

資源の存在様式と個体群平衡
—食植性昆虫を中心として—

京都大学農学部昆虫学研究室 大 串 隆 之

RESOURCE DYNAMICS AND POPULATION EQUILIBRIUM
IN HERBIVOROUS INSECTS

Takayuki OHGUSHI, *Entomological Laboratory, College of Agriculture,
Kyoto University, Kyoto 606*

Synopsis In spite of the accumulation of field data on population dynamics, there has been little refinement of the concept of population equilibrium. Recent debate on community organization has, however, revived the problem of population equilibrium with respect to resource levels, which is the fundamental premise of contemporary evolutionary ecology. A brief review of recent attempts of insect-plant interactions clearly revealed that host plant heterogeneity in temporal and spatial scales plays a significant role in determining demographic features of insect populations. Thus, population equilibrium should be evaluated by monitoring population response to resource patterns. The resource-based approach involves the careful assessment of resource patterns, evaluation of resource tracking by a population, and the clarification of causal mechanisms responsible for resource tracking. Since the tracking ability of a population is largely dependent on an organism's adaptive strategies in resource use, to clarify the underlying causal mechanisms, more attention should be focused on behavioural and physiological attributes at the individual level. The behaviour mediated population equilibrium of an herbivorous lady beetle with respect to available resources was reviewed in this context.

Key Words: Adaptive strategy, Herbivorous insects, Insect-plant relationships, Population equilibrium, Population dynamics, Resource-based approach, Resource patterns

はじめに

過去、食植性昆虫を対象にした野外個体群の動態研究では、個体群を制限する要因としての捕食者や寄生者などの天敵の作用に重点が置かれていた (VARLEY, *et al.*, 1973; HASSELL, 1978). これに対し、資源の役割については、食い尽しによる食物枯渇という比較的稀な場合 (たとえば, DEMPSTER, 1968; HARCOURT, 1971; WHITE, R.R., 1974) を除けば、ほとんど注目されることがなかった。HAIRSTON ら (1960) は自然界において食い尽しは例外的な現象であるという経験則を基にして、植物は消費者の要求量よりも常に過剰に存在しており、したがって資源は食植者個体群の制限要因とはなり得ないと主張した。その後、彼らの仮説は個体群研究の中で資源の意義を先験的に否定する根拠となっている (STRONG, 1984).

これに対し、最近の平衡と非平衡という二つの対立概念に基づいた群集構造論についての論争では、群集を構成する基本要素としての個体群の動態を、その資源のあり方と関連づけて把握することの必要性が強調されている (WIENS, 1977, 1984, 1986; SCHOENER, 1982; CONNELL & SOUSA, 1983; STRONG, 1984; STRONG, *et al.*, 1984; PRICE, 1984; LAWTON, 1984). この論争では、個体群が資源によって決定された平衡近傍で存続している、という系の平衡についてのこれまでの進化生態学の前提そのものが問われている (論争の経緯については武田 (1986) の総説を見よ). 同様に、進化生態学の理論をその基盤としている生活史戦略論においても、資源量に対する個体群の平衡という仮定について野外での検証の必要性が指摘されてきた (HAIRSTON *et al.*, 1970; WILBUR *et al.*, 1974; CASWELL, 1982; BOYCE, 1984).

1970年代以降、進化的視点に基づいた植物と昆虫との相互関係に関する広範な研究は目ざましい発展を遂げている (CRAWLEY, 1983; STRONG *et al.*, 1984). これら

の研究の多くは、資源としての植物が時間的・空間的に顕著な変化を示すきわめて動的な存在であることを明らかにしてきた。この事実は、食植性昆虫の個体群動態における資源の役割についての新たな認識を我々に強く迫るものである (FEENY, 1976; GILBERT, 1979; DENNO & McCLURE, 1983; CRAWLEY, 1983; STRONG, *et al.*, 1984)。

本総説では、個体群の動態研究を進める上で資源の存在様式を重視する立場から、特に個体群平衡における資源のあり方の重要性を指摘するとともに、その研究方法について述べる。さらに、これまでの植物と昆虫の相互関係の研究を基に、昆虫個体群動態に対する植物の時間的・空間的異質性の意義について考えてみたい。最後に、資源のあり方を重視したアプローチの例として、筆者が行っている食葉性テントウムシの調査結果から、資源の時間的変化に対する個体群の反応とそのメカニズムについて見て行くことにする。

本文に入るに先立ち、草稿に対し適切な御助言を頂いた京都大学農学部武田博清博士に感謝します。

資源のあり方を基にした個体群研究

1. 意義

進化生態学の基本的前提である個体群の平衡をめぐる諸問題は、生態学の歴史の中で何回も登場し、その都度論争を引き起こしてきた (EGERTON, 1973; McINTOSH, 1985)。個体群動態論の分野では、1950年代後半から60年代前半にかけて行われた個体群の自然調節（密度依存的個体群調節）の存否についての論争がその代表的なものである。個体群の永続性 (persistence) という長期的な観点から、NICHOLSON (1954, 1957) や LACK (1954, 1966) は、個体群の時間的変動を密度依存的な負のフィードバック機構の枠組みの中で説明しようとした。これに対し、個体群の変動性 (variability) という短期的な現象の重要性を強調した ANDREWARTHA と BIRCH (1954) は、個体群の時間的変動の説明を環境の確率的変動に求めた。密度依存的個体群調節に対するこの相反する見解は、個体群の永続性あるいは変動性の重視という異なった出発点からの論理的帰結である。このため、論争自体は各々の立場の正当性を主張することに終始し、論議を通して個体群平衡の本質的理解に向かうというものではなかった。むしろこの論争の意義は、野外個体群の実証的研究の必要性を痛感させ、この分野におけるその後の目ざましい発展を促したという点にある。その中

でも、森林や作物の害虫を材料とした昆虫個体群の研究は、「生命表アプローチ」を早々と確立させたことによって、野外での個体群動態の実態の解明に大きな役割を果たしてきた (KLOMP, 1966; VARLEY & GRADWELL, 1970; KUNO & HOKYO, 1970; KIRITANI *et al.*, 1970; VARLEY *et al.*, 1973; DEMPSTER, 1975; SOUTHWOOD, 1975 の総説を見よ)。しかし、この過程で、生命表の解析法として変動主要因分析 (key-factor analysis) が導入されたことによって、興味の対象が主に個体群の変動を生じさせている要因が何かという点に絞られることになった (SOUTHWOOD, 1975; PODOLER & ROGERS, 1975)。そのため、個体群平衡の野外での実態に関するわれわれの認識は、今日に至っても、論争当時とほとんど変わるところはない (ROYAMA, 1977)。

平衡の考え方は、生態学の歴史とともに始まったと言ってもよく、初期の段階では自然のバランス概念に基づいた自然誌的なものであった (EGERTON, 1973; McINTOSH, 1985)。しかし、その後、平衡に関する問題が主に理論生態学の分野に移り、その中で個体群動態・捕食・競争・群集構造・生態系についての理論化において、常に主要な位置を占めることになった (MAY, 1986)。その過程で、平衡の定義もそれまでの自然誌的なものから数学的な近傍安定性 (neighborhood stability) に基づいたものに移行してきた (MURDOCH, 1970; MAY, 1973; HOLLING, 1973; ORIAN, 1975; CONNELL & SOUSA, 1983)。

個体群は種々の環境要因と関わりを持ちながら存続している。このため、個体群の時間的変動様式も環境の大きな制約下に置かれていると考えられる。この環境による個体群成長に対する制約は、これまで環境収容力 (K) という概念で表されてきた。理論生態学の分野では、Lotka-Volterra 以来、Kは一定であるという仮定の下に、個体群生態学の理論化が進んだ。1960年代半ば以降の進化生態学の諸分野における理論体系の大きな発展は、その目ざましい成果である。しかし、自然界では環境は時間的にもまた空間的にも dynamic に変化するものであり、Kを不変と考えることには無理がある (WIENS, 1977; GRANT, 1986)。個体群平衡は単に個体群の変動の大きさ（言い換えれば constancy）によって表されるのではなく、Kの変動を無視しては論じられない。野外では、Kの変動を食物や生息空間で代表される資源 (resources) の変動様式に基づいて評価するのがより現実的であろう。TILMAN (1982) は資源を、“any substance of factors which lead to increased growth rates

as its availability in the environment is increased, and which is consumed by an organism” と定義した。この定義は、個体群成長を制限する要因としての環境収容力 (K) のあり方を適切に表現したものとと言える。このような観点から、近年の野外での実証的研究の論議の中で強調されているのは、資源量に対する個体群の動的平衡 (dynamic equilibrium) である (FRETWELL, 1972; TILMAN, 1982; DENNO & McCLURE, 1983; WIENS, 1977, 1984, 1986; GRANT, 1986)。

資源の変化に対する個体群の反応は、変動の大きさや予測性によって表される資源の変動様式と、そのような動的資源をより効率よく利用するために種が獲得してきた生活様式 (種の適応戦略) に大きく依存している (FRETWELL, 1972; BOYCE & DALEY, 1980; PRICE, 1984)。適応戦略論の基本的概念である個体の適応度は、全生活環を総合して量的に評価されねばならない。このため、主要個体群過程についてその量的把握をめざす個体群動態論の方法論は、適応度のより正確な評価という点できわめて有効であろう。資源のあり方を基にした個体群研究 (resource-based approach) は、個体群の平衡を仮定したこれまでの進化生態学の基本的前提の検討という今日の課題を担っていると同時に、種の生活様式の適応的意義の解明に対しても重要な役割を果たすことが期待される。

2. 研究法

従来、個体群動態論の分野では、多くの研究が主に回帰分析法を用いて密度依存過程を検出することにより、個体群平衡を間接的に実証しようと努めてきた (厳, 1981)。しかし、ROYAMA (1977) も指摘するように、因果関係を解明しないで密度依存性の有無を論じて、個体群の平衡を実証したことにはならない。密度依存性の検討によって、個体群平衡が達成されているかいないかを明らかにするというこれまでの二者択一的な問題設定は、方法論的に無理がある。環境収容力 (K) を規定する資源が時間的にも空間的にも変動するという事実を認めるならば、むしろ資源に対して個体群の平衡が実質的にどの程度達成されているのかという個体群レベルでの資源の追跡 (resource tracking) や、個体群平衡がどれほど頻繁に生じているのかという生態学的緊張期 (ecological crunch) に関する実証的研究がより重要である (WIENS, 1977, 1984, 1986; SCHÖNER, 1982, 1986)。食植性昆虫を対象として、資源の変化に対する個体群の反応を基にして個体群平衡の問題を考える場合

には、次の3つのステップが特に重要であろう。

- (a) 資源の存在様式の把握
- (b) 個体群と資源との (量的な) 関係の評価
- (c) 因果関係の立証

一般に植物各部の時間的变化は、植物の成長に伴う規則的な変化として捉えられる。この環境の季節性に対応した資源の時間的变化は、比較的少数のパターンに整理できよう。PRICE (1984) は食植者が利用する期間における資源のあり方に注目して、資源の季節変化を rapidly increase, pulsing (ephemeral), steadily renewed, constant, rapidly decrease という5つの基本タイプに分類した (図1)。温帯に生息する多くの草本や木本類の葉や花は、その利用可能な期間によって rapidly increase あるいは pulsing に分けられる。一方、熱帯域の多くの植物の葉の存在パターンは steadily renewed に相当しよう。もちろん食物としての質がより重要な場合もある。たとえば、温帯のナラ類の葉は展開以降急速に栄養レベ

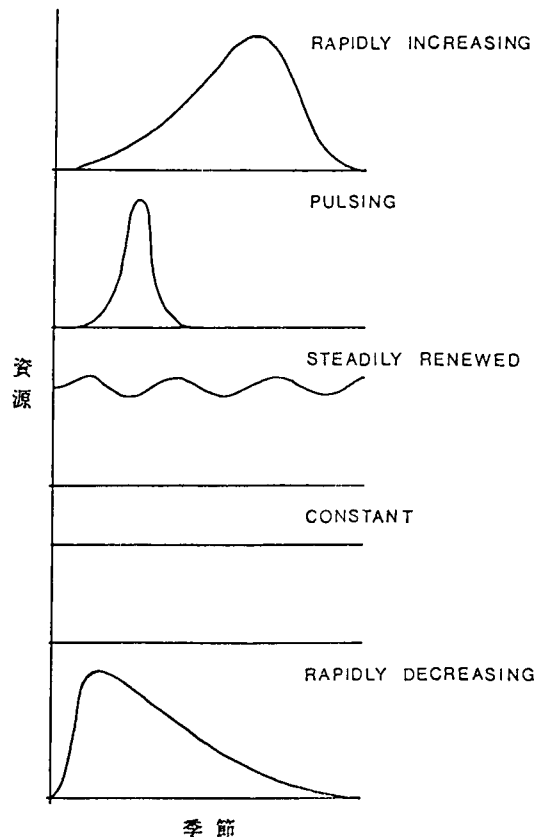


図1. 資源の季節変化を示す5つの基本パターン。(PRICE, 1984)。

ルが低下し、逆にタンニンのような摂食阻害物質が増加する (FEENY, 1976; MATTSON, 1980). このような場合はむしろ rapidly decrease が適切である。しかし、資源の季節変化の類型化だけでは決して十分とは言えず、より長期的な変化を明らかにする努力もまた必要である。これは資源利用の生活史特性に対して強い選択圧が働くと考えられている生態学的緊張期 (ecological crunch) が、どの程度頻繁に生じているのかについて理解するためにも不可欠なものである (WIENS, 1977, 1986). 長期的視野に立った環境の好適さの類型化は、これまでも生活史戦略論の立場から、その重要性が指摘されてきた (STEARNS, 1976; SOUTHWOOD, 1977). このような類型化を通して、資源の時間的変動様式が評価されると、世代時間や増殖率などの種の生活史特性に基づいて、資源に対する個体群の反応についてある程度予測することができよう (FRETWELL, 1972; PRICE, 1984; WIENS, 1984).

次のステップは、個体群平衡がどの程度実現されているかについての評価である。資源の変化に対する個体群の反応は、既に述べたように、種の生活様式にその基盤を置くものであるから、生存・増殖・移出入という主要個体群過程の解明はもちろんのこと、資源に対する個体群の反応が生活環のどの時期に成されているのかを明らかにすることが望まれる。ここで、資源と個体群との間に一定の量的関係が認められたならば、個体群平衡について重要な示唆が得られたことになる (GRANT, 1986). 個体群平衡がどの程度実現しているかについては、人為的な系の攪乱や資源の付け加え、取り除きなどの実験的操作が有効となろう (ORIAN, 1975; CONNELL & SOUSA, 1983).

しかし、ここまでの段階では、資源と個体群の時間的変化というパターンの記述が主であり、両者の間の因果関係については推論の域を出ない。特定のパターンを作り出しているメカニズムは、多種多様である。具体的なメカニズムやプロセスを明らかにせず、単にパターンを示すだけでは、問題の本質を理解したことにはならない。たとえば、DEMPSTER (1971, 1982) が調査したヒトリガと筆者が調査した食葉性のテントウムシはともに個体群による資源の時間的追跡 (resource tracking) が見られる顕著な例であるが (図2と図3)、後で述べるように、このパターンを生じさせている生物学的メカニズムは大きく異なる。

資源に対する個体群の反応についてそのメカニズムを明らかにしようとするれば、実際の資源利用の手段である

個体の行動に注目する必要がある。そのためには、個体群レベルの解析だけでは無理があり、特に資源利用の行動が生存・増殖・移出入という個体群過程の中で果たしている役割を実証的に捉える努力が望まれる (HASSELL & MAY, 1985; SMITH & SIBLY, 1985).

以下のセクションでは、資源としての植物の時間的・空間的な存在様式が食植性昆虫個体群の動態特性にどのような影響を与えているのかという問題について、いくつかの実例を見ながら考えて行くことにしたい。しかし、これらの多くは必ずしも個体群動態を念頭に置いて成されたものではなく、これまでの論議に直接対応できるものはまだ少ないということをも前もって断わっておく。

資源の存在様式と個体群の動態特性

1. 資源の時間動態と個体群

A. 資源の季節変化

一般に、新葉・種子・花などの出現期間が限られた一時的な資源 (ephemeral resources) に依存している昆虫では、その生活史を資源の利用可能期間にうまく同調させることが重要な問題となる。ナラ類を寄主としているナミスジフユナミシヤク (*Operophtera brumata*) などの鱗翅目幼虫は、葉が古くなり硬くなるともはや摂食することができなくなる。そのため、春先のわずか2週間程度の新葉の展開時期に孵化を完了させなければならない。孵化が葉の展開よりも少々早くなったりあるいは遅れたりすると、幼虫死亡率が飛躍的に増大することがある (FEENY, 1970; FUTUYAMA & WASSERMAN, 1980). さらに、ハコヤナギ (*Populus angustifolia*) の葉にゴールを作るアブラムシ (*Pemphigus betae*) に至っては、ゴール形成のための好適期間が葉の展開直前のわずか3日程度という極端に短い時期に限られている (WHITHAM, 1978).

植物のフェノロジーに依存した食物資源の利用可能な時期と昆虫の生活史との同調の程度の違いは、コホート間の生存率に大きな差を生じさせるばかりでなく、個体群の年次変動をより大きくさせる要因としても重要である (FEENY, 1976; DIXON, 1976).

寄主植物の食物資源としての質は、多くの場合その成長にもなって変化するので、特定の季節パターンを示すのが普通である。一般に、葉中のチッ素やアミノ酸等の栄養素は、葉の展開時期に最も多量に含まれており、その後成長にともない葉が古くなると含有量は低下する。これとは逆に、タンニンやシリカのような摂食阻害物

質は季節の進行とともに増加する傾向がある (FEENEY, 1970, 1976; LAWTON, 1976; RHOADES & CATES, 1976; McNEILL & SOUTHWOOD, 1978; MATTSON, 1980; SCRIBER & SLANSKY, 1981). このような植物の質の季節変化がそれを摂食する昆虫の個体群レベルやその出現時期に深く関わっている可能性が、いくつかの種で示唆されている。コスタリカでヒョウタンノキ (*Crescentia alata*) の葉を摂食しているノミハムシ (*Oedionychus* sp.) は、雨期開始後、新葉が一斉に展開するわずか2~3週間という短い期間に出現して繁殖を行うが、その後はほとんど見られなくなる (Rockwood, 1974). これは、寄主植物の葉は10か月以上にわたって存在するにもかかわらず、質的な低下によって大部分の葉が幼虫の食物として利用できなくなるからである。一方、カエデ (*Acer pseudoplatanus*) につくアブラムシ (*Drepanosiphum platanoides*) の繁殖率は、葉中のチッ素レベルと正の相関があり、それがピークに達する6月と9月に最大となる。このような栄養レベルに反応した繁殖率の変化が、このアブラムシ個体群に特徴的な季節変動様式を生じさせている要因として重要である (DIXON, 1970). また、トウヒを寄主としているアブラムシ (*Elatobium abietinum*) の個体群密度は、季節を通して寄主のアミノ酸レベルに同調して変化することが知られている (McNEILL & SOUTHWOOD, 1978).

これらの事実は、単に食い尽くしが生じていないという理由だけでは、個体群に対する制限要因としての食物資源の役割を否定できないことを示すものである (Rockwood, 1974).

B. 資源の年次変化

昆虫個体群とともに資源量の経時的变化を長期にわたって評価した研究はほとんどない。しかし、その中でも DEMPSTER (1971, 1982) の行ったサワギク (*Senecio jacobaea*) を食草とするヒトリガ (*Tyria jacobaea*) の個体群研究は、個体群による資源の追跡 (resource tracking) を明らかにした数少ない研究の代表例である (DEMPSTER & POLLARD, 1981). 彼は9年間にわたってヒトリガ個体群の野外調査を行い、成虫個体数の変動が寄主植物の現存量の変動ときわめてよく同調している事実を明らかにした (図2). そして、個体群が食物資源量によって強い制限を受けているとの結論に達した。この系では、食い尽くしによる食物枯渇が頻繁に生じ、幼虫死亡率の上昇と蔵卵数の低下を通して、個体数のそれ以上の増加が強く制限されている。これらが資源量との同調を作り出している原因である。

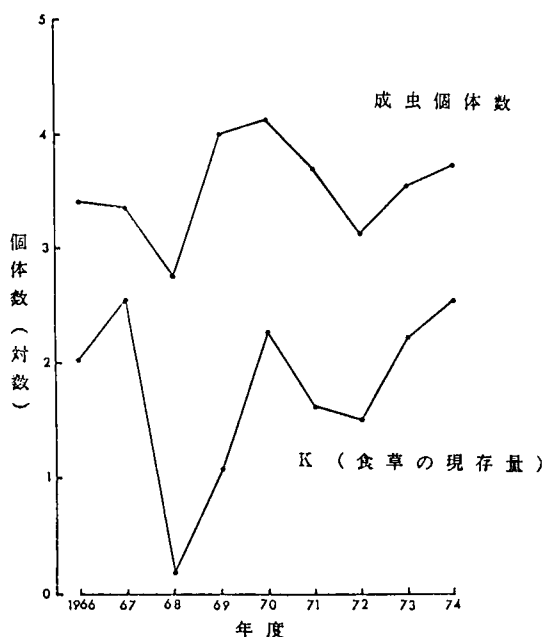


図2. ヒトリガ (*Tyria jacobaea*) の成虫個体数と食草 (*Senecio jacobaea*) の現存量で表された環境収容力の年次変化. (DEMPSTER & POLLARD, 1981).

一方、McNEILL (未発表; DEMPSTER & POLLARD, 1981に収録) は、ウンカ的一种 (*Dicranotropis hamata*) の成虫個体数と、寄主植物の前年のチッ素含有量との間に強い正の相関があることを見出した。成虫の蔵卵数は食物資源の栄養レベルによって強い制限を受けているため、栄養レベルの低い年に育った成虫の蔵卵数は低下し、これが翌年の個体数増加を制限する要因と考えられている。

森林性の昆虫個体群の大発生や周期的変動の説明のために、食物資源の質の長期的変化を基にした仮説が近年提出されている (WHITE, T.C.R., 1974, 1978; HAUKIOJA *et al.*, 1983; RHOADES, 1983, 1985). RHOADES (1983) は昆虫個体群の大発生を、植物の防衛と昆虫の攻撃との間に成立するバランスが崩れることによって生じると考えた。一般に、植物は食植者の攻撃に対して、栄養レベルを低下させたり、摂食阻害物質を増加させるという防衛反応を発達させている。それによって昆虫の蔵卵数は制限され、死亡率は高くなり、さらに天敵に対する抵抗力は弱められている (PRICE *et al.*, 1980). このような植物側の防衛反応は、食害の程度が大きくなるにつれて活発化されるが、一方、乾燥のような気候ストレスなどによって弱められる (WHITE, T.C.R., 1974,

1978). 一旦環境のストレスが生じて、植物の防衛反応が低下すると、これまで抑制されていた蔵卵数や生存率が増大することにより、個体群の大発生が始まる。しかし、環境ストレスが緩和されるにつれ、植物の防衛反応が再び効果的に働き、食物資源の極端な貧栄養化が個体群の崩壊を招き、大発生は終息する。たとえば、北欧でシラカンバ (*Betula pubescens*) の森林に生息するシャクガ類の個体数変動を調査した HAUKIOJA ら (HAUKIOJA, 1980; HAUKIOJA *et al.*, 1983, 1985; TUOMI *et al.*, 1984) は、ガの大発生に反応した植物のチッ素レベルの低下とフェノールなどの摂食阻害物質の増加を認め、さらにこのような防衛反応の効果がその後数年にわたって持続されることを示した。このような植物の昆虫に対する防衛反応によって作り出される食物資源の適・不適のサイクルが、シャクガ個体群の周期的変動を生じさせる主要因であると彼らは考えた。同じような食植者に対する植物の防衛反応が、スイスアルプスのカラマツハイロハマキガ (*Zeiraphera diniana*) 個体群の顕著な周期的変動の原因として重要視されている (BALTENSWEILER *et al.*, 1977; FISCHLIN & BALTENSWEILER, 1979).

しかし、ノバラ (*Rosa nutkana*) を寄主植物にしているデンマクケムシ (*Malacosoma californicum pluviale*) を材料として、この仮説の検証を試みた MYERS (1981) の結果は、摂食圧による寄主植物の質の低下と摂食阻害物質の増加、および乾燥によるチッ素レベルの上昇という仮説の予測について、ことごとく否定的なものであった。この仮説の検討には、環境条件の異なる複数の生息地での植物の質と昆虫個体群の経時的変化に関する長期的なデータの集積と、自然個体群の生存・増殖過程における資源の質の作用について相対的な重要性の評価が不可欠である。今後、これらの点に留意した詳細な研究が望まれよう。

2. 資源の空間動態と個体群

A. 生息場所による資源の質

個体群の密度レベルや安定性などの動態特性が、生息場所によって異なるという事実がしばしば知られている。ONUF ら (1977) は生息場所に依存した個体群動態の違いに、植物の質が関与している可能性を示した。彼らは、フロリダ沖のペリカンとシラサギの集団営巣地になっている島とそうでない島で、マングローブ (*Phizophora mangle*) を寄主とする鱗翅目幼虫の種多様度と密度を比較した。その結果、島の繁殖によって土壌が富栄養化され、そのためにマングローブの葉や種子のチッ素含有量

が有意に高い島では、種類数は多くまた個体群密度も高いことが明らかになった。このことから、鱗翅目幼虫の個体群密度は寄主植物であるマングローブの栄養レベルによって強く制限されており、島間で見られた密度の差は寄主植物の質の差によるものと考えられた。同様な事実が、南アフリカのサンザシ (*Acacia karroo*) につくキシラミ (*Acizzia russellae*) でも、野外実験によって明らかにされている (WEBB & MORAN, 1978).

MYERS & POST (1981) は、生息場所に依存した寄主植物の質が昆虫個体群の安定性にも影響を与えている可能性を示した。彼らはサワギク (*Senecio jacobaea*) を食草とするヒトリガ (*Tyria jacobaeae*) 個体群の年次変動の大きさと、寄主植物の栄養レベルの関係について11カ所の調査地で比較した。そして、チッ素含有量の高い栄養条件のよい場所ほど個体群の年次変動が大きくなる傾向を見出した。寄主植物の栄養レベルが高いより好適な生息地では、蔵卵数の増加と幼虫生存率の上昇によって、食草の食い尽くしが頻繁に生じる。このような資源量に対する個体群の行き過ぎ (over exploitation) が個体群密度をより不安定にするのである。

一方、場所間による資源の利用期間の変異が個体群密度の違いを生じさせる原因となることがある。THOMPSON & PRICE (1977) は、アメリカボウフウ (*Pastinaca sativa*) の花と種子を摂食するマルハキバガ (*Depressaria pastinacella*) の個体群密度を、寄主植物のサイズが異なる群落間で比較した。幼虫密度は、大きな株によって構成されている群落の方が小さな株の群落に比べ常に高かった。この理由は、本種の産卵が開花前期の花芽に限られていることによる。つまり、大きな株の群落ではより多くの花序が生産されるため、小さな株の群落に比べ開花期間が長くなり、それにともない産卵期間も長くなる。その結果、より大きな株の群落では産卵数が多くなり、幼虫密度もそれに応じて高くなるのである。

B. 資源の空間特性

単一の作物からなる単植地 (monoculture) では、複数の作物からなる混植地 (polyculture) に比べ、害虫密度が高いということが知られている (PIMENTEL, 1961a, b; VAN EMDEN, 1965; SMITH, 1976)。その理由として、植生の多様度に依存して捕食者や寄生者の密度が高くなり、天敵の作用が強くなるためであると考えられてきた (VAN EMDEN, 1965; POLLARD, 1968, 1971; DEMPSTER & COAKER, 1974)。この天敵仮説 (natural enemies hypothesis) に対し、ROOT (1973) は寄主植物の分布・生息密度・パッチ構造・大きさ・植生の多様度などの空

間的な特性の役割を重視した資源集中仮説 (resource concentration hypothesis) を提唱した。この仮説は、単食性 (specialist) の昆虫は寄主植物の生息密度が高く、分布が連続的で、かつ植生の多様度が低い単植地 (monoculture) のような単純な環境では、複雑な環境に比べ、より高い個体群密度を維持できるというものである。その後この仮説の検証のために、寄主植物の密度・大きさ・周囲の植生などの要因を人為的に変えて個体群密度を評価するという方法を用いて、多くの野外実験が試みられてきた (TAHVANAINEN & ROOT, 1972; CROMARTIE, 1975; BACH, 1980; RISCH, 1980, 1981; SOLOMON, 1981; KAREIVA, 1982; KAREIVA, 1983 の総説を見よ)。

BACH (1980) はキュウリ (*Cucumis sativa*) を食草とする単食性のハムシ (*Acalymma vittata*) について、寄主植物の栽培密度と栽培形態 (キュウリのみ単植地とキュウリ・トウモロコシ・ブロッコリーの混植地) を変えた複数の畑で成虫密度を比較した。成虫密度は単位面積当たりでも株当たりでも、単植地の方が混植地に比べて、季節を通して10~30倍という高い値を示した。この差はキュウリの栽培密度の違いではなく、植生の多様度の違いによるものである。また、混植地では単植地に比べて成虫の滞在期間が短かく、移出率が高くなり、これが個体数の増加を阻んでいる原因と考えられた。これに対し、捕食者の密度は低く、また各畑での差は認められなかった。つまり、単植地と混植地でのハムシ密度の違いは天敵によるものではなく、寄主植物の空間的な存在様式、特に他植物の存在が大きな役割を果たしているのである。RISCH (1980, 1981) はコスタリカで6種類のハムシを用いて同様の結論に達した。混植地では他植物が寄主植物を遮蔽するため、ハムシの移入を困難にさせる。さらに、その内部では定着率が悪くなり、周辺部では移出率が高くなる。これらの要因によって個体群密度が低下するのである。

これまでに得られている単食性昆虫150種のデータを用いて、資源集中仮説を検討したRISCHら(1983)によると、仮説は60%で支持されたのに対し、支持されなかったのはわずか10%であった。一般に、植物の生息密度・大きさ・質などの各特性は互いに関連しており (THOMPSON & PRICE, 1977; BACH, 1980; KAREIVA, 1983)、異なる条件下で行われた調査結果を同一基準によって判定することには問題がある。しかし、少なくとも個体群密度の決定要因として寄主植物の空間的な存在様式を無視することができないのは明らかであろう。個

体群密度を決めている具体的なプロセスについては、最近になってようやく寄主植物間の移動行動の重要性が指摘されてはいるものの、まだ不明な点が多い。その理由は、この種の研究の大部分が一年以内という短期間に限られており、単に成虫密度の季節変化しか見ていないこと、定着過程のみに注目し、その後の生存・増殖過程をほとんど評価していないことなどによる (KAREIVA, 1983)。今後、長期的な調査を基に、個体群密度の違いを移入・定着・生存・増殖という各個体群過程の比較を通して明らかにする努力が望まれる。

一方、野外研究に留まらず、最近の理論的研究は、食植性昆虫個体群の安定化に寄与する要因として寄主植物のパッチ構造 (生息地の空間的な異質性) の重要性を明らかにしつつある (DE JONG, 1979; HASSELL & MAY, 1985)。

次のセクションでは、資源のあり方を重視したアプローチ (resource-based approach) の例として、筆者が行ってきた食葉性テントウムシの調査を基に、資源に対する個体群平衡の問題をより具体的に考えて行くことにしたい。

食葉性テントウムシ個体群の 資源に対する動的平衡

ヤマトアザミテントウ (コブオオニジュウヤホシテントウ) (*Henosepilachna niponica*) は、主にアザミ類を食草としている年一化性の食葉性テントウムシである。

調査は、滋賀県北西部にある安曇川流域の6カ所の地域個体群を対象として行われた。調査地域では、幼虫・成虫ともに溪流沿いに分布するカガノアザミ (*Cirsium kagamontanum*) を摂食している。5月上旬に越冬から醒めた成虫は、アザミに飛来し、1~2週間経過してから交尾・産卵を開始する。卵は10日前後で孵化し、幼虫は4令を経た後アザミ上で蛹化する。新成虫は7月上旬から8月下旬にかけて羽化し、そのまま摂食を続け、11月上旬までには越冬に入る。生活史の詳細については OHGUSHI & SAWADA (1981, 1984) を参照されたい。

ここでは、最下流部の調査地Aと最上流部の調査地Fで得られた結果を基に、本種の個体群動態上最も顕著な特徴である資源に対する個体群の動的平衡と、その生物学的メカニズムという問題に絞って見ていくことにしたい。

1. 平衡個体群

本種個体群が資源量に対して平衡状態で存続している

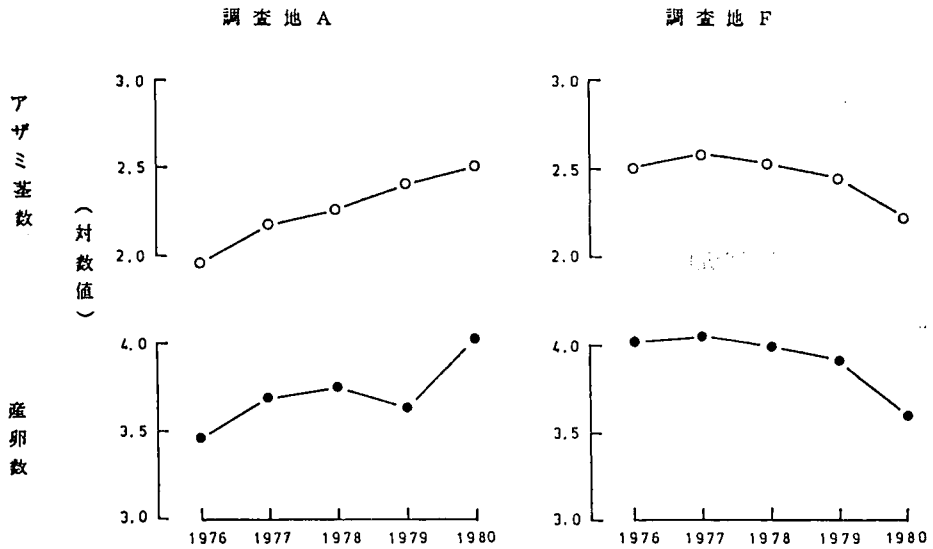


図3. アザミ茎数 (○) と総産卵数 (●) の年次変化. 両者とも対数値で表す.

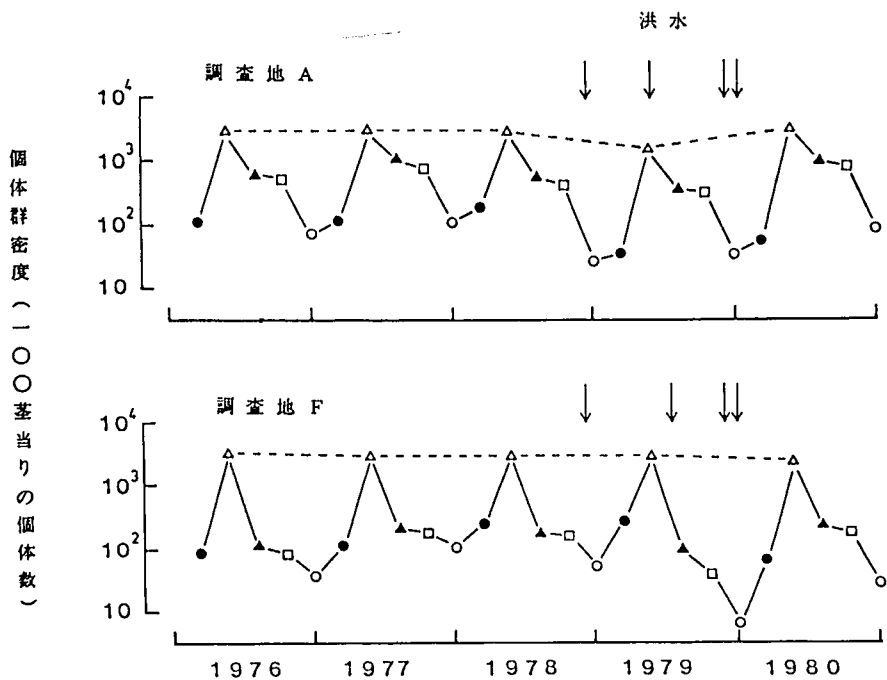


図4. 個体群密度の年次変化. 個体群密度はアザミ 100 茎当りの個体数で表す.
 (○). 越冬直後の成虫; (●), 繁殖成虫; (△), 卵; (▲), 4 令幼虫;
 (□), 新成虫. 矢印は大規模な洪水を, 破線は卵密度の年次変化を示す.
 (OHGUSHI & SAWADA, 1985a).

かどうかについて検討する前に、その判定基準を明らかにしておかねばならない。これまでの資源量に対する個体群の動的平衡についての論議から、(1)資源量の年次変動に対する個体群の同調 (NICHOLSON, 1954; WIENS, 1984, 1986; GRANT, 1986); (2)外的攪乱後の平衡密度への復帰 (HOLLING, 1973; MAY, 1973; ORIANS, 1975; CONNELL & SOUSA, 1983); (3) (遺伝的組成あるいは環境条件に本質的な差がないことを前提として) 異なる個体群間での平衡密度の一致、を個体群平衡のための判定基準とする。

では、これらの判定基準について、順次検討して行くことにしよう。両調査地でのアザミ茎数と総産卵数の年次変動を図3に示す。両調査地はわずか10kmしか離れていないにもかかわらず、アザミ個体群の年次変動様式は大変異なるものであった。これに対し、産卵数はその調査地でのアザミ現存量の年次変動に同調して変化している(調査地Aで1979年に産卵数が少なかったのは、産卵期間中に大規模な洪水によって成虫が消失したため

ある)。

次に、各発育段階の個体群密度の年次変化を調べたところ(図4)、調査期間を通して、著しく安定していることがわかった。事実、個体群密度の変動の大きさはこれまで報告されている昆虫個体群の中では最も小さなもので(WOLDA, 1978)、5年間の最大密度と最小密度との比はわずかに2.0(調査地A)と1.4(調査地F)であった。また、本種個体群は大規模な洪水や捕食という攪乱要因に対しても強い復元力を持っている。たとえば、1978年や79年の洪水による個体群密度の大幅な低下にもかかわらず、次世代の卵密度は元のレベルにまで速やかに復帰している。

最後に、調査期間を通した平均卵密度は調査地AとFでそれぞれ茎当たり29.8卵および29.4卵となり、ほぼ一致した。以上の結果は、先に示した個体群平衡の判定条件を全て満足するものである。よって、本種個体群は食物資源量に対して動的平衡状態で存続していることが結論することができる。

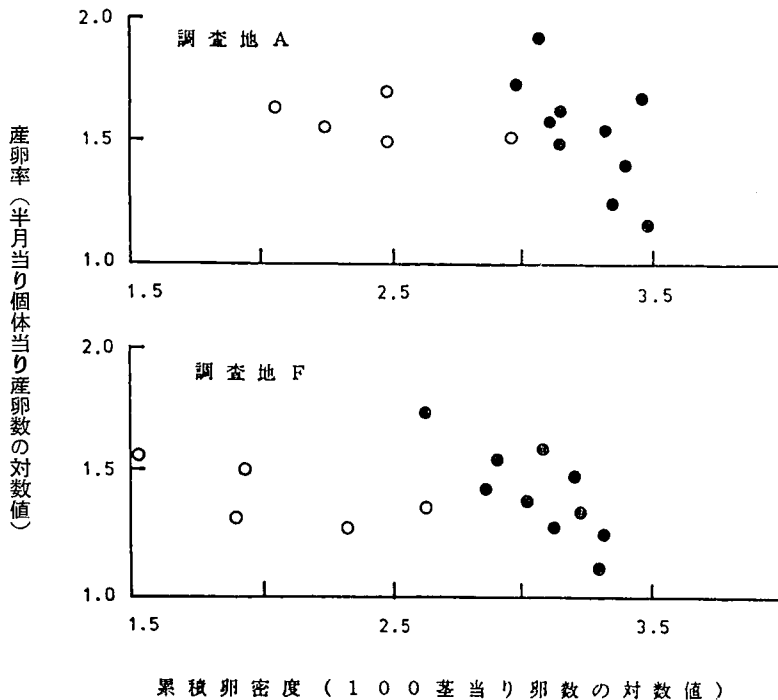


図5. 産卵率と累積卵密度との関係。産卵率は半月ごとのメス成虫当り平均産卵数、累積卵密度はアザミ100茎当り累積産卵数で表す。両者とも対数値で示す。(○), 5月; (●), 6月。調査地A (5月: $y = -0.12x + 1.86$, $r = -0.45$, N.S.; 6月: $y = -0.83x + 4.19$, $r = -0.66$, $P < 0.05$); 調査地F (5月: $y = -0.20x + 1.82$, $r = -0.70$, N.S.; 6月: $y = -0.68x + 3.50$, $r = -0.80$, $P < 0.01$)。 (OHGUSHI & SAWADA, 1985a).

2. メカニズム

本種個体群は食物資源量に対して平衡状態を維持しながら存続していることがわかった。しかし、これは単に食物資源に対する個体群密度が毎年一定であるという事実を示したにすぎない。次に、このような特定の量的関係を生じさせているメカニズムを具体的に明らかにしなければならない。そのためには、個体群平衡が達成されている繁殖過程に焦点を当てた詳しい解析が必要である。

両調査地とも季節の進行にともない、累積産卵密度の年次間のバラツキが小さくなり、特定の平衡密度に収斂することがわかった。この平衡密度への収斂は、産卵密度の増加が6月後半に至って強く抑制されることによる。累積卵密度は各時点での産卵率（メス当たり単位時間当たり産卵数）と産卵メス成虫数に依存しているので、これら二つの要素について卵個体群に対する密度依存的な抑制効果の可能性を検討した。図5に半月単位の産卵率と累積卵密度との関係を示す。産卵前期（5月）では、

卵密度の大きな変化にもかかわらず、産卵率の変化はごく小さなもので、密度とは独立である。ところが、個体群密度が抑制される6月以降になると、産卵率は密度に敏感に反応して低下する。次に、メス成虫の滞在率と卵密度との関係を調べたところ、繁殖期前半において密度依存的な滞在率の変化が示唆され、移動分散行動の活発化とともに密度依存的な移出が認められた。

以上の事実から、繁殖期前半の密度依存的な産卵メス成虫の移動行動の活発化に伴う移出と、その後の卵密度の上昇に伴う密度依存的な産卵率の低下が、卵個体群の増加を抑制し、特定の平衡密度を維持しているメカニズムであると言えよう。

3. 産卵行動

次に、この個体群平衡のメカニズムについて、その生物学的意義を産卵行動に焦点を当てて考えてみたい。

野外での産卵行動の実態を明らかにする目的で、野外

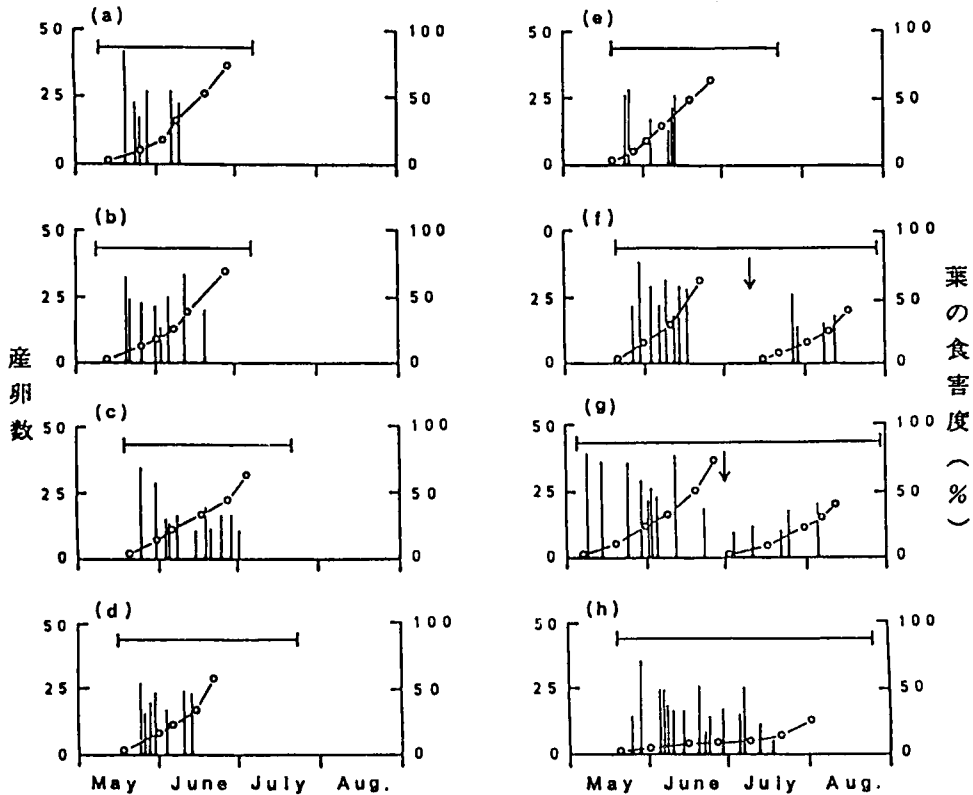


図6. 各ケージでの産卵経過と食害度(○)。縦線は卵塊サイズ(卵塊当たり卵数)、横線はメス成虫の生存期間を表す。(a)–(e), コントロール; (f)–(g), 矢印の時点で成虫を新しいケージに移す; (h), 卵捕食者(ハサミムシ)を入れたケージ。(OHGUSHI & SAWADA, 1985a).

実験を行った。大きさのほぼ等しいアザミ8株 (a~h) を任意に選び、ナイロン製のケージをかけ、その中にそれぞれ一対の繁殖成虫を入れてその後の産卵経過を調べた。各株に対する処理は次の通りである。(a~e), コントロール; (f~g), 産卵が終了するのを確認してから食害のない株のケージに移す; (h), 実験開始時に卵捕食者であるコブハサミムシを入れ、産まれた卵を全て除去する。この実験結果を図6に示す。コントロールケージでは、アザミの食害が目立ち始める6月中旬頃になると、もはや産卵は見られなくなる。しかし、この時点での食害度は50%前後で、食害によって産卵場所がなくなるという状態には程遠い(図6 a~e)。一方、産卵を停止したメス成虫を食害のない株に移すと、しばらくして再び産卵を開始した(図6 f~g)。捕食者によって卵を除去したケージでは期間中食害度は低いままに保たれており、産卵も7月中旬まで見られた(図6 h)。

産卵の停止と食害度で示された食物条件の悪化との間に何らかの関係が示唆されたので、さらに次のような実験を行った。任意に選んだアザミ6株にナイロン製のケージをかけ、その中に異なる個体数の繁殖成虫を入れた。実験開始後35日目まで生存しているメス成虫を取り出し、解剖によって卵巣の発育状態を調べた(表1)。その結

表1. 野外実験下での卵巣の発育状態。(Ohgushi & Sawada, 1985a).

ケージ	アザミの 大きさ 高さ (cm)	葉数	導入した 成虫数		卵巣の状態*			
			オス	メス	正常 卵巣	前期	中期	後期
A	80	7	1	1	1			
B	60	6	1	1	1			
C	110	9	1	1	1			
D	65	5	1	2		1	1	
E	80	9	4	5			1	3
F	45	8	4	7			1	5

* 実験終了日以前に死亡した個体は除外した。

果、食害がより顕著な高密度ケージ(D~F)で飼育した成虫の卵巣は全て卵の再吸収が認められた。一方、多くの葉が食われずに残っていた一対のケージ(A~C)では、全ての個体が正常な発育卵からなる成熟卵巣を持っていた。

この産卵個体の卵の再吸収(卵吸収)という生理的メカニズムは、食物資源の量的減少・質的低下がより顕著になる繁殖後期での卵密度に依存した産卵率の低下という現象をうまく説明することができる。また野外個体群

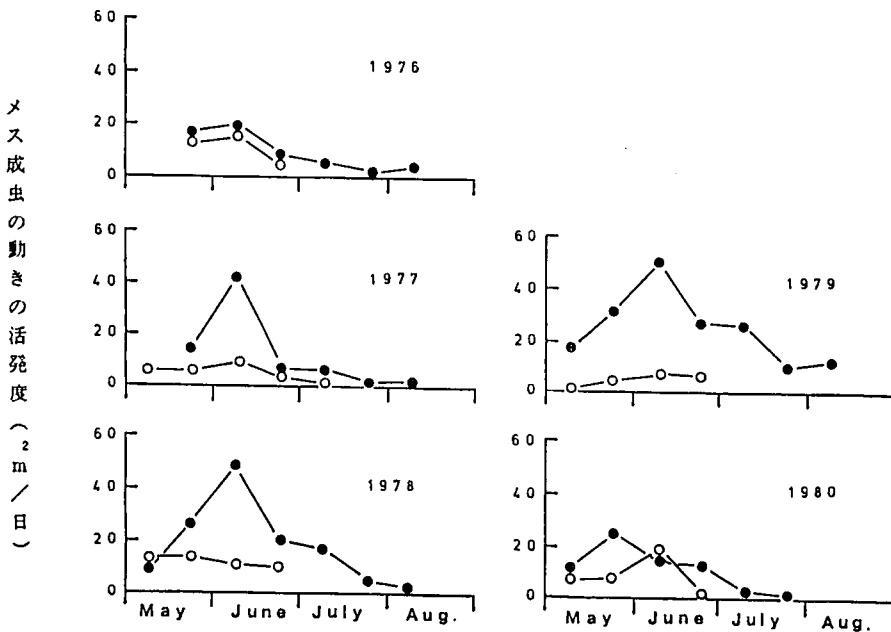


図7. メス成虫の動きの活発度の季節変化。動きの活発度は日当り移動距離のバリエーション (m²/日) で表す。(○), 調査地A; (●), 調査地F。(Ohgushi & Sawada, 1985a).

についても、卵吸収を行った個体の割合が産卵期後半になって急激に増加するという事実が明らかになった。このことから、野外においても卵吸収というメカニズムは十分その機能を果たしており、繁殖期後半に見られる産卵率の低下に大きく貢献しているものと思われる。

次に、個体群の制限に関与するもう一つの要因である産卵メス成虫の移動行動の実態を調べてみよう。産卵メス成虫の動きの活発度について、その季節変化を図7に示す。メス成虫は産卵初期には定着的であるが、その後アザミ株間を頻繁に移動するようになり、この移動分散行動は6月前半にはピークに達する。しかし、繁殖期後半になると株間移動は再び不活発になる。また、メス成虫の株間移動による産卵の結果、株当たり産卵数が安定化されることもわかった。

4. ま と め

ここで、今一度、産卵行動について季節を追ってまとめるとともに、それが個体群の動的平衡の実現にどのように関わり合っているのかについて考えてみよう。

産卵初期では、メス成虫はあまり移動せず、越冬後最初に飛来したアザミのパッチに留まって産卵を行う。その後6月上旬に至って産卵密度が急に上昇してくると、頻繁に株間移動を行い、これまであまり利用されていなかった株に対して産卵を行うようになる。この過程で、アザミパッチ間の卵密度の空間的な均一化とともに、密度依存的な移出により成虫個体数の安定化も促進される。後半になると、メス成虫は再び定着的になり、食害などによるアザミ葉の悪化に反応して卵の再吸収を行う。この結果、すでに卵密度が均一化されていた各パッチでは、卵密度のそれ以上の増加が抑制され、個体群全体の産卵密度は資源量に対して毎年特定の平衡レベルに保たれることになる。

お わ り に

ヤマトアザミテントウ個体群は、寄主植物を食い尽くすような高密度に達することがないにもかかわらず、食物量によって決定された密度レベルに保たれている。一方、捕食者は主に幼虫期の死亡率を通して、両調査地での新成虫密度に大きな差を生じさせている(ONGUSHI & SAWADA, 1985b; ONGUSHI, 1986)。しかし、これは捕食者が個体群レベルを決めているということにはならない。なぜなら、新成虫期での個体群密度の顕著な差にもかかわらず、翌年の卵密度は、両調査地とも毎年資源量

によって決められた同一レベルに調整されているからである。つまり、捕食者は卵期以降の個体群レベルに対し攪乱要因として作用はするが、平衡密度の決定にはほとんど関与していないのである。

食物資源の時間的変化に対する個体群レベルでの追跡(resource tracking)を可能にしているメカニズムは、食物資源の季節的な変化に反応した株間移動と卵吸収という本種特有の産卵行動であった。この事実は、資源の変化に対する個体群の対応を解明する上で、個体の属性がキーポイントになることを改めて強調するものである。特に個体の行動は、時間的・空間的に変化する資源をより効率よく利用するための手段であり、その結果としての個体の適応度を介して、増殖・生存・移出入という個体群の主要過程に深く結び付いている。個体群動態における行動の役割については、ようやく最近になってその重要性が認識され始めており、今後の発展が期待される分野である(LOMNICKI, 1978, 1980; HASSELL & MAY, 1985; MAY, 1986; SIBLY & SMITH, 1985 編のイギリス生態学会シンポジウム記録を見よ)。

資源の存在様式の把握を基本にしたアプローチ(resource-based approach)は、個体群平衡の実態の評価を通して、これまでの進化生態学の基本的前提(平衡的世界観)の検証や、資源利用の適応戦略の解明にとって不可欠であるばかりでなく、個体・個体群・群集という異なるレベルの現象について、それらの相互関係を理解するための有力な手段を与えるものである。

摘 要

個体群動態論、特に個体群平衡を考える上での資源の変動様式の重要性を指摘し、資源としての植物のあり方が食植性昆虫個体群の動態特性に与える影響について、近年の植物と昆虫の相互関係の研究を基にして論じた。

1. 過去、食植性昆虫を対象にした個体群の動態研究では、資源の存在様式はほとんど注目されることがなかった。しかし、近年、資源に対する個体群の平衡という進化生態学のこれまでの基本的前提が問題にされるようになり、資源と個体群との時間的な相互関係の評価の重要性が強調されている。

2. 個体群の時間的変化は、環境収容力(K)によって大きな制限を受けている。自然界においては、Kは時間的にも空間的にもdynamicに変化する。そのため、Kの変動様式を無視しては個体群平衡を論じることができない。野外においては、Kのあり方を資源の時間的存

在様式を基にして表すのが適切である。

3. 資源の存在様式と個体群動態の関係の把握は、これまでの進化生態学の前提の再検討にとどまらず、資源利用のための適応戦略の解明にも大きく道を開くものである。

4. 資源のあり方を基本にした個体群研究 (resource-based approach) では、資源の存在様式の類型化、資源と個体群との時間的な相互関係の評価、因果関係の立証が特に重要である。

5. 近年の植物と昆虫の相互関係についての研究結果は、資源としての植物の時間的・空間的異質性が昆虫個体群の動態特性に大きな影響を与えている事実を明らかにしつつある。

6. 資源のあり方を重視した個体群研究の例として、筆者が行ってきた食葉性テントウムシの調査を基に、資源に対する個体群平衡とそのメカニズムの実態を示した。

引用文献

- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. 782pp. University of Chicago Press, Chicago.
- BACH, C.E. 1980. Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology*, 61 : 1515-1530.
- BALTENSWEILER, W., BENZ, G., BOVEY, P. & DELUCCHI, V. 1977. Dynamics of larch bud moth populations. *Ann. Rev. Ent.*, 22 : 79-100.
- BOYCE, M.S. 1984. Restitution of r- and K-selection as a model of density-dependent natural selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15 : 427-447.
- & DALEY, D.J. 1980. Population tracking of fluctuating environments and natural selection for tracking ability. *Am. Nat.*, 115 : 480-491.
- CASWELL, H. 1982. Life history theory and the equilibrium status of populations. *Am. Nat.*, 120 : 317-339.
- CONNELL, J.H. & SOUSA, W.P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.*, 121 : 789-824.
- CRAWLEY, M.J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. 437pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CROMARTIE, W.J. JR. 1975. The effect of stand size and vegetational background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. *J. appl. Ecol.*, 12 : 517-533.
- DE JONG, G. 1979. The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. *Neth. J. Zool.*, 29 : 33-51.
- DEMPSTER, J.P. 1968. Intra-specific competition and dispersal: as exemplified by a psyllid and its anthorcid predator. "Insect abundance" (ed. Southwood, T.R.E.), 8-17. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- . 1971. The population ecology of the cinnabar moth, *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera, Arctiidae). *Oecologia*, 7 : 26-67.
- . 1975. *Animal population ecology*. 155pp. Academic Press, London.
- . 1982. The ecology of the cinnabar moth, *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera: Arctiidae). *Adv. Ecol. Res.*, 12 : 1-36.
- & COAKER, T.H. 1974. Diversification of crop ecosystems as a means of controlling pests. "Biology in pest and disease control" (ed. Jones, D.P. & Solomon, M.E.), 106-114. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- & POLLARD, E. 1981. Fluctuations in resource availability and insect populations. *Oecologia*, 50 : 412-416.
- DENNO, R.T. & McCLURE, M.S. 1983. Variability: a key to understanding plant-herbivore interactions. "Variable plants and herbivores in natural and managed systems" (ed. Denno, P.F. & McClure, M.S.), 1-12. Academic Press, New York.
- DIXON, A.F.G. 1970. Quality and availability of food for a sycamore aphid population. "Animal populations in relation to their food resources" (ed. Watson, A.), 271-287. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- . 1976. Timing of egg hatch and viability of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoidis* (Schr.), at bud burst of sycamore, *Acer pseudoplatanus* L. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 593-603.
- EGERTON, F.N. 1973. Changing concepts of the balance of nature. *Q. Rev. Biol.*, 48 : 322-350.
- FEEY, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51 : 565-581.
- . 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.*, 10 : 1-40.
- FISCHLIN, A. & BALTENSWEILER, W. 1979. Systems analysis of the larch bud moth system. Part 1: the larch-larch bud moth relationship. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 52 : 273-289.
- FRETWELL, S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. 217pp. Princeton University Press, Princeton.
- FUTUYMA, D.J. & WASSERMAN, S.S. 1980. Resource concentration and herbivory in oak forests. *Science*, 210 : 920-922.
- GILBERT, L.E. 1979. Development of theory in the

- analysis of insect-plant interactions. "Analysis of ecological systems" (ed. Horn, D., Mitchell R. & Stairs, G.), 117-154. Ohio State University Press, Columbus.
- GRANT, P.R. 1986. Interspecific competition in fluctuating environments. "Community ecology" (ed. Diamond, J. & Case, T.J.), 173-191. Harper & Row, New York.
- HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E. & SLOBODKIN, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.*, 94 : 421-425.
- , TINKLE, D.W. & WILBUR, H.M. 1970. Natural selection and the parameters of population growth. *J. Wildl. Mgmt.*, 34 : 681-690.
- HARCOURT, D.G. 1971. Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) in eastern Ontario. III. Major population processes. *Can. Ent.*, 103 : 1049-1061.
- HASSELL, M.P. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems. 237pp. Princeton University Press, Princeton.
- & MAY, R.M. 1985. From individual behaviour to population dynamics. "Behavioural ecology : ecological consequences of adaptive behaviour" (ed. Sibly, R.M. & Smith, R.H.), 3-32. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HAUKIOJA, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos*, 35 : 202-213.
- , KAPIAINEN, K., NIEMELA, P. & TUOMI, J. 1983. Plant availability hypothesis and other explanations of herbivore cycles: complementary or exclusive alternatives? *Oikos*, 40 : 419-432.
- , NIEMELA, P. & SIREN, S. 1985. Foliage phenols and nitrogen in relation to growth, insect damage, and ability to recover after defoliation, in the mountain birch *Betula pubescens* ssp *tortuosa*. *Oecologia*, 65 : 214-222.
- HOLLING, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 1-23.
- 巖俊一. 1981. 個体群の時間的・空間的動態. 「昆虫学最近の進歩」(石井象二郎編), 186-205. 東京大学出版会, 東京.
- KLOMP, H. 1966. The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius* L. (Lep., Geom.). *Adv. Ecol. Res.*, 3 : 207-305.
- KAREIVA, P. 1982. Experimental and mathematical analysis of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecological Monographs*, 52 : 261-282.
- , 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. "Variable plants and herbivores in natural and managed systems" (ed. Denno, R.F. & McClure, M.S.), 259-289. Academic Press, New York.
- KIRITANI, K., HOKYO, N., SASABA, T. & NAKASUJI, F. 1970. Studies on population dynamics of the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler: regulatory mechanism of the population density. *Res. Popul. Ecol.*, 12 : 137-153.
- KUNO, E. & HOKYO, N. 1970. Comparative analysis of the population dynamics of rice hoppers, *Nephotettix cincticeps* Uhler and *Nilaparvata lugens* Stål, with special reference to natural regulation of their numbers. *Res. Popul. Ecol.*, 12 : 154-184.
- LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. 343pp. Clarendon Press, Oxford.
- , 1966. Population studies of birds. 341pp. Clarendon Press, Oxford.
- LAWTON, J.H. 1976. The structure of the arthropod community on bracken. *Bot. J. Linn. Soc.*, 73 : 187-216.
- , 1984. Herbivore community organization: general models and specific tests with phytophagous insects. "A new ecology: novel approach to interactive systems" (ed. Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. & Gaud, W.S.), 329-352. Wiley, New York.
- ŁOMNICKI, A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.*, 47 : 461-475.
- , 1980. Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos*, 35 : 185-193.
- MATTSON, W.J. JR. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11 : 119-161.
- MAY, R.M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. 235pp. Princeton University Press, Princeton.
- , 1986. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology*, 67 : 1115-1126.
- McINTOSH, R.P. 1985. The background of ecology: concept and theory. 383pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- McNEILL, S. & SOUTHWOOD, T.R.E. 1978. The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. "Biochemical aspects of plant and animal coevolution" (ed. Harborne, J.B.), 77-98. Academic Press, London.
- MURDOCH, W.W. 1970. Population regulation and population inertia. *Ecology*, 51 : 497-502.
- MYERS, J.H. 1981. Interactions between western tent caterpillars and wild rose: a test of some general plant herbivore hypotheses. *J. Anim. Ecol.*, 50 : 11-25.
- & POST, B.J. 1981. Plant nitrogen and fluctuations of insect populations: a test with the cinnabar moth-tansy ragwort system. *Oecologia*, 48 : 151-156.

- NICHOLSON, A.J. 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 2 : 132-178.
- . 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.*, 2 : 9-65.
- . 1957. The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22 : 153-173.
- OHGUSHI, T. 1986. Population dynamics of an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*, in a seasonal environment. *J. Anim. Ecol.*, 55 : 861-879.
- & SAWADA, H. 1981. The dynamics of natural populations of a phytophagous lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* under different habitat conditions I. Comparison of adult population parameters among local populations in relation to habitat stability. *Res. Popul. Ecol.*, 23 : 94-115.
- & —. 1984. Inter-population variation of life history characteristics and its significance on survival process of an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica* (Lewis) (Coleoptera, Coccinellidae). *Kontyu*, 52 : 399-406.
- & —. 1985a. Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*. *J. Anim. Ecol.*, 54 : 781-796.
- & —. 1985b. Arthropod predation limits the population density of an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica* (Lewis). *Res. Popul. Ecol.*, 27 : 351-359.
- ONUF, C.P., TEAL, J.M. & VALIELA, I. 1977. Interactions of nutrients, plant growth and herbivory in a mangrove ecosystem. *Ecology*, 58 : 514-526.
- ORIAN, G.H. 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. "Unifying concepts in ecology" (ed. van Dobben, W.H. & Lowe-McConnell, R.H.), 139-150. Dr. W. Junk, The Hague.
- PIMENTEL, D. 1961a. The influence of plant spatial patterns on insect populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 54 : 61-69.
- . 1961b. Species diversity and insect population outbreaks. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 54 : 76-86.
- PODOLER, H. & ROGERS, D. 1975. A new method for the identification of key factors from life-table data. *J. Anim. Ecol.*, 44 : 85-114.
- POLLARD, E. 1968. Hedges. IV. A comparison between the Carabidae of a hedge and field site and those of a woodland glade. *J. appl. Ecol.*, 5 : 649-657.
- . 1971. Hedges VI. Habitat diversity and crop pests: a study of *Brevicoryne brassicae* and its syrphid predators. *J. appl. Ecol.*, 8 : 751-780.
- PRICE, P.W. 1984. Alternative paradigms in community ecology. "A new ecology: novel approach to interactive systems" (ed. Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. & Gaud, W.S.), 353-383. Wiley, New York.
- , BOUTON, C.E., GROSS, P., McPHERON, B.A., THOMPSON, J.N. & WEIS, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11 : 41-65.
- RHOADES, D.F. 1983. Herbivore population dynamics and plant chemistry. "Variable plants and herbivores in natural and managed systems" (ed. Denno, R.F. & McClure, M.S.), 155-220. Academic Press, New York.
- . 1985. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *Am. Nat.*, 125 : 205-238.
- & CATES, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Adv. Phytochem.*, 10 : 168-213.
- RISCH, S. 1980. The population dynamics of several herbivorous beetles in a tropical agroecosystem: the effect of intercropping corn, beans and squash in Costa Rica. *J. appl. Ecol.*, 17 : 593-612.
- RISCH, S.J. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology*, 62 : 1325-1340.
- , ANDOW, D. & ALTIERI, M.A. 1983. Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environ. Entomol.*, 12 : 625-629.
- ROCKWOOD, L.L. 1974. Seasonal changes in the susceptibility of *Crescentia alata* leaves to the flea beetle, *Oedionychus* sp. *Ecology*, 55 : 142-148.
- ROOT, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43 : 95-124.
- ROYAMA, T. 1977. Population persistence and density dependence. *Ecological Monographs*, 47 : 1-35.
- SCHOENER, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.*, 70 : 586-595.
- . 1986. Patterns in terrestrial vertebrate versus arthropod communities: do systematic differences in regulatory exist? "Community ecology" (ed. Diamond, J. & Case, T.J.), 556-586. Harper & Row, New York.
- SCRIBER, J.M. & SLANSKY, F. Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Ent.*, 26 : 183-211.
- SIBLY, R. & SMITH, R.H. (ed.) 1985. Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour. 620pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SMITH, J.G. 1976. Influence of crop background on natural enemies of aphids on Brussels sprouts. *Ann. appl. Biol.*, 83 : 15-29.
- SMITH, R.H. SIBLY, R. 1985. Behavioural ecology

- and population dynamics: towards a synthesis. "Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour" (ed. Sibly, R.M. & Smith, R. H.), 577-591. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SOLOMON, B.P. 1981. Response of a host-specific herbivore to resource density, relative abundance, and phenology. *Ecology*, 62 : 1205-1214.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1975. The dynamics of insect populations. "Insects, science, & society" (ed. Pimentel, D.), 151-199. Academic Press, New York.
- . 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.*, 46 : 337-365.
- STEARNS, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51 : 3-47.
- STRONG, D.R. 1984. Density-vague ecology and liberal population regulation in insects. "A new ecology: novel approach to interactive systems" (ed. Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. & Gaud, W.S.), 313-327. John Wiley, & Sons, New York.
- , LAWTON, J.H. & SIR SOUTHWOOD, R. 1984. Insects on plants: community patterns and mechanisms. 313pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- TAHVANAINEN, J.O. & ROOT, R.B. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10 : 321-346.
- 武田博清. 1986. 群集生態学の最近の動向について—平衡と非平衡群集—. *日生態会誌*, 36 : 41-53.
- THOMPSON, J.N. & PRICE, P.W. 1977. Plant plasticity, phenology, and herbivore dispersion: wild parsnip and the parsnip webworm. *Ecology*, 58 : 1112-1119.
- TILMAN, D. 1982. Resource competition and community structure. 296pp. Princeton University Press, Princeton.
- TUOMI, J. NIEMELA, P., HAUKIOJA, E., SIREN, S. & NEUVONEN, S. 1984. Nutrient stress: an explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. *Oecologia*, 61 : 208-210.
- VAN EMDEN, H.F. 1965. The effect of uncultivated land on the distribution of cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) on an adjacent crop. *J. appl. Ecol.*, 2 : 171-196.
- VARLEY, G.C. & GRADWELL, G. R. 1970. Recent advances in insect population dynamics. *Ann. Rev. Ent.*, 15 : 1-24.
- , — & HASSELL, M.P. 1973. Insect population ecology: an analytical approach. 212pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- WEBB, J.W. & MORAN, V.C. 1978. The influence of the host plant on the population dynamics of *Acizzia russellae* (Homoptera: Psyllidae). *Ecol. Ent.*, 3 : 313-321.
- WHITE, R.R. 1974. Food plant defoliation and larval starvation of *Euphydryas editha*. *Oecologia*, 14 : 307-315.
- WHITE, T.C.R. 1974. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia*, 16 : 279-301.
- . 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, 33 : 71-86.
- WHITHAM, T.G. 1978. Habitat selection by *Pemphigus* aphids in response to resource limitation and competition. *Ecology*, 59 : 1164-1176.
- WIENS, J.A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.*, 65 : 590-597.
- . 1984. Resource systems, populations, and communities. "A new ecology: novel approaches to interactive systems" (ed. Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. & Gaud, W.S.), 397-436. Wiley, New York.
- . 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. "Community ecology" (ed. Diamond, J. & Case, T.J.), 154-172. Harper & Row, New York.
- WILBUR, H.M., TINKLE, D.W. & COLLINS, J.P. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *Am. Nat.*, 964 : 805-817.
- WOLDA, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. *Am. Nat.*, 112 : 1017-1045.