

ミカンハモグリガ個体群の動態

誌名	日本応用動物昆虫学会誌
ISSN	00214914
著者	池本, 孝哉
巻/号	16巻3号
掲載ページ	p. 127-138
発行年月	1972年9月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



ミカンハモグリガ個体群の動態

とくに分布構造の面から¹

池 本 孝 哉²

静岡大学農学部

(1972年5月1日受領)

Ecological Studies on a Field Population of the Citrus Leaf Miner, *Phyllocnistis citrella* STANTON (Lepidoptera: Pyhllocnistidae), with Special Reference to Spatial Distribution Pattern. Takaya IKEMOTO (Laboratory of Applied Entomology, Faculty of Agriculture, Shizuoka Univ., Iwata Shizuoka, 438) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **16**: 127-138 (1972)

Numerical changes in space and time of a population of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella*, were studied in an orchard of *Citrus unshiu* M. The larvae on shoots or on trees were distributed contagiously. The analysis with the m - m regression method indicated that the basic component of larval distribution was not a single individual but a group of individuals (loose clump) and such basic components were distributed contagiously over the field. The former seemed to be related with the fact that an ovipositing female tended to lay her eggs successively on neighbouring leaves, and the latter with the heterogeneity of habitat condition as indicated by the presence of a positive correlation between the number of larvae and the number of shoots per tree. The distribution of eggs on the minor unit, say leaf, was rather uniform at low densities but it became contagious at high densities. This pattern appeared to have resulted from two opposing factors: ovipositing females might have some tendency to avoid the leaves already oviposited, and they preferred the young leaves to the old ones. The distribution of later-stage larvae per leaf fitted well to the zero-truncated Poisson series, which might be expected when the mortality processes in egg and larval period acted at random on the population. Mortality processes during the later-larval and pupal stages took place contagiously (all-or-none fashion), resulting in the increased variability in local population density within the experimental plot. It was suggested, however, that the intensity of their action was dependent on the overall population density in the plot.

一般的に個体群の時間的な動態、すなわち生息密度の季節的・年次の変動に対しては、早くから多くの注意がはらわれ、最近でも生命表分析を中心とするすぐれた研究がなされている。これに反して、個体群の空間的な分布構造の生態学的な解明は比較的なおざりにされてきた感がある。これまで農業害虫類について行なわれてきた分布構造に関する研究のほとんども、密度推定のためのサンプリング法改善や、データ分析のための数値変換に対する基礎知識としての記載に重点がおかれてきた。

しかしながら分布構造それ自体、さまざまな生態学的

情報をもつものであり、それらを解析してゆくことは、個体群動態の全貌をとらえるために欠くことのできないものである。すなわち、ある時間断面における分布構造は、そのときまでに起こった複雑な生物的過程によって形成されたものであるし、その後の個体群の性格に影響を与えるものであるにちがいない。時間的・空間的に変動しつつある個体群のダイナミックな姿を明らかにするという立場から、分布構造をとらえるべきであろう。

ミカンハモグリガ *Phyllocnistis citrella* STANTON はミカン類の新梢害虫ともいわれ、新梢発生の盛んな苗木

1 静岡大学農学部応用昆虫学研究室業績第 57 号。

2 現在、京都大学理学部動物学教室。

や若木に対する加害が著しい。ふ化幼虫は新葉内に潜入して mine をつくりながら生長し、結局、卵から蛹まで同じ一枚の葉の中で生活することになるので、その期間には他の葉や樹に移動することがない。これらの性質は、それ自体生態学的大変興味深い問題であると共に、死亡または羽化脱出した個体の痕跡が葉内によく保存されることは、ほ場調査を行なう上での利点ともなっている。

筆者は、以上のような考えから、ミカンハモグリガのほ場個体群を中心に、この種がもつ空間的な分布様式と、その変化にみられる特性を、明らかにしようところみだ。

本文に入るに先だち、ご指導いただいた静岡大学農学部応用昆虫学研究室の吉田正義教授および西垣定治郎助教授に感謝の意を表す。また本研究をまとめるにあたり、終始暖かくご指導いただいた京都大学農学部蔵俊一博士に深謝の意を表す。また原稿を読んでいろいろご批判いただいた京都大学農学部久野英二博士、村井実氏にも厚くお礼申しあげる。

調 査 方 法

1. 調査ほ場

ここで解析した主なデータは、静岡大学農学部(磐田市)にある第2果樹園での調査によって得られたものである。約 60 a の広さをもつほ場は平坦地となっており、中央の作業用道路を隔てて北側には杉山系普通温州 *Citrus unshiu* M. cv. SUGIYAMA 234 本、南側には青島系普通温州 *C. unshiu* M. cv. AOSHIMA 138 本のいずれも 5 年生若木(調査開始時点において)が方形状(東西 4.0 m, 南北 2.75 m の間隔)に規則的に植えられている。管理は慣行的で、ハダニ、アブラムシ類に対する農薬の定期散布が行なわれている。またミカンハモグリガに対しては硫酸ニコチンの散布が年 1 回夏期に行なわれたが、調査個体群には直接影響のないように調査日を選ぶなどの配慮をした。

2. 調査日

1970 年と 71 年の両年にわたっていずれも 5 月から調査をはじめたが、5~6 月には全く発生がみられなかったため、実際に得られたデータとしては次のような調査日別のものとなった。

(I)	1970年	8月15日
(II)		9月1日
(III)		9月20日
(IV)		11月1日
(V)	1971年	7月5日

(VI)

8月20日

3. 標本抽出

発生数が比較的少ない時期の個体群(I, II, V)については、ほ場内の全部の樹について全部の新葉を調査した。発生数の多い時期のもの(III, IV, VI)については、約 1/10 の樹を抽出して、その樹については全新葉を調査するという方法によった。抽出樹の選定にはおおむね系統抽出法をもちいたが、抽出樹間における新梢数のばらつき程度が、ほ場全体の樹間におけるそれとなるべく一致するよう、一部抽出樹の入れかえを行なって補正した。

4. 発育の追跡

上記の調査日に計数した幼虫(幼虫後半期のもの)の全個体についてラベルづけし、その後の発育を調査した。蛹段階までの発育は潜入孔によって判別し、羽化成虫については残された脱皮殻によって確認した。

第IV調査日の個体群については、大部分のものが蛹のまま冬に入り全部死亡(または落葉により不明)したので、蛹期以後の死亡過程の分析データからは除外した。

5. 産卵の調査

この調査項目だけは特に、ほ場に植えてある樹はかわず、網室で栽培された鉢植樹をもちいて、産卵させるときだけほ場に出すという方法をとった。なお樹種は3年生(1971)のトモノ系普通温州 *C. unshiu* M. cv. TOMONO である。

結 果

ほ場における幼虫個体群の分布構造

樹、新梢、葉を単位として幼虫の生息数をかぞえ、ほ場における分布の空間構造を明らかにすると共に、環境の異質性の影響についても分析を行なった。

1) LLOYD (1967) は平均こみあい度 \bar{m}^* という“区画あたり個体あたり平均他個体数”を示すパラメーターを提出した。これは平均密度 m や分散 σ^2 と

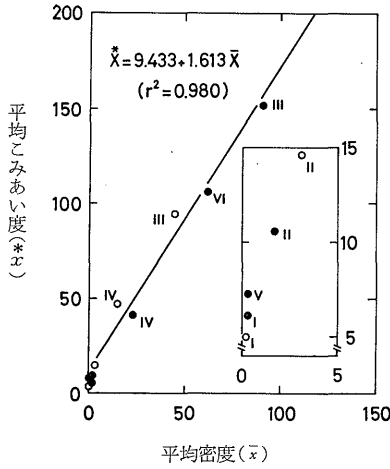
$$\bar{m}^* = m + \left(\frac{\sigma^2}{m} - 1 \right)$$

の関係で示される。IWAO (1968) はこの平均こみあい度 \bar{m}^* と平均密度 m との関係が、多くの理論モデルや実際の生物の分布において、

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

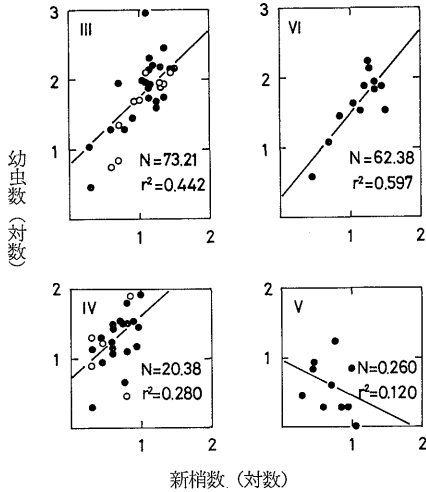
という直線回帰を示すことを見出し、この関係をもちいて新しい分布様式解析法を創案している。

第1図はほ場内における幼虫の分布様式を、樹あたり平均密度 m (観測値 \bar{m}) に対する平均こみあい度 \bar{m}^* (観



第1図 幼虫の樹あたり分布。

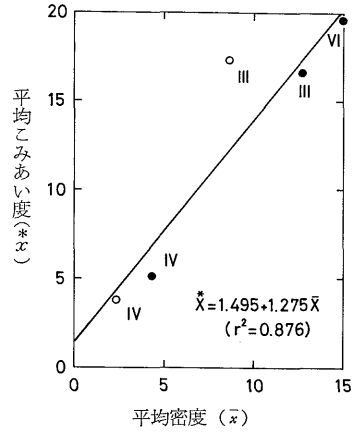
I : 8月15日, II : 9月1日, III : 9月20日, IV : 11月1日 (以上 1970), V : 7月5日, VI : 8月20日 (以上 1971) の調査日別個体群を, また ● : 杉山系普通温州園 (s), ○ : 青島系普通温州園 (a) の調査日別個体群を示す。以下, 2~5図, 11~14図でも同じである。



第2図 樹あたり新梢数と幼虫数の相関。
N : 幼虫の樹あたり平均密度。

測値 \bar{x} の回帰関係で示したものである。調査結果は回帰直線に非常によく適合しており, $\alpha = 9.433, \beta = 1.613$ となった。 α の値が 0 より大きくなったことは分布の基本単位が個体ではなく何個体かの集まり (clump) であることを, また β の値が 1 より大きくなったことはその基本単位が集中分布していることを示唆している。

本種は卵から蛹まで mine をつくりながら一つの葉の

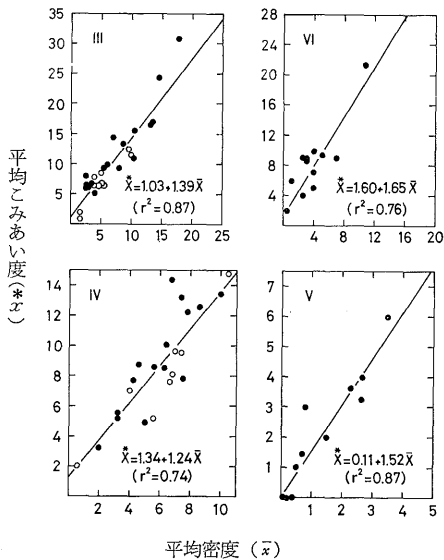


第3図 新梢の樹あたり分布。

中で生活し, その期間他の葉や梢などへ移動分散することがない。したがってこのような clump の存在は, 後でも詳述するように, 成虫の産卵行動の特徴がある程度反映されたものであると思われる。またこうした clump のほ場内での集中的な分布構造は, 虫自体のもつ性質よりも, 環境の異質性により強く影響された結果であるように考えられる。ほ場内の局所的な気象条件の違いや個々の樹の生理条件の違いなど, 環境のもつさまざまな異質性は, 成虫の産卵活動などを通じて分布構造の形成に影響を与えているであろう。ここでは樹あたり新梢数の変異という面からとらえてみた。

第2図に示した新梢数と幼虫数との相関関係は, ほ場内の分布が樹あたり新梢数の変異という環境の異質性によりかなり影響されていることを表わしている。このような傾向は, 幼虫密度がごく低い場合にはほとんど検出されていないが, 幼虫密度が高い場合にはかなりよく検出されている。また, 第3図で示したように, 新梢の樹あたり分布を調べてみると, β の値は 1 より大きく集中的な分布をしている。この点も考え合すると, 幼虫の樹あたり分布で示された集中性の一部は, 樹あたり新梢数の変異という環境の異質性によって説明されるといえる。

2) 次に樹ごとの新梢を抽出単位として分布様式を調べてみた。第4図に示したようにいずれも $\alpha > 0, \beta > 1$ となって, 小集団を単位とする集中的な分布様式をとっている。ここでは発生時期の異なった個体群別に分析を行なったので, 時期をこみにした樹あたり分布 (第1図) の結果と直接対比させることはできないが, 葉あたり分布がポアソン分布 ($\alpha = 0, \beta = 1$) とほぼみなしうること (後述) などを考え合すると, いくつかの可能性は



第4図 幼虫の新梢あたり分布。

指摘できよう。

巖 (1971 a) は抽出単位の大きさ (枠サイズ) が変われば分布様式も変わることがある点を利用して、逆に分布構造を解明する方法を述べている。これによると、一般にある面積を占める clump が一定のパターン (β) で分布しているとき、抽出単位を次第に大きくしていき、clump の占める大きさより十分大きくなれば α の値はほぼ安定する。そこでこの場合、 α の値を樹あたり分布のものと同く比べてみると、新梢あたり分布ではいずれも相当小さくなっている。このことから clump が新梢より大きい単位、すなわち 1 本の樹を単位とした枠の中に存在している可能性が考えられる。

3) ミカンハモグリガ 幼虫の葉あたり分布を考える場合、寄生をうけなかった葉の存在数を決定することは実際上困難である。本種は新葉につく昆虫であるから、古くて硬い葉ははじめから産卵対象になり得ないし、逆に産卵終了後に展開した葉は事実上利用できない。そして葉の硬化とか新葉の展開などは連続的に起こっているものであるから、産卵時期に雌成虫にとって好適な葉というものを、幼虫時期になって判定することはなおさら困難である。このようなことから、葉あたりの平均密度 m が決定できないので、 $m^* - m$ 関係による解析法が使えない。そこで第5図に示したように調査時期、ほ場別に整理したデータについて、いわゆる“0項の切れた”ポアソン分布に対する適合性を調べてみた。

すでに FINNEY and VARLEY (1955), Itô *et al.* (1962),

Itô (1967) などは生態学的にこの問題を扱っているが、ここでは村上・新保 (1959) が紹介している計算方法に従って、0項を除いた標本平均値 m' から母平均値 $\hat{\lambda}$ を推定し、ポアソン分布の理論曲線を求めた。理論値と観察値はよく合っており、 χ^2 検定の結果からもポアソン分布に対する適合性は否定されなかった。もちろん0項を除いた部分がポアソン分布の理論値に適合しているからといって、0項の値を入れた場合でもポアソン分布に適合するかどうかは不明であるから、このデータだけから断定的なことはいえない。しかし利用可能な葉あたりにみた幼虫数は、おおむねランダムに近い形で分布していると推定できよう。

分布形成過程の解析—卵の分布様式—

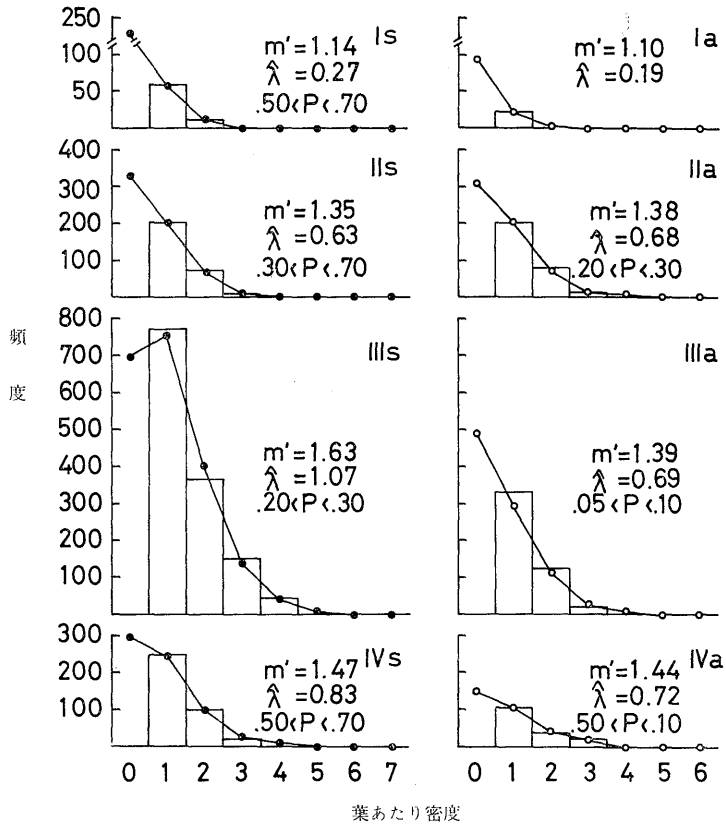
幼虫のほ場個体群にみられる空間分布の基本構造は、上で述べた分析によって、ほぼ明らかにすることができた。ここでは幼虫分布の基礎となる産卵の時間的・空間的な進行過程を解析することによって、幼虫分布の基本構造をさらに明確にすると共に、この種がもっている分布様式の特徴を明らかにしようとした。

1) 第6図は野外で産卵に飛来した成虫の行動を追跡した結果の1例である。産卵はほとんど夜間に行なわれるため、普通こまかい産卵動作までの観察は非常に困難である。この例はたまたま時刻に飛来した成虫の観察を薄明を利用して行なったもので、図に示した時刻以後は不可能となった。この観察からわかった産卵行動の主な特徴は次のようである。

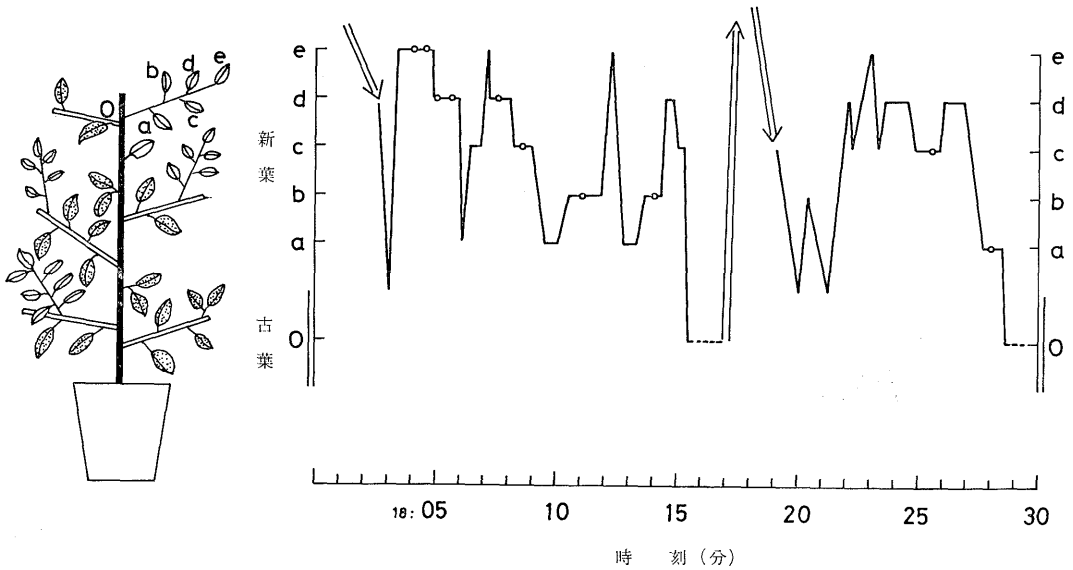
雌成虫は一たん飛来すると、とまったその新梢内を活発に歩きまわり、容易に他の新梢に移動したりせず、またその間は飛翔しない。産卵は歩行を一時休止し、体全体を2~5秒間左右にふる特徴ある動きによって行なわれ、1回の産卵動作によって産むのは1卵である。

前者の性質は、幼虫個体群の分布構造の解析で明らかになった“clump”の存在を裏づけるものである。成虫が一つの新梢内を歩行しながら産卵を行ない、複数個の卵を産下した後飛び去るというパターンが clump を形成し、これが分布の基本単位となるものと考えられる。実際のは場樹では複数の新梢が互いに密生して一つのブロックをつくっていることが多く、このような場合には当然ひとつの clump の存在範囲は一つの新梢より大きなものとなる。このことは、幼虫の分布解析のところで、clump が新梢より大きい単位、すなわち 1 本の樹を単位とした枠の中に存在する可能性を示唆した結果とよく合致している。

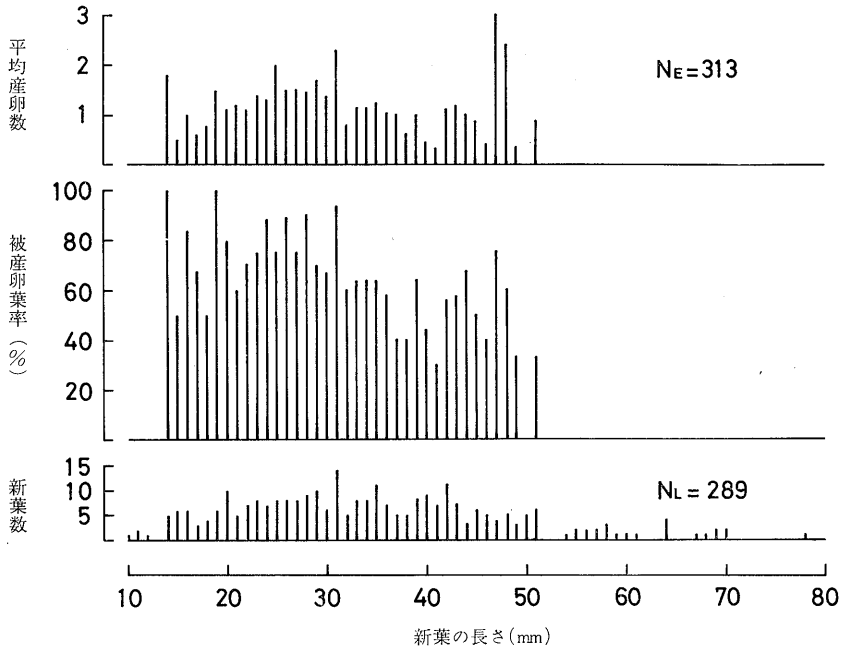
また後者の性質は、本種が卵塊で産下したり卵のかた



第5図 幼虫の葉あたり分布。ヒストグラムは観察値、折れ線はポアソン分布の理論値を示す。 i は 0 項を除いた標本平均値 m' から推定された母平均値、 P は χ^2 値の確率を示す。



第6図 産卵に飛来した成虫の行動 (1971年9月8日 晴, 無風)。⇒: 飛翔, —: 歩行, ---: 休止, ○: 産卵。



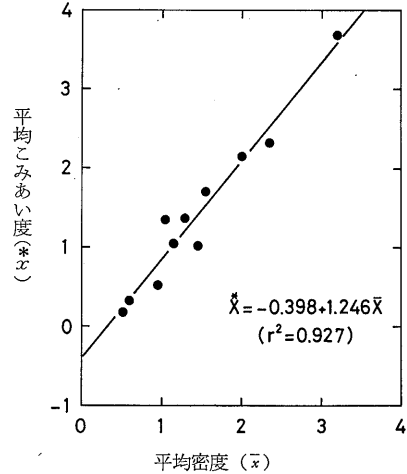
第7図 大きさの異なった新葉に対する産卵の選好性。N_E: 調査卵総数, N_L: 調査葉総数。

め産みをしたりする性質をもっていないことを示し、幼虫の葉あたり分布が形の上でランダムに近くなる可能性を否定していない。

2) 幼虫の葉あたり分布のところでは、いわゆる0項の値を得ることができず、完全な分布構造を明らかにすることができなかった。そこでここでは第7図に示したように、実際に産卵の対象となり得る葉のサイズを調べてみた。網室で栽培した鉢植樹を、新葉がある程度出たところで1日間ほ場に出し、翌日卵の分布とそのときの葉長を記録するという方法によった。

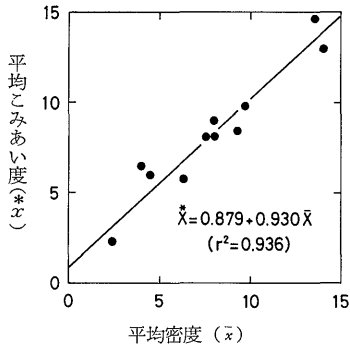
これにより、産卵可能な葉の長さの上限 51 mm と下限 14 mm とが明瞭となった。ただしこの結果はどんな樹種・樹令のものにもあてはまるという一般的なものではない。また産卵可能な葉長をもつものの中でも、小さい葉に対する産卵傾向が比較的強くみられる。これは古田 (1970) も指摘したように、葉も大きさやそれともなう硬化の程度などが異なると、分布の場としての価値が異なり、1枚1枚が必ずしも等価でないことを示している。

3) 産卵可能な葉あたりの卵分布を m^* - m 関係の回帰直線で示したのが第8図である。 $\bar{x} \geq 1$ の範囲に対して求めた α の値は0より小さく、 β の値は1より大きくなった。

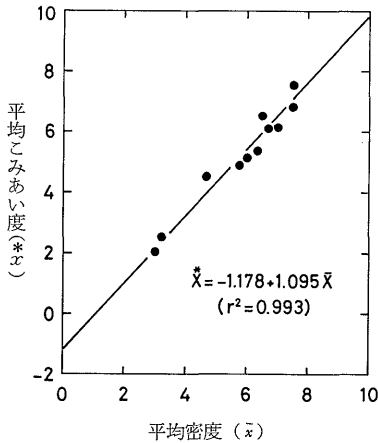


第8図 産下卵の新葉あたり分布。

このような傾向は、分布様式が密度の上昇にともなって、過小分散から過大分散に移行することを意味している。その機構は、成虫が産卵に際して、密度がきわめて低い場合にはすでに産卵されている葉をさけ、密度が高くなると集中して産卵するということによっているのだと思われる。雌成虫が既産卵葉をさけて産卵する傾向をもっており、これが α の値に反映され、一方、分布の場



第9図 産下卵の新梢あたり分布。



第10図 新葉の新梢あたり分布(鉢植樹)。

としての葉の異質性は、 β の値に反映されていると考えれば、結局こういう分布様式をとることがよく説明できる。

4) 同様に新梢あたりの卵分布を第9図に示した。 α の値は0より大きく、 β の値はほぼ1である。一方このときの新梢あたり新葉の分布を第10図に示したが、 α の値は-1、 β の値は1に近く、ほぼ完全一様分布になっている(ただしこれは、鉢植樹に対する栽培管理上の結果としてそうなったもので、一般のほ場樹でもそうなるとは限らない)。

新葉の分布が完全一様分布であっても、それぞれの新梢の産卵に対する好適度には変異があるから一概にはいえないが、ここでは虫自体のもつ分布様式の性質が比較的良好に現われていると思われる。すなわち一たん飛来した新梢には、その好適度にかかわらず複数個の卵を産みつけ、そのような小集団の分布はほぼランダムである

第1表 産下卵のふ化率と死亡過程における集中度分析

調査日	産卵数	ふ化率	集中度変化示数 (τ)	
			新葉	新梢
8月18日	15	93.33%	1.004	0.960
18	19	94.74	1.337	0.972
21	18	88.89	1.266	1.149
26	20	100.00	1.000	1.000
28	29	100.00	1.000	1.000
28	64	100.00	1.000	1.000
9月9日	54	96.30	1.027	0.988
13	22	86.36	0.671	0.602
15	16	100.00	1.000	1.000
計	257	96.50	1.032	1.052

といえよう。

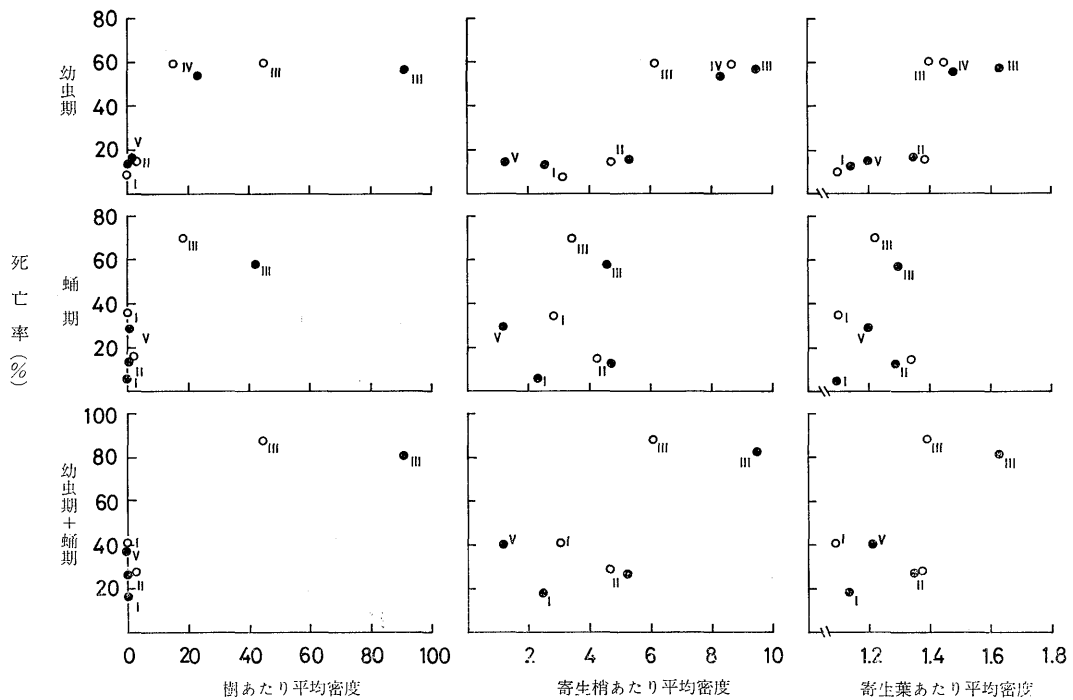
5) 第1表には卵のふ化率を示した。これは葉を切り取り、実体顕微鏡下で卵数を調べた後、水を含ませたろ紙を敷いたペトリ皿に入れて、ふ化数をかぞえたものである。ふ化率は非常に高く96.5%であった。このことは卵の分布様式がそのまま幼虫初期の分布様式に反映される可能性が強いことを示唆している。

一方、IWAO (1970)、IWAO and KUNO (1971) はある平均密度をもつ個体群に対する局所的な死亡過程の作用形式を分析する方法として、次のような式で示される示数 τ を考案している。

$$\tau = \frac{\frac{*}{m}}{(1-p)\frac{*}{m_0}} = \frac{\frac{*}{m}}{\frac{*}{m_0}} \cdot \frac{m_0}{m}$$

ここで p は平均死亡率、 $\frac{*}{m_0}$ と m_0 ははじめの個体群の平均こみあい度と平均密度、 $\frac{*}{m}$ と m は死亡が起こった後の個体群の平均こみあい度と平均密度である。もしその期間の死亡が個体単位にランダムにはたらくなら $\frac{*}{m_0}/m_0$ と $\frac{*}{m}/m$ は等しくなり、したがってそれらの間の比 τ は1に等しいはずである。もし1より大きいときは、局所的な個体群に対して、密度逆依存的あるいは集中的(all-or-none 的)に、1より小さいときは密度依存的に死亡がはたらいたことになる。

この方法により、産下卵に対するふ化幼虫の集中度変化示数 τ を調べてみると、新葉あたり、新梢あたり個体群に対してどちらもほぼ1の値をとっており、個体単位にランダムな死亡が起こっているものと考えられる。 α の値がマイナス、 β の値が1より大きいという結果が得られた葉あたり卵の分布から、ランダムな死亡過程あるいは密度依存的な死亡過程を考えると、理論的にポアソン分布に近づくが、上記の結果は葉あたり幼虫分布がポアソン分布に近似しているという推定をよく裏づけてい



第 11 図 ほ場全体の個体群密度と死亡率との関係。

るものといえる。

ほ場個体群の死亡過程

以上ではほ場における幼虫個体群の分布構造と、それがどのように形成されるに至ったかという点を検討した。ここでは、幼虫期と蛹期における死亡過程の特性を解析し、幼虫個体群の分布構造が、その後の時間の経過と共にどのように変化してゆくかを追跡した。

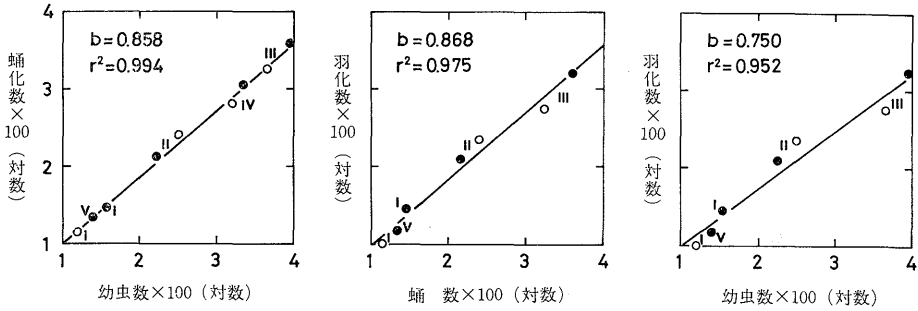
1) Iwao and Kuno (1971) が指摘したように、密度依存性の論議における問題の一つは空間の規定があいまいなことである。たとえばある死亡要因のはたらきかたが、調査地域全体の平均密度に依存したものであったとしても、その地域内の局所的な密度の高低には無関係であるかもしれない。したがって相対的な概念として全般密度依存性と局所密度依存性を区別することが必要である。

第 11 図は季節にともなうほ場内の全般的な密度変化と死亡率の関係のみたものである。樹あたり平均密度が増加するにつれて、幼虫期の死亡率は急激に上がり、以後 60% くらいの死亡率でほぼ安定している。寄生梢あたり、寄生葉あたり平均密度との関係でも、ある密度以上になると死亡率の急激な上昇傾向を示している。蛹期の死亡にはそういう明白な傾向はみられないが、幼虫と蛹の期間の死亡をこみにして考えると、結局幼虫期

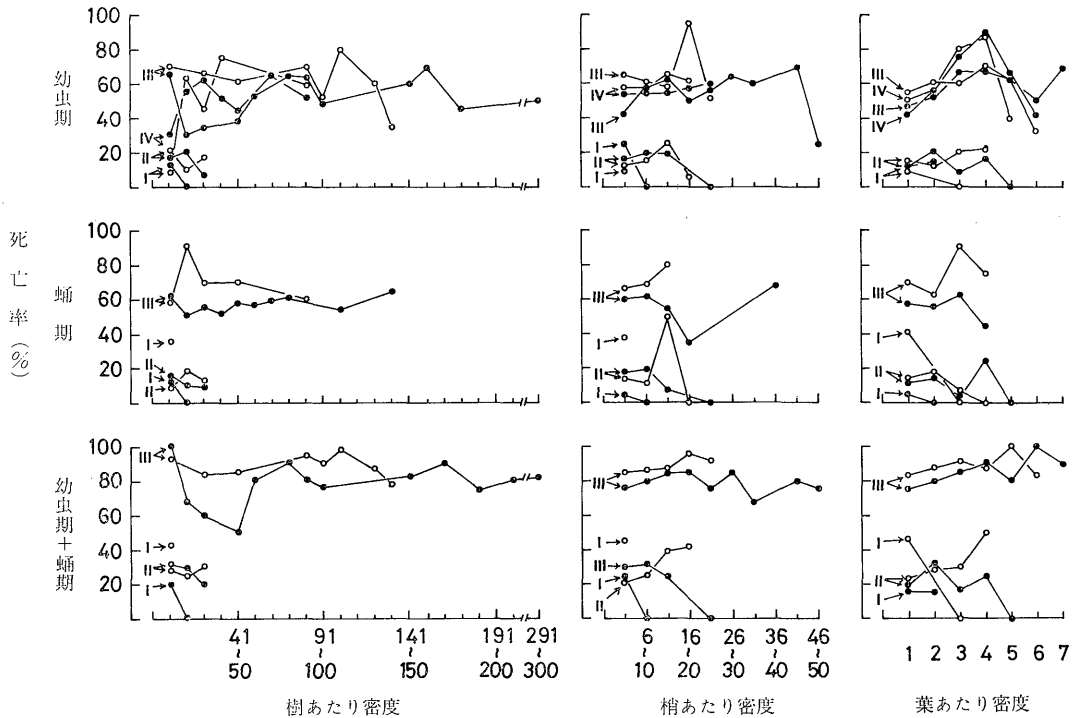
の死亡傾向が強くあらわれている。

このような傾向について、Irô *et al.* (1969) がアメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* の研究で用いた両対数グラフ上における密度依存性の分析法にあてはめて第 12 図に示した。樹あたり幼虫数に対して、それから蛹化した数のそれぞれの対数をとって直線回帰を求めると、この直線の傾き b は 0.858 となった。 b の値が 1 より大きければ密度に逆依存した死亡が、また b の値が 1 であれば密度に依存しない死亡過程が推測できるが、このように 1 より小さくなったことは密度に依存した死亡過程の存在を推測させる。蛹の数に対してそれから羽化した成虫の数の回帰を求めると、 b の値は 1 より小さくなり、幼虫期の死亡と同じ傾向がみられた。

なおこの回帰分析法で、時系列的なデータや標本抽出誤差のあるデータを用いるとき、密度依存要因による調節が全くはたらいでない場合でも、 b の値が 1 より小さくなるという欠点が指摘されている (大竹, 1971; 巖, 1971b; Kuno, 1971)。しかしここでは、ある発育段階の密度に対して次の発育段階の密度をプロットする方式を用いたこと、各発育段階間の密度変化値については全数調査のデータであることから、上に述べたような難点はある程度回避されているものと思われる。



第 12 図 ほ場全体の個体群に対する死亡過程の密度依存性分析。



第 13 図 ほ場内の局所的な個体群密度と死亡率との関係。

2) 次に 1 本の樹や 1 枚の葉など、局所的な密度の高低と死亡率の増減との関係を第 13 図に示した。

これで見ると、樹や梢あたり密度が多くなっても死亡率の上昇はみられず、むしろ一定している傾向が強い。さらに最も局所的な個体群としての葉あたり密度と死亡率の関係をもても、密度の増加に対して死亡率の明らかな上昇傾向はみられない。このことは、1 枚の葉という限られた生息の場を離れることなく生活する幼虫（後半期）の間において、食物不足や空間のとりあいといった

種内競争があまり起こっていないことを示唆している。

こうした傾向をもう少し詳しくみるために、前にも述べた集中度変化示数 τ をつかって分析した。第 14 図に示したように、調査時期やほ場の別によって多少のばらつきはみられるが、おおむね τ の値は 1 より大きくなっている。 τ の値が 1 より大きいときは逆密度依存的な死亡過程か、あるいはいわゆる all-or-none 的な死亡過程の二つの場合が考えられる。ここでは密度との関係があまりみられなかったことから、局所的な個体群に対し

ば集中的な分布をしているわけであるが、自然状態においてはランダムや一様な分布をとるものは少なく、多少とも集中的な分布構造をとる場合のほうがより一般的であろう。これには生息環境の異質性による影響が大きくはたっているものと思われる。ニカメイガ *Chilo suppressalis* の株あたり幼虫数と茎数との間には正の相関が認められている(河野ら, 1952)ように、本種の樹あたり幼虫数と新梢数との間にも正の相関がみられた。新梢数の異なる樹は等価な生息の場でないことを、示している。しかしながら、モンシロチョウの卵分布でみられるように、単位区画内の植物量には無関係に分布が形成される例(小林, 1961)もある。

幼虫個体群が示した分布構造は、その後の死亡過程を通じて変化していく。これはこの個体群がどのような形で次世代に引きつがれてゆくのかという問題にもかかわってくる。ほ場全体の個体群に対して起こった死亡過程を分析した結果は、密度依存的な傾向を示している。しかし、本種のような多化性昆虫において、季節的な密度変化に対する死亡過程の分析では、季節的な環境要因の変化がみかけの密度依存関係を生じさせている可能性もある。この点を明らかにするためには、さしあたり同年次の異なる世代間の比較と同時に、同世代についての年次間または場所間の比較を行なう必要がある。この調査では同じ世代については2つのほ場のデータしかないが、その間に特に密度依存的な関係がみとめられないことから(第12図参照)、ここで提出された密度依存性が、季節に依存したみかけ上のものである可能性は否定できない。この問題は、今後さらに詳しく検討する必要がある。

一方、本種個体群の幼虫後半期と蛹の期間に起こった死亡過程を局所的(樹、梢、葉単位)にみると all-or-none 的傾向を示した。これらは個体群の局所的な密度とはあまり関係なく起こっている。集合性をもつ昆虫の死亡の特性としてあげられたミナミアオカメムシ *Nezara vividula* の all-or-none 的死亡(KIRITANI and HOKYO, 1962; HOKYO and KIRITANI, 1963)に似た過程が、ここでもはたっていることを示し興味深い。密度との関係はさらに死亡要因別の調査を行なうなど詳しい分析を必要とするが、同じ潜葉性のガでも、クスノハモグリガで幼虫間にかみ殺しの闘争がおきて、密度依存的な死亡が明らかにされた結果(古田, 1970)とは相違があるように思われる。

ともあれ、このような死亡過程を分布構造の面からとらえてみると、分布の集中化である。成虫の産卵行動を通

じて形成された分布構造は、その後の発育段階における死亡要因のはたらきを通じて、次第に集中傾向を増してゆくのであろう。このような傾向は、本種がもつ発生消長のタイプ——春の発生のはじまりがおそく、夏から秋にかけて急激に個体数がふえてくる——(大串, 1964)とともに、個体群動態におけるひとつの重要な側面となっているものと思われる。

要 約

ミカンハモグリガ幼虫個体群のほ場における分布構造を明らかにすると共に、分布形成過程や死亡過程の解析を通じて、本種個体群の空間的な動態の特性を検討した。

1) 幼虫分布の基本単位は個体ではなく、ルーズな clump であり、これは雌成虫による産卵が、1本の新梢に続けて行なわれることに由来していると思われる。このような clump がほ場内では集中的な分布をしているが、これは雌成虫の産卵活動の集中性と共に、樹あたり新梢数の変異など、環境の異質性に影響されるためであろう。

2) 1本の樹の中での葉あたり卵の分布は、密度が低いと一様的で、密度が高くなると集中的となる。これは雌成虫が既産卵葉をさけて産卵する性質をもっていることと、それぞれの葉に異質性があることの複合された結果であると思われる。葉あたり幼虫分布はポアソン分布に近い形となったが、産下卵の分布様式に対して個体単位にランダムな死亡が起こった後、幼虫がふ化したことから説明される。

3) 幼虫後半期と蛹期に起こった死亡過程は、ほ場全体の個体群密度に関しては密度依存的な傾向をもっている。これに対し、局所的(樹、梢、葉単位)な個体群に関しては、幼虫期、蛹期ともそれぞれの密度にあまり関係なく、また all-or-none 的傾向を示しており、個体群密度の局所的な変異を増加させている。

引用文献

- CONDORASHOFF, S. F. (1964) Bionomics of the aspen leaf miner, *Phyllocnistis populiella* CHAM. (Lepidoptera: Gracillariidae). Can. Entom. 96: 857~875.
- FINNEY, D. J. and G. C. VARLEY (1955) An example of the truncated Poisson distribution. Biometrics 11: 387~394.
- 古田公人 (1970) クスノハモグリガ個体群の密度調節機構. 応動昆 14: 64~70.
- HOKYO, N. and K. KIRITANI (1963) Mortality process in relation to aggregation in the southern green stink

- bug. Res. Popul. Ecol. **5** : 23~30.
- ITÔ, Y., M. NAKAMURA, M. KONDO, K. MIYASHITA and K. NAKAMURA (1962) Population dynamics of the chestnut gall-wasp, *Dryocosmus kuriphilus* YASUMATSU (Hymenoptera : Cynipidae). II. Distribution of individuals in bud of chestnut tree. Res. Popul. Ecol. **4** : 35~46.
- ITÔ, Y. (1967) Population dynamics of the chestnut gall-wasp, *Dryocosmus kuriphilus* YASUMATSU (Hymenoptera : Cynipidae). IX. Further analysis of the distribution of eggs and young larvae in buds using the truncated negative binomial series. Res. Popul. Ecol. **9** : 177~191.
- ITÔ, Y., A. SHIBAZAKI and O. IWAHASHI (1969) Biology of *Hyphantria cunea* DURY (Lepidoptera : Arctiidae) in Japan. IX. Population dynamics. Res. Popul. Ecol. **11** : 211~228.
- IWAC, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol. **10** : 1~20.
- IWAO, S. (1970) Analysis of contagiousness in the action of mortality factors on the western tent caterpillar population by using the m^*m relationship. Res. Popul. Ecol. **12** : 100~110.
- 巖 俊一 (1971 a) 柵サイズの変化と分布様式：平均こみあい度—平均密度関係による解析。昭和 46 年度応動昆虫大会講演。
- 巖 俊一 (1971 b) 生命表 (4)。植物防疫 **25** : 497~501.
- IWAO, S. and E. KUNO (1971) An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. *Statistical ecology* Vol. 1 (ed. G. P. PATIL *et al.*). Pennsylvania Univ. Press, University Park and London, pp. 461~513.
- KIRITANI, K. and N. HOKYO (1962) Studies on the life table of the southern green stink bug, *Nezara viridula*. Jap. J. appl. Ent. Zool. **6** : 124~140.
- 小林四郎 (1961) 不規則に植えられたキャベツ苗床におけるモンシロチョウ卵の分布。日生態会誌 **11** : 165~166.
- KOBAYASHI, S. (1966) Process generating the distribution pattern of eggs of the common cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora*. Res. Popul. Ecol. **8** : 51~61.
- 河野達郎・内田俊郎・吉田敏治・渡辺昭二 (1952) ニカメイガ幼虫の水田内における分布様式。個体群生態学の研究 **1** : 65~82.
- KUNO, E. (1971) Sampling error as a misleading artifact in "key factor analysis". Res. Popul. Ecol. **13** : 28~45.
- LLOYD, M. (1967) 'Mean crowding'. J. Anim. Ecol. **36** : 1~30.
- 村上正康・新保外志 (1959) 切れた分布からの標本及び打ち切り標本の統計解析。推計学の化学及び生物学への応用・第 3 集：48~74.
- 大串竜一 (1964) ミカン新梢害虫の研究 (予報) 一問題点と主要種の発生消長一。日生態会誌 **14** : 241~247.
- 大竹昭郎 (1971) Morris の方法に否定的見解—St. Amant らの論文紹介—。個体群生態学会々報 **20** : 17~19.
- SUGIMOTO, T. (1971) On competition among larvae in experimental population of a leaf mining fly, *Phytomyza ranunculi* SCHRANK. Appl. Ent. Zool. **6** : 97~104.
- 内田俊郎・河野達郎・渡辺昭二・吉田敏治 (1952) モンシロチョウの畑の中における分布様式。個体群生態学の研究 **1** : 49~64.