

人工不妊昆虫の生態に関する研究

XII. 連続の研究結果に基づいたガンマー線

不妊昆虫の生態論

清 久 正 夫

(応用昆虫学研究室)

Received October 31, 1977

Studies of the Ecology of Insects Sterilized Artificially (Gamma Radiation)

XII. Ecological Considerations on the Gamma Rays-Sterile Insects Based upon the Results obtained from Serial Studies

Masao KIYOKU

(Laboratory of Applied Entomology)

Aim and scope of writer's study is to analyse the population dynamics induced by insecticides, heats or gamma rays and to explain the characteristic of each population dynamics from a statistical or population ecological point of view. The discussion is based upon the writer's experimental results of *Callosobruchus chinensis* L., *Spodoptera litura* F. and *Dacus dorsalis* H.

A model of population fluctuations was constructed theoretically by the writer's experimental results concerning the effect of insecticides, heats or gamma rays upon oviposition, sex ratio and survival rate during growing period of insects. The theoretical population fluctuation brought about by insecticides or heats became wide, the population density was high and remarkable peak appeared frequently in succeeding generations. On the other hand, that induced by gamma rays was narrow and population density maintained a low level during several generations. Such a theoretical fluctuation was demonstrated by experiments dealt with the experimental population of *Callosobruchus chinensis*.

Sexual competitiveness between sterilized males and normal ones in the mixed population was discussed theoretically. It was found that the rate of sterilizing populations increased logarithmically by the ratio of sterilized males to normal ones (S/N). Consequently, it was proved statistically that the relationship between log (S/N) and hatchability of eggs laid ought to show a straight line. Judging from the phenomenon mentioned above, the writer showed the characteristic of the mixed population containing sterile males and normal ones by means of the log (S/N)-hatchability regression equation. In order to represent effectiveness of sterilizing, the writer proposed a new trial that the difference between the theoretical log (S/N)-hatchability regression equation and the experimental one was examined using the parallel line or slope line assay.

Growth of population containing some sterile males was studied by means of the theoretical calculation of population numbers from generation to generation. It was found that the rate of increase of the sterilized populations was remarkably smaller than that of normal ones. The relationship between logarithm of population numbers and generation represented a straight line. Consequently, effects of sterilized males upon the population growth was estimated by the statistical comparison between the log (population number)-generation regression equation of sterilized populations and that of normal ones.

緒 言

1958年より殺虫剤や異常高・低温度処理後の害虫多発現象の原因について研究を行い、個体群中へ不妊要因を導入する必要を認めたので、進んで1967より ^{137}Cs ガンマー線を用い昆虫の不妊に関する研究を続行した。これらの結果はその都度筆者の属する3つの学会で講演し、更に報文として発表した。今、それらを通覧してみるとまとまった1つの結論を出すのに不十分のように思う。しかしその期間が長いので時代も移り代わり、筆者の考え方も多少変化したであろうこと、また1977年は筆者の65回目の誕生の年に当たり近く教育研究の第一線を退くため、今後は実験設備などの面で、従来のような研究活動はできないであろうから、この機会に一応の結論めいたものを考えることとなった。結論としてまとめる主な中心課題は以下の3項である。

(1) 殺虫剤や異常高・低温度のような致死機能を有する要因を用いると個体群中の生残個体が生長や繁殖に都合のよい性質をより多く発現するが、そのような個体から成る個体群と不妊機能の要因を含むその構成や機能にどんな差異があるかという問題。

(2) 人工不妊昆虫をある棲息場所の昆虫個体群中に放飼すれば、その個体群中に機能上の異種個体群の関係が生ずる。そんな個体群の機能及び構造と人工不妊昆虫の効果の評価に関する問題。

(3) 昆虫を不妊化する際、目的とは異なる障害が昆虫体にしばしば生ずる。この対策の1に遺伝的機能に基づく不妊の一部が世代から世代へ伝わる現象を利用することが考えられるが、これは不妊処理害虫防除法にはどの程度に期待できるかという問題。

これまでの筆者および協力者の実験結果をもとに、ある場合には問題とされる現象を理論的に組み立てて考察し、ある場合は筆者らの2～3篇の報文中に発表した関連事項を分類し、それを総合判断することで結論を導びいて得たのがこの論文である。

材 料 と 方 法

こゝで論議する昆虫は以下の実験動物化した3種である。

アズキゾウムシは1957年に広島農業短期大学より持ち来り、 30°C ., $60\sim 70\%\text{R.H.}$., 暗黒の同一の定温器内で約20年間累代飼育を続けた〔N〕飼育系統に属するもの。ハスモンヨトウは1962年、岡山大学農学部付属農場のビート畑にこれが大発生した際、防除のかたわらこれを実験動物として人工飼育することを思い立ち、独立に、豆類の蛋白を主体とする半合成飼料（清久、1966a）¹⁷⁾による食葉性害虫の人工飼育法の研究（清久・佃 1966b）¹⁸⁾後、この飼育法は他の夜蛾類にも適用できる（KIYOKU and TSUKUDA 1968）¹⁹⁾ので、この方法によって 26°C ., 約 $70\%\text{R.H.}$., 16時間照明の環境下で累代飼育したものである。ミカンコミバエは門司植物防疫所・名瀬出張所の方式に従がい、 26°C ., 16時間照明、但し前後2時間は薄光、8時間暗黒の環境条件を有する植物防疫法第16条の3に基づく特別の昆虫飼育室で累代飼育をしたものである（清久・佃, 1974）²⁷⁾。

方法は細かいことは省略し、本論文の計画や結論のまとめのための筆者の考え方を方法論として記載するが、端的に言って実験生態学的であり、その処理は統計生物学的である。本論文中でしばしば使用された直線回帰式の推定及び検定法や、両者の比較考察を行う際に両直線回帰式の比較分析の統計学的方法は、もとはFINNEY (1952)⁴⁾の殺虫剤の生物検定の統計学的方法より得たものであるが、KIYOKU (1952)⁷⁾が高温致死作用や高温抵抗の分析に拡大して応用し、直線式を求めるためX軸を高温の作用の速度と函数関係にあるいろいろの

数値に転換した方法や、KIYOKU (1954)⁹⁾ が両直線を比較してその差異を一定の指標で表現した方法がこの場合にも応用された。

なお、表面からでは結論を出すのに充分でない事項は、筆者自ら細胞学的あるいは組織学的方法により得た知見を用いて論議した。

結 果 と 考 察

Ⅰ. 殺虫剤などに対する昆虫個体群の反応とガンマー線による不妊虫を含むその特性

この項で論議に用いられた昆虫はアズキゾウムシのみであった。

殺虫剤や異常高低温度に曝露された昆虫個体は多くのものが死ぬが、そのうちの若干は生き残る。生き残ったものはその後の世代にどんな運命をたどるだろうか、それはそれらによる処理の影響が世代から世代へ伝わるか否かの問題を含み、生物学上重要でありまた害虫防除においても注意を払わねばならないが我が国の応用昆虫学では、清久・玉木 (1959)⁹⁾、清久・柚木 (1960)¹⁰⁾ 以前にこれを積極的に研究されたものは稀である。しかし作物害虫界では1955年頃からパラチオン散布後のニカメイチュウや、マラソン散布後のツマグロヨコバイの多発が識者の間に認知され、その対策が研究され、その原因については、異種個体群内の食うものと食われるものの関係に関する見地から前者はズイムシアカタマゴバチなど、後者はアメンボ類やクモ類などの天敵の殺虫剤散布による減少で生ずる現象というような論議がなされた。一方外国では RIPPER (1956)⁴³⁾ はその総説の中で、殺虫剤散布後の害虫多発現象の多くの例を挙げて分類し、原因を広い観点から次の4項目とした。

(1) 殺虫剤使用による天敵類の減少。

(2) 殺虫剤散布の食植性害虫の繁殖に好ましい影響。そのうち(a)寄主植物の昆虫の繁殖に都合よい変化、(b)昆虫の生殖力に対する殺虫剤の刺激的影響。

(3) 殺虫剤によって昆虫個体群が調節される結果、棲息密度の低下に伴う密度圧の減少。

(4) 殺虫剤による抵抗性系統の分離。

上記のように外国でも天敵類の減少が第1原因として挙げられたが、(2)(3)の原因も資料は少ないが、注目されている。特に(2)の(b)に属するものでは、DECOURSEY ら (1953)³⁾ から1950年代の後半にかけて、KNUTSON (1955)³⁶⁾、AFIFI and KNUTSON (1956)⁴¹⁾、OUYE and KNUTSON (1957)⁴⁴⁾、KUENEN (1958)³⁷⁾、MORRISON and HAQLEY (1957)³⁸⁾ などの研究が続き、殺虫剤散布後に生き残った次代の発生数が天敵とは無関係に増加することを示し、殺虫剤が生残虫を刺激して多産にすることによるという見解が発表された。

これらと多少異なるものであるが上述の筆者らの2つの論文からその後、清久 (1960)¹¹⁾、清久・佃 (1963a, 1964b)^{12,15)} のいずれもアズキゾウムシの個体レベルでの実験結果からは、殺虫剤のみでなく異常高温や低温などの処理は、その後の産卵率、生存率、体重を増加させ、またそれらに対する昆虫の抵抗力をも上昇させることが諸要因共通の現象と考えられた。とすると天敵類を考慮する前にそれらが同種個体群の中にどんな変化をもたらすかという問題がある。そこで、筆者らの実験で得た産卵率、性比、生存率を用い、生物増殖の原理に従い、処理後の子孫の個体群の変動を理論的に推定し、その結果を個体群生長曲線ふうと変動曲線ふうに作図して比較検討してみよう。

先ず、親の世代のみを1回処理した例として、清久・玉木 (1959)⁹⁾ より Endrin, 清久・柚木 (1960)¹⁰⁾ より異常高温、いずれも約60%死ぬ程度の処理および清久・福島 (1977)³²⁾ より ¹³⁷Cs ガンマー線の半不妊線量による処理を挙げ、それらから得た産卵率(e)、性比

$\frac{f}{m+f}$, 生存率 $(1-P_m)$ を, はじめの個体群密度, N_t を20として, 次の式に代入し, 次

$$N_{t+1} = N_t \cdot e \cdot \frac{f}{m+f} \cdot (1-P_m) \dots\dots\dots (1 \cdot 1)$$

代の密度 N_{t+1} を引きつづく世代ごとに計算し, 横軸に世代を, 縦軸に密度をとりプロットして Fig. 1 の外形は個体群生長曲線に似た個体群変動曲線を描いた。

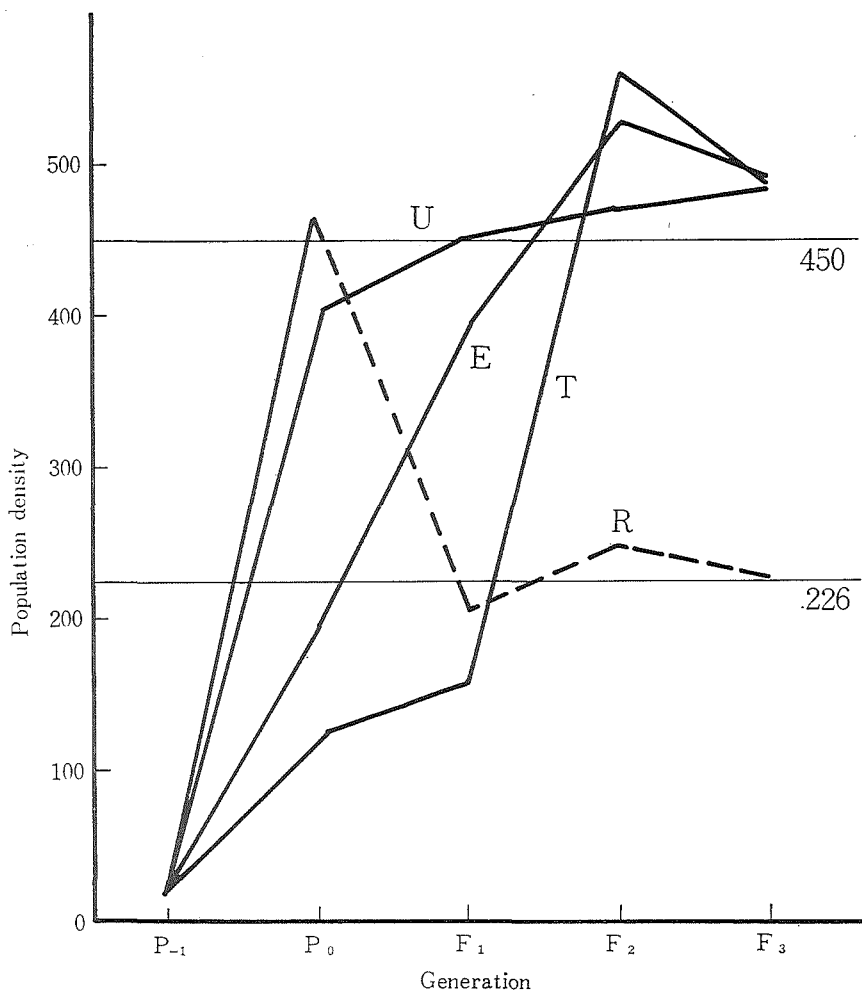


Fig. 1 Expected population fluctuation of the progenies of insects treated with insecticides, heats or gamma rays at a parent generation. U: untreated population, E: population treated with endrin, T: treated with heats, R: treated with gamma rays (inbred line).

Fig. 1 の無処理(U)は, はじめ20個体が増加し 2 世代目には平均密度450の水準に到達し $F_1 \sim F_3$ に密度の平衡がみられる。これに対し, Endrin 処理(E)や高温処理(T)では, P_0 が処理世代であるため, その世代に発生した密度の何%かは殺されて密度はかなり低い。その

次の代 F_1 では密度増加は大きくないが, F_2 では急激なピークをあらわし, 無処理の密度水準をかなり突破した. Fig. 1 の作図により, 殺虫剤や高温による生残個体の変化が個体群に反響し後の世代で密度が急増することがうかがわれる. これに対しガンマー線処理(R)は処理の世代 P_0 において死ぬものはなく無処理(U)と同等であるが, 次の代 F_1 では明らかに半不妊の影響があらわれ平均密度226, 半分以下の低い密度に保たれ, 次の世代ではやゝ増加するが低密度がつづき, 変動曲線の型は明らかに前2者と趣を異にする.

次に毎世代又は隔代に殺虫剤の処理を繰り返した場合の個体群変動を検討した. 清久・佃 (1963a)¹²⁾ よりマラソン隔代処理, 清久・佃 (1964b)¹⁵⁾ よりマラソン又はバイジットの毎代処理 (過半数の個体が死ぬ程度) の個体レベルの実験成績を選び, その産卵率, 性比, 生存率を (1・1) 式に代入し, 連続する世代の密度を10世代まで計算する. 横軸に世代を, 縦軸に密度をプロットして個体群密度の世代から世代への変動をあらわした. その結果は Fig. 2 の作図のとおりである.

Fig. 2 によると, マラソン隔代処理 (HM) では処理した世代の次の世代では, 殺虫剤の影響が認められ密度が低い, 処理をしない次の世代は高いのは当然であるが, 無処理 (UU) のレベルより高い場合がみられる. 毎世代の処理 (MM) では, 無処理 (UU) の平均密度395よりもつねに $\frac{1}{2}$ 以下の低い密度が保たれたが, 注目すべき点は世代が進むにつれて僅かづつ (平均140より201ぐらいまで) 増加をする傾向があることで, この傾向はバイジットの毎世代処理 (B) ではより一層明瞭である.

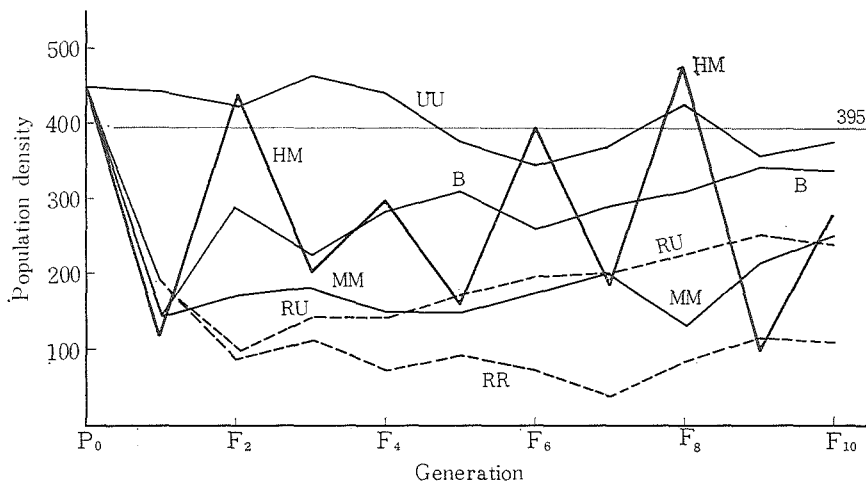


Fig. 2 Expected population fluctuation of insects treated every generation or every other generation with some insecticides and that of insects irradiated at a parent generation. UU: untreated population, B: population treated with baycid every generation, MM: treated with malathion every generation, HM: with malathion every other generation, RR: inbred line treated gamma rays at a parent generation, RU: outbred line.

以上は1対飼育の個体レベルの各種実験で得た産卵率, 性比, 生存率から推定した期待個体群密度の変動であったが, 個体群レベルの直接的実験ではどうであろうか. 清久・佃 (1964a)¹⁴⁾ のアズキゾウムシ実験個体群の観察によれば, はじめ1対の雌雄から出発した個体群

生長と、その途中の世代から毎世代発生密度の半分以上をマラソン乳剤あるいは DDT 乳剤で殺した生残者の個体群生長との比較では、殺虫剤処理区の生長が速度は劣るが 7～8 世代後の飽和密度は明らかに高まった。また清久・佃 (1963b)¹³⁾ と清久 (1965)¹⁶⁾ の飽和密度に到達後に毎世代マラソンあるいは DDT で、その半数以上を殺した場合、前者と殆んど同じ割合の個体を毎世代人為的に取り除いた場合及び無処理の場合の 3 種の個体群変動を比較検討した結果は、その順に密度変動がはげしく殺虫剤の処理個体群の密度のピークは明らかに無処理より高まった。これらの実験は閉鎖環境の下で実施され多少の不満はあるが、前項の理論的推定を裏づけるものと思われる。

これに対しガンマー線の半不妊線量を蛹期に照射した雄成虫と正常雌とを交配し、その子孫の同型交配を毎世代繰り返した清久・福島 (1977)³²⁾ の実験より産卵率、性比、生存率を前述のように (1・1) 式に代入して計算し、不妊化虫を含む個体群の変動を描いたのが Fig. 2 の (RR) である。これは 10 世代間毎世代マラソン処理した場合より密度が低く保たれている。勿論これは個体群内の一部の現象であって、この系統のものが無処理系統のものと交配すると、Fig. 2 の (RU) が示すように、世代の進行に伴ない密度が上昇するであろう。しかし個体群の一部にこのような密度を低く保つ部分が存在し、それが遺伝し殺虫剤とは異なる変動曲線を描くことは注目し値することである。

KNIPLING (1955)³⁴⁾ はガンマー線による不妊処理法の原理をはじめて理論的に考察し、更に KNIPLING (1964)³⁵⁾ は殺虫剤散布と不妊昆虫放飼による個体群の毎世代の減少度合を理論的に比較検討し、昆虫を絶滅させるという意味での不妊処理法の特性を論じたが、筆者の示した「作図」は昆虫を絶滅させるよりそれを調節するという意味での害虫防除の見地からより生物学的に両者の個体群調節の特性を表現したものとして意義があるように考える。

II. 不妊化雄と正常雄とからなる機能的異種個体群の特性と不妊化雄の不妊効果の判定

(1) 不妊化雄と正常雄を含む個体群

1 つの昆虫個体群の中に正常雄に対して不妊化雄の割合が多いと、その個体群の不妊化の効果は増加するはずであるが、理論的に考えてみると、不妊化雄が完全不妊でそれが正常雌と 1 回交尾をすれば、不妊効果は不妊化雄の割合に比例するから、Table 1 の数値が予期される。

Table 1 Theoretical estimation of sterilities by means of the ratio of sterilized males to normal ones (S/N).

Ratio (S/N)	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Fraction	1/2	2/3	3/4	4/5	5/6	6/7	7/8	8/9	9/10
Sterility	0.50	0.67	0.75	0.80	0.83	0.86	0.88	0.89	0.90

Table 1 よりその比 S/N を横軸に、不妊効果の比率を縦軸としてプロットすると 1 本の対数曲線のような曲線が描かれる。もし、上記の曲線が対数曲線であるなら S/N を対数に転換すると、S/N の転換値と不妊効果の比率とは直線をあらわす (KIYOKU, 1952)⁷⁾。すなわち $\text{Log (S/N)} - \text{不妊化率回帰直線式}$ が予期される。そこでこれを統計学的に推定し、その適合性を検定した。Log (S/N) を X、不妊化率を Y とおいて、

$$Y = 0.821 + 0.363 (X - 0.694)^{**} \dots\dots\dots (2 \cdot 1)$$

が得られ、検定の結果は高度に有意であった。

ところで、不妊効果を生態学的に知る最も簡単な実験値の 1 つは、昆虫の産出卵の孵化率

であるが、(2・1)式の成立から考えて、孵化率も $\text{Log}(S/N)$ に対し直線的な関係があることが推察される。すでに清久・佃 (1974b)²⁰⁾ はミカンコミバエの ^{137}Cs ガンマー線による不妊化雄と正常雄との交尾競争に関する実験値から次の実験式、

$$Ye = 18.413 - 11.952 (Xe - 1.295)^{**}$$

を得ているので、この実験式をもって、上記の推論を実証する。次に不妊化雄の不妊効果の分析において S/N の値を対数転換し、それと孵化率とをもって直線回帰式を求める方法は、この項のはじめの理論的考察の結果 (2・1) 式の成立を証明したことで理論的根拠が得られた。

以上の考察により、不妊と正常雄の機能的異種個体群の属性は $\text{Log}(S/N)$ —孵化率回帰直線で表現される。

(2) 不妊化虫と正常虫の交尾競争における孵化率期待値の推定について

今、不妊化雄を $S\sigma$ 、正常雄を $U\sigma$ 、正常雌を $U\phi$ であらわせば、従来より $S\sigma \times U\phi$ と $U\sigma \times U\phi$ からそれぞれ得られた実測孵化率を用い、 $S\sigma \times U\sigma \times U\phi$ の組合せにおける期待孵化率が推定された。この推定法を一般式であらわすと、

$$(HnN + HsS) / (N + S) \dots\dots\dots (2 \cdot 2)$$

で式中の Hn は $U\sigma \times U\phi$ の孵化率、 N は $U\sigma$ の数、 Hs は $S\sigma \times U\phi$ の孵化率、 S は $S\sigma$ の数である。

この推定に対し、清久・佃 (1969a・1969b)^{21,22)} は不妊化ハスモンヨトウの交配実験によって雄の2重交尾を考慮し、(2・2)式よりやや複雑な推論を行いそれを考慮に入れた期待値を算出した。今、これを (2・2)式に準じて一般化すると、

$$\frac{(HnN + Hs_1S_1 + Hs_2S_2 + Hs_3S_3)}{(N + S_1 + S_2 + S_3)} \dots\dots\dots (2 \cdot 3)$$

となり、 Hn 、 Hs_1 、 Hs_2 、 Hs_3 は、それぞれ $U\sigma \times U\phi$ 、1回目 $S\sigma \times U\phi$ で2回目 $U\sigma \times U\phi$ 、1回目 $U\sigma \times U\phi$ で2回目 $S\sigma \times U\phi$ 、および $S\sigma \times U\phi$ より得た孵化率、 N_1 、 S_1 、 S_2 、 S_3 はそれぞれの個体数又はその割合である。

清久・佃 (1969b)¹²⁾ のハスモンヨトウの実験値により、従来の方法 (2・2)式によって推定した孵化率を用い $\text{Log}(S/N)$ —孵化率回帰直線式を統計学的に推定すると、

$$Y_0 = 22.650 - 25.695 (X_0 - 0.694)^{**} \dots\dots\dots (2 \cdot 4)$$

清久・佃の方式 (2・3)式により得た推定の孵化率を用いると、

$$Y_K = 23.157 - 24.097 (X_K - 0.694)^{**} \dots\dots\dots (2 \cdot 5)$$

が得られ、両式とも高度に有意であった。

(2・4)式と(2・5)式の差異は回帰係数の比によると(2・4)よりのそれを1として(2・5)式のそれは0.938であり、 $\text{Log}(S/N)$ の平均値における孵化率の差では0.507%とともに僅かの差が認められる。期待孵化率を推定する(2・3)式にはかなりの特種性があり、昆虫の種類やガンマー線の線量によって変化する可能性がある。これに対し(2・2)式は簡単でわずかではあるが(2・3)式によるより不妊が高く評価される。しかしおまかな生物試験では昆虫の種類や線量の差異にかかわらず適用の範囲が広い。本論文では3種の昆虫と線量が異なる実験を一括するので生物試験の水準から僅かな差は無視して一律に(2・2)式より得た期待孵化率を用いる。

(3) $\text{Log}(S/N)$ —孵化率回帰式の分析による不妊化雄の交尾競争における不妊効果の Bio-assay

(2・2) 式による孵化率期待値と交尾競争の実験で得た孵化率測定値を用い、理論 Log (S/N) 一孵化率回帰直線と実験 Log (S/N) 一孵化率回帰直線を推定し、これらの検定後前者と後者の差によって交尾競争における不妊雄の効果を判定することができる。この比較においては両回帰直線が原点上で交われば回帰係数の比のみ、また平行であれば Log (S/N) の平均値における孵化率の差のみで判定されるが、両直線がいずれでもない場合は回帰係数の比と孵化率の差の両方を用いねばならない。

この方法はすでに ^{137}Cs ガンマー線によるミカンコミバエの交尾競争の分析において考案し、Table 2 にあらわした (清久・佃 1976b)³¹⁾。今回はこれにならい、清久・佃 (1973)²⁶⁾ のハスモンヨトウの実験室における交尾競争の実験値、佃・清久 (1973)⁴⁷⁾ のフィールド・ケージにおけるそれ、および清久・佃 (1968)²⁰⁾ のアズキゾウムシの実験成績をあらためて分析し易してみた。その結果は Table 3 のとおりである。

Table 2 Statistical analysis of Log (S/N)-hatchability regression equation of *Dacus dorsalis* (After Kiyoku's formula 1976).

Regression equation	Correlation coefficient	Mean (H) difference	Slope ratio
Theor. $Y_1 = 11.890 - 15.462(X_1 - 1.295)^{**}$	-0.994**	+ 6.529	0.772
Exper. $Y_2 = 18.413 - 11.952(X_2 - 1.295)^{**}$	-0.943**		

Theor. : theoretical, Exper. : experimental equation.

Table 3 Statistical analysis of Log (S/N)-hatchability regression equation from insects of two species.

	Regression equation	Correlation coefficient	Mean (H) difference	Slope ratio
<i>Spodoptera litura</i> , in laboratory				
Theor.	$Y_1=31.575-41.726(X_1-0.345)^{**}$	-0.997**	+ 0.050	1.877
Exper.	$Y_2=31.625-78.338(X_2-0.345)^{**}$	-0.996**		
<i>Spodoptera litula</i> , in field cage				
Theor.	$Y_1=27.177-28.461(X_1-0.728)^{**}$	-0.989**	+ 4.463	2.267
Exper.	$Y_2=31.640-64.942(X_2-0.804)^*$	-0.957*		
<i>Callosobruchus chinensis</i>				
Theor.	$Y_1=19.825-40.221(X_1-0.690)^*$	-0.956*	+33.425	0.563
Exper.	$Y_2=53.350-22.681(X_2-0.690)^*$	-0.904*		

Theor. : theoretical, Exper. : experimental equation.

既報のミカンコミバエの場合 (Table 2) では、理論と実験回帰式の直線が原点上の y 軸において交わるので、両回帰式の回帰係数の比、0.772 のみで比較が充分でき、その結果交尾競争における不妊化虫の効果は約 7 割であるというふうに結論された。しかし今回のハスモンヨトウもアズキゾウムシも原点上で交わらず、直線が平行とは見做せないのので、比較のために 2 種の指標を用いる。その結果をまとめて Table 3 にあらわした。

Table 3 によればハスモンヨトウの実験室における実験では Log (S/N) の平均値における孵化率の差は 0.05% で大差はないが、回帰係数の比が 1.877 とかなり大きかった。そこで不妊雄の割合が多くなればなるほど不妊の効果は増加する。しかしそれが小さくなれば効果は

益々低下するという趣を量的にとらえることができる。フィールド・ケージにおける実験では、 $\log (S/N)$ の平均値においては不妊効果はかなり低いと判断されるが、回帰係数の比が2.267と前者よりはるかに大きいから、不妊化雄の割合を増加させば交尾競争における不妊効果が増加する可能性があり、逆にその割合が小さくなれば、不妊効果は実験室におけるより更に低下することがわかった。次にアズキゾウムシの場合は、平均値における孵化率の差が33.425%と大差があって不妊効果の低いことがわかる。のみならず回帰係数の比は0.563と非常に小さいから、不妊化雄の割合が増加しても不妊効果はそれほど増加しない。つまりこの場合では、つねに不妊化雄の不妊効果が低いことが量的に判定された。

(4) FRIED (1971)⁵⁾の交尾競争の係数(C)に関する批判。

(2・2) 式から推定された孵化率の期待値をEとし、(2・2) 式を書き直してみると、

$$\frac{HnN + HsS}{N + S} = E, \quad NE + SE = HnN + HsS$$

$$S(E - Hs) = N(Hn - E)$$

$$S/N = \frac{Hn - E}{E - Hs} \dots\dots\dots (2 \cdot 6)$$

となる。S♂×U♀ と U♂×U♀ から得られた実測孵化率と S♂×U♂×U♀ からの期待孵化率を(2・6) 式に代入し S/N の値を求め、また S♂×U♂×U♀ の実験から得た実測孵化率を代入して (S/N)' をもとめ、その比、

$$(S/N)' / (S/N)$$

が1であれば不妊化雄の交尾競争は完全で、0より1の間の値で大きければ大きい程不妊効果が高く評価される。この比ははやくから FRIED の交尾競争の係数として広く知られ、外国では FRIED 以外の人々の研究でしばしば採用され、我が国でも SONDA (1972)⁴⁵⁾ のコガタアカイエカ、清久・佃 (1974b)²⁸⁾ のミカンコミバエ、岩橋ら (1976)⁶⁾ のウリミバエの研究で使用された。

今、筆者のハスモンヨトウ、アズキゾウムシ、ミカンコミバエの実験で得られるこの係数を用い、S/N の比の変化に対してこれがどんな変化をあらわすかを検討してみよう。S/N を

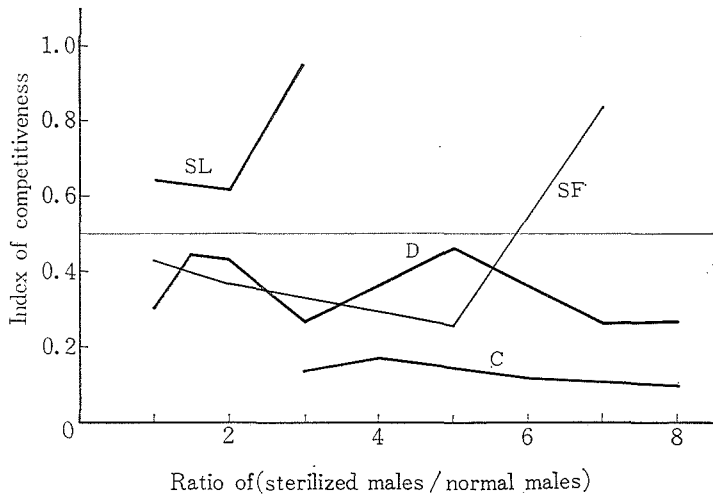


Fig. 3 Variation of the indices (C) of competitiveness by ratio of (sterilized males/normal males). SL: *Spodoptera litura* in laboratory, SF: *Spodoptera litura* in field cages, D: *Dacus dorsalis*, C: *Callosobruchus chinensis*.

横軸に、C を縦軸にとりプロットすると Fig. 3 が得られた。

Fig. 3 によると、C の値は比較的小さくその割に S/N に伴う変動が大きいのでこの図からは満足される結論が得られないが、強いて言えば、ハスモンヨトウのフィールド・ケージの実験では S/N が増加するとそれが増加する。しかしアズキゾウムシやミカンコミバエではその値は更に小さく前者では 0.25 内外、後者で 0.25~0.5 の変動範囲にあり、この S/N の範囲ではその変化には C が大きく反応しない。従って、このような実験結果へは C を用いるより、前記の Log (S/N) - 孵化率回帰式の分析法を用いる方がより適切であろうと思う。但し実験データの少ない場合（例えばフィールドへの放飼実験など）では正確なデータが少なく、回帰直線式の推定が不正確となるので、これらには FRIED の係数(C)を用いる方が無難であろう。

(5) 交尾競争における不妊化雄の効果の裏付けに関する考察

すでに述べたように、Log (S/N) - 孵化率回帰直線による分析においても、FRIED の交尾競争の係数 C の値から判断しても、多くの場合不妊化雄は正常雄より交尾競争に劣り、個体群の不妊効果は弱まるので不妊処理法においてその対策を考えねばならない。

それにはその原因を考察する必要がある。清久ら (1969c)²³⁾ が観察したハスモンヨトウの性行動や寿命に関する研究では、20KR 照射の雄でも a). 交尾行動は正常雄にそれほど劣らない、b). 不妊化雄と交尾をした雌は後で正常雄と再交尾してもその大部分の雌には、はじめの不妊化雄の交尾の影響が残りが不孵化卵を産出する。c). 不妊化雄の寿命はそれほど短縮しない。しかし線量が低い 12KR 照射の雄でも、時間をかけて細かく観察すると次のいろいろの欠点がときどき見られる。すなわち佃・清久 (1971)⁴⁰⁾ によれば、a). ガンマー線照射によって精英形成が異常となることがある。これは雌との完全交尾（精子の伝達など）ができない。b). 精子の活動が正常よりおとることがある。また佃・清久 (1975)⁴⁰⁾ の不妊化雄 1 に対し正常雌を数頭同一の容器内に数日間同居させ不妊化雄の交尾選択を調査した結果によれば、交配後 2・3 日間では大差ないが数日後では不妊化雄の交尾頻度が正常よりややおとる傾向を示す。

以上の諸事実は 1 部の不妊化雄に見られたものであるが、やはり不妊化雄の交尾競争には障害となるものであろう。前述した交尾競争における不妊化雄の効果が低い原因として一応認めなければならないだろう。この対策については線量を更に低くし適切な照射を行うことが考えられるが、これは必然的に不妊効力を下げることになる。そうすると後で処理するいわゆる *Inherited sterility* の積極的な利用のための研究が必要となる。

Ⅲ. 人工的不妊性の世代から世代へ伝わることを考慮に入れた昆虫個体群生長の理論的考察

清久・佃 (1970)²⁴⁾ によれば、ハスモンヨトウの 7 日目雄蛹へ ¹³⁷Cs ガンマー線の 16KR (完全不妊は 24KR) を照射し、羽化した成虫を無処理雌と交配したら孵化率は正常よりかなり低く、孵化幼虫の発育は遅延し、蛹化率は低く、蛹体重は軽く、さらに羽化率も低かった。これらの雄・雌成虫が交配して得られた次の代は、孵化率が更に低く孵化できた幼虫の発育が非常に悪かった。また清久・佃 (1971)²⁵⁾ の 8 KR の実験においてもそのような傾向がうかがわれた。

このような現象は鱗翅目害虫では比較的顕著であって、当時、外国では NORTH and HOLT (1968)³⁹⁾ の Cabbage looper, WALKER and QUINTANA (1968)⁴⁰⁾ の Sugar cane borer, PROSHOLD and BARTELL (1970)⁴²⁾ の Tobacco bud worm の研究で知られ、これらを *Inherited sterility* 又は *Delayed sterility* と呼ばれ、鱗翅目害虫の不妊処理法へ組み込

まれる重要な要因と考えられた。しかしそれが昆虫個体群において生長過程へどんな役割をはたすか実験観察ではそれが把握し難い。NORTH and HOLT (1969)⁴⁰⁾は比較的簡単な個体群変動の数値計算を行ない、また WALKER and PEDERSEN (1969)⁵⁰⁾はシミュレーションによるポプレーション・モデルを作成して考察を試みたが、筆者はこれらとは独立に、筆者がこれまでにした、アズキゾウムシ、ハスモンヨトウおよびミカンコミバエの実験成績に基づいて、今回新しく半不妊昆虫が導入された個体群生長を理論的に吟味する。

昆虫の個体群生長は従来の見解どおり、

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{K-N}{N} \dots\dots\dots (3.1)$$

とし、これをもとにして比較的簡単な一つの式を考えた、それは、

$$N_{t+1} = N_t (1 - P_s) \frac{f}{m+f} \cdot e \cdot (1 - P_m) (1 - \frac{N_t}{K}) \dots\dots\dots (3.2)$$

であって、 P_s は潜在死亡率とでも呼ぶべきもので実験では実測し難いから、この場合は筆者の実験結果から判断し前世代の発育期間中の死亡率の0.37と仮定した。 K は個体群の飽和密度で、増殖率の逆数と個体数の関係があらわす直線によって推定した。 N_t/K は t 世代の環境抵抗をあらわす、 $\frac{f}{m+f}$ は性比、 e は産卵率で、 P_m は卵・幼虫・蛹の死亡率合計である。研究の対象となった3種の昆虫それぞれの飼育系統は、 $U\sigma \times U\varphi - U\sigma \times U\varphi$ 系統(無処理雄雌を毎世代交配したもの)、 $T\sigma \times U\varphi - M\sigma \times M\varphi$ 系統(初代は処理雄と無処理雌の交配で次代からはその同型交配を毎世代繰り返したものの)、 $T\sigma \times U\varphi - M\sigma \times U\varphi$ 系統(前記の初代の交配から得た雄を無処理からの雌と交配し、その後は交配の相手の雌は毎世代無処理の系統より得た異型交配)、 $T\sigma \times U\varphi - U\sigma \times M\varphi$ 系統(雄と雌の交配関係が前者と逆の異型交配)であった。

Table 4 Theoretical estimation of population growth of *Callosobruchus chinensis* sterilized with gamma rays at the parent pupae.

$U\sigma \times U\varphi - U\sigma \times U\varphi$			$T\sigma \times U\varphi - M\sigma \times M\varphi$			$T\sigma \times U\varphi - M\sigma \times U\varphi$			$T\sigma \times U\varphi - U\sigma \times M\varphi$		
Population	Rate of increase		Population	Rate of increase		Population	Rate of increase		Population	Rate of increase	
P	50	—	50	—	—	50	—	—	50	—	—
F ₁	757	15.1	176	3.5	—	217	4.3	—	219	4.4	—
F ₂	12,588	16.6	483	2.7	—	825	3.8	—	846	3.9	—
F ₃	193,447	15.4	1,345	2.8	—	4,056	4.9	—	4,204	4.9	—
F ₄	2,094,605	10.8	1,992	1.5	—	16,017	3.9	—	14,897	3.5	—

アズキゾウムシでは Table 4 に示されたように UU—UU 系統(以下 σ と φ を省略する)は初代50頭が3世代目に約3,800倍にも増加し、世代間の増殖率は15~16である。しかし最も増加の少ない TU—MM 系統では、3世代目に約27倍で、増加率は2~3にすぎない。TU—MU と TU×UM の両系統でもそれほど多くなく、3~5で、3世代目に前者で約80倍、後者で約84倍である。

ミカンコミバエでは Table 5 のように、UU—UU 系統が、増加率50~100、3世代目に約3万4千倍にも増加するのに対し、TU—MM 系統では増加率が初代のみ3、その後の世代は約20、3世代目でも約1,750倍であり、TU—MU、TU—UM 両系統も目立つ増加はなく、増加率は前者で20~30、後者で30~40である。

Table 5 Theoretical estimation of population growth of *Dacus dorsalis* sterilized with gamma rays at parent pupae.

$U\sigma \times U\varphi - U\sigma \times U\varphi$		$T\sigma \times U\varphi - M\sigma \times M\varphi$		$T\sigma \times U\varphi - M\sigma \times U\varphi$		$T\sigma \times U\varphi - U\sigma \times M\varphi$	
Population	Rate of increase	Population	Rate of increase	Population	Rate of increase	Population	Rate of increase
P	50	—	50	—	50	—	50
F ₁	4,874	97.5	151	3.0	149	2.9	150
F ₂	324,496	66.6	3,602	23.9	3,880	25.9	4,730
F ₃	1,726,415	53.2	87,503	24.3	146,426	32.7	207,466
F ₄	229,090,014	132.7	2,193,245	25.1	4,487,203	30.6	5,819,468

Table 6 Theoretical estimation of population growth of *Spodoptera litura* sterilized with gamma rays at parent pupae.

$U\sigma \times U\varphi - U\sigma \times U\varphi$			$T\sigma \times U\varphi - M\sigma \times M\varphi$		$T\sigma \times U\varphi - M\sigma \times U\varphi$		$T\sigma \times U\varphi - U\sigma \times M\varphi$	
Population		Rate of increase	Population	Rate of increase	Population	Rate of increase	Population	Rate of increase
P	50	—	50	—	50	—	50	—
F ₁	3,568	71.4	126	2.5	126	2.5	126	2.5
F ₂	409,141	114.7	473	3.8	440	3.5	0	—
F ₃	28,144,342	68.8	0	—	0	—	—	—

ハスモンヨトウでは、Table 6 にあらわしたように、UU—UU 系統は初代の50頭に対し3世代目にはその約5万4千倍にも達し、増加率も大きくて70~100 ときにそれ以上であるが、処理を含む各種組合せは世代から世代への増加率は2~3にすぎず、3世代目、組合せによっては2世代目には0となった。

以上の3種それぞれ4系統の個体数を種・系統ごとに縦軸に、世代を横軸にとりプロットするといわゆる個体群生長曲線が描かれる。それは(3・1)の生長式から得られる慣用式、

$$Nt = \frac{K}{1 + e^{a-rt}} \quad \dots\dots\dots (3 \cdot 3)$$

で示される。従って、これは(3・3)を対数式として、

$$\log\left(\frac{K-Nt}{Nt}\right) = a - rt \cdot \log e \quad \dots\dots\dots (3 \cdot 4)$$

に従いがい、 $\frac{K-Nt}{Nt}$ の対数値と t が一直線をなす筈である。但し Table 4~6 に掲げたのはごく初期の生長であるから、 N/K であらわされた密度依存の環境抵抗はそれほど大きくないので、むしろ理想環境下の一般の生物増殖の式、

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \quad \dots\dots\dots (3 \cdot 5)$$

その慣用式は、

$$Nt = N_0 \cdot e^{rt} \quad \dots\dots\dots (3 \cdot 6)$$

に近いであろう。そこで本論文では(3・6)式を対数式として $\log Nt$ と t が一直線をなす事実を利用し、毎世代の個体数の対数と世代の番号をあらわす数字とで、対数個体数—世代回帰直線式を統計学的に推定し、その適合性を検定した。その結果は Table 7 にあらわ

したとおりで、高度に有意であった。

そこで Table 7 の直線式によってそれぞれの個体群生長を評価する。Table 7 中にはそれぞれの回帰直線式の a 係数では、UU—UU 系統のそれからの差と、b 係数では上記系統のを 1 としてそれとの比で示した。それらの数値をみると不妊虫を含む個体群生長がいかに関係なく、いかに小さいかを量的に表現している。

ところで、このような *Inherited sterility* の原因は何であろうか、すでに筆者らの数編の論文で発達されたもので、今回の研究と直接・間接関係がありそうなものを整理配列して論評する。

Table 7 Statistical analysis of Log (P-N)-generation regression equation and statistical estimation of sterilization effects.

Strain	Regression equation	Index of Mean (N) difference	Index of slope ratio
<i>Callosobruchus chinensis</i>			
UU	$Y_1 = 5.774 + 1.338(X_1 - 3.000)^{**}$	0.000	1.000
MM	$Y_2 = 3.652 + 0.490(X_2 - 3.000)^{**}$	-2.122	0.366
MU	$Y_3 = 4.168 + 0.839(X_3 - 3.000)^{**}$	-1.606	0.627
UM	$Y_4 = 4.114 + 0.808(X_4 - 3.000)^{**}$	-1.660	0.603
<i>Dacus dorsalis</i>			
UU	$Y_1 = 7.782 + 1.990(X_1 - 3.000)^{**}$	0.000	1.000
MM	$Y_2 = 5.312 + 1.512(X_2 - 3.000)^{**}$	-2.560	0.759
MU	$Y_3 = 5.624 + 1.708(X_3 - 3.000)^{**}$	-2.248	0.858
UM	$Y_4 = 5.728 + 1.742(X_4 - 3.000)^{**}$	-2.144	0.875
<i>Spodoptera litura</i>			
UU	$Y_1 = 4.895 + 2.162(X_1 - 2.500)^{**}$	0.000	1.000
MM	$Y_2 = 2.782 + 0.737(X_2 - 2.500)^*$	-2.113 (-2.750 at $X=3$)	0.341
MU	$Y_3 = 2.700 + 0.663(X_3 - 2.500)^*$	-2.195 (-3.000 at $X=3$)	0.306

(P-N) : population number.

(1) 染色体の異常。清久 (1976a)³⁰⁾によれば、ミカンコミバエの親の世代の蛹に 2.5KR のガンマー線を照射した場合、その次代の幼虫は勿論その子孫の幼虫に無処理では見られない唾腺染色体の異常が観察され、それらは、転座によるもの、逆位又は欠失によって生じたと思われる染色体の部分的ねじれ、染色体の部分的非接合部分の出現などであった。親の世代から子孫の第 4 世代までの間の毎世代の孵化率と唾腺染色体の異常の出現割合との相関を求めると $r = -0.867^{**}$ で、更に異常出現割合の 2 乗と孵化率との間には 1 本の回帰直線が推定され高度に有意であったから、このような *Inherited sterility* は染色体異常と関係の深いことがわかる。

(2) 生殖細胞の分裂異常。清久 (1976a)³⁰⁾によればミカンコミバエの雄蛹に 3KR を照射し、無処理の雌と交配して得た F₁ の幼虫の精巢内生殖細胞中に正常の個体では余り見られない無糸分裂のような細胞分裂がしばしば観察される。更に清久 (1976b)³¹⁾の研究では上記の分裂異常はその子孫の幼虫の生殖細胞中にもかなり散見されることがわかった。これは精子をつくる上に障害となる現象で、正常精子の量を少なくし受精の頻度を低くし、子孫の個体数

を増大させない原因となろう。

(3) 精巢の發育遅延および異常。佃・清久 (1971)⁴⁰⁾の研究では、ハスモンヨトウに12KRの線量を雄蛹に照射した場合、精巢が小型のものが観察され、これらの中の精子胞嚢は細長めで、正常の同時期のものゝ大部分が棍棒状であるのに対し対照的である。これらの雄と正常雌の組合わせからは、交尾嚢中に精莢が見られないものがあった。また交尾ができて次代の幼虫が発生したものでは、その4~7令幼虫の精巢では長径が正常のものゝ半分ぐらいのものが調査個体の約半数に見られ、15~17日経過してもその發育遅延が残り一種の異常と思われるものもあった。清久 (1976b)³⁰⁾のミカンユミバエの雄蛹に3KRを照射した実験でも、7日目成虫において無照射のものより明らかに小型の精巢が観察され、この精巢中には上述の無糸分裂様の細胞分裂が見られ、またそんな雄が正常雌と交尾して得られたF₁幼虫や成虫にも小型の精巢が観察された。なお18日目成虫においても小型で異常な精巢が見られたので、遅延だけでなく一生小型で過ぎるような異常も発生するようである。

(4) ガンマー線照射雄と無照射雌の交配から生じたF₁雌の卵巢の發育遅延および異常。清久・藤波 (1977)³³⁾によれば、上記の組合わせからのF₁—7日目雌成虫では、1対の卵巢の片方の卵巢小管の發育が小型のもの、また別の個体では卵巢の大きさが正常の約半分、卵巢小管が一見して奇型となったもの、また別の例では1対の小管の間に發育のずれがひどくそのため卵巢の外形がいびつになったものが観察され、このような雌が正常雄と交配すると産卵数は少なく、孵化率も低い。

以上それらが不妊の原因となり子孫の発生量を減少させる原因となりそうなものを整理配列したが、そのうちで染色体異常に由来するものは重要であろう。筆者らはその染色体異常の研究の大部分は唾腺染色体の観察であったが、これらに異常が見られれば生殖細胞のそれにも観察されるであろう。事実、NORTH and HOLT (1968)³⁹⁾はCabbage looperで、BARTLETT and LEWIS (1970)²⁾はPink boll wormで、SNIEDER and VALDE (1975)⁴⁴⁾はハマキガの一種、*Adoxophyes orana*の生殖細胞中に多くの染色体異常を認めている。これらは一括してガンマー線による*lethal mutation*と呼ばれるもので、これが、*Inherited sterility*の原因となることは、従来から認知された点であるが、本研究で注目される点は、その他にも(2)~(4)に掲げた諸現象が直接・間接の原因となり得るということである。

摘 要

本論文は筆者およびその協力者が1968年から1977年までの間に、実験動物としてのアズキゾウムシ、ハスモンヨトウおよびミカンコミバエを使用して実験観察し、その都度学会に発表し、また報文としても発表した結果を、今回は一括して整理分類し、個体群生態学および統計生物学的見地よりその総合考察を行ない結論をまとめたものである。

殺虫剤や異常高温度のような殺虫機能を有する要因は昆虫個体群に大きい影響を与えるが、その後生き残った部分には生長繁殖に都合のよい能力の發揮を許し、個体群にはげしい変動をおこし、発生のピークを正常より明らかに高めるという現象を理論的にも実験的にも明確にした。これはむしろ個体群の属性であるから、上述の殺虫機能の要因の他に個体を不妊にして個体群を調節する要因を導入する必要性の実験的根拠を明らかにした。

不妊化雄を正常個体群中に導入すると、雌をめぐって不妊化雄と正常雄の機能的な異種個体群の関係が生ずる。この場合の異種個体群の構成・機能をあらはす一形式として、正常雄に対する不妊化雄の比の対数と孵化率との関係が示す直線式での表現法を試みた。そしてそ

の個体群内における不妊化雄の不妊効果を知る方法としては、期待孵化率による理論的回帰直線式と実験によって得た孵化率による実験的回帰直線式との統計学的比較法によった。

不妊化雄を導入した個体群では不妊化の遺伝的機能によって世代的不妊現象が出現するが、その評価は実験的に困難であるので、統計生物学的見地から、不妊化虫を含む個体群生長を計算し、その生長型を推定すると共に、正常の個体群生長との差を理論的对数個体数 — 世代回帰直線の分析によって数量的に表現した。

文 献

- 1) AFIFI, S. E. D. & H. KNUTSON : J. Econ. Ent. **49**, 310—313 (1956)
- 2) BARTLETT, A. C. & L. T. Lewis : J. Econ. Ent. **66**, 731—733 (1973)
- 3) DECOURSEY, J. D., A. P. WEDSTER & R. S. LEOPOLD : Ann. Ent. Soc. Amer. **46**, 359—365 (1953)
- 4) FINNEY, D. J. : *Probit Analysis*, p.65, Cambridge (1952)
- 5) FRIED, M. : J. Econ. Ent. **64**, 869—872 (1971)
- 6) 岩橋統・伊藤嘉昭・木場訓 : 科学 **46**, 436—444 (1976)
- 7) KIYOKU, M. : Bull. Kyoto-Gakugei Univ. Ser. B 2, 16—33 (1952)
- 8) KIYOKU, M. : Bull. Kyoto-Gakugei Univ. Ser. B 4, 18—24 (1954)
- 9) 清久正夫・玉木 元 : 岡山大農学報 **14**, 1—6 (1959)
- 10) 清久正夫・柚木恒裕 : 岡山大農学報 **15**, 11—17 (1960)
- 11) 清久正夫 : 岡山大学農学報 **16**, 25—32 (1960)
- 12) 清久正夫・佃 律子 : 応動昆中国支会報 **5**, 25—27 (1963a)
- 13) 清久正夫・佃 律子 : 岡山大農学報 **22**, 1—7 (1963b)
- 14) 清久正夫 : 岡山大農学報 **23**, 1—6 (1964a)
- 15) 清久正夫・佃 律子 : 岡山大農学報 **24**, 9—18 (1964b)
- 16) 清久正夫 : 岡山大農学報 **26**, 1—8 (1965)
- 17) 清久正夫 : 応動昆中国支会報 **8**, 7—9 (1966a)
- 18) 清久正夫・佃 律子 : 岡山大農学報 **28**, 1—11 (1966b)
- 19) KIYOKU, M. & R. TSUKUDA : Sci. Rep. Fac. Agr. Okayama Univ. **31**, 1—10 (1968)
- 20) 清久正夫・佃 律子 : 岡山大農学報 **32**, 15—23 (1968)
- 21) 清久正夫・佃 律子 : 応動昆中国支会報 **11**, 29—31 (1969a)
- 22) 清久正夫・佃 律子 : 応 動 昆 **13**(2), 61—69 (1969b)
- 23) 清久正夫・佃 律子・和田 脩 : 岡山大農学報 **34**, 15—24 (1969c)
- 24) 清久正夫・佃 律子 : 岡山大農学報 **36**, 19—26 (1970)
- 25) 清久正夫・佃 律子 : 応動昆中国支会報 **13**, 18—20 (1971)
- 26) 清久正夫・佃 律子 : 岡山大農学報 **42**, 1—8 (1973)
- 27) 清久正夫・佃 律子 : 応動昆中国支会報 **16**, 1—5 (1974a)
- 28) 清久正夫・佃 律子 : 岡山大農学報 **44**, 1—8 (1974b)
- 29) 清久正夫・佃 律子 : 岡山大農学報 **46**, 1—9 (1975)
- 30) 清久正夫 : 岡山大農学報 **48**, 1—9 (1976a)
- 31) 清久正夫 : 応動昆中国支会報 **18**, 5—11 (1976b)
- 32) 清久正夫 : 福島秀毅 : 応動昆中国支会報 **19**, 18—25 (1977)
- 33) 清久正夫・藤波登志江 : 岡山大農学報 **50**, 1—12 (1977)
- 34) KNIPLING, E. F. : J. Econ. Ent. **48**, 459—462 (1955)
- 35) KNIPLING, E. F. : *The Potential Role of the Sterility Method*, p.54 U. S. Dept. Agr. **33** (1964)
- 36) KNUTSON, H. : Ann. Ent. Soc. Amer. **48**, 35—39 (1955)
- 37) KUENEN, D. J. : Ent. Exp. & Appl. **1**, 147—152 (1958)
- 38) MORRISON, F. O. & E. A. HAQLEY : J. Econ. Ent. **52**, 61—62 (1959)

- 39) NORTH, D. T. & G. G. HOLT: J. Econ. Ent. **61**, 928—931 (1968)
- 40) NORTH, D. T. & G. G. HOLT: Can. Ent. **101**, 513—520 (1969)
- 41) OUYE, M. T. & H. KNUTSON: J. Econ. Ent. **50**, 490—493 (1957)
- 42) PROSHOLD, F. L. & J. A. BARTELL: J. Econ. Ent. **63**, 280—285 (1970)
- 43) RIPPER, W. E.: Ann. Rev. Ent. **1**, 403—438 (1956)
- 44) SNIEDER, D. & H. J. TER VELDE: Ent. Exp. & Appl. **18**, 321—328 (1975)
- 45) SONDA, H.: Appl. Ent. Zool. **7**(3), 103—108 (1972)
- 46) 佃律子・清久正夫: 岡山大農学報 **38**, 9—14 (1971)
- 47) 佃律子・清久正夫: 岡山大農学報 **42**, 9—15 (1973)
- 48) 佃律子・清久正夫: 岡山大農学報 **45**, 1—9 (1975)
- 49) WALKER, D. W. & V. QUINTANA: J. Econ. Ent. **61**, 318—319 (1968)
- 50) WALKER, D. W. & K. B. PEDERSEN: Ann. Ent. Soc. Amer. **62**, 21—26 (1969)

正 誤 表 (Errata)

頁 (Page)	行 (Line)	誤 (Erratum)	正 (Correct)
2	2	1967	1967年
3	3	組職学	組織学
3	24	資料	資料
8	11	分析し易し	分析し直し
14	8	ミカンユミバエ	ミカンコミバエ
31	24, 26	egg yolk	egg-yolk
40	15	研者	研究者
42	16	fragmen-tation	fragmentation
55	14	259—262 (1972)	259-262, 岩波書店・東京(1972)