トウモロコシに寄生するアブラムシ類の低密度個体群の空間分布構造¹

桜 谷 保 之

京都大学農学部昆虫学研究室

(1976 年 12 月 13 日 受 領)

Spatial Distribution Pattern of the Low Density Populations of Aphids in the Corn Fields.
Yasuyuki SAKURATANI (Entomological Laboratory, College of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **21** : 66~73(1977)

Population dynamics of three species of aphids, (*Rhopalosiphum padi*, *R. maidis* and *Macrosiphum akebiae*), was observed in the unsprayed corn fields for three years. Any actual injuries on plants by pest insects had not been observed over fifteen years in this field. The density of aphids on a plant was very low in each year of observation. Even at the peak of population fluctuation, the mean number per plant was below ten individuals. The population of aphids declined from mid June and became very scarce or disappeared in early July in each year. The autumn population was also at a very low density. The spatial distribution of alatae was random or uniform whenever the size of sampling unit was taken as plot (20 plants), plant, and leaf. The distribution of apterae and larvae was highly contagious regardless of the difference in the size of sampling unit. On a plant the aphid of each species generally inhabited on the leaves grown at low portion. The habitat segregation among the three species of aphids in a plant was not recognized. It seems that such a distribution pattern is diagnostic character of low density population of aphids.

は じ め に

トウモロコシ *Zea mays* LINNÉ にはムギクビレアブラムシ *Rhopalosiphum padi* (LINNÉ), トウモロコシアブラムシ *Rhopalosiphum maidis* (FITCH), ムギヒゲナガアブラムシ *Macrosiphum akebiae* (SHINJI) などが寄生し (HIGUCHI and MIYAZAKI, 1969), 特に前 2 種は日本全土および世界各国に分布し, トウモロコシの重要害虫となっている (田中, 1976)。しかし, 京都大学農学部附属牧場 (京都府丹波町) のトウモロコシ畑では, 開設以来今日までの約 15 年間, これらの害虫による実害は全く起こっていない。この圃場では, これまで殺虫剤を使用することがないので, 殺虫剤による防除ではなく, 自然の制御機構によって発生が抑制されているのではないかと予想される。

もし, アブラムシの個体数が自然の制御機構によって低密度に抑制されているとすれば, 古田 (1968, 1972, 1976) および高橋 (1971) の指摘するように, その制御要因の解明は, 総合防除の上からも重要なことと考えら

れる。すなわち, 総合防除は害虫の個体数を低いレベルに管理するという生態学的問題としてとらえるべきであるから (巖・桐谷, 1973), 低い密度レベルで働く要因の解析が必要となる。ところが, 現在までのこの方面の研究のほとんどは害虫が実害を生じるような高い密度レベルで行なわれており, そのような高密度レベルで作用している要因が低い密度レベルでも有意義なものであるかどうかは疑問である (高橋, 1971)。古田 (1968, 1972, 1976) はこのような観点から, 人為的な個体群のつけ加え等による実験的方法を用いて低密度個体群の環境抵抗の解析を行なっている。

しかし, 実際, 低密度とはどういう状態を指すのか。すなわち, 平均的にみた場合に低密度でも部分的には高密度になっているのか, あるいはどの部分をとっても一様に低密度なのかというような点に関しては, 今まで必ずしも明らかにされてきたとは言えない。さらに, 低密度あるいは高密度というのはどういう大きさの空間を対象とし, それが生態学的, 応用的にどのような意味を持っているのか等もあまり深く吟味されてはいない。一般

1 京都大学農学部昆虫学研究室業績 454 号

に低密度の個体群では、個体は多少とも塊状の小集団をなして分布し、空間的に密度の高い部分が存在している場合も考えられる (STERN *et. al.*, 1959)。したがって、天敵をはじめとする多くの死亡要因の働き方も、このような害虫個体群の分布の状態と密接な関係を持ち、さらに、それらの要因の働き方は空間の大きさの違いによっても異なってくるのではないかと考えられる。

著者は以上のような観点から、まずトウモロコシ畑でのアブラムシ個体群の経時的変動の状況を調査し、その結果に基づいて調査空間の単位をいろいろに変えた場合に、アブラムシの空間分布がどのように変化するかについて解析を試みた。

本文に入るに先だち、この調査に多大の便宜を与えられた京都大学農学部附属牧場の職員の方々に深く感謝するとともに、終始暖かいご指導とご助言を賜った京都大学農学部昆虫学研究室の高橋史樹博士、久野英二博士に厚くお礼申し上げる。

調 査 方 法

調査は京都大学農学部附属牧場(京都府丹波町, 35°10' N, 135°25' E, 海拔 160m) のデントコーン (白デント) 畑で行なった。調査圃場および調査区は第1図に示すとおりで、圃場内からなるべくかたよりのないように

調査区を選定した。各区とも 20 株のトウモロコシ上のアブラムシ数を数え、小型のカセットテープレコーダーに音声で記録した。この方法では、直接現場でノート等に記入するよりも時間が 2/3~1/2 に短縮できた。調査区数は次のとおりである：1973 年 5 月 18 日~6 月 18 日；18 区，6 月 22 日~7 月 6 日；9 区，7 月 10 日；3 区，1974 年 5 月 11 日~7 月 5 日；9 区，7 月 9 日；4 区(以下この期間の調査を 1974 年 a と記す)，1974 年 7 月 29 日~9 月 17 日；2 区 (以下この期間の調査を 1974 年 b と記す)，1975 年 5 月 13 日~7 月 8 日；4 区。1つの区 (20 株) の占める面積は約 3m² であった。調査回数は原則として週 2 回で、毎回同じ株を葉毎に調査した。すなわち、最小の調査空間の単位は葉とした。

この圃場では耕起、施肥、播種、刈り取り等の作業はすべて機械で行なっており、殺虫剤の散布は全く行なわない。除草も原則として行なわないが、実験的にごく一部、手で除草した場合があった。また、圃場の一角に 1.3×1.3×1.7m(高さ)のネットを張ったケージを 1~2 個設置した場合もあった。なお、このトウモロコシは、毎年発芽から約 2~3 か月後の出穂期直後に飼料用として青刈りされた。その他、この牧場ではイタリアンライグラス *Lolium multiflorum* LAM およびソルゴー *Sorghum sp.* も栽培されていた。

調 査 結 果

1. アブラムシの個体数の経時的変化

トウモロコシ 1 株当たりの 3 種アブラムシ個体数の経時変化は、トウモロコシの平均葉数の変化とともに第 2 図に示すとおりである。毎年アブラムシの個体数はきわめて少なく、多い年のピーク時でも 3 種合計で 1 株当たり 10 匹程度であった。しかし、株、区による個体数の変動はかなり大きく、調査期間中でもっとも高密度に達した株では一時 400 匹を超えた。それでもこのような株では、アブラムシの小さなコロニーが数個形成されているにすぎず、その株全体からみればきわめて低い密度であった。

調査期間中、概してムギクビレアブラムシの個体数が他の 2 種よりも多い傾向を示した。また、1974 年 a は他の年に比べ、3 種とも比較的高い密度レベルに達した。いずれの年も発芽直後にこれら 3 種のアブラムシの有翅虫の飛来があり、トウモロコシの葉に産子を行なった。その後これらの幼虫は無翅胎生雌虫となり、産子が続けてコロニーを形成していった。しかし、3 種とも毎年 6 月半ばから個体数が著しく減少しはじめ、7 月には

第1図 A: 調査圃場 (黒い部分は建物)
B1~B4: 調査区 (数字は区の番号)。

第2図 アブラムシの平均個体数の経時の変化(トウモロコシ1株当たり)およびトウモロコシの平均葉数。Rp: ムギクビレアブラムシ, Rm: トウモロコシアブラムシ, Ma: ムギヒゲナガアブラムシ, LE: トウモロコシの平均出現葉数, LD: 同平均落葉数, ■: 無翅胎生雌虫, ▨: 有翅胎生雌虫, ▩: 翅芽を持った幼虫, □: それ以外の幼虫。

第3図 区単位での分布の集中度 (m/m)。●: ムギクビレアブラムシ, ×: トウモロコシアブラムシ, ▲: ムギヒゲナガアブラムシ。実線は無翅虫(幼虫も含む), 点線は有翅虫(ただし1973年は3種の合計)。

どの株でもほとんど0となった。翅芽を持った幼虫は、1974年aにムギクビレアブラムシとトウモロコシアブラムシで少数出現したにすぎない。1974年bは2つの区(計40株)を調査したが、2区ともやはりきわめて低密度であった。

2. 空間分布

前述のように、アブラムシの個体数は全般に著しく低密度であったが、区、株による変動はかなり大きいものであった。したがって、分布の相対的な集中度を示す(平均こみ合い度 $\bar{m}^*$)/(平均密度 m) (LLOYD, 1967) の値や密度—集合度係数 β (Iwao, 1968) の値は1よりもかなり大きいものと予想された。アブラムシ類では有翅胎生雌虫(以下有翅虫と記す)と無翅胎生雌虫および幼虫(以下両者を合わせて無翅虫と記す)とではその行動が大きく異なるので、以下の分析では両者を分けて取り扱った。

1) 区単位での分布

第3図は区(20株)を1つの単位としてみた場合の

$\bar{m}^*/m$ の値の経時的变化である(1973年の有翅虫は3種の合計で計算し、1974年bは資料が少なかったため、分析の対象から除外した)。図から明らかとなり、有翅虫はいずれの年もほぼランダムまたは一様分布を示した。ただし、一様分布を示したのは個体数がかなり少ない時期である。これに対して、無翅虫ではどの種でも $\bar{m}^*/m$ の値が1よりはるかに大きいことが多く、著しい集中分布を示した。この値は時間的にも種類別にもかなり不規則な変化を示したが、1975年は概して他の2年よりも低い傾向にあった。また、種類別では、ムギクビレアブラムシが他の2種よりも比較的高い値を示した。ただし、1975年にはムギヒゲナガアブラムシが他の2種よりも高い値をとることが多かった。

2) 株単位での分布

第4図は株単位でみた場合の分布状態を、 $\bar{m}^*-m$ の回帰法(Iwao, 1968)で示したものである。この図には個体数がかなり多く、しかも適合度(r は相関係数)の比較的良好な分析が容易な時期のものを選んで示しており、

第4図 株単位での分布。A: 有翅虫(3種合計, 1973年5月21日), B: ムギクビレアブラムシ無翅虫(1973年6月15日), C: ムギヒゲナガアブラムシ無翅虫(1973年6月8日), D: ムギクビレアブラムシ無翅虫(1974年6月14日), E: 同($m < 10$), F: トウモロコシアブラムシ無翅虫(1974年6月17日), G: ムギヒゲナガアブラムシ無翅虫(1974年6月14日)。点線はポアソンライン。

各点は1つの区を表わしている。1973年の3種合計した有翅虫(第4図A)は β の値が1に近く、区単位の場合と同様、株単位でもランダムな分布の傾向を示した。また、 α の値は -0.24 を示したが、各区の株当たりの平均密度は1以下のことが多く、低密度の区では $\bar{m}^*$ の値が0となりがちである。そこで、 α は本来は0の値をとるべきものと見なし、原点を通る回帰として β の値を求めると 0.97 となった。すなわち、各個体がランダムに分布していると見た方が適当と思われる。一方、これら有翅虫に由来するムギクビレアブラムシ(第4図B)とムギヒゲナガアブラムシ(第4図C)の無翅虫の分布は、著しい集中性を示した(トウモロコシアブラムシは個体数が少なく、分析の対象から除外した)。他の時期の分布状態は図示しないが、期間中3種合計した有翅虫では β の値は1に近く、 α は0に近い値を示した。すなわち、株単位でも有翅虫の分布はランダムであった。また、無翅虫では調査期間中、3種とも β の値は1よりはるかに大で、著しい集中分布を示した。 α は正や負の値をとり一定しなかったが、これらは偶然的なもので、本来0の値をとるべきものと思われた。以上のように、アブラムシの増殖は区内でもある株で集中的に行なわれる傾向にあった。

1974年aの有翅虫の個体数はかなり少なく、1株2匹以上寄生されている株はごくまれであった。したがって、3種とも $\bar{m}^*$ の値はどの時期も大部分0となった。これに対し、無翅虫の分布は3種とも著しい集中性を示した。第4図Dはムギクビレアブラムシの例を示しているが、集中度はかなり高かった。このうち、特に密度の高い1つの区を除外して分布の集中度を見た場合には、集中性はさらに増大した(第4図E)。さらに、トウモロコシアブラムシ(第4図F)およびムギヒゲナガアブラムシ(第4図G)の無翅虫の分布も著しい集中性を示した。3種とも、 β の値は他の時期でも1よりはるかに大きかった。一方、 α の値は、ムギクビレアブラムシとトウモロコシアブラムシでは0より大きい場合が多かった。しかし、ムギヒゲナガアブラムシでは負の値をとる傾向にあったが、やはり本来は0の値をとるべきものと思われる。

3) 葉単位での分布

第5図Aは空間の単位を葉とした場合の有翅虫(3種合計)の分布の例を示している。この時期の出現葉数は4~5枚で、有翅虫の数はもっとも多い株で5匹であった。 β の値は 2.23 で α は -0.70 であったが、1株1匹という株も多く、この場合は $\bar{m}^*$ の値は0となつてし

第5図 葉単位での分布。A: 有翅虫(3種合計, 1973年5月21日, 第12区), B: ムギクビレアブラムシ無翅虫(1974年6月14日, 第4区), C: トウモロコシアブラムシ無翅虫(1974年6月17日, 第8区), D: ムギヒゲナガアブラムシ無翅虫(1974年6月14日, 第9区)。点線はボアソンライン。

まう。そこで、 α の値は本来0をとるものとみなし、原点を通る回帰として β の値を計算したところ 1.20 となり、ランダム分布に近くなった。他の区でも同様な傾向が認められたが、他の年では低密度のため、株内での分布の解析はできなかった。ただし、いずれの場合も第1葉目に寄生している個体は少なかった。ムギクビレアブラムシ、トウモロコシアブラムシおよびムギヒゲナガアブラムシの無翅虫の葉単位での分布は、それぞれ第5図B, C, Dに示すとおりである。3種ともやはり著しい集中分布を示している。ただし、 α の値は正や負となり、種によりまちまちであったが、やはり本来は0となるべきものと思われる。なお、 β の値は分析が比較的容易な他の区や他の時期でも、3種とも1よりかなり大きい値を示した。すなわち、葉単位でも無翅虫は著しい集中分布を示した。

株内の3種のアブラムシの葉位別分布をみると、有翅虫は第4葉に多く飛来した(第6図A)。第1葉と第5葉には個体数が少ないが、第1葉は子葉で葉面積が小さ

第6図 葉位別分布。A: 有翅虫 (3種合計, 1973年5月21日, 第12区20株合計), B: ムギクビレアブラムシ無翅虫 (1974年6月14日, 第4区第12株), C: 同 (それ以外の19株合計), D: トウモロコシアブラムシ無翅虫 (1974年6月17日, 第8区20株合計), E: ムギヒゲナガアブラムシ無翅虫 (1974年6月14日, 第9区20株合計), 点線はトウモロコシの葉数を示す。その他の記号は第2図に同じ。

く、第5葉はまだ出現していない株が多かったためと考えられる。無翅虫の増殖はいずれも第4～第7葉で集中的に行なわれており、種による寄生部位の相違はほとんど認められなかった (第6図B～E)。また、第6図B～Eに示したように、6月中旬のこの時期にはトウモロコシの出現葉数は、どの株でも10枚をこえているにもかかわらず、上位の葉にはアブラムシはほとんど寄生していない。ただし、もっとも個体数の多かった株では、最上位の葉にも幼虫が若干寄生していた (第6図B)。なお、この時期には、3種とも有翅胎生雌虫よりも無翅胎生雌虫の個体数をはるかに多く (第2図)、これら無翅胎生雌虫によって、第4～第7葉を中心にコロニーが形成されていたわけである。しかし、すでに述べ

たとおり、アブラムシの個体数は上位の葉を直接利用しないまま、6月半ばからどの種でも激減してしまっ

考 察

トウモロコシへの有翅虫の飛来は発芽直後からみられ、1973年には比較的多かった。その後、コロニーを形成しながら個体数がかなり増加した株もみられた。しかし、毎年6月半ば以降にコロニーの消滅が目立ち、7月上旬には個体数はほとんど0となって、大発生には至らなかった。もちろん、圃場全体としてみた場合でも実害は起らず、3年ともアブラムシは常に低密度に保たれた。なお、アブラムシが毎年このように低密度に保たれた原因としては、天敵類の強い作用があげられるが、それについては別の機会に述べる。

20株からなる区を1つの単位としてみた場合も、1つの株を単位としてみた場合にも、有翅虫の分布はランダムないしは一様であった。特に1974年aは、3種とも1株に2匹以上寄生することはごくまれであった。したがって、株単位の $\bar{m}$ の値は0をとることが多かった。しかし、無翅虫の個体数は、区によっても株によっても変動が大きかった。それぞれの区または株において、全く同じ増殖率で個体数が増加する場合を考えると、一定期間後の分布は集中化する (Iwao and Kuno, 1971)。しかし、初期に $\bar{m}=0$ の一様分布の場合 (例えば1974年aの有翅虫) には、 $\bar{m}/m$ の値は1を超えることはない。この圃場ではこれら有翅虫から由来した無翅虫は、いずれの種類も毎年著しい集中性を示した。すなわち、各区や各株で増殖率に大きな違いがあったことを示している。この原因はアブラムシ自身の持つ内的なものと、環境条件のような外的なものに大別できる。

SHIYOMI and NAKAMURA (1964) は株単位でポアソン分布あるいは一様分布にしたがって接種したアブラムシ (ムギクビレアブラムシおよびトウモロコシアブラムシ) の個体の分布は、増殖とともに集中化する傾向を示すが、ある程度増殖すると株間の移動が起こって、分布の集中度が小さくなっていくことを実験的に示している。この場合、初期の分布の集中化は各個体の増殖能力の差に負うところが大きいと思われるが、野外ではさらに天敵等の外的要因が強く働いているものと思われる。いずれにしても、この圃場では、集中度がふたたび小さくなるほどアブラムシは高密度に達しないまま毎年減少してしまったり、刈り取りが行なわれた。株間の移動が本格的に起こるのは Irō (1960) の報告によれば、その株

でかなりの高密度に達してからで、これは有翅虫の出現とともに、種内競争 (WAY, 1968; WAY and BANKS, 1967; WAY and CAMELL, 1970) の結果の一つである。この圃場では、1974 年 a にごく一部のコロニーに翅芽を持った幼虫が出現したにすぎず、大部分は株間の移動がほとんど起こらないほど低密度であった。毎年ピークを示した 6 月中旬を例にとっても、トウモロコシ 1 株のアブラムシの最大収容力 (少なくとも 1 万匹と推定された) の数万〜千分の 1 にすぎない。

区あるいは株、葉を単位としてみた場合、いずれの空間単位でも、無翅虫はいずれの種においても著しい集中分布を示し、特に空間単位による大きなちがいは認められなかった。

ある葉でのアブラムシの密度が高くなって他の葉への移動が起こった場合 (Itō, 1960) には、葉単位での分布の集中度は低下し、次いで株間の移動 (Itō, 1960) が起これば、何株かの間の株単位での分布の集中度も小さくなる。この場合でも、なお圃場内では多少とも分布のかたよりを持っているとするれば、区単位での分布の集中度は高いはずである。特に、大発生がトビイロウンカ *Nilaparvata lugens* Stål による坪枯れのような状態で起こっているならば、このような分布状態を呈する (岸本, 1965)。また、大発生が圃場全域にわたる高密度状態を起こしているならば、区間の分布の集中度は低いはずである。どの空間単位でも分布が集中的であるということは、部分的な密度の高まりがどの空間単位でも起こっていることを示すものである。そして、このような部分的な密度の高まりの状態から大発生が起こる可能性をこの圃場ははらんでいると見ることができる。斎藤ら (1975) は、露地とガラス室で株単位のアブラムシの分布をみた場合、露地で β の値がかなり高くなることを見出し、これは天敵等からのがれた少数の大コロニーが偏在して、増殖がくりかえされているためであろうと考えている。このようにアブラムシ類では、全体としては低密度の場合でも局部的には増殖が起こっている場合が多いと思われる、このことがコロニーを形成するアブラムシの低密度個体群の 1 つの特徴と考えられる。

有翅虫の分布は、葉単位で見た場合にもランダムかわずかに集中する傾向があったが、全体としてみた場合には特定の部位の葉に寄生する傾向があった。これは、アブラムシの葉に対する選好性 (小野, 1962) や行動上の問題と思われる。しかし、特定の区や株に集中的に飛来することは認められなかった。なお、3 種のアブラムシの無翅虫の葉位別の分布には差はほとんどなく、Itō

(1960) がムギ類で観察したような、株上の葉位別のすみ分けは認められなかった。これはトウモロコシとムギの性状のちがいが等によるものと思われる。

一方、すみ分けが起こっている場合には、それより大きな生息空間 (この場合には株や区) では両者は共に存在しているはずである。しかし、本圃場ではどの種も低密度で、2 種以上が 1 つの株上に存在する例は少なく、たとえその場合でも、ほぼ同じ部位の葉に寄生していることが多かった。もちろん、株や区を単位としたすみ分けも考えられるが、そのような現象も認められなかった。

なお、 α はいずれの場合も正や負の値をとりまちまちであったが、特にこのようなアブラムシの低密度個体群の場合には、本来 0 の値をとるべきものと思われた。ただし、原点を通る回帰として計算した β の値は、無翅虫ではやはり 1 よりはるかに大きいことは明らかである。

摘 要

無防除のトウモロコシ畑で、その重要害虫であるアブラムシ類の個体数変動と空間分布構造を 3 年間調査した。

1) 毎年ムギクビレアブラムシ、トウモロコシアブラムシ、ムギヒゲナガアブラムシの 3 種が見られたが、それらの個体群密度は常にきわめて低く、小さなコロニーが部分的に形成されたにすぎない。また、毎年 6 月下旬には急激な減少を示し、7 月上旬にはほとんど 0 となった。秋季の個体群も高密度に達しないまま、青刈りが行なわれた。ほ場全体としてみても、アブラムシによる実害は全く認められなかった。

2) これら 3 種のアブラムシの分布様式は、有翅虫では区 (20 株)、株、葉といういずれの空間単位でも、ランダムないし一様分布であった。しかし、これら有翅虫に由来する無翅虫 (幼虫も含む) は、いずれの空間単位でも著しい集中分布を示した。

3) 有翅虫、無翅虫とも特定の部位の葉 (やや下位) に集中して寄生する傾向を示した。しかし、3 種間の葉位によるすみ分けは認められなかった。

4) このような分布様式はアブラムシの低密度個体群の特色で、その意義について考察した。

引用文献

- 古田公人 (1968) マツカレハ個体群の潜伏発生期における環境抵抗の実験的解析. 応動昆 12: 129~136.
 古田公人 (1972) マイマイガの潜伏発生期における環境抵抗の実験的解析. 応動昆 16: 121~126.
 古田公人 (1976) マイマイガとトマツオオアブラムシの低密

- 度個体群の動態に関する研究. 林試研報 279 : 1~85.
- HIGUCHI, H. and M. MIYAZAKI (1969) A tentative catalogue of host plants of Aphidoidea in Japan. *Insecta Mats. Supp.* 5 : 1~66.
- ITÔ, Y. (1960) Ecological studies on population increase and habitat segregation among barley aphids. *Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. (Japan) Ser. C.* 11 : 45~130.
- IWAO, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res. Popul. Ecol.* 10 : 1~20.
- IWAO, S. and E. KUNO (1971) An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. In "*Statistical ecology I*" (G. P. PATIL *et. al.* eds.) Pennsylvania Univ. Press, Park and London : 461~513.
- 巖 俊一・桐谷圭治 (1973) 害虫の総合防除とは. 総合防除(深谷昌次・桐谷圭治編), 講談社, 東京 : 29~38.
- 岸本良一 (1965) トビイロウンカにおける多型現象とそれが個体群増殖の過程で果たす役割. 四国農試報 13 : 1~106.
- LLOYD, M. (1967) 'Mean crowding'. *J. Anim. Ecol.* 36 : 1~30.
- 小野泰正 (1962) アブラムシ有翅虫群の棲息部位選好. 宮城農業短大学報 10 : 23~29.
- 斎藤哲夫・小倉信夫・巖 俊一・本多八郎 (1975) 施設園芸における病虫害の発生生態と化学的防除 I. 露地とガラス室におけるアブラムシ類の増殖パターンの比較. 応動昆 19 : 214~215.
- SHIYOMI, M. and K. NAKAMURA (1964) Experimental studies on the distribution of the aphid counts. *Res. Popul. Ecol.* 6 : 79~87.
- STERN, V. M., R. F. SMITH, R. VAN DEN BOSCH and K. S. HAGEN (1959) The integrated control concept. *Hilgardia* 29 : 81~101.
- 高橋史樹 (1971) 害虫の総合防除についての諸問題. 植物防疫 25 : 1~8.
- 田中 正 (1976) 野菜のアブラムシ. 日本植物防疫協会, 東京 220 pp.
- WAY, M. J. (1968) Intra-specific mechanisms with special reference to aphid populations. In "*Insect Abundance*" (T. R. E. SOUTHWOOD ed.) Roy. ent. Soc., London : 18~36.
- WAY, M. J. and C. J. BANKS (1967) Intra-specific mechanisms in relation to the natural regulation of numbers of *Aphis fabae* SCOP. *Ann. appl. Biol.* 59 : 189~205.
- WAY, M. J. and M. E. CAMMELL (1970) Self regulation in aphid populations. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970)* : 232~242.