



[資料]

個体群生態学, 生物的防除および害虫管理における基礎としての 日齢-齢期両性生命表とその応用

後藤 哲雄^{1*}・齊心²

¹流通経済大学経済学部, 〒301-8555 茨城県龍ヶ崎市平畑120

²国立中興大学昆虫学部, 〒402 台湾, 台中市南区興大145

(受領: 2019年3月18日; 登載決定: 2019年4月25日)

概要

本稿では, ダニや昆虫の生命表計算における雌と日齢だけを対象とした生命表 (female age-specific life table; 以下, 「従来の生命表」という) の問題点を改善した日齢-齢期両性生命表 (age-stage, two-sex life table) について, 概略を紹介する。

生命表は個体群生態学や害虫管理における重要なツールであるが, 従来の生命表は雄個体を無視し, かつ昆虫の変態を正確に描写できないため, 国内外の研究者はこれらを考慮できる日齢-齢期両性生命表を使うようになってきている。本稿ではこれから生命表を用いた研究をしようとする日本の研究者のために, 日齢-齢期両性生命表の基本原理を説明したい。この生命表は従来の生命表解析に比べて, 1. 個体群の齢期分化 (stage differentiation) を正確に描写できる, 2. 個体群増殖に及ぼす性比の影響を研究できる, 3. 総産卵前期間 (total preoviposition period, TPOP) と成虫産卵前期間 (adult preoviposition period, APOP) を区別できる, 4. 産卵期間 (oviposition period) と産卵日数 (oviposition days) を区別できる, などの利点がある。また, 日齢-齢期両性生命表の分析技術として, 1. 日齢-齢期両性生命表と捕食速度分析表を連結することによって純繁殖率 (net reproductive rate, R_0) から純捕食率 (net predation rate, C_0) への餌転換効率 (transformation rate, Q_p) を正確に得ることができる, 2. 平均産子数 (fecundity, F) と純繁殖率 (R_0) との関係を正確に得られる, 3. 個体群成長 (population growth) の不確実性 (uncertainty) を示すことができることを紹介する。最後に, 日齢-齢期両性生命表の応用として, 1. 個体群成長と防除適期の予測ができる, 2. 天敵生物の捕食速度や害虫の摂食速度を正確に分析できる, 3. 捕食速度分析表と併せて, 天敵の個体群変動と潜在的な捕食能力を予測できる, 4. 天敵の大量飼育についての情報を提供できることを紹介する。

Age-stage, two-sex life table: the basis of population ecology, biological control and pest management.
Tetsuo GOTOH¹ (Faculty of Economics, Ryutsu Keizai University, Ryugasaki, Ibaraki 301-8555, Japan) and
Hsin CHI² (Department of Entomology, National Chung Hsing University, Taichung 402, Taiwan)

* 連絡先著者: e-mail: tetsuo.gotoh.acari@vc.ibaraki.ac.jp

DOI: 10.2300/acari.28.33

はじめに

害虫管理では、まず害虫個体群の大きさ (population size) や齢構成 (stage structure), 発育率 (developmental rate), 平均産子数 (fecundity), 生存率 (survival rate), 摂食速度 (consumption rate) を理解する必要がある。これらの情報を得ることなく、害虫個体群の成長や被害を予測することは不可能であり、害虫管理のタイミングや有効な対策を予測することもできないであろう。同様に、生物的防除でも防除資材の個体群サイズ, 齢構成, 発育率, 生存率および捕食速度 (predation rate) または寄生率 (parasitism rate) を理解しておく必要がある。これらの情報をもつことによって、我々は放飼に最適な時期や個体数, 回数を予測できる。生存率や繁殖率, 摂食速度または捕食速度は日齢や齢期によって異なるので、齢構成や齢別生存率, 齢別捕食速度を記述できない指数関数的成長やロジスティック成長などの簡略化されたモデルは、害虫管理や生物的防除の予測には使われてこなかった。なお、日齢 (age) は時間単位 (time unit) に基づいているが、齢期 (stage) は変態 (metamorphosis) または形態 (morphology) に基づいている。例えば同じ10日齢でも、ある個体は幼虫であるが、ある個体は既に蛹になっていることがあるので、雌と日齢だけに着目した生命表 (female age-specific life table, 以下、「従来の生命表」という) (Euler, 1760; Lotka, 1907; Lewis, 1942; Leslie, 1945; Birch, 1948; Carey, 1993) では正確な解析を行うことができなかった。このような従来の生命表における問題点は以下のようなものである。

- a. 雄の個体数を無視しているので、雄個体に関わるすべてのデータが生命表解析から除かれている。
- b. 未成熟齢期の個体の性比は通常分らないので、未成熟期の死亡を正確にモデルに組み込むことが困難である。もし未成熟期に死亡したすべての個体がどちらかの性に偏っていると仮定して解析をすれば、未成熟期の死亡率を過大評価あるいは過小評価することになる。
- c. 齢期分化 (stage differentiation) を記述することができないので、齢期の構成や捕食動態を示すことができない。
- d. 個体群パラメータにおける性比の効果が無視されている。

上述した問題点は、従来の生命表に基づいたすべての論文に当てはまると考えられる。本稿ではこのような従来の生命表の問題を解決できる日齢-齢期両性生命表 (age-stage, two-sex life table; Chi and Liu, 1985) の利点について述べていきたいが、特に大事なものは以下の2点である。

A. 雄と雌の両方のデータを使って解析することができる。害虫では雌雄ともに作物を加害するし、テントウムシ類などの天敵生物でも雌雄ともに害虫を捕食するので、両性を考慮することは重要である。

B. 齢期分化を正確に記述することができる。レスリー行列 (Leslie matrix) を用いたとしても、日齢分化 (age differentiation) は記述できるが、齢期分化は記述できない。

Chi and Liu (1985) と Chi (1988) の日齢-齢期両性生命表に関する論文は多くの研究者の支持を得ており、これらを引用した論文数は、過去20年間で飛躍的に増加している。事実、Google Scholarによれば、この2報だけで1,000回以上引用されている。さらに近年になって、生命表の解析が簡便かつ正確に行えるフリーソフトウェア TWOSEX-MSChart の提供も開始され (Chi, 2019), 利用しやすくなっている。またこの応用として、実際に害虫管理時期を決める際に利用できる TIMING-MSChart (Chi, 1990; Chi, 2018b) や、捕食者や寄

生者に適用できる CONSUME-MSChart (Chi, 2018a) も開発され (Chi and Yang, 2003; Chi and Su, 2006), 無料で公開されている。

本稿では, 生態学的研究や害虫管理, 捕食者-被食者関係について研究する日本人研究者の役に立てるよう, 日齢-齢期両性生命表を利用する意義や有益性を, Chi et al. (2019) をベースに紹介する。

1. 日齢-齢期両性生命表の基本原理解

1.1 個体群の正確な齢期分化を描写する

従来の生命表では齢期の重複を示すことができなかったが, 日齢-齢期両性生命表は昆虫 (例えば, Cui et al., 2018) やダニ (例えば, Bussaman et al., 2017; Sugawara et al., 2017) における固有の特徴である齢期分化の効果を厳密に記述できる。様々なステージ (齢期) の個

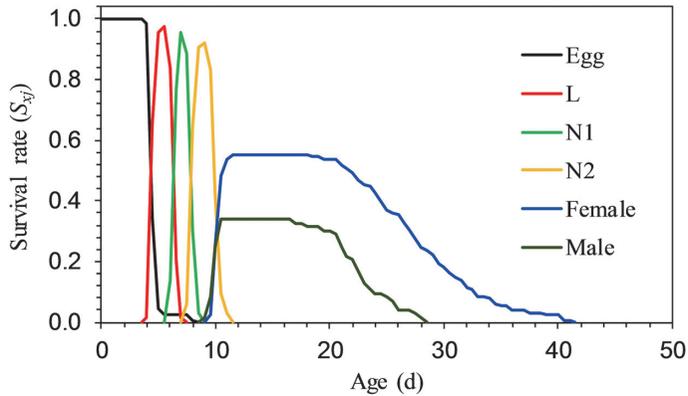


Fig. 1. Age-stage survival rate (S_{xy}) of *Tetranychus urticae* at 25°C. S_{xy} depicts the probability that a newborn will survive to age x and stage j . The variable developmental rates among individuals overlap between different stages during developmental periods (After Bayu et al., 2017).

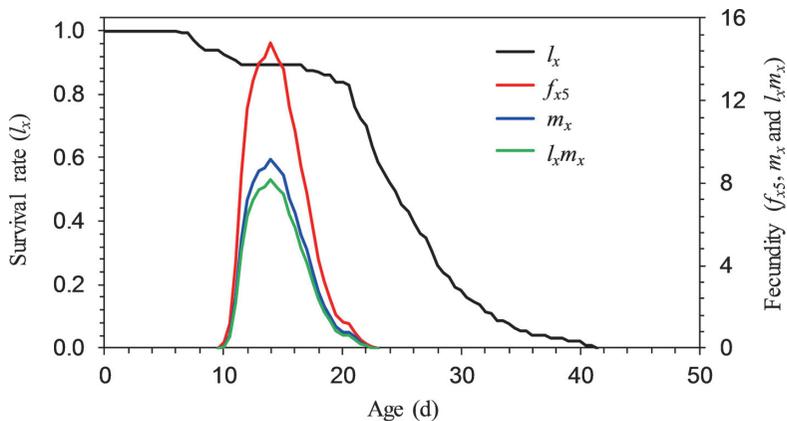


Fig. 2. Age-specific survival rate (l_x), fecundity (m_x), maternity ($l_x m_x$) and age-stage-specific fecundity (f_{x5}) of *Tetranychus urticae* at 25°C (After Bayu et al., 2017).

体は、互いにそれぞれ違った生理、行動、抵抗性、適応能力などをもっている。日齢-齢期両性生命表における日齢-齢期生存率 (S_{xy}) は、Fig. 1に示したようにナミハダニ *Tetranychus urticae* のあるステージ (卵または幼虫、若虫) が日齢 x 、齢期 j まで生きることができる確率を表しており、齢期の重複は S_{xy} 曲線で知ることができる (Bayu et al., 2017)。 S_{xy} 曲線は、新たな齢期の出現 (齢期分化) とその生存率の変化および次の齢期の出現とその生存率の変化を示している (Fig. 1の y 軸は齢期頻度 (stage frequency) でも良いが、多くの研究者が使っている生存率 (survival rate) を用いた)。

また、日齢-齢期両性生命表は、雌雄間の違いを示すことができる (Fig. 1)。TWOSEX-MSChartを使うことによって、雌雄間の成長率や生存率、寿命、平均余命の違いを容易に記述できる。

1.2 個体群増殖に及ぼす性比の影響

昆虫やダニの個体群において、性比は重要であるが、一般的に生活史の研究では性比を単一の値として扱っている。例えば、もし100卵から始めて、雌が34個体、雄が45個体であったとすると、性比は34♀ : 45♂、1♀ : 1.32♂あるいは0.43♀率として示され、標準誤差は算出できない。しかし、ブートストラップbootstrapの手法を使えば、性比の標準誤差を算出することができる。性比の効果は2つの方法で導くことができる。1つは、異なる性比を使った実験を行うことである。つまり、1♀ : 1♂、50♀ : 1♂、1♀ : 50♂の組合せによって、雌の平均産子数 (fecundity, F) や純繁殖率 (net reproductive rate, R_0) に差が出るかどうか (性比という要因の固定効果) を調べる方法で (Chang et al., 2016; Huang et al., 2016)、もう1つはbootstrapの手法を使うことによって、bootstrapサンプルにおける平均産子数 (F) と純繁殖率 (R_0) に対する性比の効果 (性比の不確実性が与えるランダム効果の大きさ) を検出することである。もしbootstrapサンプルにより多くの雌を含んでいるのであれば、その F と R_0 は雌が少ないbootstrapサンプルよりも高くなるかもしれないからである。しかし、従来の生命表では雄個体のデータが完全に除外されているので、性比の効果は考慮されていなかった。不妊虫放飼法 (sterile insect technique, SIT) や放射線不妊化法 (male annihilation technique, MAT) では、性比の効果が考慮されている日齢-齢期両性生命表の利用は必須である。Fig. 2は、ナミハダニの日齢特異的生存率 (l_x 、これは S_{xy} を単純化したもの)、雌の日齢特異的産子数 (f_{x5} 、雌は第5の生活史ステージ)、コホート全体の日齢特異的産子数 (m_x)、そして日齢特異的maternity ($l_x m_x$) の関係を示しているが (Bayu et al., 2017)、雌成虫の比率は m_x の計算に含まれている。

$$m_x = \left(\sum_{j=1}^k s_{xy} f_{xj} \right) / \sum_{j=1}^k s_{xy}, \text{ ここで } k \text{ は齢期の数を示す.}$$

一般的に、性比は雄に対する雌の相対的な数で示される。例えば、もし生活史の研究において、100卵から始めて、10雌と10雄の成虫が羽化したとすれば、性比は1 : 1である。しかし、100卵のうち、40雌と40雄の成虫が羽化したとしても、性比はやはり1 : 1である。それゆえ、性比の一般的な概念では個体群の生存率を無視しているの、個体群動態の予測には使うことができない。

TWOSEX-MSChartプログラムでは、 N_f/N 、 N_m/N 、 N_n/N および N_m/N_f の比を統計量として提供している。ここで、 N はコホートサイズ、 N_f は N から羽化してきた雌成虫数、 N_m は雄成虫数、 N_n は未成熟期の死亡個体数である。 N_f 、 N_m 、 N_n を使うことによって、性比だけでなく、生存率を記述でき、また比較できる。例えば、 $N_f : N_m$ は性比であるが、 $N_n / (N_f + N_m + N_n)$

は未成熟期の死亡率を示すことができる。また $N_f / (N_f + N_m + N_n)$ は新生児が成虫まで生きることができる確率を示し、そしてあるコホートにおける雌成虫の比率を意味する。 $N_m / (N_f + N_m + N_n)$ はあるコホートにおける雄成虫の比率である。これらの値の利用は、単純な雌雄比よりも個体群の生存率を考慮できる点で好ましい。

1.3 総産卵前期間 (TPOP) と成虫産卵前期間 (APOP) の区別

TWOSEX-MSChart を使うことによって、成虫の産卵前期間 (成虫羽化から最初の産卵までの期間; adult preoviposition period, APOP) と総産卵前期間 (卵の産下から最初の産卵までの期間; total preoviposition period, TPOP) の違いを示すことができる。多くの研究者は、「産卵前期間」を「成虫の羽化から最初の産卵までの期間」としている。Lewontin (1965) は、内的自然増加率の値には最初の産卵齢が重要な効果を持つと指摘している。APOP は成虫になる前の期間を無視しているため、個体群の適応度における最初の産卵齢の効果を示すことができない。これに対して、TPOP は個体群成長率 (population growth rate) に及ぼす最初の産卵齢の効果を明確に示すことができる。このことは、TPOP のピークと繁殖値 (v_{ij}) のピークの日齢が近いという関係から分かる (Gabre et al., 2005; Liu et al., 2018)。なお、卵期のない昆虫では、APOP は成虫の繁殖前期間 (adult pre-reproductive period, APRP) に、TPOP は総繁殖前期間 (total pre-reproductive period, TPRP; 幼虫から最初の産卵までの期間) に置き換えることができる。

1.4 産卵期間と産卵日数の区別

TWOSEX-MSChart プログラムは、産卵期間 (oviposition period) と産卵日数 (oviposition days) の両方を計算する (Chen et al., 2018)。多くの研究者は、「最初の産卵から最後の産卵までの期間」を「産卵期間」としている。実際には、多くの昆虫は卵形成にしたがって、多かれ少なかれ周期的に卵を産んでいくので、産卵期間の長さを繁殖ポテンシャルの指標として使うことができない。つまり、一般的に「産卵期間」には産卵しなかった日数も含まれているので、産卵期間に基づいて日ごとの平均産卵数を計算することは、産卵ごとの産卵数または標準誤差を正確に反映しているとは言えないであろう。TWOSEX-MSChart プログラムでは、昆虫が卵を産んだ日数の総計 (産卵日数) を示すことができるので、研究者は産卵期間を産卵日数や産卵日の産卵数と比較することができ、また産卵期間に対する産卵日数の比率を計算することができるため、産卵周期 (繁殖パターン、繁殖特性) も正しく反映できる。もし雌成虫が30日間生存して、雌が成虫化後5日目に産卵を始め、最後の産卵が23日目であったならば、産卵期間は19日である。しかし、もし雌が実際には5日目、14日目、19日目に卵を産んだならば、産卵日数はたったの3日である。これが周期的産卵 (periodic oviposition) である。このことは卵塊または卵鞘として子孫を生産する昆虫でよく見られることである (例えば、チャオビゴキブリ *Supella longipalpa*; Tsai and Chi, 2007)。

2. 日齢-齢期両性生命表の分析技術

2.1 Bootstrap 法による日齢-齢期両性生命表と捕食速度分析表の連結

生命表の研究には多くの時間がかかるので、研究者はだいたい30~100卵を使って実験をする。したがって、生命表はこの1つのサンプルに基づいて計算するので、内的自然増加率などは標準誤差のない1つの値として出てくる。そこで、従来はjackknife法を使って生活史パラメータの標準誤差を計算していた。しかしHuang and Chi (2012) は、生活史パラ

メータの解析にjackknife法を適用することは間違いであると指摘した。今日、TWOSEX-MSChartでは100,000 bootstrapが推奨されており、得られた結果は中心極限定理 (Central Limit Theorem) に一致する。多くの統計学者はbootstrap法の強みを認めている (Crowley, 1992; Efron and Tibshirani, 1993)。

餌転換効率 (transformation rate, Q_p) は捕食者が子孫を生産するのに必要な餌個体数であり、純繁殖率 (R_0) に対する純捕食率 (net predation rate, C_0) の比で示される。 R_0 と C_0 のbootstrapの結果を正確にリンクするためには、 R_0 と C_0 を計算するのに同じbootstrapサンプルを使うことが必須であり、これによってだけ正しい Q_p を得ることができる。そのため、TWOSEX-MSChartプログラムで得られた100,000回のbootstrapサンプルがCONSUME-MSChartとの連結のために記録されている。

2.2 平均産子数と純繁殖率との関係

日齢一齢期両性生命表を使うことによって、平均産子数 (F) と純繁殖率 (R_0) の正確な関係は次式で示すことができる (Chi, 1988)。

$$R_0 = \frac{N_f}{N} F$$

ここで N は生命表研究で使った総個体数、 N_f は総個体数のうちの雌成虫数である。この関係は、雌だけの個体群にも両性からなる個体群にも当てはまる。もし研究者が日齢一齢期両性生命表プログラムを使って昆虫の生活史データを解析したなら、彼らのデータはいつもこの関係と一致するはずである。しかし、研究者が従来生命表の理論を使うのであれば、この関係性を得ることはできない。

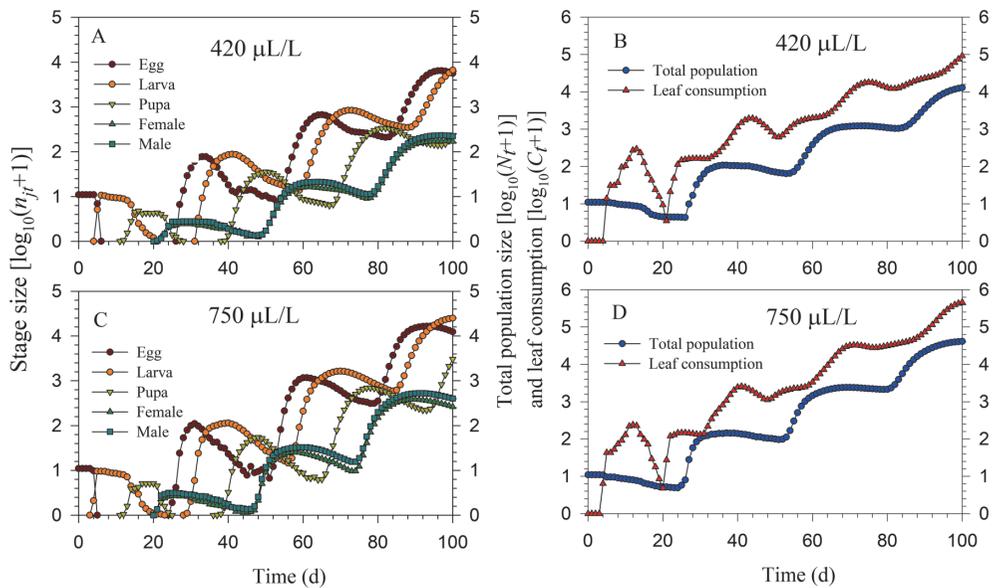


Fig. 3. Population growth and consumption of *Agasicles hygrophila* under different levels of CO_2 based on computer simulation (After Fu et al., 2016; Chi et al., 2019; CCC license no. 4545811060618).

2.3 個体群成長の不確実性 (uncertainty) の推定

TWOSEX-MSChartには変数が多く含まれているので、研究者が個体群成長の不確実性を予測するときには、単一のパラメータ（発育率、生存率、産卵数、性比）だけを取り出して使うべきではない。100個体のbootstrapサンプルを選んだとき、bootstrapの手法ではこれら100個体のすべてのデータ（発育率、生存率、産卵数、性比）を含んでいる。それゆえ、個体群動態の不確実性を正確に示すことができる。さらに、TWOSEXソフトはbootstrapサンプリング法で個体群成長の不確実性を推定する時、bootstrapの全部のサンプルの0.025および0.975パーセンタイル (percentiles) の日齢-齢期両性生命表を用いて、個体群成長の不

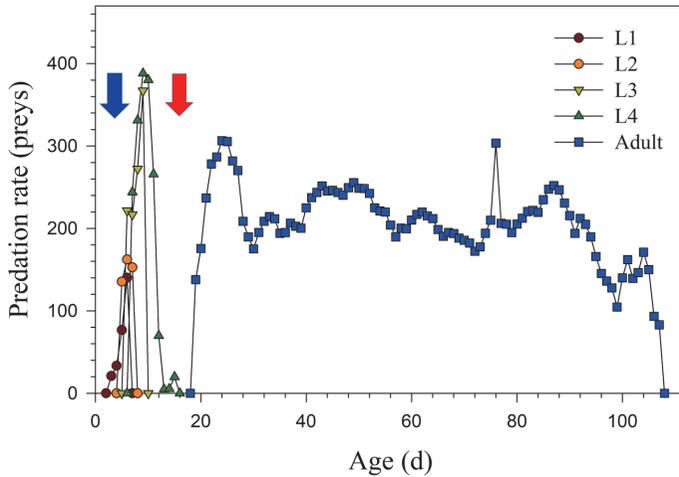


Fig. 4. Age-stage-specific predation rate of *Harmonia dimidiata*. The blue arrow shows the predation gap due to egg stage and the red arrow shows the predation gap due to pupal stage (After Mou et al., 2016; Chi et al., 2019).

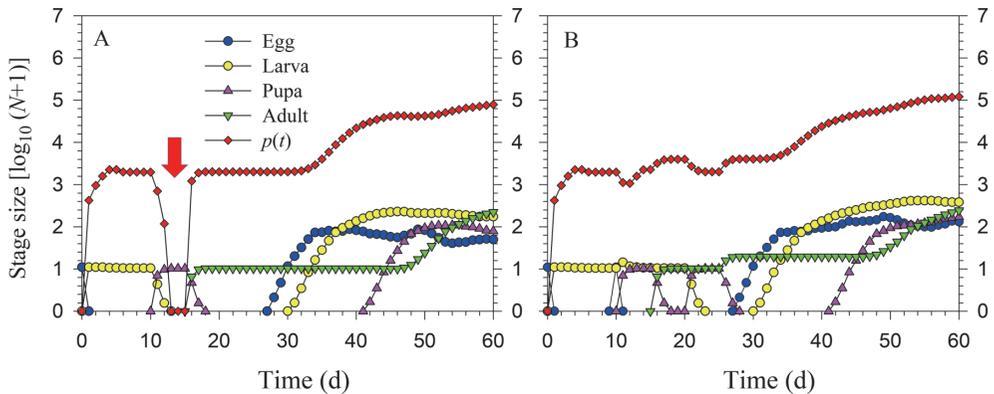


Fig. 5. Stage structure (individual number at egg, larval, pupal and adult stages) and predation potential $p(t)$ during the population growth of *Harmonia dimidiata*. The red arrow shows the predation gap due to most individuals being in pupal stage. A: Single release of 10 eggs at the day 0; B: Double release of each 10 eggs at the day 0 and the day 10; N : Population size (After Mou et al., 2016; Chi et al., 2019).

確実性も算出できる。0.025および0.975パーセントイルの日齢一齢期両性生命表をさらに摂食速度に連結すれば、個体群摂食速度の不確実性を推定できる (Huang et al., 2018)。

3. 日齢一齢期両性生命表の応用

3.1 個体群成長と防除適期の予測

日齢一齢期両性生命表では、齢期間で変動する捕食速度 (predation rate) や摂食速度 (consumption rate) を示すことができるので、捕食者の捕食速度や害虫の摂食速度を正確にシミュレーションできる。CONSUME-MSChartプログラムは、生命表研究と捕食速度研究をリンクさせたい研究者の助けになろう。Fig. 3は、異なるCO₂濃度で飼育したハムシの一種 *Agasicles hygrophila* の個体群成長と葉の摂食速度をシミュレーションしたものである (Fu et al., 2016)。個体群成長も増殖率も摂食速度も、高いCO₂濃度の方が低いCO₂濃度よりも高いことを示している。なお、ここで 'stage size' は、各齢期の個体数 (卵、幼虫あるいは成虫の数) のことである。

害虫個体群や捕食者個体群の齢構成は害虫管理において重要であるため、TWOSEX-MSChartではTIMINGプログラムのための生命表データ (TIMING-MSChart) を準備している (Chi, 2018b)。研究者は、生命表に基づいた個体群成長をシミュレーションでき、またシミュレーションに殺虫剤処理による齢別死亡率を含めることができる (Chi, 1990)。

3.2 天敵の捕食速度と害虫の摂食速度の分析

日齢一齢期両性生命表では、両性とそれらの幼若虫期における死亡を考慮することができる。雄のテントウムシはアブラムシを捕食する能力があるので、雄の寄与を無視することは生物的防除戦略の誤りと不正確な計画をもたらす。同様に、雄のコナガ *Plutella xylostella* 幼虫やコロラドハムシ *Leptinotarsa decemlinea* も作物に被害を及ぼす。雄個体による被害を無視することは、作物の被害量と害虫管理の評価に誤りをもたらすであろう。

捕食速度と摂食速度の両方は、個体の日齢と齢期にしたがって変化する。従来の生命表は齢期分化を考慮できないので、生物防除の研究と分析には向いていない。CONSUME-MSChart (Chi, 2018a) は日齢一齢期両性生命表理論に基づく分析ソフトウェアであり、その分析結果は捕食速度が日齢と齢期にしたがって変化する様子を明確に示すことができる。Fig. 4にはオオジュウゴホシテントウ *Harmonia dimidiata* の捕食速度 (実測値) を示しているが、卵と蛹には捕食能力がないので、この2つの齢期は「0」として示されている (Mou et al., 2015; 図4中の矢印)。

3.3 天敵の個体群成長と潜在的捕食能力

2種の生物的防除資材を比較する際、捕食速度あるいは成長率 (growth rate) を別々に比較する理由はない。Chi et al. (2011) と Yu et al. (2013) では、TWOSEX-MSChartとCONSUME-MSChartをリンクさせて、潜在的捕食能力の比較のための期間捕食速度 (finite predation rate) を定義した。これによって、個体群成長中の天敵の齢構成と潜在的な捕食能力を評価することができる。Fig. 5には、オオジュウゴホシテントウの個体群成長における齢構成 (卵、幼虫、蛹、成虫の数) と潜在的捕食能力 ($p(t)$) を示してある。Aは10卵を1回放飼しただけなので、大半の個体が一斉に蛹になってしまい、捕食のギャップ (図5中の矢印) ができている。Bでは10卵を放飼した10日後にもう一度10卵を放飼したため、捕食のギャップが生じていない (Mou et al., 2015)。

Table 1. Stage structure (T_j), daily recruits to each stage (N_j), survival rate from pupae to adults (S_A), daily harvested pupae (H_p) and adults (H_A), and cost of mass-rearing system for a daily harvest rate of 1,000 pupae (H_p) of *Epicauta impressicornis* at different temperatures. (After Liu et al., 2018)

Temperature	Number of individuals													Fixed capital per year (RMB yuan)	Daily cost (RMB yuan)	Cost per adult (RMB yuan)
	Egg	1st instar larva	2nd-4th instar larva	5th instar larva	6th instar larva	Pupa	Female adult	Male adult	H_p	S_A	H_A	Number of individuals				
												H_p	S_A			
21°C	T_j 54,962	13,028	27,176	124,546	19,271	336	463	194	1,000	0.9667	967	360,142	1,127	2,186		
	N_j 1,696	1,696	1,493	1,289	1,187	18	11	6								
24°C	T_j 35,276	8,131	17,014	64,681	10,702	164	230	131	1,000	0.9487	949	196,938	838	1,451		
	N_j 1,299	1,299	1,273	1,091	1,065	13	8	4								
27°C	T_j 29,811	7,802	13,660	23,487	9,417	150	152	133	1,000	0.9459	946	107,802	866	1,227		
	N_j 1,369	1,369	1,204	1,122	1,068	13	7	5								
30°C	T_j 23,035	6,484	11,381	7,359	5,608	101	141	101	1,000	1.0000	1,000	62,345	857	1,028		
	N_j 1,368	1,368	1,258	1,149	1,067	12	7	5								
33°C	T_j 16,628	5,171	7,224	6,844	4,461	111	115	57	1,000	0.9750	975	47,906	785	0,940		
	N_j 1,267	1,267	1,166	1,090	1,039	14	9	5								
36°C	T_j 18,353	5,594	10,090	7,275	4,022	458	303	224	1,000	1.0000	1,000	56,552	1,183	1,337		
	N_j 1,828	1,828	1,718	1,206	1,097	60	35	25								

3.4 天敵の大量飼育

生物的防除プログラムにおいて、生物的防除資材の大量（集団）飼育は重要な課題である。TWOSEX-MSChartプログラムでは、飼育や設備のコストに基づいた集団飼育と防除資材の回収システム（harvesting system）を解析できる（Chi & Getz, 1988; Yu et al., 2018）。つまり、大規模な生産と放飼に関する理論と技術がサポートされている。例えば、薬用昆虫ツチハンミョウ科の一種 *Epicauta impressicornis* を安価に大量増殖して回収するシステムを開発するための齢構成計算に使われている。Table 1は、6温度区における齢構成と1日に回収できる蛹の数（ H_p ）を1,000に固定したときの1日当たりに回収できる成虫数（ H_A ）および1日当たり1,000個体の蛹を得るための増殖コスト（daily cost）を示している（Liu et al., 2018）。この表から、30～33℃で飼育するのが最も効果的で経済的であることがわかる。

最後に

生命表は、生態学的研究や害虫管理のためにだけ重要なツールではない。生命表は、今や生理学や生化学の分野においても広く使われている。例えば、毒物学において、研究者が抵抗性系統の生存や産卵についてだけ焦点を当てているならば、抵抗性系統の個体群適応度に関する包括的な理解を得ることは不可能である。

ここで紹介したのは、日齢一齢期両性生命表の概略である。実際の利用に当たっては、公開されているURLにアクセスして、そこに示されている説明書を見て頂きたい。もし疑問があれば、著者らに問い合わせて頂きたい。本稿が、日齢一齢期両性生命表のより良い理解につながることを期待している。

謝辞

初稿を通読して示唆を頂いた茨城大学・北嶋康樹博士と中国語について教示頂いた国立中興大学・王至弘博士に御礼申し上げます。また、2名の匿名査読者と編集幹事の齊藤美樹博士には大変有益な示唆を頂き、本稿をよりわかりやすく記述することができた。厚く御礼申し上げます。

文献

- Bayu, M. S. Y. I., M. S. Ullah, Y. Takano and T. Gotoh (2017) Impact of constant versus fluctuating temperatures on the development and life history parameters of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology*, 72: 205-227.
- Birch, L. C. (1948) The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology*, 17: 15-26.
- Bussaman, P., C. Sa-uth, A. Chandrapatya, R. Atlihan, A. Gökçe, P. Saska and H. Chi (2017) Fast population growth in physogastry reproduction of *Luciaphorus perniciosus* Rack (Acari: Pygmephoridae) at different temperatures. *Journal of Economic Entomology*, 110: 1397-1403.
- Carey, J. R. (1993) *Applied Demography for Biologists with Special Emphasis on Insects*. Oxford University Press, New York.
- Chang, C., C. Y. Huang, S. M. Dai, R. Atlihan and H. Chi (2016) Genetically engineered ricin suppresses *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) based on demographic analysis of group-reared life table. *Journal of Economic Entomology*, 109: 987-992.

- Chen, G. M., H. Chi, R. C. Wang, Y. P. Wang, Y. Y. Xu, X. D. Li, P. Yin and F. Q. Zheng (2018) Demography and uncertainty of population growth of *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae) reared on five host plants with discussion on some life history statistics. *Journal of Economic Entomology*, 111: 2143-2152.
- Chi, H. (1988) Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environmental Entomology*, 17: 26-34.
- Chi, H. (1990) Timing of control based on the stage structure of pest populations: a simulation approach. *Journal of Economic Entomology*, 83: 1143-1150.
- Chi, H. (2018a) CONSUME-MSChart: A computer program for the age-stage, two-sex consumption rate analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan. Available at <http://140.120.197.173/ecology/>
- Chi, H. (2018b) Timing-MSChart: A computer program for the population projection based on age-stage, two-sex life table. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan. Available at <http://140.120.197.173/Ecology/Download/TIMING-MSChart.rar>
- Chi, H. (2019) TWSEX-MSChart: a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan. Available at <http://140.120.197.173/Ecology/Download/Twosex-MSChart.rar>
- Chi, H. and W. M. Getz (1988) Mass rearing and harvesting based on an age-stage, two-sex life table: a potato tuberworm (Lepidoptera: Gelechiidae) case study. *Environmental Entomology*, 17:18-25.
- Chi, H. and H. Liu (1985) Two new methods for the study of insect population ecology. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica*, 24: 225-240.
- Chi, H. and H. Y. Su (2006) Age-stage, two-sex life tables of *Aphidius gifuensis* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and its host *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) with mathematical proof of the relationship between female fecundity and the net reproductive rate. *Environmental Entomology*, 35: 10-21.
- Chi, H. and T. C. Yang (2003) Two-sex life table and predation rate of *Propylaea japonica* Thunberg (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 32: 327-333.
- Chi, H., D. F. Mou, H. Allahyari, J. Z. Yu, Y. B. Huang, T. C. Yang, R. Farhadi and M. Gholizadeh (2011) Finite predation rate: a novel parameter for the quantitative measurement of predation potential of predator at population level. In: Nature Precedings. Available at <http://hdl.handle.net/10101/npre.2011.6651.1>
- Chi, H., J. W. Fu and M. S. You (2019) Age-stage, two-sex life table and its application in population ecology and integrated pest management. *Acta Entomologica Sinica*, 62: 255-262 (in Chinese).
- Crowley, P. H. (1992) Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 405-47.
- Cui, L., H. Yuan, Q. Wang, Q. Wang and C. Rui (2018) Sublethal effects of the novel cis-nitromethylene neonicotinoid cycloxyaprid on the cotton aphid *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Scientific Reports*, 8:8915. doi:10.1038/s41598-018-27035-7.
- Efron, B. and R. J. Tibshirani (1993) An Introduction to the Bootstrap. Chapman & Hall, New York.
- Euler, L. (1760) "Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain," Histoire de l' Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres, année 1760, pp. 144-164. Berlin, 1767. [Translated by Nathan and Beatrice Keyfitz (1970) as "A general investigation into the mortality and multiplication of the human species" published in *Theoretical Population Biology*, 1: 307-314.]
- Fu, J. W., M. Z. Shi, T. Wang, J. Y. Li, L. Z. Zheng and G. Wu (2016) Demography and population projection of flea beetle, *Agasicles hygrophila* (Coleoptera: Chrysomelidae), fed on alligator weed under elevated CO₂. *Journal of Economic Entomology*, 109: 1116-1124.
- Gabre, R. M., F. K. Adham and H. Chi (2005) Life table of *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Acta Oecologica*, 27: 179-183.
- Huang, Y. B. and H. Chi (2012) Life tables of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae): with an invalidation of the jackknife technique. *Journal of Applied Entomology*, 137: 327-339.
- Huang, K. Y. B., R. Atlihan, A. Gökçe, J. Y. B. Huang and H. Chi (2016) Demographic analysis of sex ratio on population growth of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) with discussion of control efficacy using male annihilation. *Journal of Economic Entomology*, 109: 2249-2258.
- Huang, H. W., H. Chi and C. L. Smith (2018) Linking demography and consumption of *Henosepilachna*

- vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Solanum photeinocarpum*: with a new method to project the uncertainty of population growth and consumption. *Journal of Economic Entomology*, 111: 1-9.
- Leslie, P. H. (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33: 183-212.
- Lewis, E. G. (1942) On the generation and growth of a population. *Sankhya*, 6: 93-96.
- Lewontin, R. C. (1965) Selection for colonizing ability. In: *The Genetics of Colonizing Species* (Baker, H. G. and G. L. Stebbins, eds.) pp. 77-94, Academic Press, San Diego.
- Liu, Y. Y., G. Y. Li, L. Yang, H. Chi and X. S. Chen (2018) Demography and mass rearing of the medicinal blister beetle *Epicauta impressicornis* (Pic) (Coleoptera: Meloidae) at different temperatures. *Journal of Economic Entomology*, 111: 2364-2374.
- Lotka, A. J. (1907) Studies on the mode of growth of material aggregates. *American Journal of Science*, 24:199-216.
- Mou, D. F., C. C. Lee, C. L. Smith and H. Chi (2015) Using viable eggs to accurately determine the demographic and predation potential of *Harmonia dimidiata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology*, 139: 579-591.
- Sugawara, R., M. S. Ullah, C. Ch. Ho, C.-C., A. Gökçe, H. Chi and T. Gotoh (2017) Temperature-dependent demography of two closely related predatory mites *Neoseiulus womersleyi* and *N. longispinosus* (Acari: Phytoseiidae). *Journal of Economic Entomology*, 110: 1533-1546.
- Tsai, T.-J. and H. Chi (2007) Temperature-Dependent Demography of *Supella longipalpa* (Blattodea: Blattellidae). *Journal of Medical Entomology*, 44: 772-778.
- Yu, J.-Z., H. Chi and B.-H. Chen (2013) Comparison of the life tables and predation rates of *Harmonia dimidiata* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) at different temperatures. *Biological Control*, 64: 1-9.
- Yu, J.-Z., B. H. Chen, A. Güncan, R. Atlihan, A. Gökçe, C. L. Smith, E. Gümüş and H. Chi (2018) Demography and mass-rearing *Harmonia dimidiata* (Coleoptera: Coccinellidae) using *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) and eggs of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 111: 595-602.