ホソヒラタアブの産卵とアブラムシ密度との関係

伊藤 清光¹・巖 俊一²

名古屋大学農学部害虫学教室

(1977年3月31日受領)

Oviposition Behavior of a Syrphid, *Episyrphus balteatus*, in Relation to Aphid Density on the Plant. Kiyomitsu ITO and Syun'iti IWAO (Laboratory of Applied Entomology and Nematology, Faculty of Agriculture, Nagoya University, Chikusa-ku, Nagoya 464) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **21**: 130~134 (1977)

The relation between oviposition by a syrphid, *Episyrphus balteatus*, and the density of the green peach aphid, *Myzus persicae*, on cabbage plants was studied in a field cage. The number of eggs laid by *Episyrphus* was significantly larger on the plant infested with a large number of aphids. Further, the female flies laid more eggs on leaves infested with a high density of aphids within the plant. The degree of overlapping between aphids and syrphid eggs, however, was by no means complete and the mean number of syrphid eggs per aphid tended to decrease with increasing aphid density.

はじめに

ヒラタアブ類はアブラムシ類の天敵として重要であり、また最近では成虫期における花粉媒介者としての役割も注目されている。その生態学的研究は欧米ではかなり古くから行われてきたが (SCHNEIDER, 1969), わが国では二宮 (1956, 1957), 小野 (1962) など少数の報告があるにすぎない (奥野 1972)。

CHANDLER (1968a) はヒラタアブ類の産卵習性を主としてアブラムシ・コロニーに誘引されその近くに産卵する aphidozetic なグループと、植物自体に誘引されアブラムシの存否には関係なく産卵する Phytozetic なグループに大別した。餌種の分布に対する捕食者の反応は、捕食過程における1要素として重要であるので (ROGERS and HUBBARD, 1974), 前者のグループに属するホソヒラタアブ *Episyrphus balteatus* の産卵とアブラムシ密度との関係について簡単な実験を行なった。その結果の概要を報告する。

本文に入る前に、実験に際して助言や援助を与えられた名古屋大学農学部 斎藤哲夫教授、本多八郎技官ほか研究室の各位、およびヒラタアブの種名を同定して下さいた農林省農業技術研究所 福原檜男博士に感謝する。

材料と方法

実験は名古屋大学農学部構内のほ場に設置した網室 (350×350×180 cm) 内で1973年10月に行なった。本

Fig. 1. Design of the experiment. Three each of potted cabbage plants that were infested with low (L), medium (M), and high (H) densities of *Myzus persicae* were arranged according to the Latin square in a field cage (360×360×180 cm). Six gravid females and 2 males of *Episyrphus balteatus* were released in the cage. Few flowering plants, *Aster trinervius ovatus*, were provided for adult feeding at 3 places indicated by F.

1 現在農林省農事試験場環境部。

2 現在京都大学農学部昆虫学研究室。

Fig. 2. Vertical distribution of aphids and *Episyrphus* eggs on the cabbage plants infested with low (L), medium (M) and high (H) aphid populations (average for 3 plants belonging to each infestation level). Solid line indicates the number of aphids per leaf and broken line shows the number of *Episyrphus* eggs per 100 leaves.

Table 1. The number of eggs laid by *Episyrphus balteatus* on cabbage plants with various levels of *Myzus persicae* infestation

Aphid density grade:		Low		Medium		High	
		Aphids	Syrphid eggs**	Aphids	Syrphid eggs**	Aphids	Syrphid eggs**
Plant no. 1	{upper*	1	1(1)	2	0	20	0
	{lower	181	18(8)	324	14(6)	883	50(32)
no. 2	{upper	0	0	4	0	7	0
	{lower	171	8(4)	357	33(23)	722	45(35)
no. 3	{upper	6	0	2	0	10	0
	{lower	189	18(13)	424	37(17)	775	37(28)
Mean	{upper	2.3	0.3(0.3)	2.7	0	12.3	0
	{lower	180.3	14.7(8.3)	368.3	28.0(15.3)	793.3	44.0(31.7)

* Upper and lower surfaces of leaves respectively.

** The number of eggs laid by 6 females during 3 days, and that for first 1 day in parentheses.

葉9枚を残して芯止めした鉢植のキャベツ苗に、あらかじめモモアカアブラムシ *Myzus persicae* の無翅胎生雌虫を接種して増殖させ、放飼数や放飼日をかえることによりアブラムシ密度が高・中・低の3段階になるよう調整した。この各密度度区の苗3本づつを第1図に示したように、ラテン方格法に従って90cmの間隔で網室内に配列し、成熟した卵巢をもつと判定されるホソヒラタアブ雌成虫6匹を雄2匹と共に10月8日に放飼した。産卵数は翌日と3日後(10月11日)に全株について葉位別に調査した。またアブラムシの個体数(1令幼虫~成虫)は、放飼日と調査終了後(10月12日)に調査した。

なお、成虫の吸蜜源としてノコンギク *Aster trinervius ovatus* の花を網室内の3か所(第1図参照)に置いた。

結果と考察

株別のモモアカアブラムシ初期個体数とホソヒラタアブの産卵数は第1表の通りである。ヒラタアブの産卵数

は明らかにアブラムシ密度の高い株に多く、3日間の産卵数を対数変換して分散分析を行なった結果も、密度区間に有意差($F_{2,12}=22.133, P<0.05$)が認められた。ただし、アブラムシ100匹あたりの平均産卵数では、低密度区8.21、中密度区7.55、高密度区5.46とアブラムシ密度が高くなるにつれて減少する傾向が認められた。また、モモアカアブラムシは葉の下面に多いが、ホソヒラタアブの卵も1例を除きすべて下面に産付されていた。これらの点はCHANDLER(1968a, b)がソラマメに寄生させた *Aphis fabae* やコマチカンランに接種したダイコンアブラムシ *Brevicoryne brassicae* を用いて行なった実験結果とよく一致している。

次に、葉位別のアブラムシ密度と産卵数の関係を示したのが第2図である。モモアカアブラムシはよく知られているように下位葉に多いが、ホソヒラタアブ卵の分布は必ずしもこれと並行的とはいえず、むしろやや上位の葉にかたよる傾向がある。類似のことは小野(1962)が

Table 2. Relation between aphid density per leaf and the number of eggs laid by *Episyrphus balteatus*.

Aphid density/leaf		No. leaves	Mean no. of <i>Episyrphus</i>	
Class	Mean		per leaf	per 100 aphids
0	0	9(6)*	0.44	—
1—40	16.6	35(10)	2.11	12.74
41—80	57.5	17(2)	4.35	7.56
81—120	94.0	11(2)	4.82	5.12
120—	167.3	8(0)	7.00	4.19

* The number of leaves without syrphid eggs is shown in parentheses.

カボチャの葉に寄生したワタアブラムシ *Aphis gossypii* の葉位別個体数とホソヒラタアブの産卵数の関係について観察している。

株を無視して葉ごとのアブラムシ数とヒラタアブ産卵数の間の相関を求めると、 $r=+0.588$ ($P<0.001$) と有意な正の相関がみられた。これをアブラムシ密度の階級別にまとめて示すと第2表のようになる。ホソヒラタアブはアブラムシ密度0の葉にも少数ながら産卵しているが、密度が増すにつれて産卵数も多くなる傾向が明らかに認められる。しかし、アブラムシ100匹あたりの卵数でみると、株単位の場合と同様、アブラムシ密度が高くなるにつれ減少する傾向がうかがわれる。

上記の葉あたり餌密度と産卵数の関係では株を無視したが、実際には株の選択と株内での葉の選択という2つのプロセスが含まれるから、こうした取扱いは問題がある。そこで、種内および種間の平均こみあい度と平均密度の関係 (Iwao, 1977) を用いて、株内での葉あたり餌密度とヒラタアブの産卵の関係や、それに対する株あたり餌密度の影響について検討した。

いま X , Y の2種が同じ空間内に分布しているとすると、種間の平均こみあい度は次のように定義される (LLOYD, 1967) :

種 Y の種 X に対する平均こみあい度

$$m_{XY}^* = \sum x_{Xj} x_{Yj} / \sum x_{Xj},$$

同様に X の Y に対する平均こみあい度

$$m_{YX}^* = \sum x_{Xj} x_{Yj} / \sum x_{Yj},$$

ただし x_{Xj} , x_{Yj} はそれぞれ j 番目の区画に見出された X および Y の個体数である。 m_{XY}^* は種 X の1個体が平均何個体の Y と同一区画内に共存しているかを示している。それぞれの種内での平均密度を m_X , m_Y , 平均こみあい度を m_X^* , m_Y^* とすれば、2種が全く独立に分布するときには $m_{XY}^* \approx m_Y$ および $m_{YX}^* \approx m_X$, 分布が全く重ならないとき $m_{XY}^* = m_{YX}^* = 0$, また2種間に正確に比例関係が成立つとき $m_{XY}^* = m_Y + 1$ および $m_{YX}^* = m_X + 1$ の関係がある。したがって、 m_Y に対し m_{XY}^* あるいは m_X

に対し m_{YX}^* をプロットすると、切片0, 勾配1の直線は2種が独立に分布するとき期待される関係を示し、観測点がこれより上にあれば共存的関係, 下にあれば排反的关系を示す。一方、種内の $m-m$ 関係が分布様式の記載法として広い適用性をもつことはすでによく知られているが、その場合には上述の直線はランダム分布 (ポアソン分布) を示す基準線となる (Iwao, 1968; Iwao and Kuno, 1971)。

モモアカアブラムシを X , ホソヒラタアブ卵を Y とし

Fig. 3. The intraspecific $m-m$ relation in the number of eggs laid by *Episyrphus balteatus* per leaf. Dotted line indicates the relation expected from the random (binomial) distribution.

て、株ごとに葉あたり分布について種内および種間の平均こみあい度を求め、 m^*-m グラフにプロットすると第3, 4 図のようになる。この場合、キャベツ 1 株あたりの葉数が 9 枚と少ないので、種内の分布がランダムな時の分布モデルとしては 2 項分布が適切であり、基準線は $\alpha = -0.11$, $\beta = 1$ の直線で示される。まずヒラタアブ卵の分布 (第 3 図) をみると、ややばらつきが大きい $\alpha = -0.06$, $\beta = 1.57$ の回帰直線にほぼあてはまる ($r^2 = 0.764$)。これは放飼後 3 日間の産卵数についてであるが、放飼 1 日後の卵数分布について回帰を求めても、 $\alpha = -0.08$, $\beta = 1.58$ と関係は変わらない。 α の値がランダム分布の期待値 (-0.11) とほとんど変わらないことは、ホソヒラタアブが 1 卵づつ独立に産卵してゆくことを示唆するが、これは実際の観察 (CHANDLER, 1968a) と合致する。また $\beta > 1$ は葉間の異質性に基づいて卵が一定の集中的傾向をもって分布することを示しており、その主要な原因は当然アブラムシ密度の葉ごとの変異に求められるであろう。そして、1 日後と 3 日後の卵数について求めた α と β の値がほとんど等しいことから、ホソヒラタアブの雌成虫が株間および葉間のアブラムシ密度の変異に対して一定の選択パターンをもって産卵してゆくことが推測される。

モモアカアブラムシの葉あたり分布 (第 4 図) については $\alpha = 26.97$, $\beta = 1.11$ ($r^2 = 0.945$) の回帰関係 (実線で示す) がえられ、平均 20~30 個体よりなるコロニーがほぼランダムに分布すると考えられる。つまり、低密度株と高密度株の違いはおもにコロニー数の違いにあり、コロニーあたり個体数の分布や平均には大差がないことが示唆される。同じ図に種間平均こみあい度 m_{YX}^* をアブラムシ密度 m_X に対してプロットしたが、2 点を除き観測値は明らかに基準線 (点線で示す) より上にあり、共存的関係が示唆される。 $m_{YX}^* - m_X$ の関係が直線にのるという保証はないが、この場合には切片 11.55, 勾配 1.05 の直線点 (1 点鎖線で示す) にほぼ適合する ($r^2 = 0.926$)。すなわち、株あたりアブラムシ密度の高低にかかわらず、株内ではほぼ一定の共存傾向を示している。ただし、前述のように両種の分布に比例関係があれば $m_{YX}^* = m_X + 1$ となる筈であるから、分布の重なり程度は不完全である。このことは、分布重なり度および分布相関の指数によって数値的に示すことができる。平均こみあい度に基づく分布重なり度指数は

$$\gamma = \sqrt{\frac{m_{XY}^* m_{YX}^*}{(m_X + 1)(m_Y + 1)}}$$

Fig. 4. The intraspecies m^*-m relation in the number of aphids per leaf and the interspecies m^*-m relation between aphids and *Episyrrhus* eggs (lower) with changes in the association indices in relation to aphid density (upper). In the lower graph, open circles and solid line show the relation for aphids ($m_x - m_x$), and solid circles and chain line that of *Episyrrhus* eggs to aphids ($m_{YX} - m_X$). Dotted line indicates the relation expected for the independent occurrence of two species as well as for the random distribution of conspecific individuals. In the upper graph, open and solid circles show the overlapping index γ and the index of interspecies correlation ω , respectively. For further explanation of the method, see IWA0 (1977).

で与えられ、2 種の分布が完全に重なる (比例関係がある) とき最大値 1, 全く重ならないとき 0 となる。両種の分布が独立のとき期待される γ の値は

$$\gamma_{(ind)} = \sqrt{\frac{m_X m_Y}{(m_X + 1)(m_Y + 1)}}$$

であり、平均密度によっても変化する。したがって、両

種が独立に分布する場合を基準にした相対的重なり度、すなわち分布相関の指数として

$$\omega(+) = \frac{\bar{r} - \bar{r}_{(ind)}}{1 - \bar{r}_{(ind)}} \quad (\bar{r} \geq \bar{r}_{(ind)} \text{ のとき})$$

$$\omega(-) = \frac{\bar{r} - \bar{r}_{(ind)}}{\bar{r}_{(ind)}} \quad (\bar{r} \leq \bar{r}_{(ind)} \text{ のとき})$$

を用いることができる。 ω は 2 種の分布が独立のとき 0、重なりが完全のとき最大値 1、全く重ならないとき最小値 -1 の値をとる (Iwao, 1977)。

アブラムシとホソヒラタアブ卵の関係について求めた $\bar{r}$ と ω の値は第 4 図上のグラフに示した。 $\bar{r}$ は 0.5~0.9, ω は 0~0.8 のばらつきがあるが、アブラムシの平均密度に関連して増加あるいは減少する傾向は特に認められず、前述の結論が支持される。なお、株あたりのアブラムシ密度とホソヒラタアブ卵数について上記の指数値を計算すると $\bar{r}=0.972$, $\omega=0.872$ となり、両者の分布の重なりは株内葉別の場合より一層高くなる。このことから、ホソヒラタアブ雌は産卵に際して、まずアブラムシ密度の高い株を選び、その中でさらにアブラムシ数の多い葉を選ぶ傾向があると推測される。その結果、ホソヒラタアブの産卵数は株単位でみても葉単位でみても、アブラムシ密度に依存して増加する傾向がある。しかし、その増加率はアブラムシ密度に比例的となる程高くないので、アブラムシ密度に対する産卵数の比をとれば、むしろ密度逆依存の傾向を示すことになる。

以上述べた分析の大部分は、放飼後 3 日間に産下されたホソヒラタアブ卵数とモモアカアブラムシの初期密度との関係に基づいているが、放飼 1 日後の産卵数を用いても基本的には同じ関係がえられる。またアブラムシ密度は 10 月 8 日から 12 日までの 4 日間に平均約 2 倍に増加したが、株間あるいは葉間の相対的な密度差には大きな変化はなく、両調査日の平均値を用いてヒラタアブ卵数との関係を調べても同様の結果がえられた。

なお、この実験ではふ化したホソヒラタアブ幼虫によるアブラムシの捕食については観察しなかったので、上記のような産卵パターンが餌種の分布と捕食率の関係、すなわち HASSELL (1966) のいう行動的反応 (behavioural response) にどのように反映されるかについては、今後の研究にまたなければならない。

ま と め

高, 中, 低の 3 段階の密度レベルでモモアカアブラムシを寄生させたキャベツ苗を用いて, ホソヒラタアブ産卵数と株あたりおよび葉あたりアブラムシ密度との関係を調べた。ヒラタアブの産卵数は, 株単位でみても株内の葉単位でみても, アブラムシ密度に依存して増加する傾向があった。しかし, アブラムシ密度に対する卵数の比でみると, むしろ密度逆依存的な傾向を示した。

引用文献

- CHANDLER, A. E. F. (1968a) Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Ann. appl. Biol.* **61** : 415~423.
- CHANDLER, A. E. F. (1968b) The relationship between aphid infestation and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Ann. appl. Biol.* **61** : 425~434.
- HASSELL, M. P. (1966) Evaluation of parasite or predator response. *J. Anim. Ecol.* **35** : 65~75.
- IWAO, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern in animal populations. *Res. Popul. Ecol.* **10** : 1~20.
- IWAO, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res. Popul. Ecol.* **18** : 243~260.
- IWAO, S. and E. KUNO (1971) An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. In "Statistical Ecology" **1** (PATIL, G. P. et al. eds.). Penn. State Univ. Press, University Park and London: 461~513.
- LLOYD, M. (1967) Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* **36** : 1~30.
- 二宮栄一 (1956) ヒラタアブの食性について I. 応昆 **12** : 225~229.
- 二宮栄一 (1957) ヒラタアブの食性について II. 応動昆 **1** : 119~124.
- 奥野孝夫 (1972) ヒラタアブ類の生活. 植物防疫 **26** : 231~236.
- 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. 宮城農短大学報 **9** : 27~34.
- ROGERS, D. and S. HUBBARD (1974) How the behaviour of parasites and predators promotes population stability. In "Ecological Stability" (USHER, M. B. and M. H. WILLIAMSON eds.) Chapman & Hall, London : 99~119.
- SCHNEIDER, F. (1969) Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. *Ann. Rev. Ent.* **14** : 103~124.