

昭和39年3月18日第3種郵便物認可
平成5年2月1日発行
通巻350号
ISSN0910-5204

生きたこん虫の雑誌

インセクタリアム

THE INSECTARIUM

2
1993
vol.30



財団法人東京動物園協会
多摩動物公園昆虫愛好会 [編集]

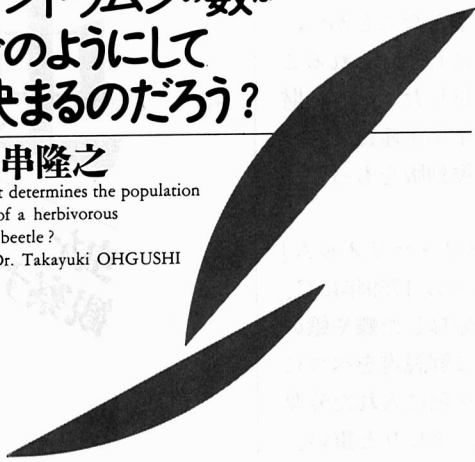
テントウムシの数はどのようにして
決まるのだろうか？

大串隆之

テントウムシの数は どのようにして 決まるのだろうか？

大串隆之

What determines the population
size of a herbivorous
lady beetle?
By Dr. Takayuki OHGUSHI



*

テントウムシといえば皆さんはどのようなイメージをもたれるでしょうか。虫の嫌いな方でも、テントウムシだけは別という人はいませんか？ 英語では「貴婦人の甲虫」とよばれている背中が丸くて愛らしい姿のこの虫は、私たちにとってとても身近な昆虫ではないでしょうか。テントウムシのブローチやペンダントあるいはキーホルダーなどをときどき見かけませんか。イギリスの童謡として有名な「マザーグース」の中に、テントウムシに関する一節があることをご存じの方もいるでしょう。しかしこの愛らしい姿に似つかわしくなく、バラの新芽などにつくアブラムシを丸ごとむしゃむしゃ食べてしまう^{どうも}猛猛な肉食性の昆虫という、別の顔もっています。

ところで、テントウムシの仲間には少数派ながら、植物を食べるようになったグループがあります。これからお話しするヤマトアザミテントウも、このような“ヴェジタリアン”のテントウムシです。

ヤマトアザミテントウとは

ヤマトアザミテントウは近縁の種類をふくめて、かつてオオニジュウヤホシテントウ群というグループに属していました。このグループのテントウムシはすべて植物を食べて育ちます。この中にはジャガイモやナスの害虫として有名なオオニジュウヤホ

シテントウがふくまれており、皆さんもあるいは名前を聞かれたことがあるかと思います。オオニジュウヤホシテントウ群の系統関係のさまざまな問題については、本誌の1977年4月号に片倉晴雄さんがくわしく解説しておられます。ここでは、わたしが琵琶湖北西の山間部で行なってきた調査の結果を見ながら、このテントウムシの数がどのようにして決まるのか、ということを考えてみたいと思います。

ヤマトアザミテントウは年に1回だけ成虫になるテントウムシで、幼虫と成虫はおもにアザミ類の葉を食べています(写真1)。春先に越冬からさめた成虫は、ようやく新しい葉が開きはじめたアザミに集まり、株の上で交尾・産卵を行ないます。産卵期間はかなり長く、8月上旬までつづくこともあります。卵は20~30個ほどのかたまりとして葉の裏に産みつけられます。産まれた直後はあざやかな黄色をしていますが、しばらくすると褐色味を帯びてきます。1週間から10日ほどたつと幼虫がかえります。幼虫はアザミの葉を食べて4令まで育ち、葉の裏で蛹になります。羽化は7月上旬から8月中旬にかけて行なわれ、新成虫はアザミの葉を食べつづけ、11月上旬には越冬に入ります。

個体群とは

調査の結果をお見せする前に、まず「個体群」という耳なれない言葉について、少し説明しておきましょう。野外ではどのような生き物であっても、1匹だけで暮らしていることはありません。かれらが生息している場所では多かれ少なかれ何匹かが集まって暮らしています。そして、その場所で交尾・産卵を行ない、子供を残していきます。このような、ある特定の場所で暮らしている同じ種類の個体の集まりを個体群とよんでいます。個体群とは、生き物が生息場所で暮らしてつづけていくための基本的な単位とってよいでしょう。個体群の大きさは個体の数で表すことができます。たくさんいれば大きな個体群、少なければ小さな個体群といえます。しかし、個体群の

大きさはいつも同じというわけではなく、年によってさまざまに変化します。この変化の大きさは昆虫の種類によってまちまちです。森林害虫のように個体群の大きさが1万倍以上も変化する昆虫から、ここで話するヤマトアザミテントウのようにほとんど変わらない昆虫まであります。

個体群の大きさがどのようにして決まっているのかを明らかにすることが、個体群生態学とよばれる生態学の分野の大きな仕事です。個体群の大きさが決まるしくみを理解することは、自然界の不思議なできごとを解き明かすという魅力に満ちた作業であるばかりでなく、私たちの抱えているさまざまな問題を解決する糸口があたえられる可能性をはらんでいます。栽培作物や森林に大きな被害をもたらす害虫の防除対策をたてるには、何が害虫の数を決めるうえで重要であるかを知ることが必要です。また、猛烈なスピードで地球上から消え去ろうとしている生き物を保全するためにも個体群をあつかう生態学の考え方は不可欠です。なぜなら種の絶滅はそれぞれの生息場所で暮らしている生物の個体群が消失することによって起こるからです。

テントウムシの個体群を調べる

京都の北山に源を発し、滋賀県北西の山間部をめぐる、琵琶湖に注いでいる安曇川という大きな川があります。わたしはこの流域のいくつかの谷で、ヤマトアザミテントウの個体群を調べました。ここではヤマトアザミテントウは、溪流沿いの川岸に点々と生えているカガノアザミという種類のアザミの葉を食べています(写真2)。調査した場所では、すべてのアザミの株に番号札をつけて、それぞれの株で見つけた卵、幼虫、蛹、成虫の数を記録しました。成虫は1匹1匹を区別するために、10色のラッカーペイントを使って背中に4個の小さな点をつけました。マークをつけた成虫はその場で放し、その後は捕えることなく、背中についた個体のマークを読みとって、日時と場所(アザミの株の番号)を記録しました。新たに産まれた卵塊が見つかること、

卵数と日時・場所を記したラベルをつけ、その後の調査日ごとにこのラベルに、かえった幼虫の数と死んだ数とを書き入れました。成虫が越冬からさめる5月初旬から、その年に羽化した成虫が越冬に入る11月上旬まで、ほぼ毎日すべての谷をまわってこのような手順でテントウムシの個体群を調べました。

ここでは下流にある入部谷と上流にある木地山(写真3)の調査から、テントウムシの数が決まるしくみについて、わかったことをお話ししたいと思います。



写真1——ヤマトアザミテントウの成虫
A herbivorous lady beetle, *Epilachna niponica*



写真2——食草のカガノアザミ
A thistle plant, *Cirsium kagamontanum*



写真3——調査場所 左：入部谷、右：木地山
Study sites. Left : landscape of Nyūdani, Right : landscape of Kijiyama

**テントウムシの数はアザミの量
によって決まる**

まず初めに、アザミとテントウムシの数の変化を見てみましょう(図1)。アザミの茎の数の変化は場所によって大きく異なりました。入部谷では年がたつにつれてだんだん増えつづけたのに対して、木地山ではあまり変化がなく、1979年以降はむしろ減少する傾向さえ見られます。一方、テントウムシの卵数の変化はそれぞれの場所のアザミの変化とみごとに一致しています。入部谷では1979年の6月中旬の洪水のために成虫がすべて流されてしまい、この年の産卵数は大きく減少しましたが、翌年にはもうアザミの増加に追いついています。アザミとテントウムシの変化がこのような一致していることについて、年による気候条件のよしあしが両者の増加に同じような影響をあたえていると考えられるかもしれません。しかし、入部谷と木地山とはわずか10 kmしか離れていないにもかかわらず、アザミは異なる変化を見せています。そしてテントウムシの変化はアザミの独自の変化に同調しているのです。このため、気候条件によってこのような同調がもたらされたとは考えにくいことです。むしろ、テントウムシの数の変化は、アザミの量によってほとんど決まっていると考えるべきです。

アザミとテントウムシの数の変化が同じ傾向を示しているので、テントウムシの卵密度(産卵数をアザミの茎数で割った値: 単位食物量あたりの数)は毎年ほとんど変わらず、1976年から1980年までの5年間の変化(最大密度と最小密度の比率)は入部谷では2倍、木地山では1.4倍で、これまで調べられた昆虫の個体群の変化の中でも最も小さなものでした。ちなみに、農作物の害虫の変動の幅は大きく、200~300倍はざらで、大発生の際はしばしば1万倍以上もの大きな変化を見せる種類もあります。

ここまで、テントウムシの卵数とアザミの茎数の変化がよく一致しているのを見てきました。では、このような食物によるテントウムシの数の制限は、発育期間のど

の時期に起こっているのでしょうか。それを調べるために、卵から繁殖成虫までのそれぞれの発育段階について、5年間の個体群密度の変化の大きさを比較しました(図2)。この値が小さければ、年ごとの密度のちがいが小さいことを示しています。いずれの調査場所でも、繁殖成虫期から卵期にかけて個体群密度の変化が大きく低下しています。しかし、その後は発育段階が進むにつれてだんだん大きくなる傾向が見られます。つまり、成虫が卵を産む時期に、アザミに対して産卵数が毎年ほぼ一定に調節

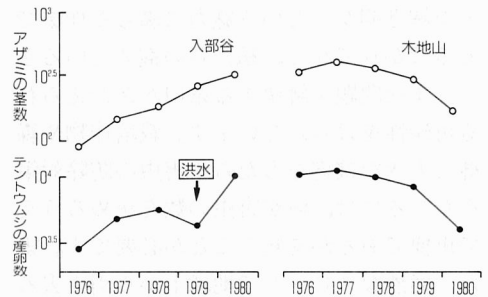


図1—アザミの茎数とテントウムシの産卵数の年次変動
入部谷では1979年に大規模な洪水があり、産卵数が大きく減少した
Annual changes in the numbers of thistle shoots and eggs laid over a five-year period

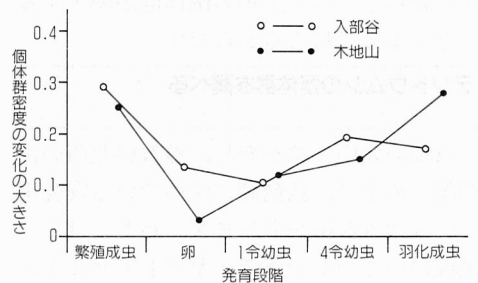


図2—発育段階の個体群密度の変化の大きさ 5年間の個体群密度(茎あたりの個体数)の対数の標準偏差で表した
Population variability in each developmental stage

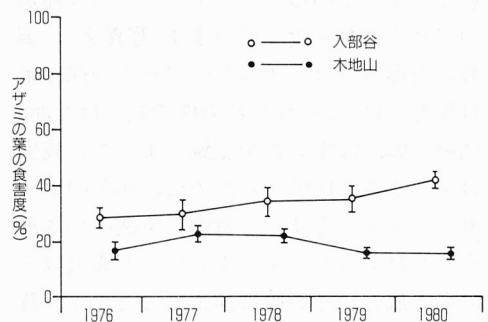


図3—テントウムシによるアザミ葉の食害の割合(%)
(5年間の平均値と標準誤差)
Percentage of leaf damage of host plants due to beetle feeding

されているのです。その後、幼虫、蛹、成虫と進むにつれて個体群密度の年ごとのちがいは大きくなっていきます。

ここまで読んでこられた皆さんの中には「食べ物がふえればテントウムシの数もふえるのがあたりまえだ」と思う方もいるのではないのでしょうか。しかし、それはテントウムシがアザミを全部食べてしまう場合の話です。このテントウムシが食べるのは、アザミの葉の総量の20%程度、多くてもせいぜい40%までにすぎません(図3)。餌があり余っているにもかかわらず、産卵数はアザミの量によって大きな制限を受けているのです。いいかえれば、テントウムシの個体群は、餌量に対してある特定の低い密度レベルで維持されているのです。

テントウムシの数が制限されるしくみ

①——産卵成虫の生理的な反応

おそらく産卵時期にテントウムシの数を強く制限するような何かが起こっているにちがひありません。しかし、テントウムシとアザミの数の関係だけでは、それを十分に明らかにすることはできません。どうし

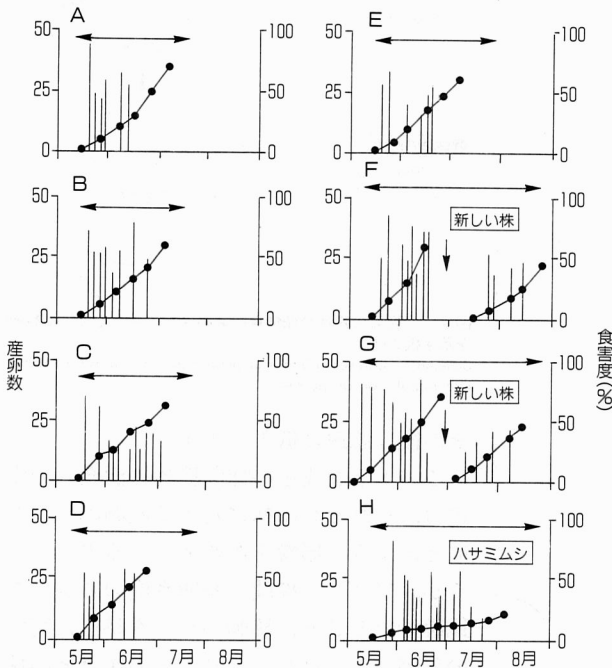


図4——野外ケージでの産卵経過 棒グラフで産卵数を、黒丸でアザミ葉の食害の割合を表した。水平の矢印はメス成虫の生存期間を示す。A～E：無処理、F～G：産卵終了後の矢印の時点でメス成虫を新たな食害のない株に移す、H：テントウムシの卵と幼虫を食べるハサミムシを2匹入れた
Oviposition schedules for each female in outdoor cages

表1——ケージに入れた成虫数と卵吸収したメス成虫の割合
Ovarian status of adult females

ケージ	成虫数 オス	メス	葉の 食害度	卵吸収した メス成虫の割合
A	1	1	20%	0%
B	1	1	20	0
C	1	1	20	0
D	1	2	50	100
E	4	5	80	100
F	4	7	90	100

ても、1匹1匹の成虫の卵の産み方をくわしく観察することが必要です。そこで、産卵の行動とアザミの状態の関係を調べるために、二つの野外実験を行ないました。

最初の実験は、アザミの食害が成虫の産卵行動にあたる影響を調べるためのものです。木地山に隣接した場所で、同じ大きさのアザミを8株選び、それらの株をナイロン製のケージで囲いました。その中にオスとメスの成虫を1匹ずつ入れ、産卵数とアザミの食害のようすを調べました。図4をご覧ください。AからEまでの株では産卵はいずれも6月中旬には終了しました。その時点での食害状況は食いつくしにはほど遠く、葉の面積の半分以下でした。食物がなくなったわけではなく、また生きていたにもかかわらず、メス成虫は産卵をやめてしまったのです。次に、FとGの株でも同じように6月中旬には産卵が終了しました。しかしこちらは、成虫を食害のない新しい株に移しかえてやると、しばらくしてから再び卵を産みはじめたのです。最後のHの株には、テントウムシの卵や幼虫を食べるハサミムシ(天敵)をいっしょに入れました。この株での産卵は、他の株に比べて1ヵ月以上も長くつづきました。またその期間を通して食害は低いままでした。

2番目の実験はメス成虫の卵巣の中にある卵の発育状態を調べるためのものです。6株のアザミを最初の実験と同じナイロン製のケージで囲い、その中にいろいろな数の成虫を入れました。35日後にメス成虫を解剖して、卵巣の状態を調べました。オスとメスを1匹ずつ入れたAからCまでの株では食害の割合が低く、すべてのメス成虫は、正常な、発育した卵巣をもっていました。これに対して、テントウムシの数が多い

DからFまでの株では食害が激しく、卵巣では卵吸収が起こっていました(表1)。卵吸収というのは、すでに卵巣内に形成された卵の栄養分が、何らかの理由でメスの体に吸収されてしまう現象で、卵を吸収した個体はもういちど卵形成しないと卵を産むことができません。

この二つの野外実験から、1)産卵メス成虫は自分の体内にある卵の栄養分をたやすく吸収すること、2)食害によるアザミの葉の質の悪化によって、卵吸収が引き起こされた可能性が高いこと、3)卵吸収は食害が低いレベルでも起こること、4)卵吸収した成虫も、アザミの葉の条件がよくなると再び産卵を行なうこと、が明らかになりました。また、調査場所でメス成虫を採集して卵巣の状態を調べましたが、野外でも卵の栄養分の吸収が6月中旬以降にしばしば起こっていることがわかりました。

メス成虫がいったい何を目安にして、すでにつくられた卵の栄養分を吸収してしまうかについては、まだ十分にはわかっていません。しかし、アザミの葉は食害を受けると窒素やアミノ酸のレベルが低下することや、多くの植物では食害に対して防御化学物質のレベルを高めることがわかっています。おそらく、このようなアザミの葉の生化学的な変化をメス成虫が感知して、卵の栄養分を吸収しはじめるものと思われます。さらに、食物の質の低下は産卵数に依存しますから、卵吸収は、産卵密度が高くなると1匹あたりの産卵数が減少することの原因の一つになりそうです。

②——産卵成虫の行動的な反応

この野外実験ではアザミの株をケージで囲ってあったため、成虫は移動することができませんでした。しかし、もし自由に移動できるならば、成虫は卵を吸収する前に他の株に移るのではないのでしょうか。そこで、メス成虫の移動の活発さについて調べました。産卵期間を通してメス成虫の移動の活発さには明らかな傾向が見られました(図5上)。つまり、アザミの株間を移動する頻度は越冬明けの5月上旬から徐々に増加し、6月中旬にピークをむかえますが、

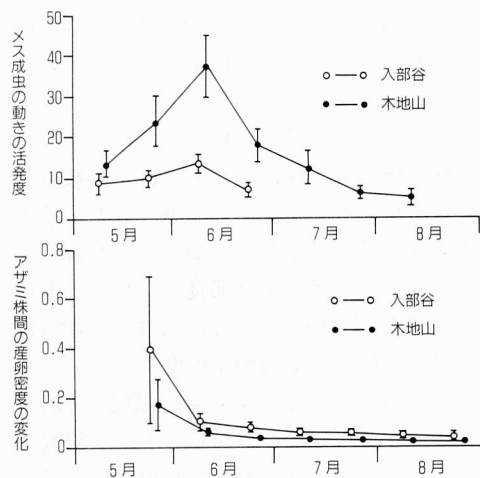


図5——上：メス成虫の動きの活発度 日あたり移動距離の分散で表した(5年間の平均値と標準誤差)下：アザミ株間の産卵密度の変化の大きさ 株あたり累積産卵密度の対数の標準偏差で表した(5年間の平均値と標準誤差)

Above: Seasonal changes in movement activity of reproductive females. Below: population variability among different thistle plants

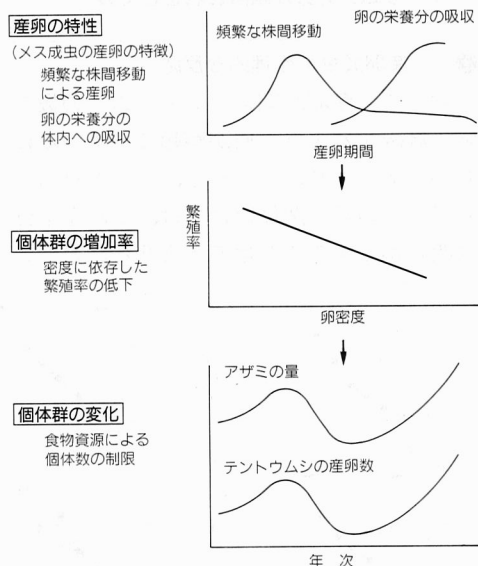


図6——産卵の特性が個体群の数の決定に果たしている役割を示す模式図

Schematic representation of incorporation of oviposition tactics into population properties

その後は急速に低下します。

このような成虫の株間移動の活発さの変化は、それぞれの株に対する産卵のしかたにどのような影響をあたえているのでしょうか。アザミの株間で産卵密度のちがいを比較したところ、移動のピーク時点に密度の差がほとんどなくなり、その後はどの株でも同じような密度になりました(図5下)。産卵密度の株間のバラツキはメス成虫が頻繁に移動しながら卵を産むことで解消され

たのです。この事実は、メス成虫が卵密度の高い株を避けて、卵密度の低い株を選んで卵を産んでいることを示唆しています。

ここまでの調査結果をまとめてみましょう(図6)。産卵期間の前半にはメス成虫が卵密度の高い株をさけて卵を産むので、株ごとの産卵密度の均一化が進みます。次に、アザミの葉の食害がめだちはじめ、葉の質がだんだん悪くなる季節の後半になると、メス成虫はしばしば卵の栄養分を吸収して産卵をやめてしまいます。このような産卵行動により、密度が高くなるとメス1匹あたりの産卵数が減少し、テントウムシ個体群の増加に強い制限がかかるのです。そのために、アザミとテントウムシの年次変化が一致し、卵密度が毎年ほぼ一定になります。いいかえれば、産卵にとってのアザミのよしあしに対する成虫の産卵行動や卵形成での生理的な反応が、テントウムシの個体数を制限しているしくみなのです。

**母親はなぜこのような卵の産み方を
するのだろうか?**

ここまでは、メス成虫の頻繁な株間移動による産卵場所の選択や卵の栄養分の吸収が、テントウムシの個体群とアザミの年次変動の間に見られる驚くほどみごとに同調の原因であるというお話をしてきました。では、母親はなぜこのような卵の産み方をするのでしょうか? これは母親にとって何らかの適応的な意義をもっているのでしょうか? 卵密度の低い株に産卵したり、卵の栄養分の吸収を行なうことが、母親の適応度(1個体が残す次世代の子供の数)の増加につながるのでしょうか? もしそうだとすれば、このような卵の産み方が自然淘汰によって進化してきたと考えることができます。なぜなら、自然淘汰によって適応度の低い性質はより高い適応度をもたらす性質に、すみやかに置きかわるからです。テントウムシの卵の産み方の適応的な意義を明かにするためには、二つの問題を分けて考えた方がよさそうです。つまり、母親にとって「どこで産めばよいのか?」という問題と「いつ産めばよいのか?」という問題の二つです。

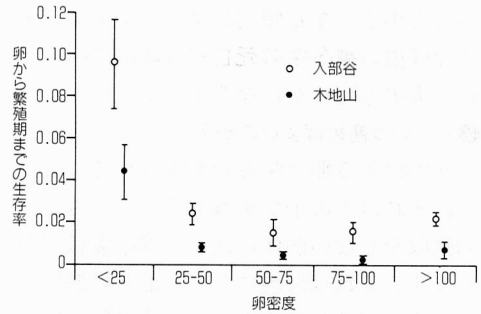


図7—卵密度とその株で育った個体の卵から繁殖期までの生存率の関係(5年間の平均値と標準誤差)
A relationship between egg density and offspring survival from egg to the reproductive age on individual thistle plants

①—どこで産めばよいのか?

メス成虫は卵密度の高い株をさける傾向がありました。卵密度の低い株を探し求めてあちこち動きまわるのは、時間もかかりますし、その間に敵に襲われるかもしれません。それにもかかわらず、産卵場所を注意深く選ぶということは、何らかの理由があるにちがいません。そこで、各株の産卵密度を5段階に分けて、それぞれの密度の株で育った子供の、卵から翌年の繁殖期までの生存率を比較しました(図7)。卵密度の低い株で育った子供の生存率はかなり高かったものの、少し密度が上がると生存率は急激に低下しました。特に注意してもらいたいのは、この生存率の低下の傾向が、高い密度の株ではじめて起こるのではなく、密度がそれほど高くないレベルですで見られることです。このことから、メス成虫が卵密度の高い株に産卵すると、子供の適応度は明らかに低くなることがわかります。

密度が高くなるとなぜ生存率が低下するのかについては、幼虫期と越冬中の成虫の死亡が重要であることがわかっています。幼虫期の死亡要因についてはまだ十分には明らかになっていませんが、捕食者よりも植物の質の影響が大きいようです。特に、テントウムシの食害によってアザミの葉にふくまれる水分やアミノ酸が低下する傾向があり、このような食物としての質と食害による量の低下が、密度に依存した死亡をもたらすのではないかと考えています。また、密度の高い株で育った個体は成虫にな

っても小さくなる傾向が見られますが、小さな成虫の越冬中の死亡率は非常に高いという事実も明らかになりました。

②—いつ産めばよいのか？

体内にある卵の栄養分を吸収してしまうと、それ以上の子供を残すことができず、卵吸収をしない個体に比べて適応度は下がります。これは母親にとって都合の悪いことです。どうしてこのような卵吸収という性質が進化してきたのでしょうか？しかし、卵吸収をしてもアザミの条件がよくなると再び産卵をはじめたという実験結果を思い出してください。この点に注目して、卵の栄養分を吸収した母親が、将来にわたって卵を産む可能性について考えてみましょう。その可能性は二つあります。一つは卵吸収を行なった同じシーズンでの産卵であり、もう一つは翌年の繁殖期での産卵です。

1979年6月後半に起きた梅雨の豪雨による大規模な洪水は、川の流域に生育している植物に大きな被害をもたらしました。特に、木地山では多くのアザミが流されたり倒されたりしました。驚いたことにその後半月あまり、テントウムシは産卵をやめてしまったのです(図8)。テントウムシを室内で飼育すると、ほぼ1日おきに卵を産むことがわかっています。栄養条件が室内に比べて悪い野外とはいいながら、このような長期にわたる産卵停止の理由は、卵吸収によるものと考えざるをえません。ところが、被害を受けたアザミが回復して新しい葉を出しはじめた7月中旬になると、再び卵を産みはじめました。これは子供にとっての餌の確保という点で非常に都合のよい行動のように思われます。洪水直後に卵を産んでも、幼虫がかえった時にはまわりに食べられる葉がないからです。それよりも、しばらく産卵をひかえて、新しく出てきた葉に卵を産んだ方が、かえった幼虫は簡単に食べ物にありつくことができます。

次に、翌年の産卵についての可能性はどうでしょうか。翌年に卵を産むためには、繁殖成虫がもう一度越冬しなければなりません。図9を見てください。この図はメス

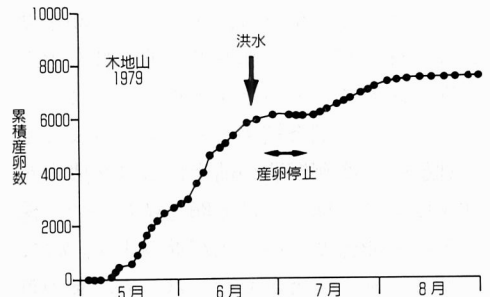


図8—木地山では1979年6月中旬の洪水でアザミが大きな被害を受け、そのあと半月間テントウムシの産卵が停止したが、アザミが回復して新たな葉をつけはじめると、再び産卵をはじめた

Cumulative number of eggs laid at Kijiyama in 1979.
Vertical arrow indicates the occurrence of a flood

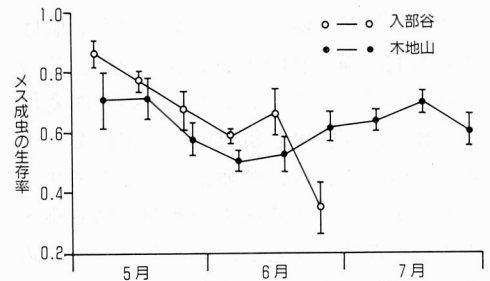


図9—産卵メス成虫の10日あたりの生存率の季節変化(5年間の平均値と標準誤差)

Seasonal changes in survival of reproductive females in every 10-day period

成虫の10日あたりの生存率を示したものです。入部谷では、季節が進むにつれて生存率は一方的に低下しています。事実、ここでは7月まで生きのびたメス成虫はほとんどいませんでした。木地山でも6月中旬までは同じ傾向が見られました。ところが、この時期をすぎると生存率はむしろ上昇しました。一般に、母親にとって卵を産むことは大変な仕事ですから、日がたつにつれて生存率が低下するのが自然です。これは意外な結果です。さらにおもしろいことには、生存率が回復する時期は野外で実際に卵の吸収が起こっている時期と一致しているのです。すでにつくられた卵の栄養分を体内に吸収することによって、母親は産卵に費やすエネルギーを節約できた上に自らの生生活動のためにその栄養を使ったので生存率がよくなった、とは考えられないでしょうか。

では、卵の栄養分を吸収することによって生存率が上がり寿命が延びた母親は、翌年に再び卵を産むことができるのでしょうか。木地山で産卵末期の8月中旬まで生き

表2—産卵末期の8月15日まで生存していたメス成虫 (A) とさらにその翌年の繁殖期まで生きのびたメス成虫 (B) の数
Reproductive females surviving until the following reproductive season

	1976	1977	1978	1979	合計
A	11	17	14	14	56
B	7	8	6	1	22
生存率	63.6	47.1	42.9	7.1	39.3%

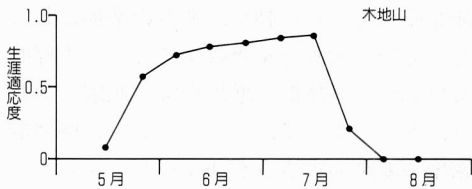


図10—産卵期間の各10日間に生まれた子供の生涯適応度 (5年間の平均値)
Lifetime fitness of offspring which were born at different times in the reproductive seasons at Kijiyama

残っていたメス成虫のうち少なくとも40%の個体は冬を越して翌年の繁殖期にもう一度現われました (表2)。1979年の越冬個体の割合が低いのは、秋に起こった二度の大きな洪水のためです。また、このような寿命の長いメス成虫が、翌年に再び卵を産んでいることを確認しています。これらの事実から、卵の栄養分を吸収することによって寿命が延びたメス成虫にとっては、翌年に再び卵を産むチャンスはかなり高いと考えられます。

では、母親はなぜ繁殖期の後半に卵の吸収を行なうのでしょうか。そこで、木地山で産卵期間の各時点で生まれた1個の卵が次の世代に何個の卵を残すか (生涯適応度) を調べました (図10)。産卵のはじまる5月から、適応度はゆっくり増加していきますが、7月なかばをすぎると急激に減少します。特に、8月に生まれた個体は、子供 (母親にとっては孫) をまったく残すことができずでした。つまり、適応度がゼロになったのです。このことは母親が繁殖期の後半に卵を産んでも、それによって適応度が増加する可能性はほとんどないことを示しています。むしろ、この時期に卵の栄養分を吸収して自らの生体活動のために使い、産卵のためのエネルギーを節約することで、翌年まで生き延びて卵を産む方が適応度を上げるためにはよいのです。

テントウムシの母親による卵の産み方がなぜ適応的 (母親の適応度を上げている)

であるのかについて、ここでもう一度まとめてみましょう (図11)。卵密度が高い株で育った子供の適応度は大幅に低下します。そのため、母親はこのような株を避けて、密度の低い株に卵を産む方が、より多くの子供を残すことができます。そこで、母親は頻繁な株間の移動に少々の危険がともなうことがあったとしても、子供の生存率のより高い産卵場所を慎重に選ぶ方がよいのです。一方、洪水のような大きな攪乱でアザミが被害を受けた場合には、子供の食物が確保されるまで産卵を控えた方が適応度は高くなります。また、子供の適応度がきわめて低い繁殖期の後期に産卵するよりは、卵の栄養分を吸収して節約したエネルギーによって寿命を延ばし、翌年の繁殖期の、子供の適応度がより高い時期に卵を産んだ方がよいのです。

このように、ヤマトアザミテントウの母親は自分の子供をできるだけたくさん残す (適応度を上げる) ことに努めており、そのため、このような卵の産み方が進化してきたと考えられます。

これからの昆虫の個体群生態学

ヤマトアザミテントウの個体群の調査結果は、量と質という植物の性質および、行動と生理という昆虫個体の性質が、テントウムシの数を決める際に、きわめて重要な

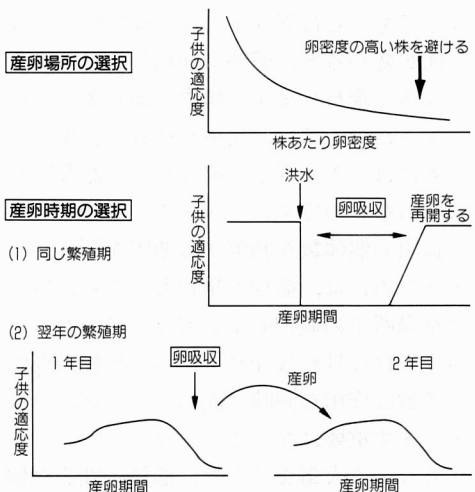


図11—メス成虫による産卵場所と産卵時期の選択によって適応度が増加することを示す模式図
Schematic representation of effects of oviposition tactics on lifetime fitness of offspring

役割をはたしていることを明らかにしました。ところが、植物を利用する昆虫の個体群生態学では、このような要因については、これまでほとんど関心がはらわれてきませんでした。植物を食べる昆虫の個体群を制限する要因として、天敵の役割については大いに注目されてきましたが、植物の性質が取り上げられることはほとんどなかったのです。その理由の一つは、植物が昆虫によって食いつくされることはまれで、植物は常にあり余っていると考えられてきたことです。しかしここでお話したように、アザミはあり余っているにもかかわらず、ヤマトアザミテントウの個体群はアザミの量によって強く制限されていました。テントウムシが実際に利用できる量はアザミの葉の全体量をかなり下まわっているのです。

近年めざましい発展をとげつつある「植物と昆虫の相互関係」の研究から、植物は、これまで考えられていた以上に昆虫にとっては利用しにくい食べ物であることが、だんだん明らかになってきました。植物は、昆虫の食べ物としては栄養的に質がきわめて悪い上に、体の表面に刺や毛を生やしたり、毒や消化を妨げるような化学物質をつくることによって、昆虫から身を守っています。さらに、新芽や果実などは利用期間がとても短く限られています。また、昆虫にとって、植物の利用しやすさは、いつも同じであるとは限りません。場所や、年や、季節が変わると、植物の利用しやすさもまた大きく変わります。植物があり余っているように見えても、昆虫がそれを利用するためには、さまざまな努力をはらわなければならないのです。ですから、植物を食べる昆虫の個体数を制限する要因を明らかにするためには、植物の量はもちろん、質や生息場所での植物の生え方などに、もっと目を向けなければなりません。植物の要因と天敵の作用を同時に調べるのが、今後ますます重要になるでしょう。

もう一つ大事なことは、個体の性質が個体群の性質にあたえる影響に注目することです。これまでの個体群生態学では、個体数を決めるしくみとして、個体の適応的な

行動や生理的な性質については、ほとんど注意がはらわれませんでした。しかし、1匹1匹の虫の行動や生理的な性質が、個体群の数やその変動の大きさに大きな影響をあたえていることがあります。ヤマトアザミテントウでは、卵密度の低い株を選んで卵を産むという行動や、密度の増加にともなって卵の栄養分を吸収するという生理的な反応が、個体群の増加を強く制限しており、それによって、テントウムシの個体群密度や変動の大きさが決まっていました。このような卵の産み方は、できるだけ多くの子供を残すという目的のために、自然淘汰によって進化してきた性質なのです。利用しにくい植物をできるだけうまく利用するためのテントウムシの努力の結果と言いかえることもできます。個体数を決めるしくみを明らかにするためには、個体の性質を十分に考えることが大事です。特に植物を食べる昆虫では、植物をうまく利用するためにさまざまな性質が進化しており、このような個体の性質が、個体群の数を決める際にも重要な役割をはたしている可能性が高いからです。

野外で昆虫の個体群を調べるには労力がかかりますし、その成果を出すには時間もかかります。しかし、昆虫の資源としての植物に関する新しい見方や、個体の性質と個体群の性質のつながりに注目することによって、これまでには考えられなかった新しい発展の可能性が出てきました。そればかりではありません。生物の適応的な姿を明らかにするための正確な適応度を測ることは、個体群を調べることによって始めて可能になるのです。また、生物種間の相互関係のあり方も、それぞれの種の個体群の密度や変動の大きさなどによって変わる可能性があります。個体群をあつかう生態学は、個体の行動や生理的な性質をあつかう生態学や、生物の相互関係をあつかう生態学の橋渡し役としても、今後ますます重要な役割をになうことになるでしょう。

〔北海道大学低温科学研究所助教授 農博〕