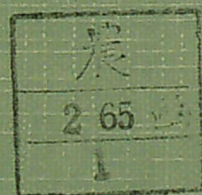


ホオズキカメムシの配偶システムと
繁殖過程に関する生態学的研究



1978

藤 崎 憲 治



ホオズキカメムシの配偶システムと
繁殖過程に関する生態学的研究

1978

藤崎 憲治

目次

第I章. 序論

1. 生活史の概要

2. 調査方法の概要

第II章. 成虫の生活様式

1. 自然個体群における生活様式

1). 調査方法

2). 結果

(1). 群落単位での発生消長・生存曲線ならびに定住性

(2). 空間分布様式

①. 株あたり分布様式

②. 株内分布様式

(3). 株あたり定住率

(4). 交尾ならびに産卵の経過

2. 野外ケージ内実験個体群における生活様式

1). 実験方法

2). 結果

(1). 生存曲線

(2). 空間分布様式

①. 株あたり分布様式

②. 株内分布様式	37
(3). 株あたり定住率	39
(4). 交尾ならびに産卵の経過	47
(5). 個体の定住度と交尾との関係	47
3. 第II章のまとめ	49

第III章. メス成虫の空間分布様式の決定要因	52
1. 自然個体群における評価	52
2. 野外ケージ内実験個体群における評価	56
3. 第III章のまとめ	61

第IV章. オス成虫の社会関係	62
1. なわばり制の実験的検証	62
1). 実験I	62
(1). 実験方法	62
(2). 結果	64
2). 実験II	68
(1). 実験方法	68
(2). 結果	68
2. なわばり制の実態	72
1). 方法	72
2). 結果	74
(1). なわばり形成個体となわばり形成株の割合	74

(2). なわばりの維持期間	76
(3). なわばりの維持機構	78
①. メスの存在	78
②. なわばり防衛行動	84
(4). なわばり防衛のコスト	94
(5). なわばり形成と交尾との関係	95
(6). なわばり形成と体の大きさとの関係	101
(7). オスの群落内行動パターンの全体的なシ ェマ	112
3. 個体の導入実験による先住効果の検証	114
1). 実験Ⅰ	114
(1). 実験方法	114
(2). 結果	115
2). 実験Ⅱ	119
(1). 実験方法	119
(2). 結果	121
4. 個体群密度となわばり制	133
5. なわばり形成に関与する感覚器官	138
1). 実験方法	138
2). 結果	140
6. 第Ⅳ章のまとめ	141

第Ⅴ章. 配偶システムと交尾過程	146
------------------	-----

1. 配偶行動の特性	146
1). 配偶行動の様式	146
(1). 観察方法	148
(2). 結果	148
2). 交尾活動の日周期性	149
(1). 観察方法	149
(2). 結果	151
3). オスの交尾能力	151
(1). 実験方法	153
(2). 結果	153
2. 一夫多妻制の実態	155
3. 一夫多妻制と交尾効率	164
1). オスとメスの出会いと交尾効率	164
2). オス密度と交尾効率	177
4. 他種カメムシ類の配偶システムとの比較	184
5. 第V章のまとめ	199

第VI章. 配偶システムと産卵過程	203
1. 自然個体群における産卵様式	203
2. 野外ケージ内実験個体群における産卵様式	206
3. 個体群密度と産卵との関係についての実験的解析	219
1). オス・メスのペア数を変えた実験	219

(1). 実験方法	219
(2). 結果	220
2). λ ス密度を一定にしてオス密度を変えた実験	228
(1). 実験方法	228
(2). 結果	229
3). オス密度を一定にして λ ス密度を変えた実験	240
(1). 実験方法	240
(2). 結果	241
4. 第四章のまとめ	247

第四章. 総合考察	249
-----------	-----

要約	287
----	-----

引用文献	299
------	-----

第I章. 序論

動物における種の具体的な構成単位は、個体群である。この個体群は、概念的には、その内部において、交配や種々の相互作用を通じて個体間に密接な関係があり、同種の他の個体群とは、多少とも隔離された地域集団として定義されることが多い。

このような個体群を対象にした研究分野が、個体群生態学 (population ecology) である。しかし、歴史的には、生息数とその変化の記載ならびに変動要因を見い出すことに重点をおいた個体群動態論 (population dynamics) が主流であった。とりわけ、生命表分析を中心とした解析法による野外個体群の動態解析が盛んであったといえよう。確かに、このような研究が、個体群の動態解析のうえで重要な役割を果たし、今後とも一つの基本的なアプローチとなることは疑いない (巖, 1974), 人口問題・水産資源の管理・野生鳥獣の保護・有害生物の防除などの理論的基礎としても重要であり、さらに生態学を進化的な概念でとらえ直すところの比較生態学 (伊藤, 1959) を発展させるうえでも重要な役割を果たしているこ

とは明らかである。とはいえ、このようなアプローチが、一方において、単に個体数や密度という概念では扱えない、個体群における個体間の相互関係の重要な要素である社会関係についての研究を、この個体群生態学という分野の中で、相対的に手薄なものにしたことは否めない。動物社会学が、明らかに個体群生態学の範囲内にあるにもかかわらず、通常は別な分野として位置づけられていることに、このことは端的に示されている。いすれにしても、このような個体群生態学のひすみは、その全面的な発展のうえでは、是正されるべきものであり、そのための一つの基本的な方法としては、動物における社会関係やそれに付随する質的な問題（たとえば個体性）を、個体群動態やさまざまな個体群過程を扱う中で積極的に評価していくことが重要であるに違いない。

一般に種内の社会関係といっても多様である。しかし、昆虫類の野外個体群を対象にした生命表分析の結果明らかにされた一つの重要な事実としては、個体群変動における key-stage が成虫期である場合が多い（巖，1974）ということがあるので、とくに成虫期における社会関係が、個体群動態論とのかかわりのうえでは、重要であろう。

さて、両性生殖を営む一般の昆虫では、成虫期は、交尾と産卵（もちろん、多くの昆虫では、同時に栄養摂取もある）という繁殖の役割を荷うものである。交尾過程においては、オスとメスとが出会う確率の低い低密度下や交尾妨害の起りやすい過密条件下で、どのようにして高い交尾率（受精率）を保証するのかが問題になるであろうし、産卵過程においては、次世代が利用しうる資源との関連で、いかに産卵場所を選択し、有効な産卵数を増やすのか問題となる。もちろん、これらの前提として、いかに効率よく栄養摂取を行うかという問題があることは当然である。このような観点から昆虫の繁殖過程をとらえるならば、成虫の社会関係が、これらの過程においていかなる役割を果たしているのかを定量的に明らかにすることが、重要な課題となるに違いない。

一般に、親の社会関係と繁殖過程とのかがわりに関する研究は、配偶システム（mating system）の研究として、これまで鳥類や哺乳類などの高等な動物群を中心に展開されてきた（Orlans, 1969など多数）が、昆虫類ではこのような研究は比較的少ない。ただ、トンボ類では、古くからオスのなわばり制という興味ある習性が知られてきた

ので (Saint-Quentin, 1934 以来多数)、この
 ような習性と繁殖過程とのかかわりは、ある程度
 研究がなされてきた。また、トンボ類ほどではないが、
 直翅目 (Alexander, 1961 など) や膜翅目 (Lin, 1963 など)
 などの昆虫でも、同様の研究が少数ながら存在する。
 しかし、これらの研究は大部分社会関係の解析にとどまり、
 繁殖過程へのかかわり方についてはあまり分析されていない。

さて、筆者が本研究の対象としたホオズキカメムシ
Acanthocoris sordidus Thunberg (写真1)
 は、半翅目、異翅亜目、ヘリカメムシ科に属する
 ごく普通のカメムシで、ナス科やヒルガオ科の作物の
 害虫であるが、本種は、トンボ類などとは違
 った繁殖システムを持つことが予測され、きわめ
 て興味深い材料であると考えられる。すなわち、
 本種のメスは、オスと違って、食草の株単位で強
 い集中分布をする (Nakasuzi et al., 1965) のみならず、
 筆者の観察によれば、株内でも顕著な集団
 を形成する習性があるように見受けられたからである。
 このような習性は昆虫の成虫期では珍しく、
 したがって、かかるメスの在り方に対して、オス
 がどのように対応して交尾を行い交尾率を上げて
 いるのか (交尾戦略)、また、メス自身がいか

して局地的な過密を避けつつ産卵を行い、子孫の繁栄を計っているのか(産卵戦略)といったことは、まことに興味深い課題であるといえよう。

本種については、山崎(1940)の生活史に関する報告と先にふれた Nakasugi et al. の成虫の分布様式に関する予備的調査、および筆者(藤崎, 1973; Fujisaki, 1975)の幼虫の分布様式や集合性に関する解析などの報告があるが、成虫期の生活様式や社会関係については、よく明らかにされていない。したがって、筆者の本種成虫についての研究は、まず基本的な生活様式を明らかにすることから出発して、次にオス、メスそれぞれが社会関係をとり出して分析した後、再び配偶システムとしてそれらを統合して評価するという形をとった。

本論文の第II章では、成虫の基本的な生活様式、たとえば、生存パターン、定住性の程度、空間分布様式そして交尾や産卵の継時的な在り方などを明らかにすることをこころみた。第III章では、本種の配偶システムが成立するうえで第一義的な要因となるものと思われるメスの空間分布様式に注目し、それを決定する原因について評価することをこころみた。第IV章では、配偶システムを決定するうえで能動的な役割を果たすものと考えられる

オスの社会関係について詳しく論じた。第Ⅱ章と第Ⅲ章では、オス・メスそれぞれの社会関係を配偶システムという枠組の中へとらえ直すことにより統合し、前者では配偶システムと交尾との関係、後者では配偶システムと産卵との関係について検討した。第Ⅳ章では、以上の研究の結果を、主に他の昆虫についてのこれまでの研究と比較し、本研究によって明らかとなった、*レホオズキカメムシ*の社会関係とそれが個体群の繁殖戦略において持つ意義について論じた。

本文に入るにさき、本研究の過程および本稿の取りまとめに際して多くの御批判と御教示を賜り、かつ激励を頂いた京都大学農学部巖俊一教授に厚く御礼を申し上げます。また、京都大学農学部の久野英二助教授、高藤聖雄博士、井上尾二氏には、本研究に際し終始種々の御教示と激励を頂いた。さらに、京都大学名誉教授内田俊郎博士と石井象二郎博士ならびに信州大学農学部森本尚武教授には、研究の過程で貴重な御教示を賜わ。たし、金沢大学理学部中村浩二氏や京都教育大学松良俊明氏をはじめとする友人諸氏や京都大学農学部昆虫学研究室の皆様には、有形無形の御援助をして頂いた。これらの人々に厚く御礼を申し上げます。

る。最後に、本研究の遂行にあたり終始理解を示しかつ協力を惜しまれなかつた妻の記英子に対しても深く感謝の意を表したい。

1. 生活史の概要

ホオズキカメムシは、本州・四国・九州・南西諸島、台湾、朝鮮に分布することが知られている。本種は、多化性であるという記載も見られるが、筆者が京都市で確認した限りでは年1化性である。図1に示されているように、越冬場所から5月中旬以降食草へ漸次飛来し、その後交尾と産卵をくりかえし行い、寿命の長い個体では8月中旬まで生存している。幼虫は6月中旬あたりから見られ、幼虫期間は40日前後と長い。羽化は8月中旬から始まり10月中旬まで続く。これは一つには産卵期間が長いことによる。越冬は成虫態で行い、越冬場所へは9月中旬頃より漸次移っていくようである。幼虫期は全期間を通して集団生活を営む傾向があるが、とくに若令期ではそのような習性が顕著であるように見受けられた。

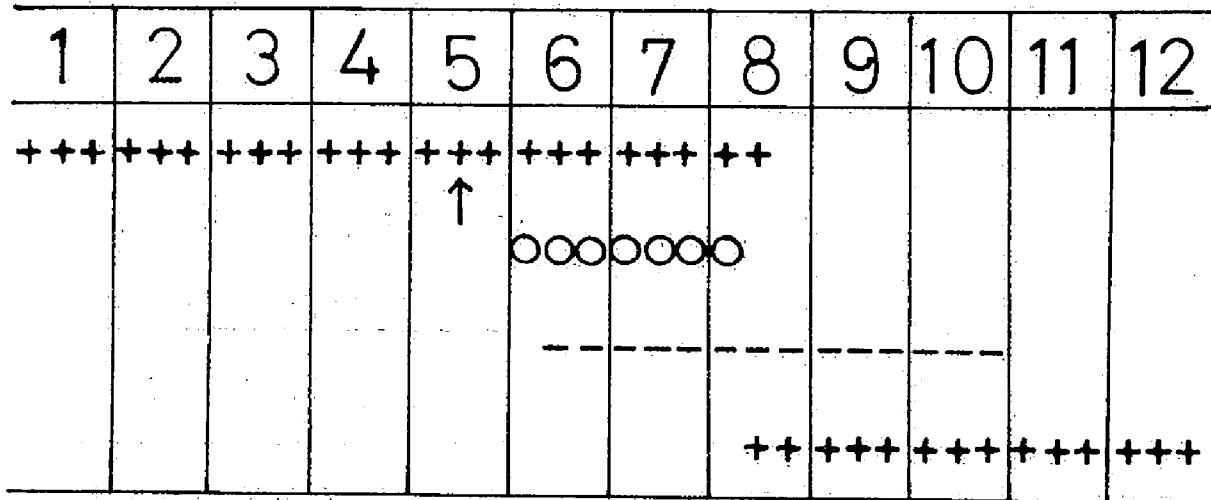
又、調査方法の概要

本種自然個体群の調査は、すべて京都市左京区

鞍馬に点在する家庭菜園に植えられたナス科作物（ホオズキ・ジャガイモ・トウガラシ・ナス・トマト）やヒルガオ科作物（サツマイモ）について、いずれも株を単位とした全数調査であった。調査年度は、1971年～1977年のうち1974年を除く計6年であった。本論文ではホオズキの群落に存在する個体群を解析の対象としたので、その概要を表1に示した。



写真1. ホオズキカメムシの成虫。左がオスで右がメス
である。オスの後脚はメスに比して著しく太い。



+ 成虫 ○ 卵 - 幼虫 ↑ 飛来時期

図1. 京都市左京区鞍馬におけるホオズキカメムシの生活史.

表1. 鞍馬における調査ホオズキ群落のリスト.

調査年度	名称	株数	調査対象	個体識別マーク
1971	ホオズキ A	90	越冬成虫～新成虫	一部個体
	B	34		
1972	ホオズキ A	52	越冬成虫～新成虫	なし
1973	ホオズキ A	75	越冬成虫～卵	なし
1975	ホオズキ A	47	越冬成虫～新成虫	なし
	B	24		
1976	ホオズキ A	45	越冬成虫～新成虫	全個体
	B	19		
1977	ホオズキ A	21	越冬成虫	なし
	B	18		

第Ⅱ章．成虫の生活様式

本種成虫の社会関係や配偶システムの解析を行う前に、基本的な生活様式についてふれておく必要がある。本研究の主要なテーマである配偶システムが成立する背景を考察する場合、それには欠かすことのできない基本的な情報であると考えられるからである。

1. 自然個体群における生活様式

1). 調査方法

すでに述べた調査地にあるホオズキの1群落（1976年ホオズキB）において、飛来してきた成虫にラッカーで個体識別のマーキングをほどこし、いわゆる標識再捕法による群落内での追跡調査を行った。群落の大きさは、 $1.5\text{ m} \times 0.6\text{ m}$ の区域に入る程度の小さなもので、株数は19本であった。調査は、株を単位として行い、株内での成虫個体数、個体間関係、存在部位そして産卵などに関する詳しいデータをとった。調査間隔は不規則であったが1～3日がもっとも普通であった。

なお、越冬後の成虫についての調査期間は、5月下旬から8月中旬までであった。

2). 結果

(1). 群落単位での発生消長・生存曲線ならびに定住性

調査は5月28日から開始したが、すでにその時点で、オス4匹メス13匹の個体が存在していた。図2に示されているように、オスは、それ以降6月下旬まで増加し、7月下旬までほぼ一定の個体数を保った後、急速に減少した。ピーク時は、21匹で、株あたりにして1.1匹であった。これに対してメスは、7月中旬まで増えた後、やはり比較的急速にいたなくなる傾向を示した。ピーク時は、33匹で、株あたりにして1.7匹であった。発生のピークが少しずれているとはいえ、基本的には類似した発生消長を示すものといえるよう。

さて、個体識別のマーキングを開始した6月16日から最後の飛来成虫があった7月27日までの期間、オス41匹メス55匹計96匹にマークがほとんどなされたが、そのうち6月16日の時点でマークされたオス12匹メス16匹の個体についてその後の生存曲線を描いたのが図3である。生存曲線のパターンは、オスとメスとで基本的な違いはなく、いずれも7月中旬までの1ヶ月ほどはほとんど消失する個体もなく高い生存率を示すが、それ以降は比較

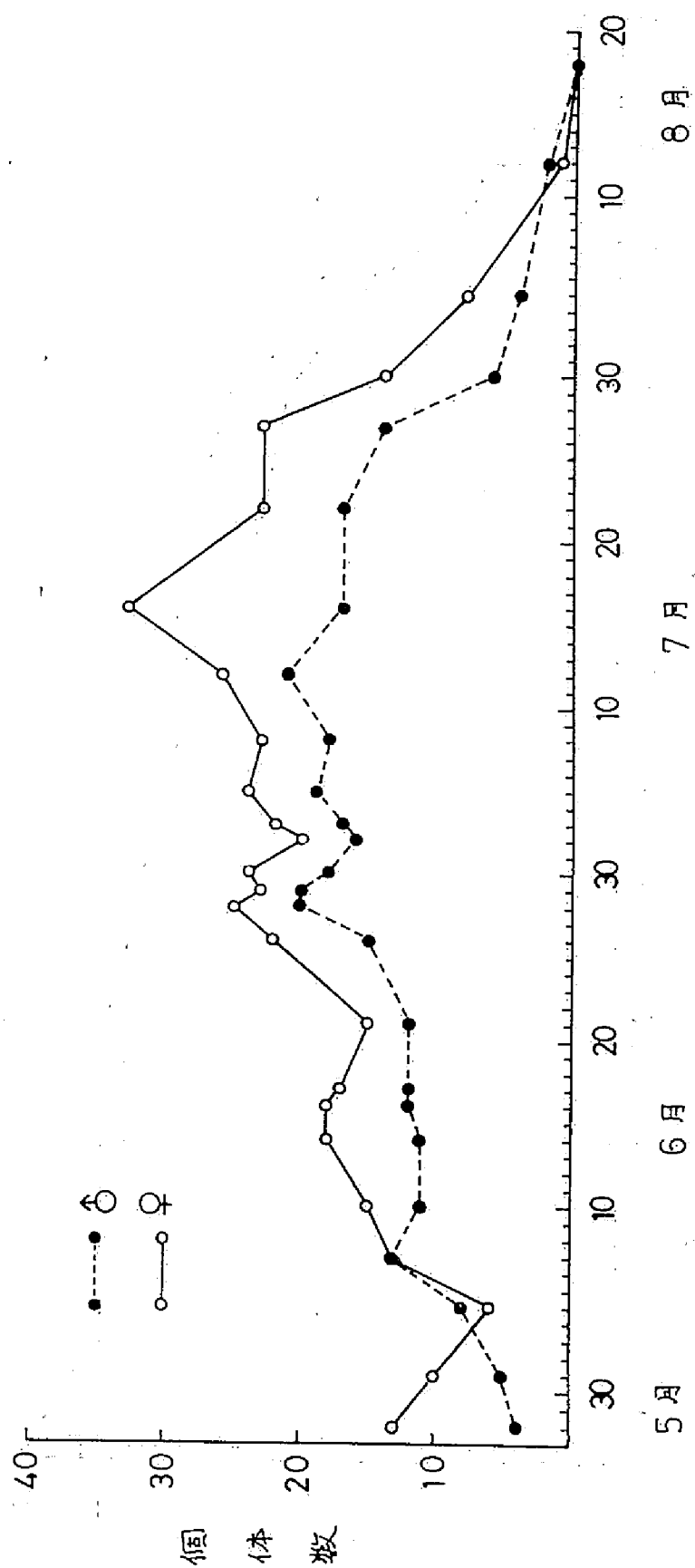


図8. ホオズキ群落における成虫の発生消長.

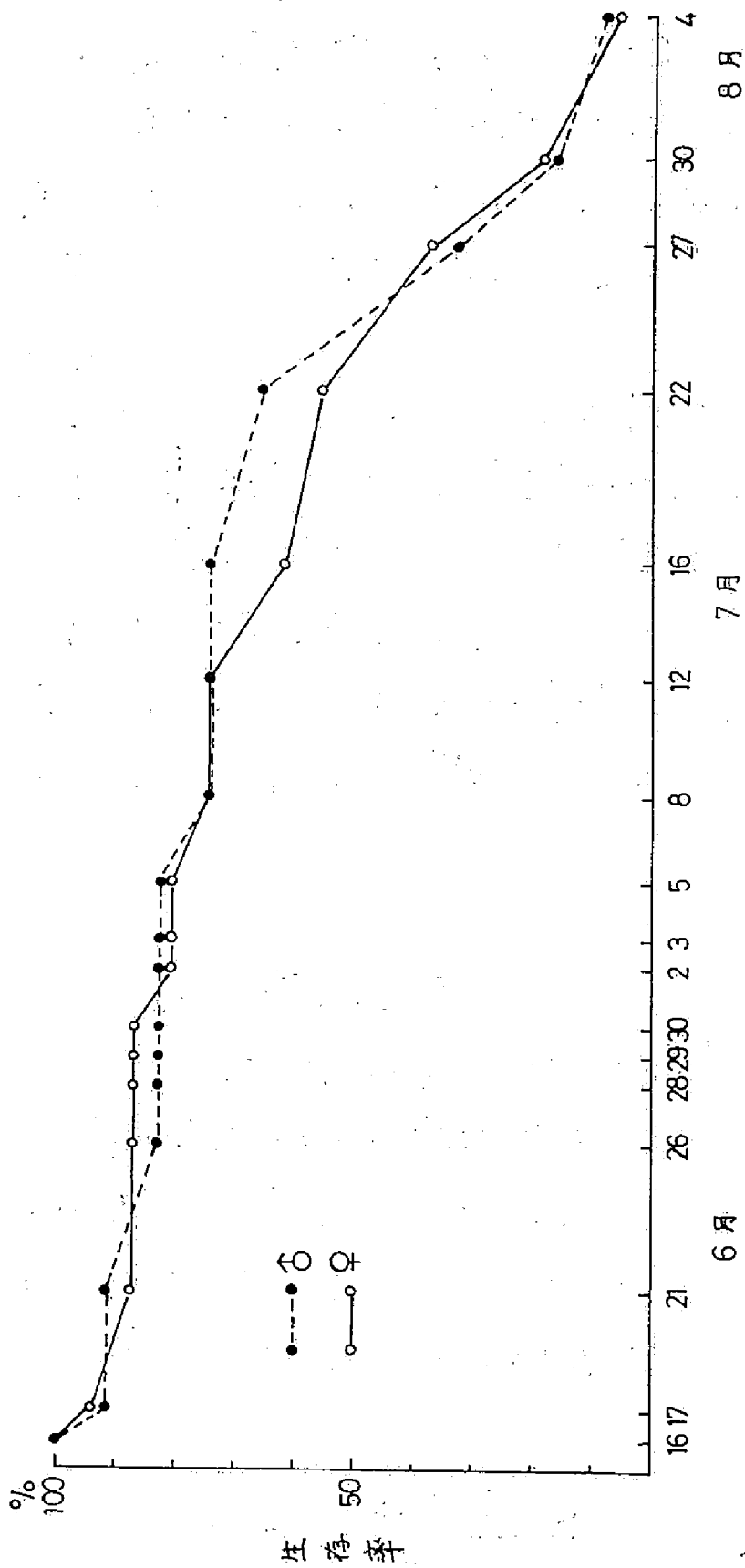


図3. ホオズキ群落における成虫の生存曲線

的急速に消失する傾向を示した。

次に、群落内の全マーク個体を用いて、群落あたり日あたりの定住率を求め、その結果を図4に示した。やはり、オス・メスともに7月中旬までは100%に近い非常に高い定住率を示すものといえよう。

これらのことから、越冬後の成虫は、越冬場所からの飛来後、相当長期間にわたって同一のホオズキ群落に滞在する傾向が強く、かつ、捕食者などによる死亡もごく少ないと結論づけられる。成虫の捕食者は主にクモ類であったが、その個体数は少なく、捕食が観察されたのは数例に過ぎない。

(2). 空間分布様式

①. 株あたり分布様式

空間分布様式を解析するためには、Lloyd (1967) が提案した平均二みあい度 (m^*) にもとづく方法を用いるのが便利である。この平均二みあい度は、区画あたり平均他個体数を示すものであり、

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

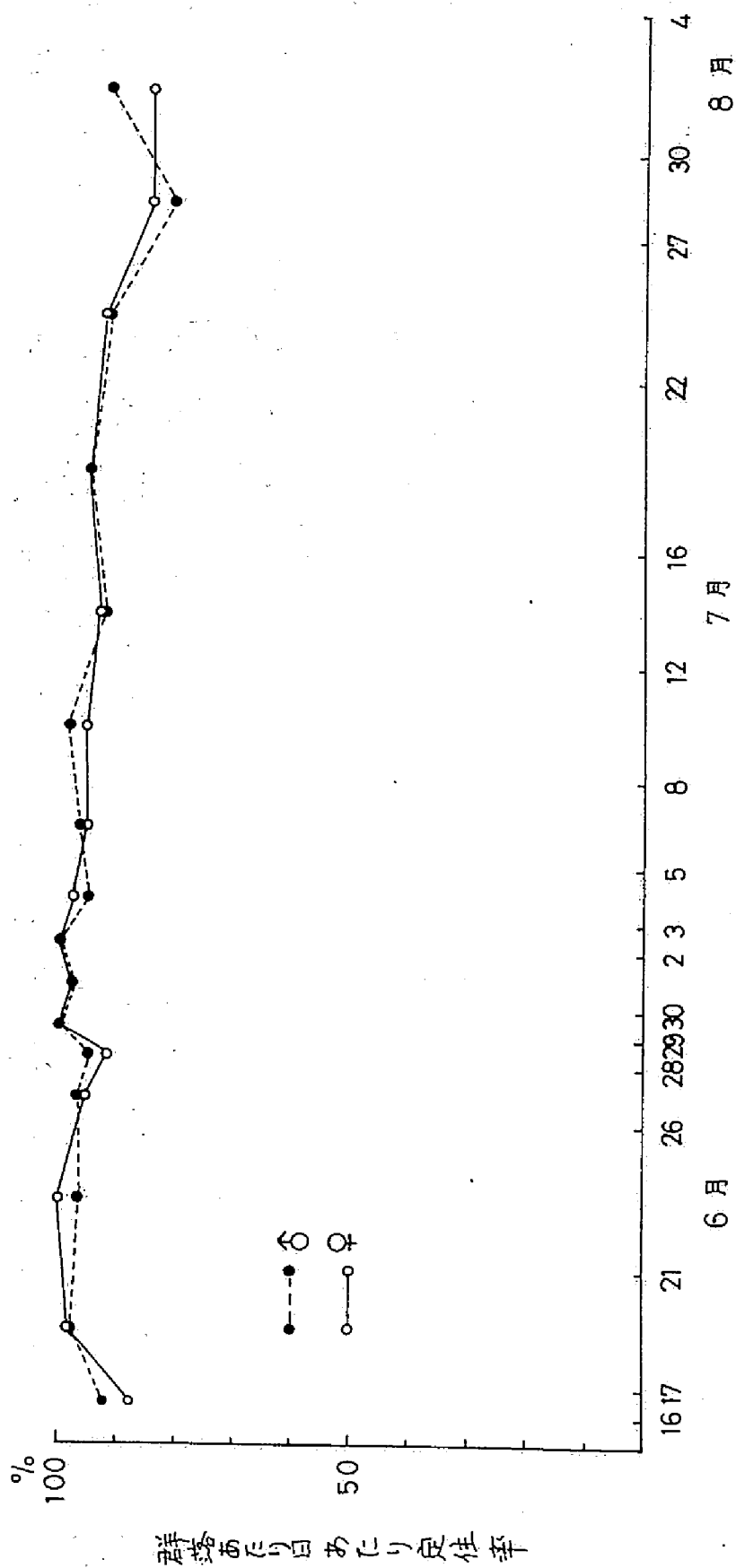


図4. ホオズキ群落における成虫の群落あたり日あたり定住率。

ニニで、 Q は生息場所の全単位区画数であり、 n は i 番目の区画にいた個体数である。

この $\bar{n}$ と m （区画あたりの平均）で除した指数（ $\bar{n}/m$ ）は、分布の集中度を表すものであり、1のときガウシウム、 >1 のときが集中、 <1 のときが均一な分布状態を意味する。

具体的には、ホオズキの株を単位区画として、各調査時点での個体数データにもとづき、 $\bar{n}$ と m を算出し、 $\bar{n}/m$ を求めた。その結果を示したのが図5である。一見して、オスとメスとでは、分布の様相が異なることがわかる。すなわち、オスでは、1より低い値をとることが多く、比較的均一な分布をとり続ける傾向があるのに対して、メスでは、1よりはるかに大きい値を示すことが多く、明らかに分布は集中的である。ホオズキ群落内の株の大きさにかたりの変異があるので、このような生息環境の異質性に対処して分布しているといえれば、多少とも集中的な分布様式をとると考えられるが、オスが比較的均一な分布を示すことは興味深い。

②. 株内分布様式

群落内株あたりの分布様式では、オスとメスに

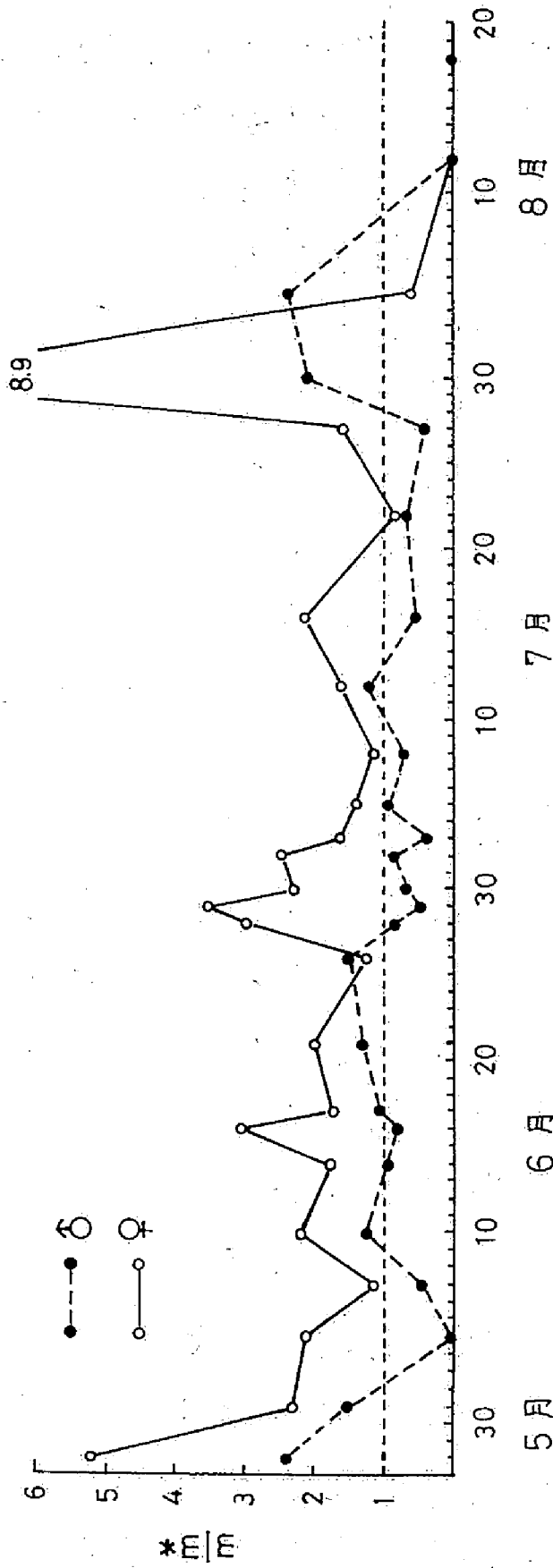


図5. ホオズキ群落における成虫の雄あたりの雌の集中度(前年)。値が1の点線は、ホオズキ群落である。

基本的な相違があることがわかったが、株内での分布様式ではどうであろうか。

株内で体が接しているがもしくは著しく接近している（体長以内）場合を集団とみなし、集団あたり個体数の頻度分布し1個体よりなる集団も含む）より求めた集団単位での前値によって、株内で集団を形成する傾向があるのかどうかを検討した。この場合の前値は、0であればまったく集団構造を持たず個体単位でバラバラに存在することを、そして0より大きければ大きいほど大きな集団を形成して生活する傾向があることを意味している。

調査日ごとに計算された前値を示したのが図6である。それによると、オスの場合は、ほとんど0であり、株内で他個体と集団を形成する傾向はまったくない。これに対して、メスは、常時のよりはるかに大きな値を示す傾向が強く、他個体と一緒に集団をなして生活するのがむしろ常態であるといえよう。

メスの株内での集団形成は、株内での環境の異質性に関連している可能性も否定はできないが、その集合はきわめて顕著であり、同一株でもしばしば異なる部位に集団を作ったりすることから、

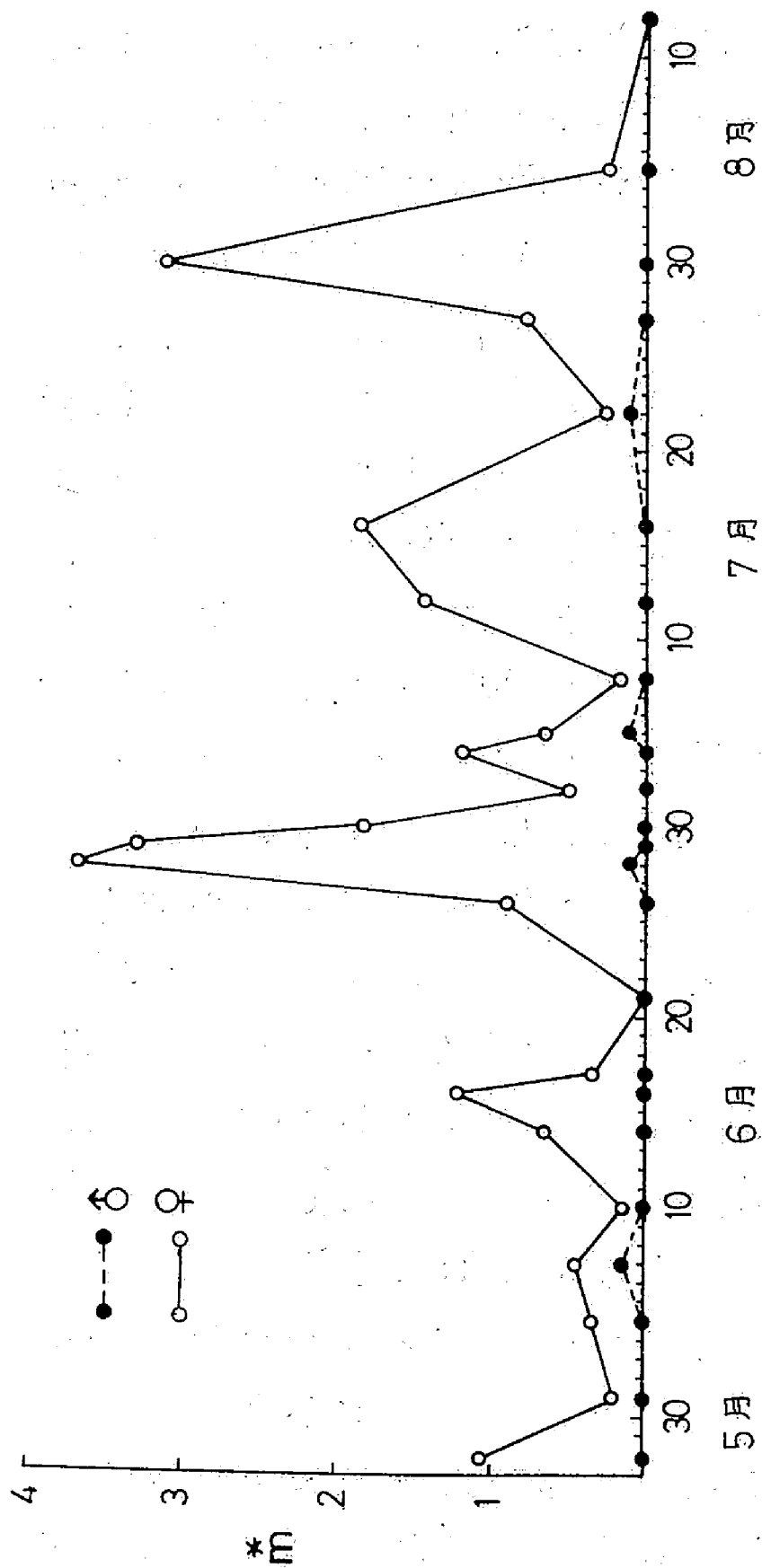


図6. ホオズキ群落における成虫の集団あたり平均こみぬい度(m)。

むしろ基本的には個体間の誘引にもとづく集合性であると考えるのが妥当であろう。一方、オスの個体を単位としたバラバラな分布は、逆に個体間には何らかの排他性が存在する可能性を示唆しているものと考えられる。

もし、オス個体間に排他性があるとするれば、1株内に2匹以上いる場合、もっとも好適であると思われる茎の中下部から排斥されて、茎の上部、葉、実といった部位に移る個体が出現することにより、単独で株上に生息する場合に比べて茎の中下部にいる個体の割合は低下すると予想される。このことを検証するために、株あたり個体数が1匹、2匹そして3匹以上の三つのグループに分け、それぞれのグループにおける株内での存在部位の割合を比較した。その際、6月15日までの比較的早い時期とそれ以降の二つの時期に大きく分けて、时期的な比較も行った。排他性があるとするれば、性的な成熟に伴い一定の時期を経た後に出現する可能性が強いからである。さらに、排他性はないと思われるメスについても同様の比較を行い、オスと比べた。

これらの結果を示したのが表2である。オスで株あたり1匹の場合、時期にかかわらず非常に高

表2. ホオズキ群落における株内成虫個体数と株内存在部位との関係.

性	期 間 月/日	存在部位	株内 個 体 数					
			1		2		3	
			個体数	割合(%)	個体数	割合(%)	個体数	割合(%)
♂	5/28	茎中下部	29	96.7	20	90.9		
		茎上部	0	0.0	0	0.0		
	6/14	葉・花・実	1	3.3	2	9.1		
	6/16	茎中下部	130	97.0	54	67.5	26	56.5
		茎上部	0	0.0	4	5.0	3	6.5
	8/12	葉・花・実	4	3.0	22	27.5	17	37.0
♀	5/28	茎中下部	20	87.0	17	94.4	33	97.1
		茎上部	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	6/14	葉・花・実	3	13.0	1	5.6	1	2.9
	6/16	茎中下部	74	86.1	64	91.4	183	89.3
		茎上部	0	0.0	0	0.0	2	1.0
	8/12	葉・花・実	12	13.9	6	8.6	20	9.8

い割合で茎の中下部にいのに対して、2匹以上の場合には、6月15日以降、その割合は明らかに低下している。このことは、オスに排他性があること、またその習性が飛来後一定の時期を経た後に出現することを示唆している。一方、メスは、株あたり個体数の多少にかかわらず、また時期にも関係なしに、茎中下部に存在する割合が高い傾向がある。ただし、オスとは逆に、わずかではあるが、単独の場合その割合が低下するようである。もし、そうであるとすれば、これは、集合性を持つ結果単独より集団でいる方が安定して茎部に定住できることを示すのかもしれない。

(3). 株あたり定住率

群落単位では、高い日あたりの定住率を示すことが明らかにたが、株単位でも同様であるとは限らない。群落内の動きの程度を示す株あたり日あたりの定住率を継時的に表したのが図7である。それによると、オスとメスいずれも定住率はあまり高いとはいえず、かなり頻繁に株間を移動しながら生活していることがわかる。しかし、継時的にみれば、オスとメスとはかなりそのパターンが異なっている。まず、メスは、7月上旬あ

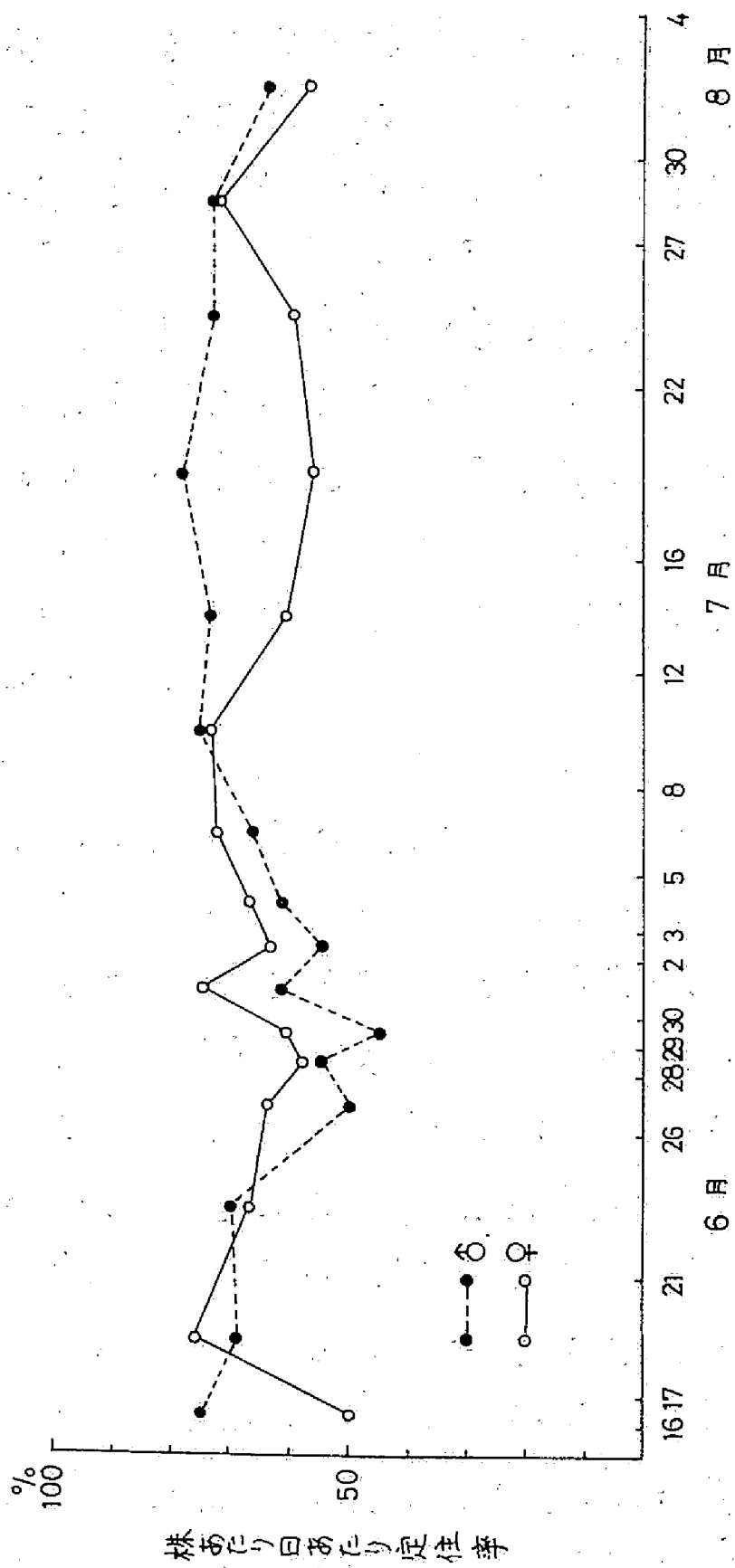


図7、ホオスキ群落によける成虫の株あたり日あたり定住率。

たりまでは比較的定住率は高く、それ以降はやや低下する傾向があるようである。後半のこのような定住率の低下は、ホオズキ株の状態の悪化（本種自身の加害や7月中旬以降飛来してきたオオニジュウヤホシテントウ *Epilachna vigintioctomaculata*

の食害による）に敏感に対応して株間の移動を行った結果であると考えられる。これに対して、オスの定住率は、6月中旬から下旬にかけて低下した後、しだいに増加するが、7月下旬になると再びやや低下している。7月に入ってから定住率が増大していく傾向は、メスの場合とは逆であるから、オスの移動がメスと同じように食草の悪化といった要因に対応しているとは考えられない。オスの主要な生活機能はメスとの交尾であるから、その要因はメスである可能性が強い。ところが、メスの個体数そのものとは何らの対応関係も存在しないことは、発生増長の傾向を見ると明らかである。そこで、メスの数そのものではなく、メスが存在する株の数をオスの個体数で除いたもの、すなわち1オスあたりメス存在株数を算出して、その時期的な変化の傾向との対応関係を調べた。調査日ごとに算出した上記の値は、図8に示した通り、6月中旬から下旬にかけて一旦低下した

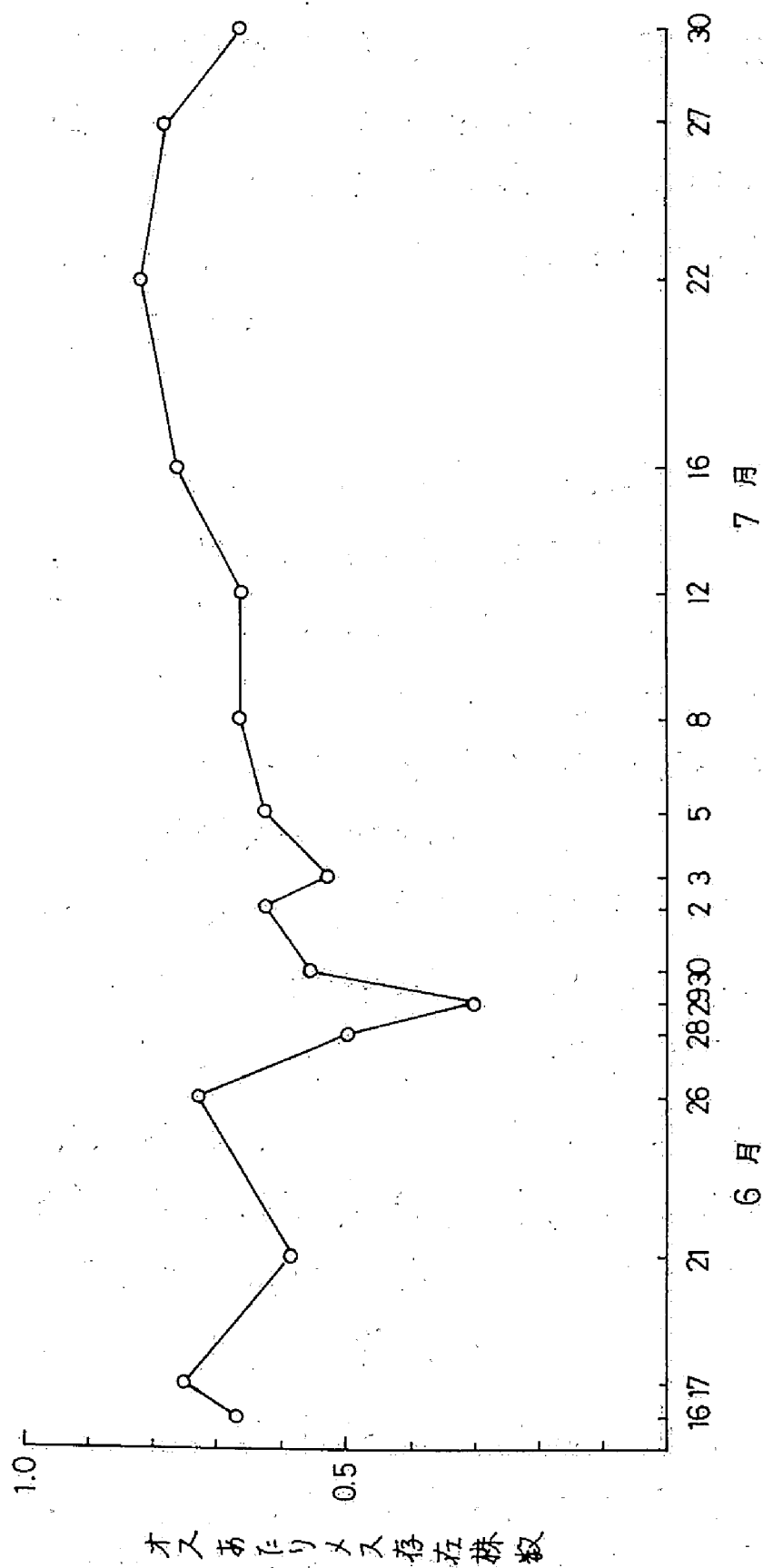


図8、ホオズギ群落におけるオス成虫あたりメス成虫存在株数の変化。

後、しだいに増大していき、7月下旬になると再びやや低下するという、オスの定住率の変動と酷似した傾向を示している。このことから、オスは、相対的にメスが存在する株数が少ない時は全体としてよく動くが、逆の場合は定住的になるものといえよう。

(4). 交尾ならびに産卵の経過

図9に調査期間中における調査日あたり交尾観察数の頻度と産卵数の累積曲線を示した。交尾は、6月上旬から7月下旬までのほぼ2ヶ月間にわたって行われ、7月上中旬がやや多い傾向もあるが、観察例が少ないのでむしろ時期的に明確なピークはないと判断した方がよさそうである。一方、産卵は、開始が6月中旬とやや遅れるが、8月上旬までなされるのでやはりその期間はほぼ2ヶ月間であるといえよう。累積の産卵曲線はS字状であるが、産卵開始直後と産卵終了直前の時期を除けばほぼ直線的で、同じペースで産卵がなされていることがわかる。

いずれにしても、本種の交尾と産卵の期間は長く、時期的にも明確なピークを持たないのが本種の特徴であると考えられる。

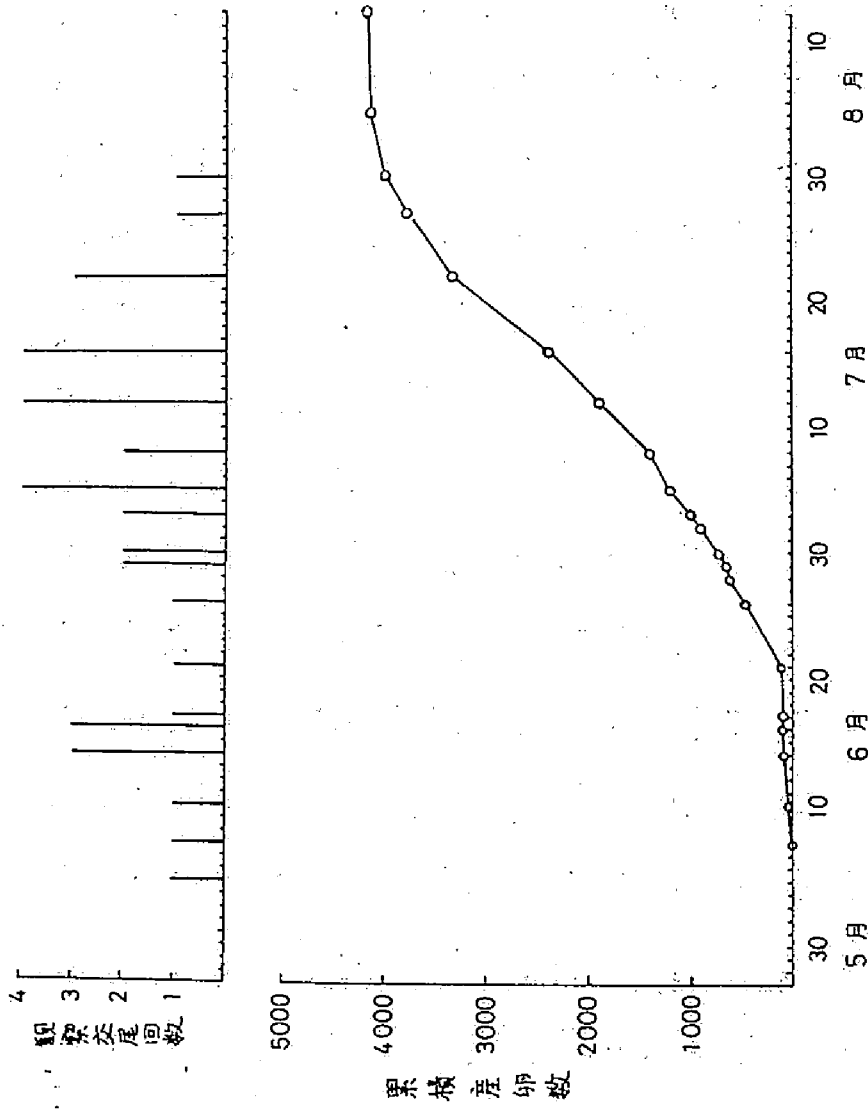


図9. ホオズキ群落における調査あたり交尾回数と果横産卵数。

乙. 野外ケージ内実験個体群における生活様式

1). 実験方法

縦と横が 1.8 m 、高さ 2 m の野外ケージの中には、ほぼ等大のトラガラシ株（高さ $20.7 \pm 1.3\text{ cm}$ 、根元直径 $0.46 \pm 0.01\text{ cm}$ ）を1本ずつ植えた植木鉢を、縦、横4列ずつ、株間を株どうしが接触しないように 20 cm として鉢の部分を地中に埋めこんだ（図10）。そこへ、ラッカーで個体識別のマークをほどこし、かつ体長を測定した成虫をオスとメス各32匹ずつ計64匹放した。その際、1株にオスとメス2匹ずつとして分布が均一になるようにした。この後の成虫についての調査は、虫を放した6月3日の翌日から全個体が死亡した9月2日まで、91日間毎日行った。このうち、7月21日まで、48日間は、6月5日を除いて1日に複数回の調査をしたが、7月22日以降はほとんど1日1回であった。1日に複数回の調査をした場合、その間隔は1時間とした。第V章で述べるように本種の交尾継続時間は普通1時間以内であり、この間隔なら同じ交尾を重複して数えることはほとんどないと判断したからである。7月21までの1日の調査回数は平均して4回であった。各調査時には、個体のケージ内での存在場所（株内

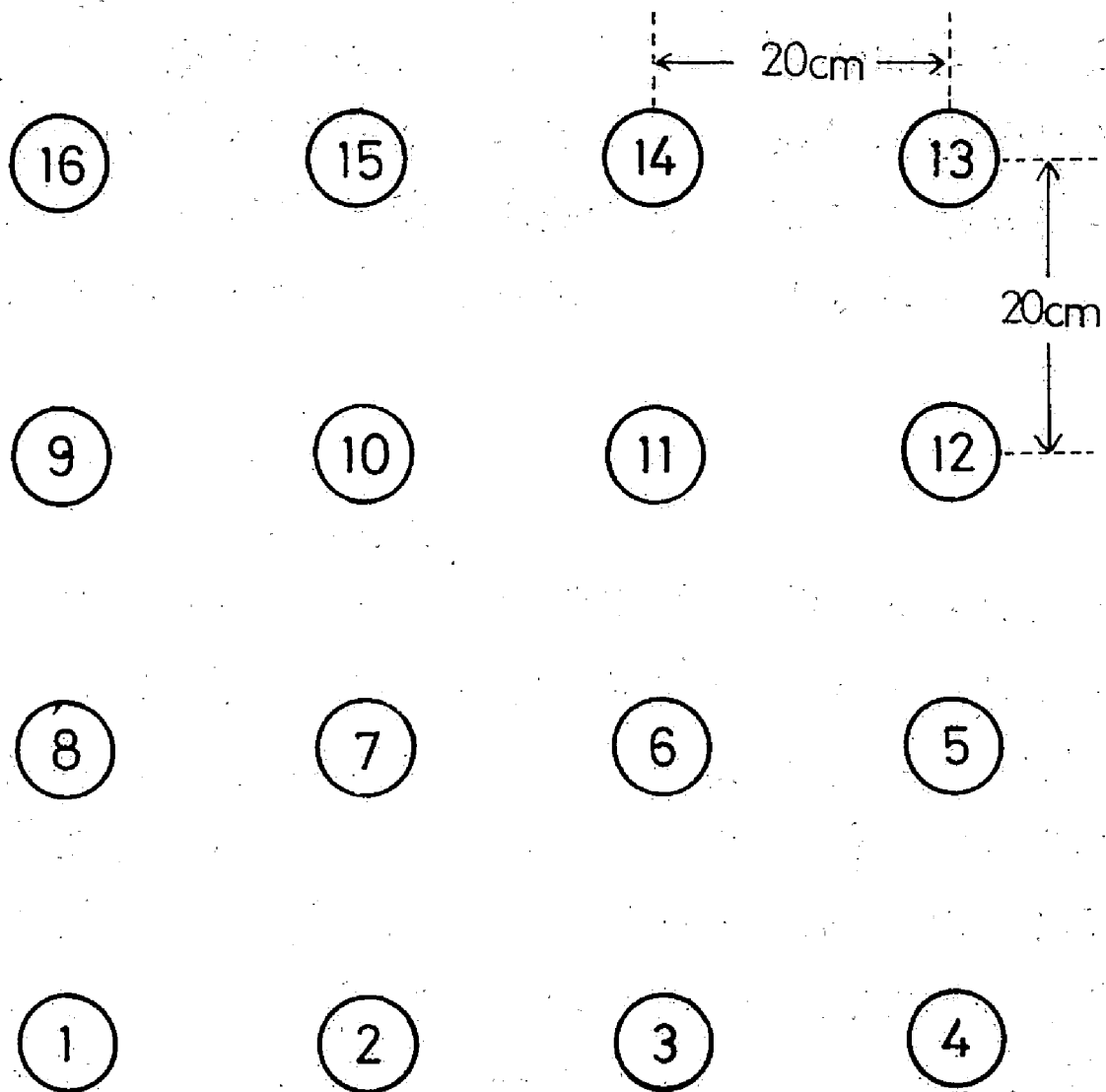


図10. 野外ケージ(1976年)内にセットしたトウガラシ株の配置図。数字は株番号である。

での存在部位を正確に記録した)、個体間関係、交尾など観察しうるすべての事項を記録した。

なお、本実験は、1976年に大学構内にある昆虫学研究室の園場で行ったものであり、供試虫は、その年の5月下旬に京都市左京区二の瀬のジャガイモ畑から採集してきたものであった。

2). 結果

(1). 生存曲線

6月3日以降のケージ内生存個体数とトウガラシ株内個体数の変化を図1に並行して示した。ケージ内生存個体数は、オス・メスともに、初め1週間はやや減少するものの、7月中旬まではほとんど死亡する個体はなく、それ以降はしだいに減少していった。最初の生存個体数の減少は、株内個体数の変化を見ると明らかたように、株に定着せずにケージ内を動き回りつづには死亡する個体があったためである。7月中旬以降の個体数の減少は生理的寿命によるものと思われる。

8月中旬までには、オス・メスともにほとんどの個体が死亡するが、オスで1匹9月2日まで生存した個体があった。いずれにしても、昆虫としては寿命が長いといえる。

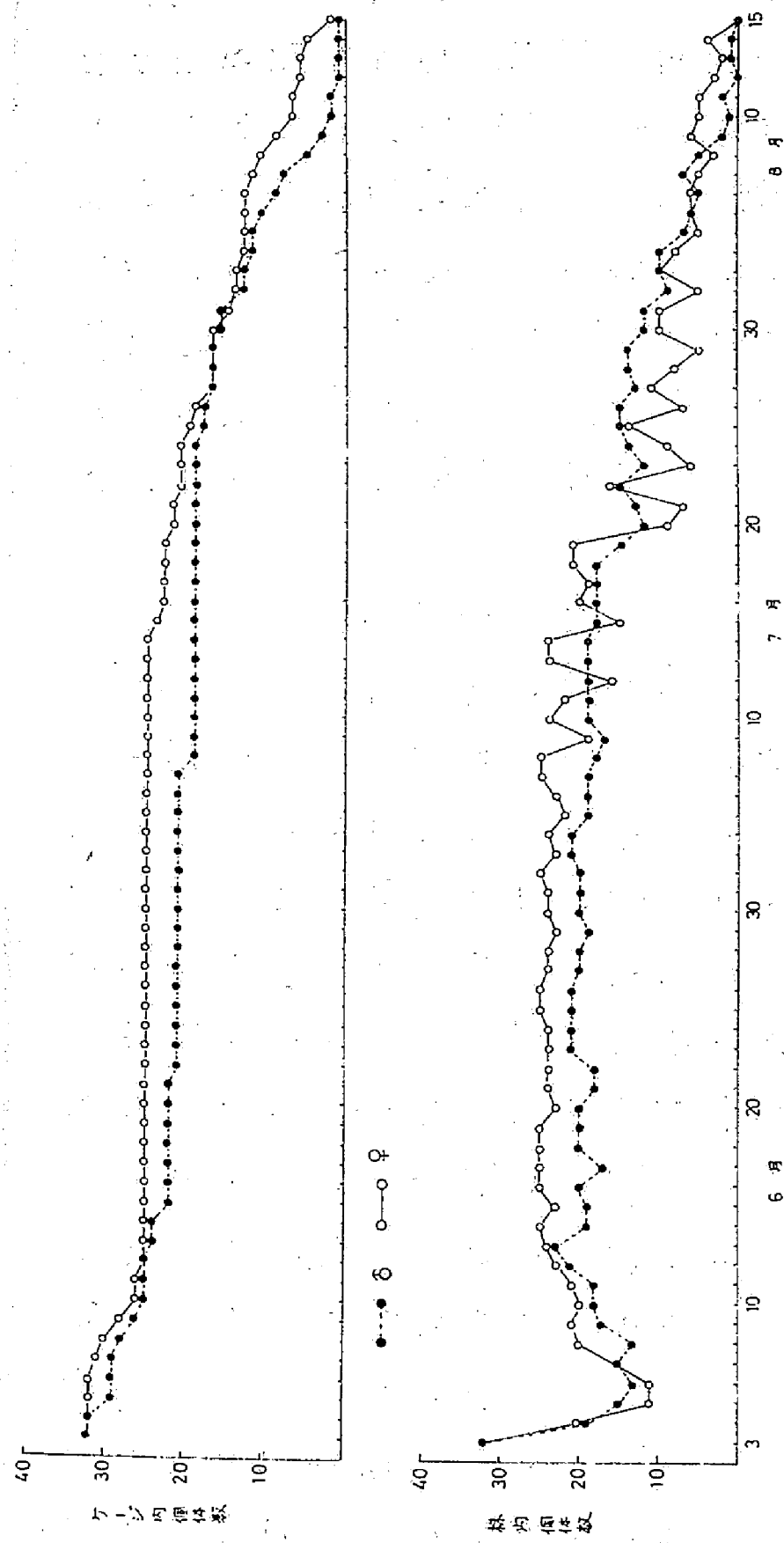


図11. 野外ケージにばける成虫のケージ内生存個体数と林内個体数の変化。

図12に、6月16日を起点として、野外ケージ内とすでに述べた自然個体群における成虫（オス・メスこみ）の生存曲線を比較して示した。自然個体群の方が生存率がやや低い傾向にあるとはいえ、両者のパターンはよく似ている。したがって、逆にこのことから、自然個体群における7月中旬以降の生存率の低下も基本的には生理的な寿命を反映したものと推測される。

(2). 空間分布様式

①. 株あたり分布様式

自然個体群の場合と同様、株を単位として $\bar{m}$ と m の値を算出し、分布の集中度 $\bar{m}/m$ を求めた。1日に複数回の調査をした場合には、その最初の調査データを用いて計算した。虫を放した6月3日から7月31日までの値の変化を示したのが図13である。オスの場合は、7月中旬まではほとんど1より小さな値しており、均一な分布を維持していることがわかる。これに対して、メスは、その値が1よりはるかに大きいのが普通で、強い集中分布をしているといえる。

7月中旬以降、オス・メスともに値が大きく変動し、それまでのパターンが崩れるのは、トラカ

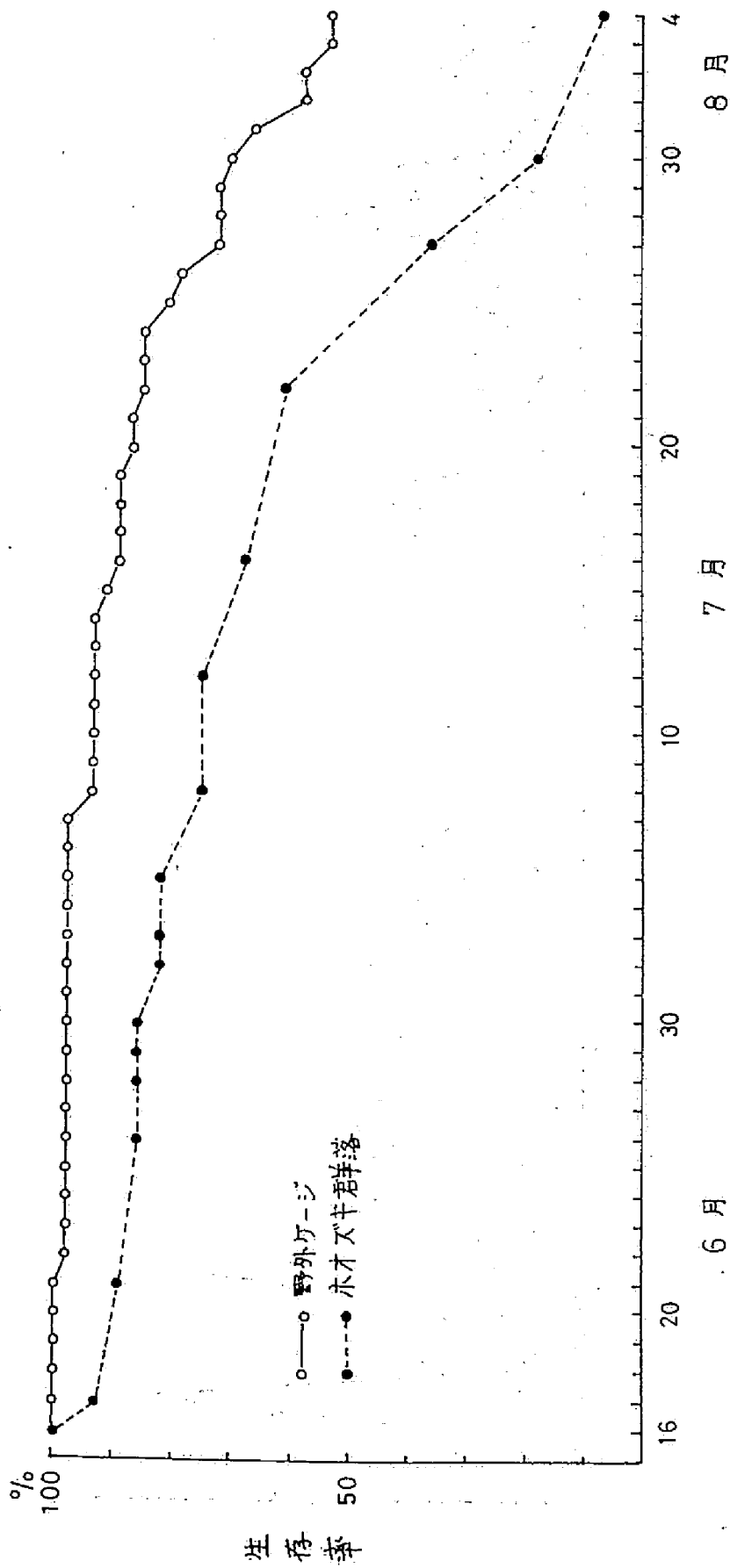


図12. 野外ケージとホオズギ群落における成虫の生存曲線。ただし、この場合はオス・メス
こみである。

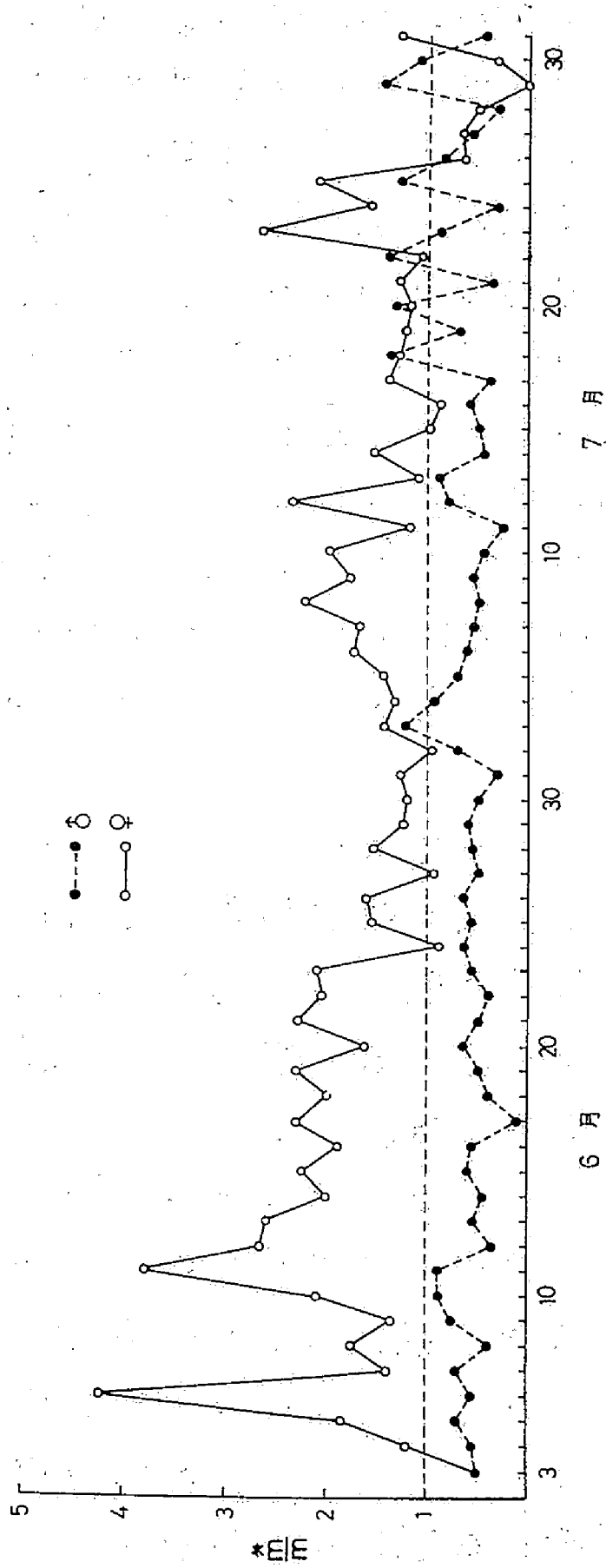


図13. 野外ケージにまける成虫の集中度(希度)。値が1の点線はポアソンラインである。

ラシ株の悪化や老令化によ、て個体の行動が変化したことによるものと考えられる。

いずれにしても、オスが均一でメスが集中という空間分布様式の基本的パターンは、自然個体群の場合とまったく同じであるといえる。オスの見事なほどの均一分布の長期にわたる継続は、個体間の排他性を想定せずには考えにくいことである。一方、メスの強い集中分布にしても、この場合の生息環境が野外に比べてはるかに均一なものであるだけに、やはり個体間相互の誘引性なしには成立しえないものと思われる。

②. 株内分布様式

株内での集団形成の程度を、自然個体群の場合と同様、集団(単独個体も含む)を単位として前
の値によ、て測った。図14に示したように、オスでは、ほとんどの場合前が0であり、集団を作る習性がまったくないことがわかる。一方、メスの場合は、0よりはるかに大きな値をとることが多く、他個体とともに集団を形成して生活するのが普通であるといえる。これらの結果は野外の場合と同じである。

次に、株内での微細な存在部位についても、自

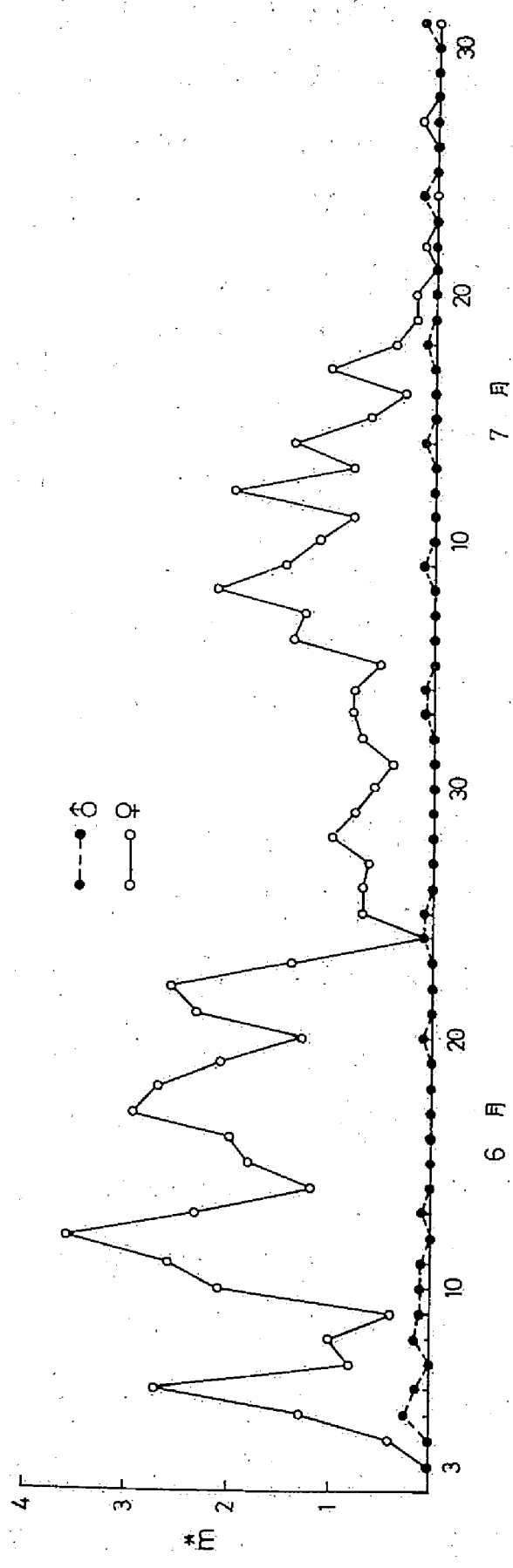


図14. 野外ケージにまける成虫の集団あたり平均こみあい度(前)。

然個体群の場合と同様に、株あたり個体数を1匹、2匹そして3匹以上の三つのグループに分けて検討してみた。解析の対象とした期間は、オス・メスそれぞれが典型的な分布状態を示すと考えられる6月16日から7月15日までの期間である。

解析の結果を表3に示したが、オスでは2匹以上の株で茎中央部にいる個体の割合が激減し、メスでは、いすれも高い割合で茎中央部にいるものの、2匹以上の株でその割合がとくに高いという結果であり、この点でも野外の場合と同様な傾向が一層顕著な形で示された。

(3). 株あたり定住率

1日の最初の調査データの4を用いて、日あたり株あたりの定住率を算出した。虫を放した後7月31日までのその値を記載したのが図15である。オスとメスとでは、定住率の平均的なレベルや変化の様相にかなりの違いがあることがわかる。まず、定住率であるが、7月10日あたりまではメスの方が全般に高い傾向があり、その後は逆にオスの方が高い傾向にある。その逆転の原因については、7月中旬以降、トラガラシ株の悪化などの生息条件の悪化に対して、メスの方がより敏感に反

表3. 野外ケージにおける株内成虫個体数と株内存在部位との関係。

性	期間 月/日	存在部位	株内個体数					
			1		2		3	
			個体数	割合(%)	個体数	割合(%)	個体数	割合(%)
♂	6/16	茎中部	247	84.3	98	46.7	24	30.0
		茎下部	6	2.0	21	10.0	6	7.5
		茎上部	29	9.9	38	18.1	19	23.8
	7/15	葉・花実	11	3.8	53	25.2	31	38.8
♀	6/16	茎中部	94	77.7	126	77.8	347	83.6
		茎下部	2	1.7	6	3.7	14	3.4
		茎上部	6	5.0	19	11.7	25	6.0
	7/15	葉・花実	19	15.7	11	6.8	29	7.0

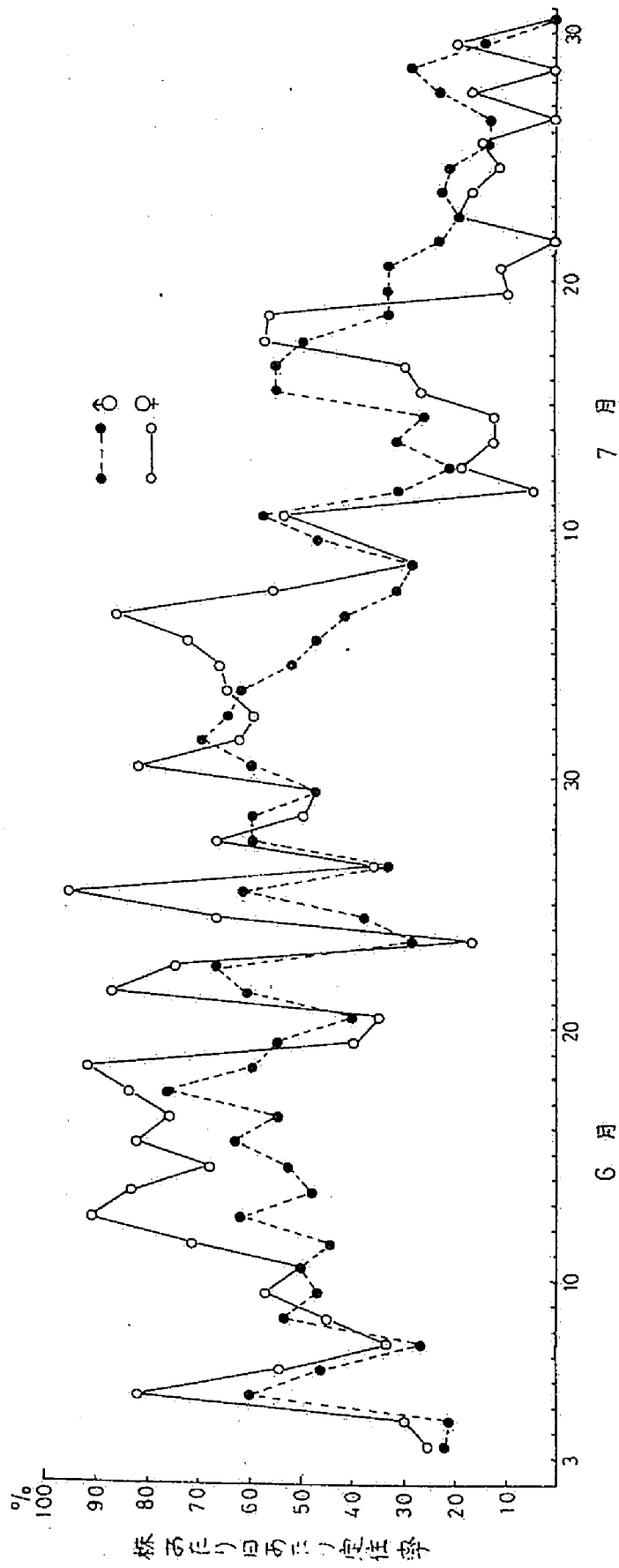


図15. 野外カージにふける成虫の株あたり日あたり定住度。

たしたためであると推測される。

いずれにしても、生息条件が好適な場合には、定住率は平均的にはオスよりメスの方が高く、より定住的な生活をしているものといえよう。

次に、定住率の日ごとの変動についてであるが、一見してメスの変動幅はオスよりも大きい。これはいかなる理由によるのであろうか。すでに、メスが株内で集団を形成する傾向があることが明らかとなつてゐるが、この集団の解体が定住率を急速に低下させる原因になつてゐる。すなわち、図16に示されてゐるように、メスがかつとも集中する株は常時同じではなく、時々集団が解体してゐることがわかる。とくに、大集団が不安定になり解体した時には、定住率が極端に低下したりすることになる。なぜ、時々メスの集団が解体するのかの理由はよくわからないが、おそらく集団的吸けによりトウガラシ株の生理状態が悪化することによるものと推測される。

一方、オスの場合は、すでに明らかになつてゐるように特定の株に集中することはない。したがって、たまたまある特定の株の個体全部が他の株へ動いたにしても、それだけで定住率が大きく変化することはない。このことがオスの定住率が比

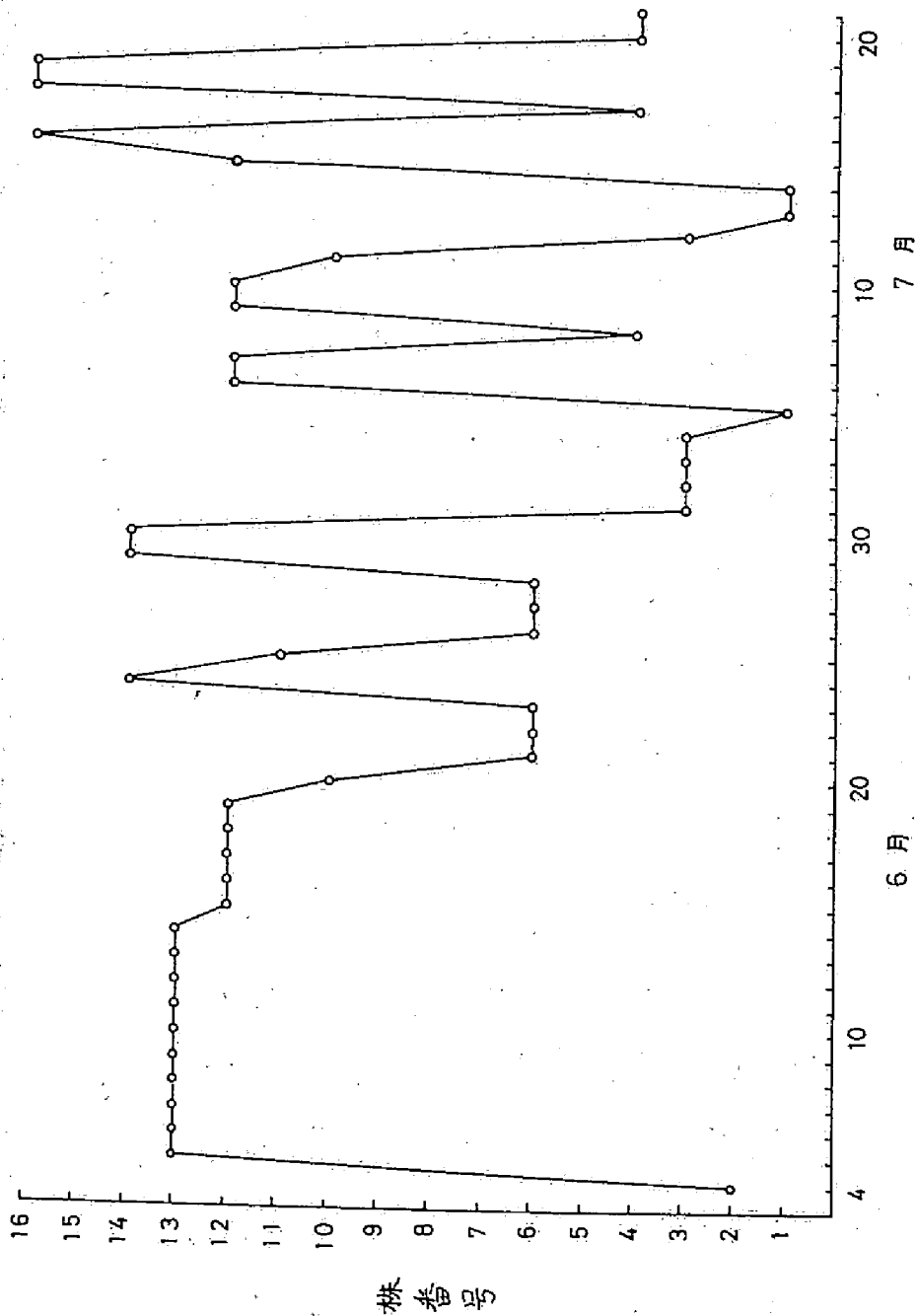


図16. 野外ケージにぶけるメス成虫がも、とも集中した株の変化。

較的に安定していることの主な理由であろう。

オスの定着率は50%前後を変動しており、1日あたり約半数の個体が株を変えていることになる。図15を見るとわかるように、オスの定着率はメスの定着率と基本的にはよく似たパターンで変動しており、メスの動きに対応してオスが動いている可能性はある。しかし、メスの定着率が非常に高い時でもオスの定着率は60%前後と低くよく動いている場合がある。したがって、このような動きは、メスとは直接無関係に、オスどうしの排他性と密接に関係している可能性が強い。すなわち、他のオスにより株から追出された個体がよく動き回って全体としての定着率を下げる役割を果たしているものと推測される。もし、そうであるとすれば、オスは個体によつて同一株に定着する度合が著しく異なる可能性がある。

このことを検証するには、個体ごとに、どれだけ同一株に続けて滞在する傾向があるかという株あたりの定着度を測る必要がある。毎日調査をしたのであるから、今、調査期間日数を T 、その期間中引き続く2日に同一株にいた回数を R とすれば、 $\frac{R}{T-1}$ を定着度の指数として用いることができる。これは、全期間同一株にいた場合の R であ

る T-1 に対する観測回数割合に他ならない。
したがって、ある期間全部同一株にいたとすると
当然その値は 1 になり、まったく株に存在しな
かったが存在しても連続 2 日間同一株にいたこと
がなくたえず動き回っていた場合には、いずれも 0
になるわけである。

さて、6 月 4 日から 7 月 21 日までの各日の最初
の調査データを用いてこの定住度の計算を行った。
さらに、この 48 日間における、トラガウミ株で
発見された回数（株存在回数）も算出し、比較し
てみた。いずれの値とも百分率の形で示したのが
表 4 である。それによると、オスとメスとでは平
均的な定住度としてはさほど違っていないが、個体
単位でのばらつきはメスよりオスの方では
るかに大きいことがわかる。株存在回数の割合で
みれば、オスもメスもその割合が高くかつ個体ご
との変異も少ないので、上記のオスにみられた定
住度のばらつきは、同一株によく定住している個
体かうほとんど定住せずに株間を転々としている
個体間で幅広い変異があることを示している。

後者のような個体は、他の個体によって株から
排斥されやすい個体ではないかと推測され、この
ような個体の存在が、メスの動きの少ない時点に

表4. 野外アージにおける7/21生存個体の6/4~7/21の48日間での
株存在日数割合と定住度。

オス個体番号	株存在日数割合(%)	定住度(%)	メス個体番号	株存在日数割合(%)	定住度(%)
12	83.3	42.6	51	72.9	55.3
14	45.8	8.5	53	93.8	48.9
15	100.0	59.6	54	83.3	44.7
17	70.9	51.1	55	89.6	57.4
19	79.2	31.9	57	85.4	57.4
21	100.0	95.7	58	75.0	31.9
22	89.6	46.8	59	87.5	38.3
23	81.3	42.6	61	89.6	57.4
24	100.0	70.2	65	89.6	44.7
26	89.6	61.7	67	83.3	36.2
27	89.6	14.9	68	91.7	53.2
34	100.0	40.4	71	83.3	42.6
37	81.3	23.4	72	89.6	46.8
38	97.9	61.7	73	83.3	38.3
41	93.8	21.3	76	83.3	42.6
42	87.5	34.0	78	95.8	57.4
43	100.0	61.7	79	93.8	57.4
平均	87.6	45.2	82	95.8	66.0
S.D.	14.0	22.2	83	93.8	48.9
			84	91.7	53.2
			平均	87.6	48.9
			S.D.	6.4	9.0

おいてもオスの全体的な定住率を低下させる原因になっていると考えられる。

自然個体群において、オス個体数に対して相対的にメスの存在株数が少ない時に、オスの株あたりの定住率も低かったのは、このような排斥された個体が多かったためではないかと思われる。

(4). 交尾ならびに産卵の経過

図17に1回の調査あたりに直した1日の交尾観察数と日ごとの産卵数とを並行して示した。交尾は、調査を開始した6月4日から7月末まで、とくにピークを持たずにだらだらと行いが、8月に入ってからほぼ5日に1回観察されたのみでほとんど行わなくなる。

産卵は、6月7日から始まり、やはり7月末まで続いた。交尾と同様明確なピークはないが、7月中旬以降はかなり減る傾向がある。

いずれにしても、自然個体群の場合とよく似た経過を示しており、交尾期間・産卵期間ともに非常に長い。

(5). 個体の定住度と交尾との関係

本実験個体群の場合、1日に複数回の調査をし

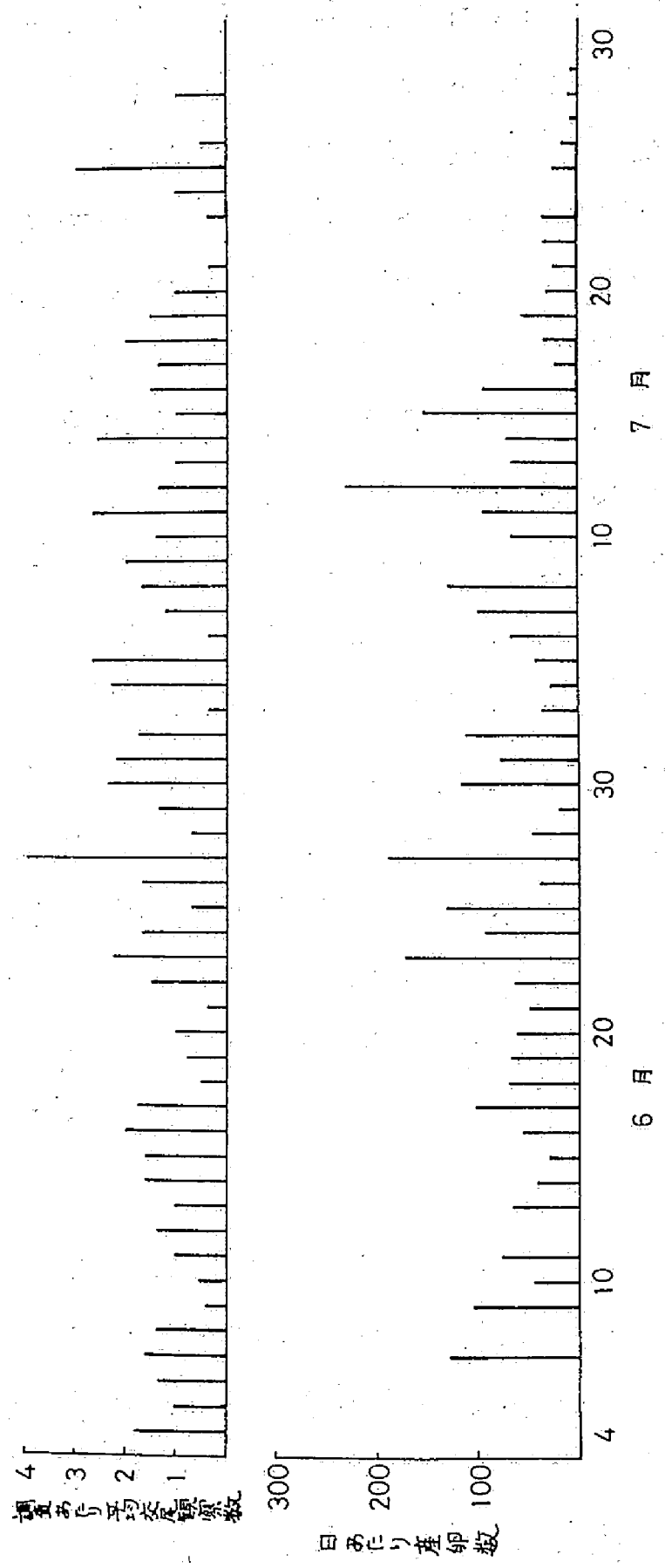


図17. 野外ゲージにおける調査あたり平均交尾頻度と日あたり産卵数。

たので、自然個体群に比べてより多くの交尾に関する情報が得られた。そこで、すでに明らかとなったオスにおける株あたり定住度の顕著な個体差と交尾との関係について分析した。さらに、定住度にはほとんど差がなかったメスについても同様の分析を行い、オスの場合と比較した。

具体的には、7月21日まで生存していた個体のみを対象にして、個体単位での定住度と48日間における交尾回数ならびに交尾日数（交尾が観察された日数）との関係を見た。その結果を示したのが図18であるが、オスの場合はいすれも正の相関があるのに対して、メスではまったく相関がないことがわかる。これらのことから、オスは、定住度の高い個体がよく交尾をする傾向があるが、メスは、定住度にはほとんど差がないにもかかわらず、交尾回数にはかなりの個体差があるものといえよう。

3. 第II章のまとめ

この章では、自然個体群と野外T-ジ内実験個体群の2つの個体群について、成虫の生活様式を比較検討してきたが、両者の結果はきわめて類似しており、以下の3点に要約される。

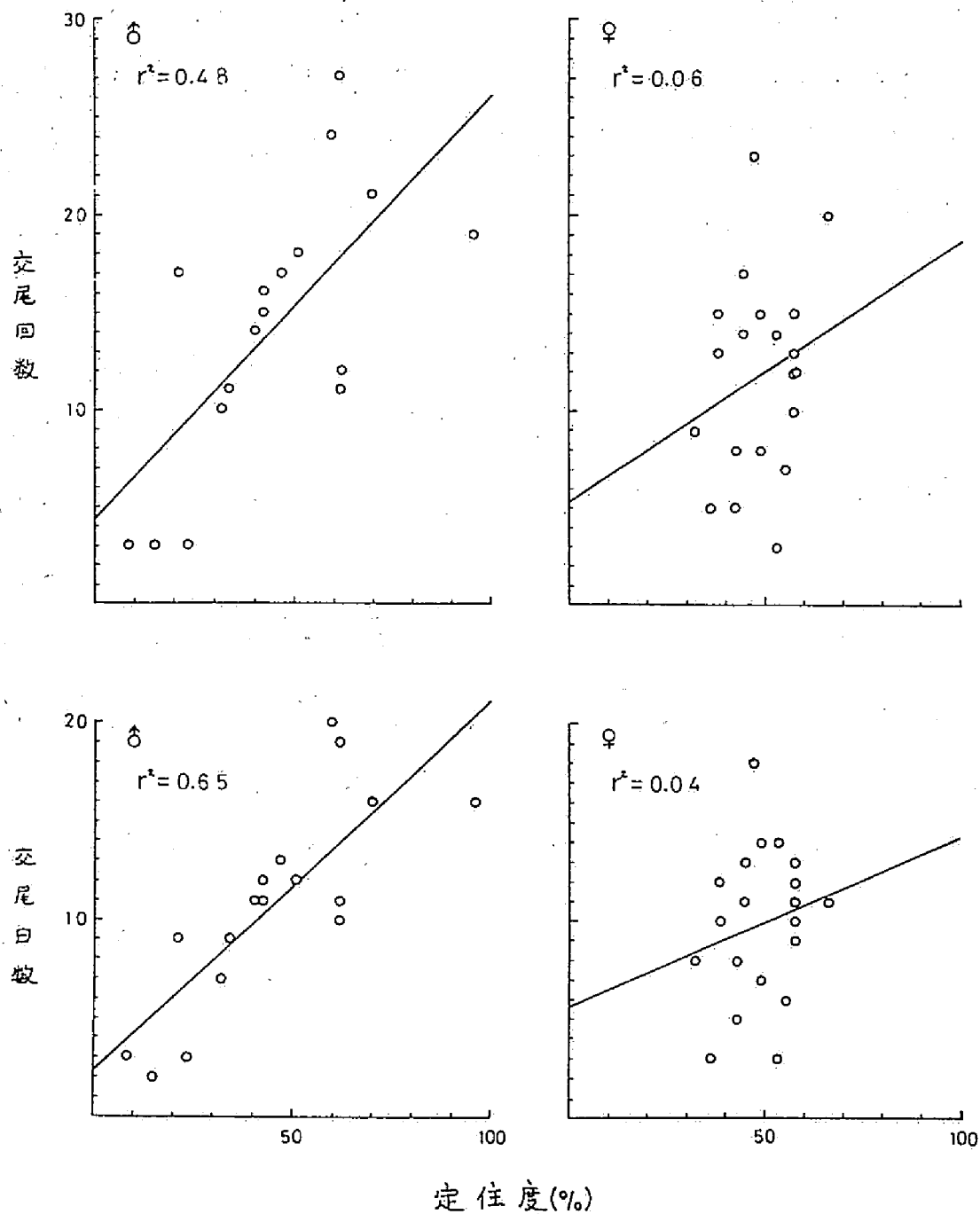


図18. オス・メスそれぞれの個体単位での森内(=)定住度と交尾回数ならびに交尾日数との関係。ただし、野外 cages の6月4日～7月21日の48日間のデータにもとづく。

(1). 成虫は、オス・メスともに繁殖期における生存率は高く、寿命も長い。これに対応して、交尾や産卵も、6月と7月のほぼ2ヶ月間にわたってだらだらとなされ、ゆったりとした繁殖様式をとる。

(2). ホオズキ群落内に侵入すると、群落内での動きはかなり頻繁にあるが、群落外へ移出する傾向は少なく、群落単位で見れば非常に強い定住性を持つ。

(3). いくつかの間接的な事実から、オスには排他性があり、メスには集合性があるものといえる。さらに、オスの排他性は、食草の株の基部を巡って発揮されるようで、なわばり制である可能性が強い。

第三章. メス成虫の空間分布様式の決定要因

第二章で、自然個体群ならびに野外ケージ内実験個体群の分析を通じて、メスが株を単位とした場合、強い集中分布を示すことが明らかとなった。このようなメスの分布様式は、オスの交尾戦略やメス自身の産卵戦略の在り方を決定する第一義的な要因になるものと考えられる。したがって、分布の集中化をもたらす原因についての分析は重要な事柄である。

ス野(1968)は、一般に昆虫個体群の場合、分布の集中化をもたらす原因として次の3つをあげた。

- (1). 個体間の誘引
- (2). 生息環境の不均質
- (3). 十分な分散を伴わず個体群の増殖

これらのうち、(3)は越冬後の成虫の分布を集中化させる原因としては除外できるので、本章では、残りの2つの原因について具体的に評価していくことにする。

1. 自然個体群における評価

自然個体群の場合、個体群が依拠している生息

環境が均質であることは、通常ありえない。事実、本種がもっとも好んで生息しているホオズキ群落においても、その内部の環境、とりわけホオズキ株は、少なくとも大きさにかなりの違いがみられる。そこで、まず、生息環境の不均質性の主要な要因と考えられるホオズキ株の大きさの違いとメスの分布との関連について、分析することにする。

この場合、ホオズキ株の大きさをいかなる形で表すかが問題となるが、本種が吸汁性であり、主に株の茎部を生活の場にしてゐることからして、茎部の体積がもっとも妥当であると考えた。茎部の体積は、茎部を円錐形と見立て、根元の直径と株の高さのデータにもとづき算出した。実際に分析の対象にしたのは、根元の直径と株の高さが測定され、かつ株数や成虫個体数が比較的多かった1975年ホオズキAの群落であった。

6月14日のデータにもとづき算出した茎部の体積と調査期間中のメスの株ごとの延存個体数との関係を示したのが図19である。明らかに、株の大きさには相当な変異があり、かつ大きな株にメスも多い傾向があることがわかる。このことから、株の大きさの変異という生息環境の異質性が、

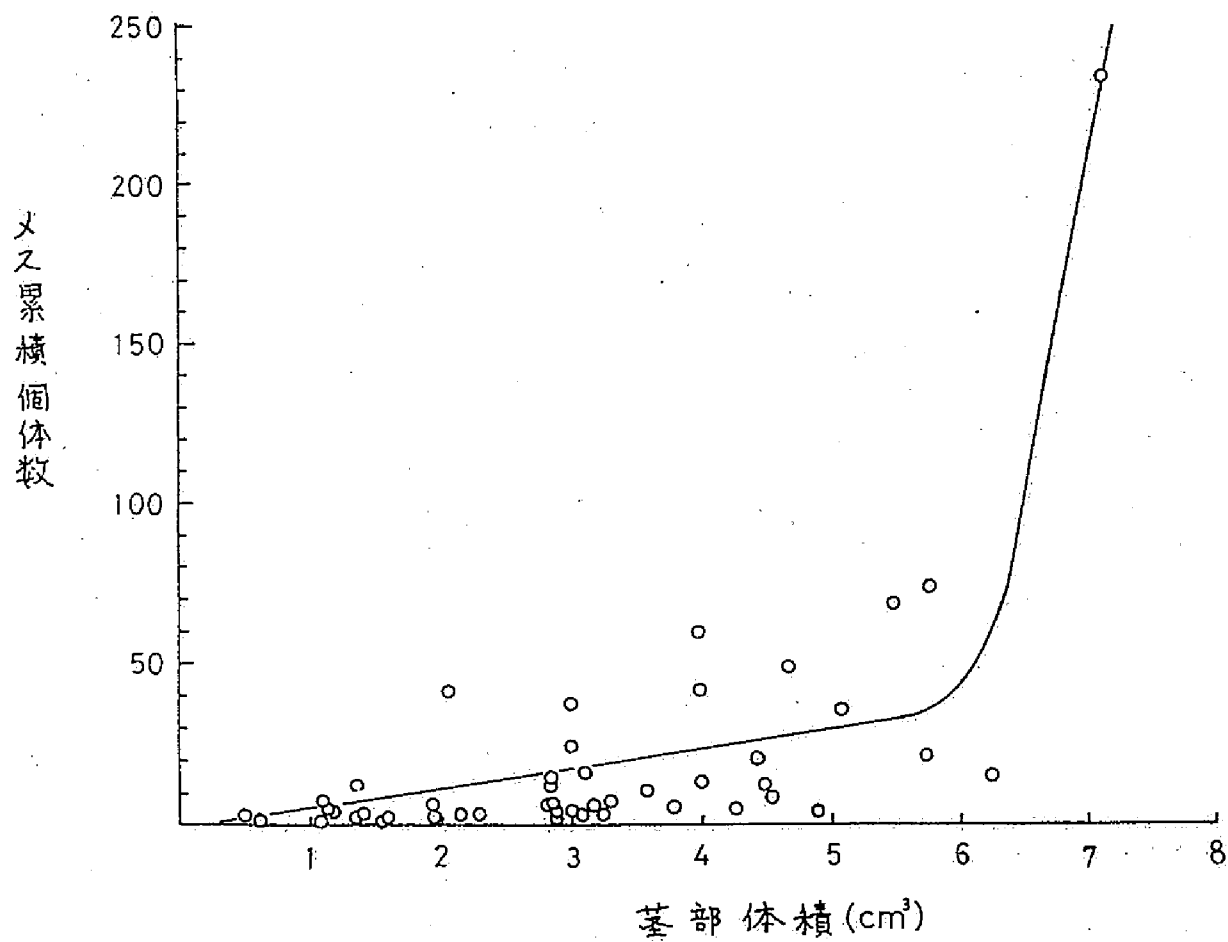


図19. ホオズキA群落(1975年)におけるホオズキ株の基部体積と調査期間中でのヌス累積個体数との関係。

メスの分布を集中化させる一つの原因であることは明白であるといえるが、ここに注意しなければならないのは、群落の中でもっとも大きかった株に極端に多くのメスが集中したことである。この株と2番目に大きい株との基部体積には、それほど違いがあるわけではないから、株の大きさだけではこのような集中現象を完全に説明することは困難であるように思われる。株の大きさ以外の生息環境の不均質性、たとえば株の栄養的な条件や微気象などが何らかの影響を及ぼしている可能性は否定できないが、もう一つの原因として初めにあげた個体間の誘引がより大きい影響を与えているものと推測される。

すでに第五章で、本種のメスには、相互誘引によるある程度の集合性があることが、いくつかの証拠から明らかとなっている。メスの集合性の具体的な機構については明らかではないが、最近、カメムシ類の一種、ナガメ *Eurydema rugosa* の1令幼虫で、その臭気物質の主な成分である trans-hexenal が少量でゆっくりと放出された場合には、集合フェロモンとしての機能を持つことが明らかとなった (Ishiwatari, 1976) ことや、集合性が実験的にも確認されている本種の若令幼

虫でも同様であると思われる (Fujisaki, 1975) ことから、やはり低濃度の臭気物質の分泌により誘引される可能性が高い。しかし、そうであるにしても、集合フェロモンとしての臭気物質の有効範囲はごく狭いと推測されるので、群落外はもちろん、群落内の他株の個体に対しても、メスの集団が誘引性を持つとは考えられない。おそらく、特定の株へのメスの集中現象は、もともと侵入するメス個体が多かった株上で一度形成されたメスの集団自体が一種のトラップのような効果を持ち、侵入メスの定着を促進させる結果であると考えられる。

エ. 野外ケージ内実験個体群における評価

すでに第II章で述べたように、1976年の野外ケージにセットされたトラガラシ株は、できるだけ株の大きさをそろえた比較的均一のものであった。それにもかかわらず、メスは株あたりで強い集中分布を示した。このことからすれば、やはりメスの集合性が、分布の集中化に大きな役割を果たしている可能性が強いといえる。

一方、1977年には、同じ野外ケージにおいて、トラガラシ株に異質性をもたせた実験を行った。

この実験の詳細については、第IV章、3.1.1)に述べられていたが、実験の設定において1976年の場合と大きく異なることは、セットした16本のトラガラシ株のうち、8本は大きな株(高さ 17.3 ± 0.9 cm, 根元直径 0.41 ± 0.02 cm)で、残り8本は小さな株(高さ 10.8 ± 1.0 cm, 根元直径 0.29 ± 0.01 cm)として生息環境に異質性を与えたことである。

このような異質性が分布の集中化にどの程度貢献したかは興味深い。放したメスの数が1976年と同じ32匹であったので、株あたりの分布の集中度を比較することによって容易に評価することができる。具体的には、1977年の場合の調査期間は6月1日から6月30日までの30日間であったので、1976年の場合も放飼後30日間のデータを用い、株あたりの分布の集中度 $\frac{m}{n}$ の、この期間における平均値をもって比較した。その結果は、1976年の場合が 1.85 ± 0.30 であるのに対して、1977年が 2.06 ± 0.35 であり、株に明らかな異質性があった1977年の方が、やはり分布の集中化が一層強まっていることがわかる。

このことが、ケージ内のメスが大きな株の方を選択した結果に他ならないことは、大きな株のグ

ループに存在する個体数の割合を継時的に示した図20を見れば明らかである。ただし、個体数の割合は、1日の全調査データをもとに算出したものである。図によれば、最初はいさく均等に放したのて、大株での存在割合はほぼ50%であるが、その後急速にその割合が増大していきることがわかる。もっとも多かった時で、87%の個体が大株の方の株に存在していた。しかし、6月中旬あたりからその割合は低下する傾向にあり、大きな方の株に多いとは必ずしもいえなくなる。この原因の一つとしては、図21に示されているように、初めは顕著であった株の大きさの差が、小さな方の株の成長の度合が相対的に大きいことにより縮小したことがあげられよう。さらに、大きな方の株が成虫の吸汁活動により質的に悪化したことも両者の価値の違いを少なくしたと考えられる。

いずれにしても、これらの結果から、本種のメス成虫は比較的大きな株を選択して定着する傾向があること、したがって、その集中的な分布の一原因として、株の大きさの違いといった生息環境の不均質性があげられることは疑う余地がない。ただし、この場合においても、それだけでメスの強い集中分布を説明することは困難である。なぜ

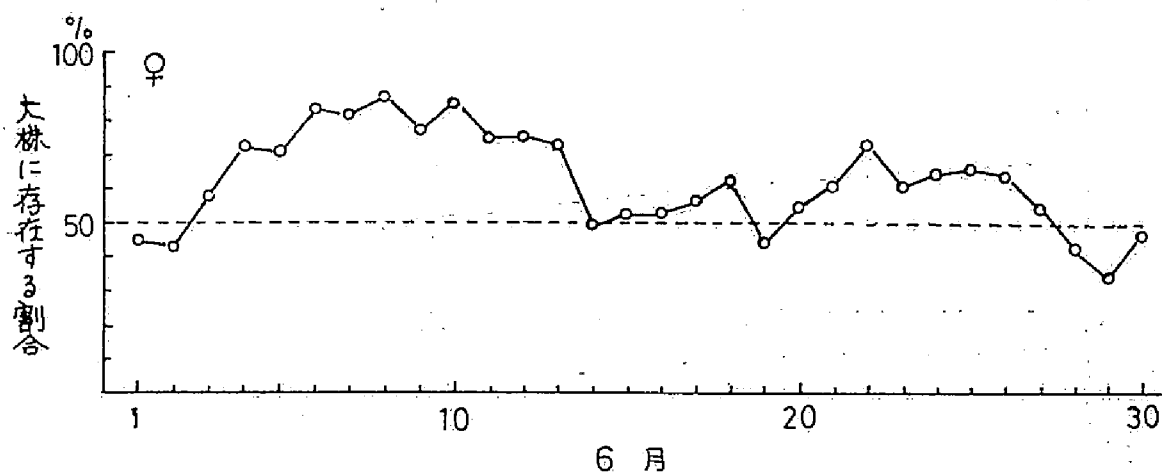


図20. 野外ケージ(1977年)におけるメス成虫の大きなトラガラシ株グループに存在する割合の変化。点線は50%ラインである。

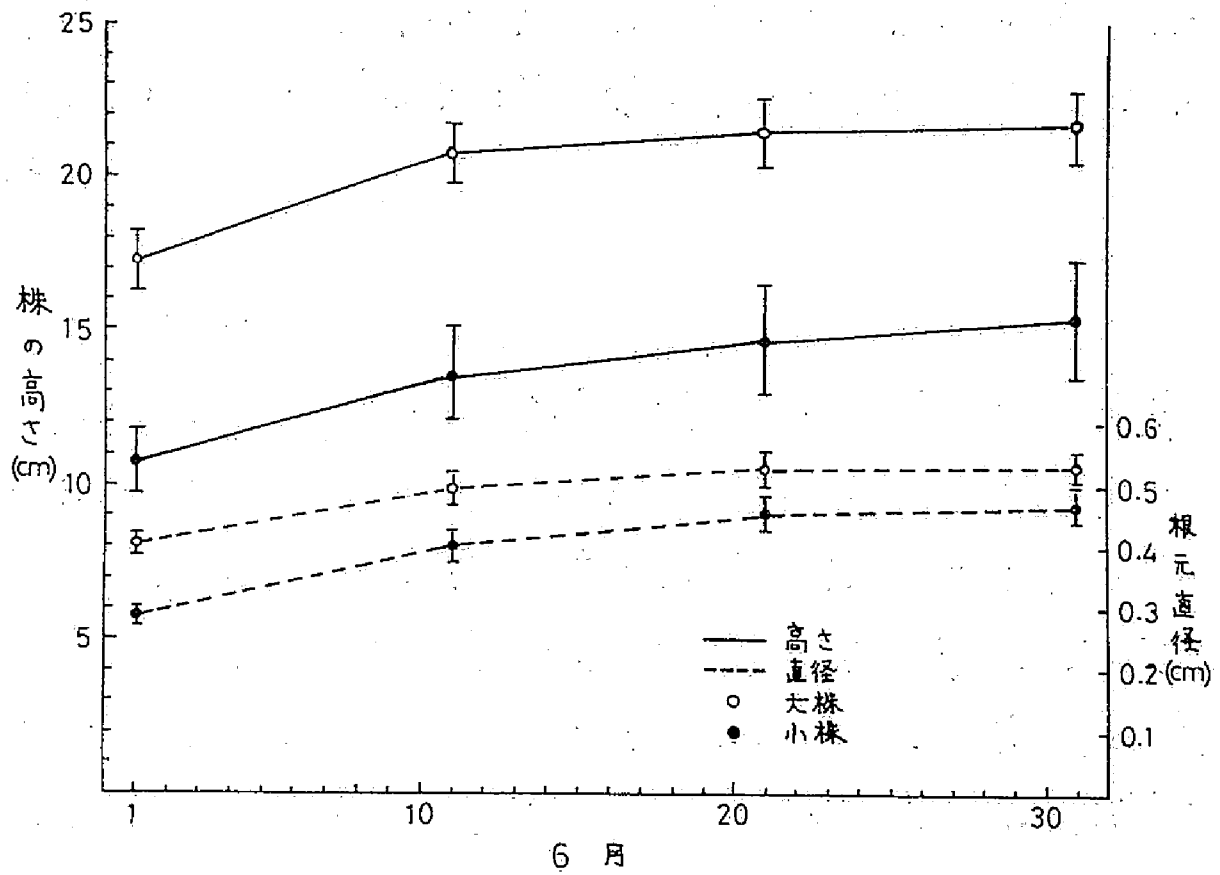


図21. 野外ケージ(1977年)にセットされたトリガラシ株の成長過程。図中の縦線は、95%の信頼区間である。

なら、も、ともメスが多かった株は、ときに全個
体数の半数近くも収容することがあったにもか
かわらず、それが必ずしも一番大きな株ではなかつ
たからである。やはり、この場合においても、本
種に内在する集合性が一定の役割を果たしたことは
否めないといえよう。

3. 第Ⅲ章のまとめ

本種のメス成虫が食草の株単位で強い集中分布
を示す原因としては、外的なものとして株の大き
さの変異などの生息環境の不均質性、そして内的
なものとして個体間の相互誘引による集合性があ
げられる。後者の集合性は、株へ侵入した後の定
着において一定の役割を果たしているものと推測さ
れた。

この二つの基本的な原因の相対的な重要性につ
いては評価できなかったが、高度の集中分布は、
これらの原因の複合によって生じるものといえよ
う。

第IV章. オス成虫の社会関係

自然個体群や野外ケージ内実験個体群についてのこれまでの解析から、本種のオス間には排他性があることが確実になった。これは食草の茎部という場所的なものと結びついており、一種のなわばり制である可能性が強い。したがって、本章では、このなわばり制の存在を実験的に検証するとともに、その形成や維持の機構などについて詳しく論ずることにする。

1. なわばり制の実験的検証

1). 実験I

(1). 実験方法

鉢植えのトラガリス株をガラス円筒（内径13cm、高さ20cm）でおおったもの（図22）を20個用意した。それぞれに、メス1匹とオス2匹を放した。オス2匹は、有意に体長が異なる個体（大個体は、 1.24 ± 0.01 cm；小個体は、 1.10 ± 0.02 cm）の組合せにした。これらのオスは、一方にラッカーで白色のマークをほどこし、他のオスと容易に区別できるようにした。そして、虫を放した翌日から10日間ガラス円筒内での個体の存在場所と交尾を

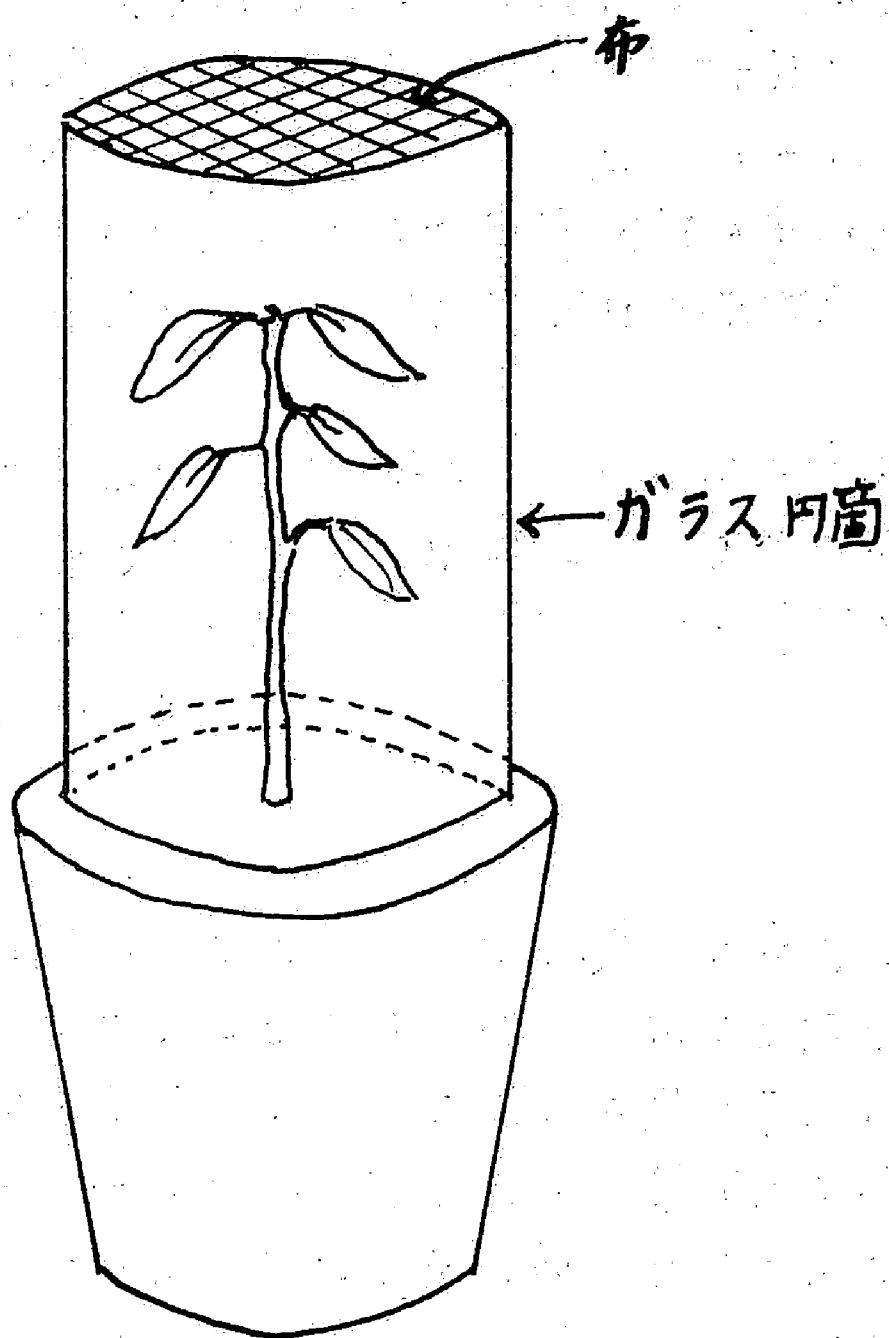


図22. なめはり制の検証実験に使用されたセットの模式図。

観察した。観察回数は日により異なっていたが、いずれも1時間おきとした。これは、野外ケージ内実験の場合と同じ理由による。このようにして10日間観察した後、その中で交尾回数が多い方のオス個体を除去し、翌日から再び10日間観察を続けた。

なお、本実験は、1976年の6月1日から室温条件下で行ったものであり、供試虫は、5月下旬に京都市左京区二ノ瀬のジャガイモ畑から採集してきたものである。

(2). 結果

ガラス円筒内の2匹のオスは、盛んに交尾を行う個体と逆にほとんどあるいはまったく交尾を行わない個体に分かれた。そこで、前者と後者の2つのグループに分けて、交尾回数と茎部に存在する個体の割合の経時的な変化を対応させてみた(図23)。明らかに、初めの10日間は、よく交尾を行う方の個体の茎部存在割合が高く、もう一方の個体の場合にはその割合が低い。ところが、前者の個体を除去すると、後者の個体はすみやかに茎部に侵入して、交尾も盛んに行いだした。このことから、茎部以外にいては、たくもしくはほとんど

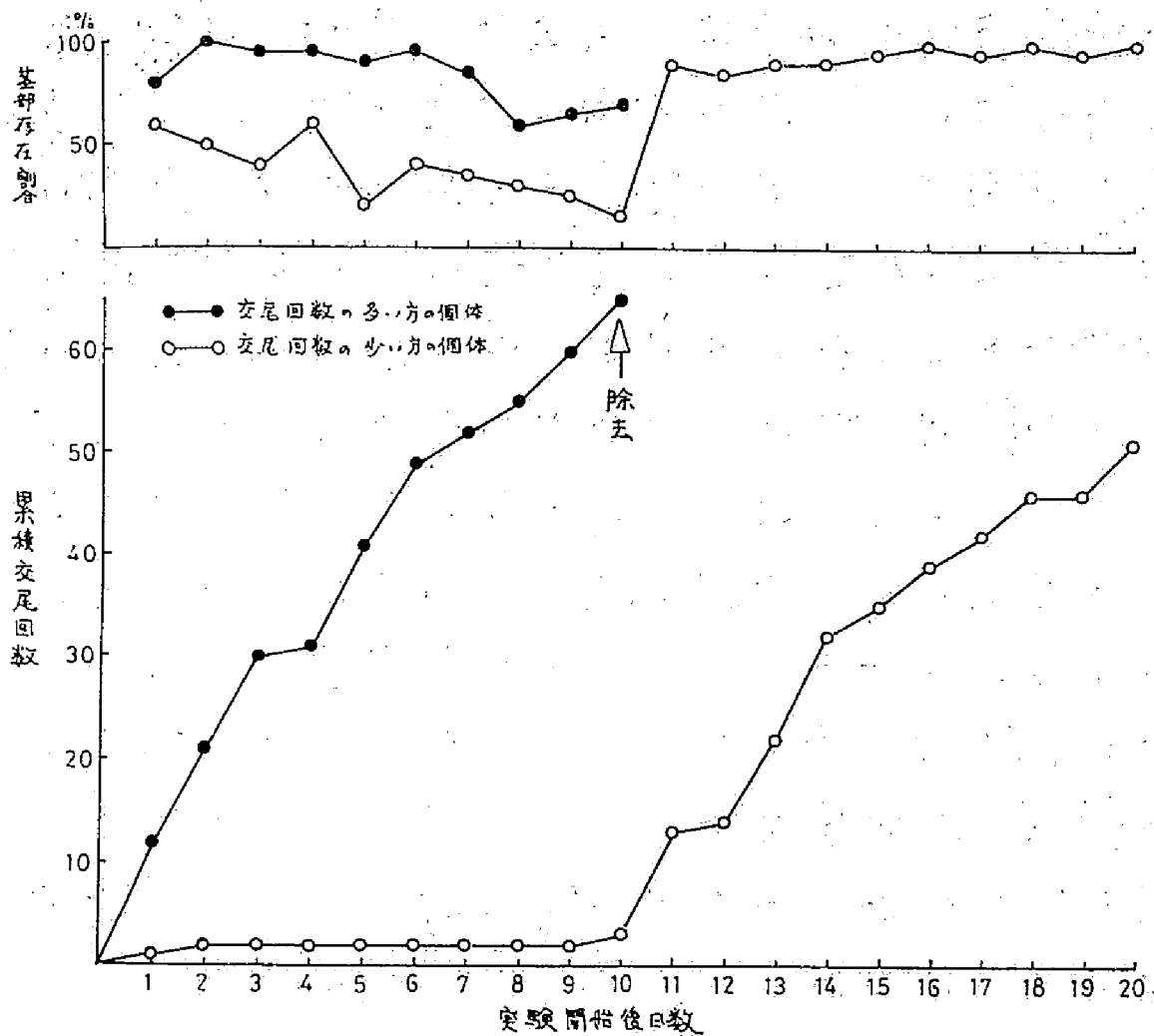


図23. 交尾回数が多い方の個体グループと交尾回数が少ない方の個体グループそれぞれにおける累積交尾回数と基群存在割合の変化。矢印は、交尾回数が多い方の個体を除去した時点を示している。

ど交尾を行えなかつた個体は、茎部を占有して交尾を行ってゐる個体が存在するためにそのような状態を強いる取つてゐたことがわかる。

明らかに、特定のオスによる茎部という場所の占有があり、他のオスの侵入を妨げてゐるわけでは、「防衛される地域」と定義されるなわばりの条件を満足するものと考えられる。こゝで一度、本種（*ニホヒ*）のオスの排他性はなわばり制であることが証明され、かつそのなわばりは交尾と緊接に関係してゐることが明らかになつたといえよう。

次に、このなわばり形成と個体の体の大きさとはどのような関係があるものであつるか。このことを明らかにするために、今度は、大きな個体のグループと小さな個体のグループに分けて、累積の交尾回数を計てみた。図24に示されてゐるようによ、大きな個体の方がよく交尾をしており、先に述べた交尾となわばり形成との関係から、体の大きな個体になわばりを形成しやすいものといえる。

以上、なわばり制の存在を裏証するための実験について述べてきたが、厳密にいへば、この実験はなわばり制の検証としては不十分である。というのは、メスが存在するのが通常茎部であるから、茎部という場所ではなくメスそのものだけを他

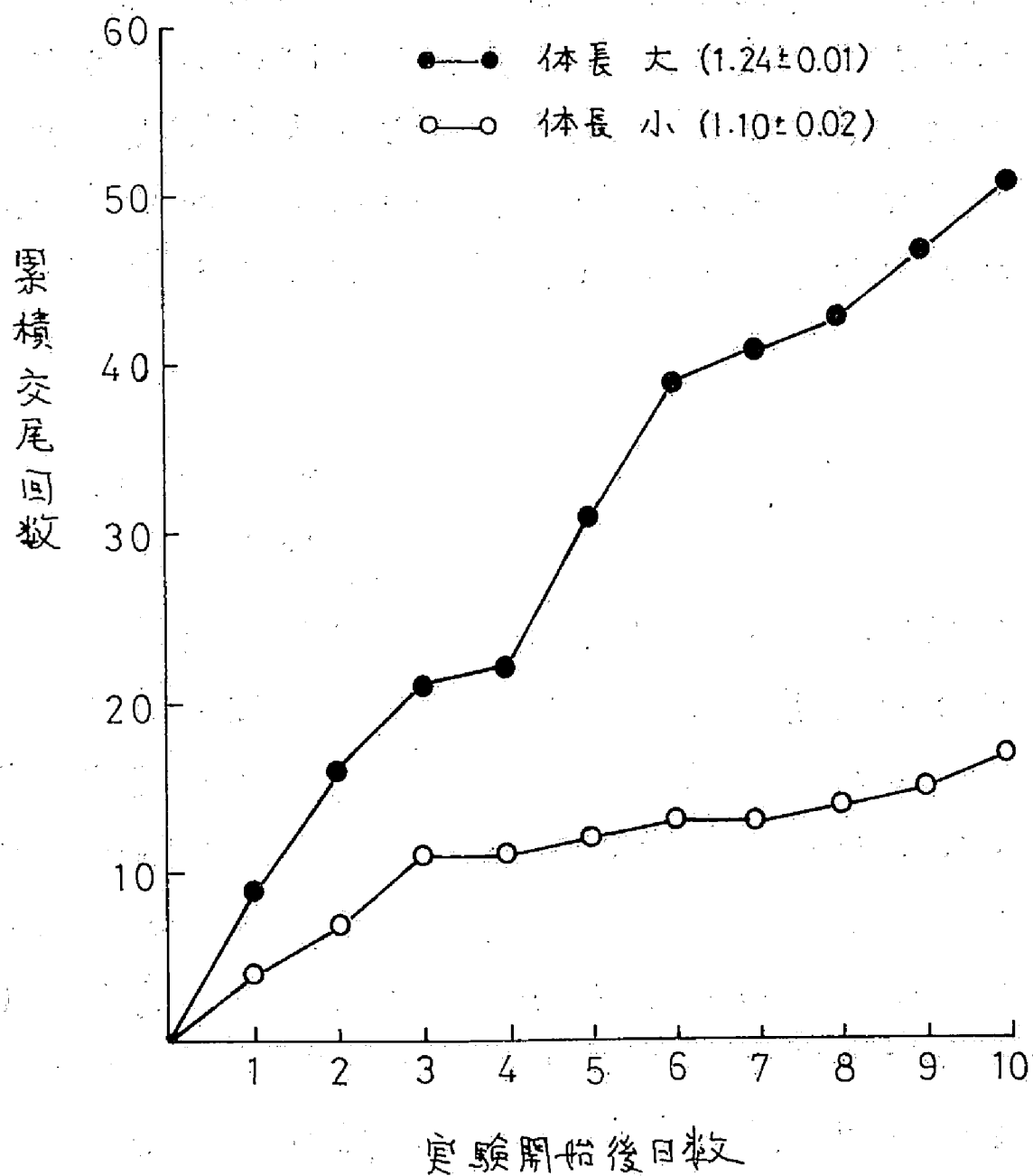


図24. 大きい個体グループと小さい個体グループの累積交尾回数。

のオスから防衛している可能性もあるからである。また、なみほりも形成しようとする習性が、いつ頃から出現するのかという点に関しても、この実験からはわからない。そこで、次に、これらのことを明確にするための実験について述べることにする。

2). 実験Ⅱ

(1). 実験方法

1) の実験と同じ実験セットにおいて、今度は、メス1匹に対してオス2匹を与えた区だけでなくオス2匹のみの区も設定した。それぞれの実験セット数は10個であった。実験開始も5月24日とかなり早かった。いずれの区においても、オスは、やはり、体長の長い大きな個体と逆の小さな個体の組合せにした。観察は、1977年の5月24日から6月2日まで10日間行った。観察の方法については実験Ⅰとまったく同じであった。

なお、本実験の供試虫は、第Ⅱ章で述べた野外ケージ内実験に使用された成虫の子孫であった。

(2). 結果

実験Ⅰで、基部での存在がなみほり形成の指標

であることがわかった。この点、オス全体として基部存在個体の割合が経時的にどのように変るかを調べた。その結果、図25に示されているように、メスがいるなしにかかわらず、5月24日から数日はその割合が非常に高いが、その後徐々に減少し、6月に入ってから6割前後にまで落ちることがわかった。これは、2匹のオスのうち一方が基部から排斥された結果に他ならないのであるが、明白にこの実験結果は実験Ⅰの2つの疑問点に答えている。1つは、メスが存在しなくてもなみほりを形成すること。もう1つは、なみほりを形成する性質は越冬後除々に出現するということである。前者から、本種はオスが防衛しているのは、第一義的にはメスではなく食草の基部であることが明白であり、なみほり制の存在が厳密な意味でも確認されたといえる。後者からは、なみほりを形成する性質は、越冬後の栄養摂取による性的成熟に伴って初めて出現することが示唆される。本種はなみほり形成が交尾と密接に関係していることからして、これは当然のことと思われる。

とこの点、本実験においても体の大きさとなみほり形成との関係を見たのであるが、図26に示さ

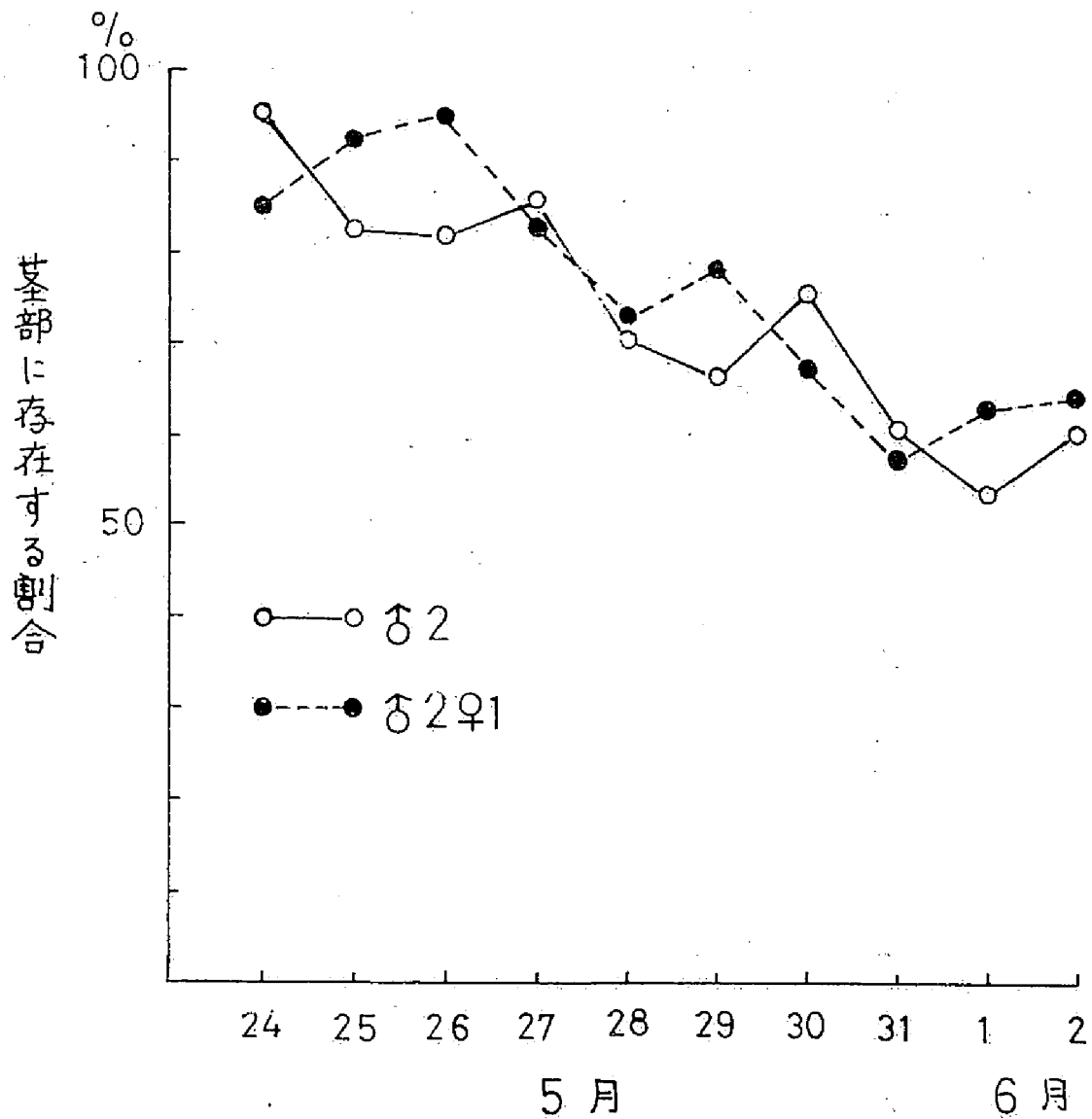


図25. オス2匹の区とオス2匹メス1匹の区におけるオス個体の基部存在割合の変化。

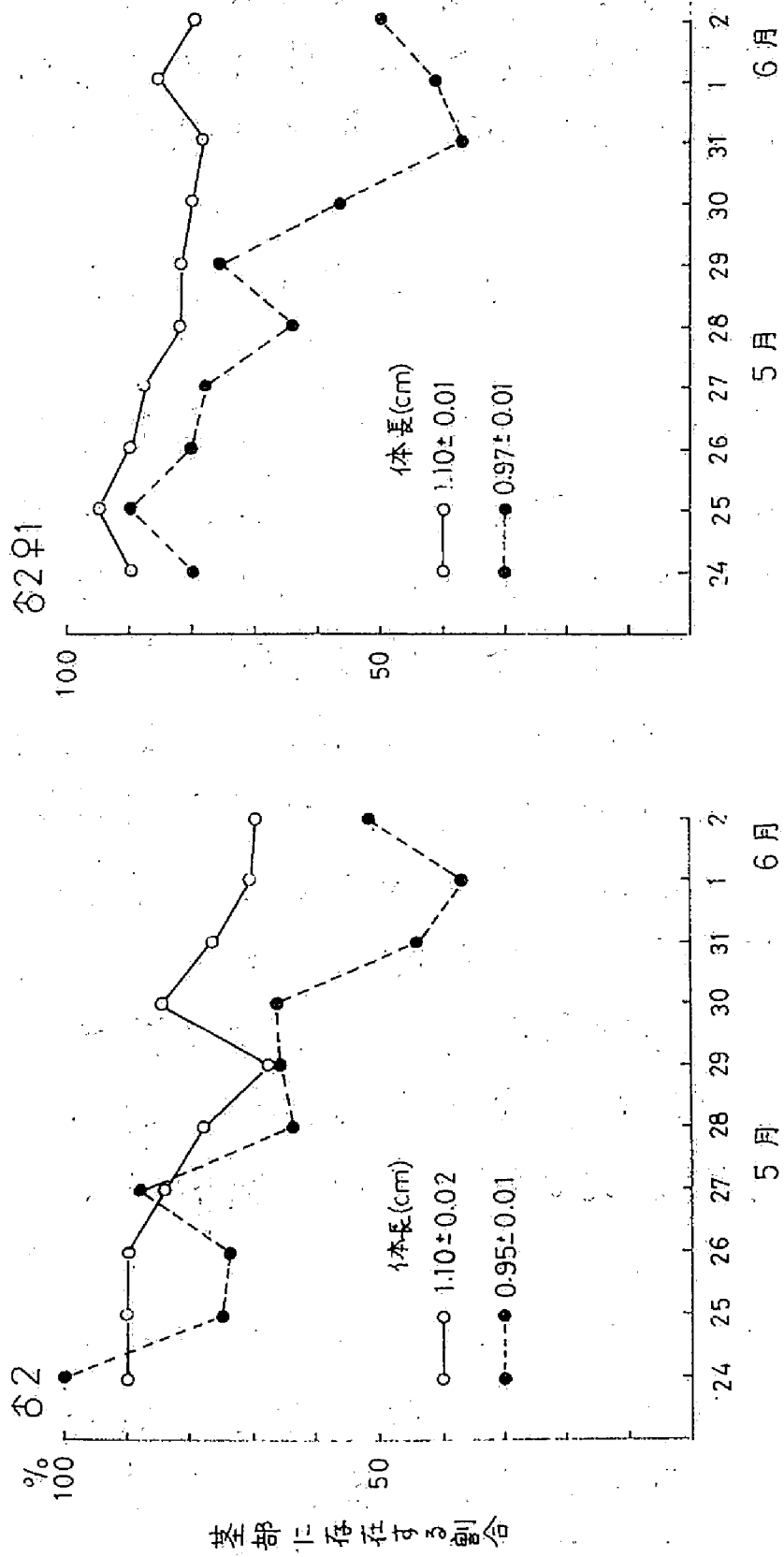


図26. オス2匹及びメス2匹の区における、体長の異なるオスグループの基部存在割合。

れているように、いずれの実験区の場合も、体の小さいオスの方の基部存在個体の割合がたいてい低下しており、やはり、体の大きいオスがなわほりを形成しやすい傾向があるものといえよう。

エ、なわほり制の現状

1). 方法

第Ⅱ章で述べた野外ゲージ内実験個体群の調査データをもとにして、株ごとにそして日ごとになわほりオスの認定を行うことをこころみた。1日に複数の調査を行っているので、株内での存在場所や個体間関係についての多くの情報から比較的容易になわほりを形成している1匹のオス個体を認定することができた。ただし、滞在時間が極端に短かったり、株内での存在場所から、なわほりを形成しているとは認定できない場合があったし、また、複数のオスが同時的に基部にいて、その中から特定のなわほりオスを認定できない場合もあった。

6月4日から7月21日までの48日間、16本の株における上記のなわほりオスの認定の結果を、メスや交尾の情報とともに一叔の表に表したが、その一部を示したのが表5である。オスの部分で、

表5. 野外ケージ(1976年)において認定されたあばりオスの個体番号とメス個体数(ただし調査あたり、平均値を四捨五入した値)なるかに観察交尾回数。オスの欄の+印はオスはいたがあばりオスを認定できなかった場合であり、メスの欄の同じ記号はメスはいたが調査あたり平均個体数が0.5未満の場合である。また、いずれの場合もまた、なく観察されなが、た場合は-で示した。

株番号	性・交尾	6月								7月
		4日	5	6	7	8	9	10	11	21
1	オス	19	-	+	+	+	+	44	44	26
	メス	2	-	-	+	-	-	-	+	-
	交尾	-	-	-	1	-	-	-	-	-
2	オス	22	-	-	16	38	38	38	38	+
	メス	4	-	-	1	3	3	3	2	-
	交尾	1	-	-	-	-	1	-	-	-
16	オス	43	43	43	43	43	43	43	43	21
	メス	2	2	2	3	2	2	3	1	1
	交尾	1	-	1	1	2	-	1	-	-

数字がなわはり形成オスの個体番号であり、+印がオスはいたが特定のなわはりオスを認定できなかった場合である。一方、メスの部分では、数字は1日の調査あたりの平均個体数を四捨五入した値であり、+印はメスは観察されたがその値が0.5未満の場合である。交尾の部分の数字は1日に実際に観察された交尾回数である。

主に、この表に記載された情報をもとに、若干は他の情報も適宜入れて、なわはり制の奥態についての詳しい分析を行った。

2). 結果

(1). なわはり形成個体となわはり形成株の割合

表6をもとにした場合、全個体のうちどの位の割合の個体がなわほりも形成したのであるうか。また、16本ある株のうちどの程度の株になわほりが形成されたのであるうか。この2つの点について継続的に示したのが図27である。まず、全個体に対するなわほりオスの割合は、ヤージに放してから1週間ほどは50%に満たず低いが、それ以降は50%~76%と比較的高い値がしばらく続いた後、再び低下してゐる。一方、なわほり形成株の割

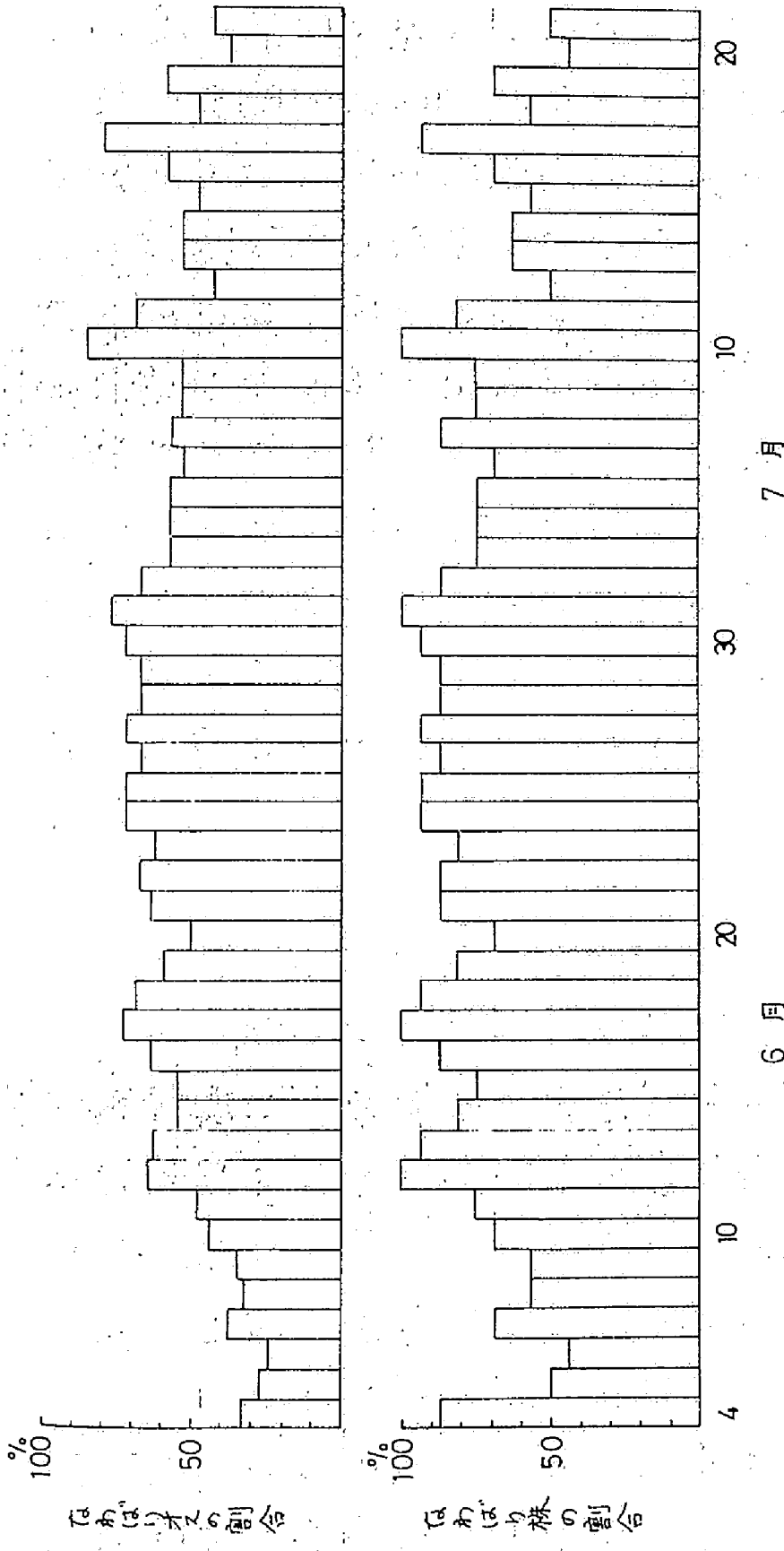


図27. 野村ケージ(1976年)に於ける、なまばり形成株の全株に対する割合と
なまばり形成株の全株に対する割合。

合びみても、当然のことながら継時的にはうったく同様の傾向を示している。

早い時期になわばりオスの割合が低いのは、この時期がなわばり形成の途上にあるからであり、後の時期で再び低下するのは、株の悪化によるメスの移動性の増大と関係していると思われる。また、6月中旬から7月上旬までの比較的安定したなわばり形成期においても、50%~76%の個体しかなわばりを形成できなかったのは、なわばりを形成する単位であるトウガラシ株が16本と少ないうえにさらにその中でメスが存在する株が限定されていたことと密接に関係しているものと推測される。

(2). なわばりの維持期間

同一の個体によるなわばりが同一の株ごとの位の期間維持されるのかを示したのが図28である。それによると、1日だけの短い場合が多いが、10日以上続くような場合もあり、最長は27日間であった。これらを平均すると2.7日であった。

さて、ここで興味深いのは、なわばりの維持期間が、1日以内と短い場合から27日間と非常に長い場合まで大きな変異があるということである。

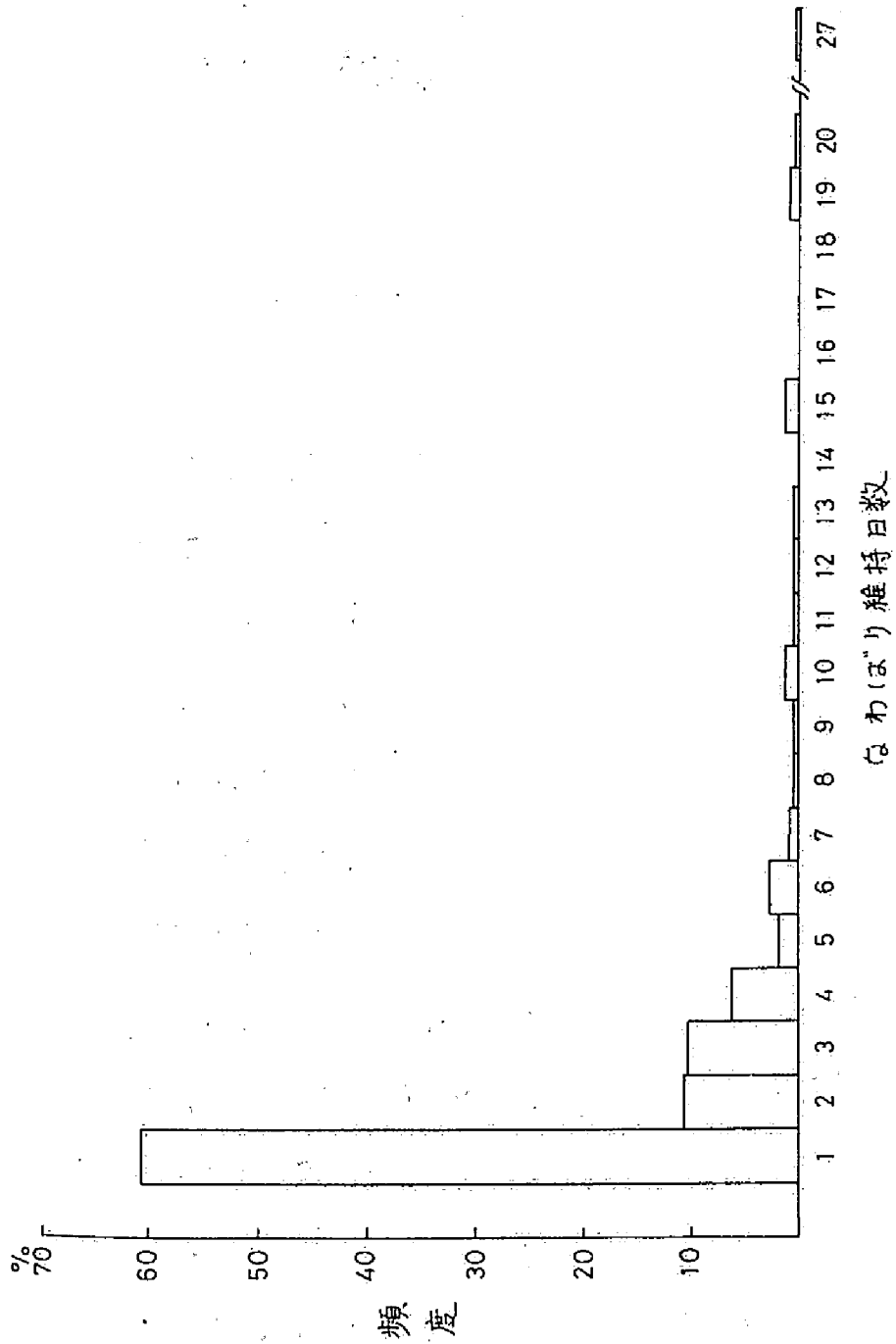


図28. 野外ゲージ(1976年)にばけるなわぼりオスの同一森でのなわぼり維持日数の頻度分布。ただし、6月4日～7月21日までの48日間のデータにもとづく。

このような変異をもたらす要因こそ興味深いものであり、それは、いったん形成されたなわばりがどのように維持されていくかという二つと密接に関係しているに違いないのである。そこで次に、なわばりの維持機構について検討することにする。

(3). なわばりの維持機構

①. メスの存在

オスのなわばり形成は、メスの存在なしに行われることがすでに明らかとなっており、それ以降のなわばり維持においても同様であるとは必ずしもいえないだろう。本種のなわばりが交尾と密接に関係していることをふまえると、むしろなわばりの維持にはメスの存在が必要なのではないかと推測される。

このことを明らかにするために、表5でメスが存在した場合におけるなわばりの維持日数の頻度分布を見た。その結果を図29に示したが、1日というのがほとんどで、長くとも4日であり、先程の図28に比較するとかなり短い。このことは、メスがいない様では、なわばりが長く続かないことを意味している。

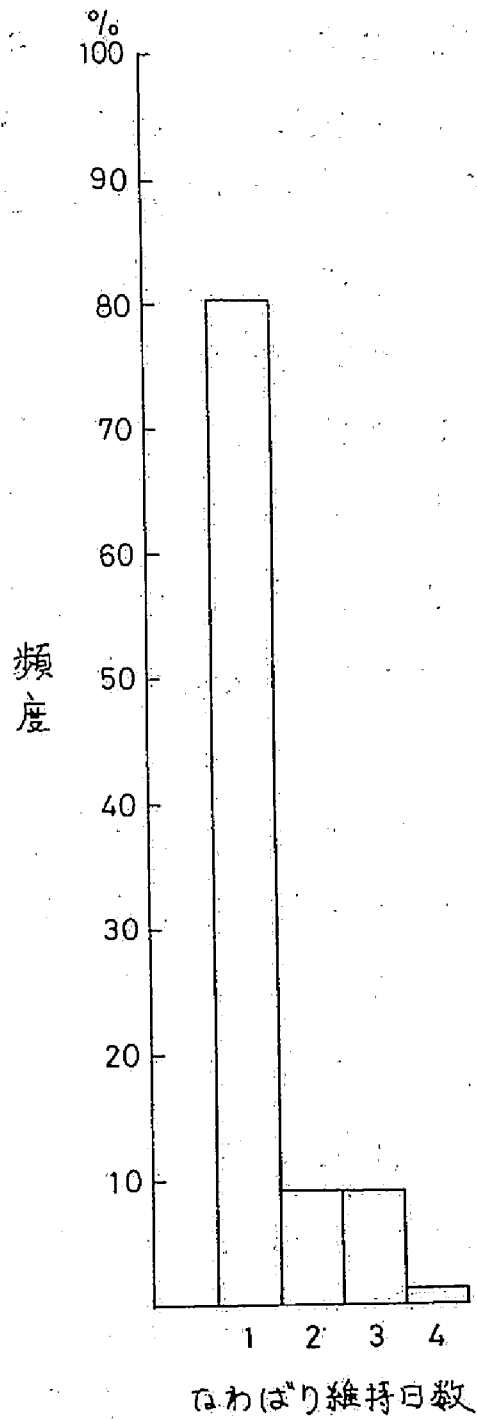


図29. 野外ケージ(1976年)におけるメス五株でのなわばり維持日数の頻度分布。

次に、図30に、メスがいる株でなわばりを形成していったオスが、メスの株外への移出後どれだけ同一株に滞在したのかを示したが、1日以内という場合がほとんどで長くとも2日であった。このような事実も、なわばり維持におけるメス存在の必要性を示唆するものといえるが、同時に、初めから株にメスがいない場合のなわばり維持が、4日にわたったことがあるのに比べると、このメス移出後のなわばり維持期間はかなり短いようにも思われる。

このことを明確にする目的で、1977年の野外ケージ内実験個体群(本章3.2.1)参照)では途中からメスの完全な除去を行ったのであるが、図31に示されているように、メスの除去を行った7月1日から翌日の7月2日にかけての株あたり定住率は0になっており、株にいた23匹のオス個体のうち1匹も、メスを除去した翌日は同じ株に滞在していなかったことがわかる。しかしその後は、メスがいないという条件は同じであるにもかかわらず、株あたりの定住率は少し高まっており、再びなわばりを形成して定住しようという傾向がでてきていることがわかる。

これらの結果は、メスのいる株でなわばりを形

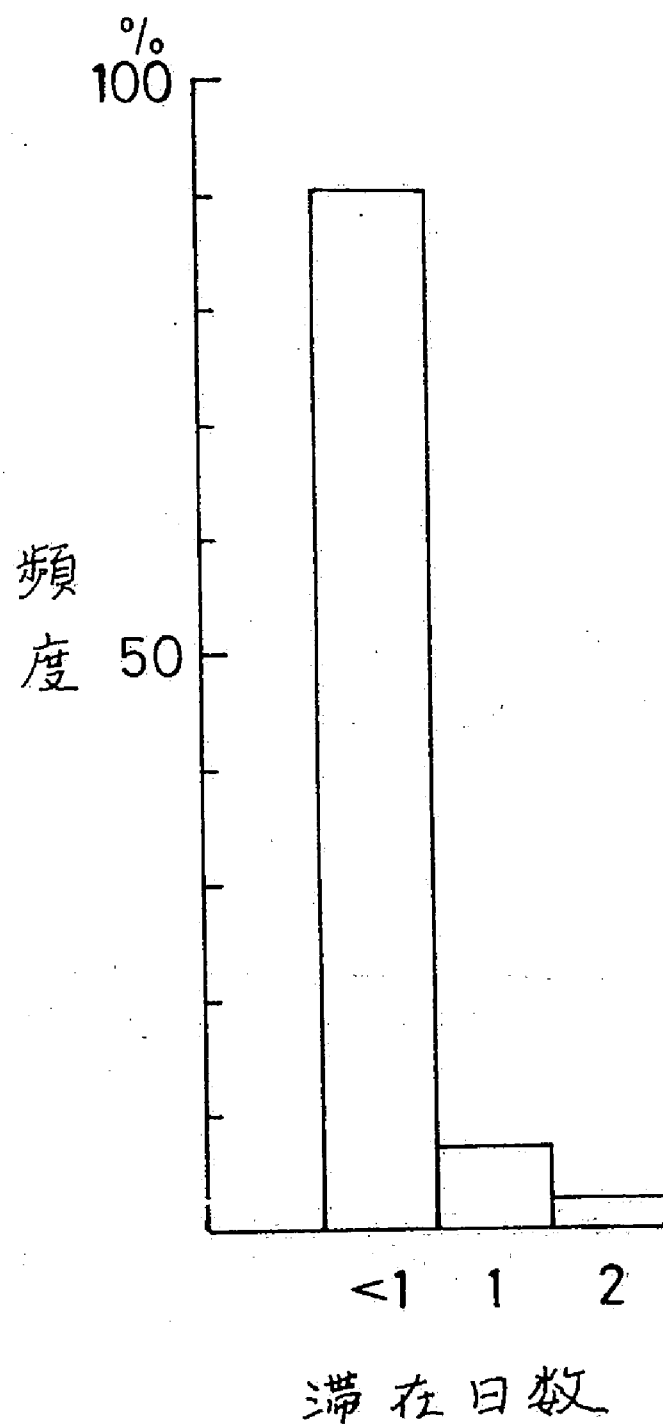


図30. 野外ケージ (1976年) におけるなまはりオスのメス移出後の滞在日数。

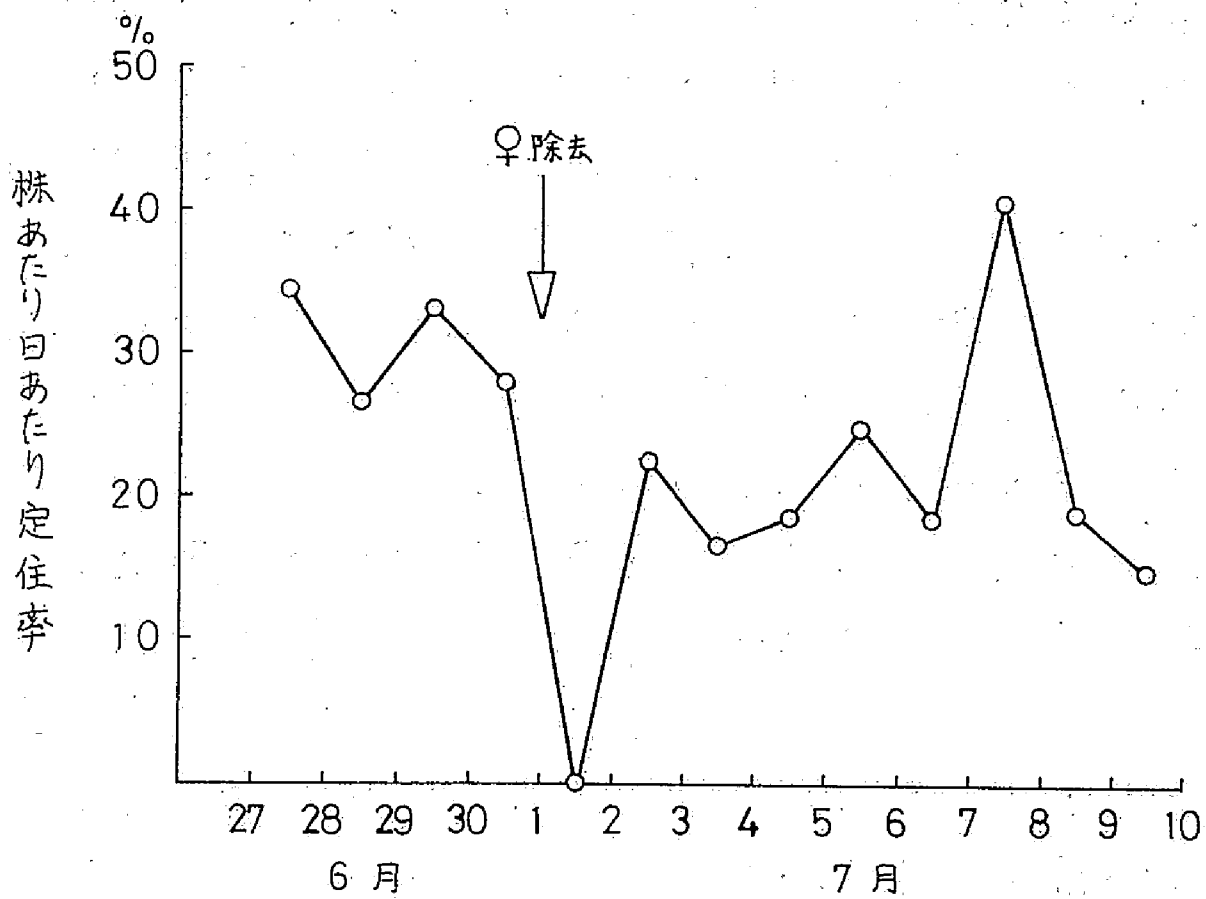


図31. メス成虫の除去がオスの動きによる影響。
 E.E.L. 野外ケージ内実験(1977年)のデータに基づく。

成していたオスは、メスがいたなくなると非常に敏感に反応してなわばりを放棄する傾向が強いが、初めからメスがいない株になわばりを形成したオスは、メスの不在ということに対して上記の場合ほどは敏感ではないことを示唆している。

このような行動の違いを引き起す具体的な機構についてはよくわかっていないが、メスの株からの移出は株の栄養条件の悪化と密接に関係しているものと考えられるので、その後すぐにこのような株にメスが再び定住する可能性は少なく、オスの敏感な反応の結果としてのすみやかななわばりの放棄は適応的であるといえよう。

一方、初めからメスがいない株に侵入した場合は、株がメスにとって不適である場合と好適ではあるがオスがメスに発見さずに残っている場合の二通りが考えられよう。後者のような場合は、メスが移入して定住する可能性があるから、すぐになわばりを放棄しないのである程度待機している方が得策であるとも考えられる。

どのような状況ではどの程度の期間なわばりを維持するのかは、メスとの出会いの機会を高めるというオスの交尾戦略のうえで二つ重要な事柄であり、今後の研究の重要な課題の一つである。

う。

②. なみはり防衛行動

メスの存在がなみはりの長期的な維持には不可欠であることが明らかとなったが、これはいみじくも必要条件であるに過ぎない。なみはりである以上、侵入者があれば、その場所を積極的に防衛することによってその維持がなされていくはずである。

野外ケージその他の観察によれば、明らかになみはりの防衛行動が認められる。交尾なみはりであることと密接に関係しているのであろうが、この防衛行動が解発される対象は本種のみである。そして、その行動パターンは大きく次の二つに分けられる。一つは、侵入者になみはりオスがつかつかっていくだけで侵入者がすぐに逃げてしまう場合である。もう一つは、侵入者がそれだけでは逃げない場合に起る一連の行動で、太く発達した後脚を使ってのけり合い(写真2.左)や取っ組み合い(写真2.右)を一定時間(普通数分以内)にけりがつつか、1時間以上にわたることもある。行ったら後に大抵は侵入者の方が逃げていくという形で終る。これら以外にも、なみはりオスは、

いわゆるハトロールと呼ばれる行動をするこ
 とを観察された。これは株内を歩き回す行動であり
 その最中にしばしば侵入者が発見されて排斥さ
 れるということがあるが、株内に潜り侵入者を
 捕食する行動であるとして間違いないと考えられ



この結果から、まず読みとれることは、たわばり
 オスと侵入オスとの闘争において、取・組み合
 いの頻度は写真2. たわばりオスと侵入オスのたわばりを巡る闘い。
 左が後脚を使ってのけり合いて右がさらにそれ
 が発展した取・組み合いです。うことであ
 る。次に注目される事柄は、侵入者が勝つケース
 は非常に少なく、割合にしてわずか4%にも満た
 ないということである。この値は、たわばりを巡
 る闘いにおいて先住者の方が有利であるとい
 う。いわゆる先住効果 (effect of prior residence)
 の存在を強く示唆している。このことと関連して、

いわゆるハトロールと呼ばれる行動をする二匹が観察された。これは棘内を歩き回る行動であり、その最中にしばしば侵入者が発見されて排斥されてしまうことがあるから、棘内に潜む侵入者を探索する行動であるとして間違いないと考えられる。

これらの一連の行動によるなみはりの防衛がどの程度の成功を収めているのかは、予ことは興味深い事柄である。そこで、1976年の野外ケージ内実験個体群において、7月の11、14、18、19の4日間、計10時間にわたる連続観察を行い、得られたデータについて定量的な解析を行った。その解析の結果を示したのが表6である。

この結果からまず読みとれることは、なみはりオスと侵入オスとの競争において、取っ組み合いにまで至るケースは少なく、その前に一方が逃げてしまうケースがほとんどであるということである。次に注目される事柄は、侵入者が勝つケースは非常に少なく、割合にしてわずか4%にも満たないということである。この値は、なみはりを守る間において先住者の方が有利であるという、いわゆる先住効果 (effect of prior residence) の存在を強く示唆している。このことと関連して、

表6. 侵入者に対するなわばりオスの防衛行動のパターンと侵入者が勝利した割合。

	防衛行動パターン		侵入者が勝利したケース		合計
	追撃	取組み合い	追撃	取組み合い	
回数	58	21	1	2	3
割合(%)	73.4	26.6	1.7	9.5	3.8

表7. なわばりを巡る闘争において取組み合い、たまたま地面に落下した個体のその後の行動。

	元の株への侵入		他株への侵入	合計
	先に侵入	後で侵入		
なわばりオス	8	0	1	9
侵入オス	1	5	3	9

もう一つ興味深い事実を示しておく。すなわち、取っ組み合いにまで到った個体がそのまゝ地面に落下したケース（写真3）が全部で9回観察されたが、表7に示されているように、なわばりオスの場合は9回中8回は元の株に戻ることができ、しかもそのすべてにおいて戻るまでの時間が侵入者より早かった。他の株へ移ったのは、わずか1回だけということになる。一方、侵入者の場合は、3回は他の株へ移ってしまい、6回は元の株に戻ることができたが、そのうちなわばりオスの方が他の株へ移ってしまっただけ1回を除いて、すべて戻るまでの時間はなわばりオスより遅かった。

これらの事実から、なわばりオスは、株からの脱落後、できるだけ早く元の株に戻ろうとする強い傾向があるのに対して、侵入者の場合は、さほどでもないことがわかる。落下という偶然的な事柄が起った後にも、なわばりオスが依然としてなわばりを維持し続けることが可能なのは、侵入者とは異なるこのような機敏な反応によることは明白である。

これまで、なわばりオスのなわばり防衛行動と高い防衛能力について述べてきたが、これとは逆に侵入者が勝利をうるケースに焦点を当てること



写真3. なわばりを巡る闘争の最中に取っ組み合、た
まき地面に落下したなわばりオスと侵入オス。

とする。その割合が全体としては非常に低いこと
はすでに述べたが、取っ組み合、に到、た21回の中
では2回で、なわばりオスと侵入オスの闘争の
結果、なわばりオスが勝利したケースは5回であ
り、割合にして11.6%である。これは、表6に
示された割合とはほぼ同じである。

ここで問題とすべきことは、侵入者が勝利を
えた5回のケースが、なわばりオスと侵入者の相対
数が観察されたが、そのうち、なわばりオスと侵入
者の相対数が43回である。この43回中、侵入者が勝利したケースは5回であ
り、割合にして11.6%である。これは、表6に
示された割合とはほぼ同じである。

にする。その割合が全体としては非常に低いことはすでに述べたが、取っ組み合いに到った21回の中では2回であり、割合にして10%近くとそれほど多い事柄ではない。この侵入者が勝利するケースは単なる偶然であるのだろうか。それとも、何らかの必然性があるのであるだろうか。なめばりを巡る闘いが最終的には後脚という物理的な武器を使用して展開される以上、なめばりオスと侵入者の体の大きさの差が、闘いの勝敗を決定する重要な要因になっていくことが推測される。

この二つの分析のためには、すでに提示した観察データだけでは不十分であるので、これに6月4日から7月21日までの48日間の調査時点で行った観察されたオス間の闘争に関する記録データも加えた。

さて、この48日間では、全部で46回の取っ組み合いが観察されたが、そのうち、いずれかがなめばりオスであると認定できる場合が43回であった。この43回中、侵入者が勝利したケースは5回であり、割合にして11.6%である。これは、表6に示された割合とほぼ同じである。

ここで問題とすべきことは、侵入者が勝利をえた5回のケースが、なめばりオスと侵入者の相対

的な大きさの違いとどのように関係しているかということである。そこで、なわばりオスの体長を縦軸に、侵入者の体長を横軸にとった座標平面上に、取組み合いに到ったケースをプロットし、その中で侵入者が勝利した5回のケースを黒く塗りつぶした(図32)。一見して、黒い点が、両者の体長が等しい場合を示す点線より上方、すなわち、侵入者の方が相対的に大きいという区域に集中していることがわかる。これを侵入者の勝率で見ると、図に示したように、侵入者の方が大きい場合の26.7%に対し、小さい場合はわずか4.5%である。ちなみに、取組み合いなしになわばりオスの方が逃げ去った唯一の例を黒塗りの三角で示しておいたが、侵入者の方がはるかに体が大きいというケースであったことがわかる。

このように、侵入者がなわばりオスとの間いで勝つケースは、侵入者が相対的に大きい場合にはほぼ限られるといえる。しかし、その場合ですら、勝率は3割にも満たないのであるから、やはり、先住効果は明らかに存在するといわねばならぬ。

図33に、特定の1匹のオスによって10日以上なわばりが維持された株に侵入してきたオスの滞在

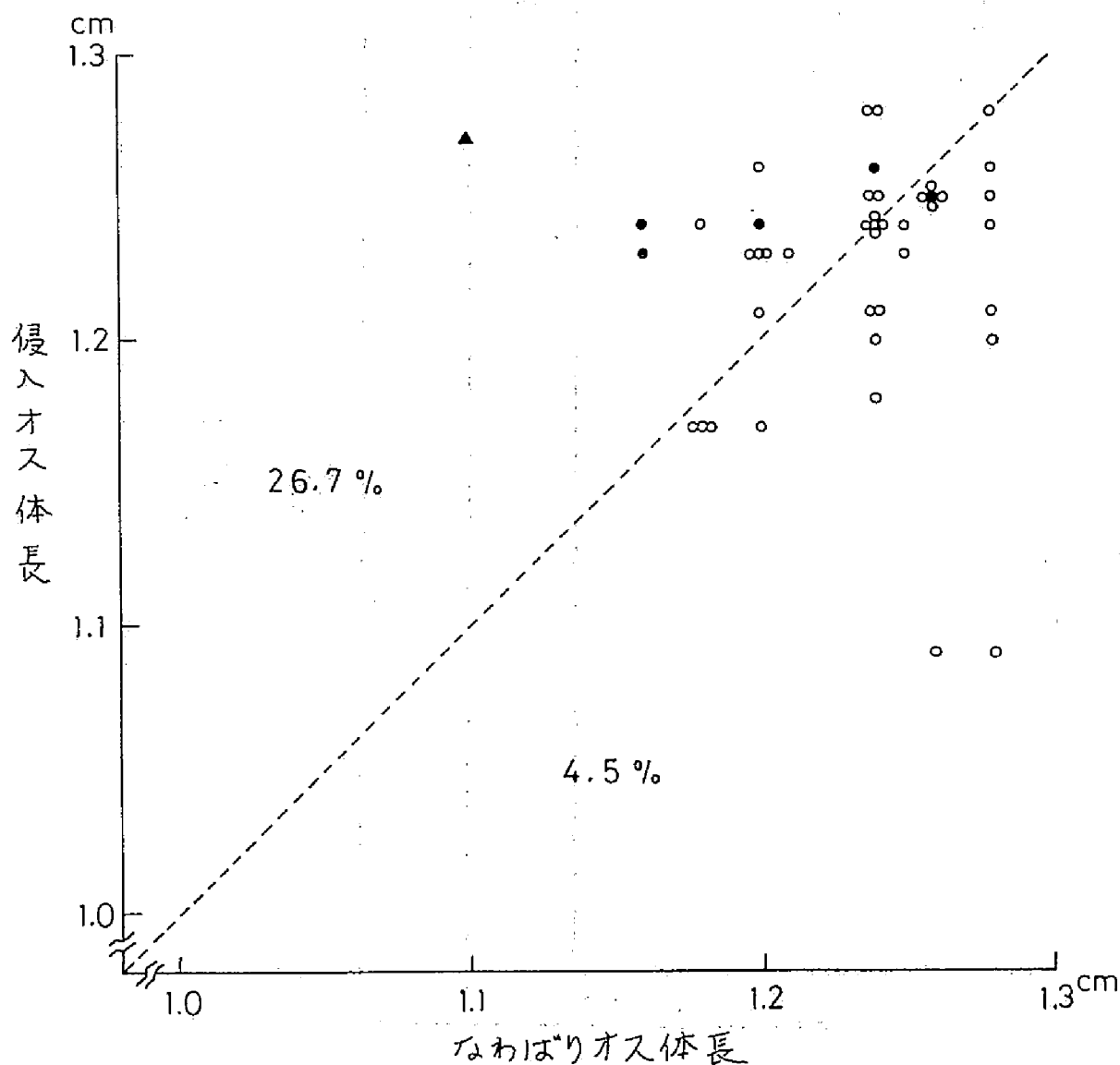


図32. 野外ゲージ(1976年)において、取っ組み合いを行なったなわばりオスと侵入オスの体長の関係。●印は、侵入オスが勝利したケースを、▲印は、取っ組み合いに到る前になわばりオスの方が逃げた唯一の例を示している。座標内の数字は、両者が同じ大きさの場合である点の境界にした之の区域における侵入オスの勝率を意味している。

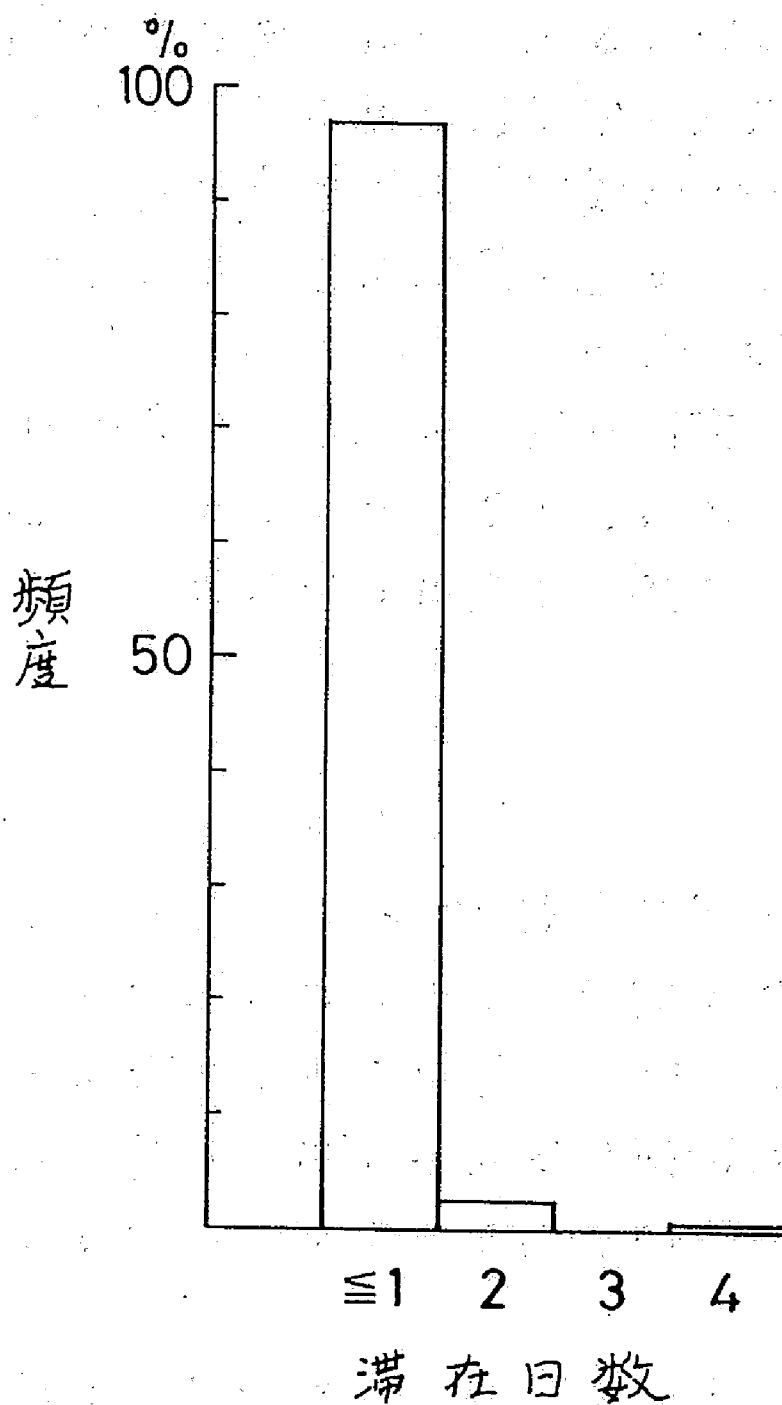


図33. 野外ケージ(1976年)において同一標で10日以上にあて、て維持された個体はりに侵入したあぶらオスの滞在日数の頻度。

日数の頻度分布を示したが、ほとんどが1日以内であった。このような株には多数のメスがいたのであるが、それにもかかわらず短時間のうちに株から移出するものは、先住効果に裏づけされたなわばりオスの排斥行動によることは明らかである。

この先住効果は、なわばり制の研究の中でも重要な問題であるので、本章3.において、新たな実験をもふえたいうえでさらに詳しく論ずることにする。

(4). なわばり防衛のコスト

これまで、オスのなわばり防衛行動について詳しく述べてきたが、このような行動にはかなりのエネルギーが費やされるに違いない。オス密度が高く侵入者が多ければ、それだけ防衛に費やすエネルギーも増大し、コストは大変高くつくであろう。

1977年に、鉢植えのトウガラシ株をガラス円筒でおおった空間で、メスの数を4匹と一定にして、オスの数を1, 2, 4, 8匹と増やしていく実験を行った(この実験はメスの産卵に対するオス密度の影響をみるのが主目的であり、詳しい実験方法については第四章2.1)で述べられている)。

その結果、図34に示されているように、最初には他オスを排してなわばりを形成したオスの寿命は、オス密度が高くなると明らかに短くなる傾向があるばかりか、高密度の区では非なわばりオスよりもむしろ短くなるような傾向すらあることがわかった。その原因の一つとして、図35に見られるごとく、オス密度が高くなるにつれて、基部においても吸けしているなわばりオスの割合が低下しているから、摂食量の減少が推測される。このことは、防衛行動がオス密度の増大とともに活発化したことの反映であろう。

防衛行動の活発化は、このように摂食時間を少なくして摂食量を減少させるだけでなく、エネルギーをも消耗させるに違いない。栄養の摂取が減少すると同時にエネルギーの放出が増大し、その収支のバランスが崩れた時点で死亡が起ったものと考えられる。

いずれにしても、これらの事実は、なわばり防衛のコストがかなり高いことを示唆しているものといえよう。

(5). なわばり形成と交尾との関係

本種になわばり形成と交尾とが密接に関係して

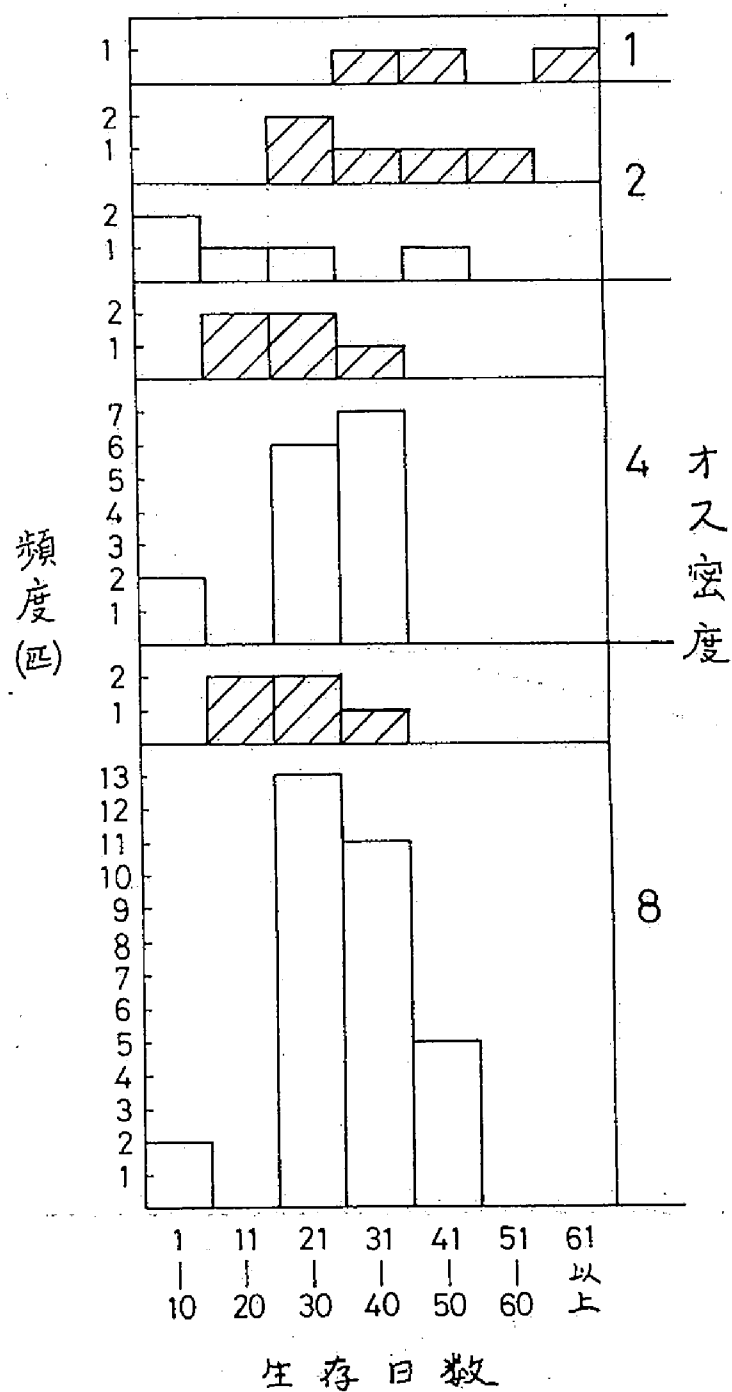


図34. メス密度を一定にしてオス密度を変えた実験区におけるオス個体の生存日数の頻度分布。▨は初めになまほりを形成した個体であり、□はそれ以外の個体である。

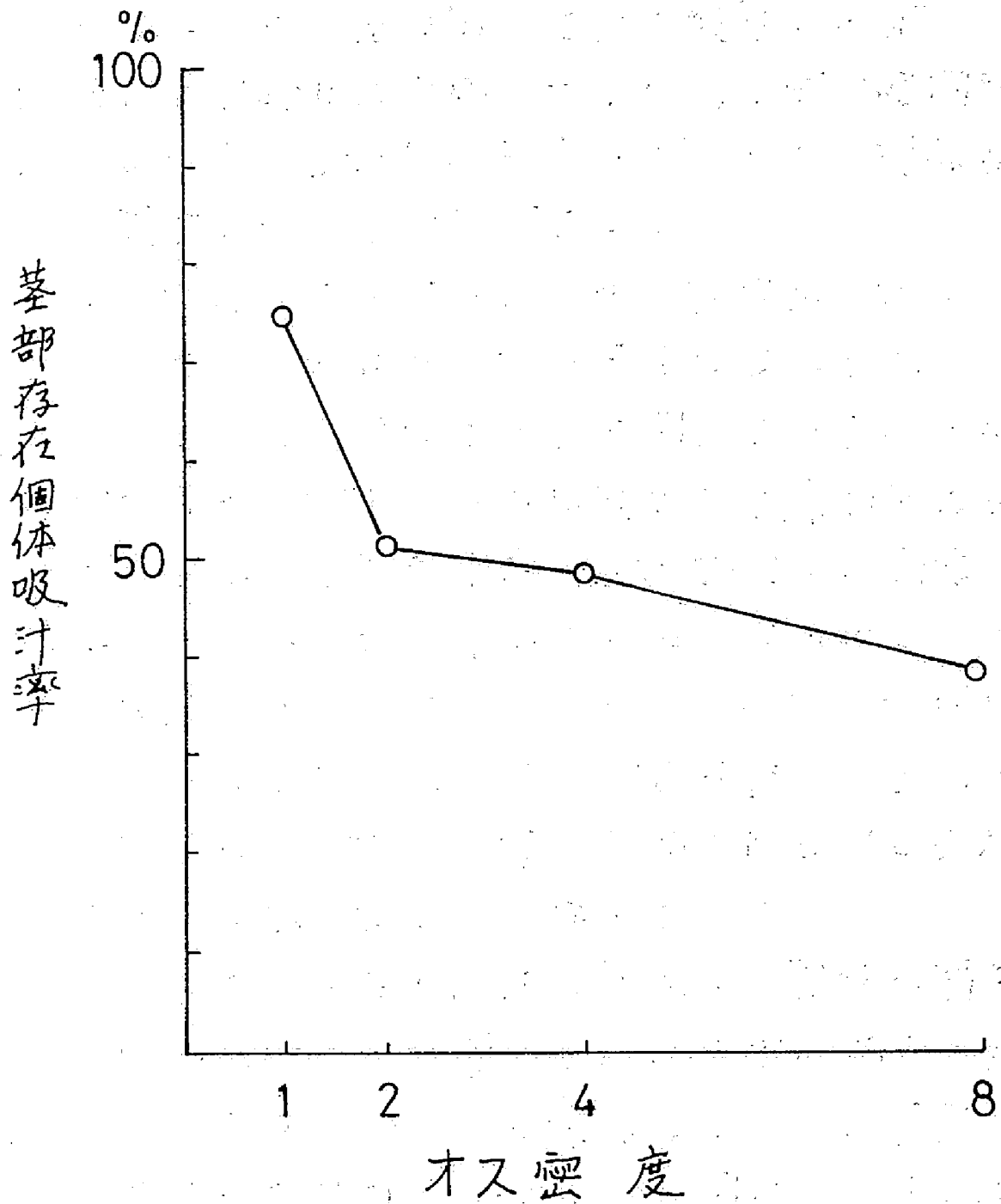


図35. メス密度を一定にしてオス密度を変えた実験区におけるなわはり形成個体の基部での吸収率。

いることは、なめはり制の存在を検証したから入内箇内での実験により明らかではあるが、空間的にはるかに広い野外ケージ内においても、同様な関係を検証しておく必要がある。

まず、7月21日まで生存していた17匹のオス個体について、すでに述べた表5をもとにして、6月4日から7月21日までの48日間におけるなめはり形成日数を合計し、それに対する交尾回数ならびに交尾日数（交尾が観察された日数）の関係を分析し、その結果を図36に示した。それによると、交尾日数・交尾回数いずれも、なめはり形成日数との間に明らかな正の相関関係がある。このことは、長くなめはりを維持した個体ほどよく交尾をする傾向にあったことを示している。

このようになめはり形成と交尾との密接な関係は、逆になめはりを形成できないあぶれオスの交尾チャンスが少ないことを意味している。事実、6月4日から7月21日までの48日間に、1匹の特定のオスがなめはりを形成していた標上で61回の交尾が観察されたが、そのうち、あぶれオスがなめはりに侵入して行った交尾はわずか8回、割合にして3.1%であった。この数字は、なめはりを形成できないあぶれオスの交尾チャンスが

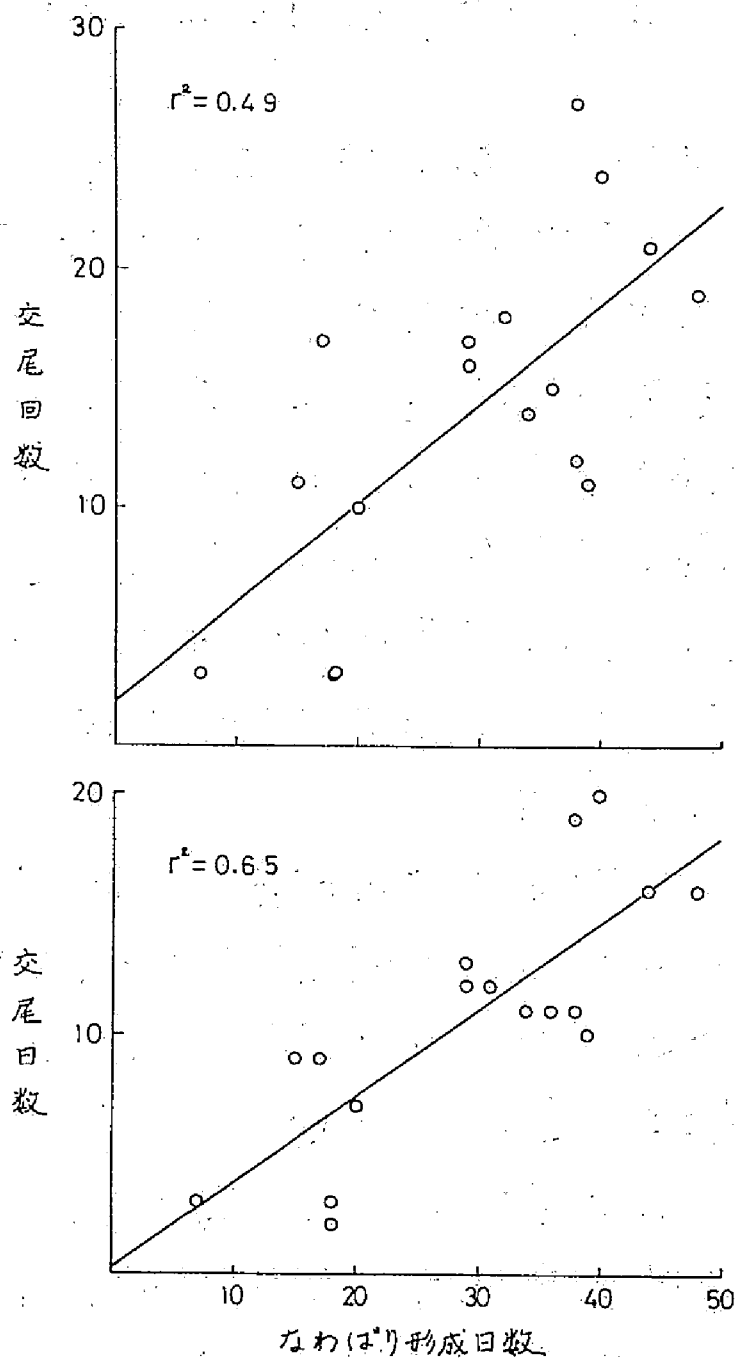


図36. なわはり形成日数と交尾回数および交尾日数との関係。ただし、野外テージ(1976年)で7月21日まで生存していた個体のみを対象にした。

いかに少ないかを明白に示しているものといえよう。

このようなチャンスの低さは、すでに述べたようなたねばりオスのたねばり防衛能力の高さによるのであろうが、それは同時に、メスが食草の株内で分散せず、茎の一部に集団を作る習性があることに支えられているという側面も無視できない。たねばり、本種のだねばりオスの場合、パトロールをしている時以外の定着場所は、通常メスが存在している部位であるから、メスが集合しておれば、侵入者に対してメスを防衛するうえで非常に効率的であると思われるからである。すなわち、逆にメスが株内で分散しているとするれば、たねばりオスはよほど頻繁にパトロールをした、限り、侵入者のメスへの接近を察見して排斥することばかりに違いはない。頻繁なパトロール行動は、エネルギーを消耗させ摂食時間を短縮させるであろうから、たねばり制の進化のうえではもっとも深刻な阻害要因になるに違いないのである。

このように考えると、本種のだねばりオスのたねばり制は、食草の株内でメスが集団を形成するという習性に支えられて進化してきた可能性が強いといえ

よう。

(6) なわばり形成と体の大きさとの関係

なわばり形成と体の大きさについては、ガラス円筒内という狭い実験空間ではあるが、大きな個体の方がなわばりを形成する確率が高いことがすでに明らかになっている。複数の豚があり、豚間の移動も自由な野外ケージの場合も、やはり同様なことがいえるのであろうか。このことを明らかにするために次の二つの方法で分析してみた。

その一つは、野外ケージに放したオス個体を、体長120 cm以下の個体と体長121 cm以上の個体それぞれからなる二つのグループに分けて、各グループの個体の平均なわばり形成回数を比較するという方法である。この計算にあたっては、6月4日から7月21日までの48日間のデータを用いたが、その際、ケージに放した全個体を対象にした場合以外に、7月21日まで生存していた17匹の個体だけを対象にした場合の計算も行った。さらに、7月21日までの平均生存回数も含め、これらの結果を示したのが図37である。

まず、全個体を対象にした場合を見ると、明らかに、体の大きなグループの方が平均なわばり形

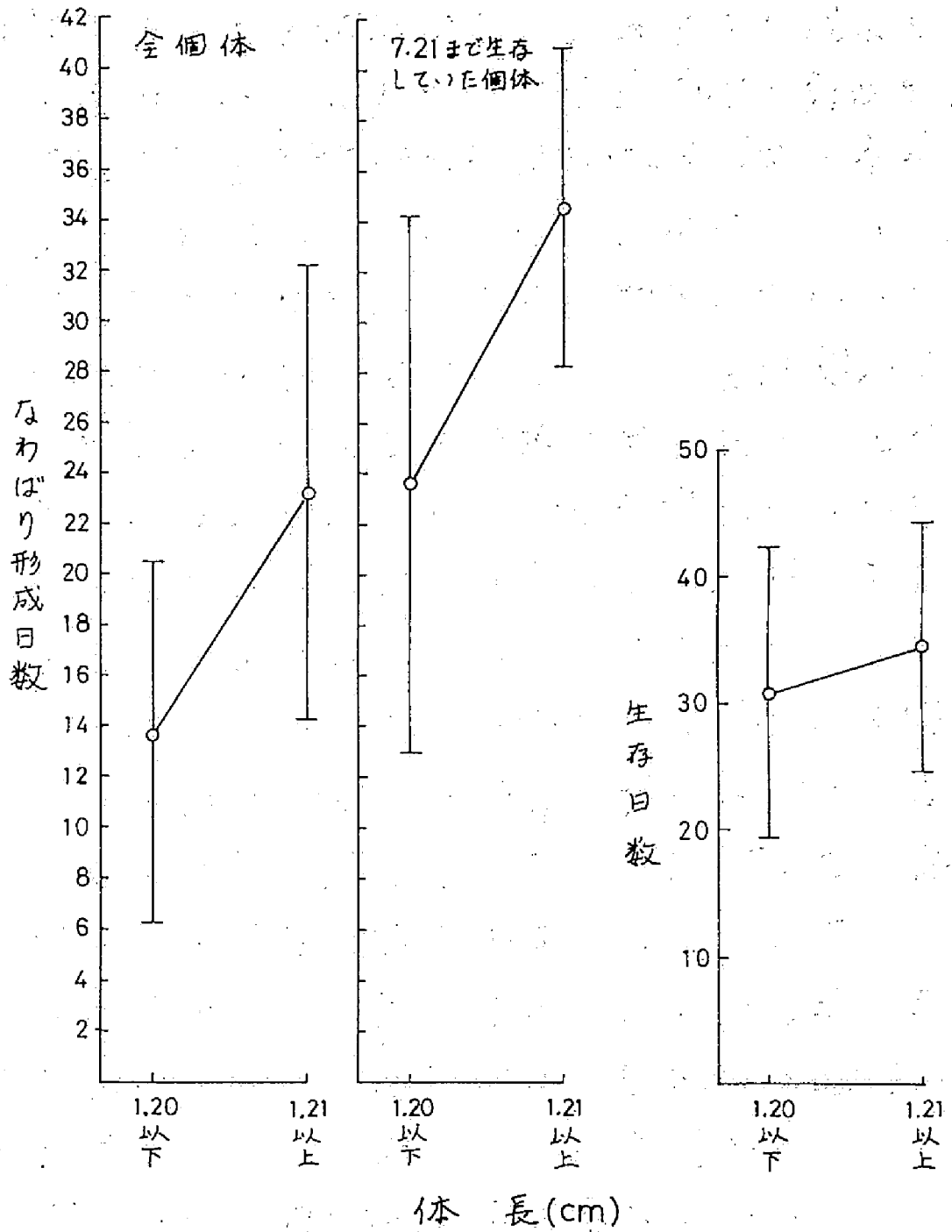


図37. 野外ケージ(1976年)における体長×異なる2つのオスグループでのなわばり形成日数と生存日数の個体あたり平均値の違い。図中の縦線は、95%の信頼区間を示している。

成日数が長いことがわかる。このような結果をもたらす理由の一つとして、大きな個体の方が生存日数が長く、それだけなわばりを形成するチャンスも多いのではなかろうかということが考えられるが、図からわかるように、大きな個体のグループの方が生存日数が長いとはいえ、その差は顕著ではなく、上記の理由としては不十分である。とすれば、もう一つの理由として、生存期間中のなわばり形成日数において違いがあることが考えられる。このことを示しているのが、7月21日まで生存していた個体についての平均なわばり形成日数であるが、やはり、大きな個体のグループの方がはるかに大きな値を示している。したがって、第二の理由の方がより重要であると考えられる。

以上の分析から、体の大きな個体の方が、平均寿命も長いという他に、なわばりを形成する傾向も強いことが野外ゲージ内においても確認されたといえるが、同様の目的の分析をもう一つの異なる方法で行ってみた。

それは、6月4日から7月21日までの48日間の調査期間を6日ごとに8つの期間に分け、それぞれこの期間ごとになわばりを形成したオスの体長の総和を出して、その平均を求めると同時にそれ

れの期間中に生存していた個体の平均体長をも求め、両者を比較する方法である。前者の平均値は、6日間の各日のなわばり形成個体を独立に扱った場合の平均体長を意味しており、この値が大きいほど大きなオスがなわばりを形成する傾向があることを示唆するものである。

このような体長の平均値は、なわばり形成個体だけでなく、交尾個体についても求められるので、メスについても計算可能である。したがって、オスについては、なわばり形成個体と交尾個体の、メスについては、交尾個体のみの上記の平均体長を算出し、全生存個体（オス、メスそれぞれの）の平均体長との比較を行った。

これらの結果を示したのが図38である。それによると、オスの場合、なわばり形成個体は全期間において、また交尾個体も1期間を除く全期間において、全生存個体よりも平均体長が大きい値を示しており、やはり明らかに、なわばりを形成して盛んに交尾を行う個体は体の大きな個体である傾向が強いことがわかる。これに対して、メスの場合の交尾個体の平均体長は、前半では全生存個体のそれより大きい傾向もあるが、後半では変らないうかぶる低い値をとったりする。このような

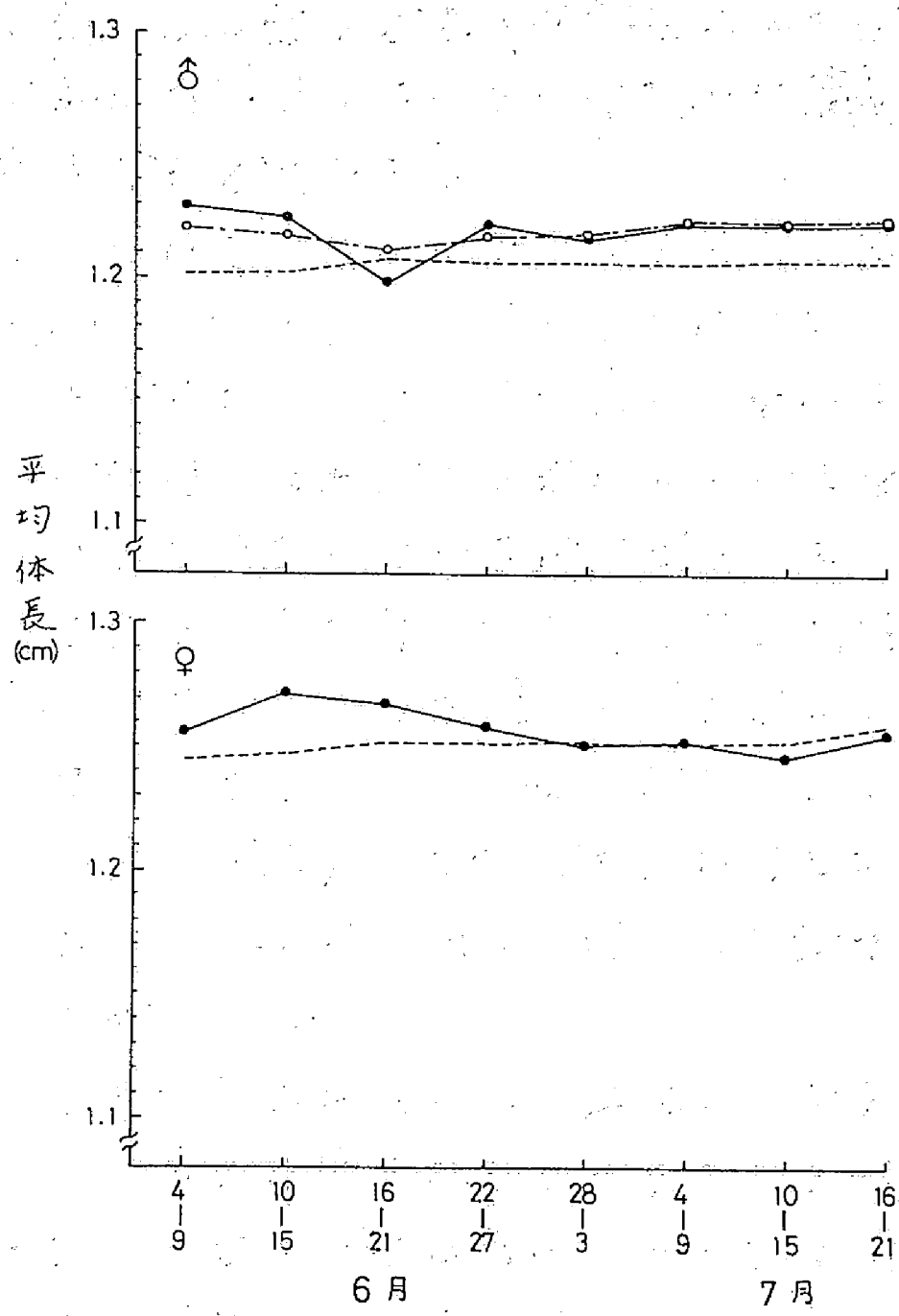


図38. 野外ケージ(1976年)におけるなまほりオス(○---○)と交尾が観察されたオスとメス(●---●)の6日単位の間隔ごとに算出された平均体長と全生存個体(-----)の平均体長。

傾向に何らかの意味がある可能性もあるが、むしろ基本的には、体の大きさと交尾とは関係がないと解釈すべきであろう。

さて、これまでは、なわばりを形成した個体を主に問題にしてきたが、その中にはメスがいっている株でなわばりを作った個体も含まれている。このような個体は、なわばりを形成しているとはいえず、メスからはあふれている個体であって、メスがいいる株でなわばりを作った個体より平均的には劣位な個体である可能性が強い。したがって、なわばりオスからこのような個体を除外したもの、すなわち、メスが存在する株でなわばりを形成した個体を取り出し、それ以外の個体と比較する方がより妥当であろう。

このような観点に立ち、上記の個体グループ間の平均体長の比較を行うことをここに示したが、その方法はすでに述べた方法とまったく同じであった。その結果を示したのが図39である。それによると、いずれの期間においても、メスのいる株でなわばりを形成した個体の方の平均体長がはるかに大きく、このような個体は、それ以外の個体に比べて、より体の大きな個体であると結論できる。また、その平均体長のレベルは、すべてこのな

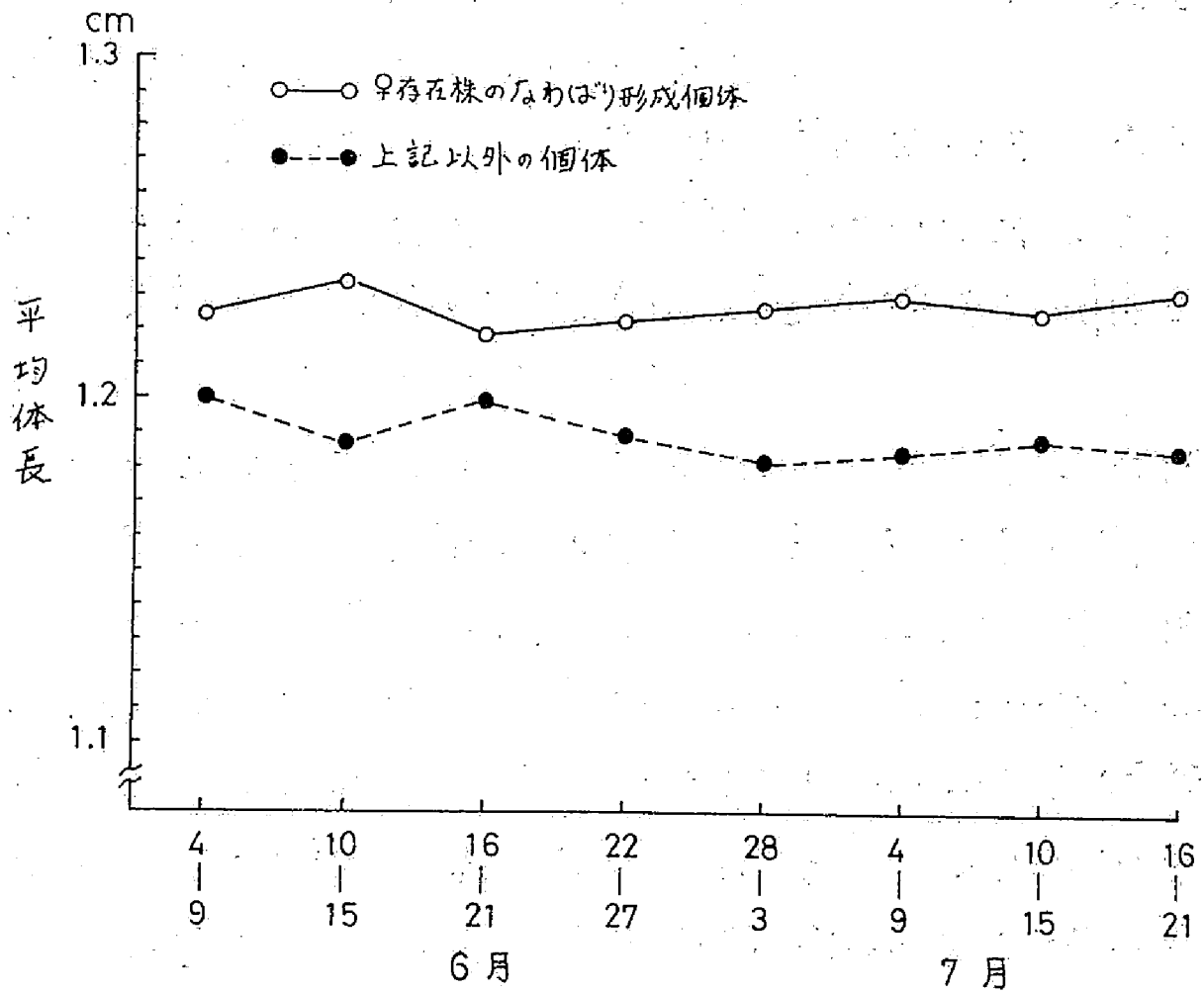


図39. 野外ケージ(1976年)におけるメス存在株でのなわばりオスとそれ以外のオスの6日単位の期間ごとに算出された平均体長。

わはり形成個体の場合(図38)よりも高いことから、メスがいる株でのなわはり形成個体は、メスがいないう株でのなわはり形成個体より、体が大きい傾向があることも示唆される。

以上、野外テーブル実験個体群において、なわはり形成と体の大きさとの関係についてみてきたが、閉鎖系ではない、自然個体群でも同様の関係が見い出されるのであろうか。

このことを明らかにするために、第II章で分析の対象にした1976年ホオズキB群落の個体群の調査データを用いて解析してみた。比較の対象にした個体グループは、野外テーブルの最後の場合と同様で、メスがいる株でなわほりを形成した個体とその他の個体であった。この場合、なわはりオスの認定においては、まず株内では他にオスがいないう場合は無条件に、そして他にオスがいる場合には、株内での存在部位やメスとの位置関係により判断した。後者の場合、その基準によつては特定のなわはりオスを認定できない場合が少数あったが、そのような株にいる全個体は解析の対象から除外した。

このようにして認定したメスがいる株でのなわはりオスとそれ以外のオスの二つの個体グループ

の平均体長を野外ケージの場合と同様の方法で比較した。ただし、期間のグループ分けは、6月15日～6月30日、7月1日～7月15日、7月16日以降の3つにした。各期間ごとに計算した値を示したのが図40である。

それによると、いずれの期間においても、メスがいる株でなみはり形成した個体の方の値が大きく、自然個体群でも、体の大きな個体がメスの存在する株でなみほりを形成する傾向があるものといえる。このことは、ガラス円筒内や野外ケージ内という実験空間で検出されたなみはり形成と体の大きさとの正の関係が、決して閉鎖系での特殊な現象ではないことを示している。

最後に、なみはり形成に重要な影響を与える体の大きさを決定する要因についてふれることにする。図41に、1976年のホオズキAとホオズキBの二つの群落で羽化した新成虫の平均体長を調査日単位で継時的に示したが、ホオズキBの方がホオズキAよりややその値が小さい傾向があること、また、どちらの個体群でも、羽化時期が遅いほど値が小さくなる傾向があることがわかる。

個体群による違いは、調査日あたり1株あたり新成虫の密度で見ると、ホオズキBが5/1である

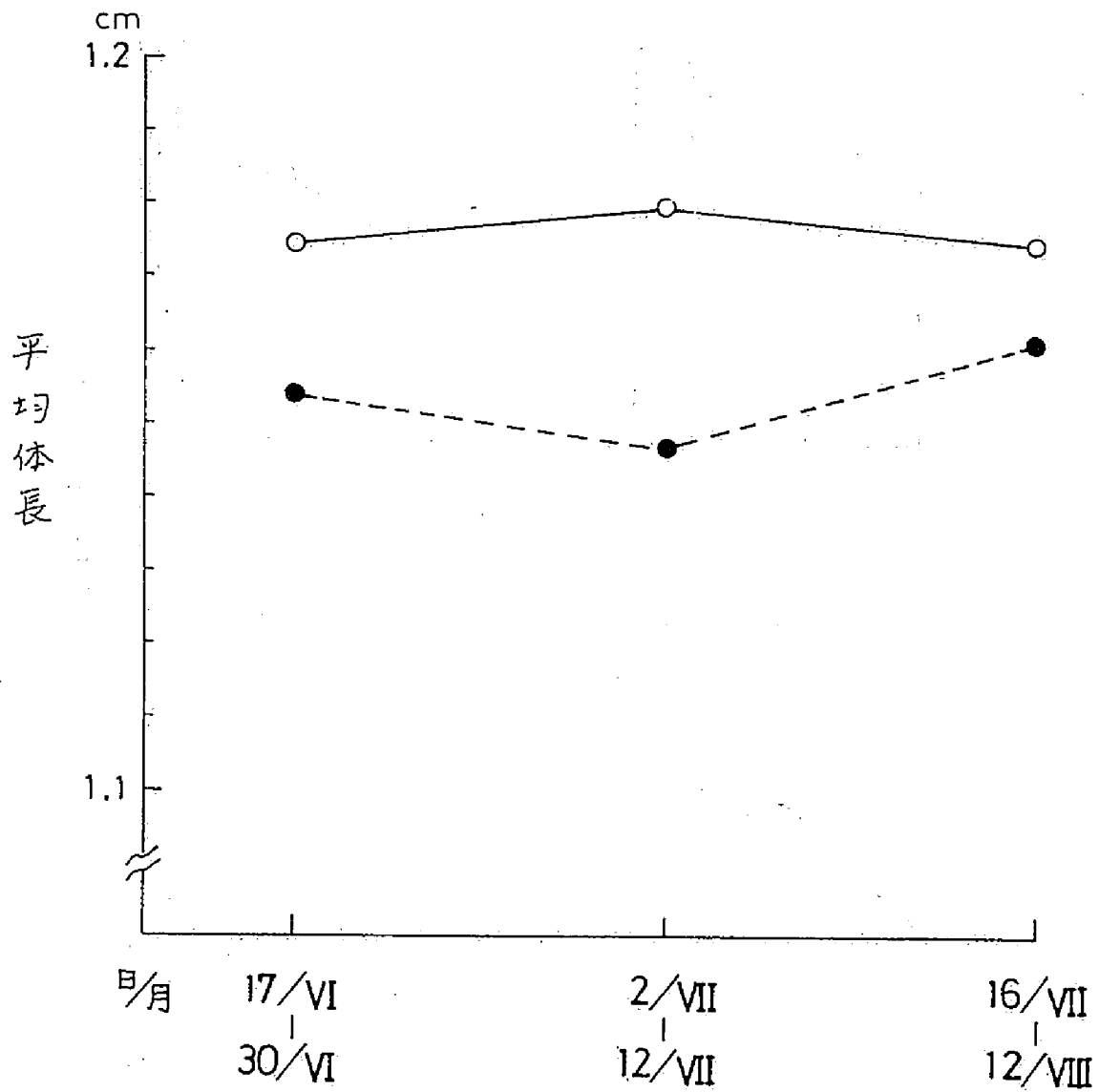


図40. ホオズキB群藻(1976年)におけるメス存在様での
なみほりオス(○—○)とそれ以外のオス(●---●)
の3つに分けられた調査期間ごとに算出された平均
体長。

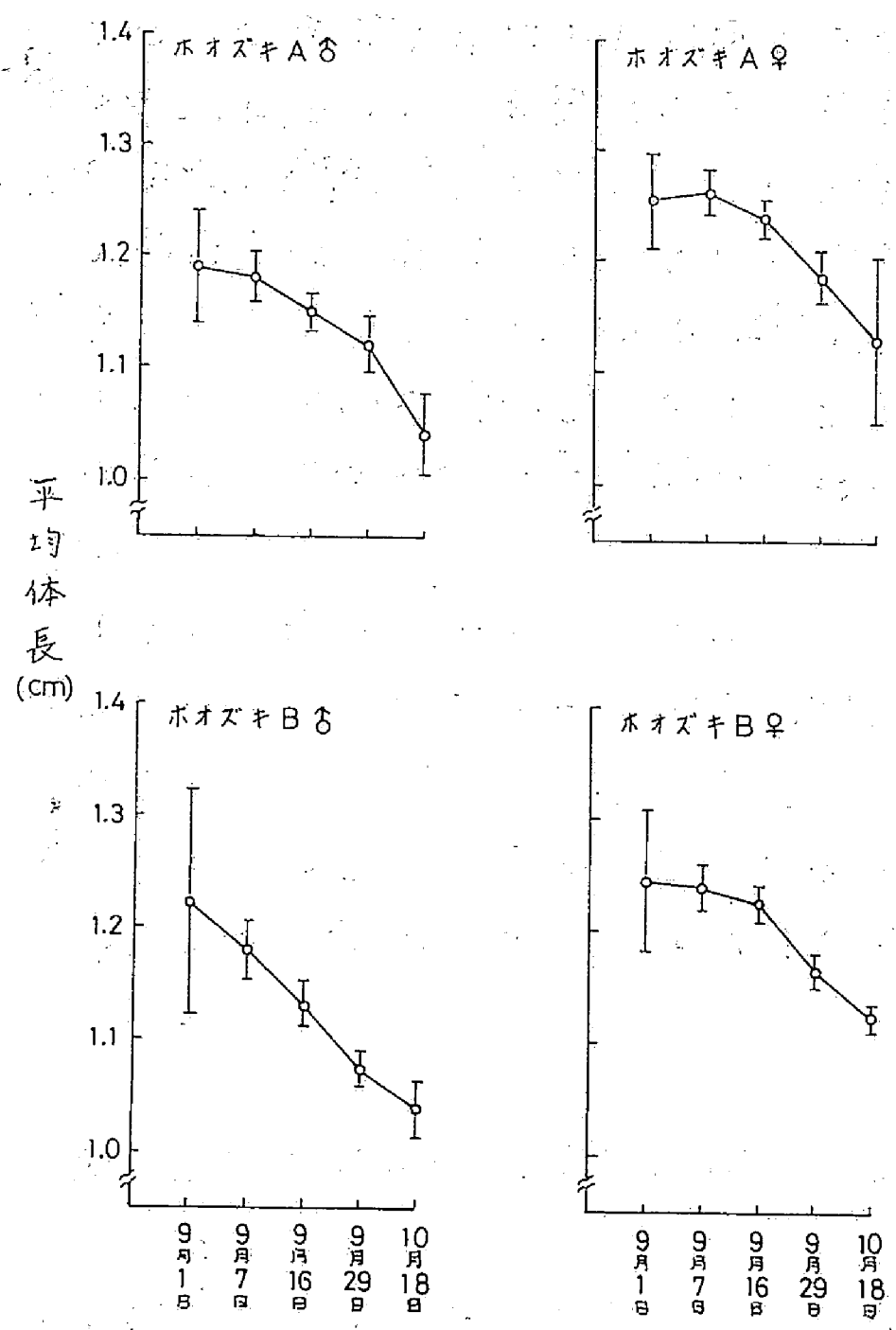


図41. 1976年の2つのホオズキ群落で羽化した成虫の調査日単位での平均体長。図中の縦線は95%の信頼区間である。

のに対して、ホオズキ A は 1.1 であるので、個体群密度の違いによるものと思われる。事実、密度を変えた幼虫の飼育実験においても、高密度下で飼育した羽化成虫の体は小さいことがわかった（筆者、未発表）。次に、羽化時期が遅いほど体も小さくなるという傾向であるが、これは季節の進行に伴うホオズキ株の栄養的な悪化によるものと推測される。

このように、成虫の体の大きさは、一つは個体群密度に依存して、もう一つは羽化時期の遅れとともに小さくなる。体の大きさを決定する要因としては、もちろん遺伝的なものもあるが、後天的にはこの二つの要因が大きいものと考えられる。

(7). オス成虫の群落内行動パターンの全体的なシエマ

これまでに、オスの性的成熟期にみられるたねはり制について詳しく論じてきたが、たとえばホオズキ群落などの食草の群落内でのオスの行動パターンとして全体的にどう考えてみると図42のようなシエマが描ける。株の探索の過程がランダムであるかどうかはよくわかっていないが、株へ侵入し

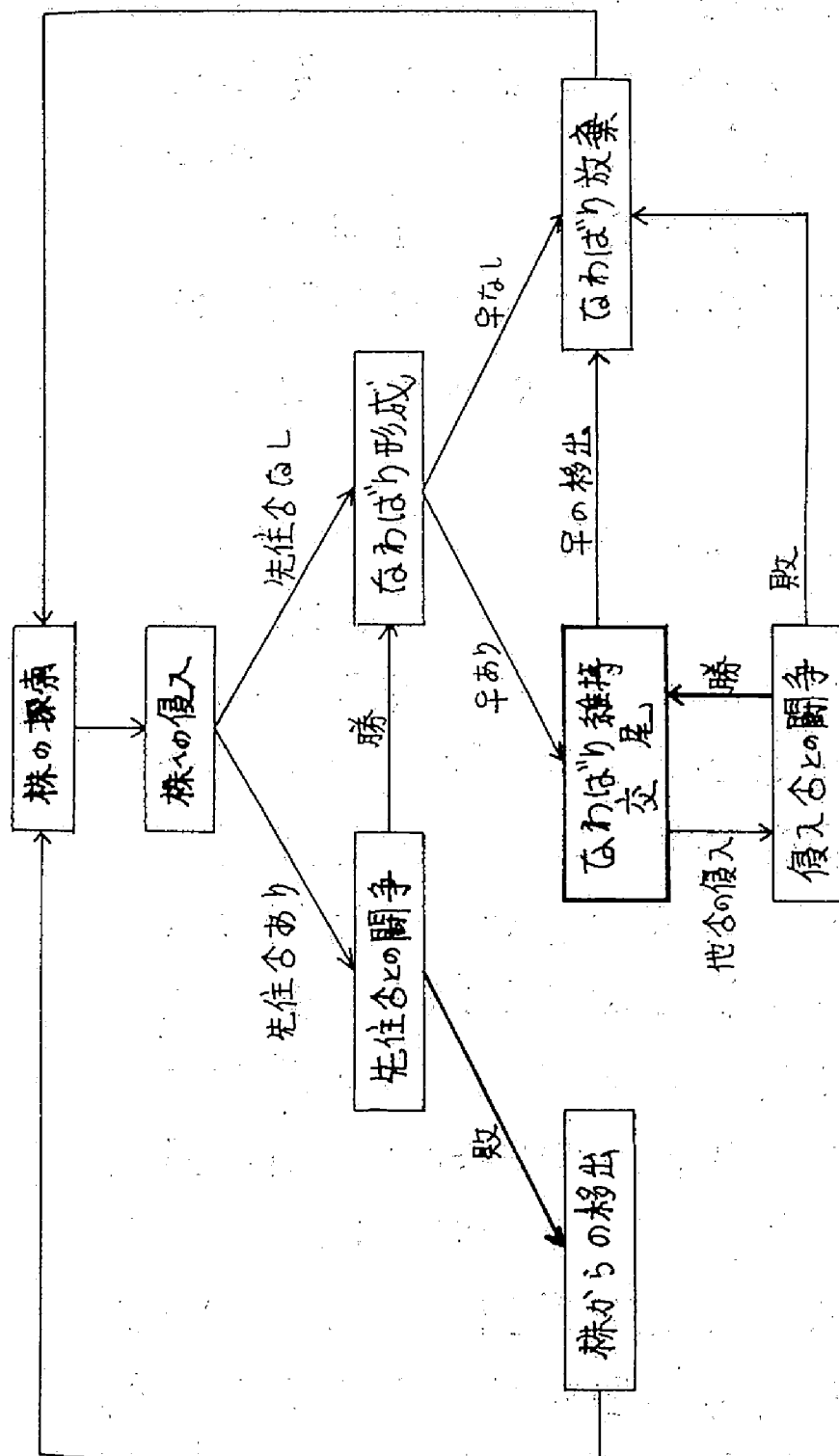


図42. 築造期におけるホオズキカメムシのオス成虫の食草群落内行動パターンシエマ。

た後は、まず先住オスの存在の有無によって異なる行動がとられるし、さうになおほりを形成した後は、主にメスの存在の有無によってその行動パターンが変ることをごこのシエマは示している。この詳細については、すでに検討しているが、いすれにしてもオスの場合、他のオスやメスとの社会関係によってその行動パターンを決めていくものといえよう。

3. 個体の導入実験による先住効果の検証

1). 実験 I

(1). 実験方法

本章 1.2) (1) で述べたオス 2 匹とオス 2 匹メス 1 匹の両実験区において、最終観察日であった 6 月 2 日の観察が終了した直後に、なおほりを形成していた方の個体を除去した。その後、3 日間残りの個体を観察した後、翌日の 6 月 6 日の最初の観察の直後に除去した個体の再導入を行った。導入日も含め 3 日間の観察をその後続けた。

次に、これらの観察が終了した翌日の 6 月 9 日の朝、オス 2 匹のみの実験区において、なおほりを形成していた方の個体を除去した後、なおほりオスとほぼ同じ大きさのオスを導入してさ

らに3日間観察を続けた。観察の方法については、本章1.2)(1)で述べた実験と同じであった。

(2). 結果

実験の最初の部分の結果を図43に示した。なみはりオスを除去すると、やはりあぶりオスが基部に侵入してなみほりを形成した。しかし、以前除去したオスを導入すると、導入日の勢力関係はかなり拮抗しているといえ、翌日になると導入オスの方がなみほりを形成する傾向があった。メスがいてもいなくてもこの傾向には変わらなかった。明らかに、この場合、先住効果は打ち消されてしまったといえる。

さて、ここが問題としなければならぬのが、2匹のオスの大きさの違いである。すでに述べたように、この2匹のオスは、もともと有意に大きさが異なるようにセットしたものである。また、6月2日の時点でなみほりを形成していると認定され除去された個体は、オス2匹のみの区では10個のセット中7個、そしてオス2匹メス1匹の区では10個中8個までが、体の大きい方の個体であった。したがって、6月6日の時点で導入された個体は、その前の3日間なみほりを作っていた先

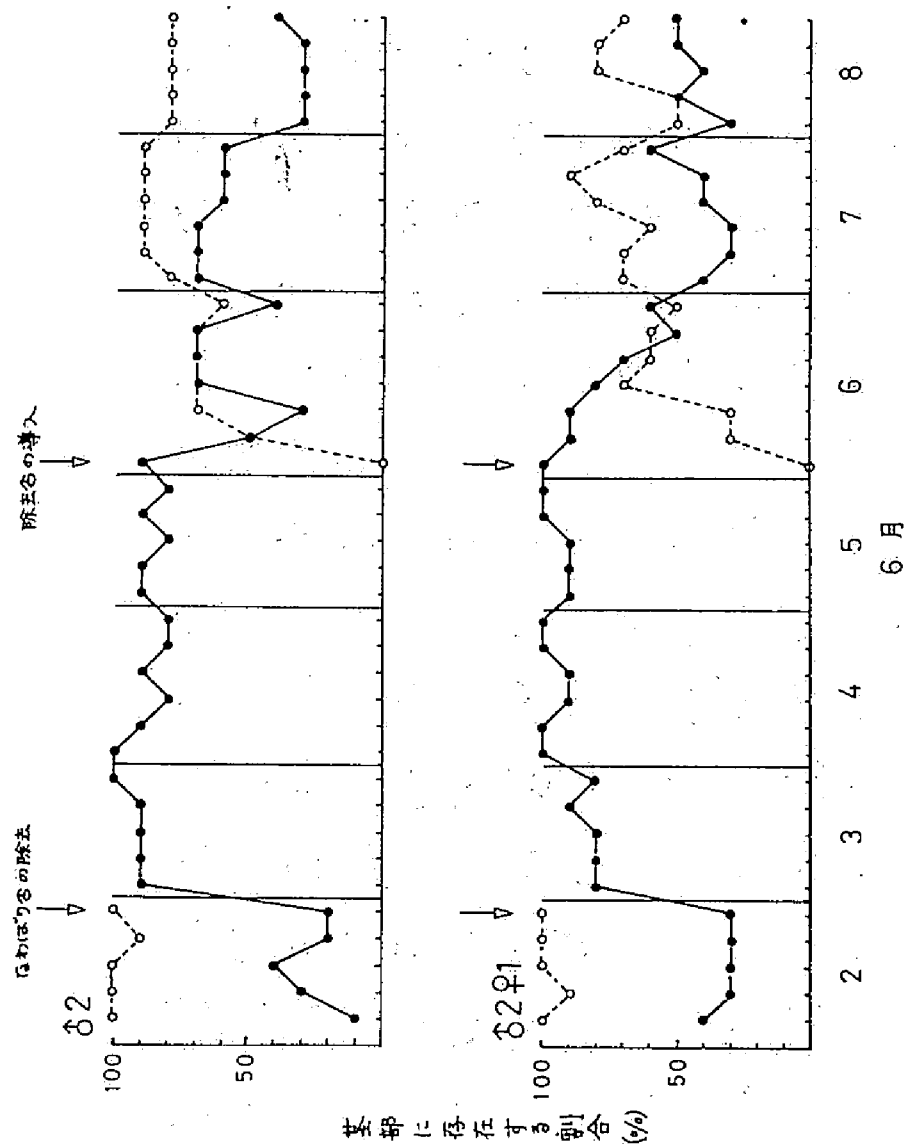


図43. 初めになわばりを形成できなかったオス(●—●)に対して、初めになわばりを形成したオス(○—○)の除去と再導入が与える影響。

住個体よりもはるかに体の大きいものがほとんどであった。このように、侵入者が先住者であるため、なみはりオスよりもはるかに大きいということが、先住効果が打ち消された原因であると考えられる。

ちなみに、6月2日の時点で、小さい方の個体がなみほりを形成していると思定され除去された場合は、すべてこの区も含めて5個あったが、その中で、6月6日の再導入によってなみはりオスの交代が起ったケースは一つもなかった。以前は何かの理由で自分より小さなオスになみほりを譲ったオスも、いったんなみほりを形成すると体の小さな元なみはりオスの侵入を排することができるとも、このことは示唆している。

さて、侵入者の方がなみはりオスよりもはるかに大きい場合、先住効果が打ち消されることがわかったが、同程度の大きさの場合には当然この効果が発揮されるはずである。このことを検証するための実験が後述であり、その結果を示したのが図44である。それによると、新たな個体の導入によっても、なみほりを形成していた先住オスの基部存在割合は変わらず、基本的にはなみはりオスの交代は起らなかったことがわかる。この場合、明らかに先住効果が発揮されたものといえよう。

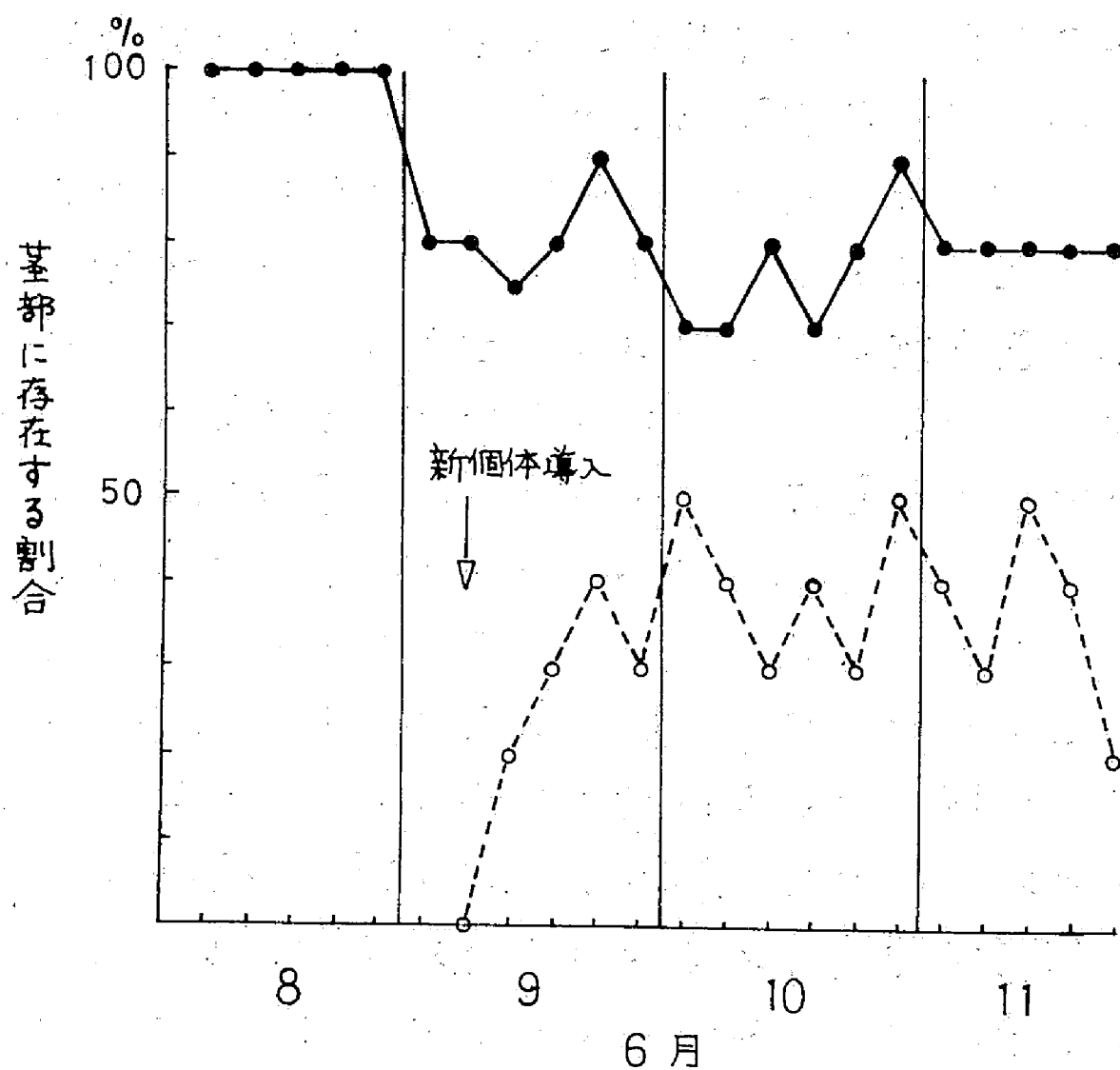


図44. 先住オス (●—●) のなわばり形成に対して同程度の大きさのオス個体 (○---○) の導入が与える影響。

2). 実験Ⅱ

(1). 実験方法

第Ⅱ章 2.1) で述べた野外ケージと同じケージに、トウガラシ株を植えて同じ植木鉢を、縦・横4列ずつ株間が20 cmになるように、鉢の部分だけ地中に埋めこみ、セットした。ただし、この場合は、16本の株のうち、8本は大きな株(高さ 17.3 ± 0.9 cm, 根元直径 0.41 ± 0.02 cm)で、残りの8本は小さな株(高さ 10.8 ± 1.0 cm, 根元直径 0.29 ± 0.01 cm)にして、図45のように交互に配置した。

このようにトウガラシ株をセットした野外ケージへ、6月1日の時点で、個体識別のマーキングをし、かつ体長を測定した16匹のオス個体と32匹のメス個体を放した。その際、オスは1株あたり1匹、メスは1株あたり2匹と、分布状態が均一になるようにした。この後、放した日も含めて10日間、個体の詳しい分布や交尾などに関する調査を行った。

次に、11日目の6月11日に、新たなオス個体を株あたり1匹ずつ16匹導入して、その日も含めてやはり10日間の調査を行った。さらにまた、6月21日に新たなオス個体を16匹株あたり1匹ずつ導入して、6月30日まで10日間の調査を行った。こ

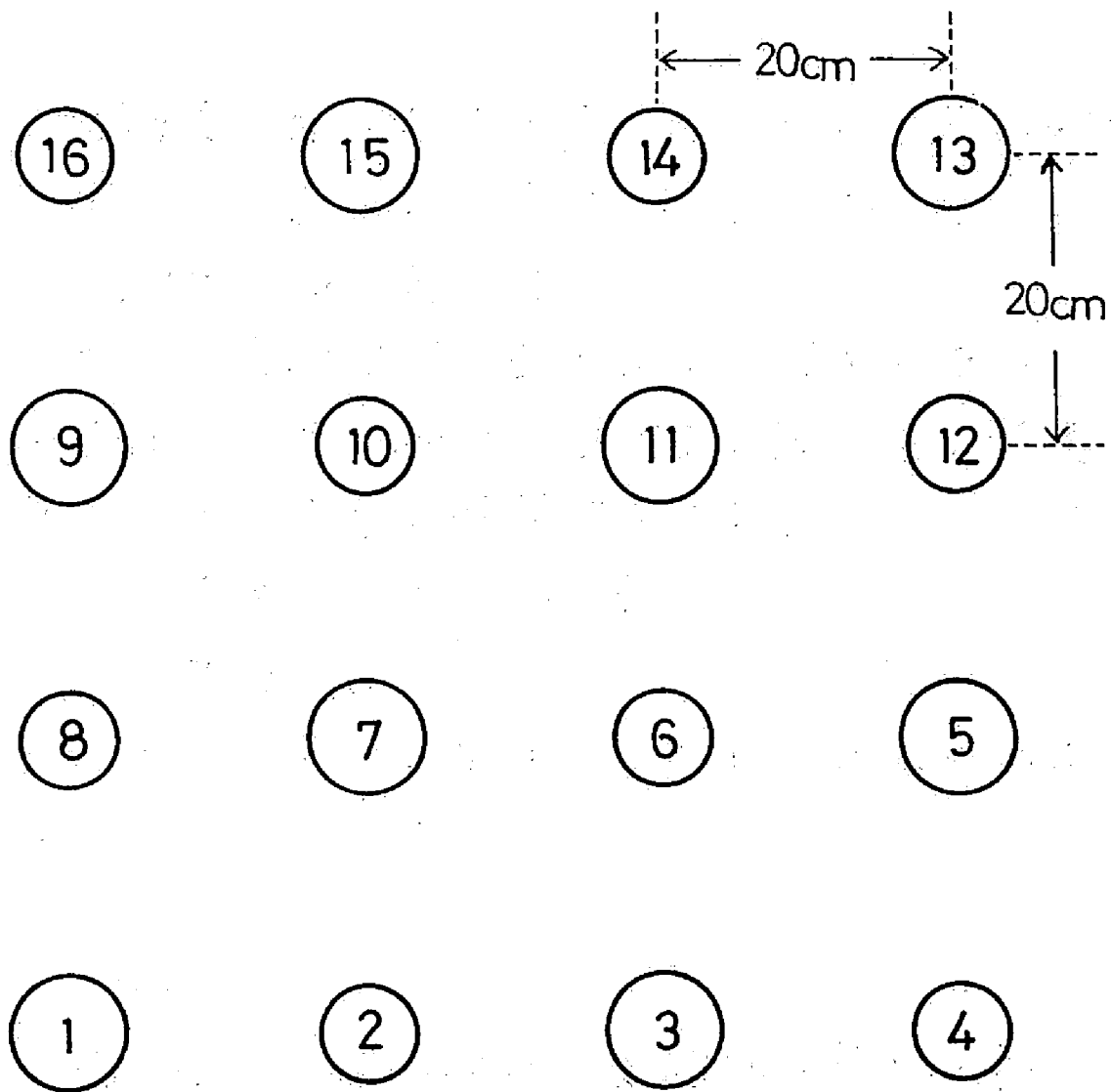


図45. 野外ケージ(1977年)にセットされたトウガラシ株の配置図。奇数番号の株が大きい株で、偶数番号の株が小さい株である。

これらの導入個体は、いずれも個体識別のマーキングを
行い、これ、かつ体長を測定されたものであった。

先行効果を見るための実験は、これで行われてあ
ったが、この後メスをすべて除去して、残された
オスの動きを10日間観察した。

1日の調査回数は、日により4回から7回まで
と差があったが、平均6回であった。その調査の
間隔はこの場合も1時間であった。

なお、本実験は1977年に行ったものであり、実
験の採集虫は、その年の5月下旬に京都市左京区
二ノ瀬のジャガイモ畑から採集してきたものであ
った。

(2). 結果

本実験では、継時的にオス個体の導入を計った
のであるが、そのことは、全体的な空間分布様式
にどのような影響を与えるのであろうか。

このことを明らかにするために、群集学値とし
て分布の集中度指数 H' を求めて、その継時的な
変化の様相を図46に示した。これによると、オス
の場合、初めの10日間、やはり、ほとんど1より
小さい値をとる傾向が強く、均一な分布状態では

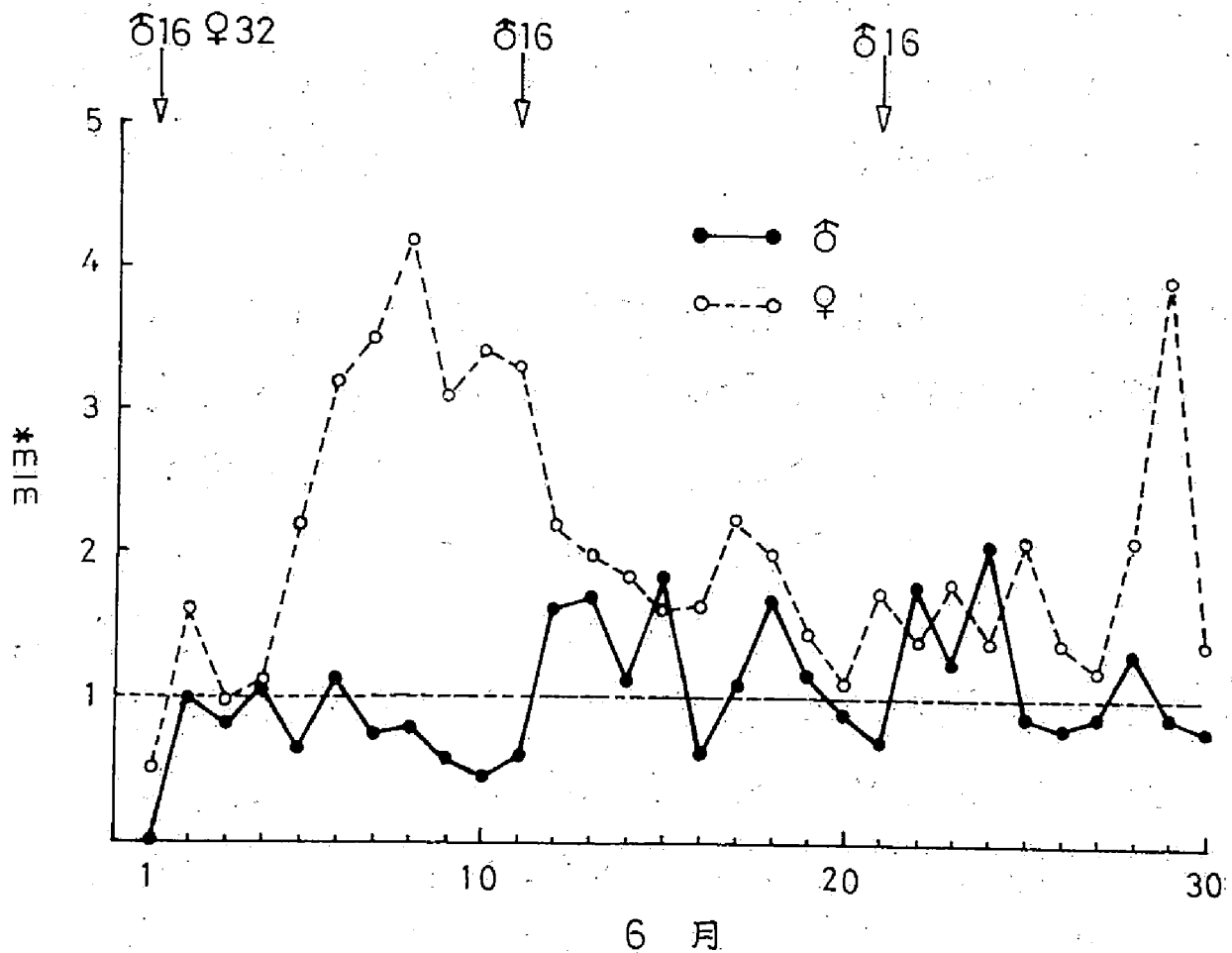


図46. 野外ケージ(1977年)におけるオス成虫とメス成虫の株あたり分布の集中度(前/株)。矢印は、数字で示された数の個体を導入した時点も指している。値が1の直線は、ポアソンラインである。

あるが、新たにオス個体の導入が行われた7月11日以降は、しばしばその値が1を超えることが多く、分布が集中化する傾向があることがわかる。メスに関しては、1976年の野外7-ジ内繁殖の場合と同様で、強い集中分布をしている。

このように、オスで分布の集中化が見られたことは、興味深く、その詳しい分布と原因について解析を行ってゆくことにする。

そこで、まずどのような個体が分布の集中化に貢献したのかを明らかにするために、導入時点の異なる三つの個体グループごとに、標準化値の $\bar{m}$ の値を算出して、図47に示した。これによると、第2回目と第3回目の導入個体は、第1回目の場合と違って、導入直後から高い $\bar{m}$ の値を示すようになり、急速に集中的な分布に移行していることがわかる。第3回目の導入個体は、とくにその傾向が著しいといえよう。しかし、第1回目の導入個体にしても、6月27日以降は急速に分布が集中化している。興味深いのは、これと対応して、第2回と第3回目の導入個体の分布が逆に均一化していることである。

これらのことから、全体としての分布の集中化

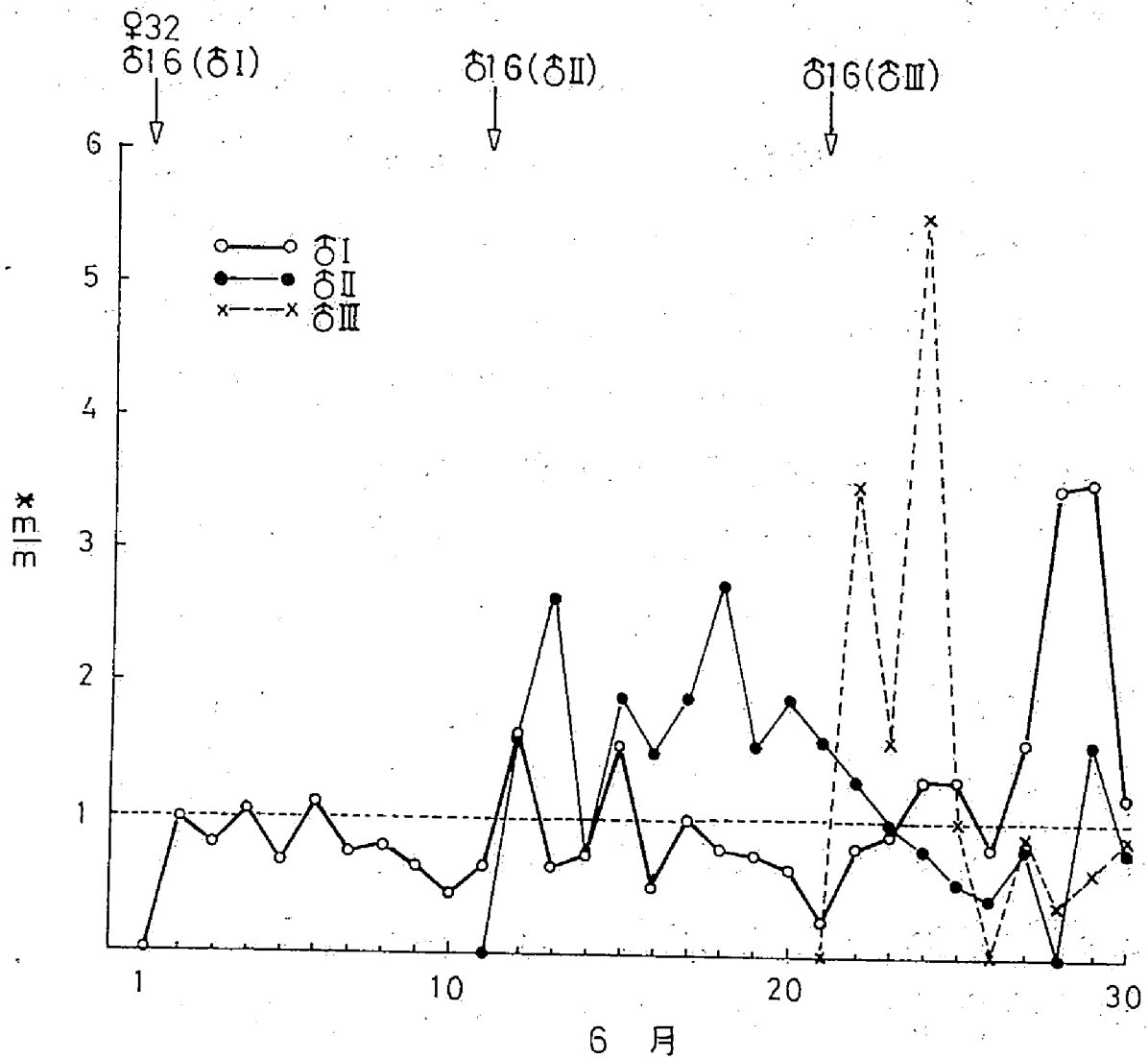


図47. 野外ケージ(1977年)において、異なる3つの時点に導入されたオス個体グループごとの群あたり分布の集中度(平均)。矢印は、数字で示された数の個体を導入した時点を指している。他が1の点線は、ポアソンラインである。

は、初めは第2回導入個体によ、て、その次が第3回導入個体によ、て、そして最後に第1回導入個体によ、てなされたものといえよう。

さらに具体的にみえみると、最初に集中分布を示した第2回導入個体の場合、その集中化は15番という特定の株に多くの個体が集ったことによる。この株は、第2回目の導入時点で、メスカヤ匹前後と多くとも多かった株であったが、6月10日までは、第1回導入の1個体がなわばりを形成して、これらのメスを占有していた。しかし、6月11日に、他オスの侵入に伴い、その一部をなわばり内に許容し始め、6月12日には隣接した16番の株に移り、そこでなわばりを再形成した。それ以降、この15番の株では、新たななわばりが形成された様子はなく、特定のオスによる排斥行動は少なくなると見られなくなってしまった。したが、この株へ第2回導入個体が集中する傾向があったのは、他の株で先住オスによ、て排斥され、たまたまこの株へ入ってきた個体が、先住オスから排斥されたというえにメスも多かったため、定着することが多かったためであると推測される。

第3回導入個体が集中したのもこの15番の株である。第3回の導入時点においても、この株では

複数のオスの基部における“共存”状態が続いており、特定のオスによる排斥行動が見られたからである。他の株で排斥された個体が次々と侵入したものと考えられる。

これらの事実からすれば、第2回と第3回の導入個体の分布の集中化のまずもっての要因は、ほとんどの個体が放された株に定着することができなかったことに他ならず、それが、先住効果に裏づけされた先住オスの排斥行動の結果であることは明白である。

しかし、この先住効果も絶対的なものではありえない。6月中旬まで比較的均等な分布を続けていた第1回導入個体が、6月下旬に強い集中分布を示すようになり、逆に第2回と第3回の導入個体の分布が均等化したというすでに述べた事実は、このことを端的に示している。すなわち、第2回や第3回の導入個体によってなみはりから追いつめられた個体が、今度は1番の株におびれオスの集団を形成したのである。侵入オスがなみはり争いで勝つ確率が0でない以上、時間の経過とともになみはりオスの交代が起るのは当然であるといえよう。

これより、空間分布様式の特徴から、先住効果

の存在とその程度について論じてきたが、もっと直截になおはり形成や交尾の程度を比較することにより、それらを一層明確にしていきたい。

このためには、なおはりオスの認定がまず必要である。その際の認定の基準は、1976年の野外ケージ内実験の場合より厳しく、1日のすべての調査において同一株に存在することを前提条件として、株内の存在部位や他オスとの関係についての観察データから決定するという形をとった。しかし、この場合でも、複数のオスが茎部に同時に存在するために、特定のなおはりオスを認定できない場合があった。

なおはりオスの認定の結果をメスの個体数や交尾についての情報も含めて表にまとめた。その一部を示したのが表8である。

まず、この表をもとにして、なおはり形成回数と交尾回数を各導入個体のグループ単位で比較してみた。その際、30日の調査期間を5日単位に区切り、各単位期間中の延なおはり形成回数と延交尾回数により比較する形をとった。

これらの結果を示したのが図48である。それによると、まず、第2回導入個体は、導入されてから10日ほど、とくに5日間、相対的になおはり

表8. 野外ケージ(1977年)において認定されたなみはりオスの個体番号とメス個体数(ただし、調査あたりの平均値と四捨五入した値)ならびに交尾回数。オスの欄の+印はオスは1日のすべての調査にあたって存在していたが、たまたまになみはりオスとは認定できなかった場合であり、++印は腹部に複数のオスが存在していたため、特定のなみはりオスの認定ができなかった場合である。メスの欄の+印は存在は観察されたが、調査あたり平均個体数が0.5未満の場合である。また、いずれの場合も0の場合は-で示している。

株番号	性・交尾	6月									
		1日	2	3	4	5	6	7	8	30	
1	オス	+	-	-	-	-	+	+	-	+	
	メス	1	-	1	1	-	-	-	-	-	
	交尾	2	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	オス	+	-	-	-	-	1	-	-	++	
	メス	+	-	+	1	+	+	-	-	4	
	交尾	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
16	オス	+	-	126	112	+	-	-	+	441	
	メス	2	3	2	2	+	-	-	-	1	
	交尾	-	-	1	3	-	-	-	-	1	

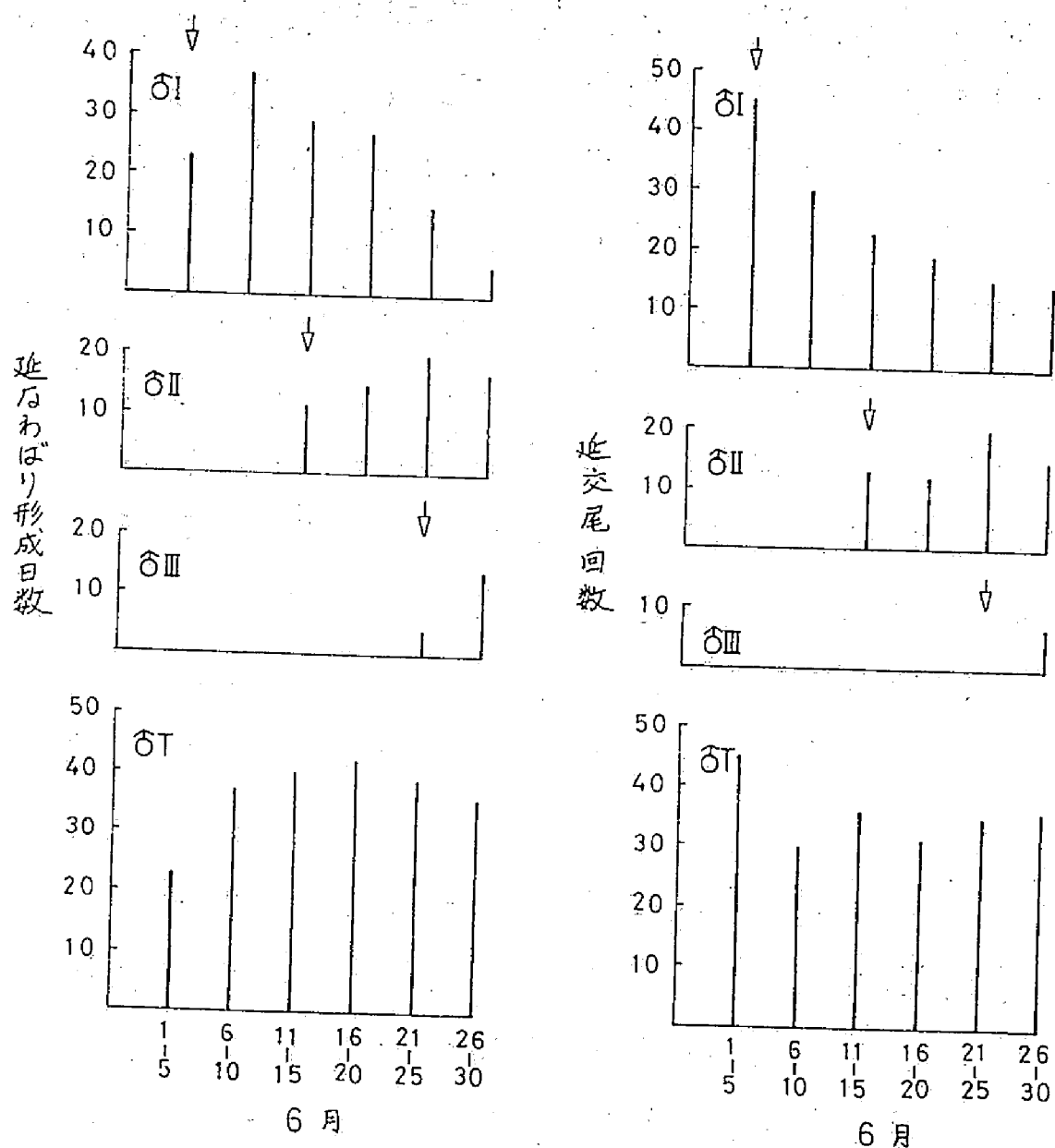


図48. 野外アージ (1977年) において、異なる3つの時点に導入されたオスブルーの、延るわばり形成日数と延交尾回数 (いずれも5日ごとの合計である) の比較。矢印は導入時点を示している。♂Iは第1回導入個体、♂IIは第2回導入個体、♂IIIは第3回導入個体、そして♂Tはそれらを総計したものである。

形成日数や交尾回数が少ないことがわかる。先住者がいたかった第1回導入個体の場合、新たに導入があるまでの10日間、なわばり形成や交尾回数レベルがかなり高いことからすると、明らかに、第2回導入個体の場合、先住者がいたために十分ななわばり形成を行えなかったものといえる。

第3回導入個体の場合はもっと極端で、導入されてから5日間は、なわばり形成もごくわずかであり、交尾はほとんどなされていなかった。これは、2回目の導入時点よりさらに強固ななわばりが先住者により確立されていたために他ならないと考えられる。

このように、先住者がいる場合、侵入者のなわばり形成や交尾がかなり抑えられることから、明らかに先住効果は存在するものといえる。しかし、いつまでもこのような効果が發揮されるわけではないことは、6月21日以降、先住者である第1回導入個体のなわばり形成日数や交尾回数を、第2回以降の導入個体のそれらが上回っていく傾向があることから明らかである。

さて、これまでの分析から、先住効果の存在やその強さの程度が一層明白になってきたが、最後は、このことと体の大きさとの関係についてふれ

ることにする。

本章 2.2.(6)で行った方法とまったく同じやり方で、第1回導入個体と第2回導入個体におけるなみはり形成個体の大きさも比較することを中心としたが、この場合は、5日ごとの期間に分けて平均体長の計算を行った。その結果を示したのが図49である。

第1回導入個体の場合には、初めの5日間ではなみはり形成個体の平均体長は全生存個体のそれとほとんど差がないものの、しばらくは差が拡大していくという傾向を示している。これに対して、第2回導入個体は、初めから大きな個体になみほりを形成する傾向がある。第1回と第2回の導入個体におけるこのような差は、いかなる理由によるのであろうか。

まず、第1回導入個体で、導入直後のなみはり形成個体と全生存個体の平均体長に差がみられないのは、この時期ではまだトリガウミ祿へ侵入した個体が少なく、したがって、メスが存在する祿を巡るオス間の競争がほとんどなかったために、体の大きさに関係なしになみほりを形成できたからであらう。その後のなみはり形成個体の平均体長の急激な増大傾向は、トリガウミ祿への侵入個

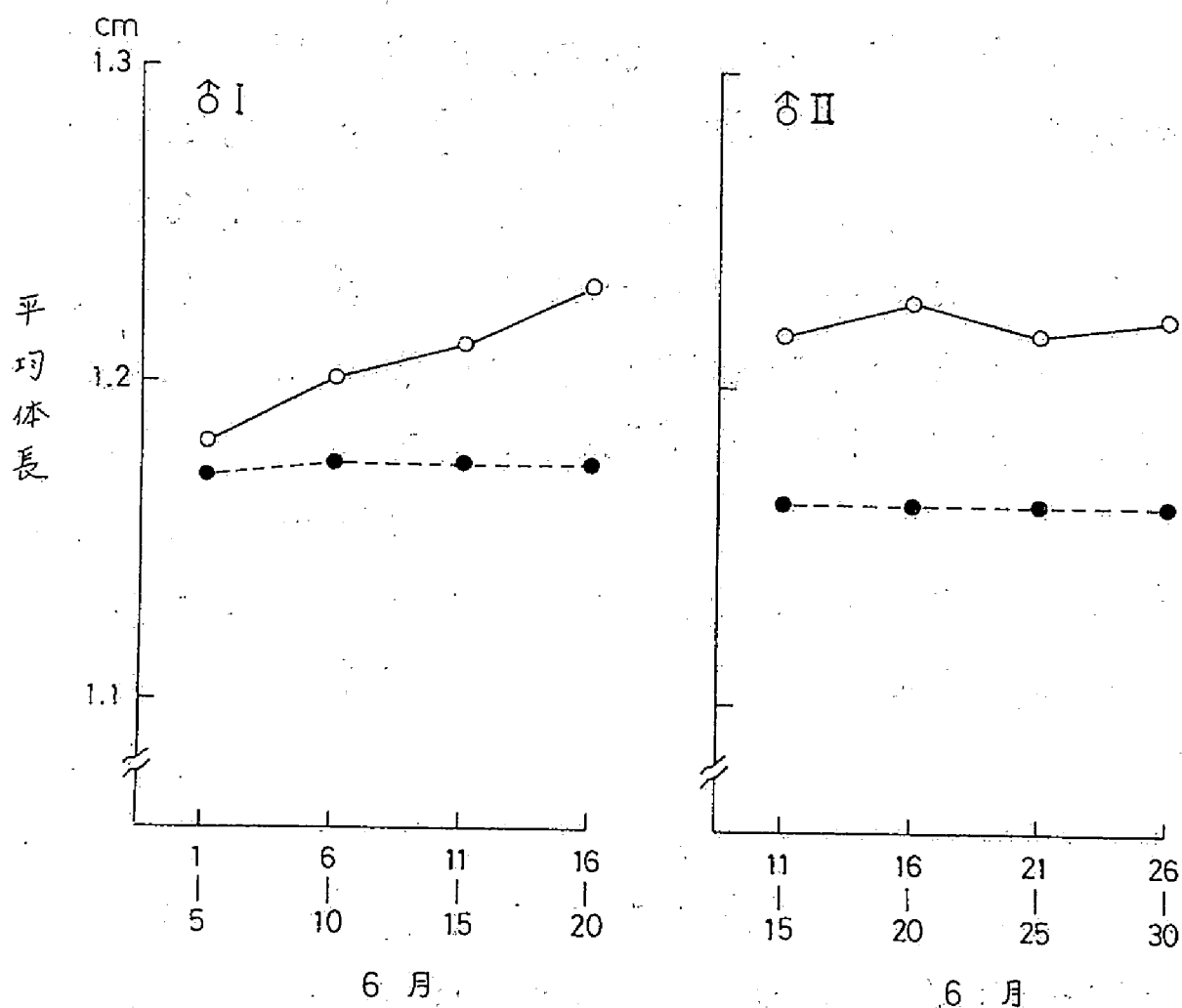


図49. 野外ケージ(1977年)における第1回導入個体(♂I)と第2回導入個体(♂II)それぞれのオスグループでのなわばり形成個体の平均体長(○—○)と全生存個体の平均体長(●---●)。ただし、この平均体長は、5日単位で算出されたものである。

体の増加について、なわばりを巡る闘争が起り、その結果、より大きな個体が勝利してなわばりを形成するに到ったからに他ならぬであろう。

これに対して、第2回導入個体の場合、すでに先住者がメスのいる雄になわばりを確立して、いたので、そこに侵入してなわばりを奪うことができる個体は、より体の大きな個体でしかなかった。ところが、すでに述べた平均体長の傾向を作り出してに違いないのである。

上記のことからも、先住者が形成しているなわばりに侵入しえるのは、より大きな個体であるといえよう。

4. 個体群密度となわばり制

なわばりの維持が、他オスの侵入からなわばりを積極的に防衛することによってのみ可能なことは、すでに述べたが、その防衛能力に当然限界があることを考えると、個体群密度の増大に伴う他オスの侵入頻度の上昇は、なわばりの維持を困難にさせるものと推測される。

先住効果を検証するための野外ゲージ内実験は、観点を変えると、オス密度を増やしていった実験であるともいえる。そこで、すでに述べた表8

で、種数のオスの茎部への同時侵入があり、特定のなめばりオスが認定できたか。に++印の株を、なめばりが崩壊した株として、密度レベルの異なる三つの時期において、どのような株が観察された日数のなめばり形成回数に対する割合を比較してみた。表9にその結果を示したが、後の時期ほど、すなわちオス密度が高い時期ほど、その割合は高まるとあり、オス密度の増大がなめばりの崩壊を引き起していることがわかる。

では、株あたりどの程度の個体数になるとなめばりが崩壊するのであろうか。このことを明らかにするために、1977年の野外ゲージ内実験個体群と1976年のホオスギA群落の自然個体群のデータにもとづき、株内のオス個体数とオスが茎部に存在する割合との関係を見た。この二つの個体群データを用いたのは、いずれも、特定の株へのオスの集中現象が見られたケースであったからである。

図50にこの結果を示したが、株内に5匹程度までは、茎部存在割合の低下でわかるように、なめばりオスが他の個体を排斥しようとする傾向があり、特定のオスによるなめばりは確立しているといえよう。しかし、それ以上の個体数では、した

表9. 表8の異なるオス密度の期間における、複数個のオスの茎部
 存在故にのみよりオスが認定された日(計数日数)
 ののみより形成日数に対する割合。

期 間	のみより形成日数 A	計数日数 B	B/A
6月1日-6月10日	60	4	0.067
6月11日-6月20日	82	20	0.244
6月21日-6月30日	75	25	0.333

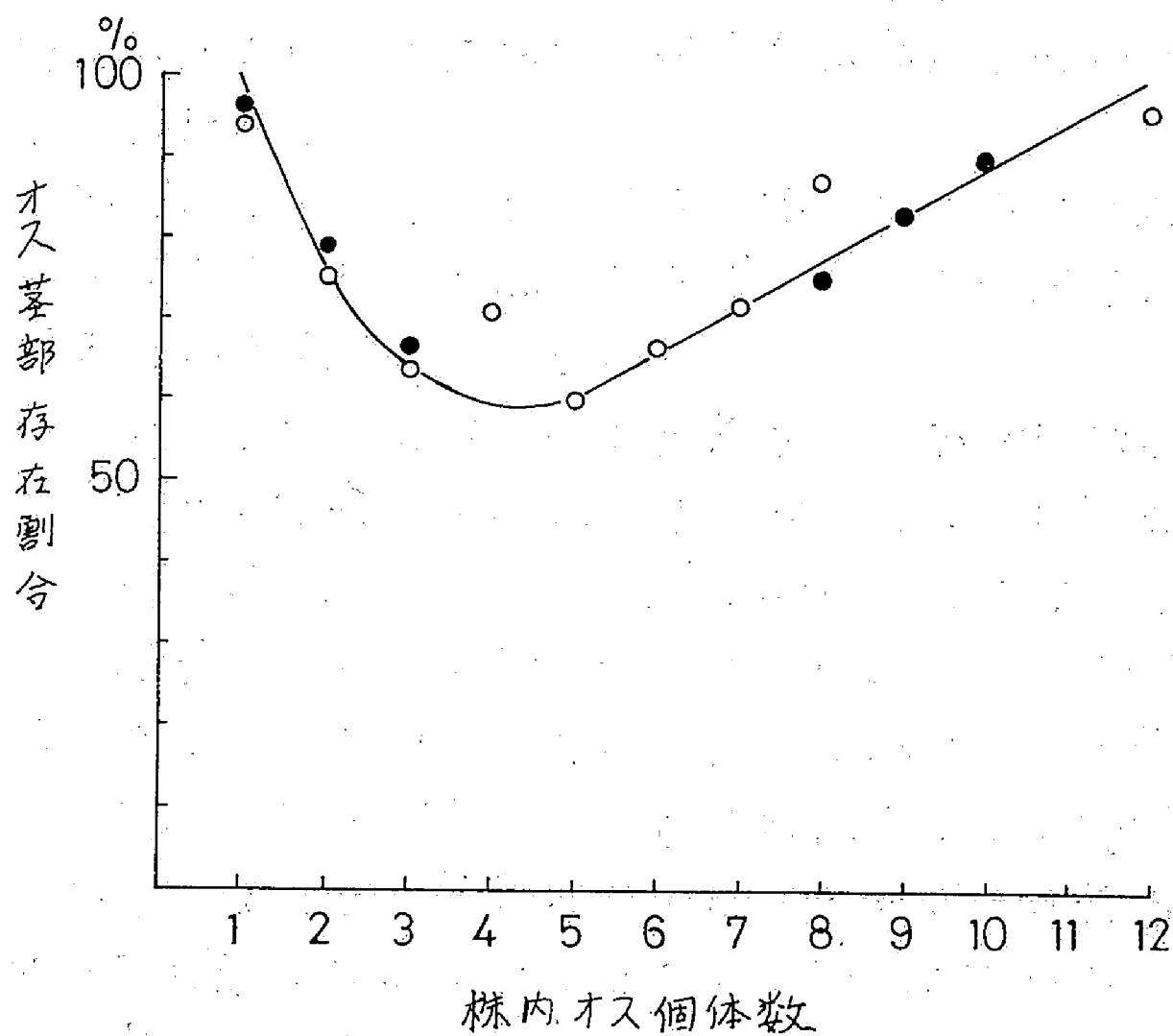


図50. 1977年野外データ(○)と1976年ホオズキA群(●)における株内オス個体数の増えに伴うオス個体の茎部存在割合の変化。

いに排斥が困難になり、10匹を越すような場合には、ほぼ全個体が基部に存在していることから、特定のオスによるなわばりが完全に崩壊していることがわかる。

観察によっても、このような群では、特定のなわばりオスの存在は認められず、むしろ無秩序な群れという様相を示している。

このような、密度の増えに伴う、なわばり制から群れの社会システムの転換は、することに興味深い。その転換は決して飛躍的に起るのではなく、観察によれば中間的であると思われる様相が存在する。それは、一部のオスをなわばり内に許容するか、なわばりオスの優位は依然として明確であり、メスとの交尾ももっぱらこのオスが行うという状態である。このような、なわばり内における劣位のオスは、その行動が、かなりメス的であるように思受けられたが、これは一種の恭順姿勢であるとも考えられる。なわばりに侵入したオスは、このような恭順姿勢をとることにより、なわばりオスの排斥行動を誘発することなく、なわばり内に留まることができるものといえよう。

しかし、このような個体が増えるにつれて、なわばりオスがなわばりを放棄してしまうか(1977

年の野外ケージの場合は、この例であると思われる）、もしくは、同じ群に留まり、乙たおほり防衛をやめてしまうかのいすみかによって、まったく特定のたおほりオスが存在した、無秩序な群れ状態が出現するものと考えられる。

個体群密度の増大に伴う、本種のオスの社会システムの変換は、これまでに知見にもとづけば、図5/のシエマによって示すことができよう。

いすみにしても、排他的な関係を取り結んで、いる本種のオスがその基本的な習性で個体群密度の増大につれて180度切り換えていられると思われるこのような現象は、すこしに興味深い。その適応的な意義については、第V章であらためて論じることとする。

5. たおほり形成に関する感覚器官

1). 実験方法

本種のオスのたおほり形成に関する感覚器官を明らかにするため、次の簡単な実験を行った。

まず、鉢植えのトウカウシ株をガラス円筒（内径13cm, 高さ20cm）でおおった実験セットを20個作らした。その中の10セットには、有意に体長が異なる正常な2匹のオスを入れ、他の10セットには、

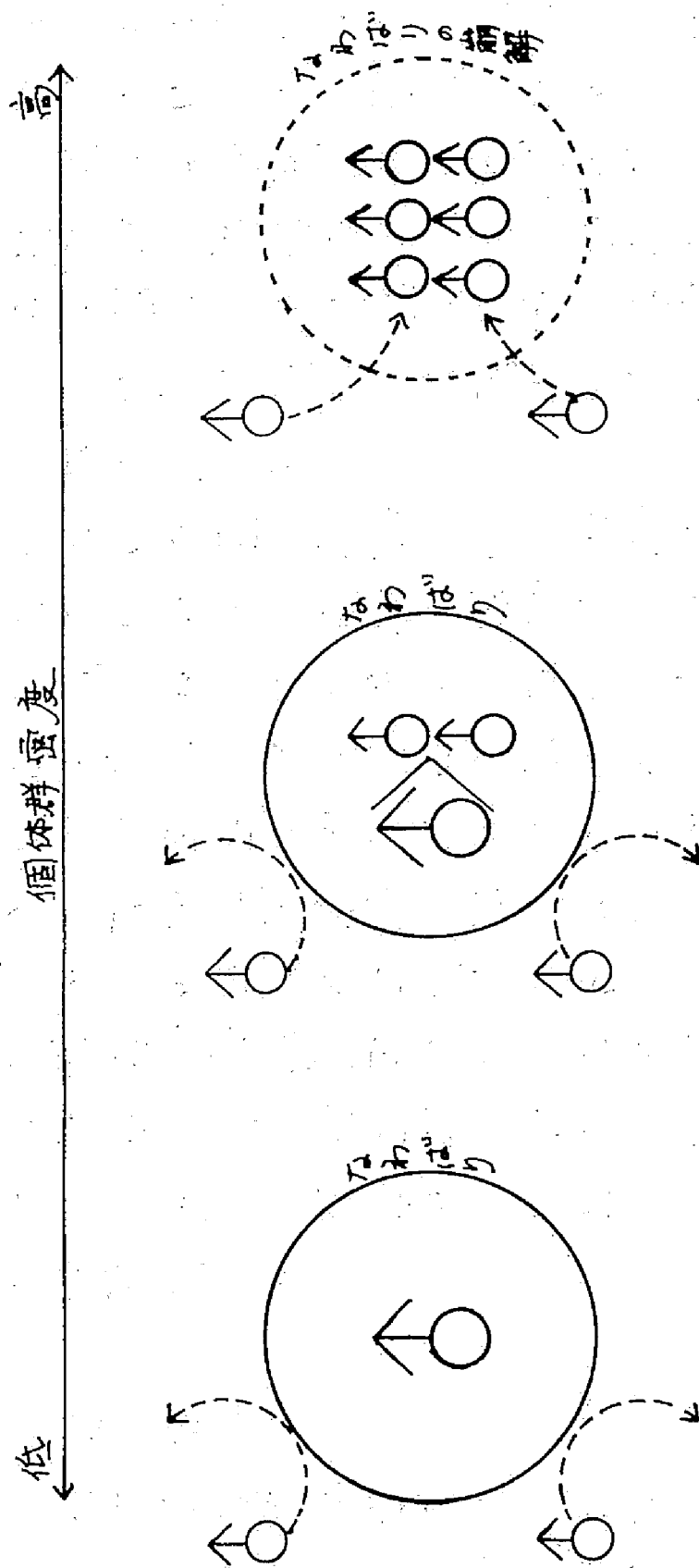


図51. ホオズキカメムシ成虫における個体群密度の増大に伴う社会システムの転換を示すシエマ。

やはり有意に体長が異なるが、大きな方の個体の複眼を黒ラッカーで塗りつぶした2匹のオスを入れた。これらの個体をガラス円筒に入れる際には、必ず地面に放すようにした。

放飼後、各個体のガラス円筒内での存在場所に関する観察を3日間行った。観察回数は日により異なり、といったが、1時間おきに5回が2日、7回が1日であった。

この3日間観察の後、今度は、すべてこのセットの大きな方の個体の触角を根元から切断した。したがって、この処理の結果、大きな方のオスが触角を切断された区と複眼を塗りつぶされたうえに触角も切断された区ができたわけであり、やはりその後3日間観察を行った。観察回数は、5回が1日、6回が2日であった。

実験は、室温条件下で、1977年6月18日から6月23日までこの期間を行った。なお、本実験の供試虫は、1976年の野外フィールド内実験に用いられた成虫の子孫であった。

2). 結果

すでに述べた各処理区ごとに、体の大きな方のオスグループと小さな方のオスグループのそれぞれ

在割合を比較してみた(図52)。まず、何らの処理も行どこさなか。た正常な区では、田が経つにつれて、大きな個体の方の茎部存在割合が増している。これは、やはり大きな個体の方がよりなわほりを形成しやすいことを意味している。ところが、大きな方の個体に処理を行どこした場合には、いずれの処理区であっても、逆に小さな方の個体の茎部存在割合が増し、なわほりを形成している。

これらの結果は、本来は小さなオスを排してなわほりを形成するはずの大きなオスでも、複眼の機能(視覚)や触角の機能(嗅覚と触覚)を奪われるとなわほりが形成できないことを意味しており、なわほりの形成が単一の感覚器を通じてのものである、総合的なものであることを示唆している。

6. 第IV章のまとめ

本種のオス成虫にみられる排他性は、なわほり制であることが実験的に検証された。ただし、この場合のなわほりは、食草の茎部を中心とした部分に形成され、メスが茎部にいる場合には、メスが存在する部位がその中心となるという特性を持

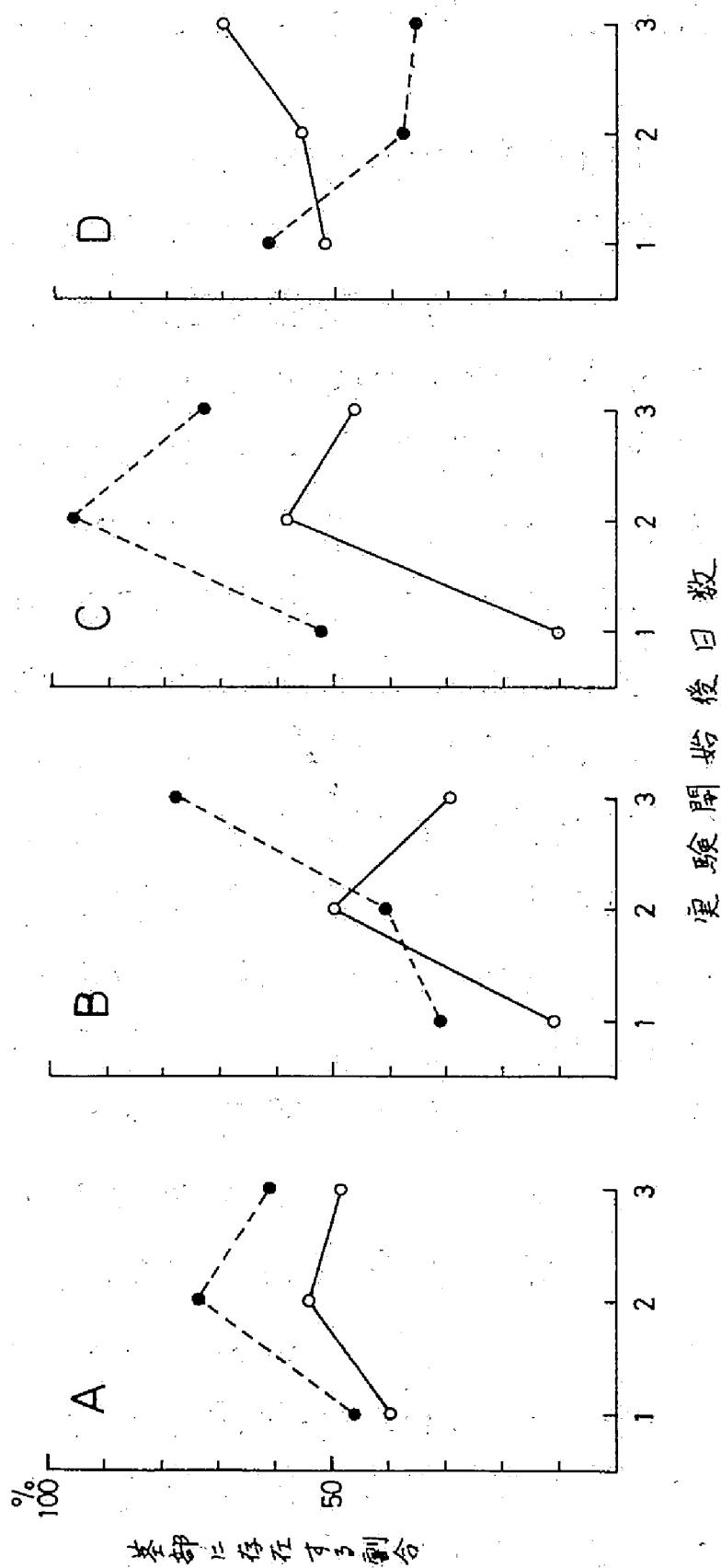


図52. 各処理をほどこした実験区における大きい個体(○—○)と小さい個体(●—●)の基部存在割合の比較。Aは大きい個体の視眼を塗りつぶした区、Bは大きい個体の視眼を切り断した区、Cは大きい個体の視眼を塗りつぶしたが視眼を切断した区、そしてDは所々の処理もほどこさなかったコントロール区である。

っている。また、このなわはり形成は交尾と密接に關係していることから、交尾なわはりであるといえる。

なわはりの長期的な維持においては、メスの存在が不可欠であり、メスの不在により移出はなわはりの放棄を促進させる。とくに、それまで存在していたメスが移出した場合には、オスのなわはり放棄はすみやかであるように見受けられた。

なわはりの維持において、もう一つ重要であるのがなわはり防衛行動である。この防衛行動としては、まず、侵入者に対する追撃があげられるが、ほとんどの場合はそれだけで侵入者は退散する。しかし、それだけでは逃げないより攻撃的な侵入者とは、取っ組み合いになる。これは、普通数分以内でけりがつき、やはりなわはりオスが勝つことが多いが、負けたなわほりを放棄する場合も10%ぐらいの観察された。このようになわはりオスが負けるケースは、侵入者の方が相対的に体が大きい場合にはほぼ限定された。

なわほりを巡る闘争がこのように物理的になされることと密接に關係しているのであらうが、より体の大きなオスがなわほりを形成する傾向も強く、したがって交尾頻度も高かった。

なみほりを巡る闘争において先住者の方が有利であるという、いわゆる先住効果について、個体の導入実験による検証を行った。その結果、導入された個体がなみほりを形成する確率は低く、明らかに先住効果の存在が確認された。しかし、その効果も絶対的なものでは無いことが同時に明らかとなった。

なみほりの形成において、個体群密度が重要な影響を与えることもわかった。すなわち、鉢内でのオス個体数が増大すると、まず、なみほり内に他オスを容認する状態が出現する。しかし、またこの場合には、なみほりオスの優位性は明らかで、他オスは交尾を行うことができない。さらに密度が高まると、特定の1匹のオスによるなみほり形成が見られない無秩序な状態が出現する。このような状態は、むしろ群れと呼ぶ方がふさわしいと考えられた。これらの事実から、安定したなみほり形成が見られるのは、比較的低密度の場合であり、密度が一定以上高まると、むしろ群れをなすようになりなみほりが崩壊すると結論づけられた。

なみほり形成に関与する感覚器官としては、少なくとも複眼と触角があることが明らかにされ、

おわばり形成が、単一の感覚器官によらない総合的なものであることがわかった。

第Ⅴ章. 配偶システムと交尾過程

本種のメスが食草の株単位で強い集中分布を行い、オスがなわばり制によって互いに排斥し合うことが複合された結果、1匹のオスがしばしば複数のメスを占有して交尾を行うという、一夫多妻的な配偶システムが成立するものといえる。

しかし、かかる配偶システムは、オスとメスの異なる空間分布様式の単なる複合の産物ではない。オスが、通常、株内に形成されたメスの集団（1匹の場合もある）の内部や付近に位置し、そのような部分を起点にしてなわばり防衛行動を起すことから、1匹のオスと複数のメスという単位がしばしば空間的にも一つのまとまりをもって存在する（写真4）。したがって、それは、オットセイやアシカなどのひれ足類の繁殖期にみられるいわゆるハレムによく似ている。そこで、本種の一夫多妻的な配偶システムも、ハレムと呼ぶこととし、その実態と適当的な意義についてこれから具体的に検討していくことにする。

1. 配偶行動の特性

1). 配偶行動の様式

(1). 観察方法

雌雄之のホオズキをガラスの円筒（内径 13 cm、高さ 40 cm）でおおったものを 15 個用意し、その中



写真4. ホオズキ（左）とトリガウシ（右）に形成されたハシム。ホオズキの場合は交尾をしている最下部の個体がオスであり、トリガウシの場合は交尾をしている上の個体がオスである。なお、ホオズキにいる個体は、肩と後脚に個体識別のマークをほどこしている。

(2).

観察の結果

うなパターンをとる。まず、オスは交尾器を出してメスに接近して、メスの背に乗る。それから、メスの体側の方に位置をずらし、やや側方から結合した後、一般のカメムシ類と同様にメスと反対の方向に回転して定位する。この間、メスは口吻

(1). 観察方法

鉢植へのホオズキをガラスの円筒（内径 13 cm、高さ 40 cm）でおおったものを 15 個用意し、その中にラッカーで個体識別マークをほどこしたオスとメスを、ペア数を変えて放した。ペア数は、1, 2, 4, 8 の 4 段階があり、それぞれ、8, 4, 2, 1 のくり返しを作った。その後の配偶行動に関する観察は、すべてのセットを一ヶ所にまとめて、全体が一度に見わたせるようにして行った。観察は 5 月 29 日から 11 日間、少ない日で 1 時間、多い日で 7 時間継続的に行った。観察の対象にした成虫は、5 月下旬に京都市左京区二の瀬のジャガイモ畑から採集してきたものである。

なお、この観察は、1975 年に室温条件下で行ったものである。

(2). 結果

観察の結果明らかになった配偶行動は、次のようなパターンをとる。まず、オスは交尾器を出してメスに接近して、メスの背に乗る。それから、メスの体側の方に位置をずらし、やや側方から結合した後、一般のカメムシ類と同様にメスと反対の方向に回転して定位する。この間、メスは口吻

を刺しこんだままである。

以上が結合に到るまでの配偶行動のパターンであるが、とくに儀式的な行動も見られず、すこぶる単純である。メスにしても、オスを非常に受け入れやすい傾向がある。

次に、交尾が継続する時間であるが、異なるペアの区ごとに表10に示した。全体の平均としては42.5分であったが、各密度区でやや異なり、1ペアや2ペア区に比べて4ペアと8ペア区では比較的短い傾向にある。これは、高密度区ではオスどうしの相互干渉が増大したためであると考えられる。いずれにしても、交尾継続時間が1時間を越えることは少なく、数日を要することが少ないカメムシ類の中では、かなり短い方であるといえよう。

2). 交尾活動の日周性

(1). 観察方法

鉢植エのトウガラシ株をガラスの円筒(内径13 cm, 高さ20 cm)でおおったものを20個用意し、それぞれにオス・メス1ペアずつ放し、午前7時から1時間おきに交尾に関する24時間の観察を行った。

表10. 異なる成虫密度区における平均交尾継続時間。

ペア数	サンプル数	平均交尾継続時間(分)
1	8	43.9 ± 4.3
2	15	45.5 ± 7.8
4, 8	8	35.6 ± 9.7
計	31	42.5 ± 4.5

なお、この観察は1977年7月10日から11日にかけて、室温条件下で行ったものであり、観察の対象となった成虫は、1976年に野外ケージで繁殖した個体の子孫であった。

(2). 結果

図53に時間ごとの交尾回数ならびに室温の変化を示した。それによると、交尾は1日中行うといえるが、明け方と夕方、とくに夕方にやや多い傾向がある。観察時は曇りで、温度変化が小さく、交尾頻度との明確な関係は検出できなかったが、自然個体群や野外ケージ内実験個体群で観察した印象では、天気がよく、かつ気温の高いような日の方が盛んに交尾をするように見受けられた。

個々のオスの交尾回数は、0~5回であり、平均としては1.8回であった。ただし、交尾回数は時期や気温、あるいはメスの数によっても影響されるであろうし、このような値が一般的であるとは必ずしもいえないだろう。それでも、1日に同じメスに対して5回も交尾を行う個体がいることは、注目すべきことであると考えられる。

3). オスの交尾能力

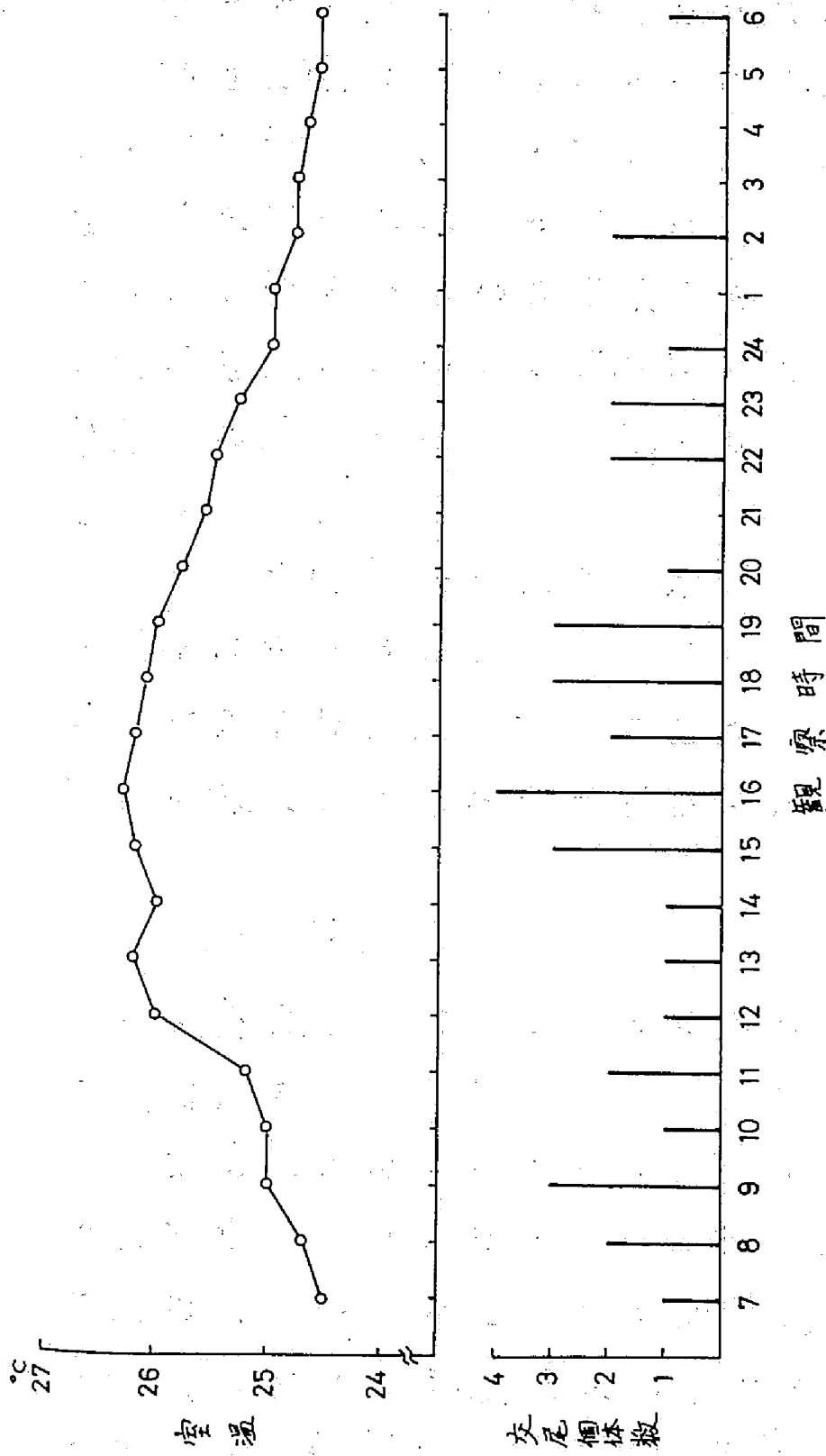


図53. 交尾活動の日周性とそのを観察した部屋の温度変化。

(1). 実験方法

鉢植エのトウガラシ株をガラスの円筒（内径13 cm, 高さ20 cm）でおおったものを30個用意し、オス1匹に対して、メスを1匹, 2匹, 4匹与えた区をそれぞれ10個ずつ作った。このようにセットした後、翌日から10日間観察を行った。1日以内での観察回数は平均して5.7回であり、観察間隔は普通1時間、そうでない場合も1時間より短いことはなかった。

なお、本実験は1976年6月1日～6月11日の間、室温条件下で行われたものであり、供試虫はその年の5月下旬に京都市左京区二の瀬のジャガイモ畑から採集してきたものであった。

(2). 結果

メス密度の増加とともにオスの交尾回数は増える傾向がある（図54）。このことから、本種のオスの交尾能力は1匹のメスも相手にしているは十分に発揮されないものといえる。メスの密度をガラス円筒あたり4匹までしか設定しえなかったの
で、それ以上の密度レベルでどうなるのかはわからないが、当然交尾回数はある密度レベルで上限に達するものと推測される。

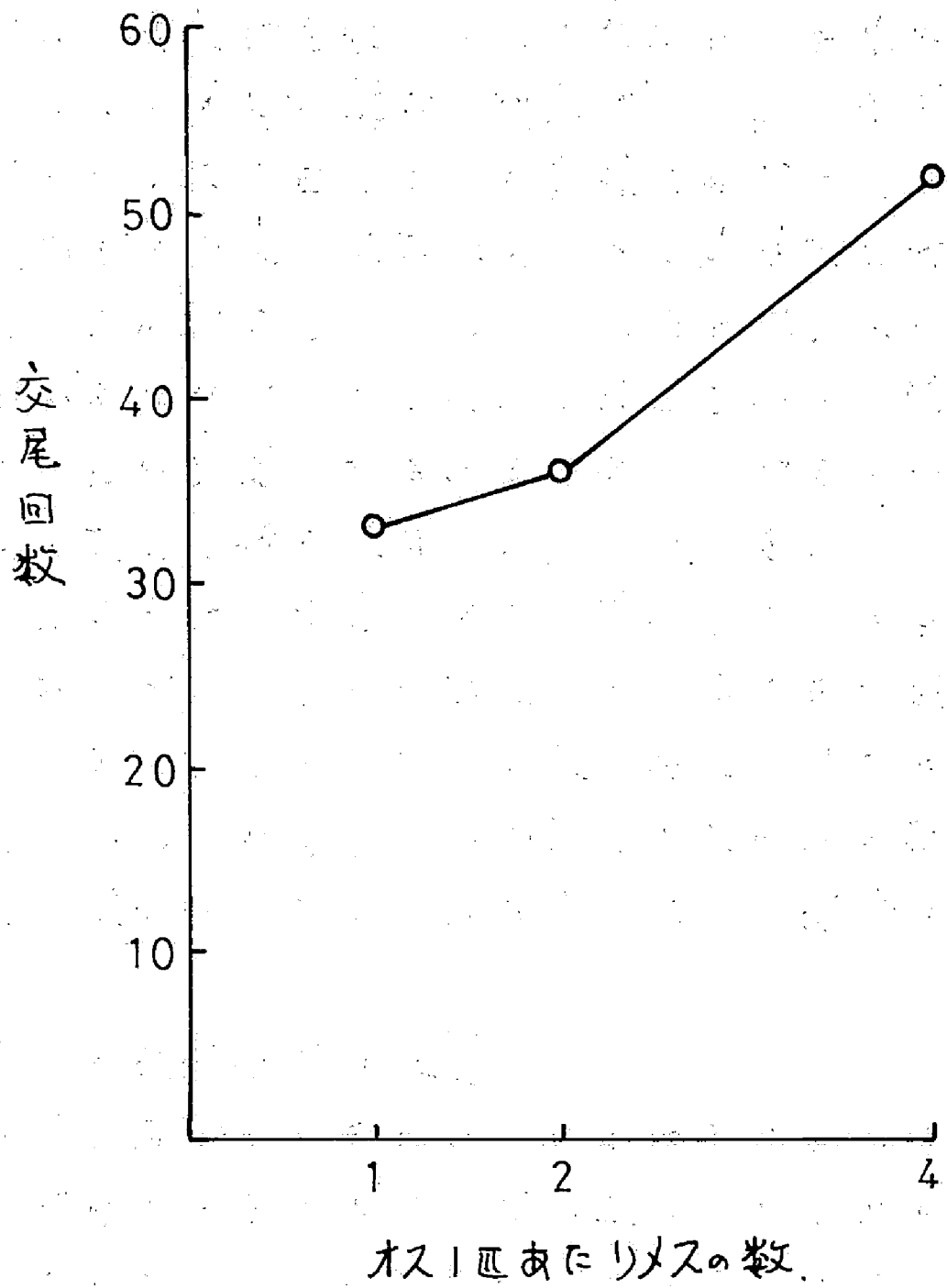


図54. オス1匹に対してメスの数を増やした場合の交尾回数の変化。

次に、オスが複数のメスを相手にした場合の、オスによるメスの選択の問題であるが、オス1匹に対してメス4匹を与えた実験区のデータを用いて検討してみた。図55にオスの交尾回数に対する交尾メスの割合を示したが、4回で75%になり、7回以上は100%であった。このことから、特定のメスとだけ交尾をするのではなく、次々に相手を変えて交尾を行う傾向が強いといえる。

このように、本種のオスの場合、1日に多回交尾が可能であり、その回数もある程度まで密度依存的に増え、かつ、交尾対象も特定のメスに限定されないことから、一定期間をとれば相当程度のメスを受精させることが可能であると結論される。

2. 一夫多妻制の実態

本種の配偶システムは、いわゆるハレムとして位置づけられることはすでに述べたが、ハレムを形成したオスはどの程度のメスを占有しているものであろうか。ここで、食草の株内で1匹のオスが占有しているメスの個体数をハレムサイズと呼ぶことにして、その実態を明らかにしてみよう。

まず、1976年のホオズキB群落における個体群の調査データをもとに、ハレムを形成したオスの

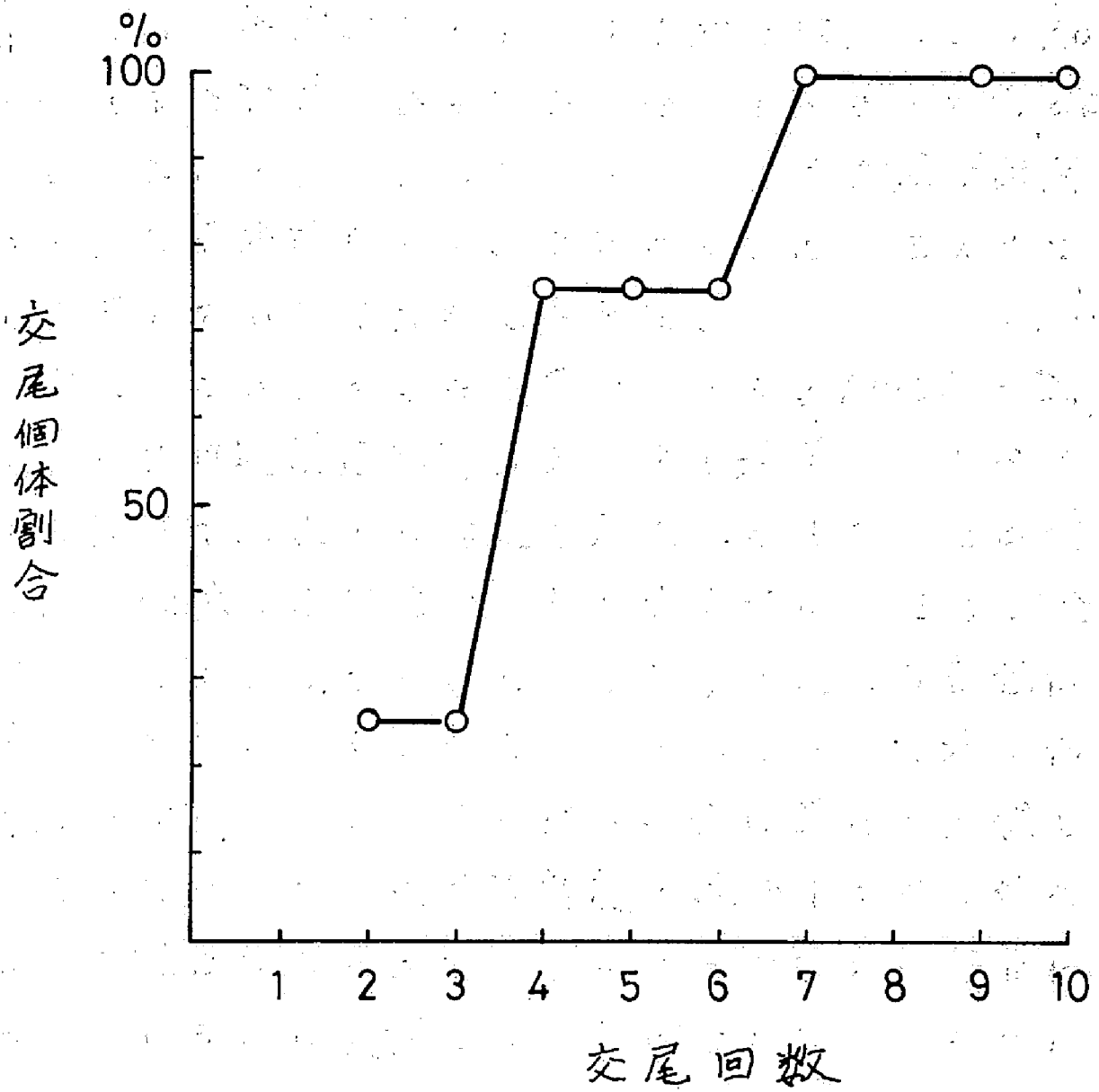


図55. オスの交尾回数とメスの交尾個体割合との関係。

ハレムサイズを算出してみた。表11にその結果を示したが、平均的なハレムサイズは個体により1.0~4.0までの変異があったが、全体としては平均2.2であった。しかし、これらはいずれも全調査期間にわたる平均的な値で、日によっては10匹のメスを占有しているオスも見られた。

次に、これとまったく同じことを、1976年の野外ケージ内実験個体群のデータ(表5にもとづく)を用いて算出した結果を表12に示した。この場合は、個体の平均的なハレムサイズは1~3.6、全体としては2.3であった。これらの値は自然個体群の場合とほとんど変わらないといえる。両者の個体群におけるハレムサイズの一致は単なる偶然とは思われないが、個体群密度に対応してその値が変る可能性もあるので、このような値の一般性についてはさらに検討しなければならない。そのためは、さまざまな密度の個体群でのハレムサイズを算出する必要があるが、ハレムサイズはメスが存在する株あたりのメスの平均個体数に近いものと考えられるので、実際にはこの値をもって代用した。

表13にさまざまな個体群の計算結果を示したが、その値は最低で1.5、最高で3.1であり、全個体

表11. ホオズキB群落(1976年)におけるハルムサイズの実態。

個体番号	ハルム形成日数	延占有メス数	平均ハルムサイズ
178	1	1	1.0
212	8	23	2.9
216	3	6	2.0
221	2	3	1.5
223	6	7	1.2
224	6	17	2.8
227	11	36	3.3
228	2	3	1.5
229	5	9	1.8
232	1	1	1.0
235	11	38	3.5
237	1	1	1.0
239	3	6	2.0
242	4	6	1.5
245	6	11	1.8
246	9	21	2.3
251	9	19	2.1
253	2	3	1.5
261	3	3	1.0
262	4	5	1.3
264	5	7	1.4
272	1	1	1.0
275	5	20	4.0
286	4	7	1.8
288	2	4	2.0
291	1	1	1.0
293	1	1	1.0
全個体	116	260	2.2

表12. 野外ケージ(1976年)におけるハルムサイズの実態。

個体番号	ハルム形成日数	近占有メス数	平均ハルムサイズ
12	22	45	2.0
13	5	5	1.0
14	3	4	1.3
15	35	110	3.1
16	1	1	1.0
17	26	64	2.5
18	8	20	2.5
19	15	35	2.3
21	47	168	3.6
22	19	35	1.8
23	22	58	2.6
24	30	55	1.8
25	1	1	1.0
26	30	73	2.4
27	4	7	1.8
31	1	1	1.0
34	19	32	1.7
37	6	6	1.0
38	34	75	2.2
41	11	19	1.7
42	10	11	1.1
43	33	62	1.9
44	6	10	1.7
45	31	86	2.8
全個体	419	983	2.3

表13. 異なるホオズキ群落におけるメス存在株あたり密度とハニ調査日あたり株あたりメス密度。

年度	ホオズキ群落	メス存在株あたり密度	調査日あたり株あたりメス密度
1971	A	1.6	0.17
1971	B	1.7	0.28
1972	A	2.3	1.15
1973	A	3.1	1.92
1975	A	2.7	0.72
1975	B	1.5	0.28
1976	B	2.1	0.96
1977	A	3.1	1.01
1977	B	2.2	0.66
平均		2.3	0.79

表14. 個体群中における体の大きなグループと体の小さなグループの平均ハレムサイズと比較。

	平均ハレムサイズ(±95% F.L.)	
	体の大きなグループ	体の小さなグループ
1976年ホオズキB	2.1 ± 0.6	1.5 ± 0.3
1976年野外ケージ	2.4 ± 0.4	1.4 ± 0.2

群を平均すると2.3であった。同じ表に示した各調査日における1株あたりメス密度が最大と最小では10倍以上かけ離れていることを考えると、平均的なハレムサイズの変動はごくわずかで安定しているものといえる。

いずれにしても、これらの値はすでに計算された実際のハレムサイズとよく似ている。したがって、本種のハレムサイズ、すなわちなわばりを形成したオスが占有しているメスの数は、平均的には2匹～3匹程度であると結論づけられる。

さて、次に、このようなハレムサイズとハレムを作ったオスの体の大きさとの関係について検討しよう。すでに述べた二つの個体群において、ハレムを形成したオスを体長の異なる大小の二つのグループに分けて、それぞれで平均的なハレムサイズを算出して比較してみた。その結果を示したのが表14である。それによると、明らかに自然個体群・野外ケージ内実験個体群ともに、体の大きなオスの方が大きなハレムを作る傾向があることがわかる。すでに、体の大きな個体の方がなわばりを形成してメスを占有する傾向が強いことは明らかになっていたが、それだけではなく、占有するメスの集団サイズも平均的には大きいといえよ

う。このことは、メスの数の多い株でのなわばり争いが激しく、その結果、より体の大きな個体が勝り残ったためであろうと推測される。

以上述べたように、1匹のなわばりオスが占有するメスの数、すなわちハレムサイズは平均的には2,3匹であるとはいえ、このような一夫多妻的な配偶システムは交尾の在り方にも反映されるはずであり、交尾がランダムには起っていないことが予想される。これを検証するために、1976年の野外ケージ内実験個体群における6月4日から7月21日までの48日間の観察データをもとに、交尾回数と交尾個体数それぞれにおいて多い方から10個体だけ取り出し、その平均的な交尾回数と交尾個体数を求めた。もし、オスとメスの数が同じでランダムに交尾をするなら、オスとメスとでそれらの値に差はないはずである。計算の結果を表15に示したが、交尾回数、交尾個体数ともにオスの方が大きな値を示していることがわかる。このような結果は交尾を行った個体がメスよりオスで少なかったことを意味しており、ハレムという配偶システムが反映した結果に他ならない。

しかし、ここで注意しなければならないのは、オス・メスともにかなり多くの相手と交尾を行っ

表15. 野外ケージ(1976年)で、6月4日から7月21日まで
の48日間、交尾回数・交尾相手数それぞれにおいて大
きな値を示した10個体で計算されたこれらの値の平均値。

	平均 交尾回数	平均 交尾相手数
オ ス	19.7	10.7
メ ス	15.9	7.9

ていることである。もし、ハレムが非常に安定していて固定的であれば、メスの交尾相手は1匹のオスだけであろうし、オスにしても、ハレムサイズに相当するメスとしか交尾を行わないであろうから、このようなことは決して起らないはずである。したがって、ハレムは48日間という長い期間の中ではかなり不安定であったといえる。一つには、ハレムを作っているオスの交代があったことによるのであるが、もう一つには、メス自身が長い期間の中ではかなりの程度株間の移動を行ったことによるのであろう。

3. 一夫多妻制と交尾効率

1). オスとメスの出会いと交尾効率

交尾率を上げるための基本的な戦略は、オスとメスの出会いをいかに高めるかということであり、そのためにさまざまな適応的行動の発達がなされたものと考えられるが、本種で明らかとなった一夫多妻制も、一つには、このような観点から評価していく必要がある。

さて、これを具体的に評価するために、自然個体群のデータにもとづき、ある仮定のもとに推定される交尾率と配偶過程の単純なモデルから期待

される交尾率との比較を行った。

久野(1978)は、昆虫の配偶過程を表わす新しいモデルを考案したが、その前提は、全区域(S)有限、メス・オスの全個体数(F, M)有限、1個体の探索区域(s)有限、そして各個体は互いに独立に探索し、ランダムな分布をするというものである。このもっとも単純な場合は、オスの交尾回数に制限がないとしたもので、交尾率 p は

$$p = 1 - (1 - a)^M$$

で与えられる。ただし、 $a = s/S$ である。今、全区域 S をホオズキ群落の全株数、1個体の探索区域 s を1本の株とすれば、ホオズキカメムシの場合についてこのモデルから期待される交尾率 p を求めることが可能である。

そこで、さまざまな大きさのホオズキ群落において期待交尾率を求め、現実の株あたり成虫分布から推測される交尾率と比較してみた。ただし、この場合も交尾回数には制限がないとしなければならないので、オスと同じ株にいるメスはすべて交尾されるものとして交尾率を推定した。もちろん、現実には交尾回数は無限ではないが、本種の場合オスの交尾能力は高く、一定期間をとれば相当数のメスと交尾を行うことが可能であるので、

交尾回数が無限であるとしても問題はないと思われる。

さて、具体的には、1971年から1977年にわたる8つの異なるホオズギ群落における成虫の調査データをもとに、上記の交尾率を推定し、モデル値との比較を行った。その結果を示したのが図56である。群落によって株数もかなり異なり、かつ成虫の密度も変異にとんでいるのであるが、いずれも理論値よりはるかに高い値を示している。とくに、オスの個体数が少ない場合どうなるのかが興味深い。オスの個体数が多い場合に比べて交尾率がやや低下する傾向はあるものの、理論値よりはるかに高い値を示すことが多く、交尾率の低下はかなりの程度回避されているといえよう。

一般に、オスとメスとの出合いは低密度の時ほど困難となるであろう。とくに、低密度においては性比が変動しやすく、メスに対してオスの数が極端に少ないという状況が出現して、極端な交尾率の低下が起る可能性も高くなるであろう。そこで、本種の場合の性比と密度の関係が興味を持たれる。図57に、すでに述べた8つのホオズギ群落をこみにした場合の、1回の調査あたり個体数と性比（個体群中のメスの割合）との関係を示した

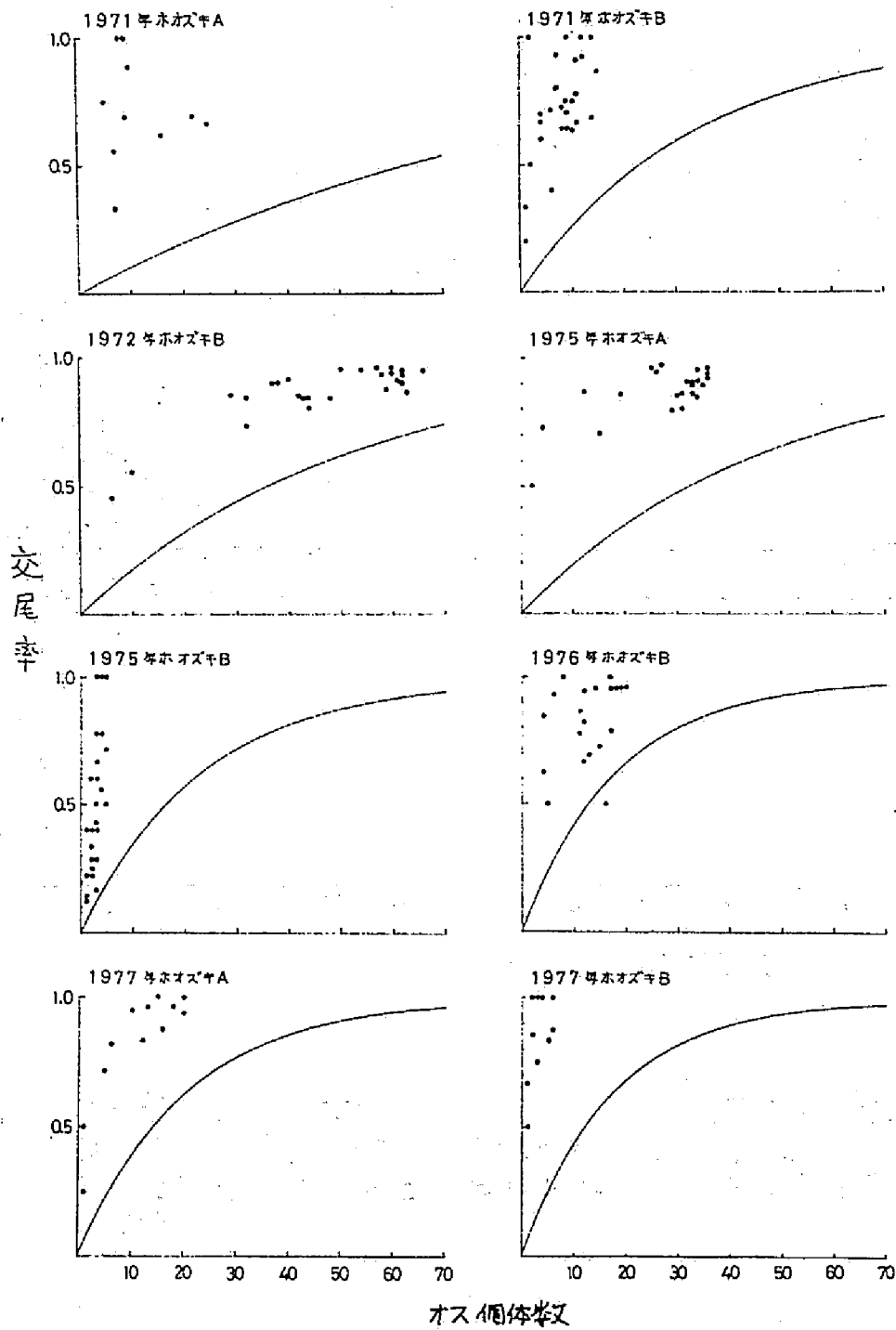


図56. さきざきのホオズキ群各個体群における、交尾回数
を無限としてオスとメスの分布から推定された交尾
率(●)と成虫がランダムに分布し交尾回数を無限と
仮定した配偶過程のモデルから期待される交尾率(実
線で示されたグラフ)との比較。

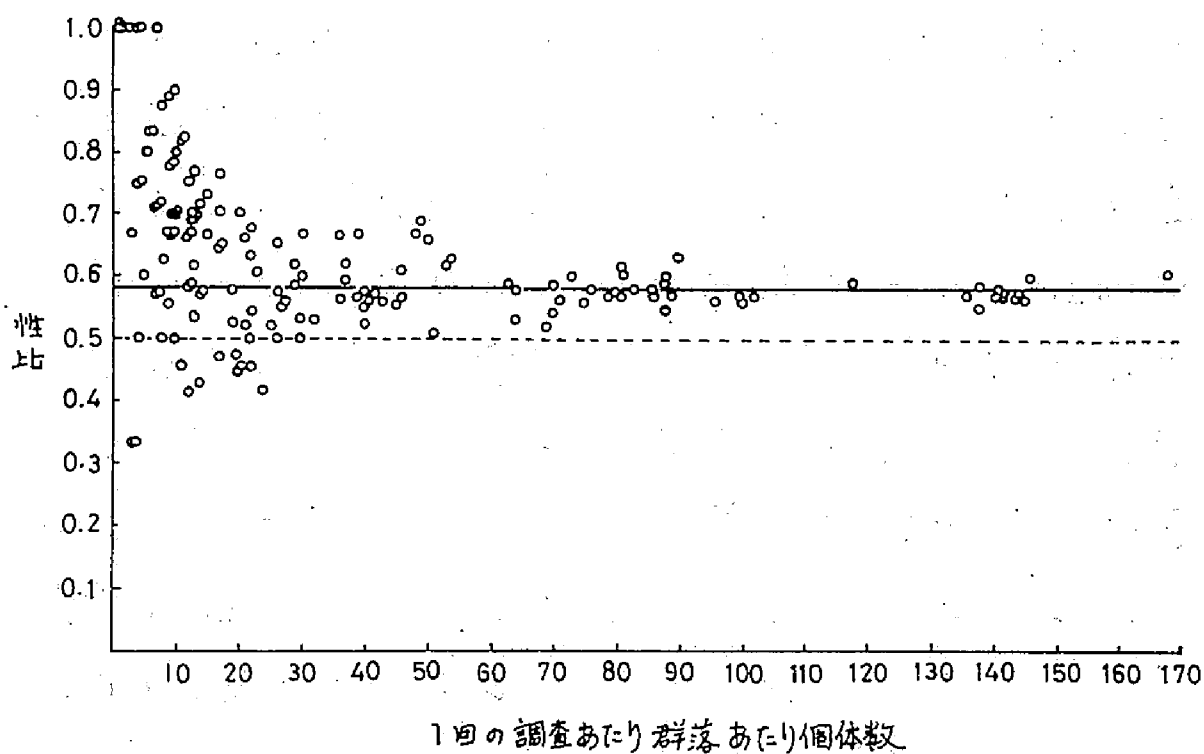


図57. さまざまなホオズキ群落における成虫の個体数と性比（メスの割合）との関係。図中の点線は性比が1:1の場合のラインであり、実線はすべてをこみにした場合の性比の平均値を示すラインである。

が、成虫個体数が多い場合には、性比は 0.58 に近く安定している傾向があるのに対して、個体数が少ない場合はかなり変動し、とくにオスに対してメスが多いという方向に性比がひずむ傾向がある。このような性比の動きからすれば、本種の場合むしろ低密度で交尾率の低下をきたしやすいと考えられるが、実際には低密度でも交尾率はあまり低下しないのであるから、一夫多妻制という配偶システムが持っている意義は大きいものと思われるのである。なぜこのような配偶システムが交尾率を増大させているのかという問題に対する具体的な検討は後に行うこととして、ここでは引き続き性比の問題についてふれていきたい。

すでに本種においては越冬後の成虫の場合、メスの方がやや多い傾向があることがわかっているが、越冬前の新成虫の場合にも同様な傾向があるのであろうか。このことを明らかにするために、さまざまなホオズキ群落における個体群の性比の実態を表 16 に示した。それによると、越冬後の成虫の場合は 9 つのいずれの個体群でもメスの方が多かったし、有意水準を 0.01 とした 2 項検定によっても、1971 年のホオズキ B 群落の個体群を除いて、すべて性比は 1:1 でないと結論された。これ

表16. さまざまのホオズキ群落における越冬後の成虫と新成虫の性比の
 実態。性比の右肩に記された*印は、2項検定で有意水準を0.01
 とした場合、性比が1:1ではないと判定された場合を示している。

年度	ホオズキ群落	越冬後成虫			新成虫		
		オス 個体数	メス 個体数	性比 (メス割合)	オス 個体数	メス 個体数	性比 (メス割合)
1971	A	136	186	0.58*	157	182	0.54
1971	B	223	272	0.55	529	550	0.51
1972	A	1279	1729	0.57*	855	1074	0.56*
1973	A	594	715	0.55*	---	---	----
1975	A	662	912	0.58*	382	540	0.59*
1975	B	71	193	0.73*	52	52	0.50
1976	A	---	---	----	102	80	0.44
1976	B	309	436	0.58*	229	248	0.52
1977	A	137	255	0.65*	---	---	----
1977	B	33	65	0.66*	---	---	----
平均				0.61			0.52

に対して、越冬前の新成虫の場合には7つの調査
個体群において、メスが多かったのが5つ、オス・
メス同数が1つ、そして逆にメスが少なかったの
が1つで、2項検定により性比が1:1でないとい
えるのは2個体群に過ぎなかった。これらの結果
からすれば、新成虫の場合どちらかというとメス
の方が多い傾向はあるものの、性比が1:1ではな
いといえないのに対して、越冬後の成虫の場合に
は明らかにメスの方が多い傾向があるといえよう。

ここで、なぜ越冬後の成虫の場合にメスが卓越
してくるのが問題となる。その理由として、一
つにはオスの方がホオズキ群落から移出する傾向
が強かったのではないかと考えられる。しかし、
第II章におけるホオズキ群落個体群の解析によれ
ば、オスとメスとで群落あたりの定着率に差はな
いので、その可能性はほぼ否定される。したがっ
て、越冬期において、メスよりオスの方が死亡率
が高かった結果であると考えられる。桐谷・法橋
(1970)は、ミナミアオカメムシで、越冬期にお
ける死亡率はオスの方が高いことを明らかにした
が、本種の場合も同様の可能性が強い。

さて、最後に、なぜ一夫多妻制が低密度でも交
尾率を低下させないという重要な機能を持ってい

るのかについての具体的な検討を行うことにする。当然のことながら、自然個体群のデータから推測された高い交尾率は、メスが多い株には必ずオスが存在するというパターンがない限り期待されないことは明らかである。したがって、まず、そのようなパターンが実際に存在するのかが調べてみた。

さまざまなホオズキ群落における個体群の調査データをこみにして、株あたりメス個体数とオスが同株に存在する割合との関係を示したのが図58である。それによると、メスが株に1匹いるときは、オスがいる割合が60%程度と低いが、2匹になると84%程度とかなり上昇し、それ以上では徐々に増えて、4匹以上ではほぼ100%になることがわかる。このことから、メスは株に単独でいるよりも、他個体とともに複数でいる方が、オスとの出合いは著しく高まるといえよう。しかし、この場合はさまざまな密度の個体群をこみにしているもので、これが個体群密度にかかわらず存在する普遍的な現象であるとは必ずしもいえない。

そこで次に、異なる個体群密度のホオズキ群落を単位にして、成虫密度に応じたオスの同株存在割合を異なる株あたりメス個体数のグループ別に

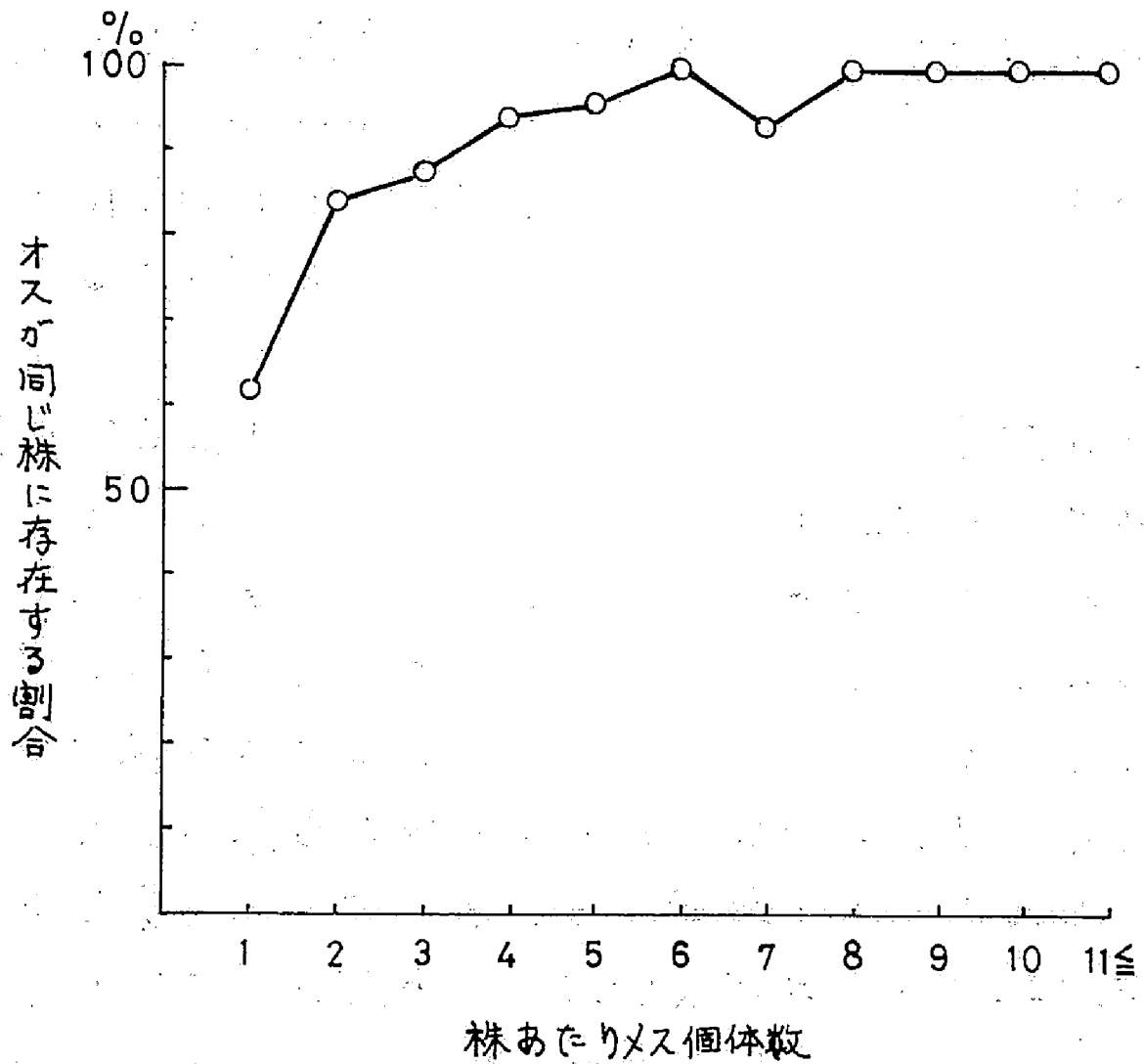


図58. さきさきのホオスギ群落をこみにした場合の、株あたりメス個体数とオスと同じ株に存在する割合との関係。

示したのが図59である。それによると、メスが株に1匹いる場合には、オスの存在割合は低密度個体群ほど低い傾向があるのに対して、2匹以上の場合には、個体群中のオスの割合が極端に低かった1例を除くと、低密度の個体群でも同株にオスが存在する割合はほとんど低下していないことがわかる。このことから、メスは他の個体とともに集団で生息しておれば、たとえ個体群の密度は低くても、オスとの出合いはかなりの程度保証されるものといえよう。したがって、オスとの出合いに関する限り、メスは単独でいるより集団でいる方が有利であると考えられるのである。このことは、メスの集団が何らかの形でオスに対して誘引的な効果を持っていることを意味しているのであろうが、すでに述べた自然個体群における推定交尾率の高さは、これだけでは説明がつかないことも確かである。なぜなら、メスが集団形成によって何らかの誘引性を持つことだけが、オスとメスの出合いを高める唯一の方策であるとすれば、オスはより大きなメスの集団が形成された株に集中するに相違なく、オスの数が相対的に少ない場合には、メスが相当数いてもオスが不在の株が増加し、全体的な交尾率としては逆に低下する可能性

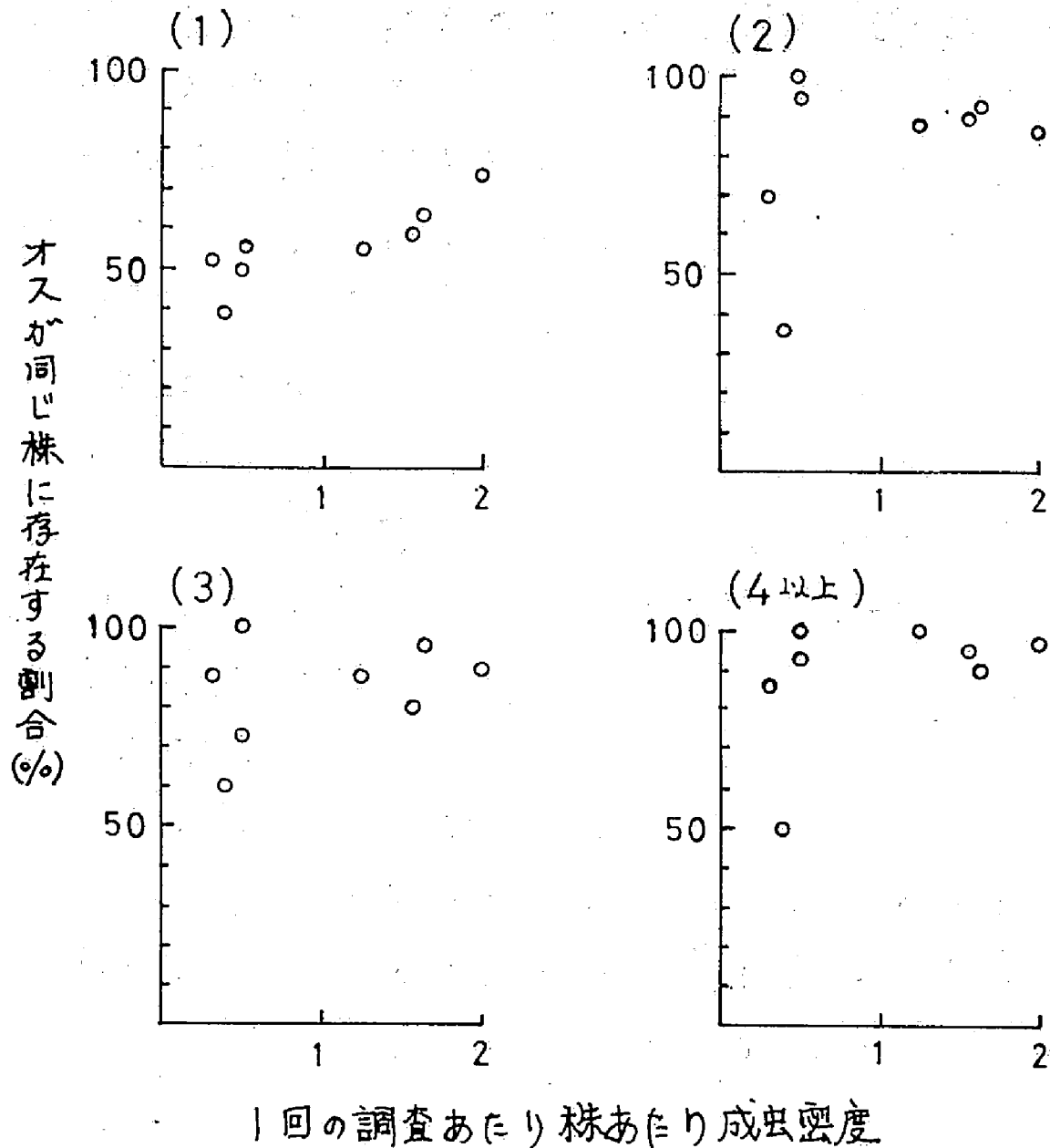


図59. 異なる株あたりメス個体数のグループ(○内の数字がメス個体数を意味している)ごとに示された、各々のホオズキ群落における成虫密度とオスと同じ株に存在する割合。

が出てくると考えられるからである。したがって、ここでもう一つ、オスのなわばり制の役割について評価する必要がある。

すでに第IV章で明らかにされているように、先住者がなわばりを作っている株に侵入したオスの滞在期間はごく短い。明らかに、このようなオスは他の株のメスを探索せざるをえなくなるのである。その結果、まだオスに発見されていないメスを発見する確率は高まるだろう。すなわち、なわばり制は、たとえば1つのホオズキ群落の中で、オスを適度に分散させることによって、メスを発見する確率を高めているともいえるのである。このような方策では、少ないオスでも多くのメスをカバーすることが可能であろうから、とくにオスの割合が低い場合には、その意義は大きいと考えられる。ただし、オスの交尾能力が高いという前提が必要である。

以上のことから、メスが集団を形成してオスを引きつける一方、オスはなわばり制によって相互に排斥し合うことによって、少数のオスでも多くのメスをカバーし、交尾率を高めることが可能であるものと結論づけられる。

2). オス密度と交尾効率

オス密度の増大に伴い、交尾における干渉が激しくなることによって、交尾の効率が低下することが予想される。このような交尾の効率を測る一つの目安としては、メスに対するオスの交尾行動のうち、どの程度が交尾器の結合にまで到達したのかという、いわば交尾成功率が考えられる。

この交尾成功率を求めるには、配偶行動に関する連続観察にもとづく詳しいデータが必要であるが、本章の1で述べられた観察データはその条件を満足させるものであった。そこで、このデータをもとにして、異なる密度区ごとにこの交尾成功率を求め、その結果を表17に示した。それによれば、1ペア区では交尾成功率はほぼ90%と非常に高いのに対して、2ペア区以上、すなわち2匹以上のオスがいた密度区では極端に低下し、とくに4ペア区では23.5%まで低下していることがわかる。オスに対するメスの交尾妨害は本種の場合考えられないので、これは明らかに他のオスの干渉によるものと考えられる。しかし、実はこの値はなわばりオスと非なわばりオスをこみにした結果である。非なわばりオスの場合、茎部に侵入してメスと交尾を行おうとしても、ほとんどの場合、

表17. ガラス円筒内で観察されたオスの配偶行動が成功して交尾に到った割合と成虫密度との関係。

ペア数	配偶行動回数	交尾回数	交尾成功率(%)
1	19	17	89.5
2	46	25	54.4
4	21	13	61.9
8	17	4	23.5

表18. ガラス円筒内で観察されたふりばりオスの配偶行動が成功して交尾に到った割合と成虫密度との関係。

ペア数	配偶行動回数	交尾回数	交尾成功率(%)
1	19	17	89.5
2	39	25	64.1
4	18	11	61.1
8	10	4	40.0

なわばりオスの排斥行動により不成功に終るので、2ペア区以上の密度区における交尾成功率の低下の理由として、このことがあるのは否めない。そこで、より厳密には、なわばりオスだけを取り出して、その交尾成功率をみる方が妥当であると考えられる。

それぞれの密度区で認定されたなわばりオスのみについて交尾成功率を算出した結果を示したのが表18である。非なわばりオスをこみにした場合ほど顕著ではないが、この場合もペア数の増大とともに明らかに交尾の成功率は低下しており、他オスの存在はなわばりオスの交尾成功率を低下させ、交尾効率を悪化させると結論される。

次に、1977年の野外ケージ内実験個体群におけるデータを用い、オス密度が交尾効率に与える影響を分析する。すでに述べたように、この個体群では1つの株(株番号15)で、6月11日～6月25日までの15日間、オスの極度のこみあいによってなわばりが崩壊した状態が見られた。このような、虫みずから高密な状態を作りだした株において、交尾がどのような形で、そしてどの程度なされたのかはまことに興味深い。そこで、この株とほぼ同時期に、特定の1匹のオスによりなわばりが形

成された株との交尾に関する比較を行った。この場合、比較の対象にしたなわばり形成株は、比較的長期のなわばり形成がみられた4, 8, 11, 16番の株であった。

さて、上記の比較を行う前に、それぞれの株における存在オス個体の滞在日数を比べることにより、15番の株の特異性を示しておく。図60に、それぞれの株におけるオス個体の滞在日数の頻度分布を示した。この図から明らかなことは、なわばりが形成されていた4, 8, 11, 16番の株では、1匹だけ滞在日数が長い個体が存在し、それ以外は極端に短い傾向にあるが、15番の株では、滞在日数が短い個体から長い個体まで連続的に変化しているということである。前者の株の場合、いずれも滞在日数の長い1匹の個体がなわばり形成個体、逆に短い複数個体の個体が非なわばり個体である。非なわばり個体の滞在日数が短いのは、すでに述べたようになわばりオスの排斥行動による。これに対して、15番の株では特定のオスによるなわばり形成がなく、したがって排斥行動も存在しなかったことが侵入個体の滞在日数を短いものだけに限定しなかった原因であるといえよう。

これで、15番の株の特異性はより明白になった

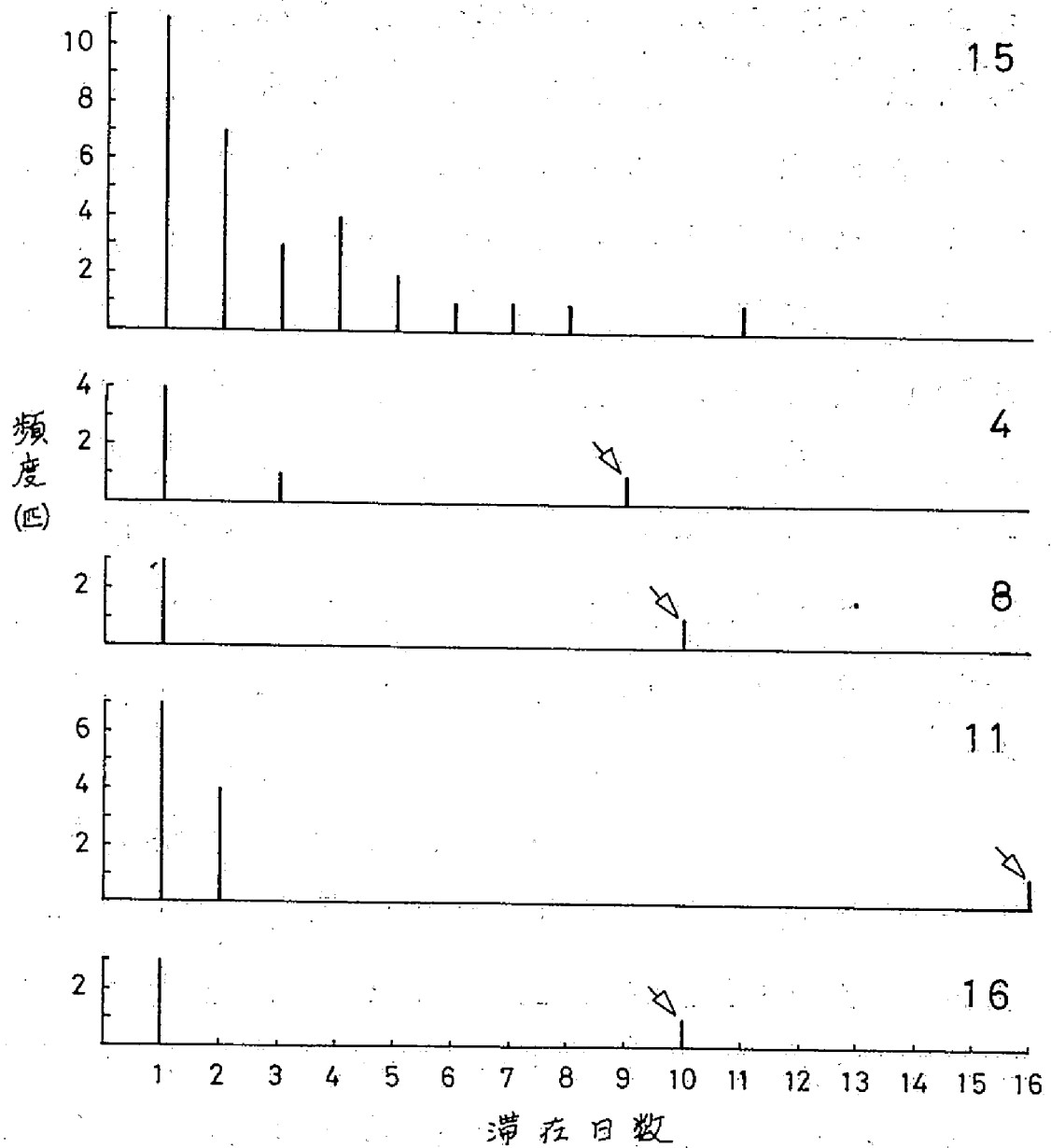


図60. 野外ケージ(1977年)におけるなわばり前壊株(15番)と
なわばり形成株(4・8・11・16番)でのオス個体の滞在日数の
頻度分布にみられる違い。矢印は、なわばりオスを指して
いる。

が、本筋に立ち戻って、これらの株上での交尾について比較を行うことにする。表19に示したように、なわばり形成が見られた株では、交尾を行った個体はいずれも1匹のなわばりオスだけであるのに対して、なわばり形成がみられなかった15番の株では、7匹という複数のオスが交尾を行ったことがわかる。しかし、観察された交尾回数には、それほど差異はなく、したがって、交尾個体あたり交尾回数は15番の株で極端に少なくなっている。さらに、オス全体としての交尾効率を示すと思われる総滞在日数あたり交尾回数でみても、15番の株の値は非常に小さく、明らかにこの株では交尾の効率が悪かったことがわかる。

このような事実からすれば、オスがもっとも交尾能力を発揮するのは、他オスを排してなわばりを形成している場合であり、高い密度でなわばりを形成せずに無秩序に存在している場合には、十分にその交尾能力を発揮しえないものといえよう。しかしながら、そうであるからといって、このような高密のなわばり崩壊株での交尾効率の相対的な悪さを、単にこみ合い過ぎによる異常な結果として否定的に評価するのは必ずしも正しい評価ではないだろう。このような株でもすでに述べた表

表19. 野外ケージ(1977年)におけるなみはり崩壊株となみはり形成株、
での交尾の実態。

	株番号	期間	日数 (A)	滞在 個体数	総滞在 日数 (B)	交尾 個体数 (C)	交尾 回数 (D)	D/A	D/C	D/B
なみはり 崩壊株	15	6/11-6/25	15	31	92	7	11	0.73	1.57	0.12
	4	6/12-6/20	9	6	16	1	8	0.89	8.00	0.50
なみはり 形成株	8	6/13-6/22	10	4	13	1	6	0.60	8.00	0.46
	11	6/10-6/25	16	12	31	1	9	0.56	9.00	0.29
	16	6/12-6/21	10	4	13	1	8	0.80	8.00	0.62
	合計		45	26	73	4	31	0.69	7.75	0.42

19 によれば、1日あたりの交尾回数 はなわばり形成株と同程度であることは、メスの側から見れば、何ら交尾率の低下が起っていないことを意味しており、問題はないのである。

もしかりに、このような高密度の株で、1匹のオスがあく迄もなわばりを防衛しようとするならば、そのほとんどのエネルギーをなわばり防衛に費やし、交尾を行うことができず、また侵入オスも不断に排斥されてやはり交尾を行うことができない結果、まったくメスが交尾をされないという状態になりかねないであろう。このような状態に比べたら、たとえ交尾能力を十分に発揮できないとしても、ある程度の交尾のチャンスは存在するなわばりの崩壊状態の方が、個体群の交尾率を低下させないという点では好ましい。ここに、個体群密度に対応した本種の社会システムの転換の意義があるものと思われる。

4. 他種カメムシ類の配偶システムとの比較

これまで明らかにしてきたホオズキカメムシの配偶システムを他のカメムシ類の配偶システムと比較することは、興味深い。しかし、カメムシ類の配偶システムに関する詳しい研究は、これまで

まったく見受けられない。したがって、カメムシ類の配偶システムについての情報は非常に少なく、本種の配偶システムと比較する目的から、マルカメムシ *Coptosoma punctissimum* とツマキヘリカメムシ *Colpura opaca* の2種のカメムシについて、交尾に関する自然個体群での実態調査と簡単な飼育実験を行ってみた。

前者の場合は、京都市左京区鞍馬にある小さな大豆畑（株数20本）で、1976年の7月5日から8月25日まで、不定期に11回の調査を行った。後者の場合は、やはり鞍馬にあるギシギシの群落（株数43本）で、1977年の5月10日から8月3日まで、不定期に15回の調査を行った。

調査はいずれも、株を単位にした全数調査で、交尾に関する情報も含わせて記録した。なお、ツマキヘリカメムシは、同年に鉢植えのスイバをガラス円筒（内径13 cm, 高さ40 cm）でおおった中で、交尾に関する観察を行った。

まず、配偶システムを反映するものとして、空間分布様式の特徴を比較することが重要であると考えられるので、これら2種のカメムシとホオズキカメムシの分布の解析をこころみた。ホオズキカメムシの場合は、1976年のホオズキB群落にお

ける個体群データを使用した。また、分布の解析にあたっては、Iwao (1968) が提出した $\bar{m} - m$ 回帰法を使用した。

Iwao は、種々の平均密度 (m) に対応する平均こみあい度 ($\bar{m}$) は、単一の直線回帰関係にしたがうことを、さまざまな確率分布モデルや実際の個体群から得られたデータにもとづき明らかにした。すなわち、

$$\bar{m} = \alpha + \beta m$$

α は $\bar{m}$ 軸における切片で、基本集合度指数 (index of basic contagion) とよばれ、分布の基本単位を示すものである。一方、 β は回帰係数で、密度-集合度係数 (density-contagiousness coefficient) とよばれ、そうした基本単位のある一定空間での分布パターンを示すものである。前者の指数の場合は、単一の個体が分布の基本単位であれば $\alpha = 0$ 、コロニーが分布の基本単位であれば $\alpha > 0$ である。後者の指数の場合は、基本集合単位が区画ごとにランダムに分布する場合には $\beta = 1$ 、多少とも集中的に分布する場合には $\beta > 1$ 、逆に均等に分布をする際には $\beta < 1$ となる。

この方法の実際の適用にあたっては、いずれの個体群においても調査日ごとに食草の株を単位と

して β と m を算出し、直線回帰を行った。これらの結果を示したのが図61である。まず β に注目すると、ホオズキカメムシの場合は、メスが強い集中分布、オスが均等分布とまったく逆であるのに対して、他の2種ではオス・メスともに強い集中分布をしていることがわかる。明らかに、オスとメスとで分布のパターンが異なるホオズキカメムシの場合は、特異的であるといえよう。一方、 α の値を見ると、ホオズキカメムシとマルカメムシがオス・メスともに0に近い比較的小さな値を示しているのに対して、ツマキヘリカメムシの場合はいずれも3を越える非常に大きな値を示しており、この虫がある程度大きな集団を分布の基本単位にしていることがわかる。

次に、オスとメスとの分布の関係性、すなわち分布の重なりについて、この方法ではわからないので、別の方法で解析しなければならない。これには群集内部の2種の分布の連関を解析するために使われてきた方法を用いることが可能である。最近、Iwao (1977) は、Lloyd (1967) の提案した種間平均こみあい度を用いて、2種の分布の連関を解析する新たな方法を発表したが、分布相関の指数として w を提案した。この値は、

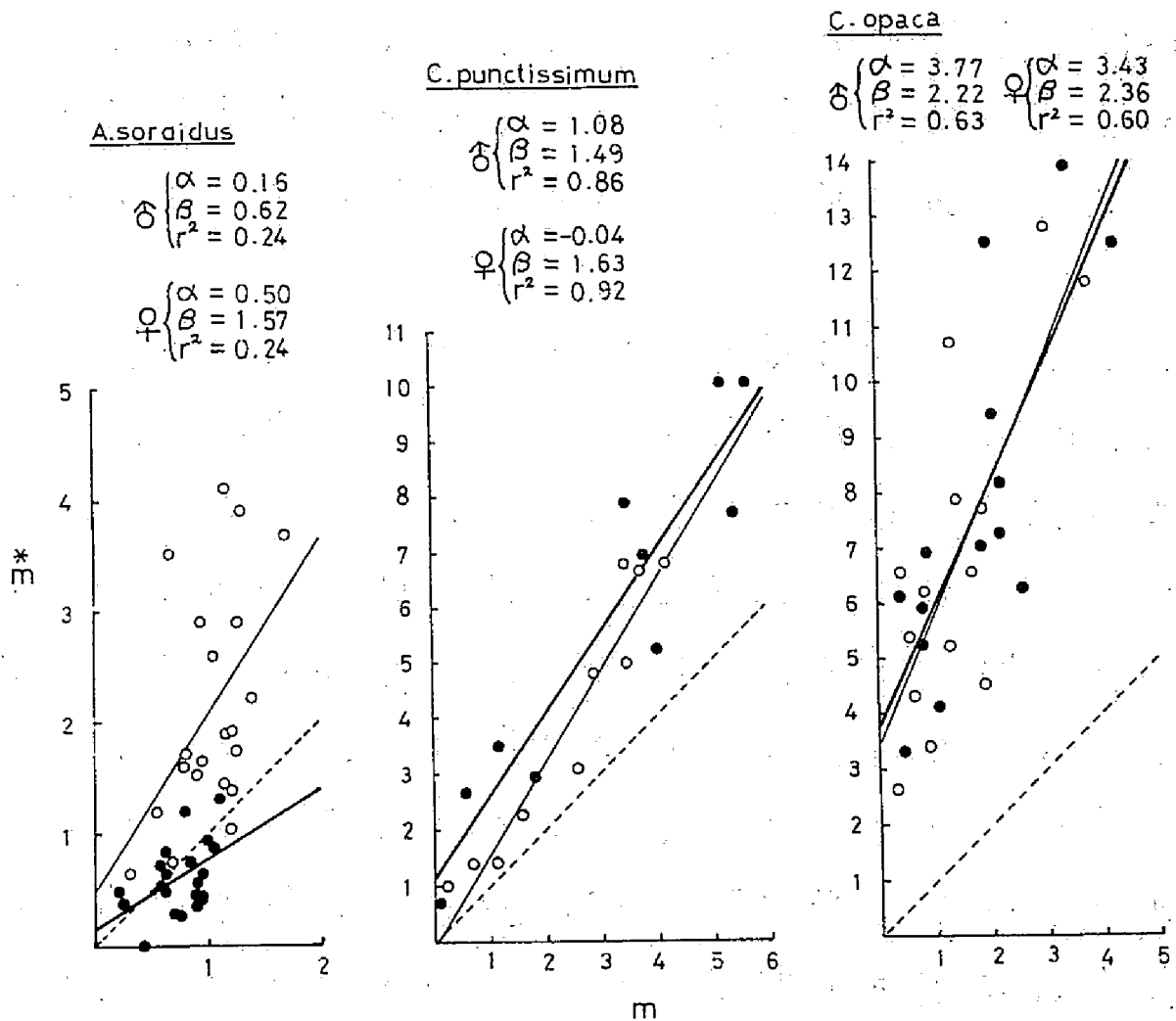


図61. ホオズキカメムシ(左), マルカメムシ(中), ツマキイリカメムシ(右) 3種成虫(♂オス, ♀メス)の株あたり分布。点線はポアソンラインである。

独立分布では0, 正の連関で $0 < \omega < 1$, 負の連関では $0 > \omega > -1$ の値をとることがわかってゐる。

この指教は、オスとメスとの分布の連関を調べるうえでも有効であるので、3種の個体群におけるオスとメスの分布の重なり度を測るために使用した。

3種の個体群で調査日ごとに株を単位としてこの指教を算出し、株あたりの成虫密度との関係がわかるように示したのが、図62である。それによれば、 ω の値はいずれの種でも正の値を示し、オスとメスの分布には正の連関があることがわかる。しかし、その程度は同じではなく種によってかなり異なっている。ツマキヘリカメムシは、密度にかかわらず常に1に近い高い値を示していることから、オスとメスとの分布の重なり度は非常に高いものといえる。マルカメムシの場合は、ツマキヘリカメムシに比べるとその値がやや低く、とりわけ低密度の時にその傾向が強いが、それでも全般に ω の値は高いレベルにあり、やはりオスとメスとの分布の重なり度は非常に高いといえよう。ところが、ホオズキカメムシの場合だけはかなり様相を異にしていて、相対的に低い値を示すのみならず、成虫密度に対して負の相関があ

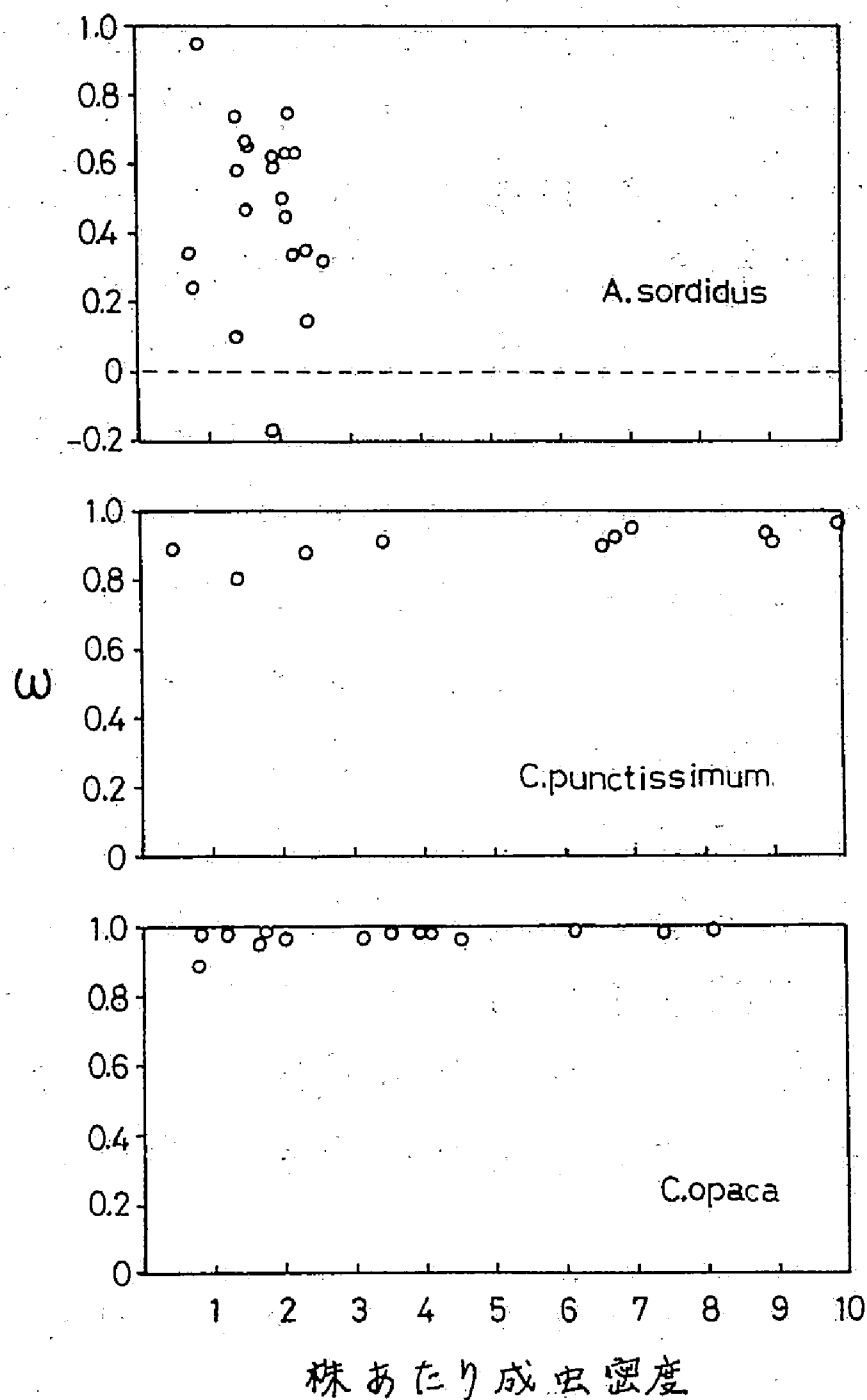


図62. ホオズキカメムシ(上), マルカメムシ(中), ツマキハリカメムシ(下) 3種について, 食草の株単位で求められたオスとメスの分布相関 ω 指数(ω)と株あたり成虫密度との関係。

るようにすらみえる。このことは、一見奇異なようにも思えるが、この虫のオスになわばり制があることを考えると、決して不思議なことではない。すなわち、なわばり形成オスの排斥行動により、特定の株へのオスの集中は通常かなりの程度回避され、分布が均等化しているので、メスの密度が高くなって大きな集団が株に形成されればされるほど、メスの分布との重なりは悪くなって当然であるといえる。しかし、このようなオスとメスとの分布の重なり度の低さは、本種の配偶者を探索する行動における能力の低さを意味するものではない。すでに本章3, 4で述べたように、個体数におけるオスとメスの対応を問題とせずに、存在の有無だけを問題にすれば、この虫でもオスとメスとの分布の対応性はかなり高いといえるのである。

さて、次に、このようなオスとメスとの分布の連関性と強いかわりを持っていると思われる交尾の実態についてみてみよう。まず、図63に調査の時点の株あたり成虫密度と、交尾が観察されたメス個体のメス全体に対する割合との関係を示した。この場合も、3種でまったく異なるパターンを示すことがわかる。ホオズキカメムシの場合は、

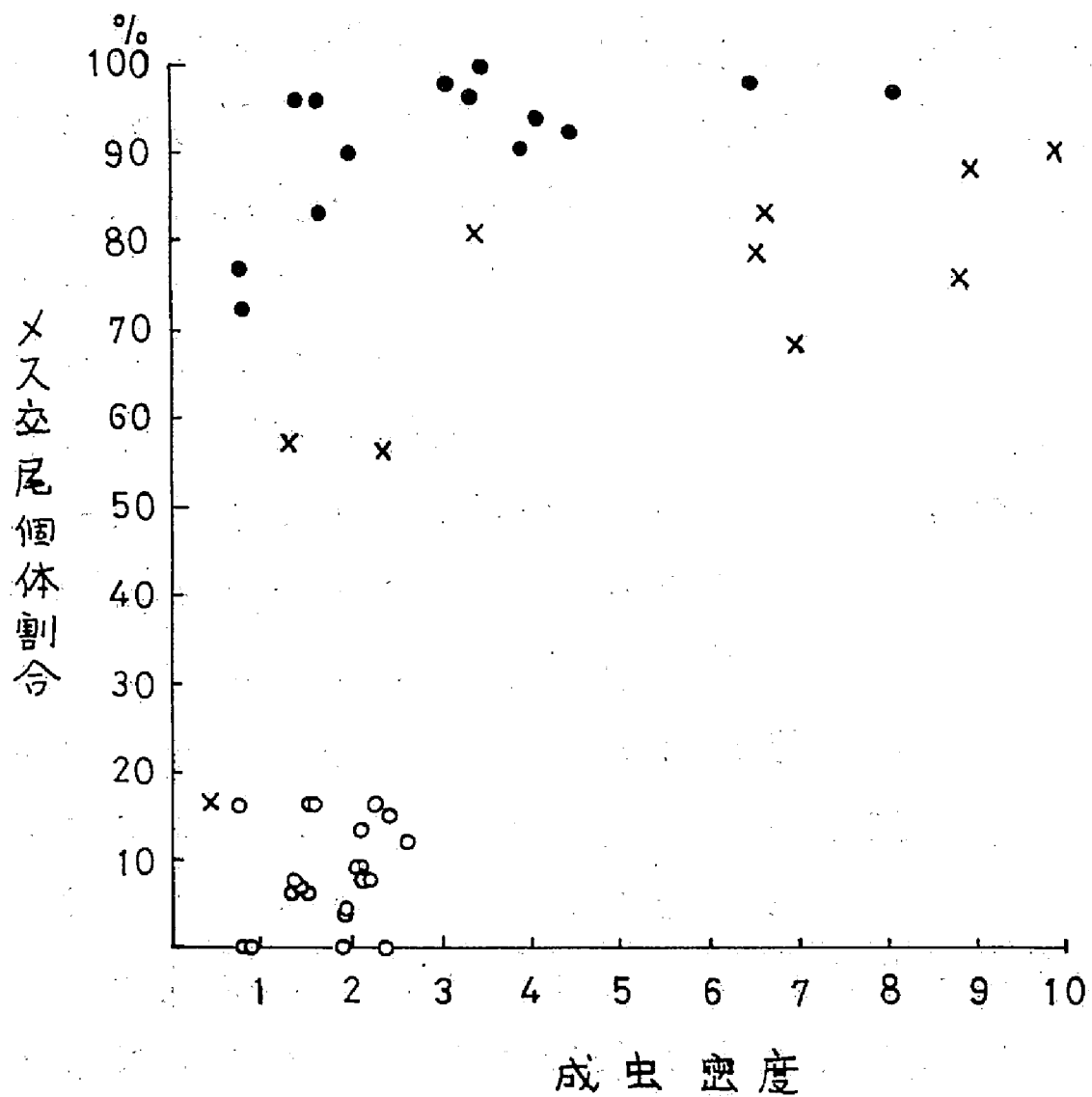


図63. ホオズキカメムシ(○), マルカメムシ(x), ツマキヘリカメムシ(●) 3種における株あたり成虫密度と交尾が観察されたメス個体の割合との関係。

その割合が20%以内と極端に低く、かつ成虫密度との関係もまったくみられない。マルカメムシは、成虫密度が低い場合はかなり交尾メスの割合は低下するが、密度の増大につれて急速に上昇し、株あたり10匹程度になると90%程度の高い値を示している。そして、ツマキヘリカメムシの場合は、株あたり1匹にも満たない低密度でも、70%以上の高い交尾個体の割合を示すばかりか、密度の上昇につれてすぐにほぼ100%の個体が交尾を行っている状態が出現しているといえる。

このようなメスの交尾個体の割合における種ごとのパターンの違いは、一つには図62にすでに示したオスとメスとの分布の重なり程度の違いによるものであることは明らかである。

さらに、ホオズキカメムシで交尾個体の割合が低い原因としては、まず本種のオスが他の2種と違って個体数が少ない上に（個体群のメス割合でみた性比は、ホオズキカメムシが0.59であるのに対して、ツマキヘリカメムシが0.44、マルカメムシが0.43がある）、なわばりを形成して株に存在するメスを占有してしまうために、株にいるオスの数だけメスが交尾をされないということがあげられよう。さらにここでもう一つの重要な原因と

して、本種の交尾時間が1時間以内と短いことがあげられる。ツマキヘリカメムシでの観察によれば、交尾時間は平均して2.7日、最長8日にも及んだことと比較すると、いかにホオズキカメムシの交尾時間が短いかがわかるであろう。マルカメムシの場合は残念ながらデータはないが、ホオズキカメムシよりはるかに長いものと思われる。

カメムシ類では、他にも交尾時間の長い種が多数知られている。たとえば、イネカメムシ *Lagynotomus assimulans* の18時間（大内，1955）、ルリクチブトカメムシ *Zicrona coerulea* の7時間、チャイロカメムシ *Eurygaster sinica* の14時間、セアカツノカメムシ *Acanthosoma denticauda* の5昼夜3時間（小林，1957）、そして、ミナミアオカメムシ（桐谷，法橋，1970）の4時間という観察記録があげられる。

いずれにしても、ホオズキカメムシのように交尾時間が短い場合には、交尾が調査中に発見される確率は減るであろう。したがって、交尾時間の短さがホオズキカメムシにおいて観察される交尾個体の割合を低める大きな要因になっていることは否めないのである。

以上、異なる3種において、空間分布様式や性

比、そして交尾個体割合や交尾継続時間などから推測される配偶システムに、かなりの違いがあることが明らかになったが、このような配偶システムの違いはどのように解釈されるのであろうか。

まず、交尾効率という観点からこのことを検討してみよう。ホオズキカメムシの場合は、すでに述べたように、オスが食草の株になわばりを作って生息場所の中で適度に分散することがメスとの出合いの機会を高め、かつ交尾時における他オスの干渉を排するという役割を持つと考えられるので、とくにオスが相対的に少なくなりがちな低密度の個体群において、交尾効率を低下させないという利点を持つ方策であるといえる。このような方策の場合、1匹のオスが多くメスと交尾が可能であるという条件が必要であるが、本種の交尾継続時間が1時間以内と短く、1日内でも多回交尾が可能であることにより、このような条件を十分に満足させているものと考えられる。

次に、ツマキヘリカメムシやマルカメムシの場合であるが、メスの分布にオスが個体数レベルで対応することにより、両性の出合いを高める方策であるといえる。とりわけツマキヘリカメムシの場合、かなりの低密度でもオスとメスの分布の重

なり程度が著しく高く、オスの配偶者を探索する上での能力がすこぶる高いものといえよう。このような方策の問題点は、高密度になるとメスが集めた株にオスも著しく集中することにより、メスを巡るオス間の競争が激化し、交尾の効率が低下する可能性があることである。さらに、低密度の時は有利であるといえるメスに比してのオスの多さが、このような状況ではオス間の競争の激化を一層助長させるものと推測されるのである。したがって、このことを回避するための何らかの方策が必要であるに違いないが、ツマキヘリカメムシで確認されたように交尾時間が著しく長いということが、あるいはその方策があるかもしれない。なぜなら、ツマキヘリカメムシについての筆者の観察によれば、単独の交尾をしていないメスを巡ってはオスは他のオスとの競争を行うが、交尾している個体に対しては、オスであれメスであれまったく無関心であり、それ故、交尾継続時間が長いために、ほとんどのメスが交尾をしているという状況の下では、たとえ数十匹のオスが同一株に存在していても何らの混乱も見られなかったからである。

このように、交尾効率という観点からみれば、

当然のことながら、いずれの種の配偶システムもそれなりに適応的であるといえよう。

さて、次にもう一つ異なる観点から3種の配偶システムを論じてみよう。それは、sperm competitionの観点である。Parker (1970) は、さまざまな昆虫において、以前の交尾によって受精のうに貯えられた精子が、次の交尾によって注入された精子によって物理的に置き換えられることによる無効になることを報告している。さらに彼は、このような現象、すなわち sperm competition を回避する方策が種々の昆虫で発達していることを強調している。その具体的な方策としては、たとえば交尾後メスが他のオスを受けつけなくなること、長い時間にわたる交尾、そしてなわばり制などがあげられるということである。

このような観点にたてば、ホオズキカメムシのなわばり制も、ツマキヘリカメムシの長時間にわたる交尾も、sperm competition を避ける方策としてまったく同じ適応的意義を持っていることになる。オスのなわばり制が sperm competition を避ける方策として有効であるのは、なわばりオスがメスを独占することにより、他のオスとの交尾を妨げるからであるが、この場合、オスの交尾

能力が低いと全体的な交尾率の低下を招くことになりかねない。もし、ホオズキカメムシのオスのなわばり制がこのような役割を果たしているとしたら、必然的に伴いやすい交尾率の低下は交尾継続時間を短縮してオスの交尾回数を増大させることによって回避されているものと解釈できよう。

次に、長時間にわたる交尾がやはり sperm competition を避ける方策として有効であるのは、交尾期間中は他のオスによって交尾されないということによるのであるが、同時にこのことは交尾している期間に他のメスとの交尾が不可能であることを意味しているので、オスの交尾回数の減少によって全体的な交尾率の低下をきたす可能性が出てくるのである。したがって、このような方策が有効であるためには、1オスあたりの交尾回数の少なさをメスに対するオスの相対的な多さでカバーし、かつオスとメスの分布の重なりも高いことが望ましいといえるが、ツマキヘリカメムシの場合には、このような条件を十分に満足させているものと解釈することが可能である。

このように、現在の段階では昆虫における配偶システムは交尾効率や sperm competition という異なる観点から位置づけることが可能であるといえる。

これらの異なる観点もどのように統合していくのが今後の課題であるに違いない。しかし、交尾効率や sperm competition といったことは、それだけではさまざまな種における配偶システムの多様性について何らの説明を与えないものではない。そのためには、種の繁殖戦略の特性をふまえる必要があり、その中でこそ種にとってなぜ異なる配偶システムがとられているのかが明らかになっていくものといえるだろう。

5. 第V章のまとめ

本種のメスは食草の株単位で強い集中分布をなし、逆にオスが株になわばり作って互いに排斥し合うことにより、1匹のオスが複数のメスを相手に交尾を行うという一夫多妻制が成立する。さらに、メスが食草の株内で集団を形成する傾向があり、オスも通常このメスの集団を起点にしてなわばりの防衛行動を起す結果、1匹のオスと複数のメスという単位がしばしば空間的なまとまりをもって存在する。このことから、本種の一夫多妻制をハレムであると規定した。

このハレム内のメスの数、すなわちハレムサイズは自然個体群や野外ケージ内実験個体群のデー

タから、多くて10匹程度、平均的には2〜3匹程度であることが明らかとなった。

このような配偶システムの意義を考察するため、ランダムな交尾を前提とした配偶過程のモデルと比較した結果、少数のオスでも交尾率を高める役割を果たしていることが示唆された。

本種においては、新成虫の性比（個体群中のメスの割合）は、さまざまな自然個体群で平均して0.52前後で、ややメスが多い程度であるが、越冬後には0.61ぐらいになり、明らかにメスの方が多くなる。さらに個体群のサイズ（もしくは密度）が小さくなった場合には、性比が著しく不安定になり、とくにオスが著しく少なくなる傾向が見られる。このような事実からすれば、少ないオスでも個体群の交尾率を上げることが可能な本種の配偶システムは、個体群の存続にとって重要な役割を果たしているものと推測された。

人為的にオス密度を増加させて、なわばりオスへの他オスの干渉を増大させた実験や、野外ケージ内実験個体群におけるオスが極度に集中したなわばり崩壊株での観察から、オス密度の増大はオスの交尾効率を低下させることが明らかとなった。このことから、オスが1匹のハレムという配偶シ

システムは、他オスの干渉を排除した配偶システムであるために、オスの交尾効率を高める意義も持っていると推測された。ただし、オスの集中によりなわばりが崩壊した状態では、1オスあたりの交尾頻度は低下するが、株全体としては1なわばりオスに匹敵する交尾頻度を保証していることが観察された。これは高密度下では1匹のなわばりオスがあく迄もなわばりを防衛することによって必然的に起るものと思われる無交尾状態を避けるための適応的方策として、積極的意義があると考えられる。

本章では、本種と他の2種のカメムシ（ツマキヘリカメムシ、マルカメムシ）の配偶システムの比較も行った。その結果、この2種はホオズキカメムシと異なっており、オス・メスともに食草の株単位で強い集中分布を行うと同時に、両者の分布の重なり度も著しく高く、かつ交尾時間も長いという、まったく異なる配偶システムをとっていることがわかった。交尾効率という観点からすれば、このようなシステムはオスとメスの分布の個体数レベルにおける対応をできるだけ高めることにより交尾の効率を上げる方策であると考えられるが、このことから必然的に起るであろうオスのこみ合

いによる相互干渉の増大は、交尾時間の延長により回避しているものと推測された。

一方、sperm competitionの観点から評価すると、本種のオスのなめばり制やとくにツマキヘリカメムシの著しい交尾時間の延長は、ともにsperm competitionを避ける方策であるとも考えられた。

第Ⅶ章．配偶システムと産卵過程

前章では、本種の成虫で見い出された一夫多妻制を、交尾過程の分析を通じて評価することをこころみてきた。しかし、配偶システムは、交尾過程のみならず産卵過程とも密接なかわりを持っているはずである。とくに本種の場合、すでに述べたように、交尾過程と産卵過程はほぼ2ヶ月間という長い期間にわたって同時に存在するものであるから、交尾過程のみならず産卵過程の分析も、一夫多妻制を総合的に評価するうえに欠かすことができない。とりわけ、個体群密度がこのような配偶システムを通じてどのように産卵過程に影響を与えるかは興味深いので、さまざまな角度から検討していくことにする。

1. 自然個体群における産卵様式

成虫密度と産卵との関係を調べるために、2つの比較的高密度の個体群をその分析の対象に使った。1つは、1975年のホオズキA群落における個体群であるが、この個体群では特定の1本の株にメスのみならずオスも集中する強い傾向があった。もう1つは、1976年のホオズキB群落における個

体群であり、この個体群ではオスのなわばりがよく確立しており、特定の株へのオスの集中現象はまったく観察されなかった。

以上の二つの個体群について、1株あたり調査日あたりの成虫密度と1メスあたり調査日あたりの産卵数との関係をみた。ただし、この場合の1メスあたり調査日あたり産卵数とは、ある株での総産卵数を調査日あたり延存在個体数で除したものである。またこの分析に際しては、メスの延存在個体数が10匹未満の株は除外した。

これらの分析の結果を示したのが図64である。とくに低密度の株ではばらつきが大きい。いずれの個体群においても密度の高かった株で、メスあたりの産卵数は低下する傾向がある。このような傾向はメス密度との関係をとったときもっともはっきりしており、したがって産卵に対してはメス自身の密度が重要な影響を与えていることが示唆される。

いずれにしても、成虫密度の高い株での産卵が抑制されるならば、株あたりでみた分布の集中度は成虫期よりも卵期の方が低くなるに違いない。そこで、1975年のホオズキA群落の個体群データを用いて希- m 回帰分析法により、株を単位とし

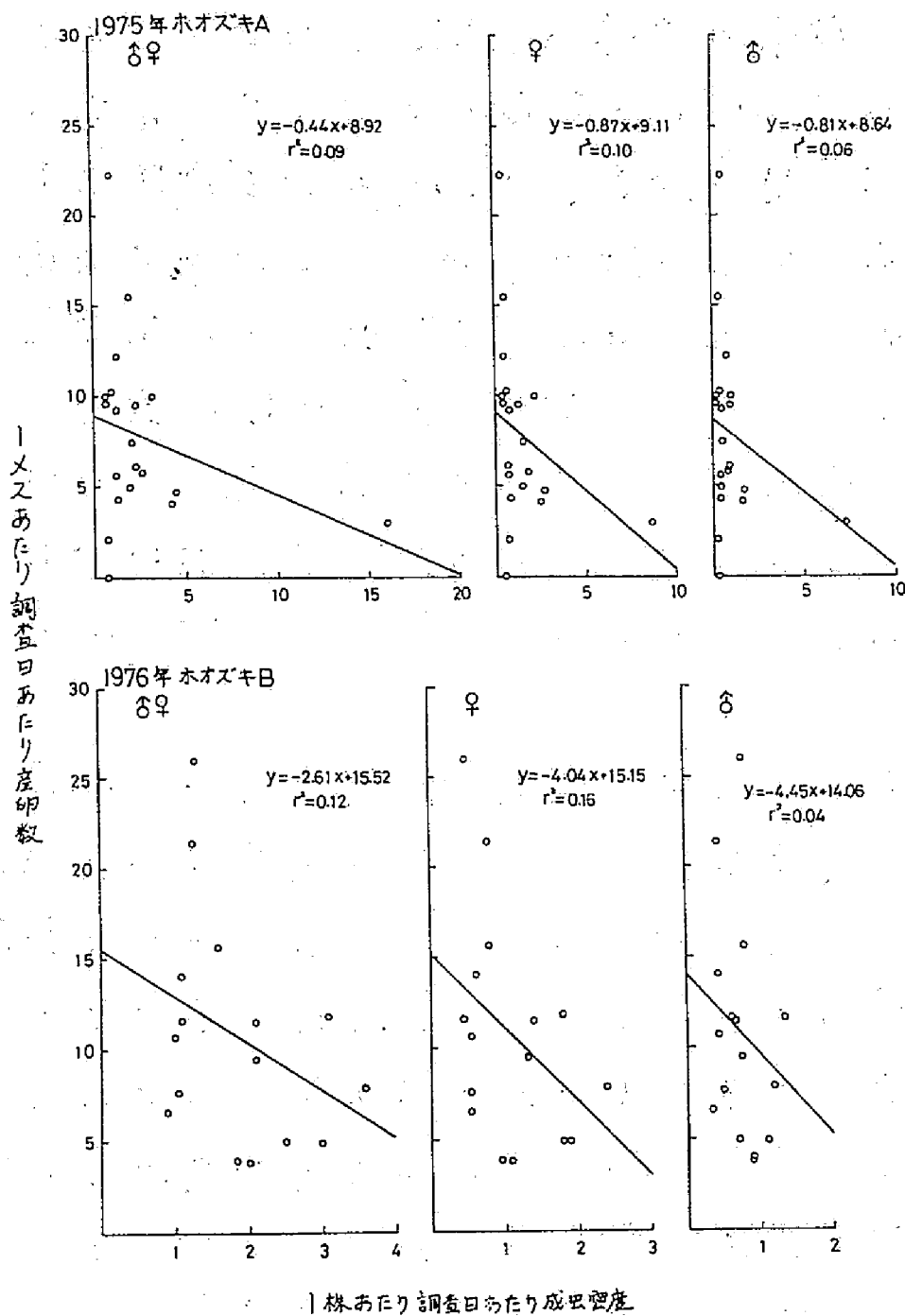


図64. 1975年ホオズキA群落と1976年ホオズキB群落
における株単位での調査日あたり成虫密度とメス
あたり調査日あたり産卵数との関係。

たメス成虫と現存卵の空間分布様式の解析を行った。その結果を示したのが図65である。それによると、メス成虫は $\alpha = -0.41$, $\beta = 6.11$ であるからほぼ個体を単位として非常に強い集中分布をするが、現存卵は $\alpha = 24.72$, $\beta = 2.23$ と、卵塊を単位とした比較的弱い集中分布をすることがわかる。すなわち、株単位でみた場合、成虫期から卵期にかけて分布の均等化がおこなっていることを、 β の比較から明らかに読み取ることができる。

2. 野外ケージ内実験個体群における産卵様式

1976年と1977年における野外ケージ内実験個体群の調査データを用い、自然個体群の場合と同様な分析をこころみた。ただし、この場合は調査を毎日行ったので、ノメスあたり1日あたり産卵数ならびに1株あたり1日あたり成虫密度との関係ということになる。これらの分析の結果は図66に示した。この場合も、かなりばらつきがあるとはいえ、やはり密度依存的に産卵数が低下する傾向があることがわかる。とくに、1977年の場合、その傾向は著しく、もっとも密度が高かった株においては、1個の産卵もなされなかった。すでに述べたように、この株はメスだけでなくオスも多数

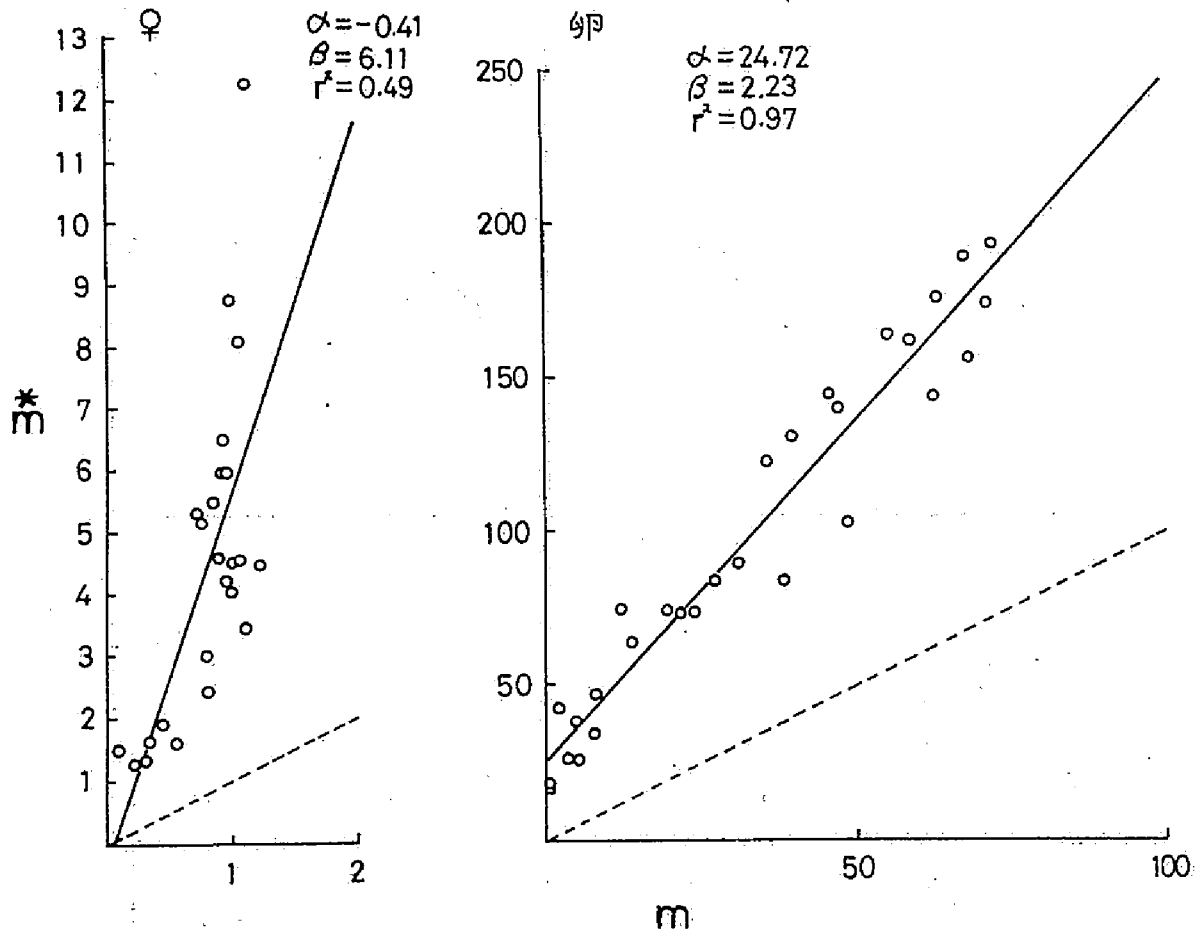


図65. 1975年ホオズキA群落におけるメス成虫と卵の株あたり分布。
点線は1対1の線である。

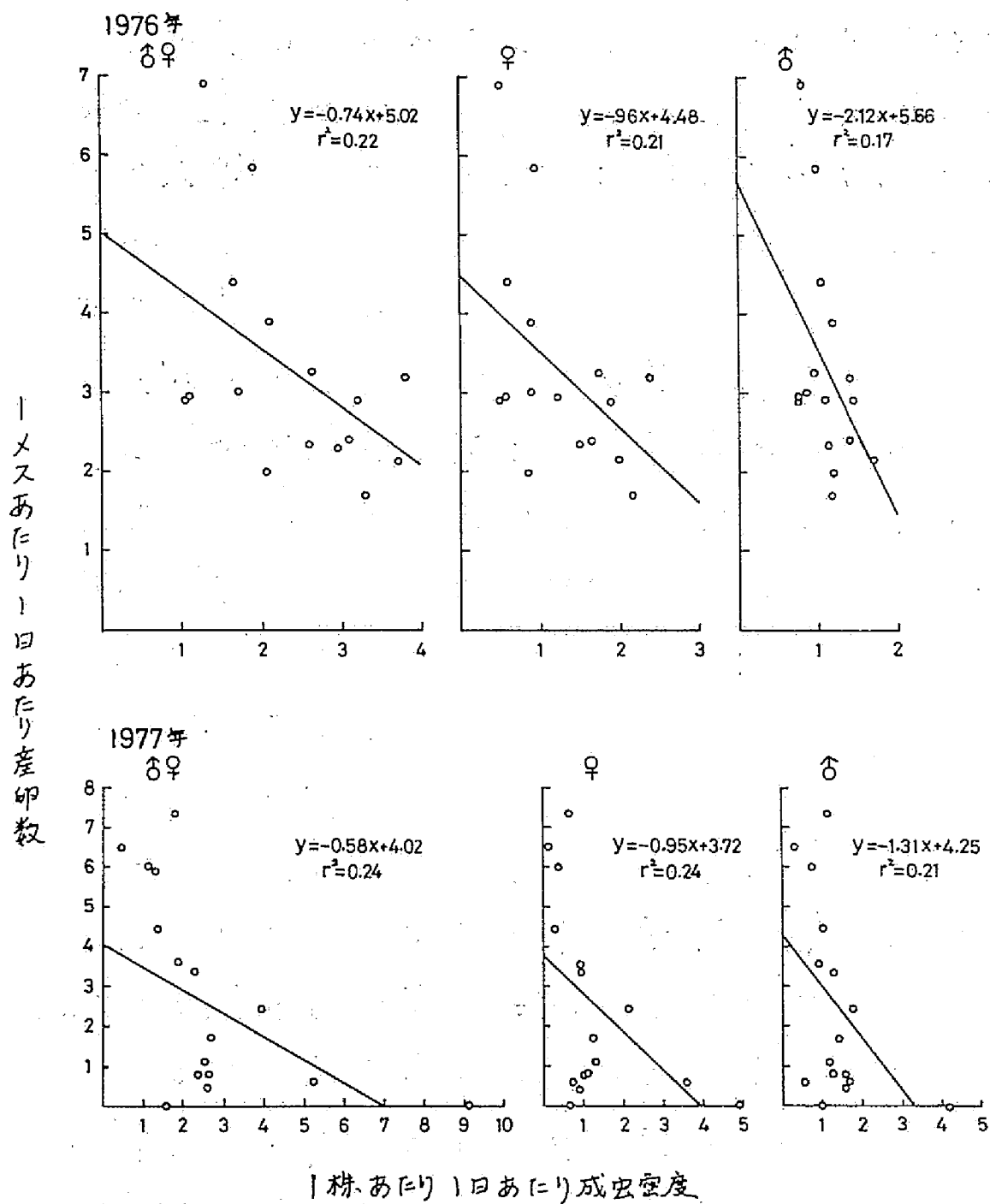


図66. 1976年と1977年の野外ケージにおける株単位での1日あたり成虫密度と1メスあたり1日あたり産卵数との関係。

集中し、特定の1匹のオスによるなわばり形成が長い期間観察されなかった株がある。したがって、まったく産卵がなされなかった原因として、メスのこみ合いのみならず、オスのこみ合いも影響していた可能性がある。

いずれにしても、これぞ、自然個体群と野外ケージ内実験個体群の両方ぞ、密度依存的な産卵数の減少が確かめられたわけであるが、このような産卵数の減少は、1メスの産卵数そのものの減少によるのであろうか、それとも産卵に際して高密度の株を避けることによるのであろうか。前者に関しては、後に詳しく検討することとして、まず後者について検討を行うことにする。

このためには、とりあえず、産卵に際して何らかの移動が起るのか否かについて解析する必要がある。そこで、1976年と1977年の野外ケージ内実験個体群のデータにもとづき、産卵が観察されたメスが産卵の前日に存在していた株(1日に複数回の調査をしているので、ここではことを簡単にするために、最初に存在が確認された株にした)に産卵した割合、ならびに産卵を行った株に翌日存在していた割合を、時期別に求め、その結果を表20に示した。

表20. 産卵前日にいた株に産卵した割合と産卵翌日に産卵株にいた割合。
1976年と1977年の野外ワージ内実験個体群について3つに分けら
れた期間ごとに示した。

野外ワージ	期 間	産卵前日にいた株で産卵した割合		産卵翌日に産卵株にいた割合	
		サンプル数	割合(%)	サンプル数	割合(%)
1976年	6/ 4-6/19	8	75.0	8	75.0
	6/20-7/ 5	18	16.7	18	50.0
	7/ 6-7/21	19	15.8	19	26.3
1977年	6/ 1-6/10	5	60.0	5	60.0
	6/11-6/20	18	27.8	18	11.1
	6/21-6/30	11	0.0	11	0.0

まず、産卵前日にいた株で産卵した割合であるが、1976年、1977年とも産卵初期の時点ではその割合は高いが、後になるほどその割合は急速に低下する傾向がある。次に、産卵株に翌日も滞在している割合であるが、興味深いことに、これもまた同様に、初期には高いが、後ほど急速に低下している。食草であるトウガラシ株は、成虫の吸汁活動ならびに幼虫の吸汁活動により、後の時期ほど悪化している可能性が強いので、本種のメスは株が悪化していない時期にはそれまで吸汁していた株で産卵し、その後も同じ株に滞在し続ける傾向が強いが、株の悪化に伴い、他の株へ移動して産卵した後、さらに他の株へ移動していく傾向が強まるのではないかと、上記の結果から推論される。

さて、ここで興味深いのは、産卵に際して利用される株がいかなる株であり、産卵前や産卵後に定着している株がどのような株であるかということである。とくに、そのような株でのメス密度の状況が興味深い。そこで、産卵が観察された個体について、産卵前の定着株と産卵後の定着株を認定し、産卵株を含めたこの3つの株におけるメス個体数の平均値を求めてみた。ただし、定着株の

認定にあたっては、1日内の複数調査において、すべて同一の株で発見されたことをその条件とした。また、メス個体数は、すでに述べた表8に記載された数値にしたがった。

このようにして求められた上記の値を示したのが図67である。それによると、いずれの年においても早い時期には、平均的なメス個体数に明らかな傾向は認められない。1976年の場合、産卵株の平均メス個体数が少ない傾向があるようにも見えるが、95%の信頼区間が大きく重なっており、その差はまったく有意ではない。1977年の場合の右上がりの傾向も、同様の理由からまったく有意であるとはいえない。すでに述べたようにこの時期には、定着株で産卵し、その後も同じ株に滞在する傾向が強かったのだ、これはその当然の結果であると思われる。しかし、時期が経つにつれ、いずれの年においても産卵株の平均メス個体数だけが少ないという明らかな傾向が出てくる。95%の信頼区間も重なりが概して少なく、また全体的な傾向の類似性からみても、この差は有意であるとみなしうる。このことをさらに明確にするために、全期間を対象にして、産卵に際して定着株からの移動が起り、かつ産卵後の移動が起った

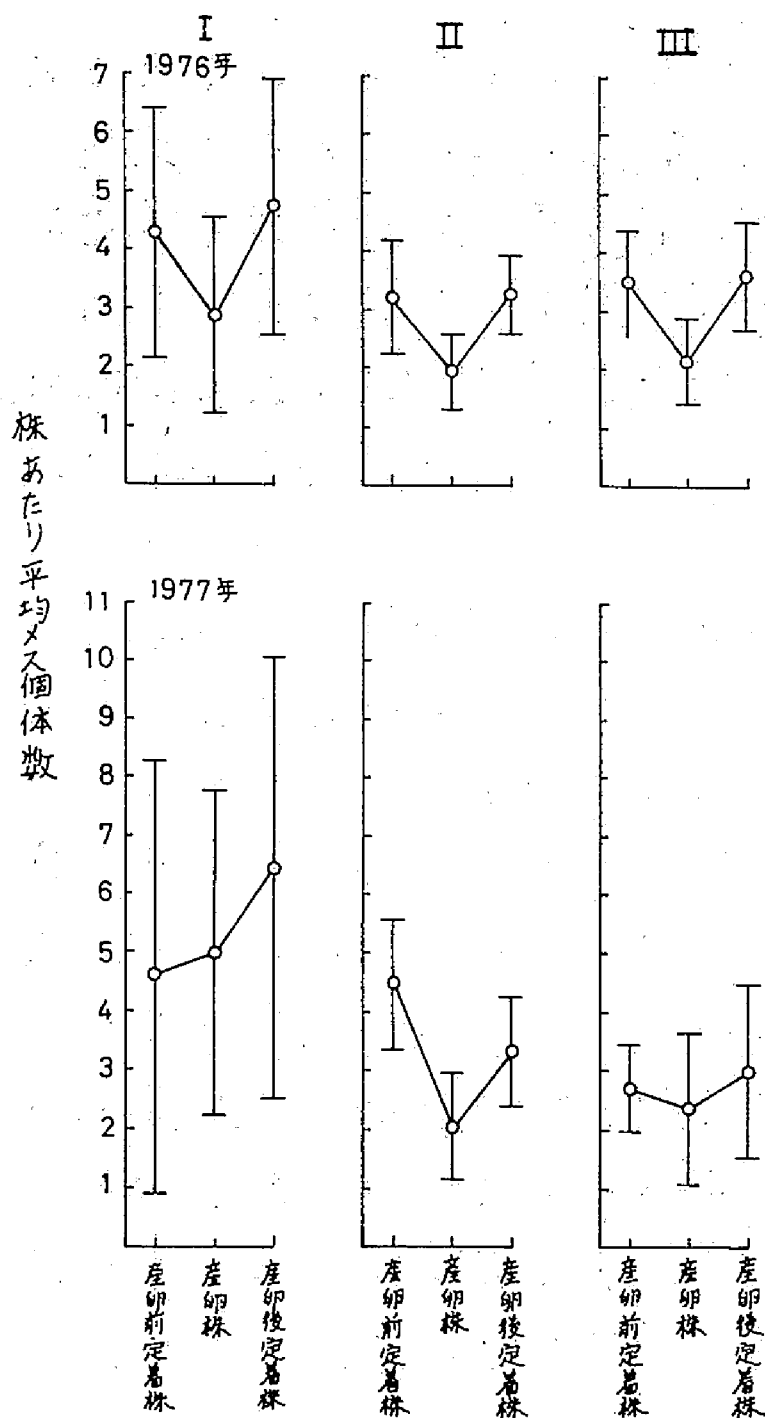


図67. 産卵株と産卵前後にメスがいた株におけるメス個体数の比較。ただし、1976年と1977年の野外ケージにおいて産卵が観察されたメスについて求めた。なお、1976年の場合のI, II, IIIはそれぞれ6/4~6/9, 6/20~7/5, 7/6~7/21の期間を指し、1977年の場合はそれぞれ6/1~6/10, 6/11~6/20, 6/21~6/30の期間を指している。図中の縦線は、95%の信頼区間である。

ケースのみを取り出し、まったく同様な分析を行った。その結果を示したのが図68である。それによると、産卵株と産卵前後の定着株とではまったく、あるいはほとんど95%の信頼区間が重ならず、産卵前後に移動が起った場合、産卵株のメス個体数が定着株に比して少ないという傾向は、明らかに有意であるといえる。

これらの結果は、産卵に際して定着株からの移動が起った場合、比較的メスの少ない株に産卵する傾向があるのみならず、産卵後は再び産卵前の定着株と同様なメスの多い株に定着する習性があることを示唆している。したがって、これまでの事実から、自然個体群や野外ケージ内実験個体群でみられた密度依存的な産卵数の減少は、一つにはこみあった株を離れてこみあいの少ない株に産卵する習性によるものと結論づけられる。

さて、これで密度依存的な産卵数の減少を説明する一要因としての産卵時における株からの移出ということを検証する当初の目的は達成されたが、産卵に際しての移動を引き起す具体的な要因は何かということと、分析の過程で付随的に明らかになった、産卵後再び移動してよりメスの多い株に再定着する習性があるのはなぜかという問題は残

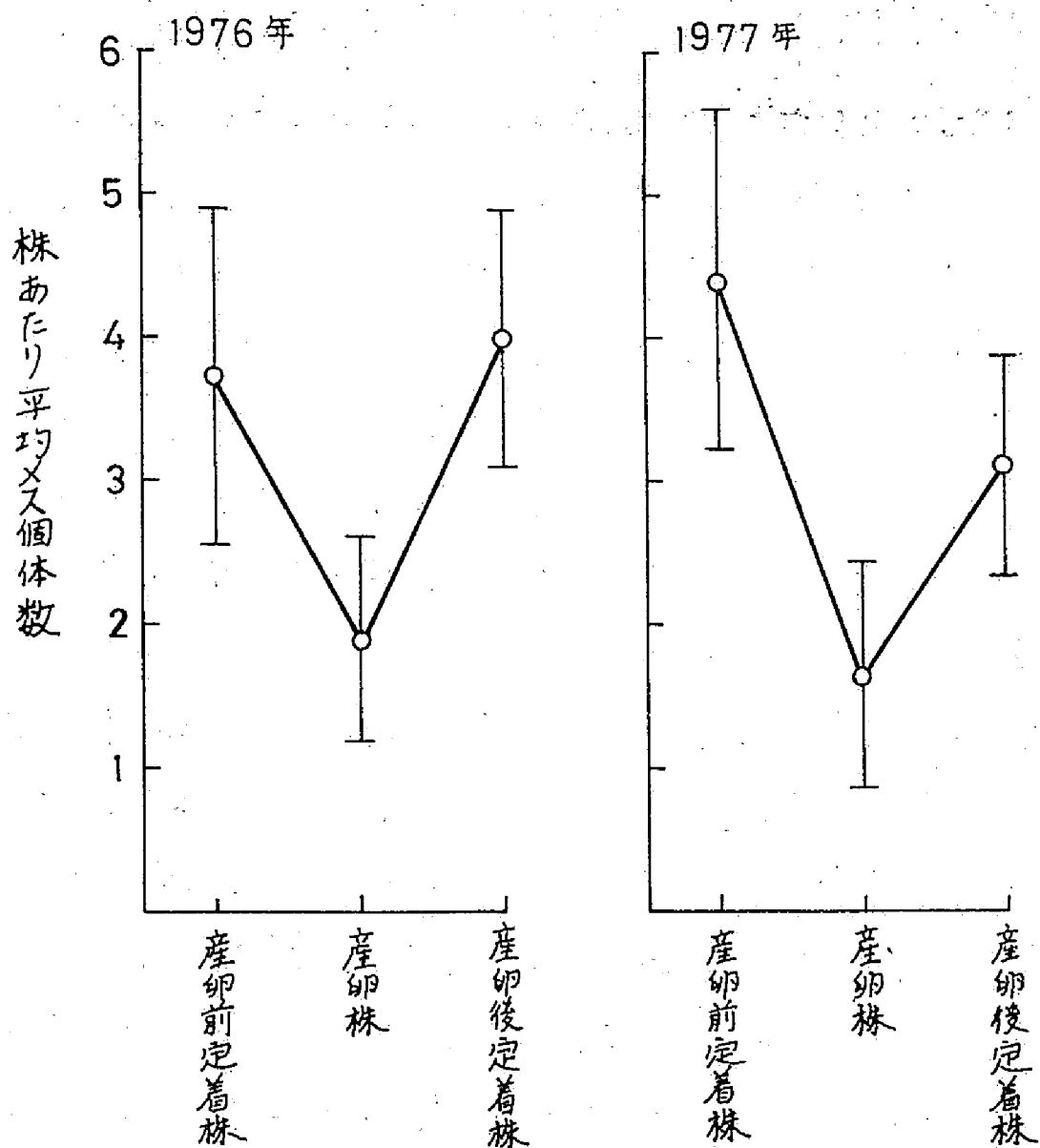


図68. 産卵株と産卵前後にメスがいた株におけるメス個体数の比較。1976年と1977年の野外ケージで全期間を通じて産卵が観察されたメス個体のうち、産卵に際して定着株からの移動を行い、かつ産卵後に移動して定着した個体のみについて求めた。図中の縦線は、95%の信頼区間である。

されたままである。まず、前者の問題について具体的に検討してみよう。

こみあった株で産卵時に他株への移動を誘発する要因としては、第一に他のメスの存在そのものが考えられるが、これはすでに述べたように、メスの存在が誘引というまったく逆の機能を持っているという事実と矛盾する。したがって、もしそうであるとしたら、産卵という衝動の解発とともに同じ存在に対する感覚上の切り換えが起らなければならぬことになる。このような切り換えは考えられないことではないが、それでは比較的早い時期における産卵が、メス密度の高い株であっても同一株に行なわれる傾向があったことを説明できないので問題がある。次に、卵の存在が移動を誘発するという可能性が考えられる。しかし、たとえば1977年の野外ケージにおける15番の株では1個の産卵も見られなかったにもかかわらず、そこにいたメスはわざわざ他の株へ移って産卵したことがしばしば観察されている。さらに、他に産卵されていない葉が多数存在するにもかかわらず、前のメスが産みつけた卵塊に接して新たな卵塊を産みつけていることがしばしば観察されたし、卵塊に対して産卵メスが忌避性を持っていること

は考えられない。したがって、この可能性も薄いとみなさなければならぬ。では次に、オスの存在はどうであろうか。ガラス円筒内という狭い実験空間ではあるが、産卵中のメスをオスが妨害して産卵を中断させたことを観察したことがあるので、その可能性は否定できない。また、1977年の野外ケージ内の15番の株で、1個の産卵もなされなかった理由として、多数のオスが集中したことによる何らかの産卵妨害があった可能性も否定はできない。しかし、1976年の場合は、このような株はなく、基本的には1匹のオスによるなわばりがほとんどの株で確立していったのであり、とくに強いオスの干渉があったとは思われない。それに、オスの干渉ということでは、産卵株の選抜における时期的な違いは説明することができないということも明白である。

このように考えてくると、最後に残るのは食草の質という要因である。もし、産卵に際して食草の質に対して非常に敏感に反応する何らかの生理的な機構があると仮定すれば、食草の質の悪化が移動を引き起す鍵になっているものといえよう。

このように考えると、後の産卵時期ほど定着していた株を離れて産卵する傾向が強まることが説明

しやすくなることは確かである。また、メスの多い株を離れて、メスの少ない株で産卵するということでも、メス密度の高い株が吸汁活動により質的に悪化したためであると、納得がいく。実験的な検証はないが、このように考えるのが現在の段階では、もっとも妥当であると思われる。

ところで、これまでの論議は、なぜこみあった定着株を離れて産卵するのかということであつたが、移動後の産卵株のメス密度が低いというのは単なるその裏返しではないだろう。すなわち、定着株からの移動後、産卵株の選択にあたっては必ずしもその株の質を何らかの形で測っているとは考えられないのである。なぜなら、自然個体群においては、ときに雑草上に産卵されることもあり、厳密な産卵場所の選択をしているとは考えにくいからである。それでも、メスの密度が低い、より未利用な株に産卵がなされる傾向が強いのには、本種のメスが強い集中分布をする結果、相対的にメス密度の高い株は少なく、したがって移動後にたどりつくチャンスが高いのは、よりメス密度の低い株であるということの単なる結果であると推測される。このような単純な機構であっても、結果的にこみあひ過ぎにより悪化した株を避けて産卵

することになるのであるから、生存価をもった行動であると考えられる。

さて、産卵後に再びメス密度の高い株に戻っていくことは、一見奇異に思われるが、本種のメスに集合性があることを想起すれば当然のことであるといえよう。すなわち、産卵以外のメス成虫の生活機能に対しては他のメスとの集合という生活様式が重要な役割を果たしたからに他ならないと考えられるのである。

いずれにしても、このような定着して摂食と交尾を行う株と、一時的に産卵を行う株との一定の使い分けがなされていることにより、一夫多妻制という配偶システムの矛盾を回避し、システムの存続を計っているものと考えられよう。

3. 個体群密度と産卵との関係についての実験的解析

1). オス・メスのペア数を変えた実験

(1). 実験方法

第Ⅴ章 1, 1), (1)に述べた実験区において、産卵開始から産卵終了まで、毎日データをとった。

この間にメスが死んでも補充は行わなかった。オスの場合には、死亡個体の補充は7月5日まで

は行、たが、それ以後は行わなかった。

(2). 結果

各密度区における継時的な産卵のパターンを図69に示した。明らかに最終的な産卵数は密度依存的に減少していると同時に、各密度区で産卵の継時的なパターンも異なっていることがわかる。具体的にみると、1ペア区では6月2日から8月5日まで、ほぼ2ヶ月間にわたってほとんど同一のペースで産卵がなされている。2ペア区では、6月20日あたりまでは1ペア区と同じペースで産卵がなされているが、それ以降は明らかにペースが落ちている。4ペア区では、6月16日あたりまでは1ペア区や2ペア区とほぼ同じであるが、それ以降はかなりペースが落ちている。そして、8ペア区の場合は、6月10日以降明らかに他の区と差が開き始め、7月9日以後に至っては、まったく産卵が停止している。このような密度依存的な産卵数の減少や継時的な産卵パターンの違いは、いかなる原因によるものであろうか。

本実験の場合、死亡したメス個体の補充は行っていないので、まず、各密度区におけるメスの死亡率の違いを検討しなければならない。そこで、

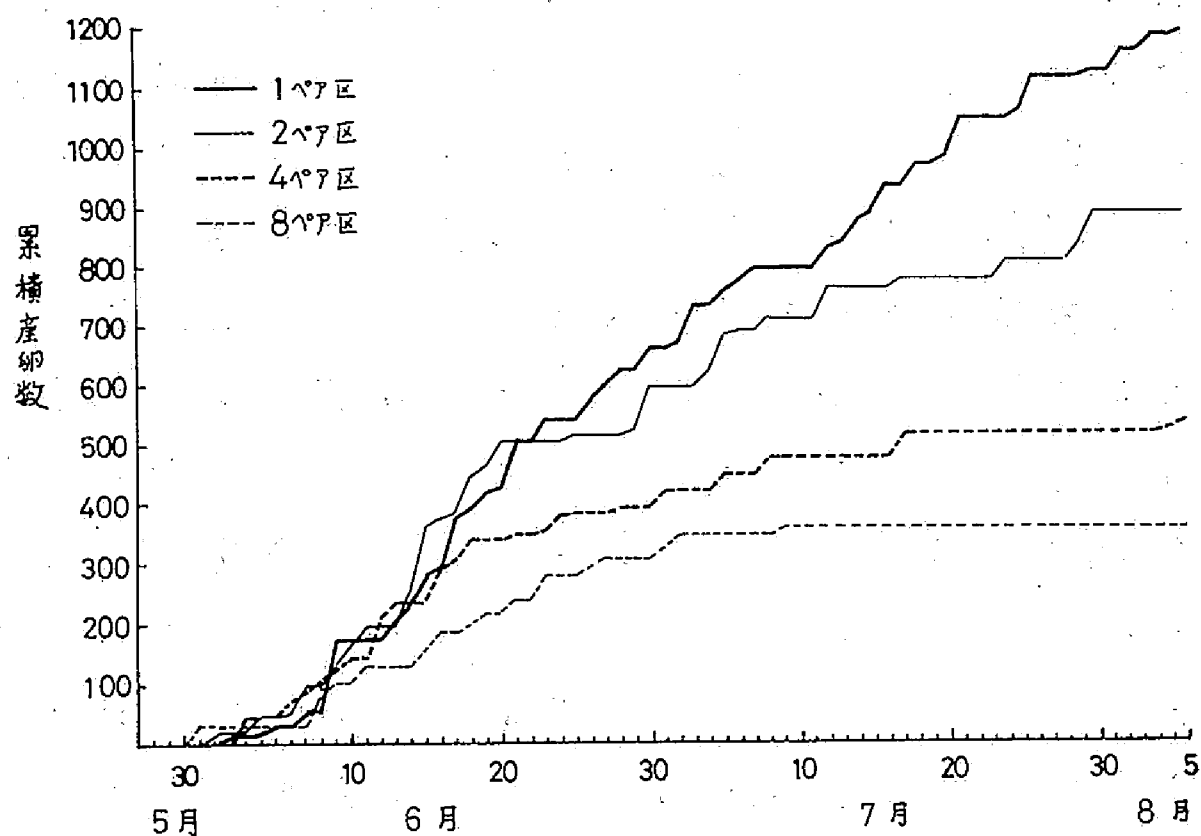


図69. 成虫の個体数を変えた飼育実験における異なる密度区での
経時的な産卵のパターン。

図70に、メス成虫の生存曲線を示した。それによると、明らかに密度依存的な死亡率の増大があり、これが各密度区における産卵数の違いや継時的な産卵パターンを決定した1つの要因であることは疑う余地がない。しかし、これ以外に生存虫の産卵数そのものにも各密度区で違いがある可能性も十分考えられる。そこで、各個体の生存期間中のみを対象にして、メスあたり1日あたり平均産卵数を算出し、死亡の効果を除いた形で各密度区の比較を行った。図71にその結果を示したが、明らかに4,8ペアの高密度では日あたり産卵数が減少していることがわかる。また、図72に示されているように、平均卵塊サイズでみても、もっとも大きいのは1ペア区であり、その他の区ではやや小さくなる傾向がある。

このような産卵数の減少の具体的な内容を明らかにするために、次に、観察を開始した5月29日から産卵が終了した8月5日までの69日間を23日ずつの3期間に分けて、それぞれの時期ごとに1メスあたり1日あたり産卵数を求めてみた。その結果を示したのが図73である。これを見ると、各密度区の違いは一層顕著である。1ペア区では、いずれの時期でも高い値を保っており、2ヶ月と

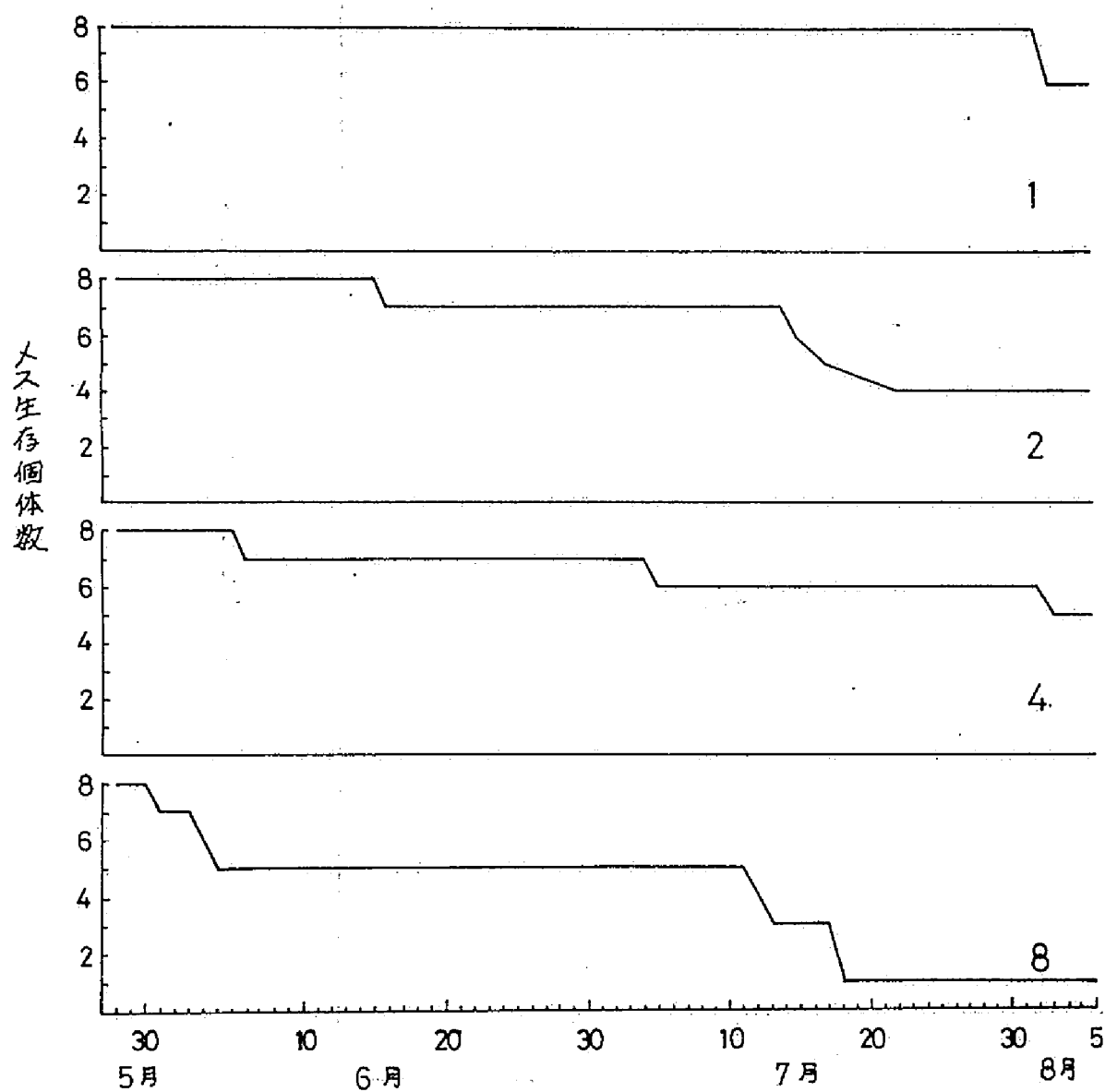


図70. 成虫のペア数を変えた飼育実験における異なる密度区のアメスの生存曲線。右側の数字は、成虫のペア数を示している。

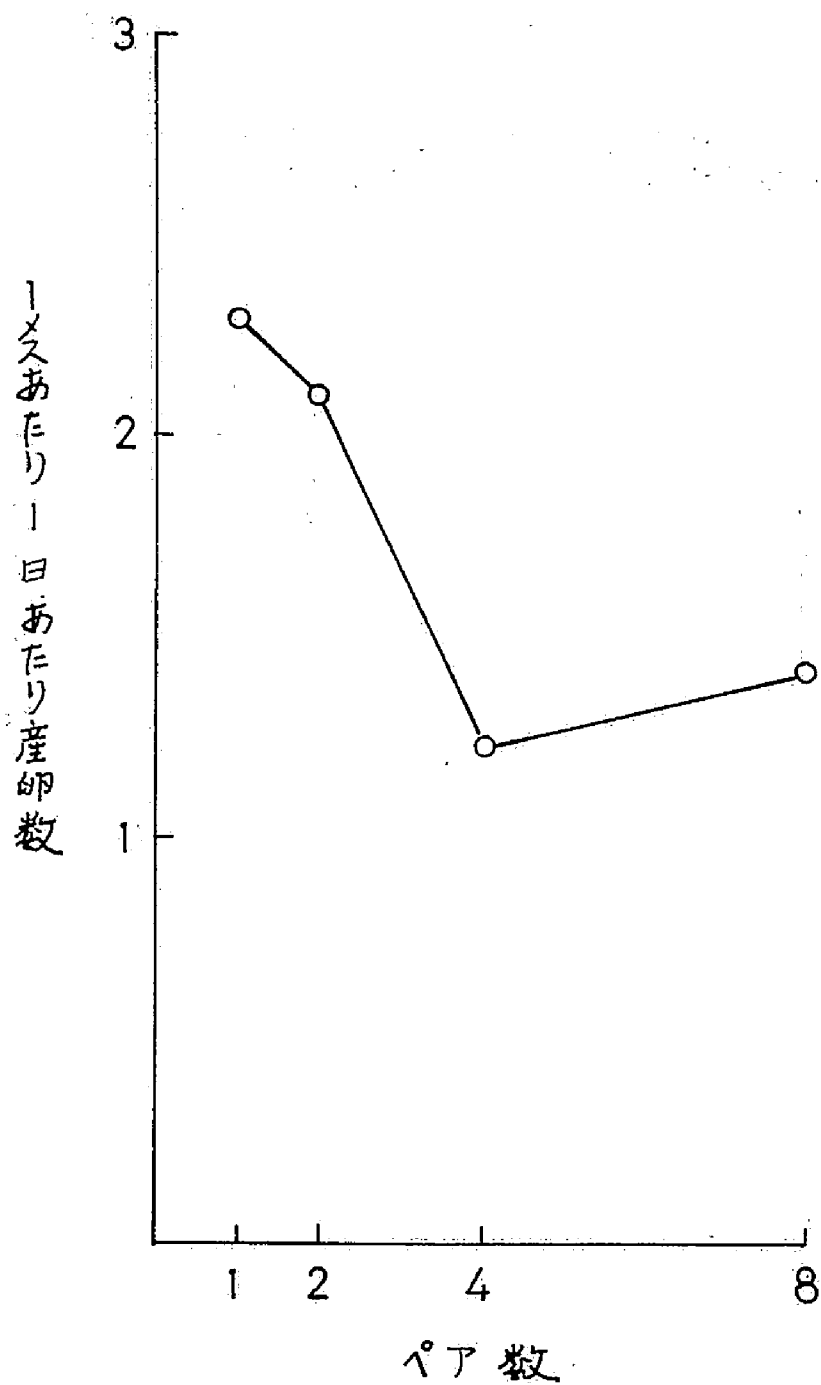


図7. 成虫のペア数を変えた飼育実験における
成虫密度と1メスあたり1日あたり産卵
数との関係。

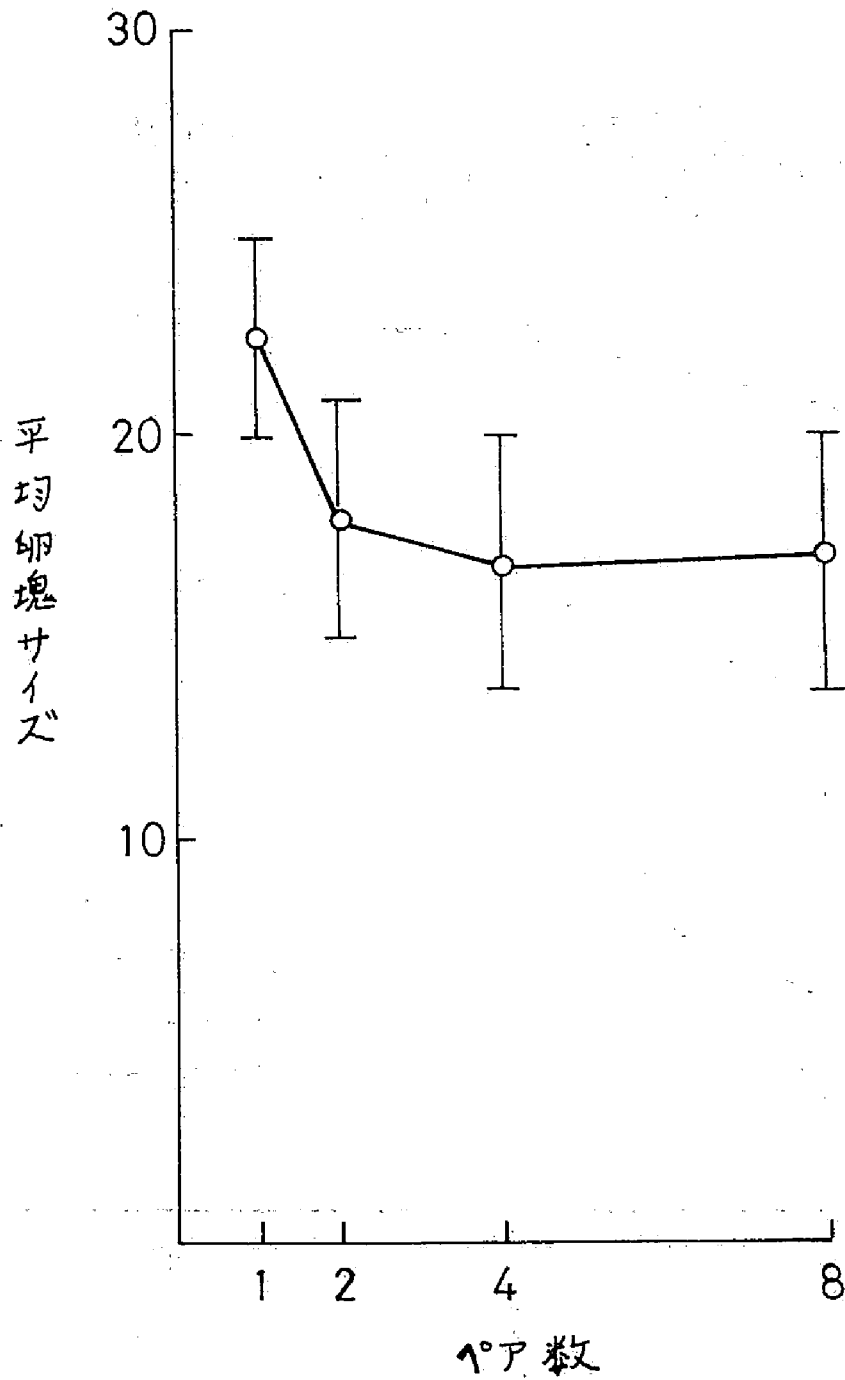


図72. 成虫のペア数を変えた飼育実験における成虫密度と平均卵塊サイズとの関係。図中の縦線は、95%の信頼区間である。

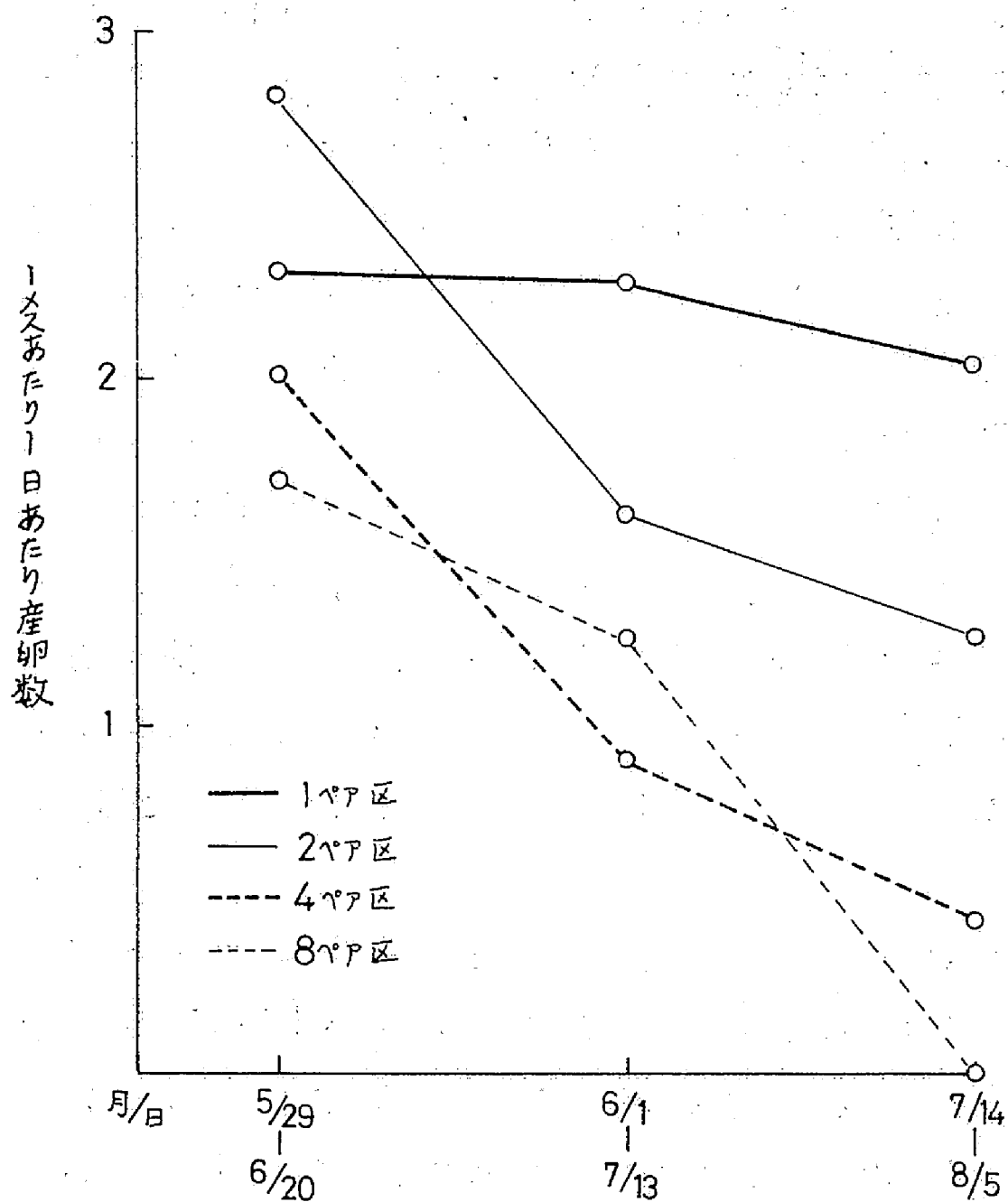


図13. 成虫のペア数を変えた飼育実験における各密度区での1メスあたり1日あたり産卵数の経時的変化。

いう長い期間にわたってほぼ一定のペースで卵を産み続けたことがわかる。2ペア区では、最初の23日間では1ペア区を上回り、もっとも高い値を示しているが、その後は急速に低下する傾向があり、1ペア区との差は明白になる。4ペア区と8ペア区は他の2区に比べて明らかに低い値を示している。とくに、8ペア区では、最後の23日間はまったく産卵がなされておらず、異常な状態であったことがわかる。このような結果からして、1ペア区の値がこみあい過ぎによる個体間の干渉や食草の悪化が起らない場合の、本種の産卵能力や産卵過程をもっともよく反映しているものと考えられる。

ただし、ここでも一つ注意しなければならないことは、産卵期間の初期、すなわち最初の23日間には1ペア区よりも2ペア区で産卵数が多かったことも含め、後の時期に比べて各密度区の差は少ないということである。この期間には、とくに1ペアや2ペア区では、ホオズキ株の質的悪化は軽微であつたろうし、成虫の個体間の相互関係が、直接メスの産卵数に何らかの影響を及ぼしたものと推測される。したがって、1ペア区より2ペア区で産卵数の増加が見られたのは、本種のメスが集

合性を持っている結果、2匹のメスの集合が産卵に対して一種の社会的促進 (social facilitation) の効果を持ったからであるかもしれない。

本実験では、オスとメスの影響を分離できないので、より詳しい検討を行うことができないが、4〜8ペアという高密度区における死亡率の増大や産卵数の減少には、メスどうしのこみあいのみならず、オスとのこみあいも大いに影響している可能性が強い。

2). メス密度を一定にしてオス密度を変えた実験

1). 実験方法

鉢植えのトウガラシ株をガラスの円筒 (内径13 cm, 高さ20 cm) でおおったセットを20個用意した。メスはそのすべてのセットに4匹ずつ放したが、オスは1, 2, 4そして8匹と密度を変えて、それぞれ5個ずつのセットに放した。したがって、オス1メス4, オス2メス4, オス4メス4そしてオス8メス4の異なる密度区が5つずつ出来たことになる。

セットは5月23日に行い、5月24日から毎日、産卵数とガラス円筒内での存在場所そして吸汁活

動の有無を調べた。メスが死亡した場合は補充しなかったが、オスが死亡した場合は6月14日までには補充し、その後はストックが切れたのでそのままにした。

なお、本実験は1977年に室温下で行ったものであり、供試虫は1976年に野外ケージで繁殖させたものの子孫であった。

(2). 結果

各密度区における継時的な産卵のパターンを図74に示した。この場合の産卵最終日は、オス1メス4の区の7月2日であり、ホオズキ株での飼育の場合と違って、1ヶ月ほど産卵期間が短くなっている。また、最終的な産卵数もはるかに少なく、明らかにトウガラシ株が食草として価値が低かったことがわかる。しかし、それでも各密度区で相対的な産卵数は異なっており、やはりオス密度の高い区ほど産卵数は減少しているといえよう。本実験の場合も、死亡メスの補充はしなかったのですが、このようなオス密度に依存した産卵数の減少を生じさせた原因として、各密度区における死亡率の違いが考えられる。そこで、図75にメスの生存曲線を示した。しかし、この場合は予想に反して、

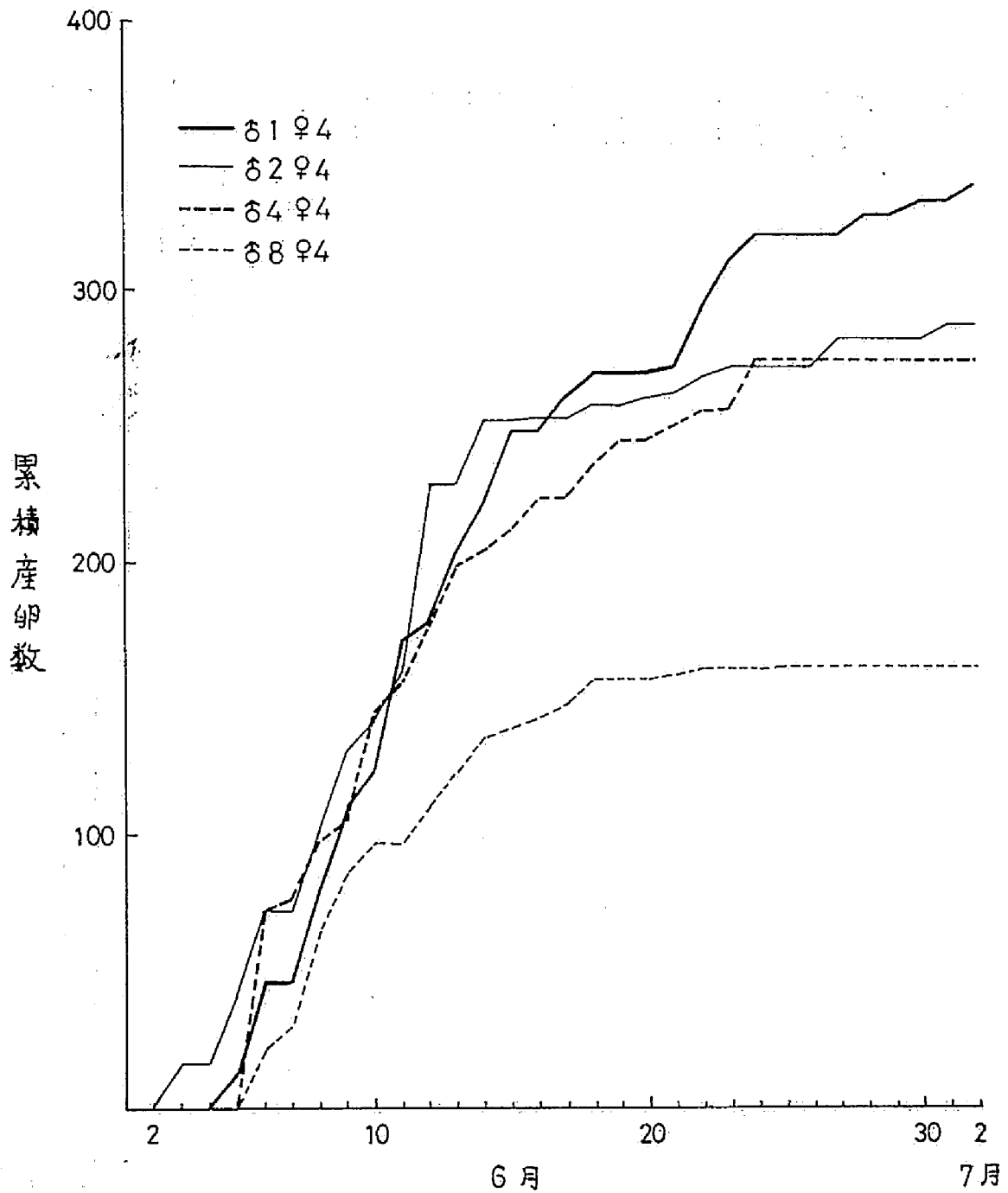


図74. メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験における異なるオス密度区での継続的な産卵のパターン。

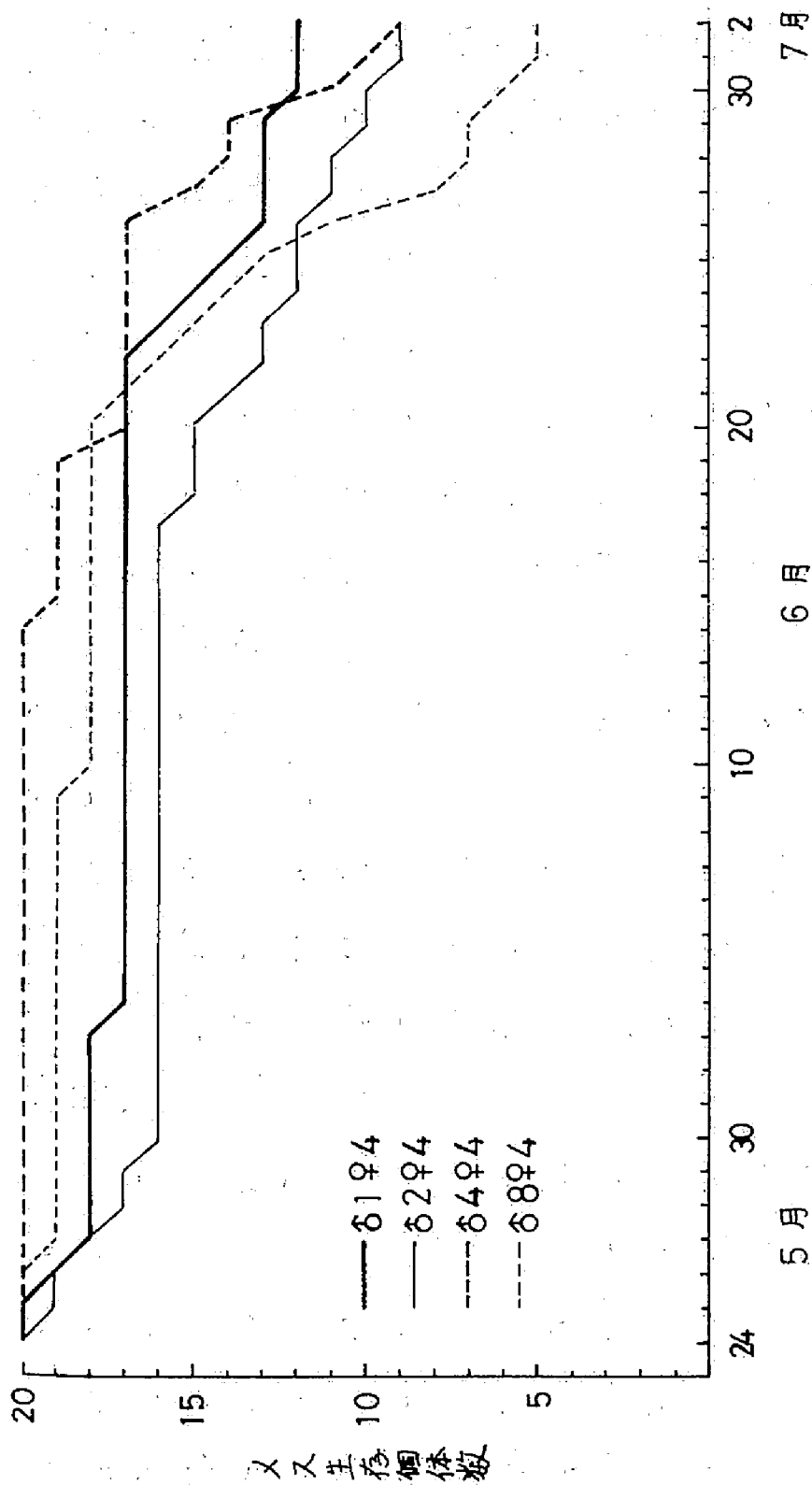


図15. メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験における各オス密度区のメスの生存曲線。

オス密度に依存した死亡率の増大というパターンが見られなかったばかりか、初期の時点ではむしろオス密度の低い区の方が死亡率が高い傾向すらあった。これは、オスⅠやオスⅡの区で、実験開始直後に数匹の個体が死亡したことによるもので、それ故、株への定着の失敗による偶然的な事柄であると考えられる。

いずれにしても、これでは各オス密度区の産卵数の違いを説明することはできないので、次に、生存メスの産卵効率を測る示数であるⅠメスあたりⅠ日あたり産卵数を比較してみた。ただし、この場合は産卵開始の6月3日から産卵終了の7月2日までの期間について求めてみた。図76にその結果を示したが、明らかにこの値はオス密度に依存して低下していることがわかる。したがって、オス密度に依存した産卵数の減少は、生存メスの産卵数の減少によるものと結論される。

オス密度の増大は、メスの産卵数を低下させるだけでなく、図77に示したように、トウガラシ株以外（ガラスや布）に産卵する割合をも増大させている。このように、オスの密度の増大は、産卵数の減少や食草以外に産卵するという異常な産卵を引き起すことがわかったが、具体的にはいか

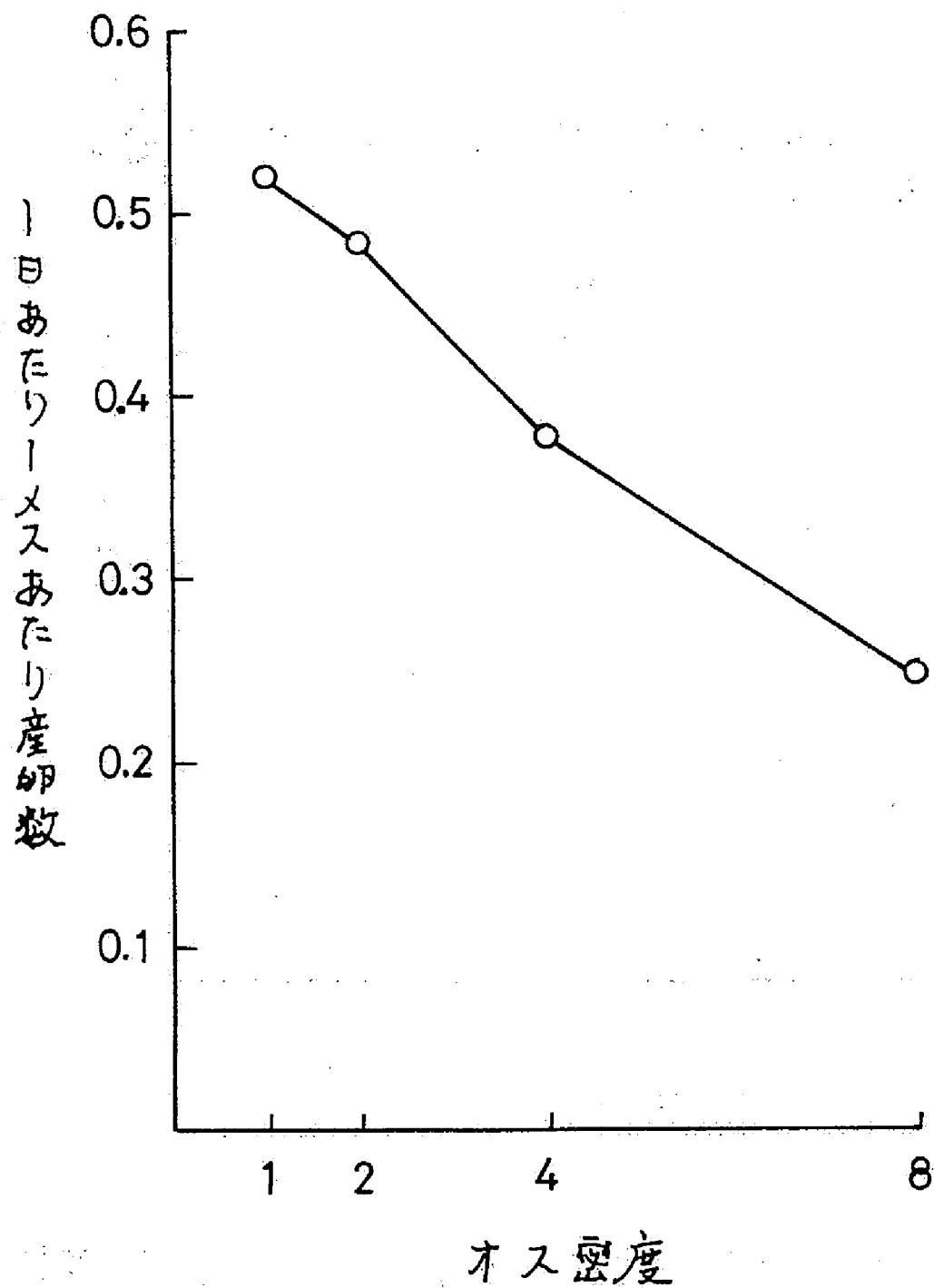
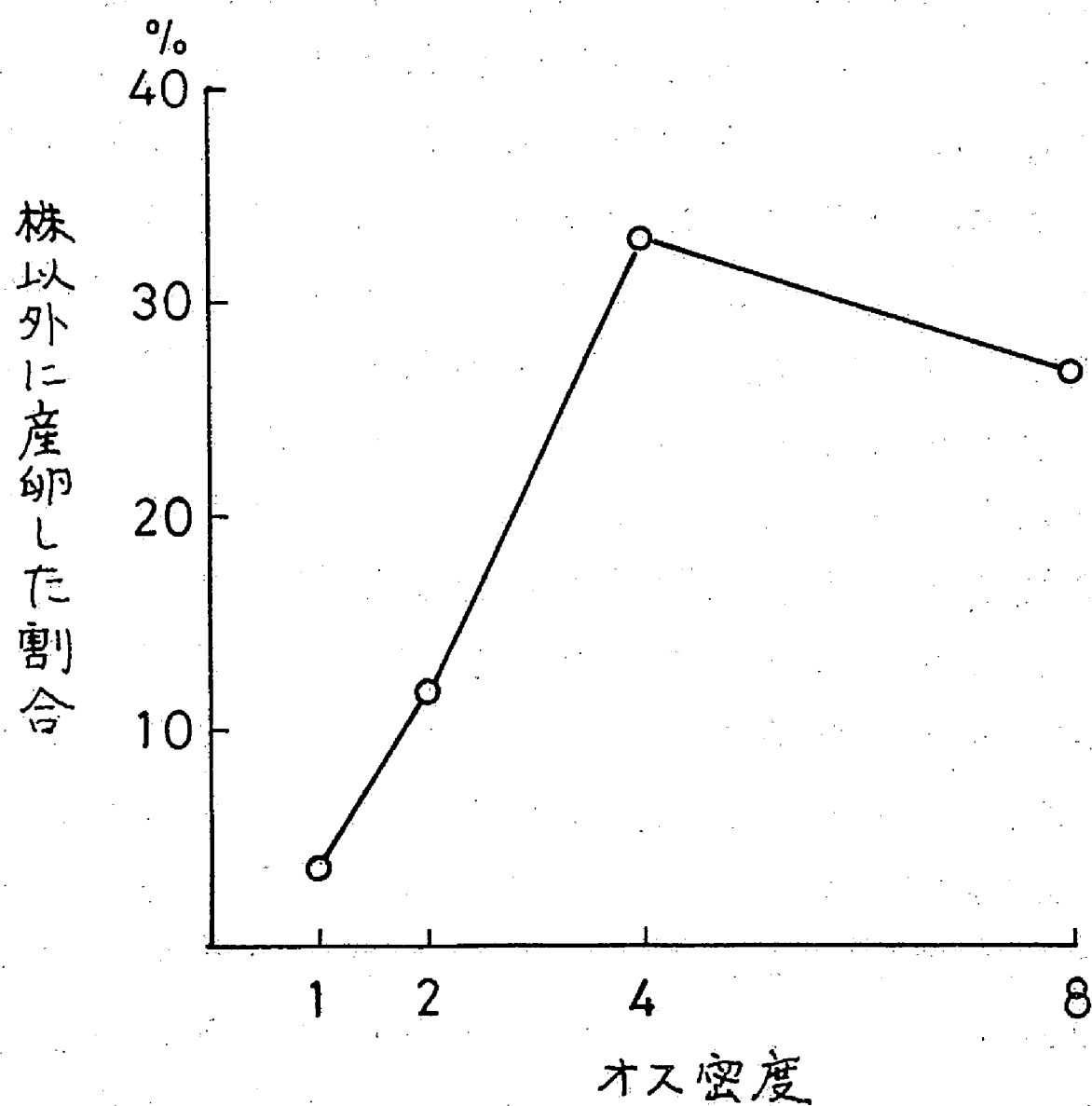


図76. メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験におけるオス密度と1メスあたり1日あたり産卵数との関係。



図四. メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験におけるオス密度と株以外に産卵した割合との関係。

なる機構によるのであろうか。産卵数が減少するのは、メスの吸汁活動が妨害されたことによる可能性が強い。この妨害の程度をもっともよく反映するのは、メスがトウガラシ株の基部に存在する割合である。なぜなら、表21に示されているように、いずれの密度区においても吸汁はほとんど基部で行い、かつ基部にいる個体のほとんどは吸汁活動を行っているからである。このような観点から、各オス密度区における基部存在割合の経時的な変化を示したのが図78である。この場合、6月14日までとしたのは、この日まで死亡オスの補充を行い、オス密度を当初の設定通りにしていたからである。図からわかるように、メスが基部にいるその割合は、オス密度が高いほど時期を追って急速に低下していくことがわかる。このことは、オス密度が増えるとメスの吸汁活動が妨げられることを示唆している。したがって、オス密度の増大に伴うメスの産卵数の減少は、オスの密度の増大によりメスの吸汁活動が妨げられた結果であろうと考えられる。

なお、食草以外に産卵した割合が、オス密度とともに増えたことも図79に示されているように、トウガラシ株を離れた個体がオス密度に依存して

表21. メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験におけるメスのトリガラシ株茎部での吸け活動の実態。

メス密度	全個体数 A	茎部存在 個体数 B	吸け個体数 C	茎部吸け 個体数 D	D/A	D/B	D/C
1	389	286	282	280	0.720	0.979	0.993
2	366	223	226	223	0.609	1.000	0.987
4	440	217	216	213	0.484	0.982	0.986
8	416	161	167	159	0.382	0.988	0.952

表22. メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験におけるオスのトリガラシ株茎部での吸け活動の実態。

オス密度	全個体数 A	茎部存在 個体数 B	吸け個体数 C	茎部吸け 個体数 D	D/A	D/B	D/C
1	109	90	68	66	0.606	0.733	0.971
2	216	128	84	79	0.366	0.617	0.940
4	435	179	130	126	0.290	0.704	0.969
8	869	246	183	176	0.203	0.715	0.962

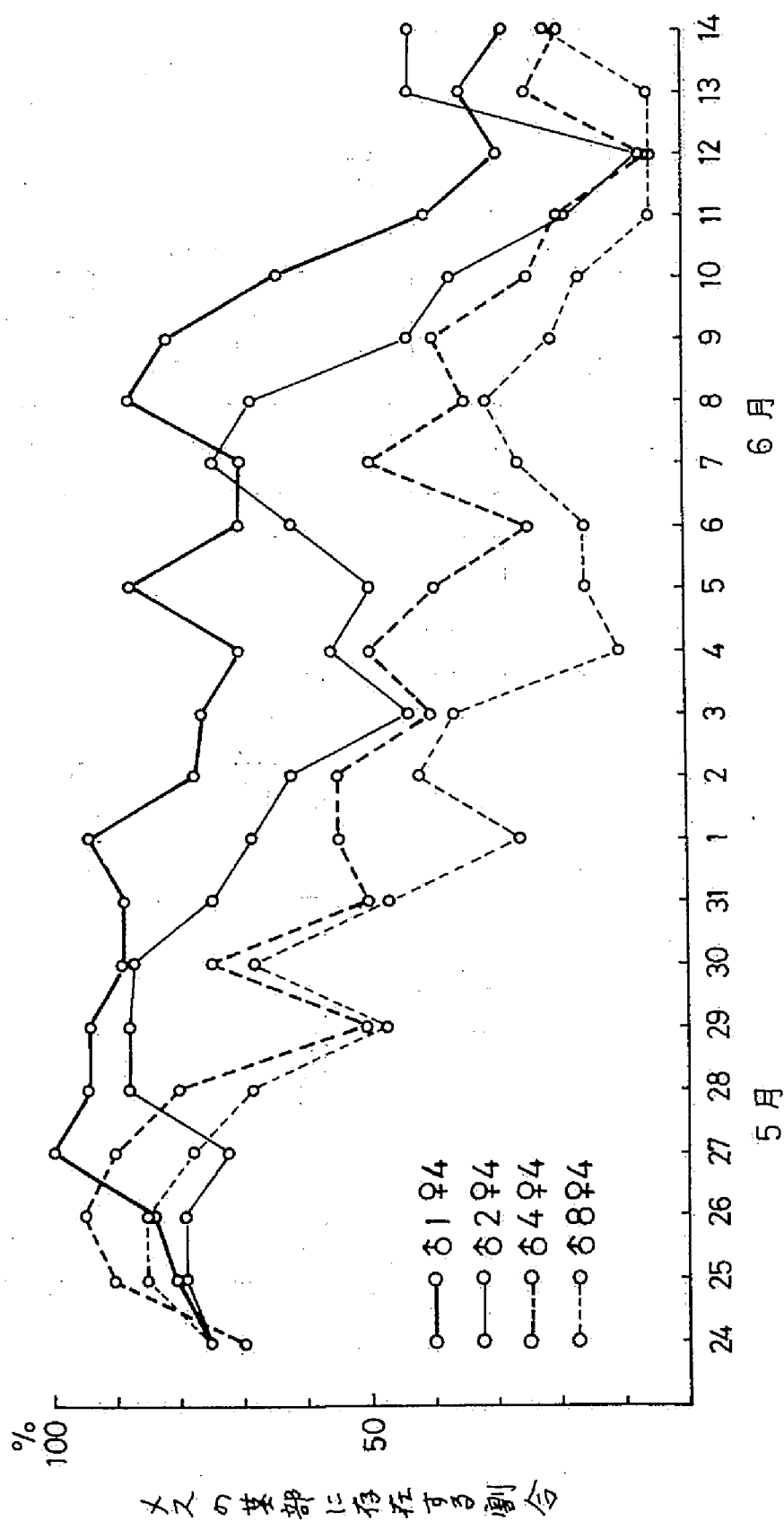


図18. メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験によける各オス密度区でメスの基部存在割合。

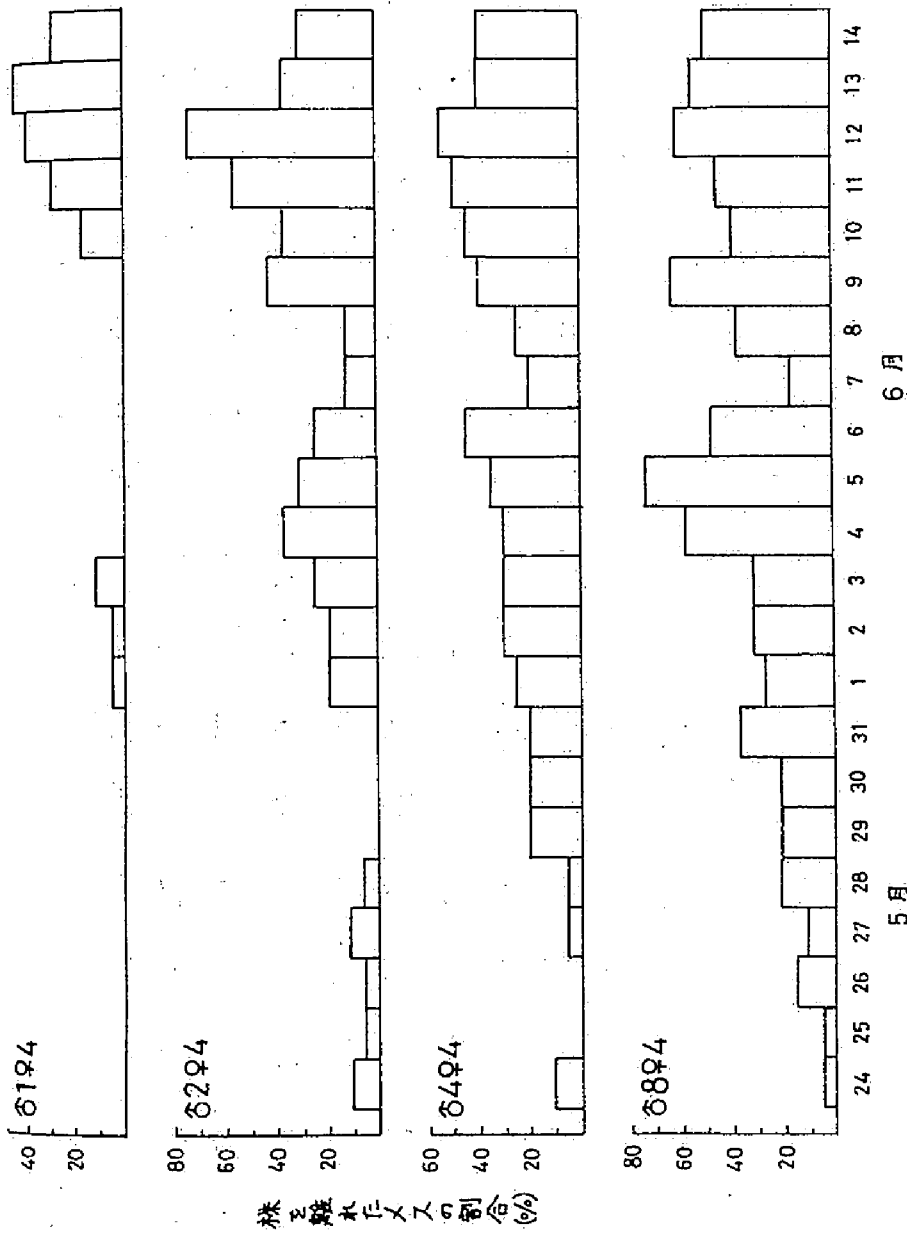


図19. メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験によける各オス密度区での雌を離れたメスの割合。

増えたことによるものと考えられる。

これまでの分析を通じて、オスの存在がメスの吸汁活動を妨げることにより、産卵数の減少が起ることが明らかになってきたが、オスの存在はさらに具体的にはどのような形でメスに影響しているのだろうか。

ここでまず考えられるのが、オスの吸汁による株の質的悪化を通しての間接的な影響である。この点を明らかにするために、5月24日～6月14日までの期間において、各オス密度区で茎部での吸汁個体の、全吸汁個体、茎部存在個体そして全個体それぞれに対する割合を調べてみた。表22にそれらの結果を示したが、メスと同様、オスの場合も吸汁はほとんど茎部で行っているものの、茎部に存在していてもメスほど高い頻度で吸汁しているわけでもなく、さらに全個体に対して、茎部で吸汁している個体の割合もかなり低いことがわかる。オス2匹以上の区でとくにその割合が低いのは、特定のなわばりオスが他のオスを茎部から排斥しようとした結果に他ならない。このように、オスの場合、もともとメスほど吸汁活動は活発でない上に、オス2匹以上の区ではなわばりオスにより、かなり他オスの吸汁活動は抑えられている

し、かつ、なわばりオス自身もすでに述べたように、他オスの存在により吸汁活動の低下がみられる。表22で、オス密度の違いほど基部吸汁個体に差がないのは、以上の理由によるものと考えられる。

このように見えてくると、オスの吸汁活動による株の悪化は、メスに比べると比較的軽微であると考えられ、これだけでオス密度に依存したメスの産卵数の減少を説明することはできないものと思われる。むしろ、なわばりを巡るオスどうしの競争やメスの吸汁活動や産卵行動に対する直接的な干渉が、メスの産卵数の減少を招いた主要な原因であるに違いない。

3). オス密度を一定にしてメス密度を変えた実験

(1). 実験方法

2)で述べた実験と並行して、オス・メス1匹ずつの区を設定して、産卵やガラス円筒内での存在場所の観察を行った。このような新たな実験区の設定により、2)の実験のオス1メス4の密度区との比較を通して、オス密度は同じであるが、メス密度が異なる場合どうなるかを知らることが可能で

あると判断したからである。

この場合、実験セットは、合計16個作った。セットしたのは2)の実験より1日遅れて5月24日であった。

(2). 結果

2つの区で、産卵の継時的なパターンを示したのが図80である。明らかに、産卵数はオス1メス1の区の方が多いようであるが、各区で最初に設定したメスの数が異なるので、1メスあたり1日あたり産卵数という示数に換算して比較する必要がある。表23に、産卵開始の6月5日から産卵終了の7月8日までの期間について、この値を求めた結果を示したが、やはりオス1メス1の区の方がはるかに値は高く、1メスあたりの産卵数は多かったことがわかる。

生存曲線を図81に示したが、予想通りオス1メス1の区の方が産卵期間中に死亡する個体が少ない。

このような産卵数や死亡率のうえでの差を生じさせる要因としては、前述のように吸汁活動が主要と考えられるので、その程度を反映していると思われる茎部存在割合を図82に示した。明らかに

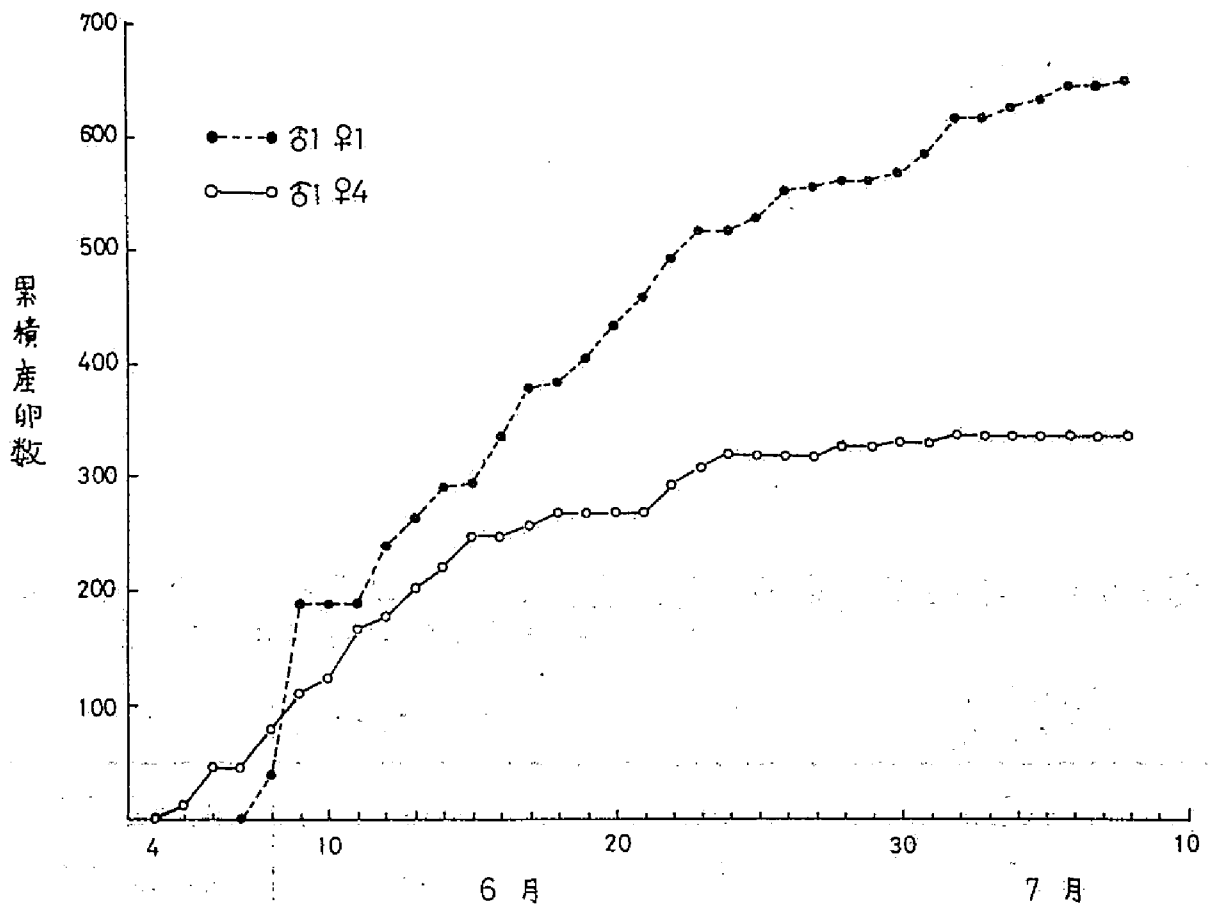


図80. オス密度を一定にしてメス密度を変えた飼育実験における各メス密度区の継続的産卵パターン。

表23. オス密度を一定にしてメス密度を変えた飼育実験における各密度区での1メスあたり1回あたり産卵数。

密 度	延メス個体数	産卵数	1メスあたり1回 あたり産卵数
オス 1メス4	473	340	0.72
オス 1メス1	487	653	1.34

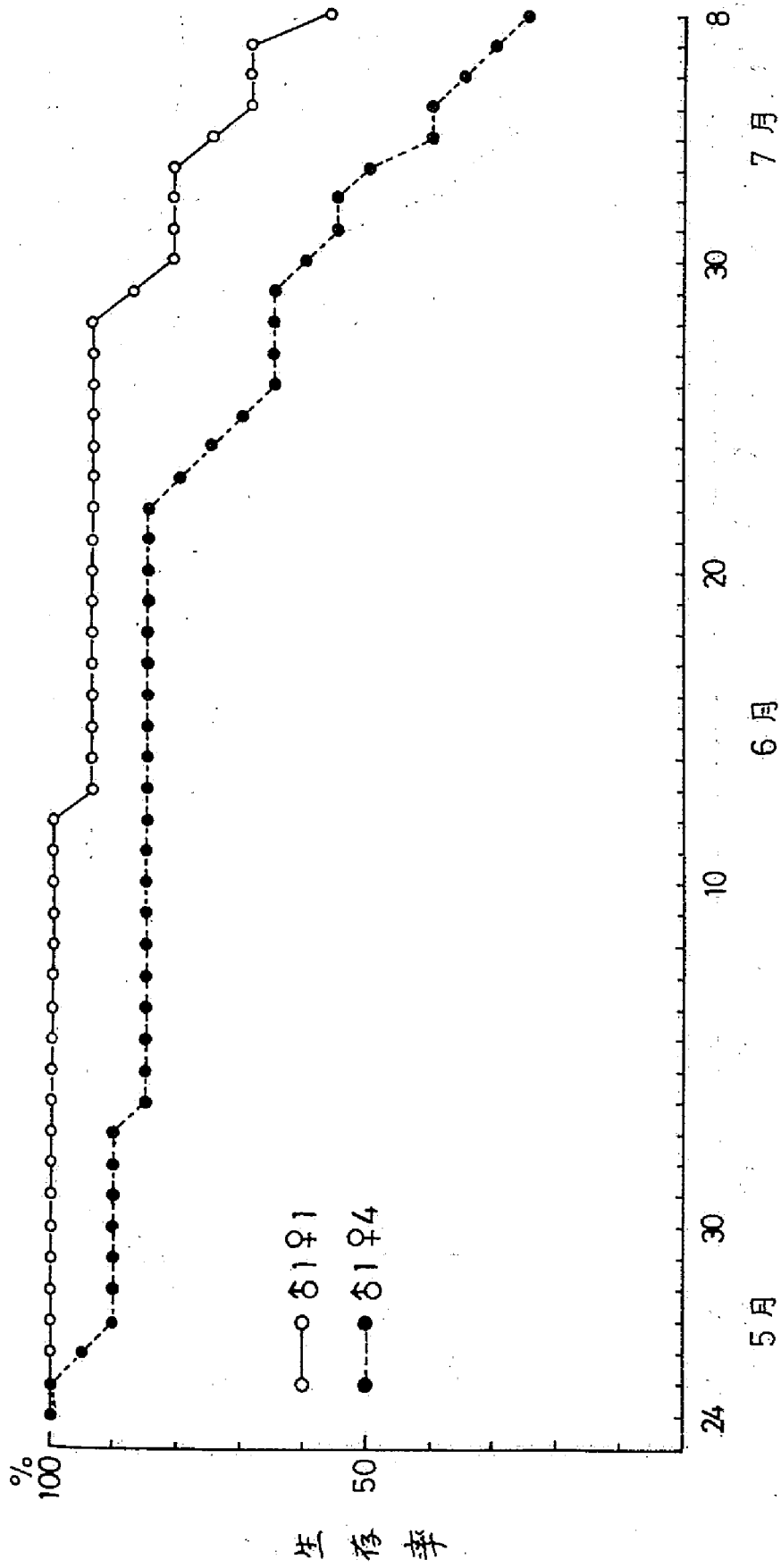


図81. オス密度を一定にしてメス密度を変えた飼育実験における各メス密度区のメスの生存曲線。

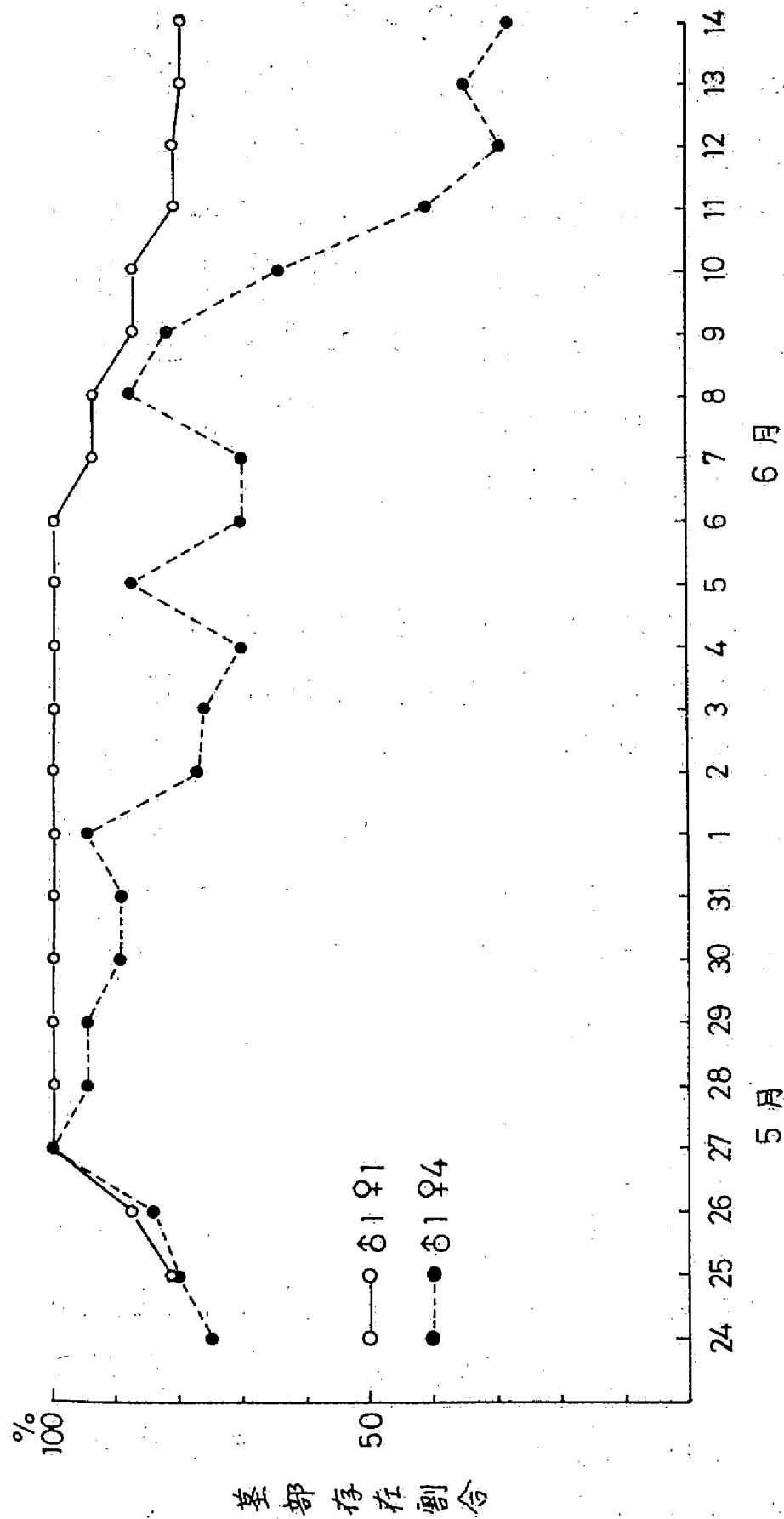


図182. オス密度を一定にしてメス密度を変えた飼育実験によけ3各メス密度区αメスの茎部存在割合。

オス1メス1の区の方がオス1メス4の区よりも、その割合が高く、したがって吸汁活動も活発であったことがわかる。メスの場合は個体間に排他性はないのでこのようなこみあい過ぎの効果は、個体間の直接的な干渉を通じてではなく、食草の悪化を通して間接的に働いたものといえよう。この場合、同一株での長期にわたる飼育実験であるから、このような結果は当然のことであるともいえよう。

さて、ここで注意しなければならないのは、すでに図8に示された産卵の継時的な過程において、オス1メス4の区の方が産卵開始がやや早い傾向にあることである。オス・メスのペア数を変えた実験においても、1ペア区より2ペア区の方が早い時期では産卵数が多い傾向があることがわかっているので、このことは単なる偶然であるとは思われない。また、本種のメスが集合性を有していることから考えてみるも、このことは不思議なことではない。やはりこの場合も、株の悪化が軽微な初期の時点では、何らかの集合効果が存在した可能性は強いものと推測される。

トウガラシの苗という質的にも量的にもホオズキ株より劣悪な餌の飼育であったので、こみあ

い過ぎの効果は、比較的早い時期から卓越する傾向はあったが、ホオズギ株を使用し、株の交換も行い、常に餌が好適な状態にあるようにすれば、産卵数のうえでのメスの集合の効果はさらに明白にとらえられるものと思われる。

4. 第V章のまとめ

本種の成虫の、長い期間にわたって交尾と産卵を並行して行っていくという習性からして、配偶システムは単に交尾の在り方のみならず、産卵の様式に対しても重要な影響を手えるに違いない。したがって、個体群密度にしても、このようなシステムを通じて産卵過程に効いているものと推測される。

自然個体群や野外ケージ内実験個体群におけるデータを解析した結果、株単位で密度依存的な産卵数の減少傾向があることがわかった。ケージ内個体群のデータにもとづけば、このことは、メスの産卵に際しての行動と密接に関係していることがわかった。すなわち、まだ食草が好適であると思われる時点では、メスはそれまで定着していた株の葉裏に産卵し、その後再び元のハレムに戻る傾向が強いが、時期が経つにつれ、メス密度がよ

り低い株に移って産卵し、産卵後再びメス密度が高い、すなわちより大きなハレムが形成される株（必ずしも元の株ではない）に戻る傾向が強くなることがわかった。

後者のような行動は、メスの集中的な分布様式はそのまゝにして、卵の分布の均等化だけを促進させる結果になる。それと同時に、このような特異的な産卵様式は、ハレムという必然的なメスのこみあいを伴った配偶システムに対する適応的の方策であるとも考えられた。ただし、メスの集団形成は、こみあい過ぎにより産卵過程にマイナスの効果をもたらすだけとはいえない。食草が悪化していない場合には、適度のこみあいは一種の社会的促進により産卵数を増大させる効果を持つことが推測された。

一方、オスの存在がメスの産卵過程に与える影響であるが、オス密度を人為的に変えた実験により、オス密度の増加はメスの吸汁活動を妨げることを通じて産卵数を減少させるマイナスの効果を持っていることがわかった。したがって、1匹のオスがなわばりを作って他のオスを排斥することは、安定したメスの吸汁活動を保証するという重要な役割をも持つことが推測された。

第四章．総合考察

本研究において明らかにしてきたように、ホオズキカメムシ成虫の繁殖期における社会関係は、3つの基本的な要素から成り立っている。すなわち、メスどうしの関係としての集合性、オスどうしの関係としてのなみはり制、そしてオスとメスとの関係としてのハシム的一夫多妻制である。

これらの要素は、互いに密接に結びつきながら、交尾や産卵の戦略を形造っていることは、これまで述べてきた通りであるが、それぞれが、生態学や行動学そして社会学的に独自の問題を包含していることもまた事実であり、別個に論じていく必要があるものと思われる。

1. メス成虫の集合性

本種のメス成虫に集合性があることが、さきで述べた証拠から明らかとなったが、このような習性は、幼虫期における集合性(藤崎, 1973)の延長上にあるものと考えられる。本種の幼虫の集合性は、とくに若令期に顕著で、発育の進行に伴いやや弱化する傾向はあるものの、幼虫全期間を通じて維持されている。越冬前の新成虫にも、このよ

うな習性はある程度見受けられ、越冬時においても、野外ゲージ内ではあるが、集団をなす傾向があることが観察されている（筆者、未発表）。

一般に、カメムシ類では、卵塊産卵という産卵習性が普通であることと関係しているのだから、幼虫期において集団生活を営む種が多いことは事実である。カメムシ類以外でも、鱗翅目やハバチ類などを中心として、幼虫期において多少とも集団生活を営む種が多数知られている。

これらの昆虫では、単独よりも集合させて飼育した方が発育や生存上有利であるという、いわゆる集合効果があることが、これまでに多数の種で明らかにされている。たとえば、オオモンシロチョウ

ワ *Pieris brassicae* (Long, 1953), ド

クガ *Euproctis flava* (緒方, 1958), ヤド

クガ *Euproctis pseudoconspersa* (水田, 1960)

, ニカメイガ *Chilo suppressaris* (森本, 1960)

, タケノホソクロバ *Artona funeraris* (杉本,

1962, 1964; Mizuta, 1968), クスサン *Dictyo-*

ploca japonica (森本, 1967), アメリカシ

ロヒトリ *Hyphantria cunea* (Watanabe & U-

meya, 1968), オビカレハ *Malacosoma neus-*

tria (志賀, 1976), クワゴマダラヒトリ

Spilarctia imparibis (中村, 1977), ミナミアオ
 カメムシ *Nezara viridula* (Kiritani, 1964),
 ナガメ (Kiritani & Kimura, 1966; 中村, 1977
), ホオズキカメムシ (藤崎, 1976), マツハバ
 チの一種 *Neodiprion pratti banksianae* (G-
 hent, 1960), マツノキハバチ *Neodiprion ser-*
tifer (中村, 1977) としてチャバネゴキブリ
Blattella germanica (Igutsu et al., 1970)
 などである。

このらの幼虫で検出された集合効果の程度や機
 構は、森本(1972)が論じているようにさまざま
 であるが、その存在がこのように普遍的であるこ
 とがうすれば、成虫期においても、集合性を持つ
 場合には、何らかの集合効果があることが当然である
 といえよう。したがって、本種のみす成虫におい
 て、餌が悪化している条件下では、単独飼育より
 集合飼育の方が1メスあたりの産卵数が多い傾
 向があったのは、集合効果を示すものであると考
 えることも可能であろう。

このような集合効果の具体的な機構については
 、本種ではよくわかっていないが、他の半翅類の
 昆虫についての研究からすれば、次の三つが考え
 られる。一つは、集団で吸汁することにより、植

物体の栄養物質の流れを有効に改変するという
 物理的な機構 (Cabbage aphid *Brevicoryne*
brassicae ; Way & Cammell, 1970) である。次
 は、寄主植物を栄養的に自己に有効なように改変
 するという化学的な機構 (アブラムシ類 ; Dixon
 , 1973) である。そしてもう一つは、他個体の存
 在そのものが発育促進につながるという神経生理
 的な機構 (ナガメ ; Kiritani & Kimura, 1966)
 である。

ただし、この最後の機構の場合は、容器あたり
 2匹の密度で、十分に集合効果が發揮されること
 から推測される機構であって、神経生理学的な裏
 づけがあるわけではない。したがって、1頭区お
 り2頭区の方が有意に発育が促進されたのは、他
 個体の存在により集合性が満足させられた結果、
 歩き回りなどの、集団から隔離されたことに帰因
 する異常な行動がなくなり、安定した摂食活動が
 可能になったことによるとも解釈できるのである。
 集団から隔離された単独個体のこのような異常
 な行動は、集団生活への二次的な適応の所産であ
 ることは間違いないであろう。とすれば、森下 (1976) が述べたように、集団生活における生活機能の促進と考えられる現象は、必ずしも、すべて

が群れ習性の発達を直接促す働きを持つものとはいえず、たがには、群れ習性の確立に伴い、群れ生活への二次的適応としてもたらされたものもありえると考えられるのである。

この点については、十分な注意を払わなければならないが、ホオズキカメムシの場合は、吸汁性昆虫であることからして、やはり、何らかの形で、寄主植物の積極的な変化を通じての集合効果である可能性が強いものと思われる。

さて、もう一つ、集団生活には、天敵に対する防御上の何らかの利点があることが考えられる。天敵に対する防御といっても、種によりその方策は多様であろうが、大きくは、直接的な防御の方策と間接的な防御の方策に分けられよう。

前者としては、毒毛・不味・威かく行動など、巣網などがあげられ、警戒色と結びつくことも多い。Prop (1959) の *Diprion* や *Neodiprion* 属のマツノハバチ類幼虫についての研究によれば、これらの属の中で、集合性の強い種は、不味や警戒色として威かく行動などを発達させているために、鳥に嫌われたり、寄生蜂による寄生を免れたりする傾向が強いということである。

また、Tostowaryk (1972) は、同じ *Neodiprion*

属の集合性を有するマツノハバチ幼虫を餌にした場合、サレガメの一種 *Podisus modestus* の捕食における機能の反応が、いわゆるホーム型 (Holling, 1965) になることを通じて、このマツノハバチの密度が高い時 (集団サイズが多きい時) は、サレガメに対する防御反応がより効果的になることを実証した。

さらに、Ito & Miyashita (1968) は、アメリカカシロヒトリの幼虫が共同で造る巣網が、天敵や風雨に対して保護効果を持つ結果、一般の非造巣性の昆虫に比して、初期死亡率が著しく低い生存曲線のパターンを示すことを明らかにした。

このようないくつかの研究によれば、集団生活をする昆虫の集団的な防御の方策は、確かに有効であるといえるが、カメムシ類の場合はどうだろうか。

この場合の防御の主要な手段が臭気であることは、よく知られているが、この臭気がアリ類に対して忌避作用を持つという多数の報告 (Roth, 1961; Remold, 1963; Tsuyuki et al., 1966 など) や両生類そしてネズミなどの哺乳類に対してもあるという報告 (Waterhouse et al., 1961) がうすれば、天敵に対する直接的な防御効果があること

は事実のようである。このような防御手段が、集団として使用された場合には一層効果的であるという報告は、今のところ見当たらないが、その可能性はあるものと思われる。

さて、次に、後者の間接的な防御の方策としては、天敵の攻撃時における集団的な逃避があげられる。Dempster (1971) は、ヒトリガの1種

Tyria jacobaeae

の若令幼虫の生存率が、集団内の個体数が多いほど高いのは、捕食者から攻撃された時に、小集団より大集団の方が、落下により逃避できる個体の割合が高いことによるものと推測した。

また、Dixon & McKay (1970) は、Sycamore aphid

Drepanosiphum platanoides

の成虫の大きな集団における個体が、小さな集団の個体よりも外部の刺激に対して敏感であり、葉から落下しやすいことを観察した。

カメムシ類では、近年、臭気が集団の個体を分散させるという警報フェロモンとしての役割を持つことが明らかになってきたが (Calam & Youdeowei, 1968; Ishiwatari, 1974)、Fujisaki (1975) は、ホオズキカメムシの1令幼虫を用いて、この集団が、捕食者であるナミテントウ *Harmonica axyridis*

の4令幼虫の攻撃に際して、歩行や落下によりすみやかに集団的に逃避し、かつ、その後再び集団を他の場所に形成することを確認した。成虫においても、食草の不自然な動揺は、集団的な落下を引き起したりすることが観察されているので、同様の機構がある可能性が強い、といえよう。

Banks (1957) や Dixon (1959) は、捕食性のテントウは、一度餌を捕食するとその周辺で入念な探索行動を行う習性があることを報告しているが、さまたまの集合性の昆虫類で見られる集団的逃避行動は、このようなタイプの捕食者によって捕食されるリスクを低くするうえで、適応的な意義を持つ、というものと考えられる。

このように、直接的にしろ、間接的にしろ、集団生活を行う昆虫は、天敵に対する有効な防御の方策を持つことが多いといえるが、他方集団生活は、天敵による発見さしやすさを増すとも考えられるから、本来的には集団生活が天敵による攻撃を回避するうえで有効であるとは必ずしもいえないだろう。集団生活を営む昆虫で見られるさまたまの防御の方策は、集団生活の発達に伴う天敵の圧力を回避するための二次的な適応の所産であると考えた方が妥当であるように思われる。

以上、ホオスキカメムシのメス成虫で見られる集合性は、幼虫期の集合性の延長上に、第一義的には、何らかの機構により栄養摂取を促進させることを通じて産卵数を増大させるという利点や、二次的であると思われるが、天敵に対する防御上の利点を持つことにより、積極的に維持されてきたものと推測される。

さらに、この集合性については、本種の定着的でかつ繁殖期間が長いという生活様式や吸汁性という摂食様式をふまえた場合、限定された食草をいかに効率よく利用していくかという資源の利用戦略という観点からも、積極的に評価される可能性があるものと思われる。このことの具体的な評価は、今後に残された重要な課題である。

又、オス成虫の集合性

本種のオス成虫にはなわばりを作る習性があることが思い出されたが、その主な特徴は、次にあげる6つに要約される。

- (1). 交尾を目的とした交尾なわばりであり、排斥の対象は同種のオスに限られる。
- (2). なわばりは食草の基部を中心に作られる。
- (3). なわばりの長期的な維持には、メスの存在

が不可欠である。

(4). なわばりの防衛は、追撃や取、組み合わせという形で直接的に示される。このなわばりを巡る闘いにおいては、先住者の方が有利であるという先住効果が存在する。

(5). 体の大きなオスが、なわばりを形成しやすい。

(6). オス密度が高くなると、他のオスをなわばり内に許容する様相やさらになわばりが崩壊し群れをなす様相が出現する。

これらの各特徴について、他の昆虫に見られるなわばり制と比較しながら考察していくことにする。

まず、(1)の交尾なわばりであるという点であるが、蜻蛉目や直翅目そして膜翅目を中心とした昆虫類のなわばり制に関する多くの研究によれば、ごく一般的な事柄である。

また、このことと密接に関係していることであるが、なわばりからの排斥の対象は、ほとんどの場合、ホオスギカメムシと同様、同種のオスのみである。しかし、膜翅目の中には、*Protoxaea*

gloriosa のように、同種オスのみならず他種昆虫まで追いつめるものや (Cazier & Linsley, 1963)

ヤシガバキ科の *Sphecius speciosus* のように、同種オスや他種昆虫のみならず、鳥まで追いかかろうとするもの (Lin, 1963) も存在する。このような排除対象の種による違いは、なまじりの機能や識別能力の違いによるのであろうか、興味深いところである。

次に、(2) の特徴であるが、これは、なまじり形成の場所の問題である。このことは、当然のことながら、なまじりの機能上の性格により異なるであろうが、ここでは、交尾なまじりと思われる場合について問題にすることにする。

ホオズキカメムシのように、食植性で、自らの食草になまじりを形成するものとしては、直翅目の *Ligurotettix coquilleti* (Otte & Joern, 1975) がある。また、吸蜜源として利用している花を中心として形成する場合が、膜翅目の *Protoparce gloriosa* (Cazier & Linsley, 1963) や *Centris fasciata* (Raw, 1974) として *Hoplitidius anthocopoides* (Eickworth, 1977) など知られている。引き続き膜翅目の場合は、このようなタイプに対して、*Sphecius speciosus* のように、メスの出現孔を含む場所に作るもの (Lin, 1963) や *Centris decolorata* のように、メスの築巢地

に作るもの (Raw, 1975). さらに *Philanthus*

multimaculatus のように、巣が集合している付近のとりもたれを防衛するもの (Alcock, 1975) など、食物源との関係のたの場所になわばりを形成する場合も多い。さらに *Centris dirrhoda*

は、巣や食物源から遠く離れた場所になわばりを形成するという変わった習性を持っているが、匂いづけが頻繁に行われることから、遠方からメスを誘引していると考えられている (Raw, 1975)。

Baker (1972) は、ヒメヒオドリ *Aglaia urticae* とクジャク *Inachis io* になわばり¹の存在を認めたが、前者は産卵場所、後者は産卵場所への通り道になわばりを形成するということである。また、よく知られているように、蜻蛉目の交尾なわばりは、メスの産卵場所である池や川の水面上や水辺に作られることが多い。

このように、種により多様ななわばり形成場所があるといえるが、フェロモンによりメスを誘引していると思われる膜翅目の *Centris dirrhoda* を除いては、いずれも、メスと出会う確率が高い場所であるという点で共通している。これは、交尾を目的としたなわばりであるから、当然のことであろう。

次に、(3)の点は、一般的には、交尾なめはりの維持とメスの存在との関係の問題である。交尾なめはりであり以上、メスの侵入が皆無かもしくは非常に少ない場所で、いつまでもなめはり維持し続けることは、オスにとっては大変不利であると考えられるから、なめはりの維持とメスの存在とは、何らかの関係があるであろう。

ホオズキカメムシにおいて、メスの侵入がまったくよろめ跡に形成されたなめはりの維持期間が非常に短いことは、このことを裏づけるものであるといえよう。同様のことを報告した例は、意外に少ないが、Jacobs (1955)は、トンボの1種 *Perithemis tenera* のオスは、ときにメスが求愛期間に見捨てたような場所になめはり形成するが、このようなオスは、その場所をくり返し調べては時々他の場所へ飛んでいくことを報告している。また、Johnson (1962)も、トンボの1種 *Hetaerina americana* で、メスがまれになつた調査期間の後半には、オスはなめほりを放棄してよく動くようになることを報告している。

このように、報告例は少ないとはいえ、異なる目の昆虫において、まったく同様の現象があることから、今後さきさきの昆虫においても、このな

なわたり維持とメス存在との関係は思いつくようにいくともいえる。

さらに、このような関係は、いわゆる待ち伏せ型の捕食者における、待ち伏せ時間と餌密度との関係とを比べて類似していてもよいと思われる。事実、昆虫における待ち伏せ型捕食者の典型であるカマキリ *Paratenodera angustipennis* についての最近の研究(井上・松良, 1975)によれば、餌密度が低くなり餌の捕獲効率が低下した場合、待ち伏せをやめて探索行動をとるようになるということである。メスと餌という違いはあるが、いずれも一種の資源(resource)であると考えれば、この限られた資源をいかに効率よく獲得するかという点において、両者は共通の基盤の上にあるものといえよう。このような観点に立つことが、今後、昆虫におけるなわたり制の研究を一層発展させるうえで、一つの重要な鍵になるものと思われる。

次に、(4)のなわたり防衛行動についてであるが、このことに関する詳しい観察は、種々の昆虫で行われている。種によつて、観察されるなわたり防衛行動は多様であるが、大別して、直接的なものと間接的なものがあるといえよう。

前者の例の中で、飛翔を伴わないものとしては、

直翅目の *Ligrotettix coquilletti* で観察さる

る。敵対者に対する突進やつかみ合い、そしてかみ
合い (Otte & Joern, 1975) やゴキブリの1種

Nauphoeta cinerea で見られるつかみ合い (E-

wing, 1972) などが見られる。飛翔を伴う
ものとしては、まず、さるさるな膜翅目の昆虫で
普通な、追尾や威かくさらに突きあたりやつかみ
合いなどの行動が見られる (Lin, 1963; Al-
cock, 1975; Barrows, 1976; Eickwort, 1977
など)。しかし、同様に飛翔を伴う蜻蛉目の昆虫
では、たわばりオスの防衛行動において、直接的
な接触はほとんどないが、あっても偶発的であり
、基本的には、威かく行動や追尾行動により防衛
がなされることが多い (Jacobs, 1955; 武藤,
1960; Johnson, 1962; Bick & Bick, 1965; Pajun-
en, 1966 など)。4ヨウ類の場合も、ほぼ蜻蛉
目の場合と同様である (Baker, 1972)。

一方、後者の間接的なたわばり防衛の例として
は、Raw (1975) が調べたアオスジハナバ4科の
Centris 属の4種のうち、たわばりの境界に向い
づけを行う種 (*C. decolorata* , *C. dirrhoda* ,

C. crassipes) が、その可能性を持つものとし

てあげられる。このうち、よく向いづけを行う種

ほど、警戒飛翔に費やす時間が短いことから、同じくつければ、たぬぼり内への他のオスの侵入を防ぐうえで有効であると推測されるからである。しかし、すでに述べたように、Raw自身は、同じくつきの機能を遠方からメスを誘引させることであると考えている。いすれにしても、このような間接的な形でたぬぼりの防衛を行うことは、昆虫類において見られることであるといえよう。

さて、ホオズキカメムシにおいては、たぬぼり防衛行動がきわめて有効であるのは、防衛能力の高さのみによるのではなく、いわゆる先住効果が存在しているからであることも明らかとなつたが、他の昆虫類の場合もそうであろうか。

伊藤(1960)は、シオカラトンボ *Orthetrum albistylum speciosum* で、老いた個体がたぬぼりを首尾よく防衛したことや、あるたぬぼりを防衛していた個体が他のたぬぼりに侵入すると破壊、その逆もまた同様であるという事実から、先住効果の存在を報告している。

また、Johnson(1962)は、トンボの1種 *Hetaerina americana* で、たぬぼりオスと侵入オスとの出会いの時に観察された、63回のオスどうしが輪を描いて急速に飛ぶ行動(circle flight)を

通じて、なみはりオスが侵入オスを追い払うことができたのは45回、それ以外の18回はなみはりオスの交代が起ったことを報告している。ホオズキカメムシほどは顕著ではないうが、このような数字も、やはり先住効果の存在を示唆している。

膜翅目では、Eickworth (1977) が、*Hoplitis anthocopoides* において、なみはりを作る個体で、やはり先住者が勝つ傾向があることを報告している。

これらは、いずれも、野外における単なる観察によるものであるが、ホオズキカメムシの場合のように、実験的に検証した例もある。

Otte & Joern (1975) は、バッタの1種 *Ligurotettix coquilletti* において、オスがなみはりを作っているこの虫の食草のやぶに、新たなオスを導入する実験を行ったが、先住者の方が残留する確率が高かったということである。

このように、先住効果の存在は、さきさきのなみはりを作る昆虫で明らかとなつていっているといえる。しかしながら、昆虫類においては、先住効果の具体的な機構は、よくわかっていないようである。心理的な要因を仮定せずに、どこまでどのような機構を明らかにしえるかは、行動学的にはすこぶ

る興味深い課題であるに違いない。

さて、次は⑤の点についてであるが、これは、なわばり形成と個体性との関係の問題である。ホオズキカメムシでは、大きな個体がなわばりを形成しやすい傾向があることがわかったが、同様の報告は意外と少ない。膜翅目の一種、*Lasioglossum*

robweri のオスは、メスが出現する巣穴の周辺に microterritory と呼ばれる小さななわばりを形成するが、小さなオスは、なわばりを形成することができず、巣穴から少し離れたところで待機しているという報告 (Barrows, 1976) が、筆者の知る限りでは唯一のものである。

しかし、個体性は、もちろん常に体の大きさによって表わされるとは限らない。蜻蛉目では、未成熟のオスは成熟オスによって追い払われやすく、なわばりを形成しにくいということ (Jacobs, 1955) や、老衰期の個体は、環境栖の低い場所に追われたり、なわばりの周辺であふれオスになるたりすること (伊藤, 1960) が知られている。

これら、成熟の度合や老衰の度合も、一種の個体性といえるであろうし、さらに、これらに似た生理的行動的多型も当然存在するであろう。

個体性が検出されにくい昆虫類において、なわ

はり形成を個体性という観点から見た研究が少ないのは、仕方のないことともいえるが、なまはりの形成がなまはりを通る個体間の競争を通じてなされる以上、体の大きさなどの個体の持つ特性が何らかの形でかがみ、という可能性は大きく、今後、さまざまな昆虫において、その実態をつかんでいく必要があるものと考えられる。

ホオズキカメムシの場合、体の大きさは、発育の過程で後天的に決定される側面が強いと考えられ、遺伝的形質をそのまゝ反映しているわけではないであろう。しかし、より体の大きな個体がなまほりを形成するチャンスが高いことは、より好適な子孫を残していくうえで、一定の役割を果たしている可能性はあるものといえよう。

さて、最後に、(6)の点に関してであるが、これは、一般的には、社会関係ないし社会構造の柔軟性(flexibility)の問題であろう。個体群密度が高くなるにつれて、他オスをなまはり内に許容し始め、ついに、なまはりが崩壊して群れを形成するという、ホオズキカメムシで明らかとなった現象と類似した現象は、他のなまはり制を持つ昆虫でも見られることである。

伊藤(1960)によれば、シオカヲトンボで、個

体数がきつめて多く、一つのなわばりに数匹の個体が出現すると、トンボは混乱してしまい、何匹もが互いに干渉なしに共存することが観察されるというのである。

Otte & Joern (1975) は、バッタの一種 *Liguro-tettix coquilletti* において、高い個体群密度では、なわばりオスの闘争性が衰え、他のオスとなわばり内のメスを合かち合うようになることを報告している。さらに、彼は、防衛行動が大半の時間とエネルギー費やする密度レベルで、なわばりオスはなわばり防衛をやめるようになるものと推測している。もし、このような密度レベルにおいてもなわばりオスが防衛行動をとり続けるならば、侵入者のみならず、なわばりオスでさえ、メスと交尾をするチャンスもエネルギーも失われるであろうから、このような行動の切り換えは、高密度下においてもある程度の交尾頻度を維持するうえで、有効であるものと思われる。

事実、ホオズキカメムシの場合、なわばりが崩壊した高密度の群では、複数のオスでメスを合かち合うことにより、オス1匹あたりの交尾頻度はかなり低下するといえ、全体としては、ほぼ1匹のなわばりオスの場合と同程度の交尾頻度を維

持てざるので、メスにとっては問題がたのことがわがっている。たわはり制という社会システムが固定されたものではなく、このように、個体群密度に対してある程度の柔軟性を持つてゐることは、したがってすこぶる適応的であるといえるだろう。

逆にまた、これらのことから、たわはり制は、比較的個体群密度の時にもっとも有効に機能するシステムであるといえる。Pajunen (1966) も、トンボの一種 *Calopteryx virgo* で、個体群密度の時は有効であったたわはり制も、密度の増大とともにあまり有効ではなくなることと報告している。

さて、このようなたわはり制という社会システムの柔軟性は、個体群密度に対してのみ存在するものではない。Cazier & Linsley (1963) によると、膜翅目の *Protophila gloriosa* は、主に夜間 11:00 までの午前中に、ある花を中心としたたわはり形成を行うが、午前中遅くにはたわほりを去り、蜜を搜した後、午後遅くには睡眠のために集まって大きなボール状の群れを作るといふことである。彼等によれば、このような睡眠時に集まるボール状の群れは、天敵に対する保護効果を持つ可能性があるといふことである。

いすれにしても、このような事例は、互いの排他性を基盤にしたたわばり制が、種々の生活の中で固定されたものではなく、生活の要求に対応して、他の社会システムの場合の群れに容易に転化することを示唆している。

このようにみえてくると、昆虫は、集合性と排他性という対立的な習性の両方を潜在的には持っており、外的な要因（たとえば密度）や内的な要因（たとえば生活要求）に対応して、それらを適宜顕在化させているものと考えられる。Kennedy

（1967）や伊藤（1973）は、すべての昆虫がある程度集合性と孤独性の両方の側面を持っていることを主張したが、基本的には妥当な見解であると思われる。

いすれにしても、昆虫における社会システムが、さまざまな状況に対処して可変的であるといったこのような事例は、することに興味深く、今後とも、社会学的には、一つの中心的な課題になるものと考えられる。さらに、昆虫以外では、たとえば、アユ *Plecoglossus altivelis* で同様の現象が早くから見出されており（川那部, 1957）、異なる動物群との比較も重要な課題となるに違いない。

以上、ホオズキカメムシにおけるオスのなみはり制の基本的な特徴を、他の昆虫類のなみはり制に関する知見と比較しながら考察してきたが、このような特徴を持ったなみはり制の意義は何であろうか。

本研究の結果からすれば、それは、まず、主恩場所、たとえばホオズキ群落の中で、オスを適度に分散させることを通じて、メスとの出会いの機会を高めていることであると考えられる。本種の場合、繁殖期においては、メスに比してオスが少ない傾向があるので、とりわけこのことの意義は大きいものといえる。このことは、同時に、オスの集中を防ぐことにより、性的な干渉を少なくすることを意味しているもので、オスがその交尾能力を十分に発揮して交尾効率を上げるうえでも、重要な役割を果たしているものともいえる。

さらに、オスのなみはり形成は、メスの産卵活動にとっても、利点があるものと考えられる。なぜなら、なみはりオスが他オスを排斥することにより、メスに対するオスの性的な干渉は、かなり低いレベルに抑えられ、メスは、安定した摂食活動や産卵活動を行い、産卵の効率を高めることができると思われからである。

このように、本種のオスのたわばり制は、オスの交尾効率やメスの産卵効率を高めることを通じて、全体的な繁殖効率を高めるという重要な役割を持っていると考えられる。

他の昆虫のたわばり制の意義も、ホオズキカメムシの場合と類似したものが多い。

Lin (1963) は、ジカバ4科の1種 *Sphecius speciosus* のオスのたわばりの意義は、第一には、メスの羽化孔の密度が高い区域にオスを間置きさせることによつて、メスとの出会いの機会を増大させること、第二には、間置きを通じてオスどうしの接触を少なくすることによつて、性的な干渉を軽減することであると評価した。膜翅目ではこれ以外にも、*Protoxaea gloriosa* (Cazier & Linsley, 1963), *Centris decolorata* (Raw, 1975), *Hoplitis anthocopoides* (Eickwort, 1977) などのオスのたわばりについて、同様の観点からの評価がある。

また、膜翅目のたわばりの進化についての Johnson (1964) の総説によれば、一般に、これらの昆虫のたわばりも、交尾と産卵時における干渉を少なくするという重要な役割を持っているということである。

このように、ホオスキカメムシで調べたかきおれたなわばりの意義は、他の多くの昆虫についてこのようにいわれてきたことと基本的には同じであるといえる。しかし、他の昆虫の場合、その多くが単なる推測の域を出ていないのに対して、本種の場合は、さきさまの分析を通じて、ある程度定量的に検証しえた点で一歩進めたものといえるであろう。

さて、昆虫におけるなわばり制が、一方において性淘汰 (sexual selection) という機能を持つことを無視することはできない。

Jacobs (1955) は、トンボの一種 *Perithemis tenera* のオスの中で、交尾頻度に違いがあることを見出し、少なくとも、これは部分的にはメスの選択に依存した結果であると考えた。ただし、そのことは、オスそのものをメスを選択することによるのではなく、オスが作っているなわばりの中の産卵場所を選択することによるらしい。このような間接的な形であれ、結果的には性淘汰が起っているものと考えたのである。

これに対して、Johnson (1964) は、性淘汰は、なわばり制の進化における要因であったには違いないが、現在ではなわばり制の機能ではないと

して、Jacobs の説を否定した。その理由は、メスの選抜が、たわばりオスだけに限定されているということであった。ところが、Waage (1973) は、トンボの一種 *Colopteryx maculata* に関する研究を通じて、オスが形成したたわばりの中の産卵場所の好適さにもとづいて、メスはオスを選抜することができるとから、性淘汰が起きていると考へ、この Johnson の見解に反論した。

現在の時点で見られるトンボ類のたわばりが、性淘汰の機能を持つ、というか否かの点での意見の相違はあるとも、この性淘汰が、トンボ類のたわばり制の進化のうえで重要な役割を果たしたことにについては、いずれも認めているのであるから、これらの見解には、基本的な矛盾はないものといえよう。

さて、ホオズキカメムシのオス間では交尾頻度においてかなりの違いがあることからすれば、本種のたわばりにも性淘汰の機能があることは十分考えられる。

この場合も、メスがオスを直接選抜しているわけではないが、より大きなオスが多数メスが存在する群でたわばりを形成して、メスを占有する傾向が強いことから、メスは、結果的に、より大き

たオスを選挙することになるものと考えられる。

より体の大きなオスが、メスが集中した株でのあほりを形成する傾向があるのは、このような株を巡るオス間の競争が激しく、したがって、競争に勝ち残るチャンスの高い大きなオスが選挙された結果に他ならないだろう。

このように、同じ性淘汰の機能を、オスのあほりが果しているといっても、トンボ類の場合とは、かなり具体的な機構を異にしているものといえる。メスは、トンボ類のようにオスのあほりをその産卵場所の好適さにもとづいて選挙することによりオスを選挙しているということではなく、食草の株に大きな集団を形成することによって、より競争的な大きなオスを、オス自らに選挙させているともいえるのである。

さらに、オスの競争の武器である後脚が、メスに比して著しく発達し太くなったというのは、このような性淘汰の所産に違いないし、本種のオスのあほりに性淘汰の機能があるのは否めないものと考えられる。あほり制が、Parker (1970) が述べたように、sperm competitionを少くする役割を果たしているとするれば、これも、このような性淘汰をより助長するものであるに違いない。

以上、ホオスキカメムシのオス成虫で見いだされたなわばり制の、繁殖効率を高めるという意義と、同時に、それが合わせ持つことの性淘汰の機能について詳しく論じてきた。ここで、もう一つ、昆虫のなわばり制の意義で看過できないものとして、成虫の分散させることを通じての繁殖場所における成虫個体数の調節ということがある (Moore, 1953, 1957; 伊藤, 1958; 武藤, 1960; Higashi, 1969)。しかし、このように説くに対しては反論も多い、ことは事実である (Johnson, 1962; Pajunen, 1966; Uchikata, 1975; Fujita et al., 1978)。これらの主な論拠は、なわばりが、必ずしも成虫の分散を促さないということである。

そもそも、密度調節説が由来したトンボ類のなわばりが、すべてオスによるものであるから、たとえ、なわばりによる密度依存的な成虫の分散があるにしても、第一義的にはオス個体のみであろうから、それをもって個体群の密度調節に直結させるのは、論理的に飛躍があるものと考えられる。ホオスキカメムシにおいては、オスとメスとで繁殖期におけるホオスキ群生密度の定住率に差はみられず、なわばりによるオス個体の密度依存的な分散が起る、という可能性すら少ないので、や

はり、密度調節という観点から本種のもみほりの意義を積極的に評価することは、妥当では無いと思われる。

さて、これより、ホオズキカメムシのもみほり制の意義や機能について、他の昆虫と比較しながら具体的に論じてきたが、本種におけるもみほり制の進化を明らかにするためには、これだけでは不十分であり、このような進化を可能にした背景についても考察していかなければならない。

この点に関して、Alcock (1975) は、興味深い考察を行っている。彼は、膜翅目のジガバネ科のもみほり制の進化の背景となる要因として、次の三つをあげた。

(1). 交尾可能なメスが、強い集中分布をしているか、あるいは単独であっても、ある特定の場所に現れる傾向があること。

(2). 繁殖のためのすぐれた場所の識別をオスに可能にさせる手がかりがあること。

(3). これらの場所は、比較的（急速に）防衛されるほど十分に小さいこと。

これらの要因は、いずれも妥当であると考えられるが、ホオズキカメムシにおいても適合するのであるのか。

(1)の要因は、本種の場合もメスが強い集中分布をするので、その方が適合する。(2)の要因については、やや本種の場合異なるところである。なぜなら、本種においては、この争がかりは、株のメスや質などの場所の特質ではなく、メスの存在そのものと考えられるからである。すなわち、メスが集中していつ株ほど、繁殖場所としては好適であるとオスが識別して、そこにたねほりを形成しようとする傾向があるといえる。この点で、本種のオスのたねほり形成は特異的であるだろう。最後の(3)に關してであるが、本種の場合でもその方が適合するとはいえ、それは単に、たねほりを形成する場所であるホオズキ株などがそれほど大きなものではないということではなく、さらに、その内部で、メスが存在する部分を中心とした茎部にたねほりを限定するという事実による。すなわち、メスが、食草の株内で分散せずに、茎部にそれらも集団を作って存在する傾向が強いから、オスは、メスがいた部分を中心とした茎部に、たねほりの範囲を限定することが可能であるといえるのである。

このようにみえてくると、本種のオスにおいてたねほり制が進化したのは、メスが生殖場所の食

草の株単位で強い集中分布をすると同時に株内でも集団を形成するという習性があったからに他ならないと推測される。

もちろん、本種のためほり制の進化においては、これだけだけでなく、さらに大きな背景として、繁殖期間が2ヶ月と長く、かつその期間を通じて定住性が強いという事実があるものといえる。たせたら、定住性は、独占性とともにためほり制の進化のうえで前提となる性質と考えられる(森下1976)し、繁殖期間が長いということは、より安定して効率的なシステムを必要とするものと推測されるからである。

3. 一夫多妻制

これまで論じてきたメス成虫の集合性とオス成虫のためほり制が複合されると、1匹のオスがしばしば複数のメスを占有して交尾が行われるという一夫多妻制が、ホオス・キカメムシの配偶システムとしては成立することになる。

しかし、このシステムは、長い繁殖期間の中では、ためほりオスの交代やメスの移動を通じての集団の再形成が起ることから、決して安定はしていない。したがって、結果的には、オスが多くの

メスと交尾を行う一方、メスもオスほどではないにしても同様であり、多夫多妻制の様相を示す。要するに、一夫多妻制を基本構造としたから、その内部の構成要素であるオスとメスとの組合せが、維持的に変化することを通じて複合される結果として、多夫多妻的の様相が出現するものといえる。したがって、より正確には、伊藤（1959）がシオカウトンボの性関係について定義した「複合した一夫多妻制」と呼ぶ方が妥当であるかもしれない。

このように見る限りにおいては、ホオズキカメムシの配偶システムは、トンボ類などのそれと同質であるようにも思われる。しかし、実際には、かなり異質な側面を持つことも事実である。

他の昆虫類ではいまだ例を見ぬ本種の一夫多妻制の特徴は、1匹のなわばりオスと複数のメスの同一標での同時存在が、ある程度、期間持続すること、そして、なわばりオスのなわばり防衛行動がこのメスの集団を中心として展開され、空間的にもこれらが一つのまとまりをもって存在していることである。さらに、オスのなわばり形成が、メスの存在なしでも行われることがあるとはいえ、そのようななわばりはきわめて短期間に放棄

されることや、メスのなまじりかうの移出に対して非常に敏感に反応し、なまじりを放棄するという事実からしても、メスの存在との密接な関係は明らかである。一方、メスにしても、オスも常時受け入れやすいという特性を持つている。

これらのいくつかの特徴からすれば、本種の配偶システムは、メスの集合性とオスのなまじり制の単純な複合としての一夫多妻制としては把握できないことは明白である。ここに、ハレムというメスとの関係を重視した配偶システムの概念を本種の場合に適用した根拠があるのである。

ハレムの定義自体、必ずしも明確ではないが、一夫多妻制を、資源を防衛する一夫多妻制、メス（あるいはハレム）を防衛する一夫多妻制、そしてオスの順位と紐がついた一夫多妻制の3つに分けた Emlen & Oring (1977) の分類にしたがえば、ハレムは明らかに2番目の一夫多妻制に該当するといえる。

彼等によれば、この配偶システムは、メスが集合性を持っており、そのような傾向がオスによる直接的な占有を促進させることによって成立するというものである。

ホオズキカメムシの場合、オスによるメスの占

有は、オスが食草の株というメスにとって必要な資源である場所になおほりを形成した結果である
とみられる。これは、ハレムではなく、資源を防衛する一夫多妻制であるといえるかもしれない。しかしながら、すでに述べたように、メスが集合性を持つ結果、オスは、なおほりの防衛範囲を全くとメスの集団付近に限定することが可能であるうえに、メスの存在に対してもきわめて敏感であることから、メスそのものを防衛している側面が存在することは否めない。このような観点からすれば、メスを防衛する一夫多妻制、すなわちハレムの性格を強く持っていることも事実である。

Emlen & Oring も述べているように、ハレムといっても、普通は、オスによる資源の防衛と結びついていて、ことも多いのであり、この点からしても、ホオズキカメムシの一夫多妻制をハレムと呼んで差しつかえないと考えられる。

また、Lack (1968) によれば、鳥類の一夫多妻制には二つのタイプがあるということである。その一つは、最初のメスとの営み関係は、その種に固有の一腹卵数を産み終るまで続き、その後第二のメスに変えるという継時的な一夫多妻制であり、もう一つは、1羽のオスが同時に数羽のメス

をっけていゝという同時的な一夫多妻制で、ハレムポリジニイと呼ばれるものである。

このよるな分類によれば、ハレムの定義はもっとゆるやかになり、ホオスキカメムシのように、1匹のメスばかりオスと多数のメスとの同時存在が見られる場合には、明らかにハレムとみなせるだろう。

このように、ホオスキカメムシにおける一夫多妻制の主要な成立要因の1つはメスの集合性であり、これをハレムと定義することは妥当であるものといえよう。ハレムを作ることで有名なアリカヤオットセイなどのハレム定類の一夫多妻制の進化についての Bartholomew (1970) のモデルにおいても、メスの極端な集合性がその主要な要因であると考えられている。すなわち、メスが集合性を持つ結果、繁殖地の中で非常に限定されて分布することになり、このような限られた場所を巡ってオスが激しく競争して間置きすることによって、ハレムが成立するということである。さらに、このような競争は、激しいわけではなく、長期間続き、この期間中に、メスの方でも容易にオスを受け入れるよるな適応がなされているということである。このよるな、ハレム定類のハレムの成立要因

や更態は、ホオズキカメシの場合とよく似ているといえよう。

鳥類もすでに述べたように、定義によれば、ハシムと呼んで、ハシステムが知られている動物群であるが、この場合は、ハシムというよりもっと広く一夫多妻として、その成立の要因に興味を抱か取ってきた。なぜなら、鳥類では、管巢が夫婦の協力でもって行われる一夫一妻制が普通であるので(Lack, 1968)、オスの協力がほとんどあるいはまったく得られない一夫多妻制がなぜ成立したのかは、興味深い課題であるからである。

この点に関するもっとも代表的な考えは、Orlans (1969)が、鳥類ならびに哺乳類の一夫多妻制を説明するために提出したグラフィックモデルに端的に示されている。すなわち、このモデルは、オスが形成するなめばりに質的な差異がある場合には、劣悪ななめばりを作っている未交尾のオスと交尾をするより、他のメスをすでに所有しているが、すぐれたなめばりを持つているオスと交尾をする方が繁殖価が高い場合があることを示したものである。Orlansは、ここに一夫多妻制の成立要因があると主張したのである。それ以降の鳥類や哺乳類の一夫多妻制に関する研究は、このモデ

ルの奥証や反証という形でなされている場合が多い (Downhower & Armitage, 1971; Elliott, 1975; Weatherland & Robertson, 1977 など多数)。

いす小にしても、このように高等な動物群の場合、配偶システムは、単に交尾そのもののシステムという域を越えて、交尾後の育雛や育児という繁殖過程とも密接にかかあっているのであり、通常の昆虫における場合とはかなり異なる側面を持つことも否定はできない。したがって、これらの高等な動物群の配偶システムとの容易なアナロジーは、危険であるともいえる。

しかしたかう、一方において、構造的に類似した社会システムは、系統進化のうえでの相違はあっても、共通した問題点を含み、かつ同一の環境要因を背景にして成立している場合が多い。現在では、このような観点に立って、積極的な比較を行っていくことが重要であると考えられる。

近年、いわゆる下等な動物群においても、これまで、哺乳類や鳥類などの高等な動物群でのみ知られていた配偶システムを見い出す努力がなされている。蛙類は、そのような研究が最近よくなされている動物群で、たとえば、Emlen (1976) は、*Rana catesbeiana* において、いわ

ゆるレックシステム（伝統的かつ集団的にある特定の場所に集まって求愛活動を行うシステム）の存在を見い出した。彼は、複雑な社会システムが高等な脊椎動物にのみ限定されているのみならず、このようなシステムを進化させた生態学的な決定要因は、他の高等な動物群の場合と同一であることを強調している。Wells (1977) も、蛙類の社会行動に関する総説の中で、基本的には同様の主張をしている。

昆虫類でも、近年、このような傾向が顕著であり、たとえば、Campanella (1974, 1975) は、トンボ類で、レックシステムの存在を見い出したし、Alexander (1975) は、鳴く虫におけるオスの誘示集合は、やはりレックシステムとみなすべきであると主張している。

昆虫類にレックシステムの存在を認めたのは、本研究が最初であるが、このような配偶システムと他の動物群における同様のシステムとの比較研究は、比較生態学としての社会生物学的に、きわめて興味深い課題となるであろう。

要 約

ナス科ヤヒルガオ科の作物の害虫として知られているホオズキカメムシの成虫についてその社会関係と繁殖過程とを分析することを通じて、本種の配偶システムの特徴とそれが繁殖過程で果たす役割を明らかにすることをこころめた。主要な結論を要約すれば次のとおりである。

成虫の生活様式

(1). 本種は年1化性であり、成虫はオス・メスともに5月中旬頃から食草に漸次飛来した後7月下旬までは生存している個体も多く、寿命は昆虫としては長い方である(図1, 2, 3, 11)。そのうえ、天敵により死亡する個体も少なく、オス・メスともに繁殖期間を通じてかなり高い生存率を示す(図3)。

(2). ホオズキは本種にとって最も好適な食草であるが、ホオズキ群落に飛来してきた成虫は、オス・メスともに群落あたりで強い定住性を示す(図4)。しかし、群落内での株間移動はかなり頻繁に行っていることがわかった(図7)。

(3). 交尾や産卵の期間はほぼ2ヶ月と長く、かつそれらに明確な周期的ピークは存在しない(図9, 17)。

(4). メス成虫は株あたりで強い集中分布を示しかつ株内でも茎部に集団を形成する傾向があるのに対して、オス成虫は株あたりで均一な分布を示しかつ株内でもばらばらに個体単位で存在する傾向がある(図5, 6, 13, 14)。

(5). メス成虫には集合性がありオス成虫には排他性があることが、いくつかの事実から明らかとなった(表2, 3)。

メス成虫の空間分布様式の決定要因

(1). 野外ホオスギ群落や大小のトリガウシ株をセットした野外ケージでは、大きな株にメス成虫は集中する傾向が強い(図19, 20)。したがって、株の大きさの違いといった環境の異質性がメス成虫の分布を集中化させる1原因であることがわかった。

(2). メス成虫は、しばしば特定の大きな株に他株との大きさの違いをはるかに越えて異常に集中する傾向があることや比較的均一なトリガウシ株

をセットした野外ケージでも特定へ森へ集中する強い傾向があることから（図14,19）、個体間の相互誘引にもとづく集合性もメス成虫の分布を集中化させた原因であると推測された。

オス成虫の社会関係

(1). 本種のオス成虫に見られる排他性は食草の茎部を巡って発揮されることが実験的に検証され、なみはり制であることがわかった（図23,25）。

(2). 野外ケージ内実験個体群では、なみはりの維持日数は1～27日、平均的には2.7日であることがわかった（図28）。

(3). メスがいったい森でなみほりを形成したオスはほとんど1日以内に長くとも4日以内にはなみほりを放棄する（図29）。また、なみはり内のメスが移出するとオスはさらにすみやかになみほりを放棄する傾向がある（図30,31）。これらのことから、長期的ななみはり維持にはメスの存在が不可欠であることがわかった。

(4). オス成虫は積極的になみほりを防衛する。防衛行動は侵入オスに対する追撃と取っ組み合い（写真2）の2つのパターンに分けられるが、ほ

とんど(72%)が前者である(表6)。後者は、追撃だけでは侵入者が逃げない場合にとられる行動であり、普通は数分以内に終る。いずれのパターンをとっても侵入者が勝つケースは少ないが(全体として3.8%)、後者の行動に到った場合にはやや侵入者の勝率は上がる(9.5%)傾向はある(表6)。これらのことから、なみほりを巡る競争においては先住者の方が有利であるという先住効果があることがわかった。

(5). 実験的にオス密度を増やしていくとなみほりオスの寿命は短くなり、高密度下ではむしろなみほりオスより寿命が短くなるような傾向すらある(図34)。このことは、密度が高い場合はとなみほり防衛に費やす時間が長くなる結果、摂食時間が短縮したり(図35)、エネルギーの消耗が多くなることによると推測された。これらのことから、なみほり防衛にはかなりのコストがかかる、といえると考えられた。

(6). なみほり形成と交尾とは密接な関係があり、よくなみほりを形成する個体ほど交尾頻度も高いことがわかった(図23,26)。

(7). 大型の個体ほどなみほりを形成しやすい(図24,26,37,38)。とくに、メスがいる群でなみほり

を作ったオスは体が大きい傾向がある(図39,40)。このことは、なわばりを巡る闘いで大きな個体ほど勝つチャンスが高いことによるものと推測された。

(8). 個体の導入実験による先住効果の検証を行った。その結果、導入された個体が先住者を排してなわばりを形成する確率は低く、明らかに先住効果が存在することかわかった(図44,47,48)。しかし、相対的に大きな侵入者はなわばりオスに勝つ確率も高くなり(図43,49)、また、時期が経つにつれ侵入者もなわばりを形成できるようになることからも(図47,48)、先住効果といっても絶対的なものではたらないことがわかった。

(9). 個体群密度となわばり形成は密接な関係にある。すなわち、オス密度が高くなるにつれ、まずなわばり内に他オスも一部許容する様相が出現し、さらにはなわばりが崩解してむしろ群れを作るようになる(表9;図50,51)。このことから、オス成虫の社会システムは個体群密度に対して一定の柔軟性(flexibility)を持っていることが明らかとなった。

(10). なわばり形成に関与する感覚器官としては、少なくとも複眼と触角があることがわかり(図52)、

なわばり形成は単一の感覚器官によらない総合的な感覚によるものと推測された。

配偶システムと交尾過程

(1). 本種のおスは、メスカいる様になわばりを維持しようとする傾向があり、かつなわばり防衛行動の起点をメスカ存在している部位におくことからしばしば1匹のおすと複数のメスカからなる集団が一つのまとまりをもつて観察される(写真4)という事実を踏まえ、本種の配偶システムをハレムと定義した。

(2). 配偶行動はすこぶる単純であり、オスカメスの背に乗った後やや側方から結合しそのまゝ互いに逆向きになるというごく普通の様式をとる。結合してからの交尾時間は高密度になるとやや短くなる傾向があるものの平均的には43分であることがわかった(表10)。

(3). 交尾活動は1日中行うが、比較的夕方までの午後に活発で、夜間はやや低下する傾向があることがわかった(図53)。

(4). オスは1日に複数(多くて5回ほど)の交尾を行うことができ、かつ相手のメスも特定して

いないので(図55)、短期間に多くのメスと交尾をすることが可能であることがわかった。

(5). 自然個体群や野外ケージ内実験個体群のデータにもとづき、ハレムサイズ(1匹のたぬまりオスが占有しているメスの数)の奥態を調べた。その結果、その数は1~10匹程度であり、平均的には2~3匹であることがわかった(表11, 12, 13)。

(6). 大きなたぬまりオスのハレムサイズほど大きい傾向があることがわかった。これは、メスが集中した株ほどたぬまりを巡る間、が激しく、その結果より大きなオスが勝ち残ったからであると推測された。

(7). 本種の配偶システムの交尾過程における意義を調べるために、オス奴ともランダムに分布し、交尾回数を無限とした単純なモデルから推定される交尾率とホオズキ群落における実際の成虫の分布からやはり交尾回数を無限として推定される交尾率との比較を行った(図56)。その結果、とくに低密度の場合に、本種の推定交尾率は理論値よりはるかに高い値を示すことがわかり、本種の配偶システムは低密度でも一定の交尾率を保証する役割を持つことが示唆された。このことは、メスの集団がオスに対して何らかの誘引効果を持つう之

にそのメスの集団(1匹の場合もある)が形成された株にオスがなわはり制により、7 適当に配置されることによるものと推測された。

(8). 越冬前の新成虫の性比は1:1に近いが、越冬後の成虫の場合には明らかにメスの方が多くなり、その割合は60%程度となる(表16)。とくに低密度の個体群ほどメスはオスに比して極端に多くなる傾向がある(図57)。これらの事実にもかかわらず、前述のように低密度においてもあまり交尾率は低下しないと考えられるので、本種の配偶システムの意味は一層明らかとなった。

(9). 人為的に成虫密度を高くしていった実験により、成虫密度が高くなるほどなわはりオスの交尾成功率(配偶行動中、交尾器の接合に到る割合)は低下することがわかった(表18)。これは侵入オスの干渉によるものと推測された。

(10). オスが集中したなわはりが崩壊した株となわはり形成株とを比較した結果、なわはり崩壊株では1オスあたりの交尾頻度はかなり低下することがわかった(表19)。しかし、このような株では複数のオスが交尾可能で、全体としてはほぼ1匹のなわはりオスに相当する交尾頻度を維持できているので(表19)、高密度下ではなわほりを作ら

す逆に群小を形成することは適応的意義があるものと推測された。

(11). 本種と他の2種のカメムシ、マルカメムシとツマキヘリカメムシの配偶システムの比較を行った。その結果、マルカメムシとツマキヘリカメムシは、オス・メスともに強い集中分布を示し(図61)かつその分布の個体数レベルにおける重なり度はホオズキカメムシに比してかなり高いことがわかった(図62)。また、調査時点で観察される交尾メス個体の割合にしてもホオズキカメムシに比してはるかに高く(図63)、このことは先に述べた分布の重なり度の高さとともに交尾時間が著しく長いこと(ツマキヘリカメムシは平均2.7日)によるものと考えられた。このように交尾をしている個体が多い(とくにツマキヘリカメムシは常時その割合は100%近い)ことと関係しているのであるが、これらの種ではオスが集中した株でも相互の交尾妨害はまったく観察されなかった。したがって、ホオズキカメムシとは別のシステムでオス間の交尾妨害を排しているものと推測された。一方、sperm competitionという観点からは、ホオズキカメムシのなめはり制も他の2種の延長された交尾も、ともにsperm competitionを回避する方

果として位置づけることが可能である。

配偶システムと産卵過程

(1). 自然個体群ならびに野外ケージ内実験個体群において、株単位でメス個体数と産卵数とには負の相関関係がみられることから(図64,66)、株単位で密度依存的な産卵数の低下が起きていることがわかった。

(2). 野外ケージ内実験個体群のデータをもとに分析した結果、食草の悪化に伴い、メスは産卵時に二みあった株(ハレムが形成されている株)を離れて、二みあいの少ない株で産卵し、再び二みあった株に戻る傾向が強まることがわかった(図67,68)。このようなメスの持異な習性が上記の株単位での密度依存的な産卵数の低下の一要因であり、かつこれは集団生活の不利益を回避するための適応的方策であると考えられた。

(3). オス、メスのペア数を変えた飼育実験の結果、ペア数の増大とともに産卵数は低下することがわかった(図69,71)。しかし、また食草が悪化している点では、1ペア区より2ペア区の方が1メスあたりの産卵数は多い傾向があった(図73)。

(4). メス密度を一定にしてオス密度を変えた飼育実験の結果、オス密度に依存して産卵数は減少し(図74,76)かつ食草以外での産卵が増えること(図77)がわかった。このことはオス密度が増えるにつれて、メスに対するオスの干渉が増大することによるものと考えられた(図78,79)。さらにこのことから、オス1匹からなる配偶システムは、他オスの干渉を排除することによって、メスの生活を安定させる役割を持つと推測された。

(5). オス密度を一定にしてメス密度を変えた飼育実験により、メス密度が高いと産卵数が減少することがわかった(表23;図80)。しかし、株の悪化が起っている初期の時点では、むしろメス密度が高い区の方が産卵開始が早い傾向があることもわかった(図80)。このことやすでに述べたペア数を変えた飼育実験の結果から、食草の悪化が起っている場合にはメスのある程度の集合は一種の集合効果を通じて産卵数を増やす機能を持つと推測された。

以上の研究結果をもとにして、総合考察では、本種の社会システムをメスの集合性とオスのなまはり制としてこれらの複合としての一夫多妻制の

3つに分けて、他の昆虫や動物のさうさうな社会
システムとの比較を通じてそれぞれの意義を一層明
らかにすることをこころみた。

引用文献

- Alcock, J. (1975) Territorial behaviour by males of Philanthus multimaculatus (Hymenoptera: Sphecidae) with the review of territoriality in male sphecids. Anim. Behav. 23: 889-895.
- Alexander, R.D. (1961) Aggressiveness, territoriality, and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). Behaviour 17: 130-223.
- (1975) Natural selection and specialized chorusing behaviour in acoustical insects. In. Insects and Society (Ed. by D. Pimentel), pp: 35-77. New York: Academic Press.
- Baker, R.P. (1972) Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, Aglais urticae (L.). J. Anim. Ecol. 41: 453-469.
- Banks, C.J. (1957) The behaviour of individual coccinellid larvae on plants. Brit. J. Anim. Behav. 5: 12-24.
- Barrows, E.M. (1976) Mating behaviour in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae): II, Microterritorial and patrolling behaviour in ♂♂ of Lasioglossum robweri. Z. Tierpsychol. 40: 377-389.
- Bartholomew, G.A. (1970) A model for the evolution of pinniped polygyny. Evolution 24: 546-559.
- Bick, G.H. & J.C. Bick (1965) Demography and behaviour of the damselfly, Argia apicalis (Say), Odonata: Coenagrionidae. Ecology 46: 461-472.
- Calam, D.H. & A. Youdeowei (1968) Identification and functions of secretion from the posterior scent gland of fifth instar larva of the bug, Dysdercus intermedius. J. Insect Physiol. 14: 1147-1158.
- Campanella, P.J. & L.L. Wolf (1974) Temporal leks as a mating system in a temperate zone dragonfly (Odonata: Anisoptera). I: Plathemis lydia (Drury). Behaviour 51: 49-87.

- Campanella, P.J. (1975) The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies (Odonata: Anisoptera). II: Libellula luctuosa (Burmeister). Behaviour 54: 278-310.
- Cazier, M.A. & E.G. Linseley (1963) Territorial behaviour among males of Protoxaea gloriosa (Fox) (Hymenoptera: Andrenidae). Can. Entomol. 95: 547-556.
- Dempster, J.P. (1971) The population ecology of the cinnabar moth, Tyria jacobaeae L. (Lepidoptera: Arctiidae). Oecologia 7: 26-67.
- Dixon, A.F.G. (1959) An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle Adalia decempunctata (L.). J. Anim. Ecol. 28: 259-281.
- & S. McKay (1970) Aggregation in the sycamore aphid, Drepanosiphum platanoides (Schr.) (Hemiptera: Aphidae) and its relevance to the regulation of population growth. J. Anim. Ecol. 39: 439-454.
- (1973) Biology of aphids. Edward Arnold, London.
- Downhower, J.F. & K.B. Armitage (1971) The yellow-bellied marmot and the evolution of polygamy. Amer. Natur. 105: 355-370.
- Eickwort, G.C. (1977) Male territorial behaviour in the mason bee Hoplitis anthocopoides (Hymenoptera: Megachilidae). Anim. Behav. 25: 542-554.
- Elliott, P.F. (1975) Longevity and the evolution of polygamy. Amer. Natur. 109: 281-287.
- Emlen, S.T. (1976) Lek organization and mating strategies in the bullfrog. Behav. Ecol. Sociobiol. 1: 283-313.
- and L.W. Oring (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.

- Ewing, L.S. (1972) Hierarchy and its relation to territory in the cockroach Nauphoeta cinerea. Behaviour 42: 152-174.
- 藤崎憲治(1973) ホオズキカメムシの空間分布様式—その集合性に関連して—. 応動昆 17: 31-38.
- Fujisaki, K. (1975) Breakup and re-formation of colony in the first-instar larvae of the winter cherry bug, Acanthocoris sordidus Thunberg (Hemiptera: Coreidae), in relation to the defence against their enemies. Res. Popul. Ecol. 16: 252-264.
- 藤崎憲治(1976) ホオズキカメムシ幼虫の発育における隔離(isolation)の効果について. 第20回日本応用動物昆虫学会大会講演(京都).
- Fujita, K., K.Hirano, M.Kawanishi, N.Ohsaki, M.Ohtaishi, E.Yano & M.Yasuda (1978) Ecological studies on a dragonfly, Nannophya pygmaea Rambur (Odonata: Libellulidae) I. Seasonal changes of adult population and its distribution in a habitat. Res. Popul. Ecol. 19: 209-221.
- Ghent, A.W. (1960) A study of the groupfeeding behaviour of larvae of the jack-pine sawfly, Neodiprion pratti banksianae Roh. Behaviour 16: 110-148.
- Higashi, K. (1969) Territoriality and dispersal in the population of dragonfly, Crocothemis sevilia Drury (Odonata; Anisoptera). Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E. (Biol.) 5: 95-113.
- Holling, C.S. (1965) The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. Mem. Ent. Soc. Can. 45: 60pp.
- 井上正二・松良俊明(1975) カマキリ—その捕食と行動—. 自然 30: 48-56.
- Ishiwatari, T. (1974) Studies on the scent of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) I. Alarm pheromone activity. Appl. Ent. Zool. 9: 153-158.

- Ishiwatari, T. (1976) Studies on the scent of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) II. Aggregation pheromone activity. Appl. Ent. Zool. 11: 38-44.
- 伊藤嘉昭 (1958) トンボの縄ばりゝ性行動. 生態昆虫 7: 21-27.
- (1959) 比較生態学. 岩波書店. 改訂版(1978).
- (1960) シオカラトンボの縄ばり制. 生態昆虫 8: 71-81.
- Ito, Y. & K. Miyashita (1968) Biology of Hyphantria cunea Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. V. Preliminary life tables and mortality data in urban area. Res. Popul. Ecol. 10: 177-209.
- 伊藤嘉昭 (1973) 密度効果と二みあい効果. 生物科学 25: 134-143.
- Iwao, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol. 10: 1-20.
- 巖 俊一 (1974) 個体群動態解析における life-table analysis の有効性と問題点. 個体群生態学会会報 26-27: 7-9.
- Iwao, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. Res. Popul. Ecol. 18: 243-260.
- Izutsu, M., S. Ueda & S. Ishii (1970) Aggregation effects on the growth of the german cockroach, Blattella germanica. Appl. Ent. Zool. 5: 159-171.
- Jacobs, M.E. (1955) Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. Ecology 36: 566-586.
- Johnson, C. (1962) A description of territorial behaviour and a quantitative study of its function in males of Hetaerina americana (Fabricius) (Odonata: Agriidae). Canad. Ent. 94: 178-190.
- (1964) The evolution of territoriality in the odonata. Evolution 18: 89-92.
- 川那部 浩哉 (1957) アユの社会構造と生活 — 生態密度と関連づけ —. 日生態会誌 7: 131-137.

- Kennedy, J.S. & L.Crawley (1967) Spaced-out gregariousness in sycamore aphids Drepanosiphum platanoides (Schrank) (Hemiptera, Callaphididae) J. Anim. Ecol. 36: 147-163.
- Kiritani, K. (1964) The effect of colony size upon the survival of larvae of the southern green stink bug, Nezara viridula. Jap. J. Appl. Ent. Zool. 8: 45-54.
- & K.Kimura (1966) A study on the nymphal aggregation of the cabbage stink bug, Eurydema rugosum Motschulsky (Pentatomidae, Heteroptera). Appl. Ent. Zool. 1: 21-28.
- 桐谷 圭治・法橋 信彦 (1970) ミナミアオカメムシ 個体群の生態学的研究. 農林水産技術会議指定試験 9: 1-259.
- 小林 尚 (1957) カメムシの生態 (6). 新昆虫 10(8): 22-23.
- 久野 英二 (1968) 水田における稻ウンカ・ヨコバイ類個体群の動態に関する研究. 九州農試彙報 14: 131-246.
- Kuno, E. (1978) Simple mathematical models to describe the rate of mating in insect populations. Res. Popul. Ecol. 20 (in press).
- Lack, D. (1963) Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London. 409pp.
- Lin, N. (1963) Territorial behavior in the cicada killer wasp, Sphecius speciosus (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae). Behaviour 20: 115-133.
- 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. London. 104: 543-585.
- 水田 国康 (1960) 集合性の違う雌雄ノドガ類幼虫の飼育実験. 応動昆 4: 146-152.
- Mizuta, K. (1968) The effect of larval aggregation upon survival, development, adult longevity and fecundity of a zygaenid moth, Artona funeralis Butler. Bull. Hiroshima Agric. College 3: 97-107.

Moore, N.W. (1953) Population density in adult dragonflies (Odonata-Anisoptera). J. Anim. Ecol. 18: 344-359.

———— (1957) Territory in dragonflies and birds. Bird Study 4: 125-130.

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.

———— (1967) クスサニムカ虫の集合性. 信大農学部紀要 4: 141-154.

———— (1972) 昆虫の集合に関する最近の研究. New Entomologist 21: 1-14.

森下正明 (1976) 動物の社会. 生態学講座 19, 共立出版.

武藤 明 (1960) ムカシヤンマの生態 I. 成虫期の生態について. Kontyu 20: 97-109.

中村賢志 (1977) 集合性昆虫における幼虫の初期死亡の機構に関する実験的解析. 応動昆 21: 190-196.

Nakasuji, F., N.Hokyo & K.Kiritani (1965) Spatial distribution of three plant bugs in relation to their behaviour. Res. Popul. Ecol. 7: 99-108.

緒方一喜 (1958) ドクガ Euproctis flava とその病害に関する研究, 正生態学的研究. 衛生動物 9: 203-227.

Orians, G.H. (1969) On the evolution of mating systems in birds and mammals. Amer. Natur. 103: 589-603.

Otte, D. & A.Joern (1975) Insect territoriality and its evolution: population studies of desert grasshoppers on creosote bushes. J. Anim. Ecol. 44: 29-54.

大内 実 (1966) イネカメムシの生態に関する研究(第4報) 成虫の性比, 交尾率および産卵数の消長. 応用昆虫 12: 24-29.

Pajunen, V.I. (1966) Agressive behaviour and territoriality in a population of Calpteryx virgo L. (Odon., Calopterygidae). Ann. Zool. Fenn. 3: 201-214.

- Parker, G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- Prop, N. (1959) Protection against birds and parasites in some species of Tenthredinid larvae. *Arch. Neerl. Zool.* 13: 380-447.
- Raw, A. (1975) Territoriality and scent marking by Centris males (Hymenoptera, Anthophoridae) in Jamaica. *Behaviour* 54: 311-321.
- Remold, H. (1963) Scent glands of land bugs, their physiology and biological function. *Nature, Lond.* 198: 764-768.
- Roth, L.M. (1961) A study of the odoriferous glands of Scaptocoris divergens (Hemiptera: Cydnidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54: 900-911.
- Saint-Quentin, D. (1934) Beobachtungen und Versuche an Libellen in ihren Jagdrevieren. *Konowia* 13: 275-282.
- 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に及ぼす影響. *応動昆虫* 6: 196-199.
- (1964) タケノホソクロバの集合性の研究Ⅱ 単独飼育が幼虫、蛹の生存、発育に及ぼす影響の時間的変化について. *京都府大学術報告* 16: 25-33.
- Tostowaryk, W. (1972) The effect of prey defence on the functional response of Podisus modestus (Hemiptera: Pentatomidae) to densities of the sawflies Neodiprion swainei and N. pratti banksianae (Hymenoptera: Neodiprionidae) *Can. Ent.* 104: 61-69.
- Tsuyuki, T., Y.Ogata, I.Yamamoto & K.Shimi (1965) Stink bug aldehydes, *Agr. Biol. Chem.* 29: 419-427.
- Ubukata, H. (1975) Life history and behavior of a corduliid dragonfly, Cordulia aenea amurensis Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. *J.Gac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool.* 19: 812-833.

- Waage, J.K. (1973) Reproductive behavior and its relation to territoriality in Calopteryx maculata (Beauvois) (Odonata: Calopterygidae). Behaviour 47: 240-256.
- Watanabe, N. & K. Umeya (1968) Biology of Hyphantria cunea Drury in Japan. IV. Effects of group size on survival and growth of larvae. Res. Bull. Plant Prot. Serv. Japan 6: 1-6.
- Waterhouse, D.F., D.A. Fross & R.H. Hackman (1961) Characteristic odour components of the scent of stink bugs. J. Insect Physiol. 6: 113-121.
- Way, M.J. & M. Cammell (1970) Aggregation behaviour in relation to food utilization by aphids. In: A. Watson (Ed.), Animal populations in relation to their food resources. Proc. Brit. Ecol. Soc. Symp. 10: 229-247. Oxford.
- Weatherland, P.T. & R. Robertson (1977) Harem size, territory quality, and reproductive success in the redwinged blackbird (Agelaius phoeniceus). Can. J. Zool. 55: 1261-1267.
- Wells, K.D. (1977) The social behaviour of anuran amphibians. Anim. Behav. 25: 666-693.
- 山崎 忠和 (1940) ホオヅキカメムシの生活史に就いて. 応用動物学雑誌 12: 57-68.