モミジニタイケアブラムシと寄生蜂 *Aphidius areolatus*

ASHMEAD の春期における個体群動態

古田 公人・茅 洪新¹⁾

東京大学農学部

Population Dynamics of the Maple Aphid, *Periphyllus californiensis* SHINJI, and Its Parasitoid, *Aphidius areolatus* ASHMEAD, in Spring. Kimito FURUTA and Hongxin MAO²⁾ (Laboratory of Forest Zoology, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan). *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* **30**: 123-128 (1986)

Studies were carried out in four study plots during the years 1982-1985. *A. areolatus* parasitized the 1st and 3rd generations of *P. californiensis* and produced two generations in spring. Though the aphid infests maple trees all the year round, winged females appear several times in a year and produce larvae on the trees which provide a large amount of suitable feeding sites. When the winged females reached the trees and produced larvae, the wasps which emerged on other trees also came and parasitized the larvae intensely. Thus, the number of both the aphids and mummies on the trees increased markedly. The number of mummies in the 2nd generation correlated with the number of mummies in the 1st generation of the same year and the aphid density, and increased with increasing aphid density. However, even on the trees where the density of wasps was high and that of aphids low, less than 40% of the aphids were parasitized. Some aphids escaped from parasitism and deposited aestivating dimorphs which never became parasitized. This parasitoid was one of the important mortality factors of the aphids during the years covering the study. However the mortality of the aphid population was inversely proportional to the density.

はじめに

森林害虫の防除法の確立には、昆虫個体群の密度がどのように変動し、また決定されているかを明らかにすることは不可欠である。このため、筆者らはモミジニタイケアブラムシ (*Periphyllus californiensis* SHINJI) をとりあげ、個体群密度の変動と変動機構の解明をめざして研究を進めており、その一部分はすでに報告した (FURUTA and SAKAMOTO, 1984; FURUTA et al., 1984; FURUTA, 1985)。

Aphidius areolatus ASHMEAD はモミジニタイケアブラムシに寄生するアブラバチの一種で、日本に広く分布する (TAKADA, 1968)。本種がモミジニタイケアブラムシの重要な死亡要因の一つであることはすでに明らかになっているものの (FURUTA and SAKAMOTO, 1984)、その生態や寄生の実態はほとんど解明されていない。本種に限らず、アブラムシ類の天敵としての寄生性昆虫の研究例は多いが (たとえば、高田, 1975, 1976 など)、寄生性

昆虫の密度がどのように決定されているかについては必ずしも十分な研究は行われていない。また、寄生性昆虫が野外のアブラムシ個体群の密度を決定するうえで果たす役割についても種によってかなりの違いがあり、なお多くの種についての調査研究が必要と考えられる。そのようなわけで、野外の調査結果をもとにカエデ樹上の *A. areolatus* とその寄主であるモミジニタイケアブラムシの密度と空間分布の時間的、空間的变化を解析し、*A. areolatus* の幼虫期の密度がどのように決定されているかをアブラムシ密度との関連において明らかにすることを試みた。ここにその結果を報告する。

本文に入るに先立ち、本研究の遂行にご援助をいただいている東京大学農学部、立花観二教授、ならびに同演習林田無試験地の職員各位に厚くお礼申しあげる。なお、寄生蜂の同定と生態についてのご教示を京都府立大学農学部、高田 肇助教授よりいただいた。深く感謝の意を表する。

1) 現在 南京林業大学 (中国)

2) Present address: Nanjing Forestry University, Nanjing, China.

1985年12月18日受領 (Received December 18, 1985)

調査地と調査の概要

調査は東京都下、東京大学演習林田無試験地第1林班に設定した4調査区(第2, 3, 11, および12区)で、1982~1985年にわたって実施した。調査区のうち第2区と第12区とはイロハモミジ (*Acer palmatum*)、第3区と第11区とはオオモミジ (*A. amoenum*) で構成されているが、そのうち第11区はすべて園芸品種オオサカズキである。なお、第11区と12区とは同一の地点に植栽されている異なる種のカエデに設定したものであるが、その他の2調査区はそれぞれ異なる地点に設定した。各調査区を構成するカエデはそれぞれ4本(樹高 3~12 m)であるが、第2区と3区(1984年以前)はそれぞれ6本である。調査区の植生その他の詳細は FURUTA and SAKAMOTO (1984) に述べたとおりである。

樹上に生息するアブラムシと、アブラバチによるアブラムシのミイラすなわちマミーの数は、調査区を構成するカエデについて、地上から 2~3 m の部位から前もって選んでおいた各5本の調査枝の枝先 40 cm (1985年は各10本の枝先 20 cm) の部分を直接観察で数えた。なお、1985年は枝2本で1調査枝として資料を処理した。

調査は4月から5月中旬まで毎週1回行い、調査枝上に新しく形成されたマミーは *A. areolatus* によるものか、あるいは *Dyscritulus* sp. によるものかを外観から判定した後、すべて除去した。

なお、1982年はマミーを除去せずに調査し、1982~

1983年は越冬してきたアブラバチが産卵したと推測される時期のアブラムシ密度を調査していない。また、1985年は第2区の調査をすべて中止している。したがって全調査区での完全な調査は1983年のアブラバチの第2世代、1984年全世代について実施した。

結 果

1. 生活史と個体数変化

モミジタイケアブラムシは卵で越冬し、東京地方では3月にふ化する。4~5月にかけて2~3世代くりかえし、この間に産下された越冬型1齢幼虫で夏を過ごす。カエデのみに寄生するが、第2~第3世代には有翅虫があらわれて分散する。

モミジタイケアブラムシの個体群密度と *A. areolatus* によるマミー化個体数の時間的な変化を、マミー化時期の判明している1983~1985年について 40 cm の調査枝5本あたり(1985年は20 cm 枝10本あたり)の個体数で Fig. 1 に示した。それによれば、モミジタイケアブラムシの最高密度は年により、調査区によってかなりの差が認められる。このアブラムシの幹母の産卵開始時期は生息しているカエデの芽がふくらみ、開芽する時期によって決まっている (FURUTA et al., 1984)。幹母の産卵開始の早い第2, 3および12区では幹母の産卵開始後密度が少し上昇する。この時期の個体群は幹母とその仔虫によって構成されている。他方、開芽の遅い第11区のオオサカズキ樹上では幹母の産卵開始が遅れ、

Fig. 1. Numbers of *Periphyllus californiensis* and mummies of *Aphidius areolatus* per five 40 cm branches of maple trees in the four study plots. Arrow indicates the date when the stem mother started reproducing larvae.

飛来してきた第2世代有翅虫とほぼ同時に産仔するため、幹母および第2世代有翅虫とそれぞれの仔虫によって密度の明瞭なピークが形成される。

A. areolatus のマミーは第2, 3および12区では幹母が産仔を始めてから10日ほど後に多数出現し、明瞭なピークを形成しているが、さらにそれから20日ほどして小さいピークを形成することが多い。最初のピークは越冬してきたアブラバチが幹母に産卵してできたマミーによるものである。一方、開芽の遅い第11区では幹母あるいは第2世代有翅虫が産仔し始めてから20日ほど後に、すなわち寄主であるアブラムシ密度のピークよりも10日ほど遅れてマミー化のピークが見られる。これは産下された仔虫（主として有翅虫による第3世代虫）が寄生されてきたものである。第11区でのマミー化のピークはその他の3調査区での2度目のピークと同時に形成されており、それらは主として第3世代のアブラムシが寄生されたものと判断される。

幹母が寄生されて1985年4月5～10日にできたマミー55個を4月11日に採集し、飼育室内で自然条件下においたところ、4月15～23日に53頭の *A. areolatus* が羽化した。羽化率が50%に達したのは4月19日であった。したがってマミー化から羽化までの所要日数は10～13日、およそ12日と推定された。羽化したアブラバチを蜂蜜あるいは蔗糖液を与えて室内で飼育したところ、6日間生存したものが最も多く、また最長7日生存した。これらのことから、第1回と第2回のマミーのピークはそれぞれ *A. areolatus* の第1世代と第2世代のもので、その1世代期間は4月中旬でおよそ3週間、アブラバチの羽化からマミー化までの経過日数は約10日と推測される。

2. 空間分布

モミジニタイケアブラムシと *A. areolatus* マミーの1枝あたり平均密度 (m) と平均こみ合い度 ($\bar{m}$) を各カエデごとに求め、Iwao (1968) にならって Fig. 2 に示した。Fig. 2 (A) のアブラムシ密度とこみ合い度はマミー化のピークの1週間前のものを示している。これは、アブラバチの羽化からマミー化までが約10日であるため、アブラバチが産卵した時期のアブラムシの状態を最もよく表わしていると考えられることによる。なお、第2, 3および12区については幹母のみを、第11区については第3世代虫をはじめすべての個体を対象にしている。幹母が寄生の対象であったことと、第3世代調査時にはその他の世代の個体は低率であったためである。

Fig. 2. Relationship between mean density (m) and mean crowding ($\bar{m}$) per one 40 cm branch of maple trees for *Periphyllus californiensis* (A) and for *Aphidius areolatus* (B).

Fig. 2 (A) によれば、モミジニタイケアブラムシには、幹母・第3世代にかかわらず、また調査年度(1982～1985年、ただし調査区により異なる)にもかわらず、密度とこみ合い度に1本の直線 $\bar{m} = \alpha + \beta m$ があてはめられる。とくにこみ合い度の高い1点を除くと、 $\alpha = 2.89$, $\beta = 1.10$, $r = 0.998$ と推定され、したがって本種は小集団を形成していて、その小集団はほぼランダムに分布していると判断される。

マミー化は1週間ほどの短い期間内にそろって起こる。Fig. 2 (B) のすべての樹上のマミーにあてはめた直線は $\alpha = 0.89$, $\beta = 1.33$, $r = 0.971$ となり、マミーは弱い集中分布であると思われる。しかし、平均こみ合い度には変異が大きく、 $m \geq 25$ 以上の2点と、密度に比べてこみ合い度のきわめて高い他の2点を除く32点については、 $\alpha = 1.20$, $\beta = 1.11$, $r = 0.966$ となり、アブラムシと類似の分布であると判断される。以上のことから、マミー密度のきわめて高い樹上や、その他の若干の樹上ではなんらかの理由でマミーの集中度が高くなることがあるが、それ以外ではマミーはアブラムシと同じように分布するといえよう。

3. アブラムシ密度とマミー化数

資料の豊富な1984年の *A. areolatus* 第1世代について、マミー化のピークの1週間前に各調査木にいたモミジニタイケアブラムシ密度とマミー数の関係を第2, 3, 12区について Fig. 3 に示した。また、1983, 1984年のアブラバチの第2世代に関して、同一の地点に位置する第11区と第12区について同様の関係を Fig. 4 に示したが、どの調査区でもアブラムシ密度の高い樹上に多数のマミーがつくられている。しかし、アブラムシ密度の上昇につれてマミー数が直線的に増加することではなく、密度が高くなるほど増加の程度は小さくなっている。なお、Fig. 3 によれば、第3区のマミー数はその他の2

Fig. 3. Relationship between the numbers of *Periphyllus californiensis* and mummies of *Aphidius areolatus* per five 40 cm branches of maple trees in the three study plots. ● : plot 2, ○ : plot 12, △ : plot 3.

Fig. 4. Relationship between the numbers of *Periphyllus californiensis* and mummies of *Aphidius areolatus* per five 40 cm branches of maple trees (A), and between the number of *P. californiensis* and the ratio of the numbers of 2nd generation mummies to 1st generation mummies (B) in plot 11 (○) and plot 12 (●).

調査区よりも少ない。第3区とその他の調査区との間の距離は50 mあまりにすぎず、またこれら3調査区のアブラムシは幹母で、発育はよく揃っていたにもかかわらずマミー数に差があることはアブラバチの密度に差があったことを示唆する。

第1世代から第2世代にかけて *A. areolatus* のマミー数がどのように変化したかをみるため、第12区のそれぞれの調査木ごとに第1世代マミー数に対する第2世代マミー数の割合を求め、第1世代から第2世代への増加率とし、第2世代マミーがピークとなる1週間前のアブラムシ密度と増加率の関係を Fig. 4 に示した。第12区と同一の地点にある第11区についても、その年の第12区の平均第1世代マミー数に対する第2世代マミー数

Fig. 5. Relationship between the numbers of mummies of *Aphidius areolatus* in the 1st generation and in the 2nd generation (A), and between the numbers of aphids and 2nd generation mummies per five 40 cm branches of maple trees (B). The same number in the figure refers to the same study plot in the same year.

の割合についてあわせて示している。それによると、1983, 1984 年ともにアブラムシ密度の低い樹上の増加率に比較して密度の高い樹上の増加率はきわめて大きい。アブラムシ密度の上昇につれて増加率が高くなる傾向は明らかに認められ、最大増加率は16倍にも達している。アブラムシ密度が高いほどアブラバチが多数集まってくるのか、あるいは1頭あたりの産卵数が増加するのであろうが、密度と増加率との間には直線関係はないため、それにも限度があることがわかる。

マミー化時期に明瞭なピークが二つ認められる調査区について、各調査区の5枝あたり第1世代マミー数と第2世代マミー数の関係、および第2世代マミーのピークの1週間前のモミジニタイケアブラムシ個体数と第2世代マミー数の関係を Fig. 5 に示した。第11区については第1世代マミー数がないため、第12区の平均第1世代マミー数に対して図示しており、また図中の同一番号は同一年の同一調査区の資料であることを示している。それによると、アブラムシ密度>10では第2世代マミー数は第1世代マミー数の増加につれて直線的に増加し、また第1世代マミー数>1ではアブラムシ密度の上昇に応じて直線的に増加している。したがって、第2世

代マミー数 (Z) と、第1世代マミー数 (X) およびアブラムシ個体数 (Y) の間の関係は

$$Z = 0.170X + 0.512Y - 1.761$$

$$(r = 0.973)$$

によってあらわすことが可能である。第2世代マミー数は第1世代マミー数とアブラムシ個体数によって決まっているといえよう。

考 察

調査区のカエデには芽のふくらみ始める時期や開芽期に大きなずれがあり、とくに第12区のイロハモミジと第11区のおオサカズキのずれはモミジニタイケアブラムシ1世代期間に相当する。したがって、早く芽の開く第12区で幹母から生まれた第2世代有翅虫は遅く芽の開く第11区へ移動し、そこでふ化した幹母が仔虫を産下するのと同じ時期に第3世代虫を産む (FURUTA et al., 1984)。このとき、第12区で羽化した *A. areolatus* 第1世代はアブラムシ第2世代有翅虫の後を追うようにして第11区へ移動して産卵したと推測される。これらのアブラムシとアブラバチはともに単食性であり、カエデは永年性の木本でありながらアブラムシとアブラバチはカエデの開芽にあわせて株間をわたりあるいている。こうして第11区のカエデ樹上ではアブラムシはきわめて高密度に達し、アブラバチもまた多くのマミーをつくる。開芽期の異なるカエデの存在がアブラムシのみならずアブラバチにも有効に利用されていることは明らかである。

モミジニタイケアブラムシの寄生植物であるカエデ類の開芽期や開花期には大きな種間変異があり (中山・功力, 1940) モミジニタイケアブラムシがそれらの間を移動して増殖することは天然生のカエデについても期待できる。しかし、場所によっては少数の種が、しかも少数だけ存在していることもあろう。その場合には第1世代のアブラバチが羽化する時期にはアブラムシの密度は低下しており、アブラバチは少数しか寄生できず、第1世代から第2世代への増加率はきわめて低くなることもあろう。事実、第2区では1984年の第1世代マミーは多く、多数の成虫が羽化したと推測されたが、その産卵対象となる第3世代を主とするアブラムシの密度は低かった。そこでは第2世代のマミー数は第1世代よりも少なくなり、増殖率は明らかに1よりも小さかった。しかし、それにもかかわらずすべてのアブラムシが寄生されたわけではなかった。第2、3および12区のアブラムシ1頭あたり第2世代マミー数は0.01~0.35にすぎず、

Fig. 6. Examples of the trace of host searching by *Aphidius areolatus* on maple leaves. A : on leaf with one aphid (●), B : on leaf without aphids but with aphids on other leaves in the same branch, C : on leaf of a branch without aphids.

第1世代マミーの場合よりも少ないほどであった。

A. areolatus の寄主探索行動は高田 (1975) が観察した *A. gifuensis* などと同様に、葉面を歩いて触角にふれたアブラムシに産卵行動に移るランダムな過程にのっとったものである (Fig. 6)。1982年4月29日に第2区で観察した例では *A. areolatus* はアブラムシが1頭いる葉を平均 78.6 ± 80.0 秒 ($n = 5$)、いない葉を 62.5 ± 40.0 秒 ($n = 23$) 探索したように、アブラムシの有無にかかわらず同様に長い時間をかけて歩きまわる。ところが、アブラムシがほぼ完全にいなくなっていた5月8日には平均 127.3 ± 52.8 秒 ($n = 12$) 探索した。1枚の葉の探索に長い時間をかけることは、一定時間内に探索可能な葉数は減少するが、葉間の移動に費す時間が減少し、単位時間あたりの葉面上の探索面積は大きくなる。したがって、アブラバチの探索能率は高まるはずであるがアブラムシ1頭あたりのマミー化率が低いのは、アブラムシの齢構成や生息場所の影響によるものであるかもしれない。いずれにしろ、寄生をまねがれたアブラムシ第3世代虫はアブラバチの寄生をこうむらない越夏型1齢幼虫を産下する。これとともに、カエデ樹上の *A. areolatus* の春の活動も終了する。

A. areolatus はモミジニタイケアブラムシと同様、カエデ樹上ではほぼランダムに分布したが、マミーがきわめて多い場合には集中分布となる傾向があった。アブラムシとマミー数の間には正の相関があるので、アブラムシ密度の低い樹上ではマミーはランダム分布するが、高いところでは集中分布となるということができる。アブラムシ密度が高く、いわば寄主が無制限に存在している樹上ではマミーの増加率がきわめて高かったことから、アブラバチが能率的に産卵したことが推測される。つまり、アブラバチは寄主を次々と発見し、あまり移動することなく産卵を続けたのではないかと考えられる。

樹上のアブラムシ密度の上昇につれてマミー数は増加

した。第11区などでは多数のマミーの形成とアブラムシの発生の終了とが時間的にはほぼ一致した。このような例はアブラムシにはしばしば観察されることであろうが(WAY and BANKS, 1968; 加藤, 1970), モミジニタイケアブラムシの場合は越夏型1齢幼虫という独特の形で, 寄生をまぬがれて同一の樹上に存在しつづける点が他種の場合とは異なっている。*A. areolatus*は死亡要因としてはたしかに重要なものであるが, アブラムシ1頭あたりのマミー化数はアブラムシ密度の上昇につれてかえって低下しており, アブラムシの密度を一定のレベルに保つものとはなりえない。

なお, 第1世代マミー数を決定するうえで秋のマミー数が重要ではないかと思われるが, これらの調査区では5調査枝あたり0~1.25にすぎない(1982~1984年)。秋のマミー数がなぜこれほど少数なのかはわからないが, 今後の検討課題であるといえよう。

摘 要

*A. areolatus*はモミジニタイケアブラムシの第1世代と第3世代に主として寄生し, 春に2世代経過する。モミジニタイケアブラムシはカエデのみに周年寄生するが, その間, 有翅虫が出現し, 好適な生息空間の多い樹上で増殖する。有翅虫が産仔を始める時寄生蜂も後を追ってあらわれ, 寄生する。こうしてアブラムシとマミーも高密度となる。第2世代マミー数は第1世代マミー数とアブラムシ数によって決まっており, アブラムシ密度の上昇につれて多くなる。しかし, アブラムシ密度が低く, 寄生蜂密度が高くともアブラムシに対するマミーの割合は0.4をこえない。寄生をまぬがれた個体は越夏型1齢幼虫を産下する。

引 用 文 献

- FURUTA, K. (1985) Spatial distribution and mortality of aestivating dimorphs of the maple aphid, *Periphyllus californiensis* SHINJI (Homoptera, Aphididae). Z. ang. Ent. 100: 256—265.
- FURUTA, K. and N. SAKAMOTO (1984) Seasonal fluctuation of the population density of the maple aphid (*Periphyllus californiensis* SHINJI; Hom., Aphididae). Bull. Tokyo Univ. For. 74: 97—113.
- FURUTA, K., H. HASHIMOTO and N. IWAMOTO (1984) The effect of budding and flowering of maple trees on the development of the maple aphid, *Periphyllus californiensis* SHINJI (Homoptera, Aphididae) population. Z. ang. Ent. 98: 437—444.
- IWAO, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol. 10: 1—20.
- 加藤 勉 (1970) ミカンクロアブラムシに対する寄生蜂 *Lysiphlebus japonicus* ASHMEAD のミカン夏芽における寄生活動。応動昆虫中国支会報 12: 1—6.
- 中山正章・功力六郎 (1940) 樹木の開芽期・開花期・紅葉及び落葉現象と気象因子との関係に就て。演習林(東大) 1: 29—81.
- TAKADA, H. (1968) Aphidiidae of Japan (Hymenoptera). Insecta Matsumurana 30: 67—124.
- 高田 肇 (1975) 2種の寄生蜂 *Diaeretiella rapae* (M'INTOSH) と *Aphidius gifuensis* ASHMEAD のモモアカアブラムシに対する選好性の差異。応動昆虫 19: 260—266.
- 高田 肇 (1976) 十字花科蔬菜, 馬鈴薯のアブラムシおよびその寄生蜂に関する研究。I. アブラムシの寄生蜂群構成。昆虫 44: 234—253.
- WAY, M.J. and C.J. BANKS (1968) Population studies on the active stages of the black bean aphid, *Aphis fabae* SCOP., on its winter host *Euonymus europaeus* L. Ann. Appl. Biol. 62: 177—197.

FURUTA, K. (1985) Spatial distribution and mortality of