

新	制
農	
375	
京大附図	

アカスジチュウレンジハバチの集合性  
に関する生態学的研究

1983

足 立 礎

アカスジチュウレンジハバチの集合性  
に関する生態学的研究

1983

足立 礎

## 目次

第 I 章	序論	1
第 II 章	生態の概要	7
第 III 章	集合効果	13
第 1 節	まえがき	13
第 2 節	室内実験における集合効果	15
第 3 節	野外における幼虫の単離接種実験	37
第 4 節	ニホンチュウレンジハバチにおける 密度効果	42
第 5 節	考察	56
第 IV 章	集合形成行動および摂食行動	71
第 1 節	まえがき	71
第 2 節	集合形成行動	72
第 3 節	摂食行動	91
第 4 節	分散期までの生存率	99
第 5 節	ニホンチュウレンジハバチにおける 幼虫の行動	102
第 6 節	考察	110
第 V 章	自然個体群における卵塊サイズと餌量 の関係	121
第 1 節	まえがき	121

第2節	餌量および幼虫の摂食量の推定式	121
第3節	野外における餌量の、卵塊サイズ に対する相対量	129
第4節	考察	138
第Ⅶ章	産卵様式と最適卵塊サイズの理論	143
第1節	まえがき	143
第2節	産卵様式	145
第3節	最適卵塊サイズのモデル	160
第4節	野外の実態とモデルとの対比	197
第5節	考察	201
第Ⅷ章	総合考察	221
要約		231
引用文献		237

## 第 I 章 序論

昆虫の同種個体は、時間的・空間的に多かれ少なかれ集中的に分布しているのがふつうである。とくに、個体が空間的に集まって緊密な集団を形成している場合、これを集合 (aggregation) とよぶ。集合は多くの昆虫分類群にわたって広くみられる普遍的な現象であるが、集合が形成される時期、あるいはその形態などは、種により大きく異なっている。

この多様な集合現象を統一的に解釈しようとする試みは、Wheeler (1928) や Allee (1931) の動物社会学的な見地からの研究にその端緒をみることができる。たとえば Wheeler は、雌成虫の産卵方法や子孫への給餌方法、あるいは親と子の協力関係などを基準として、昆虫の集合現象を *infrasocial*・*subsocial*・*social* の三つのカテゴリーに分類し、社会性あるいは家族性の進化の一連の系列上にあてはめようとした。また、Allee は、内因的な性質によって集合を形成する個体間の相利的な相互作用の強さを基準として、社会性を論じようとした。とくに彼は、複数個体が集まることによって個体の生存に有利な影響を生じる現象に注目して、これを原始協同 (*protocooperation*) とよび、ハチやアリの高度に発達した社会性へ至る進化過程の萌芽とみなした。

しかし、こうしたアプローチは、集合性が獲得されるに至った原因や集合のもつ適応的意義を説明す

るといふよりも、むしろ集合現象の記載にその重点がおかれたため、それ以後の発展はみられなかった。だが、Alleeの着目した原始協同の効果はのちに集合効果 (aggregation effect) と名づけられ、それに関する様々な角度からの解析は、集合性の研究の発展に大きく寄与することになった。

実際、現在までに蓄積されてきた集合性昆虫に関する研究の大半が、集合効果の検出に関するものである。集合サイズを実験的に変化させて飼育し、影響の度かたを調べるという方法により、集合効果は多くの集合性昆虫種で確かめられてきた。これらの研究の一般的結論は、単離飼育された個体に悪影響が生じる——とくに、死亡率増加と発育遅延——という点に総括されよう。

しかしながら、進化途上ですでに集合性を獲得した種では、単離飼育による悪影響の生起はむしろ予想されることであって、これをただちに集合のもつ意義におきかえることはできない。集合性が何らかの環境要因に対する適応として獲得された性質であるという基本理念に立つ以上、適応の対象となった環境要因の検出とその適応の具体的な機作の解明こそなされる必要がある。集合効果の解析はそれ自身不可欠なアプローチのひとつであるが、ある場合には適応の副産物として得られたかもしれない個体間の結合力をも、あたかも適応の原動力であるかのごとく見なしてしまう誤謬の危険性を否定できない

のである。

Iwao (1967), 森本 (1967, 1972), 藤崎 (1972) らの総説でも指摘されているように, 集合性の意義を明らかにするためには, 野外における種の生活のなかで集合を正しく位置づけることが不可欠である。このことは, 生息環境を定量的に把握することと, 種のもつ生活様式を単に集合が形成される時期のみならず生活史全体を通じて把握することの必要性を意味する。後者に関しては, 二つの観点からの研究が考えられよう。ひとつは, 個体群動態とのかかわりのなかで, 集合性のもつ有利性を評価しようとする観点である。集合が形成される時期の個体群過程が, 生存曲線や世代間の個体数変動のパターンにどの程度関与しているかを, 生命表解析 (life table analysis) や変動主要因分析 (key-factor analysis) により明らかにするアプローチは, その例である。もうひとつは, 集合を生活史戦略 (life history strategy) の一過程としてとらえ, その最適性を進化論的考察を含めて評価しようとする観点である。これは, 1960年代初頭から急速に発展してきた行動生態学 (Behavioural Ecology) という分野の理論に負うところが大きい。ここでの基本的概念は, 自然選択 (natural selection) ・ 包括適応度 (inclusive fitness; Hamilton 1964) ・ 最適性の理論 (optimality theory; MacArthur & Pianka 1966) ・ 進化的安定戦略 (evolutionary stable strategy (ESS); Maynard Smith

1974) などである。そして、ここで設定される問題は、いかなる行動(戦略)が自然選択をとおして包括適応度を最大にするか(すなわち最適となるか)、またそれは進化的に安定かどうかということである。こうした観点を集合性の研究に導入しようとする試みは、今まさに緒についたばかりの段階であるが、有効な方法論を提供する一手段として今後さらにその活用が期待されるところである。

このように、多様な集合現象の実態や適応的意義を解明しようとする努力は、観点や方法論の変遷を経ながら Wheeler 以来連綿と続けられてきた。ところで、こうした研究が集合性の基礎的理解を標榜する一方で、潜在的に、害虫化の問題や生物的防除に代表される応用的側面ともかかわりを持ってきたことを無視することはできない。集合性昆虫は通常集団摂食を行なうので、単独で摂食する種にくらべて局所的に急速な餌の消費を引きおこしやすい。したがって、集合のいかんは寄主植物の利用パターンや利用効率の問題と密接に関連しており、とくに作物を食害する集合性昆虫の場合、その研究は昆虫密度と被害度のあり方を規定しうるなど、応用的にも大きな意味をもつのである。

筆者は以上のような考察をもとに、幼虫期に顕著な集合生活をするハバチの一種、アカスジチュウレンジハバチ (*Arge nigrinodosa* Motschulsky) における集合性の実態とその適応的意義を明らかにすること



を試みた。本文第Ⅲ章では、まず集合効果の解析を行なった。ここでは一般的に考えられている集合性昆虫の性質が、本種でも示されているのかどうかに重点をおいた。第Ⅳ章では、幼虫の集合形成・維持の行動を解析した。従来、集合現象を具現化する幼虫の行動の重要性については認識されてきたところであるが、それに関する報告はおどろくほど少ない。第Ⅴ章では、本種の生活上きわめて特徴的な餌の食いつくしの実態を明らかにするため、野外における餌の定量化と、それに対する卵塊サイズの関連を調べた。そして第Ⅵ章では、今までなされてきた研究ではほとんど無視されてきた卵塊産卵性の意義を明らかにすることが必要であると考え、最適性の理論の観点に立ってモデルを作製し、一見不合理と思える本種の卵塊サイズの適応的意義について言及した。最後に、第Ⅶ章では、以上で明らかにした幼虫期と成虫期の生活様式の関連から、幼虫期の集合性の意義を総括的に考察した。なお、第Ⅲ・Ⅳ章では、本種と同属近縁種でしかも単独性のニホンチュウレンジハバチ (*A. nipponensis* Rohwer) についての実験結果にも触れ、2種の比較を行なった。

本文に入るに先立ち、本研究の遂行およびモデルの作製にあたり適切な御助言を賜わったうえ、本論文の取りまとめに際し貴重な御批判と御指導を下さった京都大学農学部久野英二教授に、厚く御礼申し上げる。また、本研究を始めるにあたり便宜を

与えて下さり、本研究の過程でも多くの御教示と御助言を与えて下さった京都大学農学部故・巖俊一教授に、心から感謝するとともに謹んで哀悼の意を表したい。更に、京都大学農学部中筋房夫博士、井上民二博士、大崎直太氏からは終始適切な御指導と有益な討論をしていただいた。井上博士からは、モデルの作製に際し適切な御助言をもいただいた。心から感謝の意を表したい。

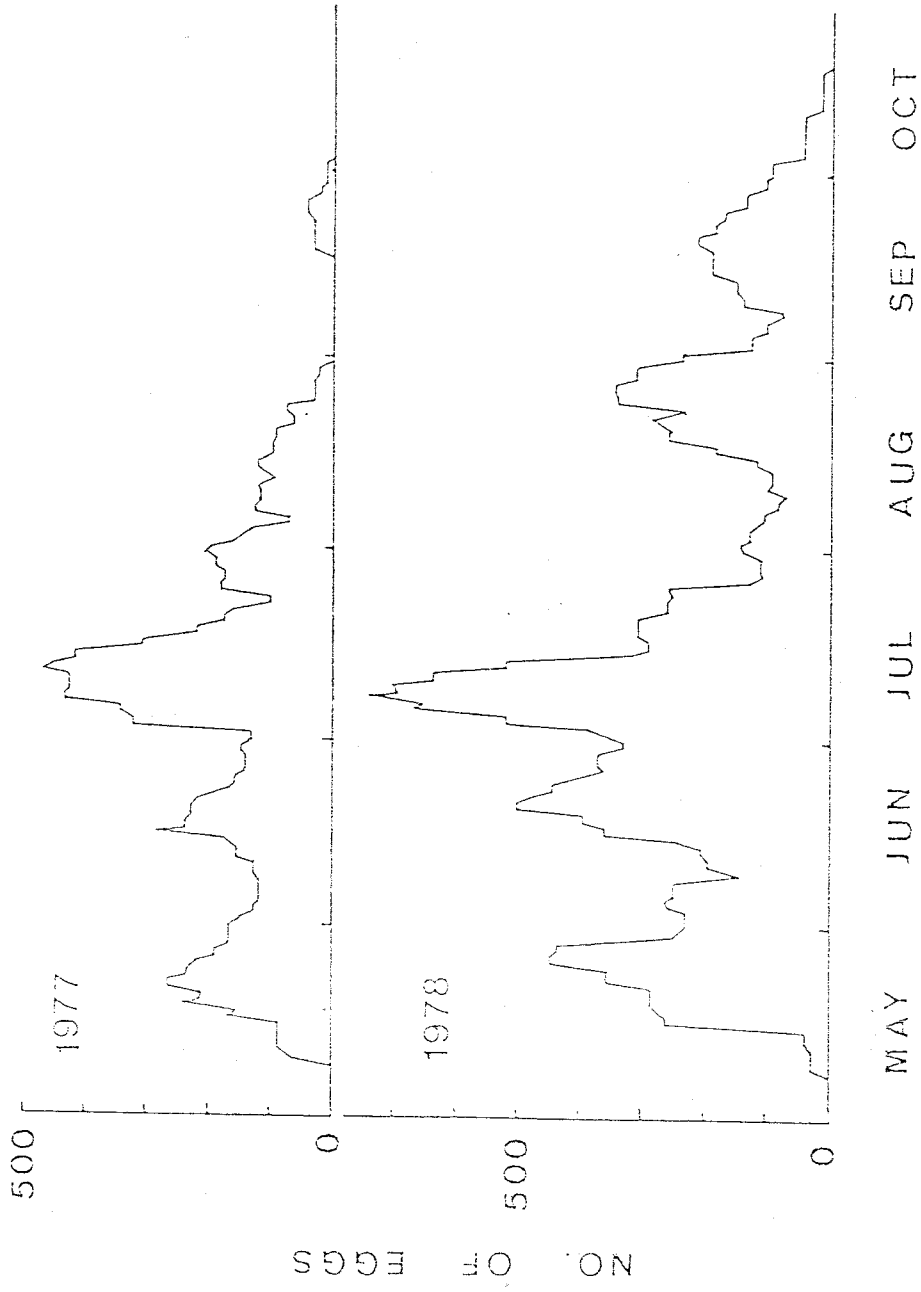
信州大学農学部森本尚武教授からは集合性に関する貴重な御教示を、神戸大学農学部の教授であった奥谷禎一博士からはハバチに関する貴重な御教示をいただいた。また沖縄県農業試験場の藤崎憲治博士には、本研究の過程で暖かい御支援と貴重な御助言をいただいた。これらの方々に、記して心から厚く御礼申し上げる。

最後に、有益な御批判と討論、ならびに有形・無形の御援助をいただいた京都大学農学部昆虫学研究室の大学院生諸氏に、深く感謝の意を表したい。

## 第Ⅱ章 生態の概要

アカスジチュウレンジハバチ (Arge nigrinodosa Motschulsky) は膜翅目 (Hymenoptera), 広腰亜目 (Symphyta), ハバチ上科 (Tenthredinoidea), ミフシハバチ科 (Argidae) に属し, 日本全土・カラフト・シベリアに分布することが知られている。食草は常にバラ科 Rosa 属の植物に限られており (徳永・中島, 1944), 筆者が調査した京都市北部の鞍馬地方では, ノイバラ (Rosa multiflora) にその害が甚大であった。また, 野生のバラ類のみならず栽培バラにも発生し, ときにそれを枯死させることもある (徳永・辻田, 1951)。

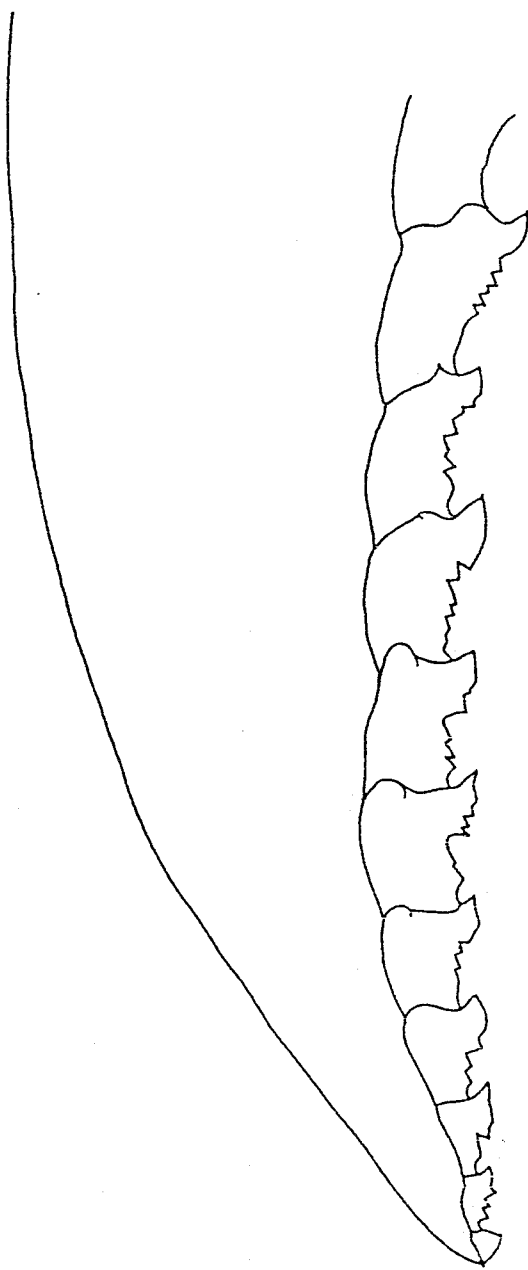
本種は多化性であり, 年間を通じて発生するが, 正確な化数は今のところ記載されていない。鞍馬地方では, 人為的な攪乱が比較的少なかった1977年と1978年の発生消長で, 年6回の発生ピークがみとれた (第1図)。しかし, 有効積算温量から推定すると, 鞍馬地方では年3ないし4世代を経ることしかできないので, このピークは世代数をそのまま反映したものではないと思われる。実際, 各ピークはかなり重なり合っており, 発生全期を通じていろいろなステージの個体が混在していた。このように, 本種は世代の明瞭な隔絶がないままに発生をくり返しているようである。これはおそらく, 4月下旬から始まる新成虫の羽化が斉一に起っていないことに起因しているのであろう。



第1図. 野外におけるアカスジチュウレンジハバチ  
の季節的発生消長.

本種の卵成熟は雌成虫の羽化時にはほぼ完了しており (proovigenic), 雌成虫は羽化後すみやかに交尾し、産卵する。交尾は午前9時ごろから午後5時ごろまで見られるが、その頻度は気温が上昇しはじめる午前11時ごろから午後1時ごろに最も高い。雄成虫はさかんに飛びまわり、植物上ではほとんど静止している雌成虫を見つけると降下する。雌成虫がなおも静止した状態にいると、雄は雌の上にマウントし、交尾器を接合させたまま体を反転させ交尾にいたる。雌成虫が少しでも位置をずらして逃避すると、交尾にはいたらないようである。交尾時間は15分から30分ぐらいが最も多い。本種の性決定機構は膜翅目の通性として haplo-diploid 型で、受精卵は雌に、未受精卵は雄になる。

ハバチ上科に属する種を sawfly と総称するが、本種の場合も産卵管は saw (のこぎり) 状に変形している (第2図)。雌成虫はこの産卵管でバラの新梢の表皮を縦に切りこむ。表皮を十分に切り開くと、続いて髄質部を切り、卵だけ収容できるポケットをつくる。第2図に示した saw は左右に2枚あり、この中央を通して卵はポケット内へ送り出される。これが終わると再び下方へ表皮を切り進む。ただし今度の場合には、すでに切りこんだ表皮の繊維に沿って切り進めばよいから、最初に表皮を切り込むことと比較すればかなり容易であると考えられる。この後同様にポケットをつくり、産卵する。この行動を



SAW OF ARGE NIGRINODOSA.

第乙図. アカスジチュウレンジハバチの産卵管.

左右交互にくりかえしながら下方へ進んでいくため、卵は2列に並んだ塊状を呈する。産卵には、産卵数にもよるが、1、2時間から数時間を要する。産卵部位は表皮に1本の細い黒線痕を残すだけであり、卵は外部からまったく見ることができない。卵が成熟するとともに裂け目は左右に開き、孵化後は裂傷として残る。

幼虫は集合を形成して摂食する。このとき、幼虫はノイバラの小葉<sup>(\*)</sup>の周縁に、脚で小葉を表と裏からはさみこむようにして並び、摂食していく。新梢上の餌を食いつくし、食草間の移動が起る時期に至って、集合は小集団へと分解する。終齢幼虫は土中に潜って管繭・蛹化する。越冬は繭中にて前蛹態で行なう。

本種の同属近縁種に、チュウレンジハバチ (*A. pagana* Panzer) がいるが、この種はアカスジチュウレンジハバチときわめて類似した生態的特性をもっている。朝鮮へも分布していることや体色に違いがあることを除けば、食草や幼虫の集合性などほとんど一致している。しかし、鞍馬地方では春先と秋のごく限られた時期にわずかに発生するだけであるし、京都付近では平地地帯で見つけることがきわめて困難なことなので、生活様式に微妙な差があるのかもしれない。また、同じく同属近縁種のなかに、ニホ

(\*) ノイバラは羽状複葉態で、1枚の葉は通常7枚、まれに5枚または9枚の小葉から成る。

ンチュウレンジハバチ (A. nipponensis Rohwer) がいる。この種はアカスジチュウレンジハバチと同時期・同所的に発生し、同じくノイバラを食草とする。ところが、成虫は卵を葉縁部に1卵ずつ産み込み、幼虫は単独生活を送るといふ、アカスジチュウレンジハバチと全く対照的な生活様式をもっている。更に、ツツジ類を食草とし幼虫はゆるやかに群棲するルリチュウレンジハバチ (A. similis Vollenhoven) や、ニレを食草とし幼虫はやはりある程度群棲し、時に大発生するニレチュウレンジハバチ (A. flavicornis Cameron) などの同属近縁種がいる。将来、アカスジチュウレンジハバチの集合現象を、これら集合の程度を異にする近縁種と比較することも可能であって、本種の研究材料としての利点は少なくないと考えられる。

なお、野外調査は主に京都市北部の鞍馬からこの瀬へ至る約1,500mの道沿いに点在するノイバラについて行なった。この場所にはテリハノイバラ (Rosa Wichuraiana) がごく少数存在したが、大半はノイバラであった。調査地を人為的に7つのパッチに分け、各々でアカスジチュウレンジハバチの発生消長や食草の状態を調べた。個々の調査の具体的な方法や室内実験の方法については、各章の該当する節で詳しく述べることにする。



### 第Ⅲ章 集合効果

#### 第1節 まえがき

ある空間内に共存する個体は、個体間の相互作用によって互いに影響を及ぼしあっていると考えられる。そのため、共存する個体数が増減すれば、すなわち密度が増減すれば、それにとともに個体に生じる効果もさまざまに変化する。これは密度効果とよばれる、一般的によく知られた現象である（たとえば内田，1972を参照）。ところで、空間的に緊密な一群を形成する集合性昆虫では、単に空間あたりの密度という概念を用いるよりも、集合を形成する個体数——すなわち集合サイズ——という観点から考える方が有効な場合が多い。たとえば、1枚の葉上に2個体が集合して接触しながら存在する場合と離れて存在する場合とでは、葉あたりの密度は等しいが、個体に生じる効果は異なってくる可能性が大きいのである。このような、集合サイズの大小が個体に及ぼす効果は、密度効果と区別して集合効果（aggregation effect）とよばれている。

しかし現在のところ、集合効果に対する厳密な定義が与えられているとはいえない。ただ、概念的な意味あいとして森本（1979）は、「集合効果」というのは、それぞれの昆虫にとって集まっていることが、種の生活にとって有利であるという前提で、どのように有利なのかを調べる場合に用いる言葉で

ある」と述べている。これをもう少し簡潔に言いか  
えれば、集合効果とは集合サイズの大きさが種の生  
存価 (survival value) にもたらす効果のことである、  
ということになる。この意味あいには、種のもつ  
内因的な性質のみならず、天敵などの生物的要因や  
野外の物理的要因などの作用が含まれることになる。

しかしながら、現在一般的に集合効果という場合、  
種のもつ内因的な性質を解析する場合に限定して、  
用いられているように思われる。そこで本論文にお  
いても、この限定された意味あいでは集合効果という  
ことばを用いることにする。集合効果を検出するた  
めの具体的な手法としては、おもに室内実験的に異  
なった集合サイズで飼育し、その種 (多くの場合幼  
虫) に現れた形質を詳細に測定し、飼育区間で比較  
検討するというのが一般的である。この手法により、  
現在までに数多くの研究がなされてきている (たと  
えば、細谷, 1956 ; Ghent, 1960 ; 森本, 1960, 1967  
; 森本と佐藤, 1962 ; 水田, 1960 ; Lyons, 1962 ; 杉  
本, 1962 ; Henson, 1965 ; 桐谷ら, 1966 ; Mizuta, 1968,  
1970 ; Watanabe & Umeya, 1968 ; 森本と増沢, 1974  
; Shiga, 1976 ; 藤崎, 1977 ; 中村, 1977, 1980 ;  
Tsubaki, 1981 ) 。

本章でもこの手法を用いて集合効果を検出しよう  
と試みた。そして、アカスジチュウレンジハバチの  
集合の特性を明らかにするとともに、他の集合性昆  
虫で明らかにされた集合効果が本種にもあてはまる

のかどうかを検討しようとした。まず第2節では、飼育実験の結果について述べる。次の第3節では、室内実験の結果を野外と対照させるために、野外で幼虫を単離接種する実験を行なったので、その結果について述べる。また第4節では、アカスジチュウレンジハバチの集合効果と比較するためにニホンチュウレンジハバチの密度効果を調べたので、その結果を述べる。

## 第2節 室内実験における集合効果

### (i) 実験方法

1977年に鞍馬地方から採集した5卵塊を実験室内に持ち帰り、孵化させて実験に供した。採卵は6月下旬から8月初旬にわたって行なった。各々の卵塊の孵化日は第1表に示してある。飼育容器あたりの集合サイズ(以下簡略のために、飼育密度とよぶ)は、1・2・3・5・10・20の6区を設定した。孵化後摂食場所へ移動を始めた幼虫を、湿らせた面相筆ですくいと、飼育容器内の同一の小葉上に接種した。卵塊の各飼育密度区への分配の方法、およびくり返し数は第1表に併記してある。

飼育容器は以下のように設定した。水を入れたガラス製の大型マヨネーズびんの上に、中央に直径約1.5cmの穴のあいたプラスチック板を置き、その穴をとおして30cmほどの長さに切ったノイバラの新梢をさし入れた。新梢の切り口から5~8cmのところ

第1表. 飼育実験に供したアカスジチュウレ  
ンジハバチ幼虫の孵化日および各飼  
育密度区への分配方法.

孵化日	飼育密度					
	1	2	3	5	10	20
6 28		1	1	1	1	1
7 9	10	1	1	1		
7 31	2	4	2	2		
8 1	7	4	3			
8 5					1	1
繰返1数	19	10	7	4	2	1
幼虫総数	19	20	21	20	20	20

脱脂綿をまきつけ、さらにその上をパラフィルムでおおうことにより、茎に厚みをつけ、プラスチック板の穴のところで新梢を固定できるようにした。このことにより、また、蛹化前の終齢幼虫がこの穴をとって水中に落下することを防ぐようにした。プラスチック板の上に、直径8.5cm・高さ25cmのガラス円筒を、バラの新梢が中央にくるように調節しながらのせ、さらにその最上部に別のプラスチック板を置いた。貯水容器と飼育空間を隔てることにより、過湿を防ぐとともに糞などによる餌の汚染を回避することができた。なお、下方のプラスチック板の上に四つ切りにしたペーパータオルを置き、落下した糞を消失なしに回収できるようにした。

餌は若齢期には5～7日ごとに、また老齢期や多頭区では食いつくしが起る以前に随時取りかえた。取りかえに際しては、集合状態を乱さないために、集合が形成されている葉全体を新しい食草の上に重ねて置いた。2頭区、10頭区、20頭区では幼虫期の初期に死亡が起ったが、死亡個体数が少なかったため、集合サイズを一定に保つための幼虫の補充は行なわなかった。

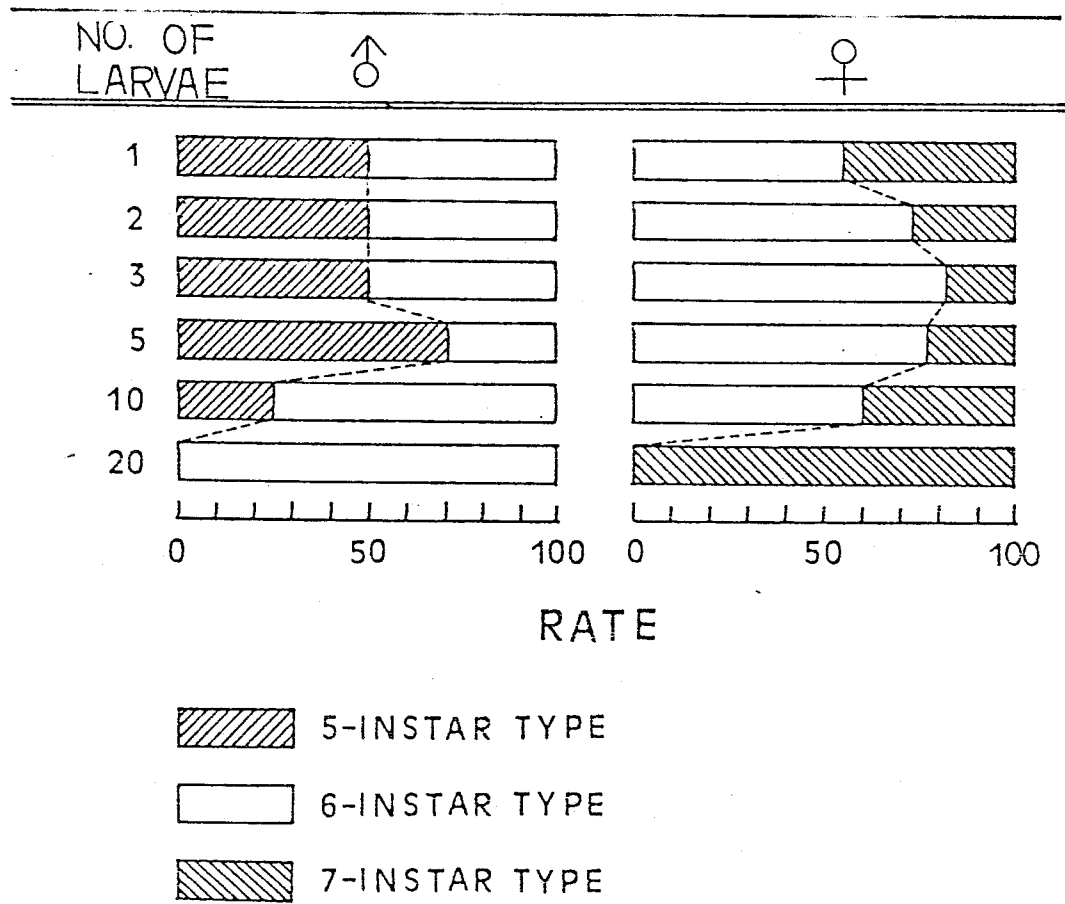
終齢幼虫は蛹化前になると体色が著しく黄変する。この状態になった幼虫は、湿らせた水苔を入れたシャーレに一頭ずつ隔離し、学繭・蛹化させた。繭は繭を含めた体重を測った後、直径6cm・高さ12cmのガラスびんの中に1個体ずつ入れ、蛹期間を調べた。

羽化した成虫もひき続き、希釈したハチミツを手でびん中で単離飼育した。雌成虫は死亡後半日以内に生理食塩水中で解剖した。卵は湿らせた口紙上に取り出し、成熟卵数を数えた。また、卵は腎形に近い楕円形をしているが、完全な楕円体であるとみなして、その長径と短径から体積をもとめた。脱皮殻から切り取った額 (Frons) の長さ、卵の大きさ、前翅長などの測定は、実体顕微鏡下で行なった。また、飼育はすべて、 $25^{\circ}\text{C}$ ・16明8暗日長・湿度70%の恒温湿条件下で行なった。

## (ii) 結果

### (a) 齢数の変化

蛹期に達したすべての幼虫に対して、脱皮殻の個数から経過齢数を求めた。第3回には、各飼育密度区ごとに経過齢数の割合が示されている。雄では、20頭区を除く他のすべての飼育密度区で、5齢タイプ幼虫 (蛹期までに5齢を経るタイプの幼虫を意味する。以下同様に用いる) と6齢タイプ幼虫が生じた。しかし、20頭区では全個体が6齢タイプ幼虫であった。雌では、雄の場合と同じように20頭区を除く他の5区で、6齢タイプ幼虫と7齢タイプ幼虫が混ざって生じた。20頭区ではすべての個体が7齢タイプ幼虫であった。このように、いずれの飼育密度区においても、雌は雄より平均的に1齢多く経過する傾向がみられた。



第3図. 各飼育密度区におけるアカスジチュウレンジハバチ幼虫の各齢タイプの割合.

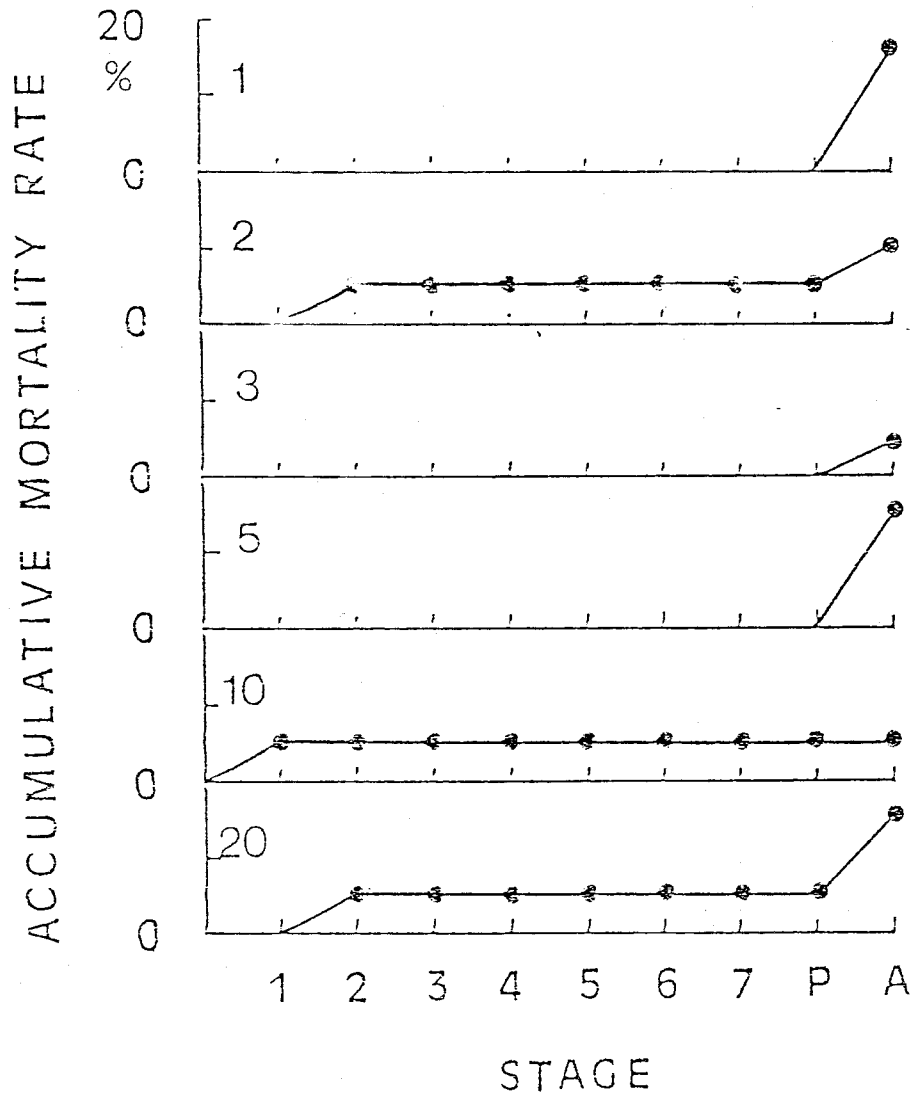
ところで、雄について5齡タイプ幼虫の割合をみると、1・2・3頭区で50%、5頭区で71.4%、10頭区で25%、20頭区で0%となり、中程度の飼育密度で経過齡数が平均的に減少する傾向がみられた。また、雌について6齡タイプ幼虫の割合をみると、1頭区で54.5%、2頭区で72.7%、3頭区で81.9%、5頭区で76.9%、10頭区で60%、20頭区で0%となり、雄の場合と同様に中程度の飼育密度で齡数が減少した。

飼育密度に対する経過齡数の変動パターンには、雌雄間で比較的高い相関がみられた。XとYをそれぞれ、各飼育密度区における雄の5齡タイプ幼虫の割合と雌の6齡タイプ幼虫の割合としたとき、XのYに対する回帰直線式は  $Y = 1.04X + 0.15$  となり、相関係数は0.864であった。雌の経過齡数は雄の経過齡数の変動にほぼ比例して変動しており、飼育密度の影響は雌雄両性の齡数に対して同じように作用していた。

#### (b) 累積死亡率

各飼育密度区におけるおのおのの発育段階の累積死亡率を、第4図に示した。幼虫期に死亡が生じたのは2・10・20頭区のみであったが、その死亡率は5ないし10%とさきわめて低かった。しかも、死亡は幼虫期初期(1齡期か2齡期)に起っただけであり、その後は全個体が順調に成育した。このように幼虫





第4図. アカスジチュウレンジハバチの各飼育密度区における累積死亡率. 1から7の数字は幼虫の齢期, Pは蛹期, Aは成虫期をそれぞれ示す.

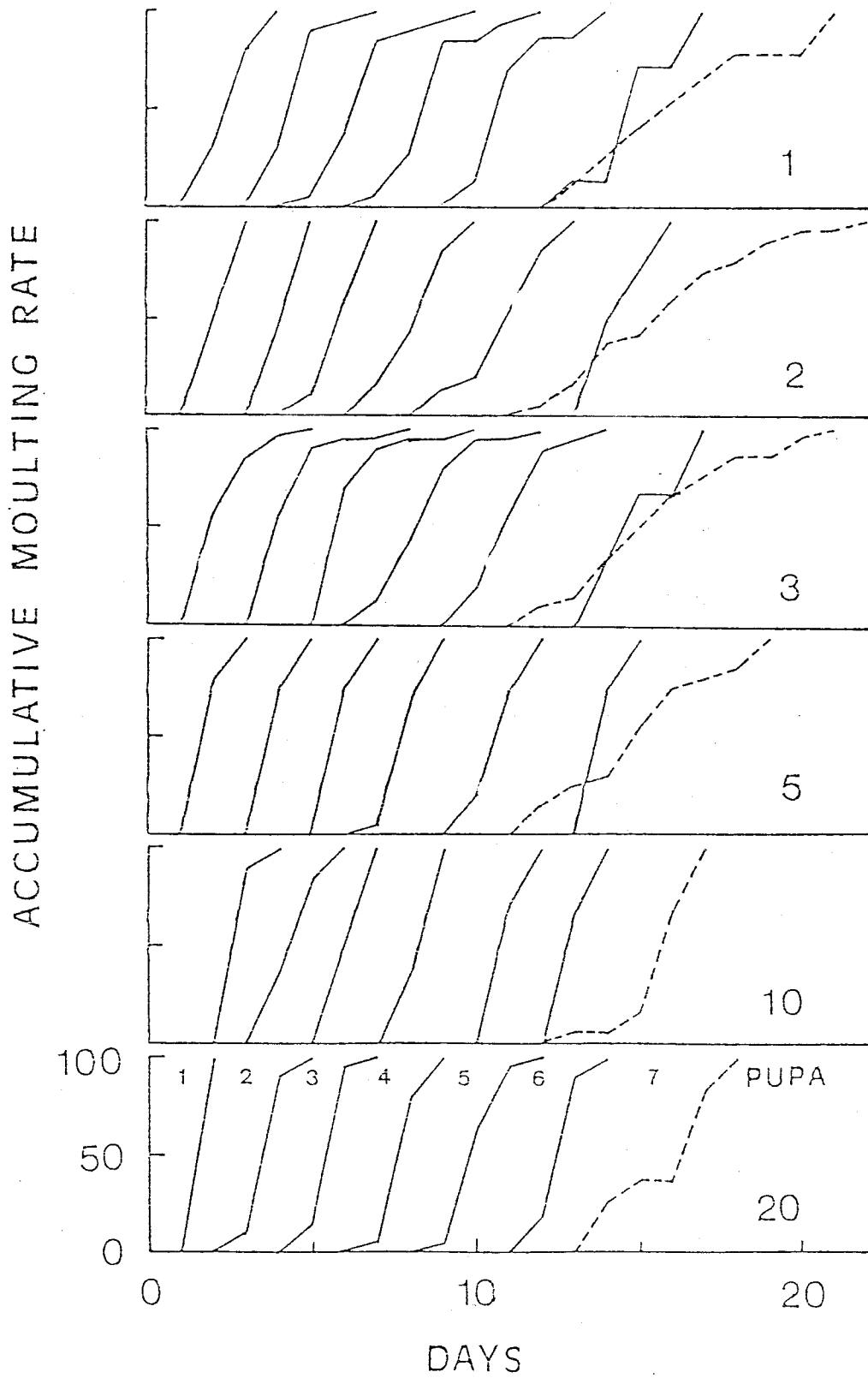
期の死亡率は総じて低く、とくに1頭区でまったく死亡が起らなかったことは注目しておかなければならない。

ところで、10頭区を除く他の5区で成虫期の死亡が起っているが、ここでいう成虫期の死亡とは、羽化したけれども繭から脱出できずに死亡した個体を意味している。繭は2層構造となっており、外側に茶褐色の厚い繭殻、内側に淡い茶色の薄い殻がある。脱出に失敗した個体は、これらの殻を十分に破り開けることができなくて死亡したものである。なお、この死亡個体はすべて雄であった。

### (c) 累積脱皮率

実験開始後の各飼育密度区における累積脱皮曲線を第5図に示した。これらの曲線を各飼育密度区内のおのおのの齢期について比較すると、よく類似したパターンをとっていることがわかる。脱皮開始日から2日以内には80%以上の個体が脱皮を完了するため、曲線の初期の立ちあがりの傾きがほぼ等しくなっている。また、続く2日以内にはほぼすべての個体が脱皮を終るため、曲線が長く尾をひくこともない。脱皮の斉一性が、1齢期から7齢期まで持続されているのである。

これらの曲線を飼育密度間で比較した場合も、やはり類似したパターンを示している。各齢期の脱皮開始はすべての飼育密度区でほとんど同時に起って



第5図. 各飼育密度区におけるアカスジチュウレンジハバチ幼虫の累積脱皮曲線.

おり、7 齢期の脱皮開始日でさえ最大 2 日のずれしか生じていない。このように、脱皮日に関して飼育密度に関連した影響はまったく検出されず、とくに 1 頭区においてさえ、脱皮日の遅延（すなわち発育の遅延）はまったく起らなかった。

#### (d) 幼虫期間

幼虫期における発育速度の尺度のひとつとして、幼虫の各齢期間を半日の間隔で調査した。第 2 表には各齢期間の平均値 ± 95% 信頼限界値が示されている。この表から、おおまかに言って、1 齢期には 3 日前後を要し、2 齢期以降は 2 日前後と比較的短い間隔で脱皮をくり返し、終齢期に再び 4 日前後と長い期間を要する、という傾向がみられた。ただし、上にあげた日数は平均的な値であって、飼育密度区ごとにその値は異なっている。5 齢期以降になると、終齢幼虫とそうでない幼虫が混在するため 95% 信頼限界値が増加している。なお、7 齢期については標本数の少ない飼育密度区があったため、表から省略した。

表の最下段に示した幼虫全期間は、各齢期間の平均値を単に加えたものではなく、個々の幼虫ごとの幼虫全期間を求めて処理したものである。これをみるといずれの飼育密度区でもほぼ 16 日という一定値をとり、区間での有意差はなかった ( $p < 0.05$ )。 (a) 齢数の変化のところでも述べたように、それぞれの飼

第2表. 各飼育密度区におけるアカスジチャウレンジハバチの幼虫齢期間(平均±95%信頼限界). 7齢期間については標本数の少ない区があったため省略した. 単位は day.

齢	飼 育 密 度						
	1	2	3	5	10	20	
1	2.8±0.18	2.4±0.12	2.9±0.12	2.2±0.07	3.1±0.04	2.0	
2	2.1±0.07	2.0	2.0±0.04	2.1±0.02	1.6±0.11	2.0±0.10	
3	2.1±0.17	1.8±0.11	1.9±0.05	2.0	1.4±0.11	1.9±0.04	
4	2.2±0.06	2.2±0.13	2.2±0.20	2.0±0.05	2.2±0.06	2.2±0.06	
5	2.8±0.28	3.1±0.51	3.1±0.34	3.2±0.34	2.8±0.33	2.4±0.11	
6	4.0±0.52	4.5±0.46	4.4±0.58	4.4±0.58	3.7±0.54	3.5±0.32	
幼虫全期間	16.8±3.88	15.8±3.28	16.0±1.82	15.6±2.74	15.8±0.33	16.2±1.06	

育密度区は4種類の齡タイプを異なつた比率で含んでいる。それにもかかわらず幼虫全期間がほぼ等しくなつたということは、経過齡数の多い飼育密度区では個々の齡期間を短縮する傾向にあることを示唆している。実際に20頭区では、このことがよく示されている。

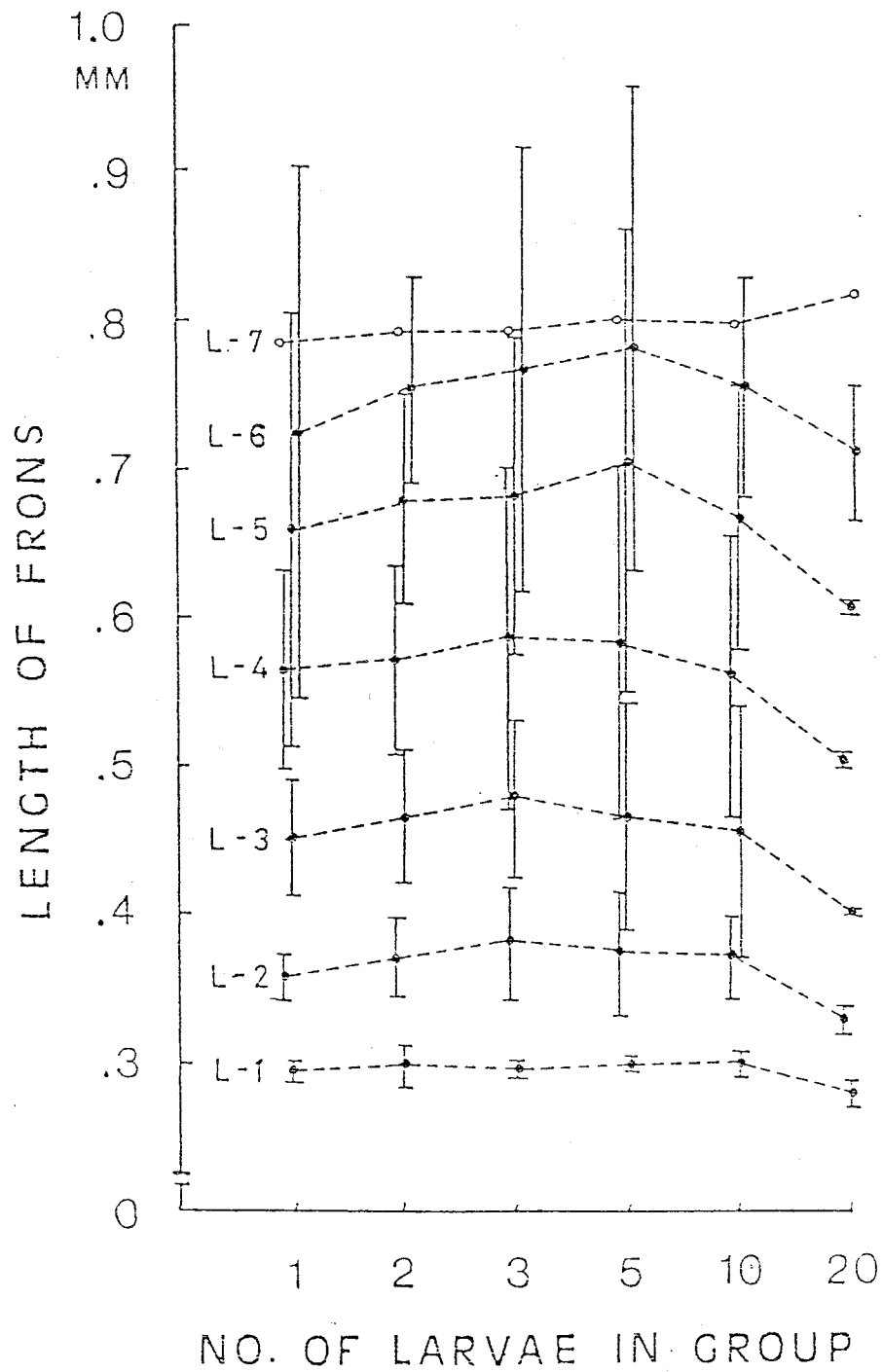
このように、飼育密度にともなう発育速度(幼虫期間)への悪影響は、発現しなかつた。むしろ、飼育密度区間で類似した傾向を示した。

#### (e) 幼虫の成長

徳永と辻田(1951)は本種幼虫の頭幅と頭長を幼虫が生きた状態で測定したと述べているが、この方法では測定誤差が無視できないし、たびたび幼虫に触れることにより幼虫の生存率などに悪影響を及ぼすと考えられた。そこで本実験では、脱皮殻から額(Frons)を切り取り、その縦長を計測し幼虫の成長速度の指標とした。額は幼虫の頭部前方に位置し、本種の場合にはほぼ五角形をしている。この周囲は薄くなつており、容易に切り離すことができる。

第6図に各飼育密度区における額長を示した。図の黒丸は平均値、縦線の長さは95%信頼限界値幅を示している。ただし、7齡期の95%信頼限界値については、標本数の少ない飼育密度区で大きな値になりすぎたため、図から省いた。

第6図で特徴的なことは、20頭区では7齡期を除



第6図. 各飼育密度区におけるアカスジチュウレンジハバチ幼虫の額(Frons)長.  
 図中の縦線は95%信頼限界を示す.

く他のいずれの齢期においても，他の飼育密度区にくらべ小さな値しか得られていないことである。とくに1齢期では他区より有意に小さかった ( $p < 0.05$ )。しかしながら，20頭区に供した卵塊からは同時に10頭区も設定されたのであるから（第1表参照），遺伝的に異なっていたとは考えられない。したがって，20頭区では1齢期にすでに過密（over-crowding）の影響があったものと推察される。

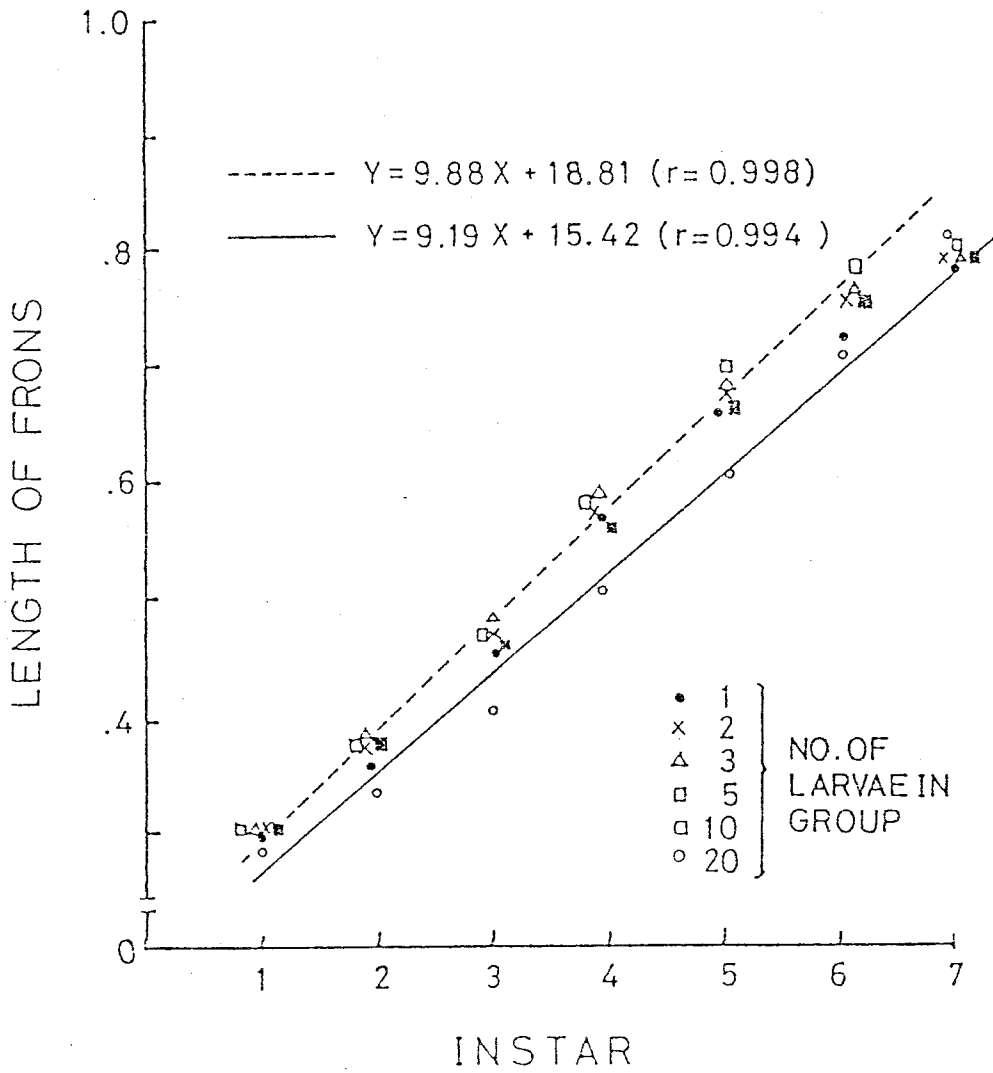
ところで，最終齢にちかいは6齢期から7齢期にかけて，額長はすべての飼育密度区とも約0.8 mmの値に収束している。20頭区や1頭区では7齢タイプ幼虫の占める割合が高く，中間の密度区では6齢タイプ幼虫の割合が高かったことを考えあわせると，いずれの飼育密度区でも幼虫の最終的な額長には差がないことが示されている。20頭区でも他区に劣らぬまでに発育しているのである。

これは、齢期ごとの発育速度が飼育密度区間で異なることに起因している。第7図に飼育密度区ごとの、齢期と額長の関係をプロットした。直線の傾きは発育速度を示している。いずれの飼育密度区でも額長はわずかにS字カーブを描きながら増加しているが、直線回帰で近似してみた。3頭区と5頭区をこみにして、ほとんどの個体が最終齢となる6齢期までを近似したところ、

$$Y = 9.88 X + 18.81 \quad (r = 0.998)$$

という近似式が得られた。ここでXは齢期，Yは額





第7回. 各飼育密度区におけるアカスジチュウレンジハバチ幼虫の発育速度. 图中的破線は3頭区と5頭区の6齡までを, また実線は20頭区の7齡までをそれぞれ直線近似したものである。

長，単位は  $10^{-2}$  mm である。一方，20頭区で雌の全個体が最終齢となる7齢期までを近似すると，

$$Y = 9.19X + 15.4Z \quad (r = 0.994)$$

という近似式が得られる。Xの係数で示される发育速度を比較すると，20頭区で小さいことがわかる。

このように，发育速度の小さい飼育密度区では脱皮回数（齢数）を増加させることによって，最終的な幼虫の大きさをある一定値に到達させていると結論される。

#### (f) 蛹体重

終齢幼虫は完繭し，その中で蛹化する。完繭後2日以内に繭を含めた蛹体重（本種は羽化の1週間前ぐらいに蛹化するので，厳密に言えば前蛹体重）を測った。

第3表に示したように，個体ごとの変異が大きいために95%信頼限界値が大きくなっているが，平均的に雌は50mgの重さで，雄はその約半分であった。飼育密度に関連した傾向はみられなかった。

#### (g) 蛹期間

蛹期間は雌雄ともあまり差がなかった（第4表）。20頭区で長くなる傾向があったが，その他の飼育密度区ではほぼ2週間であった。蛹期間に関しても，飼育密度に関連した傾向はみられなかった。

第3表. 各飼育密度区におけるアカスジチユウレンジハバチ  
の蛹体重(平均±95%信頼限界). 単位はmg.

性	飼 育 密 度					
	1	2	3	5	10	20
雄	28.1±10.4	26.2±17.5	27.5±17.3	28.4±12.8	27.2±2.9	23.2±3.7
雌	46.1±50.4	52.9±45.3	52.8±38.8	45.9±28.6	51.8±32.5	44.6±2.4

第4表. 各飼育密度区におけるアカスジチユウレンジハバチ  
の蛹期間(平均±95%信頼限界). 単位は day.

性	飼 育 密 度					
	1	2	3	5	10	20
雄	15.4±5.4	14.9±10.2	17.4±4.9	14.0±3.4	12.0	22.5±24.4
雌	15.1±6.1	14.5±9.1	13.1±2.6	13.0±2.2	13.6±3.5	16.8±13.2

### (h) 成虫の大きさ

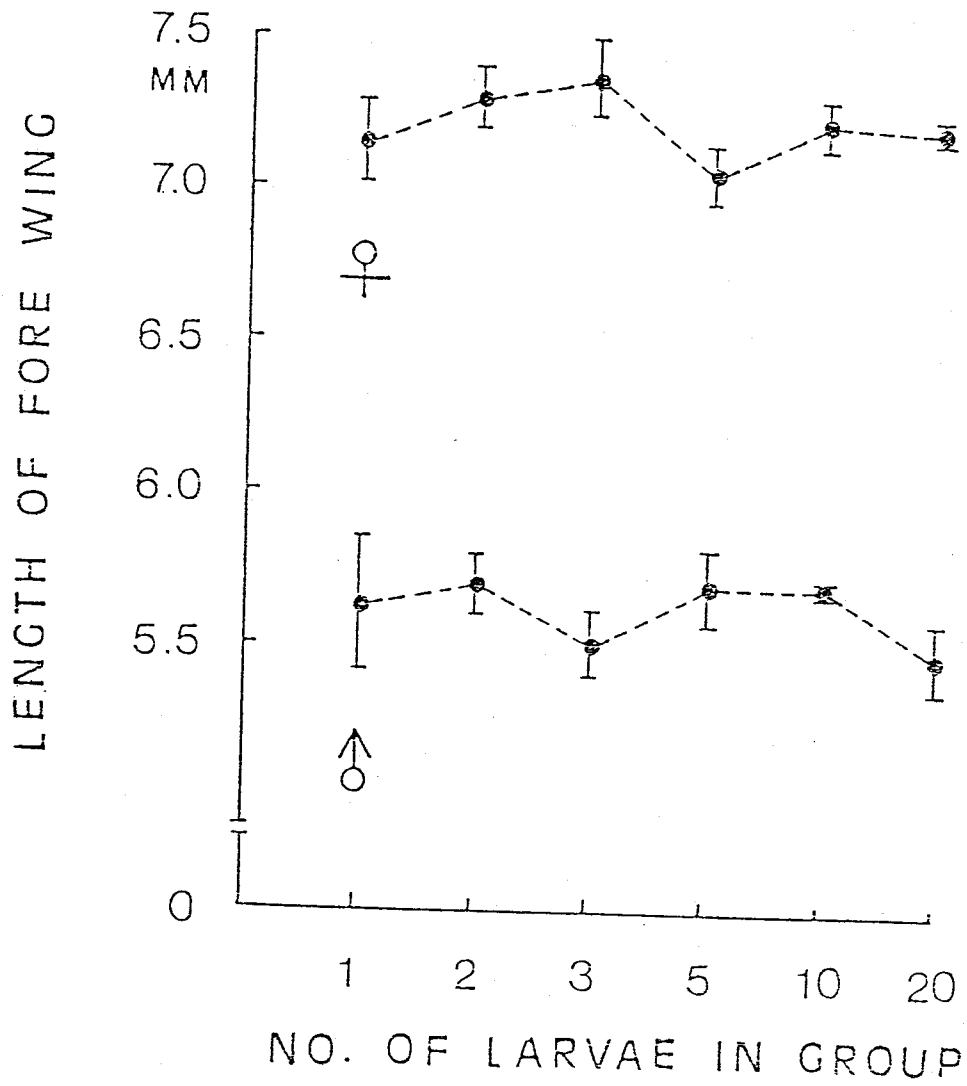
成虫の大きさの指標として、死亡後の成虫から取り取った前翅の最大長（基部から先端までの長さ）を測定した。結果は、第8図に示した。いずれの飼育密度区においても、雌雄ともに個体間の変異が小さかった。また、平均値を飼育密度区間で比較した場合も変異は小さく、雌で約7.2mm、雄で約5.6mmの値をとった。このように、成虫の大きさに関しても飼育密度にともなう傾向はみられず、むしろすべての飼育密度区で一定の値に近づいている。

### (i) 成虫の寿命

成虫は交尾や産卵の機会を手えられないまま単離飼育されたので、第5表に示した寿命は生理的寿命を表わしているものと考えられる。雌雄ともに個体間の変異が大きかったが、飼育密度にともなう傾向は見い出せなかった。雄では約8日、雌では約9.5日の寿命であった。

### (j) 蔵卵数および総卵体積

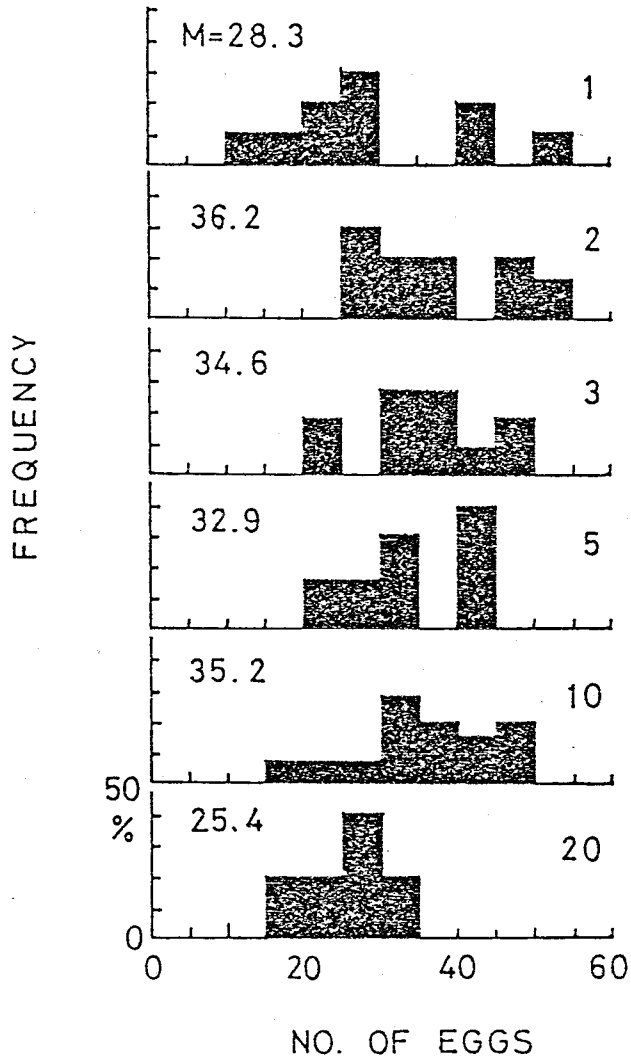
雌成虫あたりの蔵卵数を5卵ずつで区切ったクラスに分け、その頻度分布を示した（第9図）。図の右上方に示した値は平均値である。20頭区を除く他の5区では個体ごとの変異が大きかった。平均値を比較すると、20頭区で他区より有意に少なく（ $P < 0.05$ ）、中程度の密度区で若干増加した。しかし、



第8図. 各飼育密度区におけるアカスジチ  
ユウレンジハバチ成虫の前翅長.  
図中の縦線は95%信頼限界を示す.

第5表. 各飼育密度区におけるアカスジチユウレンジハバチの成虫の寿命(平均±95%信頼限界). 単位はday.

性	飼 育 密 度					
	1	2	3	5	10	20
♂	8.6±11.1	8.6±5.5	5.8±3.1	6.6±17.4	9.8±2.1	6.9±6.0
♀	6.5±5.3	11.9±4.6	8.7±1.7	10.2±9.6	9.9±6.4	9.6±2.2



第9図. 各飼育密度区におけるアカスジ  
 チュウレンジハバチ成虫の産卵  
 数. 図中の左上の数字は平均値  
 を示す.



飼育密度に関連した傾向は明瞭とはいえない。

とくに総卵体積を比較すると、飼育密度にともなう傾向はい、そう不明確となり(第10回)、むしろ $6\text{ mm}^3$ 程度の値に収束している。これは、蔵卵数が少なかった1頭区や20頭区では1卵あたりの体積が増加したことに起因している。

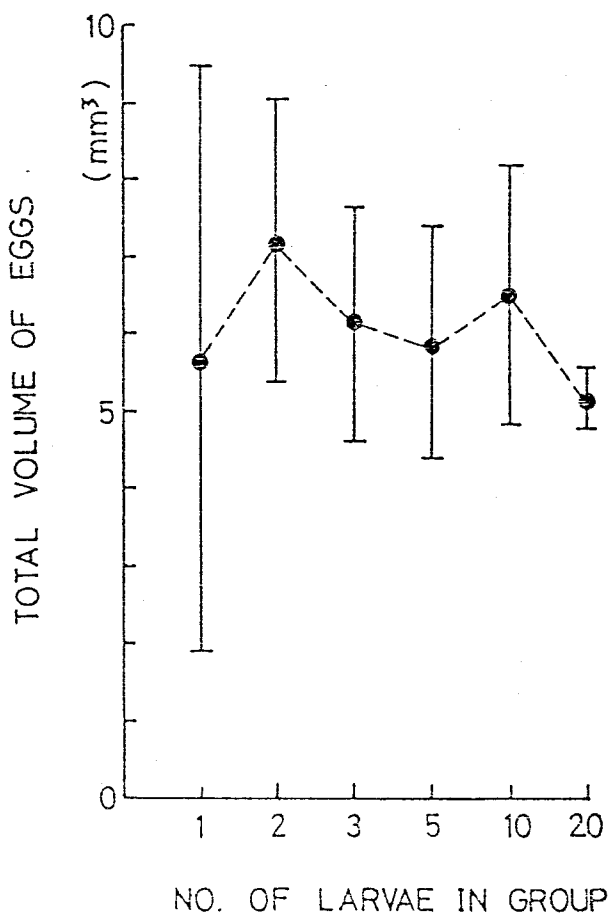
ところで、図に示した蔵卵数は、成虫を死亡後に解剖して数えたものである。実験室内で実際に産卵させて、一生のうちの実現産卵数を調べた別の実験によると、最小28卵、最大57卵、平均43.5卵(供試虫数15)であった。平均値を比較すると、死亡後に調べた蔵卵数より実際の産卵数の方がやや多くなっている。産卵することにより、残りの卵の成熟が促進されるのかもしれない。

### 第3節 野外における単離接種実験

前節で明らかとなったように、室内で単離飼育された個体に死亡が起らなかった。この注目すべき結果が、野外の実際の生息環境の中でどの程度裏づけられるのかは、興味ある問題である。

#### (i) 実験方法

1979年、鞍馬地方で、1本の新梢あたりに孵化幼虫を1個体ずつ接種し、生存率を調査した。卵塊を実験室内で飼育し、卵内の胚の口器や脚が黒ずんで



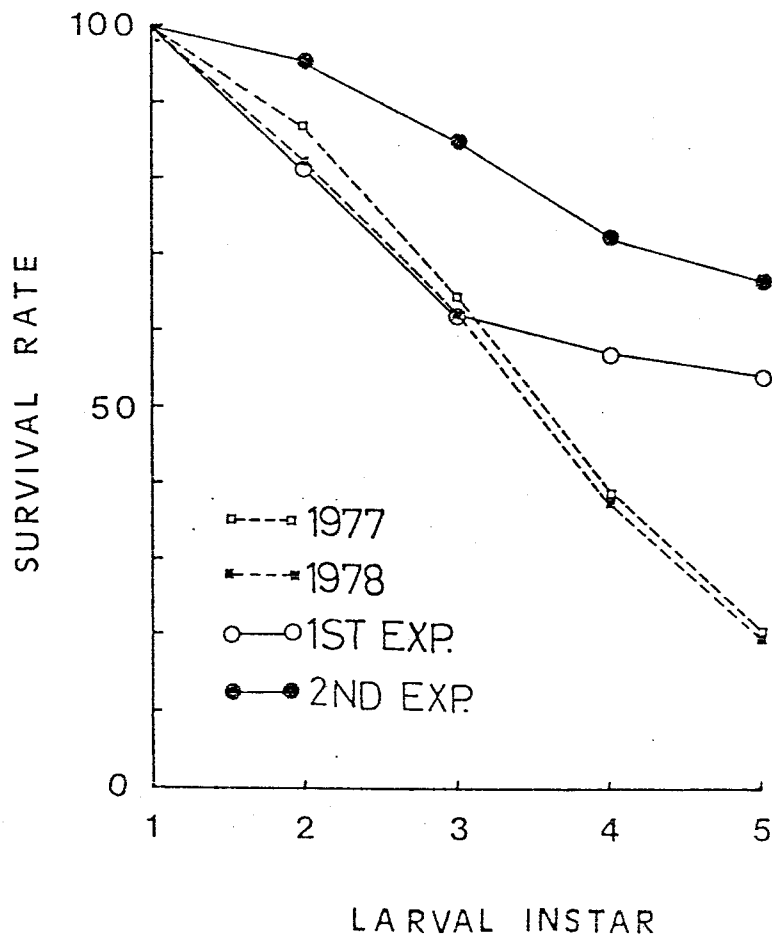
第10図. 各飼育密度区におけるアカスジ  
 チュウレンジハバチ成虫の総蔵  
 卵体積. 图中的縦線は95%信頼  
 限界を示す.

孵化直前の状態になると、それをアイスボックスに入れて鞍馬まで運んだ。孵化してきた幼虫が湿らせた面相筆に移るのを待ち、それを新梢の先端近くの小葉上に傷をつけないように注意して接種した。実験は1回目として5月30日・6月9日・6月11日に合計74匹、2回目として、9月12日・9月13日・9月17日に合計86匹を接種して開始し、以後毎日生存数を調査した。

## (ii) 結果

接種後の生存率に、1回目と2回目の接種実験の間でかなりの差が生じた(第11回)。2齢期以降の各齢期の生存率は、1回目で81.1・62.2・56.8・54.1パーセント、2回目で95.3・84.9・72.1・67.6パーセントであった。5齢期以降になると、蛹化のために土中に潜る個体が出現して、正確な個体数を把握することができなかった。

1回目の接種実験において、1齢期と2齢期に高い死亡率がみられたが、この原因としてクモによる捕食が重大であった。幼虫の死骸が残っていたり、直接に捕食現場を目撃することにより、明らかにクモによる捕食のための死亡と断定できる件数は、1齢期の全死亡中の35.7パーセント、2齢期の全死亡中の42.9パーセントを占め、高い割合であることが明らかとなった。クモの捕食による高死亡率は、幼虫をブッシュ状になったノイバラの新梢上に接種し



第11図. アカスジチュウレンジハバチの孵化幼虫の野外での単離接種実験における生存曲線.

たことに起因していると考えられる。後の観察から、雌成虫はブッシュにはほとんど産卵せず、したがって幼虫はブッシュをほとんど利用せず、しかもブッシュにはクモが多いことがわかった（第Ⅵ章を参照）。このため、ブッシュ状のノイバラに接種した個体はほとんど捕食されたのである。

二回目の接種実験では、その時期にブッシュガクズなどにおおわれてほとんど利用できなかったため、点在する新梢だけに接種した。その結果、1齢期と2齢期の生存率は1回目の実験にくらべはるかに高くなった。

第11回には、1977年と1978年の生存曲線を参考のために併記した。これは調査地内に産みつけられたすべての卵塊を総計し、生存率を算出したものである。これら兩年の生存曲線はよく似た軌跡をとっている。

ブッシュに接種しなかった二回目の実験と、ブッシュをほとんど利用しない野外での実際の生活とを比較すると、単離接種した方が高い生存率となっている。ただし、この場合、野外での実際の生活における死亡要因の中に、餌のくいつくしによる死亡も含まれていることに注意しなければならない。卵塊から出た幼虫の餌を食いつくすまでの生存率は、第Ⅳ章で詳述するように、高いものである。これに比べると、単離接種による生存率はいくぶん低くなっている。

以上を要約すると，単離接種された個体の生存率は，集合を形成して生活する個体の餌を食いつくすまでの生存率にくらべるといく分低いが，それでも5齢期で70%近い生存率を示しており，単離接種による不利益は明瞭でない結論される。

#### 第4節 ニホンチュウレンジハバチにおける密度効果

ニホンチュウレンジハバチはアカスジチュウレンジハバチの同属近縁種で，共に同時期・同所的に発生し同じ食草を利用する。しかし，後者が卵塊産卵性で幼虫が集合性をもつのに対し，前者は卵粒産卵性で幼虫は単独性である。両種の諸形質を比較する目的で，ニホンチュウレンジハバチを異なる密度で飼育した。

##### (i) 実験方法

1979年鞍馬地方で採集した数匹の雌成虫を実験室内に持ち帰り，産卵させた。孵化幼虫はそれぞれの孵化した日によって第6表に示したように各飼育密度区へ分配した。飼育密度区は1・2・多頭区(5頭から10頭を含む。表中ではHとしてある)の3区を設定した。

飼育容器，飼育条件，飼育手順は，本章第2節で述べたものと同じである。ただし，2頭区で死亡が

第6表. 飼育実験に供したニホンナユウ  
 レンジハバ子幼虫の孵化日および  
 各飼育密度区への分配方法.

孵化日	飼育密度	
	I	2 H <sup>(*)</sup>
7 13	14	10 5
7 14	3	
7 15	4	1
繰り返(数)	21	10 6
幼虫総数	21	20 40

(\*) 5 から 10 頭の幼虫を含む.

起った場合、密度を一定に保つための幼虫の補充を行なった。

### (ii) 結果

#### (a) 齢数の変化

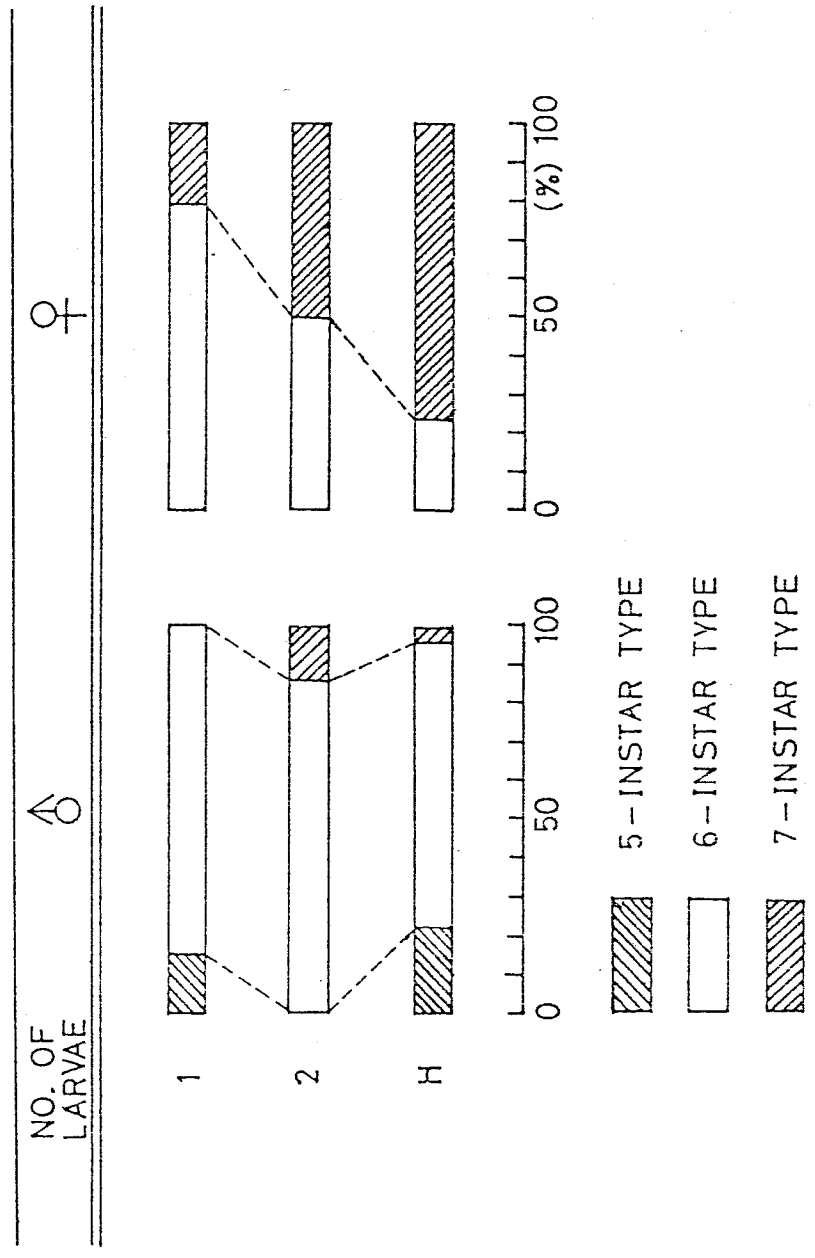
齢数の変化を第12図に示した。雄では、1頭区で5齢および6齢タイプ、2頭区で6齢および7齢タイプ、多頭区で5齢、6齢および7齢タイプが生じた。雄の7齢タイプは、アカスジチュウレンジハバチでは出現しなかったタイプである。2頭区で平均の齢数が増加したが、この原因は不明である。また雌では、いずれの飼育密度区でも6齢と7齢タイプであった。7齢タイプの割合をみると、1頭区で22パーセント、2頭区で50パーセント、多頭区で78パーセントとなり、密度の増加にともなって増加している。

#### (b) 累積死亡率

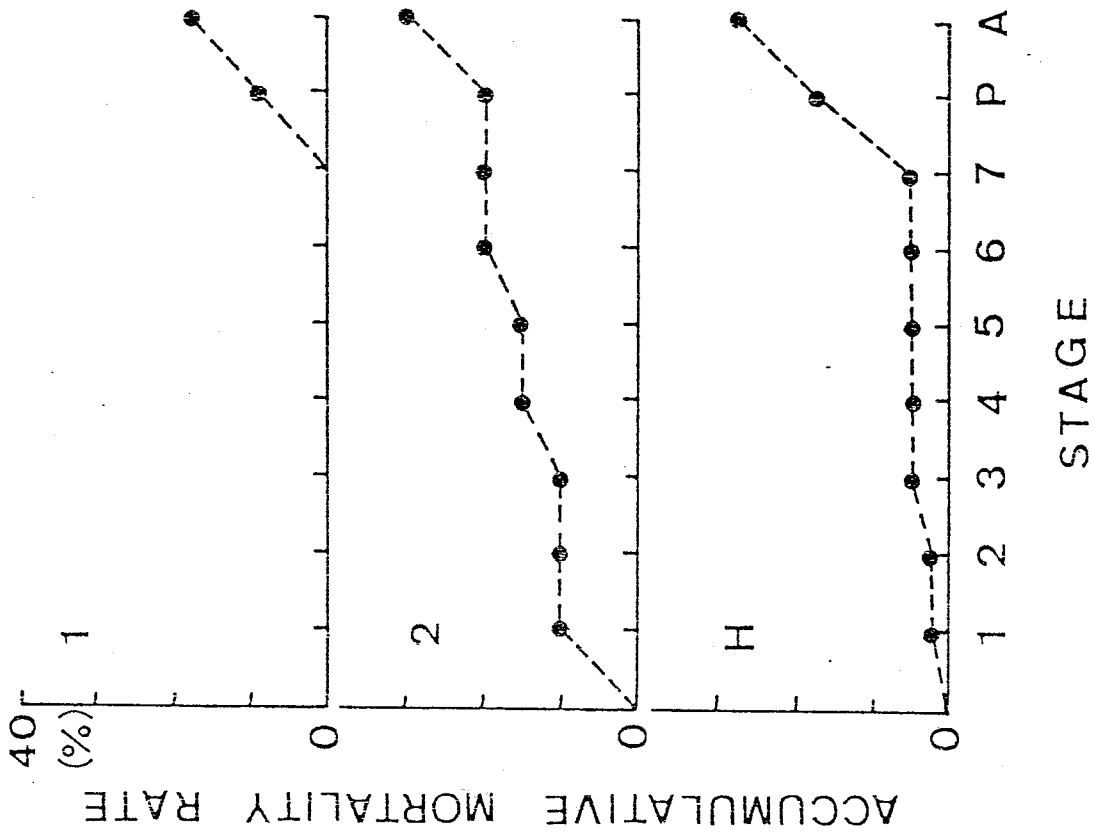
幼虫期の死亡は、1頭区でまったく起らなかったが、2頭区と多頭区で起った(第13図)。死亡率は2頭区で最も高くなり、密度にともなう傾向は明瞭ではなかった。

図中で蛹期の死亡となっているのは、終齢幼虫のなかで、最後の脱糞ののち腹部末端部が澄んだ緑色になり、そのまま營養することなく死亡した個体を示している。ウイルス病であるのかどうかは不明で





第12図. 各飼育密度区におけるニホンチュウレンジハバチ  
 幼虫の各齡タイプの割合.



第13図. 各飼育密度区におけるニホンチユウ  
レンジバチの累積死亡率.

あるが、同一飼育容器内の他個体に蔓延することは認められなかった。この死亡はアカスジチュウレンジハバチでは観察されなかった。

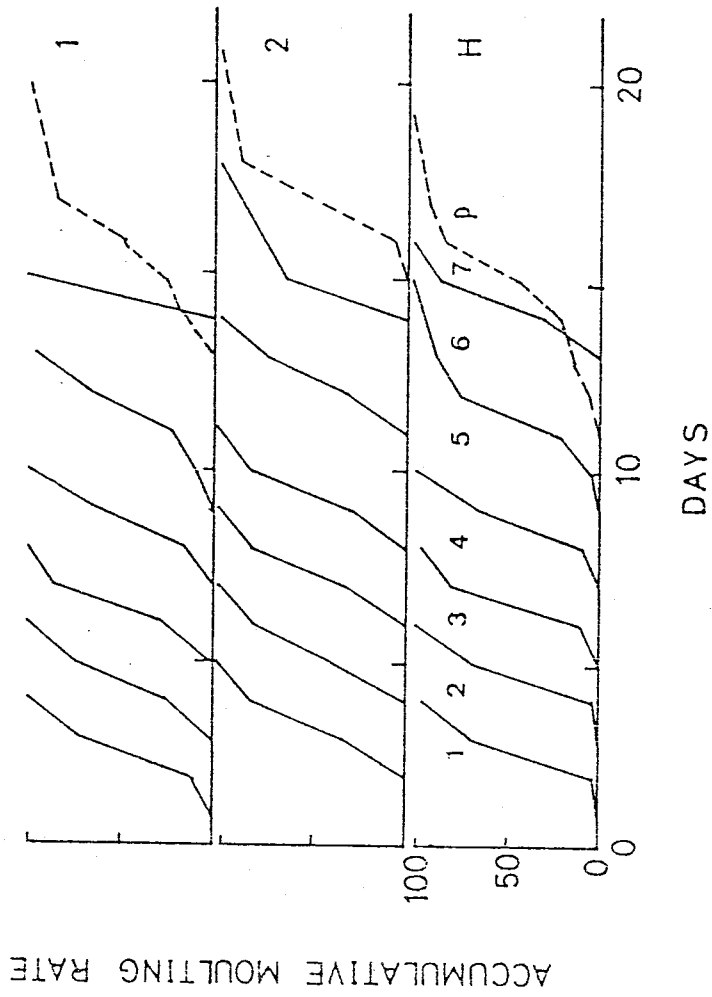
成虫期の死亡となっているのは、本章第2節の、(b)累積死亡率で述べたものと同じである。死亡個体はやはりすべて雄であった。

### (c) 累積脱皮率

第14回に実験開始後の各飼育密度区における累積脱皮曲線を示した。多頭区で5齢から6齢に移るとき、脱皮がわずかに不斉一になったが、全般的によく斉一化された脱皮パターンをとっている。脱皮が始まってから2日以内に80パーセント以上の個体が脱皮を完了するため、曲線の傾きがほぼ等しくなっている。3日以内にはすべての個体が脱皮を完了するため、曲線が長く尾をひくこともない。アカスジチュウレンジハバチと同様に、脱皮は斉一的であると結論される。

### (d) 幼虫期間

各齢期の幼虫期間を半日単位で調査した。第7表に各齢期間の平均値±95%信頼限界値を示した。いずれの飼育密度区でも、1齢期に3日から4日を要し、2齢期以降は2日前後と短い間隔で脱皮をくりかえし、終齢期にふたたび4日前後と長い期間を要するという傾向がみられた。これはアカスジチュウ



第14図. 各飼育密度区におけるニホンチュウレンジ  
ハバ子幼虫の累積脱皮曲線.

第7表. 各飼育密度区におけるニホンチャユウ  
レンジハバチ幼虫の齢期間.

齢	飼 育 密 度		H
	1	2	
1	3.1±0.28	3.8±0.32	3.4±0.22
2	1.8±0.17	2.0	1.8±0.14
3	2.0±0.16	2.0±0.17	1.8±0.15
4	2.3±0.20	2.1±0.16	2.2±0.17
5	3.0±0.34	3.0±0.17	2.9±0.27
6	4.3±0.27	4.3±0.42	3.7±0.33
幼虫全期間	16.3±0.78	17.9±0.74	15.7±0.49

レンジハバチとよく類似した発育パターンであった。

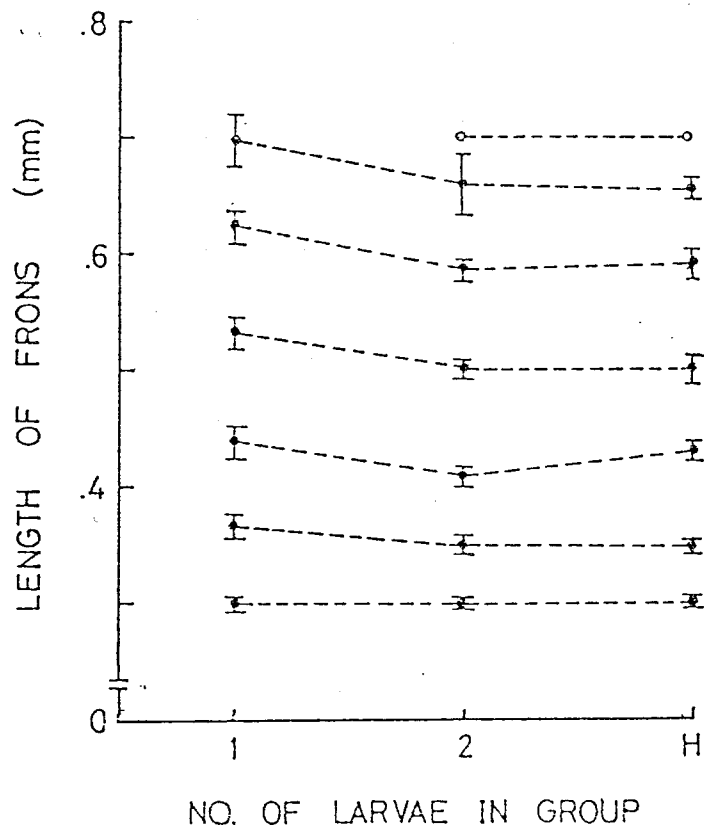
幼虫全期間は1頭区で16日となり、アカスジチュウレンジハバチのそれとほぼ同じ値であった。2頭区では18日を要し、わずかに遅延している。しかし、多頭区ではほぼ16日で、1頭区と差がない。密度の増加にともなう傾向は、幼虫全期間に関して明瞭に見い出すことはできなかった。

#### (e) 幼虫の成長

幼虫の脱皮殻から額 (Frons) を切り離し、その縦長を計測した。成長速度は1頭区で大きくなったが、2頭区と多頭区ではほとんど差がなかった (第15図)。ところで、雌に関して、1頭区での最終齢がほとんど6齢で、他の2区では7齢であったことを考えあわせると、最終齢に至った幼虫の大きさはいずれの飼育密度区でもほぼ等しくなっていることがわかる。成長速度の遅い区では経過齢数を増すことによつて、幼虫の最終的な大きさをある一定値まで到達させているのである。これはアカスジチュウレンジハバチで明らかになった現象と同じである。しかし最終的な大きさは、アカスジチュウレンジハバチで約8 mmであったのに対し、ニホンチュウレンジハバチでは約7 mmと小さくなっている。

#### (f) 蛹体重

繭を含めた蛹体重を計測した (第8表)。雌では



第15図. 各飼育密度区におけるニホン  
 チュウレンジハバチ幼虫の額  
 (Frons)長. 図中の縦線は95%  
 信頼限界を示す.

第8表. 各飼育密度区におけるニホンチャムウ  
 シンジハバ子の蛹体重(平均±95%  
 信頼限界). 単位はmg.

性	飼育密度	
	1	2 H
雄	21.7±1.5	20.5±1.4 21.2±1.0
雌	36.6±3.9	32.9±1.8 39.3±5.2



乙頭区で少し軽くなつたが、ほぼ35mgであつた。雄ではいずれの飼育密度区でも約21mgであつた。雌雄とも密度にともなう傾向はみられなかつた。

また、アカスジチュウレンジハバチの蛹体重と比較すると、雄ではわずかに軽いだけであるが、雌では約70パーセントの重さであつた。

#### (g) 蛹期間

蛹期間を第9表に示した。いずれの飼育密度区でも、雌雄ともに12~13日であつた。個体間の変異も小さい。アカスジチュウレンジハバチにくらべて有意に短かつた ( $P < 0.05$ )。

#### (h) 成虫の大きさ

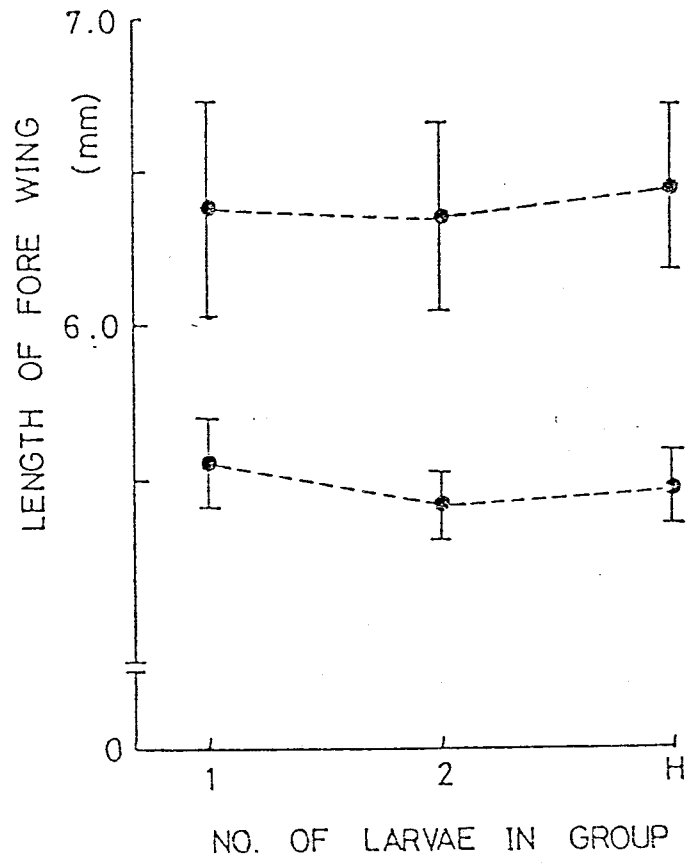
死亡後の成虫から切り取つた前翅の最大長(基部から先端までの長さ)を測定した。第16図に示したように、雌雄ともに、飼育密度区間で有意な差はなかつた。雌では約6.4mm、雄では約5.5mmの一定値をとる傾向があつた。このような成虫の大きさが一定値に収束していく傾向は、アカスジチュウレンジハバチでも観察された。雄の大きさはアカスジチュウレンジハバチのそれとほぼ等しかつたが、雌の大きさは有意に小さかつた ( $P < 0.05$ )。

#### (i) 成虫の寿命

交尾や産卵の機会を与えないで飼育したときの成

第9表. 各飼育密度区におけるニホシチユウ  
 レンジハバチの蛹期間(平均±95%  
 信頼限界). 単位は day.

性	飼育密度	
	1	2 H
雄	12.5±0.8	12.5±0.7 12.3±0.6
雌	12.0±0.8	13.0±2.0 13.3±0.7



第16図. 各飼育密度区におけるニホン  
チュウレンジハバチ成虫の前  
翅長. 図中の縦線は95%信頼  
限界を示す.

虫の寿命を第10表に示した。雌雄ともに6日から7日の寿命であり、飼育密度にともなう変化はみられない。アカスジチュウレンジハバチにくらべて少し短い寿命であった。

### (j) 蔵卵数

死亡後の成虫から取り出した成熟卵数を5卵ずつに区切ったクラスに分け、その頻度分布を示した(第17図)。いずれの飼育密度区でもほとんど30卵であった。

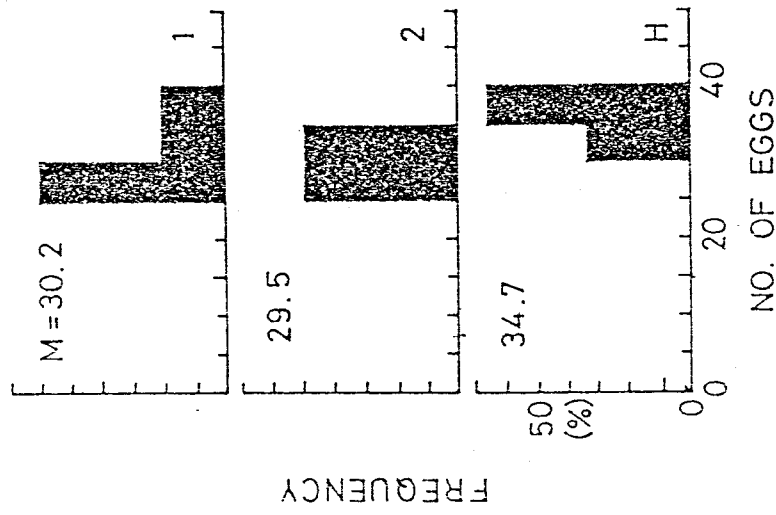
ところが、実験室内で実際に産卵させると、実現産卵数は最小34卵、最大91卵、平均78卵(供試虫数10)となった。卵の孵化率はこのとき90.5パーセントであったので、有効な産卵数は平均70.6卵と考えられる。これは上述した蔵卵数の2.3倍である。本種の場合、産卵することにより残りの卵の成熟が促進されるのではないかと思われるが、現在のところ不明である。

## 第5節 考察

幼虫期に集合生活を営む種において、集合のもつ適応的意義を追求する場合には、まず、集合することによって個々の幼虫に現れてくる効果、いわゆる集合効果を明らかにすることが不可欠である。なぜなら、幼虫の集合に対する依存性の強さ、つまり個

第10表. 各飼育密度区におけるニホンサユウ  
 レンジハバチ成虫の寿命(平均±95  
 %信頼限界). 単位は day.

性	飼育密度	
	I	II
雄	7.6±0.7	6.8±0.7
雌	7.2±1.5	7.0±2.0



第17図. 各飼育密度区におけるニホンチャユウ  
 シンジハバチ成虫の産卵数. 図中の  
 左上の数字は平均値を示す.

体間の相互作用の強さは、その種の集合現象を特徴づける最も重要な内因的要素のひとつだからである。

集合効果に関して今までにいくつかの優れた研究が行なわれてきているが、それらを概観すると、単離飼育された個体に生じる死亡率増加と発育遅延という二点が、共通した特徴として浮かび上がってくる。そこで以下に、この二点について他種で得られた結果を紹介し、同時に本種での結果を比較・検討してみた。

#### (i) 生存率に関する集合効果

チャドクガ (Euproctis pseudoconspersa) はチャヤツバキなどの堅い葉の上で孵化直後から終齢まで集合生活を送る、かなり集合性の強い種である。水田 (1960) はこの種にツバキの葉を手えて飼育実験を行なった。その結果、1 齢期間中に死亡した個体の割合は、単離飼育区で 92.8 パーセント、2 頭区で 100 パーセントにのぼった。しかし、5 頭以上になると死亡率は比例的に減少していき、40 頭区という大きな集合区では 15 パーセントが死亡したにとどまった。また、森本 (1967) は、クスサン (Dictyoploca japonica) にイチヨウの葉を手えて飼育したところ、集合区 (20~40 頭) では 3 齢期までに 24 パーセントが死亡しただけであったのに対し、単離飼育区では 77.8 パーセントもの個体が死亡したと報告している。ニシギを摂食するホソスガ (Nordmaniana trachydelta)

でも、30頭区では蛹化に至るまでまったく死亡しないのに対し、単離飼育区では2齢期中頃までに90パーセント以上の個体が死亡するという結果が得られている (Morimoto & Masuzawa, 1974)。

これらの種は、集合性昆虫の中でも、単離飼育によって死亡率が顕著に増加する例であろう。これは、幼虫相互の依存性がきわめて大きいことを示唆している。とくにチャドクガでは、2齢期まで集合させておき3齢期に初めて単離した場合でさえも、すべての個体が死亡してしまうほどである (水田, 1960)。しかし、一方では、これほど顕著な死亡率の差を示さない種もいる。

タケノホソクロバ (Artona funeralis) は3齢期まで緊密に集合し、4齢期をすぎると徐々に分散していく種である。集合サイズを変化させて飼育したところ、2頭以上の区では若齢期にほとんど死亡せず、また単離飼育区でも1齢期に20パーセント程度が死亡しただけで、しかも以後はほとんど死亡しなかった (杉本, 1962; Mizuta, 1968)。また、マサキを食草とするミノウスバ (Pryeria sinica) では、単離飼育により20から40パーセントの死亡が起ったが、4頭以上の区になるとほとんど100パーセントの個体が生存した (Tsubaki, 1981)。さらに、バラ科の樹木にテント状の網をはって集合するオビカレハ (Malacosoma neustria Testacea) を調べた志賀 (1976) によると、1齢幼虫を1ないし2頭で飼育すると死



亡が起るが、その値は30パーセント以下であり、もし条件が良好であれば1頭区でさえ死亡がほとんど起らなくなるという。5頭以上の区になると、死亡はほとんど起っていない。

このような種では、単離飼育による死亡は少なく、少数個体が集合しただけで生存率は急速に高まる。同じく集合性昆虫といっても、集合サイズが幼虫の生存率に与える効果は種間で大きく異なっているのである。

ところで、こうした幼虫の死亡を詳しく調べた結果、Ghent (1960) はその起り方に二つの過程が含まれていることに気づいた。彼はそれらを、establishment mortality と maintenance mortality と名づけて區別した。前者は、孵化直後の幼虫が食草に食いつけなくて起る死亡であり、後者は、一たん食いつきに成功した幼虫がその後摂食を続けられなくて起る死亡である。

細谷 (1956) はチャドクガの幼虫を1頭ずつ隔離して、ツバキの葉を与えて飼育した。その結果、ほとんどすべての幼虫が餌を食べないまま、1齡の初期に死亡した。しかし、人為的に傷をつけたツバキの葉を与えたところ、死亡する個体が激減した。これは、チャドクガの死亡が establishment mortality に属することを見事に証明した研究といえよう。この他にも、上の二つの死亡過程を區別して調査した研究がいくつかある。

Ghent (1960) はマツを食害するハバチの1種, Neodiprion pratti banksianae において, 1齡初期の死亡中に establishment mortality の占める割合は1頭区で67パーセント, 集合区で44パーセントであること, また maintenance mortality による死亡は1頭区で50パーセント, 集合区で19パーセントであることを報告している。また中村(1977, 1980) はマツノキハバチ (Neodiprion sertifer) をアカマツ上で飼育し, 単離飼育区で1齡期中に35パーセントの死亡を認めた(ただし, 10頭区以上では死亡はまったく起っていない)。そして, その中の76パーセントが establishment mortality によるものだと報告している。つまり, 単独で飼育すると, 全個体の約27パーセントが, アカマツの葉に食いつくことができずに死亡するのである。

以上述べてきたように, 集合性昆虫を単独で飼育すると, 程度の差はあるものの, 死亡率の増加が認められるようである。死亡の原因としては, 餌に食いつけなくて死亡する establishment mortality が重要であるように思われる。しかしながら, こういった性質が集合性昆虫全般に共通した性質であると断定するのは, 早急にすぎるだろう。というのは, 今までになされた研究では比較的集合性の強い種が研究対象として選ばれる傾向にあり, 集合性昆虫を広く網羅しているとは言いがたいからである。

さて, アカスジチュウレンジハバチは顕著な集合

を形成する種であるが、集合サイズを変えて飼育したところ死亡率は総じて低く、とりわけ1頭区において幼虫期の死亡がまったく起らなかった。この現象は予備実験でも確認されており、また徳永と辻田(1951)は本種の飼育実験を行なった報告の中で、本種幼虫をペトリシャーレ中に1頭ずつ飼育したと明記している。彼らは幼虫の死亡率については触れていないが、少なくとも本種の幼虫は1個体ずつでも十分に飼育可能であることを示した報告であるといえよう。

この結果は、今まで言われてきた「通説」と異なっており、興味深い問題を含んでいる。この点については、後の(III)で考察する。

ところで、種が実際に生活する場は野外であるから、室内実験の結果をそのまま実際の生活にあてはめることはできない。そこで、野外において、集合サイズを変えた接種実験が必要となってくる。

志賀(1976)はオビカレハの幼虫を野外に接種した。その結果、集合サイズが200を越えてはじめて1齢期間中に高い生存率が得られることを明らかにした。室内実験では5頭から10頭のサイズで十分な生存率が得られていることと比較すれば、差はさきわめて大きい。彼は、室内では食草に食いつけるかどうかの問題であるが、野外では捕食や悪天候などの死亡要因、また巣網や silk trail の確立による摂食効率の上昇などの問題がかかわってくるためだと考

えている。また、Tsubaki (1981) はミノウスバの幼虫をマサキに接種した。ミノウスバの幼虫は、新葉が展開し始める10日以上前に孵化し、そのまま展葉するのを待つという生活様式をもっている。この期間、32頭以上の区では80パーセント以上の生存率を得ることができた。この原因として、大きな集団では巣網により極度の乾燥から守られているためだと彼は考えている。展開した葉を摂食しはじめる時期には、32頭以上の区ではほぼ100パーセントの生存率であったが、室内実験で100パーセント近い生存率を得た4頭区では、50パーセント程の生存率しかなかった。

このように、野外では様々な死亡要因がかかわってくるため、高い生存率を確保するためには大きな集合サイズが必要となってくるようである。

アカスジチュウレンジハバチでも、野外に1頭ずつ接種した場合、クモによる捕食や悪天候のため、室内実験で得られた生存率より低い生存率となった。しかし、それでも1齢期に80~95パーセントという高い生存率が得られており、単独で生活することの不利益は一般的に考えられているよりはるかに少ない。これは、本種が利用する食草が野外に点在するノイバラで、クモによる集中的な攻撃を受けにくいこと、そして当年に成長する柔らかい葉を利用するため食いつさが容易であることなどが原因しているものと思われる。

## (ii) 発育に関する集合効果

幼虫を単独で飼育すると、発育の遅延することが知られている。たとえば、チャドクガの幼虫期間は、20頭区の雌で約46日であったのに対し、1頭区の雌では54日であった（水田，1960）。チャバネゴキブリ（Blattella germanica）では、50頭区の雌で約52日であったのに対し、1頭区の雌では約56日であった（Izutsu et al, 1970）。またマツノキハバチでは、20頭区の雌で23日、1頭区の雌で約29日であった（中村，1980）。この他にも、多くの種類で同様の結果が報告されている。このように、集合性昆虫においては、1頭区における幼虫期間の延長は一般的傾向として見い出すことができるように思われる。

ところで、発育の遅延は大別して、齢数の増加と各齢期間の延長という2つの要因がかかっているようである。齢数の増加に関しては、たとえばタケノホソクロバでは通常5ないし6齢が最終齢であるが、1頭飼育すると7齢を経る幼虫が出現してくる（Mizuta, 1968）。この他、ヤガ科の Plusia gamma や Diataraxia oleracea（Long, 1953）、チャドクガ（水田，1960）などでも齢数の増加が認められている。

また、各齢期間の延長に関しては、たとえば森本（1960）はクスサンについて次のように報告している。1齢から2齢へ脱皮する日を孵化後の日数で表わしたところ、集合区では10日目から17日目のうちに全個体が脱皮を完了するが、単独区では12日目か

ら20日目の間であった。2齢から3齢への脱皮ではさらに差がひらき、集合区では18日目から26日目のうちに脱皮を完了するが、単独区では20日目から31日目までを必要としていた。

このような齢期間の延長は、通常脱皮の不斉一さを伴っていることが多い。上のクスサンの例でも、脱皮に要する期間が単独区で長くなっていることがわかるが、半翅目に属するホオズキカメムシ (*Acanthocoris sordidus*) ではこのことがさらに明白である。藤崎 (1977) によると、2齢から3齢へ脱皮する場合、集合区では5日間を要するが、単独区ではその2倍以上の12日間を要している。3齢から4齢へ脱皮する場合にも、それぞれ同じ日数を必要としていた。

さて、このような結果をアカスジチュウレンジハバチの場合に対比させてみる。まず齢数についてであるが、本種の雄では5齢と6齢タイプ、雌では6齢と7齢タイプが20頭区を除く他の飼育密度区で出現した。したがって、タケノホソクロバでみられたような齢数そのものの増加は、1頭区においてさえ見られなかった。ただ、雄では6齢タイプ、雌では7齢タイプの占める割合が、3ないし5頭区にくらべ増加したので、経過齢数の平均値が若干増加した。しかしその差は微々たるものであり、齢数に関しては、20頭区を除く他の飼育密度区でほとんど同様であると結論してよい。なお20頭区では、雄でも6齢タ

イプ、雌で7齡タイプの幼虫のみが出現したが、これはおそらく過密 (over-crowding) の影響があったものと思われる。

各齡期間をみると、各飼育密度区ごとでその値が変異しているが、傾向は似かよっている。つまり、初齡に3日前後を要し、中齡期には約2日ごとに脱皮を重ね、終齡で再び4日前後と長い期間を要するというものである。飼育密度区間で同じような値をとっているので、1頭区においてとくに発育が遅延するようなことは見られていない。幼虫全期間をみても、1頭区でわずかに長くなったものの、すべての飼育密度区間で有意差はなかった。また、脱皮も齊一に起っており、1頭区においてさえ、著しく遅れて脱皮するような個体は見い出せなかった。

なお、幼虫の大きさは各齡期ごとにみるとろなし5頭区で大きくなる傾向がみられたが、終齡幼虫期の大きさは全飼育密度区ではほぼ等しくなった。成虫の大きさをみても、雌雄ともに全飼育密度区ではほぼ等しい。このように、どのような密度で飼育しても、最終齡まで生存した幼虫や成虫の大きさが一定値へ収斂していく現象は、チャドクガ (水田, 1960) でも報告されている。

以上述べたように、本種では単独で飼育しても発育に悪影響を生じない。すなわち生存率のみならず、発育速度に関してもいわゆる集合効果は全く検出されず、この点では単独性の同属種ニホンチュウレン

ジハバチと何ら変わるところはなかったのである。

### (iii) 集合効果に関する問題点

幼虫期に集合生活を送る集合性昆虫を室内で集合サイズを変えて飼育すると、程度の差はあるものの多かれ少なかれ集合効果が検出されるというのが今までの研究の結論であった。そのため、集合効果は集合性昆虫で普遍的に生ずる現象ではないかという推測が、一般的事実として敷衍できるのではないかと考える向きも一部にはあったように思われる。

ところが、本章で明らかになったように、アカスジチュウレンジハバチでは集合効果が検出されなかった。本種は少なくとも若齢期には明らかな集合を形成する集合性昆虫であるから、本種は上述の推測ないしは一般化に対するひとつの反例となっている。このことは、本種を単なる例外として捨象するのではなく、いま一度より高次の観点から集合性を見なおすべき必要性のあることを示唆している。なぜなら、藤崎(1972)も主張するように、多様な種を内含する集合性昆虫という一群を、種の特殊性を無視した形で徒らに一般化することは集合という現象の解釈を歪めることになりかねないからである。このような立場から、集合性と集合効果の関連性について以下に考察してみた。

集合性という生活様式が進化的過程のなかで獲得されてきたということは、その出発点において、集



集合性が何らかの環境要因に対して適応的となる背景を有していたということの意味している。もし適応的でないならば、集合性が残るはずはないからである。したがって、集合の第1次的な適応的意義は、集合性が獲得される時点に存在していたと考えられる。

この意義を解明するためには、次の2点を明らかにすることが必要であると思われる。まず第1点は、集合がどのような環境要因に対する適応であったのかを明らかにすることである。いいかえれば、適応の対象となった環境要因を割り出すことである。この環境要因こそ、集合性獲得の原因・原動力となったものと言えるのである。そして第2点は、その環境要因に対して種が示す、適応の具体的な機作を明らかにすることである。集合が形成され維持される機作のなかに、種独自の適応戦略が具現化されていると考えられるからである。これらの問題については、後の章で詳しく述べることにする。

ところで、一たん確立された集合性は、長い進化的歴史のなかで新たな選択圧を受けることになり、適応の対象となる環境要因も変化するような可能性が考えられる。ここに至ると、第2次的な適応が必要となってくるであろう。ところで、こうした過程のなかで、集合を形成する幼虫間の結びつきもより強固なものになっていくことが考えられる。ひいては幼虫相互の依存性が大きくなって、単独では生存

できなくなることも生じてくるにちがいない。これは、適応の過程のなかで獲得されてくる性質である。

さて、室内飼育による集合効果の検出とは、まさにこの幼虫相互の依存性の強さを検出するものであった。もちろん、上述の進化的筋道はひとつの試論にすぎないが、それを考慮しても、集合効果の検出が適応そのものの検出ではなく、適応の結果得られた幼虫の相互依存性を検出しているにすぎない可能性を否定できない。杉本（1964）も、タケノホソフロバにおける集合効果は、適応の単なる副産物であることを示唆している。

このような観点に立てば、集合性昆虫において集合効果が検出されないということは、幼虫相互の依存性が獲得されていないということの意味するだけであって、その限りにおいて何の矛盾もない。よして、集合効果がないからといって集合していることの適応的意義がないということにならないのは、明白なことである。集合性の適応的意義と集合効果とは、レベルを異にした問題なのである。

ただし、ここで注意しておかなければならないのは、集合効果が直接に適応的意義を示すものではないとしても、それらは密接に関連しているということである。したがって、集合効果の検出が重要なアプローチのひとつであることは疑いない。

## 第IV章 集合形成行動および摂食行動

### 第1節 まえがき

集合はまず卵から孵化してきた幼虫の行動によって具現され、その後の摂食時あるいは休息時の集合もおのこの幼虫の行動により具現される。集合の形態が種により異なっているのと同じように、集合を形成・維持する幼虫の行動も種により異なっている。多様な集合現象は、ひとえにそれぞれの種における個々の幼虫の行動によってもたらされているのである。

こうした集合現象が適応的であるといった場合、それは集合を形成する各個体にとって適応的となる何らかの要因が存在することを意味する。それは多様な集合形態を反映して、各々の種により異なっているだろう。しかし、その要因を検出し、それに対する幼虫の具体的な適応の機作を明らかにしないかぎり、集合の本質的な理解には至らない。集合が幼虫の総体として機能していることは疑いないが、その実態を把握するためには、個々の幼虫の実際の行動を克明に解析することが不可欠なのである。

とくにアカスジチュウレンジハバチでは、前章で明らかになったように、いわゆる集合効果が検出されなかった。つまり、一般的には単独でも十分生活できると考えられるのである。それにもかかわらず、実際には集合生活を送っている。このことは、本種

の集合の適応の具体的な機作が、幼虫の行動により直截的に現れていることを暗示しており、本種幼虫の行動の解析が興味深い課題であることを示している。

本章では、まず第2節で孵化幼虫の集合形成行動について述べる。そして、第3節では摂食時の幼虫の行動パターンについて述べる。第4節では、上で明らかになった摂食パターンが野外ぞどの程度の生存率を保証するものであるかを調査したので、その結果を述べる。第5節では、ニホンチュウレンジハバチの幼虫の行動パターンに触れる。最後に、第6節でこうした行動パターンの意義について考察する。

## 第2節 集合形成行動

### (i) 実験方法

1976年に成虫の産卵定位に関する実験を行なった。実験に供した雌成虫は、神戸地方で採集した終齢幼虫を実験室内にもちかえり、羽化させたものである。約20cmの長さに切ったノイバラの新梢を、直径8.5cm、高さ25cmのガラス円筒中に固定しておき、その中に雌成虫を1匹放し以後の行動を観察した。ノイバラの切り口は蒸気を防ぐため湿らせた脱脂綿で包み、さらにその上をパラフィルムで包んだ。実験は自然条件下で行なった。

幼虫の集合形成行動に関しては、1977年と1980年

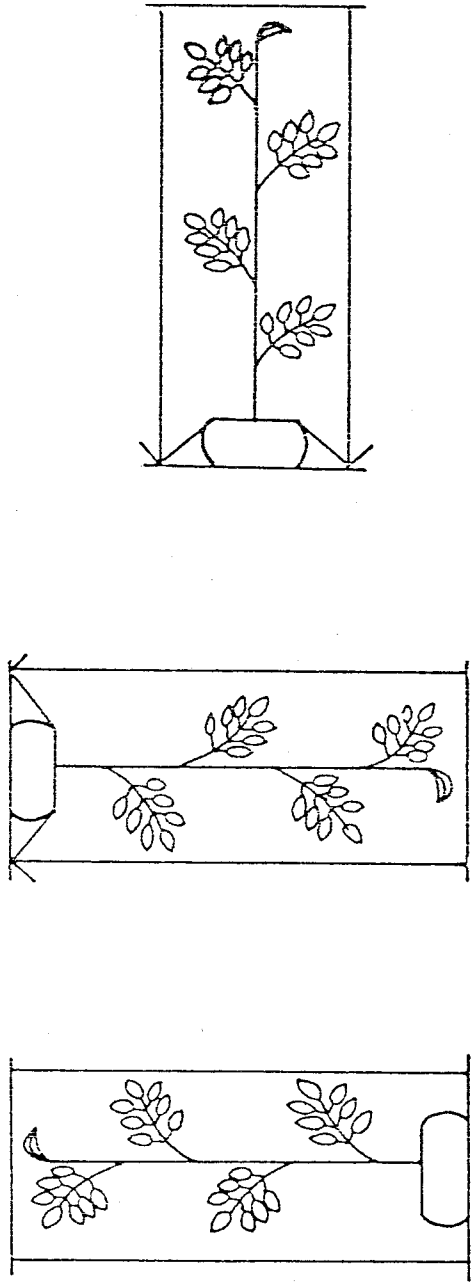
に実験を行なった。京都大学構内の植物園から、産みつけられた卵塊が孵化し、3日前の状態になっているノイバラの新梢を採集してきて、実験室内で飼育した。卵は孵化前になると、卵内の胚の眼点や口器や脚が黒化するため全体的に黒っぽくなる。これは外部から容易に識別できる。採集してきた新梢には1cm間隔で目もりをつけておいた。孵化してきた幼虫の行動は5秒間隔で8mmカメラに記録するか、あるいは30秒ごとに書きとめていった。その後、時刻と各幼虫の位置から、幼虫ごとの動きをトレースした。実験に用いた光源は300ワットのライトであったが、温度変化の影響を避けるために、ライトを恒温室内であらかじめ点照させて温度調節が終了した後、実験を開始した。実験条件はすべて25℃、16明8暗日長であった。

## (ii) 結果

### (a) 雌成虫の産卵定位

ノイバラの新梢を第18図に示したような3種類の方向に設置した。(1)は野外で見られる正常な方向、(2)は上下が逆さまの方向、(3)は右側に先端がくる水平な方向である。

(1)では実験に供した50匹の雌成虫がすべて下方に向かって産卵した。(2)では20匹のうち19匹が上方に向かって産卵した。(3)では10匹の雌成虫すべてが左方向へ向かって産卵した。このように、雌は新梢の



1

2

3

第18圖. アカスジサユウレジンジハバチ雌成虫の産卵定位を觀察するための実験容器.

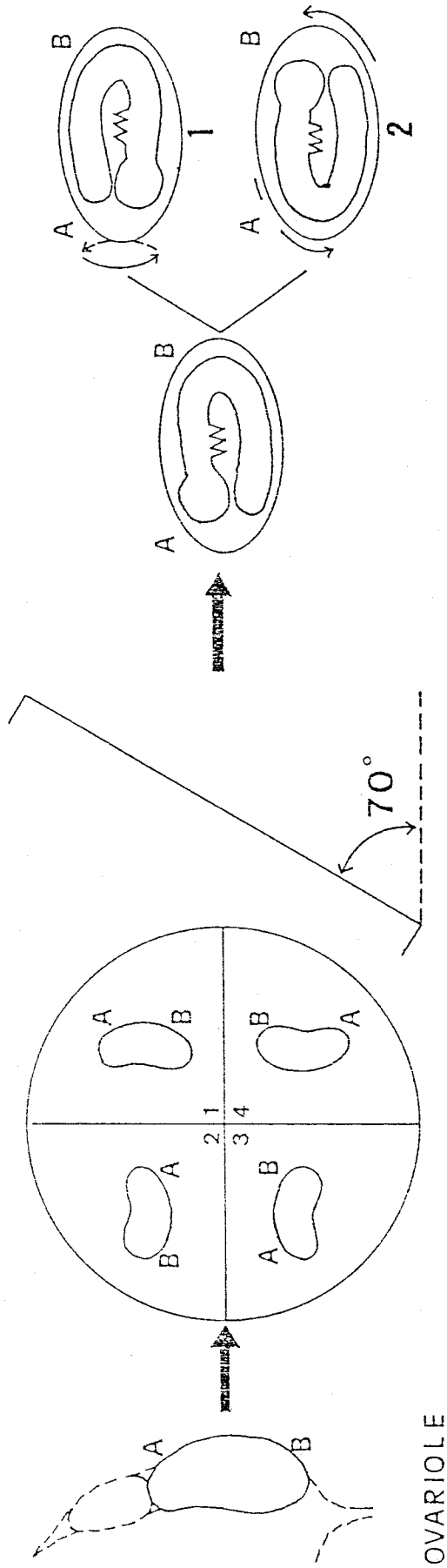
先端から基部の方向へ向かって産卵するという産卵定位の性質をもつことが明らかとなった。

円筒中に放った雌成虫の行動を観察すると、まず初め先端部付近の小葉へ移動し、その上を歩きまわる。続いて小葉から葉柄を通過して茎に出る。そのままの方向、つまり基部へ向かう方向を維持したまま産卵活動を開始する。したがって、雌の産卵定位には、茎と葉柄のなす角度が関連していると思われる。

#### (b) 卵内の胚の状態と孵化過程

雌成虫を解剖して、卵巢小管から成熟卵を取り出した。このとき卵の方向に注意しながら、シャーレの4分割されたそれぞれの場所に配置していった。卵の方向は第19図に示したように設定した。シャーレの底面には湿らせた口紙を敷き、その上に薄く脱脂綿を置いた。これによって卵が移動しないようにした。シャーレは約70度の角度に傾けて、野外で新梢が直立している状態に近づけた。シャーレの4分割したそれぞれの場所には、20卵ずつ配置した。

卵内の胚の頭部の方向は、4分割された部分の番号が(1)のところではすべて上方、(2)ではすべて右方、(3)ではすべて左方、(4)ではすべて下方であった。また、卵内の胚は、第19図に併記したように、頭部の位置を逆転させるような方向へは回転できないことがわかった。このように、卵が産みつけられた時点で胚の方向は決まってしまう、その方向は重力など



OVARIOLE

第19圖. アカスジナユウレシハバチ雌成虫から取り出した成熟卵の配置方法, および卵殻内の胚の状態. (1)は可能な, (2)は不可能な回転方向を示す.



に影響されない。

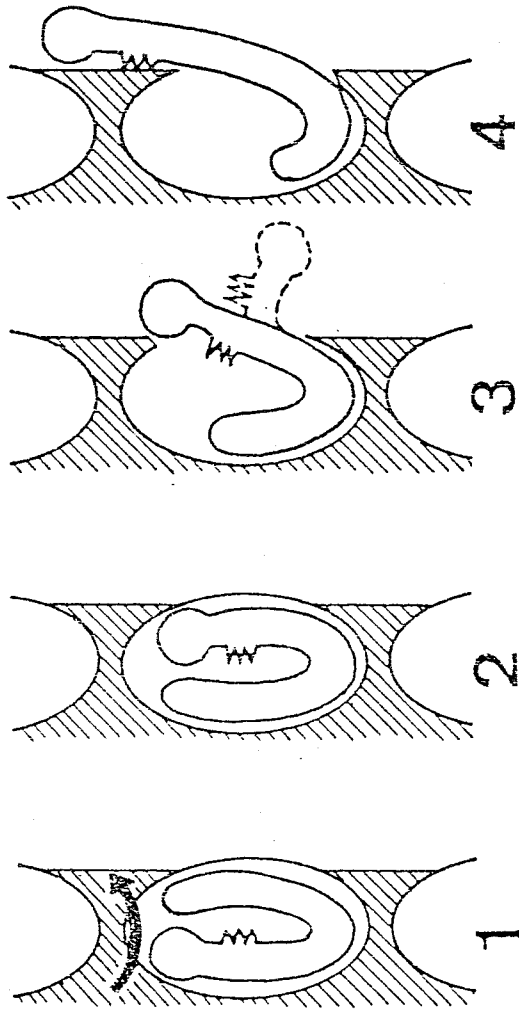
雌成虫の産卵定位により，卵は直立している新梢に対して常に第19図の(1)で示された方向，すなわち頭部が上方にくるような方向に定位されることになる。このため，幼虫の孵化時に一定のパターンが生じた。実体顕微鏡下での観察を模式的に描いたのが第20図である。幼虫は孵化時に，卵から脱出すると同時に常に先端方向へ定位するのである。

### (C) 孵化幼虫の集合形成行動

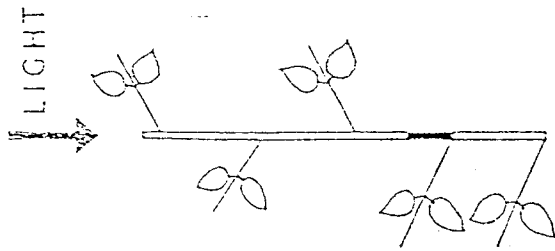
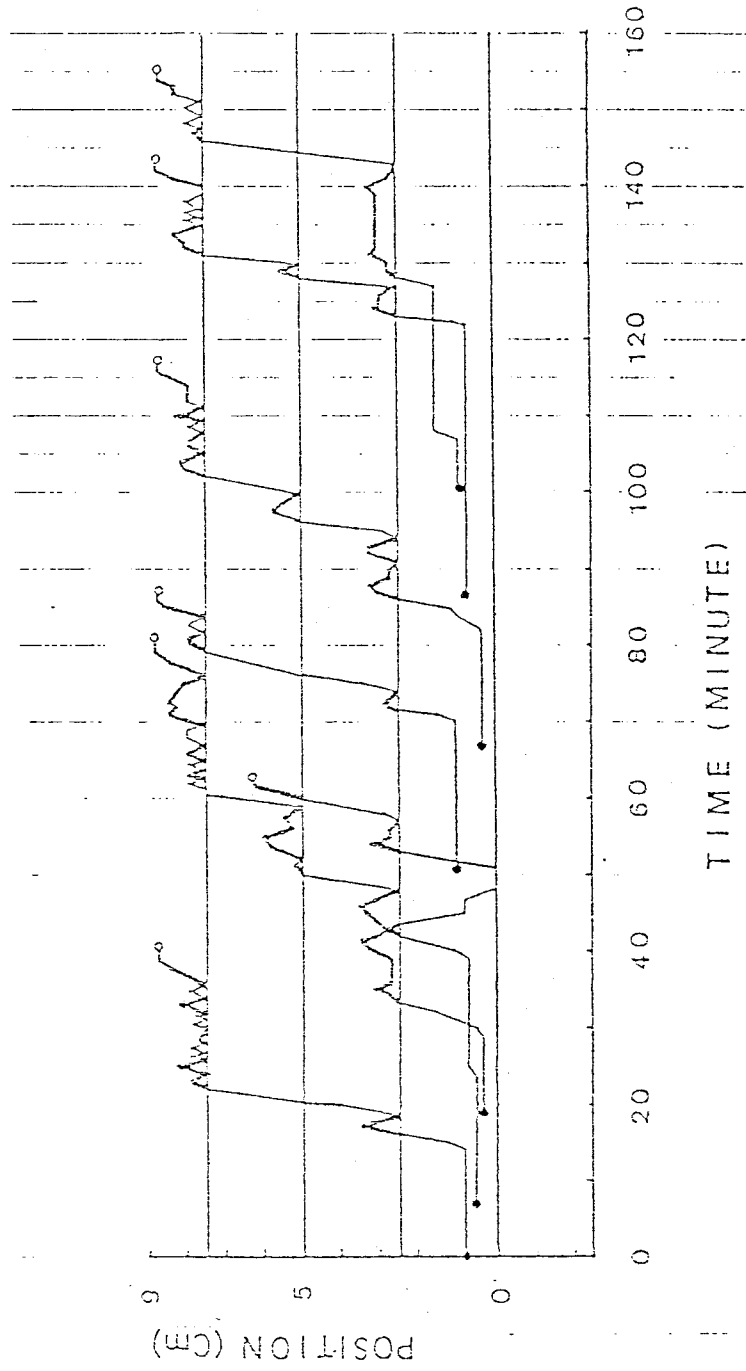
人為的に操作した新梢を用いて，3種類の実験を行なった。まず実験1では，新梢を野外で通常見られるような正常な方向（直立した方向）に設置し，光を上方からあてた。照度は上方から3500ルクス，下方から200ルクスとなるように調節した。幼虫の行動は第21図に示されている。

図中の新梢上で黒く塗られた部分は，卵塊の位置を示している。また，葉柄の位置は図中に水平線で示されている。幼虫の茎上での動きは細い実線で，また葉柄上での動きは葉柄のつけねからの距離を尺度として太い実線で示されている。黒く塗りつぶした丸は孵化を表わし，白めきの丸は小葉に定着したことを示している。次々と孵化してくる幼虫の，それぞれの動きが図中に描かれている。

第21図は，孵化幼虫は孵化後しばらく静止したのち必ず上方（すなわち先端方向）に移動を開始し，



第20圖. アカスジチユウレインジハバチ幼虫の孵化過程を示すシエマ.

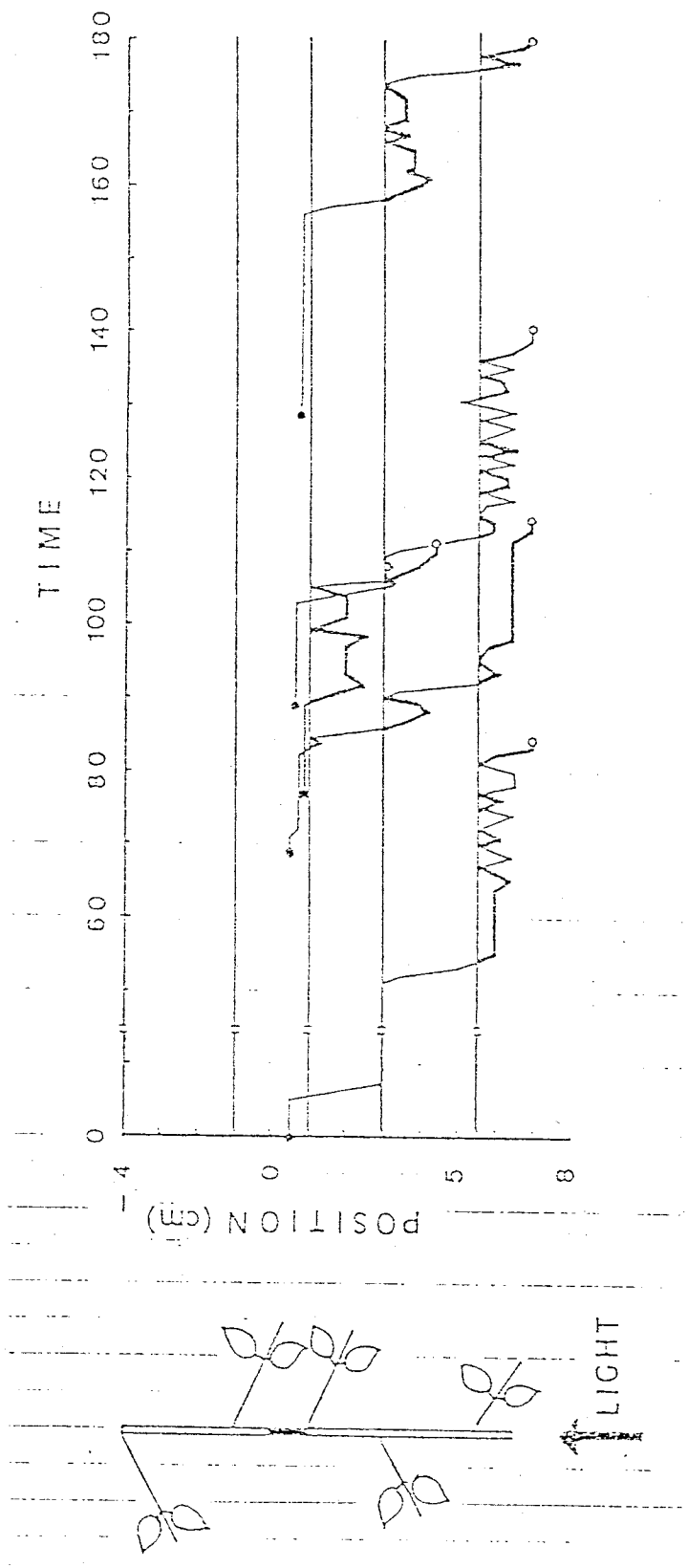


第21図. アカスジチユウレインジハバチ孵化幼虫の行動. 新梢は上向きで光は上方から照射される。縦軸は産卵部位からの距離を示す。(詳しい説明は本文を参照).

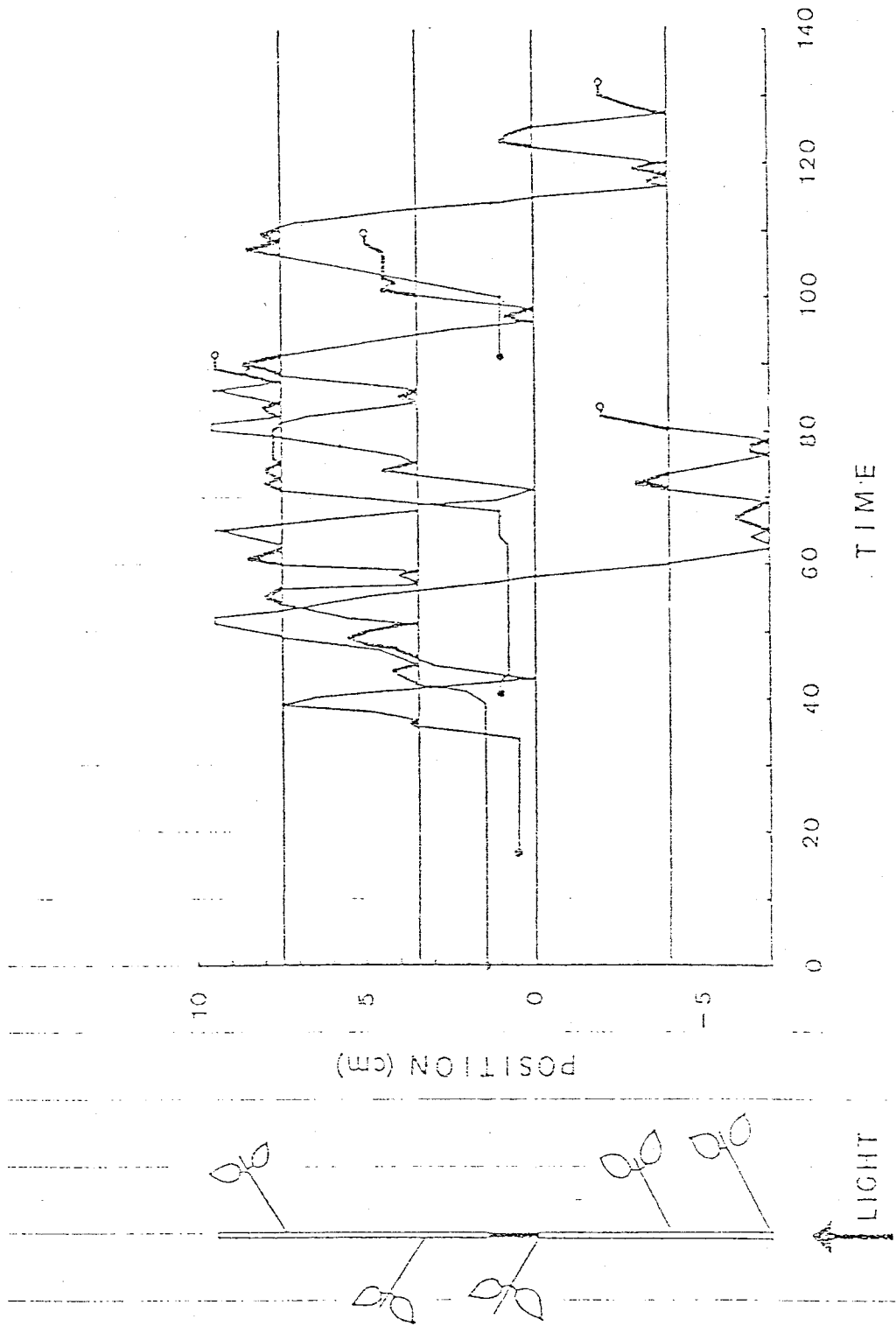
最終的には先端部付近の小葉に定着していくというパターンを示している。茎上を移動するときには直進するだけで、途中で方向を変えることはなかった。幼虫の孵化は連続して起っているけれども、少しずつ間隔があいているため、個々の幼虫は他個体とまったく独立に行動している。それにもかかわらず、個々の幼虫の行動パターンはさむめて類似している。各々の幼虫が固定的なパターンに従って行動していることが明示されている。

実験2では、新梢を逆さまに設置し、光を下方からあてた。照度は下方から3000ルクス、上方から150ルクスであった(第22図)。すべての幼虫が下方(すなわち新梢の先端方向)へ向かって移動し、最終的に先端付近の小葉に定着した。この行動パターンは、実験1で観察された行動パターンと方向は逆であるが酷似したものである。このことは、幼虫の行動に対して重力の方向はあまり関与していないことを示唆している。

実験3では、新梢は正常な方向であるが光を下方からあてた(第23図)。照度は下方から3000ルクス、上方から150ルクスであった。幼虫の動きは複雑になった。幼虫は初めはすべて上方に移動したが、途中葉柄に少し進入し再び茎に出たところで進行方向を下方にとり、そのまま下方に進む個体が現れた。以後何回か進行方向を逆転させ、幼虫は最終的にまらまらな位置の小葉上に定着した。ただし、



第22図. アカスジチャユレんジハバチ孵化幼虫の行動. 新梢は  
下向きで光は下方から照射される.



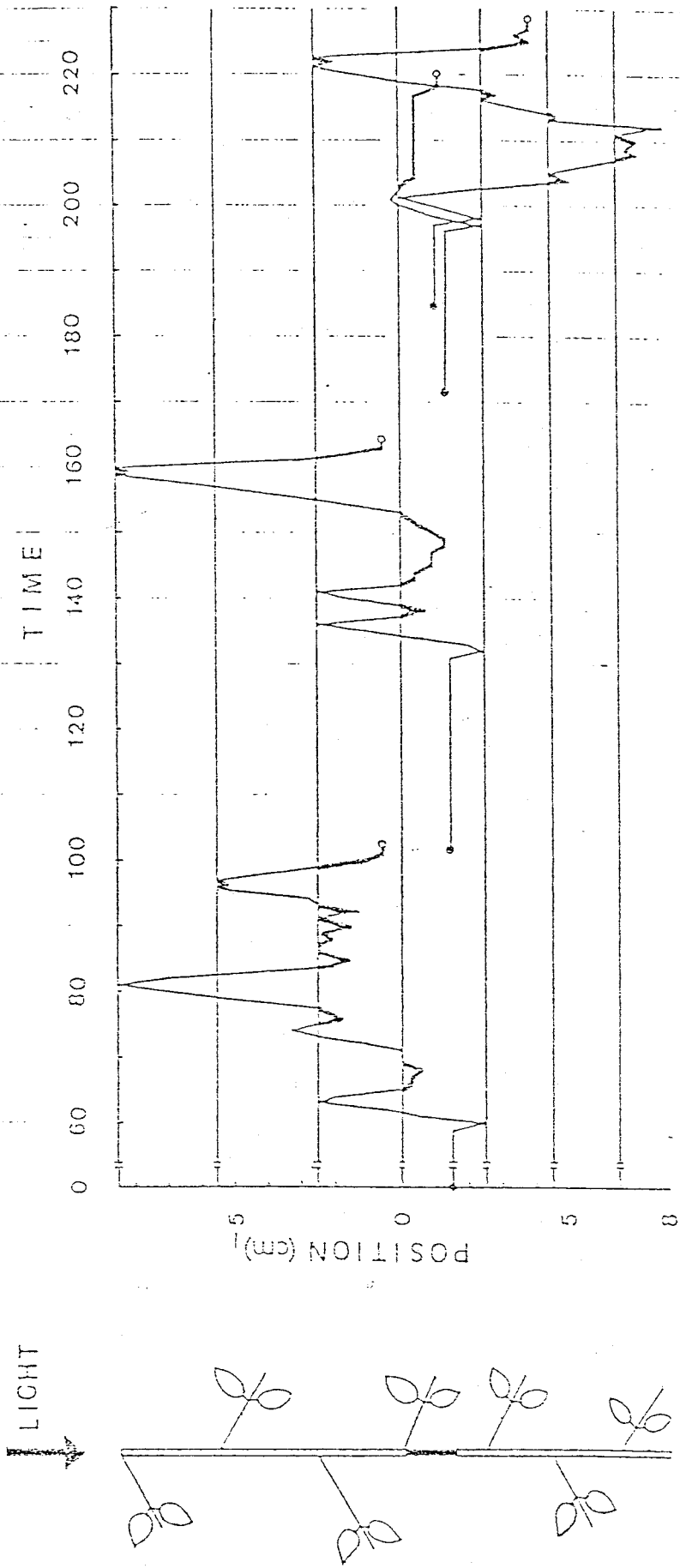
第23図. アカスジチユウレンジンババチ孵化幼虫の行動. 新梢は上向きで光は下方から照射される.

幼虫の初期の行動についてのみ注目すると、それは実験1で示された行動とよく類似していた。

実験4では、新梢を逆さまの方向に設置し、光を上方からあてた(第24回)。照度は上方から3200ルクス、下方から160ルクスであった。幼虫の動きは実験3と同様に複雑になった。幼虫はまず下方(すなわち先端方向)へわずかに進んだが、すぐさま上方へ方向を換え、以後何回か進行方向を転換した。最終的に定着した小葉の位置もまちまちであった。

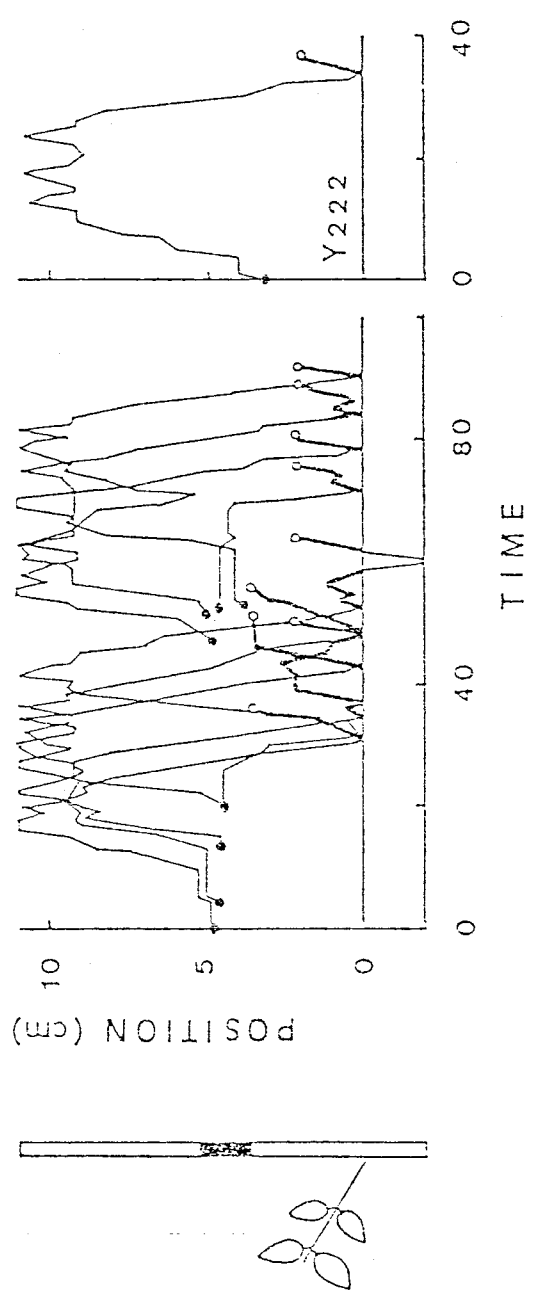
以上の実験で、幼虫が行動を開始してから小葉に定着するまでの時間をみると、実験1で29.4分、実験2で29.2分、実験3で45分、実験4で39.5分であった。実験3・4では実験1・2の約1.5倍の時間を要していることになる。また、幼虫が定着するまでに茎上を移動した距離は、実験1で8.8cm、実験2で6.0cm、実験3で35.5cm、実験4で28.5cmであった。実験に用いたそれぞれの新梢の長さが異なっているので、幼虫の移動距離をそのまま比較することはできないが、それを考慮に入れても、実験3・4では大変に長い距離を移動していることが明らかである。

実験5では、産卵部位の下方に葉を1枚だけ残り、他の葉はすべて切り取ってしまった新梢を、正常な方向に立てて設置した(第25回)。光は上方からあてた。幼虫の初期の行動は実験1のそれと相同で、幼虫はすべて上方に移動し先端に達した。しかし、



第24図. アカスジチャユウレンジンジハバチ 孵化幼虫の行動. 新梢は下向きで光は上方から照射される.



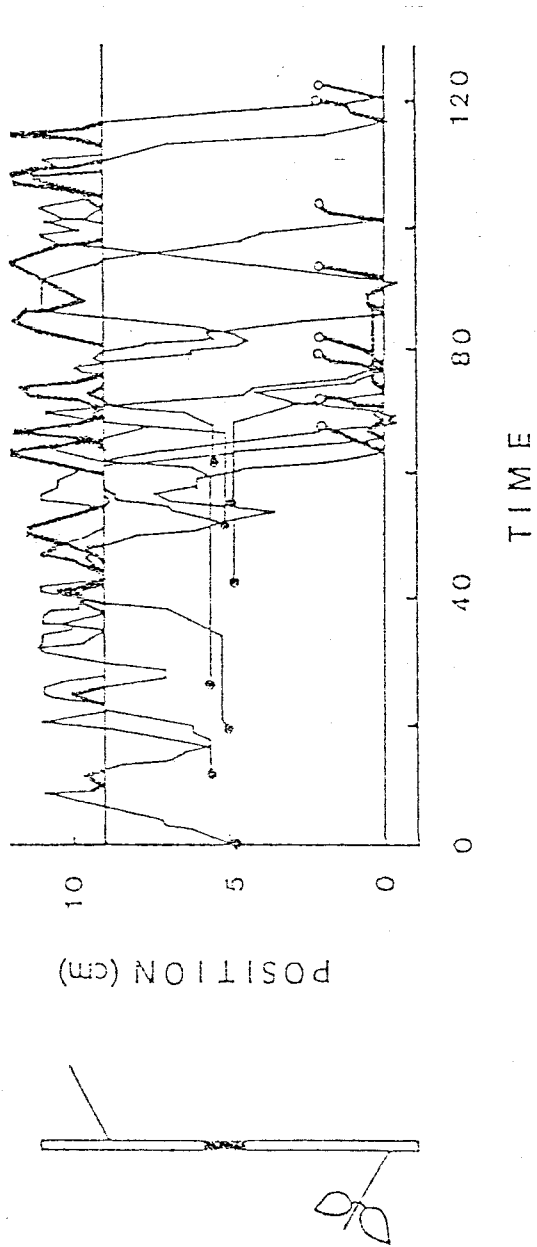


第25図. アカスジチユウレインジハバチ孵化幼虫の行動. 新梢は上向きで産卵部位の下方に一枚の葉を残す.

定着すべき葉がないために、しばらく先端部を行き来したのち速やかに下降を始めた。茎上を直線的に移動し、葉柄に達すると進入し、小葉上に定着した。途中茎上を上昇していく個体と下降していく個体が何度かすれちがったが、いずれの場合も互いにまったく影響されなかった。ここで第25図中のY222と書いた個体に注目してみる。Y222が孵化したときにはすでに24匹の幼虫からなる集合が小葉上に形成され、さかんに摂食活動がなされていた。しかし、Y222はすぐ近くに形成されている集合に直接加わるような行動はとらず、他個体が示したものとまったく同じ行動パターンをとったのである。なお、高さ9 cm付近で幼虫の行動に短い停止がみられるが、ここには小さな芽があった。

実験6では、第26図に示したような新梢を用いた。産卵部位よりも下方に小葉をつけた葉柄を1本残し、また先端部付近に小葉を切り取った葉柄を1本だけ残した。他の葉はすべて葉柄のつけねから切り落とした。光は上方からあてた。

幼虫はまず上方へ移動を開始し、先端部まで到達する。先端部まで行った個体は少しひきかえし、葉柄に入る。葉柄上を探索しながら先端まで進むが、定着すべき小葉がないため再びひきかえす。葉柄から茎に出て上方に進み、先端部に達する。以後このように茎の先端と葉柄を数回往復した個体は、やがて茎上を下方に向かって直進しはじめる。下側の葉



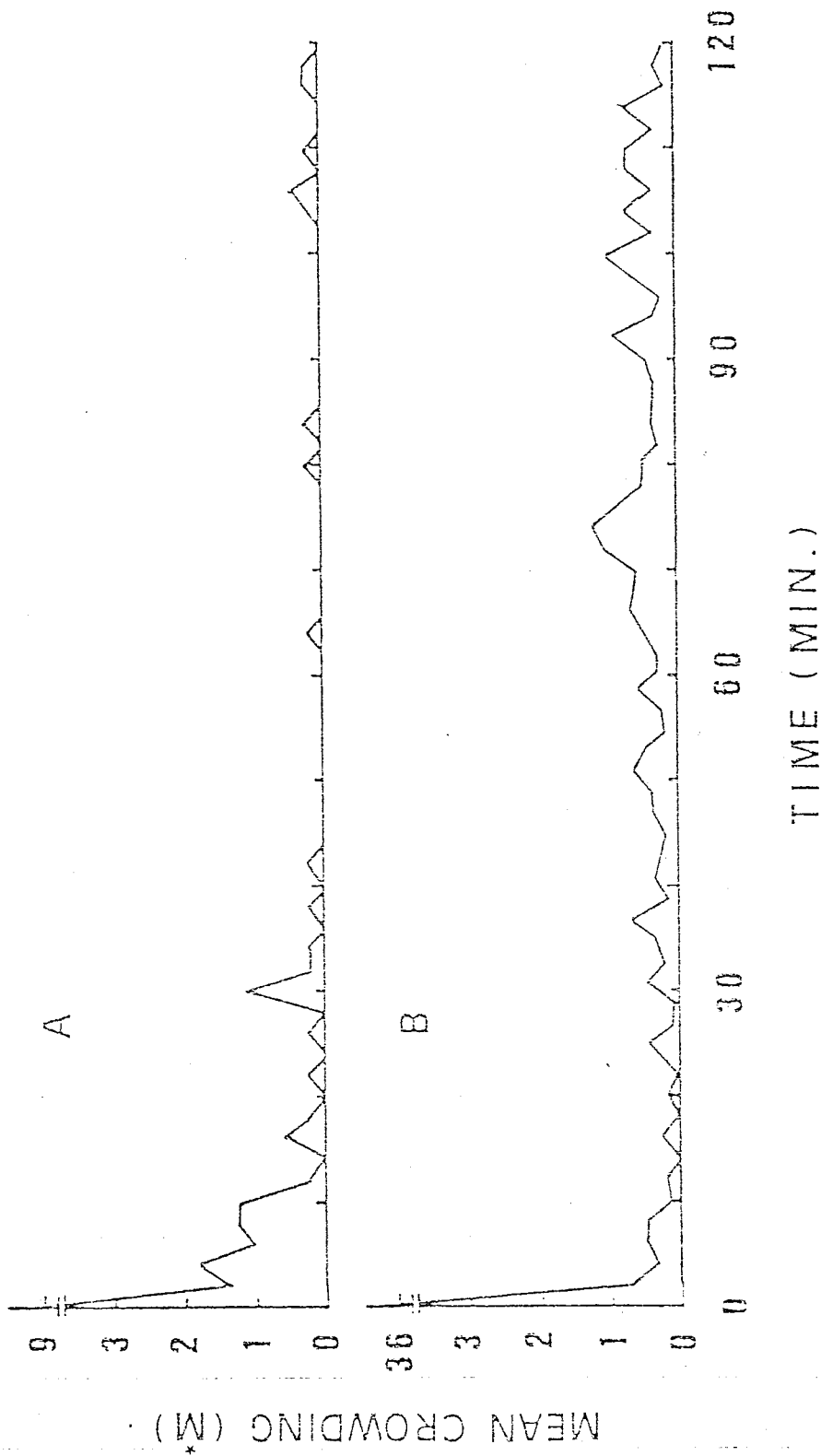
第26図. アカスジチユウレンジハバチ 孵化幼虫の  
 行動. 新梢は上向きで産卵部位の下方に  
 一枚の葉および先端付近に小葉を取り除  
 いた葉柄を一本残す.

柄に到達するとそれに入り、小葉上に定着する。

実験6で示された幼虫の行動パターンは、実験5で示されたそれによく似ている。基本的なパターンは、まず先端部へ移動してしばらくワンダリングしたのち、直線的に下降を始め葉柄に到達すると進入する、というものである。ただし、実験6では小葉のない葉柄が先端部に加えられたために、幼虫は茎の先端と葉柄の間を頻繁に往復するようになっていゝる。孵化後、行動を開始してから定着するまでに要した時間は、実験5で平均34.3分であったのに対し、実験6では平均52.3分と約1.5倍になっている。実験5と実験6で用いた新梢の長さはほぼ等しいので、定着までに要した時間の差(約18分)は、小葉のない葉柄の探索に費やされたものである。

次に、平板上に放された幼虫の行動を解析した。1辺の長さが24cmの正方形をしたガラス板の上に、1cm間隔で線をひき576の区画を設けた紙をはりつけた。このガラス板を水槽の中に入れ、水面がちょうどガラス板の高さになるまで水を入れた。このようにして幼虫がガラス板上から外へ逃げ出さないようにした後、中央の区画に10匹と37匹の孵化幼虫を放した。そして以後の幼虫の分布を1分間隔で記録していった。

幼虫の集合状態は、第27図に示してあるように、Lloyd(1967)の指教 $\lambda$ の値で表わした。 $\lambda$ は「区画あたり個体あたり他個体数」を表わしており、平均



第27図. マカスジサユウレインジハバ子卵孵化幼虫を (A) 10頭,  
 (B) 37頭,  $24 \times 24 \text{ cm}^2$  の平板上に放逐した後の希の变化.

こみあい度 (mean crowding) とよばれている。式で表わせば次のようになる。

$$\bar{m}^* = \frac{\sum_{i=1}^n x_i(x_i-1)}{\sum_{i=1}^n x_i}$$

ここで、 $x_i$  は  $i$  番目の区画に存在する個体数、 $n$  は区画の総数である。 $\bar{m}^*$  の値が 0 のときは 1 区画あたりに 2 個体以上が存在する状態がまったくない場合であり、 $\bar{m}^*$  の値が増加するにつれて個体の分布がより集中的になっていく。一般的に、 $X$  匹の個体に対して  $\bar{m}^*$  は 0 から  $(X-1)$  までの値をとる。 $\bar{m}^* = (X-1)$  というのは、ただし区画の中に全個体が存在する最高の集中状態である。

10 匹を放逐した場合、すぐに分散が始まり、10 分すぎには完全に単独行動になっている (第 27 回上段)。以後 2 時間にわたって観察したが、集合は形成されなかった。37 匹を放逐した場合もまったく同じ現象を示し、集合は形成されなかった (第 27 回下段)。70 分すぎのところで  $\bar{m}^*$  の値がわずかに上昇しているのは、板の周縁に幼虫がたまってきて、たまたま同一区画内に複数個体が存在するようになってきたからである。幼虫はたえず歩きまわっており、たとえ幼虫同志が接触してもすぐに分れていった。

### 第3節 摂食行動

#### (i) 実験方法

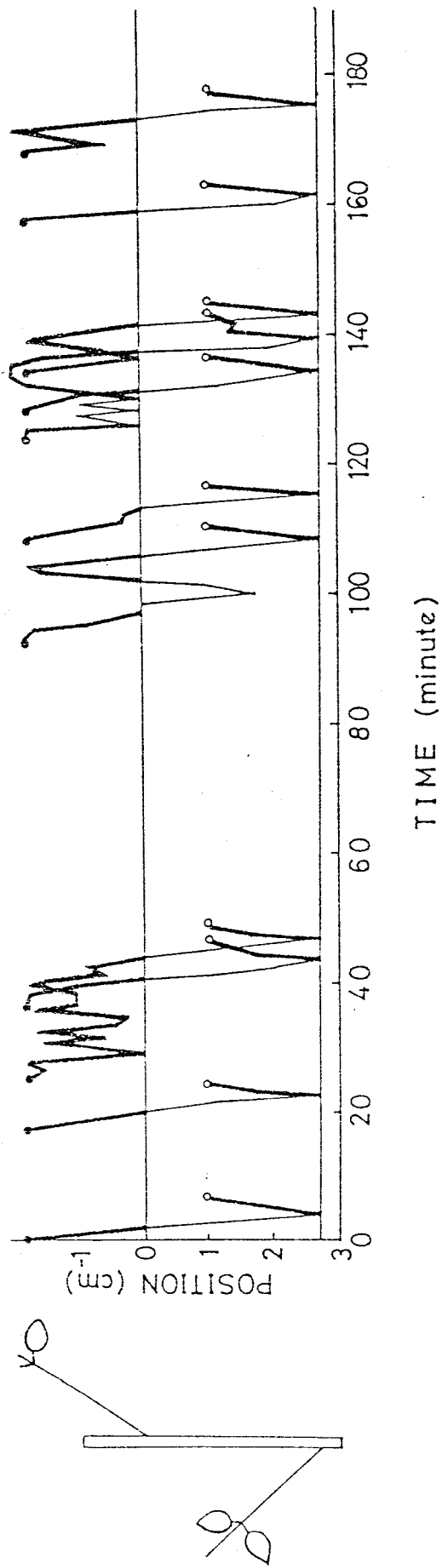
1980年と1981年に幼虫の摂食行動を観察した。この実験に供した成虫は、鞍馬地方で採集した終齢幼虫を実験室内で飼育し羽化させたものである。底面が $2m \times 2m$ で高さが $1.6m$ の網室の中に鉢植えにしたノイバラを入れておき、そこへ成虫を放した。産卵された新梢には $1cm$ 間隔で目盛りをつけておき、孵化後の幼虫の行動を記録した。実験はすべて自然条件下で行なった。

#### (ii) 結果

幼虫の行動を二つの観点から調べた。ひとつは、1枚の葉を食いつくし他の葉へ移動するときの行動パターンである。これを葉間の行動パターンとよぶことにする。もうひとつは、新梢上の餌を摂食しはじめから食いつくしてしまふまでの、新梢上での幼虫の行動パターンである。これを新梢上での行動パターンとよぶことにする。これは当然、葉間の行動パターンの積み重ねから成り立っているものである。以下で、それぞれの行動パターンを解析する。

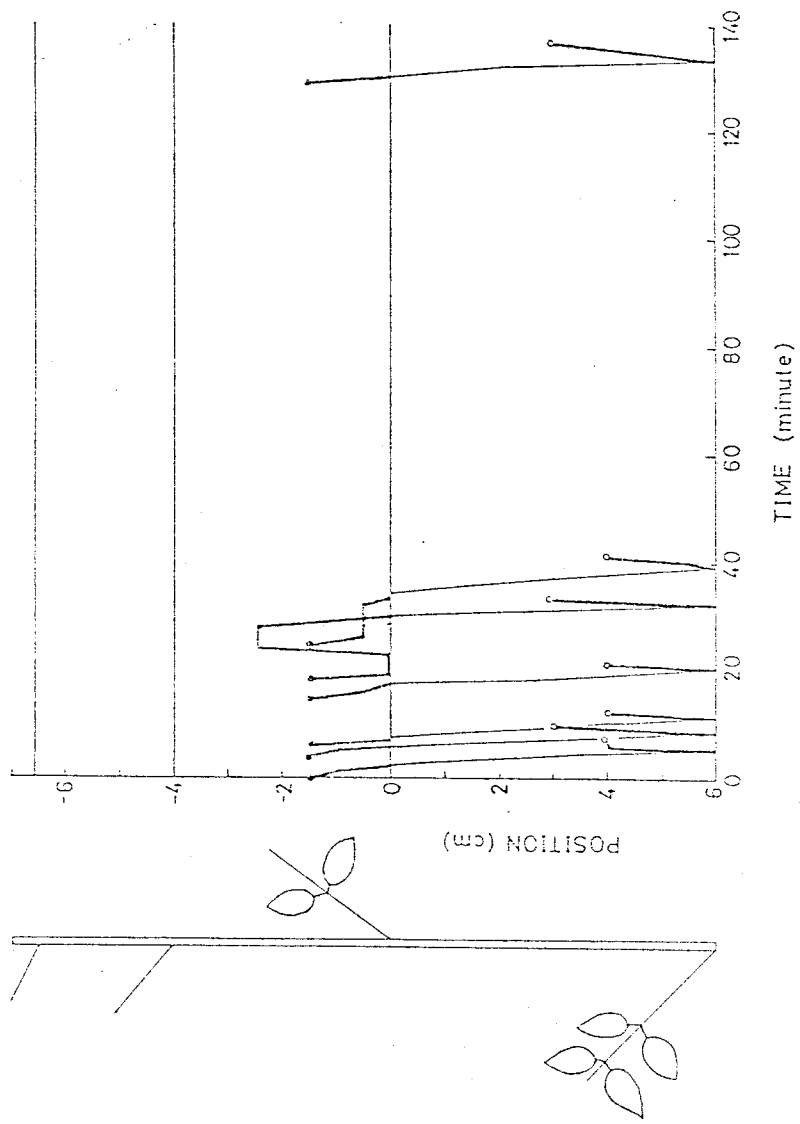
##### (a) 葉間の行動パターン

幼虫は1枚の葉を食いつくすにともなって、次の新しい葉を探索し定着しなければならない。そのときの葉間移動の例を、第28・29図に示した。第28図



第28図. アカスジサユウレンジハバチの1齡幼虫の葉間移動時における行動.





第29図. アカスジチュウレシハバチの4齡幼虫の  
葉間移動時における行動.

は1齡幼虫の、第29圖は4齡幼虫の場合をそれぞれ示している。圖中の水平な線は葉柄の位置を示しており、太い実線は葉柄上での動き、細い実線は茎上での動きをそれぞれ示している。白丸は幼虫が新しい小葉に定着したことを意味している。次々と移動していく幼虫の動きを、時間の推移とともに描いた。

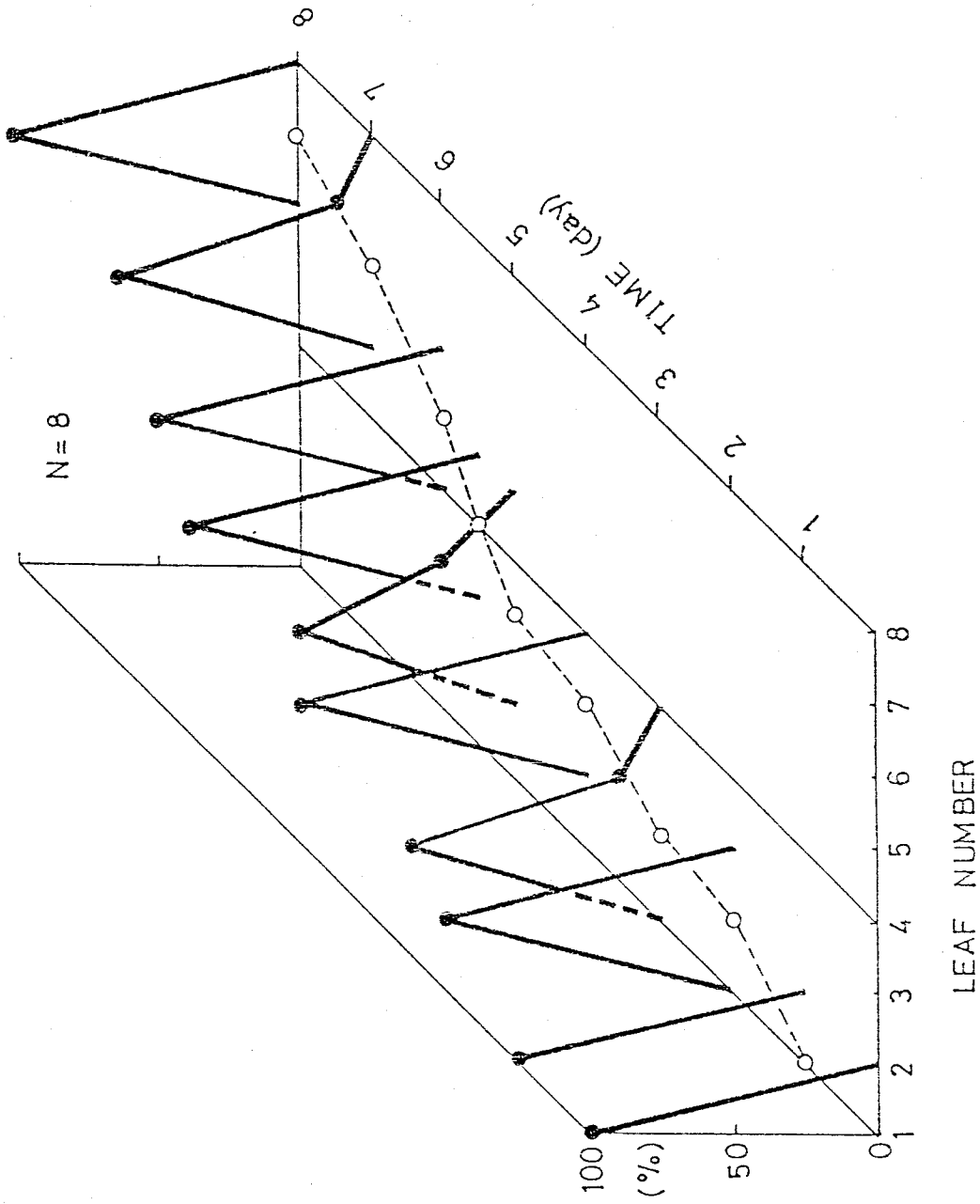
第28圖でまず特徴的なことは、各々の幼虫の動きのパターンがきわめて類似していることである。葉柄から茎に出るまで何度か往復をくりかえす個体もいるが、いったん茎に出るとほとんどすべての個体が必ず下方（つまり基部方向）へ向かって直進し始める。途中で進行方向をかえることなく、次の葉柄に達するまで進む。葉柄に到達するとそこへ進入し、定着する。この行動パターンは、第29圖でもまったく同じである。ただし、多数の幼虫の行動を観察していると、ごくまれにであるが茎上を上方（つまり先端方向）に向かって進む個体も出現してくる。しかし、やがて進行方向を下方にかえ、すみやかに下降していく。したがって、葉間の移動に関しては、幼虫は茎上を下方へ向かって直進し葉柄に達すると進入するという、基本的かつ固定的な行動パターンをもっていると結論できる。この行動パターンに従うかぎり、幼虫は葉間を最短のコースに沿って移動できることになる。しかも、この行動には、餌を探索して茎上をワンダリングするような状況は含まれない。

第28図でもうひとつ特徴的なことは、個々の幼虫の移動開始が不斉一に起っていることである。わずか2個体ですら、同時に移動するようなことはなかった。第28図の場合には、全個体が移動を完了するまでに3時間近くもかかっている。第29図の場合でも移動開始は不斉一で、全個体が移動しおわるまでに2時間以上を要している。こうした現象は、詳細な観察から、摂食の進行にともなって小葉が小さくなり、自らの摂食場所を確保できなくなった個体から随時移動していくために起っていることが明らかとなった。摂食場所を失った個体は、他個体が移動しはじめるまで待つというようなことはせず、自ら単独で移動を開始するのである。この意味において、幼虫はエゴイステイックな餌の利用方法を獲得していると結論されよう。そして、結果的に、餌が幼虫間で平等に分配されている可能性が強く示唆される。

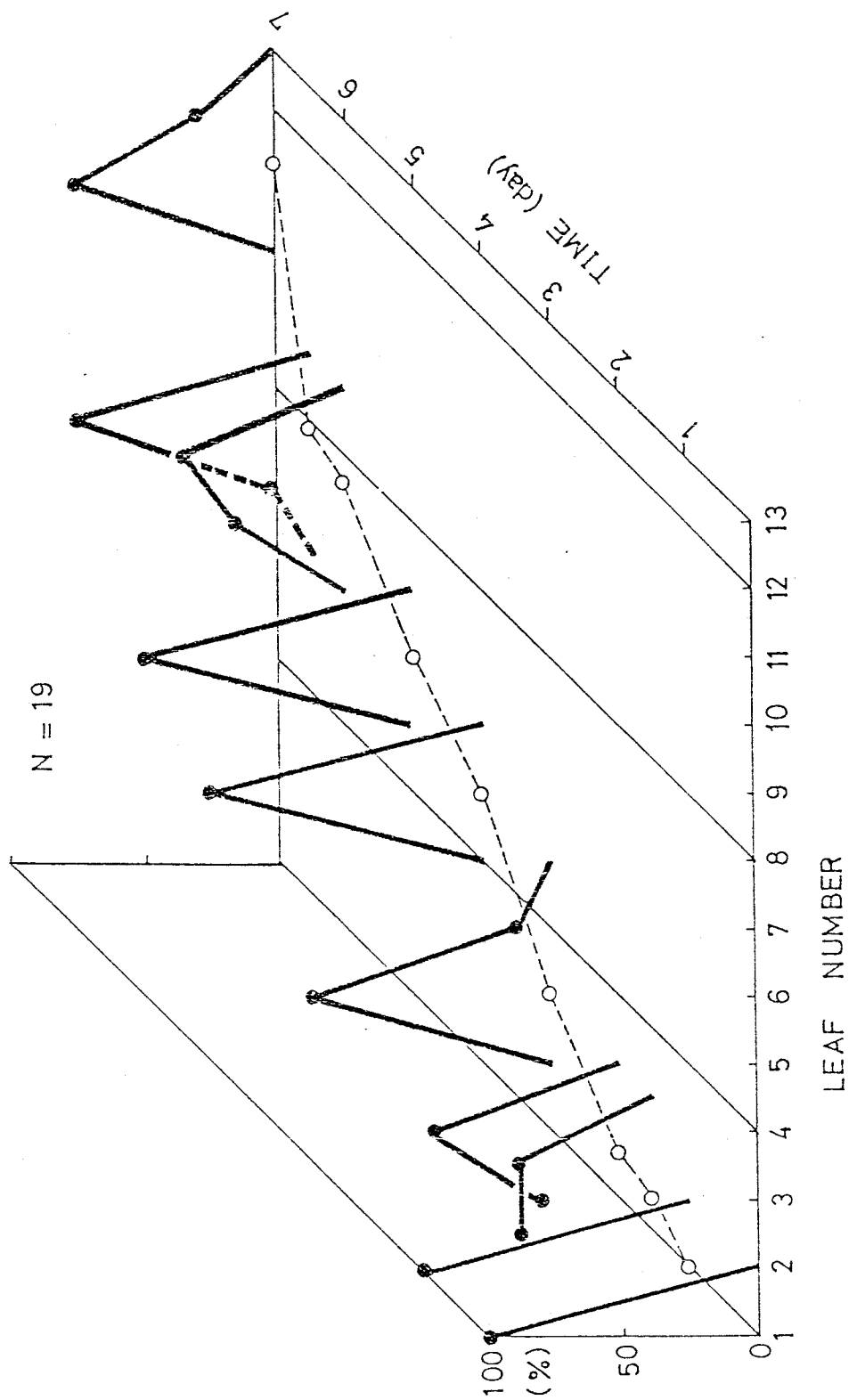
#### (b) 新梢上での行動パターン

幼虫の新梢上での動きを調べるために、幼虫の日ごとの位置とその個体数の頻度分布を求めた(第30・31図)。図の横軸に書かれている数字 $i$ は、新梢の最も先端寄りの葉から数えて、第 $i$ 番目の葉であることを意味している。縦軸は各々の葉に存在する個体数の割合、斜めの軸は孵化後の日数をそれぞれ示している。

第30図には、集合サイズが8の場合の例を示した。



第30圖. アカスジチャユレシハバ子の幼虫数が8  
 の場合の, 孵化後日数と各葉上に存在する  
 個体の頻度との関係.



第31図. アカスジチャユウレンジハバチの幼虫数が19の場合の、  
 孵化後日数と各葉上に存在する個体の頻度との関係。

この図で特徴的なことは、いずれの日をみてもほとんど100パーセントの個体がある特定の葉に集中していることである。齢が進むにつれて集合は数枚の小葉上に分割されていくが、葉を単位としてみたとき、幼虫は同一の葉に集中する傾向を失わないのである。

ところで前述したように、幼虫は固定的な葉間の行動パターンをもっていた。つまり、すべての幼虫の葉間における移動パターンはきわめて類似していた。このような幼虫の固定的な行動パターンの結果として集合が移行したり再形成されたりするのであるから、集合全体が示す新梢上での移動パターンは、まさに個々の幼虫が示す新梢上での行動パターンに他ならないことになる。

そこで集合全体の動きを概観すると、まず最初先端部に位置し、以後下方（基部方向）へ移っていくことがわかる。ただし、移行するときは必ずひとつだけ下方の葉に移っており、決してランダムに移行するのではない。

集合サイズが19の場合の例をみると（第31回）、幼虫数が多いため2枚の葉にわたって幼虫が分布するような状況が起っているが、集合全体の移行パターンは第30回の場合とまったく変わらない。

したがって、幼虫の新梢上での移動パターンは、まず先端部に移動し、摂食の進行とともにひとつずつ下方の葉へ順次下降していく規則正しいパターン

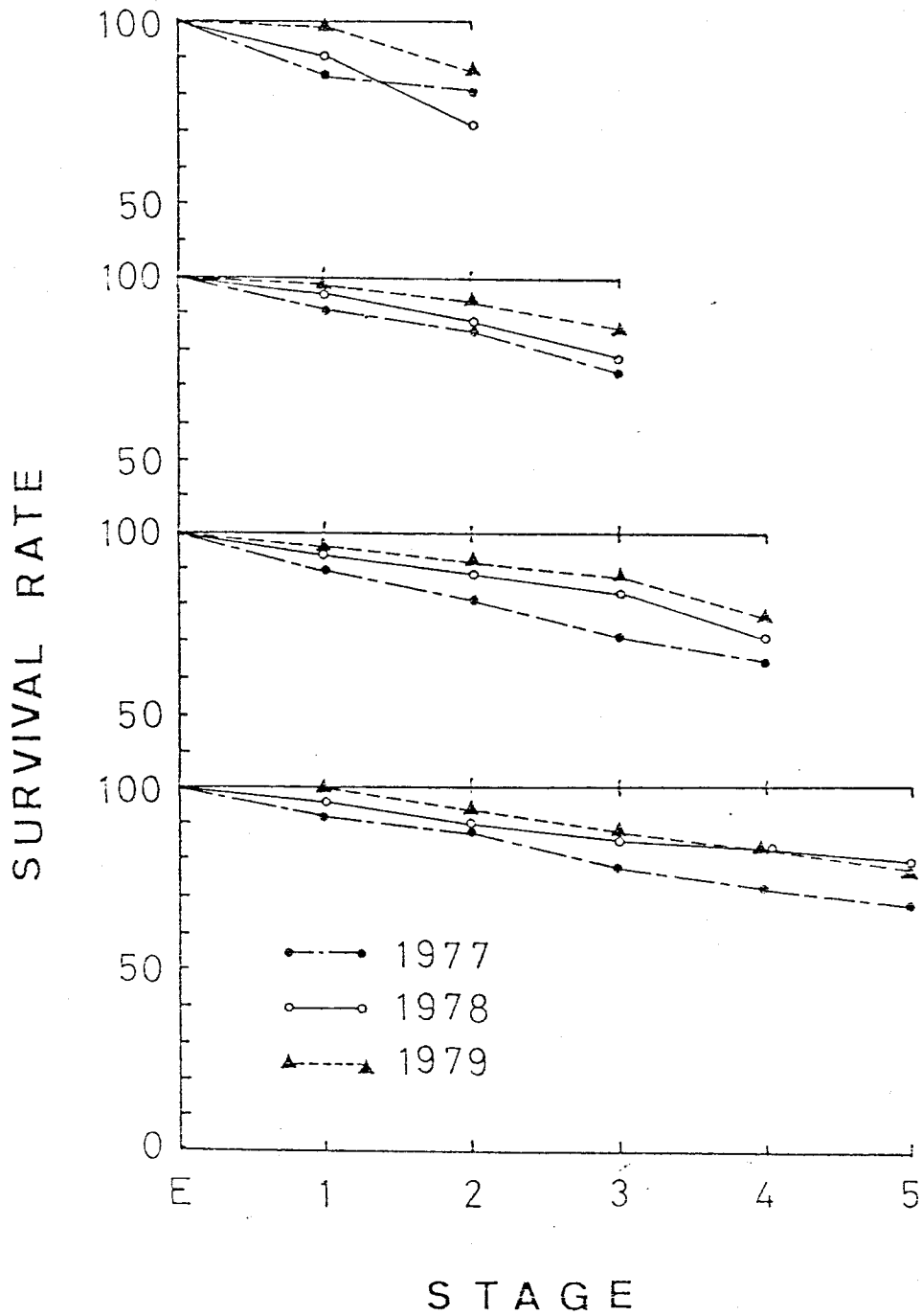
であると結論される。このような移動パターン（これは摂食を伴っているから摂食パターンと言ってもよい）は、とくにノイバラのように1本の茎の上に葉（餌）が連続して並んでいるような形態の食草に対しては、最も効率的な利用を可能にするパターンであるといえる。

#### 第4節 分散期までの生存率

前述の二つの節で、幼虫は餌利用に関してエゴイステティックにふるまっておき、それが幼虫に餌の平等な分配をもたらしていることを示唆した。この摂食方法をとることにより、野外での生存率がどのレベルに維持されているのかは興味深い問題である。そこで、新梢上の幼虫がその新梢を食いつくして分散するまでの期間に、どの程度生存しているのかを調査した。

##### (i) 方法と結果

1977年から1979年までの3年間、鞍馬の調査地内に産みつけられた卵塊ごとの、卵期以降分散が起るまでの期間の生存率を調べた。幼虫が新梢を食いつくして分散する時期は、新梢の餌量と幼虫数の二つの要因によって決まる。第32図には、その分散時期が等しい集団ごとに区分けして、各区ごとの生存曲線を描いた。たとえば、図の最上段は2齢期の間（



第 32 図. アカスジチュウレンジハバチにおける分散前までの生存曲線. 各段の生存曲線は分散の起る時期によってそれぞれ分類したものを示す.



3 齢になる前)に分散が起った集合を総計したものであり、その下は3 齢期の間(4 齢になる前)に分散が起った集合を総計したものである。なお、5 齢期以降の幼虫のなかには、蛹化のために土中に潜る個体が出現するので、不明になった幼虫を直ちに死亡個体と見なせなくなる。そのため第32 図では、5 齢初期の生存率までしか処理していない。

第32 図の結果をみると、いずれの区でも高い生存率が得られている。3 年間の中では1977 年の生存率が若干低くなっているが、しかし平均すればどの区でもほぼ80 パーセント程度の生存率を示している。分散が起る齡の1 齢前では、80 数パーセントから90 数パーセントの高い値であった。幼虫の死亡原因についてはまだはっきりとは識別されていないが、ただ摂食できない個体が発育不良のため死亡するというような例はまったく観察されていない。

このような高い生存率が保持されるためには様々な要因がかかわっているものと考えられるが、少なくとも言い得ることは、本種の幼虫がとっている摂食パターンにより幼虫は潜在的に80 パーセント以上の生存確率をもつことが可能になっている、ということである。

## 第5節 ニホンチュウレンジハバチにおける幼虫の行動

アカスジチュウレンジハバチの幼虫が孵化後活発に行動して集合を形成していくのに対し、単独生活を送るニホンチュウレンジハバチの幼虫が孵化後どのように行動するのかは、興味深い問題である。

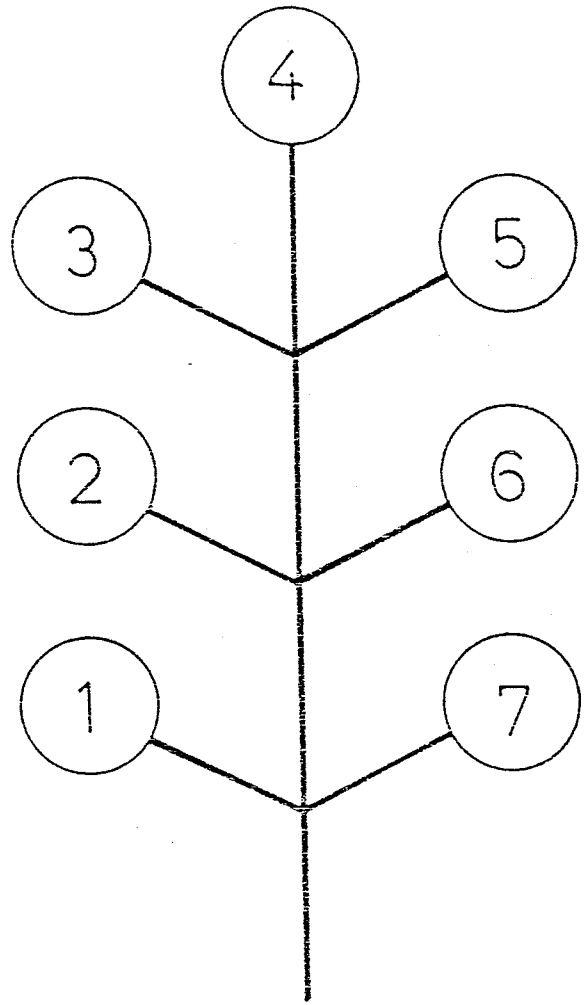
### (i) 実験方法

1980年と1981年に、京都大学構内の圃場に設置した網室で実験を行なった。網室の中に、鉢植えにしたノイバラの新梢を多数入れておき、そこへ雌雄とも数匹ずつの成虫を放した。産卵後、卵の位置や幼虫の位置を調べた。実験に用いた成虫は、鞍馬で採集した幼虫を飼育し、羽化させたものである。

### (ii) 結果

孵化幼虫が、産みつけられた小葉からどのような位置の小葉へ移動していくかを調べた結果、葉間移動はまったく起らないことが明らかとなった。つまり、小葉から葉柄を通過して茎に出て、茎上を移動して別の葉へ進入するという、アカスジチュウレンジハバチで見られたような行動はいっさいとらないのである。そこで、同一葉内の小葉の間で起る移動についてのみ解析する。

葉は通常7枚の小葉から成る。これらの各々の小葉に対して、第33図に示したような識別番号をつけ

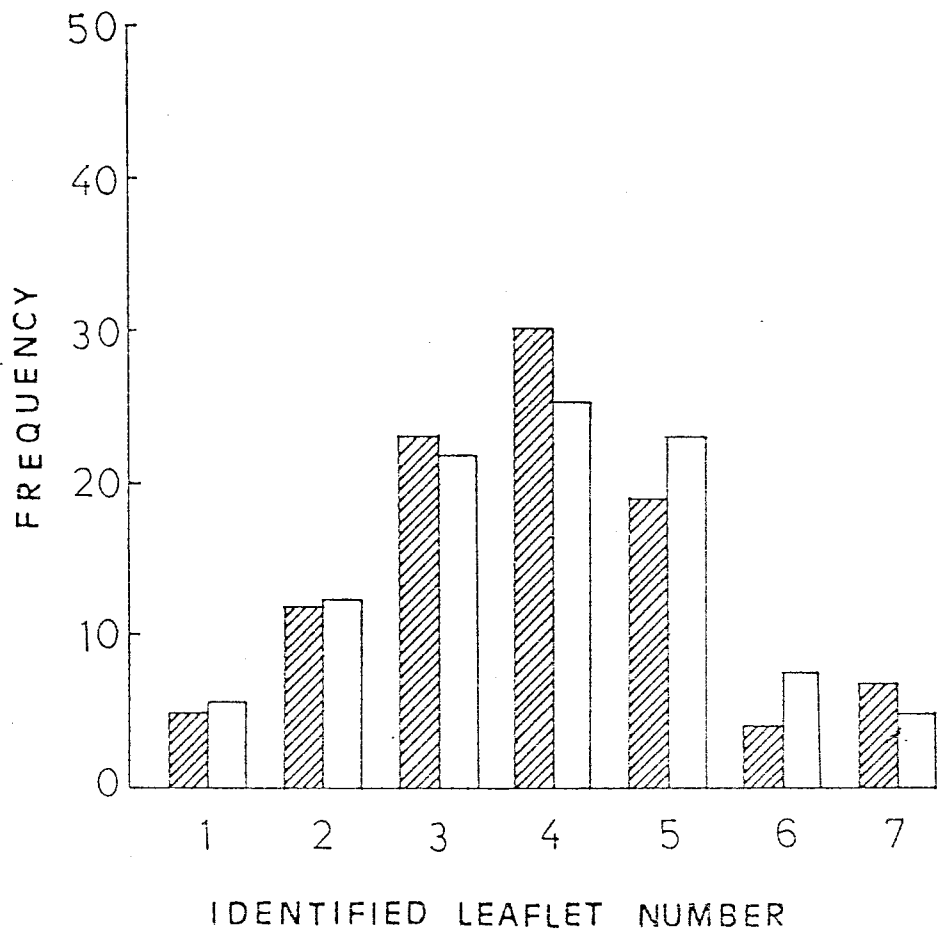


第33圖. バラの小葉に対する  
識別番号.

ておく。葉柄の基部寄りの小葉から円を描くような順序で、1から7までの番号をわりふるのである。こうしておくと、異なった新梢の葉に対しても、幼虫の位置を同じように表現できて便利である。

網室内で実験的に産卵させたノイバラについて、各々の識別番号のついた小葉上に存在する卵数の頻度分布を調べた（第34図の斜線をつけた部分）。その割合は識別番号1の小葉から順に、4.9, 11.9, 23.1, 30.1, 18.9, 4.2, 6.9パーセントであった。茎から離れた小葉（識別番号3・4・5）に卵が多いのは、それが飛来してきた雌成虫のもっとも定着しやすいところに位置しているためだと考えられる。また、1枚の小葉あたりの卵数は、1卵が94.1パーセント、2卵が5.9パーセントであった。1枚の小葉に対しては、ほとんど1卵しか産まれていない。3卵以上産みつけられることは、この実験に関する限りではまったくなかった。

卵から孵化してきた幼虫が摂食のために定着する小葉は、必ずしも産卵された小葉とはかぎらない。孵化後おのおのの識別番号の小葉上に定着した幼虫の割合を、同じく第34図（白めさの部分）に示した。割合は、識別番号1の小葉から順に4.9, 12.5, 21.7, 25.2, 23.1, 7.7, 4.9パーセントであった。卵の分布と比較すると、ほとんど変化がない。分布上に差がでたのは、全体の8.3パーセントにすぎない。しかし、だからといって幼虫のうちの8.3パー



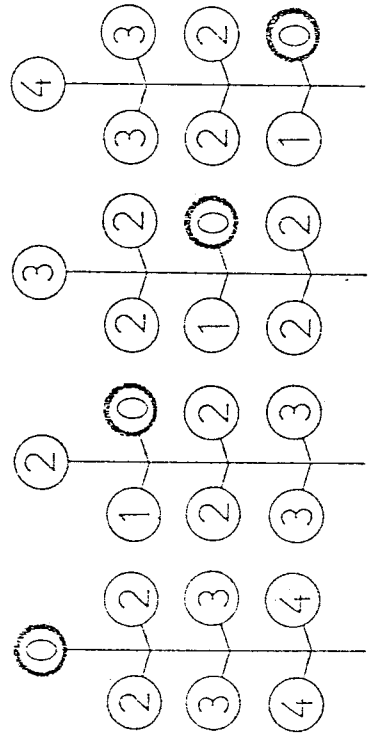
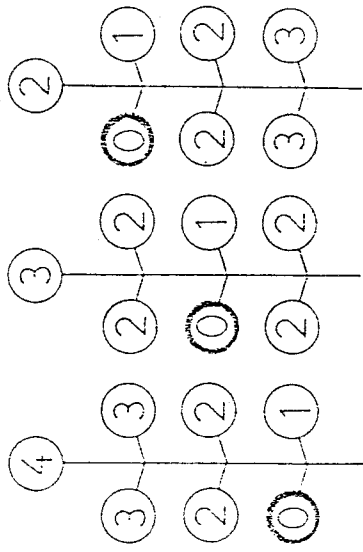
第34図. 各識別番号の小葉上における、ニホンチュウレンジハバ子の卵(斜線部分)および1齢幼虫(白ぬき部分)の頻度分布。

セントだけが移動したと結論づけることはできない。幼虫の動きが、結果的に相互の移動をうち消しあうように働く場合も考えられるからである。幼虫の動きを知るには、その定量化が必要である。

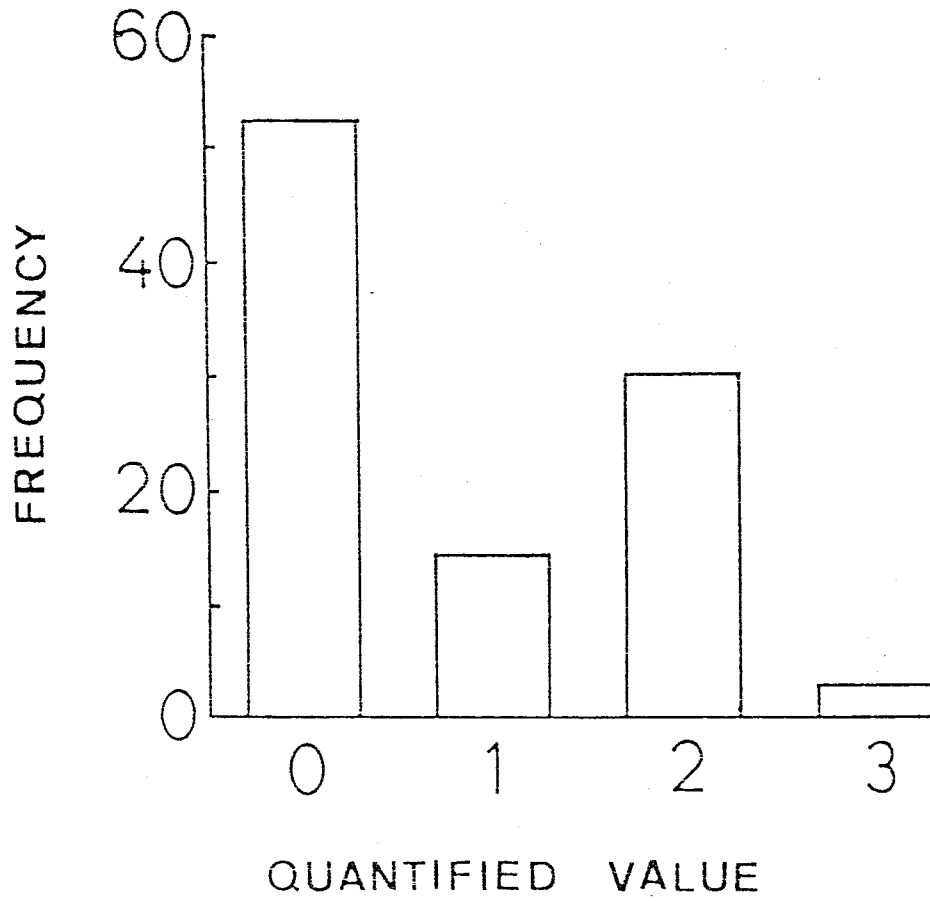
卵は同一の識別番号の小葉上に集中しているわけではないので、孵化幼虫が定着した小葉の位置は、産卵された小葉との相対的な位置関係によって量化される必要がある。そこで、産卵された小葉に対する位置関係として、幼虫の定着した小葉が同一なら0、向かい側なら1、隣りなら2というように量化していった。その具体的な値は、第35図に示した。

第36図には、各々の量化された値をもつ移動の頻度分布を示した。割合は、量化された値が0から3までそれぞれ53.1, 14.0, 30.1, 2.8パーセントであった。これにより、全個体の約50パーセントが移動していることがわかる。観察によると、孵化後の幼虫は定着する小葉へ直接進入するのであって、葉柄上をワンダリングしたりしない。したがって量化された値が0、つまり産卵された小葉に残っている個体は、まったく移動していない。また移動した個体でも量化された値が1と2、つまり産卵された小葉のごく近辺の小葉へ移動するものがほとんどで、それは移動した全個体の約94パーセントにものぼっている。

このように、本種の孵化幼虫は固着的で、約半数の個体が孵化直後に移動するもののその範囲はたか



第35図. 番号0の小葉に対する相對位置を表わす, 各小葉の量化された値.



第36図. 各々の量化された値をもつ小菜  
へ移動したニホンチュウレンジ  
ハバチの孵化幼虫の頻度分布.



だがごく近辺の小葉に限られている。

なお、第36図において量化された値が2のところ  
で高い頻度となっているが、これは幼虫が向かい側  
の小葉より隣りの葉へ行く傾向にあることを示すも  
のではない。第35図に示されているように、量化さ  
れた値2を用いる場合の方が値1のそれよりも多い  
ということによって起った現象である。これは簡単  
に例証できる。いま、 $a_{ij}$ を識別番号*i*の小葉から*j*  
の小葉へ幼虫が移動する確率とし、 $b_i$ を小葉*i*にお  
ける卵の割合とすれば、移動後の小葉*j*における個  
体の割合  $P_j$  は

$$P_j = \sum_i a_{ij} \cdot b_i$$

で与えられる。 $a_{ii}$ は上で得られた0.53を用い、移動  
は産卵された小葉のまわりの小葉（たとえば小葉1  
からは2・6・7の小葉）へ0.47を等分した確率（  
等確率）で起るとする。ただし、小葉3あるいは小  
葉5から小葉4へ移動するときは、小葉4への移動  
に2倍の確率を与えるのが妥当である。 $b_i$ は第34図  
の斜線部の値を用いる。このようにして移動後の幼  
虫の頻度分布をとると、小葉1から順に5.2, 12.1,  
22.6, 23.8, 20.8, 9.1, 5.9パーセントとなり、  
第34図の白ぬき部分に示した実際の値とよく一致す  
る（ $P(\chi^2 = 0.8339) < 0.01$ ）。すなわち、移動する個体は  
ほぼ等確率でまわりの小葉へ進入していると考えら

れるのである。

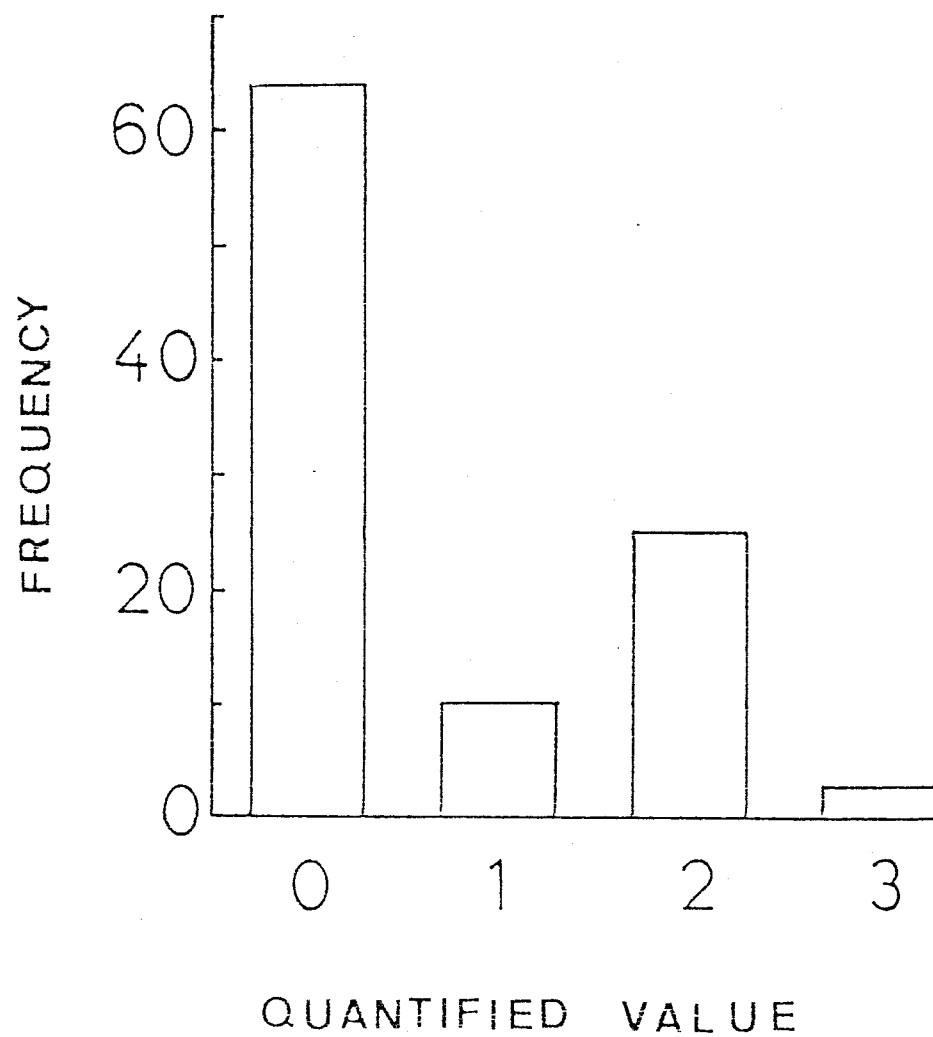
次に、孵化から3ないし4日後の幼虫の位置を量化された値で示した(第37回)。幼虫はこの頃にはほとんど命令になっているので、摂食が進み小葉を食いつくし、移動を余儀なくされているような状況も含まれている。そのため、値そのものをあまり厳密に論じても意味がうすいが、ただ固着的であることは疑いない。

このように、本種の幼虫はアカスジチュウレンジハバチの幼虫とは異なっており、孵化時も孵化後もほとんど移動せず、固着的な性質をもつことが明らかとなった。

## 第6節 考察

アカスジチュウレンジハバチの集合現象は、孵化幼虫による集合の形成過程と、摂食時の幼虫による集合の再形成・維持過程というふたつの局面を含んでいる。以下にそれぞれについて考察したい。

野外において孵化幼虫が実際に示す集合形成行動は、直立した新梢に上方から光を照射した実験1(第21回)により最も典型的に再現されている。それは次のようなものである。孵化直後の幼虫は新梢の先端方向に定位しながら卵殻から脱し、その後しばらく静止する。この間に頭部や脚部の黒化が進む。移動を開始した個体は定位していた方向、すなわち



第37図. 各々の量化された値をもつ小葉へ移動したニホンテユウレンジハバチの2齢幼虫の頻度分布。

新梢先端の方向へ必ず移動していく。茎上では直進し、葉腋部（葉柄の基部）に至ると葉柄にわずかに進入する行動を何度かくり返すが、再び茎に出て先端方向への移動を継続する。最終的に新梢先端部に到達した個体は、その付近の小葉に定着する。もし先端部に小葉がないときには、しばらく先端部をワシグリングした後すみやかな下降を始め、葉柄に到達するとそこへ進入する（第25・26回）。

こうした行動パターンは固定的ともいえるもので、すべての孵化幼虫がこの行動パターンに従っていた。そして集合は、このように全個体が同一の行動パターンに従うことにより、新梢先端部に遠やかに形成されていくことが明らかとなった。

また、ここでもう一点指摘しておくべきことは、個々の幼虫が他個体と独立に行動しているということである。それは第一に、行動を開始する時刻が幼虫ごとに異なっていることに起因している。つまり個々の幼虫の孵化が不斉一であり、先に孵化した個体からほぼ順に移動を開始するのであるが、1卵塊の孵化が完了するのに2〜3時間を要するから、各個体は独自に行動せざるをえないのである。また行動の途中でさえ、他個体の行動にほとんど影響されない。たとえば、実験5・6で示したように、茎上を上昇する個体と下降する個体が途中で出会っても、互いの以後の行動に変化が生じていない。

このように、本種幼虫の集合形成に関しては、各

個体は他個体と独立に行動しているが、その行動パターンはきわめて固定的ですべての個体が同一の行動パターンに従っている、という点が大きな特徴であると結論づけられる。

ところで、森本（1976）は幼虫の集合形成にかかわる要因を、吐糸・集合フェロモンのような化学物質・孵化の斉一性・光などの物理的要因という4点に分類している。

吐糸については、アメリカカシロヒトリ Hyphantria cunea (Umeya & Watanabe, 1973), ホソスガ Nordmaniana trachydelta (Morimoto & Masuzawa, 1974), オビカレハ Malacosoma neustria testacea (志賀, 1976) など多くの種でその重要性が知られている。たとえば、オビカレハの幼虫（ウメケムシと俗称される）はバラ科の樹木の枝に休息と脱皮用の巣網をつくり、そこから餌である新芽まで吐糸により silk trail をつくる。幼虫はこの silk trail を伝って移動し、集合をつくるのである。このような種では、集合が維持される場合にも吐糸による巣網の形成が重要な手段となっている。ところで、アカスジチユウレンジハバチは営巣する時以外は一切吐糸しない。したがって集合形成時に silk trail は全く関与していない。

次に集合フェロモンのような化学物質についてであるが、本種ではそのような物質の存在は今のところ知られていない。孵化幼虫を平板上に放した実験でも、幼虫は各個体が自由に歩きまわらるのみで、エ

時間のうちでは集合は全く形成されなかった(第27回)。2時間というのは、野外では少なくとも数匹の幼虫により集合が形成されるに十分な時間である。Ishii & kuwahara (1967) がチャバネゴキブリ (Blattella germanica) で明らかにしたような集合フェロモンの存在は、この実験に関する限りでは肯定し難いのである。また、実験5(第25回)の遅く孵化した個体(YZZZ)で示したように、さかんに摂食活動をしている集合へ孵化幼虫が直接加わるといふ行動もみられなかった。一般に、餌の食い破られた部分から揮発性の物質が発散され、それを手がかりに幼虫が集まることも考えられるが、本種の場合にはそういう現象は観察されなかったのである。またアリのある種類では、ある個体が道しるべフェロモン(trail marking pheromone)を残し、他個体がその経路に沿って移動することが知られている。中村(1977)によると、マツノキハバチ(Neodiprion sertifer)でもこのような物質が集団移動に際して関与しているという。ところがアカスジチュウレンジハバチの場合、実験3(第23回)や実験4(第24回)では幼虫の動きが統一されておらず、このような物質の存在は疑わしい。一般にフェロモン様物質の存否を断定するのは困難なことであり、本種の場合にもこのような物質の存在を否定し去ることは今のところ不可能であると言わざるを得ない。しかし一方で、このような物質の存在を積極的に示すような現象が見られないという

ことも事実である。したがって、本種の集合形成に関してはフェロモン様物質は関与してはいないか、あるいはたとえ関与しているとしても、さわめてマイナーな要因であると考えられる。

孵化の斉一性が集合形成に重要であるという報告は、森本と佐藤（1962）によって行なわれている。彼らはニカメイガ（Chilo suppressalis）の卵塊サイズを人為的に変化させて、孵化に要する時間とその後の生存率を調べた。それによると、60卵以上の大卵塊では孵化を完了するのに10数分しかかからないが、30卵以下の小卵塊では30分以上が必要になるという。一斉に孵化した幼虫は早々に集合し、一斉に摂食場所へ移動するのに対し、長時間かけて孵化した場合には個々の幼虫があちこち這い回り、集合がなかなか形成されないばかりか、集合へ到達するまでにエネルギーを消耗するため死亡率が増加するのだという。ところが、アカスジチユウレンジハバチの場合には孵化は不斉一で、孵化が完了するまでには通常2〜3時間を要する。したがって、本種の場合には孵化の斉一性は重要でないと結論される。

Ghent（1960）はマツを食害するハバチの一種、Neodiprion pratti banksianaeにおいて、マツの針葉先端部に集合が形成される際に正の走光性（positive phototaxis）が関与していることを実験的に明らかにした。

Green（1954）も同属の2種（Neodiprion americanusとN. lecontei）で、また Henson（1965）もマツノキハバチ

(N. sertifer) で空腹状態の幼虫が正の走光性をもつことを報告している。アカスジチュウレンジハバチでも正の走光性をもつことが観察された。しかし、孵化幼虫の行動を正の走光性だけで説明することはできないようである。たとえば実験3・4(第23・24図)では、幼虫の動きが複雑になっており、光と反対方向へ進むこともしばしば観察される。幼虫は茎上を直進するという性質を持っているようであり、進行方向を変えるのはほとんど葉腋部に限られる。したがって、葉腋部における茎と葉柄のなす角度も重要にかかわっているのではないかと推察される。

ところで、Long(1955)はオオモンジロチョウ(Pieris brassicae)で先に孵化した幼虫が他の個体の孵化を促進したり、吐糸による軌跡で他個体を摂食場所まで誘導する、いわゆるリーダー的役割を果たすことを観察した。Wellington(1957)もテンマクケムシの一種 Malacosoma californicum pluviale の中に活発タイプ(active type)とのろまタイプ(sluggish type)が出現し、両タイプは相補的な役割を持ちつつも、活発タイプがいわゆるリーダー的にふるまうということを見い出している。ところがアカスジチュウレンジハバチでは、リーダー的にふるまう個体は全く見られない。

さて以上述べてきたように、アカスジチュウレンジハバチの集合形成に関与する要因は、幼虫の茎上で直進するという性質とともに、正の走光性および



茎と葉柄のなす角度といった物理的なものが重要ではないかと考えられた。もちろんこう断定するにはまだ未解の部分も残されているが、しかし上述の要因の重要性はいずれの場合でも失われぬものと思われる。そしてすべての幼虫がこうした物理的要因に同じように反応するため、各々の幼虫は独立に行動しているにもかかわらず、全個体がきわめて類似した行動パターンに従うようになるものと考えられた。

さて、次に摂食時における幼虫の行動であるが、これには一枚の葉を食いつくした後には起る葉間移動と、その累積として現れる新梢上での動きが重要である。

まず葉間の移動に関して特徴的なことは、第28・29回に示したように、個々の幼虫の移動パターンが酷似していることと、各々の個体は他個体と独立に行動していることの二点である。葉間の移動パターンは、ある葉の葉柄から茎に出た個体は茎上を必ず下方（基部方向）へ移動し、次の葉柄に到達するとそこへ進入するというものである。ただ、多数の幼虫を観察していると茎上を上昇する個体も現れてくるが、きわめて少数である。こうしたパターンは、最短のコースに沿って次の新しい餌を獲得することを可能にしている。したがって、このパターンは餌を求めて彷徨する場合のような時間とエネルギーのロスを伴わない点において、効率的な行動パターン

であるといえる。

ところで、各々の幼虫は他個体と関係なく葉間の移動を開始する(第28・29回)。そのため各個体は他個体と独立に行動することになる。移動開始時間が幼虫ごとに異なっているのは、詳しく観察した結果、摂食の進行に伴って小さくなった小葉上に自らの摂食場所を確保できなくなった個体から、順次移動していくためであることがわかった。つまり、移動すべき幼虫が何匹か集まるのを待って、集まったら集団移動するというような行動はとらないのである。この意味において、幼虫は餌利用に関してエゴイスティックにふるまっているといえる。

こうした行動パターンの累積として、幼虫はまず先端部から摂食を開始し、以後ひとつずつ下方の葉へ移って摂食を継続する。決してでたらめな食べ方をするのではなく、先端からひとつずつ下方へ systematic に食べ降りていくのである。ところで、すべての幼虫が同じように行動するので、この幼虫の摂食パターンは集合全体の移動パターンともなる(第30・31回)。こうしたパターンは、バラのように餌が一列に並んだ形態の食草に対して最も効率的なパターンである。もしこの行動パターンに従わないとすれば、その幼虫は食いつくされた葉を訪れる機会を増加させるだけであり、むしろ不利益を被るであろう。あるいは、他個体に先んじて下方の葉へ定着したとしても、それによって摂食速度が増加するのではな

れば、そうすることの利益は何も生じない。むしろ、若齢期に新梢下方の若干堅めの小葉を摂食することは、摂食速度を低下させることになりかねない。こうした摂食パターンの有効性は、新梢を食いつくして分散するまでの幼虫の高い生存率に反映されているものと思われた(第32図)。

さて、以上述べてきたことを要約すると、各個体は孵化後新梢先端部に移動し、以後ひとつずつ下方の葉へとsystematicに食い降りていくという行動パターンを獲得していることが明らかとなった。こうしたパターンは、バラのような形態の食草を摂食する場合に最も効率的なパターンであると考えられた。ところで各々の個体は他個体と全く独立に行動しており、それは餌利用に関してエゴイステイックにふるまうことの結果であると考えられた。しかし、独立に行動しながらもすべての個体が固定的な行動パターンに従うため、集合が形成され維持されているものと考えられた。

最後にニホンチュウレンジハバチの孵化幼虫の行動であるが、アカスジチュウレンジハバチが10 cm程度、時には30 cm以上移動することがあるのに対し、移動距離はたかだか2~3 cmであり、半数以上の個体は孵化した小葉にとどまる。そして、齢が進んでもほとんど移動しない。そのため成虫の産卵が幼虫の分布を決定してしまうことになるが、成虫は卵粒で小葉縁に産卵するので、幼虫は移動する必要がな

く、また餌をめぐる種内競争も少ないものと思われる。これら二種を比較すると、成虫の産卵様式のちがいが幼虫の生活様式に決定的な差異をもたらしていることがわかる。そして、幼虫の生活様式が成虫の産卵様式と密接に関連しているにとどまらず、そのように産みつけられた状況のなかで幼虫はそれぞれ適応的な摂食パターンを獲得しているように思われる。

## 第V章 自然個体群における卵塊サイズと餌量の関係

### 第1節 よみがさ

アカスジチユウレンジハバチは野外において、新梢上の餌の食いつくしを頻繁に起す。これは本種の生活上の顕著な特徴と考えられる。しかし、餌の食いつくしは食草間の移動・分散を引き起し、その途中に死亡する危険性も大きい。

こうした一見不利益と思われる現象の意味を考える上で、まず本種の餌利用過程を定量的に把握しておくことの必要性が痛感された。そこで本章では、第2節でまず野外における餌量の推定式ならびに幼虫の摂食量の推定式を求め、続く第3節では実際に本種が生息する野外調査地における個々の新梢上の餌量の、卵塊サイズ（これは幼虫の集合サイズにはほぼ等しい）に対する相対的豊富さを定量的に示した。

### 第2節 餌量および幼虫の摂食量の推定式

野外に存在する餌量を推定するために、野外に生育しているノイバラの新梢を50本切り取り、実験室へ持ち帰った。各々の新梢について小葉数を記録しておき、ひまつぶき新梢から切り取った小葉の葉肉部をデシケーターに入れ、それらの乾重量を測定し

た。

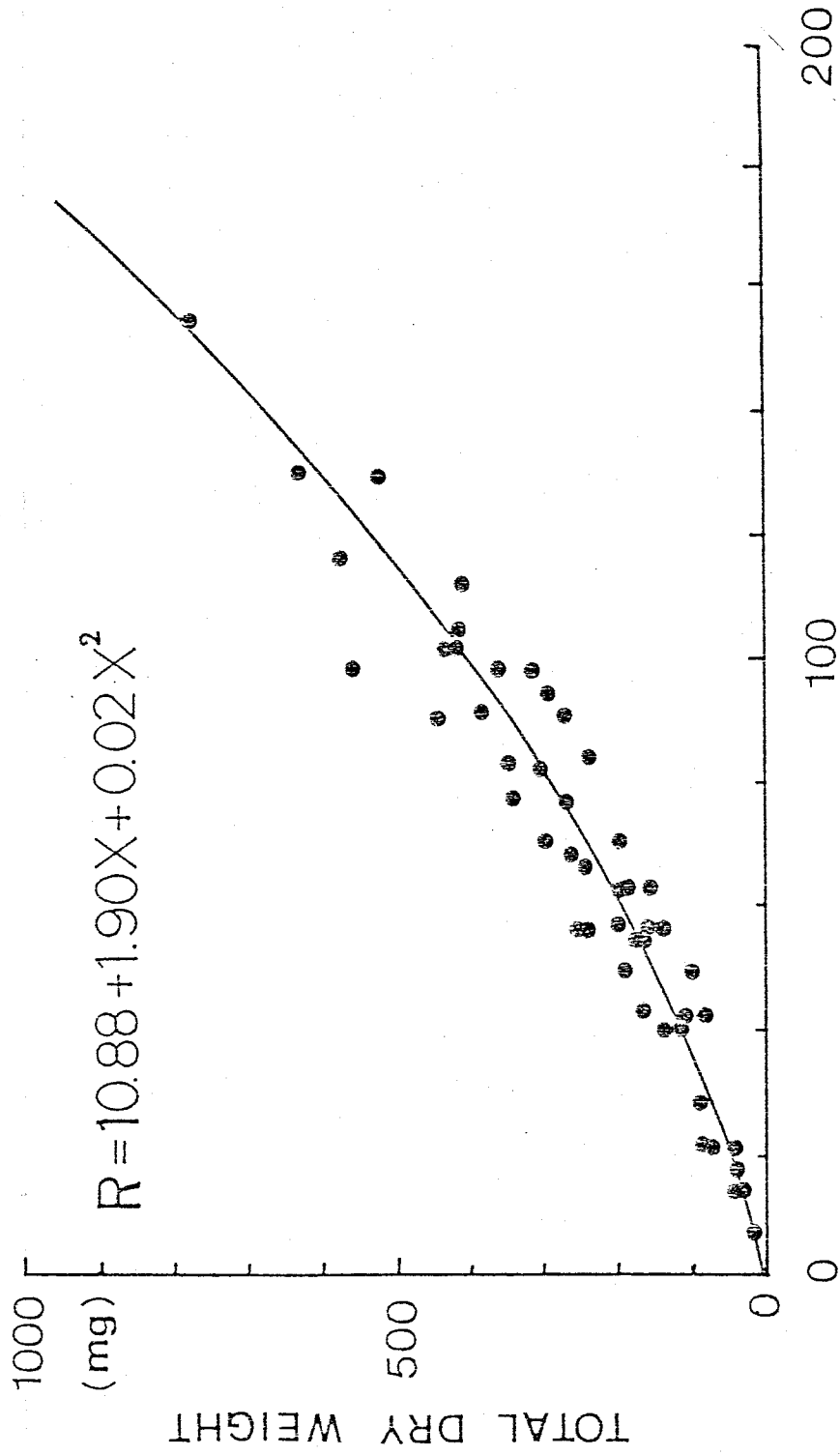
このようにして測定した小葉数とそれらの乾重量との関係は、第38図に示されている。横軸は小葉数 ( $X$ )、縦軸は乾重量 ( $R$ ) をそれぞれ示している。ひとつのプロットは、1本の新梢上における  $X-R$  関係を表わしている。プロットがある幅をもって分布していることから、小葉数が同じ場合でも乾重量は新梢ごとに変異していることがわかるが、小葉数と乾重量の間には強い相関がみてとれる。そこで、これらのプロットを最小二乗法によって曲線近似したところ、次のような近似式を得た。

$$R = 0.02 X^2 + 1.90 X + 10.88 \quad (5.1)$$

この式の表わす曲線は、第38図に併記してある。以後は、野外における新梢ごとの餌量 (小葉の乾重量) を、(5.1) 式を用いて推定した。なお小葉の増加にともなって  $R$  の増加率が大きくなっているのは、小葉の多い新梢ほど基部近くの小葉が大型になることを反映したものである。

続いて幼虫の摂食量の推定式に関してであるが、摂食量を直接に測定することは困難なので、ここではその指標として、幼虫が排泄する糞の乾重量 (feces' dry weight: 以後 FDW と略記する) を考える。

第III章の第2節で明らかになったように、幼虫には雄で5齡タイプ (これをタイプ1と名づける。以



NO. OF LEAFLETS

第38図. 小葉数とその乾重量との関係.

下同様) と 6 齢タイプ (タイプ 2), 雌で 6 齢タイプ (タイプ 3) と 7 齢タイプ (タイプ 4) が存在した。これら四つのタイプの各齢期ごとの FDW 値を, 1 頭飼育区で得られた排糞量から求めた。その FDW 値は, 第 11 表の各欄の上段に示してある。この値をさらに図示したものが第 39 図である。図は雌雄別に描かれており, 左側が雄, 右側が雌である。この図からもわかるように, 排糞量はタイプによって大きく異なっている。

第 11 表に示した FDW 値を最小 2 乗法によって最適近似したところ, 次のような近似式を得た。

タイプ 1 に対して,

$$Y = 1.493X^3 - 7.807X^2 + 15.453X - 8.224$$

タイプ 2 に対して

$$Y = 0.348X^4 - 3.706X^3 + 15.253X^2 - 24.201X + 13.301$$

タイプ 3 に対して

$$Y = 0.070X^4 + 0.556X^3 - 3.714X^2 + 7.377X - 2.923$$

タイプ 4 に対して

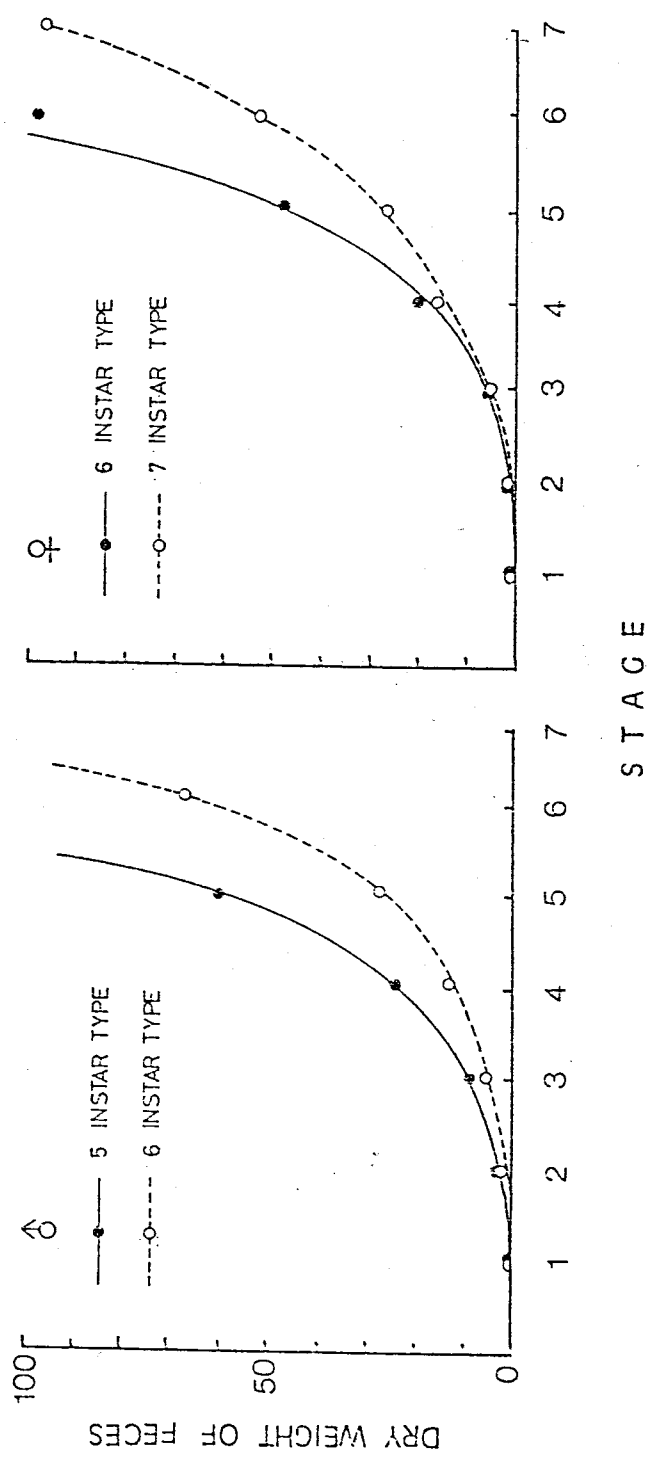
$$Y = 0.134X^4 - 1.483X^3 + 7.591X^2 - 13.767X + 8.910$$

であった。ここで  $X$  は齢期,  $Y$  は各齢期における FDW 値である。これらの式による近似曲線は第 39 図に併記してある。また, これらの近似式によって推定されたタイプごとの各齢期における FDW 値は, 第 11 表の各欄の下段に示したような値になった。実際の値と比較すると, ほとんど差のないことがわかる。そこで, 以後は計算処理を簡便にするために, 上述



第11表. アカスジチャユウレンジハバチの各齡タイプ幼虫に  
 おける, 各齡期ごとの排糞量. 各欄の上段の値は実  
 測値を, また下段の値は最小ノ乗法により推定さ  
 れた値を示す. 単位は mg.

齡タイプ	齡 数							総排糞量
	1	2	3	4	5	6	7	
TYPE 1 (♂ <sup>5</sup> )	1.000	3.062	8.695	23.900	60.595			97.250
	0.915	3.400	8.188	24.238	60.509			97.250
TYPE 2 (♂ <sup>6</sup> )	0.900	2.287	5.120	13.268	27.147	67.316		116.938
	0.994	1.818	6.055	12.326	27.600	67.192		115.985
TYPE 3 (♀ <sup>6</sup> )	1.400	2.314	6.864	20.114	54.324	117.891		202.916
	1.365	2.534	6.427	20.561	54.125	117.981		202.993
TYPE 4 (♀ <sup>7</sup> )	1.390	2.548	5.395	16.500	26.765	53.346	97.176	205.030
	1.386	2.021	6.736	14.663	28.145	52.736	97.201	202.888



第39圖. アカスジズエンジハバチの各齡タイプ幼虫における、各齡期ごとの排糞量. 図中の曲線は最小2乗法により得られた近似曲線を示す.

の近似式から得られた値を各齡期における FDW 値として用いた。

ところで、幼虫は集団で摂食するのであるから、幼虫が寄主植物（ノイバラ）に与える影響を明らかにするためには、あるサイズ（これを  $E$  という値で表わす）の卵塊から孵化してきた幼虫が幼虫期を通じてどのくらいの餌量を必要とするのかを求めなければならぬ。しかし、ここでも集合する幼虫の摂食量を直接に測定することは困難なので、その指標として、サイズ  $E$  の卵塊に由来する幼虫が幼虫期間中に排泄する糞の総乾重量（total feces' dry weight; 以下 TF と略記する）を求めることにする。サイズ  $E$  の卵塊のなかに、上述した 4 種類のタイプの幼虫が含まれる可能性に注意すると、TF の推定式は以下のようにならされる。

まず、 $N_{ij}$  を  $j$  齡期（ $j=1\sim 7$ ）の初めにおけるタイプ  $i$ （ $i=1\sim 4$ ）の幼虫の個体数とする。そして、 $f_{ij}$  をタイプ  $i$  の幼虫 1 個体が  $j$  齡期間中に排泄する FDW 値とし、それには第 II 表の下段に示した値を用いる。ここでタイプ 1 の個体ならば 6 齡期と 7 齡期、タイプ 2 とタイプ 3 の個体ならば 7 齡期を経過しないわけだから、 $f_{1.6} = f_{1.7} = f_{2.7} = f_{3.7} = 0$  としておく。

もし生存曲線が各齡期間中は直線で表わされるならば、つまりいずれの齡期でも齡期初めから齡期終わりまで死亡が一定して起るならば、TF は次のよう

に表わすことができる。

$$TF = \frac{1}{Z} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^7 (N_{i \cdot j} + N_{i \cdot j+1}) \cdot f_{i \cdot j} \quad (5.2)$$

ここで  $N_{1 \cdot 6}$ ,  $N_{2 \cdot 7}$ ,  $N_{3 \cdot 7}$ ,  $N_{4 \cdot 8}$  は関係するタイプの、蛹期に至った個体数を表わすものとする。

ところで個体数  $N_{i \cdot j}$  は生存率の関数である。そこで、 $S_{i \cdot j}$  をタイプ  $i$  の、卵期の個体数に対する  $j$  齢期初めの個体数の比、つまり  $j$  齢期初めまでの生存率とする。また  $r_i$  を、サイズ  $E$  の卵塊における、将来タイプ  $i$  の幼虫になる個体の割合であるとする。そうすれば、 $N_{i \cdot j} = E \cdot r_i \cdot S_{i \cdot j}$  であるから、(5.2) 式は次のように書きかえることができる。

$$TF = \frac{E}{Z} \sum_i \sum_j (S_{i \cdot j} + S_{i \cdot j+1}) \cdot r_i \cdot f_{i \cdot j} \quad (5.3)$$

しかしながら、野外において、幼虫の性や齢タイプを幼虫期間中に区別することはできないし、まして卵期間中にそれらを識別することは不可能と言わざるをえない。したがって、各齢タイプの幼虫の卵塊内における割合 ( $r_i$ ) やその生存率 ( $S_{i \cdot j}$ ) を正しく把握することはできない。そこで、次のような二つの仮定を設ける。ひとつは、各齢タイプの個体が卵塊内に占める割合は等しい ( $r_1 = r_2 = r_3 = r_4 = \frac{1}{4}$ ) である。もうひとつは、いずれの齢タイプ幼虫も同一の生存曲線に従う、つまりどの齢タイプ幼虫も

齡期が等しければ同じ生存率をもつ ( $\forall j [S_{1,j} = S_{2,j} = S_{3,j} = S_{4,j} = S_j]$ ) というものである。この二つの仮定のもとに、(5.3)式は次のように書きかえることができる。

$$TF = \frac{E}{8} \sum_i \sum_j (S_j + S_{j+1}) \cdot f_{i,j} \quad (5.4)$$

このときとくに、死亡率が各齡期ごとに一定（すなわち  $S_{j+1}/S_j = \alpha$  :  $\alpha$  は定数）であるとすれば、(5.4)式は次のようになる。

$$TF = \frac{E}{8} (1+\alpha) \sum_i \sum_j \alpha^j \cdot f_{i,j} \quad (5.5)$$

このように、卵塊サイズ  $E$  と生存曲線が与えられると、上述した仮定のもとで、 $TF$  は (5.4) 式あるいは (5.5) 式を用いて推定することができる。

### 第3節 野外における餌量の、卵塊サイズに対する相対量

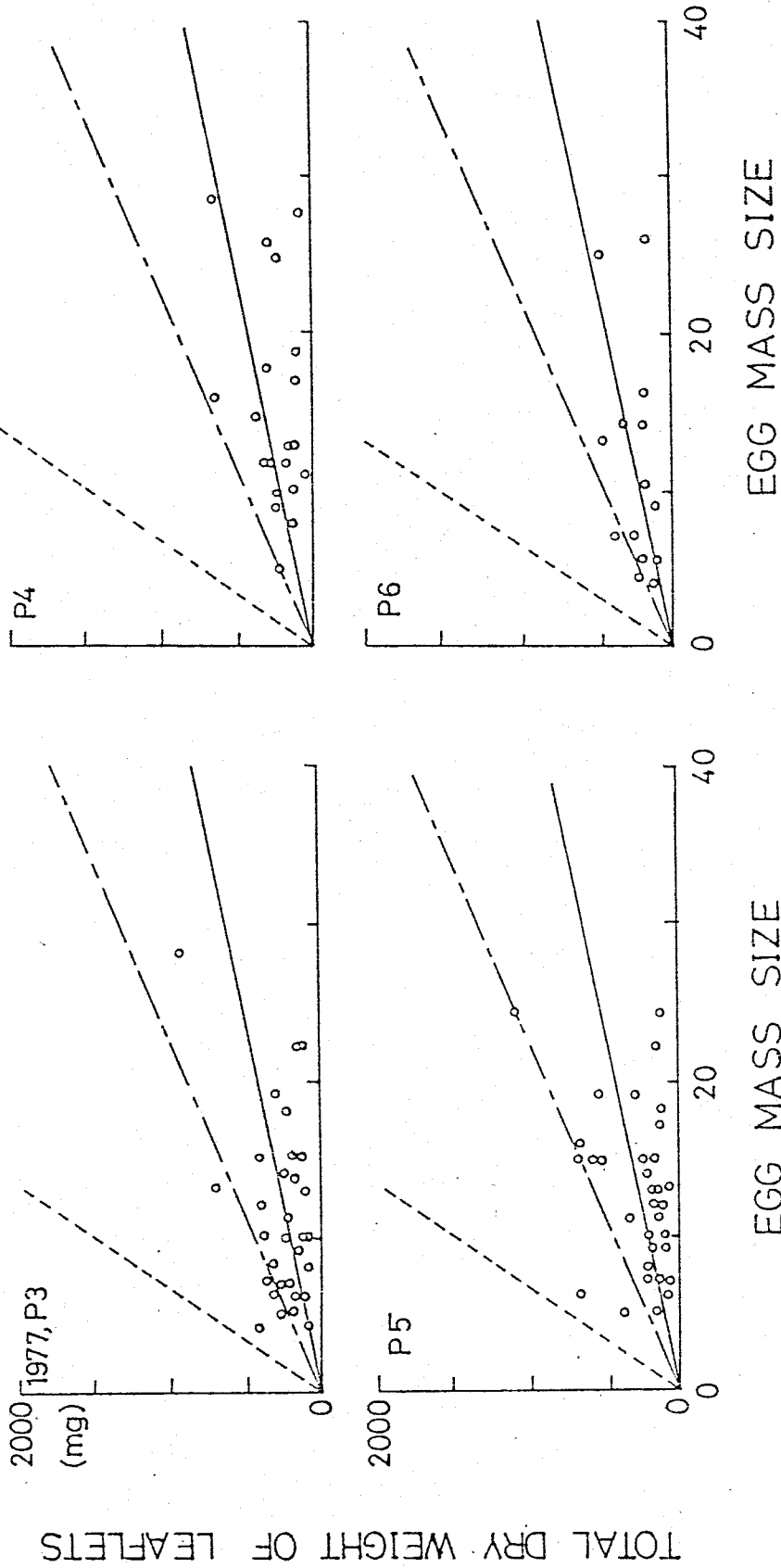
野外に生育するノイバラの新梢を1本ずつ調査してまわり、産卵が確認された新梢については、卵塊サイズと新梢上の小葉数を記録していった。産みつけられた卵塊は、産卵後2日以内には発見されるように調査間隔を設定した。

第40回から第42回までに、卵塊サイズ（横軸）と

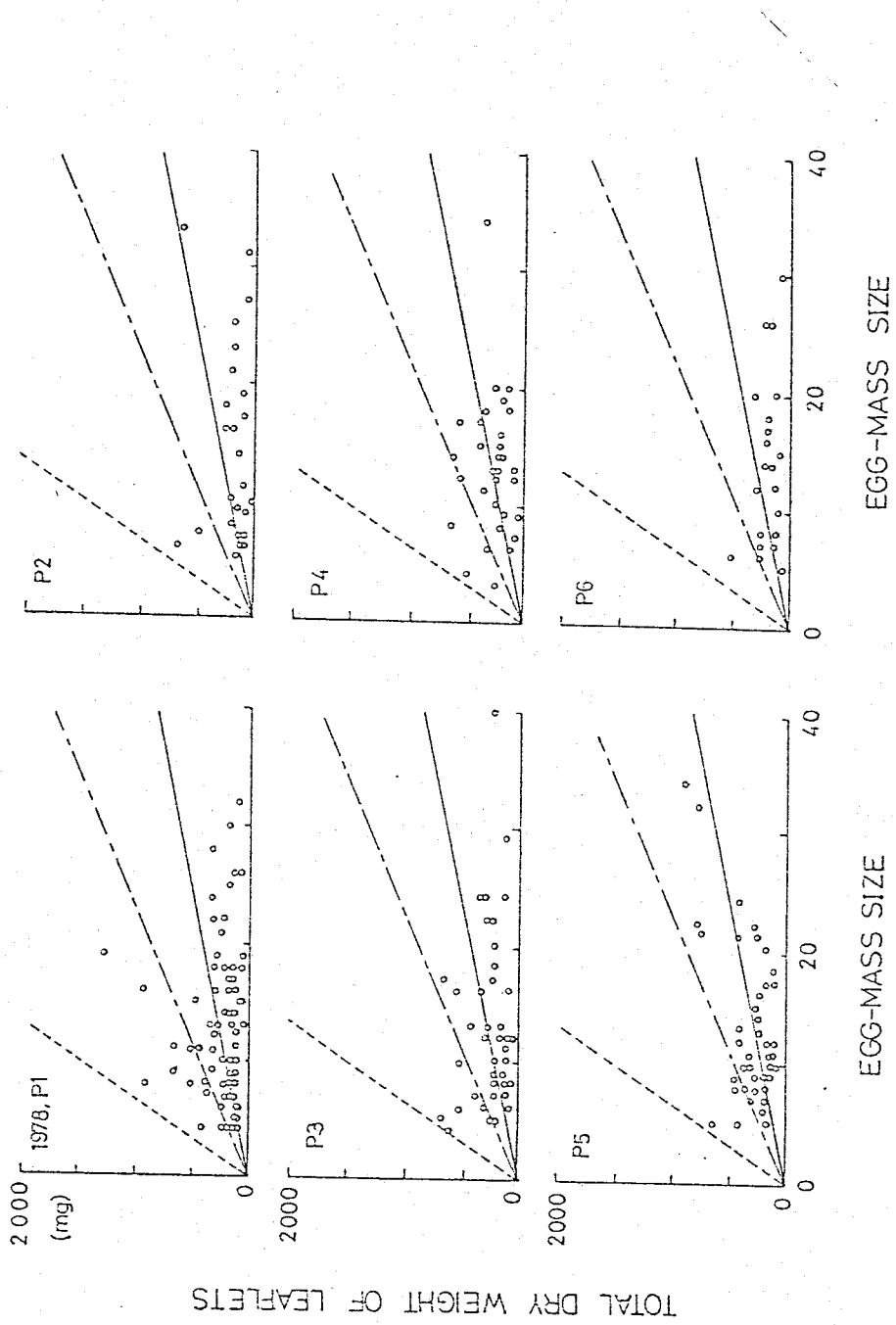
その卵塊が産みつけられた新梢上に存する餌量（縦軸）との関係をプロットした。餌量は、前節の（5・1）式により推定された小菜の総乾重量である。なお、第40回から第42回までには、それぞれ1977年・1978年・1981年の結果をパッチごとに示した。おおまかに言って、回のプロットのうちで上方にあるものは、春から初夏にかけて、十分に生育し餌量も比較的豊富にある新梢が利用された場合を示している。一方、夏から秋にかけて、生育がまだ不十分で餌量も少ない新梢が主として利用される場合は、下方に点在するプロットによって示されている。いずれの年およびパッチにおいても、プロットは似かよった分布をしている。

ところで、前節において生存曲線が与えられた場合に卵塊サイズ  $E$  と総排糞量  $TF$  との関係を記述できる式を求めておいた。そこでいま第43回に示されているような生存曲線を考えてみる。点線で表わした曲線（A）は、死亡がまったく起らず生存率が常に1の場合である。一点鎖線で表わした曲線（B）は、各齢期間中の生存率が0.8と一定している場合である。また実線で表わした曲線（C）は、1978年に野外で得られた実際の生存曲線である。1齢期から5齢期まで順に、 $0.71 \cdot 0.6 \cdot 0.45 \cdot 0.26 \cdot 0.13$  の生存率であったが、6齢期以降は正確な値を把握できなかったため、生存率を0.1に固定しておいた。

上の生存曲線に従う場合の、 $E$  と  $TF$  の関係式を求

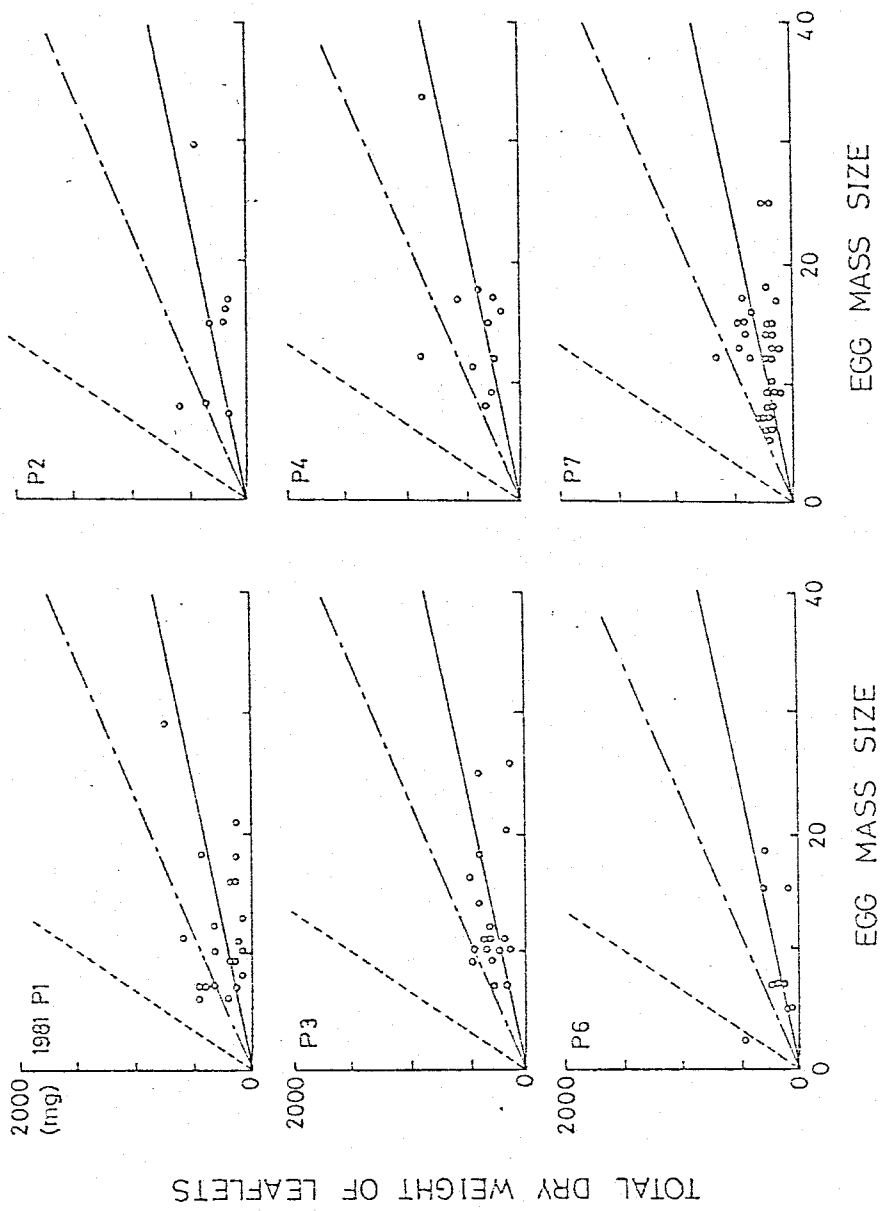


第40図. 野外における卵塊サイズと餌量の関係 (1977年). 各プロットは, 各々の新梢に産みつけられた卵塊のサイズとその新梢上に存在する餌量との関係を示す. (3本の直線については本文を参照).

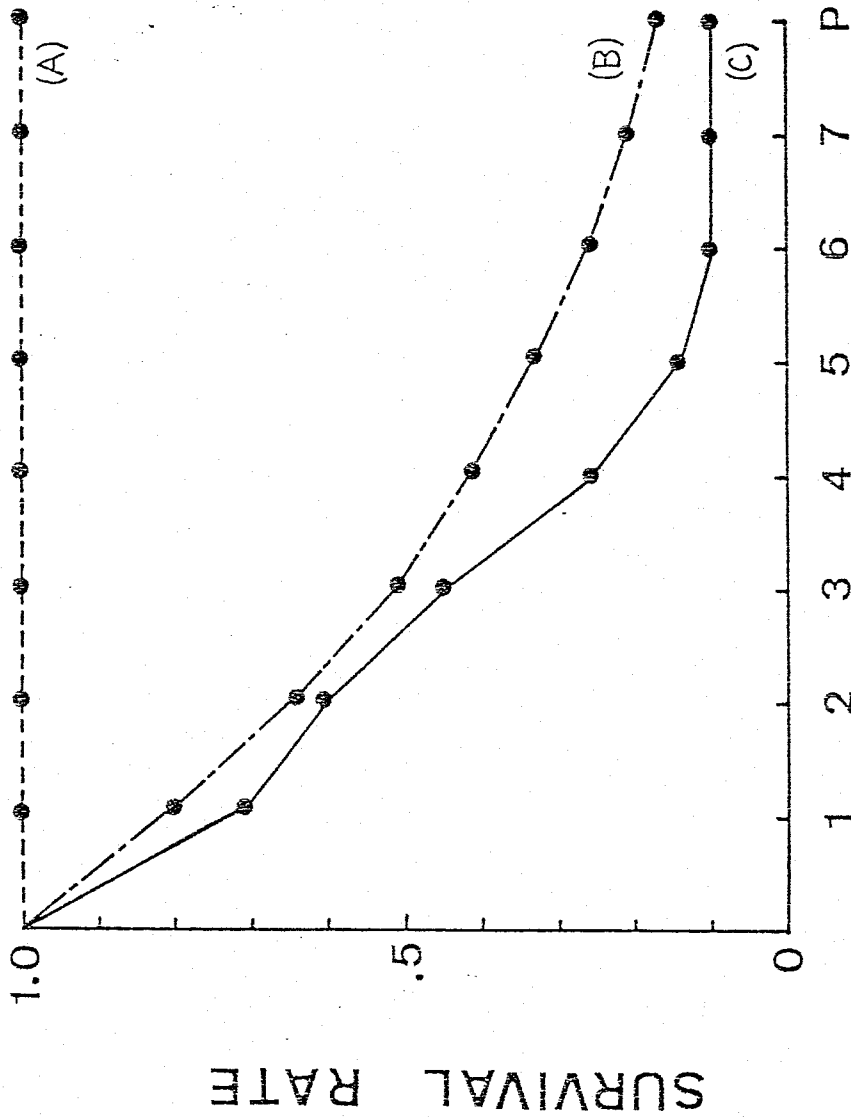


第4図. 野外における卵塊サイズと飼量の関係(1978年).





第42図. 野外における卵塊サイズと飼量の関係 (1981年).



INSTAR

第43図. 生存曲線. 破線は生存率が1の場合, 一点鎖線は齢期ごとの生存率が0.8の場合を示す. 実線は1978年に野外で得られた実際の生存曲線を示す.

めてみると、(A)の場合には  $TF = 154.78E$ 、(B)の場合には  $TF = 43.20E$ 、(C)の場合には  $TF = 21.25E$ であった。これらの直線は、第40図から第42図の上に併記してある。これらの直線とプロットの位置関係により、餌量の相対的豊富さを判定することができる。たとえば、あるプロットが破線より下方にあれば、そのプロットで示された卵塊から孵化してきた幼虫がまったく死亡しないで成育を完了するためには、その新梢上の餌だけでは不十分であることが意味される。

第40図から第42図までの結果をみれば、ほとんどすべてのプロットが破線の下方に位置している。つまり、新梢上で幼虫の死亡が全く起らないとすれば、新梢上の餌量だけではほとんどすべての場合に餌が不足するのである。また一点鎖線についてみると、直線の上方に位置するプロットが現れてくるが、やはり多くは下方に位置する。新梢上で幼虫が各齢期ごとに20パーセントずつ死亡していくとした場合でも、大半の場合に新梢上の餌量だけでは不足してしまうのである。とくに本種の場合では、前章の第4節で示したように、新梢上で摂食する幼虫集合の生存率は高く、餌を食いつくしてしまうまでにたかだか30パーセントが死亡するにすぎず、ある場合には10パーセント程度しか死亡しないこともある。このことは、本種幼虫の新梢上での生存曲線が第43図の破線(A)と一点鎖線(B)の間にくること、そし

てそれを示す E-TF 直線が第 40 図から第 42 図上の破線と一点鎖線の間にくることを意味している。したがって、本種の場合にはほとんどすべての卵塊に対して、「一本の新梢上にある餌量だけでは、幼虫の成育を完全に保証するには不十分である」ということが定量的に結論される。

このような状況のもとでは、幼虫は新梢を食いつくして早晚ほかの新梢へ移動していかねばならぬ。移動中には死亡が起るが、この死亡を含んだ生存曲線が第 43 図の曲線 (C) である。前章の第 32 図と曲線 (C) を比較することにより、食いつくし後の移動中に起る死亡がかなり高率であることがわかる。

生存曲線 (C) に従うときの E-TF 直線 (第 40 ~ 42 図に実線で示されている) は、プロットのほぼ中央を通っている。このことは、生存曲線 (C) に従って幼虫が生存すれば、平均的に、一本の新梢上の餌量だけで幼虫の発育は過不足なく保証されるということの意味しているように思われる。しかし、実際には生存曲線 (C) は個々の新梢上で起る死亡過程の平均値として得られたものであるから、E-TF 直線がプロットを貫通するのは当然といえる。むしろここで重要なことは、死亡過程の平均値がプロットの中央に位置しているということであって、これは新梢上の餌量の分布が幼虫の生存曲線ないしは生存率を規定するきわめて重要な制限要因であること

を示すものである。

ところで、第40～42図に示した破線は幼虫の死亡がまったく起らない場合のE-TF関係を表わしていた。したがって、破線上の点がおの座標成分は、ある餌量に対して成育を全うしうる幼虫の数（これは、死亡が起らないから卵塊サイズに等しい）、言いかえれば、ある餌量をもつ新梢の収容力（carrying capacity）を表わしているとして解釈される。

春から初夏にかけて得られたプロット（上方に位置するプロット）では収容力は2～5であり、夏から秋にかけて得られたプロットでは、1～3の収容力が見い出せる。言いかえれば、春から初夏にかけてはサイズ2～5の卵塊、夏から秋にかけてはサイズ1～3の卵塊から孵化してきた幼虫を、死亡も食いつくしも起らない状態で発育させるのにちょうど見合うだけの餌量をもった新梢が利用されているということである。年間を通じてみれば、収容力は2～3であると考えられる。

ところで、上述の議論ではすべて幼虫の摂食量の指標として排糞量を用いてきた。排糞量は大雑把に言って摂食量に（1 - 同化率）を乗じたものであるが、今のところ同化率は得られていない。また、新梢の餌量の計算には、卵塊が産みつけられた日から2日以内に数えた小葉数を用いた。しかし、幼虫が孵化して実際に摂食を始めるまでには、新梢も成長している。卵期間は約2週間であるが、この間に乾

重量で40ないし100 mgの増加が認められた。これらの点を考慮すると、第40～42図に示したプロットや直線は若干上方へずれることが予想される。ただし、そのことは上に述べた結論を変更させるものではない。

#### 第4節 考察

いかなる生物種においても、その種が利用できる資源の量は、その種の個体群の維持に関係する最も基本的な要因である。その中でもとくに、餌量の重要性については古くから注目され指摘されてきた。たとえばLack (1944, 1954, 1966) は、鳥のクラッチサイズ(一腹卵数)の時間的空間的変異に関する一連の研究で、クラッチサイズを究極的に決定する要因(ultimate factor)は親が獲得しうる餌量であるという説を展開した。この説は、親の採餌能力を媒介とした餌量という比較的定量化しやすい尺度を用いていたため、多くの論争を呼びすぐれた研究を残すもとなつた(たとえば足立(1979)を参照)。その後、伊藤(1978)は鳥に限らず生物一般の繁殖を法則化するために、「子にとっての餌の得やすさ」という尺度を用いることを提唱した。だが、この尺度には親の採餌能力のみならずあらゆる環境要因の作用が内包されているため、法則化に際し何を定量化し比較の対象とすべきかが不明であるという難

点がある。そのため、この説はまだまだ十分に吟味されるにいたっていないというのが現状であろう。しかしながら、いずれにしても餌量の重要性に注目する観点は連綿と続いているのであり、今後も不断の検討を要する主要な課題のひとつであろう。

昆虫の種においても、餌量がその種の生活様式を規定する重要な要因であることは疑いない。とくに集合性昆虫では、集団摂食により餌の急速な消費と頻繁な摂食場所間の移動が起るため、餌資源の分布や豊富さは集合形態に重大な影響を及ぼすであろうし、また幼虫の生存率にも深刻な影響を与えるものと考えられる。したがって集合現象を考える場合に、その種が実際に生活する野外における餌量を、定量的に把握することはきわめて重要となる。

しかし、集合性昆虫に関する今までの研究のなかで、餌とのかかわりを論じたものはきわめて少ない。アメリカシロヒトリ (*Hyphantria cunea*) に関する研究で、プラタナス (*Platanus acerifolia*) 上で部分的に「大発生」が起り食いつくしが起った (伊藤ら, 1969) とか、桑上の巣網がほられた部分で食いつくしが起った (Suzuki et al., 1980) という報告はあるが、これらはいずれも現象を記載したにすぎない。餌量を定量的に測定したものとしては、ギフテヨウ (*Leuhdorffia japonica*) の食草であるカンアオイやウスバサイシンに関する Itôら (1983) の報告を数えるだけである。

アカスジチュウレンジハバチでは、食いつくし現象が生活上の特徴であると推察されたこともあって、餌量の定量的把握を避けて通ることはできない。しかも、それを利用する幼虫の側の要求量（摂食量）も、動的に把握する必要があった。

こうした点を検討した結果、幼虫は深刻な餌不足に直面していることが明らかとなった。平均的な新梢上には2〜3匹の幼虫の成育を保証する程度の餌量しか存在しないが、実際には次章で述べるように平均12〜13卵のサイズの卵塊が産みつけられていて、多くの新梢で幼虫の要求量に見合う餌量がないという可能性が生じているのである。これはどの年でも同様に起っており、食いつくし現象が本種の普遍的現象であるということが定量的に示された。

しかし、ここで二つの問題が生じてくる。第一の問題は、なぜ集合サイズは食いつくしを生じさせるほど大きいのかということである。野外で食いつくし後の分散途中における死亡率を正確に測定することは困難であるが、第32図と第43図の(c)に示した生存曲線から判断して、分散中のリスクは大きいと考えられる。そうであるならば、食いつくしを起すことは、分散期に死亡する個体がそれまでに摂食した餌を浪費させることになる。幼虫は深刻な餌不足に直面しているのであるから、餌の浪費は不利益なことと言わざるを得ない。

餌の浪費を減少させるためには、二つの方法が考



えられる。ひとつの方法は、いかなるサイズの卵塊で産みつけられようとも、孵化した幼虫数をごく初期のステージ（たとえば卵期とか初齢幼虫期）に、ちょうど新梢上の餌で成育が保証されるに見合うだけの数に揃えてしまうような内部制御機構（たとえば共食いによる）を確立することである。しかしながら、本種の幼虫が新梢上に存在する餌量を摂食前に査定することなど不可能であるし、ましてある個体の死亡を促進するような機構が進化するとは考えにくい。

餌の浪費を減少させるふたつめの方法は、成虫が産卵時に産卵しようとする新梢の収容力（carrying capacity）を査定して、それに見合うサイズの卵塊を産みつけることである。この方法によると、確かに分散中の死亡による餌の浪費は防ぐことができる。しかし、こうした方法が個体群レベルの増殖率、いかえれば1雌あたりの子孫の数を本当に増加させるのかどうかはきわめて疑問となる。

すなわち、幼虫の食いつくしを生じさせるような卵塊サイズは、一面で餌の浪費という不利益を持ちながら、他面ではその不利益を凌駕する利益を兼ねそなえているのではないかと推察されるのである。この点を明らかにするためには、最適卵塊サイズ概念を導入し、数理的観点からアプローチする以外に良い方法はないと思われる。これについては、次章で詳しく検討する。

さて、第二の問題とは、このような深刻な餌不足という圧力の中で、個々の幼虫はどのように摂食すべきかということである。もちろん、長い歴史的年代を通して本種が常に餌不足にさらされてきて、それに対する適応的な摂食パターンを進化させてきたというような確証はない。しかし、少なくとも現時点において、強烈な制限要因と考えられる餌に対して何らかの適応性を具した摂食パターンを確立しているならば、それをこの問題への一つの生態学的な解答とみることができよう。そして本種の場合、前章で詳しく検討したように、その摂食行動のパターンはまさにこのような状況下でその有効性がフルに生かされるような特性をそなえたものである。

## 第VI章 産卵様式と最適卵塊サイズの理論

## 第1節 まえがき

幼虫の集合現象が成虫のもつ卵塊産卵習性と幼虫のもつ内因的な性質の二つに依拠していることは、古くから指摘されてきたところである（たとえば森本, 1960）。とくに、成虫が卵粒産卵をし、しかも幼虫が集合生活を営むような種は今までに1種も見られていないので、卵塊産卵性と集合性の結びつきは不可分のものであると考えられる。しかし、卵塊産卵性の種の中にも幼虫が孵化後早々に離散して単独生活を送るマイマイが (Lymantria dispar) やミドリシジミ (Neozephyrus taxila) のような種がいることから、幼虫の内因的な性質も当然のことであるが無視できない。これら二つの要因は常にあいまって集合現象とかかわっているのである。

ところで現在までになされてきた集合性昆虫に関する研究を概観してみると、そのほとんどすべてが幼虫のもつ内因的な性質を明らかにすることに重点を置いてきたといえる。その結果たしかに集合が形成され維持される具体的な機構が、生理学的観点や行動学的観点から解明されてきた。そしてその適応的意義も生態学的観点を含めて考察され、次第に明らかになりつつある。これらの研究で用いられている方法論は、集合が実際に具現される幼虫期の生活

様式の中からその適応的意義を見い出そうとするもので、最も重要なアプローチのひとつであることは疑いない。しかし、これはあくまでも幼虫期に限定された範囲での議論であり、成虫期の生活とのかかわりは一切無視されてきたことに注意しておく必要がある。

集合は実際には、集合現象の出発点ともいえる卵塊がどのような場所に産みつけられるのか、あるいはどのようなサイズで産みつけられるのかといったことに大きく依存していると考えられる。これはまさに、成虫の産卵戦略が集合現象と深く関連していることを示唆している。すなわち、集合現象が単なる幼虫期の一戦略として独立に獲得されたものでなく、緊密に関連した一連の生活史戦略の一過程として獲得されてきたものであるという認識がここに生じてくるのである。集合のもつ適応的意義は集合をその種の生活の中に正しく位置づけてはじめて把握可能となるものであるから、今までの研究にほとんど欠落していたこの成虫の産卵戦略、ことに卵塊サイズの意義については今後さらに考察を深めていく必要があるだろう。

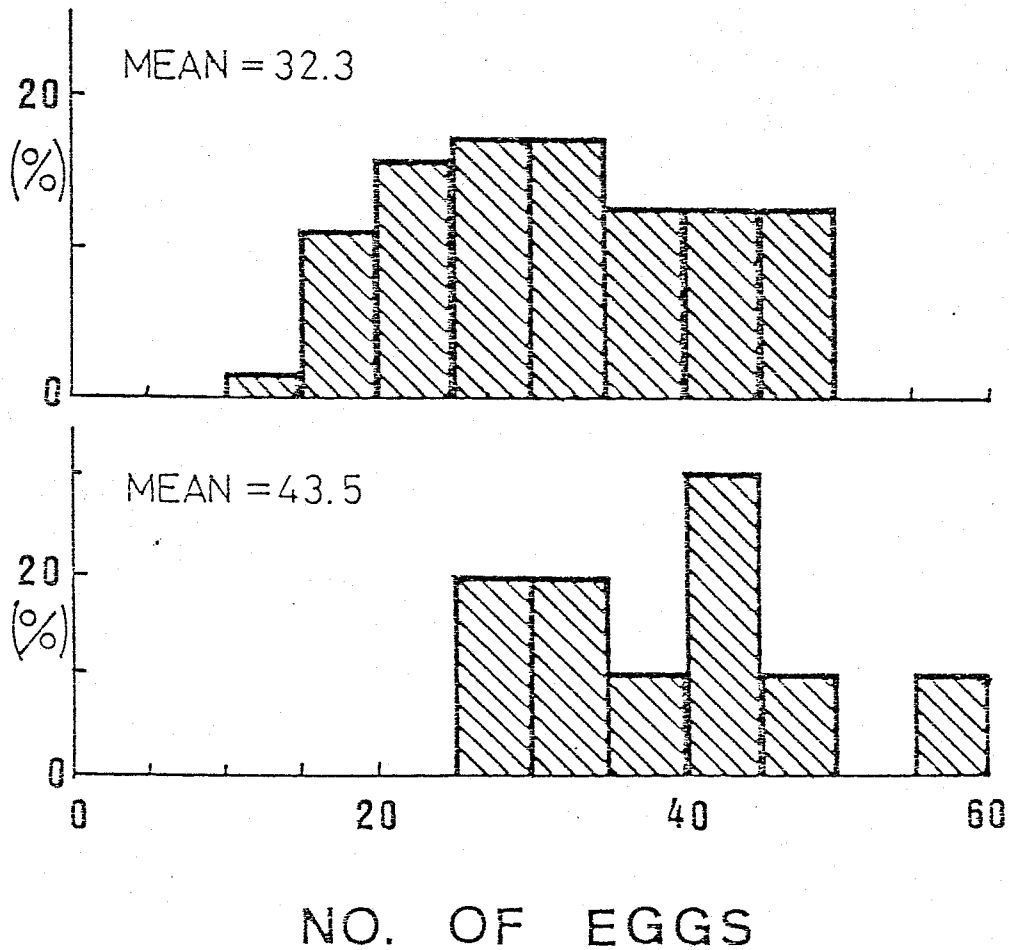
とくに本種の場合、平均的に産みつけられる卵塊サイズは幼虫の立場からすると大きすぎて、成虫と幼虫との間にいわゆる conflictが生じているように思われた(前章)。しかしこの一見不合理な卵塊サイズの評価は、上述したように成虫の産卵戦略を考察

した後になされるべきである。

このような観点から、本章第2節で成虫の野外における産卵様式を明らかにし、続く第3節で最適化理論に基づき最適卵塊サイズの数理的モデルを作製する。第4節でモデルから導かれた結論と野外における実態とを対比させ、本種の卵塊サイズの意義を考察する。

## 第2節 産卵様式

雌成虫の産卵に関してまず問題となるのは、雌成虫の産卵数である。第44図には、飼育実験により得られた産卵数の頻度分布が示されている。図の上段は、雌成虫を室内で飼育し、死亡したのち直ちに解剖し、個体ごとの産卵数を調べた結果を示したものである。この場合雌成虫は希釈したハチミツ水で飼育され、交尾や産卵の機会を与えられていない。産卵数は個体ごとに変異が大きいが、平均は32.3卵であった。また第44図の下段には、雌成虫が一生のうち実際に産下した卵数の頻度分布を示した。これは底面が $2m \times 2m$ 、高さが1.6mの網室内で行なった実験から得られた結果である。すなわち網室内に鉢植えにしたノイバラの新梢を9本配置しておき、そこへ雄成虫とともに放した雌成虫の産卵を追跡し、総産卵数を個体ごとに集計したものである。この場合の平均は43.5卵であった。



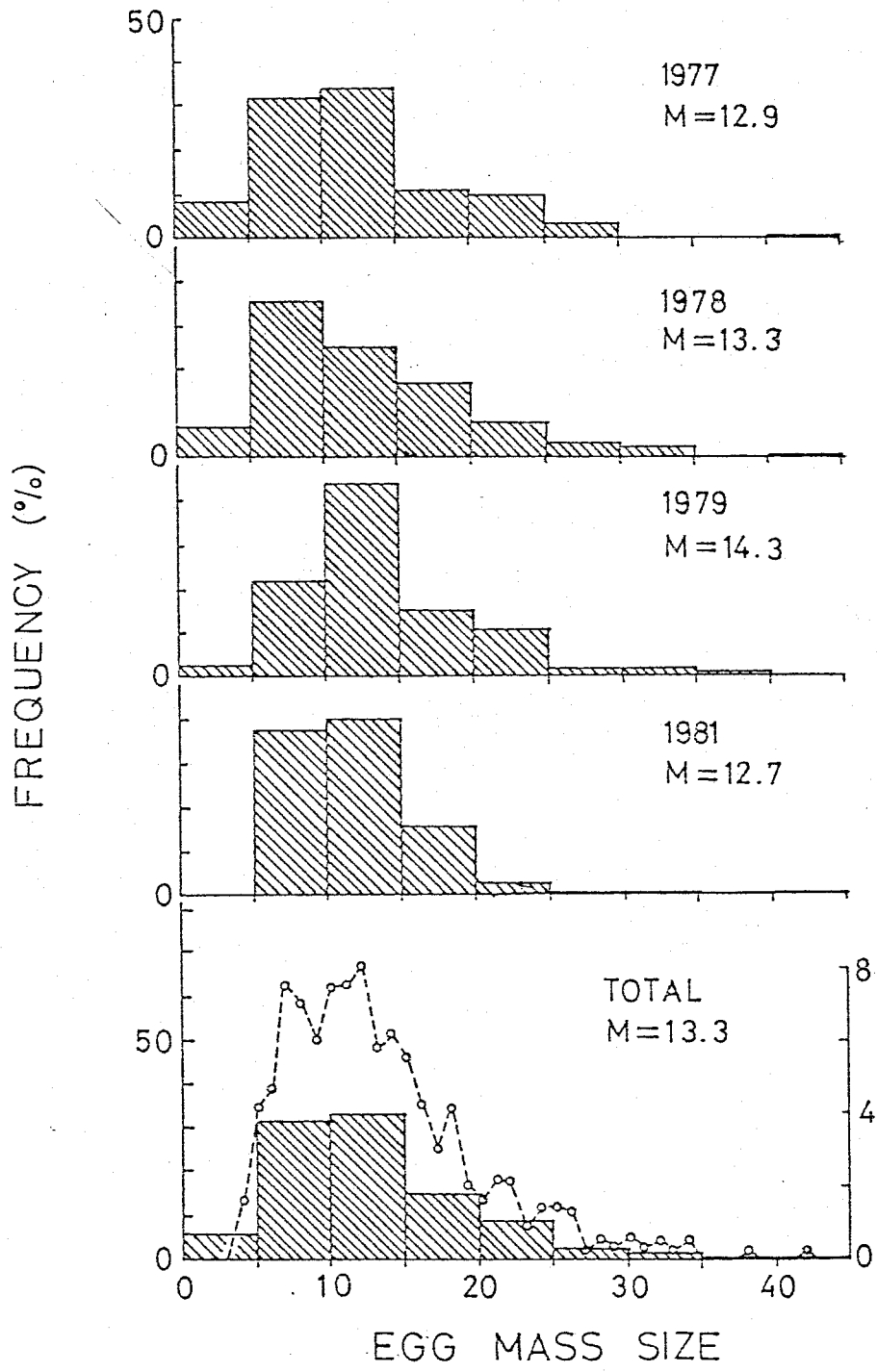
第44図. アカスジチュウレンジハバチにおける蔵卵数(上段)と実現産卵数(下段).  
ただし, 蔵卵数は未産卵の雌成虫を死亡後解剖して求めたものである.

上の結果をみると、ふたつの平均値に約10卵の差が生じている。この原因として、産卵することにより未成熟卵の成熟が促進されるといったことが考えられるが、実際の原因は今のところ不明である。しかしこれらの点を考慮すれば、平均的な産卵数はほぼ30数卵から40卵前後であろうと考えられる。

次に、野外で観察される卵塊サイズを調査した。第45図には、1977・1978・1979・1981の各年に見られた卵塊サイズと、それらをすべて合計した場合の卵塊サイズの頻度分布が示されている。ここでは、5卵ずつをひとつのクラスとして区切り、それぞれのクラスの頻度を示した。卵塊サイズの平均値はいずれの年でも約13ないし14卵と一定しており、4年を総計した平均値は13.3卵であった。なお、図の最下段に描かれた白丸は、1卵ごとに区切った各サイズの卵塊の頻度分布を示したものである。形状はほぼ一山型を示しており、サイズの最頻値は12であった。

このような産卵数と卵塊サイズの比較から、雌成虫は産卵を一度に全部産みつくしてしまうのではないことがわかる。平均的に見れば、約12卵をひとつの卵塊として産み、一生のうちにも3卵塊ほどを産んでいると考えられる。

さて次に、こうした卵塊をどのような場所に産下していくのが問題となるが、その前に寄主植物の形状について触れておきたい。野外では寄主植物で

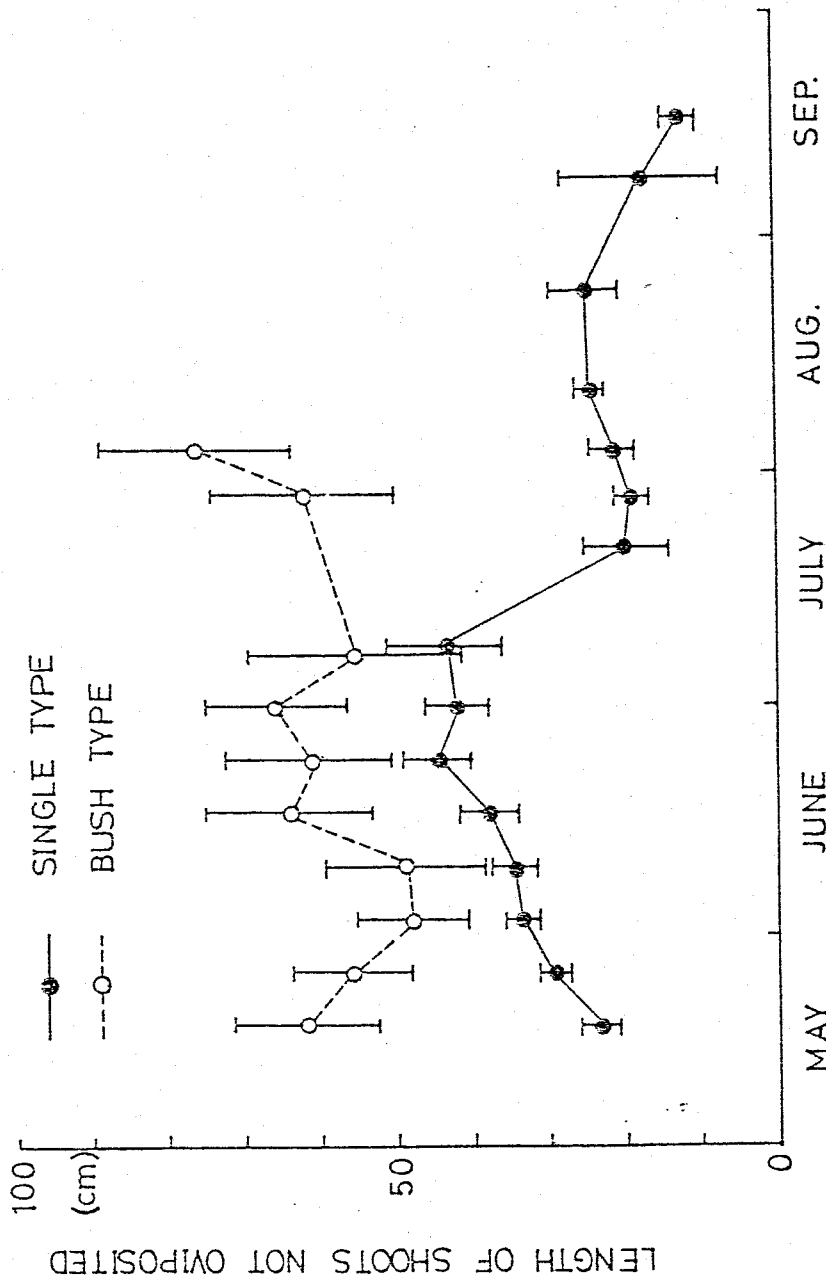


第45図. アカスジチュウレンジハバチにおける卵塊サイズ.



あるノイバラの存在様式に、通常二つのタイプがあるように思われる。ひとつは、1個の株から1本もしくは少数の新梢が直立して生長している場合である（これを以後シングルタイプ single type と呼ぶ）。もうひとつは、株が1カ所に集まり、多数の新梢が入り組んで生長している場合である（以後これをブッシュタイプ bush type と呼ぶ）。野外ではシングルタイプとブッシュタイプの中間的な形状のものも少数存在するが、株数から見ればシングルタイプのものが圧倒的に多い。ただし、ひとつのブッシュタイプに存在する新梢数は、ひとつのシングルタイプに存在する新梢数の数十倍以上に達することもある。本研究の調査地では、シングルタイプの寄主植物が1 Km以上にわたって点存し、その中に1カ所ブッシュタイプとなった寄主植物が存在した。

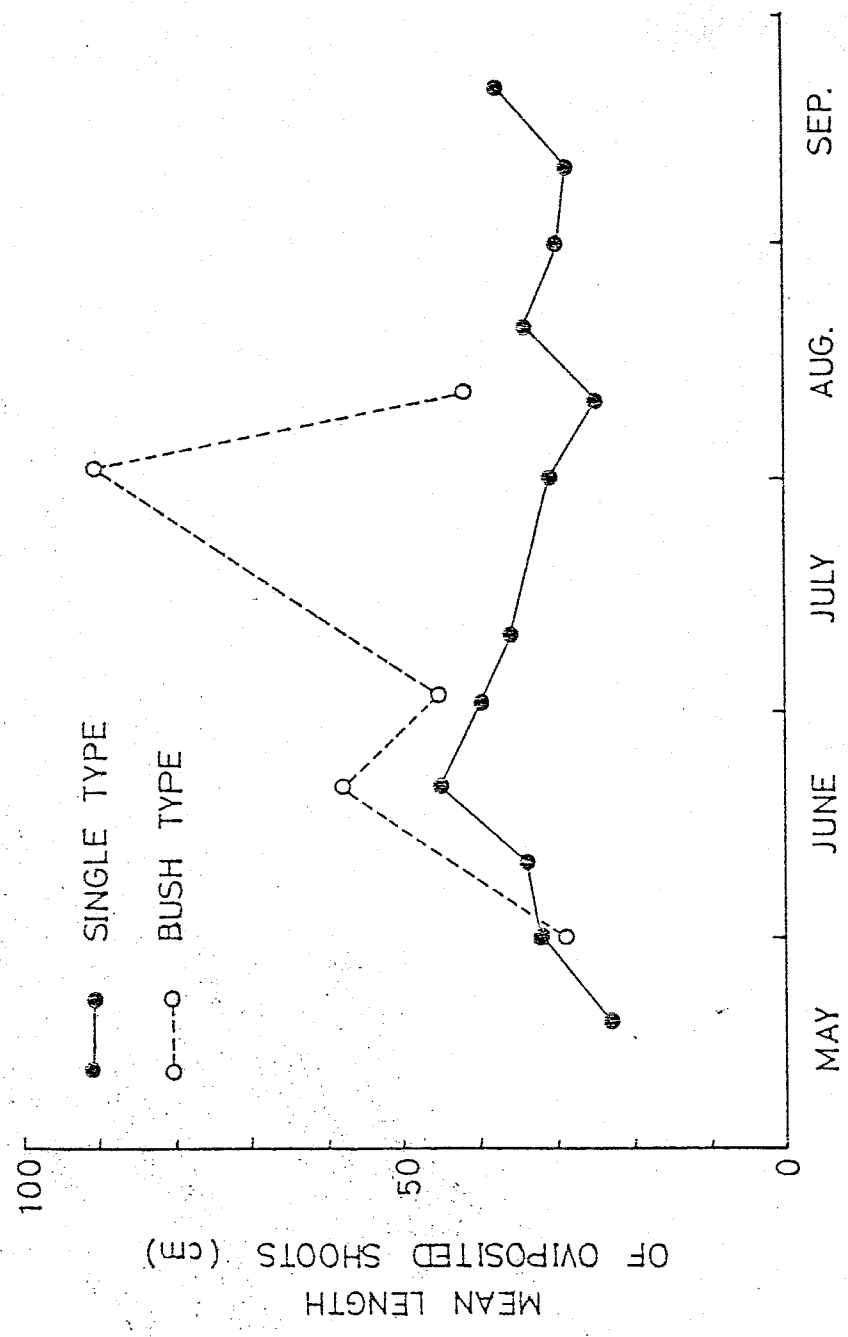
シングルタイプとブッシュタイプにおける新梢の長さには、明瞭な差が見られた。第46図には、1981年に約1週間ごとに調査した未産卵の新梢長の平均値と95パーセント信頼限界値が示されている。ブッシュタイプの新梢は春から初夏にかけてすでに長く生長していることがわかる。これは以後も生長を続け、8月には平均80 cmもの長さになっている。この頃には新梢は直立していることができなくなり、たおれ合った新梢が複雑に入り組むようになる。なお8月中旬からは下草が徒長してブッシュを包むようになり、しかもクズなどのつる性植物が上をおおい、



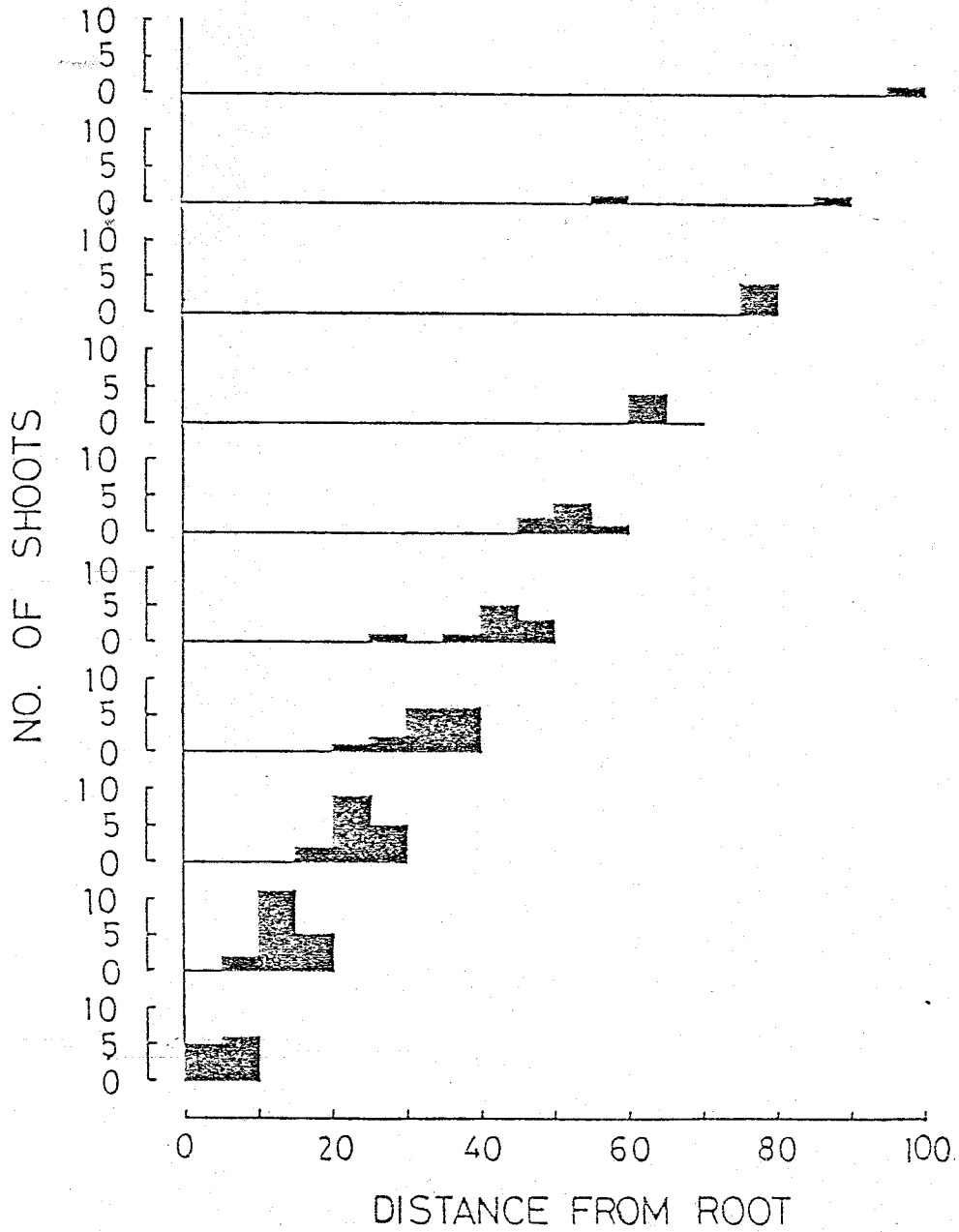
第46図. 野外における未産卵新梢長の季節的变化.

バラの葉は枯れたり腐ったりする。一方、シングルタイプの新梢は春に20cmほどであるが、生長を続け7月頃には40cmの長さになる。これ以後は、個体数の増加した世代の雌成虫が産卵に加わり、適度に生長した新梢に産卵するようになるため、未産卵の新梢の平均長は遙減していく。ただし第46図で7月中旬に新梢の平均長が急減しているのは、この時期に雑草刈りという人為的攪乱があったためである。またシングルタイプの新梢は、クズなどにより上部をおおわれてしまうような場所には存在しておらず、したがって8月以後も産卵に有効な新梢が残っている。

ところで、未産卵新梢の長さは上述したように時期的に変化しているが、実際に産卵された新梢の長さは産卵期間を通してあまり変化していない(第47図)。シングルタイプでは30cmから40cmの長さの新梢に産卵が集中している。またブッシュタイプでも、既産卵新梢の長さは50cmぐらいで、未産卵新梢のうち小型のものが利用されている。このように、未産卵新梢がただちに産卵に有効な新梢であるというわけではなく、雌成虫にも産卵部位に対して何らかの選好性があるように思われる。たとえば、産卵部位の新梢上における位置を調べてみると、ほとんど先端部に集中している(第48図)。第48図は、まず既産卵の新梢をその長さによって10cmごとに区切ってクラスに分け(図中の横軸がそのクラスの梢長を



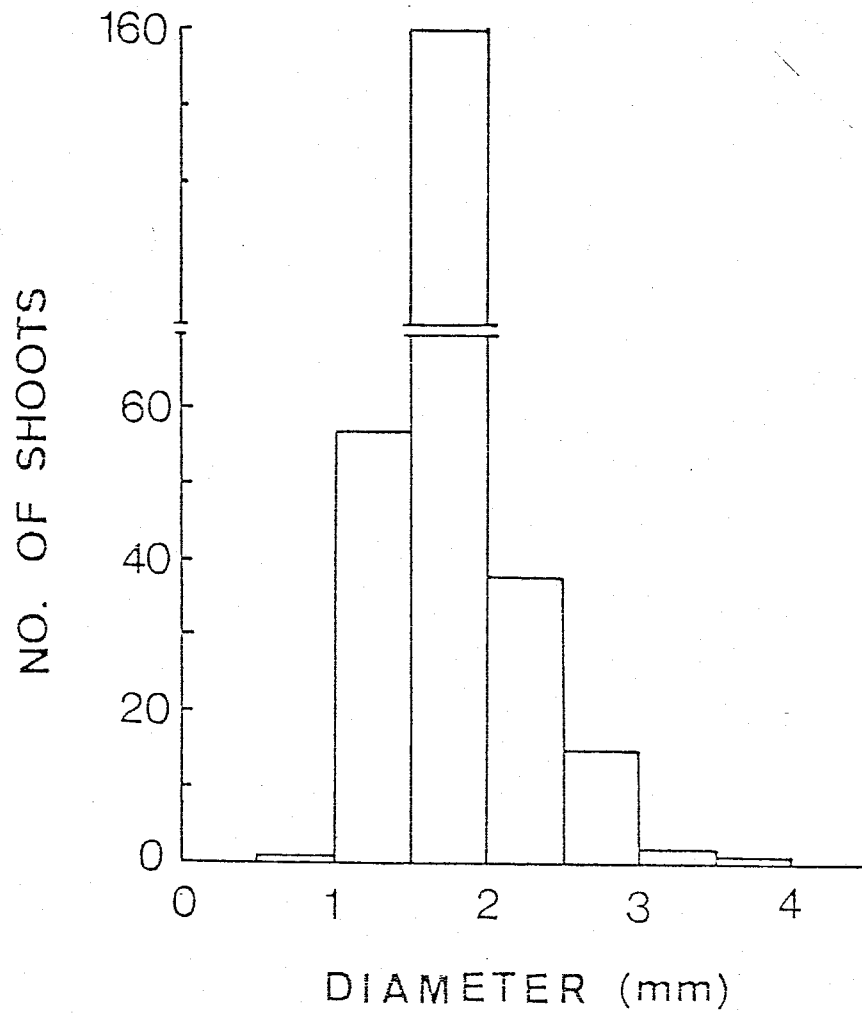
第47図. 野外における既産卵新梢の長さの季節的变化.



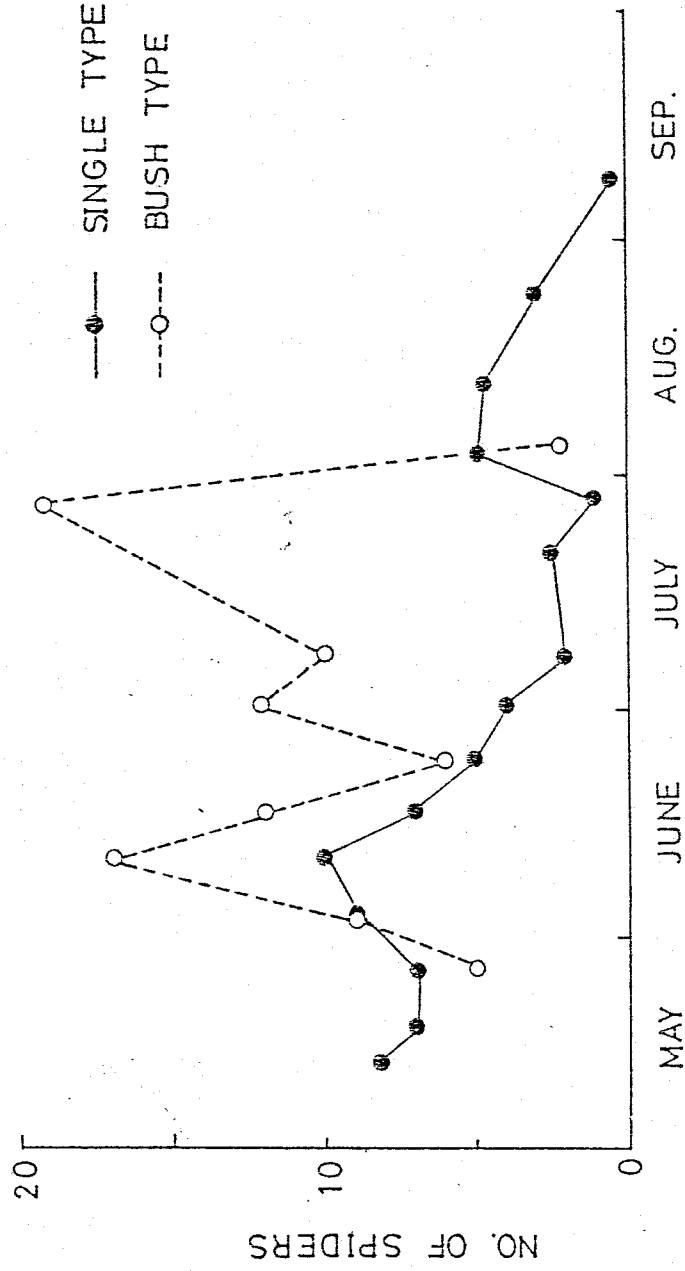
第48図. 新梢上における産卵部位の位置.

表わしている), さらに各クラスごとの産卵部位の位置を5 cm 間隔で頻度分布化したものである。産卵部位の位置は先端から平均8.3 cmのところであった。またこの位置の新梢直径を測定すると, 第49図に示したように1.5 mmから2 mmの間にほとんど入る。ところが新梢が長くなると, 先端から10 cmぐらいの部位の新梢直径は2 mm以上になるし, 硬化も進むようである。こうした物理的要因が, ブッシュタイプに存在する大型の新梢をほとんど利用しないことの, ひとつの原因となっていると思われる。

また, ブッシュタイプの新梢上で雌成虫がハナグモヤワカバグモによって捕食されている場面を4年間で12例観察した。これは実際にはクモによる成虫の捕食がかなり頻繁に起っている可能性を示唆している。一方, シングルタイプの新梢上では捕食は1例も観察されなかった。雌成虫はいったん産卵を開始すると2時間から時には数時間にわたり, ほとんど定位置のまま産卵活動を続ける。この間人為的にかなり強く産卵を妨害しても産卵をほとんど中止しないことから, 産卵中の雌成虫はクモなどの捕食者に対してほとんど無防備の状態であるといえる。したがって捕食現場の目撃数が異なるのは, 存在するクモ数のちがいによっているものと考えられた。そこで, 新梢上に存在するクモの個体数を調査したところ, ブッシュタイプにより多く存在することがわかった(第50図)。第50図に示したのは実数である



第 49 圖. 産卵部位の直径とその頻度.



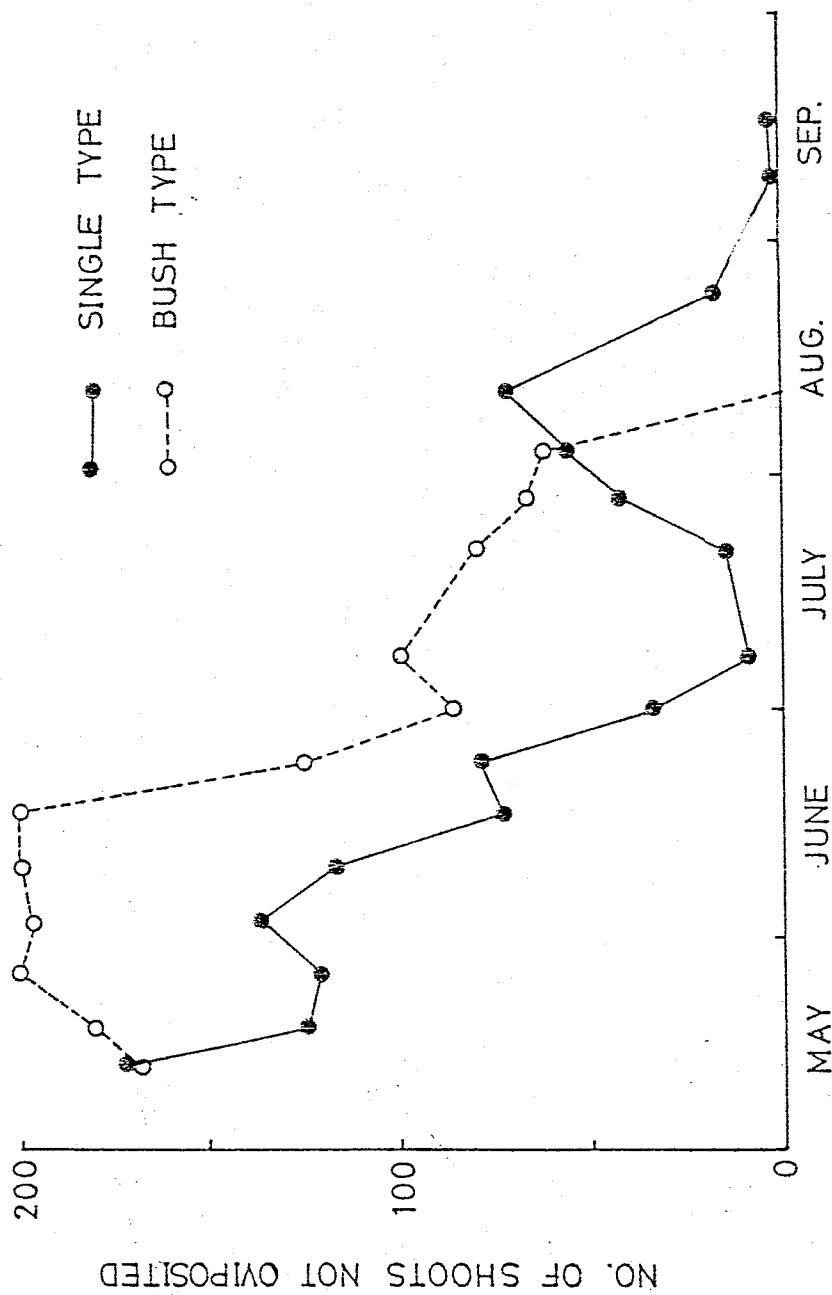
第50図. 各タイ7°の寄主植物上に存在するクモ数の季節的变化.



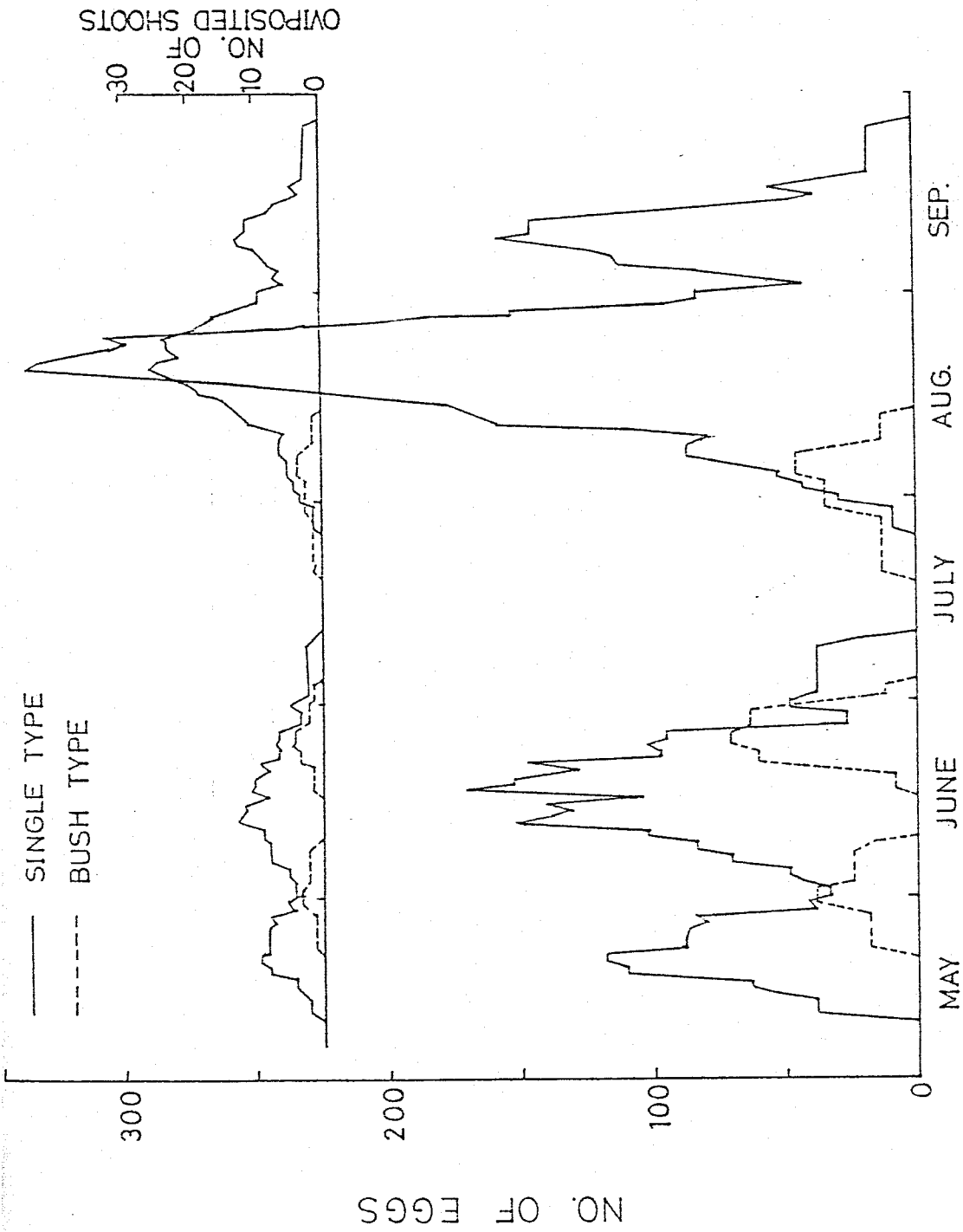
から、空間あたりの密度に換算すればスタイプ間での差はさらに大きくなるであろうし、またブッシュタイプでは新梢が密生しているため1匹のクモの行動域に入る新梢数も多くなるであろう。したがって、クモによる捕食圧はブッシュタイプの新梢上でさわめて大きくなると予想される。こうした生物的要因も、ブッシュタイプの新梢の利用を妨げている原因であろうと思われる。

このように、物理的要因や生物的要因のため、未産卵の新梢はブッシュタイプが多い(第51図)にもかかわらず、実際に産みつけられる卵数はシングルタイプの方で多くなっているのである(第52図)。したがって本種の雌成虫にとっては、シングルタイプの新梢の方がより主要な産卵対象であると結論できる。

また一本の新梢に2卵塊以上が産みつけられる重複産卵についてであるが、重複産卵率は一年を通してみれば10パーセント程度である。ただし、春から夏にかけては重複産卵はほとんど起らず、夏から秋にかけて新梢数が少なくなると30パーセント程度起っている。通常雌成虫は葉がなかつたり幼虫がすでに摂食を開始している新梢には産卵しないし、またすでに産卵されている場合にも先端から8cm程度のところに選好的に産卵するという性質のため、前の卵塊を認知した時点で産卵をある程度忌避するようである。



第51図. 野外における未産卵新梢数の季節的变化.



第52図、各タイプノの寄主植物上に産まれた卵数の季節的变化。

### 第3節 最適卵塊サイズのモデル

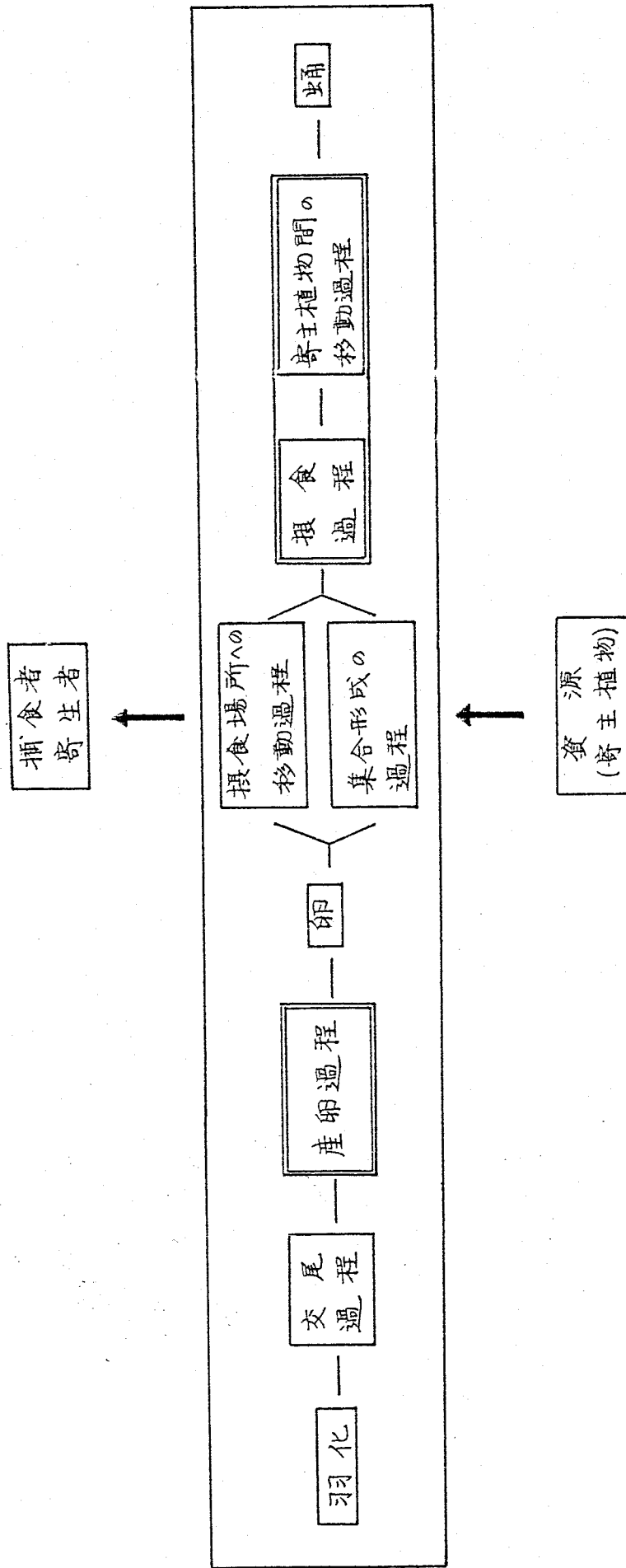
雌成虫が一度に産みつける卵塊のサイズが、その後の幼虫の生存率、ひいては次世代個体数に大きな影響を与えるであろうことは、容易に予想できる。とくに本種の場合、幼虫は餌に関して深刻な状況下におかれており（前章）、卵塊サイズはとりわけ大きな影響力をもつと考えられる。そこでこの節では、この問題への理論的アプローチとして最適化理論の見地に立ち、次世代個体数（これは適応度 fitness である）を最大にするような卵塊サイズ、いいかえれば最適な卵塊サイズ（optimal egg mass size）を決定できるようなモデルの作製を試みる。

モデルの骨子には大きく分けて二つの過程が含まれている。ひとつは成虫期の産卵過程であり、もうひとつは幼虫期の摂食・分散過程である（第53回参照）。これらは生活史のなかで繁殖にかかわる重要な過程である。この骨子に種が生息する環境の因子を組み込み、それらの作用のしかたを検討し、最適な卵塊サイズと環境要因の結びつきをあわせて考察する。

#### (i) 記号の説明

モデルで用いる重要な記号については第12表にまとめたが、以下に説明を加える。

環境要因に対しては、まず生息場所内に  $N$  本の寄主植物があると仮定する。寄主植物は成虫に対して



第53図. アカスジチュウレンジハバチの生活史にかかわる各過程. モデルの骨子には大別して産卵過程と幼虫の摂食・分散過程が含まれる.

第12表. モデルで用いる記号の説明.

$N$	-----	寄主植物数
$C$	-----	寄主植物あたりの収容力
$E_i$	-----	$i$ 番目の寄主植物に産みつけられた卵数
$F$	-----	1雌あたりの産卵数
$Z_m$	-----	雌が一生のうち寄主植物に出会える回数の上限值
$Z$	-----	雌が一生のうち寄主植物に実際に出会った回数
$\phi$	-----	産卵忌避率
$P(i, j)$	-----	寄主植物に $i$ 回の訪問と $j$ 回の産卵がおこる確率
$\bar{P}_k$	-----	寄主植物に $k$ 回の産卵がなされる確率
$S(Z, N, \phi)$	---	すべての寄主植物から期待される総卵塊数
$\mu$	-----	寄主植物間の移動時の, 幼虫の生存率
$\alpha$	-----	移動時に外的環境と独立におこる死亡率
$\beta$	-----	移動時に密度依存的におこる死亡率
$\varepsilon$	-----	卵塊サイズ
$G$	-----	次世代期待個体数

は産卵場所を、幼虫に対しては餌を提供する。各々の寄主植物には、ちょうど  $C$  匹の幼虫を完全に成育させるだけの餌量がある。つまり、寄主植物 1 本あたりの収容力 (carrying capacity) は  $C$  であるとする。また寄主植物に番号を割りふって、 $i$  番目の寄主植物に産みつけられた卵の総数を  $E_i$  とする。

雌の産卵数はどの個体も等しく  $F$  である。また、雌成虫が一生のうち寄主植物を探索・訪問できる回数には限度があり、その限界値を  $Z_m$  とする。しかし、すべての雌成虫が  $Z_m$  回の探索・訪問をするわけではなく、産卵する卵を産みつくした時点で産卵活動を停止する。雌成虫が一生のうち実際に寄主植物を探索・訪問した回数を  $Z$  とする。  $Z$  は  $Z_m$  を越えない数である。雌成虫の産卵行動に関しては、産卵忌避行動を考える。つまり、未産卵の寄主植物を訪問したときは必ず (確率 1 で) 産卵するが、既産卵の寄主植物に出会ったときは確率  $\phi$  で産卵を忌避する。一度に産みつけられる卵塊のサイズは、一定値  $\epsilon$  であるとする。

幼虫の摂食に関しては、各幼虫に餌が平等に分配されるものとする。これは第 IV 章で示したように、本種では成り立っているようである。寄主植物上で摂食している間は死亡は起らないが、寄主植物を食いつくして他の寄主植物へ移動していくときに死亡が起るとする。この死亡に関して二つの要因を考える。ひとつは外的環境と全く独立に起る死亡要因で、

その死亡率を $\alpha$ とする。他は密度依存的な死亡要因で、その死亡率を $\beta$ とする。ここで $\mu$ を移動時の生存率とすれば、 $\mu$ は $\alpha$ と $\beta$ の関数として与えられる。

ある寄主植物上に $i$ 回の訪問と $j$ 回の産卵がなされる時、その確率を $P(i, j)$ と表わす。またその現象が第 $l$ 番目の寄主植物上で起ったことを表わすベクトルとして $W_l = (i, j)$ を与える。またある寄主植物に、訪問回数にかかわらずとにかく $k$ 個の卵塊が産みつけられる確率を $\bar{P}_k$ と表わす。さらに、合計 $Z$ 回の訪問によって $N$ 本の寄主に産みつけられた総卵塊数を、 $Z \cdot N \cdot \phi$ の関数として $S(Z, N, \phi)$ または単に $S$ と表わすことにする。

$N$ 本の寄主植物すべてに対し、 $I$ 回の訪問と $J$ 回の産卵がなされたことを示すベクトルを $W = (I, J)$ と表わす。また一雌あたりに残される次世代個体数の期待値を $G$ とする。

### (ii) モデルの説明

まず初めに雌成虫の産卵過程を定式化するために、ある寄主植物に対し $i$ 回の訪問と $j$ 回の産卵がなされる確率 $P(i, j)$ を求める。

雌成虫の寄主植物への訪問がランダムに起ると仮定すれば、確率変数 $i$ は $Z$ 項分布に従う。すなわち、寄主植物数が $N$ で全訪問回数が $Z$ であるとすれば、その分布は $b(i; Z, 1/N) = \binom{Z}{i} \left(\frac{1}{N}\right)^i \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{Z-i}$ で与えられる。

産卵忌避は既産卵植物上でのみ起る。どの寄主植



物も最初に訪問されたときは未産卵の状態であるから、第1回目の訪問では必ず産卵されることになる。したがって、 $j$ 回の産卵がなされる現象に対しては $(j-1)$ 回の産卵を $(i-1)$ 回の訪問に分配することが問題となる。産卵忌避率が $\phi$ であったから、確率変数 $j$ は2項分布 $b(j-1; i-1, 1-\phi)$ に従うことになる。

上の2つの分布は独立だから、 $P(i, j)$ は確率的に積の形で与えられる。またまったく産卵されない( $j=0$ )ときの確率は、まったく訪問がされなかった場合( $i=0$ )の確率に等しい。以上から、全訪問回数 $z$ のときの $P(i, j)$ は次のように表わすことができる。

$$P(i, j) = \begin{cases} \binom{z}{i} \left(\frac{1}{N}\right)^i \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{z-i} \binom{i-1}{j-1} \phi^{i-j} (1-\phi)^{j-1} & \begin{cases} 1 \leq i \leq z \\ 1 \leq j \leq i \end{cases} \\ \left(1 - \frac{1}{N}\right)^z & [i=j=0] \end{cases}$$

..... (6.1)

ただし、 $i, j$ が上記の条件以外の場合は、 $P(i, j) = 0$ である。この式により、成虫の産卵パターンが記述されることになる。

さらに、ある寄主植物上に、訪問回数 $i$ にかかわらずなくとにかく $k$ 回の産卵がなされる確率 $\bar{P}_k$ は、(6.1)式を用いれば次のように表わすことができる。

$$\bar{P}_k = \begin{cases} \sum_{k \leq i \leq Z} P(i, k) & (1 \leq k \leq Z) \\ (1 - \frac{1}{N})^Z & (k=0) \end{cases} \dots\dots (6.2)$$

この式は、卵塊の寄主植物上での分布パターンを表わしたものである。このときとくに産卵忌避がまったく起らず ( $\phi=0$ )、訪問した寄主植物に必ず産卵がなされる場合には、

$$\bar{P}_k = \binom{Z}{k} \left(\frac{1}{N}\right)^k \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{Z-k} \quad (0 \leq k \leq Z) \quad \dots\dots (6.3)$$

となり、Z項分布  $b(k; Z, \frac{1}{N})$  に一致する。逆に完全に産卵忌避する ( $\phi=1$ ) 場合には

$$\bar{P}_k = \begin{cases} 0 & (Z \leq k \leq Z) \\ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^Z & (k=1) \\ \left(1 - \frac{1}{N}\right)^Z & (k=0) \end{cases} \dots\dots (6.4)$$

となり、これは一様分布に従うことを示している。

ところで、(6.2)式で示される確率分布を解析しやすくするために、ここで積率母関数 (moment generating function; 以下 MGF と略記する) を求めておく。

MGF を  $M(t)$  と表わせば、これは (6.2) 式で示された確率分布に従う確率変数  $k$  に対して、新しい確率変数  $\exp(kt)$  の期待値を与えるものであるから、次のように表わすことができる (Appendix A を参照)。

$$M(t) = \frac{\phi(1 - e^t)}{\phi + (1 - \phi)e^t} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^Z + \frac{e^t}{\phi + (1 - \phi)e^t} \left\{ \frac{(N + \phi - 1) + (1 - \phi)e^t}{N} \right\}^Z \dots\dots (6.5)$$

ここで  $\phi=0$  としてみると

$$M(t) = \left\{ \left(1 - \frac{1}{N}\right) + \frac{e^t}{N} \right\}^Z$$

となり, (6.3)式で示されたZ項分布のMGFに一致する。また  $\phi=1$  としてみると

$$M(t) = (1 - e^t) \left(1 - \frac{1}{N}\right)^Z + e^t$$

となり, これは(6.4)式で示された確率分布のMGFと一致する。

次に, N本の寄主植物全体から期待される卵塊数  $S(Z, N, \phi)$  を求める。ここでSは1本の寄主植物あたりから期待される卵塊数に寄主植物数Nを乗じたものであることに注目すれば, Sは(6.5)式を用いて求めることができる。1本の寄主植物あたりに期待される卵塊数は, MGFの性質より  $\left[\frac{dM}{dt}\right]_{t=0} = M'(0)$  である。したがって,  $A=1-\phi$ ,  $B=N+\phi-1$  とおけば

$$M'(t) = \frac{e^t (B + Ae^t)^{Z-1}}{N^Z (\phi + Ae^t)^Z} \left\{ \phi(B + Ae^t) + AZe^t(\phi + Ae^t) \right\} \\ - \frac{(A + \phi)e^t \phi}{(\phi + Ae^t)^2} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^Z$$

であるから

$$M'(0) = \frac{Z}{N} (1 - \phi) + \phi \left\{ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^Z \right\}$$

となる。ゆえに, Sは次のように表わされる。

$$S(Z, N, \phi) = (1 - \phi)Z + N\phi \left\{ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^Z \right\} \quad \dots\dots (6.6)$$

この式は次のように解釈して導くこともできる。 $\bar{p}_0 = (1 - \frac{1}{N})^Z$  はまったく産卵がなされない確率であるから、少なくとも1個以上の卵塊が産みつけられる確率は  $(1 - \bar{p}_0)$  である。したがって、 $N$ 本の寄主植物のうちの  $(1 - \bar{p}_0)$  の割合からは少なくとも1卵塊が必ず期待されることになる。これは  $Z$ 回の訪問のうち  $N(1 - \bar{p}_0)$ 回の訪問が未産卵寄主植物に対して行なわれたということの意味している。したがって  $\{Z - N(1 - \bar{p}_0)\}$ 回の訪問は既産卵寄主植物に対して行なわれたことになる。既産卵植物に対しては  $(1 - \phi)$ の確率で産卵が起るから、

$$S = N(1 - \bar{p}_0) + \{Z - N(1 - \bar{p}_0)\}(1 - \phi) \\ = (1 - \phi)Z + N\phi \left\{1 - (1 - \frac{1}{N})^Z\right\}$$

となり、(6.6)式が導かれるのである。

このときとくに  $\phi = 0$ とすれば、 $S = Z$ となり、期待総卵塊数は訪問回数と一致する。また  $\phi = 1$ とすれば、

$$S = N \left\{1 - (1 - \frac{1}{N})^Z\right\} \\ \approx N(1 - e^{-\frac{Z}{N}})$$

となり、期待総卵塊数は  $N$ に近いものの一致はしないことがわかる。また  $Z$ の増加にともない、 $S$ は次の直線

$$S = (1 - \phi)Z + N\phi$$

に漸近することがわかる。

このように、 $N$ と  $\phi$ が初期条件として与えられると、 $N$ 本の寄主植物に産みつけられる卵塊の期待数は、訪問回数  $Z$ の値によって一意的に決定される。

同時に、卵塊の分布パターンも(6.2)式で示された確率分布により決定される。したがって次に問題となるのは、雌成虫の訪問回数 $Z$ がどのようにして決定されるかということである。

ところで、1匹の雌成虫が $N$ 本の寄主植物に産卵する場合と、 $n$ 匹の雌成虫が $nN$ 本の寄主植物に産卵する場合(このとき $n$ は定数で、1雌あたりの寄主植物数はやはり $N$ である)とを比較すると、式の基本構造が $Z$ 項分布であるため後述する $G$ の値にごくわずかの差しか生じない。そこで、これから1匹の雌成虫の $N$ 本の寄主植物に対するふるまいを考察していく。

雌成虫は $F$ の産卵数しかないし、また寿命も限られているので、寄主植物を無限に訪問するわけではない。卵塊をサイズ $\varepsilon$ で産むとすれば、 $[F/\varepsilon]$ 回の産卵回数に達した時点で、あるいは訪問回数の限界値 $Z_m$ に達した時点で産卵活動を停止することになる( $[\ ]$ はガウス記号とする)。いま、 $[F/\varepsilon]$ 回の産卵を終了するのに必要な訪問回数を $z$ とすると、 $z$ は次の漸化式により数値解析的に精密な値を近似することができる(Appendix B)。

$$z_{n+1} = \frac{[F/\varepsilon] + N\phi(1-\frac{1}{N})^{z_n} \{1 - z_n \ln(1-\frac{1}{N})\} - N\phi}{(1-\phi) - N\phi(1-\frac{1}{N})^{z_n} \ln(1-\frac{1}{N})}$$

ここで $n$ は自然数とし、 $z_1 (> 0)$ の値を任意に与え

れば、 $\lambda$  は求めるべき  $\lambda$  の値へ収斂していく。 $\lambda$  の値として小数点第一位以下の変化は不要なので、 $\lambda$  は速やかに求めることができる。ただし、このときとくに  $\phi=0$  と  $\phi=1$  に対しては、 $\lambda$  は次のように陽関数として表示することができる。

$$\lambda = \begin{cases} \left[ \frac{F}{\varepsilon} \right] & (\phi=0) \\ \frac{\ln(N - \left[ \frac{F}{\varepsilon} \right]) - \ln N}{\ln(N-1) - \ln N} & (\phi=1, [F/\varepsilon] < N) \\ \infty & (\phi=1, [F/\varepsilon] \geq N) \end{cases}$$

このようにして  $\lambda$  の値が求まったとき、 $\lambda$  が  $Z_m$  を下まわるか否かによって、すなわち  $[F/\varepsilon]$  回の産卵が寿命期間中に達成できるか否かによって、産卵過程は次の2つの局面に分類される。

- (1)  $\lambda \leq Z_m$  の場合。このとき実際の訪問回数  $\lambda$  であり (つまり  $Z = \lambda$ )、実現産卵回数は  $[F/\varepsilon]$  である。
- (2)  $\lambda > Z_m$  の場合。このとき実際の訪問回数は  $Z_m$  であり (つまり  $Z = Z_m$ )、実現産卵回数は  $S(Z_m, N, \phi)$  である。

産卵はこのいずれかの場合に該当するから、 $N$  と  $\phi$  が与えられたとき、雌成虫の産卵過程は卵塊サイズ  $\varepsilon$  の値にともなって完全に決定されることになる。そして、同時に卵塊の分布パターンも完全に決定される。

さて続いて、幼虫の移動時における生存率を定式化する。二本の寄主植物を想定し、ひとつの寄主植物から他の寄主植物へ移動が起るとする。初めの寄主植物上の個体数を  $E_0$  とし1回の移動の後の個体数を  $E_1$  とすれば、移動時の死亡による個体数の変化率は、 $(E_1 - E_0)/E_0$  である。

移動は1回だけ起り、死亡が線型で表わされると仮定すれば、変化率は

$$\frac{E_1 - E_0}{E_0} = -\alpha - \beta E_0$$

と表わすことができる。ここで  $\alpha$  は外的環境に依存しない死亡要因であり ( $0 < \alpha < 1$ )、 $\beta$  は密度依存的な死亡要因である ( $0 < \beta < 1$ )。この値を用いれば、生存率  $\mu (= E_1/E_0)$  は  $(1 - \alpha - \beta E_0)$  となる。ただし  $\mu$  は  $[0, 1]$  の範囲の値しかとらないので、 $\mu$  に対して次のような定義を与えておく。

$$\mu = \begin{cases} 1 - \alpha - \beta E_0 & (0 < E_0 \leq \frac{1 - \alpha}{\beta}) \\ 0 & (E_0 > \frac{1 - \alpha}{\beta}) \end{cases}$$

このことは、 $(1 - \alpha)/\beta$  という値が有効な卵塊サイズの上限值を決定するひとつの要素となっていることを示している。したがって、有効な  $E$  は次の関係式を満たさなければならない。

$$\max E = \min \left( F, \frac{1-\alpha}{\beta} \right) \dots\dots (6.7)$$

さて、以上述べてきた雌成虫の産卵過程と幼虫の分散過程を結びつけることにより、次世代個体数を表わす $G$ の定式化を試みる。 $i$ 番目の寄主植物に $X_i$ 回の訪問と $Y_i$ 回の産卵がなされることを $W_i$ と表わせば、それを取り囲む各々の寄主植物に対して $W_i$ が存在する。厳密には $W_i$ のあらゆる場合を考慮しなければならないが、それには莫大な数の組み合わせを計算することが必要となり、寄主植物数が多くなれば計算は実質上不可能である。そこでひとつの近似を考えてみる。おのおのの寄主植物上の幼虫にとって相互に移動可能な寄主植物が $n$ 本ずつ分布するような場合を想定する。つまり、ある寄主植物から他の $n$ 本の寄主植物への移出が可能で、また逆にある寄主植物は他の $n$ 本の寄主植物から移入を受けるとするのである。他の $n$ 本の寄主植物への移出は等確率（すなわち $\frac{1}{n}$ の確率）で起るとすると、ある特定のたとえは $i$ 番目の寄主植物 $H_i$ は潜在的に他の $n$ 本の寄主植物から各々 $\frac{1}{n}$ ずつの割合で影響を受けることになる。  $n$ 本の寄主植物上では実際には様々な組み合わせの訪問と産卵が起っているのであるが、ここで、それら $n$ 本の寄主植物上で起る個々の現象の平均値をもって、 $H_i$ に対する影響力を代表させようというのである。その $n$ 本の寄主植物上で起っている訪問と産卵の平均値に対して、 $W_i$ というベクトル



を手えることにする。ここで、 $\sum_i W_i = W$  であるから、 $W_i$  と  $W_j$  は次の条件を満たさなければならない。

$$W_i + W_j \leq W \quad \dots\dots (6.8)$$

$i$  番目の寄主植物から産出される個体数に注目すれば、次の3つの場合が考えられる。

- (1)  $E_i \leq C$  か  $\rightarrow E_j \leq C$  のとき、 $E_i$  が産出される。
- (2)  $E_i \leq C$  か  $\rightarrow E_j > C$  か  $\rightarrow E_i + \mu(E_j - C) \leq C$  のとき (Appendix C を参照)、 $E_i + \mu E_j$  が産出される。
- (3)  $E_i \leq C$  か  $\rightarrow E_j > C$  か  $\rightarrow E_i + \mu(E_j - C) > C$  のとき、 $E_i$  が産出される。

上記以外の場合には、産出個体数は0である。このとき  $G$  の関係式は (6.8) の条件に注意して、次のように表わすことができる。

$$\begin{aligned} \frac{G}{N} = & \sum_{x_i, y_i, x_j, y_j} E_i \cdot P(x_i, y_i | 0 \leq x_i \leq Z, 0 \leq y_i \leq [\frac{C}{\epsilon}]) \\ & \cdot P(x_j, y_j | 0 \leq x_j \leq Z - x_i, 0 \leq y_j \leq [\frac{C}{\epsilon}]) \\ & + \sum (E_i + \mu E_j) \cdot P(x_i, y_i | 0 \leq x_i \leq Z, 0 \leq y_i \leq [\frac{C}{\epsilon}]) \\ & \cdot P(x_j, y_j | 0 \leq x_j \leq Z - x_i, [\frac{C}{\epsilon}] < y_j \leq [\frac{F}{\epsilon}] - y_i, \epsilon y_i + \mu(\epsilon y_j - C) \leq C) \\ & + \sum E_i \cdot P(x_i, y_i | 0 \leq x_i \leq Z, 0 \leq y_i \leq [\frac{C}{\epsilon}]) \\ & \cdot P(x_j, y_j | 0 \leq x_j \leq Z - x_i, [\frac{C}{\epsilon}] < y_j \leq [\frac{F}{\epsilon}] - y_i, \epsilon y_i + \mu(\epsilon y_j - C) > C) \\ & \dots\dots (6.9) \end{aligned}$$

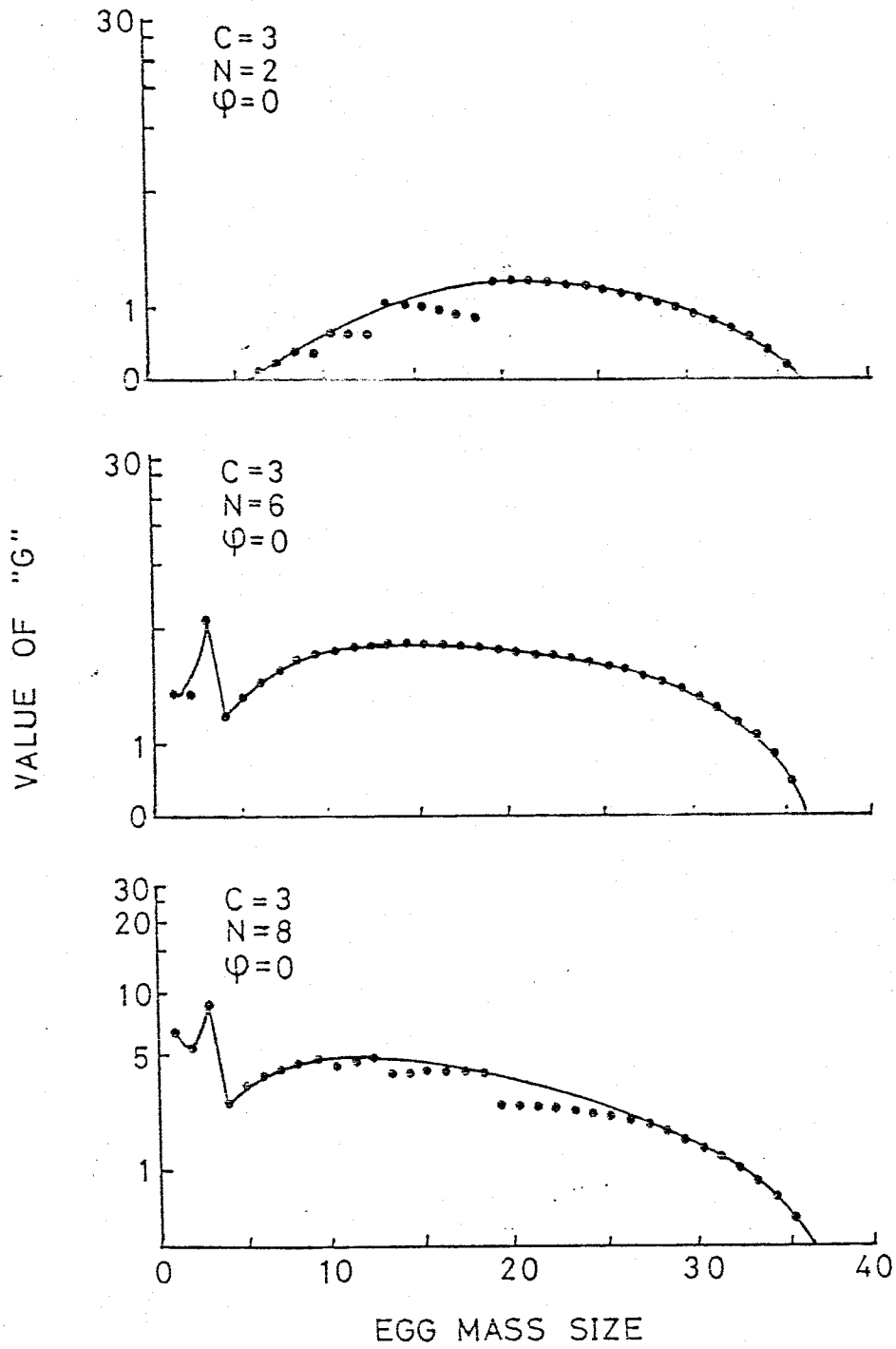
ただし、 $E_i = \epsilon Y_i$ 、 $E_j = \epsilon Y_j$  である。また明らかに成り立たない不等式が出現した場合や、 $P(X, Y)$  で  $X < Y$  と

った場合には，その確率を0としておく。

### (iii) モデルの結果

前述の (6.9) 式において， $N \cdot \phi \cdot C \cdot \alpha$  および  $\beta$  をいろいろに変化させて，卵塊サイズ  $\varepsilon$  と次世代の期待個体数  $G$  との関係調べた。なお  $F$  は 36， $Z_m$  は 60 と固定しておいた。

$\varepsilon$  を横軸に， $G$  を縦軸（対数目盛り）にとり，計算結果をプロットすると，第54図に示されるような三つの場合が生じる。上段は， $G$  の値がある  $\varepsilon$  の値のところで不連続に増加する場合である。下段は上段の場合と逆に，ある  $\varepsilon$  の値のところで不連続に減少する場合である。この不連続性は， $F/\varepsilon$  の値を整数化するために，余りの部分を切り捨てたことによつて生じたものである。余りを切り捨てることは種内競争を軽減する結果をもたらすが，環境条件がもともと激しい種内競争をひきおこすものであったか否かによつて，不連続性の現われ方が異なってくるのである。上段と下段の中間的な状況では，中段に示したように  $G$  の値がなめらかな曲線を描いて連続する場合も生じる。こうした不連続性は後の議論に障害となるほど大きなものではないので，これら三つの場合に対して以後は第54図に併記したような曲線で  $G$  の変化を表わし，それを  $G$  曲線とよぶことにする。



第54回. 卵塊サイズと次世代期待個体数  $G$  との関係.

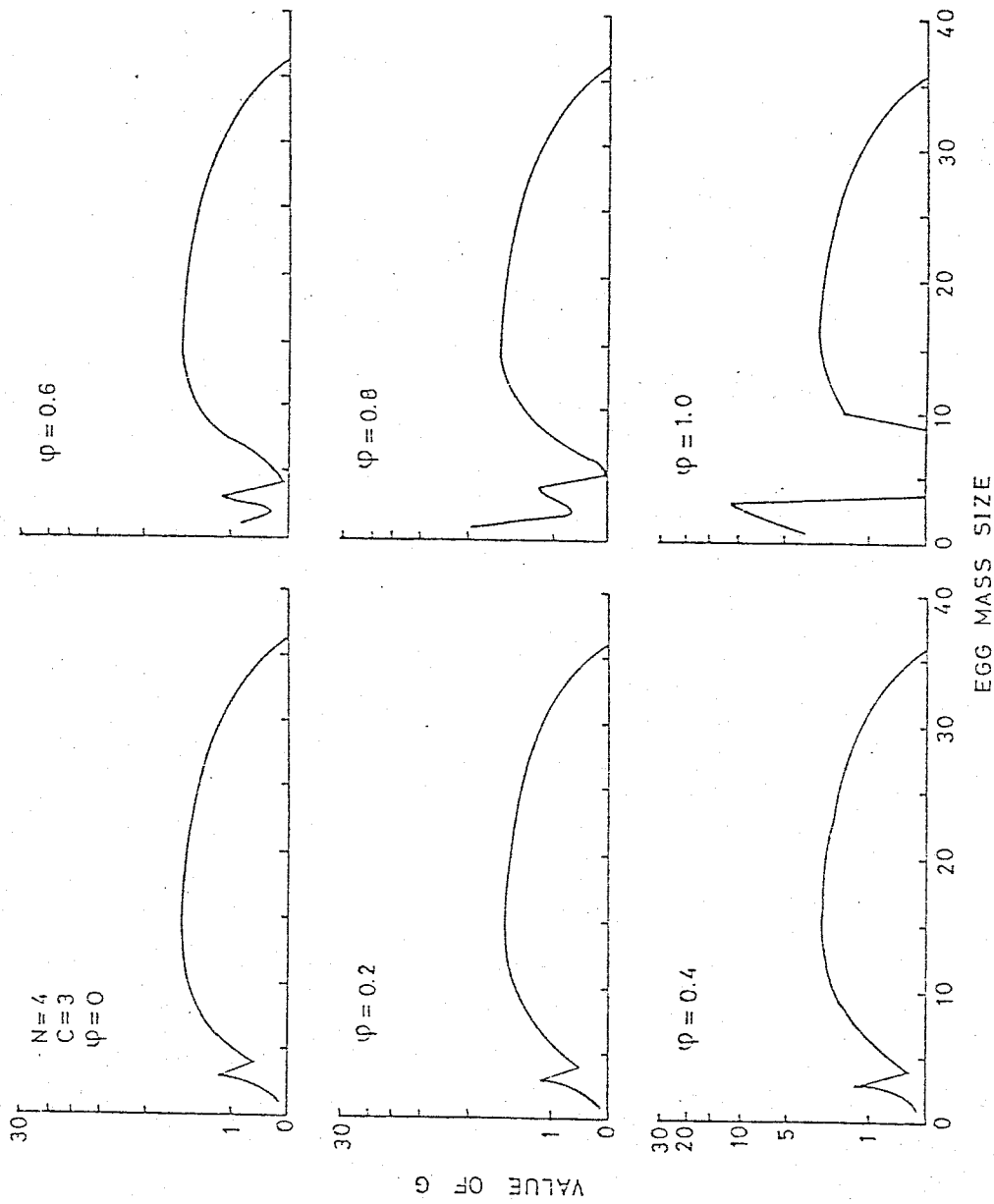
## (a) 産卵忌避率中の効果

第55図に、 $\phi$ の値を0から1まで0.2ずつ変化させたときのG曲線の変化を示した。この例では、 $N=4$ 、 $C=3$ 、 $\alpha=0.64$ 、 $\beta=0.01$ と設定してある。産卵忌避の効果は産卵回数が多ければ多いほど、すなわち卵塊サイズ $\varepsilon$ が小さければ小さいほど、より大きくなると予想される。実際に、第55図では小さな卵塊サイズで $\phi$ にともなうG曲線の変化が急激である。

$\phi$ が0から0.4までの間では、G曲線にほとんど変化がない。 $\varepsilon$ がちょうどCの値になるまでGは増加傾向を示し、 $\varepsilon=C+1$ となると急激に落ちこみ、以後再び増加し、ピークに達した後はなめらかに減少する。 $\phi$ が0.6のときは $\varepsilon=1$ のところでのみ変化がみられ、Gの値が少し上昇している。 $\phi=0.8$ になると $\varepsilon=1$ での上昇はさらに進み、 $\varepsilon=C+1$ での落ちこみは激しくなる。 $\phi=1.0$ となり既産卵寄主植物に対する産卵忌避が完全になると様相は一変し、 $\varepsilon=C$ になるまでGは等差的に上昇し、 $\varepsilon=C+1$ になると $G=0$ となってしまう。しばらく $G=0$ の状態が続いた後、Gは上昇しピークを過ぎるとなめらかに減少する。

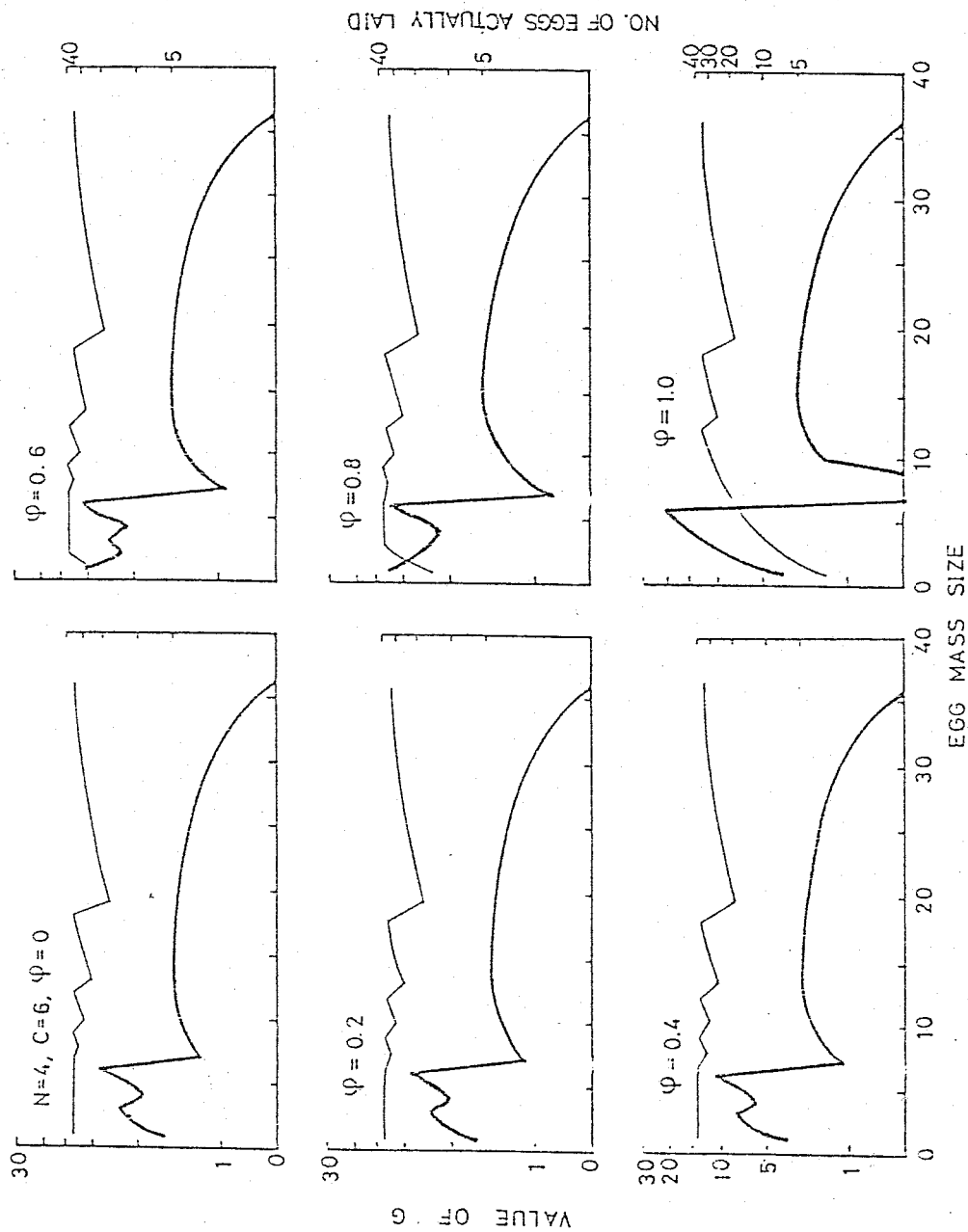
このような $\phi$ の変化にともなう小さな $\varepsilon$ の値(とくに $1 \leq \varepsilon \leq C+1$ )での急激なG曲線の変化は、条件をいろいろに変化させても同様の形態をもって現われる。たとえば、Cを3から6に変化させた第56図の例でも、同様の傾向が認められる。

こうした変化の原因は、 $\phi$ の変化にともなう実現



第55圖. 産卵忌避率中の効果. 収容力Cは3に設定

してある.



第56図：産卵忌避率中の効果。収容力Cは6に設定してある。図中の細い実線は実現産卵数を示す。

産卵数の変化に起因している。第56図に併記した細かい実線は、各々の $\varepsilon$ に対する実現産卵数を示したものである。スケールは対数目盛りで右側に示してある。たとえば $\phi=1$ の場合をみると、 $\varepsilon$ が小さいときにはほとんど産卵できていないことがわかる。このような状況では、幼虫数が少ないため餌をめぐる種内競争が少なく、しかも $\varepsilon$ が $C$ 以下のときは移動も起らない。このため、 $\varepsilon \leq C$ のとき $G$ の値が $\varepsilon$ の増加にともない等差的に増加したためである。ところが、 $\varepsilon$ が $C$ を越えたときには移動による死亡が生じ、しかも全体として産みつけられた卵数が少なかったため、 $G$ はほとんど $0$ になってしまうのである。

しかしながら、雌成虫の産卵活動を考慮した場合、雌成虫は蔵している卵をなるべくすべて産もうと努力していると考えられるから、 $\phi=1$ で顕著であったようなあえて卵を蔵したまま死亡するという過程は想定しにくい。したがって、産卵戦略を検討する場合には、このような状況は避けるべきであろう。一般的状況としては、実現産卵数がすべての $\varepsilon$ に対してほぼ等しくなる場合が好ましい。雌成虫の訪問回数の上限值 $Z_m$ を非常に大きくすれば、 $\phi$ が $1$ 以外の値をとるときはいつでもこの状況は達成されるが、 $Z_m=60$ の場合でも $\phi$ が $0.6$ 以下であればすでに達成されている。そこで、以後は $\phi=0.6$ で解析を進めるが、その結果は一般性を失わないことに注意しておく必要がある。

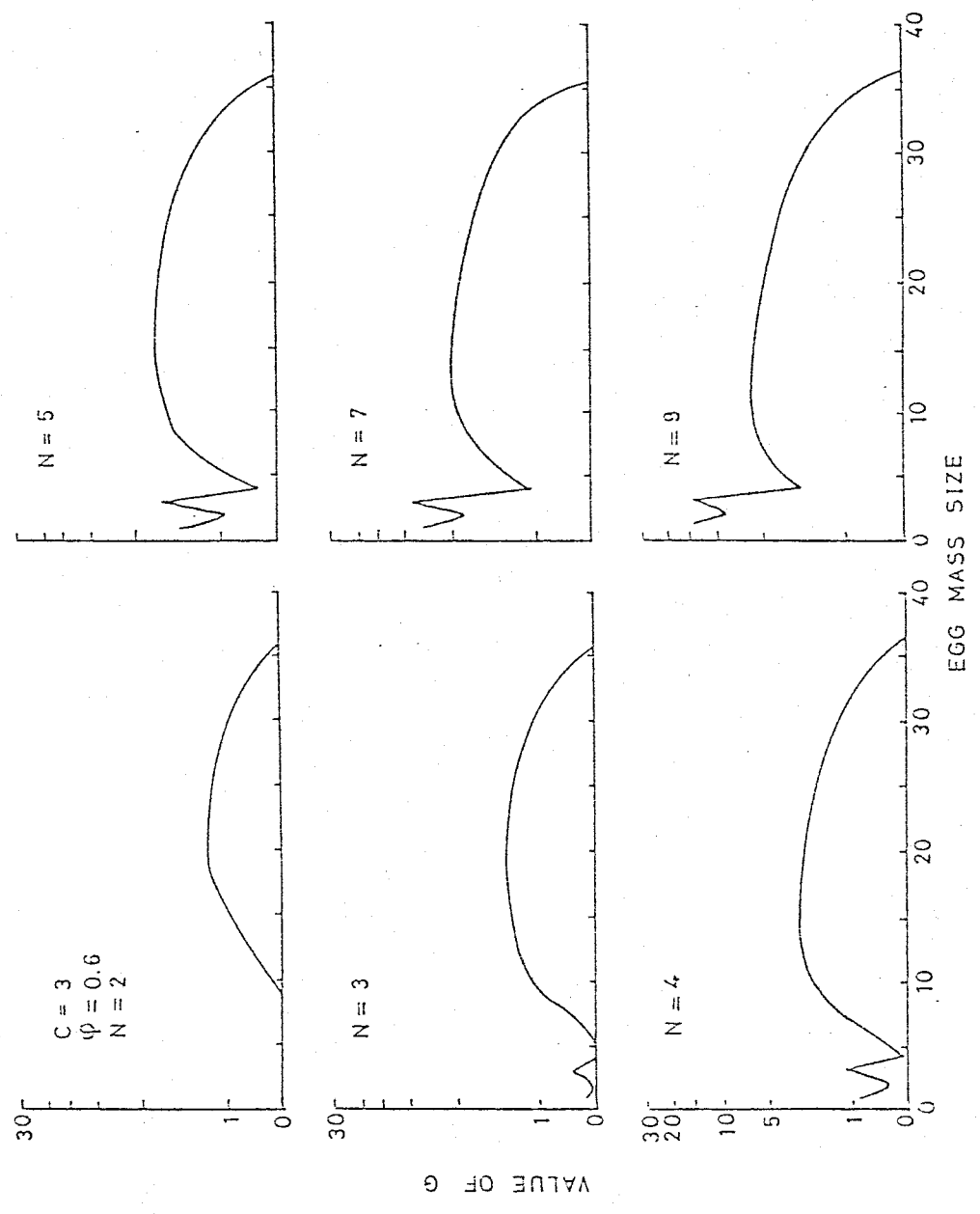
(b) 寄主植物数  $N$  のもたらす効果

第57図に寄主植物数  $N$  を変化させたときの  $G$  曲線の変化を示した。この図から、小さな  $\varepsilon$  で変化が劇的に起っていることがわかる。 $N$  が2の場合には、 $\varepsilon$  が1から9までの間で  $G=0$  となっている。 $N$  が3になると、 $G$  が0となる  $\varepsilon$  の範囲はせばまってくるが、それでも  $\varepsilon$  が5を過ぎるあたりまで  $G$  はほぼ0の値である。 $G$  のピークは  $\varepsilon=20$  あたりに出現しているように見えるが、実際には  $\varepsilon$  が10を越えたあたりから20数卵のあたりまでほとんど差がない。 $N$  が4になると小さな  $\varepsilon$  でも  $G=0$  となることはなくなるが、それでも  $G$  の値はまだ低い。ピークは  $\varepsilon=12$  あたりに比較的明白に出現してくる。 $N$  が5になると、 $\varepsilon=C$  における  $G$  の値が  $\varepsilon=12$  におけるそれとほぼ匹敵するようになり、 $N$  が6以上になると、 $\varepsilon=C$  における  $G$  の値の方が優越するようになる。

このように、 $N$  の増加にともない  $G$  曲線そのものが上側に移行する中で、小さな  $\varepsilon$  における  $G$  の増加速度はとびぬけて大きい。しかしそれはまた、小さな  $\varepsilon$  での  $G$  の値は不安定であるということをも意味している。条件が良いときには大きな  $G$  の値をとるが、条件が少しでも悪化すると  $G$  はほとんど0となってしまうのである。

また、小さな  $\varepsilon$  の付近でピークを出現させた  $\varepsilon=C$  の近辺を見ると、 $G$  の値が不安定であることがわかる。つまり、 $\varepsilon$  が  $C+1$  の値となったとき、 $G$  の値は





第 57 圖. 寄主植物数  $N$  の 効果.

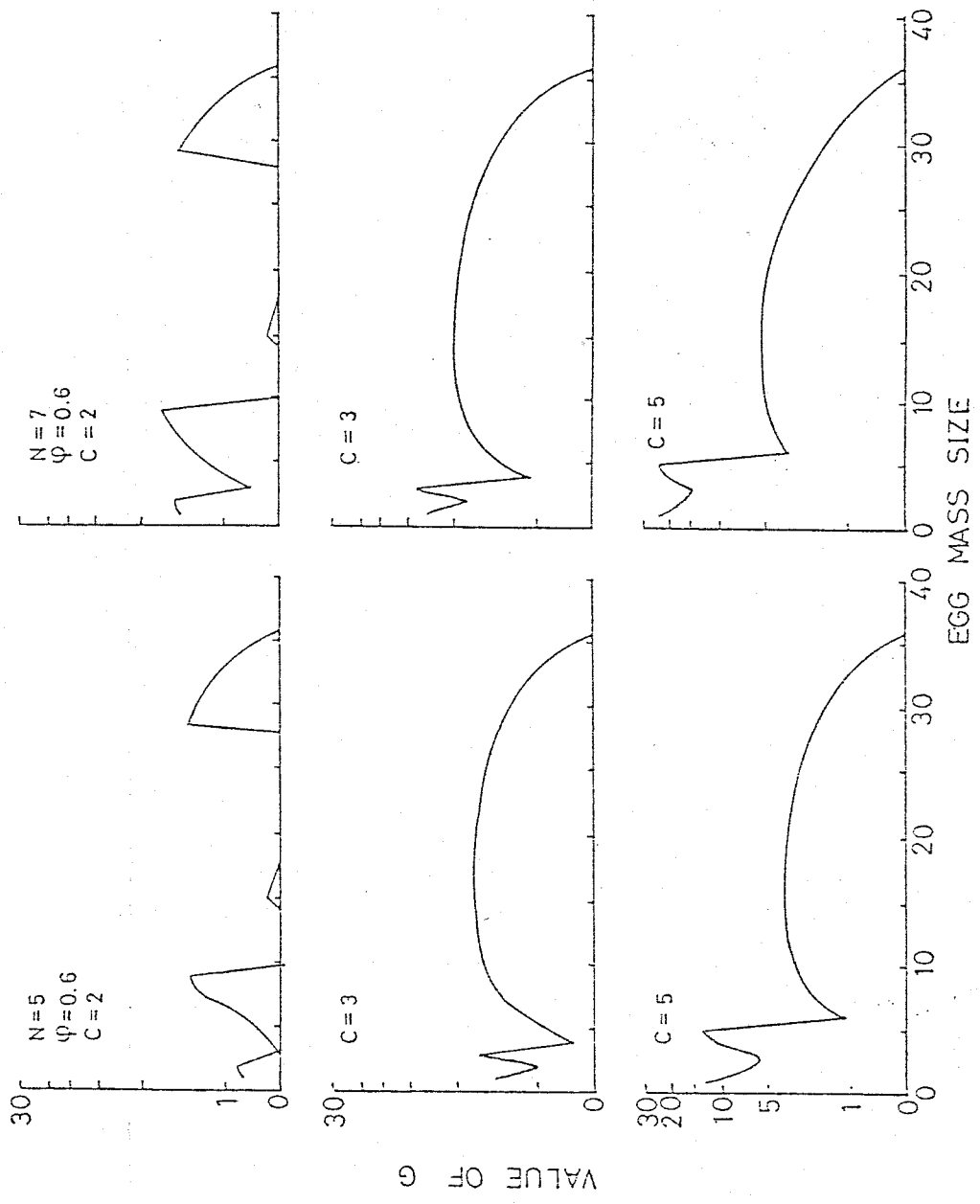
急激に落ちこんでいるのである。雌成虫が産卵時に寄主植物の収容力  $C$  を正確に査定しない限り、高い  $G$  の値は確保できないことになる。それに対し、比較的大きな  $\varepsilon$  の値でピークを出現させた  $\varepsilon=12$  のあたりを見ると、 $N$  の変化に対する鋭敏な  $G$  の反応は見られないものの、きわめて安定的であることがわかる。そして、 $\varepsilon=12$  から少々ずれた  $\varepsilon$  の値をとっても、 $G$  の急激な落ちこみはみられない。

なお、 $\varepsilon=1$  のところで比較的高い  $G$  の値となっているのは、第56回で示したように  $\phi=0.6$  の場合に雌成虫は  $\varepsilon=1$  では全歳卵数を産みつくしていないということによって起っている。 $\varepsilon=1$  で全歳卵を産みつくした場合の  $G$  の値は、 $\phi=0.4$  に関して作製した第62回を参照されたい。

### (c) 寄主植物の収容力 $C$ の効果

第58回に、寄主植物の収容力  $C$  を変化させたときの  $G$  の変化を示した。左側の三つのグラフは  $N=5$  の場合であり、右側の三つのグラフは  $N=7$  の場合である。それぞれ、 $C$  を 2, 3, 5 と変化させた。

$N=5$  と  $N=7$  の両方に共通した現象として、 $C=2$  のときには  $G$  曲線の中央部が陥没しているが  $C$  が 3 以上になると  $G$  曲線が連続するようになるということがあげられる。もちろん  $N$  が他の値をとるときでも、同様の結果となる。この現象は、実は次の式で与えられる値（これを以後  $C$  閾値 ( $C$ -threshold) と呼び、



第58圖. 収容力 C の効果.

$C_T$  と略記する )

$$C_T = \frac{3 - \alpha - 2\sqrt{2 - \alpha}}{\beta}$$

(Appendix D 参照)

に比して、 $C$  が大きい か否かによって決まってくる。つまり、 $C < C_T$  のときは  $G$  曲線が中央で陥没し、 $C \geq C_T$  のときは  $G$  曲線が連続するのである。第58図の場合には  $C_T = 2.76$  となっているため、 $C = 2$  のときに中央部が陥没したのである。

ところで、 $C_T$  は上式で示されたように、幼虫の分散過程における死亡率  $\alpha$  と  $\beta$  の値のみによって決まる値である。この  $C_T$  という値が具体的にどのような意味をもっているのかについて、少し触れておく。 $\alpha$  と  $\beta$  が定まれば、幼虫の分散時における生存率も定まる。この移動に成功した幼虫がさらに摂食して成育を全うできるかどうかは、初めに摂食していた寄主植物上の餌量と、移動していった先の寄主植物上の餌量（これらは等しい量であるが）の豊富さに依存している。そしてまた、初めの寄主植物上で共に摂食していた個体数、あるいは移動先の寄主植物上ですでに摂食していた個体数といったものにも依存している。ところで今、移動先の寄主植物はまったく手つかずであるという最良の状態を想定する。このような場合でさえも、もし収容力  $C$  の値が低ければ移動後の幼虫の成育を保証することはできなくなる。つまり、いかなる最良の状態を考慮しても、

ある  $\varepsilon$  に対して幼虫の成育を保証できなくなるぎりぎりの  $C$  の値が存在することになる。実は、 $C$  閾値というのはこうした最良の条件のもとで、あらゆる  $\varepsilon$  に対して幼虫の成育をやっと可能にする  $C$  の値の最小値に他ならないのである。したがって、もし  $C$  が  $C_T$  より小さければ、ある  $\varepsilon$  の値で、いかなる最良の場合を想定しても幼虫が全滅してしまう（つまり  $G=0$  となる）場合が生じてくるのである。

さて、野外で実際の  $C_T$  値がどのようなものであるかについては、分散時の死亡率がかなり高いのでおそらく低い値であろうと推察はできるものの、残念ながら正確な  $\alpha$  と  $\beta$  が把握できていないので今のところ不明といわざるをえない。したがって、野外で第58図の  $C=2$  のような状況が生じているかについては不明である。ただしここで注意しておかなければならないことは、第58図はひとつの例証として中央が陥没する場合を示したのであって、理論的には  $\alpha$  と  $\beta$  の値を変化させて、たとえば  $C=1$  の場合でさえも中央が陥没しない状況を生起させることが可能であるということである。この点については、 $\alpha$  と  $\beta$  のもたらす効果を明らかにしておく必要が生じてくるので、次の(d)で改めて述べる。

ところで、第58図でもう一点特徴的なことは、 $C$  の増加にともなう  $G$  曲線の変化が、(b)で述べた  $N$  の増加にともなう  $G$  曲線の変化とまったく類似していることである。このことは、 $N$  と  $C$  の効果に共通し

たものがあることを示唆している。これについては、(e)でもう一度触れる。

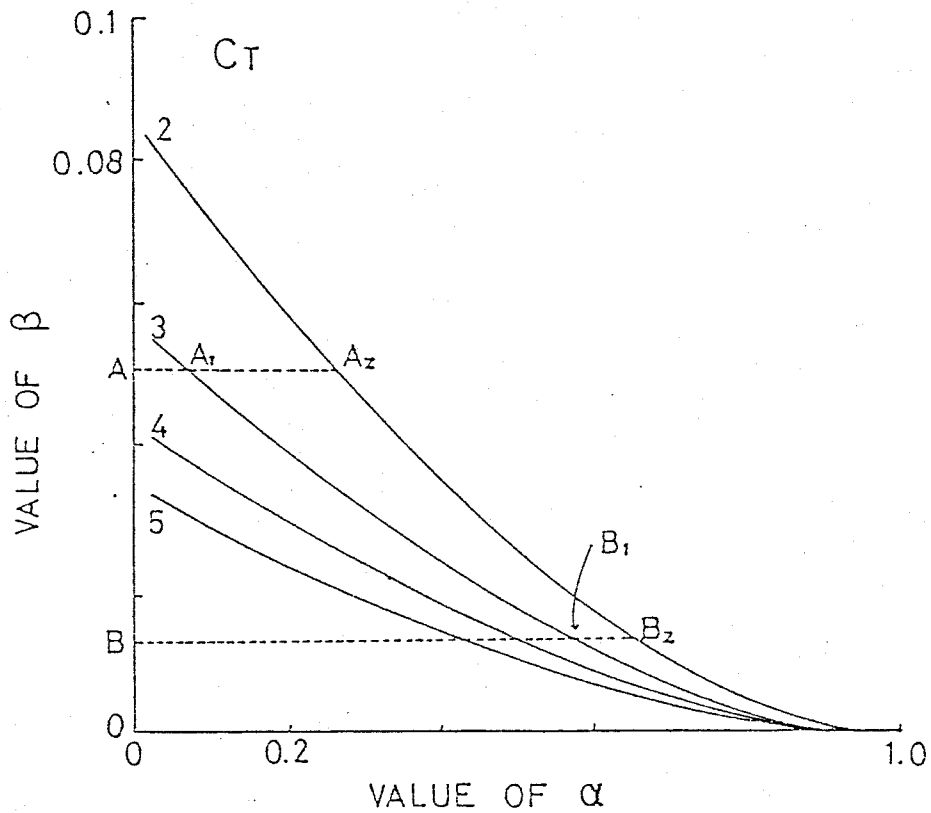
#### (d) 分散時の死亡率 $\alpha$ と $\beta$ の効果

分散時における幼虫の死亡率を表わす $\alpha$ と $\beta$ は、今まで述べてきたように、C 閾値と有効な卵塊サイズの上限值という二つの値に関係していた。C 閾値に関しては前述したように、

$$C_T = \frac{3 - \alpha - 2\sqrt{2 - \alpha}}{\beta}$$

という形で与えられる。第59図には、等しい $C_T$ 値を手取るとききの $\alpha$ と $\beta$ との関係を示した。 $\alpha$ と $\beta$ はなめらかな曲線を描いており、異なる $C_T$ 値をとる曲線どおしは途中で交わらない。この図からもわかるように、 $\alpha$ と $\beta$ の値がともに高くなるにつれ、 $C_T$ 値は徐々に減少する。このことは、高い $\alpha$ と $\beta$ の値にともなう分散時の高死亡率が、少々低いCの値に対しても幼虫の成育を可能たらしめているということを意味している。

しかし、 $C_T$ 値を変化させるのに、 $\alpha$ と $\beta$ が共に変化する必要はない。今、 $C_T$ 値を3から2へ変化させる場合を例にとりて考える。 $\beta$ が第59図に示したようにAという値をとっているとき、 $C_T$ 値を3から2に変化させるためには、 $\alpha$ 値を $A_1$ から $A_2$ まで変化させなければならない。それに対し、 $\beta$ がBという値



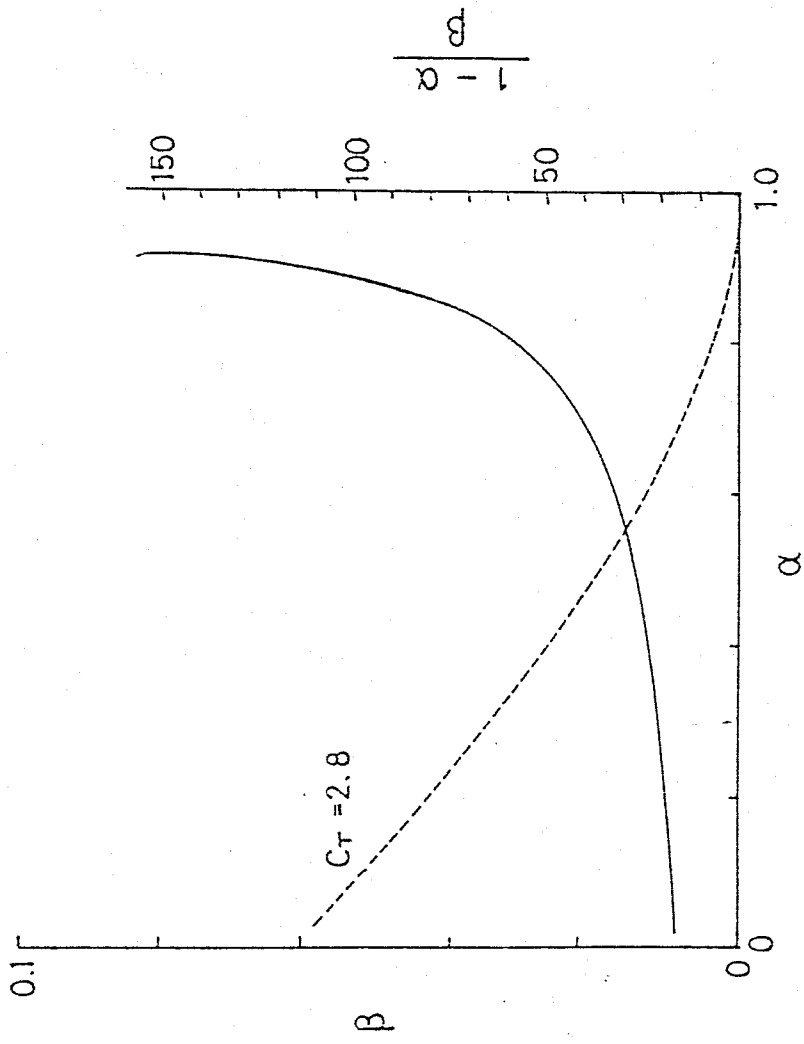
第59図。等しい  $C_T$  値を与える  $\alpha$  と  $\beta$  の関係。  
 $C_T$  値を 3 から 2 へ変化させるとき、  
 $\beta$  が  $A$  という大きな値ならば  $\alpha$  を  
 $A_1$  から  $A_2$  まで変化させなければなら  
 ないが、 $\beta$  が  $B$  という小さな値  
 ならば  $\alpha$  は  $B_1$  から  $B_2$  へわずかに変  
 化させればよい。

をとっているとき，同じく  $C_T$  値を  $3$  から  $2$  へ変化させるのに， $\beta$  値はわずか  $B_1$  から  $B_2$  まで変化すればよい。このように，比較的大きな  $\beta$  値の場合には  $\alpha$  の変化は  $C_T$  値の変化にあまり反映されないが，小さな  $\beta$  値の場合には  $\alpha$  の変化は鋭敏に  $C_T$  値を変化させる。また同様にして， $\alpha$  値を固定したときの  $\beta$  の影響も知ることができる。その結果は，比較的大きな  $\alpha$  値の場合には  $\beta$  の変化は敏速に  $C_T$  値を変化させるが，比較的小さな  $\alpha$  値の場合には  $\beta$  の効果は少ないというものである。すなわち，高い  $\alpha$  値かまたは低い  $\beta$  値のときに  $C_T$  値は変化しやすく，一方，低い  $\alpha$  値かまたは高い  $\beta$  値のときに  $C_T$  値は変化しにくいという結果が得られるのである。

この結果をもう少し拡大して言いかえると，幼虫の密度依存的な死亡率である  $\beta$  の値を減少させることの効果は， $\alpha$  が高い場合には  $C_T$  値を急激に変化させるためむしろ不安定要因を増幅させることになるが， $\alpha$  が低い場合にはさほど不安定要因を増さないということになる。

ところで，こうした  $\alpha$  と  $\beta$  の値の変化は，有効な卵塊サイズの上限值をも規定した。その値は  $(1-\alpha)/\beta$  で与えられる。第60図に， $C_T$  値が  $2.8$  となるときの  $\alpha$  と  $\beta$  の関係（破線），およびそのときの  $(1-\alpha)/\beta$  値の変化（実線）を示した。この図からわかるように， $\alpha$  値が小さくなるにつれて（このとき  $C_T$  値はより安定的になる），有効な卵塊サイズの上限值が減少し





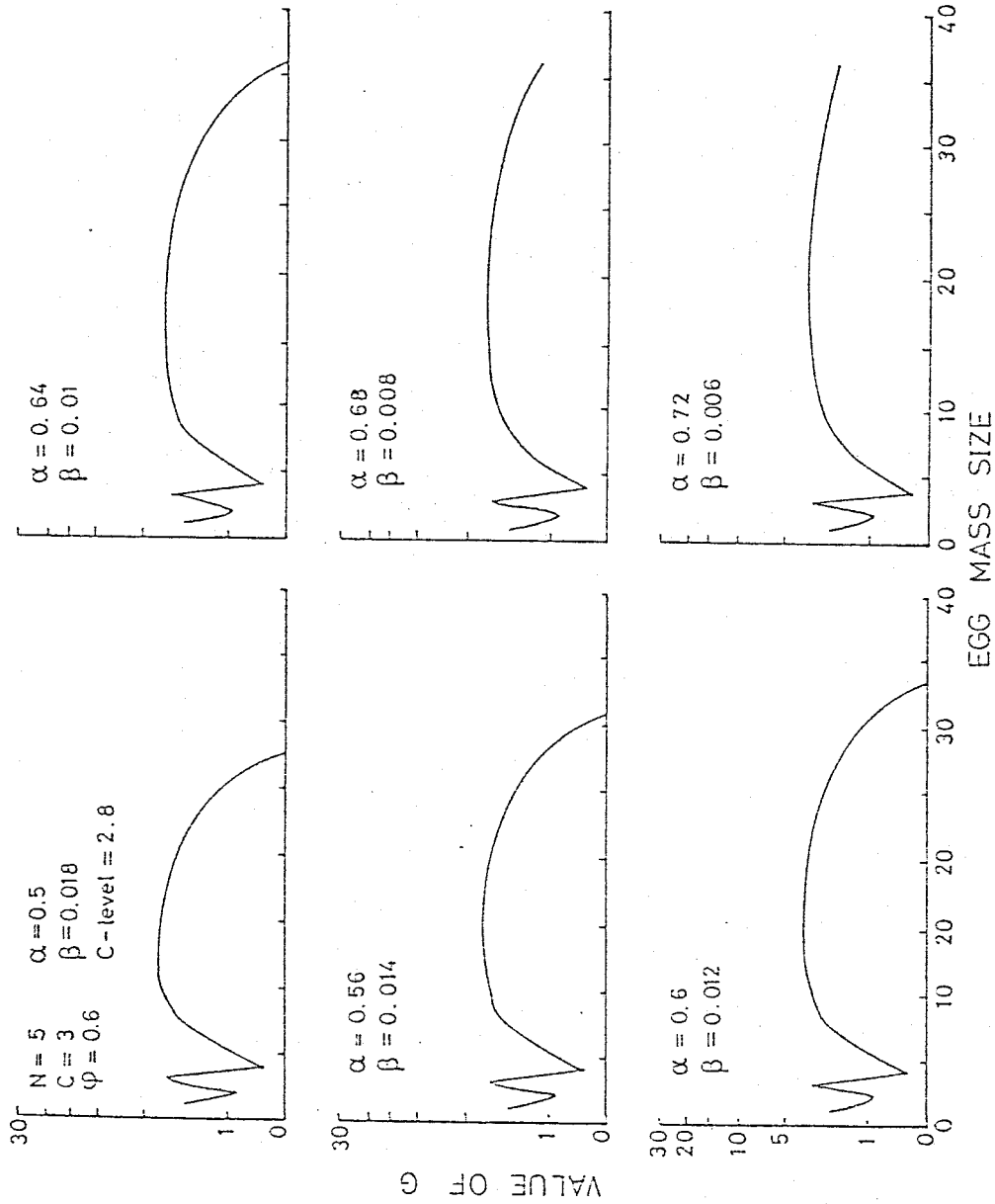
第60図.  $C_T$ 値として2.8を与えらる $\alpha$ と $\beta$ の關係 (破線), およびその時の $(1-\alpha)/\beta$ 値の變化 (実線).

ている。この事情を  $G$  曲線で示したものが第61図である。 $\alpha$  値が減少していくにつれて、 $G$  曲線の右端が落ちこんでいる。そして、 $\varepsilon=12$  あたりのピークがより明瞭になっている。第61図には  $\alpha=0.5$  までしか示していないが、 $\alpha < 0.5$  の場合には第60図からわかるように  $(1-\alpha)/\beta$  値があまり変化しない。したがって、 $\alpha < 0.5$  に対する  $G$  曲線も、 $\alpha=0.5$  に対する  $G$  曲線とほぼ相同である。

このように、 $\alpha$  と  $\beta$  はまず  $C_T$  値に作用して、それらのわずかなずれが  $G$  を不安定にする可能性をもった。しかし、それらのずれが  $G$  に対してあまり影響をもたない、つまり  $G$  がより安定的に確保されているような環境も存在し、それはより小さな  $\alpha$  の値で特徴づけられた。ところで、 $\alpha$  と  $\beta$  は有効な卵塊サイズの上限值も決定し、 $\alpha$  が小さいほど上限値は減少した。すなわち、 $G$  を安定的に保証する環境のもとでは、大きな卵塊サイズは無効になり、それにもなつて  $\varepsilon=12$  あたりのピークがより明瞭となつてくるのである。

### (e) 卵の相対密度と最適卵塊サイズ

モデルで用いたパラメーターを変化させて  $G$  曲線を描いたとき、それらは大まかにいって二つの形状に分かれた。ひとつは、小さな  $\varepsilon$  での  $G$  値が低く、 $\varepsilon$  が 10 を越えたあたりにピークが出現するものである。他は、逆に小さな  $\varepsilon$  での  $G$  値の方が、 $\varepsilon=12$  あた



第61図. 等しい  $C_T$  値 (2.8) を与える  $\alpha$  と  $\beta$  の組み合わせの変化に伴う,  $G$  曲線の変化.

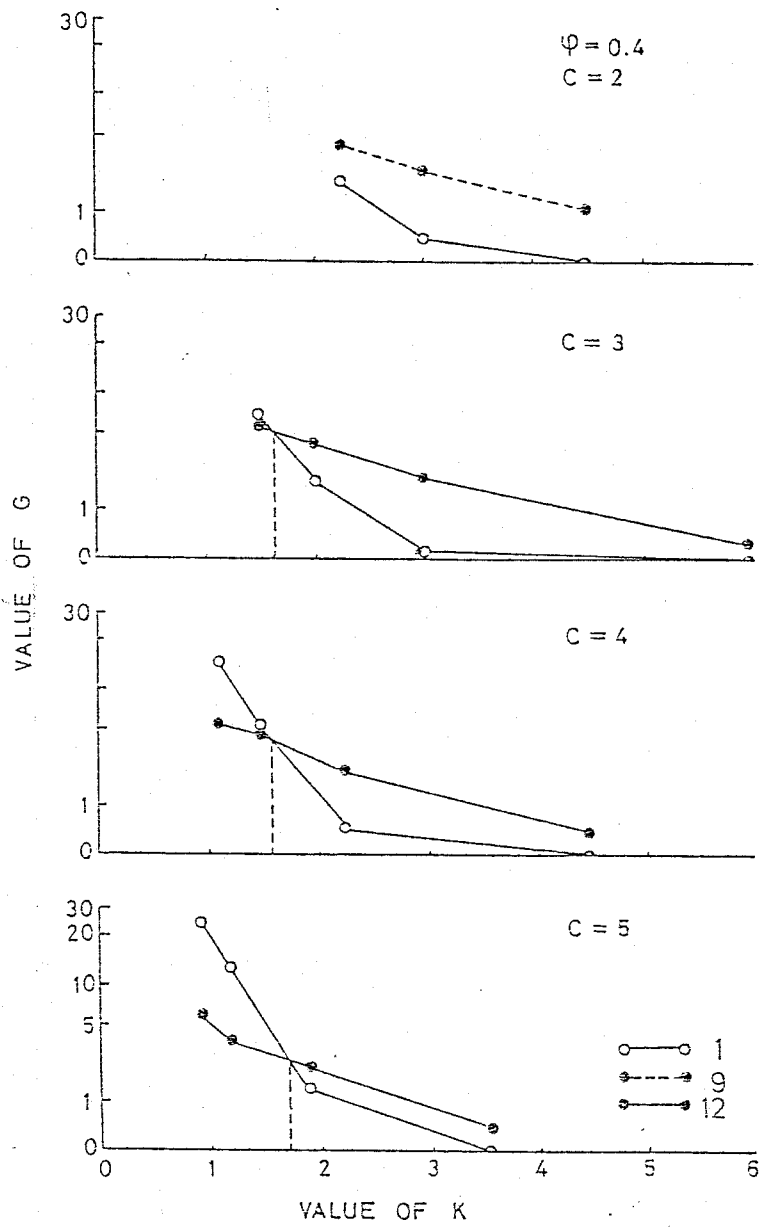
りに出現するピークのG値より優越するものである。この二つの形状を比較すると、次式で示したKという尺度、

$$K = \frac{\varepsilon \cdot S\left(\left[\frac{F}{\varepsilon}\right], N, \phi\right)}{N \cdot C} \approx \frac{F}{N \cdot C} \quad (\text{ただし } \phi \neq 1.0)$$

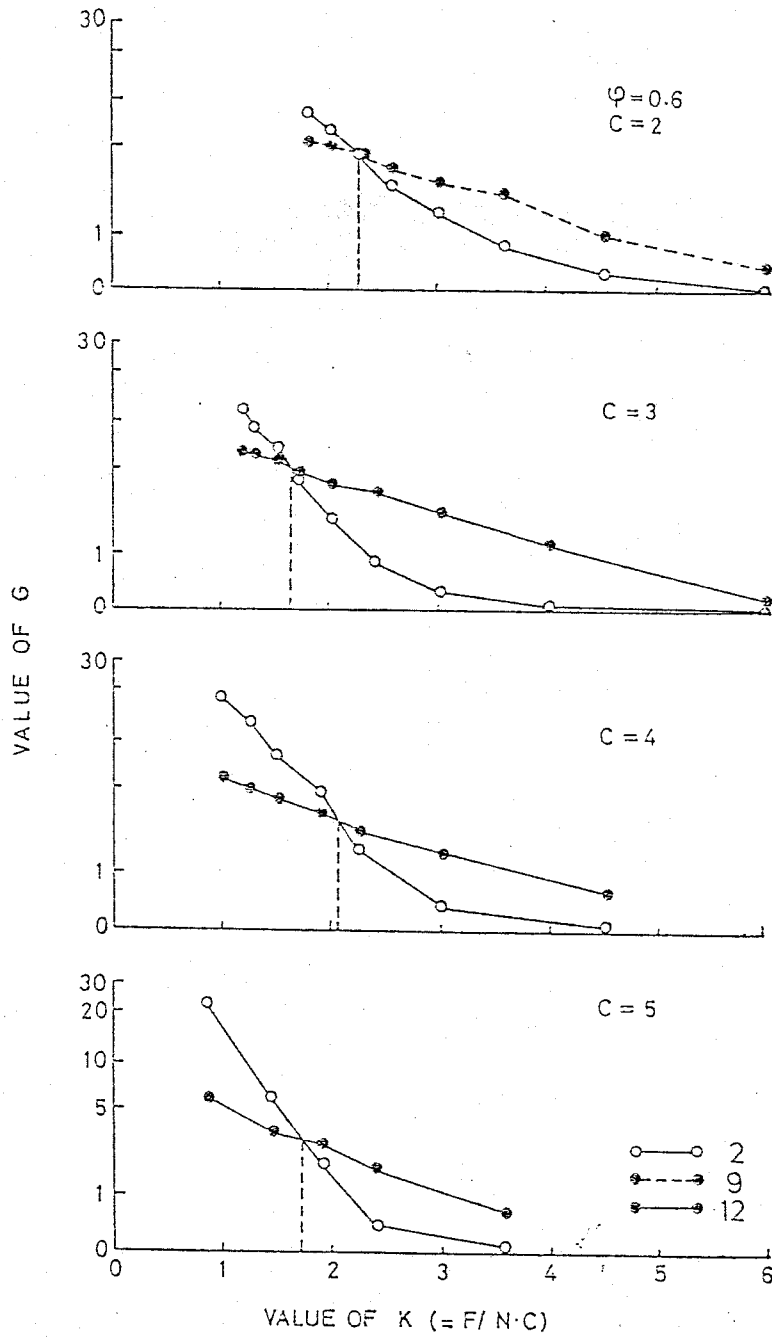
によって分割が可能であることがわかった (Appendix E)。このKという尺度は、生息環境内の全収容力に対する産下された卵数の比を示している。つまり、卵の相対密度の示数なのである。たとえば  $K=1$  というのは、もし卵が一様に産みつけられるならば、餌が余ることも不足することもない状態で、すべての幼虫の成育が保証されることを意味している。

第62図に、Kがある値をとるとき、卵粒産卵 ( $\varepsilon=1$ ) によるG値と卵塊産卵 ( $\varepsilon=12$ ) によるG値を示した。ここで  $\phi=0.4$  である。また  $C=2$  の場合については卵塊産卵として  $\varepsilon=9$  のG値を示した。この図からわかるように、Kがほぼ2のあたりを境にして、卵粒産卵と卵塊産卵のG値の大小が逆転している。すなわち、Kが2より小さいような環境では卵粒で産む方がよく、逆にKが2以上の環境条件のもとでは卵塊で産む方がよいのである。

第63図にも同様に、 $\phi=0.6$  のときの卵粒 (ここでは  $\varepsilon=2$  とした) ・卵塊両産卵によるG値の変化を示した。この結果は第62図と同じように、 $K=2$  あたりに境があり、それより小さいKでは卵粒、それより大



第 62 図. 卵粒産卵および卵塊産卵における,  $K$  の変化に伴う  $G$  の変化 ( $\phi = 0.4$ ).

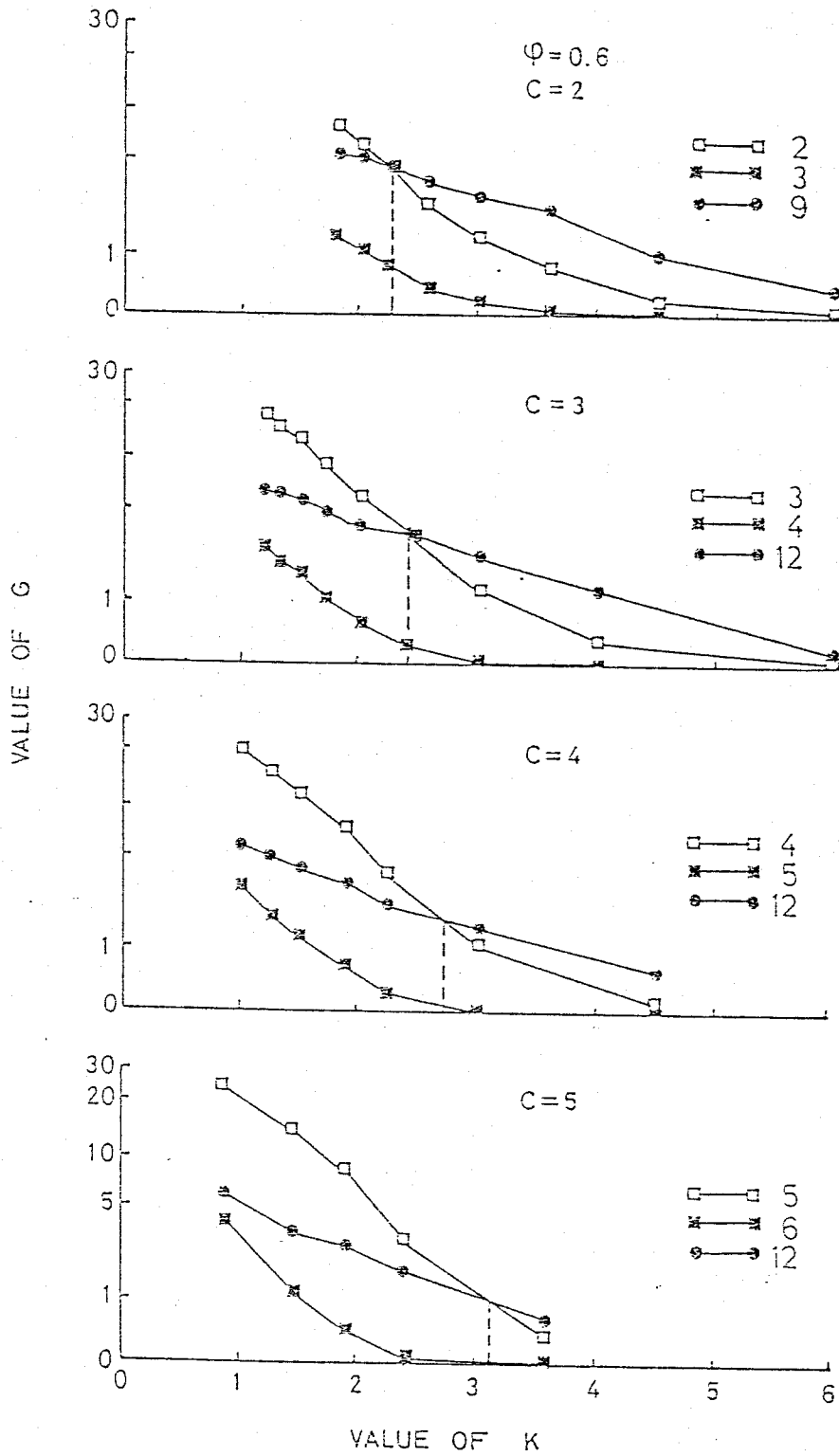


第63図. 卵粒産卵および卵塊産卵における,  $K$  の変化に伴う  $G$  の変化 ( $\phi=0.6$ ). ただしここでは卵粒産卵として  $\varepsilon=2$  の値を示した.

さい  $K$  では卵塊産卵する方が高い  $G$  値を獲得できた。

ところでここで注意しておきたいことは、 $K$  が 2 より小さいときは確かに卵粒産卵の方が高い  $G$  値を示しているが、卵塊産卵でさえもある程度の  $G$  値を残しているということである。それに対し、 $K$  が 2 以上の場合には、卵粒産卵では  $G$  がほとんど 0 になっている。つまり、卵粒産卵というのは  $K$  の変化に対して大きく  $G$  値を変動させ、条件の良いときには高い  $G$  値を得るが条件が少しでも悪化すると絶滅する危険性に直面するのである。一方卵塊産卵は、 $K$  の変動にあまり影響されず、条件が良くなっても  $G$  を急増させえないが、その代わりに条件が悪くなっても着実にある程度の  $G$  値を残すのである。

なお小さな卵塊サイズのあたりで  $G$  値のピークが出現していたのは、 $\varepsilon=1$  においてではなく  $\varepsilon=C$  においてであった。そこで、第 64 図に  $\varepsilon=C$  における  $G$  値の変化をとってみた。卵塊産卵の  $G$  値と  $\varepsilon=C$  での  $G$  値が逆転するときの  $K$  の値は、2~3 であった。ところで、第 64 図に  $\varepsilon=C+1$  における  $G$  値の変化も併記してみた。これを表わす曲線は、卵塊産卵による  $G$  値より常に下方にきている。したがって、雌成虫が寄主植物の収容力をよほど正確に査定しない限り、卵塊産卵により得られる  $G$  値を越えることはできないのである。収容力と同じサイズの卵塊を産むという戦略は一見有効のようであるが、実際には危険性が大きいと考えられる。



第64圖.  $\epsilon = C$ ,  $\epsilon = C+1$  および  $\epsilon = 12$  における,  $K$  の変化に伴う  $G$  の変化.

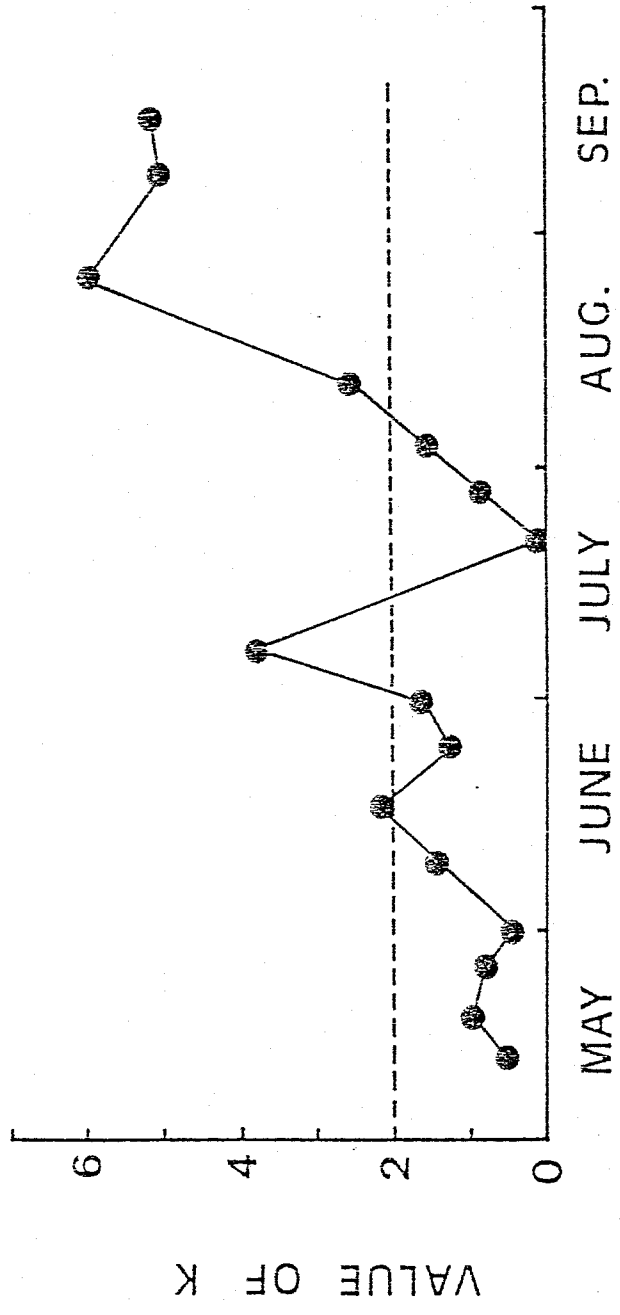


#### 第4節 野外の奥態とモデルとの対比

前節の(e)で述べたように、 $K$ という尺度の値が約2より小さい場合には卵粒で産む方が、また $K$ が2を越える場合には卵塊で産む方が $G$ の値を高めることができた。そこで、実際に野外で $K$ がどのような値をとっているのかを、1981年のデータから推定してみた。推定に際しては、第51図に示した未産卵新梢数の季節的变化と、第52図に示した産化卵数、および個々の新梢上の餌量(第V章の第2節を参照)を用いた。ただし、ほとんど利用されていなかったブッシュタイプの新梢は、ここでは除外した。

第55図に、 $K$ の値の季節的变化を示した。 $K$ 値は5月から6月にかけては2以下の値であった。7月に入ると $K$ 値は2を越え、漸増のさざしをみせている。ところで7月中旬に $K$ 値が0となっているのは、人為的な攪乱により卵数が0になったためである。卵数が回復するのにもなつて、 $K$ 値は急上昇している。このような $K$ 値の変動を概観すると、6月までは $K$ は2以下の値であるが、7月を過ぎるあたりから2以上の値をとるようになるというパターンが考えられる。1981年以外のデータから $K$ 値の変動を正しく把握するには情報不足であるが、ただ7月以降に未産卵新梢が急速に減少していくことを考え合わせれば、上述の $K$ 値の変動は毎年ほぼ同一の傾向をもって現れるものと思われる。

こうした $K$ の変動パターンは、6月までは卵粒で

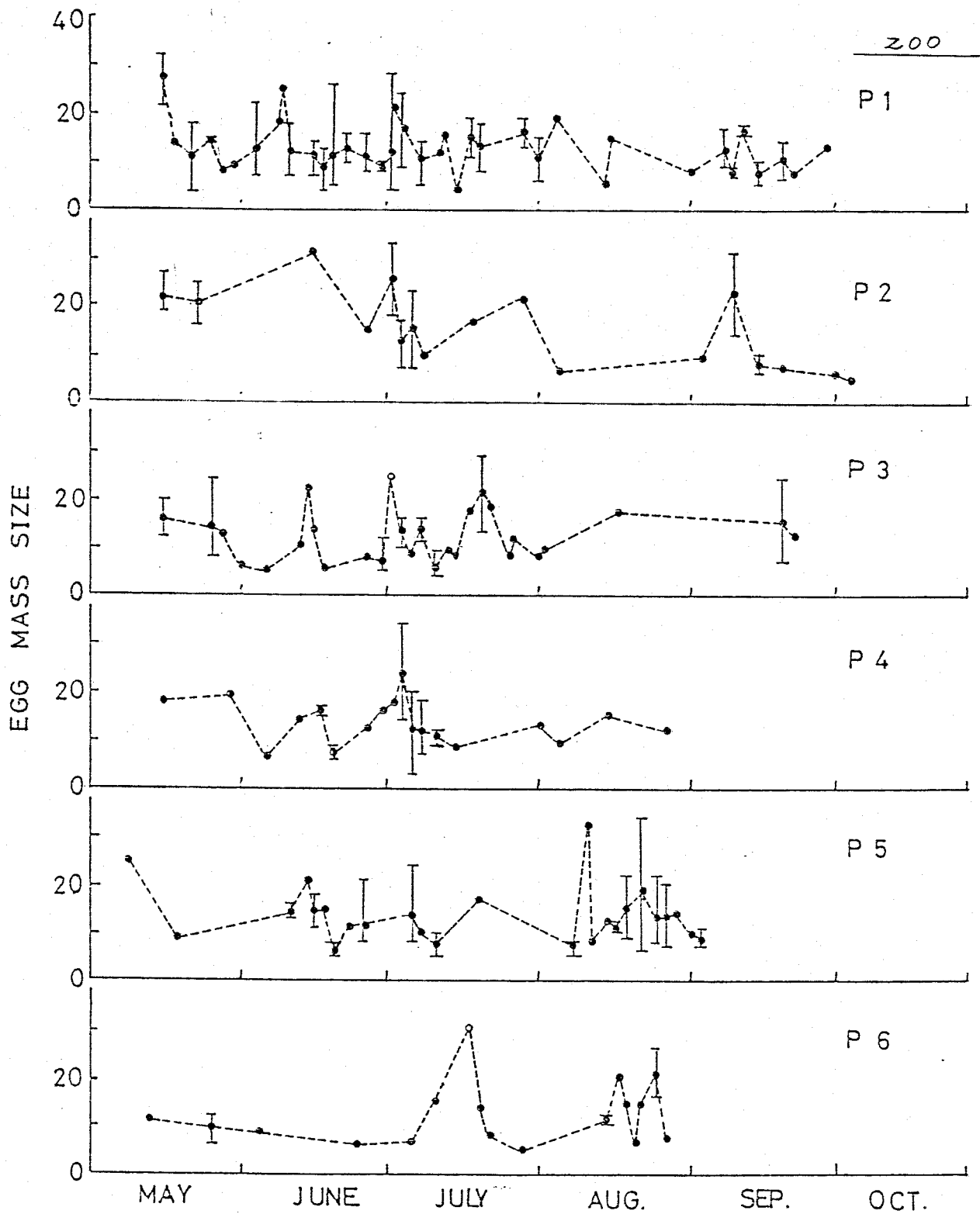


第65図. 野外におけるK値の季節的推移.

産み，7月以降には卵塊産卵に切りかえる産卵パターンが最も有効であることを示している。そこで次に，雌成虫は時期によって卵塊サイズを切りかえているのかどうかということが，新たな問題として浮かび上がってくる。

第66回には，産卵時期を通じての卵塊サイズの変化がパッチごとに示されている。これを見ると，6月から7月にかけて別段卵塊サイズの切りかえが起っているとは思えず，むしろ卵塊サイズはどの時期も一定の値を示している。すなわち，雌成虫はK値の変動に対応して卵塊サイズを変更させるような戦略はとっておらず，どのようなK値にもほぼ同一の卵塊サイズで対応するという戦略をとっているのである。このことをもう少し理解しやすくするために，ゲーム理論の用語を用いて説明すれば次のようになる。最も有効と思われる戦略は，Kが2以下のとき（良条件）には卵粒産卵戦略を採用し，Kが2以上のとき（悪条件）には卵塊産卵戦略を採用するという，いわゆる混合戦略であった。しかし，雌成虫は実際にはこのような混合戦略はとらず，常に同一の卵塊サイズで産むという純粋戦略をとっているのである。では，同じく純粋戦略といっても，卵粒産卵戦略と卵塊産卵戦略のどちらがより有効かという問題が次に生じてくる。

卵粒産卵戦略は，良条件のときには圧倒的に高いG値を獲得したが，逆に悪条件のときはGが0にな



第66図. 野外の各パッチにおける卵塊サイズの季節的变化. 图中的縦線は最大値と最小値の範囲を示し, 黒丸は平均値を示す.

ってしまおうという極端さを伴っていた。一方、卵塊産卵戦略は、良条件のときそれほど高いG値を獲得するわけではないが、ただ悪条件に遭遇してもGは0とならず、ある程度のG値を得ることができるといった性質を持っていた。これら二つの純粋戦略の有効性を判断する基準として、ミニマックス (min-max) の原理というものがある。つまり、最悪のときの利得を最大にするような戦略が、最適な戦略であるというものである。この原理に従えば、卵塊産卵戦略がより有効であるといえる。

このように、雌成虫は各々の時期の環境条件を適確に査定してそれに沿って卵塊サイズを決定するというような能力は具えていないが、7月以降に遭遇する厳しい条件のもとでも絶滅の危機から逃れられるような卵塊サイズで産卵するという戦略を獲得していると結論される。そして、ここに本種の卵塊産卵性の生態学的意義が存在すると考えられるのである。

## 第5節 考察

卵塊で産卵されると、それから孵化してきた幼虫は部分的に急速な餌のくいつくしを起し、そのため他の餌への分散を余儀なくされる。分散が連続的に分布するような餌上で起る場合には、幼虫は容易に他の餌へ到達することができるだろう。しかし、餌

が断続的に分布する場合，たとえば食草がある隔りをもって点在するような場合には，分散途中における幼虫の死亡はかなり高率になると予想される。このように，食草が点在するような条件のもとでは，幼虫の高い死亡率を引き起す卵塊産卵性は適応的とは言いがたいように思われる。

しかしながら一方で，このような生息条件のもとでも卵塊産卵する種は多数存在している。ここに，一見非適応的と思われる卵塊産卵性がなぜ多くの種で獲得されているのかという疑問が生じてくる。卵塊産卵性は適応的なのか否か，あるいはもし適応的だとすればどのような条件のもとでそのようなのかという問題が起ってくるのである。

こうした問題は，生態学的観点から解決されるべき主要な課題のひとつであったにもかかわらず，実際に取り上げられるようになったのは最近のことである（たとえば Monro, 1967）。しかも，これを解析的に扱おうとした研究は，Myers (1976) と Itôら (1982) の行なったシミュレーションモデルに関する二つの研究を数えるだけである。

ここでは上記した二つのシミュレーションモデルの結果を，本章第3節で作製した数理的モデル（以後これをA-モデルと呼ぶ）の結果と対比させつつ，卵塊産卵性の適応的意義について考察したい。

Myers (1976) がシミュレーションモデルを作製するとき念頭においていたものは，ヒトリガ科の一種

Cinnabar moth (Tyria jacobaeae) と キリ科植物の一種 Tansy ragwort (Senecio jacobaeae) との相互関係であった (Myers & Campbell, 1976)。Cinnabar moth の卵塊サイズは 10 から 150 卵の範囲で、平均は約 35 卵である。食草である Tansy ragwort は点在しており、1本あたりの収容力 (餌量を、幼虫1個体が成育を完了するまでに必要とする餌量で割った値) は平均 5.6 である。こうした卵塊サイズが次世代の個体群サイズや安定性にどのようにかかわっているかを、モデルを用いて予測しようと試みたのである。

彼のモデルで用いられているパラメータは次のとおりである。食草の総数は 100 と固定し、食草あたりの収容力は平均 10・標準偏差 2.5 の正規分布に従う。第1世代の雌成虫数は 5 匹とし、雌成虫あたりの産卵数は 5 から 20 まで変化させる。卵塊サイズは、産卵数に応じて 1 から 20 まで変化させる。食草あたりの卵塊数の分布パターンは最初に与えるが、それは (分散/平均) の値として 1 から 2.2 (つまりランダム分布から集中分布) まで変化させる。幼虫の分散に関しては、幼虫に二つのタイプが存在すると仮定する。ひとつは、餌がなくなってもその食草から分散しない (nondisperser) タイプで、もうひとつは分散していく (dispenser) タイプである。ただし、dispenser タイプの幼虫がすべて分散するわけではなく、分散するのはそのうちの一部である。分散する個体の比率は、毎世代一定である場合と、密度依存的に決ま

る場合とを想定するが、いずれの場合も分散中にある割合で死亡していく。なお、二つのタイプは遺伝的に異なっており、両者間で交雑は起らないとする。ところで幼虫の死亡過程については、分散した幼虫のうち生き残った個体をすべて集計しておき、それらを各食草に均等に再配分するという操作をとる。再配分された個体と nondisperser の個体との合計数が収容力を越えた食草では全滅とし、それ以外の食草では次世代個体として生き残ると考えるのである。こうした手順により次世代個体数を算出し、これを再び、最初と全く同じ状態に設定しなおした食草条件の中へ組み込んでいく。このようにして、最大20世代まで個体群を繰り返す。

以上が Myers のモデルの骨子である。このモデルでは、ある形質の適性を、20世代目の個体群サイズと安定度（5回の繰り返して得られた20世代目の平均個体群サイズを個体群サイズの標準偏差で割った値）の2点で評価しようとしている。彼のモデルから導かれた主要な結論を列記すれば、次のようになる。

- (1) 分散個体 (disperser) が存在するとき、平均的な卵塊サイズは食草の収容力より大きなものになるべきである。
- (2) 餌量に対する卵数の比率が大きい（すなわち高密度）のとき、卵の分布はより集中的になった方がよい。



(3) 小さな卵塊サイズで産卵する個体群は、卵塊がより集中的に産付されない限り早晚絶滅してしまう。

(4) 分散個体の生存率が高い個体群は、それが低い個体群に比較してより不安定である。

これらの結論の表現にはあいまいな点が含まれているが、モデルの構造上いたしかたのないことなのである。さて、これらの結論をA-モデルからの予測と対比させて以下に考察する。

(1) の結論は、ここでのA-モデルからも予測されたことであるが、しかしその場合  $K \geq 2$  という条件がっいていた。  $K < 2$  の場合にはむしろ卵粒産卵の方が高いG値を得ていた。ここに、予測のくいちがいが生じている。

このくいちがいが生じた原因は、ひとえに Myers が、モデルに初期値を与えた後途中のプロセスを一切無視し、20世代目に現れた結果のみを判断の基準に用いたことに帰せられる。そのため彼は  $K$  (つまり全収容力に対する卵の相対密度) という尺度にも思い至らなかつたものと思われる。しかし実際には、繁殖に参加する雌個体数は各世代ごとに動的に変動しており、各世代の初期値として与えられるべき卵の相対密度も大きく変動しているはずである。また、20世代目の結果は各世代の動的な機構の集積によって現れてくるものであるから、個々の初期値に対応した次世代個体数というものを克明に解析しておく

ことも必要と考えられる。したがって、20世代目の結果のみを戦略の有効性の判断基準とした Myers の方法論には、問題が残されている。

ところで Myers のモデルから導かれた卵粒産卵の結果をみると、初期値として最も低い卵密度を与えられしかも1雌あたりの産卵数が5卵と最も低い場合には20世代まで存続しているが、それより高い卵密度でしかも多い産卵数を与えられると途中で絶滅している。何世代で絶滅したのか、絶滅した世代の卵密度はどのような値であったか、あるいはなぜ絶滅したのかといった点についてはもちろん述べられていない。しかしこの結果は、確実な証拠はないものの、A-モデルの予測によって説明可能である。それは次のように考えられる。第1世代の初期値として与えられるK値は0.05から0.1の値であるから、個体群は次世代で大きく膨張する。各世代初めの食草条件は常に一定に設定しなおされるから、繁殖に加わる雌数が増加した分だけK値も上昇する。K値がある閾値に達するまでは個体群は膨張を続けるが、閾値を越えたとき縮小に転じる。もしK値が閾値のまわりをわずかな振幅で行き来するならば、個体群は変動しながらも存続するであろう。ところが、卵粒産卵で顕著であったような個体群の急速な膨張に伴うK値の急速な増加が起ると、第62・63図で示したように、個体群は急激に絶滅へ向かうと考えられるのである。

ではここで、(1)の結論について総括しておく。

Myers がこのように主張した背景には、卵塊産卵ではどのような条件を組み込んでも20世代まで存続したが、卵粒産卵では途中で絶滅してしまったということがある。そのため、卵粒産卵がどのような条件のとき個体数を増加させうるかといったことに、彼は全く注目しなかったのである。したがって、(1)の結論がA-モデルとくいちがった点を持つというよりは、Myersの解析が不足しているというべきであろう。また彼は最適卵塊サイズを詳細に検討したわけではないから、(1)のようなあいまいな表現をとらざるをえなかったのであろう。

次に(2)の結論についてであるが、ここで用いられている「卵数の比率」という言葉は、第1世代の初期値として与えられた卵数に対するものである。また、「分布が集中的になった方がよい」場合は、彼の結果を見る限りでは、小さな卵塊サイズにおいてである。大きな卵塊サイズでは、分布の集中度に対応した変化は明らかではなく、常にほぼ一定の個体群サイズと安定度を示している。

小さな卵塊サイズの場合、分布がランダム分布に近いと途中で絶滅するが、分布が集中的になるにつれて存続するようになる。これはdisperserのうちの分散する個体の割合をどのように変化させても、同じ結果になるようである。ところで、これはまさに(3)の結論そのものである。したがって、結論(2)と(3)を

あわせて、「小さな卵塊サイズで産む個体群が存続するためには卵塊をより集中分布的に産みつける必要があり、これは卵の相対密度が高い時ほど重要となる」と言いかえることができるだろう。

さて、上の結論をA-モデルと対比させてみる。ただし初めに注意しておかなければならないことは、A-モデルでは卵塊が集中的に分布する（つまり雌成虫が既産卵寄生植物へ選好的に卵塊を加えていく）ような状況は考慮していないということである。しかしそれにもかかわらず、A-モデルによって卵塊が集中分布する場合を予測することは可能である。というのは、小さいサイズの卵塊を集中させるということは、結果的に大きなサイズの卵塊を産みつけることに等しくなるからである。したがって、結論(2)と(3)の表現は次のように言いかえることができるだろう。「卵の相対密度が高い時ほど、大きな卵塊サイズで産む必要がある」。これは、 $K$ の値が大きい時にはある程度大きな卵塊で産む方が有効であるというA-モデルの予測と一致している。

次に(4)の結論についてであるが、分散個体の割合と分散中の死亡率との関係は、Myers自身も述べているように容易に一般化できないほど複雑である。ただその中でも、分散期の生存率が高まるほど個体群が不安定になるということと言えるようである。この詳しいプロセスについてMyersは触れていないが、おそらく分散期の生存率が高まることによってC関

値が増加し，そのため不安定要因が増大したものと推察される。

以上のように，Myers のモデルから導かれた結論は，A-モデルから得られた予測によって説明が可能であるように思われる。

さて，続いて Itôら (1982) の作製したシミュレーションモデルについて述べる。彼らはギフチョウ (*Leuhdorfia japonica*) の卵塊産卵性の意義を明らかにするために，モデルを作製した。ギフチョウはウマノスズクサ科のカンアオイなどに産卵するが，カンアオイは株ごとにある間隔をもって点在する。カンアオイの株は平均5枚の葉をもっているが，1株あたりの収容力は，彼らの論文から算出すると約0.5である。つまり，カンアオイ1株からは，ギフチョウの幼虫は1匹すら成育できないのである。ところがギフチョウの卵塊サイズは，平均9卵である。このように，収容力に比して大きな卵塊サイズで産むことの意義を示すために，シミュレーションによる解析を行なったのである。

彼らのモデルで用いられているパラメータは次のようなものである。食草は2500 m<sup>2</sup>の中に2500株存在する。1株あたりの餌の生重量は4.0gで，1匹の幼虫が成育に必要な餌量は8.668gである。幼虫はひとつの株を食いつくすと分散していくが，出ていく方向はランダムである。幼虫の死亡に関しては，卵期から5齢(終齢)期までの各齢期で一律に0.2す

の死亡率がかかる他、分散途中にも分散する齢期によって、1齢から順に 0.999, 0.99, 0.9, 0.6, 0.2 の死亡率がかかるとする。卵塊サイズは 1, 2, 4, 8, 16, 32 と変化させ、株あたりの卵塊の分布はランダム分布とする。また個体ごとの生死のチェックは、卵期から蛹期までの間に 16 回行なう。

以上の操作を 5 回ずつ行なって、蛹期に至った個体数の平均値を求めるのである。その結果得られた結論は、次のようになる。

- (1) 卵密度が低いとき、卵粒産卵の方が多くの蛹数を残す。
- (2) 卵密度が 2500 株あたり 4000 卵以上になると、卵塊産卵（ここではサイズが 8）の方が多くの蛹数を残す。

これらの結論は、A-モデルから予測された結論と一致する。すなわち、 $K$  が低い値のときには卵粒産卵の方が、また  $K$  がある値より大きくなると卵塊産卵の方が有効になるということである。

ただし彼らの結果で、蛹期に至った個体数のかわりに 1 雌あたりが残した蛹数、つまりほぼ  $R_0$ （A-モデルでは  $G$  に相当）に近い値を用いたとき、それが卵密度の増加とともにどのような値と形状をとるのかということに興味ある所である。彼らの報告には 1 雌あたりの産卵数が記されていないので、これを推測する手だてはない。また、彼らのモデルでは幼虫の分散中の死亡率としてきわめて高い値が与えら

れているが、この死亡率を変化させたとき結果がどのように変化するのかということも、興味深い問題であるように思われる。

さて以上述べてきたように、A-モデルから得られた予測は、少なくとも定性的には二つのシミュレーションモデルからの結果を矛盾なく説明することができた。このことは、A-モデルの定式化が有効なものであることを意味していると考えられる。さらに、シミュレーションモデルでは組み込まれていなかった雌成虫の産卵様式をひとつのモデルの中に組み込むことによって、生活史戦略という観点から卵塊サイズの最適性を論じられるようになった意義は大きいと思われる。

ところで、A-モデルならびに二つのシミュレーションモデルから得られた卵塊産卵に関する最も重要な結論をもう一度示せば、「卵密度（K値）が低いときには卵粒産卵の方が、またK値がある値を越えると卵塊産卵の方が最適となる」というものであった。ここで言うK値の「ある値」とは、A-モデルでは約2でItôらのモデルでは約3であったが、条件を変えらることによって変化する値である。この結論を平易に言いかえれば次のようになる。卵密度が低いときには餌をめぐる幼虫間の種内競争が少ないから、なるべく卵を食草上に均等に分配し、しかも移動がほとんど起らないようにするのが良い。これを実現させるには、卵粒産卵が最も良いということになる。

一方、卵密度が高い場合には、幼虫数を分散中に減少させしかかも未利用の食草を残すようにしなければならぬ。このためには卵を少数の食草上に集中させる必要があるから、卵塊産卵の方がより有効になると考えられるのである。ただし、あまりに大きい卵塊サイズでは移動中の死亡が大きくなりすぎて、かえって次世代個体数を減少させることになる。したがって、卵塊サイズの中にも最適なサイズが存在するのである。

ところで、ここで導かれた卵塊産卵性の意義は、今まで一般的にはほとんど考慮されてこなかったものであることを指摘しておく。それは、今までの動向として、卵塊産卵性が有効になると思われる条件を成虫期・卵期・幼虫期などの各ステージごとに、羅列的にひろい上げるということに注意が向けられてきたことに原因している。たとえば、Stamp (1980) の総説では、成虫にとっては産卵植物の探索や産卵に対して時間を有効に分配すること、卵にとっては外気にさらされる表面積を減少させることにより乾燥を防ぐこと、等々の項目がそれぞれ独立に例示されているにすぎない。ところが本章で作製したモデルでは、成虫期や幼虫期は種の生活上切り離して考えることができないものであるという認識のもとに、最適性の原理に基づき最適卵塊サイズを求めた。その結果、生活史全体を通して次世代個体数を最大にするような卵塊サイズが存在し、それは卵密度が



高い時には卵塊産卵となることが明示されたのである。このように、卵塊産卵の意義として、種の増殖を規定する本質的な機能の含まれていることを新たに認識しておく必要がある。またこのモデルで用いたような、ある形質や戦略を生活史全体のなかで評価していくという観点、つまり生活史戦略として評価していくという観点は今後ますます重要になっていくものと思われる。なぜなら、多段決定法の問題点として知られているように、ある形質なり戦略がたとえ生活史上の一過程で最適になったとしても、それが生活史全体を通して最適になるという保証はないからである。

さて、上述の結論によれば、アカスジチュウレンジハバチの場合には6月までは卵粒で、7月以降は卵塊で産卵する戦略が最適であると考えられた。しかし実際には、産卵期間全体を通じて平均的にほぼ一定のサイズ ( $\bar{x}=12$ ) の卵塊を産んでいる。これは、環境条件を逐一査定していく能力を獲得していない本種の雌成虫が、7月以降に遭遇する劣悪な条件を乗り切るために最適と考えられる卵塊サイズを常に産み続けている結果であると考えられた。言い換えれば、本種の卵塊産卵性の適応的意義は、7月以降の劣悪な環境条件の克服を可能にした点に存在すると考えられるのである。

最後に、Itôら (1982) も指摘しているが、卵塊産卵性の個体群の中に卵粒産卵性の個体が生じた場合、

その変異性は拡散しうるかという問題が残っている。この問題は最適な卵塊サイズが進化的に安定かどうかということであるから、ESS (Evolutionarily Stable Strategy) の問題である。しかしながら、一般に、ある形質が ESS たりうるかを数学的に証明するのは容易なことではなく、卵塊サイズの議論もその例外ではない。というのは、成虫における変異性の拡がりには、単に成虫期のみにとどまらず幼虫期も含めた問題となっているからである。つまり、成虫の変異個体が個体群中に拡がるか否かを明らかにするためには、まず変異個体が出現したことによって個体群全体の幼虫数がどのように変化するかを把握し、さらに変異個体に由来する幼虫が全体の中でどの程度の割合を占めるのかを把握しなくてはならないが、そのためには全く等質な幼虫を明確に識別することが不可欠である。しかし実際に数学的に処理しようとする場合、識別は不可能なのである。もし識別を可能にしようとするならば、シミュレーションという手法を用いる以外に方法はないと思われる。この問題は、今後に残された課題と言わざるを得ない。

なお、本章で作製したモデルでは触れなかったが、卵塊産卵性に伴う雌成虫のエコノミーの問題も無視することはできない。たとえばアカスジチュウレンジハバチでは、産卵に際しまず新梢茎の表皮を切り込まなければならぬが、そのためにはかなりの時間と労力を必要とする。もし成虫が茎内に産むとい

う習性を保持したまま卵粒で産卵すれば、1卵あたりにすべてこのコストが附加され成虫に対するリスクは増大することになる。このことは本種の卵塊産卵性の意義を示す今ひとつの根拠と考えられよう。このように、卵塊産卵性の意義を考える場合には、成虫や幼虫の各ステージにおけるエコノミーの問題に生活史戦略という観点を加え、総合的にとらえていくことが必要と考えられる。

Appendix A

$$\begin{aligned}
 M(t) &= \sum_{0 \leq k \leq z} e^{kt} \bar{P}_k \\
 &= \sum_{0 \leq k \leq z} \sum_{k \leq i \leq z} e^{kt} P(i, k) \\
 &= P(0,0) + \sum_{1 \leq i \leq z} \sum_{1 \leq j \leq i} e^{jt} P(i, j) \\
 &= (1 - \frac{1}{N})^z + \sum_{1 \leq i \leq z} \sum_{1 \leq j \leq i} e^{jt} \binom{z}{i} \left(\frac{1}{N}\right)^i \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{z-i} \binom{i-1}{j-1} \phi^{i-j} (1-\phi)^{j-1} \\
 &= (1 - \frac{1}{N})^z + e^t \sum_{1 \leq i \leq z} \binom{z}{i} \left(\frac{1}{N}\right)^i \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{z-i} \sum_{0 \leq j-1 \leq i-1} \binom{i-1}{j-1} \phi^{i-j} \left\{ (1-\phi)e^t \right\}^{j-1} \\
 &= (1 - \frac{1}{N})^z + e^t \sum_{1 \leq i \leq z} \binom{z}{i} \left(\frac{1}{N}\right)^i \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{z-i} \left\{ \phi + (1-\phi)e^t \right\}^{i-1} \\
 &= (1 - \frac{1}{N})^z + \frac{e^t}{\phi + (1-\phi)e^t} \left[ \sum_{0 \leq i \leq z} \binom{z}{i} \left\{ \frac{\phi + (1-\phi)e^t}{N} \right\}^i \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{z-i} - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^z \right] \\
 &= (1 - \frac{1}{N})^z + \frac{e^t}{\phi + (1-\phi)e^t} \left[ \left\{ \frac{(N+\phi-1) + (1-\phi)e^t}{N} \right\}^z - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^z \right] \\
 &= \frac{\phi(1-e^t)}{\phi + (1-\phi)e^t} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^z + \frac{e^t}{\phi + (1-\phi)e^t} \left\{ \frac{(N+\phi-1) + (1-\phi)e^t}{N} \right\}^z
 \end{aligned}$$

Appendix B

方程式  $[\frac{F}{E}] = (1-\phi)\bar{z} + N\phi \left\{ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{\bar{z}} \right\}$  に対して,

$$f(\bar{z}) = (1-\phi)\bar{z} + N\phi \left\{ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{\bar{z}} \right\} - \left[\frac{F}{E}\right]$$

とおけば求める  $\bar{x}$  は  $f(\bar{x})=0$  の解である。いまそれを  $\alpha$  としておく。ところで、 $f'(x) \neq 0$  が成り立つ範囲内で、 $x = \bar{x}_n$  ( $\bar{x}_n$  は任意の実数) における接線の方程式は  $f(x) - f(\bar{x}_n) = f'(\bar{x}_n)(x - \bar{x}_n)$  であるから、これが  $f(x)=0$  と交わる点の  $x$  座標 (これを  $\bar{x}_{n+1}$  とする) は、

$$\bar{x}_{n+1} = \bar{x}_n - \frac{f(\bar{x}_n)}{f'(\bar{x}_n)}$$

と表わせる。このとき Newton-Raphson 法により、 $|\alpha - \bar{x}_{n+1}| < |\alpha - \bar{x}_n|$ 、すなわち  $\lim_{n \rightarrow \infty} \bar{x}_n = \alpha$  が成り立つ。したがって、

$$\bar{x}_{n+1} = \frac{\left[\frac{F}{E}\right] + N\phi(1-\frac{1}{N})^{\bar{x}_n} \left\{1 - \bar{x}_n \ln(1-\frac{1}{N})\right\} - N\phi}{(1-\phi) - N\phi(1-\frac{1}{N})^{\bar{x}_n} \ln(1-\frac{1}{N})}$$

の漸化式により、正確な  $\bar{x}$  の値を求めることができる。

### Appendix C

一匹の幼虫が成育を完了するまでに、 $w$  の餌量を要すると仮定する。寄主植物の収容力は  $C$  であるから、餌量は  $Cw$  である。幼虫は餌を平等に分配するから、分散が起る前までに  $E_j$  匹の各個体は  $Cw/E_j$  の餌を摂食したことになる。 $\mu E_j$  の幼虫が移動し成育を完了したとすれば、 $i$  番目の寄主植物では次の関係が成り立つ。

$$E_i w + \mu E_j \left( w - \frac{Cw}{E_j} \right) \leq Cw$$

これを整理して

$$E_i + \mu(E_j - C) \leq C$$

#### Appendix D

ある小さな  $C$  の値に対して  $G$  曲線の中央部が陥没するという現象は、 $C$  を越える  $\varepsilon$  というサイズの卵塊に由来する幼虫が移動後に成育を全うできていないということであり、それは Appendix C で述べた不等式が満たされていないということの意味している。したがって、中央部で陥没が起らない条件を求めることは、Appendix C の不等式を満たす  $C$  の条件を求めることであり、 $C$  の閾値はその最小値に相当する。不等式は  $E_i + (1 - \alpha - \beta E_j)(E_j - C) \leq C$  であったから、書きなおすと、

$$\beta E_j^2 - (1 - \alpha + \beta C) E_j + (2 - \alpha) C - E_i \geq 0 \quad \text{----- ①}$$

となる。① 不等式には  $E_i \cdot E_j \cdot C$  という3つの独立な変数が含まれているが、 $C$  の閾値が存在するためには必ずいかなる  $E_j$  に対しても①不等式が満たされていなければならない。その条件は  $E_j$  に関する判別式が0または負となることであるから、

$$\frac{(1-\alpha+\beta C)^2 - 4\beta C + 4\beta E_i}{2\beta} \leq 0 \quad \text{----- } \textcircled{2}$$

である。②不等式を書きかえると、

$$E_i \leq \frac{4\beta C - (1-\alpha+\beta C)^2}{4\beta}$$

である。ここで  $0 \leq E_i \leq C$  であることを考慮すれば、 $C$  の閾値はまさに次の不等式を満たすときに与えられる。

$$0 \leq \frac{4\beta C - (1-\alpha+\beta C)^2}{4\beta}$$

これを書きかえると

$$\frac{3-\alpha-2\sqrt{2-\alpha}}{\beta} \leq C \leq \frac{3-\alpha+2\sqrt{2-\alpha}}{\beta}$$

となる。ここで  $C$  の閾値 ( $C_T$ ) は  $C$  のとりうる値の最小のものであった。しかもそれは (6.7) 式で示したように  $0 < C_T < \min\left(\frac{1-\alpha}{\beta}, F\right)$  を満たしていなければならない。この場合  $F$  は十分大きくとってあるので、ここで証明しておくべきことは、

$$0 < \frac{3-\alpha-2\sqrt{2-\alpha}}{\beta} < \frac{1-\alpha}{\beta}$$

が成り立つかどうかである。左側の不等式に対しては  $(3-\alpha) > 2\sqrt{2-\alpha}$  を証明すればよいが、左右両辺

とも正の値なので  $(3-\alpha)^2 > (2\sqrt{2-\alpha})^2$  が「いければ」必要十分である。

$$(3-\alpha)^2 - (2\sqrt{2-\alpha})^2 = (1-\alpha)^2 > 0 \quad (\because 0 < \alpha < 1)$$

また右側の不等式に対しては  $(1-\alpha) > (3-\alpha-2\sqrt{2-\alpha})$  を証明すればよい。

$$(1-\alpha) - (3-\alpha-2\sqrt{2-\alpha}) = 2(\sqrt{2-\alpha} - 1) > 0 \quad (\because 0 < \alpha < 1)$$

以上から  $C$  の閾値は次のように与えられる。

$$C_T = \frac{3-\alpha-2\sqrt{2-\alpha}}{\beta}$$

## Appendix E

尺度  $K$  の分るを

$$I = \varepsilon \cdot S\left(\left[\frac{F}{\varepsilon}\right], N, \phi\right) = \varepsilon \left[ (1-\phi) \left[\frac{F}{\varepsilon}\right] + N\phi \left\{ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{\left[\frac{F}{\varepsilon}\right]} \right\} \right]$$

とおく。

$[F/\varepsilon] \cong F/\varepsilon$  とし、また  $(1 - \frac{1}{N})^{\frac{F}{\varepsilon}}$  の展開項のうち、 $\frac{1}{N}$  の2乗以上の項は0に近いものとして無視すると、

$$\begin{aligned} I &= \varepsilon \left[ (1-\phi) \frac{F}{\varepsilon} + N\phi \left\{ 1 - \left(1 - \frac{F}{N\varepsilon}\right) \right\} \right] \\ &= F \end{aligned}$$

となる。よって

$$K \cong \frac{F}{N \cdot C}$$



## 第Ⅶ章 総合考察

これまでの各章で、アカスジチュウレンジハバチの生活様式について解析を行なってきた。得られた主要な結論を章ごとに要約すれば、次のとおりである。

(1) 実験的に集合サイズを変えて飼育したところ、集合効果が検出されなかった。つまり、幼虫を単独で飼育しても発育の遅延が起らず、死亡率も増加なかった。野外の食草に孵化幼虫を1頭ずつ接種した実験でも、高い生存率が得られており、著しい死亡率の増加は認められなかった。

(2) すべての幼虫が、孵化後必ず新梢先端部に移動し、以後摂食の進行にともない順次ひとつずつ下方の葉へsystematicに移行していくという、きわめて固定的な行動パターンに従っていることが明らかとなった。この行動パターンは、孵化後に最も柔らかな葉を利用できる点、およびノイバラのように餌(葉)が茎上に一列に並んでいる食草を最短のコースに沿って利用できる点において、最も効率的な摂食パターンであると考えられた。ところで、個々の幼虫の行動を詳しく観察した結果、各個体は他個体と独立に行動していることが明らかとなった。つまり、各々の個体は他個体に依存しない形で行動しているにもかかわらず、それらはすべて同一の行動パターンに従っているのである。

(3) 野外における餌量の分布を定量的に測定したところ、平均的なサイズの卵塊から孵化してきた幼虫が成育を全うするのに必要な餌量は、1本の新梢上の餌量だけでは賅えないことが明らかとなった。幼虫は早晚他の新梢への移動を余儀なくされるが、移動中のリスクは高く、この意味において餌量が強い制限要因となっている可能性が示唆された。

(4) 生活史戦略という観点に立ち最適卵塊サイズを求めたところ、相対的に卵密度が低い場合には卵粒産卵が、また卵密度が高い場合には卵塊産卵が有効との結論が得られた。この関係からすると、本種的生活において6月までは卵粒で、7月以降には卵塊で産卵する戦略が最も有効であると考えられたが、実際には産卵期間を通じて卵塊産卵であった。このことから、本種の卵塊産卵性の生態的意義は7月以降の劣悪な環境条件を克服できる点に存し、また環境条件を逐一査定する能力のない雌成虫は常にほぼ一定のサイズの卵塊を産み続けているものと解釈された。

ところで集合性という顕著な生活様式が獲得されてきた背景には、集合することによって初めて獲得可能になった何らかの利点が存在していたと考えるのが妥当である。つまり、何らかの環境要因に対する適応の結果として、集合性が獲得されてきたと解釈されるのである。したがって、この集合性の持つ適応的意義を明らかにすることこそ、「なぜ集合す

るのか。集合することにはどのような意味があるのか」といった問いに答えるための、最後の課題となるのである。

集合の適応性を考察することは進化論的考察をも含むことになるので、一般には容易な作業ではない。しかし、様々な種における集合の適応性を比較検討して初めて、集合という現象の全体像を把握することが可能になると考えられるので、上述した本種の生活様式をもとに本種の集合性の適応的意義を考察することには大きな意味があると思われる。以下に、それについて論じてみたい。

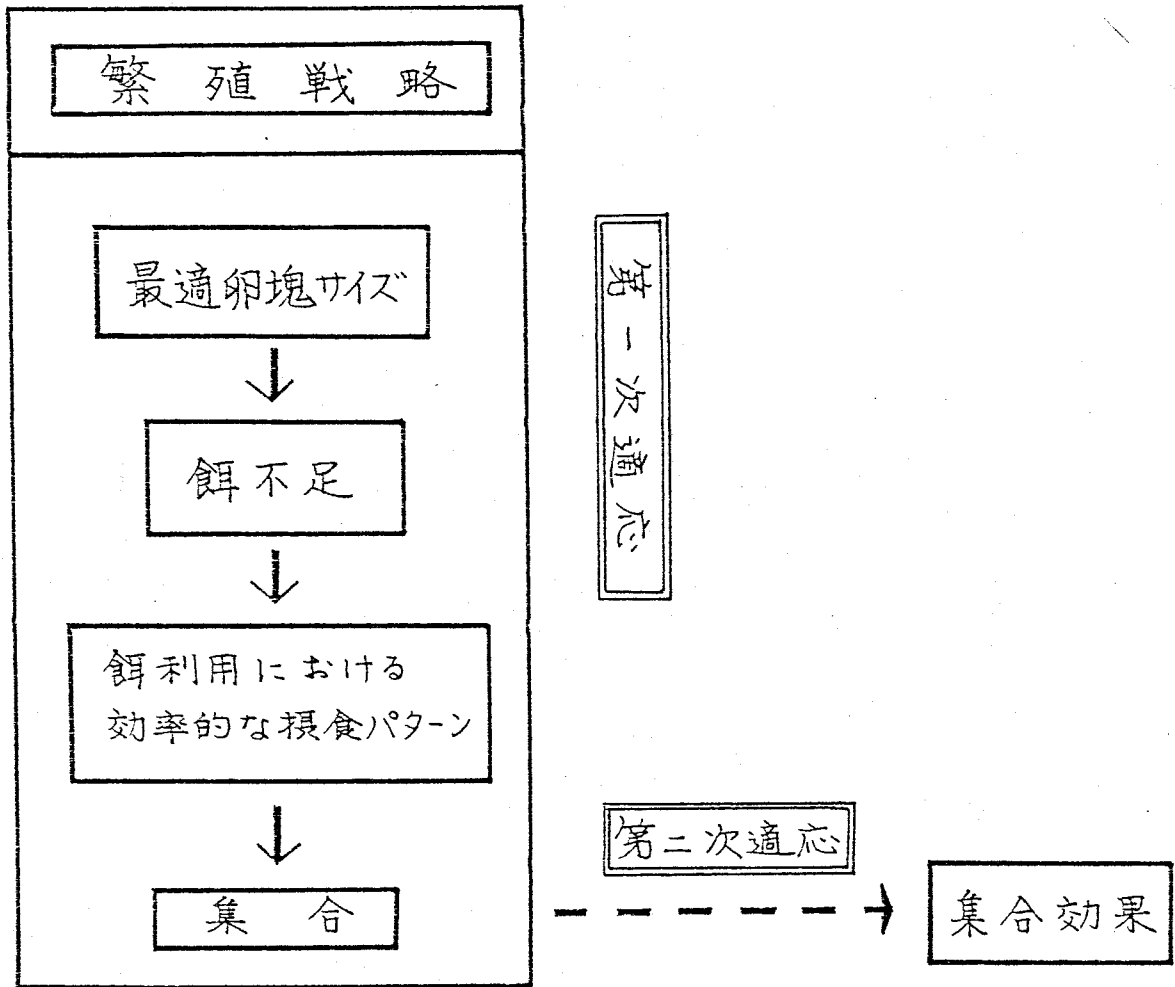
まず本種の生活上で特徴的なこととして、集合効果が検出されないということがあげられる。集合効果に対する今までの考へ方は、「単独で生活すれば発育が遅延したり生存率が低下する。したがって、集合することには適応的意義がある」というものであった。この論理からすれば、集合効果が検出されない本種には、集合することの意義が存在しないということになる。

ところが近年、集合効果が検出されないか、あるいは検出されたとしてもきわめて微弱であるような集合性昆虫が次々と報告されるようになってきた(たとえば、オオトビモンシャチホコ(森本, 1979), ミノウスバ(Tsubaki, 1981), ギフテヨウ(Itôら, 1982)など)。この背景には、以前は集合効果の顕著な種が選択的に取り上げられていたということが

あるように思われるが、いずれにしても本種が集合性昆虫の中の特異な存在でないことは明らかで、しかも上述の論理によって集合性の意義を表現しえないことは明らかである。また上の論理に対する批判として、集合効果が獲得される時に適応の対象となった環境要因が明らかでないことや、集合効果は集合が確立された後に獲得された副産物ではないかといったことが考えられる。このように、集合効果が集合の適応性の本質であるという論理には、重大な欠陥があると言わざるをえない。

しかしながら一方では、集合効果が適応性の全体を表わしえないものであったとしても、少なくともその一部を構成しうるものであることを認めないわけにはいかない。

ここに一種のジレンマが生じている。この原因は、集合の適応性を一面的に規定しようとするところにあるように思われる。こうしたジレンマを解決するため、筆者は第1次適応 (primary adaptation) と第2次適応 (secondary adaptation) という2つの適応レベルを考えるよう提案した (第三章および第67図を参照)。つまり、集合が獲得される進化的筋道を考えた場合、集合が確立される時点に集合が適応的となる要因は存在したはずであり、この要因に対する適応を第1次適応と名づけるのである。また、集合がいったん確立された後には、長い進化的プロセスの中で集合はより洗練化されたものになり、幼虫間相互



第67図. アカスジチュウレンジハバチの集合性に関するシエマ. 破線は未発達であることを示す.

の結びつきもより強固なものになっていくと考えられる。こうした適応形態を第2次適応と名づけるのである。もちろんこうした考えはまだ試論的なものであり、個々の種で示される集合の適応性を二者択一的に2つの適応レベルに分類することは困難な場合も生じると思われるが、しかし少なくとも適応的意義に関する混乱を回避することができ、種間の比較を容易にできるものと思われる。

この考之に従えば、集合効果とは幼虫の相互依存性の強さを示すものであるから、いちおう第2次適応に相当させることができよう。したがって、本種で集合効果が検出されないということは、第2次適応が明瞭な形で獲得されるには至っていないということを示すものであって、決して本種の集合性の適応的意義をも否定するものではない。本種の集合性を考察するためには、第1次適応に目を向ける必要がある。

第1次適応を明らかにするためには、適応の対象となった環境要因の検出と、種が示す適応の具体的な機作の2点を明らかにすることが必要である。以下に、この2点について考察する。

まず、適応の対象となった環境要因であるが、それは種の生活上で強い制限要因となっている可能性が強い。Prop (1959) や Stamp (1981) は天敵の重要性を示唆しており、また Kidd (1982) はシミュレーションモデルを用いて天敵の作用と集合サイズの関

係を論じている。このように、天敵の圧力という要因は十分に適応の対象となりうるものである。ただ、本種の場合には天敵による死亡はほとんど起っておらず、少なくとも現時点では、天敵が制限要因であると考えに足る証拠は不十分であると思われる。それよりむしろ、第V章や第VI章で明らかになったように、本種は深刻な餌条件のもとに置かれていることから、最も適応すべき環境要因は餌量であると考えるのが妥当と思われる。餌量が制限要因となりうる可能性は、第VII章で述べたように、Myers (1976) や Itôら(1982) の研究によっても示唆されている。

さて、深刻な餌条件のもとで本種が示す具体的な適応は、まず成虫期の卵塊産卵性に見られる。7月以降に遭遇する劣悪な餌条件を乗り切るための戦略として、卵塊産卵性の意義は認められた。しかもこの産卵戦略は成虫期のみならず幼虫期も含めた上で評価されたものであるから、卵塊産卵性は本種の生活史全体を適応的なものへ導くための産流とも言うべきものである。

ところで、卵塊産卵性にもなって、1本の新梢上の餌量だけでは孵化してきた幼虫の成育をすべて全うさせることができないという事態が起ってくる。これは、野外における餌量の分布を定量的に測定した結果からも裏づけられる。このため、幼虫は早晚新梢を食いつくして、移動していかなければならない。

このように、幼虫は新梢上で餌不足という強い選択圧 (selection pressure) を受けることになる。こうした状況のもとでは、餌をうまく利用できない個体の死亡率は増加するだろう。したがって、幼虫自身の適応として、餌の効率的利用という局面が生じてくることは容易に予想できる。実際に、本種の幼虫は最も効率的と考えられる摂食パターンを獲得しているように見える。ここに、餌量に対する本種の適応の、第2の機作が見て取れるのである。

ところで、個々の幼虫は他個体と独立に行動していた。しかし、すべての個体が上述した効率的な行動パターンに従っていたため、結果的に集合が形成され維持されるように思われた。したがって、このような形態の集合では幼虫相互の依存性が強固に獲得されておらず、そのため集合効果が検出されないものと考えられた。

以上、本種の集合をめぐって、本種の生活様式に現れた適応的側面を考察してきた。ここで主要な点をもう一度要約すると、次のようになる。本種の生活上で最も重要な制限要因は餌量であると考えられた (第V章および第VI章)。この制限要因に対する適応として、成虫期では卵塊産卵性が、幼虫期では効率的な摂食パターンが獲得されてきた (第IV章および第VI章)。これらの適応が具現されたとき、複数の幼虫が同一の行動パターンに従うことになり、結果として集合が形成・維持されることになった (



第IV章)。ただし幼虫相互の依存性は弱く、そのため集合効果は検出されない(第III章)。

上の結論で最も注目すべき点は、幼虫期の集合性が単に幼虫期のみの一戦略として獲得されたものではなく、成虫期をも含む一連の生活史戦略の中で獲得されてきたものであるという認識である。こうした認識は、今までの研究に欠落していただけに、今後ますます重要になってくるものと思われる。

ところで、野外でみられる卵塊サイズには、ある範囲でばらつきが生じているのが普通である。このばらつきがどのような意味をもつのかは、今のところ十分に説明されていない。ただ、鳥のクラッチサイズにも同一個体群内でばらつきのあることが知られており、これに対し Mountford (1973) はリスクの分散 (Boer, 1968) という観点から、「クラッチサイズのばらつきは環境の変動に対して個体群の絶滅確率を減少させる上で適応的意味をもつ」と述べている。集合性昆虫に対してもこの論理を適用することは可能であるが、その実証的裏づけをとることも含めて、卵塊サイズのばらつきという問題は今後に残された課題であるう。

また、集合性の反極に単独性という生活様式が存在することも忘れてはならない。とくに、本論文で取り上げたように、単独性と集合性を示す種が同属近縁種として存在する場合も皆無ではない。こうした種では生活上の特性に少なからぬ差を生じている

であろう。たとえば、アカスジチュウレンジハバチはバラの新梢茎内にしか産卵しないのに対し、単独性のニホンチュウレンジハバチはバラの少し古くなった葉の中に、しかもアカスジチュウレンジハバチがほとんど利用しないブッシュ状のバラに多く産卵する傾向がある。この産卵様式のちがいにより、成虫にとっての産卵場所はアカスジチュウレンジハバチではかなり限定されたものとなるのに対し、ニホンチュウレンジハバチではほとんど無数に存在することになる。また幼虫の動きにしても、アカスジチュウレンジハバチでは新梢上での大きな移動が見られるのに対し、ニホンチュウレンジハバチはほとんど移動しない。このような生活様式のちがい、またそれを成り立たせている環境要因のちがいなどを近縁種間で克明に比較していくことは、集合性の本質を解明する上で、有効なアプローチとなるであろう。

## 要 約

アカスジチュウレンジハバチ (Arge nigrinodosa Motschulsky) は膜翅目・ミフシハバチ科に属し、バラ科・Rosa 属の植物だけを食害するハバチの1種である。卵は寄主植物(主にノイバラ)の新梢茎内に卵塊として産まれ、幼虫は初齢期から顕著な集合生活を送る。この研究は本種におけるこの集合現象の実態とその適応的意義を明らかにする目的で行なわれた。なお本種の同属近縁種に、本種と同時期・同所的に発生し同じ食草を利用するが、卵はバラの小葉縁に卵粒で産みこまれ幼虫は単独生活を送るニホンチュウレンジハバチ (A. nipponensis Rohwer) がいる。ここではこの対照的な近縁種との比較もあわせて行なった。得られた主要な結論を要約すると次のとおりである。

(1) 実験的に集合サイズを変えてアカスジチュウレンジハバチの幼虫を飼育し、密度が幼虫の発育や生存に与える影響を調べた。その結果、1頭で飼育された場合でさえも幼虫はまったく死亡せず、また齢期間や体の大きさを示される発育経過も他の飼育密度区とほとんどかわらないことが明らかとなった。すなわち今まで集合性昆虫で言われてきたようないわゆる集合効果が認められず、本種の集合性を解釈するためには新たな視点の導入が必要であると考えられた。

(2) 野外の食草にアカスジチュウレンジハバチの卵

化幼虫を1頭ずつ接種して以後の生存曲線を求めたところ、高い率で生存することが明らかとなった。これによって本種の幼虫が単独でも十分に成育可能であることが、実際の生息場所においても確認された。

(3) ニホンテユウレンジハバチの幼虫を異なる密度下で飼育したところ、2頭以上の区で死亡率が増加した。しかし発育に関しては区間で大きな差がみられず、密度効果は明瞭ではなかった。

(4) アカスジテユウレンジハバチとニホンテユウレンジハバチの間で発育経過や生存日数を比較したところ、成虫期の大きさや産卵数を除いてほとんど差のないことが明らかとなった。すなわち生活様式はまったく異なっているにもかかわらず、幼虫期の発育に関する特性はさわめて類似していた。

(5) アカスジテユウレンジハバチの孵化幼虫は、孵化後必ず新梢先端部へ移動し、その後先端付近の小葉に定着し摂食を開始するというさわめて固定的な行動パターンを獲得していることが明らかとなった。この場合孵化は不斉一に起るため個々の幼虫は他個体とまったく独立に行動するが、すべての個体がこの固定的な行動パターンに従うため新梢の先端付近に集合が次第に形成されていくことが判明した。なおこの行動パターンには正の走光性、茎上で直進するという性質、茎と葉柄の位置関係などが密着に関連しているものと推察されたが、幼虫間相互の積極

的な誘引性は検出されなかった。

(6) アカスジチュウレンジハバチの孵化幼虫を平板上に放逐して以後の行動を調べたところ集合はまったく形成されず、幼虫間に相互誘引性のないことが裏づけられた。

(7) アカスジチュウレンジハバチの幼虫は摂食の進行にともない順次ひとつずつ下方（基部方向）の葉へ移行していくという固定的な行動パターンを獲得していることが明らかとなった。この場合、摂食が進み自らの摂食場所を確保できなくなった個体から移動を開始するので個々の幼虫は他個体とほとんど独立に行動することになるが、すべての幼虫が同一の行動パターンに従うため集合が再形成され維持されることがわかった。

(8) 新梢先端部から摂食を開始し、以後順次ひとつずつ下方の葉へ規則正しく移っていくというアカスジチュウレンジハバチの幼虫の摂食パターンは、バラのように餌（葉）が茎上に一列に並んでいるような形態の食草に対して最も効率的なパターンであると考えられた。また個々の幼虫がほぼ独立に行動していることから、個々の幼虫は餌利用に関してエゴイスタティックにふるまっていると考えられ、餌が幼虫間に均等に分配されている可能性が示唆された。このような摂食パターンの有効性は、餌を食いつくして分散していく前までの、実際の生息場所における高い幼虫生存率によって裏づけられた。以上のこ

とから、本種の集合は個々の幼虫がエゴイステックにふるまいながらも最も効率的な同一の行動パターンに従うため、形成され維持されるものと考えられた。

(9) ニホンチュウレンジハバチの孵化幼虫は、半数以上の個体が自ら孵化してきた小葉上にとどまり、移動する個体もただか隣りの小葉へ移る程度で、きわめて固着的な性質をもつことが明らかとなった。アカスジチュウレンジハバチの場合を顧慮して、幼虫の適応的な摂食パターンが成虫の産卵様式と強く連関している実態が認められた。

(10) 野外における餌量の推定式と、卵塊から孵化してきた幼虫が必要とする餌量の推定式を作製し、野外に分布する餌の相対的豊富さを求めた。その結果、平均的なサイズの卵塊から孵化してきた幼虫が成育を全うするのに必要とする餌量は、1本の新梢上の餌量だけでは賚えないことが明らかとなった。このことから、幼虫にとって餌量が強度の制限要因となっている可能性が示唆された。

(11) アカスジチュウレンジハバチの雌成虫の産卵様式を野外調査と室内実験により調べた結果、平均13卵のサイズの卵塊を一生のうち3卵塊程度産むことが判明した。またブッシュ状になった寄主植物の利用率は、硬化が速いという物理的要因や捕食者であるクモが多いという生物的要因などのため低い値しかとらず、むしろ点在する寄主植物の方が主要な

産卵対象であると結論された。

(12) 生活史戦略という観点に立ち、最適な卵塊サイズを求める数理的モデルを作製した。このモデルからは、餌量に対する卵密度が相対的に低い場合には卵粒産卵が、卵密度が高い場合には卵塊産卵がそれぞれ有効であるという結論が得られた。そして、卵塊産卵性は餌条件が変動しても次世代個体数をある範囲で安定して産出できるのに対し、卵粒産卵性では餌条件が良いときは多くの次世代個体数を残せるが餌条件が少しでも悪化すると急激に絶滅確率を増大させるといった不安定さのあることが明らかとなった。

(13) モデルの結論からすると、アカスジチュウレンジハバチの雌成虫は6月まで卵粒産卵で、7月以降に卵塊産卵に切りかえる産卵戦略が最も有効であると考えられたが、野外における実際の産卵は一年を通じて卵塊産卵であることが判明した。これは餌量を逐一査定していく能力のない雌成虫が、より安定的に次世代個体数を残せる卵塊産卵性を獲得している結果であろうと推察された。

(14) 以上述べたようなアカスジチュウレンジハバチの生活様式の実態から、集合のもつ適応的意義を論じた。そこでは、適応性の解析には適応の対象となった環境要因の検出とそれに対する種の適応の具体的な機作を解明することが不可欠であるという認識のもとに、適応性を第1次適応(集合が確立される

時点での適応) と第2次適応 (集合が確立された後のより洗練化された適応形態) という二つのレベルから考察すべきであることを提案した。その線にそって本種の集合性の発達の過程を推論すると次のようになる。本種の生活上で最も重要な制限要因は餌量であると考えられる。したがって、本種にとって餌の利用をいかに効率よく行なうかということが最大の問題となる。この制限要因に対する適応の機作として、まず成虫期に卵塊産卵性が獲得され、これが本種の生活史戦略のいわば主流となった。しかし、卵塊産卵されることによりそれに由来する個々の幼虫は深刻な餌条件下におかれることになる。ここで餌に対する適応の第2の機作として、幼虫期の効率的な摂食パターンが導かれる。これらの適応が具現されたとき、複数の個体が同一のパターンに従って行動することになり、結果的に集合が形成され維持される。しかし幼虫相互の他個体への依存性が発達するには至っていない。集合効果が検出されないのはそのためである。



## 引用文献

- 足立 礎 (1979) 鳥のフランチサイズは何で定まるか。  
生物科学, 31: 66-78.
- Adachi, I. (1981a) Behavioral process of aggregation of the Red-striped sawfly, *Arge nigrinodosa* Motschulsky (Hymenoptera: Argidae). *Appl. Ent. Zool.*, 16: 29-36.
- Adachi, I. (1981b) Comparison of the effects of larval aggregation between gregarious and solitary species of sawflies, *Arge nigrinodosa* Motschulsky and *Arge nipponensis* Rohwer (Hymenoptera: Argidae). *Appl. Ent. Zool.*, 16: 477-486.
- Adachi, I. (1983) Economy of food utilization in a gregarious sawfly, *Arge nigrinodosa* Motschulsky (Hymenoptera: Argidae): Relative abundance of food in the natural habitat and behavioral pattern of larval feeding. *Res. Popul. Ecol.* (in press).
- Allee, W.C. (1931) Animal aggregations: A study in general sociology. Univ. Chicago Press.
- Boer, P.J.den (1968) Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.*, 18: 165-194.
- 藤崎憲治 (1972) 集合性昆虫の野外における研究と集合性の進化について。個体群生態学会報, 21: 2-7.
- 藤崎憲治 (1977) カメムシ類の集合。遺伝, 31: 29-35.
- Ghent, A.W. (1960) A study of the group-feeding behaviour of larvae of the Jack pine sawfly, *Neodiprion pratti banksianae* Roh.

- Behaviour*, 16: 110-148.
- Hamilton, W.D. (1964) The genetical theory of social behaviour.  
*J. theor. Biol.*, 7: 1-52.
- Harper, A.M. & C.E. Lilly (1962) Aggregation and winter survival in southern Alberta of *Hippodamia quinquesignata* (Coleoptera: Coccinellidae), a predator of the pea aphid (Homoptera: Aphididae). *Canad. Ent.*, 114: 303-309.
- Henson, W.R. (1965) Individual rearing of the larvae of *Neodiprion sertifer* (Geoffroy). *Canad. Ent.*, 97: 773-779.
- 細谷純子 (1956) テアトワカに関するエ, ヲの観察,  
*衛生動物*, 7: 77-82.
- Ishii, S. & Y. Kuwahara (1967) An aggregation pheromone of the German cockroach, *Blattella germanica*. 1. Site of the pheromone production. *Appl. Ent. Zool.*, 5: 207-213.
- 伊藤嘉昭 (1978) 比較生態学 (第2版). 岩波書店
- Itô, Y., A. Shibasaki & O. Iwahashi (1969) Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. IX. Population dynamics. *Res. Popul. Ecol.*, 11: 211-228.
- Itô, Y., Y. Tsubaki & M. Osada (1983) Why do *Luehdorfia* butterflies lay eggs in clusters? *Res. Popul. Ecol.*, 24: 375-387.
- Iwao, S. (1967) Some effects of grouping in Lepidopterous insects. in *L'ettet de groupe chez Les animaux. Collogues internationaux du centre national de la recherche scientifique.* 173: 185-212.
- Izutsu, M., S. Ueda & S. Ishii (1970) Aggregation effects on the

- growth of the German cockroach, *Blattella germanica*;  
(Blattaria: Blattellidae). *Appl. Ent. Zool.*, 5: 159-171.
- Kidd, N.A.C. (1982) Predator avoidance as a result of aggregation  
in the grey pine aphid, *Schizopachnus pineti*. *J. anim.  
Ecol.*, 51: 397-412.
- Kiritani, K. & K. Kimura (1966) A study on the nymphal aggregation  
of the cabbage stink bug, *Eurydema rugosum* Mots. *Appl. Ent.  
Zool.*, 1: 21-28.
- Lack, D. (1947) The significance of clutch-size. Part 1 and 2.  
*Ibis*, 89: 302-352.
- Lack, D. (1954) The natural regulation of animal numbers.  
Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. (1966) Population studies of birds. Univ. Press,  
Oxford.
- Lloyd, M. (1967) 'Mean crowding'. *J. anim. Ecol.*, 36: 1-30.
- Long, D.B. (1953) Effects of population density on larvae of  
Lepidoptera. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 104: 543-585.
- Long, D.B. (1955) Observation on sub-social behaviour in two  
species of Lepidopterous larvae, *Pieris brassicae* L. and *Plusia  
gamma* L.. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 106: 421-437.
- Lyons, L.A. (1962) The effect of aggregation on the egg and larval  
survival in *Neodiprion swainei*. *Canad. Ent.*, 94: 50-58.
- MacArthur, R.H. & E.R. Pianka (1966) On the optimal use of a  
patchy environment. *Amer. Natur.*, 100: 603-609.
- Maynard Smith, J. (1974) The theory of games and the evolution of

- animal conflicts. *J. theor. Biol.*, 47: 209-221.
- 水田国康 (1960) 集合性の違う2種のドクガ類の幼虫の飼育実験. 応動昆, 4: 146-152.
- Mizuta, K. (1968) The effect of larval aggregation upon survival, development, adult longevity of a Zygaenid moth, *Artona funeralis* Butler. *Bulletin of Hiroshima Agricultural College*, 3: 97-107.
- Mizuta, K. (1970) Effects of individual number of larvae on the biology of a Notodontid moth, *Clostera anastomosis tristis* Staudinger. *Bulletin of the Hiroshima Agricultural College*, 4: 1-7.
- Monro, J. (1967) The exploitation and conservation of resources by populations of insects. *J. anim. Ecol.*, 36: 531-547.
- 森本尚武 (1960) ニカメイガの幼虫密度が幼虫, さなぎおよび成虫の形質に及ぼす影響について. 応動昆, 4: 197-202.
- 森本尚武 (1967a) 集合性昆虫にみられる集合効果. 植物防疫, 21: 264-268.
- 森本尚武 (1967b) フスサン幼虫の集合性. 信州大学農学部紀要, 4: 141-154.
- 森本尚武 (1972) 昆虫の集合に関する最近の研究. ニューエントモロジスト, 21: 1-14.
- 森本尚武 (1976) いくつかの集合性昆虫にみられる幼虫の行動の観察. 生理生態, 17: 79-84.

- 森本尚武 (1977) ホソスガの集合.  
遺伝, 31: 18-22.
- 森本尚武 (1979) 集合行動の適応的な意義. 種の生活における昆虫の行動 (日高敏隆・興井一満・森本尚武・守本陸也・広瀬義躬 — 共著), 培風館
- 森本尚武・佐藤守夫 (1962) ニカメイガ卵のふ化の脊一性と幼虫集団の形成について.  
応動昆, 6: 190-195.
- Morimoto, N. & T. Masuzawa (1974) Studies on the larval aggregation of *Nordmaniana trachydelta* Meyrick (Lepisoptera: Yponomeutidae). *J. Fac. Agric. Shinshu Univ.*, 11: 231-243.
- Mountford, M.D. (1973) The significance of clutch size. in *The mathematical theory of the dynamics of biological populations* (ed. M.S. Bartlett and R.W. Hiorns).
- Myers, J.H. (1976) Distribution and dispersal in populations capable of resource depletion. A simulation model. *Oecologia*, 23: 255-269.
- Myers, J.H. & B.J. Campbell (1976) Distribution and dispersal in populations capable of resource depletion. A field study on Cinnabar moth. *Oecologia*, 24: 7-20.
- 中村寛志 (1977) マツノキハバチ. 遺伝, 31: 23-28.
- 中村寛志 (1980) マツノキハバチに関する生態学的研究.  
I. 幼虫の集合効果と集合形態について. 応動昆, 24: 137-144.

- 奥谷禎一 (1967) 日本産広腰亜目(膜翅目)の餌(1).  
 応動見, 11: 43-49.
- Prop.N. (1959) Protection against birds and parasites in some species of Tenthredinid larvae. Arch. Neerl. Zool., 13: 380-447.
- 志賀正和 (1976) オビカレハ若齢幼虫の生存と発育に対する集団サイズの効果, およびその自然個体群における作用.  
 昆虫, 44: 537-553.
- 杉本 毅 (1962) タケノホソクロバ幼虫の集団の大きさがその発育と死亡率とに及ぼす影響.  
 応動見, 6: 196-199.
- 杉本 毅 (1964) タケノホソクロバの集合性の研究. II. 単独飼育の幼虫, 蛹の生存, 発育に及ぼす影響の時間的变化について. 京都府立大学学術報告, 16: 25-33.
- Stamp, N.E. (1980) Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? Amer. Natur., 115: 367-380.
- Stamp, N.E. (1981) Effect of group size on parasitism in a natural population of the Baltimore checkerspot *Euphydryas phaeton*. Oecologia, 49: 201-206.
- Suzuki, N., Y. Kunimi, S. Uematsu & K. Kobayashi (1980) Changes in spatioal distribution pattern during the larval stage of the fall webworm, *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae). Res. Popul. Ecol., 22: 273-283.

- 徳永雅明・中島晶子 (1944) 葉蜂類幼虫に関する研究 (I)  
薔薇を加害するチュウレンジハバテについて。  
昆虫, 16: 93-97.
- 徳永雅明・辻田満広 (1951) 薔薇を加害する葉蜂類幼虫の生態  
学的研究。 西京大学学術報告, 1: 77-100.
- Treherne, J.E. & W.A. Foster (1980) The effects of group size on  
predator avoidance in a marine insect. *Anim. Behav.*, 28:  
1119-1122.
- Tsubaki, Y. (1981) Some beneficial effects of aggregation in young  
larvae of *Pryeria sinica* Moore (Lepidoptera: Zygaenidae).  
*Res. Popul. Ecol.*, 23: 156-167.
- 内田俊郎 (1972) 動物の人口論。 NHK ブックス。
- Watanabe, N. & K. Umeya (1968) Biology of *Hyphantria cunea* Drury  
(Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. IV. Effects of group size  
on survival and growth of larvae. *Res. Bull. Plant Prot.  
Serv. Japan*, 6: 1-6.
- Wellington, W.G. (1957) Individual differences as a factor in  
population dynamics.: The development of a problem. *Canad.  
J. Zool.*, 35: 293-323.
- Wheeler, W.M. (1928) The social insects, their origin and  
evolution. New York, Harcourt, Brace.