 79) 氏家 武 (1982) 日本におけるキンモンホソガの生態. 植物防疫, 36: 505-509.
- 80) 氏家 武 (1982) キンモンホソガの発育零点および発育有効積算温度. 果樹試報, C10: 81-97.
- 81) VAN DRIESCHE, R.G. and G. TAUB (1983) Impact of parasitoids on *Phyllonorycter* leaf miners infesting apple in Massachusetts. *USA Prot. Ecol.*, 5(4): 303-317.
- 82) VARLEY, G.C. and G.R. GRADWELL (1960) Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.*, 29: 399-401.
- 83) VARLEY, G.C., G.R. GRADWELL and M.P. HASSELL (1973) *Insect Population Ecology, an Analytical Approach*. Univ. California Press. Berkeley, California. 212 p.
- 84) WALOFF, N. (1967) A comparison of factors affecting different insect species on the same host plant. In: *Insect Abundance* (ed. SOUTHWOOD, T.R.E.), 76-87. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh. 160 p.
- 85) WATANABE, N. (1978) An improved method for computing heat accumulation from daily maximum and minimum temperatures. *Appl. Ent. Zool.*, 13: 44-46.
- 86) WEARING, C.H. (1979) Integrated control of apple pests in New Zealand. 10. Population dynamics of codling moth in Nelson. *N.Z. Journal of Zoology*, 6: 165-199.
- 87) WILDBOLZ, T. (1967) Major factors in the population dynamics of insects, and importance of forecasting. *FAO symposium on crop losses* (Rome), 35-52.
- 88) 山田雅輝ら (1982) II. キンモンホソガ *Phyllonorycter ringoniella* MATSUMURA (鱗翅目ホソガ科) 農作物有害動植物発生予察特別報告第32号: 4-83. 農林水産省農蚕園芸局植物防疫課. 256 p.
- 89) 山田雅輝・川嶋浩三・関田徳雄 (1977) 農薬の散布園と無散布園におけるキンモンホソガ生命表の比較. 北日本病虫研報, 28: 110.
- 90) 山田雅輝・小山信行 (1974) キンモンホソガの樹上における生命表. 北日本病虫研報, 25: 78.

- 91) YAMADA, M. and N. OYAMA (1981) Occurrence of some important apple orchard pests under standard and reduced spray programs. *Ist Japan/Canada Joint Symp. on IPM*: 47-56.
- 92) 山田雅輝・小山信行・関田徳雄 (1972) キンモンホソガの個体群に関する研究. I. リンゴ樹内におけるmineの分布. 青森りんご試報, 17: 1-17.
- 93) 山田雅輝・小山信行・関田徳雄・白崎将英・津川 力 (1970) リンゴ園における害虫類の発生予察. 第8報 キンモンホソガの津軽地方における生活史と青森県平賀町における異常発生について. 青森りんご試報, 14: 1-27.
- 94) 山田雅輝・関田徳雄・小山信行 (1971) キンモンホソガの個体群に関する研究. II. 逐次抽出による園内密度の推定. 応動昆, 15: 248-258.
- 95) 山田雅輝・関田徳雄・小山信行・川嶋浩三・白崎将英 (1986) キンモンホソガの発生動態に関する研究. 青森りんご試報, 23: 1-146.

Comparative Population Dynamics of Two
Species of Leaf Miner
Phyllonorycter ringoniella MATSUMURA and
Lyonetia prunifoliella
malinella MATSUMURA in Apple Orchards

Summary

Two species of leaf miner are commonly found in apple orchards in the Aomori Prefecture, the northern tip of the main island of Japan; they are *Phyllonorycter ringoniella* MATSUMURA and *Lyonetia prunifoliella malinella* MATSUMURA. The former (PR) suddenly multiplied to pest proportions in the Nagano Prefecture, the middle part of the main island, in the 1950's (HIROSE 1961), and about ten years later in the Aomori Prefecture, where it caused defoliation in the area of the first outbreak (YAMADA et al. 1970). Although there were differences between districts in the time of the first outbreak and subsequent population changes, this species now occurs at high population levels throughout the apple growing areas of Japan. On the other hand, the latter species (LP) was insignificant until the middle of the 1970's. Since then it has multiplied and has reached pest proportions in the Aomori Prefecture.

PR has four generations a year and passes the winter as pupae inside mines in fallen leaves (YAMADA et al. 1970). Younger larvae which feed on the spongy mesophyll cell are called sap-feeding larvae, and older ones which feed on the palisade cells tissue-feeding larvae.

LP has five to six generations depending upon the cumulative temperatures in a year. It mates before hibernation and passes the winter as females in suitable shelter (SEKITA and YAMADA 1979 b).

In order to understand the population dynamics of these two species, their populations were measured at a study site for seven years from 1979 to 1982 and life tables were constructed. As well, supplementary data were obtained from both additional field work and laboratory experiments. Since more information was available for PR, supplementary studies concentrated on LP. The results obtained were compared with published findings for PR.

A. General Ecology

1. Apple, cherry and *Chaenomeles japonica* have been reported as host plants of PR(UJYE 1979, KUROKO 1982). Although other trees such as pear and damson plum have also been reported as host plants by MATSUMURA(1931), other workers have not included these. KUROKO(1964) listed *Malus pumila* and *M. sieboldie* as hosts for LP. During the present study, five species besides *Malus* trees were recorded for this leaf miner; they were *Sorbus commixta*, *Chaenomeles japonica*, *Prunus yedoensis*, *P. domestica* and *P. mume microcarpa*. Thus LP appears to have a wider host range than PR.
2. PR was able to lay eggs on leaves of various ages, while LP oviposited only on succulent young leaves. As a result, one leaf was often mined by PR larvae of different generations in succession, while only a single generation of LP larvae attacked any one leaf.
3. The LP cohort which mined succulent leaves survived better than the one which mined those leaves hardened after being oviposited.
4. The egg distribution on leaves as well as on shoots was random or weakly clumped in PR, while it was extremely clumped in LP.
5. PR larvae actively contested for food so that only one individual survived in each mine and other larvae encountered were killed. In contrast, LP larvae tolerated the presence of others, which can result in the exit of premature larvae with increasing numbers of individuals in a mine. These larvae which exit attempt to reestablish new mines.
6. The variation in adult size was less for PR than for LP. In LP adult size gradually decreased as the generations progressed each summer. In the last generation, however, size recovered to that of the first generation. A laboratory experiment showed that size was inversely related to temperature conditions during rearing. This results confirmed the observed relationship between the temperature during the juvenile period for each generation and the consequent adult size. Although it was not statistically significant, the size of females after hibernation tended to be larger than that measured before hibernation while the variability decreased significantly. This was possibly due to that mortality during hibernation was higher in smaller individuals than larger ones. No difference was noticed in the size of adults derived from different host plants, except from *P. mume microcarpa*, which were smaller.
7. Female PR lay about 30 and 50 eggs in the hibernating and summer generations respectively (YAMADA et al.1970,1986). After hibernation, female LP deposited about 20 eggs on average, while females of the summer generations laid about 50 eggs. In the hibernating generation, the number of eggs laid was proportional to female size as

well as to female longevity. In the summer generations, however, such relationships could not be detected.

B. Population Dynamics

1. The encyrtid, *Holcothorax testaceipes*, and various chalcids were important parasitoids of PR. The former, which is polyembryonic lays its eggs into the host egg (TACHIKAWA 1966). The parasitized host develops as normal, but suddenly mummified at the end of its feeding period. The latter group includes both external and internal parasitoids. They parasitize mainly the tissue-feeding larval stage. The important parasitoids of LP were *Pholetesor* sp. and various chalcids. The former laid its eggs into first instar larvae of the host. The parasitized host developed as normal until just before pupation. Then as soon as a hammock-shaped web had been formed by the host the parasitoid larva emerged and formed its own cocoon to pupate. The chalcids mainly parasitized the third instar larva of the host in the mine.
2. When the number of survivors at the beginning of each stage from egg to adult were plotted on a log scale, a concave curve was obtained for PR due to the heavy mortality during the egg stage, while for LP the curve was convex as a result of the heavy mortality during the mature larval stage. Egg parasitism by *H. testaceipes* was responsible for the high mortality in PR. In LP a random mortality was important as those mature larvae which did not settle at a suitable site to pupate died.
3. Within each species the survivorship curves followed a basic pattern according to the generations caused by variation of mortality factors throughout the season: In PR mortality due to *H. testaceipes* decreased from the first to third generation and recovered to the second highest in the last generation; mortality due to chalcids was highest in the second generation; mortalities due to the larval interaction and unknown causes increased as the generation progressed; and the hunting wasp, *Stenodynerus franenfeldi*, caused high mortality at the third generation. While in LP *Pholetesor* sp. caused high mortality at the third and fourth generations but rarely attacked the first generation of the host; and chalcids caused high mortality at the first generation. The extremely low temperatures which prevailed during the 1976 season did not affect the number of generations of PR but a high proportion of the tissue feeding larvae in the final generation failed to reach the pupal stage. The mortality of PR during hibernation was proportional to the accumulated snow fall during winter, which agreed well with experimental studies by UJYE (1973) and YAMADA et al. (1986).
4. PR population increased steadily from the first to fourth generation each year. In contrast, although the mean population of LP did increase during a season, there was a much greater variation of overall population curves from year to year for this species. Hence the number of LP in any particular generation was more variable than

the number of PR.

5. In PR the rate at which the population multiplied between two successive generations within a year averaged 4.5 times. This was 66 % of the potential increase estimated from the overall mean survival and the fecundity of each generation. In LP the rate were 2.2 or 2.1 times, depending on whether there were five or six generations in a year. These correspond to 11 and 6% of the potential increase in these two cases respectively. The difference between the increases achieved by two species can be explained by the difference in the spatio-temporal stability of the food resources each uses. Since PR can use all leaves on a shoot for oviposition, its food is relatively abundant and stable. However, LP needs newly-developed soft leaves for oviposition, and the abundance of this resource fluctuates in both space and time.
6. The prime factor responsible for the variation in overall survival from egg to adult in PR was egg parasitism by *H. testaceipes*. In LP it was death due to failure to locate a suitable site for pupation. For year-to-year fluctuations in the population trend indices, both overall survival and reproductive rates were important in PR, while in LP overall reproductive rate was more important.
7. The size of a population of a certain generation of PR was most influenced by both the size of the previous generation and the trend index, whereas in LP the dominant effect was the size of the previous generation.
8. Overall survival rate in the first generation and reproductive rates in the first and third generations were important for the population fluctuation of the peak generation in PR, while in LP the population in the first generation and overall survival and reproductive rates in the fourth generation were important. Considering these factors which affect the population of the peak generation, it was found that rates of survival and reproduction tended to compensatory in each generation in PR. In LP, there was no such tendency.
9. In PR, density dependent mortality was detected for the tissue-feeding larval to pupal stages in the third generation, and at the sap-feeding stage in the fourth generation. Although death due to larval interaction in the leaf mine was particularly important in the latter case, several mortality factors operated simultaneously in both cases. In LP no density related mortality was detected.
10. In both species reproductive rates were negatively related to adult densities in summer and hibernating generations. In LP the density dependence of the reproduction would appear to be mediated through adult size; size would be determined by the degree of crowding during the larval stage, and this in turn would influence fecundity as well as mobility of the adult. In PR the mechanism of density dependence could not be ascertained, even though a decrease of fecundity and/or an increase of migration

might occur, especially in later generations, caused by reduced nutritious value of leaves through larval overcrowding coupled with advanced age of leaves.

11. Population trend index (I) was related to the population size (N) by a regression:

$$(I_{ij} - \bar{I}_j) = \beta_j (N_{ij} - \bar{N}_j) + \epsilon_{ij}$$

where subscripts i and j stand for the years and generations respectively, and \bar{I} and \bar{N} are the mean of I and N and ϵ is a random variable which is normally distributed with a mean of 0 and variance s^2

This model showed that if the product (B) of all $(1 + \beta_j)$'s from the first to last generation was larger than -1 but less than $+1$, the population secured stability in the long term. The value of B was -0.006 for PR. For LP it was 0.366 , assuming that LP completes five generations every year.

The random effect from ϵ was cumulative through successive generations if the population was not stable, i. e., for population with $|B| > 1$. In populations with $|B| < 1$, however, the effect from each random variable did not persist. The smaller the absolute of B, the faster that the effect of ϵ faded. The normal random number (ϵ) with a mean of 0 and a standard deviation s was generated by

$$\epsilon = R(\pm 1) s \sqrt{2 \ln (1/U_1)} \sin (\pi/2) U_2$$

where $R(\pm 1)$ is either $+1$ or -1 determined at random, U_1 and U_2 are real random numbers between 0 and 1, and π is the circular constant. By incorporating observed values of β 's and generated values of ϵ 's into the model, deviations from the mean were obtained for both species. The variances thus obtained were larger than observed values for both species. This indicated that the real populations were more stable than the simulated ones. Although the rates of survival and reproduction approximate to the log normal distribution, they are kept within certain limits in the real situation. Furthermore, mortality due to parasitoids in one generation is possibly associated with mortality by the same parasitoids in the subsequent generation. Because the present model does not take into account such features, it seems to produce larger variations.

12. The parasitoids of both leaf miners did not always synchronize with their host with regard to seasonal occurrence or abundance. Their populations tended to change independently of the host populations.
13. Compared to published results for other species of leaf miners on deciduous fruit trees, PR had moderate population fluctuations, whereas LP ranked among the highest. Their relative positions were reversed, however, with regard to the rate at which population increased per successive generations.
14. It has been considered that the first outbreak of PR was triggered by an annihilation of natural enemies brought about by continuous use of broad spectrum pesticides

(HIROSE 1961, YAMADA et al. 1970). A simple numerical model showed that excluding the parasitoids did result in an increase in the pest population, and that mere returning to the original rate of parasitism did not necessarily reverse the situation.

The outbreak of LP would appear to be due to an abundant supply of food. Triggered by a big slump in the apple industry in the late 1960's, the staple cultivars of those days were replaced by new ones. Such replacement has become even more frequent at present. Young trees and top-worked trees grow vigorously sprouting succulent shoots which grow throughout the season, and this has resulted in an abundant and continuous supply of resource for LP oviposition.