

モモアカアブラムシとそのmummyの空間分布, ならびに寄生蜂の寄主個体数に対する反応

志賀, 正和
九州大学農学部

<https://doi.org/10.15017/23015>

出版情報 : 九州大学農学部学藝雑誌. 23 (3), pp.169-183, 1968-03. 九州大学農学部
バージョン :
権利関係 :

モモアカアブラムシとその mummy の空間分布、 ならびに寄生蜂の寄主個体数に対する反応¹

志賀 正和

The effect of aggregations of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), on the spatial distribution and parasitization of a hymenopterous parasite, *Aphidius gifuensis* Ashmead

Masakazu Shiga

はじめに

昆虫の野外個体群に対する寄生蜂の働き方を分析することは寄主個体群の制御機構の解明のためにも、また、寄生蜂を利用する生物的防除を意図した基礎的な研究の上からも重要である。寄生昆虫の寄主個体群に対する作用は、ごく簡単には寄生率が引られることが多いが、HOLLING (1959 a, b; 1951) が示したように、寄生率自体、寄主、寄生蜂の密度その他の条件によつて変化するものであり、寄生蜂の働き方を理解するためには、寄主密度と寄生率の関係を分析する必要がある。また、寄主個体群内には種々のさらに小さな集団が存在し、個体群は段階的な構造をもつていると考えられる。したがつて、上の取り扱ひにおいて、寄主個体群の段階構造の各段階で寄生蜂がどのように働いているかを分析することも必要であらう。とくに、アブラムシのような、コロニーを作つて生活する昆虫では、重要な生活の単位であるコロニーの大きさに対する寄生蜂の攻撃の差異は重要である。以上のような問題を取り扱うためには、寄主、寄生蜂の空間分布を寄生蜂の機能と関連づけて把握することが、ひとつの手段となりうる。

今回の調査では、ダイコン圃場における、モモアカアブラムシ *Myzus persicae* (SULZER) とその寄生蜂を対象に、寄主密度の差異による寄生蜂の働き方の変化について両者の空間分布をとおして若干の分析をこころみた。

圃場の記載と調査方法

福岡市箱崎のダイコン圃場で 2 回の調査を行なつ

1) Contribution Ser. 2, No. 271, Entomological Laboratory, Kyushu University.

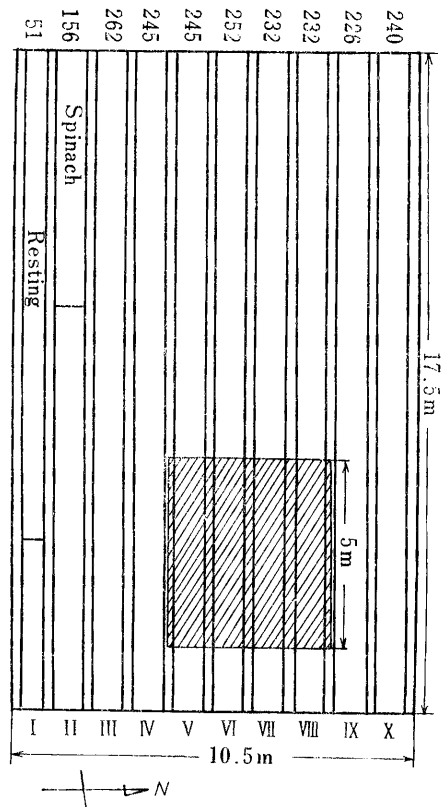


Fig. 1. Map of the radish field where observation was done. I-X indicate ridges. Numerals at the top indicate the number of plants planted in each ridge. Shaded part shows the study area.

た。第 1 回目の調査は、1953 年 2 月 19 日から 2 月 24 日にわたつて行なわれた。圃場には Fig. 1 のように東

西に走る9本のうねがあり南端のうね以外は3条にダイコン(品種は時無)が栽植されていた。ダイコンの葉数は 18.63 ± 3.29 枚でかなり揃っている。調査は、図のV~VIIIのうねの斜線の部分342株について行なった。調査の時期は、アブラムシが春の増殖に入る直前にあたり、圃場内には初令若虫から成虫までのアブラムシが共存している。調査時に加害していたアブラムシはモモアカアブラムシとニセダイコンアブラムシ *Lipaphis pseudobrassicae* (DAVIS) であつたが、後者はごく少なかった。

アブラムシの寄生蜂は、いわゆる mummy を形成する。この mummy の色彩・形状によつて大まかに寄生蜂の分類ができる。以上の寄生蜂の特性から、被寄生寄主数は mummy の数によつて示した。なお、寄生蜂はすべて単寄生である。

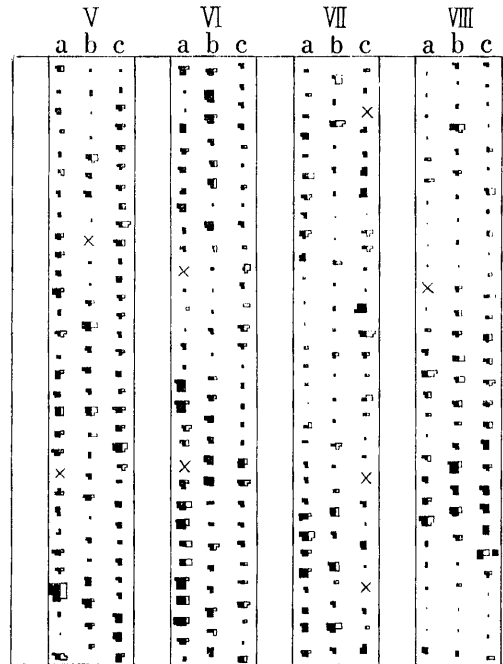
第1回目の調査では株毎に、葉数、アブラムシ数、および mummy 数を記録した。アブラムシ数は成虫+4令若虫+3令若虫の数で示した。これは mummy の令期が成虫、4令若虫、および3令若虫から成るので、それに相当する令期の個体数を寄主個体数としたのである。また、有翅胎生雌成虫数を記録した。mummy はすべて採集し、ガラス管中に保存して羽化した寄生蜂によつて種を同定した。

コロニーを対象とする第2回目の調査は、1965年12月7日と12月8日に行なつた。ここでは、福岡市箱崎の2つのダイコン圃場で、おのおの任意に抽出した50株および51株のダイコンから下葉を1枚ずつ採集した。各々の葉は1枚ずつ大型試験管に入れて持ち帰り、アブラムシの種類、令期、および令毎の個体数と mummy 数を記録した。また、3・4令若虫と成虫は全個体、実体顕微鏡の下で解剖し、体内の寄生蜂幼虫の有無から寄生を受けているが、まだ mummy になつていない寄主の数を数えた。

アブラムシと mummy の空間分布

1) 負の二項分布による分布の記載

従来から、確率モデルへのあてはめによつて空間分布を検討することが、しばしば行なわれている。この方法に従つて、まずアブラムシと mummy の株あたり個体数の分布を検討した。資料は第1回の調査による。このとき得られた mummy は、褐色 mummy 306、黒色 mummy 10であり、後者は1株上に2個以上見出されたことはなかつた。褐色 mummy から羽化した寄生蜂は、すべて *Aphidius gifuensis* ASHMEAD であつた。以下、寄生蜂については褐色 mummy の



■ = 125 aphids □ = 25 mummies

Fig. 2. Distribution map of aphids and mummies in the study area.

みを対象とし、モモアカアブラムシと *Aphidius gifuensis* の寄主-寄生蜂関係として取り扱う。

調査区域内のアブラムシと mummy の分布図を Fig. 2 に示した。

株あたりアブラムシ個体数(3・4令若虫+成虫、生虫のみ)、有翅成虫の個体数、および mummy 数の頻度分布は、いずれも s^2/\bar{x} が1より有意に大きく、集中分布であつた。そこで、集中分布のモデルとして一般性が高いと云われている負の二項分布へのあてはめを試み (Table 1, Fig. 3)、いずれも負の二項分布で記載できることがわかつた。また、負の二項分布の母数、 k の逆数が集中度を示すことが知られている。ここでは $1+1/k$ を用いたが、この値が大きい程、分布の集中度が大きいと言える。Table 1 に示したように、集中度は、mummy では寄主に比べてかなり高い。また、有翅虫の集中度は3・4令若虫を含む全アブラムシのそれより高い。

2) I_a 指数による分析

MORISITA (1959a) が提出した I_a 指数は、平均値の大小にかかわらず安定した値をとり、集中度の指数としてすぐれている。MORISITA は単位方形区の大きさを拡大することによつて得られる I_a 指数の変化曲

Table 1. Frequency distributions of the number of *M. persicae* and their mummies on a plant.

	\bar{x}	s^2	s^2/\bar{x}	Fitness to the negative binomial distribution (χ^2 -test)	\hat{k}	$1 + \frac{1}{\hat{k}}$
Aphid (Adult I-IV I-III)	16.34	199.86	12.23**	$0.30 < P < 0.50$	1.4541	1.69
A late viviparous female, adult	1.11	2.06	1.85**	$0.50 < P < 0.70$	1.3209	1.76
Brown mummy	0.91	1.99	2.21**	$0.30 < P < 0.50$	0.7525	2.33

** $P < 0.01$

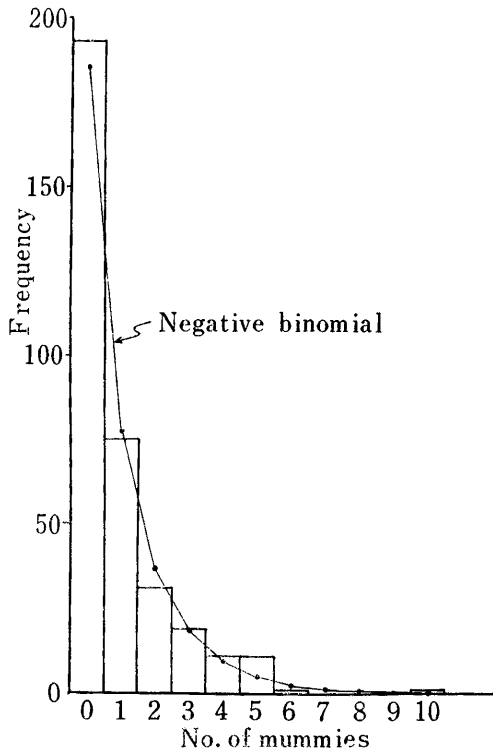


Fig. 3. Frequency distribution of the number of mummies on a plant.

線から空間分布を検討する方法を提案した。第1回の調査結果について、この方法によつてアブラムシと mummy の空間分布を分析した。今回の調査の最小単位は1株であるので、単位方形区の大きさを変化させるかわりに各条に直線的に栽植されているダイコンの相隣る株をつぎつぎに加え合わせることをもつて代用した。この方法は厳密には MORISITA の方法とは異なるが、寄生蜂の分布型の判定は充分に可能であると思われる。

まず、各条間の I_0 を計算したところ、アブラムシ 1.091, mummy 1.002 と、ともにランダム分布からのはずれは有意ではない。すなわち、条による分布の

偏りは大きくないと認められる。

1株当り個体数の頻度分布では、アブラムシでは $I_0 = 1.712$, mummy では $I_0 = 2.313$ で、ともに有意な集中傾向が認められ、後者の方が集中度がかなり高い。

単位株数の増大にともなう I_0 指数の変化は Fig. 4 に示した。アブラムシ, mummy とともに I_0 -株数曲線は相似であり、両者の分布がよく似ていることを示唆する。しかし両曲線は $n=11$ 付近で交叉し、アブラムシと mummy の集中度の大小は逆転している。

以上では、寄主数として、アブラムシ数と mummy 数の和を用いたが、寄生蜂が寄主の分布にどのように影響を及ぼしているかを見る意味で mummy を除いた生存虫のみの I_0 -株数曲線を求めたところ、曲線の形には変りないが、 $n=1$ 以外で集中度がわずかずつであるが高くなつている (Fig. 4-B)。つまり寄生蜂は生き残つた個体の分布に対して集中度を高めるように作用していることがわかる。

また、集団の大きさを検討するために、 $I_0(n)/I_0(2n)$ の変化をみると、アブラムシ, mummy とともに、1~2株、せいぜい3株程の小集団と、6~10株程の大集団とを形成していることがわかる (Fig. 5)。また、アブラムシ生虫のみの場合には、生虫+mummy の場合より曲線のピークがやや顕著なことで、ピークが右にずれ、集団がいくぶん大きくなることを認めうる。

なお、この調査では最小単位が1株であるため、現われてこないが、上記の集団の他に、株内に分布する集団であるコロニーがアブラムシ個体群にとって重要である。したがつて、アブラムシ個体群は、コロニー——小集団——大集団——圃場全体が単位となる集団というふうに、段階的な構造を持っている。

寄主集団の構成個体数に対する寄生蜂の反応

前節で示したように、ダイコン圃場の中にアブラムシの集団として、コロニー、1~2株の小集団、6~

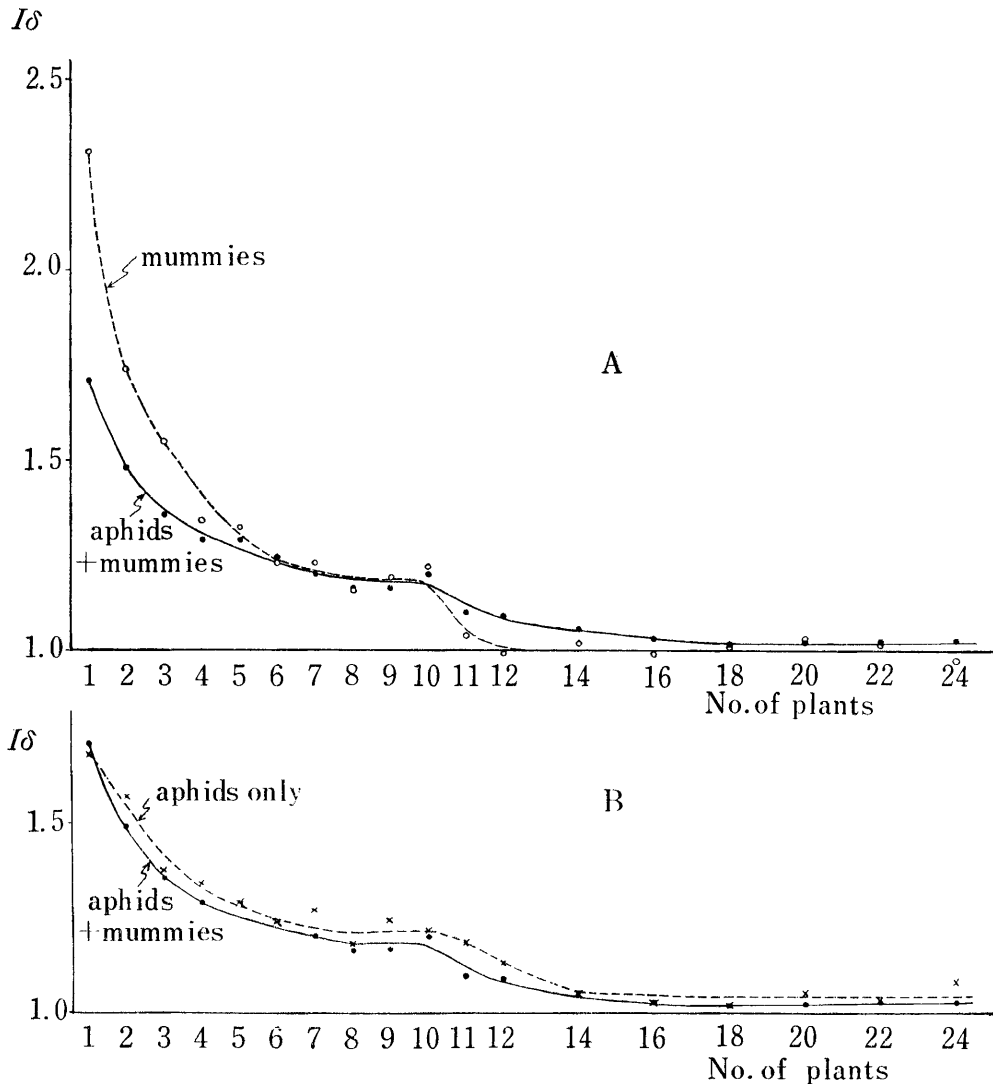


Fig. 4. $I\delta$ -number of plants curves in the host-parasite population.

10株の大集団という3段階の集団構造があることがわかった。これらの構造の各段階で、寄生蜂の攻撃がどのように異なるかを分析してみたい。とくに、同場内で、種々の集団を構成している寄主個体数にはかなりの変動がある。種々の個体数(密度)に対して寄生蜂がどのように反応し攻撃しているかを分析することによって mummy の分布と寄生蜂の機能を多少とも明らかにできるとと思われる。

1) 株あたり寄主個体数に対する寄生蜂の反応

まず、アブラムシの生活空間として個々の独立性が強く、また、小集団ともなっているダイコンの株について、第1回の調査結果を検討する。

1株上のアブラムシ個体数(3・4令若虫+成虫+mummy)は0から119まで変化している。寄生蜂の攻撃が寄主数と関係してどのように各株上で起こっているかを検討するために、まず、株ごとに、アブラムシ数と mummy 数とをプロットしてみた(Fig. 6)。この図によると、株あたりのアブラムシ数の大小に関係なく mummy 数には5内外の上限値が認められる。この関係をさらに詳しく検討するためにアブラムシ数を1~10, 11~20, 21~30, 31~40, 41~50の階級にわけた。階級わけをアブラムシ数50以下の株に限つたのは、アブラムシ数51以上の株は全342株中8株で、2.3%にすぎず、アブラムシが居た株336に対しても

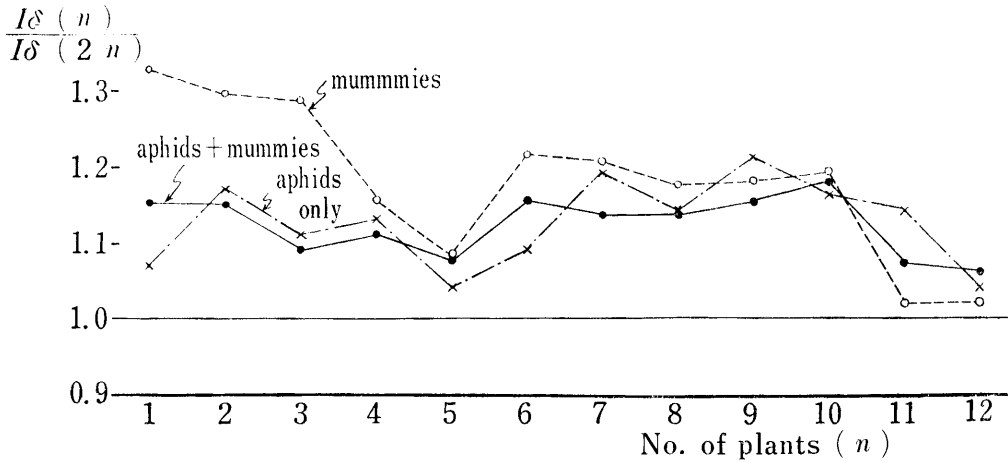


Fig. 5. $I\delta(n)/I\delta(2n)$ curves for aphids and mummies.

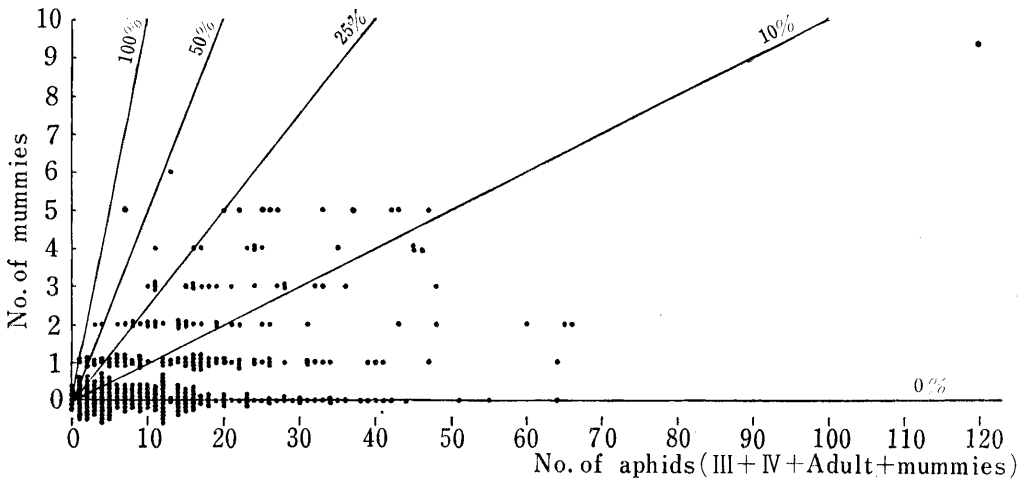


Fig. 6. Relationship between the number of aphids and the number of mummies on a plant.

2.4%にすぎないので、全体の傾向を論ずるためには省いても良いと考えたからである。

アブラムシ数の各階級に入る株について、株あたり平均 mummy 数と平均寄生率を求めると Fig. 7 のようになる。平均 mummy 数は、アブラムシ数 31~40 の階級で低いほかは、アブラムシ数の増加に比例してほぼ直線的に上昇している。また、これから計算される平均寄生率* は、株上のアブラムシ数にかかわら

* 寄生率 = $\frac{\text{mummy 数} \times 100}{\text{アブラムシ生虫数 (III, IV 令 および成虫)} + \text{mummy 数}}$
この値は ÔTAKE (1958, 1966) が云うように、相対的な値にすぎない。

ず、個体群全体の値 5.87%に近い、ほぼ一定した値を示す。すなわち、圃場内の寄生は株あたり寄主数に対して、ほぼ密度非依存的な傾向を示していると認められる。このことは、先に示した寄生数にある上限が存在することと一見矛盾するように思われる。つまり、各株への寄生蜂の訪問（寄生集団に対する発見率）が一定であれば、寄生率は密度逆依存的な傾向を示すはずである。

そこで、株あたりアブラムシ数の各階級について、mummy が 1 個以上存在した株の割合（ここでは寄生株率と呼ぶことにする。次頁の脚注*を見よ）を計算した。この値は、株が寄生蜂の訪問を受ける確率を示

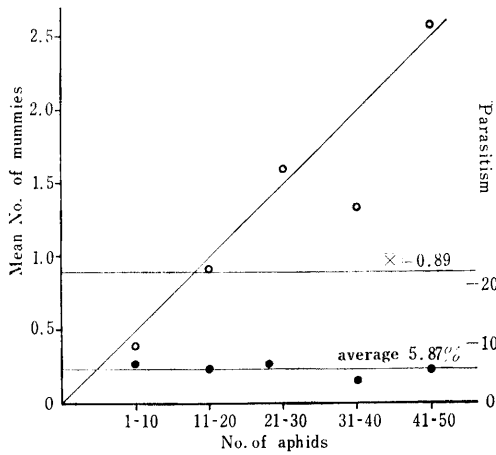


Fig. 7. Mean number of mummies (hollow circle) and percentage parasitism (solid circle) in each class of aphid numbers.

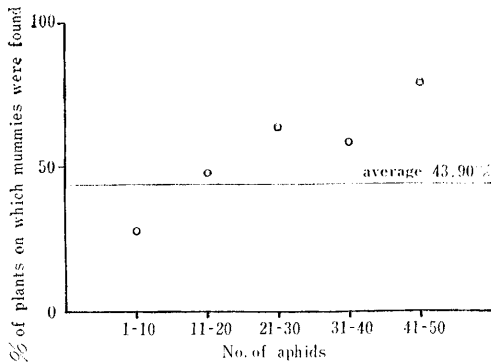


Fig. 8. Percentage of plants on which mummies were found calculated for each class of aphid numbers.

ずと思われる。Fig. 8に示したとおり、寄生株率は、株上のアブラムシ数が増加すると次第に増加率を減しながら上昇する。しかしながら、この増加傾向だけでは、寄主密度に無関係な寄主の探索と発見が成されているのか、アブラムシ数が多い株の方が発見・寄生され易いのかは判然としない。

この点を明らかにするためには、アブラムシ数の各階級における、アブラムシ数および mummy 数の頻度分布を検討しなければならない。各階級ごとの mummy 数の頻度分布 (Fig. 9) をみると、アブラムシ数が増すと、mummy 数の分布が変化していること

* 寄生株率 = $\frac{\text{mummy が存在した株数}}{\text{全株数}} \times 100$

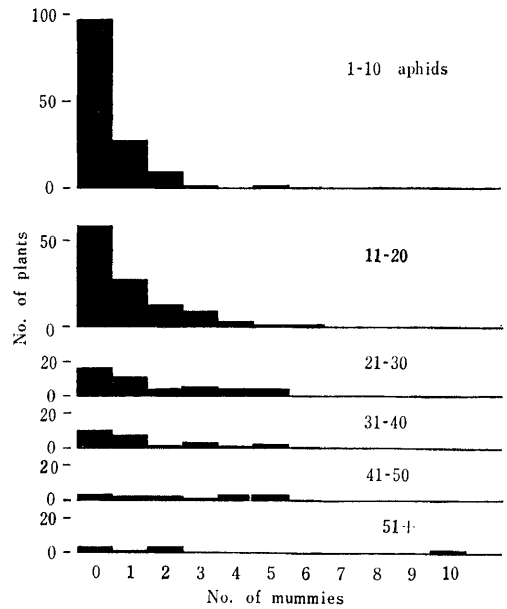


Fig. 9. Frequency distribution of the number of mummies on a plant in each class of aphid numbers.

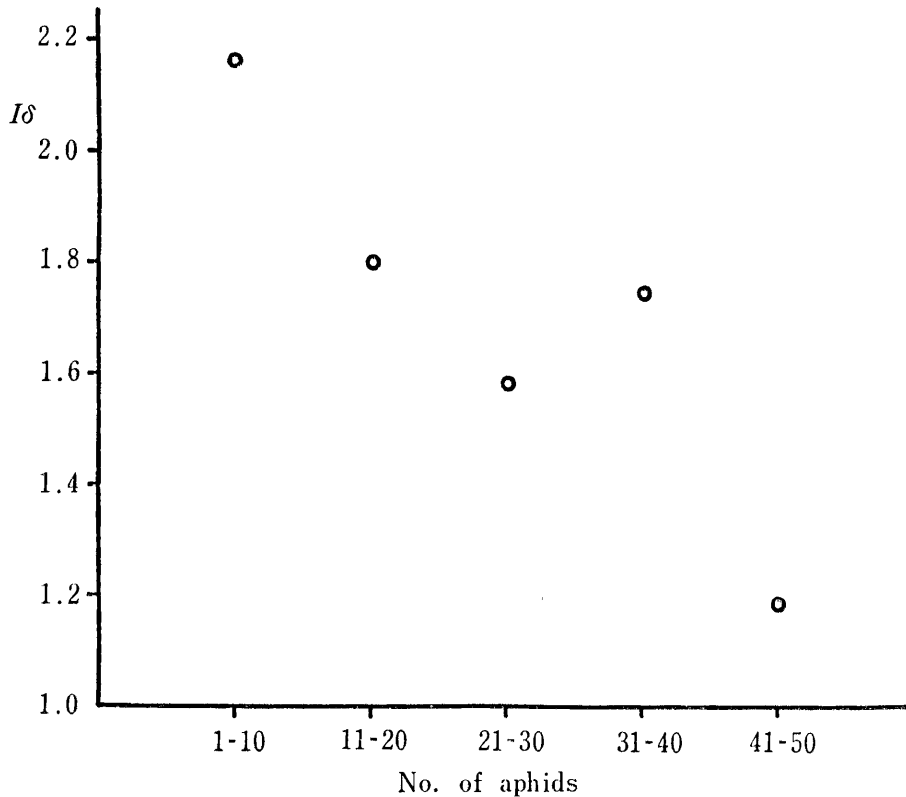
がうかがわれる。そこで各階級ごとに株あたりアブラムシ数および mummy 数の集中度、 I_a を算出した (Table 2, Fig. 10)。もし、アブラムシの集中度が一定で、かつ、アブラムシ数の大小にかかわらず等しく寄生蜂が訪問するのであれば、mummy の集中度 I_{dim} は一定であると考えられるが、表のように、アブラムシ数が多い階級では I_{dim} の低下が見られる。このとき、アブラムシの階級ごとの集中度 I_{dia} はほぼ一定であり、 I_{dim} の低下は寄生蜂の行動自体の変化によることがわかる。ここで $I_{dim}/I_{dia} = A$ とおけば、 A は、寄生の状態を示す指数となり、 $A > 1$ なら寄主の各集団に対して集中的寄生、 $A = 1$ ならランダムな寄生、 $A < 1$ では一様的な寄生が行なわれていることを示す。実際に計算された A の値は、アブラムシ数が多い階級では低下し 1 に近づく (Table 2)。以上から、アブラムシ数が少ない株では寄生蜂の訪問を受けた株では、アブラムシは高率で寄生を受けるが、訪問されない株が極めて多いのに対して、アブラムシ数が多い株では寄生蜂の訪問を受ける株が多く、mummy 数は多くの株で上限に近い値を示すことになると理解される。このことは Fig. 9 の頻度分布からもうかがわれる。換言すれば、アブラムシ数が多い株は、少ない株よりも、より寄生蜂に発見され易いと云える。

2) コロニーの大きさに対する寄生蜂の反応

Table 2. Analysis of the frequency distribution of the number of mummies on a plant in each class of aphid numbers.

No. of aphids on a plant	I_{δ} value of aphids		I_{δ} value of mummies	$A^{1)}$
	$I_{\delta ia}$	$I_{\delta im}$		
1 — 10	1.0976	2.1553	1.9636	
11 — 20	0.8994	1.8024	2.0040	
21 — 30	0.9707	1.5775	1.6251	
31 — 40	0.9793	1.7419	1.7787	
41 — 50	0.9820	1.1778	1.1994	

$$1) A = I_{\delta im} / I_{\delta ia}$$

Fig. 10. I_{δ} value calculated for distribution of mummy counts in each class of aphid numbers.

第2回目の調査(1965年)は、ダイコンの下葉を抽出単位とした。モモアカアブラムシは、ニセダイコンアブラムシ、ダイコンアブラムシなどに比べて、コロニーを構成する個体が比較的疎に分布するので葉を単位として調査することによって、コロニーの大小に対する寄生蜂の反応を調べるのが容易である。また、モモアカアブラムシは主として下葉を加害するので、本調査では下葉のみを抽出した。調査を行なった2つの圃場では、いずれも多少ニセダイコンアブラムシの加害が見られたが、ここではモモアカアブラムシのみを取り扱った。

圃場Aではアブラムシの密度は低く、褐色 mummy が1つ得られたに過ぎなかつた。解剖によつて寄生が推定された寄生蜂は *Aphidius gifuensis* ASHMEAD, *Diaeretiella rapae* (M'INTOSH), *Ephedrus* spp. であるが *A. gifuensis* が主であつた。

圃場Bでは褐色 mummy 39, 黒色 mummy 2 が得られ、褐色 mummy から羽化した第一次寄生蜂は、すべて *A. gifuensis* であつた。解剖によつて確かめられた寄生蜂も同種が主体であつた。

以下、資料の分析の方法は前項の株を単位とした場合に準じて行なう。

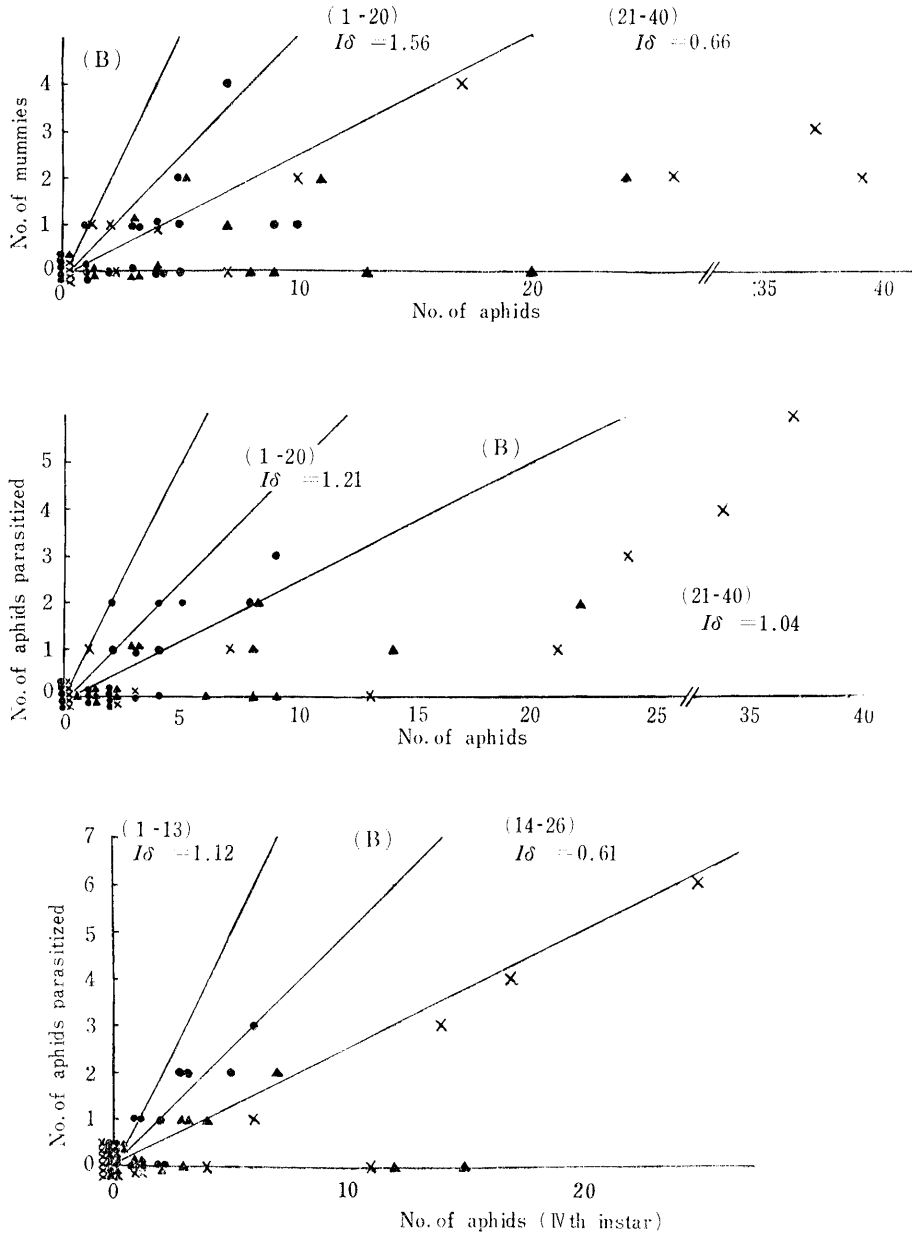


Fig. 11. Relationships between the number of aphids and the number of parasitized aphids in a colony in field B. ●, ▲ or × indicates the ridge a, b, or c, respectively.

葉の上のアブラムシ個体数と mummy 数の関係は、Fig. 11 に示した。圃場Aでは mummy が1個しか得られていないので、この関係は検討できない。Fig. 11 では、圃場Bにおいて、株単位調査の結果同様、コロニーの大きさの上昇にかかわらず、mummy 数には上限が認められる。また3本のうね、a, b, c の個

々に対しても上限の存在が認められる。標本数が小さいため、前記の第1回の調査結果のような、こまかい階級わけはできないが、寄主個体数（成虫+3令若虫+4令若虫+mummy）1~20 と 21~40に分けた場合、mummy の集中度 $I\delta$ は、低密度側で 1.56 であるのに対し、高密度側では 0.66 と低く、大きなコロニー

Table 3. Effect of colony size on the parasitism of *A. gifuensis* examined by dissection of aphids (Field A).

Colony size (No. of aphids)	No. of colonies <i>f</i>	parasitism rate ¹⁾ <i>p</i>	% attacked colonies ²⁾ <i>P</i>
1	15	0.47	0.47
2	7	0.43	0.71
4	2	0.25	0.50
5	2	0.20	0.50
8	1	0.25	1.00
Total	27	0.35	0.56

- 1) *p*— No. of parasitized aphids
 No. of aphids dissected
 2) *P*— No. of colonies in which parasitized aphids were found
 Total no. of colonies

Table 4. Effect of colony size on the parasitism of *A. gifuensis* examined by dissection of aphids (Field B). Explanation of symbols, *f*, *p*, and *P*, were given in Table 3.

Ridge Colony size (No. of aphids)	a			b			c			Total		
	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>P</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>P</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>P</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>P</i>
1	3	0	0	1	1.00	1.00	3	0	0	7	0.14	0.14
2	6	0.25	0.33	1	0	0	2	0	0	9	0.33	0.22
3	2	0.17	0.50	1	0	0	2	0.33	1.00	5	0.20	0.60
4	3	0.25	0.67							3	0.25	0.67
5	1	0.40	1.00							1	0.40	1.00
6							1	0	0	1	0	0
7				1	0.14	1.00				1	0.14	1.00
8	1	0.25	1.00				3	0.13	0.67	4	0.16	0.75
9	1	0.30	1.00				1	0	0	2	0.17	0.50
13				1	0	0				1	0	0
14							1	0.07	1.00	1	0.07	1.00
21				1	0.05	1.00				1	0.05	1.00
22							1	0.09	1.00	1	0.09	1.00
24				1	0.13	1.00				1	0.13	1.00
34				1	0.12	1.00				1	0.12	1.00
37				1	0.16	1.00				1	0.16	1.00
Total	17	0.25	0.47	9	0.11	0.75	14	0.09	0.43	40	0.13	0.50

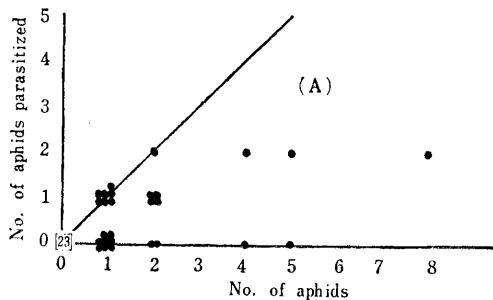


Fig. 12. Relationship between the number of aphids and the number of parasitized aphids in a colony in field A.

一では、コロニーごとの mummy 数の一様性が強い。つまり、株を単位とした場合と同じく、大きなコロニーは、より寄生蜂の訪問を受け易いと考えられる。

解剖結果については、圃場Aではコロニーの大きさが大きくなっても寄生を受けているアブラムシ数は2をこえない (Fig. 12)。また、寄生率* はコロニーの個体数の上昇とともに低下する (Table 3)。しかし、この例では、標本数が少なく、また寄主個体数のレンジも小さいためこれ以上の分析はできない。

一方、圃場Bでは、3本のうね a, b, c によつて寄生率が異なっているが、うね a とうね c では、はつきりと上限が認められる (Fig. 11)。うね b では、上限の存在は、はつきりしないが、大きなコロニーでは寄生があつてもコロニーごとの寄生率は低下しているので、やはり上限の存在を想定することができる。寄生

* 寄生率 (*p*) = $\frac{\text{被寄生個体数}}{\text{解剖アブラムシ数}}$

Table 5. Effect of colony size on the parasitism of *A. gifuensis* examined by dissection of fourth instar nymphs (Field B). Explanation of symbols, *f*, *p*, and *P*, were given in Table 3.

Ridge No. of fourth instar nymphs	a			b			c			Total		
	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>P</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>P</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>P</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>P</i>
1	5	0.40	0.40	2	0	0	2	0	0	9	0.22	0.22
2	3	0.17	0.33				1	0	0	4	0.13	0.25
3	2	0.67	1.00				3	0.22	0.67	5	0.60	0.80
4				1	0	0	1	0.25	1.00	2	0.13	0.50
5	1	0.40	1.00							1	0.40	1.00
6	1	0.50	1.00	1	0.17	1.00				2	0.33	1.00
7							1	0.29	1.00	1	0.29	1.00
11				1	0	0				1	0	0
12							1	0	0	1	0	0
14				1	0.21	1.00				1	0.21	1.00
15							1	0	0	1	0	0
17				1	0.24	1.00				1	0.24	1.00
25				1	0.24	1.00				1	0.24	1.00
Total	12	0.43	0.58	8	0.17	0.50	10	0.10	0.40	30	0.20	0.50

Table 6. No. of plants which constructs a large-group of aphids.

No. of plants	5	6	7	8	9	10	11	12	Total
No. of groups	2	3	4	8	5	1	3	1	27

率, 寄生コロニー率* は Table 4 に示した. 標本数が少ないので, とくに小さいコロニーでは変動が大きいが, うね毎にみても, 圃場全体としてみても, 寄生率はサンプル全体の値を中心として上下に変動している. また全コロニー数に対する寄生コロニー率は, 大きなコロニーでは1になる傾向が強い. 全サンプルを1~20と21~40に2分して, 被寄生個体数の集中度を見ると, やはり大きいコロニーの方が集中度が高く, よりランダムに寄生を受けている.

圃場Bの材料で, 4令若虫のみについて検討したところ, やはり同様な結果を得た (Fig. 11, Table 5).

以上から圃場Bでは, 3つのうね a, b, c で寄主密度, 寄生蜂の活動に多少の差違があつたと見られるが, 被寄生数の上限の存在, 大きなコロニーが寄生蜂によつて, より発見され易いこと, および, 両者の総合作用によつてコロニーの大ききにかかわりなくほぼ一定の寄生率が保たれていることが認められた.

3) 大集団における寄主・寄生蜂関係

先に示したように株と圃場全体というアブラムシの2種の集団の間に位置するものとして, 6~10株程度を単位とするアブラムシの集団があることがわかつたが (Fig. 5), このような集団に対して, 寄生蜂がど

のように反応し寄生しているかを検討した. Fig. 5からは, mummy にも同程度の大きさの集団が存在することがわかつたが, Fig. 2 を見ると必ずしもつねに寄主の集団と重なつて分布しているとはいえない. そこで集団の大ききは6~10株であることを前提として, おのおのの条にそつて18の明確な集団と9のやや明確さを欠く集団を取り出した. 集団を取り出す際には, 各条毎に寄主個体数のグラフを作り, 原則として中にひとつのピークを含むようにし, また2株以上続いて個体数が減少している個所の, 極小値を与える株で集団を区切るようにした. 取り出された各集団の株数は Table 6 に示した.

以上のようにして得た27集団の, 集団ごとに集団内の株を単位とした場合, および集団を単位とした場合について, 寄主個体と mummy の共存関係を R_0 指数 (MORISITA, 1959b) によつて比較した (Table 7). その結果, 集団ごとに株を単位として求められた R_0 は1例を除いて正の値を与え, 寄主数と mummy 数の間に共存関係があることを示している. 一方, 集団間の R_0 はほぼ0で, 集団を構成しているアブラムシ個体数とそこに存在する mummy 数の間には何ら相関は認められない. また, 集団内の R_0 が, 集団間の R_0 よりも大きな値を示している例の数は, 全27集団においても, 顕著な18集団においても, とともに, 1%レベルで有意である. したがつて, 6~10株からな

* 寄生コロニー率 (P) = $\frac{\text{被寄生個体が存在したコロニー数}}{\text{コロニー数}}$

Table 7. Degree of coexistence between aphids and mummies in large groups (on 6—10 successive plants).

	Row	Position	R_{δ}	Position	R_{δ}	Position	R_{δ}
Intra-group	V/a	7—16 [†]	0.2292	18—27	0.1603		
	V/b	7—11 [†]	0.1064	11—18 [†]	0.3288	21—26	0.2331
	V/c	10—15 [†]	0.7143	18—25	0.4881	25—32 [†]	0.1510
	VI/a	7—13 [†]	0.0119	13—19	0.0969	23—29	—*
	VI/b	7—15 [†]	—				
	VI/c	6—16 [†]	0.3211				
	VII/a	4—14 [†]	0.3351	18—29	0.4637		
	VII/b	11—18 [†]	0.2470				
	VII/c	11—18	0.0673	23—29 [†]	—		
	VIII/a	4—11 [†]	0.4821	11—20 [†]	0.5677	22—28 [†]	—
	VIII/b	3—11 [†]	0.2075	11—18 [†]	0.2324	18—26 [†]	—
	VIII/c	4—10 [†]	0.0662	10—20	—0.3327	20—26	0.5266
	Inter-groups	R_{δ} —0.0283 (0.0957) [†]					

* Calculation is impossible.

† Calculated from data of 18 apparent groups (+).

る大集団の構成個体数に対しては、寄生蜂は直接的に反応する傾向はなく、むしろ、各株上の個体数に対する反応の結果として mummy でも同程度のひろがりを持った集団が形成されていると思われる。

議論および結論

1) ダイコン圃場内のモモアカアブラムシおよび mummy の空間分布

モモアカアブラムシとその寄生蜂の分布および寄生蜂の寄生の様子について、以上分析して来たが、このような追求を行なう場合、アブラムシの株間移動が問題になる。宮下 (1954) によると、開放空間におけるモモアカアブラムシの無翅虫の移動は個体群成長の上限に近い、かなりの高密度の下で急に起こり、移動は主として高令虫によると云われる。第1回の調査の圃場は、それほど密度は高くなく、また葉の重なりも少なかった。また、越冬中のアブラムシは活動が不活発である。著者の観察によると、1964年同季に同様の条件のダイコン畑で株当たり平均個体数が35.6頭の場合には、患葉部へのモモアカアブラムシの加害が見られた(未発表)。伊藤(1952)は、ダイズアブラムシで株内では新葉→古葉へと増殖につれて移動がおこること、近くに隣接の株があれば、新葉→他の株の新葉→それぞれの株の古葉と、好適な場所から順次うめて行く形で増殖にともなう移動が起きることを示した。モモアカアブラムシでも、1964年春の観察からダイズアブラムシの場合と類似の移動様式が推測される。(モモアカアブラムシでは葉の選考順位は下葉→患葉→中葉となっている(宮下, 1953; 大竹, 1957, 1961; SHIGA, 1967)). ダイコンの株間隔が株間移動に対してどの程

度の障礙になりえたか明らかでないが、少なくとも本調査では、1964年のような患葉への加害があつた株は見られなかつた。

以上から、株間移動は激しくなかつたものとして分析をすすめてきた。コロニーについては、モモアカアブラムシが多少とも活動的な種であるので多少の移出入はありうるが、圃場密度があまり高くなかつたことから、やはり、結果に重大な影響を与えるおそれはないと判断した。

アブラムシの空間分布が集中的であることは、すでに指摘されている(ANScombe, 1948; SYLVESTER & COX, 1961; FORSYTHE & GYRISCO, 1963; ÔTAKE, 1958 など)。志賀(1965)は均一なナタネ圃場でモモアカアブラムシの有翅型の定着から越冬個体群の形成の時期における分布の様子について、ランダムに定着した有翅虫から増殖によつて負の二項分布に適合する集中分布が形成されることを報告した。また、SHIYOMI & NAKAMURA (1964) は、ランダムまたは一様的に接種した親虫から、集中分布が形成される過程とその集中度の変化を、増殖と株間移動の両面から論じた。

今回の調査では、株の生育程度を示す値として葉数を数えたが、この値は比較的よく揃つていた(変動係数17.7%)。しかし条によつて生育にむらがあり、条間の平均平方は1%レベルで有意であつた(Table 8)。

株毎に葉数と株上の平均アブラムシ数の関係を見ると、17葉以下では葉数の減少とともにアブラムシ数が低下している(Fig. 13)。とくに、15葉未満の株はかなり顕著な影響を受けている。しかし、18葉以上ではアブラムシ数は一定の値を取る傾向が見られる(26葉

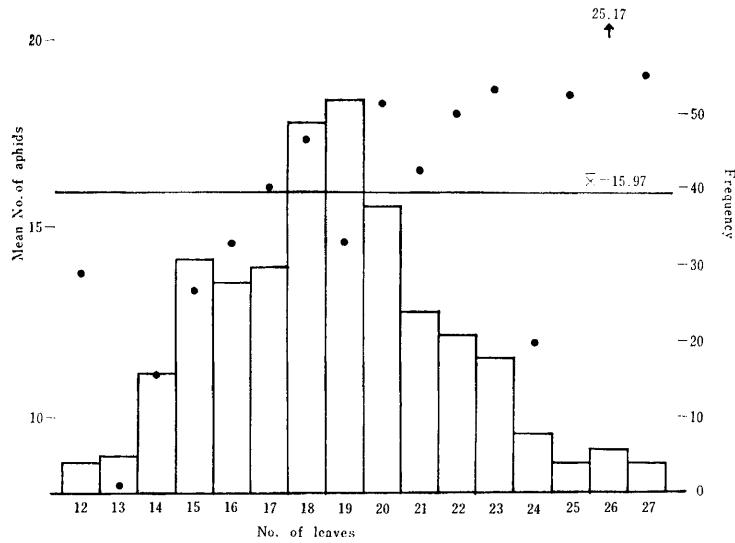


Fig. 13. The number of aphids on a plant in relation to the number of leaves. Histogram is showing the frequency distribution of the number of leaves/plant.

Table 8. Analysis-of-variance table for the number of leaves.

Factor	df	sum of square	Mean square
Total	341	3635.05	
Row	11	1337.61	121.61
Plant	330	2297.44	6.96
			F=17.47*

* P<0.01

の株では全6株中1株に119頭のアブラムシがいたの
のでその影響が大きい)。株数のヒストグラムと対比す
ると、全体の約1/3の株ではアブラムシ数は葉数によ
って若干の影響を受けており、これは集中分布をもた
らす一因になっていると思われる。しかしながら、上
記の、葉数の有意なかたよりもかかわらず、アブラ
ムシ数及び mummy 数の糸間変動はランダムであつ
たので、集中分布をもたらす要因としては SHIYOMI &
NAKAMURA (1964) が示したように、増殖の影響がよ
り大きな働きを持っているであろう。

今回の結果では、志賀(1965)のナタネ畑の結果と
異なり、有翅胎生雌虫の分布も負の二項分布によく一
致した。これは、有翅虫が主として、この圃場で羽化
したものと考えれば理解できる。有翅虫の集中度が高
いことは、crowding が有翅虫の発現に作用すること
から説明できる (BONNEMAISON, 1951; LEES, 1961,
1965; HILLE RIS LAMBERS, 1966)。

mummy の分布もまた、負の二項分布に適合したの
は、負の二項分布が、成立機構にかかわらず種々の集
中分布に対してかなり広い適合性を持つことによると

思われる。したがって、負の二項分布に適合したこと
から、ただちに mummy の分布の成立機構を論じる
ことはできない。

I_0 指数による分析で、圃場内には“コロニー——株
——6~10株程度の大集団——圃場を単位とした、ひ
とつの個体群”という段階的な構造が見出された。こ
のうち、大集団の成立機構は現在の資料からは明らか
でない。

2) モモアカアブラムシの空間分布と *Aphidius gifuensis* の寄生

上記のようなアブラムシ個体群の構造の各段階につ
いて寄生蜂の寄生を分析することが必要である。個体
群内の集団を形成しているアブラムシ個体数は、かな
り変動している。このように寄主密度が場所的に異な
るとき、とくに、それらが顕著な集団を形成してい
る場合には、各集団の個体数への寄生蜂の反応が、寄
主個体群に対する寄生蜂の作用機構上、ひとつの問題
となってくる。このような関係は、卵塊に寄生する卵
寄生蜂では、しばしば問題にされて来ている (栗原,
1933; 巖, 1955; 大竹, 1955, 1956など)。アブラム
シについては、ÔTAKE (1958, 1966) が苗代におけ
るムギヒゲナガアブラムシ, *Macrosiphum avenae*
akibiae SINJI とムギヒゲナガアブラムシ, *Aphidius*
granarius MARSHALL の関係について、15cm×15cm
の方形区を単位とするとき、アブラムシ数と寄生率の
間には何らの関係も見出されないと結論した。

SOLOMON (1949) は捕食者の餌密度に対する反応に

ついて、functional response と numerical response の2つの概念を提案した。HOLLING (1959 a, b, 1960) は、この見地から、捕食（寄生を含めて）の具体的な分析を試みた。

本報告では、コロニーまたは株を単位とするとき、寄主個体群の、おのおののコロニー、または、株上の集団に対して寄生数に上限が存在することがわかった。このような上限の存在は、大竹 (1955, 1956) がニカメイガの卵寄生蜂、ズイムシアカタマゴバチ、*Trichogramma japonicum* ASHMEAD とズイムシクロタマゴバチ、*Telenomus dignus* GAHAN (= *Phanurus beneficence* ZEHNTER) で認めている。この上限は大竹 (1956) が云うように、圃場の寄生蜂密度が一定であれば、当然予想されるものである。つまり、一定密度の寄生蜂が、一定時間内に攻撃しうる寄主数には上限があり functional response における上限の存在 (HOLLING, 1959 b) とも関連するものである。そして、Fig. 6 のように、集団の寄主数に対して寄生数が著しく低いことや、寄生数のばらつきが一般に大きいことは、*A. gifuensis* が、ひとつの株やコロニーに到達すると、寄生に適した個体を連続的に攻撃するのではなく、少数の個体を攻撃すると、すぐに他所へ移るといふ産卵行動と対応している。

しかし、大竹 (1955, 1956) が調べた卵寄生蜂ズイムシクロタマゴバチでは、自然状態での寄主の卵塊サイズのレンジ内で、このような上限が認められなかった例 (大竹, 1955) と認められた例 (大竹, 1956) が見られたことは注目される。さらに、加藤 (1964) でも、ルビーアカヤドリコバチ、*Anicetus beneficus* ISHII et YASUMATSU で枝当り寄主数と寄生数の相関をいくつかの条件の異なる圃で調査したが、上限が顕著な例と、認められぬ例の両方が報告されている。

寄生数の上限の存在は各集団に対して密度逆依存的な寄生率の変化をもたらすと考えられ、上記のズイムシアカタマゴバチでは、栗原 (1933)、巖 (1955)、大竹 (1955, 1966) がそれを確認している。また、宮下ら (1956) のアオムシサラムイコムバチ、*Apanteles glomeratus* (LINNAEUS) の資料でも伺うことができる。*A. gifuensis* では、一見密度非依存的な寄生率を示す例が見出され、これは寄生数が多いコロニーや株では上限に近い値で集中度の低い寄生が行なわれていることから寄生蜂の発見率が密度依存的に上昇するためと考えられた。これは、寄生蜂個体が寄主集団に到達する確率の問題と考えれば、広い意味で numerical response に関する現象と考えられる。圃場の寄生蜂

個体群密度が一定であれば (移入がなければ) この反応にも当然上限が存在する。

アブラムシ類の天敵のコロニーの大きさに対する数的な反応については、捕食虫では多少知られている (BANKS, 1956; DIXON, 1959; 小野, 1962)。これらは、テントウムシやヒラタアブのある種で、産卵がコロニーの大きさや個体群密度に依存的に多くなることを報告している。ヒラタアブ類では、DIXON, 小野とも、そのような反応には種によつて差異があり、まったくコロニーの大きさには無関係に、むしろ若い葉などに産卵する習性を持った種もあることを見出している。何れにせよ、このような集団の大きさに対する天敵の反応の解析は、アブラムシ個体群に対するその天敵の機能を論じるためには不可欠の問題であろう (SHIGA, 1967)。

Compound response に相当するコロニーや株の寄主個体数における寄生率の密度非依存性は、密度逆依存的な寄生率の変化をもたらす寄生蜂の攻撃数の上限の存在と、それに補償的に働らく密度依存的な寄主集団に対する発見率の上昇の組み合わせによつて実現されていると考えられる。しかし、つねに両者の結果として、密度非依存的な寄生が実現されるとは考えられない。時には、両者の働らき合いの結果なおも、密度逆依存的にもなりうる (Table 3)、また時には、密度依存的にもなりうるであろう。加藤 (1964) のルビーアカヤドリコバチの例は、同種の寄生蜂でも、寄生蜂密度、寄主の平均密度、その他の環境条件によつて (加藤は、農薬散布の影響を検討している) 結果が変わることを示している。

大竹 (1955) は、ニカメイガの卵寄生蜂の寄生が圃場内の地域的な寄主密度の偏りと無関係であり、特定の場所に寄生蜂の謂集は認められず、むしろ、株やコロニーを単位として攻撃が行なわれていると考えた。

コロニー——株——大集団というアブラムシ個体群の構造のなかで、寄生蜂の働らきはコロニーや株上の集団を構成しているアブラムシ個体数に直接関係している。もちろん、このような問題は、さらに圃場の平均密度に対する寄生蜂の反応として、個体群間の関係をも明らかにした上で統一的に理解されねばならない。

謝 辞

本研究に当つて、直接御指導を頂いた九州大学農学部昆虫学教室、安松京三教授ならびに平嶋義宏助教授

に心から感謝したい。また、資料の取り扱いについて有益な示唆を与えられた京都大学理学部動物学教室、森下正明教授、本論文の原稿を読まれ、詳細な検討を加えられ、また数々の御助言を与えられた九州大学理学部生物学教室、小野勇一助教授、数々の有益な御助言と御教示を下さった九州大学農学部生物的防除研究施設、広瀬義典氏、高知県農林技術研究所、中筋房夫氏に厚くお礼申し上げる。

要 約

比較的均一なダイコン圃場で、モモアカアブラムシと寄生蜂によるその mummy の空間分布を調査し、次の結果を得た。

1) アブラムシおよび mummy の株当り個体数の頻度分布は負の二項分布で記載できた。

2) I_0 指数による分析の結果、アブラムシの分布と mummy の分布は極めて類似している。その集中度は、株を単位にした場合、後者の方がかなり高い。また、寄生蜂はアブラムシの集中度を高めるように働く。また、圃場内のアブラムシ個体群は、コロニー——1~2株の小集団——6~10株の大集団——圃場を単位とする1個体群という段階的な構造を具えている。

また、寄生蜂、*Aphidius gifuensis* の寄生活動を考察し、

1) 寄主のコロニーや株上の集団では、その構成個体数にかかわらず、寄生数にある上限が存在する。

2) 寄生数の集中度は、寄主集団の構成個体数が多くなると低下し、寄生蜂の寄主集団に対する発見率は、大きな集団の方が高くなる。

3) 1) と 2) の作用によつて、集団毎の寄生率は、一見密度非依存的な値を示すことがある。

4) 6~10株の大集団に対しては、寄生蜂の直接的な反応は認められず、むしろ寄生はコロニーや株上の集団を単位として行なわれる。

引用文献

Anscombe, F. J. 1948 : On estimating the population of aphids in a potato field. *Ann. Appl. Biol.* 35 : 567-571.
 Banks, C. J. 1955 : The distributions of coccinellid egg batches and larvae in relation to numbers of *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba*. *Bull. Ent. Res.* 46 : 561-587.
 Bonnemaison, L. 1951 : Contribution à l'étude des facteurs qui provoquent l'apparition des formes

ailées et sexuées chez les Aphidinae. *Ann. Epiphyt., Sér. C* 2 : 1-380.

Dixon, T. J. 1959 : Studies on oviposition behaviour of Syrphidae (Diptera). *Trans. Roy. Ent. Soc. London* 111 : 57-80.

Forsythe, H. Y., Jr. & G. G. Gyrisco 1963 : The spatial pattern of the pea aphid in alfalfa fields. *Jour. Econ. Ent.* 56 : 104-107.

Hille Ris Lambers, D. 1966 : Polymorphism in Aphididae. *Ann. Rev. Ent.* 11 : 47-78.

Holling, C. S. 1959 a : The components of predation of the european pine sawfly. *Can. Ent.* 91 : 293-320.

——, 1959 b : Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91 : 385-398.

——, 1961 : Principles of insect predation. *Ann. Rev. Ent.* 6 : 163-182.

伊藤嘉昭 1952 : アブラムシ数種の増殖形式—特に棲息密度と移動について— 個体群生態学の研究 1 : 36-48.

巖 俊一 1956 : サンカメイチュウの卵塊卵粒数とその寄生蜂。げんせい 5 : 43-49.

加藤 勉 1964 : 九州地方の柑橘園におけるルビーロウムシの発生およびその寄生蜂、主としてルビーアカヤドリコバチの活動に及ぼす農業の影響。九病虫研究会報 10 : 61-64.

栗原章平 1933 : 三化螟虫に関する資料。応動雑 5 : 207-209.

Lees, A. D. 1961 : Clonal polymorphism. In : *Insect Polymorphism (Symposium No. 1, Roy. Ent. Soc. London)* 68-79.

——, 1965 : The control of polymorphism in aphids. *Adv. Ins. Physiol.* 3 : 207-277.

宮下和喜 1953 : モモアカアブラムシ及びダイコンアブラムシの棲みわけ。応昆 9 : 37-38.

——, 1954 : 閉鎖および開放環境下に於けるモモアカアブラムシ個体群の増殖過程の解析。日生態会誌 4 : 16-20.

——, 伊藤嘉昭, 後藤 昭 1956 : モンシロチョウの卵および幼虫個体群の消長とそれに影響する 2・3 の因子について。応昆 12 : 50-55.

Morisita, M. 1959 a : Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 2 : 215-235.

——, 1959 b : Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 3 : 65-80.

小野泰正, 1962 : 南瓜に生息するワタアブラムシ自然個体群とその天敵群の関係。宮城農短大学術報告 9 : 27-34.

大竹昭郎, 1957 : キャバツ畑でのモモアカアブラとダイコンアブラとの個体群成長について。日生態会誌 7 : 63-69.

- , 1955 : 寄生の様式よりみたズイムシアカタマゴバチとズイムシクロタマゴバチ. 応昆 11 : 8-13.
- , 1956 : 苗前期のニカメイガ卵塊の分布および卵寄生蜂の寄生状態. 日生態会誌 6 : 107-112.
- Ôtake, A. 1958 : The population growth of *Macrosiphum granarium* Kirby influenced by its parasites. Jap. J. Ecol. 8 : 62-68.
- , 1961 : キャベツ畑でのモモアカアブラとダイコンアブラとの個体群成長について. 日生態会誌 11 : 51-58.
- , 1966 : Studies on aphid populations. v+108 pp. Takada, Niigata Pref.
- 志賀正和, 1965 : ナタネ畑におけるモモアカアブラムシの定着と分布. 九病虫研会報 11 : 74-78.
- Shiga, M. 1967 : Ecological studies on the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) and the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus) in Japan, with special reference to their biological control. Mushi 41(6) : 75-89.
- Shiyomi, M. & K. Nakamura 1964 : Experimental studies on the distribution of the aphid counts. Res. Popul. Ecol. 5 : 79-87.
- Solomon, M. E. 1949 : The natural control of animal populations. Jour. Anim. Ecol. 18 : 1-35.
- Syrvarter, E. S. & E. L. Cox 1961 : Sequential plans for sampling aphids on sugar beets in Kern Country, California. J. Econ. Ent. 54 : 1080-1085.

Summary

Structure of host-parasite population and mechanism of parasitization in the population which occurred between the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), and its parasite, *Aphidius gifuensis* Ashmead, were studied in a radish field in Fukuoka City by analyzing the spatial distribution of aphids and their mummies formed by the parasite.

1) Frequency distributions both of aphid counts and of mummy counts per plant fitted to the negative binomial distribution.

2) Some analyses were attempted by using Morisita's $I\delta$ -index. The spatial distribution pattern of mummies closely resembled to that of the latter in unit of a plant. The aphid population had a structure: Colony—aggregation of individuals on one or two plants (small group)—larger aggregation on six to ten successive plants (large group)—total population in a field.

Parasitization behavior of *A. gifuensis* was also considered.

1) Concerning both colony and aggregation on a plant, there was certain limit in the number of parasitized aphids. This relationship may cause inversely density-dependent parasitism.

However, it was sometimes observed that percentage parasitism in the aggregation was nearly constant regardless of variation in host abundance. This fact was considered to be caused by a coaction of the occurrence of upper limit in attacks of parasites and increase in probability of parasite visits to a host group.

4) Concerning the large group of the aphid, any relations were not found between abundance of host and the number of mummies.