

# 集合性昆虫の特性

森 本 尚 武

信州大学農学部 応用昆虫学研究室

## I 緒 論

農林害虫としてよく知られている数多くの昆虫の中には、本来集合生活をする習性をもつたものが非常に多く、またこれらの種類の中には時として大発生をもたらす型の昆虫も少なくない。

昨今、昆虫の集合性に関する研究が行なわれ、集合性昆虫の集合の効果 (Effect of Aggregation) がいろいろの面についてしらべられてきた。そうして“集合”という現象がそれらの種類の生活様式の中でいかに重要であるかが考察され、集合性の生態学的な意義がいくぶん明らかにされた。しかし、集合効果の機構に関しては不明な点が多く、また集合性を昆虫個体数の変動問題の一環として取り扱って行く場合に、集合性昆虫に特有の機構があるものと考えられるが、実際に自然での複雑な要因のからまり合っている条件下で、この集合性を評価して行くことはきわめて困難である。

そこで現在まで行なわれたいくつかの研究によつて、より基本的な面からこれらの問題を考察し、今後のこの方面の研究の足がかりにしたいと思う。

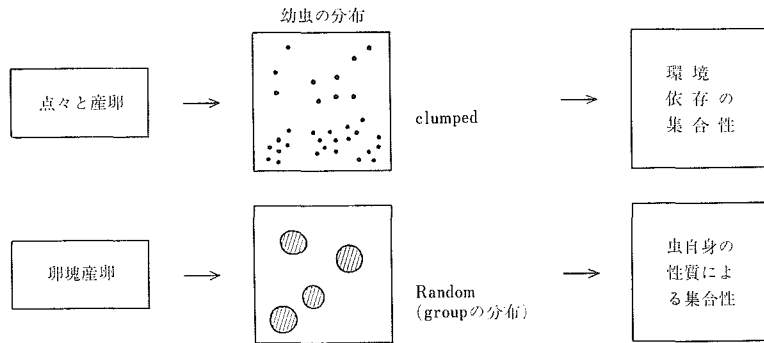
## II 集合性の形成要因

野外における昆虫の分布には種々のタイプがあるが、均一および機会分布はむしろ例外的であつて、最も普遍的にみられるのは多かれ少なかれ集中分布 (Clumped distribution) をする場合であろう。この分布の集中性にはいろいろの要因が考えられるが、第1図に示したように大きくわけて、環境の不均一性に依存しておこる場合と、昆虫自身の働きによつておこる場合とがあると考ええる。後者は個体相互間に何らかの誘引性があるか、または産卵が塊状に行なわれるかであろう。

Allee (1931) は昆虫の集合性は卵がかためて産みつけられるところにその因があると考えた。つまりその卵塊からふ化した幼虫は当初その卵塊をもととした幼虫集団を作つて生活し、幼虫はきわめて強い集中分布を示すことになる。しかし、その後幼虫の生長とともに分散がおこり、早晚この幼虫集団も分解し、集合が徐々に崩壊して行くことにならう。

ここで大切なことは、集合生活をする習性をもつた種類の生活単位である集合体と、本来は単独生活型の習性をもちながら、たまたま環境条件などの要因によつて個体が集まつてできた“あつまり”とは、性質が全く異なつたものであるということである。

本要旨の一部を日本応用動物昆虫学会昭和38年度大会シンポジウム (害虫の発生予察の部) において発表した。



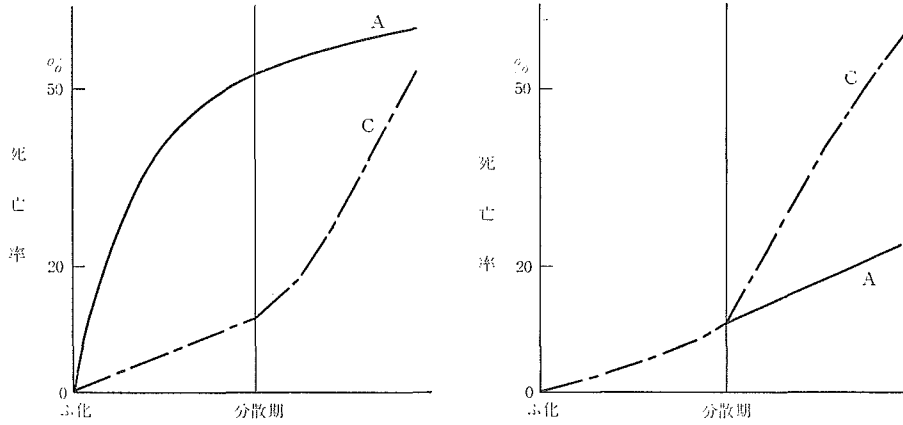
第1図 幼虫の集合性の形成

### Ⅲ 集合性昆虫の生活単位としての集団の定義

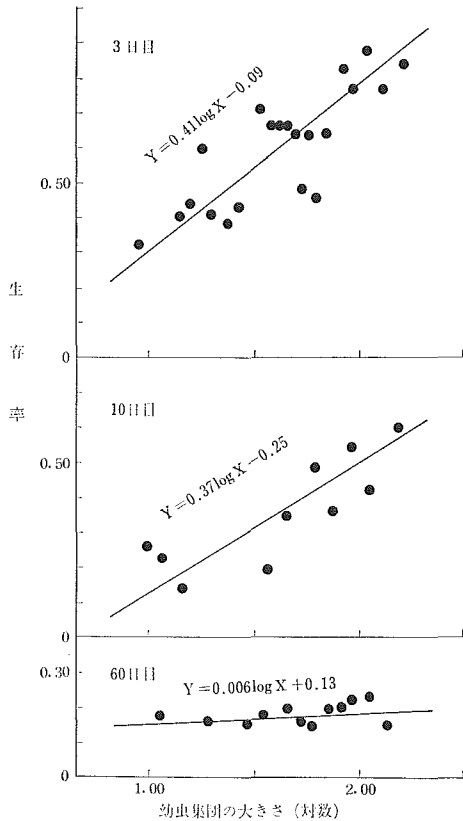
一般に、個体群を構成している各メンバーを量的にあらわす尺度として密度 (Density) という言葉を用い、単位空間・単位面積当りの個体数としてあらわしている。しかしここで重要なのは、ある面積当りの個体数は同じであっても、その中での個体の分布のちがいに応じて密度効果(プラスおよびマイナスの効果も含めて)はちがうと一般的にいえることである。先にも述べたとおり、集合性をもった昆虫には生活史のある時期まで集合しているものが多いから、この集合の生態学的な意義をまず分析することが必要である。そこで、これらの種類の生活単位と考えられる集団の定義が問題となってくる。筆者の考える集団とは各個体が機能的に結びつき合った1つのユニットであり、集団を構成している各メンバーが単独で生活しているときよりも、いろいろの生理生態的な面で常に有利であるときの個体のあつまりと考える。たとえばチャドクガでは、1卵塊からふ化した幼虫が集合して生活しており、集合を乱すと死亡個体が多く現れ、発育もいちじるしく遅延し、この種にとっては致命的な悪影響が出てくる。つまり、これは集団内の各個体の相互作用によつて個体が機能的に結びつき、集合することによつて摂食行動をおこして発育を斉一化するわけで、このような個体のあつまりを集団の典型的なものとしてとらえて行くのが妥当であろう。だから集団には常に各個体にプラスとなる効果の方が大きく、個体数が多くなってきたときに生ずるこみあい効果 (Effect of Overcrowding)によるマイナスの効果は打ち消されてしまうであろう。しかしもちろん集団にもいろいろの程度の個体の結びつきがあるが、集団としての1つの性格をもっているのも、もし何らかの要因によつて集団内の各個体の結合が乱されると大なり小なり悪影響が出てくることになる。

### Ⅳ 集合効果

現在までの筆者ら(たとえば、1962, 1965)の一連の研究のほか、いくつかの種類についての例があるが、そのうちの2, 3の場合について、卵のふ化および幼虫の死亡を指標とし

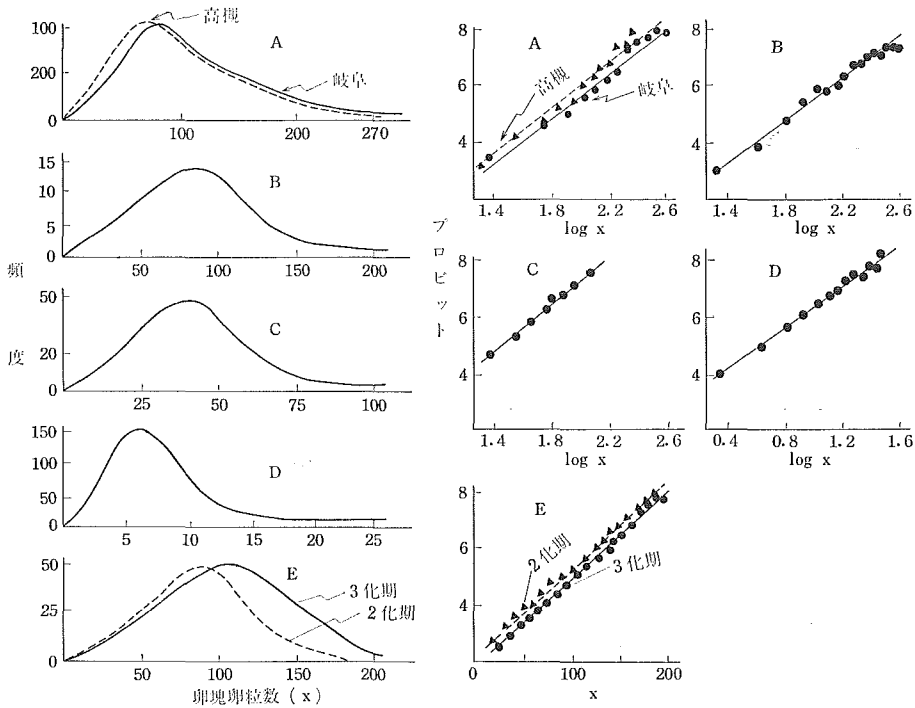


第2図 ニカメイチュウ幼虫の死亡率の模式図  
 左：ふ化直後に各密度に分離した場合  
 右：ふ化から分散期まで集合飼育し、その後各密度に分離した場合  
 a：単独区 c：集合区 (森本, 1960)



第3図 ニカメイチュウの2化期における卵塊性幼虫集団の大きさと幼虫生存率 (佐藤・森本, 1962)

て集合効果を考えてみたいと思う。たとえばニカメイガでは、ふ化幼虫はきわめて強い集合性を持ち、稲の葉鞘に1卵塊からふ化した幼虫がかたまつて摂食している。しかし3令ごろになると分散がおり、1つの茎から他の茎へ、そうして他の株へと分れて、集合性はほとんど消失してしまうのが普通である。この集合の解散の過程で生じた小さい集団と大きい集団との間に、死亡率にいちじるしい違いのあることがわかった。その結果を第2図と第3図に示した。第2図は室内での飼育実験を死亡率、また第3図は野外での結果を生存率で示したものである。つまり集合性を保っている期間（ふ化後15日前後まで）は集合していると死亡率は低かつた。また集団の大きいものほど死亡率が低い傾向がみられた。しかし3令以後では集合生活をしないので、1本の茎の中に多くの幼虫を入れて行なわれた実験は、集合効果をみるのではなく、食物当りの密度が増すことによる密度効果(Effect of Population Density)をみていることになる。つまり食物当りの個体数の増加によ



第4図 いろいろの昆虫の1卵塊の卵粒数の変異  
 A: ニカメイガ B: ヨトウガ C: アワノメイガ  
 D: セジロウンカ E: ニカメイガ

(森本・河野, 1962)

つてその個体群の各個体にマイナスの効果が現われ、死亡率は高まってくる。このように3令を境にして集合性は消え去り、集合のプラス効果は見られなくなる。それと相応して、それ以後は食物当りの個体数の多いことが生存に対して悪影響を与え密度効果が表面に出てくる結果となる。

集合が幼虫期間全体にわたって持続されることはきわめてまれであつて、幼虫期のある時期に分散が徐々に行なわれるために、プラスの集合効果も令の途中で消失してしまうことになる。

この集合効果が一体どのような機構によつておこるのかは、未だ明らかでないが、次の2つの場合が考えられる。(Chauvin, 1957 参照)

- (1) 集合個体間の相互刺激(行動を介しての)
- (2) 集合個体による環境の条件づけ

集合することによつて生息環境を変化させ各個体の生活に好適なようにする。

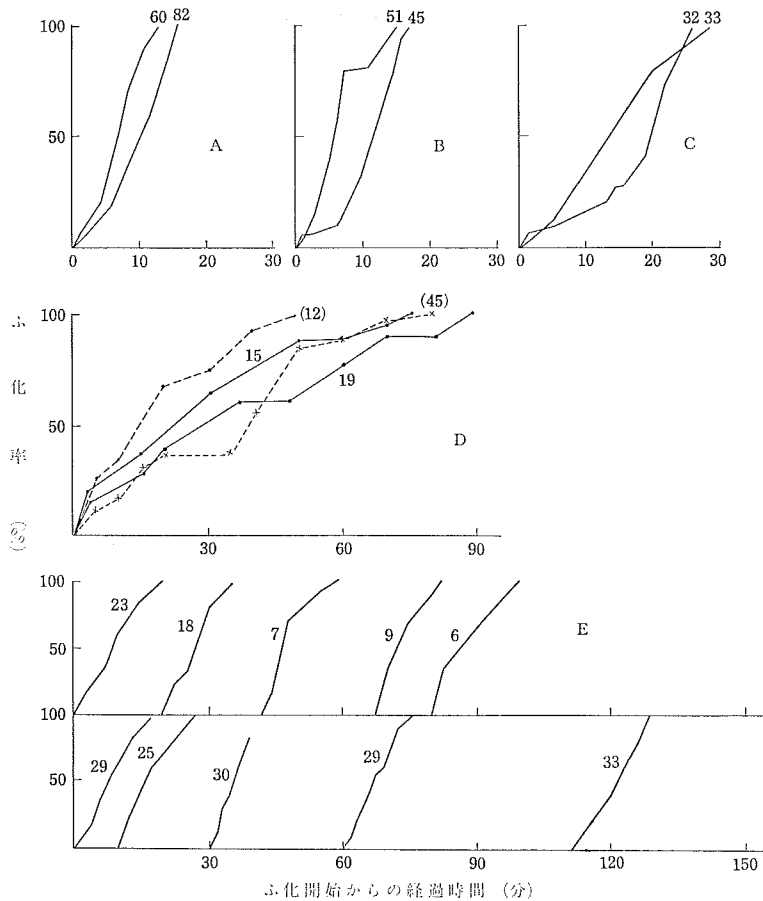
これらの機構は密度効果の機構と本質的には同じであると思われる。

一方、幼虫の集団の大きさによる死亡率のちがいと同一現象が、卵塊の大きさと卵の発育との間にもみられていることは、きわめて興味深いことである。

野外での1卵塊中の卵粒数の変異は、とき、ところによつていちじるしい変異があり、そ

れを第4図に示した。このように変異は対数正規性によく適合した。ニカメイガの例をみると普通1卵塊の卵粒数は90前後であるが、ときとして数100にもおよぶことがあり、またわずかに数こにすぎないこともある。

この卵塊の大きさと、卵のふ化の状態をしらべて第5図に示した。すなわち卵塊の大きいときには、ふ化は斉一におこり平均13分で完了するのに、小さいときには平均20分もかかり卵塊ごとの変異も大きかった。また実験的に卵塊を数この小片に切り離したり、1卵塊中の卵を任意に針でつぶしたり、室内で卵寄生蜂ズイムシアカタマゴバチをいろいろの程度に寄生させたりして、ふ化の状態をしらべた結果もほぼ同じで、ふ化完了までに長時間を要した。一方オオニジュウヤホシテントウおよびこれと近縁な種類のニジュウヤホシテントウに



第5図 ニカメイチュウ1卵塊内の卵のふ化状態  
 A：卵粒数60以上 B：卵粒数59-40 C：卵粒数39以下  
 D：1個の卵塊を数か所任意に針でつぶした場合のふ化（実線）  
 1卵塊中でズイムシアカタマゴバチの寄生を免れた卵のふ化（破線）  
 E：1個の卵塊を数個の小片に切り離した場合のふ化  
 図中の数字は1卵塊の卵粒数（森本ら，1962）

ついても卵のふ化の状態を観察した。前者の卵塊は卵が1つずつ離れているのに対して、後者では卵がきつちりと互にくつついている。ふ化時間も卵塊内の卵の集合の程度に比例しておこり、前者の6時間に比べて後者の2時間というように顕著な差がみられた。

このように、一見静止状態にある卵においてすら集合の効果がみられることはきわめて興味深いことであるが、その機構については不明である。

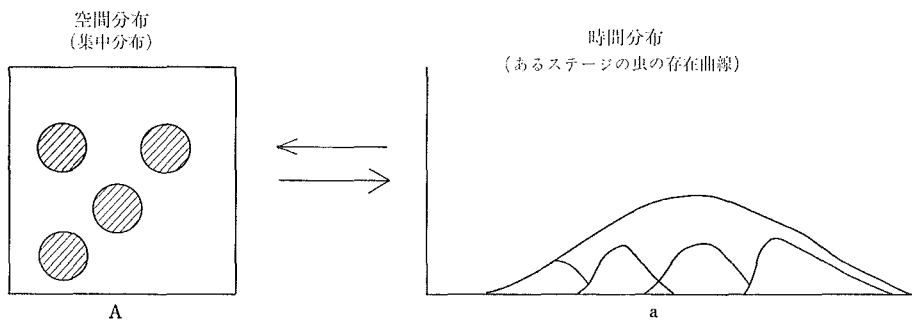
またこのふ化の斉一性がふ化幼虫の集団の形成に大きい影響を与えている。卵塊からふ化する幼虫個体数は同じであつても、ふ化が不斉一におこると、集団形成がうまく行かず小さい集団になってしまう(森本・佐藤, 1962)。

集合の効果は集団内で各個体に常にプラスに働いていることがわかる。

## V 空間分布と時間的分布の対応

先述の集中分布のうち、卵がかたまりをなして産みつけられ、ふ化した幼虫もその卵塊をもととした集団を作つて生活する場合について考えてみたい。集団の時間的な推移をしらべると空間的な分布を時間的分布と対応させて考える必要がわかる。それを第6図に示した。つまりAのように Clumped distribution をするものでは、交尾の機会が多くなることにより、また一方aのように時間的に広い幅をもつた分布を示して時間的な環境の不安定さ(田植期の早晚、萌芽期の早晚など)に対応して密度の低下を防いだ方が個体群を維持して行く上に有利であろう。このように考えると、集合性は密度の低下に対する適応の結果獲得された性質と考えられる。もちろん、aの曲線は成虫の寿命、発生回数、食草の種類相、集団の大きさ、移動力など多くの要因によつて変化するが、原理的にはA⇔aの対応として理解できるのではないかと考えられる。ここでaはAの各集団の合成されたものである。従来集合性を考える場合に、あまりにも空間的なもののみにとらわれすぎていた感があるが、このように時間的な面からも考えて行く必要がある。

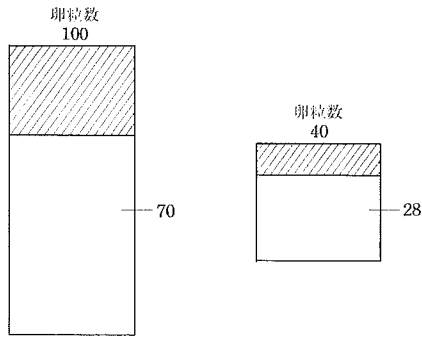
つまりaのような曲線の型をしらべて考察して行くことが昆虫の個体数の変動を追究する上に重要となつてくるであろう。



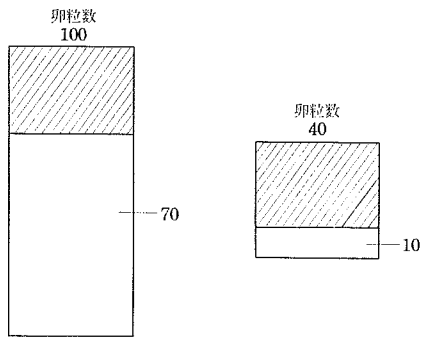
第6図 卵塊産卵性昆虫の空間分布と時間分布の対応

### Ⅶ 集合性昆虫特有の死亡のおこり方

集合生活をする種類では集団が生活単位であるため死亡のおこり方もこの集団を単位としておこると考えられる。事実天敵の働き方についての例もいくつかみられるが、たとえばマ



ある種の卵寄生蜂の寄生率30%



ズイムシアカタマゴバチの寄生  
(1♀産卵数30)

■ 寄生卵 □ 生存卵

第7図 ニカメイガの卵塊サイズと卵寄生蜂の作用の模式図

ツノハバチで小卵塊は寄生蜂が発見しにくいために攻撃をまぬがれること (Lyons, 1962) ニカメイガの卵にズイムシクロタマゴバチが寄生する場合に卵塊の大きさに比例して寄生率が高くなること (大竹, 1955) またズイムシアカタマゴバチの1雌の産卵能力を30ことすると卵塊の大きさによつて卵粒寄生率に差がみられて小卵塊は攻撃されつくしてしまうことになる(大竹, 1960)。すなわち第7図に示したように寄生率30%の場合には100この卵粒をもつた卵塊では70こ、40この卵粒のものでは28こが生存することになる。ズイムシアカタマゴバチの場合には100このものでは70こ、40このものでは10この卵しか残らず、70の集団と28または10の集団では先の集合効果のところ述べてのように、二次的死亡が加わつていちじるしい差が出ることになる。しかしたとえ生存した数は等しくても、天敵の寄生様式つまり卵塊内の卵を点々と攻撃するか、かためて一度に攻撃するかによつても、その後の幼虫の死亡に影響が現われるであろう。これは先の卵のふ化の斉一性と幼虫集団の形成の関係からも容易に推測される。

Hokyo and Kiritani (1963) のミナミアオカメムシの野外実験でも、いろいろの死亡要因が卵塊および幼虫集団ごとに all or none 的に働くことを推察した。つまり1つずつの卵塊ごと

に何パーセントかの死亡率があらわれるのではなく、存在する卵塊の何パーセントかが作用を受ける。つまり死亡が個体単位に機会的におこらないで、集団を単位としておこつてくることになる。この all or none 的な死亡のおこり方については、従来あまり考えられていなかったが、この死亡のおこり方が一般集合性昆虫にあてはまることを示唆し、個体数変動の機構をしらべて行く上に大きな役割を演じるであろう。

また野外の昆虫の分布型を考えた場合に、従来は死亡が集団内の各個体にランダムに働くという仮定に立っていたが、死亡が all or none 的におこるとすればこの仮定に反することになり、新しい仮定に立脚した分布型を考えて行く必要が生じてくる。

## VII 摘 要

筆者は、集合性昆虫について卵および幼虫の集合効果をいろいろ検討してきたが、そのうちのいくつかの事項について若干考察を試みた。本来集合性をもつ種類では卵をかためて産みつけ、ふ化した幼虫も卵塊をもととした集団を作つて生活し、幼虫の、ある時期になると分散して集合性が消失して行く場合が多い。そこで集合性昆虫の生活単位としての集団のもっている性質をしらべて行くことが、集合性の生態的意義を考える上にも、また個体数変動の機構をさぐる上にもきわめて重要であろう。

集合効果を卵のふ化の斉一性と幼虫の死亡を指標としてしらべたところ、集団の大きさに比例して卵のふ化が斉一におこり幼虫集団の形成に有利となりその結果、幼虫の死亡率は低くなつた。このような集合効果の機構には2つが考えられ、個体相互間の刺激と集合個体による環境の条件付けである。

昆虫の空間的な集中分布を時間的な分布に対応させて考え、時間的な分布すなわち集団の時間的な推移を知つて個体数変動の機構を知る手がかりとしたい。

一方集団を単位とする死亡のおこり方として all or none 的な作用が考えられ、死亡が個体を単位としてランダムにおこらずにある伝搬性をもつておこるのであつて、集合性昆虫に対しての一般性を示唆しているものと思われる。もしこの死亡のおこり方がより一般性をもつてくれば、応用的にも集合性昆虫の個体数変動の機構を知る上にきわめて重要な役割を演じているものと考えられる。また野外での集合性昆虫の分布型を知る上にも従来の死亡の考え方、すなわち死亡が集団内の個体単位にランダムに働くという仮定に反することになり、新しい all or none 死亡の仮定に立脚した分布型を必要とするであろう。

## 引 用 文 献

1. Allee, W. C. (1931) Animal aggregations. Chicago
2. Hokyō, N. and K. Kiritani (1963) Mortality process in relation to aggregation in the southern green stink bug. Res. Popul. Ecol. 5: 23-30
3. Lyons, L. A. (1962) The effect of aggregation on the egg and larval survival in *Neodiprion swaini*. Canad. Ent. 94: 50-58
4. 森本尚武・佐藤安夫 (1962) ニカメイガ卵のふ化の斉一性と幼虫集団の形成について。応動昆 6: 190-195
5. 森本尚武 (1963) 集合生活をする害虫の量的発生予察に対する一考察, (応動昆第7回シンポジウム記録) 応動昆 7: 270-272
6. 大竹昭郎 (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
7. Otake, A. (1960) Further observations on Parasitism of two egg Parasites of the rice stem borer, *Trichogramma japonicum* and *Telenomus dignus*. Jap. J. appl. Ent. Zool. 4: 189-191
8. 佐藤安夫・森本尚武 (1962) ニカメイチュウの卵塊性幼虫集団に関する生態学的研究。応動昆 6: 95-101



## Ecological Significance of Insect Aggregation

By Naotake MORIMOTO

Laboratory of Applied Entomology, Fac. of Agric., Shinshu Univ.

### Summary

As Allee (1931) has pointed out, aggregation is due in the first place to the eggs being laid together. Newly hatched larvae from an egg mass have a strong tendency to form aggregation. But in most of these species, the larvae should disperse gradually as development advances. The author has made clear the effect of aggregation of these species and details of this effect have been reported previously. In the present paper, the important results are summarized and the ecological significance of the aggregation is discussed.

Synchronism of hatching from an egg mass and larval mortality during the period of aggregation were examined as the index for the effect of aggregation. A good synchronization of hatching was observed in a large size of egg mass and the hatched larvae form a large aggregation. As the result of this large aggregation, the larvae can feed together easily and larval mortality becomes low.

The effect of aggregation can be divided into two kinds of mode of actions, the environmental conditioning and the mutual interaction. These two modes of action have been also found in the case of the so-called effect of population density.

The mortality factors may not act at random on the individuals within an aggregation, but on the whole aggregation itself. The mortality factors that bring about a partial destruction of the members of aggregation such as egg parasites, predators and climatic factors may affect also the mortality of the ensuing survivors. But it should be most important that the aggregation is destroyed by the mortality factors as a whole.

It can be concluded that the size of aggregation affects the mortality and this effect can be distinguished from the so-called effect of population density.