

Kontyû, 47(2): 204-212. June 25, 1979

ヒメカメノコテントウの捕食率、発育及び生存に及ぼす餌密度の影響

河 内 俊 英

久留米大学医学部生物学教室
〒830 久留米市御井町 1635

Effects of Prey Density on the Rate of Prey Consumption, Development and Survival of *Propylea japonica* THUNBERG (Coleoptera: Coccinellidae)

Shunei KAWAUCHI: Biological Laboratory, School of Medicine, Kurume University, Mii-Machi, 1635, Kurume, Fukuoka 830, Japan

Synopsis Larvae of *Propylea japonica* THUNBERG were reared on various numbers of the larvae of *Macrosiphum avenae akebiae* SHINJI to examine the effects of prey density on the number of prey eaten, growth, development and survival of this predacious insect.

When receiving eight or more aphids per day, ladybirds emerged as adults with high reproductive potential. When the daily supply of aphids was lower, the larval development was prolonged to compensate for quantitative deficiency of food. When the prey density was still lower, the survival rate was decreased and the emerging adult became small in size. The wasted consumption of food from the viewpoint of population energetics evaluated using an Index proposed by MORISITA (1973).

は じ め に

捕食性無脊椎動物の捕食行動はクモ、アリジゴクのような待ち伏せ型とトンボ、テントウムシのような探索型の2つの型にわけられる。ここではこれらのうち探索型の1例として、ヒメカメノコテントウ *Propylea japonica* THUNBERGについて検討する。テントウムシについては古くから多数の研究がされており、HODEK (1973) は成長に対する温度の影響、餌密度に対する反応、最少必要餌量、さらに餌の探索・捕獲行動について、これまでに行った自らの研究ならびに文献をもとにした詳細な検討を行っている。テントウムシに関する研究で、餌密度と捕食数、さらにそれが生存・成長・発育に及ぼす影響については HODEK (1957), KADDOU (1960), SMITH (1965), KEHAT (1968), 茂木 (1969), DIXON (1970) 等が多数の種で報告している。しかし多くは断片的な報告にとどまっている。HOLLING (1959) も指摘したように、捕食者が限られた時間内に捕獲できる餌の量は、各餌密度ごとに必然的に限定され、餌密度ごとに捕食の上限値(最大捕食量)が存在し、一定数以上の捕食はできない。また餌の大きさや質にも関係するが、ある一定量以上の餌がないと生命を維持し、発育して成長を完了し、産卵を継続することができない、という必要最少捕食量がある。また捕食した餌の質、量、消費エネルギー量にも関係するが、限りなく成長を続けることはなく、一定の成長限界値が存在する。これらの各値を明らかにし、捕食者の個体維持と増殖について検討することは、被食者に対する捕食者の働きを解明する第1歩と考えられる。そこでアブラムシ類の捕食者の1種であるヒメカメノコテントウ *Propylea japonica* THUNBERG とこれの餌種としてのムギ

ヒゲナガアブラムシ *Macrosiphum avenae akebiae* SHINJI を用い、一連の餌密度下でヒメカメノコテントウの1令幼虫から成虫までの継続的な個体飼育を行なった。その結果ヒメカメノコテントウの各発育段階を通じて、餌密度の高低が捕食数、生存、発育、成長、産卵にどのように影響するかについて若干の知見を得たのでここに報告する。

本研究を行うにあたって、御指導いただいた久留米大学医学部生物学教室の中尾舜一教授、御助言いただいた沖縄県農業試験場の法橋信彦博士に対して心からお礼申し上げます。

材料および方法

実験に用いたヒメカメノコテントウ幼虫は、1970年11月中旬に久留米大学周辺に自生するオオアワダチソウ *Solidago serotina* AIT から採集した越冬成虫の子孫である。越冬成虫は、実験を開始した翌年3月末までミツバチ幼虫の粉末（岡田、1970）で飼育し、4月からシャーレ内でムギヒゲナガアブラムシを給餌して産卵させた。餌のムギヒゲナガアブラムシは、1970年11月中旬に植木鉢に播種したエンバク *Secale cereale* LINNÉ に接種し、室内で増殖させた2~3令の幼虫を選んで用いた。飼育には、高さ15mm、内径90mmのガラスシャーレを用い、これに沢紙を敷き、適当に滴水して乾燥を防いだ。これに一定数の餌アブラムシを湿った毛筆を用いて移し入れ、上部を透明なサランラップで覆った。この条件下で、ムギヒゲナガア布拉ムシはシャーレ内を歩きまわりながら1日間は生存する。実験は25°C、12時間照明のもとでおこない、表1に示すように異なる餌密度の区を設けて個体別に飼育した。毎日一定時間に捕食数を数え、生存、脱皮を観察し、さらに体重を直示天秤で測定した。1日後の餌の減少数を捕食数として数え、テントウムシ幼虫は新たな餌を入れたシャーレに移しかえた。なおここでいう餌密度とは、ガラスシャーレ当たりの餌数である。

Table 1. The design of the experiment.

No. of prey provided/day	2	4	6	8	12	16	20	30	40	60
No. of replications	12	10	10	13	10	10	10	10	11	10

結果および考察

1. 餌密度と捕食数の関係

A. 捕食数：各令の日当り餌密度と捕食数の関係を図1に示した。これから明らかなように、どの令でも捕食数は餌密度の増加とともに増加するが、やがて増加速度は次第にゆるやかになり、令ごとに一定の上限をもつた飽和型の曲線となる。これはみかけ上 HOLLING (1961) や ROYAMA (1971) が指摘した餌密度と捕食数の曲線関係（機能の反応）に一致するものである。しかしこの実験では、捕食者と被食者をシャーレというせまい閉鎖条件下においてために低餌密度下で示される捕食者の探索効率の低下、捕食数の減少という機能の反応の基本的な面が、みかけ上みられず、餌の食いつくしがおこる。したがって厳密にいようと、この実験の結果はそのままヒメカメノコテントウの機能の反応曲線を示したものとは言えない。幼虫の各令における捕食数曲線は、1令では餌密度30匹区で飽和に達し、その値は約4匹、2令では40匹区で約15匹、4令では40匹区で約30匹であった。

B. 捕食率：各令別給餌数に対する捕食数の割合は図2に示した。前述のことから当然ではあるが、捕食率は餌密度の増加につれて低くなる。しかし全体としては、1, 2, 3令では2匹区から12匹区の間で捕食率の急激な減少がみられる。しかし加令とともに減少曲線は緩やかになる傾向がみ

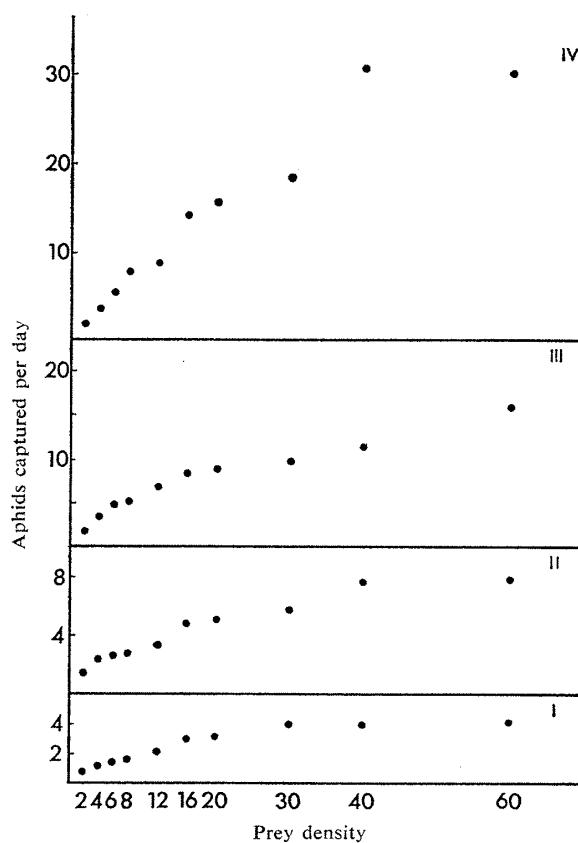


Fig. 1. Numbers of aphids eaten by *Propylea japonica* larvae at various initial densities of prey.

られ、とくに4令では、各餌密度区とも捕食率が高くなり、餌密度間での捕食率の急激な変化はみられない。

2. 餌密度と成長

A. 成長：各餌密度区でのヒメカメノコテントウの令別生体重（各令最終日生体重とした）の比較、および令別日当たり成長量と令期間の関係は、図2、3に示した。令別生体重は、1・2令では各餌密度間の差は小さく、それぞれ0.38～0.42 mgと0.86～1.10 mgであるが、4令では3.80～7.92 mgと2倍以上の差が生じる。捕食数の差から考えれば当然の結果ではあるが、加令とともに餌密度の違いによる成長量の差が大きくなることは茂木（1969）のナミテントウ *Harmonia axyridis*

Table 2. The index of wasted prey consumption calculated for the predators reared at different prey densities. The index of wasted consumption (μ) was proposed by Morisita (1973): $\mu = (C_p/C_I) - 1$, where C_p is the population consumption per survivor and C_I the consumption by individual.

No. of prey provided/day	4	6	8
Population consumption of prey per survivor (C_p)	125.7	59.6	56.8
No. of prey per individual emerged as adult (C_I)	37.7	41.7	48.1
Rate of wasted consumption (μ)	2.33	0.43	0.18

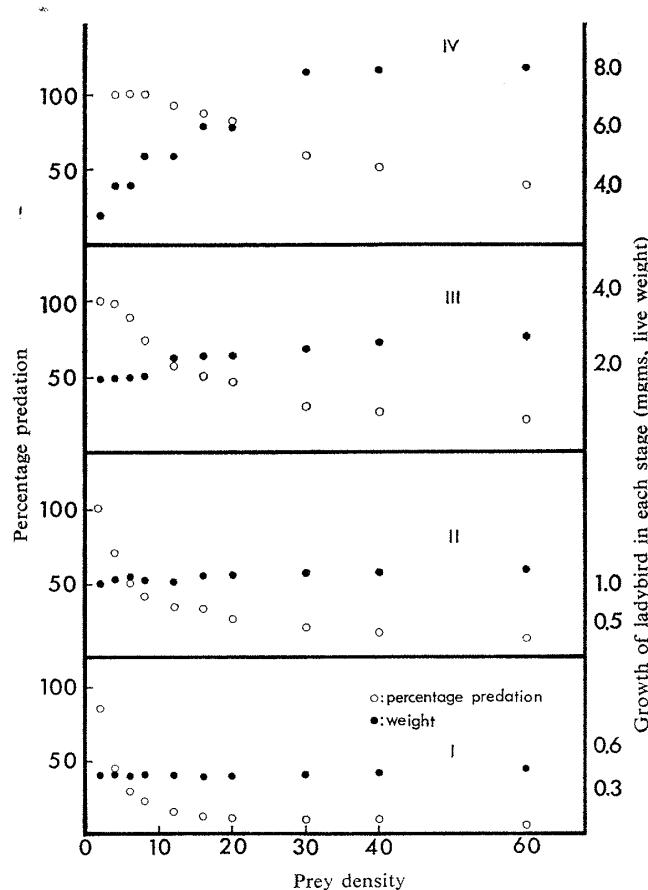


Fig. 2. The percentage of prey eaten and body weight of *P. japonica* at each larval instar stage (I to IV) in relation to prey density.

PALLAS の結果でも示されている。ヒメカメノコテントウでは 2 匹から 30 匹の餌密度区では、餌密度の増加とともに成長量が増加し、またそれ以上の餌密度 (40, 60 匹区) では、一定の成長量を示す傾向が認められる。KADDOU (1960) は *Hippodamia quinquesignata* で捕食量の多いほど大きくなることを示している。また SMITH (1965) は *Coleomegilla maculata* で捕食量と成長量の関係を調べ、成長量は一定のところまでは捕食量の増加に伴なって直線的に増し、一定量以上では差のなくなることを示している。

B. 発育期間: 発育期間をみると表 3 のように餌密度が減少するにつれて、各令とも期間が延長される。一方、一定数以上では差が小さくなる。このことについて KADDOU (1960), KEHAT (1968), 茂木 (1969) は総捕食数と令期間は関係があり、捕食数が少ないほど令期間が延長されることを示している。この実験の結果を検討すると、4 匹区では孵化から前蛹まで 12~14 日を要した。これに対して 40~60 匹区では 6.4~7.2 日である。発育期間の差は餌密度の違いによって約 2 倍となることが示された。また日当たり成長量が大きいほど、成長期間は短縮される傾向がみられる(図 3)。40~60 匹区で示された日数は、幼虫発育に要する最低必要日数に近い値と思われる。

成長および発育期間についての結果から考えると、ヒメカメノコテントウの 1・2 令期では図 3、表 3 に示すように令別日当たり成長量と令期間は相補的に変化する傾向があり、低餌密度区では令期間を延長することで日当たり餌摂取量の不足を補う結果、餌密度による成長量の差が小さくなっている。

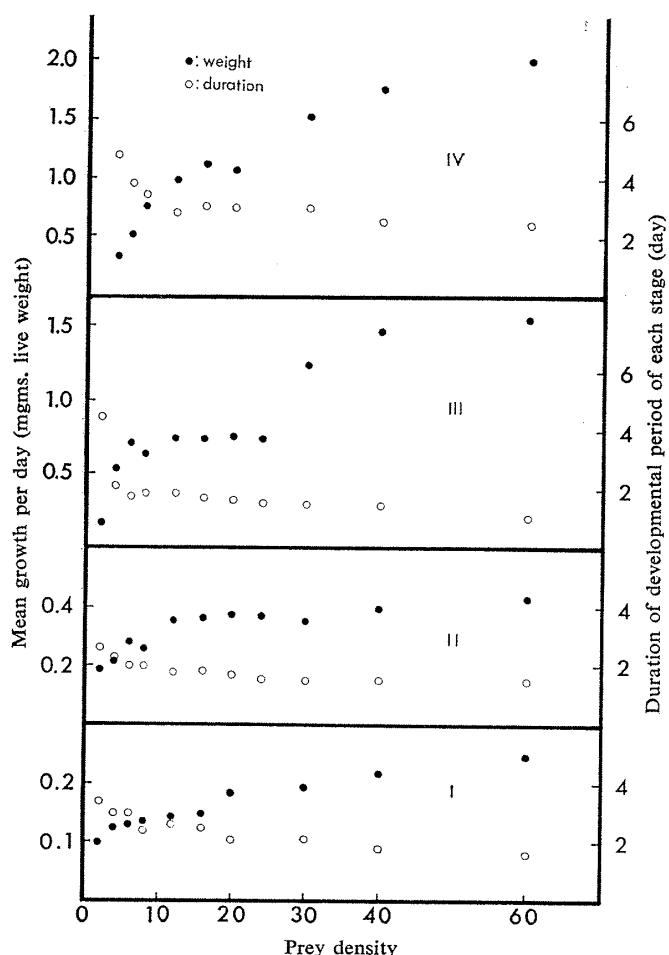


Fig. 3. The daily growth rate and the duration of each larval instar stage (I to IV) in relation to prey density.

Table 3. Response of predator to prey density throughout the developmental period.

No. of prey provided/day	4	6	8	12	16	20	30	40	60
Total No. of Aphids captured/larva	37.7	41.7	48.1	52.1	72.7	84.4	94.0	105.5	109.6
Duration of larval and development total stages (day)	12.9	10.8	9.9	8.9	9.2	8.8	8.6	7.2	6.4
No. of eggs laid/10 days	—	170	215	179	188	162	170	180	200
Rate of adult emergence (%)	30	70	84.6	100	100	100	100	100	100
Live weight of adult (mg)	♂	3.0	3.4	4.2	4.1	4.9	5.0	5.9	5.8
	♀	3.5	4.4	4.7	4.8	5.4	5.7	6.9	7.3

ヒメカメノコテントウの餌密度の影響

るものと考えられる。しかし令がすすむにつれて一定の成長量を確保するための必要餌量が増加すること、さらに低餌密度区では餌を食いつくして餌のなくなった状態で、無駄な探索を継続して、エネルギーを浪費することなどによって令期間の延長だけでは、日当り捕食量の不足による日当り成長量の不足を補いきれなくなり、結果として低餌密度区の3・4令幼虫は、小さい状態のまま脱皮して次令に進むことになる。3・4令における低餌密度区と、高餌密度区での成長量の著しい差は、以上のように説明されるであろう。このことに関連して TURNBULL (1962) はクモの1種 *Linyphus triangularis* では、餌量が不足した場合でも成熟し、さらに長く餌不足が続き、この状態で生存期間が長くなった場合には脱皮すると述べている。クモの場合と同様なことが、ヒメカメノコテントウでもおこっているのであろう。ヒメカメノコテントウは生体重の点では8~12匹区と30匹区以上の間に、著しい差がみられる。しかし12匹区以上では100%の個体が成虫化し、そのすべてが産卵可能である。また産下卵の孵化率は、25~51%であり、餌密度にともなう体の大きさの変化との関係は明確ではない。このように成虫としての機能的な面では、明確な差異は認められない。すなわちヒメカメノコテントウは、低餌密度の場合には、小型化して幼虫発育を完了し、子孫を残すような適応的な機能を有することが考えられる。

C. 成長効率：令別日当り捕食量（C）と成長量（G）の回帰は図4に示した。この直線の傾きは、捕食者の餌当たりの成長効率（G/C）（体組織への餌の転換率）を示したものである。図のように令別に成長効率に差がみられ、加令とともに効率が高くなる傾向が示されている。1令ではアブラムシ1匹捕食当たり0.029 mgの成長を示し、2令では0.034 mg、3令では0.084 mg、また4令では0.06 mgである。すなわち単位餌当たり1令で5.3%，2令6.9%，3令16.2%，4令11.5%の成長効率を示した。MUKERJI & LE ROUX (1969) は捕食性カムムシの1種 *Podisus maculiventris* の研究の中で、同様に加令とともに成長効率の高くなる傾向のみられることを示してい

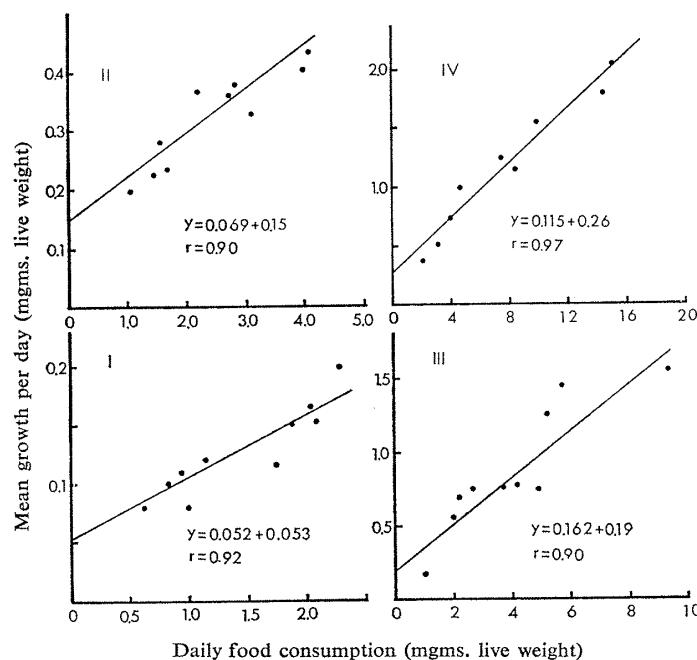


Fig. 4. The relationships between the daily food consumption and growth rate in weight of *P. japonica* larvae during successive instar stages I to IV.

る。すなわちカメムシでは2令で11%，3令では12%，4令では36%，また5令では50%であり、ヒメカメノコテントウの結果と比較して、倍以上効率の良いことがわかる。ヒメカメノコテントウのこの実験では、場合によってみられる捕食時の、部分的な食べ残しを厳密にチェックしないため、捕食量が多少過大に見積もられているが、それにもかかわらず差が著しい。また同様にTURNBULL (1962) のクモの結果（各令とも26.9%の効率）と比べても著しく効率が低い。こうした違いは餌の探索から捕獲、捕食に至るまでの捕食者の生態的特性の違いに関連すると考えられるがこの点については今後検討する必要がある。

3. 餌密度と生存率

各餌密度における各令のヒメカメノコテントウの生存率は図5のようになる。図の産卵率(O)とは、各餌密度下で飼育した成虫個体を餌密度別に雌雄対にしてシャーレに入れ、十分な数の餌を与えて、産卵の有無をしらべた結果である。餌密度0の区では2令に達しないで全てが死亡する。餌密度2匹以上の区では、100%が終令の4令まで成長するが、2匹区では全ての個体が蛹化できず死亡する。また4匹区では80%が蛹化し、さらに30%が羽化するが産卵はできない。6匹区では90%が蛹化し、80%が羽化しその全てが産卵した。また8匹区以上では100%が羽化し、全てが産卵可能であった。すなわちヒメカメノコテントウの幼虫にとって餌密度の違いは捕食数の差となり、低餌密度下では令期間の延長、成長量や成虫化率の低下、不妊化と波及的に影響していく。一方日当り給餌数が増すほど生存率、および羽化率は高くなり、さらに産卵可能な個体が増加する。しかも6匹区という比較的低い給餌条件下でも正常な発育や産卵がおこなわれることは注目すべきであろう。同様にKEHAT (1968), 茂木 (1969) は捕食数の多いものほど生存率の高いことを示している。成長を完了せずに死亡する場合は、生体重は一定の重さ(2匹区の場合2.0~3.3mg)を上下して成長を停止した状態で4令の期間が10日以上続き死亡する。これは餌量が生体維持の最少量以下そのため、すなわち餌の探索その他に要するエネルギーに比べて、捕食による供給エネルギーが少ないとおもわれる。以上のようにヒメカメノコテントウの産卵を決定する餌密度は、4匹と12匹の間にあり、これが成長を完了し成熟して次世代を残すための餌の最少必要量と考えられる。

以上のように低餌密度下で子孫を残そうとする性質のために、ヒメカメノコテントウは自然条件下で、アブラムシの圃場へのとび込み段階から増殖開始期にかけての低餌密度条件下で、生存が可

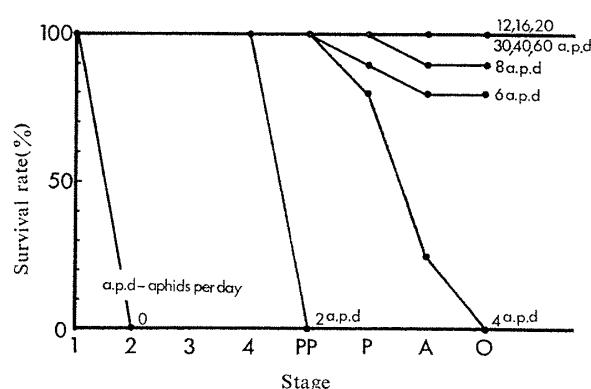


Fig. 5. The percentages of ladybirds surviving at prepupal (PP), pupal (P) and adult (A) stages when they were supplied with various numbers of living aphids daily. O: indicates the percentage of ovipositing females.

能であり、初期密度を低くおさえるに、重要な役割を果たしていることが考えられる。河内(未発表)の観察では、サトイモ、トウモロコシなどで、アブラムシのとび込み段階とおもわれる低密度期において、しばしばヒメカメノコテントウがみられる。

4. 餌の浪費量

ヒメカメノコテントウは、上述のように低餌密度で蛹化し、さらに成虫に達することができる。しかし4, 6, 8匹区では蛹化するが羽化できずに死亡する個体がみられる。この点について餌の利用効率という面から検討するために、森下(1973)が提示した生殖年令に達し得ずに死亡する個体によるむだな食物消費(食物浪費量)の指數、 $\mu = C_p/C_I - 1$ を求めると表2のようになる。ただし C_I は成虫に達したヒメカメノコテントウの個体が消費した食物量の平均であり、 C_p は個体群全体としての食物消費量を成虫に達した数で割った値である。4匹区では C_p は125.7匹、食物浪費指數 μ は2.33すなわち発育完了個体1匹当たりとしては、その個体自身の捕食以外に2.33倍の餌が無駄に捕食されていることになる。6匹区、8匹区では0.43, 0.18と無駄な捕食は減少し、12匹区以上では浪費量はゼロ(0)となる。このように6匹区以上の餌密度では浪費量は少ないが、これは前述したように低餌密度下では令期間の延長と小型化によって生存率を高めるという適応的な反応を示す結果に他ならない。

要 約

ヒメカメノコテントウ幼虫が餌密度の高低によって、捕食、発育、成長、生存に対して各発育段階を通じて、どのように影響されるかを実験条件下で比較検討し、次のような結果を得た。

(1) 捕食数は、各令とも餌密度の増加とともに増加するが、一定餌密度以上では、増加は次第に減少し、令ごとに一定の上限をもつた飽和型の曲線となる。

(2) 餌密度と幼虫の生存率および成虫の産卵の有無について調べたところ、餌アブラムシが一定数(6匹)以上あれば成虫に達し、産卵が可能であり、一定数(4匹)以下では幼虫は死亡する。ヒメカメノコテントウの産卵の有無を決める餌密度6匹と、全ての個体が成虫化し産卵可能な餌密度12匹の間に、このテントウムシの次世代を残すに必要な餌数があるものとおもわれる。

(3) 各令とも餌密度の低いものほど、令期間は長くなる傾向を示している。また各令とも、ある一定餌密度以上からは、近似した令日数を示す。

(4) 成長量は1・2令では餌密度間での差は小さいが、3・4令になると餌密度の高低で顕著な差が示される。日当り成長量(G)と日当り捕食量(C)の間には直線関係が成立し、加令とともに成長効率(G/C)が高くなる傾向がみられる。

(5) 森下の提案した食物浪費量の指數(μ)を求め、無駄食いについて検討した。4匹区では μ は2.33であり、6匹区、8匹区ではそれぞれ0.43, 0.18, 12匹区では0となる。無駄な捕食は餌密度の増加とともに減少する。

(6) ヒメカメノコテントウは、餌が少ない場合には、令日数を長くすることにより、1日当りの栄養蓄積量の不足を補ない、さらに不足する場合には、小型の成虫になる。これは子孫を残す可能性を高めるための、生物としての適応的努力の結果とみることができる。

文 献

DIXON, A. F. G., 1970. Factors limiting the effectiveness of the Coccinellid beetle, as predator of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* (Schr.). *J. anim. Ecol.*, 39: 739-751.

- HODEK, I., 1957. The influence of *Aphis sambuci* L. as food for *Coccinella 7-punctata* L. II. *Cas. Cs. spol. ent.*, **54**: 10-17.
- 1973. Biology of Coccinellidae. 260 pp. Academia, Prague,
- HOLLING, C. S., 1959a. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Ent.*, **91**: 293-320.
- 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.*, **91**: 385-398.
- 1961. Principles of insect predation. *Annual Rev. Ent.*, **6**: 163-182.
- KADDOU, I. K., 1960. The feeding behaviour of *Hippodamia quinquesignata* KIRBY larvae. *Univ. Calif. Publ. Ent.*, **16**: 181-232.
- 河内俊英, 1977. ヒメカメノコテントウの捕食に対する餌密度の影響. 久大論叢, **26**: 67-71.
- KEHAT, M., 1968. The feeding behaviour of *Pharoscymnus numidicus* (Coccinellidae), predator of the date palm scale *Parlatoria blanchardi*. *Ent. exp. appl.*, **11**: 30-42.
- 茂木幹義, 1969. 捕食者ナミテントウ幼虫の餌密度のちがいに対する反応. 応動昆, **13**: 9-16.
- 森下正明, 1973. 「経済生命表」と食物の「浪費」について. えびの高原野外生物実験室研究業績, **1**: 130-139.
- MUKERJI, M. K. and E. J. LEROUX., 1969. A quantitative study of food consumption and growth of *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). *Can. Ent.*, **101**: 387-403.
- 岡田一次, 1970. ミツバチ雄蜂児によるヨツボシクサカゲロウの飼育. 日本昆虫学会 第30回大会 講演要旨. p. 5.
- 小野勇一, 1972. 動物の生産過程. 北沢右三他(編), 生態学講座 **18**, 105 pp. 共立出版, 東京.
- ROYAMA, T., 1971. A comparative study of models for predation and parasitism. *Res. Popul. Ecol., Suppl.* No. 1, 91 pp.
- SMITH, B. C., 1965. Differences in *Anatis mali* AUCT. and *Coleomegilla maculata leigi* TIMBERLAKE to changes in the quality and quantity of the larval food (Coleoptera: Coccinellidae). *Can. Ent.*, **97**: 1159-1166.
- TURNBULL, A. L., 1962. Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* CLERCK (Araneae: Linyphiidae). *Can. Ent.*, **94**: 1233-1249.
- 1965. Effects of prey abundance on the development of the spider *Agelenopsis potteri* BLACKWALL (Araneae: Agelenidae). *Can. Ent.*, **97**: 141-147.