

# 温度と昆虫の発育とに関する

## PRADHAN 学説の吟味

春 川 忠 吉

Examination of PRADHAN's Theory relating to the Relation of  
Temperature to the Development of Insects.

Chukichi HARUKAWA

PRADHAN's theory relating to the relationship between temperature and the velocity of insect development has been examined using the data published by previous workers.

It has been found that the formula proposed by PRADHAN may be applicable to the data obtained with *Gnorimoschema operculella* and *Chilo simplex*, of the data examined by the writer.

In the case of the other insects, PRADHAN's formula can not be applied; because in these cases the velocity curves are found to possess a straight line portion in a fairly wide range of the medial temperatures. The examples of such cases are:

Lepidoptera *Bombyx mori*; Coleoptera *Callosobruchus chinensis*, *Acanthoscelides obtectus*; Hymenoptera *Eutomostethus junciivorus*, *Neocatolaccus mamezophagus*; Diptera *Chactodacus cucurbitae*.

Another point of interest is that PRADHAN's formula does not seem to fit the experimental data accurately when temperatures of rearing are beyond the temperature of the maximum rate of development. This seems to be due to the fact that the velocity curve of insect development is in most cases not symmetrical on the right and left sides, the central point being the temperature of the maximum development. This point, however, seems to be worth further investigation.

### 1

昆虫の発育と温度との関係の研究は単に生物学上興味ある問題であるのみならず、応用上にも価値があるので、この関係を函数として取り扱おうとする試は少くなかった。これらの中で PRADHAN, (1945)<sup>1)</sup> の試は最も新しいものゝ1つであり、理論的にも、また、実用面からも意義あるものであると思う。

PRADHAN の学説は WIGGLESWORTH の昆虫生理学第2版に簡単に紹介されてあるが、わが国においては、この説について何等紹介されたものはないものゝようである。筆者は PRADHAN 氏の好意により、この学説の基く理論およびそれを実験成績によつて吟味した報文を読み、頗る興味を感じたので、筆者の手元にある若干の実験データを基礎として、PRADHAN 学説の吟味を試みた。こゝにその紹介をかねて、筆者が行つた検討の結果を簡単に述べてみたい。

## 2. PRADHAN 学説

昆虫の発育と温度との関係について、従来提出された諸説の欠点を考慮して PRADHAN は次の公式を提出した。

$$Y = Y_0 e^{-ax^2}$$

この式において  $Y$  は氏がいう発育指数で、発育に要する日数の逆数である。便宜上、それを 100 倍した数値を採用する。即ちこれはわが国でいう発育速度である。 $Y_0$  は最大発育指数、 $x$  は最大発育指数を示す温度と寒暖計の示度との差、 $c$  は自然対数の底、 $a$  は 1 つの恒数であつて温度の上昇に伴う発育速度変化の有様を示す係数である。後に PRADHAN はこの式を次の如く改めた。<sup>2)</sup>

$$Y = Y_0 e^{-\frac{a}{2}x^2}$$

氏がこの形を採用するに至つたのには若干の理論上の根拠があるが、こゝではその点には触れないこととする。

本報告においては、便宜上、この式を次の形に書きかえて用いることとする。

$$Y = Y_0 e^{-\frac{1}{2}a(T-x)^2}$$

この式においては  $T$  は最大発育速度を示す温度であり、 $x$  は実験を行う温度である。その他の記号はこれまでと同様の意義を有する。

PRADHAN の式は氏も認めている如く 1 種の指数函数 (Exponential function) と見ることが出来る。氏は生長速度は温度の高低によつて増減する加速度現象であるが、しかも、その加速度自身は変化する割合も温度の高低によつて変化するという理論に立っているのである。

PRADHAN の式と従来発表されている諸説との差違・得失については、氏が仔細に論じて居るので、こゝにそれを繰り返すことは省略する。しかし、たゞ、次の諸点を指摘しておきたい。

昆虫の発育速度は温度の上昇と共に増大するが、或温度で最大速度に達し、それを超えれば発育速度はかえつて減少する。しかし実験に基いて知られて居ることは、発育速度の変化を示す曲線は最大発育速度を示す温度を境界として、低温・高温両側に向つて降下するが、その速度減少の有様は多くの場合において、左右相称的ではなく、高温の側において減少が急速である。

然るに PRADHAN の公式によれば発育速度曲線の変化は最大発育速度を示す温度を境界として低温・高温の両側に全く相称的に行われて行くべきことを規定している。それ故に恒数  $a$  が一定の値をもつものとすれば PRADHAN の公式によつては実際の発育速度曲線を表示し得ない筈である。これと同様の欠陥は JANISCH の理論にも伴う筈である。

なお、もうひとつ指摘しておきたいことがある。PRADHAN の公式によれば当然の帰結として発育速度は如何に低温においても 0 にはならない。たゞ無限に 0 に近づくだけである。このことは昆虫の生長の実際とは一致しない。同様の欠陥は JANISCH の説などにも存するのである。

これらの問題点はあるとしても、PRADHAN の公式によれば、実験の設計さえ適正をえておれば、公式に入っている恒数の値は、総て計算によつて、比較的容易に決定することが出来る。この点は氏が説いている如く、従来の諸学説に比べて優れているところである。

PRADHAN 学説の解説は上述した程度にとどめて、この式を実験の成績にあてはめた場合にどんな結果がえられるかを検討してみよう。

### 3. PRADHAN 式の吟味

PRADHAN は鱗翅類昆虫1種、直翅類1種、および膜翅類1種の卵、幼虫及び蛹の各時代の発育と温度との関係を研究した実験成績に彼の式を適用して、実験成績と理論値とが良く一致したと報告している。<sup>2)</sup>

筆者が思うに、問題となることは氏の式が氏が用いた実験成績以外のデータにも、果して適合するかどうかという点である。

諸学者が行つた従来の実験結果によれば、温度と発育速度との関係を示す曲線は必ずしも全面的には曲線をなさず、中庸の温度にあつては、相当に広い温度範囲にわたつて、むしろ、良く直線に合致する場合が少くない。この温度範囲が極めて狭い場合には、このことは敢て問題とするには値せぬかも知れない。しかし、発育速度曲線が相当に広範囲にわたつて直線と合致する場合には、これに PRADHAN の理論をあてはめようと試みることは明らかに不合理である。筆者は実験結果が PRADHAN の公式によつて表現されうるか否かを検するに次の2つの方法を用いた。その1は図法による検定である。PRADHAN によれば発育速度の対数値は  $(T-x)^2$  に対して直線的な関係を有しているというのである。第2の方法は、まず実験成績が PRADHAN の公式に適合するものと仮定して恒数の算出を試みるのである。若しも実験データが氏の理論に適合せぬものであれば恒数の算出は不可能である。こうした場合には実験成績に基いて温度と発育速度との関係を示す曲線をえがいてみて、それがほぼ直線を示すと推定されるものについては直線式、 $Y=b(x-t)$  をあてはめ得るかどうかを最小二乗法によつて計算してみるものである。この式において、 $Y$  は発育速度、 $x$  は温度、 $t$  は理論上の発育零点であり、 $b$  は速度増加の割合を示す恒数である。

この報文において温度と発育速度との関係の研究に用いた資料は鱗翅目3種、膜翅目2種、鞘翅目2種、及び雙翅目1種であつて、既に発表された同学の諸学者の実験成績である。検討の結果は次に記すとおりである。

#### i) PRADHAN 式を適用し得る例

ジヤガイモガ *Gnorimoschema operculella* (ZELLER)<sup>3)</sup>

= カメイガ *Chilo simplex* BUTLER<sup>4)</sup>

この2種にあつては第1表ならびに図によつて見られるごとく、ほぼ、PRADHAN の式を適用しうるものと考えることができる。

#### ii) PRADHAN 説を適用しえざる例

カイコ *Bombyx mori* L.<sup>5)</sup>

アズキゾウムシ *Callosobruchus chinensis* (L.)<sup>6)</sup>

インゲンゾウムシ *Acanthoscelides obtectus* (SAY)<sup>7)</sup>

イハバチ *Eutomostethus juncivorus* (ROHWER)<sup>8)</sup>

ゾウムシコガネコバチ *Neocatolaccus mamezophagus* ISHII et NAGASAWA<sup>9)</sup>

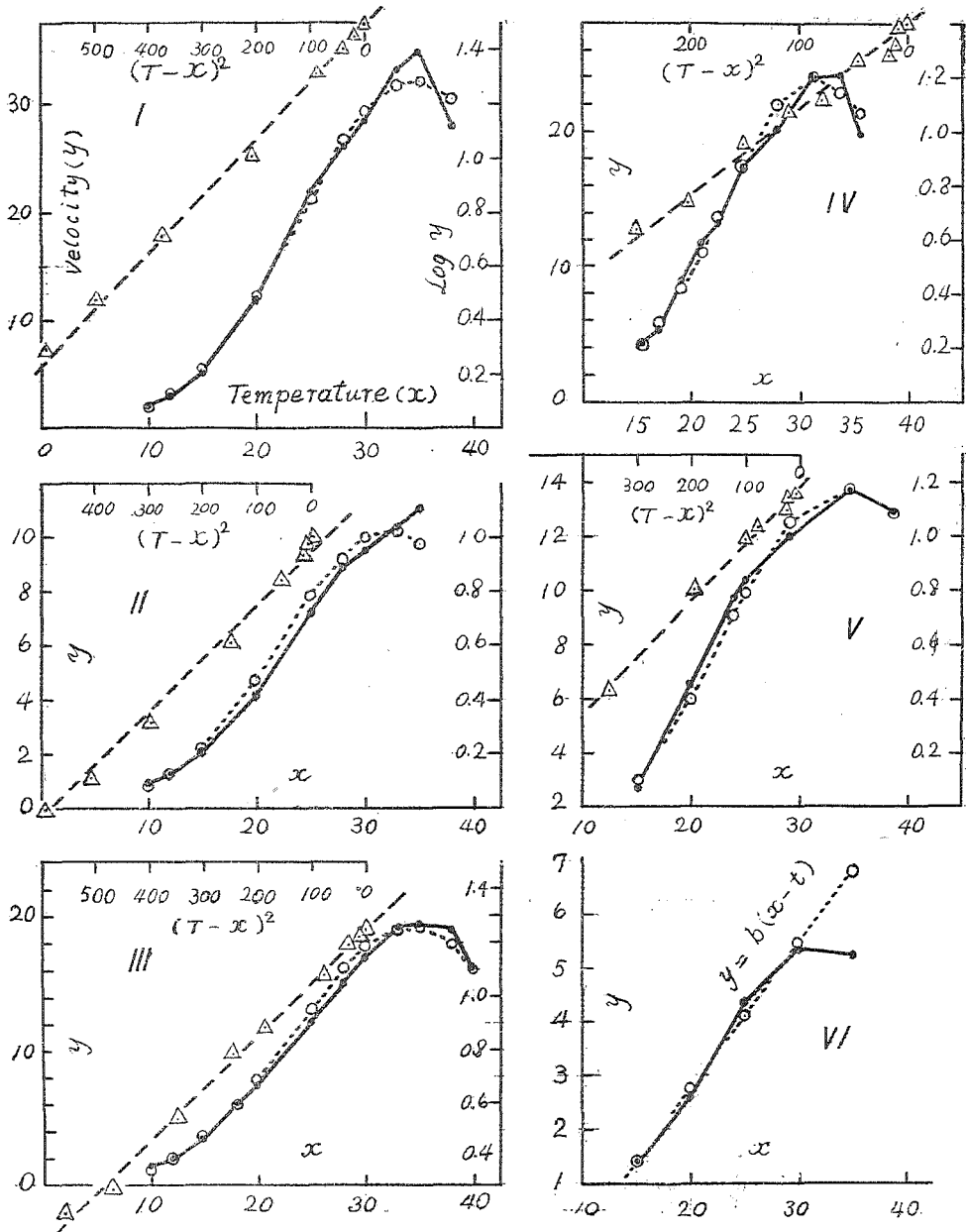
ウリミバエ *Chaetodacus cucurbitae* (COQUILLETT)<sup>10)</sup>

これらの場合にあつては中庸な温度においては、かなり広範な温度にわたつて直線式

$$Y=b(x-t)$$

に適合する。従つて PRADHAN の説を適用することは不可能であつた。

これらの例にあつては或る程度以下の低温および或る程度以上の高温においては発育速度曲線は最早、直線式には合致しない。このことは第2表に掲げた観測値と計算値とを比較すれば自ら



Graphs showing Relation of Temperature to Velocity of Development

- I *Gnorimoschema operculella*.....Egg Period
- II " " .....Larval and Prepupal Period
- III " " .....Pupal Period
- IV *Chilo simplex* .....Egg Period
- V " " .....Pupal Period
- VI *Bombyx mori* .....Larval Period

Full lines ..... Observed Values.

Dotted lines with circles..... Calculated Values.

Broken lines with triangles.....Relation between Logarithms of Developmental Velocities and  $(T-x)^2$ ,

Table I Temperature and Velocity of Development

A *Gnorimoschema operculella*

Egg Period			Larval and Prepupal Period			Pupal Period		
Temp. C°	Velocity of Development		Temp. C°	Velocity of Development		Temp. C°	Velocity of Development	
	Observed	Calculated		Observed	Calculated		Observed	Calculated
10	2.298	2.098	10	0.994	0.876	10	1.555	1.322
12	3.095	3.222	12	1.510	1.337	12	1.927	2.035
15	5.316	5.720	15	2.073	2.339	15	3.501	3.619
20	12.165	12.406	20	4.231	4.870	18	6.079	5.903
25	21.834	21.399	25	7.198	7.906	20	7.604	7.815
28	26.246	26.591	28	8.912	9.385	25	12.210	13.311
30	28.571	29.360	30	9.523	10.010	28	14.925	16.349
33	33.222	31.815	33	10.940	10.233	30	16.863	17.881
35	34.965	32.042	35	11.389	9.887	33	19.342	19.048
38	28.089	30.721				35	19.493	18.947
						38	19.157	17.905
						40	16.313	15.835
$Y=32.09e^{-0.004577(34.41-x)^2}$			$Y=10.264e^{-0.004975(32.24-x)^2}$			$Y=19.094e^{-0.004745(33.72-x)^2}$		

B *Chilo simplex*

Egg Period			Pupal Period		
Temp. C°	Velocity of Development		Temp. C°	Velocity of Development	
	Observed	Calculated		Observed	Calculated
15.5	4.54	4.22	15.2	2.79	3.01
17.1	5.31	5.88	20.0	6.41	6.00
19.1	8.97	8.63	23.9	9.52	9.15
20.9	11.97	11.26	25.0	10.75	9.95
22.5	13.26	13.94	29.0	12.05	12.72
24.6	17.63	17.51	34.6	13.69	13.89
28.0	20.66	22.24	38.6	12.98	12.93
31.2	23.98	24.08			
33.9	24.29	23.07			
35.6	19.79	21.32			
$Y=24.087e^{-0.006894(31.4-x)^2}$			$Y=14.19e^{-0.004387(34.0-x)^2}$		

Table II Temperature and Velocity of Development (2)

A *Eutomostethus juncivorus*

## Egg Period

Temp. C°	Velocity of Development	
	Observed	Calculated
12.0	3.436	3.550
15.0	5.747	5.798
16.7	7.142	7.073
19.9	9.259	9.471
23.0	12.500	11.795
24.9	13.333	13.369
27.0	14.287	14.794
27.5	13.698	15.165

$$Y = 0.7496(x - 7.26)$$

Larval Period  
(Excluding Prepupal Period)

14.8	2.544	2.612
16.9	2.915	3.001
20.0	3.846	3.574
24.8	4.347	4.463
26.7	3.906	4.814

$$Y = 0.1851(x - 0.682)$$

D *Callosobruchus chinensis*

## Egg Period

Temp. C°	Velocity of Development	
	Observed	Calculated
15	3.284	2.911
20	10.499	11.061
25	19.368	19.212
27.5	22.893	23.287
30	28.208	27.362
32.5	31.201	31.438
35	28.951	35.519
37.5	24.497	39.595

$$Y = 1.6301(x - 13.214)$$

B *Neocatolaccus mamezophagus*.

## From Egg to Emergence of Adult

Temp. C°	Velocity of Development	
	Observed	Calculated
22	3.84	3.58
24	4.55	4.60
26	5.42	5.63
28	6.71	6.66
30	7.04	7.69
32	9.39	8.72
34	9.68	9.75

$$Y = 0.5146(x - 15.05)$$

C *Bombyx mori*

## Larval Period

15	1.451	1.404
20	2.588	2.761
25	4.345	4.119
30	5.373	5.477
35	5.263	6.834

$$Y = 0.27154(x - 9.83)$$

E *Acanthoscelides obtectus*

## Larval and pupal Period

Temp. C°	Velocity of Development	
	Observed	Calculated
17.6	1.694	1.567
21.0	2.188	2.308
24.2	2.923	3.004
27.1	3.636	3.636
30.1	4.366	4.289
34.0	3.984	5.135

$$Y = 0.2177(x - 10.40)$$

(Table II continued.)

F *Chaetodacus cucurbitae*  
From Egg to Emergence of Adult

Temp. C°	Velocity of Development	
	Observed	Calculated
10	0	
12	1.55	1.027
14	2.06	1.91
16	2.66	2.82
18	3.70	3.81
20	5.01	4.64
22	5.69	5.67
24	6.56	6.46
26	7.29	7.36
28	7.54	8.46
30	9.53	9.39
32	9.35	10.32
34	9.22	11.25
36	0	

$$Y = 0.4649(x - 9.79)$$

明らかである。

#### 4. 結 論

上述の結果から、われわれは次のごとく結論してよいと思う。すなわち、PRADHAN の公式は或る種の昆虫にあつては、かなり忠実に発育速度と温度との関係を表わすといえる。しかし、すべての昆虫において PRADHAN の理論を適用し得るとは断言することはできない。

また、始にも指摘した如く最大発育速度を示す温度以上の高温にあつては、発育速度の減少の率は最大発育速度を与える温度以下におけるよりも大であるのが普通であるので、PRADHAN 式によつて算出した理論上の速度は観測値よりも、やや、大きくなる。この傾向はジャガイモガの卵、及びニカメイガ卵の場合において明らかに読みとることができる。もし、これに誤りがないとすれば、PRADHAN の理論式においても、最大発育速度を示す温度を境界として、より低温な場合と、より高温な場合とで、それぞれ異つた  $a$  の値を

考える必要があるのではないか。

なおジャガイモガの場合に、PRADHAN 式によつて算出した最大発育速度を示す温度、 $T$  の値は、実験成績によつて算出される最大発育温度より、やや低いように見えるが、こうした結果は果して常に現れることであるか否かは、今のところ明らかでない。

#### 文 献

- 1) S. PRADHAN, (1946) Proc. Nat. Inst. Sci. India, 12, No. 6 : 301—314.
- 2) ———, (1946) Ibid., No. 7 : 385—404.
- 3) 小泉憲治, (1955) 岡山大学農学部学術報告, No. 7 : 36—45.
- 4) 錦木外岐雄ほか6名, (1939) 農事改良資料, No. 140 : 1—178.
- 5) 山本茂樹, (1924) 蚕糸学報, 15, No. 3 : 155—170.
- 6) 石倉秀次, (1940) 応用動物学雑誌, 11, No. 6 : 218—229.
- 7) H. MENUSAN, Jr., (1934) Ann. Ent. Soc. America, 27, No. 4 : 515—524.
- 8) 春川忠吉・熊代三郎, (1929) 農学研究 (大原農研), 13 : 290—319.
- 9) 内田俊郎・長沢純夫, (1949) 昆虫, 17, No. 2 : 7—21.
- 10) 小泉清明, (1933) 熱帯農学会誌, 5, No. 2 : 131—154.