

捕食性テントウムシ類の性と体サイズおよび採餌戦略¹⁾

Anthony F.G. DIXON

イーストアングリア大学生物科学部

Sex, Size and Foraging Strategies of Ladybird Beetles. Anthony F.G. DIXON (School of Biological Sciences, University of East Anglia, Norwich, NR4 7TH). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* **40**: 185-190 (1996)

はじめに

今から 100 年以上前、世界で最初の傑出した生物的防除の成功例はベダリアテントウ *Rodolia cardinalis* によるものであった。その後、捕食性テントウムシ類は幅広く研究されてきたが、成虫の餌探索行動はほとんど研究されなかった。この理由の一つとして食欲旺盛なテントウムシ幼虫は研究するのが容易であり、幼虫期はテントウムシの発育段階のなかで、もっとも餌数を減少させる時期だと考えられていたからである。しかし、産卵場所選択という重要な決定をするのは雌成虫であり、この産卵場所選択の成否によってテントウムシの適応度は大きく左右される。幼虫の行動は重要ではあるが、それは産卵雌成虫により選択された餌資源の近くにおける幼虫の餌探索を可能にするのみであり、テントウムシ幼虫の生存と発育は雌成虫が決定した産卵場所により決定されると言えよう (FERRAN and DIXON, 1993)。

これまでの研究から、テントウムシ類成虫雌雄の餌探索行動の違い、種間における成虫体サイズの多様性、アブラムシ捕食性テントウムシ類が生物的防除手段としてあまり有効でないことなどが明らかにされてきた。これらのことを総合的に考慮すると、これからのテントウムシ類の研究は成虫の行動解析実験や野外での成虫の生態調査に向かうものと考えられる。

雌雄成虫の探索行動

テントウムシの 1 種、*Adalia bipunctata* の雄は、餌量が増えても著しい摂食量の増加を示さない (第 1 図)。これは明確な機能の反応 (functional response) を示す雌の行動と明らかに異なる反応である (HEMPSTEAD et al., 1996)。このように雄は機能の反応を示さないが、同種の雌に遭遇

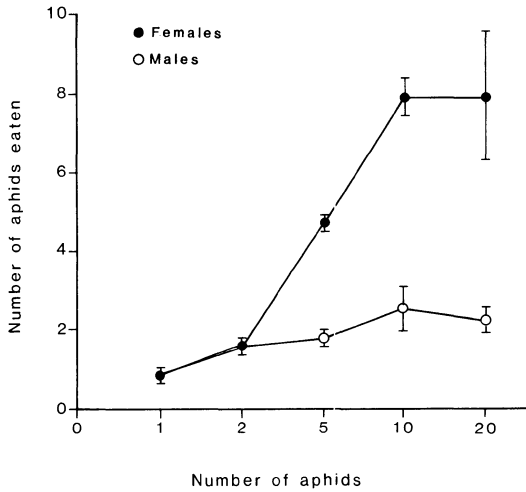
すると探索行動に変化が生じる。すなわち雄は動く方向を頻繁に変え、雌に出会った場所の近くを丹念に探索する地域集中型の探索行動を示す (第 1 表)。探索中の雄に雌の体の 4 つの異なる部分を接触させ、その後の行動を解析した実験により、雄の探索行動の変化は雌の鞘翅との接触により引き起こされることが明らかになった (第 2 表)。しかし、クロロホルムで洗った雌の鞘翅は雄の探索行動の変化を引き起こさない。さらにこの反応を引き起こさなかった雌の鞘翅に他の雌の鞘翅のクロロホルム抽出物を塗布すると、雄はこの鞘翅に接触後、再び行動を変化させる。このことから、雄が雌の鞘翅の表面に存在する化学物質に反応することが明らかになった (第 3 表)。さらに、オルファクトメーターを用いた実験から、この物質が遠距離で作用するのではなく、接触フェロモンであることが示された。

このように、テントウムシでは雄雌により探索行動が異なるので、テントウムシ成虫を用いて実験する時は雌雄を区別することが重要である。成虫の探索行動を雌雄で比べると、おもに雌は卵を成熟させるのに必要なアブラムシを探索するのに対し、雄は雌を探索する。この雄の雌探索行動はわずかなアブラムシを捕食することで維持されている。

成虫の体サイズの種間変異

テントウムシの体サイズとクラッチサイズの種内比較から、体サイズの大きい雌成虫は小さい成虫よりも大きいクラッチサイズの卵を産むことが明らかにされている (DIXON and GUO, 1993)。そして、大きい成虫は小さい成虫よりも越冬生存率が高い (ZHOU et al., 1995)。一方、テントウムシは種間で体サイズが異なるが、近縁種間での体サイズの変異に注目し、その決定要因を検討した研

1) 中牟田潔・安田弘法 訳



第1図 毎日1~20頭のアブラムシを給餌した時にテントウムシの1種, *Adalia bipunctata* の雌成虫と雄成虫が24時間に捕食したアブラムシ数.

第1表 テントウムシの1種, *Adalia bipunctata* の雄が同種あるいは他種のテントウムシと短時間遭遇した後に示す方向転換割合

刺激	反応(方向転換/移動距離)	n
なし	0.5±0.05	28
同種雄	0.6±0.05	25
同種雌	1.5±0.12	23
テントウムシの1種, <i>Coccinella undecimpunctata</i>	0.6±0.07	23
ナナホシテントウ <i>Coccinella septempunctata</i>	0.7±0.05	25
F値	37.6**	

** 分散分析により $p < 0.01$ で有意な差がある.

第2表 テントウムシの1種, *Adalia bipunctata* の雄が同種雌の体のいろいろな部分と短時間遭遇した後に示す方向転換割合

刺激	反応(方向転換/移動距離)	n
基節腺	0.6±0.07	20
前胸背板	0.7±0.07	20
腹部	0.8±0.07	20
鞘翅	1.7±0.15	20
F値	26.8**	

** 分散分析により $p < 0.01$ で有意な差がある.

究はない。

これまで類似した分類群での体サイズの種間変異の説明として生態学の理論家は、ハビタットの分断的な構造 (MORSE et al., 1985), あるいはエネルギーの獲得率と繁殖への変換率を考慮したエネルギーモデル (BROWN et al.,

第3表 テントウムシの1種, *Adalia bipunctata* の雄がいろいろな処理を施された同種雌の鞘翅に短時間遭遇した後に示す方向転換割合

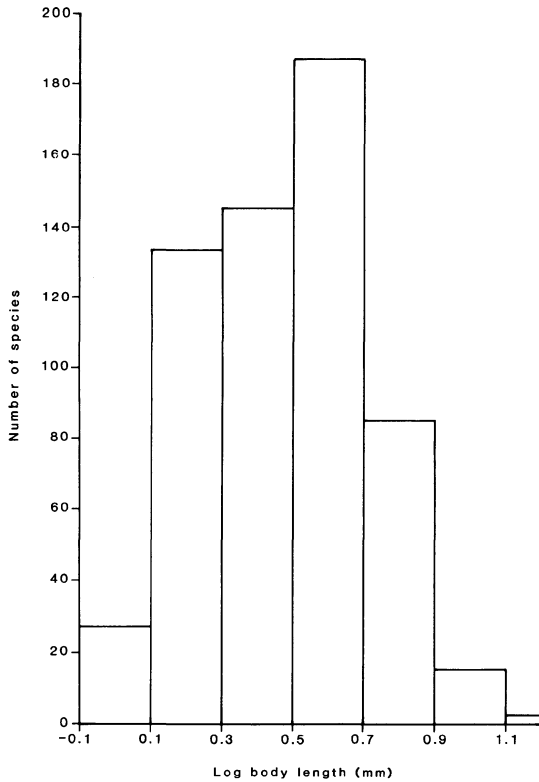
刺激	反応(方向転換/移動距離)	n
同種の雌の鞘翅: 未処理	1.6±0.14	30
同種の雌の鞘翅をクロロホルムで洗浄	0.8±0.07	30
同種の雌の鞘翅をクロロホルムで洗浄後 クロロホルム抽出物を塗布 テントウムシの1種, <i>Coccinella undecimpunctata</i> の鞘翅	2.1±0.26	30
なし	0.7±0.08	30
F値	0.9±0.10	30
	17.6**	

** 分散分析により $p < 0.01$ で有意な差がある.

1993) に基づき説明をしてきた。しかし、これらの説明のテントウムシへの妥当性は検討されておらず、今後、検討すべき課題である。

旧北亜区に分布する捕食性テントウムシのサイズ分布は正規分布ではなく、他の分類群と異なり左側に片寄る分布を示す(第2図)。現在、この分布を説明する一般的なモデルがないので、このような分布が形成される生物学的な理由については独自に考察しなければならない。ELTON はすでに1927年に、捕食者サイズと餌サイズの間を考察し、捕食者は、捕食者の体サイズに対応したサイズの餌を捕食していると述べている (ELTON, 1927)。すなわち捕食者の体サイズを含む形態的な特性の差は、捕食者間の資源利用様式の差を反映している可能性を示唆している (HUTCHINSON and MACARTHUR, 1959; LACK, 1947; PETERS, 1983; CALDER, 1984)。アブラムシの場合には最適な成虫サイズは出生時のサイズのおよそ15倍である。このサイズはアブラムシが植物組織内を探索し、その口吻が節部に到達するための長さと同様である。アブラムシの体サイズ-種数曲線の形状は植物の特定の構造物(例えば、葉)の相対的表面積を反映していると考えられる。ほとんどのアブラムシは体長2mmである。なぜならばこの値は植物体上でもっとも目立つ構造物である葉を吸汁するアブラムシにとり最適な長さであるからだ (DIXON and KINDLMANN, 1994; DIXON et al., 1995)。すなわち、アブラムシの体サイズの多様性はそれらの食物資源の多様性を反映している。

餌種が明らかになっているテントウムシは体サイズにより3つのクラスに分類できる。そして、この3つの体サイズのテントウムシの間では餌であるダニ、カイガラムシ、アブラムシ、ハムシ科および鱗翅目の幼虫などの捕食割合が有意に異なる(第3図)。小型種では大型種に比べるとダニを捕食している割合が高い。また、大型



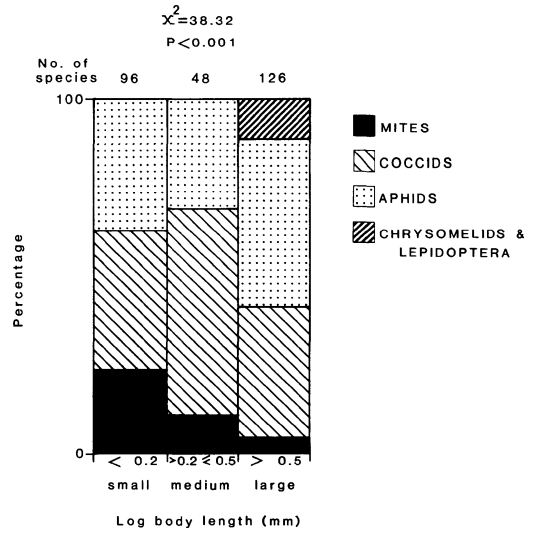
第2図 体長により分類した旧北亜区に分布する捕食性テントウムシの種数.

種のみがハムシ科および鱗翅目の幼虫を捕食する。さらに、大型のテントウムシは、大型の幼虫に成長する大きい卵を産み (STEWART et al., 1991), この大型の幼虫は餌探索速度が速く、小型の幼虫より大きい餌を捕獲することが可能である (DIXON, 1958)。それゆえ、小型の成虫は小型の餌を特異的に選択し、大型の成虫は大型の餌を選択するように食性のサイズ分化が生じたのかもしれない。

テントウムシの体サイズ-種数曲線は、餌種間でのサイズや餌の移動能力の差を反映している可能性がある。テントウムシの餌メニューがダニ、アブラムシ、カイガラムシなどである旧北亜区とは異なる餌メニューの地域ではテントウムシの体サイズ-種数曲線が第2図に示した曲線とは異なることが予測される。

アブラムシとテントウムシの個体群動態

アブラムシ個体群は、種により個体数のピークは異なるが、その個体数が急激に変化する特徴がある。それゆえ、捕食性テントウムシの餌であるアブラムシはパッチ

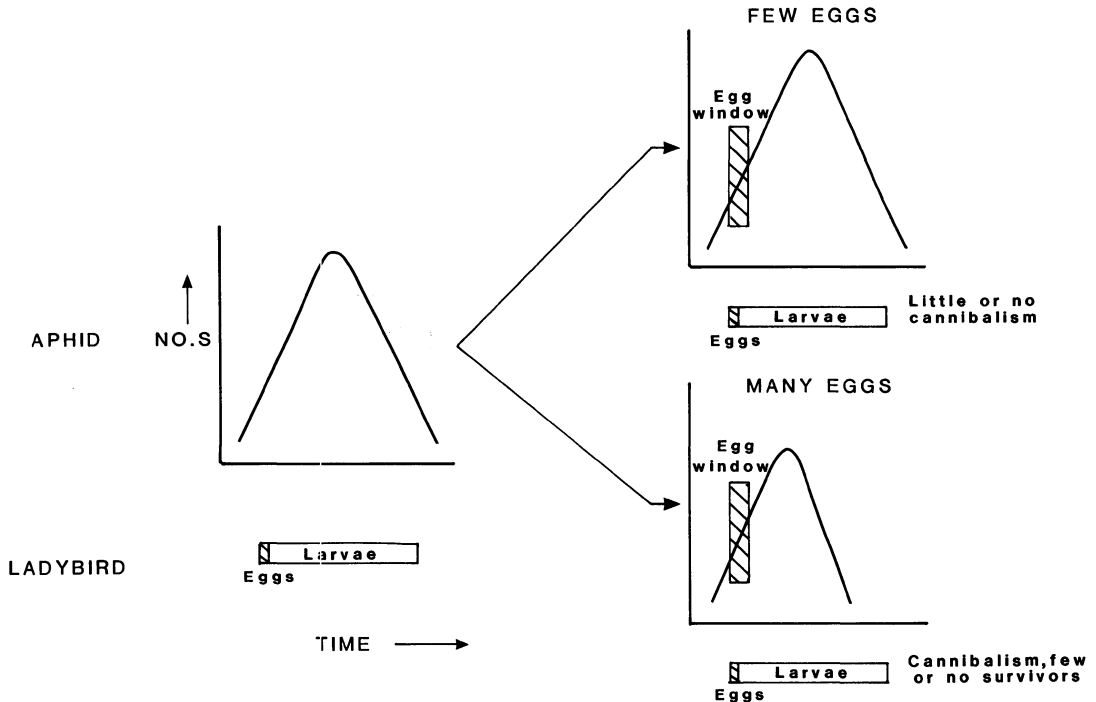


第3図 小型、中型、大型の捕食性テントウムシ類の餌に占めるダニ、カイガラムシ、アブラムシ、ハムシ科・鱗翅目幼虫の割合.

状に分布し、その餌としての質も時間的・空間的に急激に変化する。また、テントウムシの1齢幼虫の生存は若齢のアブラムシ数に依存することが知られている (DIXON, 1959)。したがって、アブラムシ個体数がある密度レベル以下であれば、テントウムシが産卵してもその幼虫は生存できない。テントウムシの孵化から蛹化までの期間は、アブラムシの一世代よりも長く、これはアブラムシコロニーがテントウムシ幼虫が発育するのに必要な個体数に増殖するまでの期間に相当する (第4図)。テントウムシの幼虫と成虫はアブラムシを捕食する以外に、容易に同種の卵と幼虫も摂食する。野外で、卵 (MILLS, 1982) と幼虫 (OSAWA, 1989) の共食いが頻繁に観測され、とくに、これは餌が不十分な時に多い。野外研究の結果は、テントウムシがアブラムシコロニーの増殖初期に産卵し、テントウムシの幼虫はパッチ内のアブラムシ数が少なくなる直前に蛹化する傾向があることを示している (HEMPHINNE et al., 1992)。

テントウムシ成虫の最適採餌戦略

テントウムシ1齢幼虫の発育に必要な最小限のアブラムシ個体数と共食いの発生を考慮したアブラムシとテントウムシの相互作用のシミュレーションモデルから、テントウムシの最適採餌戦略はアブラムシコロニーの増殖初期に2, 3個の卵を産むことだと予測される (KINDLMANN and DIXON, 1993)。もし、テントウムシ成虫



第4図 アブラムシのパッチ内においてテントウムシが適応度を最大化するための産卵時期と産卵数決定を示す模式図。

がこのようなアブラムシの増殖初期よりあとに産卵すると、テントウムシの幼虫はアブラムシの個体群密度が低下する前に発育を完了できないだろう。さらに、テントウムシ成虫がある寄主上で多くの卵を産むと、その幼虫はアブラムシコロニーの増殖率を低下させ、アブラムシコロニーの増殖初期にその個体数を減少させる。もし、このような状況が発生するなら、幼虫は生き残るために共食いせざるを得なくなるだろう。その結果、2, 3 個体の小型の成虫しか羽化せず、このような小型の成虫の越冬生存率は低く、産卵数も少ない (DIXON and GUO, 1993; ZHOU et al., 1995)。すなわち、テントウムシがその適応度を最大にするためにはアブラムシコロニーの増殖初期に2, 3 個の卵を産むべきであると考えられる (第4図)。

野外でテントウムシの最適採餌の例が報告されている (HEMPITINNE, 1989)。この研究では、アブラムシの個体群がリンゴ、イラクサ、小麦の順に増殖するので、*A. bipunctata* は順次リンゴ、イラクサ、小麦に産卵することが示されている。また、テントウムシの大部分の卵はそれぞれ異なる3種の植物上でアブラムシ数がピークに達する前の短期間に産卵される。実験室内で *A. bipunctata* の雌成虫をアブラムシと一緒にシャーレに入れ、アブラ

ムシ個体数を増加させるとテントウムシの産卵数も増加する数の反応 (numerical response) を示す。しかし、シャーレの中に同種の幼虫を入れると、入れない場合より産卵数が有意に低下し、アブラムシがたくさんいてもそこを立ち去ろうとする (HEMPITINNE et al., 1992)。雌は、「産卵抑制フェロモン」として機能していると思われる化学物質が付着した幼虫の足跡に反応する。この一連の現象の適応的意味は、このような反応により共食いの発生を抑制していることだと考えられる。したがって、テントウムシはわずかしかな産卵しない。これらのことから、テントウムシを生物的防除手段として利用する場合、その有効性が制限されると思われる。

生物的防除

上に述べたことは、捕食者の世代期間が餌の世代期間に比べて相対的に長い場合の捕食者と餌システムの特徴である。ベダリアテントウの場合、卵はカイガラムシ雌成虫かその卵塊の下に産まれ、幼虫はカイガラムシとその卵を食うことにより、その発育を完了する (CLAUSEN, 1940)。すなわち、このテントウムシの世代期間はその餌の世代期間の長さ匹敵する。一般に、野外ではテン

トウムシは多化性で世代期間の短いアブラムシ類 (HODEK, 1973) やダニ類 (PUTMAN, 1955) より、世代期間の長い一化性のカイガラムシ類を制御するのに効果的である (DEBACH, 1964)。

天敵の世代期間とそれらの餌の世代期間の比率 (GTR) は連続しており、その値は天敵がそれらの餌の個体群密度を減少させる程度と相関がある。GTR が 1 よりはるかに大きい天敵-餌システムでは天敵は餌数の減少にほとんど貢献しない。しかし、寄生者-寄主、捕食性ダニ-ハダニおよびベダリアテントウ-カイガラムシのシステムでは、GTR は 1 に近く、これらの捕食者が餌種の個体数減少におよぼす効果は大きい。すなわち、GTR が小さい時にテントウムシはそれらの餌を効率的に制御するが、すべてのアブラムシ捕食性テントウムシの場合のように GTR が大きい時は、餌個体数を効率的に制御することはできない。

結 論

アブラムシ捕食性テントウムシの雌はおもに卵を成熟させるために餌を探索し、雄はおもに雌を探索する。テントウムシ成虫の体サイズには種間差があり、大型の種は体サイズの大きい餌種を捕食し、小型の種は小さい餌種を捕食する傾向がある。このように、テントウムシの体サイズはそれらの餌のサイズと関連しているため、動物地理区によって餌サイズが異なれば、それを反映してテントウムシの体サイズ-種数曲線の形も動物地理区間で異なるだろう。カイガラムシ捕食性テントウムシと異なりアブラムシ捕食性およびダニ捕食性のテントウムシはともに生物的防除手段としては有効ではない。これはテントウムシの発育期間や体サイズがその餌と大きく異なることに関係している。テントウムシの餌の性質と成虫の雄雌の行動の違いの両方が捕食者としてのテントウムシの有効性を決定するのに重要である。

引 用 文 献

- BROWN, J.H., P.A. MARQUET and M.L. TAPER (1993) Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *Amer. Nat.* **142**: 573-584.
- CALDER, W.A. (1984) *Size, Function and Life History*. Harvard: Harvard University Press, 431 p.
- CLAUSEN, C.P. (1940) Biological Control of Insect Pests in the Continental United States. *U. S. Dept. Agric. Tech. Bull.* 1139.
- DEBACH, P. (1964) *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. New York: Reinhold Publ. Corp., 844 p.
- DIXON, A.F.G. (1958) The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia decempunctata* (L.). *Trans. Roy. Ent. Soc. Lond.* **110**: 319-334.
- DIXON, A.F.G. (1959) An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* (L.). *J. Anim. Ecol.* **28**: 259-281.
- DIXON, A.F.G. and Y. GUO (1993) Egg and cluster size in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae): The direct and indirect effects of aphid abundance. *Eur. J. Entomol.* **90**: 457-463.
- DIXON, A.F.G. and P. KINDLMANN (1994) Optimum body size in aphids. *Ecol. Entomol.* **19**: 121-126.
- DIXON, A.F.G., P. KINDLMANN and V. JAROSIK (1995) Body size distribution in aphids: relative surface area of specific plant structures. *Ecol. Entomol.* **20**: 111-117.
- ELTON, C.S. (1927) *Animal Ecology*. London: Sidgwick & Jackson, 209 p.
- FERRAN, A. and A.F.G. DIXON (1993) Foraging behaviour of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* **90**: 383-402.
- HEMPTINNE, J.-L. (1989) *Ecophysiologie d'Ad. bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae). Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 156 p.
- HEMPTINNE, J.-L., A.F.G. DIXON and J. COFFIN (1992) Attack strategy of ladybird beetles (Coccinellidae): factors shaping their numerical response. *Oecologia* **90**: 238-245.
- HEMPTINNE, J.-L., A.F.G. DIXON and G. LOGNAV (1996) Searching behaviour and mate recognition by males of the two spot ladybird beetle, *Adalia bipunctata*. *Ecol. Entomol.* **21**: 165-170.
- HODEK, I. (1973) *Biology of Coccinellidae*. Prague: Academia, 260 p.
- HUTCHINSON, G.E. and R.H. MACARTHUR (1959) A theoretical model of size distributions among species of animals. *Amer. Nat.* **93**: 117-125.
- KINDLMANN, P. and A.F.G. DIXON (1993) Optimal foraging in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *Eur. J. Entomol.* **90**: 443-450.
- LACK, D. (1947) *Darwin's Finches*. Cambridge: Cambridge University Press, 208 p.
- MILLS, N.J. (1982) Voracity, cannibalism and coccinellid predation. *Ann. Appl. Biol.* **101**: 144-148.
- MORSE, D.R., J.H. LAWTON, M.M. DODSON and M.H. WILLIAMSON (1985) Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature* **314**: 731-733.
- OSAWA, N. (1989) Sibling and non-sibling cannibalism by larvae of a lady beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) in the field. *Res. Popul. Ecol.* **31**: 153-160.
- PETERS, R.H. (1983) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge University Press, 366 p.

- PUTMAN, W.L. (1955) Bionomics of *Stethorus punctillum* WEISE in Ontario. *Can. Entomol.* **87**: 9–33.
- STEWART, L.A., J.-L. HEMPTINNE and A.F.G. DIXON (1991) Reproductive tactics of ladybird beetles: relationships between egg size, ovariolo number and developmental time. *Funct. Evol.* **5**: 380–385.
- ZHOU, X., A. HONEK, W. POWELL and N. CARTER (1995) Variations in body length, weight, fat content and survival in *Coccinella septempunctata* at different hibernation sites. *Entomol. Exp. Appl.* **75**: 99–107.

注

本論文は、1995年に本学会の国際交流基金により招聘された英国イーストアングリア大学 A.F.G. DIXON 教授の本学会第 39 回大会(帯広)における講演をもとにした総説の邦訳である。DIXON 教授は多忙な中を「日本語で論文が出るのは大変光栄である」と執筆を快く引き受けて下さった。なお、訳文に関する責任は DIXON 教授ではなく、すべて翻訳に携わったわれわれ二人にある。

(森林総合研究所・中牟田潔, 山形大学農学部・安田弘法)
